

Zjawisko „zachowania w ukryciu” skamieniałości — przegląd i przykłady z górnego dewonu Polski

Michał Rakociński¹



Phenomenon of “sheltered preservation” — an overview and fossil examples from the Upper Devonian of Poland. *Prz. Geol.*, 57: 584–590.

A b s t r a c t. “Sheltered preservation” of various organisms within shells of cephalopods is a well-known phenomenon and numerous examples have been frequently reported by paleontologists from several regions but so far not from Poland. In the present paper, spectacular examples of such occurrences of different organisms preserved mainly within empty cephalopod shells are reviewed. Moreover, specimens of trilobites representing the genus *Cyrtosymbole*, found within the phragmocone of a clymeniid ammonoid *Kalloclymenia*, and disarticulated fragments of trilobites preserved in body chamber of an orthoconic nautiloid are illustrated and shortly described from the Upper Famennian of Kowala (Holy Cross Mountains, Poland).

Keywords: “sheltered preservation”, trilobites, cephalopods, Famennian, Devonian, Holy Cross Mountains, Poland

Występowanie w stanie kopalnym różnych grup organizmów zachowanych w pustych muszlach głowonogów nie jest niczym niezwykłym, ponieważ na miękkich, mulistych podłożach muszle stanowiły często doskonale miejsce schronienia dla zwierząt zagrożonych przez drapieżniki lub stawonogów w okresie linienia (np. Fraaye & Jäger, 1995b; Davis i in., 2001). Z drugiej strony, w skorupach mogły się czaić drapieżniki w oczekiwaniu na potencjalne ofiary (patrz Davis i in., 2001). Co więcej, gnijące szczątki martwych głowonogów musiały stanowić źródło łatwego do zdobycia pożywienia (Fraaye & Jäger, 1995a, b). Należy jednak pamiętać, iż duże puste muszle stanowiły także naturalne pułapki na dnie morskim, w których mogły być akumulowane szczątki innych organizmów przemieszczanych przez prądy (patrz np. Maeda, 1987, 1991; Seilacher, 1990). W związku z tym znamy z literatury wiele przypadków zwierząt, które zasiedlały za życia muszle martwych głowonogów, jak również napławionych do nich pośmiertnie. Takie zachowanie jednego organizmu we wnętrzu innego zostało nazwane „zachowaniem w ukryciu” (ang. *sheltered preservation*, patrz Maeda, 1991; ryc. 1). Innym określeniem dla tego typu asocjacji, zastosowanym m.in. przez Fraaye i Jägera (1995a, b), był termin „inkwilinizm” (ang. *inquilinitism*). Jest on jednak dość niefortunny, ponieważ w zasadzie odnosi się do przypadków, kiedy jeden organizm osiedla się we wnętrzu drugiego organizmu, nie wyrządzając mu przy tym znacznych szkód (patrz Davis i in., 2001, s. 38). Natomiast w opisywanych w tym artykule przypadkach jest oczywiste, iż zasiedlenie muszli głowonogów zaszło dopiero po śmierci gospodarza. Konsekwentnie, nie powinno się dla tego typu nagromadzeń stosować terminu „inkwilinizm” *sensu stricto* (por. np. Schulz, 2002).

Mimo że „zachowanie w ukryciu” w stanie kopalnym jest zjawiskiem powszechnym (patrz przegląd w następnym rozdziale), to jednak jak do tej pory nie zwróciły one szczególnej uwagi polskich badaczy. Celem niniejszego artykułu jest przybliżenie zjawiska „zachowania w ukryciu” oraz zaprezentowanie po raz pierwszy jego przykładów z górnego dewonu Polski — stawonogów zachowanych we wnętrzu muszli głowonogów.

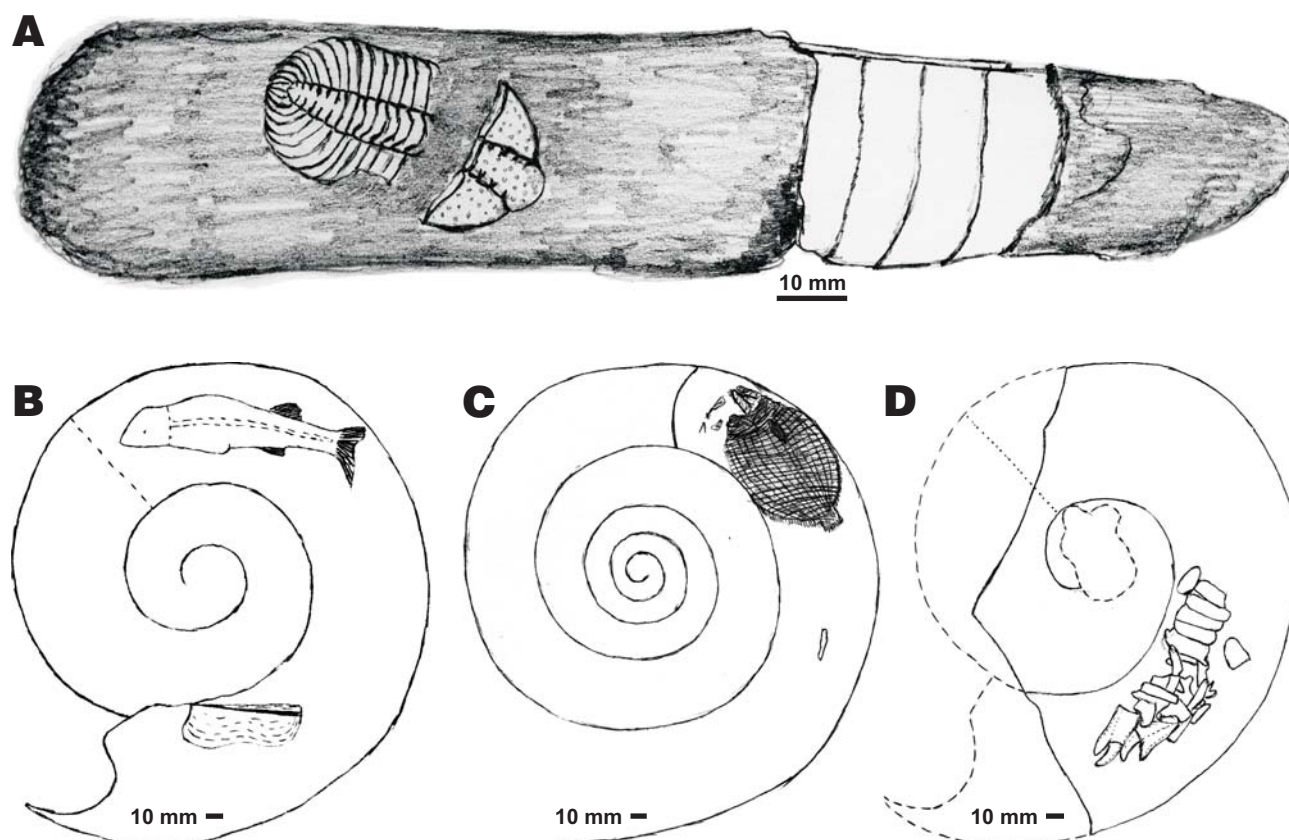
Przykłady zapisu kopalnego „zachowania w ukryciu”

