

## Czy mezozoiczna rewolucja morska wywarła wpływ na preferencje batymetryczne liliowców łądogowych?

Przemysław Gorzelak<sup>1</sup>, Mariusz A. Salamon<sup>1</sup>



P. Gorzelak



M.A. Salamon

Pojęcie mezozoicznej rewolucji morskiej po raz pierwszy zdefiniował Vermeij (1977). Badacz ten nazwał tak zmiany, jakie zachodziły u organizmów zamieszkujących bentoniczne, płytkie środowiska morskie, w wyniku nasilenia drapieżnictwa w środkowym i późnym mezozoiku. Tematyka ta stała się przedmiotem późniejszych dociekań (m.in. Vermeij, 1980, 1983, 1987; Jackson, 1988; Aronson, 1992), a ostatnio została podsumowana przez Kelley i Hansena (2001), Kowalewskiego i Kelley (2002) oraz Harper (2006). Zdaniem Vermeija, kluczową rolę w rozwoju mezozoicznych ekosystemów odegrało nasilenie drapieżnictwa, które miało wpływ na rozwój adaptacji przystosowawczych potencjalnych ofiar, polegających na zmianach w ich morfologii (m.in. wytworzeniu grubszych, masywniejszych skorup ramienionogów i małżów), rozprzestrzenieniu (np. zasiedlaniu głębszych stref morskich przez szkarłupnie) i zachowaniu (np. zmianie stylu życia z epifaunalnego na infaunalny).

W świetle opinii niektórych badaczy (np. Meyer, 1985; Jablonski & Bottjer, 1990; Oji, 1996), wzrost różnorodności drapieżników w późnym mezozoiku spowodował ekspansję łądogowych liliowców do głębszych środowisk morskich (zewnętrznego szelfu, umownie > 100 m). Zdaniem Meyer i Macurdy (1977), szkarłupnie te mogły stanowić główną dietę ryb kostnoszkieletowych, których radiacja przypadła na późny mezozoik (Walker & Brett, 2002). Oji (1996) podkreślał, że od środkowej kredy znane są tylko cztery znaleziska łądogowych liliowców z osadów płytkomorskich (wszystkie z południowej półkuli). Ten sam badacz na podstawie obserwacji współcześnie żyjących łądogowych liliowców wykazał, że intensyfikacja drapieżnictwa na tej grupie szkarłupni maleje wraz z głębokością. Okazuje się jednak, że fakt przejścia łądogowych liliowców do środowisk głębokomorskich nie jest dobrze udokumentowany. Istnieją przesłanki wskazujące na to, że szkarłupnie te w czasie późnej kredy i wczesnego paleogenu mogły żyć w środowiskach płytkomorskich (wewnętrznego szelfu).

Niedawno Jagt (1999) udokumentował liczne łądogowe izokrynidy w płytkomorskich osadach masystrichtu południowej Holandii i północnej Belgii. Dowodów na płytkomorskie preferencje tych liliowców dostarczają także ostatnie publikacje dokumentujące występowanie tych form w epikratonicznych osadach w Polsce. Na szczególną uwagę zasługują znaleziska tych szkarłupni w Głanowie (niecka miechowska, środkowa Polska). Marcinowski (1974) na podstawie licznych sedimentologiczno-paleontologicznych przesłanek stwierdził, że odsłaniające się tam osady cenomańskie powstały w warunkach płytkomorskich. Zdaniem

Walaszczyka (1992), utwory te tworzyły się na podmorskim progu krakowskim, wydzwigniętym w wyniku subhercyńskich ruchów tektonicznych na przełomie albu i cenomanu. Na progu tym osadzały się utwory płytkowodne, których depozycja mogła być przerywana częstymi epizodami erozji (patrz też Olszewska-Nejbert, 2005). Ostatnie badania osadów odsłaniających się w Głanowie dowiodły, że liliowce łądogowe są bardzo liczne w tych utworach. W żwirowcach wapiennych cenomanu (zona *Calycoceras naviculare*) omawianej lokalizacji Gorzelak i Salamon (2006) stwierdzili łądogowe millerykrynidy (Millericrinida; *Apiocrinites* sp.). Następnie Salamon i inni (2007) wskazywali na obecność licznych łądogowych izokrynidów (Isocrinida; *Nielsenicrinus* sp.) w tych osadach. Warto podkreślić, że również w sukcesji turońskiej omawianej lokalizacji liliowce te są powszechne (Salamon i in., w druku). Potwierdzeniem płytkowodnego środowiska sedimentacji wzmiankowanych utworów zdaje się być obecność komatulidów (obserwacje autorów). Zdaniem Hessa (1999), te beżłodygowe liliowce (z wyjątkiem rodziny Thioliericrinidae) żyły w mezozoiku na głębokości do 70 m, a obecnie ich rozprzestrzenienie ogranicza się wyłącznie do stref bardzo płytkich.

