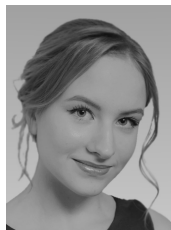


Znaczenie współczesnych liliowców (Crinoidea) dla interpretacji zapisu kopalnego oraz rekonstrukcji paleoekologicznych

Alicja Wilk¹



The significance of extant crinoids (Crinoidea) for interpreting the fossil record and palaeoenvironmental reconstructions. *Prz. Geol.*, 74: 381–387; doi: 10.7306/2026.33

Redaktor prowadząca: Barbara Słodkowska

Abstract. Crinoids (Crinoidea) represent an extant echinoderm clade and constitute a key model group for studying long-term evolutionary dynamics of marine benthic ecosystems. Modern crinoid assemblages display a pronounced ecological dichotomy between highly diverse and morphologically plastic comatulids and relict stalked lineages. Although extant stalked crinoids, including isocrinids, hyocrinids and cyrtocrinids, are largely restricted to deep-water environments characterized by hard substrates, low sedimentation rates, and well-ventilated bottom waters, their fossil record demonstrates that they were once widespread and abundant in shallow-marine settings. This shift highlights a major ecological displacement, most likely driven by increasing predation pressure during the late Mesozoic, and underscores the limitations of direct actualistic analogies. Cyrtocrinids, in particular, exhibit extreme morphological specializations, such as stem reduction or loss, extensive skeletal fusion, and protective arm architectures, resulting in pronounced morphological variability. The occurrence of extant representatives of Jurassic and Cretaceous lineages, often referred to as “living fossils”, highlights the long-term stability of certain crinoid morphologies and ecological strategies, strengthening their utility as models for palaeoenvironmental reconstructions.

Keywords: *echinoderms, crinoids, Articulata, comatulids, isocrinids, hyocrinids, cyrtocrinids*

Szkarłupnie (Echinodermata) to wyłącznie morskie, głównie stenohalinowe bezkręgowce, obejmujące pięć obecnie żyjących gromad. Zalicza się do nich: liliowce (Crinoidea), rozgwiazdy (Asteroidea), węzowidła (Ophiuroidea), jeżowce (Echinoidea) i strzykwy (Holothuroidea). Cechują się one obecnością endoszkieletu zbudowanego z kalcytowych elementów o charakterystycznej trabekularnej strukturze zwanej stereomem, występowaniem układu wodnego oraz symetrią promienistą w stadium dorosłym (np. Radwańska, 1995).

Liliowce z podgromady Articulata pojawiły się w triasie i przetrwały do czasów współczesnych (np. Hess, Messing, 2011), choć najnowsze dane molekularne wskazują, że ich korzenie mogą sięgać późnego paleozoiku (Rouse i in., 2026). Podważa to wcześniejsze poglądy, zgodnie z którymi Articulata wyewoluowała dopiero po wielkim wymieraniu na granicy permu i triasu. Zamiast tego okazuje się, że już w permie mogły istnieć przodkowie dzisiejszych Isocrinida. Typowo paleozoiczne grupy zaliczane do Camerata, Flexibilia i Inadunata bezpowrotnie wymarły na granicy perm/trias (np. Hess i in., 1999).

Podgromada Articulata obejmuje wszystkie żyjące obecnie liliowce, zarówno formy osiadłe, jak i swobodnie poruszające się komatulidy (gwiazdy pierzaste; *feather stars*). Charakteryzuje się ona brakiem płytek analnych u osobników dorosłych (np. Hess, 2006). Większość spośród ok. 600 obecnie żyjących gatunków liliowców stanowią swobodnie poruszające się komatulidy (Comatulida), w przeważającej części pozbawione łodygi. Formy bezłodygowe zamieszkują płytkie wody tropikalne, choć obecne są one także w strefach polarnych (Hess i in., 1999). Wykazują przy tym niezwykłą plastyczność morfologiczną, co utrud-

nia ich klasyfikację i sugeruje trwającą dywersyfikację tej grupy (Messing, 1997). Pozostałe ok. 80 gatunków osiadłych liliowców (łodygowe komatulidy; izokrynydy, Isocrinida; hiokrynydy, Hyocrinida; cyrtokrynydy, Cyrtocrinida) jest ograniczonych do wód relatywnie głębokich (Hess i in., 1999), co zostanie omówione w dalszej części pracy. Fakt, że artikulaty pojawiły się w zapisie kopalnym na początku mezozoiku, a być może w paleozoiku, o czym wspomiano powyżej, i że obejmują wszystkie współczesne formy liliowców, czyni tę podgromadę kluczową jednostką w badaniach ewolucyjnych i filogenetycznych gromady Crinoidea. Z tego względu stanowią one jedyne ogniwo łączące bogaty zapis kopalny tej gromady z danymi molekularnymi, rozwojowymi i ekologicznymi form żyjących, a tym samym odgrywają zasadniczą rolę w rekonstrukcji ewolucji i filogenezy gromady Crinoidea. Analiza biologii i ekologii współczesnych liliowców dostarcza narzędzi do bardziej precyzyjnej interpretacji morfologii funkcjonalnej struktur szkieletowych w materiale kopalnym, tafonomii i paleoekologii zespołów liliowcowych oraz rekonstrukcji warunków sedymentacji i parametrów paleośrodowiskowych dawnych mórz.

Celem niniejszej pracy jest przedstawienie różnorodności morfologicznej, ekologicznej i batymetrycznej dzisiejszych liliowców (Crinoidea), ze szczególnym uwzględnieniem kontrastu pomiędzy swobodnie żyjącymi komatulidami, a reliktowymi liniami łodygowymi (izokrynydy, hiokrynydy, cyrtokrynydy). W pracy przeanalizowano ich kluczowe adaptacje morfologiczne w kontekście zajmowanych nisz ekologicznych, obecne rozmieszczenie przestrzenne oraz znaczenie głębokiego morza jako długoterminowego refugium ewolucyjnego. Szczególną uwagę poświęcono for-

¹ Wydział Nauk Przyrodniczych, Uniwersytet Śląski w Katowicach, ul. Będzińska 60, 41-200 Sosnowiec; alicja.wilk2006@gmail.com; ORCID ID: 0009-0007-7272-6432

mom określanych mianem „żywych skamieniałości” oraz roli danych aktualistycznych w interpretacji zapisu kopalnego liliowców.

