

Anna JERZMAŃSKA, Janusz KOTLARCZYK

Przyczyny zmienności ichtiofauny z serii menilitowo-krośnieńskiej Karpat

Seria menilitowo-krośnieńska Karpat fliszowych, a właściwie jej niższe ogniwo — warstwy menilitowe oraz korelacyjny horyzont wapiennych łupków jasielskich, dostarczyły wielu pokaźnych kolekcji ryb z grupy *Teleostei*. Bogaty materiał obserwacyjny nasuwał już pierwszym badaczom ryb kopalnych myśl o różnicach w składzie ichtiofauny między poszczególnymi stanowiskami. Stąd tendencja wprowadzania takich pojęć jak „*Amphisylenschiefer*”, „*Lepidopidesschiefer*” lub „*Melettaschichten*” na określenie łupków menilitowych.

Późniejsi badacze zaczęli zwracać uwagę na zmienność kopalnej ichtiofauny w profilu warstw menilitowych, jak np. M. Pauca (1934) wyróżniający na tej podstawie dwa poziomy. Najdalej w tym kierunku posunął się B. Böhm (1930) przedstawiając próbę podziału stratygraficznego warstw menilitowych, na cztery poziomy w oparciu o przewodnie gatunki ryb. Niestety, koncepcja Böhma nie została poparta materiałem dowodowym zebrany planowo z konkretnych profili. Również jego gatunki przewodnie budzą duże wątpliwości. Następnie L. P. Gorbacz (1961) wysunęła myśl rozpozniowania warstw menilitowych na dwa oddziały na podstawie pojawiającego się w wyższej części profilu rodzaju *Merlucius*.

Autorzy niniejszego artykułu wykazali dla warstw menilitowych zmienność ichtiofauny wyrażającą się zróżnicowaniem jej na dwa zespoły ekologiczne (A. Jerzmańska, J. Kotlarczyk, 1968; A. Jerzmańska, 1968). Zespoły te układają się we wszystkich zbadanych profilach serii menilitowo-krośnieńskiej w tej samej kolejności: zespół batypelagiczny u dołu, nerytyczno-sublitoralny w części środkowej i batypelagiczny (górny) w wyższej części.

W tej sytuacji wydawało się, że zmienność ichtiofauny ma głównie charakter zmian ekologicznych. Przeprowadzone ostatnio próby porównywania kolekcji ze stanowisk, reprezentujących ten sam zespół ekologiczny, wykazały duże zróżnicowanie każdego zespołu. Zastosowanie metod statystycznych (A. Jerzmańska, J. Kotlarczyk, A. Krawczyk — w druku) pozwoliło z dużą wiarygodnością orzec, że zmiany te są istotne. Stajemy

zatem przed alternatywą, że zmiany są spowodowane przestrzenną zmiennością zespołu (w różnych częściach basenu sedymentacyjnego) lub, że są to zmiany wynikłe ze zmienności czasowej zespołu ekologicznego i porównywania ze sobą kolekcji zebranych z różnych wiekowo odcinków profilu. Ta druga, bardziej dynamiczna, ewentualność jest chyba właściwym modelem zmienności ichtiofauny karpackiej. Zdają się to potwierdzać próby bardzo dokładnego rozpozniomowania zespołów statystyczną metodą Rodionowa w każdym stanowisku i odpowiedniego skorelowania wyróżnionych jednorodnych podzespołów (J. Kotlarczyk, A. Krawczyk, A. Jerzmańska — w druku). Jednak przy rozpatrywaniu tego zagadnienia na większym obszarze (np. całego basenu karpackiego) nie można wykluczyć również pewnego przestrzennego zróżnicowania w obrębie każdego zespołu ekologicznego.

Odpowiedź na zasadnicze pytanie: jaki był kierunek zmian ichtiofauny w basenie karpackim — będzie mogła być udzielona dopiero po przeprowadzeniu szczegółowych wieloletnich badań. Wydaje się jednak celowe uzmysłowienie sobie warunków w jakich żyła i rozwijała się ichtiofauna karpacka, a także wskazanie głównych czynników odpowiedzialnych za jej zmienność. Interesujące uwagi na temat wpływu rozmaitych czynników na zmienność biocenozy w basenach fliszowych w ogóle znajduje czytelnik w pracach M. Książkiewicza (1961) i F. Biedy (1969).

