

Mazuelloidy — apatytowe glony z dolnego paleozoiku Gór Bardzkich (Sudety)

Elżbieta Porębska*, Ewa Koszowska*

Mazuelloids — apatite algae from the Lower Paleozoic of the Bardzkie Mts (Sudety Mts, SW Poland). Prz. Geol., 49: 1050–1060.

Summary. *Mazuelloids — a taxonomically informal group of unicellular algae were documented in Silurian—Lower Devonian, pelagic phosphate deposits in the Bardzkie Mts (Sudetes). These organisms consist of a spheroidal central body as much as 10–200 µm in diameter, provided in processes that range in size from 1/20 to maximum diameter. A mazuelloid wall is mineralized most commonly by a rod-like apatite. Prismatic apatite, silica, jarosite and diadochite are scarce. The earliest rod-like apatite mineralization took place in very early diagenetic conditions created by benthonic bacterial mats, and was probably preceded by formation of an amorphous apatite precursor in the water column. The prismatic apatite was formed after the mats and mazuelloids had been buried by sediment. Silicification of mazuelloid walls followed a deep burial. The jarosite and diadochite mineralization occurred during the youngest stages under subaerial conditions. Mazuelloids thrived within photic zone of Early Paleozoic oceans, which is indicated by their documented adaptations to relatively oligotrophic conditions in the photic zone of the pelagic basinal setting. Mazuelloids appeared in this environment during the transition from a late transgression to highstand. Such conditions apparently led to a reduction or total elimination of other planktonic groups, thus promoting mazuelloid blooms. The occurrence of mazuelloids in overall stressful conditions, together with their morphology and mode of mineralization, indicates their great similarity to calcareous dinoflagellata.*

Key words: mazuelloids, algae, apatite, Early Paleozoic, Sudety, Poland

Mazuelloidy — nieformalna pod względem taksonomicznym grupa jednokomórkowych organizmów (Aldridge & Armstrong, 1981) reprezentuje zagadkowy morski mikropłankton wczesnopaleozoicznych mórz i oceanów. Grupa ta wśród równoległych palinomorforów wyróżnia się większymi rozmiarami oraz zmineralizowaną apatytową ścianką. Wielkość kulistego ciała centralnego mazuelloidów mieści się w zakresie od 100 do 400 µm, a jego powierzchnia bywa gładka lub chropowata i zaopatrzona jest w wyrostki różnicowane morfologicznie — spiczaste, zaokrąglone lub rozgałęzione na końcach. Ścianka jest trójwarstwowa: dwie warstewki apatytowe oddzielone są od siebie cienkim pierścieniem substancji organicznej lub pustą przestrzenią. Sugeruje się pierwotną mineralizację ścianki (Aldridge & Armstrong, 1981) lub jej synsedymen-tacyjną, ewentualnie wczesnodiaogenetyczną fosfatazację (Hüsken & Eiserhardt, 1994). Poglądy te jednakże nie były dotąd zweryfikowane odpowiednimi badaniami.

Mazuelloidy są znane od późnego proterozoiku do dewonu z obszarów reprezentujących różne strefy paleogeograficzne. Opisane zostały z Niemiec (Sanneman, 1955; Reichstein & Schwab, 1962), Czech (Eisenack, 1934; Aldridge & Armstrong, 1981; Dufka, 1991), Austrii (Bachmann & Schmid, 1964; Priewalder, 1987), Węgier (Kozur, 1984), Francji (Ters & Deflandre, 1966; Deflandre & Ters, 1970; Le Hérisse i in., 1991), Szwecji (Holmer, 1987), Turcji (Kozur, 1996), Grenlandii (Aldridge & Armstrong, 1981), Kanady (Norford & Orchard, 1985), Australii (Buret, 1985), Wielkiej Brytanii (Loydell i in., 1988) i Chin (Lei-ming i in., 1999). Do tej pory nie były udokumentowane z obszaru Polski. Występują w morskich osadach wykazujących cechy środowiska pelagicznego, współwystępując z rzadkimi niesfosforyzowanymi graptolitami, radiolariami, sporadycznie z akritarchami lub prazynofitami (Aldridge & Armstrong, 1981; Le Hérisse i in., 1991).

Klasyfikacja taksonomiczna mazuelloidów ma na ogół charakter nieformalny. Kozur (1984) zaliczył je do rzędu Mullerisphaerida, a na podstawie morfologii wyrostków

wyróżnił dwie rodziny: Aldridgeisphaeridae i Armstrongisphaeridae. Nieliczne rodzaje i gatunki są wydzielane w obrębie mazuelloidów (Deflandre & Ters, 1970; Kozur, 1984; Le Hérisse i in., 1991) na podstawie morfologii wyrostków i wielkości ciała centralnego. Wyłącznie morfologiczne podstawy klasyfikacji taksonomicznej, zastosowanej przez wspomnianych autorów, zostały zakwestionowane przez Hüskena i Eiserhardta (1994) z uwagi na sugerowaną przez nich wtórną mineralizację ścianki. Biologiczne powinowactwo mazuelloidów nie jest jasne. Eisenack i in. (1973) zaliczyli je do rodzaju *Baltisphaeridium* Eisenack i *Multiplicisphaeridium* Staplin i in. w obrębie akritarch, natomiast Aldridge i Armstrong (1981) wyłączyli je z tej grupy palinomorforów ze względu na mineralną ściankę, proponując dla nich nową nieformalną nazwę mazuelloidy. Według Le Hérisse'a i in. (1997) mazuelloidy najbliższe wydają się być głębokowodnym dinocystom. Natomiast Kozur (1984) sugeruje ich powinowactwo do zooplanktonu (radiolarii), a nie do fitoplanktonu.

Najbardziej sporne kwestie dotyczące mazuelloidów to ich pokrewieństwo biologiczne, podstawy klasyfikacji taksonomicznej i środowisko życia. W przedstawionym artykule skoncentrowano się na opisie i wyjaśnieniu nieznanych dotąd szczegółów morfologii i mineralizacji ścianki mazuelloidów. Budowa ścianki i jej geneza mogą być zagadnieniem kluczowym w dyskusji o pochodzeniu tych palinomorforów i ich klasyfikacji taksonomicznej. Analiza sedymentologiczna i geochemiczna osadów, w których występują mazuelloidy dała ponadto po raz pierwszy podstawy do interpretacji ich środowiska życia.

Zastosowane metody badawcze

Obserwacje mikroskopowe płytek cienkich przeprowadzono w mikroskopie polaryzacyjnym Axiolab Pol MC 80 firmy Zeiss. Badania świeżych przełamów i płytek cienkich dokonano przy użyciu (SEM) elektronowego mikroskopu skaningowego JEOL 5410. Do oznaczenia składu chemicznego w mikroobszarze użyto spektrometru dyspersji energii EDS (EDAX V-980) sprzężonego z wyżej wymienionym mikroskopem elektronowym. Analizy chemiczne przeprowadzono w Activation Laboratories Ltd. w

*Instytut Nauk Geologicznych, Uniwersytet Jagielloński, ul. Oleandry 2 a, 30-063 Kraków;

Kanadzie przy użyciu metod: ICP (pierwiastki główne), INAA (pierwiastki śladowe).

Pozycja geologiczna i stratygraficzna osadów zawierających mazuelloidy

Opisywane mazuelloidy pochodzą z sylurskich i dolno-dewońskich pelagicznych, oceanicznych osadów Gór Bardzkich (Sudety). Osady te są fragmentem przymy akrecyjnej wieku wczesnokarbońskiego (Wajsprych, 1986; Franke i in., 1993) i stanowią skondensowaną stratygraficznie trójdzielną sekwencję (70 m) złożoną z dolnych łupków graptolitowych, łupków zielonych i górnych łupków grapto-

litowych (ryc. 1). Litologicznie sekwencja ta jest reprezentowana przez radiolarytowe rogowce oraz łupki krzemionkowe i ilaste zawierające wkładki osadów fosforytowych i piroklastycznych (Porębska, 1982; Wyźga, 1987). Sekwencja osadów pelagicznych podścielona jest górnordowickimi warstwami z Jodłownika pochodzenia turbidytoowego i nadścielona jest osadami także turbidytoowymi zaliczanymi, do dewońskiej serii żdanowskiej (ryc. 1).

Pierwotny obszar sedymentacji dolnego paleozoiku Gór Bardzkich najprawdopodobniej wiązać należy z południową częścią oceanu Rheic (*sensu* Cocks & Fortey, 1982), rozwiniętą na północ od terranowego zespołu Armoryki albo też z mniejszym basenem oceanicznym ukształtowanym pomiędzy kontynentalnymi fragmentami tego zespołu terranowego (Aleksandrowski i in., 1999).

Mazuelloidy zostały znalezione w trzech odsłonięciach osadów sylursko-dewońskich w Górach Bardzkich: w Żdanowie, na Łupiance i w Wojciechowicach. Ich występowanie jest ograniczone do osadów fosforytowych różnych litofacji. Osady te udokumentowane zostały w landowerze (5 poziomów), w wenloku (1 poziom) i w lochkowie (1 poziom) (ryc. 1). Dwa najstarsze poziomy fosforytowe są wieku rhuddanian-wczesny aeronian (poziom biostratygraficzny *acuminatus* i *gregarius*), kolejne trzy mieszczą się w interwale późny aeronian-telychian (poziom *pre-turriculatus*, *turriculatus* i *spiralis*). Dolnolandowskie osady fosforytowe są wykształcone jako apatytowe konkretje, warstewki i laminy. W górnym landowerze (poziom *spiralis*) i w wenloku (*homerian*, poziom *lundgreni*) osady fosforytowe są reprezentowane przez mułowce fosforytowe i skorupowe nagromadzenia wtórnych fosforanów, m.in. *diadochitu* (Koszowska & Porębska, 1997, 1998). Najmłodszy poziom osadów fosforytowych udokumentowany w lochkowie (poziom biostratygraficzny *uniformis*) stanowią radiolarytowe rogowce wzbogacone w apatyt.

