

STRESZCZENIE

Przedmiot pracy

Przedmiotem badań są małże Anomalodesmata z Jury Polskiej (rozumianej jako obszar wychodni jury na obszarze między Wieluniem a Krakowem).

Cele pracy

1. Taksonomia. Ustalenie składu gatunkowego i synonimiki gatunków, w zakresie osiągalnym na podstawie dostępnej literatury.

2. Autekologia. Możliwie szczegółowe odtworzenie autekologii, łącznie z określeniem różnic pomiędzy gatunkami.

3. Filogeneza. Próba prześledzenia ewolucji badanych taksonów, zarówno mikroewolucji – zmienności pomiędzy poszczególnymi paleofenonami; jak i makroewolucji – powiązań pomiędzy badanymi gatunkami i im pokrewnymi.

4. Stratygrafia. Ustalenie przydatności dla stratygrafii w przypadku stwierdzenia zmian mikroewolucyjnych w obrębie taksonów.

Pochodzenie materiału

Przebadane okazy pochodzą z 67 stanowisk na Jurze Polskiej od Mokrska koło Wielunia po Zalas koło Krakowa (przedstawionych na fig. 1). Przedyskutowany został też materiał z 33 innych stanowisk, znany tylko z literatury (fig. 1). Utwory geologiczne, z których pochodzi materiał, obejmują przedział czasu od wczesnego bajosu po wczesny kimeryd (fig. 2). Jako materiał porównawczy zostało użytych wiele okazów z Pomorza Zachodniego i regionu Świętokrzyskiego, a także kilka z Anglii i Francji.

W sumie uwzględnionych zostało ponad 2100 okazów zdeponowanych w kilku publicznych i prywatnych kolekcjach. Najważniejsze z nich znajdują się w Muzeum Państwowego Instytutu Geologicznego, w Instytucie Paleobiologii PAN oraz na Wydziałach Nauk o Ziemi Uniwersytetów Szczecińskiego i Śląskiego.

Metody

Większość materiału została przeze mnie zebrana metodą tradycyjną; sporo okazów dostałem od pasjonatów lub zakupiłem. Preparowałem głównie mechanicznie, rzadko chemicznie (KOH, kwasy). Co istotniejsze okazy były następnie mierzone (suwmiarką) i fotografowane, zwykle po napyleniu NH_4Cl . Często robiłem silikonowe odlewy niewidocznych inaczej elementów anatomicznych, głównie zawiasów.

Autekologia została zrekonstruowana dla każdego podrodzaju z osobna, a często dodatkowo dla poszczególnych gatunków w obrębie rodzajów. Wnioskowanie o niej oparłem na następujących przesłankach:

❖ morfologia muszli — zewnętrzna (której elementy przedstawione są zbiorczo na fig. 3), wiele mówiąca o środowisku, sposobie życia i mobilności małża, jak i wewnętrzna, ujawniająca cechy anatomii części miękkich, jak charakterystyka syfonu świadcząca o głębokości zagrzebania.

❖ właściwości mechaniczne muszli — na ile muszla dawała ochronę przed czynnikami zewnętrznymi i jakie obciążenia mogła wytrzymać. Właściwości mechaniczne można odczytać m. in. na podstawie sposobu pośmiertnego spękania muszli w osadzie.

❖ tafonomia — częstość zachowania *in situ*, bioturbacji, ekshumacji, transportu itd., szczególnie w porównaniu z okazami innych gatunków małżów z tych samych warstw.

❖ litologia — w przypadku małżów zachowanych *in situ* skała wprost świadczy o środowisku życia zwierzęcia.

❖ patologie — będące zwykle świadectwem interakcji z innymi organizmami.

Dane o stratygrafii brałem z literatury i (jak takowej nie ma) konsultowałem ze specjalistami.

