

Streszczenia referatów wygłoszonych w trakcie
SEMINARIUM ZAKŁADU PALEONTOLOGII KRĘGOWCÓW
w roku akademickim 2011/2012

Seminarium z Paleontologii Kręgowców

Semestr zimowy 2011/2012

9.10.2011 Kinetyzm czaszkowy ryb promieniopłetwych - uwarunkowania oddechowe i pokarmowe - Małgorzata Bienkowska

9.11.2011 Uwarunkowania funkcjonalne w budowie czaszki Dipnoi. - Piotr Skrzycki

16.11.2011 Kinetyzm czaszkowy czworonogów. - Model Frazzetty (1962) jako punkt odniesienia Magdalena Borsuk-Białynicka

30.11.2011 Usztywnienie czaszki u czworonogów ze szczególnym uwzględnieniem jaszczurek - Mateusz Tałanda

13.01.2012. Biomechanika aparatu szczękowego bazalnych Sauropterygia (wg Rieppel'a 2002) - Dawid Surmik (abstrakt MBB)

1.02.2012 Dotychczasowe wyniki badań nad puszką mózgową Acanthothoraci z dewonu Ukrainy - implikacje filogenetyczne - Marek Dec - brak streszczenia

Semestr letni 2011/2012

10.02.2012 Wczesna filogeneza strunowców w świetle dokumentacji kopalnej. - Dawid Mazurek

24.02.2012 Ryby z Karatau dotychczasowe rezultaty badań - Roksana Socha - brak streszczenia

9.03.2012 Aspekty biostratygraficzne i paleogeograficzne filogenezy Dipnoi. - Piotr Skrzycki - brak streszczenia

29.03. 2012 Biomechanika czaszki dicynodontów - Tomasz Sulej - brak streszczenia

13.04.2012 Wybrane aspekty filogenezy żółwi ze szczególnym uwzględnieniem różnicowania pancerza - Tomasz Szczygielski

27.04.2012 Filogeneza płazów wg Carrolla 2009 - Magdalena Borsuk-Białynicka

Kinetyzm czaszkowy ryb promieniopłetwych - uwarunkowania oddechowe i pokarmowe

Małgorzata Bieńkowska-Wasiluk Instytut Paleobiologii PAN 00-818 Warszawa ul. Twarda 51/55

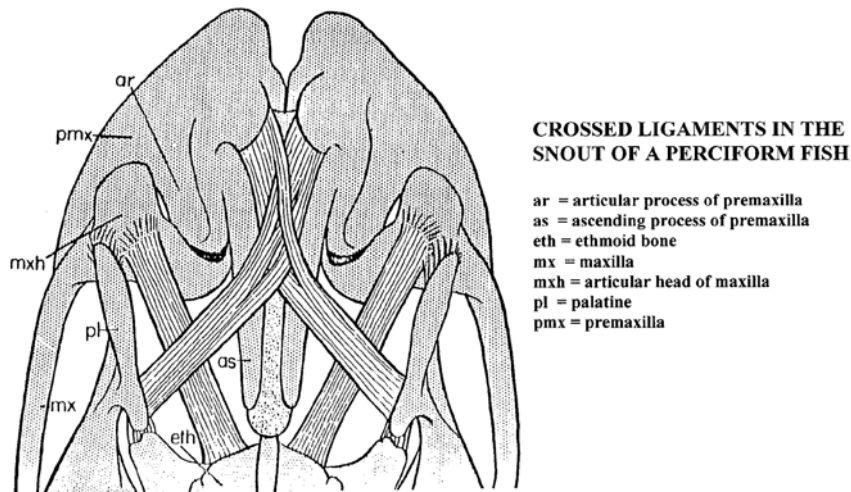
Zaawansowane promieniopłetwe mają wyspecjalizowany aparat gębowy, w którym w otwieraniu i zamykaniu szczęk uczestniczy 20 lub więcej ruchomych kości, wiele mięśni i więzadeł. Wiele zaawansowanych promieniopłetwych posiada umiejętność wysuwania górnej szczęki. Umiejętność ta jest możliwa dzięki różnorodnym rozwiązaniom i powstała niezależnie u Cypryniformes (karpiokształtnych) i Perciformes (okoniokształtnych). Także w obrębie tych rzędów budowa aparatu gębowego i jego biomechanika jest różnorodna.

Budowa szczęk

Górną szczękę tworzą kości skórne: przedszczękowa (*praemaxillare*) i szczękowa (*maxillare*), a czasem dodatkowo kości nadszczękowe (*supramaxillare*). Szczęka dolna składa się w większości z kości zębowej (*dentale*) pochodzenia skórnego, a w części tylnej z kości pochodzenia mieszanego (skórnego i zastępczego), kątovej (*angulare*) i stawowej (*articulare*). U promieniopłetwych kości tworzące szczęki są ruchomo podwieszane do mózgowczaszki za pomocą zespołu kości złożonego z *quadratum* + *symplecticum* + *ecto-* + *endo-* + *metapterygoideum* + *hyomandibulare* + *palatinum*, t.zw. *suspensorium*. Głównym elementem *suspensorium* jest kość gnykowo-żuchwowa (*hyomandibulare*), która podwiesza zarówno staw szczękowy (*quadratum-articulare*) jak i aparat gnykowy do okolicy słuchowej *neurocranium*. Przednia część *suspensorium* łączy się z kośćmi skórnymi szczęk górnych. Powstające w ten sposób podwójne podwieszenie nie jest tożsame z pierwotnym podwójnym podwieszeniem, t.zw. amphistylią, realizowaną poprzez kości zastępcze okolicy szczękowo-gnykowej.

U dzisiejszych Teleostei, n.p. Perciformes, górna szczęka jako całość jest stabilizowana przez zespół więzadeł łączących jej kości z mózgowczaszką (Ryc. 1). Wiązadła te zapewniają też elastyczność połączeń, mobilność kości oraz wytrzymałość połączeń.

U prymitywnych promieniopłetwych część policzkowa czaszki jest zabudowana przez długie zrosnięte z sobą kości przedwieczkową (*suboperculum*, podpokrywowa) i szczekową. Kontakt ten zanika w toku ewolucji, a u



Ryc.1. Krzyżujące się wiązadła stabilizujące kość przedszczekową, na przykładzie ryby z rzędu Perciformes (z Pietsch et al. 2011)

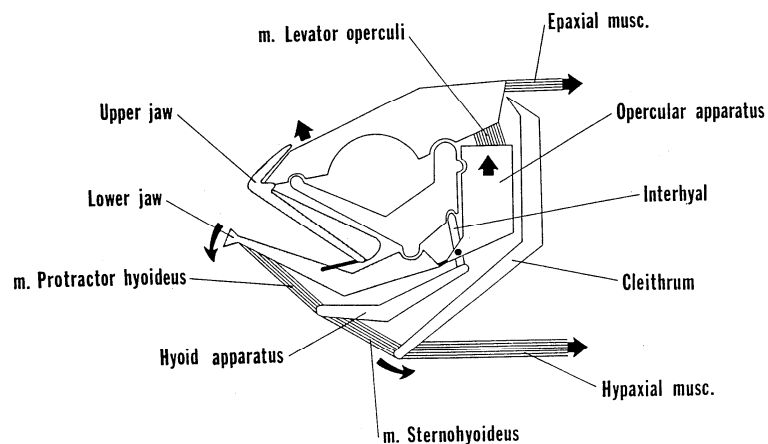
doskonałokostnych (Teleostei) kość szczekowa jest ruchoma wokół stawu pomiędzy jej przednią częścią a kością podniebienną (*palatinum*). U bardzo zaawansowanych doskonałokostnych przedni koniec kości przedszczekowej posiada wyrostek (*processus ascendens*), który uczestniczy w wysuwaniu górnej szczęki do przodu, ślizgając się po przedniej części mózgowczaszki. Długość tego wyrostka pozwala oceniać, jak daleko może się wysuwać kość przedszczekowa.

U prymitywnych promieniopłetwych kość przedszczekowa (*praemaxillare*) jest niewielka. Uzębienie występuje na kości szczekowej a także na kościach skórnym podniebienia: lemieszach i kościach podniebiennych. W toku ewolucji proporcje odwracają się. Kość przedszczekowa wydłuża się i stopniowo zwiększa się na niej liczba zębów, a zmniejsza się liczba zębów na kości szczekowej. U zaawansowanych doskonałokostnych tylko kość przedszczekowa stanowi uzębianą krawędź górnej szczęki, a kość szczekowa służy jedynie jako dźwignia do popychania kości przedszczekowej do przodu.

Mechanizm otwierania szczek

Przy otwieraniu szczęk, któremu towarzyszy zasysanie wody do paszczy bardzo ważną rolę odgrywają mięśnie osiowe, aparat gnykowy i wieczkowy (Ryc. 2). W biomechanice szczęk ważną rolę odgrywa wieczko skrzelowe złożone z kilku kości, w tym największej, wieczkowej górnej (*operculare*). Otwieranie rozpoczyna się

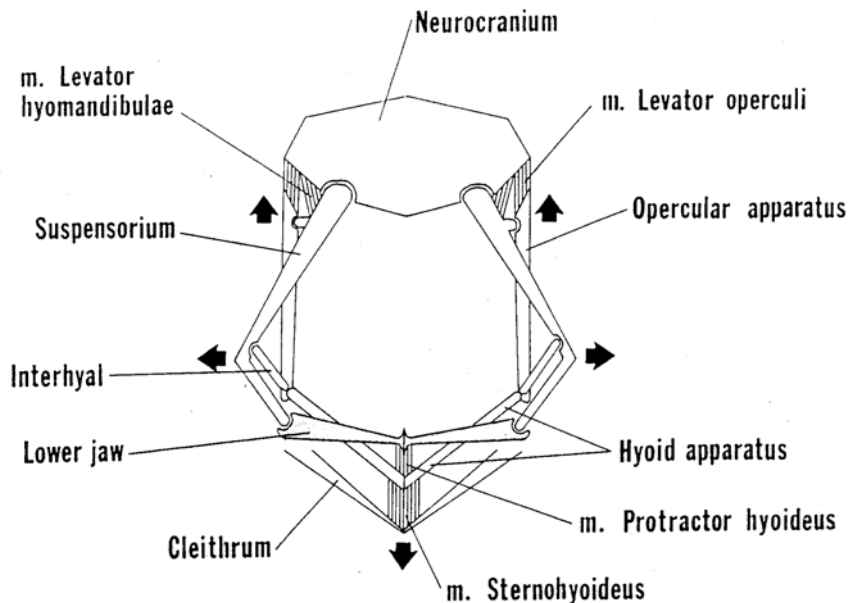
skurczem mięśni dźwigaczy wieczka skrzelowego (*m. levator operculi*) łączących górny brzeg wieczka skrzelowego z mózgowczaszką. Powoduje to odgięcie się całej



Ryc. 2. Otwieranie szczęk u zaawansowanych promieniopłetwych przy udziale wieczka skrzelowego, łuku gnykowego i mięśni osiowych, widok z boku (z Pietsch et al. 2011)

pokrywy skrzelowej ku górze i jej rotację (dolną częścią do tyłu) wokół stawu z kością gnykowo-żuchwową. W wyniku tego kość międzywieczkowa, poprzez więzadło, ciągnie dolną szczękę do tyłu współdziałając z mięśniami podosiowymi w otwieraniu szczęk. Tuż po rozpoczęciu skurczu mięśni dźwigaczy wieczka skrzelowego rozpoczyna się skurcz mięśni nadosiowych, (ang. *epaxial musculature*) łączących pierwsze kręgi z mózgowczaszką, co powoduje lekkie uniesienie się głowy względem osi ciała. Towarzyszy mu skurcz mięśni podosiowych (ang. *hypaxial musculature*), a zwłaszcza mięśnia skośnego zewnętrznego, biegnącego w ścianie brzucha od kości skoblowej (*cleithrum*) pasa barkowego, ku tyłowi i w dół, i równoczesny skurcz mięśnia mostkowo-gnykowego łączącego kość skoblową z aparatem gnykowym i protraktora gnykowego przyciągającego ten aparat do spojenia żuchwy. Na skutek tych powiązań skurcz mięśni podosiowych powoduje pociągnięcie w dół i do tyłu dolnej szczęki, więc obniżanie się całej brzusznej ściany jamy gębowej. To skutkuje powiększeniem jamy gębowej i powstaniem w niej mniejszego ciśnienia, które powoduje efekt zasysania wody do jamy gębowej. Ponieważ jednak możliwości przesuwania się obręczy barkowej ku tyłowi są ograniczone, blokuje ona ostatecznie ruch wsteczny żuchwy i aparatu gnykowego powodując rozszerzanie się jamy gębowej na boki (Ryc. 3). Jest to możliwe wskutek ruchomego połączenia kości gnykowo-żuchwowej (*hyomandibulare*), i całego aparatu *suspensorium*, które poddaje się ruchom bocznym. Istotne znaczenie ma tu ukierunkowanie osi stawu

między mózgowicą a *hyomandibulare*, które pierwotnie było skośne i pozwalało jedynie na słabe odchylenie boczne *suspensorium*, a ewoluowało w kierunku położenia horyzontalnego w filogenezie ryb promieniopłetwych.



