

## Charakterystyka jurajskich mszywiolów południowej Polski w aspekcie warunków paleośrodowiska i biogeografii

Urszula Hara\*



**Characteristics of Jurassic bryozoans from southern Poland in palaeoecological and biogeographical aspects.** *Prz. Geol.*, 55: 54–60.

*S u m m a r y.* A few distinctive bryozoan assemblages have been recognized in the Middle and Upper Jurassic sediments of southern Poland. The biota moderately rich in bryozoan taxa are generally restricted to a few cyclostome genera and dominated respectively by tubuloporines among which the majority form a fan-shaped or discoidal (bereniciform), encrusting colonies previously called "Berenieca", a bryozoan ubiquitous in the Jurassic. The Lower and Upper Callovian epifaunal bryozoan community of the vicinity of Cracow at Zalas in the Cracow Upland is represented by well-known Jurassic *Stomatopora Bronn*, *Hyporosopora Canu & Bassler* and *Microeciella Taylor & Sequeiros*, genera, as well as the other undetermined, numerous bereniciform colonies.

In terms of the species richness the most diversified is the Early Oxfordian bryozoan assemblage of the Ćmielów area (NW margin of the Holy Cross Mts), associated with an open shelf biohermal sedimentation, which was replaced later (during the transversarium and bifurcatus zones) by the shallow-water, soft-bottom coral buildups, among which the bryozoans are well-represented and described from Bałtów. The presence of the ?Late Tithonian–Berriasian bryozoan fauna has been documented in the thin-sections of the Stramberk limestones of the Polish Flysch Carpathians.

Palaeoecological aspects of the studied bryozoan biotas are related to the nature and relative abundance of the colonial growth forms, the substrate type and other ecological factors.

The moderately rich occurrence of the bryozoans in the Late Middle and Upper Jurassic sequences of Poland shows a different pattern of distribution than the biotas of the northwestern Europe which display the greatest species diversity in the Middle Jurassic (Bathonian). The taxonomical and biogeographical studies of the Jurassic bryozoan biotas of Poland, in spite of the great patchiness in the global distribution of the Jurassic cyclostomes, has a key significance for the evolutionary radiation pattern and may add new data, whether this fauna originated and started to radiate in the Late Middle or the Upper Jurassic, or this event was mostly connected with the facies migration from west to east.

**Key words:** Jurassic, bryozoan assemblages, cyclostomes, diversity, palaeoecology, biogeography

Rozprzestrzenienie mszywiolów w jurze zarówno w skali regionalnej, jak i globalnej określone jest występowaniem płytkomorskich, głównie węglanowych facji. Zaistnienie odpowiednich warunków ekologicznych w różnicowanych morfologicznie strefach epikontynentalnych zbiorników miało wpływ na bioróżnorodność tych bentosowych organizmów.

Jurajskie mszywioly są znane głównie z utworów jury środkowej (aalen-baton) północno-zachodniej Europy, choć pierwsze, rzadko spotykane znaleziska tej fauny pochodzą z dolnej jury — górnego pliensbachu Anglii, toarku basenu Saony-Rodanu i północno-wschodniej Hiszpanii, a także Kolumbii Brytyjskiej.

Doniesienia o występowaniu mszywiolów w Polsce są sporadyczne w stosunku do licznie opisanych środkowojurajskich zespołów tych organizmów w Europie Zachodniej.

Historia badań jurajskich mszywiolów na terenie Polski sięga II połowy XIX w. Rozpoczęła ją praca Reussa z 1867 r., w której opisano 18 górnobatońskich i dolnokelowejskich gatunków tej fauny z okolic Balina koło Krakowa. Jak dotąd jest to najbogatszy pod względem taksonomicznym zespół mszywiolów opisany z Polski.

Na obszarze Wyżyny Krakowsko-Wieluńskiej mszywioly dolnego i górnego keloweju zostały znalezione w Zalasie koło Krakowa (ryc. 1 A), w niewielkiej miąższości seriach marglistych i marglisto-wapiennych (Giżewska & Wieczorek, 1976). Stratygraficznie ich występowanie można odnieść do najwyższej części dolnego keloweju

(poziom *calloviense*), a także górnego keloweju (poziom *lambertii*; zob. także Giżewska & Wieczorek, 1976; Matyja & Tarkowski, 1981).

Występowanie górnójurajskich mszywiolów w północno-wschodnim obrzeżeniu Gór Świętokrzyskich (ryc. 1 B) jest związane z utworami wyższej części dolnego oksfordu (poziom *cordatum*), które reprezentują facje gąbkowe otwartego szelfu; w środkowej części wyższego oksfordu zostały one zastąpione facjami koralowcowymi, tworzącymi głównie w poziomach *transversarium* i *bifurcatus*.

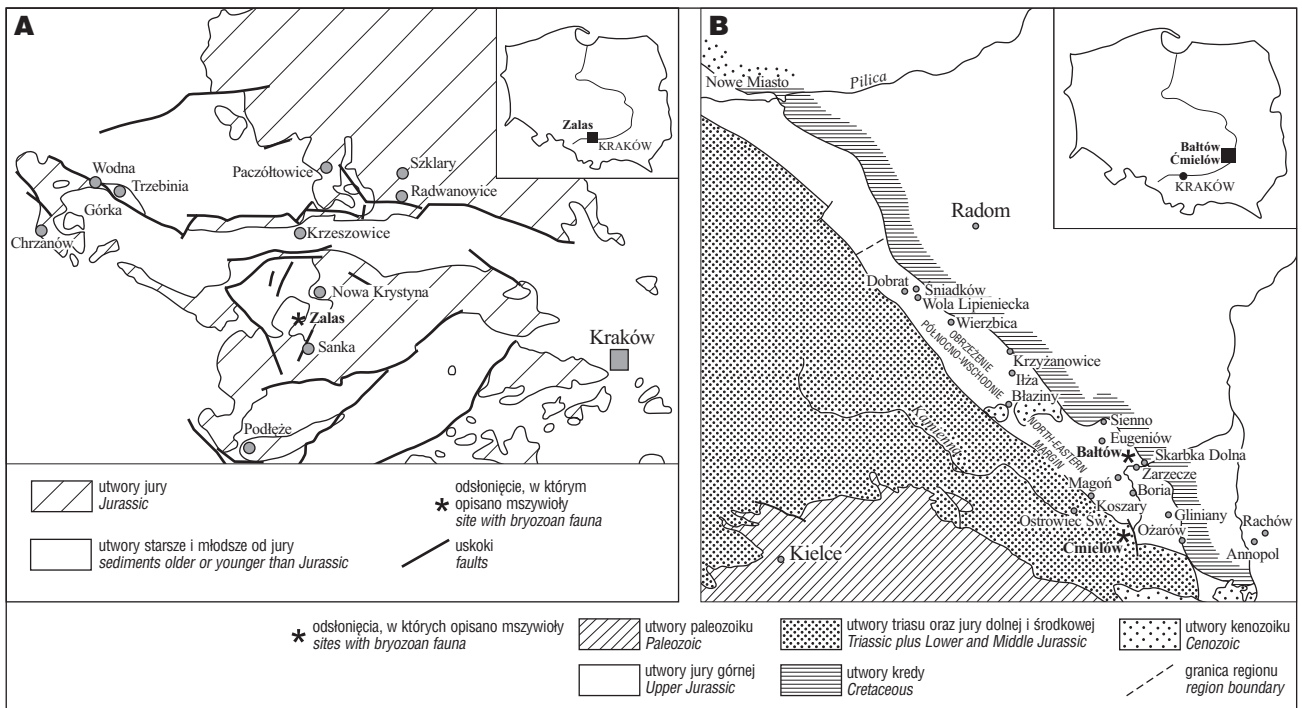
Mszywioly dolnego kimerydu (poziom *divisum*) zostały znalezione także w południowo-zachodniej części obrzeżenia Gór Świętokrzyskich. Ich występowanie jest związane z płytkowodnymi facjami wapiennymi i marglistymi platformy węglanowej, w których stwierdzono liczne, epibiontyczne kolonie mszywiolów, dotychczas niebędące przedmiotem studiów.

