

Instytut Oceanologii
Polskiej Akademii Nauk



MAŁGORZATA KUCHARSKA

**Warunki lodowe w Storfjordrenna po ostatnim zlodowaceniu.
Cysty bruzdnic jako nowy wskaźnik paleoceanograficzny lodu morskiego na szelfie
Svalbardu.**

Rozprawa doktorska wykonana pod kierunkiem
Prof. Marka Józefa Zajączkowskiego
w
Instytucie Oceanologii Polskiej Akademii Nauk

Sopot, 2019

Institute of Oceanology
Polish Academy of Sciences



MAŁGORZATA KUCHARSKA

**Ice conditions in Storfjordrenna after the last glaciation.
Cysts of *Dinoflagellate* as a new paleoceanographic indicator of sea ice on the
Svalbard shelf.**

Doctoral dissertation carried out under the supervision
Professor Marek Józef Zajączkowski
in
Institute of Oceanology of the Polish Academy of Sciences

Sopot, 2019

Niniejsze badania zostały przeprowadzone przy wsparciu finansowym:

Grantu Preludium pt.: **Cysty bruzdnic (Dinoflagellata) jako paleoceanograficzne wskaźniki lodu morskiego. Późnholoceńska historia środowiska morskiego fiordów Hornsund i Storfjorden (Svalbard)**, ufundowanego przez Narodowe Centrum Nauki; nr grantu 2014/15/N/ST10/05115, kierownik grantu: Małgorzata Kucharska. Projekt realizowany był w Instytucie Oceanologii Polskiej Akademii Nauk w Sopocie pod opieką prof. Marka Józefa Zajączkowskiego.

Spis treści

Streszczenie po polsku:	11
Summary in english:.....	17
1. Wstęp.....	25
2. Znaczenie lodu morskiego w Arktyce.....	29
3. Cysty bruzdnic.....	35
3.1 Systematyka.....	36
3.2 Budowa.....	37
3.3 Cykl życiowy.....	38
3.4 Morfologia cysty	41
3.5 Cysty bruzdnic jako wskaźniki paleośrodowiskowe.....	44
3.6 Znaczenie bruzdnic w stratygrafii	47
4. Obszar badań	49
4.1 Warunki oceanograficzne Svalbardu.....	50
4.2 Storfjorden.....	55
4.3 Hornsund	55
4.4 Isfjorden.....	56
4.5 Wijdefjorden.....	56
4.6 Rijpfjorden.....	57
4.7 Nordaustlandet.....	57
4.8 Edgeøya	58
4.9 Historia Svalbardu od końca ostatniego zlodowacenia.....	58
5. Materiały i metody badawcze.....	61
5.1 Materiały	61
Model wiekowy i litologia rdzenia osadów JM09020GC.....	61
5.2 Metody.....	63
Preparaty dinocyst	63
Statystyka	65
6. Wyniki	67

6.1 Warunki oceanograficzne	67
Storfjorden	67
Hornsund	69
Isfjorden.....	71
Wijdefjorden.....	73
Rijpfjorden.....	75
Nordaustlandet.....	77
Edgeøya	79
6.2 Granulometria.....	81
6.3 Współczesne cysty bruzdnic.....	82
Storfjorden	84
Hornsund	87
Isfjorden.....	89
Wijdefjorden.....	91
Rijpfjorden.....	93
Nordaustlandet.....	95
Edgeøya	97
Główne gatunki dominujące w całkowitej puli dinocyst.	98
Statystyka bioróżnorodności współczesnych dinocyst.....	99
6.4 Wyniki analiz fosylnych dinocyst	102
Wyjaśnienie podziału na poziomy P1- P5.....	102
Dinocysty.....	102
Gatunki dinocyst powiązane z wieloletnim lodem morskim	106
7. Dyskusja	109
7.1 Interpretacja danych współczesnych	109
Hydrografia badanego obszaru	109
Współczesne dinocysty	112

Grupa dinocyst atlantyckich	112
Grupa dinocyst arktycznych	114
Grupa dinocyst strefy przylodowcowej.....	115
Dinocysty związane z wieloletnim lodem morskim.....	116
Podsumowanie.....	119
7.2 Rekonstrukcja warunków lodowych w Storfjorden w Holocenie.....	120
Poziom P1 – okres od >13 900 do ~12 500 lat BP.....	120
Poziom P2 – okres od ~ 12 500 do ~ 11 000 lat BP.....	122
Poziom P3 – okres od ~ 11 000 do ~ 7 000 lat BP.....	122
Poziom P4 – okres od ~ 7 000 do ~ 2 000 lat BP.....	124
Poziom P5 – okres od ~ 2 000 do ~ 1 300 lat BP.....	125
8. Wnioski	127
9. Literatura	129
Spis ilustracji:.....	147
Spis tabel:	151
Załącznik 1	
Załącznik 2	

Streszczenie po polsku:

Lód morski to ważny czynnik kształtujący klimat Arktyki. Posiada on wysoki współczynnik albedo, przez co większość docierającej do niego energii słonecznej jest odbijana zamiast ulegać absorpcji przez powierzchnię morza, ogrzewając ją i potęgując proces ocieplania klimatu (Cottier i in. 2017). Niestety zasięg pokrywy lodowej, zarówno wieloletniej (pack-ice) jak i jednorocznej (fast-ice) zmniejsza się w skutek ocieplania Arktyki wynikającego między innymi z intensyfikacji napływu Wód Atlantyckich (AW) w wysokie szerokości geograficzne. Skutki zaniku morskiej pokrywy lodowej widoczne są nie tylko w postaci zmian klimatycznych, ale również bezpośrednio w zmianach zachodzących w arktycznych ekosystemach (np.: Barton i in. 2018, Lind i in. 2018, Vihtakari i in. 2018, Węsławski i in. 2018). Dlatego też istotne jest prowadzenie badań, które pozwolą przewidzieć jak te zmiany mogą przebiegać w przyszłości i jakie mogą być ich skutki. Przewidywanie zmian w przyszłości w dużej mierze oparte jest o wiedzę o zmianach warunków środowiskowych w przeszłości i jakie były ich konsekwencje. Do takich studiów wykorzystuje się szereg chemicznych i biologicznych wskaźników zachowanych w osadach deponowanych na dnie zbiorników wodnych.

Do najpopularniejszych i najdłużej stosowanych wskaźników warunków paleośrodowiskowych należą otwornice (np. Scott i in. 2001, Łącka i in. 2015 a i b) i okrzemki (Dixit i in 1992, Smol i Stoermer 2010). Współcześnie sięga się również po metody biochemiczne takie jak analizy alkenonów do odtwarzania temperatury wód powierzchniowych (np.: Eglington i in. 2001, Prahl i in. 2003, Łącka i in. 2019) czy wskaźnik IP₂₅ do oszacowania występowania pokrywy lodowej (np. Belt i in. 2007, Brown i in. 2014). Skorupki otwornic planktonowych są jednak delikatne i z czasem ulegają zniszczeniu. Podobnie pancerzyki okrzemek często nie występują w osadach fiordowych czy to z powodu niszczenia ich przez inne organizmy czy też rozpuszczania wskutek zachodzących w osadzie procesów chemicznych. Metody molekularne pozwalające na analizę kopalnego DNA, alkenonów i IP₂₅ są natomiast kosztowne i wymagają specjalistycznie wyposażonych laboratoriów. Z tego względu konieczne jest szukanie nowych, łatwych w wykorzystaniu wskaźników, które można będzie zastosować, gdy inne są niedostępne.

Jednym z takich wskaźników są cysty bruzdnic (Dinoflagellate). Bruzdnice to grupa jednokomórkowych glonów, które w wodach morskich liczebnością ustępują tylko okrzemkom (Grøsfjeld i in. 2009). Ich formy motylne nie posiadają elementów

szkieletowych, które mogłyby zachować się w osadzie, jednak w swoim cyklu rozwojowym wytwarzają one formy przetrwalnikowe – cysty, nazywane również dinocystami – otoczone niezwykle odporną i wytrzymałą ścianą komórkową (Evitt 1985, Taylor 1987, Geld 1995) która jest w stanie zachować się w osadzie przez setki tysięcy lat. Większość dotychczasowych badań ograniczała się jednak do północnych wybrzeży Kanady i Arktyki Kanadyjskiej (np. de Vernal i in. 1993b, 1996; Levac i de Vernal 1997; Levac i in. 2001) oraz zachodniej Europy (np. Rochon i in. 1998; Eynaud 1999; Grøsfjeld i in. 1999) i obejmowała regiony gdzie albo w ogóle nie rejestrowano lodu morskiego, albo występował tam zarówno fast-ice jak i pack-ice, przez co określenie, które z gatunków rejestrowanych w osadach są skojarzone z jednym tylko typem pokrywy lodowej było niemożliwe.

Celem niniejszej rozprawy doktorskiej jest zbadanie, które gatunki dinocyst znanych w literaturze naukowej, jako potencjalne wskaźniki lodu morskiego (np. Zonneveld i in. 2013) występują w osadach morskich wokół Svalbardu i czy można na ich podstawie dokonać rozróżnienia obszarów, gdzie nie występował lód morski lub też występował tylko fast-ice oraz takich gdzie występował również pack-ice. Kolejnym celem była rekonstrukcja występowania pack-ice w Storfjordrenna (zach. M. Barentsa) w ciągu ostatnich 14 000 lat z wykorzystaniem dinocyst jako wskaźnika.

Do badań wybrano rejon archipelagu Svalbard, składający się z czterech głównych wysp (Spitsbergen, Nordaustlandet, Edgeøya i Barentsøya) oraz kilkudziesięciu mniejszych. Ze względu na swoje położenie archipelag Svalbard znajduje się pod wpływem dwóch znaczących mas wodnych: AW po zachodniej stronie i wód arktycznych (ArW) po wschodniej. Zachodnie wybrzeże Svalbardu opływa Prąd Zachodniospitsbergeński będący najbardziej na północ wysuniętym przedłużeniem Prądu Północnoatlantyckiego (ang. North Atlantic Current; NAC) i który jest uważany za główne źródło ciepłej i słonej wody w Arktyce (Aagaard i Greisman, 1975). Wzdłuż jego wschodniego wybrzeża płynie natomiast Prąd Wschodniospitsbergeński (ang. East Spitsbergen Current; ESC), transportujący zimne i wysłodzone ArW z Morza Barentsa w region południowego wybrzeża archipelagu.

W celu realizacji części projektu dotyczącej współczesnego środowiska pobrano 25 próbek osadów w siedmiu regionach wokół Svalbardu (fiordy Storfjorden, Hornsund, Isfjorden, Wijdefjorden i Rjipfjorden oraz przedpola lodowców na wschodnich wybrzeżach wysp Nordaustlandet i Edgeøya), reprezentujących odmienne warunki

oceanograficzne. Uzyskane wyniki skorelowano z występowaniem w tych regionach lodu morskiego, zarówno fast-ice jak i pack-ice.

Do badań paleoceanograficznych wykorzystano 1/4 rdzenia osadów (JM09020GC) pobranego w Storfjordrenna (zach. M. Barentsa) ze statku R/V Jan Mayen w 2009 roku. Rdzeń ten był już wcześniej przedmiotem studiów paleoceanograficznych (Łącka i in. 2015a) dzięki czemu można było bezpośrednio porównać wyniki analizy dinocyst z innymi wskaźnikami, w tym wypadku otwornicami i alkenonami.

Analiza dinocyst z współczesnych prób osadów wykazała, że stacje dzielą się na trzy grupy, w których występują dinocysty związane z różnymi warunkami oceanograficznymi. We wszystkich grupach na niemal wszystkich stacjach dominującym gatunkiem był *Islandinium minutum*. W grupie stacji zdominowanej przez warunki atlantyckie (skupiającej stacje z Isfjorden, Wijdefjorden, Rijpfjorden i dwie najbardziej oddalone od brzegu stacje u wschodniego wybrzeża Nordaustlandet) poza *I. minutum* najliczniejszymi gatunkami dinocyst były cysty oportunistycznego gatunku *Protoceratium reticulatum* i powiązane z wczesnowiosenną stratyfikacją i wzrostem produktywności cysty *Pentaparseadinium dalei* (Grøsfjeld i in. 2009).

Grupa stacji zdominowanych przez ArW skupia stacje z Hornsundu, większość stacji z Storfjorden i dwie najbardziej oddalone od brzegu stacje z szelfu u wschodnich wybrzeży wyspy Edgeøya. Wszystkie te regiony znajdują się pod wpływem Prądu Wschodniospitsbergeńskiego, który często transportuje dryfujący na powierzchni pak lodowy z Morza Barentsa (Schünemann i Werner 2005). Jak w przypadku poprzedniej grupy, na większości stacji dominuje *I. minutum*, ale cysty gatunków *P. dalei* i *P. reticulatum* mają na nich minimalne znaczenie. Licznie za to występują cysty *Polarella glacialis*.

Trzecia grupa skupia przybrzeżne stacje z szelfu Svalbardu po wschodniej stronie wysp Nordaustlandet i Edgeøya. Ze względu na bliskość lądu i stały dopływ wód wytopiskowych z lodowców (Dowdeswell i in. 2008) w tych przybrzeżnych regionach panują specyficzne warunki lokalne, co powoduje, że występują tam specyficzne gatunki cyst bruzdnic. Podobnie jak na stacjach z poprzedniej grupy dominują tu *I. minutum* i cysty *P. glacialis*, ale widoczna jest w niej niska w stosunku do pozostałych stacji liczba gatunków i niskie zagęszczenie cyst. Stacja NAL 2 prawdopodobnie znajdowała się w strefie granicznej między warunkami lokalnymi a pełnomorskimi, co zaowocowało wysoką liczebnością cyst – jest to zjawisko często obserwowane w strefach frontalnych (Flint i in. 2002).

Stacja ST 4 jest podobna do nich na poziomie zaledwie 30%. Na tej stacji obserwuje się wysokie zagęszczenie cyst w osadzie. Skład gatunkowy i liczebność dinocyst na tej stacji wskazuje jednak na dominację ArW, podobnie jak w pozostałej części Storfjorden (Haarpaintner i in. 2001, Grøsfjeld i in. 2009).

Gatunki *Echinidinium karaense* i *Islandinium? cezare* wystąpiły wspólnie tylko w lokalizacjach, gdzie obserwowano występowanie pack-ice w sezonie innym niż zimowy. Obejmują one północne, wschodnie i południowe wybrzeże Svalbardu oraz Hornsund, do którego okresowo dociera pack-ice niesiony przez ESC. Gatunki te nie wystąpiły natomiast w Isfjorden, gdzie od kilku lat nie obserwuje się już pack-ice, a jedynie okresowo fast-ice (Nielsen i in. 2007, 2014).

Analiza prób z rdzenia osadów pozwoliła wydzielić w nim pięć poziomów dinocystowych, których granice nie pokrywają się jednak bezpośrednio z powszechnie uznanym podziałem chronostratygraficznym przyjętym dla ostatnich 14 000 lat przez Rasmussen i Thomsen (2015). Poziom P1 obejmuje okresy Bølling i Allerød (BA) oraz początek Młodszy Dryasu (YD). Poziom P2 obejmuje pozostałą część YD i początek wczesnego holocenu (EH). Poziom P3 obejmuje resztę EH i połowę środkowego holocenu (MH). Poziom P4 obejmuje drugą połowę MH i pierwszą połowę późnego holocenu (LH). Poziom P5 pozostałą część LH. Poziomy wyróżniono na podstawie różnic w składzie gatunkowym i liczebności dinocyst w próbach osadu.

W okresie od >13 900 do ~12 500 lat BP (Poziom 1) region Storfjordrenny, chociaż najprawdopodobniej pozostawał wolny od stałej pokrywy lodowej, ciągle znajdował się pod wpływem dryfującej pokrywy lodowej. Produktywność w wodach powierzchniowych była niska, na co wskazuje zarówno niska liczebność cyst bruzdnic jak i niskie liczebności otwornic planktonowych notowane przez innych autorów. Gwałtowne ochłodzenie klimatu na przełomie BA i YD spowodowało spadek liczby gatunków i liczebności cyst w górnej części poziomu P1. Nie wpłynęło jednak na zmiany zagęszczenia cyst związanych z pack-ice, jako że w BA Storfjordrenna znajdowała się pod silnym wpływem wód z topniejącej bariery lodowej Svalbard-Skandynawia.

W okresie między 12 500 a 11 000 lat BP (Poziom 2) region Storfjordrenny ciągle pozostawał zdominowany przez warunki arktyczne z często występującym na powierzchni lodem morskim. W tym okresie pojawiły się pierwsze oznaki napływu AW odzwierciedlające się głównie we wzroście zagęszczenia cyst w osadzie świadczącym o wzroście produktywności w wodach powierzchniowych. Nie mniej, nieliczne

preferujące cieplejsze warunki gatunki cyst z poprzedniego okresu zniknęły z prób z tego poziomu, co wskazuje na ochłodzenie klimatu w tym okresie.

W okresie od ~ 11 000 do ~ 7 000 lat BP (Poziom 3) w powierzchniowej warstwie wody stopniowo zachodziła zmiana z dominacji warunków polarnych na subpolarne. Brak cyst związanych z pack-ice w próbach powyżej warstw datowanych na 8 500 lat BP wskazuje, że zasięg i obfitość wieloletniego lodu morskiego w Storfjordrenna zmniejszyły się, najprawdopodobniej wskutek nasilonego napływu AW oraz redukcji ilości morskiej pokrywy lodowej na Oceanie Arktycznym, która jest głównym źródłem dryfującego pack-ice na Morzu Barentsa.

W okresie między 7 000 a 2 000 lat BP (Poziom 4), wyniki analizy cyst bruzdnic w Storfjordrenna nadal wskazywały na napływ AW. Masowy rozwój autotroficznych cyst *P. reticulatum* doprowadził do zaistnienia drugiego (największego) w ciągu ostatnich 14 000 lat maksimum występowania cyst bruzdnic w osadach Storfjordrenny. Datowane na 4 000 lat BP ochłodzenie klimatu wyznaczające początek LH (Rasmussen i Thomsen 2015) nie odbiło się ani na składzie gatunkowym ani na liczebności cyst w próbach. Spadek liczebności cyst oraz ponowne pojawienie się gatunków *E. karaense* i *I? cezare* zaobserwowano dopiero w próbach datowanych na 2 000 lat BP. Wskazuje to, że potrzeba było aż dwóch tysięcy lat od początku ochłodzenia klimatu, aby osłabić wpływ AW na region Storfjordrenny i odbudować zasoby wieloletniej pokrywy lodowej na Oceanie Arktycznym na tyle, żeby w tym regionie ponownie zaczął regularnie pojawiać się pack-ice.

Druga połowa LH, od ~ 2 000 lat BP do 1 200 lat BP (Poziom 5), jest okresem postępującego ochładzania się klimatu Arktyki na co wskazuje spadek liczebności cyst *P. reticulatum*. Nieznacznie zmniejszyła się również liczebność gatunku *I. minutum*, co jednak nie wywarło dalszych znaczących efektów na zagęszczenie dinocyst heterotroficznych w osadzie, gdyż w jego miejscu pojawiły się inne gatunki, przede wszystkim *E. sleiperensis*. W okresie tym wzrosła również ilość frakcji IRD w osadach Storfjorden (Rasmussen i in. 2014) wskazując na intensyfikację procesu cielenia się lodowców. Podobne obserwacje zanotowali Łącka i in. (2015a) w rejonie Storfjordrenny. Wzrastający udział gatunków *E. karaense* i *I? cezare* w próbach również wskazuje, że Storfjordrenna ponownie znalazła się pod wpływem ArW i pack-ice z Morza Barentsa.

Prezentowane pracy wyniki analizy współczesnych prób cyst bruzdnic oraz prób z rdzenia osadów z regionu Storfjordrenna pokazują, że dinocysty znakomicie sprawdzają się jako wskaźniki warunków oceanograficznych w regionie Svalbardu,

w tym jako wskaźniki występowania pack-ice. Porównanie zasięgów występowania dwóch typów morskiej pokrywy lodowej – fast-ice i pack-ice – oraz miejsc występowania gatunków dinocyst związanych bądź też potencjalnie związanych z lodem morskim wykazało, że gatunki *E. karaense* i *I? cezare* wystąpiły w lokalizacjach, gdzie oprócz fast-ice obserwowano również pack-ice a ich liczebność jest wyższa w regionach, gdzie pak lodowy przebywał dłużej. Ich związek z wieloletnią pokrywą lodową potwierdza dodatkowo fakt, że wystąpiły one w miejscach, gdzie obserwowano zarówno dominację AW jak i ArW, choć w miejscach, gdzie dominowały AW cysty obu tych gatunków było wyraźnie mniej. Pewną korelację między występowaniem paku lodowego a zagęszczeniem cyst w osadzie można również dostrzec w przypadku cyst *P. glacialis*, jednak ten gatunek obserwowano również w Isfjorden, gdzie pack-ice nie był obserwowany w ostatnich latach, a więc nie jest on tak dobrym wskaźnikiem dla występowania jak wspomniane wcześniej gatunki. Również analiza prób z rdzenia osadów wykazała, że udziały obu wspomnianych gatunków w całkowitej liczebności cyst bruzdnic w próbach były wyższe w okresach chłodniejszych, zaś podczas holocenijskiego optimum klimatycznego nie obserwowano ich wcale. Przesunięcia widoczne pomiędzy powszechnie uznanymi granicami jednostek chronostratygraficznych a granicami poziomów wynikają z faktu, że morska pokrywa lodowa w Arktyce nie reaguje od razu na zachodzące zmiany klimatyczne a zmiany zasięgów jej występowania są efektem długotrwałego procesu redukcji i powolnej odbudowy paku lodowego w basenie Oceanu Arktycznego.

Summary in english:

Sea ice is an important factor shaping the Arctic climate. It has a high albedo, which means that most of the solar energy reaching the ice is reflected instead of being absorbed by the surface of the sea, leading to more cooling (Cottier et al. 2017). Unfortunately, the recently observed Arctic warming associated with the intensification of Atlantic Water (AW) inflow into high latitudes resulted in significant decrease in the sea ice extent, including both multi-year (pack-ice) and one-year (fast-ice). The effects of the disappearance of the sea ice cover are visible not only in the form of climatic changes, but also in changes occurring in Arctic ecosystems (eg: Barton et al. 2018, Lind et al 2018, Vihtakari et al. 2018, Węśławski et al. 2018).

The direct threat associated with the atlantification and warming of the Arctic is the loss of habitats of organisms associated with cold sea conditions and sea ice, which condemns them to search for new habitats or extinction (eg. Årthun 2012, Oziel et al. 2016 Węśławski et al. 2018, Lind et al. 2018, Barton et al. 2018). As a result Arctic warming, species that prefers colder conditions may may be replaced by smaller thermophilic species (eg. Mazurkiewicz et al. 2017, Kwaśniewski et al. 2017, Węśławski et al. 2017), having a lower energy value for predators feeding on them (Norkka et al., 2000). Therefore, it is important to conduct research aimed at monitoring the current state of the sea ice cover, and also on predicting amplitude, rapidity and consequences of future changes in sea ice cover.

To fully understand the recent climate and environmental changes it is necessary to comprehend the natural amplitude and rapidity of changes in the past. However, instrumental records from Svalbard region covers only the last 800 years and are very limited both in terms of area and time of observation.

The processes that shaped the modern climate and oceanography in the Arctic began with the end of the last glaciation around 14 000 years ago. Therefore, in order to reconstruct environmental conditions in the past, it is necessary to information from chemical and biological proxies preserved in the marine sediments. The most commonly used indicators of paleoenvironmental conditions include foraminifera (eg Scott et al. 2001, Łacka et al. 2015a, 2015b and references therein) and diatoms (Dixit et al.1992, Smol and Stoermer 2010 and referencetherein). Both diatoms and foraminifera are single-celled organisms possessing hard mineral shells that have a large potential to preserve in sediments. Moreover, information about past environments may be inferred

from the analysis of specific organic compounds, so-called biomarkers. These include alkenone analyzes for surface water temperature reconstruction (eg: Eglinton et al 2001, Prah et al 2003, Łącka et al. 2015 a and b) or the IP₂₅ indicator for estimating the occurrence of sea-ice cover (eg. Belt et al. 2007, Brown et al 2014).

However, each of these proxies have limitations that complicate interpretation and in some cases, may preclude making any general conclusion. For example, the microfossil record may be affected by degradation, e.g, disintegration of agglutinated foraminifera test and dissolution of calcareous foraminifera tests under low pH conditions. Siliceous frustules of diatoms are also prone to dissolution due to chemical processes occurring both in water column and in sediments. On the other hand, analyses of fossil DNA, alkenones or IP₂₅ are expensive and require specialized laboratories. For this reason, it is necessary to look for new, easy-to-use indicators that can be used when others are unavailable.

One of potential sea-ice indicators are cysts of *Dinoflagellata*. *Dinoflagellata* is a group of single-celled eukaryotes, which motile forms do not have skeletal elements that could preserve in the sediment, but in their life cycle they produce spore forms - cysts, also called dinocysts. Dinocysts are surrounded by an extremely resistant and durable cell wall (Evitt 1985, Taylor 1987, Geld 1995) which can stay preserved in sediments by several million years. Dinocysts were discovered already in the nineteenth century, but due to the rare resemblance between the cyst and the motile form, most of them were not yet associated with *Dinoflagellate*. The relationship between the dinoflagellate cysts and motile forms were described for the first time by Evit in 1961. Dinocysts are widely used in environmental research (eg. Rochon and de Vernal 1994, Matthiessen 1995, Kunz-Pirrung 1998, Radi and de Vernal 2008, Rochon 2008, de Vernal and Rochon 2011) and paleoenvironmental reconstructions (eg de Vernal et al. 1993, 1994, 1997, Rochon et al. 1999, Mudie et al 2002, Sluijs et al. 2005). However, most of these studies were limited to the Canadian Arctic (eg de Vernal et al. 1993b, 1996; Levac and de Vernal 1997; Levac et al. 2001) and western Europe (e.g., Rochon et al. 1998; Eynaud 1999; Grøsfjeld et al. 1999) – regions, where sea-ice was not recorded, or occurred both fast-ice and pack-ice. Due to that fact determining which species recorded in the sediments are associated with only one type of sea-ice was impossible.

The purpose of this dissertation is to determine which species of dinocysts previously recognized as potential indicators of sea-ice (Zonneveld et al. 2013, and references therein) occur in marine sediments around Svalbard and to identify dinocysts

that may be potential indicators of fast-ice and pack-ice. Another objective was the reconstruction of the presence of the pack-ice cover in Storfjordrenna (Western Barents Sea) during last 14 000 years using dinocysts as indicator.

The study was conducted in the Svalbard archipelago, which consists of four main islands (Spitsbergen, Nordaustlandet, Edgeøya and Barentsøya) followed by numerous smaller islands and skerries. The archipelago is surrounded by Greenland Sea to the west, Arctic Ocean to the north and Barents Sea to the south. Due to its location, the Svalbard archipelago is under the influence by two significant water masses: AW on the west and Arctic Waters (ArW) on the east. Northern and southern coasts of Svalbard are transition zones between these two water masses. The strait separating Svalbard from Greenland and Norway is the main channel of the AW inflow to the Arctic. Warm and saline AW is carried along the west coast of Svalbard by the West Spitsbergen Current (WSC), which is the northernmost extension of the North Atlantic Current (NAC) (Aagaard and Greisman, 1975). The East Spitsbergen Current (ESC) transports colder and fresher ArW from the Barents Sea to the region of the southern coast of the archipelago.

Seven study sites around Svalbard representing different oceanographic conditions were chosen (fjords: Storfjorden, Hornsund, Isfjorden, Wijdefjorden and Rijpfjorden and foreland of the open marine tidewater glaciers on the east coasts of the Nordaustlandet and Edgeøya islands). In total, 25 samples of modern surface sediments were collected and the species composition and abundance of dinocysts were analyzed. The microscopic slides were prepared according to the standard palynological procedure developed by Pospelowa et al. (2010). A known amount of spores of *Lycopodium clavatum* was added to each sample as marker to calculate the dinocyst density in the sediment. The slides were analyzed under an optical microscope, and 300 cysts were counted in each sample. The obtained results were correlated with the occurrence of sea-ice (both fast-ice and pack-ice) in sampled regions. For the paleoceanographic research, 1/4 of the sediment core (JM09020GC) collected in Storfjordrenna (M. Barents) from the ship R/V Jan Mayen in 2009 was used. This core has already been the subject of paleoceanographic studies (Łacka et al. (2015a) so it was possible to directly compare the results of dinocysts analysis with other indicators, in this case foraminifers and alkenones.

The analysis of modern sediments has shown that the stations are divided into three groups, characterized by the presence of dinocysts associated with various oceanographic conditions. Isfjorden, Wijdefjorden, Rijpfjorden and shelf regions east of Nordaustlandet are dominated by species associated with AW. Storfjorden (apart from the station ST 4),

Hornsund and the shelf off Edgeøya are dominated by ArW indicators. The coastal zones of the Nordaustlandet and Edgeøya islands are regions representing the local conditions of the ice proximal zone. Dinocysts at station ST 4 showed similarity to other stations at only 30%, therefore the station was not included in any of the groups. In terms of species composition and dominant species, however, it represented the environment dominated by ArW.

In all groups on almost all stations the dominant species was *Islandinium minutum*. In the stations dominated by AW, along with *I. minutum* the most abundant species were cysts of opportunistic species *Protoceratium reticulatum* and cysts of *Pentaparsedinium dalei* associated with early-stratification (Grøsfjeld et al. 2009). At the stations influenced by AW we observed the highest density of dinocysts per gram of dry sediment - from almost 4 500 cysts/g coast Nordaustlandet to almost 20 000 cysts/g Isfjorden.

Stations representing the group dominated by ArW were influenced by the East Spitsbergen Current, often accompanied by a pack-ice drifting on the surface (Schünemann and Werner 2005). At these stations, cyst densities were significantly lower – from 1 800 cysts/g in Storfjorden to more than 6 500 cysts/g in Hornsund. Most of the stations were dominated by *I. minutum* and *Polarella glacialis*. Cysts of *P. reticulatum* and *P. dalei* were of minor significance

Stations from the third group, due to the proximity of land and inflow of melt-water from glaciers (Dowdeswell et al. 2008), represents specific local conditions, which are also reflected in the species compositions and abundance of cysts of *Dinoflagellata*. The stations in this group shows lower abundance and number of species compared to the other regions. At stations NAL 1 and EDG 1, abundances of dinocysts were the lowest among the all studied samples. The station NAL 2 was most likely located at the boundary between local and open marine conditions, resulting in high abundance of cysts - a phenomenon often observed in the frontal areas (Flint et al., 2002).

Station ST 4 does not belong to any of the groups described above. At the station high abundance of cysts was observed in the sediment. Species composition at this station was characterized by high abundances of *I. minutum* and cysts of *P. glacialis*, only minor participation of cysts of *P. dalei* and the lack of cyst of *P. reticulatum*. Both the species composition and abundance at this station indicated the dominance of ArW. (Haarpaintner et al. 2001, Grøsfjeld et al. 2009).

In modern samples, species *Echinidinium karaense* and *Islandinium? cezare* occurred only in locations where pack-ice was observed in the non-winter season. These

include the northern, eastern and southern coasts of Svalbard and Hornsund fjord. On the other hand, these species have not occurred in Isfjorden, where for several years no pack-ice has been observed (Nielsen et al., 2007, 2014). Based on the occurrences and environmental preferences of both species, it can be concluded that they may be pack-ice indicators in the European Arctic region.

The analysis of samples from the sediment core allowed to distinguish five dinocyst levels, which ranges, however, do not match directly with the universally recognized chronostratigraphic division adopted for the last 14,000 years by Rasmussen and Thomsen (2015). The levels were distinguished based on the differences in the species composition and abundance of dinocysts in the samples. The level P1 includes the periods Bølling and Allerød (BA) and the beginning of the Younger Dryas (YD). The level P2 includes the termination of the YD and the beginning of the Early Holocene (EH). The level of P3 spans the EH and the early- to mid- Middle Holocene (MH). The level of P4 includes the of the end of the MH and the onset of the Late Holocene (LH). Level P5 includes the mid-and late LH.

In the period from > 13 900 to ~ 12 500 years BP (Level 1) the Storfjordrenna region, although most likely free from the perennial ice cover, was still under the influence of a drifting pack-ice. Productivity in surface water was low, as indicated by the low number of cysts of dinoflagellates as well as the low number of planktonic foraminifera listed by Łącka et al. (2015a). The rapid cooling at the beginning of YD resulted in the decrease of the number of species and number of cysts in the upper part of level P1. The cooling, however, was not reflected in the density of cysts related to the pack-ice, as in the period preceding the cooling Storfjordrenna was strongly influenced by the water from the melting ice barrier between Svalbard and Scandinavia.

In the period between 12 500 a 11 000 years BP (Level 2) Storfjordrenna was still dominated by ArW and pack-ice frequently occurred on the sea surface. The dinocyst species composition was dominated by taxa preferring cold conditions. The increase in the density of cysts in the sediment was observed reflecting the the beginning of AW inflow and an increase of productivity in surface waters. In the period from ~ 11 000 to ~ 7 000 years BP (Level 3) oceanographic conditions in the surface water layer changed from polar to subpolar conditions. No cysts associated with the pack-ice was observed in the layers from 8 500 to 7 000 years BP. This may suggest that the extent of pack-ice in Storfjordrenna decreased, most likely due to the increased inflow of AW and reduction

of permanent ice cover on the surface of Arctic Ocean, which is a main source of drifting pack-ice in the Barents Sea.

In the period between 7 000 years BP and 2 000 years BP (Level 4), abundance and species composition of cysts of *Dinoflagellata* in Storfjordrenna reflected the inflow of AW. The massive development of autotrophic cysts of *P. reticulatum* led to the second largest maximum occurrence of *Dinoflagellate* cysts in Storfjordrenna in the last 14 000 years. Climate cooling that marked the beginning of LH at 4 000 years BP did not affect either the species composition or the number of cysts of *Dinoflagellata* in the sediment samples. The decrease in the number of cysts and re-appearance of the species *E. karaense* and *I? cezare* in the sediment occurred ~ 2 000 years BP. This indicates that it took two thousand years from the beginning of the climate cooling to reduce the AW influence in Storfjordrenna and to increase the extent of the permanent ice cover in the Arctic Ocean, so that the pack-ice again started to appear regularly in this region.

The period from ~ 2 000 to 1 200 years BP (Level 5), is a period of progressive cooling of the climate of the Arctic, as indicated by the decline of cysts of *P. reticulatum*. The number of *I. minutum* cysts also decreased slightly, but this did not have any significant effects on the number of cysts of heterotrophic dinoflagellates in the sediment, as other species increased their numbers, mainly *Echinidinium sleiperensis*. During this period, the amount of IRD fraction in sediments of Storfjorden also increased (Rasmussen et al 2014) indicating higher intensity of iceberg rafting. Similar observations were noted by Łacka et al. (2015a) in the area of Storfjordrenna. Increasing number of cysts of species *E. karaense* and *I? cezare* in the samples indicates that Storfjordrenna was again under the influence of ArW and pack ice from the Barents Sea.

The results of the analysis of modern cysts of *Dinoflagellata* and the sediment core from the Storfjordrenna presented above proved that dinocysts may serve as proxy of oceanographic conditions in the Svalbard region, mainly the presence of a pack-ice. Comparison of the presence of two types of sea ice - fast ice and pack-ice - and locations of occurrence of dinocyst related or possibly related to the sea ice showed that the species *E. karaense* and *I? cezare* occurred in locations where, in addition to fast-ice, pack-ice was also observed and their number is higher in regions where the pack-ice lasted longer. Their relationship with the pack-ice is confirmed by the fact that they occur in locations where both AW and ArW dominance was observed. Also the analysis of the samples from the sediment core showed that the shares of both mentioned species in the total number of cysts in the samples were higher in cooler periods, while during the Holocene

climate optimum they were not observed at all. The observed shifts between the universally recognized boundaries of chronostratigraphic units and boundaries of dinocyst levels result from the fact that the sea ice cover in the Arctic does not react immediately to climate changes and changes in its extent are the result of a long-term process of climatic warming or cooling.

1. Wstęp

Współczesne zmiany klimatyczne są jednym z najważniejszych zagadnień, jakimi zajmuje się aktualnie nauka. Ocieplenie Arktyki będące między innymi skutkiem intensyfikacji napływu Wód Atlantycznych (AW) skutkuje w pierwszym rzędzie zmniejszeniem zasięgu morskiej pokrywy lodowej – zarówno wieloletniej (*pack-ice*) jak i jednorocznej (*fast-ice*). Jest to poważny problem zarówno w skali globalnej z powodu efektów, jakie wywiera na klimat, jak i lokalnej z powodu zmian zachodzących w poszczególnych ekosystemach (np.: Barton i in. 2018, Lind i in. 2018, Vihtakari i in. 2018, Węśławski i in. 2018).

Lód morski (szerzej omówiony w Rozdziale 2) to ważny element kształtujący zarówno warunki oceanograficzne jak i ekosystem Arktyki, a zmniejszenie jego zasięgu niesie za sobą szereg daleko idących konsekwencji. Lód morski odbija większość docierającej do niego energii słonecznej, która bez niego zostałaaby zaabsorbowana przez powierzchnię morza, ogrzewając ją i potęgując proces ocieplania klimatu (Cottier i in. 2017). Ponadto, w Arktyce znajdują się ważne dla cyrkulacji termohalinowej strefy zapadania się mas wodnych z powierzchniowych prądów oceanicznych (*downwelling*), dzięki którym zasilane są obszary głębinowe oceanów. Proces ten jest możliwy dzięki ochładzaniu wód powierzchniowych w regionach arktycznych i jest zależny od panujących tam niskich temperatur oraz gradientu zasolenia (Curry i Webster 1995, Huang 2015). Intensyfikacja napływu AW do Arktyki, często nazywana we współczesnej literaturze naukowej atlantyfikacją Arktyki (Årthun 2012, Oziel i in. 2016), może osłabić proces *downwellingu*, a więc wpłynąć na globalną cyrkulację termohalinową.

Współcześnie prowadzonych jest wiele badań dotyczących wpływu, jaki atlantyfikacja Arktyki ma na żyjące tam organizmy (np.: Årthun 2012, Oziel i in. 2016, Węśławski i in. 2018, Lind i in. 2018, Barton i in. 2018). Bezpośrednim zagrożeniem jest utrata siedlisk organizmów zimnolubnych i skojarzonych z lodem morskim, co skazuje je na konieczność szukania nowych habitatów albo wymarcie. Najczęściej poruszonym przypadkiem są niedźwiedzie polarne, które tracąc swoje naturalne tereny łowieckie i rozrodcze na lodzie morskim giną z głodu albo przenoszą się na ląd (Stirling i Derocher 2012, Pilfold i in. 2016). Jednak nie tylko niedźwiedzie doświadczają tych problemów. Dotykają one również pozostałej makro-, mejo- i mikrofauny oraz flory arktycznej, choć te są trudniejsze do zaobserwowania (np.: Jonansson i in. 1999, Laidre i Heide-Jørgensen 2005, Cochrane i in. 2009, Węśławski i in. 2011, Boyd i Madsen 2017). Problemem jest

również zastępowanie dużych zimnolubnych gatunków przez mniejsze gatunki ciepłolubne (np. Mazurkiewicz i in. 2017, Kwaśniewski i in. 2017, Węslawski i in. 2017). Mniejsze organizmy mają mniejszą wartość energetyczną dla żerujących na nich drapieżników, co zmusza te drugie do częstszego polowania, przenoszenia się w nowe miejsca lub szukania nowych źródeł pokarmu (Norkka i in. 2000). Odbija się to również na gatunkach eksploatowanych przemysłowo, a więc uciepieć mogą na tym także gospodarki krajów eksploatujących zasoby morskie Arktyki. Na wszystkie wyżej wymienione zjawiska pośrednio lub bezpośrednio wpływa morska pokrywa lodowa Arktyki.

Aby móc przewidzieć, do jakich rezultatów zachodzące obecnie procesy mogą doprowadzić w przyszłości, musimy zrozumieć jak procesy te przebiegały w przeszłości i jakie były ich skutki. Większość wczesnych historycznie informacji o Svalbardzie pochodzi od rybaków i wielorybników eksplorujących region Arktyki, a także od nielicznych wypraw podróżniczych i naukowych. Te ostatnie były ograniczone do obserwowanego obszaru i czasu obserwacji, prezentując jedynie chwilowy stan na niewielkim obszarze i obejmują zaledwie ostatnie 800 lat. Tymczasem procesy, które ukształtowały obecny klimat Arktyki rozpoczęły się wraz z końcem ostatniego maksimum zlodowacenia ok. 18 000 lat temu. Żeby uzyskać informacje o warunkach środowiskowych z przeszłości konieczne jest sięgnięcie po chemiczne i biologiczne markery zachowane w osadach deponowanych na dnie zbiorników wodnych.

Problemem jest jednak fakt, że te same cechy, które decydują o znakomitych walorach danego markera, jako wskaźnika paleośrodowiskowego oraz wrażliwość danego markera na procesy zachodzące później w osadzie, a które mogą doprowadzić do zatarcia śladów jego obecności sprawia, że konieczne jest stosowanie różnych wskaźników. Do najpopularniejszych i najdłużej stosowanych wskaźników warunków paleośrodowiskowych należą otwornice (Scott i in. 2001 i referencje wewnątrz) i okrzemki (Dixit i in 1992, Smol i Stoermer 2010 i literatura zawarta wewnątrz wspomnianych prac). Są to jednokomórkowe organizmy wytwarzające mineralne skorupki i pancerzyki, które posiadają duży potencjał do zachowania się w osadach.

Skorupki otwornic planktonowych są jednak delikatne i z czasem ulegają zniszczeniu. Podobnie pancerzyki okrzemek często nie występują w osadach fiordowych prawdopodobnie z powodu niszczenia ich przez inne organizmy lub rozpuszczania wskutek zachodzących w osadzie procesów chemicznych, dlatego nie zawsze możliwa jest analiza mikroskamieniałości. Alternatywą dla niej są metody molekularne

pozwalające na analizę kopalnego DNA. Współcześnie sięga się również po metody biochemiczne takie jak analizy alkenonów do odtwarzania temperatury wód powierzchniowych (np.: Eglinton i in. 2001, Prahl i in. 2003, Łącka i in. 2019) czy wskaźnik IP₂₅ do oszacowania występowania pokrywy lodowej (np. Belt i in. 2007, Brown i in. 2014). Obie metody oparte są na analizie związków organicznych wytwarzanych w pierwszym przypadku przez kokkolitofory *Emiliana huxleyi*, w drugim przez okrzemki związane z lodem morskim (Łącka i in. 2015b). Są one jednak kosztowne i wymagają specjalistycznie wyposażonych laboratoriów, których nie posiadają wszystkie jednostki naukowe. Z tego względu konieczne jest szukanie nowych łatwych w wykorzystaniu wskaźników, które można będzie zastosować, gdy inne będą niedostępne.

Jednym z takich wskaźników są cysty bruzdnic. Bruzdnice (szerzej omówione w Rozdziale 3) to grupa jednokomórkowych glonów, które w wodach morskich liczebnością ustępują tylko okrzemkom (Grøsfjeld i in. 2009). Ich formy motylne nie posiadają elementów szkieletowych, które mogłyby zachować się w osadzie, jednak w swoim cyklu rozwojowym wytwarzają one formy przetrwalnikowe – cysty. W przypadku bruzdnic najczęściej używa się terminu dinocysty, od łacińskiej nazwy bruzdnic *Dinoflagellata*. Dinocysty są otoczone niezwykle odporną i wytrzymałą ścianą komórkową (Evitt 1985, Taylor 1987, Geld 1995). Odkryto je już w XIX w., lecz ze względu na rzadko występujące podobieństwo między cystą a formą motylną, większości z nich nie wiązano jeszcze z bruzdnicami. Po raz pierwszy znajdowane w osadach cysty połączył z bruzdnicami W. R. Evit w 1961 r.

Dinocysty dość szybko znalazły zastosowanie w badaniach środowiskowych (np. Rochon i de Vernal 1994, Matthiessen 1995, Kunz-Pirrung 1998, Radi i de Vernal 2008, Rochon 2008, de Vernal i Rochon 2011) i rekonstrukcjach paleośrodowiskowych (np. de Vernal i in. 1993a, 1994, 1997; Rochon i in. 1999, Mudie i in. 2002, Sluijs i in. 2005). Większość z tych badań ograniczała się do północnych wybrzeży Kanady i Arktyki Kanadyjskiej (np. de Vernal i in. 1993b, 1996; Levac i de Vernal 1997; Levac i in. 2001) oraz zachodniej Europy (np. Rochon i in. 1998; Eynaud 1999; Grøsfjeld i in. 1999) i obejmowała regiony gdzie albo w ogóle nie rejestrowano lodu morskiego, albo występował tam zarówno *fast-ice* jak i *pack-ice* przez co określenie, które z gatunków rejestrowanych w osadach są skojarzone z jednym tylko typem pokrywy lodowej było niemożliwe.

Celem niniejszej rozprawy doktorskiej jest ustalenie, które gatunki dinocyst znanych w literaturze naukowej, jako potencjalne wskaźniki lodu morskiego (Zonneveld i in. 2013 oraz referencje wewnątrz) występują w osadach morskich wokół Svalbardu i czy można na ich podstawie dokonać rozróżnienia obszarów, gdzie występowała tylko jednoroczna pokrywa lodowa (*fast-ice*) lub wieloletni lód morski (*pack-ice*).

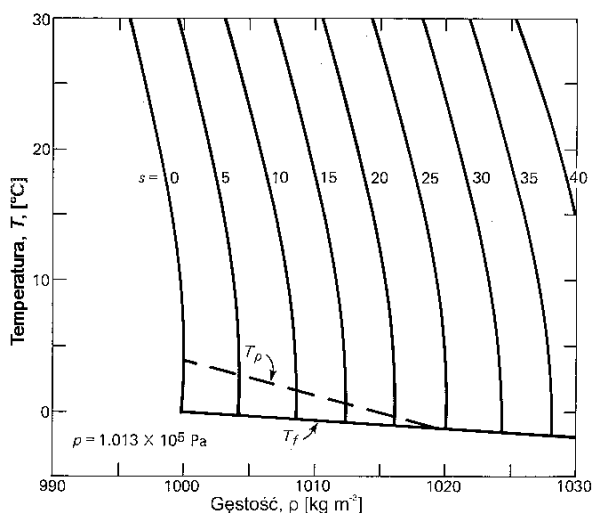
Kolejnym celem jest rekonstrukcja występowania pokrywy lodowej w Storfjordrenna (zach. M. Barentsa) po ostatnim zlodowaceniu z wykorzystaniem dinocyst, jako wskaźnika. W tym celu wykorzystano 1/4 rdzenia osadów (JM09020GC) pobranego w Storfjordrenna (zach. M. Barentsa) ze statku R/V Jan Mayen w 2009 roku. Rdzeń ten był już wcześniej przedmiotem studiów paleoceanograficznych (Łącka i in. 2015a). Dzięki temu możliwe było bezpośrednie porównanie wyników uzyskanych podczas analizy cyst bruzdnic z innymi wskaźnikami, uznanymi już w badaniach paleoekologicznych i określenie ich wartości, jako wskaźników.

Do badań wybrano rejon archipelagu Svalbard (szerzej omówiony w rozdziale 4), składający się z czterech głównych wysp (Spitsbergen, Nordaustlandet, Edgeøya i Barentsøya) oraz kilkudziesięciu mniejszych. Ze względu na swoje położenie archipelag Svalbard znajduje się pod wpływem dwóch znaczących mas wodnych: AW po zachodniej stronie i wód arktycznych (ArW) po wschodniej. Jego północne i południowe wybrzeża stanowią strefy przejściowe między nimi. Siedem obszarów poboru prób (fjordy Storfjorden, Hornsund, Isfjorden, Wijdefjorden, Rijpfjorden, oraz przedpola lodowców na wschodnich wybrzeżach wysp Nordaustlandet i Edgeøya) reprezentują strefy wpływu obu mas wodnych oraz strefy przejściowe. Dzięki takiemu doborowi stacji możliwe było zbadanie jak różne warunki oceanograficzne, w tym obecność *pack-ice* na powierzchni morza, wpływają na skład gatunkowy cyst bruzdnic występujących w osadach powierzchniowych wokół Svalbardu. Pozwoliło to wybrać gatunki, które można uznać za wskaźnikowe dla określonych warunków oceanograficznych w badaniach paleoceanograficznych na szelfie Svalbardu, przede wszystkim zaś dla występowania na powierzchni morza dryfującego *pack-ice*.

2. Znaczenie lodu morskiego w Arktyce

Lód morski jest mieszaniną kryształów lodowych i niewielkiej ilości śródmiaższowej solanki, zawierającej w sobie rozpuszczone sole i inne substancje wytrącone z kryształów lodu podczas ich formowania, z intruzjami w postaci pęcherzyków gazu i cząstek stałych (Petrich i Eicken, 2017). Jego formowanie następuje zazwyczaj później niż w zbiornikach słodkowodnych w podobnych warunkach pogodowych i w zbliżonych lokalizacjach. Wynika to głównie z właściwości samej wody morskiej, głównie zależności między temperaturą zamarzania a zasoleniem (Petrich i Eicken, 2017).

Woda słodka osiąga punkt największej gęstości w temperaturze około $+4^{\circ}\text{C}$, więc woda o niższej temperaturze pozostaje cały czas na powierzchni zbiornika i jej zamarzanie zaczyna się dość wcześnie, ale sam proces przebiega wolno, ponieważ woda pod lodem ciągle znajduje się w stanie powyżej punktu zamarzania. Sytuacja wygląda odmiennie w przypadku formowania się lodu z wody morskiej (Petrich i Eicken, 2017). Ze względu na obecność jonów soli woda morska o pełnym zasoleniu osiąga maksymalną gęstość w temperaturze punktu zamarzania (Ryc. 2.1). Tak więc aby wytworzył się lód morski cała warstwa mieszania musi zostać schłodzona do temperatury punktu zamarzania. Z tego powodu formowanie lodu morskiego zaczyna się dość późno, ale gdy się rozpocznie, sam proces przebiega szybko (Petrich i Eicken, 2017).