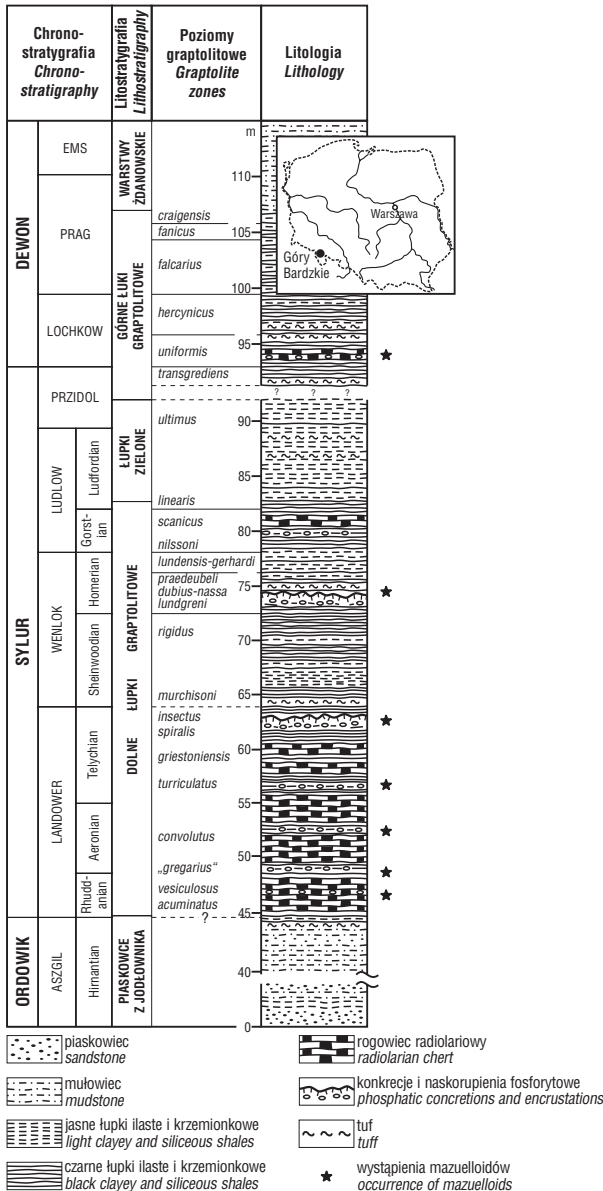
Charakterystyka osadów fosforytowych

Wśród przebadanych osadów fosforytowych wyróżnić można: konkretje fosforytowe w rogowcach radiolarytowych, mułowce fosforytowe oraz rogowce wzbogacone w fosfor.

Osady te występują w sekwencji, której środowisko sedymentacji było pelagiczne, oceaniczne i okresowo związane ze strefą intensywnego wertykalnego mieszania wód (Wyźga, 1987; Porębska, 1998).

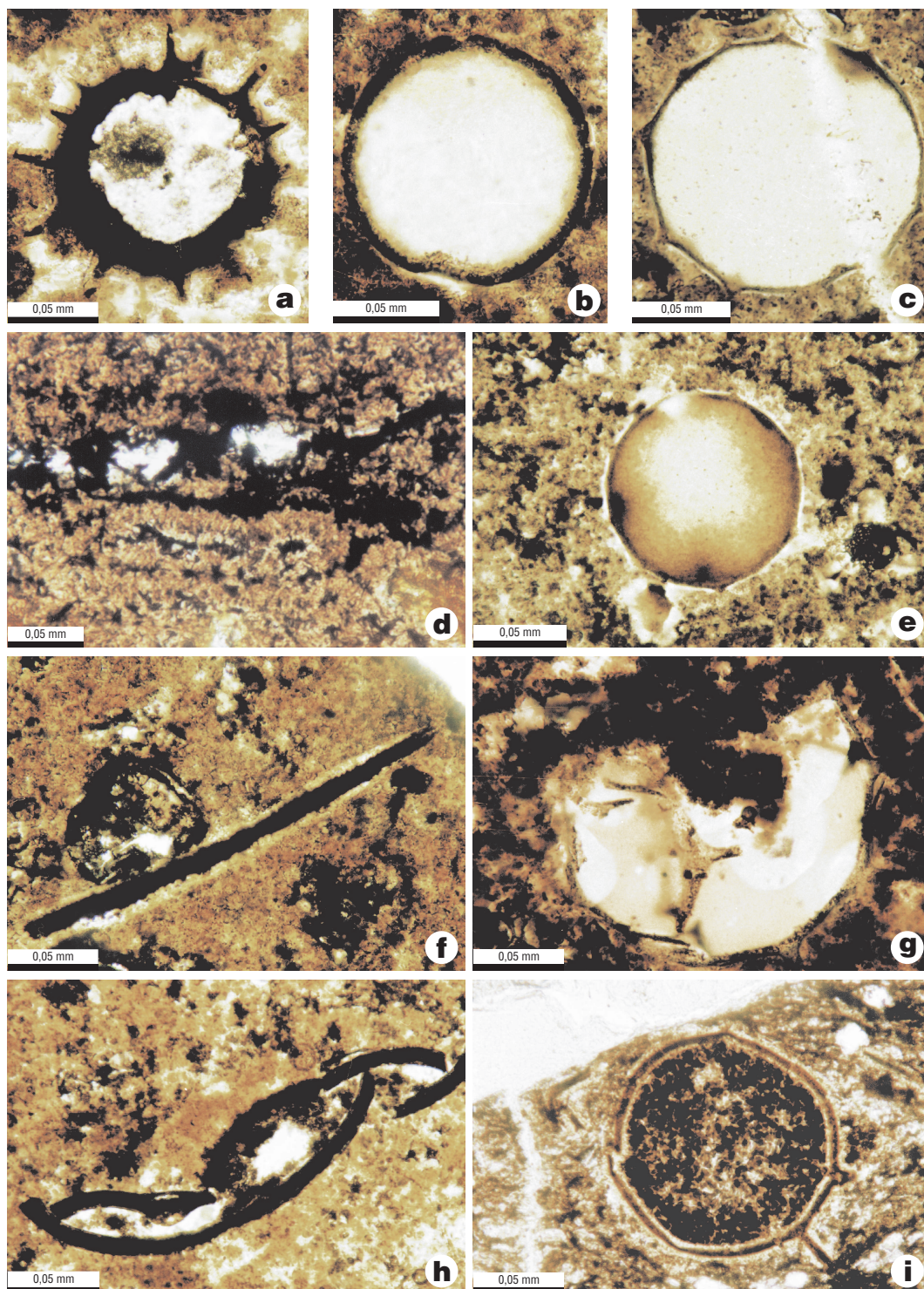
Głównymi składnikami konkretji są: apatyt (7–28% wag. P_2O_5), krzemionka, najczęściej występująca jako chalcedon włóknisty (17–75% wag. SiO_2) oraz substancja organiczna (0,40–1,80% wag. TOC) (tab. 1). Wśród paleontologicznych składników konkretji wyróżnić można: masowo występujące pokruszone wyrostki mazuelloidów, całe mazuelloidy, stosunkowo częste sferomorficzne akritarchy oraz sporadyczne graptolity i radiolarie. Ponadto, w konkretjach bogatych w materię organiczną, występuje apatytowo-organiczne matriks przypominające mikrostromatolitowe struktury (ryc. 2d). W konkretjach uboższych w materię organiczną pojawia się natomiast chalcedono-organiczna struktura o charakterze globularnym (ryc. 3h).

W konkretjach apatyt jest wykształcony w dwóch odmianach: pręcikowej i słupkowej. Pręcikowa odmiana występuje wyłącznie w mazuelloidach tworząc zewnętrzną i wewnętrzną ścianę ciała centralnego oraz zewnętrzną ściankę ich wyrostków (ryc. 3a–f; ryc. 4a–e, i, j; ryc. 5).



