

Morfologia stromatoporoidów jako wskaźnik paleośrodowiska

Piotr Łuczyński*

Stromatoporoidy są ważnym elementem wielu paleozoicznych kompleksów węglanowych. Występują one w ciągłym wachlarzu kształtów obejmującym formy tabliczkowe, kopułowe, bulwiaste i krzaczaste. Pomimo nadal niepewnej pozycji systematycznej stromatoporoidów, ich cechy morfometryczne są uważane za dobre wskaźniki paleośrodowiska i co za tym idzie mogą być brane pod uwagę w rozważaniach paleoekologicznych. Obok samego kształtu są to układ latylamin oraz typ powierzchni. Wpływ czynników ekologicznych na cechy morfologiczne danego okazu jest tu większy niż w innych grupach bentosu osiadłego ze względu na stosunkowo niski poziom organizacji kolonii. Przedstawiona została metoda parametryzacji kształtów stromatoporoidów (ryc. 1–3) zaproponowana przez Kershaw i Ridinga (1978) i udoskonalona przez Kershaw (1984). Głównymi elementami środowiska depozycji mającymi wpływ na kształt stromatoporoidów były: tempo depozycji, dynamika wód, prądy morskie i charakter podłoża.

Słowa kluczowe: Stromatoporoidea, klasyfikacja, paleośrodowisko, środowiska sedymentacji

Piotr Łuczyński — **Stromatoporoidea morphology as a paleoenvironmental indicator.** Prz. Geol. 46: 617–621.

Summary. Stromatoporoidea are important elements of numerous Paleozoic carbonate complexes. They occur in a continuous range of shapes including laminar, domical, bulbous and dendroid varieties. In spite of the groups still doubtful systematic affinity of the group, several features of the stromatoporoidea morphology are regarded to be powerful paleoenvironmental indicators and thus can be used in paleoecological considerations. Together with the shape itself these are: arrangement of latilaminae and type of surface. Importance of ecological factors on the individual morphological features is thought to be greater for stromatoporoidea than in cases of other benthic groups due to the relatively low organization level of colonies. A simple parameterization method proposed by Kershaw & Riding (1978) and improved by Kershaw (1984) has been introduced (figs. 1–3). The main environmental factors controlling the stromatoporoidea shape were: rate of deposition, water turbidity, paleocurrents and consistency of the sea bottom.

Key words: Stromatoporoidea, morphology, morphometry, methods, paleoenvironment, paleoecology, depositional environment, indicators

Stromatoporoidy stanowią ważny element skałotwórczy wielu paleozoicznych skał węglanowych. Od środkowego ordowiku do późnego dewonu (fran) były one obok koralowców organizmami najpowszechniej biorącymi udział w konstruowaniu budowli organicznych. Swój największy rozkwit przeżyły w sylurze i w dewonie. Kompleksy skalne, w których powstaniu stromatoporoidy odegrały ważną rolę, opisane zostały m. in. z syluru Gotlandii (Kershaw, 1984) i Anglii (Abbott, 1976) oraz z dewonu Alberty w Kanadzie (Kobluk, 1978), Gór Vermont w USA (Kapp & Stearn, 1975), Reńskich Gór Łupkowych (Königshof i in., 1991), a także z Gór Świętokrzyskich (Szulczewski & Racki, 1981). Facje stromatoporoidowo-koralowcowe często stanowią pułapki naftowe, jak np. w dewońskich rafach w Kanadzie.

Stromatoporoidy przybierały szeroki wachlarz kształtów. Obejmuje on odmiany gałązkowe i ciągłe spektrum form masywnych; od tabliczkowych poprzez kopułowe do bulwiastych. Przywiązanie poszczególnych podstawowych odmian morfologicznych stromatoporoidów do określonych środowisk depozycji stanowi jeden z szeroko stosowanych elementów analiz paleoekologicznych. Problematyka zależności cech morfometrycznych od środowiska obejmuje także inne grupy wapiennych, sesylnych organizmów bentonicznych, jak np. koralowce, gąbki i rudysty. Konkretnie cechy kształtu stromatoporoidów zależą od różnych czynników ekologicznych, jak m. in. tempo depozycji, dynamika wód i konsystencja podłoża. Znajomość tych zależ-

ności może być bardzo pomocna przy odtwarzaniu paleośrodowisk.

Wykorzystanie cech morfologicznych stromatoporoidów w analizach warunków depozycji spowodowało konieczność stworzenia prostej terminologii ich kształtów, która byłaby powszechnie akceptowana. Na szczególną uwagę zasługują propozycje Kershaw i Ridinga (1978) oraz Kershaw (1984). Przedstawili oni metody pomiaru i parametryzacji kształtów masywnych kolonii stromatoporoidów umożliwiające ilościową ocenę udziału poszczególnych form w mierzonej populacji.

