

STRESZCZENIE

Pancerz żółwi jest strukturą złożoną, zbudowaną z przekształconych elementów szkieletu osiowego (żeber i kręgów tułowiowych), licznych skostnień skórnych (zarówno odpowiadających osteodermom innych gadów, jak i homologicznych kościom skoblowym, obojczykom, międzyobojczykom i gastraliiom), oraz epidermalnych tarcz rogowych. Mimo znaczących odkryć poczynionych w ostatnim czterdziestoleciu, geneza i wczesna ewolucja pancerza żółwi kryje wciąż wiele niewiadomych. Celem niniejszej pracy jest przedstawienie budowy pancerza oraz pokrewieństw późnotriasowych (noryckich) żółwi z rodziny *Proterochersidae*, a także rozpoznanie przemian ewolucyjnych związanych z powstaniem i optymalizacją pancerza żółwi w triasie. Szczegółowo opracowane zostały okazy *Proterochersidae* z Niemiec (okolice Stuttgartu, Badenia-Wirtembergia) i nowe materiały z Polski (Poręba, województwo śląskie).

Rozdział 1 obejmuje rewizję taksonomii tych zwierząt oraz analizę ich pozycji filogenetycznej w obrębie Pan-Testudinata. Niemieckie *Proterochersis intermedia* Fraas 1913 oraz *Murrhardtia staeschei* Karl & Tichy 2000 są uznane za młodsze synonimy *Proterochersis robusta* Fraas 1913, rozpoznane zostają natomiast dwa nowe taksony: *Proterochersis porebensis* Szczygielski & Sulej 2016 z Polski oraz *Keuperotesta limendorsa* Szczygielski & Sulej 2016 z Niemiec. Wbrew pierwotnym interpretacjom, *Proterochersidae* okazują się nie należeć do żółwi bokoszyjnych (*Pleurodira*), lecz zajmować pozycję u podstawy Testudinata, między *Odontochelys semitestacea* Li *et al.* 2008 a *Proganochelys quenstedti* Baur 1887, co czyni je nie tylko najstarszym, ale także najprymitywniejszym odgałęzieniem żółwi o pełnej skorupie. Pozycja ta wspierana jest przez liczne cechy plezjomorficzne – między innymi ósmy kręg przedkrzyżowy przyrośnięty do pancerza i kręgosłupa tułowiowego, dziesięć par kości żebrowych (*costalia*) budujących karapaks, płatkowatą kość kruczą w kształcie pszczelego skrzydła, zamknięte okno kości kruczej, oraz dwie pary mezoplastronów (*mesoplastra*) i tarcz brzusznych (*abdominalia*) spotykające się przyśrodkowo.

W Rozdziale 2 kwestia tożsamości ósmego kręgu przedkrzyżowego pierwszych żółwi i ewolucji ich szkieletu osiowego jest przeanalizowana dogłębniej. Kręg ten u *Proterochersis* spp. ma morfologię typową dla odcinka tułowiowego kręgosłupa żółwi, u *Proganochelys quenstedti* prezentuje morfologię przejściową (wciąż u niektórych osobników ma długie żebra i jest przyrośnięty do pancerza, ale żebra wykazują dużą zmienność kształtu i długości oraz

przyrośnięcia do kręgosłupa tułowiowego), zaś u zaawansowanych żółwi jest on w pełni ruchomy i pozbawiony żeber, morfologicznie i funkcjonalnie stając się częścią odcinka szyjnego kręgosłupa. Ta stopniowa zmiana cech kręgu jest zgodna z morfologiami uzyskiwanymi w warunkach laboratoryjnych za pomocą modyfikacji ekspresji genów homeotycznych *Hox* i w związku z tym jest interpretowana jako zapis stopniowego, doogonowego przesunięcia zasięgu ekspresji genów *Hox-6*, determinujących granicę między odcinkami szyjnym i tułowiowym. Interpretacja ta jest wspierana przez kilka niezależnych od siebie nietypowych cech żółwi – częściowe rozejście się zasięgu ekspresji genów *Hox-5* i *Hox-6*, ograniczenie obszaru rozgałęzień splotu ramiennego do szyjnego odcinka kręgosłupa oraz powstawanie łopatki z prochondrocytów pochodzących wyłącznie od somitów szyjnych, a następnie migrację tych komórek doogonowo.

