

Załącznik nr 2a – autoreferat w języku polskim

AUTOREFERAT

dr Maciej T. Krajcarz

Instytut Nauk Geologicznych

Polskiej Akademii Nauk

ul. Twarda 51/55

00-818 Warszawa

Warszawa, maj 2018 r.

DANE OSOBOWE:

1. *Imię i nazwisko:*

Maciej Tomasz Krajcarz

2. *Posiadane dyplomy i stopnie naukowe:*

- **2010 – Doktor nauk o Ziemi w zakresie geologii** – stopień nadany uchwałą rady Wydziału Geologii Uniwersytetu Warszawskiego z dnia 23 kwietnia 2010 r., Warszawa; tytuł rozprawy: *„Rekonstrukcja środowiska sedymentacji i diagenety plejstocénskich osadów i szczątków kostnych z jaskini Biśnik (Jura Polska) na podstawie badań geochemicznych”*, promotorzy: prof. dr hab. Leszek Lindner (Wydział Geologii Uniwersytetu Warszawskiego, Instytut Geologii Podstawowej) i dr hab. Jan Parafiniuk (Wydział Geologii Uniwersytetu Warszawskiego, Instytut Geochemii, Mineralogii i Petrologii),
- **2005 – magister geologii, specjalizacja geologia czwartorzędu** – Wydział Geologii Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa; praca pt.: *„Szczątki rosomaka (Gulo gulo) w wybranych stanowiskach osadów czwartorzędowych Wyżyny Krakowsko-Wieluńskiej”*, promotorzy: prof. dr hab. Leszek Lindner (Wydział Geologii Uniwersytetu Warszawskiego, Instytut Geologii Podstawowej) i dr hab. Mieczysław Wolsan (Muzeum i Instytut Zoologii Polskiej Akademii Nauk),
- **2003 – licencjat w zakresie geologii** – Wydział Geologii Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa; praca pt.: *„Rezerwat geologiczny Rancho La Brea w Kalifornii”*, promotor: prof. dr hab. Andrzej Radwański (Wydział Geologii Uniwersytetu Warszawskiego, Instytut Geologii Podstawowej).

3. *Przebieg zatrudnienia:*

- Instytut Nauk Geologicznych Polskiej Akademii Nauk, asystent: 19.04.2010 – 31.12.2010;
- Instytut Nauk Geologicznych Polskiej Akademii Nauk, adiunkt: od 01.01.2011;
- Instytut Nauk Geologicznych Polskiej Akademii Nauk, menadżer Laboratorium Bioindykatorów: 01.04.2013 – 31.03.2016.

4. *Osiągnięcie wynikające z art. 16 ust. 2 ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz. U. 2016 r. poz. 882 ze zm. w Dz. U. z 2016 r. poz. 1311.):*

a) *Tytuł osiągnięcia:*

Rekonstrukcja środowiska i paleoekologii ssaków późnoczwartorzędowych na podstawie geochemii izotopowej ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) kości i zębów kopalnych

b) *Prace wchodzące w skład osiągnięcia:*

Przedstawiane przeze mnie osiągnięcie naukowe jest opublikowane w formie pięciu artykułów [A1, A2, A4, A5, A6] oraz jednego rozdziału w monografii [A3]. Jestem pierwszym autorem i zarazem autorem korespondencyjnym trzech spośród wymienionych artykułów [A1, A2, A6], oraz pierwszym autorem rozdziału w monografii. W dwóch pozostałych artykułach jestem odpowiednio trzeci i czwarty na liście autorów.

W skład osiągnięcia wchodzi następujące prace:

[A1]. **Krajcarz M.T.**, Krajcarz M. 2014. The 200,000 year long record of stable isotopes ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) of cave bear (*Ursus spelaeus*) teeth from one site – Biśnik Cave, Poland. *Quaternary International* 339-340: 119-130, doi: 10.1016/j.quaint.2013.07.022. Impact Factor = 2,062; punktacja MNiSW = 30 (dane na rok opublikowania – 2014).

[A2]. **Krajcarz M.T.**, Krajcarz M., Marciszak A. 2014. Paleoecology of bears from MIS 8 – MIS 3 deposits of Biśnik Cave based on stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) and dental cementum analyses. *Quaternary International* 326-327: 114-124, doi: 10.1016/j.quaint.2013.10.067. Impact Factor = 2,062; punktacja MNiSW = 30 (dane na rok opublikowania – 2014).

[A3]. **Krajcarz M.T.**, Krajcarz M. 2014. Summers and winters at Wilczyce. Seasonal changes of Paleolithic settlement and environment on the basis of seasonality and isotope analyses of animal teeth. W: Schild R. (red.), Wilczyce. A late Magdalenian winter hunting camp in southern Poland. Institute of Archaeology and Ethnography PAS, Warszawa, ss.: 137-148 (rozdział w monografii).

- [A4]. Piskorska T., Stefaniak K., Krajcarz M., **Krajcarz M.T.** 2015. Reindeer during the Upper Palaeolithic in Poland: Aspects of variability and paleoecology. *Quaternary International* 359-360: 157-177, doi: 10.1016/j.quaint.2014.08.027. Impact Factor = 2,067; punktacja MNiSW = 30 (dane na rok ublikowania – 2015).
- [A5]. Krajcarz M., Pacher M., **Krajcarz M.T.**, Laughlan L., Rabeder G., Sabol M., Wojtal P., Bocherens H. 2016. Isotopic variability of cave bears ($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$) across Europe during MIS 3. *Quaternary Science Reviews* 131: 51-72, doi: 10.1016/j.quascirev.2015.10.028. Impact Factor = 4,797; punktacja MNiSW = 45 (dane na rok ublikowania – 2016).
- [A6]. **Krajcarz M.T.**, Krajcarz M., Bocherens H. 2018. Collagen-to-collagen prey-predator isotopic enrichment ($\Delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{15}\text{N}$) in terrestrial mammals – a case study of a subfossil red fox den. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 490: 563-570, doi: 10.1016/j.palaeo.2017.11.044. Impact Factor = 2,578; punktacja MNiSW = 35 (dane na rok 2016; dane dla roku opublikowania 2018 nie są jeszcze dostępne).

c) *Omówienie celu naukowego ww. prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem ich ewentualnego wykorzystania*

REKONSTRUKCJA ŚRODOWISKA I PALEOEKOLOGII SSAKÓW PÓŹNOCZWARTORZĘDOWYCH NA PODSTAWIE GEOCHEMII IZOTOPOWEJ ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) KOŚCI I ZĘBÓW KOPALNYCH

WSTĘP

Zastosowanie analiz izotopów stabilnych do badań współczesnych i dawnych środowisk oraz ekosystemów ma stosunkowo długą historię (Craig 1953, 1954, Shearer i Kohl 1986, van der Merwe 1982, DeNiro 1985, Heaton i in. 1986, Schwarcz i Schoeninger 1991, Ambrose i Krigbaum 2003). W ostatnich dwóch dekadach nastąpił wyraźny rozwój tej gałęzi nauki (np. Gannes i in. 1998, Kelly 2000, Bocherens 2000, 2015, Bocherens i in. 1991, 1994, 1996, 2011, 2014, Ambrose i Krigbaum 2003, Koch 2007). Wiąże się to przede wszystkim z wdrożeniem technologii pozwalających na precyzyjne pomiary składu izotopowego małych próbek. Udoskonalone możliwości analityczne istotnie wpłynęły na odbiór tego rodzaju danych przez badaczy, wcześniej nieprzekonanych co do wiarygodności metod izotopowych, i zarazem

spowodowało znaczny wzrost zainteresowania geochemią izotopową w naukach związanych z rekonstrukcjami paleoekosystemów, m.in. w geologii, paleontologii i archeologii.

Zastosowanie metod izotopowych do badań fauny czwartorzędowej rozwinęło się na większą skalę dopiero w latach 90-tych XX wieku. Szczególne znaczenie miały prace o charakterze metodycznym, w tym dotyczące preparatyki kopalnych kości i zębów w celu wyizolowania czystego geochemicznie materiału (deNiro 1985, Ambrose 1990, Bocherens i in. 1996, 1997, Koch i in. 1997). Do istotnych należą również prace dotyczące rozprzestrzenienia izotopów stabilnych w geosferze (Bakwin i in. 1998, Evans 2001, Amundson i in. 2003, podsumowanie przedstawia Koch 2007). Nieodzowne dla interpretacji ekologicznych było rozpoznanie zjawiska troficznego frakcjonowania izotopowego w ekosystemie (Schoeninger 1985, Bryant i Froelich 1995, Bocherens 2000, Balasse 2002, Bocherens i Drucker 2003, Passey i in. 2005, Fox-Dobbs i in. 2007), jak też frakcjonowania pomiędzy tkankami organizmu (Sholto-Douglas i in. 1991, Roth i Hobson 2000, Ambrose i Krigbaum 2003, De Smet i in. 2004). Prace te pozwoliły na sformułowanie podstawowych założeń biogeochemii izotopowej (Koch 2007), którą można dziś uznać za jeden z fundamentów nowoczesnych badań nad paleośrodowiskiem.

Skład izotopowy pierwiastków lekkich – tlenu, węgla i azotu (mierzony jako wartości $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$ i $\delta^{15}\text{N}$) w szczątkach fauny może być z powodzeniem wykorzystywany do rekonstrukcji środowiska i odtwarzania ekologii troficznej badanych zwierząt. W szerszym ujęciu, może być zastosowany do wnioskowania o relacjach w obrębie paleoekosystemów oraz o warunkach abiotycznych.

Szczególne znaczenie w badaniach izotopowych paleośrodowiska czwartorzędowego zajmują analizy składu izotopowego tlenu. Są one z sukcesem stosowane do rekonstrukcji zmian klimatu (głównie paleotemperatury) zapisanych w osadach zbiorników morskich i słodkowodnych, w lodzie lodowcowym, naciekach jaskiniowych i węglanach glebowych (np. Shackleton i Hall 1984, Łacka i in. 2009, Jach i in. 2016, Lisiecki i Raymo 2005). Na podobnej zasadzie można wykorzystywać zapis izotopowy w tkankach zwierzęcych, np. w szkliwie. W przypadku długo rosnących zębów szkliwo może rejestrować warunki pogodowe poszczególnych pór roku (Feranec i in. 2009, Fricke i O'Neil 1996). W środowiskach lądowych sygnał izotopowy tlenu, w zależności od położenia geograficznego i fizjologii, może też zależeć od odległości od morza, warunków wilgotnościowych i źródła wody (Levin i in. 2006, Skrzypek i in. 2011, Bocherens i in. 2011). Natomiast sygnał izotopowy węgla i azotu w tkankach zwierzęcych pozostaje pod mniejszą kontrolą środowiska abiotycznego i jest przede

wszystkim zależy od składu izotopowego pokarmu (DeNiro i Epstein 1978, Bryant i Froelich 1995, Cerling i Harris 1999, Bocherens 2000, 2015, Lee-Thorp i Sponheimer 2003, Passey i in. 2005, Koch 2007). Pozwala zatem na rekonstrukcje paleoekologiczne, głównie w aspekcie diety i poziomu troficznego. Ponadto, w przypadku węgla mechanizmem odpowiedzialnym za wprowadzanie do biocenozy jest fotosynteza (Körner i in. 1991, Fricke 2007, ale także zadrzewienie: Drucker i in. 2008). W związku z tym skład izotopowy węgla jest doskonałym narzędziem do identyfikowania biochemicznych szlaków fotosyntetycznych, i co się z tym wiąże, rekonstruowania udziału grup fizjologicznych roślin w dawnej szacie roślinnej. Z kolei źródłem azotu dla biocenozy jest azot związany w glebie (Mariotti i in. 1980, Amundson i in. 2003), którego skład izotopowy zależy od aktywności mikrobialnej i dojrzałości gleb, a pośrednio od warunków klimatycznych.

Jednostka, w której jestem zatrudniony – Instytut Nauk Geologicznych PAN – stwarza wyjątkowe możliwości do rozwijania badań wykorzystujących analizę zmienności składu izotopowego. Decyduje o tym przede wszystkim wyposażenie laboratoriów, od wielu lat specjalizujących się w geochemii izotopów, jak też generalne ukierunkowanie kadry na badania w tym zakresie. Pozyskane przeze mnie granty na projekty badawcze również posłużyły rozwojowi tych badań (m.in. poprzez zakup sprzętu niezbędnego na wstępnym etapie preparatyki kopalnych szczątków zwierzęcych). Tak jak miejsce pracy zaoferowało wyjątkowe możliwości analityczne, tak szeroka współpraca z archeologami i paleontologami umożliwiła mi dostęp do unikalnego materiału badawczego, a tym samym umożliwiła podjęcie badań nad paleośrodowiskiem i kopalną fauną przy wykorzystaniu metod geochemii izotopowej.

CELE BADAWCZE

W moich badaniach podjąłem się odtworzenia warunków środowiskowych – przede wszystkim klimatycznych i siedliskowych, a także stosunków troficznych, panujących na wybranych obszarach południowej Polski. Rekonstrukcji dokonałem na bazie szczątków późnoczwartorzędowej fauny kopalnej. **Głównym celem prowadzonych przeze mnie badań, wchodzących w skład prezentowanego osiągnięcia naukowego, była rekonstrukcja ekologicznych i geograficznych aspektów paleośrodowiska** wybranych stanowisk osadów czwartorzędowych, w tym rozpoznanie środowiska życia i ekologii kopalnej fauny.

Z uwagi na szczególne zapotrzebowanie na tego typu dane w archeologii, zwłaszcza paleolitu, **wybór obszaru badań i materiału został ukierunkowany na ważne stanowiska**

archeologiczne [A1-A4]. Służyło to z jednej strony określeniu środowiska życia człowieka pradziejowego, a z drugiej znalezieniu dodatkowych danych do klimatostratygrafii stanowisk.