KOMATULIDY

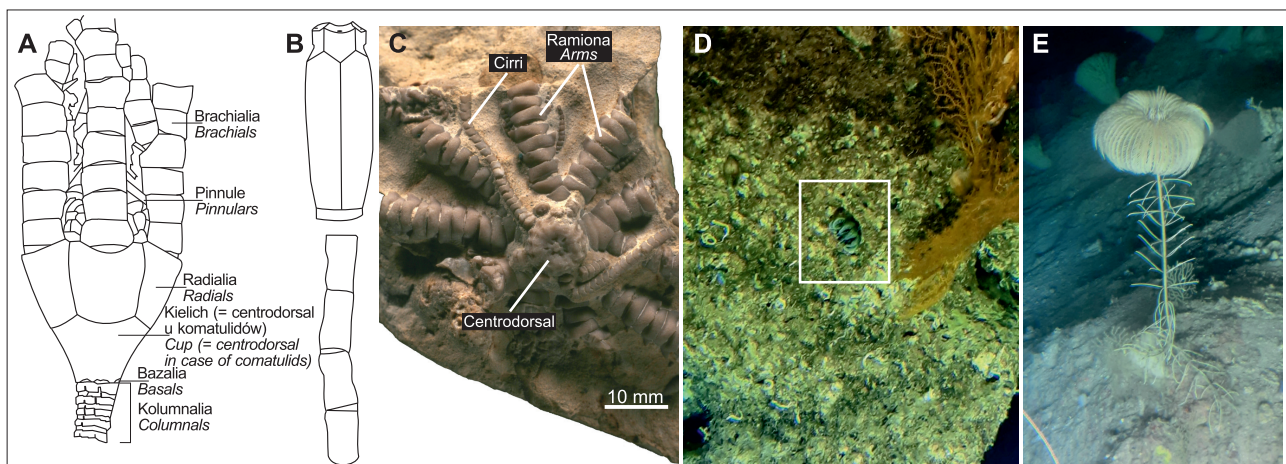
Formy bezłodygowe

W większości przypadków komatulidy nie mają łodygi w stadium dorosłym, a do obiektów na dnie morskim przyczepiają się bocznymi wyrostkami (wąsami), tzw. cirri, które są połączone z płytką centrodorsalną. Ta z kolei jest zaopatrzona w płytki radialne, od których odchodzą ramiona (ryc. 1C). Hess i in. (1999) zwracali uwagę, że zespoły komatulidów związane z rafami cechują się wysoką różnorodnością gatunkową. Jednocześnie podkreślali oni znaczny zakres zmienności morfologicznej obserwowanej w obrębie pojedynczych gatunków wolnożyjących liliowców. Jako przykład takiej plastyczności wewnątrzgatunkowej przywoływano populacje z Antyli i Bahamów, gdzie osobniki tego samego taksonu różniły się zarówno liczbą, jak i długością ramion, co interpretowano jako efekt zróżnicowanej dostępności zasobów pokarmowych. Hess i in. (1999) oraz Hess i Messing (2011 i literatura tam cytowana) wskazywali ponadto, że komatulidy wykazują wyraźne zróżnicowanie ekologiczne, zajmując odmienne mikrosiedliska w obrębie raf. Część form jest związana z obszarami o intensywnym przepływie wody, inne natomiast wykorzystują szczeliny i zagłębienia, z których wysuwają ramiona pomiędzy strukturami koralowymi. Zdaniem Hessa i in. (1999) współczesne komatulidy występują najczęściej na głębokościach 1–70 m p.p.m., co przez wielu autorów było interpretowane jako przesłanka do traktowania ich jako wskaźników środowisk płytkowodnych lub relatywnie płytkich (np. Salamon, 2008a; Salamon i in., 2009; Zamora i in., 2018). Badania innych autorów wykazały jednak, że grupa ta nie jest ograniczona wyłącznie do strefy pływicznej (np. Mei i in., 2023).

Niedawno Veitch i Baumiller (2021), Veitch (2022) oraz Gorzelak i Salamon (2023, 2024) na podstawie obserwacji *in situ* dokumentowali powszechne występowanie

komatulidów u wybrzeży Hondurasu na głębokościach sięgających ok. 650 m p.p.m. W środowiskach tych współwystępowały one z jamochłonami, wężowidłami, gąbkami, głowonogami, krewetkami oraz innymi szkarłupniami, zasiedlając strome ściany dna morskiego o silnie ukształtowanej powierzchni, z licznymi zagłębieniami, tunelami i jaskiniami. Obserwacje te potwierdzają, że komatulidy preferują twarde, stabilne podłoże, unikają osadów mulistych, chyba że dysponują silnie wydłużonymi cirri, które zapobiegają zapadaniu się ciała zwierzęcia w miękkim osadzie. Wraz z niektórymi formami łodygowymi są one również zaskakująco częstym elementem fauny chłodniejszych wód północnych i antarktycznych (Hess, Messing, 2011).

Najwyższe bogactwo gatunkowe współczesnych liliowców pierzastych notuje się na rozległych rafach koralowych strefy Indo-Pacyfiku (Meyer, Macurda, 1980; Hess i in., 1999). Jak wskazywali Meyer i Macurda (1980), w niektórych lokalizacjach liczba współwystępujących gatunków komatulidów może sięgać ok. 30. Jednym z najlepiej udokumentowanych przykładów jest Lizard Island na obszarze Wielkiej Rify Barrierowej, gdzie formy te zasiedlają wyjątkowo płytkie środowiska morskie. Z kolei Messing (1997) zwracał uwagę, że w niektórych rejonach zagęszczenie komatulidów jest bardzo wysokie, lokalnie nawet do 115 osobników, reprezentujących 12 gatunków na m², jak ma to miejsce na północnych wybrzeżach Papui-Nowej Gwinei. Podobnie, Macurda i Meyer (1977) dokumentowali, że w strefie przybrzeżnej zachodnich Karaibów, na głębokościach rzędu 1–3 m p.p.m., liczebność tych liliowców przekraczała 20 osobników na m². Porównywalne zagęszczenie dokumentowano w zapisie kopalnym, np. *Paracomatula helvetica* z bajosu Szwajcarii (Hess, 1951), dla której autor ten sugerował lokalne nagromadzenia liczące do 25 osobników na m², przy czym była to jedyna tego typu masowa koncentracja w analizowanym materiale. Z kolei Salamon i in. (2009) odnotowali nieco ponad 100 płytek centrodorsalnych *Glenotremites paradoxus* z tzw. warstwy konulusowej turonu południowej Polski, choć określili tę koncentrację mianem *Lagerstätte*. Warto jednak podkreślić, że tego typu dane paleontologiczne nie są w pełni porównywalne z obserwacjami współczesnymi,



Ryc. 1. Przykłady liliowców wymienianych w tekście artykułu. **A** – hiokrynid, **B** – łodygowy komatulid, **C** – bezłodygowy komatulid, **D** – cyrtokrynid, **E** – izokrynid. Na ryc. A i C zaznaczono elementy morfologiczne liliowców wymieniane w tekście. A–B przerysowane z Hess, Messing (2011), C–E z kolekcji M. Salamona

