

HUBERT SZANIAWSKI

*Instytut Paleobiologii PAN*

*al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa*

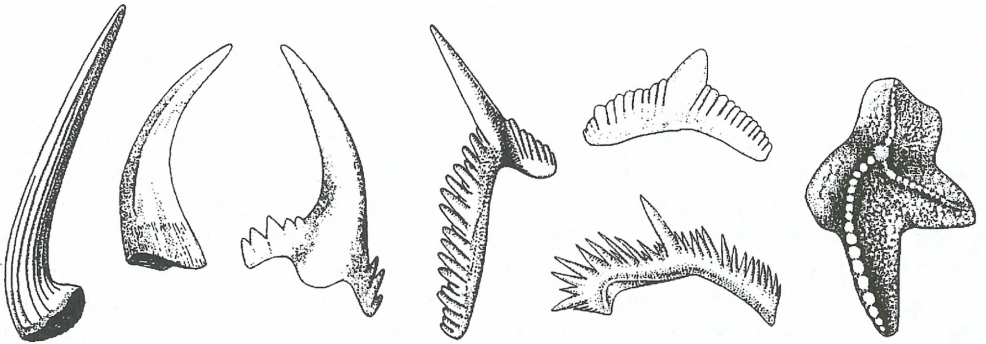
## POZNANIE STANOWISKA SYSTEMATYCZNEGO KONODONTÓW — WIELKIE ODKRYCIE PALEONTOLOGICZNE XX WIEKU

### WSTĘP

Rezultaty badań paleontologicznych wskazują, że wszystkie zasadnicze plany budowy żyjących dziś zwierząt istniały już w okresie kambryjskim, a więc przeszło 500 milionów lat temu. Nie oznacza to jednak, że możemy obecnie bez trudu określić przynależność systematyczną wszystkich skamieniałości, z jakimi się spotykamy. Trudności te wynikają zwykle z powodu niedostatecznego stanu ich zachowania lub z nieco odmiennej budowy od pokrewnych grup fauny żyjącej współcześnie. Istnieje kilka dużych grup skamieniałości o zupełnie nieznanym bądź niepewnym stanowisku systematycznym. Najczęściej spotykanymi i najbardziej intrygującymi z nich były do niedawna konodonty. Stanowiły one przez wiele dziesięcioleci największą zagadkę paleontologiczną. Zagadka ta została w ostatnich latach częściowo rozwiązana.

Szczałki konodontów są jednymi z najpowszechniej występujących skamieniałości zwierzęcych. Jeśli kawałek skały wapiennej powstałej z osadów morskich w okresie od późnego kambru do późnego triasu (500–200 mln lat temu) rozpuścimy w kwasie octowym to w pozostałych resztkach (reziduum) prawie na pewno znajdziemy fragmenty konodontów, a być może nawet ich tysiące. Są to z reguły izolowane elementy o wielkości 0,1–3 mm, w kształcie kolców, grzebyków lub nieregularnych płytek, przypominające zęby kręgowców (ryc. 1) i podobnie jak one zbudowane z fosforanu wapnia. Są to jedyne części konodontów, które dzięki znacznej twardości miały dużą szansę zachowania się w stanie kopalnym. Występują nie tylko w wapieniach lecz często również w innych skałach osadowych, na przykład w łupkach lub piaskowcach lecz znacznie trudniej jest je z tych skał wydobyć. Powszechne występowanie elementów konodontowych w osadach, utworzonych przez 300 milionów lat we wszystkich oceanach, świadczy, że konodonty były bardzo dobrze przystosowane do życia w różnych środowiskach morskich, żyły masowo i zapewne miały pośrednio duży wpływ na przebieg ewolucji innych grup fauny. Mają one również wielkie znaczenie dla geologii. Do niedawna jednak nie znano jeszcze zupełnie wyglądu i przynależności systematycznej zwierząt, do których znajdowane elementy należały ani nawet funkcji jaką pełniły.

Konodonty zostały opisane po raz pierwszy w roku 1856 przez zamieszkałego na Łotwie Christiana Pandra, lekarza z wykształcenia, zajmującego się głównie badaniami kopalnych ryb. Znalazł on je we wczesnopaleozoicznych, słabo zwięzłych piaskowcach odsłaniających się na powierzchni na terenie Estonii i w rejonie Petersburga. Liczne skamieniałości występujące w tych skałach są bardzo dobrze zachowane i można je z nich bez większego trudu wyizolować. Pander, bardzo wnikliwy badacz, stwierdził, że pomimo morfologicznego podobieństwa niektórych elementów konodontowych do zębów ryb różnią się one od nich swą strukturą wewnętrzną. Pomimo to konodontów umieścił w swojej monografii poświęconej ordowickim rybam wychodząc prawdopodobnie z założenia, że mogły to być zęby kopalnych ryb uprzednio nie znanych.



Ryc. 1. Elementy aparatów konodontowych; wybrane przykłady różnych typów morfologicznych.

Nazwa konodonty została wprowadzona przez PANDERA (1856) i do końca lat siedemdziesiątych naszego wieku była stosowana w odniesieniu do samych elementów aparatu gębowego konodontów. Obecnie jednak jest stosowana do określenia zwierząt posiadających te elementy.

