

# RYBY KOPALNE

redakcja naukowa  
Michał Ginter



# RYBY KOPALNE



# RYBY KOPALNE

---

redakcja naukowa  
Michał Ginter



Recenzent

*prof. dr hab. Adam Nadachowski*

Projekt okładki

*Jakub Rakusa-Suszczewski*

Zdjęcia na okładce

*M. Bieñkowska-Wasiluk, A. Hupałowski*

Redakcja

*Krystyna Mostowik*

Korekta

*Krystyna Kruczyńska*

Redakcja techniczna

*Zofia Kosińska*

Redaktor prowadzący

*Małgorzata Yamazaki*

Skład i łamanie

*Dariusz Górski*

Podręcznik akademicki dotowany przez Ministra Nauki i Szkolnictwa Wyższego

© Copyright by Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa 2012

ISBN 978-83-235-0973-8

ISBN 978-83-235-1384-1 PDF

Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego

00-497 Warszawa, ul. Nowy Świat 4

<http://www.wuw.pl>; e-mail: [wuw@uw.edu.pl](mailto:wuw@uw.edu.pl)

Dział Handlowy: tel. 22 55 31 333

e-mail: [dz.handlowy@uw.edu.pl](mailto:dz.handlowy@uw.edu.pl)

Księgarnia internetowa: <http://www.wuw.pl/ksiegarnia>

Wydanie I

Nakład 1000 egz.

Ark. wyd. 31, ark. druk. 21

# Spis treści

<b>Wprowadzenie</b> .....	7
<b>1. Szkielet kręgowców – wiadomości ogólne</b> [Michał Ginter] .....	11
1.1. Elementy składowe szkieletu kręgowców .....	11
1.2. Tkanki budujące szkielet .....	16
1.3. Pochodzenie szkieletu kręgowców .....	21
<b>2. Pokrewieństwo i systematyka kręgowców</b> [Michał Ginter] .....	24
2.1. Najbliżsi krewni kręgowców .....	24
2.2. Założenia systematyki kręgowców .....	30

## CZĘŚĆ I

<b>3. Bezszczękowce (bezzuchwowce, „Agnatha”) [Michał Ginter, Piotr Szrek]</b> .....	37
3.1. Gromada PETROMYZONTOMORPHI – minogi .....	37
3.1.1. Wiadomości ogólne .....	37
3.1.2. Pokrewieństwa i zróżnicowanie minogów .....	39
3.2. Gromada ANASPIDA – anaspidy .....	40
3.2.1. Wiadomości ogólne .....	40
3.2.2. Pokrewieństwa i zróżnicowanie anaspidów .....	42
3.3. Gromada THELODONTI – telodonty .....	43
3.3.1. Wiadomości ogólne .....	43
3.3.2. Pokrewieństwa i zróżnicowanie telodontów .....	46
3.3.3. Telodonty w Polsce .....	48
3.4. Gromada PTERASPIDOMORPHI – pteraspidomorfy .....	49
3.4.1. Wiadomości ogólne .....	49
3.4.2. Przegląd systematyczny Pteraspidomorphi .....	50
Podgromada ASTRASPIDA – astraspidy .....	50
Podgromada ARANDASPIDA – arandaspidy .....	50
Podgromada HETEROSTRACI – heterostraki, innopancerne .....	52
3.4.3. Pteraspidomorphi w Polsce (patrz 3.7.3) .....	56
3.5. Gromada GALEASPIDA – galeaspidy .....	56
3.6. Gromada PITURIASPIDA – pituriaspidy .....	57
3.7. Gromada OSTEOSTRACI – osteostraki, kostnopancerne .....	58
3.7.1. Wiadomości ogólne .....	58
3.7.2. Przegląd systematyczny osteostraków .....	61
3.7.3. Bezszczękowce pancerne w Polsce i na Podolu .....	62

## CZĘŚĆ II

<b>4. Nadgromada GNATHOSTOMATA – szczękowce. Informacje wstępne</b> [Michał Ginter] .....	67
<b>5. Gromada PLACODERMI – ryby pancerne, tarczowce, plakodermy</b> [Piotr Szrek] .	72
5.1. Wiadomości ogólne .....	72
5.2. Przegląd systematyczny ryb pancernych .....	80
5.3. Ryby pancerne w Polsce .....	91
<b>6. Gromada CHONDRICHTHYES – chrzęstnoszkieletowe</b> [Michał Ginter] .....	94
6.1. Podgromada ELASMOBRANCHII – spodouste .....	95
6.1.1. Wiadomości ogólne .....	95
6.1.2. Przegląd systematyczny spodoustych .....	111
6.1.3. Kopalne spodouste w Polsce .....	147
6.2. Podgromada EUCHONDROCEPHALI – chrzęstnogłowe .....	153
6.2.1. Wiadomości ogólne .....	153
6.2.2. Przegląd systematyczny chrzęstnogłowych .....	154
6.2.3. Kopalne chrzęstnogłowe w Polsce .....	172
<b>7. Gromada ACANTHODII – akantody, fałdopłetwe</b> [Michał Ginter] .....	175
7.1. Wiadomości ogólne .....	175
7.2. Przegląd systematyczny fałdopłetwych .....	181
7.3. Kopalne fałdopłetwe w Polsce .....	183
<b>8. Gromada OSTEICHTHYES – kostnoszkieletowe</b> .....	185
8.1. Podgromada ACTINOPTERYGII – promienio płetwe [Małgorzata Bieńkowska- -Wasiluk] .....	190
8.1.1. Wiadomości ogólne .....	190
8.1.2. Przegląd systematyczny promienio płetwych .....	199
8.1.3. Kopalne promienio płetwe w Polsce .....	274
8.2. Podgromada SARCOPTERYGII – mięśniopłetwe [Piotr Szrek] .....	276
8.2.1. Wiadomości ogólne .....	276
8.2.2. Przegląd systematyczny mięśniopłetwych .....	279
8.2.3. Wczesne Tetrapoda (czworonogi) i wyjście kręgowców na ląd .....	293
8.2.4. Kopalne mięśniopłetwe w Polsce .....	298
<b>Bibliografia</b> .....	301
<b>Źródła ilustracji</b> .....	311
<b>Indeks terminów anatomicznych</b> .....	325
<b>Indeks nazw rodzajowych i gatunkowych</b> .....	332
<b>Indeks wyższych jednostek systematycznych</b> .....	340
<b>Noty o autorach</b> .....	346

# Wprowadzenie

## Cel i struktura książki

Podstawowym celem napisania tej książki było stworzenie podręcznika dla studentów uniwersytetów, uczelni politechnicznych i rolniczych uczęszczających na zajęcia z paleozoologii kręgowców lub przedmiotów uwzględniających w swoim programie wiadomości o kopalnych kręgowcach. Jedyne dotychczas tego typu podręcznik w języku polskim, traktujący w sposób systematyczny grupy ryb kopalnych, autorstwa Franciszka Biedy, ukazał się blisko 50 lat temu. Tymczasem badania nad wczesnymi kręgowcami, także w Polsce, posunęły się w ostatnich dekadach tak daleko, że podręcznik ten już się zdezaktualizował. Studenci wydziałów nauk o Ziemi muszą się posiłkować skryptami lub publikacjami jedynie zahaczającymi o problematykę wczesnych kręgowców. Co ciekawe, również w języku angielskim mało jest odpowiednich pozycji. Wielokrotnie wznawiana *Vertebrate palaeontology* Michaela Bentona skupia się przede wszystkim na ewolucji czworonogów, a monumentalny *Handbook of paleoichthyology* pod redakcją Hansa-Petera Schultzego nie doczekał się wydania wszystkich tomów. Jedyne rewelacyjna książka Philippe'a Janvier'a *Early vertebrates* z 1996 roku spełnia wszystkie warunki nowoczesnego podręcznika do paleoichtiologii i jest dla nas wzorem.

Książka jest oparta na naszych własnych badaniach ryb kopalnych, przede wszystkim plakodermów i mięśniopłetwych (Piotr Szrek), chrzęstnoszkieletowych (Michał Ginter) i promieniopłetwych (Małgorzata Bieńkowska-Wasiluk), oraz na doświadczeniu kilkunastu lat prowadzenia zajęć z paleozoologii kręgowców na Wydziale Geologii Uniwersytetu Warszawskiego. Wśród ośmiu rozdziałów znajdują się traktujące w sposób ogólny o budowie wczesnych kręgowców i najważniejszych wydarzeniach w ewolucji tych zwierząt (rozd. 1, 2, 4)



oraz przedstawiające poszczególne grupy ryb (rozd. 3, 5–8; termin „ryby” jest tu stosowany szeroko i obejmuje wszystkie kręgowce z wyjątkiem czworonogów). Każdy z rozdziałów systematycznych składa się z części ogólnej, przeglądu systematycznego (zazwyczaj do poziomu rzędu) oraz przedstawia skamieniałości danej grupy z Polski. Sądzimy, że dzięki temu podręcznik może być interesujący nie tylko dla studentów, ale i dla szerszej rzeszy czytelników zainteresowanych przyrodą i historią geologiczną naszego kraju. Książka ilustrowana jest przede wszystkim rysunkami i diagramami, dodano jednak też ilustracje fotograficzne wybranych okazów reprezentujących różne grupy systematyczne (także pochodzących z innych regionów świata), co – mamy nadzieję – ułatwi zrozumienie specyfiki badań nad kopalnymi kręgowcami.

W zakończeniu każdego rozdziału umieszczono spis najważniejszej literatury uzupełniającej, a w części końcowej książki – obszerną bibliografię.

Naturalną kontynuacją naszej książki jest przygotowywany obecnie podręcznik Grzegorza Niedźwiedzkiego i Tomasza Suleja, rozpoczynający się od problematyki wyjścia kręgowców na ląd i omawiający ewolucję czworonogów.

## Pojęcia wstępne

Zgodnie z założeniem, że książką tą mogą się posługiwać także osoby bez podstawowego przygotowania paleontologicznego, przedstawiamy krótki zarys metod systematyki i taksonomii oraz niezbędne elementy wiedzy geologicznej.

Podstawową jednostką systematyczną (taksonem) jest gatunek. Istnieje wiele definicji gatunku, ale najczęściej stosowana definicja biologiczna mówi, że gatunek tworzą wszystkie osobniki, które, krzyżując się w warunkach naturalnych, mogą dawać płodne potomstwo. Oczywiście z punktu widzenia paleontologa, badającego skamieniałości, nie ma możliwości stwierdzenia, czy dane dwa organizmy kopalne mogły się za życia krzyżować, dając płodne potomstwo. Dlatego też opieramy się na obserwacjach gatunków dzisiejszych, które wskazują, że osobniki tego samego gatunku mają zazwyczaj bardzo podobne cechy budowy. Na tej podstawie wyróżnia się gatunki kopalne, łącząc ze sobą skamieniałości wykazujące bardzo bliskie podobieństwa. Analogicznie wyróżniane są wyższe jednostki systematyczne: podobne do siebie gatunki łączymy w rodzaje, rodzaje w rodziny, rodziny w rzędy, rzędy w gromady i wreszcie gromady w typy (patrz tab. 2.1, 8.1).

