

Jeżowce oksfordu Bałtowa

Oxfordian echinoids of Bałtów

Urszula RADWAŃSKA

Instytut Geologii Podstawowej, Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski, Al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa;
e-mail: ularadw@geo.uw.edu.pl

Key words: Echinods, ecology, paleoenvironment, Oxfordian, Poland.

ABSTRACT: The autecology of echinoids from the Middle Oxfordian coralliferous limestones of Bałtów (NW margin of the Holy Cross Mountains, Central Poland) is discussed, as apparent from the morphology of tests, ambulacral pores for tube feet, and spines. Inferred is mode of life, locomotion, and feeding, as well as the diet of the taxonomically recognised three species: *Paracidaris florigemma* (Phillips, 1829) - spines only, *Glypticus hieroglyphicus* (Goldfuss, 1826), and *Hemicidaris merryaca* Cotteau, 1850, the latter reported for the first time in Poland. The phenotypic convergence is indicated of such species as: *P. florigemma* and extant *Euclidaris tribuloides* Desmoulin, 1835, of Florida and the Caribbean, as well as *G. hieroglyphicus* and extant *Colobocentrotus atratus* (Linnaeus, 1758) of the Indo-Pacific. Environmental conditions, under which the Bałtów echinoids lived, are concluded as extremely shallow marine (shallow subtidal up to low-intertidal), connected with the Bałtów coral patch reef nearby.

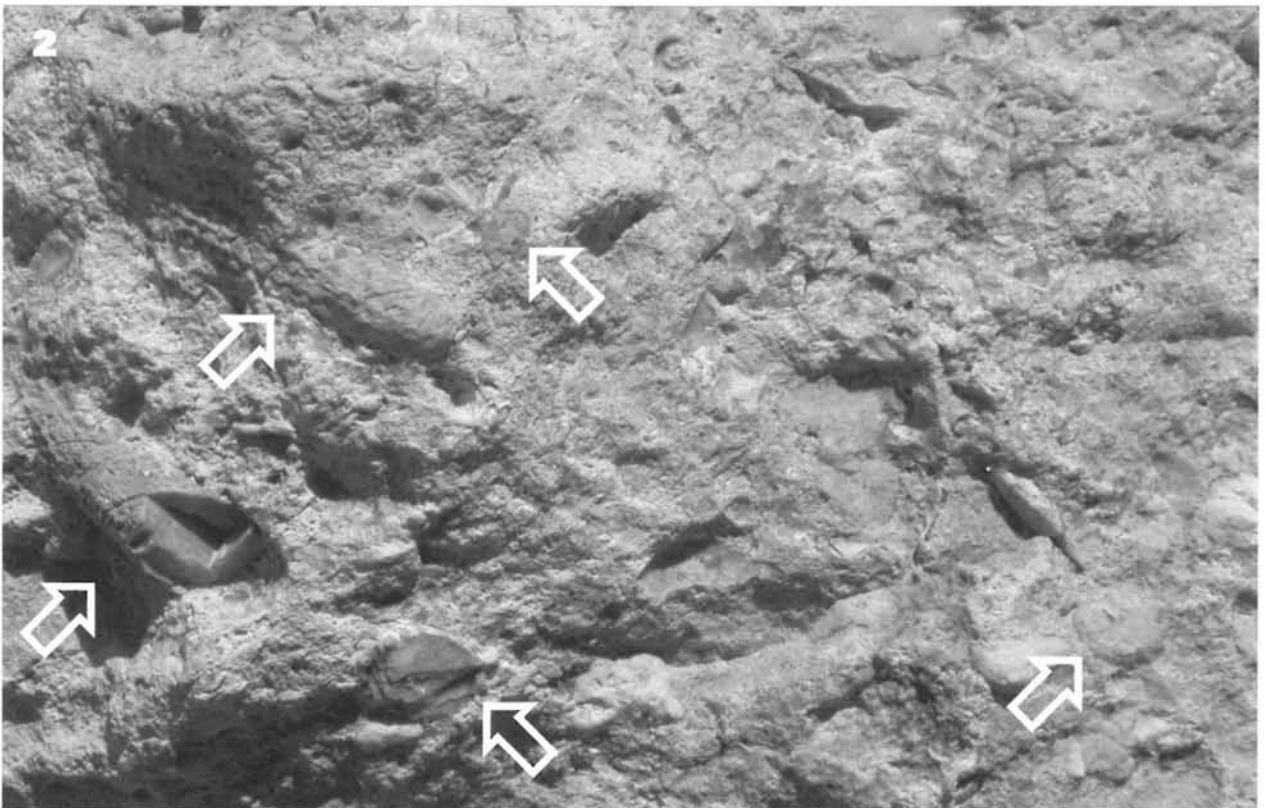
WSTĘP

Przedmiotem niniejszej pracy jest analiza funkcjonalna pancerzy trzech jeżowców regularnych reprezentujących gatunki: *Paracidaris florigemma* (Phillips, 1829), *Glypticus hieroglyphicus* (Goldfuss, 1826), oraz *Hemicidaris merryaca* Cotteau, 1850, ze środkowo-oksfordzkich osadów węglanowych Bałtowa (pl. 1: 1) oraz wynikające z tej analizy wnioski paleoekologiczne. Badane jeżowce stanowią bardzo charakterystyczny minizespół, nienotowany dotychczas w innych facjach (gąbkowych) środkowego i górnego oksfordu Polski. Obecność rozpoznanych gatunków w osadach węglanowych Bałtowa jest ściśle związana z warunkami środowiskowymi panującymi w trakcie ich sedymentacji.

