

Геол. ап. Балк. пол. Ann. Geol. Penins. Balk.	59	111-129	Београд, децембар 1995 Belgrade, Decembre 1995
--	----	---------	---

UDC 56.016.4:551.73

Original scientific paper

ПАЛЕОНТОЛОГИЈА - PALEONTOLOGIE

CRUZIANA ACACENSIS SEILACHER -NEW INTERPRETATION OF ORIGIN-

by

Aleksandar Grubić*

An external cast from the Silurian Acacus Formation of Jabal Acacaus in Fazzan (locality of the Desio's collection, 1940; Libya) shows herringbone-shaped bands on bilobate base. This is typical *Cruziana acacensis* Seilacher. Fossil shows, however, new surprising details: mouth cast on the ventral surface, seven nodes on each side where external banded gills end, eye casts, nasal capsule apertures and posterior apertures of the general gill canals. This fossil was formed as an external cast from the external mould of an unknown and extinct Agnatha group with the presence of characteristic external banded gills. New fact of the *Cruziana acacensis* origin lead to the news and important inferences.

Key words: *Cruziana*, *Rusophycus*, trace fossils, gills, Agnatha, Chordata, Paleozoic.

The traces, which are formally referred as *Cruziana* d'Orbigny, belong to a group of conspicuous and interesting forms, often the only fossils within Lower Paleozoic strata.

The ichnogenus *Rusophycus* Hall is not considered separately in the present paper because it is largely covered by the ichnogenus *Cruziana* d'Orbigny following Seilacher (1970).

The ichnogenus *Cruziana* was described on a fossil material from the Ordovician of Bolivia and given its scientific name by d'Orbigny (1842) in honour of General Andreas de Santa Cruz, who united Bolivia and Peru under his power from 1836 to 1839. Since the introduction to literature, one of the most important works on trace fossils of *Cruziana* type was the monograph by Delgado (1885, 1887) based on the study of a large number of specimens from Portugal and illustrated with many excellent drawings. This publication much contributed to the taxonomic efforts within the

* University of Belgrade, Faculty of Mining and Geology, Institute of Regional Geology and Palaeontology, Karnenička 6, Belgrade.

ichnogenus. The monograph quoted twenty-one species and their derivatives, of which nine were new ones. This work has been continued to the present day and literally culminated in the publication on "Cruziana-Stratigraphy" by Seilacher (1970) in which the published *Cruziana* ichnospecies were revised to the newly set genetic criteria. Nineteen new ichnospecies were introduced. Later, some more recent species (e.g. *Cruziana tortworthi* Crimes, 1975a; etc) were added in the taxonomy of ichnogenus.

The taxonomic work within the ichnogenus *Cruziana* was paralleled by four more main lines of its investigation: discussion on properties of the ichnogenus itself, search for an explanation of its genesis, location of *Cruziana* ichnofacies in sea basins, and study of stratigraphic distribution of single ichnospecies.

The trilobite hypothesis prevailed in this century in the explanation of *Cruziana* genesis (see Crimes, 1975c; Baldwin, 1977). Expanded in the last time by general arthropod hypothesis (see Bromley & Asgaard, 1972; Shone, 1978).

Cruziana acacensis was described by Seilacher (1970) on a trace from Silurian of Acacus Mountain (Libya).

PALEONTOLOGICAL DESCRIPTION

Ichnogenus *Cruziana* d'Orbigny 1842

Cruziana acacensis Seilacher, 1970

Fig. 1 and Pl. I

1940. *Cruziana furcifera*; Desio, pp. 64–67, Tav. IV, Fig. 3; Tav. V, Fig. 3.

1969. *Cruziana* II; Seilacher, p. 118, Pl. 1.

1970. *Cruziana acacensis*; Seilacher, pp. 466–467; Fig. 7, 23, 24.

1987. *Cruziana acacensis*; Grubić, pp. 299–302, Fig. 1.

Material. A burrow cast of the anterior and ventral part and a cast of the lower head part of the most primitive Agnatha. Both from a locality at the western foot of Acacus Mountain between Serdeles and Ghat (N 25°29' E 10°25'), wherefrom Desio (1940) described the specimen of *Cruziana furcifera*. Both specimens are in the Museum of the Faculty of Geology and Mining, Belgrade.

Description. The first specimen of fossil (Fig. 1 and Pl I, Figs. 1, 2 and 3) is of coarse-grained microconglomeratic sandstone with brown patina of a somewhat harder external layer about 1 mm thick. Its shape is sub-conical. The fossil naturally ends anteriorly in a truncated conus, and has a fresh break on the posterior side.

The lower part of the fossil is preserved in the form of two unequally developed lobes, which are joined on the anterior side at the aperture. The left lobe, viewed by the observer, is 15 mm to 20 mm wide and 50 mm long, much damaged in erosional processes. The right lobe is 25 mm wide at the most and 55 mm long, with well preserved ornamentation. The fossil is therefore slightly asymmetrical. Generally, the lobes are gently convex, having the central furrow about 2 mm wide and about 2 mm deep.

Lobes are covered with oblique bands (ridges) gently curving and in the V-pattern converging toward the median furrow at an angle of 15° . There is a total of seven or eight bands along the median furrow and all over the fossil underside; the bands are about 2 mm wide, divided by 1 to 1.5 mm wide furrows 0.5 to 1 mm deep. Two bands pass from the left lobe over the median furrow onto the right lobe and under one or two right-lobe bands. The bands are sporadically noted to be longitudinally incompletely divided by a shallow furrow into two segments. Furthermore, the right lateral surface of the right lobe shows separations of the mentioned bands into a number of thinner bands which grow in number and reduce in width toward the periphery. The branches begin up to 1 mm wide, ending in only 0.5 mm width. Similar features are noted in the lower part of the other specimen (Pl I, Fig. 4), only the bands are distinctly wider, each longitudinally composed of two parts, and several bands are freely winding unconformable with the extent of adjacent bands. Also, distinct are two lobes.

