

ANNA KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK

Pracownia Graptolitowa

Instytut Paleobiologii PAN im. Romana Kozłowskiego

al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

RETIOLITY — TAJEMNICZE PLANKTONICZNE ZWIERZĘTA SYLURSKICH OCEANÓW

WSTĘP

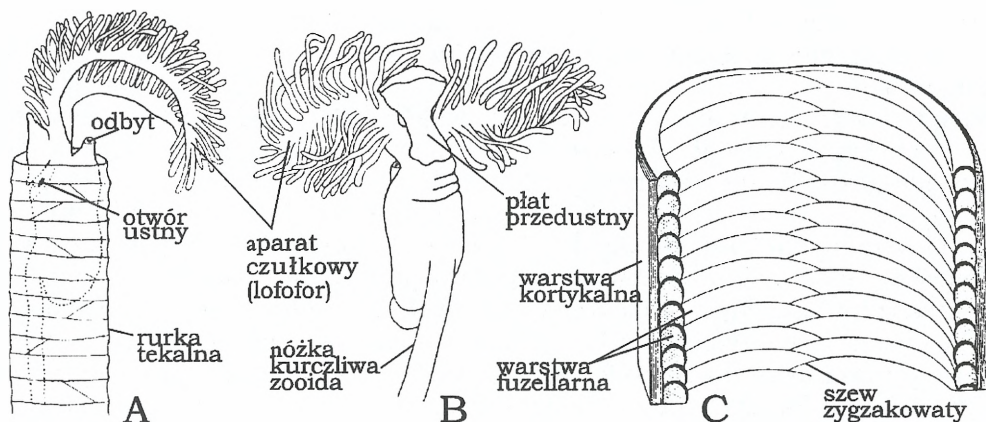
Retiolity należą do kolonijnych zwierząt zwanych graptolitami (graphein — pisać, lithos — skała). Graptolity znane są od kambru (550 mln lat temu) do karbonu (300 mln lat temu). Zamieszkiwały morza i oceany, a obecnie występują powszechnie w skałach ordowickich i sylurskich zwanych łupkami graptolitowymi. Ewolowały bardzo szybko, dlatego stanowią doskonałe skamieniałości przewodnie dla tych okresów (RICKARDS i PALMER 1991).

Zrozumienie sposobu życia graptolitów jest szczególnie trudne, gdyż nie znajdują one odpowiedników we współczesnej faunie. Przez długie lata ich pozycja systematyczna była niepewna. Zaliczano je do jamochłonów, mszywiolów a nawet glonów. Obecnie uważa się, że graptolity należą do typu półstrunowców, a współczesne pióroskrzelne są z nimi najbliższej spokrewnione. Pozycję systematyczną graptolitów ustalił polski paleontolog, ROMAN KOZŁOWSKI (1948), dzięki wnikliwym badaniom ordowickich, wczesnych form z Gór Świętokrzyskich. Wyjątkowo dobry stan zachowania tej fauny pozwolił mu poznać rozwój kolonii oraz zasadnicze cechy morfologiczne badanych szkieletów. Przeprowadził homologie elementów szkieletowych do żyjących przedstawicieli pióroskrzelnych, a w szczególności do Rhabdopleura. Podobieństwa między pióroskrzelnymi i graptolitami wyrażają się unikalną w świecie zwierząt budową mikrostrukturalną perydermy. Budują ją półpiersiemiowate elementy, zwane fuzellusami (ryc. 1C). Charakterystyczną dla tych grup cechą jest obecność stolonów wewnętrznych. Są to wydłużone części ciała łączące poszczególne osobniki kolonii, służące też do odpączkowywania nowych osobników. Konsekwencją wewnętrznego usytuowania stolona jest perforacyjny sposób pączkowania, taki sam u pióroskrzelnych, jak i u prymitywnych graptolitów (Dendroidea). Wczesne stadia rozwojowe pióroskrzelnych i jednej z prymitywnych grup graptolitów (Tuboidea) wykazują również duże podobieństwa: z zapłodnionego jaja tworzy się larwa, która po osiedleniu się w podłożu, przechodzi metamorfozę i dalej rozwija się pierwszy osobnik w rurkowej osłonce. Cechą wspólną tych zwierząt jest również symetria dwuboczna.

