

Zespół skamieniałości a biocenoza — reprezentatywność zapisu paleontologicznego

Robert Niedźwiedzki*

Fossil assemblage versus biocoenosis — representativeness of the fossil record. Prz. Geol., 50: 899–904.

S u m m a r y. Most important for post-mortem modification of biocoenosis structure are processes which influenced the necrocoenosis, especially nonpreservation of soft-bodied organisms. This factor alone may eliminate from about 70% species in marine environments to more than 90% species in terrestrial environments.

Shelly communities are changed post-mortem mainly by disarticulation and by physical, chemical or biological destruction. These factors are strongly selective and their importance depend on taxonomic position and size of specimens. Such processes can seriously hamper the recognition of abundance of specimens and proportions of taxa. Time-averaging is very important for modification both the necrocoenosis and the taphocoenosis. The consequences of this phenomenon are preservational bias favouring some taxa of the taphocoenosis and the fact, that short-term biologic phenomena are extremely rarely observed in the fossil assemblages. Many kind of taphocoenosis modifications are documented, e.g., dissolution of aragonite shells or chitinous integuments. Therefore, I use the term „orictocoenosis” for assemblages of fossil remains preserved to our times.

Key words: *Taphonomy, biocoenosis, necrocoenosis (fossil assemblage), taphocoenosis, thanatocoenosis, orictocoenosis*

Celem artykułu jest omówienie zmian, jakie zachodzą w składzie taksonomicznym oraz w liczebności osobników w poszczególnych taksonach podczas przeobrażania się biocenozy w tafocenozę i ostatecznie w oryktocenozę. Problematyka ta jest o tyle istotna, że wykonując analizę jakościową czy ilościową zespołów skamieniałości badamy w oczywisty sposób oryktocenozę, ale wnioski z takiej analizy są często wykorzystywane do badań paleoekologicznych, w tym rekonstrukcji bioróżnorodności i liczebności populacji, a czasem też i do szacowania biomasy. Wymaga to znajomości stopnia i przyczyn zniekształcenia pierwotnego zespołu organizmów. Jak wiadomo, jedynie niewielka część biocenozy (wg Galla, 1983) — nawet poniżej 1% — zachowuje się w postaci skamieniałości. Jednak jeśli ograniczymy się tylko do morskich zwierząt posiadających muszlę, to według badań współczesnej fauny morskiej, w nekrocenozy znajduje się od 45 do 100%, gatunków znanych z biocenozy danego obszaru. Przeciętnie wartość ta wynosi 83–95% (Kidwell & Bosence, 1991). Znaczną zbieżność biocenozy i tafocenozy morskich mięczaków wykazują też ostatnie badania Kidwell (2001). Z drugiej strony, potencjał fosylizacyjny wielu grup fauny muszlowej zmienia się w czasie geologicznym, m.in. w zależności od modyfikacji budowy szkieletu. Przykładem tego jest analiza lingulidów fanerozoicznych dokonana przez Kowalewskiego & Flessa (1996), uwzględniająca częstość występowania, zachowanie się w pozycji przyżyciowej oraz częstotliwość występowania w różnych tafofacjach. W jej efekcie okazało się, że paleozoiczne lingulidy miały znacznie większy potencjał fosylizacyjny niż formy młodsze. Dlatego niewielki udział tych ramienionogów w oryktocenozach mezozoicznych i kenozoicznych może być w części efektem procesów tafonomicznych, a nie tylko odzwierciedleniem ich rzeczywistej roli w biocenozie. Z całą pewnością poza zasięgiem analizy skamieniałości jest odtworzenie rocznych fluktuacji biomasy i bioróżnorodności, które we współczesnych biocenozach zaznaczają się bardzo wyraźnie (Martin i in., 2000).

Terminologia tafonomiczna użyta w niniejszym opracowaniu jest oparta na definicjach zredagowanych przez A. Urbankę w słowniku paleontologicznym wydanym pod redakcją Kielan-Jaworowskiej (1963). W tym ujęciu tanatocenoza oznacza zespół wszystkich szczątków organi-

zmów zmarłych jednocześnie i w wyniku wspólnej przyczyny. Jeśli organizmy ginęły niejednocześnie, w wyniku różnych przyczyn, to nagromadzenie takich szczątków nazywamy nekrocenozą. Po przykryciu nekrocenozy lub tanatocenozy osadem otrzymuje się tafocenozę. Ostatni, dość rzadko używany termin oryktocenoza oznacza zespół skamieniałości (tafocenozę), który przetrwał do naszych dni. Wielu autorów nie oddziela tafocenozy od oryktocenozy, jednak ze względu na powszechność selektywnego niszczenia skamieniałości po pogrzebaniu ich w osadzie, uznałem za celowe rozróżnienie zespołów skamieniałości świeżo pokrytych osadem od tych, które dotrwały do naszych czasów. Należy wspomnieć, że pojęcia tafonomiczne są często stosowane w innych znaczeniach. Zestawienia różnych znaczeń danego terminu tafonomicznego znajdują się w pracach Janina (1983) i Kidwell i Bosence (1991). W szczególności w wielu pracach anglosaskich (np. Brenchley & Harper, 1998) każdy zespół martwych organizmów lub ich szczątków określa się jako tanatocenozę (autochtoniczną lub alochtoniczną). Można wydzielić dwie grupy czynników zmieniających pierwotny skład taksonomiczny.

Procesy związane z tworzeniem się nekrocenozy i tanatocenozy

Procesy związane z tworzeniem się nekrocenozy i tanatocenozy mają podstawowe znaczenie w deformacji struktury biocenozy. Poniżej omówiono ważniejsze z nich.

