

Dzieje życia **11.**

# Złodowacenie wczesnopaleozoiczne

**Jerzy Dzik**

*Instytut Paleobiologii PAN  
Instytut Biologii Ewolucyjnej UW*

2023



# GRANICA

## ordowik-sylur

Dob's Linn



- formalnie wyznaczona w walijskim Dob's Linn na pojawieniu się graptolita *Akidograptus*
- ale znacznie wcześniejsza wymiana faun udokumentowana na wyspie Anticosti
- wraz z końcem lodowej epoki Hirnantian wielkie migracje

graptolity podstawą biostratygrafii syluru i ordowiku

graptolit *Akidograptus ascensus*

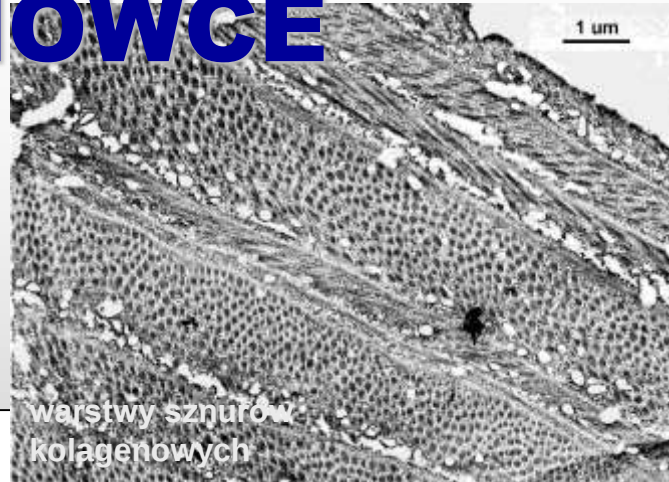
sylur 440 Ma

wysmuklenie pierwszych pokoleń



# PÓŁSTRUNOWCE klonalne

*Mastigograptus*  
ordowik 450 mln lat



warstwy sznurów  
kolagenowych

Urbanek & Towe (1974)

Andres (1980)

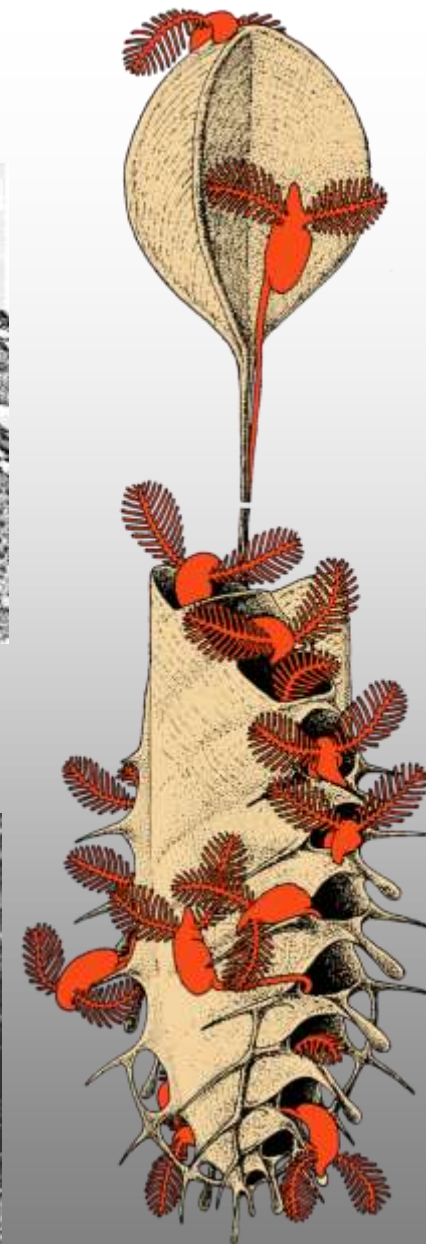
- graptolity od innych pióroskrzelnych różni dymorfizm
- dysk przedustny wydziela kolagen szkieletu klonalnej kolonii

*Orthograptus*  
ordowik 450 mln lat



bandaże  
kolagenowe

behavior określa kształt kolonii



*Glossograptus*

ordowik 480 mln lat

# POCHODZENIE graptolitów planktonowych

- larwa miała osiąść na podłożu przechodziła metamorfozę w tony
- początkowo zachowały dymorfizm płciowy

późny kambryj 490 Ma

PLANKTON

*Rhabdinopora*

*Dendrograptus*

osobnik  
męski

*Dendrotubus*

BENTOS

*Idiotubus*

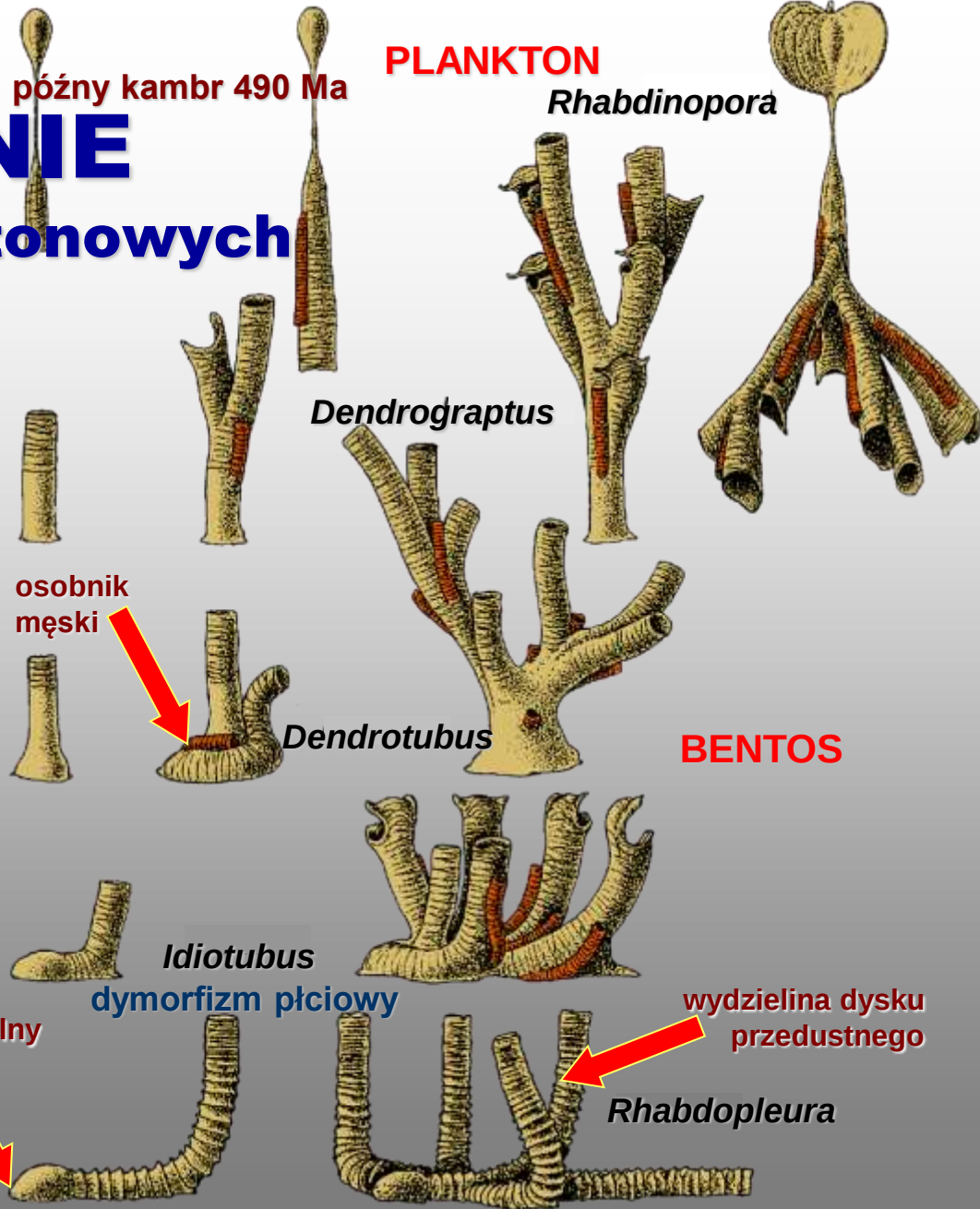
dymorfizm płciowy

skeleton larwalny

wydzielina dysku  
przedustnego

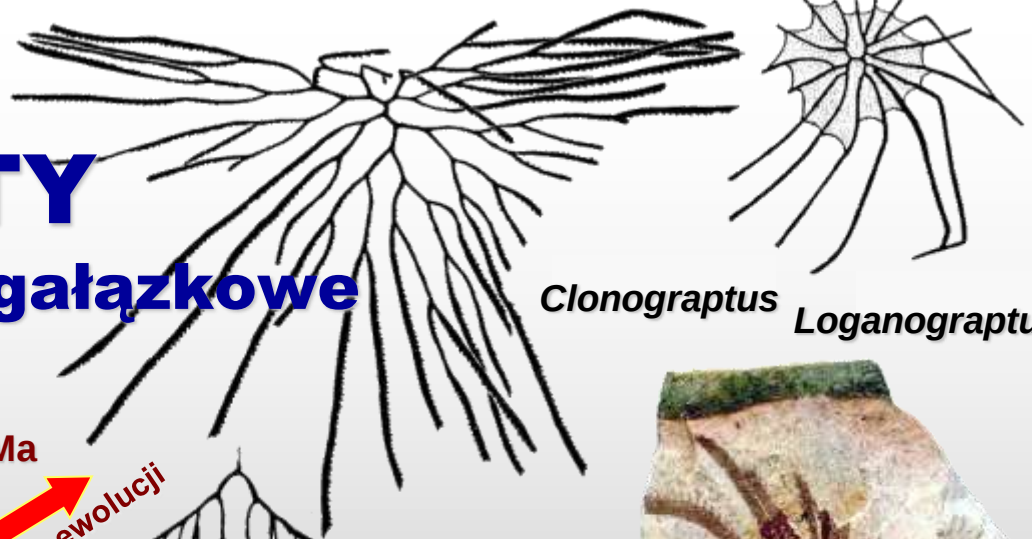
*Rhabdopleura*

wzrost "do góry nogami"



