

## Wymieranie i odradzanie się faun ramienionogowych a kryzys na granicy fran-famen

Andrzej Baliński\*, Grzegorz Racki\*\*

*Dobrze poznana sukcesja zespołów ramienionogów w późnym dewonie antykliny Dębника (południowa Polska) umożliwia szczegółowe prześledzenie zjawiska wielkiego kryzysu biotycznego, jakie miało miejsce na granicy fran-famen. Największe zróżnicowanie taksonomiczne frańskich ramienionogów na tym obszarze obserwuje się w poziomach *P. punctata*–*P. hassi* (20 gatunków). W młodszych poziomach franu zróżnicowanie taksonomiczne ramienionogów stopniowo maleje aby osiągnąć minimum przy granicy fran-famen. Zespół ramienionogów po wielkim wymieraniu zdominowany jest przez zaledwie dwa zdrobniałe gatunki reprezentujące rynchonellidy i spiriferidy. Począwszy od poziomu *P. crepida* zaznacza się intensywny proces odbudowy fauny ramienionogów, zdominowanej przez cyrtospiriferidy, atyridy i produktellidy. W młodszym famenie obserwuje się jednak ponowny spadek zróżnicowania, w miarę nasilania się procesów regresywnych. Podobną dynamikę ewolucyjną ramienionogów w pobliżu granicy fran-famen, a zwłaszcza procesu repopulacji i redywersyfikacji, obserwuje się w Górach Świętokrzyskich. W poziomach *P. crepida*–*P. rhomboidea* ramienionogi osiągają największe zróżnicowanie taksonomiczne dla famenu. Ogólny skład pionierskich zespołów pokryzysowych z wczesnego famenu południowej Polski sugeruje pokrewieństwo z płytkowodnymi frańskimi faunami wewnętrznych szelfów węglanowych i środowisk deltowych oraz częściowo — z głębokowodnej biofacji rynchonellidowej.*

**Słowa kluczowe:** ramienionogi, zróżnicowanie taksonomiczne, wymieranie, redywersyfikacja, fran, famen, południowa Polska

Andrzej Baliński & Grzegorz Racki — **Brachiopod faunas extinction and recovery during the Frasnian-Famennian biotic crisis.** Prz. Geol., 47: 373–378.

*Summary. The well-known brachiopod succession in the Late Devonian of the Dębnik anticline (southern Poland) enables the detailed study of the major biotic crisis at the Frasnian-Famennian (F-F) boundary. The greatest taxonomic diversification of the Frasnian brachiopods from the studied area is observed in the *P. punctata*–*P. hassi* Zones (20 species). During the later Frasnian the diversification gradually declines and reaches its minimum at the F-F boundary. The brachiopod post-extinction assemblage is dominated mainly by only two dwarf species which represent rynchonellids and spiriferids. Intensive process of brachiopod rediversification is observed in the *P. crepida* Zones; the most common then are cyrtospiriferids, athyridids and productellids. In the later Famennian, however, a drop in diversity is again observed as a result of the intensifying regressive tendencies in the area. A similar evolutionary dynamic of brachiopod faunas, especially a process of the repopulation and rediversification at the F-F boundary was found in the Holly Cross Mountains (Central Poland). In the *P. crepida* – *P. rhomboidea* Zones the brachiopods reach their greatest taxonomic diversity of the whole Famennian. The general composition of the pioneer assemblages from the early Famennian of the southern Poland suggests their relationship with shallow-water Frasnian faunas of the inner carbonate shelf and deltaic environments and, partly, with a deep-water rynchonellid biofacies.*

**Key-words:** brachiopods, taxonomic diversity, extinction, recovery, rediversification, Frasnian, Famennian, southern Poland

Utwory górnego dewonu antykliny Dębника reprezentują południową część epikontynentalnego morza dewońskiego położoną w pobliżu hipotetycznego wyniesienia Prakarpat. Choć dzisiaj utwory te są słabo odsłonięte i to na dość ograniczonym obszarze, to stanowią niezastąpione źródło wiedzy o całym tym regionie tym bardziej, że dzięki prowadzonym tu badaniom w ostatnich latach stopień ich rozpoznania geologicznego, stratygraficznego i paleontologicznego uległ znacznemu pogłębieniu. Szczególnie dobrze udokumentowana jest dynamika zmian faun ramienionogowych (Baliński, 1979, 1995a), a w szczególności proces ich wymierania i odradzania się przy granicy fran-famen (F-F). Badania paleontologiczne tego kluczowego interwału sekwencji dewonu w Górach Świętokrzyskich są znacznie mniej zaawansowane i jedynie niektóre grupy ramienionogów (przede wszystkim atrypidy) doczekały się szczegółowych opracowań (Racki & Baliński, 1998). Umożliwia to naszkicowanie historii przemian zespołów bentosu muszlowego na szelfie południowopolskim w czasie kryzysu na granicy fran-famen, jak też