Rozkład organizmów bezszkieletowych powoduje, że grupy te nie są w ogóle reprezentowane w zapisie skalnym lub ich obecność stwierdza się sporadycznie. Zachowanie się substancji organicznej w stosunku do jej rocznej produkcji we współczesnych akwenach jest bardzo małe, tylko w jeziorach i rzekach sięga 42%, w bagnach 8%, w strefie szelfowej 1%, a w pozostałych środowiskach stanowi ułamek procenta (Janin, 1983). Liczby te nie uwzględniają ubytku substancji organicznej w późniejszych etapach fosylizacji. Rozkład organizmów bezszkieletowych jest szczególnie istotny w środowisku lądowym i w zasadzie uniemożliwia rekonstrukcję biocenozy, gdyż wśród zwierząt lądowych dominują, tak pod względem ilości gatunków, jak i biomasy, formy pozbawione części twardej. Niesłychanie istotnym składnikiem współczesnych biocenozy są owady i pajęczaki. Wiele z nich nie ma pancerza, a chitynowe pokrywy innych są tak delikatne, że ich potencjał fosylizacyjny jest bliski zera. Stawonogi te sta-

*Instytut Nauk Geologicznych, Uniwersytet Wrocławski, pl. M. Borna 9, 50-204 Wrocław; mied@ing.uni.wroc.pl

nowią ok. 90% (szacunki w różnych źródłach są bardzo rozbieżne) znanych gatunków fauny lądowej. Nawet mniej popularne niż owady roztocza czasami mają większą biomasę niż wszystkie ptaki i ssaki żyjące na danym terenie (Krzemińska i in., 1993). Zapewne owady bardzo liczne były i w przeszłości, przynajmniej od momentu rozpowszechnienia się roślin kwiatowych (koniec wczesnej kredy), a prawdopodobnie już od późnego karbonu. Jednak w materiale kopalnym są one incydentalne (wg danych Lehmana & Hillmera, 1991), gatunki kopalne stanowią zaledwie ok. 1,6% wszystkich znanych gatunków owadów). Oprócz owadów niezwykle liczne w osadach lądowych są nicienie (często od 1 do 10 tys. osobników/dm³) i skąposzczety, np. wazonkowce (do 150–200 tys. okazów/m²) czy dżdżownice (na łąkach do 1–3 mln sztuk/ha, czyli 2 tony biomasy/ha), które w stanie kopalnym są skrajnie rzadkie (dane liczbowe wg Rajskego, 1997). Również rośliny lądowe w zasadzie nie wytwarzają elementów mineralnych.

We współczesnych biocenozach słodkowodnych rośliny wodne, nicienie, skąposzczety (zwłaszcza rurecznikowate — wg Rajskego (1997) do 100 tys. osobników/m²) i pozostałe bezszkieletowe organizmy tworzą znaczną część biocenozy, choć wyraźnie mniejszą niż w przypadku środowisk lądowych. W morzach natomiast organizmy bezszkieletowe (meduzowate formy parzydełkowców, gąbki bezszkieletowe itp.) są relatywnie rzadsze, gdyż wiele Protista (m.in. kokolity, okrzemki) i roślin produkuje struktury mineralne, a wiele zwierząt ma muszle lub inne elementy twarde. Tym niemniej udział fauny szkieletowej w biocenozach morskich wynosi przeciętnie zaledwie ok. 30% gatunków (Lawrence, 1968), 40% ilości osobników i 50% biomasy (Brenchley & Harper, 1998) i w zasadzie tylko taka część biocenozy ma szansę przetrwać w zapisie kopalnym, choć należy uwzględnić dużą zmienność stosunku zwierząt szkieletowych do bezszkieletowych w zależności od lokalnych warunków. Przykładowo, udział gatunków szkieletowych w stosunku do wszystkich gatunków fauny w danym rejonie wynosi zazwyczaj od 7 do ponad 70% (Lawrence, 1968; Kidwell & Bosence, 1991; Brenchley & Harper, 1998 i literatura cytowana w tych pracach), a udział osobników mających szkielet niekiedy spada do zaledwie 1% (Lawrence, 1968).

Obecność niektórych zwierząt bezszkieletowych można rozpoznać dzięki śladom ich działalności (np. śladom żerowania), ale systematyka ichnoskamieniałości jest sztuczna i możliwość powiązania ichnotaksonów z biologicznym gatunkiem, rodzajem, a często nawet z wyższą jednostką systematyczną jest niewielka. Na przykład, powszechnie spotykane ślady drażeń *Trypanites* mogą być efektem działalności m.in. małży, wieloszczetów, kryzelnic (Bromley, 1972, patrz Warme, 1975; Bromley, 1994). Odciski organizmów bezszkieletowych umożliwiają oczywiście dokładne oznaczenia taksonomiczne, a także analizę ilościową, ale do ich powstania dochodzi w tak specyficznych warunkach, że są to incydentalne skamieniałości.

Oddzielnym problemem są tzw. *Fossil Lagerstätten*, czyli nagromadzenia znakomicie zachowanych roślin i zwierząt, w tym bezszkieletowych. Można tu wymienić stanowiska w Burgess, Solnhofen, Messel, czy liczne znaleziska stawonogów w bursztynie. Niektóre z nich mają charakter tanatocenozy. Jednakże większość takich stanowisk gromadziła faunę selektywnie. Na przykład do pułapek, w których tkwiły pojedyncze zwierzęta roślinożerne licznie podążały drapieżniki zwabione odgłosami agonii i same stawały się ofiarami. Dlatego w jeziorach asfaltowych drapieżniki są z reguły znacząco nadrepre-

zentowane w stosunku do biocenozy. Wśród przebadanych 19 000 dużych plejstoceńskich ssaków ze słynnego stanowiska Rancho La Brea w USA, aż 84% stanowiły drapieżniki (Spencer i in., 1999), stwierdzono tam też selektywną modyfikację w obrębie danego gatunku: u lwów *Panthera leo atrox* zaznacza się wyraźna przewaga ilościowa samców nad samicami, co jest przeciwieństwem sytuacji obserwowanej u współczesnych lwów (Wheeler & Jefferson, 2001). Może to wynikać ze zwiększonej skłonności do podejmowania ryzyka przez młode samce podczas polowania, co w warunkach polowania na trzęsawisku prowadziło do ich zwiększonej śmiertelności (Wheeler & Jefferson, 2001). Z kolei w bursztynach prawie nie ma owadów większych niż 1 cm, co wynika z faktu, iż większe okazy wyrwały się z żywicy, a duże trupy miały niewielką szansę na szczelne pokrycie żywicą (Krzemińska i in., 1993). Oprócz tego wśród współczesnych owadów żyjących w danym biotopie, przedstawiciele jednych rodzin przylepiają się do żywicy bardzo często, a inne, o podobnej wielkości, prawie nigdy (Krzemińska i in., 1993). Falszuje to w oczywisty sposób zapis paleontologiczny. W wielu „Fossil Lagerstätten” świetny stan zachowania wynika ze skrajnie niekorzystnych dla życia warunków, toteż fauna tam nie występowała lub była bardzo rzadka, a większość zachowanych organizmów jest alochtoniczna (tak było m.in. w Solnhofen i Burgess).