Dość częstym znaleziskiem, występującym w komorach mieszkalnych kopalnych głowonogów, są elementy aparatu szcękowego, a mianowicie aptychy (np. Strickland, 1845; Fraaye & Jäger, 1995a; patrz też ryc. 1B). Poza szczątkami pozostałymi po samym gospodarzu Davis i in. (2001) w przeglądowej pracy wymieniają sześć typów akumulacji w muszlach głowonogów, które zostały określone jako „zachowanie w ukryciu”: 1) zawartość wola, żołądka lub jelita głowonoga (np. Jäger & Fraaye, 1997); 2) organizmy, które umyślnie weszły do muszli martwego głowonoga w celu żerowania, schronienia, linienia, reprodukcji lub zamieszkania; 3) szczątki pożywienia przyniesione przez te organizmy (np. Jäger & Fraaye, 1997); 4) produkty wydalania (np. Fraaye & Jäger, 1995a), zrzucony pancerz zewnętrzny (np. Fraaye & Jäger, 1995b) lub jaja złożone przez te zwierzęta (np. Kaiser & Voigt, 1983); 5) organizm, który żył we wnętrzu żywego głowonoga (np. endopasożyt), czy wreszcie 6) organizmy lub elementy organizmów napławione pośmiertnie do muszli głowonogów (np. Maeda, 1991).

Najstarsze wystąpienie w zapisie kopalnym organizmów zachowanych we wnętrzu pustych muszli głowonogów zostały opisane przez Davisa i in. (2001). Autorzy ci udokumentowali z ordowiku Stanów Zjednoczonych oraz syluru Walii i Czech znaleziska bardzo dobrze zachowanych trylobitów we wnętrzu komór mieszkalnych ortokonowych łodzików. Stawonogi te najprawdopodobniej wchodziły do pustych muszli głowonogów, żeby ukryć się podczas linienia. Tę hipotezę bardzo dobrze dokumentuje okaz *Encrinuraspis beaumonti* z syluru Czech, który wykazuje charakterystyczne dla wylinek przemieszczenie części głowowej względem toraksu (Davis i in., 2001; ryc. 1A). W tej samej pracy, poza doskonale zachowanymi trylobitami, autorzy zilustrowali również cefalon środkowodewońskiego trylobita z rodzaju *Phacops* zachowany w komorze mieszkalnej łodzika *Acleistoceras* sp. Trylobit dostał się tam najprawdopodobniej w wyniku transportu pośmiertnego (Davis i in., 2001).

Innym interesującym przypadkiem „zachowania w ukryciu” są niewielkie ortokonowe łodziki występujące we wnętrzu większych muszli ortokonowych łodzików opisywane przez Histon (2002) z syluru Alp Karnijskich w Austrii (patrz tab. 1). Zdaniem tej autorki, mogły one

¹Wydział Nauk o Ziemi, Uniwersytet Śląski, ul. Będzińska 60, 41-200 Sosnowiec; mrakocin@us.edu.pl



Ryc. 1. **A** — Trylobit *Encrinurus beaumonti* zachowany we wnętrzu komory mieszkalnej *Sphooceras truncatum*, sylur — ludlow, Czechy (Davis i in., 2001; zmienione); **B** — ryba *Pholidophorus* we wnętrzu komory mieszkalnej amonita *Harpoceras falciferum*, dolna jura — toark, południowe Niemcy (Fraaye & Jäger, 1995a; nieznacznie zmienione); **C** — mała (juwenilna?) ryba, reprezentująca rodzaj *Dapedium*, w komorze mieszkalnej *Coronicerus*, dolna jura, południowo-zachodnia Anglia (Fraaye & Jäger, 1995a; nieznacznie zmienione); **D** — homar *Palaeastacus?* sp. we wnętrzu komory mieszkalnej *Harpoceras falciferum*, dolna jura — toark, południowe Niemcy (Fraaye & Jäger, 1995b; zmienione)

Fig. 1. **A** — Trilobite *Encrinurus beaumonti* preserved within body chamber of *Sphooceras truncatum*, Silurian — Ludlow, Czech Republic (Davis et al., 2001; modified); **B** — *Pholidophorus* fish within body chamber of ammonoid *Harpoceras falciferum*, Lower Jurassic — Toarcian, southern Germany (Fraaye & Jäger, 1995a; slightly modified); **C** — small (juvenile?) *Dapedium* fish in body chamber of *Coronicerus*, Lower Jurassic, south-western England (Fraaye & Jäger, 1995a; slightly modified); **D** — a lobster *Palaeastacus?* sp. within body chamber of *Harpoceras falciferum*, Lower Jurassic — Toarcian, southern Germany (Fraaye & Jäger, 1995b; modified)

wykorzystywać większe muszle, szukając schronienia, lecz w wielu przypadkach raczej zostały do nich napławione pośmiertnie.

Równie ciekawe znalezisko, pochodzące z wczesnego karbonu Arkansas w Stanach Zjednoczonych, zostało opisane przez Mapesa i in. (1986). Są to elementy niewielkich liliowców zachowane we wnętrzu komory mieszkalnej dużego łodzika z rodzaju *Rayonoceras* (patrz tab. 1). Zdaniem autorów, liliowce te skolonizowały wewnętrzną powierzchnię muszli martwego głowonoga, wykorzystując ją jako twarde podłoże na miękkim mulistym dnie, a następnie zostały uduszone w wyniku nagłego dopływu mułu do pustej komory mieszkalnej. Poza tym w materiale wypełniającym pustą komorę mieszkalną *Rayonoceras* zostały znalezione niewielkie małże, ślimaki, mszywioly, ramienionogi, wielotarczowce oraz amonity. Mimo iż Mapes i in. (1986) nie wypowiedzieli się o pochodzeniu tych szczątków, prawdopodobnie wydaje się, iż mogły się tam dostać w wyniku transportu pośmiertnego, osadzone wraz z mułem, który doprowadził do pogrzebienia liliowców zasiedlających to specyficzne mikrośrodowisko.

