

Cysty Dinoflagellata — zarys biologii i morfologii oraz ocena przydatności w biostratygrafii i paleoekologii

Przemysław Gedl*

Dinoflagellata to nieformalna nazwa grupy jednokomórkowych organizmów należących do botanicznej gromady Dinophyta (Pyrrhophyta), bardzo często występujących w dzisiejszych zbiornikach wodnych (ryc. 4. 1). Ich nazwa wywodzi się z greckiego słowa *dinos* — kręcący się, wirujący (w odróżnieniu od greckiego *deinos* — straszliwy, przerażający, używanego w słowie — dinozaur), jako że jedną z ich charakterystycznych cech jest obecność dwóch wici, z których jedna nadaje im ruch obrotowy. Wić ta jest położona w płaszczyźnie horyzontalnej, w specyficznym zagłębieniu bruzdzie; stąd polska nazwa — bruzdnice.

Współczesne Dinoflagellata zostały po raz pierwszy opisane w 1773 r. przez Müllera [19], natomiast pierwsze kopalne formy zidentyfikował Ehrenberg [8] w 1836 r. Ehrenberg zaliczył do Dinoflagellata tylko te formy, które przypominały mu współczesne, natomiast pozostałe, z reguły sferyczne formy, oznaczył jako należące do współczesnego rodzaju sprężnic — *Xanthidium*. W 1933 r. Wetzel [26] zaliczył je do nowego rodzaju *Hystriosphera* (od tego terminu pochodzi nieformalna nazwa hystriosphery).

Przełomowym był rok 1961, w którym Evitt [9] zaliczył wiele hystriospher do Dinoflagellata i stwierdził, że są one cystami czyli stadiami przetrwalnikowymi.

Dinoflagellata zalicza się do królestwa Protista. Większość z nich jest organizmami autotroficznymi, a ściana komórki jest zbudowana z celulozy. Znane są jednak formy heterotroficzne i pasożytnicze, jak również przypadki zmiany sposobu odżywiania się w przypadku gwałtownych zmian warunków życiowych.

Dinoflagellata są bardzo szeroko rozprzestrzenione. Występują one zarówno w wodach słodkich (jeziora), jak i słonych: zarówno w wodach o normalnym zasoleniu, jak i w środowiskach hypersalinarnych i brakicznych. Natrafiono na nie również w wodach interstycjalnych piasków plażowych mórz i jezior, a także w śniegu i lodzie zabarwiając go na czerwono (tzw. „czerwone śniegi”).

W wodach oceanicznych, autotroficzne Dinoflagellata, dominują w strefie fotycznej, natomiast formy heterotroficzne lub preferujące mniejsze natężenie światła słonecznego schodzą niżej. Formy autotroficzne, za pomocą dwóch witek oraz receptorów rejestrujących natężenie światła, potrafią w cyklu dzień–noc zmieniać swoje położenie w kolumnie wody. W zależności od pozycji słońca, a zatem od natężenia światła, w dzień schodzą głębiej uciekając przed nadmiernym promieniowaniem ultrafioletowym, nocą podchodzą pod powierzchnię. W ciągu 12 godzin potrafią pokonać dystans 10–15 metrów, co daje im (przy średniej wielkości komórki 30–60 μ) średnią prędkość ok. 1 m/h (!).

W środowisku morskim Dinoflagellata są wyraźnie powiązane ze środowiskiem nerytycznym, gdzie żyje ich zde-

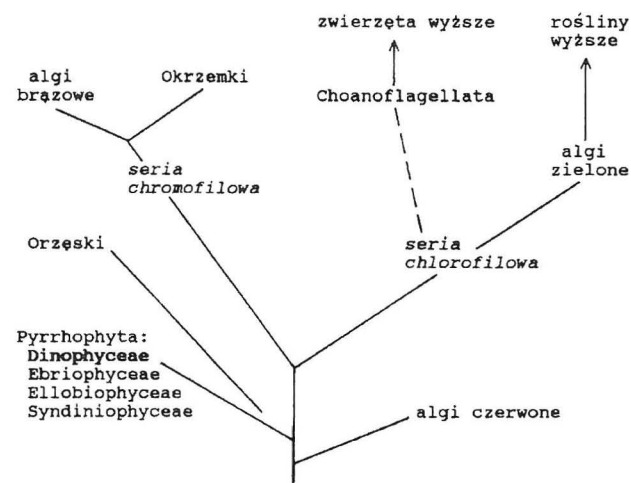
cydowana większość. Obecność bruzdnic w oceanach powoduje, charakterystyczne okresowe, zabarwienie wody morskiej, w niektórych rejonach na kolor czerwony. Barwa ta pochodzi od barwnika fotosyntetycznego o kolorze czerwonym — karotenu zawartego w ich komórkach (nazwę gromady Pyrrhophyta do której zalicza się Dinoflagellata można przetłumaczyć właśnie jako „ogniste rośliny”). Zjawisko to, zwane „czerwonymi pływami” (ang. *red tides*), jest wywołane sezonowymi zakwitami Dinoflagellata w przypowierzchniowej warstwie wody, w trakcie których ich liczba może dochodzić nawet do ok. 6 000 000 w litrze wody. Tak duże nagromadzenie bruzdnic może mieć bardzo poważne następstwa: niektóre ich rodzaje wydzielają bardzo silną toksynę, która w tak dużym stężeniu może spowodować masową śmiertelność innych organizmów. Szczególnie katastrofalne następstwa takich zakwitów można obserwować w płytkich, bądź słabo przewietrzanych zbiornikach. Jest wielce prawdopodobne, iż część zdarzeń anoksycznych obserwowanych w zapisie kopalnym była spowodowana masowymi zakwitami bruzdnic, tym bardziej, iż w niektórych osadach liczba cyst Dinoflagellata dochodzi do dziesiątków tysięcy osobników na gram osadu.

Pozycja systematyczna i klasyfikacja**

Dinoflagellata są jednymi z prymitywniejszych Eukaryota (ryc. 1). Wyraża się to szczególnie w prostocie budowy chromosomów i aparatu mitotycznego. Obecność chlorofilu *c2* (a nie *c1*) zbliża je do Cryptophyceae i różni od innych jednokomórkowych autotrofów.

Niektóre bruzdnice cechują się stosunkowo wysoką organizacją komórki i obecnością wysoko wyspecjalizowanych struktur, takich np. jak światłoczułe receptory [11].

Nie ma jednej spójnej klasyfikacji dla współczesnych bruzdnic; w literaturze biologicznej różnie hierarchizuje się taksony wysokiej rangi, odmiennie jednak niż w przypadku klasyfikacji kopalnych cyst Dinoflagellata, np. Evitta [10].