Ryc. 2.1 Stosunek gęstości wody do temperatury dla mas wodnych o różnym zasoleniu; oznaczenia: s – zasolenie; T_{ρ} – temperatura maksymalnej gęstości; T_f – temperatura zamarzania; ρ - gęstość (rysunek z wykładu prof. Krężela z 17.09.2014, na podstawie Bajkiewicz-Grabowska i Mikulski, 2013)

Lód morski jest istotnym czynnikiem wpływającym na oceanografię Arktyki. Odbywa się to przez trzy główne mechanizmy: a) podczas jego formowania w powierzchniowej warstwie wody produkowana jest gęsta i zimna solanka, co zaburza stabilność kolumny wody i powoduje pionowe mieszanie kolumny wody; b) słodka woda uwalniana podczas topnienia lodu powoduje stabilizację kolumny wody i hamuje pionowe mieszanie w kolumnie wody; c) zmieniające się zasięgi pokrywy lodowej kontrolują ilość promieniowania słonecznego (a tym samym ciepła) dostarczanego do powierzchniowej warstwy wody (Cottier i in. 2017).

Istotny wpływ na formowanie się morskiej pokrywy lodowej mają warunki oceanograficzne w wodzie pod nią. W niektórych regionach Arktyki ważnym czynnikiem wpływającym na interakcje ocean-lód morski jest dopływ ciepłych mas wodnych (Carmack i in. 2015), jak na przykład ma to miejsce na Morzu Barentsa, gdzie odgałęzienie Prądu Norweskiego (ang. *Norwegian Current*; NC) niesie ciepłe AW na północ (Carmack i in. 2006) i poprzez dostawę ciepła reguluje granicę między zlodowaconą Arktyką a wolnym od lodu obszarem zatlantyfikowanym (Årthun i in. 2012).

Już na początku XX wieku Helland-Hansen i Nansen (1909) wysunęli hipotezę, że zasięg pokrywy lodu morskiego na Morzu Barentsa jest silnie zależny od ilości ciepła dostarczonego do Morza Barentsa zimą przez masy wodne z południa, zaś słabiej związany ze zmianami temperatury powietrza. W latach 1998-2008 zaobserwowano wyraźną (sięgającą 50%) redukcję ilości lodu morskiego na Morzu Barentsa, która wynika ze zmiennej ilości ciepła transportowanego w ten region z Atlantyku (Årthun i in. 2012; Cottier i in. 2017).

W warunkach niskich temperatur głównym czynnikiem wpływającym na gęstość wody jest jej zasolenie. Haloklina (granica między warstwami wody o różnym zasoleniu) ma więc w regionach wysokich szerokości geograficznych istotny wpływ na przebieg pycnokliny (granicy między warstwami wody o różnych gęstościach), która z kolei często stanowi granicę między powierzchniową warstwą wody a warstwą AW obserwowaną na głębokościach kilkudziesięciu do kilkuset metrów na całym obszarze Arktyki. Wyraźnie wykształcona haloklina hamuje mieszanie się chłodnych wód powierzchniowych z cieplejszymi AW, co sprzyja formowaniu się lodu morskiego. W regionach, gdzie haloklina nie jest wyraźnie wykształcona (m.in. w okolicach

wybrzeży Svalbardu) zwiększony dopływ ciepła do powierzchni zimą może okazać się wystarczający, aby przeszkodzić w formowaniu się lodu morskiego (Cottier i in. 2017).

Postępujące zmiany warunków lodowych w Arktyce wpływają na cały system morski (Meier i in. 2014). Sezonowe zmiany strumienia ciepła powiązane z procesami związanymi z lodem morskim regulują transport i wymianę energii z atmosferą (Polyak i in. 2010). Albedo powierzchni morza pokrytej lodem sięga nawet 80% dla lodu świeżo pokrytego śniegiem i jest znacząco wyższe niż albedo powierzchni morza wolnej od lodu (poniżej 10%; np. Perovich i in. 2002, 2017). Albedo zależy nie tylko od grubości lodu i stopnia pokrycia lodem (trwałej pokrywy lub dryfującej kry), ale także od tego, czy lód jest pokryty śniegiem, czy nie i ilości zanieczyszczeń w lodzie (Perovich, 2017). Ważny jest również wiek pokrywy lodowej. Lód morski dzielimy na jednoroczny (ang. *fast-ice*), który formuje się zimą w strefie przybrzeżnej, często przylega do brzegu przez cały okres swojego istnienia i topi się latem; i lód wieloletni (ang. *multi-year-ice*), często dryfujący na powierzchni morza w postaci paku lodowego (ang. *pack-ice*).

Wysoki współczynnik albedo i duża powierzchnia pokryta lodem morskim w Arktyce, w połączeniu dużą ilością energii słonecznej potrzebnej do stopienia lodu i zwiększania zawartości ciepła w oceanie, zapobiegają nadmiernemu ogrzewaniu się atmosfery Arktyki w lecie, zaś chłodniejsza atmosfera regionów polarnych pomaga utrzymać stałe wartości strumienia powierzchniowego transportu ciepła z niższych szerokości geograficznych do Arktyki. Jesienią i zimą, kiedy napływ energii z promieniowania słonecznego jest ograniczony albo go nie ma, oddawanie ciepła przez powierzchnię morza do atmosfery znacząco redukuje zapotrzebowanie na dostawy ciepła atmosferycznego z niższych szerokości geograficznych (Serreze i in. 2007, Polyak i in. 2010). Według Markus i in. (2009) coroczny sezon topnienia zaczyna się coraz wcześniej i kończy się coraz później. Zachodzi też zmiana w typie pokrywy lodowej z wieloletniej na jednoroczną (Rigor i Wallace, 2004; Nghiem i in. 2007; Maslanik i in. 2011). Zmiany te owocują zwiększeniem ilości energii słonecznej (w tym ciepła) absorbowanej przez ocean (Perovich i in. 2011).

Lód morski wpływa również na produktywność ekosystemu morskiego Arktyki. Gruba pokrywa lodowa ogranicza dopływ światła do znajdującej się pod nią wody hamując mogące tam zachodzić procesy fotosyntezy. Topniejący na powierzchni morza lód zapewnia dostawę słodkiej wody powodując powstanie powierzchniowej warstwy wysłodzonej wody i, co ważniejsze, dostarcza do powierzchniowej warstwy wody ładunek składników odżywczych i materii organicznej koniecznej do rozwoju

mikroorganizmów, zwłaszcza glonów i bakterii odpowiedzialnych za znaczną część produkcji pierwotnej (Norman i in. 2011; Boetius i in. 2013; Lannuzell i in. 2013; Niemi i in. 2014).

Podczas formowania się lodu morskiego przenika do niego z wody morskiej wiele składników odżywczych, zarówno związków organicznych i nieorganicznych, na które składają się jony soli - nieorganiczne jony azotanowe (NO_3^-) i (NO_2^-), jony amonowe (NH_4^+), fosforany (PO_4^{3-}), kwas krzemowy ($\text{Si}(\text{OH})_4$) - oraz rozpuszczona materia organiczna (Meiners i Michel, 2017). Lód morski może być również ważnym rezerwuarem rozpuszczonego żelaza będącego ważnym mikroelementem mogącym limitować produkcję pierwotną. W rejonie Antarktyki stężenie żelaza w lodzie może być o trzy rzędy wielkości wyższe niż w wodzie pod nim (Lannuzell i in. 2007, 2010; van der Merwe i in. 2011; de Jong i in. 2013). Stężenie składników odżywczych w lodzie morskim jest zasadniczo niższe niż w wodzie morskiej (Vancoppenolle i in. 2013) i proporcjonalne do zasolenia, o ile nie są one zużywane przez organizmy żywe lub nie zachodzi proces remineralizacji (Meiners i Michel, 2017). W czasie topienia się lodu składniki odżywcze uwalniane są do powierzchniowej warstwy wody zasilając pulę składników odżywczych dostępnych dla rozwijających się tam organizmów – głównie producentów. Ograniczona ilość zawartych w lodzie morskim nutrientów może ograniczać rozwój glonów lodowych w czasie, gdy osiągną one szczyt swojej produktywności lub w czasie, gdy dopływ składników ze źródeł zewnętrznych jest ograniczony (Meiners i Michel, 2017).

W stale wolnych od lodu regionach Arktyki zdominowanych przez AW, gdzie warstwa mieszania wody ma miąższość przekraczającą 20-30 m jak np. w południowej części Morza Barentsa (Bamstedt i in. 1991; Tande, 1991) wiosenny zakwit zaczyna się i osiąga maksimum zazwyczaj w maju. Obserwacje i modelowanie wskazują jednak, że zakwit może rozpocząć się już na początku kwietnia, jeśli warstwa pionowego mieszania wody ma miąższość mniejszą niż 20 m, przy założeniu średnich rocznych wartości dopływu promieniowania światła (Sakshaug i Slagstad 1991). Jedynym procesem, który może wywołać pionowe mieszanie w tak płytkiej masie wody, jest topnienie lodu morskiego. Lód morski zaczyna się jednak topić dopiero, gdy wejdzie w kontakt z AW na południe od frontu polarnego (Loeng 1991). Na północ od frontu polarnego topnienie lodu jest spowodowane przez promieniowanie słoneczne i nie rozpoczyna się wcześniej niż w maju lub czerwcu. Wiosenny zakwit w tym regionie jest więc znacząco opóźniony (Sakshaug i Slagstad 1992).

Lód, a zwłaszcza znajdująca się na jego powierzchni pokrywa śnieżna, jest wystarczająco nieprzejrysty, aby blokować dopływ światła do znajdującej się pod nim toni wodnej i wstrzymać wzrost fitoplanktonu wczesną wiosną w wodach pod lodem (Maykut i Grenfell 1975, Paimisano i in. 1986). W związku z tym zbierające się pod lodem substancje odżywcze pozostają niewykorzystane aż do czasu stopnienia lodu wiosną. Powierzchniowa warstwa wody o niskim zasoleniu utworzona przez dopływ wody z topniejącego lodu zapewnia w ten sposób wystarczającą ilość składników odżywczych i światła, aby nastąpił szybki i masywny zakwit fitoplanktonu (Meiners i Michel 2017).

Latem granica pokrywy lodowej cofa się na północ, odsłaniając kolejne masy wody bogatej w składniki odżywcze, przez co zakwit fitoplanktonu może podążać za cofającym się lodem pasem szerokości nawet do 50 km (Sakshaug i Slagstad, 1992). Skala zjawiska sprawia, że zakwit glonów tworzy pas, który przewija się przez obszary sezonowo pokryte lodem morskim. Zjawisko to, znane pod nazwą *ice-edge effect*, po raz pierwszy opisał Gran w 1931 roku na podstawie danych z Oceanu Antarktycznego. Od tego czasu jest ono powszechnie obserwowane na wodach polarnych (Alexander 1980, Smith i Neison 1986, Sakshaug 1989). Wykrycie tego zjawiska nie zawsze jest jednak łatwe. Z powodu oddziaływania wiatru i prądów morskich zasięg lodu morskiego nie zawsze może być wyraźnie widoczny (Buckley i in. 1979), albo też lód może przedryfować na obszary, gdzie wiosną dochodzi do zakwitów mikroplanktonu.

Przez ostatnie kilka dekad wyraźnie widoczny był spadek średniego zasięgu pokrywy lodowej w Arktyce (Serreze i in. 2007; Stroeve i in. 2007, 2012; Comiso i in. 2012, 2017). Liniowa stopa spadku majowego zasięgu lodu morskiego szacowana jest na 2,6% na dekadę w stosunku do średniej z lat 1981–2010 (NMI, <http://polarview.met.no> dostęp 05.2017-07.2017). W ostatnich latach spadek zasięgu pokrywy lodowej jest jeszcze bardziej widoczny, szczególnie w roku 2018, kiedy zasięg pokrywy lodowej wokół Svalbardu był wyjątkowo mały w porównaniu do lat poprzednich (NMI, <http://polarview.met.no> dostęp 05.2017-07.2017).

3. Cysty bruzdnic

Bruzdnice (*Dinoflagellata*) to grupa mikroskopijnych glonów planktonowych zaliczanych do królestwa *Protista*, powszechnie występujących w wodach morskich i nieco mniej licznie w wodach słodkich. Spotkać można również gatunki żyjące w wodach interstycjalnych w piaskach plażowych i w śniegu (ich zakwity czasami barwią śnieg na czerwono tworząc tzw. czerwone śniegi; Evitt 1985, Geld 1995).

Łacińska nazwa bruzdnic wywodzi się od greckiego słowa *dinos* oznaczającego tyle, co kręcący się, wirujący. Wzięła się ona z tego, że w swojej formie wegetatywnej bruzdnice posiadają dwie zakotwiczone w bruzdach wici, z których jedna – położona w płaszczyźnie horyzontalnej – drgając, wprawia komórkę w ruch wirowy (Taylor 1987, Geld 1995).

Po raz pierwszy współczesne bruzdnicę opisał Müller w 1773 r. Pierwsze formy kopalne, sześćdziesiąt trzy lata później - w roku 1836, opisał Ehrenberg, jednak zaliczył do tego rodzaju tylko te formy, które przypominały gatunki żyjące współcześnie zaś pozostałe, przeważnie sferyczne formy, zaliczył do współczesnego rodzaju sprężnic (*Xanthidium*). Niemal sto lat później (w 1933 r.) Wetzel oznaczył je jako nowy rodzaj *Hystrichosphaera*. Po raz pierwszy, jako formy przetrwalnikowe bruzdnic opisał je Evi w 1961 r.

Bruzdnicę są drugimi – po okrzemkach – pod względem liczebności producentami w środowisku morskim, ale oprócz gatunków autotroficznych występują wśród nich także gatunki heterotroficzne, miksotroficzne i pasożytnicze (Grøsfjeld i in. 2009). W powierzchniowej, naświetlonej warstwie wody, spotkać można przeważnie gatunki autotroficzne, podczas gdy większość gatunków heterotroficznych skupia się niżej w kolumnie wody. Głębokość, na której występują może jednak ulegać zmianie w cyklu dzień-noc. Wici oraz receptory natężenia światła występujące u form autotroficznych pozwalają im przemieszczać się pionowo w kolumnie wody tak, aby znalazły się w optymalnych dla siebie warunkach oświetlenia. Za dnia, przy dużym natężeniu oświetlenia można je z reguły spotkać na większych głębokościach (do kilku metrów pod powierzchnią wody), gdzie kryją się przed szkodliwym promieniowaniem UV, w nocy zaś podchodzą bliżej powierzchni wody. Mogą osiągnąć przy tym szybkość nieco ponad 1 m/h i pokonać dystans do 15 m w ciągu 12 godzin, co przy ich rozmiarach dochodzących przeważnie do kilkudziesięciu μm jest dowodem na dużą sprawność tych organizmów, jako pływaków (Evitt 1985, Geld 1995).

Bruzdnice znane są z tworzenia zakwitów przybierających charakterystyczne czerwone zabarwienia (tzw. czerwonych pływów). Kolor ten zawdzięczają karotenowi – czerwonemu barwnikowi fotosyntetycznemu. Chociaż bruzdnice są obecne w wodzie przez cały czas to z reguły jest ich zbyt mało, aby wpłynąć na zabarwienie wody, jednak podczas zakwitów liczebność bruzdnic na litr wody może wynieść nawet 6 000 000 osobników. Konsekwencją takiego zagęszczenia może być nie tylko zmiana zabarwienia wody – niektóre gatunki bruzdnic wydzielają silne toksyny, które przy dużym stężeniu występującym podczas zakwitu mogą powodować masową śmierć innych organizmów, zwłaszcza w płytkich i słabo napowietrzonych zbiornikach, powodując przy tym ogromne straty dla gospodarki i turystyki regionu, w którym nastąpił zakwit. Stąd zasadne wydaje się przypuszczenie, że niektóre obserwowane w zapisie kopalnym zjawiska anoksyiczne mogą być spowodowane masowymi zakwitami bruzdnic. Przemawia za tym fakt, że w niektórych warstwach osadu zagęszczenie cyst bruzdnic na 1 g osadu dochodzi do dziesiątków tysięcy osobników (Evitt 1985, Geld 1995).

3.1 Systematyka

Znanych jest niemal 2000 współczesnych gatunków bruzdnic należących do 125 rodzajów (Geld 1995). Ciągłe jednak, pomimo trwających już od wielu lat badań, ich powiązania z innymi protistami pozostają niejasne. Fakt, że posiadają one wiele unikatowych cech, niewystępujących u innych organizmów jest zaledwie częścią problemu. Prawdziwą trudność w systematyce bruzdnic stanowi fakt, że na przestrzeni lat były one badane zarówno przez botaników i palinologów jak i przez zoologów, a każda z tych dziedzin posiada własne zasady dotyczące nazewnictwa i nomenklatury. Obecnie przyjętą praktyką w systematyce bruzdnic jest stosowanie nomenklatury botanicznej (Fensome i Taylor, 1993).

Bruzdnice należą do prymitywniejszych *Eukaryota* (organizmów zbudowanych z komórek posiadających jądro komórkowe i chromosomy), na co wskazuje budowa ich chromosomów i aparatu mitotycznego. Od innych jednokomórkowych autotrofów różni je obecność chlorofilu c2 (jak u *Cryptophyceae*) zamiast bardziej typowego chlorofilu c1. U niektórych gatunków bruzdnic obserwuje się wysoką organizację komórki i obecność wyspecjalizowanych struktur jak np. światłoczułe receptory gatunków autotroficznych (Francis, 1967).

Klasyfikacja bruzdnic do grup opiera się o liczbę i rozmieszczenie płytek, które tworzą ich pancerzyk – tekę, trzeba jednak mieć na uwadze, że chociaż wzorce zawarte

w tablicach mogą być użyteczne do rozpoznania rzędu, to w obrębie rodzaju występuje pewna zmienność wzorca. Na podstawie układu płytek wysnuto również hipotezę o ewolucji grupy: uważa się, że formy z dwiema głównymi płytkami (Prorocentrales) są bardziej pierwotne i przypominają przodków pozostałych rzędów (Fensome i Taylor, 1993).

3.2 Budowa

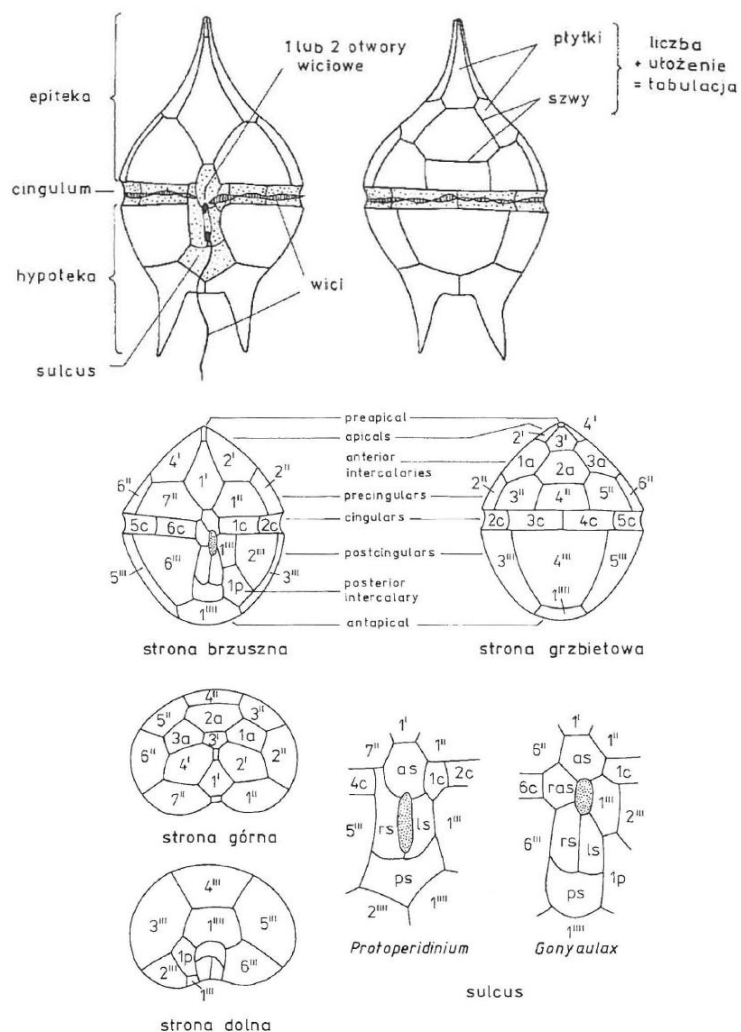
Komórki bruzdnic najczęściej osiągają rozmiary między 30 a 150 μm , choć największy opisany gatunek dochodzi do 2 mm (heterotroficzny *Noctiluca miliaris*), najmniejszy zaś osiąga niewiele ponad 1,7 μm (*Gymnodinium simplex*) (Geld 1995).

Formy wegetatywne bruzdnic najczęściej otoczone są celulozową grubą osłoną – teką – choć spotykane są również formy otoczone jedynie cienką ścianą komórkową. Formy te nazywane są odpowiednio „uzbrojonymi” i „nagimi” lub „nieuzbrojonymi”. U niektórych gatunków celulozowa teka może być impregnowana krzemionką lub kalcytem (Evitt 1985, Taylor 1987, Geld 1995).

Teka bruzdnic zbudowana jest z wielu ściśle przylegających do siebie płytek połączonych szwami tworząc wzór na powierzchni komórki określany mianem tabulacji. Liczba, wielkość i układ płytek różni się w zależności od gatunku, przez co tabulacja jest podstawą współczesnej systematyki bruzdnic i ich cyst (Evitt 1985, Taylor 1987, Geld 1995).

Teka umownie podzielona jest na dwie części – górną epitekę i dolną hypotekę – oddzielone od siebie biegnącą horyzontalnie bruzdą zwaną cingulum (Ryc. 3.1.). Ponadto w budowie komórki bruzdnicy umownie wyróżnia się strony brzusznią i grzbietową. Na brzusznej stronie komórki znajduje się druga z występujących u Dinoflagellata bruzd – sulcus (Evitt 1985, Taylor 1987, Geld 1995).

Bruzdy są miejscem zakotwiczenia kolejnej charakterystycznej struktury bruzdnic – wici przenikających przez osłonę bruzdnic po ich brzusznej stronie. Pierwsza z wici, zakotwiczona z reguły w cingulum, drgając z dużą częstotliwością wprawia komórkę w ruch wirowy. Druga wić, zakotwiczona zazwyczaj w sulcusie, odpowiada za możliwość poruszania się komórki w różnych kierunkach (Evitt 1985, Taylor 1987, Geld 1995).



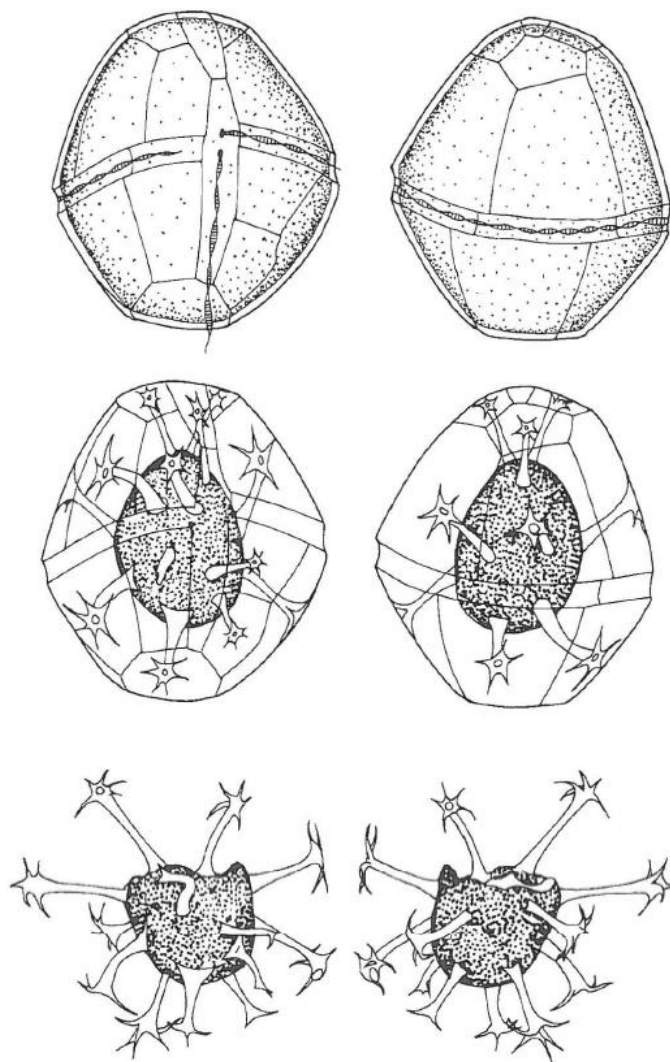
Ryc. 3.1. Góra – budowa bruzdnicy; dół – tabulacja teki (za Geld 1995).

3.3 Cykl życiowy

Oprócz form wegetatywnych bruzdnice wytwarzają również formy przetrwalnikowe – cysty zwane również dinocystami. Tylko u około 10% znanych obecnie gatunków – należących przeważnie do rzędu *Peridinales*, głównie do rodzajów *Peridinium*, *Protoperidinium* i *Gonyaulax* – zjawisko cystacji prowadzi do powstania cysty zdolnej zachować się w osadzie, przez co zapis kopalny nie odzwierciedla pełnej zmienności zespołów bruzdnic w przeszłości, ciągle jednak na jego podstawie można uzyskać wiele cennych informacji o zmienności warunków środowiskowych (Evitt 1985, Geld 1995).

Zjawisko cystacji najczęściej spowodowane jest sezonowymi zmianami temperatury, zasolenia, nasłonecznienia czy też chemizmu wód. Formowanie cysty może przebiegać na dwa sposoby (Evitt 1985, Geld 1995):

1. Cysta formowana jest wewnątrz teki (Ryc.3.2.) - cytoplazma wewnątrz teki zaczyna się kurczyć otaczając się przy tym jedną lub dwiema błonami, które następnie przekształca się w sporopoleninową ścianę komórkową. Do czasu rozpadnięcia się teki cysta pozostaje połączona z nią za pomocą wypustek, potem zaś pozostaje zawieszona w kolumnie wody lub opada na dno.

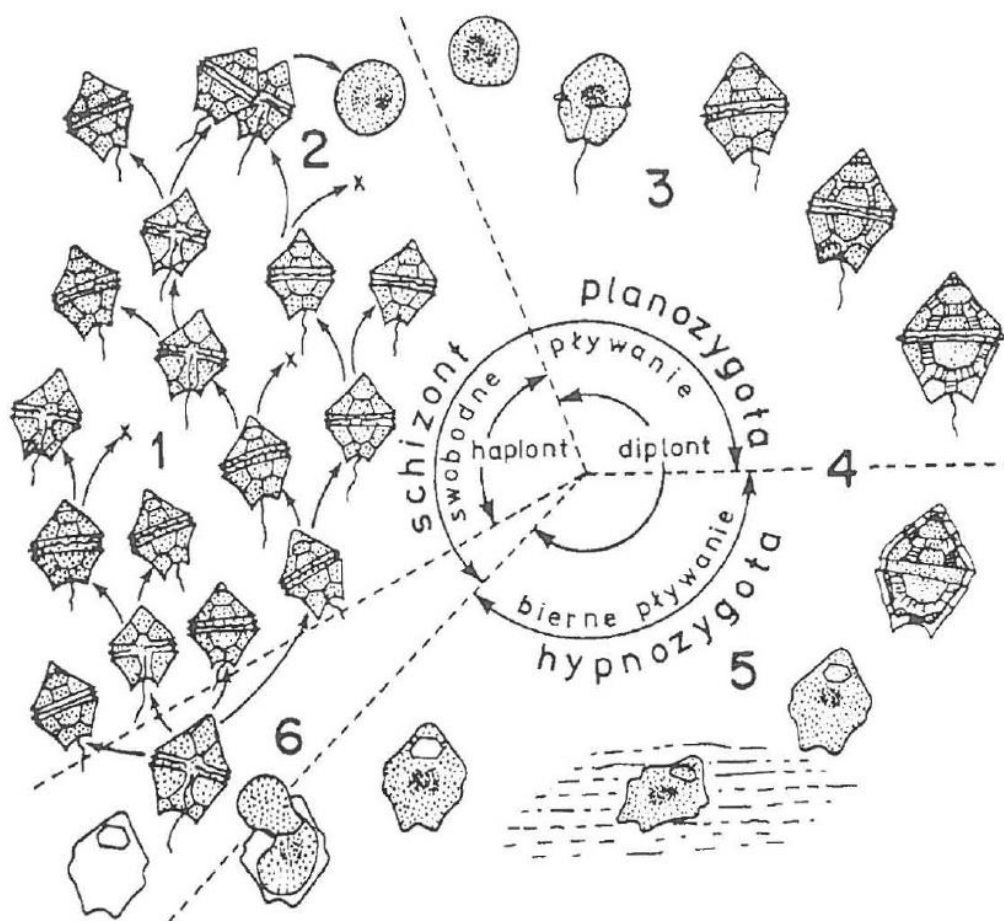


Ryc. 3.2. Formowanie się cysty wewnątrz teki (za Sarjeant 1967).

2. Cysta formowana jest w końcowej fazie rozmnażania płciowego (Ryc. 3.3.) - obecnie ten sposób powszechnie uważany jest za dominujący wśród wytwarzających cysty bruzdnic.

Jak większość Protista, bruzdnice mogą rozmnażać się bezpłciowo poprzez mitotyczny podział komórki. Ta forma rozmnażania, nazywana rozmnażaniem wegetatywnym, zachodzi zazwyczaj w optymalnych warunkach środowiska, kiedy stres wywierany na komórkę przez czynniki zewnętrzne jest minimalny (Evitt 1985, Geld 1995).

U form nieuzbrojonych rozmnażanie wegetatywne polega na prostym mitotycznym podziale komórki. U form uzbrojonych obserwuje się dwa mechanizmy podziału komórki. Pierwszy polega na całkowitym odrzuceniu teki, po którym następuje podział mitotyczny, po czym każda z komórek potomnych formuje nową całą tekę. Przy drugim, częściej spotykanym mechanizmie, komórka dzieli się wraz ze ścianą komórkową, po czym każda z komórek potomnych dobudowuje brakującą połowę teki (Evitt 1985, Geld 1995).



Ryc 3.3. Cykl życiowy i fazy rozmnażania płciowego u bruzdnic. 1. Wegetatywne formy haploidalne. 2. Powstawanie zygot. 3. Planozygota. 4. Powstanie hypnozygoty. 5. Formowanie się cysty. 6. Uwolnienie diploidalnej żywej komórki z cysty i podział mejotyczny, po którym powstają nowe komórki haploidalne (za Geld 1995).

Rozmnażanie płciowe najczęściej zachodzi w warunkach dużego stresu wywieranego na komórkę przez czynniki zewnętrzne i najczęściej połączone jest z produkcją cysty. Po mejotycznym podziale komórki powstają haploidalne formy wegetatywne – schizonty (Ryc.3.3/1), które w pewnych warunkach (dokładne przyczyny nie są jeszcze do końca poznane) zaczynają zachowywać się jak gamety – łączą się i tworzą diploidalne, pozbawione możliwości pływania zygoty (Ryc.3.3/2). Czasem wśród gamet obserwuje się dymorfizm płciowy – gamety żeńskie osiągają większe rozmiary od męskich, czasem na tyle duże, że brano je za osobne podgatunki. Następnie zygota odbudowuje tekę (jeśli ta została odrzucona w poprzednim stadium), z reguły grubszą i większą niż u formy wegetatywnej, i przekształca się w planozygotę – ruchomą zygotę (Ryc.3.3/3). Po upływie pewnego okresu aktywności – z reguły około 15 dni – planozygota traci wici i od tej pory nazywana jest hypnozygotą (Ryc.3.3/4). W tym czasie wewnątrz teki zaczyna formować się cysta – cytoplazma kurczy się i otacza sporopoleninową osłoną a płytki teki rozpadają się. Powstała cysta (Ryc.3.3/5) opada na dno zbiornika lub pozostaje zawieszona w kolumnie wody. Gdy warunki życiowe ulegną poprawie w ścianie cysty powstaje otwór – archeopyle – przez który ze środka wydostaje się żywa komórka, która następnie formuje wokół siebie tekę formy wegetatywnej (Ryc.3.3/6) i przechodzi podział mejotyczny dając początek nowej generacji haploidalnych komórek wegetatywnych. Zależnie od gatunku i panujących warunków środowiskowych cykl życiowy bruzdnic może trwać od 12 godzin do 3-4 miesięcy (Evitt 1985, Geld 1995).

3.4 Morfologia cysty

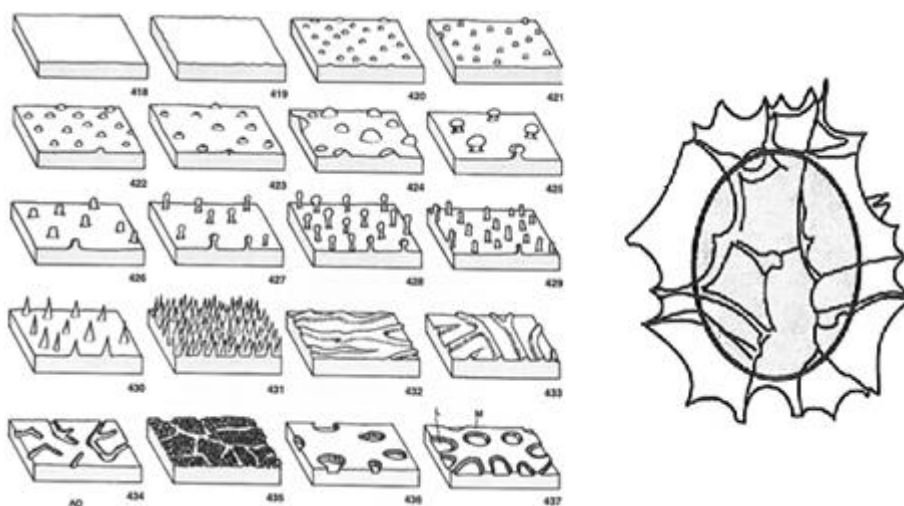
Poważnym utrudnieniem dla współczesnej systematyki cyst bruzdnic jest fakt, że rzadko przypominają one formy wegetatywne gatunków, które je wytworzyły, przez co tylko niewielki procent znanych obecnie gatunków cyst ma swoje odpowiedniki wśród form wegetatywnych. Z tego powodu klasyfikacja cyst kopalnych jest sztuczna i oparta jedynie na morfologicznym podobieństwie cyst (Geld 1995).

W przeciwieństwie do zbudowanej z celulozy teki form wegetatywnych, ściana komórkowa cysty zbudowana jest ze sporopoleniny, przez co jest znacznie bardziej odporna na czynniki chemiczne i fizyczne (Head 1994). Taki skład ściany komórkowej sprawia, że cysty znakomicie zachowują się w osadzie nawet po upływie setek milionów lat (najstarsze znane dinocysty pochodzą sprzed 200 mln lat; Rochon i in. 1999).

Ściana komórkowa cysty zbudowana jest podobnie do teki formy wegetatywnej i wyróżnia się w niej te same elementy. Dla odróżnienia nadano im jednak inne nazwy i tak hipotecie odpowiada hipocysta, epitecie – epicysta, a cingulum i sulcus nazywane są odpowiednio paracingulum i parasulcus (Górka 1971).

Do najważniejszych elementów morfologii cyst, mających istotne znaczenie do ich systematyki, należą (Geld 1995):

1. Ornamentacja ściany cysty (Ryc. 3.4) – z reguły ornamentację ściany cysty tworzą struktury liniowe (grzbiety, rowki, listwy, grzebień itd.) lub punktowe (wyrostki). Gdy ich rozmiar przekracza 30% średnicy cysty określa się je terminem chorate (lub proximochorate w przypadku form pośrednich). Bardzo rzadko zdarza się, że ściana cysty pozbawiona jest ornamentacji - formy te określa się terminem proximate. Proximate zazwyczaj są podobne do formy wegetatywnej.



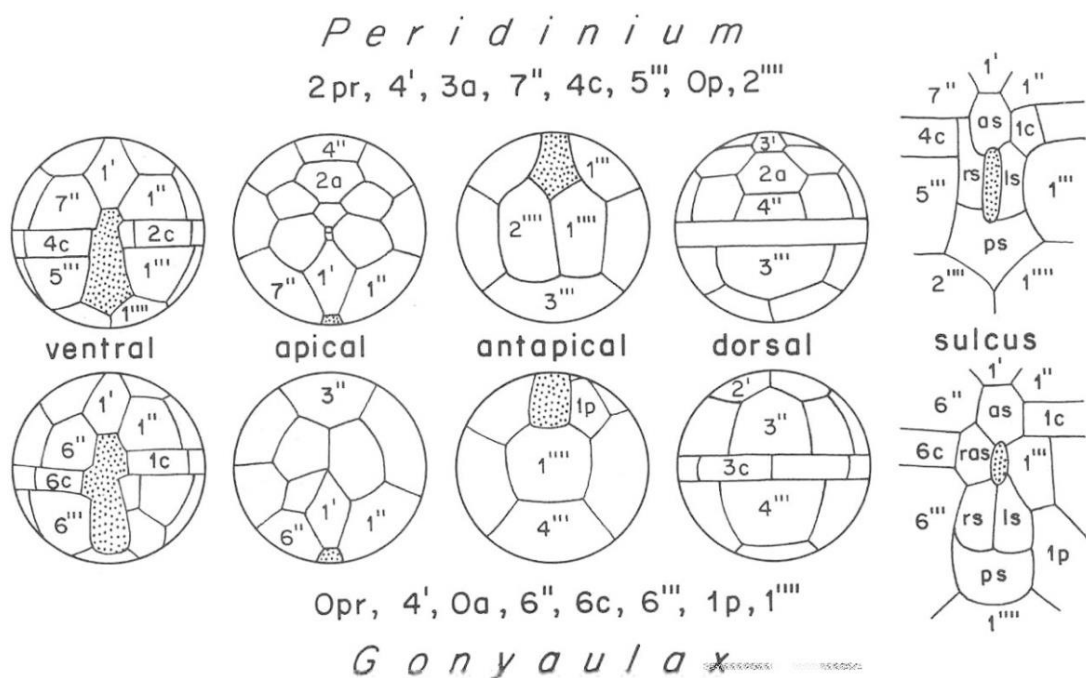
Ryc. 3.4. Typy ornamentacji ściany komórkowej dinocysty (za Williams i in. 1973, 1978, 2000).

2. Liczba i wzajemne stosunki warstw budujących ścianę komórkową - ściana cysty może składać się z jednej (autophragma), dwóch - zewnętrznej (periphragma) i wewnętrznej (endophragma), lub rzadko trzech a nawet czterech warstw (warstwy wewnętrzne to odpowiednio ectophragma i mesophragma). Pomiedzy warstwami często występują puste przestrzenie. Ich ilość i położenie są podstawą do wydzielenia różnych typów cyst określanymi terminem cavate.

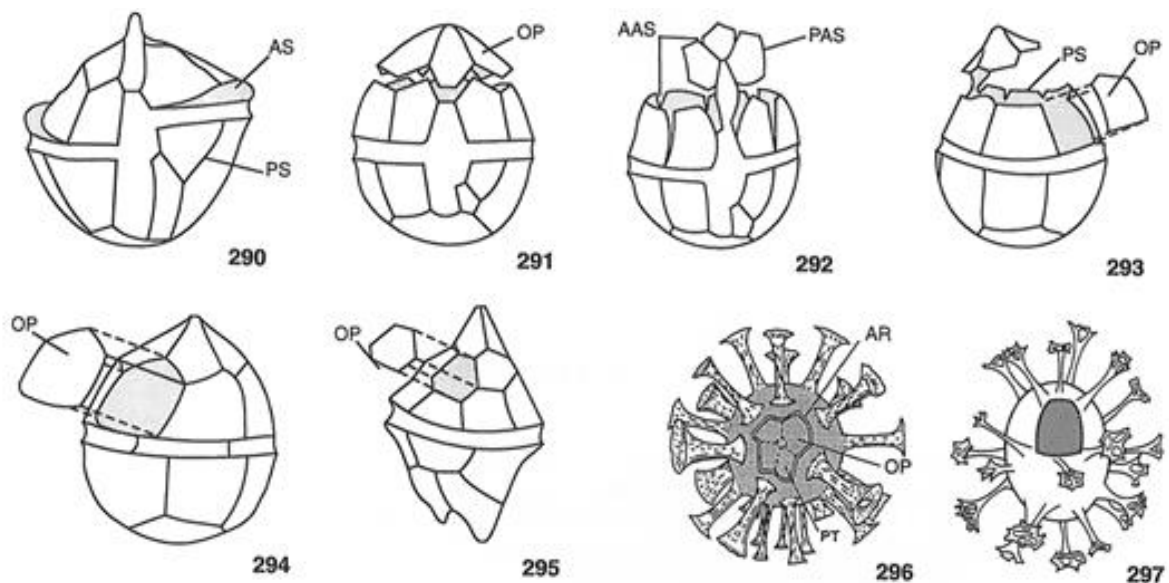
3. Rozmieszczenie płytek na ścianie cysty (Ryc. 3.5) – płytki i łączące je szwy tworzą na powierzchni cysty charakterystyczny wzór będący odpowiednikiem tabulacji

teki formy wegetatywnej. Podobnie jak u form wegetatywnych w układzie płytek wyodrębniono kilka szeregów nazywanych seriami. Na podstawie liczby płytek w poszczególnych seriach wyróżnia się typy „tabulacji” cyst. Najczęściej wśród cyst można spotkać dwa typy „tabulacji”: gonyaulacoidalny i peridinioidalny. W powszechnie używanym do opisu „tabulacji” cyst systemie Kofoida (w którym cyfra oznacza kolejność płytki w serii zaś symbol „'''” oznacza numer serii) zapis różnic w „tabulacji” wygląda następująco: gonyaulacoid: Opr, 4', Oa, 6'', 6c, 6''', 1p, 1''''; peridinioid: 2pr, 4', 3a, 7'', 4c, 5''', Op, 2''''.

4. Kształt i położenie archeopyle (Ryc. 3.6) – archeopyle (zwane również operculum; Evitt 1967) jest to otwór w ścianie cysty powstający przez wypadnięcie jednej lub kilku płytek tworzących ścianę komórkową, przez który żywa komórka wydostaje się z niej, gdy warunki środowiskowe stają się odpowiednie dla jej rozwoju. Archeopyle niemal zawsze znajduje się na epicycie (jedyne znany rodzaj, u którego archeopyle znajduje się na hypocyście to *Tuberculodinium*). Wypadające płytki są zawsze te same w obrębie gatunku i mogą pochodzić z tej samej (np. archeopyle apikalne) lub kilku serii (archeopyle złożone). Ekstremalnym przypadkiem jest, kiedy archeopyle tworzą wszystkie płytki epicysty (archeopyle epicystalne).



Ryc. 3.5. Typy „tabulacji” dinocyst; góra – peridinioidalny, dół – gonyaulacoidalny (na podstawie tablic z Williams i in. 2000).



Ryc. 3.6. Typy i możliwe konfiguracje archeopyle. Objasnienia: AAS – akcesoryczna struktura archeopyle, AR – archeopyle, AS – struktura archeopyle, OP – operculum, PAS – pierwotna struktura archeopyle, PS – parasutura, PT – parasulcum (za Williams i in. 2000).

3.5 Cysty bruzdnic jako wskaźniki paleośrodowiskowe

Ze względu na dużą czułość na zmiany warunków środowiskowych bruzdnice mogą być wykorzystywane do śledzenia w zapisie kopalnym zmian takich parametrów jak temperatura, zasolenie, produktywność a w niektórych przypadkach nawet głębokość zbiornika, w którym żyły.

Bruzdnicze jako grupa występują w szerokim zakresie temperatur – od 1°C do 35°C, z optimum między 18°C a 25°C (Gedl 1995). Największe bogactwo gatunków bruzdnic występuje w strefie tropikalnej i spada wraz ze zbliżaniem się do biegunów na obu półkulach. Strefy polarne charakteryzuje mała różnorodność gatunków, jednak ich zagęszczenie może być bardzo wysokie (np. de Vernal i in. 2001, 2005). Na północnej półkuli zidentyfikowano ponad 60 gatunków cyst bruzdnic, jednak tylko około 12 występuje pospolicie w Arktyce wliczając w to gatunki oportunistyczne i kosmopolityczne (np. *Operculodinium centrocarpum*, i *Brigantedinium* spp). Główne gatunki zimnolubne w Arktyce to *Impagedinium pallidum*, cysty *Polykrikos* sp. Arctic morphotype i *Islandinium* spp (de Vernal i Marret 2007). Prowadzone od lat badania (Edwards i Andre 1992, Marret 1994, de Vernal i in 1994,1997, 2001, 2005, Rochon i in. 1999, Marret i in. 2001, Marret i Zonneveld 2003, Radi i de Vernal 2004) dowodzą, że istnieje silne powiązanie między powierzchniową temperaturą morza (SST)

a występowaniem i liczebnością taksonów dinocyst zarówno w skali regionalnej jak i globalnej, jednak najprawdopodobniej jest ono zależne od pór roku. Zakwit bruzdnic, po którym najczęściej następuje zjawisko cystacji ma miejsce latem, po zakwicie okrzemek (Matthiessen i in 2005), przez co cysty znalezione w osadach najprawdopodobniej reprezentują sytuację z lata (de Vernal i Marret 2007). Poprzez określenie w zapisie kopalnym stosunku gatunków zimnolubnych do ciepłolubnych można odtworzyć wahania klimatu w przeszłości. Np. zimnolubny gatunek *Glaphyrocysta semitecta* wykorzystywany jest do śledzenia zmian klimatycznych na granicy eocen/oligocen (Brinkhuis 1994, Geld 1995).

Większość bruzdnic to gatunki morskie preferujące normalne zasolenie, są jednak i gatunki słodkowodne (np. pewne gatunki z rodzajów *Gymnodinium* i *Peridinium*), brakiczne oraz preferujące wody o podwyższonym zasoleniu (np. rodzaj *Homotryblum* czy gatunek *Achomospaera alcicornu*; Wall i in 1977, de Vernal i in 1994, Brinkhuis 1994, Geld 1995, Dale 1996, Marret i Zonneveld 2003). Nawet jednak wśród gatunków euryhalinowych można stwierdzić pewną zależność między kształtem cysty lub długością wyrostków a zasoleniem (Wall i Dale 1973). Taka zależność została udokumentowana dla cyst z gatunków *Linolodinium machaerophorum* (Lewis i Hallett 1997), *O. centrocarpum* (Nehring 1994,1997) i cyst gatunku *Goniolax baltica* (Ellegaard i in 2002), trzeba tu jednak zaznaczyć, że wpływ na morfologię cysty mogą mieć również inne czynniki, takie jak dynamika środowiska czy temperatura (Kokinos i Anderson 1995, Zonneveld i Susek 2006, de Vernal i Marret 2007).

Kolejnym parametrem, jaki można odtworzyć na podstawie analizy kopalnych zespołów dinocysty jest produktywność środowiska. Zwłaszcza obszary o podwyższonej produktywności, takie jak strefy upwellingu i ujścia rzek charakteryzuje wysoka obfitość dinocyst heterotroficznych (Bujak 1984, Lewis i in. 1990, Geld 1995, Hamel i in 2002, Radi i de Vernal 2004). Przypuszczalnie ma to związek z faktem, iż w okresie zakwitów istnieje wysoka konkurencja o dostęp do składników odżywczych między autotroficznymi bruzdnicami a okrzemkami będącymi główną grupą producentów w wodach morskich (de Vernal i Marret 2007). Większość cyst peridinioidalnych (P) produkowana jest przez gatunki heterotroficzne, podczas gdy cysty gonyaulacoidalne (G) produkowane są przez gatunki autotroficzne stąd stosunek P/G udokumentowany przez Lewisa i in. (1990) był pierwszym wskaźnikiem intensywności upwellingów. Wskaźnik ten znalazł uznanie w środowisku naukowym i był powszechnie wykorzystywany w analizach wyników badań w latach następujących i adaptowany dla innych środowisk

(np. Marret 1994, Esper i in 2004, Susek i in 2005). Dla uzyskania dokładniejszych informacji należy w przypadku badania tego parametru uwzględnić dodatkowo zawartość gatunków płytkowodnych lub/i pyłków roślin (Davey 1971, Geld 1995) z zastrzeżeniem, że prądy zawiesinowe mogą niekiedy transportować je na duże odległości w głąb morza.

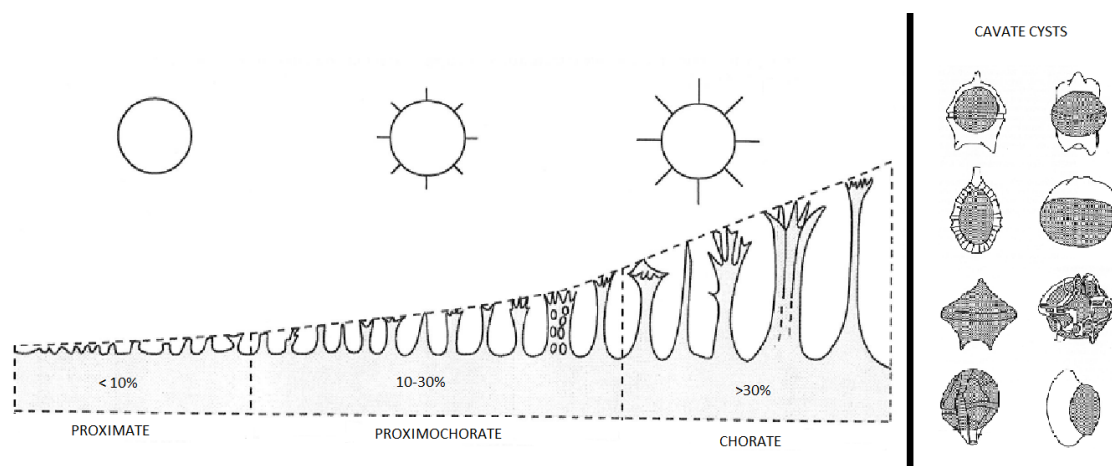
Wśród dinocyst występują również gatunki charakterystyczne dla płytkich i głębokich stref zbiorników wodnych, jednak rekonstrukcje batymetryczne mogą być utrudnione z powodu występowania silnych prądów zawiesinowych. Niemniej, analiza zmienności składu jakościowego i ilościowego poszczególnych rodzajów dinocyst związanych z różnymi rejonami batymetrycznymi zbiornika bywa pomocna przy uchwyceniu wahań poziomu morza lub zmian głębokości związanych z aktywnością tektoniczną. Na przykład: w paleogenie na płytszych obszarach występowały takie rodzaje jak *Glaphyrocysta*, *Areoligera* czy *Chiropteridium*, w regionie szelfu zewnętrznego *Spiniferites*, *Achomosphaera* czy *Areosphaeridium* a w wodach otwartego morza *Nematosphaeropsis* czy *Impagidinium* (Brinkhuis i in. 1992, Brinkhuis 1994, Geld 1995).

