

**MALAKOFAUNA
PÓŻNOGLACJALNYCH I HOLOCENSKICH
WĘGLANOWYCH OSADÓW JEZIERNYCH
PÓŁNOCNEJ POLSKI**

**Malacofauna of the Late Glacial and Holocene calcareous lake deposits
in Northern Poland**

Witold Paweł ALEXANDROWICZ

*Akademia Górniczo-Hutnicza, Wydział Geologii, Geofizyki i Ochrony Środowiska;
al. Mickiewicza 30; 30-059 Kraków; e-mail: teska4@op.pl*

Treść: Późnoglacialne i holoceneskie węglanowe osady jeziorne rozwinięte jako kredy jeziorne i gytie wapienne są bardzo rozpowszechnione na obszarze północnej Polski. Stanowią one wypełnienia paleojezior, które tworzyły się w okresie deglacjacji ostatniego lądolodu. Utwory te są zazwyczaj przykryte torfami. W omawianych osadach została znaleziona bogata i urozmaicona malakofauna. Analizie malakologicznej zostały poddane profile pochodzące z 54 stanowisk opracowanych przez różnych autorów. W całym badanym materiale zostało wydzielonych 18 zespołów mięczaków reprezentujących trzy typy siedlisk: środowiska lądowe, środowiska okresowych zbiorników wodnych i środowiska stałych zbiorników wodnych. Skład i struktura tych zespołów pozwalają na scharakteryzowanie klimatu i zróżnicowania siedlisk. Następstwa asocjacji malakologicznych umożliwiły zdefiniowanie trzech typów sekwencji malakologicznych. Na podstawie tych sukcesji został opracowany schemat ewolucji zbiorników jeziornych w czasie późnego glacjału i holocenu na północy Polski.

Słowa kluczowe: kreda jeziorna, gytia wapienna, paleojeziora, zespoły mięczaków, późny glacjał, holocen, północna Polska

Abstract: Late Glacial and Holocene mollusc-bearing deposits developed as lacustrine chalk and/or calcareous gyttja are widespread in Northern Poland. They fill up water bodies formed during the final stage of deglaciation. These sediments usually contains rich assemblages of molluscs. Calcareous lake deposits and it's malacofauna were described in detail by several authors in 54 localities. Eighteen communities of snails and bivalves have been distinguished. They are represents three types of environment: land, temporary water bodies and permanent water bodies (lakes). The composition and structure of malacocenoses reflect changes of the climate and differentiation of habitats. Three types of malacological sequences can be define. The scheme of evolution water bodies during the Late Glacial and Holocene in Northern Poland was elaborated based on successions of molluscan communities.

Key words: lacustrine chalk, calcareous gyttja, palaeolakes, molluscan assemblages, Late Glacial, Holocene, Northern Poland

WSTĘP

Kredy jeziorne i gytie wapienne są powszechnie spotykane w północnej Polsce. Osady te stanowią wypełnienia paleojezior, które bardzo licznie tworzyły się w czasie deglacjacji. Można je także spotkać na brzegach jezior współczesnych, gdzie znaczą ich dawny, szerszy zasięg. Akumulacja omawianych węglanowych osadów jeziornych zachodziła głównie na przełomie zimnych faz glacialnych i ciepłych interglacjałów. W tym okresie dochodziło do masowego wytapiania brył martwego lodu uwieczonych w obrębie osadów morenowych lub fluwioglacjalnych. Bezodpływowe zagłębienia o różnej wielkości, głębokości i kształcie po ustąpieniu lądolodu stały się zbiornikami słodkich wód stojących. Zbiorniki te w ciągu późnego glacjału i holocenu przeszły skomplikowaną ewolucję. Z części z nich powstały trwałe jeziora, inne natomiast zostały wypełnione osadami i przekształciły się w torfowiska, strefy bagien, a w końcu w bardziej suche środowiska lądowe. Przebieg formowania, wypełniania i zaniku takich basenów był rekonstruowany i opisywany przez licznych autorów, graficzny schemat prezentujący etapy ich ewolucji został opracowany i zestawiony m.in. przez H.J. Birksa & H.H. Birksa (1980). Kredy jeziorne i gytie wapienne występują nie tylko w obrębie całkowicie już wypełnionych paleojezior, ale także na brzegach współczesnych zbiorników, znacząc ich dawny, większy zasięg. Ogromna większość stanowisk węglanowych osadów jeziornych wiąże się wiekowo ze schyłkową fazą ostatniego zlodowacenia i z okresem holocenu. Znane są również wystąpienia tych osadów łączone ze starszymi interglacjałami (Skompski 1996, S.W. Alexandrowicz & W.P. Alexandrowicz 2005 *et al.*).

Paleojeziora są wypełnione różnymi typami sedymentów, najważniejsze spośród nich wymieniono poniżej.

Osady mineralne. Są reprezentowane przez piaski i mułki, a rzadziej żwiry. We frakcji żwirowej często znajdowane są otoczaki skał skandynawskich reprezentowanych najczęściej przez zróżnicowane petrograficznie granity, gnejsy lub porfiry. Pod względem genetycznym są to utwory morenowe lub fluwioglacjalne. W wielu stanowiskach osady te pojawiają się w spągowych interwałach sekwencji wypełnień paleojezior. Niewielkie wkładki lub soczewki piasku mogą pojawiać się także w obrębie właściwych serii jeziornych.

Osady węglanowe. Są reprezentowane przez kredy jeziorne i gytie wapienne.

Kreda jeziorna jest osadem węglanowym, powstającym w wyniku wytrącania CaCO_3 z wody. Proces ten jest szczególnie intensywny w zbiornikach o bujnej roślinności, co można wiązać z pobieraniem przez rośliny dwutlenku węgla w procesie fotosyntezy. Zawartość węglanu wapnia przekracza 80%. Jako domieszki mogą występować: minerały ilaste, materiał terygeniczny, zwykle frakcji pyłowej lub ilastej, a niekiedy także rozproszona substancja organiczna. Skały mają barwę białą, szarą, czasem żółtawą lub brązową. Niektóre odmiany zawierają gruzełki wapienne, a czasem struktury oolitowe lub stromatolitowe (Rutkowski *et al.* 2002). Kredy jeziorne bardzo często zawierają szczątki mięczaków i małżoraczków.

Mianem gytii wapiennych określane są osady jeziorne o zawartości węglanu wapnia między 50% a 80%. W zależności od udziału innych składników, takich jak: substancje mineralne, organiczne czy detrytus organiczny, wyróżnia się wiele rodzajów gytii wapiennych. Klasyfikacja tych osadów była przedmiotem wielu opracowań (Markowski 1980, Nowaczyk & Tobolski 1980, Rzepecki 1983 i inni).

Osady fitogeniczne. Są reprezentowane przez torfy. Jest to bardzo zróżnicowana grupa osadów. Dominującą rolę odgrywają szczątki roślin. Utwory te są związane ze środowiskami bagiennymi i zazwyczaj pojawiają się w końcowej fazie ewolucji zbiorników jeziornych. W profilach pionowych zajmują więc pozycję najwyższą i świadczą o zaniku jezior i ich transformacji w wilgotne środowiska lądowe. Cienkie wkładki lub soczewki torfów są niekiedy spotykane także w obrębie wypełnień mis jeziornych. Występowanie ich w takiej pozycji jest świadectwem okresowo pojawiających się faz spływania zbiorników.

Struktura wewnętrzna wypełnień paleojezior jest zazwyczaj bardzo skomplikowana, co jest związane ze zmiennymi proporcjami i wzajemnymi relacjami trzech omówionych powyżej głównych typów genetycznych osadów. Całkowita miąższość utworów wypełniających paleojeziora waha się w bardzo szerokich granicach (od 0.5 m do ponad 10 m).

Liczba znanych stanowisk kred jeziornych i towarzyszących im utworów na północy Polski sięga kilkunastu, a może nawet kilkudziesięciu tysięcy (S.W. Alexandrowicz 1987a). Z tej liczby kilkaset doczekało się bardziej szczegółowych badań, a kilkadziesiąt największych jest obiektem eksploatacji utworów węglanowych, głównie na potrzeby rolnictwa.

STAN POZNANIA PÓŻNOGLACJALNYCH I HOLOCENSKICH MIĘCZAKÓW KRED JEZIORNICH PÓŁNOCNEJ POLSKI

Kredy jeziorne i gytie wapienne bardzo często obfitują w skorupki ślimaków i małży. Jest to możliwe głównie dzięki znacznej zawartości CaCO_3 w tych osadach. Szczątki mięczaków, zazwyczaj gorzej zachowane i często noszące ślady chemicznego rozpuszczania, pojawiają się także niekiedy w obrębie torfów, które towarzyszą osadom węglanowym. Obecność skorupki mięczaków w osadach jeziornych późnego glacjału i holocenu w północnej Polsce była notowana jeszcze u schyłku XIX i w początku XX wieku przez geologów niemieckich (Keilhack 1888, Menzel 1911). Bardziej szczegółowe analizy fauny mięczaków kred jeziornych zostały podjęte w okresie międzywojennym przez Dembińską (1924). Po II wojnie światowej nastąpił wielki postęp w badaniach nad węglanowymi osadami jeziornymi. W trakcie prowadzonych na dużą skalę prac kartograficznych oraz dokumentacji złożowych zlokalizowano i skatalogowano kilkanaście tysięcy stanowisk kred jeziornych i gytii wapiennych. Niektóre z nich doczekały się szczegółowych, często interdyscyplinarnych badań, ale ogromna większość pozostaje dotychczas nieopracowana. Mimo, że skorupki ślimaków i małży występują powszechnie w kredach jeziornych i gytach wapiennych, stan rozpoznania malakocenozy jest niewystarczający. W obszernej literaturze istnieją liczne wzmianki o obecności malakofauny w osadach, ale bez identyfikacji gatunków. Można wręcz sądzić, że w wielu przypadkach skorupki mięczaków zostały pominięte lub wręcz niedostrzeżone. Znacznie rzadsze są opracowania, zawierające spis fauny, czasem z podaniem liczebności osobników poszczególnych gatunków, a do wyjątków należą profile, w których przeprowadzono pełną analizę malakologiczną oraz opartą na niej rekonstrukcję paleoekologiczną i paleogeograficzną. Nieliczne są opracowania o bardziej ogólnym charakterze, prezentujące zmiany i ewolucję zespołów mięczaków na większych obszarach (S.W. Alexandrowicz 1989, W.P. Alexandrowicz 1999).

W celu scharakteryzowania zmian i następstw zespołów mięczaków oraz przeprowadzenia rekonstrukcji ewolucji stref sedimentach jeziornych osadów węglanowych wybrane zostały 54 stanowiska posiadające najpełniejszą dokumentację malakologiczną. Profile te zostały zestawione w tabeli 1, a ich lokalizacje prezentuje figura 1.

