

Chore i okaleczone zwierzęta jako ofiary pasożytów i drapieżców w jurze Polski – przegląd stanu wiedzy

Disease and trauma in Jurassic invertebrate animals of Poland – an updated review

Urszula RADWAŃSKA i Andrzej RADWAŃSKI

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

Key words: Palaeopathology, parasites, predators, Jurassic, Poland.

ABSTRACT: The parasitism of, and predation upon, the diverse Middle and Late Jurassic invertebrates of Poland, personally recognised by the authors, are reviewed. All cases are discussed either in the biological (anatomical, ethological), or ecological terms, to show the mode of infection, or injury, and the relationship between the engaged taxa. The preys to parasites are exemplified by the prosopid crabs infested by bopyrid isopods, the crinoids infested by myzostomid polychaetes (both disk-shaped, and wormlike), and the echinoids attacked by copepod arthropods involving either swellings of spines, or gall-shaped cysts upon the test outerly. Of traumatic events, discussed is regeneration of injuries in the belemnite hooked guards, and in the ammonite shells of distorted ribbing. The pearl-like structures in belemnite guards (the „*belemnite pearls*“) are interpreted as caused by a tiny parasite encapsulated during further growth of the belemnite. Heaps of ammonite shell hash are thought to represent the „*kitchen middens*“ of a larger predator which has feasted upon the fleshy tidbits alone, the beaten shell having been left. The *post mortem* damage of shells is remarked (taphonomic feedback and/or aftermath) to be distinguished from that one acted in shells of alive specimens of the Middle and Late Jurassic of Poland.

WSTĘP

„Chore i okaleczone zwierzęta jako ofiary pasożytów i drapieżców w jurze Polski“ to temat niewątpliwie intrygujący, acz niemal zupełnie nie dotykany dotychczas przez polskich badaczy. W literaturze światowej funkcjonuje on natomiast od lat już niemal dwustu i jest tematem kilkuset prac bądź krótszych doniesień, kilku opracowań przeglądowych (Dacque 1921; Abel 1935; Conway Morris 1981, 1990; Boucot 1990), a także trzech dzieł syntezujących o charakterze monografii (Clarke 1921, Moodie 1923, Tasnandi-Kubaeska 1962).

W ujęciu ogólnym, wszelkie zmiany chorobowe (czyli patologiczne) i zranieniowe (czyli trauma-

tyczne), rozpoznawalne w zapisie kopalnym (w zasadzie wyłącznie w materiale szkieletowym) ujmują się często w zakres paleopatologii, a więc dziedziny wiedzy z pogranicza paleobiologii, anatomii oraz medycyny weterynaryjnej, a wyodrębnionej przez słynnego badacza zniekształconych okazów kostnych z asfaltowego grzęzawiska Rancho La Brea w Kaliforni, Roya Lee Moodie’go (1880-1934) w roku 1923. Tym niemniej, zakres pojęcia paleopatologii, choć często używanego, nie jawi się całkiem precyzyjnie, podobnie jak pojęcie samej choroby. O ile w społeczności ludzkiej zmianami chorobowymi, czy wprost chorobami (acz niekoniernie pozostawiające trwale zniekształcenia), bez względu na ich przyczyny, określamy sytuacje

wymagające interwencji lekarskiej, to w zapisie kopalnym prócz zmian strukturalnych szkieletu wywołanych niesprawnością ustroju lub działaniem pasożytów, a więc zmian patologicznych, pojawiają się także zmiany rozwojowe, a więc teratologiczne (np: pachyostoza – rozdęcie kości, zwłaszcza żeber u przedstawicieli krów morskich, czyli syren, istniejąca już od eocenu; być może także gigantyzm późnokredowych amonitów, a nawet dinozaurów).

W pracach autorów dawniejszych (np: de Blainville, d'Orbigny, Quenstedt) okazy mające zniekształcenie szkieletu opisywane były jako okazy anomalne, anormalne, lub wykazujące malformacje (od łac. *malus* – zły; a więc „złe“ lub „nieprawidłowo wykształcone“), i przypisywano im pochodzenie chorobowe lub uważano je za skutek działania organizmów innych. W nowszych pracach wszelkie zniekształcenia wywołane działaniem innych organizmów (zwłaszcza pasożytów i drapieżców) przenosi się wzorem Dereka V. Agera (1963) w dziedzinę paleoekologii, w zakres stosunków pomiędzy gatunkami (t. j. stosunku gospodarz pasożyt lub komensal, bądź drapieżca jego ofiara). Podobnie ujmuje się (patrz Boucot 1990) zjawisko regeneracji, a więc zabliznienia, czy też zaleczenia rany (czyli traumy), co następuje niewątpliwie w wyniku działania zwierzęcia zdrowego, który traumę ową przeżył, bez względu już na to, czy wywołana ona była przypadkowym uderzeniem/złamaniem, czy też atakiem innego zwierzęcia. W zapisie kopalnym dochodzą ponadto przypadki nie mieszczące się ani w zakresie patologii ani ekologii, a będące wynikiem uszkodzeń szczątków obumarłych organizmów przez organizmy trupożerne (nekrofagi) bądź żerujące na rozmaitych epibiontach porastających leżący w osadzie szczątek. Stąd też interpretacja wielu znalezisk kopalnych bywa przedmiotem zaciętych sporów bądź nadzwyczaj rozbieżnych interpretacji, nie tylko w zakresie samej patologii, ale nawet przynależności zniekształcenia danego szczątko do zdarzeń zachodzących w czasie życia organizmu (t. j. *in vivo*), a więc w domenie ekologii, czy też dopiero po jego śmierci (t. j. *post mortem*), a więc w domenie tafonomii.

W literaturze polskiej prekursorską w poruszanej tematyce jest praca Pożaryskiej i Urbanka (1955) o wybranych przykładach regeneracji wśród zwierząt kopalnych, w tym u późnokredowych otwornic oraz sylurskich graptolitów z obszaru Polski. Regeneracja uszkodzeń mechanicznych (przez czynniki hydrodynamiczne) w muszlach

wczesnokredowych ramienionogów z Annopola stała się przedmiotem bardzo starannego opracowania Małkowskiego (1976). Obfitego materiału dokumentacyjnego, ukazującego przypadki drapieżnictwa i regeneracji dostarczyły miocenijskie ily Korytnicy. W oparciu o ten unikatowy materiał powstały opracowania dotyczące problemów regeneracji wśród osobniczych koralowców-karyofylidów (Bałuk i Radwański 1984a), wolno-żyjących mszyciwolów (Bałuk i Radwański 1977b, 1984b), a także ślimaków ofiar drapieżnictwa krabów (Radwański 1969, 1977; Bałuk i Radwański 1977a) oraz ustonogich (Bałuk i Radwański 1996). Drapieżnictwo samych ślimaków z Korytnicy stało się przedmiotem zainteresowań innych badaczy (Hoffman, Pisera i Ryszkiewicz 1974, Czeranka i Złotnik 2003). Przedmiotem osobnego opracowania były też ślady drapieżnictwa na muszlach późnokredowych amonitów-skałitów z Nasilowa (Radwański 1996).

W materiale jurajskim z obszaru Polski przejawy pasożytnictwa rozpoznane zostały przez autorów niniejszej pracy już dawniej, a dotyczyły one krabów prozoponów (Radwański 1972b) oraz liliowców (Radwańska 1999b), których przykłady zostaną poniżej przypomniane przy omawianiu znalezisk nowych.