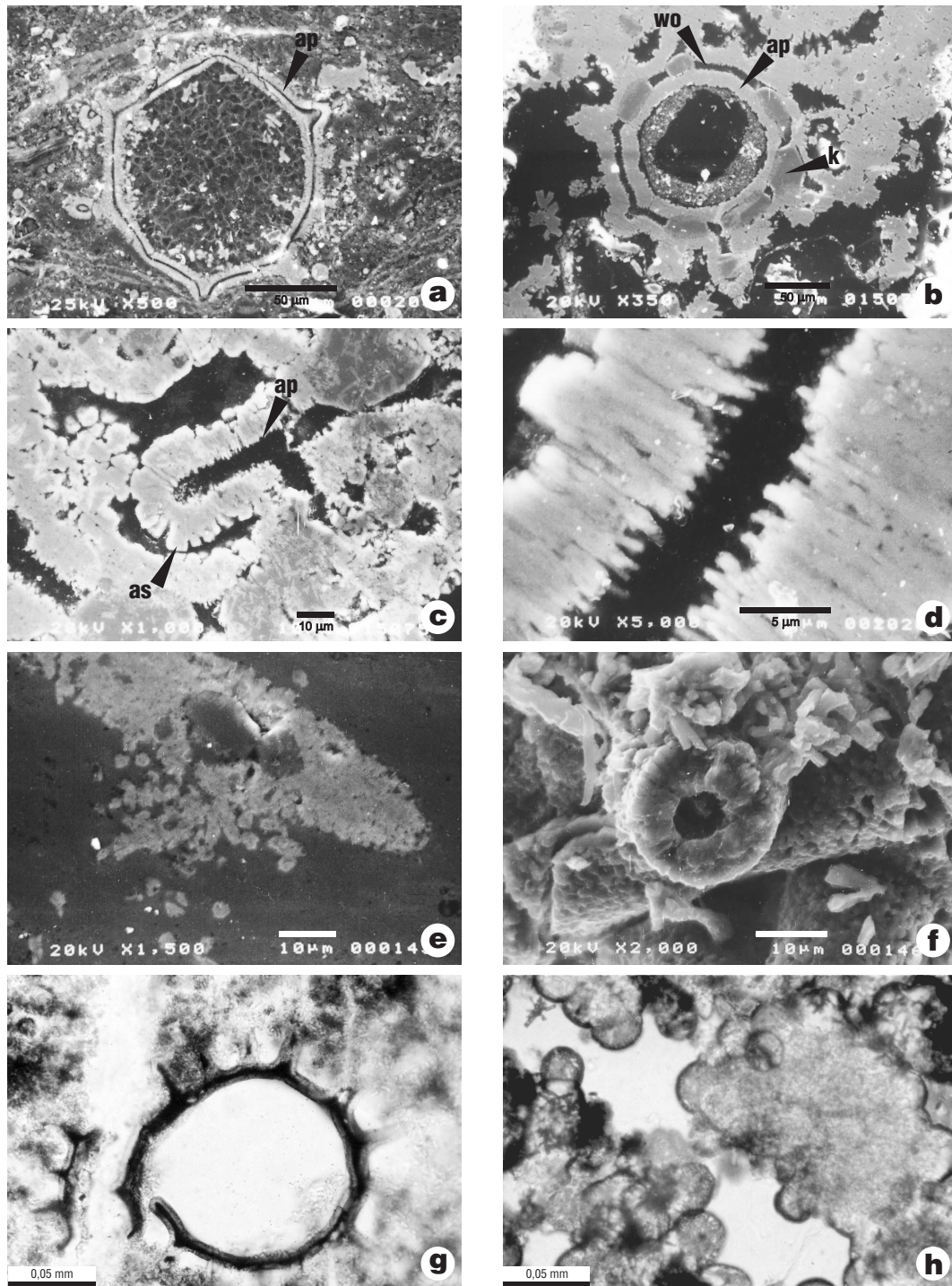
Ryc. 1. Zbiorny profil litologiczno-stratygraficzny dolnego paleozoiku Gór Bardzkich z zaznaczonymi horyzontami osadów fosforytowych zawierających mazuelloidy. Biostratygrafia graptolitowa według Malinowskiej (1955), Porębskiej (1982), Fircowicz (1985), Sawłowicza & Porębskiej (1998)

Fig. 1. Composite section through the Lower Paleozoic succession in the Bardzkie Mts showing the distribution of mazuellid-bearing phosphate sediments. Graptolite biostratigraphy after Malinowska (1955), Porębska (1982), Fircowicz (1985), Sawłowicz & Porębska (1998)



Ryc. 2. Wszystkie ilustrowane osobniki pochodzą z dolnych łupków graptolitowych (landower) profilu Żdanowa; mikroskop optyczny, jeden polaroid; a-e — różne etapy sylifikacji mazuelloidów; a — z częściowo zachowaną warstwą apatytową i organiczną, wewnątrz krzemionkowe; b — z zachowaną warstwą organiczną i z zrekrystalizowanymi warstewkami apatytowymi, wewnątrz krzemionkowe; c — z zachowaną warstwą organiczną i zsylikowanymi warstewkami apatytowymi; d — mikrostromatolitopodobne struktury w kongrekcji fosforytowej z poziomu turriculatus; e — krzemionkowa ośrdka po mazuelloidzie; f — wyrostek z zsylikowaną pierwotną warstwą apatytową; g — mazuelloid, jeden z największych, ze śladowo zachowaną, ażurową, warstwą organiczną; h — mazuelloid pokruszony pod wpływem kompaktacji, następnie zsylikowany; i — mazuelloid ze ścianami zmineralizowanymi jarosytem, który odtwarza pierwotną pręcikową morfologię apatytu, wewnątrz organiczne

Fig. 2. All specimens are derived from the Lower Graptolitic Shales (Llandoveryan), Żdanów section. Optical microscope, plane polarized light; a-e — various stages of mazuelloid silification, a — partial preservation of apatite and organic layers, siliceous interior, b — preserved organic layer and recrystallized apatite layers, siliceous interior; d — microstromatolite-like structures in the phosphate concretion from the turriculatus Zone; e — siliceous mold after mazuelloid; f — mazuelloid process showing silicified, primary apatite layer; g — one of the largest, preserved mazuelloid with traces of open-work organic layer; h — mazuelloid crushed by compaction and later silicified; i — mazuelloid showing walls mineralized by jarosite which follows the primary rod-like morphology of apatite; organic interior



Ryc. 3. Ilustrowany materiał pochodzi z dolnych łupków graptolitowych (landower) profilu Żdanowa; a — mazuelloid z krótkimi wyrostkami o charakterze brodawek, z potrójną ścianą, której warstwa zewnętrzna i wewnętrzna, oddzielone warstwą organiczną, zbudowane są z apatytu pręcikowego (ap). Wnętrze ciała centralnego wypełnione minerałami ilastymi, SEM; b — mazuelloid z krótkimi wyrostkami, którego wnętrze wypełnione jest minerałami ilastymi i substancją organiczną. Warstwa organiczna (wo) częściowo zastępowana przez krzemionkę (k), SEM; c — fragment wyrostka zbudowanego z apatytu pręcikowego (ap), który miejscami od zewnątrz rekrytalizuje w apatyt słupkowy (as), SEM; d — ściana mazuelloida zbudowana z dwóch warstwek apatytowych oddzielonych warstwą organiczną, SEM; e — fragment wyrostka zbudowanego z apatytu pręcikowego, który w miejscu uszkodzenia ulega rekrytalizacji w apatyt słupkowy; w centralnej części wyrostka substancja organiczna zastąpiona krzemionką, SEM; f — przekrój poprzeczny przez wyrostek wypreparowanego mazuelloida, SEM; g — mazuelloid ze strukturą ekscystacji w formie pęknięcia, widoczne zaokrąglenie brzegów ściany w miejscu pęknięcia, mikroskop optyczny, 1 polaroid; h — globularne struktury chalcedonowo-organiczne wypełniające przestrzeń międzyporowc; obraz prostopadły do laminacji, mikroskop optyczny, 1 polaroid

Fig. 3. All illustrated material is derived from the Lower Graptolitic Shales (Llandoverian) of the Żdanów section. a — mazuelloid with short mamilliform processes and a tripartite wall in which the outer and inner shell-separated by an organic layer, are composed of rod-like apatite (ap). The interior of central body is filled with clay minerals, SEM; b — mazuelloid with short processes and the interior filled in with clay minerals and organic matter. Organic layer (wo) is partly replaced by silica (k), SEM; c — a fragment of process composed of rod-like apatite (ap), in places recrystallized inwards by prismatic apatite (as) SEM; d — a mazuelloids tripartite wall in which the outer and inner shall is separated by an organic layer; e — a fragment of process made of rod-like apatite which in the damaged place was recrystallized into prismatic apatite. In mid-part of the process, organic matter is replaced by silica, SEM; f — transversal section through the process of extracted mazuelloid, SEM; g — mazuelloid showing excretion structure manifested as a fracture with rounded edges, optical microscope, plane polarized light; h — chalcedony-organic globular structures in filling a pore space in bedding — perpendicular section, optical microscope, plane polarized light