Wyniki

Taksonomia

Na podstawie danych z różnych źródeł została przyjęta następująca systematyka *Anomalodesmata*:

typ: **MOLLUSCA** Linné, 1758

gromada: **BIVALVIA** Linné, 1758

podgromada: **Anomalodesmata** Dall, 1889

rząd: **Pholadomyoidea** Newell, 1965

Nadrodzina: Pholadomyoidea Gray, 1847: Pholadomyidae Gray, 1847; Parilimyidae Morton, 1982; †Chaenomyidae Waterhouse, 1966; †Edmondiidae King, 1850; †Grammysiidae Miller, 1877; †Margaritariidae Vokes, 1964; †Megadesmidae Vokes, 1967; †Pleuromyidae Dall, 1900; ?†Ceratomyopsidae Cox, 1964.

Nadrodzina: †Ceratomyoidea Arkell, 1934: Ceratomyidae Arkell, 1934; ?Myopholadidae Cox, 1964.

Nadrodzina: Pandoroidea Rafinesque, 1815: Pandoridae Rafinesque, 1815; Lyonsiidae Fischer, 1887; Cleidothaeridae Hedley, 1918; Laternulidae Hedley, 1918; Periplomatidae Dall, 1895; Thraciidae Stoliczka, 1870; Myochamidae Bronn, 1862; ?†Burmesidae Healey, 1908.

Nadrodzina: Clavagelloidea d'Orbigny, 1844: Clavagellidae d'Orbigny, 1844.

Nadrodzina: Verticordioidea Stoliczka, 1871: Verticordiidae Stoliczka, 1871; Euciroidea Dall, 1895, Lyonsiellidae Sall, 1895

Nadrodzina: Poromyoidea Dall, 1886: Poromyidae Dall, 1886.

Nadrodzina: Cuspidarioidea Dall, 1886: Cuspidariidae Dall, 1886

Na podstawie danych z literatury i obserwacji materiału z Jury Polskiej zrewidowałem podział *Pholadomya* na podrodzaje. *Flabellomya* zawiera później opisane *Indomya* Jaitly, 1986; *Moewakamya* Campbell & Grant-Mackie 1995; i *Kanakimya* Campbell & Grant-Mackie 1995. Na Jurze Polskiej występuje nowa odmiana *Ph. ambigua* var. n., odmienna nieco od typowych przedstawicieli gatunku (fig. 5). Podobnie gatunek *Ph. (Procardia)* sp. jest nowy.

Obserwacje materiału z Jury Polskiej sugerują, że przyjęty w literaturze podział podrodzaju *Goniomya* jest słabo uzasadniony. Zaś ubóstwo przebadanego materiału nie pozwala na rewizję podziału *Pachymya*, który przyjęto w ujęciu *Treatise*.

Jako jedyna cecha diagnostyczna dla rodziny Pleuromyidae została przyjęta budowa zawiasów (fig. 7). *Tetorimya* Hayami, 1959 i *Myopsis* Agassiz, 1843 okazały się synonimami *Pleuromya*. *P. alduini* wykazuje zmienność pozwalającą na podział na 5 odmian (var. A–E) tworzących linię ewolucyjną. Odmiany A i B prawdopodobnie odpowiadają *P.*

tenuistria Goldfuss, 1839, co do czego nie mam pewności z braku informacji o mikroornamencie u *P. alduini*.

Rodzina Myopholadidae należy prawdopodobnie do Anomalodesmata. Zaliczony do niej rodzaj *Girardotia* jest morfologicznie i w pewnym stopniu funkcjonalnie szczególnie bliski niektórym Pholadina.

Włączenie *Cercomya* do Pterioidea jest zapewne nieporozumieniem wynikającym z błędnego zaliczenia *Anatina gladius* Laube, 1865 do *Cercomya*. Wydzielenie podrodzaju *Capillimya* Crickmay, 1936 wygląda na nieuzasadnione.

Przebadane gatunki rodzaju *Thracia* nie nadają się do zaliczenia do żadnego podrodzaju ze względu na brak mikroornamentu właściwego dla *Thracia* s.s., do którego zaliczane są w literaturze gatunki jurajskie.