Zanim przejdziemy do omówienia wpływu środowiska na zmienność ichtiofauny karpackiej, należy uzmysłowić sobie rolę czasu w różnicowaniu się poszczególnych zespołów ekologicznych. Tempo ewolucji wpływa na zmienność zespołu poprzez „wypadanie” z niego niektórych rodzajów względnie pojawianie się nowych. W badaniach prowadzonych przez autorów stosowano oznaczenia rodzajowe jako wystarczające dla ekologicznej, ewolucyjnej i ilościowej charakterystyki zespołu. Bliższe omówienie tego zagadnienia znajduje się w pracy przygotowywanej do druku (A. Jerzmańska, J. Kotlarczyk, A. Krawczyk). Niemniej w przypadkach, gdy oznaczenia gatunkowe nie nastroczają żadnych wątpliwości (przy okazach kompletnych), stanowią one źródło dodatkowych informacji o zmienności zespołu. W konkretnych przypadkach rozpatrywanej przez nas ichtiofauny z warstw menilitowych znajduje się ona od samego początku na określonym i zaawansowanym etapie rozwoju. Wykazuje przy tym charakter nowoczesny, gdyż tylko cztery rodzaje wymarłe (*Scopeloides*, *Hipposyngnathus*, *Palimphyes*, *Palaeorhynchus*) różnią się znacznie od form współczesnych (A. Jerzmańska, 1968). Z nich właśnie rodzaj *Scopeloides* i *Palimphyes* występują tylko w dolnym zespole batypelagicznym. Inny rodzaj wymarły — *Eomyctophum* — dość bliski formom współczesnym, występuje natomiast w obu zespołach batypelagicznych (czyli trwa przez cały czas sedymentacji serii menilitowo-krośnieńskiej). Jednakże w dolnym zespole batypelagicznym reprezentuje go gatunek *Eomyctophum limicola*, natomiast w górnym pojawiają się dwa inne gatunki *Eomyctophum menneri* i *Eomyctophum cf. koraense*. Z rodzajów występujących współcześnie charakterystyczne jest występowanie *Centriscus* (dawna nazwa *Amphisile*) wyłącznie w niższej części dolnego poziomu batypelagicznego, a *Merluccius* i *Argyropelecus* w wyższej części górnego poziomu batypelagicznego. Zatem wpływ czasu jako czynnika ewolucyjnego na zmienność ichtiofauny jest zauważalny nawet dla interwałów czasu reprezentowanych przez osady kilkumetrowej miąższości.

Przy odtwarzaniu roli środowiska w zmienności kopalnych zespołów musimy zdawać sobie sprawę z faktu, iż obserwowany skład zespołów jest wynikiem wpływu zarówno czynników działających na żywe organizmy (czynniki przyżyciowe), jak i możliwości zmian tafonomicznych (czynniki pośmiertne).

CZYNNIKI PRYŻYCIOWE

WARUNKI FIZYKOCHEMICZNE ŚRODOWISKA

Temperatura wody. W górnym paleogenie omawiana część obszaru Tetydy znajdowała się w zasięgu klimatu subtropikalnego — umiarkowanie ciepłego, przy czym żadne zmiany klimatu mogące wpływać na zmianę temperatury wód powierzchniowych nie były rejestrowane. Temperatura wód strefy nerytycznej i epipelagialu była więc stała. Wody przybrzeżne, nie wykazujące gwałtownych zmian temperatury nie mogły wywoływać masowej śmierci ryb w krótkich odcinkach czasu, tak jak to się dzieje współcześnie w wyższych szerokościach geograficznych (G. B. Nikolski, 1961).

Biorąc pod uwagę względy klimatyczne można również przypuszczać, że w obszarze Tetydy następował powolny i równomierny spadek temperatury wód batypelagialu poniżej termokliny. Nie można jednak wykluczyć możliwości słabego zróżnicowania temperatury wód głębokich w pewnych okresach czasu. Np. na skutek przegród (wypiętrzenia tektoniczne) między basenem menilitowym Karpat a pozostałą częścią Tetydy, podobnie jak to ma miejsce współcześnie w Morzu Śródziemnym czy Czerwonym. W tej sytuacji mogłoby nastąpić wyeliminowanie pewnych stenotermicznych form batialnych, chyba jednak nielicznych, bowiem obserwacje współczesnych ryb kosmopolitycznych (a więc mniej czułych na lokalne czynniki zmienności) wykazują, iż największy procent stanowią wśród nich właśnie formy batypelagiczne i pelagiczne (J. C. Briggs, 1960). Również Morze Śródziemne mimo stosunkowo wysokiej temperatury wód głębokich (S. Ekman, 1935) posiada bogaty skład ryb batypelagicznych (E. Tortonese, 1958).

Zasolenie. Wszystkie ryby znane dotychczas z osadów Karpat należą do ryb morskich (wcześniejsze sugestie o znajdowaniu form słodkowodnych i brakicznych zostały zrewidowane przez W. Weilera (1935), V. Kalabisa (1948) i A. Jerzmańską (1967, 1968). Również brak do tej pory wyraźnych przesłanek mogących świadczyć o zmianie zasolenia wód zbiornika karpackiego w czasie osadzania się warstw menilitowych, przynajmniej w ich części zawierającej badaną ichtiofaunę. Ze względu na niewielkie rozmiary tego basenu należy przyjąć, iż ewentualnie nieduże wahania zasolenia musiałyby dotyczyć całości basenu.