Także osady postpaleozoiczne obfitują w ciekawe znaleziska organizmów „zachowanych w ukryciu” (patrz tab. 1). Z osadów triasowych zostały zilustrowane przykłady krabów z rodzaju *Pseudopemphix*, które wyko-

rzystywały puste muszle łodzików *Germanonutilus*, aby przejść linienie (Schulz, 2002). Podobne nagromadzenia karapaksów krabów we wnętrzu łodzików *Eutrephoceras* zostały opisane przez Fraaye i Penningsa (2006). Z kolei Fraaye i Jäger (1995a) opisali występowanie ryb w komorach mieszkalnych dolnojurajskich amonitów z Niemiec oraz Anglii (ryc. 1B, C). Ryby te, uciekając przed drapieżnikami bądź żerując, wpływały do zwężającej się muszli amonita, gdzie zostały złapane w pułapkę lub zatrute przez gazy pochodzące z rozkładu padliny. Z drugiej strony, mogły one wykorzystywać puste muszle amonitów podczas rozmnażania lub jako schronienie (Fraaye & Jäger, 1995a, s. 551). Podobne znalezisko ryby zachowanej we wnętrzu komory mieszkalnej amonita z rodzaju *Rasenoides* zostało niedawno opisane przez Vullo i in. (2009) z kimerydu Francji. Zdaniem autorów, ryba ta w pustej muszli głowonoga mogła szukać schronienia przed drapieżnikami lub wykorzystywać ją do składania ikry.

W kolejnej pracy Fraaye i Jäger (1995b) opisali homary, które wykorzystywały puste muszle amonitów jako schronienie (ryc. 1D). Znaleziska te pochodzą z dolnojurajskich łupków posidoniowych Niemiec oraz górnojurajskich osadów węglanowych Anglii. Niezwykle ciekawe są również odkrycia z dolnej jury Niemiec oraz dolnej kredy Anglii, skąd zostały opisane kraby pustelniki zachowane

Tab. 1. Przykłady „zachowania w ukryciu” różnych grup organizmów w muszlach głowonogów
 Table 1. Examples on “sheltered preservation” of various groups of organisms within the cephalopod shells

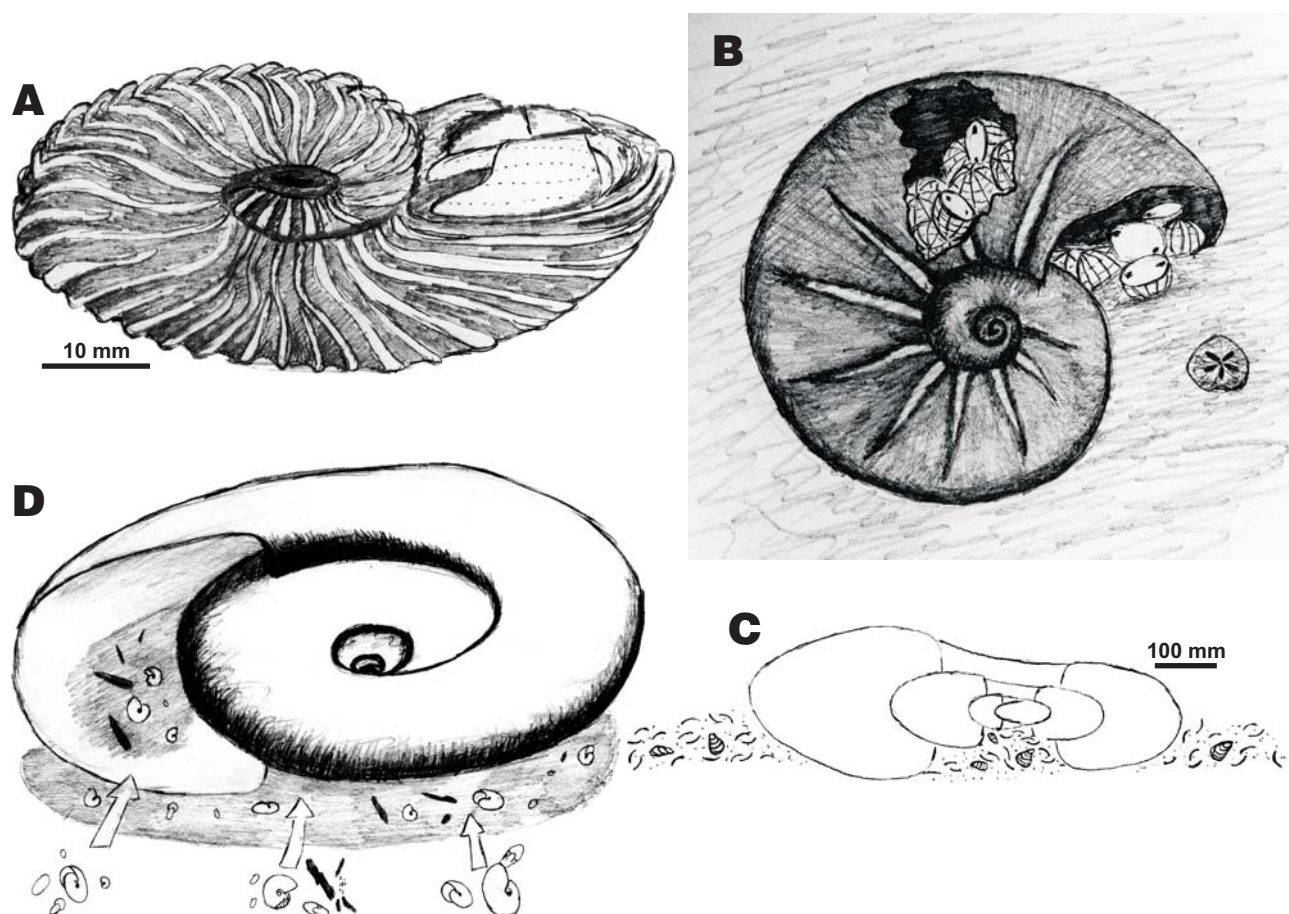
Nagromadzenie <i>Accumulation</i>	Wiek <i>Age</i>	Obszar <i>Area</i>	Proponowana relacja <i>Proposed relationships</i>	Autor <i>Author</i>
trylobity we wnętrzu muszli ortokonowych łodzików <i>trilobites within the shells of orthoconic nautiloid cephalopods</i>	górnym ordowik/ <i>Upper Ordovician</i>	Cincinnati, USA	linienie <i>moulting</i>	Davis i in. (2001) <i>Davis et al. (2001)</i>
	ordowik/ <i>Ordovician</i>	Iowa, USA		
	górnym sylur (Ludford) <i>Upper Silurian (Ludfordian)</i>	Czechy <i>Czech Republic</i>		
	górnym sylur (Ludford) <i>Upper Silurian (Ludfordian)</i>	południowa Walia <i>southern Wales</i>		
	środkowym dewon (żywet) <i>Middle Devonian (Givetian)</i>	Iowa, USA	transport pośmiertny <i>post-mortem transport</i>	
ortokonowe łodziki we wnętrzu muszli ortokonowych łodzików <i>orthoconic nautiloids within the shells of orthoconic nautiloid cephalopods</i>	sylur (wenlok–środkowy ludlow) <i>Silurian (Wenlock–middle Ludlow)</i>	Alpy Karnijskie, Austria <i>Carnic Alps, Austria</i>	transport pośmiertny lub schronienie <i>post-mortem transport or refuge</i>	Histon (2002)
liliowce we wnętrzu muszli łodzikowatych <i>crinoids within the shells of nautiloid cephalopods</i>	dolny karbon (chester) <i>Lower Carboniferous (Chesterian)</i>	Arkansas, USA	zamieszkanie i pogrzebanie <i>inhabiting and burial</i>	Mapes i in. (1986) <i>Mapes et al. (1986)</i>
homary we wnętrzu muszli łodzików <i>lobsters within the shells of nautiloid cephalopods</i>	środkowy trias (anizyk — górny ilir) <i>Middle Triassic (Anisian — Upper Illyrian)</i>	Turyngia, Niemcy <i>Thuringia, Germany</i>	linienie <i>moulting</i>	Schulz (2002)
ryby we wnętrzu muszli amonitów <i>fishes within the shells of ammonoids</i>	dolna jura <i>Lower Jurassic</i>	południowo-zachodnia Anglia <i>south-western England</i>	złapanie w pułapkę podczas żerowania lub ucieczki przed drapieżnikiem <i>trapped during scavenging or escape from a predator</i>	Fraaye & Jäger (1995a)
	dolna jura (dolny toark) <i>Lower Jurassic (Lower Toarcian)</i>	południowe Niemcy <i>southern Germany</i>	zatrucie podczas żerowania; miejsce reprodukcji lub odpoczynku <i>poisoned during scavenging or site for reproduction or resting</i>	
ryba we wnętrzu muszli amonita <i>fish within the shells of ammonoid</i>	górną jurą (kimeryd) <i>Upper Jurassic (Kimmeridgian)</i>	zachodnia Francja <i>western France</i>	schronienie lub rozmnażanie <i>refuge or spawning and/or brooding</i>	Vullo i in. (2009) <i>Vullo et al. (2009)</i>
homary we wnętrzu muszli amonitów <i>lobsters within the shells of ammonoids</i>	dolną jurą (dolny toark) <i>Lower Jurassic (Lower Toarcian)</i>	południowe Niemcy <i>southern Germany</i>	schronienie <i>refuge</i>	Fraaye & Jäger (1995b)
	górną jurą (portland) <i>Upper Jurassic (Portlandian)</i>	południowa Anglia <i>southern England</i>		
kraby pustelniki we wnętrzu muszli amonitów <i>hermit crabs within the shells of ammonoids</i>	dolną jurą (górną pliensbach) <i>Lower Jurassic (Upper Pliensbachian)</i>	południowe Niemcy <i>southern Germany</i>	zamieszkanie <i>inhabiting</i>	Jagt i in. (2006) <i>Jagt et al. (2006)</i>
	dolną kredą (hoteryw) <i>Lower Cretaceous (Hauterivian)</i>	północno-wschodnia Anglia <i>north-eastern England</i>		Fraaije (2003) <i>Jagt i in. (2006)</i> <i>Jagt et al. (2006)</i>
jeżowce we wnętrzu muszli amonitów <i>echinoids within the shells of ammonoids</i>	górną kredą (turon) <i>Upper Cretaceous (Turonian)</i>	zachodnie Niemcy <i>western Germany</i>	transport pośmiertny <i>post-mortem transport</i>	Ernst (1967)
jeżowce we wnętrzu muszli amonitów <i>echinoids within the shells of ammonoids</i>	górną kredą (kampan) <i>Upper Cretaceous (Campanian)</i>	północne Niemcy <i>northern Germany</i>	schronienie <i>refuge</i>	
amonity, małże i szczątki roślin we wnętrzu muszli amonitów oraz w dolnym zagłębieniu pepkowym <i>ammonoids, bivalves and plant remains within the shells of ammonoids and lower umbilical void</i>	kreda (alb–mastrycht) <i>Cretaceous (Albian–Maastrichtian)</i>	Hokkaido, Japonia <i>Hokkaido, Japan</i>	transport pośmiertny <i>post-mortem transport</i>	Maeda (1987, 1991)
kraby we wnętrzu muszli łodzików <i>crabs within the shells of nautiloid cephalopods</i>	górnym paleocen <i>Upper Paleocene</i>	Pireneje, Hiszpania <i>Pyrenees, Spain</i>	linienie <i>moulting</i>	Fraaije & Pennings (2006)

