

EWOLUCJA

Nr 5, październik 2015

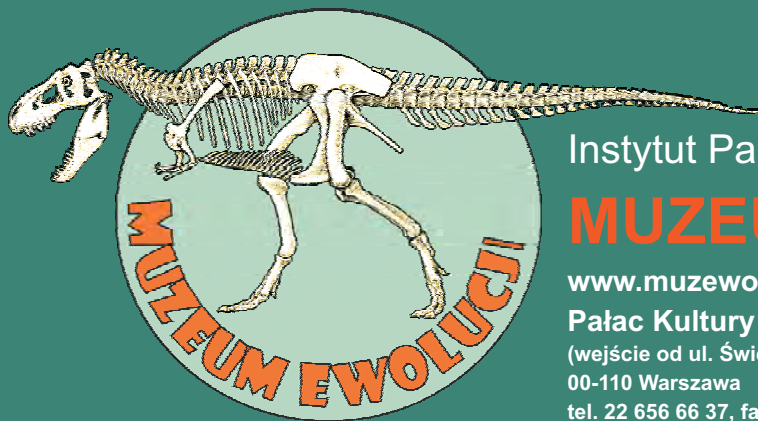


ZAKŁAD PALEOBIOLOGII I EWOLUCJI UW
INSTYTUT PALEOBIOLOGII PAN
MUZEUM EWOLUCJI

Jurajskie morze w Polsce



ISSN 1730-4822
WARSZAWA 2015



Instytut Paleobiologii PAN

MUZEUM EWOLUCJI

www.muzewol.pan.pl

Pałac Kultury i Nauki

(wejście od ul. Świętokrzyskiej)

00-110 Warszawa

tel. 22 656 66 37, fax 22 620 62 25, e-mail: paleo@twarda.pan.pl

WYSTAWA

Jurajskie morza w Polsce



późnojurajski zlepek ostrygowy z kamieniołomu Rzeczków w Wierzbicy k. Radomia

Wysoki poziom wód oceanicznych w późnej jurze w połączeniu z intensywnym obniżaniem się strefy obrzeżającej od SW dawny kontynent bałtycki były przyczyną osadzenia się na większości obszaru Polski dużej miąższości osadów wapiennych i ilastych. Powstałe z nich skały obfitują w dobrze zachowane skamieniałości. Podobne warunki panowały wówczas w Pieninach i Tatrach. Dlatego nasz kraj jest jednym z klasycznych obszarów występowania skał jurajskich i od początku dziejów geologii dostarczał standardów do wydzielenia na podstawach paleontologicznych jednostek czasu geologicznego. Dlatego konstruowanie wystawy EWOLUCJA W MORZU rozpoczynamy od części jurajskiej. Przedstawimy w niej różnorodność życia w ówczesnych morzach, od przybrzeżnych ostrygowych płyczn i raf koralowych, przez pełne amonitów i szklanych gąbek podmorskie budowle, po ciemne, ilaste morskie głębiny i karpacki ocean. To jeden z ważniejszych etapów w rozwoju życia na Ziemi i w formowaniu się kontynentu europejskiego.



SPIS TREŚCI

2 Środkowojurajskie skamieniałości z Łukowa

Michał Zatoń

Cegielnia w dawnej wsi Łapiguz, dziś w granicach Łukowa, zakończyła działalność przed ćwierćwieczem. To najslawniejsze z polskich stanowisk paleontologicznych dostarczało przez prawie sto lat niespotykane dobrze zachowane skamieniałości. Amonity z Łukowa nie tylko zachowały niemal niezmienną mineralogię swoich perłowych muszli – wewnątrz ich komór powietrznych jest puste, jak w muszlach łodzików wyłowionych z dzisiejszego oceanu. Nie ma nigdzie indziej odsłonić ilów łukowskich z konkretnymi przepelnionymi skamieniałościami, bo to płyty skały wywane niegdyś przez lądolód z dna Bałtyku i przeniesione setki kilometrów na południe.



9 Życie w mroku – historia głębokomorskiej chemosymbiozy

Krzysztof Hryniewicz

Dopiero od niedawna wiemy, że w głębinach oceanów kwitną ekosystemy, dla których głównym źródłem energii nie jest światło słoneczne. Nie korzystają z deszczu substancji organicznej produkowanej przy powierzchni przez fotosyntezujące organizmy, lecz polegają na bakterii zdolnych do wykorzystania energii chemicznej dostępnej przy oceanicznym dnie. Energia ta zawarta jest w siarkowodorze, który jest produktem redukcji zawartych w wodzie siarczanów na kontakcie z minerałami gorącej lawy wulkanicznej. Wiele gatunków zwierząt przystosowywało się w historii geologicznej Ziemi do wykorzystania tych chemosyntezujących bakterii jako symbiontów przechowywanych wewnątrz tkanek ich ciała.



15 Wodne hatterie – przegrane w ewolucyjnym wyścigu morskich gadów

Mateusz Tałanda

Okres jurajski to czas szczególnie wysokiego poziomu wód oceanicznych i przez to rozległych mórz zalewających ówczesne kontynenty. Był to więc i dogodny czas przystosowywania się do wodnego życia kręgowców lądowych. Wiele linii ewolucyjnych mezozoicznych morskich zwierząt miało przodków w jurajskich lądowych gadach. Wśród nich znalazły się również gady pokrewne dzisiejszej reliktowej hatterii. Choć znaleziska ich szczątków są nieliczne, dają wyobrażenie o tym, jak stopniowo zwierzęta te przystosowywały się do wodnego życia. Nie przetrwały jednak dostatecznie długo, by w pełni związać się z morskim środowiskiem.



18 Kiedy żółwie zerwały się do podmorskiego lotu

Tomasz Szczygielski

Do niedawna jedną z najtrudniejszych nierozwiązanych zagadek ewolucji była droga, którą odbyła łopatka żółwi, by znaleźć się pod żebrami wewnątrz klatki piersiowej. Niedawne znalezisko triasowego żółwia, którego szczęki opatrzone były jeszcze zębami, a nie rogowym dziobem, naprowadziło badaczy na możliwe rozwiązanie sprawy łopatki, ale sprowadziło nowe zagadki. Ten najstarszy żółw był bowiem morski i miał pancerz nie na grzbiecie, lecz na brzuchu. Najstarsze typowe morskie żółwie pojawiły się w zapisie kopalnym dopiero pod koniec okresu jurajskiego. Najwidoczniej drogi przemian ekologii żółwi były zawiłe.



28 Wczesna ewolucja szkieletu kręgowców

Justyna Słowiak

Najstarsze znane bezszczętkowce mają już w szkielecie wszystkie podstawowe rodzaje tkanek znane u dzisiejszych ryb. Wydaje się więc, że tak jak w rozwoju szkieletu dzisiejszych ryb, w ewolucji bezszczętkowców najpierw rozpoczęła się mineralizacja tkanki wytwarzanej przez komórki skóry, a dopiero później wydzieliły komórki nabłonkowe na powierzchni. Tymczasem kolejność formowania mineralnych tkanek w ząbkach aparatu gębowego najstarszych znanych strunowców z mineralnym szkieletem (konodontów) jest odwrotna. Nie wiadomo, co to oznacza.



34 Rybojaszczury

Andrzej Wolniewicz

Nie ma lepszego przykładu ewolucyjnej konwergencji od podobieństwa delfinów do ichtiozaurów. Rybi kształt powstał w każdej z tych grup na bazie całkiem odmiennej wyjściowej anatomii i biologii. Końcowy rezultat – długie, gęsto uzębione szczęki, pozbawione palców parzyste płetwy, wyniosła płetwa grzbietowa i półksiężycowata ogonowa są przejawem praw hydrodynamiki władających życiem morskich zwierząt. Są jednak różnice, które każą się zastanowić nad rolą przypadku i historycznych uwarunkowań przemian świata żywego.



40 Zwyczajny życiorys polskiej badaczki gobijskich dinozaurów

Ewa Jachowska-Kazubska & Tomasz Sulej

Życie Halszki Osmólskiej przypadło na burzliwe czasy. Inteligenckie wychowanie i środowisko warszawskich paleontologów uchroniło ją przed zagubieniem. Mogła bez przeszkód poświęcić się nauce. Po latach spędzonych na badaniach trylobitów pojawiła się przed nią możliwość udziału w ekspedycjach mongolskich i opracowania przywiezionych stamtąd szkieletów dinozaurów. Szansę daną przez los znakomicie wykorzystała. Zyskała szacunek w kraju, międzynarodową sławę i wdzięczną pamięć współpracowników.



Środkowojurajskie skamieniałości z Łukowa

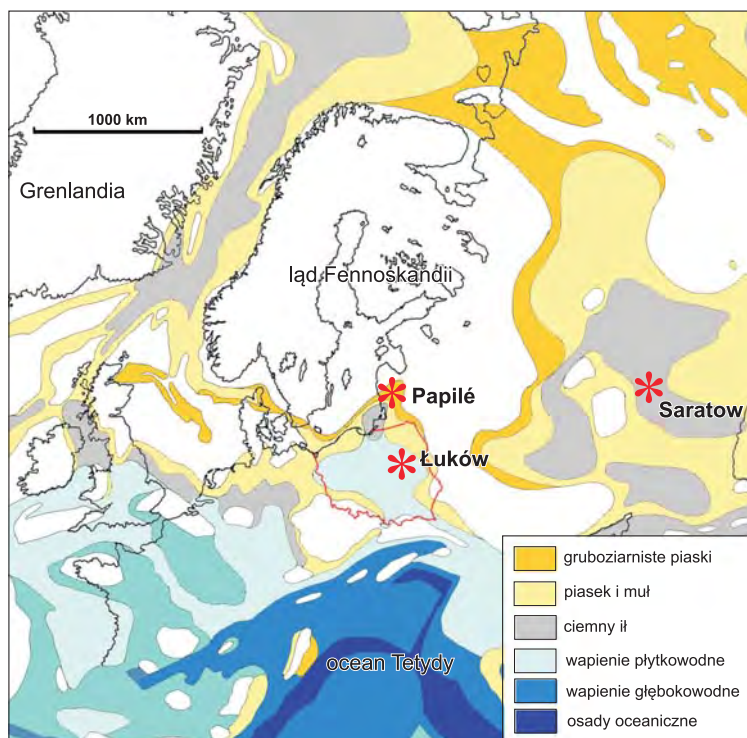
Michał ZATON

Osady jurajskie w okolicach Łukowa na Podlasiu występują w postaci czarnych, nieskonsolidowanych ilów, zawierających sferyczne kongrecje węglanowe. Ciekawym aspektem tych utworów jest to, iż nie występują one w miejscu, w którym pierwotnie powstały. Dlatego zwykło się je nazywać „krą łukowską”. W rzeczywistości jednak, utwory te występują nie w postaci jednej, lecz kilku, izolowanych kier różnej wielkości, znajdujących się obecnie na przedmieściach Łukowa – we wsiach Łapiguz i Gołaszyn. W tej ostatniej miejscowości występuje największa z kier, mająca 1500 m długości, 500 m szerokości i 26 m miąższości. W Łapiguzie natomiast, kilkadziesiąt lat temu istniała czynna cegielnia eksploatująca ily do wyrobu cegieł. To właśnie stamtąd pochodziły kongrecje węglanowe zawierające przepięknie zachowane muszle amonitów – obecnie symbol jury łukowskiej.

Badania ilów łukowskich sięgają XIX w.,

kiedy w 1896 r. hydrogeolog z uniwersytetu w Charkowie Nikołaj I. Krisztafowicz (1866–1941) nie tylko odkrył, ale po raz pierwszy przedstawił charakterystykę utworów jurajskich Łukowa wraz z występującymi w nich skamieniałościami. Badacz ten jednak nie zdawał sobie jeszcze wtedy sprawy, iż ily jurajskie nie występują na pierwotnym miejscu. Dopiero dzięki badaniom Jana Lewińskiego i Jana Samsonowicza, a także późniejszych badaczy wiemy, że ily łukowskie zostały przytransportowane z północy przez lądolód podczas zlodowacenia Warty około 150 tys. lat temu. Dowody na tego typu transport glacialny możemy znaleźć w krze z Gołaszyna, w której jurajskie osady ilaste nie tylko zalegają na glinie zwałowej, lecz są również przewarstwione utworami plejstoceńskimi. Mimo niezbitych dowodów na transport lodowcowy ilów jurajskich, niejasny jest obszar źródłowy tych osadów. Chociaż późnokelowejskie ily występują również w Popielanach (Papilė) na Litwie, to jednak ich miąższość (3 m) jest zdecydowanie za mała, by łączyć je genetycznie z ilyami łukowskimi. Również amonity *Quenstedtoceras*, dominujące w utworach łukowskich, są tam bardzo rzadkie (dominuje *Kosmoceras*). Niegdyś sugerowanym obszarem źródłowym miał być rejon południowej Szwecji (Skania), ale nie ma tam morskich osadów środkowej jury. W głazach narzutowych północno-zachodniej Polski są tylko piaszczyste (a nie ilaste) morskie osady keloweju. Zatem najbardziej prawdopodobnym obszarem pochodzenia kier łukowskich, jest dno Morza Bałtyckiego na północ od Gdańska, gdzie ily późnego keloweju osiągają zdecydowanie większe miąższości i mają podobny inwentarz skamieniałości, co ily łukowskie.

Polożenie Łukowa, Papilė i Saratowa na tle układu kontynentów i typu sedymentacji osadu (facji) pod koniec środkowej jury (na podstawie Ziegler 2014)



Życie w kelowejskim morzu

Bioróżnorodność morza kelowejskiego, w którym osadzały się ily łukowskie, roz-

poznawana była już od lat 50-tych ubiegłego wieku. Pierwszym badaczem, który zajął się badaniami taksonomicznymi skamieniałości z okolic Łukowa był profesor Wydziału Geologii Uniwersytetu Warszawskiego Henryk Makowski (1910–1997). W 1952 roku, na bazie pozyskanej kolekcji skamieniałości z cegielni w Łapiguzie, Henryk Makowski opublikował monografię zawierającą opisy zebranych skamieniałości, od mikroskopijnych otwornic po głowonogi. Publikacja ta stała się zaczynem do dalszych, szczegółowych badań nad skamieniałościami różnych grup organizmów. Badania prowadzone na bazie materiału łukowskiego, nie tylko dostarczały danych paleontologicznych, lecz również mineralogicznych i geochemicznych. Te ostatnie przyczyniły się do poznania zarówno warunków środowiskowych, w których żyły organizmy kelowejskie, jak i warunków pogrzebienia ich szczątków w osadzie.

Zbiornik morski, w którym osadzały się kelowejskie ily łukowskie był usytuowany na podobnej jak dziś szerokości geograficznej półkuli północnej, w strefie ówczesnej sub-borealnej prowincji biogeograficznej. Liczne fragmenty drewna oraz mikroszczątków roślin lądowych wskazują na bliskość obszaru lądowego, z którego dostarczane musiały być duże ilości niezbędnych do życia składników mineralnych (biogenów). O optymalnych warunkach środowiskowych może świadczyć niezmiernie liczny i zróżnicowany zespół fitoplanktonu, który zachował się w postaci 110 form cyst przetrwalnikowych wytwarzanych przez bruzdnice (*Dinoflagellata*). Opierając się na danych izotopowych uzyskanych z aragonitowych muszli amonitów można wnioskować, iż wody kelowejskiego zbiornika morskiego charakteryzowały się normalnym zasoleniem (rzędu 33‰) oraz średnią temperaturą roczną około 12,5°C. Badania geochemiczne i petrograficzne osadu wykazały, iż zarówno wody w wyższej partii kolumny wody, jak i wody przydenne były dobrze natlenione, o czym również świadczy bogaty zespół skamieniałości.

Najbardziej zróżnicowanymi gatunkowo grupami makrofauny w ily łukowskich były ślimaki (51 gatunków) i małże (37 gatunków). Zaraz po nich są amonity, które reprezentowane były przez dominujący pod względem liczebności rodzaj kardioceratida *Quenstedtoceras* (ponad 90% amonitów),

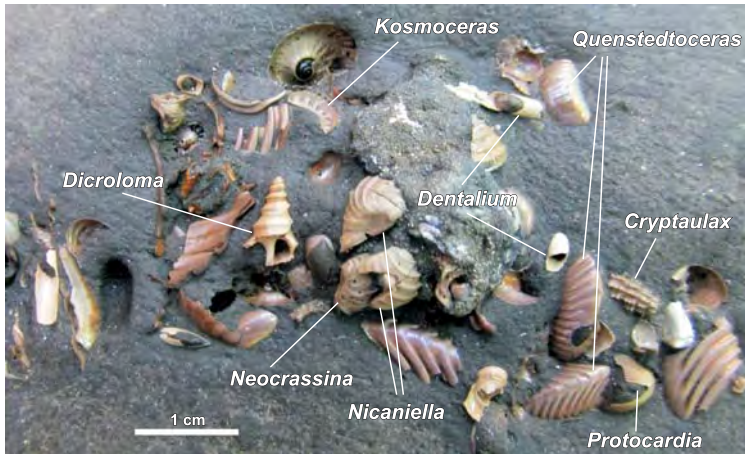


Cysty przetrwalnikowe bruzdnic (*Dinoflagellata*) wydobyte przez rozpuszczenie próbek z konkrecji łukowskich: *Aldorfia aldorfensis*, *Ctenidodinium continuum*, *Gonyaulacysta jurassica adecta* i *Rhynchodiniopsis cladophora* (*P. Gedl*)

oraz rzadsze kosmocerasy *Kosmoceras* (kilka procent), perysfinktidy (poniżej procenta) oraz bardzo rzadkie oppeliidy *Hecticoceras*, wczesne aspidoceratidy *Peltoceras* czy kardioceratidy *Longaeviceras* (znany głównie dzięki okazom z Łukowa *L. polonicum*). Towarzyszyły im łodzikowate *Cenoceras calloviense* oraz niezbadane dotąd belemnity o kalcytowych rostrach z rodzajów *Hibolites*, *Aulacoteuthis*, *Cylindroteuthis* i *Megateuthis* oraz całkowicie aragonitowa *Belemnoteuthis* (opisana po raz pierwszy z Łukowa *B. polonica*). Belemnity reprezentowane są nie tylko przez powszechnie występujące kalcytowe rostra, lecz również szczęki i chitynowe haki (onychity), w które uzbrojone były ich ramiona. Zachowały się również uwęglone organiczne aptychy amonitów, działające jako szczęki i równocześnie wieczka muszli. Belemnity *Aulacoteuthis* i *Cylindroteuthis* nie są znane z równowiekowych skał południowej Polski; charakterystyczne są raczej dla jury borealnej. Występują, na przykład, w centralnej Rosji w rejonie Saratowa wraz z tymi samymi, co w Łukowie, gatunkami amonitów o niemal równie dobrym stanie zachowania skamieniałych muszli.

Konkrecja wapienna z Łukowa (Łapiguz) z muszlami amonita *Quenstedtoceras* i małżów (*J. Dzik*)





Cylindryczne nagromadzenie skamieniałości muszli mięczaków bentosowych o prawdopodobnie koprolitowej naturze w konkrecji z Łukowa (J. Dzik)

Są też znane z Anglii i północnej Francji, co umożliwia, na podstawie stopnia ich zaawansowania ewolucyjnego, precyzyjną korelację wiekową warstw.

Konkrecje łukowskie przepełnione są muszlami amonitów. Całkiem podrzędnie stowarzyszone są z nimi, zwykle rozdzielone, pojedyncze muszle cienkoskorupowych małżów. Zwykle to odległy krewniak dzisiejszych sercówek (Cardiidae) *Protocardia striatula* oraz należąca do gruboskorupowych Arctidae *Rollierella minima*. Obydwa te małże żyły płytko zagrzebane pod powierzchnią osadu. Zdarzają się też, zwykle pokruszone, muszle małżów głęboko ryjących w osadzie dennym. Nie jest jasne, czy skamieniały na miejscu, czy też zostały przeniesione do miejsca pogrzebania. Pochodzenie z innych środowisk jest natomiast prawdopodobne w odniesieniu do płytko ryjących gruboskorupowych małżów z rodziny Astartidae, płaskiej *Neocrassina striatocostata* i pękatej

Drewno *Xenoxylon* w konkrecji, płytka cienka pokazująca słoje roczne i gałązka z liśćmi być może należąca do tego samego gatunku (J. Dzik)



Nicaniella (Trautscholdia) phillis. Występują one masowo w cylindrycznych zagęszczeniach sugerujących kształtem skamieniałe odchody zwierzęce (koprolity). Skorupki *N. phillis* są często zamknięte, co sugeruje katastroficzną genezę ich nagromadzeń (czyżby przetrwały niestrawione w jelitach drapieżcy?). I w cylindrycznych nagromadzeniach i w dużych konkrecjach występują ślimaki. Najpospolitsze z nich to roślinożerne Cerithiidae *Cryptaulax* (liczne gatunki), przytulone do powierzchni dna filtrujące Aporrhaidae *Dicroloma cochleata*, *Pietteia pellati* i *P. subbicarinata* oraz być może drapieżny przodek dzisiejszych Buccinidae *Astandes conspicuus*.

Poza zróżnicowanymi gatunkowo ślimakami i małżami, bentos bogaty był we wszystkie znane do dzisiaj gromady szkarłupni: liliowce, jeżowce, rozgwiazdy, wężowidła i strzykwy. Niestety, ze względu na charakterystyczną anatomię szkieletu szkarłupni, który złożony jest z wielu płytek połączonych ze sobą tkanką miękką, rozpada się on bardzo szybko po śmierci zwierzęcia, co praktycznie uniemożliwia ich dokładną identyfikację. To sprawia, iż prawdziwe zróżnicowanie szkarłupni z Łukowa na szczeblach rodzaju czy gatunku nie jest znane. Oprócz szkarłupni, muliste dno zamieszkiwały również pierścienice z grupy wieloszczetów. Gatunki mobilne, swobodnie poruszające się po dnie, zachowały się w konkrecjach wapiennych tylko w postaci uwęglonych, pierwotnie chitynowych, elementów ich aparatu szczękowego (skolekodontów). Wieloszczety osiadłe natomiast (z rodziny Serpulidae), zachowały się jako kalcytowe rurki przycementowane do muszli i szkieletów innych organizmów. Towarzyszyły im inne organizmy przytwierdzające się do twardego podłoża: niewielkie, kolonijne mszywioly oraz pióroskrzelne rabdopleury. Te ostatnie, ze względu na organiczny, białkowy szkielet, bardzo rzadko zachowują się w stanie kopalnym. W Łukowie zachowały się one w konkrecjach wapiennych, z których wytrawione zostały kwasem octowym.

Dno kelowejskiego morza zamieszkiwane było również przez organizmy mikro-

skopijnych rozmiarów, które zachowały się dzięki ich kalcytowym szkielecikom. Należą tutaj otwornice (Protista) oraz drobne skorupiaki – małżoraczki. Te ostatnie reprezentowane są przez 17 gatunków.

Stan zachowania skamieniałości

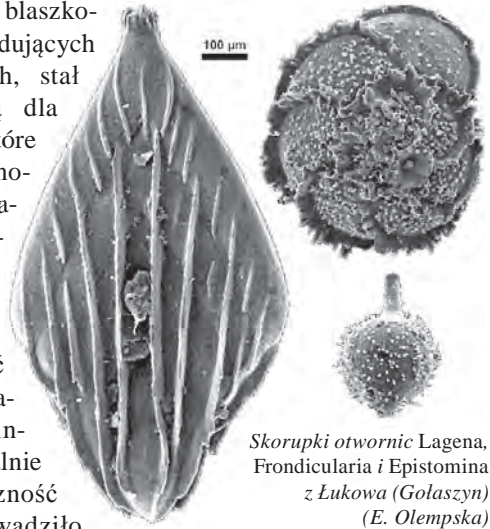
Jedną z najważniejszych cech, obok liczebności, która wyróżnia skamieniałości łukowskie jest ich stan zachowania. Nie tylko są one niezdeformowane i często kompletne, lecz zachowały oryginalną mineralogię szkieletu. Dotyczy to zwłaszcza aragonitowych muszli głowonogów i ślimaków. Zazwyczaj aragonit, jako niestabilna faza węgla wapnia, szybko ulega rozpuszczeniu, bądź z czasem przechodzi w bardziej stabilną fazę – kalcyt. W przypadku skamieniałości łukowskich, zwłaszcza głowonogów, aragonit jest widoczny w postaci mieniącej się wielokolorowo masy perłowej. To właśnie dzięki zachowanemu pierwotnemu aragonitowi w muszlach amonitów, poprzez badania stabilnych izotopów tlenu, możliwe było uzyskanie danych o temperaturze wód morskich, w których żyły zwierzęta.

Na uwagę zasługuje drewno nagonasiennych roślin *Xenoxylon*. Wyraziste słoje dowodzą, że drzewa te rosły w klimacie z wyraźnymi porami roku. Chociaż makroskopowo stan zachowania jest przeciętny, to sygnał biochemiczny jest wyjątkowo interesujący. Dzięki metodom analitycznym geochemii organicznej okazało się, iż skamieniałości te wciąż zawierają oryginalne organiczne cząsteczki, takie jak ferruginol i sugiol, pozwalające na zaklasyfikowanie ich w obrębie współczesnych rodzin roślin szpilkowych, takich jak Cupressaceae (cyprysowate) lub Podocarpaceae (zastrzalino-wate). Podobne związki organiczne zostały już wcześniej odkryte w środkowojurajskim drewnie z okolic Częstochowy, zachowanym w konkrecjach węglanowych spoczywających w obrębie osadu ilastego. Dlatego też, ich przetrwanie było wynikiem szczególnych warunków osadzania na dnie zbiornika i diagenety wewnątrz osadu.

Zarówno pierwotny aragonit w muszlach mięczaków, jak i oryginalne związki organiczne w strukturze drewna, zachowały się przede wszystkim dzięki szybkiemu pogrzebaniu szczątków przez drobnoziarnisty

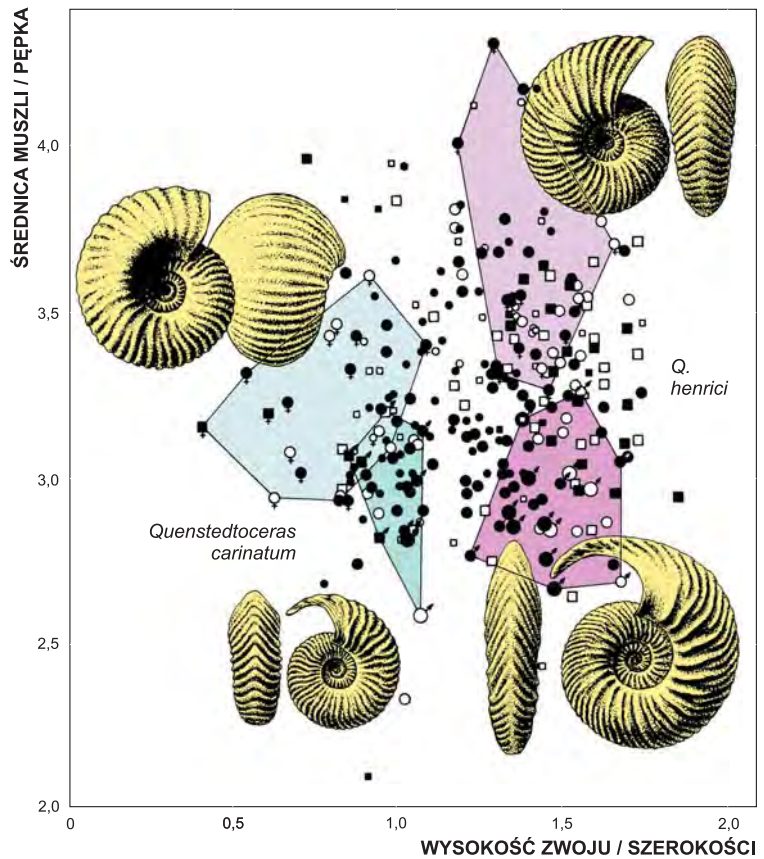
ił. Osad ilasty, dzięki blaszkowatemu pokrojowi budujących go minerałów ilastych, stał się skuteczną barierą dla wód zewnętrznych, które w normalnych okolicznościach łatwo penetrowałyby osad, przyczyniając się do szybkiego utleniania i degradacji tego typu związków. Dodatkowo, aktywność bakterii na zdeponowanych szczątkach roślinnych i zwierzęcych lokalnie podwyższała alkaliczność środowiska, co prowadziło do powstawania wokół nich dodatkowego medium ochronnego – konkrecji wapiennych. Te diagenetyczne struktury, szybko i sukcesywnie twardniejąc wewnątrz osadu nie tylko chroniły szczątki przed migrującymi wodami porowymi i deszczowymi, lecz również przed naciskiem nadległego osadu, którego z czasem przybywało. Stąd skamieniałości łukowskie zachowane w konkrecjach są niezdeformowane.