Przedstawione poniżej przykłady wyraźnie ilustrują, że budowa nóżek ambulakralnych, grubość pancerza, układ i kształt koleców są ściśle powiązane ze środowiskiem życia badanych gatunków jeżowców.

Układ wodny jeżowców niezależnie od gatunku wykazuje pewien dość stały plan budowy

(patrz Durham 1966, Smith 1984, Radwańska 1999b), zaś najistotniejsze różnice dotyczą jedynie samych nóżek ambulakralnych, wystających poza pancerz i mających bezpośredni kontakt ze środowiskiem. Różnice te wyrażają się zarówno w budowie wewnętrznej nóżek, jak i ich funkcji. Nóżki ambulakralne mogą pełnić rozmaite funkcje, m. in. lokomotoryczne, oddechowe, przyczepowe, manipulacyjne osadem bądź pokarmem, lub czuciowe, a w zależności od funkcji jaką pełnią różnią się wyraźnie budową. Budowa anatomiczna nóżek była przedmiotem wielu prac (m. in. patrz Smith 1978b, 1980, 1984), w których wykazano ścisłą korelację (szczególnie dla jeżowców o budowie regularnej) między budową nóżki a morfologią porów ambulakralnych, stanowiących w większości przypadków element pancerza czytelny w zapisie kopalnym. Zatem dzięki takiemu związkowi można na podstawie cech morfologicznych porów odtworzyć budowę nóżki ambulakralnej, a w dalszej konsekwencji jej funkcję w organizmie. Badania nad dzisiejszymi jeżowcami wykazały (patrz m. in. Smith 1978b, 1980, 1984), że wykształcenie przez jeżowca takich, a nie innych nóżek ambulakralnych



PLANSZA 1

1 – Profil koralonośnej formacji środkowego oksfordu w odstąpieniu Bałtowa, na Zarzeczcu; strzałką wskazane jest nagromadzenie kołców *Paracidaris florigemma* (Phillips, 1829); 2 – Fragment ściany kamieniołomu na Zarzeczcu, z widocznym nagromadzeniem kołców *Paracidaris florigemma* (Phillips, 1829); miejsca występowania kołców zaznaczone strzałkami, całość powiększona x1,5.

wynika z warunków środowiskowych (temperatury, głębokości, charakteru podłoża, dynamiki wód), w których funkcjonuje osobnik. Zatem analiza morfologii porów ambulakralnych połączona z analizą grubości i kształtu pancerza, a także rozkładu i kształtu kolców, jest bardzo użytecznym narzędziem przy rekonstrukcji paleośrodowiska (patrz Smith 1978a, 1978b, 1980, 1984; Baumeister i Leinfelder 1998; Radwańska 1999a).

ANALIZA MORFOLOGICZNA PANCERZY JEŻOWCÓW

Terminologia wykorzystana przy opisie szczegółów anatomicznych jest zaczerpnięta z *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Durham 1966) oraz z prac Smitha (1978b, 1980). Do celów porównawczych wykorzystano dane dotyczące gatunków dzisiejszych (Smith 1978b, Hendler i in. 1995; strona internetowa The Natural History Museum: www.nhm.ac.uk/palaontology/echinoids) oraz obserwacje pancerzy dzisiejszych jeżowców posiadanych przez autorkę.

Paracidaris florigemma (Phillips, 1829)

Pancerz jest średnich rozmiarów (o średnicy na równiku 40 mm) owalny, spłaszczony od strony aboralnej i oralnej. Płytki tarczy szczytowej nie zachowały się. Ściana pancerza jest relatywnie gruba w stosunku do średnicy całego zwierzęcia, a także w stosunku do pancerzy większości cidaroidów. Perystom (pozbawiony wycięć skrzelowych) jest duży i stanowi 50% średnicy całego pancerza.

(Opis opiera się na analizie pancerza pochodzącego z Trzebini na Wyżynie Krakowskiej, albowiem ani cały pancerz ani jego fragmenty nie zostały znalezione w badanych osadach).

Pory ambulakralne ułożone są na całej długości, silnie sinusoidalnie wygiętego pasa ambulakralnego w jednym szeregu, i reprezentują typ porów niepołączonych, z cienką powierzchnią przyczepową dla mięśni nóżki ambulakralnej, a tym samym stanowią typ *P2* (patrz Smith 1978b).

Brodawki na kolce główne są zaopatrzone w wydatny perforowany, krenulowany mammelon. Areole otaczające mammelon są głębokie, okrągłe lub lekko owalne w kierunku równoległym do równika.

Kolce główne (pl. 2: 5-6) mają kształt cylindryczny, z tępo ściętymi wierzchołkami,

ornamentowane są szeregami naprzemianlegle ułożonych granul. Szyjka jest krótka, z jednej strony częściowo pokryta ornamentacją, co nadaje kolcom lekko asymetryczny wygląd. Kolce są przeciętnie nieco dłuższe (o 10-15 mm) od średnicy pancerza.

Glypticus hieroglyphicus (Goldfuss, 1826)

Pancerz jest spłaszczony, bochenkowaty w przekroju (pl. 2: 1b, 2c-2d), małych rozmiarów (o średnicy na równiku 8 mm formy młodocianej i 15 mm u formy dorosłej). Płytki tarczy szczytowej są silnie zespolone z resztą pancerza (pl. 2: 1a, 2a). Ściana pancerza jest gruba w stosunku do średnicy całego zwierzęcia. Perystom z dobrze wykształconymi wycięciami skrzelowymi jest duży i stanowi 50% średnicy całego pancerza (pl. 2: 1c, 2b).

