

Literatura uzupełniająca do rozdziału 6.1

- Cappetta H. 1987. Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. W: Schultze H.-P. (red.), *Handbook of Paleichthyology, tom 3B*. Gustav Fischer, Stuttgart. 193 s.
- Compagno L. (red.) 1999. *Rekiny*. CIBET, Warszawa. 160 s.
- Ginter M., Hampe O. i Duffin C.J. 2010. Chondrichthyes. Paleozoic Elasmobranchii: Teeth. W: Schultze H.-P. (red.), *Handbook of Paleichthyology, tom 3D*. Dr. Friedrich Pfeil, Monachium. 168 s.
- Zangerl R. 1981. Chondrichthyes I. Paleozoic Elasmobranchii. W: Schultze H.-P. (red.), *Handbook of Paleichthyology, tom 3A*. Gustav Fischer, Stuttgart–Nowy Jork. 115 s.

6.2. Podgromada EUCHONDROCEPHALI – chrzęstnogłowe

gr. *eu* – właściwy + gr. *chondros* – chrząstka + gr. *kephale* – głowa
Zasięg stratygraficzny: dewon górny–dziś

6.2.1. Wiadomości ogólne

Wśród dzisiejszych faun chrzęstnogłowe są reprezentowane przez jeden tylko rząd – Chimaeriformes (chimery) z nadrzędu Holocephali, czyli zrosłogłowych. Charakteryzują się one daleko posuniętym zrośnięciem chrzęstnych elementów czaszki oraz uproszczeniem uzębienia, które składa się z niewielu płytek zębowych. Szkielet pierwotnych chrzęstnogłowych nie musiał być tak zespolony jak u dzisiejszych chimer, a uzębienie, nawet u zrosłogłowych, mogło w części lub całkowicie składać się z oddzielnych rodzin zębowych i zębów. Prawie u wszystkich chrzęstnogłowych było to uzębienie kruszące bądź miażdżące, a zęby i płytki zębowe były zaopatrzone w warstwę zębiny rurkowatej, szczególnie odpornej na ściskanie i ścieranie.

Ze względu na swoją masywną budowę i charakter tkanek mineralnych, elementy uzębienia chrzęstnogłowych szczególnie dobrze zachowują się w stanie kopalnym, natomiast potencjał fosylizacyjny ich śródszkieletu nie jest wyższy niż u pozostałych chrzęstnoszkieletowych. W związku z tym, ponieważ znaczna część przedstawicieli tej grupy żyła na płytkich platformach węglanowych, gdzie na skutek obecności padlinożerców, wysokiej energii i natlenienia wód chrząstka ulega szybkiej destrukcji, stosunek liczby gatunków wyróżnionych na podstawie zębów i płytek zębowych do gatunków ze znanym śródszkieletem jest znacznie wyższy niż w przypadku spodoustych. Można wręcz powiedzieć, że przez ponad sto lat od odkrycia pierwszych kopalnych zębów paleozoicznych chrzęstnogłowych paleontolodzy nie mieli pojęcia, jak wyglądały ryby

ich używające (choć w miarę kompletne uzębienia udawało się rekonstruować) i mogli jedynie spekulować, że musiały być zbliżone do chimer. Znalezienie skamieniałości *Chondrenchelys* i *Helodus* w karbonie Szkocji, opisanych przez Traquaira i Moy-Thomasa pod koniec XIX i na początku XX wieku, niewiele w tym zakresie pomogło. Dopiero rozpoczęcie eksploatacji stanowiska Bear Gulch w Montanie (dolny karbon, serpuchoy) pod koniec lat sześćdziesiątych XX wieku przez Richarda Lunda umożliwiło powiązanie niektórych typów uzębienia z budową pełnych szkieletów i tym samym prawidłowe zrozumienie ich funkcjonowania.