Lista stwierdzonych na Jurze Polskiej taksonów Anomalodesmata (zilustrowanych na pl. I-XLIX) przedstawia się następująco:

nadrodzina: **Pholadomyoidea** Gray, 1847

rodzina: Pholadomyidae King, 1844

rodzaj: *Pholadomya* G. B. Sowerby, 1823

podrodzaj: *Flabellomya* Rollier, 1911

Pholadomya (Flabellomya) ambigua (Sowerby, 1821) var. n.

Pholadomya (Flabellomya) concatenata Agassiz, 1842

Pholadomya (Flabellomya) hemicardia Roemer, 1836

Pholadomya (Flabellomya) latirostris Agassiz, 1842

Pholadomya (Flabellomya) canaliculata Roemer, 1836

Pholadomya (Flabellomya) angustata Sowerby, 1823

Pholadomya (Flabellomya) aequalis Sowerby, 1827

podrodzaj: *Procardia* Meek, 1871

Pholadomya (Procardia) sp.

Pholadomya (Procardia) acuta Agassiz, 1842

Pholadomya (Procardia) acuminata Hartmann in Zieten, 1830

podrodzaj: *Bucardiomya* Rollier in Cosmann, 1912

Pholadomya (Bucardiomya) reticulata? Agassiz, 1842

Pholadomya (Bucardiomya) lirata (J. Sowerby, 1818)

Pholadomya (Bucardiomya) texta? Agassiz, 1842

Pholadomya (Bucardiomya) bucardium Agassiz, 1842

Pholadomya (Bucardiomya) bucardium var. *texturata?* (Terq. & Jourdy, 1869)

Pholadomya (Bucardiomya) protei (Brongniart, 1821)

podrodzaj: *Pholadomya* Sowerby, 1823

Pholadomya (Pholadomya)? fidicula Sowerby, 1829

rodzaj: *Goniomya* Agassiz, 1942

Goniomya trapezicostata (Pusch, 1837)

Goniomya literata (Sowerby, 1819)

Goniomya moeschi Loriol, 1878

Goniomya intersectans (Smith, 1817)

Goniomya scalprum? Agassiz, 1842

Goniomya sulcata Agassiz, 1842

rodzaj: *Pachymya* J. de C. Sowerby, 1926

podrodzaj: *Pachymya* J. de C. Sowerby, 1926

Pachymya (Pachymya)? aff. latissima (Agassiz, 1843)

?*Pachymya (Pachymya)* sp.

Pachymya (Pachymya) cf. *tumida* (Morris & Lycett, 1854)

podrodzaj: *Arcomya* Agassiz wg. Roemer 1839

Pachymya (Arcomya) laubei (Rollier, 1913)

Pachymya (Arcomya) spatulata (Terquem & Jourdy, 1869)

?*Pachymya (Arcomya)* sp.

rodzina: *Pleuromyidae* Dall, 1900

rodzaj: *Pleuromya* Agassiz, 1843

Pleuromya alduini (Brongniart, 1821) (var. A–E)

Pleuromya uniformis (Sowerby, 1813)

Pleuromya jurassi (Brongniart, 1821)

Pleuromya varians Agassiz, 1845 *sensu* Pugaczewska, 1986

Pleuromya polonica (Laube, 1867)

Pleuromya sinuosa (Roemer, 1839)

nadrodzina: **Ceratomyoidea** Arkell, 1934

rodzina: *Ceratomyidae* Arkell, 1934

rodzaj: *Ceratomya* Sandberger, 1864

Ceratomya striata (J. Sowerby, 1812)

rodzaj: *Gresslya* Agassiz, 1843

Gresslya abducta? (Phillips, 1829)

Gresslya gregaria (Merian in Zieten, 1830)

Gresslya latirostris? Agassiz, 1843

Gresslya peregrina (Phillips, 1829)