Pory ambulakralne na stronie aboralnej ułożone są w jednym szeregu i reprezentują typ porów niepołączonych *P2*, na stronie oralnej stopniowo przechodzą w typ *P3*, a następnie *P4* (patrz Smith 1978b) z coraz bardziej wydatną powierzchnią przyczepową dla mięśni nóżki. Pory *P4* ułożone są w fyllochia.

Klasyczne **brodawki na kolce główne** pojawiają się dopiero na równiku (pl. 2: 1b, 2c-2d) i przechodzą na stronę oralną (pl. 2: 1c, 2b), zaopatrzone są w nieperforowane i niekrenulowane stosunkowo wydatne mammelony. Na stronie aboralnej wykształcona jest charakterystyczna ornamentacja tzw. **epistromy**, w postaci zmodyfikowanych guzków przypominających kształtem staroegipskie hieroglify (pl. 2: 2a, 2c).

Kolce główne nie zostały dotychczas znalezione. Na podstawie znalezisk w innych odsłonięciach (w Szwajcarii i Francji) wynika, że są to kolce krótkie, masywne, często lekko haczykowato zagięte, pokryte wydatnymi granulami (patrz Zbinden 1992, fig. na str. 178; Vadet i in. 2001, pl. 41).

Hemicidaris merryjaca Cotteau, 1850

Pancerz jest owalny w przekroju, mocno wysklepiony na stronie aboralnej, spłaszczony po stronie oralnej (pl. 2: 3c-3d, 4b). Średnica badanych pancerzy na równiku wynosi 33 i 20 mm. Płytki tarczy szczytowej są silnie zespolone z resztą pancerza (pl. 2: 3a, 4a). Ściana pancerza jest gruba w stosunku do średnicy całego zwierzęcia.

Perystom z dobrze wykształconymi wycięciami skrzelowymi (pl. 2: 3b) jest bardzo duży i stanowi 66% średnicy całego pancerza.

Pory ambulakralne reprezentują różne typy porów niepołączonych (*P*; patrz Smith 1978b) i zmieniają swój charakter w zależności od położenia na silnie sinusoidalnie wygiętym pasie ambulakralnym. Na stronie aboralnej i równiku występują pory typu *P1/P2*, na stronie oralnej początkowo pory *P2*, które następnie przechodzą w pory *P3* (te ostatnie ułożone są w fylloglia).

Brodawki na kolce główne zaopatrzone są w duże perforowane i krenulowane mammelony (pl. 2: 3d, 4b). Areole otaczające brodawki na stronie aboralnej są okrągłe (pl. 2: 3a, 4a), na stronie oralnej przyjmują bardziej owalny kształt.

Kolce główne nie zostały znalezione i nie były dotychczas notowane u tego gatunku.

ANALIZA FUNKCJONALNA I WNIOSKI ŚRODOWISKOWE

Paracidaris florigemma (Phillips, 1829)

Pancerz *Paracidaris florigemma* (Phillips, 1829) osiągał średnie wymiary, a grubość jego ściany (jak na przedstawiciela cidaroidów) jest stosunkowo duża. Cechy te dawały stosunkowo znaczną odporność i przynajmniej do pewnego stopnia zabezpieczały przed agresywną działalnością fal.

Budowa pasa ambulakralnego, wyrażona na całej jego długości obecnością porów niepołączonych typu *P2*, może wskazywać na dwie możliwości adaptacji do warunków środowiska: (a) osobniki tego gatunku żyły na większych głębokościach, gdzie temperatura wody była niższa, a tym samym ich metabolizm był nieco spowolniony i zapotrzebowanie na tlen było ograniczone (pory typu *P2* są zespolone z nóżkami ambulakralnymi mającymi grubszą ściankę oraz małe przyssawki, a więc mniej wydajnymi przy wymianie gazowej; patrz Smith 1978b); (b) osobniki tego gatunku żyły w wodach płytkich, ciepłych, dobrze natlenionych, lecz swoją aktywność życiową objawiały w nocy, gdy tempera-