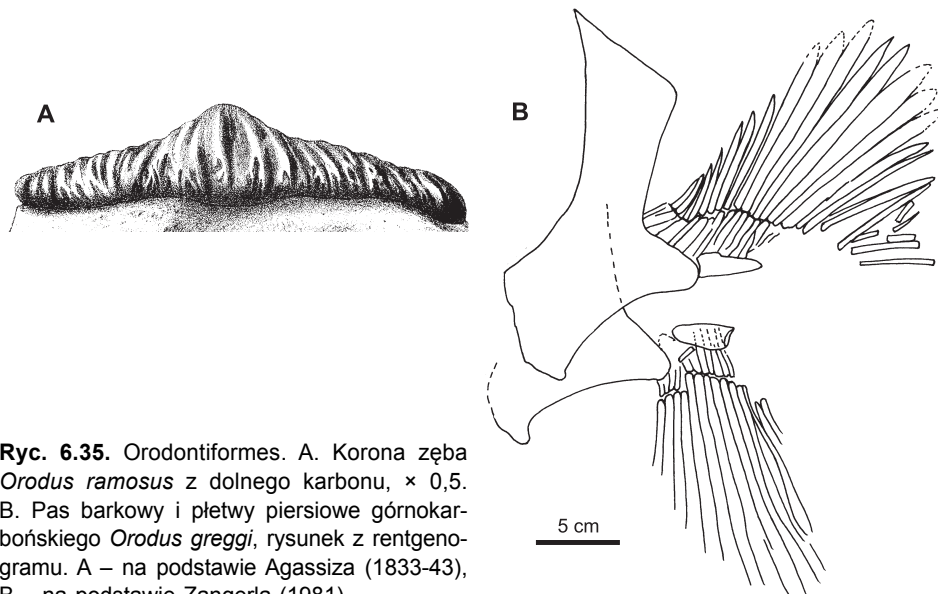
Chrzęstnogiłowe swoje największe zróżnicowanie osiągnęły we wczesnym karbonie dzięki rozwojowi płytkowodnych platform węglanowych i możliwości zajęcia nisz ekologicznych opuszczonych przez ryby pancerne.

6.2.2. Przegląd systematyczny chrzęstnogiłowych

Rząd Orodontiformes – orodonty

Znaleziono dotychczas tylko dwa w miarę kompletne okazy reprezentujące tę grupę, należące do *Orodus greggi* z Indii. Ponieważ orodonty znane są już od dewonu i to przede wszystkim ze środowisk płytkowodnych, a te okazy pochodzą z czarnych, pełnomorskich łupków górnokarbońskich, nie jest pewne, czy ich budowa jest reprezentatywna dla rzędu. W każdym razie *O. greggi* to duże, parometrowe ryby o wydłużonym ciele i tępym zakończeniu pyska. Kształt chrząstki podniebiennie-kwadratowej jest nieznany, natomiast chrząstka Meckla jest dość krótka i wysoka. Płetwy piersiowe, jak u spoudustych, są położone dość daleko za puszką mózgową i są bardzo małe w stosunku do wielkości ciała (ryc. 6.35B). Budowa ich szkieletu jest dość zbliżona do *Cladoselache* i ktenakantów: część nasadowa tylnych radialiów dotyka do metapterygium, natomiast radialia przednie są osadzone bezpośrednio na wyrostku pasa barkowego (chrząstki łopatkowo-kruczej). Płetwy brzuszne występują, ale ich budowa jest nieznana, podobnie jak i płetwy ogonowej. Płetwy odbytovej brak. Według Rainera Zangerla, pierwszego badacza tych okazów, występuje tylko jedna płetwa grzbietowa, lecz jej zmienne położenie – u *O. greggi* tuż za głową, a u znanego tylko na podstawie zdjęć rentgenowskich *O. micropterygius* daleko z tyłu – nasuwa podejrzenie, że może są jednak dwie płetwy, lecz materiał kopalny jest zbyt niekompletny, aby to stwierdzić.

Zęby orodontów są szczególne, krusząco-miażdżące, wydłużone mezjo-dystalnie. Największe znalezione zęby (*Orodus ramosus* znany od XIX wieku z Wysp Brytyjskich i USA, ryc. 6.35A, tabl. 13G) osiągają długość 10 cm. Podstawa jest typowo euselachiowa, natomiast korona bardzo przypomina protakrodontową, lecz ze wszystkimi wierzchołkami zrośniętymi ze sobą na całej



Ryc. 6.35. Orodontiformes. A. Korona zęba *Orodus ramosus* z dolnego karbonu, $\times 0,5$. B. Pas barkowy i płetwy piersiowe górnokarbońskiego *Orodus greggi*, rysunek z rentgenogramu. A – na podstawie Agassiza (1833-43), B – na podstawie Zangerla (1981)

wysokości lub, u niektórych, tylko z czubkami oddzielnymi. Część środkowa (tam gdzie uprzednio był największy wierzchołek; ponieważ zęby boczne orodontów bywają asymetryczne, nie musi to być dokładnie w połowie długości) może być wyraźnie wyniesiona, bardzo często jej czubek ma kształt piramidalny, z wyraźnymi grzbiecikami rozchodzącymi się promieniście w stronę podstawy. Również pierwotne położenie wierzchołków bocznych z reguły jest do odczytania dzięki zgrubieniom i zwężeniom korony lub specyficznemu układowi grzbiecików.