Najstarszy w Polsce zespół jurajskich mszywiolów, jak dotąd nieopracowany, pochodzi z utworów najniższej części dolnej jury jednostki wierchowej (formacja Dudzieńska, warstwa z Kopieńca Starorobociańskiego) oraz z Doliny Kościeliskiej, nad Krzyżem W. Pola pod Raptawicami Turniami.

Niewątpliwym ewolucyjnym sukcesem mszywiolów była środkowomezozoiczna (aalen-baton) radiacja, wyrażona pojawieniem się wielu gatunków panujących w jurze, opisanych głównie z terenów północno-zachodniej Europy (Francji, Anglii i Niemiec). Na przykład w utworach górnego bajosu Sipton Gorge (południowa Anglia) zanotowano występowanie 22 gatunków (Walter, 1967), a w utworach batonu Normandii rozpoznano aż 33 gatunki.

Ważnym okresem w ewolucyjnych dziejach omawianej grupy jest późna jura, kiedy to doszło do wyłonienia się

\*Państwowy Instytut Geologiczny, ul. Rakowiecka 4, 00-975 Warszawa; urszula.hara@pgi.gov.pl



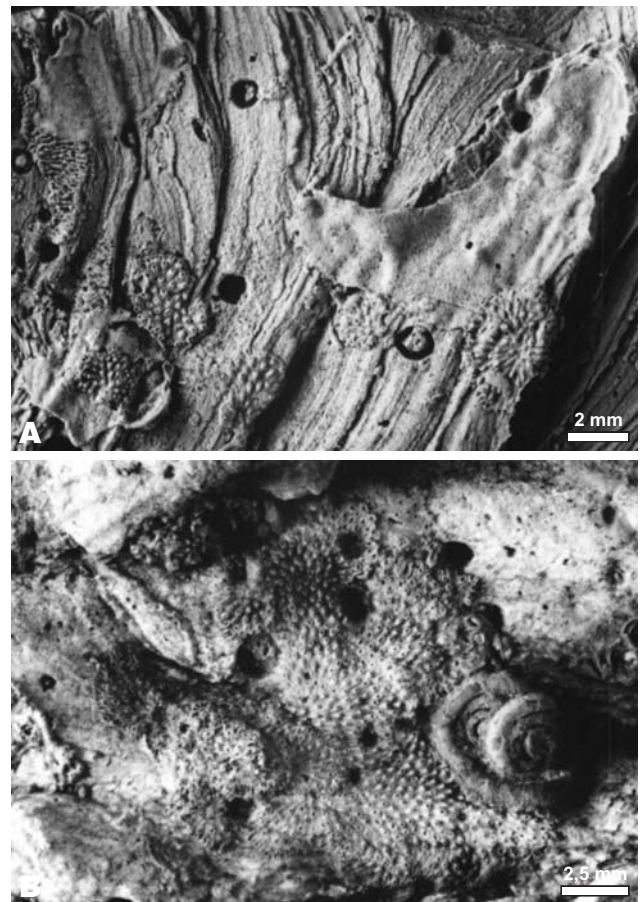
**Ryc. 1.** A — lokalizacja wystąpienia mszywiolów w Zalasie (gwiazdka), okolice Krakowa; B — lokalizacja odśnięć z oksfordzkimi mszywiolami wzdłuż północno-wschodniej krawędzi Gór Świętokrzyskich (gwiazdki)  
**Fig. 1.** A — location of the bryozoan exposure in Zalas (asterisk) near Cracow; B — location of the Oxfordian bryozoan-bearing sites along the north-eastern margin of the Holy Cross Mts (asterisks)

pierwszych przedstawicieli mszywiolów z rzędu Cheilostomata, grupy dominującej do dnia dzisiejszego.

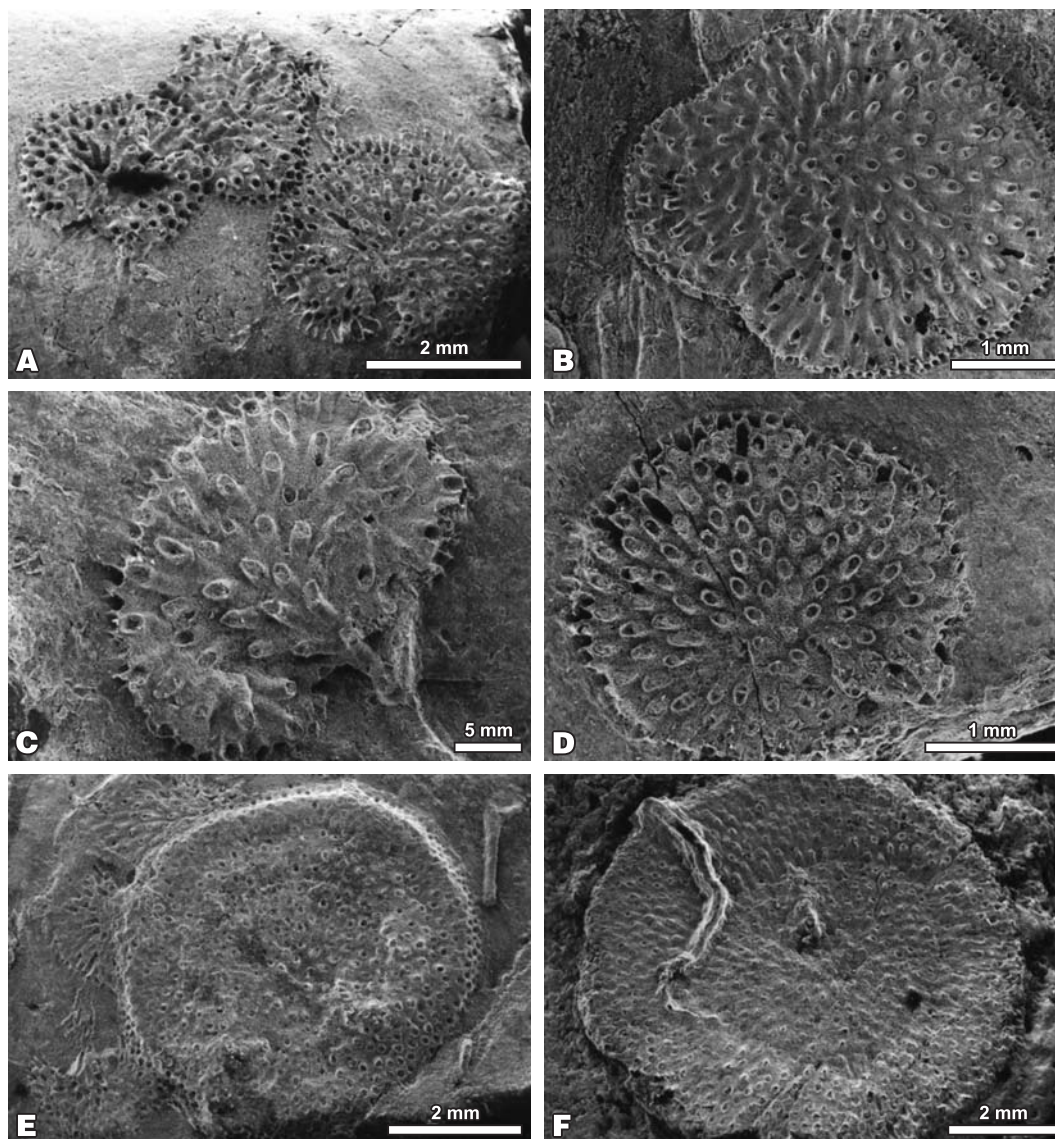
### Zespoły mszywiolów południowej Polski