Fig. 1. Examples of crinoids mentioned in the text of the article. **A** – hyocrinid, **B** – stalked comatulid, **C** – stalkless comatulid, **D** – cyrtocrinid, **E** – isocrinid. Figures A and C show the morphological elements of crinoids mentioned in the text. A–B redrawn from Hess, Messing (2011); C–E from the collection of M. Salamon

przede wszystkim ze względu na brak precyzyjnych informacji o powierzchni, z której pochodzi materiał, a także z uwagi na zjawisko uśrednienia czasowego (*time-averaging*), polegające na kumulacji szczątków z różnych okresów w jednym poziomie osadowym (Kidwell, Flessa, 1995). W konsekwencji obserwowane koncentracje mogą odzwierciedlać długotrwałą akumulację szczątków, a nie rzeczywiste, synchroniczne zagęszczenia populacji. Szerzej zagadnienie występowania komatulidów w osadach mezo- i kenozoicznych Polski omawiali m.in. Pisera (1983), Radwańska (1987, 2003, 2005, 2007), Salamon i Zatoń (2007), Salamon (2008b) oraz Salamon i in. (2025a).

Formy łądygowe

Hess i Messing (2011) zaliczyli do komatulidów także przedstawicieli dwóch rzędów, które zachowują łądygę w stadium dorosłym: Bourgueticrinina oraz Guillecrinina. Bourguetikrynidy (ryc. 1B), mimo że przez niektórych również obecnie łączone z millerikrynidami (Millericrinida) ze względu na brak cirri, wyróżniają się unikatowym, synartialnym typem artykulacji pomiędzy kolumnaliami, rozpoznanym m.in. u bezłądygowych komatulidów w stadium juwenilnym. Na tej podstawie Simms (1988) postulował ich pochodzenie z linii izokrynidowo-komatulidowej, interpretując ten proces jako efekt pedomorfozy. Rouse i in. (2026) także widzieli bourguetikrynidy wśród komatulidów, ale zwracali uwagę, że wśród tych liliowców obecne są formy (np. *Atopocrinus*), które są ściśle spokrewnione z łądygowymi hiokrynidami, przez co konieczne są dalsze rewizje taksonomiczne tej grupy szkarłupni.

Odmianą historię klasyfikacyjną mają guillekrynidy, reprezentowane współcześnie przez rodzaj *Guillecrinus*, które pierwotnie były zaliczane do paleozoicznych Inadunata, ze względu na domniemaną obecność płytek infrabazalnych w kielichu (Roux, 1985; Bourseau i in., 1991). Późniejsze analizy przeprowadzone przez Améziane i Rouxa (2005) wykazały jednak, że elementy te u guillekrynidów nie występują. Autorzy ci zwrócili ponadto uwagę na ich pokrewieństwo z rodziną Hyocrinidae (charakterystyka poniżej) oraz bourguetikrynidami. Mironov i Sorokina (1998) przypisali te liliowce do Hyocrinida na podstawie zespołu cech wspólnych, natomiast Hess i Messing (2011) zaliczyli Guillecrinina do Comatulida, zgodnie z wynikami analiz molekularnych przedstawionych przez Cohena i in. (2004).

Wszyscy współcześnie żyjący przedstawiciele łądygowych komatulidów są notowani wyłącznie ze środowisk głębokich i skrajnie głębokich, choć ich kopalni przedstawiciele są znani także ze środowisk płytkowodnych (np. Salamon, 2007). Roux i in. (2025) wskazywali, że gatunki należące do rodzin Bathycrinidae i Hyocrinidae w regionie Indo-Pacyfiku pojawiają się już na głębokościach rzędu 500–600 m p.p.m., przy czym ich największa liczebność jest obserwowana poniżej 1000 m p.p.m. Wcześniej Tunnicliffe i in. (2016) podawali, że minimalna głębokość występowania Bathycrinidae wynosi ok. 200 m p.p.m. Z kolei Roux (1976) oraz Roux i in. (2019) notowali rodzaj *Cherbonniercrinus* z przedziału 330–627 m p.p.m. w Zatoce Biskajskiej. Ponadto Roux i in. (2025) wykazali, że osady plioceńskie z 1460 m p.p.m. w rejonie wyspy Rodrigues zawierały szczątki gatunków autochtonicznych i subautochtonicznych, zasiedlających środowiska o głębokości co najmniej 600–1000 m p.p.m., co sugeruje środowisko depozycyjne >1000 m p.p.m. Po raz pierwszy rozpoznano

w nich rodzaj *Paraconocrinus*, dotąd znany tylko z Europy Zachodniej, wskazując na możliwość jego przetrwania do czasów współczesnych. Najgłębiej żyjące łądygowe komatulidy stwierdzono natomiast w zachodnim Pacyfiku w rejonie Japonii, gdzie Oji i in. (2008) opisali ich występowanie na głębokości przekraczającej 9000 m p.p.m.

Łądygowe bourguetikrynidy z rodzaju *Democrinus* współwystępują z komatulidami omówionymi powyżej i należą do jednych z najlepiej poznanych współczesnych liliowców głębokomorskich. Grupa ta była przedmiotem licznych, szczegółowych badań ekologicznych (m.in. Veitch, Baumiller, 2021; Veitch, 2022; por. także Gorzelak, Salamon, 2024). Niektóre z nich jednoznacznie wskazują, że *Democrinus* doświadcza istotnie niższej presji drapieżniczej niż liliowce zasiedlające środowiska płytkowodne. Obserwacje te pozostają w pełnej zgodności zarówno z ogólną zależnością polegającą na spadku intensywności drapieżnictwa wraz ze wzrostem głębokości, jak i z hipotezą zakładającą, że środowiska głębokowodne mogą pełnić funkcję refugium dla liliowców osiadłych, nieprzystosowanych do funkcjonowania w warunkach silnej presji ze strony drapieżników.

LILIWCE ŁĄDYGOWE

Hiokrynidy (Hyocrinida)

Hiokrynidy należą do liliowców o stosunkowo „prostej” budowie, których kielich jest osadzony na relatywnie długiej łądydze zbudowanej z niskich kolumnaliów (ryc. 1A). Łądyga jest pozbawiona cirri, pełniących u innych liliowców funkcję stabilizującą pozycję zwierzęcia na powierzchni dna. Zamiast tego, hiokrynidy przytwierdzają się do podłoża za pomocą bazalnego dysku zakotwiczonego w twarde podłożu (Roux, Pawson, 1999). Kielich jest zbudowany z cienkich płytek, z których wyrasta pięć wąskich ramion, gęsto pokrytych pinnulami, odpowiedzialnymi za efektywne wychwytywanie cząstek pokarmowych z wody.