Dysartykulacja (rozpad) szkieletu u wielu grup skamieniałości uniemożliwia oszacowanie pierwotnej liczebności i zagęszczenia, a często również poważnie utrudnia oznaczenia systematyczne. Klasycznym przykładem są tu strzykwki, jedna z najważniejszych pod względem biomasy grup zwierząt w wielu środowiskach morskich, u których w ciele jednego osobnika występuje kilkadziesiąt miliardów elementów szkieletowych (np. Hampton, 1958, patrz Frizzell i in., 1966), przy czym poszczególne typy elementów powtarzają się u różnych taksonów (Boczarowski & Salamon, 2001). Podobnie jest w przypadku zwierząt konodontonośnych i wagiłnych wieloszczetów. Dlatego często spotykane wydzielenie gatunków i rodzajów na podstawie pojedynczych sklerytów, konodontów czy skolekodontów prowadzi do znacznego zawyżenia ilości taksonów w stosunku do rzeczywistości. Przykładowo aparat triasowego zwierzęcia konodontonośnego *Neogondolella* składa się z elementów zaliczanych uprzednio do 13 gatunków z 9 rodzajów (Orchard & Rieber, 1999). Chociaż zdawano sobie sprawę, że taksony konodontowe są jednostkami sztucznymi, to czasami były one traktowane tak jak naturalne rodzaje czy gatunki, np. poszczególne elementy tego samego aparatu miały różne zasięgi stratygraficzne. Również rośliny zachowują się z reguły w postaci drobnych fragmentów, toteż większość rodzajów roślinnych to rodzaje formowe (synonim: organowe, np. rodzaj *Annularia* — liście skrzypów, a rodzaj *Calamites* odnosi się do łodygi skrzypów), które przeważnie trudno przyporządkować do rodzajów biologicznych. Sztuczne jednostki systematyczne są stosowane także przy oznaczaniu sporomorfów. Z tego powodu kilka rodzajów organowych odpowiada jednemu rodzajowi biologicznemu.

W innych przypadkach, dysartykulacja uniemożliwia analizę liczby osobników i ustalenie, które gatunki przeważały liczebnie, ale nie utrudnia wydzielenia taksonów. Jednym z ważniejszych składników wielu biocenoz młodszego paleozoiku i mezozoiku były liliowce i, w mniejszym stopniu, jeżowce czy węzowidła. Liliowce przeważnie ulegają po śmierci pełnej dysartykulacji, często dzieje się tak też z pozostałymi wspomnianymi powyżej szkarłupniami. Jednak nawet przy pełnej dysartykulacji szkieletu można dokonać oznaczeń gatunkowych wielu

pojedynczych elementów liliowców czy jeżowców (np. Hagdorn & Głuchowski, 1993). Dlatego można badać bioróżnorodność szkarłupni. Dysartykulacja omawianych szkarłupni zależy przede wszystkim od szybkości pogrzebania padłych zwierząt. Eksperymenty wykonane przez Baumillera & Ausicha (1992) i Baumillera i in. (1995) wykazały, że na całkowity rozpad szkieletów krynoidów wpływa dłuższa (kilka dni) ekspozycja martwych, niepokrytych osadem organizmów na powierzchni dna, nawet jeśli znajdowały się one w wodach o bardzo niskiej energii i nie były reдеponowane. W przypadku jeżowców regularnych ważnym czynnikiem zwiększającym tempo dezintegracji jest też wysoka temperatura, choć energia wód i długotrwałość transportu również mają wielkie znaczenie (Chave, 1964, patrz Raup & Stanley, 1984; Kidwell & Baumiller, 1990). Także szkielet ryb chrzęstnoszkieletowych (Chondrichthyes) ulega prawie zawsze kompletnej dysartykulacji i mimo możliwości oznaczeń gatunku biologicznego na podstawie samych tylko zębów (np. Williamson i in., 1993) nie da się przeprowadzić analizy ilościowej w obrębie taksonów. Podobnie pełnej dysartykulacji ulegają często szkielety gąbek.

Podatność na dysartykulację nierzadko zależy pośrednio od paleoekologii danego taksonu. Na przykład jeżowce nieregularne są z reguły znacznie liczniej reprezentowane w zapisie kopalnym niż jeżowce regularne nie tylko dlatego, że stanowią przeważnie infaunę, a więc po śmierci są od razu zagrzebane w osadzie i nie narażone na destrukcję, ale również z tego powodu, że preferują środowiska niskoenergetyczne (Smith, 1984). Natomiast żyjące jako epifauna, w strefie wzmózonej energii wód, jeżowce regularne ulegają częstszym uszkodzeniom i rzadziej są szybko przykrywane osadem. Toteż obserwowana często przewaga jeżowców nieregularnych nad regularnymi (np. wg Tarkowskiego (1989) w kredzie opolskiej stosunek ten wynosi 200:1) może być w pewnej mierze wynikiem procesów tafonomicznych, a nie tylko faktycznej przewagi jeżowców nieregularnych w biocenozie.

Niszczenie muszli. Podatność poszczególnych taksonów małży i ramienionogów na urazy zależy od grubości skorupy, jej kształtu oraz od budowy aparatu zawiasowego i wiążącej się z tym tendencji do dysartykulacji. Rozłączone muszle ulegają szybszej destrukcji niż połączone. Jak wykazały badania autora (Niedźwiedzki, 1998) dotyczące alochtonicznych zespołów muszli, u małży (z wyjątkiem rodzaju *Pseudocorbula*) występujących w dolnym wapieniu muszlowym stopień dysartykulacji wynosi ponad 99%. U ramienionogów jest niższy (tab.1), przy czym terebratulidy, a także Spiriferidina (*Punctospirella*, *Hirsutella*) wykazują znacznie silniejszą tendencję do rozdzielania niż Athyridina (*Tetractinella trigonella*) i rynchonelle (*Decurtella decurtata*). W rezultacie należy oczekiwać, że w badanym przypadku już w nekrocenozie liczebność małży cienkoskorupowych (np. pektenidy, *Entolium*) oraz ramienionogów: *Punctospirella fragilis*, *Hirsutella hirsuta* i *Coenothyris vulgaris* była niższa niż w biocenozie.