Budowa i pozycja systematyczna stromatoporoidów

Szkielety stromatoporoidów zbudowane są z elementów pionowych, nazywanych pillami i struktur poziomych, zwanych laminami. Termin latylamina opisuje makroskopowo widoczne zestawy lamin reprezentujące strefy przyrastania okazu. Przy braku odpowiednich określeń odnoszących się do stromatoporoidów powszechnie stosowane są terminy kolonia i coenosteum (szkielet kolonii), mimo że formalnie nie powinny być one używane w terminologii stromatoporoidowej (Stearn, 1984).

Kształt pojedynczej latylaminy odzwierciedla postać kolonii *in statu nascendi*, czyli jej wygląd w czasie wzrastania i stosunek do otaczającego ją osadu. Opisuje to termin forma wzrostu. Określenia kształt kolonii i coenosteum odnoszą się do obecnie obserwowanej postaci, czyli do wyglądu obiektu *post mortem*. Postać ta jest wynikiem całej historii rozwoju kolonii, w trakcie której mogła ona przyjmować zmieniające się formy wzrostu. Poniżej przedstawione systemy terminologiczne i metody parametryzacji

*Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski, ul. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

odnoszą się do faktycznie obserwowanego kształtu coenosteum, a więc do postaci *post mortem*. Używane w niniejszej pracy określenia: cechy morfometryczne i morfologia obejmują zarówno kształt jak i formę wzrostu.

Przynależność systematyczna stromatoporoidów już od ponad stulecia dostarcza kontrowersji. Przez niemal cały ten czas ścierały się ze sobą dwie główne interpretacje - jamochłonna i gąbkowa. Za pokrewieństwem z jamochłonami wypowiadali się m. in. Lindström (1876, *fide* Kaźmierczak, 1971), Lecompte (1956) i Galloway (1957). Na przełom, który dokonał się w latach 1970-tych, złożyły się dwa podstawowe czynniki — postęp metodologiczny i odkrycie współcześnie żyjących gąbek koralowych (*Sclerospongiae*). Stearn (1972) porównał paleozoiczne stromatoporoidy do współczesnych gąbek koralowych odkrytych u wybrzeży Jamaiki. W oparciu o założenie pokrewieństwa tych grup przedstawił on rekonstrukcję ciała miękkiego stromatoporoidów (Stearn, 1975). Interpretacja gąbkowa związana z jego nazwiskiem jest obecnie dominująca (Stearn, 1993; Stearn & Pickett, 1994).

Nie brakuje jednak poglądów wiążących stromatoporoidy również z innymi grupami organizmów. Przede wszystkim należy tu wymienić interpretację cyanobakteryjną (Kaźmierczak 1976; Kaźmierczak & Kempe 1990).

Historia terminologii i parametryzacji kształtów kolonii stromatoporoidów

Terminologia kształtów kolonii stromatoporoidów przez wiele lat przysparzała dużych trudności. Brak jednego, powszechnie uznanego systemu nazewnictwa skłaniał do stosowania terminów opisowych i sprawiał, że te same formy klasyfikowane były różnie, albo odwrotnie, odmiennym morfologiom przypisywano tą samą nazwę.

Już XIX-wieczni badacze wyróżniali pewne podstawowe grupy kształtów stromatoporoidów. Nicholson (1892, *fide* Kershaw & Riding 1978) używał w odniesieniu do nich takich terminów jak: półkulisty, laminarny, krzaczasty, masywny, bulwiasty, gruzłowy oraz inkrustujący. Nazwy te, nie posiadając precyzyjnych definicji używane były aż do lat 1960. W późniejszych latach wielu autorów proponowało własne klasyfikacje (np. Kaźmierczak, 1971; Kobluk, 1978).

Próbie uporządkowania terminologii podjął Abbott (1973). Jego praca była pierwszą, w której kształty stromatoporoidów zostały zdefiniowane na podstawie pomiarów cech geometrycznych kolonii, takich jak np. wypukłość powierzchni. Abbott zwrócił uwagę, że niektóre terminy były niejednakowo rozumiane przez różnych badaczy; np. określenie „masywny” oznaczało bądź duży rozmiar, bądź konkretny kształt. Usystematyzowany przez Abbotta podział kształtów stromatoporoidów był następujący: blaszkowe, tabularne, krzaczaste, subsferyczne, gruzłowe, półkuliste, bulwiaste, kopułowe, stożkowe i cylindryczne. Terminologia ta została szybko przyjęta w większości prac, w których kształt kolonii był podstawowym przedmiotem zainteresowania (np. Kapp, 1974; Abbott, 1976). W pracach o szerszej tematyce, w których morfometryczne cechy stromatoporoidów traktowane były jako jeden z wielu aspektów opisu skały (np. Klován, 1974; Kapp, 1975; Kobluk, 1975) nadal używano jednak określeń opisowych. Powodowała to zbytnia

szczegółowość terminologii zaproponowanej przez Abbotta.