Szczególne znaczenie w moich badaniach zajęła Jaskinia Biśnik – wielowarstwowe i wielokulturowe stanowisko środkowego paleolitu, na którym zachowane są również pozostałości osadnictwa dolno- i górnopaleolitycznego oraz holocenijskiego (Cyrek 2002, 2013, Cyrek i in. 2010, 2014). Jaskinią tą zainteresowałem się już w ramach mojej pracy doktorskiej (Krajcarz 2009), wówczas moje badania koncentrowały się wokół składu chemicznego i mineralnego osadów i kości kopalnych.

Unikalna wartość tego stanowiska na skalę kraju i Europy środkowej, oraz znaczenie dla stratygrafii i paleogeografii plejstocenu (Miroslaw-Grabowska 2002a, Krajcarz i in. 2010) stały się bodźcem do rozszerzenia badań i zastosowania nowych metod. Zachowana w jaskini sekwencja osadów dokumentuje środowisko późnej części środkowego plejstocenu, późnego plejstocenu oraz holocenu, rejestrując ok. 250 000 lat (Krajcarz i in. 2014). W serii osadowej o kilkumetrowej miąższości zachowanych jest co najmniej 21 poziomów środkowopaleolitycznych, dokumentujących wielokrotne zasiedlenie przez grupy neandertalskie, i zapisujących kilkakrotne zmiany w tradycji kulturowej (Cyrek 2002, 2013, Cyrek i in. 2010, 2014, Krajcarz i Cyrek 2011). W kontekście dużego znaczenia jaskini w archeologii, szczególnie ważne stało się zrozumienie zmian warunków środowiskowych, jakie towarzyszyły zapisanym w osadach przemianom kulturowo-społecznym lub wręcz były za nie odpowiedzialne, w szczególności zmian w klimacie i ekosystemach [A1, A2, A4].

Ważnym przedmiotem moich badań, a pośrednio ich celem, stał się **niedźwiedź jaskiniowy** (*Ursus spelaeus* sensu lato, Rosenmüller, 1794) i jego paleoekologia [A1, A2, A5]. Zaistniały ku temu dwie przyczyny.

Po pierwsze, jest to najbardziej rozpowszechniony gatunek wśród znalezisk plejstocenijskiej megafauny w Europie. Na wielu stanowiskach jaskiniowych – które są głównym źródłem szczątków plejstocenijskich ssaków – niedźwiedź jaskiniowy stanowi ponad 90 % materiału (Wojtal 2007, Münzel i in. 2014). Jest to niewątpliwie efekt zimowania niedźwiedzi w jaskiniach, co ułatwiało im przetrwanie niekorzystnych warunków, ale było obciążone wysoką śmiertelnością (Kurtén 1976). Wysoka frekwencja szczątków niedźwiedzia jaskiniowego na stanowiskach jaskiniowych czyni zeń najłatwiej dostępny materiał badawczy, który można analizować w ilościach reprezentatywnych statystycznie. Należy tu zaznaczyć, że w przypadku innych gatunków zwierząt, również interesujących z paleoekologicznego punktu widzenia, jak

np. lew jaskiniowy, rosomak, mamut czy nosorożec włośchaty, liczba szczątków na poszczególnych stanowiskach i w warstwach rzadko przekracza kilka okazów, co utrudnia rozpoznanie zróżnicowania izotopowego pomiędzy osobnikami i w skali czasu, jak i przeprowadzenie statystycznie wiarygodnych analiz porównawczych. Ta uwaga dotyczy również szczątków paleolitycznych ludzi, dotychczas znalezionych w Polsce w liczbie zaledwie kilkunastu osobników. Przy wyborze materiału badawczego nie bez znaczenia jest też fakt wartości muzealnej i paleontologicznej szczątków fauny plejstocenijskiej, co implikuje trudności w opróbowaniu okazów. Badania geochemiczne mają wszak charakter niszczący, nawet przy uwzględnieniu małej wielkości próbek. Duża liczba okazów niedźwiedzia jaskiniowego w kolekcjach znacznie ułatwia uzyskanie zgody na badania izotopowe od osób i instytucji opiekujących się zbiorami.

Po drugie, powszechnie przyjmowana jest w paleontologii szeroka tolerancja ekologiczna tego gatunku (Kurten 1968, Kahlke 1991), podobnie zresztą jak ma to miejsce w przypadku pokrewnego mu niedźwiedzia brunatnego. Na wielu stanowiskach jaskiniowych szczątki niedźwiedzia jaskiniowego występują niemal we wszystkich warstwach, związanych zarówno ze środowiskiem leśnym, jak też stepowym i tundrowym, zarówno z chłodnymi jak i ciepłymi fazami klimatycznymi (Kahlke 1999, Wojtal 2007). Czyni to niedźwiedzia perspektywnym obiektem badań paleośrodowiskowych, ponieważ potencjalnie może on rejestrować zapis różnych ekosystemów i warunków życia. Co również istotne, niedźwiedź jaskiniowy, mimo pozycji systematycznej w rzędzie drapieżnych i pokrewieństwa z gatunkami mięsożernymi, był zwierzęciem roślinożernym. Wskazują na to dostępne dane izotopowe, ale również analizy morfologii czaszki, żuchwy i uzębienia, oraz analizy śladów starcia na zębach (Bocherens i in. 1994, 1997, 2011, Nelson i in. 1998, Stiner i in. 1998, Van Hateren i in. 2009, Münzel i in. 2014). Zwierzęta roślinożerne w większym stopniu nadają się do rekonstrukcji paleośrodowiskowych, gdyż zapisują w swoich tkankach sygnał izotopowy reprezentujący szatę roślinną – oczywiście w pewnym zakresie, zależnym od rodzaju pożywienia (Bocherens i in. 2011, Bocherens 2015). Natomiast gatunki mięsożerne rejestrują sygnał izotopowy ofiar, który może w dużym stopniu zależeć od indywidualnych preferencji łowieckich drapieżnika.

Warto nadmienić, że niedźwiedź jaskiniowy był pierwszym spośród wymarłych gatunków plejstocenijskiej megafauny, który został poznany pod kątem izotopowym (Bocherens i in. 1990, 1994). Dzięki analizom izotopowym węgla i azotu udowodniono jego roślinożerność (Bocherens 2015), choć wyniki dla dwóch stanowisk z Rumunii sugerują, że niektóre populacje mogły być wszystkożerne (Richards i in. 2008, Robu i in. 2013). Dotychczasowe badania

izotopowe dotyczyły również wpływu hibernacji oraz wieku osobniczego na skład izotopowy tkanek tego zwierzęcia (Bocherens i in. 1994; Fernandez Mosquera 1998, Nelson i in. 1998, Lidén i Angerbjörn 1999, Grandal d'Anglade i Fernandez Mosquera 2008).

Od początku zajmowania się problematyką izotopową moje szczególne zainteresowanie (a nie ukrywam, że również pewne wątpliwości), budziła sprawa **możliwości i ograniczeń interpretacyjnych**. W szczególności zastanawiało mnie jaki wpływ na izotopowy zapis warunków środowiskowych w szczątkach zwierząt – oraz na prawidłowe odczytywanie tego zapisu – miały czynniki, które mogły wpływać na ekologię i/lub fizjologię zwierząt będących nośnikami informacji izotopowej, w tym rozprzestrzenienie geograficzne, różnice taksonomiczne i stratygraficzne.

Podążając tym tokiem rozumowania sformułowałem **szczegółowe cele moich badań, mające charakter metodyczno-interpretacyjny** i w moim zamierzeniu służące rozpoznaniu ograniczeń dla stosowalności szczątków zwierzęcych (w tym zwłaszcza niedźwiedzia jaskiniowego) w rekonstrukcjach paleoekologicznych i paleogeograficznych:

- Sprawdzenie, czy **różnice w pozycji stratygraficznej zaznaczają się w sygnale izotopowym** w szczątkach zwierzęcych (w szczególności – niedźwiedzia jaskiniowego), za pomocą prześledzenia zróżnicowania izotopowego w szczątkach jednego gatunku zachowanych w długim profilu osadów [A1, A2].
- Oszacowanie **wpływu czynników geograficznych (szerokość i długość geograficzna, wysokość bezwzględna) na zmienność zapisu izotopowego** w szczątkach zwierzęcych jednego gatunku (w szczególności – $\delta^{13}\text{C}$ i $\delta^{15}\text{N}$ w kolagenie kostnym niedźwiedzia jaskiniowego) [A2, A5]. Analogiczne zamierzenia podjąłem pod kątem sygnału izotopowego w szklwie ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$), jednak w mniejszym zakresie ze względu na uboższe dane literaturowe, jakie można użyć do porównań [A2].
- Oszacowanie, czy stosowane w paleontologii **wskaźniki izotopowe określone dla współczesnych gatunków mają znaczenie uniwersalne, tzn. czy są niezależne od taksonomii** (a więc czy można je przenieść na gatunki wymarłe lub daleko spokrewnione, takie jak niedźwiedź jaskiniowy). W szczególności chodziło mi o badania relacji troficznych opartych na tzw. wskaźniku wzbogacenia troficznego (TEF), który jest stosowany do rozpoznania poziomu troficznego (roślinożerności/mięsożerności) [A6]. Dodatkowym celem było **porównanie sygnatury izotopowej pomiędzy blisko spokrewnionymi gatunkami**, w tym przypadku różnymi gatunkami niedźwiedzi z rodzaju *Ursus* [A2].

MATERIAŁ I METODY BADAŃ

Materiał badawczy stanowiły kopalne szczątki plejstoceny i holoceny ssaków – kości i zęby. Zdecydowana większość materiału pochodziła ze stanowisk jaskiniowych: z Jaskini Biśnik [A1, A2, A4, A5], Jaskini Perspektywicznej i Jaskini Nietoperzowej [A5]. We współpracy z kolegami z zagranicznych jednostek uwzględniłem również materiał z jaskiń: Medvedia (Słowacja) i Winden (Austria) [A5]. Większa część materiału to szczątki niedźwiedzia jaskiniowego (*Ursus spelaeus* sensu lato, czyli grupa obejmująca potencjalnie różne genetyczne, lecz blisko spokrewnione i morfologicznie niemal identyczne gatunki, tzn. *Ursus ingressus*, *U. spelaeus* sensu stricto, *U. eremus*, *U. ladinicus*). Na mniejszą skalę uwzględniłem również inne gatunki niedźwiedzi (*U. arctos*, *U. deningeri*) [A2] oraz ssaki kopytne (renifer *Rangifer tarandus*, jelen szlachetny *Cervus elaphus*, dzik *Sus scrofa*, dziki koń *Equus ferus*, nosorożec włochaty *Coelodonta antiquitatis* i inne) [A2-A4, a jako materiał porównawczy również A1 i A5]. Do badań o charakterze aktualistycznym użyłem bogatego gatunkowo materiału subfosylnego ze sztolni w Potoku-Senderkach [A6].

Zajmowałem się dwoma rodzajami tkanek, które zachowują się w stanie kopalnym, a zarazem stanowią dwa rodzaje próbek wymagające odmiennej preparatyki i zapisujące inne czynniki środowiskowe – **szkliwo zębów** [A1-A4] i **kości** [A5, A6]. W przypadku szkliwa frakcją analityczną były grupy węglanowe, częściowo podstawiające fosforan lub pozycję grupy OH w apatycie. Stosowana procedura prowadziła ostatecznie do wydzielenia i pomiarów spektrometrycznych składu izotopowego CO₂. Analizy szkliwa pozwalały zatem na pomiar wartości izotopowych $\delta^{13}\text{C}$ i $\delta^{18}\text{O}$. W przypadku kości frakcją analityczną stanowił kolagen. Pomiary spektrometryczne dotyczyły produktów spalania w atmosferze tlenowej, tzn. CO₂ i N₂, co umożliwiało pomiar wartości izotopowych $\delta^{13}\text{C}$ i $\delta^{15}\text{N}$.

W badaniach szczególną wagę przykładałem do **preparatyki chemicznej próbek, mającej na celu wyizolowanie czystych frakcji analitycznych**. Przyjąłem preparatykę zgodną z szeroko akceptowanymi procedurami (Bocherens i in. 1996, 1997, Koch i in. 1997), co wymagało częściowego dostosowania laboratorium. Ponadto część preparatyki kolagenu wykonałem w cenionym i wyspecjalizowanym laboratorium biogeochemicznym prof. Hervé Bocherens'a na Uniwersytecie w Tybindze, podczas wyjazdów szkoleniowo-badawczych. W przypadku szkliwa, ekstrakcja apatytu polegała na usunięciu potencjalnych zanieczyszczeń organicznych i węglanowych (Bocherens i in. 1996, Koch i in. 1997) poprzez traktowanie kolejno środkiem utleniającym i kwasem octowym. Pomiary izotopowe prowadzone były na urządzeniu KIEL sprzężonym ze spektrometrem masowym Finnigan Delta+. Prowadziłem

również wewnętrzną laboratoryjną kontrolę stanu zachowania próbek poprzez wydzielanie frakcji fosforanowej (metodyka wg Tütken i in. 2006) i porównanie wartości $\delta^{18}\text{O}$ pomiędzy frakcją fosforanową i węglanową. W przypadku kolagenu, stosowałem procedurę ekstrakcyjną wg Bocherens'a i in. (1997). Polegała ona na wyizolowaniu długich łańcuchów kolagenu przy usunięciu zanieczyszczeń organicznych i węglanowych. W tym celu stosowałem tzw. procedurę ABA (acid-base-acid), z podgrzewaniem na ostatnim etapie maceracji do 100°C. Kontrola jakości kolagenu była prowadzona poprzez analizę zawartości C i N w ekstrakcie, i wykluczenie próbek nie spełniających norm (DeNiro 1985, Ambrose 1990). Pomiary izotopowe zostały wykonane na spektrometrze masowym Thermo Quest Delta+ XL. Szczegółowy opis metodyki znajduje się w pracach wchodzących w skład omawianego osiągnięcia [A1-A6], oraz w literaturze tam cytowanej.

Istotną część opracowania wyników, którą się zajmowałem, stanowiły **analizy statystyczne**, w tym testy nieparametryczne, korelacje liniowe i analiza wariancji. Analizy te stanowiły na ogół pomocnicze narzędzie dla oszacowania jakości danych [A1, A2, A6], a w przypadku badań geograficznego zróżnicowania izotopowego [A5] stanowiły zasadniczą część całej pracy.