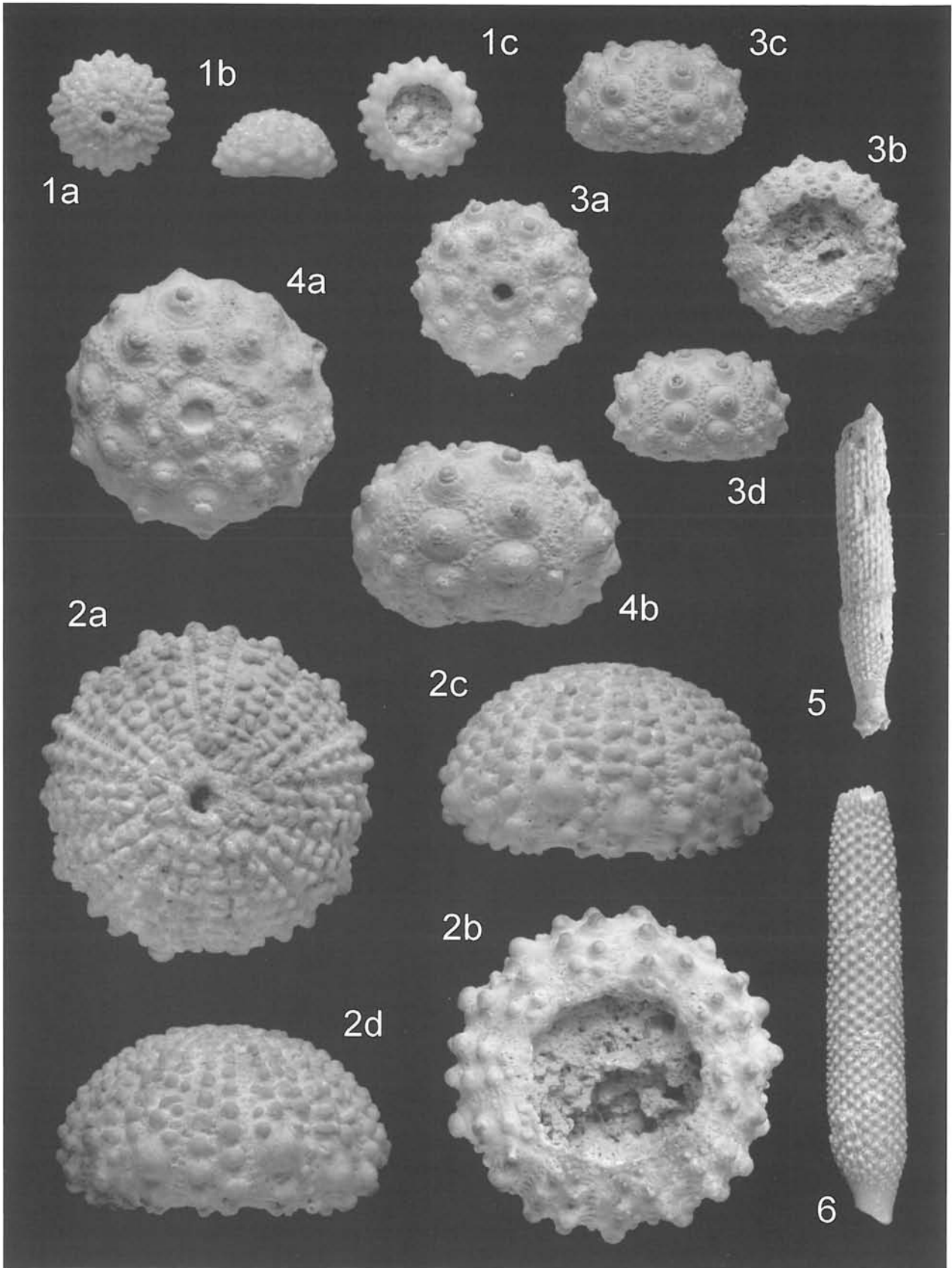
tura wody spadała, a tym samym ich zapotrzebowanie na tlen również. W ciągu dnia jeżowce te zapewne ukrywały się m. in. przed drapieżnikami i silnym falowaniem w rozmaitych szczelinach lub kavernach pomiędzy koralowcami, które bogato zasiedlały to środowisko (patrz Roniewicz i Roniewicz 1971). Niewielkich rozmiarów przyssawki na nóżkach mogły być wykorzystywane do oczyszczania pancerza z rozmaitych zanieczyszczeń.

Obecność dużego perystomu wskazuje, że aparat szczękowy (latarnia Arystotelesa) był dość mobilny. Brak wycięć skrzelowych (cecha charakterystyczna dla wszystkich cidaroidów) oraz brak na stronie oralnej pancerza nóżek z silnymi przyssawkami, wpływało na zmniejszenie siły nacisku latarni na podłoże. Aparat szczękowy wykorzystywany był zatem do zdobywania pokarmu miękkiego, dającego się łatwo zdrapać, i można założyć, że pokarmem takim mogły być rośliny (głony), polipy koralowców, wieloszczety, mszywioly lub gąbki.

Na podstawie dalszej analizy funkcjonalnej pancerza *Paracidaris florigemma* (Phillips, 1829) wnioskować można, że na dużych perforowanych i krenulowanych brodawkach pasa interambulakralnego osadzone sztywno były cylindryczne kolce, które na stronie aboralnej pełniły funkcję obronną. Głębokie areole były miejscem zamocowania silnych i dobrze rozwiniętych mięśni obsługujących masywne kolce główne. Okrągły zarys areol na stronie aboralnej wskazuje, że ruch zespolonych z nimi koleców odbywał się we wszystkich kierunkach z jednakowym natężeniem. Bardziej owalny zarys areol położonych na równiku i po stronie oralnej wskazuje natomiast na nierównomierny rozwój mięśni, a tym samym na pewne preferencje w ukierunkowywaniu koleców. Asymetryczny pokrój samych koleców u ich nasady (pl. 2: 6) również potwierdza ich skośne ustawienie w stosunku do powierzchni pancerza. Takie ustawienie koleców tłumaczyć można funkcją podtrzymującą pancerz oraz lokomotoryczną. Jeżowce te poruszały się tylko za pomocą koleców, co, jak u wszystkich cidaroidów, było przyczyną ich bardzo powolnego przemieszczania i tym samym skutkowało niewielką możliwością ucieczki przed drapieżnikami.

PLANSZA 2

1-2 – *Glypticus hieroglyphicus* (Goldfuss, 1826): 1a – widok strony aboralnej, 1b – widok z boku, 1c – widok strony oralnej; osobnik młodociany, pow. x4; 2a – widok strony aboralnej z licznymi epistromami, 2b – widok strony oralnej, 2c – widok z boku od strony pasa interambulakralnego, 2d – widok z boku od strony pasa ambulakralnego; osobnik dorosły, pow. x4; 3-4 – *Hemicidaris meryaca* Cotteau, 1850: 3a – widok strony aboralnej, 3b – widok strony oralnej, 3c – widok z boku od strony pasa ambulakralnego, 3d – widok z boku od strony pasa interambulakralnego, pow. x1,5; 4a – widok strony aboralnej, 4b – widok z boku od strony pasa interambulakralnego, pow. x1,5; 5-6 – *Paracidaris florigemma* (Phillips, 1829): kolce główne, pow. x1,5.