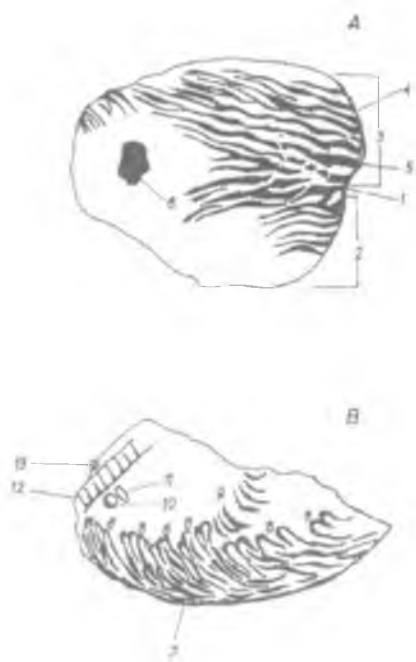


Fig.1. Sketch of the external cast with trace fossil of *Cruziana acacensis* Seilacher from Silurian of Jabal Acacus in SW Libya. A. The underside view of fossil: 1. median furrow (or line); 2. and 3. lobes; 4. casts of external banded gills; 5. furrows between casts of banded gills; 6. mouth cast; B. Left side view of fossil: 7. cast of external banded gills; 8. seven nodes with thin part of external banded gills; 9. arch-like furrows of posterior apertures of internal gill canal; 10. eye cast; 11. praespiracular cast; 12. supraorbital sensory canal; 13. nasal capsule aperture cast.

Сл.1. Скица спољашњег отиска са фосилним трагом *Cruziana acacensis* Seilacher из силура Џебел Акакуса у ЈЗ Либији. А. Изглед доње стране фосила: 1. средњи жљеб (или линија); 2. и 3. лобови; 4. отисак спољашњих тракастих шкрга; 5. бразда између отисака тракастих шкрга; 6. отисак уста; Б. Изглед фосила са леве стране: 7. отисак спољашњих тракастих шкрга; 8. седам чворова са танким деловима спољашњих тракастих шкрга; 9. лучне бразде задњих отвора унутрашњих шкржних канала; 10. отисци очију; 11. отисци преспиракуларних отвора; 12. супраорбитални сензорни канал; 13. отисак отвора назалних капсула.

Features of the lower part in either specimen fully correspond to what has been described in the literature as *Cruziana*. It is eye-catching, however, that textures of *Cruziana* type cover, in the former specimen, only a part of the mould, while its other parts show imprints that have not been known to the present time. These details are very important for a new interpretation of the former specimen's genesis (Grubić, 1987), but also have a much broader significance. The features are the following.

(1) Two lobes of the former specimen are divided by a median furrow only as far as an irregular aperture, about 10 mm wide and 7 mm high (Fig. 1–1), where

they join and the bands have not any more their typical V-pattern. The aperture shows also in the other specimen but it is only partially visible.

(2) Thin bands on the lower lateral parts of the mould, formed by division of wide bands from the lower part of the cast, join into distinct nodes (Fig. 1-8). There are six of them and an indication of the seventh one. Each of the nodes is a joint of five thin bands, except the first one of two bands. The nodes are in pairs. Similar nodes are visible on the other specimen (Pl. I, Fig. 4).

(3) Directly above the first node in the former specimen (Fig. 1-11 and 1-10), two elongated swellings, 3 mm long and about 2 mm wide, are showing. The posterior swelling is slightly larger than the anterior one, separated with a thin interarea. The swellings are in anterior lateral part, distinctly marked on the both halves of the mould.

(4) The upper surface of the burrow cast (Fig. 1-12) in the former specimen bears two subparallel well marked double ridges directly above the mentioned roundish swellings. Their length is about 22 mm. Each pair consists of an upper narrow ridge (about 1 mm wide) and a lower gently rounded ridge (about 4 mm wide). Moreover, the wider ridges are seen to be divided into eight oblique segments.

(5) Between two of the above mentioned ridge pairs, on the upper surface of the mould (or burrow cast), 15 to 22 mm wide, directly above the roundish swellings, impressions of two elongated apertures 2x1 mm are seen (Fig. 1-13). A barely discernible rising is half-way between the two apertures.

(6) Finally, two sets of three curving furrows, are above the fifth and sixth nodes (Fig. 1-9).

Comparisons. The *Cruziana acacensis* presently described as a part of the mould and as a trace fossil (second specimen) shows many similarities and dissimilarities with the other taxa in *Cruziana*s but it is very close to the type species of the ichnogenus – *Cruziana rugosa* d'Orbigny. The purpose of the present paper is not, however, to discuss details of the problems in taxonomy.

Stratigraphic position of *Cruziana acacensis* Seilacher is known from the Aca-cus Formation which is Silurian in age (Middle to Upper Landoverian and in part Wenlockian, Grubić, 1984).

THE INTERPRETATION OF *CRUZIANA ACACENSIS* ORIGIN

The bodily mould (first specimen) presently considered, has on its underside all features of the ichnogenus *Cruziana* (and some *Rusophycus* forms). But this is not enough to assume how the fossil was formed. In combination with its other features, however, the interpretation of origin of this form becomes quite certain and singular.