OPIS UZYSKANYCH WYNIKÓW, ZAPREZENTOWANYCH W PUBLIKACJACH [A1-A6] STANOWIĄCYCH OSIĄGNIĘCIE NAUKOWE

[A1]. Krajcarz M.T., Krajcarz M. 2014. **The 200,000 year long record of stable isotopes ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) of cave bear (*Ursus spelaeus*) teeth from one site – Biśnik Cave, Poland.** *Quaternary International* 339-340: 119-130, doi: 10.1016/j.quaint.2013.07.022.

Tło powstania artykułu:

W Jaskini Biśnik (gm. Wolbrom, pow. olkuski) występuje unikalny na skalę europejską długi zapis geologiczny (ok. 250 000 lat, stadia izotopowe od MIS 8 do MIS 1) wraz z zachowanymi w osadach licznymi szczątkami kopalnych ssaków, w tym w największej liczbie niedźwiedzia jaskiniowego (Stefaniak i Marciszak 2009). Stwarza to możliwość badań paleoekologicznych tego gatunku na przestrzeni w zasadzie całego okresu jego występowania.

Podstawowy materiał analityczny w badaniach $\delta^{18}\text{O}$ w szczątkach zwierzęcych, tzn. szklivo zęba, uznawane jest za bardzo trwałą geochemicznie tkankę, która w ograniczonym stopniu podlega procesom diagenety (Koch 2007) – przynajmniej w omawianym przedziale młodszego plejstocenu i holocenu. Pozwala to na przyjęcie powszechnie akceptowanego założenia, że w większości przypadków stratygrafia nie ma znaczenia dla stanu zachowania sygnału izotopowego w szkliwie (Bocherens i in. 1991), przynajmniej w obrębie jednego stanowiska, i zarówno stare jak i młode geologicznie materiały można porównywać. Jednak z drugiej strony, znanym zjawiskiem są różnice w metabolicznym

frakcjonowaniu izotopów tlenu pomiędzy różnymi taksonami (Sánchez Chillón i in. 1994; Skrzypek i in. 2011), wykształcone w toku ewolucji, a także zależne od rozmiarów i metabolizmu. W związku z tym rodzi się pytanie o ewentualne różnice we frakcjonowaniu, jakie mogą zaznaczyć się w obrębie jednego taksonu – bądź w linii filogenetycznej następujących po sobie form – przy rozpatrywaniu długiej chronologii, dającej miejsce na ewentualne zmiany ewolucyjne.

Cel badań:

Nadrzędnym celem opracowania było zastosowanie analizy izotopowej jako nowej dla Jaskini Biśnik metody rekonstruowania paleoklimatu i ustalania klimatostratygrafii warstw. Zapotrzebowania na takie dane wynikało z faktu, że wcześniejsze badania geologiczne i paleoekologiczne dawały nie zawsze zbieżne rezultaty (Miroslaw-Grabowska 2002a,b, Krajcarz 2009, Krajcarz i in. 2010, 2014, Gąsiorowski i in. 2014, Socha 2014). Ze względu na powszechność szczątków niedźwiedzia jaskiniowego w osadach Jaskini Biśnik i ich występowanie w większości warstw w profilu osadowym, celem stała się rekonstrukcja klimatu w zapisie izotopowym w zębach niedźwiedzia.

Pośrednimi celami opracowania było:

- a) wyznaczenie ewentualnych trendów chronologicznych w biogeochemii izotopowej niedźwiedzia jaskiniowego, i poprzez to sprawdzenie, czy sygnał izotopowy zapisany w szczątkach niedźwiedzia jaskiniowego jest stabilny i nadaje się do rekonstrukcji paleoklimatycznych i zastosowań klimatostratygraficznych;
- b) rozpoznanie czy i w jakim stopniu sygnatura izotopowa w obrębie jednego gatunku (niedźwiedzia jaskiniowego) jest czuła na duże zmiany klimatyczne, jakie miały miejsce podczas środkowego i późnego plejstocenu, i które niewątpliwie są zapisane w tak długim profilu osadów.

Rezultaty artykułu [A1]:

Uzyskano wartości $\delta^{13}\text{C}$ i $\delta^{18}\text{O}$ dla 121 zębów niedźwiedzia, reprezentujących większość warstw w jaskini – od osadów datowanych na stadium MIS 8 po schyłek stadium MIS 3.

W świetle dostępnych danych geologicznych, przebadana sekwencja zawierała osady powstałe podczas dwóch interglacjalów (MIS 7 i MIS 5e), a także podczas kilku interstadiałów i stadiałów środkowego i późnego plejstocenu (Krajcarz i in. 2014). Rozkład średnich wartości $\delta^{18}\text{O}$ w profilu osadów przedstawia jednak zaskakujący obraz. Różnice między poszczególnymi warstwami są w większości przypadków nieznaczne i niewątpliwie nie odzwierciedlają głębokich różnic klimatycznych na linii stadiał-interglacjal. Warstwy reprezentujące najcieplejsze warunki klimatyczne na podstawie parametrów wietrzniowych (Krajcarz i in. 2014) i molekularnych biomarkerów (Krajcarz i in. 2010), takie jak 11, 13a i 14, nie wykazują odmienności izotopowej w stosunku do warstw wiązanych ze stadiałami (np. 12, 13, 16). Wyraźnie natomiast wyróżnia się warstwa 10, litologicznie zbliżona do serii warstw 9, 10a i 11, ale izotopowo od nich odmienna, oraz kompleks warstw S, zbudowanych z koluwalnego materiału. Rozpatrując przebieg krzywej $\delta^{18}\text{O}$ całościowo, dolna część profilu do wysokości warstwy 13 wykazuje ujednoczenie wartości, powyżej zaznaczają się wahania. Wartości $\delta^{13}\text{C}$

wykazują większe oscylacje w profilu, lecz nie korelują się ani z wartościami $\delta^{18}\text{O}$, ani ze wskaźnikami rodzaju szaty roślinnej wyliczonymi na podstawie analiz molekularnych biomarkerów zachowanych w osadzie (Krajcarz i in. 2010).

Przeprowadzone badania wykazały, że niedźwiedź jaskiniowy nie jest dobrym nośnikiem informacji paleoklimatycznej. Zaprezentowano kilka hipotez wyjaśniających taki stan rzeczy:

- Metabolizm niedźwiedzi uległ zmianie między okresem sedymentacji dolnej i górnej części profilu, np. wskutek ewolucyjnych zmian metabolizmu lub zmian behawioralnych, takich jak długość hibernacji. Wątek ten rozwinąłem w pracy [A2].
- Zmiany w źródle wody, z którego korzystały niedźwiedzie w różnych okresach.
- Czynniki diagenetyczne, odpowiedzialne za ujednoczenie wartości izotopowych poniżej warstwy 13. Choć pozycja stratygraficzna omawianej warstwy – schyłek interglacjalnego eemskiego (Krajcarz i in. 2010, 2014) – mogłaby sugerować ewentualne procesy geochemiczne związane z warunkami interglacjalnymi, to jednak kontrolne próbki pobrane z innych gatunków z dolnej i górnej części sekwencji osadowej nie wykazują różnic wskazujących na kierunkowe zmiany sygnału izotopowego.
- Niedźwiedź jaskiniowy nie wykazywał szerokiej tolerancji ekologicznej, a przynajmniej nie w tak dużym zakresie jak dotychczas uważano. W myśl tej hipotezy niedźwiedzie występowały w regionie tylko podczas krótkich okresów, znacznie krótszych niż czas akumulacji poszczególnych warstw. Ich sygnał izotopowy nie odzwierciedla zatem średnich warunków środowiskowych panujących podczas akumulacji warstwy, ale pokazuje za każdym razem mniej więcej zbliżone i krótkotrwałe warunki.

Omawiana praca porusza również kwestię różnic izotopowych pomiędzy różnymi anatomicznie zębami niedźwiedzia i przedstawia schemat spodziewanych różnic w zależności od wieku wyrzynania się poszczególnych zębów.

[A2]. Krajcarz M.T., Krajcarz M., Marciszak A. 2014. **Paleoecology of bears from MIS 8 – MIS 3 deposits of Biśnik Cave based on stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) and dental cementum analyses.** *Quaternary International* 326-327: 114-124, doi: 10.1016/j.quaint.2013.10.067.

Tło powstania artykułu:

Badania paleontologiczne prowadzone w ostatnich latach przez dr A. Marciszaka na materiale plejstoceńskim z Jaskini Biśnik wykazały, że na stanowisku tym mamy do czynienia z unikalną sytuacją występowania szczątków trzech gatunków niedźwiedzi. Stwarza to okazję do porównania tych blisko spokrewnionych gatunków w obrębie jednego stanowiska, a więc z pominięciem (przynajmniej częściowym) wpływu różnic geograficznych.

Artykuł stanowi rozwinięcie wątku podjętego w pracy [A1], ze zwróceniem szczególnej uwagi na różnice wynikające z taksonomii, które mogą odzwierciedlać zmiany w zapisie sygnału izotopowego będące skutkiem ewolucji.

Cel badań:

Głównym celem pracy [A2] było porównanie pod względem paleoekologicznym trzech gatunków niedźwiedzi (*Ursus arctos*, *U. deningeri* i *U. spelaeus*) z wykorzystaniem badań izotopowych oraz sezonowości. Drugi cel stanowiło prześledzenie zmian w ekologii tych gatunków na przestrzeni długiego odcinka czasu (od środkowej części środkowego plejstocenu po późny plejstocen, a w przypadku *U. arctos* również holocen), a w miarę dostępnych danych literaturowych również rozpoznanie zmienności geograficznej wśród kopalnych niedźwiedzi pomiędzy różnymi stanowiskami europejskimi.

Rezultaty artykułu [A2]:

W artykule [A1] wykazano, że szczątki niedźwiedzia jaskiniowego z Jaskini Biśnik nie pozwalają na rekonstrukcję paleoklimatu w oparciu o analizy izotopowe. Razem ze współautorką zasugerowaliśmy stosunkowo małą elastyczność ekologiczną tego gatunku, która mogła być odpowiedzialna za występowanie niedźwiedzi w regionie wyłącznie podczas krótkich – w geologicznej skali czasu – okresów ze sprzyjającym klimatem.

Brak indykacyjności paleoklimatycznej nie oznacza jednak, że sygnał izotopowy u niedźwiedzia jaskiniowego nie może być wykorzystany do rekonstrukcji aspektów paleoekologicznych. W niniejszej pracy, przy świadomości niskiej tolerancji ekologicznej gatunku, przedstawiono różnice ekologiczne pomiędzy niedźwiedziem jaskiniowym a innymi gatunkami z rodzaju *Ursus*. Po raz pierwszy zaprezentowano schemat zmian w ekologii izotopowej niedźwiedzia jaskiniowego w długim odcinku czasu.

Porównanie zakresów wartości izotopowych trzech gatunków niedźwiedzi ujawniło interesujące zmiany w ekologii, jakie zaszły na przestrzeni 200 000 lat. W linii ewolucyjnej *U. deningeri* → *U. spelaeus* zaznacza się trend ekologiczny, polegający na stopniowej utracie specjalizacji pokarmowej i rozszerzeniu przestrzeni życiowej na chłodniejsze obszary. Porównanie wielkości zmieniających się zakresów wartości izotopowych z wartościami wykazywanymi przez inne zwierzęta sugeruje, że nie były to zmiany znaczące w sensie ekologicznym, tzn. nie wiązały się z ekspansją na nowe nisze ekologiczne, ale raczej z nieznacznym poszerzeniem dotychczasowej niszy, co zgadza się z rekonstruowaną stosunkowo niską tolerancją ekologiczną gatunku.

Interesująco wygląda porównanie zmian na linii *U. deningeri* → *U. spelaeus* z ekologią izotopową niedźwiedzia brunatnego *U. arctos*, który występował przez cały badany okres aż po holocen (choć jego szczątki są nieliczne). Wartości izotopowe dla tego gatunku są zbliżone w różnych warstwach profilu. Oznacza to, że niedźwiedź brunatny nie uległ wyraźnym zmianom w zakresie ekologii izotopowej na przestrzeni ok. 200 000 lat, kiedy linia niedźwiedzia jaskiniowego wykazywała stopniowe i kierunkowe zmiany. Ponadto, wartości izotopowe niedźwiedzia brunatnego nakładają się na te obserwowane u *U. deningeri*. Jest to przesłanka wskazująca na konkurencję ekologiczną między tymi dwiema liniami filogenetycznymi. Charakter zmian izotopowych w profilu wskazuje, że silniejszą pozycję w tej konkurencji miał niedźwiedź brunatny, którego obecność wymusiła na linii niedźwiedzia jaskiniowego (*U. deningeri* → *U. spelaeus*) konieczność dostosowania się poprzez przesunięcie się ku obszarom niszy ekologicznej nie eksploatowanym przez konkurenta.

Porównanie danych izotopowych uzyskanych dla Jaskini Biśnik z dostępnymi danymi literaturowymi (Bocherens i in. 1991, 1994, Stiner i in. 1998, García García i in. 2009, Feranec i in. 2010, Dotsika i in. 2011) ujawniło, że poszczególne gatunki niedźwiedzi z Jaskini Biśnik wykazywały podobne zakresy wartości izotopowych jak w innych rejonach Europy, tzn. ich zróżnicowanie dietetyczne i warunki środowiskowe wykazywały podobną zmienność. Zbliżone zakresy wartości $\delta^{18}\text{O}$ u *U. deningeri* z Jaskini Biśnik i z innych stanowisk europejskich dostarcza dodatkowych argumentów przeciwko hipotezie diagenetycznego ujednoczenia wartości $\delta^{18}\text{O}$ w dolnej części profilu Jaskini Biśnik [A1], i wskazuje, że to ujednoczenie odzwierciedla czynniki przyżyciowe o charakterze ekologicznym. Z kolei przeciętnie niższe niż w innych stanowiskach europejskich wartości $\delta^{13}\text{C}$ wskazują na nieco większe zalesienie obszaru Jury Polskiej i nawiązują do koncepcji tzw. „mozaiki środowiskowej” (Stefaniak i Marciszak 2009).