Rozpatrując środowisko nerytyczne należy się liczyć z możliwością lokalnych zmian zasolenia w brzeżnej części zbiornika, przy ujściach rzek. W tych rejonach formy stenohalinowe musiałyby ulec wyeliminowaniu, a zatem i skład biocenozy uległby lokalnie pewnej zmianie (podobne zjawisko obserwuje się dziś w zróżnicowaniu składu ichtiofauny między silnie zasolonym Morzem Śródziemnym a ubogim w sole Morzem Czarnym). Różnice takie musiałyby jednakże — ze względu na przyczynę — utrzymywać się w ciągu dłuższych okresów czasu

Wszelkie inne zmiany składu chemicznego wody, np. w wyniku podwodnych wybuchów wulkanów, mogły mieć co najwyżej charakter lokalny, krótkotrwały i losowy.

Nasylenie gazami. Oczywisty jest wpływ na rozwój życia organicznego silnego nasycenia gazami, np. tlenem czy też siarkowodorem pewnych stref morza. Różnice w nasyceniu gazami wpływają na lokalne rozszedlenie biocenoz. Powszechność i obfitość ichtiofauny w serii menilitowo-krośnieńskiej świadczy o dobrym nasyceniu tlenem stref zasiedlonych przez zespoły ryb. A zatem porównywanie warunków zbiornika karpackiego do euksynicznych¹ stref Morza Czarnego (pozbawionego form batypelagicznych) nie ma podstaw. Również wg innych autorów (M. P. Gabinet, J. M. Jurczakiewicz, 1962; T. Wieser, 1963; A. Jerzmańska, J. Kotlarczyk, 1968) nie ma uzasadnienia teza o zaistnieniu w zbiorniku karpackim warunków w pełni euksynicznych.

Nie można wykluczyć natomiast okresowego gromadzenia się pewnych ilości siarkowodoru w przydennych warstwach wód ze względu na niewątpliwe tworzenie się go w niektórych typach osadów. Alisci wymiana tych wód następowała stosunkowo łatwo dzięki prądom wstępującym i powierzchniowym, łączącym basen karpacki z Tetydą.

Wpływ gazów pochodzenia wulkanicznego można rozpatrywać, podobnie jak i opisanych wyżej zmian zasolenia, jako nieistotny w procesie zmienności zespołów ryb.

WARUNKI GEOGRAFICZNO-GEOLOGICZNE

Głębokość zbiornika. Ogólnie przyjmuje się, że basen karpacki o wydłużonym kształcie reprezentował morze głębokie do około 1000 m (M. Książkiewicz, 1961). Inni autorzy nie precyzują dokładnie głębokości, zakładając ogólnie, iż basen karpacki był głęboki — poniżej 200 m — (S. Dżułyński, A. Smith, 1964) lub przynajmniej w część sięgający strefy batialnej (F. Bieda, 1969). Nasze badania ichtiofauny z serii menilitowo-krośnieńskiej (A. Jerzmańska, 1960, 1968; A. Jerzmańska, J. Kotlarczyk, 1968) potwierdzają znaczną okresowo głębokość zbiornika karpackiego. Ponieważ jednak głębokość wpływa wyraźnie na skład ichtiofauny, pozwoliło to na wyróżnienie w warstwach menilitowych dwu odrębnych zespołów batypelagicznych oraz płytszego nerytyczno-sublitoralnego. Nie możemy w tej chwili dokładnie sprecyzować głębokości zbiornika w poszczególnych etapach jego rozwoju. Zespoły batypelagiczne mogły pojawić się przy wspomnianej wyżej głębokości 1000 m, ale również i przy znacznie większych głębokościach — do kilku tysięcy metrów. Natomiast zespoły nerytyczne mogły żyć zapewne nieco poniżej umownej granicy szelfu (tzn. 200 m), jeśli np. głębokość całego basenu nie przekraczała dalszych paru setek metrów. Takie warunki batymetryczne uniemożliwiały wtedy występowanie form batypelagicznych. Oczywiście, w fazie głębokiego zbiornika istniała mniej lub więcej rozwinięta strefa nerytyczna, sięgająca 200 m.

¹ Nota bene użycie tego wyrażenia, utworzonego od herodotowej nazwy morza Czarnego — Πωρος σήσωος, jako synonimu zatrutej strefy morza jest niewłaściwe z punktu widzenia semantyki i etymologii; σήσωος w języku greckim znaczy bowiem gościnnie!

