

SUKCESJA ZLEPÓW OSTRYGOWYCH NA MIĘKKIM DNIIE

UKD 552.512:552.588:564.121.08:591.471.24(438.13:23-17)

Skład skał węglanowych jest wypadkową intensywności dostarczania poszczególnych składników osadu podczas sedimentacji. Zróżnicowanie produktywności biologicznej organizmów dostarczających szczątków szkieletowych do osadu oraz tempo dopływu sedymentu terygenicznego są więc głównymi czynnikami kontrolującymi czasoprzestrzenne rozmieszczenie facji węglanowych.

Przykładem skrajnej koncentracji produkcji biologicznej jest rafa, czyli budowla węglanowa (carbonate buildup) przynajmniej potencjalnie odporna na działanie falowania (11, 14). W trakcie sukcesji rafy czynniki limitujące poszczególne etapy jej rozwoju następują w pewnej kolejności, a ich działanie sumuje się. Wstępnym warunkiem, od którego zależy możliwość zapoczątkowania sukcesji jest odpowiednio małe tempo sedimentacji terygenicznej. Musi ono umożliwić wystarczająco długie pozostawanie na dnie odsoniętych, nie pokrytych przez osad obiektów, które mogłyby być porośnięte przez organizmy rafotwórcze. W skrajnym przypadku oznacza to powstanie twardego dna (9).

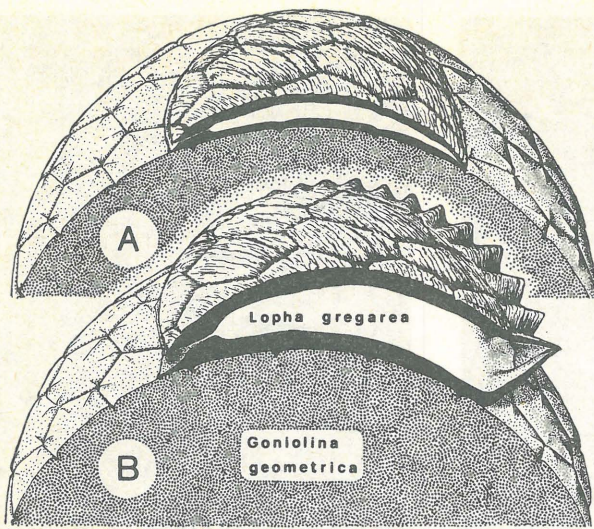
Mimo niskiego sumarycznego tempa sedimentacji rozwój bentosu może być uniemożliwiony przez zbyt intensywną i często występującą turbulencję (12). Przy odpowiednio niskich wartościach tych dwu pierwszych czynników możliwe jest zneutralizowanie ich działania przez odpowiednio dużą produkcję muszli i pancerzy zaścieniających dno. Jest ona limitowana przez stopień przystosowania organizmów do wykorzystania takiego środowiska. Jeśli przewyciężone zostanie i to ograniczenie istotny staje się poziom produkcji pierwotnej, tzn. dopływ roślinnego pokarmu dla zwierzęcego bentosu umożliwiający gęste zasiedlenie dna. Ostatnim czynnikiem limitującym bardzo skoncentrowaną produkcję w obrębie rafy jest dopływ biogenów, czyli soli mineralnych, koniecznych do produkcji pierwotnej oraz dostępność światła. Wyrazem wpływu tych czynników jest występowanie raf na zewnętrznych zboczach wysp (tworzenie atolów) czy po brzegach kanałów pływych (21).

W niniejszym przyczynku zamierzam, na przykładzie zlepow ostrygowych, przedyskutować działanie czwartego z wymienionych czynników kontrolujących rozwój rafy, czyli mechanizmy zasiedlenia przez rafotwórcze organizmy środowisk dla nich nieodpowiednich. Pod pojęciem zlepu rozumiem strukturę powstałą w wyniku wzajemnej biologicznej cementacji szkieletów organizmów bentonicznych. Przestrzenie wewnątrz powstałej w ten sposób sztywnej konstrukcji mogą być wtórnie wypełnione osadem lub detrytusem szkieletów, a w wyniku późniejszej cementacji tworzy się skała zewnętrznie identyczna z muszlowcem złożonym z luźnych skorup. Rozróżnienie pomiędzy sztywną konstrukcją, która istotnie uczestniczy w konsolidacji budowli węglanowej a podobnego składu luźną skałą, która usztywniona zostaje wtórnie przez cement diagenetyczny, jest bardzo istotne dla zrozumienia mechanizmów powstawania raf.

Tworzenie zlepow jest w cyklu rozwoju rafy lub ławicy progim, za którym radykalnie maleje znaczenie czynników sedimentacyjnych, istotne natomiast poczynają być głównie czynniki biotyczne. Różnicujące zdefiniowanie używanych od dawna, choć niejednoznacznie, terminów „muszlowiec” (coquina, lamachelle – 8) i „zlep muszlowy” wydaje się być pożyteczne dla standardowych opisów litologicznych. Tak rozumiane zlepy są tworzone przez różne organizmy, niekoniecznie mające muszle – wyróżnić można zlepy glonowe, koralowe albo gąbkowe, a wśród muszlowych rudystowe, ostrygowe bądź serpulowe. Cechą wyróżniającą zlepow jest biologiczna natura konsolidacji, stąd też np. luźne muszle spojone przez wytrącające węglan wapnia algi nazwać należałoby zlepem glonowym.

