

# EWOLUCJA

Nr 3, sierpień 2008



INSTYTUT PALEOBIOLOGII PAN  
MUZEUM EWOLUCJI  
ZAKŁAD PALEOBIOLOGII I EWOLUCJI UW  
URZĄD GMINY PAWONKÓW

## LISOWICE Jak dinozaury opanowały świat?



ISSN 1730-48  
WARSZAWA 2008

# Pochodzenie i ewolucja skójek

Aleksandra Skawina

**M**ałże są bardzo starą, wolno ewoluującą i konserwatywną grupą zwierząt. Zapis kopalny kambryjskich małżów jest bardzo ubogi. Podczas gdy z kambru znanych jest zaledwie kilkanaście gatunków w trzech rodzajach reprezentujących podgromady Palaeotaxodonta i Pteriomorphia, z osadów ordowiku opisano sześć podgromad małżów i ponad 1450 gatunków. Od środkowego ordowiku do dziś nieprzerwanie postępuje ich różnicowanie.

Niezrozumiały jest brak znalezisk małżów z późnego kambru i początku ordowiku. Niektórzy autorzy twierdzą więc, że wczesnokambryjskie znaleziska nie są prawdziwymi małżami a te pojawiają się dopiero w ordowiku – około 60 milionów lat później (to mniej więcej tyle czasu, ile upłynęło od końca ery dinozaurów do dziś). Jednakże skamieniałości wczesnokambryjskich *Fordilla* i *Pojetaia*, a także środkowokambryjskiej *Tuarangia* mają dobrze widoczne pozostałości funkcjonalnego więzadła (cecha wyłączna dla małżów) spinającego dwuczęściową muszlę, więc są niewątpliwie małżami.

Już z wczesnego ordowiku (około 480 milionów lat temu) pochodzą najstarsze znaleziska małżów ze środowisk estuariowych – słonawowodnych, co oznacza, że już w początkach swej ewolucji zwierzęta te mogły tolerować obniżone zasolenie. Do wód w pełni słodkich małże wkroczyły jednak dopiero we wczesnym dewonie (około 410 milionów lat temu).

**Ewolucja umięśnienia małżów.**– Znaleziska zmineralizowanych tkanek miękkich małżów (np. skrzel) czy wypełnienia ich jelita zdarzają się, ale są niezmiernie rzadkie. Podstawowym źródłem wiedzy o anatomii wymarłych ich form musi więc pozostać muszla. Oprócz wyobrażenia o ogólnym kształcie ciała i położeniu otworów wlotowych i wylotowych do jamy płaszczowej, muszla daje też informacje o rozmieszczeniu mięśni uczestni-

czących w podstawowych funkcjach zwierzęcia. Wewnątrz muszli zachowują się bowiem ich przyczepy.

Położenie dwu głównych mięśni zamykających połówki muszli określa jej szczególnie ważne właściwości funkcjonalne. Zmieniało się więc bardzo powoli w ewolucji i pozwala na wyodrębnienie głównych grup małżów. Adduktory to największe i najsilniejsze mięśnie małżów, rozpięte pomiędzy połówkami muszli z przodu i tyłu zwierzęcia. Zostawiają też na muszli wyraźne ślady przyczepu (najczęściej w postaci zagłębień w muszli, niekiedy jako nieznaczne wypukłości), bowiem w miejscu tym nie jest odkładana mineralna tkanka muszli. Zwykle oba te mięśnie są jednakowo rozwinięte, niekiedy jednak mięsień przedni uległ częściowej redukcji lub całkowitemu zanikowi. W tym drugim przypadku mięsień tylny rozrósł się i przesunął ku środkowi muszli. Jest wiele przykładów osiągnięcia takiego stanu niezależnie w różnych liniach rozwojowych małżów – np. jednomięśniowa *Tridacna* jest blisko spokrewniona z dwumięśniowymi sercówkami *Cardiidae* a dwumięśniowa *Dimya* z jednomięśniową rodziną *Plicatulidae*.

Poza systemem mięśni odpowiedzialnych za manipulowanie nogą (wciągaczy i wypychaczy nogi) o mniej lub bardziej skomplikowanym układzie przyczepów, małże mają delikatne mięśnie umbonalne – związane z wierzchołkiem muszli (*umbo*). Rolą tych mięśni jest, między innymi, podtrzymywanie płaszcza małża, przypinając go wewnątrz *umbo* do muszli. U niektórych małżów biorą one udział w dźwiganiu i wciąganiu nogi do muszli. Typowe mięśnie dźwigacze rozwinęły się u *Palaeoheterodonta* (*Unionoida* i *Trigonoida*) oraz zaawansowanych ewolucyjnie małżów z grupy *Heterodonta* (np. *Cardiidae*, *Tellinidae*). Można wyróżnić cztery główne typy umięśnienia związanego ze strefą wierzchołkową muszli.

W zależności od wielkości przyczepów włókien mięśniowych po wewnętrznej stronie muszli i ich rozłożenia wokół wierzchołka, może to być typ z grubymi jednym lub dwoma dużymi przy-

czepami mięśni po zewnętrznej stronie wierzchołków, lub z jednym dużym i wyraźnym przyczepem mięśnia dźwigacza w samym szczycie muszli. Drobne i rozproszone ślady przyczepów mięśni pojawiają się na dwa sposoby – kiedy są bardzo liczne, otaczają całe wierzchołki muszli z wyjątkiem ich przedniej części, mniej liczne umieszczone są z przodu wierzchołków lub po wewnętrznej ich stronie. W toku ewolucji małżów różne te typy pojawiały się niezależnie w ich różnych gałęziach, przy czym pierwszy typ części występuje w starej ewolucyjnie grupie Palaeotaxodonta (choć także tu umięśnienie bywa drobne i rozproszone wokół wierzchołka muszli, np. u ordowickiego *Palaeoneilo*). Skójkki mają na muszli odciski drobnych i rozproszonych mięśni umbonalnych, w zależności od rodzaju umieszczonych z przodu lub po wewnętrznej stronie wierzchołków. Trygonie – jeden silny przyczep mięśnia dźwigacza w szczycie muszli.