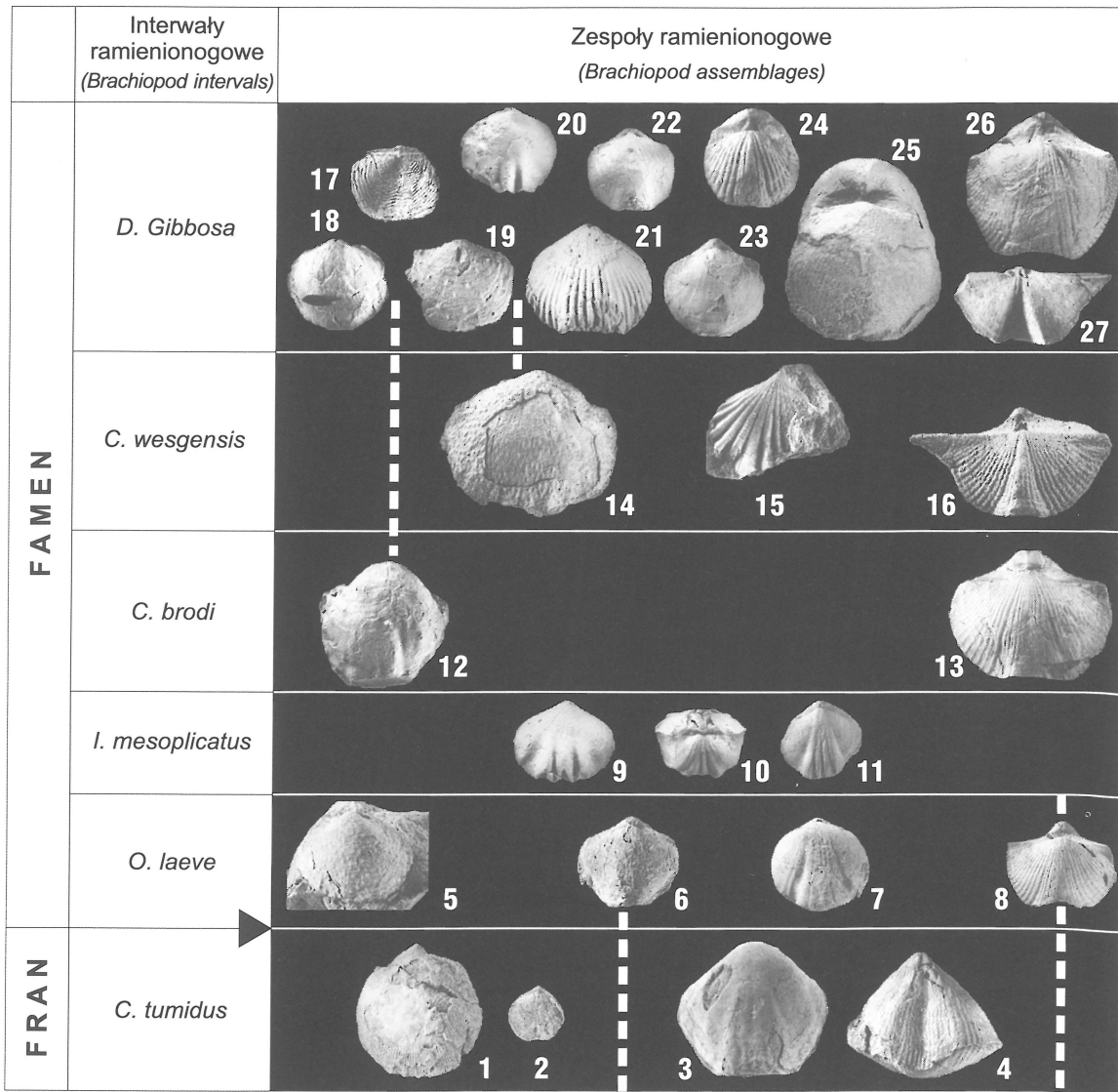
porównanie z sukcesjami w innych częściach dewońskiego świata. Pogranicze F-F jest związane z jednym z pięciu najważniejszych epizodów wymierań w fanerozoicznej historii biosfery (patrz podsumowanie w McGhee, 1996; Hallam & Wignall, 1997), który odcisnął swoje piętno na rozkwitającej wówczas faunie ramienionogowej (np. Racki, 1998).

### Fauny ramienionogowe w późnym dewonie antykliny Dębника

Najniższy fran w profilu dębnickim charakteryzowały stagnujące, słabo natlenione wody oraz występowanie jednego, pionierskiego gatunku *Spinatrypina* (ryc. 1). Już w poziomach *Mesotaxis falsovalis* i *Palmatolepis transitans* (lokalny interwał ramienionogowy *Cyrtospirifer bisellatus*) obserwuje się jednak poprawę warunków środowiskowych dzięki wystąpieniu wyraźnego pulsu transgresywnego. Zaznaczył się on zresztą na wielu obszarach świata pogrążając środkowodewońskie platformy węglanowe (Narkiewicz & Racki, 1987; Racki, 1997; patrz też Schlager, 1981; Johnson i in., 1985). W interwale tym występuje osiem gatunków ramienionogów, wśród których dominują spiriferidy i atrypidy (Baliński, 1979). W poziomach *P. punctata*–*P. hassi* (interwał *Plionoptycherhynchus cra-*

\*Instytut Paleobiologii, Polska Akademia Nauk, ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa

\*\*Wydział Nauk o Ziemi, Uniwersytet Śląski, ul. Będzińska 60, 41-200 Sosnowiec



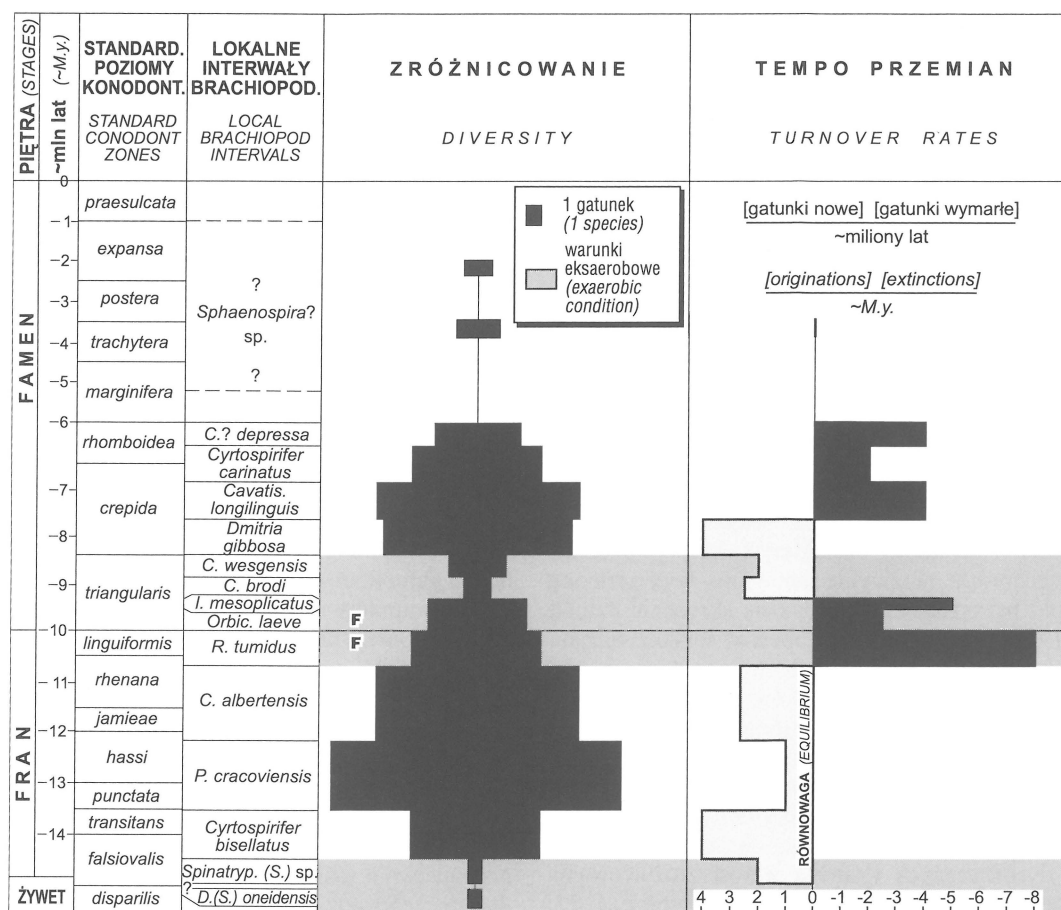
**Ryc. 1.** Nastęstwo zespołów ramienionogowych na granicy fran-famen na obszarze antykliny Dębника koło Krakowa. Widoczne wyraźne zubożenie zespołów w najniższym famenie i odbudowanie zróżnicowania w interwale *Dmitria gibbosa* (dolna część poziomu konodontowego *P. crepida*); 1 — *Radiatrypa* aff. *alticola* (Frech, 1891), 2 — *Biernatella polonica* Baliński, 1977, 3 — *Ryocarhynchus tumidus* (Kayser, 1872), 4 — *Tenticospirifer cyrtinaformis* (Hall & Whitfield, 1938), 5 — *Praewaagenoconcha* cf. *speciosa* (Hall, 1867), 6 — *Athyris concentrica* (v. Buch, 1834), 7 — *Orbiculatisinurostrum laeve* (Gürich, 1903), 8 — *Cyrtospirifer minor* (Gürich, 1903), 9 — *Colophragma* sp., 10 — *Minirostrella rara* Baliński, 1995, 11 — *Iloerhynchus mesoplicatus* Baliński, 1995, 12 — *Nigerinoplica* sp., 13 — *Cyrtospirifer brodi* (Venjukov, 1886), 14 — *Sentosia profunda* McKellar, 1970, 15 — *Centrorhynchus* cf. *letiensis* (Gosselet, 1879), 16 — *Cyrtospirifer wesgensis* Zheiba, 1980, 17 — *Rhytialosia* sp., 18 — *Schizophoria shubarica* Martynova, 1961, 19 — *Donalosia* sp., 20 — *Coeloterorhynchus* sp., 21 — *Ptychomaletoechia* sp., 22 — „*Athyris*” aff. *reticulata* (Gosselet, 1877), 23 — *Athyris* aff. *area* Baliński, 1995, 24 — *Eobrachythyris palkowae* (Gürich, 1903), 25 — *Dmitria gibbosa* Baliński, 1995, 26 — *Cyrtiopsis famenniana* (Paeckelmann, 1942), 27 — *Cyrtospirifer* cf. *acutus* Nalivkin, 1960; wielkość naturalna

**Fig. 1.** Brachiopod assemblage sequence at the Frasnian-Famennian boundary of the Dębnik anticline, Cracow region. A collapse of the brachiopod diversity can be observed in the earliest Famennian and its full recovery in the *Dmitria gibbosa* interval (lower part of the *P. crepida* conodont Zone). For further explanation see above; all in nat. size

*coviensis*) zróżnicowanie gatunkowe ramienionogów osiąga maksimum (20 gatunków; ryc. 2). Najważniejszą cechą tego zespołu ramienionogów jest pojawienie się rynchonellidów, które od razu stały się grupą dominującą. Najbardziej charakterystyczne dla tego interwału są *Hypothyridina*, *Coeloterorhynchus*, *Plionoptycherhynchus*, *Lateralitirostrum* i *Flabellisinurostrum*. Podrzędnie występują też spiriferidy, atrypidy, produktidy, strofomenidy, pentameridy i lingulidy. Obok form endemicznych (*Plionoptycherhynchus cracoviensis*, *Flabellisinurostrum guerichi*) występują tu gatunki wykazujące ścisłe związki z faunami

zarówno zachodniej, jak i wschodniej Laurussii (Kanada, platforma wschodnioeuropejska, Ural). Współwystępujące konodonty zdominowane są przez palmatolepidy oraz głębokowodne, szerokoplatformowe polygnatidy (*Klapperina*).