Tabela (Table) 1

Stanowiska węglanowych osadów jeziornych z malakofauną w północnej Polsce
Localities of mollusc-bearing calcareous lake sediments in Northern Poland

Lp. No.	Stanowisko <i>Locality</i>	Symbol <i>Symbol</i>	Literatura <i>References</i>
1	Jezioro Wigry	Wi	W.P. Alexandrowicz (2000)
2	Jezioro Głębokie	Jg	W.P. Alexandrowicz (1999)
3	Kulwasy	Kw	Żurek & Dzieczkowski (1971)
4	Kruklin	Kr	Stasiak (1963) Czepiec (1997)
5	Sołdany	Sd	S.W. Alexandrowicz (1989)
6	Rudkowo	Rd	S.W. Alexandrowicz (1989)
7	Szestno	Se	Skompski (1996)
8	Bezlawki	Be	Świerczyński (1958)
9	Tłokowo	Tl	W.P. Alexandrowicz (1999)
10	Woryty	Wo	Dąbrowski red. (1981), W.P. Alexandrowicz (1999)
11	Kurzętnik	Ku	Brodniewicz (1966)
12	Żuchowo	Żu	Urbański (1957)
13	Lubicz	Lu	Urbański (1952)
14	Malinowo	Ml	S.W. Alexandrowicz (1989)
15	Florczaki	Fl	S.W. Alexandrowicz (1989)
16	Skowarcz	Sk	W.P. Alexandrowicz (1999, 2002, 2005)
17	Orle	Or	S.W. Alexandrowicz (1988)
18	Dolina Wierzycy	Wr	Błaszkiwicz & Krzywińska (1992)
19	Siwałka	Si	S.W. Alexandrowicz (1989)
20	Łubiana	Łb	S.W. Alexandrowicz & Tchórzewska (1981)
21	Jezioro Głuche	Gł	Nowaczyk <i>et al.</i> (1999)
22	Jezioro Jasień	Jj	Florek <i>et al.</i> (1999)
23	Poddąbie	Pd	Krzyszkowski <i>et al.</i> (1998)

Tabela (Table) 1 cd.

24	Gałęźnia Mała	Gm	S.W. Alexandrowicz <i>et al.</i> (1989)
25	Dębica Kaszubska	Dk	S.W. Alexandrowicz <i>et al.</i> (1989)
26	Stożek Głaźny	Sg	S.W. Alexandrowicz <i>et al.</i> (1989)
27	Słupsk	Sl	S.W. Alexandrowicz <i>et al.</i> (1989)
28	Ustka	Us	Brodniewicz (1979) S.W. Alexandrowicz <i>et al.</i> (1989) S.W. Alexandrowicz (1998)
29	Sulęczyno	Su	S.W. Alexandrowicz & Tchórzewska (1981)
30	Borzytuchom	Bt	S.W. Alexandrowicz & Tchórzewska (1981)
31	Nowe Polaszki	Np	S.W. Alexandrowicz (1989)
32	Dąbki	Db	S.W. Alexandrowicz (1991)
33	Marcelin	Ma	S.W. Alexandrowicz & Tchórzewska (1981)
34	Zdbice	Zd	S.W. Alexandrowicz & Tchórzewska (1981)
35	Niechorze	Ni	Kopczyńska-Lamparska <i>et al.</i> (1984)
36	Zełewo	Ze	S.W. Alexandrowicz (1989)
37	Lubiatowo	Lb	S.W. Alexandrowicz (1989)
38	Prostynia	Pr	S.W. Alexandrowicz & Tchórzewska (1981)
39	Osiek	Os	S.W. Alexandrowicz (1989)
40	Płoń	Pł	S.W. Alexandrowicz (1989)
41	Brzesko	Br	Kowalkowski & Berger (1966)
42	Okrzeszyce	Ok	Kowalkowski & Berger (1971/72)
43	Żabów	Ża	Kowalkowski & Berger (1971/72)
44	Szmiąca	Sz	S.W. Alexandrowicz (1989)
45	Pomorsko	Po	S.W. Alexandrowicz & Nowaczyk (1982)
46	Kielkowo	Ki	S.W. Alexandrowicz & Żurek (1991)
47	Zabór	Za	S.W. Alexandrowicz (1989)
48	Miętkowo	Mi	Kasprzak & Berger (1978)
49	Jezioro Kórnickie	Kz	Wojciechowski (2000)
50	Jezioro Bnin	Bn	Wojciechowski (2000)
51	Imiołki	Im	Apolinarska & Ciszewska (2006)
52	Rybitwy	Ry	Apolinarska & Ciszewska (2006)
53	Nieporuszewo-Cieśle	Nc	Apolinarska & Ciszewska (2006)
54	Oslonki	On	S.W. Alexandrowicz (2005)

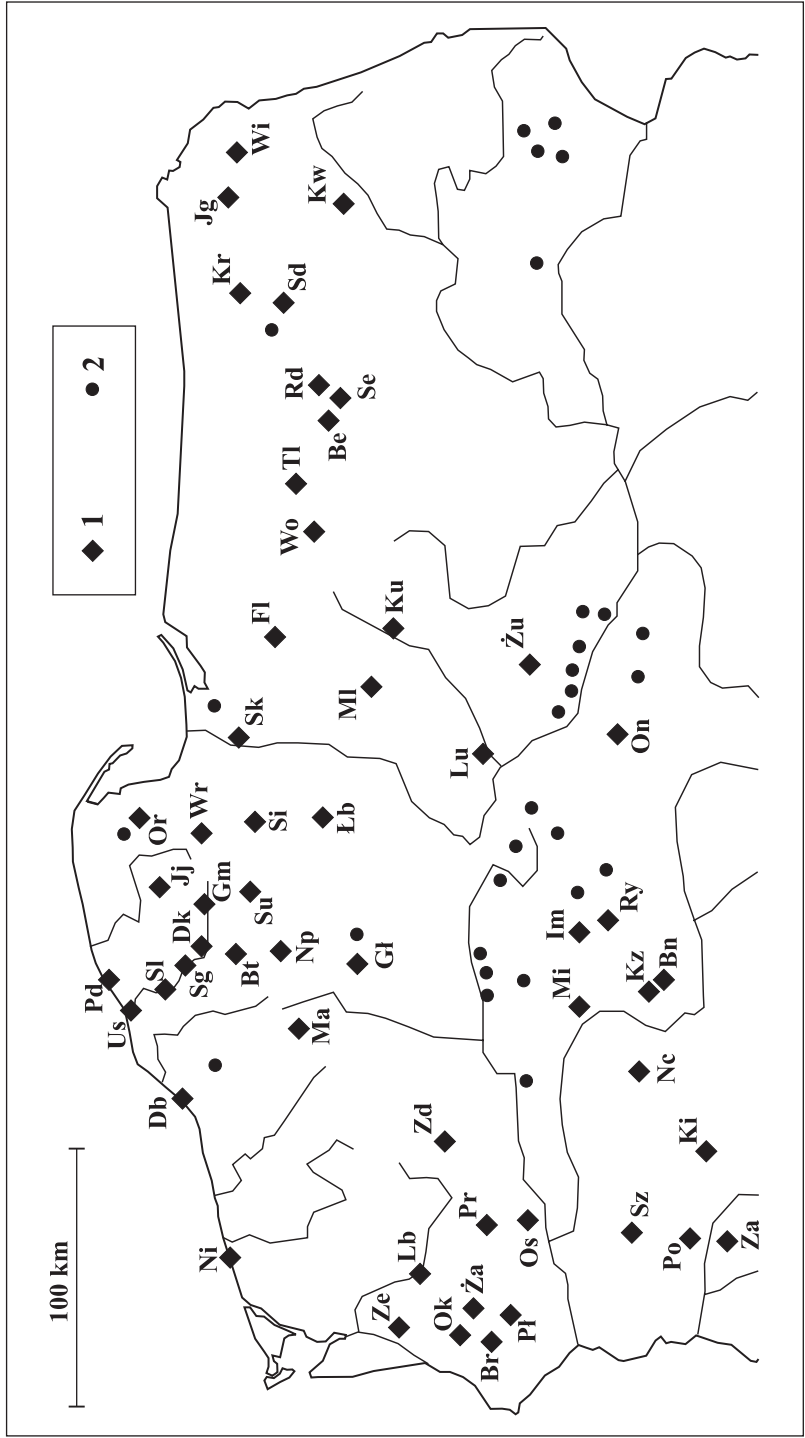


Fig. 1. Lokalizacja stanowisk węglanowych osadów jeziornych z malakofauną w północnej Polsce: 1 – stanowiska główne (objaśnienia symboli stanowisk w tabeli 1), 2 – stanowiska uzupełniające

Fig. 1. Localization of mollusc-bearing calcareous lake sediments in Northern Poland: 1 – main localities (for explanations of symbols see table 1), 2 – supplementary localities

ZESPOŁY MIĘCZAKÓW W WĘGLANOWYCH OSADACH JEZIERNYCH PÓŁNOCNEJ POLSKI

W stanowiskach kred jeziornych i gytii wapiennych wymienionych w tabeli 1 została rozpoznana bogata i zróżnicowana malakofauna. Wymagania siedliskowe i klimatyczne poszczególnych gatunków zostały szczegółowo omówione w wielu publikacjach. Na potrzeby niniejszej pracy zostały wykorzystane opracowania małży (Dyduch-Falniowska & Piechocki 1993), ślimaków wodnych (Piechocki 1979) i ślimaków lądowych (Wiktor 2004). Gatunki zostały zaklasyfikowane do grup ekologicznych szczegółowo zdefiniowanych i opisanych przez Łożka (1964) i S.W. Alexandrowicza (1987b). W ostatniej z cytowanych prac zostały także określone podstawowe zasady grupowania gatunków i definiowania zespołów. Pozycja stratygraficzna poszczególnych zespołów została ustalona na podstawie ich położenia w profilach, wyników innych publikowanych badań i analiz (palinologicznych, diatomologicznych, datowań radiowęglowych) oraz charakterystyk stratygraficznych poszczególnych taksonów mięczaków (Łożek 1964, S.W. Alexandrowicz 1987b, W.P. Alexandrowicz 2004).

Dzięki bardzo bogatym materiałom możliwe było wydzielenie zespołów faunistycznych. Ich skład i struktura ściśle nawiązują do warunków, w których zachodziła sedimentacja osadów wypełniających paleojeziora. Należy jednak podkreślić fakt, iż scharakteryzowane poniżej asocjacje malakologiczne mogą być znacznie zróżnicowane. To zróżnicowanie jest spowodowane specyfiką warunków regionalnych oraz czynnikami lokalnymi. Gatunki indeksowe reprezentują bądź najbardziej typowe formy (charakterystyczne dla pewnych typów siedlisk lub pewnych faz klimatycznych), bądź taksony najliczniej występujące.

Zespoły mięczaków rozpoznane w późnoglacialnych i holocenijskich węglanowych osadach jeziornych należą do trzech podstawowych grup:

- 1) zespoły o dominacji gatunków lądowych,
- 2) zespoły o dominacji gatunków typowych dla okresowych lub zarastających zbiorników wodnych,
- 3) zespoły o dominacji gatunków typowych dla permanentnych, otwartych zbiorników wodnych.

Zespoły o dominacji gatunków lądowych

Zespół z gatunkami leśnymi (La)

Malakocenoza ta charakteryzuje się znaczną różnorodnością gatunkową. Dominującą grupę stanowią formy ceniolubne, wśród których obecne są zarówno taksony typowe dla zwartych lasów: *Discus rudersatus* (Fér.), *Cochlodina laminata* (Mont.), jak też ślimaki preferujące siedliska nieco bardziej otwarte (rzadkie lasy, strefy krzewów) – *Cepaea hortensis* (Müll.), *Fruticola fruticum* (Müll.). Udział form leśnych i zaroślowych zazwyczaj dochodzi do 50%. Elementem uzupełniającym są taksony o dużej tolerancji ekologicznej (mezofile): *Cochlicopa lubrica* (Müll.), *Euconulus fulvus* (Müll.). Udział innych grup ekologicznych jest zwykle podrzędny (Fig. 2 – T₁). Asocjacja o dużym udziale form leśnych została rozpoznana tylko na kilku stanowiskach i pojawia się w obrębie osadów przykrywających utwory jeziorne wyznaczając zakończenie procesu wypełniania mis jeziornych. Wiekowo można ją wiązać z okresem od schyłku fazy borealnej do dziś (Fig. 3).

