

Otolity ryb karpiowatych z miocénskich osadów rowu Kleszczowa

Tomasz Brachaniec¹, Michał Bugajski², Oleksandr Kovalchuk^{3,4}



T. Brachaniec



M. Bugajski



O. Kovalchuk

Otoliths of cyprinids from Miocene sediments of the Kleszczów Graben (central Poland). Prz. Geol., 74: 562–566; doi: 10.7306/2026.47

Redaktor prowadząca: Barbara Słodkowska

A b s t r a c t. We report cyprinid (Cyprinidae) otoliths from the Middle Miocene lacustrine deposits of the Kleszczów Graben (Szczerców open-cast mine, central Poland). The specimens were recovered from dark gyttjas and lacustrine chalks within the Belchatów lignite-bearing succession. They document freshwater fish communities inhabiting an extensive lake-marsh system that developed in central Poland during the Middle Miocene. The otoliths are well preserved and occur together with diverse vertebrate and invertebrate re-

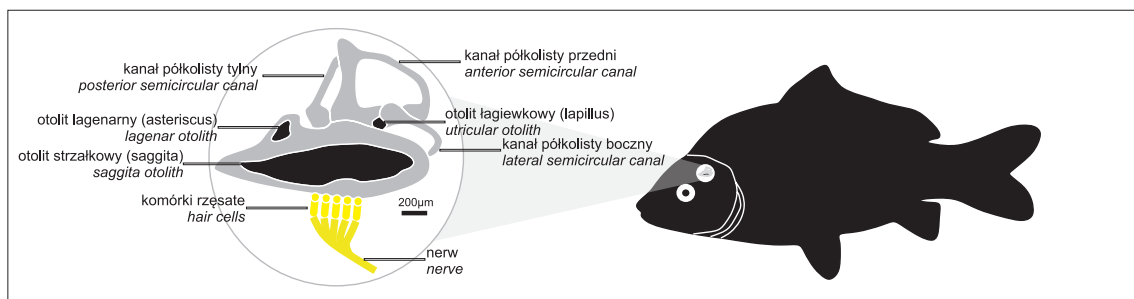
mains, indicating favourable depositional and taphonomic conditions. Because freshwater cyprinids evolve rapidly and isolated lapilli may show convergent morphologies, the taxonomic assignments are treated cautiously and expressed mainly as open identifications. In contrast to the numerous marine otolith assemblages known from the Polish Miocene, freshwater otolith records remain scarce. The new material therefore provides valuable data on Neogene freshwater fish faunas of Central Europe and underscores the palaeontological potential of the lacustrine deposits of the Kleszczów Graben.

Keywords: Poland, Kleszczów Graben, Miocene, fish otoliths

Ryby karpioвате (Cyprinidae) powszechnie występują w słodkowodnych zespołach ichtiofaunistycznych neogenu Eurazji. Dotychczas szczątki tych ryb identyfikowano w materiale kopalnym głównie na podstawie zębów i kości gardłowych (Cavender, 1991). Ich neogeńskie różnicowanie było związane z rozwojem rozległych systemów rzecznych i jeziornych oraz reorganizacją sieci hydrograficznych (Wang i in., 2013; Yang i in., 2025). Zapis kopalny karpiowatych dokumentuje zmiany składu zespołów rybnych oraz historię rozprzestrzeniania się poszczególnych linii ewolucyjnych (Cavender, 1991, 1998). Współcześnie Cyprinidae są najbardziej zróżnicowaną i najszerzej rozpowszechnioną rodziną ryb słodkowodnych, odgrywającą kluczową rolę w ekosystemach śródlądowych wód Eurazji, Afryki i Ameryki Północnej (Nelson i in., 2016).

Celem niniejszej pracy jest przedstawienie nowych znalezisk otolitów Cyprinidae z miocénskich osadów rowu Kleszczowa, odsłoniętych w odkrywcę Szczerców Kopalni Węgla Brunatnego Belchatów. Materiał ten uzupełnia wiedzę o neogeńskich zespołach ryb Europy Środkowej i dostarcza informacji o ich paleośrodowisku oraz historii paleobiogeograficznej karpiowatych.

Otolity są niewielkimi, węglanowymi elementami ucha wewnętrznego (ryc. 1), odpowiadającymi za utrzymywanie równowagi i orientację przestrzenną kręgowców. Wyróżnia się trzy rodzaje otolitów (ryc. 1; Hastings, Thomas, 2025): strzałkowe (*sagitta*), lagenarne (*asteriscus*) i łagiewkowe (*lapillus*). W zapisie kopalnym są one ważnymi szczątkami diagnostycznymi ryb kostnoszkieletowych, które liczniej zachowują się w osadach niż pełne szkielety ryb (Schwarz-hans, 1978; Schulz-Mirbach i in., 2019). Duże zróżnicowanie



Ryc. 1. Budowa ucha wewnętrznego ryby kostnoszkieletowej oraz lokalizacja otolitów i ich podstawowe typy (Hastings, Thomas, 2025, zmodyfikowane)

Fig. 1. Structure of the inner ear of a teleost fish showing the position and main otolith types (Hastings, Thomas, 2025, modified)