[A3]. Krajcarz M.T., Krajcarz M. 2014. **Summers and winters at Wilczyce. Seasonal changes of Paleolithic settlement and environment on the basis of seasonality and isotope analyses of animal teeth.** W: Schild R. (red.), Wilczyce. A late Magdalenian winter hunting camp in southern Poland. Institute of Archaeology and Ethnography PAS, Warszawa, ss.: 137-148.

Tło powstania opracowania:

Kultura magdaleńska to jedna z jednostek archeologicznych późnego paleolitu, która występowała na ziemiach polskich w późnym glacie ostatniego zlodowacenia, ok. 19-13 ka BP (Wiśniewski i in.

2017). *Stanowisko archeologiczne Wilczyce 10 (gm. Wilczyce, pow. sandomierski) jest jednym z bardziej znanych stanowisk tej kultury na obszarze Polski (Schild, red. 2014). Liczna reprezentacja gatunków migrujących wśród szczątków upolowanych zwierząt (koń, nosorożec włochaty, mewy) sugeruje, że obozowisko funkcjonowało o określonej porze roku, związanej z pobytami migrujących stad w rejonie (Nadachowski i in. 2014). Ulokowanie obozowiska w obrębie szczelin (przestrzeni po klinach mrozowych) sugeruje silne związki między aktywnością ludzi paleolitycznych a pogodą (Kolstrup i Schild 2014). W archeologii zaistniała wobec tego potrzeba odpowiedzi na pytania związane z warunkami klimatycznymi funkcjonowania stanowiska.*

Cel badań:

Celem pracy była rekonstrukcja tych aspektów funkcjonowania obozowiska paleolitycznego, które wiążą się z sezonem pobytu łowców, a zatem ustalenie w której porze roku stanowisko było użytkowane, oraz jakie warunki środowiskowe panowały podczas tej pory roku. Zastosowałem wyniki analiz izotopowych zębów zwierzęcych do rozwiązywania wymienionych problemów, w kontekście analiz sezonowości (sezonu śmierci osobnika), przeprowadzonych przez współautorkę.

Rezultaty rozdziału [A3]:

Szczególną wartość opracowania stanowi połączenie dwóch niezależnych metod: analiz sezonowości, które wskazują na czas śmierci zwierzęcia z dokładnością do pory roku, oraz analiz izotopowych, ukierunkowanych tutaj na rekonstrukcję paleotemperatur podczas pór roku. Obie metody uzupełniają się wzajemnie i pozwoliły na ustalenie warunków klimatycznych (pogodowych) podczas pory roku, w której odbywały się polowania.

*Choć na stanowisku zebrano bogatą kolekcję szczątków zwierzęcych (Nadachowski i in. 2014), ich stan zachowania był w wielu przypadkach niesatysfakcjonujący. Ostatecznie udało się wytypować sześć zębów, z których dwa nadawały się do sekwencyjnego opróbowania (nosorożec włochaty *Coelodonta antiquitatis* i dziki koń *Equus ferus*). Są to zwierzęta, których szkliwo formuje się stopniowo przez długi czas (ponad 1 rok), dzięki czemu sekwencyjne opróbowanie wzdłuż kierunku wzrostu zęba pozwala na pozyskanie zapisu izotopowego z poszczególnych pór roku (Fricke i O'Neil 1996). Przy zastosowaniu danych literaturowych na temat metabolicznego frakcjonowania izotopowego tlenu w organizmie konia (ze względu na brak statystycznie reprezentatywnych danych dla nosorożca zastosowano ten sam przelicznik co dla konia), oraz danych na temat zależności między temperaturą powietrza a składem izotopowym wód powierzchniowych (dane pochodzące z monitoringu wód Wisły w Krakowie), można było oszacować przybliżone paleotemperature powietrza dla poszczególnych pór roku.*

Wykonane analizy sezonowości, prowadzone równoległe na zębach badanych izotopowo oraz na kilku innych, wskazały, że polowania miały miejsce zimą. Przybliżone średnie temperatury powietrza wyliczone z wartości izotopowych dla tej pory roku wynosiły ok. -4°C .

Są to temperatury podobne do notowanych współcześnie w Sandomierzu (ok. $-4,1^{\circ}\text{C}$ dla najzimniejszego miesiąca), i nieco niższe od dzisiejszych temperatur w Krakowie ($-2,1^{\circ}\text{C}$) i w Kielcach ($-2,3^{\circ}\text{C}$). Oznacza to, że magdaleńscy łowcy przebywali na Wyżynie Sandomierskiej w okresie, gdy zimy nie były znacząco chłodniejsze od tych, które znamy dzisiaj. Nie oznacza to jednak, że klimat był podobny do dzisiejszego, jako że szacowane średnie temperatury dla lata wynosiły zaledwie $+3,5^{\circ}\text{C}$, a więc były

znacznie niższe od dzisiejszych na tym obszarze – nawet przy uwzględnieniu migracyjnych zachowań tych zwierząt i założeniu, że są to temperatury lata obszarów wysuniętych bardziej na północ. Co interesujące, rekonstruowane temperatury zimy wydają się zbyt wysokie, by umożliwić aktywny rozwój klinów mrozowych znanych ze stanowiska. Należy przypuszczać, że struktury peryglacjalne rozwinęły się wcześniej, a w okresie zasiedlenia magdaleńskiego nie były już aktywne, na co pośrednio wskazuje też wykorzystywanie pustych przestrzeni po wytopionym lodzie przez ówczesną ludność.

Ponadto, analiza zmienności wartości $\delta^{13}\text{C}$ w nawiązaniu do przebiegu zmian temperatury zapisanych w sekwencji próbek ujawniła nieco odmienne modele migracji dla konia i nosorożca. Niższa zmienność $\delta^{13}\text{C}$ u konia sugeruje, że gatunek ten odbywał dalsze wędrówki, umożliwiające mu dostęp do tego samego rodzaju pokarmu przez cały rok. Dieta nosorożca była bardziej zmienna w przeciągu roku.

[A4]. Piskorska T., Stefaniak K., Krajcarz M., Krajcarz M.T. 2015. **Reindeer during the Upper Palaeolithic in Poland: Aspects of variability and paleoecology.** *Quaternary International* 359-360: 157-177, doi: 10.1016/j.quaint.2014.08.027.

Tło powstania artykułu:

Renifer należy do zwierząt stosunkowo licznie reprezentowanych w plejstocenie Polski, a zarazem trudnych w interpretacjach paleoekologicznych, gdyż może zasiedlać zróżnicowane środowiska: od tundry, poprzez lasostep, po tajgę (Kahlke 1999).

Cel badań:

Celem opracowania było rozpoznanie różnych aspektów zróżnicowania, biologii i paleoekologii renifera (*Rangifer tarandus*) w górnym plejstocenie Polski, z wykorzystaniem analiz morfometrycznych, izotopowych i sezonowości.

Rezultaty artykułu [A4]:

Artykuł prezentuje szerokie spektrum danych na temat morfometrii renifera z górnopaleolitycznych stanowisk południowej Polski, pozyskanych przez badaczy z Uniwersytetu Wrocławskiego. Dla uzupełnienia tych danych o informacje paleoekologiczne, zostały wdrożone analizy sezonowości (okresu śmierci zwierząt) oraz wykonane przeze mnie badania izotopowe.

Dane morfometryczne wskazują, że renifery występujące na ziemiach polskich podczas górnego paleolitu (schyłkowa część MIS 3 i MIS 2) należały do formy tundrowej. Z analiz sezonowości wynika zimowy okres śmierci zwierząt, oznaczony dla wszystkich badanych okazów, co oznacza podwyższoną śmiertelność w tym okresie związaną zapewne z aktywnością górnopaleolitycznych myśliwych (jako że okazy pochodziły z paleolitycznych

warstw kulturowych), ale świadczy również, że badany obszar Jury Polskiej znajdował się w zimowej, a więc południowej, strefie migracji reniferów. Dane izotopowe wykazały, że badane renifery żyły w cieplejszych warunkach klimatycznych niż dzisiejsze stada na Alasce i w Kanadzie, choć w chłodniejszych niż górnopaleolityczne renifery z obszaru Moraw. Wartości $\delta^{13}\text{C}$ są wyższe niż przypadku dzisiejszych reniferów północnoamerykańskich, co należy wiązać z większą ilością porostów w diecie i/lub niższym zalesieniem. Jest to dodatkową przesłanką wspierającą wnioski morfometryczne co do zamieszkiwania mniej zalesionych, tundrowych ekosystemów przez badane zwierzęta.

[A5]. Krajcarz M., Pacher M., Krajcarz M.T., Laughlan L., Rabeder G., Sabol M., Wojtal P., Bocherens H. 2016. **Isotopic variability of cave bears ($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$) across Europe during MIS 3.** *Quaternary Science Reviews* 131: 51-72, doi: 10.1016/j.quascirev.2015.10.028.

Tło powstania artykułu:

Dotychczas dostępne dane w zakresie sygnatury $\delta^{15}\text{N}$ i $\delta^{13}\text{C}$ europejskich niedźwiedzi jaskiniowych wskazywały na odmienną izotopową niedźwiedzi z obszaru Rumunii od niedźwiedzi z tego samego przedziału chronologicznego z zachodniej Europy i Alp (Richards i in. 2008, Robu i in. 2013, Trinkaus i Richards 2013). Skład izotopowy szczątków niedźwiedzi z regionu leżącego pomiędzy wspomnianymi obszarami, tzn. z Europy środkowo-wschodniej, był dotychczas nieznany. W związku z tym pozostawało otwartym pytaniem czy sygnał rumuński jest nietypową lokalną aberracją, czy może odzwierciedla geograficzny trend (np. o charakterze wschód-zachód) i może być typowy dla obszaru wschodniej Europy (Bocherens 2015). Dodatkowe pytania dotyczyły pochodzenia tej zmienności, która może być związana z fizjologią (zależną od taksonomii lub pozycji w linii ewolucyjnej), albo z ekologią (zależną od położenia geograficznego lub wieku geologicznego).

Cel badań:

Podstawowym celem pracy było uzupełnienie bazy danych izotopowych ($\delta^{13}\text{C}$ i $\delta^{15}\text{N}$ w kolagenie kostnym) dla niedźwiedzia jaskiniowego (*Ursus spelaeus* sensu lato) o stanowiska z regionu dotychczas nierozpoznanego (Europa środkowo-wschodnia). Kolejnym celem – wynikającym z pierwszego i dzięki niemu możliwym do realizacji – było określenie w oparciu o szeroką bazę danych z całej Europy (materiały opublikowane uzupełnione o pozyskane nowe dane dla Europy środkowo-wschodniej) stopnia i charakteru zróżnicowania geograficznego sygnału izotopowego u niedźwiedzi jaskiniowych w okresie MIS 3 na kontynencie europejskim. Artykuł stanowi rozwinięcie problemu zróżnicowania izotopowego niedźwiedzi jaskiniowych w Europie, poruszonego w pracy [A2], lecz tutaj rozpatrywanego z uwzględnieniem innej tkanki (kości zamiast szkliwa). Kość potencjalnie może rejestrować inne parametry i inaczej ulegać zmianom postdepozycyjnym. Z drugiej strony, stan rozpoznania sygnatury izotopowej kości niedźwiedzia jaskiniowego jest znacznie szerszy niż szkliwa.

Rezultaty artykułu [A5]:

Przy realizacji tego projektu udało się zgromadzić międzynarodowy zespół badaczy i namówić kolegów z Austrii i Słowacji do włączenia ich materiałów do projektu. Dzięki temu możliwe było uzupełnienie bazy danych $\delta^{13}\text{C}$ i $\delta^{15}\text{N}$ o wartości dla 70 okazów, pochodzące z trzech wokółkarpaccich regionów dotychczas w ogóle nie reprezentowanych w literaturze, tzn. z Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej, Rudaw Słowackich i Kotliny Wiedeńskiej.

Artykuł przedstawia dane, które jednoznacznie ujawniły podobieństwo niedźwiedzi jaskiniowych ze wszystkich badanych stanowisk środkowoeuropejskich do niedźwiedzi zachodnioeuropejskich i alpejskich, a także niektórych południowoeuropejskich i kaukaskich. Natomiast nie występuje podobieństwo do nietypowych populacji rumuńskich. Wykazaliśmy w ten sposób, że nietypowe wartości z dwóch stanowisk w południowo-zachodniej Rumunii – Peștera cu Oase i Urșilor – nie reprezentują szerszego trendu wschodnioeuropejskiego, lecz nadal pozostają izolowanymi przypadkami o niewyjaśnionej genezie.

By lepiej rozpoznać relacje ekologiczne między populacjami niedźwiedzi z całego kontynentu, a także znaleźć ewentualne wyjaśnienie rumuńskiej aberracji, zastosowałem metody statystyczne uwzględniające dane izotopowe i parametry geograficzne badanych stanowisk (szerokość geograficzna, długość geograficzna, wysokość bezwzględna). Analizy te ujawniły wyraźną zależność między wartościami $\delta^{15}\text{N}$ i wysokością n.p.m., zgodną z trendem znanym u roślin i obserwowanym u zwierząt hodowlanych (Männel i in. 2007).

Wartości $\delta^{13}\text{C}$ rozpatrywane globalnie nie wykazują takiej zależności, co pozostaje w sprzeczności z sytuacją spodziewaną i ogólnymi zasadami ekologii izotopowej. Szczegółowa analiza rozkładu wartości $\delta^{13}\text{C}$, przy uwzględnieniu położenia stanowisk w różnych regionach i wewnętrznej struktury zbioru, pozwoliła na rozdzielenie niedźwiedzi na kilka populacji regionalnych, z których każda wykazuje oczekiwany trend wysokościowy. Różnice te nie nawiązują do chronologii ani taksonomii, należy je zatem wiązać z regionalnymi (prawdopodobnie głównie wysokościowymi) różnicami w siedliskach i dostępnym pokarmie.