Zakłada się, że pomiędzy gatunkami w danym rodzaju zachodzi pokrewieństwo ewolucyjne, to znaczy, że wszystkie z nich pochodzą od wspólnego przodka. Cechy wspólne występujące u wszystkich gatunków danego rodzaju i ich hipotetycznego wspólnego przodka, a nie występujące u bliskich gatunków poza tym rodzajem, nazywa się synapomorfiami. Natomiast cechy wspólne dla

gatunków danego rodzaju, ale wykształcone przed pojawieniem się ich wspólnego przodka, co możemy poznać po tym, że występują też u gatunków poza tym rodzajem, to cechy plezjomorficzne (symplezjomorfie). Podobne rozumowanie można zastosować na wyższych szczeblach systematycznych. Na przykład synapomorfia dla danego rzędu jest cecha występująca we wszystkich rodzinach do niego należących i u ich hipotetycznego wspólnego przodka. Jeśli tę cechę znaleźlibyśmy poza tym rzędem, nie byłaby ona już synapomorfia, lecz symplezjomorfia.

Dwa najbliższe ze sobą spokrewnione taksony nazywamy grupami siostrzanymi. Grupa, do której należy wspólny przodek danych taksonów oraz wszyscy jego potomkowie, to grupa monofiletyczna. Zasadniczo w nowoczesnej systematyce dąży się do tego, aby wszystkie wyróżnione i formalnie nazwane grupy były to grupy monofiletyczne. W praktyce jednak, m.in. ze względu na tradycję nazewnictwa i zdrowy rozsądek, dopuszcza się także jako formalne jednostki systematyczne tak zwane grupy parafyletyczne. Grupa parafyletyczna składa się ze wspólnego przodka danych taksonów oraz jego potomków, ale nie wszystkich. Nie jest jednak dopuszczalne tworzenie jednostek systematycznych będących grupami polifyletycznymi, czyli takimi, w których zawierałyby się taksony nie mające wspólnego przodka.

Klasyczne kategorie systematyczne wymienione na początku (typ–gromada–rząd–rodzina–rodzaj–gatunek) zazwyczaj nie wystarczają do klasyfikacji poszczególnych grup zwierząt. Wprowadza się więc szczeble pośrednie, najczęściej stosując przedrostki pod- i nad-, np. podgromada, nadrząd. Czasem dodaje się zupełnie nowe kategorie, jak np. kohorta. W systematyce filogenetycznej, czyli tzw. kladystyce, często w ogóle odchodzi się od kategoryzowania taksonów ze względu na zbyt duże skomplikowanie systemu.

Istnieją ściśle zasady dotyczące nazewnictwa taksonów (w szczególności od gatunku do rodziny), zainicjowane w XVIII wieku przez Karola Linneusza, a obecnie zapisane w Międzynarodowym Kodeksie Nomenklatury Zoologicznej. Formalna, łacińska nazwa gatunkowa składa się z dwóch słów (nomenklatura binominalna): nazwy rodzajowej, pisanej dużą literą, i właściwej nazwy gatunkowej, pisanej małą literą (np. *Homo sapiens*). Łacińskie nazwy taksonów wyższych od gatunku pisane są zawsze dużą literą, natomiast wszystkie nazwy polskie pisane są literą małą. W publikacjach naukowych do nazw taksonów dodaje się także nazwisko autora, który wyróżnił dany takson oraz rok, w którym to nastąpiło. W podręcznikach jednak odstępuje się od tej zasady.

Dzieje Ziemi (patrz tablica stratygraficzna na końcu książki) dzieli się na trzy wielkie eony: archaik i proterozoik (łączone razem w prekambry) oraz fanerozoik, który rozpoczął się około 540 mln lat temu. Cała znana historia kręgowców zamyka się w fanerozoiku, dzielonym z kolei na trzy ery –

paleozoik (540–250 mln lat temu), mezozoik (250–65 mln) i kenozoik (od 65 mln do dziś). W paleozoiku powstały wszystkie opisane tutaj gromady ryb, a także wiele z nich – większość grup bezszczękowców, akantody, plakodermy – wymarło już w czasie tej ery. Devon (jeden z okresów paleozoiku) często określany jest jako „wiek ryb”, jednak już teraz wiemy, że większość gromad ryb wykształciła się wcześniej – w sylurze, a za to w dewonie pojawiły się pierwsze czworonogi. Te grupy ryb spośród chrzęstno- i kostnoszkieletowych, które przetrwały do mezozoiku i później do kenozoiku, uległy daleko posuniętej ewolucji, zróżnicowaniu i specjalizacji, jednak nie wykształciły się wśród nich podziały tak fundamentalne, jak te obserwowane w ichtiofaunie paleozoicznej.

Opisując kolejne grupy ryb i ich występowanie, posługujemy się z reguły nazwami okresów geologicznych (dewon, trias, kreda) oraz epok (dewon wczesny, trias środkowy, kreda późna). Czasem, gdy wymagana jest większa szczegółowość, podajemy także nazwy pięter, na przykład gdy opisywany jest kryzys, zaliczany do wielkich wymierań, na pograniczu franu i famenu w obrębie późnego dewonu. Należy zwrócić uwagę, że w praktyce geologicznej inne określenia stosuje się do czasu (np. mówimy, że plakodermy wymarły w *późnym* dewonie), a inne do warstw skalnych (np. skamieniałości ostatnich plakodermów znaleziono w dewonie *górnym*). Gdy w opisie grupy występuje fragment mówiący o „zasięgu stratygraficznym” (np. sylur–perm), należy rozumieć, że skamieniałości tej grupy zostały znalezione w skałach datowanych na dany przedział wiekowy.

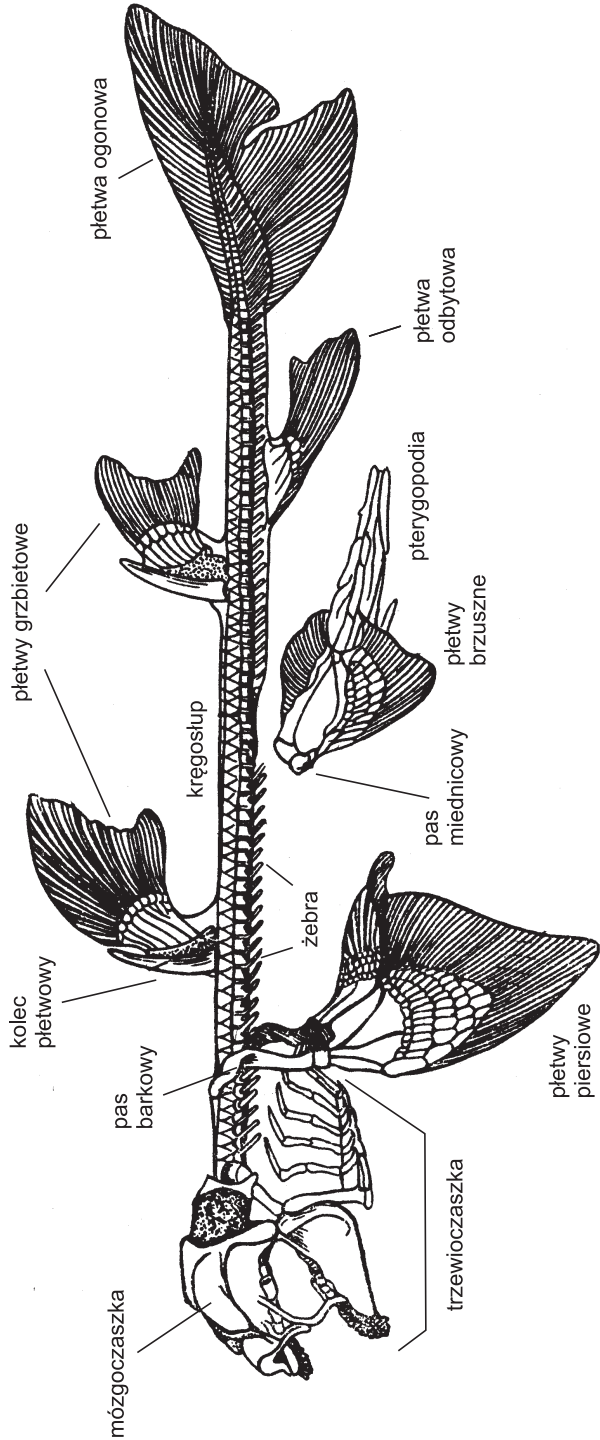
# 1. Szkielet kręgowców – wiadomości ogólne

## 1.1. Elementy składowe szkieletu kręgowców

Na szkielet typowego kręgowca (ryc. 1.1) składa się czaszka wraz z żuchwą, szkielet osiowy w postaci kręgosłupa, obręcze (barkowa i miednicowa) oraz kości kończyn, a także elementy pokrycia ciała (tarcze, łuski, kolce) i uzębie. U najprymitywniejszych kręgowców nie wszystkie z wymienionych elementów są już wykształcone, a z kolei u czworonogów szkielet uległ znaczącej przebudowie w związku z ich przystosowaniem do życia na lądzie.

Czaszka (ryc. 6.1 i 8.1) jest tworem złożonym z trzech części: mózgowczaszki (puszki mózgowej, *neurocranium*), trzewioczaszki (*splanchnocranium*), która jest szkieletem szczęk i aparatu skrzelowego, oraz, o ile występuje, ze skóroczaszki (pokrywoczaszki, *dermatocranium*), czyli zewnętrznej osłony czaszki utworzonej z kości skórnych (patrz np. ryc. 8.1). W historii geologicznej kręgowców najprawdopodobniej najpierw pojawiła się skóroczaszka (znana od ordowiku), z chwilą osiągnięcia przez nie zdolności mineralizowania szkieletu. Weszła ona wtedy w skład pancerza osłaniającego przednią część ciała. Mózgowczaszka chrzęstna jest zapewne równie stara, lecz w formie zmineralizowanej pojawia się w stanie kopalnym później.

Szczęki, czyli podstawowa część trzewioczaszki, składają się u ryb chrzęstnoszkieletowych z dwóch par chrząstek: podniebienne-kwadratowych (szczęka górna) oraz chrząstek Meckla (żuchwa), natomiast u ryb kostnoszkieletowych i czworonogów chrząstki te obudowywane są – czasem bardzo licznymi – skostnieniami. U ryb szczęki podwieszono przy mózgowczaszce (*hyostylia*) razem z aparatem skrzelowym. Przyrastanie szczęki górnej do mózgowczaszki, zwane autostylią, spotyka się u ryb odżywiających się twardym pokarmem i u wszystkich czworonogów. Powstanie szczęk było tym



**Ryc. 1.1.** Szkielet rekina (*Heterodontus*, rogatek) i podstawowa terminologia szkieletów ryb. Na podstawie Szarskiego (1987)

wydarzeniem w historii rodowej (filogenezie) kręgowców, które umożliwiło im drapieżnictwo.