Osady z regionów polarnych, w których powierzchnia morza pokryta jest pakiem lodowym przez cały rok, z reguły nie zawierają cyst bruzdnic (Rochon i in 1999, de Vernal i in. 2005). Niemniej istnieje kilka taksonów dinocyst notowanych w regionach, gdzie lód morski pojawia się sezonowo, m. in. cysty z rodzaju *Islandinium* spp na obu półkulach (Pienkowski-Furze 2004, de Vernal i in. 2005) cysty *Polykrikos* sp. Arctic morphotype na półkuli północnej (de Vernal i Marret 2007) czy *Selenopemphix anctarctica* na półkuli południowej (Marret i de Vernal 1997, de Vernal i in. 2001). Grøsfjeld i in. (2009) zauważyli, że *I? cezare* występował najliczniej w regionach o ograniczonym dopływie ciepłej wody, gdzie powierzchnia wody często pokryta była lodem morskim. Spośród nielicznych gatunków bruzdnic powszechnie występujących w zimnych wodach polarnych tylko dwa są znane z tego, że żyją bezpośrednio w stowarzyszeniu z pakiem lodowym i formują cysty: *Polarella glacialis* i *Peridiniella catenata* (Matthiensen i in. 2005). Inne gatunki, takie jak *Pentapharsedinium dalei*, *Spiniferites elongatus* i *I. paliiodum* często występują w rejonach subarktycznych w regionach sezonowo pokrytych lodem morskim (de Vernal i in. 2001). Również niektóre inne, kosmopolityczne gatunki, takie jak *O. centrocarpum* i *Brigantedinium* spp wykazują tolerancję na okresowe wystąpienia lodu morskiego i mogą występować w takich regionach w dużych ilościach (de Vernal i Marret 2007).

Warunki występowania dinocyst można często określić na podstawie ich kształtu i typu pokrywających je wypustek (Vozzhennikov 1965, Williams 1968, Geld 1995). Długie i rozbudowane wyrostki są charakterystyczne dla gatunków autotroficznych żyjących w rejonie szelfu zewnętrznego lub otwartego oceanu, podczas gdy brak długich wypustek jest typowy dla form żyjących w rejonie szelfu wewnętrznego. Istnieją jednak rodzaje płytkowodne pokryte długimi wyrostkami połączonymi w skomplikowany sposób (Brinkhuis 1994), dlatego powyższego twierdzenia nie można uznać za regułę. Obecność długich wypustek u form płytkowodnych może stanowić zabezpieczenie przed uszkodzeniami mechanicznymi w środowiskach o wysokiej dynamice wód (Geld 1995).

3.6 Znaczenie bruzdnic w stratygrafii

Najstarsza znana dinocysta, *Arpylorus antiquus*, pochodzi z późnosylurskich skał odnalezionych w północnej Afryce (Sarjeant 1978) jednak zarówno w jej przypadku jak i przypadku form pochodzących z permu nie ma pewności, co do ich przynależności do *Dinoflagellata*. Pierwsze formy o potwierdzonej przynależności do bruzdnic pochodzą ze środkowego i późnego triasu. Te wczesne formy są jednak rzadkie i słabo zróżnicowane. Rozkwit bruzdnic nastąpił w środkowej jurze a szczyt osiągnął na przełomie dolnej i górnej kredy, w apcie i albie. Drugi okres rozkwitu nastąpił w eocenie (Brasier 1980). Dotyczy to jednak głównie gatunków morskich. Najstarsze znane dinocysty słodkowodne pochodzą z eocenu (Kruttsch 1962, Harland i Sharp 1980).



Ryc. 3.7 Lewo: zmienność długości wypustek między formami proximate, proximochorate i chorate; Prawo: formy cyst cavate (na podstawie tablic z Williams i in. 2000).

W triasie i wczesnej jurze dominujące były formy proximate (o krótkich wypustkach, których długość nie przekraczała 10% średnicy cysty; Fensome i in. 1996), w środkowej jurze masowo pojawiły się formy proximochorate (o wypustkach długości między 10 a 30% średnicy cysty; Fensome i in. 1996) i chorate (o długości wypustek przekraczającej 30% średnicy cysty; Fensome i in. 1996) a od górnej kredy do końca oligocenu dominujące są formy cavate, które jednak wymierają z końcem pliocenu (Brasier 1980; Ryc. 3.7).

4. Obszar badań

Archipelag Svalbard (Ryc. 4.1) to najdalej wysunięty na północ rejon Europy. Prawdopodobnie odkryty został przez wikingów a jego nazwa, oznaczająca „zimny brzeg”, pojawiła się w dokumentach historycznych pochodzących z XII w. z obszaru Islandii. Ponownego odkrycia archipelagu dokonał w roku 1596 holenderski odkrywca Willelm Barents. Od tego czasu do początków XX w. Svalbard był głównie bazą dla rybaków i wielorybników a od początku XVIII w. również dla ekspedycji na biegun północny. Zmieniło się to, gdy na początku XX w. odkryto na nim znaczące złoża węgla. Od 1920 roku na mocy podpisanego w Paryżu Traktatu Spitsbergeńskiego archipelag Svalbard oficjalnie znajduje się pod zwierzchnictwem Norwegii jednak wszystkie państwa, które ratyfikowały traktat mają prawo eksploatować występujące tu surowce kopane, prowadzić działalność łowiecką i przeprowadzać badania naukowe. Polska ratyfikowała traktat w roku 1931 (Internet 1 – encyklopedia PWN).



Ryc.4.1. Archipelag Svalbard (źródło: <http://pl.maps-of-europe.com/maps-of-svalbard/> z dnia 11.03.2019).

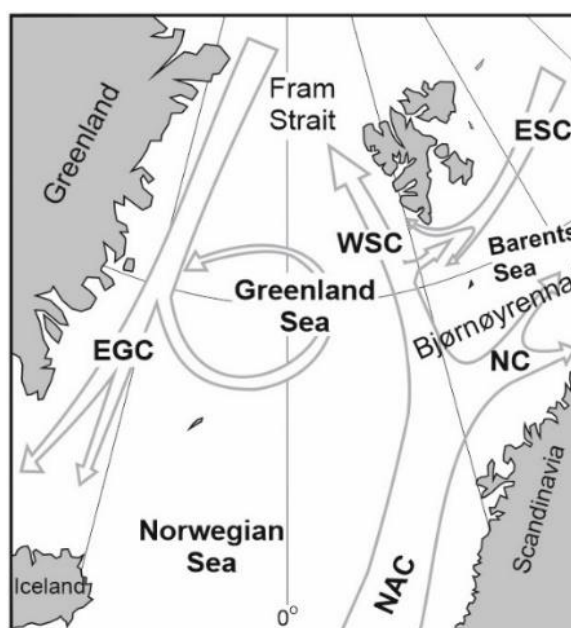
Archipelag Svalbard składa się z czterech głównych wysp (Spitsbergen, Nordaustlandet, Edgeøya i Barentsøya) i kilkudziesięciu mniejszych, które leżą

w obszarze od 74° do 81° szerokości geograficznej północnej i od 10° do 35° długości geograficznej wschodniej. Około 60% powierzchni archipelagu, którego całkowita powierzchnia obejmuje około 62500 km², pokryta jest przez lodowce. Od północy Svalbard graniczy z Oceanem Arktycznym, od wschodu z płytkim szelfowym Morzem Barentsa i od zachodu z Morzem Grenlandzkim (Siwecki i Swerpel, 1979). Na rozległym szelfie u wschodniego wybrzeża Svalbardu maksymalna głębokość wody rzadko przekracza 400 m, a u jego zachodniego wybrzeża podstawa skłonu kontynentalnego znajduje się na głębokości 2000 m (Harland, 1998).

4.1 Warunki oceanograficzne Svalbardu

Ciepłe i słone AW (Tab. 4.1) transportowane są wzdłuż zachodniego wybrzeża Svalbardu przez Prąd Zachodniospitsbergeński (ang. *West Spitsbergen Current*; WSC) w kierunku Cieśniny Fram i Oceanu Arktycznego (Cokelet i in. 2008; Ryc. 4.2). WSC jest najbardziej wysuniętym na północ przedłużeniem Prądu Północnoatlantyckiego (ang. *North Atlantic Current*; NAC) i jest uważany za główne źródło ciepłej i słonej wody w Arktyce (Aagaard i Greisman, 1975). Wschodnia część archipelagu zdominowana jest przez zimniejsze i mniej zasolone wody arktyczne (ang. *Arctic Water*; ArW; Tab. 4.1), które są transportowane do południowej części Spitsbergenu przez Prąd Wschodniospitsbergeński (ang. *East Spitsbergen Current*; ESC) (Ryc. 4.2). Zarówno AW, jak i ArW mieszają się na szelfie u zachodniego wybrzeża Svalbardu tworząc Transformowane Wody Szelfowe (ang. *Shelf Transformed Waters*; STW; Cokelet i in. 2008; Tab. 4.1). Inne ważne masy wodne w tym regionie – wody pośrednie (ang. *Intermediate Waters*; IW; Tab. 4.1) i zimne i zasolone wody lokalne (ang. *Local Waters*; LW; Tab. 4.1) obserwowane są głównie w wewnętrznych częściach wszystkich fiordów wybrzeża Svalbardu (Promińska i in. 2017). IW powstają poprzez zmieszanie AW i TAW z ciepłymi i mniej zasolonymi wodami powierzchniowymi (ang. *Surface Waters*; SW; Tab. 4.1). W porównaniu do AW ich temperatura jest podobna, ale zasolenie jest nieco niższe. Wynika to z dostaw słodkiej wody ze spływu powierzchniowego oraz topnienia lodu morskiego i lodowców. LW to warstwa zimnej i słonej wody tylko nieznacznie cieplejsza niż woda zimowa (*Winter Cooled Water*, WCW; Tab. 4.1). WCW jest to gęsta, mocno zasolona woda tworząca się w warstwie powierzchniowej i opadająca na dno podczas zamarzania fiordu zimą a jej występowanie zależy od warunków dynamicznych panujących we fiordzie tzn. czy panowały w tym czasie

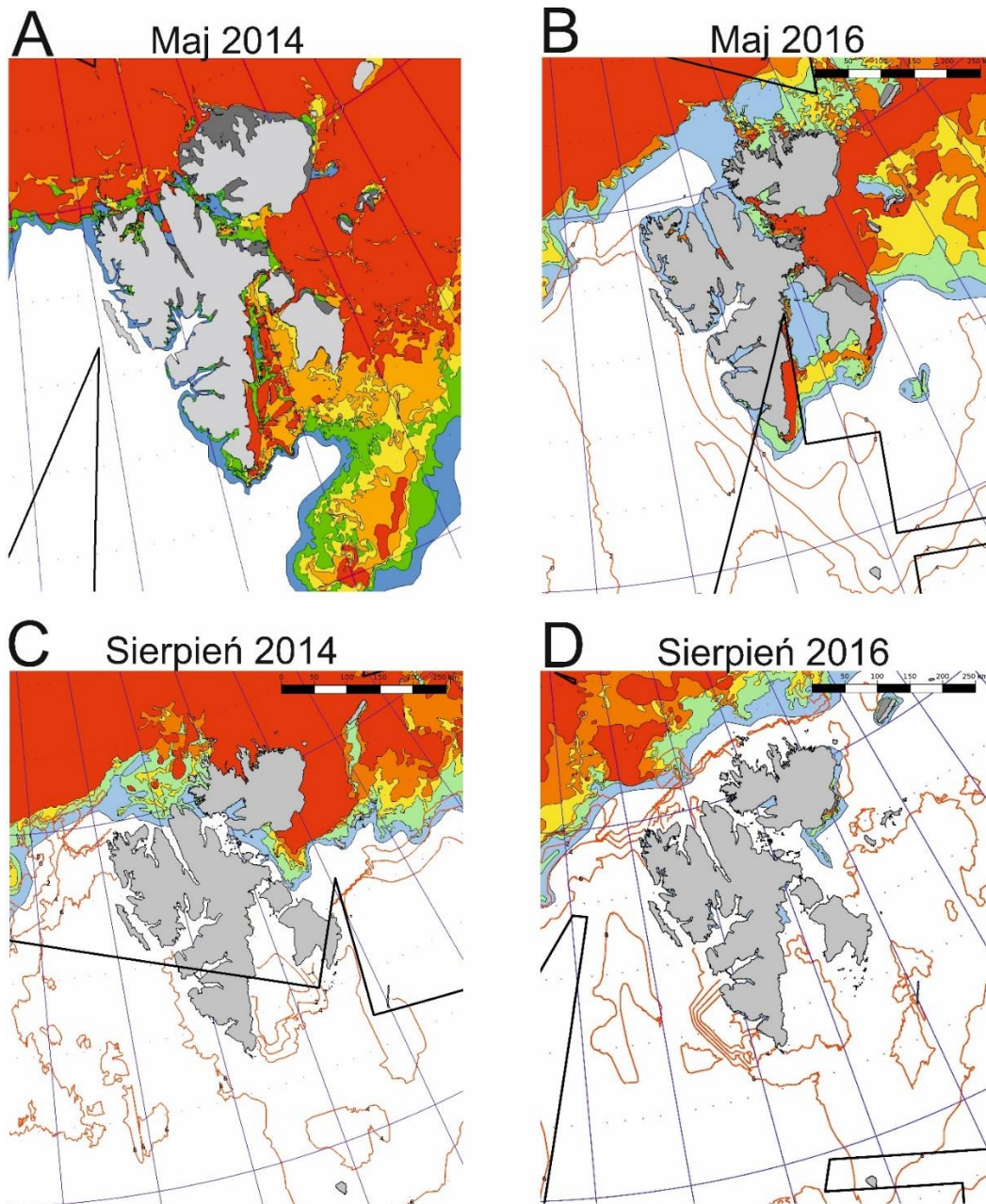
warunki sztormowe lub czy zmieszała się z wodami w pozostałej części kolumny wody (Cottier i in. 2005).



Ryc. 4.2 Uproszczona mapa przedstawiająca cyrkulację w Morzach Nordyckich. Skróty: WSC – Prąd Zachodniospitsbergeński; ESC – Prąd Wschodniospitsbergeński; NC – Prąd Norweski; NAC – Prąd Północnoatlantycki, EGC – Prąd Wschodniogrenlandzki (mapa za Łącka i Zajązkowski 2016).

Tab. 4.1 Masy wodne występujące w regionie archipelagu Svalbard i ich właściwości (wg. Cottier i in. 2005 oraz Łącka i in. 2015a).

Nazwa	Oznaczenie	T (°C)	S	Gęstość
Zewnętrzne				
Wody Atlantyckie	AW	>3.0	>34.65	<27.92
Wody Arktyczne	ArW	-1.5 do 1.0	34.3 do 34.8	
Wewnętrzne				
Wody Zimowe	WCW	<-0.5	34.4 do 35.0	
Wody Lokalne	LW	-0.5 do 1.0	34.3 do 34.85	
Wody Powierzchniowe	SW	>1.0	<34.0	
Mieszane				
Transformowane Wody	STW	1.0 do 3.0	>34.65	<27.92
Szelfowe				
Wody Pośrednie	IW	>1.0	34.0 do 34.65	



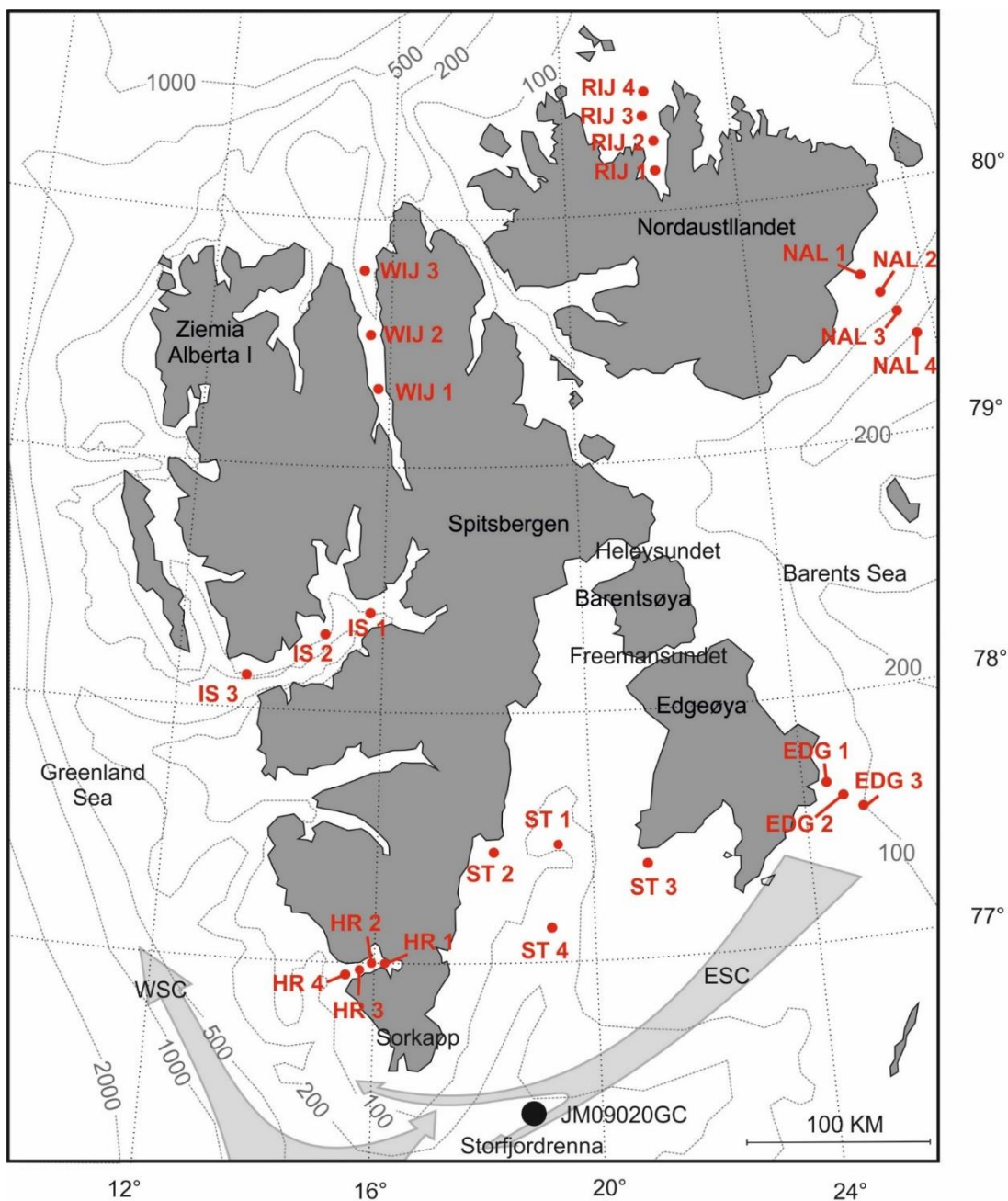
Ryc. 4.3. Warunki lodowe wokół Svalbardu w latach poboru próbek (NMI, <http://polarview.met.no> dostęp 05.2017-07.2017). Objaśnienia: kolory: czerwony – bardzo zwarty dryfujący lód, pomarańczowy – zwarty dryfujący lód, żółty – rzadki dryfujący lód, zielony – bardzo rzadki dryfujący lód, szary – *fast-ice*, niebieski – otwarte morze; pomarańczowe linie – temperatura powierzchni morza.

Warunki lodowe na powierzchni morza wokół Svalbardu (Ryc. 4.3.) są ściśle związane z typem dominujących mas wodnych (Carmack i in. 2006, 2015). Na zachodnim wybrzeżu, gdzie dominuje AW, rzadko widywany jest dryfujący lód, gdyż występujący tu silny dopływ AW przyczynia się do szybszego jego topnienia (Cottier i in. 2017). Wyjątkiem jest obszar w pobliżu Sørkapp (południowy Spitsbergen), gdzie

ESC często przynosi dryfujący pak lodowy z Morza Barentsa (Ryc. 4.3. A i B). Wschodnie wybrzeże archipelagu często jest okupowane przez grubą warstwę dryfującego lodu przytransportowaną tu przez prądy morskie z Oceanu Arktycznego. Według Norwegian Meteorological Institute (NMI, <http://polarview.met.no> dostęp 05.2017-07.2017) dryfujący pak lodowy dzieli się na cztery klasy w zależności od zagęszczenia: bardzo zwarty dryfujący lód (>90% pokrycia powierzchni morza przez lód), zwarty dryfujący lód (70-90% pokrycia powierzchni morza przez lód), rzadki dryfujący lód (40-70% pokrycia powierzchni morza przez lód), bardzo rzadki dryfujący lód (10-40% pokrycia powierzchni morza przez lód). *Fast-ice*, który formuje się zimą i topi wiosną, często występuje w wewnętrznych częściach fiordów wzdłuż całego wybrzeża Svalbardu (Ryc. 4.3 kolor szary).

Zasięg paku lodowego wokół Svalbardu jest największy wiosną, i nawet w latach, kiedy pokrycie Morza Barentsa przez lód morski jest wyjątkowo niskie (jak w roku 2016), w maju, czyli podczas zakwitów glonów, pak lodowy jest obecny u wschodnich wybrzeży archipelagu (Ryc. 4.3 a i B). Zazwyczaj wiosną pak lodowy pojawia się na całym wschodnim wybrzeżu Svalbardu, wypełnia Storfjorden i okrążywszy przylądek Sørkapp dociera do Hornsundu (Ryc. 4.3. A). W latach, kiedy pak lodowy osiąga swoje maksymalne znane zasięgi, dryfujący lód dociera nawet do Isfjorden (NMI, <http://polarview.met.no> dostęp 05.2017-07.2017).

Latem granica paku lodowego przesuwana się na północ, uwalniając południową część Svalbardu spod wpływu lodu (Ryc. 4.3 C i D). Często jednak pak lodowy pozostaje obecny u północnych i północnowschodnich wybrzeży archipelagu. W rzadkich sytuacjach, podczas wyjątkowo ciepłych lat, pak lodowy zanika nawet u wybrzeży Nordaustlandet. Taka sytuacja miała miejsce w roku 2016 (NMI, <http://polarview.met.no> dostęp 05.2017-07.2017; Ryc. 4.3 D).



Ryc. 4.4. Archipelag Svalbard z zaznaczonymi regionami poboru prób; Storfjorden (ST), Hornsund (HR), Isfjorden (IS), Wijdefjorden (WIJ), Rijpfjorden (RIJ), Nordaustlandet (NAL), Edgeøya (EDG); objaśnienia: ESC – Prąd Wschodniospitsbergeński, WSC – Prąd Zachodniospitsbergeński. Kolor kropki czerwony – próby powierzchniowe, kolor kropki czarny – rdzeń osadów JM09020GC.

4.2 Storfjorden

Storfjorden (ST) to 190–kilometrowej długości fiord o głębokości do 190 m, leżący wzdłuż wschodniego brzegu Spitsbergenu. Jego pozostałe granice wyznaczają wyspy Barentsøya i Edgeøya na wschodzie, próg o głębokości 120 m na wysokości około 77°N (Skogseth i in. 2004, 2005). W północnej części Storfjorden łączy się z Morzem Barentsa dwoma cieśninami – Heleysundet i Freemansundet, co oznacza, że nie jest to fiord sensu stricto, jednak ma większość fizycznych i hydrograficznych cech charakterystycznych dla fiordu (Skogseth i in. 2005). Storfjorden podlega silnemu wpływowi ArW z Morza Barentsa a podczas formowania się we fiordzie lodu morskiego zimą produkowana jest w nim również zimna solanka (ang. *Brine Enriched Shelf Water*; BSW), która gromadzi się przy dnie fiordu (Haarpaintner i in. 2001, Skogseth i in. 2004, 2005). We fiordzie obserwowana jest również warstwa AW na głębokości 50–70 m (Lydersen i in. 2002, Akimova i in. 2011).

Storfjordrenna jest 254 km długości przedłużeniem rynny ciągnącej się od progu w wejściu do Storfjorden ku krawędzi szelfu, zorientowanym z północnego wschodu na południowy zachód. Jej głębokość wzdłuż osi zmienia się od 150 do 420m (Pedrosa i in 2011, Łącka i in 2015). AW w Storfjordrenna występuje głębiej niż w Storfjorden, nawet na głębokości 200 m. Masy AW w Storfjordrenna pochodzą ze wschodniej odnogi NAC i wpływają do niej cyklonalnie, równolegle do jej południowego brzegu i płyną w kierunku progu wzdłuż północnej krawędzi rynny (Schauer 1995, Fer i in. 2003, Łącka i in. 2015a). W Storfjordrenna obserwowane są również ArW, transportowane tu przez ESC w pobliżu wybrzeży wyspy Edgeøya (Loeng 1991, Łącka i in. 2015a). AW i ArW mieszają się tworząc STW zarówno w Storfjordrenna jak i samym Storfjorden (Svendsen i in. 2002, Łącka i in. 2015a).

4.3 Hornsund

Hornsund (HR) to najbardziej na południe wysunięty fiord zachodniego wybrzeża Spitsbergenu o długości 30 km. Jest on podzielony przez podwodny próg na dwa baseny z kilkoma przylegającymi basenami przedlodowcowymi o głębokościach wahających się od 55 m do 180 m (Görlich i in. 1987). STW o temperaturze 1°C i zasoleniu 34.7 występuje głównie w środkowej i zewnętrznej części fiordu, podczas gdy w najbardziej wewnętrznych basenach fiordu występuje zimna (poniżej 0°C) i słona (35) WCW (Łącka i Zajaczkowski 2015). Prawie 70% powierzchni drenażu fiordu pokrywają lodowce z trzynastoma jezorami uchodzącymi do fiordu (Błaszczuk i in. 2013; Hagen i in. 1993).

Około 12% mas wodnych w Hornsundzie pochodzi z topnienia lodowców (Węsławski i in. 1991). Hornsund jest nazywany najbardziej "glacjalno–morskim" fiordem Spitsbergenu, do którego uchodzi trzynaście lodowców pływowych. Od początku XX wieku obserwuje się cofanie się czół lodowców nawet do 100 m rocznie (Ziaja, 2001, Pälli i in. 2003, Majewski i in. 2009, Moskalik i in. 2018, Araźny i in. 2016; Cwiąkała i in. 2018). Z wyjątkiem sezonowej pokrywy lodowej w zimie, późną wiosną i latem, Hornsund jest czasami okupowany przez pak lodowy przyniesiony przez ESC z Morza Barentsa (Węsławski i in. 1988).

4.4 Isfjorden

Isfjorden (IS) to największy system fiordów na Spitsbergenie o długości 70 km i głębokości do 425 m (Rasmussen i in. 2012; Ryc. 4.4). Znajduje się na zachodnim wybrzeżu wyspy i jest zorientowany z północnego wschodu na południowy zachód. System Isfjorden jest otwarty na napływ STW z szelfu, ponieważ w jego ujściu nie ma progu, który ograniczałby wymianę wody między fiordem a otwartym morzem (Nielsen i in. 2016). Do systemu Isfjorden przylegają cztery boczne fiordy: Grøn fjorden i Advent fjorden na południu, system Sassen fjorden, który obejmuje Bille fjorden i Tempel fjorden na północnym–wschodzie, oraz system Nord fjorden, który obejmuje Ekman fjorden i Dickson fjorden, na północy. Pokrywa lodowa w Isfjorden jest sezonowa i pojawia się od końca listopada do połowy maja (Nielsen i in. 2008). Zwykle składa się ona z lokalnie uformowanego jednorocznego lodu, czasami zmieszanego z dryfującym lodem wchodzącym do fiordu z obszarów szelfu. Kiedy zaczyna się sezon zamarzania, lód najszybciej pojawia się w regionach Tempel fjorden, w wewnętrznej części Bille fjorden i Nord fjorden, a zimą osiąga grubość do 1 m (Nielsen i in. 2008). Pokrywa lodowa w obszarze ujścia jest zwykle znikoma lub nie występuje (Nielsen i in. 2008, 2016). Skogseth i in. (2004) zauważyli, że pod koniec XX wieku normalny stan lodu morskiego w Isfjorden składał się głównie z otwartej wody z lodem sryżowym i cienkim lodem, które, według autorów, obejmują obszar połyni.

4.5 Wijdefjorden

Wijdefjorden (WIJ) to 110-kilometrowej długości fiord zorientowany z południa na północ, położony na północnym wybrzeżu Spitsbergenu (Ryc. 4.4.). Dolina fiordu ma swoje przedłużenie (bez progu) jako szerokie obniżenie na szelfie (Kowalewski i in. 1990). Dwa baseny o maksymalnej głębokości 245 m i 170 m znajdują się

w wewnętrznej części fiordu (Hald i Korsun, 1997). Pięć lodowców spływa do fiordu, dwa znajdują się wzdłuż najgłębszego basenu i trzy po zachodniej stronie. Do tej pory opublikowano bardzo niewiele danych dotyczących oceanografii fiordu albo topografii jego dna. Wiadomo tylko, że mimo północnego położenia fiord ten jest wystawiony na wpływ AW z WSC okrążającego Przylądek Mitra i Ziemię Alberta i (Pfirman i in. 1994, Rudels i in. 1994, Loeng i in. 1997, Rudels i Friedrich 2000, Masłowski i in. 2004), zaś analiza map obrazujących pokrycie lodem morskim wykazuje, że we fiordzie często obserwuje się pak lodowy (NMI, <http://polarview.met.no> dostęp 05.2017-07.2017).

4.6 Rijpfjorden

Rijpfjorden (RIJ) to zwrócony ku północy fiord położony na północnym wybrzeżu Nordaustlandet. Fiord ma długość 30 km i maksymalną głębokość 270 m i jest szeroko otwarty w kierunku płytkiego szelfu (100–200 m głębokości), który kończy się na około 81° szerokości północnej. Rijpfjorden jest zdominowany przez zimne ArW ze słabym dopływem AW, przez co jest powszechnie uważany za bardzo arktyczny fiord. Lód morski występuje tam od października do lipca (Ambrose i in. 2006, Søreide i in. 2010, Wallace i in. 2010), chociaż według Leu i in. (2011), zaobserwowano pewną międzyroczną zmienność występowania lodu morskiego i jego grubości wynikającą z wpływu zmiennego pola wiatru na dryf paku lodowego z północy oraz dostaw mas cieplej wody z AW.

4.7 Nordaustlandet

Nordaustlandet jest drugą co do wielkości wyspą archipelagu Svalbard o powierzchni 15 000 km². Znajduje się ona w północnowschodniej części archipelagu i graniczy od północy z Oceanem Arktycznym, Morzem Barentsa od wschodu i południa zaś na zachodzie cieśnina Hinlopenstretet oddziela ją od Spitsbergenu. Wyspę pokrywają trzy główne masy lodowcowe: Austfonna (8 105 km²), Vestfonna (2 510 km²) i Vegafonna (295 km²), co czyni go jednym z największych obszarów lodowcowych poza Antarktydą i Grenlandią (Dowdeswell i Drewry, 1985; Drewry i Liest, 1985). Lodowiec Austfonna charakteryzuje się najdłuższą linią klifu lodowego graniczącego z morzem w całej europejskiej i rosyjskiej Arktyce (około 230 km klifów lodowych, np. Dowdeswell i Drewry, 1989) i pochodzi z niego nawet 45% całkowitej objętości wody słodkiej spływającej z archipelagu Svalbardu (Dowdeswell i in. 2008). Od końca lat 70. XX wieku obserwuje się postępujący spadek ilości lodu morskiego na Morzu Barentsa

(Comiso, 2002), co powoduje wzrost transportu wilgoci do Nordaustlandet (Bamber i in. 2004). Carroll i in. (2008) na podstawie badań fauny bentosowej regionu zachodniego Morza Barentsa i towarzyszących im pomiarów oceanograficznych zaobserwował, że wody u północnowschodniego wybrzeża wyspy charakteryzuje obecność warstwy ArW na powierzchni, pod którą na głębokości około 150 m występuje warstwa AW natomiast przy południowowschodnim wybrzeżu wyspy występują przeważnie ArW.

4.8 Edgeøya

Edgeøya jest trzecią co do wielkości wyspą archipelagu Svalbard o powierzchni 5150 km², zlokalizowaną po jego wschodniej stronie. Od wschodu graniczy z Morzem Barentsa zaś jej zachodni brzeg przylega do Storfjorden, na północy natomiast cieśnina Freemansundet oddziela ją od czwartej do wielkości wyspy Svalbardu, Barentsøyi. Wyspę pokrywa kilka lodowców, z których największy jest zlokalizowany po jej wschodniej stronie Edgeøyjøkulen o powierzchni 1 365 km². Wyływające spod niego mętne wody pochodzące z topnienia podstawy pod wpływem ciężaru lodu (Dowdeswell i Bamber 1995) dostarczają do przylegających do jego czoła wód znaczne ilości materiału osadowego. Carroll i in. (2008) zaobserwował na stacjach najbliższych północnowschodniemu wybrzeżu wyspy Edgeøya dominację ArW, podczas gdy przy południowowschodnim wybrzeżu pod powierzchnią warstwą ArW znajdowała się warstwa AW.

4.9 Historia Svalbardu od końca ostatniego zlodowacenia

Ostatnie zlodowacenie rozpoczęło się 116 000 lat BP wskutek wymuszania orbitalnego (Berger i Loutre 2002, Loutre i in. 2004) i w nomenklaturze polskiej określane jest terminem Vistulian. Według różnych autorów zakończyło się na Svalbardzie między 18 000 lat BP a 15 000 lat BP (np. Solheim 1991, Ingofsson i Landvik 2013), choć niektórzy autorzy szacują, że deglacja na zachodnim szelfie Svalbardu mogła rozpocząć się już 20 500 lat BP (Rasmussen i in. 2007, Jessen i in. 2010). Od tego czasu czoło lądolodu Svalbardu i Morza Barentsa cofało się lub posuwało do przodu w rytmie cykli glacjałów i interglacjałów powiązanych ze zmianami natężenia cyrkulacji północno atlantyckiej – NAC (Martrat i in. 2003, Rasmussen i in. 2007, Jessen i in. 2010, Rigual-Hernández i in. 2016).

Szacuje się, że pierwszy interstadiał – Bølling-Allerød (BA) – rozpoczął się zależnie od regionu między 18 000 lat BP na zachodnim szelfie Svalbardu a 15 000 lat

BP w rejonie Morza Barentsa (Mangerud i in. 1992; Elverhoi i in. 1998; Landvik i in. 1998) i trwał do około 12 000 lat BP. W tym czasie między fazami Bølling i Allerød zarejestrowano krótki, bo trwający około 200 lat okres ochłodzenia nazywany starszym dryasem podczas którego ponownie nastąpił przyrost pokrywy lodowej (Svendsen i in. 1996, Łącka i in. 2015a). Według Landvik i in. (1998) w Isfjorden, Kongsfjorden, Woodfjorden, Raudfjorden, Liefdefjorden i Smeerenburgfjorden starszy dryas przypadł on na okres 12 600 – 12 400 lat BP. W następującym po BA młodszym dryasie (YD) ponownie nastąpiło szybkie ochłodzenie klimatu i rozwój pokrywy lodowej na Svalbardzie (Mayewski i in. 1993, Alley i in. 2000, Ślubowska-Woldengen i in. 2007, 2008, Zamelczyk i in. 2012, Łącka i in. 2015a). Chociaż przyjęty ogólny czas trwania tego stadiału na Svalbardzie przypada na okres między 12 500 a 11 500 lat BP (Ślubowska-Woldengen 2008) to w różnych częściach archipelagu mógł się on znacząco różnić. I tak Mangerud i in. (1992) i Hald i in. (2004) przyjęli okres jego trwania w Van Mijenfjorden na okres między 12 800 a 11 700 lat BP, podczas gdy Svendsen i Mangerud (1992) przyjęli na okres jego trwania w Brommedalen na okres między 10 500 a 10 100 lat BP. Ochłodzenie klimatu w YD było skutkiem osłabienia cyrkulacji południkowej na północnym Atlantyku, której przyczyn upatruje się na przykład w wylaniu się do północnego Atlantyku wód jeziora Agassiz (Gildor i Tziperman 2001, Jennings i in. 2006) albo zaburzeniu cyrkulacji termohalinowej przez napływający z północy lód morki (Broecker 2006). Analiza zawartości stabilnych izotopów tlenu ($\delta^{18}\text{O}$) i frakcji IRD (ang. *ice rafted debris*) w osadach rdzenia pobranego w Storfjordrenna (Łącka i in. 2015a) pokazują jednak, że okres ten nie był zimny przez cały czas i w jego drugiej połowie zdarzały się okresy ocieplenia.

Wczesny holocen (ang. *Early Holocene*; EH, 11 700 – 9 000 lat BP) to okres, kiedy wskutek wyższego promieniowania słonecznego więcej energii cieplnej było dostarczane do oceanu i transportowane ku Arktyce, co prowadziło do szybszego topnienia pokrywy lodowej (Sarnthein i in. 2003). Większy obszar wolnej od lodu powierzchni oceanu prowadził do większej absorpcji ciepła, co dawało efekt pozytywnego sprzężenia zwrotnego i skutkowało jeszcze szybszym tempem topnienia lodowców, aż do ich ostatecznego wycofania się do najbardziej wewnętrznych części fiordów (Forwick i Vorren 2009, Jessen i in. 2010, Baeten i in. 2010, Łącka i in. 2015a). Według Łącka i in. (2015) około 10 800 lat BP proces cielenia się lodowców w regionie Storfjorden był znacznie słabszy niż w poprzednich okresach a być może nawet zaniknął. Wzrost bioróżnorodności zbiorowisk otwornic (Łącka i in. 2015a) oraz pojawienie się

ciepłolubnego małża *Mytilus edulis* przy zachodnim wybrzeżu wyspy Edgeøya (Salvigsen i in. 1992) sugeruje, że około 9 500 lat BP do Storfjordrenna napłynęły AW, które następnie podążyła w głąb Storfjorden.

Warunki środowiskowe w środkowym holocenie (ang. *Mid Holocene*; MH, (9 000 – 4 000 lat BP) były względnie stabilne. Według Łackiej i in. (2015) obszar pokryty przez morską pokrywę lodową w Storfjordrenna uległ zmniejszeniu a obecność takich gatunków otwornic jak *Cassidulina reniforme* i *Melonis barleeanum* sugeruje ciągły napływ AW. Zwłaszcza relatywnie wysoka liczebność tego drugiego gatunku może sugerować, że warunki panujące w MH w Storfjordrenna przypominały te panujące obecnie we współczesnych fiordach norweskich. Mimo tych pozornie stabilnych warunków zarówno analiza zbiorowisk otwornic, zawartości frakcji IRD w osadzie oraz $\delta^{18}\text{O}$ i $\delta^{13}\text{C}$ skorupki otwornic bentosowych (Łacka i in. 2015a) a także prace prowadzone wcześniej przez Sarnthein i in. (2003), Forwick i Vorren (2007), Forwick i in. (2010), Skirbekk i in. (2010), Rasmussen i in. (2012) sugerują, że w czasie trwania MH doszło do przynajmniej dwóch większych ochłodzeń w okresach 9 000-8 000 lat BP i 6 000-5 500 lat BP. W czasie ich trwania czoła niektórych lodowców mogły awansować, zwłaszcza podczas drugiego okresu ochłodzenia, kiedy to zanotowano zwiększoną aktywność lodowców w Tempelfjorden (Forwick i in 2010), Billefjorden (Baeten i in. 2010) czy na wyspie Nordaustlandet (Ojala i in. 2014).

W późnym holocenie (ang. *Late Holocene*; LH, 4 000 lat BP do teraz) wody powierzchniowe w Storfjordrenna ulegały ochłodzeniu i wysłodzeniu, na lądzie obserwowano stopniowy przyrost lodowców, zaś w rejonie Storfjorden lekkie nasileniu uległ proces cielenia się lodowców na co wskazują piki frakcji IRD w osadzie (Łacka i in. 2015a). Ochłodzenie klimatu na półkuli północnej w LH może być efektem zmniejszenia nasłonecznienia w wysokich szerokościach geograficznych w wyniku wymuszenia orbitalnego (Wanner i in. 2008). Źródłem zimnej i wysłodzonej wody w rejonie Storfjordrenna może być topienie się lodu z cielących się lodowców i intruzje ArW z Morza Barentsa (Łacka i in. 2015a).

5. Materiały i metody badawcze

5.1 Materiały

Weryfikacja hipotezy o związku niektórych gatunków cyst bruzdnic z *pack-ice* przeprowadzona została na podstawie analizy próbek osadów powierzchniowych. W tym celu zebrano 25 próbek osadów za pomocą próbnika skrzynkowego (ang. *box corer*) o długości boków 20 x 20 cm z pokładu *r/v* Oceania. Próbki zostały zebrane w sierpniu 2014 w Hornsundzie (4 stacje) i Storfjorden (4 stacje) oraz w sierpniu 2016 w Isfjorden (3 stacje), Rijpfjorden (4 stacje), Wijdefjorden (3 stacje) oraz na przedpolach dwóch lodowców: Austfonna na wyspie Nordaustlandet (4 stacje) i Edgekølen na wyspie Edgeøya (3 stacje). Rekonstrukcja warunków lodowych została przeprowadzona w oparciu o rdzeń osadów JM09020GC. Rdzeń ten pobrany został ze statku *R/V* Jan Mayen (aktualnie Helmer Hanssen) w listopadzie 2009 za pomocą sondy grawitacyjnej w centralnej części Storfjordrenny na głębokości 253 m (Łącka i in. 2015a). Rdzeń ten ma długość 426 cm i średnicę 9 cm.

Model wiekowy i litologia rdzenia osadów JM09020GC

Model wiekowy rdzenia JM09020GC został opracowany i opublikowany przez Łącką i in. (2015). Model ten wykonano na podstawie dziewięciu dat uzyskanych metodą datowania radiowęglowego (^{14}C) z fragmentów muszli małży (Tab. 5.1.) Próbka St 20A 39, która wykazała wiek starszy niż znajdująca się poniżej niej próbka St 20 78/79 została pominięta w modelu wiekowym ze względu na duże prawdopodobieństwo, iż była re-deponowana. Model wiekowy opracowano przy założeniu linowego tempa akumulacji osadu w warstwach pomiędzy datowanymi próbkami. Najwyższe wartości prawdopodobieństwa ze skalibrowanych przedziałów wiekowych zostały wykorzystane jako podstawa dla modelu wiekowego. Prawdopodobnie co najmniej 40 cm górnych osadu rdzenia JM09020GC zostało utraconych, gdy próbnik wraz z pobranym osadem został położony na pokładzie statku. Wniosek ten jest poparty analizą osadów z próbnika *box corer* zebranych w tym samym miejscu. Uzyskany w wyniku ekstrapolacji wiek warstwy powierzchniowej rdzenia szacuje się na 1200 lat BP.

Tab. 5.1. Datowany i kalibrowany wiek próbek na podstawie datowania ^{14}C (za Łącka i in. 2015a).

Numer próbki	Głębokość [cm]	Identyfikator próbki	Wiek na podstawie pomiaru datowania ^{14}C BP	Wiek BP kalibrowany BP $\pm 2\sigma$	Wiek BP zastosowany w modelu wiekowym	Rodzaj datowanego materiału [muszle małży]
St 20A 5/6	5	Poz-46955	1835 \pm 3 0	1200- 1365	1285	<i>Ciliatocardium ciliatum</i>
St 20A 39	38.5	Poz-46957	2755 \pm 3 0	2245- 2470	Pominięta	<i>Astarte crenata</i>
St 20 78/79	78	Poz-46958	2735 \pm 3 0	2177- 2429	2320	<i>Astarte crenata</i>
St 20 110	109.5	Poz-46959	3450 \pm 3 0	3079- 3323	3220	<i>Astarte crenata</i>
St 20 142	141.5	Poz-46961	6580 \pm 4 0	6850- 7133	6970	<i>Astarte crenata</i>
St 20A152	151.5	Poz-46962	7790 \pm 4 0	8018- 8277	8160	<i>Astarte crenata</i>
St 20 157	156.5	Poz-46963	8610 \pm 5 0	8989- 9288	9120	<i>Bathyarca glacialis</i>
St 20 251/252/253	252	Poz-46964	10200 \pm 60	10895- 11223	11230	<i>Thracia</i> sp.
St 20 396	395.5	Poz-46965	12570 \pm 60	13780- 14114	13950	<i>Bivalvia</i>

Podobnie jak model wiekowy, litologia rdzenia JM09-020-GC została opisana przez Łącką i in (2015). W rdzeniu wyróżniono cztery jednostki litologiczne: L1 (od spodu do ~370 cm rdzenia; >13 400 lat BP), L2 (~370 do ~272 cm rdzenia; ~13 400 do ~11 500 lat BP), L3 (~272 do ~113 cm rdzenia; ~11 500 lat BP do ~3 600 lat BP), L4 (~113 cm do powierzchni rdzenia; ~3 600 lat BP do ~ 1 200 lat BP). Kody barw osadów podano wg klucza Munsella.

W skład osadu z jednostki L1 (od spodu do ~370 cm rdzenia) wchodzi głównie zagęszczony ciemnoszary (5Y 4/1) i nie bioturbowany piaszczysty muł zawierający zmienne ilości materiału okruchowego. Osad jednostki L2 (~370 cm do ~272 cm) to zwarty ciemnoszary (5Y 4/1) piaszczysty muł z odrobiną grubszego materiału i mniejszą niż w poprzedniej jednostce zawartością materiału okruchowego. Średnia wielkość ziaren osadu wyniosła między 7 a 10 μm . W tej warstwie zaobserwowano najwyższe w całym rdzeniu zawartości frakcji IRD i stosunek Fe/Ca oraz pierwsze ślady. Jednostka

L3 (~272 cm do ~113 cm) składa się głównie ze zbitego ciemno oliwkowo-szarego (5Y 3/2) mułu z umiarkowaną zawartością piasku i większą niż w poprzedniej warstwie średnią wielkością ziaren osadu. Zawartość frakcji IRD jest niska a stosunek Fe/Ca jest niższy niż w poprzedniej warstwie. Zaobserwowano tu również ciągłe bioturbacje. Osad w jednostce L4 (~113 cm do wierzchu rdzenia) miał skład podobny do osadu z poprzedniej warstwy z okazjonalnie wyższą zawartością piasku. Średnia wielkość ziaren osadu w tej jednostce sięga nawet 15 μm . W jednostce występują ciągłe bioturbacje i liczne fragmenty muszli.

5.2 Metody

Na każdej stacji poboru prób dokonano pomiarów temperatury i zasolenia w całej kolumnie wody z zastosowaniem sondy CTD Sensiondata SD 204 wyposażonej w czujnik mętności wody Seapoint typu beckscatter, emitujący światło czerwone o długości fali 880 nm.

Analiza granulometryczna osadów została wykonana laserowym miernikiem cząstek Malvern Mastersizer 2000 połączonym z przystawką HydroMU (Malvern Instruments, Malvern, UK). Przed analizami osad był liofilizowany i homogenizowany. W trakcie pomiarów agregaty osadu rozbijano za pomocą przystawki ultradźwiękowej. Dane uzyskane z pomiarów zostały poddane analizie statystycznej z użyciem oprogramowania GRADISTAT v. 8.0 (Blott i Pye 2001). Osad został sklasyfikowany na podstawie wielkości składników wchodzących w jego skład.

Preparaty dinocyst

Metodologia analizy dinocyst zastosowana wykonana zgodnie ze standardową metodologią opracowaną przez Pospelova i in. (2005; 2010). Górną warstwę osadu (~ 2 cm) zebrano do zamykanych worków polietylenowych i przechowywano w temperaturze -20°C . Po rozmrożeniu w laboratorium, 3–4 cm^3 osadu przeniesiono do polipropylenowej próbki, wysuszono w temperaturze powyżej 40°C i zważono. Materiał, z którego wykonano próbki pozwalał na późniejsze wytrawianie materiału w kwasie fluorowodorowym.

Próbki następnie moczo przez 12 godzin w wodzie destylowanej. Nadmiar wody zdekantowano po odwirowaniu przy 3000 obrotach na minutę przez 6 min. Dodano 2 tabletki zawierające zarodniki *Lycopodium clavatum* na próbkę (Mertens i in. 2009,

2012). Zarodniki *L. clavatum* zostały użyte jako odniesienie do obliczenia całkowitej ilości dinocyst na 1g suchego osadu. Kolejnym etapem było dodanie około 7 ml kwasu chlorowodorowego (HCl, 10%, w temperaturze pokojowej) w celu rozpuszczenia tabletek i usunięcia węglanów. Po 30 minutach próbki ponownie odwirowano i dekantowano. Następnie dodano ~ 9 ml wody destylowanej i próbkę ponownie odwirowano i zdekantowano. Procedurę powtarzano, aż pH supernatantu osiągnęło poziom wody destylowanej.

Następnie próbki przesiano na mokro na sicie o średnicy oczek 125 μm i 15 μm , w celu usunięcia frakcji osadu powyżej i poniżej maksymalnego i minimalnego rozmiaru dinocyst. Po przesianiu, do osadu dodano ~ 7 ml kwasu fluorowodorowego (HF, 48%, w temperaturze pokojowej) w celu usunięcia krzemianów. Próbki pozostawiono pod wyciągiem na 72 godziny, regularnie mieszając. Po rozpuszczeniu krzemianów próbki ponownie odwirowano i dekantowano. Następnie dodano ~ 7 ml kwasu chlorowodorowego (HCl, 10%, w temperaturze pokojowej) w celu usunięcia możliwych pozostałości węglanów. Następnie próbki przepłukano wodą destylowaną, jak opisano powyżej i przesiano na sicie o średnicy oczek 15 μm . Slajdy mikroskopowe wykonano nanosząc kilka kropel pozostałej zawiesiny na szkiełko nakrywkowe i pozostawiając w temperaturze pokojowej do całkowitego wyschnięcia a następnie stosując galaretkę glicerynową przytwierdzono szkiełka do szkiełka podstawowego.

W każdym slajdzie zliczonych i zidentyfikowanych zostało około 300 cyst (o ile było to możliwe). Dinocysty zostały zidentyfikowane na najniższym możliwym poziomie taksonomicznym na podstawie prac Rochon i in. (1999), Matsuoka i in. (2009), Pospelova i in. (2010), Krepakevich i Pospelova (2010), Price i Pospelova (2011), Sarai i in. (2013) oraz Mertens i in. (2012b, 2013, 2015). Cysty o nieznanym taksonomii zostały sklasyfikowane w jednej z dwóch grup: RBC – okrągła brązowa cysta i SBC – kolczasta brązowa cysta, co jest powszechnie przyjętą praktyką w podobnych pracach.

