

KRZYSZTOF MAŁKOWSKI

*Instytut Paleobiologii PAN  
Twarda 51/55, 00-818 Warszawa,  
e-mail: malk@twarda.pan.pl*

## PERMSKI EKOSYSTEM ARKTYKI

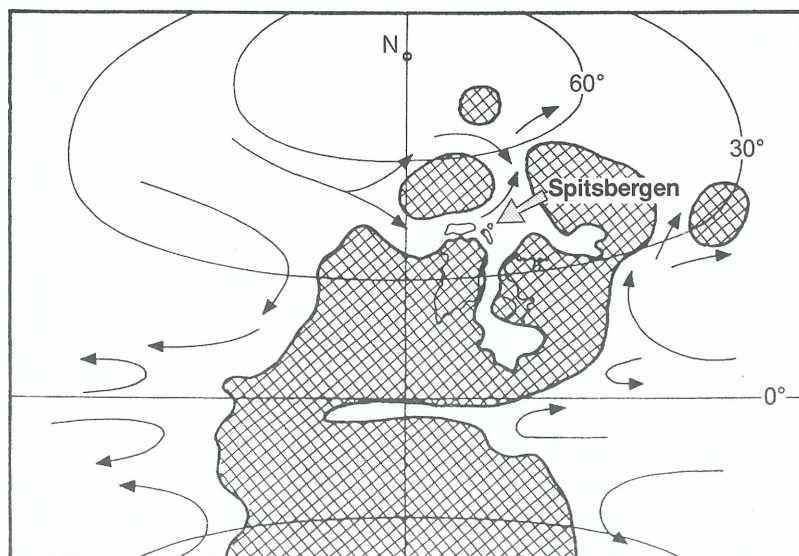
### WSTĘP

W Arktyce, w wypiętrzonych ponad fiordy i lodowce skałach Spitsbergenu, istnieje wiele śladów permского świata, który, ponad 250 mln lat temu, zapisał swój rozdział w historii Ziemi. Zbadanie zapisu kopalnego tego okresu podjęły Polskie Wyprawy Paleontologiczne zorganizowane przez Instytut Paleobiologii PAN (z udziałem autora) w latach 1974 – 1981. Uzyskane wyniki umożliwiają przedstawienie zarysu struktury morskiego ekosystemu funkcjonującego w późnym paleozoiku na badanym obszarze, oraz pozwalają na przedstawienie procesów przyrodniczych, które zadecydowały o jego historii.

Pod koniec ery paleozoicznej kry kontynentalne utworzyły jeden wielki kontynent — Pangeę, której części wchodziły w skład geologicznej budowy większości dzisiejszych lądów, w tym i archipelagu Svalbard. Na Spitsbergenie, największej wyspie tego archipelagu, zachowały się osady permского, epikontynentalnego morza

znajdującego się wówczas w strefie subtropikalnego klimatu, niedaleko północno-wschodnich wybrzeży ogromnego kontynentu. Badany region stanowił fragment morskiej zatoki wcinającej się w kontynent Pangei (Ryc. 1) na obszary dzisiejszej wschodniej Grenlandii, Spitsbergenu, północno-zachodniej Anglii, Danii, Niemiec i centralnej Polski (KIERSNOWSKI i współaut. 1995). Paleogeograficzne położenie (ROSS i ROSS 1985) zadecydowało o zależności badanego środowiska od wpływów regionalnego klimatu, paleoceanu oraz od kontynentalnych oddziaływań Pangei.

Badany fragment kopalnej biosfery reprezentowany przez liczne i dobrze zachowane skamieniałości, w poddającym się geologicznej rekonstrukcji środowisku sedimentacji skał osadowych, jest w niniejszej pracy opisany jako paleoekosystem uwikłany w globalne procesy ekologiczne, które zrealizowały się w późnym permie.



Ryc. 1. Mapka paleogeograficzna północnej Pangei ze wskazanym położeniem opisanego obszaru; w sąsiedztwie lądów zaznaczono hipotetyczne, powierzchniowe prądy morskie.

Pod koniec permu, na granicy er paleozoicznej i mezozoicznej nastąpił czas wielkiego wymierania — wyginęło ponad 90% gatunków morskich Metazoa (RAUP 1979, HOFFMAN 1989, MAXWELL 1989), biosfera uległa przebudowie, a

w geochemicznych procesach decydujących o sedymentacji skał osadowych nastąpiły zmiany. Ziemia w tym okresie, po raz kolejny w swych ponad czteromiliardowoletnich dziejach, zmieniła swoje oblicze.

## REZULTATY BADAŃ

Permskie osady zachodniego Spitsbergenu (BIRKENMAJER 1964) zawierają bogaty zestaw faktów geologicznych i paleontologicznych, zgromadzonych w porządku pozwalającym na przedstawienie ich przestrzennego występowania w morskim zbiorniku (MAŁKOWSKI i HOFFMAN 1979, SZANIAWSKI i MAŁKOWSKI 1979) i następstwa pojawiania się w czasie (MAŁKOWSKI 1982).

Zbadane na obszarze ponad 120 kilometrowego pasa wychodni (Ryc. 2) geologiczne profile górnego permu (Ryc. 3), odsłaniające się w rejonie fiordów Isfjord, Bellsund i Hornsund, tworzą: osady terrygeniczne (pochodzące z lądu), węglanowe i krzemionkowe — zawierające zespoły skamieniałości zachowane w miejscach zajmowanych w czasie życia, o zmiennym składzie taksonomicznym, zależnym od cech towarzyszącego osadu (MAŁKOWSKI 1982).