Gresslya sp. sp.

rodzina: *Myopholadidae* Cox, 1964 (*incertae sedis*)

rodzaj: *Girardotia* Lorient, 1903

Girardotia nana (Douvillé, 1907)

nadrodzina: **Pandoroidea** Rafinesque, 1815

rodzina: *Laternulidae* Hedley, 1918

rodzaj: *Cercomya* Agassiz, 1843

Cercomya pinguis Agassiz, 1843

Cercomya aff. *antica* Agassiz, 1843

Cercomya aff. *punctata* (Stanton, 1899)

rodzina: *Thraciidae* Stoliczka, 1870

rodzaj: *Thracia* Sowerby, 1823

Thracia depressa (Sowerby, 1823)

Thracia lata? (Münster in Goldfuss, 1839)

Thracia lens (Agassiz, 1845)

Thracia cypris? d'Orbigny, 1850

Autekologia

Znaczenie poszczególnych cech we wnioskowaniu o autekologii omówiłem w „Metodach” przy okazji wyjaśnienia przyjętej terminologii anatomicznej. Zaproponowane zostało nowe wyjaśnienie funkcji mięśnia krzyżowego, rynienki i in.. Wyjaśniono mechaniczne właściwości różnych form ornamentu. Omówione zostało też pokrótce znaczenie formy poszczególnych elementów anatomii muszli małżów dla wnioskowania o autekologii.

Autekologia została zrekonstruowana dla większości gatunków – dla tych, których stan zachowania okazów pozwalał zaobserwować dostatecznie dużo cech morfologicznych. Wnioskowanie zostało wsparte danymi o tafonomii – obserwacjami pozycji w osadzie i deformacji. Te drugie, przeanalizowane szczegółowo na początku badań, dały wiele informacji o mechanicznych właściwościach muszli. Przedstawiłem je wstępnie na „II Konferencji Młodzi w Paleontologii”. Różne sposoby zachowania różnych gatunków w tych samych warstwach pozwoliły snuć wnioski o względnych różnicach w sposobie życia, głównie odnośnie głębokości rycia.

U przebadanych okazów widoczne są liczne patologie, opisane szczegółowo dla każdego taksonu osobno. Część z nich, mających postać pęcherzy mułowych, opisałem u *Pholadomya* w osobnej pracy (*Lethaia*, w druku). Takie same pęcherze występują u wielu innych gatunków. Inną odpasożytniczą patologią stwierdzoną u podobnej ilości okazów są półperły, często występujące w nagromadzeniach poważnie deformujących wewnętrzną powierzchnię skorupki. Prawdopodobnie odpasożytnicze też są rzadkie inne patologie, np. w postaci wałeczków ułożonych mniej więcej prostopadle do krawędzi skorupki.

Tylko trzy okazy (po jednym *Ph. lirata*, *Gresslya gregaria* i *Girardotia nana*) noszą ślady drapieżnictwa w postaci naprawień uszkodzonych skorupki. Parę okazów (np. *Goniomya intersectans*) ujawnia drobne nieprawidłowości rozwojowe w postaci zakłóceń ornamentacji, jednak bez śladów uszkodzenia muszli. Dwa okazy *Pholadomya* mają wewnątrz muszli dziwne fałdki czy ścianki, prostopadle do jej powierzchni.

Cechy anatomiczne wielu form *Pholadomya*, szczególnie podrodzaju *Bucardio-my*, sugerują sposób poruszania się nieznany u dzisiejszych małżów.

Filogeneza

Porównana została przydatność poszczególnych cech morfologii muszli w rozważaniach filogenetycznych. Okazało się, że poza tym, że różne cechy są w różnym stopniu ważne, to jeszcze wagi te różnią się u różnych taksonów, a ponadto różnie silnym sygnałem filogenetycznym są przejścia w różnych kierunkach pomiędzy ich stanami.