in situ w komorach mieszkalnych amonitów (Fraaije, 2003; Jagt i in., 2006; ryc. 2A). Te znaleziska dostarczyły niezwykle ciekawych danych dotyczących wczesnej ewolucji oraz preferencji tych stawonogów, które prawdopodobnie pomiędzy wczesną a późną kredą przystosowały się do zasiedlania muszli ślimaków, w związku ze spadkiem znaczenia amonitów (por. Fraaije, 2003).

Kolejnym spektakularnym znaleziskiem pochodzącym z górnej kredy są jeżowce z rodzaju *Echinocorys* zachowane w komorze mieszkalnej amonita *Pachydiscus* (ryc. 2B), opisane przez Ernsta (1967). Zdaniem tego autora, jeżowce

najprawdopodobniej wykorzystywały muszlę amonita jako miejsce schronienia. W tej samej pracy zostały również opisane jeżowce z rodzaju *Conulus*, występujące w komorze mieszkalnej amonita *Lewesiceras*, które miały dostać się do niej w wyniku pośmiertnego transportu.

Maeda (1987) udokumentował w środkowym turonie Japonii występowanie inoceramów oraz szczątków roślinnych, ukrytych w dolnych zagłębieniach pepkowych ułożonych horyzontalnie dużych amonitów z rodzaju *Mesopuzosia* (ryc. 2C), oraz niewielkich amonitów w ich komorach mieszkalnych. Wymienione szczątki prawdo-