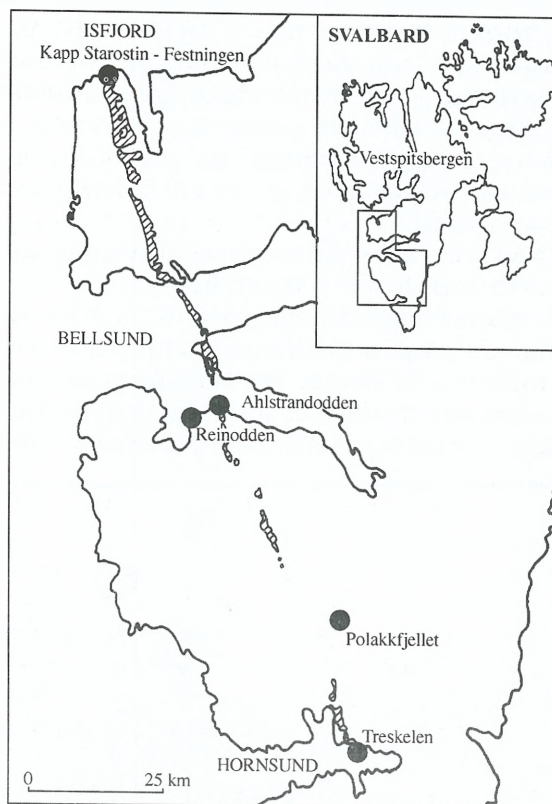
Wyróżniono zespoły skamieniałości zawierające szczątki: otwornic i glonów, ramienionogów i liliowców; gruboskorupowych ramienionogów, mszywiolów i ramienionogów, ramienionogów i małżoraczków; oraz gąbek (MAŁKOWSKI i HOFFMAN 1979), a ponadto opisano kolekcje konodontów (SZANIAWSKI i MAŁKOWSKI 1979) i małżoraczków (OLEMPKA i BŁASZYK 1996).

Szczegółowe badania (MAŁKOWSKI 1988) pozwoliły na opisanie asocjacji ramienionogów zawierających charakterystyczne formy: *Horridonia timanica*, *Svalbardoproductus arcticus*, *Yakovlevia duplex*, *Megousia weyprechtii*, *Anemonaria pseudohorrida*, *Liosotella robertiana*, *Wagenoconcha irginae*, *Linoproductus doroteevi* i *Cancrinella spitsbergiana*. Skamieniałości ramienionogów wykazują wyraźną zależność składu taksonomicznego i formy muszli od charakteru towarzyszących osadów — związaną ze stopniem ich zwięzłości w trakcie zasiedlania. Najliczniejsze i największe formy ramienionogów występują w otoczeniu osadów węglanowych i terrygeniczych. W otoczeniu gąbek i w sąsiedztwie skał krzemionkowych, ramienionogi są mniej liczne, mniejsze i posiadają cieńsze muszle.

Najbogatszy skład paleontologiczny zawierają osady węglanowe (tzw. muszłowce), w których licznie występują szczątki glonów, otwornic, małżoraczków, ramienionogów, mszywiol-

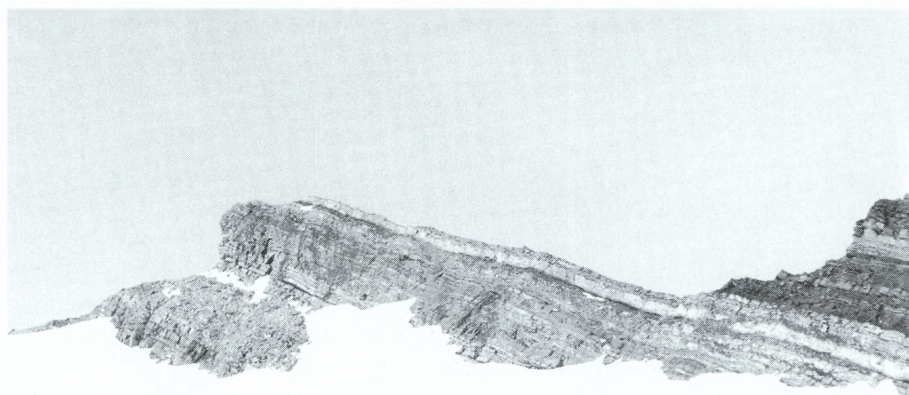
łów, liliowców, ślimaków, małży, organizmów drążących i konodontów. Zbadane zespoły fauny wykazywały wyraźną statystyczną zależność ich zawartości od fizycznych i chemicznych właściwości paleośrodowiska, szczególnie związanych z odległością od brzegu, zwięzłością osadów dennych, głębokością i stopniem natlenienia wód.

Muszle ramienionogów, jako skamieniałości występujące powszechnie w badanych osadach i uznawane za najlepszy materiał do badań stosunków izotopowych w badaniach paleoceanograficznych, poddano analizie izotopowej, której wyniki doprowadziły do skonstruowania krzywej zmian stosunków izotopowych węgla i tlenu w osadach późnego permu Spitsbergenu



Ryc. 2. Mapka występowania wychodni permskich skał na Spitsbergenie.

(GRUSZCZYŃSKI i MAŁKOWSKI 1987). Dalsze badania izotopowe wykazały, że wspomniana krzywa zawiera zapis największej w dziejach Ziemi, globalnej zmiany stosunków izotopowych (GRUSZ-



Ryc. 3. Profil permskich osadów w masywie Polakkfjellet (fot. autora).

CZYŃSKI i współaut. 1989, WIGNALL i współaut. 1998), która wydarzyła się na pograniczu er:

paleozoicznej i mezozoicznej (HOFFMAN i współaut. 1998).