#### ELEMENTY KONODONTOWE I ICH ZNACZENIA DLA GEOLOGII

Przez około 80 lat od chwili odkrycia konodonty opisywano stosunkowo rzadko i były znane tylko ich izolowane fosforanowe elementy. Choć niektórzy zdawali sobie sprawę, że w jednym zwierzęciu mogło znajdować się ich wiele o zróżnicowanych kształtach, nie widzieli jednak innej możliwości ich usystematyzowania, jak nadawanie każdemu typowi morfologicznemu innej nazwy gatunkowej oraz grupowania podobnych elementów w jednostki taksonomiczne wyższego rzędu.

Dopiero w roku 1934 doniesiono jednocześnie w Niemczech (SCHMIDT 1934) i w Stanach Zjednoczonych (SCOTT 1934) o znalezieniu na powierzchniach ławic skalnych zgrupowań elementów konodontowych zróżnicowanych morfologicznie lecz ułożonych w sposób sugerujący, że należały do jednego zwierzęcia. Zgrupo-

wania te nazwano zespołami naturalnymi (natural assemblages, ryc. 2). Stało się wówczas jasne, że elementy konodontowe były częściami składowymi złożonych aparatów nie mających odpowiedników wśród innych zwierząt. Konodonty nie są więc blisko spokrewnione z żadną grupą znanych nam zwierząt i wszelkie porównania ich z fauną współczesną mogą mieć jedynie ograniczoną przydatność. Stworzyło to jednak podstawy do przyszłego korygowania systematyki, którą można już było próbować oprzeć nie na izolowanych elementach lecz na całych zespołach elementów. Odkrycie to stymulowało paleontologów do dalszych badań biologii konodontów. Wiedzano już, że zwierzęta te były dwubocznie symetryczne. Wskazywała na to budowa aparatów, w skład których wchodziły pary elementów będących swoim zwierciadlanym odbiciem. Wiedzano też, że fosforanowowapienne elementy były jedynymi częściami twardymi tych zwierząt, ponieważ pomimo bardzo intensywnych poszukiwań nie znajdowano wraz z nimi żadnych skamieniałości, które mogłyby być innymi fragmentami ich szkieletu. Badania struktury wewnętrznej elementów wykazały, że przyrastały one warstewkami nakładanymi od zewnątrz i że posiadały zdolność regeneracji w wypadku złamania. Świadczy to, że elementy konodontowe zapewne były otoczone za życia tkanką miękką, co wyklucza możliwość stałego ich funkcjonowania jako zęby, ponieważ tkanka taka uległaby zniszczeniu. W oparciu o szerokie rozprzestrzenienie geograficzne wielu gatunków domyślano się też, że były to zwierzęta nektoniczne i przystosowane do życia w różnych strefach klimatycznych. Nie znano jednak nadal ich wyglądu ani nawet funkcji ich aparatów.



Ryc. 2. Zespół naturalny elementów aparatu *Idiongnathodus*, karbon, Illinois, Stany Zjednoczone, skala = 0,5 mm (według PURNELL i współaut. 1995).

W latach pięćdziesiątych znajomość ewolucji konodontów oraz ich zasięgów stratygraficznych i rozprzestrzenienia geograficznego była na tyle dobra, że pozwoliło to na zauważenie ich wielkiej przydatności dla geologii. Przydatność ta wynika z niezwykle szybkiej ewolucji morfologicznej elementów. Czyni to konodonty bardzo dobrymi skamieniałościami przewodnimi, to znaczy takimi, w oparciu o które można określać wiek warstw skalnych oraz przeprowadzać ich korelację na różnych obszarach. Powszechność występowania konodontów, ich szerokie rozprzestrzenienie oraz łatwość preparowania ze skał metodami chemicznymi spowodowały, że wkrótce stały się one najważniejszymi mikroskamieniałościami dla stratygrafii i paleogeograficznych rekonstrukcji całego paleozoi-



ku i triasu. Dzięki małym rozmiarom oraz dużej liczebności można je zwykle znaleźć również w rdzeniach wiertniczych. Ma to ogromne znaczenie dla poszukiwań złóż, a zwłaszcza występującej często na dużych głębokościach ropy naftowej. Nic więc dziwnego, że wszystkie większe międzynarodowe przedsiębiorstwa naftowe zatrudniały geologów lub paleontologów wyspecjalizowanych w badaniach konodontów. Na badania te przeznaczano i przeznacza się nadal znaczne środki finansowe.

W latach sześćdziesiątych zauważono możliwość dokonywania rekonstrukcji aparatów konodontowych w oparciu o badania statystyczne oraz szczegółowe badania morfologiczne izolowanych elementów (SWETT 1988). Kiedy elementy o różnych kształtach stale ze sobą współwystępują w podobnych proporcjach liczbowych i ponadto jeszcze charakteryzują się podobieństwem niektórych szczegółów morfologicznych to istnieje duże prawdopodobieństwo, że są to elementy aparatów jednego gatunku. Przypuszczenia te znalazły zresztą potwierdzenie w wielu późniejszych znaleziskach zespołów naturalnych. Dokonane rekonstrukcje dały możliwość skorygowania systematyki. Wiele opisanych wcześniej gatunków i rodzajów izolowanych elementów włączono do synonimiki. Wpłynęło to na dalszy wzrost przydatności konodontów dla geologii, a w związku z tym na dalszy wzrost intensywności ich badań.