Kręgosłup u czworonogów składa się z odcinka szyjnego, piersiowego, lędźwiowego, krzyżowego i ogonowego, natomiast u ryb możemy wyróżnić jedynie część tułowiową i ogonową. Kręgi powstają w rozwoju zarodkowym z ułożonych segmentalnie zawiązków wokół osi, którą stanowi struna grzbietowa. Zawiązki te najpierw ją uzupełniają, a następnie – rozrastając się – zajmują jej miejsce. Typowy, w pełni wykształcony kręg (np. u ryby kostnoszkieletowej) składa się z trzonu oraz dwóch łuków kostnych: górnego, zwanego nerwowym (neuralnym), okrywającego rdzeń kręgowy, oraz dolnego, naczyniowego, obudowującego główne, wzdłużne naczynia krwionośne. Ostatecznie uformowane kręgi kręgowców mają z zasady położenie naprzemianległe w stosunku do przyczepiających się do nich mięśni. U wielu prymitywnych ryb trzon nie tworzy się wcale, a kręgosłup reprezentowany jest przez lepiej lub gorzej rozwinięte łuki ułożone wzdłuż struny grzbietowej, która funkcjonuje przez całe życie ryby (kręgosłup beztrzonowy). W tych grupach ryb, gdzie trzony występują, ich powierzchnie stawowe są wklęsłe. Brzegi sąsiadujących powierzchni połączone są więzadłowo, a przestrzeń między dwiema wklęsłymi powierzchniami zajmuje szczątkowa struna grzbietowa, która w prymitywniejszej wersji kręgów ciągnie się dalej w wąskim kanale przebijającym trzon. Na wczesnych etapach filogenezy kręgowców kręgi pozostawały zapewne w stadium chrzęstnym.

Z kręgosłupem związane są żebra, które u ryb są swobodnie zakończone, natomiast u czworonogów tworzą klatkę piersiową zamkniętą po stronie brzusznej mostkiem.

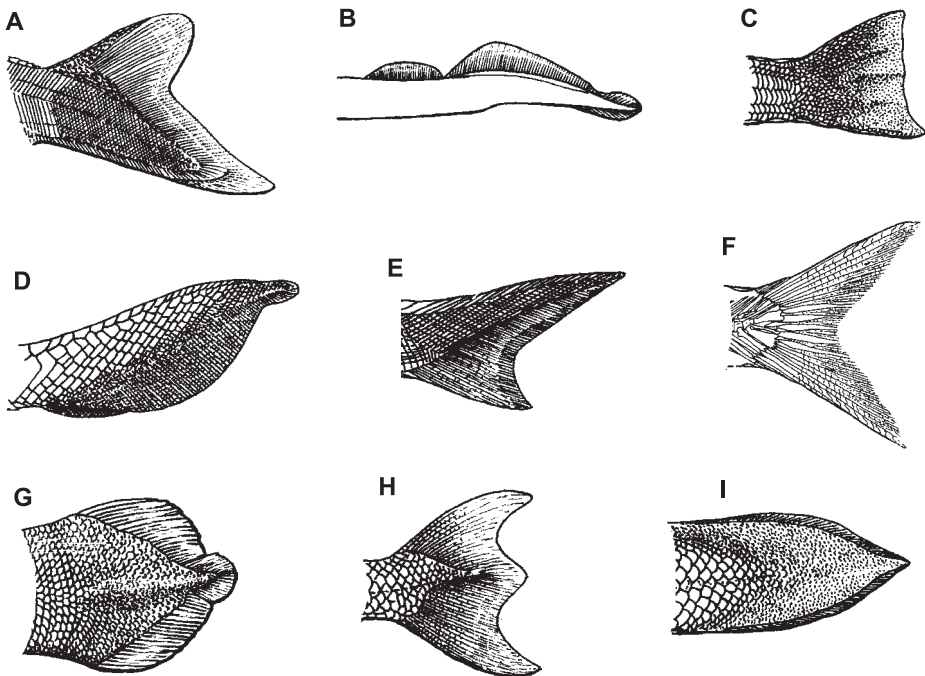
Ob ręcze, barkowa i miednicowa (zwane także pasami), tworzą połączenie kończyn z ciałem. U czworonogów pas miednicowy połączony jest sztywno z krzyżowym odcinkiem kręgosłupa, natomiast u ryb jest luźno zawieszony w ciele i stosunkowo słabo rozbudowany. Pas barkowy czworonogów jest związany z kręgosłupem w sposób bardziej elastyczny niż pas miednicowy, za pomocą więzadeł, podczas gdy u ryb jego podwieszenie jest rozwiązane rozmaicie. U ryb pancernych jest to jednolita obręcz połączona stawowo z pancerzem głowy. U ryb kostnoszkieletowych właściwy pas barkowy (czyli łopatka i kość krucza) obudowany jest kośćmi skórnymi i za ich pośrednictwem zrosnięty sztywno z czaszką. Z kolei u rekinów chrząstka łopatkowo-krucza jest oddzielona od puszki mózgowej rozbudowanym aparatem skrzelowym i położona dość daleko z tyłu.

Dwie pary kończyn, kończyny piersiowe i brzuszne, w postaci płetw lub kończyn chodowych, stanowią normalne wyposażenie kręgowców, z wyjątkiem najprymitywniejszych przedstawicieli tego podtypu – bezszczękowców – u których kończyn brak całkowicie lub występują jedynie spełniające ich rolę fałdy

skórne, pozbawione szkieletu wewnętrznego. Kończyny chodowe czworonogów mają szkielet złożony z połączonych stawowo kości długich, przy czym obie pary mają taką samą liczbę odcinków: nasadowy (kość ramieniowa w przedniej i udowa w tylnej), przejściowy (odpowiednio kość łokciowa i promieniowa oraz piszczelowa i strzałkowa) i wolny (kości nadgarstka i śródrezcza oraz stępu i śródstopia, zakończone w obydwu przypadkach członami palców). W płetwach ryb szkielet właściwy wchodzi na ogół tylko do podstawy płetwy, a większość płata jest podparta różnego pochodzenia elastycznymi promieniami skórnymi.

U ryb występują dodatkowo płetwy nieparzyste, do których prócz płetwy ogonowej należą płetwy grzbietowe i odbytowa. Wyróżnia się kilka głównych typów płetw ogonowych (ryc. 1.2). Są to:

- płetwa hipocerkalna (hipocerkiczna), w której szkielet osiowy wnika w dolny płat płetwy, natomiast płat górny jest wolny i z reguły słabiej wykształcony; ten typ płetwy charakterystyczny jest dla kilku gromad bezszczękowców – telodontów, anaspidów i być może minogów, których zredukowana płetwa ogonowa uważana jest przez niektórych za przekształconą płetwę hipocerkalną;



**Ryc. 1.2.** Typy płetw ogonowych i przykłady grup ryb, które je posiadają. A. Hipocerkalna (anaspidy). B. Hipocerkalna zmodyfikowana (minogij). C. Wiosłowa (heterostraki). D, E. Epicerkalna. D – osteostraki, E – prymitywne promieniopłetwe. F. Homocerkalna (zaawansowane promieniopłetwe). G, H. Tryficerkalna. G – Actinistia, H – osteolepidy. I. Dyficerkalna (dwudyszne). Na podstawie Janvier (1996), zmienione

- płetwa wiosłowata, która stanowi skórzaste rozszerzenie tylnej części ciała, bez wyraźnie zaznaczonego dominującego płata; występuje u bezszczękowców z gromady Pteraspidomorphi (m.in. u heterostraków); istnieją przesłanki, że przynajmniej u niektórych przedstawicieli tej grupy szkielet osiowy ciągnie się wzdłuż dolnej krawędzi płetwy, a więc że płetwa wiosłowata jest w istocie zmodyfikowaną płetwą hipocerkalną;

- płetwa epicerkalna (epicerkiczna), w której szkielet osiowy wnika w górny płat płetwy; jest ona charakterystyczna dla wszystkich gromad szczękowców, a przynajmniej ich wczesnych przedstawicieli, oraz występuje u osteostraków; współcześnie najbardziej klasyczne płetwy epicerkalne występują u rekinów i jesiotrowatych; ten typ płetwy w starszej literaturze był nazywany „heterocerkalnym”, która to nazwa wskazywała na różną wielkość płatów, jednak nie mówiła, który z płatów – górny czy dolny – jest silniej wykształcony, dlatego też przedrostek „epi-”, jako opozycja do „hipo-”, wydaje się tu słuszniejszy.

W wielu grupach ryb płetwa epicerkalna ulegała w toku ewolucji rozmaitym przekształceniom. Powstała płetwa dyficerkalna, charakterystyczna m.in. dla rekinów z rzędu Xenacanthiformes i dla współczesnych dwudysznych, w której szkielet osiowy dociera do samego końca ogona, a płaty są zredukowane do wąskich, zwężających się ku tyłowi pasów, rozłożonych symetrycznie po stronie grzbietowej i brzusznej. Płetwa tryficerkalna, znana z kilku grup kopalnych mięśniopłetwych, a także u dzisiejszej latimerii, ma symetryczne, rozbudowane płaty górny i dolny, natomiast kręgosłup zakończony jest trzecim, małym płatem położonym między nimi. Wreszcie płetwa homocerkalna (homocerkiczna), typowa dla większości nowoczesnych promieniopłetwych, a składająca się z symetrycznie rozłożonych dwóch płatów opartych wyłącznie na promieniach płetwowych, wydaje się nie mieć na pierwszy rzut oka nic wspólnego z płetwą epicerkalną. Tymczasem u wielu gatunków, a w szczególności w stadium młodocianym, można zauważyć lekkie podgięcie zakończenia kręgosłupa ku górze, bądź przynajmniej obecność tak skierowanej kostki zwanej urostylem, wskazujące na pierwotnie epicerkalny charakter tej płetwy.

Elementy szkieletu pochodzenia skórniego, tj. pokrycie ciała oraz uzębienie, wykazują znaczne zróżnicowanie nawet w obrębie poszczególnych rzędów czy rodzin. Ciała ryb mogą być całkowicie nagie bądź pokryte sztywnymi tarczami lub luźno ułożonymi płytkami kostnymi, a także łuskami, zbudowanymi z różnego typu tkanek szkieletowych. Płetwy mogą być wsparte kolcami płetwowymi, mogą się też pojawiać ozdobne wyrostki na głowie lub elementy wspomagające kopulację. Uzębienie – pojawiające się dopiero w toku ewolucji szczękowców – w znacznym stopniu zależy od typu pokarmu, którym żywi się dany gatunek, chociaż pewne podstawowe zasady działania, na przykład wymiana zębowa, bywają charakterystyczne dla całych podgromad. Budowa



poszczególnych typów zębów, łusek i pancerzy zostanie omówiona przy konkretnych grupach kręgowców.