Roux i Pawson (1999) wskazywali, że hiokrynidy zasiedlają głębokie i zimne wody, a także wykazują wyraźne preferencje do środowisk o zróżnicowanej rzeźbie dna, takich jak strome zbocza, podwodne stoki oraz wzniesienia, zazwyczaj na głębokościach rzędu 500–700 m p.p.m. (Roux, 1980). Badania te wykazały ponadto wyraźne zróżnicowanie batymetryczne wielkości osobników. Większe okazy występują głównie w bardziej eksponowanych, dynamicznych środowiskach stokowych i na wzniesieniach, natomiast formy mniejsze dominują na równinach abisalnych, gdzie dostępność pokarmu jest wyraźnie ograniczona. Roux (1980) oraz Roux i Pawson (1999) sugerowali, że deficyt zasobów troficznych może stanowić jedną z głównych przyczyn wyjątkowo delikatnej budowy szkieletu hiokrynidów.

Podobnie jak w przypadku komatulidów, hiokrynidy cechują się dużą zmiennością fenotypową w obrębie gatunków (Roux, 2002). Hess i in. (1999) oraz Hess i Messing (2011) podkreślali dodatkowo, że wiele taksonów znanych jest wyłącznie z pojedynczych okazów, co uniemożliwia przeprowadzenie analiz zmienności morfologicznej. W konsekwencji utrudnia to wprowadzanie pośrednich kategorii taksonomicznych, takich jak podrodziny czy podrodzaje, pomimo istnienia wyraźnych różnic morfologicznych, obserwowanych pomiędzy poszczególnymi gatunkami.

Cyrtokrynidy (Cyrtocrinida)

Łodyga tych liliowców jest zazwyczaj silnie skrócona lub całkowicie zredukowana, a u licznych form nie występuje wcale. Kielich jest zbudowany z mocno zrośniętych radialiów, których nachylone powierzchnie stawowe stały się podstawą do potocznego określenia tej grupy mianem „krzywych liliowców” (*crooked crinoids*; Hess i in., 1999). Ramiona u większości cyrtokrynidów uległy daleko posuniętej redukcji. Są one krótkie, słabo rozwinięte lub całkowicie ukryte w obrębie kielicha, gdzie mogą być ciasno zwinięte bądź zamknięte przez pierścienie brachialiów. Taka budowa szkieletu pełniła funkcję ochronną i sprzyjała powstaniu znacznej zmienności morfologicznej w obrębie grupy (por. Hess, 2006; Hess, Messing, 2011).

Cyrtokrynidy stanowią grupę wyspecjalizowanych, na ogół niewielkich liliowców (ryc. 1D), których historia ewolucyjna sięga późnego triasu i które przetrwały do czasów współczesnych (np. Hess, 2006). Zarówno w zapisie kopalnym, jak i współcześnie są one konsekwentnie związane ze środowiskami o niskim tempie sedymentacji. Współczesne formy zasiedlają przede wszystkim głębokości 200–900 m p.p.m. (np. Hess i in., 1999; Wisshak i in., 2008; Syverson i in., 2014; Gorzelak, Salamon, 2023, 2024), gdzie są trwale przytwierdzone do skał, głazów lub stropów podmorskich jaskiń. Ich kopalni przedstawiciele wykazywali natomiast znacznie szersze spektrum batymetryczne, występując zarówno w środowiskach relatywnie płytkich, jak i głębokowodnych (por. Hess, 1975, 2006; Salamon, Gorzelak, 2007; Salamon, 2008c, 2009; Zatoń i in., 2008; Zamora i in., 2018; Zamora, López-Horgue, 2022), przy czym niemal niezmiennie byli związani z podłożami stałymi oraz dobrze wentylowanymi wodami dennymi.

Szczególnie istotne dla rekonstrukcji anatomii, paleobiologii i paleoekologii cyrtokrynidów są nieliczne formy współcześnie żyjące, określone przez Hessa i in. (1999) mianem „żywych skamieniałości”. Kluczową rolę odgrywa tu rodzaj *Cyathidium*, który przez długi czas był uznawany za wymarły pod koniec kredy. Odkrycie w drugiej połowie XX w. współczesnych gatunków takich jak *Cyathidium foresti* oraz *C. plantei* (Cherbonnier, Guille, 1972; Heinzeller, Fechter, 1995; Heinzeller i in., 1996; patrz też Wisshak i in., 2008) ujawniło zadziwiającą ciągłość morfologiczną tej linii od cenomanu po czasy obecne. Gatunki te, cementowane kielichem do skał lub stropów podmorskich jaskiń, wykazują niemal identyczną budowę jak kopalne *Cyathidium depressum*, uznawane za ich przodka (Hess i in., 1999; Wisshak i in., 2008). *Cyathidium* na pierwszy rzut oka niemal nie przypomina klasycznego liliowca. Jego kielich tworzy zwartą, zamkniętą strukturę, a drobne, spiralnie zwinięte ramiona mogą być całkowicie ukryte w obszernej jamie radialnej.

Kolejnym bezłodygowym przedstawicielem cyrtokrynidów jest *Holopus*, spotykany najczęściej na głębokościach 300–400 m p.p.m. (Grimmer, Holland, 1990). Bourseau i in. (1991) wskazywali, że maksymalna głębokość jego występowania sięga ok. 500 m p.p.m., podkreślając jednocześnie jego wyraźne preferencje do zasiedlania stromych ścian skalnych oraz jaskiń podmorskich (patrz np. ryc. 12 w: Gorzelak, Salamon, 2023). Odkrycia gatunków spoza regionu karaibskiego, m.in. w rejonie Nowej Kaledonii, wykazały, że zasięg tej grupy jest znacznie szerszy, a jej różnorodność większa niż wcześniej przypusz-

czano (Hess i in., 1999; Martiez-Soares i in., 2024). Sensacyjnym potwierdzeniem hipotez paleozoogeograficznych było odnalezienie żywego przedstawiciela jurajskiego rodzaju *Neogymnocrinus*, licznie reprezentowanego na wzniesieniach podmorskich na głębokościach od 300 do 500 m p.p.m. (Bourseau i in., 1991). Na szczególną uwagę zasługuje fakt, że fauna cyrtokrynidów zachodniego Pacyfiku, zwłaszcza zespoły z rejonu Nowej Kaledonii, ma wybitnie archaiczny charakter i wykazuje bliskie pokrewieństwo z mezozoiczną fauną Tetydy (Hess i in., 1999). Do najbardziej osobliwych form należy *Caledonicrinus vaubani*, dziesięcioramienny gatunek o radialiach tworzących wyraźny pierścień, którego łodyga jest zbudowana z zaokrąglonych kolumnaliów, pozbawionych cirri i zakończona dyskiem bazalnym. Heinzeller i in. (1996) zwracali uwagę, że ze względu na cechy neuroanatomiczne takson ten może reprezentować odrębną linię ewolucyjną. Istotnym komponentem tej fauny jest również *Proisocrinus ruberrimus*, duży izokrynid (szczegółowa charakterystyka izokrynidów znajduje się poniżej), a także komatulid *Guillecrinus neocaledonicus* oraz cyrtokrynid *Neogymnocrinus richeri*, posiadający pięć słabo pinnulowanych ramion. Hess i in. (1999) podkreślali szczególne znaczenie ewolucyjne tego ostatniego gatunku. Odkrycie żyjącego przedstawiciela rodzaju *Neogymnocrinus* potwierdza trafność rekonstrukcji morfologicznych zaproponowanych przez Jaekela (1918).