**Ewolucja więzadła.**– Aspektem budowy muszli o szczególnych walorach funkcjonalnych, a zatem przydatnym w określaniu pozycji ewolucyjnej poszczególnych gatunków, jest położenie więzadła. Więzadło spina od zewnątrz muszle zapięciem w kształcie odwróconej litery U (jak u skójek). U pierwotnych małżów *ligamentum* jest przedłużeniem zewnętrznej koncholiinowej warstwy muszli (*periostracum*) i ograniczone jest do krótkiego odcinka na grzbiecie z tyłu wierzchołka muszli.

U małżów pokrewnych perłopławom (*Pteria*) więzadło niekiedy obejmuje całą grzbietową

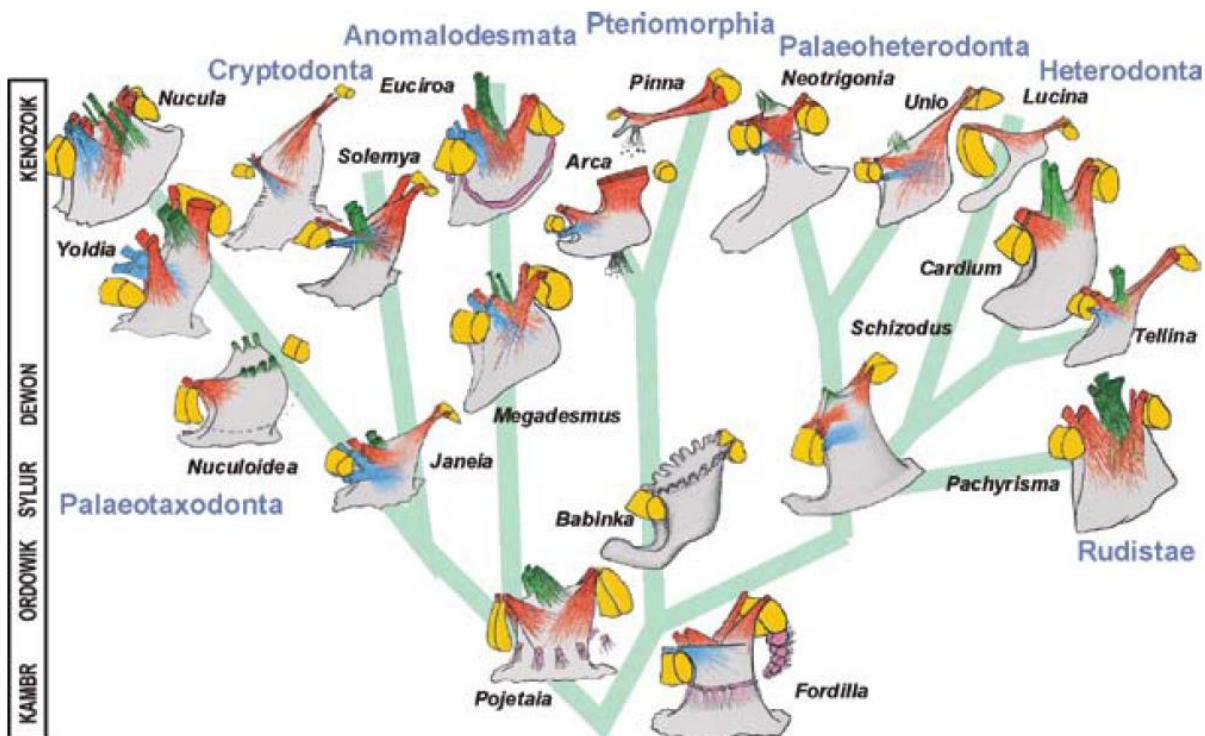
krawędź muszli. Z kolei u wielu wyspecjalizowanych form zajmuje miejsce między wierzchołkami połówek muszli (jak u *Pecten* czy *Ostrea*). Może też migrować między zęby zawiasu (np. u *Mactra* i słodkowodnych Sphaeriidae), a brzeg jednej z połówek muszli tworzy niekiedy specjalny językowany wyrostek dla więzadła (np. u bałtyckiego piaszkołaza *Mya*).

Proste więzadło zbudowane jest z dwóch podstawowych warstw: zewnętrznej lamellarnej (blaszkowatej), tworzonej z poziomych warstw koncholioliny (jej składnikiem jest m.in. chityna) utwardzonej garbnikami oraz leżącej pod nią warstwy włóknistej, na której poziomych warstwach koncholioliny zauważalne są wyraźne linie przyrostowe, a składniki organiczne utwardzone są węglanem wapna.

Więzadło rozkłada się dość szybko po śmierci zwierzęcia i raczej rzadko zachowuje się w materiale kopalnym. Zwykle łatwe jest jednak interpretowanie śladów po nim na muszli małżów – w okolicy zamka. Listewki na muszli powyżej zębów zamka mogą wskazywać na obecność *ligamentum* zewnętrznego, podczas gdy rowki i kieszenie pozwalają wnioskować o więzadle wewnętrznym.