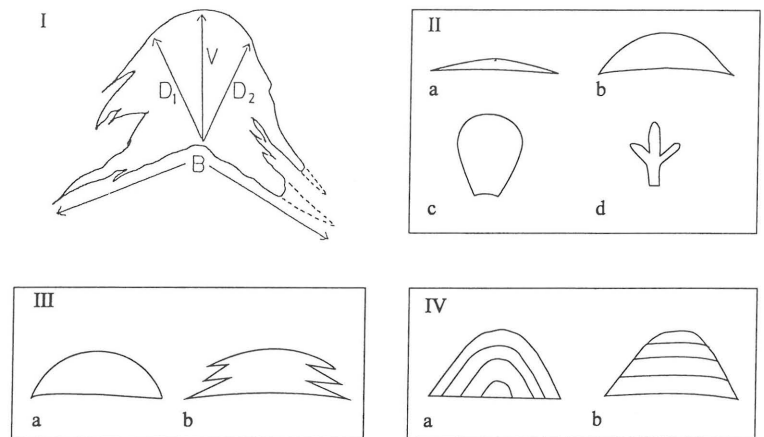
Kershaw i Riding (1978) podjęli próbę określenia kryteriów nazewnictwa, które z jednej strony byłyby łatwe do zastosowania w terenie, z drugiej zaś, poprzez ilościowe podejście, precyzyjnie przypisywałyby dany okaz do konkretnej grupy kształtów (patrz niżej). Wyróżnili oni jedynie cztery podstawowe morfotypy, opierając się na założeniu, że stromatoporoidy o tych kształtach mają różne wymagania ekologiczne. Kershaw (1984) dołączył do powyższej metody sposób pomiaru coenosteów o postrzępionej powierzchni. Powstały podział, podobnie jak w przypadku propozycji Abbotta, stosowany był i jest obecnie głównie w pracach koncentrujących się właśnie na kształtach kolonii stromatoporoidów (np. Kershaw, 1990; Königshof i in., 1991).

Mimo przedstawionych propozycji, nazwy opisowe są nadal w powszechnym użyciu. Obecnie jednak zaczynają one nabierać utrwalonego znaczenia i są tak samo rozumiane przez większość autorów. Powszechnie stosuje się następujące terminy: krzaczaste, bulwiaste, masywne, półkuliste bądź kopułowe oraz tabularne bądź laminarne (np. Harrington, 1987; James & Bourque, 1992; Machel & Hunter, 1994).

Polska terminologia odpowiadająca podziałowi Kershawa i Ridinga (1978)

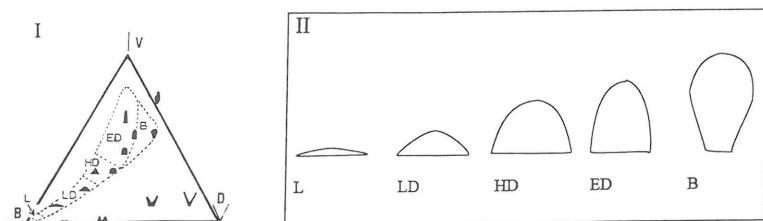
Opierając się na podziale Kershawa i Ridinga (1978) do opisu morfologii coenosteum użyto następujących określeń (ryc. 1):

- ♦ tabliczkowe (ang. *laminar*) — formy niskie o płaskiej lub lekko falistej górnej powierzchni,
- ♦ kopułowe (ang. *domical*) — formy o wypukłej górnej powierzchni i o szerokiej podstawie (w tym odmiany: nisko-, wysoko- i bardzo wysokokopułowe),
- ♦ bulwiaste (ang. *bulbous*) — formy o wypukłej górnej powierzchni i o wąskiej podstawie,
- ♦ krzaczaste (ang. *dendroid*) — formy wielokrotnie rozgałęziające się.



Ryc. 1. Kształty stromatoporoidów; I — sposób pomiaru kolonii stromatoporoidów (wg Kershaw & Riding, 1978); B — długość podstawy, V — wysokość, D₁ i D₂ — odległości skośne; II — kształty stromatoporoidów; a — tabliczkowe, b — kopułowe, c — bulwiaste, d — krzaczaste; III — powierzchnie; a — gładka, b — postrzępiona; IV — ułożenie latylamin; a — oblekające, b — nieoblekające

Fig. 1. Stromatoporoid shapes; I — measurements of the stromatoporoid shape (after Kershaw & Riding, 1978); B — basal length, V — vertical height, D₁ and D₂ — diagonal distances (at an angle of 25° from the vertical); II — stromatoporoid shapes; a — laminar, b — domical, c — bulbous, d — dendroid; III — surfaces; a — smooth, b — ragged; IV — arrangements of latilaminae; a — enveloping, b — non-enveloping



