



dr hab.  
**Andrzej Kaim,**  
prof. IPal PAN

Paleontolog i malakolog, zajmuje się ewolucją, filogenezą i ontogenezą mięczaków oraz ewolucją ekosystemów morskich. Specjalista od zespołów faunistycznych opartych na chemosyntezie (m.in. u źródeł węglowodorowych i hydrotermalnych oraz na zatopionych padłych kręgowcach i kłodach drewna) w zapisie kopalnym. Redaktor naczelny pisma „Acta Palaeontologica Polonica”. Członek rady Unitas Malacologica.  
kaim@twarda.pan.pl

# KONSTRUKCJA DOMU DUŻO MÓWI O JEGO MIESZKAŃCACH

Małe muszle młodocianych ślimaków mają wielkie znaczenie dla badań paleontologicznych.

## Andrzej Kaim

Instytut Paleobiologii im. Romana Kozłowskiego  
Polskiej Akademii Nauk w Warszawie

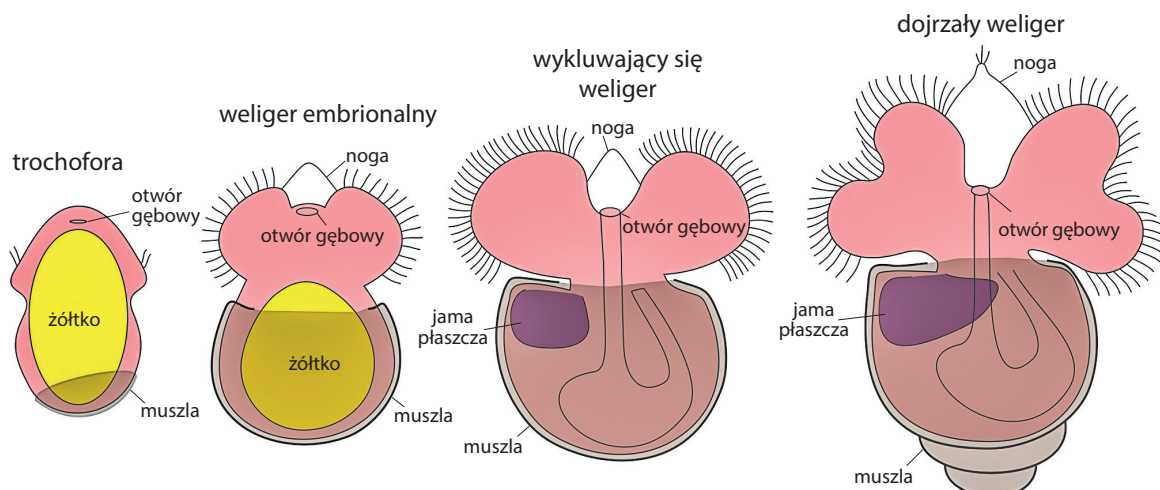
## Sofia Bakayeva

Instytut Paleobiologii im. Romana Kozłowskiego  
Polskiej Akademii Nauk w Warszawie  
Państwowe Muzeum Przyrodnicze  
Narodowej Akademii Nauk Ukrainy we Lwowie

ale szacuje się, że spośród blisko 200 tys. opisanych gatunków mięczaków 75 proc. to właśnie ślimaki. Szacuje się również, że dopiero jedna czwarta ich gatunków, w szczególności morskich, została do tej pory opisana. Ta wielka różnorodność taksonomiczna idzie w parze ze zróżnicowaniem morfologicznym i trybem życia: od roślinożernych i filtrujących po padlinożerne, pasożytnicze i drapieżne. O ile w obecnych czasach systematyka współczesnych ślimaków posiłkuje się badaniami molekularnymi, o tyle formy kopalne są identyfikowane prawie wyłącznie na podstawie morfologii muszli. Podstawowym problemem w takich badaniach są liczne konwergencje morfologiczne, tzn. gatunki z różnych grup wyższego rzędu (rodzin, rzędów) mają bardzo podobne muszle. Okazuje się jednak, że paleontolodzy nie stoją na zupełnie straconej pozycji. Z pomocą przychodzą muszle larwalne i młodociane. Takie muszle wykazują znaczący konserwatyzm morfologiczny pozwalający na identyfikację jednostek wyższego rzędu u gatunków posiadających podobne muszle dorosłe. Nieoceniony jest tutaj rozwój technologii obrazowania małych obiektów, a w szczególności skaningowych mikroskopów