Takie ramy głębokościowe wpływają na pewne zróżnicowanie zespołów. Należy oczekiwać różnic między ichtiofauną zasiedlającą np. zatoki (por. W. Weiler, 1966), otwarte partie szelfu lub w ogóle płytki basen. Podobnie, choć nie możemy tego dokładnie sprecyzować, musiały zmieniać się w jakimś stopniu zespoły batypelagiczne w zależności od tego czy żyły one w strefie skłonu, bliżej kordyliera, czy największych głębin.

Prądy morskie. Rola ich sprowadza się w zasadzie do dwóch kierunków działania: pionowego i poziomego przemieszczania mas wody. Przy prądach wstępujących (upwelling) wzbogacenie wód powierzchniowych w związki mineralne prowadzi do bujnego rozwoju zarówno planktonu, jak i nektonu, ale również i do masowych pomorów ryb. Chociaż rejony powstawania prądów wstępujących są ściśle określone, bo ograniczone najczęściej do strefy skłonów kontynentalnych, to nie mają one wpływu na lokalne zróżnicowanie składu ryb.

Rozmieszczenie prądów oddolnych wzdłuż północnego brzegu basenu jest bardzo prawdopodobne. (Możliwość taką przyjmuje również M. Książkiewicz, 1961). Dzięki wiejącym od strony lądu północnego passatom następowało spychanie wód powierzchniowych ku południowi, co musiało powodować na granicy szelfu powstawanie prądów wstępujących. Pośrednim dowodem na wywołane tymi prądami użyźnienie wody jest dość liczne występowanie okrzemek w facji warstw menilitowych. (Podobna sytuacja mogła mieć miejsce prawdopodobnie w neogenie Kalifornii).

W rozpatrywanym przez nas konkretnym przykładzie odtworzenie przebiegu prądów poziomych nastrocza duże trudności. Niemniej pewna próba jest możliwa. Jedną z podstawowych trudności polega na tym, że nie znamy współcześnie strefy wielkich mórz, rozciągających się równoleżnikowo na tysiące kilometrów i wskutek tego znalezienie pełnych analogii dla oceanu Tetydy jest niemożliwe. Wydaje się jednak prawdopodobne, że w wydłużonym i znajdującym się w niższych szerokościach geograficznych oceanie Tetydy woda morska miała cyrkulację taką, jaką obserwujemy dziś na północnej półkuli, tzw. zgodną z ruchem wskazówek zegara. Południowa gałąź prądu Tetydy toczyłaby wody ze wschodu na zachód, zaś gałąź północna przeciwnie. H. B. Fell (1967) opierając się na badaniach współczesnych i kopalnych szkarłupni z obszaru dzisiejszego Morza Karaibskiego oraz z obszaru Tetydy stwierdza głębokie pokrewieństwa między fauną zachodniej Tetydy i Morza Karaibskiego. Traktuje je on jako wynik długotrwałej (od górnej kredy poprzez cały paleogen) wymiany wód powierzchniowych między zachodnim obszarem Tetydy a dzisiejszym Morzem Karaibskim. W przedstawionej rekonstrukcji prądów powierzchniowych podczas oligocenu rysuje w północnej Tetydzie prąd z W na E, a w południowej z E na W. Ponieważ oba rodzaje prądów morskich mają charakter długotrwały i stały, zmiany jakie powodują w składzie ichtiofauny będą mieć również charakter nieprzypadkowy.

Przeszkody naturalne. W rozczłonkowanym i tektonicznie niespokojnym trzeciorzędowym basenie Tetydy mogło często dochodzić do powstawania krótkotrwałych przewężeń, progów itp. przeszkód, których wpływ na nekton przejawiał się pośrednio przez zmianę zasolenia, zawartości gazów, zmianę reżimu temperaturowego itp., co zostało omówione wyżej. Zanikanie przegród między basenami ułatwiało penetrację prądom powierzchniowym. Umożliwiało to również napływ nowych form

od dawna zasiedlających Tetydę. Czynniki ten mógł prowadzić do poważnych zmian nie tylko w składzie ichtiofauny, ale i innych organizmów pelagicznych.

W obrębie warstw menilitowych można zaobserwować pakiety powstałe niewątpliwie w różnych środowiskach sedymentacyjnych. Wpływ rodzaju i szybkości sedymentacyjnej i klastycznej na skład rodzajowy ryb wydaje się jednak zerowy. Materiał klastyczny był dostarczany głównie po dnie zbiornika, nie mógł mieć wpływu na zmiany nektonu. Także inne formy dostarczania materiału, np. prądami zawieszinowymi, nie mogą wywierać wpływu na ichtiofaunę ze względu na swój epizodyczny charakter. Niewątpliwym natomiast wydaje się wpływ charakteru osadów dennych na skład form sublitoralnych, zwłaszcza zagrzebujących się w osadzie. Zmienność osadów dennych może bowiem wpływać zarówno na obecność, jak i liczebność odpowiednich rodzajów.