Spośród dzisiejszych jeżowców bardzo podobną budowę pancerza dotyczącą średnicy, grubości ścianki, układu brodawek na kolce główne, porów ambulakralnych oraz kształtu samych koleców wykazuje gatunek *Eucidaris tribuloides* Desmoulins, 1835. Gatunek ten zamieszkuje ciepłe, w większości przybrzeżne (od 0-50 m), o dużej dynamice, wody Florydy i Karaibów, zasiedlone w znacznym stopniu przez koralowce (patrz Hender i in. 1995; oraz strona internetowa The Natural History Museum: www.nhm.ac.uk/palaeontology/echinoids). Zaobserwowano, że długość koleców u poszczególnych osobników tego gatunku można skorelować z warunkami środowiskowymi, tzn. im środowisko o wyższej dynamice wód, tym kolce są krótsze i bardziej masywne (patrz Hender i in. 1995, str. 207). Osobniki tego gatunku wykorzystują rozmaite szczeliny oraz głębokie kawerny powstałe pomiędzy koloniami koralowców, a kryjąc się w nich w ciągu dnia, oszczędzają energię oraz chronią się przed silnym falowaniem i drapieżnikami. W nocy wyruszają na żer, a ich pokarm stanowią głównie glony, trawa żółwiowa, koralowce, mszywioly, gąbki lub drobne mięczaki.

Oba gatunki, kopalny *Paracidaris florigemma* (Phillips, 1829) oraz dzisiejszy *Eucidaris tribuloides* Desmoulins, 1835, są przykładem konwergencji fenotypowej i dzięki temu można, z dużym prawdopodobieństwem, odtworzyć warunki środowiskowe w jakich żył gatunek kopalny.

Podsumowując, jeżowce *Paracidaris florigemma* zamieszkiwały wody płytkie (0-50 m), ciepłe, dobrze natlenione, zasiedlone przez liczne kolonie koralowców, które stanowiły dla nich jednocześnie źródło części pokarmu, jak i miejsce schronienia przed drapieżnikami oraz silnym falowaniem. Wydaje się jednak, że wzburzenia sztormowe na obszarze zamieszkiwanym przez badany gatunek bywały na tyle silne, że ochrona ta nie była wystarczająca i niszczenie pancerzy było dość powszechne (spośród trzech rozpatrywanych gatunków, ze względu na rozmiar i grubość pancerza, mają one najniższy potencjał fosylizacyjny). Dlatego też, jedynym dotychczas elementem zachowanym w badanych osadach są stosunkowo liczne kolce tworzące często duże nagromadzenia (pl. 1: 2). Kolce *Paracidaris florigemma* (Phillips, 1829), wykazują pewną rozpiętość dotyczącą ich długości i pękatości (patrz Vadet 1988, Vadet i in. 2001) i bardzo prawdopodobnym jest, że zmienność ta wiąże się podobnie, jak ma to miejsce u *Eucidaris tribuloides* Desmoulins, 1835, nie tylko z położeniem/funkcją

na pancerzu, ale z warunkami środowiskowymi (dynamiką wód) w jakich poszczególne osobniki funkcjonowały.

Glypticus hieroglyphicus (Goldfuss, 1826)

Analiza funkcjonalna samego pancerza *Glypticus hieroglyphicus* (Goldfuss, 1826) wskazuje, że jego stosunkowo mała wysokość, silne spłaszczenie po stronie oralnej i masywna ściana (pl. 2: 1b, 2c-2d) są adaptacją do środowiska o znacznej dynamice wód.

W dużym perystomie zaopatrzonym w wycięcia skrzelowe umieszczona była mobilna latarnia Arystotelesa. Wycięcia te związane są z woreczkami kompensacyjnymi, wpływającymi na zmiany ciśnienia w jamie, w której umieszczony jest aparat szczękowy. Woreczki wspomagają działanie mięśni obsługujących szczęki i w efekcie powodują jej większą ruchliwość. Obecność porów P4 ułożonych w fylloдії wokół perystomu (a tym samym zespolonych z nimi nóżek z przysawkami) dawała większą możliwość dociskania szczęk do podłoża. W efekcie zwiększała się skuteczność zdrapywania lub kruszenia obiektów będących pokarmem tych jeżowców. Dieta *Glypticus hieroglyphicus* składała się zapewne w większości z drobnych bezkręgowców: polipów koralowców, mszywiolów, wieloszczetów, mięczaków, ramienionogów, bądź roślinności (głonów).

Układ porów ambulakralnych wiąże się z wyraźnym podziałem funkcji zespolonych z nimi nóżek ambulakralnych. Pory typu P2 wykształcone na stronie aboralnej związane były z nóżkami (patrz Smith 1978b), których główną funkcją była respiracja, choć również dzięki obecności małych przysawek na szczycie nóżek, mogły one pełnić funkcje oczyszczające pancerz. Cecha ta może wskazywać, że miejsca zasiedlone przez ten gatunek były obszarem o intensywnej sedymentacji, w których istniała potrzeba oczyszczania pancerza.

Podobnie jak w przypadku osobników *Paracidaris florigemma*, nieco obniżona wydajność respiracyjna nóżek ambulakralnych zrekompensowana była prawdopodobnie adaptacją do aktywności życiowej w nocy, gdy spadała temperatura wody, a tym samym zapotrzebowanie na tlen. Pory typu P3 i P4 pojawiające się na stronie oralnej pancerza zespolone były z nóżkami o masywnych grubych ściankach i z bardzo dobrze wykształconymi przysawkami (patrz Smith 1978b), dającymi możliwość

przysysania się tylko do twardego podłoża. Zwiększona liczba nóżek skupionych w obrębie fylloidiów zapewniała ich dużą efektywność. Główną funkcją tych nóżek, oprócz wspomagania pracy latarni Arystotelesa, była funkcja lokomotoryczna umożliwiająca nie tylko przemieszczanie się po płaskim terenie, ale także wspinanie na przeszkody, a nawet podwieszanie się pancerzem do dołu na rozmaitych elementach dna (patrz Baumeister i Leinfelder 1998, fig. 1). Podłożem tym zapewne były liczne koralowce (patrz Roniewicz i Roniewicz 1971), tworzące m. in. talerzowate płaskie kolonie, dające tym jeżowcom doskonałe schronienie.