#### INTERPRETACJA WYNIKÓW

Podjęte próby rekonstrukcji rozkładu paleośrodowiskowego wyróżnionych zespołów faunistycznych w zależności od odległości od brzegu zbiornika, jego głębokości oraz postulowanych cech fizycznych i chemicznych panujących w danym obszarze toni wodnej doprowadziły do przedstawienia modelu paleośrodowiska (MAŁKOWSKI 1988) permskiego morza Spitsbergenu – nazwanego tu Morzem Horridoniowym, od nazwy rodzajowej charakterystycznego ramienionoga (Ryc. 4.1). Istotnym elementem proponowanego modelu (DEGENS i STOFFERS 1976) jest pozioma stratyfikacja wód, prowadząca do zjawisk występujących w dzisiejszych izolowanych zbiornikach morskich (Morze Czarne i Morze Czerwone) i wielu jeziorach w strefie ciepłego klimatu.

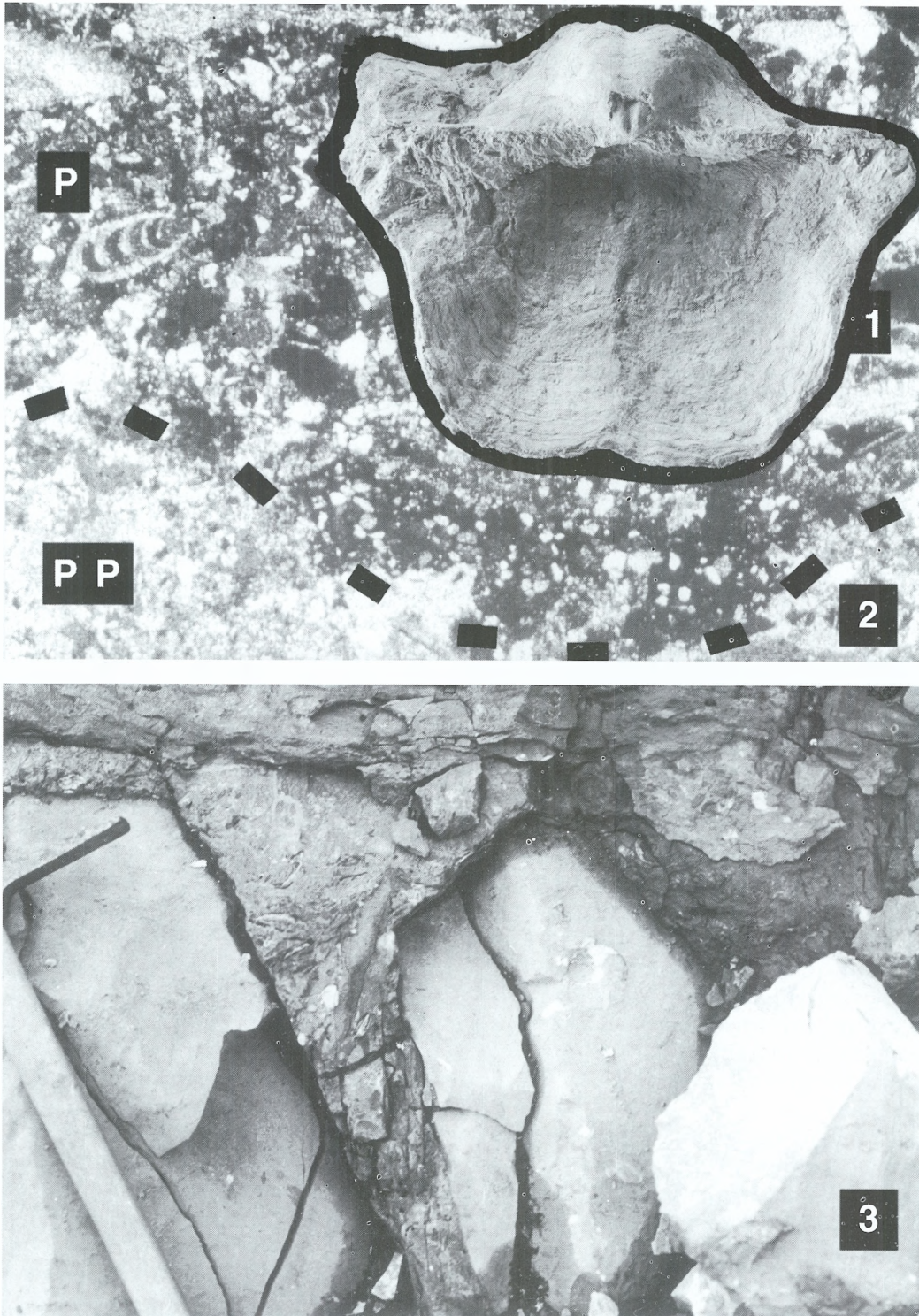
Zaproponowany model jest w stanie wyjaśnić zarówno rozkład poszczególnych stref życia w permskim zbiorniku morskim jak i następstwo pojawiania się w czasie zespołów organizmów morskich i rodzajów osadów im towarzyszących. Pozwala także na wskazanie procesów wynikających ze struktury i zawartości modelu, które zapewne miały znaczenie w Morzu Horridoniowym.