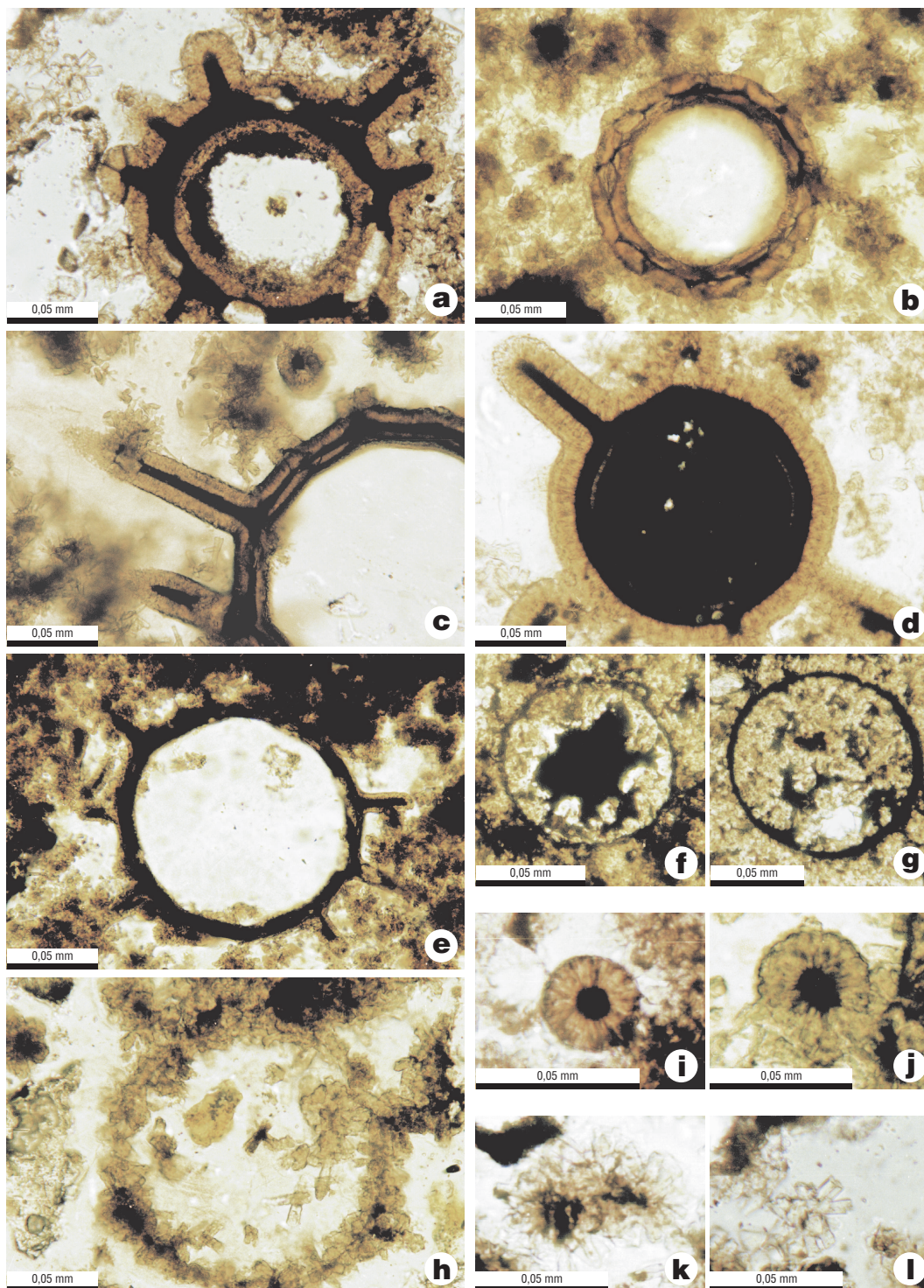
Apatyt słupkowy występuje w obrębie struktur przypominających struktury mikrobialne (ryc. 2d), jako wypełnienie częściowe (ryc. 4f) lub całkowite (ryc. 4g) sferoidalnych akritarch (ryc. 6f) oraz jako obustronne inkrustacje ścian graptolitów. Najliczniej jednak występuje w formie rozetowych skupień tkwiących w tle krzemionkowym (ryc. 4k, l) często osiągając rozmiary dwukrotnie większe w porównaniu z apatytem pręcikowym.

Fosforytowe mułowce zawierają nieliczne sferomorficzne akritarchy, pokruszone mazuelloidy, nieliczne całe mazuelloidy, a także konodonty. Fosfor występuje tu w formie wydłużonych, nieregularnych ziaren zbudowanych z wtórnych minerałów fosforanowych, spośród których dominuje diadochit (uwodniony fosforosiarczan żelaza)

(Koszowska & Porębska, 1997, 1998). Zawartość apatyty jest tu nieznaczna, co jest spowodowane wietrzeniowym odprowadzeniem fosforu i jego koncentracją w postaci wtórnych minerałów w skorupach fosforytowych.

Charakterystyka stanu zachowania i morfologii mazuelloidów

Zgromadzona kolekcja mazuelloidów obejmuje około 180 osobników zidentyfikowanych przede wszystkim w płytkach cienkich. Wypreparowane okazy (ryc. 7) stanowią niewielką część kolekcji. Są one, z uwagi na niezwykle kruchość, bardzo trudne do badania.



Tab. 1. Wybrane parametry geochemiczne dwóch konkrecji fosforytowych, typowych czarnych łupków i rogowców radiolarytowych, Żdanów

Table 1. Geochemistry of two phosphate concretions, black shale and radiolarian chert, Żdanów

	SiO ₂ % wag.	P ₂ O ₅ % wag.	TOC %wag.	V/V+Ni
Konkrecja fosforytowa, poziom gregarius (landower)	17,9	29,8	1,8	0,846
Konkrecja fosforytowa, poziom acuminatus (landower)	75,0	7,2	0,4	0,793
Typowe czarne rogowce, poziom acuminatus (landower)	93,0	<0,05	1,5	0,893
Typowe czarne łupki, poziom rigidus (landower)	72,0	<0,05	3,0	0,904

Mazuelloidy wykazują różny stan zachowania. Ogólnie należy stwierdzić, że większość osobników jest dotknięta deformacjami wynikającymi z kompaktacji i kilkuetapowych przeobrażeń diagenetycznych. Deformacje nie mają charakteru plastycznego i manifestują się różnym stopniem pokruszenia — od złamań pojedynczych wyrostków (ryc. 2f) do spękań i zgnieceń całych osobników (ryc. 2g, h). Dobrze zachowane osobniki (ryc. 2a, ryc. 4a–e, ryc. 7) są nieliczne i najczęściej występują w konkrecjach, w których zachowało się najwięcej materii organicznej.

Mazuelloidy są zróżnicowane morfologicznie. Na podstawie obserwacji w płytkach cienkich wydzielić można pięć typów morfologicznych różniących się wielkością ciał centralnych, długością wyrostków oraz grubością podwójnej warstwy apatytowej (patrz ryc. 3a–b; ryc. 4a–e). Wielkość ciała centralnego mieści się w zakresie od 100 do 200 µm. Wyrostki mają długość odpowiadającą średnicy ciała centralnego do 1/20 długości tej średnicy. Szerokość podwójnej warstwy apatytowej waha się od 12 do 20 µm u osobników o średnicy 130–150 µm, do 20–35 µm u osobników o rozmiarach 165–190 µm. Ścianka zewnętrzna mazuelloidów jest chropowata (ryc. 7) lub gładka. W okazach wypreparowanych nie stwierdzono przekonywujących struktur ekscystacji. W płytkach cienkich natomiast obserwuje się często rozwarcia ciała centralnego

o systematycznej powtarzalności, które można uznać za struktury ekscystacji (ryc. 2i; ryc. 3g)

Zaobserwowane sposoby mineralizacji mazuelloidów

Zidentyfikowano mazuelloidy o ścianach zmineralizowanych apatytem pręcikowym, apatytem słupekowym, jarosytem, diadochitem i krzemionką. Ciała centralne mazuelloidów są wypełnione najczęściej krzemionką (chalcedon), rzadziej substancją organiczną i minerałami ilastymi. Sporadycznie spotyka się osobniki, których ścianka jest organiczna, a wewnątrz krzemionkowe. Równie rzadko pojawiają się chalcedonowe ośrodki po mazuelloidach.

Dwa ostatnie typy fosylizacji zostały udokumentowane poza konkrecjami fosforytowymi w cienkich warstewkach rogowców bezpośrednio podścielających konkrecje.

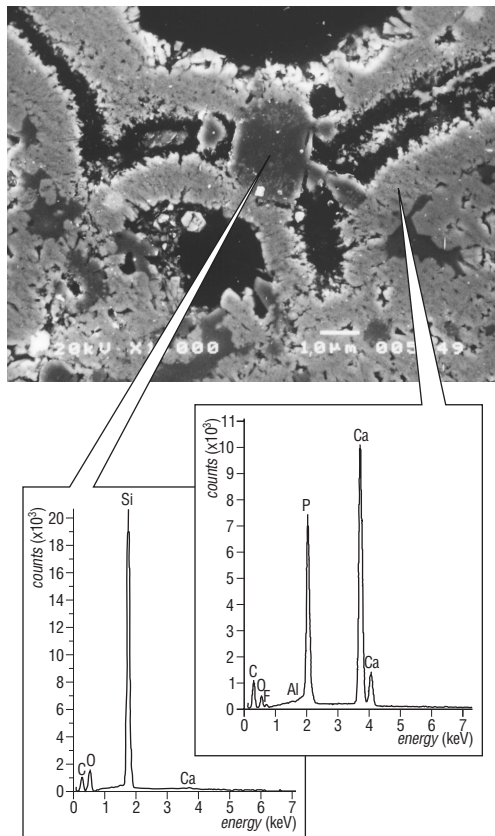
Ścianka zbudowana z dwóch warstewek apatytu pręcikowego występuje u wszystkich typów morfologicznych mazuelloidów. Zawsze jest ona przedzielona warstewką organiczną (ryc. 3a, b, d; ryc. 4a–d). Grubość podwójnej ścianki mineralnej jest stała u osobników reprezentujących ten sam typ morfologiczny, ale zmienia się u różnych morfotypów (por. ryc. 3a, b; ryc. 4a–d). U poszczególnych morfotypów obie warstewki ściany są jednakowej szerokości, która nie zmienia się na całym obwodzie ciała centralnego. Mikromorfologia apatytu jest jednakowa w obydwu warstewkach. Pręciki apatytu mają wielkość zróżnicowaną u różnych typów mazuelloidów. Szerokość pręcików wynosi 0,5–3 µm, a ich długość, a tym samym szerokość jednej warstewki ścianki, waha się w przedziale od 3 do 16 µm.