CHORE KRABY PROZOPONY

Chore kraby prozopony z oksfordu Gór Świętokrzyskich oraz Jury Polskiej, zainfekowane przez skorupiaki równonogi (rząd Isopoda) z rodziny Bopyridae pasożytujące w komorach skrzelowych tych krabów, rozpoznane zostały przed laty już przeszło trzydziestu (Radwański 1972b). Ilustrowane wtedy okazy, charakteryzujące się nadzwyczaj wydatnym zniekształceniem pancerza (patrz fig. 1) zwróciły uwagę wielu badaczy i były re-ilustrowane bądź dyskutowane w kilku opracowaniach przeglądowych (Conway Morris 1981, str. 495, oraz 1990, str. 378, fig. 1D; Boucot 1981, str. 286, oraz 1990, str. 60-63, fig. 48A-48B; Radwańska 1999b, pl. 10, fig. 1-2).

Żyjące dziś równonogi z rodziny Bopyridae Giard i Bonnier, 1887, osiedlając się w komorach skrzelowych skorupiaków dziesięcionogich (zwłaszcza krabów i krewetek), powodują wydatne zniekształcenia pancerza, przy czym głównym tego sprawcą staje się osobnik samicy (patrz fig. 1a), któremu zwykle towarzyszy małeńki skarłaly samiec, przystosowany tylko do funkcji rozrodczej.

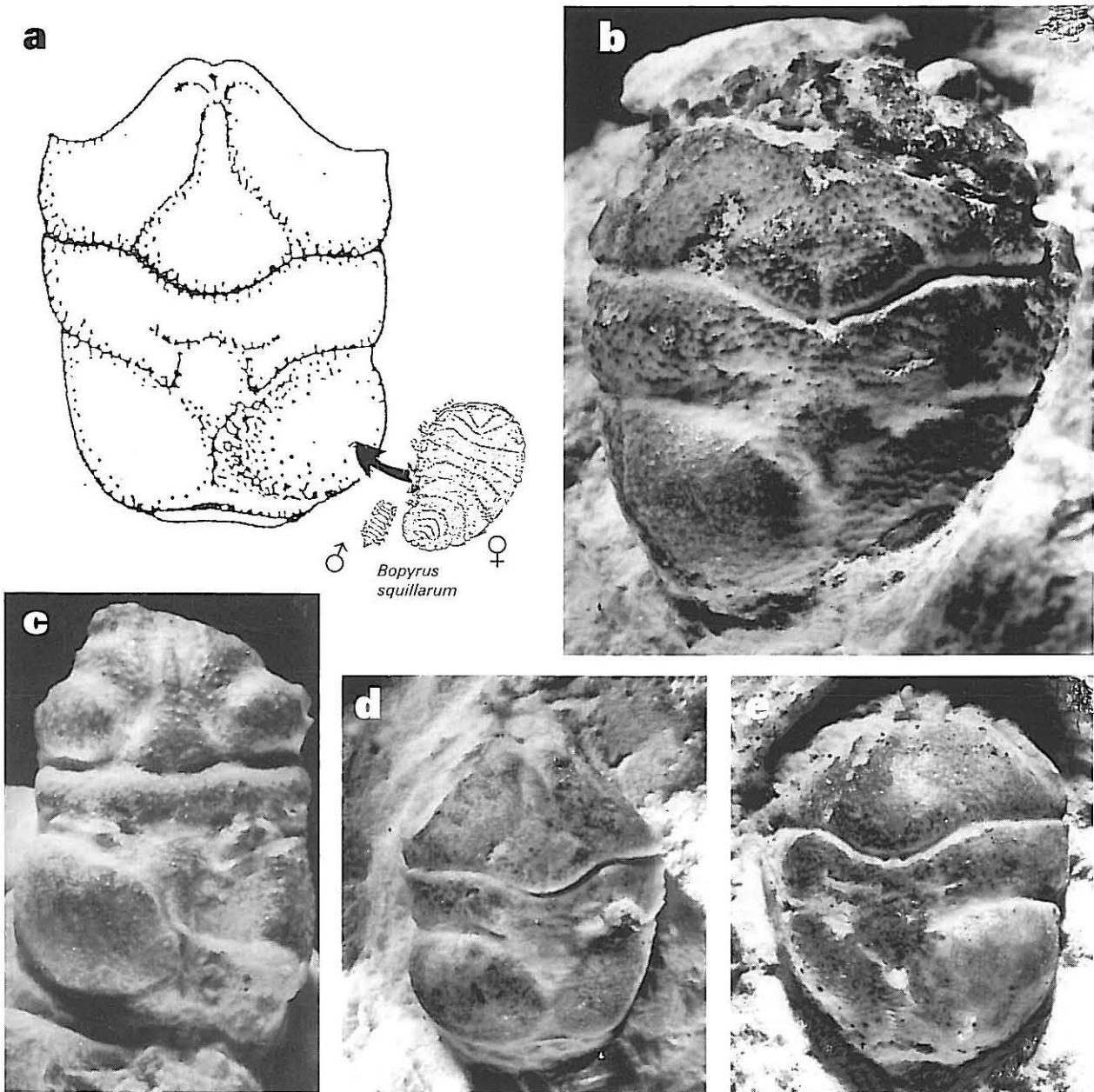


Fig. 1. Chore kraby prozopony: a – schemat ilustrujący zmianę patologiczną pancerza kraba prozopona – rozcięcie prawej komory skrzelowej, spowodowane osiedleniem się pasożytującego równonoga; przykładowo, pokazany jest dzisiejszy równonóg *Bopyrus squillarum* (Latreille) pasożytujący w komorach skrzelowych skorupiaków dziesięcionogich, zwłaszcza krabów i krewetek; b-e – kraby prozopony zainfekowane pasożytującym równonogiem-bopyridem z wapieni kredowatych górnego oksfordu Opoczna w Górach Świętokrzyskich, wszystkie okazy pow. x7,5, zbiory własne (patrz Radwański 1972b, pl. 1-2; rewizja taksonomiczna w Collins i Wierzbowski 1985, str. 75; Wehner 1988, str. 84), b – *Pithonoton serratum* (Beurlen, 1929) z lewą komorą skrzelową wydętą przez pasożytującego równonoga-bopyrid, c – *Nadoprosopon heydeni* (von Meyer, 1860) z zainfekowaną lewą komorą skrzelową, d – Młody osobnik *Pithonoton serratum* (Beurlen, 1929) z zainfekowaną lewą komorą skrzelową, e – Inny młody osobnik *Pithonoton serratum* (Beurlen, 1929) z zainfekowaną prawą komorą skrzelową.

Analogiczne zniekształcenia kopalnych skorupiaków dziesięcionogich, zwłaszcza późnojurajskich krabów prozoponów uchodzą (Feldmann 1998) za jeden z najlepszych, bądź najpewniejszych przykładów relacji gospodarz pasożyt w całym za-

pisie kopalnym. O ile uciążliwość tego pasożyta, o masie relatywnie znacznej w stosunku do masy ciała ofiary, jest oczywista (patrz fig. 1), to jego behavior jako filtratora żywiącego się pokarmem niesionym prądem wody do skrzel oddychającego

kraba, przypomina bardziej zachowanie komensala niż innych pasożytów (patrz Radwański 1972b). Tym niemniej, obecność takiego intruza może prowadzić u kraba prozopona do różnych powikłań chorobowych, podobnie jak u krabów dzisiejszych, u których rozwój pasożytów powoduje m. in. nawet całkowitą kastrację gospodarza (Feldmann 1998).

Wszystkie przedstawione tutaj kraby prozopony zainfekowane przez równonogi bopyridy (fig. 1b-e) pochodzą z wapieni kredowatych górnego oksfordu Opoczna w Górach Świętokrzyskich. Stanowisko to (patrz Merta 1972, Radwański 1972b) dostarczyło około 300 okazów krabów prozoponów, z których 15 było zainfekowanych, co pozwala szacować ich frekwencję na około 5% w obrębie tej największej populacji prozoponów w górnej jurze Polski. W innych stanowiskach, o znikomej frekwencji prozoponów, zainfekowane okazy pojawiają się zupełnie sporadycznie (patrz Radwański 1972b, Collins i Wierzbowski 1985).