**Ewolucja muszli małżów.**– Szczególną wartością diagnostyczną dla określania głównych grup małżów ma budowa zawiasu. Dla ustabilizowania połączenia między skorupkami, na ich wspólnej krawędzi bardzo wcześnie w ewolucji uformował się system zagłębień i wypukłości ściśle je zespalający nawet przy częściowym

Ewolucja układu mięśniowego małżów. Diagramy przedstawiają miękkie ciało małża: mięśnie zwierające muszle (żółte), mięśnie nogi (czerwone i niebieskie), mięśnie umbonalne (zielone) i przyczepy płaszcza (różowe).



rozwarciu muszli. Złożone zęby zawiasowe występowały już u najpierwotniejszych kambryjskich małżów. W ordowiku uformowały się główne typy zawiasów, które z pewnymi modyfikacjami dotrwały do dziś.

Pierwotnie układ zębów i bruzd był mniej więcej radialny od wierzchołka muszli. Przez powiększenie liczby zębów wielokrotnie w ewolucji uformował się grzebykowy typ uzębienia (taksonodontowy). W innej linii rozwojowej nastąpiła redukcja ich liczby i uporządkowanie (typ heterodontowy). Skójki należą do stosunkowo pierwotnej linii rozwojowej uzębienia cechującej się bardzo nielicznymi zębami z poprzecznym piłkowaniem (typ schizodontowy).

W materiale kopalnym rzadko zachowują się elementy inne niż muszla lub jej odlew. Choć wiedza o anatomii wymarłych małżów jest uboga, muszla pozwala na określenie położenia narządów wewnętrznych. W jej wnętrzu zachowują się często odciski przyczepów mięśni o różnych funkcjach. Badanie mikrostruktury muszli również dostarcza informacji o pokrewieństwach pomiędzy małżami. Muszla prawdopodobnych przodków małżów – Monoplacophora, kambryjskich małżów takich jak *Tuarangia* a także najpierwotniejszych spośród małżów dzisiejszych – Palaeotaxodonta, ma raczej stabilny układ warstw. Pod periostracum wytwarzanym w fałdzie płaszcza jest zewnętrzna aragonitowa warstwa pryzmatyczna wydzielana na krawędzi płaszcza i wewnętrzna warstwa perłowa wytwarzana na całej jego powierzchni. Taką samą, pierwotną budowę muszli mają również trygonie i Unionoida oraz Anomalodesmata (morskie małże o uproszczonym zamku). U większości pozostałych małżów warstwa pryzmatyczna jest z kalcytu (bardziej trwałej odmiany krystalograficznej węgla wapnia). Zamiast stosów sześciokątnych płaskich kryształów formujących masę perłową (charakterystyczny połysk jest skutkiem dyfrakcji na granicach między kryształami), aragonit wewnętrznej warstwy muszli większości małżów ma złożoną orientację osi kryształów (krzyżowo-blaszkowe) i chaotycznie rozprasza światło nadając muszłom zwykle porcelanowy wygląd. Niekiedy masę perłową zastąpiła kalcytowa warstwa blaszkowata (np. u



ostrzyg). Skójki zachowały więc skład muszli bardzo pierwotny, jak na małże.

**Ewolucja skrzeli małżów.**– Zapisaną w kopalnej muszli informację o rozmieszczeniu skrzeli można uzupełnić o wiedzę dotyczącą anatomii dziś żyjących najbliższych krewnych wymarłego małża. Skrzela są ważnym źródłem informacji o pokrewieństwie pomiędzy małżami. Najpierwotniejsze są piórowate skrzela w postaci dwu rzędów urzęsionych blaszek osadzonych na wspólnej osi (protobranchialne). Taką budowę mają też ktenidia pierwotnych ślimaków przodoskrzelnych, można więc sądzić, że występowały u wspólnego przodka tych mięczaków. Cechują dzisiejszą, pierwotną *Nucula*, występowały więc prawdopodobnie u pierwszych małżów.

Bardziej skomplikowane są skrzela nitkowate (filibranchialne) tworzące strukturę w przekroju przypominającą literę W przyczepioną do ciała małża środkowym grzbietem. Pojawiły się później w ewolucji małżów i są obecne u dzisiejszych *Mytilus* czy *Neotrigonia*. Najbardziej skomplikowane są skrzela, których nici skrzelowe łączą się mostkami (eulamellibranchialne), dzięki czemu powstają po dwie zwarte blaszki (listki) skrzelowe (o dużej powierzchni; również W-kształtne) po bokach zwierzęcia. Takie skomplikowane skrzela cechują między innymi Unionoida. Pewne małże wykształciły skrzela podzielone poziomo na część górną i dolną (septibranchialne). Taki typ skrzeli występuje obecnie u gatunków takich jak np. *Solemya*, będących gospodarzami bakterii chemosyntezujących, przetrzymujących je w dolnej części, dla górnej pozostawiając rolę oddechową.

*Odlew rozchylonych skorupek „skójki” z późnego triasu Krasiejowa z zachowanymi skrzelami (brunatne prążki to prawdopodobnie zmineralizowany organiczny szkielet listków skrzelowych).*

W jamie płaszczowej pierwotnych małżów woda przepływa wzdłuż muszli. Jest to naturalne w odniesieniu do form żyjących tuż pod powierzchnią osadu (np. *Nucula*). Małże głęboko ryjące o takiej anatomii muszą kopać i utwardzać nogą kanały w osadzie pozwalające na swobodny przepływ wody. Bardzo istotną innowacją ewolucyjną musiało więc być przekształcenie biegu wody w jamie płaszczowej na U-kształtny - z wlotem i wylotem na tylnym końcu muszli. Małż mógł odtąd bez przeszkód zagłębiać całą muszlę w mule wystawiając na powierzchnię tylko jej tylny kraniec. Taka biologia cechuje większość dzisiejszych małżów z grup Heterodonta i Palaeoheterodonta.