Innym przykładem płytkomorskich preferencji liliowców łądogowych są znaleziska tych szkarłupni w osadach tzw. siwaka danu doliny środkowej Wisły. Zdaniem Świerczewskiej-Gładysz i Olszewskiej-Nejbert (2006), utwory te powstawały w warunkach płytkomorskich, o czym świadczy masowe występowanie w nich igieł gąbek z grupy Lithistida. W świetle ostatnich doniesień Sekuły i innych (2008), osady te zawierają kolumnalia łądogowych liliowców (*Isocrinus* sp., *Nielsenicrinus* sp. i *Bathycrinus* sp.). Trzeba jednak wyraźnie podkreślić, że pozycja batymetryczna tych i innych osadów jest często przedmiotem naukowych sporów. Dzieje się tak, ponieważ rzadko kiedy udaje się jednoznacznie określić głębokość sedimentacji danych utworów.

Na przykładzie znalezisk z Polski, Holandii i Belgii widać, że łądogowe liliowce (przynajmniej lokalnie) mogły żyć w środowiskach płytkomorskich w późnej kredzie i wczesnym paleogenu. Nie ma więc dostatecznych dowodów na ogólnosiwiatową synchroniczność zjawiska migracji i zaniku łądogowych liliowców w płytkich środowiskach. Wydaje się, że przechodzenie tych szkarłupni do głębokomorskich środowisk mogło być procesem stopniowym i raczej rozciągniętym w czasie. Jednocześnie trzeba podkreślić, że mezozoiczne nasilenie drapieżnictwa nie może być jedyną składową warunkującą „migrację” płytkomorskiej fauny. Warto przypomnieć, że u mezozoicznych form łądogowych zaobserwowano wiele przystosowań ułatwiających egzystencję w środowiskach zasiedlonych przez liczne drapieżniki. Obecnie pewne morfologiczne cechy szkieletów mezozoicznych liliowców (np. kolce i dystrybucja połączeń stawowych typu kryptosyzygialnego w ramionach) są interpretowane jako reakcja obronna przeciwko drapieżnikom (patrz np. Głuchowski, 1987; Oji, 1996). Innymi czynnikami wpływającymi na batymetryczny zasięg występowania liliowców mogły być warunki ekologiczne. Ekspansje łądogowych liliowców do środowisk głęboko-

<sup>1</sup>Wydział Nauk o Ziemi, Uniwersytet Śląski, ul. Będzińska 60, 41-200 Sosnowiec, peniol@interia.pl; paleo.crinoids@poczta.fm

wodnych mogły się odbywać na przykład w wyniku destrukcyjnej działalności silnych prądów lub nagłego zmniejszenia zasolenia, spowodowanego dopływem wód rzecznych (patrz np. Ausich, 1980). Zdaniem Ameziane i Rouxa (1997), na obecne rozprzestrzenienie liliowców wpływ mają przede wszystkim odpowiednie warunki hydrodynamiczne i dostęp do pożywienia. Roux (1987) podkreślał, że batymetryczne preferencje dzisiejszych łądżogowych liliowców są mocniej związane z ich morfologią funkcjonalną niż z nasileniem drapieżnictwa. Trzeba również dodać, że inną, równie istotną przyczyną, mogła być konkurencja o pokarm wśród grup o podobnej bazie pokarmowej. Jednak, zdaniem Meyer i Macurdy (1977), nie ma dostatecznych dowodów na potwierdzenie tej hipotezy (patrz dyskusja również w McClintock i in., 1999). Warto odnotować, że w końcu fakt, że tektonika płyt i związane z nią zmiany eustatyczne w czasie jury i kredy powodowały zmniejszenie powierzchni najpłytszego szelfu. Prawdopodobnie miało to wpływ na kolonizację głębszych stref przez organizmy (patrz Ameziane & Roux, 1997). Również epizody podmorskiego wulkanizmu, szeroko rozpowszechnionego podczas późnego mezozoiku, mogły sprzyjać kolonizacji głębokomorskich środowisk. Wprowadzanie wówczas znacznych ilości składników odżywczych do wód umożliwiało bowiem indywidualnym organizmom łatwe czerpanie nutrientów w głębszych wodach. Kelley & Hansen (2001) podkreślali, że dodatkową przyczyną eliminującą bentoniczne sestonofagi z płytkich środowisk mogło być wzmocnienie bioturbacji. Wzbudzony osad denny mógł bowiem zatykać narządy filtracyjne bentonicznych sestonofagów.