Koncentracje cyst na 1g suchej masy osadu zostały obliczone według wzoru opracowanego przez Benninghoffa (1962) dla analiz palinologicznych:

$$C_{dw} = \frac{(d_c * L_t * t)}{(L_c * w)}$$

Gdzie:

c_{dw} – koncentracja = ilość cyst bruzdnic na 1g suchej masy osadu

d_c – ilość cyst zliczona na slajdzie

L_t – ilość spor *L. clavatum* w jednej tabletki

t – ilość tabletek dodanych do próbki

L_c – ilość zliczonych spor *L. clavatum*

w – waga osadu po wysuszeniu (g)

Statystyka

Podobieństwo stacji według Braya Curtisa oraz wskaźniki bioróżnorodności zostały obliczone w programie Primer 6 na podstawie całkowitej liczby gatunków. Dla każdej stacji wyznaczone zostały współczynniki bogactwa gatunków Margalef'a i współczynniki różnorodności Simpson'a, obliczone wg. wzorów:

Współczynnik bogactwa gatunków Margalef'a:

$$d = \left(\frac{S-1}{\log N} \right)$$

Gdzie:

S – liczba gatunków na badanym obszarze

N – liczba wszystkich osobników

Współczynnik różnorodności Simpson'a:

$$D = \frac{\sum n(n-1)}{N(N-1)}$$

Gdzie:

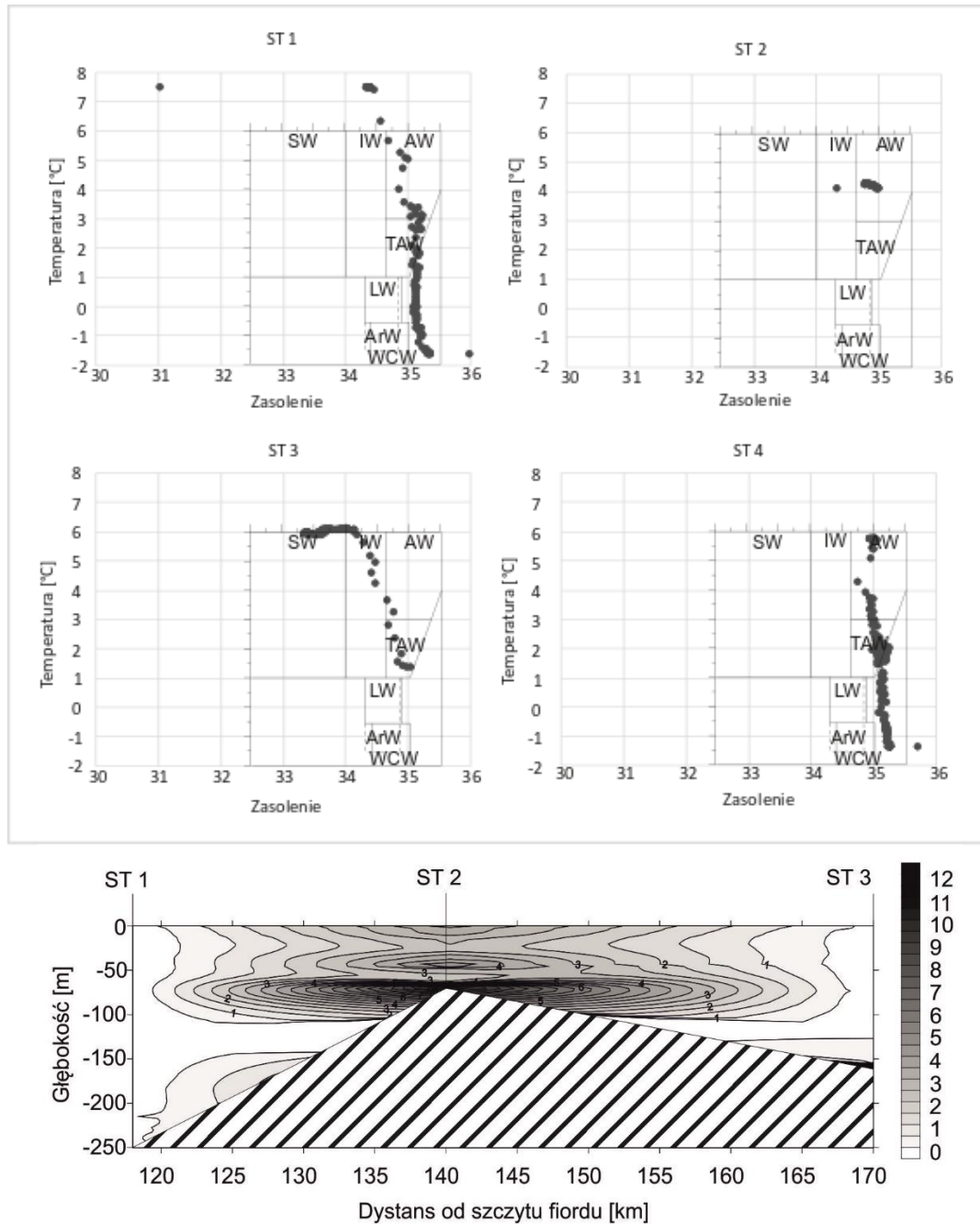
n – liczba osobników danego gatunku

N – liczba wszystkich osobników wszystkich gatunków

6. Wyniki

6.1 Warunki oceanograficzne

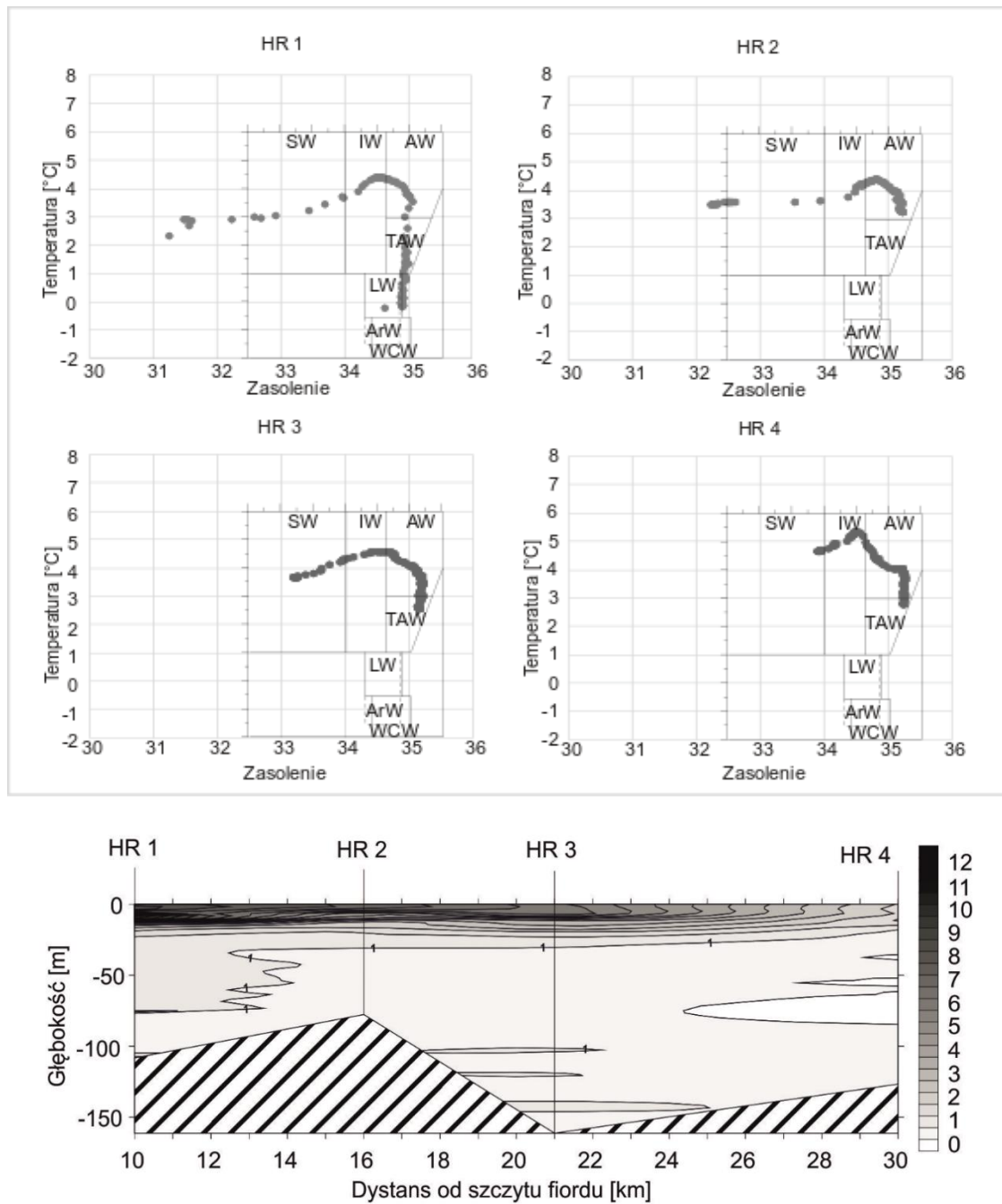
Storfjorden



Ryc. 6.1. Dominujące masy wodne (górze) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) w południowej części fiordu Storfjorden. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objaśnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.

W centralnej części Storfjorden (stacje ST 1 i ST 4, Ryc. 4.4) głównymi masami wodnymi były AW i STW. W części zachodniej (stacja ST 2) dominowały SW z intruzjami IW i STW. Wschodnia część fiordu (stacja ST 3) była zdominowana przez AW i IW. Najwyższą i najniższą temperaturę w kolumnie wody odnotowano w wewnętrznej części fiordu (stacja ST 1) – odpowiednio 7,5°C na powierzchni i -1,5°C na głębokości 250 m. W zachodniej części fiordu (stacja ST 2) temperatura wody zmieniała się od 6°C na powierzchni do 1°C przy dnie. We wschodniej części Storfjorden (stacja ST 3) wahania temperatury wody w całej kolumnie były minimalne i mieściły się w zakresie od 4°C do 4,5°C. Najniższą i najwyższą wartość zasolenia odnotowano w wewnętrznej (ST 1) części Storfjorden – odpowiednio 31 na powierzchni i 36 na głębokości 250 m. Warstwę wody o niższym zasoleniu (33) zaobserwowano również w warstwie powierzchniowej na zachodniej stacji ST 2. We wschodniej i zewnętrznej części fiordu (stacje ST 3 i ST 4) zasolenie w kolumnie wody oscylowało pomiędzy 34 a 35,5. Najwyższe zmętnienie wody (do 11,5 FTU) obserwowano przy dnie na stacjach ST 2 i ST 3 zlokalizowanych najbliżej brzegu. Przy powierzchni wartości zmętnienia były niższe i dochodziły jedynie do 4,5 FTU. Na stacjach zlokalizowanych w osi Storfjorden (ST 1 i ST 4) notowane wartości zmętnienia osiągnęły maksymalnie 0,5 FTU w przydennych warstwach wody.

Hornsund

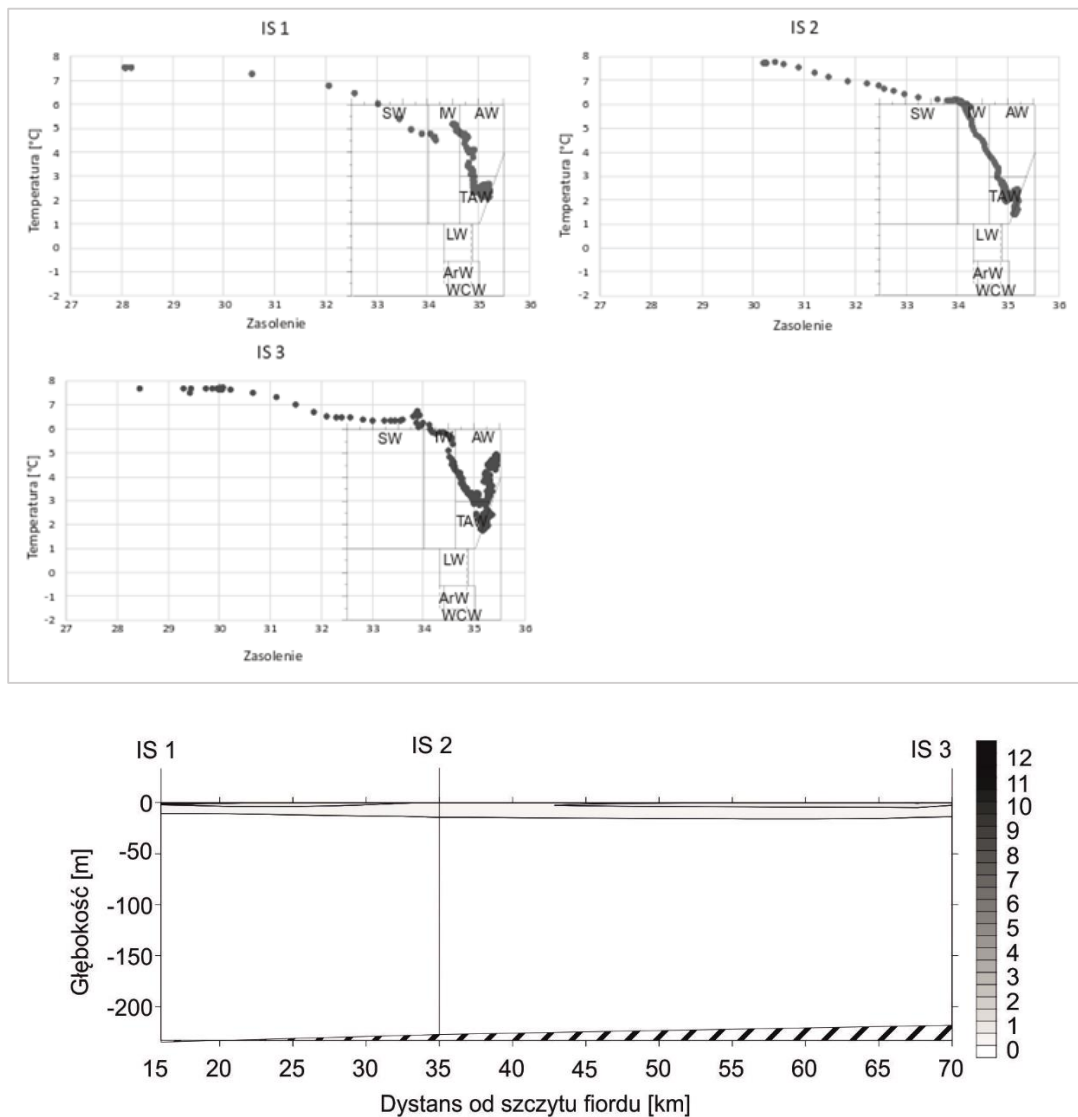


Ryc. 6.2. Dominujące masy wodne (górze) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) we fiordzie Hornsund. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objaśnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.

Hornsund był zdominowany głównie przez AW, z udziałem SW, IW i STW. W wewnętrznej części fiordu zanotowano również wody lokalne. Maksymalna temperatura wody we wszystkich stacjach w fiordzie została odnotowana na

głębokościach między 20 a 40 m i osiągnęła prawie 5°C na stacjach HR 1, HR 2 i HR 3 i prawie 5,5°C na stacji zewnętrznej HR 4. Najniższa temperatura w kolumnie wody – nieco poniżej 0°C – została zarejestrowana na głębokości 110 m na najbardziej wewnętrznej stacji HR 1, w pozostałej części fiordu najniższe wartości temperatury wody oscylowały wokół 3°C. Minimalne zasolenie wody rejestrowano zawsze w powierzchniowej warstwie i wzrastało od 31 w wewnętrznej części fiordu (stacja HR 1), do 32 i 33 w centrum (odpowiednio stacje HR 2 i HR 3) i do prawie 34 w stacji zewnętrznej HR 4. Maksymalne zasolenie w kolumnie wody w całym fiordzie wynosiło od 35 do 35,5 przy dnie. Mętność wody była największa w przypowierzchniowej warstwie wody. Na stacji HR 1 zanotowano do 10,5 FTU, na stacji HR 2 do 7 FTU, na stacji HR 3 do 6 FTU a na stacji HR 4 do 2 FTU. W głębszych warstwach wody mętność spadała do 1 FTU wewnątrz fiordu oraz 0,5 FTU w części centralnej i zewnętrznej.

Isfjorden

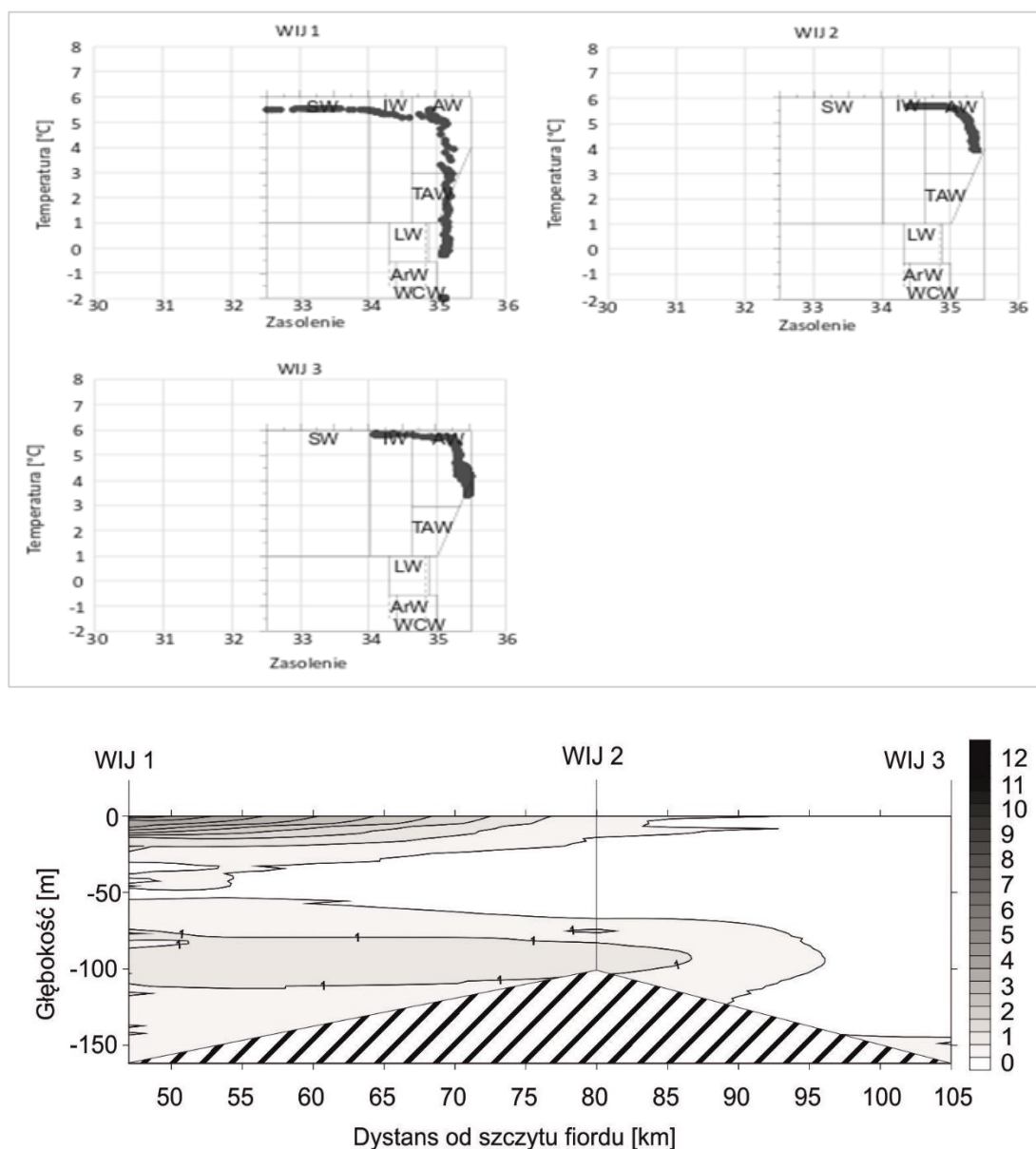


Ryc. 6.3. Dominujące masy wodne (góra) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) we fiordzie Isfjorden. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objasnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.

W wewnętrznej (IS 1) i zewnętrznej (IS 3) części Isfjorden dominującymi masami wody były STW i AW z intruzjami IW i SW, podczas gdy STW i IW z intruzjami SW dominowały w środkowej (IS 2) części fiordu. Na wszystkich stacjach w Isfjorden maksymalna temperatura wody osiągnęła 8°C przy powierzchni, podczas gdy minimalna temperatura przy oscylowała wokół 2°C przy dnie, a tylko w środkowej części fiordu osiągnęła 1,5°C. Najniższe zarejestrowane zasolenie wody wynosiło 28 na powierzchni w wewnętrznej (stacja IS 1) i zewnętrznej (stacja IS 3) i 30 w powierzchniowych wodach

środkowej części fiordu (stacja IS 2). Maksymalne wartości zasolenia w kolumnie wody w całym fiordzie oscylowały pomiędzy 35 a 35,5 i były rejestrowane przy dnie. Najwyższą mętność wody na wszystkich stacjach zanotowano w przypowierzchniowej warstwie wody – nieco ponad 1 FTU. Poniżej aż do dna mętność nie przekraczała 0,5 FTU.

Wijdefjorden

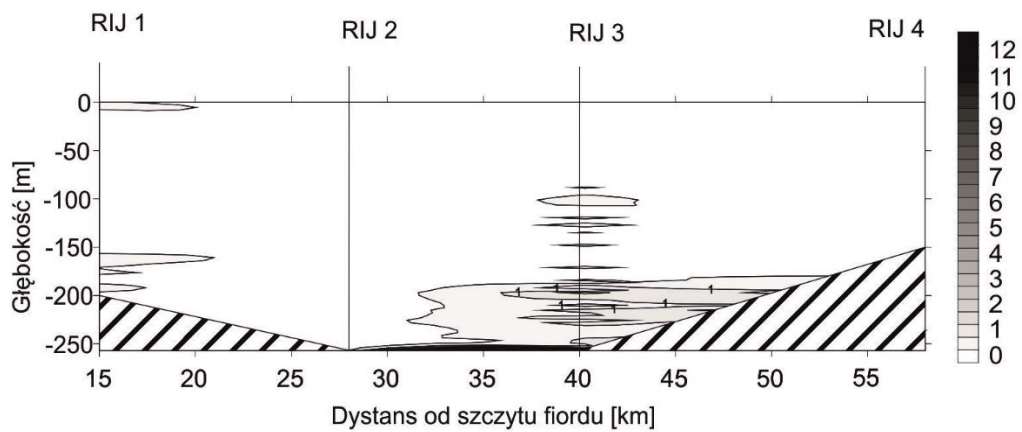
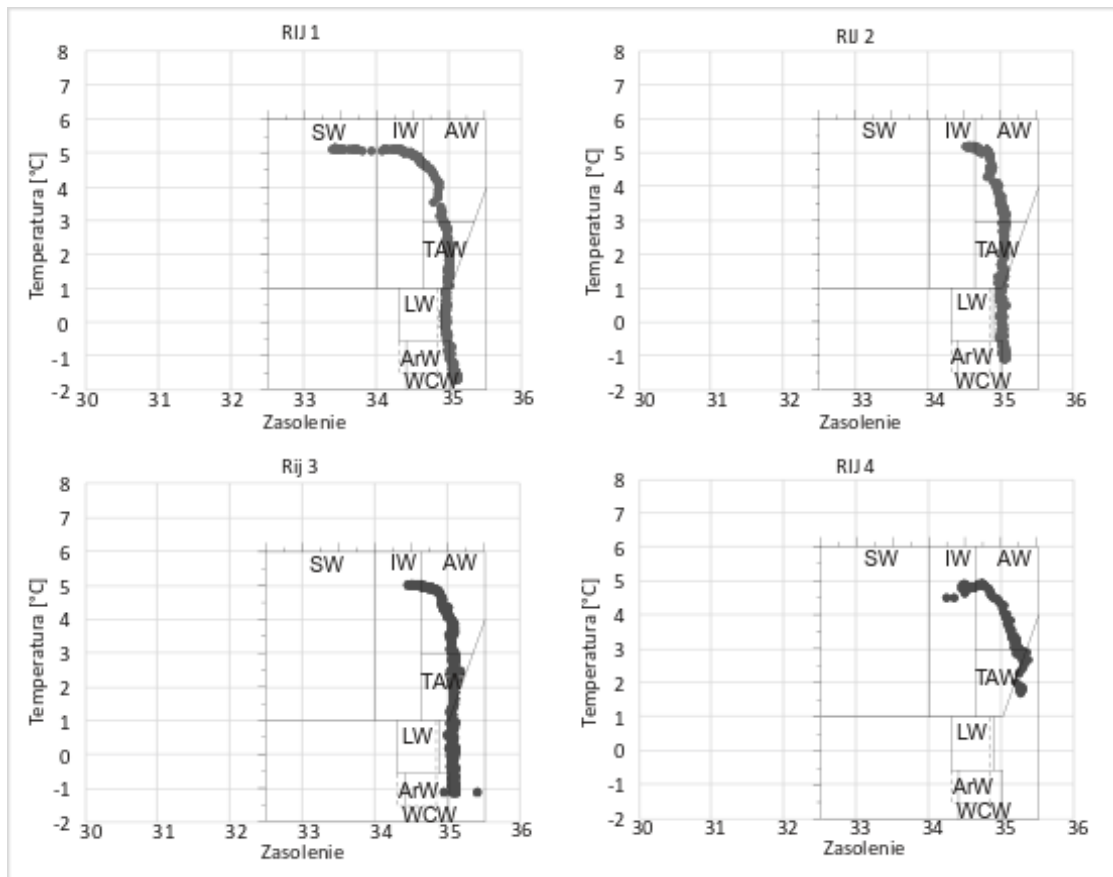


Ryc. 6.4. Dominujące masy wodne (górze) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) we fiordzie Wijdefjorden. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objasnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.

W wewnętrznej części Wijdefjorden zaobserwowano występowanie SW, AW, IW i STW, część środkowa i zewnętrzna była zdominowana przez AW z dodatkiem IW. Na wszystkich stacjach w Wijdefjorden (WIJ 1, WIJ 2 i WIJ 3) maksymalne temperatury notowano w powierzchniowej warstwie wody i mieściły się one w zakresie od 5,5°C do 6°C. Najniższą wartość temperatury wody odnotowano przy dnie w wewnętrznej części

fiordu (stacja WIJ 1) – $-0,5^{\circ}\text{C}$. W stacji centralnej (WIJ 2) i zewnętrznej (WIJ 3) minimalne zarejestrowane wartości temperatury wynosiły odpowiednio 4°C i 3°C przy dnie. Najniższe zasolenie odnotowano na stacji wewnętrznej WIJ 1 – 32,5 przy powierzchni. W centralnej i zewnętrznej części fiordu (stacje WIJ 2 i WIJ 3) najniższe zmierzone wartości zasolenia w przypowierzchniowej warstwie wody wynosiły odpowiednio 34,5 i 34. Maksymalne wartości zasolenia w słupie wody na wszystkich stacjach wahały się między 35 a 35,5 osiągając maksymalne wartości w przydennej warstwie wody. Najwyższe wartości mętności zaobserwowano w przypowierzchniowej warstwie wody na stacji WIJ 1 – do 5 FTU. W kolumnie wody poniżej wartości mętności wody wahały się w zakresie od 0 do 1 FTU. Na stacji WIJ 2 przy powierzchni zanotowano wartości mętności nieco powyżej 0,5 FTU a przy dnie dochodzące nawet do 1 FTU, w toni wodnej nie przekroczyły one jednak 0,5 FTU. Na stacji WIJ 3 mętność wody nie przekroczyła 0,5 FTU w całej kolumnie wody oprócz warstwy przy dnie, gdzie wyniosła nieco ponad 0,5 FTU.

Rijpfjorden

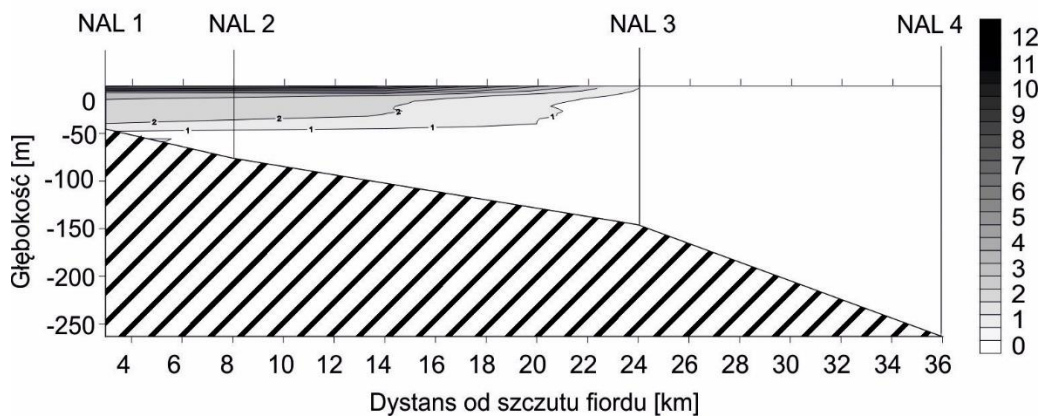
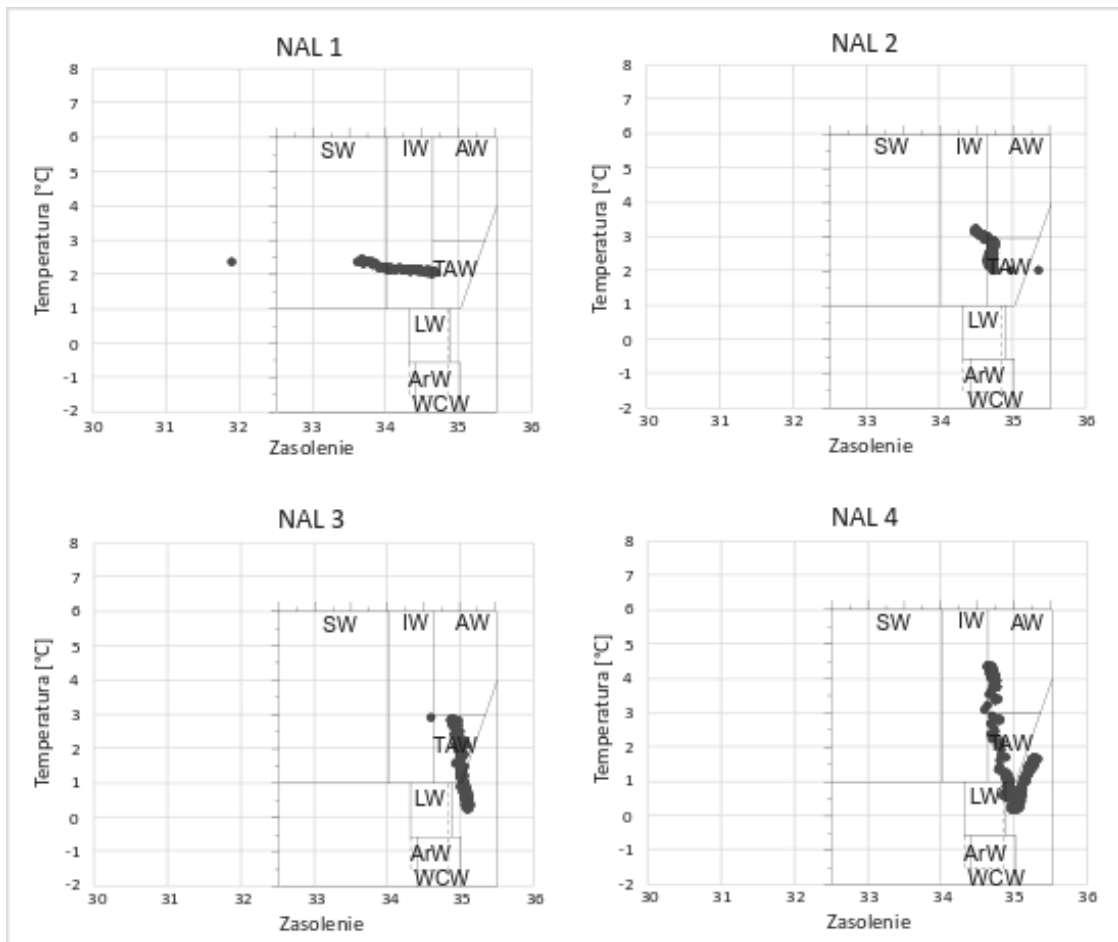


Ryc. 6.5. Dominujące masy wodne (górze) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) we fiordzie Rijpfjorden. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objaśnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.

W wewnętrznej części Rijpfjorden (stacja RIJ 1) odnotowano obecność mas wodnych SW, IW, AW, STW i WCW. W centralnej (stacje RIJ 2 i RIJ 3) i zewnętrznej (stacja RIJ 4) części fiordu dominowały AW i STW z dodatkiem IW i WCW. W całym

fiordzie maksymalna temperatura wody wynosiła 5°C w przypowierzchniowej warstwie wody. Najniższą temperaturę w kolumnie wody odnotowano na stacji RIJ 1 – prawie – 2°C przy dnie. W centralnej części fiordu (stacje RIJ 2 i RIJ 3) najniższe wartości temperatury wody osiągnęły –1°C przy dnie. W zewnętrznej części fiordu (stacja RIJ 4) najniższa zarejestrowana temperatura w słupie wody wynosiła 1,5°C przy dnie. Zasolenie na wewnętrznej stacji RIJ 1 osiągnęło wartości w zakresie 33,5 – 35. W pozostałej części fiordu wartości zasolenia w słupie wody wahały się w zakresie 34,5–35. Minimalne wartości obserwowano zawsze w przypowierzchniowej warstwie wody, maksymalne zaś przy dnie. Mętność wody w całym Rjipfjorden rzadko przekraczała 0,5 FTU – tylko w kilku warstwach przy dnie i na powierzchni na stacji RIJ 1 oraz przy dnie na stacji RIJ 3 gdzie doszła do 1 FTU.

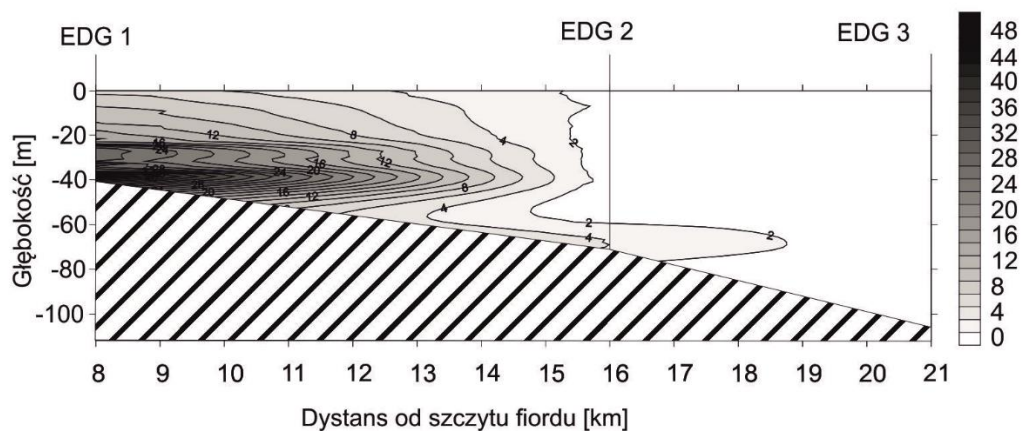
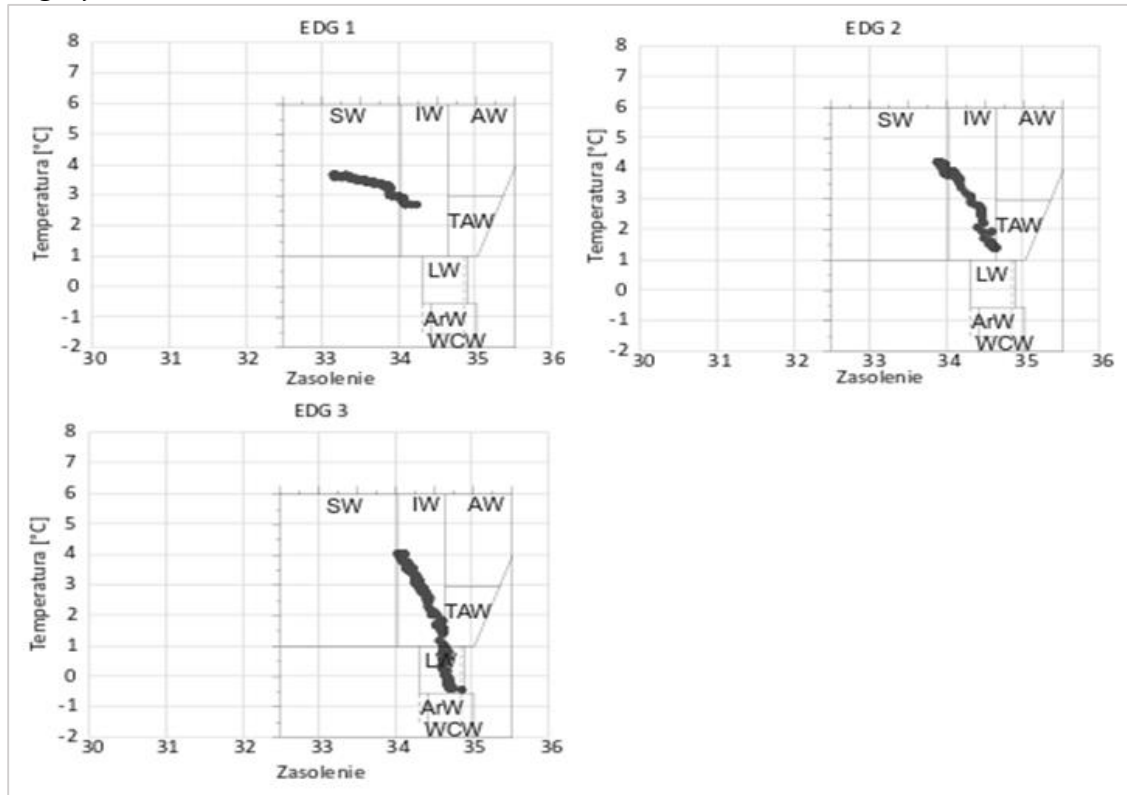
Nordaustrandet



Ryc. 6.6. Dominujące masy wodne (górze) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) w regionie wschodniego wybrzeża wyspy Nordaustrandet. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objasnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.

Główne masy wodne dominujące na szelfie w pobliżu wschodniego wybrzeża wyspy Nordaustlandet to SW, IW i STW w pobliżu czoła lodowca (stacja NAL 1), IW i STW na stacji NAL 2 znajdującej się 8 km od czoła lodowca, STW na oddalonej o 24 km od czoła lodowca stacji NAL 3 i AW, STW z dodatkiem IW i LW na najbardziej oddległej stacji NAL 4. Temperatura w kolumnie wody na stacji NAL 1 była względnie stała (między 2°C a 2,5°C). Na stacji NAL 2 wartości temperatury w kolumnie wody oscylowały w zakresie od 2°C do 3,5°C oraz w zakresie od 0°C przy powierzchni do 3°C przy dnie na stacji NAL 3. Największa zmiana wartości temperatury wody wystąpiła na stacji NAL 4 – od 0°C przy powierzchni do 4,5°C przy dnie. Wartości zasolenia w całym regionie oscylowały w granicach 34,5 – 35 w całej kolumnie wody. Najniższe zasolenie odnotowano w przypowierzchniowej warstwie wody na stacji NAL 1 – 32, natomiast najwyższe przy dnie na stacji NAL 2 – 35,5. Wartości mętności wody na stacji NAL 1 zmieniały się od 7,5 FTU przy powierzchni do 2 FTU przy dnie. Podwyższone wartości mętności wody notowano również przy powierzchni na stacji NAL 2 – 2 FTU. Na dwóch najbardziej oddalonych stacjach mętność wody nie przekroczyła 0,5 FTU w całej toni wodnej.

Edgeøya



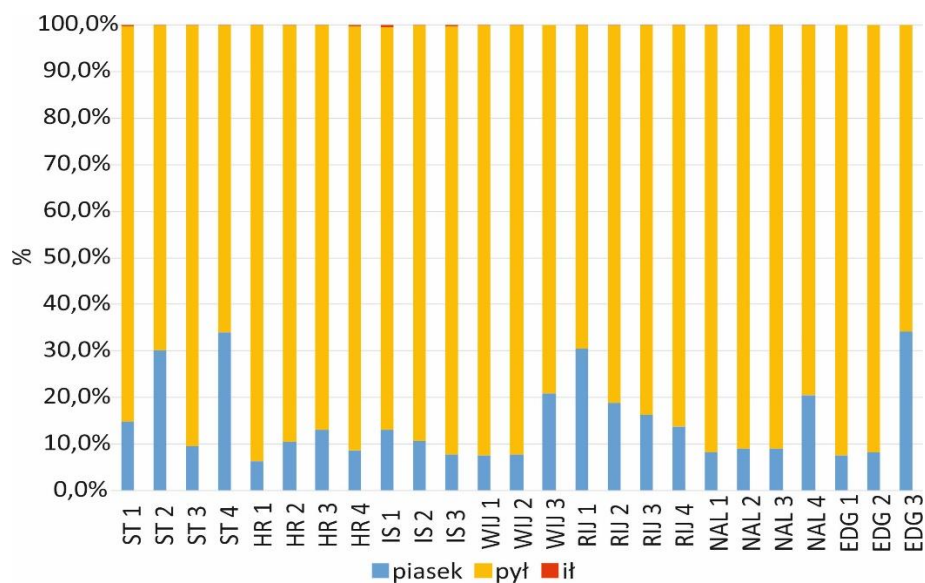
Ryc. 6.7. Dominujące masy wodne (górze) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) w regionie wschodniego wybrzeża wyspy Edgeøya. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objasnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.

Dominującymi masami wody na szelfie u wschodniego wybrzeża wyspy Edgeøya były SW i IW na najbliższej czoła lodowca stacji EDG 1, IW z dodatkiem SW i STW na pośredniej stacji EDG 2 oraz IW i LW z dodatkiem SW na najdalej odsuniętej stacji EDG 3. Wartości temperatury w kolumnie wody oscylowały w zakresie od 2,5°C przy dnie do 4°C na powierzchni na stacji EDG 1, 1°C przy dnie do 4,5°C przy powierzchni na stacji

EDG 2 i $0,5^{\circ}\text{C}$ przy dnie do 4°C przy powierzchni na stacji EDG 3. Wartość zasolenia wody na stacji EDG 1 mieściła się w przedziale od 33 na powierzchni do 34,5 przy dnie, w pozostałym regionie wartość zasolenia wynosiła od 34 na powierzchni do 35 po dnie. Mętność wody przed czołem lodowca Edgeøyjøkulen była znacznie wyższa niż w pozostałych stacjach. Na stacji EDG 1 przy powierzchni zanotowano 8 do 10 FTU zaś przy dnie mętność wzrosła aż do 48 FTU. Na stacjach EDG 2 i EDG 3 notowane wartości mętności wody nie przekroczyły jednak 2 FTU oprócz warstwy wody nad dnem na stacji EDG 2 gdzie doszły do 4 FTU.

6.2 Granulometria

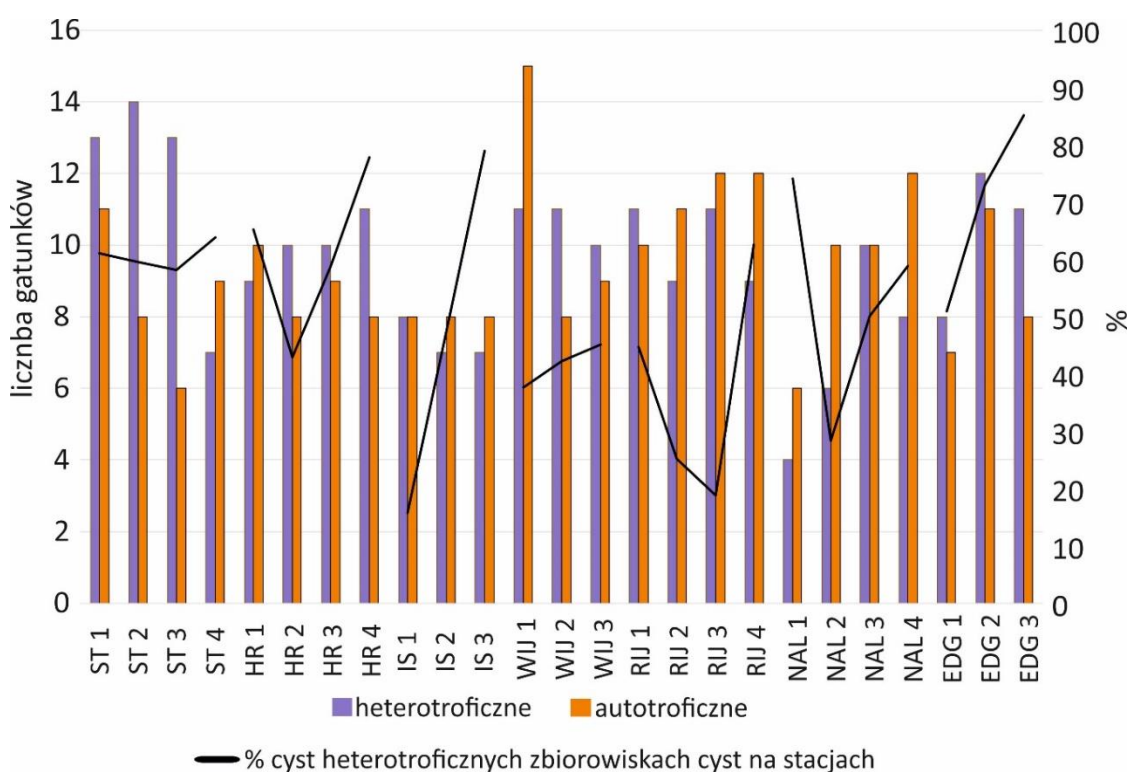
Dominującym typem osadu we wszystkich próbach powierzchniowych był pył glacialno-morski z dodatkiem piasku (Ryc. 6.8). Zawartość łu w osadzie wyniosła maksymalnie 0.3% na stacji IS1. Na stacjach w Storfjorden (Ryc. 4.4) zawartość pyłu w osadzie wyniosła od 87% (stacja ST 3) do 94% (stacja ST 4). Na stacjach w Hornsundzie zawartość pyłu w osadzie wyniosła odpowiednio 85 i 90% na stacjach HR 1 i HR 4 (Ryc. 6.8). W centralnej części fiordu pyłu w osadzie było mniej i jego zawartość wyniosła odpowiednio 66 i 70 % na stacjach HR 2 i HR 3 (Ryc. 6.8). Na stacjach IS 1 i IS 2 w Isfjorden zawartość pyłu w osadzie sięgała 92%, na stacji IS 3 zaś tylko 81% (Ryc. 6.8). Podobnie w Wijdefjorden na dwóch wewnętrznych stacjach (WIJ 1 i WIJ 2) zawartość pyłu w osadzie wyniosła niemal 92% zaś na zewnętrznej stacji WIJ 3 łu o osadzie było zaledwie 66% (Ryc. 6.8). Na wszystkich stacjach w Isfjorden zawartość pyłu w osadzie wyniosła między 90 (RIJ 1) a 92% (RIJ 3; Ryc. 6.8). Na najbliższej położonej od czoła lodowca stacji NAL 1 u wybrzeży Nordaustlandet zawartość pyłu w osadzie wyniosła około 70%, na kolejnych dwóch stacjach (NAL 2 i NAL 3) pyłu było 82 i 83% zaś na najbardziej oddalonej stacji NAL 4 pyłu w osadzie było 86% (Ryc. 6.8). Podobna tendencja wystąpiła u wybrzeży Edgeøya, najniższą zawartość pyłu w osadzie zanotowano na najbliższej czoła lodowca stacji EDG 1 – 87%, na stacji EDG 2 zawartość pyłu wyniosła 90% zaś na najbardziej oddalonej stacji EDG 3 – 92% (Ryc. 6.8).



Ryc. 6.8. Udział procentowy piasku (niebieski), pyłu (żółty) i łu (czerwony) w próbach współczesnych osadów powierzchniowych.

6.3 Współczesne cysty bruzdnic

Ogółem w próbach powierzchniowych zidentyfikowano 7 737 cyst należących do 45 gatunków z 28 rodzajów. Spośród nich 22 gatunki były heterotroficzne zaś 23 było autotroficznych (Appendix 1). Liczba gatunków auto- i heterotroficznych dla poszczególnych stacji przedstawiona jest na Ryc. 6.9. Najwyższe liczebności gatunków zaobserwowano na stacjach z Wijdefjorden (od 26 gatunków na stacji WIJ 1 do 19 gatunków na stacjach WIJ 2 i 3) i Rijpfjorden (od 23 gatunków na stacji RIJ 3 do 20 gatunków na stacji RIJ 2) oraz w Storfjorden (ogółem od 24 gatunków na stacji ST 1 do 16 na stacji ST 4). Najmniej gatunków zaobserwowano na stacjach z Isfjorden (od 16 gatunków na stacji IS 1 do 15 gatunków na stacjach IS 2 i 3). Na większości stacji w Storfjorden (ST), Hornsundzie (HR), Wijdefjorden (WIJ) oraz u wschodnich wybrzeży wyspy Edgeøya (EDG) większość obserwowanych gatunków była heterotroficzna, zaś w pozostałych lokalizacjach, tj., w Isfjorden (IS), Rijpfjorden (RIJ) i u wschodnich wybrzeży Nordaustlandet (NAL) więcej było gatunków autotroficznych (Ryc. 6.9).