Ryc. 3. Rola *hyomandibulare* (górna część *suspensorium*) w poszerzaniu jamy gębowej przy otwieraniu szczęk u zaawansowanych promieniopłetwych, widok czaszki z przodu (z Pietsch et al. 2011)

Istotne znaczenie przystosowawcze ma także rotacja kości szczękowej przy otwieraniu szczęk występująca u doskonałokostnych. Więzadła łączące tylne części kości przedszczękowej i szczękowej z odcinkiem żuchwy położonym ku przodowi w niewielkiej odległości od stawu szczękowego sprawiają, że opuszczanie żuchwy powoduje wysuwanie kości przedszczękowej do przodu i rotację kości szczękowej i przedszczękowej tylnymi końcami w dół i do przodu. Kość szczękowa ustawia się w pozycji zbliżonej do pionu powiększając rozwarcie otworu gębowego, co sprzyja chwytaniu pożywienia. Rotację taką umożliwia głównie ruchomy staw między przodem kości szczękowej a kością podniebienną. Takie urządzenie nie funkcjonuje jednak u prymitywnych Actinopterygii o skonsolidowanej okolicy policzkowej czaszki, lecz powstaje u ryb doskonałokostnych w toku ewolucji.

Zamykanie szczęk

Zamykanie szczęk powodowane jest przez złożony mięsień przywodziciel szczękowy (*adductor mandibulae*), którego części przyczepiają się do aparatu *suspensorium* oraz do więzadła, wiążącego przedni kraniec kości szczękowej z

wewnętrzną powierzchnią dolnej szczęki (ang. *primordial ligament*), czasem z samą kością. U wielu ryb doskonałokostnych, szczęki pozostają wysunięte, a aparat gnykowy maksymalnie obniżony aż do zamknięcia szczęk. Przed ucieczką wody z jamy gębowej w trakcie zamykania szczęk chronią błony przyczepione do wewnętrznej strony dolnej i górnej szczęki (ang. *oral valves*) oraz mechanizm pompy podwójnej (patrz niżej).

Oddychanie

Większość ryb promieniopłetwych do oddychania korzysta ze ssąco-tłoczącej pompy gębowo-skrzelowej – zwanej „pompą podwójną” (ang. *dual pump*). Jama gębowa stanowi pierwszą część, a jama skrzelowa ograniczona pokrywą skrzelową drugą część tej pompy. Funkcje obu części są zsynchronizowane tak, że gdy jedna kończy swoją pracę, wtedy druga zaczyna. Wzrost ciśnienia w kurczącej się jamie gębowej skutkuje przepychaniem wody, do jamy skrzelowej i na zewnątrz przez szczelinę skrzelową. W ten sposób następuje stały przepływ wody w jednym kierunku umożliwiający wymianę gazową. U szybko pływających ryb, w szczególności chrzęstnoszkieletowych wymusza go sam ruch ryby w toni wodnej.

Literatura:

- Carroll R. L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. H. Freeman and Company, New York. 698 s.
- Kardong K.V. 2006. *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution*. McGraw-Hill, Boston. 782 s.
- Westneat M.W. 2006. Skull biomechanics and suction feeding in fishes. W: Lauder G.V, Shadwick R.E, editors. *Fish biomechanics*. Elsevier Academic Press; San Diego, CA.
- Pietsch, T., Bickson, C., DeJoseph, B., i Arnold, R. 2011. Course BIOLOGY OF FISHES 2011 (Fish311). <http://fish.washington.edu/classes/fish311/>

Uwarunkowania funkcjonalne w czaszce Dipnoi.

Piotr Skrzycki Studium Doktoranckie GEOBIOS, Instytut Paleobiologii PAN 00-818

Warszawa ul. Twarda 51/55

Ryby dwudyszne pojawiają się w zapisie kopalnym 415 MA, od samego początku w postaci wyspecjalizowanych durofagów. Ich przynależność do

Sarcopterygii nie budzi obecnie zastrzeżeń, choć okresowo łączone były z Holocefali (Jarvik 1968, 1980). Ich osteologię wyprowadza się z bardziej uniwersalnej osteologii ryb trzonopłetwych, uznawanej za plezjomorficzną. Następujące cechy są właściwe tym rybam a przekształcone u Dipnoi: długie szczęki złożone z maxilli, premaxilli i dentale uzbrojone drobnymi ząbkami, kłopodobne zęby tylko na vomerach i palatinach, a w żuchwie na koronoidach; *dermatocranium* głównie z parzystych elementów, homologicznych kościom czworonogów, puszka mózgowa dobrze skostniała lecz rozdzielona na dwa ruchome względem siebie segmenty, szczęki podwieszane luźno. Wachlarzowate mięśnie (adduktory) zamykające szczęki o małej sile zgryzu. Najbliższą grupą dwudysznych były porolepiformy tworzące wraz z nimi grupę Dipnomorpha (Ahlberg 1991). Między Porolepiformes, które zachowały klasyczne dla Sarcopterygii szczęki a Dipnoi, które właściwych szczęk nie mają, istniało płynne ewolucyjne przejście. Formy przejściowe, takie, jak dewońskie *Powichthys*, *Youngolepis*, *Diabolepis*, wykazują redukcję kości *maxilla*, *premaxilla* i *dentale*, skracanie się szczęk, jak również „cofanie się” *parashenoideum*.

Najbardziej charakterystyczną cechą Dipnoi jest obecność masywnych płyt zębowych zbudowanych z t. zw. dentyiny pryzmatycznej, które tworzyły się poprzez rozrost i zlewanie się ze sobą małych dentyinowych ząbków. Dentyina ta jest w zróżnicowanym stopniu zmineralizowana, zależnie od położenia w płycie, a na czubkach grzebieni płyt zębowych pojawia się czasem niezwykle twarda substancja petrodentyina (Kemp 2001). Funkcję wsporników tego nowego „uzębienia” odgrywają kości skrzydłowo-podniebienne, powstała przez zrastanie się (lub zanik) *pterygoideum*, *ectopterygoideum* i *dermopalatinum*, oraz przedstawowa utworzona droga zrostu kości dziobiastych (*coronoideum*) z przedstawową (*prearticulare*) lub zaniku tych pierwszych (Smith i Chang 1990).

Ze względu na wygląd „uzębienia” ryby dwudyszne dzieli się (Campbell i Barwick 1986) na trzy grupy – pierwszą o szczękach pokrytych małymi dentyinowymi ząbkami (t. zw. długopyskie, np. *Uranolophus*, *Erikiia*, *Griphognathus*) oraz dwie grupy krótkopyskich posiadających płyty zębowe: grupa *Dipnorhynchus*, *Chirodipterus* oraz grupa *Speonesydrion*, *Dipterus*, *Gnathorhiza* przypuszczalnie wywodząca się z drugiej. Trzecia grupa trwa do dziś, natomiast ostatni przedstawiciele drugiej wymarli w późnym dewonie, a pierwszej w permie. W przypadku szczęk różnice między tymi grupami dotyczyły nie tylko rodzaju uzębienia i długości pyska. Choć podniebienie u obu grup miało podobny wygląd i

prezentowało typowe dla Dipnoi romboidalne *parasphenoideum*, niecałkowicie rozdzielające kości skrzydłowo-podniebienne, to u grupy długopyskich kości te były mocno wydłużone i pokryte (wraz z częścią *parasphenoideum*) małymi dentykowymi zębami. Ruch dolnej szczęki długopyskich był możliwy tylko z góry na dół, a funkcję zgniatania i rozcierania pokarmu przejął rozwinięty aparat gnykowy, którego rozrośnięte *basihyale* miało na wierzchu swego rodzaju płyty zębowe rozcierające pokarm o podniebienie dzięki pionowym i okrężnym ruchom całego aparatu (Campbell i Barwick 1987). W pozostałych dwóch grupach żuchwa miała pewną możliwość rotacji, pokarm był przeżuwany między płytami (żadne inne ryby nie potrafią przeżuwać pokarmu), a aparat gnykowy nie był tak rozwinięty jak w pierwszej grupie (np. Shitao i in. 1993).

Paleozoiczne ryby dwudyszne miały puszkę mózgową skostniała jako całość, bez śladów podziału na segmenty. Była ona zrosnięta z dachem czaszki za pomocą kostnych grzebieni (*cristae*) tworzących wytrzymały „stelaż” uodparniający na wstrząsy przy kruszeniu pokarmu. Autostyliczne podwieszenie stawu żuchwy Dipnoi (połączenie *palatoquadratum* z puszką mózgową za pomocą trzech wyrostków) różni się od autostylii zrosłogłowych (holostyliczne – całkowite zrosnięcie *palatoquadratum* z puszką mózgową) i czworonogów (*palatoquadratum* połączone czterema wyrostkami), co potwierdza monofiletyczność Dipnoi (Schultze i Campbell 1987), a podobieństwo tej struktury (występujące też u niektórych Actinopterygii) jest wynikiem konwergencji. Autostyliczność pojawiła się niezależnie w obrębie Dipnoi ewoluując z nieautostylicznego u ich przodków (Schultze 1987). *Quadratum* ma dwa kłykie, którymi łączy się z żuchwą, lecz obie kości nie są ściśle ze sobą połączone dzięki czemu możliwa jest pewna rotacja dolnej szczęki. Możliwość rotacji utracona została u dzisiejszych Lepidosirenidae (Bemis 1987).

Cechą unikalną dla Dipnoi są t. zw. żebra czaszkowe – przyczepione do postawy puszek mózgowych, długie, płaskie kości, mogące poruszać się do przodu i tyłu, wspomagające obręcz barkową podczas opuszczenia aparatu gnykowego i będące wsparciem dla mięśni aparatu gnykowego i tułowia (Bemis 1987). Najwcześniejsze są znane u środkowo-dewońskiego *Rhinodipterus* i, razem z innymi cechami, wskazują na czas, gdy ryby dwudyszne wykształciły możliwość połykania powietrza (Clement i Long 2010). Aparat gnykowy jest elementem istotnym zarówno podczas odżywiania się jak i oddychania. W porównaniu z innymi rybami aparat

gnykowy Dipnoi charakteryzuje się redukcją liczby elementów i ich chrzęstnieniem. Służy on jako przyczep więzadeł i mięśni (Bemis 1987).

Sieć skostniałych cewek i kanałów (obecnych też u Porolepiformes) pod kośćmi nosowymi z przodu pyska i w przedniej części żuchwy, łączących się z kanałami linii nabocznej i systemem porów i kanałów w kosminie pokrywającej kości skórne i łuski (Campbell i Barwick 1987) to najprawdopodobniej system elektroreceptyjny. U dzisiejszych Dipnoi brak jest takiej skostniałej sieci, jednakże zmysł elektrorepcji jest wysoko rozwinięty. U większości Dipnoi, nozdrza zewnętrzne przesunięte są do przodu – przednie na krawędź paszczy, tylne (kiedyś mylnie homologizowane z choaną) do wnętrza paszczy. Jest to oczywiście cecha związana z oddychaniem.

Unikalny układ kości dachu czaszki, powstał w wyniku zrostów i zaniku poszczególnych kości. Problem znaczenia funkcjonalnego tych zmian pozostaje otwarty. Z kolei postępujące w ewolucji schrzęstnienie szkieletu było być może sposobem poradzenia sobie z naprężeniami powstającymi podczas kruszenia pokarmu, co współgrało z procesem pedogenezy Dipnoi postulowanym przez Bemisa (1980, 1984).

Umięśnienie dzisiejszych Dipnoi jest doskonale poznane (np. Bemis 1987, Bemis i Lauder 1986). Próby odtworzenia umięśnienia u form kopalnych koncentrują się na mięśniach zamykających żuchwę (adduktorach) (Campbell i Barwick 1987, Schultze 1992). U dzisiejszych dwudysznych Neoceratodontidae i Lapidosirenidae istnieją różnice w obecności poszczególnych mięśni, ich wzajemnym ułożeniu i proporcji, co potwierdza odrębność ewolucyjną tych dwóch grup. W odróżnieniu od „standardowego” przedstawiciela Sarcopterygii, a konwergentnie względem ssaków, mięśnie te u Dipnoi są przedłużone do przodu i przyczepione pod sklepieniem dachu czaszki, oraz do kostnego grzebienia który rozdzielał je na dwa osobne mięśnie (Campbell i Barwick 1987). Taki przebieg miały one już u dewońskich ryb dwudysznych. U krótkopyskich Dipnoi adduktory były masywniejsze, owalne w przekroju i przyczepione tuż za połową żuchwy (stosunkowo długie ramię), natomiast u długopyskich były wąskie, wydłużone i przyczepiały się niemal przy stawie żuchwowym (znacznie krótsze ramię). U dzisiejszych Dipnoi adduktory mają początek w okostnej kości dachu czaszki i na *chondrocranium*. Są także dwudzielne, do żuchwy przyczepione są jednak jednym ścięgnem u *Neoceratodus* tuż za dolną

płytą zębową, a u Lepidosirenidae do wyrostka *coronoideum* (Bemis 1987) (t.zn. daleko od stawu, jak u krótkopyskich).

Mechanika odżywiania się Dipnoi wygląda w następujący sposób (Bemis i Lauder 1986): 1) wykrycie pożywienia za pomocą węchu i elektrodreceptorów w pysku, 2) wessanie ofiary poprzez szybkie otwarcie pyska i opuszczenie aparatu gnykowego, w tym czasie obręcz barkowa porusza się na dół i do tyłu (mięśnie tułowia) zwiększając objętość jamy gębowej, a wessana przy okazji woda ucieka na skutek odwodzenia kości wieczkowych, 3) kilkukrotne żucie za pomocą płyt zębowych znajdujących się na żuchwie, która jest podnoszona przez adduktory, w trakcie przeżuwania 4) ofiara trafia do tylnej części jamy gębowej i jest ponownie wyrzucana na zewnątrz, następnie 5) zgniatana o podniebienie poprzez podniesienie aparatu gnykowego i w końcu 6) połykana dzięki opuszczeniu aparatu gnykowego. U *Neoceratodus* i innych Dipnoi posiadających płyty zębowe staw żuchwowy jest luźny i „podwójny” tzn. *quadratum* ma 2 wyrostki, co umożliwia ruch żuchwy na boki, więc możliwość rozcierania pokarmu między płytami. Odpowiadają za to mięśnie międzyżuchwowe (*intermandibularis*). Jednak u *Gnathorhizy* i Lepidosirenidae nie ma miejsca między chrząstkami *quadratum* a Mekela, a płyty są tak bardzo do siebie dopasowane, że rotacja jest niemożliwa, ruch więc jest tylko z góry na dół. Pobieranie pokarmu poprzez wessanie go do jamy gębowej, dzięki opuszczeniu aparatu gnykowego, podnoszenie głowy przez mięśnie tułowiowe podczas otwierania szczęk, opuszczenie aparatu gnykowego tuż po otwarciu szczęk to cechy obecne także u prymitywnych Actinopterygii, mogą one więc być plezjomorficzne dla wszystkich Teleostomi (Lauder 1980). Ograniczenie ruchomości bocznej stawu jest więc cechą zaawansowaną.