The aperture on the lower side of the specimen, where the right and left lobes join (Fig. 1-6), is certainly the mouth, or rather the mouth trace cast. It is not perfectly conserved but, typically, on the lower side of the head, like with many known Agnatha, and with some other fish groups (Acipenserida, Pterichthyes and Selachoida).

Two elongated mounds or swellings on the lateral parts of the mould can be ex-

plained in the following way. While anterior mounds on both sides are slightly smaller and certainly represent smallish eyes, the posterior ones can only be casts of praespiracular (praeorbital or praemandibular) openings, where these openings should be expected (by analogy with the position of praespiracular openings in amphyaspid Heterostraci). These are the openings through which water passes toward internal gills (Novitskaya, 1983). It is an important indirect evidence of the internal gills existence in these primitive forms. They probably had the form of gill slits like those found in Heterostraci, Osteostraci, Anaspida, and also suggested for Thelodonti.

Two double ridges on the hypichnial cast are marginal to the anterior dorsal part of the head, and are presumably the external pattern of supraorbital longitudinal sensory canals, like those found in cyathaspidiform Heterostraci (Novitskaya, 1982, Figs. 29 and 30).

The two small elongated apertures on the anterior dorsal part of the bodily mould can only be casts of the pair of nasal capsule apertures which were slightly below the openings. Like with Heterostraci, the capsules lie also on the cast at the orbit level or slightly forward. The barely discernible central mound between two nasal apertures can be the pineal node.

The most peculiar part of the head mould are nodes and bands joining them. From seven nodes, accommodated on the left fossil side and the same number on the right side. Two to five thin bands pass downward gradually joining into slightly thicker bands, and these finally in seven thick bands on the either side of the external mould in a herring–bone pattern (or V–marking) cover its lobes. This terminal part of the bodily mould is referred to in the literature as *Cruziana*. The published data on *Cruziana* type traces mostly refer to casts of thick major bands on the internal lobes and frequently noted thinner side bands in the external lobe zone. However, nodes in which these band casts get together and join have not been known to the description by Grubić (1987). Due to their lateral position on the head of the animal, they evidently left the trace only very rare in specific cases. Among the specimens examined by the present author, nodes are clearly shown and marked only on the first (Figs. 1–8 and Pl. I, Fig. 2) and partly on the second (Pl. I, Fig. 4) specimens of *Cruziana acacensis* Seilacher presently described. These organs are not existant in any group of modern fishes. There should be no doubt however, that nodes and bands on the lower fossil part represent external casts of complex external banded gill apparatus, the existence of which has not been known. External gills of some fish larvae (e.g. *Gymnarchus niloticus*, *Polypterus*, *Protopterus*, and *Lepidosiren*) have been supposed to be enigmatic exceptions. Their presence becomes now much clearer.

Two groups of short curved furrows, above the fifth and sixth nodes (Figs. 1–9 and Fig. 2), obviously take the place where the posterior apertures of the internal general gill canals should be. Supported by this fact, one can also state that Silurian *Cruziana*–produce Agnatha at the same time had internal gills.

Based on all the described features, the first specimen (Figs. 1 and Pl. I, Figs. 1, 2 and 3) of bodily mould with *Cruziana acacensis* Seilacher can generally be definitely interpreted as an external cast of external mould resulting from the anterior and lower part of a specific and very primitive Agnatha, which buried by accident its

snout only partially into soft sediment (at an angle of 40°) on the sea bottom while feeding. It is really only first third of complete trace of arched *Cruziana* (e.g. *Rusophycus*) type. It is not clear, however, because of what in this case animal stopped in this position and finished not his ordinary "loop" through the soft mud. This assumption is quite probable also because it seems certain that the animals were mud-eaters, which passively filled their jawless mouth and digestive tract while sliding long over the muddy bottom surface (Fig. 2) or by oblique arched burrying into the mud rich in organic mater. Mud is frequently found forcefully crammed into the mouth.

The question is, however, does it apply to all other species of the ichnogenus *Cruziana*, since even a superficial survey of their drawings and photographs show some similarities and significant dissimilarities among the known taxa. For instance Seilacher (1970) included in the genus *Cruziana* some forms (e.g. *Cruziana perucca*, *C. lineata*, *C. dilatata*, *C. polonica*, etc) which have few similarities with the type species in the genus. All these forms are morphologically so remote from *C. acacensis* that it would not be recommendable at the present time, to apply to them the same interpretation of the genesis. It suggest, however, that some of "*Cruziana*" ichnospecies are of an different origin (by arthropods, old echinoderms etc).



Fig. 2. Reconstruction of animal position by producing his *Cruziana* trace with external banded gills on the basin bottom.

Сл. 2. Реконструкција положаја животиње при формирању трага типа *Cruziana* уз помоћ спољашњих тракастих шкрга а на дну басена.

The last statement does not diminish the importance of general conclusion that *Cruziana acacensis* Seilacher and forms associated with it and the type ichnospecies *C. rugosa* d'Orbigny derive from the traces of external banded gills at the lower head parts of one extinct old group of Agnatha. The trace was left behind when, in the feeding action, the anterior part of the head with mouth and external banded gills was dragged through the surface layer of soft mud rich in organic matter while swimming directly above the bottom (Fig. 2).

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Cruziana acacensis Seilacher from Acacus Mountain (SW Libya) on the lower part of an bodily mould originated from external banded gills of the extinct primitive Agnatha group.