¹Uniwersytet Śląski w Katowicach, Wydział Nauk Przyrodniczych, Instytut Nauk o Ziemi, ul. Będzińska 60, 41-200 Sosnowiec; tomasz.brachaniec@us.edu.pl; ORCID ID: 0000-0003-1448-1055

²Klub Miłośników Skamieniałości *Inkluzja*, Łódź; bugajscy@o2.pl

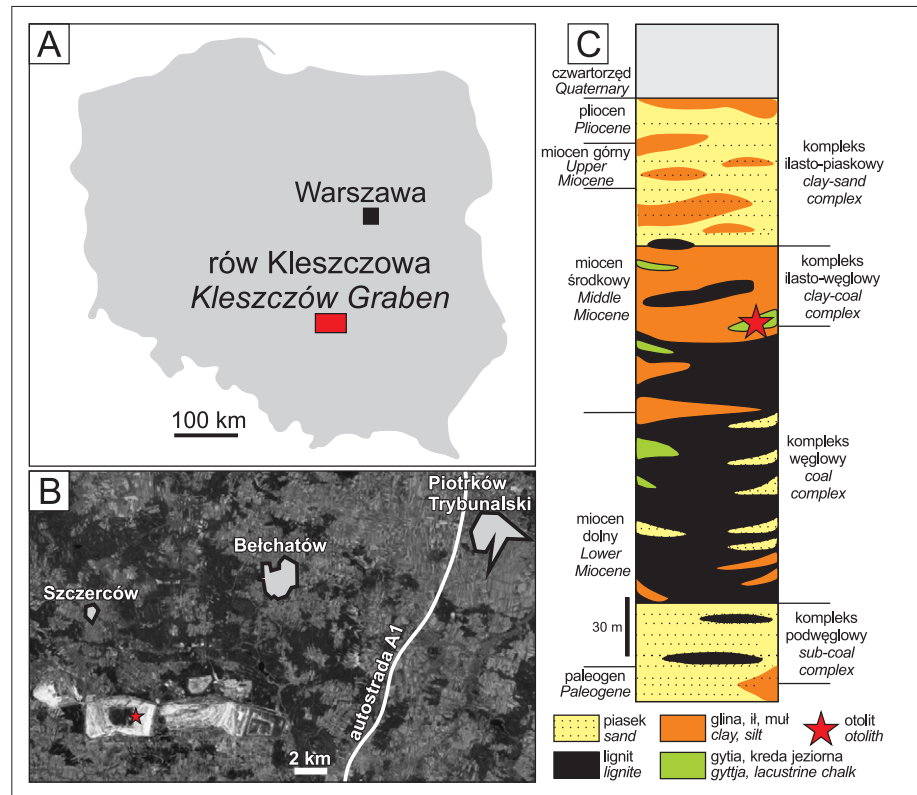
³Narodowe Muzeum Historii Naturalnej Narodowej Akademii Nauk Ukrainy, ul. Chmielnickiego 15, 01-030 Kijów, Ukraina

⁴Uniwersytet Wrocławski, Zakład Paleozoologii, ul. H. Sienkiewicza 21, 50-335 Wrocław; oleksandr.kovalchuk@uwr.edu.pl

→

Ryc. 2. Lokalizacja obszaru badań i uproszczona litostratygrafia osadów rowu Kleszczowa: **A** – lokalizacja Kopalni Węgla Brunatnego *Belchatów* na tle Polski; **B** – lokalizacja odkrywki *Szczerców* w rowie Kleszczowa; **C** – uproszczony profil litostratygraficzny osadów miocenских z zaznaczeniem poziomu kredy jeziornej, z którego pochodzą opisywane otolity (Krajewski i in., 2014, 2019; Hyncar i in., 2015; Widera i in., 2024; maps.google.pl; zmodyfikowane)

Fig. 2. Location of the study area and simplified lithostratigraphic scheme of the Kleszczów Graben: **A** – location of the *Belchatów* Lignite Mine in Poland; **B** – location of the *Szczerców* pit within the Kleszczów Graben; **C** – simplified lithostratigraphic profile of the Miocene deposits showing the lacustrine chalk horizon yielding the described otoliths (after Krajewski et al., 2014, 2019; Hyncar et al., 2015; Widera et al., 2024; maps.google.pl; modified)



morfologiczne otolitów umożliwia identyfikację taksonomiczną izolowanych okazów, dzięki czemu są one cennym źródłem danych wykorzystywanych w rekonstrukcjach paleośrodowiskowych, paleoekologicznych i paleobiogeograficznych neogeńskich ekosystemów wodnych (np. Śmigiel-ska, 1966, 1973; Radwańska, 1992; Schwarzhans, 2010; Disspain i in., 2016).

Zapis otolitowy słodkowodnych i brakicznych Cyprinidae pozostaje słabo rozpoznany, w przeciwieństwie do licznych i dobrze opracowanych zespołów otolitowych ryb morskich z neogenu Europy (Schwarzhans, 2010) oraz innych regionów świata (Schwarzhans, Nielsen, 2021). Dotyczy to także Polski, gdzie postkredowe otolity opisywano niemal wyłącznie z osadów morskich miocenu (Śmigiel-ska, 1966, 1973, 1979; Radwańska, 1992, 2018; Schwarzhans i in., 2020; Schwarzhans, Radwańska, 2025), podczas gdy słodkowodne ryby z miocenu Polski dokumentowano przede wszystkim na podstawie szczątków szkieletowych lub zębów gardłowych (Jerzmańska, Hałuszczak, 1986; Kovalchuk i in., 2020).