CZYNNIKI BIOLOGICZNE

Rozród i śmiertelność. W ekologii przyjmuje się powszechnie zdolność populacji do automatycznej regulacji wielkości. Jednak ilość osobników w populacjach nie wykazuje stale tego samego poziomu, lecz waha się w szerszych lub węższych granicach. Stąd stosunki ilościowe pomiędzy poszczególnymi gatunkami, a także rodzajami w biocenozach są wynikiem dynamiki ilościowej tworzących je populacji. Zjawisko dynamiki ilościowej zależy bezpośrednio od płodności i śmiertelności. Ta ostatnia może się różnie kształtować u rozmaitych rodzajów równocześnie, jak i dla tego samego rodzaju w dłuższym okresie czasu. W rezultacie otrzymamy zmieniające się w czasie stosunki ilościowe w tym samym zespole ekologicznym ryb. Wydaje się natomiast, iż obserwowane współcześnie nagle pomory ryb wywołane silnym rozwojem *Dinoflagellata* nie działają selektywnie na skład biocenozy. Mają one charakter epizodyczny i lokalny i nie zmieniają stosunków ilościowych między poszczególnymi rodzajami.

Wędrowki. Szereg rodzajów ryb odbywa sezonowe wędrówki bądź to w poszukiwaniu pożywienia (ze stref południowych w północne), bądź też rozrodu w poszukiwaniu stref cieplejszych czy też o ściśle określonej temperaturze (stenotermizm propagacyjny). Zjawisko to wpływa na czasową zmienność zespołu, jednak dla dłuższych okresów czasu, które rozpatrujemy, nie ma ono znaczenia.

Inne czynniki. Badania współczesnych biocenoz (N. B. Marshall, 1954) dostarczają wskazówek, że w różnych częściach basenu morskiego, przy zachowaniu podobnych warunków fizykochemicznych i geograficznych, obserwuje się dominację różnych rodzajów lub gatunków ryb. Zjawisko to nie jest całkowicie jasne i prawdopodobnie wynika z ilościowego badania jedynie fragmentów, a nie całych biocenoz, i to w bardzo wąskim interwale czasowym. Z tego względu w naszych rozważaniach nie możemy brać pod uwagę niewyjaśnionych dotąd przyczyn rejestrowanych współcześnie ewentualnych dominacji lokalnych.

*

Z powyższego zestawienia wynika niezbicie szeroka możliwość zmienności składu ryb, wyrażająca się przede wszystkim dominowaniem roz-

maitych rodzajów w różnych miejscach basenu w określonym momencie czasu, jak też pojawieniem się różnych rodzajów dominujących w tym samym rejonie w dłuższym okresie czasu. W rozpatrywanym przykładzie o zmienności ichtiofauny decyduje przede wszystkim głębokość zbiornika, obecność lub zanik naturalnych przeszkód, zasolenie oraz rozród i śmiertelność.

CZYNNIKI POŚMIERTNE

W idealnym przypadku zmiany tafonomiczne, czyli różnice między składem rodzajów zasiedlających basen karpacki a rodzajami, które znajdujemy w osadach, byłyby znikome lub nie występowałyby zupełnie. Zazwyczaj jednak zmiany te występują i utrudniają dodatkowo ocenę zmienności badanej ichtiofauny kopalnej. Wpływa na to szereg czynników. Np. śmiertelność możemy obserwować tylko w niepełnym wymiarze, gdyż brak nam danych dotyczących śmiertelności osobniczej spowodowanej przez drapieżniki. Z drugiej strony w tanatocenozach znajduje zawsze dobre odbicie śmiertelność masowa. W naszym przypadku pomijamy wpływ takich czynników pośmiertnych, jak działalność trupojadów oraz wpływ charakteru osadów na zachowanie szkieletów, gdyż oba te czynniki nie mogą działać selektywnie na zespół ichtiofauny. Zatem nie powodują dodatkowej zmienności tychże zespołów.

Prądy morskie. Rola prądów morskich może polegać na przeniesieniu śniętych ryb na pewne odległości zanim ciało opadnie na dno. Będzie to głównie dotyczyło form z dobrze wykształconymi, zamkniętymi pęcherzami pławnymi, ale wydaje się, że tego rodzaju transport nie może być ani zbyt długi, ani nie może mieć istotnego znaczenia przy badaniach opartych o kompletne szkielety ryb. Wyjątek chyba będą stanowić przypadki, kiedy ryby śnięte z pogranicza strefy nerytycznej mogą być przeniesione w głębszą strefę skłonu. Podobny przypadek opisuje C. Arambourg (1927) z Zatoki Messyńskiej szukając wytłumaczenia dla domieszki ryb nerytycznych w kopalnym zespole batypelagicznym. Działalność prądów morskich może spowodować również napłynięcie w strefę nerytyczną ryb głębokowodnych, gdzie po szybkim wyginięciu wzbogaciłyby one tamtejszą tanatocenozę. Przypadek ten byłby oczywiście łatwy do stwierdzenia w zespole kopalnym, ale dotychczas przez nas nie zaobserwowany. Pomijamy tu wzmianki w dawniejszej literaturze paleoichtiologicznej o obecności domieszki ryb batypelagicznych w typowych zespołach płytkowodnych. Były one bowiem wynikiem zmieszania okazów ryb pochodzących wprawdzie z jednego stanowiska, ale z kilku warstw reprezentujących odrębne zespoły ekologiczne (por. również A. Jerzmańska, J. Kotlarczyk, 1968).

