

Łodziki późnej kredy i wczesnego paleogenu Polski, zachodniej Ukrainy oraz Danii

Streszczenie

Celem niniejszej rozprawy doktorskiej jest przedstawienie wyników paleontologicznego opracowania późnokredowych (kampan, mastrycht) oraz wczesnopaleogeńskich (dan) łodzików z Polski, zachodniej Ukrainy oraz Danii w kontekście masowego wymierania na granicy kredy i paleogenu (ogólne tło podjętej tematyki zostało zarysowane w **Introduction**; zaś najważniejsze wyniki przedstawiono w **Results of the thesis**).

Zasadniczą część dysertacji stanowią trzy rozdziały. W pierwszych dwóch rozdziałach rozprawy przedstawione zostały wyniki szczegółowych badań polskich i duńskich okazów gatunku *Epicymatoceras vaelsense*, najbardziej zagadkowego późnokredowego łodzika w Europie. Wyniki te znacząco poszerzają zakres naszej wiedzy na temat morfologii, pierwotnej struktury muszli, pozycji taksonomicznej oraz zakresu stratygraficznego tego nietypowego łodzika. Ponadto, wskazują one na znaczny potencjał okazów zachowanych w postaci ośródek w badaniach skamieniałości łodzików. Trzeci rozdział rozprawy przedstawia wyniki pierwszego kompleksowego opracowania taksonomii faun łodzików z górnej kredy i wczesnego paleogenu Polski i zachodniej Ukrainy. Wyniki te stanowią podstawę do rekonstrukcji regionalnego obrazu następstwa łodzików w porównaniu z faunami z innych części Europy. Rozdziały rozprawy zostały omówione poniżej.

Rozdział I skupia się na tafonomii i ornamentacji użebrowanego łodzika *Epicymatoceras vaelsense* z późnej kredy, w celu ustalenia pozycji systematycznej tego taksonu, a także innych łodzików o użebrowanej muszli. Badania te zostały oparte na materiale z górnego kampanu i dolnego mastrychtu Polski, który stanowi pierwszą dokumentację występowania rodzaju *Epicymatoceras* w Polsce. W tym kontekście omówiony został także całkowity zakres stratygraficzny i geograficzny *E. vaelsense*.

Główną część rozdziału stanowi szczegółowy opis i interpretacja ornamentacji muszli rozpoznawalnej na wyjątkowo dobrze zachowanych ośródkach zewnętrznych i wewnętrznych tego łodzika. Ponadto, zrekonstruowane zostały procesy tafonomiczne prowadzące do powstania zidentyfikowanych w pracy tafomorfów (czyli różnych stanów zachowania

skamieniałości danego organizmu), co umożliwia ich interpretację w kontekście rozważań na temat pierwotnej struktury muszli.

Gatunek *Epicymatoceras vaelsense*, gatunek typowy rodzaju *Epicymatoceras*, różni się od wszystkich innych po-triasowych łodzików swoją silnie spłaszczoną, ewolutną muszlą o subkwadratowym przekroju muszli (Goolaerts i Frank 2014). Rodzaj *Epicymatoceras* został zaliczony do rodziny Cymatoceratidae na podstawie charakterystycznego uźebrowania (Kummel 1964). Jednak obecnie wielu badaczy uważa tę rodzinę za sztuczny “kosz dla śmieci” dla uźebrowych przedstawicieli różnych odgałęzień linii ewolucyjnych łodzików o gładkich skorupach. Na podstawie badań dotyczących morfogenezy urzeźbienia muszli *Cymatoceras* (rodzaj typowy dla Cymatoceratidae), Chirat i Bucher (2006) wykazali, że “uźebrowanie” muszli *Nautilus pseudelegans* (gatunek typowy dla *Cymatoceras*) nie reprezentuje prawdziwych żeber, lecz składa się z zachodzących na siebie dachówkowatych lametek zewnętrznej warstwy pryzmatycznej muszli. Na tej podstawie Chirat i Bucher (2006) zaproponowali, że ta cecha muszli może być uznana za diagnostyczną dla cymatoceratidów. Niemniej jednak, z powodu braku odpowiednich danych, autorzy ci nie byli w stanie określić, czy *Epicymatoceras* odpowiada nowej definicji tego kladu. Zbadany w niniejsze rozprawie materiał z Polski wskazuje, że uźebrowanie *E. vaelsense* pierwotnie składało się z zachodzących na siebie dachówkowatych blaszek zewnętrznej warstwy pryzmatycznej, co jednoznacznie potwierdza przynależność tego taksonu do rodziny Cymatoceratidae w rozumieniu Chirata i Buchera (2006). Analogiczne badania przeprowadzone na innych przedstawicielach uźebrowych łodzików pozwoliły na wyjaśnienie ich pozycji systematycznej (zob. Rozdział III).