Bardzo dużą zmienność podatności współczesnych muszli na abrazję udowodniły eksperymenty Chave'a (1964 [W:] Raup & Stanley, 1984), zgodnie z którymi zmienność ta istnieje nie tylko między muszlami z różnych grup fauny, ale również jest bardzo istotna w obrębie danej grupy (np. odporność na abrazję ślimaków *Neritina* jest parokrotnie większa niż u zbliżonych wielkością ślimaków *Polinices*). Co więcej, zależy ona nawet od wielkości osobników w obrębie tego samego rodzaju. Na przykład badając dwie grupy wielkościowe (25–41 mm i 43–76 mm) muszli małża *Spisula*, Chave (1964, patrz Raup & Stanley, 1984) stwierdził, że po 8 godzinach obróbki w bębnie z

otoczkami, z pierwszej grupy pozostało ok. 3% fragmentów okazów większych od 4 mm, a po 10 godzinach nie było już ich w ogóle, natomiast w grupie muszli 43–76 mm, po 8 godzinach było jeszcze ponad 90% takich fragmentów, a po 90 godzinach prawie 60%.

U węzowideł istotną jest też niezwykle silna reakcja na nagłe pogorszenie warunków środowiskowych, prowadząca do powstania tzw. głodu tlenowego, a w konsekwencji do bardzo silnych skurczy mięśni, rozrywających nie tylko tkanki miękkie, ale również szkielet zwierzęcia (Boczarowski & Salamon, 2000).

Częstym czynnikiem niszczącym są organizmy drążące czy nekrofagi, które przyczyniają się do bezpośredniej destrukcji muszli, a także przyspieszają niszczenie fizyczne i chemiczne. Obserwacje współczesnych skorupek małży wykazały, że w efekcie działalności endobiontów muszle mogą tracić kilkanaście procent swojej masy rocznie (Driscoll, 1970 [W:] Kidwell & Jablonski, 1983). Trzeba wszakże zwrócić uwagę, że istotność takich procesów w fanerozoiku była zmienna. Przykładowo, ślady drążenia muszli przez drapieżniki są umiarkowanie liczne w okresie kambr–karbon, od permu do wczesnej kredy stają się rzadkie, po czym od kredy późnej są bardzo powszechne (Kowalewski i in., 1998a).

W przypadku organizmów pelagicznych znaczącą rolę ma rozpuszczanie chemiczne, zarówno w czasie opadania muszli na dno, jak i na dnie. Proces ten powoduje, że pelagiczne zespoły skamieniałości o wapiennych skorupkach (głównie otwornice planktoniczne i pteropody, gdyż kokolity cechuje duża odporność na rozpuszczanie, co zdaniem Janina (1983) wynika z ich podatności na sylikację) wykazują znaczny związek z pierwotnym składem tylko w osadach płytkowodnych. W utworach głębokowodnych ilość muszli wapiennych jest bardzo zredukowana w stosunku do stanu wyjściowego, a w dodatku rozpuszczanie ma silnie selektywny charakter w zależności od typu budowy muszli. Na przykład podczas badań współczesnych tropikalnych otwornic planktonicznych okazało się, że o ile gatunek *Hastigeria pelagica* stanowił 20% wszystkich otwornic w danej biocenozie, to już w osadzie dennym był on skrajnie rzadki, co wynikało zarówno ze znacznej cienkości skorupki, jak i dużej zawartości substancji organicznej w skorupkach tego taksonu (Janin, 1983). Graniczna głębokość, od której zaczyna się rozpuszczanie skorupki węglanowej zależy od lokalnego składu wody, a także od jej temperatury i waha się w przedziale 200–4000 m, a gwałtowny spadek zachowywanych skorupki planktonicznych otwornic obserwuje się od głębokości średnio 3000 do 5500 m, choć w Morzu Rossa spadek ten zaznacza się już od 500 m (Janin, 1983). Generalnie w wodach chłodnych granica ta leży płycej.

Należy podkreślić, że rozpuszczanie muszli wapiennych nie jest ograniczone wyłącznie do stref głębokowodnych. Intensywna działalność infauny żerującej w płytkowodnym, bogatym w substancje organiczne osadzie dennym przyczynia się do wzrostu produkcji kwasu węglowego i innych zmian chemizmu wód zawartych w osadzie, sprzyjających intensyfikacji rozpuszczania kalcytowych i aragonitowych pancerzyków. Skala takiego procesu bywa znaczna, np. we współczesnych, płytkich (kilka — kilkadziesiąt metrów głębokości) zatokach atlantyckich w rejonie Nowego Jorku prawie cała roczna produkcja węglanów ulega rozpuszczeniu (McCall & Tevesz, 1983; Kidwell & Bosence, 1991).

Również dysartykulacja i/lub zniszczenie szkieletów kręgowców lądowych powoduje trudności w odtwarzaniu wzajemnych relacji ilościowych tych zwierząt, toteż coraz częściej dużą uwagę poświęca się tropom kręgowców,

Tab. 1. Dysartykulacja redeponowanych ramienionogów w formacji górażdżańskiej i dziewkowieckiej (trias środkowy) Opolszczyzny (dane wg Niedźwiedzki, 1998)

Table. 1 Disarticulation of allochthonic brachiopods from the Górażdże Formation and Dziewkowce Formation (Middle Triassic) of Upper Silesia (data according to Niedźwiedzki, 1998)