W osadach bogatych w kwasy humusowe szczątki fosforanowe, takie jak zęby i kości gardłowe, mają większy potencjał przetrwania, co może prowadzić do zaniżonej oceny różnorodności fauny rybnej. Każde nowe znalezisko otolitów karpinowatych ma zatem znaczenie nie tylko taksonomiczne, lecz także paleośrodowiskowe, ponieważ pozwala uzupełnić fragmentaryczny zapis słodkowodnych zespołów rybnych neogenu.

OBSZAR BADAŃ

Poszukiwania skamieniałości prowadzono w miocen-skich osadach rowu Kleszczowa – w odkrywce *Szczerców* KWB *Belchatów*. Rów Kleszczowa jest jedną z najważniejszych kenozoicznych struktur tektonicznych centralnej Polski – jest to paleoceńskie zapadlisko o długości ponad 80 km, szerokości do 3 km i głębokości ponad 550 m, wypełnione osadami neogenu (w przeważającej mierze mio-

ceńskimi) i czwartorzędu (Hałuszczak, 2007; Widera i in., 2024). Dolnomiocenska seria węglonośna w profilu KWB *Belchatów* jest przewarstwiona piaskami, ilami i kredą jeziorną, co odzwierciedla zmienność środowisk sedymentacji kompleksu węglowego (Widera i in., 2024). Utwory środkowego miocenu reprezentują kompleksy ilasto-węglanowe oraz ilasto-piaszczyste o miąższości do 150 m (Hyncar i in., 2015; ryc. 2C). Przeławiają je poziomy kredy jeziornej, których udział jest wyraźnie większy w obszarze Pola *Szczerców* niż Pola *Belchatów* (Hyncar i in., 2015). Zawierają one liczne szczątki roślin, bezkręgowców i kręgowców, a także koprolity (Brachaniec i in., 2022, 2025; Górka i in., 2025; Salamon i in., 2025, 2026). Dane facjalne i paleontologiczne wskazują na funkcjonowanie zróżnicowanych środowisk bagiennych, torfowiskowych, jeziornych i rzecznych, rozwijających się w tym rozległym śródlądowym systemie sedymentacyjnym.

W podłożu rowu występują osady permu, jury (głównie oksfordu i kimerydu), oraz lokalnie kredy górnej, przykryte utworami kenozoicznymi (Krajewski i in., 2014, 2019; Wierzbowski, 2017; Olchowy i in., 2019; Świerczewska-Gładysz, Jurkowska, 2024). Rów Kleszczowa podlegał trzem głównym fazom deformacji tektonicznych – w fazie walo-chijskiej (miocen), fazie belchatowskiej (pliocen–plejstocen) oraz fazie związanej z początkiem interglacjału drenthe–warthe w środkowym plejstocenie (Krzyszkowski, 1989).

METODYKA

Z poziomu kredy jeziornej, przeławiającego środkowo-miocen-ski kompleks ilasto-węglowy Pola *Szczerców* (ryc. 2A, B), pobrano łącznie ok. 300 kg próbek osadu. Materiał ten przetransportowano do Laboratorium Paleontologicznego Instytutu Nauk o Ziemi Uniwersytetu Śląskiego w Katowicach. Prace terenowe przeprowadzono w latach 2024–2026. Próbkę osadu przemylano wodą na dwóch sitach: górnym o średnicy oczek 2 mm i dolnym o średnicy oczek

0,35 mm. Frakcję gruboziarnistą wstępnie przeglądano pod lupą, a następnie ponownie przemywano. Frakcję najdrobniejszą analizowano pod mikroskopem PZO MST 131 w powiększeniu $\times 10$. Otolity czyszczono wyłącznie wodą, używając pędzla.