Szczegółowe badanie graptolitów jest możliwe dzięki wypreparowaniu ich szkieletów (rabdozomów) przez rozpuszczenie skał w kwasach. Jednym z inicjatorów zastosowania tej metody był KOZŁOWSKI (1938). Aby odtworzyć kolejne etapy wzrostu kolonii zastosował nowatorskiej wówczas dla skamieniałości metody mikrotomowych skrawków seryjnych (KOZŁOWSKI 1948). Pozwala ona poznać kolejne etapy wzrostu kolonii. Dzisiaj obserwacje graptolitów znacznie ułatwia mikroskop elektronowy (ryc. 7).

BUDOWA SZKIELETU GRAPTOLITÓW

Szkielet graptolitów budują włókna kolagenowe, zachowane w postaci zwęglonej. Ścianka rabdozomu — peryderma jest zbudowana z fuzellusów, tworzących charakterystyczny szew zygzagowaty w miejscu połączenia (ryc. 1C). Włókna kolagenowe warstwy fuzellarnej są ułożone nieregularnie w postaci gąbczastej, tworząc ściłą podstawę szkieletu kolonii. Na zewnątrz i wewnątrz warstwy fuzellarnej znajduje się warstwa korykalna o włóknach równoległych, ściśle przylegających do siebie, tworzących na powierzchni krzyżujące się bandaże. Taka budowa szkieletu czyniła go elastycznym i odpornym na złamania. Dokładne zbadanie perydermalnych włókien w mikroskopie transmisyjnym przeprowadził polski paleontolog, Adam Urbanek, (URBANEK i TOWE 1975, BATES i współaut. 1991).



Ryc. 1. A, B. Współczesna *Rhabdopleura normani* należąca do pióroskrzelnych; widok od strony bocznej (A) i grzbietowej (B). C. Budowa mikroskopowa perydermy graptolitów.

Szkielet kolonii graptolitej, zwany rabdozomem, budują cienkie rurki — teki, które zamieszkiwały osobniki kolonii zwane zooidami. Pierwszy osobnik — sikulozooid, rozwijający się z larwy powstałej z zapłodnionego jaja, różnił się znacznie od pozostałych, co uwiadczała stożkowaty zwykle kształt jego szkieletu. Od sikulozooida odpączkowywały kolejne zooidy, połączone ze sobą poprzez stolon wewnętrzny.

Kolonie graptolitów liczyły od kilku do kilku tysięcy osobników. Małe wielkości zooidów wskazują na to, iż odżywiały się zapewne mikroplanktonem używając aparatów czułkowych, podobnie do współczesnych pióroskrzelnych (ryc. 1A, B). Graptolity zamieszkiwały strefy fotyczne mórz i oceanów, tam gdzie mikroplankton występował obficie.

Pierwsze graptolity były osiadłe, bentoniczne, podobnie jak pióroskrzelne. Przytwierdzone do dna morskiego, kamieni, czy muszli zamieszkiwały płytkie strefy mórz. Rabdozomy jednych z pierwszych graptolitów mają kształty drzewkowate, stąd ich nazwa *Dendroidea*. Mają najdłuższą historię spośród wszystkich graptolitów. Ich zasadnicze cechy nie zmieniły się od kambru do karbonu. Dendroidy są przodkami graptolitów planktonicznych, do których należą również retiolity.

Rabdozomy graptolitów planktonicznych wyróżniają się różnymi, niespotykanymi dzisiaj w przyrodzie geometrycznymi kształtami. Jednym z kierunków ewolucyjnych tej grupy jest redukcja rozgałęzień rabdozomów. Najbardziej skomplikowane formy wielogałązkowe — drzewkowate były zastępowane przez kilku-, dwugałązkowe i w końcu jednogałązkowe (monograptidy). Niektóre, zwłaszcza późniejsze formy graptolitowe posiadały zróżnicowane aparaty aperturalne w postaci kolców, daszków lub wieczek (URBANEK 1967, KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK 1990).