Stratyfikacja wód Morza Horridoniowego rozdzielała toni wodną na dwie przeciwstawne pod wieloma względami strefy: 1) górną z dostępem światła słonecznego i tlenu, intensywną produkcją biologiczną, sedymentacją osadów węglanowych i pochodzących z ładu, odczynem wód obojętnym lub lekko zasadowym, dużą podażą substancji odżywczych pochodzących z

ładu, oraz z wymiany wód z oceanem światowym i 2) dolną strefą, zasiedloną przez bogatą florę bakteryjną, z obniżoną podażą tlenu i głębiej, strefą beztlenową — charakteryzującą się sedymentacją najdrobniejszych frakcji terrygenicznych i osadów krzemionkowych, kwaśnym odczynem wód, warunkami redukcyjnymi zatem i dużą zawartością rozpuszczonych związków żelaza, manganu, metali chalkofilnych, azotu, fosforu, wapnia i siarki oraz związków węgla organicznego pochodzenia — w tym rozpuszczonych w toni wodnej gazów — dwutlenku węgla i metanu.

Warunki panujące w górnej strefie zbiornika sprzyjały sedymentacji węglanów, a w przejściowej i dolnej strefie wytrącaniu krzemionki. Zarówno węglany, jak i krzemionka były w postulowanych warunkach intensywniej produkcyjne biologicznej w przeważającej mierze pochodzenia organicznego — dzisiaj są skałami powstałymi z nagromadzenia szczątków szkieletowych.

Ekosystem Morza Horridoniowego był zatem systemem opartym na wzajemnym uzupełnianiu się procesów, zachodzących w obu strefach poziomo rozdzielonego zbiornika: górnej strefy intensywniej biologicznej produkcji pierwotnej i lokalnej, ale nie pełnej konsumpcji. Nadmiar materii organicznej przemieszczany w dół do dolnej strefy był częściowo mineralizowany w warunkach ograniczonego dostępu tlenu, a rozpuszczalne w wodzie produkty dekompozycji powracały w procesie wymiany wód (upwellingi, dyfuzja i prądy termohalinowe) do górnej strefy zbiornika.



Ryc. 4. 1. Muszla permiego ramienionoga *Horridonia timanica* (Stuckenberg 1875), 2. Geologiczny szlif cienki pokazujący granicę pomiędzy osadami górnego permu i ich podłożem, P- osady późnego permu, PP- skorodowane chemicznie osady starszego podłoża. Powiększenie  $\times 20$ . (fot. 4.1 i 4.2 — E. Wyrzykowska, 3. Fotografia terenowa kontaktu osadów późnego permu ze starszym wapiennym podłożem ( fot. A. Baliński).

W dolnej przydennej strefie mogły być magazynowane związki węgla organogenicznego i siarczki metali w sąsiedztwie osadów terrygenicznych i krzemionki.

W obu strefach panowały warunki sprzyjające występowaniu znacznej biomasy organizmów; w górnej zarówno bakterii tlenowych i sinic oraz glonów i organizmów wielokomórko-

wych; w dolnej wyłącznie bakterii beztlenowych.

Górna strefa życia była pod znacznym wpływem dolnej i mocno od dolnej zależna zarówno pod względem dostaw substancji odżywczych – żelaza, azotu i fosforu, jak i kształtowania ograniczeń podatności wielu obszarów na zasiedlenie przez organizmy eukariotyczne; jako nadmiernie zeutrofizowanych lub podtrutych nadmiarem siarkowodoru, metanu lub dwutlenku węgla, pochodzących z dolnej strefy.

Życie w górnej strefie miało z naszego punktu widzenia nieco paradoksalny charakter – pomimo bardzo sprzyjających warunków było przejściowo, regionalnie ograniczane nadmiarem pewnych szkodliwych substancji doprowadzanych do środowiska. Sprzyjało to ukształtowaniu się u wielu gatunków strategii oportunistycznej, polegającej na produkowaniu ogromnej liczby planktonowych larw, które mogły, w sprzyjających warunkach, szybko i masowo zasiedlać znaczne przestrzenie dna. Duża podaż pokarmu sprzyjała współwystępowaniu form mogących korzystać z pożywienia występującego na różnych wysokościach ponad dnem. Powstawały zespoły organizmów tej samej ekologicznej grupy przystosowawczej, należące do różnych typów biologicznych, przystosowanych do odfiltrowywania pokarmu z toni wodnej. W Morzu Horridoniowym nagromadzenia ramienionogów, liliowców, mszywiolów, gąbek, małżoraczków i otwornic były typowym przykładem takiej wielopiętrowej ekologicznej organizacji filtratorów zawiesziny pokarmowej.

Ograniczenia środowiskowe (wynikające ze zmiennych parametrów zasolenia, pH, rozpuszczonych gazów w wodzie) powodowały, że czas życia pionierskich osobników i całych ich kolonii był ograniczony, oraz powodowały utrudnienie dostępu do takich zespołów stenotopowych konsumentów (także drapieżników) wyższych rzędów. W efekcie, warunki takie sprzyjały znacznej produkcji netto materii organicznej dekomponowanej na miejscu, magazynowanej w osadach i przekazywanej do dolnej strefy zbiornika. Produkcja pierwotna również była zależna od niestabilnych fizyko-chemicznych warunków i jako taka zapewne w znacznym stopniu należała do eurytopowych sinic i bakterii. Stąd zapewne, wśród skamieniałości nagromadzonych na Spitsbergenie wielki udział bakteriofagów.