Lokalizacja próbki w profilu litostratygraficznym	Stopień dysartykulacji	Liczebność próbki (szt.)
<i>Coenothyris vulgaris</i>		
Formacja dziewkowiecka (muszłowce terebratulowe)	89,2%	3320
Formacja dziewkowiecka (wapienie krynoidowe)	89,4%	227
Formacja górażdżańska (wapienie organodetrytyczne i onkoidowe)	99,4%	680
<i>Tetractinella trigonella</i>		
Formacja dziewkowiecka (muszłowce terebratulowe)	22,5%	120
Formacja dziewkowiecka (wapienie krynoidowe)	11,8%	144
Formacja górażdżańska (wapienie organodetrytyczne i onkoidowe)	34,7%	259
<i>Spiriferidina (Punctospirella, Hirsutella)</i>		
Formacja dziewkowiecka (muszłowce terebratulowe)	100%	120
<i>Decurtella decurtata</i>		
Formacja dziewkowiecka (muszłowce terebratulowe)	20%	120

wydzielając szereg ichnotaksonów. Postęp badań osteometrycznych (np. Farlow & Chapman, 1997) umożliwia powiązanie parataksonów z rzędami, a często i z rodzinami biologicznymi. Czasami podejmuje się próby określenia rodzaju biologicznego, który był odpowiedzialny za powstanie danego ichnotaksonu (np. Gierliński & Pieńkowski, 1999), jednak w większości wypadków wyniki nie są bezdyskusyjne. Przykładowo ichnotakson *Moyenisauropus karaszewskii* znany z hetangu Gór Świętokrzyskich wiązany jest ze stegozaurami albo scelidozaurami (Gierliński, 1999). Stwierdzany przez niektórych badaczy (m.in. Gierliński & Pieńkowski, 1999) związek poszczególnych zespołów tropów dinozaurów z konkretnymi paleośrodowiskami sugeruje, że zespoły te częściowo odzwierciedlają pierwotny taksonomiczny skład dinozaurów na danym obszarze. Trzeba jednak pamiętać, że zespoły tropów obserwuje się na znikomym małych powierzchniach w stosunku do arealów zajmowanych przez duże kręgowce, dlatego też rekonstrukcja stosunków ilościowych między poszczególnymi grupami kręgowców oraz ich bioróżnorodności na podstawie tropów obarczona jest dużym marginesem błędów.

Różnice przeciętnego okresu życia przedstawicieli różnych gatunków. Zjawisko to powoduje, że w stosunku do biocenozy, w nekrocenozie organizmy krótkowieczne są liczniejsze od długowiecznych. Duże zróżnicowanie długości życia między innymi wykazują współczesne płytkowodne jeżowce, gdyż niektóre z gatunków żyją poniżej roku, a inne osiągają wiek do 15 lat (Smith, 1984). Dzisiejsze małże morskie, z wyjątkiem form gigantycznych, żyją od ok. 1 do 30 lat, najczęściej 10–20 lat (Moore, 1969; Jones i in., 1978; Lehmann & Hillmer, 1991; Rajski, 1997). Często znaczna różnica czasu życia dotyczy form współwystępujących ze sobą. Wpływ tego czynnika daje się czasami oszacować dla głównych elementów badanych oryktocenozy, np. dla ramienionogów i małży.

Średnią długość życia osobników danego gatunku można spróbować określić dwiema metodami. Pierwsza z nich, stosowana przede wszystkim dla fauny bentonicznej, polega na liczeniu pierścieni przyrostowych muszli. Do badań nadają się wyłącznie skorupki bardzo dobrze zachowane

wanych okazów geriatrycznych. Podstawową trudnością w datowaniu wieku takich muszli jest fakt, iż chociaż każdy rok życia (ciepła pora roku) zaznacza się powstaniem co najmniej jednego pierścienia przyrostowego, to oprócz tego powstanie pierścieni może odzwierciedlać różne inne, niecykliczne wydarzenia ekologiczne. Przykładowo współczesne osiemnastomiesięczne (po dwóch sezonach ciepłych) ostrygi mają od dwóch do pięciu pierścieni (Brehm, 1968). Dlatego liczba pierścieni wskazuje tylko na minimalny wiek skamieniałości. Drugą metodą jest odniesienie długości życia dzisiejszej fauny do spokrewnionych z nią grup kopalnych. Pożądane są: jak najbliższe pokrewieństwo i podobne ekologicznie warunki występowania. Nawet wówczas uzyskane dane trzeba traktować bardzo ostrożnie, ze względu na możliwości błędnego ustalania przynależności systematycznej form kopalnych oraz z powodu dużego upływu czasu, co zwiększa prawdopodobieństwo zmiany sposobu życia. Na przykład, współczesne ramienionogi Articulata prawdopodobnie są znacznie bardziej eurybatymetryczne niż Articulata paleozoiczne (Kowalewski i in., 2002). Szacując wiek występujących w środkowym triasie na Górnym Śląsku małży i ramienionogów (Niedźwiedzki, 1998) otrzymałem zbliżone wartości dla obu metod. U ramienionogów *Coenothyris vulgaris* naliczyłem maksimum 15 pierścieni przyrostowych (nie uwzględniając pierścieni urazowych), a u pospolitych w tej epoce małży *Plagiostoma striatum* 21 pierścieni. Tymczasem współczesne ramienionogi zawiasowe, w tym terebratulidy (np. *Terebratulina laqueus*) żyją ponad 10 lat (Paine, 1969, patrz: Tunnicliffe & Wilson, 1988; Thayer, 1975), a małże z rodzaju *Lima* (*Plagiostoma* jest często traktowana jako podrodzaj *Lima*) — 20 lat. Wydaje się więc, że w stosunku do biocenozy, w oryktocenozie wapienia muszlowego krócej żyjące brachiopody przypuszczalnie są liczniej reprezentowane względem małży.

Segregacja muszli. W zależności od kształtu, masy i ornamentacji muszli dochodzić może do selektywnych zmian składu taksonomicznego zespołów skamieniałości w czasie transportu. Im dłuższy i bardziej intensywny transport, tym większe następuje zniekształcenie pierwotnych proporcji ilościowych i jakościowych. Przy określeńiu proporcji ilościowych pomiędzy taksonami pojawiającymi się podrzędnie w danej oryktocenozie należy brać pod uwagę poważny wpływ segregacji także przy niewielkim przemieszczeniu (nagromadzenia parautochtoniczne). Wynika to z faktu, że przy małej liczebności taksonów, redepozycja nawet niedużej liczby skorupki jednego z tych taksonów znacząco zmienia jego udział względem pozostałych.