Płytkowodne liliowce bezłądżogowe (komatulidy) są obecnie w rozkwicie (ok. 530 gatunków, patrz Shibata & Oji, 2007 i literatura tam cytowana). Ich sukcesja w płytkomorskich środowiskach jest tłumaczona zdolnością większości z nich do pływania na krótkie dystanse, generowaniem toksycznych substancji w przypadku ataku drapieżników, jak również prowadzeniem nocnego trybu życia (większość ryb kostnoszkieletowych, których dietę stanowią liliowce, jest aktywna za dnia).

Wpływ mezozoicznej rewolucji morskiej na zmianę preferencji batymetrycznych łądżogowych liliowców pozostały tylko w środowiskach głębszych, nie może być traktowany jako potwierdzenie migracji. Bez wątpienia wymagane są dalsze badania, które ostatecznie zweryfikowałyby hipotezę o wpływie nasilenia drapieżnictwa na rozprzestrzenienie tej gromady szkarłupni.

Autorzy dziękują recenzentom artykułu, prof. J. Dzikowi oraz prof. J. Trammerowi, za wiele cennych wskazówek.

## Literatura

AMEZIANE N. & ROUX M. 1997 — Biodiversity and historical biogeography of stalked crinoids (Echinodermata) in the deep sea. *Biodiversity and Conservation*, 6, 11: 1557–1570.  
 ARONSON R.B. 1992 — Biology of scale-independent predator-prey interaction. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 89: 1–13.  
 AUSICH W.I. 1980 — A model for niche differentiation in Lower Mississippian crinoid communities. *J. Paleontol.*, 54: 273–288.  
 GLUCHOWSKI E. 1987 — Geology of the Pieniny Klippen Belt, Carpathians, Poland. *Stud. Geol. Pol.*, 94: 7–102.  
 GORZELAK P. & SALAMON M.A. 2006 — The youngest Mesozoic record of millericrinid crinoids (Millericrinida, Crinoidea) from Upper