Taking mud from the bottom surface like mud-eaters, their banded gills and primitive thoracic folds left behind animal *Cruziana* type of traces varying in pattern and length. It may be valid also and for origin of all similar traces associated with *Cruziana acacensis* and *C. rugosa* but it is clear that some of *Cruziana* ichnospecies have nothing to do with this type of origin. The fact is that similar traces of *Cruziana* type have been known from the very beginning of the Cambrian system. May be even from Precambrian–Cambrian transition (Banks, 1970; Bergstrom, 1970; Young, 1972). The older forms partly differ from the younger ones but they have general features resembling to the type with "acacensis" origin. It indirectly suggest that chordates in the form of primitive ancestors of phylum, might had occurred as early as in the Ediacaran mutation diversification (or may be generatic explosion). Discovery of echinoderms in Ediacaran assemblage (Arkaria, Gehling, 1987) from Pound subgroup in S. Australia strongly supported this statement.

The presence of external banded gills in *Cruziana*-type of Agnatha as the oldest chordate, is a fact that has to be respected in the future paleontological and biological synthesis and evolutionary considerations. All consequences of the discovery are yet to be considered, but the first important inference is already clear: The oldest form of chordate gills is not that of only internal, but of either only external or a combination of external banded and internal gills.

The old, primitive *Cruziana*-produce Agnatha and their descendants with external banded gill apparatus existed on the Earth, according to their traces to the Triassic conclusive (Bromley & Asgaard, 1972; Shone, 1978) in fresh-water environments.

Cruziana-produce Agnatha have not been found in whole or parts of body fossils, first, because fish is generally only rarely fossilized and, if so, only under very specific conditions (as documented by Obručev, 1964), and, second, because they had not any solid skeleton nor even teeth-like scales like those of Thelodonti or sharks. Instead, primitive *Cruziana*-produce Agnatha, due to mud-eating, left numerosity of trace fossils as an evidence of their existence and activity, and exclusively rare bodily moulds like there described with trace of *Cruziana acacensis* Seilacher.

Acknowledgements

Author express his gratitudes to authorities of Geological Research and Mining Department of IRC Tripoli, for publishing permission. Special appreciation is extended to Dr Vladan Radulović, assistant professor on Faculty of Mining and Geology, Belgrade, for excellent photos of *Cruziana acacensis*.

Translated by the author

Геол. ан. Балк. пол. Ann. Geol. Penins. Balk.	59	111-129	Београд, децембар 1995 Belgrade, Decembre 1995
--	----	---------	---

УДК 56.016.4:551.73

Оригинални научни рад

ПАЛЕОНТОЛОГИЈА - PALEONTOLOGIE

CRUZIANA ACACENSIS SEILACHER –ИОВА ИНТЕРПРЕТАЦИЈА НАСТАНКА–

од

Александра Грубића

Један хипихнијално испупчен спољашњи отисак из сплурске Акакус формације са Џебел Акакуса у Фезану (из познате локалности из које потиче Десиова збирка, 1940, Либија) има на билобатној основи траке распоређене у виду "рибље кости". То је типична *Cruziana acacensis* Seilacher. Овај фосилни траг, међутим, има низ чудних детаља: отисак уста на вентралној страни, седам чворова са сваке стране са којих полазе спољашње тракасте шкрге, отиске: очију, отвора од назалних капсула, и од задњих отвора за опште шкржне канале. Овај фосил је настао као спољашњи позитивни отисак од спољашњег калуца главе једне непознате и изумрле групе Agnatha са карактеристичним тракастим шкргама. Нове чињенице о настајку *Cruziana acacensis* имају за последицу низ нових и значајних закључака.

Кључне речи: *Cruziana*, *Rusophycus*, фосилии трагови, шкрге, Agnatha, hordata, палеозонк.

УВОД

Трагови познати у науци под називом *Cruziana d'Orbigny* спадају у групу веома упадљивих и интересантних облика, који у стенама старијег палеозонка често представљају једине фосиле.

Ихногенус *Rusophycus* Hall се не издваја посебно у овом раду јер је он великим делом обухваћен ихногенусом *Cruziana*, слично као што је то урадио Seilacher (1970).

Ихногенус *Cruziana* описао је на фосилном материјалу пореклом из ордовицијума Боливије, и дао му је научно име d'Orbigny (1842) у част Andreasa de Santa Cruza, који је од 1836. до 1839. ујединио Боливију и Перу под својом влашћу.

После увођења у литературу један од најзначајнијих радова о траговима типа *Cruziana* била је обимна двотомна монографија од Delgada (1886, 1887) заснована на студији великог броја примерака из Португалије и попраћена многим одличним сликама. С овом публикацијом веома је унапређен рад на таксономији у оквиру ихногенуса. У тој монографији се цигира 21 врста и њихови деривати од којих су 9 нових. Тај посао је настављен све до данас и у правом смислу речи кулминирао је у познатој публикацији о стратиграфији *Cruziana* од Seilachera (1970). У њој је изведена ревизија свих објављених врста *Cruziana* и то на основу нових генетских критеријума. Број већ описаних врста је сведен на 11 али је уведено 19 потпуно нових од којих је само 6 успостављено на туђем, раније описаном, материјалу, а 13 на властитом. Овим врстама касније су придодате и неке новије (н.пр. *Cruziana tortworthi* Crimes, 1975, и др.).

Паралелно са таксономским радом у оквиру ихногенуса *Cruziana* одвијала су се још четири главна правца њиховог проучавања: (1) расправа о особинама самог ихногенуса *Cruziana*, (2) затим грађање за објашњењем генезе тих облика, (3) утврђивање положаја *Cruziana* ихнофације у морским басенима и (4) проучавање стратиграфске дистрибуције појединих ихноврста.