Pod koniec lat sześćdziesiątych konodontami zajmowało się już około 200 osób i ukazywało się rocznie ponad 300 publikacji im poświęconych. Liczby te później znacznie jeszcze wzrosły. Ogromna większość prac dotyczy głównie systematyki konodontów, ich rozprzestrzenienia geograficznego i zastosowania w geologii. Poznano również szczegółowo ich skład chemiczny i mikrostrukturę. W roku 1977 odkryto (EPSTEIN i współaut.) jeszcze jedną ich cechę, która znacznie zwiększyła ich przydatność dla poszukiwań złóż, a zwłaszcza ropy naftowej. Na drodze badań eksperymentalnych stwierdzono, że elementy konodontowe poddawane działaniu wysokich temperatur stopniowo ciemnieją. Dobrze zachowane elementy o kolorze jasnego bursztynu, trzymane przez kilka tygodni w temperaturze 100°C, stają się stopniowo brązowe, a w temperaturze 300°C prawie czarne. Zmiana ta następuje na skutek zwęglania zawartych w elementach domieszek organicznych. W oparciu o kolor elementów konodontowych można więc ustalić stopień metamorfizmu termicznego zawierających je skał. Z drugiej natomiast strony wiadomo jest, że ropa naftowa i gaz ziemny nie mogły zachować się w skałach poddawanych działaniu bardzo wysokich temperatur. W oparciu o barwę konodontów można więc ustalić brak perspektywiczności pewnych warstw geologicznych lub nawet całych regionów dla poszukiwań naftowych.

#### PRÓBY USTALENIA PRZYNALEŻNOŚCI SYSTEMATYCZNEJ KONODONTÓW

Powszechnie zdawano sobie sprawę, że poznanie konodontów, niezależnie od znaczenia dla praktyki geologicznej, może mieć również wielkie znaczenie biologiczne. Tak licznie reprezentowana i silnie zróżnicowana grupa zwierząt musiała odgrywać bardzo poważną rolę w środowisku i mieć duży wpływ na przebieg ewolucji całej fauny morskiej. Nic więc dziwnego, że stale czyniono próby rozwiązania zagadki jej przynależności systematycznej. MÜLLER (1981) w opr-

cowaniu, dotyczącym pochodzenia konodontów, podaje listę 53 prac o przynależności systematycznej konodontów, w których zaliczono je do 9 różnych typów zwierząt a także do glonów i roślin naczyniowych.

Przypuszczenie Pandera, że konodonty były ząbkami nie znanej nam grupy ryb oraz inne zapatrywania wiążące je ze strunowcami były wyrażane w różnej formie przez wielu badaczy i stanowiły dominujący pogląd aż do lat pięćdziesiątych. Za przynależnością ich do ryb przemawiał fakt, że elementy konodontowe współwystępują często z innymi szczątkami ryb, a ponadto że zbudowane są z apatyty — minerału fosforanowapiennego, z którego są zbudowane również zęby kręgowców. Inna grupa hipotez zakładała, że elementy konodontowe stanowiły uzbrojenie gębowe jakiejś grupy robaków lub stawonogów. Nie są jednak znane żadne robaki ani stawonogi posiadające szczęki lub ząbki zbudowane z fosforanu wapnia. Porównywano je także do radul mięczaków, ząbków gnastomulidów, struktur kopolacyjnych nicieni, uzbrojenia głowy szczecioszczękich i innych. Żadna z tych hipotez nie zyskała jednak szerszego poparcia.

W wyniku założenia, że elementy konodontowe były otoczone stale tkanką miękką i nie mogły pełnić funkcji zębów przyjęto powszechnie, że były to elementy szkieletu wewnętrznego. Największą popularność uzyskała wówczas hipoteza LINDSTRÖMA (1974) przyjmująca, że stanowiły one szkielet podtrzymujący organu służącego do filtrowania pokarmu, zbliżonego do lofoforu lub innego aparatu czułkowego. W roku 1973 Amerykanie, MELTON i SCOTT (ten sam Scott, który w 1934 r znalazł zespoły naturalne konodontów), opisali w wapieni karbońskich w Montanie cztery okazy nieznanych zwierząt zawierające w swym wnętrzu zespoły elementów konodontowych. Byli oni przekonani, że są to ciała konodontów, które zinterpretowali jako prymitywne strunowce. Znajdującym się w nich elementom przypisali rolę szkieletu organu filtrującego plankton. Później stwierdzono jednak, że zespół elementów znajdujących się w opisanej przez tych badaczy skamieniałości o nazwie *Lochriea* nie należał do jednego konodonta lecz najprawdopodobniej do kilku różnych. Elementy te nie należały więc do szkieletu tego zwierzęcia lecz stanowiły jego treść żołądkową. Zostały one nagromadzone po zjedzeniu przez to zwierzę kilku konodontów należących do różnych gatunków.