# GRAPTOLITY

pierwotnie wielogałzkowe



*Clonograptus*

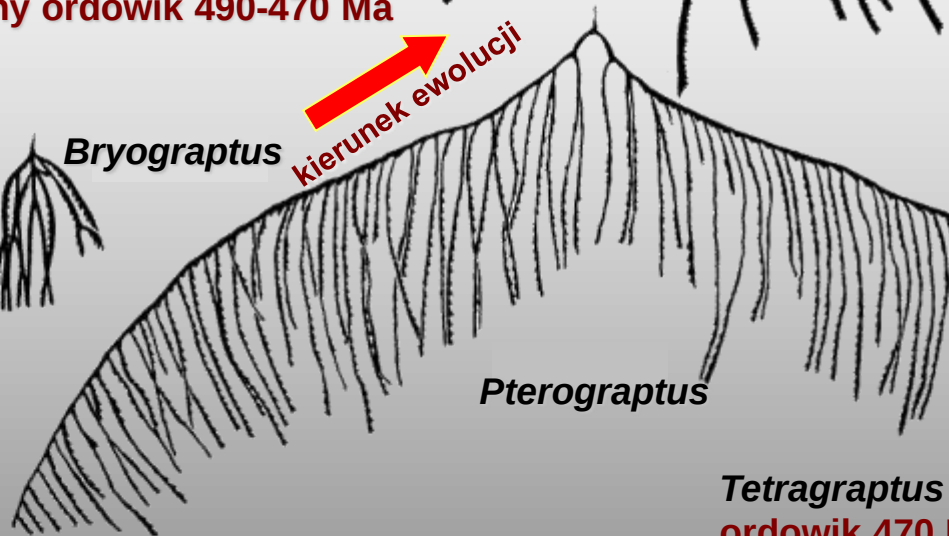
*Loganograptus*

wczesny ordowik 490-470 Ma

kierunek ewolucji



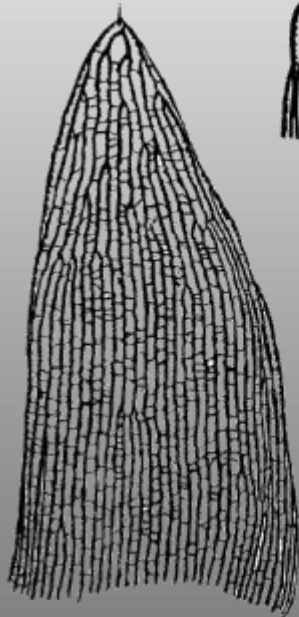
*Bryograptus*



*Pterograptus*



*Tetragraptus*  
ordowik 470 Ma



*Rhabdinopora*

- dymorfizm zanikał od końców gałązek
- ewolucyjne powiększały obszar filtracji

zanik dymorfizmu wynikiem karlenia samców czy partenogenezy?

# GRAPTOLITY

## dwugałazkowe



■ powszechna tendencja  
do „unoszenia” gałązek

■ nierzadka redukcja liczby  
osobników w kolonii

**nie ma przepływu genów między koloniami, a więc i gatunków**

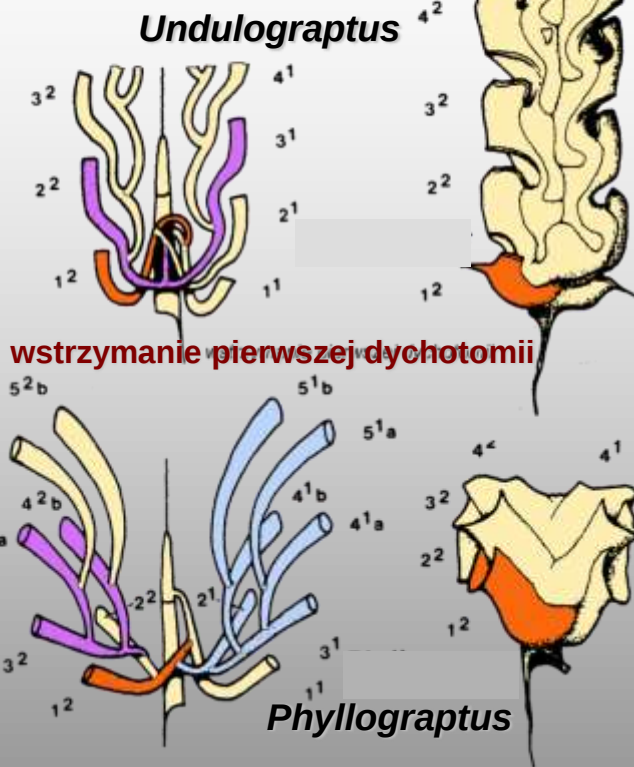
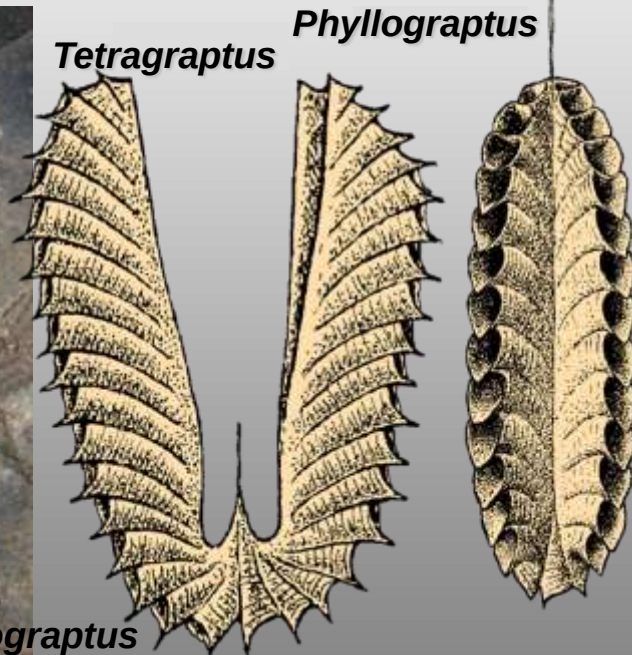
# GRAPTOLITY

## dwuseryjne

- „uniesienie” czterech gałązek i redukcja dwu z nich



*Phyllograptus*  
ordowik 470 Ma



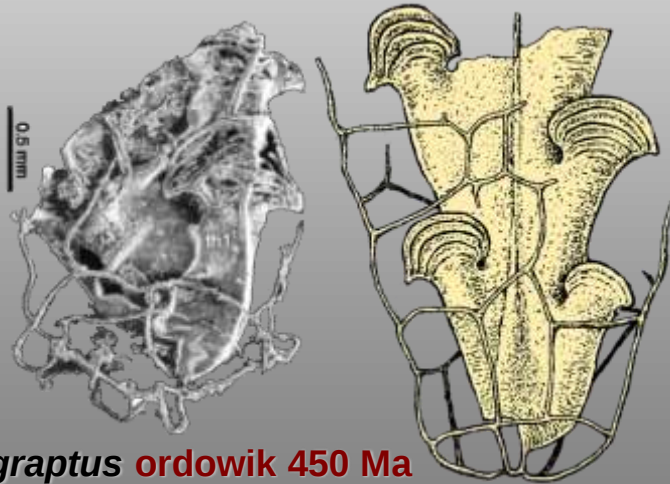
wczesny ordowik 480 Ma

zadziwiająco ścisła kontrola kolejności pączkowania

# OSZCZĘDNY szkielet dwuseryjnej kolonii

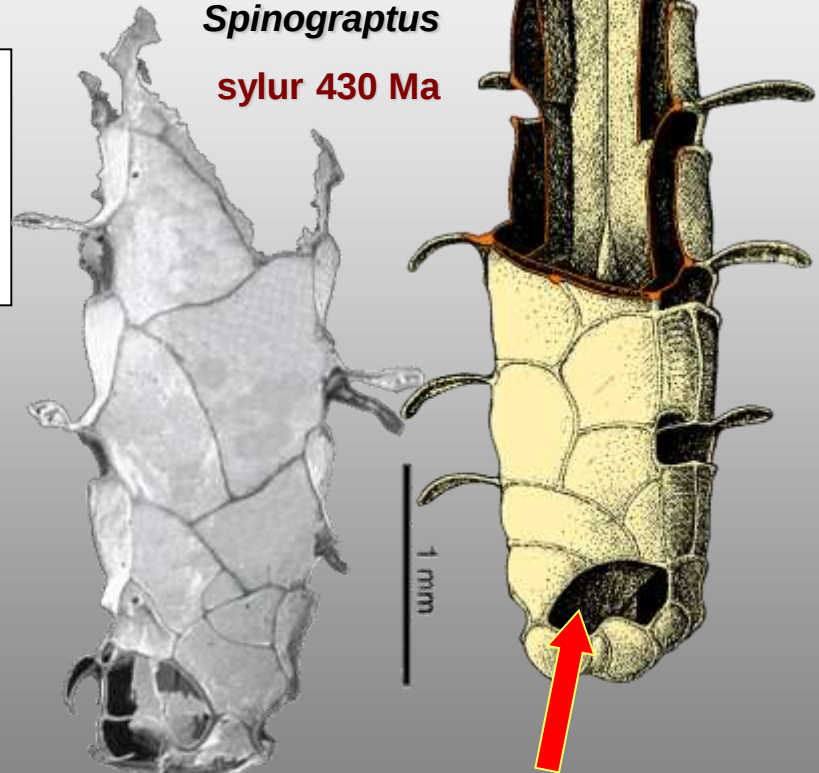
- kratownicowa konstrukcja dodatkowej zewnętrznej osłonki
- redukcja pierwotnego szkieletu

Bates (2004)