Wśród innych grup kręgowców durofagiczność jest częsta powstaje konwergentnie. Grupą najbliższą Dipnoi pod względem funkcjonowania aparatu szczękowego, są dzisiejsze chimery lub zagadkowe bradyodonty (dewon – perm wg. Janvier 1996), czyli przedstawiciele zrosłogłowych (Holocephali, Chondrichthyes). Podobieństwo to ogranicza się jednak tylko do obecności płyt zębowych zbudowanych z wysoko zmineralizowanej denty, krótkich szczęk oraz problematycznej różnicy w szczegółach autostylii. U niektórych rekinów i u płaszczyk (n.p. *Raja*, *Myliobatis*, *Heterodontus*) spowolnienie wymiany zębów doprowadziło do powstania płyt zębowych. Te durofagi różnią się od swych drapieżnych krewniaków proporcjami mięśni szczękowych (Huber 2005). Wśród plakodermów dewońskie

ptyctodonty miały masywne płyty zębowe, znacznie zredukowany pancerz kości skórnych i tak łądząco przypominały dzisiejsze chimery, że łączono je w jedną grupę (Jarvik 1980). Durofagiczność znana jest także u Actinopterygii (*Endenia*, *Saurichthys* Semionotiformes i Pycnodontiformes) (Lombardo i Tintori 2005). U niektórych Teleostei masywne zęby gardłowe, służące do rozgniataania pokarmu za jama gębową, wyrastają na łukach skrzelowych (Grubich 2003). Wiele gadów przystosowało się do durofagiczności. Można tu wymienić prokolofona *Phonodus*, dużą grupę plakodontów, których zęby zlały się w kilka płyt (występujących nawet na podniebieniu), a adduktory bardzo się rozrosły (np. Rippel 2005). Niektóre Mosasauria (np. *Globidens phosphaticus*), jaszczurki (np. *Varanus niloticus*, *Amphisbaena ridleyi*), żółwie (np. *Sternoternus minor*) i ichtiozaury (np. bezzębny *Omphalosaurus* lub *Mixosaurus fraasi* o płaskich zębach). Wiele ptaków odżywia się twardym pokarmem. Ssaki roślinożerne są z zasady durofagiczne.

Ogólne zasady przystosowania zwierząt do durofagiczności obejmują przede wszystkim powiększenie powierzchni trącej zębów przy zmniejszeniu ich liczby (zrośnięcie w baterie lub płyty zębowe) i wzmocnienie mineralne zębów (np. petrodentyne w płytach zębowych Dipnoi). Istotnym przystosowaniem jest również brak wymiany zębów i stały ich wzrost (wysokokoronowe zęby norników, trąbowców, przeżuwaczy). Postępująca specjalizacja obejmuje czaszkę, która staje się krótka ale wysoka, czasem bardziej zintegrowana (redukcja jednostek kostnych u ryb), a kości rozrastają się by zwiększyć powierzchnię przyczepów powiększających się mięśni adduktorów.. Czasem (Dipnoi i czworonogi) pojawia się możliwość bocznych ruchów dolnej szczęki co umożliwia przeżuwanie pokarmu. Niezwykle istotne dla durofaga jest też niwelowanie wstrząsów puszkii mózgowiej i tak interpretuje się pewne zmiany zachodzące w czaszce.

Literatura:

Ahlberg 1991, Bemis 1987, 1980, 1984, Bemis i Lauder 1986, Campbell i Barwick 1987, Clement i Long 2010, Jarvik 1980

Kinetyzm czaszkowy czworonogów.

Model Frazzetty (1962) jako punkt odniesienia

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

Ruchomość wewnątrzczaszkowa znana jest od dawna u jaszczurek, ptaków, a także u węży. Historycznie, to, co rzuciło się najpierw w oczy to ruchomość quadratum, tak, że pierwsze naukowe opracowanie proponuje podział czworonogów na *Sreptostylica* i *Monimostylica* (Stannius 1848). Na początku XXw Versluys (1910, 1912) wprowadził używaną do dziś terminologię, dzieląc czaszki na **kinetyczne** i **akinetyczne**, proponując terminy **mezokinetyzm**, **metakinetyzm**, **amfikinetyzm**, **prokinetyzm**. Prace Hofera z lat 40-tych o kinetyzmie u ryb są wyrazem świadomości wspólnych korzeni i wspólnych podstaw biomechanicznych i adaptacyjnych kinetyzmu w świecie czaszakowców. Hofer wprowadził terminy **splanchno-** **branchio-** i **nauro-kinetyzmu** i zajmował się specjalnie sposobem podwieszenia *suspensorium*, czyli skostnień *palatoquadratum*, w tym *quadratum*, do *neurocranium*.

Głównym przedmiotem badań kinetyzmu u czworonogów stały się jaszczurki, ponieważ, wśród dziś żyjących gadów, mają czaszkę najmniej zmienioną w stosunku do pierwotnej diapsidowej, i umiarkowane cechy kinetyzmu czaszkowego.

Model Frazzetty z 1962 opiera się na kranilogii warana, który reprezentuje jaszczurki długopyskie, drapieżne i potencjalną ruchomość wewnątrzczaszkową. Czaszka warana składa się jakby z dwóch segmentów połączonych prostym poprzecznym stawem, sugerującym **mezokinetyzm**, i **streptostylicznym** *quadratum*. *Quadratum* podwiesza się ruchomo na wyrostku przypotylicznym puszeki mózgowej i kości ciemieniowej. Podwieszenie to nie jest całkowicie luźne, lecz jest ograniczone przez związek więzadłowy z pterygoidem, (w prawdzie z pewnym luzem), przez co ruchy tych dwóch kości są sprzężone.

Os wokół której poruszają się kości kwadratowe czyli **oś streptostyliczna** to równocześnie **oś metakinetyczna** przebiegająca przez końce wyrostków przypotylicznych, wokół której obraca się puszka mózgowa. Ruchomość **metakinetyczna** wymaga jednak ruchomego połączenia *supraoccipitale* z dachem czaszki. To połączenie zachodzi poprzez chrzęstny wyrostek (***processus ascendens tecti synotici endocranium***) wchodzący w kanał po brzusznej stronie tylnej krawędzi *parietale*. I to jest **staw metapterygoidowy**.

Ważnym elementem jest **staw bazipterygoidowy** (parzysty), który w pierwotnej formie ma postać głębokiej jamy, ściśle obejmującej wyrostek bazipterygoidowy, a u jaszczurek pozwala na drobne przesunięcia, która to zdolność jest ograniczona przez torebkę stawową i medialny wyrostek na pterygoidzie. Model Frazzetty, który zakłada ruchomość przedniej części czaszki względem tylnej, wymaga także ruchomości w obrębie podniebienia, która kształtuje się różnie, najlepiej u Platynota, ponieważ szew między pterygoidem a palatinum staje się tu poprzeczny (pierwotnie jest skośny). U innych jaszczurek ruchomość ta może sprowadzać się do giętkości kości podniebienia. Skośny przebieg pterygoidów wywołuje nieznaczne ruchy boczne szczęk. Do biernych ruchów bocznych przystosowane są także żuchwy Platynota.

Charakterystyka modelu Frazzetty

Model składa się z przedniej części w postaci sztywnego ostrosłupa (muzzle in. snout unit) połączonego w sklepieniu czaszki stawem mezokinetycznym a w dole strefą ruchomości w podniebieniu. Tylony segment to t.zw **quadrick-krank mechanism** złożony z czterech połączonych stawowo członów: parietal unit, quadrate unit i basal unit i dołączonego z przodu muzzle unit. Epipterygoid zachowuje się podobnie jak pionowe elementy mechanizmu. W górze połączony jest więzadłowo, w dole stawem obrotowym. (w akinetycznych czaszkach ma podstawę wydłużoną przodotylnie).

Tylony segment może osiadać lub prostować się, przy czym basal unit odpowiednio przesuwa się do przodu lub do tyłu w stosunku do parietal unit. Jest to równoznaczne z protrakcją i retrakcją aparatu oraz odpowiednio z unoszeniem się lub opuszczaniem snout unit.

Mięśniowe podłoże funkcjonowania aparatu

Mięśnie kompleksu constrictor dorsalis: *m. levator i protractor pterygoidei* powodują zmniejszenie wysokości tylnego segmentu i odpowiednio protrakcję pterygoidu (z pociągnięciem quadratum) i uniesienie snout do góry, czyli otwarcie pyska. Towarzyszy temu działanie *m. depressor mandibulae* i mięśni osiowych, odwodzące żuchwę, co zachodzi poprzez koordynację nerwową, a nie mechanicznie.

Oczywiście dysartkulacja stawu bazipterygoidowego nie jest możliwa. Możliwe jest pewne rozciąganie w rejonie torebki stawowej i w rejonie połączenia epipterygidu z parietale.

Wg Olsona (1961) ogólnie biorąc ewolucja umięśnienia szczękowego polegała na wyróżnieniu z wachlarza mięśni rybich o kierunku gł. tylnno-brzusznym i przyczepie bliskim stawu quadratum-articulare (fulcrum), wiązki mięśni nachylonych przednio-brzusznie, rozciągniętych od grzbietowej części okolicy skroniowej do położenia dalekiego od stawu szczękowego. Rybi system t.zw. **Kinetic – Inertial system(KI system)** dawał słabe, szybkie ruchy kłapiące. W odróżnieniu od niego, **Static-Pressure system** czworonogów (S-P system) dawał dużą siłę mięśni przy słabo domkniętych szczękach, umożliwiał więc zgniatanie zdobyczy. Właśnie to skośne, przednio-brzuszne położenie przywodzicieli żuchwy powodowało u jaszczurek powstawanie składowej skierowanej ku tyłowi i ,wobec tego, działanie cofające staw quadratum-articulare. Retrakcja stawu była sprzężona z retrakcją pterygidu (poprzez związek pterygidu z quadratum) i hamowana w pozycji spoczynkowej aparatu przez staw bazipterygoidowy. Retrakcja poza pozycję spoczynkową, zw. nadretrakcją, związana z obecnością w jamie gębowej pożywienia lub ofiary, nie byłaby możliwa bez rotacji puszeki mózgowej.

Przewidywaniem tego modelu jest, że zanik metakinetyzmu związany z utworzeniem zamkniętej puszeki mózgowej (n.p.u ptaków i węży) uniemożliwiłby pro i mezokinetyzm, gdyby równocześnie nie ulegały rozluźnieniu połączenia w splanchnocranium. Zaradzić temu może zastąpienie stawu bazipterygoidowego stawem suwowym i przełamaniem basal unit. Przewidywanie to spełniają ptaki. Kinetyzm, który powstaje niezależnie w różnych grupach ptaków neognatycznych, związany bywa z redukcją stawu bazipterygoidowego (który funkcjonuje u ptaków paleognatycznych) i zastąpieniem go suwem a także z podziałem basal unit na dwa połączone stawowo odcinki. Innym sposobem jest powstanie luki między puszką mózgową a dziobem (t.zw. cranio-facial fissure), która powoduje uwolnienie dzioba i umożliwia prokinetyzm.

U węży następuje całkowita redukcja stawu bazipterygoidowego oraz wielu połączeń części wisceralnej czaszki. T. zw wyrostki bazipterygoidowe występujące u pewnych boidów nie są homologiczne prawdziwym i tworzą połączenie ślizgowe z pterygidem.

Powstanie modelu mechanizmu czaszkowego, który dostarcza jasnych scisłych przewidywań, spowodował falę badań żywych zwierząt metodami cineradiograficznymi i elektromyograficznymi w celu testowania tego modelu. Prace z lat 70tych i 80tych, autorstwa Kathleen K. Smith, Throckmortona i Clarka, a z drugiej strony Gansa i de Vriesa, pokazały, że udział kinetyzmu czaszkowego w odżywianiu jaszczurek bądź nie istnieje (ale dotyczy to jaszczurek roślinożernych jak *Uromastyx* czy *Amphibolurus*), bądź jest możliwy w pewnych tylko fazach pobierania pokarmu i w zasadzie jego udział w całym procesie jest niewielki. Aparat szczękowy jaszczurek jest rzadko wyspecjalizowany, raczej uniwersalny i dostosowany do szerokiego spektrum drapieżnictwa. Brak jest wyraźnych zależności między dietą a morfologią. Stwierdzono przy tym, że działanie mięśni w rzeczywistym aparacie szczękowym jest bardzo zróżnicowane, ponieważ zależy od współdziałania kombinacji różnych części układu mięśniowego i ich zmieniającego się w czasie tempa wchodzenia do akcji, a także od behavioru na który składa się n.p. funkcja szyi czy też opieranie głowy o podłoże.

Co więc zostaje z modelu Frazzetty? Pozostaje sieć połączeń stawowych i więzadłowych, które pokazują możliwość obrotów i przesunięć, ich wzajemne uwarunkowania i ograniczenia. Pozostają główne zasady działania sił oraz możliwość porównywania ich momentów. Model Frazzetty wskazuje parametry kranjologiczne o znaczeniu funkcjonalnym, które mogą służyć do porównań pomiędzy czaszkami różnych grup czworonogów.