W zebranych dotąd materiale krabów prozoponów z Opoczna zwracają uwagę dwie szczególne cechy. Pierwsza, to tendencja do infekcji lewej komory skrzelowej (fig. 1b-d) częściej niż komory prawej (fig. 1e), co było przedmiotem dyskusji w literaturze przedmiotu (patrz Radwański 1972b), a czego przyczyna pozostaje do dziś nie wyjaśniona. Druga, to fakt iż silne wydęcie pancerza pojawia się także u osobników nie w pełni wyrosniętych, które można interpretować jako młodociane (juwenilne, fig. 1d-e), co wskazuje, że równonóg bopyrid osiedlał się już w młodych prozoponach i wzrastał wraz z nimi, powiększając swe ciało tylko w czasie kolejnych wyliniek gospodarza.

CHORE LILIWCE I JEŻOWCE

Zainfekowane późnojurajskie liliowce i jeżowce stanowią równie dobry, jak w przypadku omówio-

nych powyżej krabów prozoponów, przykład relacji gospodarz pasożyt w zapisie kopalnym.

Zniekształcenia łodyżek liliowców przez bulwiaste rozdęcie należy odnieść do działalności wieloszczetów myzostomidów (rząd Myzostomida) osiedlających się i wzrastających wokół kanału osiowego łodyżki, która stopniowo zasklepia intruza. Otorbiony myzostomid pasożytując w ciełe gospodarza kontaktuje się jednak ze światem zewnętrznym przy pomocy własnego ujścia (aper-tury). Okazy tak zniekształconych łodyżek z górnej jury Niemiec i Szwajcarii, przedstawione w klasycznej rozprawie Ludwiga von Graffa (1885), pozwalają jednoznacznie zinterpretować ilustrowane tutaj okazy z oksfordu-kimerydu Gór Świętokrzyskich.

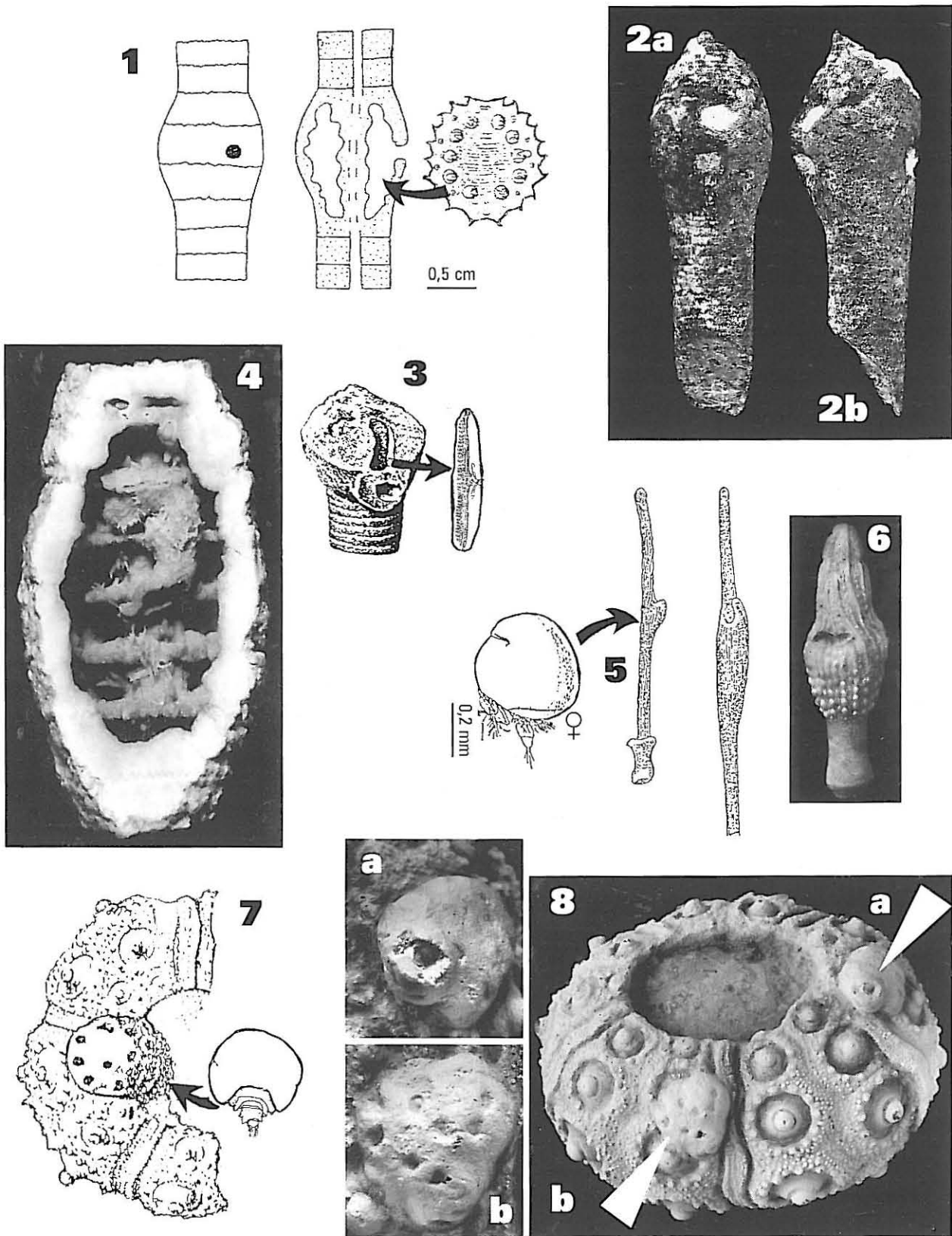
Okaz pochodzący z oolitu górnego w profilu Małogoszcza (dolny kimeryd; patrz Kutek i in. 1992, Radwański 1995, Radwańska 1999a) posiada kuliste rozdęcie (patrz Radwańska 1999b, pl. 10, fig. 4), które należy przypisać osiedleniu się larczko-kształtnego myzostomida (por. pl. 1: 1, 2a-b) oraz 2.1). Okaz zaś z górnego oksfordu Wysprzenicy koło Bolmina (patrz pl. 1: 4) odpowiada formom stworzonym przez myzostomida robakokształtnego (por. pl. 1: 3).

Opierając się na danych aktualistycznych, podługowate zgrubienia koleców jeżowców (patrz pl. 1: 5-6), zaopatrzone w jedno ujście, przypisać należy innym pasożytom, a mianowicie skorupia-kom widłonogom (rząd Copepoda), których pasożytnictwo w kolecach jeżowców znane było dotychczas tylko u form dzisiejszych (patrz pl. 1: 5 oraz Stock 1968). Analogiczny okaz z oksfordu Jury Polskiej (pl. 1: 6) jest zatem pierwszym tego typu znalezionym w stanie kopalnym.