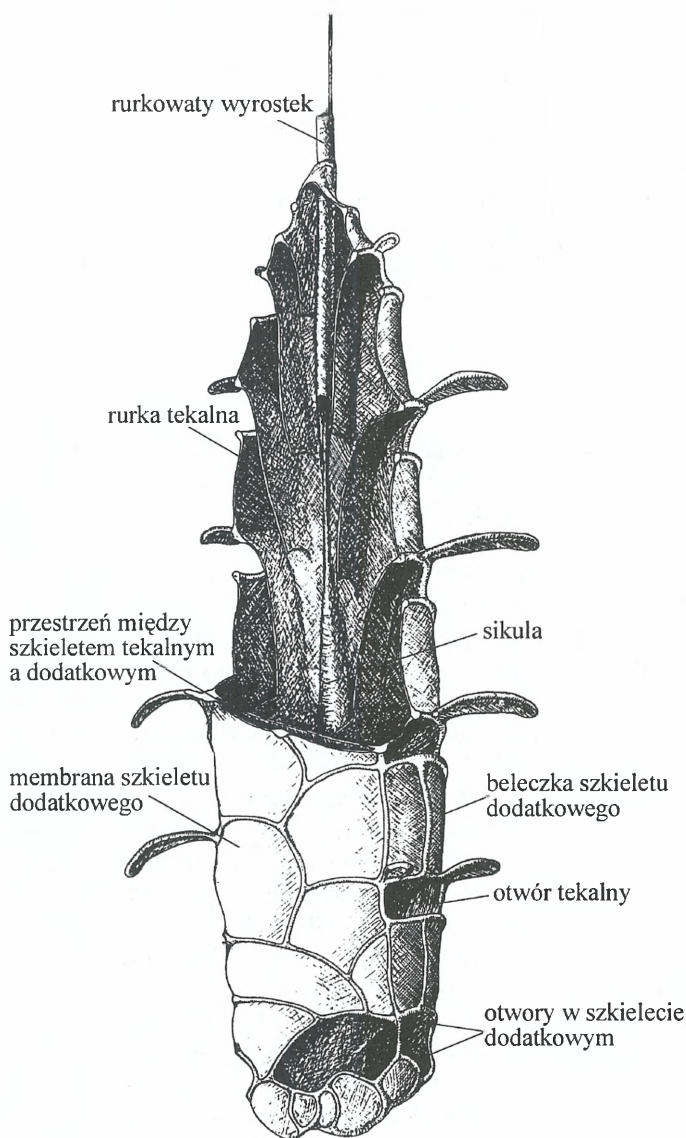
BUDOWA I ROZWÓJ SZKIELETU RETIOLITÓW

Retiolity są grupą planktonicznych diplograptidów, zbudowanych z jednej gałązki złożonej z dwóch serii tek zrosniętych grzbietowo (ryc. 2). Znacznie różnią się od pozostałych form diplograptidowych. Opisywane są od ponad stu lat ze skał sylurskich różnych części świata: Szwecji, Niemiec, Rosji, Chin, Kanady, a także z Polski, ostatnio dosyć obszernie (KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK 1995). Od kilku lat zainteresowanie retiolitami znacznie wzrosło, wzrosła liczba publikacji i nowych danych, które całkowicie zmieniają sposób patrzenia na te zwierzęta.

Szkielety retiolitów są znajdowane dziś w postaci perydermalnych siateczek (ryc. 3, 5–7) wielkości od 0,5 cm do kilkunastu centymetrów. Przez ponad sto lat uważano, że otwory w szkielecie retiolitów powstały w wyniku zmian ewolucyjnych w kierunku redukcji szkieletu tekalnego (BULMAN 1970). Ażurowy, lekki szkielet miał być bardziej ekonomiczny i do tego łatwiej unoszony w toni wodnej. Dopiero w ostatnich latach, kiedy wzrosło zainteresowanie tą grupą graptolitów, nowe dane o ich szkielecie zmieniły diametralnie ich obraz. Za pomocą mikroskopu elektronowego odkryto bowiem liczne ślady membran perydermalnych wewnątrz i na zewnątrz beleczek rabdozomu (BATES 1990, BATES i KIRK 1992). Po odtworzeniu przebiegu tych membran okazało się, że szkielety retiolitów są znacznie bardziej skomplikowane niż do tej pory uważano (ryc. 2).