Należy tutaj wspomnieć, iż łukowskie konkrecje węglanowe zawierające skamie-



Skorupki otwornic Lagera, Frondicularia i Epistomina z Łukowa (Golaszyn) (E. Olempska)

Rozkład zmienności muszli amonitów *Quenstedtoceras* z Łukowa wskazujący na występowanie dwu dymorficznych gatunków; kształt punktów wskazuje pochodzenie z czterech konkrecji, małe punkty odnoszą się do osobników młodocianych, których płęć nie została rozpoznana (Dzik 1990)



100 μm



Małżoraczek Nephrocythere
(E. Olempska)

niałości nie są wyjątkiem w osadach jurajskich na obszarze Polski. Występują one również w środkowojurajskich (późny bajos i baton) częstochowskich iłach rudonośnych, odsłaniających się w licznych wyrobiskach cegielnianych na obszarze od Zawiercia po Wieluń na Wyżynie Częstochowskiej. Choć zawierają one również liczne skamieniałości, w tym aragonitowe muszle mięczaków, to jednak ich stan zachowania daleko odbiega od znanego z Łukowa. Zwykle muszle aragonitowe są zdeformowane i poprzecinane żyłami

mineralnymi, a te niezdeformowane są zamienione w kalcyt. Jurajskie skamieniałości z Łukowa nie mają sobie równych.

Znaczenie skamieniałości łukowskich

Kelowejskie skamieniałości z Łukowa mają ogromne znaczenie naukowe. Dowodem tego jest przede wszystkim publikacja Henryka Makowskiego z 1963 roku, zatytułowana *Problem of sexual dimorphism in ammonites* (Problem dymorfizmu płciowego u amonitów), w której na podstawie doskonale zachowanych i licznych muszli amonitów łukowskich została udowodniona morfologiczna odmienność płci u tej grupy wymarłych organizmów. Wykazując, iż dany gatunek amonitów charakteryzował się występowaniem w populacji osobników mających większe (makrokonchy) i mniejsze (mikrokonchy) muszle, Henryk Makowski przyczynił się do rewolucji w podejściu do ich paleobiologii i taksonomii. Równoległe z nim nad zagadnieniem dymorfizmu amonitów pracował John H. Callomon (1928–2010), profesor chemii na University College of London, zajmujący się amonitami jako hobby. Publikacja rok wcześniej notatki o dymorfizmie dała Henrykowi Makowskiemu formalne pierwszeństwo odkrycia.

Obecnie większość badaczy amonitów jest przekonana, iż każdy gatunek amonitów jest reprezentowany w stanie kopalnym przez większe muszle samic oraz mniejsze samców, które na dojrzałym etapie rozwoju nie tylko różniły się wielkością, ale również morfologią. Fakt ten ma nie tylko ogromne znaczenie w paleobiologii amonitów, lecz również w stratygrafii i analizach paleobiogeograficznych. Niestety, pomimo wielu dowodów na obecność dymorfizmu płciowego u wielu gatunków amonitów (szczególnie mezozoicznych), nie wszyscy specjaliści skłaniają się ku biologicznemu podejściu do ich taksonomii. Idąc za starą tradycją, wciąż używa się odrębnych nazw gatunkowych, a nawet rodzajowych, w stosunku do makro- i mikrokonch, nawet w przypadku, gdy ich relacja dymorficzna jest dobrze ustalona.

Nie ma co do tego wątpliwości w odniesieniu do występujących w Łukowie gatunków rodzajów *Quenstedtoceras* i *Kosmoceras*. Wykazują one typową dla amonitów jurajskich różnorodność kształtów i urzeź-



Różnorodność kształtów muszli młodocianych samic i dorosłych samców amonitów *Quenstedtoceras* z Łukowa (Dzik 1990)

bienia, w przypadku samic *Quenstedtoceras* od muszli płasko dyskowatych po kuliste. Nadzwyczajna obfitość okazów, stosunkowo łatwych do wydobycia z kongrecji (więcej niż sto na kilogram skały) umożliwiła ilościowe określenie zakresu zmienności wewnątrzgatunkowej, co rzadko udaje się w odniesieniu do innych jurajskich amonitów. Stan zachowania, z niezmienną mimo nietrwałości aragonitu mineralogią muszli, umożliwia przy tym stwierdzenie, że okazy z pojedynczych kongrecji nagromadziły się w stosunkowo krótkim czasie.

Po pomierzeniu setek okazów okazało się, że mimo występowania kompletnego szeregu form pośrednich zarówno samce jak samice grupują się w dwie klasy. Reprezentują więc osobne gatunki: *Quenstedtoceras henrici* o płaskich muszlach i *Q. carinatum* o muszlach pękatych. Być może formy pośrednie są przejawem zdolności do krzyżowania się między nie do końca rozdzielonymi gatunkami, a może to w niezachowanych częściach miękkich ukrywały się rzeczywiste odmienności między gatunkami a muszle nie wystarczają do ich rozpoznania. Równie zmienne amonity *Kosmoceras* reprezentują prawdopodobnie tylko jeden gatunek, *K. spinosum*.

Amonity łukowskie, dzięki swojemu szczególnemu stanowi zachowania, pozwoliły szczegółowo prześledzić strukturę ich muszli, a także rozwój embrionalny i postembrionalny – etapy wzrostu trudne do ustalenia, gdy w grę wchodzi materiał o standardowym stanie zachowania.

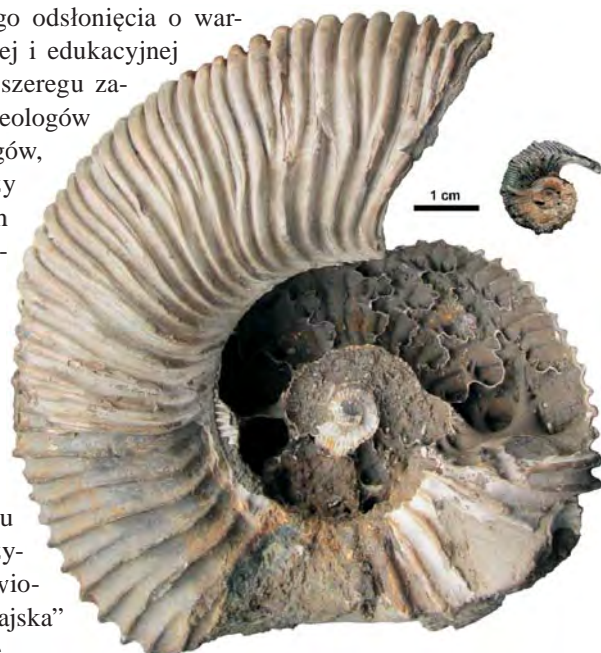
Doskonale zachowany pierwotny materiał szkieletowy skamieniałości zachowanych w kongrecjach łukowskich, niewątpliwie cenny jest również z punktu widzenia paleoekologii i rekonstrukcji środowiska. Już w latach 80-tych kanadyjski geochemik Uwe Brand pokazał potencjał muszli amonitów w odzyskiwaniu informacji na temat paleotemperatur kelowejskiego morza na podstawie zawartych w nich stabilnych izotopów tlenu. Tego typu badania wciąż czekają na rozszerzenie na inne grupy organizmów, od planktonowych otwornic po bentosowe ślimaki czy małże. Dane izotopowe dostarczyłyby istotnych informacji na temat trybu życia i wzrostu

organizmów, jak i struktury termicznej i potencjalnych zmian temperaturowych w kelowejskim basenie. Niestety, obecna sytuacja nie sprzyja eksploatacji bogatych w skamieniałości kongrecji, jako że teren wyrobiska w Łapiguzie jest od dawna zalany a innych, dobrych odsłoneń brak. Pozostaje mieć nadzieję, że w niedalekiej przyszłości lokalny samorząd zdecyduje się na utworzenie odpowiedniego odsłoneń o wartości naukowej i edukacyjnej zarówno dla szeregu zawodowych geologów i paleontologów,

jak i rzeszy spragnionych wiedzy miłośników przyrody. A miejsce pod tego typu inicjatywę istnieje – jest nim utworzony w 1980 roku Rezerwat Przyrody Nieożywionej „Kra Jurajska” w Gołaszynie.



Muszle samicy i samca *Quenstedtoceras carinatum* z Łukowa (J. Dzik)



Muszle samicy i samca *Kosmoceras spinosum* z Łukowa (J. Dzik)

Literatura

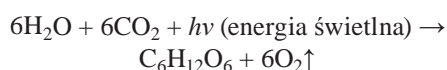
- Bandel, K. & Kulicki, C. 1988. Belemnite with an aragonitic rostrum. *In*: J. Wiedmann & J. Kullmann (eds.), *Cephalopods – Present and Past*, 303–316. Schweitzerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Brand, U. 1986. Paleoenvironmental analysis of Middle Jurassic (Callovian) ammonoids from Poland: trace elements and stable isotopes. *Journal of Palaeontology* 60, 293–301.
- Callomon, J.H. 1963. Sexual dimorphism in Jurassic Ammonites. *Transactions of the Leicester Literary and Philosophical Society* 57, 1–56.
- Callomon, J.H. 1985. The evolution of the Jurassic ammonite family Cardioceratidae. *Special Papers in Palaeontology* 33, 49–90.
- Callomon, J.H. & Wright, J.K. 1989. Cardioceratid and kosmoceratid ammonites from the Callovian of Yorkshire. *Palaeontology* 32, 799–836.
- Coleman, M.L., Gruszczynski, M., Hudson, J.D., Kulicki, C., & Isaacs, M.E. 1997. Precise determination of seasonal temperature variation from the prepubescent stage of an exceptionally-preserved female Jurassic ammonite. *Seventh Annual VM Goldschmidt Conference, LPI contrib.* 921, 53–54. Lunar & Planetary Institute, Houston.
- Dauphin, Y. 1990. Analyse microstructurale des tests de Mollusques du Callovien de Lukow (Pologne) – comparaison de l'état de conservation de quelques types structuraux majeurs. *Revue de Paléobiologie* 9, 27–36.
- Duff, K.L. 1978. Bivalvia from the English Lower Oxford Clay (Middle Jurassic). *Palaeontographical Society Monograph* 132, 1–137.
- Dzik, J. 1984. Phylogeny of the Nautiloidea. *Palaeontologia Polonica* 45, 1–255.
- Dzik, J. 1986. Uncalcified cephalopod jaws from the Middle Jurassic of Poland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1986, 405–417.
- Dzik, J. 1990. The concept of chronospecies in ammonites. *In*: G. Pallini, F. Cecca, S. Cresta, & M. Santantonio (eds.), *Atti del secondo convegno internazionale Fossili Evoluzione Ambiente, Pergola 25–30 ottobre 1987*, 273–289. Pergola.
- Garbowska, J. & Wierzbowski, A. 1967. Some holothurian sclerites from the Jurassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 12, 523–541.
- Gedl, P. 2008. Dinoflagellate cysts from Callovian of Łuków (Poland) – a re-examination. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 247, 209–269.
- Kaim, A. 2004. The evolution of conch ontogeny in Mesozoic open sea gastropods. *Palaeontologia Polonica* 62, 1–183.
- Kaim, A. 2008. A review of gastropods from a Callovian (Middle Jurassic) glacial drift at Łuków, Eastern Poland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 247, 161–176.
- Krischtawofitsch, N. 1896. Jura-Gebirge in der Umgegend von Lukow, Gouvernement Sedlic. *Annuaire Géologique et Minéralogique de la Russie* 2, 8–13.
- Kulicki, C. 1969. The discovery of *Rhabdopleura* (Pterobranchia) in the Jurassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 14, 537–551.
- Kulicki, C. 1979. The ammonite shell: its structure, development, and biological significance. *Palaeontologia Polonica* 39, 97–142.
- Kulicki, C. & Szaniawski, H. 1972. Cephalopod arm hooks from the Jurassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 17, 379–419.
- Lewiński, J. & Samsonowicz, J. 1918. Oberflächengestaltung, Zusammensetzung und Bau des Untergrundes des Diluviums im östlichen Teile des nord-europäischen Flachlandes. *Prace Towarzystwa Naukowego Warszawskiego* 31, 1–118.
- Makowski, H. 1952. La faune Callovienne de Łuków en Pologne. *Palaeontologia Polonica* 4, 1–62.
- Makowski, H. 1962. Recherches sur le dimorphisme sexual chez les Ammonoides (Note préliminaire). *In*: E. Passendorfer (ed.), *Księga pamiątkowa ku czci profesora Jana Samsonowicza*, 31–55. Wydawnictwa Geologiczne, Warszawa.
- Makowski, H. 1963. Problem of sexual dimorphism in ammonites. *Palaeontologia Polonica* 12, 1–92.
- Marynowski, L., Zatoń, M., & Karwowski, L. 2008. Early diagenetic conditions during formation of the Callovian (Middle Jurassic) carbonate concretions from Łuków (eastern Poland): evidence from organic geochemistry, pyrite framboid diameters and petrographic study. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 247, 191–208.
- Marynowski, L., Philippe, M., Zatoń, M., & Hautevelle, Y. 2008. Systematic relationships of the Mesozoic wood genus *Xenoxylon*: an integrative biomolecular and palaeobotanical approach. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 247, 177–189.
- Miecznik, J.B. 2014. Profesor Henryk Makowski, klasyk paleobiologii amonitów. *Przegląd Geologiczny* 62, 134–138.
- Mizerski, W. & Szamalek, K. 1985. Charakterystyka geologiczno-surowcowa kelowejskich skał ilastych kry lodowcowej w rejonie Gołyszyna k. Łukowa. *Kwartalnik Geologiczny* 29, 369–392.
- Morawski, J. 1954. Materiały do znajomości kry jurajskiej pod Łukowem. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, Lublin – Polonia* 9, 1–45.
- Morawski, J. 1955. Kra jurajska spod Łukowa w świetle prac wiertniczych. *Przegląd Geologiczny* 9, 440–441.
- Olempska, E. & Błaszczak, J. 2001. A boreal ostracod assemblage from the Callovian of the Łuków area, Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 46, 553–582.
- Salamon, M.A. 2008. The Callovian (Middle Jurassic) crinoids from the black clays of the Łuków area, eastern Poland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 247, 133–146.
- Salamon, M.A. & Zatoń, M. 2008. New research on the classical Middle Jurassic locality at Łuków, eastern Poland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 247, 129–131.
- Szaniawski, H. 1974. Some Mesozoic scolecodonts congeneric with Recent forms. *Acta Palaeontologica Polonica* 19, 179–199.
- Villier, L. 2008. Sea star ossicles from the Callovian black clays of the Łuków area, eastern Poland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 247, 147–160.
- Zatoń, M. 2011. Skarb z północy. *Rocznik Muzeum Ewolucji Instytutu Paleobiologii PAN* 3, 2–9.

Życie w mroku – historia głębokomorskiej chemosymbiozy

Krzysztof HRYNIEWICZ

Zdecydowana większość życia na Ziemi działa dzięki fotosyntezie. Polega ona na łączeniu prostych cząsteczek związków nieorganicznych – wody i dwutlenku węgla, w bardziej złożone organiczne cząsteczki glukozy przy wykorzystaniu energii promieniowania słonecznego. Biologiczne znaczenie tego procesu jest ogromne – będący produktem ubocznym fotosyntezy tlen jest pożytkowany w procesie oddychania przez rośliny, zwierzęta i drobnoustroje a glukoza stanowi bazę energetyczną do funkcjonowania łańcucha pokarmowego. Zaczyna się on na organizmach fotosyntetyzujących (producentach) i przebiega poprzez roślino- i mięsożerców (konsumentów różnych rzędów) do grzybów i bakterii (reducentów), rozkładających martwą materię organiczną na proste związki nieorganiczne.

Uproszczony wzór chemiczny fotosyntezy z fotolizą wody:



wskazuje, że jest ona procesem endoenergetycznym tzn. takim, który dla podtrzymania wymaga zewnętrznego źródła energii. W warunkach naturalnych jest to światło słoneczne, którego kwanty są wychwytywane za pośrednictwem zielonych barwników (chlorofilów).

Skoro życie na Ziemi funkcjonuje w oparciu o fotosyntezę, można przyjąć założenie, że będzie występować głównie tam, gdzie dociera światło słoneczne. Spośród 510 mln km² powierzchni naszej planety 149 mln km², czyli ok. 29%, to lądy, do których powierzchni ma dostęp światło słoneczne i na których fotosynteza może przebiegać. Pozostałe 362 mln km², czyli ok. 71% to pokryte wodą dno morskie. Jedynie cienka, wierzchnia warstwa wody oceanicznej, nazywana strefą fotyczną, jest naświetlona wystarczająco dla przebiegu fotosyntezy.

Głębokość strefy fotycznej nie jest stała ani w czasie, ani w przestrzeni; na przykład w zimnych morzach borealnych w czasie zakwitnięcia fitoplanktonu sięga zaledwie do kilku metrów w głąb. Podobnie jest w pobliżu ujść rzek, gdzie znaczna ilość przyniesionej przez nie zawiesiny zmniejsza przejrzystość wody. Inaczej jest np. w wielkich wirach oceanicznych na Pacyfiku (*oceanic gyres*), gdzie wirowy ruch mas wody odcina dopływ zawiesiny do centralnych partii, co zwiększa przejrzystość wody nawet do około 200 m w głąb.

Maksymalna głębokość oceanu światowego znacząco przekracza owe 200 m i zbliża się do 11 000 m (Głębia Challenger w południowej części Rowu Mariańskiego), a średnia do 3700 m. Niezależnie więc od lokalnych wahań przejrzystości wody, zdecydowana większość wielkiego biotopu, jakim jest dno morskie, jest permanentnie poza zasięgiem światła słonecznego. Wydawać mogłoby się, że życie musi tam funkcjonować jedynie w oparciu o redystrybucję materii organicznej, wytworzonej na lądzie i w strefie fotycznej. Jest to słuszne założenie i zdecydowana większość bentosu głębokowodnego to drapieżniki oraz padlino- i detrytosożercy. Jest jednak pewna wąska grupa środowisk, które wylamują się z tego schematu i zasiedlone są przez masowo występujące organizmy samożywne, funkcjonujące w oparciu o proces chemosyntezy.

Chemosynteza w środowiskach morskich

Podwaliny pod zrozumienie procesu chemosyntezy zostały położone jeszcze w XIX wieku przez mikrobiologa Sergieja N. Winogradskiego (1856–1953). Na odkrycie pierwszych głębokomorskich ekosystemów opartych w całości o ten proces biochemiczny przyszło jednak czekać na publikację Petera Lonsdale z 1977 roku.

Na głębokości niemal 2500 m nieopodal Wysp Galapagos odkryto wtedy ekosystemy chemosyntezy w sąsiedztwie kominów hydrotermalnych, czyli podmorskich źródeł przegrzanej (do 450°C) i nasyconej związkami chemicznymi wody. Są one przywiązane do osiowej strefy ryftów oceanicznych, tzn. liniowych stref, gdzie dochodzi do poziomego rozciągania skorupy oceanicznej, jej pękania i związanego z tym wulkanizmu. Przegrzana woda uwalniana w kominach hydrotermalnych to nic innego jak woda morska, która uległa podgrzaniu do bardzo wysokich temperatur w uszczelinionej skorupie oceanicznej. Dlaczego zatem wydostająca się w kominach hydrotermalnych woda morska może podtrzymywać zespoły faunistyczne, oparte na chemosyntezie, a zwykła woda morska nie? Przyczyną jest wysoka zawartość siarczków w wodzie, uwalnianej przez kominy hydrotermalne. Zredukowane (beztlenowe) związki siarki powstają z siarczanów (czyli utlenionych związków siarki), rozpuszczonych w wodzie morskiej. Kiedy woda dostaje się do sieci szczelin w skorupie oceanicznej, w wysokiej temperaturze siarczany oddają tlen zawartym w skorupie oceanicznej związkom chemicznym, czyli ulegają redukcji do siarkowodoru.

To właśnie siarkowódór, zawarty w wydobywającej się z kominów hydrotermalnych przegrzanej wodzie morskiej, jest podstawą dla funkcjonowania zespołów organizmów chemosyntetyzujących. Reakcja chemosyntezy siarkowodoru jest przeprowadzana przez mikroorganizmy chemoautotroficzne utleniające związki siarki (chemoautotrofy siarkowe) a jej uproszczony wzór to:



W odróżnieniu od fotosyntezy, która wymaga światła słonecznego, chemosynteza siarkowodoru i inne reakcje chemosyntezy nie wymagają zewnętrznego źródła energii i są reakcjami egzoenergetycznymi. Reakcja ta może przebiegać tak długo, jak długo panują warunki sprzyjające rozwojowi chemoautotrofów siarkowych oraz jak długo dostępne są substraty, niezbędne do jej przeprowadzenia.

Środowiskiem funkcjonującym na zasadach bardzo zbliżonych do kominów hydrotermalnych są źródła węglowodorowe (w literaturze zamiennie używane są terminy *cold seeps*, *hydrocarbon seeps*, *me-*

thane seeps, które są bliskoznaczne, chociaż nie tożsame). Są to ośrodki podmorskiej emisji węglowodorów, z których najpowszechniejszym jest najprostszy z nich – metan (CH₄). Zachodzi zatem pytanie – skoro podstawą dla chemosyntezy w środowisku morskim jest siarkowódór, dlaczego źródła węglowodorowe (emitujące węglowodory), są zbliżone do kominów hydrotermalnych (emitujących siarkowódór)? Istotą zrozumienia tego zagadnienia jest reakcja tzw. anaerobowego utleniania metanu (*Anaerobic Oxidation of Methane* – AOM). Jest to proces, w którym metan jest utleniany anaerobowo przez mikrobialne konsorcjum archeonów i bakterii z wykorzystaniem tlenu zabranego z anionu siarczanowego (SO₄²⁻) w myśl reakcji:



Chociaż niezbędny dla chemosyntezy siarkowódór nie jest emitowany w źródłach węglowodorowych, jest jednym z produktów zachodzącej tam reakcji anaerobowego utleniania metanu. Istotne, że jest to reakcja anaerobowa, zachodząca przy nieobecności wolnego tlenu. W zdecydowanej większości środowisk morskich zachodzi w osadzie, a w konsekwencji tam właśnie następuje akumulacja siarkowodoru. Jest to istotna różnica względem kominów hydrotermalnych, gdzie siarkowódór jest uwalniany bezpośrednio do wody morskiej.

Na zbliżonej zasadzie działają również ekosystemy, zlokalizowane wokół zatopionej padliny wielorybów czy kłód drewna. Są one jednak słabiej zbadane.

Chemosymbioza w środowiskach morskich

Chemoautotrofy siarkowe w kominach hydrotermalnych mogą żyć swobodnie albo w relacji symbiotycznej ze zwierzętami. Symbioza ze zwierzętami jest najlepiej zbadana w odniesieniu do wieloszczetów z grupy rurkoczułkowców, małżów z grupy solemydów, thyasiridów, lucinidów, vesicomidów i bathymodiolinów, niektórych ślimaków z grupy abyssochrysoidów oraz skorupiaków.

Najmocniej związane ze swoimi symbiontami są siboglinidy (rurkoczułkowce). W toku ewolucji całkowicie utraciły przewód pokarmowy i zdolność pobierania

pokarmu. Odżywiają się wyłącznie za pośrednictwem symbiontów, które przechowują w specjalnym organie – trofosomie. Jest to wór obejmujący znaczną część jamy ciała i całkowicie wypełniany symbiontami. Substraty, niezbędne do przeprowadzania chemosyntezy, są dostarczane do trofosomu i żyjących w nim bakterii przez gospodarza.

W zależności od tego, w jakim środowisku żyją siboglinidy, mogą czerpać siarkowodor z innych źródeł. Siboglinidy z kominów hydrotermalnych, których przykładem jest *Riftia pachyptila*, pobierają siarczek z wody za pośrednictwem skrzeli. Z kolei siboglinidy ze źródeł węglowodorowych (takie jak *Lamellibrachia luymesii*) wrastają jednym z końców rurki w osad i pobierają stamtąd siarkowodor.

Małże należą do najpowszechniejszych bezkręgowców chemosymbiotycznych ale ich stopień integracji z symbiontami jest zróżnicowany. W wypadku thyasiridów jedynie niektóre gatunki są chemosymbiotyczne. To samo dotyczy się vesicomidów, chociaż w wypadku tej rodziny gatunki z symbiontami zdecydowanie przeważają liczebnie nad niechemosymbiotycznymi. W wypadku solemyidów, lucinidów, i bathymodiolinów, wszyscy znani ich przedstawiciele żyją w symbiozie z chemoautotrofami siarkowymi (a niektóre z bathymodiolinów dodatkowo z chemoautotrofami metanowymi). Stopień uwstecznienia przewodu pokarmowego jest różny; od całkowitego (np. u *Solemya tagiri*) poprzez daleko idącą redukcję (np. o vesicomida „*Ectenagena*” *extenta*) aż po w pełni funkcjonalny przewód pokarmowy (u niektórych gatunków z rodzaju *Thyasira*). Wszystkie małże kultywują symbionty w obrębie skrzeli i tam muszą dostarczyć siarkowodor. Mogą to robić na różny sposób. Solemyidy, thyasiridy i lucinidy są infaunalne i pompują z głębi osadu do jamy ciała wodę z rozpuszczonym siarczkiem, używając wydłużonej i silnie umięśnionej nogi. Vesicomidy są semi-infaunalne i umiejscawiają się w osadzie ponad siarczkiem, a następnie „zanurzają” w nim swoją bogato ukrwioną nogę. Siarkowodor dostaje się do krwiobiegu, a następnie jest transportowany do skrzeli, gdzie znajdują się symbionty (zatrucia siarkowodorem vesicomidy unikają dzięki bardzo dużej cząsteczce hemoglobiny, która przyłącza i tlen i siarkowodor ale izoluje



Małż solemyid *Solemya* (Petrasma) cf. woodwardiana z najwcześniejszej kredy Spitsbergenu

je przestrzennie od siebie). Bathymodioliny dostarczają siarczek bezpośrednio z wodą, pompowaną do skrzeli.

Jedynie nieliczne ślimaki żyją w symbiozie z chemoautotrofami. Są to przedstawiciele rodzajów *Alviniconcha* i *Ifremeria*, które kultywują symbionty w obrębie przerośniętych skrzeli. Zdecydowana większość abyssochryssoidów, chociaż występują w kominach hydrotermalnych, źródłach węglowodorowych i zbliżonych środowiskach, nie żyją w symbiozie z chemoautotrofami siarkowymi i są cudzożywne.

Skorupiakami typowymi dla kominów hydrotermalnych i źródeł węglowodorowych są krewetki z grupy alvinocarididów. Ich symbionty znajdują się na wyspecjalizowanych wyrostkach oraz wyściełają wewnętrzną powierzchnię komory skrzelowej. Krewetki dostarczają im siarkowodoru, pływając na granicy wody wyrzucanej z kominu hydrotermalnego i wody morskiej.