Ślimaki są największą i najbardziej zróżnicowaną grupą mięczaków i w ogóle bezkręgowców, zaraz po owadach. Ich wielka zdolność przystosowawcza spowodowała, że można je znaleźć prawie w każdym środowisku: morskim, słodkowodnym i lądowym. Nie wzbily się jedynie w powietrze, choć są znane przypadki podróży „na gapę” razem z ptakami. Pełne zróżnicowanie gatunkowe ślimaków nie jest znane,

Schematyczny rozwój  
larwalny ślimaka z grupy  
neogastropodów  
(za: Croll, 2009)







Od pobierania próbek, przez płukanie na sitach (w terenie), po wybrane okazy.  
Coon Creek, Tennessee, USA,  
sierpień 2022

ANDRZEJ KAJM

elektronowych (w skrócie SEM). Pojawienie się SEM w latach 70. i ich coraz większa dostępność od lat 80. XX wieku spowodowała renesans badań nad kopalnymi ślimakami, których istotne taksonomicznie części muszli często nie przekraczają 2 mm.

## Różne ścieżki rozwoju

Ślimaki morskie wykazują dwa główne typy rozwoju larwanego. U najbardziej prymitywnych grup, m.in. u rzędów Patellogastropoda (np. czaszołków) i Vetigastropoda (np. popularnych w kuchni azjatyckiej turbanów), z jaja wylęga się larwa w stadium trochofory, która dopiero po pewnym czasie przechodzi w stadium weliger, który polega na zasobach żółtka, nie pobiera pożywienia z toni wodnej ani nie buduje dodatkowej muszli larwalnej. W związku z tym część larwalna muszli zwykle jest ograniczona do niewielkiej muszli embrionalnej nieprzekraczającej zwykle 0,3 mm średnicy. U pozostałych ślimaków morskich, czyli neritimorfów (do których należą m.in. nasze słodkowodne rozdeпки), a także cenogastropodów (np. pospolite w Morzu Śródziemnym wieżyczniki) i wielu ślimaków tyłoskrzelnych faza trochofory jest zredukowana i larwa przechodzi od razu do fazy weliger. Podczas niej ślimaki przechodzą torsję, tj. proces polegający na obrocie worka trzewiowego w stosunku do głowostopy o 180 st. W wyniku torsji narządy wewnętrzne ulegają skrzyżowaniu, a niektóre narządy jednej strony ciała ulegają redukcji. Dzięki temu ślimaki uzyskują charakterystyczną niesymetryczną dwuboczną morfologię ciała.

Większość tych bardziej zaawansowanych ślimaków (jeśli żyją w morzu) posiada dwuczęściową muszlę larwalną, która składa się z muszli embrionalnej (nazywaną również protokonchą I) oraz właściwej muszli larwalnej (zwaną protokonchą II). W zależności od wielkości jaja i zasobności w żółtko larwy ślimaka mogą się odżywiać w czasie stadium larwalnego, korzystając wyłącznie z jego zasobów (tzw. larwy lecytotroficzne), lub w przypadku, gdy zasoby są niewielkie, są zmuszone samodzielnie się odżywiać, gdy przebywają w toni wodnej (tzw. larwy planktotroficzne). Są też ślimaki, które przechodzą rozwój bezpośredni i wykluwają się z jaja jako miniaturowe dorosłe ślimaki (większość ślimaków słodkowodnych i lądowych). Muszle embrionalne w rozwoju lecytotroficznym są zwykle duże, a larwa produkuje niewiele (do dwóch) skrętów muszli larwalnej i przebywa najczęściej w pobliżu dna morskiego. W rozwoju planktotroficznym z kolei muszla embrionalna jest mała, a larwa (nazywana weligerem) produkuje wiele skrętów (nawet ponad pięć) i unosi się zwykle w toni wodnej, często nawet kilka tygodni. Dzięki temu, korzystając z prądów morskich, może przemieścić się wiele kilometrów. Znane są przypadki przekraczania w ten sposób Oceanu Atlantyckiego.

