

# **Streszczenia referatów wygłoszonych w trakcie**

**SEMINARIUM ZAKŁADU PALEONTOLOGII KRĘGOWCÓW**

w roku akademickim 2010/2011

Instytut Paleobiologii PAN Warszawa

## HARMONOGRAM I TYTUŁY WYGŁOSZONYCH REFERATÓW

### Semestr zimowy

16. 11. 2010 - Wprowadzenie: Zagadnienia związane z najwcześniejszymi etapami filogenezy kręgowców - Magdalena Borsuk-Białynicka
23. 11. 2010 - Galeaspida – przełom w poglądach na wczesną filogenezę kręgowców - Marek Dec
7. 12. 2010 - Wczesna ewolucja tkanek szkieletowych kręgowców - Magdalena Borsuk-Białynicka
21. 12. 2010 - Aktualne i wcześniejsze poglądy na wczesną filogenezę Sarcopterygii - Piotr Skrzycki
11. 1. 2011 - Acanthodii - ?grupa siostrzana Actinopterygii - Marek Dec - brak streszczenia
25. 01.2011 - Ewolucja dermatocranium w filogenezie Dipnomorpha -Piotr Skrzycki

### Semestr letni.

8. 02. 2011 - Budowa i działanie organów czucia powierzchniowego u ryb - Roksana Socha
23. 02. 2011 - Pochodzenie kończyn kręgowców – aktualne i nieaktualne poglądy - Magdalena Borsuk-Białynicka
16. 03. 2011 - Powstanie kończyn krocnych u czworonogów - Grzegorz Niedźwiedzki - brak streszczenia
- 21.03.2011 - Swimming and diving (wg Milтона Hildebranda, 1974, Analysis of Vertebrate Structure) - Dawid Surmik - brak streszczenia
- 18.04.2011 - Cele i metody badań paleohistologicznych - Robert Bronowicz
4. 05.2011 - Ewolucja poglądów na pochodzenie żółwi - Tomasz Szczygielski
- 25.05.2011 - Oddychanie aktywne kręgowców (wg Kennetha V. Kardonga, 2006, Vertebrates Comparative Anatomy, Function, Evolution) - Roksana Socha

# Zagadnienia związane z najwcześniejszymi etapami filogenezy kręgowców

Magdalena Borsuk-Białynicka, Instytut Paleobiologii PAN, 00-818 Warszawa, ul. Twarda 51/55

Podstawowym pojęciem morfologii ewolucyjnej jest pojęcie homologii. (Owen 1866) od czasów Gegenbaura (1870) rozumiane jako podobieństwo wynikające ze związków rodowych. Dalsze zmiany w rozumieniu tego pojęcia to: **(1)** rozróżnienie (Lankester 1870) **ściślej homologii** czyli homologii opartej na fizycznej obecności cechy u przodka od **paralelizmu** - rozwoju cech podobnych niezależnie, dzięki obecności u przodka „potencjału ewolucyjnego”. Paralelizm jest trudno odróżnialny od konwergencji. Odróżnienie to jest odwiecznym problemem taksonomii i nie ma na to dobrej recepty, poza ciągle powtarzającym się testowaniem. Oba terminy obejmuje, wg kladystów, termin **homoplazja**, ukuty pierwotnie dla paralelizmu; **(2)** wprowadzenie do pojęcia homologii **wymiaru czasu**, przez **Henniga (1966)**, **twórcę kladyzmu**, w postaci następstwa, takiego, jakie zawarte jest w genealogii, powoduje wyróżnienie wśród homologii tych, właściwych dla danego poziomu filogenezy (**synapomorfii**) i tych, starszych względem tego poziomu, szerzej rozprzestrzenionych (**plezjomorfii**).

Tylko pewne cechy kręgowców mogą być uznane za synapomorfie, a niektóre, traktowane powszechnie jako diagnostyczne dla nich, są paralelizmami. **W czasie synapomorficzne jest tylko palaeocranium**, które budują parachordalia, trabeculae, puszki słuchowe, wzrokowe i węchowe. Same szczęki jako aparat chwytny powstały u przodka szczękowców jako homolog, jeśli nie przedniego łuku skrzelowego pra-kręgowca, jak sądzono do niedawna, to jako homolog chrząstki podtrzymującej t.zw. velum elastyczną przegrodę w gardzieli bezszczękowców. Chrzęstny szkielet podpierający przednią część głowy Agnatha, jest funkcją rozwoju aparatu z wysuwającym językiem i przyssawką (autapomorfia). Różnice w budowie szkieletu aparatu skrzelowego Agnatha (osadzony płytko szkielet w postaci sztywnego kosza podwieszonoego z tyłu do parachordalii) i Gnathostomata (członowane łuki podwieszonoego w okolicy słuchowej czaszki) pozostawiają problem budowy aparatu skrzelowego pra-kręgowców bez rozwiązania.

Różnorodność budowy kręgowców ryb wskazuje na duży udział **paralelizmu** w ich tworzeniu. Większość ryb paleozoicznych miała kręgosłup beztrzonowy. Wyjątkiem są ryby mięśniopłetwe, u których kręgi były skostniałe, jednak inne u dwudysznych i inne u trzonopłetwych.

Kręgi tworzą się z reguły z tkanki perichordalnej, na zewnątrz osłonki struny, w postaci łuków i wstawek – 8 par chrząstek na każdy segment. Jednak chrzęstne lub zwapniałe trzony kręgowców żarłaczy postpaleozoicznych tworzą się wewnątrz osłonki struny - trzony **chordacentryczne**. Chordacentryczność pojawia się jako domieszka w innych kręgowcach ryb. Łuki przyrastają do nich z zewnątrz.

100 lat temu, paleontolog niemiecki **Gadow** starał się shomologizować łuki i wstawki ryb (t.zw. basidorsalia i basiventralia oraz wstawki interdorsalia i interventralia) z zawiązkami, które występują u paleozoicznych czworonogów (neurocentrum, intercentrum i pleurocentrum) twierdząc, że kręgi powstają przez rozrost podstaw łuków (**arkocentrycznie**). Ta homologia i uproszczony scenariusz nie wytrzymały próby czasu. Mozaikowość kręgowców płazich przemawia także za udziałem paralelizmu w ich tworzeniu. Elementy tworzące kręgi są dziedzictwem po rybach mięśniopłetwych. Ścisła homologia (tu synapomorfia) dotyczy jednak dopiero kręgowców Amniota.

Przyczyną rozwoju równoległego kręgosłupa jest plan budowy kręgowców, ze struną i cewką nerwową położonymi jedna nad drugą po grzbietowej stronie ciała i segmentacją ciała. Podział na dwa leżące za sobą subsegmenty (**sklerotomity**) jest cechą uwarunkowaną genetycznie. **Sklerotomity**, najczęściej ulegają resegmentacji (uwarunkowania biomechanicznie). Struna i cewka nerwowa stanowią ośrodki kondensacji, a następnie mineralizacji tkanki łącznej, segmentacja narzuca metameryczną postać kręgosłupa (**kanał ewolucyjny**).

Jak pokazuje **ewolucyjna biologia rozwoju (Evo-Devo)**, segmentacja i plan budowy kręgowców powstają pod kontrolą tych samych genów, które rządzą rozwojem wszystkich zwierząt dwubocznie symetrycznych - Bilateria. Geny te decydują o osiach ciała, segmentacji, powstawaniu ośrodkowego ukł. nerwowego, pompy krążeniowej, a nawet narządu światłoczułego i wyrostków zewnętrznych ciała, które to cechy mają wspólne podłoże lecz różne wyraz. Dywergencja pomiędzy Proto i Deuterostomia obejmowała gł. różnice w ukierunkowaniu osi grzbieto-brzuszej

(**rotacja Geoffroy'a** - więcej Urbanek 2007) zarodka i inne losy prągnięty. Chociaż zapis prawa biogenetycznego (Haeckla 1876) nie może być brany dosłownie, to jasne jest, że rozwój embrionalny ma ogromny potencjał w poszukiwaniu odpowiedzi na pytanie: co się wydarzyło, że powstały kręgowce (więcej Urbanek 2007 str. 54-59).

Rozwój embrionalny (więcej u Romera i Parsonsa 1977) charakteryzuje się wczesnym zdeternowaniem mas tkankowych zarodka i wpływem rozwijających się struktur na struktury sąsiednie. Wpływ ten może mieć postać **indukcji** (cewka nerwowa przez fałdowanie mezodermy struny, soczewki oka z plakody wzrokowej pod wpływem neuroektodermalnego kubka wzrokowego etc) lub wręcz przeciwnie **inhibicji** (np. w przypadku wymiany zębów i wzrostu elementów pancerzy).

Ważnym czynnikiem modyfikacji rozwoju embrionalnego jest stopień obciążenia jaj żółtkiem, które opóźnia bruzdkowanie do tego stopnia, że zarodek może stać się tarczą rozplaszczoną na kuli żółtka a jej dalszy rozwój polega na przesuwaniu się komórek, albo ich oddzielaniu się na spodniej pow. tarczki (delaminacja). U Amniota tworzą się dodatkowo błony płodowe. Rozwój ssaków łożyskowych pokazuje wielki skrót rozwoju embrionalnego. Ich jajo ubogożółtkowe w trakcie bruzdkowania rozkłada się na wewnętrzną masę komórkową – odpowiednik zarodka i tzw. trophoblast. Masa zarodka rozkłada się z kolei tworząc owodnię po stronie grzbietowej, omocznę po brzusznej a ściana między nimi to właściwy zarodek. Wszystkie te procesy kończą się powstaniem tej samej kręgowcowej architektury późnego zarodka. Przystosowania embrionalne, które nakładają się na właściwy rozwój nie pozostawiają śladów na późniejszych etapach ontogenezy i nie znoszą związków pomiędzy embriogenezą i filogenezą.

Teorie doszukujące się przedłużenia segmentacji ciała w części głowowej traktowane dosłownie (n.p. Jollie 1981, Bjerling 1977-89 ) napotykały na trudności. Segmentacja ta jest zaburzona poprzez hamowanie ekspresji genów Hox w przedstrunowej części głowy (więcej Janvier 1998).

## **PODSUMOWANIE**

Główne cechy planu budowy kręgowców powstają pod kontrolą genów obecnych także w innych Bilateria. Są one podłożem rozwoju narządów w

siostrzanych grupach Protostomia i Deuterostomia, które różnią się pod względem sposobu realizacji programu genetycznego.

**Synapomorfie** kręgowców to:

**Grzebienie neuralne** (powstają na etapie neuruli jako „frędzle” wzdłuż zamykających się brzegów cewki nerwowej i są źródłem embrionalnej tkanki łącznej nie-mezodermalnej ektomezenchymy. Ektomezenchyma tworzy trabekularną = przedstrunową część czaszki, szkielet wisceralny i większość szkieletu skórniego).

**Trójczłonowy mózg** (wylewa się niejako przed strunę swym przednim segmentem prosencephalonem = diencephalon (międzymózgowie) + odpączkujący z niego telencephalon (kresomózgowie) jako nowotwór.

**Chrzęstna praczaszka** (złożona co najmniej z parachordalii i trabekul)

**Ektodermalne plakody** (podobnie jak cewka nerwowa ulegają zapadnięciu i zamykaniu się w pęcherze na ogół wysłane nabłonkiem czuciowym, w przypadku oka tworzą soczewki).

**Zdolność mineralizacji** tkanki łącznej fosforanem wapnia.

#### LITERATURA

Janvier, Ph. 1998. Early vertebrates. Oxford University Press.

Romer, A. S. and Parsons, T.S. 1977. Vertebrate Body. W.B. Saunders Company

Urbanek 2007. Jedno istnieje tylko zwierzę. Muzeum i Instytut Zoologii PAN.

i cytowana tam literatura

## **Galeaspida – przełom w poglądach na wczesną filogenezę kręgowców**

Marek Dec Studium doktoranckie Geobios, Instytut Paleobiologii PAN 00-818 Warszawa ul. Twarda 51/55

Do lat siedemdziesiątych XXw znane były dwa, zdecydowanie różniące się, typy budowy organów węchowych kręgowców, których związków filogenetycznych

nie można było odtworzyć i zrekonstruować pośrednich stadiów ewolucyjnych. U dzisiejszych bezszczękowców puszka węchowa jest nieparzysta, związana rozwojowo z częścią nabłonkową przysadki mózgowej (*adenohypophysis* zw. kieszonką Rathkego), otwiera się nieparzystym otworem nosowo-przysadkowym (Monorhina) i rozwija z nieparzystej plakody nosowo-przysadkowej. U szczękowców parzyste puszki węchowe otwierają się do zewnątrz po bokach czaszki (Diplorhina) i nie są związane z *adenohypophysis*. Ostrakodermy z sylursko-dewońskiej grupy Cephalaspidomorphi reprezentują typ budowy Monorhina. Pteraspidomorphi, znane od ordowiku do dewonu, miały najprawdopodobniej parzyste puszki węchowe. Stan ten jednak jest znany wyłącznie na podstawie odcisków, bez możliwości zrozumienia architektury tych organów. Opisane po raz pierwszy w r 1979 (Halstead i in.) Galeaspida wypełniają tę lukę rzucając światło na najwcześniejszą ewolucję kręgowców, łącznie z rozwojem szczęk (Gai et al. 2011).