Mieszanie różnych równowiekowych nekrocenozy może nastąpić w efekcie transportu lateralnego muszli (m.in. w kanałach pływowych, np. Henderson & Frey, 1986). Skala tego procesu wzrasta wraz z odległością, na jaką skorupki zostały przesunięte. Wymownym przykładem mieszania się współczesnych nekrocenozy jest wywiewanie skorupki okrzemek słodkowodnych (stanowią one ponad 90% masy całego materiału unoszonego przez wiatr) z dorzecza Nigru i ich depozycja w morskich

łach dennych Zatoki Gwinejskiej, gdzie w niektórych miejscach okrzemki te stanowią 40% osadu (Janin, 1983). Również puste muszle ślimaków, otwornic planktonicznych czy łodzików mogą być transportowane na wielkie odległości (np. wg Stenzela, 1964 [W:] Janin, 1983 puste muszle *Nautilus* są znajdowane na wybrzeżu Afryki w pobliżu Madagaskaru, a więc ponad 6500 km od miejsca życia). Co prawda w większości współczesnych nekrocenoz okazów z innych środowisk jest poniżej 10% (Brenchley & Harper, 1998), ale istnieją liczne sytuacje, w których ten procent gwałtownie rośnie (tempestyty, turbidyty, osady kanałów pływowych itd.). Dlatego niezwykle istotna dla oceny relacji biocenoza–tafocenoza jest analiza sedymentologiczna badanego osadu. Powszechnym przypadkiem jest też opadanie na dno martwych organizmów strefy pelagicznej i mieszanie się ich z organizmami bentonicznymi. Znajomość paleoekologii taksonów pozwala jednak rozdzielić grupy bentoniczne od planktonicznych czy nektonicznych. Spektakularnym przykładem mieszania się zwierząt z różnych biocenoz w wyniku tonięcia zwłok mogą być świetnie zachowane ptaki, nietoperze i lądowe ssaki znajdowane wraz ze zwierzętami wodnymi w jeziornych utworach eocenu w Messel (Mayr & Peters, 1999; Micklich & Wilde, 2000).

Uśrednianie czasowe. Zachodzi w wyniku odsłonięcia przez erozję starszych nagromadzeń skamieniałości i ich przemieszczania, a także na obszarach bardzo niskiego tempa sedymentacji, gdzie następuje kondensacja różnowiekowych szczątków. Powoduje to mieszanie się różnowiekowych nekrocenoz lub nekrocenoz z tafocenozami i w konsekwencji zawyżanie ilości taksonów spotykanych na danym obszarze, co może prowadzić do błędnej oceny bioróżnorodności. Na przykład w głębokowodnych osadach oceanicznych znajduje się liczne (do 1000 sztuk/m²) zęby wymarłych gatunków rekinów neogeńskich i plejstoceńskich wraz ze współczesnymi otwornicami (Janin, 1983). Z kolei w osadach górnego neogenu rejonu kaspijskiego znaleziono 220 gatunków redeponowanych otwornic przedpóźnoneogeńskich, obejmujących interwał późna kreda–wczesny neogen (Janin, 1983). Oprócz tego rozpowszechnione są przemieszczania pionowe zarówno w efekcie zaburzeń niestatecznego warstwowania i pogrążania się skamieniałości w nieskonsolidowanym podłożu, jak i w rezultacie bioturbacji. Szczególnie istotny jest ten ostatni czynnik. Głębokość bioturbacji zależy od typu osadu i związanego z tym tempa konsolidacji, warunków tlenowych, ale również od geologicznego wieku utworów — w paleozoiku przeciętna głębokość penetracji osadu przez infaunę była mniejsza niż w mezozoiku, a zwłaszcza w kenozoiku (Thayer, 1983). Wpływ uśredniania czasowego jest bardzo duży, gdyż w środowiskach wysokoenergetycznych następuje często redepozycja lateralna, a w środowiskach niskoenergetycznych redepozycja pionowa. Według danych pochodzących z badań współczesnych zatok rejonu Nowego Jorku, dwie trzecie gatunków współwystępujących w nekrocenozie nie występuje razem w biocenozie (McCall & Tevesz, 1983). W przypadku mieszania się zespołów skamieniałości zbliżonych wiekowo (różniących się o setki lub tysiące lat, a niekiedy nawet o kilkanaście tysięcy lat) nie jesteśmy w stanie spostrzec tego w oryktocenozach ani rozdzielić zjawisk zachodzących w takim przedziale czasu, co pokazują liczne badania, m.in. otwornic (Broecker i in., 1988; patrz Kidwell & Bosence 1991), małży (Kowalewski i in., 1998b) i flory (Meldahl i in., 1995). Nawet we współcze-

snych nagromadzeniach muszli małży odróżnianie nekrocenozy od niedawno powstałej tafocenozy bywa dość trudne (Frey & Howard, 1986).

Procesy związane z tworzeniem się oryktocenozy

Pomijając destrukcyjne działanie wielu procesów metamorficznych czy magmowych, które niszczą całą tafocenozę, to istotne są te czynniki, które działają selektywnie, zmieniając w ten sposób skład pierwotnej tafocenozy. Większość z tych procesów może zacząć się już na etapie nekrocenozy, a następnie kontynuuje się po przykryciu skamieniałości przez osad. Poniżej wymienię kilka najważniejszych.

Rozpuszczanie się pancerzy zbudowanych z substancji organicznych. Dotyczy to zwłaszcza wielu skorupiaków, których chitynowe pancerze są wzmocnione złogami węglanu wapnia i dlatego często przechodzą do tafocenozy. W badaniach przez autora (Niedźwiedzki, 1998) utworach wapienia muszlowego bardzo liczne skamieniałości śladowe (np. *Thalassinoides*) wskazują na bogaty ilościowo zespół skorupiaków z rzędu Decapoda. Tymczasem szczątki tych zwierząt należą dziś do najrzadszych znalezisk wśród fauny triasowej.

Rozpuszczanie muszli aragonitowych. Proces ten obejmuje przede wszystkim mięczaki, zwłaszcza ślimaki i głowonogi. W przypadku powstania ośródków, głowonogi nadają się do identyfikacji gatunkowej, ale już ośrodki wewnętrzne ślimaków przeważnie uniemożliwiają oznaczenie gatunków i rodzajów, dając tylko możliwość pomiarów liczebności tej gromady w oryktocenozie.