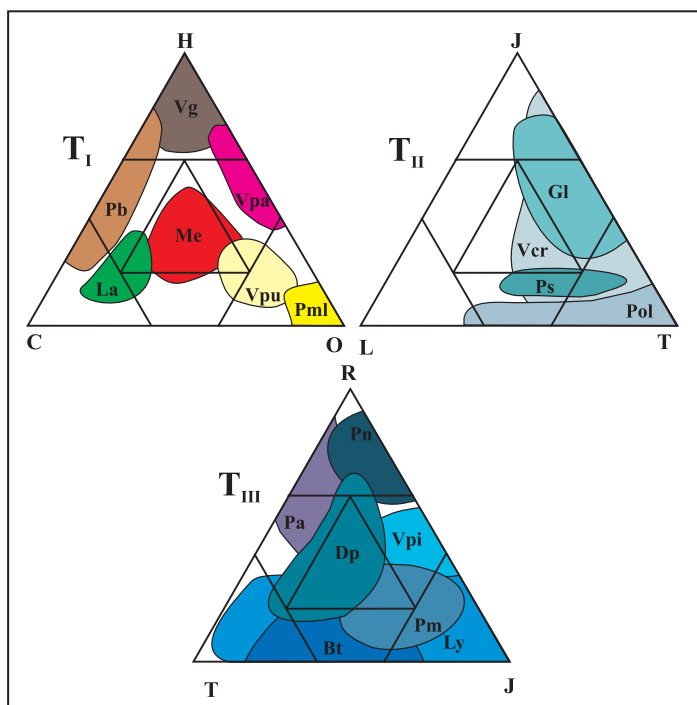


Fig. 2. Charakterystyka ekologiczna zespołów mięczaków: T_I – środowiska lądowe: C – środowiska zacienione, O – środowiska otwarte, H – środowiska podmokłe; T_{II} – okresowe zbiorniki wodne: L – środowiska lądowe, T – okresowe zbiorniki wodne, J – stałe zbiorniki wodne, T_{III} – stałe zbiorniki wodne (jeziora): T – okresowe zbiorniki wodne, J – stałe zbiorniki wodne, R – wody płynące (objaśnienia symboli zespołów w tekście)

Fig. 2. Ecological structure of molluscan assemblages: T_I – land habitats: C – shady environments, O – open environments, H – moist environments; T_{II} – Temporary water bodies: L – land environments, T – temporary water bodies, J – permanent water bodies; T_{III} – permanent water bodies (lakes): T – temporary water bodies, J – permanent water bodies, R – flowing water (explanations of symbols molluscan assemblages in text)

Zespół z *Pupilla muscorum loessica* (Pml)

Asocjacja ta charakteryzuje się bardzo ubogim składem gatunkowym. Obok taksonu nominalnego pojawiają się: *Pupilla muscorum* (L.) i *Vallonia tenuilabris* (Brown), którym niekiedy towarzyszy zimnolubny gatunek małża: *Pisidium hibernicum* West. Fauny o takim składzie są typowe dla bardzo zimnego klimatu peryglacjalnego i siedlisk typu stepu polarnego z lokalnymi małymi i płytkimi zbiornikami wodnymi (Fig. 2 – T_I). Malakocenozy o zbliżonej strukturze są powszechnie notowane z formacji lessowych rozprzestrzenionych w całej Europie Środkowej (S.W. Alexandrowicz 1995, W.P. Alexandrowicz *et al.* 2002). Na północy Polski omawiany zespół został rozpoznany w profilu Kurzętnik (Brodniewicz 1966, W.P. Alexandrowicz 1999) i tylko w osadach podścielających utwory jeziorne. Asocjacja z *Pupilla muscorum loessica* reprezentuje schyłkową część pleniglacjału i najniższy interwał późnego glacjału (Fig. 3).

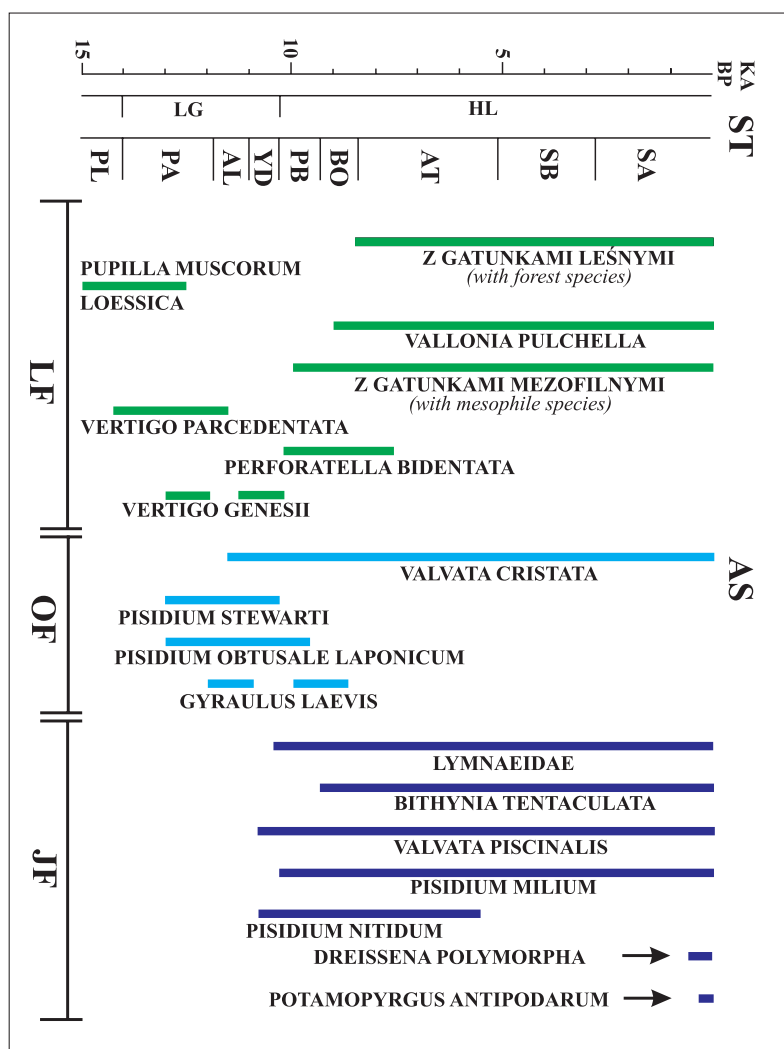


Fig. 3. Zasięgi startygraficzne zespołów mięczaków z węglanowych osadów jeziornych. KA BP. Wiek w tysiącach lat. ST – stratygrafia: LG – późny glacjał, HL – holocen, PL – pleniglacjał, PA – pre-Alleröd (*sensu* W.P. Alexandrowicz 1997, 2004), AL – Alleröd, YD – Młodszy Dryas, PB – pre-boreał, BO – boreał, AT – atlanty, SB – subboreał, SA – subatlanty (podział holocenu na podstawie Starkel (1977)); AS – zespoły mięczaków, LF – środowiska lądowe, OF – okresowe zbiorniki wodne, JF – stałe zbiorniki wodne (jeziora)

Fig. 3. Stratigraphic range of mollusk assemblages from calcareous lake sediments. KA BP. Age in thousand years. ST – stratigraphy: LG – Late Glacial, HL – Holocene, PL – Pleniglacial, PA – Pre-Alleröd (*sensu* W.P. Alexandrowicz 1997, 2004), AL – Alleröd, YD – Younger Dryas, PB – Preboreal Phase, BO – Boreal Phase, AT – Atlantic Phase, SB – Subboreal Phase, SA – Subatlantic Phase (subdivision of Holocene based on Starkel (1977)); AS – mollusk assemblages, LF – land habitats, OF – temporary water bodies, JF – permanent water bodies (lakes)

Zespół z *Vallonia pulchella* (Vpu)

Jest to bogata malakocenoza, której dominującym składnikiem są ślimaki typowe dla otwartych siedlisk trawiastych o zróżnicowanej wilgotności: *Vallonia pulchella* (Müll.), *Vallonia costata* (Müll.), *Pupilla muscorum* (L.) (Fig. 2 – T₁). Uzupełnienie stanowią taksony mezofile: *Cochlicopa lubrica* (Müll.), *Euconulus fulvus* (Müll.), oraz zasiedlające wilgotne biotopy formy higrofilne: *Succinea putris* (L.), *Carychium minimum* Müll. W niektórych stanowiskach istotnym składnikiem omawianej asocjacji są także mięczaki wodne żyjące w małych i okresowo zanikających zbiornikach: *Planorbis planorbis* (L.), *Galba truncatula* (Müll.). Gatunki cieniolubne są w zasadzie nieobecne. Fauna z *Vallonia pulchella* została stwierdzona na wielu stanowiskach kred jeziornych i gytii wapiennych. Pojawia się ona najczęściej w stropie osadów jeziornych, znacząc fazy zaniku zbiorników wodnych i ich transformacji w wilgotne łąki. Omawiana malakocenoza jest charakterystyczna szczególnie dla środkowego i późnego holocenu (Fig. 3).

Zespół z gatunkami mezofilnymi (Me)

Fauna ta jest zdominowana przez lądowe gatunki o dużej tolerancji ekologicznej i często także klimatycznej. W omawianej asocjacji pojawiają się wszystkie grupy ekologiczne, choć zazwyczaj gatunki leśne i zaroślowe oraz formy wodne odgrywają podrzędną rolę (Fig. 2 – T₁). Najistotniejsze znaczenie mają natomiast formy mezofile: *Cochlicopa lubrica* (Müll.), *Euconulus fulvus* (Müll.), *Nesovitreia hammonis* (Ström), *Vertigo angustior* Jeffr. Uzupełnienie stanowią taksony środowisk otwartych: *Vallonia pulchella* (Müll.), *Vallonia costata* (Müll.), i wilgotnych: *Succinea putris* (L.). Omówiona fauna reprezentuje fazy zaniku zbiorników wodnych i jest typowa dla całego holocenu, a szczególnie często pojawia się w fazie borealnej i atlantycznej (Fig. 3).

Zespół z *Vertigo parcedentata* (Vpa)

Malakocenoza ta, występująca bardzo rzadko, charakteryzuje się obecnością zimnolubnych gatunków higrofilnych: takson nominalny, *Vertigo genesii* (Gredl.) i mezofilnych: *Columella columella* (G. Mart.). Obecne są także gatunki wodne o dużej tolerancji termicznej *Gyraulus laevis* (Ald.) (Fig. 2 – T₁). Taksony środowisk otwartych i zacienionych są nieobecne. Fauna ta reprezentuje tundrę o wilgotnym podłożu, bardzo zimny, polarny klimat i wiekowo wiąże się z niższą częścią późnego glacjału (Fig. 3).

Zespół z *Perforatella bidentata* (Pb)

Ta stosunkowo uboga malakocenoza charakteryzuje się zdecydowaną dominacją gatunku nominalnego. *Perforatella bidentata* (Gumel.) jest taksonem cieniolubnym zasiedlającym lasy o typie olsów, rosnące na bardzo wilgotnych, a często podmokłych stanowiskach (Fig. 2 – T₁). Poza gatunkiem nominalnym istotne znaczenie mają inne formy higrofilne: *Succinea putris* (L.), *Zonitoides nitidus* (Müll.) oraz mięczaki wodne zasiedlające okresowe zbiorniki: *Galba truncatula* (Müll.), *Anisus calculiformis* (Sand.). Przedstawiciele pozostałych grup ekologicznych występują sporadycznie. Zespół z *Perforatella bidentata* jest typowy dla wczesnego holocenu, a szczególnie dla fazy borealnej (Fig. 3). Asocjacja ta rozwijała się najczęściej na brzegach dużych zbiorników jeziornych w czasie niższego stanu wód, a osady ją zawierające tworzą wkładki w gytiach i kredach jeziornych.