Galeaspida są grupą bezszczękowców znanych od dolnego syluru do górnego dewonu (435-370 Ma). Ich występowanie ogranicza się do południowych Chin, Wietnamu i Tybetu. Podobnie jak Osteostraci mają masywną tarczę głowową (Janvier 1996) o bardzo charakterystycznym planie (tzw. girlandowym) linii nabocznej na jej grzbietowej powierzchni. Cechą charakterystyczną jest duży otwór (median dorsal opening) na grzbietowej stronie w przedniej części czaszki. Poniżej tego otworu znajduje się jama ustno-nosowa (oronasal cavity), do której uchodzą zarówno parzyste puszki węchowe (nasal sacs), opuszki węchowe (olfactory bulb; Gai et al. 2011) oraz oddzielnie kanał przysadki (hypophysial duct), który otwiera się z przodu w kierunku jamy ustnej. Otwór ten jak sugerują Gai i in. (2011) jest otworem nosowym. Podobnie jak u szczękowców opuszki węchowe położone są bocznie w przedniej części puszki mózgowej z tą różnicą, że u posiadających szczęki kręgowców parzyste nozdrza mają oddzielne otwory zewnętrzne.

Zasadniczo budowa puszki mózgowej galeaspidów bardzo przypomina ostreostraki z wyjątkiem układu przodomózgowia i rejonu nosowo-przysadkowego, który znacząco różni się od dzisiejszych bezszczękowców (minoga, śluzicy) oraz osteostraków, ponieważ nie tworzy kompleksu nosowo-przysadkowego lecz jest rozbity na części składowe.

Galeaspidy dają najwcześniejsze dowody na wyraźne rozdzielenie się nieparzystej puszki węchowej na dwie i uniezależnienie się ich od kanału przysadki mózgowej w filogenezie kręgowców. Stanowi to twierdząca odpowiedź na pytanie

czy jednonozdrzowość („monorhinia”) jest stanem pierwotnym w filogenezie kręgowców. Dwunozdrzowość („diplorhinia”) jest zatem stanem pochodnym. Ponadto kierunek ewolucji nozdrzy wyznaczony przez Galeaspida sugeruje, że zlikwidowanie nieparzystego kompleksu nosowo-przysadkowego usunęło przeszkodę w przednio-bocznej wędrówce komórek grzebieni neuralnych, z których rozwijają się szczęki (Gai et al. 2011) .

#### LITERATURA:

HALSTEAD, L. B., LIU, Y.-H. & P'AN, K. 1979. Agnathan form the Devonian of China Nature, 282, 831-833.

JANVIER, P. 1996. Early vertebrates. Oxford Monographs in Geology and Geophysics, Oxford University Press, Oxford

GAI, Z., DONOGHUE, P. C. J., ZHU, M., JANVIER, P., STAMPANONI, M. 2011. Fossil jawless fish from China foreshadows early jawed vertebrate anatomy. Nature. 476, 7360, 324-327.

## Wczesna ewolucja tkanek szkieletowych kręgowców

Magdalena Borsuk-Białynicka, Instytut Paleobiologii, 00-818 Warszawa, ul. Twarda 51/55

Różnice w budowie i funkcjonowaniu czterech typów tkanek szkieletowych kręgowców: chrząstki, kości, zębiny i szkliwa, można sprowadzić do sposobu ich odżywiania. **Chrząstka** nie ma własnego ukrwienia. Odżywiana jest, ew. mineralizowana, drogą dyfuzji od ochrzęstnej. Obumiera gdy kontakt ten jest zerwany. **Kość** posiada b. efektywną sieć odżywczą, złożoną z wypustek plazmatycznych komórek (osteocytów) i docierających wszędzie naczyń krwionośnych. Sieć ta działa w obie strony. Mikrostruktura kości znajduje się w korelacji z szybkością wzrostu i poziomem metabolizmu i może być źródłem informacji na ten temat. System odżywczy **zębiny** (=dentyny) złożony jest z wypustek plazmatycznych, nie obejmuje natomiast naczyń, które w typowej dentynie znajdują się poza terenem tkanki, w jamie/jamach miękiszowych zawierających naczynia krwionośne i nerwy. Typowe komórki dentyny (odontoblasty) są zbiegunowane, mają wypustki na jednym końcu, podczas gdy drugi styka się z miękiszem (miazgą). **Szkliwo** nie ma własnego systemu odżywczego – jest wydzieliną komórki o silnym stopniu zmineralizowania (97%).



Szkielet kręgowców jest szkieletem wewnętrznym ale występuje w dwóch typach. Szkielet **skórny** lub **pokrywowy**, zw. **egzoszkieletem**, jest bezpośrednio związany z nabłonkiem (od jego strony wewnętrznej), drugi zw. **śródszkieletem** lub **endoszkieletem**, leży w głębszych warstwach ciała. Zewnętrzna warstwa szkieletu skórniego ma powinowactwo (morfogenetyczną homologię) do zębów skórnych (odontod) i gębowych (Williamson 1849, Hertwig 1879, Goodrich 1907 i Schaeffer 1977, wg Janvier 1998). Zarówno kości skórne jak i zęby powstają przy udziale ektomezenchymy – czyli embrionalnej tkanki łącznej pochodzącej z grzebieni neuralnych. Ektoderma tworzy szkliwo.

**Kostnienie bezpośrednie** właściwe kościom skórnym, polega na przekształcaniu się komórek mezenchymy bezpośrednio w osteoblasty. W stanie embrionalnym lub przy szybkim wzroście kości skórne (pokrywowe) mają beładnie ułożone włókna i komórki bez charakterystycznego spłaszczenia (mikrostruktura grubowłóknista).

Kostnienie endoszkieletu **jest dwufazowe**. Składa się na nie kostnienie zastępcze i odochrzęstne. Kostnienie zastępcze polega na zastępowaniu chrzęstnego modelu kości przez osteoblasty, wprowadzane przez penetrujące na teren modelu naczynia krwionośne. Kostnienie odochrzęstne odbywa się na powierzchni modelu chrzęstnego, w postaci rękawa kości o mikrostrukturze grubowłóknistej, tworzonego przez błonę ochrzęstną okrywającą model. Kostnienie odochrzęstne przebiega wg mechanizmu znanego w kościach szkieletu skórniego. Powstanie rękawa jest równoznaczne z odcięciem chrząstki modelu od źródła pożywienia w ochrzęstnej i z jej degeneracją zaczynającą się zwapnieniem (punkty kostnienia, chrząstka zwapniała globularnie). Wejście naczyń krwionośnych na teren obumierającej chrząstki, wraz z komórkami chrząstkogubnymi i kościotwórczymi, jest więc procesem zaleczania obumierającego elementu, niejako automatyczną reakcją obronną. Mineralizacja chrząstki nie zawsze jest związana z jej niszczeniem. Chrząstka zwapniała występuje jako trwały element szkieletowy u Chondrichthyes i jest to tzw. chrząstka pryzmatyczna uważana za synapomorfię tej grupy.

Ponieważ kość, w odróżnieniu od chrząstki, nie ma możliwości wzrostu śródmiąższowego, wzrost ontogenetyczny elementów kostnych zachodzi poprzez odkładanie mankietu kostnego odokostnowo (przez apozycję) przy równoczesnym powiększaniu jamy szpikowej. Na długość kości rosną drogą kostnienia w obrębie zakończeń. W kościach długich ssaków skostniałe nasady oddzielone są od trzonu

przez chrząstki nasadowe, w obrębie których zachodzi wzrost. Kostnieją one dopiero wraz z osiągnięciem dojrzałości płciowej. Ten rodzaj wzrostu nazywa się zdeterminowanym w odróżnieniu od wzrostu na powierzchni zakończeń, który trwa przez całe życie zwierzęcia. Wzrost zdeterminowany charakteryzuje nie tylko ssaki ale także lepidozaury (lepidosaurian synapomorphy - Carroll 1977, Benton 1985, Evans 1988) płazy bezogonowe i ptaki, na zasadzie konwergencji. U archozaurów, z wyjątkiem ptaków, strefa wzrostu kości na długość (dzieląca się chrząstka) znajduje się blisko chrząstki stawowej – kość rośnie stale Chinsamy-Turan (2005).

### Zęby i odontody

Homologia zębów szczękowych i skórnych (odontod) jest kanonem paleohistologii. Kombinacje kości skórnych z odontodami są powszechne u ryb. Organ szkliworodny, który powstaje w embriogenezie zębów, jest dobrym modelem tego, co dzieje się w tej warstwie szkieletu (patrz Zarzycki 1986, Bloom i Fawcett 1962).

Organ szkliworodny tworzy się w obrębie fałdu biegnącego wzdłuż szczęki, zw. listewką zębową (synapomorfia Chondrichthyes, Acanthodii i Osteichthyes). Pojedynczy org. szkliworodny, wysłany komórkami szkliwotwórczymi – ameloblastami pochodzenia ektodermalnego, indukuje powstanie pączka komórek ektomezenchymy, którego warstwa powierzchniowa zmienia się w odontoblasty, a głębsze w miążgę zęba.

Odontoblasty produkują dentynę warstwami dośrodkowo, także w dorosłym życiu zęba. W typowej dentynie komórki wycofują się z tworzonej tkanki, lecz *spectrum* zmienności dentyń obejmuje i struktury zbliżone do kości. Zmienność wczesnych tkanek szkieletowych kręgowców sprowadza się do stopnia wycofywania komórek z terenu substancji międzykomórkowej: całkowity w przypadku kości bezkomórkowych, pierwotnie (**aspidyna**) lub wtórnie (**izopedina**), częściowo, z zachowaniem wypustek plazmatycznych (**dentyna**) lub wcale nie (**kość**). Problem, czy kość bezkomórkowa jest prekursorem kości (Tarlo 1968) okazuje się bezprzedmiotowy wobec tej zmienności.

Tworzenie szkliwa jest w zasadzie aktem jednorazowym (ameloblasty istnieją dopóki ząb pokryty jest epitelium, istnieją jednak możliwości wtórnego obrastania zresorbowanych warstw pancerza przez epitelium). Obecność w nim warstwowania jest w zasadzie sygnałem nienabłonkowego jego pochodzenia, więc braku homologii ze szkliwem *sensu stricto*. Czasem jednak ślady periodyczności mineralizacji (np. tzw. linie Retziusa w szkliwie ssaków) mogą sprawiać wrażenie wielokrotnego powlekania. Zewnętrzna warstwa dentyny może niekiedy mineralizować do tego stopnia, że staje się podobna do szkliwa (witrodentyne). Sposób wzrostu odontody czy łuski, który można wydedukować z jej obrazu w szlifie, jest ważną wskazówką homologii.

Według teorii **konkrescencji Hertwiga (1879)**, łuska plakoidalna była jednostką elementarną szkieletu skórno, kości skórne - wynikiem zrostu bazalnych części łusek. Według teorii **lepidomorialnej Stensio (1962)**, jednostką elementarną była mikro-odontoda = lepidomorium. Wzrostem cyklomorialnym tłumaczył Stensio powstanie łusek agregatowych i wielu innych elementów o układzie koncentrycznym. Hipotetyczny wzrost synchronomorialny miał tłumaczyć powstawanie większych elementów szkieletu skórno drogą zrostu jednostek elementarnych (lepidomoriów) na etapie embrionalnym. Najbardziej prawdopodobne wydaje się obecnie powstawanie kości skórnych niezależne od odontod i ewentualny ich wtórny zrost. Według **Reifa (1982)** („**Odontode regulation theory**”) inhibitory wzrostu, działające w bezpośrednim sąsiedztwie odontody, blokują rozwój kolejnych odontod, odsuwając go pod względem miejsca i czasu. Mechanizm ten, poznany w przypadku zębów szczękowych gadów i ssaków, tłumaczy wszystkie kombinacje szkieletu skórno regulacją intensywności i rozległości stref inhibicji. (więcej Janvier 1998).

### **Przypuszczalny scenariusz powstawania dwufazowego szkieletu kręgowców**

Szkielet skórny znany jest w stanie kopalnym od ordowiku. Pojawia się w zapisie wcześniej niż skostniały szkielet wewnętrzny (sylur, Osteostraci), ale wewnętrzny szkielet chrzęstny jest co najmniej równie stary jak skórny. Tworzenie szkieletu skórno wiąże się obecnością grzebieni neuralnych, które, na równi z mineralizacją fosforanem wapnia, uznane są za synapomorfie kręgowców, czyli cechy kluczowe dla ich powstania. Jednak grzebienie neuralne muszą odgrywać rolę wiodącą na tym odcinku ewolucji. Powstanie zmineralizowanego szkieletu wewnętrznego musiało wiązać się z rozprzestrzenieniem się kostnienia typu pokrywowego na głębsze warstwy ciała, w formie kostnienia odochrzęstnowego. Elementy chrzęstne musiały służyć jako ośrodki szkieletyzacji. Pokrycie zawiązków chrzęstnych „izolacją” kończy się lawinowym procesem wymiany obumierającej chrząstki na kość – a więc powstaniem kości zastępczej. Na podstawie takiego scenariusza można przewidywać, że pierwociny szkieletu wewnętrznego mogły mieć postać zwapniałej globularnie chrząstki pokrytej warstwą kości odochrzęstnowej. Przewidywanie to spełnia najwcześniejszy znany szkielet wewnętrzny kręgowców sylurskich, Osteostraci, zbudowany z kości perichondralnej tworzonej na powierzchni

chrząstki. Jako śródszkielet *in statu nascendi* zasługuje on na specjalną uwagę badaczy.