Podsumowanie

1. Oryktocenozy organizmów lądowych prawie zawsze skrajnie odbiegają swoim składem od pierwotnych biocenoz. Dzieje się tak, ponieważ na lądzie, zarówno pod względem biomasy jak i liczby gatunków, dominują organizmy bezszkieletowe, m.in.: owady, pajęczaki, nicienie, skąposzczety, a wśród roślin kopalnych, które nie produkowały elementów mineralnych, wyróżniane są głównie sztuczne jednostki systematyczne — rodzaje organowe. W wodach słodkich organizmy bezszkieletowe mają trochę mniejszy udział, ale i tak znaczna część biocenozy nie ma szans na przetrwanie w zapisie kopalnym.

2. Oryktocenozy organizmów morskich w większym stopniu oddają skład biocenozy. Udział organizmów bezszkieletowych w biocenozach morskich jest mniejszy (przeciętnie ok. 60% osobników i 50% biomasy), a znaczna część Protista i roślin wodnych posiada elementy mineralne, dzięki czemu wzrasta ich potencjał fosylizacyjny. Tak więc oryktocenoza oddaje często skład organizmów szkieletowych tworzących biocenozę, zwłaszcza jeśli chodzi o jej bioróżnorodność i, w mniejszej mierze, liczebność czy zagęszczenie fauny. Warunkiem poprawnej analizy jest badanie zespołów skamieniałości autochtonicznych, odtwarzanie całych aparatów konodontowych, strzykw czy wieloszczetów i znajomość paleoekologicznych wymagań taksonów, celem rozdzielania wymieszanych zespołów skamieniałości z różnych środowisk. Równie ważna dla zachowania się w miarę zbliżonego do biocenozy składu tafocenozy organizmów szkieletowych była nie tylko szybka sedymentacja, ale i znaczna grubość przykrywającej warstwy osadu, gdyż ograniczało to bioturbacje w osadzie.

3. *Fossil Lagerstätten*, choć cechują się znakomitą stanem zachowania wielu skamieniałości, w tym nawet bezszkieletowych, to z reguły powstawały w wyniku selektywnego gromadzenia się zwierząt i przeważnie grupują skamieniałości parautochtoniczne lub alochtoniczne.

Pragnę serdecznie podziękować dr J. Haydukiewicz za przekazanie manuskryptu i owocną dyskusję oraz dr M. Kowalewskiemu, dr S. Lucasowi i mgr. A. Kaimowi za udostępnienie szeregu prac poświęconych tafonomii. Szereg cennych uwag zawdzięczać anonimowemu recenzentowi. Impulsem do powstania powyższego artykułu były dyskusje prowadzone w trakcie paleontologicznych kursów terenowych organizowanych przez Instytut Paleobiologii PAN w Warszawie, a finansowanych przez firmę Górażdże Cement S.A. Wyjazd do Messel i obejrzenie tamtejszych kolekcji skamieniałości umożliwiło mi wsparcie finansowe otrzymane od Deutsche Forschungsgemeinschaft. Niniejsze opracowanie powstało dzięki przyznaniu grantu wewnętrznego 2022/W/ING/01–25 Instytutu Nauk Geologicznych Uniwersytetu Wrocławskiego.