*Hercograptus* ordowik 450 Ma

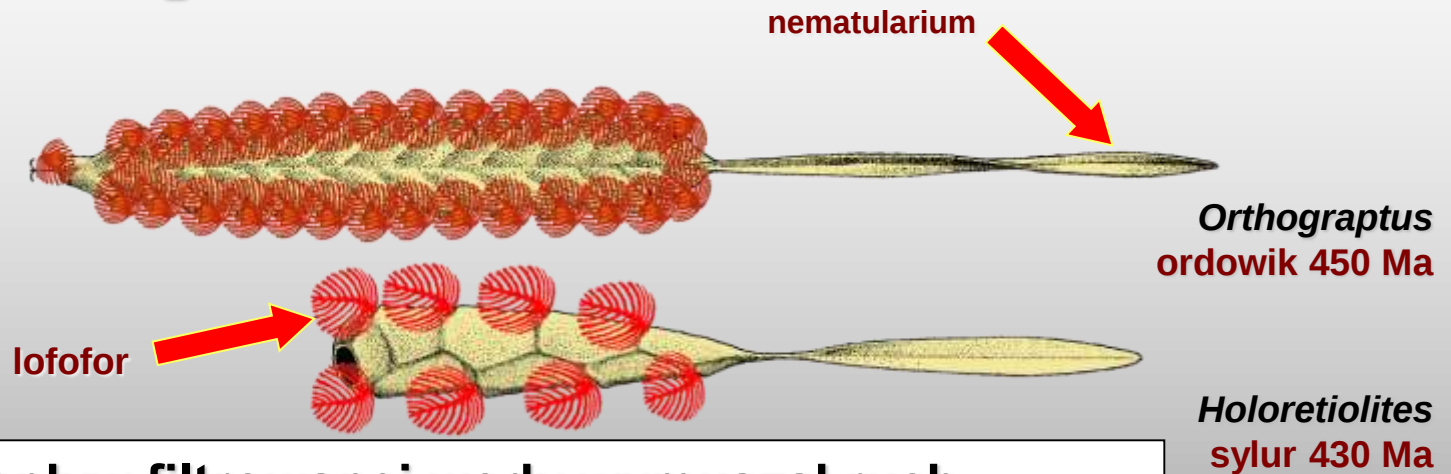
*Spinograptus*  
sylur 430 Ma



oszczędność kolagenu umożliwiła ekspansję do uboższych środowisk

# AKTYWNIŁE PŁYWAJĄCY

## superorganizm



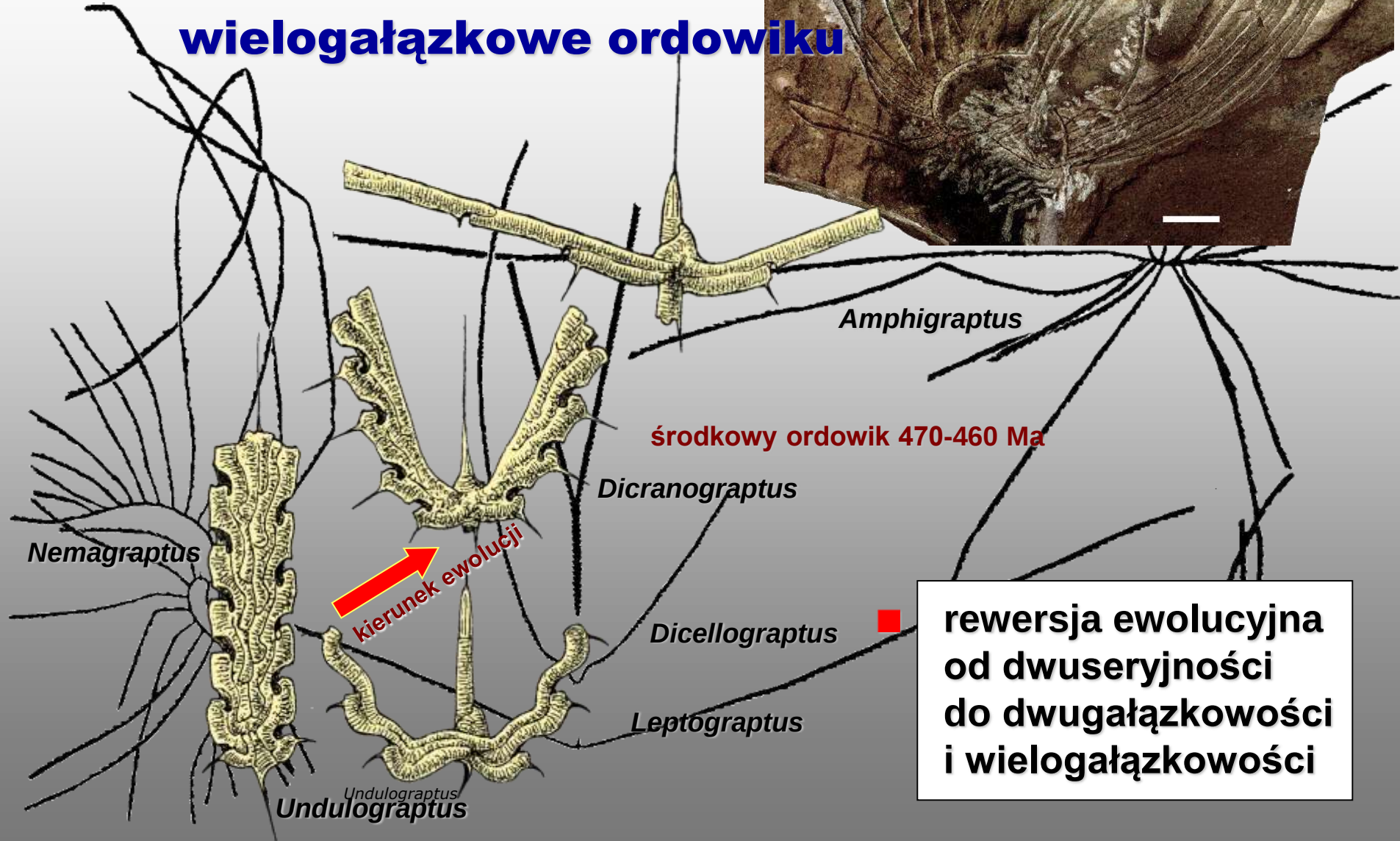
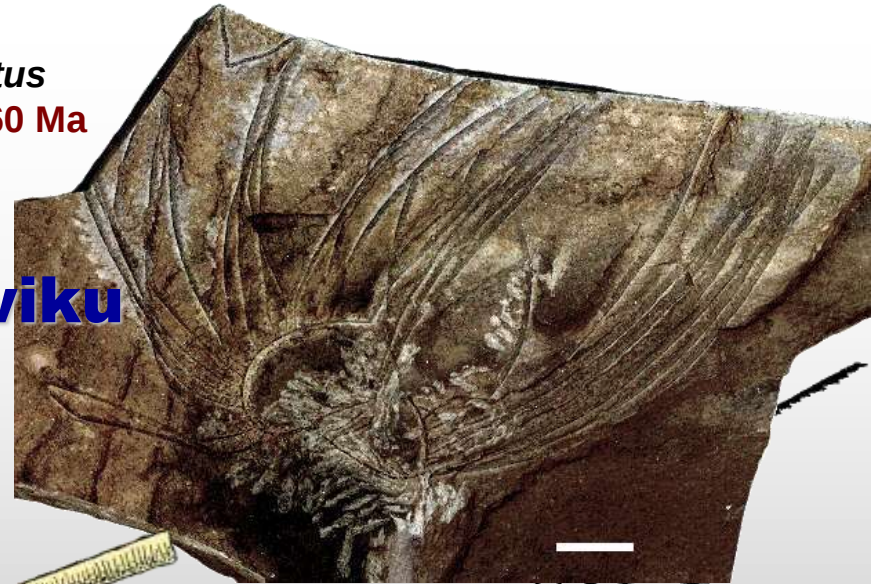
- przepływ filtrowanej wody wymuszał ruch nieukorzenionej kolonii graptolitów
- nematularium stabilizowało ruch i rotację kolonii
- tendencja do wczesnej terminalizacji wzrostu

przy małych rozmiarach lepkość wody dominuje nad bezwładnością

*Nemagraptus*  
ordowik 460 Ma

# GRAPTOLITY

## wielogałązkowe ordowiku



rewersja ewolucyjna  
od dwuseryjności  
do dwugałązkowości  
i wielogałązkowości

# GENEZA

## jednoseryjności

- pączkowanie z ujścia pierwszego osobnika w trakcie wzrostu zamiast perforacji
- ewolucyjne opóźnienie dychotomii aż po jej zanik