U wielu osobników apatyt pręcikowy jest zastępowany przez apatyt słupekowy bez naruszania ciągłości i grubości warstewki organicznej. Najczęściej rekrytalizacja zachodzi w miejscach uszkodzeń ścianki ciała centralnego i wyrostków (ryc. 4c, j). Występuje też na brzegu zewnętrznej ścianki i wyrostków (ryc. 3c). Intensywność zjawiska rekrytalizacji apatytu pręcikowego w apatyt słupekowy jest zróżnicowana w obrębie ściany ciała centralnego. Słupki

Ryc. 4. Wszystkie ilustrowane osobniki pochodzą z dolnych łupków graptolitych (landower) profilu Żdanowa; mikroskop optyczny, jeden polaroid; a — mazuelloid z krótkimi wyrostkami, z potrójną ścianą, której apatytowe warstwy: zewnętrzna i wewnętrzna, są oddzielone grubą warstewką organiczną częściowo zastępowaną przez krzemionkę (dolny prawy róg); organiczne pierwotnie wewnątrz ciała centralnego jest wypełnione częściowo przez krzemionkę; b — mazuelloid z krótkimi wyrostkami o charakterze brodawek, z potrójną ścianą, której warstwa zewnętrzna i wewnętrzna, oddzielone cienką warstewką organiczną, są zbudowane z apatytu pręcikowego; wewnątrz wypełnione krzemionką; c — mazuelloid z długimi wyrostkami, w miejscach uszkodzeń wyrostków widoczna rekrytalizacja apatytu pręcikowego w apatyt słupekowy; wewnątrz krzemionowe; d — mazuelloid z grubą warstewką zewnętrzną zbudowaną z apatytu pręcikowego; przekrój nie uwidacznia wewnętrznej warstewki apatytowej; wewnątrz wypełnione substancją organiczną; e — mazuelloid z bardzo cienkimi warstewkami apatytowymi; f — akritarch częściowo zmineralizowany apatytem słupekowym; g — akritarch całkowicie zmineralizowany apatytem słupekowym; h — zarys po mazuelloidzie zaznaczony nieregularnie ułożonymi kryształami apatytu słupekowego; i — przekrój poprzeczny wyrostka mazuelloida zbudowanego z apatytu pręcikowego; j — przekrój poprzeczny wyrostka — częściowa rekrytalizacja apatytu pręcikowego w słupekowy; k, l — rozetkowe skupienia apatytu słupekowego

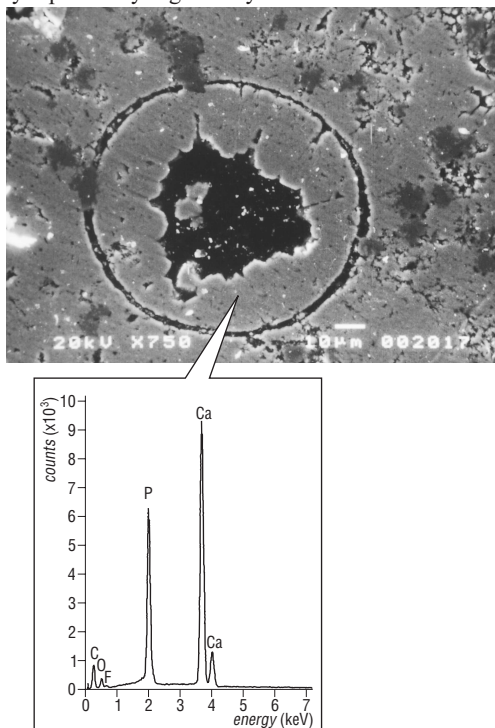
Fig. 4. All specimens are derived from the Lower Graptolitic Shales (Llandoverian), Żdanów section; optical microscope, plane polarized light; a — mazuelloid with short processes and a tripartite wall whose outer and inner, apatite layers are separated by a thick organic layer replaced partly by silica (lower right-hand corner). The primary organic central body is filled in partly by silica; b — mazuelloid with, short, mamilliform processes and a tripartite wall whose outer and inner layers are composed of rod-like apatite. The interior is silica; c — mazuelloid provided with long processes, at broken-up sites, rod-like apatite was recrystallized into prismatic forms; d — mazuelloid showing a thick outer layer which is composed of rod-like apatite. The section does not show the internal apatite layer; interior filled in with organic matter; e — mazuelloid showing very thin apatite layers; f — acritarch partly mineralized with prismatic apatite; g — acritarch entirely mineralized with prismatic apatite; h — an outline after mazuelloid, marked by irregular arrangement of prismatic apatite crystals; i — transverse section through mazuelloid process built-up of rod-like apatite; j — transverse section through mazuelloid process, showing partial replacement of rod-like apatite into prismatic apatite; k, l — rosette-like aggregates of prismatic apatite

apatytu mają różną wielkość uzależnioną od wielkości apatytu pręcikowego, który zastępują. Ich długość mieści się w zakresie 6–30 µm, a szerokość od 1 do 6 µm. Zjawisko



Ryc. 5. Fragment potrójnej ściany mazuelloida z krótkimi wyrostkami, widma EDS dokumentują skład chemiczny warstewki zewnętrznej (apatyt pręcikowy) i krzemionki zastępującej częściowo warstewkę organiczną, SEM

Fig. 5. A SEM photograph showing the fragment of mazuelloid tripartite wall provided with short processes. The EDS spectrum documents the chemical composition of rod-like apatite and silica partly replaced by organic layer



rekrytalizacji apatytu pręcikowego w apatyt słupkowy połączone jest z niewielką, ale niesystematyczną zmianą składu chemicznego apatytu (Grzebyk, 2000). Ilość zrekrystalizowanych mazuelloidów jest zmienna w różnych rodzajach konkrecji. Najmniejsza jest w konkrecjach najbogatszych w materię organiczną (poziom turriculatus, landower), a największa jest w konkrecjach ubogich w materię organiczną (poziom acuminatus, landower). W skrajnych przypadkach rekrytalizacja pozostawia po komórce mazuelloida krąg zbudowany z nieuporządkowanych słupków apatytu różnej wielkości (ryc. 4 h).

Mazuelloidy, których ścianka jest zbudowana z dwóch warstwek chalcedonu przedzielonych warstewką organiczną, występują sporadycznie w rogowcach podścielających konkrecje (ryc. 2h). Stosunkowo często spotyka się tu także wyrostki z chalcedonowo-organiczną ścianką (ryc. 2f). Charakterystyczne jest, że chalcedon zastępując apatyt pręcikowy powiela jego kształt i wielkość.

W rogowcach podścielających konkrecje fosforytowe występują również chalcedonowe ośrodki po mazuelloidach (ryc. 2e). Obecne są też osobniki z chalcedonowym wnętrzem, i z zachowaną (ryc. 2d) lub szczątkową (ryc. 2c, g) warstewką organiczną oraz z reliktozo zachowanymi słupkowymi apatytami (ryc. 2b).

Osobniki, których ściana jest zbudowana z jarosytu (ryc. 2i) lub diadochitu spotyka się wyłącznie w mułowcach fosforytowych. Obie zmineralizowane warstewki ściany są regularnie wykształcone na obwodzie całego ciała centralnego, a wtórne kryształy jarosytu i diadochitu naśladowują morfologię apatytu pręcikowego.

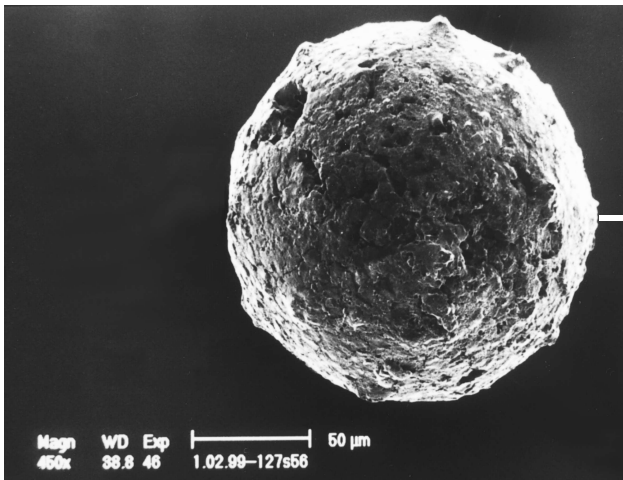
Ewolucja fosylizacji mazuelloidów

Omówione wyżej sposoby mineralizacji mazuelloidów są konsekwencją chronologicznego następstwa procesów fosylizacyjnych na powierzchni osadu i w osadzie. Najbardziej pierwotna była mineralizacja apatytami pręcikowymi budującym ścianki mazuelloidów. Kryształy apatytu pręcikowego są precyzyjnie uporządkowane prostopadłe do ścianki (3d; 4d), co może sugerować, że minerał ten odtwarza pierwotną strukturę tkanki organicznej zróżnicowaną pod względem szerokości u potencjalnych gatunków czy nawet rodzajów. Identyczna mikromorfologia apatytu na całej rozciągłości komórki w obu warstewkach dowodzi jednoczesności ich krystalizacji i jednakowego poziomu nasycenia fosforem zewnętrznego i wewnętrznego brzegu ściany. Apatytu pręcikowego nie stwierdza się we wnętrzu komórek mazuelloidów.