Wśród widłonogów dzisiejszych wszelkie rozdęcia lub wyraźnie zindywidualizowane cysty tworzą tylko osobniki samice, którym w dawnej cyście towarzyszyć może skarłaly samiec (patrz Stock 1968, 1981; Zibrowius 1981; Grygiel 1988). Wyraźne

Plansza 1

Chore liliowce i jeżowce: 1-2 – liliowce zainfekowane przez tarczokształtnego myzostomida: 1 – schemat (w oparciu o: von Graff 1885, pl. 16, fig. 4-5; Radwańska 1999b, fig. 13.1a-1b) ukazujący łodyżkę zainfekowaną, w której osiedlił się tarczokształtny myzostomid: widok zewnętrzny łodyżki z aperturą myzostomida, przekrój łodyżki i dzisiejszy myzostomid *Myzostomum cirriferum*, 2 – łodyżka *Millericrinus* sp. z dolnego kimerydu Małogoszcza (oolit górny): 2a – widok *en face* ukazujący dwie apertury, 2b – widok z boku, ukazujący cystokształtne rozdęcie łodyżki, pow. x1,5, zbiory własne; 3-4 – liliowce zainfekowane przez robakokształtnego myzostomida: 3 – klasyczny przykład (von Graff 1885, pl. 16, fig. 13) i dzisiejszy myzostomid *Mesomyzostoma reichenspergeri*, 4 – zsylikowaną łodyżkę *Millericrinus* sp. z górnego oksfordu Wysprzenicy koło Bolmina w Górach Świętokrzyskich: przekrój (pow. x3), ukazujący wypreparowaną ściankę rurki myzostomida wewnątrz cystokształtnego rozdęcia łodyżki, widoczne także są zsylikowane powierzchnie międzyczłonowe łodyżki i odbiegające od nich włókniste wyrostki (pietrowotny kalcyt całkowicie usunięty), zbiory własne; 5-6 – kolce jeżowców zainfekowane przez widłonogi: 5 – dzisiejsze okazy (Stock 1968) koleców z cystokształtnymi rozdęciami spowodowanymi osiedleniem się widłonogów z rodzaju *Calvocheres* i widok takiego widłonoga, *Calvocheres engeli* Stock, 1968, 6 – kolec *Plegiocidaris crucifera* (L. Agassiz, 1840) ze środkowego oksfordu okolic Częstochowy, pow. x3, zbiory własne; 7-8 – cysty widłonogów w późnojurajskich jeżowcach: 7 – pierwsza ilustracja takiej cysty (Goldfuss 1829, pl. 34, fig. 8a) i dzisiejszy widłonóg *Cystomyzon dimerum* Stock, 1981, 8 – *Plegiocidaris monilifera* (Goldfuss, 1826) z górnego oksfordu Bielaw na Kujawach (pow. x1,5; patrz Radwańska 2003, pl. 6, fig. 1c), posiadający dwie cysty (wskazane strzałkami – a, b, oraz ich widok w pow. x3), okaz w kolekcji Zakładu Paleontologii Uniwersytetu Warszawskiego (Nr. EOx/207).



cysty, zaopatrzone w liczne ujścia, znane są jednak dotychczas na bezkręgowcach innych niż szkarłupnie (patrz Zibrowius 1981, Stock 1981). Identyczność morfologiczna takich cyst z formami znanymi od dawna na późnojurajskich jeżowcach (cidariadach i hemicidariadach; patrz Goldfuss 1829, Mehl i in. 1991) pozwala przypisać przyczynę ich powstania właśnie widłonogom (patrz pl. 1: 7).

Zważywszy, że w dotychczasowej literaturze przedstawiono okazy jeżowców mające tylko jedną zachowaną cystę widłonogą (patrz Goldfuss 1829; Mehl i in. 1991; Radwańska 1999b, pl. 10, fig. 3), to okaz cidarida z doskonale zachowanymi dwiema cystami (pl. 1: 8a-b) jest także pierwszym tego typu w stanie kopalnym. Pochodzi on w profilu Bielaw na Kujawach z bogatego faunistycznie interwału marglistych wapieni najwyższego oksfordu (patrz Matyja i Wierzbowski 2002; Radwańska 2003, 2004; Radwańska i Radwański 2003).

Szczegółową analizę anonsowanych tu przejawów pasożytnictwa u późnojurajskich liliowców i jeżowców autorzy niniejszej pracy przedstawiają w osobnej publikacji przygotowanej już do druku (Radwańska i Radwański 2005).

CHORE I ZRANIONE BELEMNITY

Zmiany traumatyczne u belemnitów znane są od zarania nowoczesnej paleontologii, gdy już wtedy ujęte zostały w klasyczne dziś opracowanie (Duval-Jouve 1841). Ilustracje z tej pracy (patrz pl. 2: a-c') były wielokrotnie powtarzane (m. in. Naef 1922, Abel 1935, Tasndi-Kubacska 1962), także w literaturze polskiej (Pożaryska i Urbanek 1955, str. 557-559 i fig. 10-13; Radwańska 1999b, fig. 65: 3a, 3c-3d). Abstrahując od przyczyn samego uszkodzenia rostrum, regeneracja jego wskazuje wyraźnie, że rostrum w czasie wzrostu belemnita było, po pierwsze sztywne, a po drugie obleczone ciałem. Spostrzeżenie to jest o tyle istotne, iż do dziś pojawiają się nieraz poglądy, najwyraźniej nieuzasadnione, że rostrum było „miękkie“, lub też gołe wystawało na kształt włóczni na zewnątrz zwierzęcia (niczym żąb u samców „morskiego jednorożca“ – narwala).

Zmiany chorobowe wśród jurajskich belemnitów z obszaru Polski, zaobserwowane już dawniej przez Pugaczewską (1961, str. 121-123 i 209, oraz pl. 1, fig. 1-14) zostały przez autorów niniejszej pracy stwierdzone tylko (patrz pl. 1: 2-4) u gatunku *Hibolites hastatus* (de Blainville, 1827), reprezen-