Mszywiolę z utworów wapiennych i marglisto-wapiennych kelowej z Zalas (ryc. 2–4) tworzą liczne, epibiontyczne, inkrustujące, tarczowate kolonie. Formy te mogą reprezentować splot gatunków nieformalnie przypisywanych do rodzaju „*Berenicea*” Lamouroux, 1821 — typ bereniciform (ryc. 2, 3; Taylor & Sequeiros, 1982; Hara, 2000). Szczegółowe badania pozwoliły rozpoznać kilka taksonów z rzędu Cyclostomata i podrzędu Tubuliporina, Milne-Edwards, 1838, w którym występuje rodzaj *Stomatopora* Bronn, 1825. Jest on reprezentowany przez dobrze znany, jurajski gatunek *Stomatopora dichotoma* (Lamouroux, 1821) — ryc. 4 A, B, D. Dobrze zachowane komory gonozoidalne w koloniach typu bereniciform doprowadziły do wydzielenia nowego gatunku z rodzaju *Microeciella* Taylor i Sequeiros, 1982 (ryc. 4 C; Hara, 2006). Innym, często występującym rodzajem w marglistych utworach dolnego oksfordu w Zalasie jest *Hyporosopora* Canu i Bassler, 1929, poprzednio rozpoznana w utworach górnego środkowego oksfordu okolic Bałtowa (zob. Hara & Taylor, 1996).

Obecność epibiontycznych form kolonii w badanym zespole sugeruje bardzo silną konkurencję o podłoże, zarówno między mszywiolami, jak i inną fauną towarzyszącą. Biorąc pod uwagę morfologię kolonii oraz sposób ich powstawania, możemy powiedzieć, że *Stomatopora* jako gatunek oportunistyczny specjalizuje się głównie w wysokiej produktywności, podczas gdy kolonie typu bereniciform, takie jak *Microeciella* i *Hyporosopora*, wykazują wysoki stopień integracji kolonii i są rodzajami dominującymi, na co wskazuje bardzo duża ekspansywność w zajmowaniu twardego podłoża. Jedną z przyczyn



**Ryc. 2.** A — liczne, małe kolonie typu bereniciform inkrustrujące twarde podłoże — muszlę małża z gatunku *Lima proboscidea*; B — zdjęcie SEM dużej, inkrustrującej kolonii, kelowej dolny, Zalas  
**Fig. 2.** A — numerous, small, cyclostome bereniciform colonies from Zalas encrusting the surface of *Lima proboscidea* bivalve shell; B — SEM image of the large, encrusting, bereniciform colony on the surface of a limid bivalve shell, Lower Callovian, Zalas



**Ryc. 3.** A — kilka rozrzuconych kolonii typu bereniciform inkrustujących twarde podłoże; B — inkrustująca, półokrągła kolonia typu bereniciform; C — wachlarzowata kolonia inkrustująca; D — okrągła kolonia typu bereniciform; E — wielowarstwowa, okrągła kolonia typu bereniciform, otoczona licznymi, drobnymi, inkrustującymi koloniami; F — inkrustująca, okrągła kolonia typu bereniciform z serpulą; kelowej, Zalas  
**Fig. 3.** A — scattered bereniciform colonies, encrusting the hard ground; B — encrusting, round-shaped, bereniciform colony; C — flabelliform, encrusting colony; D — round-shaped, bereniciform colony; E — thick, round-shaped bereniciform colony surrounded by other small encrusting colonies; F — encrusting, round-shaped bereniciform colony with a serpulid worm; Callovian, Zalas

ogromnej ekspansywności kolonii typu bereniciform jest ich wielofazowa reprodukcja (ryc. 4 C). Obfitość występowania kolonii typu bereniciform w Zalasi jest bardzo dobrym przykładem na to, że *Stomatopora*, która od ordowiku była dominującym rodzajem mszywiola, w mezozoiku została stopniowo zastąpiona przez kolonie typu bereniciform. Te dwie grupy kolonii reprezentują różne typy strategii w adaptacji do środowiska, co wyraża się w ich morfologii. Integracja kolonii i większa możliwość zajmowania korzystnego podłoża i może dawać przewagę koloniom typu bereniciform (por. ryc. 4; zob. także Taylor, 1979).