KSENMORFIA I BIOMURACJA

Czas przejścia od biocenoz (communities) organizmów żyjących na miękkim dnie do zaczątkowej rafy (czyli sukcesji ekologicznej rafy) jest znikomo krótki z geologicznego punktu widzenia. Nikłe są więc szanse na zach-



Ryc. 1. Sposób powstawania ksenomorficznej rzeźby dwuskorupowych muszli cementujących się do podłoża organizmów

A) stadium cementacji – krawędzie płaszczki obydwu skorup w miarę ich wzrostu przesuwają się po podłożu, wydzielają periostracum i pryzmatyczną warstwę muszli, zgodnie powielając kształt podłoża. B) stadium swobodnego wzrostu – krawędzie płaszczki tracą kontakt z podłożem i budują brzeg muszli o morfologii właściwej dla gatunku

Fig. 1. Origin of xenomorphic ornamentation of bivalved shells

A) period of cementation with margins of mantle of the both valves touching substrate. B) period of free growth with mantle margins producing shell with ornamentation typical for the species

wanie jego zapisu w postaci sekwencji warstw skalnych zawierających kolejne stadia sukcesji. Możliwe jest natomiast zrekonstruowanie tego procesu przez uporządkowanie w logiczny ciąg znalezisk kopalnych zespołów organizmów (fossil assemblages), które z różnych względów zakończyły swój rozwój na wcześniejszym etapie, nie osiągając stadium rafy.

Odtworzenie podłoża, na którym żyły organizmy rafowe jest możliwe nie tylko wtedy, gdy to podłożo zachowało się w stanie kopalnym. Negatywowy zapis kształtu podłoża pozostaje bowiem na powierzchni cementacji szkieletu. W przypadku organizmów o szkielecie złożonym z dwu skorupki, małżów czy ramienionogów, na skorupce dolnej, przystającej do podłoża, zachowuje się negatyw jego kształtu, a na skorupce górnej wierny pozytyw (6, 19–21, ryc. 1, 2). Zjawisko to Henryk Bronisław Sztencel (H.B. Stenzel), zmarły niedawno amerykański paleontolog polskiego pochodzenia (ur. 7.02.1899 w Pabianicach, zm. 5.09.1980 w Austin; autor tomu „Treatise of Invertebrate Paleontology” poświęconego ostrygom oraz rozdziału o dzisiejszym łodziku) nazwał ksenomorfia (xenomorphy, 13, 21). Dzięki ksenomorfii zachowują się również ślady przyżyciowo zarastanych (biomurowanych) przez ostrygi lub inne organizmy szkieletowe organizmów pozbawionych szkieletu (22).

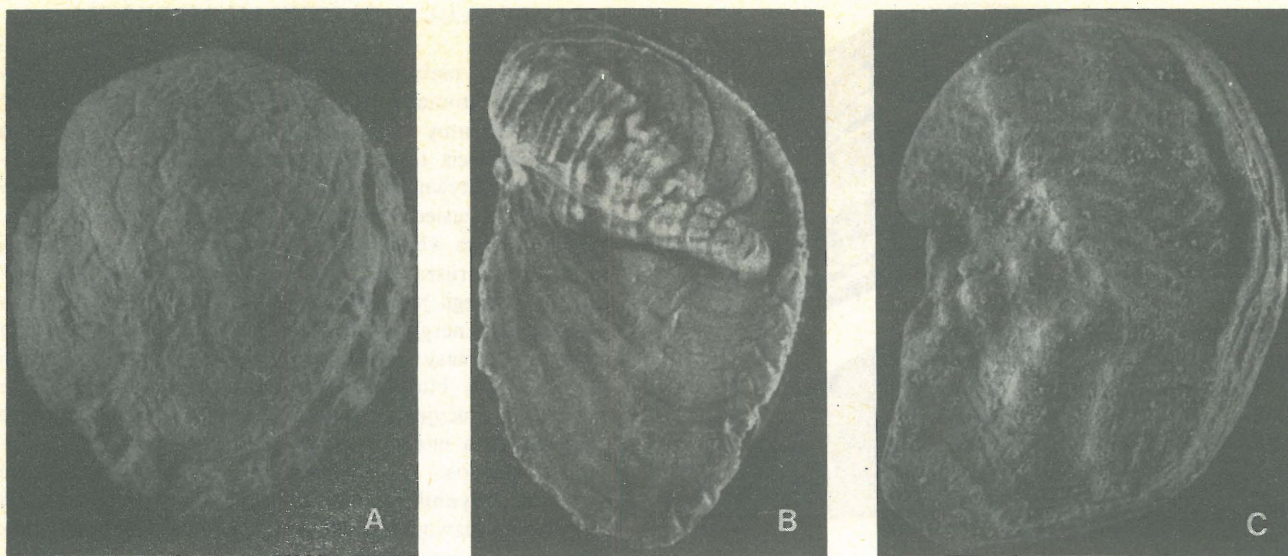
Przebieg cementacji dwuskorupowych muszli do podłoża jest taki, że rzeźba wczesnych stadiów wzrostowych zależy wyłącznie od kształtu i rozmiarów podłoża (ryc. 1A). Nie jest więc charakterystyczna dla gatunku i nie ma żadnej wartości taksonomicznej. Dopiero po odsunięciu obydwu brzegów płaszczki od podłoża pojawia się ornamentacja właściwa dla gatunku (ryc. 1B), ale jej charakter jest w pewnym stopniu zdeterminowany przez wcześniejsze stadia rozwojowe (21).