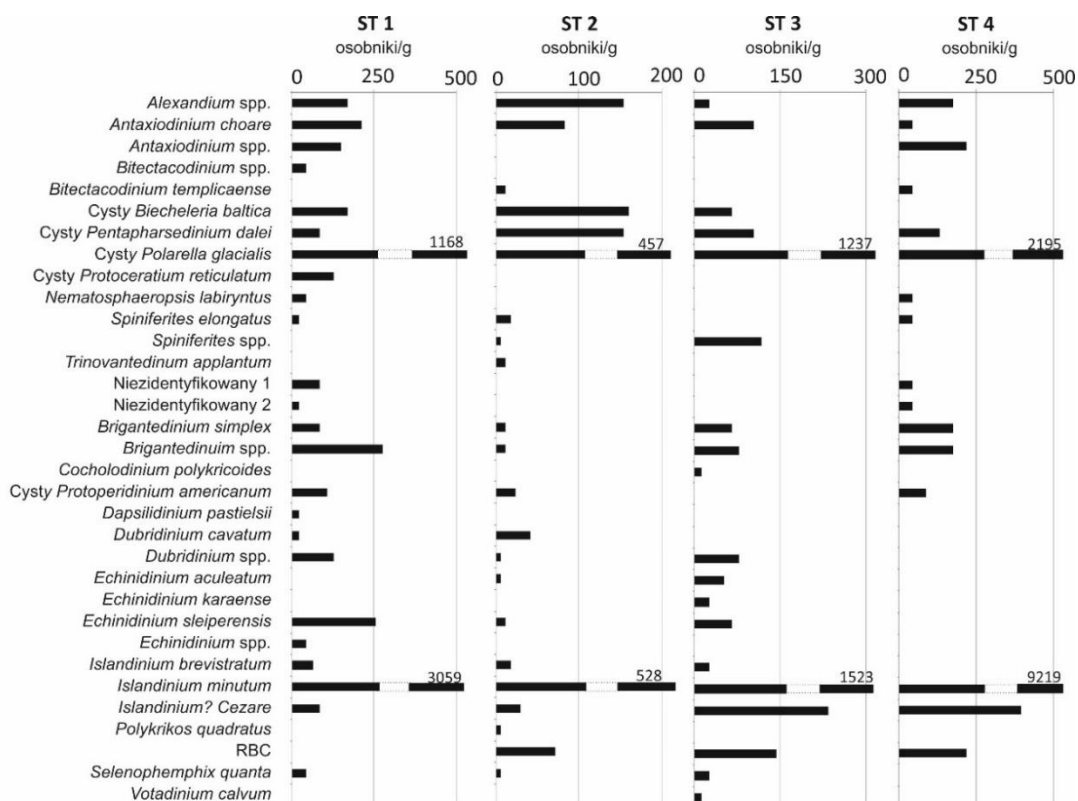
Ryc. 6.9. Liczba gatunków heterotroficznych (fioletowy) i autotroficznych (zielony) na poszczególnych stacjach oraz procent zawartości cyst heterotroficznych w próbach na poszczególnych stacjach (czarna linia).

Na stacjach z Hornsundu, Storfjorden (poza stacją ST 2), Isfjorden, zewnętrznej stacji z Wijdefjorden oraz dwóch najbardziej oddalonych od brzegu stacjach zarówno z szelfu u wybrzeży wysp Nordaustlandet i Edgeøya cysty heterotroficzne stanowiły między 50 a 85% całkowitej liczby cyst zidentyfikowanych w próbach. W przybrzeżnych stacjach z szelfu u wybrzeży Nordaustlandet i Edgeøya oraz w wewnętrznej stacji z Wijdefjorden udział procentowy cyst heterotroficznych wahał się pomiędzy 15 a 30% zaś na pozostałych stacjach wyniósł między 40 a 45%. Na stacjach z Isfjorden, Wijdefjorden oraz z szelfu u wschodnich wybrzeży wyspy Edgeøya wyraźnie widoczny jest wzrost udziału cyst heterotroficznych w próbach w miarę oddalania się od wnętrza fiordu (brzegu w wypadku ostatniej lokalizacji). W pozostałych lokalizacjach stacje najbardziej wewnętrzne i najbardziej zewnętrzne stacje (w wypadku stacji w szelfu u wschodnich wybrzeży Nordaustlandet chodzi o stacje najbliższe i najdalej od brzegu) charakteryzowały się najwyższą zawartością cyst heterotroficznych w próbach i nieraz o połowę mniejszym ich udziałem na stacjach wewnętrznych.

Poniżej opisano szczegółowo składy gatunkowe oraz ilościowe cyst bruzdnic na poszczególnych stacjach w badanych lokalizacjach. Sosowane w dalszej części opisu skróty RBC (od *Round Brown Cysts* – okrągłe brązowe cysty) i SBC (od *Spiny Brown Cysts* – kolczaste brązowe cysty) obejmują brązowe cysty, których przynależność taksonomiczna była niemożliwa do ustalenia nawet na poziomie rodzaju. Stosowanie tych skrótów jest powszechnie przyjętą praktyką w publikacjach dotyczących cyst bruzdnic. Aby wyniki były porównywalne wszystkie wartości przedstawiono jako ilość cyst na 1 gram suchego osadu (cysty/g).

Storfjorden

Na czterech stacjach w Storfjorden zidentyfikowano łącznie 1 212 cyst z 33 gatunków należących do 23 rodzajów. Spośród nich 15 gatunków było autotroficznych, a 18 heterotroficznych. Dominującymi gatunkami były *Islandinium minutum* i cysty *Polarella glacialis*. Wśród pozostałych gatunków odnotowano dwa inne gatunki związane z występowaniem *pack-ice* (*Islandinium? Cezare* i *Echinidinium karaense*), jednak ich liczebność była niewielka.



Ryc. 6.10. Skład gatunkowy i liczebność cyst bruzdnic na 1 g suchego osadu w Storfjorden.

Liczba gatunków na stacjach wahała się od 24 na stacji ST 1 do 16 na stacji ST 4 (Tab. 6.1.). Najwyższe zagęszczenie cyst (13 258 cyst/g) zanotowano na stacji ST 4 – najbardziej odsuniętej od brzegu stacji w Storfjorden, najmniejsze na stacji ST 2 położonej u zachodniego wybrzeża fiordu (1 828 cyst/g). Na trzech z czterech stacji zagęszczenie gatunków heterotroficznych było wyższe niż autotroficznych – na stacji ST 4 osiągnęło prawie trzykrotność zagęszczenia cyst autotroficznych. Tylko na stacji ST 2 wyższe zagęszczenie osiągnęły cysty autotroficzne.

W najbardziej wysuniętej na północ stacji ST 1 zaobserwowano 24 gatunki z 19 rodzajów, a średnie zagęszczenie cyst wynosiło 6 479 cyst/g suchego osadu. Dominujące na stacji były gatunki heterotroficzne (13 gatunków, 4 227 cyst/g), wśród których najliczniejszy był *I. minutum* (3 059 cyst/g). Liczba gatunków cyst autotroficznych była tylko nieznacznie mniejsza (11 gatunków), ale ich zagęszczenie osiągnęło tylko nieco ponad połowę zagęszczenia cyst heterotroficznych (2 252 cyst/g). Spośród gatunków autotroficznych najliczniejsze były cysty *P. glacialis* (1 168 cyst/g). Wśród pozostałych gatunków wyższą liczebnością wyróżniły się cysty z rodzaju *Brigantedinium* (276 cyst/g) i gatunek *Echinidinium sleperensis* (255 cyst/g). Zagęszczenie cyst *I? cezare* osiągnęło 85 cyst/g.

Stacja ST 2, położona w zachodniej części fiordu, wykazała najniższe zagęszczenie cyst na 1 gram osadu (1 828 cyst/g), chociaż zaobserwowano na nim 22 gatunki dinocyst z 16 rodzajów. Większość gatunków była heterotroficzna (14 gatunków), ale cysty autotroficzne wystąpiły liczniej (1 045 cyst/g). Dominującymi gatunkami były *I. minutum* (528 cyst/g) i cysty *P. glacialis* (457 cyst/g). Wyższą liczebnością wyróżniły się również cysty z rodzaju *Alexandrium* (154 cyst/g), oraz cysty gatunków *Biecheleria baltica* (160 cyst/g) i *Pentaparsedinium dalei* (154 cysty/g). Zagęszczenie cyst *I? cezare* wynosiły 30 cyst/g.

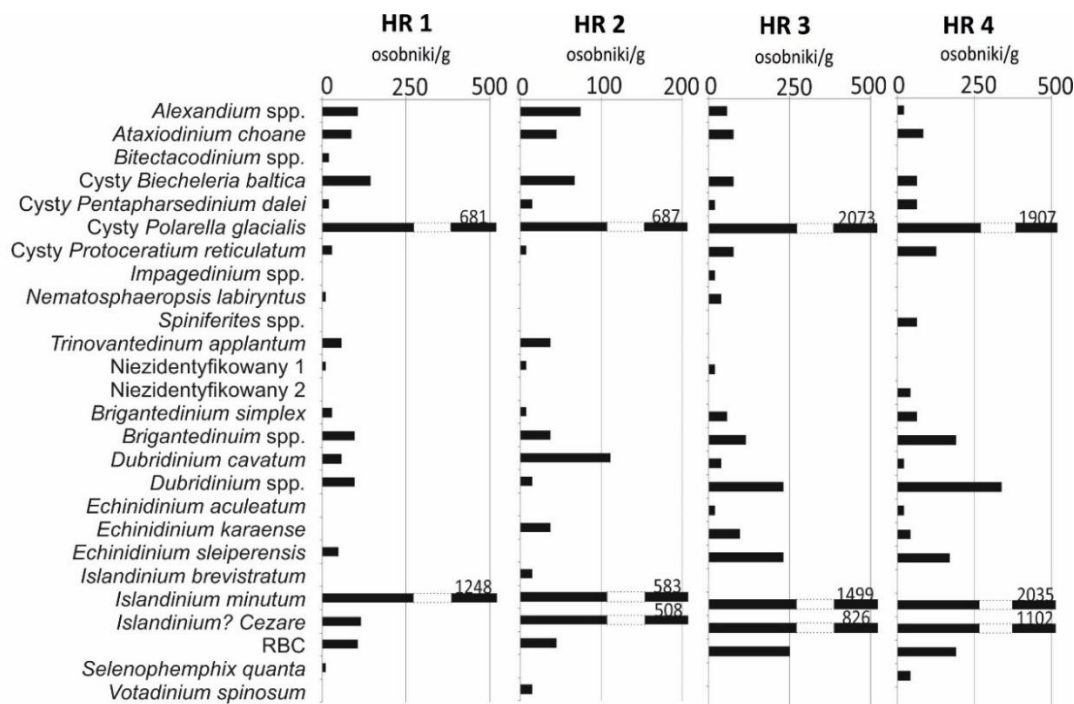
Na stacji ST 3 położonej we wschodniej części fiordu było 19 gatunków z 14 rodzajów, a średnia liczebność cyst wynosiła 3 997/g. Gatunków heterotroficznych było dwukrotnie więcej niż autotroficznych (odpowiednio 13 i 6 gatunków), ale ich zagęszczenie było tylko o połowę większe (2 344cyst/g). Dominującymi gatunkami były *I. minutum* (1 523 cyst/g) i cysty *P. glacialis* (1 237 cyst/g). Zagęszczenie cyst *I? cezare* osiągnęło 234 cyst/g. Była to jedyna stacja w Storfjorden, gdzie odnotowano gatunek *E. karaense*, a jego zagęszczenie osiągnęło 26 cyst/g.

Największą liczebność dinocyst w Storfjorden (13 258 cyst/g suchego osadu) i jednocześnie najmniejszą różnorodność (16 gatunków z 13 rodzajów) zaobserwowano na najbardziej południowej stacji ST 4. Gatunków autotroficznych było tylko nieznacznie więcej niż heterotroficznych (odpowiednio 9 i 7 gatunków). Dominującym gatunkiem był *I. minutum* (9 219 cyst/g) i ze względu na jego wysoką liczebność ogólne zagęszczenie cyst heterotroficznych było trzykrotnie wyższe od zagęszczenia cyst autotroficznych. Drugim pod względem liczebności taksonem były autotroficzne cysty *P. glacialis*, których zagęszczenie osiągnęło 2195 cyst/g. Liczebność cyst *I? cezare* na

tej stacji była najwyższa w całym fiordzie i osiągnęła 395 cyst/g sprawiając, że podobnie jak na stacji ST 4, był on trzecim pod względem zagęszczenia gatunkiem cyst na stacji.

Hornsund

Na czterech stacjach w fjordzie Hornsund zidentyfikowano 1 233 cyst należących do 26 gatunków z 20 rodzajów, z czego zarówno autotroficznych jak i heterotroficznych było po 13 gatunków. Dominującymi gatunkami były *I. minutum*, cysty *P. glacialis* i *I? cezare*. Wśród mniej licznych gatunków odnotowano *E. karaense*.



Ryc. 6.11. Skład gatunkowy i liczebność cyst bruzdnic na 1 g suchego osadu w fiordzie Hornsund.

Liczba gatunków na stacjach była zbliżona (18-19 gatunków; Tab. 6.1.). Największe zagęszczenie cyst zanotowano w zewnętrznej stacji HR 4 (6 570 cyst/g), najmniejsze w położonej centralnej części fiordu stacji HR 2 (2 323 cyst/g). Na wszystkich stacjach pod względem zagęszczenia dominowały gatunki heterotroficzne.

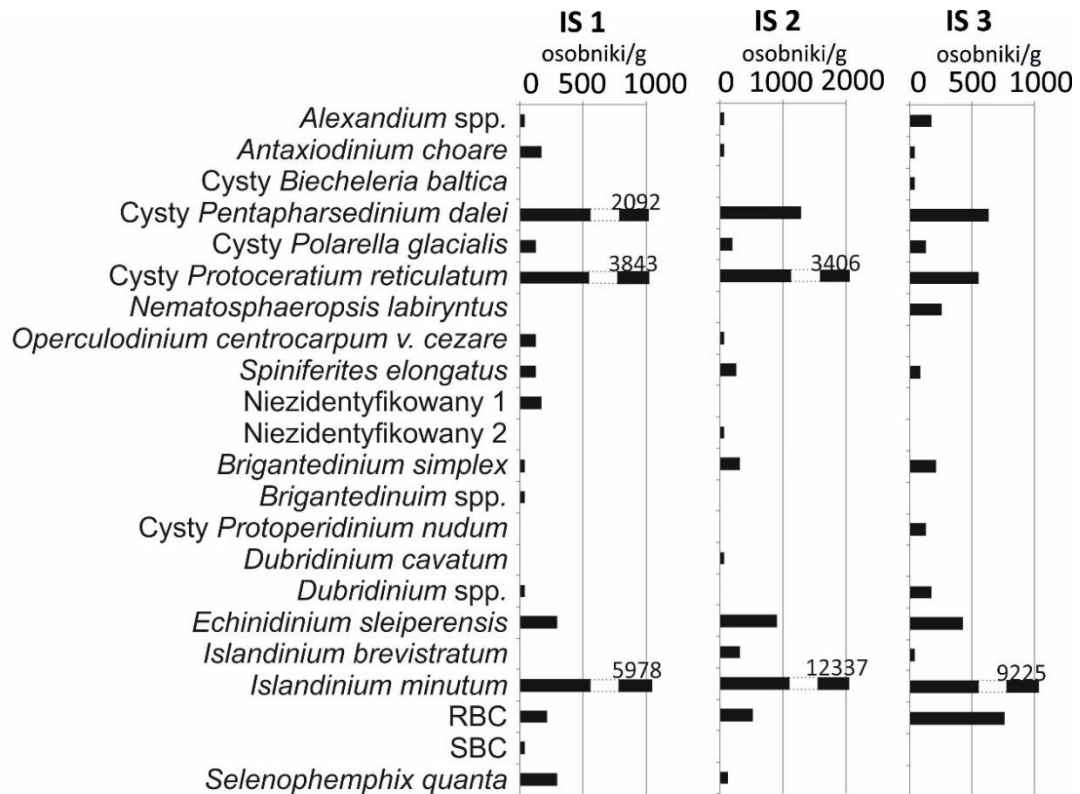
W wewnętrznej części fiordu Hornsund (stacja HR 1) zaobserwowano 19 gatunków dinocyst z 16 rodzajów, a ich średnia liczebność wyniosła 2 966 cyst/g. Liczba gatunków autotroficznych i heterotroficznych była podobna (odpowiednio 10 i 9 gatunków) ale to te drugie osiągnęły wyższe zagęszczenie (1 795 cyst/g). Najliczniej występującymi gatunkami cyst były *I. minutum* (1 248 cyst/g) i cysty *P. glacialis* (681 cyst/g). Liczebność gatunku *I? cezare* osiągnęła 115 cyst/g. Była to jedyna stacja we fiordzie, na której nie zanotowano gatunku *E. karaense*.

Na stacji HR 2 zaobserwowano 18 gatunków z 15 rodzajów, a średnia liczebność cyst wynosiła 2 315 cyst/g suchego osadu. Gatunków heterotroficznych było nieznacznie więcej (10) i osiągnęły one większe zagęszczenie (1 382 cysty/g). Dominującymi gatunkami były cysty *P. glacialis* (687 cyst/g), *I. minutum* (583 cyst/g) i *I? cezare* (508 cyst/g). Wyższą liczebnością odznaczył się również gatunek *Dubridinium clavatum* (112 cyst/g). Zagęszczenie cyst *E. karaense* wynosiło 37 cyst/g.

Próby z centralnej i zewnętrznej części fiordu (stacje HR 3 i HR 4) wykazały duże podobieństwo. W obu częściach zanotowano 19 gatunków dinocyst z 14 rodzajów, a średnia liczebność wyniosła odpowiednio 5 824 cyst/g i 6 591 cyst/g suchego osadu. Na obu stacjach gatunków heterotroficznych było więcej (10 na stacji HR 3 i 11 na stacji HR 4) i osiągnęły one wyższe zagęszczenia (odpowiednio 3 421 cyst /g i 4 196 cyst/g). Dominującymi gatunkami były cysty *P. glacialis* (odpowiednio 2076 cyst/g 1907 cyst/g), *I. minutum* (1 499 cyst/g na stacji HR 3 i 2 035 cyst/g na stacji HR 4) i *I? cezare* (826 cyst/g na stacji HR 3 i 1 102 cyst/g na stacji HR 4). Zagęszczenie cyst *E. karaense* osiągnęła 96 cyst/g na stacji HR 3 i 42 cyst/g na stacji HR 4. Liczniej wystąpiły tu gatunki *Dubridinium* spp, *E. sleperensis* oraz RBC.

Isfjorden

Na trzech stacjach w Isfjorden zidentyfikowano łącznie 931 cyst z 22 gatunków należących do 19 rodzajów, wśród których po połowie należało do grupy gatunków autotroficznych i heterotroficznych. Dominującym gatunkiem był *I. minutum*, licznie wystąpiły również cysty *P. reticulatum* i *P. dalei*.



Ryc. 6.12. Skład gatunkowy i liczebność cyst bruzdnic na 1 g suchego osadu w Isfjorden.

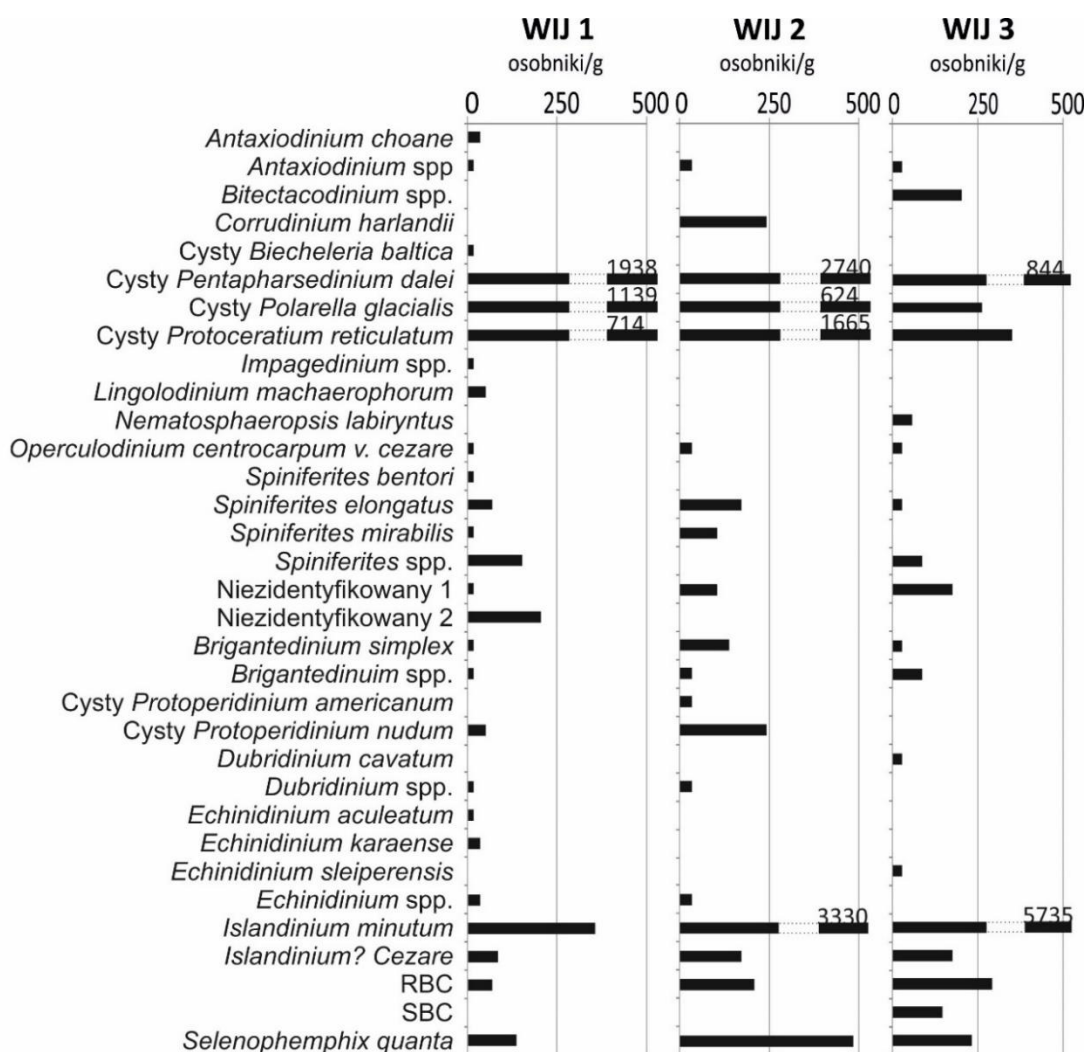
W wewnętrznej części fiordu (stacja IS 1) zaobserwowano 16 gatunków z 15 rodzajów, w stacjach położonych w centralnej i zewnętrznej części fiordu (odpowiednio IS 2 i IS 3) zaobserwowano po 15 gatunków z 14 rodzajów. Mimo niskiej w porównaniu z pozostałymi stacjami różnorodności, liczebność cyst na 1 gram suchego osadu na stacjach w Isfjorden była wysoka i wyniosła odpowiednio 13 664 cyst/g na stacji IS 1, 19 984 cyst/g na stacji IS 2 i 12 864 cyst/g na stacji IS 3. Na wszystkich stacjach zanotowano po 8 gatunków autotroficznych. W wewnętrznej części fiordu (stacja IS 1) udziały cyst autotroficznych i heterotroficznych w próbach były niemal równe (odpowiednio 49 i 51%), jednak w miarę zbliżania się do ujścia fiordu rósł udział cyst heterotroficznych i w samym ujściu sięgał już 85% wszystkich cyst.

W całym fiordzie dominował gatunek *I. minutum*, z zagęszczeniami wynoszącymi 5 978 cyst/g w wewnętrznej części fiordu (stacja IS 1), 12 337 cyst/g w centralnej części fiordu (stacja IS 2) i 9 225 cyst/g w zewnętrznej części fiordu (stacja IS 3). Na stacji IS 1 dodatkowo jako kodomianty wystąpiły cysty gatunków *P. reticulatum* i *P. dalei* (odpowiednio 3 843 cyst/g i 2 092cyst/g). Na stacji IS 2 kodominowały tylko cysty gatunku *Protoceratium reticulatum* (3 406 cyst/g). Dodatkowo na tej stacji licznie wystąpiły również cysty *P. dlalei* (1 285 cyst/g) oraz gatunek *E. sleperensis* (900 cyst/g). Na stacji IS 3 oprócz *I. minutum* nie było gatunków, które znacząco wyróżniały się liczebnością, jednak wyższe niż przeciętna liczebności osiągnęły RBC (762 cyst/g), cysty *P. dlalei* (635 cyst/g), cysty *P. reticulatum* (550 cyst/g) i *E. sleperensis* (423 cysty/g).

Isfjorden był jedyną analizowaną lokalizacją, w której nie zanotowano gatunków *I? cezare* i *E. karaense*.

Wijdefjorden

Na trzech stacjach w Wijdefjorden zidentyfikowano 913 cyst z 33 gatunków należących do 22 rodzajów, z czego 17 było autotroficznych a 16 heterotroficznych. Dominującymi gatunkami były *I. minutum*, cysty *P. dalei* i *P. glacialis*.



Ryc. 6.13. Skład gatunkowy i liczebność cyst bruzdnic na 1 g suchego osadu w Wijdefjorden.

Na stacji WIJ 1 zlokalizowanej w centralnej części fiordu zarejestrowano 26 gatunków z 19 rodzajów, a średnie zagęszczenie dinocyst wyniosło 5 252 cyst/g suchego osadu. Cysty autotroficzne dominowały tu zarówno pod względem liczny gatunków (15) jak i zagęszczenia (4 419 cyst/g). Dominującymi gatunkami były cysty *P. dalei* (1 938 cyst/g), *P. glacialis* (1 139 cyst/g) i *P. reticulatum* (714 cyst/g). Spośród cyst heterotroficznych największe zagęszczenie osiągnął *I. minutum* (357 cyst/g).

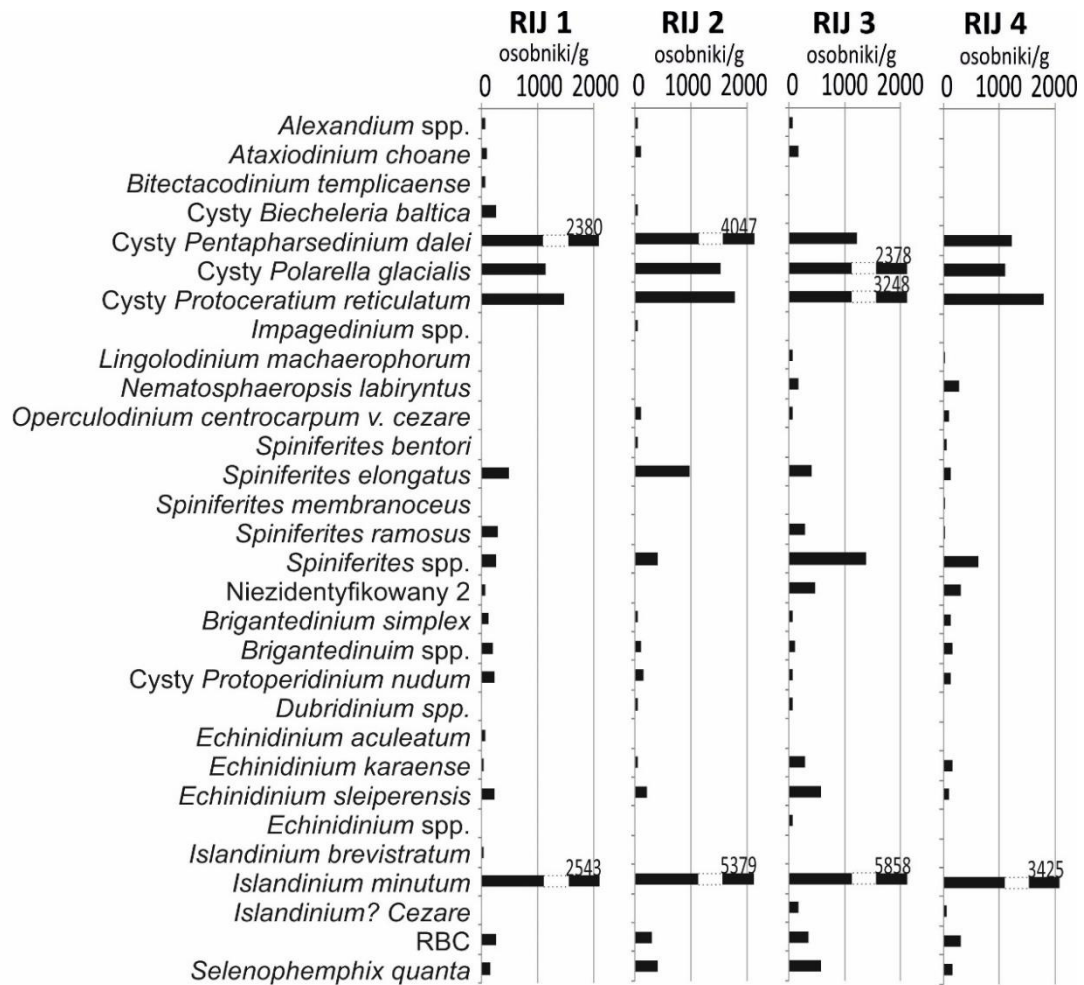
Zagęszczenie *I? cezare* i *E. karaense* na tym stanowisku wyniosło odpowiednio 85 i 34 cyst/g.

W stacji WIJ 2 było 19 gatunków z 15 rodzajów, a średnia liczebność cyst wynosiła 10 441 cyst/g. Udziały cyst autotroficznych i heterotroficznych w próbie były zbliżone (odpowiednio 8 i 11 gatunków oraz 5 481 cyst/g i 4 960 cyst/g). Stacja była zdominowana przez gatunki *I. minutum* (3 330 cyst/g), cysty *P. dalei* (2 740 cyst/g) i *P. reticulatum* (1 665 cyst/g). Na stacji zanotowano również wysoką liczebność cyst *P. glacialis* (624 cysty/g) i *Selenophemphix quanta* (486cyst/g). Zagęszczenie gatunku *I? cezare* na stacji osiągnęło 173 cyst/g.

Na najbardziej oddalonej stacji WIJ 3 było 19 gatunków z 17 gatunków, a średnie zagęszczenie cyst wynosiło 8 820 cyst/g. W tej części fiordu dominowały cysty heterotroficzne (10 gatunków, 6 957 cyst/g) z gatunkiem *I. minutum* (5 735 cyst/g) na czele. Wyższe od przeciętnej liczebności osiągnęły również cysty *P. dalei* (844 cyst/g), *P. reticulatum* (349 cyst/g), *P. glacialis* (262 cyst/g) oraz RBC (291 cyst/g). Podobnie jak i na poprzedniej stacji, nie zanotowano tu gatunku *E. karaense*, jednak wystąpił *I? cezare* (175 cyst/g).

Rijpfjorden

Na czterech stacjach w Rijpfjorden zidentyfikowano 1 264 dinocyst z 30 gatunków należących do 19 rodzajów. Spośród nich 17 gatunków było autotroficznych a 13 heterotroficznych, w całym fiordzie dominującymi gatunkami były: *I. minutum*, cysty *P. dalei* i *P. reticulatum* oraz *P. glacialis*. Wśród mniej licznych gatunków odnotowano *I? cezare* i *E. karaense*.



Ryc. 6.14. Skład gatunkowy i liczebność cyst bruzdnic na 1 g suchego osadu w Rijpfjorden.

w najbardziej wewnętrznej stacji RIJ 1 zaobserwowano 21 gatunków dinocyst z 14 rodzajów, a średnia zagęszczenie cyst wynosiła 10 465 cyst/g osadu. Gatunków cyst autotroficznych było tu nieznacznie więcej niż heterotroficznych (11 gatunków) jednak ich zagęszczenie było dwukrotnie wyższe (6 520 cyst/g). Dominującymi gatunkami były *I. minutum* (2 543 cysty/g) i cysty *P. dalei* (2 380 cysty/g), cysty *P. reticulatum* (1 467

cyst/g) i *P. glacialis* (1 141 cyst/g). *E. karaense* osiągnął na tej stacji zagęszczenie 33 cyst/g.

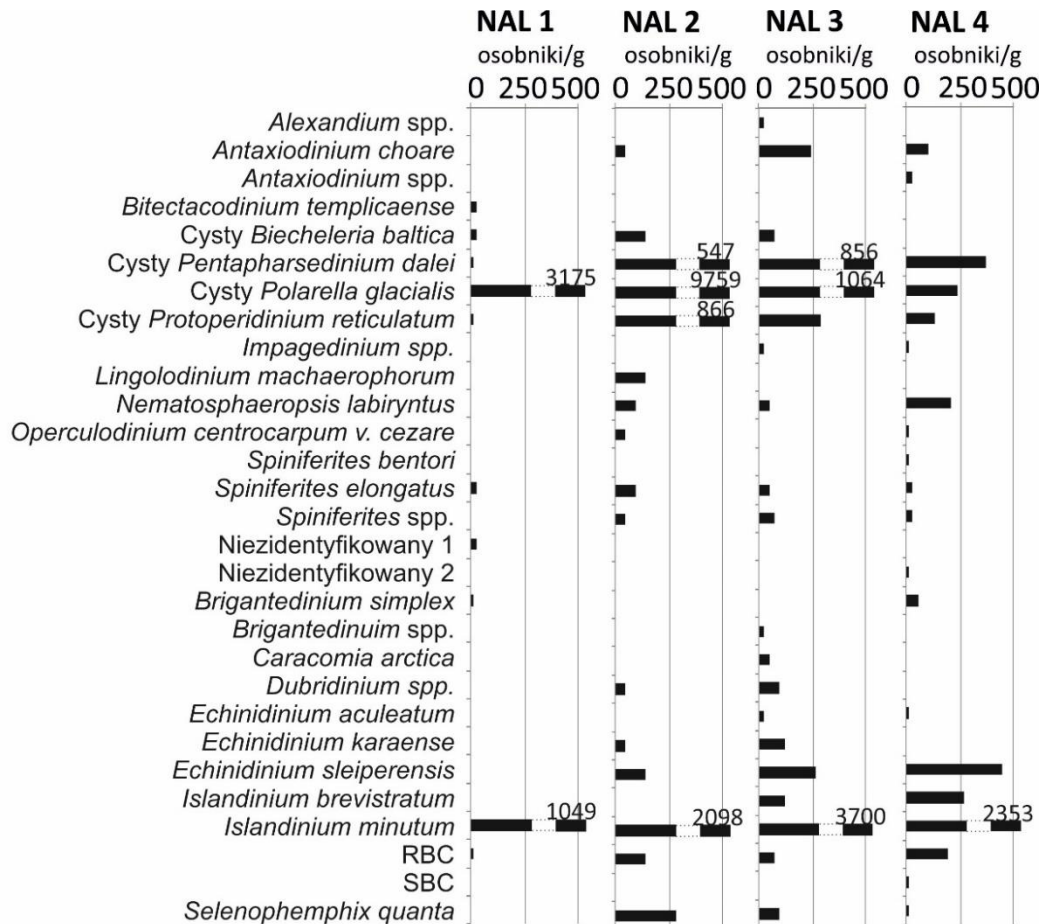
Na granicy wewnętrznej i centralnej części fiordu (stacja RIJ 2) zaobserwowano 20 gatunków z 16 rodzajów, a średnie zagęszczenie cyst wynosiło 15 879 cyst/g suchego osadu. Znotowano 11 gatunków cyst autotroficznych, a ich zagęszczenie osiągnęło 9 169 cyst/g. Strefa ta była zdominowana przez *I. minutum* (5 374 cyst/g), cysty *P. dalei* (4 047 cyst/g), *P. reticulatum* (1 793 cyst/g) i *P. glacialis* (1 537 cyst/g). Gatunek *E. karaense* osiągnął zagęszczenie 51 cyst/g.

W centralnej części fiordu (stacja RIJ 3) znotowano 23 gatunki dinocyst a średnie zagęszczenie wyniosło 18 097 cyst/g. Cyst autotroficznych było nieznacznie więcej (12 gatunków, 9 919 cyst/g). Dominowały gatunki *I. minutum* (5 858 cyst/g), cysty gatunków *P. reticulatum* (3 248 cyst/g) i *P. glacialis* (2 378 cyst/g). Licznie wystąpiły również cysty gatunku *P. dalei* (1 218 cyst/g) i cysty z rodzaju *Spiniferites* (1 392 cyst/g). Gatunki *I? cezare* i *E. karaense* osiągnęły tu zagęszczenia odpowiednio 174 cyst/g i 290 cyst/g.

W najbardziej zewnętrznej stacji RIJ 4 znotowano 21 gatunków, zaś średnia gęstość dinocyst wynosiła 10339 cyst/g suchego osadu. Znotowano tu 12 gatunków cyst autotroficznych zaś ich zagęszczenie wyniosło 5 719 cyst/g. Dominujące były gatunki *I. minutum* (3 425 cyst/g), cysty *P. reticulatum* (1 791 cyst/g) i *P. glacialis* (1 100 cyst/g), cysty z rodzaju *Spiniferites* (628 cyst/g) i cysty *P. dalei* (1 226 cyst/g) w tej strefie. W tej strefie gatunek *I? cezare* i *E. karaense* wystąpiły przy zagęszczeniach 63 cyst/g i 157 cyst/g.

Nordautlandet

Na czterech stacjach położonych na przedpolu lodowca Austfonna na Nordautlandet zidentyfikowano łącznie 1 243 dinocyst z 29 gatunków z 22 rodzajów, z czego 17 gatunków było autotroficznych zaś 12 heterotroficznych. Dominowały cysty *P. glacialis* i gatunek *I. minutum*. Wśród mniejszych gatunków odnotowano *E. karaense*.



Ryc. 6.15. Skład gatunkowy i liczebność cyst bruzdnic na 1 g suchego osadu na szelfie u wschodnich wybrzeży Nordautlandet.

Najmniejszą liczbę gatunków spośród wszystkich analizowanych stacji, zanotowano w próbach z najbliższej czoła lodowca stacji NAL 1 (10 gatunków z czego 6 było autotroficznych zaś 4 heterotroficzne), jednak średnie zgęszczenie cyst w osadzie było dość wysokie (4 399 cyst/g). Ponad 70% wszystkich zidentyfikowanych cyst było autotroficzne, głównie za sprawą dużej liczebności cyst gatunku *P. glacialis* (3 175 cyst/g), który dominował na stacji razem z gatunkiem *I. minutum* (1 049 cyst/g). Łącznie oba te gatunki stanowiły 96% wszystkich zidentyfikowanych na stacji cyst.

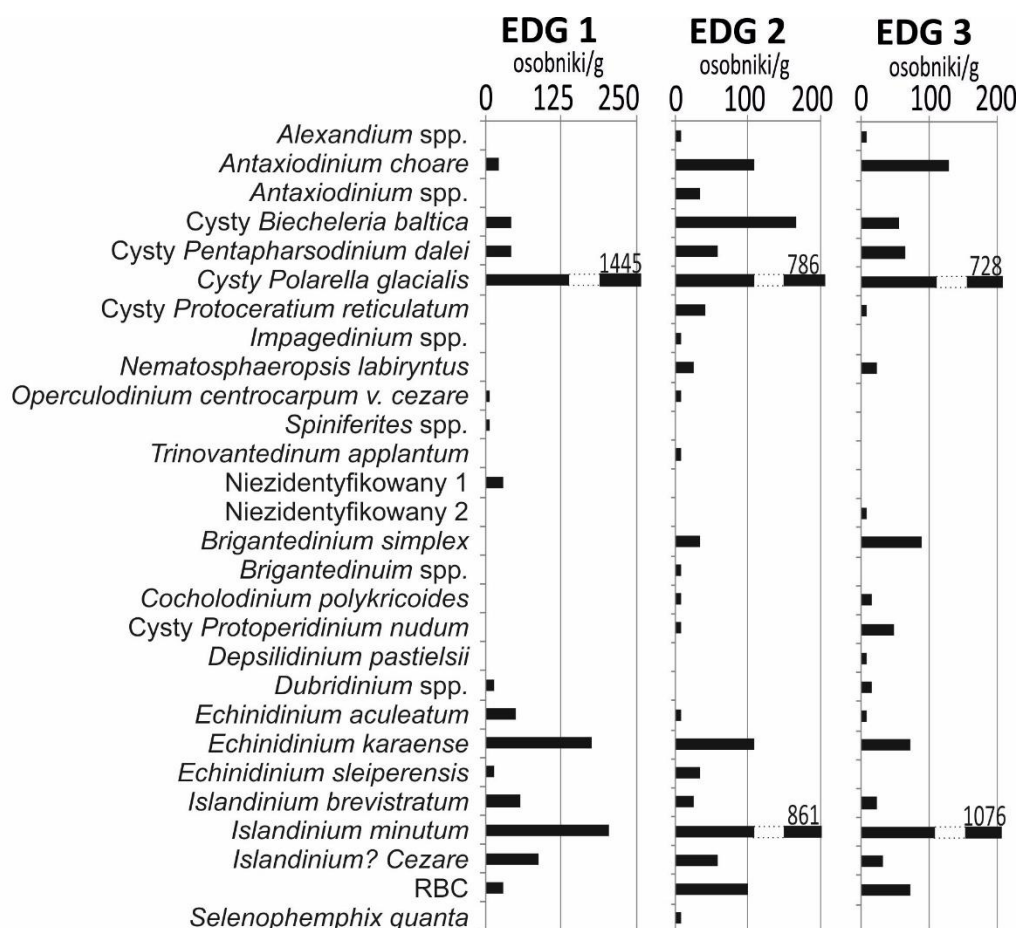
Na stacji NAL 2 zaobserwowano 16 gatunków cyst z 14 rodzajów i najwyższe zagęszczenie dinocyst spośród wszystkich stacji w tej lokalizacji - 14 502 cyst/g. Tak jak w przypadku poprzedniej stacji zaobserwowano tu wysoki udział cyst autotroficznych w próbie (10 gatunków, 11 766 cyst/g co stanowi 80% wszystkich zidentyfikowanych na stacji cyst), co miało związek z dużym zagęszczeniem cyst *P. glacialis* (9 759 cyst/g). Drugi pod względem liczebności na stacji gatunek *I. minutum* osiągnął czterokrotnie niższe zagęszczenie (2 098 cyst/g). Spośród pozostałych gatunków liczniej na tej stacji wystąpiły również cysty *P. dalei* (866 cyst/g) i *P. reticulatum* (547 cyst/g). Gatunek *E. karaense* wystąpił na stanowisku NAL 2 z zagęszczeniem sięgającym 46 cyst/g.

Na stacji NAL 3 zaobserwowano 20 gatunków cyst należących do 16 rodzajów. Średnia liczebność cyst wynosiła 7 238 cyst/g. Cyst auto- i heterotroficznych było tu po 10 gatunków jednak w przeciwieństwie do poprzednich stacji dwie trzecie zidentyfikowanych na stacji cyst było heterotroficzne (4 532 cysty/g). Dominującymi gatunkami były: *I. minutum* (3 700 cyst/g), cysty *P. glacialis* (1 064 cysty/g) i *P. dalei* (856 cyst/g). *E. karaense* wystąpił na tej stacji osiągając liczebność 116 cyst/g.

Na stacji NAL 4 zaobserwowano 20 gatunków, z 15 rodzajów. Średnie zagęszczenie cyst wyniosło 4 490 cyst/g, z czego aż 75% (3 328 cyst/g) należało do 12 zidentyfikowanych tutaj gatunków heterotroficznych. Dominującym gatunkiem był *I. minutum* 2 353 cyst/g. Licznie na stacji wystąpiły również gatunki *E. sleperensis* (430 cyst/g) i *P. dalei* (359 cyst/g).

Edgeøya

Na trzech stacjach zlokalizowanych na Edgeøya zidentyfikowano 906 cyst bruzdnic należących do 28 gatunków z 22 rodzajów, z czego 14 było autotroficznych i 14 heterotroficznych. Najważniejszymi gatunkami w tym regionie były cysty *P. glacialis* i *I. minutum*. Wśród mniejszych gatunków odnotowano *I? cezare* i *E. karaense*.



Ryc. 6.16. Skład gatunkowy i liczebność cyst bruzdnic na 1 g suchego osadu u wschodnich wybrzeży Edgeøya.

Na najbliższej czoła lodowca stacji EDG 1 zaobserwowano 15 gatunków z 11 rodzajów, a średnia zagęszczenie cyst wynosiła 2 235 cyst/g. Spośród zidentyfikowanych gatunków 8 było heterotroficznych, ale to cyst autotroficznych było więcej w próbie (1 602 cysty/g). Dominującym gatunkiem były cysty *P. glacialis* (1 449 cysty/g). Zaobserwowano tu również *I? cezare* (87 m/g) i *E. karaense* (1 75 l/g)

Stacje EDG 2 i EDG 3, które znajdowały się dalej od czoła lodowca, wykazywały wiele wspólnych cech. Występowały odpowiednio 23 (17 rodzajów) i 19 gatunków (16 rodzajów) dinocyst, a średnia zagęszczenie cyst na 1 gram osadu wynosiło 2 516 i 2 491

cyst/g. Na stacji EDG 2 zarówno liczba gatunków jak i liczebność cyst autotroficznych jak i heterotroficznych były zbliżone (odpowiednio 11 i 12 gatunków oraz 1 254 cyst/g i 1 262 cyst/g). Na stacji EDG 3 różnica liczba gatunków i zagęszczenie cyst auto- i heterotroficznych wynosiły odpowiednio 8 i 11 gatunków oraz 1 027 cyst/g i 1 464 cysty/g. Na stacjach EDG 2 i EDG 3 dominował *I. minutum* (odpowiednio 861 cyst/g i 1 076 cyst/g) oraz cysty *P. glacialis* (odpowiednio 786 cyst/g i 728 cyst/g). Zagęszczenia *I? cezare* i *E. karaense* osiągnęły 59 cyst/g i 32 cyst/g i 109 cyst/g i 73 cyst/g odpowiednio dla stacji EDG 2 i EDG 3.

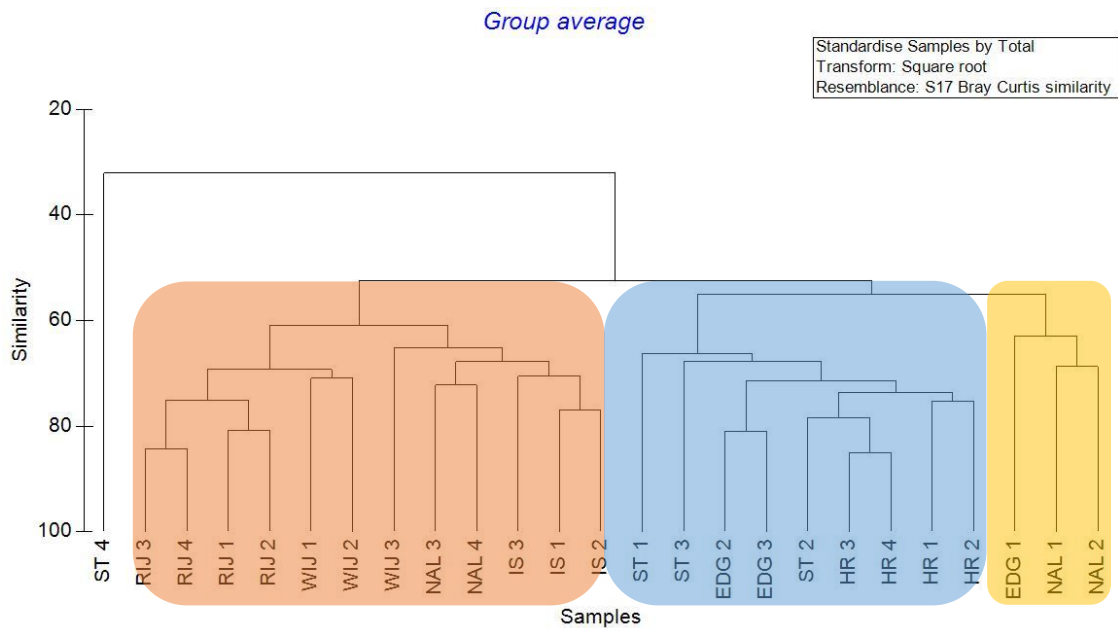
Główne gatunki dominujące w całkowitej puli dinocyst.

Analiza cyst ze wszystkich lokalizacji pozwoliła wyróżnić gatunki powszechnie występujące wokół archipelagu Svalbard, niezależnie od dominujących tam mas wodnych i warunków lodowych. Na wszystkich stacjach zanotowano obecność cyst gatunków *Pentaparsedinium dalei*, *Polarella glacialis* oraz gatunku *Islandinium minutum* (Ryc 6.10 do 6.16). Ponadto 12 innych gatunków zanotowano we wszystkich badanych regionach, choć nie na wszystkich stacjach. Były to gatunki: *Ataxiodinium choane*, *Brigantedinium simplex*, *Brigantedinium* spp. Cysty *Biecheleria baltica*, Cysty *Protoceratium reticulatum*, *Dubridinium* spp. *Echinidinium sleiperensis*, *Nematosphaeropsis labiryntus*, RBC, *Selenophemphix quanta* oraz dwa gatunki cyst autotroficznych, których przynależności taksonomicznej nie dało się ustalić.

Cztery spośród wyżej wymienionych gatunków były dominujące w większości lokalizacji. Gatunek *I. minutum* stanowił 38% wszystkich zidentyfikowanych w próbach cyst a jego maksymalny udział procentowy w pojedynczej próbie wynosił aż do 72% (stacja IS 3). Drugie pod względem udziału w całkowitej puli cyst były cysty *P. glacialis* (23%) z maksymalnym udziałem procentowym wynoszącym 65% (stacja EDG 1). Cysty *P. dalei* i *P. reticulatum* osiągnęły niższe udziały w ogólnej puli zidentyfikowanych cyst (odpowiednio 9 i 7%) jednak w Isfjorden, Wijdefjorden, Rjipfjorden oraz na dwóch najbardziej oddalonych stacjach u wybrzeży Nordaustlandet ich maksymalne udziały w próbach sięgały od 12 do 37%. Wśród pozostałych gatunków próg 20% udziału w pojedynczej próbie przekroczył jedynie *I? cezare* w fiordzie Hornsund, lecz jego udział w ogólnej puli zidentyfikowanych cyst wyniósł jedynie 3,3%.