Okazy *Epicymatoceras vaelsense* z Polski dostarczają ponadto nowych danych na temat rozmiarów muszli embrionalnej rodzaju *Epicymatoceras*. Muszla ta została rozpoznana w badanym materiale na podstawie siateczkowatej ornamentacji oraz przewężenia nepionicznego zaobserwowanego na niektórych okazach. Średnica muszli embrionalnej *E. vaelsense* wynosi około 30 mm, co stanowi wartość bliską maksymalnym rozmiarom muszli embrionalnej odnotowanym u łodzików kredowych i późniejszych. Ta obserwacja powiększa zakres naszej wiedzy na temat wielkości muszli embrionalnej łodzików po obu stronach granicy K–Pg (por. Wani i in. 2011).

Rozdział II zawiera opis i interpretację nowych okazów *Epicymatoceras vaelsense* z mastrychtu, które stanowią pierwszą dokumentację występowania gatunku w Danii. Materiał zaliczony do *E. vaelsense* składa się z trzech okazów pochodzących z Jutlandii. Jeden z nich pochodzi z pogranicza dolnego i górnego mastrychtu, zaś dwa pozostałe z utworów

najwyższego mastrychtu odsłaniających się w kamieniołomie “Dania”. Biorąc pod uwagę znany zakres stratygraficzny *E. vaelsense* w Europie (przedstawiony w Rozdziale I), okazy z kamieniołomu “Dania” zostały uznane za najmłodsze znane okazy rodzaju *Epicymatoceras*. Sugerują one, że rodzaj ten przetrwał do samego końca okresu kredowego. Ponadto, duński materiał pozwala po raz pierwszy rozpoznać kształt ujścia muszli *Epicymatoceras*. Na jednym z okazów z “Danii” została również zidentyfikowana muszla embrionalna, rozpoznawalna na podstawie obecności wyraźnego przewężenia niepionicznego. Średnica muszli embrionalnej duńskiego okazu *E. vaelsense* wynosi w przybliżeniu 30 mm, co w połączeniu z danymi na temat polskich okazów (Rozdział I) potwierdza, że *E. vaelsense* miał jedną z największych muszli embrionalnych spośród łodzików znanych od kredy do dzisiaj.

Rozdział III stanowi najbardziej obszerną część rozprawy. Jest to pierwsze monograficzne studium faun łodzиковych z utworów górnej kredy i dolnego paleogenu Polski oraz zachodniej Ukrainy, stanowiąc dokumentację regionalnego następstwa tych głowonogów na szeroko rozumianym pograniczu kredy i paleogenu. Bogate w skamieniałości epikontynentalne utwory górnej kredy (kampan–mastrycht) i dolnego paleogenu (dan) Polski i zachodniej Ukrainy stanowią znakomity obszar do przeprowadzenia takich badań. Zwłaszcza utwory mastrychckie dostarczają obfitych i stosunkowo dobrze zachowanych skamieniałości łodzików, co pozwala na ocenę składu taksonomicznego i liczebności łodzików przed kryzysem biotycznym na granicy kredy i paleogenu.

Badany materiał obejmuje 656 okazów łodzików z 64 stanowisk, obejmujących przedział od środkowego kampanu do danu w Polsce oraz od górnego kampanu do dolnej części górnego mastrychtu w zachodniej Ukrainie. W pracy przedstawiono ogólny kontekst geologiczny, szczegółową charakterystykę oraz zaktualizowaną pozycję stratygraficzną profili, z których pochodzą badane łodziki, co pomaga lepiej zrozumieć ich następstwo czasowe. Najbogatsze materiały z Polski pochodzą ze słynnych kamieniołomów w Piotrowinie (górny kampan), Nasiłowie (górny mastrycht) w profilu środkowej Wisły oraz Woli Piaseckiej (górny mastrycht) w pobliżu Lublina (regionalne tło geologiczne tych odsłonień opisali Walaszczyk i in. 2016 oraz Machalski i in. 2022). W zachodniej Ukrainie najważniejsze zbiory pochodzą z historycznego profilu dolnego mastrychtu w Nagórze koło Lwowa (Machalski i Malchuk 2016).