Ryc. 1. Pozycja ewolucyjna Dinoflagellata [wg 10]

*Instytut Nauk Geologicznych PAN, ul. Senacka 1, 31-002 Kraków

**Niniejszy tekst w części biologicznej i systematycznej opracowano głównie na podstawie pracy Evitta [10].

Królestwo Protista

Gromada Dinophyta (Pyrrhophyta)

Klasa Dinophyceae Fritsch, 1929 (Dinoflagellata Bütschli, 1885)

Rząd Procentrales Lemmermann, 1910 — Bruzdnice z wiciami znajdującymi się w peryferyjnych rejonach komórki; nie wytwarzają zachowujących się cyst.

Rząd Dinophysiales Lindeman, 1928 — Bruzdnice z poprzeczną wicią na „dolnej” części komórki; nie wytwarzają zachowujących się cyst.

Rząd Peridinales Haeckel, 1894 — Obydwie wici znajdują się w części centralnej komórki; wytwarzają cysty zachowujące się w osadach kopalnych. Do rzędu Peridinales i Gonyaulacales należy większość znanych kopalnych cyst. Występowanie: trias–holocen.

Rząd Gonyaulacales Taylor, 1979 — Rząd wyodrębniony z Peridinales od którego różni się morfologią i kształtem. Występowanie: sylur (?), perm (?), trias–holocen.

Rząd Gymnodinales Lemmermann, 1910 — Od Peridinales różni się tabulacją i są z reguły mniejsze. Niektóre z form kopalnych prawdopodobnie nie są cystami ale sporopoleninowymi stadiami rozwojowymi. Występowanie: trias–holocen.

Rząd Nannoceratopsiales Piel et Evitt, 1980 — rząd wymarły; dinocysta z bruzdą poprzeczną w pobliżu „górną” części komórki, o dwóch typach paratabulacji (rząd oparty na jednym rodzaju *Nannoceratopsis*). Występowanie: jura.

Budowa teki

Komórki Dinoflagellata osiągają z reguły wielkość nie przekraczającą 100–200 µm. Maksymalne rozmiary osiągają formy pasożytnicze (heterotroficzny rodzaj *Noctiluca miliaris* osiąga 2 mm), a najmniejszą opisaną formą — 1,7 µm jest *Gymnodinium simplex*. Najczęściej jednak ich rozmiary zawierają się w przedziale 30–150 µm.

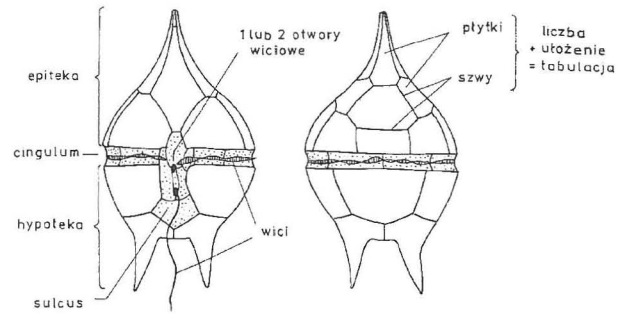
Żywa komórka bruzdnic jest otoczona celulozową ścianą, zwykle w postaci grubej osłonki, tzw. teki (gr. *theca*) — formy takie określa się terminem „uzbrojone”. Istnieją również formy pozbawione teki, otoczone tylko cieką ścianą komórkową. Formy takie nazywa się „nagimi” lub „nieuzbrojonymi”. Większość bruzdnic ma czysto celulozową osłonkę, również są znane formy z tekami impregnowanymi krzemionką lub kalcytem.

Teka Dinoflagellata jest zbudowana z wielu płytek ściśle ze sobą połączonych wzdłuż prostoliniwnych szwów (ang. *sutures*). Wzór, jaki tworzą one na powierzchni teki określa się jako tabulacja (ang. *tabulation*). Tabulacja teki jest podstawą klasyfikacji dzisiejszych bruzdnic.

Możliwość swobodnego pływania żywa komórka zawdzięcza dwóm wiciom. Przenikają one przez tekę poprzez jeden lub dwa otwory znajdujące się na stronie — arbitralnie — nazywanej brzusznej.

Wić pionowa (nadająca komórce ruch posuwisty) leży w obrębie podłużnej depresji (*sulcus*). Natomiast wić pozioma leży w bruzdzie poprzecznej, opasującej całą komórkę w płaszczyźnie zbliżonej do równikowej. Wykonuje ona ruchy o większej częstotliwości niż wić pionowa, powodując ruch obrotowy komórki. Bruzda poprzeczna (*cingulum*) rozdziela tekę na część górną (epitekę)

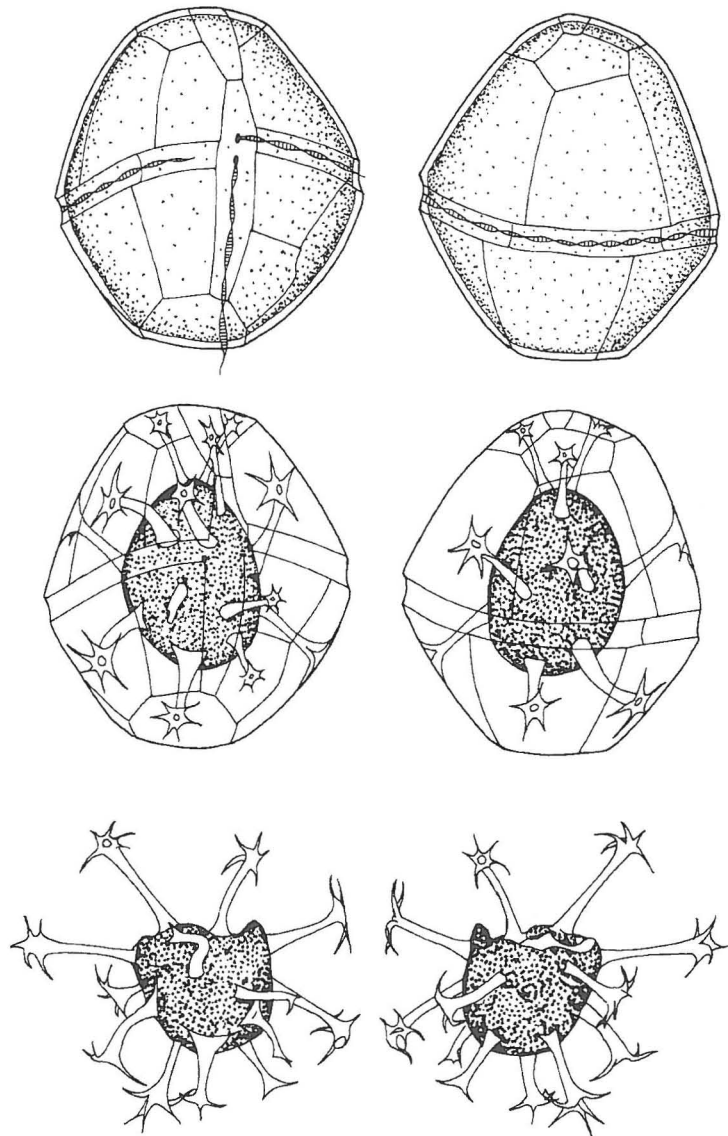
i część dolną (hipotekę), w obrębie której znajduje się *sulcus* (ryc. 2).