Mineralizacja apatytami pręcikowymi miała miejsce zanim mazuelloidy zaczęły podlegać kruszeniu i pękaniu pod wpływem kompaktacji. Kompaktacja doprowadzała do łamania zmineralizowanych już ścianek, nigdy do ich plastycznych deformacji, tak jak to się działo z niezmineralizowanymi akritarchami. Żadne inne palinomorfy nie zostały zmineralizowane apatytami pręcikowymi. Akritarchy sferomorficzne były częściowo lub całkowicie inkrurowane apatytami słupkowymi w wyniku tego samego



Ryc. 6. Okaz akritarcha zmineralizowanego apatytami słupkowymi, widmo EDS dokumentuje skład chemiczny apatytu, SEM.
Fig. 6. A SEM photograph showing the akritarch mineralized by prismatic apatite. The EDS spectrum documents the chemical composition of apatite



Ryc. 7. Okaz wypreparowanego mazuelloida z krótkimi, brodawkowymi wyrostkami, SEM

Fig. 7. A specimen of extracted mazuelloid showing mamilliform processes, SEM

procesu, który diagenetycznie przeobrażał apatyt pręcikowy mazuelloidów w fazę słupekową.

Mineralizacja apatytami pręcikowymi ścianek mazuelloidów zachodziła w okolicznościach bardzo wczesnodiagenetycznych na powierzchni osadu, zdeterminowanych stopniem nasycenia środowiska fosforem. Można przypuszczać, że mineralizacja ta poprzedzona była wytrącaniem koloidalnego lub mikrokryształicznego prekursora apatytu, które odbywało się na poziomie fizjologicznej koncentracji fosforu, gdy mazuelloidy te przebywały jeszcze w kolumnie wody. Badania eksperymentalne (Briggs i in., 1993) wykazały, że procesy fosfatacji w osadzie wymagają wcześniejszej, choćby minimalnej fizjologicznej fosfatacji tkanki miękkiej, natomiast duża ilość fosforu w osadzie nie jest konieczna aby zainicjować fosfatację. Ilość fosforu w silnie sfosfatyzowanych skamieniałościach znacznie przewyższa jego ilość pierwotną obecną w żyjących organizmach (Wilby i in., 1993). Należy zatem wyobrazić sobie okoliczności, w których tkanka organiczna mazuelloidów wzbogacona biologicznie w fosfor w formie związków organofosforowych, stała się dogodnym centrum nukleacji fosforu, ale też fluoru i wapnia, niezbędnych dla krystalizacji fluoroapatytu pręcikowego (ryc. 5).

Wydaje się, że podobnie jak ma to miejsce w wielu współczesnych obszarach fosfatogenezy (m.in. Wilby i in., 1993), niezbędny był współdziałanie bentosowych biocenoz bakteryjnych w wykreowaniu tych szczególnych okoliczności dla bardzo wczesnodiagenetycznej apatytyzacji mazuelloidów. W badanych koncentracjach fosforytowych jest charakterystyczne występowanie struktur mikrobiałopodobnych (ryc. 2d). Przekroje poprzeczne wydłużonych stromatolitopodobnych struktur przypominają morfologią i wielkością (50–80 µm) sfery z radialnie uporządkowanymi kalcytowymi słupkami, będącymi częstym składnikiem głębokowodnych afotycznych stromatolitów (Böhm & Brachert, 1993).

Niewykluczone zatem, że zaobserwowane struktury są reliktem po chemoautotroficznych mikroorganizmach tworzących na ogół maty w okresach zahamowanej lub ograniczonej sedymentacji (Böhm & Brachert, 1993). W bardzkim zapisie osady fosforytowe pojawiają się właśnie w okolicznościach zahamowanej sedymentacji, spowodowanej przez

paleoceanograficzne warunki związane z początkiem wysokiego stanu oceanu. Nie ma bezpośrednich przesłanek co do natury procesów życiowych potencjalnych biocenoz bakteryjnych. Wykluczyć można jedynie udział fotosyntetyzujących bakterii oraz bakterii siarczanowych. Tych pierwszych — ze względu na głębokość zbiornika, tych drugich — ze względu na śladowe zawartości siarki w osadach syluru i dewonu bardzkiego oraz ze względu na geochemiczne dowody braku warunków euksynicznych na dnie basenu bardzkiego (Porębska & Sawłowicz, 1997; Sawłowicz & Porębska, 1998)

Maty bakteryjne zabezpieczały mazuelloidy przed mechanicznym zniszczeniem, ale co najważniejsze, tworzyły chemiczne mikrośrodowisko, które sprzyjało gwałtownej apatytyzacji mazuelloidów. Maty te funkcjonowały w dwojaki sposób: (1) stanowiły barierę biochemiczną dla fosforu dyfundującego z degradowanej materii organicznej z głębiej pogrzebanego osadu i po drugie (2) swoją metaboliczną aktywnością kontrolowały pH i Eh mikrośrodowiska przesuwając je w takie zakresy (lekkie alkaliczne i wysokodysoksydacyjne, por. Ferris i in., 1989), które warunkowały precipitację fluoroapatytu w błonach komórek mazuelloidów. Na tym etapie następowało prawdopodobnie zastąpienie organicznego fosforanu przez wapniowy fluoroapatyt w ścianach mazuelloidów. Same maty mikrobiałne były poza tym także miejscem gwałtownej mineralizacji apatytami słupekowymi będącym głównym składnikiem przyszłych koncentracji fosforytowych.

Dalszy etap ewolucji diagenetycznej mazuelloidów mógł być konsekwencją nieznacznego przysypania mat bakteryjnych osadem, co musiało wiązać się z przesunięciem mikrośrodowiska w takie zakresy pH i Eh wód porowych (niska dysoksja i anoksja), które powodowały wzrost mineralogicznej niestabilności fluoroapatytu pręcikowego (por. Ferris i in., 1989). W tych nowych okolicznościach rozpoczynał się drugi etap diagenetycznej fosfatogenezy, który zachodził przy ciągłej dostawie fosforu z degradowanej materii organicznej i manifestował się, lokalną na ogół, rekryształizacją apatytu pręcikowego w apatyt słupekowy. Liczne pokruszone kawałki wyrostków mazuelloidów rekryształizowały w formie rozet zbudowanych z heksagonalnych kryształów słupekowego apatytu (ryc. 4j, k). Na tym etapie dochodziło także, po raz pierwszy, do fosfatacji częściowej lub całkowitej sferomorficznych organicznych akritarch (ryc. 4f, g; ryc. 6) i graptolitów. Miała ona charakter zewnętrznej i wewnętrznej inkrustracji ścianek słupekowym apatytami o bardzo nieuporządkowanej mikromorfologii (zróżnicowana wielkość, różne ułożenie kryształów). Sporadycznie występujące w koncentracjach radiolarie pozostały niesfosfatyzowane.

W ślad za diagenetyczną fosfatogenezą, w głębiej położonym osadzie następowała silifikacja, której front powoli docierał do koncentracji fosforytowych wprowadzając krzemionkę stanowiącą obecnie chalcedonowy cement koncentracji. Lokalnie, minerał ten zastępował substancję organiczną w ścianach mazuelloidów (ryc. 5). Silifikacji podlegały także organiczne akritarchy. W nieco innych uwarunkowaniach mikrośrodowiskowych apatyt pręcikowy obu warstewek ścian mazuelloidów był zastępowany przez chalcedon pręcikowy, bez rozpuszczenia i sylikacji warstewki organicznej (ryc. 2f). Spotyka się także formy sylikacji mazuelloidów reprezentowane przez ośrodki chalcedonowe z warstwą organiczną zachowaną w różnym stopniu (ryc. 2a–d). Wymienione sposoby sylikacji były efektem tego samego procesu diagene-

tycznego. Różnice w przebiegu tego procesu wynikały z różnych zakresów Eh i pH kontrolowanych głębokością osadu i lokalnymi mikrośrodowiskowymi warunkami wywołanymi intensywnością degradacji materii organicznej.

Powinowactwo biologiczne mazuelloidów

Obecność struktur ekscystacji w komórkach mazuelloidów dowodzi glonowego pochodzenia tych organizmów. Pod względem morfologicznym mazuelloidy są najbardziej zbliżone do wapiennych dinoflagellata, ale różnią się od nich większymi rozmiarami. Sposób mineralizacji ścian, morfologia ciała centralnego i pojawianie się mazuelloidów w okolicznościach stresu środowiskowego (patrz poniżej) eliminującego w znacznym stopniu inne grupy planktonu, dodatkowo przemawia za ich podobieństwem do wapiennych dinoflagellata występujących w morzach i oceanach mezozoiku i kenozoiku (Keupp, 1991; Vink i in., 2000).

Środowisko życia mazuelloidów

Dotychczasowe poglądy dotyczące warunków życia mazuelloidów wiążą je ze środowiskiem pelagicznym i znacznie niedotlenioną czy nawet anoksyczną kolumną wody (Le Hérisse i in., 1997) oraz ekstremalnymi pod względem podaży fosforu warunkami troficznymi (Dufka, 1991). Cytowane poglądy nie były jednak poparte żadną paleośrodowiskową interpretacją osadów zawierających mazuelloidy.

Interpretacja środowiska życia i ekologii mazuelloidów w bardzkim zapisie oparta została na obserwacjach sedimentologicznych, mineralogicznych, geochemicznych i paleontologicznych.

W Górach Bardzkich osady sylursko-dolnodewońskie zostały szczegółowo zanalizowane sedimentologicznie (Wyżga, 1987) i geochemicznie (Porębska & Sawłowicz, 1997; Sawłowicz & Porębska, 1998; Porębska, 2000). Osady te mają nieprzerwanie charakter pelagiczny, jednakże mazuelloidy są ograniczone w swoim występowaniu do cienkich horyzontów osadów fosforytowych. Horyzonty te zostały precyzyjnie dopasowane do zrekonstruowanej krzywej zmian poziomu morza (Porębska, 2000). Wszystkie one są związane ze szczególnym momentem w ewolucji eustatycznej oceanu. Lokalizują się mianowicie w przejściu od transgresywnego do wysokiego stanu oceanu. Sporadycznie mazuelloidy występują też w osadach będących zapisem wczesnej fazy wysokiego stanu oceanu.