Ryc. 2. Projektacja kształtów kolonii stromatoporoidów na planie trójkąta; I — trójkąt projekcyjny (wg Kershaw & Riding, 1978); B — długość podstawy, V — wysokość, D — odległość skośna (pod kątem $\Theta=25^\circ$ do pionu). Poszczególne pola odpowiadają podstawowym kształtom kolonii stromatoporoidów: tabliczkowe (L), niskokopułowe (LD), wysokokopułowe (HD), bardzo wysokokopułowe (ED) i bulwiaste (B); II — podstawowe typy morfologiczne stromatoporoidów rozróżniane w trakcie analizy. Symbole jak w punkcie I

Fig. 2. Display of stromatoporoid morphology on triangular arrays; I — triangular array (after Kershaw & Riding, 1978); B — basal length, V — vertical height; D — diagonal distance (at an angle of $\Theta=25^\circ$ from the vertical). Various fields are occupied by basic stromatoporoid morphotypes: laminar (L), low domical (LD), high domical (HD), extended domical (ED) and bulbous (B); II — basic stromatoporoid morphologies distinguished in the analysis. Symbols as in I

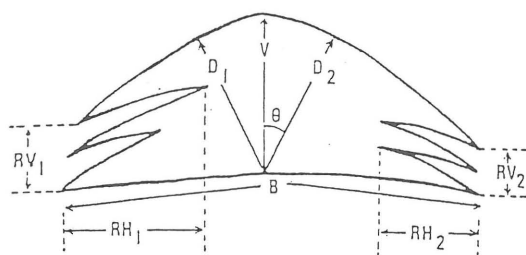
Powierzchnia okazu (ryc. 1) określana jest jako gładka (ang. *smooth*), bądź postrzępiona (ang. *ragged*). Wśród możliwych ułożeń latylamin wyróżniono: oblekające (ang. *enveloping*), gdy kolejna latylamina w całości przykrywa poprzednią i nieoblekające (ang. *non-enveloping*), gdy kolejna latylamina jest mniejsza od poprzedniej, lub oddzielona od niej warstwą osadu (ryc. 1).

Parametryzacja kształtów stromatoporoidów według metody Kershawa i Ridinga (1978) i Kershawa (1984)

Analizie mogą być poddawane jedynie formy masywne, tzn. z szeregu tabliczkowe-bulwiaste. Liczba pomiarów została tu zredukowana do możliwego minimum. W każdym okazy są mierzone następujące wartości (ryc. 1):

- ◆ długość podstawy — B (ang. *basal length*),
- ◆ wysokość — V (ang. *vertical height*),
- ◆ odległość skośna, pod kątem 25° do pionu w płaszczyźnie, w której została pomierzona długość podstawy — D (ang. *diagonal distance*).

W przypadku, gdy w płaszczyźnie pomiaru kolonia jest



Ryc. 3. Pomiar coenosteum o postrzępionej powierzchni (wg Kershaw, 1984). Wartości mierzone: V — wysokość, B — długość podstawy, D_1 i D_2 — odległości skośne, RH_1 i RH_2 — poziome wymiary stref wnikania osadu, RV_1 i RV_2 — pionowe wymiary stref wnikania osadu, Θ — kąt odchylenia od kierunku pionowego pod którym są mierzone wartości odległości skośnych — 25°

Fig. 3. Measurements of a stromatoporoid with a ragged surface (after Kershaw, 1984). Values measured: V — vertical height, B — basal length, D_1 and D_2 — diagonal distance, RH_1 and RH_2 — horizontal raggedness, RV_1 and RV_2 — vertical raggedness, Θ — angle of diagonal measurements — 25° from the vertical

asymetryczna, mierzone są dwie odległości: D_1 i D_2 , a do dalszej analizy bierze się ich średnią arytmetyczną.

Przy wykonywaniu pomiaru konieczne jest spełnienie następujących warunków:

- mierzone coenosteum znajduje się w pozycji wzrostu,
- pomiary są dokonywane w przekroju pionowym, tzn. prostopadłym do podstawy kolonii,
- wartość B jest niezmienna w danym okazy,
- wartości V i D mierzone są w głównym przekroju kolonii tzn. zawierającym jej główną oś.

Wyniki są pomiarów przedstawiane w formie projekcji na planie trójkąta (ryc. 2). W każdym z wierzchołków umieszczony jest jeden z trzech wymiarów (B, V, D). Wartości pomiarów przelicza się na procenty, gdzie $B + V + D = 100\%$. W ten sposób określa się położenie punktu w trójkącie projekcyjnym, a ono z kolei wskazuje na przynależność danego okazy do pola odpowiadającego konkretnemu kształtowi.