## LITERATURA

- Bloom, W. i Fawcett, Don W. 1962 Histologia. Państwowy Zakład Wydawnictw Lekarskich
- Chinsamy-Turan, A. 2005. The microstructure of dinosaur bone. The John Hopkins University Press.
- Janvier, Ph. 1998 Early vertebrates. Oxford University Press.
- Reif, W. E. 1982. Evolution of dermal skeleton and dentition in Vertebrates. The odontode-regulation theory. *Evolutionary Biology*, 15, 287-368.
- Stensio, E. 1962. Origine et nature des écailles placoid et des dens. In *Problemes actuels de paleontologie: evolution des vertebres. Colloques internationaux du Centre national de la Recherche scientifique*, no 104 (ed. J.P. Lehman) pp 75-85.
- Zarzycki, J. 1986. Histologia zwierząt domowych i człowieka.. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne. Warszawa.

## **Aktualne i wcześniejsze poglądy na wczesną filogenezę Sarcopterygii.**

Piotr Skrzycki Studium doktoranckie Geobios, Instytut Paleobiologii PAN 00-818 Warszawa ul. Twarda 51/55

Sarcopterygii (ryby mięśniopłetwe) są dużą grupą ryb w obrębie ryb kostnoszkieletowych (Osteichthyes), w której skład wchodzi wiele różnych, w większości wymarłych, rodzin ryb. Dziś Sarcopterygii reprezentowane są tylko przez trzy rodzaje ryb dwudysznych (Dipnoi) i latimerię należącą do grupy Actinistia, choć w paleozoiku i mezozoiku ryby mięśniopłetwe były znacznie liczniejsze. Ryby mięśniopłetwe powstały najprawdopodobniej w górnym sylurze. Najstarsze ich skamieniałości (Janvier 1996) pochodzą z najwyższego syluru oraz najniższego dewonu i są to zazwyczaj izolowane łuski lub niezidentyfikowane fragmenty kości, jednak w 2009 roku (Zhu *et al.* 2009) ze skał ludlowu prowincji Yunnan w Chinach opisano prawie kompletny szkielet bardzo prymitywnej ryby mięśniopłetwej *Guyu oneiros*.

Sarcopterygii wyróżniają takie cechy jak (Janvier 1996) płetwy parzyste osadzone na umięśnionych trzonach, więcej niż cztery orbitalia, obecność kości podjęzykowej (urohyale), ostatni łuk skrzelowy zawieszony na przedostatnim, obecność wyrostka wstępującego kości podniebiennej-kwadratowej, zęby pokryte w całości emalią, anocleithrum pochodzenia skórneg, obecność stawu śródczaszkowego oraz rozdwojona kość gnykowo-żuchwowa. Obecnie (Ahlberg 1991, Cloutier i Ahlberg 1996) ryby mięśniopłetwe podzielone są na trzy grupy –

Onychodontiformes, Actinistia i Rhipidistia. Ostatnia, najliczniejsza dzieli się na Dipnomorpha (Porolepiformes i Dipnoi) i Tetrapodomorpha (Rhizodontiformes, Osteolepiformes, Panderychthyidae i Tetrapoda), niemniej są badacze, którzy mają inny pogląd na systematykę i, co za tym idzie, filogenezę (Zhu i Schultze 2001).

Pochodzenie Osteichthyes, a więc i Sarcopterygii, nie jest jeszcze do końca poznane. Pewne jest, że ryby kostnoszkieletowe powstały w sylurze i są grupą monofiletyczną, jednak nie wiadomo do jakiej grupy należał ich przodek. W drugiej połowie XX wieku uważano, że przodkiem Osteichthyes są akantody (Romer 1966; Miles 1965, 1968; Moy-Thomas i Miles 1971), plakodermy (Forey 1980, Gardiner 1984, Forey i Gardiner 1986) lub że „powstały niezależnie z archaicznego rodu szczękowców” (Romer 1966).

Najnowsze badania (Friedman i Brazeau 2010) dowodzą, że akantody odgałęziły się od rdzenia ryb kostnoszkieletowych, Chondrichthyes (ryby chrzęstnoszkieletowe) są grupą siostrzaną Osteichthyes, a plakodermy należą do rdzenia szczękowców lecz daleko od ryb kostnoszkieletowych, choć inni badacze (Zhu et al. 2001, 2006; Zhu i Yu 2002) uznają je za grupy siostrzane.

Pierwsi badacze dzielili ryby kostnoszkieletowe na trzy grupy – Actinopterygii (promieniopłetwe), Crossopterygii (trzonopłetwe) i Dipnoi (dwudyszne). Na podstawie odmienności budowy ryby dwudyszne uznano (White 1965) za najwcześniej oddzielone od gałęzi prowadzącej do pozostałych dwóch grup. W 1955 roku A. S. Romer zaproponował termin Sarcopterygii dla grupy łączącej Dipnoi i Crossopterygii, jednak współcześni mu badacze nie zgadzali się z nim i łączyli Dipnoi z Actinopterygii (Bertmar 1966, 1968; Schaeffer 1968) lub wyłączały je z ryb kostnoszkieletowych i łączyli z Holocephali (Jarvik 1968, 1980). Byli też i tacy, którzy nie uznali tylko nazwy ryb mięśniopłetwych ale łączyli dwudyszne i trzonopłetwe w jedną grupę (Westroll 1949, Lehmanni Westroll 1952, Denison 1968, Schultze 1969). W końcu uznano termin Sarcopterygii, jednak podział ciągle się utrzymywał – ryby dwudyszne tworzyły jedną grupę, natomiast wszystkie pozostałe nazywano trzonopłetwymi (Romer 1966; Schultze 1994). Pod koniec lat osiemdziesiątych termin Crossopterygii został uznany przez część badaczy za niepoprawny (np. Panchen i Smithson 1988) i zaczął wychodzić z użycia. Debaty na temat powiązań w obrębie samych mięśniopłetwych ciągle trwają, lecz badania P. Ahlberga (Ahlberg 1991, Cloutier i Ahlberg 1996) dały najbardziej klarowny schemat powiązań przedstawiony powyżej. Było to możliwe m. in. dzięki utworzeniu grupy Dipnomorpha, w skład której wchodzi Porolepiformes i

Dipnoi, między którymi są znane formy pośrednie czyli *Powichthys*, *Youngolepis* i *Diabolepis*. Odnalezienie drogi prowadzącej do czworonogów było równie istotne. Choć pierwsi badacze wiązali ryby dwudyszne z czworonogami (późniejszym też się to zdarzało, np. Rosen et al. 1981), wiadomo, że są to bardzo odległe grupy, których ścieżki oddzieliły się na przełomie syluru i dewonu (Zhu i Yu 2002). Czworonogi związane są z Osteolepiformes i Panderychthidae.

Istotnym problemem było też powstanie aparatu oddechowego, czyli nozdrzy zewnętrznych, wewnętrznych (choanae) i kanału łzowego. Wcześniej proponowano cztery koncepcje. Stadium początkowym w każdej z nich było zwierzę posiadające dwie pary zewnętrznych nozdrzy – przednie - wlotowe (pozostające na zewnątrz) i tylne wylotowe, które miało wsuwać się do wnętrza pyska i zmieniać swą rolę. Pierwsza mówiła, że choanae było przekształconym nozdrzem tylnym, a kanał łzowy to nowy narząd Tetrapoda (Yvroud 1971). Druga, zakładająca pochodzenie czworonogów od ryb dwudysznych, uznawała także homologię nozdrzy wewnętrznych z nozdrzem tylnym, jednak kanał łzowy uważała za homolog t.zw. górnej jamy wargowej Dipnoi (Rosen et al. 1981). W teorii trzeciej tylne nozdrze Osteolepiformes przekształciły się w kanał łzowy, a choanae było nowym narządem Tetrapoda (Schmalhausen 1968). Czwarta teoria mówiła, że choanae i kanał łzowy były nowymi narządami Osteolepiformes, które dały początek Tetrapoda (Jarvik 1942). Spór ten został rozstrzygnięty dzięki opisaniu emskiego *Kenichthys campbelli* (Zhu i Ahlberg 2004). Choanae Tetrapoda i nozdrza wewnętrzne Dipnoi są narządami homologicznymi, nozdrza tylne przesuwały się na krawędź szczęki (między maxillę a premaxillę) omijając piąty nerw szczękowy (Janvier 2004).

Interesującym zagadnieniem jest także staw śródczaszkowy, na temat którego większość wcześniejszych hipotez funkcjonuje do dziś. Jest on z grubsza biorąc śladem wczesno-ontogenetycznej segmentacji neurocranium – podziału na części otico-occipitalną i sphenethmoidalną oddzielone od siebie bruzdą wentralną ku tyłowi od przysadki mózgowej. Bruzda taka występuje u Osteichthyes i Acanthodii, lecz w stadium dorosłym u Sarcopterygii z wyjątkiem Dipnoi. Wg Bjerringa (1973, 1978) staw ten nie jest ściśle homologiczny w obrębie tych grup, co ma znaczenie dla ustalania pokrewieństw między nimi. W stawie międzyczaszkowym dzisiejszej Latimerii występuje tzw. miesień bazikranialny łączący oba segmenty neurocranium. Pozwala to na jego rekonstrukcję oraz interpretację jego homologii i działania w tych grupach ryb kopalnych u których staw występuje. Do pewnego czasu zastanawiający

był brak stawu śródczaszkowego u Dipnoi i Tetrapoda, lecz badania embriologiczne ujawniły, że jest on obecny w stadium zarodkowym. Warto na koniec wspomnieć, że nie ma dowodów na istnienie stawu u bezszczękowców, placodermów ani Chondrichthyes.

Podsumowując: Sarcopterygii to bardzo ważna i interesująca grupa ryb, do której w pewnym sensie należą też ludzie, jednak jest ciągle jeszcze wiele niepewności jeśli chodzi o najwcześniejszą filogenezę tej grupy. Kolejne znaleziska, takie jak *Guyu oneiros* posiadający mozaikę cech prymitywnych Sarcopterygii i Actinopterygii, jak również plakodermów i akantodów, dadzą odpowiedzi na pytania i rozwiążą dotychczasowe problemy.

## Ewolucja dermatocranium w filogenezie

### Dipnomorpha

Piotr Skrzycki Studium doktoranckie BioGeo, Instytut Paleobiologii PAN 00-818 Warszawa ul. Twarda 51/55

*Dermatocranium* to okrywa kości skórnych, która ochrania od zewnątrz *endocranium*, a wraz z nim mózg, oczy, puszkę węchową, nozdrza oraz inne narządy znajdujące się w głowie. Endocranium powstaje w zasadzie z mezodermy, z której formuje się jego chrzęstny model, kostniejący z początku odochrzęstnowo, następnie zastępczo. Wątpliwości dotyczą przedniej części puszkę mózgową, a trabeculae uważa się za pochodną ektomezenchymy grzebieni neuralnych podobnie jak dermatocranium.

Mówiąc o ewolucji jakiegoś organu czy części szkieletu trzeba znaleźć prawdopodobny punkt startowy tej ewolucji. Ryby dwudyszne należą do Osteichthyes, z których wywodzą się czworonogi. Typowe dermatocranium to to, które zawiera najwięcej elementów wspólnych dla członków tej grupy. Warunek ten spełnia najlepiej czaszka niektórych ryb kwastopłetwych. Cechą charakterystyczną jest tu krótkość i zmienność części przedczołowej i ustabilizowany parzysty plan części zaoczodołowej, w której możliwe jest doszukiwanie się ścisłej homologii pomiędzy grupami. Dermatocranium to składa się z parzystego szeregu kości zwanych nosowymi (*nasale*), czołowymi (*frontale*), ciemieniowymi (*parietale*), zaciemieniowymi (*postparietale*), obrzeżonych po każdej stronie szeregiem trzech drobnych skostnień okolicy skroniowej, znanych u czworonogów, i trzema kośćmi

nadłopatkowymi (*extrascapularia*) łączącymi czaszkę z pasem barkowym z tyłu. Tych ostatnich brak u czworonogów. Za ustabilizowane na poziomie Sarcopterygii można uznać także otoczenie oczodołu, wraz z leżącą z tyłu kością łuskową (*squamosum*, której brak u promieniopłetwych). Kości szczękowe, przedszczękowe i wieczkowe są przypuszczalnie homologiczne z kośćmi promieniopłetwych. Nieparzyste kości dziobowa (*rostrale*), zadziobowa (*postrostrale*), boczne dziobowe (*rostrolaterale*) należące do przedoczodołowej części czaszki (także k. nosowe) podlegają dużej zmienności. W odróżnieniu od sytuacji u ryb promieniopłetwych, u których w skład podniebienia wchodzi pochodne palatoquadratum podniebienie Sarcopterygii składa się z kości skórnych parzystych lemieszki, k. skrzydłowych, podniebiennych i skrzydłowych. Ten zestaw mógł być wyjściowym dla Sarcopterygii i podlegał ewolucji w ich historii.