W roku 1976 CONWAY MORRIS opisał następną skamieniałość zinterpretowaną jako ciało miękkie konodonta. Tym razem znaleziono ją w utworach znacznie starszych, w łupkach środkowokambryjskich (Burgess Shale) w Kolumbii Brytyjskiej, słynnych z unikalnie zachowanych skamieniałości. Domniemane elementy konodontowe, znajdujące się w części głowowej tego okazu, są zachowane jednak jedynie w formie odcisków, co nie pozwala na pewną ich identyfikację. Ponadto typowe elementy konodontowe w dolnym kambrze nie zostały dotychczas znalezione, a więc najprawdopodobniej typowe konodonty jeszcze nie istniały.

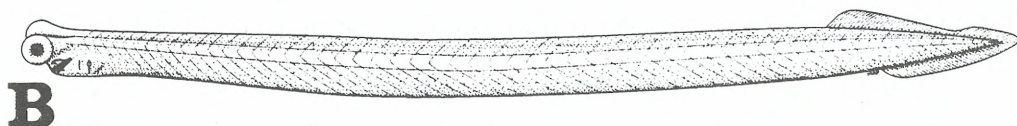
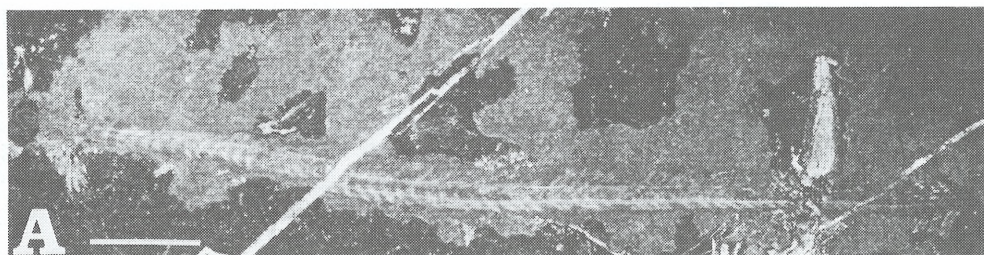
W roku 1976 szwedzki paleontolog, STEFAN BENGTSON, wysunął przypuszczenie, że elementy konodontowe funkcjonowały obnażone, a w stanie spoczynku były otoczone tkanką miękką i miały możliwość dalszego wzrostu. W myśl tej hipotezy przyrost elementów od zewnątrz oraz możliwość ich regeneracji po uszkodzeniu nie musi stać w sprzeczności z funkcją ząbków. Inny szwedzki paleontolog, LENNART JEPSON (1979), w oparciu o badania anatomiczno-porównawcze wskazał na wiele podobieństw elementów konodontowych do ząbków

różnych zwierząt, zarówno bezkręgowych, jak i kręgowych. Prace te przywróciły popularność poglądów, że elementy konodontowe były ząbkami. W roku 1982 BARSKOV, MOSKALENKO i STAROSTINA na podstawie badań elementów konodontowych z niezwykle dużą i dobrze zachowaną częścią bazalną doszli do wniosku, że część ta posiada cechy strukturalne charakterystyczne dla kości kręgowców i powrócili do dawnej hipotezy, że konodonty były zwierzętami kręgowymi. Przedstawione przez nich argumenty nie były jednak dostatecznie dobrze udokumentowane i nie uzyskały powszechnej akceptacji. Do lat osiemdziesiątych jednak konodonty były znane jedynie z izolowanych fosforanowych elementów i zbudowanych z nich aparatów. Jest to zrozumiałe, ponieważ szansa zachowania się skamieniałych śladów ciał miękkich jest znikoma. Zwykle ulegają one rozkładowi lub są zjadane przez trupożerców.

