

UDK 562.02:551.761(497.12) = 863

Karnijska školjčna favna na Lesnem brdu in njen paleobiološki pomen

The Karnian bivalves (Mollusca) from Lesno brdo, Slovenia, NW Yugoslavia and their paleobiological significance

Bogomir Jelen

Geološki zavod Ljubljana, Dimičeva 14, 61000 Ljubljana

Kratka vsebina

Biostratinomska raziskava je pokazala, da moremo najdišče Lesno brdo obravnavati kot nahajališče fosilne biocenoz. Raziskovanje je potekalo po sistemskih shemah sestave in delovanja združbe. Za označitev taksonomske in količinske sestave sem uporabil opisne in numerične metode. Vplive na sestavo združbe smo proučevali z geokemičnimi, sedimentološkimi in paleoekološkimi metodami. Da bi spoznal in pojasnil delovanje združbe, sem raziskoval funkcijo organizmov z metodo adaptivne funkcionalne morfologije kot odnosom med obliko organizma, okoljem, načinom življenja in evolucijo. Nastanka novih vrst in podvrst na nahajališču Lesno brdo ne uvrščam v selektivno, ampak v hitro simpatrično adaptivno speciacijo in subspeciacijo. Določen je bil tudi vpliv topografskih in hidrografske razmere na speciacijo in subspeciacijo ter evolucijsko konvergenco pri rodovih *Trigonodus* in *Myophoria*. Paleobiogeografske razlike in podobnosti v južnih Alpah imajo ekološki vzrok. Pogled v biofaciese in biokronologijo južnoalpskih nahajališč je opozoril na ekostratigrafijo in diakronost, dvojne pojmov, ki smo ju pri nas doslej premalo upoštevali.

Abstract

The performed biostratinomic investigation indicated that the locality Lesno brdo should be considered and studied as a locality of fossil biocenosis. The investigation was carried out according to schemes of the composition and of functioning of the community. For establishing the taxonomical and quantitative composition of the community descriptive and numerical methods were used by the author. The influences on the composition of the community were studied by geochemical, sedimentological and paleoecological methods. To establish and understand the functioning of the community in ones existing ecosystem fossils were investigated by the methodology of adaptive functional morphology as the relations between the shape of the organism, environment, living habit and evolution. The origin of new species and subspecies in the Lesno brdo locality is

Raziskava je bila napisana in predložena kot disertacijsko delo junija leta 1982, zato kasnejše reference niso upoštevane.

Research work was brought to a conclusion and submitted as a thesis in June, 1982. Consequently, the references published later are left out of consideration.

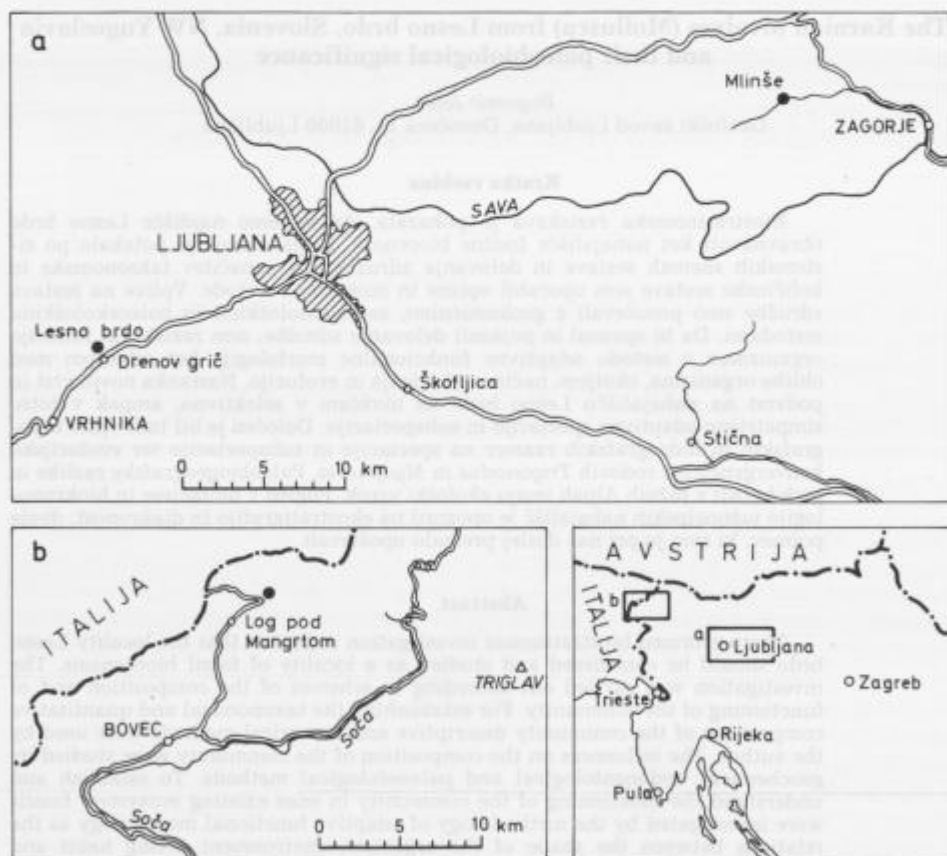
not placed into the selective, but into the fast sympatric adaptive speciation and subspeciation. Also the influence of topographical and hydrographical conditions on speciation and subspeciation, as well as on the evolutionary convergence of genera *Trigonodus* and *Myophoria* was established. The paleobiogeographical differences and similarities in the region of the Southern Alps have an ecological reason. Insight into biofacies and biochronology of the southern alpine localities drew attention to ecostratigraphy and diacronicity, two notions to which in this country until recently hardly any attention was dedicated.

Uvod

V delu obravnavam fosilno školjčno favno na Lesnem brdu pri Drenovem griču (sl. 1 a), ki so jo v preteklosti omenjali, vendar je ostala doslej neraziskana.

V analizo fosilne makrofavne nahajališča sem se vključil:

1. s kartiranjem vseh izdankov na območju, kjer fosilonosne plasti izdanjajo,



Sl. 1. Položajni skici najdišč Lesno brdo pri Drenovem griču in Mlinše pri Zagorju (a) ter Log pod Mangrtom (b)

Fig. 1. Generalized locality maps presenting the sample localities Lesno brdo near Drenov grič, Mlinše near Zagorje (a), and Log pod Mangrtom (b)

2. z določitvijo najprimernejših golic za vzorčenje glede na možnosti vodoravnih in navpičnih vzporejanj v prostoru,

3. s stratimetričnim snemanjem golic,

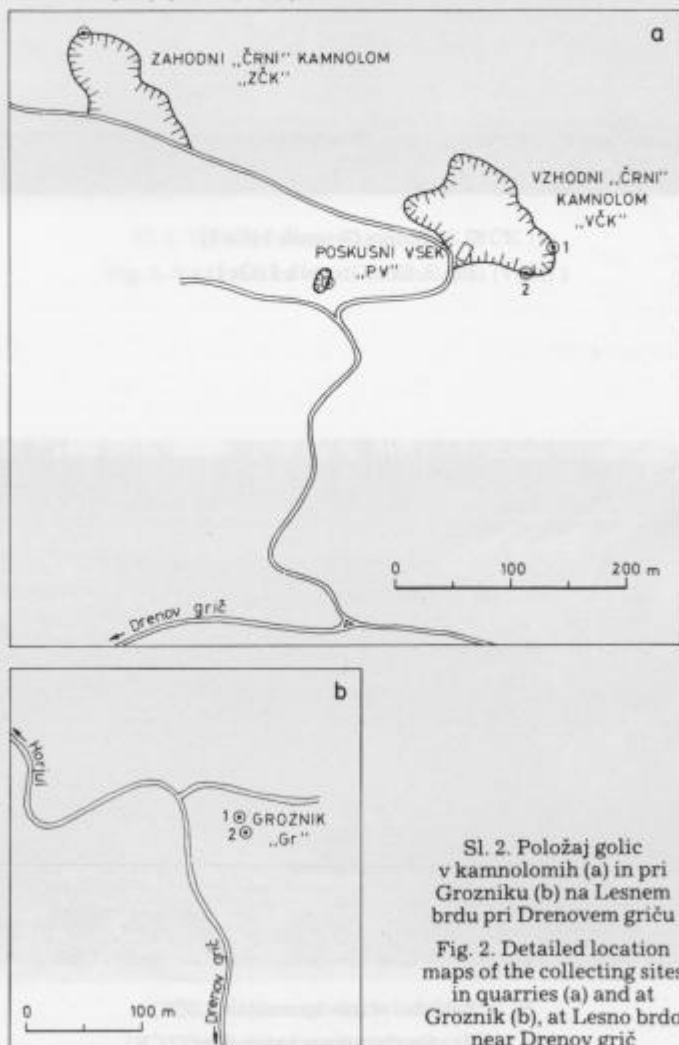
4. z natančnim vzorčenjem in biostratinomskim opazovanjem makrofavne,

5. z laboratorijsko preparacijo fosilov in

6. z načrtovanjem nadaljnje raziskave.

Po kartiranju golic sem se odločil za stratimetrično snemanje in natančno vzorčenje makrofavne na štirih golicah:

1. Groznik (Gr) (sl. 2 b, 3, 8)
2. Zahodni »črni« kamnolom (ZČK) (sl. 2 a, 4, 8)
3. Vzhodni »črni« kamnolom (VČK) (sl. 2 a, 5, 8)
4. Poskusni vsek (PV) (sl. 2 a, 6, 8).



Sl. 2. Položaj golic v kamnolomih (a) in pri Grozniku (b) na Lesnem brdu pri Drenovem griču

Fig. 2. Detailed location maps of the collecting sites in quarries (a) and at Groznik (b), at Lesno brdo near Drenov grič



Sl. 3. Golica Groznik 1 (Gr 1)

Fig. 3. Site Groznik 1 (Gr 1)



Sl. 4. Zahodni »črni« kamnolom (ZČK)

Fig. 4. Site zahodni »črni« kamnolom (ZČK)



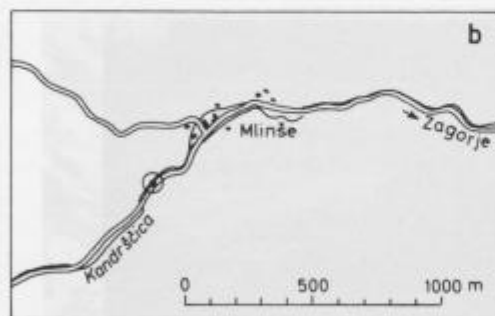
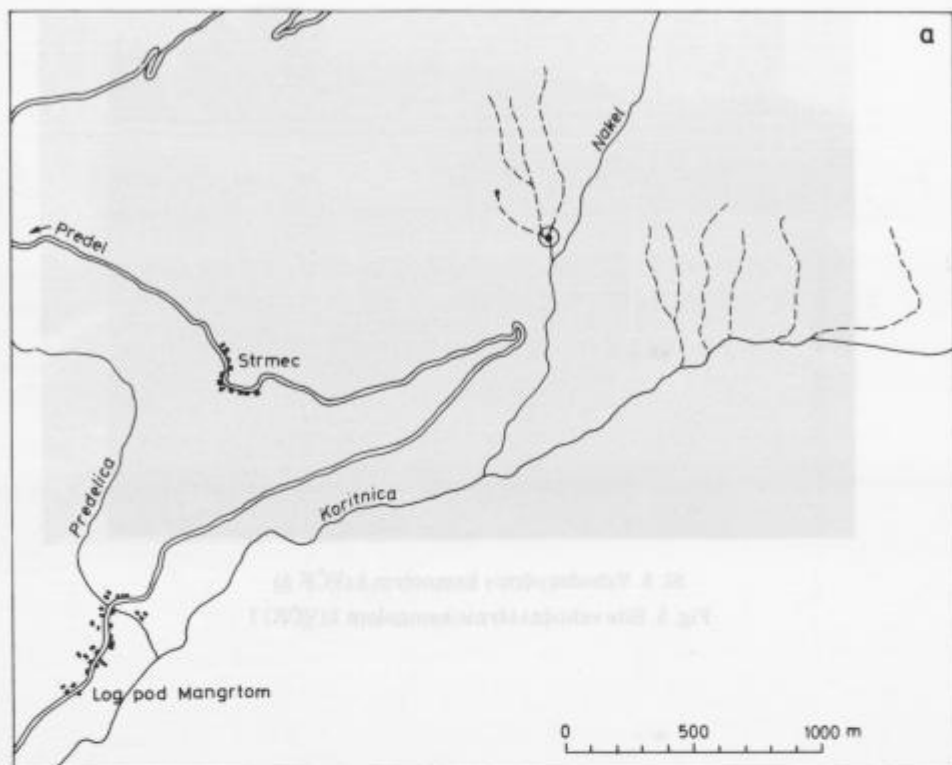
Sl. 5. Vzhodni »črni« kamnolom 1 (VČK 1)

Fig. 5. Site vzhodni »črni« kamnolom 1 (VČK) 1



Sl. 6. Golica »poskusni vsek« (PV)

Fig. 6. Site »poskusni vsek« (PV)



Sl. 7. Položaj golic nahajališč Log pod Mangrtom (a) in Mlinše pri Zagorju (b)

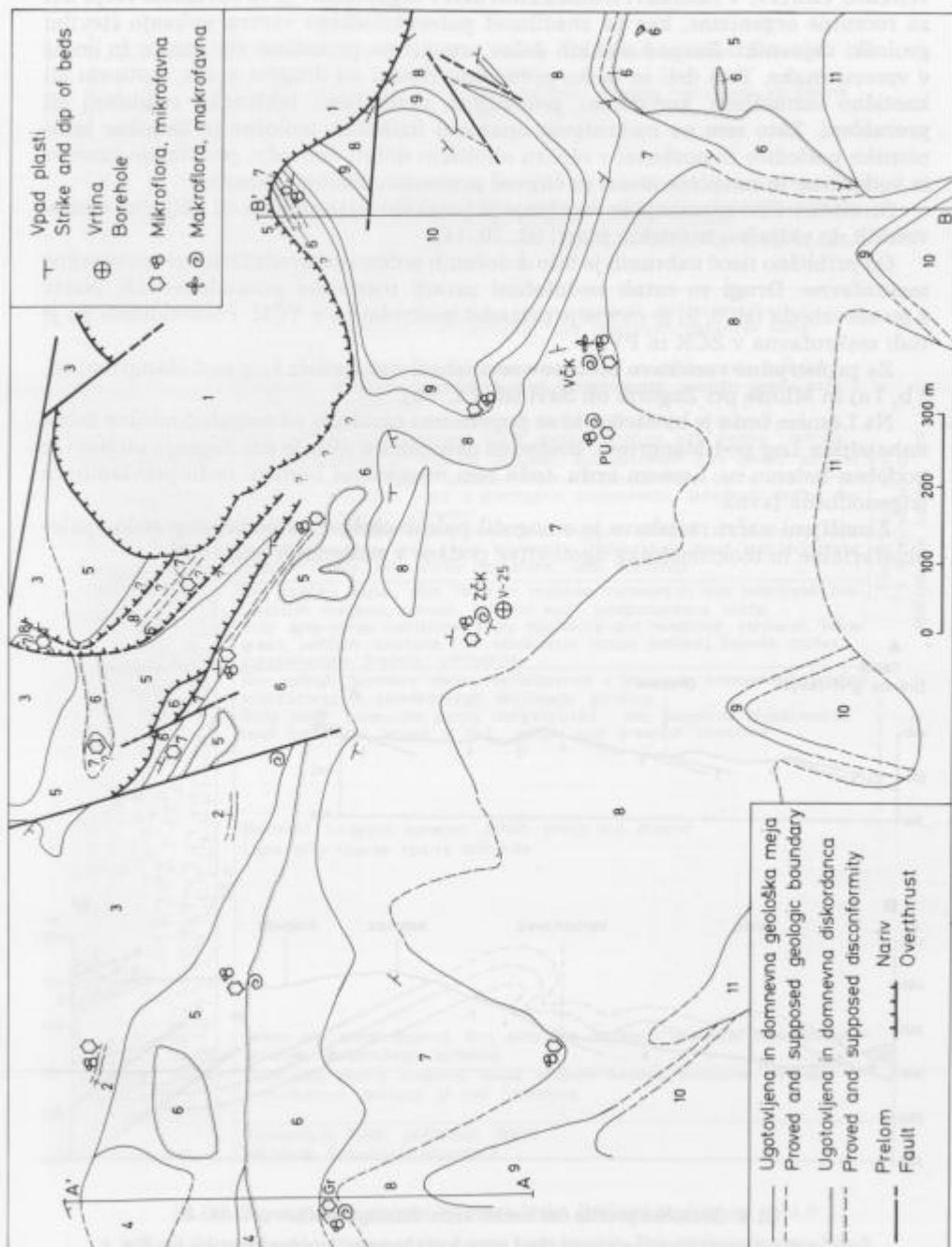
Fig. 7. Detailed location maps of the collecting sites at Log pod Mangrtom (a) and Mlinše near Zagorje (b)

Sl. 8. Geološka karta Lesnega brda

11 Holocen, 10 Tuval: klastični člen, 9 Tuval: karbonatni člen, 8 Jul: zgornji klastični člen, 7 Jul: karbonatni člen, 6 Jul: spodnji klastični člen, 5 Cordevol: sivi rožnati grebenski apnenec, 4 Cordevol: grobozrnati sivi dolomit, 3 Langobard: tufski peščenjak, 2 Langobard: ploščati črni apnenec, 1 Karbon in perm: kremenov peščenjak in konglomerat ter skrilavi muljevec

Fig. 8. Geological map of Lesno brdo area

11 Holocene, 10 Tuvanian: clastic member, 9 Tuvanian: carbonate member, 8 Julian: upper clastic member, 7 Julian: carbonate member, 6 Julian: lower clastic member, 5 Cordevolian: gray and pink reef limestone, 4 Cordevolian: gray coarse sparry dolomite, 3 Langobardian: tuffaceous sandstone, 2 Langobardian: black platy limestone, 1 Carboniferous and Permian: quartz sandstone and conglomerate, and shale



Podrobnost zaznav in pravilnost rezultatov analize sta odvisni od števila in velikosti vzorcev. V raziskavi fosiliziranih delov organizmov je ta odvisnost večja kot za recentne organizme, ker na značilnost paleontološkega vzorca vplivajo številni geološki dejavniki. Razpad mehkih delov organizma prizadene vse vzorce in enote v vzorcu enako. Trdi deli so lahko preneseni, zbrani na drugem kraju, sortirani ali kaotično razmeščeni, korodirani, polomljeni, raztopljeni, tektonsko zmaličeni ali preraščeni. Zato sem na makrofavni opazoval fizikalne, biološke in kemične tafonomske posledice in poskušal v okviru okoliščin dobiti čimvečjo populacijo vzorcev iz vodoravne in navpične smeri in čimveč primerkov fosilov v vzorcu.

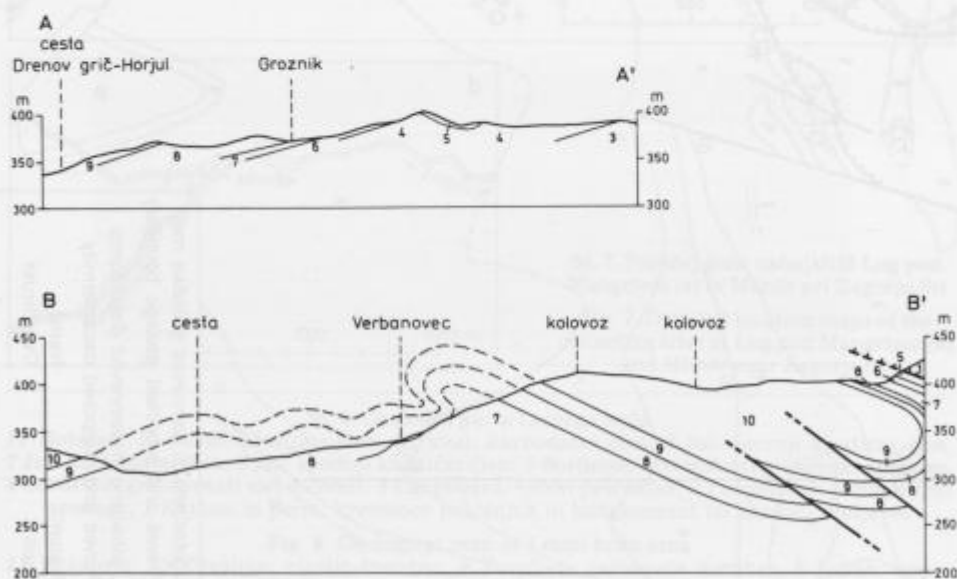
Stratimetrično snemanje in vzorčenje je potekalo sistematično od vključno cordevolskih do vključno tuvalskih plasti (sl. 10–14).

Od približno tisoč nabranih je bilo določenih sedemstodevetinšestdeset primerkov makrofavne. Drugi so ostali nedoločeni zaradi tektonske poškodovanosti. Nariv s severovzhoda (sl. 8, 9) je močnejše prizadel makrofavno v VČK. Poškodovana pa je tudi makrofavna v ZČK in PV.

Za primerjalno raziskavo biotopov sem izbral nahajališči Log pod Mangrtom (sl. 1 b, 7 a) in Mlinše pri Zagorju ob Savi (sl. 1 a, 7 b).

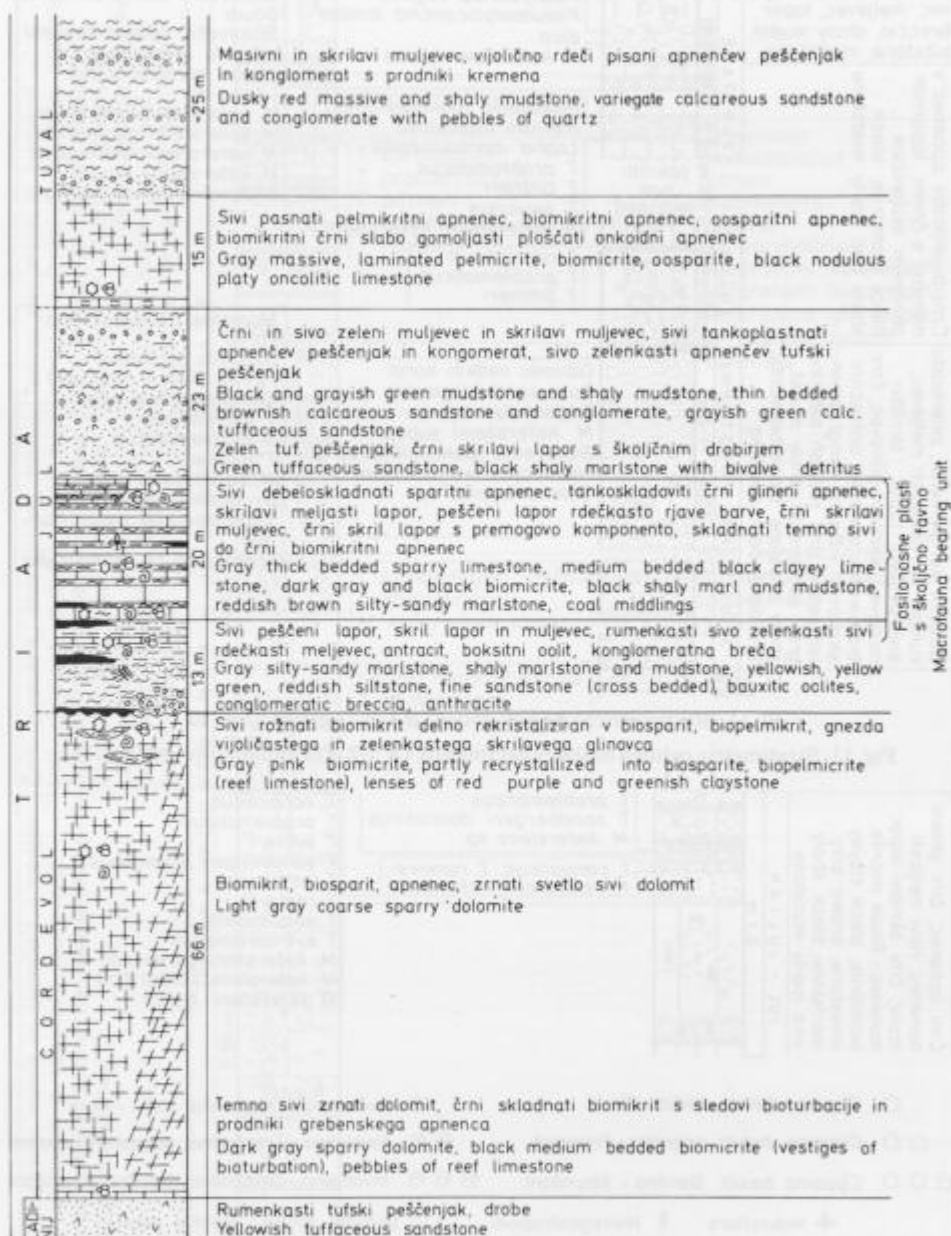
Na Lesnem brdu je biofacies, ki se popolnoma razlikuje od megalodontidne favne nahajališča Log pod Mangrtom. Biofacies nahajališča Mlinše pri Zagorju ob Savi je podoben tistemu na Lesnem brdu, toda tam manjka na Lesnem brdu prevladujoča trigonodusna favna.

Zamišljeni načrt raziskave je omogočil paleobiološke, paleobiogeografske, paleobiofacialne in biokronološke ugotovitve podane v naslednjih poglavjih.



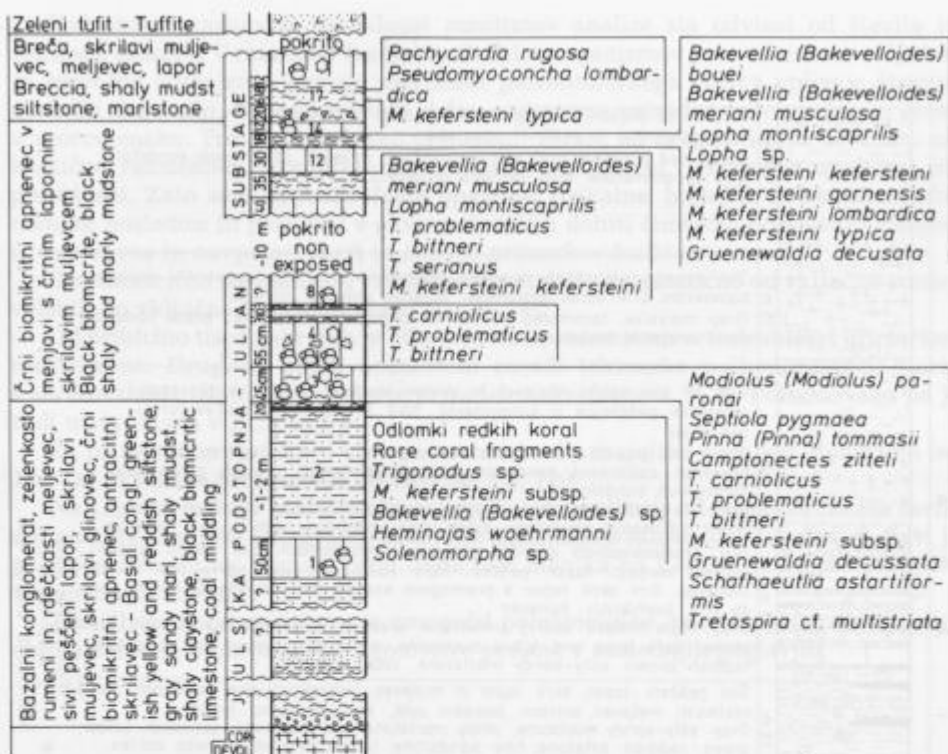
Sl. 9. Geološka profila čez Lesno brdo. Razlaga znakov pri sliki 8

Fig. 9. Geological sections across the Lesno brdo terrain. For explanation see Fig. 8



Sl. 10. Stratigrafski stolpec Lesnega brda. Razlaga znakov na sliki 8

Fig. 10. Stratigraphic column of the Lesno brdo terrain. For explanation see Fig. 8



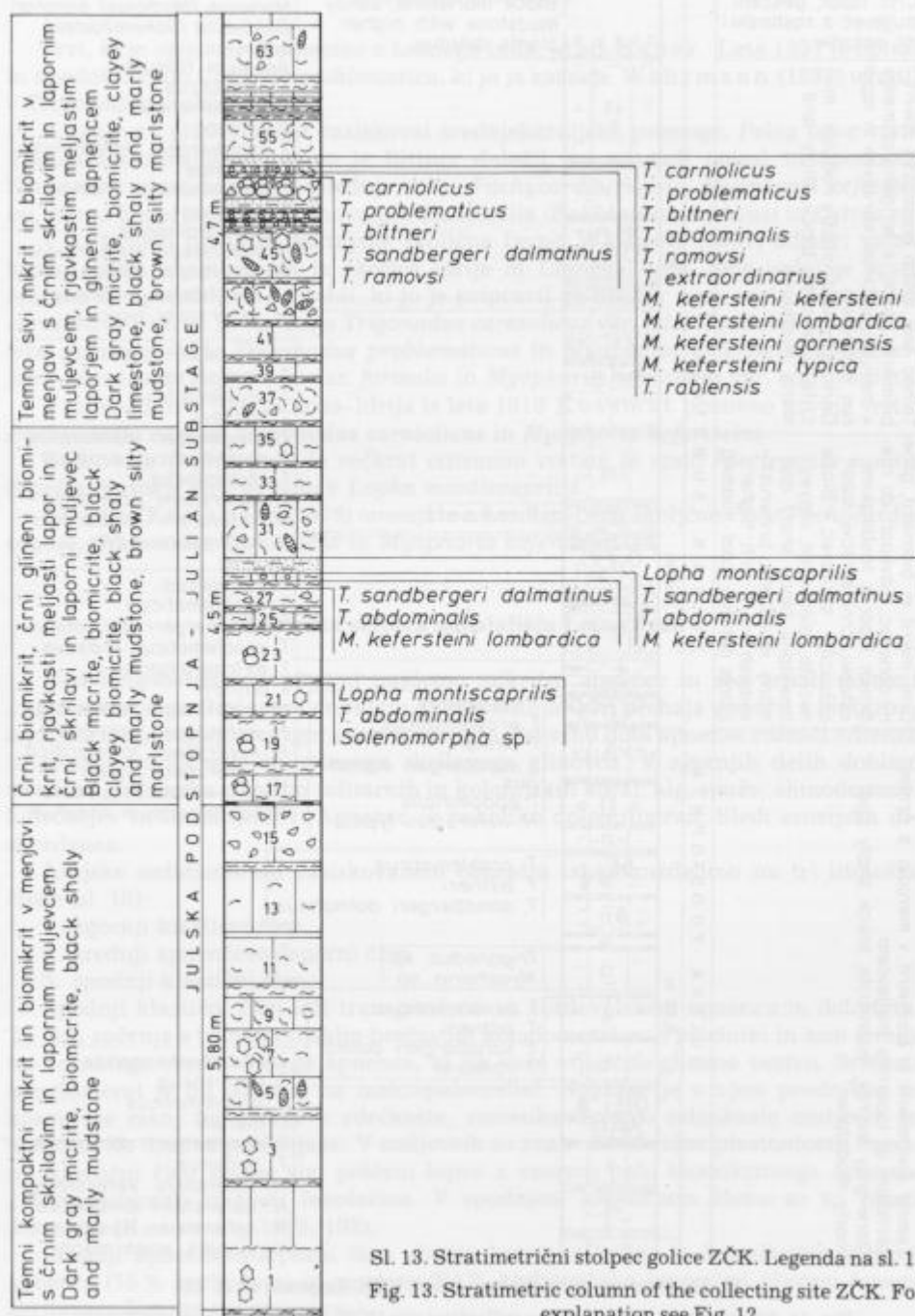
Sl. 11. Stratimetrični stolpec golice Gr 1-2. Legenda na sl. 12

Fig. 11. Stratimetric column of the collecting site Gr 1-2. For explanation see Fig. 12



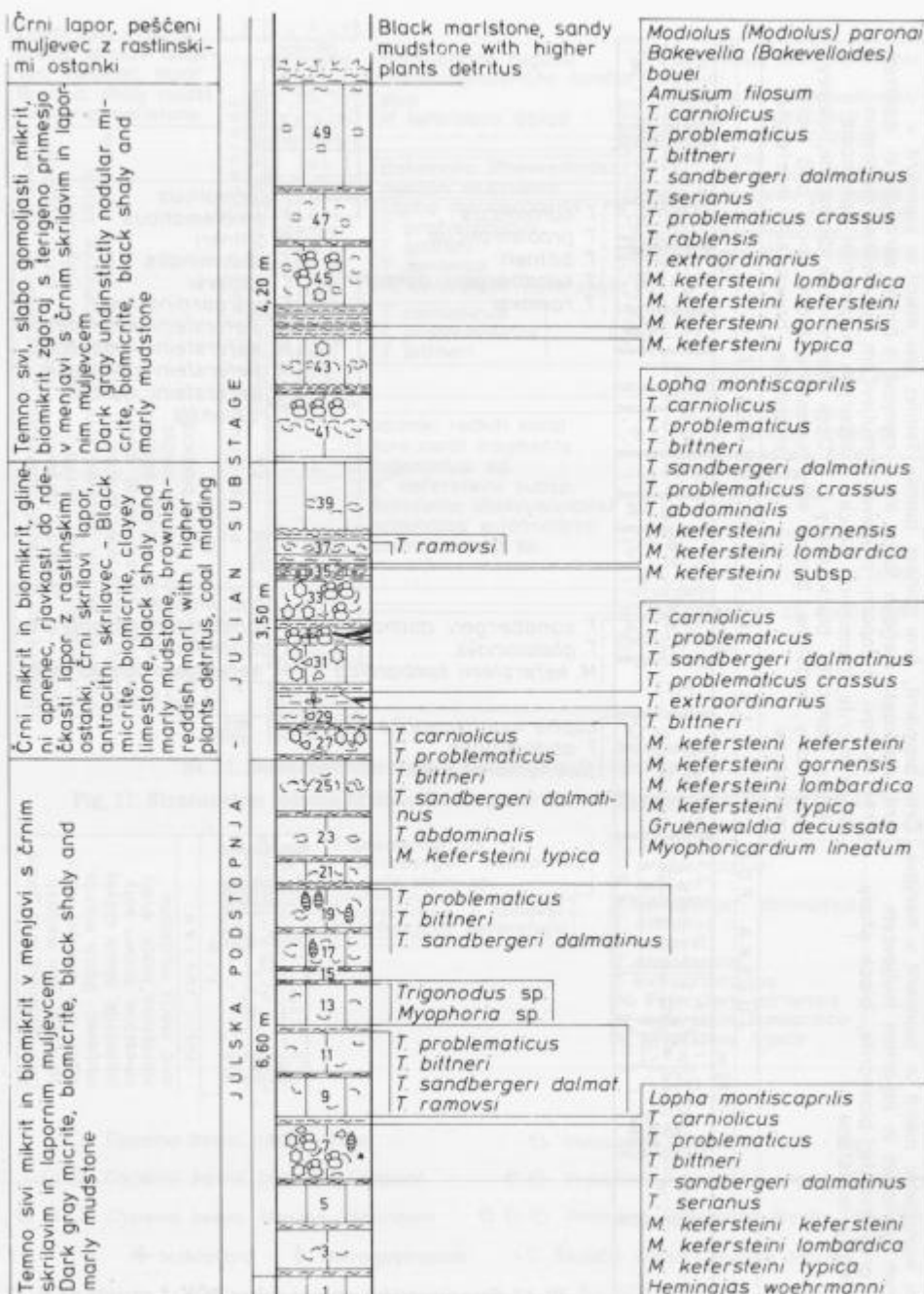
Sl. 12. Stratimetrični stolpec golice PV

Fig. 12. Stratimetric column of the collecting site PV



Sl. 13. Stratimetrični stolpec golice ŽČK. Legenda na sl. 12

Fig. 13. Stratimetric column of the collecting site ŽČK. For explanation see Fig. 12



SL. 14. Stratimetrični stolpec golice VČK. Legenda na sl. 12

Fig. 14. Stratimetric column of the collecting site VČK. For explanation see Fig. 12

Dosedanje raziskave

Prvi, ki je opisoval okamenine z Lesnega brda, je bil Hauer. Leta 1857 je opisal in upodobil vrsto *Cardinia problematica*, ki jo je kasneje Wöhrmann (1893) uvrstil v *Trigonodus problematicus*.

Kossmat (1902) je tod raziskoval srednekarnijske premoge. Poleg nove vrste *Trigonodus carniolicus*, ki jo je Bittner določil, ne pa tudi opisal in upodobil, Kossmat samo našteva naslednje vrste: *Pachycardia rugosa*, *Myophoria kefersteini*, *Perna bouei* sedaj preimenovana v *Bakevella (Bakevellioides) bouei* in *Ostrea* sp.

V kritičnem pregledu karnijske školjčne favne Waagen (1907) odmeri vidno mesto našim okameninam iz okolice Idrije in Lesnega brda. Šele sedaj je prvič opisana in upodobljena na tabli, ki jo je pripravil že Bittner nova vrsta *Trigonodus carniolicus* Bittner in variacija *Trigonodus carniolicus* var. *lata*. Upodobil je tudi zelo lepe primerke vrste *Trigonodus problematicus* in *Myophoria kefersteini* z variacijama *Myophoria kefersteini* var. *formalis* in *Myophoria kefersteini* var. *multiradiata*.

V tolmaču lista Škofja Loka-Idrija iz leta 1910 Kossmat ponovno navaja vrste: *Pachycardia rugosa*, *Trigonodus carniolicus* in *Myophoria kefersteini*.

Rakovec (1955) doda že večkrat citiranim vrstam še vrsto *Alectryonia montis caprilis*, kasneje popravljeno v *Lopha montiscaprilis*.

Grad in Ferjančič (1976) omenjata z Lesnega brda školjčne vrste *Pachycardia rugosa*, *Trigonodus carniolicus* in *Myophoria kefersteini*.

Geološka sestava nahajališča Lesno brdo

Nad langobardskimi plastmi najdemo mikritni apnenec in sivi zrnati dolomit z apnenčevo algo *Diplopora annulata* Schafhäutl. Mikrit prehaja v sparit z bioturbacijo. Korale postajajo navzgor vse pogostnejše. Pri vrhu dobi apnenec rožnati odtенок in gnezda vijoličnega in zelenega skrilavega glinovca. V zgornjih delih dobimo značilno grebensko združbo solitarnih in kolonijskih koral, alg, spužv, ehinodermov, hidrozojev in brahiopodov. Apnenec je nekoliko dolomitiziran. Sledi erozijska diskordanca.

Julijske sedimente na raziskovanem območju lahko razdelimo na tri litološke člene (sl. 10):

1. zgornji klastični člen
2. srednji apnenčevo-laporni člen
3. spodnji klastični člen.

Spodnji klastični člen leži transgresivno na cordevolskem apnencu in dolomitu. Ta člen začneja s transgresijskim brečastim konglomeratom s prodniki in kosi sivega ter rožnatega cordevolskega apnenca, ki jih veže vijolično glineno vezivo. Brečasti konglomerat je bil odložen na makropaleorelief. Navzgor je v njem prodnikov in kosov vse manj ter preide v rdečkaste, rumenkaste, sivo zelenkaste muljevce in meljevce do drobne peščenjake. V meljcevih so znaki navzkrižne plastnatosti. Spodnji klastični člen sklene sivi peščeni lapor z vmesno polo biomikritnega apnenca s formaniferami iz rodu *Involutina*. V spodnjem klastičnem členu so tri plasti antracita (Kossmat, 1902, 102).

Srednji apnenčevo-laporni člen obsega temne mikritne in biomikritne glinene apnenice (75 % karbonata) in apnenice (94 % karbonata) z vmesnimi plastmi črnega skrilavega laporja ter muljevca.

V spodnjem delu je črni apnenec debeloplastnat (70 do 150 cm), biomikriten s številnimi involutinami, redkimi troholinami in glomospirami ter posamičnimi odlomki apnenčeve alge *Clypeina besici* Pantić. V najnižjem delu je plast jalovinskega premoga.

Sledi tankoplastnati (30 do 50 cm) temno sivi mikritni in biomikritni apnenec, v katerem so na začetku pogostni odlomki alge *Clypeina besici*. V njem sta mikroflora in mikrofavna zamrli. Skrilavi laporji in muljevci črne barve so v milimetrskih plasteh.

Na začetku zgornjega dela skladovnice sta se odložili 20 cm debeli plasti drobno-plastnatega rdečkastorjavega peščenega laporja, ki bočno prehajata v skrilavi jalovinski premog. Apnenec zgornjega dela je biomikriten, v najvišjem delu tudi spariten s teksturami ptičjega očesa in debelo plastnat (60 do 120 cm). Vsebujejo številne foraminifere iz rodov *Involutina* in *Trocholina* ter odlomke alge *Clypeina besici*.

Od vzhoda proti zahodu debelina plasti v zgornjem delu skladovnice pojenjuje, tako da dobimo med debelejšimi skladi ploščasti črni glineni apnenec in tanjše plasti peščenega laporja.

Na prehodu v zgornji klastični člen je črni tankoplastnati lapor in črni ploščasti biokritni apnenec z redkimi involutinami in troholinami, odlomki alge *Clypeina besici* ter školjčnim drobirjem.

Debelina apnenčevo-laporne skladovnice proti zahodu pojenjuje.

Med skladi apnenca sta v spodnjem delu skladovnice črni lapor in muljevec z redkejšo školjčno favno. V srednjem delu lapor in muljevec vsebujeta redko školjčno favno, a v zgornjem delu bogato školjčno favno (sl. 15).

Apnenčevo-laporna skladovnica je nastala v zelo plitvem zatišnem priobalnem delu lagune.

Zgornji klastični horizont se začne z zelenim tufskim peščenjakom, ki mu sledi vijoličasti skrilavi muljevec. Navzgor so sivi, sivo zeleni in črni skrilavi muljevci, sivo zelenkasti apnenčevi in tufski peščenjaki in konglomerati. Zaključijo se s črnim skrilavim muljcem.