Osuwiska podmorskie. Przemieszczenie materiału osadowego z szelfu kontynentalnego w głębsze części zbiornika jest zjawiskiem często notowanym w warstwach menilitowych. W tym przypadku może nastąpić przemieszczenie łącznie z osadem szkieletów ryb. Taki typ litologiczny można jednak łatwo zaobserwować w czasie badań połowych i wyeliminować nieodpowiednie egzemplarze z badań nad zespołem ryb.

Procesy rozkładu. Zmiany tafonomiczne będą się wyrażały w wyeliminowaniu z zespołu kopalnego rodzajów reprezentowanych w bio-

cenozie przez nieliczne osobniki. Innymi słowy, rodzaje dominujące w biocenozie odgrywają podobną rolę w tanatocenoze, natomiast rodzaje nieliczne mogą się w tanatocenoze pojawić lub też pozostać niezauważone. Ten ostatni przypadek może wystąpić zwłaszcza przy małych próbach.

O wiele bardziej istotne zmiany pośmiertne następują na skutek procesów rozkładu ryb przed pokryciem osadem. Doświadczenia F. Hechta (1933) i W. Schäfera (1962) wykazały, że do zespołów kopalnych przechodzą w postaci kompletnych szkieletów jedynie ryby, u których całkowity rozkład miękkich części ciała następował na dnie basenu. Dotyczy to jedynie tych ryb, które mają jamę brzuszną w stosunku do masy ciała (lub nie wypełnione pokarmem trzewia) oraz znalazły się w strefie o zwolnionym przebiegu procesów gnilnych. To ostatnie zjawisko ma miejsce w wodzie o dużym zasoleniu, niskiej temperaturze i małej zawartości tlenu, a szczególnie w wodzie nasyconej siarkowodorem. Przy niespełnieniu wyżej wymienionych warunków dochodzi do podnoszenia ciał ryb z różną szybkością i na różną wysokość (w zależności od ilości tlenu, bakterii, wysokości zasolenia i innych). Ciało ryb utrzymuje się wówczas w toni morskiej przez jakiś czas aż do rozerwania przez gazy (przy zmniejszeniu ciśnienia zewnętrznego) bądź przez ruch wody. W tych przypadkach zachowanie całego szkieletu należy do rzadkości. Natomiast rozczłonkowane części ryb w zależności od tego czy dostały się one w strefę działania prądów dennych, czy powierzchniowych mogą być przenoszone na rozmaite odległości od miejsca pierwotnego odpadnięcia na dno. Jak wynika z tych spostrzeżeń, w warunkach głębokiego basenu menilitowo-krośnieńskiego zarówno zasolenie, jak i niższa temperatura wód głębinowych sprzyjały zachowaniu całych szkieletów ryb. Również prądy wstępujące, które mogły powodować okresowe pomory ryb, wywoływały okresowe gromadzenie się siarkowodoru w przydennych warstwach wody (por. W. Schäfer, 1962). Wydaje się zatem prawdopodobne, iż skład kopalnych zespołów batypelagicznych odpowiada w poważnej mierze zespołom żyjącym w basenie karpackim. W przypadku zespołów nerytyczno-sublitoralnych zarówno wyższa temperatura wody, jak i lokalnie mniejsze zasolenie, mimo również pojawiających się okresowo zwiększonych ilości siarkowodoru mogło doprowadzić do częstszych rozkładów szkieletów. To z kolei będzie wpływać na stosunki ilościowe w kopalnych zespołach.

Rozpatrzone powyżej czynniki zmieniające skład zespołów kopalnych możemy albo wykluczyć, albo poważnie ograniczyć, np.: osuwiska podmorskie — przez uważną obserwację sedymentologiczną; prądy morskie — w przypadku obserwowania czystych zespołów ekologicznych (np. batypelagicznego bez domieszki ryb nerytycznych).