### POZNANIE BUDOWY CIAŁA KONODONTÓW

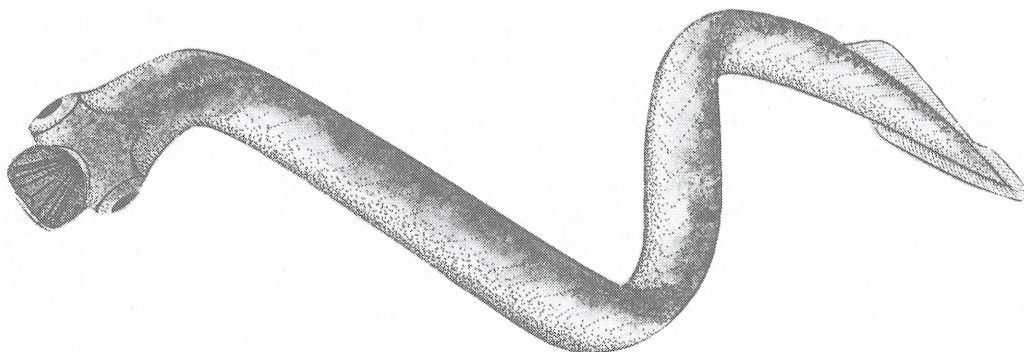
Dopiero w roku 1983 doniesiono (BRIGGS i współaut.) o znalezieniu odcisków ciał zwierząt, które bezspornie uznano za konodonty (ryc. 3A). Pierwszy ich okaz został znaleziony w 1982 roku w muzeum Brytyjskiej Służby Geologicznej w Edynburgu. Okaz ten trafił do muzeum już kilkadziesiąt lat wcześniej, lecz nie ze względu na odcisk konodonta, którego wówczas nie zauważono lecz z powodu zachowanych na tym samym kawałku skały skamieniałych szczątków krewetek. Te unikalnie zachowane skamieniałości znajdują się na powierzchniach drobno warstewkowanych wapieni karbońskich odsłaniających się w Granton, w okolicach Edynburga. Na szczęście odsłonięcie tak zwanych warstw krewetkowych nadal istnieje. Natychmiast rozpoczęto więc intensywne poszukiwania dalszych okazów konodontów. Poszukiwania te zostały uwieńczone sukcesem. Pierwsza publikacja poświęcona ich opisowi (BRIGGS i współaut. 1983) powstała już w oparciu o cztery okazy, a ostatnia (ALDRIDGE i współaut. 1993) o dziesięć. Liczba okazów ma tu ogromne znaczenie, ponieważ żaden z nich nie jest zachowany kompletnie. Na podstawie budowy aparatów, wcześniej już poznanych w oparciu o zespoły elementów, stwierdzono, że 8 ze znalezionych okazów należy do rodzaju *Clydognathus*, a pozostałych dwóch nie oznaczono. W oparciu o tę kolekcję można było wykonać rekonstrukcję całych zwierząt (ryc. 3B, 4). Miały one prawdopodobnie kształt zbliżony do współczesnych węgorzy lecz były oczywiście znacznie od nich mniejsze (okazy znalezione w Granton mają od 21 do 55 mm długości). Aparat złożony z fosforanowych elementów znajdował się w ich części głowowej i służył najprawdopodobniej do chwytania i rozdrabniania pokarmu. Dwa duże, okrągłe odciski w części głowowej są interpretowane jako pozostałości otoczek chrząstkowych wielkich oczu. Podobne struktury, tak zwane pierścienie sklerotyczne, są znane u części bezszczękowców i niektórych szczękowców. Dwie linie przebiegające osiowo wzdłuż całego ciała są najprawdopodobniej liniami brzeżnymi struny grzbietowej. Całe ciało, z wyjątkiem głowy, jest podzielone poprzecznie v-kształtnymi liniami interpretowanymi jako powierzchnie graniczne segmentów mięśniowych (miomerów). W części tylnej wyraźnie są widoczne promienie płetwy ogonowej. Płetwa ta była ułożona, zdaniem autorów, w płaszczyźnie wertykalnej do grzbietu. Już po znalezieniu





Ryc. 3. A — Skamieniałość całego zwierzęcia konodontowego *Clydognathus* sp; karbońskie warstwy krewetkowe w Granton, Szkocja, skala = 1mm, (według ALDRIDGE i współaut. 1993). B — Rekonstrukcja zwierzęcia konodontowego wykonana na podstawie okazów z Granton (według PURNELL i współaut. 1995).

pierwszych okazów nie było wątpliwości, że tym razem mamy do czynienia z prawdziwymi konodontami. Określenie ich przynależności systematycznej nie było jednak nadal łatwe. W pierwszej publikacji im poświęconej rozpatrywano trzy możliwości: że były to prymitywne strunowce, że były to zwierzęta blisko spokrewnione ze współczesnymi szczecioszczękami lub że należały do nieznanego typu zwierząt. Przyjęto wówczas ostatnią możliwość i zaliczono je do wcześniej już proponowanego typu Conodonta stwierdzając jednak, że jest on bliski prymitywnym strunowcom. Wkrótce później doniesiono o znalezieniu fragmentów części miękkich konodonta w dolnosylurskich dolomitach w Wisconsin (MIKULIC i współaut. 1985). Stan zachowania tego okazu jest znacznie gorszy. Ostatnio na powierzchni łupków górnoordowickich w Afryce Południowej znaleziono pozostałości części miękkich konodonta o niezwykle dużych rozmiarach w stosunku do znalezisk poprzednich. Konodonty tego gatunku (*Promissum*



Ryc. 4. Prawdopodobny wygląd żywego zwierzęcia konodontowego (według PURNELL i współaut. 1995).

*pulchrum*) były znane już uprzednio z dobrze zachowanych zespołów naturalnych. W nowym znalezisku jest zachowana tylko przednia część ciała lecz autorzy (GABBOTT i współaut. 1995) obliczają, że całe zwierzę miało około 40 cm. Zupełnie unikalne jest zachowanie w tym okazie dokładnych replik włókien mięśniowych, które zastąpione zostały minerałami ilastymi i siarczkami glinu. Włókna te znajdują się we wszystkich zachowanych miomerach, a także w pobliżu oczu co ma duże znaczenie, ponieważ pozwala przypuszczać, że konodonty posiadały mięśnie umożliwiające poruszanie oczami.