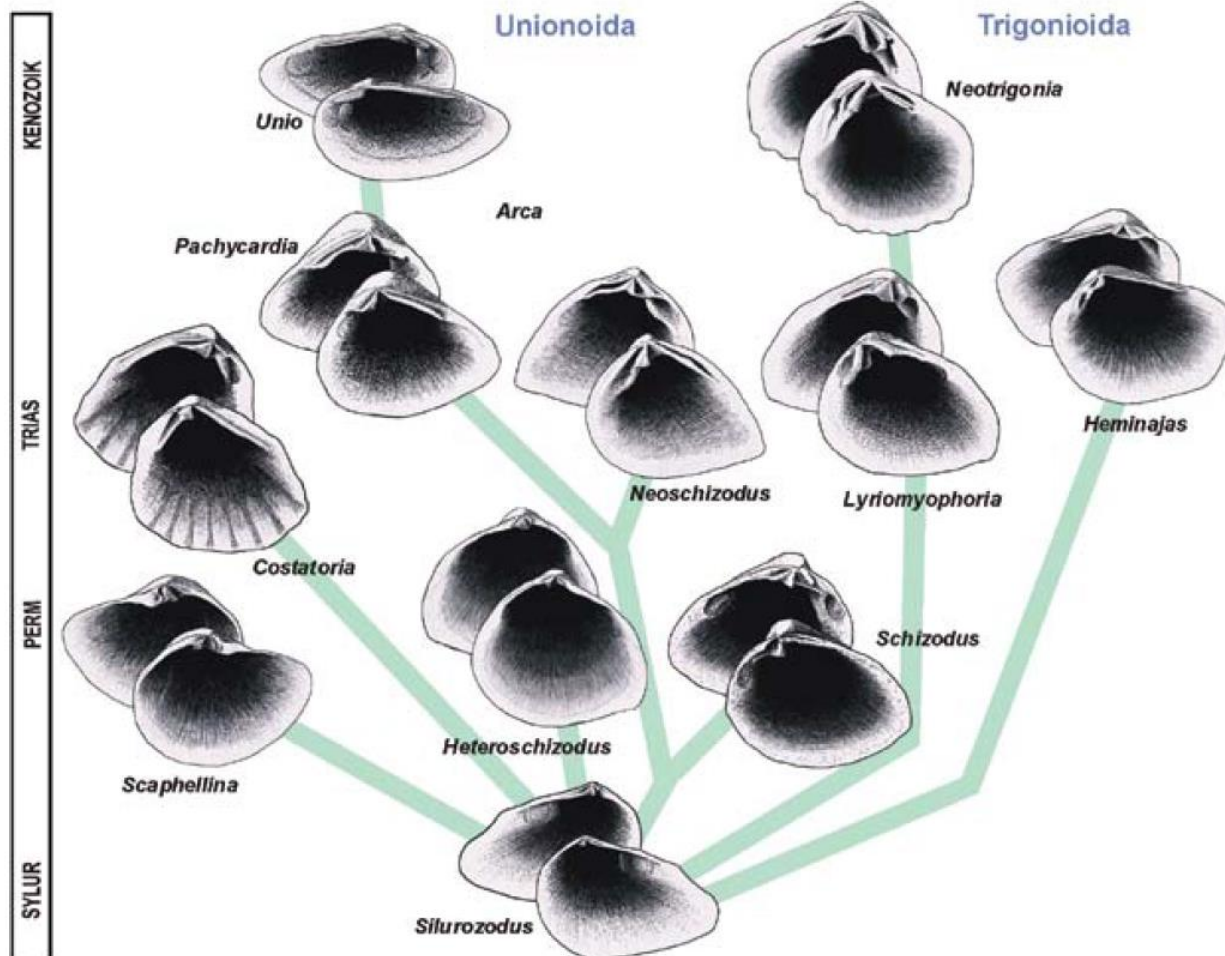
**Pokrewieństwa skójek.** - Do życia w wodach słodkich niezależnie od siebie przystosowało się kilka linii rozwojowych małżów, zwykle o nowoczesnej strukturze muszli i anatomii. Większość dzisiejszych słodkowodnych małżów należy jednak do gałęzi Unionoida, której pierwotności dowodzi masa perłowa w muszli, a pochodzenia od wspólnego przodka biologia rozrodu ze stadium larwalnym - glochidium, pasożytującym na skrzelach lub płetwach ryb. Za przodków Unionoida uważa się morskie triasowe małże z rodziny Pachycardiidae, głównie ze względu na podobieństwo budowy ich zamka. Miały one wspólnego przodka z dzisiejszą reliktową *Neotrigonia* żyjącą w morzach Australii. Pokrewne jej formy znane są ze słodkowodnych (i brakicznych) osadów kredowych Azji, więc zwierzęta te miały potencjał fizjologiczny, by dokonać inwazji wód słodkich.

Dane molekularne potwierdzają to, że rząd Unionoida jest monofiletyczny (miał jednego wspólnego przodka) a *Neotrigonia* reprezentuje grupę siostrzaną - rząd Trigonoida. Ewolucja morskich przedstawicieli tego rzędu udokumentowana jest kopalnymi muszlami od okresu sylurskiego, ponad 420 mln lat temu. Przodek skójek musiał więc

### Małże wód słodkich

Małże są istotnym składnikiem środowisk dennych ekosystemów słodkowodnych. Wszystkie małże słodkowodne są filtratorami i należą do zaawansowanych ewolucyjnie małżów o dwu syfnach (lub szczelinach) umiejscowionych z tyłu muszli. Nieliczne, jak niektóre gatunki *Pisidium* (groszkówek), mogą pęłzać na nodze po lodygach podwodnych roślin, lub jak *Dreissena* przytwierdzają się bisiosem do twardych elementów dna.

Pokrewieństwa w obrębie Trigonoida i przypuszczalne pochodzenie gałęzi rozwojowej skójek Unionoida.



być morski i żył przed późnym permem-wczesnym triasem, ponieważ w osadach tego wieku udało się odnaleźć pierwsze Unionoida będące zwierzętami słodkowodnymi.