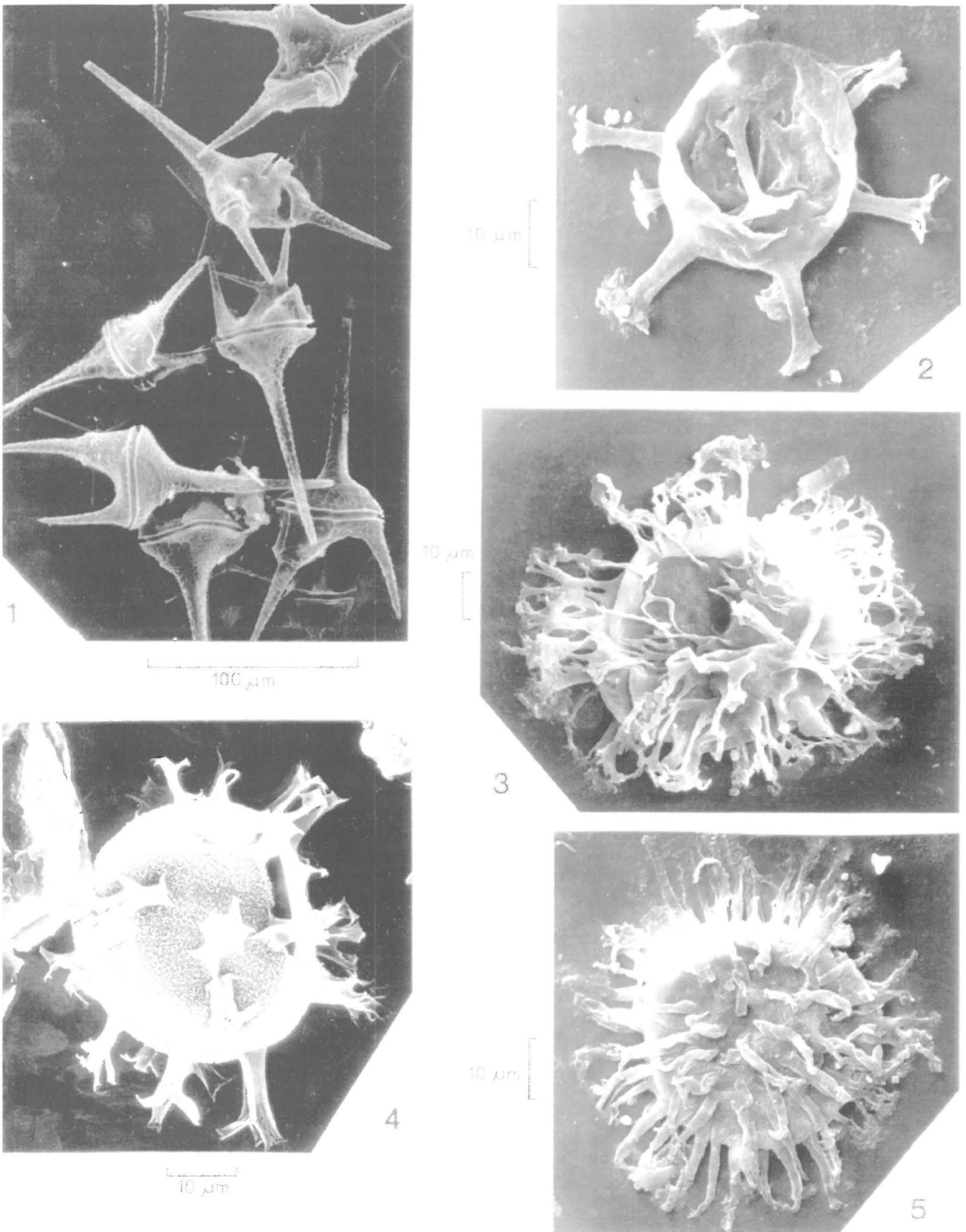
Ryc. 2. Schemat organizacji teki Dinoflagellata [wg 10]

Cykl życiowy

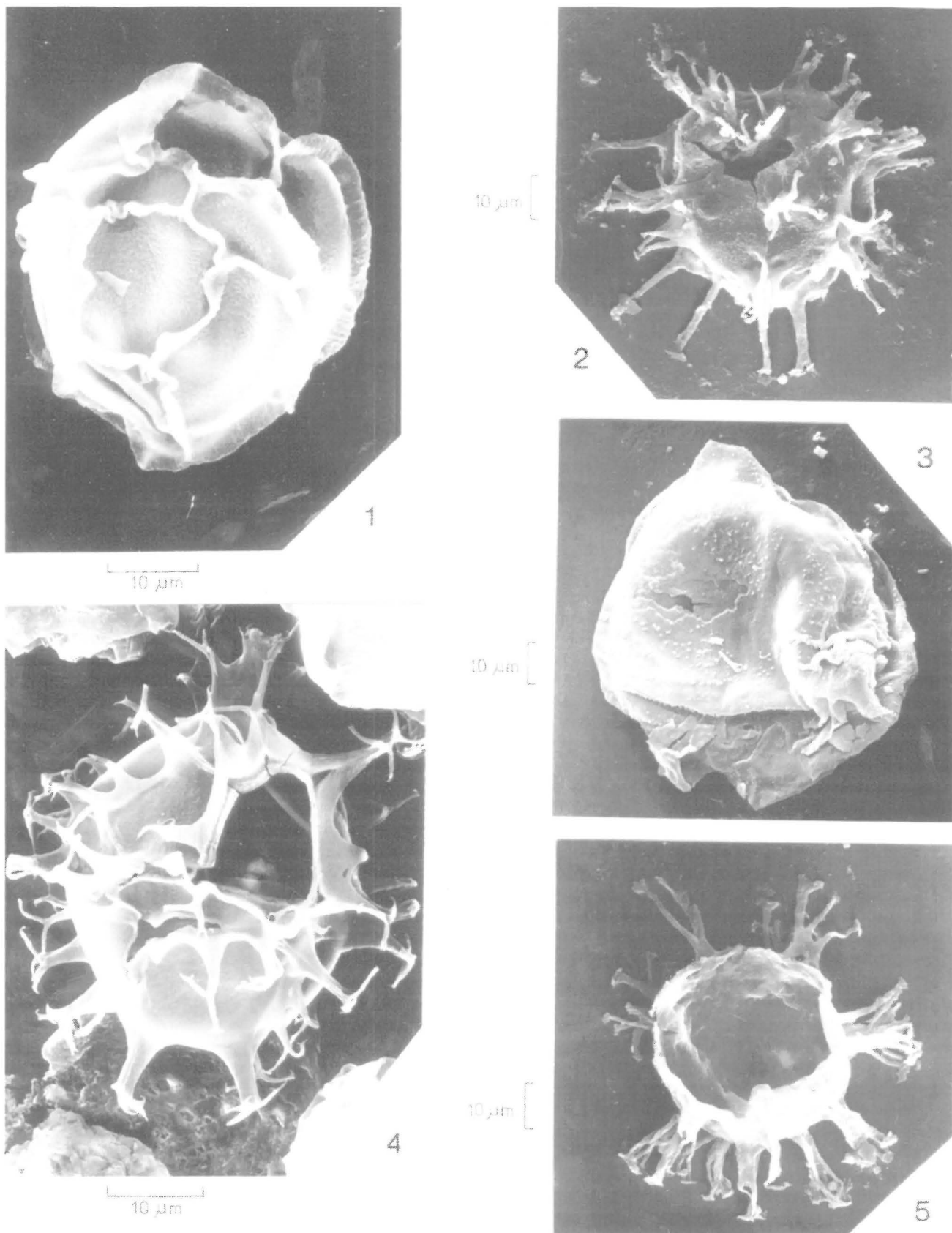
Komórka bruzdnic okryta teką i zaopatrzona w dwie wici reprezentuje stadium rozwojowe Dinoflagellata zwane ruchomym, w przeciwieństwie do drugiego stadium, które polega na przejściu w stan cysty, pozbawionej możliwości swobodnego pływania.