## 1.2. Tkanki budujące szkielet

W rozwoju zarodkowym kręgowców pojawia się specyficzna tkanka, zwana mezenchymą. Jest ona źródłem właściwie wszystkich typów tkanki łącznej, a więc i chrząstki oraz różnych typów tkanek mineralnych. Większość mezenchymy tworzącej śródszkielet pochodzi z trzeciego listka zarodkowego, czyli z mezodermy; szkielet trzewioczaszki oraz większość szkieletu skórno-rzozna jest przez tzw. ektomezenchymę, pochodzenia ektodermalnego.

### Chrząstka

Chrząstka tworzy się w ten sposób, że komórki mezenchymatyczne formują skupienia, zwane blastemami. Komórki blastemu, zwane odtąd chondroblastami, zaczynają się intensywnie mnożyć i jednocześnie odkładają białkowo-węglowodanową substancję międzykomórkową, czyli *matrix*, o charakterze żelu, oraz kleiste włókna kolagenowe. Komórki, które pozostają w obrębie chrząstki, nazywamy chondrocytami (ryc. 1.3A, tabl. 1A\*). Chondrocyty nie ograniczają się tylko do odżywiania się i trwania, ale mają zdolność do szybkiego tworzenia większej ilości *matrix*, dzięki czemu chrząstka może narastać w każdym punkcie, a nie tylko na powierzchni.

W zależności od charakteru *matrix* chrząstka może przybierać różne postaci:

- szklista – buduje rosnące nasady kości długich młodych ssaków, obudowuje stawy, drogi oddechowe, tworzy zakończenia żeber, dużą część czaszki chrzęstnoszkieletowych i płazów, jest zasadniczym budulcem szkieletu młodocianych kręgowców;

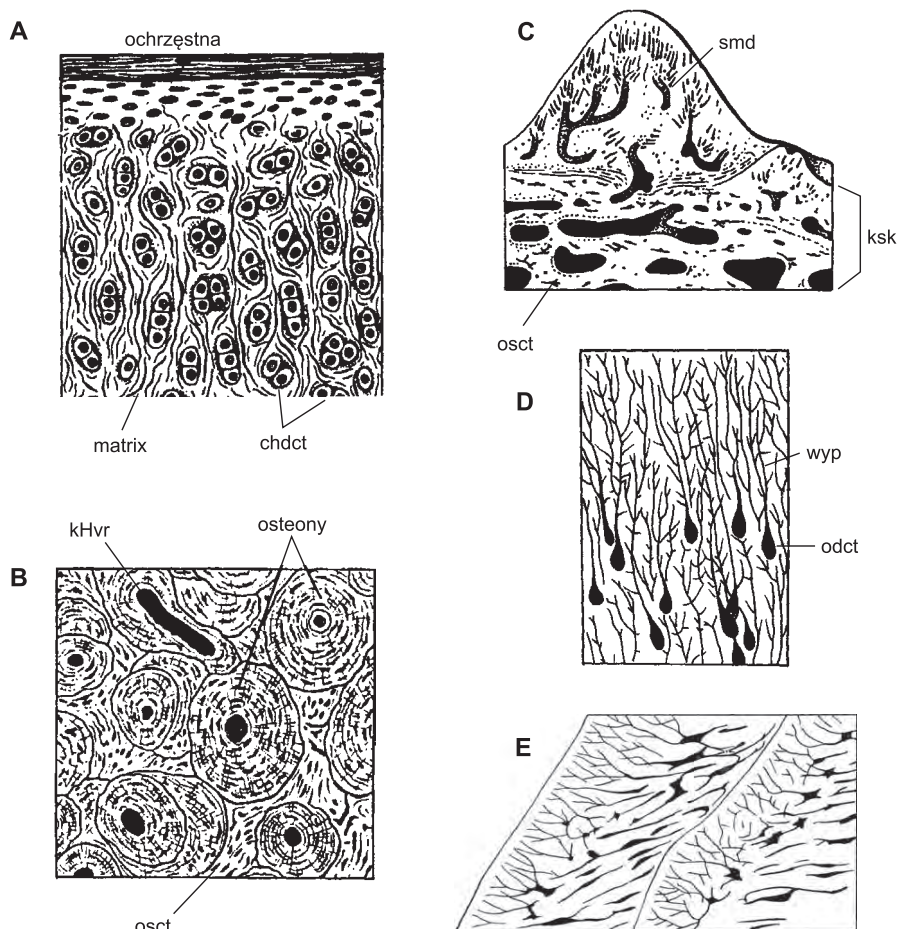
- włóknista – dyski międzykręgowce, spojenia kości;
- elastyczna – małżowina uszna, przegroda nosowa, część krtani;
- śluzowata – u larw minoga i w czaszce chrzęstnoszkieletowych, rak;
- zwapniała – gdy w *matrix* odkładają się sole wapnia – u niektórych rekinów, częściowo u płazów i gadów.

### Kość

Kość także powstaje z komórek mezenchymatycznych i też składa się z komórek oraz *matrix* z włóknami kolagenowymi, z tym że w tym przypadku komórki nazywamy osteocytami, natomiast substancja międzykomórkowa jest twarda,

---

\* Wszystkie tablice z fotografiami znajdują się na wkładce na końcu książki.



**Ryc. 1.3.** A. Przekrój przez chrząstkę. B. Przekrój poprzeczny przez kość długą. C. Przekrój przez fragment zewnętrznej części pancerza plakoderma z kością skórną i guzkiem semidentynowym. D. Powiększony fragment semidentyny. E. Warstwy mezodentyny na wycinku przekroju korony łuski *Acanthodii* typu *Nostolepis*. chdct – chondrocyty, kHvr – kanał Haversa, ksk – kość skórną, odct – jamka po odontocycie w semidentynie, osct – jamki kostne po osteocytach, smd – semidentyna, wyp – wypustka odontocytu. A, B – na podstawie Iwanowa i Czerepanowa (2004), C, D – na podstawie Janviera (1996), E – na podstawie Valiukevičiusa i Burrow (2005)

nieprzezroczysta i nieprzepuszczalna, zbudowana z substancji białkowych i soli mineralnych, w ogromnej przewadze z fosforanu wapnia (hydroksyapatyt) oraz w pewnym stopniu z węgla wapnia.

Jest wiele typów kości, które bardzo się od siebie różnią budową wewnętrzną, ale u większości z nich osteocyty, komórki z drobnymi wypustkami, umieszczone są w jamkach kostnych, łączących się ze sobą kanalikami. Do kości wnikają naczynia krwionośne, a kanały, którymi biegną, nazywamy kanałami

Haversa. Kość okryta jest błoną, zwaną okostną, łączącą się z kością włóknami Sharpeya; w okostnej znajdują się komórki kostnotwórcze, czyli osteoblasty. Po obudowaniu przez kość osteoblasty tracą właściwości twórcze, w przeciwieństwie do chondroblastów, i stają się osteocytami, nastawionymi wyłącznie na przetrwanie.

W tzw. kości zbitej mogą występować systemy Haversa, czyli osteony (ryc. 1.3B, tabl. 1B). W centrum takiego osteonu jest kanał Haversa, a wokół niego koncentrycznie układają się osteocyty w jamkach, co na przekroju wygląda jakby kość składała się ze struktur globularnych.

Kość gąbczasta, występująca np. w nasadach kości długich, nie ma systemów Haversa, ale utkana jest z sieci beleczek kostnych, pomiędzy którymi są przestrzenie wypełnione szpikiem.

Wyżej opisane typy kości nie zawsze występują. Mogą występować kości całkiem pozbawione jamek kostnych, a więc i osteocytów (np. aspidyna u bezszczękowców; tabl. 2).

Najistotniejszym podziałem kości jest klasyfikacja związana z ich pochodzeniem.

Kości zastępcze powstają na drodze przetworzenia elementu szkieletowego, pierwotnie zbudowanego z chrząstki. Skostnienie może następować ochrzęstnie, czyli od zewnątrz (perychondralnie), bądź śródchręstnie czy wewnątrzchręstnie (endochondralnie). W głąb elementu chrzęstnego wnikają wtedy naczynia krwionośne wraz z komórkami niszczącymi chrząstkę – chondroklastami. Następuje degeneracja chrząstki i tworzy się na jej miejscu kość z osteocytami. W historii geologicznej kręgowców prawdopodobnie najpierw pojawiła się zdolność do tworzenia skostnień ochrzęstnych.

Ogół kości w ten sposób utworzonych (wraz z elementami chrzęstnymi) nazywamy szkieletem wewnętrznym, śródszkieletem (*endoskeleton*). U ryb kostnoszkieletowych z kości zastępczych zbudowana jest m.in. puszka mózgowa, zasadnicze elementy pasa barkowego i miednicowego, szkielet wewnętrzny płetw i kręgosłup.

Kości skórne (pokrywowe) powstają bezpośrednio z mezenchymy w skórze właściwej; następnie albo pozostają jako elementy zewnętrznej osłony ciała, wchodząc w skład pancerza lub łusek, albo przemieszczają się w głąb i łączą się ze śródszkieletem, nierzadko tak ściśle, że rozgraniczenie elementów śródszkieletowych i skórnych jest niemal niemożliwe.

Całość elementów zbudowanych z kości skórnych (a także elementy z zębiny i szkliwa, patrz niżej) nazywamy szkieletem pokrywowym, skórnym lub egzoszkieletem (*exoskeleton*). Z kości skórnych zbudowana jest przede wszystkim zewnętrzna pokrywa czaszki ryb kostnoszkieletowych, główne części pancerza ryb pancernych i ostrakodermów (kopalnych bezszczękowców),

łuski (lub przynajmniej ich nasadowe części) w wielu grupach, obudowa pasa barkowego u ryb kostnoszkieletowych.

W bardzo wielu wypadkach nie jesteśmy w stanie na podstawie samych badań histologicznych ocenić, czy dana kość należy do szkieletu pokrywowego, czy do śródszkieletu. Kości skórne bywają urzeźbione, ale nie zawsze. Dochodzimy do rozróżnienia w zasadzie jedynie na podstawie badań embriologicznych i przebiegu ontogenezy (rozwoju osobnika). Jeśli chodzi o kręgowce kopalne, próbujemy porównywać ich kości z kośćmi współczesnych i odnajdywać homologie.