W badanych materiale zidentyfikowano przedstawicieli trzech rodzin konwencjonalnie wyróżnianych w obrębie nadrodziny Nautilaceae w rzędzie Nautilida: Nautilidae, Cymatoceratidae oraz Hercoglossidae. Późnokredowe fauny z Polski i zachodniej Ukrainy obejmują 14 gatunków: *Eutrephoceras ahltenense*, *Eutrephoceras? aquisgranense*,

Eutrephoceras darupense, *Eutrephoceras dekayi*, *Eutrephoceras depressum*, *Eutrephoceras quadrilineatum*, *Eutrephoceras vastum*, *Cymatoceras intrasiphonatum*, *Cymatoceras loricatum*, “*Cymatoceras*” *patens*, *Epicymatoceras vaelsense*, *Angulithes westphalicus*, *Cimomia?* *galiciana*, a także *Cimomia heberti*. Ponadto zbadane fauny zawierają szereg form pozostawionych w otwartej nomenklaturze: *Eutrephoceras* sp. A, *Eutrephoceras* sp. B, *Eutrephoceras* sp. C, *Eutrephoceras* spp., “*Cymatoceras*” sp. nova, *Cymatoceratidae?* indet., *Epicymatoceras* sp., *Angulithes* cf. *neubergicus*, *Angulithes* sp. nova, *Cimomia* sp. A oraz *Cimomia* sp. B. Tylko dwa wczesnopaleogeńskie taksony zostały zidentyfikowane z Polski: *Eutrephoceras dekayi* oraz Nautilidae indet. gen. et sp. nova?. Najlicniejsza fauna łodzików, zdominowana przez rodzaj *Eutrephoceras* oraz endemiczny dla Polski gatunek *Cymatoceras intrasiphonatum*, pochodzi z klasycznych odsłonień górnego mastrychtu w profilu środkowej Wisły.

Wnioski wypracowane na podstawie badań analogicznych do tych omówionych dla *Epicymatoceras vaelsense* (zob. Rozdział I) pozwoliły na ustalenie pierwotnej budowy muszli niektórych uźebrowanych łodzików w badanym materiale (*Cymatoceras intrasiphonatum* i *C. loricatum*), a w konsekwencji na wyjaśnienie ich pozycji systematycznej. Natomiast taksony, które nie odpowiadają nowemu pojmowaniu rodziny Cymatoceratidae (por. Chirat i Bucher 2006), zostały tymczasowo sklasyfikowane jako “*Cymatoceras*” do czasu przeprowadzenia dalszych badań. Wśród uźebrowych łodzików, pospolity gatunek *Cymatoceras intrasiphonatum* z górnego mastrychtu został po raz pierwszy dokładnie opisany i zilustrowany (oryginalny krótki opis Łopuskiego z 1912 roku był opatrzone słabymi ilustracjami). Innym ważnym rezultatem przeprowadzonej analizy taksonomicznej jest włączenie dańskiego gatunku *Eutrephoceras bellerophon* do synonimiki mastrychckiego gatunku *E. dekayi*. Ich konspecyficzność ma znaczenie dla zrozumienia wymierania łodzików na granicy K–Pg, co zostanie przedstawione poniżej.

Fauny łodzików z późnej kredy i wczesnego paleogenu Polski i zachodniej Ukrainy porównano z wybranymi faunami europejskimi, w tym z Danii (Stevns Klint, Faxe), Szwecji (Limhamn), północnych Niemiec (Kroonsmoor, Wyspa Rugia), a także Holandii i Belgii (historyczny obszar typowy piętra mastrychckiego) oraz Francji (Vigny). Poza dańską fauną z Danii i Szwecji, fauny łodzików są zazwyczaj dużo mniej liczne i mniej zróżnicowane niż te z Polski i zachodniej Ukrainy.