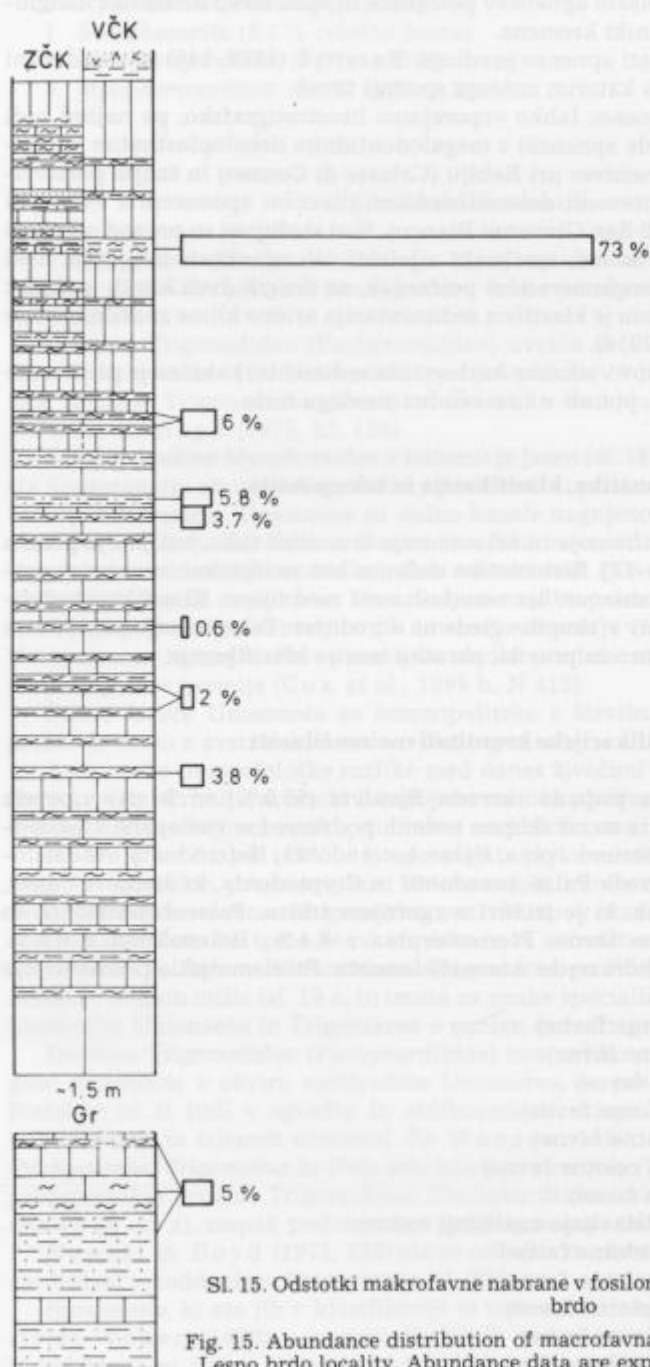
Zgornji klastični člen skoraj v celoti označujejo sivo zelenkasta obarvanost sedimentov zaradi večje ali manjše količine tufske primesi, često menjavanje sedimentacije ter količinsko prevladovanje peščenjakov nad muljevci. Člen je brez fosilne makrofavne.

O starosti obravnavanega cikla sedimentov so pisali Grad in Ferjančič (1976, 36), Ramovš (1978, 145) in posredno Ramovš (1973, 384). V svoji razpravi Ramovš (1973) na podlagi biostratigrafskih opazovanj mikroflore in mikrofavne v Sloveniji omenja mikrofosilno združbo foraminifer iz rodu *Trocholina* in alg *Clypeina besici*, značilno za plasti julske podstopnje v Sloveniji.

Na julskem ciklu sedimentov je odložen nepopolno ohranjen cikel tuvalskih sedimentov.

Na zgornjem julskem klastičnem členu ležita najprej gomoljasti ploščasti onkoidni apnenec s slabo razvitimi ooidi in odlomki alg solenopor ter črni biomikritni apnenec. Navzgor le-ta preide v oosparitni apnenec, ta pa v sivi mikritni apnenec z zelo redkimi foraminiferami cf. *Duostomina* in nedoločljivimi odlomki apnenčevih alg. Zgoraj ležeči sivi pelmikritni apnenec z iztrebki rakov *Parafavreina thoronetensis* Brönnimann et al. je nejasno debeloskladnat in ponekod pasnat. Pasnatost pogojuje množina peletov (Cigale, 1973, 29).

Sedimenti nad pelmikritnimi apneneci so enolični vijolični skrilavi muljevec.



Sl. 15. Odstotki makrofavne nabrane v fosilonosnih plasteh najdišča Lesno brdo

Fig. 15. Abundance distribution of macrofauna in the fossiliferous unit of the Lesno brdo locality. Abundance data are expressed as relative percentages

Poredkoma jih prekinjata pisani apnenčev peščenjak in apnenčevo kremenov konglomeratični peščenjak s prodniki kremenca.

Megalodontidni in pasnati apnenec predlaga Ramovš (1978, 146) za standardni nivo v centralni Sloveniji, s katerim začenja spodnji tuval.

Naš megalodontidni apnenec lahko vzporejamo litostratigrafsko, pa najbrž tudi kronološko (vsaj zgornje dele apnenca) z megalodontidnim debeloplastnatim apnencem in dolomitiziranim apnencem pri Rablju (Calcare di Conzen) in tanjše plastovitim dolomitiziranim apnencem in dolomitiziranim glinenim apnencem z evaporiti v Lombardiji (Fornazione di San Giovanni Bianco). Nad slednjimi so povsod odloženi klastični sedimenti aridne klime, rjavkasto vijolični ali zelenkasti muljevec, med katere je pri nas odložen konglomeratični peščenjak, na drugih dveh krajih pa lapor in glineni apnenec. V tem času je klastična sedimentacija aridne klime značilna za vse južne Alpe (Gaetani, 1979, 6).

Prehod tuvalskih klastitov v morske karbonatne sedimente, kakršen je pri Borovnici (Ramovš, 1978, 147), je tudi v širši okolici Lesnega brda.

Sistematika, klasifikacija in taksonomija

Izraze sistematika, klasifikacija in taksonomija sem rabil tako, kot jim je pomen določil Simpson (1961, 7–11). Sistematiko definira kot znanstveno raziskavo značilnosti in raznolikosti organizmov ter sorodnih zvez med njimi. Klasifikacijo definira kot urejanje organizmov v skupine glede na sorodnost. Taksonomijo pa definira kot osnovo, načela, proceduro in pravila, skratka teorijo klasifikacije.

Klasifikacijske kvantitativne značilnosti

Skoraj vsa makrofavna pripada razredu Bivalvia (95,5 %) in le dve razredu Gastropoda (0,5 %). Bivalvia so od skupno sedmih podrazredov zastopane z naslednjimi štirimi podrazredi: Pteriomorphia, Palaeoheterodonta, Heterodonta, Anomalodesmata. Manjkata podrazreda Palaeotaxodonta in Cryptodonta, ki živita še danes, in podrazred Rostroconchia, ki je izumrl v zgornjem triasu. Palaeoheterodonta so zastopane z 90,4 % celotne favne, Pteriomorphia z 8,4 %, Heterodonta z 0,5 %. Preostalih 0,3 % pripada podrazredu Anomalodesmata. Pteriomorphia predstavljajo naslednji rodovi:

1. *Modiolus* (1,4 % celotne favne)
2. *Septiola* (2,6 % celotne favne)
3. *Pinna* (0,3 % celotne favne)
4. *Bakevellia* (1,6 % celotne favne)
5. *Amusium* (0,5 % celotne favne)
6. *Camptonectes* (0,1 % celotne favne)
7. *Lopha* (1,9 % celotne favne).

Palaeoheterodonta predstavljajo naslednji rodovi:

1. *Pachycardia* (3,6 % celotne favne)
2. *Trigonodus* (58,8 % celotne favne)
3. *Myophoria* (27,1 % celotne favne)
4. *Heminajas* (0,4 % celotne favne)
5. *Gruenewaldia* (0,8 % celotne favne).

Podrazredu Heterodonta pripadajo:

1. *Schafhaeutlia* (0,1 % celotne favne)
2. *Pseudomyoconcha* (0,3 % celotne favne)
3. *Myophoricardium* (0,1 % celotne favne).

Problemi sistematike

Trigonodidae (Pachycardiidae) in Myophoriidae zavzemajo torej dominantno mesto v klasifikacijski količinski sestavi favne in so osrednjega pomena za študij nahajališča.

Družino Trigonodidae (Pachycardiidae) uvršča večina raziskovalcev v naddružino Unionacea (sl. 16). Sistematsko pa njen položaj ni jasen. O problemih sistematike družine Trigonodidae (Pachycardiidae) in naddružine Unionacea sta pisala Newell in Boyd (1975, 82, 136).

Položaj družine Myophoriidae v sistemu je jasen (sl. 16). Unionacea in Trigoniacea sta konservantni skupini. V geološki preteklosti so predstavniki obeh skupin naseljevali epirična morja. Unionacea so vedno kazale nagnjenost do sladke vode. Trigoniacea pa so bile poikilohaline. Danes žive Unionacea izključno v sladkih vodah in Trigoniacea v hladnejši normalno slani morski vodi (Newell & Boyd, 1975, 59).

Pojavili sta se nenadoma. Nezanesljive najdbe predstavnikov Trigoniacea so iz srednjega ordovicija, zanesljivo jih imamo v devoniju (Cox et al., 1969 b, N 471). Unionacea so kasnejše. Prve zanesljive najdbe predstavnikov Unionacea so iz triasa, nezanesljive iz permija (Cox et al., 1969 b, N 412).

Danes živeče Unionacea so kozmopolitske s številnimi rodovi. Trigoniacea so preživele samo z avstralskim rodом *Neotrigonia*.

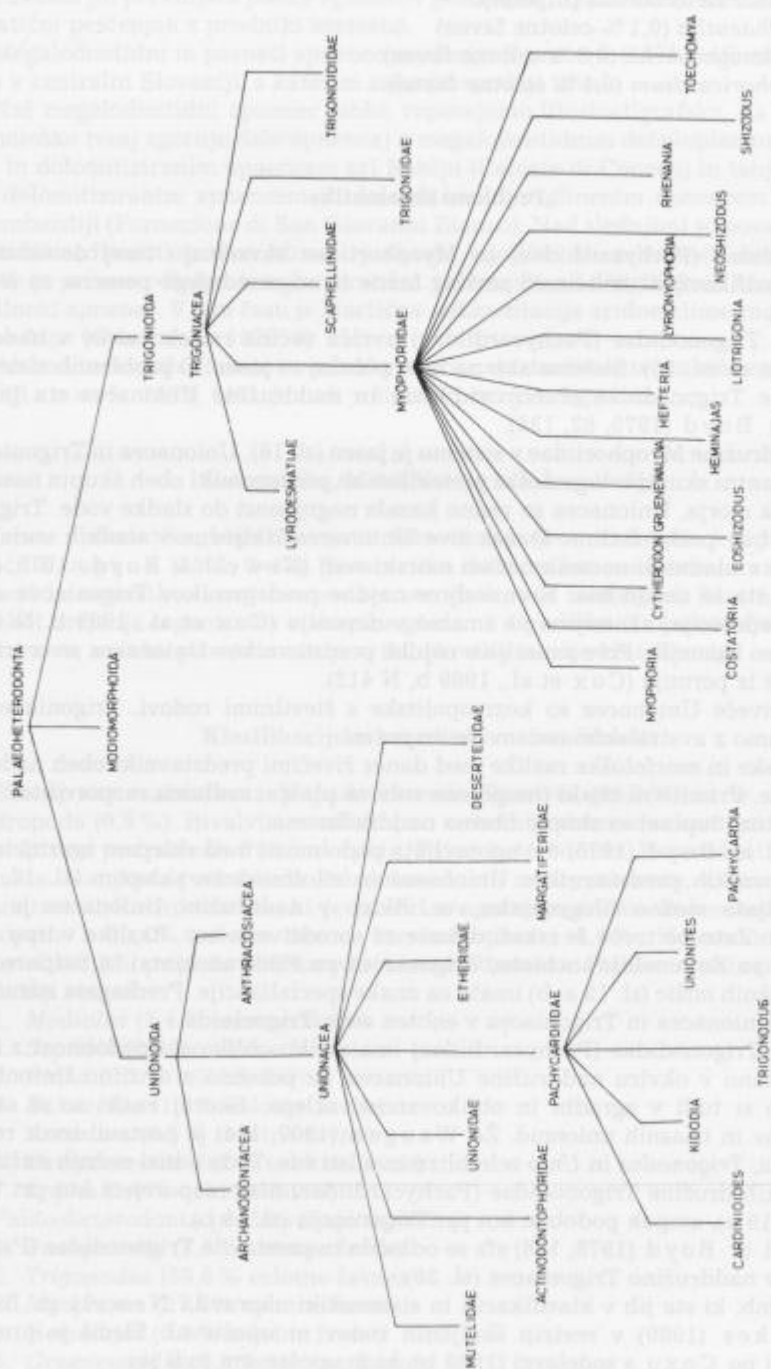
Anatomske in morfološke razlike med danes živečimi predstavniki obeh naddružin so velike. Primitivni znaki (nespojena robova plašča, radialna razporeditev zob, mikrostruktura lupine) so skupni obema naddružinama.

Newell in Boyd (1975, 84) ugotavljata podobnosti med sklepom zgornjetriasnega in eocenskih predstavnikov Unionacea in mioforiidnim sklepom (sl. 17, 18). Predpostavljata možno filogenetsko vez. Sklep v naddružini Unionacea je zelo spremenljiv. Zato bo treba še iskati dokaze za sorodstveno vez. Razlike v tipu škrg (Unionacea so Eulamellibranchiata, Trigoniacea pa Filibranchiata) in razporeditvi odtiskov nožnih mišic (sl. 19 a, b) imata za znake specializacije. Predlagata združitev naddružin Unionacea in Trigoniacea v enoten ordo Trigonioidea.

Družina Trigonodidae (Pachycardiidae) ima veliko oblikovno podobnost z drugimi družinami v okviru naddružine Unionacea, še posebno z družino Unionidae. Podobne so si tudi v zgradbi in oblikovanosti sklepa. Skoraj enaki so si sklepi trigonodusov in triasnih unionoid. Že Waagen (1907, 154) je postavil izvor rodov *Pachycardia*, *Trigonodus* in *Unio* zelo blizu in v isti čas. Toda odtisi nožnih mišic pri predstavnikih družine Trigonodidae (Pachycardiidae) niso razporejeni kot pri Unionacea (sl. 19 a), ampak podobno kot pri Trigoniacea (sl. 19 b).

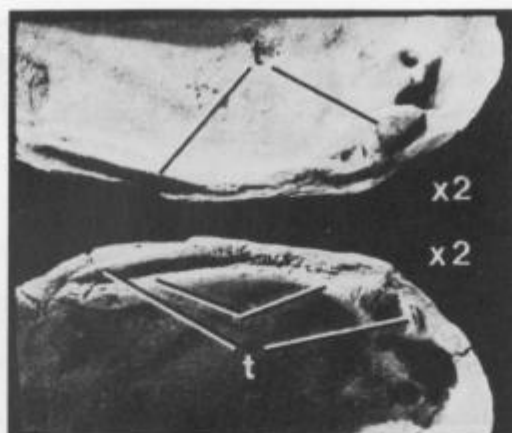
Newell in Boyd (1975, 136) sta se odločila in prestavila Trigonodidae (Pachycardiidae) v naddružino Trigoniacea (sl. 20).

Sprememb, ki sta jih v klasifikaciji in sistematiki napravila Newell in Boyd (1975), Vokes (1980) v reviziji školjčnih rodov ni upošteval. Sledil je prejšnji klasifikaciji po Coxu s sodelavci (1969 b), ki jo upoštevam tudi jaz.



Sl. 16. Klasifikacija na Lesnem brdu prevladujoče školjčne favne. Prirejeno po Coxu in sodelavcih, 1969b

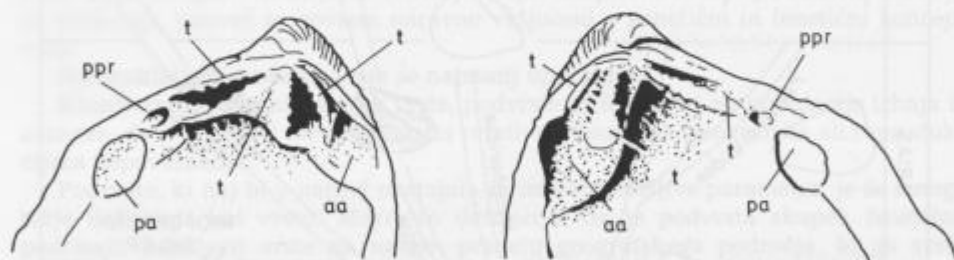
Fig. 16. Classification of Palaeoheterodonta – the predominant macrofaunal group at Lesno brdo. Adapted from Cox et al., 1969b



Sl. 17. Zgradba sklepa eocenske vrste *Unio* sp.
(Newell & Boyd, 1975)

Fig. 17. Hinge of the Eocene *Unio* sp. (Newell
& Boyd, 1975)

t – sklepni zobje – hinge teeth



Sl. 18. Sklep vrste *Trigonion* sp. (Cox et al., 1969b)

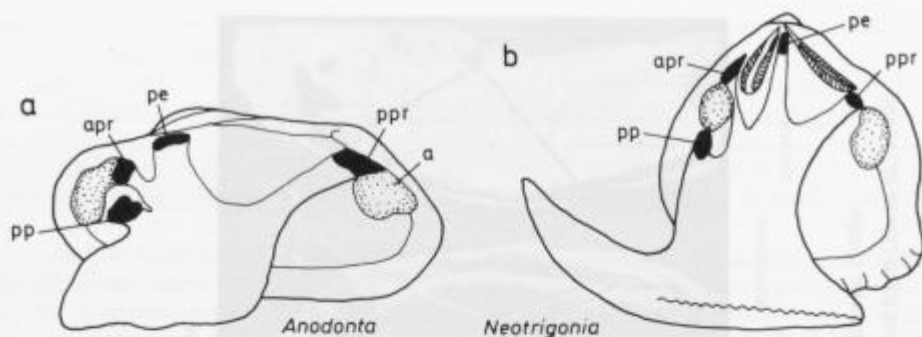
Fig. 18. Hinge of the *Trigonion* sp. (Cox et al., 1969b)

t oznaka za zob – hinge teeth

aa odtisek sprednje zapiralke – anterior adductor muscle scar

pa odtisek zadnje zapiralke – posterior adductor muscle scar

ppr zadnji nožni retraktor – posterior pedal retractor muscle scar



Sl. 19. Razporeditev pritrjaljšč nožnih mišic pri družini Unionidae (a) in Trigoniidae (b) po Coxu in sodelovcih (1969a)

Fig. 19. Pedal musculature in Unionidae (a) and Trigoniidae (b). After Cox et al., 1969a

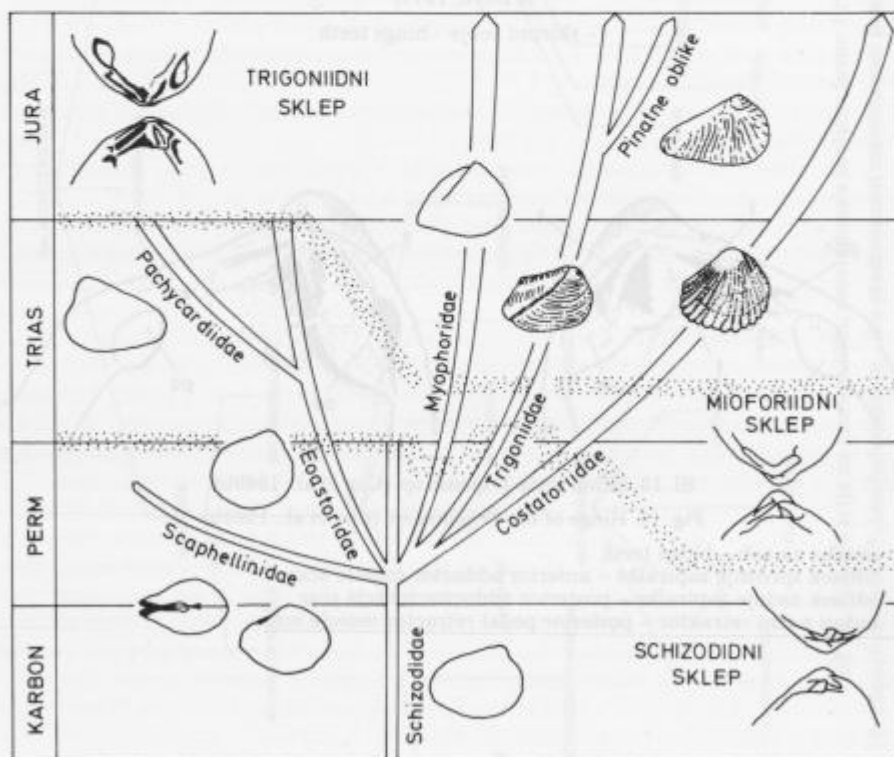
apr sprednji nožni retraktor – anterior pedal retractor

pe nožni elevator – pedal elevator

pp pedalni protractor – pedal protractor

ppr zadnji nožni retraktor – posterior pedal retractor

a odtisek zapiralke – adductor muscle scar



Sl. 20. Filetična divergenca v naddružini Trigoniacea po Newell in Boyd (1975)

Fig. 20. Phyletic divergence of the early Trigoniacea according to Newell and Boyd (1975)

Taksonomija na nivoju vrste, podvrste in populacije

Paleobiološka raziskava školjčne favne nahajališča Lesno brdo temelji na taksonomiji vrste, podvrste in na populaciji.

Vrsto so od začetkov biološke znanosti do danes različno definirali. Prevladujejo štirje kriteriji vrste:

1. genetični,
2. fenetični,
3. nomenklaturni in
4. časovni.

Glede na izbrani kriterij dobimo:

1. genospecies, populacije, ki izmenjujejo gene
2. taksospecies, fenetično podobne populacije
3. nomenspecies, osebke pod skupnim imenom in
4. paleospecies, vrsto v paleontologiji.

Genetični koncept vrste obsega populacije, med katerimi teče izmenjava genov, ki pa so z reprodukcijsko prepreko izolirane od drugih populacij. Genospecies je večdimenzionalen, ker nastopa v prostoru in času (cf. *Sneath & Sokal*, 1973, 363).

Fenetični koncept vrste obsega fenetično podobne populacije nekega geografskega področja, ki se fenetično razlikujejo od populacij drugih vrst.

Fenetični kriterij daje dve možnosti postavitve vrste:

1. vrsta kot najmanjša in najbolj homogena skupina osebkov,
2. fenetična skupina pod nivojem podrođu, ne glede na to, ali jo na stanje taksonomskih znakov lahko delimo naprej.

Časovni koncept vrste je zasnovan na filetični postopnosti morfotipov v geološkem času. Drugih evolucijskih vektorjev, npr. adaptivne radiacije, časovni koncept ne vključuje, temveč so povsem naravno vključeni v genetični in fenetični koncept vrste.

Nomenklaturni koncept vrste se najmanj uporablja.

Klasificiranje organizmov na vrste, podvrste in še naprej na populacije izhaja iz zaznave, da je v naravi med organizmi relativna fenetična, geografska ali reprodukcijska nepovezanost.

Podvrsto, ki naj bi v naravi obstajala in imela določljive parametre, je še mnogo težje definirati kot vrsto. Mayrjevo definicijo, da je podvrsta skupek fenetično podobnih populacij vrste na nekem predelu geografskega področja, ki ga vrsta naseljuje in se taksonomsko razlikuje od drugih populacij vrste, je bila odklonjena kot neoperativna (cf. *Sneath & Sokal*, 1973, 365).

Na nivoju podvrst nastopijo znatna prekrivanja stanj taksonomskih znakov.

V biologiji uporabljajo tri pojme populacije (cf. *Sneath & Sokal*, 1973, 366):

1. lokalizirane populacije, skupek fenetično podobnih osebkov vrste, ki za časa svojega življenja naseljujejo določen prostor;
2. lokalne populacije, v katerih se osebki križajo;
3. fenetično podobni osebki, ki jih loči od drugih osebkov iste vrste neka fenetična lastnost.

Taksonomsko delo temelji na taksonomskih znakih in njihovih stanjih. Tudi taksonomski znaki so različno definirani, npr.: vsaka lastnost pripadnika taksonu, v katerem se ali pa bi se lahko ločil od pripadnika drugega taksona ali: taksonomski znak je vsaka lastnost, ki se spreminja od organizma do organizma (cf. *Sneath & Sokal*, 1973, 71).

Taksonomske znake v biologiji dele na:

1. morfološke zunanje in notranje, makroskopske in mikroskopske
2. fiziološke
3. kemične
4. vedenjske in
5. ekološke.

V paleontologiji so uporabni morfološki, kemični in ekološki taksonomski znaki.

Taksonomsko razlikovanje favne nahajališča Lesno brdo

Tipološki koncept taksonomskega razlikovanja, ki temelji na vodilnih taksonomskih znakih holotipa, sem uporabil za taksonomsko razlikovanje tistih morfotipov, pri katerih ni bilo mogoče raziskovati tendenc skupinskih znakov.

Drugačen postopek je nastal za taksonomsko raziskavo tendenc skupinskih znakov. Nastanek izvedenega taksonomskega postopka je spodbudila ugotovitev moderne evolucijske sinteze, da vrsto v paleontologiji določa tudi fenetično-genetični kriterij.

Nastali taksonomski postopek je zasnovan na ugotavljanju morfoloških mej, ki naj bi se skladale z mejami ekološke oziroma reprodukcijske izolacije. Na teh izsledkih je temeljila binominalna nomenklatura. Ker sem izhajal iz načela komplementarnosti kvalitativne in kvantitativne taksonomske analize, sem skupine z isto morfološko tendenco najprej označil kvalitativno in nato še biometrično. Dobljene skupine morfotipov sem naprej raziskoval z analizo adaptivne funkcionalne morfološke. Le-ta more pokazati neodvisnost morfotipov, tj. ali je eden nujno del okolja drugega in ali so dovolj različni, da bi nanje lahko delovale različne selektivne sile. Zasedba ekološke niše je namreč korak v reprodukcijsko, gensko izolacijo.

Nomenklaturno vprašanje vrstnega imena *Myophoria kefersteini* (Münster, 1837)

Z uveljavljanjem prioritetnega pravila se pojavlja vprašanje vrstnega imena *Myophoria kefersteini* (Münster, 1837). Fantini-Sestinijska (Univerza v Milanu) je leta 1967 predložila spodaj razloženi problem Mednarodni komisiji za zoološko nomenklaturu.

Keferstein je leta 1828 objavil Münstrovo ugotovitev, da je med fosilnim materialom iz nahajališča Rabelj nova vrsta *Trigonia kefersteini* podobna vrsti *Trigonia vulgaris*. Münster in Keferstein primerkov nista opisala in upodobila. Vrstno ime kefersteini naj bi zatorej bilo neveljavno.

Isto vrsto je leta 1835 upodobil in opisal pod imenom *Cryptina raibeliana* Boué, ni pa vedel, da jo je ugotovil že Münster. Po nomenklatoričnih pravilih je vrstno ime »raibeliana«.

Dve leti kasneje (1837) je Münster upodobil pod imenom *Lyrodon kefersteini* primerek, ki le malo spominja na tipično vrsto *Myophoria kefersteini*.

Vsi kasnejši avtorji, razen Albertija (1864), so opuščali Bouéjevo poimenovanje vrste in se oprijeli vrstnega imena *kefersteini*.

Rodovni imeni *Trigonia* in *Lyrodon* sta se morali umakniti rodovnemu imenu *Myophoria*, ker spada ta rod v družino Myophoriidae in ne v družino Trigoniidae.

Fantini-Sestini je se je zavzemala, da bi se ohranilo ime *Myophoria kefersteini* kot nomen conservandum. Menim, da bi bilo najprilnejše rodovno in vrstno ime *Myophoria raibeliana*, če upoštevamo nomenklatorična pravila.

Kvalitativna taksonomska analiza (Paleontološki opisi)

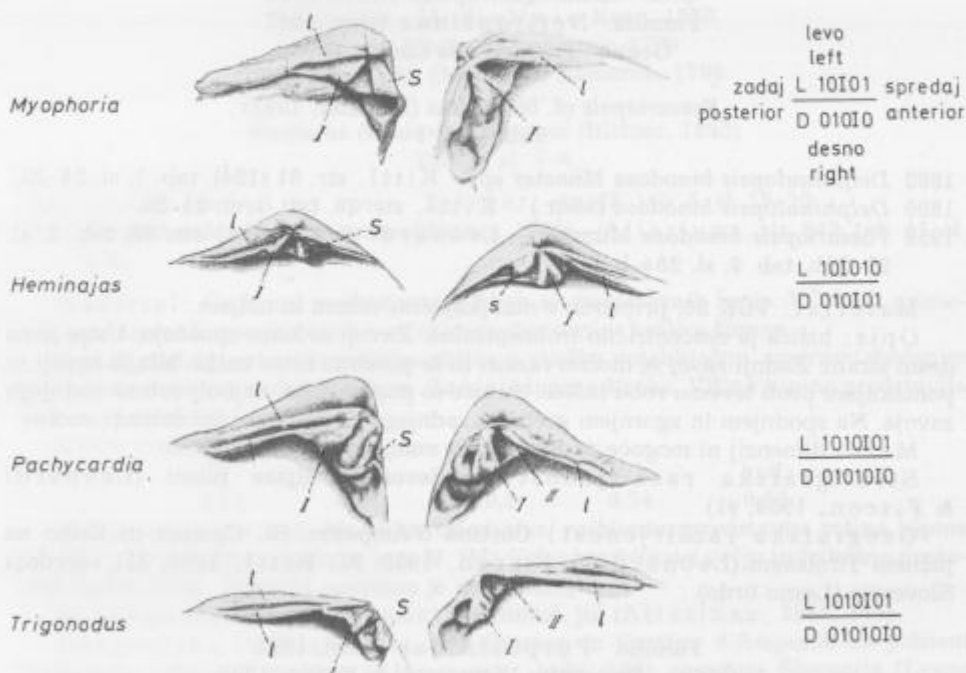
Klasifikacija nad klasifikacijskim nivojem vrste je prevzeta po Coxu s sodelavci (1969b).

Zgradba sklepa školjčnih rodov, ki so osrednjega pomena za študij nahajališča Lesno brdo je prikazana na sl. 21.

Med paleontološkimi opisi so uporabljeni simboli, ki pomenijo:

ap. k. – apikalni kot

D – debelina školjke



Sl. 21. Zgradba sklepa školjčnih rodov, ki so osrednjega pomena za študij nahajališča Lesno brdo. Prirejeno po Waagnu, 1907

Fig. 21. Interval calcareous hinge structure of genera having essential meaning for the study. Adapted from Waagen, 1907

- I Glavni shizodontni zob v obeh lupinah – Main cardinal tooth
II Drugi glavni zob desne lupine – Second cardinal tooth of right valve
S Sprednji zob leve lupine – Anterior cardinal tooth of left valve
s Sprednji zob desne lupine – Anterior teeth of right valve
l Letvasti zobje – Posterior lateral teeth

G	– dolžina grebena
hr	– hrbtni rob
L	– dolžina školjke
V	– višina školjke
vš	– variacijska širina
$\bar{x}$	– aritmetična sredina
zgr	– zadnji zgornji rob
δ	– kot poševnosti lupine

Pri opisih trigonodusnih vrst in podvrst so mere izpuščene, ker bodo statistično obdelane in prikazane v poglavju Biometrija.

Phyllum **Ameria**
 Subphyllum **Mollusca**
 Classis **Gastropoda** Cuvier, 1797
 Ordo **Arhaegastropoda** Thiele, 1925
 Familia **Neritopsidae** Gray, 1847
 Genus **Fossariopsis** Laube, 1870

Fossariopsis cf. *binodosus* (Münster, 1841)
 Tab. 1, sl. 1

1892 *Delphinulopsis binodosa* Münster sp. – Kittl, str. 61 (124), tab. 1, sl. 24–25.

1899 *Delphinulopsis binodosa* (Mstr.) – Kittl, str. 30, tab. 1, sl. 24–25.

1959 *Fossariopsis binodosa* Münster – Leonardi & Fiscon, str. 28, tab. 2, sl. 21–22b, tab. 9, sl. 28a–b.

Material: VČK 36: primerek z manjkajočim vrhom in ustjem.

Opis: hišica je ekscentrično trohospiralna. Zavoji se hitro spuščajo. Ustje je na desni strani. Zadnji zavoje so močno razširi in še posebno hitro zniža. Mlajši zavoji so pomaknjeni proti levemu robu hišice. Suture so poglobljene, najbolj sutura zadnjega zavoja. Na spodnjem in zgornjem grebenu zadnjega zavoja so vidni ostanki vozlov.

Mere: dimenzij ni mogoče podati zaradi manjkajočih delov hišice.

Stratigrafska razširjenost: cordevol, rabeljske plasti (Leonardi & Fiscon, 1959, 91).

Geografska razširjenost: Cortina d'Ampezzo, St. Cassian in Esino na južnem Tirolskem (Leonardi & Fiscon, 1959, 91; Kittl, 1899, 31), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Familia **Purpurinidae** Zittel, 1895
 Genus **Tretospira** Wöhrmann & Koken, 1892

Tretospira cf. *multistriata* Wöhrmann, 1892
 Tab. 1, sl. 2

1892 *Tretospira multistriata* v. Wöhrmann sp. – Wöhrmann & Koken, str. 197, tab. 16, sl. 10–13.

Material: Gr 2: dva primerka zadnjega zavoja s sifonalnim kanalom. Gr 3: del zadnjega zavoja.

Opis: hišica ima zelo visok zadnji zavoje z močno izstopajočim zgornjim robom, ki

poteka skoraj horizontalno na os hišice. Ustje je podaljšano v srednje dolg sifonalni kanal. Zadnji zavoj obkroža približno deset močnejših koncentričnih gub, med katerimi potekajo šibkeje gube.

Mere: dimenzij ni mogoče podati zaradi manjkajočih delov hišice.

Pripombe: opisana vrsta se loči od vrste *Tretospira striata* po šibkejši gubi, ki je vstavljena med močnejše gube.

Stratigrafska razširjenost: rabeljski skladi (Wöhrmann, 1892, 197).

Geografska razširjenost: severne Tirole, Schlern in St. Cassian na južnem Tirolskem, Lombardija (Wöhrmann, 1893, 678), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Classis **Bivalvia** Linne, 1758

Subclassis **Pteriomorphia** Beurlen, 1944

Ordo **Mytiloida** Ferussac, 1822

Superfamilia **Mytilacea** Rafinesque, 1815

Familia **Mytilidae** Rafinesque, 1815

Subfamilia **Modiolinae** Keen, 1858

Genus **Modiolus** Lamarck, 1799

Subgenus **M. (Modiolus)** Lamarck, 1799

Modiolus (modiolus) paronai (Bittner, 1895)

Tab. 1, sl. 3–4

1895 *Modiola Paronai* nov. spec. – Bittner, str. 48, tab. 5, sl. 19–20.

1966 *Modiolus (Modiolus) paronai* (Bittner, 1895) – Allasinaz, str. 645, tab. 41, sl. 4–5.

Material: Gr 3: več poškodovanih obeh ali posameznih lupin. VČK 44: primek leve lupine z manjkajočim ventralnoposteriornim krajem lupine.

Opis: podolgovata, modiolidna oblika z gladko potekajočim, zmerno izbočenim hrbtnim in hrbtnim zadnjim robom. Zadaj je lupina široka. Višina lupine predstavlja 74 % njene dolžine.

Mere (v mm):

V	L	hr	V/L	hr/L
14,5	19,3	10,2	0,74	0,53

Pripombe: pri vrsti *Modiolus (Modiolus) raiblianus* predstavlja višina lupine 56–59 % njene dolžine, nadalje ima *M. (Modiolus) raiblianus* večjo in trikotno posterodorzalno krilo. *Septiola pygmaea* je dosti manjša.

Stratigrafska razširjenost: cordevol, jul (Allasinaz, 1966, 646).

Geografska razširjenost: St. Cassian in Cortina d'Ampezzo na južnem Tirolskem, Libija, Argentina (Allasinaz, 1966, 646), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Mytiliformes incertae sedis van de Poel, 1959

Genus *Septiola* Bittner, 1895

Septiola pygmaea (Münster, 1841)

1895 *Modiola (Septiola n. subgen.) pygmaea* Münst. spec. – Bittner, str. 45, tab. 5, sl. 2–5, 7.

1966 *Septiola pygmaea* (Münster, 1841) – Allasinaz, str. 647, tab. 41, sl. 12–14.

Material: Gr 3: med drobirjem modiolidno oblikovanih lupin je bila določljiva le ena dobro ohranjena leva lupina. Preostali drobir pripada verjetno isti vrsti in vrsti *Modiolus (Modiolus) paronai*.

Opis: zelo majhna mitiloidna oblika, ki je ob vrhu močno konveksna, zadaj sploščena, kratka in lepo zaokrožena. Ventralni rob je rahlo ubočen, zgornji najprej raven, nato pa rahlo izbočen. Višina lupine meri 74 % njene dolžine.

Mere (v mm):

V	L	hr	V/L	hr/L
3,8	5,9	3,1	0,74	0,53

Pripombe: zaradi močne grbavosti ob vrhu ter širokega, ploskega in gladko zaokroženega zadnjega dela lupine, jo težko zamenjamo z drugo vrsto.

Podrod *Modiola (Septiola)* je Bittner (1895, 45) priključil družini Mytilidae. Van den Poel (cf. Allasinaz, 1966, 647) je opazil ligamentni nastavek, kar je podrod približalo rodovom *Dreissena*, *Sinomytilus*, *Pachomytilus*, *Coxesia*, *Septimylina* in *Semuridia*, združenim v *Mytiliformes incertae sedis*.

Stratigrafska razširjenost: cordevol, jul (Allasinaz, 1966, 650).

Geografska razširjenost: Schlern na južnem Tirolskem, Lombardija, Ra-belj in zunaj Evrope (Allasinaz, 1966, 650), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Superfamilia Pinnacea Leach, 1819

Familia Pinnidae Leach, 1819

Genus *Pinna* Linne, 1758

Subgenus *P. (Pinna)* (Poli, 1791)

Pinna (Pinna) tommasii Wöhrmann & Koken, 1892

Tab. 1, sl. 5

- 1892 *Pinna Tommasii* n.sp. – Wöhrmann & Koken, str. 177, tab. 10. sl. 1–2a.
 1964 *Pina tommasii* Woehermann & Koken – Allasinaz, str. 208, tab. 12, sl. 8–10.
 1966 *Pinna (Pinna) tommasii* Woehrmann & Koken – Allasinaz, str. 649, tab. 42, sl. 1–2.

Material: Gr3: stisnjeni, slabo ohranjeni levi lupini.

Opis: lupina je podolgovato trikotne, strehaste oblike, s topim grebenom, potekajočim od vrha nazaj. Greben deli lupino na večji spodnji in manjši zadnji del. Od vrha nazaj se žarkovito širijo drobne linije.

Mere: apikalni kot znaša približno 11°. Drugih dimenzij zaradi slabe ohranjenosti ni mogoče podati.

Pripombe: opisana vrsta se razlikuje od vrste *Pinna (Pinna) raibliana* Parona, ki ima večji apikalni kot (30–35°) in močnejše, vzlaste radialne linije.

Wöhrmann in Koken (1892, 178) poročata pri opisu nove vrste o neornamentiranih lupinah. Allasinazova (1966, 650) omenja drobna, pod lupo dobro vidna radialna rebrca, ki jih kažeta tudi naša primerka.

Stratigrafska razširjenost: cordevol, jul (Allasinaz, 1966, 650).

Geografska razširjenost: Schlern na južnem Tirolskem, Lombardija, Ra-belj in izven Evrope (Allasinaz, 1966, 650), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Ordo **Pterioda** Newell, 1965
 Subordo **Pteriina** Newell, 1965
 Superfamilia **Pteriacea** Gray, 1847
 Familia **Bakevellidae** King, 1850
 Genus **Bakevellia** King, 1848
 Subgenus **B. (Bakevelloides)** Tokuyama, 1959

Bakevellia (Bakevelloides) pallium (Stoppani, 1857)

Tab. 1, sl. 6–7

1893 *Gervilleia pallium* Stopp. – Wöhrmann, str. 659.

1964b *Bakevellia (Neobakevellia) pallium* (Stoppani, 1857) – Allasinaz, str. 692, tab. 54, sl. 1–11.

Material: VČK 44: pet slabo ohranjenih levih in desnih lupin, dobro ohranjena leva lupina.

Značilnosti: lupina vrste *Bakevellia (Bakevelloides) pallium* je oblikovana kot obrnjen trapez. Močno je razvito plosko, trikotno zadnje ušesce. Tudi sprednje ušesce je izrazito in zelo jasno ločeno od trupa lupine. Zadnji rob lupine je široko zaokrožen in je plosk. Široko ligamentno polje (5,1 mm) nosi šest podolgovatih plitvejših ligamentnih brazd, ki so pravokotne na dorzalni rob, zadnje tri teže k zaokroženosti. Pred prvo brazdo ležita dva poševna, glavna sprednja zoba. Zadnji stranski zob leži skoraj horizontalno, nad njim je izrazitejša zobna jamica.

Mere (v mm): natančno je mogoče izmeriti le kot poševnosti lupine (δ) in dolžino lupine.

L	δ
36,3	57°

Pripombe: od drugih vrst tega rodu se razlikuje opisana vrsta po sklepu, številu in obliki ligamentnih brazd ter po kotu poševnosti.

Stratigrafska razširjenost: vrsta je zelo pogostna v julskih plasteh (Allasinaz, 1964b, 693).

Geografska razširjenost: Lombardija (Allasinaz, 1964b, 693), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Bakevellia (Bakevelloides) meriani musculosa (Stoppani, 1857)

Tab. 1, sl. 9–10

1893 *Gervilleia musculosa* Stopp. in litt. – Wöhrmann, str. 659.

1964b *Bakevellia (Neobakevellia) meriani musculosa* (Stoppani, 1857) – Allasinaz, str. 690, tab. 53, sl. 10–15.

Material: Gr 11: polovica leve lupine z nepoškodovanim ligamentnim poljem, Gr 13: leva lupina.

Opis: iz ohranjenega dela razberemo, da je bila to ožja podolgovata, dokaj poševna romboidna oblika z majhnim, toda robustnim sprednjim ušescem. Zadnje ušesce je ozko, plosko, brez podaljševanja nazaj. Ozko ligamentno polje (1,5 mm) nosi štiri plitve, nekoliko poševno nazaj postavljene ligamentne brazde. Zadnje ušesce ima izrazit poševen zob.

Mere (v mm):

V	L	δ
–	15,1	38°

Stratigrafska razširjenost: je redkejša julska podvrsta (Allasinaz, 1964b, 692).

Geografska razširjenost: Lombardija, (Allasinaz, 1964b, 692), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Bakevellia (Bakevellioides) bouei (Hauer, 1857)

Tab. 1, sl. 11–12

1889 *Gervilleia Bouei* v. Hauer sp. – Wöhrmann, str. 207, tab. 7, sl. 16–18.

1893 *Gervilleia Bouei* v. Hauer sp. – Wöhrmann, str. 659.

1966 *Bakevellia (Neobakevellia) bouei* (Hauer, 1857) – Allasinaz, str. 653, tab. 42, sl. 10–11.

Material: Gr 13: leva in desna lupina z nepoškodovanim ligamentnim poljem. VČK 44: desna lupina.