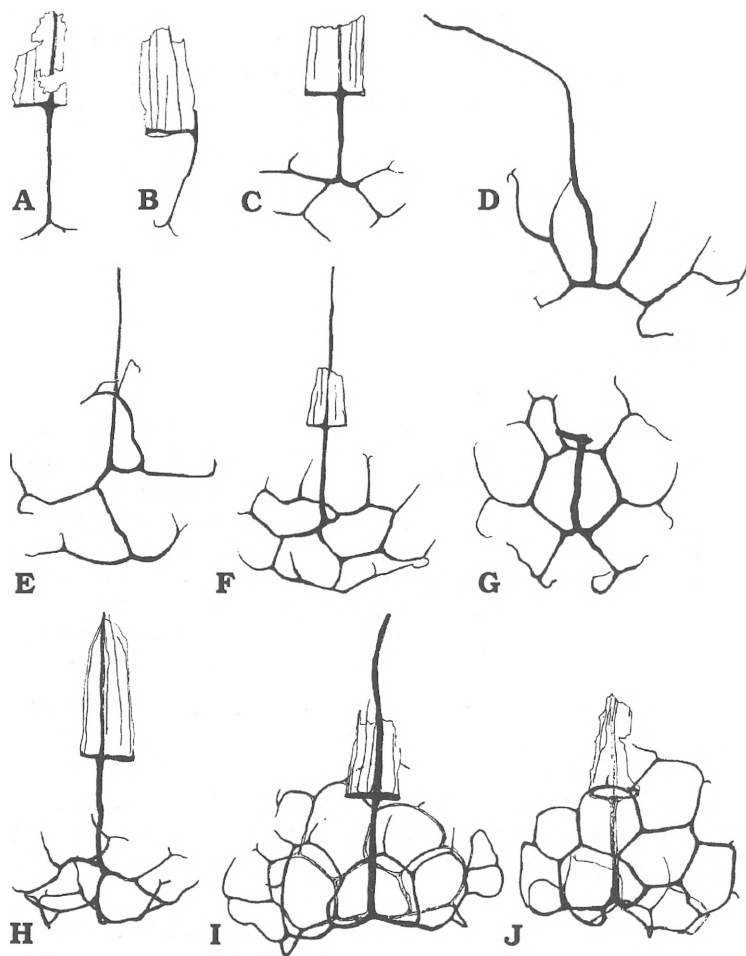
Pierwszy osobnik kolonii retiolitowej formował, podobnie do innych graptolitów, długi kolec przy aperturze sikuli, zwany wirgellą. Cechą osobliwą retiolitów była zdolność do rozrastania się wirgelli (ryc. 3). U większości graptolitów kolec ten stanowił element niezmienny, prosty. U retiolitów natomiast jego niezwyklej potencjał ujawnił się w postaci dodatkowego szkieletu. Pierwszy etap to rozdwo-

jenie i utworzenie charakterystycznej kotwicy (ryc. 3A, B). Kolejne stadia rozwoju wirgelli formowały rodzaj dodatkowego szkieletu zewnętrznego. Okrywał on jednocześnie rozwijający się szkielet tekalny. Podstawą szkieletu powstałego z wirgelli były beleczki tworzące rodzaj mocnej siatki. Najczęściej jest znajdowana beleczkowa część rabdozomu (ryc. 7). Przestrzenie między tymi beleczkami były wypełnione cienką perydermą (ryc. 2). W przeciwieństwie do innych graptolitów szkielet tekalny, diplograptidowy był bardzo cienki. Dlatego też teki i membrany szkieletu dodatkowego retiolitów zwykle nie zachowywały się w stanie kopalnym.