W Rozdziale 3 szczegółowo opisana jest kompozycja pancerza kostnego *Proterochersis* spp., ze szczególnym uwzględnieniem kości skórnych, których liczba i układ nie były do tej pory znane. Najważniejszą obserwacją jest stwierdzenie osteodermalnej mozaiki w przedniej i tylnej części karapaksu. Mozaika ta u bardziej zaawansowanych żółwi została zredukowana do pierścienia kości peryferalnych (peripheralia), pygalium i jednego lub kilku suprapygaliów. Kość karkowa *Proterochersis porebensis* jest parzysta, co zgadza się z powstawaniem tego elementu z parzystych zawiązków u wielu dzisiejszych żółwi i zapewne jest stanem pierwotnym. W plastronie obecne są dodatkowe skostnienia: przyrośnięte w tylnej części hypischium zbudowane z trzech elementów, oraz parzyste dodatkowe kości budujące boczne części wyrostków ekstragularnych (extragularia). Podobne parzyste kości budują również wyrostki ekstragularne u *Odontochelys semitestacea* – takson ten jednak różni się od bardziej zaawansowanych żółwi brakiem prawdziwych epiplastronów (epiplastra), jego obojczyki (homologiczne epiplastron) są bowiem zlokalizowane grzbietowo względem międzyobojczyka (entoplastron) i nie są eksponowane brzusznie, zaś ich podstawy nie są rozwinięte w płytki kostne.

Rozdział 4 dotyczy zmienności pancerza (przede wszystkim epidermalnych tarcz rogowych) u *Proterochersis* spp. Przedyskutowana jest różnorodność budowy wynikająca z ontogenezy, zaburzeń tarcz rogowych, oraz prawdopodobnie powiązana z dymorfizmem płciowym. Przedstawione zostały pierwsze niewątpliwe wystąpienia zaburzeń pancerza u triasowych żółwi. Poczynione obserwacje dostarczają informacji o wzroście tarcz rogowych u pierwszych żółwi.

Rozdział 5 odnosi się do kwestii pozycji żółwi na drzewie filogenetycznym owodniowców (przede wszystkim do popularnej ostatnio koncepcji pokrewieństwa żółwi z

permskim gadem *Eunotosaurus africanus* Seeley 1892). Na podstawie 92 iteracji analizy kladystycznej ze zróżnicowanym doбором taksonów, cech i ustawień, udało się stwierdzić, że pokrewieństwo żółwi z *Eunotosaurus africanus* jest wspierane przez zaledwie dwie do czterech (zależnie od ustawień) cechy pozaczaszkowe, a między *Eunotosaurus africanus* a środkowotriasowym protożółwiem *Pappochelys rosinae* Schoch & Sues 2015 występuje wyraźny konflikt sygnału filogenetycznego. Co więcej, *Eunotosaurus africanus* jest zlokalizowany w Diapsida wyłącznie wtedy, gdy w analizie uwzględnione są też bardziej zaawansowane i młodsze taksony – *Odontochelys semitestacea* (karnik) i *Proganochelys quenstedti* (noryk). W pozostałych sytuacjach *Eunotosaurus africanus* opuszcza Diapsida i znajduje się w Parareptilia lub w politomii u podstawy drzewa filogenetycznego. Obserwacje te sugerują, że podobieństwa *Eunotosaurus africanus* do żółwi są homoplazjami wynikającymi zapewne z jego ryjącego trybu życia.