Z wyjątkiem powszechnie występującego *Eutrephoceras dekayi* oraz skrajnie rzadkiego łodzika *Cimomia heberti* (znanego z pojedynczego okazu z najniższego danu okolic Maastricht), żaden z europejskich gatunków późnokredowych łodzików zidentyfikowanych w

niniejszej pracy, nie przeszedł granicy K–Pg. Dotyczy to wszystkich form o użebrowanej muszli, tradycyjnie zaliczanych do Cymatoceratidae. Na tej podstawie można wyciągnąć wniosek, że pomimo znacznych regionalnych zmian paleogeograficznych oraz facjalnych na przełomie kredy i paleogenu, zaobserwowane zmiany w składzie taksonomicznym oraz liczebności faun łodzików odzwierciedlają rzeczywiste wymieranie związane z globalnym kryzysem pod koniec kredy.

Precyzyjne odtworzenie wzorca wymierania kredowych łodzików jest utrudnione przez luki w zapisie kopalnym. W Polsce głównym problemem jest powszechne występowanie luki stratygraficznej w stropie mastrychtu, na przykład w profilu środkowej Wisły (zob. Machalski i in. 2022). Tuż poniżej ilu granicznego K–Pg w wyjątkowo kompletnym profilu w Lechówce koło Chełma (zob. Machalski i in. 2016) znaleziono pojedyncze okazy *E.? aquisgranense* i *Cymatoceras intrasiphonatum*. Pojedynczy okaz *E.? aquisgranense* został również znaleziony w nieco mniej kompletnym profilu najwyższego mastrychtu w Mełgwi koło Lublina, gdzie występują liczne amonity i inne skamieniałości (patrz Machalski i in. 2022 oraz cytowane tam prace pierwszego autora). Inny gatunek, *Epicymatoceras vaelsense*, został stwierdzony w najwyższym mastrychcie Danii (Rozdział II). Te rzadkie znaleziska sugerują, że przynajmniej część europejskiej fauny łodzików przetrwała do samego końca kredy.

Rewizja taksonomiczna badanego materiału wskazuje, że gatunek *Eutrephoceras dekayi* przetrwał granicę K–Pg. Jest to najpowszechniejszy gatunek w badanym materiale, znany z mastrychtu Ameryki Północnej, Europy i Azji oraz z danu Europy i Azji (w tych ostatnich przypadkach pod nazwą *E. bellerophon*). Jego kontynuacja do danu jest zgodna z hipotezą, że szeroko rozprzestrzenione taksony mają większe szanse na przetrwanie masowych wymierań niż te o ograniczonym zasięgu geograficznym (Jablonski 2008; Landman i in. 2014).

Przeprowadzone badania dostarczyły ponadto danych na temat rozprzestrzenienia łodzików w różnych środowiskach, co dokonano na podstawie analizy facji, w których zachowały się ich skamieniałości. W późnej kredzie (kampan–mastrycht) łodziki były najliczniejsze i najbardziej różnorodne w facjach opoki (definicja opoki została podana przez Jurkowską i Świerczewską-Gładysz 2022). Potwierdzają to liczne znaleziska z opok odsłoniętych w profilu środkowej Wisły oraz na Roztoczu. Z drugiej strony, łodziki były mniej liczne i zróżnicowane w facjach kredy piszącej, czego dowodzą niezbyt liczne znaleziska z obszaru wschodniej Polski (Chełm), Danii oraz północnych Niemiec. Warto dodać, że opoka zazwyczaj osadzała się w płytkich, bardziej proksymalnych środowiskach niż kreda pisząca (Walaszczyk i Remin 2015; Machalski i Malchuk 2019).

Fauny łodzików wczesnego danu są bardzo ubogie pod względem liczby okazów i gatunków w całej Europie, w tym w pozostającej pod silnym wpływem lądu facji gez tzw. Siwaka, która odsłania się w profilu Wisły. Większa liczba łodzików pojawiła się dopiero w środkowym danie, w rafach koralowych Danii, południowej Szwecji i Francji. Oprócz *E. dekayi*, w tych środowiskach pojawiły się łodziki o dużych muszlach i skomplikowanych liniach przegrodowych, takie jak *Hercoglossa danica*, które musiały przybyć tu z innych części świata.

Materiał uzupełniający do Rozdziału III, który składa się z trzech aneksów, jest zawarty na CD dołączonym do papierowej wersji rozprawy. Pliki te obejmują:

Aneks 1. Materiał badany z Polski i zachodniej Ukrainy.

Aneks 2. Materiał porównawczy z Danii i Niemiec.

Aneks 3. Zbiór danych do analiz biometrycznych *Eutrephoceras dekayi*.

Literatura (patrz Introduction, str. 19–22)