Ryc. 2. Rekonstrukcja szkieletu z membranami ścian tekalnych i szkieletu dodatkowego retiolita z linii filogenetycznej plektograp-tusowej.

Dodatkowy szkielet zewnętrzny był połączony z tekalnym przy otworach aperturalnych zooidów. Między szkieletem tekalnym i dodatkowym powstawała przestrzeń w częściach bocznych rabdozomu (ryc. 2). Nie była to przestrzeń zamknięta. W części proksymalnej oraz na bocznych i aperturalnych stronach rabdozomu dodatkowego są widoczne otwory siatki nie posiadające śladów membran. Świadczy to o obecności otworów w tych miejscach. Również dystalna część rabdozomu była otwarta. Często spotykanym zakończeniem kolonii retiolitowej jest rurkowaty wyrostek (ryc. 2). Otwory te, jak i apertury zooidów umożliwiały przepływ wody wewnątrz rabdozomu. Przypuszcza się, że takie dodatkowe prądy wody mogły wpływać na bardziej efektywne odżywianie przez wyławianie większej ilości mikropłanktonu z otaczającej kolonię wody, jak również na aktywne przemieszczanie całej kolonii.



Ryc. 3. *Retiolites geinitzianus* z linii retiolitesowej (Polska, dolny sylur) — kolejne, wczesne stadia rozwojowe od A do J.

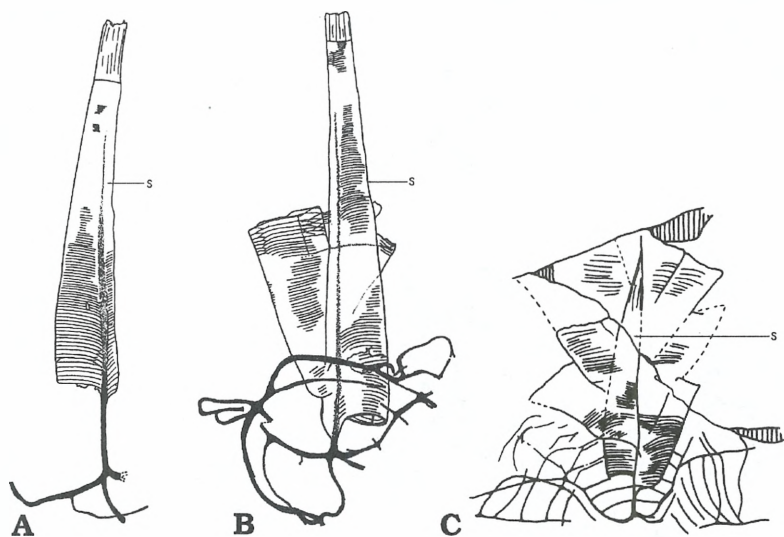
Tylko w wyjątkowych, sprzyjających warunkach kompletny szkielet kolonii retiolitowej miał szanse przetrwania. Właśnie takie, dobrze zachowane niespła-

szczone szkielety retiolitów zostały znalezione niedawno, tylko raz w sylurskich konglomeratach węglanowych arktycznej Kanady (LENZ 1994). Odkrycie to potwierdziło wcześniejszą hipotezę o istnieniu membran.

Retiolity są jedynymi formami diplograptidowymi, jakie przetrwały kolejne kryzysowe zmiany środowiska w środkowym sylurze. Być może właśnie dzięki tej wyjątkowej budowie kolonii.