У овом веку потпуно је превладала трилобитска хипотеза у тумачењу генезе *Cruziana* (види: Crimes, 1975c; Baldwin, 1977). У последње време она је задобила форму опште артроподске хипотезе (види: Bromley & Asgaard, 1972; Shone, 1978).

Cruziana acacensis описана је од стране Seilachera (1970) на траговима који потичу из силурске Акакус формације са палиијског венца Џебел Акакус (Либија).

ПАЛЕОНТОЛОШКИ ОПИС

Ихногенус *Cruziana* d'Orbigny, 1842

Ихноврста *Cruziana acacensis* Seilacher, 1970, Fig. 1, Pl I, Figs. 1, 2, 3 i 4.

1940. *Cruziana furcifera* Desio, стр. 64–67, Tab. IV, Fig. 3 Tab. V, Fig. 3

1969. *Cruziana* II Seilacher, стр. 118, Pl. 1

1970. *Cruziana acacensis* Seilacher, стр. 466–467, Fig. 7, 23 и 24.

1987. *Cruziana acacensis* Grubić, стр. 299–302, Fig. 1.

Материјал. Једно камено језгро предњег и доњег дела а једно камено језгро само доњег дела главе од пеког најпримитивијег облика агната. Оба потичу из локалности са западног подножја планине Акакус између места Серделеса и Гата (N 25°29', E 10°25') из које је Desio (1940) описао врсту *Cruziana furcifera*. Оба примерка се налазе у музеју Рударско-геолошког факултета у Београду.

Опис. Први примерак фосилног трага (сл. 1 и Табла I, сл. 1, 2 и 3) је од крупнозрног делом микроконгломератичног пешчара са браон патином у виду нешто тврђег спољашњег омотача дебелог око 1 mm. Има субкоинчан

облик. На предњој страни се природно завршава у виду зарубљеног конуса а на задњој страни има свежи прелом.

Доњи део фосилног трага је сачуван у виду два неједнако развијена лоба, који се у предњем делу спајају на месту на коме се налази отвор. Леви лоб, у односу на посматрача, је широк 15 до 20 mm а дугачак је 50 mm и ерозионим процесима јаче је оштећен. Десни лоб је максимално широк 25 mm а дугачак 55 mm и са добро очуваном орнаментиком. Због тога је фосилни траг мало несиметричан. Генерално посматрано лобови су благо конвексни тако да је и средњи жљеб (средња линија) широк око 2 mm и дубок око 2 mm.

Лобови су прекривени косим тракама које су по пружању благо извијене и у виду латинског слова V конвергирају (V-marking) према средњем жљебу под углом од 15° . Уз средњи жљеб и на целој доњој страни фосила налази се 7 до 8 трака које су широке око 2 mm и раздвојене браздама широким 1 до 1,5 mm а дубоким 0,5 до 1 mm. Занимљиво је да две траке са левог лоба прелазе преко средњег жљеба на десни лоб и тамо подилазе под једну до две траке десног лоба. Местимично се запажа да су траке уздужно непотпуно подељене плитиким браздама на два дела. Сем тога, на десној бочној страни десног лоба запажа се да се поменуте траке раздвајају у виду више трака, којих даље према периферији има све више и све су тање. Прво су ови огранци широки до 1 mm а крањи само 0,5 mm. Сличне особине има и доњи део другог фосила (Таб. I, сл. 4) али се тамо јасно види да су траке шире и да је свака од њих уздужно састављена из два дела, затим да је више њих слободно извијано и несаслагасно са пружањем околних трака. Такође добро су видљиви лобови.

Карактеристике доњег дела оба примерка у потпуности одговарају оном што је у литератури познато под називом *Cruziana*. Упадљиво је, међутим, да на првом примерку текстуре типа *Cruziana* захватају само део језгра док се на његовим осталим деловима виде отиснути трагови, који до сада нису били познати. Управо ти детаљи су веома важни за ново тумачење генезе овог примерка (Грубић, 1987) али имају и много ширег значаја. Реч је о следећим особинама.

(1) На првом примерку два лоба су раздвојена средњим жљебом само до једног неправилног отвора, широког око 10 mm, а високог 7 mm (сл. 1,1). Код поменутог отвора лобови се спајају и траке немају више своју карактеристичну V-оријентацију. Значајно је да се тај отвор појављује и на другом примерку али је тамо видљив само делимично.

(2) Танке траке на доњим бочним деловима каменог језгра које су настале деобом широких трака са доњег дела језгра, групишу се у веома јасно изражене чворове (сл. 1,8). Њих има укупно шест а пасује се и део седмог чвора. У сваком од чворова прикупљено је по пет танких трака само у првом се налазе две. Чворови са своје стране груписани су по два. – Делимично исти такви чворови су видљиви и на другом примерку (Таб. I, сл. 4).

(3) Тачно изнад првог чвора на првом примерку (сл. 1,10 и 11) видљива су два дугуљаста испупчења дугачка до 3 mm, а широка око 2 mm. Задње

испупчење је нешто веће од предњег, а одвојена су танком преградом. Ова испупчења се налазе на предњем делу бочне стране и јасно су изражена на обе половине фосилног каменог језгра.

(4) На горњој страни каменог језгра (сл. 1,12) првог примерка, одмах изнад поменутих округластих испупчења налазе се два субпаралелна добро изражена дупла гребена. Они су дугачки око 22 mm. У сваком пару се налази један узан горњи гребен (широк око 4 mm). Сем тога на ширим гребенима се запажа да су попречно издељени у 8 косих сегмената.