## Dorastanie

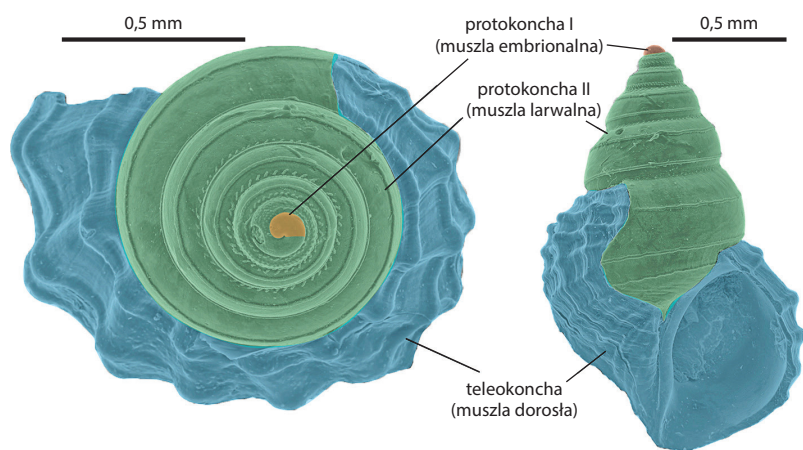
W końcu jednak larwa osiada na dnie i przechodzi metamorfozę, a ślimak zaczyna produkować dorosłą muszlę (tzw. teleokonchę). To traumatyczne przeżycie jest zwykle dobrze widoczne w morfologii muszli



### dr Sofia Bakayeva

Paleontolożka, stypendystka IIE-SRF Fellowship w IPaI PAN, zajmuje się ślimakami mezozoicznymi, głównie kredowymi, bada ich różnorodność i rozpowszechnienie. Na podstawie zebranych skamieniałości z różnych części świata śledzi pojawienie się i ewolucję ślimaków drapieżnych z rzędu *Neogastropoda* oraz analizuje możliwe związki filogenetyczne między nimi.  
sofiyabakayeva@gmail.com





Muszla embrionalna, muszla larwalna i teleokoncha jurajskiego ślimaka z rodzaju *Maturifusus*

i zaznacza się wyraźnym szwem i zmianą we wzorze ornamentacji. U ślimaków tyłoskrzelnych po metamorfozie następuje zmiana kierunku skręcania muszli (np. z lewoskrętnego na prawoskrętny). Często jest to tzw. hiperstrofia, kiedy protokoncha jest ustawiona pod kątem 180 st., ale bywa, że jest to tzw. heterostrofia, czyli muszla larwalna jest ustawiona pod innym kątem (np. 90 st.). Muszle tych grup są łatwo rozpoznawalne nawet przy obserwacji pod zwykłym binokulem.

Muszla larwalna karbońskiego ślimaka:  
 A – z otwartym pierwszym skrętem (za: Fryda, 2004),  
 B – muszla Vetigastropoda, który posiada wyłącznie muszle embrionalną,  
 C – muszla cenogastropoda z muszlą tworzącą się w tym samym kierunku co muszla dorosła ślimaka,  
 D – muszla mathildida z protokonczą heterostroficzną, ustawioną pod kątem 90 st. w stosunku do muszli dorosłej