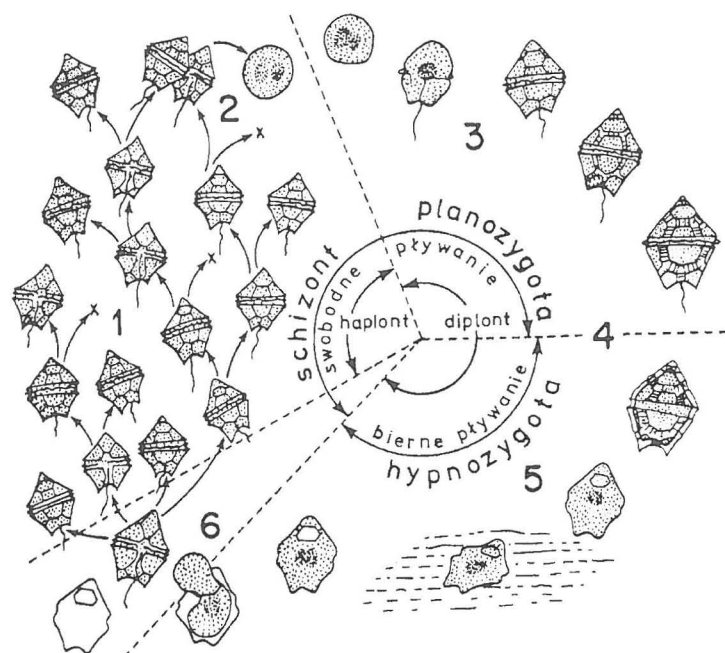
Ryc. 3. Sposób powstawania cysty u bruzdnic [wg 23]



Ryc. 4. 1 — *Ceratium hirundinella* Müller — współczesna bruzdnica słodkowodna (zalew w Kryspinowie k. Krakowa); 2 — *Homotryblum* — rodzaj cysty typowy dla środowiska o podwyższonym zasoleniu (eocen; łupki pstre, Krosno); 3 — cysta typu *Areoligera* — charakterystyczna dla przybrzeżnych, płytkich środowisk (eocen; łupki pstre, Krosno); 4 — „płytkowodna” cysta z rodzaju *Achomospaera* (miocen; ily korytnickie, Korytnica); 5 — cysta typu *Impletosphaeridium* pokryta licznymi wyrostkami (eocene; łupki pstre, Krosno); fot. M. Nowogrodzka-Zagórska



Ryc. 5. 1 — *Impagidinium patulum* (Wall) Stover et Evitt, 1978 — cysta występująca w warunkach otwartego morza (miocen; warstwy skawińskie, Trzebinia); 2 — przykład cysty z apikalnym archeopyle (eocen; łupki pstre, Krosno); 3 — *Deflandreaphosphoritica* Eisenack, 1938 — przykład formy heterotroficznej, typowej dla obszarów bogatych w biogeny (ujścia rzek, upwelling) (eocen; łupki pstre, Krosno); 4 — *Spiniferites ramosus* (Ehrenberg) Loeblich et Loeblich, 1966 — przykład „płytkowodnej” cysty z precingularnym archopyle (miocen; ility korytnickie, Korytnica); 5 — *Homotryblum plectilum* Drugg et Loeblich, 1967 — przykład cysty z epicystalnym archeopylem (eocen; łupki pstre, Krosno); fot. M. Nowogrodzka-Zagórska



Ryc. 6. Cykl życiowy Dinoflagellata [wg 10]

Żywa komórka brudnicy przechodzi w stan cystacji przy pogorszeniu się warunków życiowych lub w czasie rozmnażania płciowego, co zresztą w przypadku brudnic jest ze sobą powiązane. Cysta jest więc przetrwalnikiem i w tej postaci żywa komórka przeczekuje pogorszenie się warunków życiowych. Ścianka cysty jest zbudowana ze sporopoleniny, substancji o znacznej odporności chemicznej, jak i mechanicznej.

W przeciwieństwie do celulozowej teki, która ulega szybkiej destrukcji w osadzie, cysta z reguły doskonale się w nim zachowuje i nawet po setkach milionów lat może być nadal elastyczna. Jest ona jedynym dowodem obecności Dinoflagellata w przeszłości i obiektem badań mikropaleontologicznych (ryc. 4 i 5). Zjawisko cystacji wśród współczesnych brudnic nie jest zbyt częste: tylko ok. 200 gatunków wytwarza cysty, co stanowi ok. 10% wszystkich żyjących gatunków. Materiał kopalny nie dostarcza nam pełnego obrazu następstwa zespołów Dinoflagellata w historii Ziemi. Spośród dzisiejszych „producentów” cyst, większość należy do rzędu Peridinales, głównie do rodzajów *Peridinium*, *Protoperidinium* i *Gonyaulax*.

Poważnym problemem jest powiązanie cysty z jej stadium ruchomym. Cysta z reguły nie jest podobna do teki co powoduje, że tylko ok. 30% dzisiejszych gatunków ma swoje odpowiedniki w stadium ruchomym. Dlatego też klasyfikacja cyst kopalnych jest sztuczna, przeprowadz tylko na podstawie podobieństwa morfologii cyst.