Opis: lupina brez ušesc je ozka, podolgovata, kapljčasta, ima veliko in nazaj štrleče zadnje ušesce in robustno, pravokotniku podobno sprednje ušesce. Ligamentno polje je izredno široko (10,5 mm), v sprednjem delu močno segajoče prek umbonalne votline. Nosi deset globokih, ozkih, dolgih, pravokotno na dorzalni rob postavljenih ligamentnih brazd. Pod vrhom, na spodnjem robu ligamentnega polja, so manjše zobne izbokline.

Mere (v mm): zaradi stisnjenosti lupine je mogoče natančno podati le dolžino in kot poševnosti lupine.

L	δ
44	65°

Pripombe: zelo značilna je hitra zaključitev umbonalne votline v sprednjem zgornjem koncu, ki ne seže tako daleč v sprednje ušesce kot pri primerku, upodobljenem na Allasinazovi (1966, tab. 42, sl. 11) ali pri Wöhrmannu (1889, tab. 7, sl. 17).

Stratigrafska razširjenost: pogosta vrsta tuvalske podstopnje (Allasinaz, 1966, 654).

Geografska razširjenost: severne apneniške Alpe (horizont s *Sphaerocodium*), Južne Tirole (Heiligenkreuz), Lombardija, Rabelj (Wöhrmann, 1893, 652; Allasinaz, 1966, 640). Iz lokalnosti Lesno brdo jo omenja že Kossmat (1902, 153).

Superfamilia Pectinacea Rafinesque, 1815

Familia Pectinidae Rafinesque, 1815

Genus *Amusium* Röding, 1798

Amusium filiosum (Hauer, 1857)

Tab. 2, sl. 1

1893 *Pecten filiosus* v. Hauer – Wöhrmann, str. 653.

1972 *Entolium filiosus* (Hauer, 1857) – Allasinaz, str. 310, tab. 30, sl. 8–9.

1966 *Amusium filiosum* (Hauer, 1857) – Allasinaz, str. 666, tab. 45, sl. 6–12, tab. 46, sl. 1–4, tab. 47, sl. 1.

Material: VČK 44: levi, poškodovani lupini in cela lupina.

Opis: značilen je dolg, enakomerno in široko zaokrožen ventralni rob, ki daje

lupini diskoidno obliko. Lupina je skoraj enako visoka kot dolga. Ušesca imajo obliko pravokotnega trikotnika, njihovi pokončni robovi pa se pričenjajo na polovici zadnjega hrbtnega in sprednjega hrbtnega robu. Dorsalni rob je raven.

Tam, kjer je ohranjena zunanja plast lupine, vidimo samo koncentrično poteka-joče gube, če pa je odstranjena, se pokažejo drobna radialna rebrca.

Mere (v mm):

V	L	hr	V/L	hr/L	ap. k.
27,8	29,8	17,9	0,93	0,59	110°

Pripombe: od vrst rodu *Entolium* se loči opisana vrsta po dorsalnem robu, ki pri rodu *Entolium* seže na konceh preko vrha. Rod *Camptonectes* pa ima močno nesimetrično desno lupino in na sprednjem ušescu globoko bisusno zajedo.

Stratigrafska razširjenost: vrsta je pogostna v julski in v spodnjem delu tuvalske podstopnje (Allasinaz, 1966, razpredelnica 1). Wöhrmann (1893, 653) jo imenuje »vodilni fosil zgornjega horizonta rabeljskih skladov«.

Geografska razširjenost: Lombardija, Schlern, Rabelj, osrednji Apenini, Dinaridi, Madžarska, zunaj Evrope (Allasinaz, 1966, razpredelnica 1), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Genus *Camptonectes* Agasis & Meek, 1864

Subgenus *C. (Camptochlamys)* Arkell, 1930

Camptonectes (Camptochlamys) zitteli (Wöhrmann & Koken, 1892)

Tab. 2, sl. 2

1892 *Pecten Zitteli* n. sp. – Wöhrmann & Koken, str. 173, tab. 8, sl. 12–15.

1893 *Pecten Zitteli* v. Wöhrm. – Wöhrmann, str. 654.

1907 *Pecten (Entolium) Zitteli* v. Wöhrmann – Waagen, str. 107.

1966 *Camptonectes (Camptochlamys) Zitteli* (Wöhrmann & Koken, 1892) – Allasinaz, str. 660, tab. 44, sl. 1–2.

Material: Gr 3: desna lupina z odtisom sprednjega ušesca.

Opis: nesimetrična lupina ima razpotegnjeni sprednji zgornji rob in je enako visoka kot dolga. Ušesci sta veliki, na odtisu sprednjega ušesca se vidi, da je imel globoko bisusno zajedo. Zadnje ušesce ima obliko pravokotnega trikotnika z vijugasto zadnjo stranico, ki seže do izteka zgornjega zadnjega robu. Sprednji in zadnji rob se ne razhajata, zato lupina ni tako široka kot pri vrsti *Amusium filiosum*, ampak je bočno stisnjena. Zadnji rob je nekoliko daljši od sprednjega. Drobne koncentrične linije prečkajo šele pod lupo opazne, široke in zaobljene gube.

Mere (v mm):

V	L	V/L	ap. k.
20,6	20,6	1	90°

Pripombe: podrod *Camptochlamys* ločimo od drugih podrodov po ornamentaciji, ki je podobno mrežasto skulpturirana kot pri rodu *Chlamys*. Naš primerek je enkrat večji od primerkov iz Lombardije.

Wöhrmann in Koken (1892, 173, tab. 8, sl. 12) zamenjujeta levo in desno lupino. Lupina na sl. 12 je leva in ne desna.

Stratigrafska razširjenost: julska podstopnja (Allasinaz, 1966, 661).

Geografska razširjenost: Schlern, Cortina d'Ampezzo na južnem Tirolskem, Lombardija, Rabelj (Allasinaz, 1966, 661), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Subordo **Ostreina** Ferussac, 1822
 Superfamilia **Ostreacea** Rafinesque, 1815
 Familia **Ostreidae** Rafinesque, 1815
 Subfamilia **Lophinae** Vyalov, 1936
 Genus **Lopha** Röding, 1798

Lopha montiscaprilis (Klipstein, 1843)

Tab. 1, sl. 8; Tab. 2, sl. 3

1889 *Ostrea (Alectryonia) montis caprilis* Klipst. – Wöhrmann, str. 220, tab. 6, sl. 1–3.

1893 *Ostrea (Alectryonia) montis caprilis* Klipst. – Wöhrmann, str. 650.

1901 *Ostrea montis caprilis* Klipst. – Bittner, str. 74, tab. 6, sl. 14–18.

1966 *Lopha montiscaprilis* (Klipstein) – Allasinaz, str. 640.

1971 *Lopha montiscaprilis* (Klipstein, 1843) – Stenzel, str. N 1055, sl. J 62, 2a–2j.

Material: Gr 13, Gr 11, VČK 8, ZČK 22, ZČK 36: 14 levih in desnih lupin, nedoraslih ali nerazvitih osebkov.

Opis: lupina je podolgovata, trikotne, ovalne oblike. Nekateri primerki imajo na površini nesimetrično razporejena vijugasta, visoka in ostra rebra, pri drugih pa so simetrično razporejena. Rebra se od vrha proti zadnjemu delu dihotočno dele. Leva, pritrjena lupina je ob vrhu bolj izbočena kot v preostalem delu, desna, ki služi kot pokrovna lupina, pa je rahlo ubočena. Na vrhu leve lupine je pritrjevalna (ksenomorfna) ploskev. Notranjščina je vidna na majhni levi lupini. Ohranjen je del podolgovatega ligamentnega polja. Na polovici lupine je ob desnem robu večji, okrogel mišični odtisek, razdeljen v dve polji: manjše notranje in večje zunanje.

Pripomba: nekateri primerki imajo zelo simetrično razporejene in ravno potekajoče gube, kolikor lahko razberemo iz ohranjenega dela. Isto vidimo pri vrsti *Lopha calceiformis* (Broili) (Stenzel, 1971, N 1055, sl. J 62, 3a–3c), vendar Stenzel (1971) meni, da primerki, ki jih je upodobil Broili, zaradi svoje slabe ohranjenosti niso primerni za določitev nove vrste.

Stratigrafska razširjenost: cordevolska do tuvalska podstopnja (Leonardi & Fiscon, 1948, 45; Allasinaz, 1966, 640).

Geografska razširjenost: toferske in karditske plasti v Severnih apneniških Alpah, Monte Caprile in Heiligenkreuz na južnem Tirolskem, Cortina d'Ampezzo (Leonardi & Fiscon, 1948, 45), Rabelj (Wöhrmann, 1893, 650, 651), Bakonski gozd na Madžarskem (veszpremski laporji) (Bittner, 1901, 4), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Lopha sp.

Tab. 2, sl. 4–5

Material: Gr 13: dobro ohranjena desna lupina.

Opis: lupina je enakostranična, sploščena in kratka, z dolgim, rahlo ločnim cikcakastim zadnjim robom. Deset reber je močnih, visokih in ostrih. Potekajo ravno in rahlo navzven. Dihotomne delitve skoraj ne opazimo, cepi se le desno, predzadnje rebre. V bližini ventralnega roba poteka koncentrična vdrtja linija. Na notranji strani sta globoka, umbonalna votlina in visoko nad lupino dvignjen, kratek nastavek za resilium.

Pripomba: v dostopni literaturi nisem našel podobne oblike.

Stratigrafska razširjenost: jul – vrhnji del apnenčevo-lapornoskrilave skladovnice.

Geografska razširjenost: osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Subclassis **Palaeoheterodonta** Newell, 1965

Ordo **Unionoida** Stoliczka, 1871

Superfamilia **Unionacea** Fleming, 1828

Familia **Trigonodidae** Modell, 1942

(**Pachycardiidae** Cox, 1961)

Genus **Pachycardia** Hauer, 1875

Pachycardia rugosa Hauer, 1857

Tab. 2, sl. 6–9

1892 *Pachycardia Haueri* v. Mojs. – Wöhrmann & Koken, str. 187, tab. 6, sl. 8–14.

1907 *Pachycardia rugosa* Hauer – Waagen, str. 6, tab. 25, sl. 1–17, tab. 26, sl. 1–11.

1966 *Pachycardia rugosa* Hauer, 1857 – Allasinaz, str. 679, tab. 48, sl. 9–10.

Material: Gr 17: 28 celih in posameznih lupin. Največkrat manjka zadnji del lupine.

Opis: trikotna, klinasta, navzad razpotegnjena lupina z vzdignjenim, močnim, podvitim, prosogirnim vrhom. Izbočenost je najmočnejša takoj za sprednjim robom ob vrhu. Za izbočenim delom lupine sledi ozek, ventralno pa zelo širok plitek jarek, ki se začne takoj za vrhom. Zadaj se lupina močno zoži in se konča s kratkim ločnim zadnjim robom. Na slabotnem grebenu se lupina pri vrhu ostro prelomi in podvije proti zadnjemu zgornjemu robu. Sprednji rob se v loku hitro spusti in se spoji spredaj s konveksnim, zadaj pa z ubočenim trebušnim robom. Lunula je srčasta, omejena z enako oblikovano zarezo.

Leva lupina nosi velik, štrleč, ozek trikotni glavni zob, ki ga loči od manjšega, koničastega sprednjega zoba velika, globoka zobna jamica. V levi lupini je še zadnji letvasti zob, ki je vzporeden s posterodorzalnim robom in se nadaljuje v glavni zob. V desni lupini je glavni zob potisnjen pred vrh in stoji poševno nazaj. Čez veliko zobno alveolo poteka izpod vrha dolg, oster zadnji letvasti zob. Lupino pokrivajo drobna, gosta in ostra koncentrična rebra.

Mere (v mm):

	V	L	D	zsr	V/L	zsr/L
vš	23,1–36,3	32,5–49,1	27,5	25,1–40,2	0,74–0,76	0,78–0,85
$\bar{x}$	29,3	40,5	–	31,8	0,75	0,81

Pri p o m b e: primerki z Lesnega brda imajo nizko postavljen vrh in dolgo lupino. Primerki z Vojskega pri Idriji so visoki in kratki, z močno dvignjenim vrhom, zaradi česar so podobni vrsti *Pachycardia haueri* Mojsisovics. Waagen (1907, 6) je prištel vrsto *Pachycardia haueri* vrsti *P. rugosa*.

Stratigrafska razširjenost: cordevol, jul (Allasinaz, 1966, 679).

Geografska razširjenost: Hauer jo omenja l. 1857 z Medvedjega brda in iz Podobnika pri Idriji (cf. Waagen, 1907, 6), Kossmat iz Bruš pri Idriji in Drenovega griča (cf. Waagen, 1907, 8; Kossmat, 1902, 152). Zelo pogosta je v Lombardiji, St. Cassianu, v Seiskih Alpah in na schlernskem platoju (Allasinaz, 1966, 679; Wöhrmann & Koken, 1892, 187) in v osrednji Sloveniji.

Genus *Trigonodus* Sandberger in Alberti, 1864*Trigonodus carniolicus* Bittner, 1907

Tab. 2, sl. 10–12; Tab. 3, sl. 1–9; Tab. 4, sl. 1–5

- 1907 *Trigonodus carniolicus* nov. sp. Bittner in litt. – Waagen, str. 30, tab. 28, sl. 3–5
 1966 *Trigonodus carniolicus* Waagen, 1907 – Allasinaz, str. 680, tab. 49, sl. 4–6
 1969b *Trigonodus carniolicus* Bittner – Cox et al., str. 468, sl. D 59, 4c–4d.

Material: Gr 3: številne cele, velike lupine, mnoge v življenjskem položaju. Gr 5: redkejšje majhne posamezne in cele lupine. ZČK 52: redke, slabo ohranjene lupine. ZČK 54: številne, močno poškodovane lupine. PV 6: številne posamezne in cele lupine. PU 8: redkejšje, cele in posamezne lupine. VČK 8: redke manjše lupine. VČK 28: pogoste cele in posamezne lupine. VČK 30: številne, lepo ohranjene cele in posamezne lupine. VČK 36: številne, izredno velike posamezne, stisnjene lupine. VČK 44: zelo številne lupine, cele in posamezne, številne v življenjskem položaju.

Opis: robustna, precej izbočena, navzad razpotegnjena trapezoidna lupina z velikim ušescem. Vrh je zelo močan in na temenu nekoliko sploščen, pomaknjen precej nazaj na kraj prve tretjine lupine. Na zelo izrazitem grebenu, ki se začneja za vrhom in se končuje na zadnjem robu, se lupina strmo prevesi proti zgornji zadnji strani, ki je izoblikovana v večje trikotno ušesce. Značilen je enakomerno ukrivljen, ne preveč izstopajoč konveksen sprednji rob. Ventralni rob je dolg, rahlo ukrivljen, zadnji pa kratek in slabo zaokrožen.

Sklep je močan. Glavni zob leve lupine je trikotna grbina na močnem, distalno odebeljenem, dolgem notranjem letvastem zobu. Zunanji letvasti zob ni ostro ločen od širokega zgornjega zadnjega robu. Vmes ležeča zobna jamica se začneja pod vrhom, nato se razširi in poglobi. Zobna alveola pred glavnim zobom je poševno naprej in navzdol raztegnjen ozki trikotnik. Na njegovi zgornji strani je šibak sprednji stranski zob. Razpotegnjen, kapljičasto oblikovani glavni zob desne lupine stoji poševno navzdol in naprej. Letvasti zob je tudi v tej lupini distalno odebeljen.

Lupino prekrivajo goste prirastnice, ki so izrazitejše na grebenu.

Pripombe: od drugih vrst tega rodu se loči po zelo grobi obliki, nazaj pomaknjenem, zelo močnem vrhu, večjem ušescu, zelo izstopajočem grebenu, izoblikovanost sprednjega robu, nizkih in topih zobeh in zobni jamici glavnega zoba desne lupine.

Stratigrafska razširjenost: cordevol, spodnji jul (Allasinaz, 1966, 681). Na najdišču Lesno brdo nastopa od začetka do vrha julske apnenčeveo-lapornoskri-lave skladovnice.

Geografska razširjenost: Lombardija (Allasinaz, 1966, 681), osrednja Slovenija (Lesno brdo), Klen (Rakovec, 1955, 28), Podmolnik (Ramovš, v pogovoru), Glince (Ribičič, 1973, 25).

Trigonodus bittneri Waagen, 1907

Tab. 4, sl. 11; Tab. 5, sl. 1–7

- 1907 *Trigonodus bittneri* nov. sp. – Waagen, str. 27, tab. 27, sl. 10–13.
 1964a *Trigonodus bittneri* Waagen, 1907 – Allasinaz, str. 212, tab. 13, sl. 7.
 1966 *Trigonodus bittneri* Waagen, 1907 – Allasinaz, str. 680, tab. 49, sl. 1–3.

Material: Gr 3: dve veliki, dobro ohranjeni levi lupini. Gr 5: cela in leva lupina. Gr 11: cela in leva lupina. ZČK 52: dve desni lupini. ZČK 54: številne posamezne

lupine. PV 6: zelo številne posamezne dobro ohranjene lupine. VČK 8: pogostejše posamezne lepo ohranjene lupine. VČK 12: redke posamezne lupine. VČK 20: redkeje cele in posamezne stisnjene lupine. VČK 28: pogoste posamezne lupine. VČK 30: pogoste posamezne stisnjene lupine. VČK 36: pogoste posamezne stisnjene lupine. VČK 44: zelo številne cele in posamezne lepo ohranjene lupine.

Opis: dolga, nizka, ovalna do srednje izbočena lupina, s stisnjenim trikotnim ušescem. Vrh štrli močno naprej. Trebušni rob je rahlo izbočen in zelo dolg. Zada se lupina močno zoži. Dokaj visoki, ostri zobje kažejo podobnost z zobmi pri vrsti *Trigonodus problematicus*. Lupina je ornamentirana s slabotnimi prirastnicami, ki so ostreje izražene na primerkih iz plasti PV 6.

Pripombe: izbočenost trebušnega robu je nekoliko večja, kot jo opisuje Waagen (1907, 28, tab. 27, sl. 10, 12, 13), vendar podobna kot pri primerkih, ki jih je upodobila Allasinazova (1966, tab. 49, sl. 1-3). Slednji imajo visok zadnji rob, naši pa se končujejo ozko, s čimer so podobni Waagnovim. To vrsto je težko zamenjati z drugimi vrstami zaradi položaja vrha in njegove dolge vitke oblike.

Stratigrafska razširjenost: cordevol, (Allasinaz, 1966, 680); na najdišču Lesno brdo ga dobimo od začetka do vrha julske apnenčevo-lapornoskrilave skladovnice.

Geografska razširjenost: Lombardija, Južne Tirole (Allasinaz, 1966, 680), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Trigonodus rablensis (Gredler, 1862)

Tab. 5, sl. 8-9

1892 *Trigonodus rablensis* Gredler sp. – Wöhrmann & Koken, str. 184, tab. 7, sl. 1-8.

1907 *Trigonodus Rablensis* Gredler – Waagen, str. 20, tab. 27, sl. 4, 7-9.

Material: ZČK 54: slabše ohranjena leva lupina brez distalnega dela. PV 10: dokaj slabo ohranjena desna lupina. VČK 8: dobro ohranjen proksimalni del lupine. VČK 44: levi in tri desne lupine z manjkajočimi distalnimi deli lupine.

Opis: dolga in nizka, nazaj razpotežnjena in sploščena subtrapezoidalna lupina z večjim ušescem na zadnji strani. Na temenu je širok, prosogiren vrh šibkeje izražen kot pri drugih trigonodusih. Tudi greben ni premočno poudarjen. Sprednji rob štrli nekoliko naprej in se na hitro zaokroži. Ventralni rob je zelo dolg. Dorzalni rob poteka skoraj do polovice lupine vzporedno s trebušnim robom. Sklep je šibek. Dolgi in tanki notranji letvasti zob leve lupine se pod vrhom odebeli v glavni zob, ki ima v sredi zarezi. Pred njim ležečo jamico predeli nizek pretin v večji sprednji in manjši zadnji del. V desni lupini je torej glavni zob razdeljen, poleg tega pa se spredaj razdeli tudi visok in oster letvasti zob. Ligament je amfidetičen. Naštete lastnosti sklepa so značilne za vrsto *Trigonodus rablensis*.

Prek lupine se vlečejo tanke prirastnice.

Mere (v mm): izmeriti je bilo mogoče le dve lupini. Drugim manjkajo zadnji deli.

V	L	V/L
23,1	43,0	0,53

Pripomba: sploščenost lupine, šibko izražen vrh, zelo dolg dorzalni rob in razmerje V/L (višina obsega 53 % lupine) ga razlikuje od drugih vrst.

Stratigrafska razširjenost: rabeljski skladi (Wöhrmann & Koken, 1892, 167; Wöhrmann, 1893, razpredelnica 1, Waagen, 1907, 20).

Geografska razširjenost: Lombardija, Južna Tirolska (Wöhrmann, 1893, 666), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Trigonodus serianus Parona, 1889

Tab. 5, sl. 10-13

1893 *Trigonodus serianus* Parona – Wöhrmann, str. 666.

1966 *Trigonodus serianus* Parona – Allasinaz, str. 682, tab. 49, sl. 9.

Material: Gr 11: dobro ohranjena leva lupina. VČK 8: pogostne, celo dobro ohranjene lupine. VČK 44: številnejše, cele in posamezne leve in desne, zelo dobro ohranjene lupine.

Opis: majhna romboidna lupina z majhnim ozkim ušescem na zgornji zadnji strani. Sprednji rob je zelo dolg. Poteka poševno navzdol in nazaj. Trebušni rob je kratek in skoraj raven. Zadnji rob je tudi kratek in navpičen. Zmerno izbočena lupina nosi manjši droben kljun, enak onemu pri vrsti *Trigonodus problematicus*. Na izrazitem grebenu se lupina pri vrhu navpično prevesi na zgornjo zadnjo stran, posteriorno postaja nagib zložnejši. Letvasti zob leve lupine je proksimalno močno lomljen in se od tu nadaljuje v brazdasto odebeljen, na kraju ostro odsekan del – glavni zob. Alveola pred njim je polkrožno oblikovana in zgoraj omejena z dolgim in ostrim sprednjim stranskim zobom. V desni lupini se glavni zob začinja pod vrhom z ozkim kratkim pretinom, ki se na kraju odebeli v pravilno oblikovano konico. Zadnji stranski zob je visok in oster. Prek lupine potekajo dosti jasne prirastnice.

Pripombe: pri določevanju sem se opiral na skop opis in eno samo sliko (Allasinaz, 1966, 682, tab. 49, sl. 9). Naši primerki se po obliki ujemajo s primerkom, ki ga je upodobila Allasinazova, vendar so večji, višji in imajo daljši zadnji zgornji rob.

Stratigrafska razširjenost: spodnji jul (Allasinaz, 1966, 683).

Geografska razširjenost: Lombardija (Allasinaz, 1966, 683), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Trigonodus problematicus problematicus (Klipstein, 1843)

Tab. 3, sl. 10-11; Tab. 4, sl. 6-10

1857 *Cardinia problematica* – Hauer, str. 545, tab. 1, sl. 7-9.

1893 *Trigonodus problematicus* Klipst. sp. – Wöhrmann, str. 24, tab. 1, sl. 9-10.

1907 *Trigonodus problematicus* Klipst. sp. – Waagen, str. 23, tab. 28, sl. 6-8.

1966 *Trigonodus problematicus* (Klipstein, 1843) – Allasinaz, str. 681, tab. 49, sl. 7-8.

Material: Gr 3: leva lupina. Gr 5: redkeje manjše cele in posamezne stisnjene lupine. Gr 11: redkeje, poškodovane posamezne lupine. ZČK 52: redkeje, močno poškodovane posamezne lupine. ZČK 54: številnejše močno poškodovane posamezne lupine. PV 6: redkeje posamezne lupine. PU 10: redke, poškodovane posamezne lupine. VČK 8: številnejše posamezne lupine. VČK 12: redkeje, stisnjene posamezne lupine. VČK 20: manjša lupina. VČK 28: številnejše cele in posamezne lupine. VČK 30: cele in posamezne stisnjene lupine. VČK 36: številne, izredno velike in stisnjene posamezne lupine. VČK 44: množica srednje velikih in manjših celih ter posameznih lupin, nekaj v življenjskem položaju.

Opis: ovalna, srednje izbočena, podolgovata lupina z vrhom, štrlečim precej naprej, skoraj vzporednim s sprednjim robom. Ušesce je ozko in stisnjeno. Sprednji rob je dolg in zavija poševno navzdol in nazaj. Trebušni del lupine je precej konveksen. Na grebenu se lupina strmo prevesi proti zgornji zadnji strani. Zobje so visoki in ostri. Glavna zobna alveola v levi lupini je kratka, zaokrožena in pregrajena v poševni anteroventralni smeri z nizko in tanko pregrado. Zadaž se lupina končuje koničasto.

Preko lupine tečejo drobne koncentrične linije prirastnice, izrazitejše na grebenu.

Pripombe: od vrste *Trigonodus carniolicus* to vrsto ločimo po naprej pomaknjenem kljunu, po značilnem dolgem, poševno navzdol in nazaj povijajočem se sprednjem robu, po konveksnem ventralnem robu, po visokih in ostrih zobeh in po glavni zobni alveoli leve lupine, v katero se vleže napihnjeni glavni zob desne lupine. Robustnosti, ki jo ima *Trigonodus carniolicus*, ni opaziti. Vsi robovi in linije so gladko potekajoči.

Stratigrafska razširjenost: cordevol, spodnji jul (Allasinaz, 1966, 682). Na najdišču Lesno brdo ga dobimo od začetka do vrha julske apnenčevo-lapornoskrilave skladovnice.

Geografska razširjenost: Heiligenkreuz in St. Cassian na južnem Tirolskem, Lombardija (Wöhrmann, 1893, 666; Allasinaz, 1966, 682), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Trigonodus sandbergeri dalmatinus Waagen, 1907

Tab. 6, sl. 1-7

1907 *Trigonodus sandbergeri* Alberti, var. *Dalmatina* nov. var. – Waagen, str. 127, tab. 33, sl. 6-9.

1964a *Trigonodus sandbergeri Dalmatinus* Waagen – Allasinaz, str. 214, tab. 13, sl. 1-6.

Material: ZČK 28: pogostne, močno poškodovane lupine. ZČK 30: pogostne, stisnjene lupine. ZČK 52: redke, popolnoma poškodovane lupine. PV 6: pogostejše, dobro ohranjene lupine. PU 10: redke, slabo ohranjene lupine. VČK 8: redkejšje poškodovane lupine. VČK 12: redkejšje stisnjene lupine. VČK 20: redkejšje, cele, stisnjene lupine. VČK 28: redkejšje posamezne lupine. VČK 30: redkejšje posamezne lupine. VČK 36: redkejšje, izredno velike posamezne stisnjene lupine. VČK 44: številnejše posamezne in cele lupine.

Opis: srednje dolga, nizka, trapezoidna lupina s slabše razvitim ušescem v zadnjem delu lupine, z daljšim anteriodorsalnim robom in trebušastim sprednjim robom, ki dajeta lupini značilno oblikovan izstopajoči sprednji del lupine. Ventralni rob je dolg in dokaj konveksen. Zadaž se lupina končuje koničasto.

Pripombe: od drugih vrst rodu *Trigonodus* se loči opisana oblika po krajšem zadnjem delu lupine in po daljšem, značilno izoblikovanem sprednjem delu lupine. Loči se tudi po trebušastem ventralnem robu in po sklepu, ki je gracilno grajen.

Stratigrafska razširjenost: ladinij, cordevol (Allasinaz, 1964a, 315). V Lombardiji nastopa skupaj z vrsto *Trigonodus bittneri*, obe pa imajo tam za značilni cordevolski obliki. Na Lesnem brdu opisano podvrsto dobimo v vsej julski apnenčevo-lapornoskrilavi skladovnici.

Geografska razširjenost: Lombardija, Dalmacija (Allasinaz, 1966, 315), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Trigonodus ramovsi n.sp.

Tab. 7, sl. 1-6

Derivatio nominis: imenovan po slovenskem geologu, mojem učitelju profesorju dr. Antonu Ramovšu.

Holotypus: tab. 7, sl. 1, 4, inv. št. 3753, Katedra za geologijo in paleontologijo univerze Edvarda Kardelja v Ljubljani.

Paratip: tab. 7, sl. 2-3, inv. št. 3755, v isti zbirki kot holotip.

Stratum typicum: PV 6.

Locus typicus: Lesno brdo pri Drenovem griču.

Material: ZČK 52: leva lupina. PV 6: pogostne cele in posamezne leve ali desne, dokaj dobro ohranjene lupine. PV 8: poškodovana desna lupina. VČK 8: redke posamezne lupine. VČK 38: dobro ohranjena desna lupina. VČK 44: dobro ohranjena leva lupina.

Diagnosis: kratka, visoka, trapezoidna lupina z ozkim ušescem na zgornji zadnji strani in z močnim, povitim in visoko stoječim vrhom, kakršen je pri pahikardijah.

Opis: pri vrhu je lupina močno izbočena. Za vrhom pričenja oster greben, ki poteka poševno proti kratkemu zaobljenemu zadnjemu robu, kjer otopi. Na grebenu se lupina strmo prevesi. Sprednji zgornji rob se takoj spusti navzdol. Skupaj s sprednjim in trebušnim robom sestavlja enakomerno izbočeno dolgo krivuljo, ki se povije v zadnjem trebušnem delu navzgor. Zobje so nizki in topi. Kratek notranji letvasti zob je distalno odebeljen in se povija rahlo navzdol. Glavni zob desne lupine je razdeljen v sprednjega manjšega in zadnjega večjega. Zato imajo leve lupine razdeljeno glavno zobno jamico. Oba mišična odtiska sta močnejše poglobljena.

Na lupinah iz PV 6 in 8 so jasno izražene prirastnice, primerek iz VČK 44 je bolj gladek.

Primerjava: nova vrsta je na zunaj podobna Waagnovi variaciji *Heminajas woehrmanni* var. *neumayri* (Waagen, 1907, 44, tab. 28, sl. 13), le da ima veliko močnejši greben, veliko manjše ušesce in drugačno zgradbo sklepa.

Pripomba: nova vrsta nima znakov, s pomočjo katerih bi sklepali na njen izvor. Po obliki lupine morda lahko mislimo na bližino vrste *Trigonodus serianus*.

Stratigrafska razširjenost: srednji in zgornji del julske apnenčeve-laporoskrilave skladovnice.

Geografska razširjenost: Lesno brdo pri Drenovem griču.

Trigonodus abdominalis n.sp.

Tab. 6, sl. 8-12

Derivatio nominis: abdominalis, lat. trebušast. Vrsta se imenuje po zelo konveksnem in izpostavljenem sprednjem delu lupine.

Holotypus: tab. 6, sl. 8-9, inv. št. 3756, Katedra za geologijo in paleontologijo univerze Edvarda Kardelja v Ljubljani.

Paratip: tab. 6, sl. 12, inv. št. 3757, v isti zbirki kot holotip.

Stratum typicum: PV 6.

Locus typicus: Lesno brdo pri Drenovem griču.

Material: ZČK 22: stisnjene, zdrobljene, posamezne redke lupine. ZČK 30: cela lupina. ZČK 34: leva lupina. PV 6: tri leve lupine in ena desna lupina, vse dobro ohranjene. VČK 28: leva in desna lupina, slabo ohranjeni. VČK 30: slabo ohranjena

leva lupina. VČK 36: zelo velika stisnjena desna lupina. VČK 44: dve dobro ohranjeni desni lupini.

Diagnosis: kratka trapezoidna lupina z močno konveksnim, sprednjim delom lupine in submedialno postavljenim vrhom.

Opis: v sprednjem delu močno izbočena, nizka trapezoidna lupina z zelo majhnim trikotnim ušescem na zgornji zadnji strani. Sprednji zgornji rob je daljši kot pri vseh znanih trigonodusih. Zato je drobn, prosogirni koničasti vrh, ki je na temenu izbočen, pomaknjen na sredino lupine. Sprednji rob je ponekod stisnjen, ponekod malo širši in se hitro zavija nazaj. Ventralni rob je skoraj raven. Značilen je zadnji zgornji rob, ki močno poševno odseka lupino, tako da se zadaj konča skoraj koničasto. Po vsej dolžini visokega in močnega zaobljenega grebena se lupina globoko, skoraj navpično prevesi in nato zravna v majhnem trikotnem ušescu.

Vitki zobje so bili na vseh lupinah trdno zakriti s sedimentom tako, da trigonodusa sklepa ni bilo mogoče natančno opazovati. Na lupinah se vidijo šibke prirastnice, ki so na grebenu poudarjene.

Primerjava: nova vrsta je po izoblikovanosti lupine nekoliko podobna podvrsti *Trigonodus sandbergeri dalmatinus*. Je krajša in konveksnejša v spodnjem delu lupine.

Pripombe: razvila naj bi se iz vrste *Trigonodus sandbergi dalmatinus* tako, da je bila pospešena rast naprej. Temu so morali slediti podaljšani glavni zob desne lupine, sprednji stranski rob leve lupine in obe ustrezni dolgi alveoli.

Stratigrafska razširjenost: zgornji del julske apnenčevo-lapornoskrilave skladovnice.

Geografska razširjenost: Lesno brdo pri Drenovem griču.

Trigonodus extraordinarius n.sp.

Tab. 7, sl. 7–11

Derivatio nominis: *extraordinaris*, lat. nenavaden, poimenovan po nenavadni obliki lupine.

Holotypus: tab. 7, sl. 8–9, inv. št. 3558, Katedra za geologijo in paleontologijo univerze Edvarda Kardelja v Ljubljani.

Paratip: tab. 7, sl. 7, inv. št. 3559, v isti zbirki kot holotip.

Stratum typicum: ZČK 54.

Locus typicus: Lesno brdo pri Drenovem griču.

Material: ZČK 54: dve dobro ohranjeni veliki desni lupini in dve majhni levi lupini. PV 6: desna lupina z manjkajočim repom in krajše lupine. VČK 44: dve močno poškodovani desni lupini.

Diagnosis: v dorzoventralno izbočenem loku močno razpotegnjene repate lupine z izrazito naprej štrlečim in navznoter povitim vrhom, ki moli pred lupino.

Opis: zelo kratek sprednji zgornji rob se pričinja nizko pod vrhom. Skupaj s sprednjim in trebušnim robom sestavlja enakomerno izbočeno, gladko potekajočo krivuljo. Posteriorno se lupina končuje z navzgor povitim repom. Na zgornji zadnji strani je ostanek ozkega ušesca.

Znotraj desne lupine je dobro viden bunkast in grbinast glavni zob, ki je podaljšan in razširjen v telesno votlino. Notranjost leve lupine je opazna pri krajših oblikah. Njihova glavna zobna alveola je že dokaj razširjena. Notranji letvasti zob je zelo dolg in droben.

Po površini teko drobne prirastnice.

Primerjava: posebna oblika, ki je ni mogoče primerjati z nobeno, v razpoložljivi literaturi opisano vrsto.

Pripomba: verjetno se je nova vrsta razvila zaradi poudarjene rasti v dolžino iz vrste *Trigonodus bittneri*.

Stratigrafska razširjenost: najvišji del julske apnenčevo-lapornoskrilave skladovnice.

Geografska razširjenost: Lesno brdo pri Drenovem griču.

Trigonodus problematicus crassus n. subsp.

Tab. 8, sl. 1–6

Derivatio nominis: crassus, lat. debel, imenovan po napihnjnem antero-ventralnem delu lupine.

Holotypus: tab. 8, sl. 3–4, inv. št. 3564, Katedra za geologijo in paleontologijo univerze Edvarda Kardelja v Ljubljani.

Paratip: tab. 8, sl. 1–2, inv. št. 3565 in 3566, v isti zbirki kot holotip.

Stratum typicum: VČK 44.

Locus typicus: Lesno brdo pri Drenovem griču.

Material: VČK 8: primerek leve lupine z manjkajočim zadnjim delom. VČK 30: cela lupina z manjkajočim trebušnim robom. VČK 36: stisnjena leva lupina. VČK 44: dobro ohranjene leve lupine in desna lupina.

Diagnosis: lupina, ki je višja od podvrste *Trigonodus problematicus problematicus*.

Opis: kratka, visoka, trikotnoovalna lupina z ozkim ušescem. Vrh in izbočenost sta podobna kot pri tipični podvrsti. Sprednji zgornji, sprednji in trebušni rob izoblikujejo široko trebušast anteroventralni del lupine. Zada se končujejo skoraj koničasto.

Sklep je podoben sklepu pri tipični podvrsti, le da je notranji letvasti rob krajši in da je glavna alveola leve lupine podaljšana navzdol.

Prek lupine tečejo slabotne prirastnice, poudarjene na grebenu.

Primerjava: po osnovnem izgledu je podvrsta podobna izhodni podvrsti *Trigonodus problematicus problematicus*. Zaradi hitrejše rasti v višino kot v dolžino je lupina višja in ima podaljšan glavni zob desne lupine, ki mu ustreza daljša alveola v levi lupini. Notranji letvasti zob je kratek in rahlo upognjen.

Pri hitrejši rasti v višino so se podaljševali: glavni zob leve lupine, glavni zob desne lupine, sprednji zob leve lupine in odgovarjajoče alveole.

Stratigrafska razširjenost: zgornji del julske apnenčevo-lapornoskrilave skladovnice; verjetno se pojavi že v osrednjem delu omenjene skladovnice.

Geografska razširjenost: Lesno brdo pri Drenovem griču.

Ordo **Trigonioida** Dall, 1889

Superfamilia **Trigoniacea** Lamarck, 1819

Familia **Myophoriidae** Bronn, 1849

Genus **Myophoria** Bronn in Alberti, 1834

Myophoria kefersteini kefersteini (Münster, 1837)

Tab. 8, sl. 7–11

1907 *Myophoria kefersteini* Münster. forma *typica* – Waagen, str. 59, tab. 30, sl. 6–12, tab. 31, sl. 9.

- 1907 *Myophoria Kefersteini* (var. Okeni Eichw.) – Waagen, str. 66, tab. 30, sl. 14–16.
 1907 *Myophoria Kefersteini* var. *multiradiata* nov. var. – Waagen, str. 66, tab. 31, sl. 6–8.
 1907 *Myophoria Kefersteini* – Waagen, str. 66, tab. 31, sl. 4–6.
 1966 *Myophoria kefersteini Kefersteini* (Münster & Goldfuss, 1837) – Fantini-Sestini, str. 1048, tab. 74, sl. 1–3 b, tab. 75, sl. 1–16, tab. 76, sl. 1–10 b, tab. 77, sl. 1–16, tab. 78, sl. 1–10.

Material: Gr 13: številne, posamezne in cele, nekoliko poškodovane lupine. ZČK 54: pogostnejše posamezne in dobro ohranjene lupine. PV 8: redkejše, slabo ohranjene lupine. VČK 8: stisnjena leva lupina. VČK 30: slabo ohranjene posamezne lupine. ZČK 44: številnejše posamezne lupine, cele, dobro ohranjene lupine.

Opis: trikotne, visoke, izrazito kljunaste lupine z močnim grebenom, potekajočim od vrha do stika zadnjega in trebušnega roba in s sprednjim šibkejšim ter zadnjim močnejšim rebrom. Na zadnji zgornji strani potekata od vrha do zadnjega roba dve šibkeje izraženi obli rebri. Zadnje, ostreje se pričenja na konici vrha, sprednje pa nižje. Loči ju širša zajeda. Lupini sta nesimetrični. Leva je bolj izbočena in ornamentirana od desne.

V sklepu se opisana oblika močno razlikuje od trigonodusnega sklepa. Notranjega zadnjega letvastega zoba v levi lupini ni. Ima le neznaten zunanji zadnji stranski zob. Glavni zob je močan, trikoten in top. Nad trikotno, spodaj zaokroženo alveolo se vzdiguje laminaren, koničast, sprednji stranski zob. Glavni zob desne lupine visi izpod vrha nazaj in navzdol. Pred njim ležeča alveola se neprekinjeno nadaljuje v poglobljen sprednji mišični odtisek, ki je pri trigonodusih dvignjena nad mišični odtisek. Zadnji, notranji stranski zob je kratek in laminaren.

Prek lupine tečejo močne koncentrične prirastnice.

Mere (v mm):

	V	L	G	L/V	G/V	G/L
vš	28,7–38,6	37,8–47,5	39,5–49,9	1,0–1,25	1,11–1,31	1,03–1,14
×	31,8	38,1	40,0	1,19	1,13	1,11

Pripombe: od drugih podvrst se razlikuje po razmerju L/V, G/V, G/L.

Primerov, ki so omenjeni v literaturi, da se pojavlja večje ali manjše število reberc od dveh, na našem materialu ni opaziti. Samo v enem primeru se je pojavilo tretje anteriorno postavljeno rebro.

Stratigrafska razširjenost: pojavlja se v karniju z največjo razširjenostjo v julu (Fantini-Sestini, 1966, 1054).

Geografska razširjenost: Lombardija, Rabelj (Fantini-Sestini, 1966, 1054), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

V Sloveniji je bila vrsta *Myophoria kefersteini* najdena na mnogih mestih zahodno in severozahodno od Ljubljane, vendar je niso razločevali na podvrste.

Myophoria kefersteini gornensis Varisco, 1889

Tab. 9, sl. 1–6

- 1907 *Myophoria Kefersteini* var. *perversa* nov. var. – Waagen, str. 68, tab. 31, sl. 11.
 1966 *Myophoria kefersteini gornensis* Varisco & Parona, 1889 – Fantini-Sestini, str. 1054, tab. 74, sl. 7–10, tab. 80, sl. 1–3, v tekstu sl. 15–17.

Material: Gr 13: številne lepo ohranjene posamezne lupine. VČK 54: tri dobro ohranjene leve lupine. VČK 30: leva in desna lupina. VČK 36: stisnjena leva lupina. VČK 44: zelo številne posamezne in cele lupine.

Opis: *Myophoria kefersteini gornensis* je podobna vrsti *Myophoria kefersteini kefersteini*, le da je višja kot daljša, z dolgim sprednjim in zadnjim robom ter kratkim, ventralnim robom.

Mere (v mm):

	V	L	G	L/V	G/V	G/L
vš	23,1–39,5	23,8–35,8	29,5–45,6	0,77–1,01	1,01–1,22	1,11–1,40
$\bar{x}$	33,8	30,0	37,9	0,91	1,12	1,21

Pripombe: pri podvrstah vrste *Myophoria kefersteini* ponovno srečamo težnje po različno hitri rasti v različne smeri.

Pri podvrsti *Myophoria kefersteini gornensis* je dokaj enakomerno rast v višino in dolžino, kakršno imamo pri podvrsti *Myophoria kefersteini kefersteini*, zamenjala hitrejša rast v višino. Ustrezno podobnost bi lahko poiskali pri vrsti *Trigonodus ramovsi*.