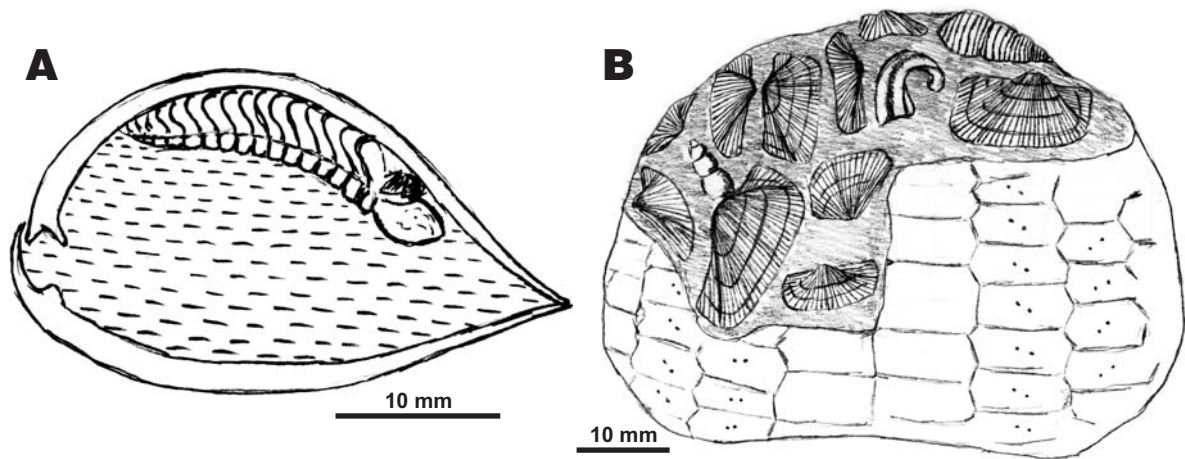
Ryc. 2. **A** — Krab pustelnik *Palaeopagurus vandenengeli* zachowany *in situ* we wnętrzu komory mieszkalnej amonita z rodzaju *Simbirskites*, dolna kreda — hoteryw, północna Anglia (Jagt i in., 2006; zmienione); **B** — akumulacja jeżowców z rodzaju *Echinocorys* we wnętrzu komory mieszkalnej amonita z rodzaju *Pachydiscus*, górna kreda — kampan, północne Niemcy (Ernst, 1967; zmienione); **C** — niewielkie fragmenty muszli z grupy inoceramów i liczne szczątki roślin zachowane w dolnym zagłębieniu pępkowym dużego amonita *Mesopuzosia planulatiformis*, kreda — turon, Hokkaido (Japonia) (Maeda, 1987; nieznacznie zmienione); **D** — możliwy proces biostratynomiczny „zachowania w ukryciu”: duża pusta muszla amonita leżąca na miękkim dnie morskim służąca jako „pułapka koncentracyjna” powodująca nagromadzenie małych muszli amonitów i szczątków roślinnych w wyniku pośmiertnego transportu (Maeda, 1991; nieznacznie zmienione)

Fig. 2. **A** — A hermit crab *Palaeopagurus vandenengeli* preserved *in situ* within body chamber of ammonoid *Simbirskites*, Lower Cretaceous — Hauterivian, northern England (Jagt et al., 2006; modified); **B** — accumulation of echinoids of the genus *Echinocorys* within body chamber of ammonoid *Pachydiscus*, Upper Cretaceous — Campanian, northern Germany (Ernst, 1967; modified); **C** — small shell fragments of inoceramid bivalves and numerous plant remains in the lower umbilical void of large ammonoid *Mesopuzosia planulatiformis*, Cretaceous — Turonian, Hokkaido (Japan) (Maeda, 1987; slightly modified); **D** — possible biostratinomical process of the sheltered preservation: acting as a “concentration trap” on the soft sea-bottom, a large empty ammonite shell triggered off the accumulation of small shells of ammonites and plant remains on the way of post-mortem transport (Maeda, 1991; slightly modified)

podobnie były transportowane przez prądy przydenne i zostały „schwyte” w muszli amonita (tab. 1). Ponadto w osadach kampanu Sachalinu w dolnym zagłębieniu pępkowym dużego amonita z rodzaju *Canadoceras*, poza napławionymi szczątkami organicznymi, zostały znalezione dobrze zachowane nieregularne jeżowce z rzędu *Spatangoida* (patrz Maeda, 1987). Te detrytofagi zginęły, żerując na szczątkach organicznych, a następnie uległy fosylizacji w miejscu ostatniego posiłku. Następnie Maeda (1991) opisał niewielkie amonity oraz szczątki roślinne zachowane we wnętrzu komór mieszkalnych, uszkodzonych fragmokonów lub dolnych zagłębień pępkowych dużych amonitów, które zostały tam napławione pośmiertnie w skutek działalności prądów przydennych (ryc. 2D, tab. 1). Inny przypadek małych heteromorficznych amonitów zachowanych we wnętrzu muszli dużych amonitów został opisany przez Matsumoto i Nihongi (1979) z santonu Hokkaido. Zdaniem autorów, amonity zasiedliły pustą komorę mieszkalną dużego osobnika, a następnie zostały

pogrzebane *in situ* w miejscu bytowania. Jednakże Maeda (1991) uważa, że omawiane znalezisko reprezentuje nagromadzenie pośmiertne, podobne do opisanych w jego publikacji. Podobną genezę miały też nagromadzenia małych amonitów, a także fragmentów drewna zachowane w komorach mieszkalnych oraz rozbitych komorach fragmokonów dużych amonitów, opisane przez Olivero (2007) z santonu oraz dolnego kampanu Półwyspu Antarktycznego.

Warto wspomnieć, iż znane są w stanie kopalnym również przykłady „zachowania w ukryciu” w innych organizmach niż głowonogi. Brett (1977) udokumentował znalezisko trylobita *Phacops rana* we wnętrzu muszli ramienionoga z rodzaju *Pseudoatrypa* ze środkowego dewonu Nowego Yorku (ryc. 3A). Z kolei Ernst (1967) zilustrował spektakularny przykład zachowania małży oraz ślimaków we wnętrzu uszkodzonego pancerza jeżowca z rodzaju *Echinocorys* z górnej kredy (ryc. 3B). Poczynając od górnej kredy dosyć często są spotykane



Ryc. 3. **A** — Muszla ramienionoga *Pseudoatrypa* sp. cf. *P. devoniana* zawierająca kompletnie artykułowany szkielet trylobita *Phacops rana*, dewon środkowy, Nowy York (USA) (Brett, 1977; zmienione); **B** — muszle małży i ślimaków zachowane we wnętrzu uszkodzonego pancerza jeżowca z rodzaju *Echinocorys*, górna kreda — kampan, północno-zachodnie Niemcy (Ernst, 1967; zmienione)