## Pochodzenie skójek

Uważa się, że małże słodkowodne Unionoida wywodzą się z wymarłych triasowych Pachycardidae – jednej z niewielkich gałęzi licznego i zróżnicowanego szczególnie w mezozoiku rzędu Trigonoida. Nie budzącym kontrowersji dawnym przedstawicielem trygonii jest sylurski *Schizodus* i wcześniejszy odeń *Silurozodus*, uważany obecnie za najstarszego reprezentanta gałęzi Trigonoida. Ze względu na poprzeczne żebrowanie promieniście rozmieszczonych zębów zamka zawiasowego, za przodka Trigonoida bywają uważani przedstawiciele ordowickiej rodziny Lyrodesmatidae. Przebieg mięśni przytwierdzających płaszcz do muszli (linia płaszczowa) z zatoką wskazuje, że małże te miały już długi syfon z wlotem i wylotem na tylnym końcu ciała, podobnie jak niektóre permskie trygonie – *Schizodus* i *Scaphellina*. Oznacza to, że U-kształtny przepływ wody w jamie płaszczowej uformował się jeszcze dawniej i wspólnego przodka dzisiejszych małżów o takim sposobie życia szukać należy we wcześniejszych epokach ordowiku.

**Skójki mezozoiczne.**– Znaleźiska Unionoida z triasu nie są liczne, ale dość szeroko rozprze-strzenione. Małże te notowane są zarówno z Europy, Azji, jak i Ameryki Płn. W tamtej epoce obecne kontynenty zespolone były w jeden superkontynent – Pangeę. Najliczniej notowaną rodziną skójek w późnym triasie są Hyriidae, przy czym identyfikacja ich w materiale kopalnym była możliwa dzięki charakterystycznej promienistej rzeźbie młodocianej części muszli. Urzeźbienie tej części muszli niesie szczególnie cenne informacje na temat pokrewieństwa małżów Unionoida. Jest to cecha właściwa odpowiednim taksonom. Drugą notowaną w triasie rodziną są Unionidae. Prócz charakterystycznego *Uniomerus* prawdopodobnie do niej należą późnotriasowe znaleźiska małżów podobnych do dzisiejszych północnoamerykańskich rodzajów *Pleurobema* i *Fusconaia*. Ich młodociane muszle mają rzeźbę koncentryczną lub falistą.

W środkowej jurze pojawiły się małże o rzeźbie stadiów młodocianych identycznej jak u dzisiejszego *Unio*. Szczególną formą późnojurajską reprezentującą tę morfologię jest

*Vetulonaia* o masywnej muszli z wierzchołkiem przesuniętym wyraźnie do przodu. Małże z rodziny Hyriidae w osadach jury są znajdowane w mniejszej różnorodności niż w osadach triasowych. W jurze pojawił się i zniknął rodzaj *Hadrodon*, o kwadratowej muszli z charakterystycznym pojedynczym żebrem z tyłu muszli. Przez wiele lat nie wiadomo było z jakimi małżami powiązać to zwierzę, obecnie uważa się je za boczną linię małżów z rzędu Unionoida. Na kredę przypadła prawdziwa eksplozja różnorodności Unionoida. Bardzo zróżnicowane są w tym czasie małże z rodziny Hyriidae oraz Unionidae. W kredzie pojawiły się także pierwsze szczeżuje *Anodonta* – przystosowane do życia w miękkich osadach małże o cienkiej muszli i zredukowanym zamku. W zapisie kopalnym z tego czasu pojawiają się także pierwsi przedstawiciele rodzaju *Elliptio* cechującego się wyraźnie wydłużonym kształtem grubo skorupowej muszli i szczytami połówek muszli pokrytymi często silnymi żebrami równoległymi do linii przyrostowych. Małże te przetrwały do dziś, choć okres największego ich zróżnicowania przypadał właśnie na kredę. U dzisiejszych *Elliptio* dość nietypowo masa perłowa jest koloru fioletowego.

Małże z kredy podobne morfologicznie do małżów z rodzaju *Unio* są – jak ich jurajscy przodkowie – gruboskorupowe. W kredzie pojawiły się także pierwsze małże z rodzin Mutelidae (o delikatnej falistej ornamentacji muszli młodocianej i larwie typu lasidium), Lampsilinae (cienkomuszlowe, które dziś często skrzela podzielone mają na tylną część, którą stale zajmują marsupia i przednią, służącą do oddychania i filtracji) oraz Margaritiferidae.

Margaritiferidae to perloródki, wyjątkowo długo żyjące zwierzęta (znane są ponad stuletnie osobniki), które częściej niż inne Unionoida wytwarzają perły. W dzisiejszych wodach zwierzęta te nie są liczne ani różnorodne, ich zasięg obejmuje kontynenty północnej półkuli Ziemi. W samej Ameryce Północnej, w której żyje dziś tak wiele gatunków małżów słodkowodnych z rzędu Unionoida, występuje jedynie pięć gatunków perloródek (w Europie – dwa). Uważa się że ich obecne rozmieszczenie jest wynikiem (zmniejszonego już) szerokiego zasięgu w przeszłości. Jednocześnie trudno jest prześledzić historię ewolucyjną i pochodzenie Margaritiferidae. Morfologia ich muszli zdecydowanie nie jest wyróżniająca, ponadto małże te zawsze mają silnie skorodowany wierzchołek muszli przez zakwaszoną wodę, w której żyją. Zniszczona



Naturalny odlew wnętrza muszli „skójki” z późnego triasu Lipia Śląskiego ukazujący znaczne rozmiary i grubość ścianki muszli.

jest więc muszla młodociana z jej być może charakterystyczną ornamentacją.