(5) Између два претходно поменута гребенска пара, на горњој страни каменог језгра која је широка 15 до 22 mm, – непосредно изнад округластих испупчења, налазе се отисци два издужена отвора величине 2x1 mm (сл. 1,13). Између њих приближио на половини је једно једва видљиво узвишење.

(6) Копачно, изнад петог и шестог чвора налазе се две групе од три кратка лучна гребена који су међусобно растављени исто тако лучним жљебовима (сл. 1,9).

Упоредбења. Траг *Cruziana acacensis* који је описан у овом тексту показује низ сличности и разлика у односу на остале таксоне у ихногенусу *Cruziana*. То се веома јасно види из систематике ових облика коју је објавио Seilacher (1970, види сл. 7). Овај рад, међутим, нема задатак да се бави детаљима из те проблематике. Упоредбењима свих до сада описаних таксона међу *Cruziana*–ма тек треба да се позабаве систематичари и то на основу потпуно нових критеријума.

Стратиграфски положај. *Cruziana acacensis* Seilacher позната је из Акакус формације која је силурске старости (средњи до горњи ландоверн и делом венлок).

ИНТЕРПРЕТАЦИЈА НАСТАНКА CRUZIANA ACACENSIS

Фосилно камено језгро, које у ствари, како је то тачно истицао Seilacher (1970), – није прави фосилни траг него је "undertrac duplicate", – на доњој страни има све карактеристике ихногенуса *Cruziana* и неких облика ихногенуса *Rusophycus*. Само на основу тога тешко би се могло предпоставити како је тај траг настао. У комбинацији с другим његовим особинама, међутим, интерпретација генезе тог облика постаје веома извесна и једнозначна.

Отвор на доњој страни примерка код кога се спајају леви и десни лоб (сл. 1,6) сасвим сигурно представља усни отвор, односно тачније: отисак трага усног отвора. Карактеристично је, при томе, да се тај отвор налази на доњој страни главе као и код низа већ познатих *Agnatha*, затим код неких других група риба: *Acipenseridae*, *Pterichthyes* и *Selachioidei*.

Два дугуласта испупчења на бочним деловима отиска трага могу се објаснити на следећи начин. Предња испупчења са обе стране су нешто мања и свакако представљају невелике очи, а задња могу да буду само отисци трагова преспиракуларних (около–очних односно премандибуларних) отвора, јер се налазе тачно на месту на коме се ти отвори могу да очекују (по аналогiji са положајем преспиракуларних отвора код амфиспидних *Hetero-*

straca). Реч је о отворима кроз које улази вода према унутрашњим шкргама (Повицкаја, 1983). То је важно посредно сведочанство да су унутрашње шкрге заиста постојале код ових примитивних облика. Вероватно је да су имале форму шкржних цепова какви су утврђени код Heterostraca, Osteostraca, Anaspidia, а мисли се да су их имали и Thelodonti.

Два душла гребеца на горњем делу отиска трага чине ободу предњем дорзалном делу главе и по свему судећи представљају спољашњи рељеф уздужних супраорбиталних сензорних капала какви се налазе и код циатас-нидиформних Heterostraca (Повицкаја, 1983).

Два мала издужена отвора на предњем дорзалном делу главе могу да буду само отисци трагова парних отвора назалних капсула, које су се налазиле нешто мало испод тих отвора, као и код Heterostraca ове капсуле и на камском језгру леже на пшвоу орбита или мало испред њих. Мало узвишење једва видљиво, на средњим између носних отвора, може да буде писална квржица.

Најчуднији део отиска трага главе су чворови и траке повезане са њима. Из седам чворова, смењених са леве стране фосила и исто толико са десне стране, на доле полазе прво две до пет гачких трака. Оне се, затим постепено спајају у нешто дебље гачке, а ове коначно у 7 још дебљих трака с једне и друге стране фосилног отиска трага и у виду "рибље кости" (односно V-marking) прекривају његове лобове. Управо овај последњи део отиска је у литератури познат под називом Cruziana. У објављеним подацима о траговима типа Cruziana већином познати су отисци дебљих главних трака на унутрашњим лобовима, а често се запажају и тање траке са стране у зони спољашњих лобова. Међутим, чворови у којима се отисци тих трака скупљају и повезују, нису били познати све до првог описа у тексту Грубића (1987). Очигледно је да су они, због бочног положаја на глави бивше животиње, оставили свој траг само у ретким и јако специфичним случајевима. Међу примерцима, које је аутор ових редова прегледао, чворови се виде јасно и добро изражени само на првом примерку (сл. 1 и Таб. I) а делимично и на другом примерку (Таб. I, сл. 4) *Cruziana acacensis* Seilacher који су овде и описани. Овакви органи не постоје ни код једне групе савремених риба. Не би требало сумњати, међутим, у то да чворови и траке на доњем делу фосила представљају отиске трагова сложеног спољашњег шкржног апарата, чије постојање до сада није било познато. Спољашње шкрге на ларвама неких риба (н.пр. *Gymnarchus niloticus*, *Polypterus* и *Lepidosiren*) сматране су само за загонетне изузетке. Сада њихово присуство постаје знамо јасније.

Две групе кратких лучних гребеца, који леже изнад петог и шестог чвора (сл. 1,9; и Таб. I, сл. 2), очигледно заузимају место на коме треба да се налазе задњи отвори унутрашњих општих проводних шкржних канала. Ослањајући се на ту чињеницу такође се може тврдити да су силурске Cruziane у исто време имале и унутрашње шкрге.