### **Zębina (dentyna)**

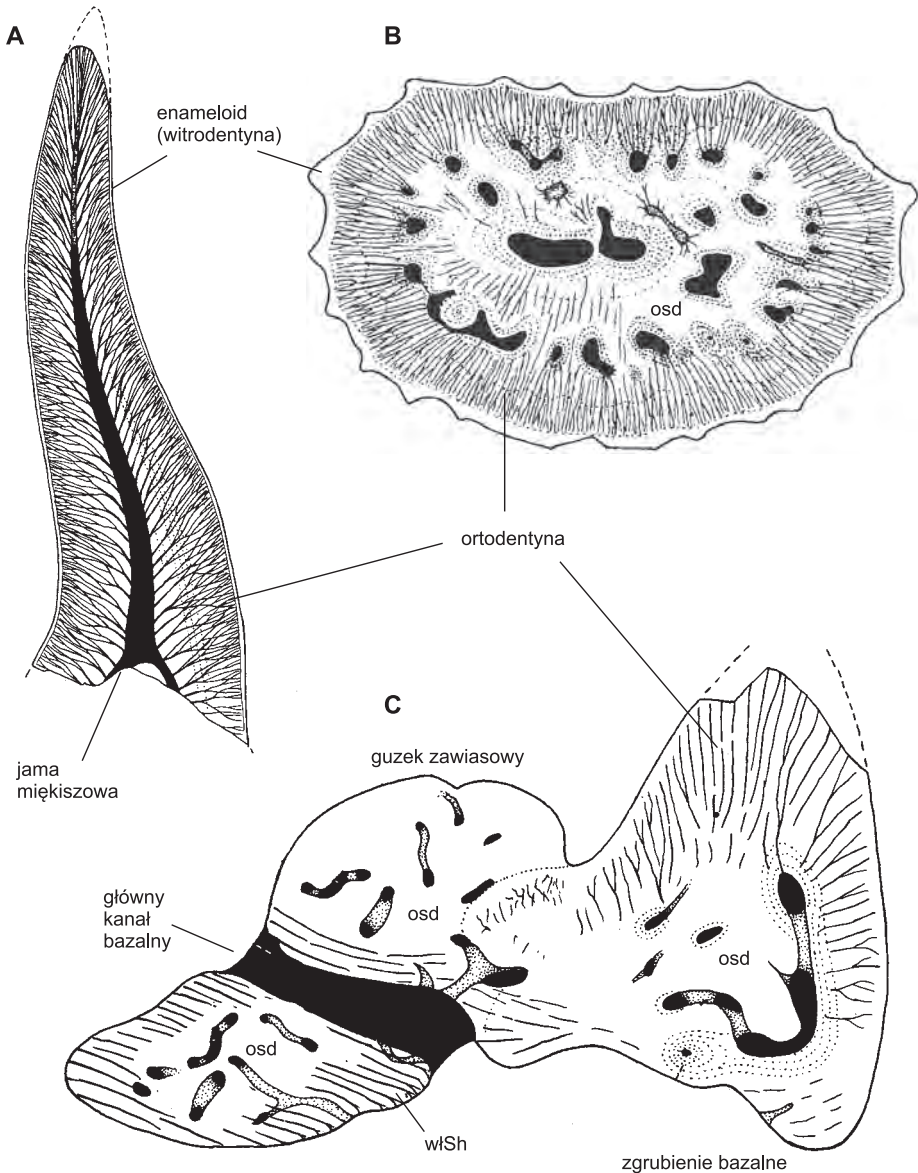
Jest to specyficzna odmiana tkanki mineralnej, o sposobie tworzenia zbliżonym do kości, z tym że tutaj komórki zębinotwórcze (zwane odontoblastami, a później odontocytami) nie pozostają w obrębie tkanki zmineralizowanej, lecz wycofują się w głąb jamy miękkiszowej, pozostawiając po sobie charakterystyczne rurki (kanaliki zębinowe, ryc. 1.4, patrz też ryc. 3.5). Przebieg mineralizacji następuje więc nie od środka na zewnątrz albo przez równoczesne nagromadzenie substancji mineralnej w pewnej objętości, jak to jest w przypadku kości skórnych, ale od powierzchni zawiązka ku środkowi. Jama miękkiszowa ulega stopniowemu pomniejszaniu, czasem aż do całkowitego zabudowania.

W zależności od sposobu przesuwania się odontoblastów i ostatecznego wyglądu zębiny wyróżnia się jej rodzaje. Oprócz ortodentyny, z kanalikami zbiegającymi się prostopadle ku pojedynczej jamie miękkiszowej (ryc. 1.4A), mówi się o mezo- i semidentynie (gdzie jama miękkiszowa rozbita jest na oddzielne fragmenty, ryc. 1.3C–E), a także o osteodentynie, w której obrębie występują liczne kanały zawierające naczynia krwionośne, co powoduje jej gąbczasty wygląd na przekroju (ryc. 1.4B, C, tabl. 1C).

Zębina występuje w zewnętrznych częściach szkieletu, szczególnie narażonych na uderzenia lub ścieranie: tworzy zasadnicze, wysunięte ponad tkanki miękkie (bądź przykryte tylko nabłonkiem), części zębów i łusek (u niektórych bezszczękowców, chrzęstnoszkieletowych, wczesnych i reliktowych kostnoszkieletowych), guzki na pancerzach, kolce płetwowe itp. Elementy zębinowe często występują na kościach skórnych, natomiast nie istnieje bezpośredni związek zębiny z kością zastępczą czy chrząstką.

### **Szklivo (emalia)**

Wierzchnia część elementów zębinowych często jest pokryta warstwą przezroczystej, odpornej, silnie zmineralizowanej substancji. Może to być albo prawdziwe szklivo (występujące wyłącznie u kostnoszkieletowych), zbudowane



**Ryc. 1.4.** Przekroje przez ząb dewońskiego rekina *Phoebodus*, ukazujące wykształcenie i wzajemne relacje orto-, osteo- i wirodentyny. A. Przekrój podłużny przez czubek wierzchołka głównego,  $\times 60$ . B. Przekrój poprzeczny przez nasadową część wierzchołka,  $\times 80$ . C. Przekrój podłużny przez podstawę i fragment wierzchołka pośredniego,  $\times 80$ . osd – osteodentyna, włSh – włókna Sharpeya. Na podstawie Grossa (1973)

wane z wielu warstw, odkładanych przez komórki nabłonka na jego spodniej powierzchni, albo rozmaite typy substancji szkliwopodobnych. Pojedynczą, zazwyczaj cienką warstwę zewnętrzną zębiny (bez kanalików dentynowych) nazywamy często wirodentyną lub enameloidem (ryc. 1.4B, tabl. 1C). Na łuskach wczesnych ryb promieniopłetwych występuje ganoina, uważana za odmianę prawdziwej emalii (patrz ryc. 8.13E), natomiast na czubkach ich stożkowych zębów mogą być czapeczki z akrodyny, która, jak się wydaje, jest czymś pośrednim między emalią i enameloidem (ryc. 8.14B). Szkliwo nigdy nie kontaktuje bezpośrednio z kością.

### 1.3. Pochodzenie szkieletu kręgowców

W literaturze można znaleźć wiele koncepcji na temat przyczyn i sposobów, a także kolejności powstawania poszczególnych części szkieletu kręgowców. Stosunkowo niewiele kontrowersji dotyczy powstania i ewolucji śródszkieletu. Większość naukowców na ogół jest zgodna co do tego, że u najprymitywniejszych kręgowców śródszkielet był wyłącznie chrzęstny, a dopiero później stopniowo pojawiały się skostnienia ochrzęstne (perychondralne), cienką warstwą obramowujące wewnętrzną masę chrzęstną (np. puszkę mózgową u osteostraków). Później ewolucja przebiegła zapewne dwiema drogami: u kostnoszkieletowych część wewnętrzna uległa skostnieniu śródchrzęstnemu (endochondralnemu), natomiast u chrzęstnoszkieletowych perychondralna kość zastępcza wtórnie zanikła, a na jej miejsce pojawiła się chrząstka zwapniała, pełniąc tę samą funkcję. Scenariusz ewolucyjny chrząstka–kość perychondralna–kość endochondralna jest potwierdzony zarówno w zapisie kopalnym, jak i w ontogenezie (kolejnych stadiach rozwoju osobniczego) u współczesnych kostnoszkieletowych. Pomysł, że w ewolucji chrzęstnoszkieletowych nastąpiła wymiana kości perychondralnej na chrząstkę zwapniałą, jest właściwie tylko hipotezą, stojącą w opozycji do szerszej przyjmowanej teorii, według której cała chrząstka rekinów jest pierwotna i prawdziwa kość zastępcza nigdy się u nich nie pojawiła.

Więcej dyskusji wzbudza powstanie szkieletu skórnoego. Niewątpliwie pojawienie się go nastąpiło wcześniej niż wykształcenie kości zastępczej, jednak nie jest jasne, czy pierwsze powstały rozległe płyty z kości skórnej, czy też drobne łuski. Przez znaczną część XX wieku dominowała teoria, że pierwszymi mineralnymi częściami szkieletu kręgowców były płyty pancerzy, wytwarzane w głębokich warstwach skóry, a dopiero później zaczęły się tworzyć elementy zębinowe. Teoria ta opierała się na założeniu, że najprymitywniejszymi kręgowcami o szkielecie mineralnym były opancerzone bezszczękowce (heterostraki i osteostraki), znajdujące w górnosylurskich i dewońskich

piaskowcach i mułowcach o przeważnie czerwonych, czasem pstrych barwach (m.in. słynny Old Red Sandstone z Wysp Brytyjskich, ale także skały na Podolu czy w regionie nadbałtyckim). Uważano, że skały te osadziły się w środowiskach słodkich wód śródlądowych. W związku z tym zaproponowano, że odkładanie znacznej ilości fosforanu wapnia w skórze było korzystne dla zwierząt, które ze środowiska morskiego przewędrowały do wód słodkich, bo umożliwiało im to równoważenie ciśnienia osmotycznego pomiędzy własnymi płynami ustrojowymi a otaczającym je środowiskiem. Funkcja ochronna pancerza byłaby więc w tej sytuacji wtórna w stosunku do funkcji fizjologicznej.

Na niekorzyść tej bardzo eleganckiej i sugestywnej teorii, którą wciąż jeszcze można znaleźć w podręcznikach (m.in. Szarski 1998), przemawia kilka faktów opartych na nowszych badaniach. Po pierwsze, kręgowce o mineralnym szkielecie – i to także zawierającym łuski – znaleziono już w skałach znacznie starszych, bo z ordowiku, a po drugie, znaczną większość rzekomych środowisk śródlądowych w sylurze i dewonie uważa się obecnie za obszary słonych wód przybrzeżnych. Tak więc, nie istnieje w tej chwili żaden argument przemawiający niezbicie za pierwotnością pancerzy w stosunku do łusek, co jednak takiej możliwości oczywiście nie wyklucza.