#### Skójki kenozoiczne.–

Niewiele wiadomo o ewolucji europejskich małżów z rzędu Unionoida.

Z osadów oligocenu ze Szwajcarii opisano rzekome perloródki *Margaritifera*

i skójki *Unio*, ale żadne z nich nie przypomina zwierząt dziś żyjących. *Unio* ze Szwajcarii jest podobne do północnoamerykańskich Unionidae z kredy. Istnieje prawdopodobieństwo, że są to relikty tej epoki.

W osadach europejskiego pliocenu odnajdywane są małże bardziej podobne do dzisiejszych rodzajów azjatyckich, niż europejskich. Może być to związane z brakiem wyraźnych barier pomiędzy przedlodowcowym układem cieków wodnych łączących systemy wód słodkich, a także z równoleżnikowym układem łańcuchów górskich. W czasie plejstocenijskich zlodowaceń, gdy lodowiec schodził z północy, góry uniemożliwiły (a przynajmniej utrudniły) migrację gatunkom słodkowodnym. Zwierzęta te w większości wyginęły. Nieliczni „uciekiniery”, którzy przetrwali epokę lodowcową w refugiach, kolonizowali ponownie opuszczone przez lodowiec tereny. Połączenia wodne w Azji wschodniej są dogodniejsze do przetrwania i część gatunków pozostała w jej wodach. Po ustąpieniu lodowca gatunki azjatyckie nie miały już dostępu do wód europejskich.

Zlodowacenia plejstocenijskie miały mniejsze znaczenie dla fauny Ameryki Północnej. Główne łańcuchy górskie ułożone są tam równoleżnikowo. Takie ułożenie łańcuchów górskich umożliwiło „swobodną” migrację zwierząt, wycofywanie się na południe przed nadchodzącym lodowcem z mniejszym narażeniem na wymarcie. Również powrót po wycofaniu się lodowca w takich warunkach był łatwiejszy, stąd tak wielka różnorodność północnoamerykańskiego świata zwierzęcego (i roślinnego).

Małże z rzędu Unionoida przeszły intensywną ewolucję i są bogate w gatunki. Dziś w tym rzędzie jest 840 gatunków, najwięcej w Ameryce Północnej, bo aż 302. Oznacza to, że nawet w jednej rzece płynącej przez Amerykę Północną może

być więcej gatunków skójek niż w całej Eurazji i Australii razem wziętych (odpowiednio 45 i 33 gatunki). W porównaniu do powierzchni lądu można stwierdzić, że najuboższym w gatunki Unionoida lądem jest Eurazja. Najliczniejsza dziś w gatunki rodzina Unionidae (675 gatunków) jest notowana już od triasu na podstawie znaleziska *Uniomerus hanleyi* z charakterystycznymi zygakowatymi żebrami na wierzchołku muszli. Pozostałe pięć rodzin ma mniej niż sto gatunków każda. Skrajnie nieliczna jest rodzina Etheriidae, cementujących się do podłoża „słodkowodnych ostryg” z 4 gatunkami.

**Biologia skójek.–** Zwierzęta morskie często rozmnażają się wypuszczając do toni wodnej liczne gamety, także ich larwy unoszą się przez krótszy bądź dłuższy czas jako plankton. Są wówczas narażone na śmierć, głównie z powodu drapieżnictwa. Słodkowodne skójki, w przeciwieństwie do innych małżów, mają larwę pasożytniczą. W pewnym sensie opiekują się też swoim potomstwem. Wiosną plemniki wyrzucane przez samce otworem wylotowym muszli i wysane przez samice otworem wlotowym, trafiają z prądem wody do skrzel i odnajdują komórki jajowe. Zapłodnione jaja rozwijają się w skrzelowych torbach lęgowych (marsupiach) i opuszczają ciało matki jej syfonem wylotowym jako glochidia. Natrafiwszy na rybę, pasożytują na jej skrzelach lub płetwach, wrastając w ich tkanki. Największy obecnie żyjący gatunek z rodziny Unionidae w polskiej faunie, szczeżuja *Anodonta cygnea*, w marsupiach zaopatruje glochidia w substancje odżywcze. Niekiedy notuje się glochidia przeobrażające się w młodociane szczeżuje w marsupiach osobnika dorosłego, z pominięciem stadium pasożytującego na rybie.

Pasożytnicze larwy (pochodzące od glochidiów lasidia) zasiedlają Amerykę Południową i Afrykę Mycetopodidae i Iridinidae, pokrewnych „ostrygom” Etheriidae, są szczególnie zmodyfikowane dowodząc zaawansowania ewolucyjnego tych małżów. Larwy te mają uproszczoną niepodzieloną skorupkę, z tyłu pokryte haczykami płaty i długi wyrostek z przodu zwierzęcia, penetrujący tkanki żywiciela. Mogą realizować dwa odmienne scenariusze rozwoju – z tworzeniem cyst na skrzelach infekowanej przez larwę ryby, lub bez encystacji (w drugim przypadku larwa zamiast w cystę, przemienia się w kolejne stadium larwalne).

Szczególną zaletą pasożytniczego trybu życia larw Unionoida jest ułatwienie rozprzestrzeniania się w środowisku – ryba „podróżuje” na dalsze odległości niż dorosły małż. Sposób ten jest nie-

zwykle skuteczny, skoro małże sprawnie zrekolonizowały środowiska po ustąpieniu ostatniego zlodowacenia.