#### POZYCJA KONODONTÓW WŚRÓD STRUNOWCÓW

W oparciu o dane ze wszystkich tych znalezisk autorzy brytyjscy utrzymują, że konodonty były nie tylko strunowcami lecz nawet prymitywnymi kręgowcami. Nie wszyscy jednak pogląd ten w pełni podzielają. Wynika to przede wszystkim stąd, że brak jest wśród zoologów jednomyślności co do tego, jakie cechy powinny decydować o przynależności do kręgowców. Natomiast pogląd, że konodonty były strunowcami jest już raczej powszechnie przyjęty. Przyczynił się do tego również polski paleontolog, JERZY DZIK (1986). Za przynależnością konodontów do strunowców przemawia przede wszystkim fakt posiadania przez nie miomerów. Te metameryczne, v-kształtne bloki mięśniowe są wykształcone bardzo wyraźnie u wszystkich współcześnie żyjących prymitywnych strunowców, zarówno u bezczaszkowców, (lancetnik), jak też u prymitywnych kręgowców bezżuchwowych (śluzice, minogi). Diagnostyczna cecha strunowców, struna grzbietowa, nie jest już u konodontów zachowana w formie umożliwiającej równie jednoznaczna interpretację. Dwie równoległe linie osiowe mogą być bowiem także brzegami przewodu pokarmowego. Cechą przemawiającą za zaliczeniem konodontów do kręgowców są, zdaniem brytyjskich paleontologów, koliste, chrząstkowe otoczki oczu, zakończenie struny grzbietowej przed przednią częścią głowy i niesymetryczna płetwa wzmocniona promieniami. Najbardziej intrygującą cechą konodontów są ich aparaty złożone z fosforanowapiennych elementów. Choć są one jedynymi dobrze poznanymi częściami konodontów i wiadomo już, że służyły do zdobywania pokarmu, to ani ich pochodzenie ani sposób funkcjonowania nie są dobrze poznane. Pozornie sprawa wydaje się prosta, ponieważ większość kręgowców posiada zęby o takim właśnie składzie chemicznym, w istocie jednak jest to problem złożony. Po pierwsze wszystkie znane nam zarówno współczesne, jak i kopalne bezżuchwowce zębów fosforanowych nie posiadają. Dotychczas zakładało się, że utworzyły się one dopiero u szczękowców, na drodze ewolucyjnego przekształcenia ząbków skórnych. Zakładano również, że ząbki skórne (odonty) były pierwszym twardym szkieletem kręgowców i utworzyły się dla ochrony przed mięsożernymi bezkręgowcami albo dla utrzymania równowagi w gospodarce mineralnej. Po drugie elementy konodontów różnią się znacznie strukturą wewnętrzną od wszystkich znanych zębów kręgowców i, jak już wspomniano wyżej, bardzo trudno jest wytłumaczyć możliwość ich funkcjonowania jako ząbków przy jednoczesnym sposobie ich przyrostu od zewnątrz. Brytyjscy paleontolodzy (SANSOM i współaut. 1992, PURNELL 1994) usiłują obecnie wykazać, że różnice w budowie elementów konodontowych i zębów



późniejszych kręgowców są minimalne i w rzeczywistości nawet potwierdzają tezę o przynależności konodontów do kręgowców. Podobny pogląd wyraził wcześniej DZIK (1986). Poglądy te nie są jednak jeszcze powszechnie przyjęte (KEMP i NICOLL 1995).

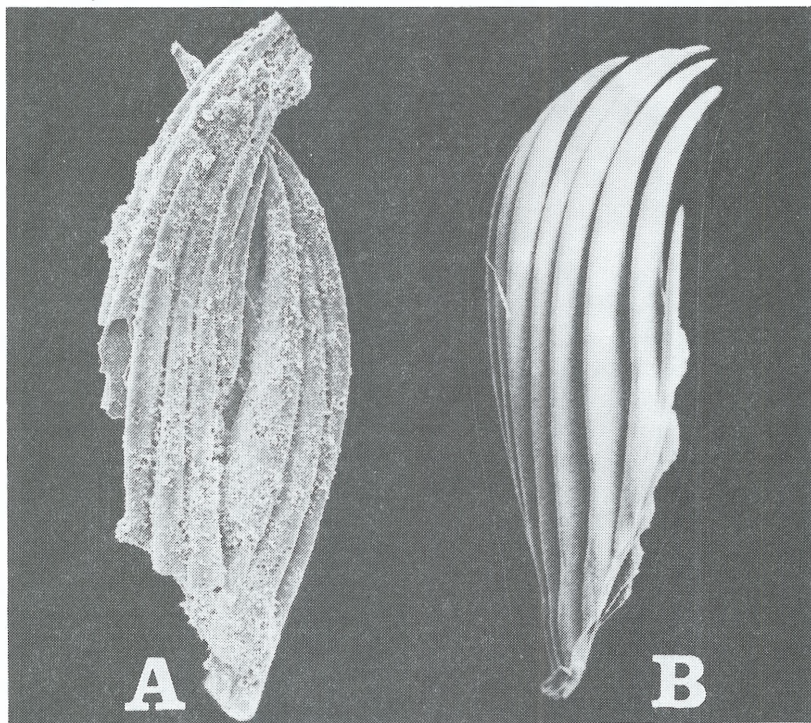
Bez względu na to, czy konodonty zaliczyć należy do kręgowców czy nie, odkrycie ich przynależności do strunowców powoduje duże zmiany w naszych wyobrażeniach o wczesnej ewolucji strunowców i pochodzeniu kręgowców. Jest to najwcześniejsza, stosunkowo dobrze poznana i licznie reprezentowana grupa zwierząt należąca do tego typu. Sądząc z ich potężnego uzbrojenia gębowego istnieje duże prawdopodobieństwo, że były one drapieżnikami. Dotychczas przeważał pogląd, że najprymitywniejsze strunowce, jak również kręgowce bezzuchwowe, były stosunkowo mało aktywnymi filtratorami, zbliżonymi ekologicznie do współczesnych lancetników odżywiających się zawieszoną organiczną. Przepuszczano też, że dopiero uformowanie się szczęk umożliwiło kręgowcom przejście do drapieżnego trybu życia. Nastąpiło to jednak około 100 mln lat później od pojawienia się pierwszych konodontów. Sposób odżywiania miał zasadnicze znaczenie dla przebiegu ewolucji prymitywnych strunowców. Jeśli więc posiadały one wcześniej zęby niż pancerz zewnętrzny i były drapieżnikami to wszystkie przyjęte dotychczas poglądy na temat wczesnej ewolucji strunowców i powstania szkieletu kręgowców muszą ulec zasadniczej zmianie.