Czynnikami najczęściej powodującymi cystację są: zmiany temperatury wody (głównie sezonowe), zmiany nasłonecznienia, zasolenia, czy inne zmiany chemizmu wód. Cysta zaczyna się formować w obrębie teki przez kurczenie się cytoplazmy, która otacza się jedną lub dwiema osłonkami przekształcającymi się później w ściankę sporopoleninową (ryc. 3). Z teką pozostaje ona w kontakcie za pomocą wyrostków. Sama teka bardzo szybko rozpada się i ulega rozkładowi, cysta natomiast opada na dno lub pozostaje zawieszona w kolumnie wody. Pozbawiona wici, biernie unoszona cysta (formy autotroficzne) jest zagrożona opadnięciem poniżej strefy fotycznej, ale wytworzenie wyrostków, tworzących niekiedy całe rozgałęzione systemy, bądź

też maksymalne powiększenie rozmiarów ciała centralnego zwiększa jej pławność.

Innym sposobem powstawania cyst, obecnie uważanym za dominujący, jest rozmnażanie płciowe. Dinoflagellata mogą się rozmnażać zarówno płciowo, jak i wegetatywnie, przez podział.

Rozmnażanie przez podział może przebiegać poprzez prosty mitotyczny podział komórki (w przypadku form beztekowych), poprzez odrzucenie teki i prosty podział komórki i poprzez najczęściej spotykany sposób podziału komórki wraz z teką, gdzie każda z potomnych komórek dobudowuje brakującą połówkę teki.

Rozmnażanie wegetatywne Dinoflagellata zachodzi z reguły w optymalnych warunkach życiowych, w przeciwieństwie do płciowego, które zachodzi w warunkach stresowych i jest połączone z powstawaniem cysty (ryc. 6).

Mejoza doprowadza do powstania stadium ruchomego haploidalnego schizonta (ryc. 6. 1). W pewnym momencie, i z przyczyn jeszcze mało znanych, niektóre schizonty zaczynają funkcjonować jako gamety, łączą się i tworzą diploidalne zygoty (ryc. 6. 2), pozbawione możliwości swobodnego pływania (wśród gamet obserwuje się niekiedy dymorfizm

płciowy: gamety żeńskie są znacznie większe, a różnice są niekiedy tak duże, że były przyczyną wyróżniania podgatunków). W stadium następnym zygota odbudowuje tekę (o ile została utracona w poprzednim stadium) i staje się planozygotą czyli ruchomą zygotą (ryc. 6. 3). Teka planozygoty jest grubsza i większa niż u formy wegetatywnej.

Po pewnym okresie aktywności (zwykle ok. 15 dni) planozygota traci wici i staje się pozbawioną możliwości swobodnego pływania hypnozygotą (ryc. 6. 4). W tym samym czasie żywa komórka w obrębie teki kurczy się i otaczając się sporopoleninową osłonką zaczyna formować cystę. W trakcie kurczenia się komórki, płytki teki rozpadają się i ulegają biologicznej dezintegracji.

Pozostaje cysta (ryc. 6. 5), która opada na dno zbiornika lub pozostaje zawieszona w kolumnie wody. Po poprawie warunków życiowych, w pewnym miejscu ściany cysty, powstaje otwór archeopyle, przez który żywa komórka wydostaje się na zewnątrz, odbudowuje tekę stadium wegetatywnego (ryc. 6.6) i poprzez podziały mejotyczne zamyka cykl tworząc nową generację komórek haploidalnych (ryc. 6.1).

Długość trwania takiego cyklu jest bardzo zróżnicowana, zależy od gatunku i od panujących warunków, może trwać od 12 godzin do 3–4 miesięcy. Rozmnażanie płciowe Dinoflagellata jest więc również sposobem na przetrwanie niekorzystnych warunków poprzez wykorzystanie stadium cysty w cyklu życiowym.

Morfologia cysty

Morfologia cysty jest podstawowym kryterium taksonomicznym stosowanym w paleontologii. W budowie cysty wyróżnia się podobne elementy, jak w budowie teki, stosując tylko nieco inne nazewnictwo. I tak hipotece, epitece, cingulum i sulcus teki odpowiadają odpowiednio hipocysta, epicysta, paracingulum i parasulcus cysty.

Do najistotniejszych cech morfologii cyst należą: 1) rzeźba ściany cysty, 2) liczba warstw budujących ścianę cysty i ich wzajemne stosunki, 3) rozmieszczenie elementów będących odpowiednikami płytek teki na ścianie cysty oraz 4) kształt i położenie archeopyle.

1. Ściany cysty pozbawione elementów rzeźby zdarzają się bardzo rzadko (formy te określane są terminem *proximate*; są one podobne do stadium ruchomego; ryc. 5.3) — z reguły są one uformowane w struktury liniowe (grzbiety, rowki, listwy, grzebienie itd.; ryc. 5.1) lub punktowe, czyli wyrostki. Formy pokryte strukturami liniowymi lub wyrostkami o długości powyżej 30% średnicy cysty (ryc. 4.2–5; ryc. 5.2, 4, 5) są określane terminem *chorate* (*proximochorate* to formy pośrednie).

2. Ściana cysty może składać się z jednej tylko warstwy (*autophragma*), dwóch warstw — zewnętrznej (*periphragma*) i wewnętrznej (*endophragma*), lub trzech a nawet czterech warstw (*ectophragma* i *mesophragma*), co jednak rzadko się zdarza. Między poszczególnymi warstwami powstają często puste przestrzenie, których liczba i położenie

są podstawą do wydzielenia różnych typów cyst określaných terminem *cavate* (ryc. 9).

3. Elementy linijne na powierzchni cysty tworzą charakterystyczny wzór będący odpowiednikiem tabulacji teki (ryc. 7). W obrębie tego wzoru wyodrębniono szereg regularnych niby-płytek, które tworzą kilka serii. Liczba płytek budujących daną serię jest podstawą do wyróżnienia kilku typów „tabulacji” cyst, z których dwa: *gonyaulacoidalny* i *peridinioidalny* są najbardziej rozpowszechnione. Różnice pomiędzy nimi można przedstawić najprościej używając zapisu symbolami w systemie Kofoida (cyfry przed symbolami oznaczają ilość parapłytek wchodzących w skład danej serii):

gonyaulacoid: Opr, 4', 0a, 6'', 6c, 6''', 1p, 1''''', 5s
peridinioid : 2pr, 4', 3a, 7'', xc, 5''', 0p, 2''''', xs

4. Archeopyle powstaje poprzez wypadnięcie jednej lub kilku „płytek” (zawsze tych samych w obrębie gatunku). Może to być jedna lub kilka „płytek” z tej samej serii — wówczas nazwa archeopyle pochodzi od danej serii (np. archeopyle apikalne; ryc. 5.2), lub mogą to być „płytki” z różnych serii i wówczas jest to archeopyle złożone. Przypadkiem ekstremalnym jest sytuacja, gdy w skład archeopyle wchodzi wszystkie „płytki” epicysty (tzw. archeopyle epicystalne; ryc. 5.5). Archeopyle praktycznie zawsze umiejscowione jest na epicycie (jedyny pewny przypadek archeopyle na hypocyście charakteryzuje rodzaj *Tuberculodinium*).

Budowa teki oraz cysty Dinoflagellata została omówiona przez Górkę [13].