POCHODZENIE I EWOLUCJA RETIOLITÓW

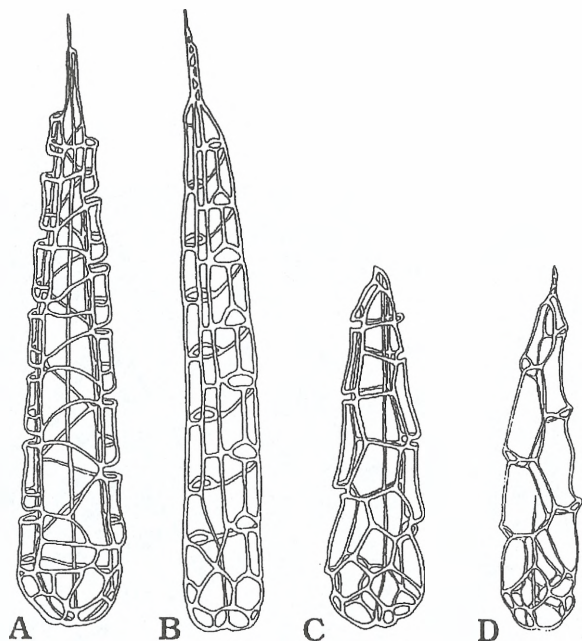
Retiolity wywodzą się od dolnosylurskich diplograptidów — petalograptusów, znanych tylko w postaci spłaszczonych szkieletów w skale (ryc. 4). Obok normalnego szkieletu tekalnego, posiadają one pierwsze znane rozgałęzienia wirgelli, które tworzą czasem dobrze rozwinięte formy siatkowate. Czasem zachowują się ślady membran między oczkami siatki. Zasadnicza różnica między szkieletem dodatkowym petalograptusów i retiolitów polega na całkowitej jego separacji od tekalnego u petalograptusów, a częściowym jego kontakcie z tekami u retiolitów.



Ryc. 4. Kolejne stadia rozwojowe (A–C) diplograptida z grupy petalograptusów (Kazachstan, dolny sylur) z widocznymi strukturami powstałymi z rozwoju wirgelli; s — sikula.

Jedną z kluczowych cech szkieletu graptolitów dla studiowania ich filogenezy jest wielkość sikuli i sposób rozwoju pierwszych tek oraz ich kształty. Zatem w przypadku retiolitów dane na temat tych ważnych cech są niepełne, bowiem nie zachowują się kompletnie, czasem tylko ich szczątki lub nikłe ślady. Obecna klasyfikacja retiolitów (KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK 1995) z konieczności więc jest oparta na budowie szkieletu dodatkowego, tylko w części odzwierciedlającego budowę tek.

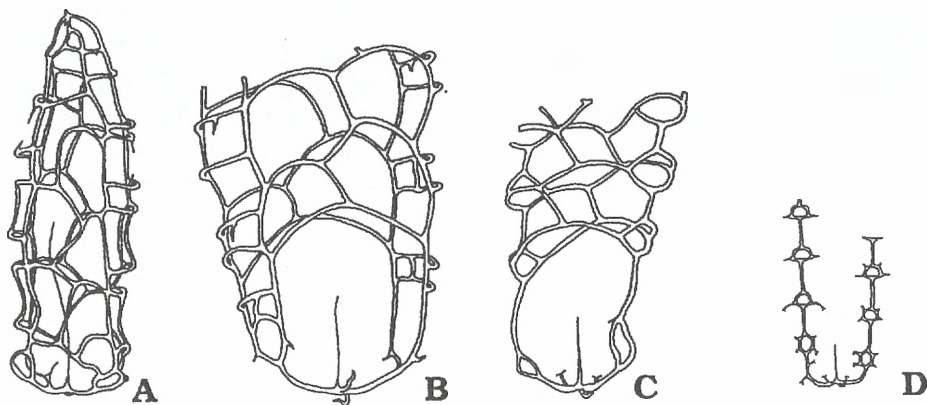
Zasadniczym kierunkiem w ewolucji retiolitów było zmniejszenie wielkości rabdozomu, połączone ze zmniejszeniem się liczby osobników, czyli rurek tekalnych oraz redukcją siateczki szkieletu dodatkowego (ryc. 5, 6). W konsekwencji tych zmian powstał skrajny typ rabdozomu w linii gotograptusowej posiadający cztery teki, a zakończony rurkowatym wyrostkiem. Taki typ kolonii o zakończo-



Ryc. 5. Rabdozomy (bez szkieletu tekalnego) przedstawiciele linii gotograptusowej od najstarszego (A) do najmłodszego (D).