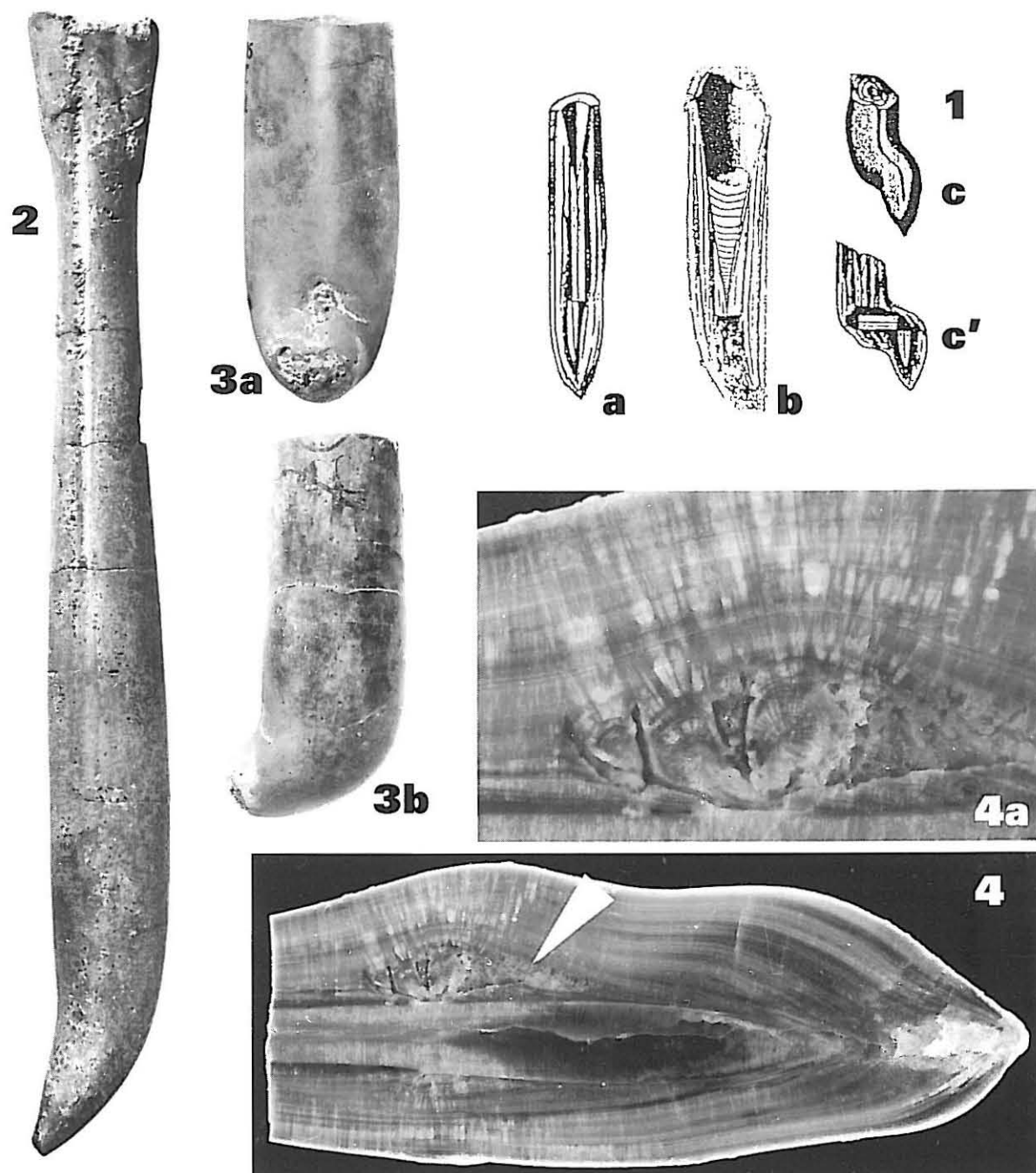
owanego przez liczne osobniki w dolnym/środkowym oksfordzie Zalasu na Wyżynie Krakowskiej (patrz Matyja i Tarkowski 1981). Okazy wykazujące zniekształcenia spowodowane zapewne traumą i zregenerowane (pl. 1: 2-3) znajdują się w kolekcji muzealnej i nie mogą być rozcięte. Można jednak domniemywać, że jeden z nich większy i zagięty uległ za młodu złamaniu i regeneracji (por. pl. 2: 1c'), zaś drugi został na końcu oblamany, a rana zasklepiona gąbczastą masą zgojeniową (por. pl. 2: 1b, 3a-3b). Nie przeszkadzało to jednak zwierzęciu w osiągnięciu wieku dojrzałego. Szerokość jego chorego rostrum osiąga, a nawet przekracza szerokość rostrów dorosłych osobników zdrowych lub mniej okaleczonych (por. pl. 2: 3b oraz dół 2).

Wśród mniej lub bardziej zniekształconych rostrów *Hibolites hastatus* (de Blainville, 1827) z oksfordu Zalasu znaleźć można także okazy, które (po przecięciu) okazują na wewnętrznej (starszej) części rostrum narośla powodujące deformacje kontynuujące się aż do jego powierzchni zewnętrznej (patrz pl. 2: 4). Narośla te, o promienisto-koncentrycznej strukturze, a zbudowane z kalcytu o fakturze identycznej z masą rostrum (patrz pl. 2: 4a) są tworem analogicznym i homologicznym do pereł. Utwory takie, *perty belemnicie*, nie były dotychczas notowane w literaturze przedmiotu.

W stanie kopalnym pereły znane były już od dawna u wielu innych mięczaków, tak ślimaków, małży, jak i u łodzиковatych i amonitowatych (patrz Tasndi-Kubacska 1962, Keupp 1986, Boucot 1990). Panuje dość zgodny pogląd, że zasadniczą przyczyną tworzenia pereł jest konieczność otorbienia pasożyta (patrz także Feldmann 1998) zasiedlającego się na wewnętrznej stronie muszli pod nabłonkiem płaszcza, podobnie jak to obserwuje się u dzisiejszych małży (patrz Götting 1974, 1979).

Powstawanie narośli tworzących pereły belemnicie u hibolita z Zalasu (pl. 2: 4-4a) przypisać należy właśnie pojawieniu się jakiegoś mikropasożyta (typu dzisiejszych metacerkarii przywr) w czasie wzrostu belemnita i jego rostrum. Fakt ten świadczy również dobitnie, iż rostrum owe musiało być wówczas obleczone ciałem i w żaden sposób nie mogło wystawać na zewnątrz zwierzęcia.

Przy omawianiu problemu pasożytniczych zniekształceń u belemnitów wspomnieć można, że rozmaite formy ichnorodzażu *Dendrina* (patrz Mägdefrau 1937), przypisywane nieraz działalności pasożytów w żywym ciele belemnitów późnokredowych, zostały już dawniej rozpoznane (Radwański 1972a) jako obiekty domeny tafonomicznej wy-



Plansza 2

Zmiany traumatyczne (1-2) oraz patologiczne (3-4) w rostrach jurajskich belemnitów: 1 – klasyczny przykład (Duval-Jouve 1841) regeneracji złamań rostrum u *Hibolites subfusiformis* (Raspail, 1829): 1a – przekrój, wewnętrzna część rostrum pęknięta i zablizniona, 1b – przekrój, wewnętrzna część rostrum odlamana i zasklepiona, 1c – wewnętrzna część rostrum polamana i przemieszczona, widok z boku (c' przekrój); 2-4 – chore okazy *Hibolites hastatus* (de Blainville, 1827) z oksfordu Zalas na Wyżynie Krakowskiej: 2 – rostrum zapewne nadlamane i zregenerowane (por. 1c'), wielk. nat., okaz w kolekcji Muzeum Zoologicznego Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie, 3a-3b – dystalna część rostrum zapewne odlamanego i zagojonego: patrz gąbczasta masa zgojenkowa na zagiętym końcu (3a, widok *en face*; por. 1b), tępo zarośniętym (3b, widok z boku), wielk. nat., okaz w kolekcji Muzeum Zoologicznego Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie, 4-4a – rostrum zniekształcone (pow. x2) w wyniku rozwoju grupy trzech narośli o strukturze perły (wskazane strzałką, w powiększeniu x5 na 4a), a utworzonych w wyniku otorbienia jakiegoś pasożyta na powierzchni „zdrowego” rostrum w młodocianym etapie wzrostu belemnita, zbiory własne.

stępujące w postaci wydrążeń endolitycznych glonów porastających wyłącznie części rostrum wystające ponad powierzchnię osadu, w którym spoczywały (patrz Radwański 1972a, fig. 1-4).

CHORE I OKALECZONE AMONITY

Różne anomalie w wykształceniu skorupy u amonitów i innych amonitowatych stały się w przeciągu dwusielletcia materiałem dla około stu publikacji, które były ostatnio przedmiotem wyczerpujących zestawień i mniej lub więcej krytycznej analizy (Hengsbach 1996, Keupp 2000). Zmiany o podłożu patologicznym lub traumatycznym były z reguły obserwowane na zachowanych muszlach, co w przypadku zranień i regeneracji pozwala czynić odniesienia do uszkodzeń obserwowanych u dzisiejszych łodzików (patrz Arnold 1985). Cały znaleziony dotychczas materiał z polskiej jury (patrz pl. 3) reprezentowany jest wyłącznie przez ośrodkki, zaś widoczne zniekształcenia można tylko w sposób bardzo przybliżony odnieść do uszkodzeń muszli, a nawet ciała, które się nie zachowały.