Wnętrze korony jest zbudowane z osteodentyny, natomiast na zewnątrz jest warstwa zębiny rurkowatej, czyli wysoce zmineralizowanej ortodentyny przebiegającej kanalikami, w których biegną naczynia krwionośne otoczone rurczą z nieco mniej zbitej dentyny. Całość powierzchni korony jest pierwotnie pokryta cienką warstwą ortodentyny i zapewne enameloidu, która jednak najczęściej ulega zniszczeniu w miejscach najbardziej narażonych na ścieranie, na skutek czego na zewnątrz ujawnia się porowata struktura głębiej leżącej tkanki.

Zęby orodontów są na ogół oddzielone od siebie i poddane były wymianie, jednak nierzadko spotyka się w stanie kopalnym fragmenty rodzin zębowych złożone z kilku zębów, a także zestawy po kilka rodzin razem, co sugeruje, że podstawy zębów mogły być do pewnego stopnia połączone mineralnie. Obserwuje się wyraźny heterodontyzm monognatyczny, zęby przednie są z reguły bardziej zwarte i z wyraźnie wystającą częścią środkową, natomiast

wśród zębów bocznych przynajmniej jedna rodzina składa się z zębów nieprzeciętnie wydłużonych mezjo-dystalnie, o niskich koronach.

Występowanie: dewon górny–karbon górny; kosmopolityczne, raczej w środowisku płytkiego morza. Kompletne szkielety znane z karbonu górnego USA (Indiana).

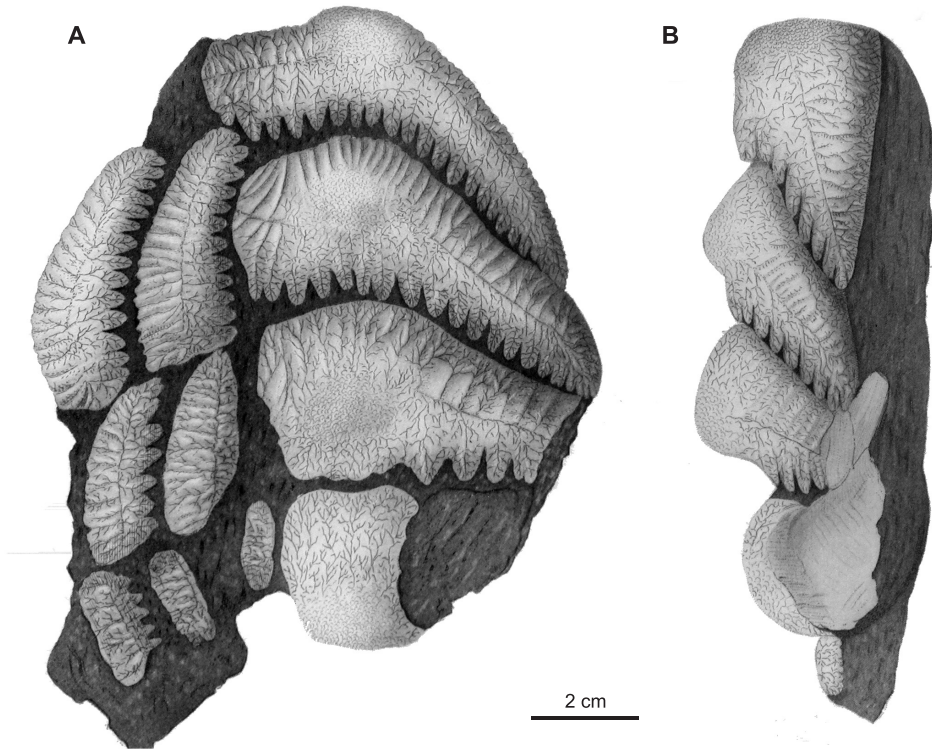
W Polsce: jeden ząb o niepewnej przynależności z dolnego karbonu Gór Świętokrzyskich.