Parametry sedimentologiczne i geochemiczne pozwalają te szczególne momenty w ewolucji oceanu zdefiniować jako epizody wybitnie zahamowanej sedimentacji prowadzącej do znacznej kondensacji stratygraficznego zapisu. Geochemiczne wskaźniki (tab. 1 — m.in. V/V+Ni) sugerują ponadto spadek niedotlenienia kolumny wody (wysoka dysoksja) w relacji do etapu wcześniejszego i późniejszego reprezentowanego przez tzw. typowe czarne łupki (anoksja) i typowe czarne rogowce (niska dysoksja). Można sądzić, iż przejście od anoksycznego stanu wody do wysokodysoksydacyjnego jest rezultatem spadku pierwotnej produkcji w strefie fotycznej, prawdopodobnie z powodu ograniczonej podaży substancji pokarmowych. Zubożenie strefy fotycznej w biogeny było zapewne konsekwencją osłabienia intensywności paleocyrculacji i okresowego rozwoju słabej stratyfikacji.

Właściwości geochemiczne kolumny wody (pH, Eh) w czasie życia mazuelloidów, ich transportu i pogrzebania na dnie odczytać można w pewnym stopniu również z fluktuacji zawartości fosforu w zapisie bardzkim oraz z warunków jakie były niezbędne dla zachowania geochemicznej stabilności apatyty. Uważa się, że najwięcej rozpuszczonego fosforu znajduje się w wodach anoksycznych o lekko kwaśnym odczynie (m.in. Ingall i in., 1994). Typowe czarne łupki bardzkie, deponowane w warunkach anoksycznej kolumny wody, anoksycznego dna i epizodycznie anoksycznej strefy fotycznej, zawierają minimalne ilości fosforu (<0,05% wag.) W tych typowych czarnych łupkach mazuelloidy nie występują. Mazuelloidów nie spotyka się także w czarnych łupkach, z równie niewielką zawartością fosforu, dokumentujących eutrofizację strefy fotycznej. Sedymentacja łupków eutroficznych poprzedzała m.in. dwa udokumentowane w Górach Bardzkich wymierania: w późnym wenloku (Porębska, 1998) i na granicy sylur-dewon (Porębska, 1982; Porębska & Sawłowicz, 1997) i była ona rezultatem warunków również antagonistycznych dla życia i fosylizacji mazuelloidów

Sugerować można zatem, że anoksyczna kolumna wody, w tym krótkookresowo silnie niedotleniona strefa fotyczna, kreowała ekosystem wykluczający współdziałanie mazuelloidów.

Warunki zapewniające geochemiczną stabilność apatytowych ścianek mazuelloidów na dnie basenu przed przysypaniem osadem, odczytane z parametrów środowiskowych determinujących stabilność apatyty (Ferris i in., 1989; Kajander & Ciftcioglu, 1998) to wody przydenne lekko zasadowe (pH ~7,5), o lekko obniżonym potencjale redoks (wysokodysoksydacyjne). Zbliżone zapewne parametry geochemiczne miała kolumna wody, w której odbywał się transport mazuelloidów posiadających jeszcze ścianki organiczno-fosforowe, czy też może zbudowane już z mineralnego prekursora apatyty.

W kontekście dyskusji nad ekologią mazuelloidów istotne jest pytanie — jaki proces był odpowiedzialny za ich masowe nagromadzenie: czy był to wzrost ich pierwotnej produkcji o charakterze cyklicznych zakwitów, czy/i ewentualnie w jakim stopniu był to rezultat wzrostu efektywności ich transportu w kolumnie wody na dno basenu. Nagromadzenia mazuelloidów w konkretnych fosforytowych są monogatunkowe i mogą sugerować zakwit oportunistycznego w swoich ekologicznych wymaganiach fitoplanktonu. Mazuelloidom towarzyszą jedynie wszędybyskie i najprawdopodobniej oportunistyczne małe sferomorficzne akritarchy oraz sporadyczne graptolity i radiolarie. Ta palinofacja fosforytowa różni się zdecydowanie od palinofacji skał otaczających, gdzie występują liczne radiolarie, małe sferomorfy oraz graptolity

Masowe nagromadzenia mazuelloidów mogły też być w pewnym stopniu rezultatem ekologicznie kontrolowanego przez same glony wzrostu efektywności ich transportu ze strefy fotycznej. Proces znany jako *self-sedimentation* (Grimm i in., 1997) wydaje się być zjawiskiem pospolitym wśród fitoplanktonu krzemionkowego i organicznego i polega na wydzielaniu galaretowatej substancji ułatwiającej flokulację i gwałtowne opadanie cyst przetrwalnikowych podczas przestrzennego i czasowo niestabilnej dostawy substancji pokarmowych. Strategia ta nie jest do końca jasna, ale najprawdopodobniej jest adaptacją ekologiczną, która stwarza szansę optymalnej oportunistycznej remobilizacji i reprodukcji w warunkach niestabilności podaży substancji pokarmowych.

Zjawisko *self-sedimentation* w kontekście ekologicznej strategii mazuelloidów oznaczać by mogło mechanizm ucieczki w fazę przetrwalnikową w warunkach po przerwaniu stratyfikacji i wznowieniu aktywności prądów wstępujących, wznoszących do strefy fotycznej wody bogate w m.in. fosfor, w ilościach powodujących toksyfikację środowiska strefy fotycznej. Niektóre współczesne algi (Azard & Borchardt, 1970) w warunkach najpierw niedoboru fosforu, a potem jego dużej dostawy, pobierają P₂O₅ w ilościach do 20% ich suchej wagi.

Mazuelloidy postrzegać zatem można jako fitoplankton przystosowany do życia przede wszystkim w oligotroficznym obszarach wczesnopaleozoicznych oceanów. Fitoplankton ten przeżywał zakwit i był przenoszony w tanatocenozy w pewnych szczególnych okolicznościach paleoceanograficznych, podczas przejścia od transgresywnego do wysokiego stanu światowego oceanu. Obniżona na skutek krótkookresowej stratyfikacji pierwotna produkcja powodowała spadek asymilacji CO₂ i niewielką zmianę odczynu wody z nieznacznie kwaśnej do lekko zasadowej. Obniżenie pierwotnej produkcji i spadek intensywności rozkładu materii organicznej miały też wpływ na podniesienie Eh wody do wysokodysoksydacyjnego poziomu. Ten etap w rozwoju ekosystemu strefy fotycznej charakteryzowała względna oligotrofizacja. Dla porównania warto wspomnieć, że zdecydowanie silniejsze i długotrwałe zubożenie strefy fotycznej w biogeny miało miejsce w czasie sedymentacji tzw. zielonych łupków Gór Bardzkich, w których mazuelloidy nie występują. Wskazane warunki niedoboru biogenów i obniżonej pierwotnej produkcji redukowały frekwencję innych grup planktonu roślinnego i zwierzęcego, a faworyzowały rozwój mazuelloidów.

Przerwanie stratyfikacji kolumny wody i intensyfikacja paeocyrculacji powodowały dostawę do strefy fotycznej wód zawierających fosfor w ilościach być może toksycznych dla mazuelloidów i ich przetrwalnikową encystację.

Wiele osób wspierało przedstawioną pracę swoimi cennymi uwagami i wskazówkami. Szczególną wdzięczność pragniemy wyrazić prof. J.A. Siemińskiej i dr hab. K. Wołowskiemu (Instytut Botaniki PAN), dr R. Wronie (Instytut Paleobiologii PAN), mgr M. Masiak, dr M. Paszkowskiemu (Instytut Nauk Geologicznych PAN) oraz koleżankom i kolegom z macierzystego instytutu: mgr E. Gedl, dr hab. A. Gasińskiemu, dr M. Gradzińskiemu, dr hab. S. Leszczyńskiemu, dr hab. J. Szulcowi, dr Z. Sawłowiczowi. Za pomoc techniczną dziękujemy serdecznie mgr J. Faber (Pracownia Mikroskopii Skaningowej Nauk Biologicznych i Geologicznych UJ) i mgr W. Obcowskiemu (Instytut Nauk Geologicznych UJ).

Literatura

ALEKSANDROWICZ P., KRYZA R., MAZUR S., PIN C. & ZALASIEWICZ J.A. 2000 — The Polish Sudetes: Caledonian or Variscan? *Trans. Royal Soc. Edin.*, 90: 127–146.
ALDRIDGE R.J. & ARMSTRONG H.A. 1981 — Spherical phosphatic microfossils from the Silurian of the North Greenland. *Nature*, 292: 531–533.
AZAD H. S. & BORCHARDT J. A. 1997 — Variations in phosphorus uptake by algae. *Environm. Sc. Techn.*, 4: 737–743
BACHMAN A. & SCHMID M. E. 1964 — Mikrofossilien aus dem österreichischen Silur. *Verh. Geol. B.-Anst.* 1964: 53–64.
BÖHM F. & BRACHERT T.C. 1993 — Deep-water Stromatolites and Frutexitex Maslow from the Early and Middle Jurassic of S Germany and Austria. *Facies*, 28: 33–168.