Wyniki pomiarów izotopowych tlenu i węgla oraz ich ilościowa interpretacja (GRUSZCZYŃSKI i współaut. 1989, MAŁKOWSKI i współaut. 1989) doprowadziły do przyjęcia, że rozfrakcjonowanie izotopów w takiej skali, jak w uzyskanych wynikach, ma charakter globalny i odnosi się

do procesów, zachodzących w całym ówczesnym oceanie. Proces frakcjonowania izotopów węgla w procesie fotosyntezy i magazynowania organogenicznego węgla w dolnej strefie oceanu doprowadził do zwiększenia ilości cięższego izotopu węgla w górnej strefie oceanu (strefie życia Eukariota i strefie, z której pochodzi zbadany materiał skorup ramienionogów). Wymieszanie, pod koniec permu, wód obu stref oceanu i utlenienie zasobów zredukowanego chemicznie węgla organogenicznego doprowadziło w konsekwencji do gwałtownego obniżenia względnej ilości cięższego izotopu węgla w pobranych próbkach (HOFFMAN i współaut. 1990).

Zatem nie tylko Morze Horridoniowe, ale i cały permski wszechocean, w globalnym bilansie miał stratyfikowany charakter i tworzył ogromne depozyty materii organicznej. Wielka zmiana stosunków izotopowych, zapisana na zbadanej krzywej była wynikiem globalnej ekologicznej katastrofy. Katastrofy opisanej przez przebieg historycznych zmian (Ryc. 5A–C) ilości zamieszkujących Ziemię rodzajów i gatunków zwierząt (SEPKOSKI 1984, ERWIN 1995), zmian stosunków izotopowych (HOLSER i współaut. 1995), struktur bentosowych zespołów ekologicznych (AUSICH i BOTTJER 1982) i wielu innych obserwacji geodynamicznych, dotyczących tego geologicznego okresu (MORROW i współaut. 1996, SCOTESE i LANGFORD 1995, KNOLL i współaut. 1996).

Ekosystem stratyfikowanego oceanu miał samopodtrzymujący się w czasie charakter — decydował o tym tlen atmosferyczny, którego ilość zgromadzona w atmosferze była proporcjonalna do ilości zdeponowanego, w skali globalnej, węgla pochodzenia organicznego, który wszędzie tam, gdzie miał dostęp utleniał zawartość dolnej strefy i stwarzał odpowiednie warunki dla organizmów eukariotycznych (również i bezpośrednio od tlenu zależnych) i warunki dla produkcji pierwotnej w strefie fotycznej, natomiast tam, gdzie nie sięgał — powstawały warunki depozycji materii organicznej. Pompa biologiczna (KUMP 1991, STRUCK i współaut. 1993, KEMPE i KAŻMIERCZAK 1994) zapewniała krążenie pierwiastków i stabilizację, w skali czasu geologicznego, odmienności pomiędzy obu strefami, a co istotne, prowadziła również do frakcjonowania izotopów (HOFFMAN i współaut. 1991, HOLSER i współaut. 1996).

Tak funkcjonujący system ekologii globalnej sprzyjał masowemu występowaniu w morzach organizmów zajmujących niskie poziomy w piramidzie pokarmowej. Zapewne również nie sprzyjał ewolucyjnemu powstawaniu form ekologicznie bardziej wyspecjalizowanych (np. drapieżników zajmujących wyższe poziomy pirami-

dy pokarmowej), zapewniał natomiast warunki dla podtrzymania różnorodności organizmów istniejących grup ekologicznych. W Morzu Horridoniowym były to filtrujące zawieszinę pokarmową, liczne i bardzo zróżnicowane ramienionogi, liliowce, mszywoły i gąbki.

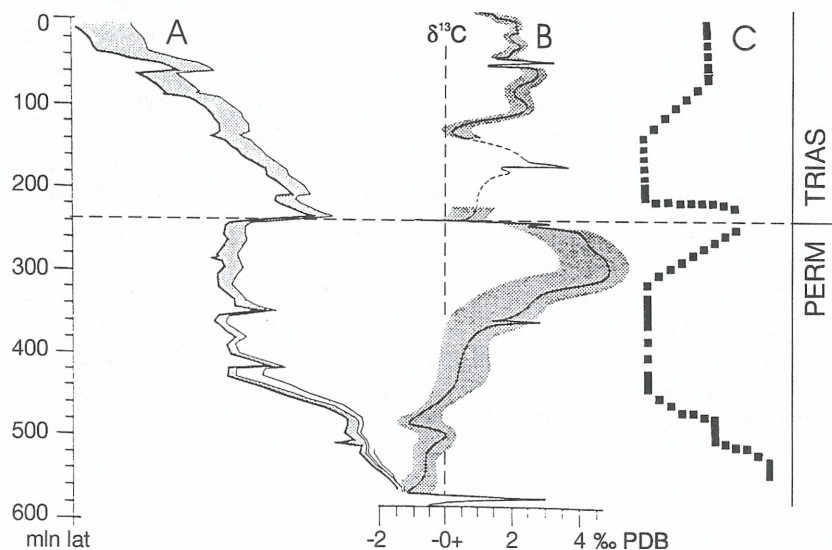
Zbadany zapis izotopowy (GRUSZCZYŃSKI i współaut. 1989, GRUSZCZYŃSKI i współaut. 1992) przeprowadzony na próbkach pochodzących z Morza Horridoniowego nie tylko pozwolił na globalną ekologiczną interpretację wyników ale też zawierał izotopowy zapis ekologicznej globalnej zmiany (katastrofy), która zmieniła kierunek przebiegu procesów, zachodzących w egzosystemie ówczesnej Ziemi. Wielka ilość węgla pochodzenia organicznego i lżejszej izotopowo wody z dolnej strefy oceanu, wraz z jej chemiczną zawartością, zostało wprowadzonych i zmieszanych z wodami górnej strefy (MAŁKOWSKI i współaut. 1989). Część wód uległa silnej eutrofizacji i zatruciu, utlenione zostały znaczne ilości zredukowanych związków zgromadzonych w strefie beztlenowej, w tym związki żelaza, fosforu i azotu (stały się trudno dostępne dla organizmów żywych), zużyta została ogromna ilość tlenu atmosferycznego (HOFFMAN i współaut. 1990, NUNN 1998), do atmosfery uwolniły się (na szczęście na krótko) gazy szklarniowe. Nic dziwnego, że tak wiele organizmów nie przetrwało tych zmian paleoekosfery. Także mieszkańcy ekosystemu Morza Horridoniowego nie przeżyli katastrofy z pogranicza er, paleozoicznej i mezozoicznej.