Nie wszystkie grupy chemosymbiotyczne są ograniczone do kominów hydrotermalnych i źródeł węglowodorowych. Niektóre małże, np. lucinidy czy thyasiridy, występują masowo w innych środowiskach, gdzie powstaje siarkowodor, takich jak namorzyny czy zanieczyszczone materią organiczną dna fiordów. Z reguły jednak są to inne gatunki bądź rodzaje niż charakterystyczne dla kominów hydrotermalnych czy źródeł węglowodorowych. Większość chemosymbiotycznych małżów jest wyraźnie większych rozmiarów od swoich niechemosymbiotycznych krewniaków. Na przykład, chemosymbiotyczne thyasiridy z rodzaju *Conchocele* przekraczają 160 mm długości, podczas gdy większość ich niechemosymbiotycznych krew-



Małż thyasirid *Cretaxinus hurumi* z najwcześniejszej kredy Spitsbergenu

niaków z rodzaju *Mendicula* lub *Axinulus* rzadko przekracza kilka milimetrów długości. Znaczne rozmiary, oraz masowe występowanie zespołów jedno- bądź kilkugatunkowych, są jednymi z charakterystycznych cech faun środowisk chemosyntezy.

Pochodzenie dzisiejszej fauny środowisk chemosyntezy

Dzisiejsze głębokowodne fauny kominów hydrotermalnych oraz źródeł węglowodorowych składają się głównie z małżów, zwłaszcza vesicomydów i bathymodioliinów, a w mniejszym stopniu ze ślimaków (abysochrysoidów), siboglinidów i skorupiaków. Hipotezą, która została postawiona na początku badania głębokomorskich środowisk chemosyntezy, była reliktowość ich fauny. Fauny ta miały być członkami grup

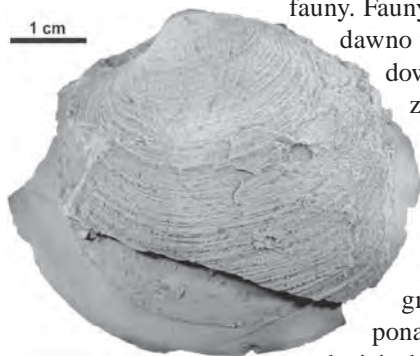
dawno wymarłych w normalnych środowiskach morskich, które zostały zepchnięte do kominów hydrotermalnych i źródeł węglowodorowych i przystosowały się do życia w nich. Choć ta hipoteza w dalszym ciągu pokutuje w literaturze i programach popularnonaukowych, ponad 30 lat badań doprowadziło do jej obalenia. W miarę gromadzenia i analizowania danych stwierdzono, że fauna środowisk chemosyntezy ma skład i historię zbliżoną do otaczającej fauny głębokomorskiej. Oznacza to, że gatunki, wchodzące w jej skład to wysoce wyspecjalizowani przedstawiciele tych samych wyższych grup systematycznych, które są powszechne w środowiskach głębokomorskich na całym świecie. Gatunki głębokomorskie charakteryzują się dłuższym czasem trwania oraz szerszym rozprzestrzeniem niż ich płytkowodni krewniacy, ale nie są to relikty.

Najlepszym przykładem tego są małże z grupy vesicomydów i bathymodioliinów, których najstarsze skamieniałości są datowane na środkowy eocen (około 46 milionów lat temu). Choć są dane, sugerujące, że mogą one być nieco starsze i wywodzić się z późnej kredy, to nie są one ewolucyjnie stare i swoim wiekiem są zbliżone do większości rodzajów dzisiejszej malakofauny morskiej. Pozostałe grupy małżów są ewolucyjnie starsze i znane od ordowiku (solemydy), syluru (lucynidy) i najwcześniejszej

kredy (thyasiridy). Najstarsze ich skamieniałości ze środowisk opartych na chemosyntezie pochodzą z późnego mezozoiku (jura i kreda). Choć te rodziny w większości są dość stare, współcześnie żyjące rodzaje do nich należące są w większości względnie młode. Podobnie wygląda wiek ślimaków, pochodzących z tych środowisk.

Najmniej wiadomo o ewolucji siboglinidów. Wynika to z tego, że zdecydowana większość cech, niezbędnych do poprawnej identyfikacji siboglinidów dotyczy tkanek miękkich, natomiast w stanie kopalnym znajdują się głównie zewnętrzne osłonki, bardzo do siebie podobne u wszystkich osiadłych wieloszczetów. Najstarsze skamieniałości identyfikowane jako siboglinidy pochodzą z syluru. Ponieważ są to tylko i wyłącznie pozostałości organicznych rurek, które poza siboglinidami budują jeszcze inne, osiadłe zwierzęta, nie ma pewności, czy te najstarsze rurki to rzeczywiście skamieniałości chemosymbiotycznych wieloszczetów. Nie wiadomo więc, czy siboglinidy to grupa o antycznym rodowodzie czy – podobnie jak niektóre inne grupy systematyczne, zamieszkujące środowiska chemosyntezy – jest względnie młoda. Zegar molekularny sugeruje, że siboglinidy z kominów hydrotermalnych i źródeł węglowodorowych powstały we wczesnej kredzie. Jeśli jest to poprawna interpretacja, to całość fauny dzisiejszych środowisk chemosyntezy wywodzi się z późnego mezozoiku i kenozoiku, a więc ma wiek zbliżony do wieku reszty fauny głębokomorskiej.

Dzisiejsze fauny środowisk chemosyntezy prawie nie zawierają brachiopodów. Inaczej wyglądało to w przeszłości. Od późnego dewonu (famenu) aż do wczesnej kredy (hoterywu) w środowiskach chemosyntezy bardzo częste były rhynchonellidowe brachiopody z nadrodziny dimerelloidów. Były to bardzo duże (do około 10 cm średnicy) brachiopody, które w źródłach węglowodorowych i kominach hydrotermalnych tworzyły masowe nagromadzenia do złudzenia przypominające nagromadzenia mięczaków chemosymbiotycznych. Czy ta nietypowa grupa brachiopodów w toku ewolucji przystosowała się do życia z chemoautotrofami, podobnie jak siboglinidy i niektóre mięczaki? Odpowiedź na to pytanie jest bardzo trudna. Dzisiejsze brachiopody nie wykazują powinowactwa do środowisk chemosyntezy, żadne z nich nie są również



Małż lucinid
Tehamatea rasmusseni
z najwcześniejszej kredy
Spitsbergenu

Fragment zwoju muszli
ślimaka *abysochrysoida*,
wiek nieznan, *Spitsbergen*

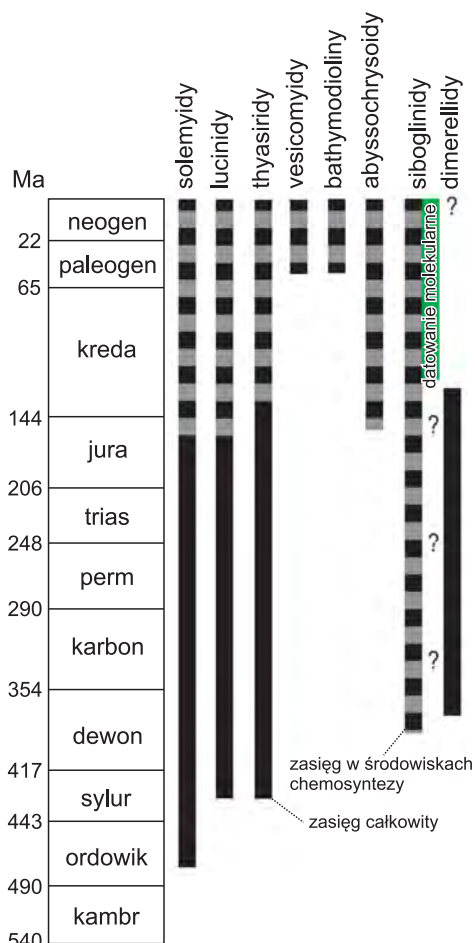


chemosymbiotyczne. Brakuje więc aktualistycznych przykładów, których moglibyśmy użyć do zrozumienia masowych nagromadzeń dimerelloidów w pradawnych środowiskach chemosyntezy. Wydaje się, że chemosymbioza wśród brachiopodów, chociaż możliwa, jest mniej prawdopodobna niż wśród wieloszczetów i mięczaków. Jedną z przyczyn może być względnie niewielka zawartość tkanki miękkiej u brachiopodów. Ponieważ symbionty w zdecydowanej większości przypadków są przechowywane w obrębie tkanek miękkich, mniejsza ich objętość wymusza raczej oszczędne wykorzystywanie tkanek miękkich i do funkcji im przypisanych (jak np. oddychanie). Jest jednak możliwe, że dimerelloidy przechowywały symbionty na muszli bądź lofoforze. Temu, że dimerelloidy rozwinęły symbiozę z chemoautotrofami, przeczy również metabolizm brachiopodów. Są one wolno rosnącymi metabolicznymi minimalistami i zdolne są do funkcjonowania w oparciu o niewielkie ilości pokarmu. Jest to fizjologia biegunowo odbiegająca od tej, którą charakteryzują się przedstawiciele grup z gatunkami chemosymbiotycznymi, tj. szybkim wzrostem oraz wydajnym pobieraniem pokarmu za pośrednictwem symbiontów. Po trzecie, brachiopody rozprzestrzeniają się za pośrednictwem larwy wyposażonej w żółtko. Jej czas przebywania w wodzie morskiej jest względnie krótki i nie dociera daleko od rodzica. A zdolność rozprzestrzeniania się na duże odległości jest niezbędna do wydajnego zasiedlania kominów hydrotermalnych i źródeł węglowodorowych, które są często odizolowane od siebie dziesiątkami bądź setkami kilometrów jałowego dna morskiego. Póki co, brakuje niezbitych dowodów, które mogłyby potwierdzić hipotezę o symbiozie dimerelloidów z chemoautotrofami. Ostatni przedstawiciele tej grupy zniknęli bezpowrotnie ze środowisk chemosyntezy we wczesnej kredzie. Niektóre miniaturowe i słabo zbadane rhynchonellidy, zamieszkujące kryptyczne środowiska (np. pustki w obrębie raf koralowych) są uznawane za potomków dimerelloidów.

Perspektywy badawcze

Obecnie większość badań kopalnych środowisk chemosyntezy koncentruje się na kilku podstawowych zagadnieniach. Pierwszym

z nich jest wypełnienie luk w zapisie kopalnym. Większość zapisu kopalnego pochodzi głównie z kredy i kenozoiku, podczas gdy starsze środowiska chemosyntezy są rzadkie. Obecnie znane jest, na przykład, jedynie jedno kopalne źródło węglowodorowe wieku triasowego, nie ma natomiast żadnego znanego przykładu permskiego. Nawet w obrębie względnie dobrze rozpoznanego interwału kredowo-kenozoicznego są luki, na przykład w paleocenie. Drugim istotnym zagadnieniem jest dokładniejsze zbadanie znanej już fauny kopalnych środowisk chemosyntezy, ponieważ w dalszym ciągu wiele z gatunków pozostało nieopisanych i ich przynależność systematyczna, pochodzenie i znaczenie ewolucyjne pozostają nieznanymi. Dotyczy to zarówno mięczaków, które są bardzo zróżnicowane, jak i mniej znanych grup, na przykład brachiopodów. Trzecim kierunkiem jest rozpoznanie i zbadanie mniej znanych środowisk chemosyntezy, zwłaszcza zatopionej padliny mezozoicznych gadów morskich oraz mezozoicznych zatopionych kłód drewna.



Zasięgi czasowe grup zwierzęcych omawianych w tekście

Literatura

- Amano, K. & Kiel, S. 2007. Fossil vesicomimid bivalves from the North Pacific region. *The Veliger* 49, 270–293.
- Boetius, A., Ravensschlag, K., Schubert, C.J., Rickert, D., Widdel, F., Gieseke, A., Amman, R., Jørgensen, B.B., Witte, U., & Pfannkuche, O. 2000. A marine microbial consortium apparently mediating anaerobic oxidation of methane. *Nature* 407, 623–626.
- Bright, M. & Lallier, F.H. 2010. The biology of vestimentiferan tubeworms. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 48, 213–266.
- Dando, P.R., Southward, A.J. & Southward, E.C. 2004. Rates of sediment sulphide oxidation by the bivalve mollusk *Thyasira sarsi*. *Marine Ecology Progress Series* 280, 181–187.
- Dubilier, N., Bergin, C. & Lott, C. 2008. Symbiotic diversity in marine animals: the art of harnessing chemosynthesis. *Nature Reviews: Microbiology* 6, 725–740.
- Campbell, K.A. 2006. Hydrocarbon seep and hydrothermal vent paleoenvironments and paleontology: past developments and future research directions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232, 362–407.
- Hilário, A., Capa, M., Dahlgren, T.G., Halanych, K.M., Little, C.T.S., Thornhill, D.J., Verna, C., & Glover, A.G. 2011. New perspectives on the ecology and evolution of siboglinid tubeworms. *PLoS ONE* 6, e16309.
- Kamenev, G.M., Nadochuy, V.A., & Kuznetsov, A.P. 2001. *Conchocele bisecta* (Conrad, 1849) (Bivalvia: Thyasiridae) from cold-water methane-rich areas of the Sea of Okhotsk. *The Veliger* 44, 84–94.
- Kiel, S. 2010. The fossil record of vent and seep mollusks. In: S. Kiel (ed.), *The Vent and Seep Biota: Aspects from Microbes to Ecosystems*. 255–277. Springer.
- Kiel, S. & Little, C.T.S. 2006. Cold seep mollusks are older than a general marine mollusk fauna. *Science* 313, 1429–1431.
- Kiel, S. & Amano, K. 2013. The earliest bathymodiolidin mussels: An evaluation of Eocene and Oligocene taxa from deep-sea methane seep deposits in western Washington State, USA. *Journal of Paleontology* 87, 589–602.
- Kiel, S., Glodny, J., Birgel, D., Bulot, L.G., Campbell, K.A., Gaillard, C., Graziano, R., Kaim, A., Lazăr, I., Sandy, M.R., & Peckmann, J. 2014. The paleoecology, habitat and stratigraphic range of the enigmatic Cretaceous brachiopod *Peregrinella*. *PLoS ONE* 9, e109260.
- Little, C.T.S., Maslennikov, V.V., Morris, N.J., & Gubanov, A.P. 1999. Two Palaeozoic hydrothermal vent communities from the southern Ural Mountains, Russia. *Palaeontology* 42, 1043–1078.
- Lonsdale, P. 1977. Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. *Deep-Sea Research* 24, 857–863.
- Martin, J.W. & Haney, T.A. 2007. Decapod crustaceans from hydrothermal vents and cold seeps: a review through 2005. *Zoological Journal of the Linnean Society* 135, 445–522.
- Oliver, G.P. & Killeen, I.J. 2002. The Thyasiridae (Mollusca: Bivalvia) of the British continental shelf and North Sea oil fields. *BioMôr Reports* 3, 1–73.
- Sandy, M.R. 2010. Brachiopods from ancient hydrocarbon seeps and hydrothermal vents. In S. Kiel (ed.), *The Vent and Seep Biota: Aspects from Microbes to Ecosystems*. 279–314. Springer.
- Sasaki, T., Warén, A., Kano, Y., Okutani, T. & Fujikura, K. 2010. Gastropods from Recent hot vents and cold seeps: systematics, diversity and life strategies. In S. Kiel (ed.), *The Vent and Seep Biota: Aspects from Microbes to Ecosystems*. 169–254. Springer.
- Taylor, J.D. & Glover, E.A. 2010. Chemosymbiotic bivalves. In S. Kiel (ed.), *The Vent and Seep Biota: Aspects from Microbes to Ecosystems*. 107–135. Springer.

Wodne hatterie – przegrane w ewolucyjnym wyścigu morskich gadów

Mateusz TAŁANDA

Mozazaury, plezjozaury, ichtiozaury – to pierwsze nazwy, które przychodzą na myśl, gdy mowa o wymarłych gadach morskich. Było ich jednak znacznie więcej. Talattozaury, plakodonty i hupehzuchy to tylko kolejne z nich. Dziś żyjące morskie gady to węże morskie (Hydrophinae), żółwie morskie, krokodyl różańcowy (*Crocodylus porosus*) i legwan morski (*Amblyrhynchus cristatus*). Jak to się stało, że gady tak często wkraczały w morską toń?

Morze zawsze kusiło swoimi skarbami. Żyjące w nim bezkręgowce i ryby to łakome kąski dla drapieżników. Tylko jak po nie sięgnąć? Ewolucyjna przygoda z morzem zwykle zaczynała się od wybrzeży, które zapewniały warunki ułatwiające przejście z lądu w morskie głębiny. W płytkich zatoczkach są one bardzo zmienne, a wahania temperatury i poziomu wody dają przewagę lądowym drapieżnikom nad wodnymi ofiarami i konkurentami.

Wodne życie ułatwia też budowa skóry gadów. Pokryta jest rogowymi łuskami i prawie nieprzepuszczalna dla wody. Gady morskie nie mają więc dużych problemów z gospodarką wodną w organizmie. Poruszanie się bocznymi wygięciami ciała jest skuteczne zarówno na lądzie, jak i w wodzie. Dlatego lądowe gady są dobrymi pływakami. Dobór naturalny łatwo zmienia długi ogon w płetwę. Była to preadaptacja wodno-lądowych, drapieżnych gadów, umożliwiająca doskonalenie pływackich umiejętności aż po pełne uzależnienie się od życia w morzu. Zdarzało się to wielokrotnie w historii świata żywego.

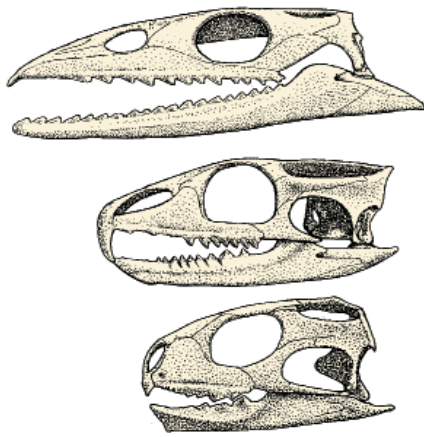
Krewni tuatary w jurajskim morzu

Morski epizod w swej historii miały również hatterie. Są to najbliżsi krewni jaszczu-

rek i węży. W erze dinozaurów przeżywały wielki rozkwit, jednak do dziś uchował się tylko jeden reliktowy gatunek na Nowej Zelandii nazywany tuatarą (*Sphenodon punctatus*). Zachowała ona w swej budowie wiele cech prymitywnych dla gadów, jak żebra brzuszne czy oko ciemieniowe. Jest bardzo podobna do swych mezozoicznych przodków, dlatego bywa określana mianem żywej skamieniałości. Choć łączy ją z jaszczurkami pokrój ciała, jej drogi ewolucyjne oddzieliły się od jaszczurek ponad 200 milionów lat temu.

Swoją karierę w ekosystemach ery dinozaurów hatterie zawdzięczały szczególnie uzębieniu. Ich zęby są zrosnięte ze szczękami i nie zachodzi ich wymiana, jak to ma zwykle miejsce u gadów. Jedynie w miarę wzrostu szczęk z tyłu wyrastają dodatkowe zęby. Wydawało by się, że taki typ budowy zębów dawał ich ewolucji wielkie pole manewru. Tak jednak nie było. Wśród wymarłych hatterii powstało wiele różnych specjalizacji pokarmowych – od owadożerności po roślinożerność, czy nawet miażdżenie oskorupionych ofiar.

Na początku jury jedna z linii ewolucyjnych tej różnicującej się wtedy grupy gadów wkroczyła do morza. Te morskie hatterie łączy się w rodzinę pleurozaurów (*Pleuroosauridae*). *Palaeopleurosaurus posidoniae* jest najstarszym ich znanym przedstawicielem. Żył na terenie dzisiejszych południowych Niemiec we wczesnej jurze (w epoce toarku), około 180 milionów lat temu. Na pierwszy rzut oka przypominał jeszcze swoich lądowych przodków, ale miał już pierwsze przystosowania do wodnego trybu życia. Przede wszystkim jego całe ciało było znacznie bardziej wydłużone niż u lądowych krewniaków. Dotyczyło to także głowy, która miała dodatkowo węższy dach czaszki, zmniejszając przez to opór wody podczas pływania. Jego nozdrza były przesu-

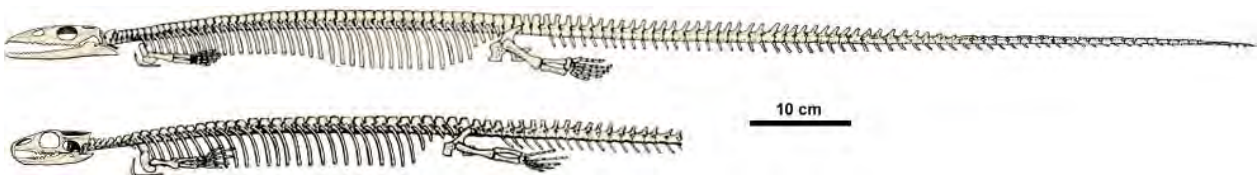


Ewolucja czaszki pleurozaurów od bliskiego ich przodka *Clevosaurus hudsoni* z późnego triasu (karnik) Anglii, przez *Palaeopleurosaurus posidoniae* z wczesnej jury (toarku) Wirtembergii po *Pleurosaurus goldfussi* z późnej jury (tytonu) Bawarii



Czaszka morskiej hatterii *Ankylosphenodon pachyostosis* z kredy (alb) Meksyku

Szkielety *Palaeopleurosaurus posidoniae* z wczesnej jury i *Pleurosaurus goldfussi* z późnej jury



nięte bardziej do góry, by jak najmniej się wynurzać podczas łapania oddechu. W porównaniu do przodków tułów miał 37 kręgów zamiast 24. Ich wyrostki kolczyste stały się szerokie. Patrząc z boku, z trójkątnych stały się kwadratowe, wypełniając prawie całkowicie przestrzeń między sobą. Jednocześnie pozostały silnie spłaszczone bocznie. Usprawniało to wężowate wyginanie się ciała na boki podczas pływania i ograniczało zbędne wygięcia w płaszczyźnie pionowej. Kręgi były mniej skostniałe, podobnie jak u wielu innych wodnych kręgowców. Kończyny w wodzie nie musiały już dźwigać ciała. Trochę się skurczyły, a skostnienie ich obręczy było mniejsze. Nadgarstek uległ uproszczeniu i ztracił część swej ruchomości. Dłoń pozostała jednak dobrze rozwinięta. Prawdopodobnie kończyny były używane głównie do wychodzenia na ląd dla złożenia jaj lub odpoczynku. Gdy *Palaeopleurosaurus* pływał, kończyny trzymał przy ciele, by zmniejszyć opór wody. Być może w związku z rybną dietą dalszej redukcji uległ dolny łuk skroniowy i zanikły zęby na kościach skrzydłowych.

Potomkowie *Palaeopleurosaurus* kontynuowali widoczne już u niego zmiany w budowie ciała. Doskonalipli pływackie zdolności uniezależniając się od środowiska lądowego. Ogon późniejszych o 30 milionów lat gatunków *Pleurosaurus* był już spłaszczony w płetwę, a ciało i głowa jeszcze bardziej wydłużone. Gady te nie potrafiły już odrzucać ogona, co czynią dla zmylenia drapieżników lądowe hatterie i jaszczurki. Tułów był jeszcze dłuższy niż wcześniej, składając się 50 lub 57 kręgów. Ich wyrostki stawowe jeszcze bardziej ułatwiały ruchy na boki. Kończyny były mocniej zredukowane – trudno było by im udźwignąć ciało na lądzie. Nozdrza przesunęły się dalej ku górze i tyłowi, niemal jak u waleni czy fitozaurów. Te pleuro-

zaury spędzały już prawdopodobnie prawie całe życie w morzu, żywiąc się rybami. Ich szczątki z późnej jury znaleziono na terenie Niemiec i Francji. Prawdopodobnie pleurozaurzy występowały także i u nas, bo morze przykrywało wtedy większość środkowej Europy. Pleurozaurzy nie osiągnęły jednak sukcesu. Pozostały słabo zróżnicowaną grupą morskich gadów, endemiczną dla Europy. Nie przetrwały końca jury. Nie była to jednak ostatnia próba kolonizacji mórz przez hatterie.

Kredowe morskie hatterie

W środkowej kredzie (alb) przed 100–110 milionami lat na obszarze dzisiejszego Meksyku żyła morska hatteria *Ankylosphenodon*, która była przystosowana do życia w morzu inaczej niż pleurozaurzy.

Jej zębra i górna część kręgów były mocno pogrubione. Podobne właściwości (zjawisko zwane pachyosteozą) miały zębra permskich słodkowodnych gadów mezozaurów i mają zębra dzisiejszych syren. Prawdopodobnie obciąża to zwierzę, pozwalając na łatwiejsze zanurzenie się. Kości kończyn *Ankylosphenodon* były słabo skostniałe, nie były jednak zmniejszone, jak u pleurozaurów. Nie był też wydłużony tułów. Świadczy to o tylko częściowo wodnym trybie życia. Dużą część życia spędzał zapewne na okolicznych wyspach i prawdopodobnie nie był dobrym pływakiem. W wodzie poruszał się powoli, trzymając się blisko dna i brzegu. Było to związane z jego dietą, która była najbardziej niezwykłym elementem jego biologii.

Najprawdopodobniej *Ankylosphenodon* żywił się morskimi glonami, które rozcierał zębami. W odróżnieniu od lądowych roślinożernych hatterii (*Toxolophosaurus* i *Eilenodon*), nie miał rozszerzonych zębów z pogrubionym szkliwem. Jego zęby były gęsto upakowane, nieduże. W widoku z boku miały trójkątny kształt. Przypominały budową zęby triasowych gadów roślinożernych z grupy rynchozaurów. Ich korzenie wrastały głęboko w kości szczęk

i rosły przez całe życie. Podczas gdy zęby *Toxolophosaurus* ulegały całkowitemu starciu, zęby *Ankylosphenodon* zachowywały odpowiedni kształt i funkcję mimo nieustannego zużywania. Podobnie radzą sobie dzisiejsze trawożerne ssaki, których zęby nieustannie się ścierają podczas żucia. Poza *Ankylosphenodon*, u gadów takie przystosowanie nie jest znane.

Z dzisiejszych zwierząt podobny tryb życia ma legwan morski. Nie ma jednak takich specjalizacji pokarmowych i środowiskowych jak *Ankylosphenodon*. Być może te specjalizacje okazały się zbyt daleko idące. *Ankylosphenodon* podzielił los większości hatterii i wymarł bezpotomnie.

Pozostaje zagadką dlaczego hatterie nie rozkwitły w morzach jak mozazaury, plezjozaury, czy ichtiozaury. Czy za ich wymarcie odpowiadali konkurenci, czy może przypa-

dek? A może jakieś ograniczenie fizjologiczne nie pozwoliło im całkowicie oderwać się od lądów?

Literatura

- Carroll, R.L. & Wild, R. 1994. Marine members of the Sphenodontia. In: N.C. Fraser & H.-D. Sues (eds) *In the shadow of the dinosaurs: early Mesozoic tetrapods*, 70–83. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dupret, V. 2004. The pleurosaurs: anatomy and phylogeny. *Revue de Paléobiologie* 9, 61–80.
- Kin, A. & Błazejowski, B. 2012. Polskie Solnhofen. *Przegląd Geologiczny* 60, 375–379.
- Reynoso, V.H. 2000. An unusual aquatic sphenodontian (Reptilia: Diapsida) from the Tlayua Formation (Albian), central Mexico. *Journal of Paleontology* 74, 133–148.
- Rauhut, O.W.M., Heyng, A.M., López-Arbarello, A., & Hecker, A. 2012. A new rhynchocephalian from the Late Jurassic of Germany with a dentition that is unique amongst tetrapods. *PLoS ONE* 7, e46839.