Jako uzupełnienie do powyższej metody Kershaw (1984) zaproponował sposób pomiaru stref wnikania osadu w zewnętrzne części coenosteum (ryc. 3). Pola wzajemnego przenikania się kolonii i osadu są mierzone w kierunku pionowym i poziomym po obu stronach dostępnych w przekroju, dzięki czemu otrzymuje się wartości RV_1 i RV_2 (ang. *vertical raggedness*) oraz RH_1 i RH_2 (ang. *horizontal raggedness*). Dołączenie tych danych pozwala na precyzyjniejszy opis kształtu stromatoporoidów o postrzępionej powierzchni coenosteum.

Morfologia stromatoporoidów jako wskaźnik środowiska

Kwestia, czy przyjmowanie przez stromatoporoidy zróżnicowanych kształtów jest powodowane czynnikami genetycznymi czy ekologicznymi do dziś pozostaje jednym z podstawowych i nadal kontrowersyjnych problemów dotyczących tej grupy skamieniałości. Dyskusję na ten temat rozpoczął Fischbuch (1968). Zastosowanie morfologii stromatoporoidów jako wskaźnika środowiska wymaga przyjęcia założenia, że na ich cechy morfometryczne dominujący wpływ wywierały czynniki ekologiczne. W historii nie brakowało jednak głosów przeciwnych, np. o perspektywach takiego podejścia bardzo krytycznie wypowiedział się Stearn (1982). Zwrócił on m. in. uwagę, że różni autorzy decydujący wpływ przypisywali odmiennym elementom środowiska, co oczywiście prowadziło do różnych wniosków. Jednak paradoksalnie to właśnie prowadzone przez niego badania, mające na celu ustalenie systematycznej pozycji stromatoporoidów, dostarczyły silnych argumentów przemawiających za dużą rolę czynnika ekologicznego w modelowaniu ich kształtów. Jako gąbki blisko spokrewnione ze współcześnie żyjącymi sklerogąbkami (np. Stearn, 1980; Stearn & Pickett, 1994) stromatoporoidy nie są w ścisłym znaczeniu organizmami kolonijnymi, a jedynie agregatem komórek (Stearn, 1984). Kolonijność, jeżeli w ogóle można o niej mówić, występuje tu na poziomie komórkowym a nie osobniczym. Tak niski poziom organizacji pozostawia organizmom dużą swobodę wyboru formy wzrostu *in statu nascendi*, a co za tym idzie także kształtu

post mortem. Zdaniem większości badaczy jedynie struktura wewnętrzna stromatoporoidów jest w prosty sposób determinowana genetycznie, podczas gdy ich makroskopowe cechy morfometryczne zależne są głównie od warunków środowiska (np. Meyer, 1981; Kershaw 1981). Według Swana i Kershawa (1994) genetycznie zakodowane są jedynie podstawowe preferencje wzrostu, takie jak geotropizm czy fototropizm, pozostałe cechy są zaś w dużym stopniu modelowane przez zespół warunków ekologicznych. Wśród czynników, którym najczęściej przypisuje się decydującą rolę w różnicowaniu morfologicznych cech stromatoporoidów wymienia się: tempo depozycji, dynamikę wód, a szczególnie występowanie przydennych prądów morskich oraz konsystencję podłoża.

Tempo depozycji. Tempo depozycji jest jednym z najczęściej wymienianych czynników obarczanych odpowiedzialnością za różnicowanie się morfologicznych cech stromatoporoidów (Broadhurst, 1966; Kershaw, 1981, 1987, 1990; Königshof i in., 1991; Łuczyński, 1998). *Coenostea* o postrzępionej powierzchni interpretowane są jako wzrastające w środowisku o zmiennym i okresowo bardzo szybkim tempie depozycji, w którym po okresach powolnego przyrostu osadu, umożliwiającym niezaburzony wzrost kolonii, następowały epizody szybkiego zasypywania jej brzeżnych części (Broadhurst, 1966). Powtarzanie się tych zjawisk nadaje kolonii kształt choinkowaty (ryc. 3).

Podobną genę przypisuje się enklawom osadu wewnątrz *coenosteum*. Powstawały one, gdy w okresach szczególnie szybkiej depozycji przysypywane były obniżenia na powierzchni kolonii (Broadhurst, 1966). Inną cechą budowy *coenosteum* zależną od tempa sedymentacji jest układ latalamin. Ułożenie oblekające powstaje, gdy każda z kolejnych latalamin przykrywając w całości poprzednią dorasta do podstawy kolonii. Świadczy to, że w czasie rozwoju *coenosteum*, jego wzrost odbywał się na całej powierzchni, w tym także na najniższej położonych peryferiach, co z kolei wskazuje na niskie tempo depozycji. W przypadku form o nieoblekającym ułożeniu latalamin wzrost dokonywał się jedynie w najwyższej położonych częściach kolonii, co najłatwiej wytłumaczyć zasypywaniem jej niżej położonych obszarów.