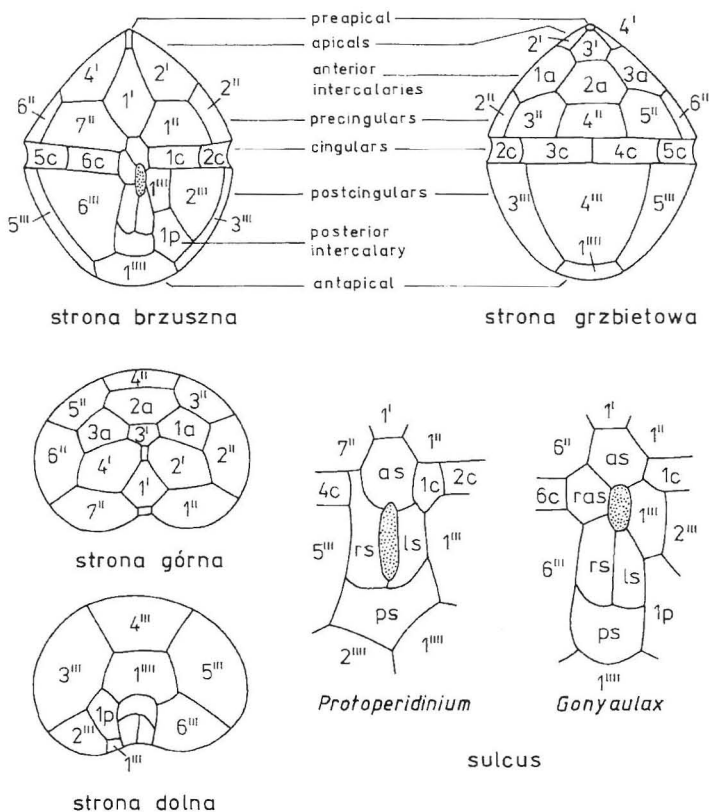
Dinoflagellata jako wskaźnik paleośrodowiska

Jak już wspomniano, Dinoflagellata są w przeważającej większości organizmami morskimi i tylko stosunkowo niewielka ich liczba zamieszkuje środowiska słodkowodne, są więc doskonałymi wskaźnikami osadów pochodzenia morskiego. Brudnice są bardzo czułe na zmiany temperatury wody, chociaż jako cała grupa są w tym względzie bardzo tolerancyjne. Występują w szerokim zakresie temperatur od 1°C do 35°C, z optimum 18–25°C.

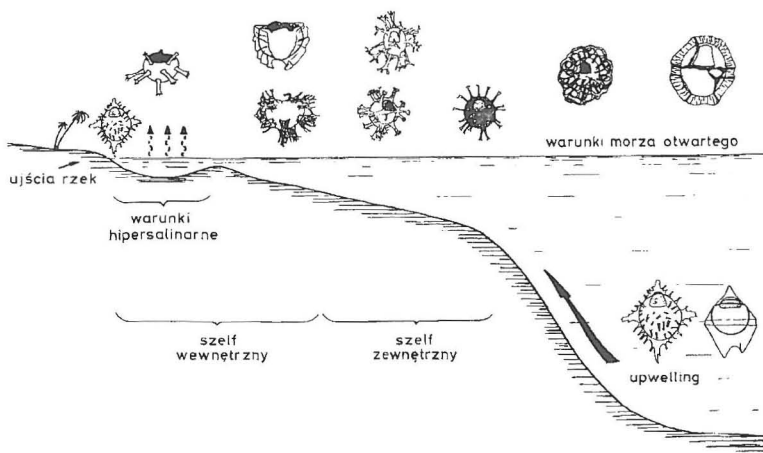
Określając w materiale kopalnym proporcje gatunków ciepło- i zimnolubnych można odtworzyć wahania klimatyczne — przykładem może być wykorzystanie zimnolubnego gatunku *Glaphyrocysta semitecta* do uchwycenia zmian klimatycznych zachodzących na granicy eocen/oligocen [3].

Dinocysty mogą być również bardzo przydatne przy określaniu zasolenia w materiale kopalnym. Niektóre są charakterystyczne dla środowisk słodkowodnych (np. pewne gatunki z rodzajów *Gymnodinium* i *Peridinium*) [np. 10], a inne, np. rodzaj *Homotryblum* (ryc. 4.2 i 5.5) czy gatunek *Achomosphera alcornu* są z kolei charakterystyczne dla środowisk o podwyższonym zasoleniu [np. 3]. Istnieją również formy typowe dla środowisk estuariowych. Zdecydowana jednak większość preferuje wody o normalnym zasoleniu.

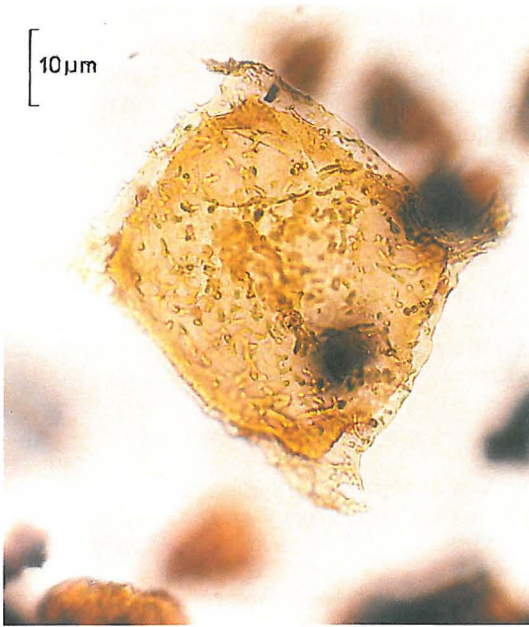
Analiza zespołów dinocyst może być również bardzo pomocna przy rekonstrukcjach



Ryc. 7. Struktury powierzchni cysty w systemie Kofoida [wg 10]



Ryc. 8. Schemat rozprzestrzenienia typów morfologicznych cyst trzeciorzędowych Dinoflagellata na szelfie i w rejonie otwartego morza [na podst. 3]



Ryc. 9. *Gochtodinium spinula* Bujak, 1979 przykład cysty typu *cavate* z peridinioidalną tabulacją i interkalarnym archeopyle; oligocen, warstwy ostryskie, Ostrysz

paleobatymetrycznych (ryc. 8). Poszczególne rodzaje są charakterystyczne dla różnych rejonów batymetrycznych zbiornika i analiza ich zmienności pozwala na uchwycenie zmian głębokości spowodowanych wahaniami poziomu morza czy aktywnością tektoniczną.

W paleogenie, dla najpłytszych, przybrzeżnych rejonów są charakterystyczne przykładowo takie rodzaje jak *Glaphyrocysta*, *Areoligera* (ryc. 4.3) czy *Chiropteridium*, podczas gdy rejon szelfu zewnętrznego charakteryzuje się takimi rodzajami, jak *Spiniferites* (ryc. 5.4), *Achomospaera* (ryc. 4.4) czy *Areosphaeridium*. W wodach otwartego morza występują takie rodzaje, np. *Nematosphaeropsis* czy *Impagidinium* (ryc. 5.1) [np. 3, 4].