Poznanie budowy całych ciał konodontów przyniosło rozwiązanie jednej z największych zagadek paleontologicznych bieżącego wieku. Rozwiązanie to jest jednak niekompletne. Nie wiemy jeszcze, jak wielkie różnicowania w budowie i trybie życia istniały pomiędzy różnymi grupami konodontów. Znamy je stosunkowo dobrze tylko z dwu stanowisk, a żyły one przecież przez 300 milionów lat i zasiedlały różne środowiska morskie. Ich aparaty były bardzo zróżnicowane i ulegały szybkim zmianom ewolucyjnym. Należy więc przypuszczać, że budowa całego ciała konodontów ulegała również ewolucji i była różnaita. Z całą pewnością konodonty kambryjskie sprzed 500 mln lat różniły się od triasowych, żyjących 300 mln lat później. Różniły się też zapewne znacznie konodonty żyjące w płytkich wodach przybrzeżnych od konodontów żyjących na dużych głębokościach. Nie znamy dobrze przyczyn wymarcia konodontów w końcu triasu. Wiemy tylko, że nie nastąpiło ono gwałtownie. Mamy jednak nadzieję, że i te pytania znajdą z czasem rozwiązanie.

#### POCHODZENIE KONODONTÓW

Jak to bardzo często w nauce bywa, rozwiązanie jednego problemu spowodowało powstanie nowych. Najistotniejszym z nich jest obecnie zagadnienie pochodzenia konodontów. Skoro są one najwcześniejszymi, stosunkowo dobrze poznanymi strunowcami, a zdaniem wielu badaczy także pierwszymi zwierzętami, które zaliczyć należy do kręgowców, to bardzo istotne jest pytanie, jak wyglądały zwierzęta będące ich przodkami. Wiemy już na pewno, że fosforanowe elementy konodontów powstały na drodze przekształcenia ewolucyjnego tak

zwanych elementów parakonodontowych, znanych od środkowego kambru do dolnego ordowiku (530 do 480 mln lat). Znamy je dotychczas tylko z izolowanych elementów i niekompletnych zespołów naturalnych złożonych z 2–3 elementów. Mają one nieco inną strukturę od elementów konodontowych i w budowie ich, poza fosforanem wapnia, znaczny udział bierze substancja organiczna. Nie mamy wątpliwości, że należały one do przodków konodontów, ponieważ są znane całe szeregi form przejściowych (SZANIAWSKI i BENGTON 1993). Ich stan zachowania jest przeważnie znacznie gorszy. Mniejsza więc była szansa na zachowanie całych aparatów, możemy mieć jednak nadzieję, że w przyszłości zostaną one znalezione, a być może uda się znaleźć również pozostałości ich części miękkich.



Ryc. 5. A — Aparat chwytny protokonodontów z rodzaju *Phacelodus*; kambr górny, rdzeń wiertniczy z północnej Polski,  $\times 40$ ; B — lewa połowa aparatu chwytowego współczesnych szczecioszczękie z rodzaju *Sagitta*, Morze Północne,  $\times 80$ .

Inną grupą skamieniałości dawniej zwykle wiązana z konodontami są protokonodonty (ryc. 5). Pojawiły się one jeszcze wcześniej, bo już w dolnym kambrze (540 mln lat), kiedy to zaczynały się dopiero formować organizmy szkieletowe. Później okazało się, że od protokonodontów wywodzą się najprawdopodobniej współczesne szczecioszczękie (SZANIAWSKI 1982), natomiast ich pokrewieństwo z właściwymi konodontami jest problematyczne. Niektórzy zoologowie (CHRISTOFFERSEN i ELINEI ARAÚJO-DE-ALMEIDA 1994) uważają jednak, że szczecioszczękie również pochodzą od strunowców.

W związku z dynamicznie rozwijającymi się badaniami konodontów i ich zastosowaniem w geologii istnieje potrzeba bliskich kontaktów specjalistów



zajmujących się nimi. Dlatego też zorganizowano międzynarodowe towarzystwo, Pander Society, skupiające zainteresowanych badaczy. Towarzystwo to wydaje corocznie swój biuletyn informacyjny i co parę lat organizuje międzynarodowe sympozja. W lipcu 1996 roku sympozjum takie odbyło się w Warszawie. Wzięło udział w nim ponad 60 uczestników z 20 krajów.