Testem wskazującym na wiarygodność przyjętej interpretacji zmian zachodzących w czasie powstawania osadów późnego permu na Spitsbergenie jest kontakt osadów (Ryc. 4.2, 4.3), które powstały w toni szybko już zmienia-

jącego się fizyko-chemicznie Morza Horridoniowego, ze starszym wapiennym podłożem. Wymieszanie wód obu stref oceanu powinno doprowadzić do czasowego zwiększenia ilości dwutlenku węgla i podwyższenia kwasowości w płytkich morzach epikontynentalnych; tak też w rzeczywistości się stało, bowiem transgredujące na starsze podłoże wody późnego Morza Horridoniowego pozostawiły ślady silnej chemicznej korozji (MAŁKOWSKI i współaut. 1991).

Jednak ten katastrofalny ekologiczny proces zachodził stopniowo, w geologicznej skali czasu. Trwał zapewne ponad milion lat (GRUSZCZYŃSKI i współaut. 1989). Następnie, zgodnie z regułą Le Chateliera-Browna, ekosystem globalny stopniowo, w okresie triasowym, powrócił do starego sposobu funkcjonowania, jak wynika to z interpretacji przebiegu krzywej izotopowej (Ryc. 5B), i ponownie zaczął gromadzić zapasy w stratyfikowanym oceanie. Przyczyny, które spowodowały permską katastrofę, mogły być różne; powstanie oceanicznej cyrkulacji polarnej lub nowych prądów termohalinowych, wypierających stagnujące warstwy ku strefie tlenowej, ewentualnie geotermiczne podgrzanie stagnujących wód (KEMPE i KAŻMIERCZAK 1994).

W globalnym ujęciu, proces opisany przez zmianę stosunków izotopowych można przedstawić jako zmianę sposobu przepływu energii poprzez egzosystem i pojawienie się lub zanik możliwości jej czasowego magazynowania w złożach powstających w atmo-, hydro- i litosferze (MACKENZIE 1995). Permska zmiana stosunków izotopowych i przebudowa egzosystemu mogła być wynikiem bilansu netto wielu różnych procesów prowadzących w skali globalnej do wymiany wód pomiędzy strefami oceanu i jako taka (podobnie jak zmiana pogody) może być



Ryc. 5. Zestawienie krzywych ilustrujących zmiany w czasie geologicznym: A — ilości jednostek systematyki zwierząt (SEPKOSKI 1984), B — zmian stosunków izotopowych (HOLSER i współaut. 1995), C — zmian wysokości piętrowego zasiedlania miękkiego dna (AUSICH i BOTTJER 1982).

nieprzewidywalna (podlegać zasadom deterministycznego chaosu). W dzisiejszym Wszechoceanie (stratyfikowanym inaczej i w skali geologicznej cechującym się szybką wymianą wód) przewagę ma termohalinowe mieszanie chłodnych, zasolonych (dlatego ciężkich), polarnych,

dobrze natlenionych wód, uniemożliwiających stagnację wód w dolnej strefie oceanu, jednak dzisiejsze warunki globalne nie są typowe wobec długotrwale panujących w geologicznej skali czasu.

## WNIOSKI

Przeprowadzone badania zebranych na Spitsbergenie śladów permskiego ekosystemu doprowadziły do odtworzenia zarysu ekologicznych stosunków, panujących w ówczesnym globalnym ekosystemie (egzosystemie). Dzisiejsze unikatowe środowiska Morza Czarnego i Morza Czerwonego mogą służyć jako przykłady analogicznego sposobu funkcjonowania wobec panujących w permie w Morzu Horridoniowym i paleoceanie.

Ekosystem Morza Horridoniowego i cały permski ocean funkcjonował jako stabilny w skali geologicznej, eutroficzny producent netto złogów węgla organicznego pochodzenia, tlenu atmosferycznego, organogenicznych osadów węglanowych (MACKENZIE i MORSE 1992) i krzemionkowych, oraz stwarzał warunki magazynowania energii słonecznej w postaci ciepła w wodach i chemicznej w magazynowanych zasobach mineralnych. Sprzyjał powstawaniu środowisk depozycji osadowych złóż metali chalkofilnych i ewaporatów. Permski ocean był zdominowany przez bakterie i oportunistyczne organizmy eukariotyczne głównie konsumentów niskich poziomów piramidy pokarmowej o wielkiej łącznej biomase. Dziś we wszechoceanie funkcjonuje wiele ekosystemów o znacznym biologicznym zróżnicowaniu i z rozwiniętym drapieżnictwem (FISHER i ARTUR 1977).

Współczesny globalny ekosystem funkcjonuje jako ograniczony w czasie (w skali czasu geologicznego) oligotroficzny konsument zgromadzonych wcześniej zapasów i jego funkcjonowanie prowadzi do redukcji w skali geologicznej zasobów węgla pochodzenia organicznego, zmniejszania ilości tlenu atmosferycznego (sic!), ograniczenia masy biosfery i sedymentacji osadów organogenicznych, oraz ograniczenia możliwości magazynowania energii w egzosystemie.