BRASIER M.D. 1990 — Phosphogenic events and skeletal preservation across the Precambrian-Cambrian boundary interval. [W:] A.J.G. Notholt & I. Jarvis. *Phosphorite research and Development. Geol. Soc. London, Spec. Publ.*, 52: 289–303.
BRIGGS D.E.G., KEAR A.J., MARTILL D.M. & WILBY P.R. 1993 — Phosphatization of soft-tissue in experiments and fossils. *Jour. Geol. Soc. London*, 150: 1035–1038.
BURETT C. 1985 — Problematic, phosphatic microspheres (mazuelloids) from the Ordovician of Tasmania, Australia. *Alcheringia*, 9: 158.
COKCS L.R. & FORTEY R.A. 1982 — Faunal evidence for oceanic separation in the Palaeozoic of Britain. *Jour. Geol. Soc., London*, 139: 465–78.
DEFLANDRE G. & TERS M. 1970 — Présence de microplancton silurien fixant l'âge des ampélites associées aux phtanites de Brétignolles (Vendée). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 270: 2162–2166.
DUFKA P. 1991 — Mazuelloids from the lower Silurian of the Prague Basin (Barrandian, Bohemian Massif). *Věstník Úst. Úst. Geol.*, 66: 233–238.
EISENACK A. 1934 — Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs. III. Und Neue Mikrofossilien des böhmischen Silurs. I. *Palaeontol. Z.*, 16: 52–76.
EISENACK A., CRAMER F. H. & DIEZ M. C. R. 1973 — Katalog der fossilen Dinoflagellaten, Hystrichosphaeren und verwandten Mikrofossilien. III, Acritarcha, 1. Schweitzerbart, Stuttgart: 1–1104.
FERRIS F.G., SHOTYK W. & FYFE W.S. 1989 — Mineral formation and decomposition by microorganisms. [W:] T.J. Beveridge & J. Doyle (eds.), *Metal Ions and bacteria*. Wiley, New York: 413–441.
FIRCOWICZ J. 1985 — Graptolity i biostatygrafia landoweru Gór Bardzkich. *Arch. Bibl. ING UJ, Kraków*.
FRANKE W., ŻELA NIEWICZ A., PORĘBSKI S.J. & WAJSPRYCH B. 1993 — Saxothuringian Zone in Germany and Poland: differences and common features. *Geol. Rundsch.*, 82: 583–599.
GRIMM K. A., LANGE C. B. & GILL A. S. 1997 — Self-sedimentation of phytoplankton blooms in the geologic record. *Sedimentary Geol.*, 110: 151–161.
GRZEBYK J. 2000 — Studium porównawcze konkretacji fosforytonośnych z łupków i radiolarytów Gór Bardzkich. *Arch. Bibl. ING UJ, Kraków*.
HOLMER L. E. 1987 — Ordovician mazuelloids and other microfossils from Västergötland. *Geol. För. Stockh. Förh.*, 109: 67–71.
HÜSKEN T.C. & EISERHARDT K.H. 1994 — Incertae sedis Muellerisphaerida aus den unterdevonischen Schichten des Schübelberges (Bayerische Faziesreihe, Frankenwald). *Abstr. 64. Jahrestagung Paläontol. Ges., Budapest*: 23.
INGALL E. & JAHNKE R. 1994 — Evidence for enhanced phosphorous regeneration from marine sediments overlain by oxygen depleted waters. *Geoch. et Cosmochim.*, 58: 2571–2575.
KAJANDER E.O. & CIFTCIOGLU N. 1998 — Nannobacteria: An alternative mechanism for pathogenic intra- and extracellular calcification and stone formation. *Proc. Natl. Acad. Sc. USA*, 95: 8274–8279.
KEUPP H. 1991 — Fossil Calcareous Dinoflagellate Cysts. [W:] R. Riding (ed.), *Calcareous algae and stromatolites*. Springer, Berlin: 267–285
KOSZOWSKA E. & PORĘBSKA E. 1997 — Diadochite — a secondary mineral from phosphate horizons in the graptolitic shales of the Bardzkie Mts. (SW Poland). *1st Emu School and Symposium 1988. Budapest*: 23.
KOSZOWSKA E. & PORĘBSKA E. 1998 — Wtórne minerały z utworów syluru Gór Bardzkich. *Pol. Tow. Miner. Pr. Spec.*, 10: 116–118.
KOZUR H. 1966 — Muellerisphaerida from Turkey and their stratigraphic importance. *Abstr. Int. Meeting and Workshop C.I.M.P. Acritarch Subcommiss. Prague, 1966*: 11.
KOZUR H. 1984 — Muellerisphaerida eine neue Ordnung von Mikrofossilien unbekannter systematischer Stellung aus dem Silur und Unterdevon von Ungarn. *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, 13: 125–148.
LE HÉRISSE A., COMBLE C. & MOREAU-BENOIT A. 1991 — Les Mazuelloides du Silurien de Vendée (France), un Groupe encore énigmatique. *Rev. Micropaléont.*, 34: 57–67.
LE HÉRISSE A., GOURVENNEC R. & WICANDER R. 1997 — Biogeography of Late Silurian and Devonian acritarchs and prasinophytes. *Rev. Palaeobot. Palynology*, 98: 105–124.
LEI-MING Y., YAO-SONG X. & XUAN-LAI Y. 1999 — Spinose phosphatic microfossils from terminal Proterozoic Doushantuo Formation in Southern China. *Acta Micropalaeont. Sinica*, 16: 267–274
LOWENSTAM H. A. & WIENER S. 1983 — Mineralization by microorganisms and the evolution of biomineralization. [W:] P. Westbroek & E.W. de Jong (eds.), *Biomineralization and biological metal accumulation*. Elsevier, Amsterdam: 191–204.
LOYDELL D.K., McMILLAN I. & BARRON H.F. 1988 — Muellerisphaerids from the Llandovery of western mid-Wales. *Jour. Micropalaeont.*, 7: 243–246.

- MALINOWSKA L. 1955 — Stratygrafia gotlandu Gór Bardzkich (Stratigraphy of the Gothlandian of the Bardo Mountains). *Biul. Inst. Geol.*, 95: 5–81.
- NORFORD B.S. & ORCHARD M.J. 1985 — Early Silurian age of rock hosting lead-zinc mineralization at Howards Pass, Yukon Territory and District of Mackenzie; local biostratigraphy of Road River Formation and Earn Group. *Geol. Surv. Canada*, 83: 1–35.
- PORĘBSKA E. 1982 — Latest Silurian and Early Devonian graptolites from Żdanów section, Bardo Mts. (Sudetes). *Ann. Soc. Geol. Pol.*, 52: 89–209.
- PORĘBSKA E. & SAWŁOWICZ Z. 1997 — Palaeoceanographic linkage of geochemical and graptolite events across the Silurian–Devonian boundary in Bardzkie Mountains (Southwest Poland). *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 132: 342–354.
- PORĘBSKA E. 1998 — *Cyrtograptus lundgreni* Event recorded in an upwelling sequence in Sudetes (SW Poland). *Temas Geologico-Mineros ITGE*, 23: 247–251.
- PORĘBSKA E. 2000 — Ocean wczesnopaleozoiczny w zapisie $\delta^{13}C$. Konferencja Paleontologiczna. Sekcja Pol. Tow. Geol., 2000, Kraków: 11–13.
- PRIEWALDER H. 1987 — Acritarchen aus dem Silur des Cellon-Profils (Karnische Alpen, Österreich). *Abh. Geol., B.-A.* 40: 1–121.
- REICHSTEIN M. & SCHWAB M. 1962 — Nachweis hochoberdevonischer Schichten und bretonischer Bewegungen im Nossen-Wilsdruffer Schiefergebirge. *Geol.*, 11: 17–25.
- SANNEMANN D. 1955 — Hystrichosphaerideen aus dem Gotlandium und Mittel-Devon des Frankenwaldes und ihr Feinbau. *Senckenbergiana Lethaea*, 36: 312–346.
- SAWŁOWICZ Z. & PORĘBSKA E. 1998 — Geochemical study of the Ordovician/Silurian boundary section in Żdanów (Bardzkie Mts., Poland). *Mineral. Mag.*, 62 A: 1326–1328.
- TERS M. & DEFLANDRE G. 1966 — Sur l'âge cambro-silurien des terrains anciens de la Vendée litorale (ex. Briovérien). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 262: 339–342.
- VINK A., ZONNEVELD K.A.F. & WILLEMS H. 2000 — Distributions of calcareous dinoflagellate cysts in surface sediments of the western equatorial Atlantic Ocean, and their potential use in palaeoceanography. *Marine Micropaleont.*, 38: 149–180.
- WAJSPIRYCH B. 1986 — Sedimentary record of tectonic activity on a Devonian–Carboniferous continental margin Sudetes. [W:] A.K. Teisseyre (ed.), IAS 7th Regional Meet., 23–25 May 1986, Excursion Guidebook. Ossolineum, Wrocław: 141–162.
- WILBY P. R., BRIGGS D.G., BERNIER P. & GAILLARD CH. 1966 — Role of microbial mats in the fossilization of soft tissues. *Geol.*, 24: 787–790.
- WILDE P., BERRY W.B.N. & QUINBY-HUNT M.S. 1991 — Silurian oceanic and atmospheric circulation and chemistry. [W:] M.G. Basset, P.D. Lane & D. Edwards D. (eds.), *The Murchisonian Symposium. Spec. Pap. Palaeont.*, 44: 123–143.
- WYŻGA B. 1987 — Lower Palaeozoic of Bardo Mountains (Sudetes): a sequence of deep sea pelagic sediments. *Geol. Sudet.*, 22: 119–145.