Nazwy kości *dermatocranium* pochodzą z anatomii człowieka, istnieje więc pytanie: czy jest to uprawnione? Czy mianowicie istnieje możliwość stwierdzenia homologii kości ryb i czworonogów. Problem ten próbowano (Schultze 2008) rozwiązać na podstawie położenia kości względem otworu ciemieniowego i innych kości, lub na podstawie ich położenia i względem części puszeki mózgowej znajdującej się pod spodem *dermatocranium*. Na tej podstawie oraz na podstawie analizy filogenetycznej uwzględniającej wiele form kopalnych, pokazano (Jollie 1973), że w typowej czaszce Osteichthyes „*frontale*” to w rzeczywistości *parietale*. Kość czołowa (*frontale*) homologiczna kości czworonogów „pojawia się” bowiem dopiero jako nowa jednostka u *Panderichthys*, czyli w linii prowadzącej do czworonogów.

Dipnomorpha czyli tzw. ryby dwudysznokształtne, należące do grupy ryb mięśniopłetwych (Sarcopterygii) wyodrębniły się z głównego pnia Osteichthyes prawdopodobnie w najwyższym sylurze (Janvier 1996) i obejmują dwie mniejsze grupy – Porolepiformes i Dipnoi (ryby dwudyszne) (Ahlberg 1991). Nie jest znany wspólny przodek tych dwóch grup, jednak musiał on przypominać najwcześniejsze znane ryby mięśniopłetwe tj. *Ligulalepis* (Basden et al. 2000) czy *Guyu oneiros* (Zhu et al. 2009) znane z osadów ludlowu. Skamieniałości ryb bez wątplenia należące do Dipnomorpha pochodzą dopiero z wczesnego dewonu – *Youngolepis* i *Diabolepis* z lochkowu, *Powichthys* z przełomu lochkowu i praagu (można je nazwać formami pośrednimi między Porolepiformes i Dipnoi), nieco młodsze *Porolepis*, *Heimania* i



*Nasogaluakus* porolepiformy z emsu oraz *Uranolophus*, *Speonesydrion* i *Dipnorynhus*, (najstarsze niekwestionowane ryby dwudyszne z emsu ?).

*Dermatocranium* Porolepiformes charakteryzuje mała zmienność. Dach czaszki składał się z mozaiki wielu kości nosowych, bardzo krótkich kości ciemieniowych i długich zaciemieniowych, a w serii policzkowej pojawiają się nieznane u innych Osteichthyes dodatkowe kości łuskowe i kość *preoperculo-submandibulare*. Najbardziej widocznymi zmianami między pierwszymi a bardziej zaawansowanymi przedstawicielami tej grupy jest zanik t. zw. tarczy etmosfenoidlanej przykrywającej przednią część czaszki (kości nosowe i ciemieniowe), migracja tylnego nozdrza z boku pyska na jego grzbietową stronę, a także zmiana kształtu łusek z romboidalnych i pokrytych kosminą (*Porolepis*), poprzez przejściowe (*Haimenia*), do okrągłych niepokrytych kosminą (*Holoptychius*).

Ze wszystkich form przejściowych między Porolepiformes a Dipnoi, *Diabolepis* (ems?) umieszczany jest najbliżej Dipnoi (w grupie Dipnoiformes), m. in. z powodu obecności „nowej”, pojedynczej kości serii środkowej (tzw. kość B), znajdującej się między kośćmi ciemieniowymi a zaciemieniowymi. U wszystkich ryb dwudysznych znanych z emsu (*Uranolophus*, *Speonesydrion*, *Dipnorhynchus*, *Tarachomyrax*, *Melanognathus*, *Eriki*a) wykształciła się para kolejnych „nowych” kości serii środkowej (C), a u późniejszych Dipnoi zaszły jeszcze większe zmiany. Z powodu wyjątkowości planu dermatocranium dwudysznych stworzono dla nich (sir Clive Foster-Cooper 1937) swoiste oznaczenia różniące się od nomenklatury kranjologicznej stosowanej dla innych Osteichthyes, oparte na literach alfabetu i numerach 1-10.

Tuż po powstaniu grupy, w emsie, w środowisku morskim, rozpoczęła się jej pierwsza radiacja. Już u najstarszych znanych form widoczny jest podział Dipnoi na dwie linie rozwojowe (Campbell i Barwick 1986) – posiadające płyty zębowe (*Speonesydrion*, *Dipnorhynchus*, *Tarachomyrax*, *Melanognathus*) i o szczękach pokrytych małymi dentynowymi ząbkami (*Uranolophus*, *Eriki*a). Pierwsza grupa trwa do dziś, natomiast ostatni przedstawiciele drugiej wyginęli w permie. To zróżnicowanie ma jednak niewielkie odzwierciedlenie w budowie *dermatocranium*, poza tym, że formy wyposażone w płyty zębowe mają generalnie krótkie głowy (wyjątkiem jest np. karboński *Ctenodus* o długim pysku) a formy bez płyt zębowych mają wydłużone głowy, a co za tym idzie długie kości, lecz ich układ jest podobny jak w pierwszej grupie. Drugą różnicą jest zniknięcie otworu szyszynkowego na samym

początku ewolucji grupy nie posiadającej płyt zębowych, szybciej niż w grupie z płytami zębowymi (Campbell i Barwick 1986). Analiza kladystyczna (Qiao i Zhu 2009) sugeruje, że rzeczywiste pokrewieństwa przebiegały w poprzek podziału opartego na uzębieniu. Wskazywało by to na wielokrotne, niezależne tworzenie się płyt zębowych u różnych grup Dipnoi, co jednak wydaje się mało prawdopodobne ze względu na ważną rolę płyt zębowych i unikalną ich budowę.

W środkowym dewonie następuje dalsze różnicowanie się Dipnoi i ich ekspansja geograficzna. Powstaje wówczas wiele nowych form, jak np. klasyczny *Dipterus*. Zmienność w budowie *dermatocranium* dotyczy głównie liczby kości nosowych (K, L, M, N) i wielkości kości B i C. U *Pentlandii* –małej ryby dwudysznej z żywetu północnej Szkocji (Watson i Day 1916) zanika kość U. Stabilizacji planu czaszki towarzyszy duża zmienność szczęk i uzębienia, która dotyczy poziomu rodzajowego i gatunkowego i polega najwyraźniej na różnicowaniu się przystosowań pokarmowych i nisz ekologicznych. Pewne różnice widoczne są też w przebiegu kanałów linii nabocznej.

W późnym dewonie ryby dwudyszne próbowały zająć środowiska słodkowodne. Według badaczy Clement i Longa (2010) w tym czasie ryby dwudyszne nabierają zdolności do połykania powietrza zatem ich respiracja przebiega prawie tak samo jak dzisiejszych Dipnoi. Wskazuje na to m. in. obecność żeber czaszkowych [cranial ribs], wydłużone *parasphenoideum*, bardzo ruchome *ceratohyale*) u *Rhinodipterus* z formacji Gogo. (Powstanie tych cech zaszło w środowisku morskim i było być może wywołane dużym globalnym spadkiem zawartości tlenu oraz zwiększonym tempem metabolizmu tych ryb. W estuaria i ujścia rzek weszły długopyskie Dipnoi (np. *Griphonognathus*, *Holodipterus*, *Soederberghia*), natomiast krótkopyskie pozostały w morzach (*Rhinodipterus*, *Chirodipterus*, *Scaumenacia*). Poza długością pyska, a więc i poszczególnych kości, różnice w schemacie budowy dachu czaszki nie są istotne, także kanały linii nabocznej przebiegają tak jak u śródkowodewońskich form. Zmieniające się szczegóły to zanik kości D u długopyskich *Soederberghia*, *Fleurantia*, krótkopyskich *Scaumenacia* (spokrewnionej z *Pentlandia*) i być może *Rhinodipterus ulricchi* oraz obecność długich, trójkątnych wyrostków z tyłu kości u *Aptorhynchus*, *Soederberghia*, *Fleurantia*, *Holodipterus*, *Scaumenacia* i *Oervigia*). W najpóźniejszym dewonie długopyskie Dipnoi znikają z zapisu kopalnego.

Karbon był czasem, gdy ryby dwudyszne na dobre zadomowiły się w środowisku słodkowodnym. Dokonali tego potomkowie krótkopyskich Dipnoi ( , a nie długopyskie, które najwyraźniej były słabiej przystosowane do życia w wodach słodkich od swych krewniaków. W karbonie znanych jest tylko 10 rodzajów Dipnoi, jednak wiele z nich posiadało już cechy tzw. nowoczesnych Dipnoi. *Phaneropleuron* i wczesnokarbońskie *Delatitia* i *Straitonia* miały układ dachu czaszki prawie identyczny jak formy dewońskie lecz podlegający pewnej nieuporządkowanej zmienności. U wszystkich karbońskich Dipnoi widoczna jest tendencja do redukcji liczby kości z przodu pyska, które zrastają się ze sobą zazwyczaj tworząc pojedynczą kość F, skutkuje to czasem połączeniem kanałów nadoczodołowych właśnie na tej kości (np. u *Sagenodus*). Ponadto u większości późnokarbońskich rodzajów (poza *Conchopoma*) komisura potyliczna przebiega tylko przez kości Z, I i A (lub AB).

Jedynym znanym rodzajem, który „przeszedł” przez granicę permu i triasu jest *Gnathorhiza*, (Minikh i Minikh 2006). Trias był czasem kolejnej radiacji ryb dwudysznych, reprezentowanych niestety głównie przez płyty zębowe. Znanych jest tylko kilkanaście dachów czaszki, często słabo zachowanych. Ich układ jest dość jednorodny u wszystkich mezozoicznych i kenozoicznych Dipnoi (Schultze 2004) różniąc się jedynie w szczegółach. W filogenezie kości dachu czaszki zmniejszają swoją liczbę, co można zauważyć m.in. w okolicy policzkowej. U dzisiejszych ryb dwudysznych stają się one małutkimi kostkami otaczającymi kanał podoczodołowy, przedwiczkowy i szczękowy. Nie są znane ze skamieniałości mezozoicznych i kenozoicznych Dipnoi. Tylko u niektórych nowoczesnych ryb dwudysznych kanał linii nabocznej zostawia wyraźny ślad na kości, co często przeszkadza w identyfikacji kości.

Ewolucja *dermatocranium*, w filogenezie Dipnomorpha zaznaczyła się słabiej w grupie Porolepiformes, silniej w ich grupie siostrzanej – Dipnoi. Najważniejsze etapy tej ewolucji to pojawienie się nowych kości serii środkowej (A, B, C?, D, E), niehomologicznych kościom innych Sarcopterygii - w emsie; stopniowa redukcja liczby kości dachu czaszki, poprzez zanikanie lub zrastanie się kości - w karbonie; ustalenie się układu kości znanego u dzisiejszych Dipnoi - w triasie, co jest w rzeczywistości pogłębieniem procesów, które zaczęły się w karbonie. Ewolucja ryb dwudysznych trwała ok. 415 milionów lat. Przypuszczalnym motorem tych zmian były adaptacje czaszki do zmiany środowiska z morskiego na słodkowodne, co pociągało za sobą zmianę diety. Ryby dwudyszne pozostały durofagami, ale fauna

wód słodkich znacząco różni się od morskiej. Także zmiany klimatyczne miały duże znaczenie zwłaszcza ocieplenie i osuszenie klimatu w permie. Częste wysychanie zbiorników mogło spowodować powstanie zdolności do estywacji. Pociągnęło to zapewne zmiany w budowie czaszki, która musiała być przystosowana do drążenia w mule. W ewolucji Dipnoi ważną rolę odegrała pedomorfoza (William Bemis 1980, 1984), powodując takie zmiany jak zaburzenia w morfogenezie *dermatocranium*, redukcja skostnienia (puszka mózgowa, pysk, szkielet trzewiowy, pas barkowy), redukcja kosminy, i zwiększenie udziału chrząstki w budowie szkieletu.

## **Budowa i działanie organów czucia powierzchnowego u ryb**

Roksana Socha, Instytut Zoologii Uniwersytetu Warszawskiego, ul. Banacha 2, 02-097 Warszawa, roksana.socha@biol.uw.edu.pl

Wolno żyjące, a zatem aktywnie poruszające się w wodzie organizmy zwierzęce mają zmysł czucia na odległość. Receptory czucia na odległość to mechanoreceptory, czyli receptory reagujące na bodźce fizyczne, w tym wypadku rejestrujące np. zmiany ciśnienia, fale dźwiękowe o niskiej częstotliwości, kierunek prądu, prędkość strumienia. Ze względu na te ostatnie są określane mianem reoreceptorów, czyli receptorów, których interpretacja zbieranych informacji umożliwia orientację w nurcie (z prądem czy pod prąd).