Rząd *Eugeneodontiformes* – edestydy

Bardzo niewiele wiemy na temat budowy śródszkieletu edestydów, między innymi dlatego, że tworząca go chrząstka właściwie nie ulegała zwapnieniu. Jedyne, czym dysponujemy, to fragmenty czaszek – dzięki czemu wiemy, że chrząstka podniebiennie-kwadratowa była bardzo zredukowana lub w ogóle nieobecna – oraz rekonstrukcje płetw na podstawie zdjęć rentgenowskich. Według interpretacji Zangerla płetwy piersiowe miały prymitywną budowę, pozbawione były pro- i mezoptyrgium, radialia przednie opierały się na wyrostku pasa barkowego, a tylne – na metapterygium i umiarkowanej długości segmentowanej osi metapterygialnej. Górny płat płetwy ogonowej, prawdopodobnie zewnętrznie symetrycznej, wspierał się na rozległych płytkach chrzęstnych. Występowała tylko jedna płetwa grzbietowa, bez kolca płetwowego. Na podstawie rodzaju *Eugeneodus* uważa się, że ciało edestydów pokrywały łuski typu ktenakantowego o różnym stopniu skomplikowania – od pojedynczych odontod do dużych łusek złożonych.

Ubóstwo danych na temat szkieletu pozaczaszkowego jest zrównoważone świetnie zachowanymi, bardzo charakterystycznymi elementami uzębienia. Pierwotnie składało się ono z zębów kruszących podobnych do orodontów, różniących się od tych ostatnich występowaniem wyraźnych grzbietów prostopadłych do osi korony i dodatkowo wtórnie żeberkowanych (ryc. 6.36). Grzbiety te mogły występować symetrycznie po obu stronach korony, jak u *Campodus*, albo mogły być znacznie lepiej rozwinięte po stronie wargowej, jak u *Caseodus*. W sposób typowy dla *Euchondrocephali*, korony zębów są wewnątrz osteodentynowe, a na zewnątrz zbudowane z zębiny rurkowatej, pokrytej warstewką ortodentyny i enameloidu.

U bardziej zaawansowanych edestydów ten typ zębów (czasem bardzo wydłużonych) pozostał w bocznych częściach szczęki, natomiast na spojeniu szczęk – tylko na żuchwie bądź na obu szczękach – pojawiła się znacznie powiększona, symfyzjalna rodzina zębowa. Zęby w tej rodzinie mogły być oddzielne i spłaszczone labio-lingualnie, jak u rodzaju *Fadenia*, bądź też zespolone podstawami w spiralę zębową i o koronach w postaci trójkątnych, mezjo-dystalnie spłaszczonych ostrzy (*Edestus*, *Lestroodus*, ryc. 6.37).

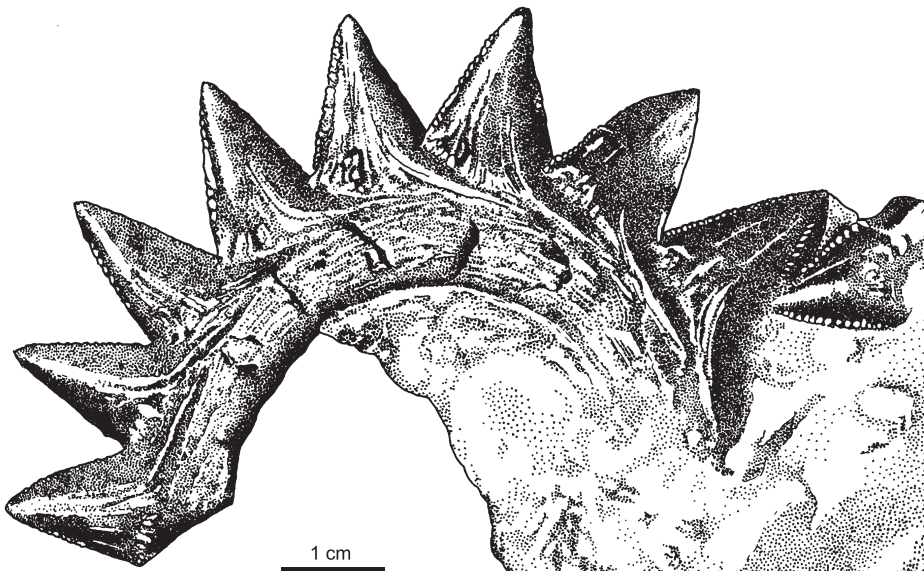


Ryc. 6.36. Rodziny zębowe niezidentyfikowanego karbońskiego edestyda, nieprawidłowo opisanego jako „*Orodus*” *corrugatus*. A. Widok od strony oralnej. B. Widok z boku. Na podstawie Newberry’ego i Worthena (1870)