Stratigrafska razširjenost: karnij (Fantini–Sestini, 1966, 1057), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Geografska razširjenost: Lombardija (Fantini–Sestini, 1966, 1057), osrednja Slovenija (Leseno brdo).

Myophoria kefersteini lombardica Waagen, 1907

Tab. 9, sl. 7–9

1907 *Myophoria Kefersteini* var. *lombardica* – Waagen, str. 69.

1966 *Myophoria kefersteini lombardica* Waagen – Fantini–Sestini, str. 1058, tab. 79, sl. 1–6.

Material: Gr 13: številne posamezne poškodovane leve in desne lupine. ZČK 28: pogostne posamezne in cele lupine. ZČK 52: leva lupina. ZČK 54: leva lupina. VČK 8: precej pogostne, posamezne, nenavadno dolge manjše lupine. VČK 30: številnejše posamezne lupine. VČK 36: številne posamezne lupine. VČK 44: številne posamezne in cele lupine.

Opis: podobna je podvrsti *Myophoria kefersteini kefersteini*, le da je precej daljša kot visoka. Značilen je dolg trebušni rob, ki je pri nekaterih lupinah bolj in pri drugih manj poševno navzdol usmerjen.

Mere (v mm):

	V	L	G	L/V	G/V	G/L
vš	13,1–28,0	22,4–42,1	23,0–46,0	1,30–1,55	1,15–1,61	0,97–1,16
$\bar{x}$	19,2	31,4	33,0	1,42	1,44	1,03

Pripombe: lupine s trebušnim robom, usmerjenim precej poševno navzdol, je mogoče zamenjati s podvrsto *Myophoria kefersteini gornensis*. Od slednjih se razlikuje po kratkem, hitro povijajočem se sprednjem robu, po dolgem ventralnem robu in seveda po razmerju L/V.

Hitri rasti nazaj pri podvrsti *Myophoria kefersteini lombardica* lahko iščemo ustrezajočo enakost pri vrsti *Trigonodus extraordinarius*.

Stratigrafska razširjenost: karnij (Fantini–Sestini, 1966, 1061).

Geografska razširjenost: Lombardija (Fantini–Sestini, 1966, 1061), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Myophoria kefersteini typica Waagen, 1907

Tab. 9, sl. 10–13

1907 *Myophoria Kefersteini* forma *typica* – Waagen, str. 59, tab. 31, sl. 1–2.

Material: Gr 11: dobro ohranjena leva lupina. Gr 13: številnejše posamezne lupine. Gr 17: ena cela lupina. ZČK 52: leva in desna lupina. ZČK 54: slabše ohranjeni levi lupini. PV 6: številne, lepo ohranjene posamezne lupine. VČK 8: leva in desna lupina. VČK 28: leva lupina. VČK 30: posamezne lupine. VČK 44: številne dobro ohranjene posamezne lupine.

Opis: kratka, zelo konveksna, spredaj močno izbočena lupina z močno dvignjenim in ostrim grebenom. Na nekaterih levih lupinah sta rebrci skrajšani – največkrat sprednji. Obe lupini sta enako močno izbočeni. Desna je šibkejšo ornametirana.

	V	L	G	L/V	G/V	G/L
vš	24,4–32,9	31,8–39,9	28,1–39,3	1,23–1,32	1,15–1,22	0,88–1,02
$\bar{x}$	27,9	36,1	33,4	1,26	1,19	0,92

Pripombe: od drugih podvrst se loči po močno konveksnem sprednjem delu lupine, po mnogo večjem sklepnem kotu ter po izoblikovanosti glavne alveole v levi lupini, ki je potegnjena naprej in navzdol.

Ponovno lahko vzporejamo podobnosti sprememb rasti pri dveh različnih rodovih – evolucijsko konvergenco: *Myophoria kefersteini typica* in *Trigonodus abdominalis*.

Stratigrafska razširjenost: pri Lesnem brdu jo dobimo v srednjem in v zgornjem delu julske apnenčeveo-lapornoskrilave skladovnice.

Geografska razširjenost: osrednja Slovenija, Kremenski potok pri Ligojni (Waagen, 1907, 59, tab. 31, sl. 1–2), Lesno brdo.

Heminajas woehrmanni Waagen, 1907

Tab. 10, sl. 9–10

1907 *Heminajas Wöhrmanni* nov. sp. – Waagen, str. 42, tab. 29, sl. 2–8.

Material: Gr 2: dve slabo ohranjeni lupini. VČK 8: stisnjena desna lupina brez zadnjega dela.

Opis: lupina je podolgovata, jajčasta in ima slabo izražen na sprednji rob pomaknjen prosogirni vrh. Ima značilen dolg, v iztegnjenem loku nazaj se povijajoči sprednji rob. Zadnji zgornji rob se pričinja na kljunu in poteka rahlo poševno v posteriorni smeri. V desni lupini je lepo ohranjen velik, za heminajase značilen sprednji stranski zob in velik posterioventralno usmerjen, izpod kljuna viseč glavni zob. Zadnji letvasti zob je kratek in zelo droban. Na površini so drobne prirastnice.

Pripombe: od vrst *Heminajas geyeri* Waagen in *Heminajas fissidentata* (Wöhrmann) ga razlikuje značilno oblikovan sprednji rob.

Stratigrafska razširjenost: cordevol, jul? (Allasinaz, 1966, 686).

Geografska razširjenost: Schlern na južnem Tirolskem, Frombach v Seiskih Alpah, planina Jelenek pri Spodnji Idriji (Waagen, 1907, tab. 29), Lombardija (Allasinaz, 1966, 686), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Gruenewaldia decussata (Münster, 1837)

Tab. 10, sl. 4

p. 1889 *Gruenewaldia decussata* Münster sp. – Wöhrmann, str. 216, tab. 9, sl. 4–6.1895 *Myophoria decussata* Münt. spec. – Bittner, str. 104, tab. 12, sl. 1–8.

1966 *Gruenewaldia decussata* (Münster, 1837) – Allasinaz, str. 698, tab. 53, sl. 16–17, tab. 54, sl. 1a–1b.

Material: Gr 3: dobro ohranjena desna lupina. Gr 13: stisnjena leva lupina. VČK 30: dve slabo ohranjeni desni lupini. VČK 44: slabše ohranjeni levi in desni lupini.

Opis: lupine so majhne, romboidne in močno napihnjene. Ortogirni vrh je močno podvit. Ima globoko zaokrožen žleb, potekajoč po sredini lupine od vrha do trebušnega roba. Na sprednji polovici lupine so topa, radialna in koncentrična rebra. Na zadnji polovici je samo eno ostro radialno rebrce. Žleb omejujeta grebena, od katerih je zadnji višji, sprednji pa nižji.

Mere (v mm):

V	L	V/L
10,2	9	0,11

Pripombe: mrežasta ornamentacija razlikuje opisano obliko od vrste *Lyromiophoria woehrmanni* Bittner, ki ima na sprednji polovici lupine samo koncentrična rebra.

Stratigrafska razširjenost: Schlern na južnem Tirolskem, Frombach v Seiskih Alpah, Lombardija (Allasinaz, 1966, 686), planina Jelenek pri Spodnji Idriji (Waagen, 1907, tab. 29), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Geografska razširjenost: Schlern na južnem Tirolskem, Frombach v Seiskih Alpah, Lombardija (Allasinaz, 1966, 686), planina Jelenek pri Spodnji Idriji (Waagen, 1907, tab. 29), osrednja Slovenija (Leseno brdo).

Subclassis **Heterodonta** Neumayr, 1884

Ordo **Veneroida** H. Adams & A. Adams, 1856

Superfamilia **Lucinacea** Fleming, 1828

Familia **Fimbriidae** Nicol, 1850

Genus *Schafhaeutlia* Cossmann, 1897

Schafhaeutlia astartiformis (Münster, 1841)

Tab. 10, sl. 5

1889 *Fimbria (Corbis) astartiformis* Münster sp. – Wöhrmann, str. 226, tab. 9, sl. 7–9.

1895 *Gonodon astartiformis* Münst. spec. – Bittner, str. 12, tab. 3, sl. 1–4.

1966 *Gonodon astartiformis* (Münster, 1841) – Allasinaz, str. 701, tab. 54, sl. 6–7.

Material: Gr 3: dobro ohranjena lupina brez vidnega sklepa.

Opis: majhna, zaokrožena, v srednjem delu precej izbočena lupina z ortogirnim vrhom. Izbočenost pada na vse strani enako. Ušesci sta le na sprednjem in zadnjem robu, ki sta vseskozi enakomerno zaokroženi.

Mere (v mm):

V	L	V/L
7,0	7,4	0,81

Pripombe: vrsta *Schafhaeutlia laubei* (Bittner) je precej bolj ploska kot opisana vrsta, sprednji in zadnji rob pa ima neenakomerno zaokrožen.

Stratigrafska razširjenost: od karnija do retija (Allasinaz, 1966, 702).

Allasinazova (1966) ni dosledna v podajanju stratigrafske razširjenosti vrste *Schafhaeutlia astartiformis*. V besedilu (str. 702) navaja razširjenost od karnija do retija, v razpredelnici 1 pa od ladinija do norija.

Geografska razširjenost: Schlern in St. Cassian na južnem Tirolskem (Wöhrmann, 1893, 673), Lombardija, Rabelj, Apenini, Sicilija, Dinaridi, Madžarska in zunaj Evrope (Allasinaz, 1966, razpredelnica 1), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Superfamilia Carditacea Fleming, 1820
 Familia Permophoridae van de Poel, 1959
 Subfamilia Myoconchinae Newell, 1957
 Genus *Pseudomyoconcha* Rossi-Ronchetti, 1966 (1967)

Pseudomyoconcha lombardica (Hauer, 1857)

Tab. 10, sl. 1–3

1907 *Myoconcha lombardica* Hauer – Waagen, str. 83, tab. 32, sl. 14–16.

1966 *Pseudomyoconcha lombardica* (Hauer, 1857) – Rossi-Ronchetti & Allasinaz, str. 1105, tab. 83–88, v tekstu sl. 5–9.

Material: Gr 17: dve desni lupini s korodiranim sklepom.

Opis: modiolidna, precej konveksna lupina z močno konveksnim hrbtnim robom in na sprednjem kraju lupine slabo ubočenim trebušnim robom. Izbočenost je največja na zaobljenem grebenu takoj nad venstralnim robom, na katerem se lupina strmo prevesi na ventralno stran. Nagib je zložnejši, vendar znaten proti zadnji zgornji strani. Zadnji rob je visok in rahlo zaokrožen.

Mere (v mm):

V	L	V/L
21,0	29,9	0,70
24,0	28,7	0,83

Pripombe: od drugih vrst tega rodu se razlikuje opisana vrsta po neznatnem sprednjem robu in po obliki zadnjega robu.

Rossi-Ronchetti in Allasinaz (1966, 1106) poročata o izredni variabilnosti vrste in o pomanjkljivosti znakov za ločitev na podvrste.

Stratigrafska razširjenost: julska podstopnja (Allasinaz, 1966, 1112).

Geografska razširjenost: je pogosta vrsta v Lombardiji in redkejša na Madžarskem, osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Superfamilia Crassatellacea Ferussac, 1822
 Familia Myophoricardiidae Chaven in Vokes, 1967
 Genus *Myophoricardium* Wöhrmann, 1889

Myophoricardium lineatum Wöhrmann, 1889

Tab. 10, sl. 6–7

1889 *Myophoricardium lineatum* n.sp. – Wöhrmann, str. 227, tab. 10, sl. 10–14

1895 *Myophoricardium lineatum* Wöhrm. – Bittner, str. 117, tab. 13, sl. 18–22.

1966 *Myophoricardium lineatum* Wöhrmann, 1889 – Allasinaz, str. 707, tab. 55, sl. 4–11.

Material: VČK 30: primerek dobro ohranjene leve lupine s korodiranim sklepom.

Opis: visoka trapezoidna do triangularna, močno konveksna lupina s prosogirnim, takoj pred središčno črto postavljenim vrhom. Zadnji zgornji rob lupine je močno poševen in raven, sprednji pa nekoliko izbočen in prav tako močno poševen.

Ventralni rob poteka horizontalno v rahlem loku. Oba zgornja roba, sprednji zgornji in zadnji zgornji, sta zelo kratka. Zadnji je nekoliko daljši od sprednjega. Zaobljeni greben, na katerem se lupina strmo prevesi na zgornjo zadnjo stran, se pričinja za vrhom in se počasi izgublja v posteroventralni smeri.

Od zob sta vidna močno razviti, daljši zadnji notranji stranski zob in sprednji, večji glavni zob.

Preko lupine potekajo šibke koncentrične gube.

Mere (v mm):

V	L	V/L
23,0	22,9	1,00

Pripombe: po sklepu se razlikuje od primerka *Myophoricardium lineatum*, ki ga je upodobil Bittner (1895, na tab. 13, sl. 21; ista slika v Treatise on Invert. Paleont. (N) Mollusca 6, 2, sl. E 81, 20) po precej močnem zadnjem, notranjem lateralnem zobu v levi lupini.

Razmerje V/L pri našem primerku se ujema z Bittnerjevimi primerki, odstopa pa od podatkov Allasinazove (1966, 708), kajti njeni primerki so nižji in daljši.

Stratigrafska razširjenost: cordevol, jul, tual (Allasinaz, 1966, razpredelnica 1, na str. 780 jo postavlja samo v jul).

Geografska razširjenost: Južne Alpe, Apenini, Balkan (Allasinaz, 1966, 708), osrednja Slovenija (Lesno brdo).

Subclassis **Anomalodesmata** Dall, 1889

Ordo **Pholadomyoida** Newell, 1965

Subfamilia **Pholamyacea** Gray, 1847

Familia **Grammysiidae** S.A. Müller, 1877

Genus **Solenomorpha** Cocherell, 1903

Solenomorpha sp.

Tab. 10, sl. 8

Material: Gr 2: kameno jedro z ostanki lupine. ZČK 22: ostanek sprednjega dela lupine.

Opis: dolgo, nazaj razpotegnjeno kameno jedro je spredaj kijasto oblikovano s sorazmerno dolgim sprednjim zgornjim robom. Ta ostro lomljen preide v zaokroženi, nazaj povijajoči se sprednji rob, ki se podaljša v raven ventralni rob. Zgornji zadnji rob je vzporeden z ventralnim. Posteriorni rob manjka.

Enako je oblikovan tudi ostanek sprednjega dela leve lupine, na katerem so ostra rebra.

Kvantitativna taksonomska analiza (Biometrija)

Številčna obdelava kvantitativnih morfoloških podatkov o organizmu ali delu organizma, tudi fosilnega ostanka je biometrija.

Na klasifikacijskih nivojih, višjih od vrste, zadostujejo kvalitativni taksonomski znaki. Za taksonomsko razlikovanje rodov je le redkokdaj potrebno uporabiti biometrično analizo. Postopek taksonomskega razlikovanja sorodnih populacij, podvrst in vrst je drugačen. Zdaj taksonomsko razlikovanje ne temelji več toliko na vodilnih taksonomskih znakih, marveč na tendenci skupinskih znakov. Uporaba številčnih

metod v raziskavi tendenc skupinskih znakov postane neobhodna. Ker koncept tipologije izgublja pomen, vse bolj opuščajo opise vrst, ki slonijo samo na opazovanju holotipa. Za raziskavo in prikaz tendenc skupinskih znakov so najprimernejše in najuspešnejše številčne metode (Imbrie, 1956).

Biometrična raziskava školjčne favne nahajališča Lesno brdo je po tendencah skupinskih znakov smiselna le za populacijo rodu *Trigonodus* in vrste *Myophoria kefersteini*. Populacijo vrste *Myophoria kefersteini* je biometrično že obdelala Fantini-Sestiničeva (1966). V študiji njene detajlne biometrične analize nisem ponovil.

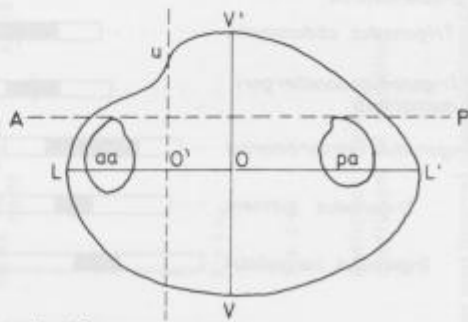
Pri vzorčevanju za statistični vzorec sem se držal napotkov Simpsona s sodelavci (1960):

1. vsi elementi naj pripadajo vzorčevani populaciji,
2. v vzorcu naj bodo zastopane vse bistvene variacije populacije,
3. variacije naj bodo v vzorcu zastopane s približno isto relativno frekvenco kot v populaciji,
4. elementi naj ne bodo patološko ali po odmrtnju spremenjeni.

Kljub velikemu vzorcu populacije školjčne favne Lesnega brda ($N = 769$) je bilo zaradi tektonske poškodovanosti lupin za biometrično raziskavo primernih le malo elementov. Zato sem moral vključiti manjše vzorce ($N = 6$ do 9). Njihove statistične ocene so grobi približki, ki nas seznani s približnim položajem vzorca v celotni populaciji najdišča Lesno brdo.

Predstavniki naddružine Unionacea nimajo za vrsto drugih taksonomskih znakov kot obliko lupine. Za naddružino Unionacea je značilna velika morfološka variabilnost, ki otežuje tipološko taksonomsko raziskavo. Izbrane morfološke znake, s katerimi sem biometrično označil populacijo, kaže sl. 22. Parameter »v« sem uvedel za poskus.

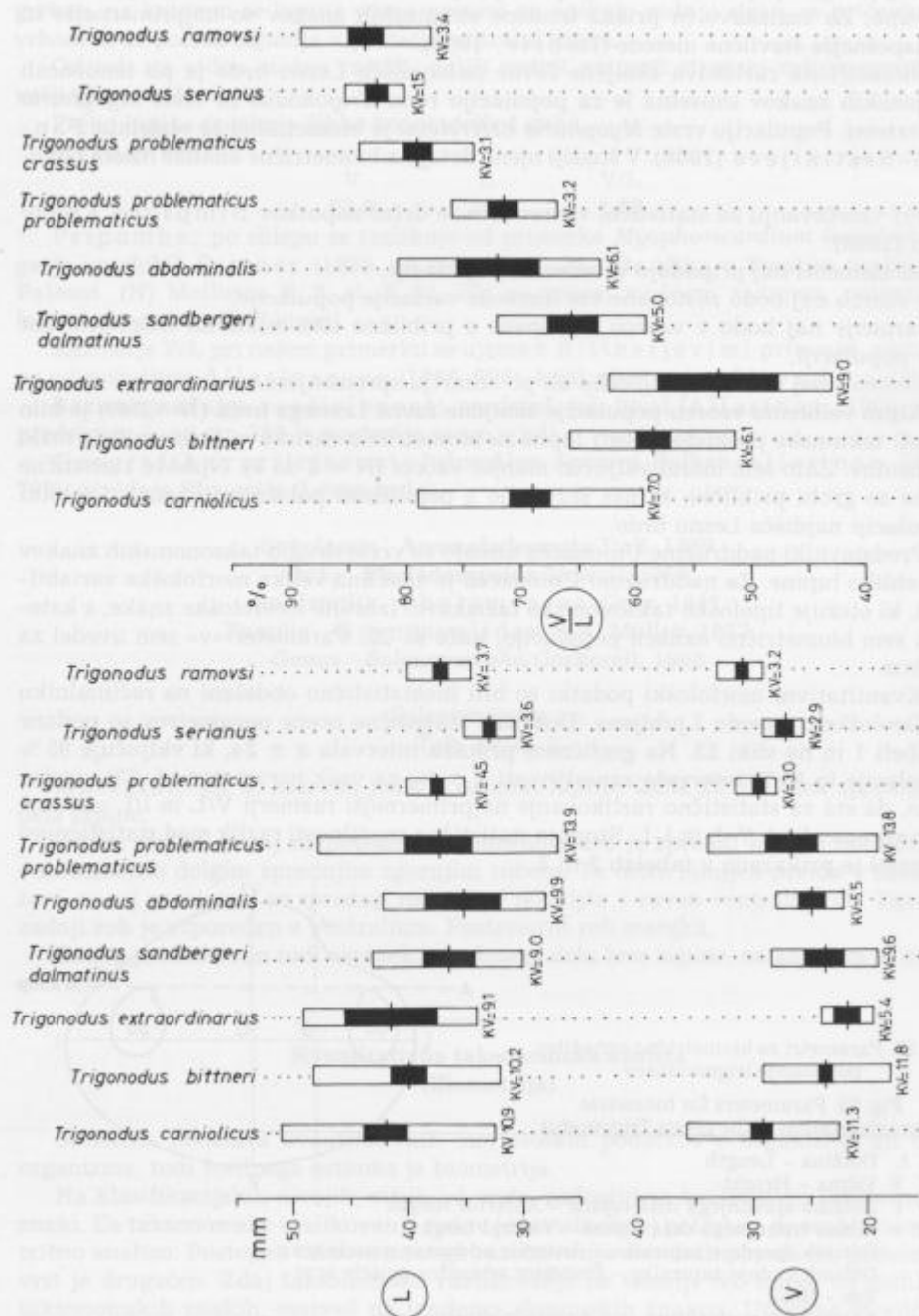
Kvantitativni morfološki podatki so bili biostatistično obdelani na računalniku na Geološkem zavodu Ljubljana. Dobljene statistične ocene parametrov so podane v tabeli 1 in na sliki 23. Na grafičnem prikazu intervala $x \pm 2s$, ki vključuje 95 % populacije in 95 % intervala zanesljivosti $x \pm ts_x$ za vsak parameter (sl. 23), ugotovimo, da sta za statistično razlikovanje najprimernejši razmerji V/L in l/L oziroma para spremenljivk $V-L$ in $l-L$. Stopnja statistične značilnosti razlik med statističnimi ocenami je prikazana v tabelah 2 in 3.



Sl. 22. Parametri za biometrično označitev populacije *trigonodusov*

Fig. 22. Parameters for biometric characterization of the genus *Trigonodus*

- L-L' L Dolžina – Length
 V-V' V Višina – Height
 L-O' l Dolžina sprednjega dela lupine – Anterior length
 V-O' v Višina trebušnega dela lupine – Ventral height
 aa Odtisek sprednje zapiralke – Anterior adductor muscle scar
 pa Odtisek zadnje zapiralke – Posterior adductor muscle scar
 u Vrh – Beak
 AP Anteriorno-posteriorna os – Antero-posterior axis

Sl. 23. Grafični prikaz intervalov $x \pm 2s$ in $x \pm 1 s_x$ za izbrane parametre

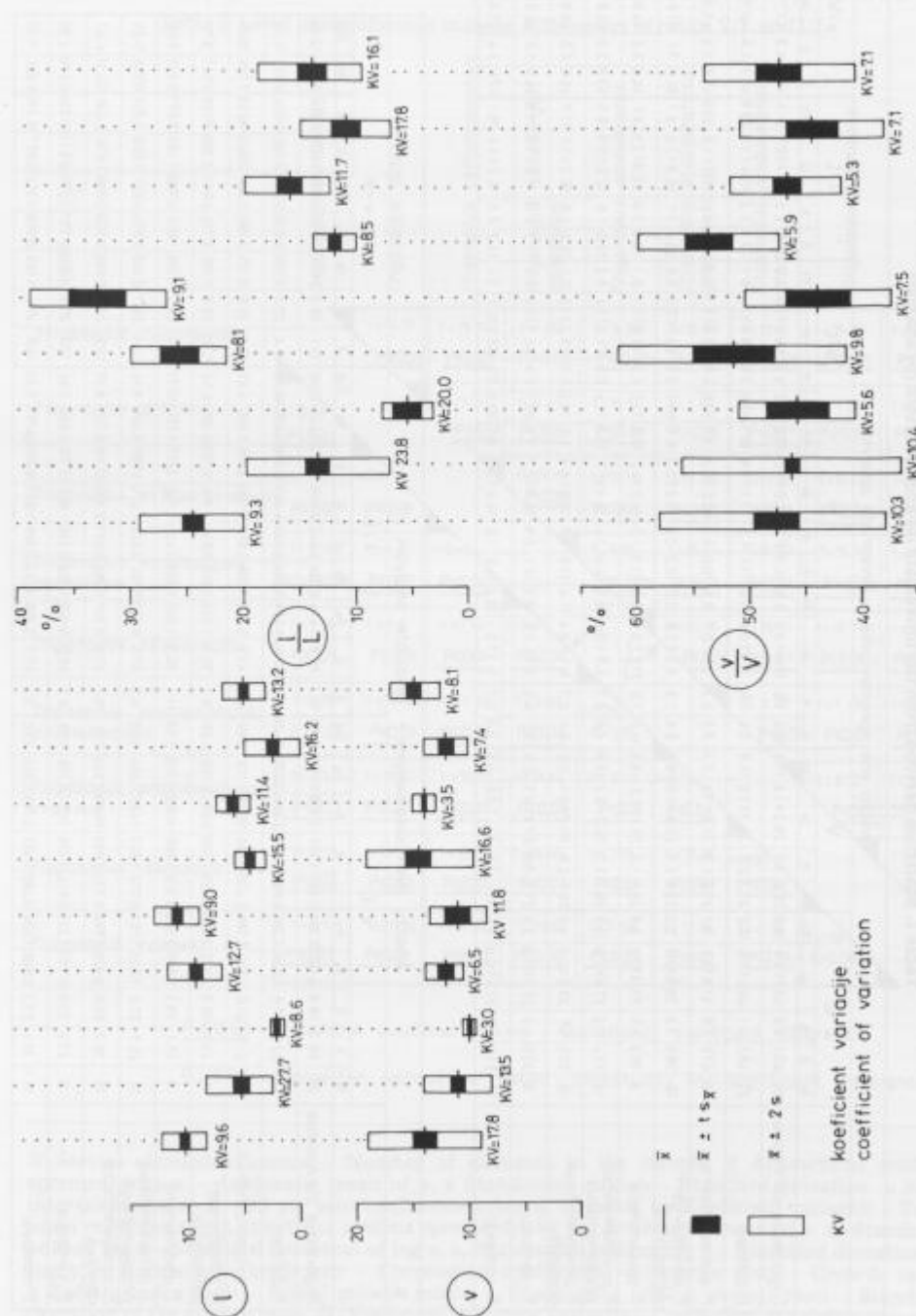
Fig. 23. 95 per cent interval of populations ($\bar{x} \pm 2 s$) and 95 per cent confidence interval of means ($\bar{x} \pm t s_{\bar{x}}$) of the treated parameters

Tabela 1. Statistične ocene analize ene (a) in dveh (b) spremenljivk
Table 1. Statistics derived from the univariate (a) and bivariate (b) analysis

Analiza ene spremenljivke - Univariate analysis

a		Analiza ene spremenljivke - Univariate analysis																			
		L					V					I					V/L				
		N	$\bar{x}$	s	μ	kv	$\bar{x}$	s	μ	kv	$\bar{x}$	s	μ	kv	$\bar{x}$	s	μ	kv	$\bar{x}$	s	μ
	<i>Trigonodus carolinicus</i>	26	42.1	4.6	42.1±1.8	10.9	29.2	3.3	29.2±1.2	11.3	10.4	1.0	10.4±0.4	9.6	14.0	2.5	14.0±1.0	17.8	69.2	4.9	69.2±1.9
	<i>T. bithneri</i>	27	40.1	4.1	40.1±1.6	10.2	23.7	2.8	23.7±1.0	11.8	5.4	1.5	5.4±0.6	27.7	11.1	1.5	11.1±0.6	13.5	58.6	3.6	58.6±1.4
	<i>T. extraordinarius</i>	6	41.6	3.8	41.6±4.1	9.1	21.9	1.2	21.9±1.3	5.4	2.3	0.2	2.3±0.3	8.6	10.0	0.3	10.0±0.3	3.0	52.8	4.8	52.8±5.1
	<i>T. sandbergeri dalmaninus</i>	10	36.6	3.3	36.6±2.3	9.0	23.8	2.3	23.8±1.6	9.6	9.4	1.2	9.4±0.9	12.7	12.2	0.8	12.2±0.7	6.5	65.7	3.3	65.7±2.3
	<i>T. abdominalis</i>	8	35.3	3.5	35.3±3.1	9.9	25.1	1.4	25.1±1.2	5.5	11.1	1.0	11.1±0.9	9.0	11.0	1.3	11.0±1.2	11.8	71.9	4.4	71.9±3.7
	<i>T. problematicus problematicus</i>	14	37.4	5.2	37.4±2.8	13.9	26.7	3.7	26.7±2.2	13.0	4.5	0.7	4.5±0.4	15.5	14.4	2.4	14.4±1.3	16.6	71.4	2.3	71.4±1.3
	<i>T. problematicus crassus</i>	15	37.5	1.7	37.5±0.8	4.5	28.7	0.9	28.7±0.4	3.0	6.1	0.7	6.1±0.4	11.4	13.9	0.5	13.9±0.2	3.5	79.2	2.5	79.2±1.3
	<i>T. serianus</i>	9	33.0	1.2	33.0±0.9	3.6	27.3	0.8	27.3±0.7	2.9	3.7	0.6	3.7±0.5	16.2	12.1	0.9	12.1±0.7	7.4	82.7	1.3	82.7±0.9
	<i>T. ramovsi</i>	13	37.3	1.4	37.3±0.9	3.7	31.1	1.0	31.1±0.6	3.2	5.3	0.7	5.3±0.4	13.2	14.8	1.2	14.8±0.6	8.1	83.6	2.9	83.6±1.7

Analiza dveh spremenljivk - Bivariate analysis

b		Analiza dveh spremenljivk - Bivariate analysis																			
		V-L										I-L									
		N	$\bar{x}$	$\bar{y}$	s _x	s _y	r	a	b	s _a	D _a	$\bar{x}$	$\bar{y}$	s _x	s _y	r	a	b	s _a	D _a	
	<i>Trigonodus carolinicus</i>	30	28.2	38.8	4.007	6.304	0.837	1.573	-5.594	0.175	10.795	10.2	38.8	1.414	6.304	0.643	4.458	-6.678	0.233	13.603	
	<i>T. bithneri</i>	32	22.1	37.6	4.630	7.266	0.962	1.569	2.925	0.075	5.45	5.1	37.6	1.587	7.266	0.633	4.667	13.798	0.139	16.78	
	<i>T. extraordinarius</i>	6	21.9	41.6	1.220	3.788	0.479	3.104	-26.378	1.113	8.64	2.3	41.6	0.222	3.788	0.859	0.706	3.255	3.566	4.83	
	<i>T. sandbergeri dalmaninus</i>	11	23.3	35.9	2.772	3.905	0.927	1.408	3.094	0.159	4.28	9.3	35.9	1.340	3.905	0.838	2.914	8.790	0.480	6.34	
	<i>T. abdominalis</i>	8	25.1	35.3	1.875	3.506	0.819	1.869	-11.605	0.379	5.52	11.1	35.3	1.000	3.506	0.409	3.606	-16.17	1.131	10.71	
	<i>T. problematicus problematicus</i>	14	26.7	37.4	3.824	5.154	0.972	1.347	1.435	0.004	3.30	4.5	37.4	0.680	5.154	0.826	7.470	3.785	0.468	8.14	
	<i>T. problematicus crassus</i>	15	28.7	37.5	0.929	7.68	0.722	1.903	-18.09	0.340	3.11	6.1	37.5	0.701	7.68	0.037	2.522	116.0	0.451	6.95	
	<i>T. serianus</i>	9	27.3	33.0	0.757	1.223	0.914	1.616	-11.17	0.218	1.39	3.7	33.0	0.626	1.223	0.239	1.953	25.77	0.264	5.10	
	<i>T. ramovsi</i>	13	31.1	37.3	0.998	1.414	0.485	1.417	-6.769	0.343	3.62	5.3	37.1	0.719	1.414	0.199	1.961	26.819	0.477	5.33	

Tabela 2. Stopnja značilnosti razlik med statističnimi ocenami $\bar{x}$ za razmerje V/L in I/L

Table 2. Level of significance in mean differences of ratios V/L and I/L

	<i>Trigonodus carnialis</i>	<i>Trigonodus bittneri</i>	<i>Trigonodus extraordinarius</i>	<i>Trigonodus sandbergeri dalmatinus</i>	<i>Trigonodus abdominalis</i>	<i>Trigonodus problematicus problematicus</i>	<i>Trigonodus problematicus crassus</i>	<i>Trigonodus serianus</i>	<i>Trigonodus ramovsi</i>
<i>Trigonodus carnialis</i>		$t=14.71$ $P<0.01$	$t=19.74$ $P<0.01$	$t=1.30$ $P>0.05$	$t=8.21$ $P<0.01$	$t=19.60$ $P<0.01$	$t=12.11$ $P<0.01$	$t=15.88$ $P<0.01$	$t=13.44$ $P<0.01$
<i>Trigonodus bittneri</i>	$t=9.00$ $P<0.01$		$t=3.36$ $P<0.01$	$t=4.4$ $P<0.01$	$t=15.34$ $P<0.01$	$t=1.59$ $P>0.05$	$t=3.09$ $P<0.01$	$t=1.93$ $P>0.05$	$t=0.80$ $P>0.05$
<i>Trigonodus extraordinarius</i>	$t=7.41$ $P<0.01$	$t=3.36$ $P<0.01$		$t=21.75$ $P<0.01$	$t=21.15$ $P<0.01$	$t=12.95$ $P<0.01$	$t=12.84$ $P<0.01$	$t=6.32$ $P<0.01$	$t=8.72$ $P<0.01$
<i>Trigonodus sandbergeri dalmatinus</i>	$t=2.08$ $0.01 < P < 0.05$	$t=4.4$ $P<0.01$	$t=6.40$ $P<0.01$		$t=5.91$ $P<0.01$	$t=21.54$ $P<0.01$	$t=11.87$ $P<0.01$	$t=15.47$ $P<0.01$	$t=12.44$ $P<0.01$
<i>Trigonodus abdominalis</i>	$t=1.39$ $P>0.05$	$t=1.6$ $P>0.05$	$t=7.74$ $P<0.01$	$t=3.42$ $P<0.01$		$t=24.19$ $P<0.01$	$t=16.41$ $P<0.01$	$t=17.75$ $P<0.01$	$t=16.13$ $P<0.01$
<i>Trigonodus problematicus problematicus</i>	$t=1.58$ $P>0.05$	$t=12.05$ $P<0.01$	$t=11.92$ $P<0.01$	$t=5.00$ $P<0.01$	$t=0.35$ $P>0.05$		$t=7.37$ $P<0.01$	$t=1.28$ $P<0.01$	$t=3.27$ $P<0.01$
<i>Trigonodus problematicus crassus</i>	$t=7.34$ $P<0.01$	$t=19.64$ $P<0.01$	$t=16.73$ $P<0.01$	$t=11.64$ $P<0.01$	$t=5.12$ $P<0.01$	$t=8.72$ $P<0.01$		$t=6.12$ $P<0.01$	$t=2.52$ $0.01 < P < 0.05$
<i>Trigonodus serianus</i>	$t=8.07$ $P<0.01$	$t=19.50$ $P<0.01$	$t=18.03$ $P<0.01$	$t=14.45$ $P<0.01$	$t=7.05$ $P<0.01$	$t=13.36$ $P<0.01$	$t=3.87$ $P<0.01$		$t=3.17$ $P<0.01$
<i>Trigonodus ramovsi</i>	$t=9.7$ $P<0.01$	$t=21.08$ $P<0.01$	$t=17.50$ $P<0.01$	$t=13.83$ $P<0.01$	$t=7.38$ $P<0.01$	$t=12.16$ $P<0.01$	$t=4.31$ $P<0.01$	$t=1.53$ $P>0.05$	

 $P < 0.01$ Statistično značilna razlika - Statistically significant difference $P > 0.05$ Statistično neznačilna razlika - Statistically non-significant difference

N Število elementov vzorca - Number of elements in the sample, $\bar{x}$ Aritmetična sredina spremenljivke x - Arithmetic mean of x , s Standardni odklon - Standard deviation, μ 95 % interval zaupanih $\bar{x}$ - 95 per cent confidence interval of mean, kv Koeficient variacije - Variation coefficient, $\bar{y}$ Aritmetična sredina spremenljivke y - Arithmetic mean of y , s_y Standardni odklon $\log x$ - Standard deviation of $\log x$, s_y Standardni odklon $\log y$ - Standard deviation of $\log y$, r Korelacijski koeficient - Correlation coefficient, a Stopnja rasti - Growth ratio, b Začetni index rasti - Initial growth index, s_a Standardni odklon stopnje rasti - Standard deviation of the growth ratio, D_d Koeficient relativne variacije - Coefficient of relative variation

Tabela 3. Stopnja značilnosti razlik med statističnimi ocenami a in b za par spremenljivk V-L in I-L

Table 3. Level of significance in the growth ratio and the initial growth index differences

	<i>Trigonodus carniolicus</i>	<i>Trigonodus bittneri</i>	<i>Trigonodus extraordinarius</i>	<i>Trigonodus sandbergeri dalmatinus</i>	<i>Trigonodus abdominalis</i>	<i>Trigonodus problematicus problematicus</i>	<i>Trigonodus problematicus crassus</i>	<i>Trigonodus serianus</i>	<i>Trigonodus ramovski</i>
<i>Trigonodus carniolicus</i>	$z_1 = 0.23$ $z_2 = 7.96$ $P < 0.05$	$z_1 = 3.48$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.96$ $z_2 = 0.66$ $P > 0.05$	$z_1 = 0.74$ $z_2 = 13.3$ $P < 0.05$	$z_1 = 3.87$ $z_2 = 2.52$ $P < 0.05$	$z_1 = 3.70$ $z_2 = 3.17$ $P < 0.05$			
<i>Trigonodus bittneri</i>	$z_1 = 0.08$ $z_2 = 8.77$ $P < 0.05$		$z_1 = 3.40$ $z_2 = 2.19$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.89$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	$z_1 = 3.54$ $z_2 = 2.74$ $P < 0.05$	$z_1 = 3.43$ $z_2 = 3.39$ $P < 0.05$			
<i>Trigonodus extraordinarius</i>	$z_1 = 1.36$ $z_2 = 3.53$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.38$ $z_2 = 0.81$ $P > 0.05$		$z_1 = 3.91$ $z_2 = 3.63$ $P < 0.05$	$z_1 = 2.67$ $z_2 = 4.05$ $P < 0.05$	$z_1 = 4.23$ $z_2 = 4.20$ $P < 0.05$			
<i>Trigonodus sandbergeri dalmatinus</i>	$z_1 = 0.74$ $z_2 = 6.25$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.92$ $z_2 = 5.5$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.51$ $z_2 = 1.71$ $P > 0.05$		$z_1 = 0.48$ $z_2 = 6.80$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.60$ $z_2 = 7.12$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.75$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.40$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	
<i>Trigonodus abdominalis</i>	$z_1 = 0.72$ $z_2 = 0.72$ $P > 0.05$	$z_1 = 0.78$ $z_2 = 4.6$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.05$ $z_2 = 3.1$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.14$ $z_2 = 1.14$ $P > 0.05$		$z_1 = 3.24$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.80$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.34$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.25$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$
<i>Trigonodus problematicus problematicus</i>	$z_1 = 1.44$ $z_2 = 0.71$ $P > 0.05$	$z_1 = 2.69$ $z_2 = 1.03$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.58$ $z_2 = 2.98$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.38$ $z_2 = 17.1$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.38$ $z_2 = 1.4$ $P > 0.05$		$z_1 = 7.61$ $z_2 = 10.27$ $P < 0.05$	$z_1 = 8.23$ $z_2 = 5.6$ $P < 0.05$	
<i>Trigonodus problematicus crassus</i>	$z_1 = 0.88$ $z_2 = 3.82$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.96$ $z_2 = 34.96$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.03$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.32$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.07$ $z_2 = 3.6$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.64$ $z_2 = 4.80$ $P < 0.05$		$z_1 = 1.09$ $z_2 = 13.4$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.85$ $z_2 = 5.6$ $P < 0.05$
<i>Trigonodus serianus</i>	$z_1 = 0.16$ $z_2 = 13.7$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.20$ $z_2 = 32.7$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.31$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.77$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.58$ $z_2 = 7.6$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.23$ $z_2 = 7.6$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.71$ $z_2 = 0.27$ $P > 0.05$		$z_1 = 0.03$ $z_2 = 3.1$ $P < 0.05$
<i>Trigonodus ramovski</i>	$z_1 = 0.41$ $z_2 = 12.5$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.43$ $z_2 = 19.5$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.45$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.02$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.88$ $x_1 \neq x_2$ $P < 0.05$	$z_1 = 0.20$ $z_2 = 17.2$ $P < 0.05$	$z_1 = 1.01$ $z_2 = 1.33$ $P > 0.05$	$z_1 = 0.49$ $z_2 = 1.96$ $P > 0.05$	

 $P < 0.05$ Statistično značilna razlika - Statistically significant difference $P > 0.05$ Statistično neznačilna razlika - Statistically non-significant difference

Biostatistično obdelavo sem razložil v drugem članku (Jelen, 1983).

Zaradi nekaterih zelo majhnih vzorcev in še neizdelanega matematičnega modela za številčno podajanje nekaterih tipoloških taksonomskih znakov nisem mogel dokazati statistično značilno razliko povsod, kjer obstajajo razlike v tipoloških taksonomskih znakih, npr. med *Trigonodus bittneri* in *Trigonodus abdominalis* za parameter V/L ter med *Trigonodus sandbergeri dalmatinus* in *Trigonodus extraordinarius* za

par V-L. Boljše rezultate statističnega razlikovanja med *Trigonodus serianus*, *Trigonodus ramovsi* in *Trigonodus problematicus crassus* pričakujem od matematičnega zapisa tipoloških taksonomskih znakov poteka zgornjega, sprednjega in trebušnega robu ter lege največje debeline lupine, v čemer se med seboj razlikujejo, in od večjih vzorcev.

Vrednosti statističnih ocen razmerja v/V in para spremenljivk $v-V$ so se za statistično razlikovanje pokazale nezanesljive.

Z določitvijo stopnje značilnosti razlik je kvantitativna taksonomska analiza končana. Slediti mora taksonomsko vrednotenje ugotovljenih značilnih razlik.

Taksonomsko vrednotenje fenetično značilnih razlik

Taksonomsko vrednotenje fenetično značilnih razlik je potrebno, ker ni korelacije med morfološko različnostjo in stopnjo reprodukcijske izolacije.

Biometrična raziskava recentnih sorodnih populacij je pokazala, da jih lahko statistično razlikujemo. S tem pretežno nevarnost, da vsako populacijo oziroma vsak najmanjši statistično homogen vzorec razlikujemo z binominalno nomenklaturo (Imbrie, 1956). To je v taksonomiji nevretenčarjev vodilo v nered. Pri taksonomskem delu na nivojih, nižjih od podrodu, je potrebno upoštevati stratigrafske, geografske, ekološke in genetične kriterije.