U kręgowców mamy dwa typy ciałek zmysłowych: powierzchniowe i kanałowe. Te drugie zamykane są w czasie rozwoju osobnika w kostnych kanałach i przez to położone głębiej w skórze, dzięki czemu nie mają bezpośredniego kontaktu z prądem wody. Z punktu widzenia paleontologa kanałowe ciała zmysłowe zasługują na większą uwagę, ze względu na możliwość ich rozpoznania w stanie kopalnym, a ściślej, miejsc w kości, które świadczą o ich obecności w czaszce. Ich kostna osłona budująca kanał (bądź tylko pojedynczy cylindryczny por) jest bowiem zagłębiona w kościach skórnym.

Fakt nieobecności wielu struktur pomocniczych pozwala nazwać narząd zmysłu linii nabocznej najprostszym zmysłem kręgowców. Inne narządy wymagają przetworzenia sygnału (np. przez soczewkę oka, i w konsekwencji kolejnych struktur pomocniczych takich jak rogówka i in.). Komórka będąca receptorem kontaktuje się ze środowiskiem, odbiera bodziec mechaniczny i generuje sygnał w postaci

zmieniającego się potencjału błonowego. Komórki dodatkowe - pomocnicze, wydzielają śluzową substancję budującą okrywającą komórkę receptorową „kupulę” (ang. cupula).

Podobna budowa receptorów linii nabocznej i zmysłu równowagi sugerowała badaczom homologię tych narządów, lecz pochodzenie błędnika było swego czasu kwestią sporną. Według jednej z teorii receptory znajdujące się w uchu środkowych miałyby być odpowiednikami ciałek czuciowych (Hall, 2005). Ich podobieństwo ultrastrukturalne (niezaprzeczalne), rozwojowe i filogenetyczne rzuca się w oczy. Z drugiej jednak strony szczegóły położenia i unerwienia plakod słuchowych i plakod linii nabocznej wskazują na odrębność tych organów pod względem położenia i unerwienia. Neurony nerwu słuchowo-równowaznego (VIII) pochodzą od grzebieni neuralnych, neurony linii nabocznej z plakody. Wszystkie plakody cechuje początkowo homogeniczna morfologia, lecz różnicują się jednak wcześniej w czasie rozwoju osobniczego tworząc odmienne narządy zmysłów (Webb i Nodden, 1993). Plakody, podobnie jak grzebienie nerwowe rozwijają się z obrzeży płyty nerwowej. Plakody dają początek także niektórym komórkom receptorowym. W odróżnieniu od pozostałych zmysłów, z których każdy rozwija się z pojedynczej pary plakod, plakody linii nabocznej są dość liczne.

Rozmieszczenie receptorów jest niezwykle istotnym elementem anatomii każdego zwierzęcia, jednak nie wiadomo jak jest determinowane. W rozwoju zarodkowym możemy obserwować wędrujące komórki prekursorowe, które rozwijają się w receptory. Czynniki determinujące wędrówkę tych komórek, a w konsekwencji odpowiadające za specyficzny wzór linii nabocznej nie są jeszcze znane. Nie wiemy też np. jak różnicuje się peryferyjne unerwienie docierające do poszczególnych części linii nabocznej. Możliwe jest, że unerwienie wyprzedza i indukuje rozwój ciałek czuciowych w niektórych częściach ciała (Webb i in. 1993). W takim razie dorosłe ciała czuciowe miałyby ze sobą dwojaką historię. Część powstawałaby z wędrujących komórek prekursorowych pochodzących z plakod (tak powstają ciała czuciowe kanałowe i ich powierzchniowe homologii), są to „pierwszorzędowe ciała czuciowe”. Pozostałe, formowałyby się *in situ* z odróżnicowujących się komórek naskórka pod wpływem indukcji ze strony komórek nerwowych (wyłącznie powierzchniowe ciała zmysłowe organizujące się późno na etapie post-larwalnego rozwoju) byłyby to „drugorzędowe ciała czuciowe”. Taki sposób rozwoju rzeczywiście zaobserwowano u rodzaju *Eigenmannia* (Teleostei).

Rozwój linii nabocznej i kości skórných stanowił przez długi czas obszar spekulacji na temat silnych zależności jednej i drugich. Stabilność położenia sieci głowowej kanałów linii bocznej względem rozmieszczenia jednostek kostnych w derantocranium wydawała się wskazywać na determinującą rolę nerwów linii nabocznej i jej ciałek czuciowych jako ośrodków osteogenezy kości czaszki. Wczesne eksperymenty, wykonywane w latach 30' ubiegłego wieku, na pojedynczych osobnikach, dowodziły, że zaburzenie rozwoju zawiązka linii nabocznej skutkuje zaburzeniami w rozwoju kości, która u zdrowych osobników nosiłaby kanał linii nabocznej. De Beer (1937) uznał jednak rozwój linii nabocznej i kości skórných za zupełnie niezależny przyjmując homologię kości skórných w obrębie kręgowców za pewnik i wysnuwając wniosek, że skoro pozbawione linii nabocznej czworonogi mają homologiczny zestaw kości skórných, to do ich rozwoju u ryb również nie potrzeba zaangażowania linii nabocznej. Badania nad indukcją skostnień w rozwoju *Salmo DeVillers'a* przyniosły istotne argumenty w rozważaniach nad wagą zależności między zawiązkami linii nabocznej a rozwojem kośćca. Komórki kościotwórcze pozostają w bliskim kontakcie z ciałkami czuciowymi podczas różnicowania się tych drugich i organizują się wokół nich by utworzyć kanał linii nabocznej (w ten sposób rozwija się kość budująca tylko kanał) (Hall, 2005). Ponadto, pojedyncza praca Merrillees (1975), pokazała obecność czynników hamujących osteogenezę w nabłonku kanałów linii nabocznej, odpowiedzialną za utrzymanie kontaktu światła kanału kości linii nabocznej ze środowiskiem zewnętrznym (Hall, 2005). Nabłonek, (a więc również plakody ektodermalne) ma zdolność do indukowania rozwoju kości w kontakcie z mezenchymą. O roli ciałek czuciowych, wiemy więc tyle: że w skład kości które noszą kanały linii nabocznej wchodzi tkanka kostna obudowująca linię naboczną oraz tkanka budująca kość, w którą ta jest zagłębiona (Webb i in. 1993).

Wszystkie ciałka czuciowe powstają powierzchniowo, kanały otaczające pojedyncze ciałka zmysłowe łączą się i kostnieją jeszcze powyżej kości skórných. Zróżnicowanie międzygatunkowe zaznacza się w stopniu rozwinięcia połączeń kanałów indywidualnych ciałek czuciowych, oraz stopniu zintegrowania ich z podległą kością skórną. U Teleostei obserwuje się skostnienia linii nabocznej z naprzemiennym ułożeniem porów i pojedynczych komórek zmysłowych ukrytych w kanale między dwoma porami. Natomiast u Chondrichthyes i u *Latimerii*, więc u ryb o braku lub zredukowanym skostnieniu czaszki, między dwoma porami może znajdować się więcej ciałek zmysłowych w pojedynczym kanale.

Inne zmysły, niezaprzeczalnie pochodne linii nabocznej, to zmysł „czucia na odległość” (dzięki reoreceptorom) oraz zmysł elektrolepcji. Elektrolepcjory to położone powierzchniowo zaawansowane ciała czuciowe, które odbierają informacje o słabym polu elektrycznym (w zakresie mikro i nanovoltów). Różnice między ciałkami czuciowymi a elektrolepcjami dotyczą funkcji, przy nieznacznych różnicach morfologicznych. Wszystkie elektrolepcjory są unerwione wyłącznie przez włókna aferentne nerwów czaszkowych. U ssaków przez nerw V, natomiast u płazów przez pięć oraz u ryb przez sześć gałęzi nerwów linii nabocznej (Butler i Hodos, 2005). Nerwy linii nabocznej wyróżnione zostały niezależnie od klasycznej klasyfikacji dwunastu nerwów czaszkowych nieadekwatnej do anatomii ryb (Northcutt, 2010). Pierwsze kręgowce miały zarówno mechanolepcjory jak i elektrolepcjory. Świadczy o tym podobieństwo elektrolepcjorów występujących dziś u Agnatha, Chondrichthyes, Dipnoi, u latimerii czy nawet u płazów (Butler i Hodos, 2005). Zdolność do elektrolepcji musiała zaniknąć w wielu przypadkach m.in., u wspólnego przodka starych ewolucyjnie niszczuk, amii oraz u Teleostei. Obecność elektrolepcjorów w pewnych odlegle spokrewnionych grupach Teleostei musi więc być wtórna. U starych ewolucyjnie grup ryb oraz u płazów informacje trafiają do jądra grzbietowego w rdzeniu, którego brak u bardziej zaawansowanej grupy ryb - Teleostei. Teleostei odbierają bodźce pochodzące z elektrolepcjorów w śródmózgowiu (w *torus semicircularis*), przy czym ośrodek percepcji organizował się w tej grupie niezależnie przynajmniej dwukrotnie.

Elektrolepcjory występują u Agnatha, Elasmobranchii, niektórych Teleostei, u latimerii oraz u nielicznych płazów (Cernuda-Cernuda i Garcia-Fernandez, 1996), a także u stekowców.

#### **PODSUMOWANIE**

Od dawna obserwowany związek między planem układu organów linii nabocznej a planem dermatocranium i fakt, że proces kostnienia zaczyna się w ontogenezie w sąsiedztwie tych organów, sugerowały przez długi czas wiodącą rolę organów linii nabocznej w rozwoju dermatocranium.

Obecnie przeważa pogląd, że elementy związane z nabłonkiem, tak receptory zmysłowe jak i ich kostna osłona, tworzone są niezależnie, by później przyrosnąć do tworzonej głębiej kości skórnej.

Stabilność i podobieństwo planu budowy dermatocranium kręgowców wodnych i lądowych, pozbawionych organów linii nabocznych, wskazuje, że te

kompleksy anatomiczne nie są bezpośrednio zależne od siebie, lecz rozwój obu jest rządony przez te same czynniki morfogenetyczne.

## LITERATURA

- Butler, A. B. i Hodos, W. 2005. *Comparative Vertebrate Anatomy: Evolution and Adaptation*. John Wiley & Sons, Inc. New Jersey.
- Cernuda-Cernuda, R. & Garcia-Fernandez, J.M. 1996. Structural diversity of the ordinary and specialized lateral line organs. *Microscopy Research and Technique* 34. **302-312**.
- Hall, B.K. 2005. *Bones and cartilage. Developmental and evolutionary skeletal biology*. Elsevier Academic Press. San Diego.
- Jollie, M. 1981. Segment theory and the homologizing of cranial bones. *The American Naturalist* 118(6). **785-802**.
- Northcutt, R. G. 2010. The central nervous system of lungfishes. **393-436**. W: Jørgensen, J. M. i Joss, J. (red.) *The Biology of Lungfishes*. CRC Press. Enfield.
- Webb, J.F. i Nodden, D.M. 1993. Ectodermal placodes: contributions to the development of the vertebrate head. *Integrative and Comparative Biology* 33(4). **434-447**.

## Pochodzenie kończyn kręgowców - aktualne i nieaktualne poglądy

Magdalena Borsuk-Białynicka, Instytut Paleobiologii PAN, 00-818 Warszawa, ul. Twarda 51/55

Z dwóch teorii powstawania płetw, „teorii” Gegenbaura (lata 70te XIX w) wyprowadzającej szkielet płetw parzystych ze szkieletu skrzelowego i „teorii” fałdowej, łączonej z nazwiskami Balfoura, Mivarta i Thachera (lata 80te XIXw, patrz też Goodrich początek XXw), pewną aktualność zachowuje ta druga, potwierdzona głównie przez fakty z dziedziny embriologii. Wg tej hipotezy, płetwy wywodzą się z fałdów ścian ciała, koncentrujących się w osi przodo-tylnej, do wnętrza których wchodzi mezenchyma w postaci kropli odrywających się od miomerów, różnicująca się następnie na elementy szkieletowe i mięśniowe. Niesie ona z sobą nerwy rdzeniowe. Następstwo stanów płetw zarysowane przez tę hipotezę odnosi się raczej do ich zróżnicowania morfologicznego niż do ich ewolucji (elementy szkieletu miały dzielić się na piętra i następnie z elementów bazalnych miały tworzyć się obręcze i podstawowe części szkieletu płetw – **bazalia** i bardziej dystalne - **radialia**, podczas gdy wolny płatek płetwy podpierany był włóknami białkowymi lub t.zw. **lepidotrichiami**). Jest to więc jedynie próba porządkowania faktów anatomiczno-porównawczych.



Paleontologia kręgowców nie potwierdza istnienia całkowitych fałdów płetwowych u wczesnych kręgowców, najwyżej ślady ich istnienia (Anaspida, Acanthodii). Na ogół płetw są mniej lub bardziej skoncentrowane przy podstawie. Te pierwsze to płetwy o wielu elementach bazalnych, znane u Actinopterygii, lub u Chondrichthyes, u tych ostatnich o kilku bazaliach, z których jedno przerośnięte nazywa się **metapterygium**. Stąd nazwa typu płetwy - **metapterygium**. Typ **archipterygium**, wąskonasadowy, o pojedynczym elemencie bazalnym znany jest gł. u ryb mięśniopłetwych i uznany, ogólnie biorąc, za homolog kończyny czworonoga. Fałdy płetwowe znane są w stanie kopalnym u przed-kręgowcowych strunowców (np. śr. kambryjska *Pikaia*).