Złożony charakter przyczyn zmienności ichtiofauny karpackiej wynika nie tylko z procesu ewolucji poszczególnych rodzajów czy gatunków, ale i ze zmian basenu karpackiego. Do tej pory udało się wykazać wpływ czynników zaznaczających się bardzo wyraźnie w skali basenu, jak na przykład zmiany głębokości; domniemana rola pozostałych wymaga wieloletnich, intensywnych dalszych badań. Zdanie sobie jednak sprawy ze złożoności procesu, którego wynikiem są obserwowane zmiany ichtiofauny w profilu serii menilitowo-krośnieńskiej, stanowi niezbędny krok do właściwej interpretacji tego zjawiska. Z drugiej strony — obserwo-

wana zmienność kopalnych zespołów ryb obrazuje nam kolejne stadia rozwoju ichtiofauny w basenie karpackim. Pozwoli to w przyszłości nie tylko na rozwiązanie stratygrafii serii menilitowo-krośnieńskiej, ale i na właściwą interpretację zmian środowiska w obrębie basenu karpackiego.

Instytut Zoologiczny
Uniwersytetu Wrocławskiego
Wrocław, ul. Sienkiewicza 31
Instytut Geologii Regionalnej i Złóż Węgla
Akademii Górniczo-Hutniczej
Kraków, Al. Mickiewicza 30
Nadesłano dnia 4 grudnia 1972 r.

PISMIENNICTWO

- ARAMBOURG C. (1927) — Les Poissons fossiles d'Oran. Matériaux pour la carte géologique de l'Algérie, 1 re série: Paléontologie, 6, p. 1—198. Alger.
- BIEDA F. (1969) — Flysch Formation in the Tertiary of the Polish Carpathians. Roczn. Pol. Tow. Geol. 39, p. 487—512, z. 1—3. Kraków.
- BÖHM B. (1930) — Stratygrafia trzeciorzędu karpackiego na podstawie fauny rybiej. Pamiętnik I Zjazdu Geol.-naft. we Lwowie, p. 65—79. Warszawa — Borysław — Lwów.
- BRIGGS J. C. (1960) — Fishes of Worldwide (circumtropical) distribution. Copeia, 3, p. 171—179. New York.
- DZUŁYŃSKI S., SMITH A. (1964) — Flysch Facies. Roczn. Pol. Tow. Geol., 34, p. 245—266, z. 1—2. Kraków.
- EKMAN S. (1935) — Tiergeographie des Meeres. Akademische Verlagsgesellschaft M. B. H. Leipzig.
- FELL H. B. (1967) — Cretaceous and Tertiary surface currents of the oceans. Oceanography and Marine Biology. An Annual Review, 5, p. 317—341. Harold Barnes, Ed. Publ. George Allen and Unwin Ltd. London.
- GABINET M. P., JURCZAKIEWICZ J. M. (1962) — Charakterystyka mineralogiczno-geochemiczna warunków facjalnych tworzenia się skał serti menilitowej wschodnich Karpat. Roczn. Pol. Tow. Geol., 32, p. 5—29, z. 1. Kraków.
- HECHT F. (1933) — Der Verbleib der organischen Substanz der Tiere bei meerischer Einbettung. Senckenbergiana, 15, p. 165—249. Frankfurt a. M.
- JERZMAŃSKA A. (1960) — Ichtyofauna łupków jasielskich z Sobniowa. Acta palaeont. pol., 5, p. 367—419, nr 4. Warszawa.
- JERZMAŃSKA A. (1967) — Argentinidés (Poissons) fossiles de la série menilitique des Carpates. Acta palaeont. pol., 12, p. 195—211, nr 2. Warszawa.
- JERZMAŃSKA A. (1968) — Ichtyofaune des couches à menilite (flysch des Carpathes). Acta palaeont. pol., 13, p. 379—488, nr 3. Warszawa.
- JERZMAŃSKA A., KOTLARCZYK J. (1968) — Zespoły ichtiofauny z warstw menilitowych Karpat jako wskaźnik zmian środowiska sedymentacyjnego. Roczn. Pol. Tow. Geol., 38, p. 39—66, z. 1. Kraków.
- JERZMAŃSKA A., KOTLARCZYK J., KRAWCZYK A. (w druku) — Wstęp do badań ilościowych nad zmiennością ichtiofauny paleogenu Karpat. Roczn. Pol. Tow. Geol., 43, z. 2. Kraków.
- KALABIS V. (1948) — Ryby se svetelnými orgány z moravského paleogénu (menilitových břidlic). Časopis Zemského Musea v Brne, 32, p. 1—44. Brno.