Vzorci fenetično podobnih populacij rodu *Trigonodus*, ki se med seboj taksonomsko razlikujejo in sem jim lahko ločil ekološke niše (str. 74) ter jim tako predvidel neodvisnost in tolikšno različnost, da bi nanje lahko delovale različne selektivne sile, sem klasificiral kot vrste. Kako popolna je bila reprodukcijska izolacija med vrstami rodu *Trigonodus*, bi lahko sklepali po verjetni odsotnosti hibridov. Vzorce populacij vrst *Trigonodus problematicus* in *Myophoria kefersteini*, ki se med seboj taksonomsko razlikujejo, nisem pa jim mogel ločiti ekološke niše (str. 78), sem klasificiral kot podvrste. Na nivoju populacije je bilo mogoče razlikovati le fenetične lokalizirane populacije ekofenotipov nekaterih vrst rodu *Trigonodus* (str. 78).

Ker nastanek novih vrst in podvrst ni bil selektiven, ampak so nastale s hitro simpatrično adaptivno speciacijo in subspeciacijo, znakov selektivnega uveljavljanja izolacijskih mehanizmov nisem našel. Selektivno favoriziranje fenetičnih znakov pa se v kratkem geološkem času še ni moglo pokazati.

Biotop in ekologija

Raziskovano nahajališče ima močno, politipično populacijo rodu *Trigonodus* in vrste *Myophoria kefersteini* (sl. 38).

*Trigonodus*na favna zunaj prostora Orle-Podmolnik-Podutik-Lesno brdo doslej še ni bila ugotovljena. Populacije vrste *Myophoria kefersteini* pa so naseljene še severneje od omenjenega prostora (Kossmat, 1910; Ramovš, 1962; Grad & Ferjančič, 1976; Jelen, 1979). Školjčna biocenoza z vrsto *Myophoria kefersteini* je tudi pri Rablju in Lombardiji brez *trigonodus*ne favne (Allasinaz, 1966; Fantini-Sestini, 1966).

V literaturi zasledimo posamezna spekulativna ugotavljanja biotopa rodov *Trigonodus*, *Pachycardia* in *Myophoria*, nikoli pa njegove popolnejše favnistične, sedimentološke in geokemične analize.

Rod *Trigonodus* ima po literaturnih podatkih toleranco od sladke do morske vode (Cox et al., 1969b, N 467). *Trigonodus* naj bi preferiral zelo plitve brakične vode (Allasinaz, 1964a, 203).

Rod *Myophoria* pa je vprašljivo morski (Cox et al., 1969b, N 472; Newell & Boyd, 1975, 59).

Razlike v zgradbi školjčnih populacij z rodovoma *Trigonodus* in *Myophoria* v slovenskem prostoru dajejo možnost raziskovati njihov biotop.

Raziskava biotopa mora zajeti celotno, integrirano okolje, na katerega se je prilagodila biocenoza in vanjo asimilirani osebek. Raziskava mora torej zajeti fizikalni, kemični in biološki vidik biotopa.

Geokemična raziskava biotopa

Geokemična raziskava biotopa in rezultati so priobčeni v drugem članku (Dolenec & Jelen, 1987).

Sedimentološka raziskava biotopa

Analiza mikrofaciesa je dala o biotopu podatke, ki se skladajo z rezultati geokemične raziskave biotopa.

Število raziskanih vzorcev dá predstavo o okolju, ne pokaže pa dinamike sprememb v biotopu.

Rezultate analize mikrofaciesa kaže tabela 4.

Biotop nahajališča Lesno brdo je bil del zaprtega šelfa, s stalnim ali občasnim značajem lagune. Detritični kremen kaže na dotok s kopnega, ki je najverjetneje bil občasen. Do brakičnih razmer je prišlo ob mešanju morske z rečno vodo, verjetno pa tudi s padavinsko vodo.

Mikrofacies biotopa Mlinše pri Zagorju prav tako kaže na dotok s kopnega. Glede na verjetnost, da gre za distalnejše dele šelfa, so bile razmere blizu morskim, sodeč po izotopski sestavi kisika in ogljika, prevladujoče.

Favnistična raziskava biotopa

Favnistična analiza raziskuje zgradbo združbe (sl. 24). Za enoto favnistične analize sem določil rod.

Taksonomska in količinska sestava združbe

Taksonomsko sestavo predstavita seznam taksonov in tabela prisotnosti – odsotnosti taksona.

Taksonomsko sestavo uravnavata okolje in priložnost, dana organizmu, da pride v združbo.

Okolje je prepletanje fizičnih, kemičnih in bioloških razmer (Reyment, 1971, 3):

1. Fizično okolje: geografski položaj, substrat, dinamika medija, topografija, ozračje, temperatura, svetloba, pritisk, stratifikacija (temperatura, slanosti).

2. Kemično okolje: slanost, pufri, redoksi potencial, koncentracija H ionov, O₂, CO₂, N₂, S, anioni kislin, sledni elementi, anorganske soli, organske snovi in spojine, kemična aktivnost sedimenta.

3. Biološko okolje: hrana, predacija, kompeticija, parazitizem, simbioza, poseljenost.

Količinsko sestavo združbe prikažete rang in relativna številčnost. Rang, ki je mera porazdelitve dominance, pove, kateri takson je v vzorcu in združbi najštevilnejši, kateri je po številčnosti drugi, tretji itd. Relativna številčnost kot količinska mera dominance poda številčne odnose med taksoni.

Za več vzorcev iz istega nahajališča izračunamo srednjo vrednost rangom taksonov in vsoto relativnih številčnosti.

Količinsko sestavo združbe ponovno uravnava priložnost in razpoložljivi življenjski viri.

Delovanje združbe pogojuje avtekologija taksonov, ki grade združbo. Avtekologija organizmov ima štiri vidike:

1. prehranjevanje, 2. prilagajanje, 3. presnova, 4. razmnoževanje.

Glavni pomen za avtekologijo školjk imajo prehrana, substrat in dinamika vode (Stanley, 1970, 7), sl. 25.

Indeksi značaja enote v združbi in vzorcih

Prisotnost: z njo merimo relativno prisotnost enote v združbah in vzorcih.

$$P = \frac{100n_{Ei}}{N} \text{ (cf. Walker \& Bambach, 1974, 2.18)}$$

P – prisotnost v odstotkih

n_{Ei} – število vzorcev z neko enoto ekologije

N – celotno število vzorcev

Ekološka toleranca: ekološko toleranco določi število vzorcev, ki vključujejo neko enoto.

$E_t = n_{Ei}$ (Walker & Bambach, 1974, 2.18)

E_t – ekološka toleranca

Gostota enot: gostoto enot določi število enot v združbi nahajališča.

$$G = \frac{n_E}{N} \text{ (Walker \& Bambach, 1974, 2.18)}$$

G – gostota enot

n_E – število enot

Raznolikost: merilo raznolikosti naj bi bilo število enot v vzorcu. Ker pa je število enot funkcija števila vzorcev, se napaki izognemo z izrazom:

$$d = \frac{S-1}{\ln N} \text{ (Odum, 1971, 144)}$$

d – raznolikost

S – število enot v vzorcu

N – število primerkov

Homogenost: je mera enakomernosti porazdelitve neke pomembne vrednosti (npr. števila primerkov) enot v vzorcu.

$$e = \frac{\bar{H}}{\ln S} \text{ (Odum, 1971, 144)}$$

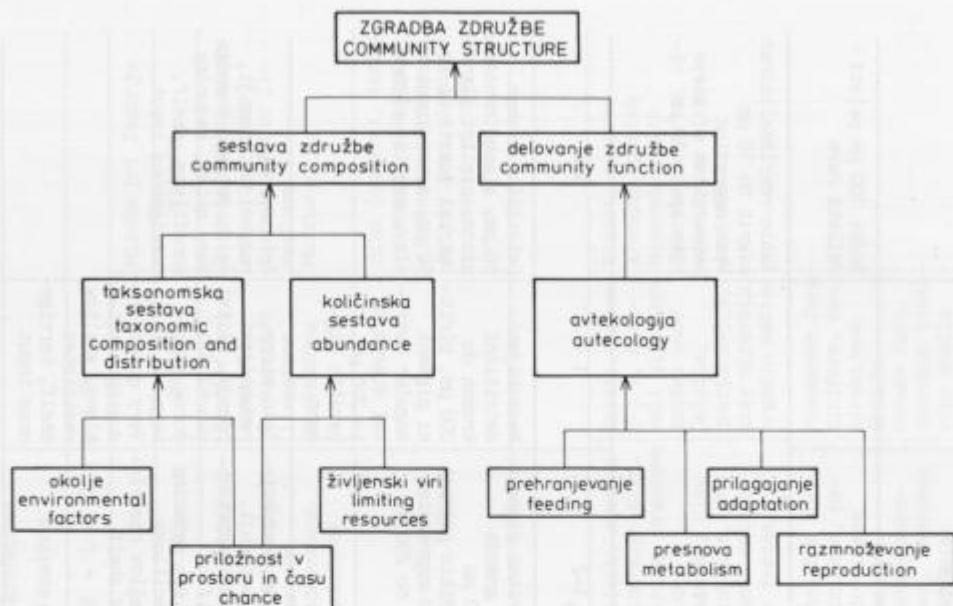
e – homogenost

$\bar{H}$ – Shannonov indeks splošne raznolikosti

Tabela 4. Rezultati raziskave mikrofacies
Table 4. Results of microfacial analysis

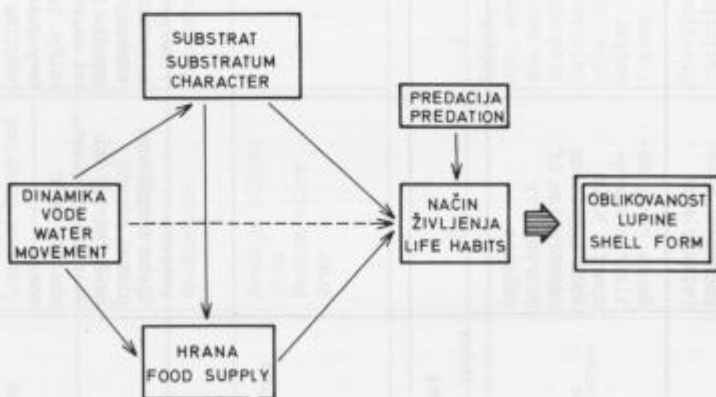
	N A H A J A L I Š Ć E - L O C A L I T Y					Mlinše pri Zagorju VIII/4b
	Log pod Mangrtom	Lesno brdo			PV 10	
	K 2a	Gr 3b	ZČK 13	VČK 43a	Biomikritni apnenec Biomicrotic limestone Wackestone	Biomikritni apnenec Biomicrotic limestone Wackestone
Kamenina Rock	Biomikritni apnenec Biomicrotic limestone Wackestone	Biomikritni apnenec Biomicrotic limestone Wackestone	Biomikritni apnenec Biomicrotic limestone Mudstone, wackestone	Biomikritni apnenec Biomicrotic limestone Wackestone, packstone	Biomikritni apnenec Biomicrotic limestone Wackestone	Biomikritni apnenec Biomicrotic limestone Mudstone
Barva Color	Srednje olivno siva Medium olive gray					Siva (osnova), lamine in gnezda gline so rjavkasto oranžna Matrix gray, laminae and nests of clay brown orange
Tekstura Texture						
Mineralna sestava Mineral composition	Kalcit Calcite	Kalcit, pirita, organski sledovi Calcite, pyrite, organic matter in traces	Kalcit, sledovi organske snovi, pirita, kremena Calcite; organic matter, pyrite, quartz in traces	Kalcit, sledovi mineralov glin, pirita, organske snovi Calcite; clay minerals, organic matter in traces	Kalcit, kremena 2-3 %, mineralov glin, organske snovi Calcite, quartz 2-3 %, clay minerals, organic matter in traces	Kalcit, sledovi kremena, pirita mineralov glin Calcite; quartz, pyrite, clay minerals in traces
Mikrofosili Microfossils	Zdrobljene školjke, posamezne foraminifere, sledovi ehinodermov Broken bivalves, individual forams, fragments	Stevilne foraminifere, posamezne školjke, sledovi ehinodermov Forams abundant, fragments	Posamezne foraminifere, mikrogastrropodi, ploščice ehinodermov Forams rare, microgastropods, bivalvian	Množične foraminifere, zdrobljene školjke Forams abundant, bivalvian	Posamezne foraminifere, zdrobljene školjke Forams rare, unbroken bivalvian shells	

echinoderm traces	of large bivalves	echinoderm plates	shells	
Alokeml Allochens	Redki 50 μ m pelleti Pellets rare			Redki 100 μ m pelleti Pellets rare
Zrnavost Crystalline texture	Pahlo rekristaliziran spatit 30 μ m Weak aggrading neomorphism of microsparry calcite	M i k r i t Microcrystalline calcite		
Energijski index Energy index	2	1-2	1-2	1
Posebnosti Peculiarities		Detritični kremen do 50 μ m, piritni pigment Detrital quartz up to 50 μ m, pyritic pigment	Piritni pigment in gnezda 200 μ m Pyritic pigment and aggregates up to 200 μ m	Mezaobljeni detritični kremen do 200 μ m, piritni pigment Angular detrital quartz up to 200 μ m, pyritic pigment
Okolje Environment	Slabo razgibano, plitvi odprti šelf, mirni del Relatively quiet, shallow open shelf	Zelo mirno, redukcijski pogoji, plitvi zaprti šelf Very quiet, reducing conditions, shallow restricted shelf	Mirno, redukcijski pogoji, plitvi zaprti šelf Quiet, reducing conditions, shallow restricted shelf	Zelo mirno, redukcijski pogoji, šelf, dotok s kopnega Very quiet, reducing conditions, shelf, terrigenous input



Sl. 24. Shema favnistične analize (Walker & Bambach, 1974)

Fig. 24. Scheme for the analysis of communities (Walker & Bambach, 1974)



Sl. 25. Vpliv okolja na način življenja školjk (Stanley, 1970)

Fig. 25. Presentation of the interrelationship among environmental factors and bivalve shell form (Stanley, 1970)

Shannonov indeks: imenujejo ga tudi splošni indeks raznolikosti. Ker je neodvisen od velikosti vzorca, je primeren za primerjavo raznolikosti med različno velikimi vzorci.

$$\bar{H} = - \left(\frac{n_i}{N} \right) \ln \left(\frac{n_i}{N} \right) \text{ ali } \bar{H} = - \sum P_i \ln P_i \text{ (Odum, 1971, 144)}$$

n_i – neka pomembna vrednost za vsako enoto

N – celotno število pomembnih vrednosti

$P_i = \frac{n_i}{N}$ – verjetnost

Sestava združbe

Vrednosti v tabeli 5 omogočajo pogled v sestavo združbe raziskovanega nahajališča.

Združba je ekstremno organizirana. Školjke predstavljajo 99,5 % celotne favne, polži le 0,5 %. Drugih fosilnih metazojev, razen ostankov aktivnosti anelidov ponekod v apnenčevo-lapornoskrilavi skladovnici in redkih solitarnih koral v Gr 2, v nahajališču ni.

Porazdelitev rangov (r in koloni A, B) med enote najvišjega dela tabele, ki predstavljajo 86 % celotne favne, je zelo pravilna. Druge enote nimajo pravilne porazdelitve rangov. Dominantnost v relativni številčnosti je tudi ekstremna (kolona C). Prisotnost in s tem ekološka toleranca je največja za prvi dve enoti. Gostota enot in raznolikost (vrste H, I, J) sta v povprečju zelo majhni.

Močna in ekstremna organiziranost združbe, visoka dominantnost, prevladujoča prisotnost neke enote, majhna gostota in raznolikost, so značilnosti združb z močnim ekološkim pritiskom (medplimski pas, estuarij, obalne lagune).

Vrednosti v kolonah C, D, E za enoti 3 in 4 se ostro ločijo od vrednosti 2. enote. Iste vrednosti za enote od 5 do 18 so zelo nizke in celo zanemarljive. Tudi to jasno kaže na zelo močno kontrolo biotopa, ki ga niso uspele naseliti.

Glavni ekološki pritisk, ki je urejal ugotovljeno sestavo združbe, pripisujem brakičnosti. Brakični biotop nahajališča je dokazala masnospektrometrična analiza izotopske sestave kisika in ogljika školjčnih lupin in prikamenine (Dolenec & Jelen, 1987) ter posredno raziskava mikrofaciesa.

Če opazujemo vrednosti v vrstah od H do K, ugotovimo zakonitosti razporeditve v navpični in vodoravni smeri. Ekološki pritisk v prostoru ni bil povsod enako močan.

V navpični smeri lahko določimo vsaj tri ekološke preobrate:

1. med vzorcema Gr 3 in Gr 5–7, tj. na prehodu spodnjega dela v srednji del apnenčevo-lapornoskrilave skladovnice;

2. med vzorcema VČK 28 in ZČK 22, tj. na prehodu srednjega dela v zgornji del skladovnice;

3. na prehodu karbonatne sedimentacije v zgornji klastični člen.

Ekološki preobrati so se odrazili tudi v množičnosti mikrofavne in mikroflore in na litofaciesu (cf. sl. 11–14).

Prvi ekološki preobrat je zaostрил življenjske možnosti. Plasti do VČK 8 so brez makrofavne (cf. sl. 15). Z litofaciesa in biofaciesa sklepam na poglobitev.

Drugi ekološki preobrat je nastal postopoma, kot kažejo vrednosti H, I, J, K od VČK 28 navzgor in sl. 15. Ponovno poplitvenje ugotavljam po litofaciesu in biofaciesu.

Tretji ekološki preobrat je bil poguben. Regresiji, katere začetke opazimo v mikrofaciesu tik nad zadnjimi fosilonosnimi plastmi, je sledilo nenadno in vsesplošno izginotje makrofavne.

V vodoravni smeri ločim v zgornjem delu apnenčevo-lapornoskrilavega člena tri različne biotopa nahajališča:

1. VČK 30–44: vrednosti v vrstah H, I, J, K so višje kot v ZČK na istem stratigrafskem nivoju.

2. ZČK 28–54: vrednosti v vrstah H, I, J, K so nižje kot v VČK na istem stratigrafskem nivoju.

3. Gr 11–17: od VČK in ZČK se razlikuje po taksonomski in količinski sestavi ter v avtekologiji (str. 78).

Na golici Gr je bilo v zgornjem delu skladovnice (Gr 11–17) posebno ekološko območje. Za svojstvenost taksonomske in količinske sestave je vzrok dinamika vodnega okolja. Litofacies (breče, peščeni laporji, mikrobreče, sparitni in onkoidni apnenci in biofacies) kažeta na zelo visok EI (cf. sl. 11). Vrednost $\delta^{18}O$, izmerjena na vzorcu lupine vrste *Pachycardia rugosa*, je najnižja na nahajališču Lesno brdo (Dolenec & Jelen, 1987).

Zgornji del srednjega dela apnenčevo-lapornoskrilavega člena v ZČK nima školjčne favne. Vrednosti v vrstah H, I, J, K so v zgornjem delu skladovnice nižje kot v VČK. Opirajoč se na litofacies in biofacies, sklepam, da je bila globina vode v ZČK vseskozi večja kot v VČK in pri Gr. Približno izenačila se je šele v najvišjih fosilonosnih nivojih.

Z analizo sestave školjčne favne in stratimetričnim snemanjem v navpični in horizontalni smeri sem ugotovil še drugi in tretji ekološki dejavnik, ki sta urejala sestavo školjčne favne – globino in dinamiko vodnega okolja.

Za nizke in zanemarljivo nizke vrednosti C, D, E enot od 3 do 18 imam dve razlagi:

1. poskusi naselitve neugodnega biotopa in
2. tafocenoza.

Lopha sp. ima med temi enotami najvišjo prisotnost in ekološko tolerantnost. V sistemu sodijo lofe med ostreje, ki žive tudi v nekoliko brakični vodi (Ramovš, 1974, 104). Vse najdene lupine vrste *Lopha* sp. so nedorasle ali pa zakrnele, ker so osebkii naselili biotop, ki je bil na meji njihove fiziološke prilagodljivosti.

Bakevellia (*Bakevelloides*) sp. ima nižjo prisotnost in ekološko toleranco kot *Lopha* sp. Podobno kot primer vrste *Lopha* sp., razlagam tudi njeno mesto v združbi s poskusom naselitve neugodnega biotopa.

Odsotnost požiralcev sedimenta je značilnost zgradbe združbe nahajališča.

Po podobnosti z recentnimi soleni domnevam, da je bila *Solenomorpha* sp. hiter vrtalec skozi sediment in je zato spadala v prehranjevalno skupino požiralcev sedimenta. *Solenomorpha* sp. je primer neuspešnega poskusa naselitve neugodnega substrata v ZČK 22. Količina organske snovi v sedimentu je mogla biti tolikšna, da je njen razpad v anaerobnih razmerah zastrupljal sediment s H_2S .

A Srednja vrednost ranga za vse vzorce – Mean rank abundance for all community collections, B Srednja vrednost ranga za vse vzorce, v katerih je enota prisotna – Mean rank abundance of community collections including an ecologic unit, C Relativna številčnost – Total relative abundance in per cent, D Prisotnost (P) – Presence percentage, E Ekološka toleranca (Et) – Ecologic tolerance, H Gostota enot (G) – Ecologic units density, I Raznolikost (d) – Diversity, J Indeks splošne raznolikosti (H) – Shannon index of general diversity, K Homogenost (e) – Homogeneity, N Absolutna številčnost enote v vzorcu – Number of specimens of the ecologic unit in a collection, r Rang – Rank number of the ecologic unit in a collection

Redukcijske razmere v sedimentu nahajališča, opazne na pogled, je potrdila raziskava mikrofaciesa z ugotovljenimi gnezdji pirita in piritnega pigmenta.

Enake geokemične razmere so v sedimentu današnjih lagun, kjer zato ni požiralcev sedimenta.

Vrsta *Pachycardia rugosa* ima dokaj visoko relativno številčnost, toda nizko vrednost prisotnosti in ekološke tolerance. Njena preferenca jo je omejila na različek biotopa Gr 11–17.

Tudi za preostale enote je verjetnejša prva razlaga kot druga, ki je ne smemo izvzeti, še posebno ne zaradi prisotnosti stenohalinega aktivnega plavalca *Amusium* sp.

Nasproti drugim vzorcem so vrednosti za gostoto, raznolikost in homogenost v vzorcih Gr 2 in Gr 3 višje in rangi so drugače razporejeni. To je razumljivo, saj so bili v Gr 2 najdeni stenohalini morski organizmi – solitarne korale.

Delovanje združbe

Združba nahajališča je v načinu prehranjevanja neorganizirana (tabela 6). Nizki in plitvi filtratorji so v celotni favni zastopani s 97 %. Neorganiziranost združbe v načinu prehranjevanja je dovolila dovoljna količina hrane, ki ni bila omejeni življenjski vir. Ker so to bili nizki in plitvi filtratorji, je bila suspenzija ob stični ploskvi vode s sedimentom bogata z organsko snovjo. Današnja okolja, kjer prihaja do mešanja slane in sladke vode (delte, estuarij, obalne lagune), imajo veliko bioprodukcijo in akumulacijo organske snovi.

V podrobnostih vendarle opazimo organiziranost združbe na plitve in nizke filtratorje, ki so imeli trofične niše urejene po nivojih, na katerih so filtrirali suspenzijo.

Apnenčevo blato in mulj sta bila dolgotrajen substrat raziskovanega nahajališča. Odlagala sta se v mirnejši podplimski coni.

Nekateri prostori sedimentacije apnenčevega blata ali mulja so zelo mirni, drugi dinamičnejši. V bolj razgibanih obdobjih pride blato ponovno v suspenzijo. Nizki in plitvi pasivni filtratorji se po podatkih Steel-Petrovičeve (1975, 552) takšnih biotopov izogibajo.

Nevarnost resuspenzije zmanjšujeta utrjevanje substrata po organizmih in občasna izsuševanja.

Tevesz in McCall (1979) poročata o sposobnosti unionoidnih školjk, da se po resuspenziji izvlečejo izpod > 10 cm debelega pokrova usedline. Samo s curki vode, iztisnjenih iz plaščne votline, odstranijo z zadnjega dela lupine do 2 cm usedline. Oblika lupine, ki je podobna lupini trigonodusov in pahikardij, omogoča zbrati dovoljno količino vode v plaščni votlini. Ne škoduje jim tudi večja količina sedimenta, ki se pri resuspenziji nabere v plaščni votlini školjk. Zasute v sedimentu zdržijo dva dni. O podobnih sposobnostih nekaterih morskih školjk iz trofičnih skupin s plitvimi in nizkimi filtratorji poroča Kranz (1974).

Organizmi, ki presnavljajo s prostim kisikom, ne morejo živeti v okolju, kjer zaradi mirovanja vodnega stolpca ni kroženja kisika. Zato se je morala školjčna semiinfavna in infavna prilagoditi na pelitski substrat, ki ponovno prehaja v suspenzijo.

Množično školjčno favno sem našel na raziskovanem nahajališču vedno na prehodu apnenčeve plasti v muljevec. Revnejša je ali pa manjka v plasteh glinenega

Tabela 6. Analiza delovanja združbe nahajališča Lesno brdo
 Table 6. Tentative analysis of hypothetical community function at the locality Lesno brdo

	A	C %	D %	E	Način življenja Habitat	Prehranjevalna skupina Feeding type
<i>Trigonodus</i> sp.	1,4	58,5	91	21	Semiinfavna in plitva infavna Semiinfavna and shallow in- fauna	nizki in plitvi filtrator low level and shallow suspen- sion feeder
<i>Myophoria</i> sp.	2,1	27,1	74	17	plitva infavna	plitvi filtrator
<i>Lopha</i> sp.	3,4	2,0	26	6	Sesilna epifavna Sessile epifauna	nizki filtrator
<i>Bakewellia</i> (<i>Bakewellioidea</i>) sp.	3,4	1,6	17	4	Bisusna epifavna Byssate epifauna	nizki ali visoki filtrator low level or high level suspension feeder
<i>Tretospira</i> sp.	3,5	0,4	9	2	-	-
<i>Septiola</i> sp.	3,6	2,6	9	1	epifavna ali/or semiinfavna	nizki filtrator
<i>Gruenewaldia</i> sp.	3,6	0,8	17	4	plitva infavna	plitvi filtrator
<i>Heminafais</i> sp.	3,7	0,4	9	2	plitva infavna	plitvi filtrator
<i>Solenomorpha</i> sp.	3,7	0,3	9	2	globoka infavna deep infavna	požiralec sedimenta mobile deposit feeder
<i>Pinna</i> (<i>Pinna</i>) sp.	3,7	0,3	4	1	bisusna semiinfavna	nizki filtrator
<i>Modiolus</i> (<i>Modiolus</i>) sp.	3,7	1,4	9	2	bisusna semiinfavna	nizki filtrator
<i>Schaphasutia</i> sp.	3,8	0,1	4	1	? plitva infavna	?
<i>Camptonectes</i> (<i>Camptonectidae</i>) sp.	3,8	0,1	4	1	bisusna epifavna	nizki ali visoki filtrator
<i>Pachyocardia</i> sp.	3,8	3,6	4	1	semiinfavna	nizki filtrator
<i>Pseudomyocardia</i> sp.	3,9	0,3	4	1	? bisusna semiinfavna	nizki filtrator
<i>Amusium</i> sp.	3,9	0,5	4	1	epifavna, svobodni plavalec free swimmer	visoki filtrator
<i>Myophoricardium</i> sp.	4,0	0,1	4	1	plitva infavna	plitvi filtrator
<i>Possariopsis</i> sp.	4,0	0,1	4	1	-	-

apnenca in apnenca. Izgleda, da je bilo za življenje trigonodusov in mioforij ugodno okolje med povečanim dotokom pelitnega detritičnega materiala in drobnega organskega detritusa. Neugodne življenjske razmere so nastopile, ko se je dotok pelitnega detritičnega materiala nadaljeval ali povečal. V debelejših (>5 cm) lapornih plasteh so fosili navzgor vse redkejši, v drugi polovici plasti jih sploh več ne najdemo.

Dolgotrajni substrat je omogočal adaptivno radiacijo.

Fosil kot osebek oziroma paleobiološka enota, nima le pomena za razlago njegove horizontalne biologije, na katero so omejene današnje biološke enote, ampak za biologijo skozi geološki čas – geobiologijo.

Fosil moremo obravnavati z vseh vidikov biološke enote, tudi z vidika adaptivne funkcionalne morfologije. Le-ta je določena kot odnos med obliko organizma, okoljem in evolucijo (Kauffman, 1969, N 130).

Mehkužci, še posebno školjke, sodijo po Kauffmanu (1969, N 130) med najprimernejše nevretenčarje za raziskavo adaptivne funkcionalne morfologije iz naslednjih razlogov:

1. mehki deli so dobro poznani. Njihova spremenljiva anatomija in morfologija sta odraz prilagajanja na različna okolja;

2. funkcionalnost mehkih delov in morfologija sta celoti, tako da z mehkih delov sklepamo na trde in obratno;

3. v obliki lupin današnjih predstavnikov se v popolnosti zrcali način življenja, tako da z recentnih lahko sklepamo na fosilne;

4. ekologijo današnjih predstavnikov dobro poznamo, kar lahko prenesemo v paleoekologijo;

5. razvojne linije lahko sledimo nazaj v geološko preteklost. Mnogi današnji rodovi se pojavijo že v mlajšem mezozoiku. To omogoča primerjavo anatomije in morfologije današnjih in fosilnih predstavnikov;

6. pogosten je pojav adaptivne homeomorfije, kar omogoča razlago adaptivne morfologije že izumrlih oblik;

7. školjke so pogost, dobro ohranjen fosil.

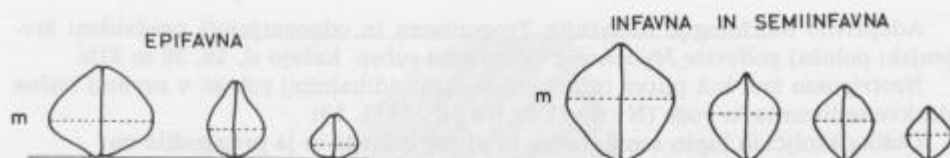
V nadaljnjem sklepanju na način življenja vrst in podvrst rodov *Trigonodus* in *Myophoria* se bom opiral na Stanleyevo (1970) študijo adaptivne funkcionalne morfologije današnjih školjk.

Preseki trigonodusov in pahikardij v frontalni ravnini so takšni kot pri semiinfavni in plitvi infavni (sl. 26, tab. 2, sl. 9, tab. 3, sl. 2). Črta največje debeline je postavljena v dorzalno polovico lupine. Imajo robustne, težke, debele lupine, ki služijo semiinfavni in plitvi infavni za stabilizacijo v substratu in jo varujejo pred mehanskimi poškodbami v razgibanih okoljih. Pahikardije so ornamentirane z ostrimi, dokaj visokimi prirastnicami, ki so dodatno stabilizirale osebke v substratu.

Niso pa pri vseh vrstah in osebkih trigonodusov lupine enako robustno in težko grajene. Razlike bom obravnaval drugje.

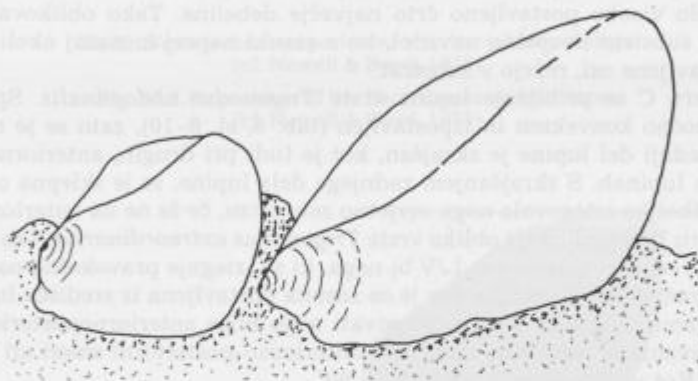
Današnje Unionacea imajo adaptivno morfologijo, ki je taka kot pri trigonodusih. Živijo kot semiinfavna (sl. 27) in kot infavna (sl. 28). Za trigonoduse predvidevam enak življenjski položaj, ki pa se je v podrobnostih razlikoval od vrste do vrste (sl. 31a, 34).

Lupina vrse *Myophoria kefersteini* je oblikovana kot pri infavni. Zakaj je bolj sploščena in zakaj je črta največje debeline višje v dorzalni polovici lupine, bom razložil kasneje. Radialna rebrca in greben so služili za stabilizacijo in za prerivanje skozi sediment.



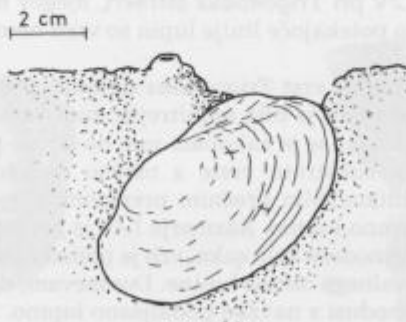
Sl. 26. Frontalni preseki lupin nekatere epifavne, semiinfaune in infaune (Stanley, 1970)
m – črta največje debeline

Fig. 26. Frontal cross-sectional shapes of epifaunal, semiinfaunal and infaunal shell types (Stanley, 1970)
m – maximum shell width



Sl. 27. Način življenja vrste *Unio pictorum*

Fig. 27. Living habit of the *Unio pictorum*



Sl. 28. Način življenja podvrste *Lampsilis radiata siliquioidea* (Tevesz & McCall, 1979)

Fig. 28. Living habit of the *Lampsilis radiata siliquioidea* (Tevesz & McCall, 1979)

Adaptivno morfologijo današnjih Trogoniacea in odgovarjajoči predvideni življenjski položaj podvrste *Myophoria kefersteini* subsp. kažejo sl. 29, 30 in 31b.

Neotrigonia živi kot plitva infavna z zadnjim (dihalnim) robom v ravnini stične ploskve sedimenta in vode (Newell & Boyd, 1975, 59).

Oblika školjčnih lupin semiinfavne in plitve infavne se je prilagodila na:

1. način in smer vkopavanja v substrat,
2. hitrost vkopavanja,
3. globino vkopavanja in
4. življenjski položaj.

Na sl. 32 so osnovni primeri odnosov med oblikovanostjo lupin in načinom ter smerjo vkopavanja v substrat.

K primeru A se približuje lupina vrste *Trigonodus ramovsi* (tab. 7, sl. 1, 3, 6). Poleg razmerja L/V , ki je blizu 1, ima skupno s školjkami primera A ozko klinasto obliko z zelo visoko postavljeno črto največje debeline. Tako oblikovane školjke prodirajo v substrat navpično navzdol, ko z zasuki naprej in nazaj okoli v središče lupine postavljene osi, režejo v substrat.

K primeru C se približuje lupina vrste *Trigonodus abdominalis*. Sprednji del lupine je močno konveksen in izpostavljen (tab. 6, sl. 8–10), zato se je noga lahko okrepila. Zadnji del lupine je skrajšan, kot je tudi pri drugih, anteriorno podobno oblikovanih lupinah. S skrajšanjem zadnjega dela lupine, se je sklepna os zasukala tako, da je školjka iztegovala nogo verjetno zelo blizu, če že ne na anteriornem robu.

K primeru D se približuje oblika vrste *Trigonodus extraordinarius* (tab. 7, sl. 8, 9).

Lupino z velikim razmerjem L/V bi noga, ki se izteguje pravokotno na os sklepa, med vkopavanjem težko vodila, ker je os zasuka postavljena iz središča lupine. Zato se školjka temu izogne in prične iztegovati nogo bliže anteriornoposteriorni smeri. Smer vkopavanja se pomakne zelo blizu anteriorno-posteriorni smeri ali pa je z njo vzporedna. Kot vkopavanja je med 45° in 90° .

Druge trigonodusne vrste so imele smer in način vkopavanja kot primer B.

Hitrost vkopavanja je odvisna od oblike prečnega preseka lupine (sl. 33), od oblikovanosti sprednjega dela lupine, njene debeline in velikosti lupine. Po naštetem sodim, da sta se vrsti *Pachycardia rugosa* in *Trigonodus carniolicus* zelo počasi in delno zakopavali v substrat.

Povečanje razmerja L/V pri *Trigonodus bittneri*, njegov močno naprej postavljen in neznatni vrh in gladko potekajoče linije lupin so vrsti omogočili hitrejšo in globlje vkopavanje lupine.

Manjše kot druge, so lupine vrst *Trigonodus serianus*, *Trigonodus abdominalis* in *Trigonodus ramovsi*. Med njimi je bila najhitrejša, tudi zaradi oblikovanosti, *Trigonodus abdominalis*. V substrat se je zakopala vsa, do stične ploskve sediment-voda.

Hitro se premikajo v substratu vrste z močno navzdol podaljšano lupino in okroglim ali diskasto oblikovanim prečnim prerezo. *Trigonodus extraordinarius* ima zelo podobno oblikovano lupino. Razmerje L/V je pri tej vrsti blizu 2. Lupina je v prečnem prerezu za trigonoduse zelo ozka, vrh je pomaknjen pred sprednji rob in ne izstopa iz iztegnjenega ovalnega obrisa lupine. Domnevam, da se je zakopaval hitreje in globlje kot drugi trigonodusi z navzdol podaljšano lupino. Slika 34 prikazuje mojo interpretacijo zgornjih ugotovitev.

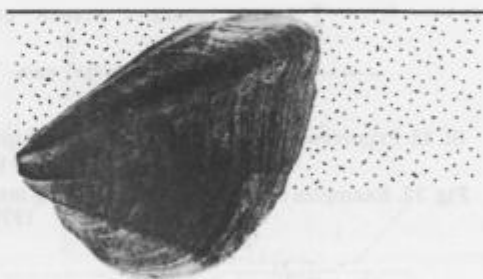
Današnji predstavniki naddružine Unionacea se zelo počasi vkopavajo v substrat. Do končne lege v substratu potrebujejo več ur do en dan (Tevesz & Mc Call, 1979, 113).

V paleobiologiji je razlaga adaptivno funkcionalne morfologije podvrst neke vrste



Sl. 29. *Neotrigonia margaritacea* v življenjskem položaju
(cf. Newell & Boyd, 1975)

Fig. 29. Life position of the *Neotrigonia margaritacea*
(cf. Newell & Boyd, 1975)



Sl. 30. *Myophoria kefersteini kefersteini*
v predvidenem življenjskem položaju

Fig. 30. Reconstruction of living habit of the
Myophoria kefersteini kefersteini



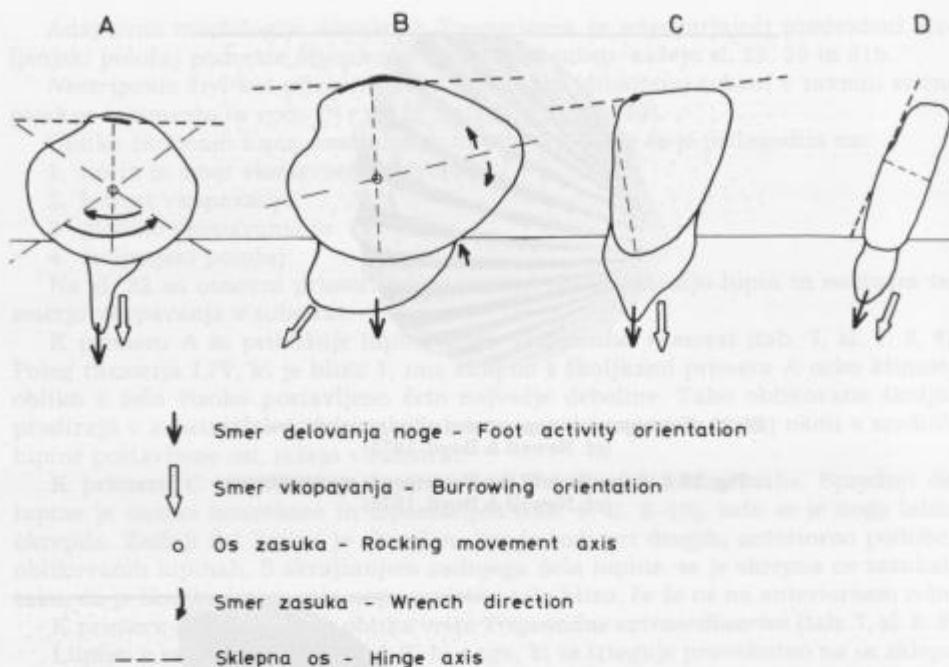
a



b

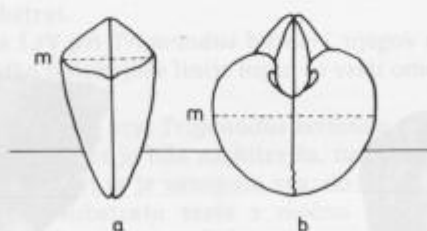
Sl. 31. *Trigonodus ramovsi* (a) in *Myophoria kefersteini kefersteini* (b) najdeni
v življenjskem položaju (VČK 44)

Fig. 31. The *Trigonodus ramovsi* (a) and the *Myophoria kefersteini kefersteini* (b) found in
original life position (VČK 44)



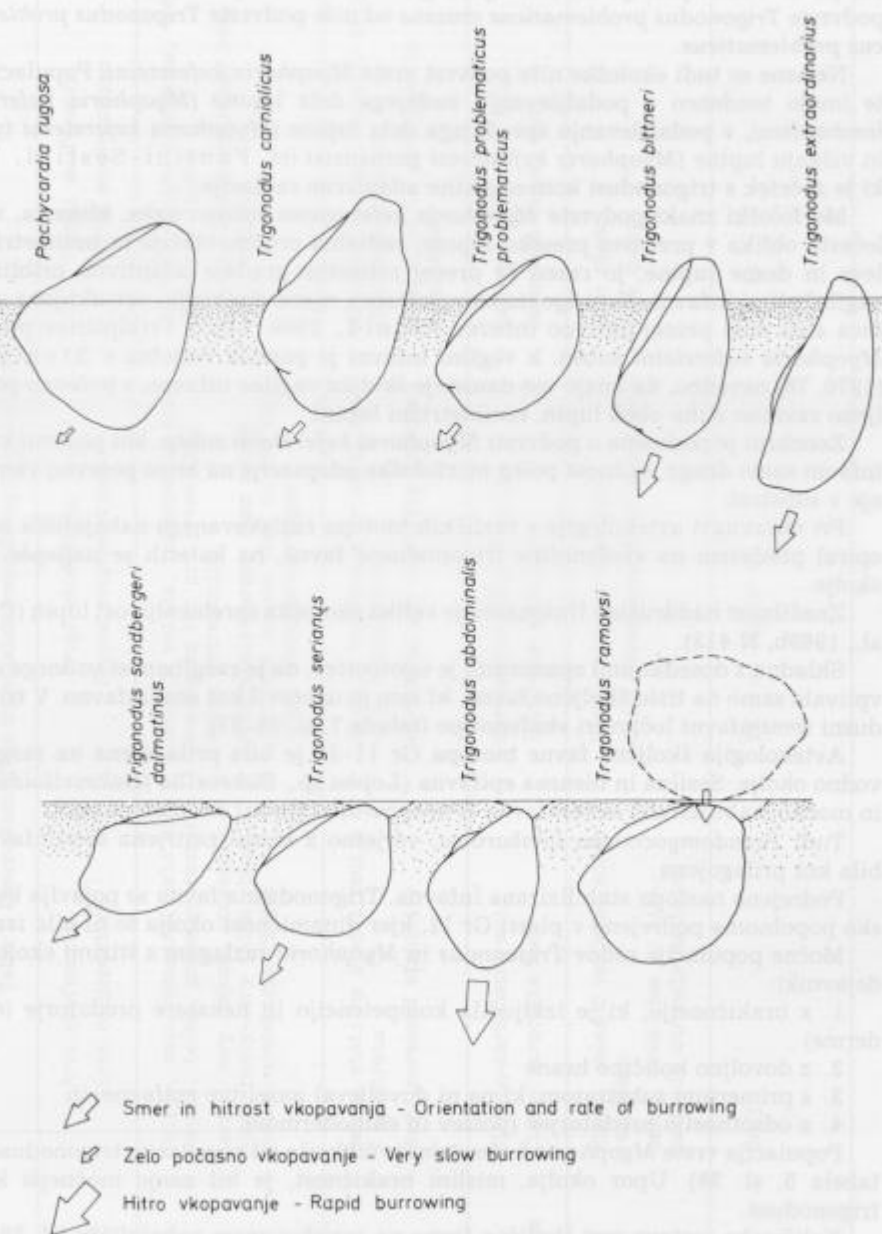
Sl. 32. Primeri odnosov med oblikovanostjo lupin in načinom ter smerjo vkopavanja v mehki substrat. Prirejeno po Stanleyu, 1970

Fig. 32. Examples of adaptations in burrowing into the soft substratum. Adapted from Stanley, 1970



Sl. 33. Oblika prečnega preseka lupin pri (a) školjkah, ki se hitro zakopavajo in (b), ki se izredno počasi in delno zakopavajo (Stanley, 1970)
m – črta največje debeline

Fig. 33. Relation of the frontal cross-sectional shapes to the burrowing rate; (a) rapid burrower, (b) the very slow, and a partial burrower (Stanley, 1970)
m – maximum shell width

Sl. 34. Adaptivna divergenca rodu *Trigonodus* v ekološke nišeFig. 34. Adaptive divergence of the genus *Trigonodus* into the ecological niches

težja. Podvrste so populacije vrste, ki se malo razlikujejo v ekoloških nišah. Na mejah niš pa še vedno prihaja do izmenjave genov. Nisem uspel razločiti ekološko nišo podvrste *Trigonodus problematicus crassus* od niše podvrste *Trigonodus problematicus problematicus*.