## Unionoida w polskim triasie

Najpospolitszymi skamieniałościami na stanowisku w Krasiejowie koło Opola są skamieniałe muszle słodkowodnych małżów znajdowane masowo w osadach ilastych późnego triasu (sprzed około 230 milionów lat). Są dobrze zachowane, więc dostarczyć mogą cennych informacji o pochodzeniu i wczesnej ewolucji tej grupy zwierząt. Małże te mają kilka centymetrów długości (przeważnie 2-3 cm) i zachowały się przede wszystkim w postaci odcisków muszli w drobnoziarnistym ile. Same muszle nie zachowały się w postaci pierwotnej, ponieważ zbudowane były z aragonitu – nietrwalej odmiany węgla wapnia. Zdarzają się okazy muszli przemienionych z aragonitu w trwałe kalcyt. Dzięki takim znaleziskom wiadomo, że zęby zamka tych kopalnych małżów są bardzo podobne do zębów dzisiejszych skójek.

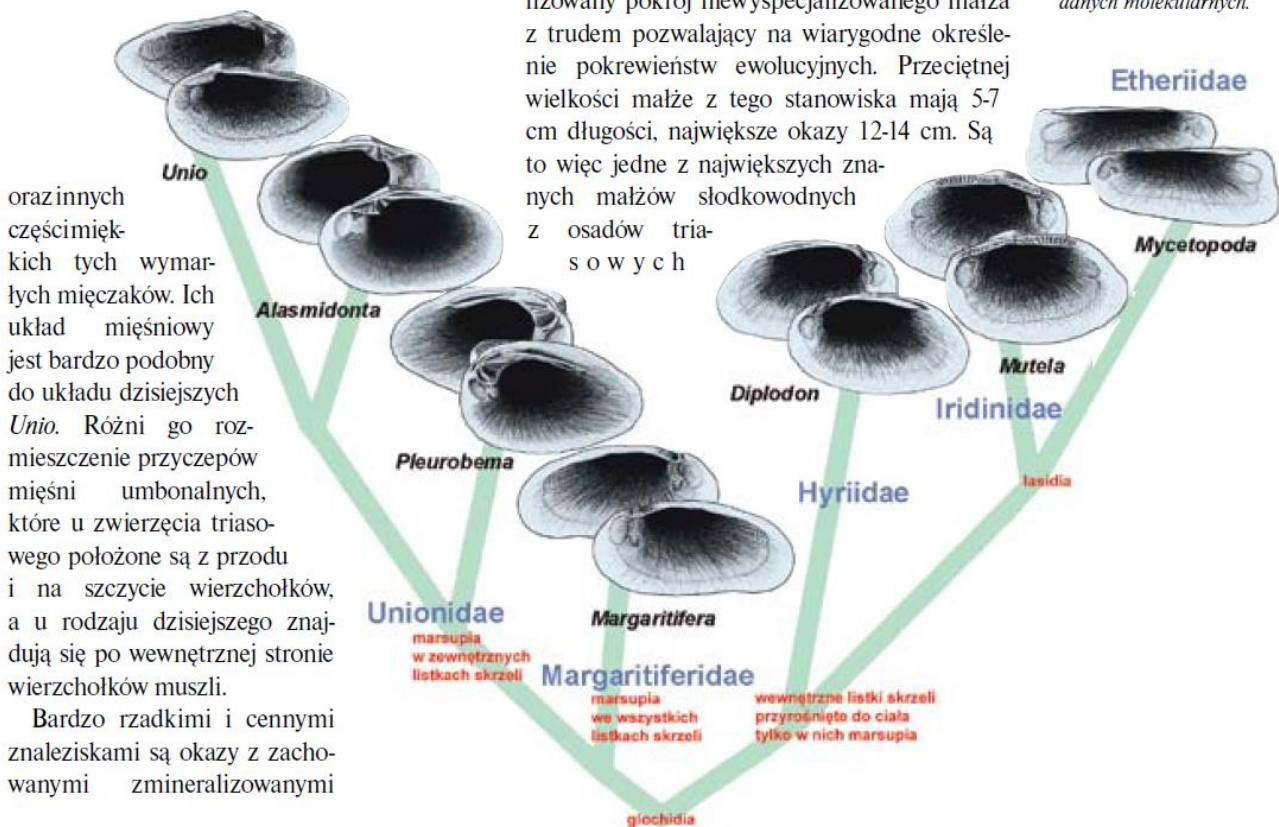
W poziomach z wapiennymi kongrecjami częste są odlewy wnętrza muszli. Są dokładne i dostarczają informacji o rozmieszczeniu przyczepów mięśni i zarysie linii płaszczu. Te dane pozwalają na odtworzenie układu mięśniowego

blaszkowatymi skrzelami, typowymi dla Unionoida. Na podstawie tak zachowanego materiału oraz eksperymentu z dzisiejszymi zwierzętami będzie można określić w jak krótkim czasie po śmierci zwierzęcia nastąpiła mineralizacja jego tkanek, a także, w jaki sposób i w jakich warunkach do tego doszło. To cenne informacje pozwalające wnioskować o ekosystemie krasiejowskiego rozlewiska i warunkach jakie panowały w osadach 230 milionów lat temu.

Krasiejowskie „skójki” od skójek późniejszych różni znacznie delikatniejsza ornamentacja muszli stadiów młodocianych. W odróżnieniu od właściwych skójek *Unio* czy przedstawicieli amerykańskich Hyriidae nie mają wyrazistych, ukośnych żeber. Uważa się, że takie żebrowanie powierzchni muszli może mieć związek z przystosowaniem do życia w piasku. Odpowiednio skierowane guzki, żebra i wyrostki kotwiczą małża w podłożu, a także pomagają mu się zagrzebać. Młodociane dzisiejsze skójki pierwsze lata swojego życia (po przeobrażeniu) spędzają głęboko wewnątrz osadu. Brak rzeźby na muszli juwenilnej może być cechą prymitywną.