Głównym niebezpieczeństwem, na jakie jest narażony organizm bentoniczny, jest zasypanie osadem wzniesionym przez turbulentny ruch wody (12). Są przynajmniej dwie drogi uniknięcia tego niebezpieczeństwa: a) rozwój zdolności do aktywnego wydobywania się spod pokrywy osadu lub b) zasiedlanie dna pozbawionego luźnego osadu. Pierwsza droga wiąże się z wydatkowaniem znacznej ilości energii na poruszanie ciałem – skrajnym wyrazem przyjęcia tej strategii jest opuszczenie dna i przejście do życia w nektonie. Energia ta mogłaby jednak być wykorzystana na przyrost masy ciała i zwiększenie rozrodczości, czyli na produkcję biologiczną, podnosząc tą drogą szanse sukcesu ewolucyjnego gatunku. Druga droga jest więc atrakcyjniejsza energetycznie, przynajmniej tak długo dopóki dostępność zawieszonych w wodzie pokarmu nie stanie się czynnikiem limitującym. Proste skorzystanie z tej drogi rozwoju ewolucyjnego jest ograniczone przez niewielkie rozprzestrzenienie obszarów twardego, pozbawionego osadu dna. Jednym ze sposobów przewyciężenia tego ograniczenia jest wejście w zależność symbiotyczną (por. 17), w której organizmy wykorzystują nawzajem swoje szkielety jako podłożo, czyli tworzenie zlepek.

Korzyści wynikające z osiadłego trybu życia są na tyle duże, że wyliczyć można dziesiątki niezależnie zapoczątkowanych linii ewolucyjnych organizmów o pierwotnie dużych zdolnościach lokomotorycznych, które wtórnie przeszły do osiadłego trybu życia. Stało się to możliwe częściowo w wyniku uzyskania przewagi adaptacyjnej umożliwiającej wypieranie pierwotnie osiadłych grup organizmów (głównie gąbek i jamochłonów) z dogodnych do zasiedlenia obszarów dna, jak i w wyniku uzyskania możliwości zasiedlenia typów osadów przez inne grupy nie tolerowanych. Obydwie te przewagi zrealizowały się wśród ramienionogów i małżów. Dwuskorupkowy szkielet umożliwia im przetrwanie krótkotrwałych zaburzeń warunków środowiskowych (zawieszenie substancji ilastych w wodzie, spadek zasolenia etc.). Mocne przytwierdzenie muszli do stabilnego podłoża jest szczególnie ważne przy małych jej rozmiarach, wówczas kiedy jest najbardziej podatna na przewrócenie i zasypanie. Duże muszle mogą bez szkody dla siebie wytrzymać znaczną turbulencję wody leżąc na dnie. Zostało to wykorzystane wielokrotnie w ewolucji ramienionogów i małżów poprzez powstanie form gryfeoidalnych o wczesnych stadiach rozwojowych cementujących się do drobnych obiektów, a kiedy ciężar muszli przeważał ciężar stanowiącego podłożo obiektu – leżących stabilnie, dzięki odpowiednim kształtom muszli, na miękkim dnie. Ten sam gatunek we wczesnych stadiach sukcesji może tworzyć formy gryfeoidalne, a w późniejszych zlepy.

Potencjalną możliwością tworzenia zlepek poprzez cementację dolnej skorupy do twardego podłoża uzyskują już ordowickie bezzawiasowe ramienionogi Craniacea, niekiedy osiągające znaczne rozmiary (np. *Petrocrania*). Spośród wielu niezależnie powstałych grup ramienionogów zawiasowych obdarzonych zdolnością cementacji grupy Strophalosacea, Richthofeniacea i Lyttoniaceae osiągnęły najwyższy stopień przystosowania do tworzenia zlepek. Szczególnego rozwoju dostąpiły one w permie, reprezentowane przez wysoko rozwinięte formy (2). Zapewne na skutek niższej efektywności torficznej ramienionogów tworzone przez nie zlepy straciły, począwszy od triasu znaczenie i do dziś dotrwało niewiele cementujących się ramienionogów zawiasowych o bardzo małych muszlach.

Pierwszymi małżami, które przyjęły tę drogę ewolucji byli przodkowie dzisiejszych spondyliidów, przytwierdza-



Ryc. 2. Przykłady pozytywowej ksenomorficznej rzeźby prawych skorup ostryg z wczesnego kimerydu

A) *Lopha* sp. z ornamentacją główki algi *Goniolina geometrica* Goldfuss, Czarnogłowy koło Kamienia Pomorskiego. B) *Nanogyra reniformis* (Goldfuss) z ornamentacją ślimaka *Procerithium limaeforme* (Roemer), wiercenie Strzałków IG 1/4 koło Sulejowa. C) *N. reniformis* z rzeźbą *trigonii* *Myophorella* sp., Wierzbica koło Radomia

Fig. 2. Some examples of xenomorphic ornamentation on the right valves of the Early Kimmeridgian oysters from Poland

A) *Lopha* sp. showing ornamentation of the head of dasyclad alga *Goniolina geometrica* Goldfuss, Czarnogłowy, Pomerania, $\times 3$. B) *Nanogyra reniformis* (Goldfuss) showing ornamentation of gastropod *Procerithium limaeforme* (Roemer), borehole Strzałków IG 1/4, western margin of the Holy Cross Mts., $\times 5$. C) *N. reniformis* showing ornamentation of *Myophorella* sp., Wierzbica near Radom, $\times 4$