Znalezione okazy (patrz pl. 3: 1-3) wykazują deformacje dotyczące rzeźby muszli, a dokładniej jej żeberkowania. U perisfinktidów (pl. 3: 1-2) żeberka nabywają układu „jodełkowatego“, przy czym widocznym jest, że zakłócenie kształtu rozpoczyna się w określonym miejscu głębokiego skaleczenia muszli aż do jej przebiccia i zranienia płaszcza (wskazane strzałką na pl. 3: 2), kontynuując się w czasie przyrostu kolejnych żeberk. U *Peltoceras* (pl. 3: 3) następuje zachwianie układu żeberk, zaczynające się od miejsca zranienia (wskazane strzałką na pl. 3: 3) i także kontynuujące się w czasie dalszego wzrostu okaleczonego amonita. Zmiany te, o charakterze traumatycznym, należy odnieść do ataku jakiegoś nieznanego drapieżnika, innych pobratymców o skłonnościach kanibalistycznych nie wykluczając (patrz kanibalistyczne ataki wśród dzisiejszych łodzików: Arnold 1985).

Zakłócenia rzeźby widoczne na ośrodkkach muszli okaleczonych amonitów wskazują na konieczność należytej ostrożności przy próbie takso-

nomicznego rozpoznania danego okazu. W przypadku okazów niekompletnych (np: takich jak na pl. 3: 1) łatwiej bowiem stwierdzić traumę i sugerować jej przyczynę, niż rozpoznać gatunkową przynależność okaleczonego amonita!

Nieco inaczej przedstawia się sytuacja znalezionych w osadzie okruchów muszli (bądź ich odcisków lub ośródek), które nieraz nadają się do taksonomicznego rozpoznania, aczkolwiek ich natura może być różnaita. Mogą one być rezultatem mechanicznego kruszenia za życia amonita, lub po jego śmierci, albo też rezultatem ataku drapieżcy lub trupojada. Próbę biogenicznej interpretacji takich okruchów z późnej jury Niemiec podjął Artur Roll (1935). Mniejsze lub większe okruchy, aż do mocno nadkruszonych muszli, a posiadające charakterystyczne nacięcia, Roll (1935) przypisał działalności drapieżców, których łupem stały się żywe amonity. Drapieżnictwo owe Roll (1935) przypisał rakom, zapominając wszakże o tym, że w późnej jurze nie osiągały one rozmiarów pozwalających skutecznie atakować amonita. Z tego też powodu tak okazy Rolla (1935), jak i szeregi własnych Hölder (1955) przypisał drapieżnictwu ryb zrostogłowych – chimer.

Poszukiwania Rolla (1935) i Hldera (1955) kontynuował Mehl (1978), który pierwszy napotkał nagromadzenie okruchów w jednym miejscu, a spośród których wiele posiadało specyficzne zadrapania. Takie nagromadzenie okruchów w okazie z Holzmaden Mehl (1978) uznał za rezultat uczłowania drapieżcy, którym miał być kalmar, czyniący także owe zadrapania w czasie ataku na żywego amonita. Podobną interpretację przedstawili równocześnie Seilacher i Wiesenauer (1978) dla innego amonita z Holzmaden, którego nadkruszona muszla otoczona jest okruchami pochodzącymi z jej komory mieszkalnej. Znalezisko to Seilacher i Wiesenauer tłumaczyli obecnością resztek części miękkich utrzymujących łączność okruchów z nadkruszoną muszlą. Dowodzić by to miało, iż skuteczny atak drapieżcy nastąpił na żywego amonita, podobnie jak w przypadku późnojurajskich belemnitów z Nusplingen (Hölder 1955). Interpretacja Seilachera i Wiesenauera nie musi jednak przeko-

Plansza 3

Okaleczenia amonitów, rozpoznawalne na ośrodkach ich muszli z keloweju i oksfordu Polski: 1 – perisfinktid okaleczony za młodu, z boku muszli, której rzeźba (żeberkowanie) w trakcie wzrostu staje się anomalną (jodełkowatą) przynajmniej na dwóch (?ostatnich) skrętach, oksford środkowy, Góra Włodowska koło Zawiercia, wielk. nat., zbiory własne; 2 – perisfinktid okaleczony z boku komory mieszkalnej; od miejsca okaleczenia (wskazane strzałką) rozwija się rzeźba anomalna (jodełkowata), wielk. nat., oksford środkowy, okolice Częstochowy, zbiory własne; 3 – okaleczony *Peltoceras* (*Matapeltoceras*) *helveticum* (Jeannet, 1951) z górnego keloweju Lasocina w Górach Świętokrzyskich (zob. Siemiątkowska-Giżewska 1974, str. 397-398): pokazany bok prawy o rzeźbie niezaburzonej, oraz lewy (odbitka lustrzana) o rzeźbie anomalnej od momentu okaleczenia na brzegu strony wentralnej (wskazane strzałką), wielk. nat., zbiór prywatny (p. Roman Gad, Łopuszno).