На основу свих ових карактеристика први примерак (сл.1, Таб. I, сл. 1, 2 и 3) *Cruziana acacensis*, посматран у целини може недвосмислено да се интерпретира као отисак настао од фосилног трага – калуца предњег и доњег дела главе од једне специфичне и јако примитивне форме Agnatha која је само

делимично зарила своју њушку у меки седимент (по углом од 40°) на морском дну у процесу исхране. У ствари то је само прва трећина комплетног "лучног" облика *Cruziana* (односно *Rusophycus*-а). Није јасно, међутим, зашто је у овом случају животиња стала у овом положају, а није завршила свој уобичајени "лулинг" кроз седимент. Ова предпоставка има велику дозу вероватноће због тога што изгледа поуздано да су те животиње биле муљоједи, који су пасивно пунили своја безвилучна уста и пробавни тракт или дугим клижењем по муљевитом дну или снажним косим (а некада и бочним лучним) наглим заривањем у муљ богат органским материјалом. У многим случајевима муљ је јаче набијан у уста при јачим трзајима.

У односу на слојну површину први примерак *Cruziana acacensis* има искошен положај (под углом од око 40°) према доле и на тај начин изи леда као почетна фаза у формирању једног, срећом, незавршеног *Rusophycusa* (Seilacher, 1970).

Поставља се питање, међутим, да ли то исто важи и за све остале врсте у ихногенусу *Cruziana* с обзиром да већ и латимичан преглед њихових цртежа и фотографија показује да међу познатим таксонима има и значајних разлика. Тако је Seilacher (1970) под род *Cruziana* подвео и неке форме које са типском врстом у роду имају веома мало сличности (н.пр. *Cruziana perucca*, *C. lineata*, *C. dilatata*, *C. polonica* и др.). Сви ти облици толико су морфолошки удаљени од *C. acacensis* да би, у овом моменту, било неупутно да се и на њих примењује исто тумачење генезе. То сугерише, међутим, да неке ихноврсте "*Cruziana*" имају другојачије порекло везано заиста за кретање артропода, ехинодермата и сл.

Последња констатација, међутим, ништа не умањује значај основног открића: да *Cruziana acacensis* Seilacher и сви облици који се слажу са њом и типском врстом у ихногенусу *Cruziana rugosa* d'Orbigny потичу, у ствари, од трагова спољашњих шкрга са доњих делова главе неке још непознате старе групе Agnatha. Тај траг су оне оставиле за собом када су, у процесу исхране, предњи део главе, на коме су се налазила уста и спољашње тракасте шкрге, вукле кроз површински мекани слој муља богат органским материјалом пливајући непосредно изнад дна (сл. 2).

ДИСКУСИЈА И ЗАКЉУЧАК

Cruziana acacensis Seilacher из планине Акакус (ЈЗ Либија) на доњем делу једног каменог језгра настала је од трага спољашњих тракастих шкрга једне примитивне и потпуно изумрле групе Agnatha, које су, као муљоједи, узимале муљ са површине морског дна. При томе њихове тракасте шкрге и парни грудни набори остављали су иза животиње траг *Cruziana*-типа, који је варирао по изледу и дужини. То исто може да важи такође и за настапак свих облика сличних са *Cruziana acacensis* и *C. rugosa* али је исто тако извесно да неке од "*Cruziana*" ихноврста немају ништа заједничко с овим начином настанка.

Чињеница је да су слични трагови типа *Cruziana* познати од самог почетка камбријског система. Можда чак и са границе камбријум–прекамбријум (Banks, 1970; Bergstrom, 1970; Young, 1972). Старији облици се делимично разликују од млађих али по општем изгледу ипак подсећају на форме чији постанак је по типу "acacensis". То посредно сугерише да су се хордати, у виду примитивних предака тог стабла, појавили можда већ у едпакарској мутационој диверзификацији (или можда генеричкој експлозији). Откриће ехинодермата у едпакарској заједници (Arkava, Gheleng, 1987) у подгрупи Round у Ј. Аустралији иде јакo у прилог том закључку.

Присуство спољашњих тракастих шкрга код "*Cruziana* животиња" као најстаријих представника хордата, је чињеница која се у будуће мора поштовати и у палеонтолошким и у биолошким синтезама и еволуционистичким разматрањима без обзира на то што ти механи делови главе нису могли да се фосилизују. Све последице овог открића тек треба да буду откриване али је први важап закључак већ сада јасан: најстарији облик хордатских шкрга нису само унутрашње већ или само спољашње или комбинација спољашњих тракастих и унутрашњих шкрга.

Старп примитивни агнати творци *Cruziana* трагова и њихови потомци са спољашњим тракастим шкржним апаратом живели су на Земљи, судећи по њиховим траговима, закључно до тријаса (Bromley & Asgaard, 1971; Shone, 1978) и то у морским али и у слатководним срединама.

Агнати творци *Cruziana* у целини или у деловима до сада нису пронађени у фосилном стању, прво, због тога што се рибе генералио фосилизују изузетно ретко и то само под веома специфичним условима (као што је то документовано доказао Обручев, 1964) и, друго, зато што ове агнате пишу имале никаквог чврстог скелета па чак ни зуболике крљушти какве су имали *Thelodonti* и ајкуле. У замену за то ти примитивни агнати су, због исхране муљем, оставили за собом многобројне фосилне трагове који сведоче о њиховом постојању и начину живота. Пожекад, али изузетно ретко за њима су остала и камена језгра као што је ово описано у овом раду као *Cruziana acacensis* Seilacher.