Obecność nóżek z przysawkami po stronie oralnej umożliwiała także przysysanie pancerza do dna w czasie silnego falowania lub ataku drapieźnika. Zabezpieczała zatem przed turlaniem i rozbiciem pancerza o dno lub odwróceniem na stronę oralną, najczęściej atakowaną przez drapieźniki.

Analiza funkcjonalna brodawek na kolce główne wykazuje ich wyraźnie spolaryzowany układ, który wpływał na ilość i funkcję osadzonych na nich kolców. Strona aboralna pancerza pokryta jest epistromami (pl. 2: 1a, 2a), czyli dodatkową warstwą kalcytu wzmacniającą jego ogólną konstrukcję, ale jednocześnie zmieniającą kształt brodawek, które nie mogły prawdopodobnie przy takiej budowie stanowić podpór dla kolców. W efekcie strona aboralna nie była pokryta kolcami. Kolce główne ograniczone były tylko do strefy równikowej oraz strony oralnej, gdzie wykształcone są stosunkowo wydatne nieperforowane i niekrenulowane brodawki (pl. 2: 1b, 2b-2d). Kolce główne na równiku były masywne, krótkie i haczykowato zakrzywione (patrz Zbinden 1992; Vadet i in. 2001, pl. 41). Główną ich funkcją było podtrzymywanie pancerza, jak również amortyzowanie nacisku wywołanego np: przez spadające okruchy, co w przypadku środowiska o wysokiej dynamice wód oraz dużym tempie sedymentacji (patrz Roniewicz i Roniewicz 1971) było zjawiskiem dość powszechnym. Brak kolców na stronie aboralnej pancerza powodował, że wysokość całego osobnika nie była duża, a tym samym mogła ułatwiać wciskanie się w rozmaite szczeliny. Niski, lekko wysklepiony pancerz stawał również mniejszy opór w czasie falowania i trudniej było go przewrócić, a jednocześnie łatwiej było go omywać i oczyszczać ze wzniesionych, opadających okruchów.

Wśród dzisiejszych jeżowców podobne cechy w budowie pancerza można zaobserwować u przed-

stawicieli z gatunku *Colobocentrotus atratus* (Linnaeus, 1758), mieszkańców strefy międzyżyłowej Hawajów (Blake 1984, str. 78) i innych wybrzeży Indo-Pacyfiku (Miskelly 2002). U osobników tego gatunku, obecne na stronie oralnej pancerza fylloidia skupiają pory typu *P3/P4*, co związane jest z adaptacją do środowiska płytkowodnego o wysokiej dynamice wód, dnie stabilnym, twardym, umożliwiającym w pełni wykorzystanie ssącej siły nóżek ambulakralnych. Pancerz tych jeżowców jest także spłaszczony i pozbawiony typowych kolców na stronie aboralnej, zaś kolce główne pojawiają się dopiero na równiku i stronie oralnej (patrz Radwańska 2003b, pl. 1, fig. 18a-18b) i pełnią rolę amortyzatorów. W omawianym przypadku mamy również do czynienia z przykładem konwergencji fenotypowej gatunku kopalnego *Glypticus hieroglyphicus* (Goldfuss, 1826) oraz dzisiejszego *Colobocentrotus atratus* (Linnaeus, 1758).

Hemicidaris merryaca Cotteau, 1850

W przypadku tego jeżowca zachowane są tylko pancerze, natomiast nieznanne są kolce, zarówno z badanego stanowiska jak i z osadów skąd pochodzi materiał typowy (patrz Cotteau 1881, pl. 291, fig. 1-6).

Pancerz *Hemicidaris merryaca* Cotteau, 1850, jak na przedstawiciela rodzaju *Hemicidaris* jest stosunkowo niski (pl. 2: 3c-3d, 4b), lecz o bardzo grubej ścianie w stosunku do średnicy. Wykształcenie niskiego i masywnego pancerza jest efektem adaptacji do środowiska o wysokiej dynamice wód. Podobnie nisko sklepione i grubościennie pancerze spotykane są u przedstawicieli *Hemicidaris gresslyi* Étallon, 1862, rozpoznanych w dolnokimerydzkich wapieniach Sulejowa (patrz Radwańska 1999a, pl. 49, fig. 5-8), które interpretowane są jako osady powstałe w zbiorniku o wysokiej dynamice wód.

U gatunku *Hemicidaris merryaca*, w bardzo dużym perystomie zaopatrzonym w głębokie wycięcia skrzelowe (pl. 2: 3b) umieszczony był mobilny i silny aparat szczękowy, zdolny do zdrapywania i kruszenia rozmaitych obiektów będących pokarmem tego jeżowca. Nacisk szczęk spotęgowany był, podobnie jak u *Glypticus hieroglyphicus*, ssącą siłą nóżek ambulakralnych, skupionych w fylloidiach (patrz niżej). Przedmiotem ataku osobników tego gatunku były zapewne rozmaite bezkręgowce, również o stosunkowo masywnych szkieletach, np: inne jeżowce.