Izokrynidy (Isocrinida)

Izokrynidy, stanowiące dominującą grupę mezozoicznych liliowców łodygowych, pojawiły się w zapisie kopalnym już w anizyku (lub wcześniej, jak ostatnio sugerowali Rouse i in., 2026) i przetrwały do czasów współczesnych. Obecne zróżnicowanie taksonomiczne oraz liczebność tej grupy są jednak wyraźnie zredukowane w porównaniu z ich rozkwitem obserwowanym w triasie, jurze oraz kredzie (Hess, Messing, 2011). Organizmy te cechują się relatywnie wydłużoną i smukłą łodygą, zaopatrzoną w cirri, na której jest osadzony kielich, wykazujący zmienność morfologiczną w zakresie liczby ramion (ryc. 1E). Ramiona, które pełnią funkcję wyspecjalizowanego aparatu filtracyjnego, często są obiektem żerowania drapieżnych ryb; w rzeczywistości to najczęściej organizmy bytujące w ich obrębie stanowiły istotny składnik diety wielu gatunków ryb drapieżnych (np. Oji, 1996).

Istotną rolę drapieżnictwa ryb w ekologii izokrynidów potwierdzają obserwacje współczesnych przedstawicieli tej grupy. Oji (1996) wykazał, że u karaibskiego izokrynida *Endoxocrinus parrae*, występującego w płytszych środowiskach morskich, częstość występowania zregenerowanych ramion jest istotnie wyższa niż u osobników tego samego gatunku zasiedlających większe głębokości. Zjawisko to jest interpretowane jako efekt intensywniejszego subletalnego drapieżnictwa w płytszych strefach batymetrycznych.

Od dawna postulowano istnienie antagonistycznych interakcji pomiędzy rybami a liliowcami, potencjalnie istotnych dla ekologii i ewolucji tej grupy (Baumiller, Gahn, 2004; Saulsbury, Baumiller, 2020). Bezpośrednie dane dokumentujące takie relacje pochodzą jednak niemal wyłącznie z badań nad płytkowodnymi komatulidami (np. Meyer, Ausich, 1983; Meyer i in., 1984), podczas gdy w przypadku liliowców łodygowych opierają się głównie

na przesłankach pośrednich, takich jak częstość regeneracji ramion (np. Oji, 1996). Obserwacje aktualistyczne, sugerujące bezpośrednie interakcje ryb z izokrynidami, są nieliczne i niejednoznaczne. Przykładowo, interpretacja fotografii przedstawiającej rybę Oreosomatidae w sąsiedztwie *Diplocrinus (Annacrinus) wyvillethomsoni* jako dowodu żerowania (Conan i in., 1981) została zakwestionowana jako artefakt obserwacyjny (Messing i in., 1988). Podobnie obserwacje współwystępowania *Antigonia capros* i *Cenocrinus asterius* (Baumiller i in., 1991) nie dały dowodów na fizyczny kontakt ani drapieżnictwo. Dopiero badania Gorzelaka i in. (2025) dostarczyły pierwszego dowodu na antagonistyczne interakcje między rybami a głębokowodnymi liliowcami łądogowymi. Badania te pokazały, że celem ataków ryb były ramiona (być może epibionty, zasiedlające bruzdy ambulakralne), co sugeruje pośredni i bardziej złożony charakter tych interakcji.

Najpłycej odnotowane współczesne izokrynidy są obecnie znane z zachodniego Pacyfiku z głębokości ok. 100 m p.p.m., natomiast w Oceanie Atlantyckim stwierdzono je na głębokości ok. 170 m p.p.m. Zanik tych liliowców z płytkich wód współczesnych oceanów był tradycyjnie interpretowany jako konsekwencja nasilonego drapieżnictwa ze strony ryb, trwającego od późnego mezozoiku (Meyer, Macurda, 1977; Meyer, 1985; Oji, 1996). Z drugiej strony, szczególnie w ostatnich latach, pojawiło się wiele danych wskazujących, że postmezozoiczne izokrynidy były powszechnie obecne również w środowiskach płytkowodnych, zwłaszcza na półkuli południowej (np. Whittle i in., 2018; Salamon i in., 2024, 2025b oraz literatura tam cytowana). Z kolei jednym z najgłębiej stwierdzonych przedstawicieli tej grupy był *Annacrinus wyvillethomsoni*, odnotowany na stoku kontynentalnym Zatoki Biskajskiej na głębokości 1246 m p.p.m. (Conan i in., 1981).

Hess i in. (1999) podkreślali, że o ile kopalne izokrynidy zasiedlały głównie miękkie dna, o tyle formy współczesne wykazują wyraźną preferencję do obszarów o umiarkowanym przepływie wody, przy czym największe zagęszczenia populacji liliowców są obserwowane na wyniesieniach topograficznych narażonych na intensyfikację prądów dennych. Zjawisko to zostało szczegółowo udokumentowane podczas badań prowadzonych w Cieśninie Florydzkiej, gdzie liliowce licznie występowały na stokach zbudowanych z twardego podłoża na głębokościach 500–700 m p.p.m. Najliczniejszymi taksonami są tam izokrynidy *Diplocrinus maclareanus*, osiągający zagęszczenia rzędu 15–20 osobników na m² oraz znacznie większy *Endoxocrinus parrae*, cechujący się mniejszą liczebnością. Organizmy te były przytwierdzone do twardego dna za pomocą cirri, zlokalizowanych głównie w dystalnej części łądygi, a ich korony formowały charakterystyczny, paraboliczny wachlarz filtracyjny z oralną stroną ustawioną zgodnie z kierunkiem przepływu wody. W tym rejonie stosunkowo pospolity był również bourguetikrynid *Democrinus*, natomiast drobny, pedomorficzny komatulid *Comatilia iridometriformis* osiągał zagęszczenia dochodzące do 65 osobników na m². Obszary położone pomiędzy wyniesieniami topograficznymi były zasiedlane przez te same liliowce, a także przez innego izokrynida – *Isocrinus blakei*. Liliowce przytwierdzały się tam do twardego podłoża, natomiast w miejscach o dnie nieskonsolidowanym wykorzystywały niewielkie fragmenty rumoszu skalnego oraz muszle jako substrat do

zakotwiczenia. Nieskonsolidowane osady pozbawione możliwości przytwierdzenia były niemal całkowicie pozbawione liliowców.