Kiedy żółwie zerwały się do podmorskiego lotu

Tomasz SZCZYGIELSKI

W okresie jury żółwie z powodzeniem zasiedliły wody słodkie i rozpoczęły próby ekspansji do mórz. Ich przodkami były formy lądowe. A jednak żółwie powstały w środowisku morskim kilkadziesiąt milionów lat przed początkiem jury. Takich kolei losu nie dałoby się wywnioskować ani ze skamieniałości żółwi jurajskich, ani z anatomii i fizjologii żółwi dzisiejszych. Przyjrzyjmy się bliżej dalekiej i krętej drodze, jaką przebyły swym wolnym, lecz pewnym krokiem te starożytne zwierzęta.

Wielkie żółwie słoniowe z wysp Galápagos czy miniaturowe, trzymane w domach żółwie stepowe i greckie, zdają się być ucieleśnieniem powszechnego w naszej kulturze wyobrażenia o żółwiach jako grupie. Te archaicznie wyglądające, dostojnie człapiące na słoniowych nogach, roślinożerne gady o wysoko wysklepionych skorupach w rzeczywistości są jednak raczej nietypowymi przedstawicielami swojego rządu. Z czternastu rodzin, w których klasyfikuje się obecnie żyjące żółwie (według szacunków z 2014 roku to 335 gatunków) zaledwie jedna, Testudinidae, łączy gatunki (60) żyjące wyłącznie na suchym lądzie. W dodatku jest ona stosunkowo młoda ewolucyjnie (pierwsi przedstawiciele znani są dopiero z późnego paleocenu – sprzed mniej niż 60 mln lat temu). Zdecydowana większość pozostałych gatunków zamieszkuje wody słodkie, polując zwykle na ryby lub inne niewielkie kręgowce, 7 gatunków zaś żyje w morzach. Nie ulega więc wątpliwości, że mamy tu do czynienia przede wszystkim ze zwierzętami wodnymi lub wodno-lądowymi. Jeśli jednak uwzględnimy materiały kopalne w naszych rozważaniach, sytuacja się skomplikuje. Jak w takim razie przebiegała ewolucja żółwi? Skąd wzięła się tak znacząca różnorodność adaptacji ekologicznych? Które ze środowisk bytowania jest dla nich pierwotne? By się tego dowiedzieć, musimy prześledzić ich historię od początku.

Najdawniejsze żółwie

Najbardziej unikatową cechą budowy żółwi jest ich pancerz. Jest on złożoną konstrukcją, powstającą z połączenia przekształconych kostnych elementów wewnątrzszkieletowych, zewnątrzszkieletowych (skórnych) oraz płytek rogowych. Jego brzuszna część (plastron) w przedniej części inkorporuje w trakcie rozwoju osobniczego niektóre z kości obręczy barkowej (obojczyki i międzyobojczyk), w większości zbudowana jest jednak zapewne z homologów „żeber brzusznych” (*gastralia*). Część grzbietowa (karapaks) składa się ze zmodyfikowanych żeber, wyrostków kolczystych kręgow grzbietowych, zlanych ze sobą kości skoblowych (*cleithra*) i skostnień skórnych. Płytki rogowe są zakotwiczone w skórze pokrywającej pancerz i zazwyczaj ich układ jest lekko przesunięty względem leżących pod nimi kości w ten sposób, że połączenia między nimi nie pokrywają się. Tego typu struktura nie występuje nigdzie indziej w świecie zwierząt. Chociaż kostne pancerze pojawiły się w wielu rzędach gadów (m.in. u dinozaurów gadzio- i ptasiomiednicznych, u prokolofonów, plakodontów, krokodyli czy aetozaurów), ssaków (pancerniki), a nawet u płazów (np. permski *Cacops*), to zawsze ich budulcem były wyłącznie skostnienia skórne (osteodermi). Rzeczą równie niespotykaną wśród czworonogów innych niż żółwie jest umieszczenie łopatki (oraz kości kruczej) wewnątrz pancerza – a więc wewnątrz klatki piersiowej. Taka konfiguracja kości do niedawna była dla badaczy zagadką. Aby zrozumieć, jak do tego doszło, należy zajrzeć w odległą przeszłość.

Żółwie pojawiły się na Ziemi prawdopodobnie pod koniec triasu, co najmniej 230 mln lat temu. Ich pokrewieństwa są niejasne. Wyniki badań genetycznych konsekwentnie łączą je z gadami naczelnymi (Archosauria – grupą zawierającą m.in. dinozaury, ptaki i krokodyle), ale ich kościec sugeruje ra-

czej powinowactwo z przodkami jaszczurek i mezozoicznymi gadami morskim (Sauropterygia). Od niedawna proponuje się też powrót do ponadstuletniej koncepcji łączącej żółwie z permskim gadem *Eunotosaurus africanus*, na co dowodem ma być podobieństwo kręgów i poszerzonych żeber. Potencjalnie konwergentny charakter tych cech, daleko idąca specjalizacja żeber oraz zbyt mała liczba kręgów i żeber tułowiowych u *E. africanus* każą jednak tę hipotezę traktować z ostrożnością. Najstarszy opisany do tej pory niewątpliwie żółw, *Odontochelys semitestacea* z Chin, miał jeszcze zęby i niekompletny pancerz, składający się tylko z plastronu i rzędu płytek kostnych wzdłuż kręgosłupa. Jego żebra były już poszerzone, ale wciąż nie połączone ze sobą, brakowało też elementów tworzących brzeg karapaksu. Na podstawie środowiska sedymentacyjnego, w którym znaleziono jego szczątki, oraz proporcji kończyn przednich (długości dłoni w porównaniu do całej kończyny) wywnioskować można, że był zwierzęciem morskim, zapewne przybrzeżnym. O jego zdolnościach pływackich i częstym nurkowaniu świadczą także uszkodzenia powierzchni stawowej kości ramiennych, będące jednym z objawów choroby dekompresyjnej (kesonowej), występującej stosunkowo często u różnych zwierząt, których przodkowie stosunkowo niedawno związali się ze środowiskiem wodnym i u których nie wykształciły się jeszcze behawioralne lub fizjologiczne środki zaradcze. Mechanizm powstawania tego typu zmian polega na nagłym wytrąceniu się z krwi pęcherzyków rozpuszczonego w niej azotu, w wyniku szybkiego zmniejszenia ciśnienia, któremu poddane jest ciało zwierzęcia, spowodowanego jego nagłym wynurzeniem. Zgodnie z prawem sformułowanym przez żyjącego na przełomie XVIII i XIX w. angielskiego chemika, Williama Henry'ego, rozpuszczalność gazu w cieczy jest tym większa, im wyższe jest ciśnienie oddziałujące na układ. Wytrącony azot w formie gazowej może zatykać drobne naczynia krwionośne i działa jako czynnik zwiększający krzepliwość krwi. Efektem jest tymczasowe zablokowanie przepływu krwi, a zatem miejscowe niedotlenienie tkanki i pozbawienie jej składników odżywczych. Gdy sytuacja ta powtarza się wielokrotnie, tkanka kostna ulega obszarowo trwałej martwicy i zapadnięciu, co może być obserwowane w stanie kopalnym. Powierzchnia

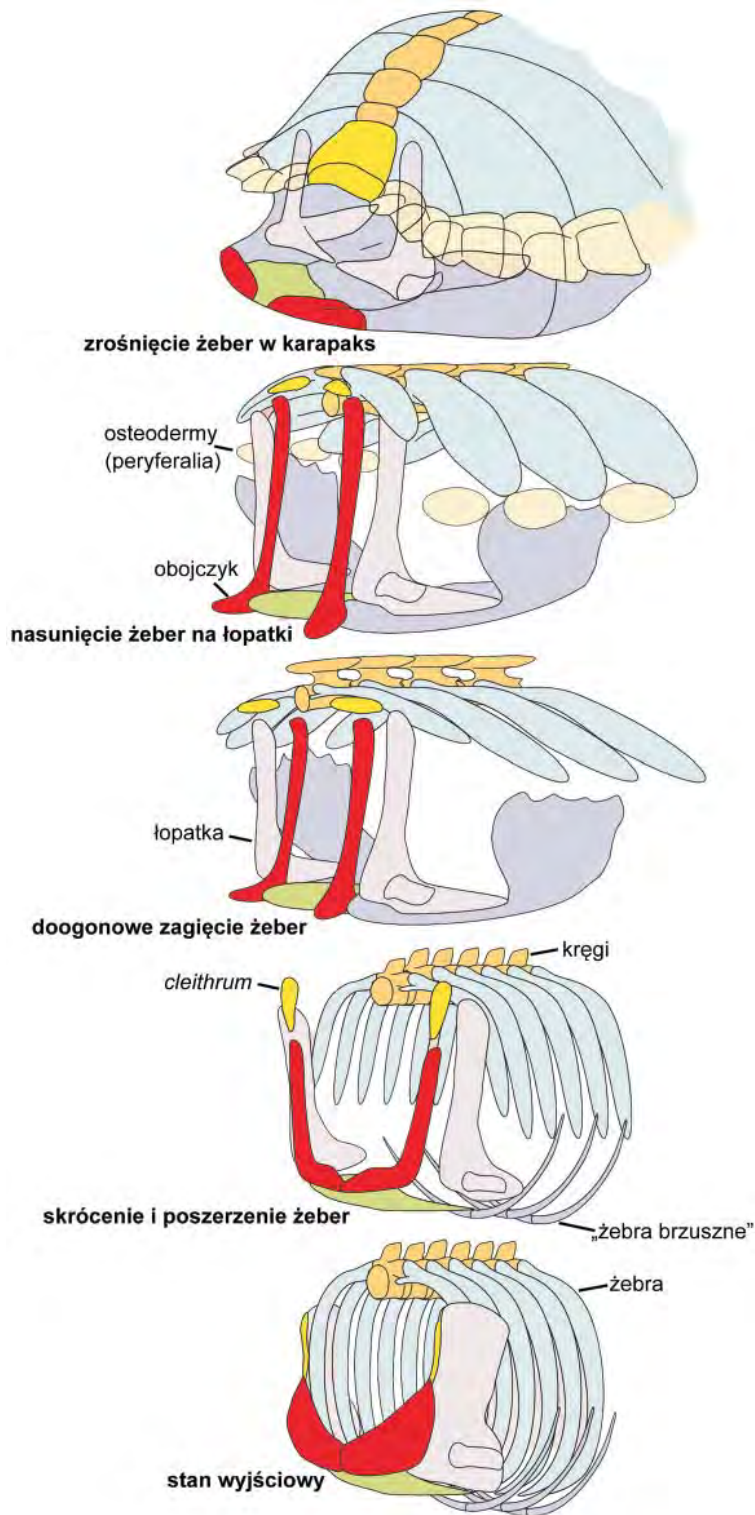
stawu barkowego jest jedną z bardziej podatnych na tego typu uszkodzenia. Są one znane u licznych gadów morskich, w tym mezozoicznych żółwi. U form o najwyższym stopniu przystosowania do środowiska głębokowodnego (ichtiozaury, dzisiejsze żółwie morskie) uszkodzenia dekompresyjne są bardzo rzadkie.

Zabezpieczenie brzucha zrośniętymi ze sobą tarczami kostnymi jest kosztownym przystosowaniem, wymagającym dużych ilości wapnia. Czynniki, które faworyzowały takie rozwiązanie, są nadal niejasne. U wielu zwierząt wodnych dochodzi do zwiększenia masy ciała przez rozrost kości (pachyosteoza) lub zagęszczenie ich struktury (pachyskleroza). Ułatwia to kontrolę nad wyporem i przeciwstawianie się nurtowi. Dodatkowy balast może także ułatwiać nurkowanie, kompensując wzrost wyporności związany z powiększeniem płuc. W dalszym przebiegu ewolucji jednak płuca zmniejszają się, a pachyosteoza i pachyskleroza zanikają na rzecz zwiększenia porowatości tkanki kostnej. Składowanie tlenu w kościach pozwala bowiem uniknąć niepożądanych efektów dekompresji, zmniejsza się także zapotrzebowanie tkanek na tlen, a zwiększa się odporność na niedotlenienie. Prawdopodobnie wytworzenie kostnych obciążników u przodka *Odontochelys* było korzystne, ale trudno to uznać za wytłumaczenie przyczyn powstania kompletnego plastronu. Zazwyczaj w ewolucji czworonogów pogrubieniu ulegają bowiem żebra i kręgi, rzadziej kości kończyn, i choć powiększone obojczyki i międzyobojczyki u słodkowodnych triasowych płazów tarczogłowych można uznać za analogię plastronu żółwi, to nawet u nich zasadniczy plan budowy pasa barkowego pozostał w zasadzie niezmienny, a tułów nie uległ unieruchomieniu. Niedawno opisany środkowotriasowy protożółw *Pappochelys rosinae* z Niemiec może być przykładem takiego właśnie stadium. Zwierzę to nie miało jeszcze karapaksu ani plastronu, ale jego żebra były rozszerzone,



Odontochelys semitestacea, najstarszy ze znanych żółwi z początku późnego triasu Chin (około 230 mln lat), zamieszkiwał morza; jego następcy zerwali z tym środowiskiem na ok. 60 mln lat

Kiedy żółwie zerwały się do podmorskiego lotu



Hipotetyczny przebieg wczesnej ewolucji piersiowej części pancerza żółwi

a gastralia pogrubione. Zastanawiające jest, czemu to spodnia część pancerza zyskała w tej sytuacji priorytet. Pojawianie się litego plastronu ciągnącego się od barków po miednicę i wynikające z tego usztywnienie ciała wymusiło zmianę trybu poruszania się. Uniemożliwiło typowo gadzie wyginanie ciała na boki, wiązało się z oddzieleniem ko-

ści łopatkowo-kruczej od obojczyków i międzyobojczyka, a więc zapewne także z przebudową układu mięśniowego, i utrudniało kopulację. Wymagało dużych nakładów wapnia, co oznacza intensywną kierunkową selekcję na wypełnianie nieznanej funkcji. Dominująca w literaturze koncepcja plastronu jako odpowiedzi na presję drapieżniczą jest trudna do obrony – *Odontochelys* pozbawiony był pancerza grzbietowego, który u innych zwierząt pojawia się jako pierwszy i zazwyczaj jedyny. Plastron przy nagim grzbiecie stanowiłby kiepską ochronę, a w dodatku utrudniałby zwierzęciu sprawną ucieczkę. *Odontochelys* był raczej kiepskim pływakiem, bo w przeciwieństwie do np. plezjozaurów czy dzisiejszych żółwi morskich nie miał płetw umożliwiających mu poruszanie się techniką podwodnego lotu. Pływał w sposób podobny jak żółwie błotne. Być może plastron był zabezpieczeniem przed dennymi drapieżnikami atakującymi z zasadzki bezpośrednio od dołu. Choć jest wątpliwe, by *O. semitestacea* zapuszczał się na głębokie wody, występowanie u niego choroby dekompresyjnej sugeruje, że nurkował na co najmniej 9 m (od tej głębokości obserwowane są martwice związane z dekompresją). To wystarczająco głęboko dla drapieżników mogących zagrażać temu stosunkowo niewielkiemu, mniej niż półmetrowemu, zwierzęciu. Prawdopodobnie wodne życie określiło kierunek dalszej przebudowy ciała. Zapowiada to wyjaśnienie jednej z najtrudniejszych zagadek ewolucji – znalezienia się łopatek żółwi pod ich żebrami.

U większości czworonogów (w tym u ludzi) łopatki są umieszczone na powierzchni klatki piersiowej i umocowane do niej mięśniami i ścięgnami. Jest to rozwiązanie funkcjonalne, bo gwarantuje kończynom piersiowym maksymalny zasięg ruchu i amortyzuje wstrząsy podczas poruszania się, ale też uwarunkowane ewolucyjnie – u ryb pas barkowy przytwierdzony jest do czaszki i w przebiegu ewolucji ku czworonogom uległ odłączeniu i otoczeniu przez tkanki miękkie. Pancerz żółwi zbudowany jest między innymi z żeber, które są umieszczone nadlegle względem kości łopatkowo-kruczej (*scapulocoracoideum*). Wyjaśnienie procesu przesunięcia łopatek do wnętrza skorupy nastęrczało badaczom trudności, bo zmiana konfiguracji układu ruchowego i pozbawienie kończyn przednich podpory uniemożliwiłyby zwierzęciu poruszanie się,

wszelkie modyfikacje tego typu powinny zostać więc uniemożliwione przez dobór naturalny. Anatomia *Odontochelys* oraz badania embriologiczne sugerują jednak, że rearanżacja zaszła stosunkowo płynnie. Żebra *Odontochelys* są dość krótkie, stosunkowo proste i w przedniej części tułowia skierowane ku tyłowi, inaczej niż u typowych czworonogów (u których są ułożone mniej więcej prostopadle do kręgosłupa i otaczają ciało po bokach, częstokroć także od strony brzusznej) i typowych żółwi (u których tworzą parasolowatą kopułę). Rolę podpory dla kończyn przednich zapewne częściowo przejęły skierowane do grzbietu wyrostki obojczyków, wówczas już wbudowanych w plastron, zaś wodne środowisko życia zredukowało obciążenia działające na cały ten układ. To pozwoliło rozluźnić związek obręczy barkowej z żebrami, umożliwiając im wysunięcie się spod łopatek. Dalszy przebieg zdarzeń uzupełniają obserwacje rozwoju zarodkowego żółwi. Żebra, znajdujące się początkowo za wyrostkiem grzbietowym łopatki, nasuwają się ponad łopatkę. Proces ten u zarodków dzisiejszych żółwi jest regulowany przez strukturę w ścianie ciała (grzebień karapaksu – *carapacial ridge*). W przebiegu ewolucji pierwsze żebro tułowiowe uległo znaczącej redukcji i wyłączeniu z karapaksu, pozwalając u bardziej zaawansowanych żółwi na przesunięcie pasa barkowego nieco bardziej do tyłu.

Uformowanie plastronu i (co najmniej zaczątków) karapaksu żółwi odbyło się zatem w morzu. Mimo to, prawdopodobnie długo przed końcem triasu, żółwie przystosowały się do życia na lądzie. Ich pancerz oznacza selekcję na pasywną ochronę przed drapieżnikami, co otworzyło im drogę do nowych środowisk. Trochę późniejsze od *Odontochelys*, znane z Polski i Niemiec żółwie z rodzaju *Proterochersis* miały już w pełni wykształcone, bardzo mocne skorupy, pokrywające zarówno brzuch, jak i grzbiet. Także niemiecki, jeszcze późniejszy żółw *Proganochelys quenstedti* miał kolce chroniące szyję, liczne drobne skostnienia w skórze łap, a nawet maczugę na końcu ogona. Ówczesne żółwie nie potrafiły jeszcze kryć głowy w skorupie, więc potrzebna była dodatkowa ochrona przed drapieżnikami. Przystosowania tego typu występują tylko u zwierząt lądowych, podobnie jak skrócenie obwodowych części łap *Proganochelys*, redukcja liczby i skró-

cenie członów palców oraz budowa kości pancerza z wyraźną gąbczastą strukturą środkową i dobrze rozwiniętymi warstwami korowymi. Aż do środkowej jury nie są znane żadne wodne żółwie.

Powrót do wody

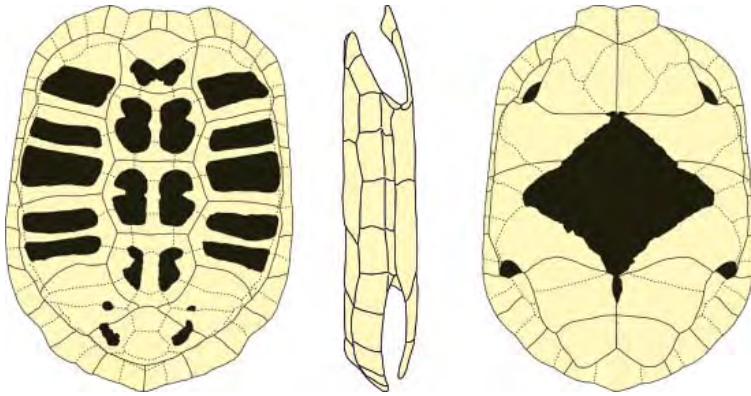
Jura była okresem kluczowym dla ewolucji żółwi. Wtedy właśnie rozdzieliły się drogi ewolucji żółwi chowających głowę pod pancerz przez wygięcie szyi w bok (Pleurodira – 82 współczesne nam gatunki) lub przez jej esowate podgięcie (Cryptodira – 253 gatunki). Sposób chowania głowy jest możliwy do ustalenia także u form kopalnych, bo wiąże się z charakterystycznymi przekształceniami kręgów szyjnych. Zmiany te nastąpiły dopiero po pewnym czasie od rozdzielenia się linii ewolucyjnych, i wiele pierwotnych żółwi ciągle nie potrafiło chować głowy (część gatunków, także dzisiejszych, utraciło tę zdolność wtórnie). Pleurodira i Cryptodira różni też położenie przyczepów mięśni przywodzących żuchwę oraz sposób połączenia miednicy z pancerzem. U Cryptodira pas miedniczny jest stosunkowo luźno zakotwiczony i styka się tylko z trzewną powierzchnią plastronu. U żółwi bokoszyjnych natomiast miednica jest przyrośnięta na stałe do kości plastronu i karapaksu. Podobna budowa miednicy jest znana także u triasowych *Proterochersis* z Polski i Niemiec oraz *Palaeochersis talampayensis* z Argentyny, co jeszcze niedawno uznawane było za dowód bardzo wczesnego rozdziału Pleurodira i Cryptodira (*Proterochersis* jest najstarszym żółwiem z w pełni rozwiniętym pancerzem!). Pewne cechy czaszki okazów *Proterochersis* pokazują jednak, że zwierzęta te były bardziej prymitywne i nie należą do linii prowadzącej do dzisiejszych żółwi bokoszyjnych.

Za najstarszego przedstawiciela Pleurodira uznać można *Notoemys oxfordiensis* z początku późnej jury Kuby, zaś za najprimitwniejszego żółwia skrytoszyjnego uznaje się *Kayentachelys aprix* z wczesnej jury Arizony. Kształt drzewa rodowego żółwi



Mocno opancerzony *Proganochelys quenstedti* był jednym z pierwszych żółwi lądowych

Kiedy żółwie zerwały się do podmorskiego lotu



Pancerz dorosłego osobnika *Malacochersus tornieri* w widoku od strony grzbietowej, z boku i od strony brzusznej. Tarczki rogowe usunięte, by uwidocznić kości; szwy linią przerywaną, bruzdy pozostawione przez tarczki keratynowe linią ciągłą; otwory w pancerzu kostnym zaczerpnięte (na podstawie Procter 1922)

i czas rozdziału Cryptodira i Pleurodira jest jednakże wciąż kontrowersyjny. U wszystkich żółwi objętość jamy ucha środkowego w proporcji do wielkości czaszki jest stała i nie zmienia się znacząco w czasie rozwoju osobniczego. Jama ta rezonuje najmocniej przy częstotliwościach słyszalnych przez żółwia przy zanurzeniu w wodzie. Wbrew popularnemu przekonaniu, żółwie nie są głuche i co najmniej niektóre gatunki dość często wokalizują, by odstraszyć drapieżnika lub podczas zachowań rozrodczych. Skoro wspólny przodek żółwi boko-szyjnych i skrytoszyjnych był zwierzęciem lądowym, prawdopodobnie relacja wielkości jamy usznej do czaszki ustaliła się w bardzo wczesnym stadium ewolucji. Niestety, czaszki *Odontochelys* i innych triasowych żółwi nie zostały dotychczas przebadane pod tym kątem, nie można więc wykluczyć, że przystosowanie to pojawiło się niezależnie u Cryptodira i Pleurodira, lub że linie te miały jakiegoś wodnego przodka.

Określenie ekologii wymarłych żółwi sprawia niekiedy trudności. Zazwyczaj grupy związane z wodą charakteryzują się spłaszczonym pancerzem, który ulega także częściowej redukcji. Lite połączenie plastronu z karapaksem ulega zastąpieniu przez więzadła, w plastronie i między końcami żeber pojawiają się przestwory. U form dobrze pływających stopień redukcji może być znaczny, bo zazwyczaj są bardziej zwrotne od lądowych, łatwiej im więc umykać przed drapieżnikami. Niektóre formy płytkowodne jednak mogą mieć dobrze skostniałą i wypukłą skorupę, znane są też rodzaje lądowe ze spłaszczonym lub częściowo zredukowanym pancerzem. Najjaskrawszym tego przykładem może być dzisiejszy *Malacochersus tornieri*. Choć jest gatunkiem całkowicie lądowym, jego skorupa jest spłaszczona, a w dodatku jej

kostne elementy uległy znaczącej redukcji, nadając pancerzowi elastyczność. Związane jest to z taktyką obronną – w razie zagrożenia żółw ten kryje się w szczelinach skalnych, na co pozwala mu płaskie, giętkie ciało. Gdyby nie wiedza o jego ekologii, na podstawie morfologii pancerza żółw ten byłby uznany za gatunek wodny.

Dobrymi wyznacznikami środowiska życia jest budowa kończyn przednich. Im bardziej żółw związany jest z wodą, tym proporcjonalnie dłuższe są jego dłonie, ale nie wszystkie gatunki kopalne mają zachowane kończyny. Formy wodne mają bardziej gąbczaste, lepiej ukrwione kości pancerza, często ze zredukowanymi warstwami korowymi, także w tym przypadku jednak są wyjątki.

Odróżnienie żółwi słodkowodnych od morskich jest jeszcze trudniejsze. Choć zwierzęta morskie praktycznie nigdy nie są znajdowane w osadach lądowych, to w skałach pochodzenia morskiego skamieniałości organizmów lądowych lub słodkowodnych, trafiających tam po śmierci np. z prądem rzek, są stosunkowo częste. Pewną wskazówką może być stan zachowania, a u form głębokomorskich dobrze rozwinięte kończyny piersiowe. *Heckerochelys romani* ze środkowej jury Rosji oraz młodszy od niego o dwa miliony lat *Eileanchelys waldmani* ze Szkocji są najstarszymi z żółwi, które prawdopodobnie zerwały ze środowiskiem suchego lądu i związały się z obszarami rzeczno-błotnistymi. *E. waldmani* miał wysoko wysklepiony pancerz, typowy dla form lądowych, rzadko występujący u słodkowodnych. Jego szczątki znajdowane są jednak w osadach wodnych i w przeciwieństwie do innych występujących tam zwierząt lądowych są liczne, artykułowane i dobrze zachowane, zatem nie były daleko transportowane po śmierci. *H. romani* charakteryzował się bardziej typową dla żółwi wodnych anatomią, z przestworami w pancerzu i więzadłowym połączeniu karapaksu z plastronem. Struktura wewnętrzna kości obu tych gatunków przypomina tę u dzisiejszych żółwi słodkowodnych.

Jura to czas powrotu żółwi do środowiska wodnego. Od środkowej jury, około 170 mln lat temu, żółwie wodne stawały się coraz bardziej pospolite, dając początek różnym liniom rozwojowym, z których część trwa do dziś. Morza i oceany zaczęły zaś z pewnością zasiedlać na początku

późnej jury, dziesięć milionów lat później. Środowisko życia wielu z nich jest jednak zagadką. Prawdopodobnie większość zamieszkiwała jeziora i rzeki, część linii bytujących w deltach rzek i estuariach stopniowo przystosowywała się do wyższego zasolenia i coraz więcej czasu spędzała w przybrzeżnych, płytkich wodach morskich. Tak było zapewne w wypadku późnojurajskich rodzajów znajdujących w łupkach litograficznych w Solnhofen, skąd pochodzi także praptak *Archaeopteryx*.