Streptostylia i związany z nią mezokinetyzm uważany jest za nabytek Squamata, a metakinetyzm za cechę plezjomorficzną (ponieważ najbardziej popularną wśród gadów i właściwą wczesnym labiryntodontom). Przymuszcza się, że oba te rodzaje kinetyzmu są pierwotne w sensie rozwojowym, bo dotyczą naturalnych nieciągłości w budowie czaszki, tej pomiędzy sklepieniem z kości skórných a endocranium z kości zastępczych (które mogą lecz nie muszą integrować się w jedną puszkę mózgową) i tej pomiędzy odcinkiem słuchowo-potylicznym i klinowo-węchowym (ethmosphenoidem), czyli na poziomie przysadki mózgowej, tuż przed przednim zasięgiem struny grzbietowej. Nieciągłości te są przyczyną równoległego rozwoju podobnego typu kinetyzmu czaszkowego w różnych grupach kręgowców, co oznacza, że nie musi istnieć ciągłość w wykształceniu kinetyzmu w filogenezie kręgowców.

LITERATURA

- Frazzetta, T. H. 1962 A functional consideration of cranial kinesis in lizards. *Journal of Morphology* 111: 287-319
- Frazzetta T. H. 1986. The origin of amphikinesis in lizards: a problem in functional morphology and the evolution of adaptive systems. In *Evolutionary Biology* M.K. Hecht, B. Wallas, and G.T. Prance eds. vol 20 pp 419-461.
- Gans, C. De Vree, F. 1987. Kinetic movements in the skull of adult *Trachydosaurus rugosus*. **Anatomia, Histologia, Embryologia** 16: 206-209.
- Lordansky, N.N. 1966. Cranial kinesis in lizards: Contribution to the problem of the adaptive significance of skull kinesis. **Zoologicheskii zhurnal** 45: 1398-1410.
- 1970 Structure and biomechanical analysis of functions of the jaw muscles in the lizards. **Anatomischer Anzeiger** 127: 383-413.
- Smith, K. K 1980 Mechanical significance of streptostyly in lizards. **Nature** 283: 778-779.
- Smith, K. K. 1982. An electromyographic study of the function of the jaw adducting muscles in *Varanus exanthematicus*. **Journal of Morphology** 173: 137-158.
- Smith K. K. and W.L. Hylander. 1985. Strain gage measurements of mesokinetic movement in *Varanus exanthematicus*. **Journal of Experimental Biology** 114: 53-70.,
- Throckmorton, G.S. 1976. Oral food processing in two herbivorous lizards *Iguana iguana* and *Uromastix aegyptius*. **Journal of Morphology** 148: 363-390.
- Throckmorton, G. S. and Clarke, L. K. 1981. Intra-cranial joint movements in the agamid lizard *Amphibolurus barbatus*. **Journal of Experimental Zoology** 216: 25-35

Usztywnienie czaszki u owodniowców

Mateusz Tałanda Instytut Zoologii Uniwersytetu Warszawskiego, ul. Banacha 2, 02-097 Warszawa,.

W obrębie owodniowców (Amniota) elastycznością i ażurowością czaszki cechują się gady łuskonośne. Charakter adaptacyjny takiego typu budowy nie jest do końca jasny, zwłaszcza że inne grupy kręgowców swoje czaszki raczej usztywniały a i w obrębie gadów łuskonośnych pojawiał się kilkakrotnie akinetyzm czaszkowy. Tą drogą poszły także ssaki, których szwy czaszkowe niemal zupełnie kostnieją u dorosłych osobników. Ich czaszka jest zupełnie sztywna i jedynym ruchomym elementem jest żuchwa. W tym przypadku usztywnienie czaszki związane jest przede wszystkim z dopasowaniem powierzchni żujących pomiędzy górnymi i dolnymi szeregami zębów (ściśły zgryz) o skomplikowanej budowie przystosowanej do obróbki pokarmu w jamie gębowej. Powstanie ścisłego zgryzu sprawia, że czaszka ssaków jest niezwykle wydajnym narzędziem (tnącym, rozrywającym, miażdżącym i rozcierającym) do zdobywania i obróbki pokarmu, by sprostać ich aktywnemu

metabolizmowi. Sztywność kości jest też niezbędna przy silnych skurczach mięśni żuchwy. Ssaki mają dzięki temu ogromną siłę zgryzu.

Czaszki ptaków mają elastyczny przód i dół czaszki, natomiast mózgowcześnie ma litą budowę. W tym sensie przypominają czaszki węży i tak, jak one, wywodzą się pośrednio z niewyspecjalizowanej czaszki gadziej. W czaszce ptaków zespół podniebieno-lemieszowy, a więc kości jarzmowe, skrzydłowe i kwadratowe przesuwają się do przodu względem zwartej mózgowcześnie. Za ruch odpowiada przednia rotacja kości kwadratowej inicjowana przez mięśnie protrakторы skrzydłowe i kwadratowe, czemu towarzyszy opuszczenie dolnego dzioba. Funkcja tego mechanizmu jest różnie tłumaczona. Najbardziej prawdopodobną jest absorbowanie stresów, ale możliwe, że ten ruch sprzyja szybszemu zamykaniu dzioba oraz lepszemu manipulowaniu szczękami. Mimo lekkości czaszki ptaków potrafią przenosić znaczne siły. Zakres ruchu u ptaków jest różny. Owadożercy mają bardziej ruchomy dziób niż ziarnojady. U ziarnojadów występują dwa modele budowy czaszki. W pierwszym obie szczęki są mobilne, a przywódciele żuchwy i mięśnie skrzydłowe są rozrośnięte. W drugim górna szczeka jest przyrośnięta do czaszki z licznymi przyporami, tylko przywódciel żuchwy jest rozrośnięty. U dinozaurów z rodzaju *Psittacosaurus* zaobserwowano podobne przystosowania w czaszce jak u dzisiejszych papug – wzmocnienie dzioba, czaszki i mięśni zamykających szczęki, a także obecność stawu ślizgowego szczęk. To sugeruje, że ten dinozaur odżywił się twardym pokarmem roślinnym.

Paradoksalnie, częściowo usztywnioną czaszkę mają węże, słynące z jej niebywałej ruchomości. Ich mózgowcześnie jest zrośnięta z dachem czaszki, a żuchwy, półki podniebieno-skrzydłowe i szczęki górne mają niezależną mobilność. Elementy ruchome chwytają zdobycz. Połknięcie jest możliwe dzięki stopniowemu nasuwaniu się sztywnej części czaszki na ofiarę.

U innych gadów łuskonośnych też zdarzała się redukcja elastyczności czaszki. Takie zjawisko zaobserwowano u kameleonów, agam, legwanów i frynosom a także u Lacertiformes i niektórych scynków. Przyczyny usztywnienia czaszki w tych liniach nie są do końca poznane. W przypadku amfisben stan ten się pogłębił w związku z ryciem w ziemi przy pomocy głowy. U pozostałych jaszczurek sugerowano, że ma to związek z twardym pokarmem. Nie znaleziono jednak korelacji między tymi cechami. Czaszka jaszczurek ma na tyle uniwersalną budowę, że pozwala na ogromne

spektrum przystosowań. Dopiero silne oddziaływania konkurencyjne zmuszają niektóre gatunki do specjalizacji.

Sztywniejsza czaszka jest często związana z większym zaangażowaniem języka w zdobywanie pokarmu. Tak jest u płazów beznogich (Caecilia), u żółwi, hatterii, amfisben i krokodyli. Niektóre grupy zwierząt jak wśród płazów Plethodontidae i salamandry a wśród gadów kameleony, wykształciły nawet zdolność do wyrzucania języka w celu łapania zdobyczy. Szczęki nie służą wtedy do chwytania zdobyczy i stają się sztywniejsze. W czasie gryzienia największe napięcia powstają w miejscach szwów, gdzie są rozładowywane. Stąd rozkład szwów odpowiada mniej więcej rozkładowi naprężeń.

Biomechanika aparatu szczękowego bazalnych Sauropterygia (wg Rieppel'a 2002)

Dawid Surmik Studium Doktoranckie GEOBIOS, Instytut Paleobiologii PAN 00-818

Warszawa ul. Twarda 51/55

(Abstrakt Magdalena Borsuk-Białynicka)

Pierwsze rozróżnienie na benthic feeders i pelagic feeders opiera się w dużej mierze na cechach pozaczaszkowych związanych z typem lokomocji, a także danych ekologicznych, sedymentologicznych i tafonomicznych. Nieco bliżej typy przystosowawcze można określić na podstawie wielkości ciała zwierzęcia - konsumenta (prey size preferences) i jego uzębienia. Strategię chwytania i wchłaniania ofiary można odtwarzać rekonstruując mechanizm szczękowy. Praca dotyczy bazalnych Sauropterygia, które dotąd omawiane były pod tym względem rzadko (Vogt 1983, Rieppel 1989), mimo że technika polowania w środowisku o dużej gęstości, jaka jest woda, była częścią ich adaptatywnej strategii w trakcie inwazji na wczesnomezozoiczne akweny. U drapieżników wodnych najczęstszą strategią jest wsysanie ofiary (suction feeding) (opisane u Elasmobranchii, Actinopterygii, Dipnoi, Pipidae, Urodela, Caecilia i Chelonia), zwykle przy udziale aparatu gnykowego. Technika ta wymaga rozwiązania problemu ucieczki schwytych cząstek przy zamykaniu szczęk. Szybkie chwytanie (snapping bite) następuje jeszcze więcej trudności niż wsysanie, w związku z oporem wody przy ruchach szczęk. Sprzyja to rozwojowi długich i wąskich szczęk. Zmniejszenie wysokości czaszki wpływa także na zmniejszenie oporu wody, a to przy ruchach

bocznych głowy (sideward snapping bite). Wśród bazalnych Sauropterygia wsysaniem posługują się przedstawiciele o szerokiej czaszce, jak cyamodontoidowe plakodonty, pachypleurozaury i notozauroid - *Simosaurus*. Szybkie chwytanie dotyczy przedstawicieli o długich i wąskich szczękach (slender, elongate pincer jaws).

W pracy zrekonstruowano system mięśniowy aparatów szczękowych 9 przedstawicieli bazalnych Sauropterygia, tych u których znane są dobrze (3-d) zachowane czaszki, w oparciu o porównanie z najbliższymi ich żyjącymi krewnymi (metoda sformalizowana jako Extant Phylogenetic Bracket approach - EPB, Witmer 1997) . Narzucenie wyników na schemat związków filogenetycznych pozwala stawiać hipotezy na temat ewolucji mechanizmów szczękowych w filogenezie Sauropterygia.

Odciski mięśni na żuchwie i proporcje dołu skroniowego to główne przesłanki rekonstrukcji. Budowa uzębienia i dane środowiskowe uzupełniają rekonstrukcje.

Mięśnie przywodziciele żuchwy są u dzisiejszych gadów rozczłonkowane na rozchodzące się wachlarzowato kompleksy rozdzielone rozścięgnami, które je kotwiczą: rozścięgno koronoidowe (Bodenaponeurosis), skrzydłowe (pterygoid aponeurosis) i kwadratowe (quadrate aponeurosis). Z wyjątkiem m. pterygoideus mięśnie przywodziciele żuchwy mają największą siłę działania przy prawie zamkniętych szczękach, podczas gdy mięsień skrzydłowy, biegnący od zewnętrznej tylnej powierzchni żuchwy, wokół jej dolnej krawędzi, do kryzy skrzydłowej, więc prawie równoległe do żuchwy, jest najbardziej wydajny przy otwartych szczękach. Z kolei rozwieranie szczęk, przy wsysaniu ofiary, opiera się na działaniu m. depressor mandibulae, czego wyrazem jest wielkość wyrostka zastawowego żuchwy i okolicy łuskowej czaszki. Zabudowana potyliczna część czaszki sugeruje znaczenie umięśnienia nadosiowego w rozwieraniu szczęk. Pomocnicze hipotezy dotyczące asymetrycznej pracy mięśni, sposobu połykania zdobyczy (bezwładnościowo -inertial feeding lub poprzez przeróbkę pokarmu w jamie gębowej - intraoral food processing using tongue) wysuwane są w celu wsparcia sumarycznej rekonstrukcji pracy szczęk.

Zmiany proporcji czaszki, a szczególnie rozmiarów i położenia oczodołu w stosunku do górnego okna skroniowego, a także zmniejszenie wysokości czaszki, wiążą się z deformacją przebiegu części mięśniowego wachlarza. Pewne jego części ustawiają się pod kątem, czasem wręcz prostopadle, do innych tworząc t.zw. dual

system of jaw adductors. Po raz pierwszy opisany przez Rieppel'a (1989) u *Simosaurus*, zrekonstruowany w omawianej tu pracy u *Neusticosaurus*, *Nothosaurus*, *Corosaurus*, *Cymatosaurus*, *Pistosaurus*, jest charakterystyczny także dla koronowej grupy Sauropterygia (Taylor 1992). Zróżnicowanie mięśni związane jest z podziałem rozścięgnię koronoidowego (bodenaponeurosis). System ten rozwiązuje problem pomieszczenia maksymalnej liczby włókien mięśniowych w zacieśniającym się dole skroniowym.

Autor zakłada, że dual adductor system powstał u hipotetycznego przodka pachypleurozaurów i euzauropterygianów (= Nothosauroida + Pistosauroida) w korelacji z dużą gałką oczną i krótką okolicą skroniową, a następnie rozwinął się u nowoczesnych Sauropterygia w związku z silnym spłaszczeniem czaszki i wydłużoną okolicą skroniową (characteristic of crown-group sauropterygians, str. 48).