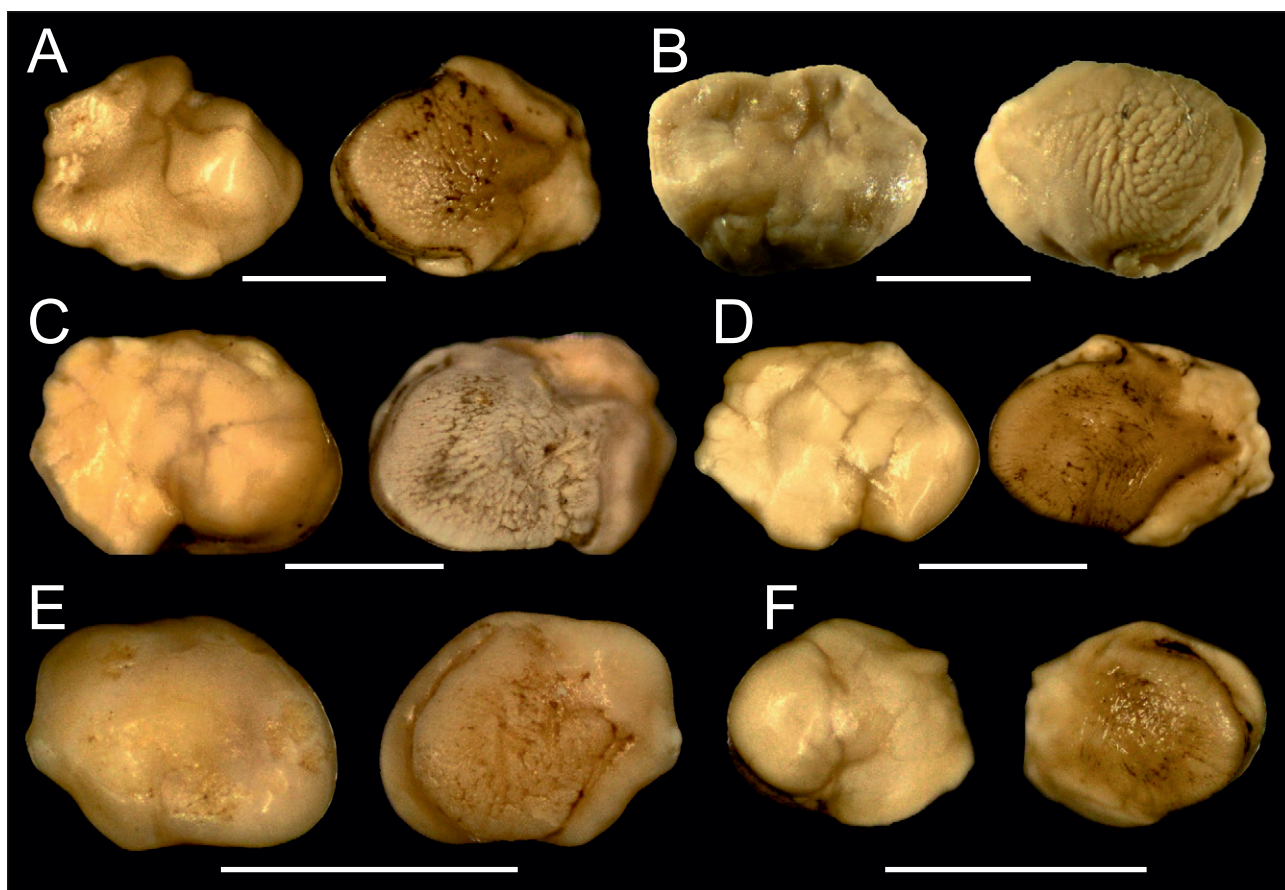
Z uwagi na szybkie tempo ewolucji ryb słodkowodnych oraz możliwość podobieństwa lapillusów niespokrewnionych linii, identyfikację materiału paleontologicznego prowadzono ostrożnie, preferując oznaczenia otwarte (sp., cf. lub aff.).

WYNIKI

Z próbek ciemnych gytii i kredy jeziornej (zawierających ksyty oraz detrytus węglowy), pobranych ze środkowioceńskiego kompleksu osadów ilasto-węglowych Pola Szczerców KWK *Belchatów*, pozyskano ponad 150 otolitów reprezentujących zróżnicowany zespół ryb słodkowodnych. Dominującą część materiału stanowią lapillusy ryb z rodziny Cyprinidae (ryc. 3), które rozpoznano na podstawie zwartej, masywnej budowy, wypukłej powierzchni grzbietowej oraz obecności cech typowych dla lapillusów karpiowatych: zróżnicowanego zarysu krawędzi, mniej lub bardziej wyraźnego wcięcia w części przednio-bocznej, strefy mineralizacji oraz zmiennego wykształcenia umbona kranialnego. Okazy są dobrze zachowane, masywne, o zarysie od okrągło-owalnego do nieregularnie subprostokątnego. Krawędzie

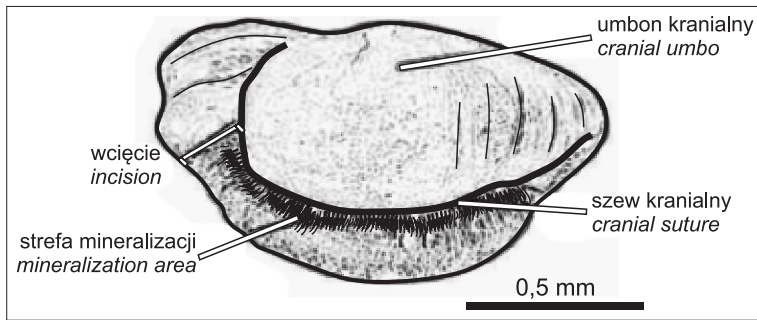
są miejscami lekko pofałdowane, a w środkowej części jest widoczna strefa mineralizacji. Zestaw tych cech odpowiada lapillusom Cypriniformes opisywanym z osadów miocenu Europy (Schulz-Mirbach, Reichenbacher, 2006).