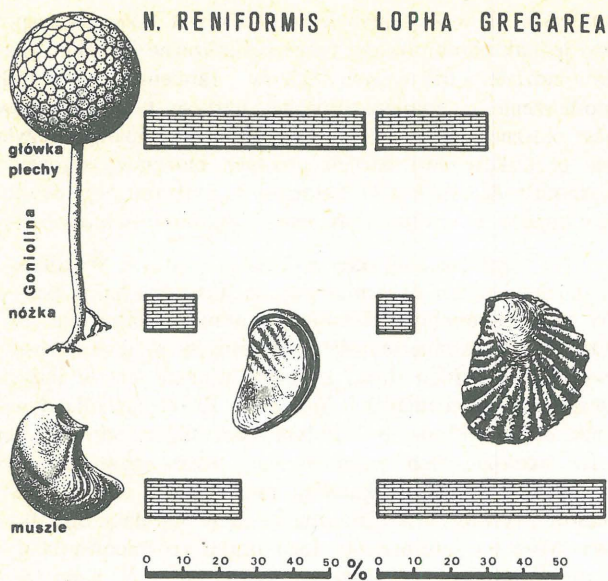
jących się do podłoża prawą skorupą (16). Niektóre z nich już w permie tworzyły prawdziwe zlepy, np. znany z cechsztynu (gwadelupu) *Prospondylus liebeanus* Zimmermann. Małże te dostąpiły największego rozwoju w triasie: w polskim anizyku i lądynie częste są zlepy *Enantiostreon* i pokrewnych rodzajów. W triasie niemieckim *Placunopsis* (zaliczana do rodziny Anomiidae) tworzy prawdziwe rafy. Poczynając od górnego triasu przyrastające lewą skorupą do podłoża ostrygi zaczynają wypierać pierwotne spondyliidy. W mezozoiku obydwie te grupy miały bardzo podobne wymagania ekologiczne. Znamienne jest podobieństwo pomiędzy właściwymi dla facji marglistych zespołami *Enantiostreon-Coenothyris* z anizyku (15) i *Lopha-Epithyris* z kimerydu (6). Do Polski pozakarpaciej ostrygi wkraczają wraz z jurajską transgresją morską. W ilastych osadach środkowej jury szczególnie częste są drobne ostrygi *Catinula knorri* (Voltz) i *Praexogyra acuminata* (Sowerby), które częściowo mogły być epiplanktonem porastając pływające glony, pnie drzewne i muszle głowonogów. Równoległe z nimi występują już jednak niewielkie zlepy tworzone przez większe ostrygi *Liostrea*, *Lopha* i *Deltoideum*.

Rafy i ławice (banki) ostrygowe pojawiły się na obszarze naszego kraju w kimerydzie. Tworzył je głównie bardzo zmienny gatunek *Lopha gregarea* (Sowerby), zazwyczaj przy podrzędnym udziale gatunków z rodzajów *Deltoideum*, *Liostrea* i *Nanogyra*, które niekiedy tworzyły również jednogatunkowe zlepy (por. 19). Sekwencje marglistych osadów, w których obrębie występują ławice z *Lopha*, obfitują zazwyczaj w drobne ostrygi *Nanogyra nana*, *N. reniformis* (Goldfuss) lub *N. striata* (Smith) (= „*Exogyra virgula*”; 21). Można przypuszczać, że zlepy *Nanogyra*, stanowią *Nanogyra-Lopha* i zlepy zdominowane przez *Lopha* stanowią kolejne stadia rozwoju ławicy lub rafy. Dzięki małym rozmiarom *Nanogyra* łatwiej może zasiedlać podłoża, na których jedynymi dostępnymi dla ostryg substratami są drobne twarde obiekty (np. detrytus muszli), sama zaś może być dogodnym podłożem dla większych

ostryg. *N. striata* ma zdolność tworzenia luźno leżących na ilastym podłożu form gryfeoidalnych.

Możliwe jest również bezpośrednie osiedlanie się dużych ostryg na żyjących na miękkim dnie małżach osiadłych typu *Trichites* (poz. 7) lub ruchliwych typu *Trigonia*. Stworzenie tą drogą rozległego zlepu jest jednak trudniejsze ze względu na rzadkie rozmieszczenie dużych małżów na powierzchni dna. Nawet pokrycie wszystkich muszli *Trichites* przez ostrygi w nikłym stopniu zwiększa prawdopodobieństwo odnalezienia właściwego podłoża przez larwy. Inaczej dzieje się w przypadku porastania przez *Nanogyra* stosunkowo licznych na dnie ilastym okruchów muszli, a następnie *Nanogyra* przez duże ostrygi. W każdym z tych etapów powierzchnia twardego podłoża dostępnego dla ostryg wzrasta wielokrotnie. Kluczowym momentem w sukcesji rafy ostrygowej na niestabilnym, ilastym lub piaszczystym podłożu jest więc zasiedlenie go przez drobne ostrygi.

Ksenomorficzny zapis historii życia poszczególnych osobników ostryg jest użytecznym źródłem wiedzy o sposobie zasiedlania miękkiego dna przez populacje ostryg. Najdogodniejszym do badań dolnokimerydzkim gatunkiem jest *N. reniformis*. Powstała zapewne z *N. reniformis N. striata* („*E. virgula*”), ze skłonnością do gryfeoidalności, jest trudna do „czytania”, przytwarza się bowiem zazwyczaj do bardzo drobnych obiektów. *N. nana* miała natomiast górną skorupę przyżyciowo pokrytą koncentrycznymi falbankami periostracum, co oznacza, że brzeg płaszczki periodycznie odchyłał się od podłoża. Nic więc dziwnego, że ksenomorfia górnej skorupy *N. nana* mało wiernie powtarza jego pokrój. Stosunki pokrewieństwa pomiędzy tymi gatunkami, tudzież innymi wydzielnymi przez H. Pugaczewską (19, 20), wymagają wyjaśnienia w oparciu o badania populacyjne. Przyjrzyjmy się więc sposobom zasiedlania przez *N. reniformis* dwu skrajnie odmiennych rodzajów niestabilnego podłoża: piasku oolitowego w Czarnogłowach i marglistego iltu w Strzałkowie.