Praca pod względem metodologicznym do wykorzystania jako wzór badań z dziedziny anatomii funkcjonalnej. (MBB)

LITERATURA

Rieppel, O. 2002. Feeding mechanisms in Triassic stem-group sauropterygians: the anatomy of a successful invasion of Mesozoic seas. *Zoological Journal of the Linnean Society* 135, 33-66.

Wczesna filogeneza strunowców w świetle dokumentacji kopalnej

ALBO Mgliste początki strunowców

Dawid Mazurek Studium Doktorackie Instytut Paleobiologii PAN 00-818 Warszawa ul. Twarda 51/55

W obrębie wtóroustych (Deuterostomia) wyróżnia się aktualnie trzy główne linie rozwojowe: 1) problematyczne i zapewne wtórnie uproszczone Xenacelomorpha (m.in. wirki bezjelitowe), które są siostrzane do kladu złożonego z pozostałych dwóch grup, tj. 2) Ambulacraria (półstrunowce i szkarłupnie) i 3) strunowce – Chordata. Te ostatnie dzielimy na: 1) beczaszkowce (Cephalochordata), 2) czaszkowce/kręgowce (Craniata/Vetebrata) i 3) osłonice (Tunicata). Biorąc pod uwagę wczesne wyodrębnienie się wtóroustych i wtórność budowy szkarłupni, pióroskrzelnych (z półstrunowców) i osłonic, pierwotny dla Deuterostomia, a być może i szerzej dla

Bilateria, może okazać się plan budowy przypominający ten u jelitodysznych (z półstrunowców) i u czaszkowców/kręgowców.

Rzeczywiście – najstarsze w miarę pewne strunowce (*Yunnanozoon*) nawiązują swoją budową i do jelitodysznych i do strunowców. *Yunnanozoon lividum* znany jest z kambru Chin (Chengjiang). Jego możliwymi młodszymi synonimami z tych samych warstw są *Haikouella lanceolata* i *Haikouella jianshanensis*, a pozorne różnice anatomiczne mogą być jedynie różnicami tafonomicznymi. Nawiązującymi do lancetnika formami są *Cathaymyrus diadexus* i *Cathaymyrus haikouensis*. Niejasny jest status gatunku opisanego jako *Zhongxiniscus intermedium*. Rybami są najprawdopodobniej *Myllokunmingia fengjiao* = *Haikouichthys ercaicunensis*, oraz *Zhongjianichthys rostratus/rara*. Domniemane, acz bardzo problematyczne, osłonice to *Cheungkongella ancestralis* i *Shancouclava anningense*, klasyfikacja do tej grupy rodzajów *Ausia* i *Burykhia* jest wysoce mało prawdopodobna. Wszystkie wymienione formy pochodzą z kambru Chin, ich systematyka jest niepewna, są to znaleziska nowe i nadzwyczaj różnorodne, wskazujące na to, że powstanie głównych linii rozwojowych w obrębie strunowców musiało być wydarzeniem dawniejszym niż kambr.

Młodsze strunowce znane są z łupków z Burgess. *Metaspriggina walcotti* znana jest tylko z dwóch okazów. *Pikaia gracilens*, opisana jeszcze w roku 1911, przez lata (do czasu odkryć w Chinach na początku lat 90. XX wieku) była ikoną wczesnego zapisu kopalnego strunowców, jednak jej status jest obecnie niepewny, a struktura interpretowana pierwotnie jako struna grzbietowa utraciła swój status podczas niedawnej rewizji gatunku.

Oprócz powyższych, z kambru znane są też enigmatyczne formy, posądzone przez niektórych o związki ze strunowcami, a być może będące jednak stawonogami – *Vetulicola*. Z kolei opisane pierwotnie z Burgess jako strunowce – *Nectocaris* i *Odontogriphus* – zostały przeklasyfikowane odpowiednio do głowonogów (lub anomalokarydów w innej interpretacji) i mięczaków po odkryciu większej ilości okazów. Kambryjskie domniemane łuski okazały się być łuseczkami stawonogów, *Emmonsaspis* bentosowym ‘piórem morskim’, a enigmatyczne, guzikowate skleryty wytworami kutikuli wylinkowców z grupy Palaeoscolecida. Poza Chengjiang i Burgess, pewne strunowce znajdujemy więc dopiero w ordowiku. Zaś potencjalnych ich przodków szuka się nawet w prekambrze (enigmatyczne formy pokrewne

Dickinsonia). Ważną grupą paleozoicznych strunowców, jak są od jakiegoś czasu interpretowane, są konodonty; podobieństwo ich aparatów do protokonodontów szczecioszczękich jest tradycyjnie interpretowane w kategoriach konwergencji.

Bardzo kontrowersyjną w kwestii pochodzenia strunowców jest koncepcja Calcichordata, która pewne formy szkarłupni z grupy Stylophora uznaje za wyjściowe dla strunowców.

Jurajskie okno tafonomiczne na filogenezę Actinopterygii.

Ryby z Karatau – dotychczasowe rezultaty badań.

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

Ryby promieniopłetwe (Actinopterygii) są obecnie najliczniejszą w gatunki grupą kręgowców. Mimo, że monofiletyczność tej grupy wydaje się być dobrze udokumentowana, badacze mają trudności z ustaleniem listy synapomorfii, która by najlepiej tę różnorodną grupę opisywała (Cloutier & Arratia 2004). Początki zapisu kopalnego Actinopterygii sięgają syluru, podobnie jak początki pozostałych ryb kostnoszkieletowych (Osteichthyes). Osteichthyes osiągają w dewonie pierwsze znaczne zróżnicowanie, jednak na niespełna 20 gatunków Actinopterygii przypada wtedy już ponad 180 gatunków ryb mięśniopłetwych (Sarcopterygii). Początkowa radiacja Actinopterygii musiała więc przebiegać znacznie wolniej niż radiacja Sarcopterygii (Cloutier & Arratia, 2004).

Cechami pozwalającymi odróżnić Actinopterygii od Sarcopterygii są przede wszystkim brak kosminy w szkielecie skórny, nieobecność *squamosum* i obecność *dermohyale* w ich czaszce skórnej, a także pojedyncza płetwa grzbietowa. Są to również obecność tzw. czapeczki akrydynowej, okrywającej wierzchołek zęba oraz budowa ganoidowych łusek, czyli łusek okrytych warstwą emalii (ganoiny). Pierwotne łuski Actinopterygii, o romboidalnym kształcie, łączyły się ze sobą ściśle dzięki wyrostkowi grzbietowej krawędzi wchodzącej w zagłębienie sąsiedniej łuski (ang. peg and socket articulation). W materiale kopalnym Actinopterygii najczęściej dostępny do badań jest tylko szkielet skórny (Gardiner & Schaeffer 1989). Rozpoznanie anatomii *endocranium* możliwe jest tylko przy wyjątkowym stanie zachowania (jak w przypadku skamieniałości *Mimia* oraz *Moythomasia* dewońskiego wieku z formacji Gogo w Australii). Równie rzadko zachowuje się szkielet pozaczaszkowy, jednak niektóre badane Actinopterygii z jury Karatau stanowią pod tym względem wyjątek.

Rzut oka na skład i pokrewieństwa promieniopłetwych

Centralną i obecnie dominującą liczebnie grupą Actinopterygii są Neopterygii znane od permu (Tintori & Lombardo, 2007). Zaliczamy do nich dużą, monofiletyczną grupę Halecomorphi, której pierwsi przedstawiciele znani są z triasu. Jedynym żyjącym przedstawicielem tego kladu jest amia (*Amia calva*), z rzędu Amiiformes. Wg Pattersona (1973) Halecomorphi obejmują hipotetycznego przodka i wszystkich wymarłych krewnych amii. Neopterygii są reprezentowane także przez niszczuki (Lepisosteidae) - nieliczną rodzinę, o trudnym do ustalenia pokrewieństwie, ze względu na ubogi zapis kopalny sięgający jedynie kredy. Największy sukces ewolucyjny wśród Neopterygii osiągnęła monofiletyczna (Arratia 2004) grupa Teleostei. Teleostei przystosowały się do najbardziej zróżnicowanych środowisk zarówno w obrębie wód słonych i jak i słodkich.

Najstarsze Actinopterygii są grupa parafyletyczną, nazywaną roboczo paleoniskoidami (ang. terminy primitive actinopterygians, paleoniscoids oraz non-neopterygian actinopterygians) lub prymitywnymi Actinopterygii. Do paleoniskoidów zalicza się wymarłe ryby niegdyś zgrupowane w rzędzie Paleonisciformes, rozbitym dziś na wiele mniejszych (Kazantseva-Selezneva 1981) i obecnie uważane za grupę polifiletyczną (Patterson 1982, Gardiner & Scheffer 1989), oraz żyjące dziś Chondrostei, do których zaliczamy jesiotry i wiosłonosy (Patterson 1982), ryby wg zapisu kopalnego sięgające zarania jury, a także Polypteridae (wielopłetwce), nieliczną rodzinę słodkowodnych ryb, znanych od kredy. Najlepiej poznani niegdysiejsi reprezentanci Paleonisciformes, jak *Cheirolepis* czy *Mimia* (Gardiner 1984) są umieszczani w osobnych rzędach, albo tylko klasyfikowani jako prymitywne Actinopterygii. Niewątpliwie paleoniskoidy dały początek wspomnianym wyżej szybko ewoluującym Neopterygii, a także wielu innym taksonom, których wzajemne powiązania ewolucyjne pozostają niejasne (Gardiner & Scheffer 1989, Lund et al. 1995). Nie wiadomo jednak, które paleoniskoidy są najbliższej spokrewnione (zawierają w sobie przodka) z Neopterygii.

Chondrostei wyodrębniono z paleoniskoidów jako pierwszą grupę, której monofiletyczność wydaje się nie budzić wątpliwości (Gardiner & Scheffer 1989). Odznaczają się one znacznym stopniem specjalizacji, i stosunkowo krótkim, sięgającym wstecz jury, zapisem kopalnym. Uważa się, że cechy charakterystyczne

dla tej grupy (np. redukcja łusek i znaczny udział chrząstki w budowie szkieletu osiowego, a także redukcja wielu skostnień w obrębie czaszki) mogły powstać na drodze pedomorfozy (Findeis 1997).

Ryby z rodziny Paleoniscidae, dość spójnej lecz opartej na symplezjomorfiach, reprezentują bardzo konserwatywną grupę Actinopterygii. Rodzina ta, nie doczekała się nowoczesnej rewizji i jest wciąż traktowana jako przejściowe zgrupowanie prymitywnych i konserwatywnych Actinopterygii. Konserwatyzm przejawia się w plezjomorfiach takich jak m.in. kość szczękowa o masywnej budowie, sięgająca daleko w tył czaszki poza oczodół i ściśle połączona z *praeoperculare*, duże oczodoly położone w przdzie czaszki i niewielka część nosowa, masywna żuchwa, pysk szeroki, liczne promienie branchiostegalne oraz ornamentowane kości skórnych czaszki. Schemat budowy czaszki skórnej (*dermatocranium*) hipotetycznego paleoniska, stworzony w czasach przedkladystycznych przez Westolla (1925), dobrze koresponduje z tym, co obecnie uważa się za plezjomorfie (na podstawie analizy grup zewnętrznych). Schemat ten opierał się głównie na cechach występujących u form dewońskich, a także u niektórych późniejszych Actinopterygii uważanych skądinąd za prymitywne. Część prymitywnych Actinopterygii zachowała pierwotny plan czaszki aż do kredy, pozostając przy drapieżniczym trybie życia. Inne paleoniskoidy podlegały zróżnicowaniu wskutek radiacji adaptujących je do różnych trybów życia, w tym odżywiania (skracanie szczęk, zmniejszanie szerokości pyska i tworzenie siły ssącej etc.). Na ogólnie plezjomorficzny plan budowy czaszki prymitywnych Actinopterygii nakłada się więc zmienność szczegółów, takich, jak proporcje kości, szczegóły przebiegu kanałów linii nabocznej oraz liczba kości występujących w czaszce seryjnie (np. branchiostegalii). Przystosowania te mają często charakter mozaikowy, co utrudnia odtwarzanie pokrewieństw. Uchwycenie ich w przypadku form mozaikowych może leżeć poza możliwościami kladystyki.

Próby rozwikłania pokrewieństw prymitywnych Actinopterygii w relacji przodek-potomek prowadzono w połowie XX wieku (Gardiner 1963, 1967), tworząc drzewa rodowe rodzin i rodzajów. Późniejsze analizy kladystyczne (Patterson 1982) dowiodły parafiletyczności wyznaczanych tą drogą grup, pokazując m.in., że wiele ryb uważanych za paleoniskoidy to w istocie różnie spokrewnieni krewni Neopterygii (Gardiner 1984). Wiele gatunków nie doczekało się jednak jeszcze nowoczesnej redeskrpcji, przez co nie zostało uwzględnione w analizach kladystycznych.

Dla rozwikłania pokrewieństw prymitywnych Actinopterygii istotne mogą okazać się takie formy młode stratygraficznie, które nawiązują swoją budową raczej do form dewońskich niż do Neopterygii. Mogą one wskazywać kierunki ewolucji Actinopterygii, odrębne od linii Neopterygii, ułatwiając rozpoznanie ich mało specyficznych wczesnych stadiów.