Cretaceous deposits of Poland. *Paläontologie, Stratigraphie, Fazies* (14), Freiburger Forschungshefte, C 511: 39–42.  
 HARPER E.M. 2006 — Dissecting post-Palaeozoic arms races. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 232: 322–343.  
 HESS H. 1999 — Tertiary. [W:] Hess H., Ausich W.I., Brett C.E. & Simms M.J. (red.), *Fossil Crinoid*, Cambridge University Press: 233–244.  
 JABLONSKI D. & BOTTJER D.J. 1990 — Onshore — offshore trends in marine invertebrate evolution. [W:] R.M. Ross i W.D. Allmon (eds.), *Causes of evolution: a paleontological perspective*, University of Chicago Press, 21–75.  
 JACKSON J.B.C. 1988 — Review of Evolution and escalation, an ecological history of life by Geerat J. Vermeij. *Paleobiology*, 14: 307–312.  
 JAGT J.W.M. 1999 — Late Cretaceous-Early Palaeogene echinoderms and the K/T boundary in the southeast Netherlands and northeast Belgium — Part 2: Crinoids. *Scripta Geol.*, 116: 59–255.  
 KELLEY P.H. & HANSEN T.A. 2001 — Mesozoic Marine Revolution. *Paleobiology*, 2: 94–97.  
 KOWALEWSKI M. & KELLEY P.H. (eds.) 2002 — *The Fossil Record of Predation*. Paleontol. Soc. Sp. Papers, 8.  
 MARCINOWSKI R. 1974 — The transgressive Cretaceous (Upper Albian through Turonian) deposits of the Polish Jura Chain. *Acta Geol. Pol.*, 24: 117–217.  
 McCLINTOCK J.B., BAKER B.J., BAUMILLER T.K. & MESSING CH.G. 1999 — Lack of chemical defense in two species of stalked crinoids: support for the predation hypothesis for Mesozoic bathymetric restriction. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 232: 1–7.  
 MEYER D.L. 1985 — Evolutionary implications of predation on Recent comatulid crinoids from the Great Barrier Reef. *Paleobiology*, 11: 154–164.  
 MEYER D.L. & MACURDA D.B. JR. 1977 — Adaptive radiation of the comatulid crinoids. *Paleobiology*, 3: 74–82.  
 OJI T. 1996 — Is predation intensity reduced with increasing depth? Evidence from the west Atlantic stalked crinoid *Endoxocrinus parvae* (Gervais) and implications for the Mesozoic marine revolution. *Paleobiology*, 22: 339–351.  
 OLSZEWSKA-NEJBERT D. 2005 — Development of the Turonian *Conulus* Lagerstätte in the Wielkanoc quarry, Miechów Upland (South Poland). *Ann. Soc. Geol. Pol.*, 75: 199–210.  
 ROUX M. 1987 — Evolutionary ecology and biogeography of recent stalked crinoids as a model for the fossil record. [W:] Michel Jangoux and John M. Lawrence (eds.), *Echinoderm Studies*. Balke-ma A.A., 2: 1–53.  
 SALAMON M.A., GAJERSKI A., GORZELAK P. & ŁUKOWIAK M. 2007 — A new plicatocrinid [tetracrinid?] crinoid, *Tetracrinus jagti*, from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of southern Poland. *Neues Jahrb. Geol. Paläont.*, 245: 179–184.  
 SALAMON M.A., GORZELAK P., GAJERSKI A., KAŹMIERCZAK J. & BORSZCZ T. (w druku) — A crinoid lagerstätte in the Turonian (Late Cretaceous) *Conulus* Bed (Miechów-Wolbrom area, Poland). *Geobio*.  
 SEKULA M., GORZELAK P., KONIECZYŃSKI K. & SALAMON M.A. 2008 — Liliowce z pogranicza kredy i paleogenu z doliny środkowej Wisły: dane wstępne. *Prz. Geol.*, 56: 38–40.  
 SHIBATA T.F. & OJI T. 2007 — *Kiimetra miocenica*, a new genus and species of the family calometridae (echinodermata: crinoidea) from the Middle Miocene of southwestern Japan. *J. Paleontol.*, 81, 2: 397–404.  
 ŚWIERCZEWSKA-GLADYSZ E. & OLSZEWSKA-NEJBERT D. 2006 — Pochodzenie sfosfatyzowanych gąbek z warstw dańskiego piaskowca glaukonitowego z Nasiłowa (dolina środkowej Wisły). *Prz. Geol.*, 54: 710–719.  
 VERMEIJ G.J. 1977 — The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. *Paleobiology*, 3: 245–258.  
 VERMEIJ G.J. 1980 — Drilling predation of bivalves in Guam: some paleoecological implications. *Malacologia*, 19: 329–334.  
 VERMEIJ G.J. 1983 — Traces and trends in predation, with special reference to bivalved animals. *Paleontology*, 26: 455–465.  
 VERMEIJ G.J. 1987 — *Evolution and escalation: an ecological history of life*. Princeton University Press.  
 WALASZCZYK I. 1992 — Turonian through Santonian deposits of the Central Polish Uplands; their facies development, inoceramid paleontology and stratigraphy. *Acta Geol. Pol.*, 42: 1–122.  
 WALKER S.E. & BRETT C.E. 2002 — Post Paleozoic Patterns in Marine Predation: Was there a Mesozoic and Cenozoic Marine Predatory Revolution? [W:] Kowalewski M. & Kelley P.H. (eds.), *The Fossil Record of Predation*. Paleontol. Soc. Sp. Papers, 8: 119–194.

Praca wpłynęła do redakcji 09.01.2008 r.  
 Po recenzji akceptowano do druku 17.04.2008 r.