ЗАХВАЛНОСТ

Аутор ових редова се захваљује ауторитетима ИРЦ–а из Триполија који су дозволили да се објави овај опис *Cruziana acacensis*. Сем тога посебну захвалност заслужио је и доцент РГФ у Београду, др Влада Радловић за веома успеле фотографије каменог језгра.

REFERENCES – ЛИТЕРАТУРА

- Baldwin C. T., 1977: Internal structures of trilobite trace fossils indicative of an open surface burrow origin.– *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 21, 4, 273–284.
- Banks N. L., 1970: Trace fossils from the Late Precambrian and Lower Cambrian of Finnmark, Norway. In: T.P.Crimes & J.C.Harper (ed.) *Trace fossils*, Geological Journal, spec. issue, 319–34.
- Bergstrom J., 1970: *Rusophycus* as an indication of early Cambrian age – *Ibid*, 3, 35–42.
- Bromley R. G. & Asgaard, U., 1972: Notes on Greenland trace fossils. 1. Freshwater *Cruziana* from the Upper Triassic of Jameson Land, East Greenland – *Grenlands Geologiske Undersøgelser, Rapport* 49, 1–13.
- Crimes T. P., 1975a: Trilobite traces from the Lower Tremadoc of Tortworth – *Geological Magazine*, 112, 1, 33–46.
- Crimes T. P., 1975b: The stratigraphical significance of trace fossils. In: R. W. Frey (ed.), *The study of Trace fossils*, Springer Verlag, 109–130.
- Crimes T. P., 1975c: The production and preservation of trilobite resting and burrowing traces – *Lethaia*, 8, 1, 35–48.
- Delgado J. F. N., 1885: Etude sur les Bilobites et autres fossiles des Quartzites de la base du Systeme Silurique du Portugal.– *Section des travaux geologiques de Portugal*, 1–113.
- Delgado J. F. N., 1887: Etude sur les Bilobites. Supplemente – *Ibid*, 1–74.
- Desio A., 1940: Vestigia problematiche paleozoiche della Libia.– *Annali Museo Libico di Storia Naturali*, 2, 47–92.
- Gehling J. G., 1987: Earliest known echinoderm – a new Ediacaran fossil from the Pound Sub-group of South Australia.– *Alcheringa*, 11, 337–345.
- Goldring R., 1984: The formation of trace fossil *Cruziana* – *Geological Magazine*, 121.
- Grubić A., 1984: Geological map of Libya 1:250.000 Sheet South Any Explanatory Booklet.– *Industrial Research Centre*, 1–61.
- Grubić A., 1987: Origin of *Cruziana* – *Comptes rendus Société géologique de la Serbe*, 1985–1986, 299–302, (1988).
- Hantzschell W., 1975: Trace fossils nad Problematica. In: R. C. Moore (ed), *Treatise of Invertebrate Paleontology Pt. W.*, Geological Society of America and University of Kansas Press W54–W55, W101–W103.
- Novitskaya L. I., 1983: Stroenie drevnih besčeljustnyh Trudy Paleontologičeskogo instituta Akademii nauk SSSR, 196, 1–184.
- Obručev D. V., 1964: Tip Chordata. Vetr Agnatha. Osnovy Paleontologii, Besčeljustnye ryby. Spravočnik.– *Izdateljstvo Nauka*, 15–78.
- Orbigny A. d', 1839: Voyage dans l'Amerique méridionale.– *Atlas. Edit. Levrault*.
- Orbigny A. d', 1842: Voyage dans l'Amerique méridionale. Paléontologie – Edit. Bertrand and Levrault.
- Seilacher A., 1969: Sedimentary rhythms and trace fossils in Paleozoic sandstones of Lybia. In: W. H. Kanes (ed.), *Geology, Archaeology and Prehistory of the Southwestern Fazzan, Lybia*. Petrol. Exploration Society of Lybia, 11th Ann. Field Conf., 117–123.
- Seilacher A., 1970: *Cruziana* stratigraphy og "nonfossiliferous" Paleozoic sandstones. In: T. P. Crimes & J. C. Harper (ed), *Trace fossils*, Geological Journal, spec. issue, 3, 447–476.
- Shone R., 1978: Giant *Cruziana* from the Beaufort Group.– *Transactions of Geological Society of South Africa*, 81, 327–329.
- Webby S. D., 1970: Late Precambrian trace fossils from New South Wales.– *Lethaia*, 3, 79–109.
- Young F. G., 1972: Early Cambrian and older trace fossils from the Southern Cordillera of Canada – *Canadian Journal of Earth Science*, 9, 1–17.

PLATE I ТАБЛА

- Fig. 1. The photography of underside view of external cast with *Cruziana acacensis* Seilacher (first specimen), x 2.
Сл. 1. Фотографија доње стране спољашњег отиска са *Cruziana acacensis* Seilacher (први примерак), x 2.
Fig. 2. The photography of leftside view of external cast with *Cruziana acacensis* Seilacher (first specimen), x 2.
Сл. 2. Фотографија леве стране спољашњег отиска са *Cruziana acacensis* Seilacher (први примерак), x 2.
Fig. 3. The photography of upper side view of external cast (first specimen), x 1.
Сл. 3. Фотографија горње стране спољашњег отиска (први примерак) x 1.
Fig. 4. The photography of right underside view of *Cruziana acacensis* Seilacher (second specimen), x 1,5.
Сл. 4. Фотографија полудесне доње стране *Cruziana acacensis* Seilacher (други примерак), x 1,5.

PLATE I ТАБЛА