Porównanie z materiałem referencyjnym wskazuje, że cechy diagnostyczne lapillusów należy rozpatrywać łącznie, a nie na podstawie pojedynczych elementów morfologii. Najważniejsze znaczenie mają: ogólny kształt otolitu, przebieg krawędzi medialnej, lateralnej i tylnej, rozwój krawędzi przednio- i tylnobocznej, obecność oraz głębokość wcięcia, stopień wypukłości umbona kranialnego, widoczność strefy mineralizacji oraz stosunek długości do szerokości. Taki sposób interpretacji jest zgodny z wynikami Schulz-Mirbacha i Reichenbachera (2006), którzy wykazali, że dopiero na podstawie rozpoznania kombinacji tych cech można wyróżnić tzw. fenotyp lapillusa, który jest użyteczny w rozpoznawaniu taksonów kopalnych. W opisie przyjęto orientację morfologiczną lapillusa, w której wyróżnia się stronę zewnętrzną i wewnętrzną otolitu oraz krawędź przednią, tylną, medialną i lateralną (ryc. 4). W osadach słodkowodnych oraz w niektórych środowiskach oligohalinowych otolity mają duży potencjał fosylizacyjny, a ich morfologia może dostarczać istotnych danych taksonomicznych. Lapillusy karpiowatych mogą mieć większe znaczenie systematyczne niż sagitty, które są najczęściej opisywanym typem otolitów wielu innych grup ryb (Schulz-Mirbach, Reichenbacher, 2006).



Ryc. 3. Lapillusy Cyprinidae z osadów jeziornych odkrywki *Szczerców*, widok od strony zewnętrznej i wewnętrznej: **A** – aff. *Rutilus* sp. vel aff. *Scardinius* sp.; **B** – Cyprinidae indet., morfotyp zbliżony do *Gobio*; **C–D** – Cyprinidae indet., morfotyp zbliżony do *Chondrostoma*; **E–F** – aff. *Abramis* sp. vel aff. *Alburnus* sp. W parach ilustracji zewnętrzna strona lapillusa znajduje się po lewej stronie; a wewnętrzna po prawej. Skala 1 mm

Fig. 3. Cyprinid lapilli from the lacustrine deposits of the *Szczerców* open-cast mine, shown in external and internal views: **A** – aff. *Rutilus* sp. vel aff. *Scardinius* sp.; **B** – Cyprinidae indet., morphotype close to *Gobio*; **C–D** – Cyprinidae indet., morphotype close to *Chondrostoma*; **E–F** – aff. *Abramis* sp. vel aff. *Alburnus* sp. In the illustrated pairs, the external side of the lapillus is shown on the left; the internal side is shown on the opposite side in each case. Scale bar 1 mm



Ryc. 4. Elementy morfologii lapillusa Cyprinidae (Schulz-Mirbach, Reichenbacher, 2006; zmodyfikowane)

Fig. 4. Morphological elements of a Cyprinid lapillus (Schulz-Mirbach, Reichenbacher, 2006; modified)

W materiale ze złoża *Szczerców* wyróżniono kilka morfotypów lapillusów Cyprinidae. Jedna grupa okazów ma kształt szerokoprostokątny lub trapezowaty, dobrze zaznaczone krawędzie boczne i zaokrągloną część przednią. Okazy te przypominają lapillusy przedstawicieli linii *Rutilus/Scardinius*, lecz na podstawie ich morfologii nie można dokonać pewnego oznaczenia gatunkowego; okazy te najlepiej określać jako aff. *Rutilus* sp. vel aff. *Scardinius* sp. Druga grupa okazów ma formy owalne, z wyraźnym zwężeniem części tylnej i słabiej rozwiniętym wcięciem, porównywalne z morfotypami zbliżonymi do *Gobio* lub do innych drobnych Cyprinidae. Inna grupa okazów, masywniejszych, o silniej zaznaczonych krawędziach bocznych, wykazuje podobieństwo do lapillusów form zbliżonych do *Chondrostoma*, natomiast formy wydłużone, z obłym przednim odcinkiem i słabiej zaznaczonym umbonem, można ostrożnie zestawiać z morfotypem *Abramis/Alburnus*.

DYSKUSJA

Obecność lapillusów Cyprinidae w osadach jeziornych rowu Kleszczowa potwierdza rozwój stabilnych środowisk słodkowodnych w środkowomiocenijskim kompleksie osadów jeziorno-bagiennych odkrywki *Szczerców*. Dobry stan zachowania otolitów wskazuje na spokojne warunki sedymentacji oraz ograniczone rozpuszczanie aragonitu podczas wczesnej diagenezy. Istotne znaczenie mogła mieć obecność kredy jeziornej, której alkaliczny odczyn sprzyjał buforowaniu kwasów pochodzących z rozkładu materii organicznej. W przypadku braku osadów węglanowych materiał otolitowy najprawdopodobniej uległby częściowemu lub całkowitemu rozpuszczeniu, co znacząco zubożyłoby zapis ichtiofaunistyczny.