Statystyka bioróżnorodności współczesnych dinocyst

Analiza podobieństw między stacjami wykazała, że dzielą się one na trzy główne grupy w procentowym przedziale podobieństwa między 50 a 65%. Pierwsza grupa skupia stacje z Isfjorden, Rijpfjorden, Wijdefjorden i dwie zewnętrzne stacje z szelfu po wschodniej stronie Nordaustlandet. Wewnątrz tej grupy dodatkowo wyróżnić można dwie podgrupy: pierwszą skupiającą stacje z Rijpfjorden i wewnętrzne stacje z Wijdefjorden oraz drugą skupiającą stacje z Isfjorden, dwie zewnętrzne stacje z Nordaustlandet i zewnętrzną stację z Wijdefjorden. Druga grupa skupia stacje z fiordu Hornsund, większość stacji ze Storffjorden i dwie zewnętrzne stacje z szelfu po wschodniej stronie Edgeøya. Trzecia grupa obejmuje trzy stacje znajdujące się w bliskim sąsiedztwie lodowców na wyspach Nordaustlandet i Edgeøya. Stacja ST 4 wyróżniała się największą odmiennością od innych stacji (zaledwie niecałe 35% podobieństwa).



Ryc. 6.17. Wyniki analizy podobieństwa Bray Curtis.

Tab. 6.1. Liczba gatunków, zagęszczenie cyst na 1 gram suchego osadu oraz wartości współczynników bogactwa gatunków Margalef'a (d) i różnorodności Simpson'a (1-Lambda')

Stacja	Liczba gatunków	Zagęszczenie (cysty/g)	d	1-Lambda'
ST 1	24	6 479	4,994	0,745
ST 2	22	1 828	4,56	0,8358
ST 3	19	3 997	3,909	0,7567
ST 4	16	13 258	3,257	0,4874
HR 1	19	2 937	3,909	0,7609
HR 2	18	2 323	3,692	0,8006
HR 3	19	5 881	3,909	0,7939
HR 4	19	6 570	3,909	0,7957
IS 1	16	13 664	3,257	0,7109
IS 2	15	19 984	3,04	0,5889
IS 3	15	12 864	3,04	0,4819
WIJ 1	26	5 252	5,429	0,7989
WIJ 2	19	10 441	3,909	0,8045
WIJ 3	19	8 820	3,909	0,5714
RIJ 1	21	10 465	4,343	0,8599
RIJ 2	20	15 879	4,126	0,7993
RIJ 3	23	18 097	4,777	0,8388
RIJ 4	21	10 339	4,343	0,8362
NAL 1	10	4 399	1,954	0,4301
NAL 2	16	14 502	3,257	0,5227
NAL 3	20	7 238	4,126	0,7061
NAL 4	20	4 490	4,126	0,6992
EDG 1	15	2 235	3,04	0,5659
EDG 2	23	2 516	4,777	0,7794
EDG 3	19	2 491	3,909	0,7238

Najwyższą wartość wskaźnika bogactwa gatunków Margalef'a (d ; Tab. 6.1) zanotowano na stacji WIJ 1 (5,429) gdzie zanotowano również największą spośród wszystkich stacji liczbę gatunków (26). Podobnie najniższa wartość wskaźnika (1,954) wystąpiła na stacji NAL 1 gdzie zanotowano jedynie 10 gatunków. Na stacjach, gdzie zanotowano 15 do 19 gatunków zakres wartości wskaźnika wahał się od 3,04 do 3,909 zaś na stacjach, gdzie zanotowano od 20 do 24 gatunków wartości wskaźnika mieściły się w przedziale 4,126 – 4,994. Poza wymienionymi stacjami najniższe wartości wskaźnika bogactwa gatunków zanotowano w Isfjorden (3,04 - 3,257), gdzie w całym fiordzie zanotowano 15 - 16 gatunków na stację, najwyższe zaś w Rjipfjorden, gdzie na stację przypadało od 20 do 23 gatunków. W Storfjorden widoczny jest spadek bogactwa gatunków w miarę oddalania się od wnętrza fiordu (od 4,994 na stacji ST 1 do 3,257 na stacji ST 4). Podobnie w Wijdefjorden na stacjach w bardziej zewnętrznej części fiordu zanotowano już mniej gatunków (po 19 gatunków na stację) a przez to wartość wskaźnika bogactwa gatunków była niższa (3,909). Na stacjach u wybrzeży Nordaustlandet liczba gatunków wrośnie w miarę oddalania się od czoła lodowca (od 10 gatunków na stacji NAL 1 do 20 na stacjach NAL 3 i NAL 4) przez co rosną też wartości wskaźnika bogactwa gatunków (od 1,954 do 4,126). Podobnie u wybrzeży wyspy Edgeøya najniższą liczbę gatunków i najniższą wartość wskaźnika zanotowano na stacji położonej najbliżej czoła lodowca (stacja EDG 1, odpowiednio 15 gatunków i wartość d - 3,04), ale najwyższe dla tej lokalizacji wartości wystąpiły na pośredniej stacji EDG 2 (odpowiednio 23 gatunki i wartość d - 4,777). W Hornsundzie zarówno ilość gatunków jak i wartości wskaźnika były takie same na wszystkich stacjach (19 gatunków, wartość d - 3,909) poza stacją HR 2 (18 gatunków, wartość d - 3,692).

Inaczej prezentował się rozkład wartości wskaźnika różnorodności Simpson'a (1-Lambda'; Tab. 6.1.). Najwyższe wartości wskaźnika zanotowano w całym Rjipfjorden (od 0,8599 na stacji RIJ 1 do 0,7993 na stacji RIJ 3), w Storfjorden na stacji ST 2 (0,8358), w Hornsundzie (0,8006 na stacji HR 2), oraz w Wijdefjorden na stacji WIJ2 (0,8045). Najniższe wartości zanotowano natomiast na stacjach NAL 1 (0,4301), IS 3 (0,4819) i ST 4 (0,4874).

6.4 Wyniki analiz fosylnych dinocyst

Wyjaśnienie podziału na poziomy P1- P5.

Na podstawie uzyskanych podczas analizy cyst bruzdnic wyników możliwe było określenie warstw osadu/przedziałów czasowych, w których cysty wykazywały podobne cechy. Ponieważ nie pokrywają się one ani z ogólnie przyjętym podziałem holocenu opracowanym dla ostatnich 14 000 lat przez Rasmussen i Thomsen (2015) ani z proponowanym przez Łącka i in. (2015) podziałem na jednostki litologiczne na potrzeby niniejszej pracy wyznaczono w rdzeniu osadów JM09020GC pięć poziomów dinocystowych:

P1 – charakteryzujący się małą liczebnością cyst, ale za to najwyższą spośród wszystkich poziomów liczbą gatunków.

P2 – charakteryzujący się mniejszą niż w poprzednim poziomie ilością gatunków, ale za to większą liczebnością cyst. W tym poziomie powoli zaczyna zaznaczać się dominacja heterotroficznego gatunku *I. minutum*.

P3 – w tym poziomie zaobserwować można pierwsze maksimum a potem spadek liczebności cyst bruzdnic. Ilość gatunków jest w tym poziomie najmniejsza spośród wszystkich poziomów. Bardzo wyraźna jest również dominacja gatunku *I. minutum*, który w niektórych warstwach stanowił nawet 95% wszystkich zidentyfikowanych cyst.

P4 – w tym poziomie obserwujemy drugie maksimum liczebności cyst bruzdnic oraz pojawienie się kolejnego gatunku dominującego – tym razem autotroficznego gatunku *P. reticulatum*.

P5 – ten poziom charakteryzuje się powolnym spadkiem liczebności cyst bruzdnic. Zmniejsza się zwłaszcza liczebność dwóch gatunków dominujących, przez co wzrasta znaczenie innych, gatunków takich jak np. *E. sleperensis*.

Dinocysty

W rdzeniu osadów JM09-020-GC pobranym w rejonie Storfjordrenna zidentyfikowano łącznie 41 gatunków z 21 rodzajów, z czego 20 było heterotroficznych a 21 autotroficznych (Appendix 2). Spośród wszystkich gatunków tylko 9 przekroczyło swoją liczebnością 1% ogólnej liczby zidentyfikowanych cyst w rdzeniu. Są to cysty *P. reticulatum*, *N. labiryntus*, *O. centrocarpum* v. *cezare*, *B. simplex*, *E. sleperensis*, *I. brevisstratum*, *I. minutum* oraz RBC i SBC. Pozostałe 32 gatunki zostały ujęte jako akcesoryczne choć w dalszej części opisu wyników niektóre z nich zostaną

wyszczególnione jako wskaźniki określonych warunków środowiskowych. Wszystkie zagęszczenia podano w przeliczeniu na liczbę cyst w 1 g suchego osadu. Zmiany liczebności i struktury gatunkowej cyst pozwoliły na wydzielenie sześciu poziomów, reprezentujących potencjalnie różne warunki środowiskowe.

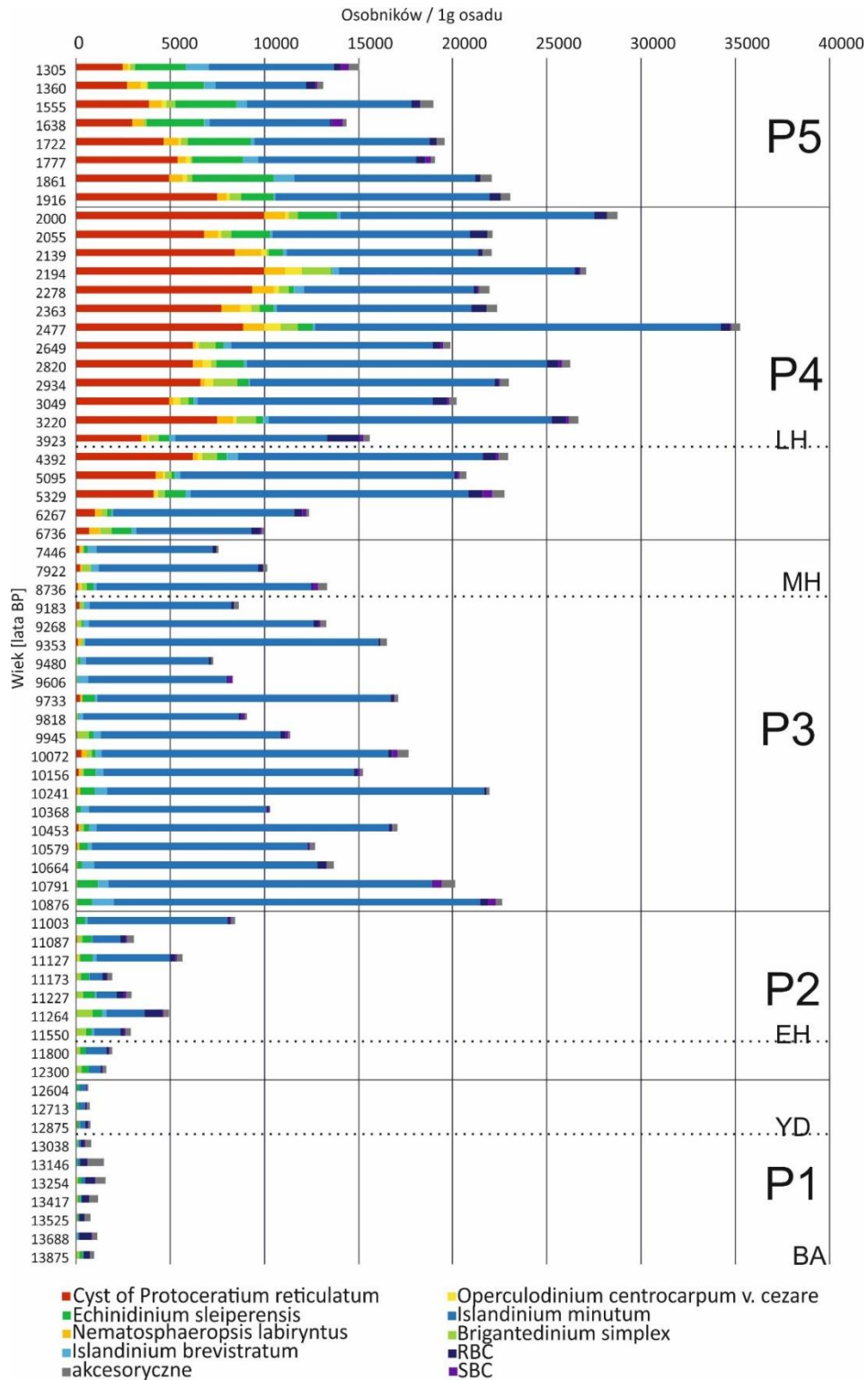
W próbach z okresu od 13 800 do ok 12 600 lat BP (poziom P1) obserwowana jest największa liczebnością gatunków (nawet do 25 gatunków na próbę, Ryc. 6.18) ale za to występują tu najniższe zagęszczenia - maksymalnie 1 555 cyst/g, przeciętnie wartości oscylują między 700 a 800 cyst/g, zaś minimalne zagęszczenie wyniosło 661 cyst/g (Ryc. 6.19). W tym poziomie nie można wyróżnić jednego gatunku dominującego, jednak dość licznie występują tu RBC (do 637 cyst/g), *I. minutum* (do 340 cyst/g), *E. sleperensis* (do 191 cyst/g) i cysty z rodzaju *Brigantedinium* (do 460 cyst/g). RBC to główne gatunki w okresie przed 13 600 lat BP. Cysty z rodzaju *Brigantedinium* dominują w okresie między 13 600 a 13 200 lat BP zaś gatunki *I. minutum* i *E. sleperensis* największe udziały wśród dinocyst osiągają w okresie od 13 200 do 12 600 lat BP. Cysty heterotroficzne stanowią tutaj od 75% do 96% procent wszystkich cyst w poszczególnych warstwach (Ryc. 6.18).

W próbach z okresu od 12 600 do 11 000 lat BP (poziom P2) liczebność cyst w osadzie stopniowo wzrasta osiągając minimalną wartość 1 615 cyst/g, maksymalnie zaś wartość 8 438 cyst/g (Ryc. 6.19). Liczba gatunków jest w tym poziomie znacznie niższa, jako że występuje tu maksymalnie 17 gatunków na warstwę osadu (Ryc.6.18). Wyrażna staje się przewaga liczebna gatunku *I. minutum* nad innymi gatunkami w próbach (maksymalnie 7 421 cyst/g). Wzrosła także liczebność RBC, *E. sleperensis* i *B. simplex* osiągając odpowiednio maksymalne wartości 949 cyst/g, 669 cyst/g i 870 cyst/g. Cysty heterotroficzne stanowią minimalnie 94% wszystkich cyst (Ryc. 6.18).

W próbach z okresu między 11 000 a 7 000 lat BP (poziom P3) można zaobserwować pierwsze maksimum występowania cyst w osadzie (maksymalne zagęszczenie wyniosło 22 605 cyst/g, i 15 gatunków na warstwę osadu; Ryc. 6.18 i 6.19), głównie za sprawą masowego pojawienia się gatunku *I. minutum* (do 20 010 cyst/g), po którym następuje spadek liczebności wszystkich gatunków cyst (minimalnie 7 286 cyst/g). Do liczniej występujących w tym poziomie gatunków zaliczyć można *E. sleperensis* (do 1 099 cyst/g) i *I. brevisstratum* (do 1 152 cyst/g). Udział cyst heterotroficznych w próbach wyniósł co najmniej 94% (Ryc. 6.18).



Ryc. 6.18. Liczba gatunków (po lewej) i udziały procentowe (po prawej) cyst auto- i heterotroficznych. Objasnienia oznaczeń: linie ciągłe – granice poziomów; linie przerywane – granice chronostratygraficzne przyjęte przez Rasmussen i Thomsen (2015), BA - Bølling i Allerød; YD – młodszy dryas; EH – wczesny holocen; MH – środkowy holocen; LH – późny holocen.



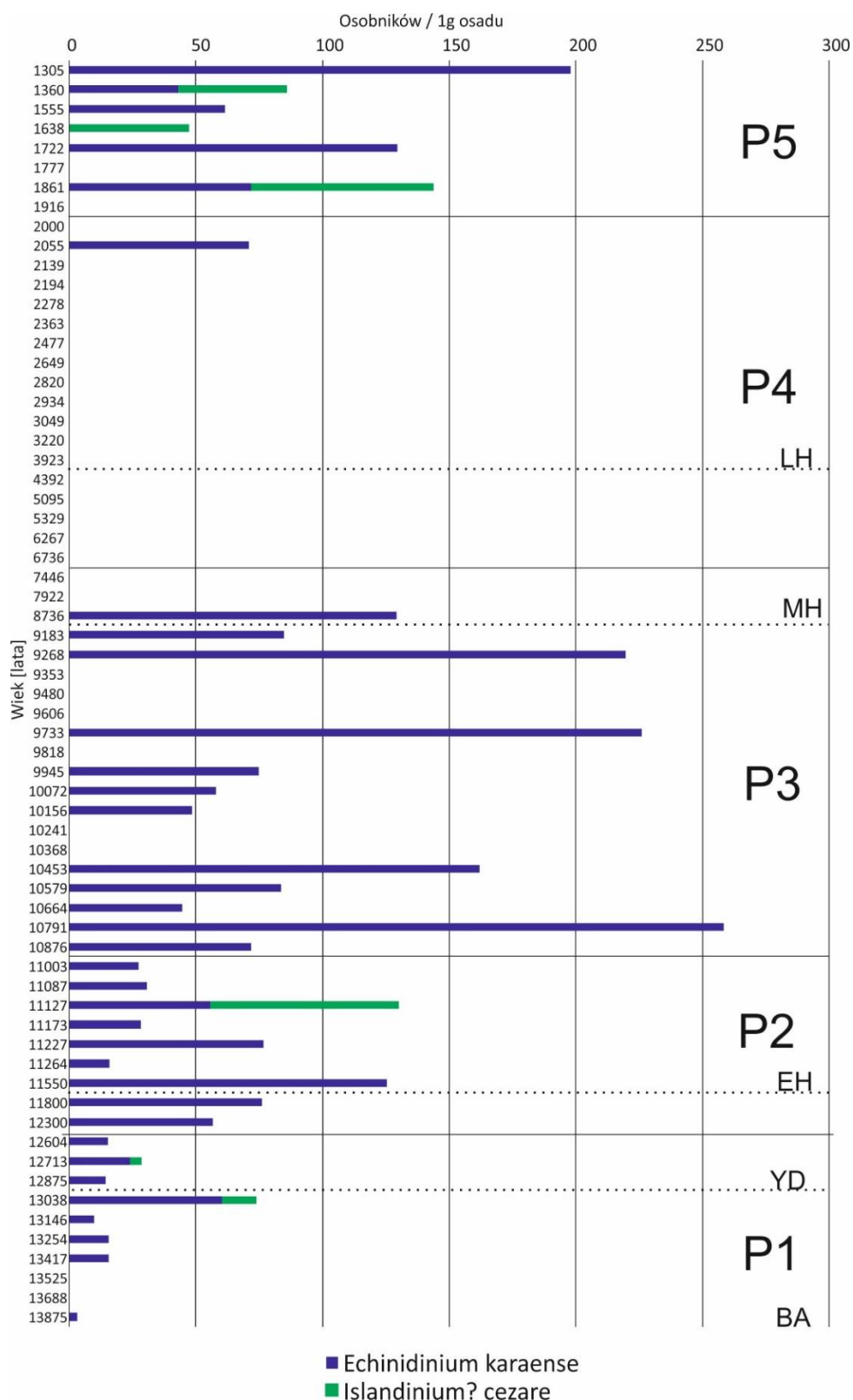
Ryc. 6.19. Liczebność cyst brudnic zidentyfikowanych w rdzeniu osadów JM09020GC. Na rysunku wyszczególniono gatunki, których udział procentowy w całkowitej puli cyst wyniósł powyżej 1%. Pozostałe gatunki ujęto jako akcesoryczne. Objasnienia oznaczeń: linie ciągłe – granice poziomów; linie przerywane – granice chronostratygraficzne przyjęte przez Rasmussen i Thomsen (2015), BA - Bølling i Allerød; YD – młodszy dryas; EH – wczesny holocen; MH – środkowy holocen; LH – późny holocen.

W próbach z okresu między 7 000 a 2 000 lat BP (poziom P4) zanotowano największe zagęszczenia cyst bruzdnic w całym rdzeniu (maksymalnie 35 237 cyst/g, minimalnie 10 001 cyst/g; Ryc. 6.19) i niską liczbę gatunków (maksymalnie 14 gatunków na warstwę; Ryc. 6.18). Oprócz ponownego rozkwitu liczebności *I. minutum* (maksymalnie do 21 546 cyst/g) i innych heterotroficznych gatunków, takich jak *B. simplex* (maksymalnie do 1 552 cyst/g), *E. sleperensis* (maksymalnie do 2 061 cyst/g) i RBC (maksymalnie do 1 754 cyst/g), masowo pojawiają się tutaj również cysty autotroficzne w tym drugi pod względem liczebności w tym poziomie gatunek *P. reticulatum* (maksymalnie do 9 999 cyst/g). Do liczniejszych w tym okresie gatunków autotroficznych należą również *N. labiryntus* (maksymalnie do 1 371 cyst/g) i *Operculodinium centrocarpum* v. *cezare* (maksymalnie do 898 cyst/g). Udział cyst heterotroficznych w próbach wyniósł minimalnie 52% a maksymalnie 88% (Ryc. 6.18).

W próbach z okresu 2 000 do 1 300 lat BP (poziom P5) obserwowany jest stopniowy spadek liczebności wszystkich gatunków dinocyst (od maksymalnie 28 736 cyst/g do 13 036 cyst/g; Ryc. 6.19) chociaż liczba gatunków w całym poziomie pozostawała względnie stała (między 12 a 14 gatunków na warstwę; Ryc. 6.18). Dominującymi gatunkami ponownie są *I. minutum* (maksymalnie do 13 473 cyst/g), cysty *P. reticulatum* (maksymalnie do 9 987 cyst/g) oraz *E. sleperensis* (maksymalnie do 3 256 cyst/g). Licznie wystąpiły również gatunki *N. labiryntus* (maksymalnie do 1 131 cyst/g), *I. brevisstratum* (1 078 cyst/g) i RBC (660 cyst/g). Udział cyst heterotroficznych w próbach wyniósł od 60% do 75% (Ryc. 6.18).

Gatunki dinocyst powiązane z wieloletnim lodem morskim

Spośród czterech gatunków wybranych jako potencjalne wskaźniki występowania *pack-ice*, gatunek *I. minutum* wystąpił we wszystkich analizowanych warstwach, zaś cysty *P. glacialis* zaobserwowano tylko w jednej warstwie w poziomie P6, gdzie osiągnęły liczebność 62 cysty/g. Zmiany liczebności gatunku *I. minutum* zostały opisane powyżej, przy ogólnym opisie udziałów dinocyst w próbach, jako że był to gatunek najliczniej występujący w rdzeniu. Poniższy opis skupia się głównie na gatunkach *E. karaense* i *I.? cezare*, które podczas analizy współczesnych prób osadów okazały się najlepiej korelować z obszarami okresowo pokrytymi przez dryfujący pak lodowy.



Ryc. 6.20. Rozkład zagęszczenia dinocyst potencjalnie wskaźnikowych dla obecności wieloletniego lodu morskiego typu pack-ice, I? cezare (jasny) i E. karaense (ciemny) w rdzeniu osadów JM09020GC. Objasnienia oznaczeń: linie ciągłe – granice poziomów; linie przerywane – granice chronostratygraficzne przyjęte przez Rasmussen i Thomsen (2015), BA - Bølling i Allerød; YD – młodszy dryas; EH – wczesny holocen; MH – środkowy holocen; LH – późny holocen.

W poziomach P1, P2 i w części poziomu P3 obejmujących lata od 13 800 do 10 500 lat gatunek *E. karaense* był obserwowany we wszystkich warstwach, jako istotny gatunek akcesoryczny stanowiący od 0,3 do 7 % liczebności cyst w poszczególnych warstwach i osiągając maksymalne liczebności 60 cyst/g, 125 cyst/g i 259 cyst/g odpowiednio dla każdego poziomu. W pozostałej części poziomu P3 gatunek pojawia się rzadziej i stanowi od 0,3 do 1,3 % całkowitej liczebności cyst w poszczególnych warstwach. Jego maksymalna liczebność w poziomie P3 osiągnęła 226 cyst/g. W poziomie P4 *E. karaense* zaobserwowano tylko w jednej warstwie datowanej na 2 055 lat BP z zagęszczeniem wynoszącym 71 cyst/g i odpowiadającym 0,3 % całkowitej liczby cyst w warstwie. W poziomie P5 gatunek *E. karaense* ponownie zaczyna pojawiać się w niektórych warstwach stanowiąc od 0,3 do 1,3 % całkowitej liczebności cyst i osiągając maksymalną liczebność do 198 cyst/g.

Gatunek *I.? cezare* pojawia się bardziej sporadycznie w niektórych warstwach z poziomów P1, P2 i P6. W dwóch warstwach z poziomu P1 *I.? cezare* osiąga liczebności 5 cyst/g i 14 cyst/g, co stanowi odpowiednio 0,7 i 1,7 % całkowitego zagęszczenia cyst w tych warstwach. W warstwie z poziomu P2 zagęszczenie cyst *I.? cezare* wyniosło 74 cysty/g, co stanowi 1,3 % całkowitej liczebności cyst w tej warstwie. W trzech warstwach z poziomu P6 udział procentowy gatunku *I.? cezare* wyniósł 0,3 % dla każdej zaś liczebność wyniosła od 43 cysty/g do 72 cysty/g.

7. Dyskusja

7.1 Interpretacja danych współczesnych

Hydrografia badanego obszaru

Rezultaty pomiarów oceanograficznych wykonanych podczas rejsów badawczych w latach 2014 i 2016 wykazały, że znaczna część obszaru morskiego wokół Svalbardu zdominowana była przez AW oraz związane z nimi TAW oraz IW. W wewnętrznych częściach wszystkich fiordów dodatkowo notowano SW oraz LW (poza Isfjorden). SW obserwowano również u wschodnich wybrzeży Nordaustlandet i Edgeøya na stacjach zlokalizowanych najbliżej czół lodowców. Na najbardziej oddalonych stacjach zanotowano zaś masy wodne o właściwościach LW.

Położone wzdłuż długiej osi Storfjorden stacje ST 1 i ST 4 (Ryc. 4.4) charakteryzują się nieznaczą obecnością AW w przypowierzchniowej warstwie wody, silną dominacją TAW w głębszych warstwach oraz obecnością WCW przy dnie (Ryc. 6.1). Wody te obserwowane są w Storfjorden każdego roku np. Loeng (1991), Skogeth i in. (2004), Łacka i in. (2015), gdyż powstają w trakcie formowania się zimowej pokrywy lodowej w tym fiordzie. Stacje ST 2 i ST 3 leżą w płytszych, przybrzeżnych częściach Storfjorden stąd obserwuje się na nich TAW oraz silny wpływ wód słodkich niosących znaczne ilości zawiesiny mineralnej. Stąd wartości FTU na tych stacjach są kilkukrotnie wyższe niż na dwóch stacjach położonych w osi fiordu (Ryc. 6.1).

W Hornsundzie najbardziej zróżnicowana pod względem hydrografii była stacja HR 1 (Ryc. 6.2) gdzie pod cienką warstwą chłodnych i słabo zasolonych SW na powierzchni wystąpiły IW, AW, TAW i LW. W pozostałych częściach fiordu dominują AW, jednak na wszystkich stacjach widoczna jest również obecność SW na powierzchni i IW w warstwie pomiędzy SW i AW (Ryc. 6.2). Hornsund jest silnie zaopatrywany w wody roztopowe z trzynastu lodowców pływowych oraz licznych górskich, co skutkuje nie tylko obecnością SW na powierzchni całego fiordu, ale też wysoką zawartością zawiesiny w powierzchniowych warstwach wody. Dodatkowo obecność TAW powstających z mieszania się AW i ArW w przydennych warstwach wody świadczy, że fiord przynajmniej w niewielkim stopniu zasilany jest również w wody pochodzące z ESC. Według Promińskiej i in. (2017) oraz cytowanych przez nią autorów Hornsund zazwyczaj jest silniej niż pozostałe fiordy zachodniego Spitsbergenu zdominowany przez ArW i TAW, z nieco mniejszym udziałem AW oraz często

występującym na powierzchni lodem morskim. Prezentowane w niniejszej pracy dane z roku 2016 należy zatem uznać za nietypowe. Promińska i in. (2017) wskazują również, że w przeszłości większy udział AW w masach wodnych Hornsundu korelował z większą aktywnością WSC, tak jak miało to miejsce w roku 2016.

Isfjorden należy do najcieplejszych i najbardziej zatlantyfikowanych fiordów Svalbardu. Od lat obserwowany jest tutaj silny napływ AW (np. Nielsen i in. 2008, 2016) oraz niewielkie zlodzenia zimą. Zgodnie z danymi literaturowymi dominująca masą wodną we fiordzie były AW, jednak w całym fiordzie zaobserwowano również TAW (Ryc. 6.3), co może dowodzić, że fiord zasilany jest również w niewielkim stopniu przez ArW. W całym Isfjorden na powierzchni widoczna jest warstwa ciepłych i słabo zasolonych SW zawierających niewielkie ilości zawiesiny, co wskazuje, że wysłodzona woda pochodzi z wód roztopowych lodowców uchodzących zarówno bezpośrednio do centralnego basenu Isfjorden jak i z przylegających do niego mniejszych fiordów.

Wijdefjorden to jeden z najsłabiej zbadanych regionów Svalbardu i w literaturze jest bardzo niewiele informacji dotyczących jego hydrografii. Według Zgrundo i in. (2016) i Wojtasik i in. (2017) wody atlantyckie pojawiają się w Wijdefjorden jedynie podczas dużej aktywności WSC (tak jak miało to miejsce w roku 2016) zaś w normalnych warunkach fiord ten znajduje się pod silnym wpływem ArW. W wewnętrznej części fiordu (stacja WIJ 1, Ryc. 6.4.) podczas pomiarów rzeczywiście zanotowano obecność zarówno TAW jak i śladowe ilości ArW a nawet mocno wymieszaną z cieplejszymi wodami warstwę WCW przy dnie, co może świadczyć o tym, że przynajmniej wewnętrzna część fiordu zimą pokryta jest lodem w okresie zimowym. Stacje w zewnętrznej części fiordu (stacje WIJ 2 i WIJ 3) są silnie zdominowane przez AW (Ryc. 6.4). W całym fiordzie na powierzchni zanotowano warstwę wysłodzonych IW a wewnątrz fiordu nawet SW o wysokich wartościach FTU co świadczy, że fiord jest stale zasilany w wody roztopowe z lodowców w głębi fiordu.

Według danych literaturowych Rijpfjorden jest silnie zdominowany przez ArW (np. Ambrose i in. 2006, Søreide i in. 2010, Wallace i in. 2010), co potwierdzają prezentowane dane (Ryc. 6.5). Na wszystkich stacjach poza RIJ 4 pod warstwami SW, IW i AW widoczne są również TAW i ArW, a przy dnie zarejestrowano warstwę WCW, co świadczy o występowaniu w tym fiordzie pokrywy lodowej zimą. Dane literaturowe pokazują, że oprócz *fast-ice* często aż do lipca występuje w tym fiordzie również wieloletni *pack-ice* (Ambrose i in. 2006, Søreide i in. 2010, Wallace i in. 2010). Warstwę wysłodzonej wody zarejestrowano jedynie na najbardziej wewnętrznej stacji RIJ 1,

ponadto w toni wodnej niemal nie było zawiesiny, co dowodzi, że fiord jest słabo zasilany w wody roztopowe z lodowców. Niewielka ilość zawiesiny zarejestrowana na stacji RIJ 3 prawdopodobnie jest związana z aktywnością prądów przydennych podrywających osad z dna. Stacja RIJ 4 w przeciwieństwie do pozostałych znajdowała się pod silnym wpływem AW, co dowodzi, iż w 2016 roku WSC był wyjątkowo aktywny przenosząc wody atlantyckie daleko na północno-wschodni szelf Svalbardu.

Warunki hydrograficzne zazwyczaj panujące u wschodniego wybrzeża Svalbardu są mało poznane. Carroll i in. (2008) zaobserwowali tam dominującą obecność ArW, natomiast wyniki prezentowane przez COPERNICUS Marine Environment Monitoring Service wskazują, że w roku 2016 wody u wschodnich wybrzeży wysp Nordaustlandet i Edgeøya były cieplejsze niż zazwyczaj latem. Prezentowane w niniejszej pracy wyniki wskazują, że u wschodnich wybrzeży Nordaustlandet latem 2016 roku miał miejsce silny napływ AW (Ryc. 6.6). Na stacjach NAL 1 i NAL 2, najbliższej czoła lodowca dominujące były IW, będące wynikiem mieszania się AW z SW. Duży dopływ słodkich i zimnych wód, który doprowadził do powstania tych mas wodnych świadczy o dużej aktywności lodowca Austfonna. Potwierdza to również pomiar mętności wody wskazujący na znaczne ilości zawiesiny mineralnej w wodzie (Ryc. 6.6). Wysoka mętność wody zarejestrowana przy dnie na stacji NAL 2 może wskazywać na dalszą redepozycję osadów, czy to w wyniku prądów zawiesinowych, czy redepozycji prądowej. Stacje NAL 3 i NAL 4 znajdowały się już pod znacznie mniejszym wpływem lodowca. Silna dominacja TAW w tym regionie wskazuje, że jest to strefa mieszania się AW z ArW. O niewielkim wpływie lodowca na tych stacjach świadczy również mała ilość zawiesiny w toni wodnej.

Nieznaczny wpływ AW widoczny jest nawet u wschodnich wybrzeży wyspy Edgeøya na stacjach EDG 2 i EDG 3 (Ryc. 4.4). Znajdująca się najbliższej czoła lodowca stacja EDG 1 znajduje się pod silnym wpływem wód roztopowych ze stagnującego lodowca Edgeøyjökulen, o czym świadczy dominacja SW i IW niemal bez obecności AW, jak również duża ilość zawiesiny zarejestrowana w toni wodnej na tej stacji – prawie czterokrotnie więcej niż najwyższe wartości w pozostałych badanych obszarach (Ryc. 6.7). Na stacji EDG 2 dominujące są IW zaś przy dnie zanotowano niewielkie ilości zawiesiny co świadczy, że stacja znajdowała się na granicy strefy zasięgu wpływu lodowca i strefy wpływu wód morskich – mas ArW z domieszką TAW. Duży udział IW zanotowano również na stacji EDG 3, lecz obecność LW i ArW wskazuje, że stacja ta

znajdowała się już pod wpływem wód z Morza Barentsa i dopływ wód wytopiskowych z lodowca miał w tym miejscu niewielkie znaczenie.

Powyższe rozważania sugerują, że rok 2016 nie był w pełni reprezentatywny dla warunków oceanograficznych zazwyczaj panujących w przybrzeżnych regionach Svalbardu. Pomiary z 2016 roku, mogą być jednak dobrym przykładem sytuacji, jaka będzie rozwijać się w tym regionie, jeśli napływ AW w rejon szelfu Svalbardu będzie się nasilał.

Współczesne dinocysty

Analiza prób powierzchniowych objęła siedem lokalizacji, w których niemal zawsze dominującym gatunkiem był *I. minutum*. Na wszystkich stacjach zaobserwowano również cysty *P. glacialis* i *P. dalei*. We wszystkich badanych rejonach, chociaż nie na wszystkich stacjach wystąpiły oprócz wyżej wymienionych, gatunki: *Ataxiodinium choane*, cysty z rodzaju *Brigantedinium* spp. cysty *Biecheleria baltica* i *P. reticulatum*, cysty z rodzaju *Dubridinium* spp. gatunki *Echinidinium sleiperensis*, *Nematosphaeropsis labiryntus*, *Selenophemphix quanta* oraz okrągłe brązowe cysty, których przynależności taksonomicznej nie udało się ustalić (RBC).

Analiza podobieństwa między próbkami powierzchniowymi wykazała, że pod względem występujących tam gatunków cyst bruzdnic i ich liczebności, poza stacją ST 4, dzielą się one na trzy grupy (Ryc. 6.17). W pierwszej znalazły się stacje na których cysty bruzdnic wskazywały na dominację AW, w drugiej dominowały gatunki związane z ArW zaś w trzeciej stacje na których dominowały warunki lokalne. Cysty na stacji ST 4 wykazały podobieństwo do pozostałych stacji na poziomie zaledwie 30%, dlatego stacja nie została włączona do żadnej z grup.

Grupa dinocyst atlantyckich

W pierwszej grupie znalazły się stacje z Isfjorden, Wijdefjorden, Rijpfjorden i dwie najbardziej oddalone od czoła lodowca stacje z szelfu po wschodniej stronie Nordaustlandet (Ryc. 4.4 i 6.17). Na stacjach należących do tej grupy obserwowano najwyższe zagęszczenia cyst bruzdnic na gram suchego osadu – od prawie 4 500 cyst/g u wybrzeży Nordaustlandet do niemal 20 000 cyst/g w Isfjorden (Ryc. 6.12 i 6.15). W tej grupie stacji wyraźnie widać znaczącą obecność cyst oportunistycznego gatunku *P. reticulatum* oraz powiązanych z wczesnowiosenną stratyfikacją i wzrostem produktywności cyst *P. dalei* (Grøsfjeld i in. 2009). Ich udział procentowy sięgał nawet

37% wszystkich cyst zidentyfikowanych w próbach. Liczniejszy od nich był tylko gatunek *I. minutum* (maksymalnie 72% wszystkich cyst znalezionych w próbach) i chociaż jest on niemal wszędzie dominującym gatunkiem, w wewnętrznych częściach fiordów jego zagęszczenia były niższe zaś liczebności cyst z gatunków *P. dalei* i *P. reticulatum* wyższe w stosunku do zewnętrznych części fiordów, co z resztą znalazło przełożenia w stosunkach liczebności cyst autotroficznych (w tym cyst gatunków *P. reticulatum* i *P. dalei*) i heterotroficznych (w tym *I. minutum*) (Ryc. 6.9) w różnych częściach fiordów.

W wewnętrznych częściach fiordów Isfjorden, Wijdefjorden i Rjipfjorden cysty autotroficzne osiągają swoje najwyższe udziały procentowe względem pozostałych stacji z danego fiordu, które następnie maleją w miarę zbliżania się do jego ujścia (Ryc. 6.9). Odpowiednio udziały procentowe cyst heterotroficznych w próbach z danego fiordu są najniższe w próbach z wewnętrznych stacji i rosną w miarę zbliżania się do ujścia. Wysoki udział cyst heterotroficznych w próbie może być wskaźnikiem wysokiej produktywności wczesną wiosną w okresie zakwitu okrzemek, które stanowią część bazy pokarmowej brudnic heterotroficznych (Head i in. 2001, Zonneveld i Pospelova 2015). Bruzdnice autotroficzne rozwijają się masowo zazwyczaj tam, gdzie konkurencja z innymi grupami glonów o składniki odżywcze zawarte w wodzie jest mniejsza. Głównymi konkurentami brudnic autotroficznych są właśnie okrzemki, których zakwity następują wcześniej niż zakwity brudnic i wyczerpują zasoby składników odżywczych w wodach (Tremblay i in. 2006).

Podobne prawidłowości w przestrzennym rozmieszczeniu cyst, zarówno w przypadku zależności między liczebnościami gatunku *I. minutum* oraz cyst *P. reticulatum* i *P. dalei*, jak i zależności między zagęszczeniami cyst autotroficznych i heterotroficznych widać na dwóch najbardziej oddalonych od brzegu stacjach u wybrzeży Nordaustlandet. Cyst *P. reticulatum* i *P. dalei* jest nieznacznie więcej na stacji NAL 3 znajdującej się bliżej wybrzeża. Podobnie udział cyst autotroficznych na tej stacji jest ponad 10% więcej niż na bardziej oddalonej od brzegu stacji NAL 4 (Ryc. 6.9 i 6.15).

Inną cechą charakterystyczną tej grupy jest obecność kilku gatunków cyst z rodzaju *Spiniferites*, które mogą być indykatorami występowania AW (Grøsfjeld i in. 2009, Solignac i in. 2009). Gatunek *S. elongatus* znany jest z występowania w Arktyce, jednak pozostałe zaobserwowane gatunki z tego rodzaju preferują z reguły nieco cieplejsze i bardziej zasolone wody niższych szerokości geograficznych (Grøsfjeld i in. 2009,

Zonneveld i Pospelova 2015). Mimo to, kilka z nich nielicznie wystąpiło we fiordach na północnym wybrzeżu Svalbardu (Ryc. 6.13 i 6.14). Natomiast, nie zaobserwowano ich w próbkach z Isfjorden – najbardziej zatlantyfikowanego fiordu na Svalbardzie – co może wynikać z faktu, że ich zagęszczenia mogą być na tyle niskie, że nie udało się ich wychwycić podczas analizy.

Według interpretacji opracowanej przez Grøsfjeld i in. (2009) stacje pierwszej grupy wpisują się w środowiska zdominowane przez AW z warstwą ArW na powierzchni (wskazuje na wysoka liczebność *I. minutum*;). Pomiary STD (podrozdział 6.1 niniejszej pracy) wykazały obecność na powierzchni warstwy mniej zasolonej wody o temperaturze nie przekraczającej (poza Isfjorden) 7°C. Nie są to jednak ArW a SW których niższe zasolenie spowodowane jest dostawą słodkiej wody z topniejących lodowców (Cottier i in. 2005, Promińska i in. 2017). Ponadto pomiary potwierdzają obecność AW i TAW na wszystkich stacjach należących do tej grupy (Podrozdział 6.1, Ryc. 6.3-6.6).

Warto również zwrócić uwagę na rozmieszczenie cyst *P. glacialis* w tej grupie. Cysty te bardzo nielicznie pojawiają się w Isfjorden (poniżej 1% całkowitej liczebności dinocyst) i w Wijdefjorden na stacji WIJ 3 (około 3%), ale już w najbardziej wewnętrznej stacji WIJ 1 stanowią ponad 20% wszystkich zidentyfikowanych cyst. W Rijpfjorden ich zawartość oscyluje między 9 a 14% a na stacjach u wybrzeży Nordaustlandet stanowią odpowiednio 14% i 5% wszystkich zidentyfikowanych cyst (Ryc. 6.12 – 6.15). Gatunek ten zasługuje na uwagę, ponieważ uważa się, że żyje on w bezpośredniej bliskości lodu morskiego (Matthiensen i in. 2005) i jego obecność może wskazywać na obecność pokrywy lodowej na powierzchni morza. Co ciekawe ani Grøsfjeld i in. (2009), którzy objęli analizą cyst bruzdnic największy do tej pory obszar szelfu Svalbardu – ani Howe i in. (2014) – którzy uzupełnili poprzednie badania o północną część szelfu – nie zanotowali w swoich próbach obecności tego gatunku.

Grupa dinocyst arktycznych

Druga grupa skupia stacje z Hornsundu, większość stacji z Storfjorden i dwie najbardziej oddalone od brzegu stacje z szelfu u wschodnich wybrzeży wyspy Edgeøya (Ryc. 4.4 i 6.17). Wszystkie te regiony znajdują się pod wpływem ArW z Prądu Wschodniospitsbergeńskiego którym często towarzyszy dryfujący na powierzchni pak lodowy (Schünemann i Werner 2005). Zagęszczenia cyst na stacjach grupy drugiej były znacząco niższe niż w grupie pierwszej – od 1 800 cyst/g w Storfjorden do nieco ponad 6 500 cyst/g w Hornsundzie (Ryc. 6.10 i 6.11). Jak w przypadku poprzedniej grupy, na

większości stacji dominuje *I. minutum*, ale cysty gatunków *P. dalei* i *P. reticulatum* mają na nich minimalne znaczenie. Licznie za to występują cysty *P. glacialis*. Także Grøsfjeld i in. (2009) stwierdzili wysoki udział *I. minutum* i brak obecności cyst *P. reticulatum* i *P. dalei* w próbach ze Storfjorden i uznali, że takie stosunki wyżej wymienionych gatunków wskazują na dominację ArW. Podobne próby, charakteryzujące się wysokim udziałem gatunku *I. minutum* oraz minimalną zawartością cyst *P. reticulatum*, choć ze znacznie większym udziałem cyst z rodzaju *Brigantedinium* spp. zanotowano na całym północnym wybrzeżu Kanady (Mudie i Rochon 2001). Pomiary hydrograficzne (podrozdział 6.1) tymczasem wskazują, że wody o charakterystyce ArW wystąpiły jedynie w wewnętrznych częściach fiordów. Trzeba jednak brać w tym względzie pod uwagę fakt, że pomiary owe reprezentują jedynie chwilową sytuację z dnia pomiaru, dodatkowo z okresu lata, podczas gdy zakwity bruzdnic zaczynają się już wiosną, niewykluczone więc, że wcześniej w roku 2014 w badanych regionach występowały ArW. Zasięgi dryfującego paku lodowego z wiosny 2014 roku (Ryc. 4.3 A) wydają się potwierdzać te przypuszczenia. Przypuszczenia te potwierdza również obserwowany w próbach wysoki udział *P. glacialis*, który wskazuje na występowanie wiosną na powierzchni morza zwartej pokrywy lodowej (Matthiensen i in. 2005).

Często na stacjach z tej grupy dominują gatunki heterotroficzne wskazując na wysoką wczesnowiosenną produktywność, jednak rozpiętość w przedziałach procentowych ich udziałów w całkowitych liczebnościach dinocyst zidentyfikowanych na stacjach jest mniejsza niż w przypadku poprzedniej grupy (Ryc. 6.9). Również zróżnicowanie w przestrzennym rozmieszczeniu cyst autotroficznych i heterotroficznych nie jest tu tak wyraźne jak w przypadku poprzedniej grupy, widać jednak, że tych drugich jest nieznacznie więcej w wewnętrznych częściach fiordów. Podobnie spośród należących do grupy dwóch stacji u wybrzeży wyspy Edgeøya cyst heterotroficznych jest nieznacznie więcej na stacji zlokalizowanej bliżej brzegu. Trend wydaje się być więc odwrotny do tego z poprzedniej grupy.

Grupa dinocyst strefy przylodowcowej

Trzecia grupa skupia przybrzeżne stacje z szelfu Svalbardu po wschodniej stronie wysp Nordaustlandet i Edgeøya (Ryc. 4.4 i 6.17). Region wschodniego szelfu Svalbardu jest bardzo słabo rozpoznany zarówno pod względem oceanograficznym jak i żyjących tam zbiorowisk organizmów. Regularnie pojawiająca się tam zwarta pokrywa paku lodowego znacznie utrudnia prowadzenie badań w tym regionie i tylko sytuacje takie jak

w 2016 roku, kiedy pak lodowy został odsunięty na wschód od Svalbardu, dają szansę na dotarcie tam ze sprzętem do poboru prób. Ze względu na bliskość lądu i stały dopływ wód wytopiskowych spod lodowców (Dowdeswell i in. 2008) w tych przybrzeżnych regionach panują specyficzne warunki lokalne, co odzwierciedla się również w gatunkach cyst bruzdnic rozpoznanych w tych regionach. Na stacjach w tej grupie widoczna jest niska w stosunku do pozostałych stacji bioróżnorodność a zagęszczenie cyst na stacjach NAL 1 i EDG 1 osiągnęło wartości na poziomie dolnej części przedziału zagęszczeń ze stacji z grupy drugiej (Ryc. 6.15 i 6.16). Stacja NAL 2 prawdopodobnie znajdowała się w strefie granicznej między warunkami lokalnymi a pełnomorskimi, co zaowocowało wysoką liczebnością cyst – jest to zjawisko często obserwowane w strefach frontalnych (Flint i in. 2002).

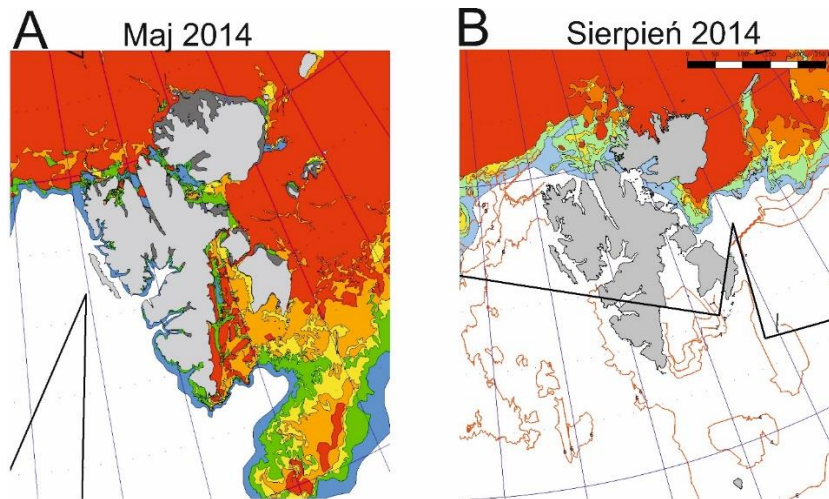
Na wszystkich stacjach tej grupy cysty autotroficzne stanowiły ponad 70% wszystkich cyst w próbach a na stacji NAL 2 nawet ponad 80%, głównie za sprawą dominacji cyst *P. glacialis*, które stanowiły od 65% wszystkich cyst zidentyfikowanych na stacji EDG 1 do 72% wszystkich cyst zidentyfikowanych na stacji NAL1. Biorąc pod uwagę preferencje środowiskowe tego gatunku (Matthiensen i in. 2005) a zwłaszcza jego związek z lodem morskim jego dominacja na stacjach z tej grupy nie jest zaskoczeniem.

Stacja ST 4 nie przynależy do żadnej z opisanych powyżej grup (Ryc. 6.17). Prawdopodobną przyczyną tego stanu rzeczy jest fakt, że znajduje się w znacznej odległości od wybrzeża (Ryc. 4.4), co ogranicza wpływ procesów zachodzących na lądzie, głównie dopływu wody z topniejących lodowców, na żyjące tam organizmy planktonowe. Na stacji obserwuje się wysokie zagęszczenie cyst w osadzie, jednak większość występujących tam gatunków była obserwowana we wszystkich pozostałych lokalizacjach a nieliczne pozostałe obserwowano tylko na tej stacji (Ryc. 6.10). Skład gatunkowy i liczebność dinocyst na tej stacji – wysoka liczebność *I. minutum* i *P. glacialis* oraz nieznacznym tylko udziałem cyst *P. dalei* i brakiem cyst *P. reticulatum* - wskazuje jednak na dominację ArW, podobnie jak w pozostałej części Storfjorden (Haarpaintner i in. 2001, Grøsfjeld i in. 2009).