Istnieje przypuszczenie, że tzw. **oś metapterygialna** (= tylny element, największy i najbardziej wydłużony z bazalii płetwy Chondrichthyes), odpowiada **osi archipterygium** (Janvier 1998 pp73, 266-270). Goodrich pierwszy zwrócił uwagę na brak symetrii płetwy metapterygialnej, w której inne mogą być losy i homologie radialii przed i zaosiowych. Pogląd ten jest faworyzowany i dziś. Zgodnie z tą koncepcją podstawowe radialia płetw Actinopterygii byłyby przedosiowymi odgałęzieniami osi metapterygialnej. Również przedosiowymi odgałęzieniami są radialia Chondrichthyes, natomiast radialia niektórych Sarcopterygii i Tetrapodomorpha, a także dystalne części kończyny czworonoga byłyby elementami zaosiowymi.

Szczegóły rozwoju embrionalnego płetw znane są dziś dzięki badaniom ryby promieniopłetwej doskonałej *Danio rerio* zwanej rybą zebłą. Pączek kończynowy (odpowiadający skoncentrowanemu w osi przodotylniej fałdowi (o czym świadczy koncentracja nerwów rdzeniowych, ale tylko ok. 5 somitów) składa się z grupy komórek mezenchymy osłoniętej ektoderma. Ektoderma indukuje proces wzrostu części mezenchymatycznej pączka. Rośnie on do momentu kiedy ektoderma fałduje się tak silnie, że powstaje luka między nią a mezenchymą pączka. Luka ta ucina wzrost pączka na długość, a wraz z nim tworzących się elementów endoszkieletu. Im później zaczyna się to silne fałdowanie ektodermy tym dłużej pączek kończynowy wzrasta na długość. Luka, która powstaje pomiędzy ektoderma a mezenchymą jest intensywnie kolonizowana przez komórki, które stanowią materiał wyjściowy dla lepidotrichiów (pochodzenie ich nieznane, dawniej uznawano je za homologi seryjne łusek, a także za homologi palców czworonogów - Holmgren 1949 – ten ostatni pogląd odrzucony przez Jarvika).

Proces ten lepiej poznany jest w przypadku kończyny czworonoga, a więc wyspecjalizowanej kończyny typu, czy pochodzącej wprost od, arachipterygium. U czworonoga pęczek kończynowy składa się, tak samo jak u ryby, z grupy komórek mezenchymy osłoniętej ektoderma, które jednak zachowują łączność poprzez cały czas wzrostu. Jedynie na powierzchni pęczka, w którymś tam dniu rozwoju, formuje się t. zw. **apikalny grzebień ektodermalny AER** (wałek komórkowy pod którym znajduje się naczynie krwionośne). Jego pojawienie się jest wyindukowane przez mezenchymę i z kolei on okazuje się stymulatorem wzrostu pęczka i elementem decydującym o rozwoju kończyny **w osi proksymalno-dystalnej czyli na długość**. Wzrost odbywa się w strefie bezpośrednio pod naczyniem – **t.zw. strefie progresji**. Eksperymentalne usunięcie grzebienia powoduje zahamowanie wzrostu, im później tym bardziej dystalnie (Steyer str. 52). Znaczący to, że najpierw tworzone są mezomery proksymalne potem dystalne.

Na dalszym etapie rozwoju, bezpośrednio pod strefą wzrostu (in progresji) na długość pojawia się strefa wzrostu w osi przodo-tylnej (**strefa aktywności polaryzacyjnej ZPA**). Jest to moment, w którym nerwy rdzeniowe, biegnące za miomerami, zaczynają się organizować w unerwienie kończyny tworząc najpierw sploty a potem odgałęzienia do poszczególnych części kończyny, ale także moment, kiedy wewnątrz pęczka powstają tzw. **wyseпки przedchrzestne szkliste** - oddzielone od siebie centra przyszłych elementów endoszkieletu.

Liczba wysepek zależy od rozległości przestrzeni, w której mogą się one tworzyć. Jeśli mezenchymy jest mniej (luźniej upakowana), to więcej wysepek (dystalnie oznacza to rozczłonkowanie na palce lub nawet polidaktylię). Równocześnie, jeśli jest jej mniej, to interakcje między komórkami są trudniejsze i to powoduje, że powolniej migrują one w kierunku dystalnym, co oznacza mniej intensywny wzrost na długość. Wynikiem jest kończyna szeroka i krótka ( n.p. Acanthostegi). Jeśli mezenchymy jest więcej, to wysepek mniej (w kończynie czworonoga więcej mezenchymy u podstawy). Wahania szerokości płetwy poprzez zmiany gęstości komórek mezenchymy i ich stosunku do ektodermy dają prosty mechanizm powstawania w filogenezie płetw o podobnej morfologii na drodze homoplazji.

W morfogenezie kończyn decydującą rolę odgrywają cztery zespoły genów homeotycznych zw. HoxA, HoxB, HoxC HoxD, po ok. 10 genów każdy, a zwłaszcza pewne geny z kompleksu A i pewne z kompleksu D. Geny te aktywizują się bądź

dezaktywizują w dokładnie określonym miejscu zarodka i momencie embriogenezy a zmiana miejsca lub czasu powoduje nienormalny rozwój zarodka – lub **zmianę skokową** w rozwoju.

Fundamentalne różnice pomiędzy rozwojem płetw rybich a kończyny czworonoga to

(1) zmiana formy fałdu ektodermalnego, który u ryb jest **szeroki i oddzielony luką od mezenchymy**, a u czworonoga tworzy  **cienki grzebień apikalny ektodermalny (AER) przylegający do mezenchymy**. To przyleganie zapewnia długotrwały wzrost w osi proksymo-dystalnej. Nie udało się eksperymentalnie powtórzyć zmiany formy fałdu ektodermalnego przez manipulację genetyczną, nie mniej widać, że powstanie **AER** stworzyło przełom w dziedzinie morfogenezy kończyn.

(2) Powstanie **tylnej strefy aktywności polaryzacyjnej (ZPA)**, której brak u ryb. Było ono następnym wydarzeniem ewolucyjnym na drodze od ryb do czworonogów. Należy przypuszczać, że zmiany te musiały nastąpić w momencie oddzielenia się Sarcopterygii od Actinopterygii i stworzenia płetwy typu archipterygium.

Wyniki Shubina i Albrecha (1986) z dziedziny biologicznej teorii rozwoju wskazują, że dłoń i stopa powstają z zawiązków wychodzących z **tylnego** elementu zeugopodium w pozycji postaksjalnych radialii (mogły to być także neomorfy, ale także w pozycji postaksjalnej). Są one tworzone w formie łuku wygiętego od strony tylnej kończyny w kierunku przodo-brzusznym w liczbie 5, w kolejności od 5 do 1 poprzez działanie sukcesywnie włączających się genów Hox. Zaangażowanych jest 5 somitów. Pytanie, czy wcześniej było ich więcej, czy liczba 5 palców jest jednak pierwotna?.

Rzuca to nowe światło na pochodzenie czworonogów, ponieważ każe szukać ewentualnych przodków wśród ryb mających radialia postaksjalne, albo zakładać głębokie przekształcenia (rhizodontiformy, osteolepiformy, panderichthyidy miały radialia preaksjalne a za to Dipnoi, porolepiformy, i może też Actinistia i jedne i drugie).

## LITERATURA

Janvier, Ph. 1998. Early vertebrates. Oxford University Press.

Jarvik, E. 1980. Basic Structure and Evolution of Vertebrates. Academic Press

Kardong, K. 2006. Vertebrate Comparative anatomy, function, evolution. McGraw-Hill, .

Steyer, S. 2009. La Terre avant les dinosaures belin Pour la Science

## **Cele i metody badań paleohistologicznych czyli po co krajać kości?**

ROBERT BRONOWICZ Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski

Początki zainteresowania badaniem wewnętrznej architektury kości sięgają momentu wynalezienia mikroskopu świetlnego przez Loevenhoecka w wieku XVII. Późniejszy postęp w badaniach mikrostrukturalnych zawdzięczamy głównie rozwojowi optyki, a szczególnie zastosowaniu mikroskopu elektronowego w drugiej połowie XXw, po raz pierwszy w latach 50/tych). Wcześniej jednak publikacje takich autorów jak, Queket (1849), Hasse (1878), Seitz (1907), Foote (1916), Nopsca i Heidsieck (1933), a później Enlow i Brown (1956-1958), de Riqles (1972-2003), Pawlicki (1975-1987), stworzyły fundamenty współczesnej osteohistologii (gr. *histos* - utkanie + *logos* - nauka). Jedną z ważniejszych dat na drodze rozwoju osteohistologii jest publikacja tzw. **reguły Amprino** (Amprino 1947). W skrócie opisuje ona zależności pomiędzy budową mikrostrukturalną elementów kostnych a tempem wzrostu organizmu, do którego one należą. Obecnie obserwujemy renesans badań osteohistologicznych, co pokazują prace takich autorów jak Anusuya Chinsamy-Turan czy John R. Horner.

Dzięki badaniom wewnętrznej architektury kości można odpowiedzieć na kilka pytań na temat organizmu, który badamy. Pierwszym z nich jest **wiek i długość życia** zapisane w kościach pod postacią tzw. linii **wstrzymanego wzrostu (ang. LAG, Lines of Arrested Growth)** rozchodzących się koncentrycznie w kości korowej aż do periosteum. Zliczając te linie oraz obserwując zmieniające się odstępki między nimi (metoda ta to tzw. **szkieletochronologia**) można określić, w jakim wieku był osobnik, którego szkielet poddaliśmy badaniom, jaka była szybkość jego wzrostu,

kiedy i czy w ogóle zdołał osiągnąć dojrzałość płciową, jak również, jaka była średnia długość życia osobników danej populacji.

Drugim, bardzo ważnym aspektem badań mikrostrukturalnych jest **fizjologia** organizmu. Porównując mikrostrukturę kości różnych grup zwierząt dzisiejszych i stosując te obserwacje do materiału kopalnego, jesteśmy w stanie określić czy danego osobnika cechowała fizjologia zbliżona do gadów, ssaków, czy może inny, nieznanymi współcześnie, typ fizjologii.

Mikrostruktura kości to także narzędzie, które pozwoli nam określić **środowisko życia** badanych organizmów. Dzięki obserwacjom wykształcenia kości gąbczastej, kości korowej oraz ich wzajemnych proporcji względem siebie jesteśmy w stanie spekulować, jakie nisze ekologiczne zajmowały wymarłe kręgowce, jak mógł wyglądać ich prawdopodobny sposób poruszania się i relacje w stosunku do innych organizmów zamieszkujących dane środowisko.

**Osteohistologia** może okazać się przydatna dla badań taksonomicznych, chociaż obecność czy też brak w mikrostrukturze kości tzw. **sygnału filogenetycznego**, przydatnego przy określaniu wzajemnych pokrewieństw i etapów powstawania różnych struktur, jest wciąż kwestią sporną i potencjalnym rejonem badań.

### **Metodologia badań osteohistologicznych**

Proces przygotowywania płytek cienkich do badań osteohistologicznych jest destrukcyjny dla okazów i dlatego należy zastanowić się dwa razy, jakie, i czy w ogóle, okazy kroić. Należy także, przed przystąpieniem do krojenia okazów, wykonać dokładną ich dokumentację, a więc wykonać pomiary, fotografie, a także, jeśli to możliwe, odlewy lateksowe.

Planując badanie należy zastanowić się, na jakie pytania chcemy uzyskać odpowiedź i pod tym kątem wybrać materiał paleontologiczny. U początkujących paleohistologów, chęć obejrzenia pierwszych szlifów potrafi niekiedy przesłonić logikę, jaką powinniśmy się kierować podczas pracy naukowej. Porównywalne przekroje to przekroje tych samych kości porównywanych osobników, wykonane na tym samym poziomie cięcia. Jednym z lepszych miejsc na wykonanie szlifu jest środek trzonu kości długiej, najmniej zmieniony przez procesy przebudowy więc pozwalający na obserwację wczesnych etapów ontogenezy. Różne elementy w obrębie tego samego osobnika mogą dawać różny obraz histologiczny i nadają się do badań dotyczących rozwoju poszczególnych części ciała w trakcie ontogenezy.

Idealną sytuacją byłoby gdybyśmy każdą kość mogli przekroić kilkakrotnie, w różnych jej miejscach, zarówno w poprzek jak i wzdłuż osi długiej. Niestety najciekawsze okazy są często nieliczne i niekompletne, co wymusza dokładną ocenę celowości badań osteohistologicznych .zanim do nich przystąpimy.