Analiza korelacji między parametrami pokazała, że szerokość i długość geograficzna nie miały istotnego znaczenia dla ekologii izotopowej niedźwiedzi. Szczegółowa analiza rozkładu wartości $\delta^{13}\text{C}$ i $\delta^{15}\text{N}$ w aspekcie wysokościowym pozwoliła na wskazanie populacji, które żerowały i hibernowały na różnych wysokościach. Dotyczy to alpejskich populacji wysokogórskich.

Analiza wariancji pozwoliła na wskazanie kilku odmiennych izotopowo i zarazem ekologicznie populacji niedźwiedzi jaskiniowych, jakie występowały w Europie w okresie MIS 3. Były to:

- populacja zachodnioeuropejska, obejmująca kilka (lecz nie wszystkie) stanowisk z obszaru rozciągającego się od Półwyspu Iberyjskiego po Belgię;
- populacja alpejska, obejmująca kilka stanowisk położonych powyżej 1500 m n.p.m., w tym wyróżniające się spośród tej grupy stanowisko Conturines;
- populacja „nizinna” – obejmująca większość stanowisk z Europy; do tej grupy należą też wszystkie stanowiska środkowoeuropejskie;
- populacja rumuńska – dwa stanowiska o nietypowych wartościach izotopowych, które mimo uwzględnienia różnic geograficznych wciąż wyraźnie odstają od reszty Europy.

Porównanie danych izotopowych z wiekiem geologicznym i danymi genetycznymi nie ujawniło żadnych zależności. Wskazuje to, że geograficzne zróżnicowanie izotopowe niedźwiedzi jaskiniowych – i co za tym idzie, również ekologiczne – było sterowane głównie rodzajem siedlisk i lokalnymi różnicami w ekosystemach. W zestawieniu z danymi uzyskanymi w pracy [A2] wskazuje to na stopniowe rozszerzanie tolerancji ekologicznej we wszystkich liniach genetycznych wywodzących się od *Ursus deningeri*.

Warto zwrócić uwagę, że badacze, którzy opublikowali nietypowe wartości ze stanowisk Peștera cu Oase i Urșilor, rozszerzyli swoje badania o dodatkowy materiał uwzględniający większą ilość okazów niedźwiedzi jaskiniowych i innych gatunków zwierząt (Robu i in. 2018), częściowo w odpowiedzi na niniejszy artykuł. Nowe badania potwierdziły wysokie wartości $\delta^{15}N$ u niedźwiedzi jaskiniowych, niewystępujące jednak u pozostałych gatunków. Zdaniem autorów może to wskazywać na dużą plastyczność ekologiczną niedźwiedzi, ujawniającą się przynajmniej w rumuńskich populacjach.

Dwa lata po opublikowaniu artykułu [A5] ukazała się praca weryfikująca chronologię stanowiska Conturines (Spötl i in. 2018). Nowe daty radiowęglowe pokazały, że niedźwiedzie z tego stanowiska reprezentują starszy przedział stratygraficzny, zdaniem badaczy interglacjał eemski. Wyjaśnia to zarówno zaobserwowaną w pracy [A5] izotopową odrębność niedźwiedzi z Conturines od populacji z okresu MIS 3, jak również niskie wartości $\delta^{13}C$, wskazujące na bardziej zalesione środowisko.

[A6]. Krajcarz M.T., Krajcarz M., Bocherens H. 2018. **Collagen-to-collagen prey-predator isotopic enrichment ($\Delta^{13}C$, $\Delta^{15}N$) in terrestrial mammals – a case study of a subfossil red fox den.** *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 490: 563-570, doi: 10.1016/j.palaeo.2017.11.044.

Tło powstania artykułu:

Dotychczas wskaźnik wzbogacenia troficznego (TEF), tzn. parametr opisujący przesunięcie izotopowe pomiędzy piętnem troficznym drapieżnika i ofiary, był bezpośrednio wyznaczony w dziko żyjących populacjach ssaków lądowych tylko dla dwóch gatunków – wilka i rysia (Bocherens i Drucker 2003, Fox-Dobbs i in. 2007). Unikalna kolekcja osteologiczna z Potoku-Senderek, pozyskana i opracowana we współpracy z dr Magdaleną Krajcarz (Krajcarz i Krajcarz 2014), stworzyła możliwość uzupełnienia tych danych o kolejny gatunek – lisa. Dzięki temu możliwe stało się sprawdzenie czy TEF jest zróżnicowany międzygatunkowo, a także rozpoznanie TEF dla gatunku o nieco odmiennej ekologii

troficznej – ryś i wilk są skrajnymi mięsożercami, natomiast lis jest oportunistą pokarmowym. Wszystkożerność może mieć szczególne znaczenie przy frakcjonowaniu na linii kolagen ofiary → kolagen drapieżnika, które z założenia dotyczy tylko pokarmu odzwierzęcego. Ma to również przełożenie na badania materiału kopalnego, w przypadku którego zachowane są na ogół tylko resztki pokarmu mięsnego.

Pośrednim impulsem do podjęcia badań był problem paleoekologii niedźwiedzia jaskiniowego i niewyjaśnionego w satysfakcjonujący sposób mechanizmu odpowiedzialnego za jego zróżnicowanie izotopowe, zwłaszcza za odrębność rumuńskich populacji [A5]. Przyczyna tej odrębności była upatrywana przez niektórych badaczy we wszystkożerności tamtejszych populacji (Richards i in. 2008, Robu i in. 2013). Pojawiło się zatem pytanie, czy wskaźnik TEF, słabo rozpoznany dla ekosystemów lądowych, może być przeniesiony na niedźwiedzia jaskiniowego. Innymi słowy – czy podwyższone wartości $\delta^{15}\text{N}$ istotnie świadczą o wyższym udziale pokarmu mięsnego?

Cel badań:

Celem pracy było obliczenie wskaźnika wzbogacenia troficznego (TEF) dla lisa pospolitego (*Vulpes vulpes*), z wykorzystaniem danych izotopowych i tafonomicznych. Pośrednim zadaniem, niezbędnym dla realizacji tego celu, stało się zatem pozyskanie aktualistycznych danych izotopowych ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) dla kolagenu kostnego dziko żyjących lisów i szerokiego spektrum ich ofiar. Jako przykład posłużył subfosylny zespół z Potoku-Senderek. Badania służyły pozyskaniu nowych danych dla interpretacji frakcjonowania izotopowego w lądowych sieciach troficznych, oraz ulepszenia możliwości wykorzystywania sygnału izotopowego w szczątkach kopalnych do rekonstrukcji zależności paleoekologicznych.

Rezultaty artykułu [A6]:

Nieczynna sztolnia w Potoku-Senderkach na Roztoczu Środkowym, obecnie wchodząca w skład obszaru chronionego Natura 2000, stanowi unikalne stanowisko subfosylnej XX-wiecznej fauny, a zarazem aktualistyczny przykład jaskiniopodobnego podziemnego legowiska drapieżnika (Krajcarz i Krajcarz 2014). Szczątki, zakumulowane przez lisy w podziemnej kryjówce służącej wychowaniu młodych, zostały znalezione w niezaburzonym układzie. Stanowisko to umożliwia bezcenny i unikalny wgląd w procesy akumulacji kości w jaskiniach, jak też w dietę lokalnej populacji lisa.

Oznaczony został skład izotopowy łącznie 75 okazów, w tym 15 kości reprezentujących dorosłe i młodociane osobniki lisa pospolitego (*Vulpes vulpes*), jak również 60 kości należących do kilku gatunków ofiar, w tym zwierząt dzikich i hodowlanych. Wszystkie kości pochodziły z podziemnego legowiska lisa i należały do populacji drapieżników oraz zwierząt faktycznie zjedzonych przez te drapieżniki.

Dla oszacowania udziału różnych gatunków w diecie lisa uwzględnione zostały parametry tafonomiczne zespołu, takie jak: NISP (liczba okazów poszczególnych gatunków), MNI (najmniejsza liczba osobników poszczególnych gatunków), masa kości poszczególnych gatunków i masa części jadalnych. Zaproponowałem model matematyczny, pozwalający na wyznaczenie średniej wartości TEF ($\Delta^{13}\text{C}$ i $\Delta^{15}\text{N}$) i jego odchylenia standardowego dla

poszczególnych parametrów tafonomicznych i dla różnych klas wiekowych lisa. Zastosowany test statystyczny wykazał, że wartości TEF dla osobników juvenilnych istotnie różnią się od tych dla osobników klasy subadultus i dorosłych. Natomiast rodzaj uwzględnionego parametru tafonomicznego nie ma istotnego znaczenia statystycznego. Jest to szczególnie ważny wniosek dla badań zespołów kopalnych, które mają różnorodne opracowania tafonomiczne, nie zawsze wzajemnie porównywalne.

Wyznaczone wartości współczynnika TEF są podobne do tych znanych uprzednio dla rysia i wilka. Oznacza to, że wartość TEF ma wymiar uniwersalny – przynajmniej w obrębie gildii lądowych ssaków drapieżnych z rzędu Carnivora, niezależny ani od taksonomii, ani od ekologii troficznej. Uzyskany w tej pracy TEF może być stosowany w przyszłych badaniach paleoekologicznych, w tym również innych gatunków, jak np. niedźwiedź jaskiniowy czy człowiek. Należy zaznaczyć, że doprecyzowanie wartości TEF ma szczególne znaczenie dla archeologii i paleoantropologii, jako że wskaźnik ten jest stosowany jako kluczowy parametr w modelowaniach bayesowskich przy rekonstruowaniu diety dawnych ludzi na podstawie analiz izotopowych.

Poza analizami $\delta^{13}C$ i $\delta^{15}N$, dla kości z Potoku-Senderek po raz pierwszy dla naturalnego lądowego ekosystemu wykonano również analizy $\delta^{32}S$, które umożliwiają wyznaczenie wzbogacenia izotopowego siarki na linii kolagen \rightarrow kolagen. Dane te są aktualnie przygotowywane do publikacji w tym samym zespole autorskim.

PODSUMOWANIE

Przedstawione prace [A1-A6] pozwoliły na uzyskanie nowych informacji dotyczących sygnału izotopowego zapisanego w szczątkach fauny czwartorzędowej z południowej Polski, a w dalszej kolejności umożliwiły interpretacje paleogeograficzne i paleoekologiczne. Należy podkreślić, że analizy izotopowe szczątków zwierzęcych mają szczególne znaczenie dla paleontologii i archeologii, umożliwiając wgląd w niektóre aspekty środowiska i diety dawnych zwierząt i ludzi. Poniżej wymieniam najważniejsze wnioski płynące z moich badań dla rekonstrukcji paleośrodowiska i paleoekologii:

- Rekonstrukcje paleogeograficzne oparte na analizach izotopowych wniosły nową wiedzę na temat paleośrodowiska badanych stanowisk [szczególnie A3, także A1, A2, A4, A5]. Zastosowanie biogeochemii izotopowej do odtwarzania paleotemperatury otwiera nowe możliwości interpretacyjne dla archeologii i paleontologii, w szczególności w połączeniu z analizą sezonowości, umożliwiając rekonstruowanie warunków środowiskowych dla poszczególnych pór roku [A3, A4].

- Prowadzone przeze mnie badania w znaczący sposób posłużyły rozpoznaniu paleoekologii wymarłych bądź od lat nieobecnych na naszych ziemiach gatunków: niedźwiedzia jaskiniowego i jego przodków (linia *Ursus deningeri* → *Ursus spelaeus* sensu lato), renifera, dzikiego konia i nosorożca włochatego [A1-A5]. Badania te umożliwiły odtworzenie niektórych aspektów ekologii troficznej i środowiska życia plejstocenijskich zwierząt, ale przede wszystkim pozwoliły na rozpoznanie zmian ekologicznych, jakie zachodziły w środkowym i późnym plejstocenie.
- Wiele uwagi poświęciłem paleoekologii niedźwiedzia jaskiniowego [A1, A2, A5]. Wykazałem, że mimo powszechnie dotychczas akceptowanej w paleontologii szerokiej tolerancji ekologicznej tego gatunku, jego wymagania klimatyczne (temperaturowe) były stosunkowo restrykcyjne. Gatunek ten pojawiał się w południowej Polsce często, ale tylko w krótkich interwałach czasowych, gdy warunki klimatyczne były sprzyjające [A1]. Mimo tych wymagań klimatycznych tolerancja niedźwiedzia jaskiniowego na chłodne warunki stopniowo rosła od schyłku środkowego plejstocenu, najprawdopodobniej na skutek konkurencji z niedźwiedziem brunatnym [A2]. Pod względem ekologii izotopowej niedźwiedzie jaskiniowe z obszaru Polski podczas stadium MIS 3 nie różniły się od innych populacji środkowoeuropejskich, ani też od większości populacji z kontynentu [A5].
- Mimo że szczątki niedźwiedzia jaskiniowego potencjalnie nadają się do rekonstrukcji paleoklimatycznych, jego ograniczona tolerancja termiczna nie pozwala na odtwarzanie warunków depozycji całych warstw osadów jaskiniowych [A1], reprezentujących na ogół długie kilkudziesięcioletnie odcinki czasu (por. Krajcarz i in. 2014). Wykazałem w ten sposób, że wartość klimatostratygraficzna niedźwiedzia jaskiniowego, mimo potencjału wynikającego z obfitości jego szczątków w jaskiniach, jest ograniczona.
- Aspekt chronologiczny w przypadku badań niedźwiedzia jaskiniowego ma znaczenie przy rozpatrywaniu długich sekwencji stratygraficznych lub populacji znacznie oddalonych w czasie (różnice rzędu kilkudziesięciu lub więcej tysięcy lat). Co prawda nie ma przesłanek, które wskazywałyby na znaczący wpływ diagenety na stan zachowania sygnału izotopowego w szklwie [A1, A2]. Jednak zaznaczająca się ewolucja tolerancji ekologicznej [A2] sprawia, że zastosowanie sygnału izotopowego do porównywania ekosystemów rozdzielonych długim okresem czasu ma ograniczoną wartość, gdyż nawet w obrębie jednej linii ewolucyjnej mogą wystąpić różnice w

preferowanym siedlisku lub pokarmie. Co interesujące, niedźwiedź brunatny okazał się gatunkiem stabilnym pod względem izotopowym, mimo jego wszytkożerności.