Literatura

- BAUMILLER T. K. & AUSICH W. I. 1992 — The broken-stick model as a null hypothesis for crinoid stalk taphonomy and as a guide to the distribution of connective tissue in fossils. *Paleobiology*, 18: 288–298.
- BAUMILLER T.K., LLEWELLYN G., MESSING C.G. & AUSICH W.I. 1995 — Taphonomy of isocrinid stalks; influence of decay and autotomy. *Palaios*, 10: 87–95.
- BOCZAROWSKI A. & SALAMON M. 2000 — Kompletnie węzowidła jako wskaźnik warunków sedymentacji warstw gogolińskich Górnego Śląska. [In:] *Mat. XVII Konf. Paleontologów*, Kraków: 20–21.
- BOCZAROWSKI A. & SALAMON M. 2001 — Rekonstrukcja sklerotomów strzykw środkowej jury Polski. [In:] *Jurassica*, Starachowice 27–29. 09. 2001: 4–5.
- BREHM A. 1968 — *Życie zwierząt. Bezkręgowce*. PWN, Warszawa.
- BRENCHLEY P.J. & HARPER D.A.T. 1998 — *Palaeoecology*. Chapman & Hall.
- BROMLEY R.G. 1994 — The palaeoecology of bioerosion. [In:] Donovan S.K. (ed.) *The Palaeobiology of Trace Fossils*: 134–154, John Wiley & Sons.
- FARLOW J.O. & CHAPMAN R.E. 1997 — The scientific study of dinosaur footprints. [In:] Farlow J.O. & Brett-Surman M.K. (eds.) *The complete Dinosaur*: 519–553.
- FREY R.W. & HOWARD J.D. 1986 — Taphonomic characteristics of offshore mollusk shells, Sapelo Island, Georgia. *Tulane Studies in Geology and Paleontology*, 19: 51–61.
- FRIZZELL D.L., EXLINE H. & PAWSON D.L. 1966 — Holothurians. [In:] Moore R.C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Echinodermata, 3: 641–672.
- GALL J.C. 1983 — *Ancient sedimentary environments and the habitats of living organisms*. Springer-Verlag, Berlin.
- GIERLIŃSKI G. 1999 — Tracks of a large thyreophoran dinosaur from the Early Jurassic of Poland. *Acta Palaeont. Pol.*, 44: 231–234.
- GIERLIŃSKI G. & PIENKOWSKI G. 1999 — Dinosaur track assemblages from the Hettangian of Poland. *Geol. Quart.*, 43: 329–346.
- HAGDORN H. & GLUCHOWSKI E. 1993 — Palaeobiogeography and stratigraphy of Muschelkalk echinoderms (Crinoidea, Echinoidea) in Upper Silesia. [In:] Hagdorn H. & Seilacher A. (eds.) *Muschelkalk. Schöntaler Symposium 1991*: 165–176, Goldschneck, Stuttgart.
- HENDERSON S.W. & FREY R.W. 1986 — Taphonomic redistribution of mollusk shells in a tidal inlet channel, Sapelo Island, Georgia. *Palaios*, 1: 3–16.
- JANIN B.T. 1983 — *Osnovy tafonomii*. Nedra, Moskwa.
- JONES D.S., THOMPSON I. & AMBROSE W. 1978 — Age and growth rate determinations for the Atlantic surfclam *Spisula solidissima* (Bivalvia: Mactracea), based on internal growth lines in shell cross-sections. *Marine Biology*, 47: 63–70.
- KIDWELL S.M. 2001 — Preservation of species abundance in marine death assemblages. *Science*, 294 (2 November): 1091–1094.
- KIDWELL S.M. & BAUMILLER T.K. 1990 — Experimental disintegration of regular echinoids: roles of temperature, oxygen, and decay thresholds. *Paleobiology*, 16: 247–271.
- KIDWELL S.M. & BOSENCE D.W.J. 1991 — Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. [In:] Allison P.A. & Briggs E.G. (eds.) *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. Topics in Geobiology, 9: 115–209, Plenum Press, New York.
- KIDWELL S.M. & JABLONSKI D. 1983 — Taphonomic feedback: Ecological consequences of shell accumulation. [In:] Tevesz M.J.S. and McCall P.L. (eds.) *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*: 195–239, New York, Plenum Publishing Co.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z. (red.) 1963 — *Mały słownik paleontologiczny*. Wiedza Powszechna.
- KOWALEWSKI M. & FLESSA K.W. 1996 — Improving with age: The fossil record of lingulide brachiopods and the nature of taphonomic megabiases. *Geology*, 24: 977–80.
- KOWALEWSKI M., DULAI A. & FÜRSICH F.T. 1998a — A fossil record full of holes: The Phanerozoic history of drilling predation. *Geology*, 26: 1091–1094.
- KOWALEWSKI M., GOODFRIEND G.A. & FLESSA K.W. 1998b — High-resolution estimates of temporal mixing within shell beds: the evils and virtues of time-averaging. *Paleobiology*, 24: 287–304.
- KOWALEWSKI M., SIMÕES M.G., CAROLL M. & RODLAND D.L. 2002 — Abundant brachiopods on a tropical, upwelling-influenced shelf (Southeast Brazilian Bight, South Atlantic). *Palaios*, 17: 274–283.
- KRZEMIŃSKA E., KRZEMIŃSKI W., HAENNI J.P. & DUFOUR CH. 1993 — W bursztynowej pułapce. Muzeum Przyrodnicze ISiEZ PAN, Kraków.
- LAWRENCE D.R. 1968 — Taphonomy and information losses in fossil communities. *Geol. Soci. Amer. Bull.*, 79: 1315–1330.
- LEHMANN U. & HILLMER G. 1991 — *Bezkręgowce kopalne*. Wyd. Geol.
- MCCALL P.L. & TEVESZ M.J.S. 1983 — Soft-bottom succession and the fossil record. [In:] Tevesz M.J.S. and McCall P.L. (eds.) *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*: 157–194, New York, Plenum Publishing Co.
- MARTIN J.O., BASTIDA R., LENO E. & RIVERO L. 2000 — Estudio sobre el biofouling de los humedales del estuario del río de la Plata (Argentina). *Thalassas*, 16: 46–69.
- MAYR P. & PETERS D.S. 1999 — On the systematic position of the Middle Eocene swift *Aegialornis szarskii* Peters 1985 with description of a new swift-like bird from Messel (Aves, Apodiformes). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte*, 5: 312–320.
- MELDAHL K.H., SCOTT D. & CARNE K. 1995 — Autochthonous leaf assemblages as records of deciduous forest communities: An actualistic study. *Lethaia*, 28: 383–394.
- MICKLICH N. & WILDE V. 2000 — Well known, but no less mysterious: The world of the fossil treasures. [In:] *Window to Primeval Times*. Messel Pit: 12–26.
- MOORE R.C. (ed.) 1969 — *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Mollusca 6, Bivalvia. Part N, 1. The Geological Society of America, New York.
- NIED WIEDZKI R. 1998 — Litostratygrafia, biostratonomia i warunki sedymentacji formacji górażdżańskiej i formacji wapieni terebratulowych Śląska Opolskiego. *Archiwum Uniwersytetu Wrocławskiego*.
- ORCHARD M. J. & RIEBER H. 1999 — Multielement *Neogondolella* (Conodonta, upper Permian — middle Triassic). — *Bollettino della Soc. Paleont. Italiana*, 37: 475–488.
- RAJSKI A. 1997 — *Zoologia*. PWN, t. 2, Warszawa.
- RAUP D. M. & STANLEY S. M. 1984 — *Podstawy paleontologii*. PWN, Warszawa.
- SMITH A. 1984 — *Echinoid Palaeobiology*. G. Allen & Unwin, London.
- SPENCER L., VAN VALKENBURGH B. & HARRIS J. 1999 — Taphonomy at Rancho La Brea: a work in progress. *J. Vertebrate Paleont.*, 19: 77A.
- TARKOWSKI R. 1989 — Zespół skamieniałości turonu okolic Opola. Sprawozdania z Posiedzeń Kom.Nauk Geol. PAN Oddział w Krakowie za VII–XII 1987: 96–97.
- THAYER C.W. 1975 — Size — frequency and population structure of brachiopods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 17: 139–148.
- THAYER C.W. 1983 — Sediment-mediated biological disturbance and the evolution of marine benthos. [In:] Tevesz M.J.S. & McCall P.L. (eds.) *Biotic Interactions in Recent and Fossil Communities*: 479–625. Plenum Press, New York.
- TUNNICLIFFE V. & WILSON K. 1988 — Brachiopod populations: distribution in fjords of British Columbia (Canada) and tolerance of low oxygen concentrations. *Marine Ecology — Progress Series*, 47: 117–128.
- WARME J.E. 1975 — Borings as trace fossils and the processes of marine bioerosion. [In:] Frey R.W. (ed.) *The Study of Trace Fossils*: 181–227, Springer-Verlag.
- WHEELER H.T. & JEFFERSON G.T. 2001 — Selection bias in the predator collection from Rancho La Brea. *J. Vertebrate Paleont.*, 21: 113A.
- WILLIAMSON T.E., KIRKLAND J.I. & LUCAS S.G. 1993 — Selachians from the Greenhorn cyclothem („Middle” Cretaceous: Cenomanian–Turonian), Black Mesa, Arizona, and the paleogeographic distribution of Late Cretaceous selachians. *J. Paleont.*, 67: 447–474.