Wstępna rekonstrukcja powiązań ewolucyjnych gatunków rodzaju *Pholadomya* (fig. 4), wskazuje na zasadność zaakceptowania podrodzaju *Flabellomya*. Odnośnie powiązań ewolucyjnych pomiędzy badanymi gatunkami, to nowo opisana odmiana *Ph. ambigua* var. n. jest formą pośrednią między *Ph. ambigua* s.s. a *Ph. rajnathi*, *Ph. reticulata* zdaje się być przodkiem (pośrednio i bezpośrednio) wszystkich pozostałych *Bucardio-my* i uznałem ją za pier-wszego przedstawiciela tegoż podrodzaju, a nowy gatunek *Procardia* jest zapewne protoplastą całego podrodzaju, którego większość gatunków tworzy czytelną linię ewoluującą

od bajosu po oligocen. Odnośnie jej powiązania z *Panacca* Dall, 1905 (Parilimyidae) nic nowego powiedzieć nie potrafię.

Dla rodzaju *Goniomya* dokonałem próby określenia relacji przodek-potomek pomiędzy gatunkami. Spośród opisanych z Jury Polskiej form, *G. literata* jest przodkiem *G. moeschi*, zaś *G. scalprum?* jest formą pośrednią między *G. intersectans* a *sulcata*.

Powiązań pomiędzy gatunkami rodzaju *Pleuromya* nie udało się odtworzyć z powodu małej ilości cech. Jednak, dzięki dużej ilości okazów w badanym materiale, można stwierdzić zmiany ewolucyjne u *P. alduini* – od form z rzadkimi i uporządkowanymi ćwieczkami po takie z gęstymi i o zaburzonym rozkładzie, i od form dużych w bajosie, przez małe w batonie, po znowu duże w kelowej (fig. 7). Jest to jedyny przykład mikroewolucji zaobserwowany na badanym materiale.

Inne spostrzeżenia

Znaczna większość stwierdzonych gatunków znana jest zarówno z zachodniej, jak i wschodniej Europy. Wskazuje to na dobrą komunikację zbiornika zalewającego badany obszar z sąsiednimi.

Większość przebadanych form raczej nie będzie przydatna w stratygrafii (fig.9). Potencjalnie przydatna dla stratygrafii może być *Pleuromya alduini*, która jest bardzo pospolita, a u której we wczesnym batonie (w obrębie poz. *zigzag*) następuje zagęszczenie mikroorna-mentu. Ponadto, następstwo gatunków *Gresslya* w ilach mogłoby być przydatne, ale gatunki te są trudne do rozróżnienia jeśli okazy nie są dobrze zachowane. W badaniach stratygraficznych trzeba brać pod uwagę głębokość zagrzebania osobników za życia – równowiekowy im osad zdeponowany jest nieco wyżej, niż muszle *in situ*.

Trudno jest stwierdzić na materiale z Jury Polskiej, na ile poszczególne formy są związane z daną facją, gdyż ta jest związana zwykle ze stratygrafią i trudno rozdzielić te czynniki. *Thracia lata* zdaje się nie występować w osadach gruboziarnistych (nie jest znana z kelowej), zaś *Gresslya peregrina* występuje tylko w nich (kelowej i zlepieńce z przełomu bajosu i batonu).

Sporo gatunków zostało stwierdzonych na podstawie pojedynczych okazów, a kilku cytowanych w literaturze na temat Jury Polskiej nie miałem możliwości zbadać. Również analiza krzywej rozrzedzania (fig. 8) wskazuje, że przebadanie większego materiału powinno powiększyć listę gatunków.

Praca ta byłaby niemożliwa lub wiele by straciła bez przychylności i/lub wsparcia władz i pracowników czynnych kopalń, hobbystów, bibliotekarzy i pracowników naukowych kilku instytucji, oraz rodziny, a zwłaszcza promotora, prof. UO, dr. hab. Adama Bodziocha.

Praca została sfinansowana z grantu KBN/NCN nr N N307 375639.