Zespół ryb osadów jeziornych Karatau (Kazachstan) na tle dokumentacji mezozoicznej paleoniskoidów

W jurajskich wodach paleoniskoidy były na ogół tak nieliczne, że mogą być uważane za swego rodzaju „żywe skamieniałości”. W osadach jury powszechne są już za to Teleostei. Nasza wiedza o rybach tego wieku opiera się na wieloletnich badaniach odsłonięć z terenu Europy, głównie Niemiec oraz Wielkiej Brytanii i Francji (Schaeffer & Patterson 1984). Do młodszych odkryć należą skamieniałości z Pinar del Rio, Cuba czy Cordillera de Domeyko, Chile (López 2008). Liczba przedstawicieli paleoniskoidów sięga w tych stanowiskach od kilku taksonów do zaledwie dwóch znanych z całej jury Gondwany (López 2008), oraz z przełomu jury i kredy Chin (Chang & Jin 1996). Niewielka liczba paleoniskoidów charakteryzuje nawet tak obfite w Actinopterygii stanowiska jak wczesnojurajskie morskie osady Lyme Regis (Gardiner 1967) z niemal 40 rozpoznanymi różnymi formami głównie jednak należącymi do zaawansowanych Neopterygii. W pozostałych jurajskich stanowiskach mamy najczęściej tylko jednego przedstawiciela paleoniskoidów, bez względu na to czy stanowisko obfituje w inne skamieniałości ryb (jak np. w Solnhofen, gdzie liczba rozpoznanych Actinopterygii sięga niemal 100), czy też nie.

Na tym tle zespół ryb ze środkowo lub późno jurajskiego stanowiska Karatau odznacza się odwróconą proporcją paleoniskoidów do Neopterygii, pod względem liczby osobników. Paleoniskoidy dominują, a znaleziska innych promieniopłetwych są sporadyczne (jedno na kilkaset szczątków paleoniskoidów; Hecker 1948). W osadach tych rozpoznano dwa gatunki paleoniskoidów, jeden należący do Chondrostei, oraz trzy gatunki bardziej zaawansowanych od nich reprezentantów Neopterygii.

Pteroniscus turkestanensis (Gorizdro-Kulczycka, 1926), jeden z paleoniskoidów z Karatau, zaliczany jest formalnie do rodziny Paleoniscidae, istniejącej od permu do jury. *Pteroniscus* zachowuje, właściwą palaeoniskoidom,

wrzecionowatą sylwetkę, przystosowaną do nektonicznego trybu życia, z heterocerkicznym ogonem, dużą głową i dużymi oczodołami usytuowanymi w przodzie czaszki. Szeroka horyzontalna paszcza z długą kością szczękową, wskazuje na drapieżnictwo. Kości skórne czaszki stanowią nadal zwartą okrywę, bez śladów redukcji kośćca w celu zwiększania mobilności elementów trzewioczaszki, jak to ma miejsce u większości Neopterygii. Kości skórne czaszki oraz ganoidowe łuski pokryte są ornamentacją.

Morrolepis aniscowitchi (Gorizdro-Kulczycka, 1926), to drugi z paleoniskoidów z Karatau. Reprezentuje on rodzinę Coccolepididae, która wyróżnia się wśród paleoniskoidów obecnością cienkich, okrągłych łusek typu amioidalnego (Schultze 1996) oraz niemal zupełnym brakiem ornamentacji kości skórných czaszki. Jej przedstawiciele znani są z utworów dolnej jury (jako jedne z najmłodszych paleoniskoidów) po dolną kredę z niemal wszystkich kontynentów (z wyjątkiem Afryki i Antarktydy), niektóre były słonowodne. W budowie czaszki przeważają tu elementy plezjomorficzne. Ta niewielka rodzina (dziesięć gatunków zaliczanych do czterech rodzajów; *Coccolepis*, *Morrolepis*, *Plesiococcolepis* oraz *Yalepis*), podobnie jak Paleoniscidae nie ma aktualnej diagnozy. Nie znane są też powiązania ewolucyjne między poszczególnymi rodzajami i gatunkami. Nowoczesnej redyskrypcji doczekał się do tej pory jedynie jeden gatunek *Coccolepis bucklandi* Agassiz, 1843 lecz nie został on do tej pory uwzględniony w analizach filogenetycznych paleoniskoidów. Oba gatunki paleoniskoidów z Karatau wykazują zróżnicowanie ontogenetyczne. Większość zmian w trakcie ontogenezy ma charakter izometryczny, co sugeruje, niewielką lub żadną zmianę w trybie życia tych zwierząt w trakcie rozwoju osobniczego.

Podsumowanie

Badania filogenetyczne wykonywane obecnie na ograniczonej liczbie bardzo odlegle spokrewnionych ze sobą rodzajów nie dają pełnego obrazu stosunków filogenetycznych wewnątrz całej grupy ryb promieniopłetwych. Brakuje rewizji poszczególnych gałęzi ewolucyjnych, takich jak Paleoniscidae i Coccolepididae i określenia ich statusu w obrębie tego, co kiedyś określano jako Paleonisciformes, a także statusu samych Paleonisciformes, które dziś uważane są za grupę parafiletyczną. Silnie konserwatywne rodzaje odznaczają się brakiem cech

specjalizacji, które by ilustrowały ich pokrewieństwa (ewentualne synapomorfie) i kierunek przemian ewolucyjnych. W braku cech nowych wskazaniem pokrewieństwa może być czasem swoista kombinacja cech plezjomorficznych.

Dominacja prymitywnych paleoniskoidów w zespole ryb ze środkowo i/lub późnojurajskiego jeziora Karatau sugeruje, że było ono przypuszczalnie słodkowodnym refugium dla tych konserwatywnych ryb. Fakt ten otwiera pole do spekulacji na temat zoogeograficznego pochodzenia i uwarunkowań środowiskowych i funkcjonalnych ryb tego zespołu. Brak współczesnych rewizji skamieniałości z utworów mezozoicznych Azji (Chang & Miao, 2004) decyduje o znacznym potencjale informacyjnym badanego aktualnie zespołu ryb z Karatau, gdyż wiele odkryć z tego obszaru pozostaje nadal poza zasięgiem badaczy.

Wybrane pozycje literatury po roku 2000:

Chang, M., and D. Miao. 2004. An overview of Mesozoic fishes in Asia; 535–563. W: Arratia, G. and Tintori, A. (red.), Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity. Dr. Friedrich Pfeil, München.

Cloutier, R. & Arratia, G. 2004. Early diversification of actinopterygians. 217-270. W: Arratia, G., Wilson, M. V. H. & Cloutier, R. (eds.) Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

Choo, B., Long, J.A. & Trinajstić, K. 2009. A new genus and species of basal actinopterygian fish from the Upper Devonian Gogo Formation of Western Australia. Acta Zoologica (Stockholm) 90 (Supplement 1). 194-210.

Choo, B. 2011. Revision of the actinopterygian genus *Mimipiscis* (= *Mimia*) from the Upper Devonian Gogo Formation of Western Australia and the interrelationships of the early Actinopterygii. Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh 102. 77-104.

Long, J. A., Choo, B. & Young, G. 2008. A new basal actinopterygian fish from the Middle Devonian Aztec Siltstone of Antarctica. Antarctic Science 20. 393-412.

Schultze, H.-P. & Cumbaa, S. L. 2001. *Dialipina* and the characters of basal actinopterygians. W: Ahlberg, P. E. (red.). Major events in early vertebrate evolution. palaeontology, phylogeny, genetics and development. Taylor and Francis, London. 316-332

Wybrane aspekty filogenezy żółwi ze szczególnym uwzględnieniem różnicowania pancerza

Tomasz Szczygielski SGGW wydz. Rolnictwa i Biologii, t.szczygielski@mailplus.p

Klasyczny pogląd na filogenezę żółwi

Choć monofiletyczność żółwi nie podlega dyskusji i pokrewieństwa w obrębie tej grupy nie wzbudzają takich kontrowersji jak temat jej pochodzenia, to również w tej materii na przestrzeni czasu następują pewne zmiany poglądów, wiążące się między innymi z wprowadzaniem nowych technik badawczych. Zasadniczo jednak przez długi czas wygląd drzewa rodowego żółwi był stosunkowo konserwatywny.

Żółwie swój początek miały w późnym triasie, kiedy to znane są już zwierzęta o dość zaawansowanych specjalizacjach, przede wszystkim dotyczących pancerza. Stosunkowo szybko jednak linia ewolucyjna tych gadów rozdzieliła się na dwie (Cryptodira i Pleurodira, tworzące razem kład Casichelydia), których przedstawiciele istnieją do dziś. Podział ten został wprowadzony na podstawie różnic morfologicznych, dotyczących przede wszystkim cech czaszki i miednicy.

Podczas gdy u prymitywnych żółwi mięśnie przywodzące żuchwę biegły mniej więcej prostopadle do niej, nieco dorso-kaudalnie, u Casichelydia wytworzył się aparat bloczkowy – struktura optymalizująca pracę mięśni i zwiększająca siłę zgryzu. Mechanizm ten rozwinął się na dwa sposoby u obu kładów wchodzących w skład Casichelydia, ale jego sposób działania jest podobny – mięśnie biegną od żuchwy do bloczka pod dużym kątem, opierają się o niego, zaginają i pod zmienionym kątem biegną dorso-kaudalnie do miejsc zaczepów. U Cryptodira miejscem oparcia dla mięśni jest przednia powierzchnia puszki słuchowej, u Pleurodira z kolei – wyrostek boczny kości skrzydłowej. Oprócz tego różnice dotyczą sposobu połączenia podniebienia z puszką mózgową. U Pleurodira sięga do niej wyrostek kości czworobocznej, u Cryptodira zaś kość skrzydłowa zrosnięta z kością podstawno-klinową, obecna też jest kość nadskrzydłowa. Pierwsze żółwie, o konstrukcji czaszki charakterystycznej dla Cryptodira znane są z późnej jury (choć już we wczesnej jurze *Kayentachelys* miał aparat bloczkowy na bazie puszki słuchowej), zaś czaszka Pleurodira pojawiła się we wczesnej kredzie.

Miednica u Pleurodira jest zrosnięta zarówno z plastronem, jak i karapaksem. Stan taki pojawił się już w późnym triasie (*Proterochersis*). U Cryptodira kości miednicy nie zrastają się z plastronem.

Kolejną ważną cechą rozróżniającą Cryptodira i Pleurodira (od której zresztą obie grupy wzięły swe nazwy), pojawiającą się jednak dopiero w późnej kredzie, jest sposób wygięcia szyi podczas chowania głowy pod pancerz. Wiąże się z tym oczywiście też odpowiednie adaptacje kręgów szyjnych, które są łatwo obserwowalne w stanie kopalnym. Cryptodira (żółwie skrytoszyjne) zdolne są do

zginania szyi w płaszczyźnie grzbietobrzuszej, na kształt podobny do litery „S”, w czym biorą udział specjalne, zawiasowate i spłaszczone połączenia między niektórymi kręgami szyjnymi oraz między ósmym kręgiem szyjnym i pierwszym tułowiowym. U Pleurodira (żółwi bokoszyjnych) wygięcia następują z kolei horyzontalnie, połączenia międzykręgowy mają zaś kształt panewkowaty.

Tradycyjnie, ze względu na wczesne pojawienie się niektórych specyficznych cech (już w późnym triasie), przyjmowało się wczesne, równoczesne wydzielenie się obu omawianych grup, zaś za ich najstarszych znanych przedstawicieli uznawano wspomniane już rodzaje *Proterochersis* (Pleurodira) i *Kayentachelys* (Cryptodira). Nowe analizy wskazują jednak, że dywergencja w obrębie Casichelydia nie musiała wcale zajść tak wcześnie, jak do tej pory sądzono, zaś rozgraniczenie między Pleurodira i Cryptodira niekoniecznie jest tak ostre.

Aktualne spojrzenie na filogenezę żółwi

Choć intuicja przeczy raczej jednorodnemu pochodzeniu mechanizmu bloczkowego (mięśnie opierają się na strukturach niehomologicznych, tworzonych przez inne kości, zaś stan pośredni jest trudny do wyobrażenia), to bardziej kompleksowe rozważenie problemu skutkuje wnioskiem, że w gruncie rzeczy nie ma mechanicznych ani funkcjonalnych przeciwwskazań by struktury te u obu kładów Casichelydia miały wspólne początki. Przy założeniu, że ewolucja bloczka początkowo poszła w kierunku stanu takiego, jak u Cryptodira (mięśnie przywodzące żuchwę opierały się o puszkę uszną) i wyobrażeniu sobie hipotetycznego stadium pośredniego, u którego wytworzył się dodatkowo wyrostek na kości skrzydłowej (zatem mięśnie ugięły się w dwóch miejscach), można z łatwością wyprowadzić stan taki, jak u Pleurodira (z mięśniami podpieranymi wyłącznie przez wyrostek kości skrzydłowej). Taki kierunek przemian tłumaczyłby późniejsze pojawienie się czaszki pleurodirowej w zapisie kopalnym.

Również najnowsza w tej chwili, przeprowadzona przez Aquetina (2012), analiza cech morfologicznych prezentuje topologię różniącą się od klasycznego wyobrażenia. Po pierwsze, podobnie jak w licznych innych opracowaniach, pień drzewa filogenetycznego jest znacznie dłuższy, a Casichelydia pojawiają się znacznie później. *Proterochersis* i *Kayentachelys* zajmują pozycję bazalną na zewnątrz Casichelydia, a nie wśród kolejno Pleurodira i Cryptodira jako ich najstarsi

przedstawiciele. W dodatku pozycja *Proterochersis* jest niepewna – znajduje się on w politonii z *Proganochelys* i pozostałymi żółwiami (wyluczając *Odontochelys semitestacea*, będącym bez wątpienia najbardziej bazalnym z Testudines). Wynika to zapewne z faktu, że w plastronach zarówno *Proterochersis* jak i *Odontochelys* obecne są dwie pary elementów mezoplastralnych (u *Proganochelys* tylko jedna para), podczas gdy pozostałe cechy anatomii sprawiają wrażenie bardziej zaawansowanych niż u *Proganochelys*). Po drugie, kladogram nie pokazuje wyraźnej dychotomii między Pleurodira i Cryptodira. Żółwie bokoszyjne znajdują się w politonii z czterema grupami należącymi do żółwi skrytoszyjnych. Jest to zapewne skutkiem niewielkiej liczby taksonów reprezentujących Pleurodira i homoplazjami między dzisiejszymi przedstawicielami obu grup Casichelydia (po usunięciu z analizy dzisiejszych Pleurodira drzewo przyjmuje nieco bardziej tradycyjną formę), ale sugeruje także, że znaczna część cech, do tej pory wykorzystywanych do bezspornego rozróżniania Pleurodira i Cryptodira, w konfrontacji z niedawnymi znaleziskami okazuje się niespecyficzna. Interesujące jest również wyrzucenie Meiolaniidae (które swego czasu uznawane były za przynależne do Cryptodira) poza Casichelydia (a zatem uznane zostały za żółwie bazalne, co sugeruje wyjątkowo długie współistnienie tej grupy z żółwiami nowoczesnymi – znaleziska Meiolaniidae znane są nawet z czwartorzędu).