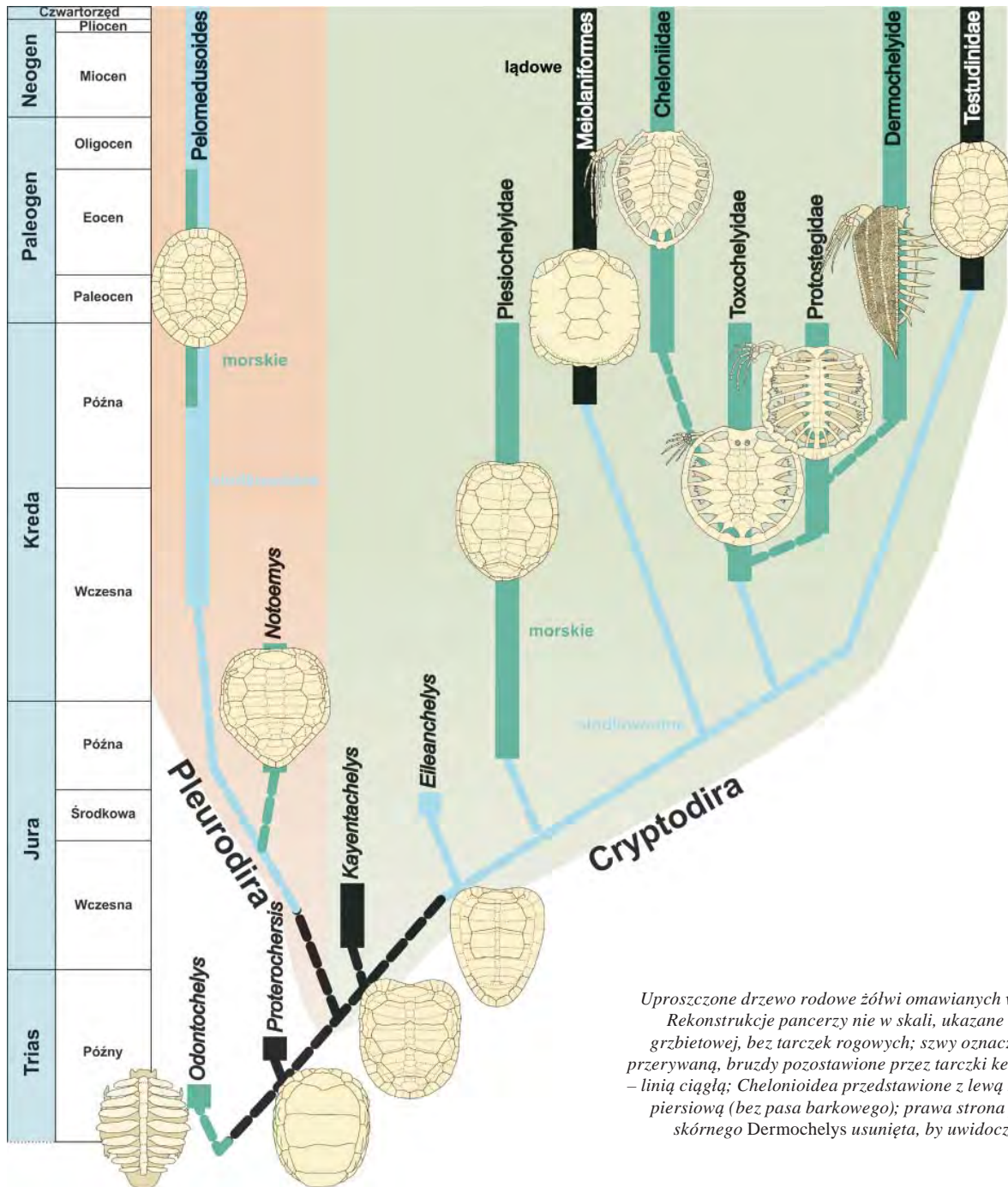
Żółwiami z Solnhofen o przejściowej, niewyspecjalizowanej morfologii, ale z widocznymi już adaptacjami do życia w morzu, są przedstawiciele rodziny Plesiochelyidae, jednej z bardziej pierwotnych linii rozwojowych Cryptodira. Żółwie te nie miały płetw, ich kończyny przednie były podobnej wielkości co tylne, nie były zatem zdolne do wypływania na głębsze wody. Cechą odróżniającą przedstawicieli tej grupy od innych ówczesnych żółwi są sporej wielkości okna śródczodołowe, w których znajdowały się gruczoły solne, służące do pozbywania się nadmiaru soli z organizmu. O ich preferencjach środowiskowych świadczy też skład izotopów tlenu w kościach, podobny jak u znajdujących w tych samych stanowiskach zwierząt morskich. Morska ekologia sugerowana była także w odniesieniu do innych środkowo- i późnojurajskich żółwi, np. *Eurysternum* i *Idiochelys*. Jednym z argumentów może być znalezisko jednego z osobników *Eurysternum* z resztkami jeżowca w żołądku. Skład izotopowy kości tych żółwi pozwalający określić, czy ich podstawowe pożywienie pochodziło z lądu czy z oceanu, znacząco odbiega od tego u występujących w tych samych stanowiskach przedstawicieli Plesiochelyidae i pozostałej morskiej fauny. Świadczy to, że jeżowce mogły być dla tych żółwi raczej egzotycznym smakołykiem, a nie codziennym pokarmem. Mimo nierzadko dalej posuniętej redukcji pancerza, żółwie te wolały raczej słodkowodne lub co najwyżej brakiczne siedliska. Bardziej słone wody co najwyżej tolerowały.

Być może bardziej zaawansowanym przedstawicielem tej samej grupy jest późnojurajski *Neusticemys neuquina*. Miał wydłużoną, spłaszczoną i częściowo zredukowaną skorupę oraz wydłużone kończyny przednie formujące, po raz pierwszy w historii żółwi, płetwy. Dominacja kończyn przednich nad tylnymi i skrzydłowe płetwy oznaczają,

że był dobrym pływakiem zdolnym do pelagicznego trybu życia, ale wciąż żółwie te były funkcjonalnie mniej wyspecjalizowane od dzisiejszych żółwi morskich i prawdopodobnie nie oddalały się daleko od linii brzegowej. Ich pokrewieństwa są jednak niepewne. Możliwe, że do Plesiochelyidae należał również datowany na późną jurę żółw znaleziony w latach sześćdziesiątych w Krzyżanowicach koło Iłży. Te fragmentaryczne szczątki pierwotnie zostały oznaczone przez Magdalenę Borsuk-Białynicką i Mariana Młynarskiego jako należące do przedstawiciela rodzaju *Tretosternon*. Rodzaj ten ustanowiony został przez kłasyka paleontologii kręgowców Richarda Owena (1804–1892) na podstawie niemal równoległych (koniec jury) znalezisk ze słodkowodnego wapienia Purbeck z Anglii (nazywanego Purbeck Marble, bo to jedyna dająca się polerować skała dostępna budowniczym normańskich katedr w Wielkiej Brytanii), obecnie jest jednak uznawany za wątpliwy (*nomen dubium*), a okazy niegdyś do niego zaliczane zostały przydzielone do innych jednostek systematycznych. Szczątki z Krzyżanowic nie mają opisywanej przez Owena ornamentacji pancerza, a ich morfologia i środowisko, w którym zostały zagrzebane, mogą świadczyć o pokrewieństwie z, lub przynależności do, Plesiochelyidae. Rodzina ta znikła z powierzchni Ziemi z końcem jury.

Nie tylko żółwie skrytoszyjne adaptowały się w jurze do wód słonych. Już z początków późnej jury znane są prymitywne Pleurodira należące do rodzaju *Notoemys*. Ich budowa była mniej wyspecjalizowana niż budowa *Neusticemys*. Były przybrzeżnymi, płytkowodnymi zwierzętami. O ich środowisku życia świadczy, poza częściowo zredukowanym płastronem, spłaszczonym karapaksem i więzadłowym połączeniem między tymi elementami, morskie środowisko sedymentacji i dobry stan zachowania, sugerujący, że nie zostały przetransportowane z lądu. Do rodzaju *Notoemys* zaliczane są trzy następujące po sobie gatunki, ostatni z nich znany z pierwszej połowy wczesnej kredy. Prawdopodobnie stanowiły one odrębną, wymarłą bezpotomnie linię rozwojową. Wiek *Notoemys oxfordiensis* (około 160 mln lat) czyni z niego najstarszego przedstawiciela Pleurodira, ale mało prawdopodobne, by był przodkiem wszystkich innych żółwi bokoszyjnych, wykazuje bowiem pewne ce-

Kiedy żółwie zerwały się do podmorskiego lotu



Uprozczone drzewo rodowe żółwi omawianych w tekście. Rekonstrukcje pancerzy nie w skali, ukazane od strony grzbietowej, bez tarczek rogowych; szwy oznaczone linią przerywaną, bruzdy pozostawione przez tarczki keratynowe – linią ciągłą; Chelonioida przedstawione z lewą kończyną piersiową (bez pasa barkowego); prawa strona pancerza skórnoego Dermochelys usunięta, by uwidocznic żebra

chy bardziej zaawansowane niż chociażby spokrewniony z nim i młodszy o kilka milionów lat *Platychelys oberndorferi* z niemieckich i szwajcarskich łupków litograficznych. Przodka tej grupy należałoby raczej szukać na lądzie lub w wodach słodkich.

Nowoczesne grupy pojurajskie

W jurze żółwie zajęły wszystkie zasiedlane do dziś nisze. Być może ich jurajski rozkwit umożliwił ich przetrwania do dziś.

Ówczesny powrót do wody otworzył drogę liniom, które w kredzie osiągnęły największą różnorodność. Z kredy Argentyny znani są też pierwsi przedstawiciele lądowej grupy rogatych, mocno opancerzonych żółwi z maczugami na ogonach, które do plejstocenu zasiedliły też Australię, a na niektórych pacyficznych wyspach żyły jeszcze zaledwie 2–3 tysiące lat temu i zniknęły z powierzchni Ziemi w wyniku działalności ludzkiej. W tym czasie odbywały się też kolejne przejścia żółwi do wód słonych.

We wczesnej kredzie pojawiły się pierwsze żółwie o szczególnym sposobie pływania, najlepiej przystosowane do środowiska morskiego (nadrodzina Chelonioidea; dziś 7 gatunków). Podczas gdy żółwie słodkowodne, podobnie jak większość jurajskich gatunków morskich, pływają przy pomocy wszystkich czterech lub głównie tylnych łap, u Chelonioidea kończyny piersiowe stały się dominujące i przyjęły skrzydlaty pokrój. Od tej pory żółwie te poruszają się techniką podwodnego lotu w sposób analogiczny, jak ptaki w powietrzu. Taka metoda lokomocji jest stosunkowo powolna, ale oszczędna energetycznie w głębokich wodach. Płetwy piersiowe miał także jurajski morski *Neusticemys*, ale ich odmienna morfologia świadczy o niezależnym powstaniu, ma je też dzisiejszy słodkowodny żółw *Carettochelys insculpta*. Tylko u przedstawicieli Chelonioidea budowa stawów pozwala na ruchy w pionie, umożliwiające podwodny lot. W przeciwieństwie do innych grup gadów i ssaków przystosowanych do życia w pelagialu, u żółwi nie występuje zwiększenie liczby członów palców (hiperfalangia) – wyjątkiem pod tym względem był żółw *Neusticemys* (dodatkowy paliczek w piątym palcu). Wszyscy przedstawiciele Chelonioidea mają dobrze rozwinięte gruczoły solne (lepiej niż Plesiochelyidae z jury), niekiedy są one znacząco większe niż mózg zwierzęcia.

Najprymitywniejsze spośród Chelonioidea kredowe Toxochelyidae miały cechy pośrednie między żółwiami lądowymi i bardziej zaawansowanymi morskimi: niewielkie płetwy i oczy na górze czaszki, co wskazuje na bytowanie w płytkich, przybrzeżnych wodach. Budowa kończyn świadczy o mieszanym trybie lokomocji – choć potrafiły już wykonywać ruchy niezbędne, by „latać” pod wodą, w sytuacjach zagrożenia lub w czasie polowania zapewne zwiększały szybkość przemieszczania się przy pomocy kończyn tylnych. Najstarszym przedstawicielem tej rodziny jest datowany na drugą połowę wczesnej kredy żółw *Oertelia gigantea* z Niemiec, jedyny gatunek z tej rodziny znaleziony poza Ameryką. Bardziej zaawansowane żółwie z rodziny Protostegidae miały jeszcze płetwy z ruchomymi palcami, ale w trakcie dalszej ewolucji doszło do ich usztywnienia. Prawdopodobni przedstawiciele tej rodziny znani są z Polski – o odkryciu kredowych żółwi z kopalni w Anopolu nad Wisłą doniósł w 2011 roku Marcin Machalski.

Do tej rodziny należą też największe żółwie wszechczasów, w tym dzierzący palmę pierwszeństwa ponad czterometrowy *Archelon ischyros*. U zaawansowanych przedstawicieli tej grupy pancerz uległ daleko idącej redukcji, a poszczególne jego elementy niemal utraciły kontakt między sobą. Jest to stan wyjściowy dla kolejnej rodziny – znanej od późnej kredy Dermochelyidae, czyli żółwi skórzastych. Jedyny żyjący nam współcześnie gatunek, *Dermochelys coriacea*, to największy z dzisiejszych żółwi, ponad 2 m długości. W zasadzie jest on pozbawiony skorupy. Jego żebra są jedynie nieznacznie rozszerzone, brak elementów budujących krawędź karapaksu, kości plastronu zaś przyjęły formę prętowatych rudymentów. Zniknęły też keratynowe łuski pokrywające tułów i brzuch. Zamiast tego w skórze pojawiła się mozaika drobnych, ściśle upakowanych skostnień. Dermochelyidae są najdoskonalej przystosowane do życia w pelagialu spośród wszystkich żółwi. *Dermochelys* jako jedyny z dzisiejszych żółwi chętnie zapuszcza się na otwarty ocean. Jest odporny na niskie temperatury i zdolny do nurkowania na głębokość nawet powyżej kilometra, wynurzając się rzadko i jedynie na kilka sekund. Kredowi reprezentanci tej linii ewolucyjnej przyjmowali niekiedy unikatowe strategie pokarmowe. Żółw *Alienochelys* charakteryzował się potężnym aparatem miażdżących szczęk. *Ocepechelone* pożywał się zasysając drobne ofiary przez otwór na końcu pozbawionego dzioba pyska – rozwiązanie nietypowe dla czworonogów w ogóle, co dopiero dla zwierzęcia o czaszce długości 70 cm! Również żółw *Dermochelys* jest specjalistą pokarmowym – dorosłe osobniki żywią się niemal wyłącznie meduzami i osłonnicami.

Odrębną linią, prawdopodobnie powstałą we wczesnej kredzie z Toxochelyidae lub prymitywnych Protostegidae, jest rodzina Cheloniidae. Redukcja pancerza u jej przedstawicieli nie zaszła tak daleko jak u zaawansowanych Protostegidae czy Dermochelyidae i wciąż mają tarczki rogowe na karapaksie i plastronie. Obecnie żyje 6 gatunków należących do 5 rodzajów. Choć za młodu wszystkie dzisiejsze żółwie morskie bytują w pelagialu i zazwyczaj polują na niewielkie zwierzęta, dorosłe Cheloniidae mają tendencję do pozostawania w wodach przybrzeżnych (wyjątkiem jest żółw oliwkowy – *Lepidochelys olivacea*). Podobnie jak w wypadku żółwi skórzastych, także

w tej rodzinie pojawia się znaczna specjalizacja pokarmowa. Karetta (*Caretta caretta*) żywi się głównie małżami i szkarłupniami, żółw szylkretowy (*Eretmochelys imbricata*) przede wszystkim gąbkami, podczas gdy żółw zielony (*Chelonia mydas*) pasie się na podwodnych łąkach miękkich roślin zwanych potocznie „trawą morską” (niespokrewnionych z prawdziwą trawą). Zróżnicowany jest także czas i głębokość nurkowania – *Caretta* spędza jedynie setną część swego życia na powierzchni, resztę pozostając w zanurzeniu (do około 20 m), żółw zatokowy (*Lepidochelys kempii*) zaś jest wynurzony przez połowę życia, ale nurkuje aż do 300 m. Większość przedstawicieli Chelonioidea ma bardzo rozległe występowanie, skupione w wodach wokółrównikowych (choć żółw skórzasty zapuszcza się też dalej na południe i północ). Jedynie żółwie zatokowy i australijski (*Natator natator*) bytują na stosunkowo niewielkich obszarach (odpowiednio w pobliżu południowo-wschodniego nabrzeża Ameryki Północnej i wzdłuż północnej linii brzegowej Australii). Wzrastający stopień przystosowania Chelonioidea do nurkowania można zauważyć analizując częstość występowania choroby dekompresyjnej – u gatunków kredowych była ona bardzo częsta, ale z czasem była coraz rzadsza i u dzisiejszych żółwi morskich praktycznie nie występuje.

W późnej kredzie nastąpiła także druga ekspansja Pleurodira do wód słonych. Niektóre rodzaje należące do nadrodziny Pelomedusoidea były słabo wyspecjalizowanymi żółwiami o niezredukowanych pancerzach, zasiedlającymi prawdopodobnie płytkie morza śródkontynentalne i wody przybrzeżne. Znane są ich gniazda budowane na morskich plażach, podobnie jak robią to dzisiejsze żółwie morskie. Linia ta zniknęła w trzeciorzędzie i obecnie Pelomedusoidea i wszystkie pozostałe żółwie bokoszyjne są słodkowodne.

Pancerny sukces

Wydawać by się mogło, że żółwie – gady uważane za synonim ociężałości i niezmierności – są nieudanym eksperymentem ewolucji. Okazały się jednak zaskakująco plastyczne ekologicznie, co pozwoliło im nie tylko zasiedlić znacząco różne środowiska, ale też wystarczająco sprawnie wycofywać się z nich, gdy warunki biotyczne, np. w wyniku konkurencji ze strony innych zwierząt

lub drapieżnictwa, lub abiotyczne, np. w wyniku globalnych zmian klimatycznych, stawały się nieodpowiednie. Z względną łatwością powracały do dawnych nisz, gdy sytuacja ekologiczna się zmieniała. W ciągu ponad 220 mln lat swojej ewolucji opuściły morza by przetrwać na lądzie, potem zamieszkały w wodach słodkich, następnie część z nich powróciła do oceanów, a część raz jeszcze zasiedliła lądy. Gdy próbie czasu nie oparły się wyspecjalizowane dinozaury, żółwie miały się świetnie i przeżyły kolejne 66 mln lat, aż do naszych czasów – w dodatku niemal od początku niezmienione pod względem budowy! Ich pancerz zapewniał dobrą ochronę przed drapieżnikami, ale ograniczał modyfikacje konstrukcyjne. Odziedziczona po przodkach i zapewne udoskonalona w środowisku wodnym fizjologia i powolny metabolizm zmniejszyły zapotrzebowanie na pokarm i jego wybiórczość, zwiększyły zaś odporność na niedotlenienie. Przemiany ewolucyjne dotyczyły zatem trybu życia, czego przykładem są żółwie morskie. Gatunki Cheloniidae nie różnią się od siebie istotnie morfologicznie. Znacząca specjalizacja pokarmowa objawia się dopiero na pewnym etapie życia, ma zatem przede wszystkim podłoże behawioralne. Preferowane źródła pokarmu są szeroko rozpowszechnione i ich rozmieszczenie nie ogranicza występowania żółwi. Dzięki temu gatunki te nie konkurują ze sobą i mogą dzielić te same obszary żerowania i miejsca lęgowe, efektywnie wykorzystując niemal całą dostępną przestrzeń. Paradoksalnie, gatunki najmniej wyspecjalizowane mają najmniejszy areal. Plastyczność behawioralna zapewne i w przeszłości pozwalała żółwiom przeciwstawić się niekorzystnym warunkom, stosunkowo szybko zajmować nowe nisze i osiągać sukces ewolucyjny. Udowadniają, że ścieżki i nurty ewolucji niekiedy bywają kręte.

Literatura

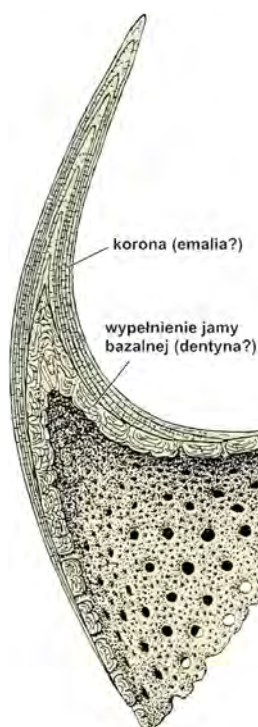
- Anquetin, J. 2011. Evolution and palaeoecology of early turtles: a review based on recent discoveries in the Middle Jurassic. *Bulletin de la Société Géologique de France* 3, 235–244.
- Anquetin, J., Marrett, P.M., Jones, M.E.H., Moore-Fay, S., & Evans, S.S. 2009. A new stem turtle from the Middle Jurassic of Scotland: new insights into the evolution and palaeoecology of basal turtles. *Proceedings of the Royal Society London B* 276, 879–886.
- Bardet, N., Jalil, N.-E., Lapparent de Broin, F., Germain,

- D., Lambert, O., & Amaghaz, M. 2013. A giant chelonoid turtle from the Late Cretaceous of Morocco with a suction feeding apparatus unique among tetrapods. *PLOS ONE* 8, e63586.
- Billon-Bruyat, J.-P., Lécuyer, C., Martineau, F., & Mazin, J.-M. 2005. Oxygen isotope compositions of Late Jurassic vertebrate remains from lithographic limestones of western Europe: implications for the ecology of fish, turtles, and crocodylians. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 216, 359–375.
- Cadena Rueda, E.A. & Gaffney, E.S. 2005. *Notoemys zapatoacaensis*, a new side-necked turtle (Pleurodira: Platychelyidae) from the Early Cretaceous of Colombia. *American Museum Novitates* 3470, 1–19.
- Callaway, J.M. & Nicholls, E.L. (ed.). 1997. *Ancient marine reptiles*. Academic Press, California. 501 pp.
- de la Fuente, M. & Fernandez, M. S. 2011. An unusual pattern of limb morphology in the Tithonian marine turtle *Neusticemys neuquina* from the Vaca Muerta Formation, Neuquén Basin, Argentina. *Lethaia* 44, 15–25.
- de la Fuente, M. & Iturralde-Vinent, M. 2001. A new pleurodiran turtle from the Jagua Formation (Oxfordian) of western Cuba. *Journal of Paleontology* 75, 860–869.
- Fernandez, M.S. & de la Fuente, M. 1993. Las tortugas casiquelidias de las calizas litograficas Titiánicas del area Los Catutos, Neuquen, Argentina. *Ameghiniana* 30, 283–295.
- Gaffney, E.S. 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 194, 1–263.
- Gaffney, E.S., Hutchison, J.H., Jenkins, F.A., & Meeker, L.J. 1987. Modern turtle origins: the oldest known cryptodire. *Science* 4812, 289–291.
- Gaffney, E.S., Tong, H., & Meylan, P.A. 2006. Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 300, 1–698.
- Gasparini, Z., Spalletti, L., & de la Fuente, M. 1997. Tithonian marine reptiles of the western Neuquén Basin, Argentina. Facies and palaeoenvironments. *Geobios* 30, 701–712.
- Hirayama R. 1998. Oldest known sea turtle. *Nature* 392, 705–708.
- Jones, M.E.H., Werneburg, I., Curtis, N., Penrose, R., O'Higgins, P., Fagan, M.J., & Evans, S.E. 2012. The head and neck anatomy of sea turtles (Cryptodira: Chelonioida) and skull shape in Testudines. *PLOS ONE* 7, e47852.
- Joyce, W.G. 2015. The origin of turtles: a paleontological perspective. *Journal of Experimental Zoology. Part B. Molecular and Developmental Evolution* 324B, 181–193.
- Joyce, W.G., & Gauthier, J.A. 2004. Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. *Proceedings of the Royal Society London B* 271, 1–5.
- Karl, H.-V., Biermann, S., & Tichy, G. 2012. The oldest true sea turtle of the world, *Oertelia gigantea* (Oertel, 1914) n. gen. from the Aptian of Kastendamm near Hanover, Germany. *Studia Palaeoichthyologica* 4, 107–128.
- Lapparent de Broin, F., Bardet, N., Amaghaz, M., & Meslouh, S. 2013. A strange new chelonoid turtle from the Latest Cretaceous Phosphates of Morocco. *Comptes Rendus Palevol*, doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2013.07.008>.
- Le, M., Raxworthy, C.J., McCord, W.P., & Mertz, L. 2006. A molecular phylogeny of tortoises (Testudines: Testudinidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40, 517–531.
- Li, C., Wu, X.-C., Rieppel, O., Wang L.-T., & Zhao, L.-J. 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature* 456, 497–501.
- Milner, A.R. 2004. The turtles of the Purbeck Limestone Group of Dorset, southern England. *Palaeontology* 47, 1441–1467.
- Machalski, M. 2011. Drugie życie annopolskiej kopalni. W: *Rocznik Muzeum Ewolucji* 3, 20–31.
- Młynarski, M. & Borsuk-Białynicka, M. 1968. The first finding of the Mesozoic marine turtle The first finding of *Tretosternon* aff. *punctatum* in Poland. *Prace Muzeum Ziemi* 12, 217–221.
- Rivera, A.R.V., Rivera, G., & Blob, R.W. 2013. Forelimb kinematics during swimming in the pig-nosed turtle, *Carettochelys insculpta*, compared with other turtle taxa: rowing versus flapping, convergence versus intermediacy. *Journal of Experimental Biology* 216, 668–680.
- Scheyer, T.M., Danilov I.G., Sukhanov V.B., & Syromyatnikova E. V. 2014. The shell bone histology of fossil and extant marine turtles revisited. *Biological Journal of the Linnean Society* 112, 701–718.
- Seeley, H. G. 1892. On a new reptile from the Welte Vreden (Beaufort West), *Eunotosaurus africanus* (Seeley). *Quaternary Journal of the Geological Society of London* 48, 583–585.
- Schoch, R.R. & Sues, H.-D. 2015. A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan. *Nature* 523, 584–587.
- Sukhanov, V.B. 2006. An archaic turtle, *Heckerochelys romani* gen. et sp. nov. from the Middle Jurassic of Moscow region, Russia. *Fossil Turtle Research* 1, 112–118.
- Sulej, T., Niedźwiedzki, G., & Bronowicz R. 2012. A new Late Triassic vertebrate fauna from Poland with turtles, aetosaurs, and coelophysoid dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32, 1033–1041.
- Turtle Taxonomy Working Group. 2014. Turtles of the World, 7th edition: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution with maps, and conservation status. *Chelonian Research Monographs* 5, doi: 10.3854/crm.5.000.checklist.v7.2014.
- Wagner, A. 1853. Beschreibung einer fossilen Schildkröte und etlicher anderer Reptilien-Ueberreste aus den lithographischen Schiefer und dem Grünsandsteine von Kelheim. *Bayerische Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Physikalische Klasse* 7, 239–264.
- Watson, D.M.S. 1914. *Eunotosaurus africanus* Seeley, and the ancestry of the Chelonia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 3–4, 1011–1021.
- White, A.W., Worthy, T.H., Hawkins, S., Bedford, S., & Spriggs, M. 2010. Megafaunal meiolaniid horned turtles survived until early human settlement in Vanuatu, Southwest Pacific. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 15512–15516.
- Zangerl, R. 1939. The homology of the shell elements in turtles. *Journal of Morphology* 65, 383–409.
- Zangerl, R. 1953. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part III. The turtles of the family Protostegidae. *Fieldiana: Geology Memoirs* 3, 59–133.
- Zangerl, R. 1953. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part IV. The turtles of the family Toxochelyidae. *Fieldiana: Geology Memoirs* 3, 137–277.