WNIOSKI KOŃCOWE

Współczesne zespoły liliowców łądogowych stanowią reliktowe pozostałości dawnej znacznie bardziej zróżnicowanej fauny mezozoicznej, której współczesne rozmieszczenie przestrzenne i batymetryczne jest w dużej mierze wynikiem zwiększonej presji drapieżniczej. Częste ślady regeneracji i deformacji szkieletowych obserwowane zarówno u form kopalnych, jak i współczesnych potwierdzają długą historię interakcji drapieżnik–ofiara, przy czym ich znaczenie ekologiczne ulegało istotnemu osłabieniu wraz z przejściem liliowców do środowisk głębokowodnych. Z tego względu wnioskowanie o ich przeszłym zróżnicowaniu i ekologii wyłącznie na podstawie form współczesnych jest ograniczone i wymaga ostrożnego stosowania zasady aktualizmu. Niemniej jednak współczesne liliowce mogą być analogami ekologicznymi i funkcjonalnymi form kopalnych i dostarczać pomocnych danych interpretacyjnych.

Obecnie głębokie środowiska morskie pełnią funkcję refugium dla liliowców osiadłych, które w płytszych strefach zostały w znacznym stopniu wyparte w wyniku nasiloniej presji drapieżniczej. Z tego względu stanowią one cenny model badawczy do analizowania relacji drapieżnik–ofiara oraz testowania hipotez, które dotyczą wpływu presji drapieżniczej na rozmieszczenie batymetryczne i ewolucję bentosu.

Cyrtokrynidy reprezentują skrajny przykład specjalizacji morfologicznej i ekologicznej, w którym redukcja lub utrata łądygi, silna fuzja elementów szkieletowych oraz mechanizmy ochronne ramion odzwierciedlają adaptację do życia na stałych podłożach w warunkach niskiej sedymentacji.

Uderzająca zgodność morfologiczna pomiędzy formami kopalnymi i współczesnymi („żywe skamieniałości”) wskazuje na wyjątkową stabilność planu budowy ciała niektórych liliowców głębokomorskich, sugerując istnienie długotrwałych, konserwatywnych nisz ekologicznych w strefach batialnych.

Fauna liliowców zachodniego Pacyfiku, szczególnie zespoły z rejonu Nowej Kaledonii, zachowuje wybitnie archaiczny charakter, wykazując bliskie pokrewieństwo z mezozoiczną fauną Tetydy i stanowi współczesny odpowiednik dawnych zespołów liliowcowych.

Autorka pragnie serdecznie podziękować Recenzentowi za szereg cennych uwag, które pozwoliły uniknąć błędów i nieścisłości. Podziękowania należą się także Panu Profesorowi Mariuszowi Salamonowi za wiele życzliwych i cennych wskazówek merytorycznych, udostępnienie literatury oraz możliwość wykorzystania fotografii liliowców zaprezentowanych na ryc. 1.

LITERATURA

- AMÉZIANE N., ROUX M. 2005 – Environmental control versus phylogenetic fingerprint in ontogeny: the example of the development of the stalk in the genus *Guillecrinus* (stalked crinoids, Echinodermata). *Journal of Natural History*, 39: 2851–2859.
- BAUMILLER T.K., GAHN F.J. 2004 – Testing predation-driven evolution with Paleozoic crinoid arm regeneration. *Science*, 305: 1453–1455.