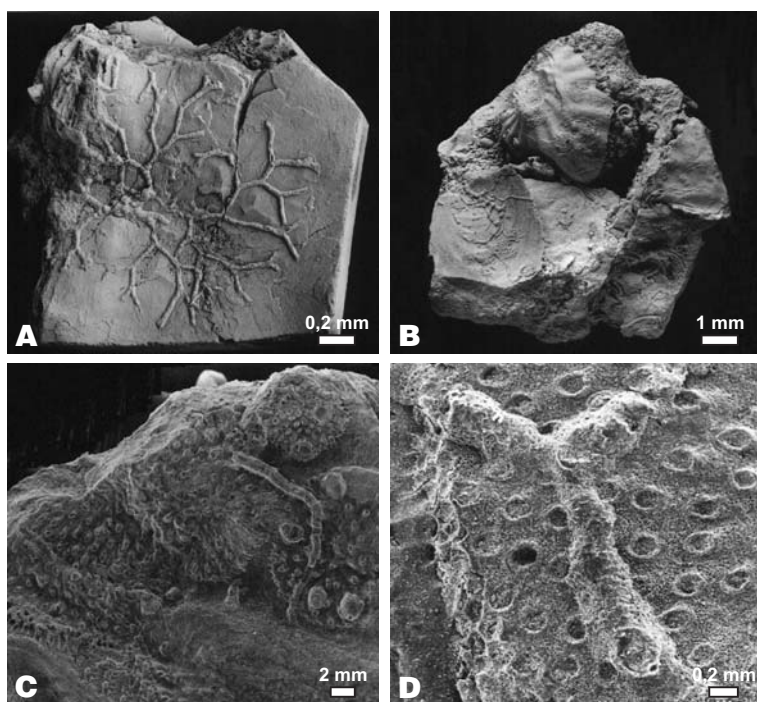
W marglisto-wapiennych osadach Zalasu liczne, inkrustujące kolonie mszywiolów są pokryte brunatnordzawą, cienką powłoką utlenionych tlenków żelaza. Obserwowano tam także naskorupienia żelaziste, intraklasty, glaukonit

oraz ślady żerowania i inne struktury sedimentacyjne (zob. Giżejewska & Wieczorek, 1976; Tarkowski, 1985).

Badania górnourajskich mszywiolów z Bałtowa (północno-wschodnie obrzeżenie Gór Świętokrzyskich) dostarczyły interesujących danych o nowych taksonach i ich dużej przydatności w analizach paleoekologicznych (Hara & Taylor, 1996).

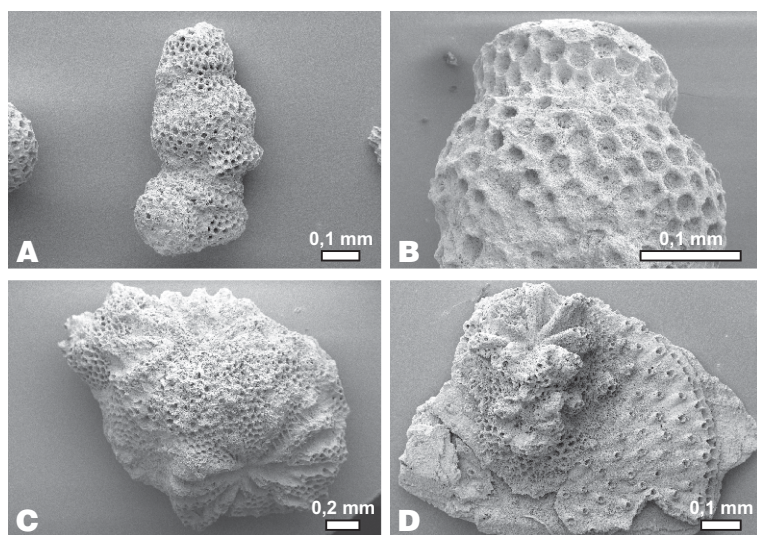
Pod względem bioróżnorodności na tle innych zespołów jurajskich opisanych z Polski, szczególnego znaczenia nabiera fauna rozpoznana w utworach wczesnego oksfordu, wykształconych w facjach biohermalnych okolic Ćmielowa, w północno-wschodnim obrzeżeniu Gór Świętokrzyskich (zob. Malinowska, 1965). Fauna ta reprezentuje wyższą część dolnego oksfordu (poziom *cordatum*) (zob. Hara, 2006b).

Wstępne badania tej fauny pozwoliły na wyróżnienie mszywiolów z rzędu Cyclostomata, reprezentowanych



**Ryc. 4.** A — Dychotomicznie rozgałęzione kolonie *Stomatopora dichotoma* (Lamouroux) inkrustujące twarde podłoże; B — dychotomicznie rozgałęziona kolonia *Stomatopora dichotoma* (Lamouroux); C — talerzykowate kolonie z rodzaju *Microeciella*; D — fragment jednoseryjnej kolonii *Stomatopora dichotoma* (Lamouroux) inkrustującej koloniję typu bereniciform; kelowej, Zalas

**Fig. 4.** A — dichotomously branched colonies of *Stomatopora dichotoma* (Lamouroux), encrusting the hard ground; B — dichotomously branched colony of *Stomatopora dichotoma* (Lamouroux); C — plate-like colonies of the *Microeciella* genus; D — fragment of the uniserial colony of *Stomatopora dichotoma* (Lamouroux); Callovian, Zalas



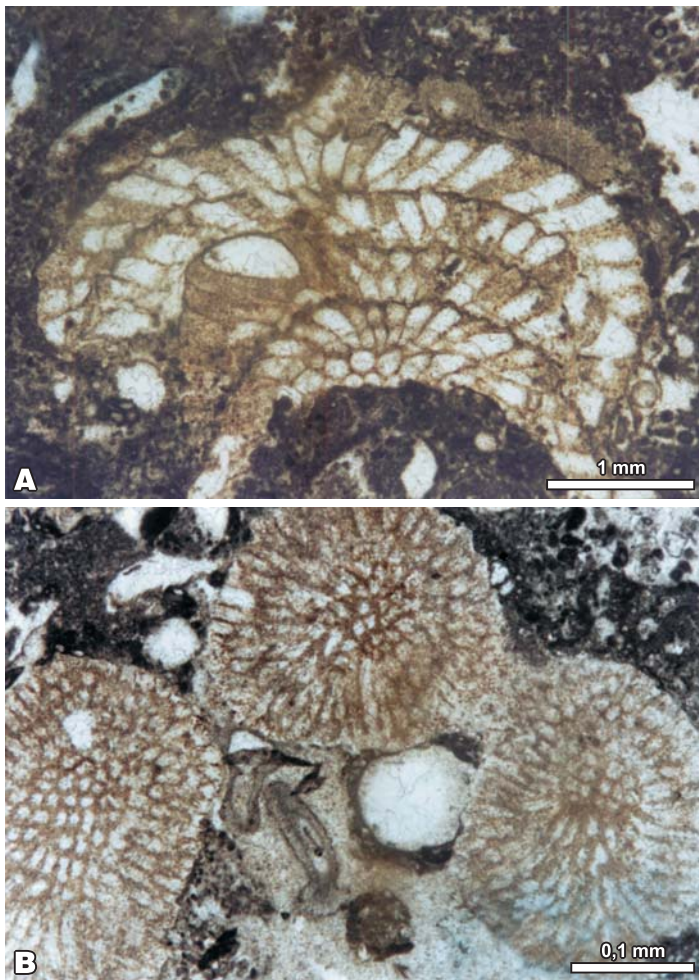
**Ryc. 5.** A — pojedyncze, wzniesione zoarium kolonii *Radicipora radicipiformis* (Goldfuss); B — dystalny fragment kolonii *Radicipora radicipiformis* (Goldfuss); C — złożone zoarium mszywiola z gatunku *Theonoo chlatrata* Lamouroux; D — pojedyncze, talerzykowate zoarium *Theonoo chlatrata* Lamouroux; oksford dolny, Ćmielów