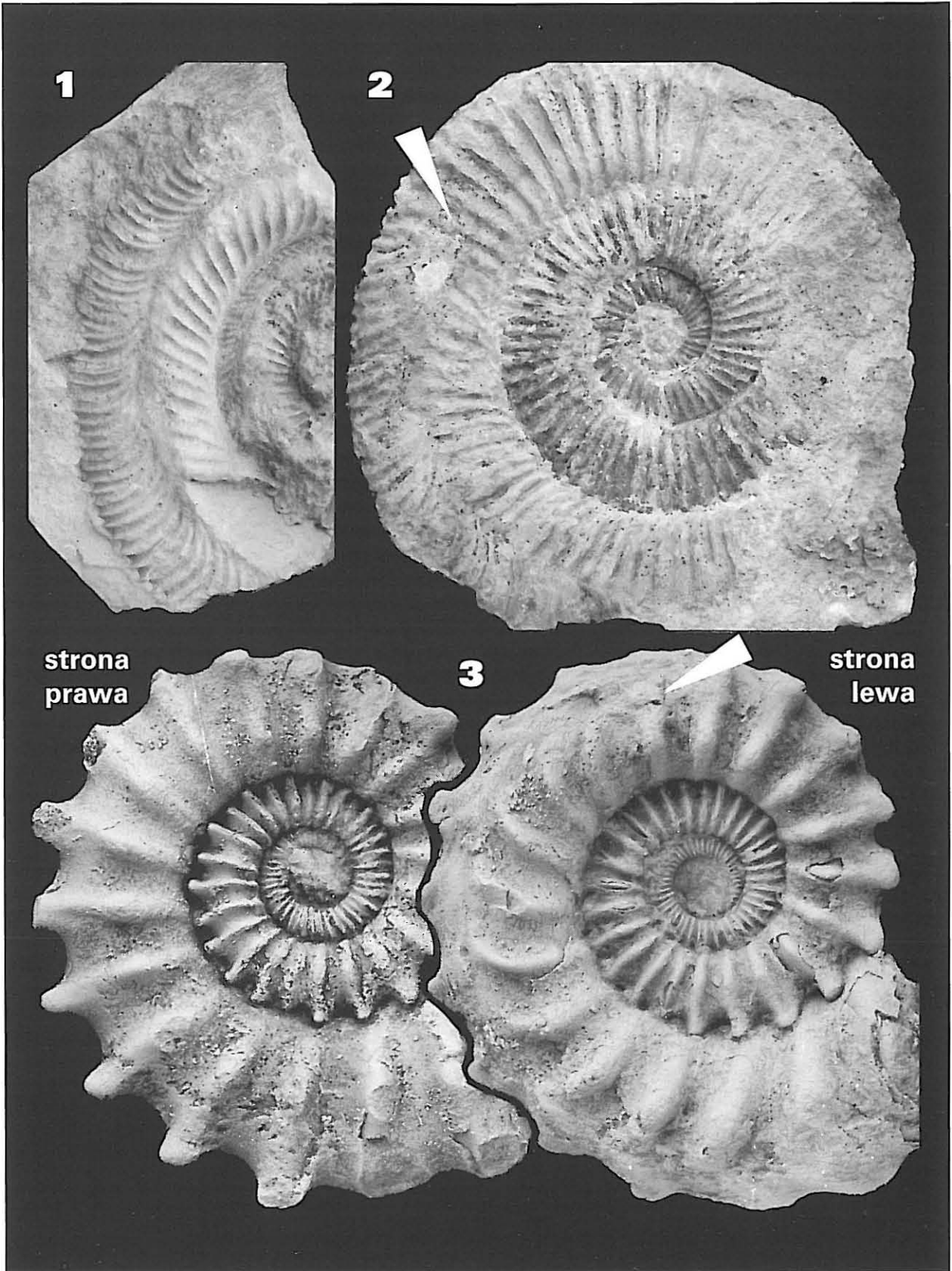




Fig. 2. Szczątki muszli („ogryzki ze stołu”) pozostałe z pożartego amonita *Perisphinctes* (*Dichotomosphinctes*) sp. (oznaczył Prof. U.W. dr hab. B. A. Matyja) z wapieni morawickich środkowego oksfordu (patrz Matyja 1977, str. 44-45 i 52-53) Woli Morawickiej w Górach Świętokrzyskich, pow. x1,5, zbiory własne (patrz Radwański 1996, pl. 2, fig. 3; Radwańska 1999b, pl. 9, fig. 9).

nywać, gdyż rozwlekiwanie „objedzonych” szczątków bardziej typowe jest dla trupożerców (patrz zachowanie dzisiejszych hien) niż dla drapieżców, którzy zwykli niejadalne szczątki pozostawiać w miejscu żeru.

Nagromadzeniem okruchów muszli w miejscu pożerania amonita przez jakiegoś drapieżcę jest niewątpliwie tylko okaz szczątków *Harpoceras* z liasu Dotternhausen w Wirtembergii (Mehl 1978, fig. 1) oraz przedstawiany tu okaz szczątków perisfinktida ze środkowego oksfordu Woli Morawickiej w Górach Świętokrzyskich (fig. 2; patrz także Radwański 1996, pl. 2, fig. 3). Tak nagromadzone szczątki, wzorem podobnych dowodów żerowania na ślimakach, określić można jako „odpadki kuchenne”, czy też „ogryzki ze stołu” (ang. *kitchen middens*; Radwański 1977, 1996). Obecność takich miejsc żeru oczywiście wskazuje niezbicie, iż amonit zagryziony został na miejscu (patrz fig. 2), a „ogryzki ze stołu” drapieżcy nie zostały rozwlezione po dnie późnojurajskiego morza.

UWAGA KOŃCOWA

Przedstawione przykłady chorych i okaleczonych, a także szczątki zagryzionych zwierząt jurajskich dotyczyły ataku pasożytów lub drapieżców na żywe osobniki swoich ofiar. W zapisie kopalnym, także sekwencji jurajskich w Polsce, nie brak jednak również takich szczątków obumarłych zwierząt, które niszczone były nadal, gdy na dnie morza stawały się podłożem nowego życia – miejscami zasiedlania pustych już muszli przez wtórnych mieszkańców (ang. *squatters*), lub narastania rozmaitych epibiontów. Żerowanie na takich epibiontach prowadziło nieraz do znacznego uszkodzenia także owych szczątków, z których pozostają *tafonomiczne wraki* (ang. *taphonomic wrecks*). O szczątkach takich można również mówić, że reprezentują one *tafonomiczne pokłosie* (ang. *taphonomic aftermath*). Znamienne przykłady tafonomicznego pokłosia w jurze Polski stanowią „wraki” skorup jeżowców, a także muszli niektórych ramionogów z wczesnego kimerydu Małogoszcza (patrz Radwańska 1999a, str. 355-356 oraz fig. 11-12).

LITERATURA

- Abel, O. 1935. Vorzeitliche Lebensspuren. 1-644, Gustav Fischer; Jena.
- Ager, D. V. 1963. Principles of Paleocology. 1-371, McGraw-Hill; New York – San Francisco – Toronto – London.
- Arnold, J. M. 1985. Shell growth, trauma, and repair as an indicator of life history for *Nautilus*. *The Veliger*, **27**, 4: 386-396.
- Baluk, W. i Radwański, A. 1977a. Organic communities and facies development of the Korytnica Basin (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland). *Acta Geologica Polonica*, **27**, 2: 85-123.
- Baluk, W. i Radwański, A. 1977b. The colony regeneration and life habitat of free-living bryozoans, *Cupuladria canariensis* (Busk) and *C. haidingeri* (Reuss), from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland). *Acta Geologica Polonica*, **27**, 2: 143-156.
- Baluk, W. i Radwański, A. 1984a. The regeneration in some caryophyllid corals from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland). *Acta Geologica Polonica*, **34**, 3-4: 213-221.
- Baluk, W. i Radwański, A. 1984b. Free-living bryozoans from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland). *Acta Geologica Polonica*, **34**, 3-4: 239-251.
- Baluk, W. i Radwański, A. 1996. Stomatopod predation upon gastropods from the Korytnica Basin, and from other classical Miocene localities in Europe. *Acta Geologica Polonica*, **46**, 3-4: 279-304.
- Boucot, A. J. 1981. Principles of benthic marine paleoecology. 1-463, Academic Press, New York.
- Boucot, A. J. 1990. Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution. 1-725, Elsevier; Amsterdam.
- Ceranka, T. i Zlotnik, M. 2003. Traces of cassid snails predation upon the echinoids from the Middle Miocene of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **48**, 3: 491-496.
- Clarke, J. M. 1921. Organic dependence and disease: their origin and significance. *Bulletin of the New York State Museum*, **221-222** (1919): 1-113.
- Collins, J. S. H. i Wierzbowski, A. 1985. Crabs from the Oxfordian sponge megafacies of Poland. *Acta Geologica Polonica*, **35**, 1-2: 73-88.
- Conway Morris, S. 1981. Parasites and the fossil record. *Parasitology*, **82**, 4: 489-509.
- Conway Morris, S. 1990. Parasitism. W: Briggs D. E. G. i Crowther P. R. (red.), *Palaeobiology: A Synthesis*. 376-381, Blackwell Scientific Publications, Oxford – London – Edinburgh – Boston – Melbourne.
- Dacque, E. 1921. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. 1-777, Berlin.
- Duval-Jouve, J. 1841. Belemnites des terrains inferieurs des environs de Castellane. Paris.
- Feldmann, R. M. 1998. Parasitic castration of the crab, *Tunidocarcinus giganteus* Glaessner, from the Miocene of New Zealand: Coevolution within the Crustacea. *Journal of Paleontology*, **72** (3), 493-498. Lawrence, Kansas.
- Götting, K.-J. 1974. Perlen und Perlenzucht. W: Malakozoologie, Grundriss der Weichtierkunde. 46-48, Gustav Fischer, Stuttgart.
- Götting, K.-J. 1979. Durch Parasiten induzierte Perlbildung bei *Mytilus edulis* L. (Bivalvia). *Malacologia*, **18**: 563-567.
- Graff, L. 1885. Ueber einige Deformitäten an fossilen Crinoiden. *Palaeontographica*, **31**, 3-4: 183-191.
- Goldfuss, A. 1829. Petrefacta Germaniae, 2: 77-164.
- Grygier, M. J. 1988. Unusual and mostly cysticolous crustacean, molluscan, and myzostomidan associates of echinoderms. W: Burke R. D. i in. (red.), *Echinoderm Biology. Proceedings of the Sixth International Echinoderm Conference, Victoria, British Columbia, August 1987*, 775-784.
- Hengsbach, R. 1996. Ammonoid pathology. W: Landman, N. H., Tanabe K. i Davis R. A. (red.), *Ammonoid paleobiology*. 581-605, Plenum Press, New York – London.
- Hoffman, A., Pisera, A. i Ryszkiewicz, M. 1974. Predation by muricid and naticid gastropods on the Lower Tortonian mollusks from the Korytnica Clays. *Acta Geologica Polonica*, **24**, 1: 249-260.
- Hölder, H. 1955. Belemniten und Ammoniten als Beutetiere. *Aus der Heimat*, **63**, 5-6: 88-92.
- Keupp, H. 1986. Perlen (Schalenkonkretionen) bei Dactyloceraten aus dem fränkischen Lias. *Natur und Mensch 1986*: 97-102.
- Keupp, H. 2000. Gehuseanomalien, W: Ammoniten; Palobiologische Erfolgsspiralen. 32-40, Jan Thorbecke, Stuttgart.
- Kutek, J., Matyja, B. A., Radwański, A. i Wierzbowski, A. 1992. Large quarry of cement works at Malogoszcz; Kimmeridgian. W: Matyja, B. A., Wierzbowski, A. i Radwański, A. (red.), Oxford-