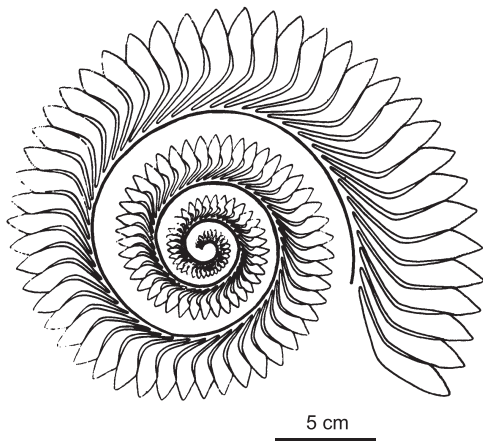
U większości edestydów, mimo znacznego zrośnięcia podstaw, w spiralach zębowych następowała wymiana i zrzucanie zużytych zębów, prawdopodobnie dzięki resorpcji. Tymczasem u najbardziej znanego przedstawiciela tej grupy – permskiego *Helicoprion* – do usuwania starych zębów nie dochodziło i tworzyła się wielokrotnie zwinięta spirala, w której wszystkie zęby, od najmniejszych do największych, były przechowywane do końca życia zwierzęcia (ryc. 6.38). Największe znalezione spirale dochodziły do trzech skrętów i liczyły 180 zębów. Ponieważ nie znaleziono dotychczas czaszki helikopriona, pojawia się wiele spekulacji na temat tego, jak i gdzie spirala ta była umieszczona w jego pysku. Zamieszczona na rysunku interpretacja Olega Lebedewa z 2009 roku jest tylko jedną z możliwych (ryc. 6.39).

Występowanie: karbon górny–trias dolny; pierwotnie zapewne płytkowodne durofagi, później wiele form przeszło do życia w otwartej toni morskiej.

W Polsce: nieznanne.



Ryc. 6.37. Symfyzjalna spirala zębowa *Lestrodus* (Eugeneodontiformes) z karbonu górnego Anglii. Na podstawie Gintera i in. (2010)



Ryc. 6.38. Rekonstrukcja spirali zębowej permskiego edestyda *Helicoprion*. Na podstawie Zangerla (1981)

Rząd Petalodontiformes – petalodonty

Choć na podstawie znajdowanych izolowanych zębów i fragmentów uzębienia możemy się spodziewać, że była to duża, zróżnicowana grupa, to dotychczas tylko dla dwóch rodzajów, *Janassa* i *Belantsea*, mamy jakiekolwiek informacje o budowie ciała. *Janassa* była rybą podobną do płaszczy, z rozległymi płetwami piersiowymi, dużym rostrum i otworem gębowym w kształcie dzioba,