Podobne rozumowanie prowadzi się w odniesieniu do pochodzenia wypukłości górnej powierzchni *coenosteum*, a także kolejnych latalamin odzwierciedlających poszczególne etapy wzrostu kolonii. Formy wypukłe-wysokokopułowe czy bulwiaste, tworzą się w warunkach szybkiego tempa depozycji. Ich kształt powodował, że osad łatwo zsuwał się z powierzchni, dzięki czemu stromatoporoidy nie były zasypywane. Kolonie płaskie lub mające wklęsłą górną powierzchnię są natomiast charakterystyczne dla środowisk o niskim tempie depozycji, w których nie istnieje niebezpieczeństwo gwałtownego zasypywania.

Kolejnym wskaźnikiem szybkiego tempa depozycji może być eliminacja z zespołu kolonii płaskich — tabliczkowych i niskokopułowych, których wzrost był zbyt wolny, aby mogły one uniknąć przysypywania osadem. Nie dotyczy to stromatoporoidów inkrustujących, które mimo że odznaczają się płaskim kształtem, zwykle porastały wyniesienia paleodna.

Dynamika wód. Ze względów mechanicznych oczywiste jest, że delikatne kolonie gałązkowe (np. amfipory) wzrastać mogły jedynie w spokojnym środowisku (Chamberlain, 1978). Inną cechą sugerującą niską dynamikę wód

jest występowanie wysokich okazów bulwiastych o niewielkiej podstawie. *Coenostea* o takich kształtach w burzliwych warunkach łatwo ulegałyby wyrywaniu z podłoża i redepozycji. Kershaw (1981) opisał kolonie obracane, w których wzrost kontynuował się w zmiennych kierunkach. Kształtem najlepiej predystynowanym do środowiska turbulentnego odznaczały się natomiast masywne *coenostea* niskokopułowe, dobrze zakotwiczone w osadzie. Z drugiej strony wysoka dynamika wód zwykle, a przynajmniej okresowo, wiąże się z szybkim tempem depozycji, co ze środowisk turbulentnych eliminuje kolonie tabliczkowe (patrz powyżej).

W modelach występowania podstawowych kształtów stromatoporoidów w środowiskach o różnej energii zwykle formy masywne i inkrustujące umieszczone są w strefach najbardziej burzliwych, formy gałązkowe na facjach pośrednich, a tabliczkowe w najspokojniejszych (np. Machel & Hunter, 1994; Kershaw, 1990; Königshof i in., 1991). Różnicowanie morfometryczne stromatoporoidów zasiedlających odmienne środowiska było punktem wyjścia przy próbach interpretacji paleobatymetrycznych (np. Embry & Klovan, 1972; Klovan, 1974). Podsumowania wcześniejszych prac przypisujących energii środowiska dominujący wpływ na morfometryczne cechy stromatoporoidów dokonał Abbott (1973).

Prądy morskie. Elementem środowiska uważanym za szczególnie wpływającym na kształty stromatoporoidów jest występowanie przydennych prądów morskich. Ich działalność była przyczyną powstawania form asymetrycznych. Problem ten badali Broadhurst (1966) i Kapp (1974), dochodząc jednak do przeciwnych wniosków. Zdaniem Broadhursta kolonie wzrastały nachylone w kierunku doprądowym, a osad był deponowany w spokojnej strefie zaprądowej, natomiast według obserwacji Kapp kształt *coenosteum* naśladuje nierówności podłoża, w tym zmarszczki o stromszym stoku zaprądowym.

Jednym z przejawów działalności prądów morskich było dostarczanie do stref przydennych substancji odżywczych i tlenu. Powstawały dzięki temu żyzne nisze ekologiczne, w których organizmy konkurowały ze sobą o przestrzeń. Sytuacja taka wymuszała różną taktykę wzrostu. Podczas gdy jedne kolonie stromatoporoidów dążyły do opanowania jak największej powierzchni dna i przestrzeni, inne rozwijały się głównie w kierunku pionowym i docierały do wyższych warstw wody tworząc formy wysoko kopułowe i bulwiaste. Nisza ekologiczna o ograniczonym rozmiarze, a bogata w składniki odżywcze była w stanie wyżywić więcej kolonii o zróżnicowanych kształtach niż należących do jakiegokolwiek jednolitej grupy morfologicznej (Kissling & Lineback, 1967; Kershaw, 1981).

Szczególne obfitość stromatoporoidów może także w inny sposób wpływać na ich morfologię. Kershaw (1990) zauważył, że wśród dużych kolonii dominują płaskie kształty. Na podstawie obserwacji układu latalamin stwierdził on, że jest to spowodowane łączeniem się dwóch sąsiadujących ze sobą okazów, które od pewnego momentu wzrastają wspólnie, tworząc jedną kolonię, rozległą lateralnie i stosunkowo niską. Proces ten został nazwany koagulacją stromatoporoidów.