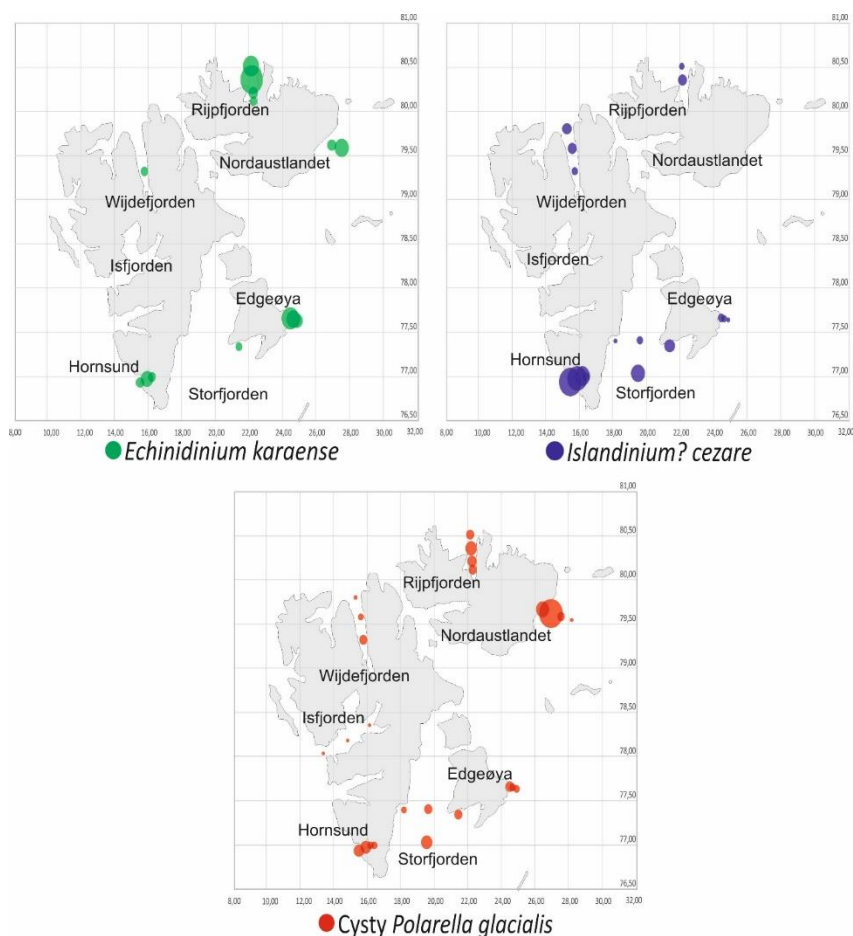
Dinocysty związane z wieloletnim lodem morskim

Zestawienie wyników analizy cyst bruzdnic z obszarami występowania wieloletniej pokrywy lodowej (Ryc. 7.1) wykazało, że potencjalnie związane z *pack-ice* gatunki: *E. karaense* i *I? cezare* (Ryc. 7.2) obserwowano we wszystkich lokalizacjach oprócz Isfjorden. Gatunek *E. karaense*, znany z Morza Beauforta, Zatoki Baffina

i północnej części Zatoki Hudsona, preferuje wody o temperaturze między -2°C a -8°C i zasoleniu od 20.5 do 33.8. Znajduje się go w wodach eutroficznym o zasoleniu obniżonym wskutek topnienia lodu i z dobrze przewietrzoną warstwą wód przydennych (Head i in. 2001, Zonneveld i Pospelova 2015). Gatunek *I? cezare* znany jest z Morza Kara i wydaje się mieć podobne preferencje środowiskowe co *E. karaense* (Head i in. 2001, Zonneveld i Pospelova 2015). Udziały obu gatunków w próbach na poszczególnych stacjach grupy pierwszej (grupa dinocyst atlantyckich; Ryc. 6.12 – 6.15) często nie przekraczały 1%. Większe zagęszczenia *I? cezare* (do 2%) zanotowano w Wijdefjorden zaś *E. karaense* w Rijpfjorden i na stacji NAL 3 u wybrzeży Nordaustlandet. Zagęszczenia cyst z gatunków *I? cezare* i *E. karaense* w grupie drugiej (grupa dinocyst arktycznych; Ryc. 6.10, 6.11 i 6.16) są większe niż w grupie pierwszej. W Hornsundzie *I? cezare* stanowił nawet 20 % wszystkich cyst zidentyfikowanych na stacji HR 2. W Storfjorden i u wybrzeży wyspy Edgeøya jego udział w próbach był mniejszy, ale ciągle stanowiły one od 1.3 do prawie 6% wszystkich cyst. Gatunku *E. karaense* było mniej niż *I? cezare*, ale ciągle jego zagęszczenia były wyższe niż w grupie pierwszej. W Hornsundzie jego udział procentowy w próbach sięgał ponad 1.5% a u wybrzeży wyspy Edgeøya nawet ponad 4%. Preferencje obu tych gatunków wydają się wskazywać na związek z występowaniem dryfującego paku lodowego. Dodatkowo potwierdza to fakt, że ich obecność, w przeciwieństwie do *P. glacialis*, zaobserwowano tylko w regionach, gdzie pojawił się *pack-ice* a ich udziały procentowe były najwyższe tam, gdzie *pack-ice* przebywał przez dłuższy okres (Ryc. 7.1 i 7.2, NMI). Pewnym wyjątkiem wydaje się tu być Hornsund, do którego dociera niewielka ilość *pack-ice*, lecz wysoki udział *I? cezare* w tym regionie może wynikać z hydrograficznej charakterystyki fiordu, który otrzymuje duże dostawy chłodnej i słodkiej wody z topniejących lodowców (Węsławski i in. 1991).



Ryc. 7.1. Mapy prezentujące zasięg i zagęszczenie morskiej pokrywy lodowej wokół Svalbardu wiosną (A) i latem (B) w roku 2014, jako przykład typowych warunków lodowych panujących w tym regionie we wskazanych sezonach NMI, <http://polarview.met.no> dostęp 05.2017-07.2017). Objaśnienia: kolory: czerwony – bardzo zwarty dryfujący lód, pomarańczowy – zwarty dryfujący lód, żółty – rzadki dryfujący lód, zielony – bardzo rzadki dryfujący lód, szary – *fast-ice*, niebieski – otwarte morze; pomarańczowe linie – temperatura powierzchni morza.



Ryc. 7.2. Występowanie i zagęszczenie głównych gatunków cyst związanych z występowaniem lodu morskiego w rejonie Svalbardu.

Podsumowanie

Porównanie zasięgów występowania dwóch typów morskiej pokrywy lodowej – *fast-ice* i *pack-ice* – oraz miejsc występowania gatunków dinocyst związanych bądź też potencjalnie związanych z lodem morskim wykazało, że tylko gatunki *E. karaense* i *I? cezare* wystąpiły w lokalizacjach, gdzie oprócz *fast-ice* obserwowano również *pack-ice* a ich liczebność jest wyższa w regionach, gdzie pak lodowy przebywał dłużej. Ich związek z wieloletnią pokrywą lodową potwierdza dodatkowo fakt, że wystąpiły one w miejscach, gdzie obserwowano zarówno dominację AW jak i ArW, choć w miejscach, gdzie dominowały AW cyst obu tych gatunków było wyraźnie mniej. Pewną korelację między występowaniem paku lodowego a zagęszczeniem cyst w osadzie można również dostrzec w przypadku cyst *P. glacialis*, jednak ten gatunek obserwowano również w Isfjorden, gdzie *pack-ice* nie był obserwowany w ostatnich latach, a więc nie jest on tak dobrym wskaźnikiem dla występowania wieloletniego lodu morskiego jak wspomniane wcześniej gatunki.

7.2 Rekonstrukcja warunków lodowych w Storfjorden w Holocenie

Analiza cyst bruzdnic w rdzeniu osadów (JM09020GC) pozwoliła na wydzielenie w nim pięciu poziomów, które pokazują kolejne etapy zmian warunków oceanograficznych w powierzchniowych wodach południowego szelfu Svalbardu od końca ostatniego zlodowacenia do okresu około 1 200 lat BP. Poziomy P1 i P2 odpowiadają okresom Bølling i Allerød (BA) oraz Młodszeemu Dryasowi (YD), poziom P3 obejmuje wczesny holocen (EH) i połowę środkowego holocenu (MH), poziom P4 obejmuje drugą połowę MH i pierwszą połowę późnego holocenu (LH), zaś poziom P5 pozostałą część LH. Wielu autorów prowadzących badania paleośrodowiskowe w tym regionie (np. Rasmussen 2007, 2014, Łacka i in. 2015a, Rigual-Hernandez i in. 2016) interpretowało granice między poszczególnymi częściami holocenu inaczej dopasowując je do wyników analiz otwornic bentosowych. Ponieważ w tej pracy celem było odtworzenie warunków lodowych w Storfjordrenna, pojawiła się potrzeba opracowania niezależnego podziału odpowiadającego wynikom analiz dinocyst. Łacka i in. (2015) przeprowadzili analizę otwornic bentosowych i nielicznych planktonicznych w tym samym rdzeniu, który został wykorzystany podczas realizacji prac nad niniejszym doktoratem. Rasmussen i in. (2014 i 2007) prowadzili badania nad rdzeniami pobranymi zarówno wewnątrz Storfjorden jak i po zachodniej stronie południowego szelfu Svalbardu. Rigual-Hernandez i in. (2016) prowadzili badania w południowo-zachodniej części szelfu, uwzględniając również cysty bruzdnic, ale nie wykorzystując ich jako wskaźników pozwalających na odtworzenie warunków lodowych.

Poziom P1 – okres od >13 900 do ~12 500 lat BP

Poziom P1 obejmuje swoim zasięgiem okres BA i początek YD. W tym poziomie zanotowano dużą liczbę gatunków (Ryc. 6.18), lecz małą liczebność dinocyst (Ryc. 6.19), w większości heterotroficznych, oportunistycznych lub typowo arktycznych. Prąd Wschodniospitsbergeński nie był jeszcze aktywny z powodu obecności barier lądolodów Skandynawii i Svalbardu (Rasmussen i in. 2007, Hormes i in. Łacka i in. 2015a). Na stałą obecność pokrywy lodowej w Storfjordrenna i niewielki wpływ AW wskazują wysoki udział dinocyst z gatunku *E. karaense* w większości prób (Ryc. 6.20), brak gatunków kojarzonych z AW oraz ogólna niska liczebność dinocyst w próbach z tego poziomu (Ryc. 6.19). Łacka i in. (2015) oraz Rasmussen i in. (2014) analizując zbiorowiska otwornic również stwierdzili małą liczebność tych organizmów w tym okresie. Według

tych autorów zarówno duża ilość frakcji IRD, jak i skład gatunkowy i niska liczebność otwornic wskazują na środowisko glacio-proksymalne.

W dolnej i środkowej części poziomu P1 widoczny jest stopniowy wzrost liczebności cyst bruzdnic w osadzie związany z ocieplaniem po ostatnim maksimum zlodowacenia (Fig. 6.19). Występujące tu gatunki dinocyst zaliczają się przeważnie do heterotroficznych oportunistów charakterystycznych dla stref przyłodowcowych. Na tym tle zastanawiający jest brak cyst związanych z pakiem lodowym w warstwach dolnej części poziomu. W warstwach tych stwierdzono również ogólnie małe zagęszczenie cyst połączone z dość dużą różnorodnością gatunków. Stąd możliwe jest, że niektóre rzadkie gatunki, jak *E. karaense* i *I? cezare* mogły nie zostać uchwycone podczas analizy. Możliwą przyczyną braku tych gatunków w tej części poziomu P1 może być słabe oświetlenie mętnych wód brakicznych w strefie glacio-proksymalnej.

W górnej części poziomu P1 daje się zaobserwować spadek liczby gatunków i liczebności dinocyst oraz wzrost udziału cyst heterotroficznych (Ryc. 6.18, 6.19). Zbiega się on z ochłodzeniem klimatu z początku YD (Rasmussen i in. 2007, Łącka i in. 2015a) oraz zanikiem bariery łądolodu Svalbard-Skandynawia i otwarciem drogi Prądowi Wschodniospitsbergeńskiemu (ESC, Rasmussen i in. 2007, Hormes i in. 2013, Łącka i in. 2015a). Zmiana ta skutkowałą spadkiem liczebności cyst bruzdnic o połowę (Ryc. 6.19). Przyczyną tego może być fakt, że warunki w powierzchniowych wodach Zachodniej części M. Barentsa wynikały z dominacji chłodnych mas wód polarnych (Rasmussen i in. 2007). Obserwacja tej zmiany jest jednak utrudniona przez ogólnie niską liczebność cyst bruzdnic, wśród których obserwowane są niemal wyłącznie gatunki charakterystyczne dla stref przyłodowcowych.

Prowadzone dotychczas w Storfjordrenna badania dotyczyły głównie organizmów bentosowych, stąd trudności w odtwarzaniu warunków na powierzchni morza. Analiza dinocyst wykazała, że w okresie BA objętym poziomem P1 w rejonie Storfjordrenna ciągle był obecny pak lodowy. Obserwowany od dolnej części poziomu stopniowy wzrost liczebności dinocyst (Ryc. 6.19) wiąże się z ocieplaniem się klimatu i powolną poprawą warunków życiowych dla organizmów planktonowych, wynikającą ze zwiększenia ilości światła słonecznego docierającego do toni wodnej, co w efekcie zwiększało produkcję składników odżywczych. Ochłodzenie klimatu w YD skutkowało spadkiem liczby gatunków i liczebności dinocyst w górnej części poziomu P1. Zbiega się ono również w czasie z sugerowanym przez innych autorów przerwaniem bariery lodowej między Svalbardem i Skandynawią i uruchomieniem ESC. Wysoki udział

gatunków *E. karaense* oraz *I? cezare* w próbach tego poziomu (poza jego dolną częścią) świadczy o stałej obecności paku lodowego w Storfjordrenna (Ryc. 6.20).

Poziom P2 – okres od ~ 12 500 do ~ 11 000 lat BP

Poziom P2 obejmuje okres środkowego i końcowego YD oraz początek EH (Łącka i in. 2015a). Początek YD charakteryzował się bardzo szybkim spadkiem temperatury, którego przyczyn należy upatrywać się w osłabieniu cyrkulacji południkowej na północnym Atlantyku (np. Dansgaard i in. 1993, Grootes i in. 1993, Majewski i in. 1993, Alley 2000, Ślubowska-Woldengen i in. 2007, 2008, Zamelczyk i in. 2012). Wyniki analiz dinocyst ze środkowego i końcowego YD oraz początku EH pokazują wahania ogólnej liczebności cyst bruzdnic oraz liczebności gatunków związanych z pakiem lodowym (Ryc. 6.20). Sugeruje to, że w Storfjordrenna często pojawiał się pak lodowy oraz naprzemiennie występowały ocieplenia i ochłodzenia wód. Podobne zjawisko zaobserwowali też Łącka i in. (2015) analizując zawartość izotopów tlenu $\delta^{18}\text{O}$ w skorupkach otwornic oraz frakcji IRD w osadach pochodzących z tego samego rdzenia. Natomiast według Rasmusen i in. (2007) od około 12 450 lat BP temperatura wód przydennych na szelfie Svalbardu wzrastała wskutek napływu AW. Wzrost liczebności cyst w tym poziomie sugeruje, że cieplejsze okresy sprzyjały masowemu rozwojowi bruzdnic, którego ochłodzenia klimatu nie zdołały zniwelować. Dotyczy to zwłaszcza gatunku *I. minutum*, który w wielu próbach stanowi ponad połowę zidentyfikowanych cyst (Ryc. 6.18 i 6.19).

Przejście z zimnego YD do cieplejszego EH, którego datę powszechnie przyjmuje się na 11 700 lat BP (Rasmusen i in. 2006) nie znalazło wyraźnego odzwierciedlenia w wynikach analizy cyst bruzdnic. Znaczący wzrost ilości cyst w osadzie zaobserwowano dopiero w próbach datowanych na 11 000 lat BP. Wskazuje to, że jeszcze kilkaset lat po rozpoczęciu holocenijskiego ocieplenia w region Storfjordrenny docierały znaczące ilości ArW wraz z pakiem lodowym pozostawiając sygnał w osadach morskich w postaci dinocyst.

Poziom P3 – okres od ~ 11 000 do ~ 7 000 lat BP

Okres od 11 000 do 7 000 lat BP obejmuje większość EH i połowę MH (Łącka i in. 2015a). W EH nasłonecznienie na 60°N było nawet 10% wyższe niż obecnie (Kaufman i in. 2004), czego skutkiem był szybki zanik morskiej pokrywy lodowej w Arktyce (Sarnthein i in. 2003). W poziomie P3 zanotowano najmniejszą bioróżnorodność cyst

brudnic w Storfjordrenna. Równocześnie w dolnej części poziomu dinocysty osiągnęły pierwsze maksimum swojej liczebności, wynikające z masowego rozwoju tylko jednego gatunku – arktycznego i heterotroficznego *I. minutum* (Ryc. 6.18 i 6.19). Rigual-Hernandez i in. (2016) zaobserwowali w badanym przez nich rdzeniu na zachodnim szelfie Svalbardu pojawienie się okrzemek oraz ogólny wzrost ilości mikroskamieniałości na początku EH. Prawdopodobnie to właśnie pojawienie się nowego źródła pożywienia dla brudnic heterotroficznych przyczyniło się do ich masowego rozwoju na początku okresu objętego poziomem P3. Według Łackiej i in. (2015) około 10 800 lat BP cielenie gór lodowych w Storfjordrenna było znacząco spowolnione albo nawet zahamowane. Rosnąca bioróżnorodność otwornic oraz pojawienie się przy zachodnim wybrzeżu wyspy Edgeøya bardziej ciepłolubnych organizmów takich jak małż *Mytilus edulis* wskazuje, że AW dotarły do Storfjordrenna i podążyły dalej na północ do wnętrza Storfjorden. Również według Łackiej i in. (2015) spadek współczynnika Fe/Ca sugeruje w tym okresie na wzrost produktywności w toni wodnej.

Wyniki analiz rdzeni z szelfu Storfjorden (Rasmussen i in. 2007) i północnego szelfu Svalbardu (Ślubowska i in. 2005) wskazują na silny napływ AW w rejon zachodniego szelfu Svalbardu w EH. Rekonstrukcje warunków na powierzchni Morza Grenlandzkiego bazujących na otwornicach planktonicznych i alkenonach wskazują na warunki podobne do współczesnych, z nieznacznym tylko wpływem *pack-ice* i silną dominacją AW. Ciągłe jednak, mimo poprawiających się warunków, udział cyst autotroficznych w próbach w Storfjordrenna był nieznacznym (maksymalnie 6%, Ryc. 6.18). Fluktuacje $\delta^{18}\text{O}$ i $\delta^{13}\text{C}$ w skorupkach otwornic bentosowych oraz rosnąca zawartość otwornic z gatunków *Nonionellina labradorica* i *Islandiella spp.* sugeruje, że Storfjordrenna znajdowała się pod wpływem zmiennych mas wodnych z przewagą ArW (Łacka i in. 2015a). Ponadto licznie występujące w osadach okrzemki sugerują znaczące zużywanie zasobów składników odżywczych, co również może być przyczyną niskiej zawartości cyst autotroficznych w próbach z tego okresu.

Okolo 9 000 lat BP rozpoczęło się holocenijskie optimum termiczne (Rasmussen i in. 2007, 2014, Łacka i in. 2015a) jednak wśród cyst brudnic z tego okresu nie nastąpiły znaczące zmiany ani w liczebności, ani w składzie gatunkowym prób. Trend spadkowy – mimo zmiennych wartości liczebności cyst w próbach, jest widoczny w całym poziomie P3, co wiąże się ze spadkiem liczebności gatunku *I. minutum* (Ryc. 6.19). Liczebność cyst *E. karaense* była w tym okresie wyższa niż w poprzednim, jednak

ze względu na ogólny wzrost liczebności dinocyst udział procentowy tego gatunku w próbach był niższy niż w poprzednich poziomach (maksymalnie 1.6%, Ryc. 6.20). Obecność tego gatunku może świadczyć, że w EH i na początku MH w Storfjordrennie nadal pojawiał się pak lodowy. Zjawisko to można porównać z okresem obecnym, gdzie pomimo wyraźnego ocieplenia pak lodowy rokrocznie pojawia się w rejonie południowego Spitsbergenu, stąd ciągle daje się zaobserwować sygnał dinocyst we współczesnych osadach powierzchniowych tego rejonu. Analiza cyst bruzdnic ukazała również pojedyncze warstwy poziomu P3, w których nie zanotowano obecności cyst związanych z pakiem lodowym, a w jego górnej części ich całkowity zanik, który utrzymał się aż do 2 000 lat BP. Zanik cyst związanych z pakiem lodowym w niektórych warstwach tego poziomu prawdopodobnie związany jest z szybkim topnieniem wieloletniego lodu w Oceanie Arktycznym, przez co lód ten przestał docierać w niższe szerokości geograficzne.

Poziom P4 – okres od ~ 7 000 do ~ 2 000 lat BP

Poziom P4 obejmuje drugą połowę MH i początek LH. W świetle literatury naukowej MH to okres stabilnych warunków klimatycznych choć wykazuje on oznaki powolnego ochładzania klimatu po holocenijskim optimum termicznym około 9 000 lat BP (np. Sarnthein i in. 2003, Forwick i Vorren 2007, 2009, Skibekk i in. 2010, Rasmussen i in. 2007, 2012, 2014, Łącka i in. 2015a). Rasmussen i in. (2007) zanotowali w tym okresie na szelfie Spitsbergenu wzrost liczebności otwornic gatunku *Neogloboquadrina pachyderma* forma sinistral kosztem *Turborotalita quinqueloba*, co jest wskaźnikiem długotrwałego spadku temperatury, który przyspieszył na przełomie MH i LH około 4 000 lat BP.

Analiza cyst bruzdnic z tego poziomu wykazała, że warunki w wodach powierzchniowych Storfjordrenna ciągle pozostawały zdominowane przez AW. Świadczy o tym przede wszystkim masowy rozwój bruzdnic autotroficznych. Szczególnie licznie wystąpił oportunistyczny gatunek *P. reticulatum*, którego cysty stały się w tym poziomie drugim najliczniejszym gatunkiem dinocyst, zaraz po *I. minutum* (Ryc. 6.19). Współcześnie cysty *P. reticulatum* licznie występują w regionach zdominowanych przez AW, więc jego masowy rozwój w okresie objętym poziomem P4 sugeruje stały i silny napływ AW w region Storfjordrenna. W całym poziomie, mimo wahań między pojedynczymi warstwami, widoczny jest stopniowy przyrost liczebności cyst bruzdnic, który około 2 500 BP skutkowało drugim maksimum ich występowania.

Przejście MH do LH podobnie jak w przypadku przejścia EH w MH, nie znajduje wyraźnego potwierdzenia w analizie cyst bruzdnic. Istotna zmiana w składzie gatunkowym i liczebności dinocyst zaszła dopiero 2 000 lat BP, kiedy zagęszczenie cyst bruzdnic zaczęło spadać i w próbach ponownie pojawiły się gatunki związane z pakiem lodowym. Nieobecność cyst z gatunków *E. karaense* oraz *I? cezare* w całym poziomie P4, wskazuje, że *pack-ice* albo nie docierał do Storfjordrenny w ogóle, albo też było go zbyt mało, aby gatunki dinocyst z nim związane pozostawiły sygnał w osadach. Pozwala to przypuszczać, że w długotrwałym ciepłym okresie holocenu wieloletnia pokrywa lodowa Oceanu Arktycznego uległa tak dalekiej redukcji, że jego odbudowa pozwalająca na eksport do niższych szerokości geograficznych trwała blisko 2000 lat.

Poziom P5 – okres od ~ 2 000 do ~ 1 300 lat BP

Poziom P5 obejmuje okres drugiej połowy LH, od końca Rzymskiego Okresu Ciepłego (ang. Roman Warm Period), około 2 000 lat BP do połowy Średniowiecznego Okresu Chłodnego (ang. Dark Ages Cold Period) około 1 300 lat BP. Według wielu publikacji, w tym okresie nadal postępowało ogólne ochładzanie klimatu w Arktyce (np. Martrat et al., 2003, Andersen et al., 2004, Rasmussen i in. 2007, 2014, Jessen et al., 2010, Łącka i in. 2015a, Rigual-Hernandez i in. 2016). Jego efektem był spadek liczebności cyst *P. reticulatum*, przez co zmniejszyło się również zagęszczenie cyst w osadzie (Ryc. 6.19). Nieznacznie zmniejszyła się również liczebność gatunku *I. minutum*, co jednak nie wywarło dalszych znaczących efektów na zagęszczenie cyst bruzdnic heterotroficznych w osadzie, gdyż w jego miejscu pojawiły się inne gatunki, przede wszystkim *E. sleiperensis*.

Spadek liczebności cyst *P. reticulatum* potwierdza obserwacje innych autorów o zmniejszeniu napływu AW w rejon Storfjordrenny. Jednocześnie wśród dinocyst ponownie pojawiły się gatunki *E. karaense* i *I? cezare* (Ryc. 6.20) wskazując na to, że w regionie Storfjordrenny ponownie zaczął regularnie pojawiać się pak lodowy. Wniosek ten potwierdzają obserwacje innych autorów jak Rasmussen i in. (2014) i Łącka i in. (2015). Według Rasmussen i in. (2014) zbiorowiska otwornic wapiennych z wnętrza Storfjorden po 4 000 BP przypominały te występujące przed czołami lodowców na początku EH. W okresie tym wzrosła również ilość frakcji IRD w osadach tego fiordu. Podobne obserwacje zanotowali Łącka i in. (2015) w rejonie Storfjordrenny. Ponadto Rigual-Hernandez i in. (2016) zaobserwowali w osadach z rdzenia pobranego na

południowy zachód od Storfjordrenny wzrost koncentracji okrzemek, kokolitów i alkenonów po 2 000 BP, co wskazuje na obecność frontu arktycznego w tym rejonie.

8. Wnioski

1. Analiza podobieństw współczesnych dinocyst w osadach powierzchniowych pozwoliła na wyznaczenie regionów o podobnych parametrach oceanograficznych:
 - regiony zdominowane przez AW (Isfjorden, Wijdefjorden, Rjipfjorden i szelf u wybrzeży Nordaustlandet poza strefą przybrzeżną), nazywane dalej grupą pierwszą,
 - regiony zdominowane przed ArW (Storfjorden poza stacją ST 4, Hornsund i szelf u wybrzeży wyspy Edgeøya poza strefą przybrzeżną), nazywane dalej grupą drugą,
 - regiony reprezentujące warunki lokalne strefy przylodowcowej (strefy przybrzeżne wysp Nordaustlandet i Edgeøya), nazywane dalej grupą trzecią.
2. Dinocysty na stacji ST 4 wykazały podobieństwo do pozostałych stacji na poziomie zaledwie 30% dlatego stacja nie została włączona do żadnej z grup. Pod względem składu gatunkowego i gatunków dominujących reprezentowała ona jednak środowisko zdominowane przez ArW.
3. We wszystkich grupach na niemal wszystkich stacjach dominującym gatunkiem był *I. minutum*.
4. W pierwszej grupie stacji zdominowanej przez warunki atlantyckie poza *I. minutum* najliczniejszymi gatunkami dinocyst były cysty *P. reticulatum* i *P. dalei*.
5. W drugiej i trzeciej grupie stacji zdominowanej przez wody arktyczne i warunki przylodowcowe oraz na stacji ST 4 oprócz *I. minutum* najliczniejszym gatunkiem dinocyst były *P. glacialis*.
6. Gatunki *E. karaense* i *I? cezare* wystąpiły wspólnie w miejscach, gdzie obserwowano występowanie *pack-ice* w sezonie innym niż zimowy. Na tej podstawie oraz na podstawie znanych z literatury preferencji środowiskowych obu tych gatunków można wnioskować, że w regionie Arktyki Europejskiej mogą one być dobrymi wskaźnikami występowania wieloletniego lodu morskiego w przeszłości.
7. W okresie od >13 900 do ~12 500 lat BP Front Polarny znajdował się na zachód od miejsca poboru rdzenia. Storfjordrenna, pozostawała nadal pod wpływem dryfującej pokrywy lodowej.

8. Gwałtowne ochłodzenie klimatu na przełomie BA i YD spowodowało spadek liczby gatunków i liczebności cyst w górnej części poziomu P1. Natomiast gatunki wskaźnikowe lodu morskiego nie wykazały istotnej zmiany w trakcie tego ochłodzenia.
9. W okresie między 12 500 a 11 000 lat BP region Storfjordrenny ciągle pozostawał zdominowany przez warunki arktyczne z często występującym na powierzchni lodem morskim. W okresie tym pojawiają się również wyraźne wahania w warunkach oceanograficznych Storfjordrenny wywołane napływami AW.
10. W okresie od ~ 11 000 do ~ 7 000 lat BP w powierzchniowej warstwie wody nastąpiła zmiana z dominacji warunków polarnych na subpolarne. Jednak do 8500 lat BP wieloletni lód morski ciągle pojawiał się w rejonie Storfjordrenna, zostawiając w osadach cysty bruzdnic stowarzyszone z tego typu lodem.
11. W okresie między 7 000 a 2 000 lat BP, cysty bruzdnic w Storfjordrenna nadal wskazywały na napływ AW. Masowy rozwój autotroficznych cyst *P. reticulatum* doprowadził do zaistnienia drugiego (największego) w ciągu ostatnich 14 000 lat maksimum występowania cyst bruzdnic w osadach Storfjordrenny. Datowane na 4 000 lat BP ochłodzenie klimatu wyznaczające początek LH nie znalazło odzwierciedlenia ani w składzie gatunkowym ani w liczebności cyst bruzdnic w osadzie. Spadek liczebności cyst oraz ponowne pojawienie się gatunków *E. karaense* i *I? cezare* w osadzie zaobserwowano dopiero w próbach datowanych na 2 000 lat BP. Wskazuje to, że potrzeba było aż dwóch tysięcy lat od początku ochłodzenia klimatu odbudowany w Oceanie Arktycznym wieloletni lód morski zaczął docierać do Storfjordrenna.
12. Druga połowa LH (od ~ 2 000 lat BP do 1 200 lat BP) jest okresem postępującego ochładzania klimatu Arktyki, na co wskazuje spadek liczebności cyst *P. reticulatum*. Wzrastający udział cyst *E. karaense* i *I? cezare* w próbach wskazuje, że Storfjordrenna ponownie znalazła się w zasięgu stałego oddziaływania paku lodowego.

9. Literatura

- Aagaard, K., & Greisman, P. (1975). Toward new mass and heat budgets for the Arctic Ocean. *Journal of Geophysical Research*, 80(27), 3821-3827.
- Akimova, A., Schauer, U., Danilov, S., & Núñez-Riboni, I. (2011). The role of the deep mixing in the Storfjorden shelf water plume. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 58(4), 403-414.
- Alexander, V. (1980). Interrelationships between the seasonal sea ice and biological regimes. *Cold Regions Science and Technology*, 2, 158-178.
- Alley, R. B. (2000). The Younger Dryas cold interval as viewed from central Greenland. *Quaternary science reviews*, 19(1-5), 213-226.
- Ambrose Jr, W. G., Carroll, M. L., Greenacre, M., Thorrold, S. R., & McMahon, K. W. (2006). Variation in *Serripes groenlandicus* (Bivalvia) growth in a Norwegian high-Arctic fjord: Evidence for local-and large-scale climatic forcing. *Global Change Biology*, 12(9), 1595-1607.
- Arażny, A., Przybylak, R., & Kejna, M. (2016). Ground temperature changes on the Kaffiøyra Plain (Spitsbergen) in the summer seasons, 1975–2014. *Polish Polar Research*, 37(1), 1-21.
- Årthun, M., Eldevik, T., Smedsrud, L. H., Skagseth, Ø., & Ingvaldsen, R. B. (2012). Quantifying the influence of Atlantic heat on Barents Sea ice variability and retreat. *Journal of Climate*, 25(13), 4736-4743.
- Årthun, M., Eldevik, T., Smedsrud, L. H., Skagseth, Ø., & Ingvaldsen, R. B. (2012). Quantifying the influence of Atlantic heat on Barents Sea ice variability and retreat. *Journal of Climate*, 25(13), 4736-4743.
- Baeten, N. J., Forwick, M., Vogt, C., & Vorren, T. O. (2010). Late Weichselian and Holocene sedimentary environments and glacial activity in Billefjorden, Svalbard. *Geological Society, London, Special Publications*, 344(1), 207-223.
- Bajkiewicz-Grabowska, E., & Mikulski, Z. (2013). *Hydrologia ogólna*. Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Bamber, J., Krabill, W., Raper, V., & Dowdeswell, J. (2004). Anomalous recent growth of part of a large Arctic ice cap: Austfonna, Svalbard. *Geophysical Research Letters*, 31(12).
- Bamstedt, U., Eilertsen, H. C., Tande, K. S., Slagstad, D., & Skjoldal, H. R. (1991). Copepod grazing and its potential impact on the phytoplankton development in the Barents Sea. *Polar Research*, 10(2), 339-354.;

- Barton, B. I., Lenn, Y. D., & Lique, C. (2018). Observed Atlantification of the Barents Sea causes the polar front to limit the expansion of winter sea ice. *Journal of Physical Oceanography*, 48(8), 1849-1866.
- Benninghoff, W.S. (1962) Calculation of pollen and spore density in sediments by addition of exotic pollen in known quantities. *Pollen et Spores*, 4, 332-333.
- Berge, J. A., Bjerkeng, B., Pettersen, O., Schaanning, M. T., & Øxnevad, S. (2006). Effects of increased sea water concentrations of CO₂ on growth of the bivalve *Mytilus edulis* L. *Chemosphere*, 62(4), 681-687.
- Berger, A., & Loutre, M. F. (2002). An exceptionally long interglacial ahead? *Science*, 297(5585), 1287-1288.
- Błaszczuk, M., Jania, J. A., & Kolondra, L. (2013). Fluctuations of tidewater glaciers in Hornsund Fjord (Southern Svalbard) since the beginning of the 20th century. *Polish Polar Research*, 34(4), 327-352.
- Blott, S. J., & Pye, K. (2001). GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth surface processes and Landforms*, 26(11), 1237-1248.
- Boetius, A., Albrecht, S., Bakker, K., Bienhold, C., Felden, J., Fernández-Méndez, M., & Nicolaus, M. (2013). Export of algal biomass from the melting Arctic sea ice. *Science*, 339(6126), 1430-1432.
- Brasier, M. D. (1980). *Microfossils* (p. 193). London: G. Allen & Unwin.
- Brinkhuis, H. (1994). Late Eocene to Early Oligocene dinoflagellate cysts from the Priabonian type-area (Northeast Italy): biostratigraphy and paleoenvironmental interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107(1-2), 121-163.
- Brinkhuis, H., Powell, A. J., & Zevenboom, D. (1992). High-resolution dinoflagellate cyst stratigraphy of the Oligocene/Miocene transition interval in northwest and central Italy. Neogene and Quaternary Dinoflagellate Cysts and Acritarchs. *American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation*, Dallas, 219, 258.
- Broecker, W. S. (2006). Was the Younger Dryas triggered by a flood? *Science*, 312(5777), 1146-1148.
- Buckley, J., & James, I. (1979). Linear regression with censored data. *Biometrika*, 66(3), 429-436.
- Bujak, J. P. (1984). Cenozoic dinoflagellate cysts and acritarchs from the Bering Sea and northern North Pacific, DSDP Leg 19. *Micropaleontology*, 180-212.

- Carmack, E., Barber, D., Christensen, J., Macdonald, R., Rudels, B., & Sakshaug, E. (2006). Climate variability and physical forcing of the food webs and the carbon budget on panarctic shelves. *Progress in Oceanography*, 71(2-4), 145-181.
- Carmack, E., Polyakov, I., Padman, L., Fer, I., Hunke, E., Hutchings, J., & Melling, H. (2015). Toward quantifying the increasing role of oceanic heat in sea ice loss in the new Arctic. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 96(12), 2079-2105.
- Carroll, M. L., Denisenko, S. G., Renaud, P. E., & Ambrose Jr, W. G. (2008). Benthic infauna of the seasonally ice-covered western Barents Sea: patterns and relationships to environmental forcing. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(20-21), 2340-2351.
- Cokelet, E. D., Tervalon, N., & Bellingham, J. G. (2008). Hydrography of the West spitsbergen current, svalbard branch: autumn 2001. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 113(C1).
- Comiso, J. C. (2002). A rapidly declining perennial sea ice cover in the Arctic. *Geophysical Research Letters*, 29(20), 17-1.
- Comiso, J. C. (2012). Large decadal decline of the Arctic multiyear ice cover. *Journal of Climate*, 25(4), 1176-1193.
- Comiso, J. C., Meier, W. N., & Gersten, R. (2017). Variability and trends in the Arctic Sea ice cover: Results from different techniques. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(8), 6883-6900.
- Cottier, F., Steele, M., & Nilsen, F. (2017). Sea ice and Arctic Ocean oceanography.: in.: Thomas, D. N. (Ed.). (2017). *Sea ice*. John Wiley & Sons. 197-215.
- Cottier, F., Tverberg, V., Inall, M., Svendsen, H., Nilsen, F., & Griffiths, C. (2005). Water mass modification in an Arctic fjord through cross-shelf exchange: The seasonal hydrography of Kongsfjorden, Svalbard. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 110(C12).
- Ćwiąkała, J., Moskalik, M., Forwick, M., Wojtysiak, K., Giżejowski, J., & Szczuciński, W. (2018). Submarine geomorphology at the front of the retreating Hansbreen tidewater glacier, Hornsund fjord, southwest Spitsbergen. *Journal of Maps*, 14(2), 123-134.
- Dale, B. (1996). Dinoflagellate cyst ecology: modeling and geological applications. *Palynology: principles and applications*, 1249-1275.
- Davey, R. J. (1971). Palynology and palaeo-environmental studies, with special reference to the continental shelf sediments of South Africa. In *Proceedings of the Second*

- Planktonic Conference, Roma* (Vol. 1970, pp. 331-347). Edizioni Technoscienza Rome.
- de Jong, J., Schoemann, V., Maricq, N., Mattielli, N., Langhorne, P., Haskell, T., & Tison, J. L. (2013). Iron in land-fast sea ice of McMurdo Sound derived from sediment resuspension and wind-blown dust attributes to primary productivity in the Ross Sea, Antarctica. *Marine chemistry*, *157*, 24-40.
- de Vernal, A., & Marret, F. (2007). Chapter nine organic-walled dinoflagellate cysts: tracers of sea-surface conditions. *Developments in marine geology*, *1*, 371-408.
- De Vernal, A., Eynaud, F., Henry, M., Hillaire-Marcel, C., Londeix, L., Mangin, S., & Solignac, S. (2005). Reconstruction of sea-surface conditions at middle to high latitudes of the Northern Hemisphere during the Last Glacial Maximum (LGM) based on dinoflagellate cyst assemblages. *Quaternary Science Reviews*, *24*(7), 897-924.
- De Vernal, A., Henry, M., Matthiessen, J., Mudie, P. J., Rochon, A., Boessenkool, K. P., & Harland, R. (2001). Dinoflagellate cyst assemblages as tracers of sea-surface conditions in the northern North Atlantic, Arctic and sub-Arctic seas: The new 'n=677' data base and its application for quantitative palaeoceanographic reconstruction. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, *16*(7), 681-698.
- De Vernal, A., Rochon, A., Turon, J. L., & Matthiessen, J. (1997). Organic-walled dinoflagellate cysts: palynological tracers of sea-surface conditions in middle to high latitude marine environments. *Geobios*, *30*(7), 905-920.
- Dowdeswell, J. A., & Drewry, D. J. (1985). Place names on the Nordaustlandet ice caps, Svalbard. *Polar Record*, *22*(140), 519-523.
- Dowdeswell, J. A., & Drewry, D. J. (1989). The dynamics of Austfonna, Nordaustlandet, Svalbard: surface velocities, mass balance, and subglacial melt water. *Annals of Glaciology*, *12*, 37-45.
- Dowdeswell, J. A., Ottesen, D., Evans, J., Cofaigh, C. O., & Anderson, J. B. (2008). Submarine glacial landforms and rates of ice-stream collapse. *Geology*, *36*(10), 819-822.
- Drewry, D. J., & Liestøl, O. (1985). Glaciological investigations of surging ice caps in Nordaustlandet, Svalbard, 1983. *Polar Record*, *22*(139), 359-378.

- Ehrenberg, C. G. (1836). Mittheilungen über die in den Feuersteinen bei Delitzsch vorkommenden mikroskopischen Algen und Bryozoen als Begleiter der fossilen Infusorien. *Verh. Preuss. Akad. Wiss., Berlin*, 114-115.
- Ellegaard, M., Lewis, J., & Harding, I. (2002). Cyst–theca relationship, life cycle, and effects of temperature and salinity on the cyst morphology of *Gonyaulax baltica* sp. nov. (dinophyceae) from the Baltic Sea Area1. *Journal of Phycology*, 38(4), 775-789.
- Elverhøi, A., Hooke, R. L., & Solheim, A. (1998). Late Cenozoic erosion and sediment yield from the Svalbard–Barents Sea region: Implications for understanding erosion of glacierized basins. *Quaternary Science Reviews*, 17(1), 209-241.
- Esper, J., Frank, D. C., & Wilson, R. J. (2004). Climate reconstructions: Low-frequency ambition and high-frequency ratification. *EOS, Transactions American Geophysical Union*, 85(12), 113-120.
- Evitt, W. R. (1961). Observations on the morphology of fossil dinoflagellates. *Micropaleontology*, 7(4), 385-420.
- Evitt, W. R. (1967). Dinoflagellate studies II: the archeopyle. *Stanford University Pubs. Geol. Sci.*, 10, 1-83.
- Evitt, W. R. (1985). Sporopollenin dinoflagellate cysts: their morphology and interpretation. *Amer Assn of Stratigraphic*.
- Fensome, R. A., Riding, J. B., & Taylor, F. J. R. (1996). Dinoflagellates, p. 107–169. *Palynology: Principles and Applications*, 1.
- Fer, I., Skogseth, R., Haugan, P. M., & Jaccard, P. (2003). Observations of the Storfjorden overflow. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 50(10-11), 1283-1303.
- Forwick, M., & Vorren, T. O. (2007). Holocene mass-transport activity and climate in outer Isfjorden, Spitsbergen: marine and subsurface evidence. *The Holocene*, 17(6), 707-716.
- Forwick, M., & Vorren, T. O. (2009). Late Weichselian and Holocene sedimentary environments and ice rafting in Isfjorden, Spitsbergen. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 280(1-2), 258-274.
- Forwick, M., & Vorren, T. O. (2010). Stratigraphy and deglaciation of the Isfjorden area, Spitsbergen. *Norwegian Journal of Geology/Norsk Geologisk Forening*, 90(4).
- Francis, D. (1967). On the eyespot of the dinoflagellate, *Nematodinium*. *Journal of Experimental Biology*, 47(3), 495-501.

- Gedl, P. (1995). Cysty Dinoflagellata-zarys biologii i morfologii oraz ocena przydatności w biostratygrafii i paleoekologii. *Przegląd Geologiczny*, 43(3), 203-210.
- Gildor, H., & Tziperman, E. (2001). A sea ice climate switch mechanism for the 100-kyr glacial cycles. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 106(C5), 9117-9133.
- Górka, H. (1971). Badania Acritarcha i Dinoflagellata. *Post. Nauk*.
- Görlich, K., Weslawski, J. M., & Zajaczkowski, M. (1987). Suspension settling effect on macrobenthos biomass distribution in the Hornsund fjord, Spitsbergen. *Polar Research*, 5(2), 175-192.
- Grøsfjeld, K., Harland, R., & Howe, J. (2009). Dinoflagellate cyst assemblages inshore and offshore Svalbard reflecting their modern hydrography and climate. *Norwegian Journal of Geology/Norsk Geologisk Forening*, 89.
- Haarpaintner, J., O'Dwyer, J., Gascard, J. C., Haugan, P. M., Schauer, U., & Østerhus, S. (2001). Seasonal transformation of water masses, circulation and brine formation observed in Storfjorden, Svalbard. *Annals of Glaciology*, 33, 437-443.
- Hagen, J. O., Liestøl, O., Roland, E., & Jørgensen, T. (1993). *Glacier atlas of Svalbard and Jan Mayen*.
- Hald, M., & Korsun, S. (1997). Distribution of modern benthic foraminifera from fjords of Svalbard, European Arctic. *The Journal of Foraminiferal Research*, 27(2), 101-122.
- Hald, M., Ebbesen, H., Forwick, M., Godtlielsen, F., Khomenko, L., Korsun, S., & Vorren, T. O. (2004). Holocene paleoceanography and glacial history of the West Spitsbergen area, Euro-Arctic margin. *Quaternary Science Reviews*, 23(20), 2075-2088.
- Hamel, D., de Vernal, A., Gosselin, M., & Hillaire-Marcel, C. (2002). Organic-walled microfossils and geochemical tracers: sedimentary indicators of productivity changes in the North Water and northern Baffin Bay during the last centuries. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(22-23), 5277-5295.
- Harland, W. B. (1998). Geology of Svalbard. *Geological Society Memoirs*, 17,1-521.
- Harland, R., & Sharp, J. (1980). Phthanoperidinium obscurum sp. nov., a non-marine dinoflagellate cyst from the Late Eocene of England. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 30, 287-296.
- Head, M. J. (1994). Morphology and paleoenvironmental significance of the Cenozoic dinoflagellate genera Tectatodinium and Habibacysta. *Micropaleontology*, 289-321.

- Head, M. J., Harland, R., & Matthiessen, J. (2001). Cold marine indicators of the late Quaternary: the new dinoflagellate cyst genus *Islandinium* and related morphotypes. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 16(7), 621-636.
- Helland-Hansen, B., & Nansen, F. (1909). The Norwegian Sea: its physical oceanography based upon the Norwegian researches 1900-1904. *Det Mallingske Bogtrykkeri*.
- Hormes, A., Akcar, N., & Kubik, P. W. (2011). Cosmogenic radionuclide dating indicates ice-sheet configuration during MIS 2 on Nordaustlandet, Svalbard. *Boreas*, 40(4), 636-649.
- Howe, J. A., Harland, R., Cottier, F. R., Brand, T., Willis, K. J., Berge, J. R., ... & Eriksson, A. (2010). Dinoflagellate cysts as proxies for palaeoceanographic conditions in Arctic fjords. *Geological Society, London, Special Publications*, 344(1), 61-74.
- Ingolfsson, O., & Landvik, J. Y. (2013). The Svalbard–Barents Sea ice-sheet—Historical, current and future perspectives. *Quaternary Science Reviews*, 64, 33-60.
- Jacobson, D. M., & Anderson, D. M. (1986). Thecate heterophic dinoflagellates: feeding behavior and mechanisms 1. *Journal of Phycology*, 22(3), 249-258.
- Jennings, A. E., Hald, M., Smith, M., & Andrews, J. T. (2006). Freshwater forcing from the Greenland Ice Sheet during the Younger Dryas: evidence from southeastern Greenland shelf cores. *Quaternary Science Reviews*, 25(3-4), 282-298.
- Jessen, S. P., Rasmussen, T. L., Nielsen, T., & Solheim, A. (2010). A new Late Weichselian and Holocene marine chronology for the western Svalbard slope 30,000–0 cal years BP. *Quaternary Science Reviews*, 29(9-10), 1301-1312.
- Kokinos, J. P., & Anderson, D. M. (1995). Morphological development of resting cysts in cultures of the marine dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum* (= *L. machaerophorum*). *Palynology*, 19(1), 143-166.
- Krepakevich, A., & Pospelova, V. (2010). Tracing the influence of sewage discharge on coastal bays of Southern Vancouver Island (BC, Canada) using sedimentary records of phytoplankton. *Continental Shelf Research*, 30(18), 1924-1940.
- Krutzsch, W. 1962. Die Mikroflora des Gieseltalbraun-kohle, 3. Süßwasserdinoflageilaten aus Subaquatorisch Gebildeten Blätterkohlenlagen des Mittleren Gieseltales: Hallesches Jahrb. Mitteldeut. *Erdgeschichte*, 4: 40–45.

- Łącka, M., Zajączkowski, M., Forwick, M., & Szczuciński, W. (2015). Late Weichselian and Holocene paleoceanography of Storfjordrenna, southern Svalbard. *Climate of the Past Discussions*, 10(4). (a)
- Łącka, M., Pawłowska, J., & Zajączkowski, M. (2015). New Methods in the Reconstruction of Arctic Marine Palaeoenvironments. In *Impact of Climate Changes on Marine Environments* (pp. 127-148). Springer, Cham. (b)
- Landvik, J. Y., Bondevik, S., Elverhøi, A., Fjeldskaar, W., Mangerud, J., Salvigsen, O., Siegert M. J., Svedssen & Vorren, T. O. (1998). The last glacial maximum of Svalbard and the Barents Sea area: ice sheet extent and configuration. *Quaternary Science Reviews*, 17(1-3), 43-75.
- Lannuzel, D., Schoemann, V., De Jong, J., Pasquer, B., Van der Merwe, P., Masson, F., ... & Bowie, A. (2010). Distribution of dissolved iron in Antarctic sea ice: Spatial, seasonal, and inter-annual variability. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 115(G3).
- Lannuzel, D., Schoemann, V., De Jong, J., Tison, J. L., & Chou, L. (2007). Distribution and biogeochemical behaviour of iron in the East Antarctic sea ice. *Marine Chemistry*, 106(1-2), 18-32.
- Lannuzel, D., Schoemann, V., Dumont, I., Content, M., De Jong, J., Tison, J. L., Delille, B. & Becquevort, S. (2013). Effect of melting Antarctic sea ice on the fate of microbial communities studied in microcosms. *Polar biology*, 36(10), 1483-1497.
- Leu, E., Søreide, J. E., Hessen, D. O., Falk-Petersen, S., & Berge, J. (2011). Consequences of changing sea-ice cover for primary and secondary producers in the European Arctic shelf seas: timing, quantity, and quality. *Progress in Oceanography*, 90(1-4), 18-32.
- Lewis, J., & Hallett, R. (1997). *Lingulodinium polyedrum* (*Gonyaulux polyedra*) a blooming dinoflagellate. *Oceanography and Marine Biology*, 35, 97-162.
- Lewis, J., Dodge, J. D., & Powell, A. J. (1990). Quaternary dinoflagellate cysts from the upwelling system offshore Peru, Hole 686B, ODP Leg 112. In *Proceedings of the Ocean Drilling Program, scientific results* (Vol. 112, pp. 297-322). National Science Foundation.
- Lind, S., Ingvaldsen, R. B., & Furevik, T. (2018). Arctic warming hotspot in the northern Barents Sea linked to declining sea-ice import. *Nature climate change*, 8(7), 634.
- Loeng, H. (1991). Features of the physical oceanographic conditions of the Barents Sea. *Polar research*, 10(1), 5-18.