Ryc. 3. Zróżnicowanie rodzajów podłoża, na którym osiedlały się ostrygi w zespole kopalnym z wapieni oolitowych wczesnego kimerydu Czarnogłów koło Kamienia Pomorskiego. Muszle porastane przez ostrygi w tym zespole, to głównie małże o aragonitowych skorupach oraz *Trichites* sp.

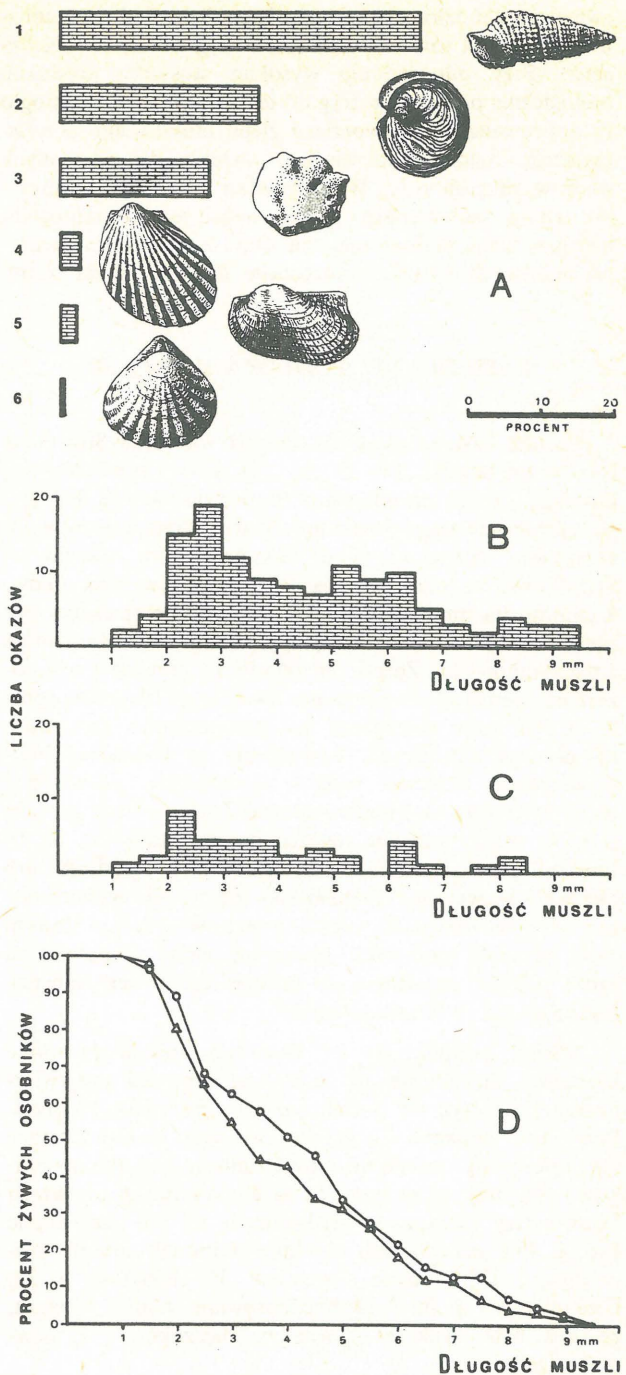
Fig. 3. Frequency of particular types of substrate for oyster settlement in the fossil assemblage from the Early Kimmeridgian oolitic limestone from Czarnogłowy, Pomerania (modified after 6)

ZASIEDLANIE PIASKU OOLITOWEGO

Zespół skamieniałości, występujących wraz z *N. reniformis* i rzadkimi *N. nana*, w wapieniach oolitowych dolnego kimerydu Czarnogłów jest zdominowany przez terebratulę *Epithyris cincta* (Cotteau), która może być odmianą *E. subsella* (Leymerie) (por. 1, 6). Podobnie jak ostrygi ramienionogi te przytwierdzały się do twardego podłoża (6). Spory udział mają również zeillerie *Zeilleria humeralis* (Roemer) i rynchonelle *Septaliphoria pinguis* (Roemer), zapewne zakorzeniające się w osadzie.

Rodzaj podłoża, na którym osiedlały się ostrygi i terebratule łatwo zidentyfikować studiując ksenomorficzną ornamentację muszli ostryg. Okazuje się (6), że znakomita większość ostryg porastała plechy glonów *Goniolina geometrica* Goldfuss. Był to glon zielony z rodziny Dasycladaceae, wielojądrowy komórczak o częściowo wapiennej plesze złożonej z kulistej (około 25 mm średnicy) główki i cienkiej, zakorzenionej w osadzie nóżki (ryc. 3). W wapieniach oolitowych z Czarnogłów aragonitowe plechy *Goniolina* nie zachowały się. Ksenomorficzna ornamentacja ostryg jest jedynym śladem ich występowania. Spośród 91 przebadanych ostryg ponad 50% żyło na główkach *Goniolina* a około 13% na łodyżkach (ryc. 3). Znamienne jest zróżnicowanie podłoża preferowanego przez różne gatunki ostryg w zależności od maksymalnych rozmiarów dojrzałych muszli. O ile w przypadku małych *Nanogyra* większość osobników żyła na plechach *Goniolina*, a niewielka część na muszlach, to w przypadku dużych *Lopha* proporcja jest odwrotna (ryc. 3). Plechy *Goniolina* były zapewne zbyt małe i kruche dla rozwoju większych ostryg.