Proces przygotowywania szlifów, od momentu wybrania okazu do momentu rozpoczęcia badań w pracowni mikroskopowej, przechodzi kilka etapów. Kość zatapiana jest cała lub tylko jej fragment, w najbliższej okolicy cięcia, w substancji syntetycznej usztywniającej cały okaz, co minimalizuje pękanie podczas zetknięcia z ostrzem piły mechanicznej. Wycięte z kości plastry, kilkumilimetrowej grubości, szlifuje się, zarówno na polerce mechanicznej jak i ręcznej, przy użyciu proszków oraz past polerskich. Proces ten powtarzany jest, z dużą ostrożnością, kilkakrotnie, również po naklejeniu danego fragmentu na szkiełko mikroskopowe. Warto pamiętać, że nie każdy szlif musi być przykryty szkiełkiem nakrywkowym. Zależy jest to od tego, czy planujemy w przyszłości przebadanie naszych płytek cienkich innymi metodami niż jedynie obserwacje pod mikroskopem.

Mikrostruktury obserwowane w dużym powiększeniu nie są łatwe do interpretacji. Czasem trudno w nich dostrzec to wszystko, co opisują artykuły naukowe. Ryciny w publikacjach bywają także obciążone subiektywizmem autorów. Spokojne obejrzenie szlifów, pod różnymi powiększeniami i z różnymi nastawami sprzętu badawczego, sprawia, iż stopniowo dostrzegamy coraz więcej interesujących nas szczegółów. W rezultacie stajemy się, zwykle nieświadomie, specjalistami w dziedzinie badań mikrostruktury kości. Należy także pamiętać, że oglądamy fragmenty struktur trójwymiarowych i należy włączyć myślenie przestrzenne w trakcie ich obserwacji.

Pamiętać należy oczywiście o solidnym przygotowaniu literaturowym, szczególnie jeśli chodzi o takie publikacje jak n.p. Francillon-Vieillot et al. 1990, które są swego rodzaju kompendium wiedzy osteohistologicznej i powinny zawsze być pod ręką.

## LITERATURA

FRANCILLON-VIEILLOT, H., BUFFRÉNIL, V. de, CASTANET, J., GERANDIE, J., MEUNIER, F. J., SIRE J. Y., ZYLBERBERG, L. L. & RICQLÈS, A. J. de 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. *W*: Carter, J. G. (Ed.), *Skeletal*

*biomineralization: patterns, process and evolutionary trends 1*. Van Nostrand Reinhold, New York, 471-530.

Ansuya Chinsamy-Turan 2005. *The microstructure of dinosaur bone. Deciphering Biology with fine-scale techniques*. X + 195 pp. The John Hopkins University Press, Baltimore and London.

## Ewolucja poglądów na pochodzenie żółwi (Testudines)

Tomasz Szczygielski SGGW wydz. Rolnictwa i Biologii, [t.szczygielski@mailplus.p](mailto:t.szczygielski@mailplus.p)

### Pancerz żółwi

Pancerz u Testudines złożony jest z dwóch części: dolnej (**plastronu**, zbudowanego z 9, a niekiedy większej liczby kości) i górnej (**karapaksu**, zbudowanego zazwyczaj z 50 kości). Dodatkowo na powierzchni pokryty jest płytkami keratynowymi pochodzenia epidermalnego. Wzajemne ułożenie tych płytek i leżących pod nimi kości jest takie, że szwy między elementami jednej warstwy nie pokrywają się ze szwami warstwy drugiej.

Homologia kości wchodzących w skład pancerza żółwi bywa dyskusyjna, ale zasadniczo przyjmuje się, że karapakas jest zbudowany z elementów pochodzących od żeber, wyrostków kolczystych kręgów oraz z kości pochodzenia skórniego, natomiast plastron inkorporuje homologi obojczyków, międzyobojczyka i gastralii.

Żebra, formujące kości żebrowe (*costalia*) karapaksu, u żółwi rosną w sposób całkiem odmienny niż u innych owodniowców. Podczas gdy u pozostałych zwierząt wzrastają one przede wszystkim do przodu i otaczają śródpiersie tworząc klatkę piersiową, u Testudines wrastają w skórę właściwą grzbietu i wydłużają się ku bokom ciała, pozostając w strefie prymaksjalnej (zasiedlonej wyłącznie przez komórki somityczne). W rezultacie znajdują się nad łopatkami. Nie jest znany odpowiedzialny za to czynnik, choć u niektórych gatunków żółwi efekt taki ma oddziaływanie na żebra przez FGF10 (czynnik wzrostu fibroblastów; nie u wszystkich gatunków jednak został wykryty). Typowe dla żółwi, parasolowate ułożenie żeber (większy kąt rozwarcia niż u innych owodniowców) jest wymuszane przez ektodermalno-mezenchymatyczny **grzebień karapaksu** (*carapacial ridge* – CR) tworzący się w ścianie ciała i zataczający krąg dookoła grzbietowej części ciała zwierzęcia. Ściąga on ku sobie końcówki rosnących żeber, powodując zwiększenie odległości między nimi. Przyjmuje się, że pojawienie się CR w filogenezie i jego stopniowo coraz pełniejsze otaczanie ciała doprowadziło do nasunięcia się żeber nad łopatkę (podobnie dzieje się w ontogenezie

współczesnych żółwi). CR prawdopodobnie inkorporuje część modułów sygnałowych uczestniczących m. in. w powstawaniu kończyn.

Podczas gdy na etapie chrzęstnym żebra żółwi mają typową dla owodniowców szerokość, po skostnieniu zaczynają się rozszerzać. Choć struktura powstającej kości przypomina kostnienie skórne, jej przyrost odbywa się w łączności z żebrzem i w obrębie jego okostnej, nie ma więc zapewne charakteru typowo skórniego. Prawdopodobnie jest raczej wynikiem heterotopicznego wykorzystania podobnych szlaków jak przy kostnieniu skórnym.

## **Pokrewieństwa żółwi**

Kwestia, od której z grup owodniowców pochodzą żółwie, była poruszana już od dawna. Przez długi czas, w związku z brakiem okien skroniowych w ich czaszce, łączone były z prymitywnymi owodniowcami zaliczanymi do **Anapsida**. Choć proponowano ich powinowactwo m. in. z Captorhinidae i Procolophonidae, największe chyba znaczenie i trwałość miała koncepcja Lee, sugerująca pokrewieństwo żółwi z **Pareiasauridae** (a wręcz przynależność do tej grupy). Lee argumentował ją, przedstawiając dość przekonujące morfokliny prezentujące rozwój pancerza ze stopniowej fuzji osteoderm na grzbiecie parejazaurów oraz przekształcenia aparatu ruchu i żeber, prowadzące do wytworzenia struktur podobnych jak u żółwi. Zgodnie z **modelem skorelowanej progresji**, przemiany te odbywały się na zasadzie licznych funkcjonalnych sprzężeń zwrotnych i, tym samym, raz rozpoczęte, nieuchronnie pogłębiały się (np. wytworzenie pancerza skórniego prowadziło do usztywnienia ciała, to z kolei do zmniejszenia w lokomocji roli bocznych jego wygięć, zaś zwiększenia roli kończyn, co pozwoliło na dalszy rozwój opancerzenia itd.). Choć teorie Lee są przekonujące i zapewne przynajmniej fragmentarycznie takie trendy pojawiały się, nie tylko zresztą w ewolucji żółwi, to aktualny stan wiedzy pozwala je ze stosunkową pewnością odrzucić. Lee, konstruując swe poglądy, opierał się bowiem na niekiedy błędnych przesłankach i założeniach. Niektóre warianty cech przyjęte przez Lee (np. sposób ułożenia obręczy barkowej u bardzo wczesnego żółwia *Proganochelys quenstedti*) okazały się nieprawidłowe, ponadto opisany w 2007 r. najstarszy znany żółw, ***Odontochelys semitestacea*** sprzed ok. 220 mln lat, ukazuje nam zupełnie inne początki Testudines. Zwierzę to nie miało osteoderm grzbietowych, z kolei jego brzuch był pokryty doskonale rozwiniętym plastronem (którego powstania koncepcja Lee nie tłumaczy, u parejazaurów brak bowiem zarówno gastralii, jak i osteoderm na brzuchu). Poza tym osteologia i uzębienie *Odontochelys* są zupełnie różne od parejazaurowych (a przy tym żółw ten wykazuje wiele cech prymitywnych). Szczątki mogące potwierdzać pochodzenie karapaksu z osteoderm grzbietowych, należące do *Chinlechelys tenertesta* o bardzo cienkim i tylko lekko, odgrzbietowo połączonym z żebrami karapaksem, są nieco młodsze i zbyt fragmentaryczne,



by z całą pewnością wnioskować o ich pierwotnym charakterze. Ostatecznie coraz więcej cech morfologicznych (np. przebieg tętnicy szyjnej) i molekularnych sugeruje raczej pokrewieństwo żółwi z gadami diapsydalnymi.

Umieścić żółwie w obrębie **Diapsida** na podstawie dotychczasowych danych można w dwóch zasadniczych pozycjach – łącząc je (mniej lub bardziej) z Lepidosauria lub z Archosauria. Rieppel ze współpracownikami optował za umiejscowieniem Testudines w miejscu grupy siostrzanej do **Sauropterygia**, leżących u podstawy Lepidosauromorpha. Na takie pokrewieństwo wskazują zarówno cechy morfologiczne, embriologiczne jak i część molekularnych, a dodatkowo podobieństwo środowiska życia sauroptrygiów i *Odontochelys* (wody słone). Rieppel zwrócił też uwagę na pewne przeoczenia poczynione przez Lee, w efekcie których część z proponowanych przez Lee cech i modeli ewolucji sprawdza się równie dobrze, lub nawet lepiej, w stosunku do Sauropterygia, co do Pareiasauridae (np. przekształcenia aparatu ruchu ze szczególnym uwzględnieniem obręczy barkowej).

Opcją najsilniej wspieraną przez badania molekularne i przez kilka cech morfologicznych jest pokrewieństwo żółwi z **archozaurami** (lub którąś z grup wewnątrz nich). Większość analiz molekularnych stawia żółwie w pozycji grupy siostrzanej do Archosauria jako całości lub do krokodyli. Takie umiejscowienie argumentują także m. in. struktura kostna pancerza czy budowa serca. Mimo nielicznych podobieństw osteologicznych, znaczna liczba badań molekularnych i stosunkowo wysoka zgodność ich wyników sprawiają, że takie umiejscowienie żółwi na drzewie rodowym owodniowców trudno odrzucić.

## Podsumowanie

Podstawowym problemem w analizie pochodzenia żółwi jest niezgodność wyników, zależnie od tego, jakie dane są analizowane. Badania morfologiczne sugerują zazwyczaj pokrewieństwo Testudines z Lepidosauria (przede wszystkim z Sauropterygia), zaś molekularne – z Archosauria. Nowe dane raczej pozwalają odrzucić pochodzenie żółwi z owodniowców anapsydalnych, ale nieco brakuje nowych analiz na dużą skalę, stworzonych z uwzględnieniem szczegółowych cech osteologii *Odontochelys*. Dotychczasowe analizy uwzględniające ten takson bazują w zasadzie na starej macierzy (sięgającej korzeniami publikacji deBragi i Rieppela sprzed ok. 15 lat) z mniejszymi lub większymi poprawkami, która na przestrzeni lat pokazała dość dużą podatność na modyfikacje kodowania nawet pojedynczych cech (odpowiednio modyfikując uwzględnione w niej cechy i taksony udowodniono już niezależnie od siebie pokrewieństwo żółwi nie tylko z Sauropterygia, ale też z Pareiasauridae i anapsydalnym *Eunotosaurus* – *vide* Lee, 1997, Nature 389; Lyson i inni, 2010, Biology Letters). Niewątpliwie pozytywnym jest fakt, że badania nadal trwają i

uwzględniają zarówno aspekty morfologii form kopalnych, jak i embriologii, genetyki i fizjologii form współczesnych. Póki co problem pozostaje jednak nierozstrzygnięty.