**Fig. 5.** A — single, erect colony of *Radicipora radicipiformis* (Goldfuss); B — distal fragment of the *Radicipora radicipiformis* (Goldfuss) colony; C — composed zoarium of *Theonoo chlatrata* Lamouroux; D — single, plate-like zoarium of *Theonoo chlatrata* Lamouroux; Lower Oxfordian, Ćmielów area

przez dwa podrzędy: Tubuliporina Milne-Edwards, 1838 oraz Cerioporina von Hagenow, 1851. Rozpoznano okazy z rodzin: Oncousoeciidae Canu, 1918; Multisparsidae Bassler, 1934; Plagioeciidae Canu, 1918; Cavidae d'Orbigny, 1854 oraz Theonoidae Busk, 1859. Wyróżniono taksony: *Oncousoecia* sp., *Radicipora radicipiformis* (Goldfuss, 1826), *Idmonea* sp., *?Reptomultisparsa* sp., *Mecynoecia* sp., *Ceriocava corymbosa* (Lamouroux, 1821), *Theonoo chlatrata* Lamouroux, 1821 i *Apsendesia cristata* Lamouroux, 1821. Gatunki, takie jak *Radicipora radicipiformis* (Goldfuss, 1826), *Theonoo chlatrata* Lamouroux, 1821, *Idmonea* sp. i *Ceriocava corymbosa* (Lamouroux, 1821), zostały po raz pierwszy stwierdzone w jurajskich utworach Polski. Bardzo licznie występują tu kolonie z gatunku *Radicipora radicipiformis* (Goldfuss, 1826) — ryc. 5 A, B. Gatunek ten najczęściej jest spotykany w facjach marglistych oraz tam, gdzie jest dużo innych kolonii mszywiolów. Niewątpliwie zespół mszywiolów z okolic Ćmielina jest najbogatszym taksonomicznie zespołem rozpoznawym w Polsce, wyłączając opisane przez Reussa w 1867 r. mszywioly z Balina. Jednakże w odniesieniu do aktualnych zasad systematyki, przynależność taksonomiczna fauny z Balina, przechowywanej w Muzeum Historii Naturalnej w Wiedniu, wymaga rewizji, jeśli pozwoli na to stan jej zachowania.

Występowanie określonych morfotypów kolonii w zespole z Ćmielowa (m.in. cerioporid) było związane z burzliwym środowiskiem sedymentacji, na co wskazuje stan zachowania i duża fragmentaryczność kolonii, zwłaszcza wzniesionych (gałązkowych). Dobrze zachowane są inkrustujące, wzniesione, rurkowate kolonie z rodzaju *Radicipora* Quenstedt, 1881 oraz niskie, tarczowate kolonie z rodzaju *Theonoo* Lamouroux, 1821 (ryc. 5 C, D), których forma zoarium nie była tak podatna na ruch wody i silne falowanie. Duża liczba inkrustujących kolonii może wskazywać na silną konkurencję między organizmami o podłoże.

Obecność mszywiolów została także stwierdzona w płytkowodnych utworach węglanowych — rafach koralowcowo-mikrobialitowych w tzw. wapieniach egzotykowych typu sztramberskiego polskich Karpat fliszowych. Szeroko rozumiana facja sztramberska tworzyła się na obszarze karpaccim w późnej jurze, choć jej rozwój mógł trwać aż do hoterywu (Ciborowski & Kołodziej, 2000). Liczne kalpionelle w wapieniach typu sztramberskiego są późnotytońskie, ale wskazują także na wczesny berias (Ciborowski & Kołodziej, 2000). W badanym materiale, w szlifach mikroskopowych, wyróżniono trzy morfologiczne typy kolonii: 1) inkrustujące kolonie jednowarstwowe, 2) inkrustujące kolonie dwuwarstwowe, 3) półkuliste, wielowarstwowe zoaria z sukcesywnym przyrostem lamin, o maks. średnicy zoarium do 6 mm, oraz masywne, sferyczne kolonie z maks. średnicą dochodzącą do 15 mm (ryc. 6 A; Hara & Kołodziej, 2001).



**Ryc. 6.** A — przekrój poprzeczny przez wielowarstwową, półkulistą kolonię mszywiol; B — przekrój poprzeczny przez gałązkowe szkielety sklerogąbek, na którym widać masywną strefę przyosiową oraz wyraźną strefę osiową z rurkami; tyton–berias, wapień egzotykowe typu sztramberskiego z polskich Karpat fliszowych. Fot. B. Kołodziej

**Fig. 6.** A — transversal thin-section through a multilaminar, hemispherical, bryozoan colony; B — transversal section through branched, sclerosponge colonies showing their massive subaxial zone and clearly visible axial zone with the tubes; Tithonian–Berriasian, Stramberk limestones of the Polish Flysch Carpathians. Fot. B. Kołodziej

Taksonomicznie badane kolonie reprezentują dwa podrzędy Tubuliporina Milne-Edwards, 1838 oraz podrząd Cerioporina von Hagenow, 1851. Podobne zespoły mszywiolów zostały opisane z górnourajskich utworów Francji — basenów Saony-Rodanu oraz basenu normandzkiego, a także z utworów dolnej kredy (walańzynu, hoterywu) Gór Jura (Walter, 1970, 1972).

Charakterystyczną cechą zespołów mszywiolów jurajskich jest obecność bogatej fauny towarzyszącej, z której wyróżniają się liczne sklerogąbki z rodzaju *Neuropora raristellata* Reuss, 1867 bardzo często występujące wraz z mszywiolami i powszechnie uznawane za mszywiolę, do czasu rewolucyjnej pracy Kazimierczaka i Hillmera z 1974 r. (ryc. 6 B). Formy te, jako *Neuropora raristellata*, pierwszy opisał Reuss (1867) z utworów górnego batonu i dolnego keloweju Balina. Szkielety tych organizmów są łądząco podobne do zoariów mszywiolów (zwłaszcza masywnych, gałązkowych kolonii z podrzędu Cerioporina von Hagenow, 1851). Ich charakterystyczną cechą jest wewnętrzna, tzw. bizonalna, struktura. Pozwala ona na wyróżnienie dwóch wyraźnych stref — przyosiowej, z

łatwo zauważalną ziarnistością, oraz otaczającej ją strefy osiowej z dobrze widocznymi rurkami i bardzo grubą, ziarnistą budową wewnętrznej części szkieletu (ryc. 6 B).

### Związek pomiędzy morfologią kolonii a podłożem

Podłoże jest jednym z istotnych czynników warunkujących osiedlanie się różnych typów kolonii mszywiolów. Forma kolonii może wskazywać na naturę podłoża, a także preferencje do zajmowania określonego typu siedliska; jest też podstawą interpretacji i rekonstrukcji paleośrodowiskowych.