*Normalograptus*  
późny ordowik  
450 Ma

*Akidograptus*

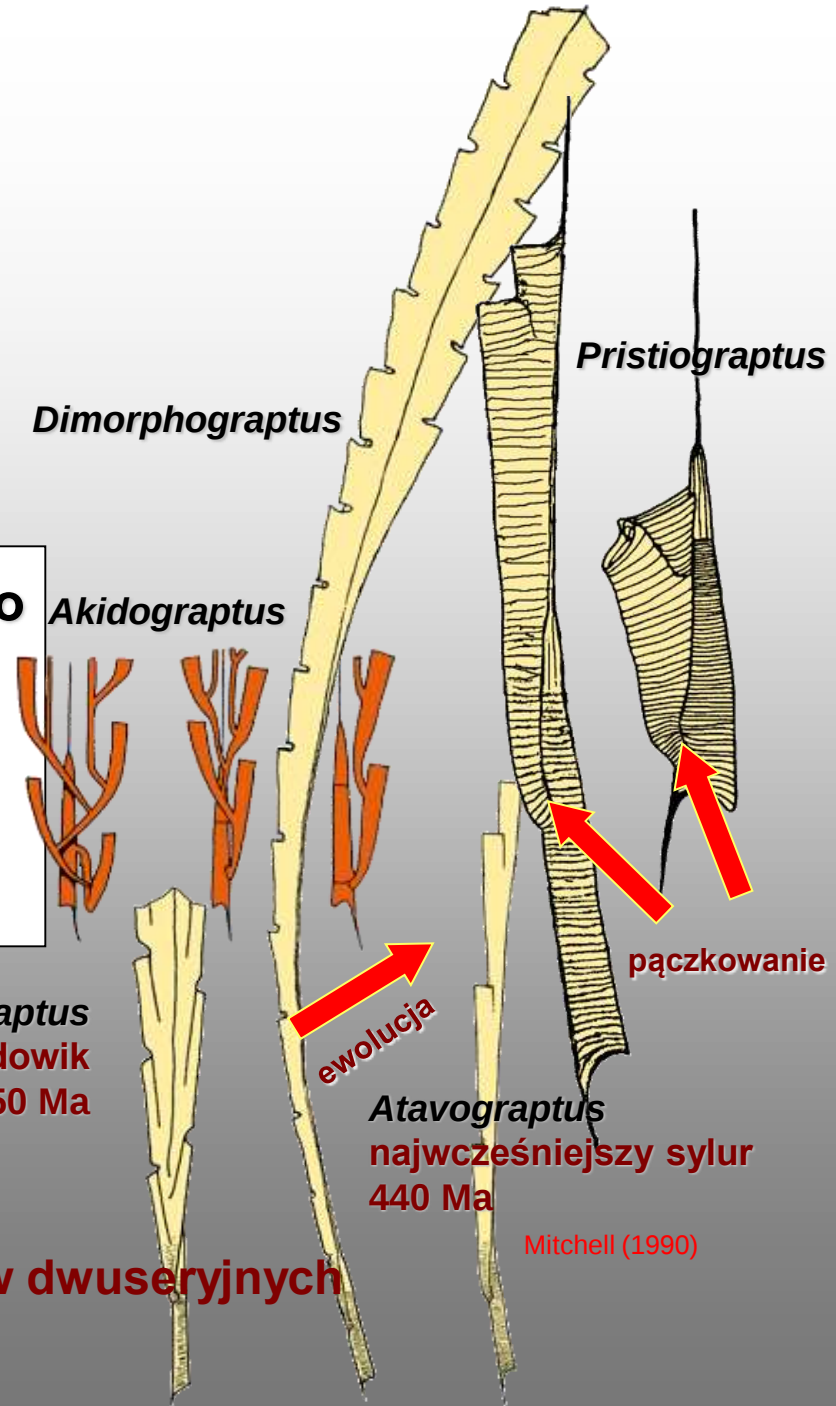
*Dimorphograptus*

*Pristiograptus*

*Atavograptus*  
najwcześniejszy sylur  
440 Ma

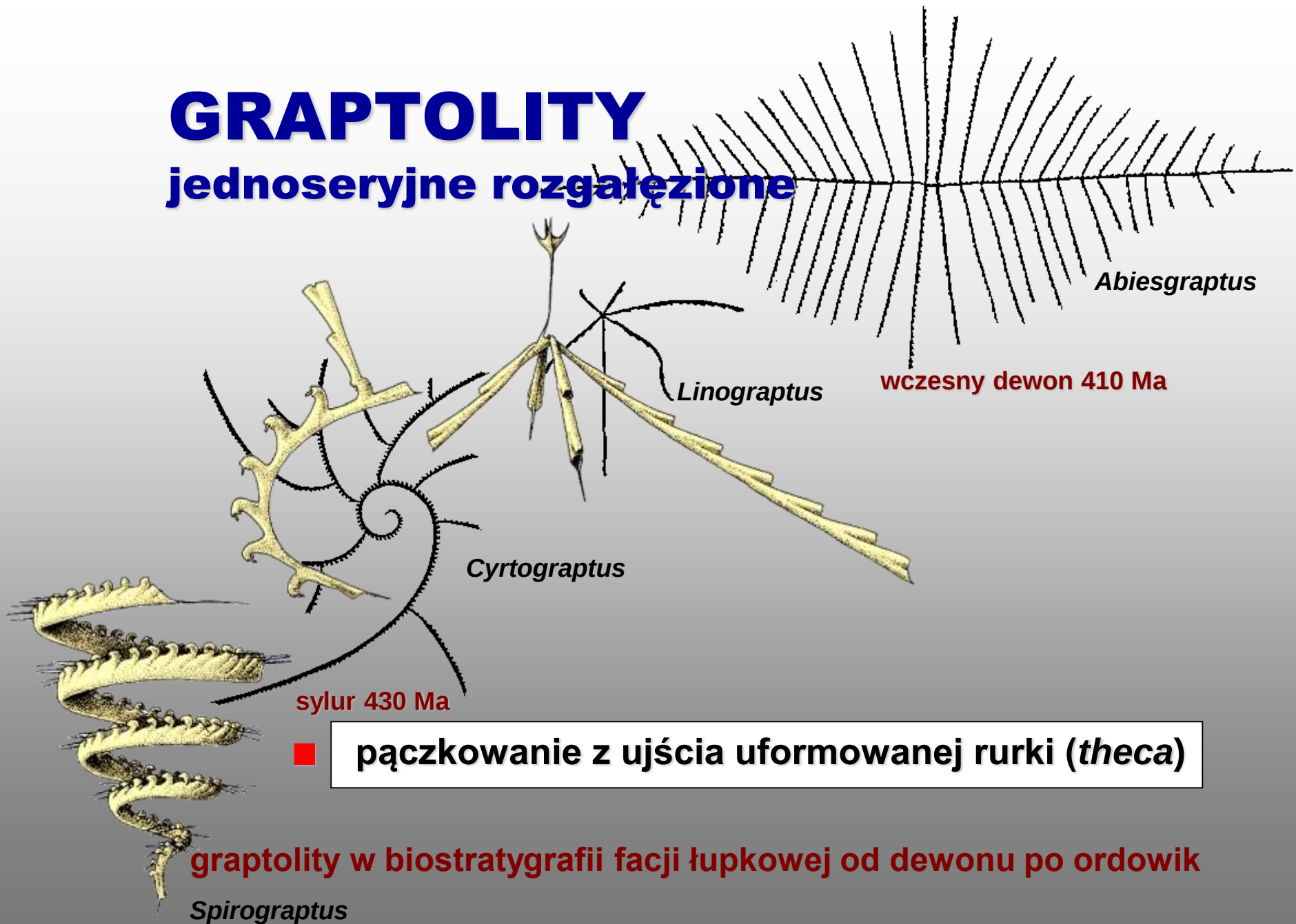
Mitchell (1990)

pochoǳą od ordowickich graptolitów dwuseryjnych



# GRAPTOLITY

## jednoseryjne rozgałęzienie



# ORDOWIK

## klimat i paleogeografia

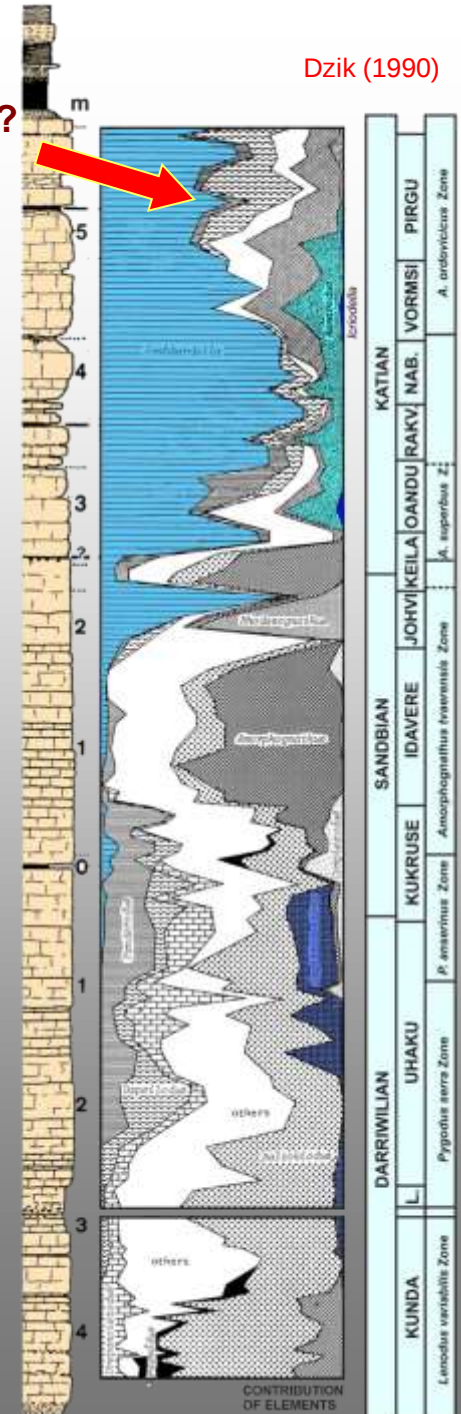
cykliczność Milankovića?



kontynenty ordowiku  
490 Ma

- późnoordowickie zlodowacenia jednymi z najrozleglejszych w historii Ziemi
- przedtem maksimum ekspansji mórz

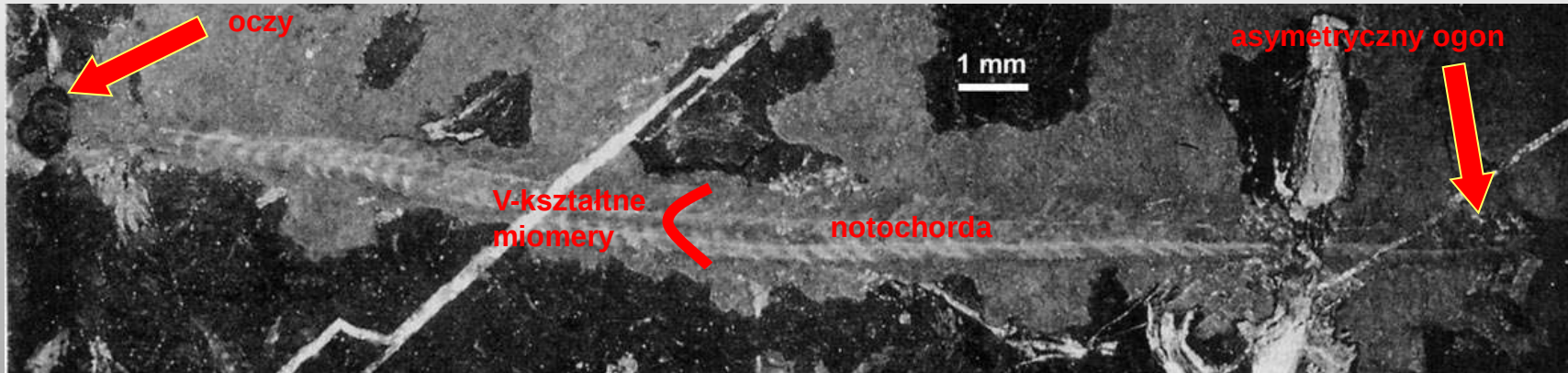
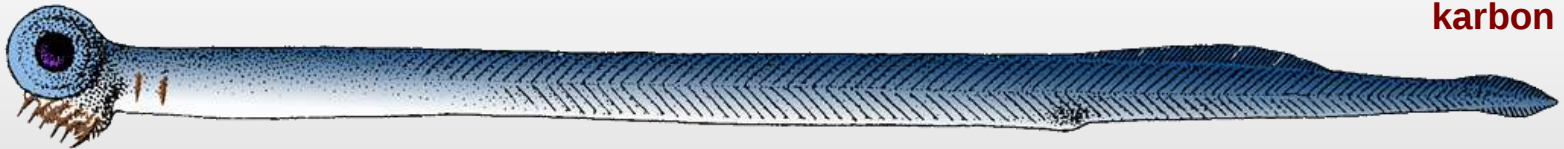
w wapieniach masowo występują konodonty



# KONODONTY

## anatomia

*Clydagnathus*  
karbon 350 Ma



- miomery, ogon wyginany na boki i osiowy szkielet hydrauliczny wyłącznie dla strunowców
- V-kształtność miomerów funkcjonalnie spójna z dobrym wzrokiem

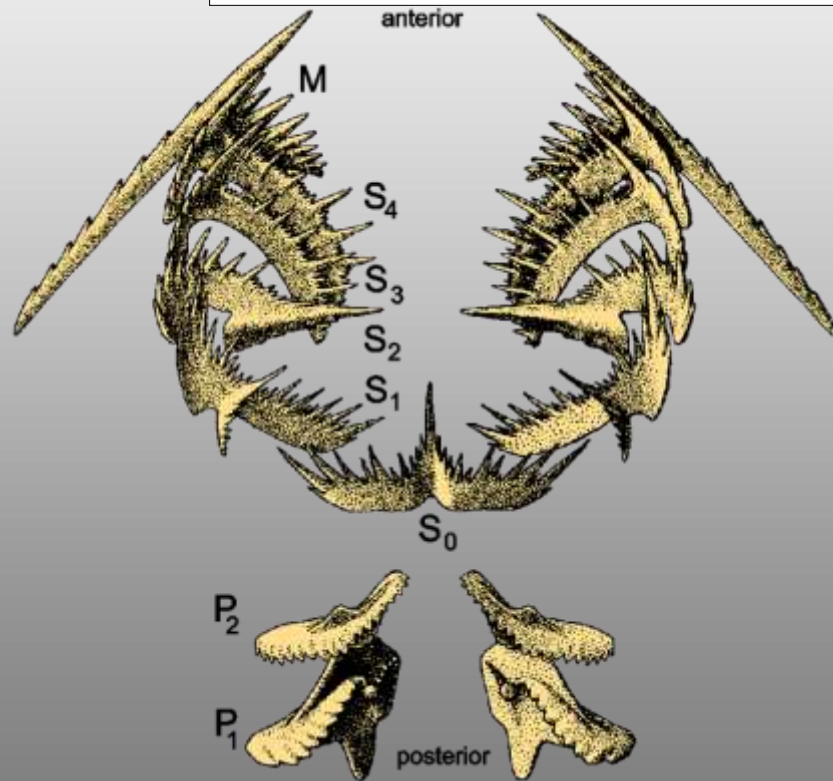
drapieżniki paleozoicznego morskiego pelagialu

# KONODONTY

## aparat gębowy

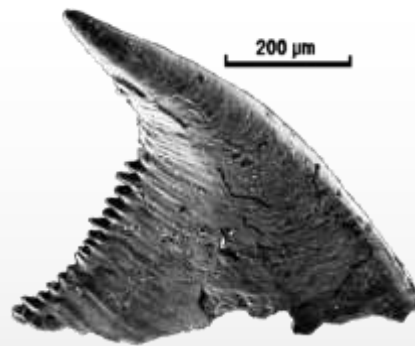
- dzięki wielkiej liczbie zębów w próbkach łatwa statystyczna rekonstrukcja składu aparatów

*Tripodellus*  
dewon 360 Ma

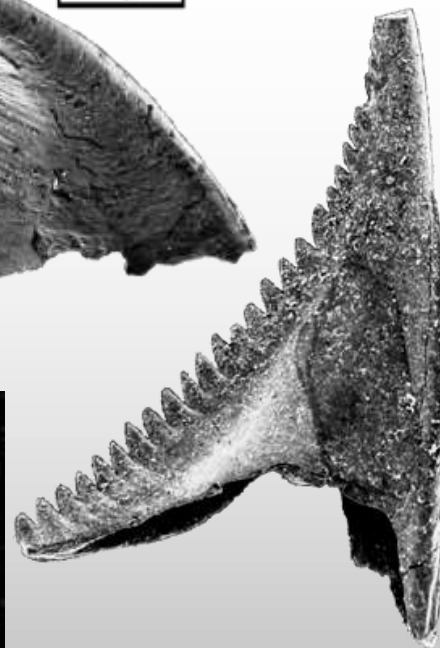


jaki był wyjściowy stan w ich ewolucji?