Pas ambulakralny na całej długości wykazuje zróżnicowaną budowę pod względem charakteru porów. Na stronie aboralnej występują pory typu *P1/P2*, które zespolone były z nóżkami o wybitnie respiracyjnym charakterze. W rejonie równika pojawiają się pory typu *P2*, zaś na stronie oralnej pory typu *P3* skupione w fylloidiach, które związane były z nóżkami z dobrze wykształconymi przyssawkami (patrz Smith 1978b). Nóżki te były wykorzystywane do lokomocji i przysysania się do twardego podłoża. Dzięki fylloidiom zwiększającym liczbę nóżek, jeżowce te mogły sprawnie przemieszczać się po nierównym podłożu, wspinać na rozmaite przeszkody, efektywnie przysysać do dna, a tym samym bronić się przed turlaniem w czasie silnego falowania, lub przed atakiem drapieżnika. Analiza budowy całego pasa ambulakralnego wskazuje bez wątplenia, iż osobniki badanego gatunku zamieszkiwały środowisko wód ciepłych, płytkich o wysokiej dynamice i dnie stabilnym, twardym dającym możliwość wykorzystania ssącej siły nóżek. Podłożem tym z pewnością były koralowce zapewniające im także schronienie. Wydaje się jednak, że jeżowce z gatunku *Hemicidaris merrycaca*, odmiennie niż osobniki z gatunku *Paracidaris florigemma*, mogły wykazywać się aktywnością życiową za dnia, dzięki obecności wydajnego systemu respiracyjnego i zdecydowanie bardziej masywnego pancerza.

Brodawki na kolce również są wyraźnie zróżnicowane, co wpływało na różnorodność osadzonych na nich kolców. Kolce położone najbliżej tarczy szczytowej (pl. 2: 3a, 4a) były zapewne mniejsze i krótsze od pozostałych kolców strony aboralnej. Perforowane i krenulowane brodawki wskazują na mocne i stosunkowo sztywne osadzenie kolców głównych. Brodawki na kolce po stronie apikalnej otoczone są okrągłymi areolami (pl. 2: 3a, 4a), co świadczy, że kolce na nich osadzone pracowały we wszystkich kierunkach z jednakowym napięciem i pełniły funkcje obronne. Owalny zarys areol otaczających brodawki bliżej równika i po stronie oralnej (pl. 2: 3b, 3d, 4b) związany był z nierównomiernym rozwojem mięśni ich obsługujących. Kolce na stronie aboralnej związane z tymi brodawkami pełniły zarówno funkcje obronne jak i częściowo lokomotoryczne. Na stronie oralnej widać wyraźny skok wielkości brodawek (pl. 2: 3b), zaś kolce, które tu występowały, były wyraźnie mniejsze, zapewne krótsze, a ich zadaniem było podtrzymywanie pancerza i częściowy udział w poruszaniu. Nieznany jest dotychczas kształt kolców głównych, choć na podstawie znajdujących w tych samych war-

stwach fragmentów długich, cienkich ostro zakończonych kolców, możliwym jest założenie, że należą one do badanego gatunku. Jeżowce te były zatem w stanie przemieszczać się również po partiach bardziej miękkiego podłoża (patrz Fell 1966, str. 313), np: pomiędzy koralowcami lub na zewnątrz stref przez nie zasiedlonych.

Podsumowując, osobniki gatunku *Hemicidaris merrycaca* Cotteau, 1850, zamieszkiwały wody płytkie, ciepłe, o wysokiej dynamice. Podobnie jak u pozostałych omawianych gatunków ich głównym terenem aktywności życiowej były obszary zasiedlone przez koralowce zapewniające im zarówno schronienie jak i rozmaity pokarm. Jeżowce te miały także możliwość penetracji rejonów dna bardziej miękkiego, np: piaszczystego lub usłanego detrytusem muszlowym i koralowcowym.

WYSTĘPOWANIE NA OBSZARZE POLSKI

Jeżowce gatunku *Paracidaris florigemma* (Phillips, 1829) notowane dotychczas były jedynie na podstawie kolców pochodzących właśnie z odsłoneń z okolic Bałtowa (patrz Radwańska 2003a, str. 160, pl. 5, fig. 11-12). W odsłonięciach kolce gatunku tego często występują w masowych nagromadzeniach (pl. 1: 2). Brak zachowanych pancerzy może wynikać z ich stosunkowo cienkoskorupowego charakteru (jak na bardzo dynamiczne warunki panujące w ich środowisku życia) lub, po prostu, niedostatecznej dotychczasowej penetracji tych odsłoneń na okoliczność występowania jeżowców. Jedyne słabo zachowany pancerz, który został wykorzystany w niniejszej pracy do analizy funkcjonalnej, pochodzi z Trzebini na Wyżynie Krakowskiej, a jego pojawienie się jest efektem dalszych badań nad jeżowcami oksfordzkimi tego rejonu. Dotychczasowy stan rozpoznania występowania gatunku wskazuje jednak, iż jest on stosunkowo rzadkim w osadach środkowego i górnego oksfordu Polski.

Glypticus hieroglyphicus (Goldfuss, 1826) to piękny, acz niezbyt duży jeżowiec, charakteryzujący się specyficzną ornamentacją w postaci epistrom, tj. mocno niekształtnych guzków przypominających staroegipskie hieroglify, nie jest bynajmniej rzadkim w oksfordzie Polski, choć ilustrowanym dotąd tylko jeden raz. Na podstawie gutaperkowego odcisku z krzemienia okolic Bzowa przedstawił go Ferdinand Roemer (1870, str. 268 oraz pl. 25, fig. 22-24), który wspomina także

o okazji z Potoku Złotego. Kolce tego jeżowca notował Gallinek (1896, str. 404) z Bielaw na Kujawach, zaś Wójcik (1910) podaje ten zapewne gatunek pod nazwą *Glypticus sulcatus* (Goldfuss) z szeregu stanowisk na Wyżynie Krakowskiej (Zalas, Grojec, Czerwień, Radwanowice, Racławice, oraz Trzebieńka). Najpóźniej pojawiły się doniesienia o obecności tego gatunku w oksfordzie Gór Świętokrzyskich, z okolic bliskich Bałtowa (Samsonowicz 1934, str. 33). Niejasnym pozostaje notowanie *Glypticus* sp. z margli wyższego dolnego kimerydu Brzegów koło Chęcina (Świdziński 1931, str. 823).