Warunki klimatyczne panujące w permie (i wcześniej w paleozoiku) były pod wpływem paleogeografii — jeden wielki kontynent Pangea i jeden ocean Panthalassa — i nieaktualistycz-

nych warunków paleoceanograficznych — wynikających z większej ilości mórz epikontynentalnych (VEEVERS 1995) oraz stratyfikacji oceanu. Klimat różnił się od dzisiejszego, był bardziej wilgotny i cieplejszy; średnie roczne zachmurzenie, ilość opadów i gwałtowność procesów atmosferycznych była znacznie większa niż obecnie.

Zmiana ekologiczna, a dla wielu gatunków katastrofa, która odbyła się w późnym permie, została zinterpretowana dzięki analizie stosunków izotopowych w próbach reprezentujących następstwo osadów w czasie geologicznym. Geodynamiczny proces, który spowodował globalną regresję na przełomie er i znaczną redukcję powierzchni mórz epikontynentalnych (VAIL i współaut. 1977, VEEVERS 1995), był zapewne przyczynowo związany ze zmianą sposobu funkcjonowania oceanu światowego, a zatem i ekologicznej przebudowy egzosystemu (MAŁKOWSKI i współaut. 1989).

Wyniki pomiarów izotopowych, dzięki biochemicznemu szybkiemu obiegowi pierwiastków w przyrodzie, mogły być ekstrapolowane w skali globalnej przy zachowaniu rozróżnień stanu stosunków izotopowych utrzymującego się w poszczególnych środowiskach lub całych ekosystemach. Ta właściwość pomiarów izotopowych czyni z nich szczególnie uniwersalne narzędzie badawcze w paleoekologii. Podjęcie dalszych, bardziej szczegółowych badań historycznych zmian stosunków izotopowych oraz, tam gdzie to możliwe, gromadzenie pomiarów odnoszących się do synchronicznych rekonstrukcji paleogeograficznych pozwoli na wydzielenie, tak jak dla ekosystemu Morza Horridoniowego, kolejnych naturalnych jednostek ekologicznych i wskazanie procesów fizykochemicznych prowadzących do ich powstawania, funkcjonowania i zaniku. Przyniesie materiał użyteczny dla dalszego zrozumienia i ilościowej analizy wydarzeń, wpływających na dynamikę globalnego ekosystemu i ewolucję jego mieszkańców.

## PERMIAN PALEOECOSYSTEM IN THE ARCTIC

## Summary

Biotic and abiotic rock constituents of the Late Permian deposits of Spitsbergen are described and interpreted as a component of a Permian global ocean ecosystem. Paleoecologic and isotope data led to the development of the non-actualistic stratified ocean hypothesis. This ocean was characterised by stagnant bottom waters rich in anoxic bacteria and upper waters with significant primary production, and high diversity suspension feeding faunas tiering on soft substrates. The ocean operated as an eutrophic system and also had the ability to store biogenic carbon.

This oceanographic and ecologic system produced huge deposits of biogenic carbon, siliceous and carbonate sediments at the sea floor, as well as releasing oxygen to atmosphere. The paleoecosystem produced environments with unusual conditions that facilitated deposition of sulphide mineral deposits. The Permian climate was humid and hot with high energy atmospheric processes. The Recent Red and Black seas provide a modern analogue for this Late Permian ocean.