- BAUMILLER T.K., LABARBERA M., WOODLEY J.D. 1991 – Ecology and functional morphology of the isocrinid *Cenocrinus asterius* (Linnaeus) (Echinodermata: Crinoidea): *in situ* and laboratory experiments and observations. *Bulletin of Marine Science*, 48: 731–748.
- BOURSEAU J.-P., AMÉZIANE N., AVOCAT R., ROUX M. 1991 – Echinodermata: Les Crinoïdes pédonculés de Nouvelle-Calédonie. [W:] Crosnier A. (red.), Résultats des Campagnes Musorstom, 8. Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle. Série A, Zoologie, 151: 229–233.
- CHERBONNIER G., GUILLE A. 1972 – Sur une espèce actuelle de crinoïde crétacique de la famille Holopodidae: *Cyathidium foresti* nov. sp. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, Série D, 274: 2193–2196.
- COHEN B.L., AMÉZIANE N., ELÉAUME M., DE FORGES B.R. 2004 – Crinoid phylogeny: a preliminary analysis. *Marine Biology*, 144: 605–617.
- CONAN G., ROUX M., SIBUET M. 1981 – A photographic survey of a population of the stalked crinoid *Diplocrinus (Annacrinus) wyvillethomsoni* (Echinodermata) from the bathyal slope of the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research*, 28A: 441–453.
- GRIMMER J.C., HOLLAND N.D. 1990 – The structure of a sessile, stalkless crinoid (*Holopus rangii*). *Acta Zoologica*, 71: 61–67.
- GORZELAK P., SALAMON M.A. 2023 – Eksploracja głębin Morza Karaibskiego w rejonie wyspy Roatán (Honduras) przez polskich paleontologów – najważniejszą kluczem do poznania przeszłości. *Przegląd Geologiczny*, 71 (2): 71–81.
- GORZELAK P., SALAMON M.A. 2024 – Życie w otchłani – kontynuacja badań głębokomorskich przez polskich paleontologów w rejonie wyspy Roatán (Honduras). *Przegląd Geologiczny*, 72 (9): 460–463.
- GORZELAK P., SALAMON M.A., MESSING C.G., BAUMILLER T.K. 2025 – Fish-sea lily interactions as observed from a submersible: Paleontological implications. *Ecology*, 106 (5); <https://doi.org/10.1002/ecy.70092>
- HEINZELLER T., FECHTER H. 1995 – Microscopical Anatomy of the Cyrtocrinid *Cyathidium meteorensis* (sive *foresti*) (Echinodermata, Crinoidea). *Acta Zoologica*, 76: 25–34.
- HEINZELLER T., FRICKE H., BOURSEAU J.-P., AMÉZIANE COMINARDIN, WELSCH U. 1996 – *Cyathidium plantei* sp. n., an extant cyrtocrinid (Echinodermata, Crinoidea) – morphologically identical to the fossil *Cyathidium depressum* (Cretaceous, Cenomanian). *Zoologica Scripta*, 25: 77–84.
- HESS H. 1951 – Ein neuer Crinoide aus dem mittleren Dogger der Nordschweiz (*Paracomatula helvetica* n. gen. n. sp.). *Eclogae Geologicae Helveticae*, 43: 208–216.
- HESS H. 1975 – Die fossilen Echinodermen des Schweizer Juras. *Veröffentlichungen aus dem Naturhistorischen Museum Basel*, 8: 1–130.
- HESS H. 2006 – Crinoids (Echinodermata) from the Lower Jurassic (upper Pliensbachian) of Arzo, southern Switzerland. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, 126.
- HESS H., MESSING C.G. 2011 – Treatise on Invertebrate Paleontology, Part T. [W:] Ausich W.I. (red.), Echinodermata 2, revised, Crinoidea, 3. The University of Kansas, Paleontological Institute, Lawrence.
- HESS H., AUSICH W.I., BRETT C.E., SIMMS M.J. 1999 – Fossil crinoids. Cambridge University Press, Cambridge.
- JAEKEL O. 1918 – Phylogenie und System der Palmatozoen. *Paläontologische Zeitschrift*, 3: 1–128.
- KIDWELL S.M., FLESSA K.W. 1995 – The Quality of the fossil record: Populations, species and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 269–299.
- MACURDA D.B. Jr., MEYER D.L. 1977 – Crinoids of West Indian Coral Reefs. *Studies in Geology*, 4: 231–237.
- MARTIEZ-SOARES P., ROUX M., GIUSBERTI L., GATTO R., ELÉAUME M., AMÉZIANE N. 2024 – New Eocene species of the crinoid genera *Holopus* and *Cyathidium* (Cyrtocrinida: Holopodidae) from north-eastern Italy. *Zootaxa*, 5541 (4): 401–437.
- MEI Z., SHA Z., SUN S. 2023 – Going deeper and further: a range and depth extension for the deep-sea feather star *Paratelecrinus cubensis* (Carpenter, 1881) (Comatulida, Atelecrinidae), first record from the Western Pacific. *ZooKeys*, 1184: 103–113.
- MESSING C.G. 1997 – Living Comatulids. [W:] Waters J.A., Maples C.G. (red.), *Geobiology of Echinoderms*. Paleontological Society Papers, 3: 3–30.
- MESSING C.G., ROSESMYTH M.C., MAILER S.R., MILLER J.E. 1988 – Relocation movement in a stalked crinoid (Echinodermata). *Bulletin of Marine Science*, 42: 480–487.
- MEYER D.L. 1985 – Evolutionary implications of predation on Recent comatulid crinoids from the Great Barrier Reef. *Paleobiology*, 11 (2): 154–164.
- MEYER D.L., AUSICH W.I. 1983 – Biotic Interactions among Recent and among Fossil Crinoids. [W:] Tevesz M.F.S., Mccall P.L. (red.), *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*. New York, Plenum: 377–427.
- MEYER D.L., MACURDA D.B. Jr. 1977 – Adaptive radiation of the comatulid crinoids. *Paleobiology*, 3: 74–82.
- MEYER D.L., MACURDA D.B. Jr. 1980 – Ecology and distribution of shallow-water crinoids of Palau and Guam. *Micronesica*, 16: 59–99.
- MEYER D.L., LAHAYE C.A., HOLLAND N.D., ARENSON A.C., STRICKLER J.R. 1984 – Time-lapse cinematography of feather stars (Echinodermata: Crinoidea) on the Great Barrier Reef, Australia: demonstrations of posture changes, locomotion, spawning and possible predation by fish. *Marine Biology*, 78: 179–184.
- MIRONOV A.N., SOROKINA O.A. 1998 – Sea lilies of the order Hyocrinida (Echinodermata, Crinoidea). *Zoologicheskie Issledovania*, 2: 1–117.
- OJI T. 1996 – Is predation intensity reduced with increasing depth? Evidence from the west Atlantic stalked crinoid *Endoxocrinus parrae* (Gervais) and implications for the Mesozoic marine revolution. *Paleobiology*, 22: 339–351.
- OJI T., OGAWA Y., HUNTER A.W., KITAZAWA K. 2008 – Discovery of dense aggregations of stalked crinoids in Izu-Ogasawara Trench, Japan. *Zoological Science*, 26: 406–408.
- PISERA A. 1983 – Comatulid and roveacrinid crinoids from the Cretaceous of Central Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 28: 385–391.
- RADWAŃSKA U. 1987 – Free-living crinoids from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland). *Acta Geologica Polonica*, 37: 113–129.
- RADWAŃSKA U. 1995 – Przewodnik do ćwiczeń z podstaw paleontologii. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
- RADWAŃSKA U. 2003 – Nomenclatorial Note: *Sievertsella*, a replacement name for *Sievertsia* Radwańska, 1987 (Echinodermata, Crinoidea), preoccupied by *Sievertsia* Smith & Paul, 1982 (Echinodermata, Cyclozoosteoidea). *Acta Geologica Polonica*, 53: 321.
- RADWAŃSKA U. 2005 – Lower Kimmeridgian comatulid crinoids of the Holy Cross Mountains, Central Poland. *Acta Geologica Polonica*, 55: 269–282.
- RADWAŃSKA U. 2007 – A rare comatulid crinoid, *Semiometra petticeri* (Caillet, 1923), from the Upper Oxfordian of Poland. *Acta Geologica Polonica*, 57: 161–167.
- ROUSE G.W., CARVAJAL J.I., MCCOWIN M.M., HILEY A.S., OJI T., MESSING C., STILLER J., TILIC E., MONGIARDINO KOCH N. 2026 – Phylogenomics of extant Crinoidea (Echinodermata) reveals extensive morphological homoplasies and a Permian origin. *Royal Society Open Science*, 13: 251–924.
- ROUX M. 1976 – Découverte dans le Golfe de Gascogne de deux espèces actuelles du genre cénozoïque *Conocrinus*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, (D)283: 757–760.
- ROUX M. 1980 – Les Crinoïdes pédonculés (Echinodermes) photographiés sur les dorsales océaniques de l'Atlantique et du Pacifique: Implications biogéographiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 291D: 901–904.
- ROUX M. 1985 – Découverte d'un représentant actuel des crinoïdes pédonculés paléozoïques *Inadunata* (Echinodermes) dans l'étage bathyal de l'île de la Réunion (Océan Indien). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, Série 3, 301: 503–506.
- ROUX M. 2002 – Two new species of the genus *Thalassocrinus* (Echinodermata: Crinoidea: Hyocrinidae) from the Pacific Ocean. *Species Diversity*, 7: 173–186.
- ROUX M., PAWSON D.L. 1999 – Two new Pacific Ocean species of hyocrinid crinoids (Echinodermata), with comments on presumed giant-dwarf gradients related to seamounts and abyssal plains. *Pacific Science*, 53: 289–298.
- ROUX M., ELÉAUME M., AMÉZIANE N. 2019 – A revision of the genus *Conocrinus* d'Orbigny, 1850 (Echinodermata, Crinoidea, Rhizocrinidae) and its place among extant and fossil crinoids with a xenomorphic stalk. *Zootaxa*, 4560: 51–84.
- ROUX M., THUY B., GALE A.S. 2025 – Plio-Pleistocene deep-sea crinoid (Echinodermata) diversity from the western Rodrigues Ridge, Indian Ocean, revealed by microfossil evidence. *Zootaxa*, 5583: 509–525.
- SALAMON M.A. 2007 – First record of bourgueticrinid crinoids from the Cenomanian of southern Poland. *Cretaceous Research*, 28: 495–499.
- SALAMON M.A. 2008a – The Callovian (Middle Jurassic) crinoids from the black clays of the Łuków area, eastern Poland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 247 (2): 133–146.
- SALAMON M.A. 2008b – The Callovian (Middle Jurassic) crinoids from northern Lithuania. *Paläontologische Zeitschrift*, 82: 269–278.
- SALAMON M.A. 2008c – Jurassic Cyrtocrinids (Cyrtocrinida, Crinoidea) from extra-Carpathian Poland. *Palaeontographica Abteilung A*, 285 (4–6): 77–99.