# APARATY najprostsze



Dzik (2009)



emalia



izolowane elementy  
*Conopiscius*?  
dewon 360 Ma

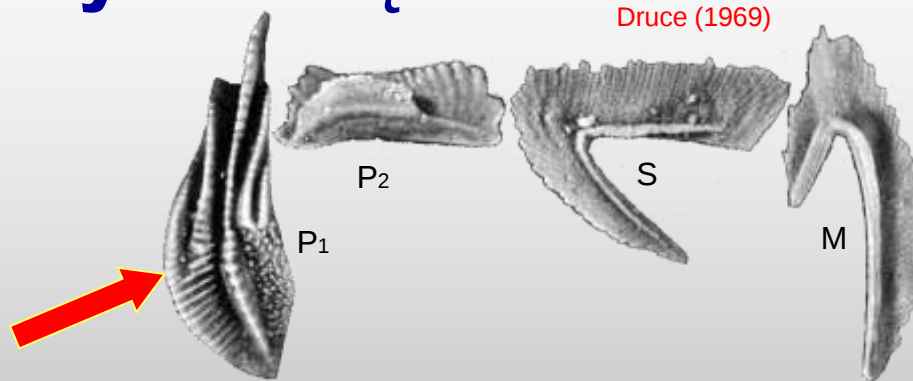


dwuelementowy aparat  
*Conopiscius*  
karbon 340 Ma

- relikтовая linia przetrwała od kambru po perm
- u karbońskich tylko para elementów

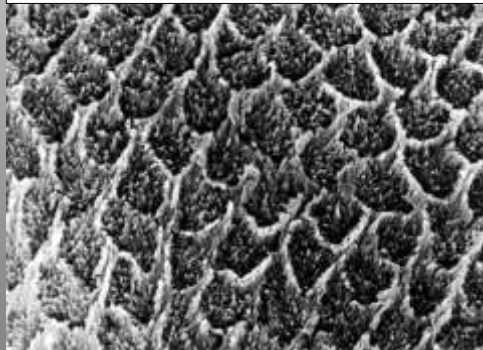
pierwotny skład aparatu chyba bardziej złożony

# REGULACJA przyrostu zębów



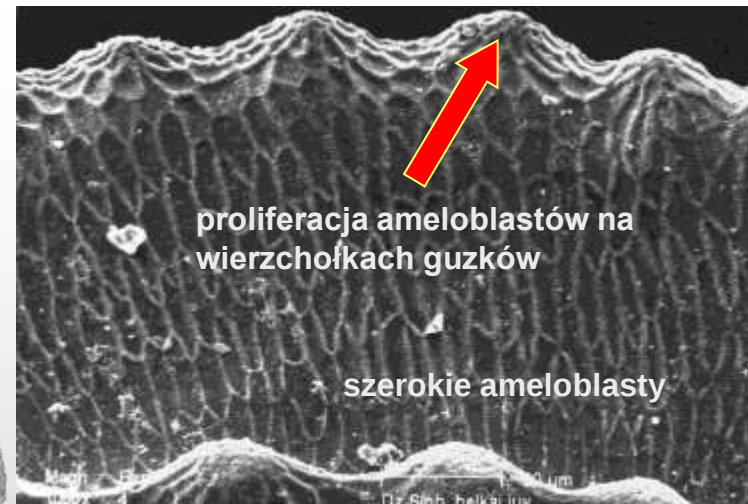
Druce (1969)

- komórki ameloblastów mniejsze w miejscach intensywnej sekrecji



de Goes et al. (1998)

ślady ameloblastów  
na emalii człowieka



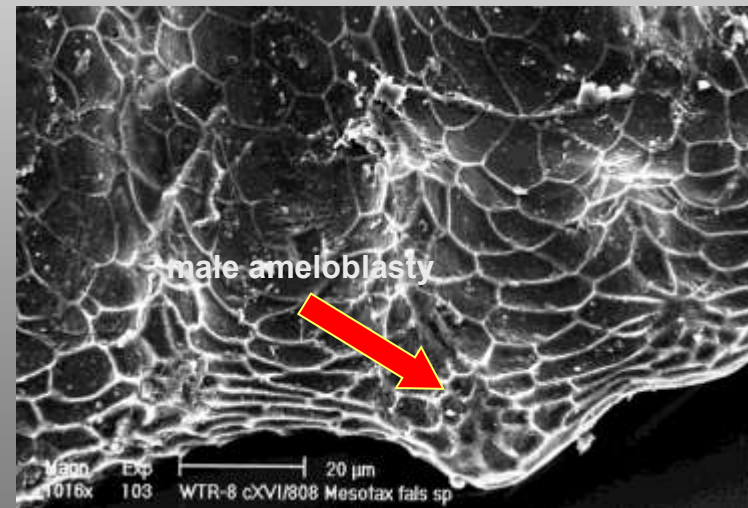
prolifерacja ameloblastów na  
wierzchołkach guzków

szerokie ameloblasty

*Dinodus („Siphonodella”)* karbon 340 Ma  
odciski ameloblastów

*Mesotaxis* dewon 365 Ma

Dzik (2000)



małe ameloblasty

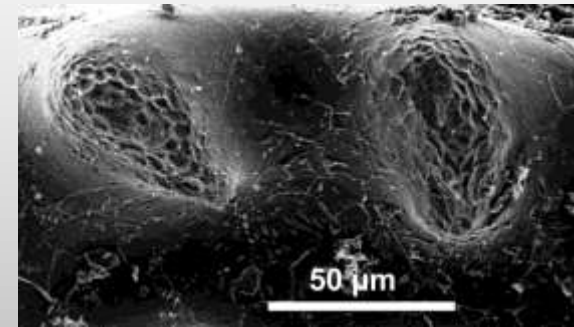
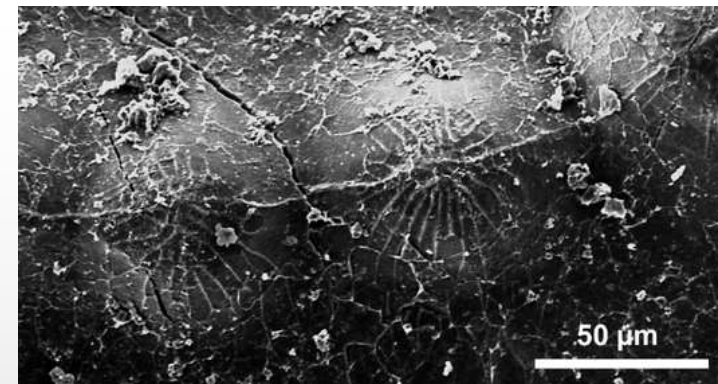
prolifерacja komórek inicjuje także guzki zębów ssaków (*enamel knot*)

# HOMOLOG

## ganoiny?

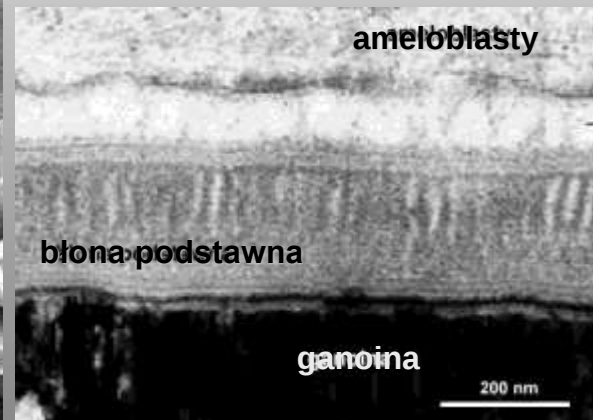
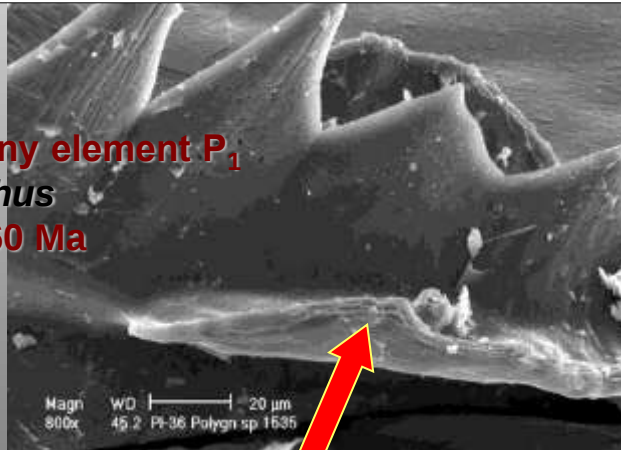
ameloblasty  
*Palmatolepis*  
dewon 360 Ma

Dzik (2006)



- odciski komórek często tylko na wierzchołkach ząbków
- pozostała powierzchnia gładka – pokryta grubą błoną podstawną?

młodociany element  $P_1$   
*Polygnathus*  
dewon 360 Ma



ameloblasty  
*Icriodus*  
dewon 360 Ma

Sire (1996)

błona podstawna ganoiny  
*Polypterus*  
dzisiejszy

podobieństwo do gładkiej emalii łusek rybich (ganoiny)

# HOMOLOGIA

## ząbków konodonta

- jedynie w emalii zębów sposób przyrostu taki jak koron ząbków konodontów
- wypełnienie jamy bazalnej co najmniej analogiczne do dentyny
- kanaliki-wypustki odontoblastów?