W poziomach *P. jamieae* i *P. rhenana* (interwał *Calvinaria albertensis*) zróżnicowanie ramienionogów maleje do 13 gatunków. Zespół ramienionogowy wykazuje powiązania przede wszystkim z faunami Ameryki Północnej (Iowa, Alberta). Biofacje konodontowe wskazują na maksimum frańskiej transgresji. Wydarzenie to zapewne odpowiada



Ryc. 2. Diagram ilustrujący zróżnicowanie gatunkowe oraz tempo przemian ramienionogów w górnym dewonie antykliny Dębника (region krakowski); patrz objaśnienie w tekście

Fig. 2. Diagram illustrating species diversity and turnover rates of brachiopods in the Late Devonian of the Dębnik anticline, Cracow region

pulsom pogłębienia inicjujących złożony cykl IId na krzywej eustatycznej Johnsona i in. (1985), a przede wszystkim transgresji *Palmatolepis semichatovae* (Sandberg i in., 1988). Odegrały one kluczową rolę w procesie zatapiania struktur rafowych oraz wyniszczania zamieszkujących je organizmów (Sandberg i in., 1988, s. 196; Narkiewicz & Hoffman, 1989, s. 20).

Sekwencję frańską wieńczy interwał ramienionogowy *Ryocarhynchus tumidus* (poziomy konodontowe *P. rhenana* i *P. linguiformis*), w którym proces ubożenia zespołów wyraźnie się nasila, szczególnie przy granicy fran-famen. W tym interwale wygasa ostatni przedstawiciel atrypidów (*Radiatrypa* aff. *alticola*) oraz atyrydidów z grupy biernatell (*Biernatella polonica*) (ryc. 1.1; 1.2). Procesowi wymierania towarzyszy znamienne dla silnie zaburzonych środowisk zjawisko karłowacenia gatunków i drastycznego spadku zróżnicowania taksonomicznego zespołów oraz nasilenia się warunków hypoksycznych, charakterystycznych dla bentonicznych biotopów kryzysu F-F (np. Narkiewicz & Hoffman, 1989; Joachimski & Buggisch, 1996). Najbardziej charakterystycznym gatunkiem jest tu rynchonellid *Ryocarhynchus tumidus* (ryc. 1.3), który wieńczy w Dębniku frańską sekwencję ramienionogów, analogicznie jak to ma miejsce w niektórych profilach zachodniej Europy.

Ramienionogi z najniższego famenu, stanowiące zespół form ocalałych po wielkim wymieraniu, reprezentowane są przez cztery gatunki należące do czterech rzędów: Rynchonellida, Spiriferida, Athyridida i Productida (ostatnie prace

terenowe w nowym szurfiu badawczym Z-17 wykazały istnienie w najniższym famenie nieznanego dotąd zespołu ramienionogowego zdominowanego przez rynchonellida zbliżonego do *Centrorhynchus* oraz przez *Cyrtospirifer minor*). W interwale tym (interwał ramienionogowy *Orbiculatisinurostrum laeve*, dolna część konodontowego poziomu *P. triangularis*), obserwuje się kontynuację warunków hypoksycznych, a liczba gatunków ramienionogów w niektórych warstwach spada do jednego. Najbardziej charakterystycznymi dla tego interwału są *Orbiculatisinurostrum laeve* i *Cyrtospirifer minor*. Niezmiernie rzadkie są *Praewaagenoconcha* cf. *speciosa* i *Athyris concentrica*. Tak więc zespół ramienionogów po wielkim wymieraniu charakteryzuje bardzo małe zróżnicowanie taksonomiczne. Ponadto występujące wtedy gatunki cechują drobne fenotypy czyli tzw. efekt lilipuci (por. Urbanek, 1993) obserwowany często w silnie zaburzonych zespołach pokryzysowych. I tak *C. minor* z najniższego famenu osiąga zaledwie 10 mm długości (ryc. 1.8). Gatunek ten występuje również w najwyższym franie i zapewne charakteryzował się szerokim zakresem adaptacyjnym (*ecological generalist* wg Harries i in., 1996), umożliwiającym przetrwanie kryzysu związanego z masowym wymieraniem. Współwystępujący leiorynchoid *O. minor* (ryc. 1.7) reprezentuje grupę ramienionogów typową dla bardziej głębokowodnej biofacji ramienionogowej późnego dewonu — rynchonellidowej (Racki i in., 1993; ryc. 3A). Leiorynchusy występują czasami jako jedyna skamieniałość w czarnych

ipkach charakteryzujących się generalnie abiotycznym rodowiskiem (np. Bowen i in., 1974). Według Alexandra (1994) ta grupa rynchonellidów była dobrze przystosowana do warunków dyzoksycznych, ponieważ zwierzęta te przyczepiały się nóżką do innych muszli, unosząc się w ten sposób kilkanaście milimetrów nad pozbawioną tlenu strefą osadu dennego.

Niewielkie zróżnicowanie taksonomiczne oraz warunki dyzoksyczne utrzymywały się również w wyższej części poziomu *P. triangularis* (interwały *Iloerhynchus mesoplicatus* i *Cyrtospirifer brodi*), w trakcie kolejnego pulsu transgresyjnego rozpoznanego w Europie i Ameryce Północnej (początek cyklu IIe; Johnson i in., 1985). Następny interwał *C. wesgensis* charakteryzował się pojawieniem piasku kwarcowego w osadzie pochodzącego zapewne z wynurzonego na południu łańcucha Prakarpatów (prawdopodobnie efekt tektonicznej aktywizacji). Ramienionogi, choć generalnie nadal rzadkie, w niektórych warstwach tworzyły masowe nagromadzenia. Najbardziej charakterystyczny gatunek *C. wesgensis* cechowała niezwykle zmiennie wykształcona area skorupki brzusznej i asymetryczne skrócenie dzioba (Baliński, 1995a). Cechy te były zapewne ściśle związane ze sposobem zakotwiczenia w podłożu i adaptacją do turbulentnych i niestabilnych warunków środowiskowych. Dwa inne współwystępujące ramienionogi, tj. *Nigerinoplica* sp. i *Sentosia profunda* miały długie kolce na skorupce brzusznej również ułatwiające zakotwiczenie muszli.