Zespół z *Vertigo genesii* (Vg)

Jest to pospolicie występująca malakocenoza i zarazem jedna z najbardziej charakterystycznych. Główną rolę odgrywają tu gatunki preferujące wilgotne, niekiedy podmokłe biotopy rozwijające się w warunkach zimnego, kontynentalnego klimatu: *Vertigo genesii* (Gredl.), *Vertigo geyeri* Lindh., *Columella columella* (G.Mart.), *Vertigo parcedentata* (Braun.) (Fig. 2 – T₁). Drugim istotnym składnikiem są euryekologiczne formy mezofilne: *Euconulus fulvus* (Müll.), *Nesovitrea hammonis* (Ström). Omawiany zespół mogą uzupełniać zimnolubne taksony charakterystyczne dla siedlisk zacienionych: *Semilimax kotulae* (West.), *Arianta arbustorum* (L.), a niekiedy także *Discus ruderratus* (Fér.). Występowanie mięczaków wodnych, takich jak: *Gyraulus laevis* (Ald.), *Pisidium obtusale lapponicum* Cless., *Galba truncatula* (Müll.), wskazuje na obecność niewielkich i silnie zarośniętych lub okresowych zbiorników. Dla biotopów suchych typowe są formy łąkowe: *Vallonia pulchella* (Müll.), *Vallonia costata* (Müll.). Malakocenoza z *Vertigo genesii* wskazuje na zimny klimat oraz dominację wilgotnych, zwykle otwartych siedlisk typu tundry i jest charakterystyczna dla późnego glaciału, a szczególnie dla fazy Młodszy Dryas. Górną granicę jego występowania wyznacza okres gwałtownego ocieplania klimatu zaznaczająca się w fazie preborealnej holocenu (Fig. 3).

Skład gatunkowy i struktura omawianej asocjacji wykazuje dużą zmienność w zależności od cech środowiska i warunków klimatycznych. W zimnych fazach późnego glaciału prezentowany zespół jest ubogi i mało zróżnicowany. W fazach cieplejszych (Alleröd i początek fazy preborealnej holocenu) różnorodność gatunkowa wyraźnie wzrasta.

Asocjacje o podobnym składzie zostały stwierdzone w licznych profilach różnych genetycznie osadów w całej Europie i opisane (Ložek 1964, S.W. Alexandrowicz 1987b, Limondin-Lozouet 1992, Krolopp & Sümegi 1993, S.W. Alexandrowicz & W.P. Alexandrowicz 1995, W.P. Alexandrowicz 1997, 1999, 2004).

Zespoły o dominacji gatunków typowych dla okresowych lub zarastających zbiorników wodnych

Zespół z *Valvata cristata* (Vcr)

W tej bogatej i zróżnicowanej malakocenozie dominują dwie grupy mięczaków wodnych. Pierwszą, zazwyczaj liczniejszą, stanowią gatunki typowe dla płytkich, niewielkich i silnie zarastających zbiorników wodnych: *Valvata cristata* (Müll.), *Valvata macrostoma* Mörch, *Acroloxus lacustris* (L.) i inne. Do drugiej grupy zaliczają się formy charakterystyczne dla okresowo zanikających zbiorników wodnych: *Galba truncatula* (Müll.), *Anisus calculiformis* (Stand.). Często liczne są także euryekologiczne mięczaki wodne: *Pisidium cassertanum* (Poli.), *Radix baltica* (L.), a nawet taksony reofilne – *Pisidium amnicum* (Müll.). Domieszka gatunków lądowych, głównie higrofilnych, jest zazwyczaj dość znaczna. Biotopy bardziej otwarte charakteryzują się występowaniem *Succinea putris* (L.) i *Zonitoides nitidus* (Müll.), natomiast w siedliskach bardziej cienistych pospolite są gatunki mezofile: *Vertigo angustior* Jeffr., *Vertigo substriata* (Jeffr.), a także formy typowe dla podmokłych

lasów – *Perforatella bidentata* (Gmel.) (Fig. 2 – T_{II}). Przedstawiona malakocenoza jest typowa dla biotopu małego, płytkiego zbiornika wodnego, stopniowo wypełnianego osadami. Charakterystyczną cechą jeziora jest bardzo silny rozwój roślinności, głównie zanurzonej. Skład towarzyszącej gatunkom wodnym fauny lądowej jest ściśle uwarunkowany cechami środowiska w otoczeniu zbiornika wodnego. Opisana malakocenoza składa się z gatunków o dużej tolerancji termicznej i może pojawiać się w różnych fazach klimatycznych holocenu, a nawet w osadach późnego glacjału (Fig. 3).

Zespół z *Pisidium stewarti* (Ps)

Jest to uboga malakocenoza charakteryzująca się dominacją małży. Obok gatunku nominalnego licznie występują: *Pisidium lilljeborgii* Cless., *Pisidium obtusale laponicum* Cless., a niekiedy także *Pisidium hibernicum* West. Ślimaki są reprezentowane przez zimnolubne formy wodne *Gyraulus laevis* (Ald.) i wilgociolubne: *Vertigo genesii* (Gredl.), *Vertigo geyeri* Lindh. Omówiona fauna rozwijała się w płytkich i silnie zarośniętych stałych zbiornikach wytopiskowych (Fig. 2 – T_{II}). Jest ona charakterystyczna dla zimnego klimatu i wiekowo wiąże się z okresem późnego glacjału (Fig. 3).

Zespół z *Pisidium obtusale laponicum* (Pol)

Ta uboga malakocenoza jest powszechnie notowana na stanowiskach węglanowych osadów jeziornych na północy Polski. Zespół ten składa się głównie z gatunków wodnych, wśród których dominującą rolę odgrywają formy zasiedlające małe, bardzo płytkie, silnie zarośnięte i okresowo zanikające zbiorniki wodne rozwijające się w warunkach zimnego klimatu. Obok taksonu nominalnego licznie pojawiają się formy zimnolubne: *Pisidium lilljeborgii* Cless., *Pisidium stewarti* Pat., i gatunki o dużej tolerancji termicznej: *Galba truncatula* (Müll.), *Radix baltica* (L.). Gatunki lądowe są nieliczne i reprezentowane najczęściej przez ślimaki wilgocio- i zimnolubne – *Vertigo genesii* (Gredl.) (Fig. 2 – T_{II}). Omówiona malakocenoza jest typowa dla późnego glacjału, szczególnie dla jego zimnych faz. Rzadko pojawia się ona także w początku holocenu. W jego wyższej części, począwszy od fazy borealnej, nie występuje (Fig. 3).

Zespół z *Gyraulus laevis* (Gl)

Charakterystyczną cechą tej stosunkowo mało zróżnicowanej asocjacji jest występowanie zimnolubnych mięczaków wodnych. Obok najbardziej charakterystycznego taksonu nominalnego pojawiać się mogą także *Pisidium obtusale laponicum* Cless. oraz gatunki o dużej tolerancji termicznej, takie m.in. jak: *Radix labiata* (L.), *Galba truncatula* (Müll.) i inne. Fauna lądowa z przewagą gatunków zimnolubnych: *Vertigo genesii* (Gredl.), *Vertigo geyeri* Lindh., i mezofilnych stanowi zwykle domieszkę, choć jej udział w zespole może dochodzić nawet do 40% (Fig. 2 – T_{II}). Przedstawiony zespół charakteryzuje niewielkie, płytkie, ale niewysychające jeziora występujące się w chłodnym klimacie. Asocjacja z *Gyraulus laevis* jest charakterystyczna dla cieplejszych faz późnego glacjału lub dla początku holocenu. W wyższej części holocenu gatunek nominalny pojawia się niezwykle rzadko (Fig. 3).

Zespoły o dominacji gatunków typowych dla stałych, otwartych zbiorników wodnych

Zespół z *Lymnaeidae* (Ly)

Jest to bardzo bogata i zróżnicowana malakocenoza składająca się głównie z gatunków wodnych o dużej tolerancji ekologicznej, zasiedlających stale zbiorniki wodne: *Radix baltica* (L.), *Stagnicola turricula* (Held), *Stagnicola palustris* (Müll.), *Pisidium casertanum* (Poli.) i wielu innych. Jako domieszka pojawiają się formy typowe dla małych zbiorników: *Acroloxus lacustris* (L.), *Gyraulus albus* (Müll.), a nawet niekiedy dla stref okresowo osuszanych: *Galba truncatula* (Müll.). Gatunki lądowe bądź w ogóle nie występują, bądź pojawiają się jako pojedyncze skorupki (Fig. 2 – T_{III}). Skład i struktura omawianej asocjacji są bardzo zmienne i ściśle uzależnione od charakteru zbiornika. Zespół z *Lymnaeidae* może rozwijać się zarówno w małych płytkich i silnie zarośniętych zbiornikach, jak i w większych jeziorach o zróżnicowanej trofii. Występuje w całym holocenie (Fig. 3).

Zespół z *Bithynia tentaculata* (Bt)

Zespół ten należy do jednej z najbardziej charakterystycznych i najczęściej występujących w węglanowych osadach jeziornych asocjacji. Jej obecność została odnotowana niemal na wszystkich stanowiskach. Najistotniejszą rolę w omawianej malakocenozie odgrywa *Bithynia tentaculata* (L.), której towarzyszą niekiedy liczne formy charakterystyczne dla stałych zbiorników wodnych (Fig. 2 – T_{III}). Fauna z *Bithynia tentaculata* jest typowa dla jezior częściowo otwartych, a częściowo porośniętych trzcinami i może występować w dwóch odmianach. Odmiana pierwsza charakteryzuje się dominacją wieczek nad skorupkami i jest wskaźnikiem obecności zwartych trzcinowisk. Drugi typ cechuje się przewagą muszli nad wieczkami i odpowiada litoralnej strefie zbiornika (Steenberg 1917, S.W. Alexandrowicz 1987b). Domieszka fauny lądowej jest zazwyczaj niewielka. Omawiany zespół jest często spotykany w osadach wczesnego i środkowego holocenu. W utworach późnoglacialnych nie występuje, natomiast w późnym holocenie pojawia się sporadycznie (Fig. 3).

Zespół z *Valvata piscinalis* (Vpi)

W tym ubogim zespole dominuje gatunek nominalny. Towarzyszą mu euryekologiczne małże: *Pisidium casertanum* (Poli.), *Pisidium subtruncatum* Malm oraz ślimaki – *Bithynia tentaculata* (L.) (zarówno skorupki, jak i wieczka). Gatunki lądowe w zasadzie się nie pojawiają się (Fig. 2 – T_{III}). Omawiana asocjacja rozwija się zazwyczaj w nieco głębszych strefach jezior, na mulistym dnie pozbawionym zakorzenionej roślinności. Fauna z *Valvata piscinalis* występuje zarówno w osadach późnego glacjału, jak i holocenu. W tym drugim przypadku ma zazwyczaj bardziej zróżnicowany skład gatunkowy (Fig. 3).

Zespół z *Pisidium milium* (Pm)

Zespół ten zdominowany jest przez małże z rodziny *Sphaeriidae*, reprezentowane przez liczne gatunki cechujące się dużą tolerancją ekologiczną. Najczęściej, poza taksonem nominalnym, występują: *Pisidium casertanum* (Poli.), *Pisidium subtruncatum* Malm, *Sphaerium corneum* (L.), a także *Pisidium henslowanum* (Shep.) i *Pisidium supinum* A. Schmidt.

W okresach cieplejszych charakterystyczna jest obecność *Pisidium moitessierianum* Pal. Ślimaki wodne pojawiają się rzadziej i są reprezentowane przez formy jeziorne (*Bithynia tentaculata* (L.), *Stagnicola turricula* (Held)), a gatunki lądowe są nieobecne (Fig. 2 – T_{III}). Omówiony zespół jest typowy dla otwartych zbiorników jeziornych, gdzie zasiedla strefy charakteryzujące się słabym rozwojem roślinności zarówno wynurzonej, jak i zanurzonej. Malakocenoza z *Pisidium milium* występuje wyłącznie w osadach holocenских (Fig. 3).