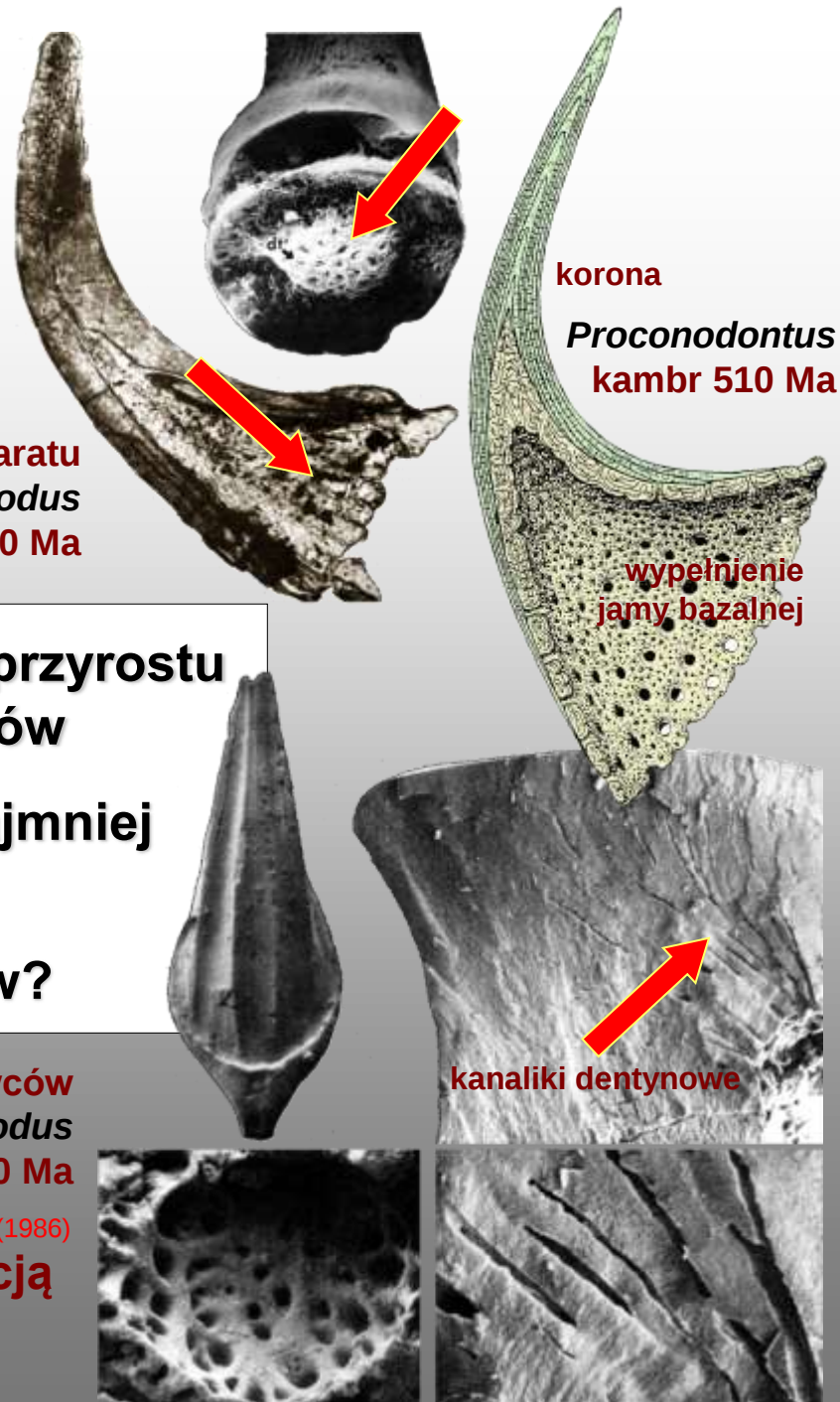
Dzik (1986)

elementy aparatu  
*Semiacontiodus*  
ordowik 460 Ma

dentyna łusek bezszczękowców  
*Thelodus*  
sylur 410 Ma

Dzik (1986)

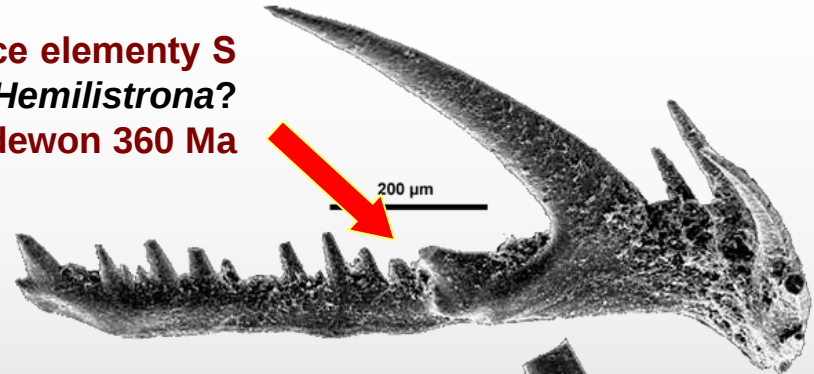
ale to niezgodne z postulowaną funkcją



# PERMANENTNY

## przyrost tkanki

regenerujące elementy S  
*Hemilistrona?*  
dewon 360 Ma



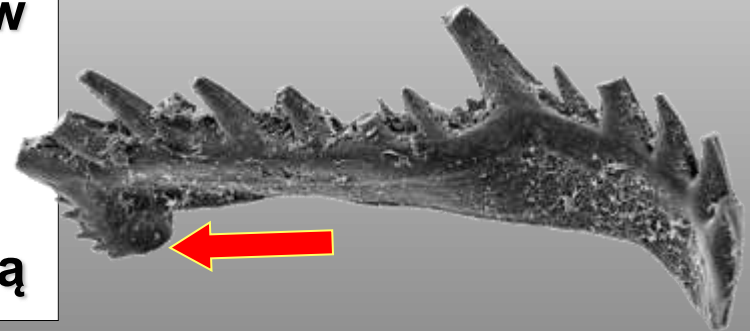
regenerujący ząbek  
*Drepanodus*  
ordowik 460 Ma  
Müller & Nogami (1971)



Dzik (2006)



- morfologia sugeruje funkcje chwytne i rozcierające – jako zębów
- ale elementy nie wyrzynały się
- regeneracja złamań dowodzi stałego okrycia tkanką wydzielniczą



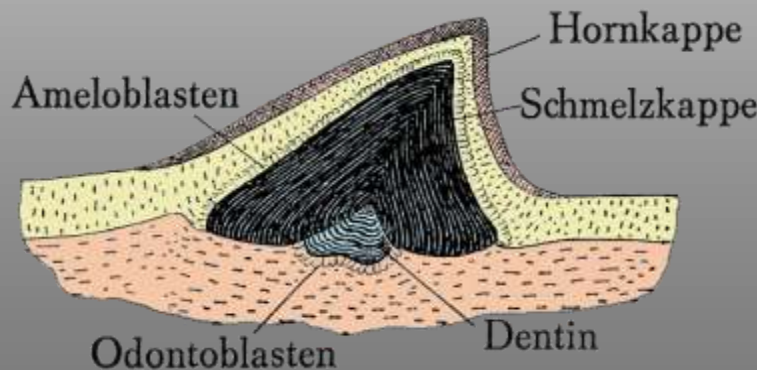
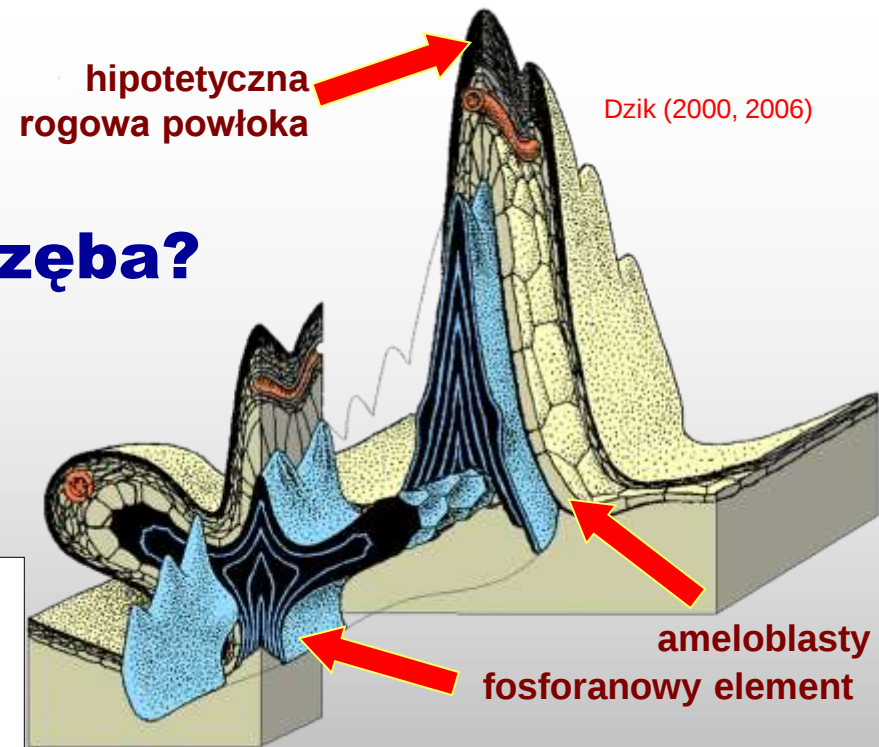
terminalizacja wzrostu elementu S<sub>2</sub>

nierozwiązywalna antynomia?

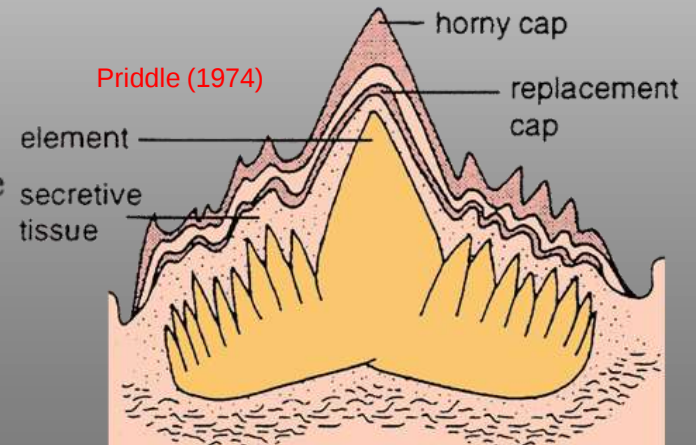
# SZKIELET

## wewnętrzny rogowy zęba?

- stały wzrost pod keratynową zewnętrzną powłoką
- wyjaśnia równoczesny wzrost i rolę mechaniczną



Schmidt in Schmidt & Müller (1964)



# MOŻLIWI potomkowie

rogowy aparat gębowy  
*Myxine*  
dziś



- są konodonty o masywnych prostych aparatach
- częsty rozpad elementów o cienkich koronach na pojedyncze ząbki
- główne funkcje mechaniczne wypełnia wówczas ciało bazalne

Liu et al. (2007)