- Dzięki wdrożeniu metod statystycznych do analizy danych literaturowych i nowo pozyskanych materiałów, dało się określić izotopową zmienność geograficzną niedźwiedzia jaskiniowego w skali kontynentu europejskiego [A5]. Zmienność ta jest generalnie niewielka i niedźwiedzie z okresu MIS 3 na większości obszaru – od Europy zachodniej po Kaukaz – były podobne pod względem izotopowej ekologii troficznej. Zaznacza się to również w składzie izotopowym szkliwa [A2]. Szerokość i długość geograficzna nie odgrywały znaczącej roli w kształtowaniu sygnału izotopowego niedźwiedzia, natomiast istotne było wysokościowe położenie siedlisk.
- Ważne miejsce w prezentowanym osiągnięciu zajmują badania o aspekcie aktualistycznym – tzn. służące wyznaczeniu TEF (współczynnika wzbogacenia troficznego) za pomocą modelowania i przy wykorzystaniu danych izotopowych dla subfoslnego zespołu [A6]. Dane te pozwoliły rozszerzyć wiedzę o zmienności wskaźnika pomiędzy taksonami, i potwierdziły jego uniwersalną stosowalność.

Poza znaczeniem dla badanych stanowisk, moje badania mają również istotne **znaczenie ponadregionalne**. Rozpoznanie różnych aspektów paleoekologii izotopowej niedźwiedzia jaskiniowego – gatunku szeroko rozpowszechnionego w plejstocenijskich osadach jaskiń Europy – wnosi nowe dane do ogólnej wiedzy o tym gatunku. Ważnym osiągnięciem jest też uzupełnienie luki w danych o zmienności geograficznej sygnału izotopowego w szczątkach niedźwiedzia jaskiniowego, jaką stanowił obszar Europy środkowej. Efektem moich badań o najszerszym znaczeniu globalnym jest wyznaczenie współczynnika TEF dla lisa – jest to istotny wkład w wiedzę o frakcjonowaniu izotopowym w ekosystemach, a zarazem w możliwości modelowania stosunków troficznych w dawnych i we współczesnych ekosystemach.

5. Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo-badawczych

BADANIA PRZED DOKTORATEM

Podczas studiów doktoranckich zajmowałem się przede wszystkim procesami sedymentacji i postdepozycyjnych zaburzeń osadów jaskiniowych w Jaskini Biśnik. Wyniki prac stały się podstawą rozprawy doktorskiej, w której zaproponowałem również nowe podejście do stratygrafii osadów tego stanowiska. Moje zainteresowania skoncentrowały się przede wszystkim wokół geochemii kości kopalnych – ich składu chemicznego i mineralnego kształtowanego postsedymentacyjnie przez procesy fosylizacji. Analizowałem również stan zachowania struktury histologicznej kości w aspekcie rekonstruowania warunków wietrzenia. Zróżnicowanie chemicznego, mineralnego i histologicznego stanu zachowania interpretowałem jako zapis różnych warunków klimatycznych i podstawę klimatostratygrafii osadów. Badania te wdrożyłem także dla kolejnych stanowisk – Jaskini Deszczowej i Jaskini Nietoperzowej, dzięki realizacji mojego pierwszego projektu badawczego (grant MNiSW na projekt badawczy własny pt. „Zmiany składu chemicznego i mineralnego szczątków kostnych w wyniku procesów fosylizacji w Jaskini Deszczowej i Nietoperzowej (Jura Polska)”).

Ważnym punktem w mojej karierze naukowej stał się udział w 43. Sympozjum Speleologicznym (16-18.10.2009), podczas którego zorganizowana była wycieczka do opuszczonych sztolni w Potoku-Senderkach na Roztoczu. W jednej ze sztolni odkopano przejście do niedostępnego od wielu lat korytarza, w którym odkryto gromadzący się w sposób nienaruszony przez długi czas zespół kości akumulowanych przez lisy. Razem z dr Magdaleną Krajcarz zebraliśmy kości stosując szczegółową rejestrację położenia okazów. Opracowanie pod kątem taksonomicznym i tafonomicznym zostało opublikowane po kilku latach i jest cenione w środowisku tafonomów, natomiast kolekcja stała się później ważnym materiałem badawczym dla analiz izotopowych.

Innym nurtem moich zainteresowań była geoarcheologia, w tym analizy geomorfologiczne i pochodzenia surowców geologicznych. Kilukrotnie wziąłem udział w archeologicznych ekspedycjach badawczych do Libanu i na Krym. Natomiast podczas krajowych wyjazdów terenowych zająłem się rozprzestrzenieniem złóż krzemieni i ich zróżnicowaniem.

Publikacje w artykułach przygotowane przed doktoratem: [D29, D30, D31, D32] – wg załącznika nr 3. Cześć badań rozpoczętych podczas doktoratu znalazła swoje rozwinięcie w publikacjach opracowanych później: [B10, B11, D17, D20, D24, D25, D26, D27, D28].

BADANIA PO DOKTORACIE

Po zakończeniu doktoratu i obronie rozpocząłem pracę w Instytucie Nauk Geologicznych PAN, gdzie prowadzę badania i rozwijam swoje wcześniejsze zainteresowania. Moje zainteresowania badawcze – poza geochemią izotopową fauny plejstocenijskiej, którą omówiłem wcześniej jako główne osiągnięcie habilitacyjne – mogę podzielić na pięć grup, które charakteryzuję poniżej.

1. Litologia i stratygrafia osadów jaskiniowych

Jest to znaczna część mojej tematyki badawczej. Temat osiągnięcia naukowego, prezentowanego w niniejszym autoreferacie jako podstawa habilitacji i dotyczącego badań izotopowych, także pośrednio nawiązuje do problematyki stratygrafii osadów jaskiniowych. Zastosowanie geochemii izotopowej w klimatostratygrafii stanowi jednak tylko część złożonego zagadnienia zróżnicowania litologicznego i stratygrafii klastycznych osadów jaskiniowych. W szczególny sposób rozwój tej tematyki umożliwiło mi zatrudnienie w ING PAN przy boku eksperta od osadów jaskiniowych, prof. dr hab. Teresy Madeyskiej. Większość prac dotyczących rozpoznania litologii i stratygrafii namulisk jaskiniowych powstała dzięki współpracy z archeologami, jako że prowadzone przez nich badania wykopaliskowe stwarzają dostęp do osadów jaskiniowych, nieosiągalnych dla badań geologicznych w inny sposób ze względu na restrykcje prawne. Moje badania koncentrowały się na jaskiniach i schroniskach skalnych z obszaru Jury Polskiej. Za kluczowe osiągnięcie w tej dziedzinie uważam syntetyczne opracowanie litostratygrafii lessowych i lessopodobnych osadów jaskiń Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej, w tym wyróżnienie i scharakteryzowanie jednostek litostratygraficznych pomocnych w ustalaniu stratygrafii stanowisk archeologicznych. W ostatnich latach zaangażowałem się również w badania stanowisk jaskiniowych Azji Środkowej. Ma to szczególne znaczenie w kontekście słabego stanu rozpoznania geologicznego jaskiń tego regionu, a także dużego znaczenia Azji Środkowej dla archeologii środkowego paleolitu i paleoantropologii. Obszar Azji Środkowej znalazł się w głównym nurcie zainteresowań po odkryciu przez paleogenetyków nieznanego wcześniej gatunku, tzw. człowieka z Denisowej, w jaskiniach Altaju (Krause i in. 2010, Slon i in. 2017).

Prace wchodzące w skład osiągnięcia – numeracja wg załącznika nr 3:

– prace syntetyczne: [\[B7, D16, D28\]](#);

- opracowania poszczególnych stanowisk osadów jaskiniowych Polski: [B6, B9, B11, B13, C6, C7, D2, D6, D9, D10, D19, D27];
- opracowania poszczególnych stanowisk osadów jaskiniowych Azji Środkowej: [B4, D3, D4].

2. Geochemia nieorganiczna czwartorzędowych kości ssaków

Jest to zagadnienie, które podjąłem jeszcze podczas doktoratu. W kolejnych latach starałem się udoskonalić metody analiz geochemicznych kości w aspekcie tzw. *fossil provenance analysis*, czyli metody identyfikowania przynależności kości do warstw. Jest to moim zdaniem metoda o zasadniczym znaczeniu dla archeologii i paleontologii stanowisk wielowarstwowych (takich jak stanowiska jaskiniowe), gdyż pozwala na rozpoznanie stopnia homogeniczności zespołów kości kopalnych i ewentualnych redepozycji między warstwami. W celu dopracowania tej metody pozyskałem środki z Narodowego Centrum Nauki w ramach projektu badawczego pt. „Wykorzystanie zmian diagenetycznych do określania homogeniczności zespołów kości kopalnych ze stanowisk archeologicznych”. Realizacja projektu pozwoliła m.in. na rozpoznanie kierunków zmian diagenetycznych w kościach w różnych typach osadów, a także wykazała, że zmiany chemiczne zachodzą w kościach w krótkim czasie po pogrzebaniu – są wyraźne i mierzalne już po kilku latach. Jest to niezwykle interesująca tematyka, choć trudna ze względu na problemy analityczne i interpretacyjne. Zamierzam kontynuować ją w przyszłości, w szczególności pod kątem badań eksperymentalnych nad stabilnością sygnatury geochemicznej po redepozycji.

Prace wchodzące w skład osiągnięcia – numeracja wg załącznika nr 3: [B3, D11, D22].

3. Geoarcheologia

Od początku mojej aktywności naukowej blisko współpracuję z archeologami, przede wszystkim polskimi, w miarę nowych relacji także z ukraińskimi, rosyjskimi, uzbeckimi i kirgiskimi. We wspólnie planowanych i prowadzonych badaniach geoarcheologicznych skupiam swój udział na rozpoznaniu stratygrafii i procesów formowania warstw. Z racji mojej specjalizacji większość badanych stanowisk stanowią jaskinie i schroniska skalne (i w tym zakresie większość prac pokrywa się z opracowaniami litologii i stratygrafii osadów jaskiniowych), ale zajmowałem się również stanowiskami lessowymi. Szczególne miejsce w moich badaniach zajmują stanowiska archeologiczne Azji Środkowej. Ten kierunek badań

rozpoczął się od prowadzonych we współpracy z Uniwersytetem Warszawskim, Uzbecką Akademią Nauk i Rosyjską Akademią Nauk badań wykopaliskowych stanowiska Katta Sai 1 w Uzbekistanie. Mój wkład pozwolił na rozpoznanie procesów postdepozycyjnych i identyfikację zaburzonych i niezaburzonych stref stanowiska. Następstwem tej współpracy jest opracowanie stanowiska Katta Sai 2, a także rozpoczęte w ostatnich latach badania stanowisk jaskiniowych południowego Kirgistanu i rosyjskiej części Ałtaju Wysokiego.

Dodatkowe miejsce w moim dorobku naukowym zajmują badania nad złożami różnych odmian krzemienia, wykorzystywanymi w epoce kamienia. Badania te kontynuują rozpoczęte jeszcze przed doktoratem nurt moich zainteresowań i koncentrują się w południowej części Wyżyny Częstochowskiej. Jest to pokłósiem analiz geoarcheologicznych Jaskini Biśnik, w trakcie których ujawniłem występowanie w okolicy jaskini odstonięć surowca krzemienno w typie, który dotychczas łączono wyłącznie z obszarem obrzeżenia Gór Świętokrzyskich (tzw. krzemień czekoladowy i krzemień pasiasty). Odkrycia te mają duże znaczenie dla archeologów paleolitu i neolitu, co znajduje wyraz w dużym zainteresowaniu moimi badaniami na konferencjach poświęconych krzemieniarstwu, na których prezentowałem wyniki.

Prace wchodzące w skład osiągnięcia – numeracja wg załącznika nr 3:

- prace dotyczące stanowisk jaskiniowych Jury Polskiej: [B2, B13, C6, C7, D2, D5, D6, D9, D10, D12,];
- prace dotyczące stanowisk lessowych południowej Polski i zachodniej Ukrainy: [B12, C2, D13, D14, D20, D25];
- prace dotyczące stanowisk paleolitycznych i paleoantropologicznych Azji Środkowej: [B4, B8, D1, D3, D4, D7];
- prace dotyczące złóż krzemienia w południowej Polsce: [C1, D18];
- pozostałe prace: [C4, D8, D26, E1, E2, E3, E4].

4. Paleontologia czwartorzędowych kości ssaków

Jeszcze w trakcie studiów na Wydziale Geologii Uniwersytetu Warszawskiego zainteresowałem się paleontologią ssaków plejstoceniowych, i temu zagadnieniu były poświęcone moje prace licencjacka i magisterska. W kolejnych latach kontynuowałem ten wątek badawczy, przede wszystkim w zakresie występowania na ziemiach polskich tych ssaków drapieżnych, których znaleziska należą do rzadkości (rosomaka, tchórza stepowego, lamparta). W ostatnich latach jestem również zaangażowany w projekt badawczy dotyczący

pojawienia się kota domowego na obszarze Polski. Mój wkład w ten projekt polega przede wszystkim na dostarczeniu geologicznych danych kontekstowych, finansowaniu datowania radiowęglowego i analizie wyników datowań. Projekt ten ujawnił zaskakujące wyniki, gdyż okazało się, że koty pojawiły się w Polsce dwukrotnie – najpierw pod koniec środkowego holocenu, w neolicie (odkryta po raz pierwszy i zupełnie nieznana dotychczas fala migracyjna; ta linia następnie zanikła), i ponownie w okresie wpływów rzymskich.

Nieco na uboczu moich głównych zainteresowań badawczych znajdują się generalne zagadnienia akumulacji szczątków zwierzęcych w osadach czwartorzędowych – powiązane jednak z głównymi nurtami mojej tematyki, zarówno z kwestią geochemii izotopowej szczątków, jak też stratygrafii i sedymentacji osadów jaskiniowych, przede wszystkim z homogenicznością zespołów kości kopalnych. Za szczególnie ważny wkład uważam pracę na temat roli lisa w akumulacji kości w jaskiniach, która jest obecnie jedną z moich najczęściej cytowanych publikacji.