Zakorzenione rizoidami w piasku plechy glonów mogą więc być pomostem umożliwiającym zasiedlenie niekorzystnego dla ostryg podłoża. Porastając żywe, uniesione nad ruchomy osad, plechy i martwe, leżące na osadzie ich szczątki, ostrygi *Nanogyra* dostarczały do osadu muszle



Ryc. 4. Zespół ostrygowy z margli wczesnego kimerydu wiercenia Strzałków IG 1/4 koło Sulejowa, głębokość 37–39 m

Zróżnicowanie rodzajów podłoża, na którym osiedlały się ostrygi: 1 – *Procerithium limaeforme* (Roemer), 2 – muszle *Nanogyra* spp. i innych małżów o gładkiej skorupie, 3 – niezidentyfikowane nieregularne obiekty (detrytus ?), 4 – gniazdówki *Limatula* sp., 5 – przytwierdzające się bisiorem małże *Parallelodon* sp., 6 – rynchonelle *Septaliphoria pinguis* (Roemer)

Fig. 4. Oyster assemblage from the Early Kimmeridgian marls from borehole Strzałków IG 1/4, western margin of the Holy Cross Mts.

A) Frequency of particular types of substrate for oyster settlement; 1 – conchs of herbivorous (?) gastropod *Procerithium limaeforme* (Roemer), 2 – *Nanogyra* spp. and other clams with smooth shells, 3 – unidentified irregular objects, 4 – *Limatula* sp., 5 – *Parallelodon* sp., 6 – *Septaliphoria pinguis* (Roemer). B) Distribution of mortality in particular size classes of *N. reniformis*. C) Same for *N. nana*. D) Survivorship curves of *N. reniformis* settled on shells of smooth clams (triangles) and on conchs of *Procerithium* (circles)

zwiększając możliwości znalezienia podłoża dla larw i umożliwiając wzrost również większym ostrygom *Lopha* i *Deltoideum*. Przy odpowiednio wysokim stosunku produkcji biologicznej populacji ostryg do tempa sedymentacji mogło to doprowadzić do utworzenia zlepu muszlowego usztywniającego osad i stwarzającego warunki dla następnych stadiów sukcesji rafy. W przypadku analizowanej próby (6) tempo sedymentacji piasku oolitowego dominowało nad produkcją biologiczną i nie dopuszczało do zagęszczenia martwych muszli, koniecznego do utworzenia zlepu.

ZASIEDLANIE PODŁOŻA ILASTEGO

Próbka ilastego marglu z rdzenia wiercenia Strzałków IG-1/4 (głębokość 37–39 m; 19) dostarczyła ciekawej ilustracji procesu zasiedlania przez ostrygi podłoża ilastego, nie eksploatowanego przez inne małże. Poza kalcytowymi skorupami *Nanogyra* w dolnokimerydzkim marglu ze Strzałkowa nie zachowały się szczątki innych mięczaków. Ksenomorfa umożliwia jednak odtworzenie struktury nie zachowanego w stanie kopalnym zespołu organizmów z tego stanowiska. Zespół ten składał się głównie z roślinożernych ślimaków *Procerithium limaeforme* (Roemer) (por. 3, 4), być może należących do epiplanktonu i żerujących na pływających algach. Podejrzanie to wzmacnia brak niewątpliwie dennych małżów – wszystkie zidentyfikowane na podstawie ksenomorficznej rzeźby ostryg gatunki (ryc. 4) mogły również należeć do epiplanktonu. Są to bowiem przytwardzające się bisioem do podłoża lub aktywnie pływające (*Limatula* sp.) formy. Nie wykluczone jest więc, że ostrygi *N. reniformis* stanowią na tym ilastym dnie gatunek pionierski. Pływające glony stanowiły tu może pomost umożliwiający inwazję fauny bentonicznej, podobnie jak w Czarnogłowach.

Można pokusić się na ilościowe zrekonstruowanie biocenozy Strzałkowa na podstawie częstości przytwardzania się ostryg do muszli różnych gatunków zwierząt. Przyjmijmy zupełnie wiarygodne założenie, że larwy ostryg nie preferowały szczególnie muszli żadnego gatunku mięczaków i osiedlały się na leżących na dnie twardych obiektach losowo. Czy wówczas stwierdzenie, że na 134 przebadane ostrygi 49% zasiedlanych obiektów stanowiły muszle *Procerithium*, 27% muszle *Nanogyra*, 3% *Limatula*, a 2% *Grammatodon* i inne drobnożebrowane małże oznacza, że taka była struktura biocenozy mięczaków? Z pewnością nie.

Frekwencja poszczególnych gatunków muszli leżących na dnie nie jest bowiem funkcją udziału poszczególnych gatunków w biomacie biocenozy, lecz w jej produktywności (6). Rozróżnienie to jest szczególnie istotne w przypadku organizmów o bardzo różnej długości cyklu życiowego i różnej produktywności. Jeśli np. w jakimś zespole kopalnym wagowo muszle małych ostryg *Nanogyra* dominują nad wielkimi muszlami *Trichites*, to w żywej biocenozie proporcja była zapewne odwrotna. *Trichites* miał bowiem wielokrotnie dłuższy (jak można przypuszczać) cykl życiowy i w czasie wytworzenia jednej jego muszli wytworzonych zostało i wprowadzonych do osadu wiele pokoleń muszli *Nanogyra*.