Począwszy od interwału *Dmitria gibbosa* (dolna część poziomu konodontowego *P. crepida*) obserwuje się zanik warunków dysoksycznych i szybki wzrost zróżnicowania taksonomicznego ramienionogów (13 gatunków; ryc. 1. 12; 1.14; 1.17–27). Wskazuje to na powrót sprzyjających warunków środowiskowych oraz szybki proces odbudowywania się (redywersyfikacji wg Urbanka, 1998) zespołów ramienionogów w południowej Polsce po wielkim kryzysie.

W wyższym interwale *Cavatisinurostrum longilinguis* (środkowa i górna część poziomu *P. crepida*) ramienionogi osiągają największe zróżnicowanie w faunie antykliny Dębniaka (14 gatunków). Cechuje je również duże zróżnicowanie adaptacyjne, co odzwierciedla się m.in. w szerokim spektrum wielkości muszli: obok mikroskopijnych (mikromorficznych) rynchonellidów *Loborina lobata* nie przekraczających 2 mm długości występują tu też duże spiriferidy osiągające powyżej 40 mm długości (*Dmitria globosa*). Fauna towarzysząca jest również zróżnicowana a konodonty dokumentują maksimum fameńskiej transgresji w trakcie cyklu IIe.

W dolnej części poziomu *P. rhomboidea* (interwał *Cyrtospirifer carinatus*) zróżnicowanie ramienionogów spada do 9 gatunków. Najbardziej charakterystyczne dla tego interwału są gatunki o średnich i dużych rozmiarach muszli oraz duży udział onkoidów w osadzie. Wzrasta także procentowy udział polygnatidów i ikriodontidów w zespole konodontów. Sugeruje to wyraźne spłylenie i wzrost burzliwości środowiska.

W górnej części poziomu *P. rhomboidea* (interwał *Cyrtiorina? depressa*) liczba ramienionogów spada do 6 gatunków. Dominują spiriferidy i produktidy przy całkowitym zaniku rynchonellidów. Najbardziej jednak charakterystyczne jest pojawienie się w tym interwale laminarnych stromatoporoidów. Jest to jednocześnie ostatni interwał w mniej lub więcej ciągłej sekwencji faun ramienionogowych na obszarze antykliny Dębniaka. Wyższe ogniwa fauny cechuje występowanie masywnych stromatoporoidów oraz objawów emersji (Paszkowski, 1995). Ramienionogów w tej części fauny

brak lub pojawiają się sporadycznie (np. *Sphaenospira? sp. i Sentosia sp.*), wskazując na krótkotrwałe pulsy transgresywne w trakcie generalnie nasilających się tendencji regresyjnych, będących glacieostatycznym zapisem rozwoju zlodowaceń na kontynencie Gondwany (Johnson i in., 1985).

### Dynamika przemian faunistycznych

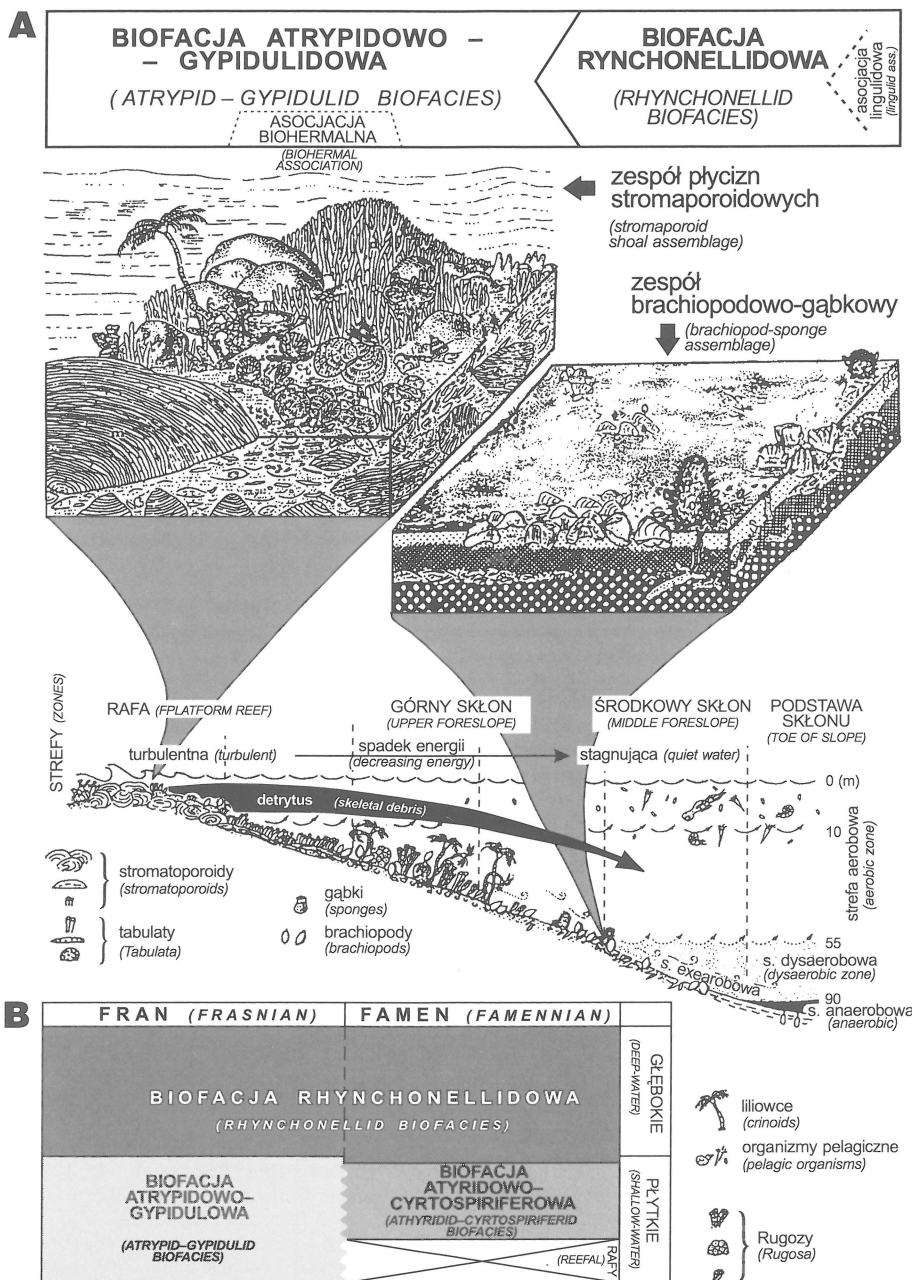
Dynamikę przemian zespołów ramienionogowych można przedstawić przy pomocy tzw. współczynnika przemian faunistycznych (McGhee, 1988). Współczynnik ten odzwierciedla różnicę pomiędzy liczbą gatunków nowych dla danego interwału (zespołu), a liczbą gatunków które zanikły (wymarły), przy czym różnicę tę dzielimy przez czas trwania interwału (dla późnego dewonu przyjmujemy się np. że jeden poziom konodontowy trwa ok. 0,5 mln lat).