Prace wchodzące w skład osiągnięcia – numeracja wg załącznika nr 3:

- prace dotyczące pojawienia się kota domowego na ziemiach polskich: [B1, B5];
- prace dotyczące rzadkich ssaków drapieżnych w plejstocenie Polski: [B9, D17, D24];
- prace dotyczące zagadnień tafonomii nagromadzeń kości: [B10, D14, D21, D23];
- pozostałe prace: [C3, D15].

PODSUMOWANIE DOROBKU NAUKOWEGO

Jestem autorem lub współautorem 58 publikacji w czasopismach naukowych lub w monografiach, oraz 53 abstraktów konferencyjnych. Sumaryczny *impact factor* moich publikacji opublikowanych po doktoracie wg listy *Journal Citation Report* (JCR) zgodnie z rokiem opublikowania wynosi 38,222.

Tabela 1: Zestawienie moich danych bibliometrycznych (stan na dzień 11.05.2018)

Źródło	Liczba publikacji w bazie	Liczba cytowań (łącznie)	Liczba cytowań (bez autocytowań)	Indeks Hirscha
Web of Science (all databases)	23	92	70	6
Web of Science (Core Collection)	18	71	52	5
Scopus	26	103	69	6
Publish or Perish	23	87	–	5

Tabela 2: Zestawienie publikacji mojego autorstwa (stan na dzień 11.05.2018)

Osiągnięcia naukowo-badawcze	Publikacje w czasopiśmie z bazy JCR	Publikacje w pozostałych czasopiśmie	Rozdziały w monografiach	Abstrakty i artykuły konferencyjne	Opublikowane ekspertyzy
przed doktoratem	0	4	0	8	0
po doktoracie	18	28	8	45	0
razem	18	32	8	53	4

Wśród zagadnień, którymi się zajmowałem, i publikacji, jakie dotychczas przygotowałem, są takie, które szczególnie cenię i uważam za wyjątkowo ważne dla rozwoju nauki. **Do moich najważniejszych osiągnięć zaliczam:**

- **Wyznaczenie współczynnika izotopowego wzbogacenia troficznego (TEF) dla wartości $\delta^{15}\text{N}$ i $\delta^{13}\text{C}$ dla lisa pospolitego.** Jest to istotne uzupełnienie wiedzy o wzbogaceniu izotopowym w kolagenie kostnym na linii *ofiara* → *drapieżnik*. Po pierwsze dlatego, że dotyczy naturalnie i swobodnie funkcjonującego ekosystemu, a po drugie bazuje na kolagenie kostnym osobników faktycznie stanowiących ofiary i drapieżców, co dotychczas było bezpośrednio uwzględnione tylko w dwóch pracach (Bocherens i Drucker 2003, Fox-Dobbs i in. 2007). Poza walorami poznawczymi, rozpoznanie współczynnika TEF wnosi również duży wkład metodyczny do biogeochemii izotopowej. Wyznaczone wartości można odtąd stosować w modelowaniu składu diety mięsożerców, co jest coraz popularniejszym narzędziem w ekologii i paleoekologii, a w szczególności w archeologii – w rekonstruowaniu diety i preferencji łowieckich bądź kulinarnych ludzi z dawnych epok. Wyniki te wchodzi w skład osiągnięcia, które przedstawiam we wniosku habilitacyjnym, i prezentuje je publikacja [A6].
- **Zaproponowanie schematu litostratygrafii lessów i lessopodobnych osadów jaskiniowych Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej.** Jest to istotny krok naprzód w stosunku do schematu litostratygraficznego T. Madeyskiej (1972, 1988), stanowiący jego rozwinięcie i uszczegółowienie. Opracowanie to było możliwe dzięki udziałowi w pracach wykopaliskowych na jaskiniowych stanowiskach archeologicznych badanych w ciągu ostatnich lat, ale także dzięki analizie bogatych danych literaturowych. Zaproponowany schemat, wraz z odniesieniami do chronostratygrafii i klimatostratygrafii czwartorzędu, z jednej strony ujawnia relacje facjalne panujące w regionie, w tym regionalne zjawiska sedymentacyjne i postsedymentacyjne oraz zaburzenia o charakterze lokalnym. Z drugiej strony stanowi narzędzie dla korelacji i interpretacji stratygraficznych stanowisk

jaskiniowych Jury Polskiej. Osiągnięcie to przedstawia publikacja [B7] (numeracja wg załącznika nr 3).

- **Opracowanie litologii i stratygrafii osadów Jaskini Biśnik.** Problemami osadów Jaskini Biśnik zajmowałem się częściowo już podczas doktoratu, a w kolejnych latach jaskinia ta stała się przewodnim stanowiskiem, na którym rozszerzałem badania wprowadzając nowe metody. Jaskinia Biśnik to jedno z ważniejszych stanowisk środkowego paleolitu w Polsce, ze względu na dużą liczbę zapisanych w superpozycji faz zasiedlenia, ale także wyjątkowo długi profil osadów, rejestrujący znaczny wycinek plejstocenu i nie mający porównania w innych jaskiniach Polski. Stratygrafia i chronologia osadów od początku badań stanowiły problem, i schematy stratygraficzne kilkakrotnie się zmieniały (Wiszniowska i in. 2002, Cyrek 2002, Cyrek i in. 2010, Mirosław-Grabowska 2002a,b). Dzięki kilkuletniej pracy nad osadami i dokumentacją archiwalną, a także zorganizowaniu multidyscyplinarnego zespołu i zgromadzeniu szeregu niezależnych danych, udało mi się zaprezentować powszechnie akceptowany schemat stratygraficzny Jaskini Biśnik, o którego wartości świadczą liczne cytowania pracy. Osiągnięcie to przedstawia publikacja [B11] (numeracja wg załącznika nr 3).

LITERATURA

- Ambrose, S.H., 1990. Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *Journal of Archaeological Science* 17, 431–451.
- Ambrose, S.H., Krigbaum, J., 2003. Bone chemistry and bioarchaeology. *Journal of Anthropological Archaeology* 22, 193–199.
- Amundson, R., Austin, A.T., Schuur, E.A.G., Yoo, K., Matzek, V., Kendall, C., Uebersax, A., Brenner, D., Baisden, W.T., 2003. Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. *Global Biogeochemical Cycles* 17 (1, 1031), 1–11.
- Bakwin, P.S., Tans, P.P., White, J.W.C., Andres, R.J., 1998. Determination of the isotopic ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) discrimination by terrestrial biology from a global network of observations. *Global Biogeochemical Cycles* 12, 555–562.
- Balasse, M., 2002. Reconstructing dietary and environmental history from enamel isotopic analysis: time resolution of intra-tooth sequential sampling. *International Journal of Osteoarchaeology* 12, 155–165.
- Bocherens, H., 2000. Preservation of isotopic signals (^{13}C , ^{15}N) in Pleistocene mammals. In: Katzenberg, M.A., Ambrose, S.H. (Eds.), *Biogeochemical approaches to Paleodietary Analyses*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 65–88.
- Bocherens, H., 2015. Isotopic tracking of large carnivore palaeoecology in the mammoth steppe. *Quaternary Science Reviews* 117, 42–71.
- Bocherens, H., Billiou, D., Patou-Mathis, M., Bonjean, D., Otte, M., Mariotti, A., 1997. Palaeobiological implications of the isotopic signatures (^{13}C , ^{15}N) of fossil mammal collagen in Scladina Cave (Sclayn, Belgium). *Quaternary Research* 48, 370–380.
- Bocherens, H., Drucker, D., 2003. Trophic level isotopic enrichment of carbon and nitrogen in bone collagen: case studies from recent and ancient terrestrial ecosystems. *International Journal of Osteoarchaeology* 13, 46–53.
- Bocherens, H., Drucker, D.G., Madelaine, S., 2014. Evidence for a ^{15}N positive excursion in terrestrial foodwebs at the Middle to Upper Palaeolithic transition in south-western France: Implications for early modern human palaeodiet and palaeoenvironment. *Journal of Human Evolution* 69, 31–43.
- Bocherens, H., Fizet, M., Mariotti, A., 1990. Evidence for vegetarian diet of cave bear (*Ursus spelaeus*) from isotopic biogeochemistry (^{13}C , ^{15}N) of fossil vertebrate collagen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Série II*, 311, 1279–1284.
- Bocherens, H., Fizet, M., Mariotti, A., 1994. Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: implications for Pleistocene bears. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107 (3–4), 213–225.
- Bocherens, H., Fizet, M., Mariotti, A., Billiou, D., Bellon, G., Borel, J.-P., Simone, S., 1991. Biogéochimie isotopique (^{13}C , ^{15}N , ^{18}O) et paléoécologie des ours pléistocènes de la Grotte d'Aldène (Cesseras, Hérault). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco* 34, 29–49.
- Bocherens, H., Koch, P.L., Mariotti, A., Geraads, D., Jaeger, J.-J., 1996. Isotopic biogeochemistry (^{13}C , ^{18}O) of mammalian enamel from African Pleistocene hominid sites. *Palaios* 11, 306–318.
- Bocherens, H., Stiller, M., Hobson, K.A., Pacher, M., Rabeder, G., Burns, J.A., Tütken, T., Hofreiter, M., 2011. Niche partitioning between two sympatric genetically distinct cave bears (*Ursus spelaeus* and *Ursus ingressus*) and brown bear (*Ursus arctos*) from Austria: Isotopic evidence from fossil bones. *Quaternary International* 245, 238–248.
- Bryant, J.D., Froelich, P.N., 1995. A model of oxygen isotope fractionation in body water of large mammals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 59 (21), 4523–4537.

- Cerling, T.E., Harris, J.M., 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia* 120, 347–363.
- Craig, H., 1953. The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 3, 53–92.
- Craig, H., 1954. Carbon-13 in plants and relationships between carbon-13 and carbon-14 variations in nature. *Journal of Geology* 62, 115–149.
- Cyrek, K., 2002. Rekonstrukcja zasiedlenia Jaskini Biśnik. In: Cyrek, K. (Ed.), Jaskinia Biśnik. Rekonstrukcja zasiedlenia jaskini na tle zmian środowiska przyrodniczego. Wydawnictwo UMK, Toruń, p. 9–142.
- Cyrek, K., 2013. Jaskinia Biśnik. Wczesny środkowy paleolit. Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu Mikołaja Kopernika. Toruń.
- Cyrek, K., Socha, P., Stefaniak, K., Madeyska, T., Mirosław-Grabowska, J., Sudoł, M., Czyżewski, Ł., 2010. Palaeolithic of Biśnik Cave (Southern Poland) within the environmental background. *Quaternary International* 220, 5–30.
- Cyrek, K., Sudoł, M., Czyżewski, Ł., Osipowicz, G., Grelowska, M., 2014. Middle Palaeolithic cultural levels from Middle and Late Pleistocene sediments of Biśnik Cave, Poland. *Quaternary International* 326–327, 20–63.
- De Smet, S., Balcaen, A., Claeys, E., Boeckx, P., Van Cleemput O., 2004. Stable carbon isotope analysis of different tissues of beef animals in relation to their diet. *Rapid Communications In Mass Spectrometry* 18, 1227–1232.
- DeNiro, M.J., 1985. Postmortem preservation and alteration of in vivo bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction. *Nature* 317, 806–809.
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42, 495–506.
- Dotsika, E., Zisi, N., Tsoukala, E., Poutoukis, D., Lykoudis, S., Giannakopoulos, A., 2011. Palaeoclimatic information from isotopic signatures of Late Pleistocene *Ursus ingressus* bone and teeth apatite (Loutra Arideas Cave, Macedonia, Greece). *Quaternary International* 245, 291–301.
- Drucker, D.G., Bridault, A., Hobson, K.A., Szuma, E., Bocherens, H., 2008. Can carbon-13 abundances in large herbivores track canopy effect in temperate and boreal ecosystems? Evidence from modern and ancient ungulates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 266, 69–82.
- Evans, R.D., 2001. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. *Trends in Plant Science*, 6, 121–126.
- Feranec, R., García, N., Díez, J.C., Arsuaga, J.L., 2010. Understanding the ecology of mammalian carnivores and herbivores from Valdegoba cave (Burgos, Northern Spain) through stable isotope analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology* 297, 263–272.
- Feranec, R.S., Hadly, E.A., Paytan, A., 2009. Stable isotopes reveal seasonal competition for resources between late Pleistocene bison (*Bison*) and horse (*Equus*) from Rancho La Brea, southern California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 271, 153–160.
- Fernandez Mosquera, D., 1998. Isotopic biogeochemistry ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) of cave bear (*Ursus spelaeus*) from Cova Eiros site, Lugo. *Cadernos Lab. Xeolóxico Laxe Coruña* 23, 237–249.
- Fox-Dobbs, K., Bump, J.K., Peterson, R.O., Fox, D.L., Koch, P.L., 2007. Carnivore-specific stable isotope variables and variation in the foraging ecology of modern and ancient wolf populations: case studies from Isle Royale, Minnesota, and La Brea. *Canadian Journal of Zoology* 85, 458–471.
- Fricke, H., 2007. Stable isotope geochemistry of bonebed fossils: reconstructing paleoenvironments, paleoecology, and paleobiology, in: Rogers, R.R., Eberth, D.A., Fiorillo, A.R., (Eds.), Bonebeds. Genesis, Analysis, and Paleobiological Significance. The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 437–490.