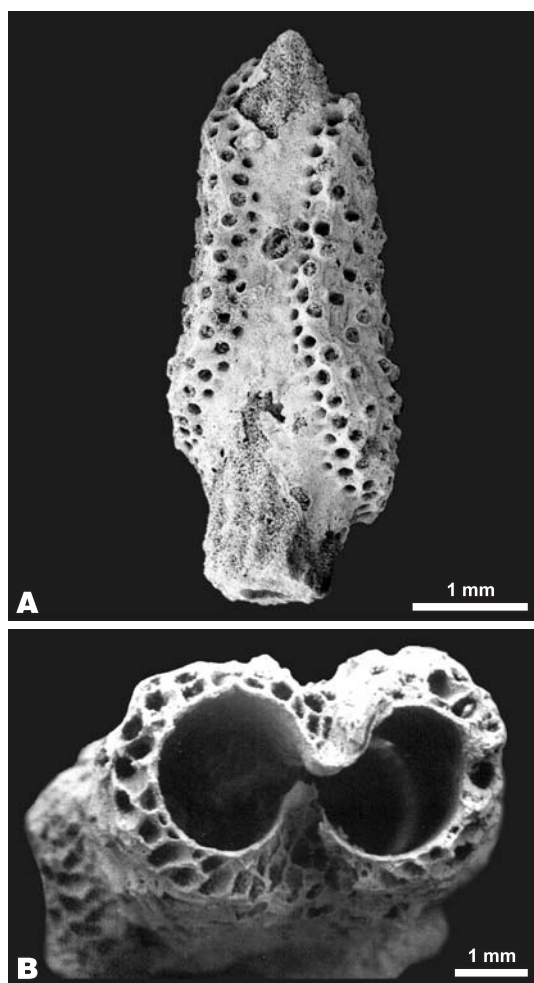
Mszywiolę — sesylne organizmy bentosowe — najchętniej zasiedlają twarde podłoże zarówno pochodzenia organicznego, np. skorupy muszli (ryc. 2 A), jak i nieorganiczne, stałe bądź nieskonsolidowane — fragmenty skał czy ziarna piasku (ryc. 7 A). W znacznie mniejszym stopniu wykorzystują miękkie podłoże organiczne, jak np. plechy glonów.

Wśród nielicznych mszywiolów opisanych z utworów górnej jury Polski przeważają inkrustujące kolonie typu bereniciform. Rurkowane kolonie (z kanałem osiowym) masowo występują w utworach górnego środkowego oksfordu w Bałtowie (ryc. 7 B). Wśród rozpoznanych kolonii aż 80% reprezentuje tę formę wzrostu, co wskazuje, że organizmy rozwijały się w strefie fotycznej, w płytkowodnym środowisku. Forma kolonii jest wynikiem zasiedlania miękkiego podłoża, najprawdopodobniej plech glonów (Hara & Taylor, 1996).

Mszywiolę z utworów keloweju Zalasę tworzyły liczne, wyłącznie epibiontyczne kolonie, złożone z dychotomicznie rozgałęziających się, jednoseryjnych szeregów zoecjów (ryc. 4 A, B, D), oraz mnogie, wieloseryjne, wachlarzowate bądź talerzykowate zoaria (ryc. 2, 3, 4 C). Zasiedlały one górne powierzchnie skorup obfitej fauny towarzyszącej, przede wszystkim gruboskorupowego małża z gatunku *Lima proboscidea* Sowerby, a także belemnitów, ramienionogów, ślimaków, gąbek i innych przedstawicieli fauny bentosowej, oraz fragmenty skał wapienno-marglistych (zob. także Małecki, 2002). Liczne, inkrustujące mszywiolę kolonizowały i dzieliły to samo twarde podłoże, co pospolicie występujące wieloszczety (ryc. 2 B, 3 F).

Mszywiolę w utworach biohermalnych dolnego oksfordu okolic Ćmielowa (ryc. 5, 7 A) są zespołem zdecydowanie różnym pod względem form kolonii i składu taksonomicznego, a także rodzaju zajmowanego podłoża, od opisanych ze stanowisk w Bałtowie (por. Hara & Taylor, 1996) i Zalasie. Dominującą formą są wzniesione bądź płaskie kolonie inkrustujące, a także talerzykowate i masywne (ryc. 4). Mszywiolę te, wraz z innymi organizmami pochodzącymi ze struktur biohermalnych, były dogodnym podłożem dla epibiontycznych kolonii mszywiolów, które rozwijały się na koloniach już obumarłych (ryc. 4 D), tworzących tzw. wyspy bentosowe (zob. Kaufman, 1981).

Ciekawym przykładem form kolonii mszywiolów są ektoproktolity — wolno żyjące, masywne, sferoidalne



**Ryc. 7.** Rurkowate kolonie typu bereniciform wskazujące na rodzaj podłoża: A — podłoże twarde, Čmielów; B — podłoże miękkie, górny środkowy oksford, Bałtów

**Fig. 7.** Tubular, bereniciform colonies indicating the kind of the substratum: A — hard substratum, Čmielów; B — soft substratum, Middle Upper Oxfordian, Bałtów

kolonie. Niejednokrotnie organizmy te osiedlają się na mobilnym, słabo scementowanym, najczęściej piaszczystym podłożu, np. ziarnie piasku. Występowanie tych typów kolonii ogranicza się do środowisk płytkowodnych, powyżej podstawy falowania, gdzie silny ruch wody często prowadzi do reorientacji kolonii (por. Rider & Enrico, 1979; Hara, 2001). Wielowarstwowe, globularne (półkuliaste) zoaria (ryc. 6 A), których obecność stwierdzono w wapieniach egzotykowych typu sztramberskiego polskich Karpat fliszowych, mogą wskazywać na silną hydrodynamikę i płytkowodne środowisko sedimentacji (Hara & Kołodziej, 2001). Również układ lamin (regularny bądź nieregularny) w obrębie wielowarstwowych kolonii może świadczyć o wielkości hydrodynamiki wód. Bardzo często takie typy kolonii występują w podstawie facji transgresyjnych (por. Walter, 1989; Hara, 2001).

Mszywioły są ważnymi organizmami szkieletowymi raf; w kryptycznych strefach budowli rafowych tworzą kompleksowe, zróżnicowane w kształcie biokonstrukcje. Oddziaływanie czynników regionalnych i lokalnych, zwłaszcza relacja pomiędzy podłożem a kolumną wody, ma decydujący wpływ na formowanie się różnych typów kolonii (Hara, 2003).

Istotne jest powiązanie typów kolonii z warunkami batymetrycznymi oraz hydrodynamiką. Zwykle wielowarstwowe kolonie świadczą o silnej turbulencji wody. W wodach płytkich z silnym falowaniem brakuje form wzniesionych, prostych, przeważają formy dwu- lub wielowarstwowe, inkrustujące bądź masywne.