Dla prawie całego franu antykliny Dębniaka współczynnik przemian faun ramienionogowych ma wartości dodatnie oscylując w granicach od +1 do +4 (ryc. 2). Tak więc liczba gatunków nowopojawiających się była większa od liczby gatunków wypadających z zespołu. W najwyższym franie współczynnik ten gwałtownie spada do -6 i utrzymuje wartości ujemne również w najniższym famenie. Oddaje to proces wzmożonego wymierania gatunków na tym obszarze przy jednoczesnym zwolnieniu lub nawet zaniku pojawiania się gatunków nowych. Jednocześnie wykres na ryc. 2 dobitnie pokazuje, że spadek zróżnicowania taksonomicznego we franie, choć głęboki, był stopniowy. Już w górnej części poziomu *P. triangularis* współczynnik raptownie rośnie do +2,5 osiągając maksimum (+4) w dolnej części poziomu *P. crepida*. Ilustruje to dynamiczny pokryzysowy proces odradzania się faun ramienionogowych (redywersyfikacja). Od środkowej części poz. *P. crepida* współczynnik przemian znowu spada do -4 odzwierciedlając stopniowe zanikanie faun ramienionogów w wyższej części famenu wraz z nasilającą się regresją morza.

### Zapis kryzysu F-F w faunach ramienionogowych na obszarze świętokrzyskim

Wstępne wyniki badań zespołów skamieniałości z Gór Świętokrzyskich, głównie z rafy dyمیńskiej, wskazują na znacznie większe, niż w Dębniku, zróżnicowanie faun późnofrańskich (co najmniej 30 gatunków). Szczególnie pospolite są zespoły zdominowane przez rynchonellidy, a nawet monospecyficzne, takie jak *Pammegetherhynchus kowalensis*, kolonizujący dyzoksyczne, muliste biotopy w basenie checińskiego-zbrzańskim (Sartenaer i in., 1998). Następstwo rodzajów w obrębie biofacji rynchonellidowej wskazuje jednak na istotne różnice biogeograficzne między częścią zachodnią i wschodnią regionu świętokrzyskiego (ryc. 3A). W tej ostatniej, zastąpienie późnofrańskiego zespołu *Ryocarrhynchus tumidus* przez fameński *Orbiculatisinurostrum laeve* ściśle odpowiada następstwu w profilu Dębniaka (Baliński, 1979, 1995a).

Dobrze udokumentowane jest stopniowe wymieranie zróżnicowanych biocenoz przyrafcowych z atrypidami i pentameridami (ryc. 3; Racki i in., 1993; Godefroid & Racki, 1990; Racki & Baliński, 1998; ryc. 3). Transgresywne pulsy w początkowej fazie cyklu IId w poziomie *P. rhenana* były jeszcze związane z wyraźną falą imigracji. Wśród stratygraficznie najmłodszych atrypidów (13 taksonów) licznie występują przedstawiciele kosmopolitycznych rodzajów *Iowatrypa*, *Spinatrypa* i *Costatrypa*, takie jak *I.*



**Ryc. 3.** A — model biofacji ramienionogowych dla franu południowej Polski (wg Rackiego & Balińskiego, 1998, ryc. 18). Atrypidy i rynchonellidy przedstawiono jako dominujący składnik zespołów żyjących w skrajnie różnych środowiskach (rafa oraz głębsze partie jej skłonu); B — schemat biofacji ramienionogowych w późnym dewonie południowej Polski. W środowiskach płytkowodnych atrypidy i gypidulidy zostały zastąpione w famenie przez zespół atryridowo-cyrtospiriferidowy. W biotopach głębszych dominowały w tej epoce rynchonellidy

**Fig. 3.** A — A model of brachiopod biofacies in the Frasnian of the southern Poland (after Racki & Baliński, 1998, fig. 18). Atrypids and rynchonellids are shown as the dominant element of those communities which were developed in contrasting habitats (reef and deeper parts of its slope, respectively); B — Late Devonian biofacies pattern in the southern Poland. Atrypids and gypidulids were replaced in the Famennian shallow-water environments by arhyridid-cyrtospiriferid faunas. During this epoch the rynchonellids dominated in deeper-water settings

*owenensis*, *S. (Exatrypa) relicta* i *C. varicostata*. Należy jednak dodać, że opisano stąd nowy rodzaj *Waiotrypa*, morfologią zewnętrzną i wielkością przypominający niektóre ortidy (Baliński, 1997). Tendencja do redukcji wielkości muszli (poniżej 2,5 cm), homeomorfia oraz powracające („prymitywne”) typy ornamentacji są zresztą typowe dla schyłkowej fazy historii ewolucyjnej atrypidów (Racki, 1998). Na poziomie gatunkowym wyraźne są związki fauny

Według modelu Copperra (1977) podstawowym źródłem fauny rekolonizującej biotopy zatopionych szelfów famenijskich miały być zimnowodne gatunki ze stref pozatropikalnych, mniej dotkniętych przez kryzys F-F. Ogólny skład pionierskich zespołów z wczesnego famenu południowej Polski (cyrtospiriferidy, produktidy, atryridy) sugeruje jednak bliższe związki z płytkowodnymi frasniskimi faunami wewnętrznymi partii szelfów

świętokrzyskiej zarówno z zachodnią (USA), jak i wschodnią Laurussią, a nawet ze wschodnią Gondwaną (Australia). Wymieranie atrypidów ostatecznie zakończyło się w trakcie globalnego zdarzenia hypoksyicznego w pobliżu granicy F-F (Racki & Baliński, 1998). Podobny los spotkał wtedy między innymi biernatellidy (Baliński, 1995b).