Konsystencja podłoża. Występowanie stromatoporoidów o płaskich kształtach tłumaczyć można jako wynik przystosowania do zasiedlenia grząskiego dna. Wywołany ciężarem nacisk na jednostkę powierzchni jest u nich najmniejszy (Harper, 1970). Podobną przyczynę ma powstawa-

nie kolonii o kształcie odwróconego kapelusza, w których centralna, najcięższa część coenosteum uległa zapadnięciu (Kaźmierczak, 1971). Na istnienie nieskonsolidowanego podłoża może wskazywać także pojawienie się form inkrustrujących, porastających jedynie dostępne na dnie twarde obiekty, np. inne skamieniałości. Konsystencja podłoża, jako element decydujący o kształcie stromatoporoidów, wymieniana jest także przez Kershaw (np. 1980, 1990) i Königshofa i in. (1991).

Podsumowanie

Wiele morfometrycznych cech stromatoporoidów może być traktowanych jako ważne wskaźniki warunków depozycji. Podobnie jak u innych grup wapiennego bentosu sesylnego, m. in. koralowców, gąbek i rudystów, okazy o różnych kształtach miały odmienne preferencje ekologiczne. Niektóre reguły są uniwersalne dla wszystkich tych organizmów, np. eliminacja delikatnych konstrukcyjnie form gałęzkowych ze środowisk szczególnie burzliwych (Chamberlain, 1978), lub odmian płaskich z obszarów o szczególnie szybkim tempie depozycji. Jednak z dwóch powodów użyteczność stromatoporoidów w analizach paleoekologicznych wydaje się być jednak większa niż niektórych innych grup tradycyjnie branych pod uwagę w tego typu rozważaniach, np. koralowców i rudystów. Po pierwsze, wraz z innymi gąbkami stromatoporoidy nie są formalnie traktowane jako organizmy kolonijne, a jedynie jako agregaty komórek, których kształt jest w wysokim stopniu zależny od czynników ekologicznych. Po drugie, klasyfikacja stromatoporoidów jest oparta wyłącznie na cechach wewnętrznej struktury szkieletu i nie obejmuje jego cech morfometrycznych. Ten sam gatunek mógł zatem zależnie od warunków depozycji przyjmować różne kształty.

Składam serdeczne podziękowania Prof. Michałowi Szulczewskiemu za wnikliwą lekturę początkowej wersji niniejszej pracy, za liczne uwagi oraz cenne dyskusje.