Większość znanych postkredowych zespołów otolitowych pochodzi z mioceńskich osadów morskich Paratetydy i reprezentuje fauny pelagiczne lub przybrzeżne (Śmigielska, 1966, 1973, 1979; Radwańska, 1984, 1992; Schwarzhans i in., 2020; Schwarzhans, Radwańska, 2022). Natomiast materiał ze *Szczercowa* dokumentuje rozwój ryb w środowisku śródlądowym, w rozległym systemie jeziorno-bagiennym, w którym nastąpiła sedymentacja kompleksu węglowego Bełchatowa. Jest to istotne również dlatego, że wcześniejsze opracowania ichtiofauny tego obszaru koncentrowały się głównie na szczątkach kostnych i zębach gardłowych, a nie na otolitach (Jerzmańska, Hałuszczak, 1986; Kovalchuk i in., 2020). Wskazuje to, że gytie i kredy jeziorne tego obszaru mają większy potencjał zachowania drobnych szczątków ichtiofauny, niż dotychczas przypuszczano. Interpretacja taksonomiczna wymaga jednak ostrożności. Schulz-Mirbach

i Reichenbacher (2006) wykazali, że lapillusy Cypriniformes mają znaczną wartość diagnostyczną, ale identyfikacja opiera się na całym zespole cech morfologicznych, a nie na pojedynczym podobieństwie do współczesnego gatunku. W przypadku Cyprinidae diagnostyczne znaczenie mają przede wszystkim lapillusy, a nie sagitty, które są typem otolitów najczęściej wykorzystywanym w badaniach wielu innych grup ryb. Autorzy ci często stosowali oznaczenia otwarte, m.in. aff. *Abramis* sp. vel aff. *Alburnus* sp., aff. *Alburnoides* sp., aff. *Barbus* sp., cf. *Leuciscus* sp. oraz aff. *Rutilus* sp. vel aff. *Scardinius* sp., podkreślając ograniczenia wynikające z podobieństwa lapillusów różnych linii karpio-watych. Takie podejście jest szczególnie zasadne w przypadku środkowomiocenijskiego materiału ze *Szczercowa*, ponieważ występowanie identycznych gatunków współczesnych w miocenie jest mało prawdopodobne, a szybka ewolucja ryb słodkowodnych oraz izolacja hydrograficzna sprzyjają powstawaniu odrębnych form regionalnych. Z tego względu nazwy rodzajowe użyte w pracy należy traktować jako wskazanie podobieństwa morfologicznego, a nie jako dowód obecności współczesnych gatunków. Bezpośrednie oznaczenia typu *Rutilus rutilus*, *Gobio gobio* czy *Chondrostoma nasus* należy więc zastąpić formułami ostrożniejszymi: aff. *Rutilus* sp. vel aff. *Scardinius* sp., Cyprinidae indet. cf. *Gobio* oraz Cyprinidae indet. cf. *Chondrostoma*. Wydzielenie nowego gatunku byłoby możliwe jedynie w przypadku większej serii okazów wykazujących stabilny i jednoznaczny zestaw cech diagnostycznych, popartych pełnym opisem morfometrycznym, dokumentacją zmienności wewnątrz zespołu oraz szerokim porównaniem z materiałem kopalnym i współczesnym. Na obecnym etapie bezpieczniejsze jest pozostawienie oznaczeń na poziomie otwartym.

Występowanie Cyprinidae dobrze wpisuje się w rekonstrukcję mozaikowego krajobrazu jeziorno-rzecznego rozwijającego się w środkowym miocenie centralnej Polski. Karpio-wate zasiedlają obecnie zarówno środowiska jeziorne, jak i rzeczne, a w neogenie odgrywały istotną rolę w reorganizacji zespołów słodkowodnych spowodowanych zmianami paleogeograficznymi i przebudową sieci hydrograficznych Europy (Cavender, 1991). Obecność ilapillusów tych ryb w osadach rowu Kleszczowa potwierdza funkcjonowanie trwałego systemu wodnego, w którym mogły współwystępować formy związane z wodami stojącymi, strefą przybrzeżną oraz wolno płynącymi ciekami.

WNIOSKI

Dobrze zachowane lapillusy ryb karpio-watych (Cyprinidae), jakie znaleziono w osadach jeziornych odkrywki *Szczerców*, dokumentują obecność słodkowodnej ichtiofauny w środkowomiocenijskim systemie jeziorno-bagiennym rowu Kleszczowa. Morfologia okazów wskazuje na obecność kilku morfotypów Cyprinidae, porównywalnych m.in. z liniami *Rutilus/Scardinius*, *Abramis/Alburnus* oraz formami zbliżonymi do *Gobio* i *Chondrostoma*. Oznaczenia te powinny pozostać otwarte, ponieważ identyfikacja współczesnych gatunków w środkowym miocenie byłaby nieuzasadniona bez dodatkowych cech diagnostycznych. Stan zachowania otolitów oraz ich występowanie w gytach i kredach jeziornych wskazują na korzystne warunki sedymentacyjne i tafonomiczne, sprzyjające zachowaniu drobnych

szczałków kręgowców. Materiał ze Szczercowa jest jednym z nielicznych przykładów dobrze zachowanego zespołu otolitów słodkowodnych z miocenu Polski i pokazuje, że osady jeziorne węglowego kompleksu Bełchatowa mogą dostarczać danych porównywalnych z lepiej rozpoznawymi zespołami z innych obszarów Europy. Znaleźiska te rozszerzają wiedzę o neogeńskich zespołach ryb słodkowodnych Europy Środkowej, które pozostają znacznie słabiej udokumentowane niż zespoły morskie i brakiczne rozpoznawane na podstawie otolitów (Nolf, Reichenbacher, 1999; Schwarzhans, 2010; Schwarzhans, Nielsen, 2021). Potwierdzają również wysoki potencjał paleontologiczny osadów jeziornych kompleksu Bełchatowa. Planowane dalsze badania Cyprynidae i innych zebranych otolitów z pewnością przyniosą nowe istotne informacje o różnorodności ichtiofauny i środowisku rowu Kleszczowa.