A — *Eisenackograptus*, B — *Gotograptus*, C — *Neogothograptus*, D — *Holoretiolites*; (uproszczone).

nym wzroście jest wyjątkowy i niespotykany współcześnie i świadczy o daleko posuniętej integracji kolonii. Nasuwa się przypuszczenie, że ten kierunek ewolucji, związany równocześnie ze zmniejszeniem liczby osobników prowadził do zmiany organizacji retiolitów z kolonijnej na osobniczą.

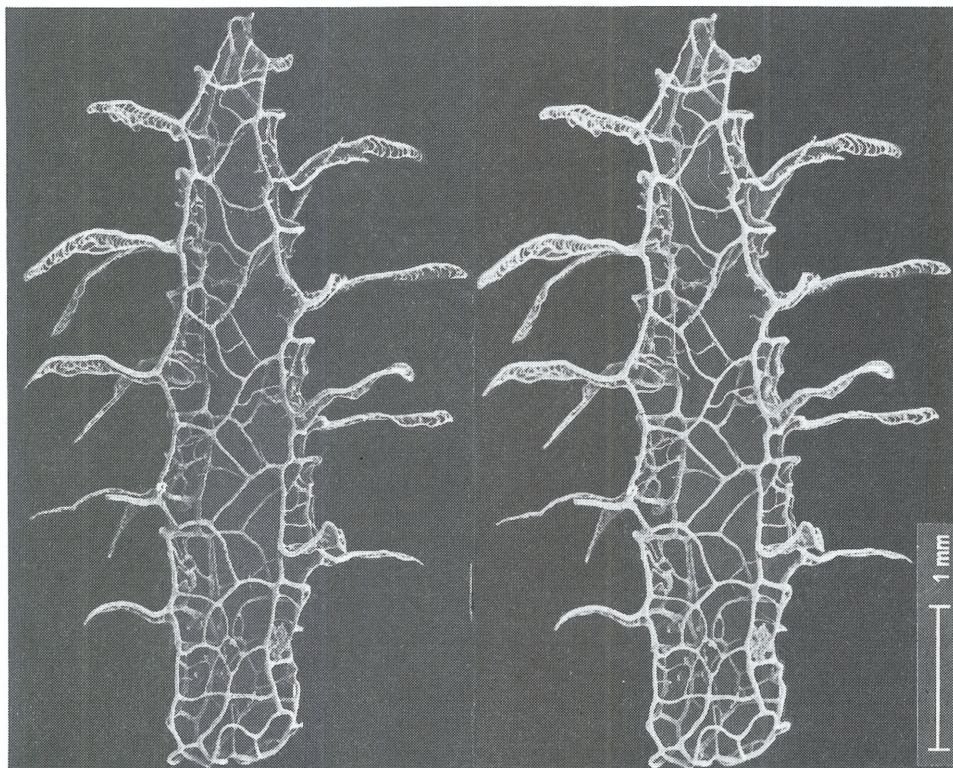


Ryc. 6. Rabdozomy (bez szkieletu tekalnego) przedstawiciele linii plectograptusowej od najstarszego (A) do najmłodszego (D).

A — *Spinograptus*, B — *Plectograptus*, C — *Semiplectograptus*, D — *Plectodinagraptus*; (uproszczone).

Szkielety najstarszych retiolitów miały szerokość około 0,5 cm, długość 10 cm, charakteryzowały się gęstą siatką. Młodsze formy stały się coraz mniejsze aż do 0,7 mm szerokości, 3,5 mm długości; o silnie zredukowanej

siateczce. Najbardziej zaawansowany ewolucyjnie i jednocześnie najmłodszy retiolit pochodzi z Polski. Jest to *Plectodinemagraptus gracilis* (ryc. 6D) zaliczony do linii rozwojowej plektograptusowej (KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK 1995). Redukcja jego szkieletu wyraża się brakiem ścian lateralnych i małymi rozmiarami. Przypuszcza się, że kolejnym, daleko posuniętym etapem ewolucji tych form mógł być retiolit pozbawiony szkieletu.