Z pomocą dinocyst można zidentyfikować położenie obszarów o podwyższonej produktywności organicznej w strefie upwellingu i ujścia rzek. Obydwa te rejonu, o dużej zawartości nutrientów, są zamieszkałe przez dinocysty heterotroficzne (ryc. 5.3; 9), które występują tu masowo [5]. Odróżnienie form cudzożywnych (należących do rodziny Gonyaulacaceae) od autotroficznych (rodzina Peridiniaceae) nie następuje tu zbyt trudno. Trudniejsze może być odróżnienie

nie tych dwóch środowisk od siebie. Pomocne tu jest stwierdzenie obecności lub braku płytkowodnych form autotroficznych lub dużej liczby pyłków i zarodników pochodzenia lądowego dostarczanych przez rzeki [7]. Należy jednak pamiętać, że gatunki płytkowodne mogą być nieraz transportowane na dalekie odległości przez prądy zawieszinowe lub w obrębie delt dużych rzek przy stosunkowo wąskim szelfie.

W osadach delty Kongo na głębokości 2 km występują prawie wyłącznie „płytkowodne” dinocysty (H. Leereveld, inf. ustna).

Kształt dinocyst może też odzwierciedlać warunki typowe dla strefy ich występowania [np. 25, 27]. Bruzdnice autotroficzne żyjące w warunkach szelfu zewnętrznego lub otwartego oceanu są z reguły pokryte gęstą siecią długich i maksymalnie rozbudowanych wyrostków. Formy żyjące w obrębie szelfu wewnętrznego (a więc rejonu płytkiego, fotycznego) są pozbawione zazwyczaj długich wyrostków. Nie jest to jednak regułą: wiele form płytkowodnych (np. przedstawiciele grupy *Glaphyrocysta sensu* Brinkhuis, 1994 [3]; ryc. 4. 3) jest pokrytych długimi wyrostkami w skomplikowany sposób ze sobą połączonymi. Być może jest to swoiste zabezpieczenie przed uszkodzeniami mechanicznymi w środowisku o dużej energii.

Zagadnienia powiązań paleoekologicznych Dinoflagellata zostały szerzej omówione przez Jamińskiego [15].

Znaczenie Dinoflagellata dla stratygrafii

Najstarszą znaną dinocystą jest *Arpylorus antiquus* z późnoludzkich utworów północnej Afryki [6, 24]. Jego przynależność do Dinoflagellata jest jednak dyskusyjna. Również co do form

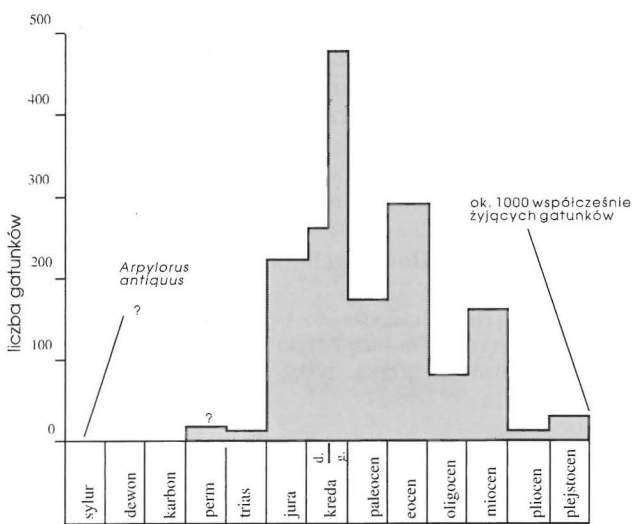
Tab. 1.

Czas w mln lat	Geologiczne		Zonacja otw. plankt. [1]	Zonacja nanno-plankt. [18]	Dinoflagellata											
	Epoka	Wiek			Powell [22] W. Brytania	Williams i Bujak [28] E. wybrzeża Kanady	Piasecki [20] Dania	Manum et al. [17] N Atlantyk	Powell [21] N Włochy							
5,2	pliocen (pars)	zanclican	N19/ N20 (pars)	NN15 NN14 NN13	<i>M.choanoph.</i>	<i>Artemisia/Taraxacum</i>										
			N18	NN12	<i>Amiculosphera umbracula</i>	<i>Cannosphaeropsis</i> sp. A	<i>D.verricul.</i> <i>A.andalous.</i>	<i>Achomosph. andalousien.</i>	<i>Achomosph. andalousien.</i>	b						
	mes.	torton	N17	NN11							<i>H.verricula</i>	<i>Pentadinium laticinctum</i>	<i>Nematosph. aquaeduct.</i>	<i>Unipontidin. aquaeduct.</i>	<i>H.pontiana</i>	a
			N16	NN10	<i>A.andalous.</i>	<i>Labyrinthodinium truncatum</i>	<i>Unipontidin. aquaeduct.</i>	<i>Labyrinth. truncatum</i>	<i>Inv.tabulata</i>	a						
			N15	NN9												
			N14	NN8	<i>Tuberculodinium vancampoe</i>	<i>Ascostomocystis granosa</i>	<i>Nematosph. paratabulata</i>	<i>Nematosph. ? sp. A</i>	b							
			N13	NN7						<i>U.aqueduct.</i>						
			N12	NN6	<i>Homotrybium floripes</i>	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Thalassiphora ? sp. C</i>	b								
			N11	NN5					<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)						
			N10	NN4	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Thalassiphora ? sp. C</i>	b								
N9	NN3	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Thalassiphora ? sp. C</i>					b							
N8	NN2				<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Thalassiphora ? sp. C</i>	b								
N7	NN1	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Thalassiphora ? sp. C</i>					b							
N6					<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Thalassiphora ? sp. C</i>	b								
N5		<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Thalassiphora ? sp. C</i>					b							
N4					<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Thalassiphora ? sp. C</i>	b								
25,2	oligocen (pars)	szat (pars)	P22	NP25 (pars)					<i>Homotrybium floripes</i>	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Chiropteridium dispersum</i> (pars)	<i>Thalassiphora ? sp. C</i>	<i>Tuberculodinium vancampoe</i>	a		

opisanych z permu nie ma pewności o ich przynależności do bruzdnic. Pierwsze pewne Dinoflagellata pochodzą ze środkowego i późnego triasu.