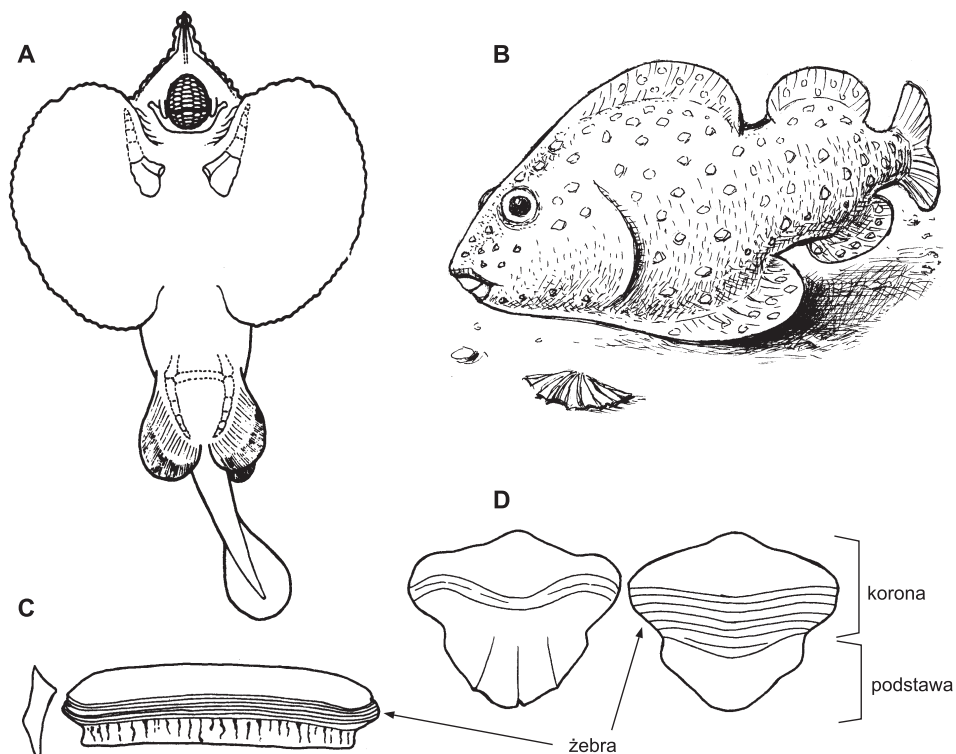


Ryc. 6.39. Artystyczna rekonstrukcja permskiego edestyda *Helicoprion*. Na podstawie Lebedeva (2009)

położonym po stronie brzusznej (ryc. 6.40A). Pokrycie ciała składa się z grzybkowatych łusek plakoidalnych. Zawartość żołądka znaleziona u okazów z permskich łupków miedzionośnych na terenie Niemiec (ramienionogi, liliowce, stawonogi) oraz brukowy układ zębów o tępych koronach wskazują, że były to wszystkożerne durofagi żyjące przy dnie.

Z kolei *Belantsea* – znana z dolnego karbonu Bear Gulch w Montanie – ma krótkie, pulchne, dwubocznie spłaszczone ciało (podobne do niektórych dzisiejszych ryb rafowych), wielką głowę, wachlarzowate płetwy piersiowe na umięśnionych trzonkach i płetwy brzuszne przesunięte do tyłu (ryc. 6.40B). Brak jest płetwy odbytowej, natomiast płetwa ogonowa jest krótka, zaokrąglona i zewnętrznie symetryczna. Płetwy grzbietowe stanowią niskie, zaokrąglone i wydłużone płaty, ciągnące się prawie wzdłuż całego grzbietu. Na ciele były rozproszone drobne łuseczki. Uzębienie *Belantsea* składało się z kilku trójkątnych, wtórnie ząbkowanych zębów. Tego typu zęby uważa się za szczególne przystosowanie do otwierania i kruszenia muszli ramienionogów i mięczaków.

Ogólnie zęby petalodontów składają się z koron spłaszczonych labio-lingualnie, które mogą przybierać kształty od wysokich, trójkątnych i zaokrąglonych po niskie i tępe (*Tanaodus*). Czasem takie zróżnicowanie daje się zauważyć



Ryc. 6.40. Petalodontiformes. A. Zarys ciała i szkielet karbońsko-permskiego petalodonta *Janassa* w widoku od strony brzusznej. B. Rekonstrukcja ciała *Belantsea* z karbonu dolnego Montany. C, D. Zęby *Petalodus*. C – zęby boczne (zwane także *Chomatodus*), D – zęby przednie. A, C, D – na podstawie Zangerla (1981), B – rys. B. Waksmundzki

w obrębie jednego uzębienia (np. *Petalodus*, ryc. 6.40C, D; tabl. 13H, I) – wtedy zęby o wydatniejszych i ostrzejszych koronach są położone bardziej z przodu. Podstawy są długie, również spłaszczone labio-lingualnie i na ogół ułożone w tej samej płaszczyźnie co korona – u *Belantsea* pionowo, a u *Janassa* prawie poziomo, ponieważ w tym przypadku pracuje nie ostrze, lecz jedna ze ścian korony. Najbardziej charakterystyczną cechą są równoległe, z reguły faliste zębra – od paru do kilkunastu – znajdujące się w dolnej części korony, w rejonie jej połączenia z podstawą. Sposób tworzenia tych żeber i ich znaczenie nie są jasne. Wnętrza koron są właściwie osteodentynowe, choć centralna część może być wzmocniona znaczną ilością ortodentyny. Ściany pokrywa zębina rurkowata i ortodentynowy płaszcz.

Trójkątne zęby petalodontów, np. u *Siksika* i *Megactenopetalus*, mogły zrastać się obocznie, tworząc piłokształtne ostrza wygięte równoległe do przebiegu szczęki.