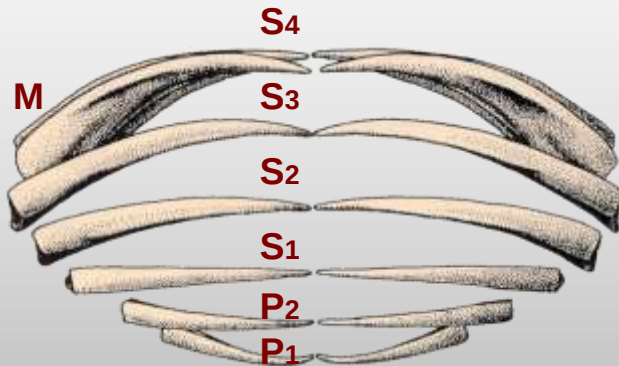


masywny aparat  
*Coleodus*  
ordowik 460 Ma

do pomyślenia zanik wewnętrznego mineralnego szkieletu

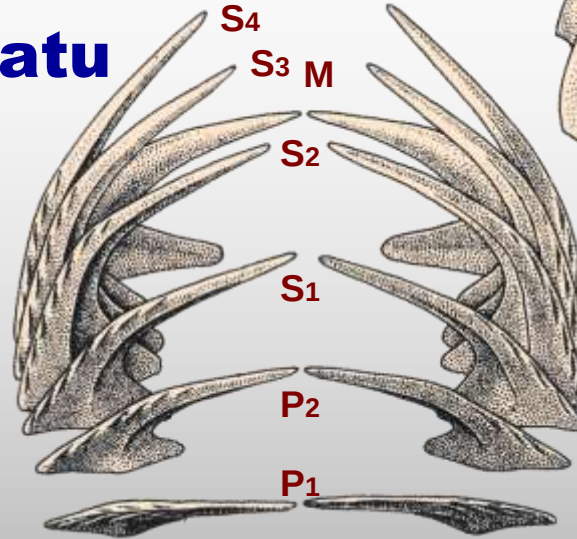
# DYWERSYFIKACJA

## elementów aparatu



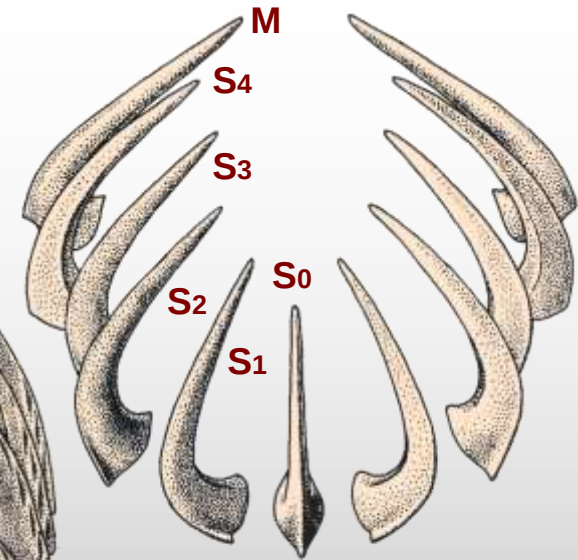
*Panderodus*

Panderodontidae sylur 440 Ma



*Besselodus*

Distacodontidae ordowik 450 Ma



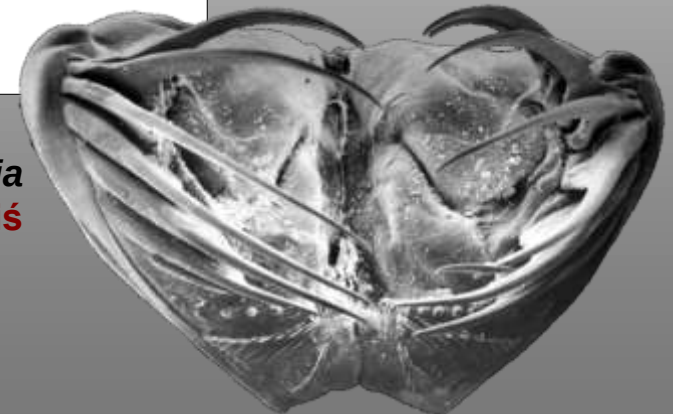
*Drepanodus*

Protopanderodontidae  
ordowik 470 Ma

- niekompletne „clusters” potwierdzają model aparatu z 7 parzystych elementów + 1

strzałka morska *Eukrohnia*  
dziś

analogia z aparatem Chaetognatha



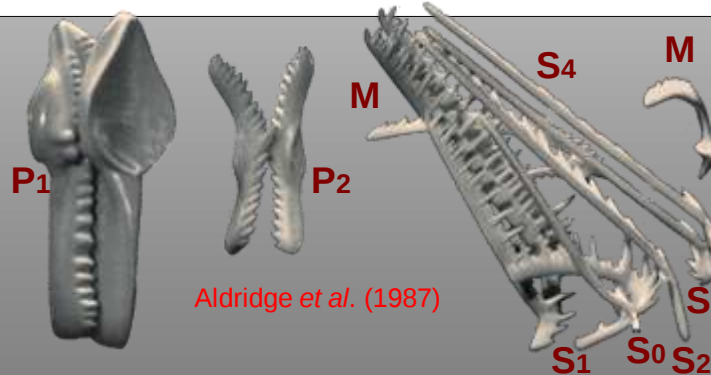
# ORGANIZACJA

## aparatu konodontów

Aldridge et al. (1987)



- kompletne aparaty na łupku o różnych kierunkach deformacji
- pozwoliły na retrodykcję do układu pierwotnego (trójwymiarowego)



Aldridge et al. (1987)

*Idiognathodus*

formacja Modesto karbon 320 Ma

aparat zgnieciony  
grzbietobrzusznie



Rhodes (1952)

aparat zgnieciony  
ukośnie bocznie

Du Bois (1943)

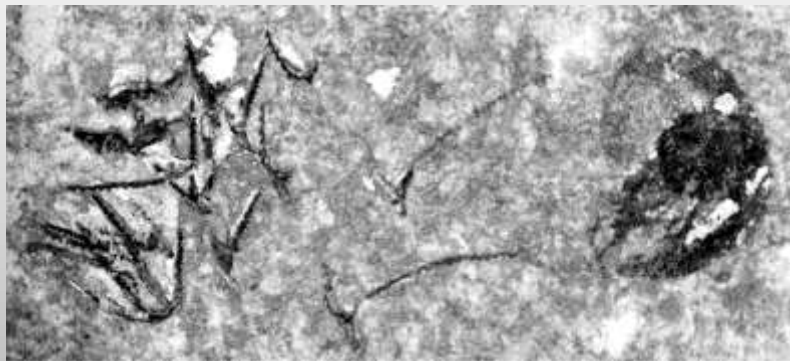


setki znalezisk potwierdzają prawidłowość rekonstrukcji

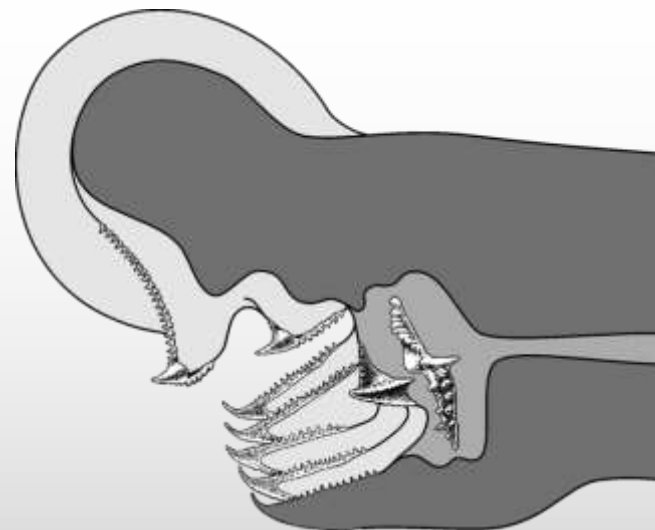
# APARATY

## 17-elementowe

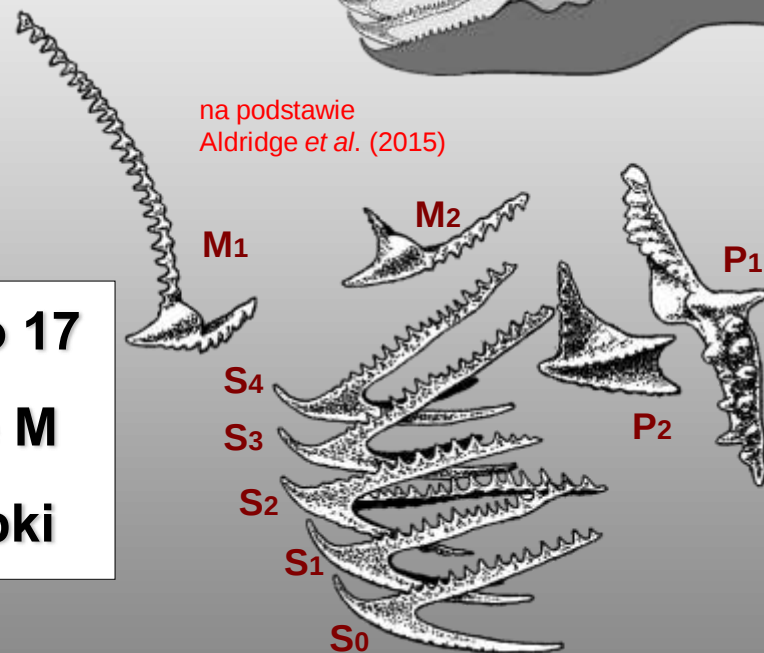
interpretacja aparatu  
*Icriodella*  
ordowik 450 Ma



- liczba elementów powiększona do 17
- prawdopodobnie przez duplikację M
- rozpad gałązek na pojedyncze ząbki



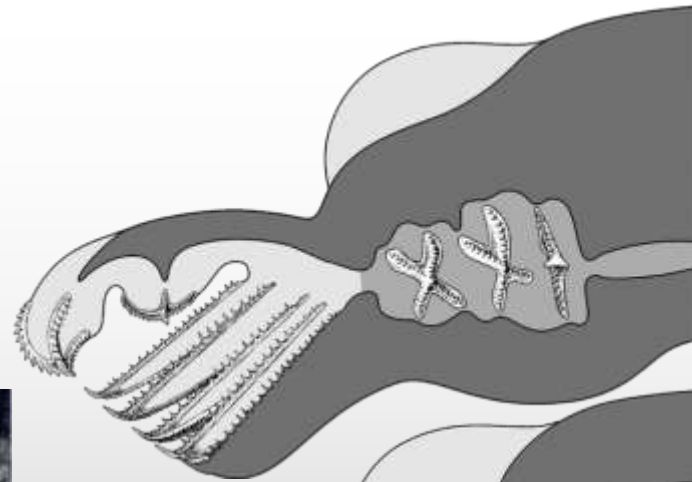
na podstawie  
Aldridge et al. (2015)