Wczesna ewolucja szkieletu kręgowców

Justyna SŁOWIAK

Hipotezy doszukujące się powodu powstania szkieletu kręgowców, zarówno osiowego jak i skórniego (również zębów) można podzielić na dwie kategorie. Pierwsza z nich obejmuje scenariusze odnoszące się do fizjologii prymitywnych kręgowców i bezkręgowych strunowców. Proponują wyjaśnienie powstania szkieletu jako bariery osmotycznej, wynik składowania jonów, rezerwuaru pierwiastków znajdujących się na dużych głębokościach, czy miejsce odkładania niepotrzebnych produktów. Ich słabą stroną jest to, że szkielet jest przecież wewnętrzny, nie izoluje naskórka od środowiska i w powszechnej opinii pierwotnie nie był masywny. Hipotezy z drugiej grupy zakładają, że powstanie szkieletu ma podłoże funkcjonalne. Wówczas przyczyną jego wykształcenia byłoby usprawnienie pobierania pokarmu lub pasywna ochrona. Ustalenie, które z hipotez opartych o dane historyczne i rozwojowe dotyczące dzisiejszych kręgowców są bliższe prawdy, wymaga poznania rzeczywistej historii ewolucyjnej szkieletu. Niezbędne jest więc odwołanie się do bezpośredniego źródła wiedzy o ewolucji, czyli do jej zapisu kopalnego.



Podłużny przekrój elementu aparatu gębowego kambryjskiego konodonta *Proconodontus*

Geneza szkieletu kręgowców

Większość badaczy jest zgodna co do tego, że struktury szkieletowe kręgowców były uformowane już w okresie kambryjskim. Na stwierdzeniu tym zgodność opinii się jednak kończy, bowiem dogłębnie odmienne i logicznie sprzeczne są opinie dotyczące przynależności systematycznej kambryjskich zwierząt identyfikowanych jako kręgowce (czy strunowce). Stosunkowo najlepiej poznany spośród nich jest *Yunnanozoon* (wraz z prawdopodobnie synonimiczną *Haikouella*) z wczesnokambryjskiej fauny Chengjiang sprzed 530 mln

lat, reprezentowany przez setki okazów ukazujących szczegóły anatomii wewnętrznej. Nie miał szkieletu mineralnego i nie ma jednoznacznych dowodów na występowanie w jego ciele szkieletu chrzęstnego. Stowarzyszona, znana z kilku niekompletnych okazów *Haikouichthys* uważana jest za pierwszego kręgowca ze względu na falisty kształt przypuszczalnych bloków mięśniowych (miomerów). Pierścieniowate struktury na kontakcie miomerów ze struną grzbietową interpretowane są jako chrzęstne łuki (*arcualia*) – zaczątki trzonów kręgowców. Kolejne kopalne stadium w ewolucji kręgowców to *Metaspriggina* ze środkowokambryjskiej fauny Burgess w Kolumbii Brytyjskiej sprzed 520 mln lat, która ma zaawansowane V-kształtne miomery i typowe dla kręgowców oczy. Nie ma jednak dowodów na chrzęstne struktury szkieletu osiowego. Nie ma takich struktur również w ciele konodontów, znanych od późnego kambru zwierząt z V-kształtymi miomerami i wielkimi oczyma. Konodonty są najstarszymi strunowcami (kręgowcami) wyposażonymi w fosforanowy szkielet pochodzenia skórniego. Mógł on być wytwarzany tak jak zęby i łuski dzisiejszych kręgowców, przez to część badaczy klasyfikuje konodonty w obrębie tej grupy.

Są jednak znaleziska kambryjskich zwierząt, których interpretowanie jako strunowce prowadzi do całkiem odmiennych koncepcji ewolucyjnych. Podręcznikowy status strunowca ma *Pikaia* ze środkowokambryjskiej fauny Burgess, która nie miała szczelin skrzelowych, ale za to parę czułków. Zwierzę to nie było wyposażone ani w chrzęstny ani mineralny szkielet. Liczne wczesno- i środkowokambryjskie skamieniałości zwierząt zaliczanych do grupy *Vetulicolia*, w których niektórzy badacze widzą strunę grzbietową i szczeliny skrzelowe, miały natomiast niezmineralizowany sztywny segmentowany szkielet pokrywający powierzchnię ciała (albo znajdujący się

tuż pod nią). Nie jest obecnie możliwe pogodzenie ze sobą interpretacji ewolucyjnych opartych na tych znaleziskach, a tym bardziej przedstawienie spójnego scenariusza ewolucji szkieletu kręgowców.

Szkielet osiowy

Śluzice i minogi są jedynymi żyjącymi dzisiaj kręgowcami bezszczękowymi. Mają wyłącznie chrzęstny szkielet wewnętrzny. U śluzicy stanowi on elementy szkieletu głowy i promienie chrzęstne w ogonie oraz chrzęstne elementy poniżej struny grzbietowej. Minogi mają ponadto chrzęstne arkualia, które otaczają cewkę nerwową. Skamieniałości śluzicy i minogów są rzadkie i zachowują się tylko w postaci mało szczegółowych uwęglań lub odcisków na powierzchni skały. Wskazują jednak na to, że pokrój ciała tych zwierząt jest niezmienny przynajmniej od dewonu. Ich pochodzenie pozostaje nieznanne.

Możliwość wytwarzania chrzęstnego szkieletu wewnętrznego kręgowce odziedziczyły po swoich przodkach. Mimo, iż chrząstka uchodzi za tkankę typową dla kręgowców, występuje również u wielu innych grup zwierząt, co wskazuje na jej długą i złożoną historię ewolucyjną. Chrząstka to żelowata wydzielina komórek (chondrocytów) składająca się z długocząsteczkowych proteoglikanów i białek nadających jej sztywność. W linii prowadzącej do kręgowców chrząstka występuje już u beczaszekowców, w których ciele wspiera łuki skrzelowe i czułki wokół otworu gębowego. Arkualia były pierwszymi elementami chrzęstnymi szkieletu osiowego. Pary arkualiów znajdują się wewnątrz mioseptów, będąc jednocześnie ściśle połączone ze struną grzbietową. Takie ich usytuowanie wskazuje na funkcję przenoszenia sił podczas lokomocji i mogło się wiązać ze zwiększeniem szybkości pływania.

Swoisty dla strunowców sposób lokomocji polega na naprzemiennych skurczach podłużnych mięśni po bokach szkieletu osiowego. Zmniejszenie podłużnej ściśliwości tego szkieletu (pierwotnie to usztywniona hydraulicznie struna grzbietowa) zmniejsza rozpraszanie energii podczas skurczów, co zapewnia mineralizacja chrząstki. Pojawiające się w chrząstce globule z kryształków fosforanu wapnia (hydroksyapatytu) są najprymitywniejszą formą jej mineralizacji. Najdawniejsze skamieniałości ze śladami mineralizacji w postaci globularnie

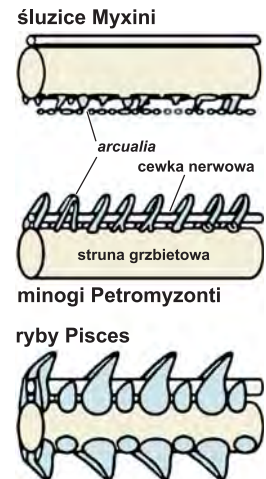
zwapniałej chrząstki pochodzą z ordowiku. Ówczesny bezszczękowiec *Eriptychius* miał w szkielecie skórnym elementy, które są podobne do zwapnień u dzisiejszego rekina *Carcharhinus*.

Mózgoczaszkę pancernych bezszczękowców z grupy galeaspididów budowała chrząstka zwapniała zarówno globularnie jak i warstwowo (lamellarnie). U prawdopodobnie bliższych rybom osteostraków w zmineralizowaną tkankę szkieletową mózgoczaszki i pokrywającego ją pancerza wbudowane są komórki uczestniczące w mineralizacji (osteocyty). Jest to więc pierwszy przypadek pojawienia się kości komórkowej. Wapniała również chrząstka w szkielecie ich płetw. Bezczękowce te wyposażone były również w zmineralizowany szkielet przy powierzchni ich ciała. Jest wyraźna różnica między tym skórnym szkieletem a szkieletem osiowym. Ewolucja tych rodzajów szkieletu przebiegała odmiennymi drogami.

Szkielet skórný

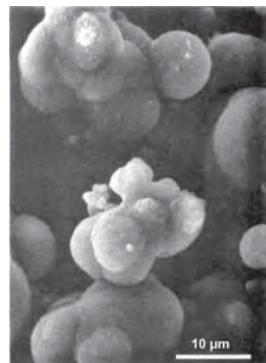
Szkielet skórný kręgowców (formujący łuski, tarcze, czy zęby) jest wydzielany od zewnątrz przez komórki ektodermalne (ameloblasty) i od wnętrza przez komórki skóry (odontoblasty) pochodzenia ektomezodermalnego (z komórek mezodermy pochodzących od migrujących w głąb ciała komórek ektodermalnych). Ameloblasty wytwarzają emalię (szkliwo), odontoblasty dentynę (zębinę). Emalia jest litą fosforanową tkanką, dentyna przebita jest kanalikami mieszczącymi wypustki wytwarzających ją komórek. Szkielet skórný pojawił się w ewolucji później od chrzęstnego szkieletu osiowego. W najpierwotniejszej postaci przetrwał do dziś w łuskach ryb ganoidowych i zębach czworonogów.

Przypuszczalne homologi dentyny i emalii po raz pierwszy wystąpiły u konodontów w kambrze. W elementach aparatów gębowych konodontów odpowiednik dentyny zwykle nie ulega mineralizacji. Jest więc odwrotnie, niż w rozwoju łusek i zębów dzisiejszych kręgowców, u których w ontogenezie pojawiają się dentyna, a dopiero na końcu emalia. U ryb często miejsce i funkcję szkliwa wypełnia tkanka podobna strukturalnie do emalii ale zawierająca wypustki odontoblastów (enameloid). To skutek mineralizacji na podłożu macie-



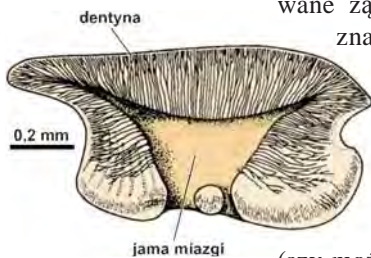
Chrzęstne elementy szkieletu osiowego pierwotnych kręgowców (na podstawie Ota et al. 2011)

Globularna mineralizacja chrząstki dzisiejszego rekina *Carcharhinus* (wg Kemp & Westrin 1979)



rzy organicznej wydzielanej głównie przez odontoblasty, a nie ameloblasty.

Przyjmuje się, że płyty szkieletu skór nego wczesnopaleozoicznych bezszczękowców powstały przez zlanie pojedynczych ząbków skórnych. Najstarsze takie izolowane ząbki o dobrze poznanej histologii znane są z ordowiku Syberii. Należą do tajemniczej grupy mongolepididów, a charakteryzuje je lita (lamellarna) struktura wydzielanej od dołu tkanki mineralnej. Tkanka ta strukturą i pochodzeniem jest podobna do analogicznej (czy może homologicznej) tkanki konodontów. Podobnie jak w łusczkach sylurskich telodontów, nie ma w łuskach mongolepididów odpowiednika emalii. Tkanka mineralna telodontów to typowa przebita kanalikami dentyna (u niektórych gatunków pokryta enameloidem).



Przekrój złożonej wyłącznie z dentyny łuski telodonta *Thelodus* z późnego syluru regionu bałtyckiego z głęboką jamą miękkiszową

Bezczękwowce pancerne

Drobne dentynowe łuski pokrywały również pancerze bardziej zaawansowanych bezszczękowców. Od wnętrza ciała uzupełnione zostały one o tkanki wiążące ze sobą poszczególne ząbki. Zwykle jest to tkanka mineralna powstała na bazie chrząstki czyli kość. Początkowo mineralizacja nie wiązała komórek, powstawała więc kość bezkomórkowa (aspidyna) a poczynając od sylurskich osteostraków tarcze zawierają również typową kość komórkową z przestworami po komórkach wydzielniczych (osteocytach). Kość komórkowa wywodzi się zatem z kości bezkomórkowej, która powstawała niezależnie wiele razy, często odmiennymi drogami.

Materiał kopalny dokumentujący wczesną ewolucję bezszczękowców jest obecnie zbyt niekompletny, by wyprowadzać z niego jednoznaczne wnioski. Obraz jest bowiem zdeformowany przez skrajnie odmiennie

szanse na zachowanie się w postaci skamieniałości przedstawicieli różnych grup bezszczękowców.

Niemające szkieletu mineralnego a jedynie chrzęstny i rogowy śluzice oraz minogi mogą się zachować jedynie w skrajnie dogodnych warunkach fosylizacji. Nie wiadomo jednak, czy ich brak we wczesnym paleozoiku ma przyczynę jedynie w ich niskim potencjale fosylizacyjnym, czy też oznacza, że powstały one z bezszczękowców mających szkielet mineralny i go wtórnie utraciły.

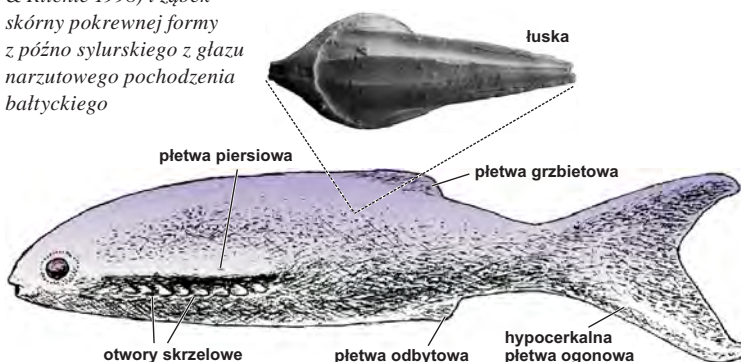
Wśród bezszczękowców o ciele pokrytym mineralnymi łuskami za najbliższe stanowi wyjściowemu uważa się te, których łuski nie są ze sobą połączone. Szkielet taki rozpada się po śmierci zwierzęcia i pojedyncze mikroskopijne łuski mogą być znalezione jedynie przy okazji badań mikropaleontologicznych. Znaleźiska kompletnej skamieniały ciał wymagają szczególnych warunków i nie są znane sprzed okresu sylurskiego, choć na pewno występowały w ordowiku.

Całkiem inaczej sprawy się mają z pancernymi bezszczękowcami, których skamieniałości łatwo zauważyć gołym okiem w terenie. Skoro są już w skałach wieku środkowordowickiego, jest to dowód na znacznie dawniejsze występowanie ich krewniaków mniej zaawansowanych w rozwoju tarcz skórnych pochodzenia.

Najbardziej kompletne szkielety telodontów znane są z syluru Estonii (*Phlebolepis*, stanowisko Himmiste, ludlow) oraz Szkocji (*Loganellia*, stanowisko Lesmahagow, landower). Materiał kopalny telodontów to głównie izolowane łuski zbudowane z aspidyny na spodzie i dentyny przy powierzchni. Z rejonu gębowego telodonta *Loganellia* znanych jest kilka rodzajów ząbków często zrosniętych w rzędy lub płyty, co jest niespotykane wśród łusek na ciele. Przypominają niekiedy spirale zębów rekinów, co jest raczej wynikiem konwergencji, a nie pokrewieństwa. Szkielet wewnętrzny telodontów był chrzęstny.

Najstarsze (środkowordowickie) bezszczękwowce pancerne to *Arandaspis* z piaskowców Stairway (Australia) i *Sacabambaspis* z formacji Anzaldo (Boliwia). Miały szkielet skórny złożony z dwóch dużych płyt i mniejszych płytek na głowie oraz łusek wzdłuż ciała. Szkielet składał się z trzech warstw. Guzki na powierzchni pokryte były litą tkanką (enameloid) wytwarzaną prawdopodobnie przez odontoblasty, które następnie

Telodont *Loganellia scotica* z wczesnego syluru Szkocji (na podstawie Märss & Ritchie 1998) i ząbek skórny pokrewnej formy z późno sylurskiego z glazu narzutowego pochodzenia bałtyckiego



wypełniały wnętrza jamy zębowej dentyną. Poniżej kość bezkomórkowa (aspidyna) formowała najbardziej mechanicznie odporną warstwę tarczy o strukturze pszczelego plastru. Najgłębiej leżąca warstwa kości bezkomórkowej (izopedyna) wzmocniona była włóknami kolagenu, po których pozostały horyzontalne kanalik. Szkielet osiowy tych bezszczękowców nie jest znany.

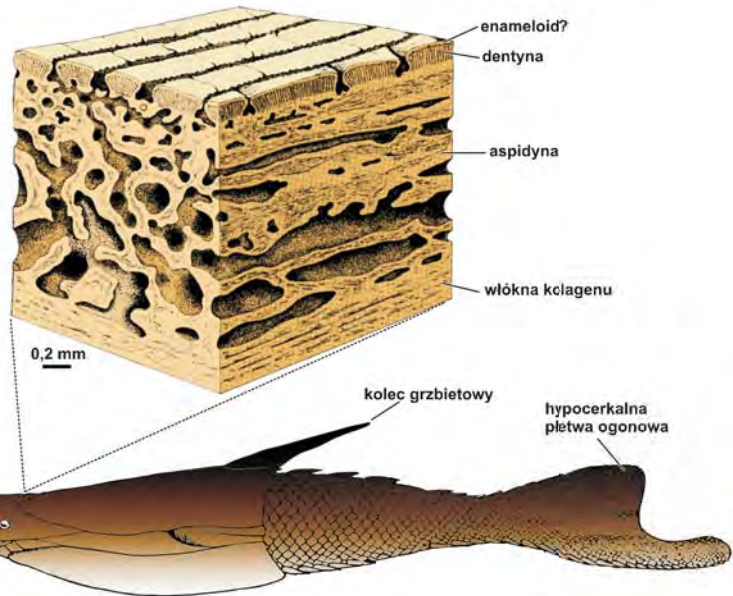
Ze środkowego ordowiku formacji piaszkowców Harding (Kolorado) znane są prawie kompletne okazy *Astraspis* i *Eriptychius*, których szkielet skórný jest zbudowany z płytek pokrytych guzkami. Guzki są zbudowane z dentyny pokrytej enameloidem lub szkliwem, natomiast głównym budulcem szkieletu skórnego jest aspidyna. Chrzęstny szkielet wewnętrzny wykazuje globularne zwapnienia – jest to najprymitywniejsza forma mineralizacji hydroksyapatytem.

Trójwarstwowy szkielet zewnętrzny występuje również u sylurskich i dewońskich heterostraków. Wgłębienia i wypukłości na skamieniałych tarczach z przodu ciała heterostraków wskazują na obecność chrzęstnego, niekiedy częściowo zmineralizowanego, szkieletu w okolicy głowy i chrzęstnych łuków rdzeniowych.

Z kolei ciało anaspidów było dwubocznie spłaszczone i pokryte niewielkimi płytkami oraz łuskami zbudowanymi z warstw bezkomórkowej kości, rozmieszczonych wzdłuż V-kształtnych bloków mięśniowych. Najstarsze znalezisko kompletnego anaspida to *Jamoytius* z wczesnego syluru (landower) Lanarkshire (Szkocja). Tylko wśród form bezłuskich zachował się zwapniały szkielet wewnętrzny, na który składały się promienie płetw, łuki skrzelowe, arkualia oraz prawdopodobnie puszką mózgową.

Szkielet skórný grzbietobrzusznie spłaszczonych tarcz głowowych galeaspidów był pokryty licznymi guzkami. Brak dentyny i enameloidu świadczy o jego wyłącznie kostnym pochodzeniu. Globularnie zwapniała chrząstka łączy szkielet czaszki ze szkieletem skórnym.

Skostnienia znane są także w tarczy głowowej osteostraków, których szkielet skórný jest bardzo zróżnicowany. Zwykle budują go pojedyncze, wielokątne tarczki, wykazujące marginalny przyrost. Na ich powierzchni zazwyczaj nie występuje żadna silnie zmineralizowana tkanka, natomiast pod warstwą dentynową znajduje się kość



komórkowa. Chrzątka budująca szkielet wewnętrzny osteostraków ulegała zwapnieniu w okolicach mózgowiaszki i w otoczeniu naczyń i nerwów. Wzdłuż struny grzbietowej znajdowały się arkualia. Osteostraki były prawdopodobnie bliskie przodkowi ryb, czyli pierwszych szczękowców.

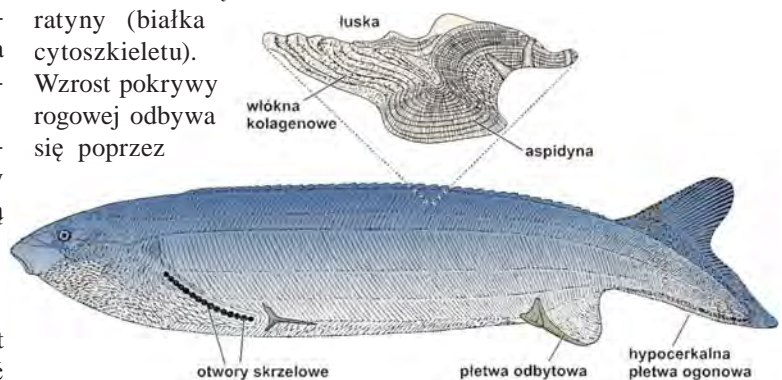
Szkielet skórný jest zatem kompozycją emalii (lub enameloidu), dentyny i kości. Przypuszcza się, że ewolucyjnym punktem wyjścia były hipotetyczne pojedyncze ząbki zwane odontodami, analogiczne do ząbków konodontów (a może im homologiczne). Struktury te były podstawą uformowania zewnętrznego pancerza pierwszych kręgowców, a w dalszym biegu ewolucji również zębów szczękowców.

Wczesnodewoński pancerny heterostrak Pteraspis rostrata oraz budowa pancerza jej mniej masywnego krewniaka Psammosteus ze środkowego dewonu

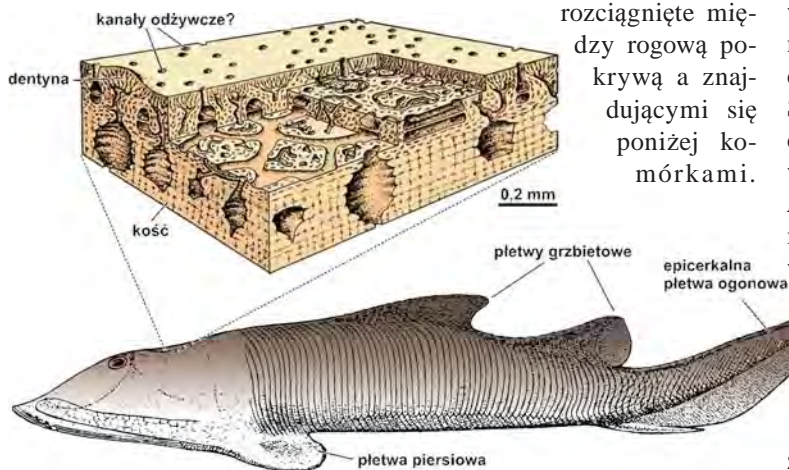
Zęby

Elementy aparatu gębowego służyc i minogów mają strukturę zupełnie odmienną od zębów szczękowców czy konodontów – są rogowe. Ich powstanie wynika z wytwarzania wewnątrz komórek naskórka keratyny (białka cytoszkieletu). Wzrost pokrywy rogowej odbywa się poprzez

Anaspid Pharyngolepis oblonga z późnego syluru Norwegii oraz przekrój łuski pokrewnej formy z głazu narzutowego pochodzenia bałtyckiego



podział komórek, ich keratynizację i obumieranie. Komórki nabłonka znajdujące się między martwym wierzchołkiem, a stożkiem z żywych komórek (kielichokształtnych) są rozpychane na boki jakby zostały rozciągnięte między rogową pokrywą a znajdującymi się poniżej komórkami.



Osteostrak Aceraspis robusta z późnego syluru Norwegii oraz struktura pancerza głowowego Tremataspis z późnego syluru Estonii

Keratynowe ząbki śluzic i minogów nie mają więc żadnego związku z odontodami (więc również zębami szczękowców) i są niezależną adaptacją. Zęby szczękowców musiały powstać w inny sposób.

Ewolucyjne pochodzenie zębów jest wciąż dyskutowane. Wiadomo, że są one formowane z odontod, a więc jednostek, z których powstały także łuski. Funkcjonalnie podobne struktury występują u ryb na łukach skrzelowych (ząbki skrzelowe) czy w szkielecie gnykowym, lub w gardzieli (zęby gardłowe). Elementy te są ważne do zrozumienia hipotez odnoszących się do powstania zębów.

Klasyczny model powstawania zębów jako wywodzących się ze struktur pokrywających ciało pierwotnych kręgowców (*outside-in*) został stworzony ze względu na podobieństwa anatomii łusek na powierzchni ciała rekinów do ich zębów, choć nie ma ciągłego przejścia między tymi strukturami. Zęby są – wedle tej hipotezy – zmodyfikowanymi łuskami, a ich przekształcenie w łuskę bądź ząb wynikało z położenia w odpowiednim regionie ciała.

Przeciwieństwem tego modelu jest hipoteza, stanowiąca, że zestaw w pełni ukształtowanych odontod (prototypów zębów) po raz pierwszy pojawił się w gardzieli (*inside-out*), a nie na skórze. Przy czym miały one rozwijać się z endodermy w jego tylnej części, a następnie „przesuwały się” do przodu w stronę gęby. W takim wypadku, zęby i łuski miałyby odmienne pochodzenie, i tym samym nie byłyby strukturami homologicznymi.

Inspiracją do postawienia tej hipotezy była skamieniałość telodonta *Loganellia* charakteryzującego się występowaniem ząbków w obrębie jamy gębowej, gardzieli, jak i na powierzchni ciała. Łuski w rejonie gębowym i gardłowym *Loganellia* znacząco różnią się od łusek na ciele zwierzęcia i najwidoczniej miały odmienną ewolucyjną genezę. Skoro występują u bezszczękowca, wyprzedzają powstanie szczęk. Nie można jednak wiązać ząbków gębowych i gardłowych *Loganellia* z zębami szczękowców, bowiem miały one bardzo odmienną budowę wewnętrzną i morfologię. Wiadomo skądinąd, że struktury przypominające zęby w obrębie jamy gębowej i gardzieli formowały się wielokrotnie i niezależnie w ewolucji kręgowców.

Niektórzy embriologowie spekulują, że ektoderma zdolna do wytwarzania odontod dotarła do jamy gębowo-gardzielowej nie tylko poprzez migrację bezpośrednio do gęby, ale również przez inne otwory na głowie zwierzęcia (otwory skrzelowe, kanał nosowo-przysadkowy) a zęby powstały w wyniku jej kontaktu z endoderwą w połączeniu z mezenchymą wywodzącą się z grzebienia nerwowego. Postuluje się homologię między różnymi odontodami na poziomie zapisu genetycznego. Miałyby się rozwijać na ciele wszędzie tam, gdzie działanie genów nabłonkowych podczas ontogenezy wchodzi w kontakt z działaniem genów wywodzących się z grzebienia nerwowego. Wewnątrz jamy gębowo-gardzielowej wyzwała to ekspresję genów regulujących rozwój zęba. Cała ta grupa genów już od dawna działała w obszarze ekspresji genów nabłonkowych, ale w kierunku rozwoju brodawkowatych struktur sensorycznych. Z czasem elementy te dały początek nie tylko odontod, ale również kubkom smakowym. U ryb zęby w jamie gębowo-gardzielowej i kubki smakowe mają podobny plan rozwoju, co sugeruje rozbieżną ewolucję odontod w kierunku funkcji pokarmowej, albo ochronnej. Zgodnie z tą interpretacją zęby nie mogłyby być przekształconymi łuskami ani odwrotnie. Jak dotąd, nie ma uzasadnienia paleontologicznego do takiej interpretacji pochodzenia prawdziwych zębów.

Podsumowanie

Najdawniejszym geologicznie w miarę wiarygodnym oparciem dla hipotez o genezie

szkieletu mineralnego kręgowców pozostają konodonty a początków szkieletu chrzęstnego dopatrzeć się można w skamieniałościach pancernych bezszczękowców. Interpretacje wzajemnego stosunku między tymi rodzajami szkieletu odwołują się z konieczności do bardzo ryzykownych, bo nie popartych zapisem kopalnym, interpretacji pochodzenia i stanowiska filogenetycznego dzisiejszych bezszczękowców.