## LITERATURA

- AUSICH W. I., BOTTJER D. J., 1982. *Tiering in suspension-feeding communities on soft substrata throughout the Phanerozoic*. Science 216, 173–174.
- BIRKENMAJER K., 1964. *Devonian, Carboniferous and Permian Formations of Hornsund, Vestspitsbergen*. Studia Geol. Polonica. 11, 47–123.
- DEGENS E. T., STOFFERS P., 1976. *Stratified waters as a key to the past*. Nature. 263, 22–26.
- ERWIN D. H., 1995. *The end-permian mass extinction*. [W:] *The Permian of Northern Pangea* 1. SCHOLLE P. A., PERYT T. M., ULMER-SCHOLLE D. S. (red.), Springer-Verlag. Berlin. 20–34.
- FISHER A., ARTHUR M., 1977. *Secular variations in the pelagic realm*. SEPM Pub. 25, 19–50.
- GRUSZCZYŃSKI M., MALKOWSKI K., 1987. *Stable isotopic records of the Kapp Starostin Formation (Permian), Spitsbergen*. Polish Polar Res. 8, 201–215.
- GRUSZCZYŃSKI M., HALAS S., HOFFMAN A., MALKOWSKI K., 1989. *A brachiopod calcite record of the oceanic carbon and oxygen shifts at the Permo/Triassic transition*. Nature 337, 64–68.
- GRUSZCZYŃSKI M., HOFFMAN A., MALKOWSKI K., VEIZER J., 1992. *Seawater strontium isotopic perturbation at the Permian-Triassic boundary, West Spitsbergen, and its implications for the interpretation of strontium isotopic data*. Geology 20, 779–782.
- HOFFMAN A., 1989. *Changing palaeontological views on mass extinction phenomena*. [W:] *Mass Extinctions Processes and Evidence*. DONOWAN S. K. (red.), Belhaven Press, London 1–18.
- HOFFMAN A., GRUSZCZYŃSKI M., MALKOWSKI K., 1990. *Major drops in the oceanic delta-13-carbon value as indicators of atmospheric oxygen depletion*. Modern Geol. 14, 211–221.
- HOFFMAN A., GRUSZCZYŃSKI M., MALKOWSKI K., 1991. *On the interrelationship between temporal trends in  $^{13}\text{C}$ ,  $^{18}\text{O}$ , and  $^{34}\text{S}$  in the world ocean*. J. Geol. 99, 355–370.
- HOFFMAN A., GRUSZCZYŃSKI M., MALKOWSKI K., SZANIAWSKI H., 1998. *Should the Permian/Triassic boundary be defined by the carbon isotope shift?* Acta Geol. Polon. 48, 141–148.
- HOLSER W. T., MAGARITZ M., RIPPERDAN R. L., 1996. *Global isotopic Events*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. WALLISER O. H. (red.), Springer 63–88.
- KEMPE S., KĄZMIERCZAK J., 1994. *The role of alkalinity in the evolution of ocean chemistry, organization of living systems, and biocalcification processes*. Bull. de l'Inst. océanographique. Monaco, no. spécial 13, 61–117.
- KIERSNOWSKI H., PAUL J., PERYT T. M., SMITH D. B., 1995. *Facies, Paleogeography, and Sedimentary History of the Southern Permian Basin in Europe*. [W:] *The Permian of Northern Pangea* 2. SCHOLLE P. A., PERYT T. M., ULMER-SCHOLLE D. S. (red.), Springer-Verlag. Berlin. 119–136.
- KNOLL A. H., BAMBACH R. K., CANFIELD D. E., GROTZINGER J. P., 1996. *Comparative earth history and Late Permian mass extinction*. Science 273, 452–457.
- KUMP L. R., 1991. *Interpreting carbon isotope excursions: Stranglove oceans*. Geology 19, 299–302.
- MACKENZIE F. T., 1995. *Biogeochemistry*. [W:] *Encyclopedia of Environmental Biology*. V 1, Academic Press, Inc. 249–275.
- MACKENZIE F. T., MORSE J. W., 1992. *Sedimentary carbonates through Phanerozoic time*. Geochim. Cosmochim. Acta. 56, 3281–3295.
- MALKOWSKI K., 1982. *Development and stratigraphy of the Kapp Starostin Formation (Permian) of Spitsbergen*. Palaeont. Polon. 43, 69–81.
- MALKOWSKI K., 1988. *Paleoecology of Productacea (Brachiopoda) from the Permian Kapp Starostin Formation, Spitsbergen*. Polish Polar Res. 9, 3–60.
- MALKOWSKI K., HOFFMAN A., 1979. *Semi-quantitative facies model for the Kapp Starostin Formation (Permian), Spitsbergen*. Acta Paleont. Polon. 24, 217–230.
- MALKOWSKI K., GRUSZCZYŃSKI M., HOFFMAN A., HALAS S., 1989. *Oceanic stable isotope composition and a scenario for the Permo-Triassic crisis*. Hist. Biol. 2, 289–309.
- MALKOWSKI K., GRUSZCZYŃSKI M., HOFFMAN A., 1991. *A facies geological test of stable isotope interpretation of the Upper Permian depositional environment in West Spitsbergen*. Terra Nova. 3, 631–637.
- MAXWELL W. D., 1989. *The end permian mass extinction*. [W:] *Mass Extinctions Processes and Evidence*. DONOWAN S. K. (red.), Belhaven Press, London, str. 152–173.
- MORROW J. R., SCHINDLER E., WALLISER O. H., 1996. *Phanerozoic development of selected global environmental features*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. WALLISER O. H. (red.), Springer, 53–61.
- NUNN J. F., 1998. *Evolution of the atmosphere*. Proc. of the Geol. Ass. 109, 1–13.
- OLEMPKA E., BŁASZYK J., 1996. *Ostracods from Permian of Spitsbergen*. Polish Polar Res. 17, 3–20.
- RAUP D. M., 1979. *Size of the Permo-Triassic bottleneck and its evolutionary implications*. Science. 206, 217–218.
- ROSS C. A., ROSS J. R., 1985. *Carboniferous and Early Permian biogeography*. Geology 13, 27–30.
- SCOTese C. R., LANGFORD R. P., 1995. *Pangea and the Paleogeography of the Permian*. [W:] *The Permian of Northern Pangea* 1. SCHOLLE P. A., PERYT T. M., ULMER-SCHOLLE D. S. (red.), Springer-Verlag. Berlin 3–19.
- SEPKOSKI J. J. Jr., 1984. *A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions*. Paleobiology 10, 246–267.

- STRUCK U., SARNTHEIN M., WESTERHAUSEN L., BARNOLA J. M., RAYNAUD D., 1993. *Ocean-atmosphere carbon exchange: impact of the "biological pump" in the Atlantic equatorial upwelling belt over the last 330 000 years*. *Paleogeogr., Paleoclimatol., Paleoecol.* 103, 41-56.
- SZANIAWSKI H., MAŁKOWSKI K., 1979. *Conodonts from the Kapp Starostin Formation (Permian), of Spitsbergen*. *Acta Paleont. Polon.* 24, 231-264.
- VAIL P. R., MITCHUM R. M., THOMPSON S., 1977. *Seismic stratigraphy and global changes in sea level, Part 4*. [W:] *Seismic stratigraphy*. C. E. PEYTON (red.), Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem. 26, 83-97.
- VEEVERS J. J., 1995. *Emergent, long-lived Gondwanaland vs. submergent, short-lived Laurasia: Supercontinental and Pan-African heat imparts long-term buoyancy by mafic underplating*. *Geology* 23, 1131-1134.
- WIGNALL P. B., MORANTE R., NEWTON R., 1998. *The Permian-Triassic transition in Spitsbergen:  $^{13}\text{C}_{\text{org}}$  chemostratigraphy, Fe and S geochemistry, facies, fauna and trace fossils*. *Geol. Mag.* 135, 47-62.