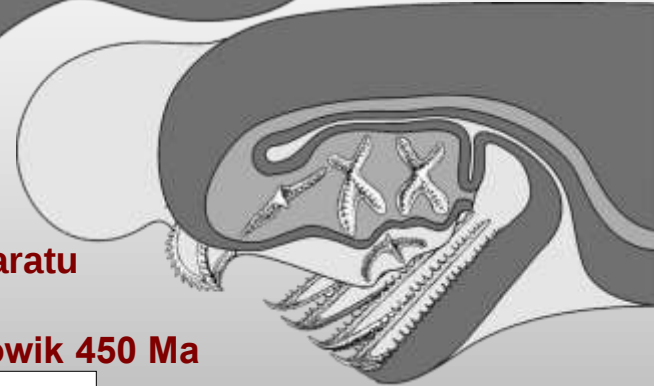
w uproszczonej postaci przetrwały do końca dewonu

# APARATY

## 19-elementowe

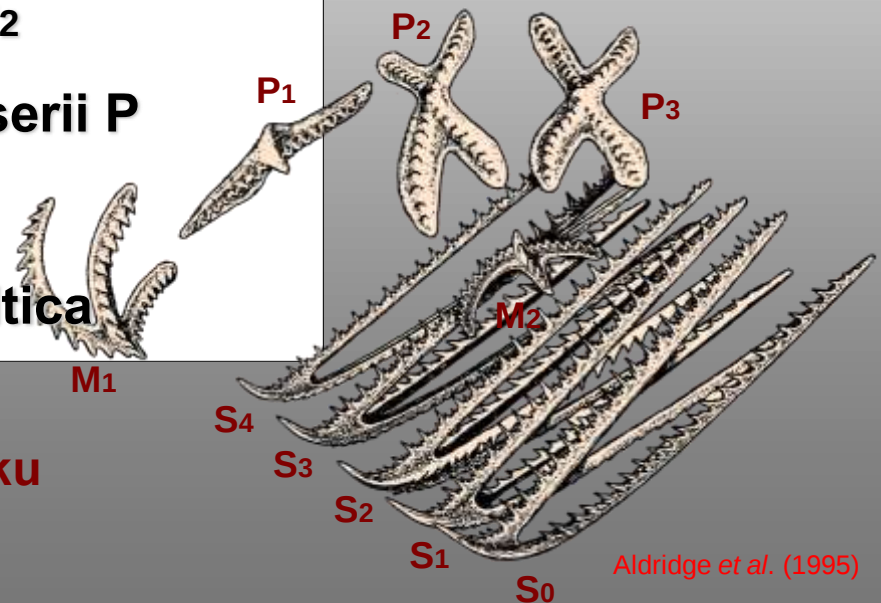


Dzik (2015)



interpretacja aparatu  
*Promissum*  
łupki Soom ordowik 450 Ma

- kolejna duplikacja w pozycji P<sub>2</sub>
- i zmiana układu morfologii w serii P
- być może wynicowywanie?
- wywodzą się z kontynentu Baltica



wyłączne dla zimnych wód ordowiku

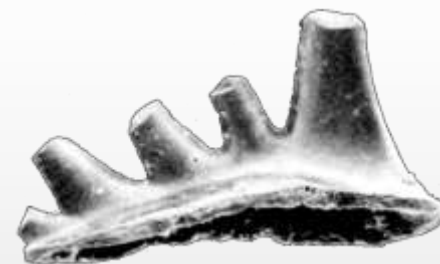
Aldridge et al. (1995)

# GRANICA kambr-ordowik



graptolit *Rhabdinopora*  
ordowik 490 mln lat

Zeballo et al. (2005)



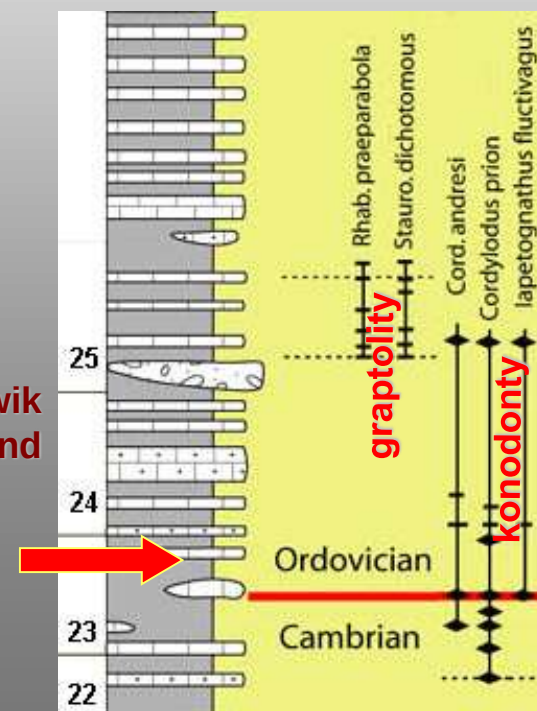
konodont *lapetognathus*  
ordowik 490 mln lat

Fortey et al. (1982)

- formalnie wyznaczona na warstwie z pierwszym konodontem *lapetognathus*
- poniżej planktonowych graptolitów

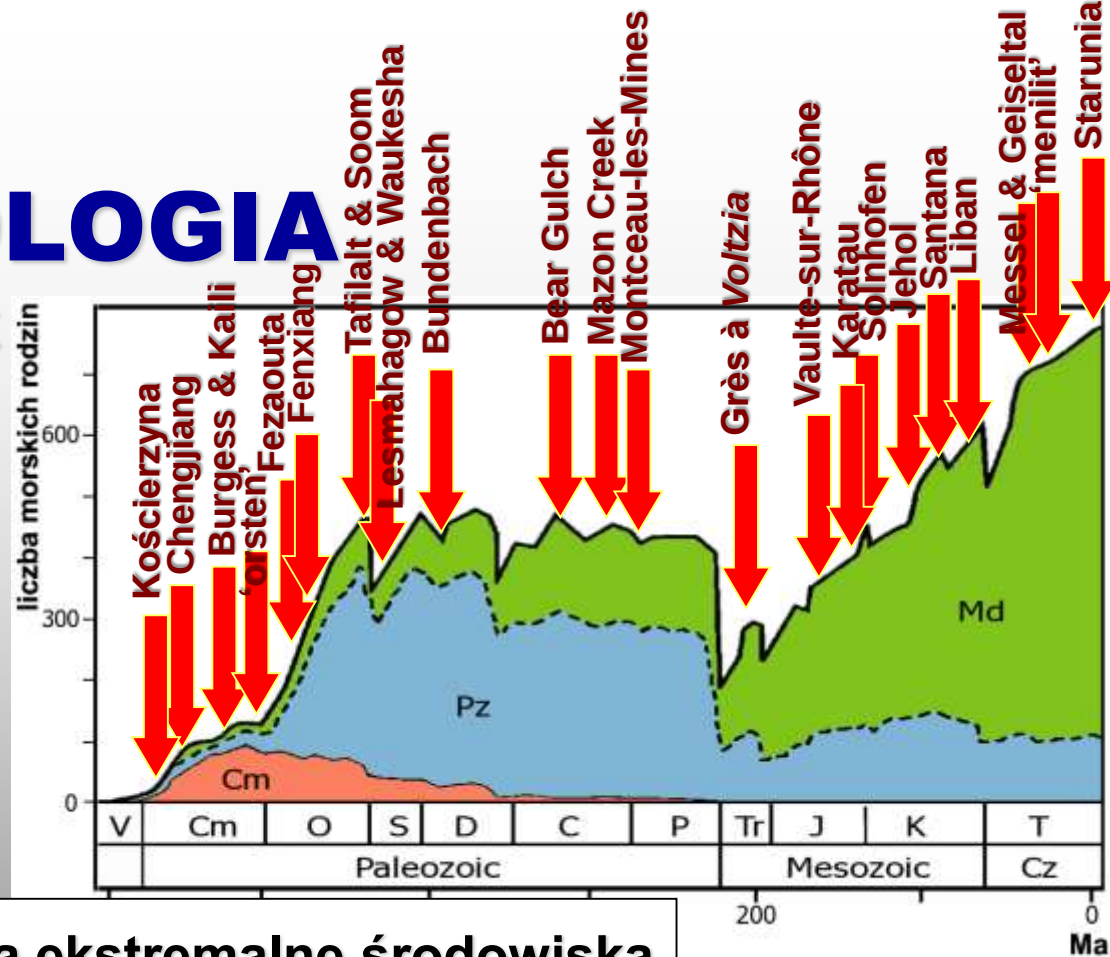
stratotyp granicy kambr-ordowik  
Green Point, Newfoundland

kolejny kontrowersyjny *Golden Spike*



# PALEONTOLOGIA

## miękkich tkanek



- okna tafonomiczne na ekstremalne środowiska
- zabezpieczające przed żerowaniem i umożliwiające fosylizację miękkich tkanek

rozszerzenie spektrum środowisk istotne dla kompletności obrazu

# WIELKIE pelagiczne stawonogi

Van Roy et al. (2015)

anomalocaridid  
*Aegirocassis*  
ordowik 470 Ma

1 m

kambr 510 Ma

*Peytoia*

*Anomalocaris*

*Amplectobelua*  
kambr 530 Ma

Gon (2005)

- anomalokarididy wielkimi filtratorami
- czym się odżywiały te pierwsze "wieloryby"?

skład kambryjskiego pelagialu kontrowersyjny

# ORDOWIK w ciągłości z kambrem

*Eldonia*  
ordowik 450 Ma

U-kształtne  
jelito



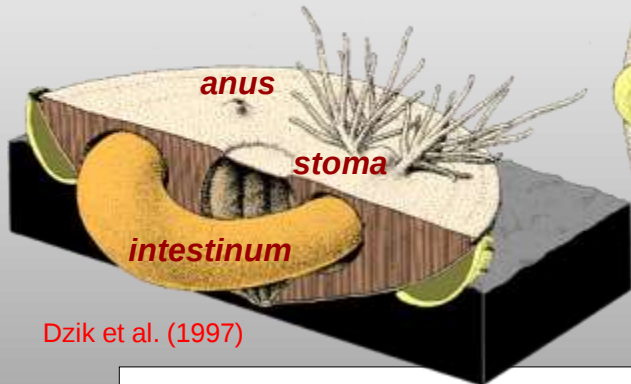
Alessandrella & Bracchi (2003)



*Eldonia* kambry 510 Ma

epibionty

*Rotadiscus* kambry 510 Ma



Dzik et al. (1997)

- czułkowce Eldonioidea różnorodne
- kształt ciała od dyskowatego przez stożkowaty po cylindryczny

do filtrujących czułkowców wcześniej dołączyły półstrunowce

# PÓŁSTRUNOWCE kambru

Bengtson & Urbanek (2007)

pióroskrzelny  
*Rhabdotubus*  
kambr 520 Ma



prosoma

jelitodyszny  
*Spartobranchus*  
kambr 520 Ma



Caron et al. (2013)



- w kambrze środkowym odmienność gromad daleko mniejsza niż dziś
- jelitodyszne filtrowały w rurkach
- pióroskrzelne stosunkowo duże



Nanglu et al. (2016)

niejasne jest miejsce ewolucyjne parzydełkowców

jelitodyszna  
*Oesia*  
kambr 520 Ma