Autorzy dziękują prof. Urszuli Radwańskiej za cenne uwagi zawarte w recenzji, dr Wernerowi Schwarzhansowi za konsultacje, a także Dyrekcji KWB Bełchatów, Pani Katarzynie Kowalskiej i Panu Zbigniewowi Stobieckiemu (Dział Geologiczny KWB Bełchatów) za wsparcie podczas prac terenowych.

LITERATURA

- BRACHANIEC T., ŚRODEK D., SURMIK D., NIEDŹWIEDZKI R., GEORGALIS G.L., PŁACHNO B.J., DUDA P., LUKENEDER A., GORZELAK P., SALAMON M.A. 2022 – Comparative actualistic study hints at origins of alleged Miocene coprolites of Poland. *PeerJ*, 10: e13652. DOI: 10.7717/peerj.13652
- BRACHANIEC T., ŚRODEK D., SALAMON M., BUGAJSKI M., DUDA P., DANIELAK A., JANISZEWSKA M., SADLOK G., KUŚNIERCZYK W. 2025 – From trace to trace makers: Oligocene–Miocene coprolites of southern Poland and their potential producers. *PeerJ*, 13: e20242. DOI: 10.7717/peerj.20242
- CAVENDER T.M. 1991 – The fossil record of the Cyprinidae. [W:] Winfield I.J., Nelson J.S. (red.), *Cyprinid fishes: systematics, biology and exploitation*. Chapman and Hall, Fish. and Fisheries Ser. 3. London: 34–54.
- CAVENDER T.M. 1998 – Development of the North American Tertiary freshwater fish fauna with a look at parallel trends found in the European record. *Italian Journal of Zoology*, 65 (S1): 149–161.
- DISSPAIN M.C.F., ULM S., IZZO C., BRONWYN M., GILLANDERS B.M. 2016 – Do fish remains provide reliable palaeoenvironmental records? An examination of the effects of cooking on the morphology and chemistry of fish otoliths, vertebrae and scales. *Journal of Archaeological Science*, 74: 45–59.
- GÓRKA M., BRĘZIŃSKA J., CHROUST M., KOWALSKI R., LOPEZ-TORRES S., TAŁANDA M. 2025 – Crocodylian remains from the Miocene of the Fore-Carpathian Basin and its foreland – including the world's northernmost Neogene crocodylian. *Acta Palaeontologica Polonica*, 70: 225–251.
- HAŁUSZCZAK A. 2007 – Dike-filled extensional structures in Cenozoic deposits of the Kleszczów Graben (Central Poland). *Sedimentary Geology*, 193: 81–92.
- HASTINGS M.C., THOMAS J.A. 2025 – Fishes. [W:] *Exploring Animal Behavior Through Sound: Volume 2*. Springer, Cham.
- HYCNAR E., RATAJCZAK T., JONCZYK W. 2015 – Węglanowe kopaliny towarzyszące a możliwości ich wykorzystania w charakterze sorbentów SO₂ (na przykładzie złoża węgla brunatnego Bełchatów). *Zeszyty Naukowe Instytutu Gospodarki Surowcami Mineralnymi i Energią Polskiej Akademii Nauk*, 90: 19–31.
- JERZMAŃSKA A., HAŁUSZCZAK A. 1986 – Nowe stanowisko ryb słodkowodnych (Teleostei) z trzeciorzędu Polski. *Przegląd Geologiczny*, 34: 25–27.
- KOVALCHUK O., NADACHOWSKI A., ŚWIDNICKA E., STEFANIAK K. 2020 – Fishes from the Miocene lacustrine sequence of Bełchatów (Poland). *Historical Biology*, 32: 1011–1018.
- KRAJEWSKI M., OLCHOWY P., FELISIAK I. 2014 – Lower Kimmeridgian layer with bored and encrusted hiatus concretions (Upper Jurassic, Central Poland): implications for stratigraphy and basin evolution. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 84: 113–129.
- KRAJEWSKI M., OLCHOWY P., SALAMON M.A. 2019 – Late Jurassic (Kimmeridgian) sea lilies (Crinoidea) from central Poland (Łódź Depression). *Annales de Paléontologie*, 105: 63–73.
- KRZYSZKOWSKI D. 1989 – The tectonic deformation of Quaternary deposits within the Kleszczów Graben, central Poland. *Tectonophysics*, 163: 285–287.
- NELSON S.J., GRANDE T., WILSON H.V.M. 2016 – *Fishes of the World*, Fifth Edition. John Wiley & Sons.
- NOLF D., REICHENBACHER B. 1999 – Fish otoliths from Middle Eocene brackish deposits in northern Italy and Hungary. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 69: 187–196.
- OLCHOWY P., KRAJEWSKI M., FELISIAK I. 2019 – Late Jurassic facies succession of the Kleszczów Graben area (southern border of the Łódź Depression, peri-Tethyan shelf, central Poland). *Geological Quarterly*, 63: 657–681.
- RADWAŃSKA U. 1984 – Some new fish otoliths from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland). *Acta Geologica Polonica*, 34: 299–322.