Ryc. 7. Rabdozom dojrzalej kolonii *Spinograptus reticulolawsoni* (Polska, górny sylur) przedstawiciela linii plektograptusowej z zachowaną jedynie siatką szkieletu dodatkowo; zdjęcie z mikroskopu skaningowego.

Nowe techniki badań i nowe dane pozwalają lepiej zrozumieć i przybliżyć nam wygląd, sposób życia i przebieg ewolucji tych zwierząt, choć i tak chyba zawsze pozostaną one tajemnicze.

RETIOLITIDS — MYSTERIOUS PLANKTONIC ANIMALS OF SILURIAN OCEANS

Summary

Graptolites are extinct colonial animals, which lived from the Cambrian to the Carboniferous, i.e. 550 to 300 million years ago. They were common in seas, first as benthic, later as planktonic forms. They evolved very quickly, and now they are used as index fossils in the Silurian and Ordovician stratigraphy.

Retiolitids belong to a group of planktonic graptolites with a biserial arrangement of thecae (diplograptids) but differ from all other graptolites by possessing an additional skeleton outside of the primary skeleton of the colony. The space between the two skeletons allowed canalization of

efferent currents of water, which improved the nutrition of the colony and possibly its automobility. Such an organization of the colony may have assured the evolutionary success of retiolitids. The trend in retiolitid evolution appears to be marked by diminution of colony size accompanied by reduction in the zooid number. The most reduced retiolitid colony consists of four zooids. This is evidence for a tendency towards transformation of the retiolitid colony into solitary organisms; such a tendency seems to be unique in colonial animals.

LITERATURA

- BATES D. E. B., 1990. *Retiolite nomenclature and relationships*. Journal of the Geol. Soc., 147, 717–723.
- BATES D. E. B., KIRK N. H., 1992. *The ultrastructure, mode of construction and functioning of a number of Llandovery ancorate diplograptid and retiolitid graptolites*. Modern Geol., 17, 1–270.
- BATES D. E. B., RICKARDS B., PALMER D., 1991. *How are they constructed and what are they made of?* [W:] *Graptolites writing in the rocks*. PALMER D., RICKARDS B. (red.), The Boydell Press, Woodbridge, 11–16.
- BULMAN O. M. B., 1970. *Graptolithina with sections on Enteropneusta and Pterobranchia*. [W:] TEICHERT C. (red.). *Treatise on Invertebrate Palaeontology V*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Kansas, 1–163.
- KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK A., 1990. *The genus Gothograptus (Graptolithina) from the Wenlock of Poland*. Acta Palaeont. Pol., 35, 191–209.
- KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK A., 1995. *Silurian retiolitids of the East European Platform*. Acta Palaeont. Pol., 40, 261–326.
- KOZŁOWSKI R., 1938. *Information preliminaires sur les Graptolithes du Tremadoc de la Pologne et sur leur portee theorique*. Ann. Muz. Zool. Polon., 13, 186–196.
- KOZŁOWSKI R. 1948. *Les Graptolithes et quelques nouveaux groupes d'animaux du Tremadoc de la Pologne*. Palaeont. Pol., 3, 1–235.
- LENZ A. C., 1994. *Uppermost Wenlock and lower Ludlow Plectograptinae graptolites, Arctic Islands, Canada: new isolated material*. J. Paleont., 68, 851–860.
- RICKARDS B., PALMER D. 1991. *What are they? What do they look like?* [W:] *Graptolites writing in the rocks*. PALMER D., RICKARDS B. (red.), The Boydell Press, Woodbridge, 1–6.
- URBANEK A., 1967. *Historia rozwoju świata zwierzęcego*. [W:] *Zasady nauki o ewolucji*. KUŹNICKI L., URBANEK A. (red.), PWN, Warszawa, 278–567.
- URBANEK A., 1989. *Badania Romana Kozłowskiego nad pochodzeniem i organizacją graptolitów*. Przegląd Geologiczny, 1, 13–21.
- URBANEK A., TOWE K. M., 1975. *Ultrastructural studies on graptolithes, The periderm and its derivatives in the Graptoloidea*. Smithsonian Contrib. to Palaeobiol. 20, 1–25.