Procesy rekonstrukcji faun ramienionogowych wydają się mieć przebieg bardzo zbliżony do tych opisanych z regionu krakowskiego. W najstarszych, przypuszczalnie słabo zróżnicowanych zespołach famenijskich dominują: *Cyrtospirifer*, atryridy, *Schizophoria* i produktellidy (Racki & Baliński, 1998), ale są one niedostatecznie opracowane pod względem taksonomicznym. Podobny skład miały jednak i niektóre zespoły najmłodszego franu, zwłaszcza te ze strefy kostomłockiej. Sugeruje to stopniową przebudowę biocenozy bentonicznych. Ustanowienie bogatych zespołów typowo famenijskich, zwłaszcza na pelagicznych grzbietach dawnych raf, miało miejsce w poziomie *P. crepida*. Najlepszy przykład stanowi asocjacja płyczn liliowcowo-ramienionogowej z *Zilimia polonica* (Biernat & Szulczewski, 1993). Fauna z poziomów *P. crepida* – *P. rhomboidea* osiąga maksimum zróżnicowania w całej sekwencji famenijskiej (co najmniej 20 gatunków; patrz podsumowanie w Biernat, 1988). Wyraźnie inne były głównie głębokowodne zespoły późniejszego famenu, zawierające duże „odwrócone” rynchonellidy (z sinusem w skorupce grzbietowej i siodeł w skorupce brzusznej) w przewodnym zespole *Rozmanaria magna*. Niewątpliwą ciekawostką są wystąpienia *Dzieduszyckia kielcensis*, wielkich żeberkowanych rynchonellidów ostatnio interpretowanych jako zamieszkujące biotopy źródeł podmorskich (Campbell & Bottjer, 1995).

## Podsumowanie

węglanowych (np. platformy wschodnioeuropejskiej) i środowisk deltowych (takich jak znane z Nowego Jorku; np. McGhee & Sutton, 1983). Taki właśnie model ewolucyjnej repopulacji w późnym dewonie, rozwijającej się od szelfu wewnętrznego (*from onshore to offshore*), proponował Flessa (1973). Narastająca ekspansja eurytopowych grup ramienionogowych jest zauważalna w dotkniętych kryzysem płytkowodnych ekosystemach frańsko-fameńskich. Można nadto domniemywać, że część pokryzysowej fauny wywodzi się z głębokowodnej biofacji rynchonellidowej, stosunkowo mało zmienionej w trakcie kryzysu F-F (ryc. 3B). Migracje z szelfu południowej Gondwany mogły z kolei odgrywać coraz większą rolę w miarę ochładzania klimatu w środkowym i późnym famenie. Zakres tych powiązań w poszczególnych liniach ewolucyjnych, jak i zasięg „efektu Łazarza” (patrz Harries i in., 1996) nie są wciąż bliżej udokumentowane.

Sekwencja i dynamika przebudowy zespołów ramienionogowych pogranicza franu i famenu na szelfie południowopolskim przypomina zmiany w bentosie muszlowym w innych częściach świata (patrz przegląd w Racki, 1998). Te analogie dotyczą przede wszystkim faun z Appalachów i Uralu, analizowanych ilościowo przez McGhee (1988). Brak nowoczesnych opracowań taksonomicznych, jak i słabość datowań konodontowych uniemożliwiają jednak bardziej szczegółowe wnioski. Dlatego też znaczenie profilu górnego dewonu z rejonu Dębniaka dla problematyki kryzysów biotycznych oraz odradzania się ekosystemów trudno przecenić: dzięki dobremu rozpoznaniu następstwa zespołów ramienionogów i konodontów obserwacje paleobiologiczne mają duże znaczenie faktograficzne. Skłoniło to autorów do podjęcia próby jeszcze bardziej wnikliwego przeanalizowania różnych aspektów paleontologicznych pogranicza fran-famen. Choć badania profilu nowego rowu badawczego Z-17 w Dębniku są dopiero zapoczątkowane (patrz Racki i in., 1999), to już można stwierdzić, że przyniosą one na pewno szereg nowych informacji dotyczących kryzysu biotycznego w późnym dewonie, nie tylko obszaru południowej Polski.

Niniejszy artykuł powstał częściowo w wyniku realizacji projektu badawczego KBN nr P04D 024 13.

### Literatura

ALEXANDER R.R. 1994 — Distribution of pedicle boring traces and the life habit of Late Paleozoic leiorhynchid brachiopods from dysoxic habitats. *Lethaia*, 27: 227–234.  
 BALIŃSKI A. 1979 — Brachiopods and conodonts from the Frasnian of the Dębniak anticline, southern Poland. *Palaeont. Pol.*, 39: 1–95.  
 BALIŃSKI A. 1995a — Brachiopods and conodont biostratigraphy of the Famennian from the Dębniak Anticline, southern Poland. *Palaeont. Pol.*, 54: 1–85.  
 BALIŃSKI A. 1995b — Devonian athyroid brachiopods with double spiralia. *Acta Palaeont. Pol.*, 40: 129–148.  
 BALIŃSKI A. 1997 — *Waiotrypa*, a new atrypid genus from the Late Frasnian (Devonian) of Poland. *Acta Palaeont. Pol.*, 42: 427–435.  
 BIERNAT G. 1988 — Famennian brachiopods from the Holy Cross Mountains, Poland. *Can. Soc. Petr. Geol. Mem.*, 14: 327–335.  
 BIERNAT G. & SZULCZEWSKI M. 1993 — The Famennian brachiopod *Zilimia polonica* (Gürich) and its palaeoenvironmental significance. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 100: 37–46.