Zespół z *Pisidium nitidum* (Pn)

Ta uboga asocjacja cechuje się dominacją małży, wśród których najistotniejszą rolę odgrywają: *Pisidium nitidum* Jen., *Pisidium amnicum* (Müll.), *Pisidium casertanum* (Poli.), *Pisidium subtruncatum* Malm. Ślimaki wodne pojawiają się rzadko, a domieszka form lądowych zwykle nie przekracza 20% (Fig. 2 – T_{III}). Omawiana malakocenoza wyróżnia się znacznym udziałem gatunków wymagających ruchu wody. Jest to fauna rozwijająca się w wolno płynących rzekach niżowych lub w dennych częściach dużych jezior, w strefach występowania prądów. Zespół z *Pisidium nitidum* został rozpoznany w osadach zaliczanych do wyższej części późnego glacjału oraz do wczesnego i środkowego holocenu (Fig. 3).

Zespół z *Dreissena polymorpha* (Dp)

Jest to fauna cechująca się dominacją gatunku nominalnego, którego udział może sięgać nawet 95%. Zespół ten występuje w zbiornikach jeziornych o bardzo różnym charakterze i trofii. Gatunek nominalny jest wybitnie euryekologiczny, ale szczególnie chętnie zasiedla twarde podłoże (otoczaki, muszle dużych małży z rodzajów *Unio* lub *Anodonta*, antropogeniczne budowle hydrotechniczne), gdzie może tworzyć populacje o ogromnej liczebności (Stańczykowska 1977) (Fig. 2 – T_{III}). Obecność *Dreissena polymorpha* Pall. w osadach jest wskaźnikiem ich młodego wieku. Forma ta została zawleczona na teren Polski i jest tu notowana od początku XIX wieku (Fig. 3).

Zespół z *Potamopyrgus antipodarum* (Pa)

Jest to uboga asocjacja zdominowana przez gatunek nominalny, obok którego pojawiają się inne formy wodne typowe dla jezior: *Radix baltica* (L.), *Stagnicola turricula* (Held), *Bithynia tentaculata* (L.), oraz dla stref okresowo osuszanych – *Galba truncatula* (Müll.) (Fig. 2 – T_{III}). *Potamopyrgus antipodarum* (Gray) jest młodym migrantem notowanym z obszaru Polski od roku 1933 (Urbański 1935), jest więc dobrym wskaźnikiem wieku (Fig. 3).

NASTĘPSTWA ZESPOŁÓW MIĘCZAKÓW W WĘGLANOWYCH OSADACH JEZIORNYCH PÓŁNOCNEJ POLSKI

Zespoły mięczaków rozwijają się w określonych typach siedlisk. Charakter tych siedlisk jest uzależniony od dwóch głównych czynników. Pierwszym z nich jest klimat, który decyduje o procesach geologicznych i warunkach życia w skali regionalnej. W okresie

ostatnich 15 000 lat można wyróżnić dwa zdecydowanie różne pod względem warunków klimatycznych okresy. Okres starszy obejmuje schyłek ostatniego zlodowacenia – późny glacjał. Jest to faza zimna z dwoma cieplejszymi wahnięciami (Bölling i Alleröd), które w sukcesjach malakologicznych węglanowych osadów jeziornych zaznaczają się bardzo słabo. Z tym okresem wiąże się postępująca deglacjacja, a masowe wytapianie brył martwego lodu doprowadziło do powstania zbiorników jeziornych i obszarów bagien (①–③ na Fig. 4). Okres młodszy odpowiada holocenowi. W czasie jego trwania zaznacza się kilka faz chłodniejszych, które są przedzielone wahnięciami ciepłymi. Z holocenem wiąże się rozwój zbiorników jeziornych, ale także w wielu przypadkach ich zarastanie, spływanie i stopniowy zanik (④–⑦ na Fig. 4) (Starkel 1977, Ralska-Jasiewiczowa & Starkel 1988, Ralska-Jasiewiczowa 1989).

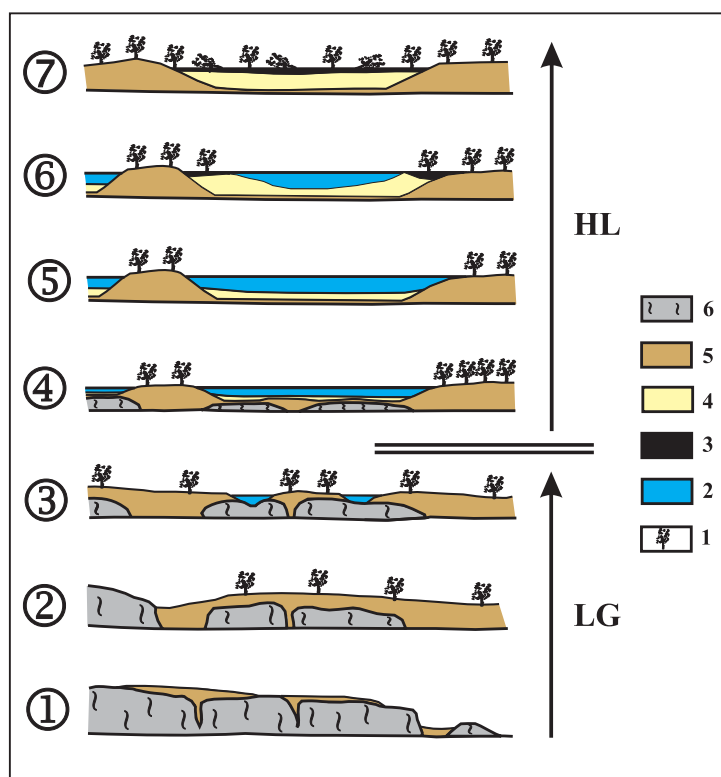


Fig. 4. Schemat ewolucji jezior wytopiskowych na północy Polski (na podstawie H.J. Birks & H.H. Birks 1980 i S.W. Alexandrowicz 1987b): 1 – drzewa, 2 – woda, 3 – torf, 4 – gytie wapienne i kredy jeziorne, 5 – osady fluwioglacjalne, 6 – lód lodowcowy i bryły martwego lodu; LG – późny glacjał, HL – holocen

Fig. 4. Scheme of evolution of melt-lakes in Northern Poland (based on H.J. Birks & H.H. Birks 1980 and S.W. Alexandrowicz 1987b): 1 – trees, 2 – water, 3 – peat, 4 – calcareous gyttja and lacustrine chalk, 5 – fluvio-glacial deposits, 6 – glacier ice and dead ice blocks; LG – Late Glacial, HL – Holocene

Drugim istotnym czynnikiem determinującym rozwój i zmienność malakocenoz są warunki lokalne. Duża zmienność siedlisk powoduje, że nawet w jednowiekowych osadach mogą pojawiać się bardzo różne zespoły faunistyczne. Z późnym glaciałem wiąże się rozwój stosunkowo ubogich malakocenoz. Charakteryzują się one znacznym udziałem gatunków zimnolubnych i form o dużej tolerancji ekologicznej, a także licznym występowaniem mięczaków zasiedlających płytkie zbiorniki wodne, strefy bagien oraz otwarte biotopy lądowe (Fig. 5). Fauny holocenu są zwykle bardziej zróżnicowane. Zawierają one także gatunki o wysokich wymaganiach ekologicznych. Liczną są taksony związane z dużymi zbiornikami wodnymi i zacienionymi siedliskami lądowymi (Fig. 5).

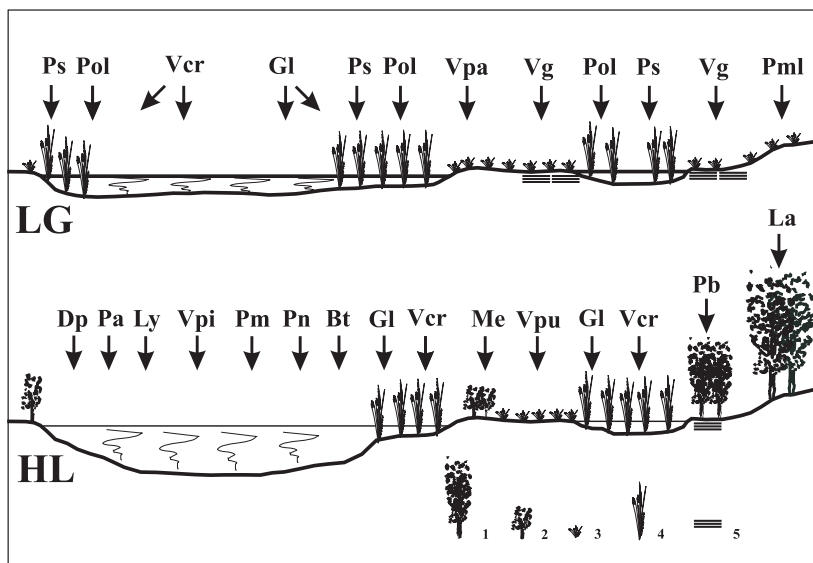


Fig. 5. Zespoły mięczaków w późnym glaciał i holocenie: LG – późny glaciał, HL – holocen; 1 – drzewa (lasy), 2 – krzewy, 3 – łąki, 4 – roślinność wodna (trzciny), 5 – bagna (objaśnienia symboli zespołów w tekście)

Fig. 5. Molluscan assemblages during Late Glacial and Holocene: LG – Late Glacial, HL – Holocene; 1 – trees (forest), 2 – bushes, 3 – meadows, 4 – water plants (bulrush), 5 – swamps (explanations of symbols molluscan assemblages in text)

W analizowanym materiale możliwe jest wyróżnienie trzech typów sukcesji malakologicznych (A–C) charakteryzujących zróżnicowanie typów siedlisk oraz następstwa stratygraficzne zespołów fauny. Analizy takich następstw były podejmowane rzadko (S.W. Alexandrowicz 1983, W.P. Alexandrowicz 1997, 2004), chociaż dają one duże możliwości interpretacji i rekonstrukcji paleośrodowisk oraz ich zmian w czasie.

Typ A

Jest to sukcesja charakteryzująca się dominacją zespołów o znacznym udziale mięczaków lądowych. W osadach jeziornych pojawia się ona wyjątkowo rzadko, a znacznie

częściej jest spotykana w martwicach wapiennych, zarówno na północy Polski (Skompski 1961), jak i na południu (W.P. Alexandrowicz 2004). Elementy tej sukcesji pojawiają się na stanowiskach: Krzeszyce (Kowalkowski & Berger 1966) i Lubicz (Urbański 1952). Omawiana sekwencja zaczyna się malakocenozą o dominacji zimnolubnych gatunków lądowych preferujących środowiska otwarte (zespół z *Pupilla muscorum loessica*). W wyższej części późnego glaciału większą rolę zaczynają odgrywać zespoły wilgociolubne, głównie fauna z *Vertigo genesii*, oraz asocjacje typowe dla małych, płytkich i silnie zarośniętych zbiorników wodnych (zespoły z *Pisidium stewarti* i z *Pisidium obtusale laponicum*). Począwszy od wczesnego holocenu udział taksonów wodnych i bagiennych stopniowo zanika, a coraz większe znaczenia mają ślimaki leśne i mezofile (Fig. 6 – S).

Omówione następstwo jest zapisem ewolucji małych zbiorników wodnych, które powstawały w schyłku późnego glaciału jako efekt wytapiania niewielkich brył martwego lodu. Te płytkie i małe jeziora szybko zostały wypełnione osadami i przekształciły się w strefy bagiennne. Ta transformacja miała miejsce w Młodszym Dryasie lub we wczesnym holocenie. Od fazy atlantyckiej zaznacza się postępujące osuszanie i zastępowanie wilgotnych siedlisk bagiennych przez bardziej suche biotopy łąkowe lub/i leśne (Fig. 6 – T).