Muszle larwalne, szczególnie te posiadające larwy planktotroficzne, potrafią być pięknie ornamentowane, co widać dopiero pod dużym powiększeniem. Często się zdarza, że muszle larwalne w grupach wyższego rzędu systematycznego posiadają charakterystyczny kształt i ornament pozwalający na szybką identyfikację. Niemniej jednak muszle larwalne są często zniszczone u dorosłych osobników, najczęściej przez korozję wierzchołkowej części muszli (zwłaszcza u dużych ślimaków), czasami celowo są odrzucane przez samego ślimaka, jak np. u robaczników (Vermetidae) czy głębokowodnych Provannidae, a czasami muszla larwalna jest pokrywana przez materiał muszlowy ko-

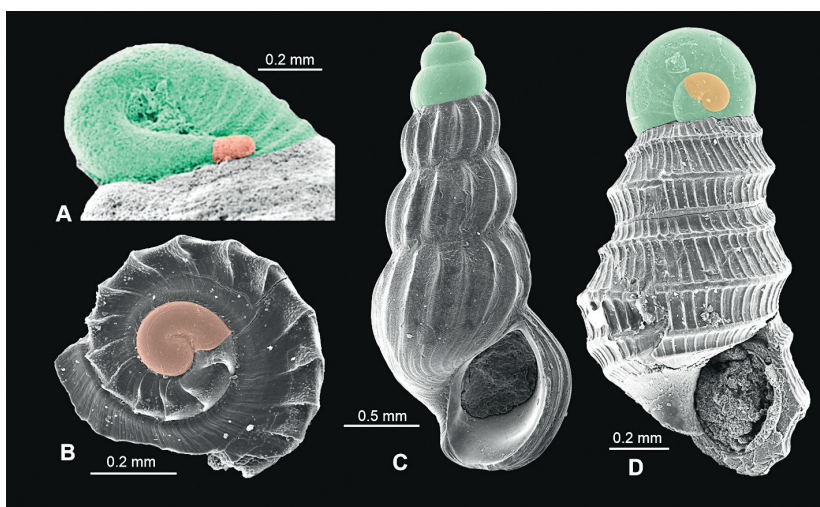
lejnych skrętów dorosłej muszli, jak u cenionych przez kolekcjonerów skrzydelników i szponiatek (Stromboidea) czy znanych z góralskich czapek porcelanek (Cypraeidae), przez co jest nieodstępna do obserwacji. Neritimorfy z kolei są znane z rozpuszczania wewnętrznych skrętów muszli larwalnych. W takich przypadkach do powiązania muszli z dorosłym ślimakiem są potrzebne ciągi ontogenetyczne, a więc muszle na różnym stopniu wzrostu.

### Najstarsi przedstawiciele

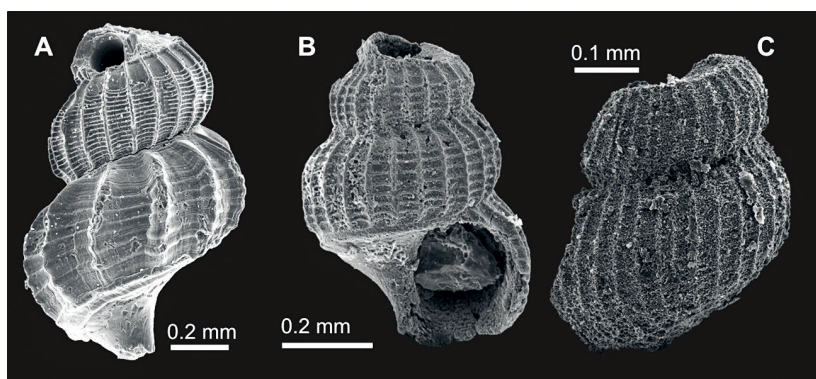
W zapisie kopalnym muszle larwalne mięczaków są znane już z kambru, jednak ich interpretacja jako ślimaków jest trudna ze względu na stan zachowania oraz obecność licznych wymarłych grup bazalnych mięczaków. Sytuacja jest znacznie lepsza, począwszy od ordowiku, w którego osadach dominują muszle larwalne z otwartym pierwszym skrętem (z ang. *open-coiled*). Cecha ta była stopniowo wypierana w paleozoiku przez muszle ściśle zwinięte (jak u współczesnych ślimaków) i ostatecznie zaniknęła. Muszle larwalne są zbudowane z mniej trwałej odmiany krystalograficznej węgla wapnia, tj. aragonitu, i przez to często nie zachowują się w stanie kopalnym w oryginalnej mineralogii, lecz w postaci zamienionej przez inny minerał, np. apatyt, krzemionkę lub piryt. Taki stan zachowania dominuje w osadach paleozoiku, w którym były warunki szczególnie sprzyjające fosfatacji, w związku z czym są stosunkowo częste w zapisie kopalnym, tworząc tzw. okna tafonomiczne. Muszle larwalne mogą być również zachowane z wszystkimi detalami w wyniku zamiany aragonitu na krzemionkę. Muszle szczególnie dobrze zachowane dzięki temu procesowi pochodzą z kopalnych osadów źródeł węglowodorowych, gdzie skrzemionkowanie jest procesem wczesnodiagenetycznym, czyli występuje wkrótce po ustaniu działalności źródła, a dokładność zastąpienia aragonitu jest bardzo duża. Znane są również nieliczne przypadki dokładnego zastąpienia muszli przez piryt w masywnych siarczках kopalnych źródeł hydrotermalnych.