Poza granicami kraju *Glypticus hieroglyphicus* (Goldfuss, 1826) jest częsty w wapiennych facjach oksfordu zachodniej Europy, a miejscami tak liczny, że warstwy z Liesberg środkowego oksfordu Gór Jura w Szwajcarii określane bywają jako ogniwo litostratygraficzne „*Glyptycien*” (patrz Hess 1975, str. 102).

Ostatni z omawianych gatunków, *Hemicidaris meryaca* Cotteau, 1850, nie był dotychczas notowany z obszaru Polski, a w osadach skąd został po raz pierwszy opisany z oksfordu Francji jest również rzadko spotykany (patrz Cotteau 1881).

LITERATURA

- Baumeister J. G. i Leinfelder, R. R. 1998. Constructional morphology and palaeoecological significance of three Late Jurassic regular echinoids. *Palaeontology*, **41**, 2: 203-219.
- Blake, D.B. 1984. Constructional morphology and life habits of the Jurassic sea star *Sphaeraster* Quenstedt. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **169**, 1: 74-101.
- Cotteau, G. 1880-1885. Paléontologie française, ou description des fossiles de la France. *Série I. Animaux invertébrés. Terrain Jurassique, Échinides réguliers*, **10**, 2: 1-960.
- Durcham, J. W. 1966. Anatomy. W: Moore R. C. (red.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part U: Echinodermata, **3**, 2: U312-U339.
- Fell, H. B. 1966. Cidaroids. W: Moore R. C. (red.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part U: Echinodermata, **3**, 2: U214-U220.
- Gallinek, E. 1896. Der Obere Jura bei Inowrazlaw in Posen. *Verhandlungen der Kaiserlichen Russischen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg, Zweite Serie*, **33**, 2: 353-427.
- Hendler, G., Miller, J. E., Pawson, D. L. i Kier, P. M. 1995. Sea stars, sea urchins, and allies: echinoderms of Florida and the Caribbean. 1-390, Smithsonian Institution Press, Washington – London.
- Hess, H. 1975. Die fossilen Echinodermen des Schweizer Juras. *Veröffentlichungen aus dem Naturhistorischen Museum Basel*, **8**: 5-130.
- Miskelly, A. 2002. Sea urchins of Australia and the Indo-Pacific. 1-180, Capricornia Publications, Sydney.
- Radwańska, U. 1999a. Lower Kimmeridgian echinoids of Poland. *Acta Geologica Polonica*, **49**, 4: 287-364.
- Radwańska, U. 1999b. Przewodnik do ćwiczeń z paleontologii. 1-182, Wydawnictwo Naukowe Invit, Warszawa.
- Radwańska, U. 2003a. A monograph of the Polish Oxfordian echinoids; Part 1, Subclass Cidaroida Claus, 1880. *Acta Geologica Polonica*, **53**, 2: 143-165.
- Radwańska, U. 2003b. Aberrantne rozgwiazdy z rodzaju *Sphaeraster* Quenstedt, 1875, w profilu oksfordu Wapienno/Bielawy na Kujawach. *Tomy Jurajskie*, **1**, 63-69.
- Roemer, F. 1870. Geologie von Oberschlesien. Wrocław.
- Roniewicz, E. i Roniewicz, P. 1971. Upper Jurassic coral assemblages of the Central Polish Uplands. *Acta Geologica Polonica*, **21**, 3: 399-423.
- Samsonowicz, J. 1934. Explication de la feuille Opatów. Państwowy Instytut Geologiczny, 1: 1-117.
- Smith, A. B. 1978a. A comparative study of the life style of two Jurassic irregular echinoids. *Lethaia*, **11**, 1: 57-66.
- Smith, A. B. 1978b. A functional classification of the coronal pores of regular echinoids. *Palaeontology*, **21**, 4: 759-789.
- Smith, A. B. 1980. The structure, function and evolution of tube feet and ambulacral pores in irregular echinoids. *Palaeontology*, **23**, 1: 39-84.
- Smith, A. B. 1984. Echinoid Palaeobiology. 1-190, George Allen & Unwin, London.
- Świdziński, H. 1931. Dépôts jurassiques entre Małogoszcz et la Czarna Nida, versant sud-ouest du Massif de Ste-Croix. *Sprawozdania Polskiego Instytutu Geologicznego*, **6**, 4: 793-856.
- Vadet, A. 1988. Revision des „Cidaris” de l'Oxfordien et du Kimmeridgien Européens. *Mémoires Socié Académique du Boulonnais*, **4**: 1-148.

- Vadet, A., Remy, N. i Wille, E. 2001. Echinides du Corallien des Ardennes. *Mémoires Socit Acadmique du Boulonnais*, **21**: 1-64.
- Wójcik, K. 1910. Bał, kelowej i oxford okręgu krakowskiego (Stratygrafia). *Rozprawy Wydziału Matematyczno-Przyrodniczego Akademii Umiejętności w Krakowie, Seria B*, **50**: 409-511.
- Zbinden, A-M. 1992. Die Stacheln der *Seeigelgattung Glypticus* Agassiz, 1840. *Fossilien*, **3**: 176-178.