Typ B

Sukcesja typu B jest najczęściej spotykanym typem następstwa zespołów malakofauny w węglanowych osadach jeziornych (W.P. Alexandrowicz 1999). Sekwencja ta rozpoczyna się fazą dominacji otwartych siedlisk lądowych o typie tundry. Charakterystyczne dla tego interwału jest występowanie zimnolubnych zespołów z *Pupilla muscorum loessica* (na stanowiskach suchszych) lub z *Vertigo parcedentata* (biotopy wilgotne i podmokłe). W wyższej części późnego glaciału powszechnie obserwowana jest faza rozwoju środowisk bagiennych. Z tym okresem wiąże się obecność charakterystycznej malakocenozy z *Vertigo genesii*. Na obszarach podmokłych rozwijały się także niewielkie, płytkie i silnie zarośnięte zastoiska zasiedlane przez asocjacje z *Pisidium stewarti* i z *Pisidium obtusale laponicum*. Postępujące wytapianie dużych brył martwego lodu doprowadziło w młodszym dryasie i na początku holocenu do przekształcenia tych zbiorników w duże jeziora. Z tą fazą wiąże się obecność bogatych zespołów mięczaków wodnych, a szczególnie fauny z *Bitynia tentaculata*. Jest to także faza intensywnej akumulacji osadów węglanowych, których miąższość może przekraczać nawet 10 m. Kredy jeziorne i gytie wapienne stopniowo wypełniały misy jeziorne, prowadząc do ich zaniku. Proces ten postępował także w środkowym holocenie.

Finalnym etapem wypełniania jezior było przekształcenie ich w torfowiska. Świadectwem tego procesu są warstwy torfów przykrywające osady węglanowe. Wyraźne zmiany zaznaczają się także w zbiorowiskach mięczaków. Zespoły o przewadze gatunków typowych dla jezior są zastępowane przez asocjacje zdominowane przez taksony płytkich i silnie zarośniętych, a czasem nawet epizodycznych zbiorników wodnych (zespół z *Valvata cristata*). Te podmokłe strefy przekształciły się w późnym holocenie w siedliska lądowe – otwarte (zespół z *Vallonia pulchella*) lub zacienione (zespół z gatunkami leśnymi) (Fig. 6 – S, T).

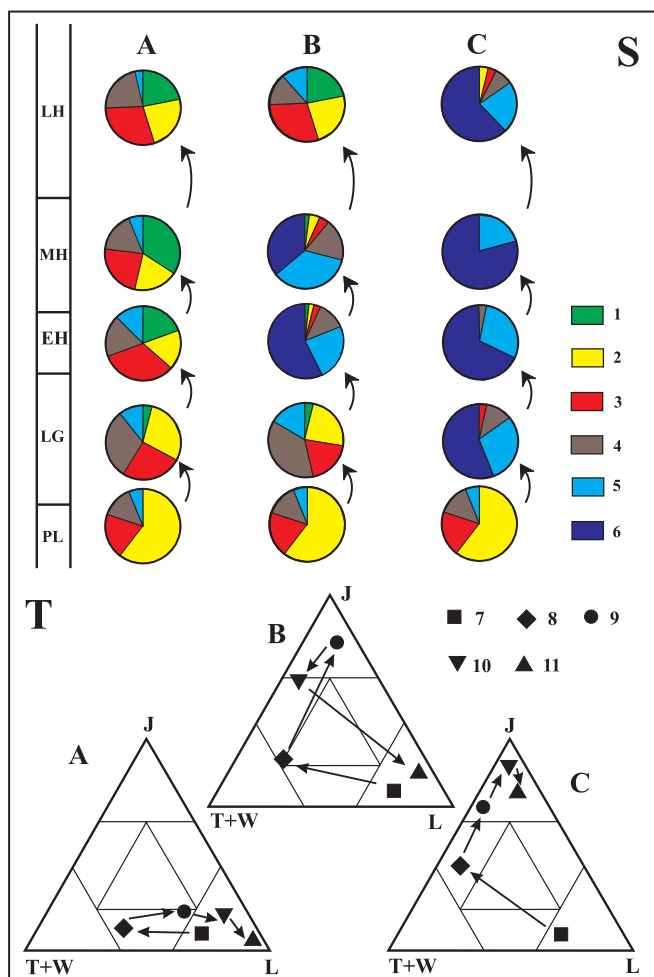


Fig. 6. Następstwa zespołów mięczaków w północnej Polsce w czasie późnego glacjału i holocenu: S – następstwa zespołów: PL – pleniglacjał, LG – późny glacjał, EH – wczesny holocen, MH – środkowy holocen, LH – późny holocen, A, B, C – następstwa zespołów opisane w tekście; 1 – gatunki cieniulubne, 2 – gatunki środowisk otwartych, 3 – gatunki mezofilne, 4 – gatunki higrofilne, 5 – gatunki okresowych zbiorników wodnych, 6 – gatunki stałych zbiorników wodnych; T – ewolucja typów siedlisk: A, B, C – następstwa zespołów opisane w tekście, L – środowiska lądowe, T+W – okresowe zbiorniki wodne i zbiorniki o bujnej roślinności, J – stałe zbiorniki wodne, 7 – pleniglacjał, 8 – późny glacjał, 9 – wczesny holocen, 10 – środkowy holocen, 11 – późny holocen

Fig. 6. Successions of molluscan assemblages in North Poland during Late Glacial and Holocene: S – successions of assemblages: PL – Pleniglacial, LG – Late Glacial, EH – Early Holocene, MH – Middle Holocene, LH – Late Holocene, A, B, C – successions of assemblages described in text; 1 – shadow-loving snails, 2 – open-country snails, 3 – mesophile snails, 4 – hygrophile snails, 5 – species living in temporary water bodies, 6 – species living in permanent water bodies; T – evolution of types of habitats: A, B, C – successions of assemblages described in text, L – land environments, T+W – temporary water bodies and water bodies with rich vegetation, J – permanent water bodies, 7 – Pleniglacial, 8 – Late Glacial, 9 – Early Holocene, 10 – Middle Holocene, 11 – Late Holocene

Typ C

Sukcesja typu C jest charakterystyczna dla dużych jezior. Zbiorniki te rozwinęły się z rozległych wytopisk, powstałych jako efekt wytapiania brył martwego lodu i uformowały się już w późnym glacie. Z tą fazą wiąże się obecność zespołów o niewielkim udziale gatunków lądowych, np. fauna z *Valvata piscinalis*. Dominacja mięczaków wodnych utrzymuje się w całym holocenie. Zmiany poziomu wód w jeziorach (Ralska-Jasiewiczowa & Starkel 1988, Wojciechowski 2000) zaznaczały się okresowym pojawianiem się zespołów o większym udziale taksonów typowych dla płytkich zbiorników (fauna z *Valvata cristata*) lub nawet podmokłych biotopów lądowych (fauna z *Perforatella bidentata*). W stropowej części sekwencji osadów jeziornych obecne są zespoły z *Potamopyrgus antipodarum* i z *Dreissena polymorpha* wskazujące na wpływ działalności człowieka (Fig. 6 – S,T).

PODSUMOWANIE

Na podstawie analizy cech i następstw zespołów mięczaków występujących w kredach jeziornych i gytiach wapiennych możliwe było zestawienie schematu ewolucji zbiorników jeziornych. Najstarsze zespoły mięczaków dokumentują przedjeziorną fazę lądową. Wiekowo łączą się one ze schyłkiem pleniglacjału oraz z niższą częścią późnego glacjału. Malakocenozy wskazują na obecność otwartych siedlisk o zróżnicowanej wilgotności: od suchych o typie stepu arktycznego po wilgotne i podmokłe biotopy tundrowe. Pierwszy etap rozwoju jezior wiąże się z ociepleniem interfazy Alleröd. Masowe wytapianie brył martwego lodu doprowadziło do powstania bardzo licznych zastoisk (W.P. Alexandrowicz 1999, Wojciechowski 2000). Te często rozległe, ale zazwyczaj płytkie i silnie zarastające zbiorniki były zasiedlane przez stosunkowo ubogie zespoły mięczaków o dużym udziale gatunków zimnolubnych. W czasie Młodszego Dryasu wiele z tych zbiorników zostało całkowicie wypełnionych osadami i przekształciło się w torfowiska. Z tymi siedliskami wiąże się charakterystyczny zespół z *Vertigo genesii* uznawany za wskaźnikowy dla omawianej fazy (Łożek 1964, S.W. Alexandrowicz 1987b, Limondin-Lozouet 1992, Krolopp & Sümegi 1993, S.W. Alexandrowicz & W.P. Alexandrowicz 1995, W.P. Alexandrowicz 1997, 1999, 2004). Z drugiej jednak strony schyłek późnego glacjału zaznaczył się wzrostem poziomu wody w jeziorach. Zjawisko to, obserwowane niemal w całej północnej Polsce (Wojciechowski 2000), można prawdopodobnie łączyć ze zwilgotnieniem klimatu. Dzięki temu wiele zastoisk przeobraziło się w większe i głębsze zbiorniki jeziorne, w których zaczęły gromadzić się osady węglanowe. Początek holocenu zaznaczył się gwałtownym ociepleniem, które wyznaczyło kolejny etap rozwoju zbiorników jeziornych. Zmniejszenie ilości opadów było przyczyną obniżenia poziomu wody w jeziorach (Ralska-Jasiewiczowa & Starkel 1988, Wojciechowski 2000). Fakt ten w połączeniu ze stopniowym wypełnianiem mis jeziornych przez osady doprowadził do zaniku wielu płytkich jezior i utworzenia w ich miejsce torfowisk. Torfowiska te w ciągu środkowego i górnego holocenu ulegały przekształceniu w biotopy łąkowe i leśne. Wspomniane powyżej obniżenie poziomu wód znacznie słabiej zaznaczyło się w dużych zbiornikach. W takich jeziorach przez cały wczesny i środkowy holocen trwała sedymentacja kred jeziornych i gytii wapiennych zawierających bogate i urozmaicone zespoły mięczaków. W późnym holocenie zaznacza się zwolnienie tempa,

a w wielu przypadkach zanik sedymentacji węglanowej. Z tym okresem wiążą się także częste wahnięcia klimatyczne odzwierciedlające się wahaniami poziomu wód w jeziorach (Ralska-Jasiewiczowa & Starkel 1988, Wojciechowski 2000). W ciągu ostatnich stu lat coraz wyraźniej widoczny jest wpływ człowieka na środowisko. W malakocenozach występujących w osadach jeziornych zaznacza się on z jednej strony zubożeniem składu gatunkowego, co jest efektem postępującej eutrofizacji jezior, a z drugiej – pojawieniem się ekspansywnych i obcych dla polskiej fauny gatunków (przejaw antropogenicznych migracji) (Fig. 7).