Nejasne so tudi ekološke niše podvrst vrste *Myophoria kefersteini*. Populacije le-te imajo tendenco v podaljševanju zadnjega dela lupine (*Myophoria kefersteini lombardica*), v podaljševanju sprednjega dela lupine (*Myophoria kefersteini typica*) in višanju lupine (*Myophoria kefersteini gornensis*) (cf. Fantini-Sestini, 1966), ki je začetek s trigonodusi konvergentne adaptivne radiacije.

Morfološki znaki podvrste *Myophoria kefersteini* subsp.: ozka, klinasta, skoraj lečasta oblika v prečnem preseku lupine, radialna ornamentacija in nesimetričnost leve in desne lupine, jo razen še precej robustne gradnje adaptivno približujejo vagilni plitvi infavni. *Neotrigonia margaritacea*, njena današnja, odmaknjena sorodnica sodi med precej aktivno infavno (Gould, 1969, 1125). Priključitev podvrste *Myophoria kefersteini* subsp. k vagilni infavni je postala verjetna s Stanlyjevo (1970, 78) navedbo, da imajo vse današnje školjke vagilne infavne, s poševno postavljeno ravnino stika obeh lupin, nesimetrični lupini.

Zaenkrat je podmena o podvrsti *Myophoria kefersteini* subsp. kot poševni vagilni infavni samo druga možnost poleg morfološke adaptacije na hitro poševno vkopavanje v substrat.

Pri obravnavi avtekoologije v različnih biotopa raziskovanega nahajališča se bom opiral predvsem na ekofenotipe trigonodusne favne, na katerih se najlepše zrcali okolje.

Značilnost naddružine Unionacea je velika ekološka spremenljivost lupin (Cox et al., 1969b, N 413).

Skladna z dosedanjimi opazovanji je ugotovitev, da je razgibanost vodnega okolja vplivala samo na tisto školjčno favno, ki sem jo ugotovil kot semiinfavno. V trigonodusni semiinfavni ločim tri ekofenotipe (tabela 7, sl. 35–37).

Avtekoologija školjčne favne biotopa Gr 11–17 je bila prilagojena na razgibano vodno okolje. Sesilna in bisusna epifavna (*Lopha* sp., *Bakevellia* (*Bakevelloides*) sp.) in močno stabilizirana semiinfavna (*Pachycardia rugosa*) sta dominantni.

Tudi *Pseudomyoconcha lombardica*, verjetno z bisusi pritrjena semiinfavna, je bila kot prilagojena.

Podrejeno nastopa stabilizirana infavna. Trigonodusna favna se pojavlja količinsko popolnoma podrejeno v plasti Gr 11, kjer dinamičnost okolja še ni bila izrazita.

Močne populacije rodov *Trigonodus* in *Myophoria* razlagam s štirimi ekološkimi dejavniki:

1. z brakičnostjo, ki je izključila kompetencijo in nekatere predatorje (ehinoderme)

2. z dovoljno količino hrane

3. s primernim substratom, ki pa ni dovoljeval naselitve epifavne, in

4. z odsotnostjo predatorjev (polžev in ehinodermov).

Populacija vrste *Myophoria kefersteini* je šibkejša od populacije trigonodusov (cf. tabela 5, sl. 38). Upor okolja, mislim brakičnost, je bil zanj močnejši kot za trigonoduse.

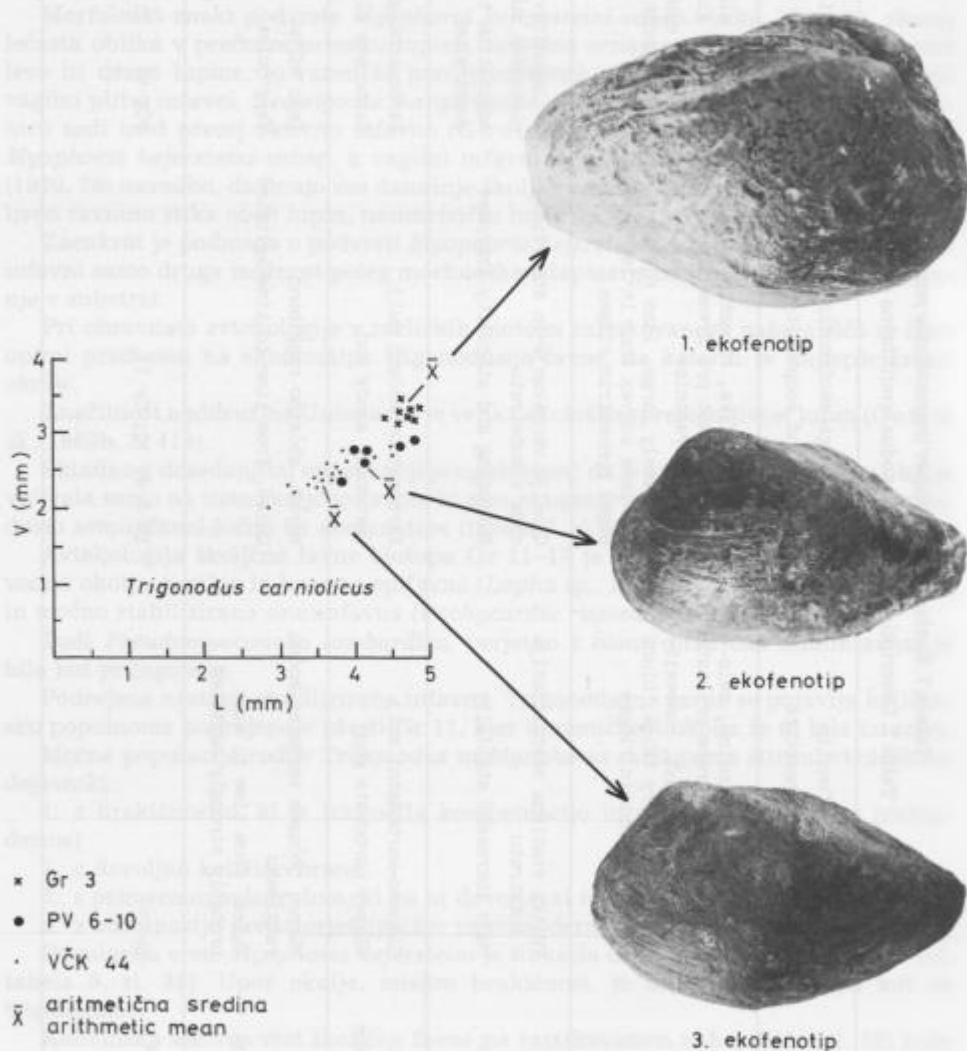
Količinska sestava vrst školjčne favne na raziskovanem nahajališču (sl. 38) kaže uspešnost semiinfavne. Bila je uspešnejša pri lovljenju hrane. Hitrost in globina vkopavanja pa nista bila selekcijska faktorja, saj okolje ni bilo turbulentno in substrat stabilen, in ni bilo predatorjev.

Tabela 7. Razlaga ekofenotipov trigonodusne semiinfavne
Table 7. Description of the trigonodus semiinfavna ecophenotypes

	Prvi ekofenotip First ecophenotype	Drugi ekofenotip Second ecophenotype	Tretji ekofenotip Third ecophenotype
Oblika Form	Velika, zelo robustna, zelo konveksna, težka, grobe prirastnice Large, very robust, convexity high, heavy-very thick, blunt robust concentric ridges	Srednje velika, robustna in manj konveksna kot pri prvem tipu, močne prirastnice Moderately large, less robust and less convex than in 1st type, edged concentric ridges	Gracilna, slabo konveksna, vrh neznačen, gladka Gracile, convexity weak, beak thin, smooth
Namen Function	Velika statična stabilizacija v substratu Much increased stability	Globlje vkopavanje in stabilizacija v substratu Burrowing and stability improved	Prilagoditev na fizikalno zelo plastičen substrat Adaptation to very plastic substratum
Substrat Substratum	Glineno-karbonatni mulj Clayey carbonate mud	Karbonatno-peščeni mulj Carbonate sandy mud	Karbonatno-glineni mulj Carbonate clayey mud
Okolje Water movement	Mirno, občasno verjetno močno razgibano Quiet, from time to time probably strongly agitated	Mirno, občasno razgibano Quiet, from time to time agitated	Zelo mirno Very quiet
Različek biotopa Biotope variety	Gr 3	PV 6 do 10; Gr 11	VČX 44

Pogoji nastanka in nastajanje opisanih novih vrst in podvrst

Runnegar in Newell (1971) ter Newell in Boyd (1975, 59) so pri školjkah opazili lastnost eksplozivnega nastanka novih oblik v zelo kratkem geološkem času, npr. v teku enega milijona let. Naenkratna radiacija se je pojavljala v novih, dovolj stabilnih in izoliranih adaptivnih conah. Nastanka vrst in podvrst na raziskanem nahajališču ne uvrščam v selektivno, ampak v hitro simpatrično adaptivno speciacijo in subspeciацию.



Sl. 35. L-V diagram ekofenotipov vrste *Trigonodus carniolicus*

Fig. 35. L-V diagram illustrating the differences in ecophenotypes of the *Trigonodus carniolicus*

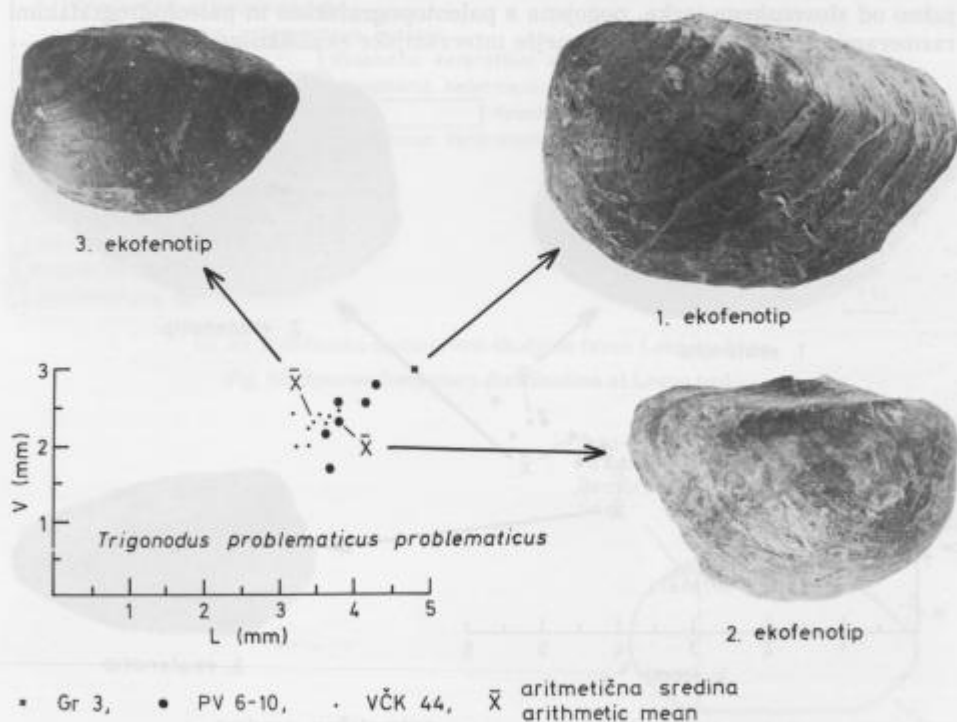
S prihodom rodu *Trigonodus* v novo nastalo nezavzeto adaptacijsko cono so se mu vrste pričele prilagajati. Stalni tip muljastega substrata je omogočil adaptivno radiacijo. Mogoča pa je bila šele takrat, ko so bile populacije sposobne zavzeti prazne ekološke niše.

Slika 39 kaže radialne komponente rasti pri rodu *Unionoida*.

V rodu *Trigonodus* so geni različno kontrolirali komponente rasti, kot kaže sl. 40. Z različno kontrolo rasti je bil izpolnjen naslednji pogoj za zavzetje ekoloških niš, ki so se, kot domnevam, razlikovale v globini, kotu in hitrosti vkopavanja v sediment in trofični podskupini (cf. sl. 34). Ker ni bilo drugih ekoloških ekvivalentov, razen rodu *Myophoria*, ki pa je bil manj uspešen zaradi večjega upora okolja, izrazitejše kompeticije za ekološke niše ni bilo.

Katere močnejše genetske premike od že obstoječih tendenc kontrole komponent rasti predvidevam, kaže sl. 41.

Do močnejšega premika (premik v znaku je začetek evolucijskega procesa – Odum, 1971, 240) v kontroli rasti izhodnih znakov in akumulacije le-teh je verjetno prišlo zaradi prekrivanja ekoloških niš populacij izhodnih vrst na istem izoliranem prostoru. Prekrivanje populacij ima po Odumu (1971, 240) dvojno adaptacijsko prednost:



Sl. 36. L-V diagram ekofenotipov podvrste *Trigonodus problematicus problematicus*

Fig. 36. L-V diagram illustrating the differences in ecophenotypes of the *Trigonodus problematicus problematicus*

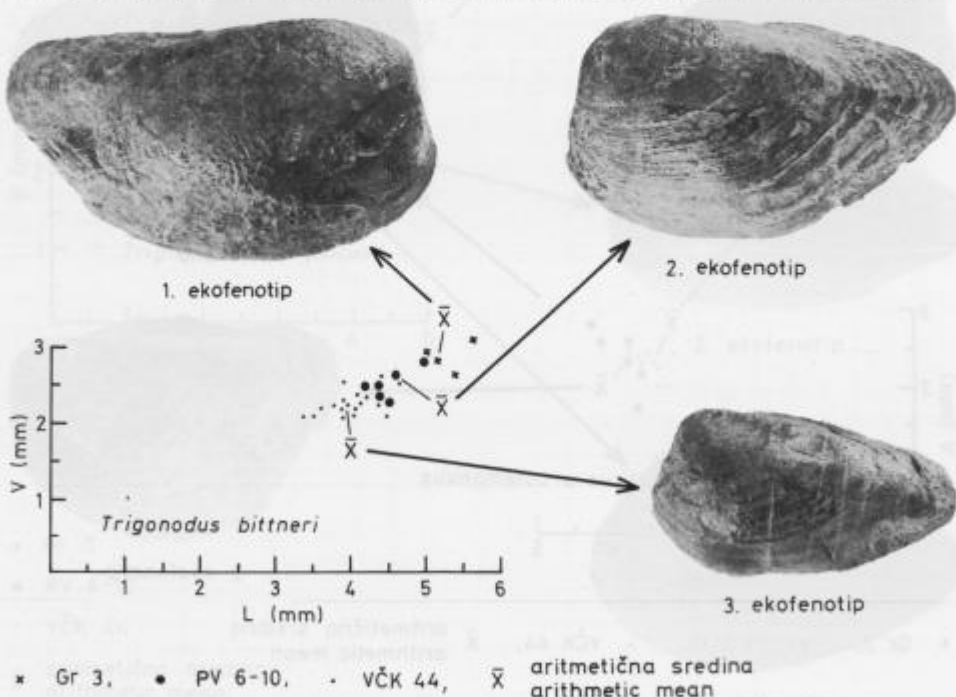
1. omogoči popolno spremembo niše in
2. omogoči genetsko razdvajanje od izhodnega genskega sklada, ker ni več izmenjave genov.

Novonastali fenotipi so videti specializirani in ker so zavzeli zelo ozke niše, niso variabilni. Specializacija nastopi običajno zaradi kompeticije med vrstami (O'dum, 1971, 218).

Geološka opazovanja in raziskava biotopa ne nasprotujejo, temveč podpirajo podmeno o simpatričnem izvoru na raziskovanem nahajališču ugotovljenih novih vrst in podvrst.

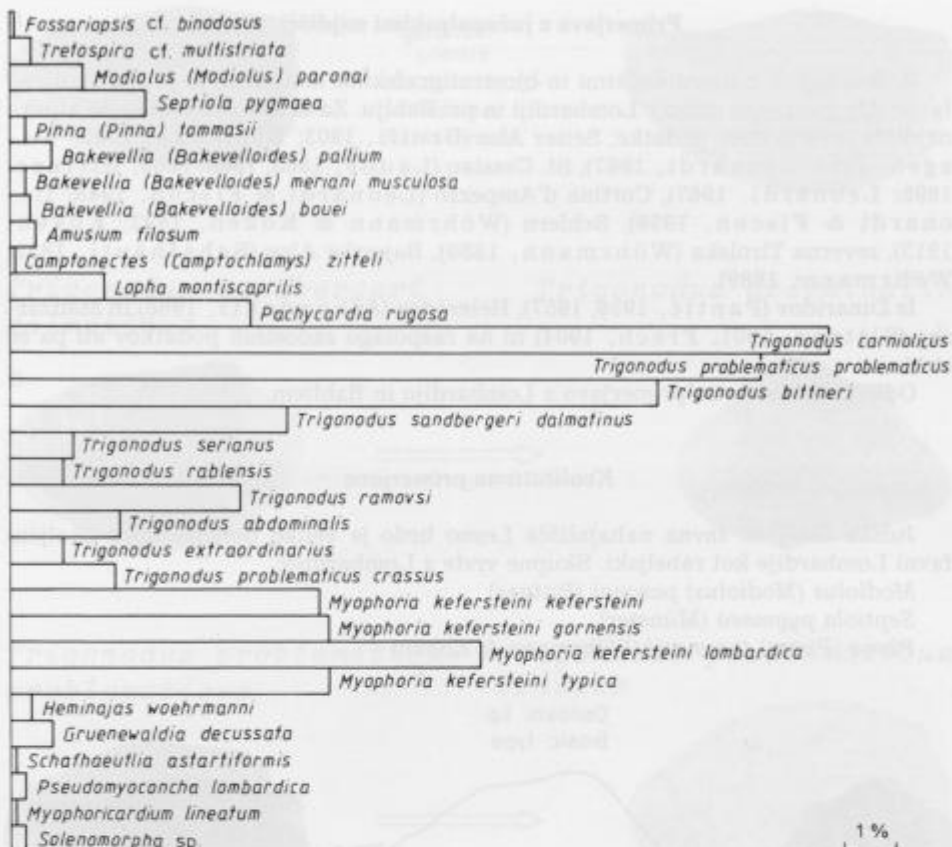
Med rodovima *Trigonodus* in *Myophoria* opazimo adaptivno oziroma evlucijsko konvergenco (sl. 40, 42). Posebno pri školjkah je adaptivna konvergenca pogostna in tako močna, da lahko prestopa taksonomske meje (Stanley, 1970, 96). Pojavi se lahko popolna homeomorfija med nesorodnimi, toda ekološko podobnimi taksoni.

Prostor južno od lombardijskega in slovenskega jarka so naseljevale populacije rodu *Trigonodus* in vrste *Myophoria kefersteini*. Severno, pri Rablju, ne najdemo *trigonodusne* favne in ne opazimo nikakršnih fenotipskih premikov v populaciji vrste *Myophoria kefersteini*. Paleobiološka, fizikalno-kemična in geostrukturalna opazovanja govorijo za različne paleotopografske in paleohidrografske razmere južno in severno od obeh jarkov. Spremenljivost fizikalno-kemičnih dejavnikov v ekosistemi južno od slovenskega jarka, pogojena s paleotopografskimi in paleohidrografske razmerami, je spodbudila intenzivnejše interakcijske ekološko-genetske procese.



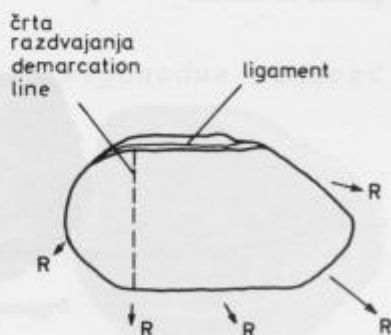
Sl. 37. L-V diagram ekofenotipov vrste *Trigonodus bittneri*

Fig. 37. L-V diagram illustrating the differences in ecophenotypes of the *Trigonodus bittneri*



Sl. 38. Količinska sestava vrst školjčne favne Lesnega brda

Fig. 38. Species frequency distribution at Lesno brdo

Sl. 39. Radialne komponente rasti pri rodu *Unionida*. Prirejeno po Cox in Nuttall, 1969Fig. 39. Radial growth components of the *Unionida*. Adapted from Cox and Nuttall, 1969

↘ R Radialna komponenta rasti
Radial growth component

Primerjava z južnoalpskimi najdišči

Z današnjimi paleontološkimi in biostratigrafskimi metodami je julska školjčna favna Alp raziskana samo v Lombardiji in pri Rablju. Za druga pomembnejša alpska najdišča imamo stare podatke: Seiser Alm (Broili, 1903; Blaschke, 1905; Waagen, 1907; Leonardi, 1967), St. Cassian (Laube, 1865, 1868, 1869; Bittner, 1895; Leonardi, 1967), Cortina d'Ampezzo (Leonardi & Fiscon, 1948; Leonardi & Fiscon, 1959), Schlern (Wöhrmann & Koken, 1892; Koken, 1913), severna Tirolska (Wöhrmann, 1889), Bajerske Alpe (Schafhäutl, 1851; Wöhrmann, 1889).

Iz Dinaridov (Pantić, 1956, 1957), Helenidov (Albandakis, 1968) in Madžarske (Bittner, 1901; Frech, 1904) ni na razpolago zadostnih podatkov ali pa so stari.

Odločil sem se le za primerjavo z Lombardijo in Rabljem.

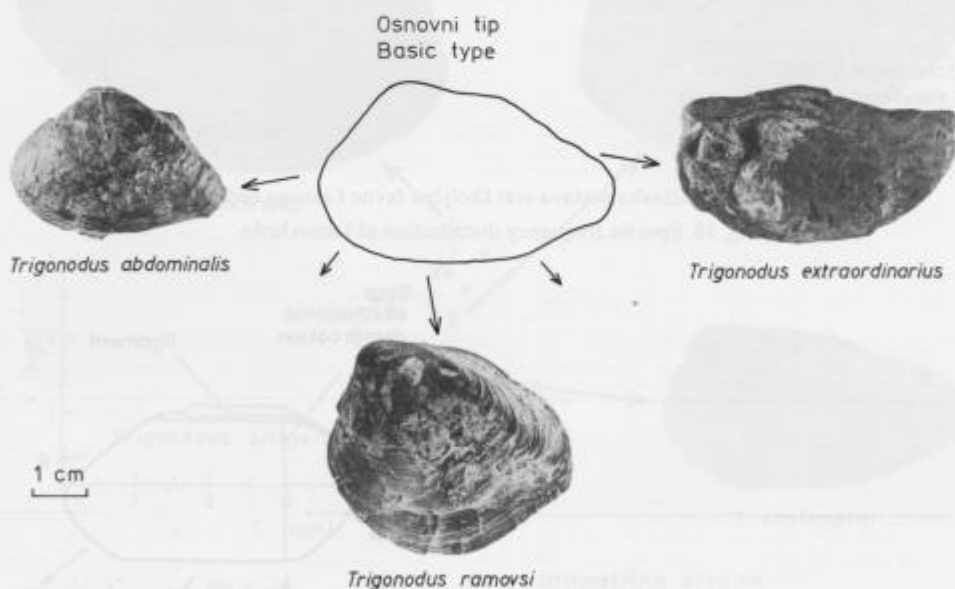
Kvalitativna primerjava

Julska školjčna favna nahajališča Lesno brdo je veliko bolj podobna školjčni favni Lombardije kot rabeljski. Skupne vrste z Lombardijo:

Modiolus (Modiolus) paronai (Bittner)

Septiola pygmaea (Münster)

Pinna (Pinna) tommasii (Wöhrmann & Koken)



Sl. 40. V rodu *Trigonodus* so geni različno uravnavali komponente rasti

Fig. 40. New genetic controls of growth components in the *Trigonodus* in relation to the basic type of the control

Trigonodus bittneri

Trigonodus extraordinarius

a



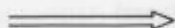
genetski
premik
→
character
displacement



Trigonodus sandbergeri
dalmatinus

Trigonodus abdominalis

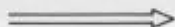
b



Trigonodus problematicus
problematicus

Trigonodus problematicus
crassus

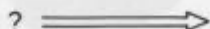
c



Trigonodus serianus

Trigonodus ramovsi

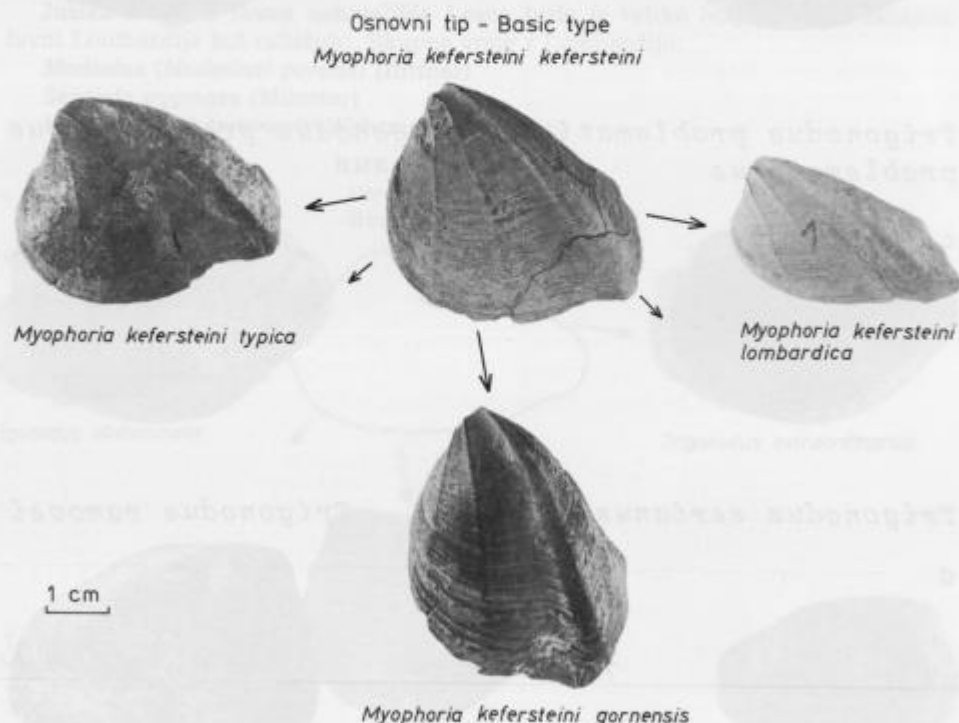
d



Sl. 41. Domnevni genetski premiki v kontroli že obstoječih tendenc rasti

Fig. 41. Hypothetical genetic shifts from the old to the new character

Bakevella (Bakevelloides) pallium (Stoppani)
Bakevella (Bakevelloides) meriani muscosa (Stoppani)
Amusium filiosum (Hauer)
Camptonectes (Camptochlamys) zitteli (Wöhrmann & Koken)
Pachycardia rugosa (Hauer)
Trigonodus carniolicus Bittner
Trigonodus problematicus (Klipstein)
Trigonodus bittneri Waagen
Trigonodus serianus Parona
Trigonodus sandbergeri dalmatinus Waagen
Myophoria kefersteini kefersteini (Münster & Goldfuss)
Myophoria kefersteini gornensis Varisco & Parona
Myophoria kefersteini lombardica Waagen
Heminajas woehrmanni Waagen
Schafhaeutlia astartiformis (Münster)
Pseudomyoconcha lombardica (Hauer)
Myophoricardium lineatum Wöhrmann



Sl. 42. Pri podvrstah vrste *Myophoria kefersteini* so geni podobno uravnavali komponente rasti kot pri vrstah rodu *Trigonodus*

Fig. 42. The genetic shifts in the growth components' control in the *Trigonodus* and *Myophoria kefersteini* are strikingly similar

Skupne vrste z Rabljem:

Pinna (Pinna) tommasii (Wöhrmann & Koken)

Bakevellia (Bakevelloides) bouei (Hauer)

Amusium filiosum (Hauer)

Lopha montiscaprilis (Klipstein)

Myophoria kefersteini kefersteini (Münster & Goldfuss)

Schafhaeutlia astartiformis (Münster)

Solenomorpha sp.

Z Lombardijo imamo skupne skoraj vse vrste, skupaj 21, razen dveh: *Bakevellia (Bakevelloides) bouei* (Hauer) in *Lopha montiscaprilis* (Klipstein) in vseh novih. Z rabeljsko favno imamo skupnih 7 vrst.

Kvantitativna primerjava

Podobnost med primerjanimi najdišči podajam številčno s Simpsonovim, Jaccardovim in Dicovim koeficientom podobnosti:

$$S = \frac{100k}{B} \text{ (cf. Raup \& Crick, 1979)}$$

S – Simpsonov koeficient podobnosti

k – število enot skupnih vzorcu A in B

B – število enot manjšega vzorca (B < A)

$$J = \frac{k}{A+B-k} \text{ (cf. Raup \& Crick, 1979)}$$

J – Jaccardov koeficient podobnosti

$$D = \frac{2k}{A+B} \text{ (cf. Raup \& Crick, 1979)}$$

D – Dickov koeficient podobnosti

Vidik koeficientov podobnosti so obširneje razložili Cheetham in Hazel (1969), Raup in Crick (1979) ter Sneath in Sokal (1973).

Simpsonov koeficient podobnosti ne da vedno pravega primerjalnega rezultata (Raup & Crick, 1979, 1213), zato sem uporabil še Jaccardov in Dickov koeficient podobnosti.

Lesno brdo – B = 27 vrst

Lombardija – A = 53 vrst

Rabelj – C = 24 vrst

k_{BA} = 21 vrst

k_{BC} = 7 vrst

k_{AC} = 16 vrst

Lesno brdo : Lombardija

S = 77,7 J = 0,36 D = 0,53

Lesno brdo : Rabelj

S = 29,2 J = 0,16 D = 0,27

Rabelj : Lombardija

S = 66,6 J = 0,21 D = 0,42

Favnistična podobnost med najdiščema Lesno brdo in Lombardijo je večja kot med Rabljem in Lombardijo. Najdišči Lesno brdo in Rabelj sta si po fosilni školjčni favni najmanj podobni.

Paleobiogeografske razlike so lahko nastale zaradi ekološke, geografske in evolucijske prepreke.

Po pregledu del, citiranih na začetku poglavja, sklepam, da karnijska školjčna favna v južnih Alpah ni bila geografsko omejena na province. Domnevam, da v srednjem karniju, ko je bil višek regresije, jarki niso popolnoma onemogočili migracije. Ugotovljene paleobiogeografske razlike imajo ekološki vzrok, ki je uravnaval taksonomsko sestavo združb. Povzročil pa je še evolucijske procese in evolucijske ovire.

Biostratigrafija in kronostratigrafija

Pregled biostratigrafije raziskovanega nahajališča, napravljen po biofaciesu školjčne favne in biostratografske ugotovitve, dobljene z biokronološko primerjavo školjčnih biofaciesov Lombardije, Rablja in Lesnega brda, odkrivajo biofacialne in biokronološke razlike med nahajališči.

Biostratigrafija raziskovanega nahajališča po biofaciesu školjčne favne

Na preiskovanem ozemlju ne moremo spremljati sprememb v školjčnem biofaciesu na prehodu iz cordevola v jul, ker je jul odložen transgresivno na cordevol.

Na najdišču Lesno brdo dobimo prve makrofosilne ostanke približno 10 m nad bazalnimi konglomerati (nivo Gr 2). *Trigonodusi* (*Trigonodus* sp.), mioforije (*Myophoria* sp.), heminajasi (*Heminajas* cf. *woehrmanni*), solenomorfe (*Solenomorpha* sp.), pektenidne školjke in polži (*Tretospira* cf. *multistriata*) so večinoma tako zdrobljeni, da jim je težko določiti vrsto. Prve določljive fosile dobimo nad naslednjo, 20 do 30 cm debelo skrilavo plastjo jalovinskega premoga, to je v glineno apnenčevi plasti Gr 3, s katero se pričenja 20 m debela apnenčevo-lapornoskrilava skladovnica. Tam so *Modiolus* (*Modiolus*) *paronai*, *Septiolaria* *pygmaea*, *Pinna* (*Pinna*) *tommasii*, *Camptonectes* (*Camptochlamys*) *zitteli*, *Trigonodus* *carniolicus*, *Trigonodus* *problematicus*, *Trigonodus* *bittneri*, *Myophoria* *kefersteini* subsp., *Gruenewaldia* *decussata* in *Schafhaeutlia* *astartiformis*. V naslednjih dveh skrilavih lapornih plasteh Gr 5 in 7 dobimo že zgoraj omenjeno trigonodusno favno. Navzgor je profil pokrit na razdalji meter in pol. V višjih plasteh se vrste *Septiolaria* *pygmaea*, *Pinna* (*Pinna*) *tommasii*, *Camptonectes* (*Camptochlamys*) *zitteli* in *Schafhaeutlia* *astartiformis* ne pojavljajo več. Plasti nad hiatom, ki so odkrite v ZČK, so prazne vse do osmega nivoja VČK. Do sem še seže *Heminajas* *woehrmanni* in tu, sedem metrov nad začetkom fosilnonosne skladovnice oziroma približno dvajset metrov nad bazo jula se prvič pojavi *Lophosiphon* *montiscaprilis*. K trem trigonodusnim vrstam *Trigonodus* *carniolicus*, *Trigonodus* *problematicus* *problematicus*, *Trigonodus* *bittneri*, se pridružijo *Trigonodus* *serianus*, *Trigonodus* *rablensis*, *Trigonodus* *sandbergeri* *dalmatinus*, *Trigonodus* *ramovsi* in podvrsti *Trigonodus* *problematicus* *crassus* zelo podobna oblika, ki jih pogrešamo v spodnjih plasteh. Prvič so zanesljivo ugotovljene *Myophoria* *kefersteini* *kefersteini*, *Myophoria* *kefersteini* *lombardica* in *Myophoria* *kefersteini* *typica*. Favna je v naslednjih petih metrih izredno revna.

Zamrtje v osrednjem delu skladovnice se sprevrže v postopno razbohotenje školjčne favne (cf. sl. 15) na začetku zgornjega dela skladovnice, ki ga označuje krajše poplitvenje. Tedaj so se odložili peščeni laporji z rastlinskimi ostanki in skrilavi jalovinski premog. Sedaj se pridružita trigonodusom še *Trigonodus abdominalis* in prvič zanesljiva podvrsta *Trigonodus problematicus crassus*. Prvič je ugotovljena *Myophoria kefersteini gornensis*. Enkrat samkrat se pojavi *Myophoricardium lineatum*. V najvišjih nivojih skladovnice Gr 11, 13, 17, ZČK 54 in VČK 44 prvokrat zasledimo vrste: *Bakevellia (Bakevelloides) pallium*, *Bakevellia (Bakevelloides) meriani musculosa*, *Bakevelia (Bakevelloides) bouei*, *Amusium filiosum*, *Lopha* sp., *Pachycardia rugosa*, *Pseudomyoconcha lombardica*. Pojavi se še ena nova vrsta *Trigonodus extraordinarius*. Sledilo je nenadno in vsesplošno izginotje.

Biostratigrafijo školjčne favne kaže sl. 43.

Biofacialne in biokronološke razlike in podobnosti

1. V Lombardiji izumre *Trigonodus bittneri* v zgornjem cordevolu. Drugi trigonodusi, *Pachycardia rugosa* in *Heminajas woehrmanni* izginejo na meji cordevol-jul ali pa v spodnjem julu. Allasinazova (1966, 632, 633, 634, 637, 638, 639, 681, 683, 686, sl. 8 in razpredelnica 1) ni dosledna pri datiranju izumrtja omenjenih vrst. Na raziskovanem nahajališču dobimo vse zgoraj naštet rodove, razen *Heminajas woehrmanni* v zgornjem delu skladovnice skupaj z vrstami, ki so značilne za zgornji jul in tual.

2. *Bakevellia (Bakevelloides) bouei*, predvsem pa *Lopha montiscaprellis*, ki sta vodilni za tuvalske plasti pri Rablju (Allasinaz, 1966, 654, 640), se pri nas pojavita že zelo zgodaj. Prva, *B. (Bakevelloides) bouei* v zgornjem delu apnenčeve-laporno-skrilave skladovnice, *Lopha montiscaprellis* pa že na prehodu spodnjega dela skladovnice v njen osrednji del – približno 20 m nad bazalnimi konglomerati.

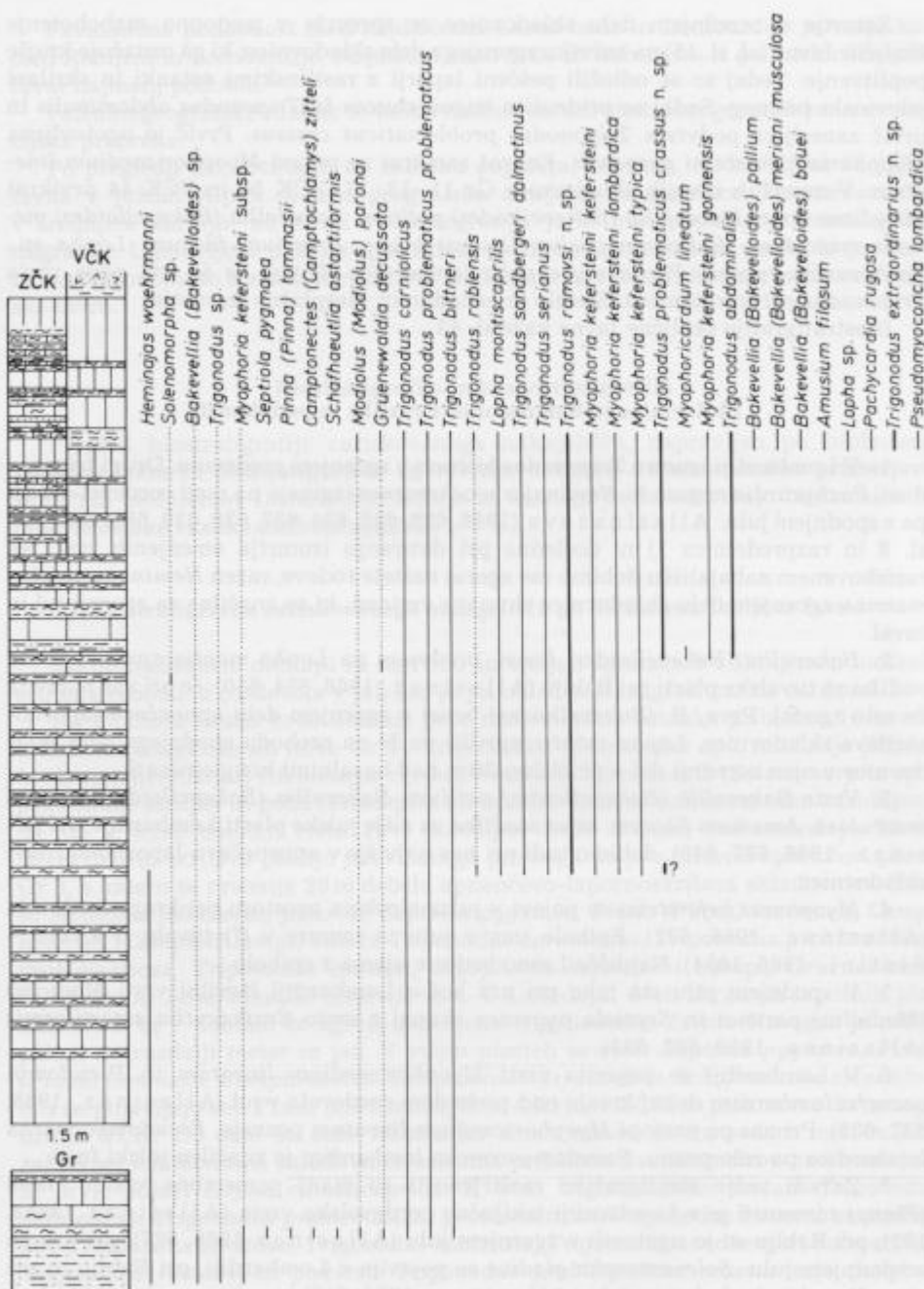
3. Vrste *Bakevellia (Bakevelloides) pallium*, *Bakevellia (Bakevelloides) meriani musculosa*, *Amusium filiosum*, ki so značilne za višje julske plasti Lombardije (Allasinaz, 1966, 637, 640), dobimo tudi pri nas najvišje v apnenčeve-laporno-skrilavi skladovnici.