Szkielet wewnętrzny pojawił się już w kambrze, najpierw w postaci struktur wspierających elementy głowy, a później również w postaci arkualiów wzdłuż ciała. Struktury te występują dzisiaj u minogów, a w przeszłości geologicznej również u niektórych „pancernych” bezszczękowców (ostrakoderm) w związku z usprawnieniem pływania. Mineralizacja chrząstki była następnym krokiem do zwiększenia wydajności lokomotorycznej – wśród ordowickich kręgowców występowała już globularnie zwapniała chrząstka a w sylurze – w obrębie szkieletu ostatnich bezszczękowców – uległa skostnieniu.

Historia ewolucji szkieletu skórniego jest bardziej zawiła, ponieważ w jego skład wchodzi tkanki o różnej genezie i stopniu mineralizacji. Przypuszczalny homolog dentyiny i wysoko zmineralizowanej tkanki po raz pierwszy wystąpił u konodontów w kambrze. Jeśli ząbki konodontów są homologiczne zębom kręgowców, w nich należałoby doszukiwać się pierwotnej funkcji pokarmowej odontod. Natomiast jeżeli struktury te nie są homologiczne – rozbudowany pancerz najstarszych bezszczękowców (Arandaspida) wskazywałby na jego pierwotną funkcję ochronną.

Mineralizacja szkieletu to jeden z najważniejszych aspektów ewolucji kręgowców. Bez niej nie byłoby swoistego dla wyższych kręgowców aparatu szczękowego z zębami o wysokiej twardości ani dostatecznie sztywnego szkieletu wewnętrznego, by unieść ciała pierwszych lądowych czworonogów.

Literatura

- Sire, J.-S., Donoghue, P.C.J., & Vickaryous, M.K. 2009. Origin and evolution of the integumentary skeleton in non-tetrapod vertebrates. *Journal of Anatomy* 214, 409–440.
- Donoghue, P.C.J., Sansom, I.J., & Downs, J.P. 2006. Early evolution of vertebrate skeletal tissues and cellular interactions, and the canalization of skeletal development. *Journal of Experimental Zoology* 306B, 278–294.
- Donoghue, P.C.J. & Sansom, I.J. 2002. Origin and early evolution of vertebrate skeletonization. *Microscopy Research and Technique* 59, 352–372.
- Fraser, G.J., Cerny, R., Soukup, V., Bronner-Fraser, M., & Streelman, T.J. 2010. The odontode explosion: The origin of tooth-like structures in vertebrates. *Bioessays* 32, 808–817.
- Wang, N.-Z., Donoghue, P.C.J., Smith, M.M., & Sansom, I.J. 2005. Histology of the galeaspid dermoskeleton and endoskeleton, and the origin and early evolution of the vertebrate cranial endoskeleton. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25, 745–756.
- Sweet, W.C. 1988. *The Conodonta: Morphology, Taxonomy, Paleocology and Evolutionary History of a Long-extinct Animal Phylum*. 212 pp. Oxford University Press, New York.
- Janvier, P. 1996. *Early Vertebrates*. 393 pp. Clarendon Press, Oxford.
- Rücklin, M., Giles, S., Janvier, P., & Donoghue, C.J. 2011. Teeth before jaws? Comparative analysis of the structure and development of the external and internal scales in the extinct jawless vertebrate *Loganellia scotica*. *Evolution & Development* 13, 523–532.
- Sansom, I.J., Donoghue, P.C.J., & Albanesi, G. 2005. Histology and affinity of the earliest armoured vertebrate. *Biology Letters* 1, 446–449.

Rybojaszczury

Andrzej WOLNIEWICZ

Era mezozoiczna (250–66 milionów lat temu) nie bez powodu nazywana jest często erą gadów. Przez znaczną część jej trwania główną rolę w ekosystemach lądowych odgrywały dinozaury należące do gadów naczelných (archozaurów). Bliscy krewni dinozaurów, pterozaurowy, były dominującą grupą gadów latających, a pod koniec ery mezozoicznej coraz większe znaczenie miały ptaki, również wywodzące się z gadów. Także w morzach ery mezozoicznej gady były ważnym składnikiem faunistycznym, zajmując w łańcuchach pokarmowych pozycję czołowych drapieżników. Z mezozoiku znanych jest ponad 12 grup gadów morskich, zróżnicowanych pod względem budowy ciała, sposobu poruszania się oraz zdobywania pożywienia. Do najszerzej znanych grup mezozoicznych gadów morskich należą plezjozaury – protoplaści legendarnego potwora z jeziora Loch Ness, mozazaurowy – linia morskich łuskonośnych przypominających budową ciała warany oraz żółwie morskie, które jako jedyne z mezozoicznych gadów morskich przetrwały do dziś. Obecnie najważniejszą grupą czworonogów morskich są walenie – ssaki doskonale przystosowane do wodnego trybu życia, mające opływowy, „rybi” kształt ciała oraz kończyny przekształcone w płetwy. Jednak rybokształtne czworonogi morskie istniały już w erze mezozoicznej, na 150 milionów lat przed powstaniem pierwszych walenii. Były to słynne rybojaszczury – ichtiozaury. ichtiozaury były jednymi z pierwszych gadów, które przystosowały się do życia w morzach ery mezozoicznej, zaledwie kilka milionów lat po wymieraniu na granicy permu i triasu, a ostatnie ichtiozaury

wymarły w późnej kredzie, około 90 milionów lat temu, po 160 milionach lat ewolucji. ichtiozaury charakteryzował wydłużony, wąski pysk, duże oczy, kończyny przednie i tylne przekształcone w płetwy, płetwa ogonowa stanowiąca główny mechanizm napędowy, a u najbardziej zaawansowanych form także płetwa grzbietowa, pełniąca funkcję statecznika. Bogaty zapis kopalny oraz fakt, że ewolucja ichtiozaurów była pod ścisłym wpływem ograniczeń natury fizycznej, wynikających z ich wodnego trybu życia, sprawiły, że o biologii ichtiozaurów wiemy obecnie więcej niż o jakiegokolwiek innej grupie mezozoicznych gadów morskich.

Pochodzenie ichtiozaurów

Początki ewolucji ichtiozaurów są wciąż słabo poznane. Wiadomo, że ichtiozaury należały do gadów z dwoma parami okien skroniowych (diapsydów), jednak ich dokładna pozycja filogenetyczna jest wciąż debatowana. Powodem tego jest fakt, że już najwcześniejsze ichtiozaury miały szereg cech wskazujących na przystosowanie do środowiska wodnego. Wiele cech anatomicznych kręgosłupa czy kończyn, które przodkom ichtiozaurów ułatwiały poruszanie się po lądzie, zostało przez ichtiozaury utracone. Ponadto, cechy wyspecjalizowane do wodnego trybu życia, takie jak płetwy, ewoluują zbieżnie u różnych grup gadów morskich i mogą wskazywać na pokrewieństwo między grupami, które w rzeczywistości nie są ze sobą blisko spokrewnione. Właśnie dlatego badaczom trudno określić do jakich innych wczesnych gadów ichtiozaury były najbardziej podobne. Jednak pomimo tych trudności, są przesłanki wskazujące na to, że najbliższymi krewnymi ichtiozaurów były bezzębne morskie gady (*Hupehsuchus* i pokrewne rodzaje) z końca wczesnego triasu (olenek) Chin, które łączą z ichtiozaurami m.in. powiększona liczba palców w płetwach, oraz mające wciąż osobne palce talattozaury (*Thalattosauria*) z późniejszych epok triasu (ładyn–noryk) o rozległym rozprzestrzenieniu.

Szkielet *Cartorhynchus lenticarpus* z wczesnego triasu Chin (Motani et al. 2014)



Zwierzęciem, które być może wypełnia lukę ewolucyjną między ichtiozaurami a ich lądowymi przodkami jest niedawno opisany *Cartorhynchus lenticarpus*. Ten niespełna 50-centymetrowy gad morski współistniał z wczesnymi ichtiozaurami pod koniec wczesnego triasu, 248 milionów lat temu, i zamieszkiwał archipelag wysp, który istniał na terenie dzisiejszych wschodnich Chin. *Cartorhynchus* był również bezzębny ale w odróżnieniu od *Hupehsuchus* i ichtiozaurów miał krótki pysk. Większość kości budujących przednie płetwy *Cartorhynchus* jest małych rozmiarów, ponadto nie przylegają one do siebie tak mocno, jak u ichtiozaurów. Wskazuje to, że udział chrząstki w budowie płetw był znaczny i zapewniał im giętkość, która mogła ułatwić kartorynchowi poruszanie się po lądzie. *Cartorhynchus* miał też już mocno zmineralizowane i pogrubione (pachyosteotyczne) żebra. Przeciwdziałały one sile wyporu i zapewne umożliwiały zwierzęciu żerowanie w przybrzeżnych płycznach.

Najlepiej poznanym z wczesnych ichtiozaurów jest *Chaohusaurus*, pochodzący z tych samych osadów, co *Cartorhynchus*. Inne prymitywne ichtiozaury znane są z wczesnego triasu Japonii, Tajlandii, Spitzbergenu i Kanady. Wydaje się więc, że tereny obecnych wschodnich Chin są kolebką ichtiozaurów; stamtąd ichtiozaury dość szybko w swojej historii ewolucyjnej rozprzestrzeniły się po morzach półkuli północnej.

Najwcześniejsi przedstawiciele ichtiozaurów mieli już cechy charakterystyczne dla całej grupy: wydłużony pysk oraz dobrze wykształcone przednie płetwy. Płetwa ogonowa była asymetryczna, płat dolny był znacznie lepiej rozwinięty od płata górnego, tułów wydłużony, a ogon stosunkowo krótki. Takimi proporcjami ciała wczesne ichtiozaury przypominały dzisiejsze rekinki (Scyliorhinidae) i najprawdopodobniej tak jak one poruszały się w wodzie za pomocą węgorzowatych ruchów ciała. Najwcześniejsze ichtiozaury były zwierzętami małymi, osiągającymi 1–3 m długości. Przez długi czas zagadką było, kiedy ichtiozaury stały się żyworodne. Niedawno odkryta skamieniałość samicy *Chaohusaurus* z zachowanymi embrionami wskazuje, że już najstarsze ichtiozaury były żyworodne. Embriony ułożone są w taki sposób, że musiały się rodzić głową naprzód.



Szkielet ogromnego ichtiozaura *Shonisaurus sikanniensis* z późnego triasu (noryk) Kolumbii Brytyjskiej

Gdyby taki poród odbywał się w wodzie, byłoby bardzo wysokie ryzyko utonięcia płodu podczas przedłużającego się porodu. Poród głową naprzód jest także znany u wczesnych przedstawicieli waleni i syren. *Chaohusaurus* (i najprawdopodobniej inne wczesne ichtiozaury) nie były zatem zwierzętami w pełni przystosowanymi do wodnego trybu życia i musiały opuszczać środowisko wodne w celu reprodukcji.

Władcy triasowych mórz

Ewolucja ichtiozaurów nabrała tempa zaledwie kilka milionów lat po tym, kiedy ich pierwsi przedstawiciele opanowali morza półkuli północnej. Już z środkowego triasu znanych jest kilka linii rozwojowych ichtiozaurów zróżnicowanych pod względem morfologii i ekologii. Cymbospondylidae znane są ze środkowego triasu Stanów Zjednoczonych i Szwajcarii. Proporcjami ciała przypominały najwcześniejsze ichtiozaury – ich głowa była niewielka w stosunku do reszty ciała, a tułów wydłużony. Były one jednak znacznie większe, rozmiarami dorównywały dzisiejszej orce. Inną dobrze poznaną grupą ichtiozaurów ze środkowego triasu, szeroko rozprzestrzenioną na półkuli północnej, są Mixosauridae. W przeciwieństwie do cymbospondyli, były to zwierzęta małe, osiągające 1–2 m długości. Kształtem i proporcjami ciała przypominały one już późniejsze, rybokształne ichtiozaury – ich

głowy były proporcjonalnie duże a tułów skrócony. Budowa końcowej części kręgosłupa wskazuje jednak na wciąż niewielki rozwój grzbietowego płata płetwy ogonowej.

Niektóre miksozaury (*Phalarodon*), a także chiński *Xinminosaurus* oraz znany z kilku stanowisk na półkuli północnej, w tym z Polski, *Omphalosaurus*, miały nietypowe dla ichtiozaurów uzębienie. Korony ich zębów były szerokie, niskie, kopulaste. Takie uzębienie jest typowe dla zwierząt odżywiających się twardym pokarmem (durofagicznych). Prawdopodobnie ichtiozaury te odżywiały się opancerzonymi bezkręgowcami morskimi. Ze środkowego triasu Stanów Zjednoczonych znany jest też niedawno odkryty *Thalattoarchon saurophagis* („władca mórz, żywiący się jaszczurami”). Ten olbrzymi ichtiozaur, mogący osiągać ponad 8 m długości, miał duże, bocznie spłaszczone zęby z dwoma krawędziami tnącymi i był zapewne czołowym drapieżnikiem mórz środkowego triasu.

W środkowym triasie pojawiły się też ogromne Shastasauridae, które szczyt swojej ewolucji osiągnęły w późnym triasie. Znane są one głównie z fragmentarycznych znalezisk rozprzestrzenionych na półkuli północnej. Ich ekologia jest słabo poznana, wiadomo jednak, że charakteryzowały się one dużymi rozmiarami ciała a część była bezzębna. Niektóre osiągały wręcz gigantyczne rozmiary. Znany z późnego triasu Kanady i Stanów Zjednoczonych. *Shonisaurus* był nie tylko największym znanym ichtiozaur, lecz także największym gadem morskim, jaki kiedykolwiek pojawił się na Ziemi – dorosłe osobniki mogły mieć przeszło 20 m długości.

W późnym triasie ewolucja ichtiozaurów osiągnęła punkt zwrotny. Pojawiły się pierwsze ichtiozaury o mocno zredukowa-

nej obręczy miednicznej. Zmiany w umięśnieniu umożliwiły ichtiozaurom przejście z pływania undulacyjnego do oscylacyjnego, podczas którego jedynie ogon uczestniczył w lokomocji a tułów pozostawał stosunkowo sztywny. Dzięki temu ichtiozaury mogły przemieszczać się efektywniej i zacząć eksplorować wcześniej niedostępne, głębsze wody oceaniczne. Do najwcześniejszych znanych przedstawicieli tej gałęzi ewolucyjnej należą kanadyjskie *Macgowania janiceps* i *Hudsonelpidia brevirostris*.

W późnym triasie ichtiozaury osiągnęły największą różnorodność morfologiczną i ekologiczną w całej swojej historii ewolucyjnej. Przedstawiciele różnych linii rozwojowych koegzystowali z sobą, zajmując odmienne nisze ekologiczne. Ta ogromna różnorodność nie przetrwała jednak wymierania pod koniec triasu. Globalne zmiany klimatyczne doprowadziły do obniżenia się poziomu mórz. W konsekwencji, wiele środowisk płytkomorskich, w których skupiona była większa część różnorodności ichtiozaurów, przestało istnieć. Do wczesnej jury przetrwały tylko ichtiozaury o zredukowanej miednicy przystosowane do życia w głębszych rejonach oceanów. Różnorodność ichtiozaurów już nigdy nie osiągnęła takiego poziomu, jak w późnym triasie.

Ichthiozaury bez tajemnic

Ichthiozaury z wczesnej jury są najlepiej poznаныmi przedstawicielami grupy. Praktycznie cała nasza wiedza o wczesnojurskich ichtiozaurach pochodzi z dwóch rejonów geograficznych: południowej Anglii, gdzie słynna Mary Anning odkryła pierwsze skamieniałości ichtiozaurów w warstwach datowanych na początek jury już na początku XIX wieku, oraz z południo-

Samica Stenopterygius quadriscissus z wczesnej jury (toark) Holzmaden z pośmiertnie wypchniętym płodem (Organ et al. 2009)



wych Niemiec, gdzie ichtiozaury występują w skałach powstałych pod koniec wczesnej jury (toark). Oba rejony dokumentują zróżnicowane morfologicznie i ekologicznie zespoły faunistyczne ichtiozaurów o zredukowanej miednicy. Charakterystycznym elementem obydwu faun są duże, drapieżne *Temnodontosaurus* oraz wąskopyśkie *Eurhinosaurus* (i kilka pokrewnych rodzajów) z zaostroszą i wydłużoną górną szczęką, które budową pyska przypominały dzisiejsze mieczniki. Jednak dominującymi ichtiozaurami w obu zespołach są przedstawiciele nowej linii ewolucyjnej ichtiozaurów o ciele przypominającym dzisiejsze tuńczyki.

Te „jaszczury-tuńczyki” obejmują tak dobrze poznane rodzaje jak *Ichthyosaurus* z Anglii, pospolity w początkach wczesnej jury, oraz późniejszy niemiecki *Stenopterygius*. W szczególności doskonale zachowane okazy *Stenopterygius* wydobyte z łupków posidoniowych (toark) nieopodal niemieckiego miasteczka Holzmaden, z których wiele zachowało odciski tkanek miękkich, pozwoliły paleontologom poznać nie tylko szczegóły anatomii tunnozaurów, ale także przybliżyć wiele aspektów ich biologii i fizjologii. Dzięki skamieniałościom samic z zachowanymi przy nich, pośmiertnie wypchniętymi płodami wiemy, że *Stenopterygius* był żyworodny i poród odbywał się ogonem do przodu, podobnie jak u dzisiejszych walen i odmiennie niż u najstarszych ichtiozaurów. Wskazuje to, że ichtiozaury te były zwierzętami w pełni morskimi i cały ich rozwój osobniczy odbywał się w wodzie.

Tuńczykkształtne ichtiozaury miały odziedziczony po przodkach wydłużony pysk, duże oczy oraz dobrze wykształcone przednie płetwy. Układ tkanek miękkich zachowanych wokół kompletnych szkieletów wskazuje, że miały wrzecionowaty, opływowy kształt ciała z trójkątną płetwą grzbietową. Końcowy odcinek kręgosłupa zagięty był do dołu i wspierał dolny płąt półksiężycowatej płetwy ogonowej; górny płąt nie był wzmocniony kostnym szkieletem. Zachowane tkanki miękkie umożliwiły dokładne zbadanie proporcji ciała *Stenopterygius* i porównanie ich z proporcjami ciała dzisiejszych rekinów. Z porównania tego wynika, że ichtiozaur ten poruszał się w wodzie w sposób zbliżony do szybkich rekinów (*Lamnidae*) za pomocą

oscylacyjnych ruchów ogona, podczas gdy tułów pozostawał sztywny.

Paleontolodzy są też w stanie oszacować takie parametry biologii ichtiozaurów jak prędkość pływania i intensywność przemiany materii. Jest to możliwe ponieważ organizmy żyjące w wodzie podlegają ograniczeniom natury fizycznej. Używając równań opisujących zachowanie się dużych obiektów przemieszczających się w wodzie, dość łatwo obliczyć wartości różnych wielkości fizycznych dla ichtiozaurów. *Stenopterygius* zatem poruszał się z prędkością porównywalną do tuńczyków czy rekinów podobnych rozmiarów (dorosły osobnik mierzył około 3 m długości),

lecz nie mógł poruszać się

tak szybko jak podob-

nych rozmiarów walenie.

Maksymalna prędkość pływania

może z kolei posłu-

żyć do oszacowania

poziomu przemiany ma-

terii. *Stenopterygius* miał

prawdopodobnie metabo-

lizm zbliżony do tuńczy-

ków i rekinów lamnowa-

tych (*Lamnidae*), których

mięśnie wytwarzają dużo

ciepła. Ichtiozaury były więc

endotermiczne i do pewnego

stopnia mogły to ciepło utrzy-

mywać wewnątrz ciała (były ho-

meotermiczne). Porównania składu

izotopowego zębów ichtiozaurów ze

składem izotopowym ryb żyjących

w tych samych środowiskach wska-

zują, że temperatura ciała ichtiozau-

rów była rzeczywiście wyższa niż ich ry-

bich ofiar. Wszystko to dowodzi więc, że

zaawansowane ichtiozaury wykształciły

stałocieplność, która pomogła im zostać ak-

tywnymi drapieżnikami jurajskich mórz.

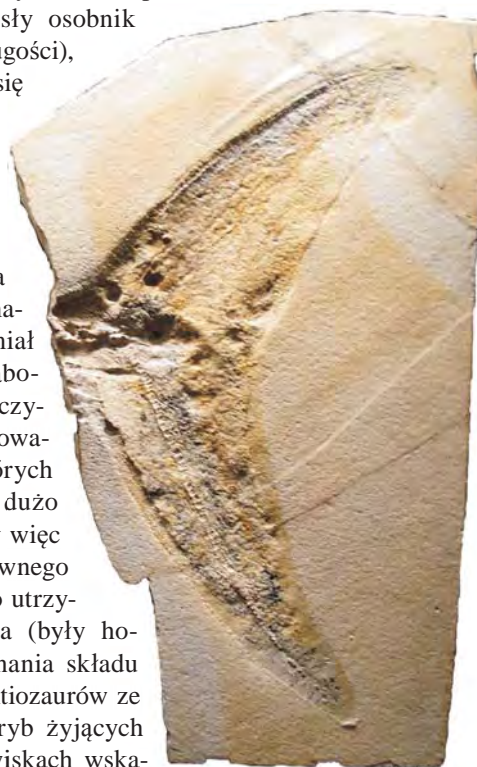
Kolejną poszlaką potwierdzającą sta-

łocieplność ichtiozaurów są wyniki nie-

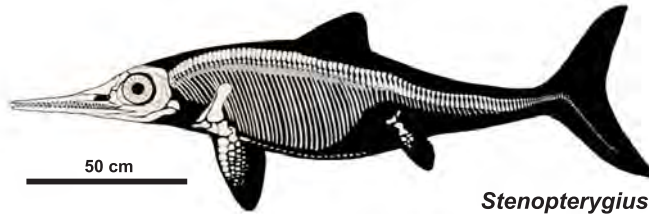
dawnych badań przeprowadzonych na od-

ciskach tkanek miękkich *Stenopterygius*.

Zachowały się w nich sfosylizowane melanosomy, czyli wewnątrzkomórkowe struktury zawierające melaninę – barwnik skóry. Rodzaj oraz rozmieszczenie zachowanych melanosomów wskazują, że całe ciało było ciemne, mogło więc pochłaniać ciepło promieni słonecznych, gdy zwierzę zbliżało się do powierzchni wody; ciemne ubarwie-



Odcisk płetwy ogonowej szybko pływającego ichtiozaura *Aegirosaurus leptospondylus* z późnej jury (tyton) Solnhofen (Ghedoghedo 2015)



Ewolucyjne przemiany pokroju ciała ichtiozaurów

nie ciała mogło też służyć jako kamuflaż w głębszych wodach oceanu.

W środkowej jurze (kelowej) wyewoluowała najbardziej zaawansowana ewolucyjnie i najlepiej przystosowana do morskiego trybu życia grupa ichtiozaurów – oftalmozauury. Nie zmienił się kształt ciała, ale jeszcze bardziej powiększyły się oczy. Określenie rozmiaru gałki ocznej ichtiozaurów jest możliwe, gdyż wzmocniona była ona (jak u wielu gadów i ptaków) pierścieniem płytek kostnych. Typowy dla tej gałęzi ewolucyjnej *Ophthalmosaurus* miał nie tylko proporcjonalnie największe oczy spośród wszystkich ichtiozaurów, lecz także wśród wszystkich kręgowców w ogóle! Dorosły osobnik osiągał około 4 m długości

a jego gałka oczna mierzyła 23 cm średnicy. Dla porównania, największe oko spośród żyjących obecnie kręgowców mierzy 15 cm średnicy i ma je... wieloryb płetwal błękitny (*Balaenoptera musculus*), dochodzący nawet do 30 m długości! Symulacje układu optycznego *Ophthalmosaurus* wskazują, że miał on największą wrażliwość wzroku spośród wszystkich ichtiozaurów i mógł dostrzegać poruszające się obiekty na znacznych głębokościach. Najprawdopodobniej zatem ogromne oczy umożliwiły tym ichtiozaurom eksplorację głębin oceanicznych, do których nurkowały w poszukiwaniu pożywienia.

Koniec dynastii

W środkowej jurze obok *Ophthalmosaurus* występowały jeszcze przedstawiciele prymitywniejszych tuńczykopodobnych ichtiozaurów, jak chociażby *Chacaicosaurus cayi* z Argentyny a także niedawno opisana *Dearcmhara shawcrossi* ze Szkocji. Ponieważ skamieniałości ichtiozaurów ze środkowej jury są niezmiernie rzadkie, przez długi czas nie było jasne, czy te stosunkowo prymitywne ichtiozauury przetrwały środkową jurę. Niedawno opisana *Malawania anachronus* z wczesnej kredy (hoteryy lub barrem) Iraku wskazuje, że przedstawiciele oftalmozaurów i prymitywniejszych linii rozwojowych koegzystowali ze sobą przynajmniej do wczesnej kredy..

Wszystkie znane z zapisu kopalnego późnojurajskie ichtiozauury były pokrewne *Ophthalmosaurus*. Były szeroko rozprzestrzenione od Kanady, przez Stany Zjednoczone, Argentynę, Spitsbergen po Anglię i Niemcy.

Do niedawna uważano, że w kredzie występowały tylko dwa pokrewne sobie rodzaje ichtiozaurów: *Platypterygius* i *Brachypterygius*. Miał to być skutek wymarcia większości ichtiozaurów na granicy jury i kredy. Jednak doniesienia z ostatnich kilku lat wykazały, że różnorodność taksonomiczna i ekologiczna ichtiozaurów kredowych była znacznie wyższa niż sądzono. Niektóre rodzaje ichtiozaurów jurajskich występowały też w kredzie, nie wydaje się więc, by wymieranie ichtiozaurów pod koniec jury faktycznie miało miejsce.

Najmłodsze, późnokredowe ichtiozauury odnajdywane są w osadach cenomanu. Nie znaleziono do tej pory żadnych skamieniałości ichtiozaurów z turonu i uznaje się,

że ichtiozaury wymarły właśnie na granicy cenomanu i turonu, około 90 milionów lat temu. Wymarcie to jest zagadkowe, gdyż ichtiozaury dzieliły wówczas środowisko z innymi zróżnicowanymi grupami gadów morskich, takimi jak plezjozaury i żółwie morskie, z których żadna nie wymarła. Zagadka wymarcia ichtiozaurów pozostaje więc nierozwiązana. Jednak wzmożone w ostatnich latach zainteresowanie ichtiozaurami, nowe odkrycia oraz rewizja historycznych okazów z pewnością pomogą znaleźć odpowiedź na jeszcze nierozwiązane zagadki ewolucji i wymarcia ichtiozaurów w nieodległej przyszłości.