- dian & Kimmeridgian Joint Working Groups Meeting: Guide Book & Abstracts, 30-34. Institute of Geology, University of Warsaw, Warszawa.
- Małkowski, K. 1976. Regeneration of some brachiopod shells. *Acta Geologica Polonica*, **26**, 3: 439-442.
- Matyja, B. A. 1977. The Oxfordian in the south-western margin of the Holy Cross Mts. *Acta Geologica Polonica*, **27**, 1: 41-64.
- Matyja, B. A. i Tarkowski, R. 1981. Lower and Middle Oxfordian ammonite biostratigraphy at Zalas in the Cracow Upland. *Acta Geologica Polonica*, **31**, 1-2: 1-14.
- Matyja, B. A. i Wierzbowski, A. 2002. Boreal and Subborcal ammonites in the Submediterranean uppermost Oxfordian in the Bielawy section (northern Poland) and their correlation value. *Acta Geologica Polonica*, **52**, 4: 411-421.
- Mägdefrau, K. 1937. Lebensspuren fossiler „Bohr“-Organismen. *Beiträge zur Naturkundlichen Forschung in Schwabdeutschland*, **2**, 54-67.
- Mehl, J. 1978. Anhufungen scherbenartiger Fragmente von Ammonitenschalen im süddeutschen Lias und Malm und ihre Deutung als Frassreste. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg in Bräutigau*, **68**: 75-93.
- Mehl, J., Mehl, D. i Häckel, W. 1991. Parasitäre Zystenbildungen an jurassischen Cidariden und das Porospongia-Problem (Cysts on Jurassic cidaroids induced by parasites and the problem of Porospongia type material). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **134A**: 227-261.
- Merta, T. 1972. Facies development of the Opoczno Limestones (Oxfordian, NW Mesozoic margin of the Holy Cross Mts). *Acta Geologica Polonica*, **22**, 1: 29-44.
- Moodie, R. L. 1923. Palaeopathology: An introduction to the study of ancient evidences of disease. 1-567, University of Chicago Press, Chicago.
- Naef, A. 1922. Die fossilen Tintenfische. 1-322, Gustav Fischer, Jena.
- Požaryska, K. i Urbanek, A. 1955. O pewnych przykładach regeneracji u zwierząt kopalnych. *Kosmos, Seria A - Biologia, Rok IV*, **4**, 15: 551-567.
- Pugaczewska, H. 1961. Belemnoids from the Jurassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **6**, 2: 105-236.
- 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 INVI, Warszawa.
- Radwańska, U. 2003. A monograph of the Polish Oxfordian echinoids; Part 1, Subclass Cidaroida Claus, 1880. *Acta Geologica Polonica*, **53**, 2: 143-165.
- Radwańska, U. 2004. Tube-dwelling polychaetes from the Upper Oxfordian of Wapienno/Bielawy, Couiavia region, north-central Poland. *Acta Geologica Polonica*, **54**, 1: 35-52.
- Radwańska, U. i Radwański, A. 2003. The Jurassic crinoid genus *Cyclocrinus* d'Orbigny, 1850: still an enigma. *Acta Geologica Polonica*, **53**, 4: 301-320.
- Radwańska, U. i Radwański, A. 2005. Myzostomid and copepod infestation of Jurassic echinoderms: A general approach, some new occurrences, and/or re-interpretation of previous reports. *Acta Geologica Polonica* (złożone do druku).
- Radwański, A. 1969. Transgresja dolnego tortonu na południowych stokach Gór Świętokrzyskich (strefa zatok i ich przedpola). *Acta Geologica Polonica*, **19**, 1: 1-164.
- Radwański, A. 1972a. Remarks on the nature of belemnoid borings *Dendrina*. *Acta Geologica Polonica*, **22**, 2: 257-264.
- Radwański, A. 1972b. Isopod-infected prosoponids from the Upper Jurassic of Poland. *Acta Geologica Polonica*, **22**, 3: 499-506.
- Radwański, A. 1977. Present-day types of trace in the Neogene sequence; their problems of nomenclature and preservation. W: Crimes T. P. i Harper J. C. (red.), Trace Fossils 2 (*Geological Journal Special Issues*, **9**), 227-264. Liverpool.
- Radwański, A. 1995. A unique, „trilobite-like“ fossil the isopod *Cyclosphaeroma malogostianum* sp. n. from the Lower Kimmeridgian of the Holy Cross Mountains, Central Poland. *Acta Geologica Polonica*, **45**, 1-2: 9-25.
- Radwański, A. 1996. The predation upon, and the extinction of, the latest Maastrichtian populations of the ammonite species *Hoploscaphites constrictus* (J. Sowerby, 1817) from the Middle Vistula Valley, Central Poland. *Acta Geologica Polonica*, **46**, 1-2: 117-135.
- Roll, A. 1935. Ber Frassspuren an Ammonitenschalen. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Jahrgang 1935, Abteilung B (Geologie und Paläontologie)*. 120-124, Stuttgart.

- Seilacher, A. i Wiesenauer, E. 1978. Preservational and adaptational history of belemnites. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **157**, 1-2: 145-149.
- Siemiątkowska-Giżejewska, M. 1974. Stratigraphy and paleontology of the Callovian in the southern and western margins of the Holy Cross Mts. *Acta Geologica Polonica*, Vol. **24**, 2: 365-406.
- Stock, J. H. 1968. The Calvocheridae, a family of copepods inducing galls in sea-urchin spines. *Bijdragen tot de Dierkunde*, **38**: 85-90.
- Stock, J. H. 1981. Associations of Hydrocorallia Stylasterina with gall-inhabiting Copepoda Siphonostomatoidea from the south-west Pacific; Part 2. On six species belonging to four new genera of the copepod family Asterocheridae. *Bijdragen tot de Dierkunde*, **51**, 2: 287-312.
- Tasnádi-Kubacska, A. 1962. Palopathologie: Pathologie der vorzeillichen Tiere. 1-269, Gustav Fischer, Jena.
- Wehner, G. 1988. Ber die Prosopiden (Crustacea, Decapoda) des Jura, 1-154. Ludwig-Maximilians-Universität, München.
- Zibrowius, H. 1981. Associations of Hydrocorallia Stylasterina with gall-inhabiting Copepoda Siphonostomatoidea from the south-west Pacific; Part 1. On the stylasterine hosts, including two new species, *Stylaster papuensis* and *Cryphelia cryptotrema*. *Bijdragen tot de Dierkunde*, **51**, 2: 268-286.