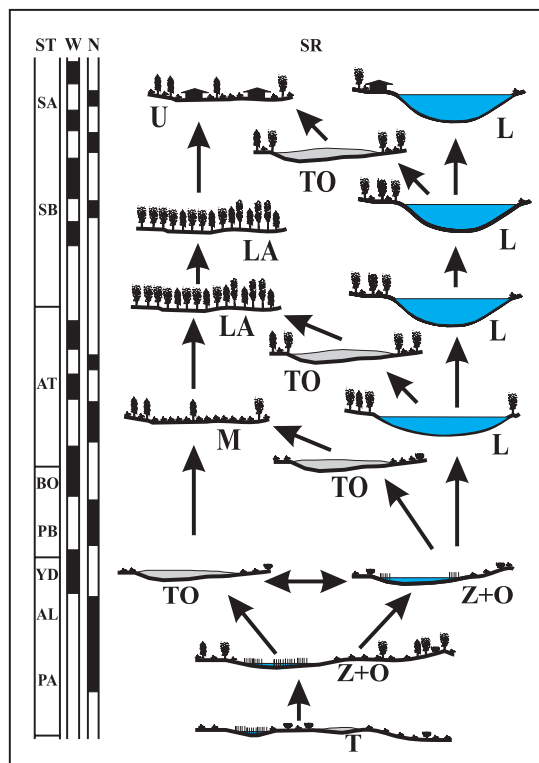


Fig. 7. Zmiany środowiska północnej Polski w czasie późnego glacialu i holocenu w świetle badań malakologicznych węglanowych osadów jeziornych: ST – stratygrafia: PA – pre-Alleröd (*sensu* W.P. Alexandrowicz 1997, 2004), AL – Alleröd, YD – Młodszy Dryas, PB – preboreał, BO – boreał, AT – atlantycki, SB – subboreał, SA – subatlantycki (podział holocenu na podstawie Starkel (1977)); W – okresy wysokiego stanu wód w jeziorach (Wojciechowski 2000), N – okresy niskiego stanu wód w jeziorach (Wojciechowski 2000), SR – środowiska: T – tundra, Z – zastoiska, O – środowiska otwarte, TO – torfowiska, L – jeziora, M – wilgotne łąki, LA – lasy, U – działalność człowieka

Fig. 7. Environmental changes in Northern Poland during the Late Glacial and Holocene in the light of malacological analysis of calcareous lake sediments: ST – stratigraphy: PA – Pre-Alleröd (*sensu* W.P. Alexandrowicz 1997, 2004), AL – Alleröd, YD – Younger Dryas, PB – Preboreal Phase, BO – Boreal Phase, AT – Atlantic Phase, SB – Subboreal Phase, SA – Subatlantic Phase (subdivision of Holocene based on Starkel (1977)); W – high-level water periods (Wojciechowski 2000), N – low-level water (Wojciechowski 2000), SR – environments: T – tundra, Z – melt-lakes, O – open habitats, TO – peat-bogs, L – lakes, M – wet meadows, LA – forests, U – human activity

Na podstawie zmian zespołów mięczaków możliwe jest wyróżnienie kilku epizodów rozwoju torfowisk i zaniku zbiorników jeziornych. Przypadają one na schyłek fazy Młodszy Dryas, początek fazy atlantyckiej, schyłek fazy atlantyckiej oraz na fazę subatlantycką (Fig. 7). Epizody te wyraźnie nawiązują do faz obniżenia poziomu wód w jeziorach (Starkel 1977, Ralska-Jasiewiczowa & Starkel 1988, Wojciechowski 2000).

Przedstawiona rekonstrukcja ewolucji zbiorników jeziornych na północy Polski, oparta na analizie zespołów mięczaków, uzupełnia podobne rekonstrukcje i schematy zdefiniowane na podstawie innych metod i publikowane w licznych opracowaniach zarówno w Polsce (Gołębiewski 1976, Goslar *et al.* 1993, Ralska-Jasiewiczowa red. 1993, Żurek & Pazdur 1999, Wojciechowski 2000 i wiele innych), jak i w całej północnej Europie (Mania 1973, Mania & Toepfer 1973, Sunderlau 1975, Griffiths *et al.* 1994, Magny & Ruffaldi 1995).

Opracowanie malakofauny węglanowych osadów jeziornych przeprowadzono i finansowano w ramach umowy badań statutowych AGH nr 11.11.140.917.

LITERATURA

- Alexandrowicz S.W., 1983. Malacofauna of the Holocene calcareous sediments of the Cracow Upland. *Acta Geologica Polonica*, 33, 1–4, 117–158.
- Alexandrowicz S.W., 1987a. Występowanie węglanowych surowców czwartorzędowych w Polsce. *Materiały Konferencji „Perspektywy zagospodarowania złóż kredy i gytii jeziornych oraz kopalin towarzyszących w Polsce”*, Zielona Góra, 3, 23–26.
- Alexandrowicz S.W. 1987b. Analiza malakologiczna w badaniach osadów czwartorzędowych. *Kwartalnik AGH Geologia*, 12, 1–2, 3–240.
- Alexandrowicz S.W., 1988. Molluscan assemblages of the lacustrine sediments in the ancient melt-lake Orle. *Folia Quaternaria*, 58, 59–67.
- Alexandrowicz S.W., 1989. Zespoły mięczaków w późnoczwartorzędowych osadach jeziornych północnej Polski. *Studia i Materiały Oceanologiczne*, 56, 267–276.
- Alexandrowicz S.W., 1991. The malacofauna of the Holocene lacustrine sediments of Dąbki near Darłowo. *Przegląd Archeologiczny*, 28, 19–24.
- Alexandrowicz S.W., 1995. Malacofauna of the Vistulian loess in Cracow Region (S Poland). *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska*, sec. B, 50, 1, 1–28.
- Alexandrowicz S.W., 1998. Radiocarbon-dated assemblages of molluscs in the Polish Coastal Zone near Łeba and Ustka. *Field symposium on glacial geology at the Baltic Sea Coast in Northern Poland. Excursion guide*, Słupsk, 54–56.
- Alexandrowicz S.W., 2005. Zespoły mięczaków w osadach późnego glacjału i holocenu na południowych Kujawach. *Prace Komisji Paleogeografii Czwartorzędu PAU*, 3, 147–152.
- Alexandrowicz S.W. & Alexandrowicz W.P., 1995. Molluscan fauna of the Upper Vistulian and Early Holocene sediments of South Poland. *Biuletyn Peryglacjalny*, 34, 5–19.
- Alexandrowicz S.W. & Alexandrowicz W.P., 2005. Zespoły mięczaków w jeziornych osadach interglacjału eemskiego w Polsce. *Prace Komisji Paleogeografii Czwartorzędu PAU*, 3, 81–90.

- Alexandrowicz S.W., Cichosz-Kostecka A., Florek E., Florek W., Orłowski A., Rączkowski W. & Zackowicz J., 1989. Ewolucja doliny Słupi w późnym vistulianie i holocenie. *Kwartalnik AGH Geologia*, 15, 1–2, 5–218.
- Alexandrowicz S.W. & Nowaczyk B., 1982. Late Glacial and Holocene lake sediments at Pomorsko near Sulechów. *Questiones Geographicae*, 8, 5–17.
- Alexandrowicz S.W. & Tchórzewska D., 1981. Kreda jeziorna w osadach czwartorzędowych Środkowego Pomorza. *Kwartalnik AGH Geologia*, 7, 4, 59–71.
- Alexandrowicz S.W. & Żurek S., 1991. Malacofauna holocenijskich osadów jeziornych i torfowisk koło Wolsztyna (zachodnia Polska). *Kwartalnik AGH Geologia*, 17, 1–2, 221–234.
- Alexandrowicz W.P., 1997. Malakofauna osadów czwartorzędowych i zmiany środowiska naturalnego Podhala w młodszym vistulianie i holocenie. *Folia Quaternaria*, 68, 7–132.
- Alexandrowicz W.P., 1999. Evolution of the malacological assemblages in North Poland during the Late Glacial and Early Holocene. *Folia Quaternaria*, 70, 39–69.
- Alexandrowicz W.P., 2000. The malacofauna of the Upper Holocene lacustrine sediments of Wigry Lake. *Folia Malacologica*, 8, 2, 141–149.
- Alexandrowicz W.P., 2002. Mollusc assemblages of an ancient lake in Różyny near Skowarcz (Żuławy Wiślane, North Poland). *Folia Malacologica*, 10, 4, 215–224.
- Alexandrowicz W.P., 2004. Molluscan assemblages of Late Glacial and Holocene calcareous tufa in Southern Poland. *Folia Quaternaria*, 75, 3–309.
- Alexandrowicz W.P., 2005. Zespoły mięczaków w kredach jeziornych w Skowarczu na Żuławach Wiślanych. *Prace Komisji Paleogeografii Czwartorzędu PAU*, 3, 107–115.
- Alexandrowicz W.P., Boguckij A., Dmitruk R. & Łanczont M., 2002. Malakofauna lessów Naddniestrza Halickiego. W: Madeyska T. (red.), Lessy i paleolit Naddniestrza Halickiego (Ukraina), *Studia Geologica Polonica*, 119, 253–290.
- Apolinarska K. & Ciszewska M., 2006. Late Glacial and Holocene lacustrine molluscs from Wielkopolska (central Poland) and their environmental significance. *Acta Geologica Polonica*, 56, 51–66.
- Birks H.J. & Birks H.H., 1989. *Quaternary Palaeoecology*. Arnold Ltd. Publications, London, 1–298.
- Błaszkiwicz M. & Krzysińska K., 1992. Późnoglacialna faza jeziorna w dolinie Wierzycy. *Przegląd Geograficzny*, 64, 3–4, 369–380.
- Brodniewicz I., 1966. Analiza faunistyczna słodkowodnych osadów międzymorenowych z okolic Kurzętnika koło Nowego Miasta. *Zeszyty Naukowe UMK, Nauki Matematyczno-Przyrodnicze*, 14, 17–36.
- Brodniewicz I., 1979. Analiza faunistyczna późnoglacialnych osadów słodkowodnych z klifu nadbrzeżnego koło Ustki. *Wydawnictwa Uniwersytetu Adama Mickiewicza, Geologia*, 9, 3–27.
- Czepiec I., 1997. Malakofauna i środowisko depozycji jeziornych osadów złoza Kruklin (NE Polska). *Kwartalnik AGH Geologia*, 23, 1, 121–129.
- Dąbrowski J. (ed.), 1981. Woryty – studium archeologiczno-przyrodnicze zespołu osadniczego kultury łużyckiej. *Polskie Badania Archeologiczne*, 20, 1–256, Wrocław.

- Dembińska M., 1924. Fauna malakologiczna wapieni łąkowych niektórych miejscowości Wielkopolski. *Prace Towarzystwa Przyjaciół Nauk*, seria A, 1, 5, 191–205.
- Dyduch-Falniowska A. & Piechocki A., 1993. Mięczaki (*Mollusca*). Małże (*Bivalvia*). *Fauna słodkowodna Polski*, 7a, 7–204.
- Florek W., Alexandrowicz S.W. & Pazdur A., 1999. Zmiany poziomu wody w jeziorze Jasień na tle ewolucji środowiska w późnym Vistulianie i Holocenie. W: Pazdur A., Bluszcz A., Stankowski W. & Starkel L. (red.), *Geochronologia górnego czwartorzędu Polski w świetle datowania radiowęglowego i luminescencyjnego*, 199–206, WIND J. Wojewoda, Wrocław.
- Gołębiewski R., 1976. *Osady denne Jezior Raduńskich*. Gdańskie Towarzystwo Naukowe, Gdańsk, 1–90.
- Goslar T., Kuc T., Ralska-Jasiewiczowa M., Róžański K., Arnold M., Bard E., Van Gees B., Pazdur M.F., Szeroczyńska K., Wicik B., Więckowski K. & Walanus A., 1993. High-resolution lacustrine record of the Late Glacial/Holocene transition in Central Europe. *Quaternary Science Review*, 12, 295–305.
- Griffiths H.J., Ringwood V. & Evans J.G., 1994. Weichselian Late-glacial and early Holocene molluscan and ostracod sequences from lake sediments at Stellmoor, north Germany. *Hydrobiologia*, 3, 357–380.
- Kasprzak K. & Berger L., 1978. Subfossylne mięczaki (*Mollusca*) odkrywki Miękowo koło Poznania. *Przegląd Zoologiczny*, 22, 1, 7–24.
- Keilhack K., 1888. Die Gastropodenfauna einiger Kalkhaltiger Alluvialbildungen Norddeutschlands. *Jahrbuch der Königlich Preußischen Geologischen Landesanstalt und Bergakademie zu Berlin*, 8, 134–149.
- Kopczyńska-Lamparska K., Cieśla A. & Skompski S., 1984. Evolution of fossil lake basins of the Late Glacial and Holocene in the cliff near Niechorze (Pomeranian Lakeland, Poland). *Quaternary Studies in Poland*, 5, 39–58.
- Kowalkowski A. & Berger L., 1966. Zastosowanie metody paleomalakologicznej do badań nad rozwojem gleb w holocenie. *Folia Quaternaria*, 23, 1–17.
- Kowalkowski A. & Berger L., 1971/72. Die Bedeutung der Conchylienfauna für die Spätpleistozäne und Holozäne Sediment- und Bodenstratigraphie. *Bulletin de la Societe des Amis des Sciences et des Lettres*, Ser. D, 12–13, 215–224.
- Krolopp E. & Sümegi P., 1993. *Vertigo modesta* (Say), *Vertigo geyeri* Lindholm 1925 and *Vertigo genesii* (Gredler 1856) species in Pleistocene formations of Hungary. *Malacological Newsletter*, 12, 9–14.
- Krzyszowski D., Alexandrowicz S.W., Kuszell T., Dyrz M., Gostkowska M. & Grzegorzczak B., 1998. Stop 11 – Poddąbie. Stratigraphy and sedimentary environments of the Late Pleistocene deposits. *Field symposium on glacial geology at the Baltic Sea Coast in Northern Poland. Excursion guide*, Słupsk, 65–79.
- Limondin-Lozouet N., 1992. Biogeographie Holocene de Vertiginidae (*Mollusca-Gastropoda*) Europeens: relations la dernière deglaciation. *Compte Rendus de Academie Science Paris*, 315, 2, 1281–1287.