4. *Myophoria kefersteini* se pojavi v južnoalpskem prostoru pri kraju cordevola (Allasinaz, 1966, 632). Epibolo ima v julu in izumre v (?) tualu (Fantini-Sestini, 1966, 1054). Najdišče Lesno brdo se ujema z epibolo.

5. V spodnjem julu sta tako pri nas kot v Lombardiji številni vrsti *Modiolus (Modiolus) paronai* in *Septiolaria pygmaea* skupaj z vrsto *Scafaeutlia astartiformis* (Allasinaz, 1966, 632, 633).

6. V Lombardiji se pojavita vrsti *Myophoricardium lineatum* in *Pseudomyoconcha lombardica* dokaj kmalu nad prehodom cordevola v jul (Allasinaz, 1966, 632, 633). Pri nas pa nastopi *Myophoricardium lineatum* pozneje, *Pseudomyoconcha lombardica* pa zelo pozno. *Pseudomyoconcha lombardica* je značilen julski fosil.

7. Zaradi večje stratigrafske razširjenosti so manj pomembne vrste: *Pinna (Pinna) tommasii* je v Lombardiji izključno cordevolska vrsta (Allasinaz 1964a, 192), pri Rablju so jo ugotovili v zgornjem julu (Allasinaz 1966, 627), pri nas pa v spodnjem julu. *Solenomorpha gladius* se pojavlja v Lombardiji, pri Rablju in pri nas od cordevola do konca jula (Allasinaz, 1966, 642) in seže na nahajališču Log pod Mangrtom še v tual. Tudi *Gruenewaldia decussata* je cordevolska in julska vrsta (Allasinaz, 1966, 699).



Sl. 43. Biostratigrafija školjčne favne Lesnega brda

Fig. 43. Biostratigraphy of bivalvian macrofauna at Lesno brdo

	Cordevol	Cordevol Jul	Jul	Tuval
<i>Modiolus (Modiolus) paronai</i>	~~~~~		~~~~~?	
<i>Septiolaria pygmaea</i>	~~~~~?		~~~~~	
<i>Pinna (Pinna) tommasii</i>	~~~~~		~~~~~	
<i>Bakevellia (Bakevellioidea) pallium</i>	~~~~~		~~~~~	
<i>Bakevellia (Bakevellioidea) meriani musculosa</i>			~~~~~	
<i>Bakevellia (Bakevellioidea) bouei</i>				~~~~~
<i>Amusium filiosum</i>			~~~~~	~~~~~
<i>Camptoneustes (Camptochlamys) zitteli</i>	~~~~~		~~~~~	
<i>Lopha montiscaprilis</i>	~~~~~		~~~~~	~~~~~
<i>Pachycardia rugosa</i>	~~~~~		~~~~~	
<i>Trigonodus carniolicus</i>	~~~~~		~~~~~	
<i>Trigonodus problematicus problematicus</i>	~~~~~		~~~~~	
<i>Trigonodus bittneri</i>	~~~~~		~~~~~	
<i>Trigonodus sandbergeri dalmatinus</i>	~~~~~		~~~~~	
<i>Trigonodus serianus</i>			~~~~~	
<i>Trigonodus rablensis</i>		~~~~~?	~~~~~?	
<i>Myophoria kefersteini kefersteini</i>		~~~~~	~~~~~	~~~~~?
<i>Myophoria kefersteini lombardica</i>		~~~~~?	~~~~~	~~~~~?
<i>Myophoria kefersteini gornensis</i>		~~~~~?	~~~~~	~~~~~?
<i>Myophoria kefersteini typica</i>		~~~~~?	~~~~~	~~~~~?
<i>Heminajas woehrmanni</i>	~~~~~	~~~~~?		
<i>Gruenewaldia decussata</i>	~~~~~		~~~~~	
<i>Schafhaeutlia astartiformis</i>	~~~~~		~~~~~	~~~~~
<i>Pseudomyoconcha lombardica</i>			~~~~~	
<i>Myophoricardium lineatum</i>		~~~~~?	~~~~~?	

Sl. 44. Kronostratigrafska razširjenost vrst in podvrst, ugotovljenih na Lesnem brdu po literaturnih podatkih

Fig. 44. Chronostratigraphic ranges of the bivalvian taxa of Lesno brdo gathered from various authors

8. Nenadno izginotje školjčne favne je v Lombardiji nastopilo 50 m, pri Rablju pa 150 m pod litološko načrtano mejo med julom in tuvalom (Allasinaz, 1966, 626–634). Izginotje nastopi pri nas približno 40 m pod mejo med pasnatimi apnenci in vijoličnimi muljevci in sovпада na vseh treh nahajališčih približno v čas, ko prenehajo črni apnenci in črni laporji lagunskega razvoja.

Na sl. 44 so prikazani literaturni podatki o kronostratigrafski razširjenosti vrst in podvrst, ugotovljenih na raziskovanem nahajališču.

Zaradi prve in druge ugotovitve biofacialnih in biokronoloških razlik se ne postavlja kronostratigrafski problem nahajališča. Telo litofaciesa med cordevolskim dolomitom oziroma apnencem in pasnatim apnencem (sl. 10) pripada julski podstopnji.

Izstopi pa problem trajanja biofaciesa v prostoru in času. Iz karnijske stopnje je nazoren primer nekoč za tuval vodilne vrste *Lopha montiscaprilis*. Pri Rablju so jo našli samo v tuvalskih plasteh, pri nas jo imamo že v julu, pri Cortini d'Ampezzo (Leonardi & Fiscon, 1948, 45) pa že v cordevolu. Zato je potrebno biostratigrafijo in kronostratigrafijo dopolnjevati z ekostratigrafijo, ki opazuje takson in združbo z vidika časa, evolucije, prostora in okolja.

Dobljene razlike razlagam z različnim trajanjem biofaciesov v prostoru in času. V Lombardiji izključno cordevolska školjčna favna se v osrednji Sloveniji pojavi skupaj z julsko in celo tuvalsko školjčno favno, julsko mikrofavno in mikrofloro v ustreznem biotopu.

Sklepi

Delo obravnava fosilno školjčno favno nahajališča Lesno brdo pri Drenovem griču.

Raziskava nahajališča je bila načrtovana tako, da je omogočila sintetično razumevanje paleobiologije školjčne favne.

V raziskavo sem vključil: 1. opazovanje geoloških odnosov, 2. stratimetrično snemanje, 3. vzorčevanje in tafonomsko opazovanje, 4. preparacijo fosilov in 5. načrtovanje nadaljnje raziskave.

Geološki položaj fosilonosnega litološkega člena sem poskušal doumeti z opazovanjem geoloških odnosov. Litostratigrafske značilnosti sem spoznaval s stratimetričnim snemanjem. Tafonomsko raziskovanje je pokazalo, da je mogoče nahajališče obravnavati in raziskovati kot nahajališče fosilne biocenoze. Ugotovitev je narekovala metodologijo nadaljnjega raziskovanja. Koncept raziskave nekdanjega ekosistema je bil zamišljen kot skupna uporaba sedimentoloških, geokemičnih in favniističnih raziskovalnih metod.

Sedimentološka raziskava

Po rezultatih sedimentološke raziskave je bil ekosistem nahajališča Lesno brdo del zaprtega šelfa s stalnim ali občasnim značajem lagune. Tudi dotok s kopnega je bil najverjetneje občasen.

Geokemična raziskava

Geokemična raziskava biotopa in rezultati so priobčeni v članku Dolenca in Jelena (1987).

Favnistična raziskava

Taksonomska analiza združbe

Taksonomsko delo sem izvajal z ugotavljanjem taksonomskih znakov in s kvalitativnim vrednotenjem njihovih stanj. Kjer je sestava populacij dopuščala, sem tipološko vrednotenje združil z biometričnim.

Za biometrično raziskavo so bile primerne populacije rodu *Trigonodus* in vrste *Myophoria kefersteini*. Samo pri njih je bilo mogoče raziskovati tendence skupinskih znakov. Populacije vrste *Myophoria kefersteini* je biometrično že obdelala Fantini-Sestinijeva (1966), zato sem biometrično z metodama univariatne in bivariatne analize raziskal populacije rodu *Trigonodus*.

Statistično so ocenjeni parametri: dolžina (L), višina (V), dolžina srednjega dela lupine (l), višina ventralnega dela lupine (v), V/L, l/L, v/V in pari L-V, l-V, v-V. Parameter »v« sem izbral za poskus.

Kot najugodnejše za statistično razlikovanje so se pokazale statistične ocene V/L in l/L in statistične ocene parov spremenljivk L-V in l-L.

Zaradi nekaterih zelo majhnih vzorcev in še neizdelanega matematičnega modela za številčno podajanje nekaterih tipoloških taksonomskih znakov nisem mogel dokazati statistično značilne razlike povsod, kjer le-te obstajajo v tipoloških taksonomskih znakih npr. med *Trigonodus bittneri* in *Trigonodus abdominalis* za parameter V/L ter med *Trigonodus sandbergeri dalmatinus* in *Trigonodus extraordinarius* za par V-L. Boljše rezultate statističnega razlikovanja med *Trigonodus serianus*, *Trigonodus ramovsi* in *Trigonodus problematicus crassus* pričakujem od matematičnega zapisa tipoloških taksonomskih znakov poteka zgornjega sprednjega, sprednjega in trebušnega robu ter lege najdebelejše lupine, v katerih se med seboj razlikujejo in od večjih vzorcev.

Ker ni korelacije med morfološko različnostjo in stopnjo reprodukcijske izolacije, sem za taksonomsko vrednotenje fenetično značilnih razlik izvedel nov postopek. Zasnovan je na ugotavljanju morfoloških mej, ki naj bi se skladale z mejami ekološke oziroma reprodukcijske izolacije.

Dobljene skupine morfotipov sem raziskal z analizo adaptivne funkcionalne morfologije. Vzorce fenetično podobnih populacij rodu *Trigonodus*, ki sem jim lahko ločil ekološke niše ter jim tako predvidel neodvisnost in tolikšno različnost, da bi nanje lahko delovale različne selektivne sile, sem klasificiral kot vrste. Kako popolna je bila reprodukcijska izolacija med vrstami rodu *Trigonodus*, bi lahko sklepali po odsotnosti hibridov. Vzorce populacij vrst *Trigonodus problematicus* in *Myophoria kefersteini*, ki se med seboj taksonomsko razlikujejo, nisem pa jim mogel ločiti ekološke niše, sem klasificiral kot podvrste. Na nivoju populacije je bilo mogoče razlikovati le fenetične lokalizirane populacije ekofenotipov nekaterih vrst rodu *Trigonodus*.

Določenih je 25 vrst in 8 podvrst. Prvič je v Sloveniji ugotovljenih 19 vrst in 8 podvrst. Od tega so 3 nove vrste in 1 nova podvrsta. Školjkam pripada 31 vrst in podvrst, polžem pa pripadata 2 vrsti.

Količinska analiza in organiziranost združbe

Školjke predstavljajo 99,5 % celotne favne, polži le 0,5 %. Drugih fosilnih metazojev, razen sledov delovanja anelidov ponekod v fosilonosni skladovnici in zelo redkih solitarnih koral v Gr 2, na najdišču ni.

Združba je ekstremno organizirana. Dominantnost v relativni številčnosti je zelo visoka (*Trigonodus* sp. 58,5 %, *Myophoria* sp. 27,1 %, skupaj 85,6 %). Prisotnost enote *Trigonodus* sp. je 91 %, enote *Myophoria* sp. pa 74 %. Gostota in raznolikost sta v povprečju zelo majhni. Dobljeni indeks značaja enot in vzorcev so značilni za združbe biotopov z močnim ekološkim pritiskom.

Ekološki pritisk, ki je urejal sestavo združbe najdišča Lesno brdo pripisujem miksohalinim razmeram.

Ker v biocenozi nahajališča Mlinše pri Zagorju ni enote *Trigonodus* sp., po analizi izotopske sestave kisika in ogljika pa je bila tam voda bolj slana kot na Lesnem brdu, sklepam, da norma reakcije rodu *Trigonodus* ni popolnoma prekrivala norme reakcije vrste *Myophoria kefersteini* v smeri proti morski slanosti.

Razlike med indeksi značaja vzorcev kažejo, da ekološki pritisk v prostoru ni bil povsod enako močan.

V navpični smeri je mogoče zaznati vsaj tri ekološke preobrate: 1. na prehodu spodnjega dela v srednji del apnenčevo-lapornoskrilave skladovnice, 2. na prehodu srednjega dela v zgornji del skladovnice in 3. na prehodu zgornjega dela skladovnice v zgornji klastični člen.

V vodoravni smeri ločim v zgornjem delu apnenčevo-lapornoskrilave skladovnice tri različne biotopa: 1. VČK 30–44: indeksi značaja vzorcev so višji kot v ZČK 28–54, 2. ZČK 28–54, 3. Gr 11–17: od VČK 30–44 in ZČK 28–54 se razlikuje po taksonomski in količinski sestavi ter v avtekologiji školkne favne.

Po rezultatih stratimetrične raziskave in avtekologiji v različnih biotopov sta ekološki pritisk v navpični in vodoravni smeri izvajala še globina vode in dinamika vodnega okolja.

Nizke in zanemarljive vrednosti indeksov značaja enot razlagam s poskusom naselitve neugodnega biotopa in tafocenoze. Glede načina prehranjevanja je bila združba slabo organizirana. Plitvi in nizki filtratorji so zastopani s 97 %. V podrobnostih pa vendarle opazimo organiziranost združbe na nizke in plitve filtratorje, ki so imeli trofične niše urejene po nivojih, na katerih so filtrirali suspenzijo.

Značilna je odsotnost jedcev sedimenta. Količina organske snovi v sedimentu je bila tolikšna, da je njen razpad v anaerobnih razmerah zastrupljal substrat s H_2S .

Delovanje združbe

Raziskava kaže, da je *trigonodousna* in *mioforiidna* favna naseljevala plitvi sublitoral. Prilagojena je bila na substrat, ki je ponovno prehajal v suspenzijo.

S primerjalno raziskavo funkcionalne adaptivne morfologije sem določil ekološke niše vrstam in podvrstam pahikardiidne in mioforiidne favne.

Niše smeri, hitrosti in globine vkopavanja: *Pachycardia rugosa* in *Trigonodus carniolicus* sta se vkopavala zelo počasi, zložno poševno in plitvo – semiinfavna. *Trigonodus problematicus problematicus* in *Trigonodus problematicus crassus* sta se vkopavala počasi, zložno poševno in srednje globoko – semiinfavna. *Trigonodus bittneri* se je vkopaval hitreje kot predhodne vrste, strmo poševno in globoko – semiinfavna. *Trigonodus extraordinarius* se je vkopaval hitro, skoraj navpično in zelo globoko – semiinfavna do plitva infavna. *Trigonodus sandbergeri dalmatinus* se je vkopaval hitro in dokaj poševno – plitva infavna. *Trigonodus serianus* se je vkopaval hitro in zložno poševno – plitva infavna. *Trigonodus abdominalis* se je med *trigonodusi* vkopaval najhitreje in navpično – plitva infavna. *Trigonodus ramovsi* se

je vkopal navpično z ventralnim robom – plitva infavna. Podvrste vrste *Myophoria kefersteini* so se vkopavale hitro. Asimetričnost lupin je znak prilagojenosti na poševno vkopavanje ali poševno premikanje v sedimentu – plitva infavna ali vagilna plitva infavna.

Trofične niše: *Pachycardia rugosa* in *Trigonodus carniolus* sta bila visoka nizka filtratorja. *Trigonodus problematicus problematicus*, *Trigonodus problematicus crassus* in *Trigonodus bittneri* so bili srednji nizki filtratorji. *Trigonodus extraordinarius* je bil zelo nizek nizki filtrator ali plitvi filtrator. *Trigonodus serianus*, *Trigonodus abdominalis* in *Trigonodus ramovsi* so bili plitvi filtratorji.

Podvrste vrste *Myophoria kefersteini* so bile plitvi filtratorji. Ker je zavzetje ekološke niše korak v reprodukcijsko izolacijo, je v tej točki raziskave prišlo do združitve fenetičnega in genetičnega koncepta vrste.

Skladna z dosedanjimi opazovanji je ugotovitev, da je razgibanost vodnega okolja vplivala samo na tisto školjčno favno, ki sem jo ugotovil kot semiinfavno. V *trigonodusni* semiinfavni ločim tri ekofenotipe. Populacija 1. ekofenotipa je naseljevala različek biotopa Gr 3, populacija 2. ekofenotipa različek PV 6–10 in Gr 11, populacija 3. ekofenotipa pa različek biotopa VČK 44.

Za različek biotopa Gr 11–17 je značilna sesilna in bisusna epifavna in močno stabilizirana semiinfavna (*Pachycardia rugosa*), prilagojena na visok energijski indeks.

Močnost populacij rodov *Trigonodus* in *Myophoria* razlagam z miksohalinim biotopom, ki je izključil kompeticijo in nekatere predatorje (ehinoderme), zadostno količino hrane, primernim substratom in odsotnostjo predatorjev (polžev in ehinodermov).

Populacija vrste *Myophoria kefersteini* je šibkejša od populacije *trigonodusov*, ker je bil zanjo upor okolja (brakičnost) močnejši kot za *trigonoduse*.

Populacija semiinfavne je bila najmočnejša, ker je bila uspešnejša pri lovljenju hrane. Hitrost in globina ukopavanja pa nista bila selekcijska dejavnika.

Primerov smrtnosti pred gerontskim stadijem skoraj ni. To kaže na vsesplošno ugodne življenjske razmere.

Speciacija in subspeciacija

Nastanka novih vrst in podvrst ne uvrščam v selektivno, ampak v hitro simpatično adaptivno speciacijo in subspeciacijo.

Od že obstoječih tendenc genske kontrole komponent rasti pri izhodnih vrstah predvidevam naslednje močnejše genetske premike: 1. od *Trigonodus bittneri* k *Trigonodus extraordinarius*, 2. od *Trigonodus sandbergeri dalmatinus* k *Trigonodus abdominalis*, 3. od *Trigonodus problematicus problematicus* k *Trigonodus problematicus crassus*, 4. verjetno od *Trigonodus serianus* k *Trigonodus ramovsi*.

Do močnejšega premika v kontroli rasti izhodnih znakov in akumulacije le-teh je verjetno prišlo zaradi prekrivanja ekoloških niš populacij izhodnih vrst na istem izoliranem prostoru.

Med novimi vrstami rodu *Trigonodus* in podvrstami vrste *Myophoria kefersteini* je evolucijska konvergenca.

Spremenljivost fizikalno-kemičnih dejavnikov v ekosistemi južno od slovenskega in lombardijskega jarka, pogojena s paleotopografskimi in paleohidrografskimi razmerami, je spodbudila intenzivnejše interakcijske ekološko-genetske procese.

Ker nastanek novih vrst in podvrst ni bil selektiven, ampak so nastale s hitro simpatrično adaptivno speciacijo in subspeciacijo, znakov selektivnega uveljavljanja izolacijskih mehanizmov nisem našel. Selektivno favoriziranje fenetičnih znakov pa se v kratkem geološkem času še ni moglo pokazati.

Primerjava z južnoalpskimi najdišči

Glede na stopnjo raziskanosti najdišč julske školjčne favne v južni Evropi so za favnistično primerjavo primerna najdišča v Lombardiji in pri Rablju.

Z Lombardijo imamo skupnih 21 vrst (Simpsonov koeficient podobnosti je 77,7, Jaccardov 0,36 in Dickov 0,53). Z Rabljem imamo skupnih 7 vrst (Simpsonov koeficient podobnosti je 29,2, Jaccardov 0,16 in Dickov 0,27). Favnistična podobnost med Lesnim brdom in Lombardijo je večja kot med Rabljem in Lombardijo (Simpsonov koeficient podobnosti je 66,6, Jaccardov 0,21 in Dickov 0,42).

Ugotovljene paleobiogeografske razlike so nastale zaradi ekološke in evolucijske ovire.

Biostratigrafija in kronostratigrafija

Pahikardiidna favna izumre v Lombardiji v cordevolu ali na meji cordevol-jul. Na Lesnem brdu jo dobimo v julski podstopnji.

Mislím, da ta biokronološka razlika ne postavlja vprašanja kronostratigrafije najdišča Lesno brdo. Telo litofaciesa med cordevolskim dolomitom oziroma apnencem in pasnatim apnencem pripada julski podstopnji. Razliko razlagam z različnim trajanjem biofaciesa v prostoru in času. V Lombardiji izključno cordevolska školjčna favna se v osrednji Sloveniji pojavi skupaj z julsko in celo tuvalsko školjčno favno, julsko mikrofavno in mikrofloro v ustreznem biotopu.

Šele s komplementarnimi raziskavami drugih slovenskih nahajališč karnijske školjčne favne bo pričujoča raziskava povezana v celoto. Primerjalna raziskava biotopov nahajališč Lesno brdo, Mlinše pri Zagorju ob Savi in Log pod Mangrtom je komplementarno celoto šele nakazala.

Zahvala

Moje delo je skrbno usmerjal in me spodbujal mentor prof. dr. A. Ramovš. Masnospektrometrično analizo izotopske sestave kisika in ogljika je napravil in interpretiral dr. T. Dolenc. Raziskavo mikrofaciesa je opravil dr. B. Ogorelec. Računalniški program za izračun statističnih ocen je izdelal dr. M. Ribičič. Poglavje Biometrija je pregledal prof. dr. S. Pirc. Risali sta B. Cerar in M. Karer. Fotografije sta izdelala C. Gantar in M. Grm. Delo je ob zavzeti pomoči urednika prof. dr. S. Buserja vendarle tudi objavljeno.

Vsem se za dragocene nasvete, pomoč in sodelovanje iskreno zahvaljujem.

The Karnian bivalves (Mollusca) from Lesno brdo, Slovenia, NW Yugoslavia and their paleobiological significance

Summary

The paper deals with the fossil bivalve mollusks fauna from the locality Lesno brdo near Drenov grič (Fig. 1a).

The investigation of the locality was designed in the way as to permit a synthetic understanding of paleobiology of this fauna.

The incipient investigation was carried out by (1) observation of geological relationships, (2) stratimetric surveying, (3) sampling and taphonomic observation, (4) preparation of inventory, and (5) planning of further investigation.

The author tried to define the geological position of the fossil-bearing lithological member by observation of geological relationships (Fig. 8–10). The lithostratigraphic characteristics have been established by stratimetric surveying (Figs. 11–14). Taphonomic investigation has proved that the locality can be considered and studied as a locality of fossil biocoenose. This conclusion dictated the methodology of further investigation. The concept of investigation of a former ecosystem was designed as a combined utilization of sedimentological, geochemical and faunistic research methods.

Sedimentological investigation

According to the results of sedimentological investigation the ecosystem of the Lesno brdo locality was a part of restricted shelf with permanent or temporary lagoon character. Also the supply from land was most probably only temporary (Table 4).

Geochemical investigation

Results of geochemical investigations of the biotope were published in the paper by Dolenec and Jelen (1987).

Faunistic study

Taxonomic analysis of community

The taxonomic analysis was carried out by determination of taxonomic characters and by qualitative evaluation of their states. Where there the composition of populations was sufficient, the typological evaluation was combined with biometric evaluation.

Appropriate for biometric investigation were populations of genus *Trigonodus* and species *Myophoria kefersteini*. Only in these the group tendencies could be investigated. Populations of species *Myophoria kefersteini* were biometrically studied already by Fantini-Sestini (1966); this author therefore biometrically investigated by methods of uni- and bivariate analysis the populations of genus *Trigonodus*.

The parameters of length (L), height (V), anterior length (l), ventral height (v), V/L, l/L, v/V and pairs L-V, l-L, v-V were statistically estimated (Fig. 22, Table 1). The parameter "v" was selected for experiment.

The most appropriate for statistical discrimination turned out the statistical estimates V/L and l/L, and statistical estimates of pairs of variables L-V and l-L (Tables 2, 3). Due to several very small sample sizes and unsufficiently elaborated mathematical model for numerical expression of certain key characters, the statistical significance of differences could not have been established in all cases where there exist differences in typological taxonomic characters, e. g. between *Trigonodus bittneri* and *Trigonodus abdominalis* for parameter V/L, and between *Trigonodus sandbergeri dalmatinus* and *Trigonodus extraordinarius* for pair V-L. Better results in statistical discrimination between *Trigonodus serianus*, *Trigonodus ramovsi* and *Trigonodus problematicus crassus* are expected from the mathematical expression of run of the dorsal anterior, and of the anterior and ventral margins, as well as of the position of the maximum thickness of valve, in which they differ between each other and from larger samples.

Because no correlation exists between the morphologic dissimilarity and the degree of reproductive isolation, a new procedure was developed for taxonomic evaluation of phenetically significant differences. The procedure is based on establishing of morphological boundaries which should coincide with boundaries of ecological and reproductive isolation.

The established groups of morphotypes were studied with the analysis of adaptive functional morphology. The samples of phenetically similar populations of genus *Trigonodus* of which the ecological niches could be segregated, and by this the independence and such a degree of dissimilarity could be ascribed that various selective forces could have acted on them, were classified as species (Fig. 34). The degree of the reproductive isolation between species of genus *Trigonodus* can be deduced from the possible absence of hybrides. The samples of populations of species *Trigonodus problematicus* and *Myophoria kefersteini* which differ among each other taxonomically, but of which the ecological niches could not have been separated, were classified as subspecies. On the population level only the localized populations of ecophenotypes of certain species of genus *Trigonodus* could have been distinguished.

Determined were 25 species and 8 subspecies. For the first time in Slovenia 19 species and 8 subspecies were determined. Of these three are new species and one a new subspecies. To bivalves belong 31 species and subspecies, and to gastropods two species.

Quantitative analysis and organization of the community

Pelecypods represent 99.5 % of total fauna, while gastropods only 0.5 %. Other fossil metazoans are absent in the locality, with the exception of traces of annelid activity in places of the fossil-bearing succession, and very rare solitary corals in layer Gr 2.

The community was extremely organized (Table 5). Dominance in relative frequency is very high (*Trigonodus* sp. 58.5 %, *Myophoria* sp. 27.1 %, total 85.6 %). The presence of the *Trigonodus* sp. unit is 91 %, and of *Myophoria* sp. unit 74 %. The density and diversity are on the average very low. The estimated indices of the ecological units and samples is assumed to be characteristic for the community of the biotope with a high ecological pressure.

The ecological pressure which controlled the composition of the Lesno brdo community is attributed to mixohaline environment (Dolenec & Jelen, 1987).

Since the unit *Trigonodus* sp. does not occur in the assemblage of the locality Mlinše near Zagorje, and since the salinity of water there was higher than at Lesno brdo, as indicated by isotopic analyses of oxygen and carbon, it is assumed that the norm of reaction of genus *Trigonodus* does not cover entirely the norm of reaction of species *Myophoria kefersteini* in the direction of increasing salinity.

The differences between indices of samples indicate various spatial intensities of the ecological pressure.

In the vertical direction at least three ecological overturns can be detected: (1) at the passage of the lower part into the middle part of the limestone-marly succession, (2) at the passage from the middle into the upper part of the succession, and (3) at the passage from the upper part of the succession into the upper clastic member.

In the horizontal direction in the upper part of the limestone-marly succession three varieties of the biotope are distinguished (1) VČK 30–44: indices of samples are higher than in ZČK 28–54, (2) ZČK 28–54, (3) Gr 11–17: from VČK 30–44 and ZČK 28–54 it differs in taxonomical and quantitative composition, as well as in the autecology of the pelecypod fauna.

The results of stratimetric investigations and of autecology study indicate that the ecological pressure in vertical and horizontal directions was exerted also by the depth of water and the dynamics of the aquatic environment.

Low and neglectably low values of the indices of ecological units are explained by the attempt of settlement the unfavorable biotope and by taphocoenose. The community appears unstructured with respect to the feeding (Table 6). Shallow and low filtrators are represented by 97%. In particularities the organization of the community into low and shallow filtrators can be observed; they had trophic niches arranged by levels on which they filtered suspension.

Typical is the absence of sediment feeders. However, the amount of organic matter in the sediment attained so high degrees that its decomposition in anaerobic conditions poisoned the substrate with H_2S .

Functioning of the community

As indicated by the investigation, the trigonodus and myophoriid fauna inhabited the shallow sublittoral. It was adapted to the substrate which repeatedly passed into suspension.

The ecological niches of species and subspecies of pachycardiid and myophoriid fauna were separated by comparative analysis of functional adaptive morphology (Fig. 34).

Niches of direction, rate and depth of burrowing: *Pachycardia rugosa* and *Trigonodus carniolicus* used to burrow very slowly, gently inclined and shallow – semiinfauna. The way of burrowing of *Trigonodus problematicus problematicus* and *Trigonodus problematicus crassus* was slow, gently inclined and medium deep – semiinfauna. The way of burrowing of *Trigonodus bittneri* was faster than with the afore mentioned species, steeply inclined and deep – semiinfauna. The way of burrowing of *Trigonodus extraordinarius* was fast, almost vertical and very deep – semiinfauna to shallow infauna. The way of burrowing of *Trigonodus sandbergeri dalmatinus* was fast and quite inclined – shallow infauna. The way of burrowing of *Trigonodus serianus* was fast and moderately inclined – shallow infauna. Among

trigonodi *Trigonodus abdominalis* burrowed fastest and vertically – shallow infauna. The way of burrowing of *Trigonodus ramovsi* was vertical with ventral margin – shallow infauna. The way of burrowing of subspecies of the species *Myophoria kefersteini* was fast. Asymmetry of valves is an indication of adaptation to inclined burrowing or inclined moving through sediment – shallow infauna or vagile shallow infauna.

Trophic niches: *Pachycardia rugosa* and *Trigonodus carniolicus* were high low filtrators. *Trigonodus problematicus problematicus*, *Trigonodus problematicus crassus* and *Trigonodus bittneri* were medium low filtrators, *Trigonodus extraordinarius* was very low low filtrator or shallow filtrator. *Trigonodus serianus*, *Trigonodus abdominalis* and *Trigonodus ramovsi* were shallow filtrators.

Subspecies of the species *Myophoria kefersteini* were shallow filtrators.

As the occupation of the ecological niche represent a step into reproductive isolation, at this point of the investigation the unison of the phenetic and genetic concepts of species appeared.

Conforming to present observations is the conclusion that the agitation of the aquatic environment influenced only that pelcypod fauna which has been determined as semiinfauna. Among the *trigonodus* semiinfauna three ecophenotypes are distinguished by the writer (Table 7, Fig. 35–37).

The population of the 1st ecophenotype settled the variety of the biotope Gr 3, the population of the 2nd ecophenotype the variety PV 6–10 and Gr 11, and the population of the 3rd ecophenotype the variety of the biotope VČK 44.

For the variety of the biotope Gr 11–17 sessile and bisus epifauna and highly stabilized semiinfauna (*Pachycardia rugosa*) are characteristic, adapted to the high energy index.

The strength of populations of genera *Trigonodus* and *Myophoria* (Fig. 38) is interpreted by mixohaline biotope which excluded competition and certain predators (echinoderms), with sufficient quantity of food, appropriate substrate and absence of predators (gastropods and echinoderms).

The population of species *Myophoria kefersteini* is weaker than the population of the genus *Trigonodus* due to higher resistance of the environment for it than for *trigonodi*.

The population of semiinfauna was the strongest, since it was more successful in catching food. The rate and depth of burrowing, however, were not selective factors.

There are practically no cases of mortality before the gerontic stage. This is an indication of generally favorable living conditions.

Speciation and subspeciation

Origins of new species and subspecies are not attributed by the author to selective, but to rapid sympatric adaptive speciation and subspeciation.

Along with already existing group tendencies of genetic control of growth components in original species the following stronger character displacement are assumed (Fig. 41): (1) from *Trigonodus bittneri* to *Trigonodus extraordinarius*, (2) from *Trigonodus sandbergeri dalmatinus* to *Trigonodus abdominalis*, (3) from *Trigonodus problematicus problematicus* to *Trigonodus problematicus crassus*, (4) probably from *Trigonodus serianus* to *Trigonodus ramovsi*.

A stronger shifts in genetic growth control from original characters and their

accumulation probably occurred due to overlapping of ecological niches of populations of original species in the same isolated environment.

Among the new species of genus *Trigonodus* and subspecies of the species *Myophoria kefersteini* exists and evolutionary convergence (Fig. 40, 42).

Variability of physico-chemical factors in ecosystems south of Slovenian and Lombard troughs, which resulted from paleotopographic and paleohydrographic conditions, stimulated more intensive interactive ecological-genetical processes.

Since the origin of new species and subspecies was not selective, but was a result of rapid sympatric adaptive speciation and subspeciation, no indications of selective mechanism were found. And selective favoring of new phenetic characters, however could not yet occurred during the short geological period.

Comparison with Southern Alpine localities

With respect to the degree of knowledge of the Karnian pelecypod fauna in southern Europe, suitable for the faunistic comparison are the localities in Lombardy and near Raibl (Cave del Predil). Common with Lombardy are 21 species (Simpson's similarity coefficient being 77.7, Jaccard's 0.36 and Dick's 0.53). With Raibl are common 7 species (Simpson's similarity coefficient 29.2, Jaccard's 0.16, and Dick's 0.27). Faunistic similarity between Lesno brdo and Lombardy is higher than that between Raibl and Lombardy (Simpson's similarity coefficient 66.6, Jaccard's 0.21, and Dick's 0.42).

The established paleobiogeographic differences are the result of an ecological and evolutionary barrier.

Biostratigraphy and chronostratigraphy

The pachycardiid fauna died out in Lombardy during Cordevolian or at the Cordevolian-Julian boundary (Fig. 44). At Lesno brdo it occurs in the Julian substage (Fig. 10, 43).

It is presumed that this biochronological difference does not pose the question of chronostratigraphy of the Lesno brdo locality. The body of the lithofacies between the Cordevolian dolomite or limestone and laminated presumed Tuvalian limestone belongs to the Julian substage. The difference is explained by different duration of the biofacies in space and time. The exclusive Cordevolian pelecypod fauna of Lombardy occurs in central Slovenia together with Julian and even Tuvalian pelecypod fauna, with Julian microfauna and microflora in corresponding biotope.

Only with complementary investigations of other Slovenian localities of the Karnian bivalve fauna the present study will be accomplished in its entire extent. The complementary totality has been only indicated by the comparative investigation of biotopes of localities Lesno brdo, Mlinše near Zagorje and Log pod Mangrtom.

Description of new species

Trigonodus ramovsi n. sp.

Pl. 7, Figs. 1–6

Derivatio nominis: named after the Slovenian geologist, author's teacher, professor Dr. Anton Ramovš.

Holotypus: Pl. 7, Figs. 1, 4, Inv. No. 3753, Chair of Geology and Paleontology of the University in Ljubljana.

Paratypus: Pl. 7, Figs. 2–3, Inv. No. 3755, in same collection as holotype.

Stratum typicum: PV 6.

Locus typicus: Lesno brdo near Drenov grič.

Material: ZČK 52: left valve: PV 6: frequent complete shells and left or right, quite well preserved valves. PV 8: damaged right valve: VČK 8: rare left and right valves. VČK 38: well preserved right valve. VČK 44: well preserved left valve.

Diagnosis: short, high, trapezoidal shell with narrow wing-like posterodorsal margin and with prominent, incurved beak, similar to pachycardias.

Description: at beak, the shell is strongly convex. Behind beak starts a sharp posterior ridge which passes diagonally towards the short rounded posterior margin, where it becomes obtuse. At the ridge the shell is sharply bent to the posterodorsal margin. The anterodorsal margin is suddenly descended. It forms together with the anterior and the ventral margin a uniformly convex curve. Posteroventrally it turns dorsally. Hinge teeth are low and obtuse. Posterior lateral is distally thickened and slightly bent downwards. The cardinal tooth of the right valve is divided into the anterior smaller tooth and the posterior bigger one. As a consequence, the cardinal recess in the left valves is divided. Both muscle scars are strongly depressed.

On valves from PV 6 and 8 the growth lines are well expressed, while the valve from VČK 44 is smoother.

Comparison: the new species resembles exteriorly the Waagen's variety *Heminajas woehrmanni* var. *neumayri* (Waagen, 1907, 44, Pl. 28, Fig. 13) with the exception of a much stronger ridge, much smaller wing-like posterodorsal margin and a different structure of the hinge.

Relation: the new species does not exhibit characters which could indicate its origin. The shape of the valve might suggest the proximity to species *Trigonodus serianus*.

Stratigraphical occurrence: middle and upper part of the Julian limestone-marly succession.

Geographical occurrence: Lesno brdo near Drenov grič.

Trigonodus abdominalis n. sp.

Pl. 6, Figs. 8–12

Derivatio nominis: abdominalis, Lat. bellied. The species is named after the very convex and protruding anterior part of the shell.

Holotypus: Pl. 6, Fig. 8–9, Inv. No. 3756, Chair of Geology and Paleontology of the University in Ljubljana.

Paratypus: Pl. 6, Figs. 12, Inv. No. 3757, in same collection as holotype.

Stratum typicum: PV 6.

Locus typicus: Lesno brdo near Drenov grič.

Material: ZČK 22: rare compressed, broken valves. ZČK 30: complete shell.

ZČK 34: left valve. PV 6: three left valves and a right valve, all well preserved. VČK 28: left and right valve, poorly preserved. VČK 30: poorly preserved left valve. VČK 36: very large compressed right valve. VČK 44: two well preserved right valves.

Diagnosis: short trapezoidal shell with strongly convex, protruding anterior part of valve and beak in submedian position.

Description: short trapezoidal shell, strongly convex, protruding in the anterior part, with a very small triangular wing-like posteriodorsal margin. The antero-dorsal margin is longer than in all known trigonoduses. Consequently, the tiny prosogyric pointed beak, strongly convex at the top, is moved to the center of the shell. The anterior margin form a broad curve or in some specimens compressed. The ventral margin is almost straight line. Typical is the posteriodorsal margin which is very short. Along the entire length of the high and strongly rounded dorsal ridge the valve is bent abruptly to the very small wing-like posterodorsal margin.

The slender hinge teeth in all valves were deeply covered by sediment, so the trigonodus hinge could not be observed in necessary detail. On valves weak growth lines can be seen, which become more pronounced on the ridge.

Comparison: the new species resembles somewhat by the shape the subspecies *Trigonodus sandbergeri* dalmatinus. It is shorter and has different l/L ratio.

Relation: the species presumably evolved from species *Trigonodus sandbergeri* dalmatinus in the manner of accelerated growth forward. This growth had to be followed by the growth of the prolonged cardinal tooth of the right valve, the anterior lateral tooth, and of both corresponding long recesses.

Stratigraphical occurrence: the upper part of the Julian limestone-marly succession.

Geographical occurrence: Lesno brdo near Drenov grič.

Trigonodus extraordinarius n.sp.

Pl. 7, Figs. 7-11

Derivatio nominis: extraordinaris, Lat. unusual, named after the unusual shape of the valve.

Holotypus: Pl. 7, Figs. 8-9, Inv. No. 3558, Chair of Geology and Paleontology of the University in Ljubljana.

Paratypus: Pl. 7, Fig. 7, Inv. No. 3559, in same collection as holotype.

Stratum typicum: ZČK 54.

Locus typicus: Lesno brdo near Drenov grič.

Material: ZČK 54: two well preserved large right valves and two small left valves. PV 6: right valve, and valves of shorter length. VČK 44: two highly damaged right valves.

Diagnosis: posteriorly highly extended shell. With the pronouncingly forward protruding beak which reaches in front of the valve.

Description: the very short anteriodorsal margin starts in the low position below the beak. It forms together with the anterior and ventral margin a uniformly convex, smoothly passing curve. Posteroventrally it turns dorsally.

Right valve has a well visible stubby and wrinkled cardinal tooth which is extended and widened into the beak cavity. The interior of the left valve is visible in shorter forms. Their cardinal recesses is already considerably broadened. The lateral teeth are very long and thin.

The surface is ornamented by thin growth lines.

Comparison: a special form which cannot be compared to any species described in the available literature.

Relation: the new species probably developed from species *Trigonodus bittneri* due to pronounced growth posteriorly.

Stratigraphical occurrence: the uppermost part of the Julian limestone-marly succession.

Geographical occurrence: Lesno brdo near Drenov grič.

Trigonodus problematicus crassus n. subsp.

Pl. 8, Figs. 1-6

Derivatio nominis: *crassus*, Lat. fatty, named after the enlarged ventral height.

Holotypus: Pl. 8, Figs. 3-4, Inv. No. 3564, Chair of Geology and Paleontology of the University in Ljubljana.

Paratypus: Pl. 8, Figs. 1-2, Inv. No. 3565 and 3566, in same collection as holotype.

Stratum typicum: VČK 44.

Locus typicus: Lesno brdo near Vrhnika.

Material: VČK 8: left valve with missing posterior part. VČK 30: complete valve with missing ventral margin. VČK 36: compressed left valve. VČK 44: well preserved left and right valves.

Diagnosis: the shell is higher than that of the subspecies *Trigonodus problematicus problematicus*.

Description: short, high triangular-oval shell with narrow wing-like postero-dorsal margin. The anterodorsal, anterior and ventral margin form the broadly convex anterioventral part of the shell. Posteriorly, it terminate almost in a point. Beak position similar to typical subspecies.

The hinge is similar to the hinge of typical subspecies, but the lateral teeth being shorter and the cardinal tooth of the right valve and cardinal recess of the left valve being extended downwards.

Across the valves pass weak growth lines which are more pronounced on the ridge.

Comparison: in basic outlook the subspecies is similar to the original subspecies *Trigonodus problematicus problematicus*. Due to the faster growth in height than in length the shell is higher, and more ventrally were extended the cardinal tooth of the left valve, the cardinal tooth of the right valve, the anterior tooth of the left valve and corresponding recesses.

Stratigraphical occurrence: the upper part of the Julian limestone-marly succession; probably it appears already in the middle part of the succession.

Geographical occurrence: Lesno brdo near Drenov grič.