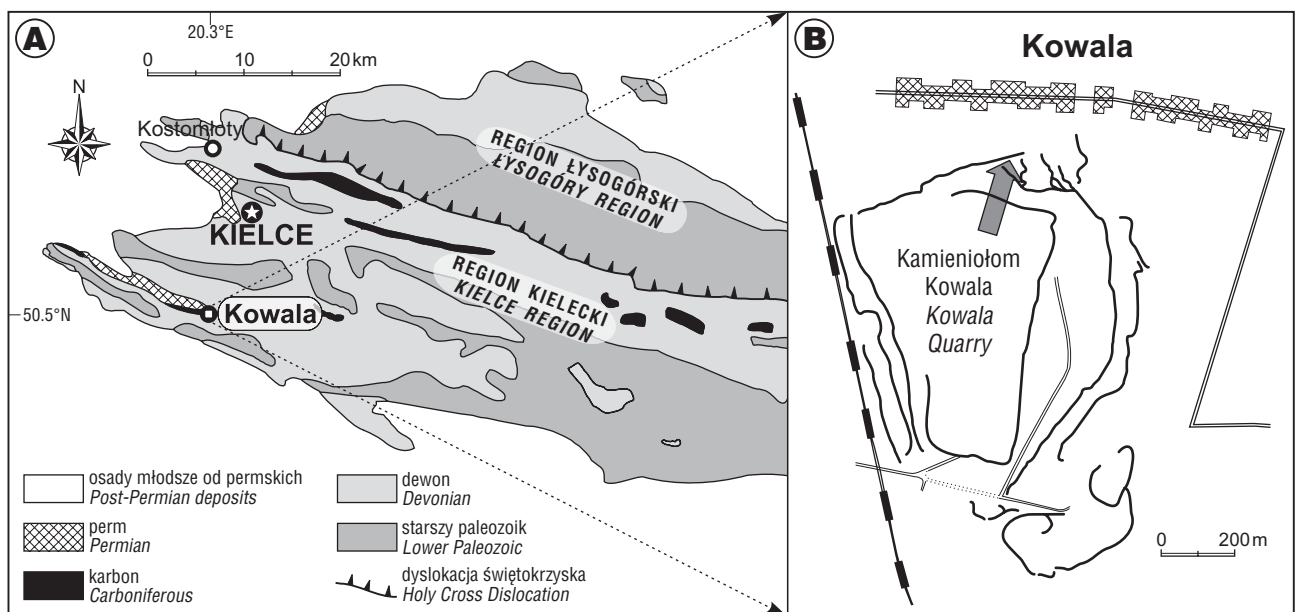
Fig. 3. **A** — Shell of the brachiopod *Pseudoatrypa* sp. cf. *P. devoniana* containing completely articulated exoskeleton of trilobite *Phacops rana*, Middle Devonian, New York (USA) (Brett, 1977; modified); **B** — shells of bivalves and gastropods preserved within punctured echinoid test representing genus *Echinocorys*, Upper Cretaceous — Campanian, north-western Germany (Ernst, 1967; modified)

kraby pustelniki zachowane *in situ* w muszlach ślimaków (np. Hyden & Forest, 1980; Fraaije, 2003; Bakel i in., 2004; Jagt i in., 2006). Ponadto są również znane stosunkowo powszechne w osadach kenozoicznych przykłady innych krabów, które chroniły się w pustych muszlach tych mięczaków (np. Bakel i in., 2004; Fraaije i in., 2008).

Lokalizacja i kontekst geologiczny polskiego znaleziska

Znaleziska z Polski pochodzą z kamieniołomu Kowala, położonego w południowo-zachodniej części Gór Świętokrzyskich, około 10 km na południowy zachód od Kielc

(ryc. 4A). Opisywane okazy zostały znalezione w najwyższej części profilu famenu (patrz np. Marynowski & Filipiak, 2007), w obrębie charakterystycznego, zasobnego w faunę horyzontu oliwkowozielonych i wiśniowoczerwonych bulastych wapieni głownogowych, należących do nieformalnego kompleksu litologicznego L (*sensu* Berkowski, 2002). Wiek tych osadów, które odsłaniają się w północnej części kamieniołomu (patrz ryc. 4B), obejmuje poziomy amonitowe od *Clymenia laevigata* po *Wocklumeria sphaeroides*, odpowiadające większej części poziomu konodontowego *expansa* oraz dolnej części *praesulcata* (Rakociński, 2006, 2007).



Ryc. 4. Lokalizacja znalezisk opisanych w tekście; **A** — uproszczona mapa geologiczna zachodniej i centralnej części Gór Świętokrzyskich; **B** — schematyczny szkic kamieniołomu Kowala; strzałką zaznaczono badaną część północnej ściany kamieniołomu (Marynowski i in., 2007; zmienione)

Fig. 4. Location of the specimens studied herein; **A** — simplified geological map of the western and central part of the Holy Cross Mountains; **B** — schematic map of the Kowala Quarry; arrow indicates the investigated part of the northern quarry wall (Marynowski et al., 2007; modified)

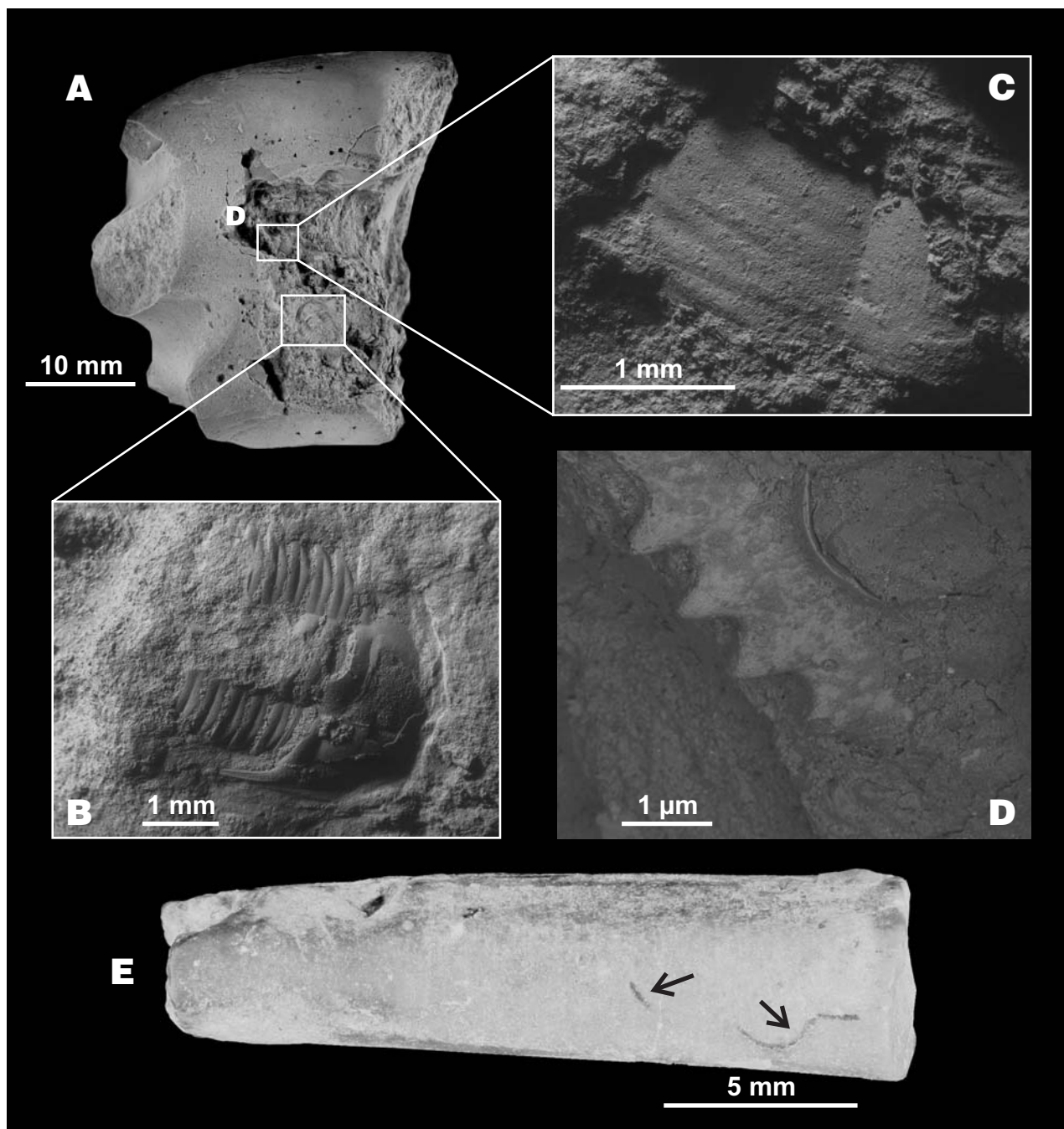
Opis okazów

Okazy znajdują się na Wydziale Nauk o Ziemi Uniwersytetu Śląskiego w Sosnowcu, pod numerami katalogowymi GIUS4-2884-KW-34/2 oraz GIUS4-3498-N-1.