Adaptacje i przekształcenia pancerza

Choć pancerz u niemal wszystkich żółwi jest złożony z tych samych, rozpoznawalnych elementów, nierzadkie są także odstępstwa od normy. Można zauważyć, że karapaks jest nieco mniej konserwatywny niż plastron. Największe zróżnicowanie dotyczy elementów nie związanych z homologami kości występujących u innych owodniowców, przede wszystkim kości obrzeżnych (*peripheralia*). U większości żółwi z jednej strony karapaksu jest jedenaście kości obrzeżnych, ciągnących się od kości karkowej do pośladkowej. Jednak u *Proganochelys* i *Proterochersis* jest ich więcej, zaś u Kinosternidae, Carettochelyidae i *Peltochelys* jest ich zaledwie po dziesięć na stronę, u większości Trionychidae nie ma ich z kolei w ogóle, podobnie jak kości pośladkowej (*pygale*) i nadpośladkowych (*suprapygalia*). Choć kości żebrowe (*costalia*) u niemal wszystkich żółwi występują w liczbie ośmiu, u niektórych (np. *Proganochelys*, *Condorchelys* i *Kayentachelys*) jest

ich 9 (prawdopodobnie tyle samo jest też kości kręgowych – *neuralia*). Zmianom liczby kości karapaksu mogą także towarzyszyć zmiany we wzorze płytek keratynowych, mogą być one także niezależne od siebie. Tak więc np. u *Proterochersis* i *Proganochelys* zwiększona jest liczba płytek krańcowych (*marginalia*). Rodzaje te charakteryzują się także obecnością płytek nadbrzeżnych (*supramarginalia*), dzieląc tę cechę między innymi z jurajskim *Platychelys* i dzisiejszym *Macrochelys*. U *Proganochelys* zmniejszona jest też liczba płytek kręgowych (*neuralia* – z 5 do 4). Modyfikacje plastronu obejmują między innymi brak entoplastronu u Kinosternidae i obecnością płytek śródgardłowych (*intergularia*) u niektórych kinosternidów i cheloniidów. Można także wymienić brak (u współczesnych nam Cryptodira) albo obecność jednej (np. u niektórych dzisiejszych Pleurodira) lub dwóch par (np. u *Odontochelys* i *Proterochersis*) mesoplastrów – u prymitywnych żółwi elementy te leżące po obu stronach plastronu stykały się ze sobą na jego środku, u współczesnych znajdują się jedynie przy moście pancerza i nie rozdzielają do końca hyo- i hipoplastronu. W filogenezie można także zaobserwować zróżnicowaną budowę mostu, łączącego karapaks z plastronem.

Interesującym przykładem zmian pancerza w ciągu historii ewolucyjnej mogą być żółwie miękkoskorupowe z rodziny żółwiakowatych (Trionychidae). Ich pancerz (zarówno karapaks, jak i plastron) uległ redukcji, czego wynikiem jest utrata większości struktur budujących krawędź karapaksu (wystają wolne końce żeber) i połączenia kostnego między plastronem i karapaksem oraz keratynowej powłoki zewnętrznej. Zwiększa to elastyczność pancerza i prawdopodobnie ułatwia pływanie oraz kopanie w mule dennym. Spośród Trionychidae dwa rodzaje są jednak wyjątkowe pod względem struktury pancerza. *Lissemys* i *Cyclanorbis* mają bowiem dodatkowy element kostny – kość przedkarkową (*prenuchale*), niehomologiczną z żadną strukturą występującą u innych rodzajów żółwi i nie zrosniętą z resztą karapaksu. Dodatkowo u *Lissemys* występują struktury przypominające kości obrzeżne innych żółwi, ale znajdujące się tylko w tylnej części skorupy – tylne skostnienia obrzeżne (*posteriori peripheral ossicles* – PPOs). Ich homologia z właściwymi kośćmi obrzeżnymi jest dyskusyjna. Pomimo, że znajdują się w tym samym regionie, powstają według podobnego mechanizmu, a ich histologia nie odbiega od pozostałych elementów, mają kilka cech specyficznych. Nie są połączone z kośćmi żebrowymi, nie zachowują typowego stosunku ilościowego do tych kości, nie tworzą szwów między sobą nawzajem (choć w ontogenezie część z tych

elementów ulega fuzji, uzyskując niekiedy stosunkowo duże wymiary – zwłaszcza dotyczy się to przednich PPO u *Lissemys punctata*). Funkcjonalne znaczenie tych tworów staje się jasne w czasie obserwacji żywych osobników – luźno połączone z większą częścią pancerza, zatopione w skórze skostnienia opadają gdy żółw chowa pod nim głowę i kończyny, zasłaniając częściowo dostęp do jego ciała. Choć redukcja liczby kości obrzeżnych nie jest rzadka, a u Carettochelyidae (najbliżej spokrewnionych z Trionychidae) ponadto następuje ich oddzielenie się od kości żebrowych, to najbardziej bazalni przedstawiciele Trionychidae nie mają PPO. Sugeruje to więc raczej na rozwojową naturę homologii diskutowanych struktur. Prawdopodobnie szlaki rozwojowe obecne u większości żółwi uległy dezaktywacji u żółwiakowatych, a następnie ponownemu aktywowaniu, w nieco zmienionej formie u *Lissemys*.

Mechanizmy zawiasowe, dzięki swojej prostocie, zostały wytworzone także u innych grup żółwi, także tych, u których redukcja pancerza nie nastąpiła albo jest mniejsza niż u żółwiakowatych. Zawiasy pomiędzy elementami plastronu znaleźć więc można u rodzajów *Terrapene* (Emydidae) i *Cuora* (Bataguridae) oraz w rodzinie Kinosternidae. W karapaksie natomiast są obecne u przedstawicieli Pelomedusidae, Chelydridae i u rodzaju *Kinixys* (Testudinidae).

Nie sposób omawiać modyfikacji pancerza Testudines bez wspomnienia o jego niemal całkowitej redukcji u żółwi skórzastych (Dermochelyidae). Elementy typowe dla żółwi uległy niemal całkowitej utracie (z karapaksu pozostała jedynie kość karkowa i nieznacznie tylko rozszerzone żebra, z plastronu – prętowate twory), a zamiast nich na grzbiecie zwierzęcia pojawiła się wtórna powłoka z mozaiki tysięcy drobnych skostnień skórnych. Warta wspomnienia jest też modyfikacja struktury histologicznej kośćca – istoty zbita i gąbczasta stały się homogeniczne i niemal nierozróżnialne, co jest oczywistą metodą obniżenia gęstości tkanki.

Zasadniczo uznać można, że redukcja pancerza związana jest z adaptacją do środowiska wodnego. Jej stopień zazwyczaj pośrednio odpowiada stopniowi przystosowania do życia w wodzie i nierzadko obserwuje się korelację między nim a przekształceniami kończyn. Histologia pancerza niesie ze sobą sygnał filogenetyczny i może być do pewnego stopnia wykorzystywana w celach taksonomicznych, ale czynniki funkcjonalne i ekologiczne są nadrzędne i mogą ów sygnał nadpisywać.

Wczesna historia czworonogów wg Robert Carrolla “The Rise of Amphibians. 365 Million Years of Evolution”

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

Mimo znacznego postępu badań nad wczesną historią Tetrapodomorpha w ciągu ostatnich dziesięcioleci, dokumentacja tego odcinka filogenezy jest wciąż nieciągła.

Luka, która oddziela późnofameńskie czworonogi od pierwszych karbońskich, zachowanych w turneju (Horton Bluff, Nowa Szkocja, Am. Płn.) w postaci śladów i oddzielnych kości, to ok 10Ma, a więcej szczątków pojawia się dopiero 20Ma później. Ta trwająca w sumie 30 milionów lat luka w zapisie kopalnym czworonogów została nazwana luką Romera (Romer's Gap). W późnym karbonie mamy już ok. 14 dobrze odróżniających się linii czworonogów. Dokumentują one eksplozję ewolucyjną, która musiała mieć miejsce we wczesnym karbonie. Już najwcześniejsze, turnejskie, szczątki pokazują duże zróżnicowanie fauny czworonogów w tym czasie. Luka Romera zapełnia się bardzo powoli, głównie już w XXI w.

Pierwsze znane szkielety należą do t.zw. **Whatcheeridae**. Należą do nich **Pederpes** (turnej, Dumbarton, Szkocja, 1 szkielet) i **Whatcheeria** (wizen, Delta, stan Iowa, tysiące okazów). **Ossinodus**, ?równoczesowy z Whatcheeria pochodzi z Australii wskazując na światowe rozprzestrzenienie wczesnych czworonogów w tym czasie. Wszystkie whatcheeridy są rozmiarów ok. 1 m długości i budowy typowej dla labiryntodontów, o dużej głowie w stosunku do ciała i ornamentowanej czaszce. Różnią się od innych labiryntodontów m.in. wykresem oczodołu. Ale już w środkowym wizenie pojawiają się węzowato wydłużone, **beznogie** Aistopoda, (**Lethiscus**, dł. **50cm, Wardi Szkocja**). Inny typ morfologiczny reprezentuje nieznacznie młodszą wizeńska (Cheese Bay, Szkocja) **Casineria** - pojedynczy bezgłowy szkielecik, długości zaledwie 80mm, przy dobrym skostnieniu).

Paradoksalnie, wyspecjalizowane Aistopoda wyprzedzają większość grup prymitywnych w zapisie kopalnym. Aistopoda to jedna z grup o kręgach typu lepospondylowego, o jednoelementowej budowie szpulowatego centrum (obecnie uważane za pleurocentrum). Do lepospondyli zalicza się wyspecjalizowane grupy małych czworonogów, znane gł. z górnego karbonu i dolnego permu, takie jak

Nectridea i Microsauria, Aistopoda, oraz, Adelospondyli znane z późnego wizenu po namur, ze Szkocji i Lysorophia od Westfalu po perm, zarówno z W. Brytanii jak i Ameryki pñ. (n.p Mazon Creek). Adelospondyli beznogie, Lysorophia o bardzo małych kończynach, .dziela z Aistopoda węzowe kształty i redukcję kończyn. Te podobieństwa uważane są za konwergencję, na co wskazują drastyczne różnice w budowie i tendencjach ewolucyjnych czaszki.

Wydłużenie ciała i redukcję kończyn spotyka się często w różnych grupach płazów karbońskich, takich jak colosteidy, embolomeri, mikrozaury Zjawiska te związane są ze sobą na gruncie morfogenezy, ale wiodącą rolę ogrywiają adaptacje lokomotoryczne. Inny typ lokomotoryczny reprezentują Nectridea, u których wydłużenie dotyczy nie tułowia lecz ogona, który, spłaszczony dwubocznie, był organem napędowym. Wszystkie lepospondyle reprezentują boczny kierunek rozwoju a ich powiązania z innymi czworonogami pozostają niejasne.

Proces ulądowienia wczesnych czworonogów przejawia się m.in. wydłużeniem przedniej części czaszki (rozwój węchu), powiększaniem oczodołów i skracaniem tylnej części czaszki, w związku z redukcją części skrzelowej i połączenia z obręczą. Przejawia się to zmianami relacji pomiędzy poszczególnymi kośćmi w tym rejonie, które nie są jedynie geometrycznymi przesunięciami lecz świadczą o głębokich przemianach architektonicznych czaszki postępujących w różnym tempie. Skracanie postparietalii może skutkować zerwaniem pierwotnego kontaktu z supratemporale, a przekształcenie kontaktu dachu czaszki z okolicą policzkową czaszki wiąże się z zachowaniem lub zanikiem pierwotnej ruchomości okolicy wieczkowej i ewentualną utratą intertemporale. Redukcja i zmiany relacji między tymi kośćmi przebiegają równolegle w różnych liniach w zmiennym tempie przyczyniając się do mozaikowości wczesnych czworonogów. Z przekształceniami tylnej części czaszki wiąże się także przesuwanie się stawu szczękowego do przodu względem jego położenia u rybich przodków. Obecność grzbietowego wyrostka na ilium, niekompletny zrost intercentrów i nieskostniałe pleurocentra, struna grzbietowa wchodząca do czaszki to plezjomorfie, które ulegają w różnym tempie unowocześnieniu w trakcie filogenezy wczesnych czworonogów..

Typowe mozaikowe bazalne linie ewolucyjne labiryntodontów należące do fauny karbońskiej, znane od górnego wizenu poprzez westfal, to **Colosteidae i**

Bafetidae. Obie te grupy zachowują cały zestaw cech plezjomorficznych: dostatecznie duże postparietalia, zachowne intertemporale (utracone przez ichtiostegidy), kłopotobne zęby na zewnętrznych kościach podniebienia, ornamentację i system linii bocznej i słabo skostniałe kończyny. Swoiste cechy **kolosteidów** to kły na premaxillach i prefrontale sięgające nozdrzy.