- Loeng, H., Ozhigin, V., & Ådlandsvik, B. (1997). Water fluxes through the Barents Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 54(3), 310-317.
- Loutre, M. F., Paillard, D., Vimeux, F., & Cortijo, E. (2004). Does mean annual insolation have the potential to change the climate? *Earth and Planetary Science Letters*, 221(1-4), 1-14.
- Lydersen, E., Löfgren, S., & Arnesen, R. T. (2002). Metals in Scandinavian surface waters: effects of acidification, liming, and potential reacidification. *Critical reviews in environmental science and technology*, 32(2-3), 73-295.
- Mackensen, A., Grobe, H., Kuhn, G., & Fu, D. K. (1990). Benthic foraminiferal assemblages from the eastern Weddell Sea between 68 and 73 S: distribution, ecology and fossilization potential. *Marine micropaleontology*, 16(3-4), 241-283.
- Mayewski, P. A., Meeker, L. D., Morrison, M. C., Twickler, M. S., Whitlow, S. I., Ferland, K. K., ... & Steffensen, J. P. (1993). Greenland ice core "signal" characteristics: An expanded view of climate change. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 98(D7), 12839-12847.
- Majewski, W., Szczuciński, W., & Zajączkowski, M. (2009). Interactions of Arctic and Atlantic water-masses and associated environmental changes during the last millennium, Hornsund (SW Svalbard). *Boreas*, 38(3), 529-544.
- Malmgren, B. A., & Haq, B. U. (1982). Assessment of quantitative techniques in paleobiogeography. *Marine Micropaleontology*, 7(3), 213-236.
- Mangerud, J., & Svendsen, J. I. (1992). The last interglacial-glacial period on Spitsbergen, Svalbard. *Quaternary Science Reviews*, 11(6), 633-664.
- Markus, T., Stroeve, J. C., & Miller, J. (2009). Recent changes in Arctic sea ice melt onset, freezeup, and melt season length. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 114(C12).
- Marret, F. (1994). Distribution of dinoflagellate cysts in recent marine sediments from the east Equatorial Atlantic (Gulf of Guinea). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 84(1-2), 1-22.
- Marret, F., & de Vernal, A. (1997). Dinoflagellate cyst distribution in surface sediments of the southern Indian Ocean. *Marine Micropaleontology*, 29(3-4), 367-392.
- Marret, F., & Zonneveld, K. A. (2003). Atlas of modern organic-walled dinoflagellate cyst distribution. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 125(1-2), 1-200.
- Marret, F., de Vernal, A., Benderra, F., & Harland, R. (2001). Late Quaternary sea-surface conditions at DSDP Hole 594 in the southwest Pacific Ocean based on

- dinoflagellate cyst assemblages. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 16(7), 739-751.
- Martrat, B., Grimalt, J. O., Villanueva, J., van Kreveld, S., & Sarnthein, M. (2003). Climatic dependence of the organic matter contributions in the north eastern Norwegian Sea over the last 15,000 years. *Organic geochemistry*, 34(8), 1057-1070.
- Maslanik, J., Stroeve, J., Fowler, C., & Emery, W. (2011). Distribution and trends in Arctic sea ice age through spring 2011. *Geophysical Research Letters*, 38(13).
- Maslowski, W., Marble, D., Walczowski, W., Schauer, U., Clement, J. L., & Semtner, A. J. (2004). On climatological mass, heat, and salt transports through the Barents Sea and Fram Strait from a pan-Arctic coupled ice-ocean model simulation. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 109(C3).
- Matsuoka, K., Kawami, H., Nagai, S., Iwataki, M., & Takayama, H. (2009). Re-examination of cyst–motile relationships of *Polykrikos kofoidii* Chatton and *Polykrikos schwartzii* Bütschli (Gymnodiniales, Dinophyceae). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 154(1-4), 79-90.
- Matthiessen, J., de Vernal, A., Head, M., Okolodkov, Y., Zonneveld, K., & Harland, R. (2005). Modern organic-walled dinoflagellate cysts in arctic marine environments and their (paleo-) environmental significance. *Paläontologische Zeitschrift*, 79(1), 3-51.
- Maykut, G. A., & Grenfell, T. C. (1975). The spectral distribution of light beneath first-year sea ice in the Arctic Ocean. *Limnology and Oceanography*, 20(4), 554-563.
- Meier, W. N., Hovelsrud, G. K., van Oort, B. E., Key, J. R., Kovacs, K. M., Michel, C., ... & Makshtas, A. (2014). Arctic sea ice in transformation: a review of recent observed changes and impacts on biology and human activity. *Reviews of Geophysics*, 52(3), 185-217.
- Meiners, K. M. and Michel, C. (2017) Dynamics of nutrients dissolved organic matter and exopolymers in sea ice.: in: Thomas, D. N. (Ed.). (2017). *Sea ice*. John Wiley & Sons., 414-432.
- Mertens, K. N., Gonzalez, C., Delusina, I., & Louwye, S. (2009). 30 000 years of productivity and salinity variations in the late Quaternary Cariaco Basin revealed by dinoflagellate cysts. *Boreas*, 38(4), 647-662.
- Mertens, K. N., Rengefors, K., Moestrup, Ø., & Ellegaard, M. (2012). A review of recent freshwater dinoflagellate cysts: taxonomy, phylogeny, ecology and palaeoecology. *Phycologia* 51 (6), 612–619

- Mertens, K. N., Takano, Y., Gu, H., Yamaguchi, A., Pospelova, V., Ellegaard, M., & Matsuoka, K. (2015). Cyst-theca relationship of a new dinoflagellate with a spiny round brown cyst, *P. rotoperidinium lewisiae* sp. nov., and its comparison to the cyst of *Oblea acanthocysta*. *Phycological research*, 63(2), 110-124.
- Mertens, K. N., Yamaguchi, A., Takano, Y., Pospelova, V., Head, M. J., Radi, T., ... & Matsuoka, K. (2013). A New Heterotrophic Dinoflagellate from the North-eastern Pacific, *Protoperidinium fukuyoi*: Cyst–Theca Relationship, Phylogeny, Distribution and Ecology. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 60(6), 545-563.
- Moskalik, M., Cwiąkała, J., Szczuciński, W., Dominiczak, A., Głowacki, O., Wojtysiak, K., & Zagórski, P. (2018). Spatiotemporal changes in the concentration and composition of suspended particulate matter in front of Hansbreen, a tidewater glacier in Svalbard. *Oceanologia*, 60(4), 446-463.
- Muckenhuber, S., Nilsen, F., Korosov, A., & Sandven, S. (2016). Sea ice cover in Isfjorden and Hornsund, Svalbard (2000–2014) from remote sensing data. *The Cryosphere*, 10(1), 149-158.
- Müller, O. F. (1773). *Vermium terrestrium et fluviatilium, seu animalium infusoriorum, helminthicorum et testaceorum non marinorum succincta historia*. Heineck et Faber.
- Nehring, S. (1994). Spatial distribution of dinoflagellate resting cysts in recent sediments of Kiel Bight, Germany (Baltic Sea). *Ophelia*, 39(2), 137-158.
- Nehring, S. (1997). Dinoflagellate resting cysts from recent German coastal sediments. *Botanica marina*, 40(1-6), 307-324.
- Nghiem, S. V., Rigor, I. G., Perovich, D. K., Clemente-Colón, P., Weatherly, J. W., & Neumann, G. (2007). Rapid reduction of Arctic perennial sea ice. *Geophysical Research Letters*, 34(19).
- Niemi, A., Meisterhans, G., & Michel, C. (2014). Response of under-ice prokaryotes to experimental sea-ice DOM enrichment. *Aquatic Microbial Ecology*, 73(1), 17-28.
- Nilsen, F., Cottier, F., Skogseth, R., & Mattsson, S. (2008). Fjord–shelf exchanges controlled by ice and brine production: the interannual variation of Atlantic Water in Isfjorden, Svalbard. *Continental Shelf Research*, 28(14), 1838-1853.
- Nilsen, F., Skogseth, R., Vaardal-Lunde, J., & Inall, M. (2016). A simple shelf circulation model: Intrusion of Atlantic water on the West Spitsbergen shelf. *Journal of Physical Oceanography*, 46(4), 1209-1230.
- Norman, L., Thomas, D. N., Stedmon, C. A., Granskog, M. A., Papadimitriou, S., Krapp, R. H., ... & Dieckmann, G. S. (2011). The characteristics of dissolved organic matter

- (DOM) and chromophoric dissolved organic matter (CDOM) in Antarctic sea ice. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58(9-10), 1075-1091.
- Ojala, A. E., Moskalik, M., Kubischta, F., & Oinonen, M. (2014). Holocene sedimentary environment of a High-Arctic fjord in Nordaustlandet, Svalbard. *Polish Polar Research*, 35(1), 73-98.
- Oziel, L., Sirven, J., & Gascard, J. C. (2015). The Barents Sea frontal zones and water masses variability (1980–2011). *Ocean Science*, 12(1), 169-184.
- Pälli, A., Moore, J. C., Jania, J., Kolondra, L., & Glowacki, P. (2003). The drainage pattern of Hansbreen and Werenskioldbreen, two polythermal glaciers in Svalbard. *Polar Research*, 22(2), 355-371.
- Palmisano, A. C., SooHoo, J. B., SooHoo, S. L., Kottmeier, S. T., Craft, L. L., & Sullivan, C. W. (1986). Photoadaptation in *Phaeocystis pouchetii* advected beneath annual sea ice in McMurdo Sound, Antarctica. *Journal of Plankton Research*, 8(5), 891-906.
- Pedrosa, M. T., Camerlenghi, A., De Mol, B., Urgeles, R., Rebesco, M., & Lucchi, R. G. (2011). Seabed morphology and shallow sedimentary structure of the Storfjorden and Kveithola trough-mouth fans (North West Barents Sea). *Marine Geology*, 286(1-4), 65-81.
- Perovich, D. K., Grenfell, T. C., Light, B., & Hobbs, P. V. (2002). Seasonal evolution of the albedo of multiyear Arctic sea ice. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 107(C10), SHE-20.
- Perovich, D., Polashenski, C., Arntsen, A., & Stwertka, C. (2017). Anatomy of a late spring snowfall on sea ice. *Geophysical Research Letters*, 44(6), 2802-2809.
- Petrich, C., & Eicken, H. (2017). Overview of sea ice growth and properties. *Sea ice*, 1-41.
- Pfirman, S., Bauch, D., & Gammelsrød, T. (1994). The northern Barents Sea: water mass distribution and modification. AGU, *American Geophysical Union*.
- Pienkowski-Furze, A. (2004). Dinoflagellates and their cysts from the Weddell Sea. Ph. D. thesis, University of Wales-Bangor. 185pp.
- Polyak, L., Alley, R. B., Andrews, J. T., Brigham-Grette, J., Cronin, T. M., Darby, D. A., ... & Jennings, A. E. (2010). History of sea ice in the Arctic. *Quaternary Science Reviews*, 29(15-16), 1757-1778.
- Pospelova, V., Chmura, G. L., Boothman, W. S., & Latimer, J. S. (2005). Spatial distribution of modern dinoflagellate cysts in polluted estuarine sediments from

- Buzzards Bay (Massachusetts, USA) embayments. *Marine Ecology Progress Series*, 292, 23-40.
- Pospelova, V., Esenkulova, S., Johannessen, S. C., O'Brien, M. C., & Macdonald, R. W. (2010). Organic-walled dinoflagellate cyst production, composition and flux from 1996 to 1998 in the central Strait of Georgia (BC, Canada): a sediment trap study. *Marine Micropaleontology*, 75(1-4), 17-37.
- Price, A. M., & Pospelova, V. (2011). High-resolution sediment trap study of organic-walled dinoflagellate cyst production and biogenic silica flux in Saanich Inlet (BC, Canada). *Marine Micropaleontology*, 80(1-2), 18-43.
- Promińska, A., Cisek, M., & Walczowski, W. (2017). Kongsfjorden and Hornsund hydrography—comparative study based on a multiyear survey in fjords of west Spitsbergen. *Oceanologia*, 59(4), 397-412.
- Radi, T., & de Vernal, A. (2004). Dinocyst distribution in surface sediments from the northeastern Pacific margin (40–60 N) in relation to hydrographic conditions, productivity and upwelling. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 128(1-2), 169-193.
- Rasmussen, T. L., Forwick, M., & Mackensen, A. (2012). Reconstruction of inflow of Atlantic Water to Isfjorden, Svalbard during the Holocene: Correlation to climate and seasonality. *Marine Micropaleontology*, 94, 80-90.
- Rasmussen, T. L., & Thomsen, E. (2015). Palaeoceanographic development in S torfjorden, S valbard, during the deglaciation and H olocene: evidence from benthic foraminiferal records. *Boreas*, 44(1), 24-44.
- Rasmussen, T. L., Thomsen, E., Ślubowska, M. A., Jessen, S., Solheim, A., & Koç, N. (2007). Paleoceanographic evolution of the SW Svalbard margin (76 N) since 20,000 14 C yr BP. *Quaternary Research*, 67(1), 100-114.
- Rigor, I. G., & Wallace, J. M. (2004). Variations in the age of Arctic sea-ice and summer sea-ice extent. *Geophysical Research Letters*, 31(9).
- Rigual-Hernández, A. S., Colmenero-Hidalgo, E., Martrat, B., Bárcena, M. A., de Vernal, A., Sierro, F. J., ... & Lucchi, R. G. (2017). Svalbard ice-sheet decay after the Last Glacial Maximum: New insights from micropalaeontological and organic biomarker paleoceanographical reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 465, 225-236.
- Rochon, A., Vernal, A. D., Turon, J. L., Matthießen, J., & Head, M. J. (1999). Distribution of recent dinoflagellate cysts in surface sediments from the North

- Atlantic Ocean and adjacent seas in relation to sea-surface parameters. *American Association of Stratigraphic Palynologists Contribution Series*, 35, 1-146.
- Rudels, B., & Friedrich, H. J. (2000). The transformations of Atlantic water in the Arctic Ocean and their significance for the freshwater budget. In *The freshwater budget of the Arctic Ocean* (pp. 503-532). *Springer*, Dordrecht.
- Rudels, B., Jones, E. P., Anderson, L. G., & Kattner, G. (1994). On the intermediate depth waters of the Arctic Ocean. *The polar oceans and their role in shaping the global environment*, 33-46.
- Sakshaug, E., & Slagstad, D. (1992). Sea ice and wind: effects on primary productivity in the Barents Sea. *Atmosphere-Ocean*, 30(4), 579-591.
- Sakshaug, E., & Slagstad, D. A. G. (1991). Light and productivity of phytoplankton in polar marine ecosystems: a physiological view. *Polar Research*, 10(1), 69-86.
- Sakshaug, E., Andresen, K., & Kiefer, D. A. (1989). A steady state description of growth and light absorption in the marine planktonic diatom *Skeletonema costatum*. *Limnology and Oceanography*, 34(1), 198-205.
- Salvigsen, O., Forman, S. L., & Miller, G. H. (1992). Thermophilous molluscs on Svalbard during the Holocene and their paleoclimatic implications. *Polar Research*, 11(1), 1-10.
- Sarai, C., Yamaguchi, A., Kawami, H., & Matsuoka, K. (2013). Two new species formally attributed to *Protoperidinium oblongum* (Aurivillius) Park et Dodge (Peridinales, Dinophyceae): Evidence from cyst incubation experiments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 192, 103-118.
- Sarjeant, W. A. (1978). *Arpylorus antiquus* Calandra, emend., a dinoflagellate cyst from the Upper Silurian. *Palynology*, 2(1), 167-179.
- Sarjeant, W. A. S. (1967). The stratigraphical distribution of fossil dinoflagellates. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 1(1-4), 323-343.
- Sarnthein, M., Van Kreveld, S., Erlenkeuser, H., Grootes, P. M., Kucera, M., Pflaumann, U., & Schulz, M. (2003). Centennial-to-millennial-scale periodicities of Holocene climate and sediment injections off the western Barents shelf, 75° N. *Boreas*, 32(3), 447-461.
- Schauer, U. (1995). The release of brine-enriched shelf water from Storfjord into the Norwegian Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 100(C8), 16015-16028.
- Schünemann, H., & Werner, I. (2005). Seasonal variations in distribution patterns of sympagic meiofauna in Arctic pack ice. *Marine Biology*, 146(6), 1091-1102.

- Serreze, M. C., Holland, M. M., & Stroeve, J. (2007). Perspectives on the Arctic's shrinking sea-ice cover. *Science*, 315(5818), 1533-1536.
- Siwecki, R., & Swerpel, S. (1979). Oceanographical investigations in Hornsund, 1974–1975. *Oceanografia*, 6, 45-58.
- Skirbekk, K., Kristensen, D. K., Rasmussen, T. L., Koç, N., & Forwick, M. (2010). Holocene climate variations at the entrance to a warm Arctic fjord: evidence from Kongsfjorden trough, Svalbard. *Geological Society, London, Special Publications*, 344(1), 289-304.
- Skogseth, R., Haugan, P. M., & Haarpaintner, J. (2004). Ice and brine production in Storfjorden from four winters of satellite and in situ observations and modeling. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 109(C10).
- Skogseth, R., Haugan, P. M., & Jakobsson, M. (2005). Watermass transformations in Storfjorden. *Continental Shelf Research*, 25(5-6), 667-695.
- Ślubowska-Woldengen, M., Koç, N., Rasmussen, T. L., Klitgaard-Kristensen, D., Hald, M., & Jennings, A. E. (2008). Time-slice reconstructions of ocean circulation changes on the continental shelf in the Nordic and Barents Seas during the last 16,000 cal yr BP. *Quaternary Science Reviews*, 27(15-16), 1476-1492.
- Ślubowska-Woldengen, M., Rasmussen, T. L., Koç, N., Klitgaard-Kristensen, D., Nilsen, F., & Solheim, A. (2007). Advection of Atlantic Water to the western and northern Svalbard shelf since 17,500 cal yr BP. *Quaternary Science Reviews*, 26(3-4), 463-478.
- Smith, W. O., & Nelson, D. M. (1986). Importance of ice edge phytoplankton production in the Southern Ocean. *BioScience*, 36(4), 251-257.
- Solheim A., 1991: The depositional environment of surging sub-polar tidewater glaciers: a case study of the morphology, sedimentation and sediment properties in a surge affected marine basin outside Nordaustlandet, Northern Barents Sea. *Skrifter*, 194, 99.
- Solignac, S., Grsfjeld, K., Giraudeau, J., & de Vernal, A. (2009). Distribution of recent dinocyst assemblages in the western Barents Sea. *Norwegian Journal of Geology/Norsk Geologisk Forening*, 89.
- Søreide, J. E., Leu, E., Berge, J., Graeve, M., & Falk-Petersen, S. (2010). Timing of blooms, algal food quality and *Calanus glacialis* reproduction and growth in a changing Arctic. *Global change biology*, 16(11), 3154-3163.

- Stroeve, J. C., Kattsov, V., Barrett, A., Serreze, M., Pavlova, T., Holland, M., & Meier, W. N. (2012). Trends in Arctic sea ice extent from CMIP5, CMIP3 and observations. *Geophysical Research Letters*, 39(16).
- Stroeve, J., Holland, M. M., Meier, W., Scambos, T., & Serreze, M. (2007). Arctic sea ice decline: Faster than forecast. *Geophysical research letters*, 34(9).
- Susek, E., Zonneveld, K. A., Fischer, G., Versteegh, G. J., & Willems, H. (2005). Organic-walled dinoflagellate cyst production in relation to upwelling intensity and lithogenic influx in the Cape Blanc region (off north-west Africa). *Phycological Research*, 53(2), 97-112.
- Svendsen, H., Beszczynska-Møller, A., Hagen, J. O., Lefauconnier, B., Tverberg, V., Gerland, S., ... & Azzolini, R. (2002). The physical environment of Kongsfjorden–Krossfjorden, an Arctic fjord system in Svalbard. *Polar research*, 21(1), 133-166.
- Svendsen, J. I., & Mangerud, J. (1990). Sea-level changes and pollen stratigraphy on the outer coast of Sunnmøre, western Norway. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, 70(2), 111-134.
- Svendsen, J. I., Elverhmi, A., & Mangerud, J. (1996). The retreat of the Barents Sea Ice Sheet on the western Svalbard margin. *Boreas*, 25(4), 244-256.
- Tande, K. S. (1991). Calanus in North Norwegian fjords and in the Barents Sea. *Polar Research*, 10(2), 389-408.
- Taylor F.R.J. (1987). The biology of Dinoflagellates. *Blackwell Scientific Publications*.
- Tremblay, J. E., Michel, C., Hobson, K. A., Gosselin, M., & Price, N. M. (2006). Bloom dynamics in early opening waters of the Arctic Ocean. *Limnology and Oceanography*, 51(2), 900-912.
- Van der Merwe, P., Lannuzel, D., Bowie, A. R., Nichols, C. M., & Meiners, K. M. (2011). Iron fractionation in pack and fast ice in East Antarctica: Temporal decoupling between the release of dissolved and particulate iron during spring melt. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58(9-10), 1222-1236.
- Vancoppenolle, M., Meiners, K. M., Michel, C., Bopp, L., Brabant, F., Carnat, G., ... & Tison, J. L. (2013). Role of sea ice in global biogeochemical cycles: emerging views and challenges. *Quaternary science reviews*, 79, 207-230.
- Vihtakari, M., Welcker, J., Moe, B., Chastel, O., Tartu, S., Hop, H., ... & Gabrielsen, G. W. (2018). Black-legged kittiwakes as messengers of Atlantification in the Arctic. *Scientific reports*, 8(1), 1178.
- Vozzhennikov a T.F.1965 -Akad. Nauk. SSSr, Sib. Otd. InsL Geol. Geofiz. Tr.: 1-156.

- Wall, D., & Dale, B. (1973). Paleosalinity relationships of dinoflagellates in the late Quaternary of the Black Sea—a summary. *Geoscience and Man*, 7(1), 95-102.
- Wall, D., Dale, B., Lohmann, G. P., & Smith, W. K. (1977). The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the North and South Atlantic Oceans and adjacent seas. *Marine micropaleontology*, 2, 121-200.
- Wallace, M. I., Cottier, F. R., Berge, J., Tarling, G. A., Griffiths, C., & Brierley, A. S. (2010). Comparison of zooplankton vertical migration in an ice-free and a seasonally ice-covered Arctic fjord: An insight into the influence of sea ice cover on zooplankton behavior. *Limnology and Oceanography*, 55(2), 831-845.
- Wanner, H., Beer, J., Bütikofer, J., Crowley, T. J., Cubasch, U., Flückiger, J., ... & Küttel, M. (2008). Mid-to Late Holocene climate change: an overview. *Quaternary Science Reviews*, 27(19-20), 1791-1828.
- Węsławski, J. M., Jankowski, A., Kwaśniewski, S., Swerpel, S., & Ryg, M. (1991). Summer hydrology and zooplankton in two Svalbard fjords. *Polish Polar Research*, 12(3), 445-460.
- Węsławski, J. M., Dragańska-Deja, K., Legeżyńska, J., & Walczowski, W. (2018). Range extension of a boreal amphipod *Gammarus oceanicus* in the warming Arctic. *Ecology and evolution*, 8(15), 7624-7632.
- Wetzel, W. W. (1933). The quantum mechanical cross section for ionization of helium by electron impact. *Physical Review*, 44(1), 25.
- Williams, D.B. (1968). [W:] Funnel, B.M., Riedel, W.R. (eds) *Micropaleontology of Oceans*. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 231-243.
- Zamelczyk, K., Rasmussen, T. L., Husum, K., Haflidason, H., de Vernal, A., Ravna, E. K., ... & Hillaire-Marcel, C. (2012). Paleoceanographic changes and calcium carbonate dissolution in the central Fram Strait during the last 20 ka. *Quaternary Research*, 78(3), 405-416.
- Ziaja, W. (2001). Glacial Recession in Sorkapland and Central Nordenskiöldland, Spitsbergen, Svalbard, during the 20th Century. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 33(1), 36-41.
- Zonneveld, K. A., & Susek, E. (2007). Effects of temperature, light and salinity on cyst production and morphology of *Tuberculodinium vancampoae* (the resting cyst of *Pyrophacus steinii*). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 145(1-2), 77-88.

Zonneveld, K. A., & Pospelova, V. (2015). A determination key for modern dinoflagellate cysts. *Palynology*, 39(3), 387-409.

INTERNET:

Internet 1 – encyclopedia PWN: <https://encyklopedia.pwn.pl/haslo/Svalbard-Historia;4575422.html> dostęp 06.09.2018

Internet 2 – NMI: <http://polarview.met.no> dostęp 05.2017-07.2017

Spis ilustracji:

Ryc. 2.1 Stosunek gęstości wody do temperatury dla mas wodnych o różnym zasoleniu; oznaczenia: s – zasolenie; T_p – temperatura maksymalnej gęstości; T_f – temperatura zamarzania; ρ - gęstość (rysunek z wykładu prof. Krężela z 17.09.2014, na podstawie Bajkiewicz-Grabowska i Mikulski, 2013).....	29
Ryc. 3.1. Góra – budowa bruzdnicy; dół – tabulacja teki (za Geld 1995).	38
Ryc. 3.2. Formowanie się cysty wewnątrz teki (za Sarjeant 1967).....	39
Ryc 3.3. Cykl życiowy i fazy rozmnażania płciowego u bruzdnic. 1. Wegetatywne formy haploidalne. 2. Powstawanie zygot. 3. Planozygota. 4. Powstanie hypnozygoty. 5. Formowanie się cysty. 6. Uwolnienie diploidalnej żywej komórki z cysty i podział mejotyczny, po którym powstają nowe komórki haploidalne (za Geld 1995).	40
Ryc. 3.4. Typy ornamentacji ściany komórkowej dinocysty (za Williams i in. 1973, 1978, 2000).	42
Ryc. 3.5. Typy „tabulacji” dinocyst; góra – peridinioidalny, dół – gonyaulacoidalny (na podstawie tablic z Williams i in. 2000).	43
Ryc. 3.6. Typy i możliwe konfiguracje archeopyle. Objasnienia: AAS – akcesoryczna struktura archeopyle, AR – archeopyle, AS – struktura archeopyle, OP – operculum, PAS – pierwotna struktura archeopyle, PS – parasutura, PT – parasulcum (za Williams i in. 2000).	44
Ryc. 3.7 Lewo: zmienność długości wypustek między formami proximate, proximochorate i chorate; Prawo: formy cyst cavate (na podstawie tablic z Williams i in. 2000).	47
Ryc.4.1. Archipelag Svalbard (źródło: http://pl.maps-of-europe.com/maps-of-svalbard/ z dnia 11.03.2019).	49
Ryc. 4.2 Uproszczona mapa przedstawiająca cyrkulację w Morzach Nordyckich. Skróty: WSC – Prąd Zachodniospitsbergeński; ESC – Prąd Wschodniospitsbergeński; NC – Prąd Norweski; NAC – Prąd Północnoatlantycki, EGC – Prąd Wschodniogrenlandzki (mapa za Łącka i Zajączkowski 2016).	51
Ryc. 4.3. Warunki lodowe wokół Svalbardu w latach poboru próbek (NMI, http://polarview.met.no dostęp 05.2017-07.2017). Objasnienia: kolory: czerwony – bardzo zwarty dryfujący lód, pomarańczowy – zwarty dryfujący lód, żółty – rzadki dryfujący lód, zielony – bardzo rzadki dryfujący lód, szary – <i>fast-ice</i> , niebieski – otwarte morze; pomarańczowe linie – temperatura powierzchni morza.	52
Ryc. 4.4. Archipelag Svalbard z zaznaczonymi regionami poboru prób; Storfjorden (ST), Hornsund (HR), Isfjorden (IS), Wijdefjorden (WIJ), Rjipfjorden (RIJ), Nordaustlandet (NAL), Edgeøya (EDG); objaśnienia: ESC – Prąd Wschodniospitsbergeński, WSC – Prąd Zachodniospitsbergeński. Kolor kropki czerwony – próby powierzchniowe, kolor kropki czarny – rdzeń osadów JM09020GC.	54

- Ryc. 6.1.** Dominujące masy wodne (góra) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) w południowej części fiordu Storfjorden. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objasnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.67
- Ryc. 6.2.** Dominujące masy wodne (góra) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) we fiordzie Hornsund. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objasnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.69
- Ryc. 6.3.** Dominujące masy wodne (góra) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) we fiordzie Isfjorden. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objasnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.71
- Ryc. 6.4.** Dominujące masy wodne (góra) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) we fiordzie Wijdefjorden. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objasnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.73
- Ryc. 6.5.** Dominujące masy wodne (góra) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) we fiordzie Rijpfjorden. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objasnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.75
- Ryc. 6.6.** Dominujące masy wodne (góra) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) w regionie wschodniego wybrzeża wyspy Nordaustlandet. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objasnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.....77
- Ryc. 6.7.** Dominujące masy wodne (góra) oraz wartości mętności wody wyrażone w jednostkach FTU (dół) w regionie wschodniego wybrzeża wyspy Edgeøya. Mapa interpolowana metodą krigingu. Objasnienia: SW – wody powierzchniowe, IW – wody pośrednie, AW – wody atlantyckie, TAW – transformowane wody atlantyckie, LW – wody lokalne, ArW – wody arktyczne, WCW – wychłodzone wody zimowe.....79
- Ryc. 6.8.** Udział procentowy piasku (niebieski), pyłu (żółty) i iłu (czerwony) w próbach współczesnych osadów powierzchniowych.81
- Ryc. 6.9.** Liczba gatunków heterotroficznych (fioletowy) i autotroficznych (zielony) na poszczególnych stacjach oraz procent zawartości cyst heterotroficznych w próbach na poszczególnych stacjach (czarna linia).82

Ryc. 6.10. Skład gatunkowy i liczebność cyst brudnic na 1 g suchego osadu w Storfjorden.	84
Ryc. 6.11. Skład gatunkowy i liczebność cyst brudnic na 1 g suchego osadu w fiordzie Hornsund.....	87
Ryc. 6.12. Skład gatunkowy i liczebność cyst brudnic na 1 g suchego osadu w Isfjorden.....	89
Ryc. 6.13. Skład gatunkowy i liczebność cyst brudnic na 1 g suchego osadu w Wijdefjorden.	91
Ryc. 6.14. Skład gatunkowy i liczebność cyst brudnic na 1 g suchego osadu w Rijpfjorden.	93
Ryc. 6.15. Skład gatunkowy i liczebność cyst brudnic na 1 g suchego osadu na szelfie u wschodnich wybrzeży Nordaustlandet.	95
Ryc. 6.16. Skład gatunkowy i liczebność cyst brudnic na 1 g suchego osadu u wschodnich wybrzeży Edgeøya.....	97
Ryc. 6.17. Wyniki analizy podobieństwa Bray Curtis.	99
Ryc. 6.18. Liczba gatunków (po lewej) i udziały procentowe (po prawej) cyst auto- i heterotroficznych. Objaśnienia oznaczeń: linie ciągłe – granice poziomów; linie przerywane – granice chronostratygraficzne przyjęte przez Rasmussen i Thomsen (2015), BA - Bølling i Allerød; YD – młodszy dryas; EH – wczesny holocen; MH – środkowy holocen; LH – późny holocen.	104
Ryc. 6.19. Liczebność cyst brudnic zidentyfikowanych w rdzeniu osadów JM09020GC. Na rysunku wyszczególniono gatunki, których udział procentowy w całkowitej puli cyst wyniósł powyżej 1%. Pozostałe gatunki ujęto jako akcesoryczne. Objaśnienia oznaczeń: linie ciągłe – granice poziomów; linie przerywane – granice chronostratygraficzne przyjęte przez Rasmussen i Thomsen (2015), BA - Bølling i Allerød; YD – młodszy dryas; EH – wczesny holocen; MH – środkowy holocen; LH – późny holocen.	105
Ryc. 6.20. Rozkład zagęszczenia dinocyst potencjalnie wskaźnikowych dla obecności wieloletniego lodu morskiego typu pack-ice, I? cezare (jasny) i E. karaense (ciemny) w rdzeniu osadów JM09020GC. Objaśnienia oznaczeń: linie ciągłe – granice poziomów; linie przerywane – granice chronostratygraficzne przyjęte przez Rasmussen i Thomsen (2015), BA - Bølling i Allerød; YD – młodszy dryas; EH – wczesny holocen; MH – środkowy holocen; LH – późny holocen.	107
Ryc. 7.1. Mapy prezentujące zasięg i zagęszczenie morskiej pokrywy lodowej wokół Svalbardu wiosną (A) i latem (B) w roku 2014, jako przykład typowych warunków lodowych panujących w tym regionie we wskazanych sezonach NMI, http://polarview.met.no (dostęp 05.2017-07.2017). Objaśnienia: kolory: czerwony – bardzo zwarty dryfujący lód, pomarańczowy – zwarty dryfujący lód, żółty – rzadki dryfujący lód, zielony – bardzo rzadki dryfujący lód, szary – <i>fast-ice</i> , niebieski – otwarte morze; pomarańczowe linie – temperatura powierzchni morza.	118

Ryc. 7.2. Występowanie i zagęszczenie głównych gatunków cyst związanych z występowaniem lodu morskiego w rejonie Svalbardu..... 118

Spis tabel:

Tab. 4.1 Masy wodne występujące w regionie archipelagu Svalbard i ich właściwości (wg. Cottier i in. 2005 oraz Łącka i in. 2015a).....	51
Tab. 5.1. Datowany i kalibrowany wiek próbek na podstawie datowania ^{14}C (za Łącka i in. 2015a).....	62
Tab. 6.1. Liczba gatunków, zagęszczenie cyst na 1 gram suchego osadu oraz wartości współczynników bogactwa gatunków Margalef'a (d) i różnorodności Simpson'a (1-Lambda') dla stacji powierzchniowych.....	100

Tab. 2. Zagęszczenie heterotroficznych cyst bruzdnic na 1 g suchego osadu w próbach współczesnych.

Region	Stacja	HETEROTROFICZNE																								
		<i>Bitectacodinium</i> spp.	<i>Bitectacodinium templacense</i>	<i>Brigantinedinium simplex</i>	<i>Brigantinedinium</i> spp.	<i>Caracoma arcica</i>	<i>Cocholodinium polykricoides</i>	<i>Corradinium harlandii</i>	<i>Cysty Protopertidinium americanum</i>	<i>Cysty Protopertidinium nudum</i>	<i>Dopsilidinium pastelsii</i>	<i>Dubridinium cavatum</i>	<i>Dubridinium</i> spp.	<i>Echinidinium aculeatum</i>	<i>Echinidinium karasense</i>	<i>Echinidinium sleiperensis</i>	<i>Echinidinium</i> spp.	<i>Islandinium brevisiratum</i>	<i>Islandinium minutum</i>	<i>Islandinium? Cezare</i>	<i>Polyskrifos quadratus</i>	RBC	SBC	<i>Selenophemphix quanta</i>	<i>Votadinium calvum</i>	<i>Votadinium spinosum</i>
Storfjorden	ST 1	42,5	85,0	276,1	-	-	-	106,2	21,2	21,2	127,4	-	-	254,9	42,5	63,7	3058,7	85,0	-	-	-	42,5	-	-		
	ST 2	-	11,9	11,9	11,9	-	-	-	23,7	0,0	0,0	41,5	5,9	5,9	-	11,9	-	17,8	528,3	29,7	5,9	71,2	-	5,9	-	
	ST 3	-	-	65,1	78,1	-	13,0	-	-	-	-	-	78,1	52,1	26,0	65,1	-	26,0	1523,3	234,4	-	143,2	-	26,0	13,0	-
	ST 4	0,0	43,9	175,6	175,6	-	-	-	87,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9219,2	395,1	-	219,5	-	-	-	-
Hornsund	HR 1	19,2	-	96,0	-	-	-	-	-	-	57,6	96,0	-	-	48,0	-	-	1247,7	115,2	-	105,6	-	9,6	-	-	
	HR 2	-	-	37,3	14,9	-	-	-	-	-	112,0	14,9	-	37,3	-	-	14,9	582,6	507,9	-	44,8	-	-	-	14,9	
	HR 3	-	-	115,3	115,3	-	-	-	-	-	38,4	230,6	19,2	96,1	230,6	-	-	1499,1	826,4	-	249,9	-	-	-	-	-
	HR 4	-	-	190,7	42,4	-	-	-	-	-	21,2	339,1	21,2	42,4	169,6	-	-	2034,6	1102,1	-	190,7	-	42,4	-	-	-
Isfjorden	IS 1	-	-	42,7	42,7	-	-	-	-	-	42,7	-	-	298,9	-	-	5978,0	-	-	213,5	42,7	298,9	-	-	-	
	IS 2	-	-	321,3	-	-	-	-	-	-	64,3	-	-	-	899,6	-	321,3	12337,2	-	-	514,0	-	128,5	-	-	
	IS 3	-	-	211,6	-	-	-	-	126,9	-	169,3	-	-	423,2	-	42,3	9224,7	-	-	761,7	-	-	-	-	-	
Wijdefjorden	WIJ 1	-	-	17,0	17,0	-	-	-	51,0	-	-	17,0	17,0	34,0	-	34,0	-	356,9	85,0	-	68,0	-	136,0	-	-	
	WIJ 2	-	-	138,7	34,7	-	-	242,8	34,7	242,8	-	-	34,7	-	-	34,7	-	3330,0	173,4	-	208,1	-	485,6	-	-	
	WIJ 3	203,8	-	29,1	87,3	-	-	-	-	-	29,1	-	-	-	29,1	-	-	5734,6	174,7	-	291,1	145,5	232,9	-	-	
Rijpfjorden	RIJ 1	-	65,2	130,4	195,6	-	-	-	228,2	-	-	-	65,2	32,6	228,2	-	32,6	2542,8	-	-	260,8	-	163,0	-	-	
	RIJ 2	-	-	51,2	102,4	-	-	-	153,7	-	-	51,2	-	51,2	204,9	-	-	5378,5	-	-	307,3	-	409,8	-	-	
	RIJ 3	-	-	58,0	116,0	-	-	-	58,0	-	-	58,0	-	290,0	580,0	58,0	-	5858,5	174,0	-	348,0	-	580,0	-	-	
	RIJ 4	-	-	125,7	157,1	-	-	-	125,7	-	-	-	-	157,1	94,3	-	-	3425,3	62,8	-	314,2	-	157,1	-	-	
Nordaustlandet	NAL 1	-	29,1	14,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1048,7	-	-	14,6	-	-	-	-	-	
	NAL 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	45,6	-	45,6	136,8	-	-	2097,8	-	-	136,8	-	273,6	-	-	
	NAL 3	-	-	-	23,1	46,2	-	-	-	-	-	92,5	23,1	115,6	254,4	-	115,6	3699,8	-	-	69,4	-	92,5	-	-	
	NAL 4	-	-	57,4	-	-	-	-	-	-	-	-	14,3	-	430,3	-	258,2	2352,6	-	-	186,5	14,3	14,3	-	-	
Edgeøya	EDG 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14,6	51,0	174,7	14,6	-	58,2	203,9	87,4	-	29,1	-	-	-	-	
	EDG 2	-	-	33,4	8,4	-	8,4	-	8,4	-	-	-	8,4	108,7	33,4	-	25,1	861,0	58,5	-	100,3	-	8,4	-	-	
	EDG 3	-	-	89,0	-	-	16,2	-	48,5	8,1	-	16,2	8,1	72,8	-	-	24,3	1075,7	32,4	-	72,8	-	-	-	-	

Tab. 2. Zagęszczenie heterotroficznych cyst bruzdnic na 1 g suchego osadu
w próbach rdzenia osadów JM09020GC.

Poziom	Centymetr	Wiek [lata BP]	HETEROTROFICZNE																			
			<i>Brigantedinium simplex</i>	<i>Brigantedinium</i> spp.	<i>Cochlodinium</i> sp. S. Fukuyo	Cysty <i>Polybrykos hartmannii</i>	Cysty <i>Protoperidinium americanum</i>	<i>Dapsilidinium pastelsii</i>	<i>Dubridinium caperatum</i>	<i>Dubridinium</i> spp.	<i>Echinidinium aculeatum</i>	<i>Echinidinium karaense</i>	<i>Echinidinium sleiperensis</i>	<i>Icelandidium brevisstratum</i>	<i>Icelandidium minutum</i>	<i>Icelandidium?</i> <i>Cezare</i>	<i>Polybrykos quadratus</i>	<i>Polybrykos</i> spp.	RBC	SBC	<i>Selenophemphix quanta</i>	<i>Trinovantedinium applanatum</i>
P5	6	1304,6	247,3	-	-	-	-	-	-	-	-	197,8	2720,3	1236,5	6627,6	-	-	-	346,2	445,1	-	-
	10	1360,2	86,1	-	-	-	-	-	-	-	-	43,0	2969,9	602,6	4820,7	43,0	-	-	473,5	129,1	-	-
	24	1554,9	491,5	-	-	-	-	-	-	61,4	122,9	61,4	3256,1	552,9	8723,8	-	-	-	430,0	61,4	-	-
	30	1638,3	188,8	-	-	-	-	-	-	47,2	-	-	3020,9	283,2	6419,4	47,2	-	-	47,2	613,6	-	-
	36	1721,7	388,7	-	-	-	-	-	-	64,8	-	-	129,6	3304,1	194,4	9329,2	-	-	-	323,9	-	-
	40	1777,4	62,4	-	-	-	-	-	-	-	62,4	-	2684,1	811,5	8364,5	-	-	-	499,4	312,1	-	-
	46	1860,8	287,4	-	-	-	-	-	-	215,6	71,9	-	4311,2	1077,8	9628,4	71,9	-	-	287,4	-	-	-
	50	1916,4	604,9	-	-	-	75,6	-	-	-	75,6	-	1739,2	75,6	11342,6	-	-	-	604,9	-	-	-
	56	1999,8	471,1	-	-	188,4	-	-	-	-	94,2	-	2072,7	188,4	13472,8	-	-	-	659,5	-	94,2	-
	P4	60	2055,4	497,6	-	-	142,2	-	-	-	-	71,1	2061,3	142,2	10448,9	-	-	-	924,1	-	-	-
		66	2138,9	144,3	-	-	144,3	-	-	-	-	-	721,6	216,5	10175,0	-	-	-	216,5	-	-	-
70		2194,5	1551,6	-	-	86,2	-	-	-	86,2	-	86,2	344,8	12499,2	-	-	-	258,6	86,2	-	-	
76		2277,9	504,1	-	-	0,0	-	-	-	-	-	288,1	504,1	9002,4	-	-	-	216,1	72,0	72,0	-	
80		2362,9	432,6	-	-	0,0	-	-	-	216,3	-	793,2	144,2	10311,3	-	-	-	793,2	-	-	-	
84		2477,1	897,8	-	-	112,2	-	-	-	-	-	785,5	112,2	21546,0	-	-	-	448,9	112,2	-	-	
90		2648,6	886,3	-	-	63,3	-	-	-	-	-	443,2	379,9	10699,3	-	-	-	379,9	189,9	-	-	
96		2820,0	259,6	-	-	-	-	-	-	86,5	-	1471,0	173,1	15921,3	-	-	-	605,7	173,1	-	-	
100		2934,3	1279,6	-	-	134,7	-	-	-	67,3	-	606,1	67,3	12998,3	-	-	-	202,0	67,3	-	-	
104		3048,6	466,6	-	-	-	133,3	-	-	66,7	-	266,6	200,0	12464,6	-	-	-	733,2	133,3	-	-	
110		3220,0	1022,7	-	-	255,7	-	-	-	-	-	426,1	255,7	14998,9	-	-	-	767,0	170,4	-	-	
116		3923,1	551,5	-	-	-	-	-	-	100,3	-	551,5	300,8	8072,3	-	-	-	1754,9	200,6	-	-	
120		4391,9	816,1	-	-	222,6	-	-	-	-	-	519,3	593,5	12982,9	-	-	-	667,7	148,4	-	-	
126		5095,0	341,6	-	-	-	-	-	-	-	-	205,0	273,3	14553,0	-	-	-	136,6	136,6	-	-	
128		5329,4	368,1	-	-	-	-	-	-	220,9	-	1104,3	294,5	14723,7	-	73,6	-	736,2	515,3	-	-	
136	6266,9	281,6	-	-	-	-	-	-	-	-	241,4	80,5	9614,3	-	-	-	442,5	201,1	-	-		
140	6735,6	625,1	-	-	65,8	-	-	-	-	-	1052,7	230,3	6119,1	-	-	-	427,7	131,6	-	-		
P3	146	7446,0	75,3	-	-	50,2	-	-	-	-	-	175,8	477,2	6178,0	-	-	-	175,8	-	-	-	
	150	7922,0	502,5	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0	368,5	8476,0	-	-	-	268,0	-	-	-	
	155	8736,0	258,7	-	-	43,1	-	-	-	-	129,4	388,1	129,4	11426,6	-	-	-	86,2	258,7	86,2	-	
	160	9183,5	226,2	28,3	-	-	-	-	-	-	84,8	56,5	254,4	7491,7	-	-	-	169,6	-	-	-	
	164	9268,1	219,7	-	-	-	-	-	-	-	219,7	131,8	263,7	11910,2	-	-	-	263,7	87,9	-	-	
	168	9352,7	162,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	54,1	15594,3	-	-	-	54,1	-	54,1	-	
	174	9479,6	70,7	-	-	-	-	-	-	47,2	-	117,9	330,1	6507,8	-	-	-	117,9	23,6	-	-	
	180	9606,5	27,2	-	-	-	-	-	-	-	-	54,5	544,8	7354,2	-	-	-	81,7	217,9	-	-	
	186	9733,4	-	-	-	-	-	-	-	-	226,0	678,0	113,0	15593,1	-	-	-	169,5	-	-	-	
	190	9818,0	59,5	-	-	-	-	-	-	29,7	0,0	59,5	237,8	8264,4	-	-	-	148,6	178,4	-	-	
	196	9944,9	636,4	-	-	0,0	37,4	-	-	-	74,9	224,6	411,8	9509,0	-	-	-	262,1	149,7	-	-	
	202	10071,8	289,2	-	-	347,0	-	-	-	-	57,8	173,5	347,0	15210,3	-	57,8	-	173,5	289,2	-	-	
	206	10156,4	145,6	-	-	-	-	-	-	-	48,5	630,8	388,2	13295,8	-	-	-	194,1	145,6	-	-	
	210	10241,0	-	-	-	71,5	-	-	-	-	0,0	786,1	643,2	20010,5	-	-	-	142,9	-	-	-	
216	10368,0	-	-	-	34,1	-	-	-	-	0,0	272,6	443,0	9405,5	-	-	-	68,2	68,2	-	-		
220	10452,6	215,8	-	-	53,9	-	-	-	-	161,8	269,7	377,6	15536,3	-	-	-	161,8	53,9	-	-		
226	10579,5	-	-	-	83,6	-	-	-	-	83,6	459,6	250,7	11407,0	-	-	-	41,8	83,6	-	-		
230	10664,1	-	-	-	313,2	-	-	-	-	44,7	313,2	626,5	11813,1	-	-	-	492,2	44,7	-	-		
236	10791,0	-	64,6	-	258,6	-	-	-	-	258,6	1099,0	581,8	17131,5	-	64,6	-	64,6	452,5	-	-		
240	10875,6	-	-	-	288,0	-	-	-	-	72,0	791,9	1151,8	19437,1	-	-	-	431,9	359,9	-	-		
P2	246	11002,5	-	82,5	-	55,0	-	-	-	-	27,5	494,7	137,4	7421,2	-	-	-	109,9	82,5	-	-	
	250	11087,1	235,0	92,0	-	143,0	-	-	-	-	30,7	541,5	30,7	1461,2	-	-	-	275,9	92,0	-	-	
	255	11127,3	111,6	93,0	-	74,4	-	-	-	-	55,8	669,5	167,4	3905,1	74,4	-	-	297,5	55,8	-	-	
	260	11172,7	198,7	107,9	-	51,1	-	-	22,7	-	28,4	431,4	68,1	675,5	-	-	-	227,1	51,1	-	-	
	266	11227,3	325,5	134,0	-	-	-	-	38,3	-	76,6	651,0	95,7	1043,5	-	-	-	373,4	153,2	-	-	
	270	11263,6	870,0	79,1	-	15,8	-	-	79,1	-	15,8	537,8	174,0	2040,5	-	-	-	949,1	94,9	-	-	
	276	11550,0	472,8	19,3	-	48,2	-	-	38,6	-	125,4	328,1	115,8	1370,1	-	-	-	212,3	67,5	-	-	
	278	11800,0	171,1	82,4	-	-	-	-	6,3	76,1	291,6	31,7	1052,3	-	-	-	-	120,4	31,7	-	-	
282	12300,0	289,0	10,3	-	-	-	-	31,0	56,8	387,1	10,3	614,1	-	-	-	-	82,6	36,1	5,2	-		
P1	286	12604,2	30,3	15,2	2,2	-	8,7	-	-	36,8	15,2	151,7	4,3	329,4	-	-	-	30,3	10,8	-	-	
	290	12712,5	-	9,6	28,7	-	-	-	-	64,6	23,9	112,4	28,7	339,5	4,8	-	-	31,1	35,9	-	2,4	
	296	12875,0	-	20,2	-	-	-	-	14,5	-	14,5	98,3	52,0	265,9	-	-	-	135,8	26,0	-	-	
	302	13037,5	13,7	79,6	27,4	-	2,7	-	43,9	32,9	60,4	43,9	46,7	129,0	13,7	-	2,7	181,1	30,2	-	5,5	
	306	13145,8	9,8	460,4	29,4	-	-	-	4,9	264,5	14,7	9,8	73,5	-	98,0	-	-	377,1	19,6	4,9	4,9	
	310	13254,2	41,2	257,5	20,6	-	-	-	-	-	25,8	15,5	190,6	30,9	170,0	-	-	-	551,1	20,6	-	-
	316	13416,7	50,7	245,7	58,5	-	3,9	-	7,8	19,5	15,6	101,4	39,0	42,9	-	-	-	390,1	-	3,9	3,9	
	320	13525,0	7,8	146,3	31,3	-	-	-	-	15,7	10,4	-	44,4	13,1	49,6	-	-	-	258,6	7,8	5,2	-
	326	13687,5	0,0	145,3	22,4	-	-	-	5,6	11,2	-	55,9	27,9	83,8	-	-	-	637,1	44,7	5,6	-	
	334	13875,0	178,7	-	15,7	-	37,6	-	-	-	9,4	3,1	172,4	21,9	37,6	-	-	-	297,9	-	15,7	9,4