- RADWAŃSKA U. 1992 – Fish otoliths in the Middle Miocene (Badenian) deposits of southern Poland. *Acta Geologica Polonica*, 42: 141–328.
- RADWAŃSKA U. 2018 – A commensal relationship between alpheid crustaceans and gobiid fish in the middle Miocene of southern Poland (Central Paratethys). *Acta Geologica Polonica*, 68: 597–605.
- SALAMON M. A., BUGAJSKI M., DEGÓRSKI P. 2025 – Nowe dane na temat miocennych ślimaków słodkowodnych i lądowych ze złoża węgla brunatnego Bełchatów (pole Szczerców, niecka łódzka). *Przegląd Geologiczny*, 73: 733–737.
- SALAMON M. A., BUGAJSKI M., BRACHANIEC T., CZADER B. 2026 – Szczątki płazów bezogonowych z miocenu centralnej Polski. *Przegląd Geologiczny*, 74: 375–380.
- SCHULZ-MIRBACH T., REICHENBACHER B. 2006 – Reconstruction of Oligocene and Neogene freshwater fish faunas – an actualistic study on cypriniform otoliths. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51: 283–304.
- SCHULZ-MIRBACH T., LADICH F., PLATH M., HESS M. 2019 – Enigmatic ear stones: what we know about the functional role and evolution of fish otoliths. *Biological Reviews*, 94: 457–482.
- SCHWARZHANS W. 1978 – Otolith-morphology and its usage for higher systematical units, with special reference to the Myctophiformes s.l. *Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie*, 15: 167–185.
- SCHWARZHANS W., NIELSEN S. 2021 – Fish otoliths from the early Miocene of Chile: a window into the evolution of marine bony fishes in the Southeast Pacific. *Swiss Journal of Palaeontology*, 140, 16.
- SCHWARZHANS W., RADWAŃSKA U. 2022 – A review of lanternfish otoliths (Myctophidae, Teleostei) of the early Badenian (Langhian, middle Miocene) from Bęczyn, southern Poland. *Cenozoic Research*, 22: 9–24.
- SCHWARZHANS W., RADWAŃSKA U. 2025 – The hidden fish diversity from the Langhian (Middle Miocene, Badenian) of the Central Paratethys—Tales from an extinct biodiversity hotspot. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 37: 12–57.
- SCHWARZHANS W., BRZOBHATÝ R., RADWAŃSKA U. 2020 – Goby otoliths from the Badenian (middle Miocene) of the Central Paratethys from the Czech Republic, Slovakia and Poland: A baseline for the evolution of the European Gobiidae (Gobiiformes; Teleostei). *Bollettino della Società Palaeontologica Italiana*, 59: 125–173.
- ŚMIGIELSKA T. 1966 – Otoliths of fishes from the Tortonian of southern Poland. *Rocznik Polskiego Towarzystwa Geologicznego*, 36: 205–275.
- ŚMIGIELSKA T. 1973 – Fish otoliths from the Lower Tortonian deposits at Niskowa near Nowy Sącz. *Rocznik Polskiego Towarzystwa Geologicznego*, 43: 3–40.
- ŚMIGIELSKA T. 1979 – Fish otoliths from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland). *Acta Geologica Polonica*, 29: 295–337.
- ŚWIERCZEWSKA-GLADYSZ E., JURKOWSKA A. 2024 – Late Cretaceous (Campanian) rhizomorine sponges (lithia tid Demospongiae) from the Miechów and Mogilno–Łódź Synclinoria (southern and central Poland). *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 94: 345–398.
- WANG M., YANG J.-X., CHEN X.-Y. 2013 – Molecular Phylogeny and Biogeography of *Percocypris* (Cyprinidae, Teleostei). *PLoS ONE*, 8, e61827.
- WIDERA M., KŁĘSK J., URBĄŃSKI P. 2024 – The geology of the deepest Cenozoic lignite-rich grabens in Poland with particular reference to their lithostratigraphy: a comparative study. *Geology, Geophysics & Environment*, 50: 131–143.
- WIERZBOWSKI A. 2017 – The Lower Kimmeridgian of the Wieluń Upland and adjoining regions: lithostratigraphy, ammonite stratigraphy (upper Planula/Platynota to Divisum zones), palaeogeography and climate-controlled cycles. *Volumina Jurassica*, 1: 41–120.
- YANG T., WU F., ZHANG C., HE P., HE D., YANG S., QU Q., LIU F. 2025 – Redescription of *Plesioschizothorax macrocephalus* (Cyprinidae, Schizothoracini) from the Miocene of Lunpola Basin, Central Qinghai-Tibet Plateau, and its paleobiogeographic and paleogeographical implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 674, 113035.

Praca wpłynęła do redakcji 23.06.2026 r.
Akceptowano do druku 10.07.2026 r.