## **Oddychanie aktywne kręgowców**

Roksana Socha, Instytut Zoologii Uniwersytetu Warszawskiego, ul. Banacha 2, 02-097 Warszawa, roksana.socha@biol.uw.edu.pl

W każdej komórce organizmu kręgowca zachodzi nieustannie tzw. oddychanie komórkowe. Energia powstająca w czasie oddychania komórkowego służy do przeprowadzania wszystkich procesów metabolicznych komórki. Oddychaniu komórkowemu towarzyszy zwykle t. zw. proces wymiany gazowej (potocznie określamy go zwykle po prostu oddychaniem), czyli pobierania ze środowiska tlenu oraz usuwania na zewnątrz organizmu dwutlenku węgla. Fizyczną podstawą oddychania jest dyfuzja gazów na silnie ukrwionych powierzchniach. Służyć temu może nawet powierzchnia skóry. Im większe zapotrzebowanie na wymianę gazową, tym większy musi być stosunek powierzchni do objętości ciała. Dlatego pasywne oddychanie skórne wystarcza tylko przy bardzo małych rozmiarach ciała. Skóra pełni istotną funkcję oddechową na bardzo wczesnych etapach rozwoju ryb, kiedy łuski pozostają jeszcze nie rozwinięte, a larwy są na tyle małe, że oddychanie skórne wystarcza całkowicie by natlenić wszystkie tkanki (Bone i Moore, 2008). Oddychanie skórne jest też istotne dla nieco większych larw płazów oraz niektórych dorosłych ryb i płazów. W dużo mniejszym stopniu obserwujemy je u pozostałych kręgowców. O ile u wodnych, niewielkich zwierząt oraz płazów ze zredukowanymi narządami oddechowymi skóra umożliwia dyfuzję tlenu i dwutlenku węgla, o tyle u pozostałych zwierząt pełni zwykle tylko jedną z tych funkcji wspomagając pobieranie tlenu, bądź stanowiąc dodatkowy narząd ułatwiający wydalanie dwutlenku węgla (Kardong, 2006)

Większość dzisiejszych kręgowców cechuje więc aktywne oddychanie przebiegające z udziałem narządów wyspecjalizowanych do wymiany gazowej. Mechanizmy oddechowe pierwszych kręgowców ewoluowały w środowisku wodnym. Zmiana środowiska wodnego na lądowe wiązała się, ze zmierzeniem się z diametralnie różnymi parametrami ośrodka, z którym następuje wymiana gazowa. W wodzie stężenie tlenu jest dużo mniejsze niż w powietrzu, rozpuszczalność dwutlenku węgla jest tu natomiast znacznie większa (Kay, 2001). Wobec tego

narządy oddechowe pierwszych kręgowców ewoluowały w warunkach utrudnionego dostępu tlenu, i praktycznie nieograniczonej możliwości wydalania dwutlenku węgla (McKenzi i in. 2007). Całkowite przejście do oddychania na lądzie oznacza odwrócenie tej sytuacji, i następowało stopniowo. Jeden z możliwych etapów przejściowych obserwujemy dziś u reliktowych ryb kostnoszkieletowych (np. ryb dwudysznych), u których proces pobierania tlenu z wody za pomocą skrzeli wspomagany jest „połykaniem” powietrza znad powierzchni wody. Dwutlenek węgla wydalany jest natomiast bez dodatkowych nakładów energii przez skrzela oraz skórę. Takie „połykanie” powietrza dostarcza jednorazowo dużej ilości tlenu stąd obserwuje się je np. w czasie zwiększonej aktywności zwierząt (Burggren i Johansen, 1986).

Oddychanie tlenem rozpuszczonym w wodzie jest najbardziej prymitywnym sposobem oddychania kręgowców, a obecność skrzeli uważa się za cechę wspólną wszystkim strunowcom. Pojawienie się płuc, umożliwiających oddychanie tlenem z powietrza pojawiło się w ewolucji kręgowców później, jednak na długo przed ich wyjściem na ląd (Janvier, 1996). Obserwujemy ogólną tendencję do zwiększania powierzchni nabłonka narządów oddechowych poprzez tworzenie licznych wyrostków (skrzela) lub fałdowanie (płuca). Stopień ich wykształcenia zależy też m.in. od trybu życia i poziomu aktywności metabolizmu, np. oszacowano że szybko pływająca makrela w porównaniu z przydenną flądą ma dziesięciokrotnie większą powierzchnię skrzeli (Kay, 2001). Wraz z rozwojem narządów oddechowych rozwija się system naczyń krwionośnych, które odgrywają kluczową rolę w wymianie gazowej, transportując tlen z powierzchni narządów oddechowych do wnętrza organizmu, i dwutlenek węgla na drodze powrotnej. Aby proces wymiany na pobierania tlenu na powierzchni skrzeli zachodził efektywniej, ich naczynia krwionośne zorientowane są tak, aby krew płynęła w nich w kierunku przeciwnym do przepływającej przez skrzela wody (Wilson i Laurent, 2002). Obok ciągłego przepływu krwi przez bogato unaczynione skrzela, konieczny jest ciągły przepływ wody. Podobnie, u wyższych kręgowców, ma miejsce ciągłe wymuszanie przepływu powietrza przez płuca.

Wymuszanie przepływu jest to trzeci, poza wielkością powierzchni i jej wilgotnością, problem w funkcjonowaniu organów oddechowych. W środowisku wodnym sam ruch ryby może powodować ten przepływ (ma to miejsce np. u żarłaczy). U ryb kostnoszkieletowych, a w szczególności promieniopłetwych, funkcjonuje t. zw. pompa gębowo-skrzelowa, której działanie polega na wchłanianiu wody wraz z pożywieniem i następnie wsysaniu jej do skrzeli, wskutek unoszenia

pokrywy skrzelowej, co następuje z chwilą zamknięcia paszczy, a następnie wyrzucaniu jej poza skrzela. Służy temu cały aparat szczękowo-gnykowo-skrzelowo-mięśniowy. Niektóre z ryb odżywiających się bentosem, (np. płaszczyki i jesiotry) zachowały funkcjonalną tryskawkę - szczelinę, której ujście znajduje się wysoko na głowie, nieco powyżej oczu. Tryskawka jest modyfikacją zaszcękowej szczeliny skrzelowej, która umożliwia wciąganie czystej wody do jamy skrzelowej w czasie, gdy pysek penetruje osad w poszukiwaniu pożywienia (Wilson i Laurent, 2002).

Najwięcej modyfikacji narządów oddechowych w wodzie, obserwujemy u ryb promieniopłetwych. Dodatkowe narządy oddechowe (np. u Anabatoidei), mające zwykle postać jamy z silnie unaczynionym i pofałdowanym nabłonkiem, występują w obrębie komory skrzelowej i służą do zmagazynowania powietrza pobranego z powierzchni wody. Ich działanie jest więc zbliżone do roli prawdziwych płuc, jednak narządy te powstały u kilku grup ryb promieniopłetwych zupełnie niezależnie. Niektórym rybam z grupy Actinopterygii (np. u Osteoglossomorpha) w oddychaniu pomaga również (niejako wtórnie) pęcherz pławny (Liem, 1989). Najbardziej oczywistą rolą pęcherza pławnego jest dziś funkcja narządu hydrostatycznego. Jego obecność jest cechą charakterystyczną zaawansowanych Actinopterygii, a więc jest on ewolucyjnie późniejszy niż płuca, które powstały jeszcze u ryb kostnoszkieletowych lub nawet wcześniej (istnieje prawdopodobieństwo, że były one osiągnięciem ewolucyjnym wszystkich szczękowców (Packard, 1974), i zostały utracone przez przodków ryb chrzęstnoszkieletowych (Kardong, 2006), hipoteza ta wciąż oczekuje na potwierdzenie w stanie kopalnym). Właściwe narządy służące do oddychania powietrzem atmosferycznym mają postać parzystych worków (Tetrapoda, Dipnoi) połączonych z przednią częścią przewodu pokarmowego i położonych po jego brzusznej stronie. Pęcherz pławny ryb promieniopłetwych jest ich homologiem i jest położony zwykle po grzbietowej stronie przewodu pokarmowego. U pewnych prymitywnych Actinopterygii (Polypteriiformes) płuco jest nieparzyste, odgrywa rolę w oddychaniu choć zachowuje położenie pośrednie między brzuszny a grzbietowy. Możemy uznać to za świadectwo jego przemieszczenia się w filogenezie.

Nie wiemy dziś jak oddychały pierwsze lądowe czworonogi. Zapis kopalny nie pozwala na ocenę udziału oddychania skórniego, możliwego na lądzie, gdy skóra jest ciągle wilgotna dzięki opatrzeniu w nawilżające ją gruczoły jak to ma miejsce u

dzisiejszych płazów. Nie wyklucza się obecności, przynajmniej na wczesnych etapach ewolucji, ścisłego uzależnienia od wody (Schoch i Witzmann, 2011), poprzez zachowanie funkcjonalnych skrzelii (dziś sposób ten wykorzystuje poskoczek mułowy - ryba promieniopłetwa, mogąca przebywać długo na lądzie, nie dopuszczając do wyschnięcia skrzelii poprzez szczelne zamknięcie ich w komorze skrzelowej). Z zapisu kopalnego wiemy jedynie, że pierwsze czworonogi nie były zdolne do wykorzystania mięśni pozaczaszkowych podczas aktywnej wentylacji płuc, ich żebra były na to za słabe (Schoch i Witzmann, 2011).

Najbardziej interesująca z punktu widzenia przechodzenia na oddychanie powietrzem atmosferycznym jest sytuacja płazów, które, abstrahując od oddychania skórniego, zachowują elementy odziedziczone po rybach w postaci t. zw. pompy ustnej opartej na działaniu układu gnykowego i angażującej wyłącznie mięśnie czaszkowe. Wtłaczanie do płuc powietrza z zamkniętej paszczy, poprzez uniesienie aparaty gnykowego mogło powodować nacisk selekcyjny na wielkość głowy (więc paszczy – im większa głowa tym więcej powietrza można połknąć), którego skutki obserwuje się w filogenezie płazów z grupy Temnospondyli (Schmalhausen, 1968). Już u niektórych płazów, pojawia się konieczność zaangażowania mięśni pozaczaszkowych do usunięcia powietrza zalegającego w płucach, tak więc wydech staje się już u najprymitywniejszych lądowych czworonogów jakie znamy dziś czynnością aktywną (choć nie dla wszystkich płazów). Wzrastająca rola mięśni szkieletowych i mięśni jamy brzusznej w procesie usuwania powietrza z płuc umożliwia zapewne ich zaangażowanie również w procesy aktywnego pobieranie porcji powietrza do układu oddechowego uwalniając od tej funkcji mięśnie czaszkowe gadów i później ssaków (Brainerd, 1999).

Rola klatki piersiowej w pompowaniu i wydalaniu powietrza zaczyna się dopiero na etapie owodniowców. Polega to na zmianie objętości klatki piersiowej dzięki obecności mięśni międzyżebrowych, a co za tym idzie ciśnienia wewnątrz płuc. Dopiero u ssaków pojawia się przepona, która oddziela klatkę piersiową i jamę brzuszną. Jej ruch wspomaga regulację objętości klatki piersiowej i wentylację płuc. Uczestnictwo mięśni kończyn u gadów i ssaków (np. wciąganie tylnych kończyn pod skorupę u niektórych żółwi) stanowi szczególny mechanizm wspierający funkcje oddechowe. Aktywne poruszanie się jest u ssaków skoordynowane z przyśpieszonymi ruchami oddechowymi i znacznie je wspomaga poprzez wywoływanie rytmicznych ruchów narządów w jamie brzusznej napierających na

przeponę i zmieniających objętość klatki piersiowej (Kardong, 2006). U owodniowców maleje natomiast udział mięśni czaszkowych zaangażowanych w „pompowanie” powietrza z jamy gębowej do dróg oddechowych. Proces taki bywa obserwowany jeszcze u gadów, jako towarzyszący normalnemu procesowi oddechowemu – poza regularnym wdechem dodatkowa porcja powietrza może zostać „wpompowana” do płuc (Brainerd, 1999). Przesuwanie się choan ku tyłowi u pewnych grup, w tym ssaków i zwierząt wtórnie wodnych ma związek z potrzebami układu oddechowego w związku jego kolizją z funkcjami pokarmowymi.

Osobny problem stanowi system oddechowy ptaków, w który włączony jest system worków powietrznych. Znaczenie ich polega na zapewnieniu niemal ciągłego przepływu świeżego powietrza poprzez właściwy narząd wymiany gazowej (podczas wdechu, ale także podczas wydechu) (Kardong, 2006) i przez to na maksymalizacji wydajności wymiany gazowej.

W ewolucji kręgowców mechanika oddychania odegrała ważną rolę w rozwoju nie tylko samego procesu oddychania, ale także w rozwoju układu mięśniowego a co za tym idzie i szkieletowego. Trudno wyobrazić sobie niezależną ewolucję tych układów.

## LITERATURA

- Bone, Q., Moore, R. H. 2008. *Biology of fishes*. 3rd edition. Tylor and Francis Group, New York.
- Brainerd, E. L. 1999. New perspectives on the evolution of lung ventilation mechanisms in vertebrates. *Experimental Biology Online* 4(2). **1-28**.
- Janvier, P. 1996. *Early vertebrates*. Oxford, New York.
- McKenzie, D. J., Farrell, A. P. i Brauner, C. J. 2007. *Primitive fishes*. Elsevier, London.
- Kardong, K. 2006. *Vertebrate Comparative anatomy, function, evolution*. McGraw-Hill, London.
- Kay, I. 2001. Wprowadzenie do fizjologii zwierząt. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Liem, K. 1989. Respiratory gas bladders in Teleosts: functional conservatism and morphological diversity. *American Zoologist* 29(1). **333-352**.
- Packard, G. C. 1974 The evolution of air-breathing in Paleozoic gnathostome fishes. *Evolution* 28(2). **320-325**.
- Schmalhausen, I. I. 1968. *The origin of terrestrial vertebrates*. Academic Press, New York.
- Schoch, R. R. i Witzmann, F. 2011. Bystrow's paradigm – gills, fossils, and the fish-to-tetrapod transition. *Acta Zoologica* 92(3). **251-265**.
- Wilson, J.M. i Laurent, P. 2002. Gill morphology: inside out. *Journal of experimental zoology* 293. **192 – 213**.
- Zhu, M., Zhao, W., Jia, L., Lu, J., Qiao, T. i Qu, Q. 2006. The oldest articulated osteichthyan reveals mosaic gnathostome characters. *Nature* 458. **469-474**.