Tylko w przypadku kopalnych zespołów organizmów jednorazowo, katastroficznie zasypanych osadem można by oczekiwać, że ich struktura odpowiada strukturze żywej biocenozy. Można przypuszczać, że w biocenozie Strzałkowa przewaga *Procerithium* nad ostrygami była

mniej niż w kopalnym zespole. Nawet wówczas zespół był jednak zdominowany przez roślinożerne ślimaki z małym udziałem filtrujących małżów i ramienionogów. Jeśli podejrzenie o epiplanktonicznej naturze tych ślimaków jest słuszne, to na rozpatrywany zespół kopalny złożyła się produkcja dwu bardzo prostych biocenoz: algowego zespołu z *Procerithium* i bisiorowymi małżami oraz dennego zespołu *N. reniformis*-*N. nana* z rzadkimi *Septaliphoria*.

Na pionierski charakter biocenozy ostryg ze Strzałkowa wskazuje również dynamika populacji tworzących ją ostryg. W zespole kopalnym dominują osobniki młodociane (19). Oznacza to, że śmiertelność we wczesnych stadiach wzrostowych była bardzo duża, znacznie większa niż w innych zespołach skamieniałości *Nanogyra*. Zróżnicowanie dynamiki populacji może być czułym wskaźnikiem odmienności nisz ekologicznych zajmowanych przez różne gatunki czy też stosunku konkurencji między nimi (10, 17, 18). Żadne z tych zjawisk nie zaznacza się w populacji Strzałkowa. Możliwa interpretacja tego braku zróżnicowania dynamiki populacji pomiędzy *N. reniformis* i *N. nana* (ryc. 4), to przyjęcie hipotezy, że głównym i bardzo ostrym czynnikiem selekcyjnym obydwa gatunki na młodocianych stadiach było niewybiórcze zasypywanie (por. 12). Znamienne, że porastanie na muszlach *Procerithium* lub muszlach małżów (ryc. 4) nie wpływało istotnie na rozkład śmiertelności. Niewielkie różnice rozmiarów i kształtu tych klas obiektów nie były zapewne istotne w stosunku do czynników powodujących śmierć ostryg. Działanie tych czynników (turbulencja unosząca osad? głód tlenowy?) uniemożliwiło zapewne dalsze etapy sukcesji zlepu w Strzałkowie. Kopalny zapis klimaksowego stadium sukcesji zlepu można natomiast znaleźć w wielu innych stanowiskach marglistego dolnego kimerydu, np. w Wierzbicy koło Radomia (6).

WNIOSKI

Zjawisko sukcesji ekologicznej jest w geologii najpełniej poznane na przykładzie zasiedlania twardych den (przeгляд: 9). Również proces sukcesji zespołów organizmów rafowych na miękkim dnie poddaje się ścisłym badaniom w oparciu o ilościowe dane paleontologiczne. Jest to jeszcze jeden przykład możliwości zastosowania w naukach geologicznych metodologii do niedawna dostępnej jedynie naukom badającym zespoły organizmów dziś żyjących.

Użytecznym narzędziem badawczym paleoekologii okazuje się ksenomorfa jako swoista kategoria skamieniałych śladów organizmów (trace fossils). Wykorzystanie ksenomorficznego zapisu danych paleontologicznych oznacza otwarcie nowych możliwości badawczych z trzech powodów: *primo* dzięki ksenomorfii i biomuracji można poznać pokrój tych wymarłych organizmów, które ze względu na brak szkieletu i osiadły tryb życia nie mają szans na zachowanie się w stanie kopalnym (22); *secundo* dzięki ksenomorfii możliwe jest zidentyfikowanie szkieletów organizmów umożliwiających dokładne określenie wieku warstw skalnych, nawet jeśli, ze względu na nietrwałość (np. aragonit), nie zachowują się w badanych skałach (5, 13); *tertio* przy użyciu metod ilościowych możliwe jest pełniejsze i ściślejsze niż przy uwzględnieniu jedynie skamieniałości szkieletowych odtworzenie struktury produktywności kopalnych biocenoz. Eliminuje to deformacje wynikające z wybiórczego zachowywania się szkieletów organizmów o różnym składzie mineralnym.