Na przeciwnym biegunie znajdują się koncepcje przyjmujące jako pierwotne elementy szkieletu skórno-odontody, czyli niewielkie formy zębinowe o pojedynczej jamie mięksizowej. W zależności od położenia na ciele, odontody mogły przybierać różny kształt i funkcje: na skórze były łuskami, takimi jak u współczesnych rekinów, w jamie gębowej mogły przyjmować rolę zębów, na łukach skrzelowych – ząbków skrzelowych itd. Odontody mogły się łączyć w większe kompleksy, na przykład tworząc łuski złożone bądź zęby o wielu wierzchołkach. Wreszcie, połączenie wielu odontod za pomocą kości wytworzonej u ich podstaw mogło utworzyć ciągły pancerz, który przez dobudowywanie dalszych warstw kości mógł się pogrubiać i modyfikować. Nie wiadomo, dlaczego powstały pierwsze odontody i dlaczego najpierw miałyby się składać wyłącznie z zębiny, a potem także z kości, ale jako scenariusz budowy szkieletu taka kolejność wydaje się prawdopodobna i jest niewątpliwie bardziej zgodna z zapisem kopalnym.

Pewnym problemem jest kwestia stosunku zębów do łusek i moment pojawienia się pierwszych zębów. Uważa się w zasadzie – i taki pogląd jest prezentowany w niniejszym podręczniku – że zęby i łuski mają wspólne pochodzenie, a różnią się jedynie miejscem tworzenia i funkcją. Po wytworzeniu się szczęk u szczękowców prawdziwe zęby nie pojawiły się od razu (np. nie ma ich jeszcze u ryb pancernych) i dopiero u wspólnego przodka chrzęstno- i kostnoszkieletowych wytworzyła się specjalna struktura zwana listewką zębową (*lamina dentalis*), umożliwiającą regularne i skoordynowane tworzenie się

zębów oraz ich wymianę. Istnieje jednak pogląd (Smith i Coates 2001), że zęby mogły występować już u niektórych bezszczękowców, zanim wykształciły się szczęki i listewka zębowa. Jako argument za tą hipotezą wysuwa się obecność regularnych rzędów łusek w skrzelowym regionie u sylurskiego telodonta *Loganellia scotica*, przypominających nieco rodziny zębowe u rekinów. Jednak trzeba podkreślić, że dotychczas tego typu struktur w samej jamie gębowej u żadnego z kopalnych bezszczękowców nie stwierdzono.

### **Literatura uzupełniająca**

Szarski H. (red.) 1987. *Anatomia porównawcza kręgowców. Część pierwsza*. PWN, Warszawa. 304 s.



## 2. Pokrewieństwo i systematyka kręgowców

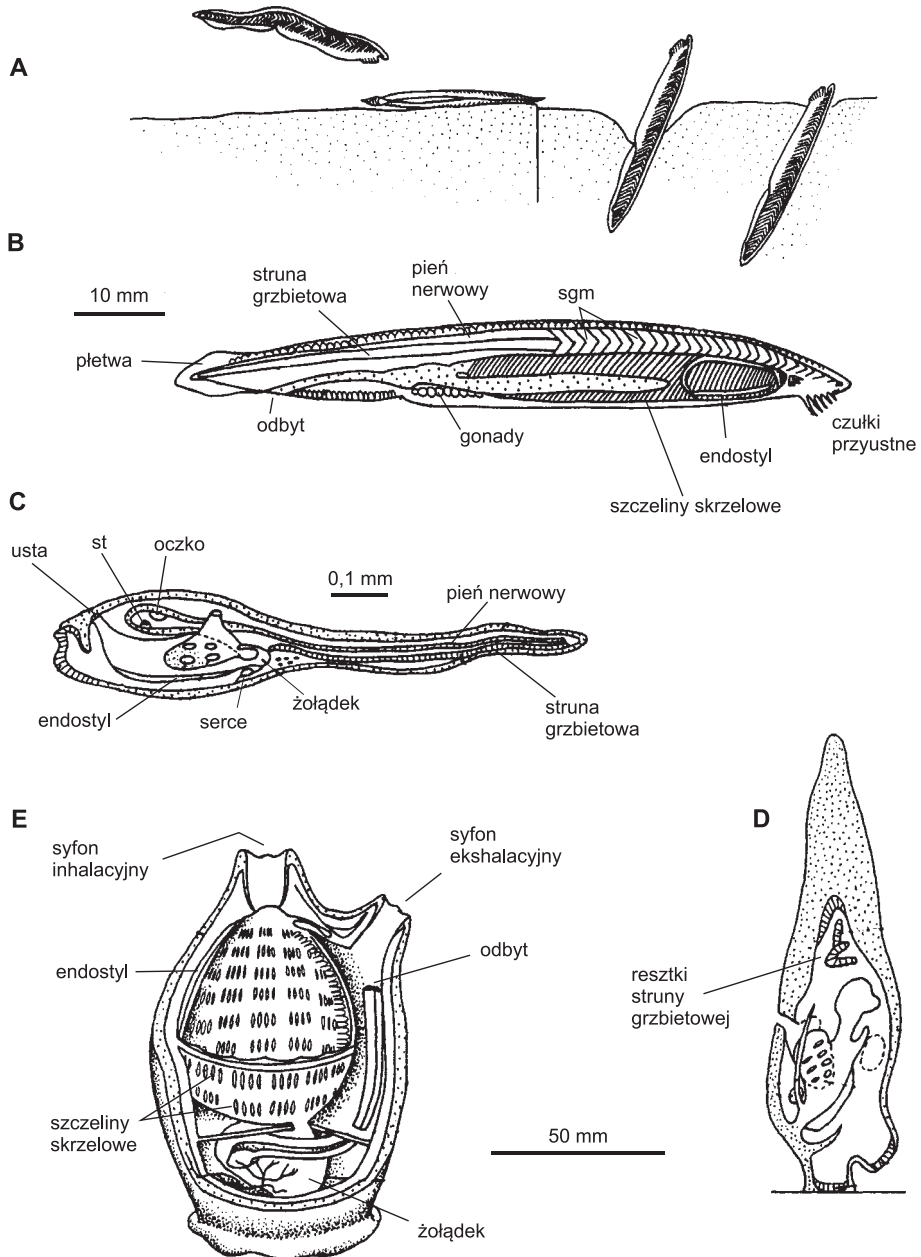
### 2.1. Najbliżsi krewni kręgowców

Kręgowce (Vertebrata) można najkrócej zdefiniować jako zwierzęta, które mają mózg, osłaniającą go czaszkę i kręgosłup. Czasem włącza się do tej grupy również organizmy, takie jak pasożytnicze śluzice, które mają zawiązek mózgu z narządami zmysłów oraz zaczątki chrzęstnej czaszki, ale nie posiadają kręgów ani zmineralizowanego szkieletu. W niniejszym podręczniku zastosowane jest jednak podejście, w myśl którego śluzice i być może także konodonty nie należą do kręgowców w wąskim rozumieniu tego słowa, lecz tworzą razem z tymi ostatnimi grupę zwaną czaszkowcami (Cranialia).

Czaszkowce należą do dużej grupy tak zwanych wtóroustych. Podobieństwo w obrębie tej grupy zasada się na charakterystycznym wydarzeniu w rozwoju zarodkowym, polegającym na tym, że pierwotny otwór gębowy (pragęba, *gastroporus*) staje się otworem odbytowym, a wtórny otwór gębowy powstaje wskutek przerwania ściany po przeciwnej stronie zarodka.

Do wtóroustych należą oprócz czaszkowców szkarłupnie, półstrunowce (a wśród nich jelitodyszne), osłonice (z zachwami) i beczaszkwowce (z których najbardziej znany jest lancetnik). Osłonice, beczaszkwowce i czaszkowce tworzą razem typ strunowców (Chordata), których cechą wspólną jest przede wszystkim obecność struny grzbietowej, usztywniającej ciało i pozwalającej na aktywne pływanie dzięki wężowatym ruchom ciała. Wzdłuż struny grzbietowej rozciąga się główny pień nerwowy, a u kręgowców wokół struny i pnia nerwowego rozwijają się ochraniające je kręgi.

**Lancetnik**, który zazwyczaj funkcjonuje w literaturze jako model strunowca (ryc. 2.1A, B), ma dwubocznie spłaszczone, przezroczyste ciało, w którym



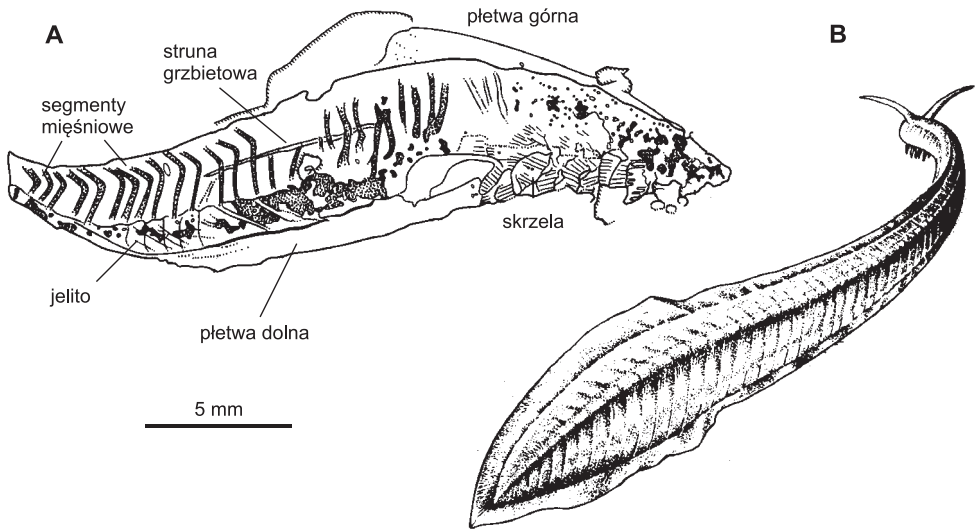
**Ryc. 2.1.** A, B. Sposób życia i budowa lancetnika. C. Larwa zachwy. D. Larwa zachwy w trakcie metamorfozy. E. Dorosła zachwa. sgm – segmenty mięśniowe, st – statocysta. Na podstawie Bentona (2005)

można zobaczyć V-kształtne segmenty mięśniowe, przebiegającą od początku do samego końca ciała strunę grzbietową, położony wzdłuż niej pień nerwowy i, poniżej, przewód pokarmowy. Głowy u lancetnika wyróżnić nie można, brak jest także zawiązków mózgu. Jamka węchowa u młodego osobnika traci później kontakt z ośrodkowym układem nerwowym. Zamiast parzystych narządów wzroku obecne są tylko rozproszone plamki pigmentu, tzw. oczka Hessego. Z przodu znajduje się otwór gębowy otoczony czułkami; otwór odbytowy jest z tyłu w części dolnej. Gardziel jest przebita licznymi (do 150) szczelinami skrzelowymi. Tylony koniec ciała lancetnika jest zaopatrzony w płetwę, której płaty są symetrycznie rozłożone powyżej i poniżej struny grzbietowej.