Literatura

- Albandakis, N. 1968, Nuovi dati stratigrafici sulla regione di Locrida (Grecia). Boll. Soc. Geol. It. 87, 733-741, Roma.
- Allasinaz, A. 1964a, Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici), 5. I Fossili carnici del Gruppo di Cima Camino (Brescia). Riv. Ital. Paleont. Strat. 70, 2, 185-263, Milano.
- Allasinaz, A. 1964b, Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici), 8. Note tassonomiche sul gen. *Bakevella* con revisione delle specie del Carnico lombardo. Riv. Ital. Paleont. Strat. 70, 4, 673-707, Milano.
- Allasinaz, A. 1966, Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici), 18. La Favna a Lamellibranchi dello Julico (Carnico medio). Riv. Ital. Paleont. Strat. 72, 3, 609-753, Milano.
- Allasinaz, A. 1972, Revisione dei Pettinidi Triassici. Riv. Ital. Paleont. 78, 2, 189-428, Milano.
- Bittner, A. 1895, Lamellibranchiaten der alpinen Trias, 1. Revision der Lamellibranchiaten von St. Cassian. Abh. Geol. Reichsanst. 18, 1, 236, pp., 24 tab., Wien.
- Bittner, A. 1901, Lamellibranchiaten aus der Trias des Bakonyer Waldes. Res. Wiss. Erforsch. Balatonsees I, 1, 107, pp., 9 tab., Wien.
- Blaschke, F. 1905, Die Gastropodenfauna der Pachycardien tuffe der Seiseralpe in Südtirol. Beitr. Palaeont. Geol. Öst. - Ung. 17, 161-221, 2 tab., Wien.
- Broili, F. 1903, Die Fauna der Pachycardientuffe der Seiser Alp. Palaeontographica 50, 145-227, 11 tab., Stuttgart.
- Cheetham A. H. & Hazel J. E. 1969, Binary (presence-absence) similarity coefficients. J. Paleont. 43, 5, 1130-1136, Menasha.
- Cigale, M. 1973, Razvoj julskih in tuvalskih plasti v okolici Idrije. Diplomsko delo. Knjižnica Katedre za geologijo in paleontologijo, Univerza Edvarda Kardelja, Ljubljana.
- Cox, L. R. & Nuttall, C. P. 1969, Geometry of shell. In: R. C. Moore (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6, 1, N 84 - N 91, Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press, New York.
- Cox, L. R., Nuttall, C. P. & Trueman, E. R. 1969a, General features of Bivalvia. In: R. C. Moore (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6, 1, N 2 - N 129, Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press, New York.
- Cox, L. R., Newell, N. D., Branson, C. C., Casey, R., Chavan, A., Coogan, A. H., Dechaseaux, C., Fleming, C. A., Haas, F., Hertlein, L. G., Keen, A. M., La Rocque, A., Mc Alester, A. L., Perleins, B. F., Puri, H. S., Smith, L. A., Soot-Ryen, T., Stenzel, H. B., Turner, R. D. & Weir, Y. 1969b, Systematic descriptions. In: R. C. Moore (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6, 1, N 225 - N 952, Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press, New York.
- Dolenec, T. & Jelen, B. 1987, Uporaba izotopskih analiz v študiju paleobiologije karnijske školjčne favne na Lesnem brdu. Geologija, 30, Ljubljana.
- Fantini-Sestini, N. 1966, Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici), 19. Studio biometrico di *Myophoria kefersteini* (Münster). Riv. Ital. Paleont. Strat. 72, 4, 1023-1082, Milano.
- Fantini-Sestini, N. 1967, *Myophoria kefersteini* (Münster & Goldfuss, 1837) (Pelecypoda): Proposed Validation under the Plenary Powers. Bull. zool. Nomenc. 24, 4, 248-249, London.
- Frech, F. 1904, Neue Zweischaler und Brachiopoden aus der Bakonyer Trias. Res. Wiss. Erforsch. Balatonsees I, 1, 137, pp., Wien.
- Gaetani, M. (ed.) 1979, Riccardo Assereto and Giulio Pisa symposium on Triassic stratigraphy in Southern Alps. Field guide - book., 73 pp., Bergamo.
- Gould, S. J. 1969, The byssus of *Trigonia* clams: Phylogenetic vestige or functional organ? J. Paleont. 43, 5, 1125-1129, Menasha.
- Grad, K. & Ferjančič, L. 1976, Osnovna geološka karta SFRJ 1:100000. Tolmač za list Kranj, 70 pp, Zvezni geološki zavod, Beograd.
- Hauer, F. 1857, Ein Beitrag zur Kenntniss der Fauna der Raibler Schichten. Sitzung. Ak. Wiss. Math. Nat., Cl. 24, 3, 537-566, 6. tab., Wien.
- Imbrie, I. 1956, Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 108, 2, 211-252, New York.
- Jelen, B. 1979, Školjke paraličnega prostora julske in tuvalske podstopnje, 1. Raziskave fosilne mezozojske makrofavne Slovenije. 104 pp., rokopis, Arhiv Geološkega zavoda Ljubljana, Ljubljana.

- Jelen, B. 1983, Biostatistični postopek v taksonomiji fosilnih ostankov na primeru trigonodusne favne. *Geološki zbornik* 4, 125–150, Ljubljana.
- Kauffman, E. G. 1969, Form, function and evolution. In: R. C. Moore (ed), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part N, Mollusca 6, 1, N 129 – N 205, Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press, New York.
- Kittl, E. 1892, Die Gastropoden der Schichten von St. Cassian der südalpiner Trias. *Annal. Naturhist. Hofmus.* 14, 1–3, 296 pp., 21 tab., Wien.
- Kittl, E. 1899, Die Gastropoden der Esinokalke. *Annal. Naturhist. Hofmus.* 14, 1–2, 238 pp., 18 tab., Wien.
- Koken, E. 1913, Beiträge zur Kenntnis der Schichten von Heiligenkreuz. *Abh. geol. R.H.* 16, 4, 1–43, 6 tab., Wien.
- Kossmat, F. 1902, Ueber die Lagerungsverhältnisse der kohlenführenden Raibler Schichten von Oberlaibach. *Verh. geol. R.A.* 150–162, Wien.
- Kossmat, F. 1910, Erläuterungen zur Geologischen Karte der Öster. – Unger. Monar., SW – Gruppe, Nr. 91, Bischoflach und Idria. 104 pp., Wien.
- Kranz, P. M. 1974, The anastrophic burial of bivalves and its paleoecological significance. *J. Geol.* 82, 2, 237–265, Chicago.
- Laube, G. C. 1865, Die Fauna der Schichten von St. Cassian. Brachiopoden und Bivalven. *Denksch. k.k. Ak. Wiss. Math. Natur. Cl.* 25, 1–76, 9 tab., Wien.
- Laube, G. C. 1868, Die Fauna der Schichten von St. Cassian. *Denksch. k.k. Ak. Wiss. Math. Natur. Cl.* 28, 29–92, 7 tab., Wien.
- Laube, G. C. 1869, Die Fauna der Schichten von St. Cassian. *Denksch. k.k. Ak. Wiss. Math. Natur. Cl.* 30, 1–104, 29 tab., Wien.
- Leonardi, P. & Fiscon, F. 1948, La Fauna Cassiana di Cortina d'Ampezzo, 1. *Mem. Ist. Geol. Univ. Padova* 15, 78 pp., 11 tab., Padova.
- Leonardi, P. & Fiscon, F. 1959, La Fauna Cassiana di Cortina d'Ampezzo, 3. *Mem. Ist. Geol. Univ. Padova* 21, 103 pp., 9 tab., Padova.
- Newell, N. D. & Boyd, D. W. 1975, Parallel evolution in early Trigonian bivalves. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 154, 2, 55–162, New York.
- Odum, E. P. 1971, *Fundamentals of Ecology*, XIV – 574 pp., W. B. Saunders Co., Philadelphia.
- Pantič, S. 1956, Fauna gornjeg trijasa iz okolice Nikšića (Crna Gora). *Geol. glas.* 2, 217–232, Cetinje.
- Pantič, S. 1957, Fauna gornjeg triasa u okolini Laste (Trebinje) i njeno uporedjenje sa gornjotrijaskom faunom okoline Nikšića. *Vesnik* 13, 255–271, Beograd.
- Rakovec, I. 1955, Geološka zgodovina ljubljanskih tal. *Zgodovina Ljubljane* 2, 11–207, Ljubljana.
- Ramovš, A. 1962, Okamenelo življenje v Loških hribih. 3. zgornja triada. *Loški razgledi* 9, 55–58, Ljubljana.
- Ramovš, A. 1973, Biostratigrafske značilnosti triasa v Sloveniji. *Geologija* 16, 379–388, Ljubljana.
- Ramovš, A. 1974, *Paleontologija*, 304 pp., 155 tab., Fakulteta za naravoslovje in tehnologijo, Univerza Edvarda Kardelja, Ljubljana.
- Ramovš, A. 1978, *Geologija*, 197 pp., 45 tab., Filozofska fakulteta & Biotehniška fakulteta, Univerza Edvarda Kardelja, Ljubljana.
- Raup, D. M. & Crick, R. E. 1979, Measurement of faunal similarity in Paleontology. *J. Paleont.* 53, 5, 1213–1227, Lawrence.
- Reyment, R. A. 1971, *Introduction to quantitative Paleocology*. XII + 226 pp., Elsevier, Amsterdam.
- Ribičič, M. 1973, Geološke razmere med Podutikom in Jamo. *Diplomsko delo*. Knjižnica Katedre za geologijo in paleontologijo, Univerza Edvarda Kardelja, Ljubljana.
- Rossi-Ronchetti, C. & Allasinaz, A. 1966, Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici), 20. "Pseudomyoconcha" Nuovo genere triassico di Lamellibranchi eterodonti. *Riv. Ital. Paleont. Strat.* 72, 4, 1083–1131, Milano.
- Runnegar, B. & Newell, N. D. 1971, Caspian-like relict molluscan fauna in the South American Permian. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 146, 1, 66 pp., New York.
- Schafhäutl, K. 1851, Ueber einige neue Petrofakten des Südbayerischen Vorgebirges. *N. Jb. Min. Geol. Paleont.*, pp. 407, Stuttgart.
- Simpson, G. G. 1961, *Principles of animal taxonomy*. XII + 247 pp., Columbia University Press, New York.

- Simpson, G. G., Roe, A. & Lewonsin, C. R. 1960, Quantitative Zoology, 440 pp., Harcourt Brace, New York.
- Sneath, P. H. A. & Sokal, R. R. 1973, Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. XV + 573 pp., W. H. Freeman & Co., San Francisco.
- Stanley, S. M. 1970, Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). Geol. Soc. Amer. Mem. 125, XIII - 296 pp., Geol. Soc. Amer., Boulder.
- Steel-Petrović, H. M. 1975, An explanation for the tolerance of Brachiopods and relative intolerance of filter - feeding Bivalves for soft muddy bottoms. J. Paleont. 49, 3, 552-556, Lawrence.
- Stenzel, H. B. 1971, Oysters. In: R. C. Moore (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6, 3, N 953 - N 1224, Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press, New York.
- Tevesz, M. J. S. & McCall, P. L. 1979, Evolution of substratum preference in Bivalves (Mollusca). J. Paleont. 53, 1, 112-120, Lawrence.
- Vokes, H. E. 1980, Genera of the Bivalvia. A Systematic and Bibliographic Catalogue. XXVII + 307 pp., Paleontological Research Institution, Ithaca.
- Waagen, L. 1907, Die Lamellibranchiaten der Pachycardientuffe der Seiser Alm. Abh. geol. R. A. 18, 2, 180 pp., 34 tab., Wien.
- Walker, K. R. & Bambach, R. K. 1974, Analysis of communities. In: Ziegler, A. M. et al., Principles of benthic community analysis 2.1-2.19, Sedimenta 4, The University of Miami, Miami.
- Walker, K. R. & Bambach, R. K. 1974, Feeding by benthic invertebrates: classification and terminology for paleoecological analysis. Lethaia 7, 67-68, Oslo.
- Wöhrmann, S. 1889, Die Fauna der sogenannten Cardita - und Raibler Schichten in den Nordtiroler und Gayerischen Alpen. Jb. geol. R. A. 39, 1-2, 181-258, tab. 5-10, Wien.
- Wöhrmann, S. 1893, Ueber die systematische Stellung der Trigoniden und die Abstammung der Nayaden. Jb. geol. R. A. 43, 1, 1-28, tab. 1-2, Wien.
- Wöhrmann, S. & Koken, E. 1892, Die Fauna der Raibler Schichten vom Schlernplateau. Zeit. Deut. Geol. Ges. 4, 2, 167-223, tab. 6-16, Berlin.

Tabla 1 – Plate 1

- 1 *Fossariopsis* cf. *binodosus* (Münster)
- 2 *Tretospira* cf. *multistriata* Wöhrmann
- 3, 4 *Modiolus* (*Modiolus*) *paronai* (Bittner)
- 5 *Pinna* (*Pinna*) *tommasii* Wöhrmann & Koken
- 6, 7 *Bakevellia* (*Bakevelloides*) *pallium* (Stoppani)
- 8 *Lopha montiscaprilis* (Klipstein), leva lupina – Left valve
- 9, 10 *Bakevellia* (*Bakevelloides*) *meriani musculosa* (Stoppani)
- 11, 12 *Bakevellia* (*Bakevelloides*) *bouei* (Hauer)

Fotografije fosilov na vseh tablah so v naravni velikosti

Photographs of fossils in all plates are in natural size

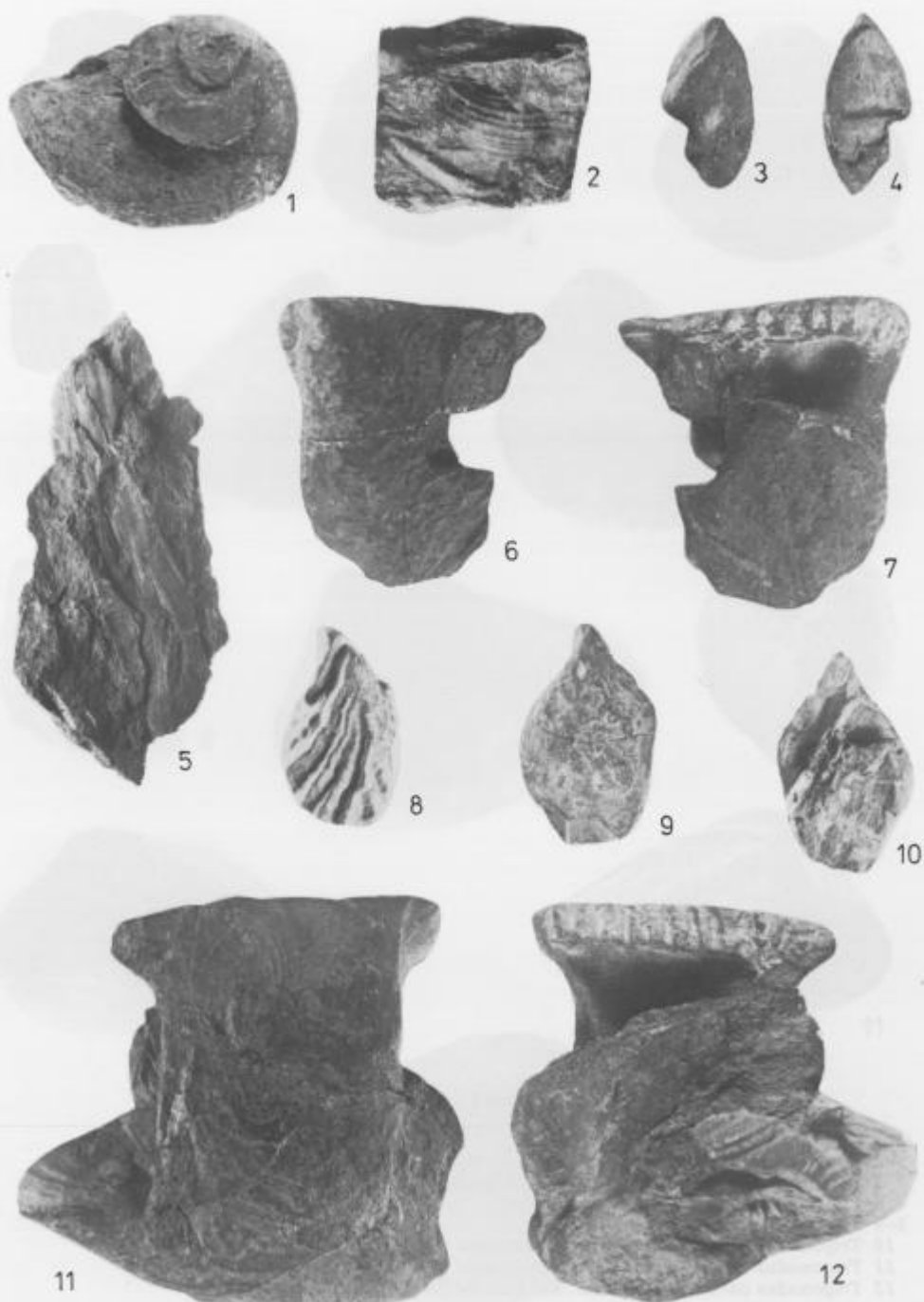




Tabla 2 – Plate 2

- 1 *Amusium filiosum* (Hauer)
- 2 *Camptonectes* (*Camptochlamys*) *zitteli* (Wöhrmann & Koken)
- 3 *Lopha montiscaprilis* (Klipstein), leva lupina – Left valve
- 4, 5 *Lopha* sp., desna lupina – Right valve
- 6–9 *Pachycardia rugosa* Hauer
- 10 *Trigonodus carniolicus* Bittner, nahajališče PV plast 6 – Site PV layer 6
- 11 *Trigonodus carniolicus* Bittner, nahajališče VČK plast 30 – Site VČK layer 30
- 12 *Trigonodus carniolicus* Bittner, nahajališče Gr plast 3 – Site Gr layer 3

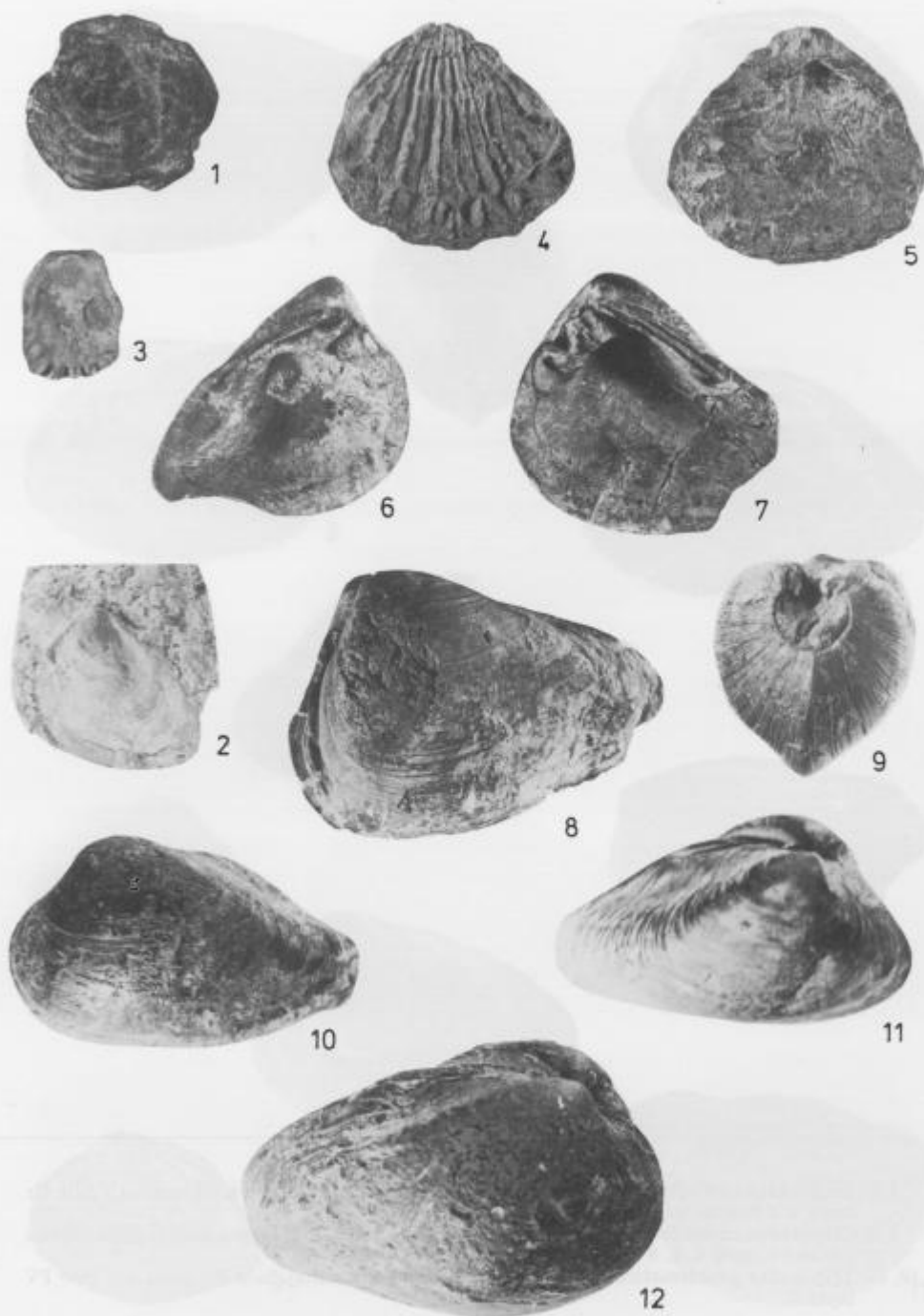




Tabla 3 – Plate 3

- 1, 2 *Trigonodus carniolicus* Bittner, nahajališče Gr plast 3, 2 posnetek od spredaj – Site Gr layer 3, 2 frontal view
 3–9 *Trigonodus carniolicus* Bittner, nahajališče PV plast 6, 8, 9 lupina nedoraslega osebka – Site PV layer 6, 8, 9 juvenile specimen
 10, 11 *Trigonodus problematicus problematicus* (Klipstein), nahajališče PV plast 6 – Site PV layer 6



1



4



2



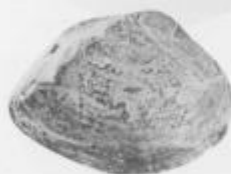
3



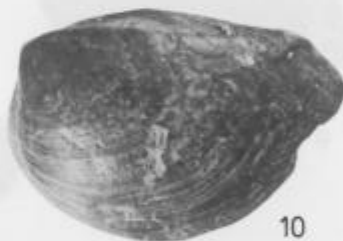
5



6



8



10



7



9



11

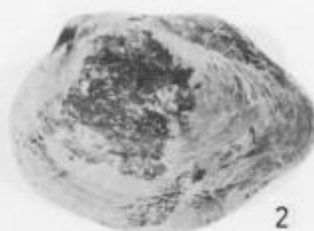


Tabla 4 – Plate 4

- 1–5 *Trigonodus carniolicus* Bittner, nahajališče VČK plast 44 – Site VČK layer 44
 6–9 *Trigonodus problematicus problematicus* (Klipstein), nahajališče VČK plast 44 – Site VČK layer 44
 10 *Trigonodus problematicus problematicus* (Klipstein), nahajališče Gr plast 3 – Site Gr layer 3
 11 *Trigonodus bittneri* Waagen, nahajališče Gr plast 3 – Site Gr layer 3



1



2



3



4



5



6



7



8



9



10



11



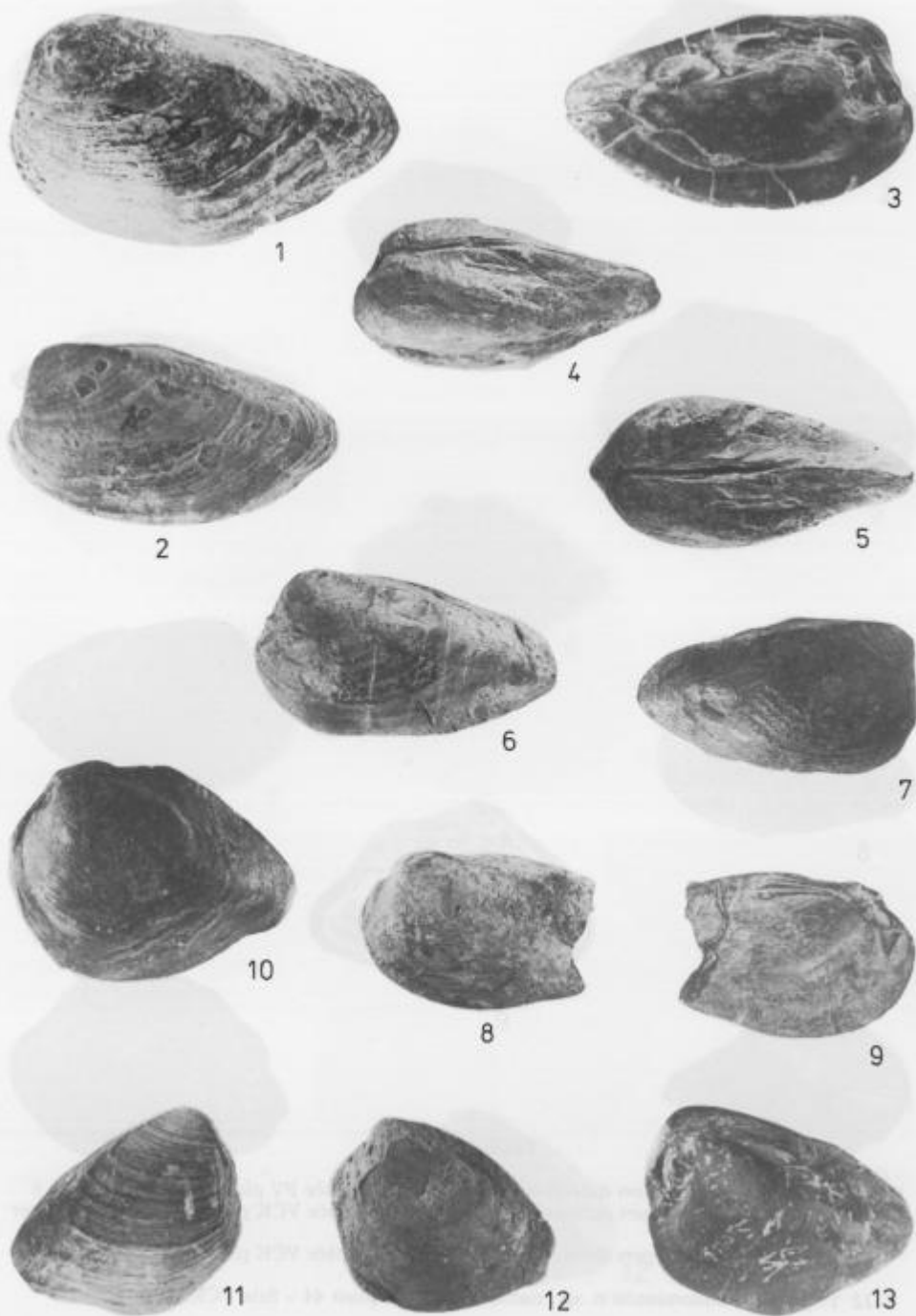




Tabla 6 – Plate 6

- 1, 2, 5 *Trigonodus sandbergeri dalmatinus* Waagen, nahajališće PV plast 6 – Site PV layer 6
 4, 6 *Trigonodus sandbergeri dalmatinus* Waagen, nahajališće VČK plast 30 – Site VČK layer 30
 3, 7 *Trigonodus sandbergeri dalmatinus* Waagen, nahajališće VČK plast 44 – Site VČK layer 44
 8–12 *Trigonodus abdominalis* n. sp., nahajališće VČK plast 44 – Site VČK layer 44

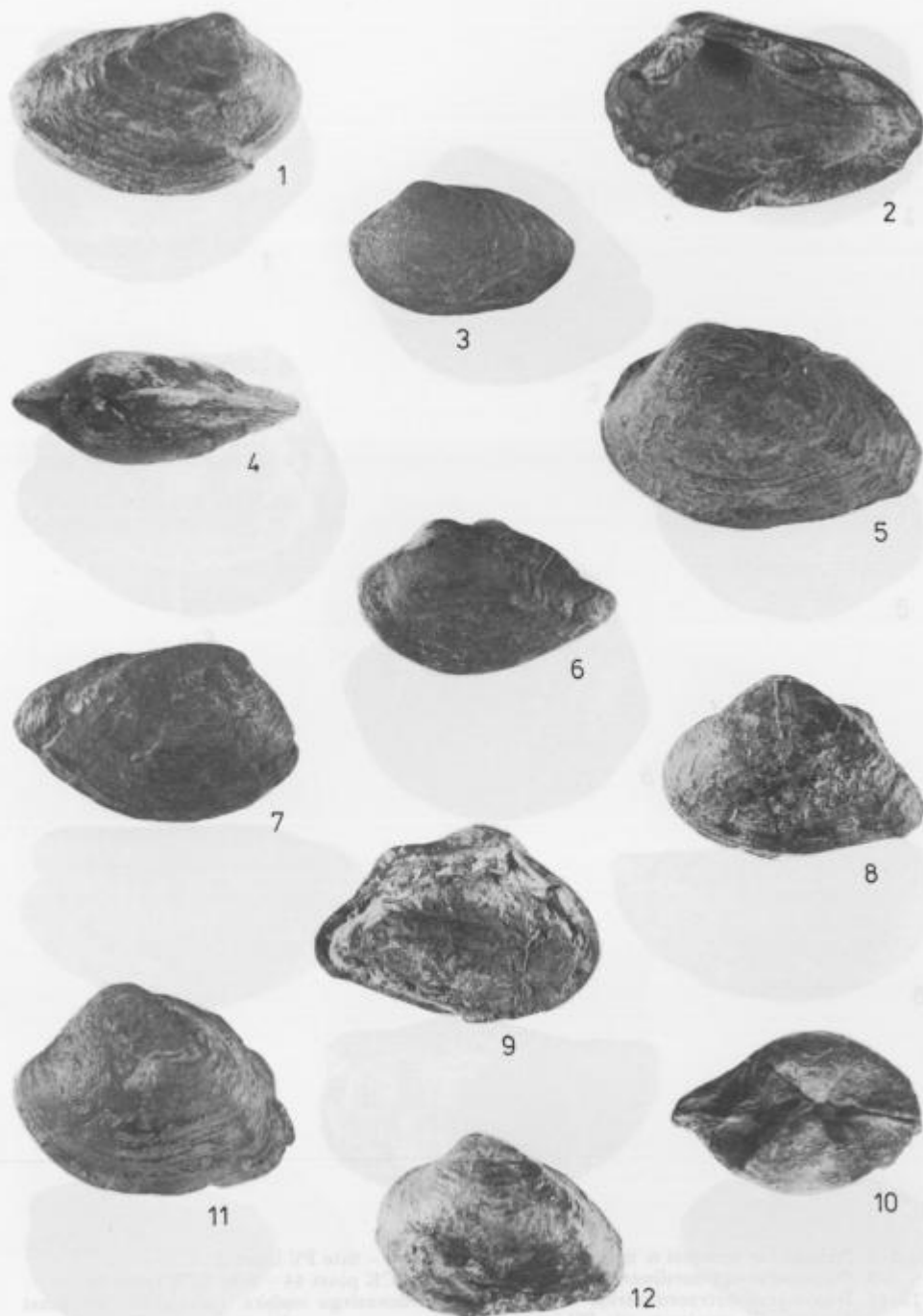




Tabla 7 – Plate 7

- 1–6 *Trigonodus ramovsi* n. sp., nahajališče PV plast 6 – Site PV layer 6
 7–9 *Trigonodus extraordinarius* n. sp., nahajališče ZČK plast 44 – Site ZČK layer 44
 10, 11 *Trigonodus extraordinarius* n. sp., lupina nedoraslega osebka, nahajališče PV plast 6 – Juvenile specimen, site PV layer 6

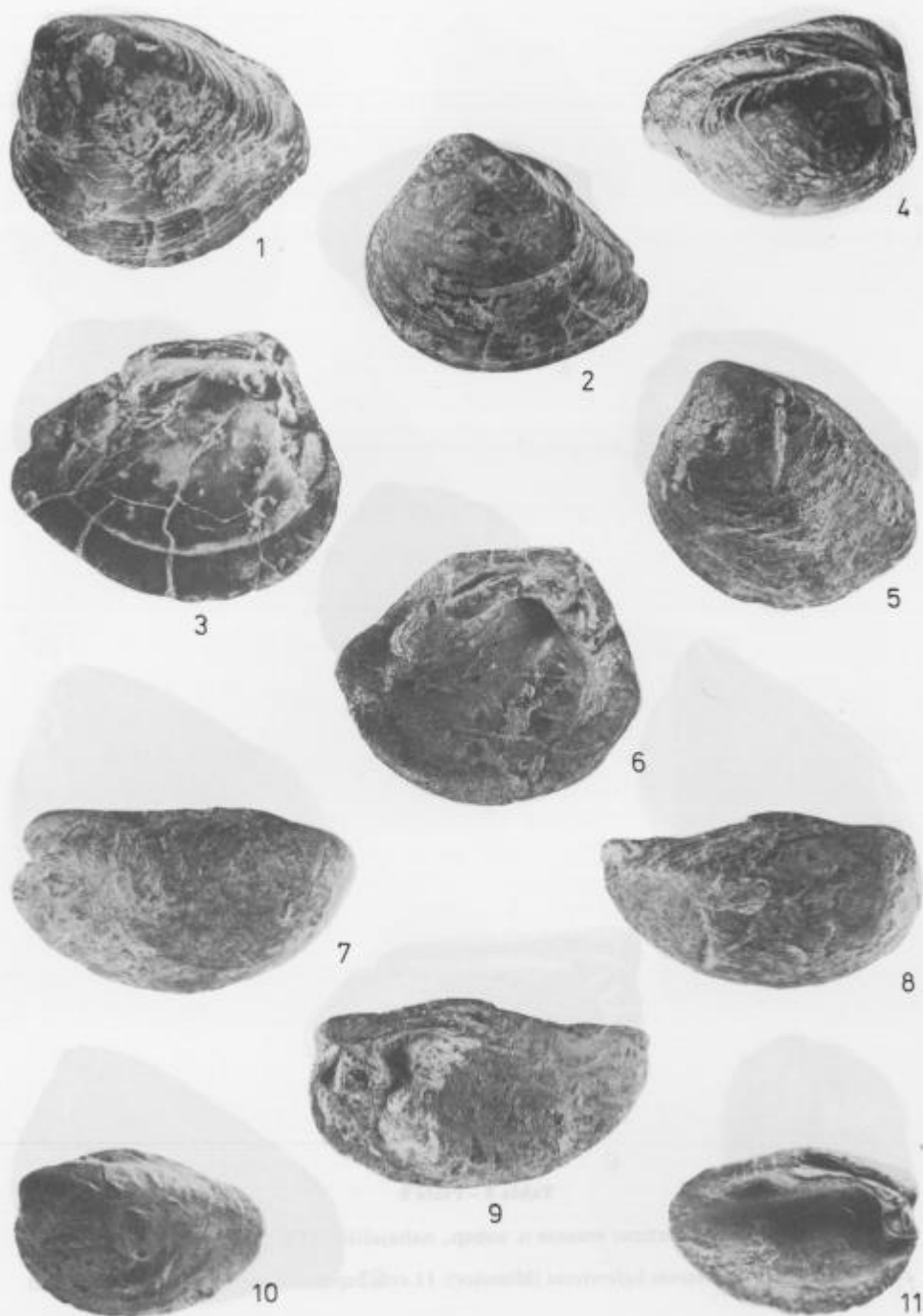
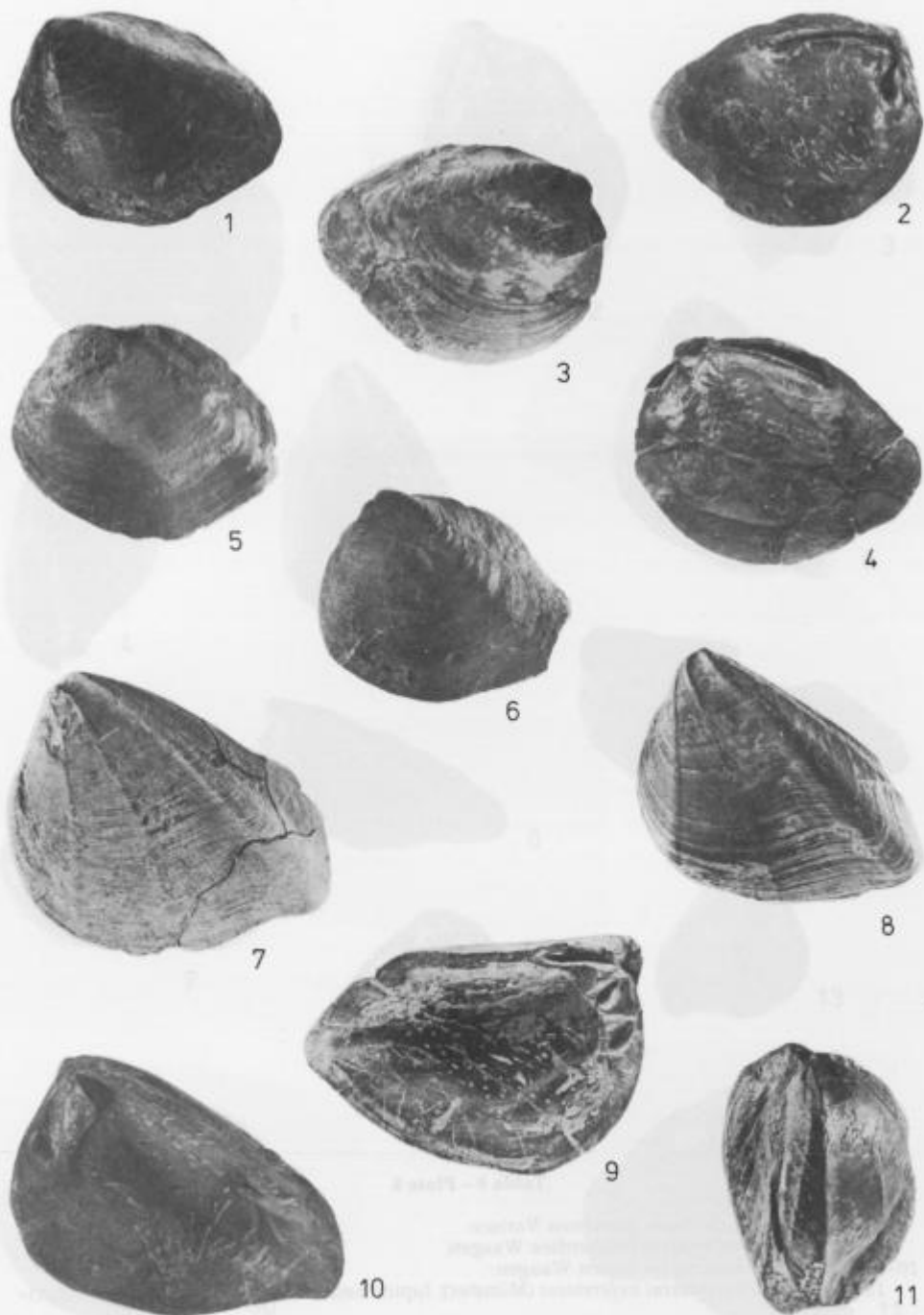




Tabla 8 – Plate 8

1–6 *Trigonodus problematicus crassus* n. subsp., nahajališče VČK plast 44 – Site VČK layer 44

7–11 *Myophoria kefersteini kefersteini* (Münster), 11 cela lupina od sredaj – 11 shell, frontal view





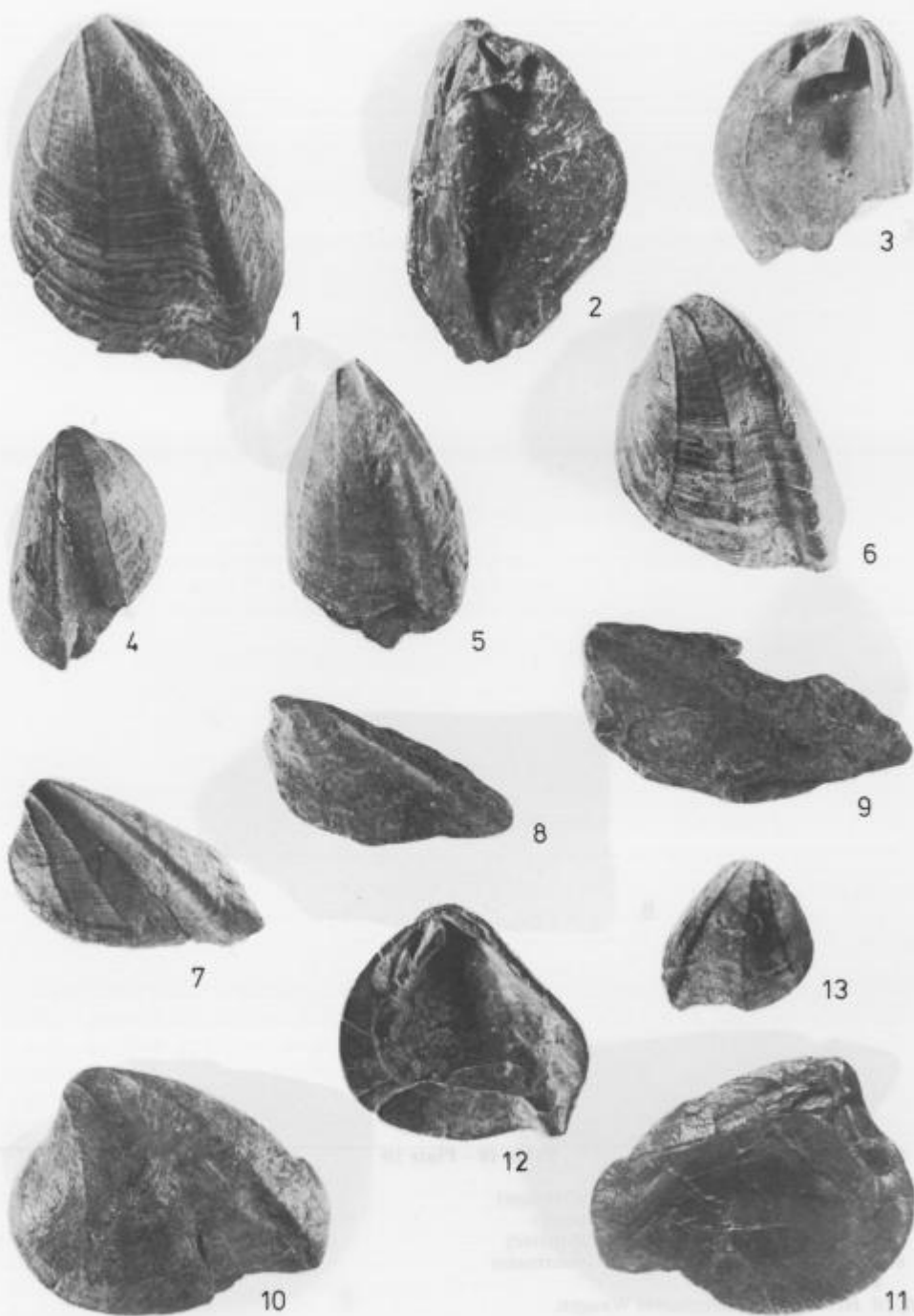




Tabla 10 – Plate 10

- 1–3 *Pseudomyoconcha lombardica* (Hauer)
 4 *Gruenewaldia decussata* (Münster)
 5 *Schafhaeutlia astartiformis* (Münster)
 6, 7 *Myophoricardium lineatum* Wöhrmann
 8 *Solenomorpha* sp.
 9, 10 *Heminajas woehrmanni* Waagen



1



2



3



5



7



4



6



8



9



10