Małże słodkowodne znane są również ze stanowiska w Lipiu Śląskim datowanym na czas tuż przed końcem triasu (około 205 milionów lat). Skamieniałe małże zachowane są tam jako ośrodk i odciski powierzchni muszli. Kształtem przypominają skójki, ale jest to przecież zgeneralizowany pokrój niewyspecjalizowanego małża z trudem pozwalający na wiarygodne określenie pokrewieństw ewolucyjnych. Przeciętnej wielkości małże z tego stanowiska mają 5-7 cm długości, największe okazy 12-14 cm. Są to więc jedne z największych znanych małżów słodkowodnych z osadów triasowych

*Pokrewieństwa pomiędzy dzisiejszymi rodzinami rzędu Unionoida określone na podstawie danych molekularnych.*







Nagromadzenie słodkowodnych „skójek” na powierzchni ulamka skały ilastej z późnego triasu Krasiejowa.

Europy. Na obszarze Niemiec w osadach słodkowodnych o podobnym wieku występują powszechnie małe słodkowodne o niewielkich rozmiarach, rzadko przekraczających długość 3 cm. Z tego powodu znalezisko w Lipiu Śląskim wydaje się wyjątkowe.

## Podsumowanie

Małe mają bardzo długą i bogatą historię. Wspecjalizowane do życia w środowisku dennym pokazują szereg sposobów funkcjonowania w tym, zdawałoby się jednorodnym, ekosystemie. Materiał kopalny jest bezpośrednim źródłem wiedzy o tym, jakimi drogami się to dokonywało. Opanowywanie środowiska wód słodkich i dostosowywanie anatomii do swoistych warunków tego środowiska może się okazać historią szczególnie pouczającą. O ile uda się we właściwy sposób zinterpretować dane zawarte w skamieniałościach.

## Literatura

- Bauer, G. 2001. Characterization of the Unionoida (= Naiads). In G. Bauer & K. Wächtler (eds) *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida*. 3-4, Springer, Berlin.
- Cope, J.C.W. 1997. The early phylogeny of the class Bivalvia. *Palaeontology* **40**, 713-746.
- Cox, L.R. 1969. General features of the Bivalvia. In R.C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology: Part N. Mollusca 6. Bivalvia*. N2-N129. The University of Kansas, Lawrence.
- Good, S.C. 1998. Freshwater bivalve fauna of the Late Triassic (Carnian – Norian) Chinle, Dockum, and Dolores Formations of the Southwest United States. In P.A. Johnston & J.W. Haggart (eds) *Bivalves: An Eon of Evolution – Paleobiological Studies honoring Norman D. Newell*. 223-249. University of Calgary Press, Calgary.
- Goubanov, A. 1998. The early Cambrian molluscan evolution and its palaeogeographic implications. *Acta Universitatis Carolinae – Geologia* **42**, 419-422.
- Goubanov, A.P., Kouchinsky A.V., & Peel, J.S. 1999. The first evolutionary-adaptive lineage within fossil mollusks.

*Lethaia* **32**, 155-157.

- Graf, D.L. & Cummings, K.S. 2006. Palaeoheterodont diversity (Mollusca: Trigonioidea + Unionoida): what we know and what we wish we knew about freshwater mussel evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society* **148**, 343-394.
- Graf, D.L. & Cummings, K.S. 2007. Review of the systematic and global diversity of freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida). *Journal of Molluscan Studies* **73**, 291-314.
- Falniowski, A. 2001. *Drogi i bezdroża ewolucji mięczaków. Rozprawy wydziału przyrodniczego*. 378 pp. Polska Akademia Umiejętności, Kraków.
- Jell, P.A. 1980. Earliest known pelecypod on Earth – a new Early Cambrian genus from South Australia. *Alcheringa* **4**, 233 – 239.
- Kat, P.W. 1984. Parasitism and the Unionacea (Bivalvia). *Biological Reviews* **59**, 189-207.
- Kouchinsky, A.V. 1999. Shell microstructures of the Early Cambrian *Anabarella* and *Watsonella* as new evidence on the origin of the Rostroconchia. *Lethaia* **32**, 173-180
- Liljedahl, L. 1992. *Silurozodus*, new genus, the oldest known member of the Trigonioidea. *Paläontologische Zeitschrift* **66**, 51-65.
- MacKinnon, D.I. 1982. *Tuarangia paparu* n. gen. and n. sp., a late Middle Cambrian Pelecypod from New Zealand. *Journal of Paleontology* **53**, 589-598.
- McMichael, D.F. & Hiscock, I.D. 1958. A monograph of freshwater mussels (Mollusca: Pelecypoda) of the Australian region. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* **9**, 372-508.
- Parkhaev, P.Y. 2008. The Early Cambrian radiation of Mollusca. In W.F. Ponder & D.R. Lindberg (eds) *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. 33-69.
- Piechocki, A. & Dyduch-Falniowska, A. 1993. *Fauna słodkowodna Polski. Mięczaki. Małże*. 205 pp. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa. University of California Press, Berkeley.
- Pojeta, J. Jr, Yochelson E.L. & Brasier M.D. 1978. The origin and early taxonomic diversification of pelecypods. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B* **284**, 225-246.
- Runnegar, B. & Bentley, C. 1983. Anatomy, ecology and affinities of the Australian Early Cambrian bivalve *Pojetaia runnegari* Jell. *Journal of Paleontology* **57**, 73-92.
- Watters, G.T. 2001. The Evolution of the Unionacea in North America, and its implications for the worldwide fauna. In G. Bauer & K. Wächtler (eds) *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida*. 281-307, Springer, Berlin.
- Yochelson, E.L. 1978. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient mollusks. *Malacologia* **17**, 165-191.
- Yochelson, E.L. 1981. *Fordilla troyensis* Barrande: “The oldest known pelecypod” may not be a pelecypod. *Journal of Paleontology* **55**, 113-125.