L I T E R A T U R A

1. Bouillier A. — Le genre *Postepithyris* Makridin (Térébratulidés, Brachiopodes) dans l'Oxfordien et le Kimmeridgien Français. *Geobios* 1981 no. 1
2. Cooper G.A., Grant R.E. — Permian Brachiopods of West Texas. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 1972 vol. 14, 1974 vol. 15, 1975 vol. 19, 1976 vol. 21, 24.
3. Dmoch I. — Ślimaki i małże górnourajskie Czarnogłów i Świętoszewa oraz warunki paleoekologiczne w jurze górnej na Pomorzu Zachodnim. *Stud. Soc. Sc. Torunensis Ser. C* 1970 nr 2.
4. Dmoch I. — Osady i fauna górnourajska z Kłębów na Pomorzu Zachodnim. *Ibidem* 1971 nr 4.
5. Duff K.L. — Bivalvia from the English Lower Oxford Clay (Middle Jurassic). *Palaeontograph. Soc. Monographs* 1978 Publ. 132.
6. Dzik J. — Some Terebratulid Populations from the Lower Kimmeridgian of Poland and Their Relations to the Biotic Environment. *Acta Palaeont. Pol.* 1979 nr 4.
7. Fürsich F.T. — Preserved life positions of some Jurassic bivalves. *Paläont. Z.* 1980 no. 3/4.
8. Gary M., McAfee R. jr., Wolf C.L. (eds.). — *Glossary of Geology*. American Geological Institute, Washington, 1972.
9. Gruszczyński M. — Ecological Succession in Upper Jurassic Hardgrounds from Central Poland. *Acta Palaeont. Pol.* 1979 nr. 4.
10. Håkansson E. — Population structure of colonial organisms: A palaeoecological study of some free-living Cretaceous bryozoans. *Docum Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon* 1976 H.S. 3, no. 2.
11. Heckel P.H. — Carbonate buildups in the geologic record: A review. In: L.F. Laporte (ed.) *Reefs in Time and Space*. Soc. Econ. Paleont. Mineral. Spec. Publ. 1974 vol. 18.
12. Kranz P.M. — The anastrophic burial of bivalves and its paleoecological significance. *J. Geol.* 1974 vol. 82.
13. Lewy Z. — Xenomorphic growth in ostreids. *Lethaia* 1972 no. 4.
14. Longman M.W. — A process approach to recognizing facies of reef complexes. In: D.F. Toomey (ed.) *European Fossil Reef Models*. Soc. Econ. Paleont. Mineral. Spec. Publ. 1981 vol. 30.
15. Małkowski K. — Attachment Scars of the Brachiopod *Coenothyris vulgaris* (Schlotheim, 1820) from the Mushelkalk of Upper Silesia. *Acta Geol. Pol.* 1975 nr. 2.
16. Newell N.D., Boyd D.W. — Oyster-like Permian Bivalvia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1970 no. 4.
17. Pianka E.R. — *Evolutionary Ecology*. Harper & Row 1974, New York. (polskie wydanie: *Ekologia Ewolucyjna*. PWN 1981)
18. Pisera A., Dzik J. — Tithonian crinoids from Rogoźnik (Pieniny Klippen Belt, Poland) and their evolutionary relationships. *Eclogae geol. Helv.* 1979 no. 3.
19. Pugaczewska H. — Jurassic ostreidae of Poland. *Acta Palaeont. Pol.* 1971 nr 3.
20. Pugaczewska H. — Neocomian Oysters from Central Poland. *Ibidem* 1975 nr 1.
21. Stenzel H.B. — Oysters. In: R.C. Moore (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology* 1971, Part N, vol. 3 (of 3) Mollusca 6. Bivalvia.
22. Voigt E. — Die Erhaltung vergänglicher Organismen durch Abformung infolge Inkrustation durch sessile Tiere. Unter besonderer Berücksichtigung einiger Bryozoen und Hydrozoen aus der Oberen Kreide. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 1966 vol. 125.

S U M M A R Y

Particular stages in the succession of reef communities on the soft bottom are controlled by limiting factors ordered in time and having summarizing effect. There are: (a) rate of sedimentation, (b) water turbulency, (c) adaptation of reef organisms to colonization of bottom covered with sediment, (d) primary productivity, (e) influx of biogenes, and (f) insolation. Xenomorphism (21; Fig. 1, 2) of Late Jurassic oysters is used for study of the factor (c), i.e. mode of colonization of soft bottom by animals cementing themselves to hard substrate. It allows to reconstruct both distribution of substrate for settlement of larvae and distribution of productivity in fossil community independently of fossilization potential of particular species. Two fossil assemblages of Early Kimmeridgian oysters have been selected for study. Assemblage from Czarnogłowy, Pomerania, shows mode of colonization of oolite sands by oyster banks. Erect thalli of dasycladacean alga *Goniolina geometrica* were here primary substrate for small oysters and terebratulids (6; Fig. 3). Subsequently, their dead shells laying on sandy bottom allow settlement of larger oysters and anchorage of other sessile animals. Assemblage from Strzałków borehols, western margin of the Holy Cross Mts., shows mode of colonization of clay bottom by oysters. Conchs of the herbivorous, possibly epiplanctonic gastropod *Procerithium limaeforme* were the most common substrate for settlement of small oysters. Lack of undoubtedly benthic organisms in the xenomorphic record and high juvenile mortality of oysters independently of substrate of attachment suggests that oysters were first benthic organisms in this environment.

Terminologic distinction between lumachelle originating by diagenetic cementation of loose shells (8) and rigid construction produced by biocemented shells of reef organisms (Polish name *zlep*) is proposed.

(Translated by the Author)

Р Е З Ю М Е

Ксеноморфическую скульптуру (21) верхнеюрских устриц (фиг. 1, 2) используется для изучения ранних стадий сукцессии рифообразующих организмов на поверхности мягкого дна. На примере двух ископаемых ассоциаций (ориктоценоз) — одна из оолитовых песков Чарноглов (Померания) (6), другая из глин скважины Стшалкув (Свентокшиские горы) (19) — представляется структуру биоценоз организмов не сохраняющихся в ископаемом состоянии, но служащих субстратом для личинок устриц. В первом случае доминирующим типом субстрата оказались слабо обезветственные слоювища сифоновой альги *Goniolina geometrica* Goldfuss, в другом арагонитовые раковины хэrbиворной, возможно эпипланктонной улитки *Procerithium limaeforme* (Roemer).