Dinocysty, zarówno triasowe, jak i wczesnojurańskie są stosunkowo rzadkie i słabo zróżnicowane. Dopiero od środkowej jury datuje się ich rozkwit, ze szczytem różnorodności i liczby gatunków (która wynosi ok. 470) w apcie i albie. Od tej epoki obserwuje się stopniowy zanik dinocyst, z wyjątkiem drugiego okresu rozkwitu w eocenie, gdzie wyróżniano ok. 300 gatunków [2]. Dynamiczny rozwój badań nad tą grupą w ostatnich latach wyraża się we wzroście liczby wyróżnianych gatunków, zwłaszcza w neogenie (ryc. 10). Dinocysty triasowe i wczesnojurańskie są zdominowane przez formy *proximate*, podczas gdy już w środkowej jurze pojawiają się masowo formy *chorate* i *proximochorate*. W górnej kredzie pojawiają się formy *cavate* (ryc. 9), które dominują aż do schyłku oligocenu i ostatecznie wymierają z końcem pliocenu [2].

Najstarsze opisane dinocysty środkowodnie pochodzą z eocenu [16, 14]. Doniesienia o występowaniu mezozoicznych form słodkowodnych są wątpliwe. Współcześnie jest znanych ok. tysiąc gatunków Dinoflagellata, ale tylko niewielka ich część wytwarza cysty.



Ryc. 10. Liczba gatunków Dinoflagellata w poszczególnych okresach

Podsumowanie

W stanie kopalnym bruzdnice są znane tylko pod postacią cysty, która jest przetrwalnikiem w czasie pogorszenia się warunków życiowych (np. zbyt niska lub wysoka temperatura lub zmiany zasolenia), co często jest połączone z płciowym rozmnażaniem (ryc. 6). Cysta, w odróżnieniu od celulozowej teki jest zbudowana ze sporopoleniny, która dobrze zachowuje się w osadzie kopalnym. Morfologia cysty jest odbiciem morfologii teki i jest wyrażona poprzez różne formy rzeźby ściany cysty. Nie we wszystkich przypadkach można zaobserwować jednak podobieństwo do formy macierzystej i stąd wiele form aż do lat sześćdziesiątych zaliczanych było do sztucznego rodzaju *Hystriochloa* a nie do naturalnych jednostek w obrębie Dinoflagellata.

Pomimo iż Dinoflagellata zamieszkują niemal wszystkie środowiska morskie, poszczególne gatunki są bardzo mało tolerancyjne, a przez to są doskonałymi wskaźnikami paleośrodowiska, np. oddalenie od linii brzegowej, zasolenie czy temperatura (ryc. 8).

W materiale kopalnym Dinoflagellata znane są od środkowego triasu, formy paleozoiczne są wątpliwe. Największe zróżnicowanie kopalnych Dinoflagellata miało miejsce na

przełomie dolnej i górnej kredy, kiedy to liczba gatunków osiągnęła ok. 470 (ryc. 10). Cysty kopalnych Dinoflagellata są szeroko wykorzystywane do wydzieleni stratygraficznych (tab.1), zwłaszcza tam, gdzie inne grupy mikro- lub makro-skamieniałości nie występują.

Serdecznie dziękuję prof. dr hab. K. Birkenmajerowi (Instytut Nauk Geologicznych PAN w Krakowie) za pomoc przy redagowaniu tekstu oraz za liczne uwagi merytoryczne. Dziękuję również prof. dr hab. A. Miodońskiemu (Pracownia Mikroskopii Skaninowej AM w Krakowie) za umożliwienie, a dr M. Nowogrodzkiej-Zagórskiej za wykonanie wspaniałych zdjęć badanych obiektów. Dziękuję również p. R. Juszczykowi (Instytut Nauk Geologicznych PAN w Krakowie) za wykreślenie ilustracji.

Literatura

- BLOW W.H. 1969 — [W:] Snelling N.J. (ed.) The Chronology of the Geological Record. Geol. Soc. Mem., 10: 211–260.
- BRASIER M.D. 1980 — Microfossils. Chapman & Hall, London.
- BRINKHUIS H. 1994 — Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 107: 121–163.
- BRINKHUIS H., POWELL A.J., ZEVENBOOM D. 1992 — [W:] Head M.J., Wrenn J.H. (eds) Neogene and Quaternary Dinoflagellate Cysts and Acritarchs. AASP: 219–258.
- BUJAK J.P. 1984 — Micropaleontology, 30: 180–212.
- CALANDRA F. 1964 — Comptes rendus de l'Academie des sciences, 258: 4112–4114.
- DAVEY R.J. 1971 — [W:] Proceedings of 2nd Planktonic Conference. Edizioni Tecnoscienza, Roma, 3: 311–347.
- EHRENBERG C.G. 1836 — Preuss. Akad. Wiss., Berlin, Bericht Verh.: 114–115.
- EVITT W.R. 1961 — Micropaleontology, 7: 385–420.
- EVITT W.R. 1985 — Sporopollenin Dinoflagellate Cysts. Their Morphology and Interpretation, 1: 1–333.
- FRANCIS D. 1967 — Jour. Exper. Biology, 47: 495–502.
- GEDL P. — Miocene Dinocysts from Korytnica Clay (Holy Cross Mts., Poland), w przygotowaniu.
- GÓRKA H. 1971 — Postępy Nauk Geol., 3: 61–85.
- HARLAND R., SHARP J. 1980 — Review of Palaeobotany and Palynology, 30: 287–296.
- JAMIŃSKI J. 1992 — Prz. Geol., 40: 162–165.
- KRUTZSCH W. 1962 — Hal. Jahr. Mittel Erdg., 4: 40–45.
- MANUM S.B., BOULTER M.C., GUNNARSDOTTIR H., RANGNES K., SCHOLZE A. 1989 — [W:] Eldholm O. et al. (eds) Proc. of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. Ocean Drilling Program. Washington, 104: 611–662.
- MARTINI E. 1971 — [W:] Proceedings 2nd Planktonic Conference. Edizioni Tecnoscienza, Roma: 739–785.
- MÜLLER O.F. 1773 — Hainek et Faber typis Martini Hallager, Havniae et Lipsiae, 1: 32–135.
- PIASECKI S. 1980 — Bull. Geol. Soc. Denmark, 29: 53–76.
- POWELL A.J. 1986 — [W:] Wrenn J.H. et al. (eds) Papers from the First Symposium on Neogene Dinoflagellate Cyst Biostratigraphy. AASP Contribution Series, 17: 83–104.
- POWELL A.J. 1992 — [W:] Powell A.J. (ed.) A Stratigraphic Index of Dinoflagellate Cysts. Hampshire: 155–249.
- SARJEANT W.A.S. 1967 — The Mercian Geol., 2: 245–266.
- SARJEANT W.A.S. 1978 — Palynology, 2: 167–180.
- VOZZHENNIKOVA T.F. 1965 — Akad. Nauk. SSSR, Sib. Otd. Inst. Geol. Geofiz. Tr.: 1–156.
- WETZEL O. 1933 — Palaeontographica, Abt. A, 77: 47–156.
- WILLIAMS D.B. 1968 — [W:] Funnell B.M., Riedel W.R. (eds) Micropaleontology of Oceans. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 231–243.
- WILLIAMS G.L., BUJAK J. 1977 — Marine Micropaleontology, 2: 223–233.