Literatura

- Brusatte, S.L., Young, M.T., Challands, T.J., Clark, N.D.L., Fischer, V., Fraser, N.C., Liston, J.J., Macfadyen, C.C.J., Ross, D.A., Walsh, S., & Wilkinson, M. 2015. Ichthyosaurs from the Jurassic of Skye, Scotland. *Scottish Journal of Geology* 51, 43–55.
- Fischer, V., Appleby, R.M., Naish, D., Liston, J., Riding, J.B., Brindley, S., & Godefroit, P. 2013. A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs. *Biology Letters* 9, 20130021.
- Fischer, V., Bardet, N., Guiomar, M., & Godefroit P. 2014. High diversity in Cretaceous ichthyosaurs from Europe prior to their extinction. *Plos One* 9 (1), e84709.
- Fischer, V., Cappetta, H., Vincent, P., Garcia, G., Goolaerts, S., Martin, J.E., Roggero, D., & Valentin X. 2014. Ichthyosaurs from the French Rhaetian indicate a severe turnover across the Triassic–Jurassic boundary. *Naturwissenschaften* 101, 1027–1040.
- Fischer, V., Maisch, M.W., Naish, D., Kosma, R., Liston, J., Joger, U., Krueger, F.J., Pardo Perez, J., Tainsh, J., & Appleby, R.M. 2012. New ophthalmosaurid ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic–Cretaceous boundary. *Plos One* 7 (1), e29234.
- Froebisch, N.B., Froebisch, J., Sander, P.M., Schmitz, L., & Rieppel, O. 2013. Macropredatory ichthyosaur from the Middle Triassic and the origin of modern trophic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 110, 1393–1397.
- Lindgren, J., Sjøvall, P., Carney, R.M., Uvdal, P., Gren, J.A., Dyke, G., Schultz, B.P., Shawkey, M.D., Barnes, K.R., & Polcyn, M.J. 2014. Skin pigmentation provides evidence of convergent melanism in extinct marine reptiles. *Nature* 506, 484–488.
- McGowan, C. & Motani, R. 2003. *Handbook of Paleoherpetology. Part 8: Ichthyopterygia*. 175 pp. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Muenchen.
- Motani, R. 2005. Evolution of fish-shaped reptiles (Reptilia : Ichthyopterygia) in their physical environments and constraints. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 33, 395–420.
- Motani, R. 2010. Warm-blooded “Sea Dragons”? *Science* 328, 1361–1362.
- Motani, R. 2009. The evolution of marine reptiles. *Evolution Education and Outreach* 2, 224–235.
- Motani, R., Jiang, D.-y., Chen, G.-b., Tintori, A., Rieppel, O., Ji, C., & Huang, J.-d. 2015. A basal ichthyosauriform with a short snout from the Lower Triassic of China. *Nature* 517, 485–488.
- Motani, R., Jiang, D.-y., Tintori, A., Rieppel, O. & Chen, G.-b. 2014. Terrestrial origin of viviparity in Mesozoic marine reptiles indicated by Early Triassic embryonic fossils. *Plos One* 9 (2), e88640.
- Nicholls, E.L. & Manabe, M. 2004. Giant ichthyosaurs of the Triassic – a new species of *Shonisaurus* from the Pardonet Formation (Norian: Late Triassic) of British Columbia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 838–849.
- Thorne, P.M., Ruta, M., & Benton, M.J. 2011. Resetting the evolution of marine reptiles at the Triassic–Jurassic boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 108, 8339–8344.

Zwyczajny życiorys badaczki gobijskich dinozaurów

Ewa JACHOWSKA-KAZUBSKA & Tomasz SULEJ

Najbardziej poruszającym wyobraźnię wynikiem Polsko-Mongolskich ekspedycji paleontologicznych na pustynię Gobi z lat 1963–1971 były przywiezione do kraju ogromne szkielety dinozaurów. W pionierski etap ich badań włączyło się wielu pracowników naukowych ówczesnego Zakładu Paleozoologii Polskiej Akademii Nauk (dziś Instytut Paleobiologii PAN). W miarę ich postępu wiodącą rolę przejmowała Halszka Osmólska (1930–2008) uzyskując także międzynarodową pozycję w tej dziedzinie, którą uwieńczyło współautorstwo dzieła podsumowującego całość wiedzy o dinozaurach. Pouczające są koleje losów, które ją do tego doprowadziły.

Rodzice Halszki Osmólskiej poznali się w Stanach Zjednoczonych, dokąd jej przyszły ojciec Franciszek Wyszyński, inżynier o specjalizacji „konstruktor samolotów” wyjechał na studia. Pracował równocześnie w fabryce samochodów Henry’ego Forda w Detroit. Matka, Leokadia z Muszyńskich, studiowała socjologię. Do Polski wrócili w roku 1930, by zamieszkać w Poznaniu, gdzie 15 września urodziła się Halszka. Wkrótce potem przeprowadzili się do Lublina, gdzie ojciec pracował przy konstruowaniu samolotów w zakładach mechanicznych Emila Plage i Teofila Laśkiewicza. Matka prowadziła dom. W 1937 roku przenieśli się do Warszawy. Po upadku Powstania znaleźli się w Podkowie Leśnej, by w 1945 roku przeprowadzić się do Opola, gdzie Halszka uczęszczała do gimnazjum. Maturę uzskała w 1949 roku w Bytomiu.

Po wyższe wykształcenie Halszka Wyszyńska udała się do miasta, w którym się urodziła. W 1952 roku ukończyła studia I stopnia na Wydziale Biologii Uniwersytetu Poznańskiego jako botanik. Halszka wyróżniała się błyskotliwą inteligencją i subtelnym poczuciem humoru nie odstępującym jej w relacjach z otoczeniem. Sprawiało to wrażenie nieco prześmiewczego

stosunku do ludzi i spraw tego świata, zawsze jednak pełnego życzliwości, nigdy złośliwości czy zawiści. To żywe usposobienie połączone z wyjątkową rzetelnością zyskały jej wielu przyjaciół oraz, jak wspomina prof. Kielan-Jaworowska, wielbicieli. Wyszła więc młodo za mąż (w 1952 roku) za Tadeusza Osmólskiego (1922–2001), starszego od niej o 8 lat geologa, którego poznała w czasie studiów poznańskich. W tamtych czasach zasada „nakazu pracy” nierzadko bezwzględnie rozdzielała współmałżonków i tak się też stało z nimi. Tadeusz po ukończeniu w 1953 roku studiów geologii na Uniwersytecie Warszawskim został oddelegowany do pracy przy wznawia-



Zdjęcie ślubne Halszki i Tadeusza Osmólskich z 1952 roku



Halszka Wyszyńska z rodzicami w Lublinie latem 1936 roku

niem eksploatacji rud arsenu i miedzi w kopalni „Stara Góra” w Górach Kaczawskich (Sudety), którą zresztą wkrótce zlikwidowano. Halszka tymczasem kontynuowała studia geologii w Warszawie. Młodych adept-

tów nauki kwaterowano wówczas na osiedlu studenckim na Jelonkach. Halszka, jako mężatka, dostała samodzielny pokój. Mąż przyjeżdżał tylko w niedzielę. Obydwoje prowadzili bujne życie towarzyskie i uczestniczyli w wydarzeniach kulturalnych. Można zgadywać, że przez męża Halszka znalazła się na orbicie warszawskiej geologii a wcześniej uzyskane wykształcenie biologiczne predestynowało ją do podjęcia studiów paleontologii. Miała szczęście znaleźć się w katedrze paleozoologii Uniwersytetu Warszawskiego pod opiekuńczymi skrzydłami Romana Kozłowskiego, który swoich wychowanków kierował od razu na szczyty światowej nauki.

Halszka Osmólska była wśród tych uniwersyteckich magistrantów profesora Romana Kozłowskiego, których zatrudnił w utworzonym dla niego Zakładzie Paleozoologii Polskiej Akademii Nauk. Otrzymała zadanie opracowania wraz z Zofią Kielan trylobitów górnego ordowiku. Podstawą miała być kolekcja zebrana przed wojną przez geologa Jana Czarnockiego w Wólce i Brzezinkach w Górach Świętokrzyskich. Podczas Powstania Warszawskiego pożar zbombardowanego budynku Państwowego Instytutu Geologicznego przy ul. Rakowieckiej 4 strawił dokumentację, ale okazy ocalały. Należało powtórzyć prace wykopaliskowe i odtworzyć dokumentację. Wykopaliska prowadzono głównie w Brzezinkach, gdzie warstwy ordowiku występowały na polu pod grubą powłoką zwietrzeli. Wydobywano dziesiątki metrów sześciennych skały i układano urobek obok wykopu – na tej podstawie udało się ustalić następstwo warstw. W skale występowały ośrodki trylobitów; uzbierało się kilka tysięcy okazów.

Przedmiotem wykonanej pod kierunkiem profesora Romana Kozłowskiego i obronionej w 1955 roku pracy magisterskiej Halszki Osmólskiej były jednak trylobity Phacopidae z późnego dewonu (famenu) Gór Świętokrzyskich. Jako etatowy już pracownik Zakładu Paleozoologii kontynuowała badania nad trylobitami dewonu i karbonu, czego wynikiem była praca doktorska *Fameńskie i dolno-karbońskie Cyrtosymbolinae z Gór Świętokrzyskich*. Rozprawa habilitacyjna *Revision of non-cyrtosymbolid trilobites from the Tournaisian–Namurian of Eurasia* z roku 1971 miała jeszcze szerszy zakres i została opublikowana w serii monograficznej *Palae-*



Halszka Osmólska
na studiach w Warszawie

ontologia Polonica. W trakcie przygotowywania pracy habilitacyjnej Halszka Osmólska uzyskała stypendium na wyjazd do Wielkiej Brytanii.

W 1956 roku Halszka Osmólska urodziła syna Marka, który początkowo mieszkał z dziadkami w Bytomiu. Pogodzenie ambicji zawodowych z macierzyństwem było trudne, tym bardziej, że w tamtych czasach nie było wolnych sobót. Rodzice Halszki sprowadzili się jednak wkrótce do Warszawy i cała rodzina zamieszkała na Saskiej Kępie. We wspomnieniach syna rodzice jawią się jako ludzie nauki, całkowicie zaangażowani w badania, każde z nich w swoje. Nie sprzyjało to wspólnemu życiu rodzinnemu, chyba że podczas wspólnych,

Wyjazd do Moskwy w latach
60. XX wieku; od lewej
Andrzej Sulimski,
Wanda Jasionek
(Szymańska), D. Bąkiewicz
i Halszka Osmólska





Na wczasach w Bułgarii w 1967 roku z profesorem Zofią Kielan-Jaworowską (i dziećmi obydwu)

raczej rzadkich wyjazdów wakacyjnych, np. do Bułgarii. Jednak wyjazdy matki związane były zwykle z pracą zawodową, w szczególności z pracami terenowymi, podczas gdy syn spędzał wakacje na koloniach. Ten wymuszony przez pracę deficyt kontaktów z własnym dzieckiem zrekompensowały po latach związki z wnukami, którym Halszka poświęciła większość sił i emocji opiekując się nimi w Warszawie i w letnim domu w Zalesiu. Dom ten, ulubiona siedziba Tadeusza Osmólskiego, był miejscem, gdzie przechowywał zbierane przez siebie staroście, m.in. zbiór obrazów twórców ludowych. Niskie standardy budynku, zwanego „chałupą w Zalesiu”, Halszka przyjmowała z rezerwą, i dopiero po śmierci męża zaadaptowała go dla wnuków.

W 1965 roku nastąpiła zmiana problematyki pracy badawczej Halszki Osmólskiej, gdy po raz pierwszy znalazła się w Mongolii,

w składzie Polsko-Mongolskiej ekspedycji na pustynię Gobi. Odtąd pochłonęło ją badanie odkrytych w Mongolii dinozaurów. Poprzedziły ten wyjazd studia nad geologią, paleontologią i historią wypraw mongolskich a także uczestnictwo w zajęciach uczelnianych z anatomii kręgowców – niezbędne uzupełnienie wiedzy dla badaczki trylobitów. Studia te, wspólne z Teresą Maryańską, także „świeżo upieczonym dinozaurologiem” z Muzeum Ziemi PAN, były początkiem długoletniej współpracy w tej dziedzinie i przyjaźni obu pań. Osiem ekspedycji i szereg krótkich wyjazdów badawczych do Mongolii miały na Halszkę głęboki emocjonalny wpływ. We wspomnieniach profesor Teresy Maryańskiej samo wejście do mongolskiego samolotu na lotnisku w Moskwie, z jego specyficznym klimatem i zapachem, napędzało je radością i podnieceniem.



W Mongolii w 1969 roku; odpoczynek z zaprzyjaźnioną Mongołką o imieniu Narmandach

Halszka interesowała się światem i doceniała urodę życia. Miała słabość do eleganckich, a także mniej eleganckich, ale oddających lokalną specyfikę, restauracji. „Chodzenie do knajp” było ulubioną rozrywką obu pań po ciężkiej pracy. Jak wspomina prof. Teresa Maryańska: – W Ułan Bator poznałyśmy wszystkie restauracje. Traktowałyśmy te wypadki poznawczo. Aby dobrze poznać miasto, trzeba to uczynić z różnych stron, trzeba np. wiedzieć, gdzie dają dobrze zjeść, a gdzie nie. Halszka to uwielbiała i gdziekolwiek byliśmy, w Nowym Jorku, Berlinie, Pradze Czeskiej czy Warszawie, ciągnęła mnie na takie wypadki.

Tworzone po powrocie do kraju artykuły Halszki Osmólskiej dotyczyły dinozaurów z obu ich głównych grup. Pierwsza praca, opublikowana w 1970 roku we współautorstwie z Ewą Roniewicz, dotyczyła tajemniczych ramion „strasznorękiego” *Deinonychus mirificus* znalezionych osobno,

Uczestnicy wyprawy na pustynię Gobi w lipcu 1968; od lewej Halszka Osmólska, N. Dowżin, Zofia Kielan-Jaworowska, kierowca Urikdżibul i Wojciech Skarżyński



bez reszty szkieletu, w Ałtan Uła w kotlinie Nemegt. Anatomia i pokrewieństwa tego dinozaura przez ponad 40 lat pozostawały zagadką, dopiero niedawno wyjaśnioną przez bardziej kompletne znaleziska. Opis tego okazu stanowił więc znakomite wejście w samo centrum problematyki dinozaurowej. W tym samym współautorstwie w 1972 roku opublikowana została monografia kompletnego szkieletu ornithomimida *Gallimimus bullatus*. W trakcie dalszych badań, szczególnym obiektem jej zainteresowań były małe dinozaury drapieżne, szczególnie owiraptory. Są to dziś klasyczne opracowania światowej literatury na temat tych zadziwiających zwierząt o wielu ptasich cechach.

Współpraca z Teresą Maryańską koncentrowała się natomiast na badaniach dinozaurów roślinożernych. Badaczki te wniosły wielki wkład do nauki światowej w poznanie dinozaurowej fauny centralnej Azji, doceniony przez międzynarodowe środowisko paleontologiczne. Wyrazem tego było zaproszenie ich do współpracy nad pierwszym w świecie kompendium wiedzy o dinozaurach, współredagowanego przez Halszkę Osmólską. California University Press opublikowało je w 1990 roku a następnie, gruntownie unowocześnione w roku 2004. W 2003 roku wybrano ją na honorowego członka Society of Vertebrate Paleontology.

W latach 1974–1981 Halszka Osmólska była zastępcą dyrektora a od 1983, już z tytułem profesora, dyrektorem Instytutu Paleobiologii PAN. Były to czasy, które stawały uczonych w sytuacjach dziś trudnych do wyobrażenia i zrozumienia. W 1986 roku



Pożegnanie w roku 1992 prof. Halszki Osmólskiej jako Dyrektora Instytutu Paleobiologii PAN w Muzeum Ewolucji



Thusty czwartek w Zakładzie Paleozoologii 1969 rok; od lewej Maria Kiepusa, Gertruda Biernat, Janina Szczechura, Hanna Pugaczewska, Józef Kaźmierczak, Halszka Osmólska, Krystyna Pożaryska i Ewa Roniewicz; siedzi prof. Roman Kozłowski

wrócił do kraju ze Stanów Zjednoczonych Antoni Hoffman (1950–1992), pozbawiony szans na zatrudnienie w nauce od 1975 roku z powodu opozycyjnej aktywności i od 1980 roku przebywający za granicą. Uprzedzając sprzeciw organizacji partyjnej i narażając się na represje, Halszka Osmólska zatrudniła go w Instytucie, w którym pracował do swej przedwczesnej śmierci. Wspierała też opozycyjną działalność innych pracowników dając publicznie wyraz swoim przekonaniom.

Zapewne brak zamiłowania do zarządzania i pracy administracyjnej sprawiły, że Halszka Osmólska nie zgodziła się przejąć urzędu dyrektora na drugą kadencję. Prowadząc intensywną działalność badawczą podjęła się wykładów z paleontologii kręgowców dla studentów Wydziału Geologii Uniwersytetu Warszawskiego. Była opiekunką nieukończonego doktoratu przedwcześnie zmarłego Karola Sabatha (1963–2007), znanego popularyzatora ewolucji.

Halszka Osmólska zmarła przedwcześnie, po wyniszczającej chorobie, 31 marca 2008. Dla polskiej paleontologii i światowej nauki o dinozaurach była to wielka strata.

Literatura

- Barsbold, R. & Osmólska H. 1999. The skull of *Velociraptor* (Theropoda) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 44, 189–219.
- Barsbold, R. Osmólska, H., & Kurzanov, S.M. 1987. On a new troodontid (Dinosauria, Theropoda) from the Early Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 32, 121–132.
- Barsbold, R., Osmólska, H., Watabe, M., Currie, P.J., & Tsogtbaatar K. 2000. A new oviraptorosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: the first dinosaur with a pygostyle. *Acta Palaeontologica Polonica* 45, 97–106.

- Borsuk-Białynicka, M. & Maryńska, T. 2008. Halszka Osmólska (1930–2008). *Acta Palaeontologica Polonica* 53, 206.
- Borsuk-Białynicka, M. 2008. Dinozaury w nauce polskiej. *Ewolucja* 3, 28–34.
- Kielan-Jaworowska, Z. 2003. 50 lat Instytutu Paleobiologii PAN. *Ewolucja* 1, 22–31.
- Kielan-Jaworowska, Z. 2004. Pustynia Gobi po 30 latach. *Ewolucja* 2, 2–11.
- Kurzanov, S.M. & Osmólska H. 1991. *Tochisaurus nemegtensis* gen. et sp. n., a new troodontid dinosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 36, 69–76.
- Maryńska, T. & Osmólska, H. 1974. Pachycephalosauria, a new suborder of ornithischian dinosaurs. *Palaeontologia Polonica* 30, 45–102.
- Maryńska, T. & Osmólska, H. 1975. Protoceratopsidae (Dinosauria) of Asia. *Palaeontologia Polonica* 33, 133–181.
- Maryńska, T. & Osmólska, H. 1981. Cranial anatomy of *Saurolophus angustirostris* with comments on the Asian Hadrosauridae (Dinosauria). *Palaeontologia Polonica* 42, 5–24.
- Maryńska, T. & Osmólska, H. 1981. First lambeosaurine dinosaur from the Nemegt Formation, Upper Cretaceous, Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 26, 243–255.
- Maryńska, T. & Osmólska, H. 1984. Postcranial anatomy of *Saurolophus angustirostris* with comments on other hadrosaurs. *Palaeontologia Polonica* 46, 119–141.
- Maryńska, T. & Osmólska, H. 1985. On ornithischian phylogeny. *Acta Palaeontologica Polonica* 30, 137–149.
- Maryńska, T., Osmólska, H., & Wolsan M. 2002. Avialan status for Oviraptorosauria. *Acta Palaeontologica Polonica* 47, 97–116.
- Osmólska H. 1996. An unusual theropod dinosaur from the Late Cretaceous Nemegt Formation of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 41, 1–38.
- Osmólska, H. & Roniewicz E. 1970. Deinocheiridae, a new family of theropod dinosaurs. *Palaeontologia Polonica* 21, 5–19.
- Osmólska, H. 1972. Preliminary note on a crocodylian from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 27, 43–47.
- Osmólska, H. 1976. New light on the skull anatomy and systematic position of *Oviraptor*. *Nature* 262, 683–684.
- Osmólska, H. 1981. Coossified tarsometatarsi in theropod dinosaurs and their bearing on the problem of bird origins. *Palaeontologia Polonica* 42, 79–95.
- Osmólska, H. 1982. *Hulsanpes perlei* n. g. n. sp. (Deinonychosauria, Saurischia, Dinosauria) from the Upper Cretaceous Barun Goyot Formation of Mongolia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1982, 440–448.
- Osmólska, H. 1987. *Borogovia gracilicrus* gen. et sp. n., a new troodontid dinosaur from the Late Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 32, 133–150.
- Osmólska, H., Currie, P.J., & Barsbold, R. 2004. Oviraptorosauria. In: D.B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria (second edition)*. 165–183. University of California Press, Berkeley.
- Osmólska, H., Roniewicz, E., & Barsbold R. 1972. A new dinosaur, *Gallimimus bullatus* n. gen., n. sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 27, 103–143.
- Perle, A., Maryńska, T., & Osmólska H. 1982. *Goyocephale lattimorei* gen. et sp. n., a new flat-headed pachycephalosaur (Ornithischia, Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 27, 115–127.



Instytut Paleobiologii PAN

ul. Twarda 51/55

00-818 Warszawa

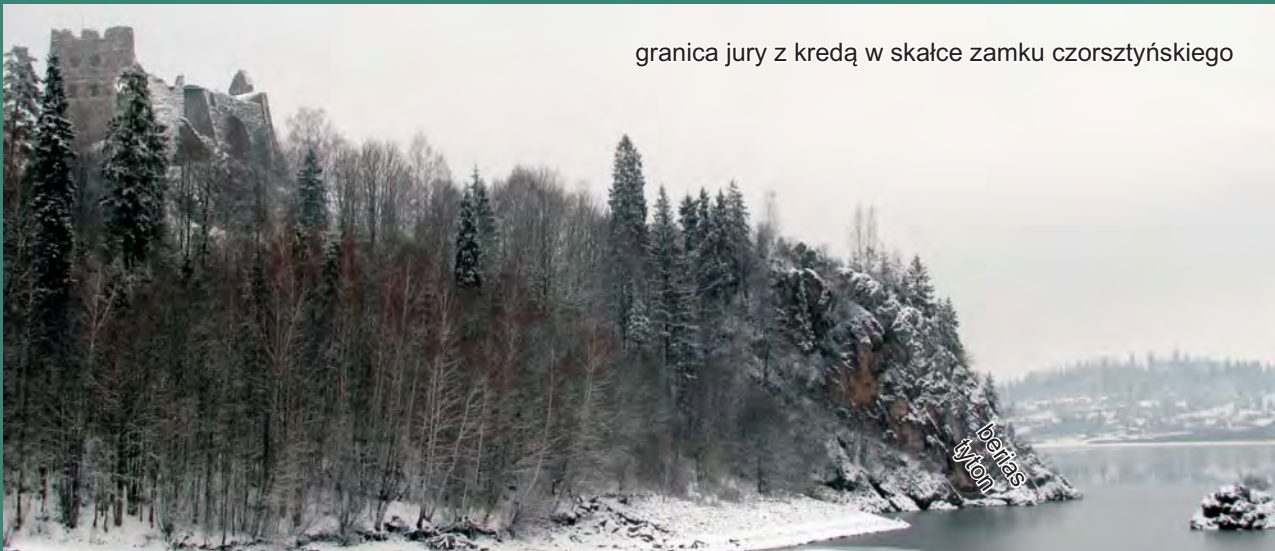
tel. 22 656 66 37; fax 22 620 62 25

e-mail: paleo@twarda.pan.pl

www.paleo.pan.pl

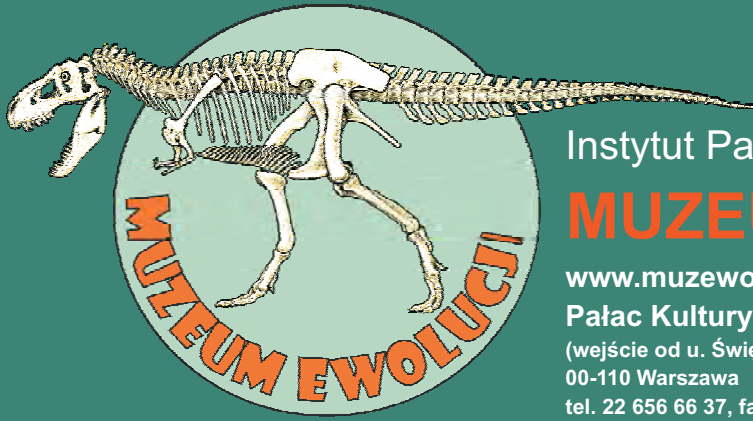
Jura w europejskiej kulturze

Historia każdego z jurajskich mórz na obszarze dzisiejszego Morza Północnego, rejonu Wołgi czy wysp karpackiego Oceanu Tetydy była bardzo odmienna. Każde z nich było pod wpływem odmiennych uwarunkowań tektonicznych czy klimatycznych, miało odmienną faunę i pozostawiło po sobie odmiennie skały osadowe. W odmienny sposób w każdym z tych obszarów uwidoczniło się obniżenie poziomu wód oceanicznych w pobliżu granicy jury z kredą. Paradoksalnie, wpłynęło to na charakter sztuki europejskiej. W Anglii w późnej jurze tworzyły się potężne ławice białego wapienia, którego kamieniołomy na półwyspie Isle of Portland dostarczyły budulca do odbudowy Londynu po pożarze w 1655 roku. Pod koniec jury wody na południu Anglii wysłodziły się i powstały pokłady wapienia przepelnionego muszelkami ślimaków żyworódek. To jedyny występujący w Anglii rodzaj skały dającej się polerować. Znalazł szerokie zastosowanie w średniowiecznej architekturze a przez to, że ławice tego wapienia są raczej cienkie, delikatne też są kolumnienki na filarach normańskich katedr. Późnojurańskie wyspy na Oceanie Tetydy zalane były głębszymi morskimi wodami, które pozostawiły po sobie pokłady ciemnoczerwonego wapienia Ammonitico Rosso wypełnionego częściowo rozpuszczonymi muszlami amonitów. To jeden z częściej stosowanych materiałów do renesansowych rzeźb nagrobnych w środkowej i południowej Europie.



granica jury z kredą w skałce zamku czorsztynskiego

Ammonitico Rosso tworzy niektóre ze skałek pienińskich. Pięknie zachowane czerwone amonity z Rogoźnika koło Nowego Targu dały kiedyś asumpt to wydzielenia osobnej jednostki czasu późnej jury – tytonu. Po krótkiej przerwie nad warstwami tymi osadziły się równie bogate w skamieniałości białe wapienie z początku okresu kredowego – beriasu. W centrum Polski następstwo zdarzeń było wówczas podobne do tych znanych z Anglii, ale amonity były inne niż w Anglii czy tym bardziej Pieninach – takie jak nad brzegami Wołgi. To nad Pilicą rozpoznane zostało ich następstwo, które jest standardem dla innej jednostki czasu najpóźniejszej jury – wołgu. W Owadowie koło Opczna jest obecnie eksploatowane i badane stanowisko paleontologiczne z nadzwyczaj dobrze zachowanymi skamieniałościami, które dają wgląd w nieznaną skądinąd świat żywy końca jury. Będzie je można obejrzeć na wystawie w Muzeum Ewolucji.



Instytut Paleobiologii PAN

MUZEUM EWOLUCJI

www.muzewol.pan.pl

Pałac Kultury i Nauki

(wejście od u. Świętokrzyskiej)

00-110 Warszawa

tel. 22 656 66 37, fax 22 620 62 25, e-mail: paleo@twarda.pan.pl

Powstałe w 1986 roku Muzeum Ewolucji eksponuje przede wszystkim materiały z ekspedycji paleontologicznych na Pustynię Gobi organizowanych przez Zofię Kielan-Jaworowską oraz z wykopalisk w Krasiejowie koło Opola. Wystawiane są również zbiory muzealne należące obecnie do Muzeum i Instytutu Zoologii PAN, a będące dziedzictwem przedwojennego działu zoologicznego Narodowego Muzeum Przyrodniczego, powołanego dekretem Ministerstwa Wyznań Religijnych i Oświecenia Publicznego z dnia 24 września 1919 roku. Dział Zoologiczny muzeum utworzono wtedy w Warszawie w oparciu o zbiory Gabinetu Zoologicznego Cesarskiego Uniwersytetu Warszawskiego i prywatnego Muzeum Branickich. Po pożarze pomieszczeń na Krakowskim Przedmieściu w 1936 roku muzeum tymczasowo przeniosło się do kamienicy na ulicy Wilczej. W 1953 roku Muzeum włączone zostało do Polskiej Akademii Nauk jako Instytut Zoologii, który prowadził od 1960 roku ekspozycję w Pałacu Kultury i Nauki; zbiory w 1970 roku przeniesione zostały do magazynów w Łomnej pod Warszawą.

GODZINY OTWARCIA:

wtorek–piątek 8.00–16.00

sobota 10.00–16.00

niedziela 11.00–16.00

poniedziałki i dni świąteczne nieczynne