- Ložek V., 1964. Quartärmollusken der Tschechoslovakei. *Rozpravy Ustředního Ústavu Geologického*, 31, 3–374.
- Magny M. & Ruffaldi P., 1995. Younger Dryas and early Holocene lake-level fluctuations in the Jura mountains, France. *Boreas*, 24, 155–172.
- Mania D., 1973. Paläoökologie, Faunenentwicklung und Stratigraphie des Eiszetalters im mittleren Elbe-Saalegebiet auf Grund von Molluskengesellschaften. *Geologie, Beiheft*, 78–79, 1–175.
- Mania D. & Toepfer V., 1973. Königsau – Gliederung, Ökologie und mittelpaläolithische Fund des letzten Eiszeit. *Veröff. Landmuseum Halle*, 26, 1–164.
- Markowski S., 1980. Struktura i własności podtorfowych osadów jeziornych rozprzestrzinionych na Pojezierzu Zachodnim jako podstawa ich rozpoznawania i klasyfikacji. *Materiały Konferencji „Kreda jeziorna i gytie”*, Gorzów Wielkopolski, 2, 44–55.
- Menzel H., 1911. Die Binnenmollusken als Leitfossilien der deutschen Quartärbildungen. *Wochenschrift, Neue Folge*, 10, 1–14.
- Nowaczyk B., Alexandrowicz S.W., Hałas S. & Pazdur A., 1999. Rozwój rynny glacialnej jezior Małe Głuche i Duże Głuche. W: Pazdur A., Bluszcz A., Stankowski W. & Starkel L. (red.), *Geochronologia górnego czwartorzędu Polski w świetle datowania radiowęglowego i luminescencyjnego*, 207–213.
- Nowaczyk B. & Tobolski K., 1980. W sprawie późnoglacialnych osadów wapiennych akumulowanych w środowisku wodnym. *Badania Fizjograficzne nad Polską Zachodnią*, 33A, 65–78.
- Piechocki A. 1979. Mięczaki (*Mollusca*). Ślimaki (*Gastropoda*). *Fauna Ślaskowa Polski*, 7, 7–187.
- Ralska-Jasiewiczowa M., 1989. Environmental changes recorded in lakes and mires of Poland during the last 13 000 years. *Acta Palaeobotanica*, 29, 1–120.
- Ralska-Jasiewiczowa M. (red.), 1993. Jezioro Gościąg – stan badań nad osadami dennymi i środowiskiem współczesnym. *Polish Botanical Studies*, 8, 1–247.
- Ralska-Jasiewiczowa M. & Starkel L., 1988. Record of the hydrological changes during the Holocene in the lake, mire, and fluvial deposits of Poland. *Folia Quaternaria*, 57, 91–127.
- Rzepecki P., 1983. Klasyfikacja i główne typy osadów jeziornych. *Kwartalnik AGH Geologia*, 9, 1, 73–94.
- Rutkowski J., Król K., Krzysztofiak L. & Prosowicz D., 2002. Recent sediments of the Wigry Lake (Bryzgiel Basin). *Limnological Review*, 2, 353–362.
- Skompski S., 1996. Wzorcowe zespoły malakofauny w różnych ogniwach startygraficznych czwartorzędu. *Prace Państwowego Instytutu Geologicznego*, 151, 5–47.
- Stańczykowska A., 1977. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*) in lakes. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 24, 461–530.
- Starkel L., 1977. *Paleogeografia holocenu*. PWN, Warszawa, 5–362.
- Stasiak J., 1963. Historia jeziora Kruklin w świetle osadów strefy litoralnej. *Prace Geograficzne PAN*, 32, 1–96.

- Steenberg C.M., 1917. Furesöens molluskenfauna. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Skrifter, Naturvidenske og Mathematisk*, 8, III-1, 78–200.
- Sunderlau G., 1975. Jungquartäre Ablagerungen in den Semken des Raumes Eisleben-Artern, Bad Frankenhausen. *Hercynit*, 12, 228–255.
- Świerczyński K., 1958. Stanowiska najmłodszego interstadiału na Pojezierzu Mazurskim. *Przegląd Geograficzny*, 30, 2, 273–281.
- Urbański J., 1935. Dwa ciekawe gatunki ślimaków w Wielkopolsce. *Wydawnictwa Okręgowej Komisji Ochrony Przyrody*, 5, 108–114.
- Urbański J., 1952. Mięczaki osadów wczesno-postglacialnych w Lubiczu nad Drwęcą. *Z badań czwartorzędu*, 2, 515–541.
- Urbański J., 1957. Mięczaki z osadów holocenu w Żuchwie koło Kanarkowa (Ziemia Dobrzyńska). *Z badań czwartorzędu*, 8, 233–262.
- Wiktor A., 2004. *Ślimaki lądowe Polski*. Wydawnictwo Mantis, Olsztyn, 5–302.
- Wojciechowski A., 2000. *Zmiany paleohydrologiczne w środkowej Wielkopolsce w ciągu ostatnich 12 000 lat w świetle badań osadów jeziornych rynny kórnicko-zaniemyskiej*. Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu Adama Mickiewicza, Poznań, 5–236.
- Żurek S. & Dzięczkowi A., 1971. Próba rekonstrukcji rozwoju jezior kopalnych na torfowisku „Biebrza”. *Przegląd Geograficzny*, 43, 3, 404–425.
- Żurek S. & Pazdur A., 1999. Zapis zmian paleohydrologicznych w rozwoju torfowisk Polski. W: Pazdur A., Bluszcz A., Stankowski W. & Starkel L. (red.), *Geochronologia górnego czwartorzędu Polski w świetle datowania radiowęglowego i luminescencyjnego*, 215–228.

Summary

Calcareous lake deposits of Late Glacial and Holocene age are developed as lacustrine chalk and calcareous gyttja. They are usually underlain by fluvio-glacial sediments (sand and gravel) and covered by peat. These deposits fill up ancient melt-lakes, lakes and small water bodies formed during the final stage of deglaciation. The occurrence of different types of molluscan fauna have been noted by several authors from mentioned sediments representing the time span since the Late Glacial till the recent. Communities of subfossil snails and bivalves were detail studied in 54 localities distributed in the whole area of North Poland (Fig. 1, Tab. 1).

Three types of molluscan fauna can be distinguished. The first type is dominated by land snails, the second one corresponds with temporary water bodies, while the last one is connected with lakes. Each of them contains a few types of molluscan assemblages.

Communities with dominance of land snails are related to different types of biotops. Assemblages with forest snails and with mesophile species represents shady or partly shady environments and corresponds with Holocene (Figs 2 – T₁, 3). Fauna with *Vertigo genesii*, with *Vertigo parcedentata* and with *Perforatella bidentata* are indicators of humid habitats. The first two are regarded as typical for Late Glacial and open, tundra-type biotops. The third one is connected with moist forests (alderwood) developed mainly during Early Holo-

cene (Figs 2 – T_I, 3). In communities with *Pupilla muscorum loessica* and with *Vallonia pulchella* open-country molluscs prevail. The first mentioned represents dry arctic-steppe and cold climate (Pleniglacial and Late Glacial). The second one is typical for meadows developed during Holocene (Figs 2 – T_I, 3).

Four types of assemblages connected with temporary water bodies can be distinguished (Figs 2 – T_{II}, 3). Three of them (with *Pisidium stewartii*, with *Pisidium obtusale laponicum* and with *Gyraulus laevis*) corresponds with small temporary water bodies with very rich vegetation developed during the Late Glacial and Early Holocene, mainly Preboreal Phase. Community with *Valvata cristata* inhabited temporary reservoirs or small, shallow and strongly overgrown water bodies. It is commonly noted from deposits of Holocene age.

The last seven types of communities corresponds with permanent basins of stagnant water as well as slowly flowing rivers (Figs 2 – T_{III}, 3). Assemblages with *Lymnaeidae* and with *Bithynia tentaculata* are connected with littoral zones of the lakes partly overgrown by bulrush. Fauna with *Pisidium milium* occurs frequently in more open coastal zones. Malacocenoses with *Valvata piscinalis* and with *Pisidium nitidum* are characteristic for deep parts of the lakes. Communities mentioned above are connected with Holocene. The last two assemblages (with *Dreissena polymorpha* and with *Potamopyrgus antipodarum*) represents last century and reflects growing human impact.

Particular types of fauna described above correspond with phases of formation, development, declining, overgrowing and finally filling of the lakes (Fig. 4). Different communities of molluscs have been connected with ancient habitats in relation to the climate. Some of them occur mainly in deposits of Late Glacial age, while the other ones are noted from Holocene sediments (Fig. 5).

Environmental changes can be reconstructed basing on the sequence and variability of malacological communities. Three types of these successions can be distinguished. Type A represents evolution of small kettle. Land snails typical for relatively dry habitats prevail in the whole sequence. The occurrence of higrophile snails and water molluscs living in temporary water bodies is observed mainly in interval connected with Late Glacial and Early Holocene (Fig. 6 – S, T). Type B can be regarded as more typical ones. It was recognized in large number of localities. The oldest interval (Late Glacial) indicate evolution tundra-type environments into shallow kettles. During Younger Dryas and Early Holocene these depressions were replaced by lakes gradually filled by deposits and finally transformed into swamps and wet meadows (Fig. 6 – S, T). Type C illustrated the development of the large and deep lakes with well-spread littoral and sublittoral zones (Fig. 6 – S, T).

The sequences of molluscan assemblages enable to trace palaeoenvironmental changes during the Last Glacial and Holocene in North Poland. The studies documented the domination of land (tundra or sub-arctic steppe) environments in Pleniglacial and Late Glacial. The first phase of evolution of water bodies is connected with Alleröd Phase. Development of swamps, marches and shallow water bodies is connected with Younger Dryas. Some of these reservoirs transformed into peat-bogs, while the other ones became to deeper and larger and forming lakes. Fluctuations of ground water level, filling by the sediments and extension of vegetation were the main factors controlling the development of lakes during Holocene (Fig. 7). Limited human impact was noted only in a few localities.