

SYLURSKIE I DEWOŃSKIE HETEROSTRACI Z POLSKI ORAZ EFEKTYWNOŚĆ HYDRODYNAMICZNA PSAMMOSTEIDÓW

STRESZCZENIE

Heterostraci były dużą i zróżnicowaną grupą ryb bezszczękowych, która występowała od wczesnego syluru do dewonu (Janvier 1996). Główną cechą wyróżniającą tę grupę była para pojedynczych otworów skrzelowych (Janvier 1996). Ich podłużne i wrzecionowate ciało było pokryte łuskami. Przednia część ciała pokryta była dwiema dużymi tarczami (grzbietową i brzuszna), pomiędzy którymi znajdowały się jedna lub kilka tarcz skrzelowych (Janvier 1996). Pancerz skórny heterostraków zbudowany był z trzech warstw: laminowanej warstwy bazalnej, środkowej, przypominającej plaster miodu, warstwy kości beleczkowej oraz warstwy powierzchniowej, w której znajdowały się kanały linii bocznej. Powierzchniową warstwę pokrywały dentynowe grzbiety lub guzki pokryte enameloidem (Janvier 1996, Keating et al. 2015, Keating and Donoghue 2016). Najstarszym znanym przedstawicielem Heterostraci jest *Athenaegis chattertoni* opisany z dolnosylurskich (wenlok) utworów Gór Mackenzie w Kanadzie (Soehn and Wilson 1990). *Athenaegis* ma wiele cech (m.in. pojedyncza tarcza grzbietowa i brzuszna czy ornamentacja składająca się z jednostek przypominających łuski) łączących go z jedną z dwóch głównych grup heterostaków, a mianowicie z cyathaspidiformami. Dlatego pierwotnie *Athenaegis* włączony był do najbardziej przypominających je tolypelepidów. Jednak, jak stwierdził Janvier (1996), u *Atheanegis* nie stwierdzono obecności pojedynczego otworu skrzelowego, wyróżniającego Heterostaci i prawdopodobnie rodzaj ten powinien zostać z tej grupy wykluczony. Natomiast do momentu lepszego rozpoznania systemu skrzelowego u *Athenaegis* uważany jest za takson siostrzany do tzw. wyższych Heterostraci (sensus Janvier 1996), z którymi łączy go pojedyncza tarcza grzbietowa oraz łuski w kształcie rombu (Janvier 1996).

Przedstawiciele Heterostraci są słabo rozpoznaną grupą na obszarze Polski. Jedyne opisy ich przedstawicieli przedstawił Tarlo (1957, 1961, 1964, 1965) w latach sześćdziesiątych. Bogaty materiał z emskich piaskowców występujących w Górach Świętokrzyskich na Górze Podłazie niedaleko Daleszyc zawierał szczątki pteraspidiformów, *Rhinopteraspis sanctacrucensis* (Tarlo 1961) i psammosteidów 5 z rodzaju *Guerichosteus* i *Hariosteus* (Tarlo 1964, 1965). Od tamtego czasu z Polski nie opisano nowych przedstawicieli heterostraków. Jednym z nowo opisanych przedstawicieli tej grupy z terenu Polski jest *Toombsaspis* (**Rozdział 1**), którego tarcza brzuszna została znaleziona w utworach wczesnego dewonu wiercenia Białopole-IG1. Przedstawiciele rodziny Traquairaspididae (sensu Randle 2017), do której należy *Toombsaspis*, mają pojedynczy otwór skrzelowy, podobnie jak u heterostraków. Otwór ten znajduje się w tarczy skrzelowej, a nie pomiędzy tarczą grzbietową i skrzelową, jak to ma miejsce u heterostraków. Dlatego relacje tej grupy w obrębie Heterostaci są niejasne (Obruchev 1967, Janvier 1996, Randle and Sansom 2017a), natomiast obecnie Traquairaspididae są umiejscowione poza tzw. wyższymi heterostakami. Wyższe Heterostraci (sensus Janvier 1996) reprezentowane są przez dwie monofiletyczne grupy, Cyathaspidiformes i Pteraspidiformes (Janvier 1996, Randle 2017). Cyathaspidiformy, występują od środkowego syluru do dolnego dewonu. Ich pancerz złożony jest z pojedynczej tarczy grzbietowej i tarczy brzusznej rozdzielonej przez pojedynczą tarczę skrzelową. Układ kanałów linii bocznej składa się z dwóch par podłużnych kanałów i co najmniej trzech poprzecznych, a kanały nadoczodołowe nie łączą się ze sobą. Zębinowe grzbiety pokrywające tarczę grzbietową są

rozmieszczone wzdłużnie, a ich krawędź ma płytkie zaokrąglone wcięcia. Powyższe cechy zidentyfikowano w okazach pochodzących z wykonanego w Mielniku otworze Mielnik IG-1, który przewiercił późnosylurską (pridol) sukcesję reprezentującą platformę węglanową strefy nerytycznej. Okazy te reprezentują nowy gatunek bezszczękowca z rodziny Tolypelepididae, *Tolypelepis mielnikensis* (**Rozdział 2**). Tarcza grzbietowa tego gatunku dzieli się na epitega, podobnie jak u innych przedstawicieli rodziny Tolypelepididae. Ornamentacja tarcz tolypelepididów składa się z dentynowych grzbietów ułożonych w jednostki przypominające łuski, gdzie centralny grzbiet jest szerszy i wyższy od okalających go węższych i niższych grzbietów, co znacząco odróżnia je od cyathaspidiformów, których tarcze pokryte są podłużnymi dentynowymi grzbietami, ułożonymi mniej lub bardziej równolegle względem siebie. Występujący u tolypelepidów typ ornamentacji jest obecnie uważany za prymitywny, dlatego umiejscowiono tę grupę jako bazalną w obrębie cyathaspidiformów (Janvier, 1996).