- SALAMON M.A. 2009 – Early Cretaceous (Valanginian) sea lilies (Echinodermata, crinoidea) from Poland. *Swiss Journal of Geosciences*, 102: 77–88.
- SALAMON M.A., GORZELAK P. 2007 – Evidence of shallow-water cyrtocrinids (Cyrtocrinida, Crinoidea) from the Callovian of Poland. *Neues Jahrbuch Fur Geologie und Palaontologie-Abhandlungen*, 244: 257–260.
- SALAMON M.A., ZATOŃ M. 2007 – A diverse crinoid fauna from the Middle Jurassic (Upper Bajocian Callovian) of the Polish Jura Chain and Holy Cross Mountains (south-central Poland). *Swiss Journal of Geosciences*, 100: 153–164.
- SALAMON M.A., GORZELAK P., BORSZCZ T., GAJERSKI A., KAŻMIERCZAK J. 2009 – A crinoid concentration Lagerstätte in the Turonian (Late Cretaceous) Conulus Bed (Miechów-Wolbrom area, Poland). *Geobios*, 42: 351–357.
- SALAMON M.A., RADWAŃSKA U., PASZCZA K., KRAJEWSKI M., BRACHANIEC T., NIEDŹWIEDZKI R., GORZELAK P. 2024 – The latest shallow-sea isocrinids from the Miocene of Paratethys and implications to the Mesozoic marine revolution. *Scientific Reports*, 14, 17932.
- SALAMON M.A., KRAJEWSKI M., BUGAJSKI M., OLCHOWY P., BENYOUCEF M., DEGÓRSKI P., PŁACHNO B.J. 2025a – Late Jurassic (Kimmeridgian) comatulids (Crinoidea, Comatulida) from the Łódź Depression (Central Poland). *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 95: 211–227.
- SALAMON M.A., TRIF N., KRAJEWSKI M., WILK A., RUBILAR-RODRÍGUEZ A., POATSKIEVICK-PIEREZAN B., PŁACHNO B.J., JAIN S. 2025b – An Eocene shallow water isselicrinid sea lilies from the Northern Hemisphere. *Scientific Reports*, 15, 32400.
- SAULSBURY J.G., BAUMILLER T.K. 2020 – Predation as an Explanation for a Latitudinal Gradient in Arm Number Among Stalkless Crinoids. *Journal of Biogeography*, 47: 2657–2670.
- SIMMS M.J. 1988 – The phylogeny of post-Paleozoic crinoids. [W:] Paul C.R.C., Smith A.B. (eds), *Echinoderm Phylogeny and Evolutionary Biology*. Clarendon Press, Oxford: 269–284.
- SYVERSON V.J., MESSING C.J., STANLEY K., BAUMILLER T.K. 2014 – Growth, Injury, and Population Dynamics in the Extant Cyrtocrinid *Holopus mikihe* (Crinoidea, Echinodermata) Near Roatán, Honduras. *Bulletin of Marine Science*, 91: 47–61.
- TUNNICLIFFE V., ROUX M., ELÉAUME M., SCHORNAGEL D. 2016 – The stalked crinoid fauna (Echinodermata) of the Molucca and Celebes seas, Indonesia: taxonomic diversity and observations from remotely operated vehicle imagery. *Marine Biodiversity*, 46: 365–388.
- VEITCH M.A. 2022 – Reflecting the Past in the Present: How Studying Living Crinoids Sheds Light on Their Fossil Record. PhD thesis. Earth and Environmental Sciences in the University of Michigan, Ann Arbor: 1–187.
- VEITCH M.A., BAUMILLER T.K. 2021 – Low Predation Intensity on the Stalked Crinoid *Democrinus* sp. (Echinodermata) in Roatán, Honduras Reveals Deep Water as Likely Predation Refuge. *Bulletin of Marine Science*, 97: 107–128.
- WHITTLE R.J., HUNTER A.W., CANTRILL D.J., MCNAMARA K.J. 2018 – Globally discordant Isocrinida (Crinoidea) migration confirms asynchronous Marine Mesozoic Revolution. *Communications Biology*, 1, 46.
- WISSHAK M., NEUMANN C., JAKOBSEN J., FREIWALD A. 2008 – The 'living-fossil community' of the cyrtocrinid *Cyathidium foresti* and the deep-sea oyster *Neopycnodonte zimbrowii* (Azores Archipelago). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271: 77–83.
- ZAMORA S., LÓPEZ-HORGUE M.A. 2022 – A shallow-water cyrtocrinid crinoid (Articulata) from the upper Albian of the Western Pyrenees, North Spain. *Cretaceous Research*, 134: 105161.
- ZAMORA S., AURELL M., VEITCH M., SAULSBURY J., LÓPEZ-HORGUE M.A., FERRATGES F.A., ARZ J.A., BAUMILLER T.K. 2018 – Environmental distribution of post-Palaeozoic crinoids from the Iberian and south-Pyrenean basins, NE Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63 (4): 779–794.
- ZATOŃ M., SALAMON M.A., KAŻMIERCZAK J. 2008 – Cyrtocrinids (Crinoidea) and associated stalked crinoids from the Lower/Middle Oxfordian (Upper Jurassic) shelfal deposits of southern Poland. *Geobios*, 41: 559–569.

Praca wpłynęła do redakcji 22.12.2025 r.
Akceptowano do druku 3.04.2026 r.