Bafetidy (czaszka dł 30cm) różnią się od innych labiryntodontów charakterystycznie wyciętym oczodołem (gruczoły? mięśnie?), co uznaje się za ich synapomorfie. Ich dach czaszki zachowuje nieco inny zestaw plesiomorfii n.p. internasale), który sam w sobie może wskazywać na monofiletizm.

Do wachlarza zmienności środkowo karbońskich czworonogów należy dodać tak aberrantne formy jak **Crassigyrinus** (30 cm dł czaszki) z przełomu wizenu i namuru, obligatoryjnie wodny, rybokształny drapieжник o szczątkowych kończynach i uzębionym podniebieniu oraz **Spaticephalus** z namuru, oba gł. ze Szkocji, Ameryki płn. **Spaticephalus** uchodzi za b. wyspecjalizowanego bafetida o płaskiej czaszce, oczodołach przesuniętych daleko do tyłu i ku sobie i specyficznym uzębieniu, któremu przypisuje się funkcje cedzące.

Z perspektywy mezozoicznej najbardziej interesujące są temnospondyle (także przy założeniu, że z nich wywodzą się Lissamphibia) oraz owodniowce. Temnospondyli były panującą grupą płazów począwszy od westfalu do końca triasu. Od westfalu do wczesnego permu włącznie występowały w czterech zróżnicowanych grupach zajmując różne nisze ekologiczne od wodnych lub półwodnych do lądowych, osiągając rozmiary od średnich do dużych (od 1,5m do 3m dł). W późnym permie rola ich maleje, pozostają głównie dwie grupy wodne (1) Archegosauroidea (znane dopiero od permu), z których wywodzą się stereospondyle oraz (2) Dissorhophoidea, z których z kolei wyprowadza się zwykle Lissamphibia.

Do lat dziewięćdziesiątych najstarszym niewątpliwym temnospondylem był *Dendrerpeton* z westfalu Joggins Am płn. (opisany przez Romera w czterdziestych latach). Obecnie wiązany z tą linią jest **Balanerpeton** (ok. 15 cm dł), znany z ok 30 okazów z górnego wizenu East Kirkton (Szkocja).

W czaszce **Balanerpeton** znikła pierwotna ruchomość policzkowa, a powstało nowe, najwcześniejsze prawdziwe wcięcie uszne związane z błoną bębenkową. Pogląd ten opiera się gł. na rozmiarach i delikatnej budowie strzemiączka (4,5mm), ponieważ małe rozmiary są warunkiem przekazywania przez tę kość fal o dużej częstotliwości przenoszonych przez powietrze. W odróżnieniu od

temnospondyli wszystkie paleozoiczne płazy, u których kość ta jest znana, oprócz Seymourii, miały masywne strzemiączko.

Zgodnie z obecną wiedzą ucho środkowe typowe dla lądowców powstało co najmniej trzykrotnie, u temnospondyli, gadów ssakokształtnych i diapsydów (ale także u Seymouriamorpha). Pierwotne położenie hyomandibulare predestynowało tę kość do roli przekaźnika drgań do ucha wewnętrznego. Było ono przyczyną rozwoju równoległego ucha środkowego.

Balanerpeton ma typowe dla z temnospondyli, szerokie przestrzenie międzyskrzydłowe, których rozwój wiąże się przypuszczalnie na wzrostem udziału pompy gębowej w oddychaniu, poprzez zwiększenie elastyczności podniebienia. Specyficzna budowa stawu bazipterygoidowego wyklucza ruchomość, co stanowi preludium do całkowitego zarośnięcia tego stawu u stereospondyli. Te ważne symapomorfie temnospondyli kontrastują z prymitywnym kształtem pterygoidów w innych grupach czworonogów (w szczególności antrakozaurów i wczesnych owodniowców), u których zachowuje się także ruchomość bazikranialna.

Balanerpeton ma kręgi rachitomowe, cztery palce ręki, o charakterystycznej dla temnospondyli formule palcowej 2233, ilium w postaci pojedynczego wyrostka tylnego (wcześnie zredukowany wyrostek grzbietowy).

W bogatym materiale z East Kirkton znajduje się larwa *Balanerpeton*, (najstarsza znana larwa płazia), która demonstruje kolejność skostnienia – najpierw kości skórne, potem zastępcze, w tym kręgi - co jest cechą rozwoju u Lissamphibia i argumentem za ich temnospondyłowymi korzeniami.

W filogenezie wczesnych czworonogów dwie cechy podlegały zdecydowanej dywergencji: budowa kręgu i formuła palcowa. Temnospondyli dziedziczą rachitomowy typ kręgu o przewadze intercentrum po rybich tetrapodomorfach, lecz mają zredukowaną liczbę palców ręki i formułę 2233. Antrakozaurowie dzielą wiele cech, w tym wzrost udziału pleurocentrum w budowie trzonów, postępujący równolegle w różnych grupach antrakozaurów, w różnym tempie i formułę palcową (23453 lub 4) z Amniota, z którymi łączone bywają w grupę **Reptiliomorpha** (Panchen and Smithson 1988). Do niedawna Antrakozaurowie uważane były za grupę wyjściową, macierzystą, a obecnie za równoległą do Amniota.

Owodniowce (Amniota) pojawiają się w zapisie kopalnym dopiero w weszalu ale, zdaniem Carrolla, należy z nimi wiązać rodzaj *Casineria* ze śr wizeny oraz fameński *Tulerpeton* (wskazywany także jako potencjalny krewny antrakozaurów), co

stwarzałoby niejaką ciągłość przez lukę Romera. *Casineria* to zwierzę b. małych rozmiarów, o formule palcowej 23454 i kręgach o przewadze pleurocentrum

Anthracozaury znane są gł. z późnego karbonu i wczesnego permu, z g. wizenu (*Eoherpeton* Glimerton, Szkocja). Za pokrewieństwem z owodniowcami przemawia także budowa tylnej części czaszki o skróconych postparietaliach ale długo zachowującej się strefie ruchomości między dachem czaszki a okolicą policzkową, oddzielonych pierwotnym wcięciem usznym z zachowanym w spiraculum w jego przednim kącie. Z wyjątkiem Seymouriamorpha mają masywny stapes. *Eoherpeton* był zwierzęciem lądowym, ale w późniejszej filogenezie antrakozaurów (n.p. gł. późno-karbońskich antrakozaurów embolomerycznych) przeważają przystosowania wodne. Carroll zwraca uwagę na podobieństwo kości ramiennej *Eoherpetona* do izolowanych kości z Horton z Tournaisianu i fameńskiego *Tullerpetona*, sugerując w ten sposób wielką archaiczność antrakozaurów.

W historii badań nad wczesnymi czworonogami kolejni przedstawiciele czworonogów łączeni z pochodzeniem Amniota to: Seymouriamorpha, zdecydowanie lądowe, szeroko rozprzestrzenione we wczesnym permie Ameryki płn. i Europy (Ameryki płn. Germany, Czech.), Diadectomorpha i Limnoscelidae. Wszystko to grupy wyspecjalizowane, mozaikowe i późne, bo gł. permskie. Seymouriamorpha, obejmują także grupy wodne (Discosauriscidae), u których znane są stadia larwalne.

Kolejni kandydaci na grupy siostrzane Amniota to małe antrakozauury z rodziny **Gephyrostegidae** z namuru i westfalu różnych stanowisk z Europy i Ameryki płn., oraz ***Westlothiana*** z g. wizenu East Kirkton opisana w 1994 jako „stem amniotan”. Mała, jaszczurko-kształtna *Westlothiana* odznacza się smukłą kością ramienną, silnie zintegrowanymi kręgami typu gadziego, obszernym dołem skroniowym i brakiem wcięcia usznego, jest także starsza od gephyrostegidów.

Rezultatem badań nad tymi małymi czworonogami, uznanymi w końcu za antrakozauury, pod kątem ich pokrewieństwa z owodniowcami, była koncepcja Carrolla powstania owodniowców drogą miniaturyzacji. Miniaturyzacja związana była z owadożernością, skorelowaną ze zmianami aparatu szczękowego. Umożliwiła ona równocześnie powstanie jaja owodniowego, ponieważ rozmiary jaja związane są z rozmiarami zwierzęcia, które je znosi. Tylko b. małe jaja bezowodniowe mogły rozwijać się na lądzie, ze względu na korzystny stosunek powierzchni do objętości. Małe rozmiary pra-owodniowców wiązały się więc z funkcjami rozmnażania i odżywiania w jeden kompleks przystosowawczy, który spowodował ich sukces

ewolucyjny Zmiany aparatu szczękowego towarzyszące powstaniu owodniowców polegały na zróżnicowaniu umięśnienia szczękowego i rozroście jego części skroniowej. T.zw. KI (kinetic inertial system) system odziedziczony przez labiryntodonty po rybach, polegający na tym, że największy potencjał mają szczęki rozwarte (większość mięśni przyczepia się blisko stawu szczękowego) zmienia się w SP system (static pressure system), w którym tylko część (m. pterygoideus) ma pierwotny przebieg, ale jego przyczep wędruje na grzebień zwany kryzą skrzydłowa (synapomorfia owodniowców). Reszta mięśnia adduktora ustawia się prawie prostopadle do szczęki, tak, że może on pracować przy przymkniętych szczękach (miażdżenie). Całkowity brak wcięcia usznego, czyli wyrównanie tylnej krawędzi czaszki u owodniowców - prawdopodobny efekt powiększenia ku tyłowi jamy dla mięśni skroniowych, mogło stanowić element hamujący rozwój ucha środkowego (impedance-matching system).

Małe rozmiary najwcześniejszych znanych owodniowców *Hylonomus* i *Palaeothyris* z najniższego westfalu z Joggins z Nowej Szkocji są spektakularnym potwierdzeniem koncepcji Carrola. Rodzaje te to dobrze skostniałe kilkunastocentymetrowe owodniowce. Do koncepcji tej pasuje także wizeńska *Casineria*

Podsumowanie: filogenetyka wg Carrola

Dawny podział płazów wywodzący się z XIX w od Mialla (1875) i Zittela (1890) funkcjonujący przez długie lata (Romer 1966, Carrola 1988), sugerował podział na dwie linie ewolucyjne labiryntodonty i lepospondyle, w domyśle monofiletyczne. Bardziej nowoczesny podział Tetrapoda pierwszy raz wyartykułowany przez Panchena i Smithsona (1988), także w zarysie dwudzielny, przebiega w poprzek pierwszego, oddzielając płazie czworonogi Batrachomorpha od gadzich Reptiliomorpha, przy czym oddzielne linie lepospondylii znajdują się wśród grup bazalnych. Podział ten jest już wynikiem zastosowania, począwszy od lat 70-tych XXw metody kladystycznej, która wywodzi się od Henniga (1966). Metoda ta przeszła jednak w czasie daleko idącą metamorfozę w związku z rosnącą ilością informacji i możliwością, a także koniecznością zastosowania komputerów. W związku z tym mamy obecnie do czynienia z kladystyką numeryczną, która niebezpiecznie przesuwają się w kierunku fenetyki, czyli bada rozkład wszystkich możliwych stanów cech w jak największej liczbie taksonów.

Założeniem fenetyki było matematyczne porządkowanie jak największych macierzy bez zamiaru odkrywania związków filogenetycznych i bez żadnych warunków wstępnych (Sneath i Sokal 1973). W uzyskanych metodami numerycznymi dendrogramach oczywiście zawarty jest pewien sens filogenetyczny, jest on jednak zatarty przez ogromną ilość szumu informacyjnego. Carroll wskazuje na fakt, że stosunkowo mała liczba specyficznych innowacji może odzwierciedlać wspólne pochodzenie, w odróżnieniu od dużej liczby dywergencji (autapomorfii) i homoplazji. Postuluje więc powrót do oryginalnej filozofii hennigowskiej (kladystyki), która w odróżnieniu od tradycyjnej taksonomii i fenetyki, opiera się na tych właśnie unikatowych dywergencjach.

Podobnie jak wielu krytyków t.zw. kladyzmu, czyli obecnie stosowanych metod określanych tą nazwą, opartych na programie PAUP, Carroll (2009 rozdział 5) krytykuje istnienie niezgodności pomiędzy kladogramami uzyskanymi przez różnych autorów w oparciu o różne macierze, mimo że kladogramy te wybrane zostały jako najlepsze na zasadzie oszczędności przy zastosowaniu poprawnych technik. Odpowiadając na tę krytykę należy przypomnieć, że kladogramy są tylko hipotezami roboczymi a porównywanie kladogramów różnej generacji jest równoznaczne z ich testowaniem. Ostrożny, przemyślany dobór cech do analizy w oparciu o zasadę grup zewnętrznych zbliża kladogramy do schematów filogenetycznych, podczas gdy mnożenie losowo dobranych cech sprawia, że uzyskane kladogramy pokazują głównie rozkład tych cech w badanej grupie taksonów.

Przedmiotem zainteresowania badacza powinno być z jednej strony **to, co w tych kladogramach się powtarza**, z drugiej **to co się w nich różni** wskazując tym samym newralgiczne punkty analizy do dalszych badań.

Literatura

Carroll, R. 2009. "The Rise of Amphibians. 365 Million Years of Evolution" The Johns Hopkins University Press

Panchen, A. L. i Smithson, T. R. (1988) The relationships of the earliest tetrapods in The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Volume 1. Amphibians, Reptiles and Birds (ed. M.J Benton) Systematics Association Special volume 356A, Clarendon Press, Oxford pp. 1-32.

Sneath, H.A, i Sokal, R. R. 1973. Numerical taxonomy The principle and practice of numerical classification. W.H. Freeman and company San Francisco