### Związki paleobiogeograficzne

Paleobiogeografia mszywiołów w Europie jest związana z występowaniem tych organizmów w epikontynentalnych (epiplatformowych) utworach jurajskich, które ciągną się na powierzchni szerokim pasem wychodni od południowego zachodu hrabstwa Dorset u wybrzeży kanału La Manche, w kierunku południo-wschodnim ku Normandii i dalej w kierunku południowo-zachodnim ku basenowi Saony-Rodanu. Fauna ta została opisana z Ardenów, a także Gór Jura oraz z basenu Szwabii w Niemczech (Wolfer, 1913). Jurajskie mszywioły z terenu Europy Zachodniej są notowane od dolnej jury (toarku), ale szczególnie bogata fauna występuje od aalenu do batonu (południowo-zachodnia i południowa Anglia — hrabstwa Dorset, Wiltshire i Oxfordshire), zarówno w facjach itów, jak i facjach wapiennych — tzw. oolicie dolnym (oolity wapienne, wapienie z ooidami żelazistymi, wapienie koralowcowe, krynoidowe i organodetrytyczne). Odkryto ją także w basenie paryskim oraz w Normandii, gdzie występuje głównie w utworach marglistych i wapiennych od najwyższego aalenu do dolnego bajosu, a następnie od batonu środkowego aż po kelowej dolny (Gregory, 1896; David, 1961; Pitt & Thomas, 1969; Walter, 1970; Taylor, 1980, 1981). Z tego okresu pochodzi wiele zespołów faunistycznych opisanych z terenów Europy. Z Anglii pochodzi słynna fauna z Shipton Gorge, należąca stratygraficznie do górnego bajosu (Walter, 1967). Formacja Cornbrash, obejmująca utwory od najwyższego batonu do najniższego keloweju, jest wykształcona w postaci margli i wapieni rozprzestrzenionych szeroko od Dorset aż po York.

Zespoły górnourajskich mszywiołów z terenu Polski są ubogie pod względem bioróżnorodności w stosunku do fauny zebranej w Europie Zachodniej (Anglii, Francji i Niemczech). Na terenie Polski największy rozwój mszywiołów przypadł na okres od wczesnego keloweju (poziom *calloviense*) aż po wczesny kimeryd (poziom *divisum*).

Wciąż są wątpliwości, czy główna radiacja mszywiołów jurajskich nastąpiła w jurze środkowej. Częściej uważa się, że zaszła w późnej jurze, ale brak danych paleontologicznych uniemożliwia pełną korelację. Pewien wyjątek mogą stanowić struktury określane terminem raf kępkowych (*patch reefs*), które rozwinęły się w późnym oksfordzie (tyton) w południowej Anglii (zob. Fürisch i in., 1994).

Paleobiogeograficznie mszywioły okolic Čmielowa są zbliżone do fauny opisanej z utworów bajosu, batonu i oksfordu basenu Saony-Rodanu we Francji oraz z utworów jury górnej basenu Szwabii w Niemczech.

Okres jury środkowej był szczególnie ważny ze względu na ewolucyjne różnicowanie się rzędu Cyclostomata, ogólnie zdominowanego przez dwa inkrustujące rodzaje *Stomatopora* Bronn, 1825 i „*Berenicea*” Lamouroux, 1821, co potwierdzają znaleziska środkowo- i górnourajskiej fauny południowej Polski. Mszywioły górnourajskie z okolic Krakowa oraz górnourajskie z północno-wschodniego obrzeżenia Gór Świętokrzyskich (Hara & Taylor, 1996; Hara, 2006) są ubogie pod względem

dem bioróżnorodności w porównaniu z fauną Europy Zachodniej. Taksonomicznie jednak mszywiół z Polski są podobne do fauny środkowej jury (aalen–baton) pochodzącej z basenu anglo-normandzkiego, górnego bajosu Shipton Gorge, basenu Saony-Rodanu (Walter, 1967, 1970), co także podkreśla związki paleobiogeograficzne w tym okresie. Fauna jury dolnej (toark) z NE Hiszpanii jest bardzo podobna pod względem udziału taksonów należących do podrzędu Tubuliporina Milne-Edwards, 1838 do fauny z Zalas (zob. Taylor & Sequeiros, 1982).

Ciekawy jest fakt, że szczególne podobieństwo w składzie zespołów z dużym udziałem tych samych taksonów z rodziny Stomatoporidae, Oncousoeciidae i Plagioceciidae zaobserwowano pomiędzy górnosredkowojurajskim zespołem z Zalas a środkowojurajskim (?batońskim) zespołem z formacji Carmel stanu Utah (USA). Mszywiół z rodzajów *Stomatopora* Bronn, 1825, *Oncousoecia* Canu, 1918 i *Microeciella* Taylor i Sequeiros, 1982, których występowanie stwierdzono w utworach węglanowych typu twardego dna formacji Carmel, występują także w Zalasie. Związki paleobiogeograficzne z odległym zespołem mszywiółów jury środkowej z formacji Carmel potwierdzają fakt istnienia środkowojurajskiej radiacji mszywiółów z rzędu Cyclostomata (Taylor & Wilson, 1999; Hara, 2000, 2006b).

Jura, podobnie jak trias, stanowiła okres przejściowy w rozwoju ewolucyjnym mszywiółów między paleozoikiem, z liczną i zróżnicowaną fauną z rzędu Stenolaemata, która przetrwała koniec permu, a późną kredą, w której zaszła wielka radiacja mszywiółów, a wiele gatunków przetrwało aż do dziś.

Autorka pragnie serdecznie podziękować prof. dr. hab. Andrzejowi Gaździckiemu (Instytut Paleobiologii PAN w Warszawie) i prof. dr. hab. Andrzejowi Wierzbowskiemu (Wydział Geologii Uniwersytetu Warszawskiego) za krytyczne uwagi, wyjaśnienia i komentarze, które przyczyniły się do lepszego przygotowania tekstu. Autorka chciałaby również serdecznie podziękować za pomoc w pracach terenowych w kamieniołomie w Zalasie prof. dr. hab. Jerzemu Małeckiemu (Akademia Górniczo-Hutnicza) oraz wyrazić szczególną wdzięczność za wykonanie zdjęć SEM dla dr. J. Błaszyka (Instytut Paleobiologii PAN w Warszawie) — ryc. 2, 3, 4 c i d, a także dla Pana L. Giro (Państwowy Instytut Geologiczny w Warszawie) — ryc. 5 i 6 a oraz dla Pani B. Ruszkiewicz za fotografię okazów makroskopowych do ryc. 4 a i b. Prowadzone badania były finansowane w ramach statutowej działalności Państwowego Instytutu Geologicznego z tematów nr 6.20.9219.00.0 oraz nr 6.15.0013.00.0.