Okaz 1. Fragment wewnętrznej ośrodkowej fragmokonu (niecałe dwie komory pojedynczego skrętu) klimenii z rodzaju *Kalloclymenia* (ryc. 5A). W obrębie drobnoziarnistego osadu wypełniającego komory są obecne fragmenty trylobitów z rodzaju *Cyrtosymbole*. Najbardziej kompletny oraz najlepiej odsłonięty okaz jest reprezentowany przez

cefalon i fragment toraksu (6 segmentów) niewielkiego (juwenilnego?) osobnika oznaczonego jako *Cyrtosymbole* cf. *pusilla* (Gürich, 1896) (ryc. 5B). Występują również odsłonięte fragmenty tarcz pygidialnych zaklasyfikowanych do rodzaju *Cyrtosymbole* (ryc. 5C). Ponadto w obrębie materiału wypełniającego muszlę zidentyfikowano izolowany element konodontowy (ryc. 5D).

Okaz 2. Fragment bliżej nieoznaczalnego łodzikowatego, w którego komorze mieszkalnej znajdują się szczątki trylobita, najprawdopodobniej izolowany segment (ryc. 5E).



Ryc. 5. A — Fragment fragmokonu *Kalloclymenia* sp. zawierający szczątki trylobitów (cefalon oraz część toraksu *Cyrtosymbole* cf. *pusilla* oraz pygidia *Cyrtosymbole* sp.) i fragment aparatu konodontowego; B — cefalon oraz sześć segmentów *Cyrtosymbole* cf. *pusilla*; C — pygidium *Cyrtosymbole* sp.; D — element aparatu konodontowego; E — fragment komory mieszkalnej prostego łodzikowatego ze szczątkami trylobita; czarnymi strzałkami zaznaczono szczątki trylobita

Fig. 5. A — A part of the phragmocone *Kalloclymenia* sp. containing remains of the trilobites (cephalon and part of thorax of *Cyrtosymbole* cf. *pusilla*, and pygidia of *Cyrtosymbole* sp.), and some elements of the conodont apparatuses; B — cephalon and six segments of *Cyrtosymbole* cf. *pusilla*; C — pygidium of *Cyrtosymbole* sp.; D — some elements of the conodont apparatuses; E — part of body chamber of orthoconic nautiloid with trilobite remains; black arrows indicate the trilobite remains

Wnioski tafonomiczne

Zdecydowanie możemy odrzucić tezę, iż trylobity zachowane we wnętrzu klimentii mogły wchodzić do muszli martwego głowonoga w celu żerowania, ponieważ w komorach fragmokonu wypełnionych pierwotnie płynem i (lub) gazem raczej nie znalazłyby pożywienia. A zatem nie ulega wątpliwości, że szczątki trylobitów zostały pośmiertnie napławione do leżącej na mulistym dnie uszkodzonej muszli głowonoga. Przemawia za tym fakt, że gdyby trylobity wchodziły tam za życia, to z pewnością powinny być znacznie lepiej zachowane. W przypadku drugiego z opisywanych okazów, ze względu na silną dezartykulację trylobita, sytuacja jest jeszcze bardziej klarowna i jest oczywiste, że szczątki martwego trylobita dostały się do komory mieszkalnej łodzika w wyniku działalności prądów przydennych.

Podsumowanie

Zjawisko „zachowania w ukryciu” jest swoistym oknem tafonomicznym, przez które można zaobserwować szczególnie wycinek pierwotnej tanatocenozy. Jak wiadomo, formy młodociane, na ogół bardziej delikatne, ulegają prędzej rozpadowi oraz są wymywane z osadu nawet przez słabe prądy przydenne, jak również łatwiej ulegają zniszczeniu w wyniku diagenety. Jednakże „zachowanie w ukryciu”, szczególnie dla niewielkich osobników, stanowi w mikroskali swego rodzaju *Konzentrat-Lagerstätte* (np. Seilacher, 1970, 1990; patrz też Maeda, 1991), nawet w horyzontach, w których dorosłe osobniki są słabo zachowane (Maeda, 1991). Organizm znajdujący się we wnętrzu pustej muszli nie jest narażony na działalność procesów biostatystycznych (np. biologicznej lub mechanicznej dezartykulacji) lub diagenetycznych (np. rozpuszczanie), którym podlegają okazy znajdujące się na zewnątrz, co znacznie zwiększa jego potencjał fosylizacyjny (patrz Fraaye & Jäger, 1995b; Maeda, 1991).

W niniejszej pracy zilustrowano, po raz pierwszy z polskich stanowisk, „zachowane w ukryciu” szczątki trylobitów we wnętrzu fragmokonu klimentii i w komorze mieszkalnej ortokonowego łodzika, pochodzące w górnego dewonu Kowali. Poza tym jest to w ogóle pierwszy przykład trylobitów zachowanych we wnętrzu klimentii. Zwrócenie większej uwagi polskich badaczy oraz kolekcjonerów na zjawisko „zachowania w ukryciu” zapewne zaowocuje większą liczbą przykładów tego typu zespołów.

Autor pragnie wyrazić serdeczne podziękowania dla Justyny Soboty za wykonanie części ilustracyjnej niniejszego artykułu. Prof. dr. hab. Grzegorzowi Rackiemu (Instytut Paleobiologii PAN, Warszawa/Wydział Nauk o Ziemi UŚI, Sosnowiec) oraz dr. Michałowi Zatoniewi (Wydział Nauk o Ziemi UŚI, Sosnowiec) bardzo dziękuję za cenne uwagi i dyskusje w trakcie przygotowywania niniejszej pracy. Autor wyraża również wdzięczność dr. hab. Marcinowi Machalskiemu (Instytut Paleobiologii PAN, Warszawa) za krytyczną i konstruktywną recenzję niniejszego artykułu oraz udzielone wskazówki, które wpłynęły na ostateczny kształt tej pracy. Pani mgr Ewie Teper (Wydział Nauk o Ziemi UŚI, Sosnowiec) dziękuję ze wykonanie fotografii na SEM. Część badań została przeprowadzona dzięki środkom przyznanych przez Komitet Badań Naukowych (grant PB-W-04-028-00-08 dla dr Małgorzaty Sobstel). Autor składa również podziękowania za wsparcie finansowe przyznane w ramach stypendium z projektu UPGOW, dotowanego przez Europejski Fundusz Społeczny.