## RECOGNITION OF THE SYSTEMATIC POSITION OF CONODONTS — ONE OF THE GREATEST PALAEOONTOLOGICAL DISCOVERIES OF THE XX<sup>TH</sup> CENTURY

### Summary

The paper presents the history of recognition of an extinct group of marine animals — the conodonts. The only skeletal fragments of the animals commonly known were small, phosphatic tooth-like elements of their feeding apparatus. The elements described for the first time as early as in 1856 occur in almost all marine sedimentary rocks formed since the Late Cambrian to the Late Triassic (500–200 mln years) and are very useful for stratigraphic geology as index fossils. Despite 130 years of very intensive research and search this element-bearing animals were until recently totally unknown. Discovery of their uniquely preserved body fossils in the Carboniferous limestones of Scotland, in 1983, and in the Ordovician shells of South Africa, in 1995, has finally changed the situation. The findings enabled to state that the conodonts were a very ancient group of chordates, close to vertebrates. The discovery changed greatly our ideas on the early evolution of chordates.

### LITERATURA

- ALDRIDGE R. J., BRIGGS D. E. G., SMITH M. P., CLARKSON E. N. K., CLARK N. D. L., 1993. *The anatomy of conodonts*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, 340, 405–421.
- BARSKOV I. S., MOSKALENKO T. A., STAROSTINA L. P., 1982. *New evidence for the vertebrate nature of the conodontophorids*. Paleont. J. (1), 82–90.
- BENGTSON S., 1976. *The structure of some Middle Cambrian conodonts, and the early evolution of conodont structure and function*. Lethaia 9, 185–206.
- BRIGGS D. E. G., CLARKSON E. N. K., ALDRIDGE R. J., 1983. *The conodont animal*. Lethaia 16, 1–14.
- CHRISTOFFERSEN M. L., ARAÚJO-DE-ALMEIDA E., 1994. *A phylogenetic framework of the enterocoela (metameria:coelomata)*. Rev. Nordestina Biol., 9(2), 173–208.
- CONWAY MORRIS S., 1976. *A new Cambrian lophophorate from the Burgess Shale of British Columbia*. Palaeontology 19, 199–222.
- DZIK J., 1986. *Chordate affinities of the conodonts*. [W:] *Problematic fossil taxa*. A. HOFFMAN, M. H. NITECKI (red.), *Oxford Monographs on Geology and Geophysics*. New York: Oxford University Press, 5, 240–254.
- EPSTEIN A. G., EPSTEIN J. B., HARRIS L. D., 1977. *Conodont Color Alteration—an index to Organic Metamorphism*. Geological Survey Professional Paper 995, 1–27.
- GABBOTT S. E., ALDRIDGE R. J., THERON J. N., 1995. *A giant conodont with preserved muscle tissue from the Upper Ordovician of South Africa*. Nature, 374, 800–803.
- JEPPSON L., 1979. *Conodont element function*. Lethaia 12, 153–171.
- KEMP A., NICOLL R. S., 1995. *Protochordate Affinities of Conodonts*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 182, 235–245.
- LINDSTRÖM M., 1974. *The conodont apparatus as a food-gathering mechanism*. Palaeontology 17, 729–744.
- MELTON W., SCOTT H. W., 1973. *Conodont-bearing animals from the Bear Gulch Limestone, Montana*. Spec. Pap. geol. Soc. Am. 141, 31–65.
- MIKULIC D. G., BRIGGS D. E. G., KLUESSENDORF J., 1985. *A Silurian soft-bodied biota*. Science, 228, 715–717.
- MÜLLER K. 1981. *Zoological affinities of conodonts*. [W:] ROBISON, R. A. (red.), *Treatise of Invertebrate Paleontology*. Supplement 2, Conodonts W478–W482. Geol. Soc. Am. and Univ. Kansas Press, Lawrence.

- PANDER C. H., 1856. *Monographie der fossilen Fische des Silurischen Systems der Russisch-Baltischen Gouvernements*. Königliche Akademie Wissenschaften, St. Petersburg, 1–91.
- PURNELL M., 1994. *Scratching the surface: direct evidence of tooth use in conodonts*. Palaeontological Association Newsletter 24, 24. London.
- PURNELL M. A., ALDRIDGE R. J., DONOGUE Ph. C. J., GABBOTT S. E., 1995. *Conodonts and the first vertebrates*. Endeavour, 19 (1), 20–27.
- SANSOM I. J., SMITH M. P., ARMSTRONG H. A., SMITH M. M., 1992. *Presence of the earliest vertebrate hard tissues in conodonts*. Science 256, 1308–1311.
- SCHMIDT H., 1934. *Conodonten-Funde in ursprünglichem Zusammenhang*. Paläontol. Z. 16, 76–85.
- SCOTT H. W., 1934. *The zoological relationships of the conodonts*. J. Paleont. 8, 448–455.
- SWEET W. C., 1988. *The Conodonta. Morphology, Taxonomy, Paleoecology and Evolutionary History of a Long-Extinct Animal Phylum*. Oxford Monographs on Geology and Geophysics, 10.
- SZANIAWSKI H., 1982. *Chaetognath grasping spines recognised among Cambrian protoconodonts*. J. Paleont. 56, 806–810.
- SZANIAWSKI H., BENGTSON S., 1993. *Origin of euconodont elements*. J. Paleont. 67, 640–654.