## Literatura

CIBOROWSKI T. & KOŁODZIEJ B. 2000 — Fauna kalpionellowa z wapieni typu sztramberskiego z polskich Karpat fliszowych. [W:] Historia basenów sedymentacyjnych a zapis paleontologiczny. VII Konferencja Paleontologów, Kraków 21–23.09.200, Kraków: 25–26.  
 DAVID L. 1961 — Les Bryozoaires de l'Aalenien du Mont D'or Lyonnais. Memoires du Bureau de Recherches Geologiques et Minieres, 4: 201–208.  
 FÜRISCH F.T., PALMER T.J. & GOODYEAR K.L. 1994 — Growth and disintegration of bivalve-dominated patch reefs in the Upper Jurassic of southern England. *Palaeontology*, 37, 1: 131–171.  
 GIŻEJEWSKA M. & WIECZOREK J. 1977 — Remarks on the Callovian and Lower Oxfordian of the Zalas Area (Cracow Upland, Southern Poland). *Bulletin of the l'Academie Polonaise des Science, Serie des Sciences de la Terre*, 24, 3-4: 169–175.

GREGORY J.W. 1896 — The Jurassic Bryozoa. Catalogue of the Fossil Bryozoa in the Department of Geology, British Museum (Natural History), London: 239.  
 HARA U. 2000 — Fauna mszywiółów epikontynentalnego basenu jury górnej (oksford) Polski Południowej i jej związki paleobiogeograficzne. [W:] Historia basenów sedymentacyjnych a zapis paleontologiczny. XVII Konferencja Paleontologów, Kraków 21–23.09.2000, Kraków: 36.  
 HARA U. 2001 — Bryozoa from the Eocene of Seymour Island, Antarctic Peninsula [In:] Gaździcki A. (ed) *Palaeontological results of the Polish Antarctic expeditions, part III, Palaeont. Pol.*, 60: 33–156.  
 HARA U. 2003 — Early Sarmatian bryozoans of Miodobory, Western Ukraine, Central Paratethys. [In:] *First Austrian Reef Workshop*. Wien, 30–31 May 2003. Abstracts Volume. Universität Wien, Institut für Palaentologie: 12–13.  
 HARA U. 2006a — Oxfordian bryozoans of the southern Poland: Palaeoenvironmental and biogeographical implications. Abstracts International Bryozoology Association: Larwood Meeting Trinity College, Dublin — 10th March 2006: 7.  
 HARA U. 2006b — Middle and Upper Jurassic bryozoan biota of the southern Poland — their diversity, palaeoecology, evolution pattern and biogeography. *Volumina Jurassica*, 4: 234–235.  
 HARA U. & KOŁODZIEJ B. 2001 — Fauna mszywiółów z wapieni typu sztramberskiego z polskich Karpat fliszowych. *Polska Grupa Robocza Systemu Jurajskiego, II Spotkanie, Starachowice 27–29.09.2001*: 14.  
 HARA U. & TAYLOR P.D. 1996 — Jurassic bryozoans from Bałtów (Holy Cross Mts, Poland). *Bull. Nat. Hist. Mus. Lond.*, 52: 91–102.  
 KAUFFMAN E.G. 1981 — Ecological reappraisal of the German Pasi-donischiefer (Toarcian) and the stagnant basin model. [In:] Grey J., Boucot A.J. & Berry W.B.N. (eds) *Communities of the Past*, Hutchinson Ross Publication Company, Stroudberg, Pennsylvania: 311–381.  
 KAZIMIERCZAK J. & HILLMER G. 1974 — Sclerosponge nature of the Lower Hauterivian 'bryozoan' *Neuropora pustulosa* (Romer, 1839) from western Germany. *Acta Paleont. Pol.*, 19: 443–453.  
 MALINOWSKA L. 1965 — Bioherma gąbkowa newizu w okolicy Ćmielowa. *Biul. Inst. Geol.*, 192, 57–96.  
 MAŁECKI J. 2002 — Gąbki krzemionkowe i wapienne oksfordu z Zalas pod Krakowem. *Geol. AGH*, 28: 1–123.  
 MATYJA B.A. & TARKOWSKI R. 1981 — Lower and Middle Oxfordian ammonite biostratigraphy at Zalas in the Cracow Upland. *Acta Geol. Pol.*, 31, 1-2: 1–14.  
 PITT L.J. & THOMAS H.D. 1969 — The Polyzoa of some British Jurassic Clays. *Bull. Nat. Hist. Mus. Lond.*, 18, 2: 29–38.  
 REUSS A.E. 1867 — Die Bryozoen, Anthozoen und Spongiaren des braunen Jura von Bain, bei Krakau. *Denkschriften der k. Academie der Wissenschaft, Wien, (Mathematisch-Naturwissenschaften Klasse)*, 27: 1–216.  
 RIDER J. & ENRICO R. 1979 — Structural and functional adaptations of an ascan ectoproct colonies (ectoproctaliths). [In:] Larwood G.P. (ed.) *Advances in Bryozoology*. Academic Press, London: 298–319.  
 TARKOWSKI R. 1985 — Uwagi o stratygrafii, sedymentacji i paleogeografii dolnego i środkowego oksfordu okolic Krakowa. *Kwart. Geol.*, 29: 383–394.  
 TAYLOR P.D. 1979 — Functional significance of contrasting colony form in two mesozoic encrusting bryozoans. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 26: 151–158.  
 TAYLOR P.D. 1980 — Two new Jurassic Bryozoa from Southern England. *Palaeontology*, 23: 699–706.  
 TAYLOR P.D. 1981 — Bryozoa from the Jurassic Partland Beds of England. *Palaeontology*, 24: 863–875.  
 TAYLOR P. & SEQUEIROS L. 1982 — Toarcian bryozoans from Belchite in north-east Spain. *Bull. Nat. Hist. Mus. Lond.*, 36: 117–129.  
 TAYLOR P.D. & WILSON M.A. 1999 — Middle Jurassic bryozoans from the Carmel Formation of south-western Utah. *J. Palaeontol.*, 73: 83–830.  
 WALTER B. 1967 — Revision de la faune de Bryozoaires du Bajocen superieur de Shipton Gorge (Dorset, Grande-Bretagne). *Travaux des Laboratoires de Geologie de la Faculte des Sciences de Lyon, N.S.*, 14: 43–52.  
 WALTER B. 1970 — Les Bryozoaires Jurassiques en France. *Docum. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon*, 35.  
 WALTER B. 1972 — Les Bryozoaires Neocomiens du Jura et Francais. *Géobios*, 5: 277–354.  
 WALTER B. 1989 — Heteroporidae et Lichenoporidae neocomiens (Bryozoa, Cyclostomata). *Revue de Paleobiologie*, 8: 373–403.  
 WOLFER O. 1913 — Die Bryozoen des schwabiechen Jura. *Palaentographica*, 60: 115–173.

Praca wpłynęła do redakcji 18.04.2006 r.  
 Akceptacja do druku 8.06.2006 r.