Literatura

- BAKEL B.W.M. van, JAGT J.W.M., FRAAIJE R.H.B. & WILLE E.R.H. 2004 — Piacenzian (Pliocene) decapod crustacean faunules from north-west Belgium. *Bull. Mizunami Foss. Mus.*, 30: 97–108.
- BERKOWSKI B. 2002 — Famennian Rugosa and Heterocorallia from southern Poland. *Palaeont. Pol.*, 61: 3–88.
- BRETT C.E. 1977 — Entombment of a trilobite within a closed brachiopod shell. *J. Paleont.*, 51: 1041–1045.
- DAVIS R.A., FRAAYE R.H.B. & HOLLAND C.H. 2001 — Trilobites within nautiloid cephalopods. *Lethaia*, 34: 37–45.
- ERNST G. 1967 — Über Fossilnester in *Pachydiscus*-Gehäusen und das Lagenvorkommen von Echiniden in der Oberkreide NW-Deutschlands. *Paläont. Z.*, 41: 211–229.
- FRAAIJE R.H.B. 2003 — The oldest *in situ* hermit crab from the Lower Cretaceous of Speeton, UK. *Palaeontology*, 46: 53–57.
- FRAAIJE R.H.B., BAKEL B.W.M. van & JAGT J.W.M. 2008 — *Albunea turritellacola*, a new sand crab (Anomura, Albuneidae) from the lower Miocene of southwest France. *Bull. Mizunami Foss. Mus.*, 34: 17–22.
- FRAAIJE R.H.B. & PENNINGHS H.W.J. 2006 — Crab carapaces preserved in nautiloid shells from the Upper Paleocene of Huesca (Pyrenees, Spain). *Rev. Mex. Cienc. Geol.*, 23: 361–363.
- FRAAYE R.H.B. & JÄGER M. 1995a — Ammonite inquilinism by fishes: Examples from the Lower Jurassic of Germany and England. *Neues Jahrb. Geol. Paläont., Monatsh.*: 541–552.
- FRAAYE R.H.B. & JÄGER M. 1995b — Decapods in ammonite shells examples of inquilinism from the Jurassic of England and Germany. *Palaeontology*, 38: 63–75.
- GÜRICH G. 1896 — Das Paläozoikum im polnischen Mittelgebirge. *Verh. Russi.-Kais. Miner. Ges. St-Petersburg*, 32: 1–539.
- HISTON K. 2002 — Telescoping in orthoconic nautiloids: an indication of high or low energy hydrodynamic regime? *Abh. Geol. Bundesanst.*, 57: 431–442.
- HYDEN F.M. & FOREST J. 1980 — An *in situ* hermit crab from the Early Miocene of southern New Zealand. *Palaeontology*, 23: 471–474.
- JÄGER M. & FRAAYE R.H.B. 1997 — The diet of the early Toarcian ammonite *Harpoceras falciferum*. *Palaeontology*, 40: 557–574.
- JAGT J.W.M., BAKEL B.W.M. van, FRAAIJE R.H.B. & NEUMANN C. 2006 — *In situ* fossil hermit crabs (Paguroidea) from northwest Europe and Russia. Preliminary data on new records. *Rev. Mex. Cienc. Geol.*, 23: 364–369.
- KAISER P. & VOIGT E. 1983 — Fossiler Schneckenlaich in Ammonitenwohnkammern. *Lethaia*, 16: 145–156.
- MAEDA H. 1987 — Taphonomy of ammonites from the Cretaceous Yezo Group in the Tappu area, northwestern Hokkaido, Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Jpn., New Ser.*, 148: 285–305.
- MAEDA H. 1991 — Sheltered preservation: a peculiar mode of ammonite occurrence in the Cretaceous Yezo Group, Hokkaido, north Japan. *Lethaia*, 24: 69–82.
- MAPES R.H., LANE N.G. & STRIMPLE H.L. 1986 — A microcrinoid colony from a cephalopod body chamber (Chesterian: Arkansas). *J. Paleont.*, 60: 400–404.
- MARYNOWSKI L. & FILIPIAK P. 2007 — Water column euxinia and wildfire evidence during deposition of the Upper Famennian Hangenberg event horizon from the Holy Cross Mountains (central Poland). *Geol. Mag.*, 144: 569–595.
- MARYNOWSKI L., RAKOCIŃSKI M. & ZATOŃ M. 2007 — Middle Famennian (Late Devonian) interval with pyritized fauna from the Holy Cross Mountains (Poland): Organic geochemistry and pyrite framboid diameter study. *Geochem. J.*, 41: 187–200.
- MATSUMOTO T. & NIHONGI M. 1979 — An interesting mode of occurrence of *Polyptychoceras* (Cretaceous heteromorph ammonoid). *Proc. Jpn. Acad. B*, 55: 15–119.
- OLIVERO E.B. 2007 — Taphonomy of ammonites from the Santonian–Lower Campanian Santa Marta Formation, Antarctica: sedimentological controls on vertically embedded ammonites. *Palaios*, 22: 586–597.
- RAKOCIŃSKI M. 2006 — Paleoekologia amonitowatych z famenu Kowali (Góry Świętokrzyskie). *Archiwum WNoZ UŚI, Sosnowiec*, 1–90.
- RAKOCIŃSKI M. 2007 — Paleoekologia amonitowatych z górnego famenu Kowali (Góry Świętokrzyskie). *Pr. Nauk. Inst. Gór. PWroc.*, 120: 275–284.
- SCHULZ M. 2002 — Krebse aus dem Oberen Muschelkalk von Osthesen und Thüringen. T. 1, *Pseudopemphix alberti* (H. v. Meyer, 1840). *Veröff. Naturkundemus. Erfurt*, 21: 15–38.
- SEILACHER A. 1970 — Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten. *Neues Jahrb. Geol. Paläont., Monatsh.*, 1970: 34–39.
- SEILACHER A. 1990 — Taphonomy of Fossil-Lagerstätten — Overview. [In:] Briggs D.E.G. & Crowther P.R. (eds.), *Palaeobiology: A synthesis*. Blackwell Publishing, Oxford: 266–270.
- STRICKLAND H.E. 1845 — On certain Calcareo-connateous Bodies found in the outer chambers of Ammonites. *Quart. J. Geol. Soc.*, 1: 232–235.
- VULLO R., CAVIN L. & CLOCHARD V. 2009 — An ammonite-fish association from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of La Rochelle, western France. *Lethaia*, DOI: 10.1111/j.1502-3931.2009.00153.x

Praca wpłynęła do redakcji 10.09.2008 r.
Po recenzji akceptowano do druku 3.06.2009 r.