- KOTLARCZYK J., KRAWCZYK A., JERZMAŃSKA A. (w druku) — Zmienność ichtiofauny karpacckiej (paleogen) w świetle statystycznej metody Rodionowa.
- KSIĄŻKIEWICZ M. (1961) — Life conditions in Flysch basins. Roczn. Pol. Tow. Geol., 31, p. 4—21, z. 1. Kraków.
- MARSHALL N. B. (1954) — Aspects of deep-sea biology. Hutchinson's Scientific and technical publications. London — New York.
- PAUCA M. (1934) — Die fossile Fauna und Flora aus dem Oligozän von Suslanesti-Muscel in Rumänien. Eine systematische und palaeobiologische Studie. Anuarul Institutului Geologic al Romaniei, 16, p. 672—788. Bucuresti.
- SCHÄFER W. (1962) — Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee. Verlag Waldemar Kramer. Frankfurt a. M.
- TORTONESE E. (1956) — Elenco dei Leptocardi, Ciclostomi, Pesci Cartilaginei ed Ossel del Mare Mediterraneo. Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di storia naturale in Milano, 97, p. 309—345, nr 4. Milano.
- WEILER W. (1935) — *Nemopteryx kubackai* n. sp. aus dem Kleinzeller Tegel bei Budapest, zugleich ein Beitrag zur Geschichte der Gattungen *Nemopteryx* Ag. und *Merluccius* L. Palaeont. Zeitschr., 17, p. 27—44. Berlin.
- WEILER W. (1906) — Die Bedeutung der Fischfunde im Rupelton der Tongrube Frauenweiler bei Wiesloch südlich Heidelberg. Zeitschrift der Rheinischen Naturforschenden Gesellschaft in Mainz., 4, p. 17—25. Mainz.
- WIESER T. (1963) — Source Materials for Pelagic Type Sediments. Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences, Série des sci. géol. et géogr., 10, p. 211—221, nr 4. Warszawa.
- ГОРБАЧ Л. П. (1961) — Ископаемые рыбы верхнего горизонта нижнемелнитовой свиты на р. Чевче в восточных Карпатах. Геологический Сборник Львовского Геологического Общества, 7—8, стр. 421—426. Львов.
- НИКОЛЬСКИЙ Г. Б. (1961) — Экология рыб. Высшая Школа. Москва.

Анна ЕЖМАНЬСКА, Януш КОТЛЯРЧИК

ПРИЧИНЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ИХТИОФАУНЫ В МЕНИЛИТОВО-КРОСНЕНСКОЙ СЕРИИ КАРПАТ

Резюме

В статье представлена попытка оценки изменчивости групп рыб в разрезе менилитово-кросненской серии флишевых Карпат в связи с условиями, в которых существовала и развивалась карпатская ихтиофауна. Авторы установили, что причиной дифференциации в мелководных и глубоководных группах рыб, выявленной статистическими методами, является временная изменчивость. Влияние времени на изменчивость карпатской ихтиофауны заметно даже в интервалах, представленных отложениями мощностью нескольких метров.

Затем рассмотрено влияние ряда факторов среды (как например — температура воды, соленость, насыщенность газами, глубина бассейна, морские течения и др.) с одной стороны на давний биоценоз, с другой стороны на возможность тафономических изменений в иско-

паемых группах (главным образом вследствие разложения тушек рыб до их прикитытия осадками).

В заключение авторы отмечают, что сложные причины изменчивости карпатской икhtiофауны являются не только следствием процесса эволюции отдельных родов или видов рыб, но и изменений Карпатского бассейна. До сих пор удалось выявить влияние факторов, четко обозначающихся в пределах бассейна (например изменение глубины), влияние других факторов требует дальнейшего изучения. Однако, сознание существования таких связей позволит в будущем не только стратиграфически расчлнить менилитово-кросненскую серию, но и правильно интерпретировать изменения среды в пределах Карпатского бассейна.

Anna JERZMAŃSKA, Janusz KOTLARCZYK

THE REASONS OF CHANGING OF ICHTHYOFAUNA FROM THE CARPATHIAN MENILITE-KROSNO SERIES

Summary

An attempt is made to evaluate changes in fish association found to occur in the Menilite-Krosno Series of the Flysch Carpathians, in the light of the conditions under which the Carpathian fauna has lived and developed. The authors ascertain that the differentiation within the shallow-water and deep-water fish associations, demonstrated using statistical methods, is a result mainly of changes in time. The influence of time upon the changes of the Carpathian ichthyofauna can be observed even for the time intervals represented by deposits several metres in thickness only.

There is discussed also the influence of a lot of factors governing in the environment, e.g. water temperature, salinity, gas content, depth of basin, marine currents, a.o. on the ancient biocoenoses on the one hand, and on the possibility of occurrence of taphonomic changes in the fossil associations (mainly due to decomposition of fish bodies before covering them with the sediments), on the other.

Moreover, the authors state that such a complex picture of the reasons of changes in the Carpathian ichthyofauna results not only from the evolution of the individual fish genera or fish species, but also from the changes in the Carpathian basin. So far only the influence of factors important bereely in the basin has been demonstrated (e.g. changes in depth), the influence of other factors requires additional studies. The knowledge of such kinds of relations allows not only the stratigraphy of the Menilite-Krosno Series to be explained, but also the changes in the environment within the Carpathian basin to be interpreted more properly.