Kolejny przedstawiciel cyathaspidiformów został znaleziony w utworach wczesnego dewonu wiercenia Ciepeliów-IG1. Materiał ten zawierał fragment tarczy grzbietowej z widocznymi odciskami struktur wewnętrznych i został zaliczony do rodzaju 6

Paraliliaspis (**Rozdział 1**). Rodzaj ten należy do rodziny Cyathaspididae i jest blisko spokrewniony z *Liliaspis*. Opisany materiał uzupełnia informacje dotyczącą szerszego paleogeograficznego rozprzestrzenienia *Paraliliaspis*, które odpowiada zasięgowi *Anglaspis* (Denison, 1964; Ilyes et al., 1995), uważanego za przodka *Paraliliaspis* i *Liliaspis*.

Pteraspidiformes, druga główna grupa heterostraków, na terenie Polski reprezentowana jest głównie przez psammosteidy. Przynależność rodziny Psammosteidae do pteraspidiformów jest powszechnie uznana (Blieck et al. 1991, Janvier 1996, Pernegre 2002, Pernegre and Elliott 2008, Randle and Sansom 2017, Glinsky 2017), natomiast najwięcej wątpliwości dotyczy ich stosunków filogenetycznych w obrębie pteraspidiformów.

Przedstawiciele psammosteidów (*Guerichosteus* i *Hariosteus*) z Gór Świętokrzyskich zostali opisani przez Tarlo (1964, 1965). Bogaty materiał pochodził z tzw. piaskowców plakodermowych, które występują na Górze Podłazie koło Daleszyc. Ponowna analiza wcześniej opisanych okazów oraz nowy materiał dostarczyły dodatkowych danych anatomicznych na temat psammosteidów (**Rozdział 3**). Morfologia i ornamentacja tarcz potwierdzają ustanowione wcześniej rodzaje *Guerichosteus* i *Hariosteus*. Natomiast *G. kotanskii*, *G. kulczyckii* i *G. lefeldi* uznane zostały (Dec 2019) jako młodsze synonimy *Guerichosteus kozłowski*. Ustanowiony przez Tarlo (1964) *Hariosteus lobanowskii*, uważa się za wątpliwy (nomen dubium), a *H. kotanskii* został włączony do *Hariosteus kielanae*. Trójwymiarowe skanowanie tarcz *Guerichosteus* pozwoliło się uzyskać dokładniejsze opisy oraz wykonać rekonstrukcję ciała. Głęboka tarcza brzuszna w przekroju poprzecznym jest bardziej V-kształtna, a nie U-kształtna, jak wcześniej przedstawiano. Wczesnodewoński psammosteid *Drepanaspis gemuendenensis* miał zapewne podobnie wykształconą tarczę brzuszną.

Nowe dane dotyczące psammosteidów z obszaru Gór Świętokrzyskich przyniosły materiały pozyskane z utworów środkowego dewonu (żywetu) z odsłonięcia położonego niedaleko miejscowości Śniadka. Analiza materiału, w szczególności obserwacje dotyczące morfologii tarcz (zwężona przednia część tarczy grzbietowej oraz długa i wąska tarcza zaoczodołowa) oraz ich ornamentacji pozwoliły na ustanowienie nowego rodzaju i gatunku *Psarkosteus mediocris* (**Rozdział 4**).

Kształt pancerza chroniącego ciało paleozoicznych bezszczękowców, takich jak 7 Heterostraci, odgrywa ważną rolę hydrodynamiczną w generowaniu siły nośnej lub siły

oporu. Z pomocą obliczeniowej mechaniki płynów (ang. Computational Fluid Dynamics, CFD) obliczono hydrodynamiczną siłę wznoszenia/oporu oraz współczynnik wznoszenia/oporu dla dwóch psammosteidów *Guerichosteus* i *Tartuosteus* oraz jednego pteraspida *Errivaspis* (**Rozdział 5**). Wyniki symulacji pokazują znacznie wyższe wartości współczynnika siły nośnej i doskonałości aerodynamicznej (ang. lift-to-drag ratio) dla psammosteidów *Guerichosteus* i *Tartuosteus* niż dla *Errivaspis*. Wyniki tych badań wskazują, że w trakcie ewolucji pancerza psammosteidów gdzie tarcze skrzelowe uległy poszerzeniu, zwiększała się wytwarzana siła zapewniając im bardziej efektywne pływanie.