**Żachwy** w stadium dorosłym nie przypominają w żadnym stopniu typowych strunowców (ryc. 2.1E). Są to osiadłe stworzenia w kształcie worka, w znacznym stopniu biernie filtrujące wodę. Zaliczono je do strunowców dopiero po odkryciu, że ich larwy mają dwuboczną symetrię, są ruchliwe i zaopatrzone w strunę grzbietową. Larwa żachwy z grubsza przypomina kijankę, oczywiście o znacznie prostszej budowie, ma głowę, ogon, statocystę, oczko i zawiązek mózgu (ryc. 2.1C). Dopiero gdy larwy osiadają na dnie, przekształcają się, tracąc typowy strunowcowy kształt (ryc. 2.1D). Obecność głowy u larw osłonik i jej brak u beczaszekowców może wskazywać, że żachwy, mimo ich osiadłej formy dorosłej, są bliższe czaszkomcom niż lancetniki.

## Kopalne strunowce

Ze względu na to, że prymitywne strunowce nie mają szkieletu mineralnego, znalezienie ich w stanie kopalnym jest bardzo mało prawdopodobne. Znane są jednak dwa stanowiska na kuli ziemskiej, w których dzięki niezwykle korzystnym warunkom fosylizacji odnajduje się zarysy ciał zwierząt, które można zaliczyć do tej grupy (ryc. 2.2A). Co ciekawe, oba te stanowiska reprezentują kambry, a więc wczesny okres, z którego dotychczas nie ma pewnych znalezisk mineralnego szkieletu kręgowców. Pierwszym z tych źródeł kopalnych strunowców są dolnokambryjskie warstwy z Czen-dzian (ang. Chengjiang) w prowincji Yunnan w Chinach. W łupkach znajduje się przede wszystkim skamieniałości stawonogów i pierścienic, ale także z rzadka pojawiają się na ich powierzchniach drobne, do około 40 mm długości, pozostałości organizmów mających segmenty mięśniowe i podłużną strukturę, interpretowaną jako struna grzbietowa. Od lat dziewięćdziesiątych ubiegłego stulecia wyróżniono już kilka rodzajów, m.in. *Yunnanozoon*, *Cathaymyrus*, *Myllokunmingia* i *Haikouichthys*. Trwa ożywiona dyskusja, czy wszystkie ustanowione rodzaje rzeczywiście należą do strunowców. Na przykład niektórzy uważają, że rzekoma



**Ryc. 2.2.** Kopalne strunowce. A. *Myllokunmingia* z kambru Czen-dzian w Chinach. B. Hipotetyczna rekonstrukcja ciała *Pikaia* ze środkowego kambru Burgess Pass w Kanadzie. Na podstawie Bentona (2005)

struna grzbietowa u *Yunnanozoon* to w rzeczywistości przewód pokarmowy i że zwierzę to bliższe jest półstrunowcowym jelitodysznym. Wciąż trwające prace badawcze przynoszą nowe znaleziska i obserwacje.

Drugim stanowiskiem są czarne łupki ze środkowego kambru Burgess Pass w zachodniej Kanadzie. Już od wielu dziesięcioleci znajduje się tam, obok typowych stawonogów, najdziwniejsze bezkręgowce, których nie spotykamy w zapisie kopalnym nigdy wcześniej ani później. Opiszano z tego stanowiska także dwa rodzaje kilkucentymetrowych, strunowcopodobnych zwierząt: *Pikaia* i *Metaspriggina*. Lepiej znana *Pikaia* ma, według opisów Conway Morrisa (1998), sigmoidalne segmenty mięśniowe, strunę grzbietową nie dochodzącą do przedniego końca ciała oraz na samym przedzie parę czułków (ryc. 2.2B). Tylna część ciała, dwubocznie spłaszczona, jest zaopatrzona w wąską plećwę.

## Śluzice

Są to przeważnie pasożytnicze zwierzęta morskie o węgorzowato-robakowatym kształcie (ryc. 2.3B), długości od 0,5 do ponad 1 m, żyjące przede wszystkim w wodach chłodnych, a więc w pobliżu równika bardzo głęboko, a w strefie umiarkowanej stosunkowo płytko. Mają specjalne wąsiki czuciowe i aparat gębowy składający się z drobnych rogowych, stożkowatych ząbków, z których część może być umieszczona na specjalnych rogowych płytkach

(ryc. 2.3A). Puszka mózgowa śluzic jest chrzęstna i składa się z kilku płytek. Mózg jest podzielony na trzy części odpowiadające za węch, wzrok (choć obecnie u większości śluzic oczy są uwstecznione, częściowo lub całkowicie zarośnięte) i inne narządy zmysłów, m.in. równowagi. W błędniku śluzic znajduje się tylko jeden kanał półkolisty. Mózg przedłuża się w rdzeń nerwowy, położony nad struną grzbietową. Brak jakichkolwiek, nawet chrzęstnych, elementów kręgosłupa.

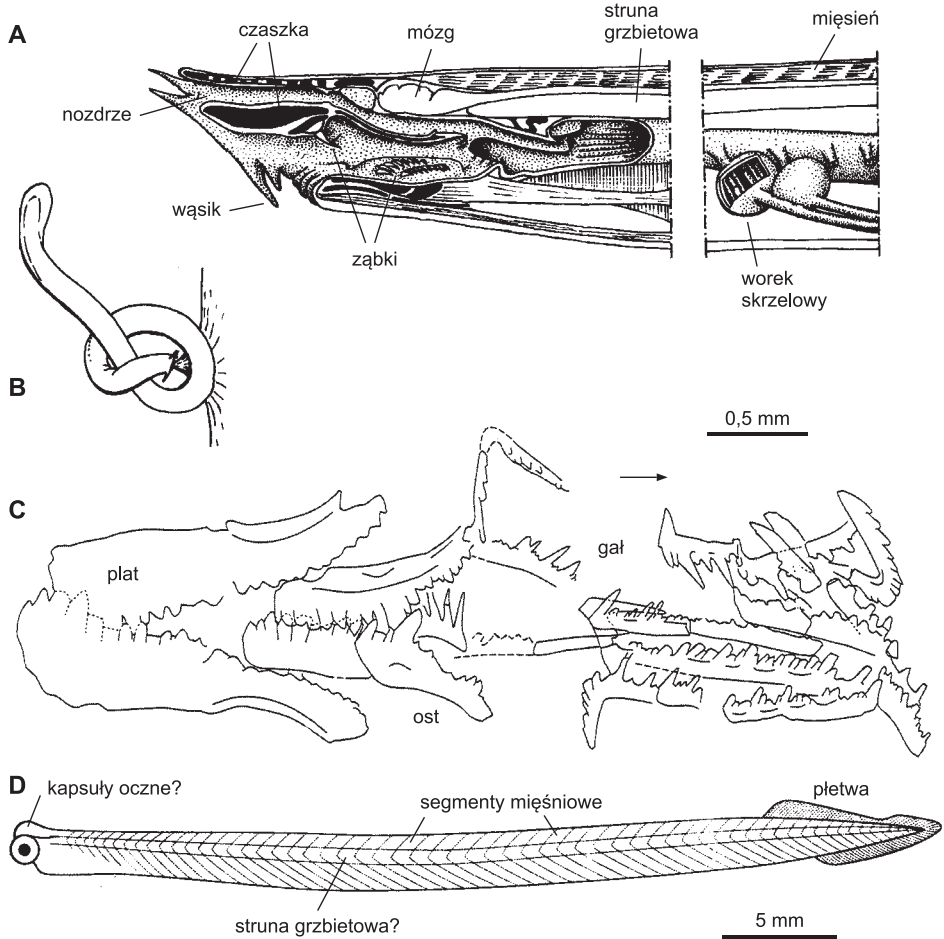
Śluzice oddychają skrzelami, po kilka otworów skrzelowych z każdej strony prowadzi bezpośrednio na zewnątrz. Wodę do skrzel pompuje *velum* (żagielek), urządzenie znane także u larw minogów. Skóra śluzic jest naga, a po bokach występują specjalne otwory gruczołów śluzowych. Śluz jest wydzielany w postaci skondensowanej, w niewielkich ilościach, ale po zmieszaniu z wodą morską jego objętość znacznie się powiększa. Wszystkie cele wydzielania śluzu nie są poznane, ale niewątpliwie służy on m.in. do obrony przed drapieżnikami. Śluz wystrzykiwany w stronę drapieżnej ryby zalepia jej skrzel i otwory linii bocznej, co stanowi dla ryby istotne niebezpieczeństwo i zniechęca ją do dalszego ataku. Mimo to śluzice są pożywieniem wielu gatunków ryb morskich.

Śluzice nie są w stanie przegryźć swoimi rogowymi ząbkami niczego twardego, np. łuski rybiej, ale jeśli natrafią na część miękką, to zaczepiają o nią swój górny tzw. kieł, a pozostałymi ząbkami wpijają się w ciało ofiary i specjalny mięsień powoduje cofnięcie się całego aparatu. W ten sposób kawałek miękkiej tkanki zostaje wyrwany i przesunięty do gardzieli. Aby dostać się do części miękkich zwierząt obdarzonych twardą skórą czy łuską, śluzice wykorzystują najchętniej ich otwór gębowy, odbytowy lub skrzel. Nie wszystkie śluzice są pasożytami, część z nich poluje nocami na małe bezkręgowce.

Niewiele wiadomo na temat kopalnych śluzic. Znany jest właściwie tylko jeden rodzaj, *Myxinikela*, z późnego karbonu stanu Illinois. Jest ona bardzo podobna zewnętrznie do dzisiejszej śluzicy *Myxine*, jednak jest zaopatrzona w duże oczy.

## Konodonty

Zwierzęta konodontowe (konodontonośne), lub po prostu konodonty, znane są z rozproszonych elementów szkieletowych i z odcisków, od kambru do triasu. Są to organizmy o robakowatym kształcie, przeważnie o długości od trzech do pięciu centymetrów. Ciało tych zwierząt jest dwubocznie spłaszczone, z zaznaczającym się z przodu rozszerzeniem; tylny koniec ciała jest zaopatrzone w wąską płetwę, o płacie górnym nieco dłuższym od dolnego (ryc. 2.3D). Środkiem ciała przebiega podłużna struktura, którą można zinterpretować jako strunę grzbietową lub przewód pokarmowy. Obecne są V-kształtne segmenty



**Ryc. 2.3.** A, B. Śluzice. A – przekrój przez przednią część ciała. B – pasożytująca śluzica. C, D. Konodonty. C – aparat konodontowy (strzałka ukazuje przód ciała), D – rekonstrukcja zwierzęcia konodontonośnego z karbonu Szkocji. gał – elementy gałkowe, ost – ostrzowe, plat – platformowe. A, B – na podstawie Janvier (1996), C – na podstawie Purnella i Donoghue (1998), D – na podstawie Purnella (1995)

mięśniowe. W rejonie przedniego rozszerzenia znajdują się aparaty konodontowe – zespoły elementów konodontowych, zbudowanych z warstewek fosforanu wapnia i substancji organicznej (ryc. 2.3C) – najprawdopodobniej służące do wyłapywania, filtrowania i wstępnego rozdrabniania cząstek pokarmowych z wody morskiej. W kilku przypadkach w pobliżu aparatu konodontowego, znajdującego się za życia zwierzęcia najprawdopodobniej w gardzieli, odkryto kolisty struktury, interpretowane jako chrzęstne osłony oczu.