BOWEN Z.P., RHOADS D.C. & MCALESTER A.L. 1974 — Marine benthic communities in the Upper Devonian of New York. *Lethaia*, 7: 93–120.  
 CAMPBELL K.A. & BOTTJER D.J. 1995 — Brachiopods and chemosymbiotic bivalves in Phanerozoic hydrothermal vent and cold seep environments. *Geology*, 23: 321–324.  
 COPPER P. 1977 — Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian-Famennian mass extinction. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 21: 165–207.  
 FLESSA K.W. 1973 — Comparative community ecology of the Chargin and Bedford Shales (Devonian-Mississippian, Ohio). *North. Sec. 8th Ann. Meeting. Geol. Soc. Am., Abstr.*, 5: 160.  
 GODEFROID J. & RACKI G. 1990 — Frasnian gypidulid brachiopods from the Holy Cross Mountains (Poland). Comparative stratigraphic analysis with the Dinant Synclinorium (Belgium). *Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg., Sc. Terre*, 60: 43–74.  
 HALLAM A. & WIGNALL P. 1997 — Mass Extinctions and Their Aftermath. Oxford Univ. Press.  
 HARRIES P.J., KAUFFMAN E.G. & HANSEN T.A., 1996 — Models for biotic survival following mass extinction. In: M.B. Hart (ed.), *Biotic Recovery from Mass Extinction Events*. *Geol. Soc. London Spec. Publ.*, 102: 41–60.  
 JOACHIMSKI M. & BUGGISCH W. 1996 — The Upper Devonian reef crisis - insights from the carbon isotope record. *Göttinger Arb. Geol. Paläont., Sb.*, 2: 365–370.  
 JOHNSON J.G., KLAPPER G. & SANDBERG C.A. 1985 — Devonian eustatic fluctuation in Euramerica. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 96: 567–587.  
 MCGHEE, G.R. 1988 — The Late Devonian extinction event: evidence for abrupt ecosystem collapse. *Paleobiology*, 14: 250–257.  
 MCGHEE G.R. 1996 — The Late Devonian Mass Extinction. The Frasnian-Famennian Crisis. Columbia Univ. Press, New York.  
 MCGHEE G.R. & SUTTON R.G. 1983 — Evolution of Late Frasnian (Late Devonian) marine environments in New York and the central Appalachians. *Alcheringa*, 7: 9–21.  
 NARKIEWICZ M. & HOFFMAN A. 1989 — The Frasnian/Famennian transition: the sequence of events in southern Poland and its implications. *Acta Geol. Pol.*, 31: 13–28.  
 NARKIEWICZ M. & RACKI G. 1987 — Korelacja i rozwój sedimentacji górnego dewonu między Dębniakiem a Zawierciem. *Kwart. Geol.*, 31: 341–356.  
 PASZKOWSKI M. 1995 — Strunian in Raclawka valley. [In:] Szulcowski M. & Dvorak J. (eds.), *Evolution of the Polish-Moravian carbonate platform in the Late Devonian and Early Carboniferous: Holy Cross Mts., Kraków Upland, Moravian karst. XIII International Congress Carboniferous-Permian, Guide to Excursion B4: 24–26*.  
 RACKI G. 1997 — Devonian eustatic fluctuation in Poland. *Cour. Forsch. Senckenberg*, 199: 1–12.  
 RACKI G. 1998a — Frasnian-Famennian biotic crisis: undervalued tectonic control? *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 141: 177–198.  
 RACKI G. 1998b — The Frasnian-Famennian brachiopod extinction events: A preliminary review. *Acta Palaeont. Pol.*, 43: 395–411.  
 RACKI G. & BALIŃSKI A. 1998 — Late Frasnian Atrypida (Brachiopoda) from Poland and the Frasnian-Famennian biotic crisis. *Acta Palaeont. Pol.*, 43: 273–304.  
 RACKI G., MAKOWSKI I. & GAWLIK S. 1993 — Brachiopod biofacies in the Frasnian reef-complexes: an example from the Holy Cross Mts, Poland. *Pr. Nauk. Uniw. Śl., 1331, Geologia*, 12/13: 64–109.  
 RACKI G., MATYJA H., RACKA & JOACHIMSKI M. 1999 — Stratygraficzne i geochemiczne aspekty granicy fran-famen w południowej Polsce. *Prz. Geol.*, 47: 369–372.  
 SANDBERG C.A., POOLE F.G. & JOHNSON J.G. 1988 — Upper Devonian of Western United States. In: N.J. Mc Millan N.J., Embry A. & Glas D.J. (eds.), *Devonian of the World. 1. Can. Soc. Pet. Geol. Mem.*, 14: 183–220.  
 SARTENAER P., RACKI G. & SZULCZEWSKI M. 1998 — The late Frasnian rynchonellid genus *Pammegetherhynchus* (Brachiopoda) in Poland, and its relevance to the Kellwasser Crisis. *Acta Palaeont. Pol.*, 43: 379–394.  
 SCHLAGER W. 1981 — The paradox of drowned reefs and carbonate platforms. *Geol. Soc. Amer., Bull.*, 92: 197–211.  
 URBANEK A. 1993 — Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: a paleobiological model. *Hist. Biol.*, 7: 29–50.  
 URBANEK A. 1998 — Oligophyly and evolutionary parallelism: A case study of Silurian graptolites. *Acta Palaeont. Pol.*, 43: 549–572.