Literatura

- ABBOTT B.M. 1973 — Terminology of stromatoporoid shapes. *Jour. Paleont.*, 47: 805–806.
- ABBOTT B.M. 1976 — Origin and Evolution of Bioherms in Wenlock Limestone (Silurian) of Shropshire, England. *AAPG Bull.*, 60: 2217–2127.
- BROADHURST F.M. 1966 — Growth forms of stromatoporoids in the Silurian of southern Norway. *Norsk Geol. Tidssk.*, 46: 401–404.
- CHAMBERLAIN J.A.Jr. 1978 — Mechanical properties of coral skeleton compressive strength and its adaptive significance: *Paleobiology*, 4: 419–435.
- EMBRY A.F. & KLOVAN J.E. 1972 — Absolute water depths of Late Devonian palaeoecological zones. *Geol. Rundsch.*, 61: 672–686.
- FISCHBUCH N.R. 1968 — Stratigraphy of Devonian Swan Hills Reef complexes of central Alberta. *Bull. Canad. Petrol. Geol.*, 16: 446–587.
- GALLOWAY J.J. 1957 — Structure and classification of Stromatoporoidea. *Amer. Paleont. Bull.*, 37: 345–480.
- HARPER J.D. 1970 — Trends of faunal morphologic variation and their environmental significance: key to paleoecologic analysis. *AAPG Bull.*, 54: 850.
- HARRINGTON R.J. 1987 — Lithofacies and biofacies of the Middle and Upper Devonian Sultan Formation at Mountain Springs, Clark County, Nevada: implications for stromatoporoid paleoecology. *Jour. Paleont.*, 61: 649–662.
- JAMES N.P. & MACINTYRE I.G. 1985 — Reefs: Zonation, Depositional Facies and Diagenesis. [W:] Warne J.E. & Shanley W.K. (eds.) *Carbonate Depositional Environments. Modern and Ancient. Colorado School of Mines Quater.*, 80: 1–68.
- JAMES N.P. & BOURQUE P.A. 1992 — Reefs and Mounds. [W:] Walker R., James N.P. (eds.) *Facies Models, Response to Sea Level Change. Geol. Assoc. Canada*: 323–347.
- KAPP U.S. 1974 — Mode of growth of middle Chazyan (Ordovician) stromatoporoids, Vermont. *Jour. Paleont.*, 48: 1235–1240.
- KAPP U.S. 1975 — Paleocology of Middle Ordovician stromatoporoid mounds in Vermont. *Lethaia*, 8: 195–208.
- KAPP U.S. & STEARN C.W. 1975 — Stromatoporoids of the Chazy Group (Middle Ordovician), Lake Champlain, Vermont and New York. *Jour. Paleont.*, 49: 163–186.
- KAŹMIERCZAK J. 1971 — Morphogenesis and systematics of the Devonian Stromatoporoidea from the Holy Cross Mountains, Poland. *Palaeont. Pol.*, 26: 1–146.
- KAŹMIERCZAK J. 1976 — Cyanophycean nature of stromatoporoids. *Nature*, 264: 49–51.
- KAŹMIERCZAK J. & KEMPE S. 1990 — Modern cyanobacterial analogs of Paleozoic stromatoporoids. *Science*, 250: 1244–1248.
- KERSHAW S. 1980 — Cavities and cryptic faunas beneath non-reef stromatoporoids. *Lethaia*, 13: 327–338.
- KERSHAW S. 1981 — Stromatoporoid growth form and taxonomy in a Silurian biostrome. *Jour. Paleont.*, 55: 1284–1295.
- KERSHAW S. 1984 — Patterns of stromatoporoid growth in level-bottom environments. *Palaeontology*, 27: 113–130.
- KERSHAW S. 1987 — Stromatoporoid coral intergrowths in a Silurian biostrome. *Lethaia*, 20: 371–382.
- KERSHAW S. 1990 — Stromatoporoid paleobiology and taphonomy in a Silurian biostrome on Gotland, Sweden. *Palaeontology*, 33: 681–705.
- KERSHAW S. & RIDING R. 1978 — Parameterization of stromatoporoid shape. *Lethaia*, 11: 233–242.
- KISSLING D.L. & LINEBACK J.A. 1967 — Paleoecological analysis of corals and stromatoporoids in a Devonian biostrome, Falls of the Ohio, Kentucky-Indiana. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 78: 157–174.
- KLOVAN J.E. 1974 — Development of Western Canadian Devonian reefs and comparison with Holocene analogues. *AAPG Bull.*, 58: 789–799.
- KOBLUK D.R. 1975 — Stromatoporoid paleoecology of the south-east margin of the Miette carbonate complex, Jasper Park, Alberta. *Bull. Canad. Petrol. Geol.*, 23: 224–277.
- KOBLUK D.R. 1978 — Reef stromatoporoid morphologies as dynamic populations: application of field data to a model and the reconstruction of an Upper Devonian reef. *Bull. Canad. Petrol. Geol.*, 26: 218–236.
- KÖNIGSHOF P., GEWEHR B., KORDNER L., WEHRMANN A., BRAUN R. & ZANKL H. 1991 — Stromatoporen-Morphotypen aus einem zentralen Riffbereich (Mitteldevon) in der südwestlichen Lahnmulde. *Geol. et Palaeont.*, 25: 19–35.
- LECOMPTE M. 1956 — Stromatoporoidea. [W:] R.C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology B. Część F. Coelenterata*, P. F: 107–144.
- ŁUCZYŃSKI P. 1998 — Stromatoporoid morphology in the Devonian of the Holy Cross Mountains. *Acta Palaeont. Pol.*, w druku.
- MACHEL H.G. & HUNTER I.G. 1994 — Facies Models for Middle to Late Devonian Shallow-marine Carbonates with comparison to Modern Reefs. *Facies*, 30: 155–176.
- MEYER F.O. 1981 — Stromatoporoid growth rhythm and rates. *Science*, 213: 894–895.
- STEARNS C.W. 1972 — The relationship of the Stromatoporoids to the Sclerosponges. *Lethaia*, 5: 369–389.
- STEARNS C.W. 1975 — The stromatoporoid animal. *Lethaia*, 8: 89–101.
- STEARNS C.W. 1980 — Classification of the paleozoic stromatoporoids. *Jour. Paleont.*, 54: 881–903.
- STEARNS C.W. 1982 — The shapes of Paleozoic and modern reef-builders: a critical review. *Paleobiology*, 8: 228–241.
- STEARNS C.W. 1984 — Growth forms and macrostructural elements of the coralline sponges. *Palaeont. Amer.*, 54: 315–325.
- STEARNS C.W. 1993 — Revision of the Order Stromatoporida. *Palaeontology*, 36: 1–21.
- STEARNS C.W. & PICKETT J.W. 1994 — The stromatoporoid animal revisited: Building the skeleton. *Lethaia*, 27: 1–10.
- SWAN A.R.H. & KERSHAW S. 1994 — A computer model for skeletal growth of stromatoporoids. *Palaeontology*, 37: 409–423.
- SZULCZEWSKI M. & RACKI G. 1981 — Early Frasnian bioherms in the Holy Cross Mts. *Acta Geol. Pol.*, 31: 147–162.