- Fricke, H.C., O'Neil, J.R., 1996. Inter- and intra-tooth variation in the oxygen isotope composition of mammalian tooth enamel phosphate: implications for palaeoclimatological and palaeobiological research. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 126: 91–99.
- Gannes, L.Z., Martínez del Rio, C., Koch, P., 1998. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology A – Molecular & Integrative Physiology*, 119, 725–737.
- García García, N., Feranec, R.S., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2009. Isotopic analysis of the ecology of herbivores and carnivores from the Middle Pleistocene deposits of the Sierra De Atapuerca, northern Spain. *Journal of Archaeological Science* 36, 1142–1151.
- Gąsiorowski, M., Hercman, H., Socha, P., 2014. Isotopic analysis (C, N) and species composition of rodent assemblage as a tool for reconstruction of climate and environment evolution during Late Quaternary: A case study from Biśnik Cave (Częstochowa Upland, Poland). *Quaternary International* 339–340: 139–147.
- Grandal d'Anglade, A., Fernandez Mosquera, D., 2008. Hibernation can also cause high $\delta^{15}\text{N}$ values in cave bears: A response to Richards et al. *PNAS* 105: E14.
- Heaton, T.H.E., Vogel, J.C., Chevallier, G.V.L., Collett, G., 1986. Climatic influence on the isotopic composition of bone nitrogen. *Nature* 322, 822–824.
- Jach, R., Gradziński, M., Hercman, H., 2016. New data on pre-Eocene karst in the Tatra Mountains, Central Carpathians, Poland. *Geological Quarterly* 60 (2), 291–300.
- Jenkins, S.G., Partridge, S.T., Stephenson, T.R., Farley, S.D., Robbins, C.T., 2001. Nitrogen and carbon isotope fractionation between mothers, neonates, and nursing offspring. *Oecologia* 129, 336–341.
- Kahlke, R.-D., 1999. The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene Mammuthus-Coelodonta Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals). Fenske Companies, Rapid City.
- Kelly, J.F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology* 78, 1–27.
- Koch, P.L., 2007. Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates. In: Michener, R., Lajtha, K. (Eds.), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Publishing, pp. 99–154.
- Koch, P.L., Tuross, N., Fogel, M.L., 1997. The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite. *Journal of Archaeological Science* 24, 417–429.
- Kolstrup, E., Schild, R., 2014. The Wilczyce ice wedge cast system. Testimony of Weichselian permafrost in southern Poland and preserver of artifacts and fauna. W: Schild R. (red.), *Wilczyce. A late Magdalenian winter hunting camp in southern Poland*. Institute of Archaeology and Ethnography PAS, Warszawa, ss.: 81-86.
- Körner, Ch., Farquhar, G.D., Wong, S.C., 1991. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia* 88, 30–40.
- Krajcarz, M., Krajcarz, M.T., 2014. The red fox (*Vulpes vulpes*) as an accumulator of bones in cave-like environments. *International Journal of Osteoarchaeology* 24 (4), 459–475.
- Krajcarz, M.T., 2009. Rekonstrukcja środowiska sedymentacji i diagenety plejstocenyjskich osadów i szczątków kostnych z Jaskini Biśnik (Jura Polska) na podstawie badań geochemicznych. Ph.D. thesis. Faculty of Geology, Warsaw University, Warszawa, Poland (in Polish).
- Krajcarz, M.T., Bosák, P., Šlechta, S., Pruner, P., Komar, M., Dresler, J., Madeyska, T., 2014. Sediments of the Biśnik Cave (Poland): lithology and stratigraphy of the Middle Palaeolithic site. *Quaternary International* 326–327, 6–19.
- Krajcarz, M.T., Cyrek, K., 2011. The age of the oldest Paleolithic assemblages from Biśnik Cave (southern Poland) in the light of geological data. *Przegląd Archeologiczny* 59, 55–74.

- Krajcarz, M.T., Gola, M.R., Cyrek, K., 2010. Preliminary suggestions on the Pleistocene palaeovegetation around Biśnik Cave (Częstochowa Upland, Poland) based on studies of molecular fossils from cave sediments. *Studia Quaternaria* 27, 55–61.
- Krause, J., Fu, Q., Good, J.M., Viola, B., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Pääbo, S., 2010. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature* 464 (7290), 894–897.
- Kurtén, B., 1976. The cave bears story: life and death of a vanished animal. Columbia University Press, New York, N.Y., pp. 11–63
- Łącka, B., Łanczont, M., Madeyska, T., 2009. Oxygen and carbon stable isotope composition of authigenic carbonates in loess sequences from the Carpathian margin and Podolia, as a palaeoclimatic record. *Quaternary International* 198, 136–151.
- Lee-Thorp, J.A., Sponheimer, M., 2003. Three case studies used to reassess the reliability of fossil bone and enamel isotope signals for paleodietary studies. *Journal of Anthropological Archaeology* 22 (3), 208–216.
- Levin, N.E., Cerling, T.E., Passey, B.H., Harris, J.M., Ehleringer, J.R. 2006. A stable isotope aridity index for terrestrial environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103 (30), 11201–11205.
- Lidén, K., Angerbjörn, A., 1999. Dietary change and stable isotopes: a model of growth and dormancy in cave bears. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266, 1779–1783.
- Lisiecki, L.E., Raymo, M.E., 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 20 (1), PA1003 1–17.
- Madeyska, T., 1972. Litostratygraficzne serie osadów archeologicznych stanowisk jaskiniowych Wyżyny Krakowskiej. *Speleologia* 7 (1–2), 7–24.
- Madeyska, T., 1988. Osady jaskiń i schronisk Doliny Sąpowskiej. In: Chmielewski, W. (Ed.), Jaskinie Doliny Sąpowskiej. Tło przyrodnicze osadnictwa pradziejowego. Wydawnictwo UW, Warszawa, p. 77–173.
- Männel, T.T., Auerswald, K., Schnyder, H., 2007. Altitudinal gradients of grassland carbon and nitrogen isotope composition are recorded in the hair of grazers. *Global Ecology and Biogeography* 16, 583–592.
- Mariotti, A., Pierre, D., Vedy, J.C., Burckert, S., Guillemot, J., 1980. The abundance of natural nitrogen 15 in the organic matter of soils along an altitudinal gradient (Chablais, Haute- Savoie, France). *Catena* 7, 293–300.
- Mirosław-Grabowska, J., 2002a. Geological value of Biśnik Cave sediments (Cracow-Częstochowa Upland). *Acta Geologica Polonica* 52 (1), 97–110.
- Mirosław-Grabowska, J., 2002b. Litologia i stratygrafia osadów Jaskini Biśnik. In: Cyrek, K. (Ed.), Jaskinia Biśnik. Rekonstrukcja zasiedlenia jaskini na tle zmian środowiska przyrodniczego. Wydawnictwo UMK, Toruń, p. 143–180.
- Münzel, S.C., Rivals, F., Pacher, M., Döppes, D., Rabeder, G., Conard, N.J., Bocherens, H., 2014. Behavioural ecology of Late Pleistocene bears (*Ursus spelaeus*, *Ursus ingressus*): Insight from stable isotopes (C, N, O) and tooth microwear. *Quaternary International* 339–340, 148–163.
- Nadachowski, A., Bratlund, B., Tomek, T., Miękina, B., Stworzewicz, E., Szyndlar, Z., 2014. Faunal Remains from Wilczyce and the Paleoeological Reconstruction of the Area at the End of the Pleniglacial. W: Schild R. (red.), Wilczyce. A late Magdalenian winter hunting camp in southern Poland. Institute of Archaeology and Ethnography PAS, Warszawa, ss.: 119-134.
- Nelson, D.E., Angerbjörn, A., Lidén, K., Turk, I., 1998. Stable isotopes and the metabolism of the European cave bear. *Oecologia* 116, 177–181.

- Passey, B.H., Robinson, T.F., Ayliffe, L.K., Cerling, T.E., Sponheimer, M., Dearing, M.D., Roeder, B.L., Ehleringer, J.R., 2005. Carbon isotope fractionation between diet, breath CO₂, and bioapatite in different mammals. *Journal of Archaeological Science* 32, 1459–1470.
- Richards, M.P., Pacher, M., Stiller, M., Quilès, J., Hofreiter, M., Constantin, S., Zilhao, J., Trinkaus, E., 2008. Isotopic evidence for omnivory among European cave bears: late Pleistocene *Ursus spelaeus* from the Peștera cu Oase, Romania. *PNAS* 105, 600–604.
- Robu, M., Fortin, J.K., Richards, M.P., Schwartz, C.C., Wynn, J.G., Robbins, C.T., Trinkaus, E., 2013. Isotopic evidence for dietary flexibility among European Late Pleistocene cave bears (*Ursus spelaeus*). *Canadian Journal of Zoology* 91, 227–234.
- Robu, M., Wynn, J.G., Mire, I.C., Petculescu, A., Kenez, M., Pușcaș, C.M., Vlaicu, M., Trinkaus, E., Constantin, S., 2018. The diverse dietary profiles of MIS 3 cave bears from the Romanian Carpathians: insights from stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) analysis. *Palaeontology* 61 (2), 209–219.
- Roth, J.D., Hobson, K.A., 2000. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissue of captive red fox: implications for dietary reconstruction. *Canadian Journal of Zoology* 78, 848–852.
- Sánchez Chillón, B., Alberdi, M.T., Leone, G., Bonadonna, F.P., Stenni, B., Longinelli, A. 1994. Oxygen isotopic composition of fossil equid tooth and bone phosphate: an archive of difficult interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107: 317–328.
- Schild R. (red.), 2014. Wilczyce. A late Magdalenian winter hunting camp in southern Poland. Institute of Archaeology and Ethnography PAS, Warszawa.
- Schoeninger, M.J., 1985. Trophic level effects on $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in bone collagen and strontium levels in bone mineral. *Journal of Human Evolution* 14, 515–525.
- Schwarcz, H.P., Schoeninger, M.J., 1991. Stable isotope analyses in human nutritional ecology. *Yearbook of Physical Anthropology* 34, 283–321.
- Shackleton, N.J., Hall, M.A., 1984. Oxygen and carbon isotope stratigraphy of Deep Sea Drilling Project Hole 552A: Plio-Pleistocene glacial history. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 81, 599–609.
- Shearer, G., Kohl, D.H., 1986. N₂ fixation in field settings: estimations based on natural ^{15}N abundance. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13, 699–756.
- Sholto-Douglas, A.D., Field, J.G., James, A.G., van der Merwe, N.J., 1991. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ isotope ratios in the southern Benguela Ecosystem – indicators of food web relationships among different size classes of plankton and pelagic fish – differences between fish muscle and bone collagen tissues. *Marine Ecology – Progress Series* 78, 23–31.
- Skrzypek, G., Wiśniewski, A., Grierson, P.F., 2011. How cold was it for Neanderthals moving to Central Europe during warm phases of the last glaciation? *Quaternary Science Reviews* 30, 481–487.
- Slon, V., Hopfe, Ch., Weiß, C.L., Mafessoni, F., de la Rasilla, M., Lalueza-Fox, C., Rosas, A., Soressi, M., Knul, M.V., Miller, R., Stewart, J.R., Derevianko, A.P., Jacobs, Z., Li, B., Roberts, R.G., Shunkov, M.V., de Lumley, H., Perrenoud, Ch., Gušić, I., Kućan, Ž., Rudan, P., Aximu-Petri, A., Essel, E., Nagel, S., Nickel, B., Schmidt, A., Kelso, J., Burbano, H.A., Pääbo, S., Meyer, M., 2017. Neandertal and Denisovan DNA from Pleistocene sediments. *Science* 356 (6338), 605–608.
- Socha, P., 2014. Rodent palaeofaunas from Biśnik Cave (Kraków-Częstochowa Upland, Poland): Palaeoecological, palaeoclimatic and biostratigraphic reconstruction. *Quaternary International* 326–327, 64–81.
- Spötl, C., Reimer, P.J., Rabeder, G., Bronk Ramsey, C., 2018. Radiocarbon constraints on the age of the world's highest-elevation cave-bear population, Conturines Cave (Dolomites, northern Italy). *Radiocarbon* 60 (1), 299–307.

- Stefaniak, K., Marciszak, A., 2009. Large mammals (Carnivora, Ungulata) from Pleistocene sediments of the Bisnik Cave. W: Stefaniak K., Tyc A., Socha P. (red.), Karst of the Czesochowa Upland and of the Eastern Sudetes: palaeoenvironments and protection. Studies of the Faculty of Earth Sciences, University of Silesia, No. 56, Sosnowiec – Wrocław, ss.: 225-254.
- Stiner, M.C., Achyuthan, H., Arsebük, G., Howell, F.C., Josephson, S., Juell, K., Pigati, J., Quade, J., 1998. Reconstructing cave bear paleoecology from skeletons: a cross disciplinary study of Middle Pleistocene bears from Yarımburgaz cave, Turkey. *Paleobiology* 24, 74–98.
- Trinkaus, E., Richards. M.P., 2013. Stable isotopes and dietary patterns of the faunal species from the Peștera cu Oase, in: Trinkaus, E., Constantin, S., Zilhão, J., (Eds.) Life and Death at the Peștera cu Oase. A Setting for Modern Human Emergence in Europe. Oxford University Press, New York, pp. 211–226.
- Tütken, T., Vennemann, T.W., Janz, H., Heizmann, E.P.J., 2006. Palaeoenvironment and palaeoclimate of the Middle Miocene lake in the Steinheim basin, SW Germany: A reconstruction from C, O, and Sr isotopes of fossil remains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 241, 457–491.
- Van der Merwe, N.J. 1982. Carbon isotopes, photosynthesis, and archaeology. *American Scientist* 70, 596–606.
- Van Heteren, A., Maclarnon, A., Rae, T.C., Soligo, C., 2009. Cave bears and their closest living relatives: a 3D geometric morphometrical approach to the functional morphology of the cave bear *Ursus spelaeus*. Slovensky Kras. *Acta Carsologica Slovaca* 47 (1), 33–46.
- Wiśniewski, A., Połtoń-Bobak, M., Bobak, D., Jary, Z., Moska, P., 2017. The Epigravettian and the Magdalenian in Poland: new chronological data and an old problem. *Geochronometria* 44, 16–29.
- Wiszniowska, T., Socha, P., Stefaniak, K., 2002. Czwartorzędowa fauna z osadów Jaskini Biśnik. In: Cyrek, K. (Ed.), Jaskinia Biśnik. Rekonstrukcja zasiedlenia jaskini na tle zmian środowiska przyrodniczego. Wydawnictwo Uniwersytetu Mikołaja Kopernika, Toruń, pp. 192–220.
- Wojtal, P., 2007. Zooarchaeological studies of the Late Pleistocene sites in Poland. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Science, Kraków, 189 pp.

Maciej Krajcarz