Jeśli przyjmiemy, że przednie rozszerzenie ciała konodontów jest głową, podłużna struktura wewnętrzna jest struną grzbietową, a w obrębie kolistych

struktur znajdowały się oczy – moglibyśmy zaliczyć konodonty do czaszkowców, i to bliższych kręgowcom niż śluzice, które nie mają zdolności tworzenia fosforanowych elementów szkieletowych. Na przeszkodzie zaliczeniu zwierząt konodontowych bezpośrednio do kręgowców stoi brak typowych dla tych ostatnich tkanek szkieletowych (takich jak zębina, kość czy emalia) w elementach aparatu konodontowego oraz brak śladów kręgow lub choćby ich zawiązków. Niektórzy zwracają też uwagę na brak dowodów na obecność typowych dla strunowców szczelin skrzelowych, co – o ile nie jest to tylko kwestia złego stanu zachowania szczątków tych zwierząt – podważałoby ich przynależność do typu Chordata.

### Literatura uzupełniająca

Conway Morris S. 1998. *The Crucible of Creation*. Oxford University Press, Oxford. 276 s.  
Turner S., Burrow C.J., Schultze H.-P., Blicek A., Reif W.E., Rexroad C.B., Bultynck P. i Nowlan G.S. 2010. False teeth: conodont-vertebrate phylogenetic relationships revisited. *Geodiversitas* 32(4), 545–594.

## 2.2. Założenia systematyki kręgowców

Tradycyjnie dzieli się kręgowce na bezszczękowce (Agnatha), czyli zwierzęta nie posiadające szczęk i odżywiające się przeważnie przez filtrację, oraz szczękowce (Gnathostomata), które aparat szczękowy mają i są zdolne do drapieżnictwa. Jednak o ile Gnathostomata są precyzyjnie zdefiniowaną grupą, której członkowie mają wiele wspólnych cech nie występujących w innych taksonach (synapomorfii, patrz rozdz. 4), o tyle „Agnatha” jest to zbiór gromad kręgowców wodnych bardzo luźno ze sobą powiązanych i różniących się od siebie nierzadko w sposób zasadniczy. Jakakolwiek generalizacja i próby łączenia tych gromad w większe jednostki napotyka znaczne trudności, ponieważ istotne cechy występują u nich w sposób mozaikowy. Próbowano swego czasu wydzielać dwie nadgromady na podstawie liczby otworów nosowych (Monorhina – minogi, anaspidy i osteostraki oraz Diplorhina – heterostraki i telodonty), jednak dziś już wiadomo, że był to podział sztuczny, w szczególności ze względu na podstawowe różnice między anaspidami a osteostrakami. Te ostatnie wykazują zresztą bliższe pokrewieństwo ze szczękowcami niż z jakąkolwiek inną grupą bezszczękowców.

W związku z tym nazwy Agnatha nie będziemy w niniejszym podręczniku używać, natomiast nazwa „bezczękowce” będzie traktowana jako nieformalne określenie wszystkich kręgowców nie będących szczękowcami. Wśród bezszczękowców wydzielona jest jedna większa jednostka – Pteraspidomorphi

**Tabela 2.1.** Systematyka strunowców do rangi podgromad  
(bez wyróżnienia czworonogów)

Typ: **Chordata** – strunowce

Gromada **Cephalochordata** – beczaszkowce

Gromada **Tunicata** – osłonice

Nadpodtyp **Craniata** – czaszkowce

Gromada **Myxinoidei** – śluzice

Gromada **Conodonta** – konodonty

Podtyp **Vertebrata** – kręgowce

Gromada **Petromyzontomorphi** – minogi

Gromada **Anaspida** – anaspidy

Gromada **Thelodonti** – telodonty

Gromada **Pteraspidomorphi**

Podgromada **Arandaspida** – arandaspidy

Podgromada **Astraspida** – astraspidy

Podgromada **Heterostraci** – heterostraki, innopancerne

Gromada **Galeaspida** – galeaspidy

Gromada **Osteostraci** – osteostraki, kostnopancerne

Nadgromada **Gnathostomata** – szczękowce

Gromada **Placodermi** – ryby pancerne, plakodermi, tarczowce

Gromada **Acanthodii** – akantody, fałdopłetwe

Gromada **Chondrichthyes** – chrzęstnoszkieletowe, chrzęstne

Podgromada **Elasmobranchii** – spodouste

Podgromada **Euchondrocephali** – chrzęstnogłowe

**Incertae sedis Iniopterygii** – karkopłetwe

wg Bentona (2005)

Gromada **Osteichthyes** – kostnoszkieletowe, kostne

Podgromada **Actinopterygii** – promieniopłetwe

Podgromada **Sarcopterygii** – mięśniopłetwe

wg Nelsona (2006)

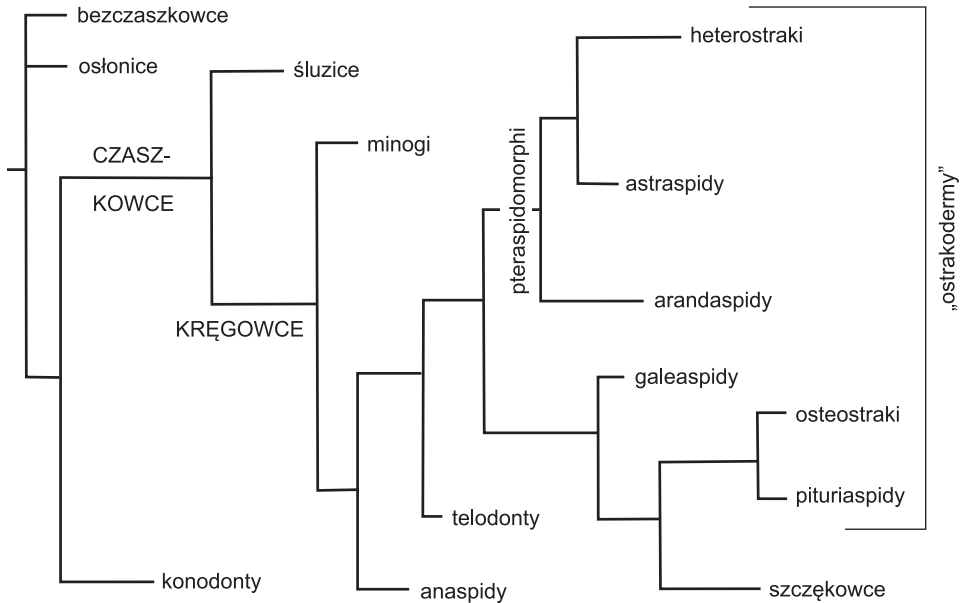
Gromada **Actinopterygii** – promieniopłetwe

Gromada **Sarcopterygii** – mięśniopłetwe

– która łączy w sobie kilka grup organizmów o pancerzu złożonym z kilku płyt (arandaspidy, astraspidy i heterostraki), lecz wszystkie pozostałe grupy traktowane są jako odrębne gromady (ryc. 2.4). Jedynie pewne podobieństwa między minogami a anaspidami mogą skłaniać do łączenia ich w osobny takson (patrz dyskusja w 3.1.2 i 3.2.2).

W literaturze funkcjonuje jeszcze jedna nazwa, obejmująca kopalne bezszczękowce, a mianowicie „ostrakodermi”. Będziemy się starali unikać tej





**Ryc. 2.4.** Diagram powiązań filogenetycznych w obrębie strunowców, na podstawie danych z Turner i in. (2010)

nazwy, gdyż jest ona niejednoznaczna. Pierwotnie dotyczyła ona tylko opancerzonych heterostraków i osteostraków (stąd znaczenie tej nazwy: „skoruposkóre”), jednak potem zaczęła obejmować wszystkie kopalne bezszczękowce (bez względu na obecność lub brak pancerza), ale nie minogi. Obecnie, gdy znamy całkiem sporo rodzajów kopalnych, paleozoicznych minogów, należałoby je też włączyć w obręb ostrakodermów, a to jednak spowodowałoby konieczność objęcia tą nazwą także minogi dzisiejsze, co byłoby już całkowicie niezgodne z pierwotną ideą jej twórców. W zasadzie, jeśli nazwa „ostrakodermy” miałyby w ogóle być używana, należałoby powrócić do określania nią wyłącznie opancerzonych bezszczękowców, a więc heterostraki (z arandaspidami i astraspidami), osteostraki oraz stosunkowo niedawno poznane galeaspidy i pituriaspidy.

Podział szczękowców jest dosyć prosty, choć też nie pozbawiony elementów dyskusyjnych. Najczęściej w literaturze paleontologicznej wyróżnia się cztery gromady (np. Benton 2005, s. 389–393): Placodermi (plakodermi, ryby pancerne), Chondrichthyes (chrzęstnoszkieletowe), Acanthodii (akantody, fałdopłetwe) i Osteichthyes (kostnoszkieletowe, z dwiema podgromadami – promieniopłetwych i mięśniopłetwych). Historycznie, zarówno plakodermi, jak i akantody bywały łączone z chrzęstnoszkieletowymi. Obecnie jednak wydaje się, że te pierwsze – jako posiadające szczęki, lecz bez wykształconych typowych zębów –

sytuują się najniżej, jako takson bazalny wśród szczękowców, natomiast akantody wykazują więcej podobieństw z kostnoszkieletowymi i dlatego niektórzy łączą te dwie gromady (Acanthodii + Osteichthyes) w jedną wielką grupę Teleostomi.

Według systematyki Nelsona (2006) promieniopłetwe (Actinopterygii) i mięśniopłetwe (Sarcopterygii) podniesione są do rangi gromad, natomiast Osteichthyes (kostnoszkieletowe) są zastąpione jednostką o nie ustalonej randze „Euteleostomi”. Mimo pewnych historycznych uzasadnień wydaje się to niepotrzebną innowacją nazewniczą, utrudniającą korzystanie z dotychczasowej literatury, dlatego też w tym przypadku pozostaniemy przy tradycyjnej nomenklaturze i rankingu jednostek systematycznych, z przywołaniem w odpowiednich miejscach odmiennych rozwiązań, proponowanych przez Nelsona.

### Literatura uzupełniająca

- Benton M. J. 2005. *Vertebrate palaeontology*. Blackwell Publishing, Oxford. 455 s.  
Nelson J. S. 2006. *Fishes of the world*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey. 801 s.



# CZĘŚĆ I