Pierwsze dobrze udokumentowane wystąpienie aragonitowych muszli jest znane z osadów karbo-nu w USA (słynne odsłonięcie Buckhorn Asphalt). Począwszy od późnego triasu, wystąpienia aragonitowych muszli ślimaków są coraz częstsze, w szczególności w osadach ilastych, gdzie dodatkowo muszle były impregnowane dzięki krążącym roztworom i obecności węglowodorów. W Polsce takie muszle są znane z ilów rudonośnych okolic Częstochowy oraz z kry łukowskiej (obie ze środkowej jury) oraz wczesnej kredy okolic Tomaszowa Mazowieckiego. Począwszy od początku kenozoiku, takie muszle stają się pospolite.

Muszle larwalne ślimaków są bardzo przydatne w badaniu związków filogenetycznych między grupa-

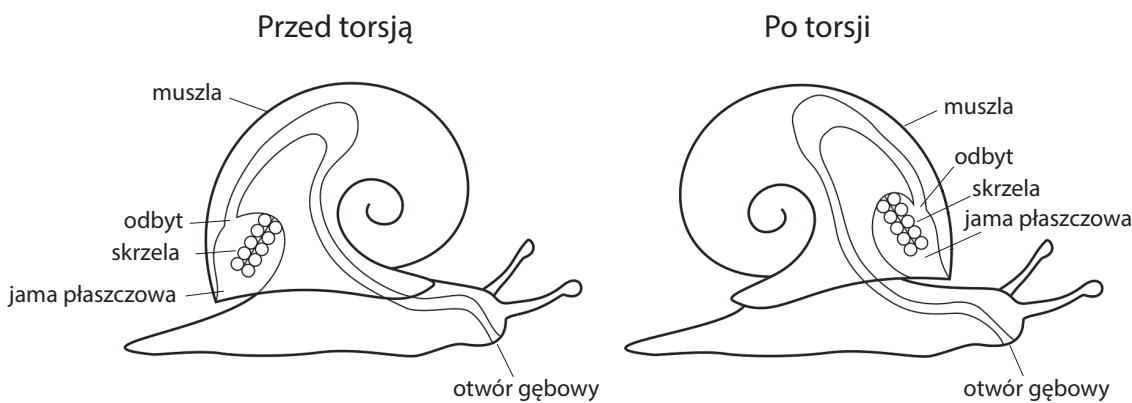


mi współczesnymi a wymarłymi oraz w poszukiwaniu tych pierwszych. W naszych obecnych badaniach poszukujemy przodków drapieżnych ślimaków z grupy Neogastropoda, obecnie jednej z najbardziej zróżnicowanych grup ślimaków (blisko 25 proc. wszystkich gatunków tych zwierząt), które zaczęły szybko dywersyfikować z bliżej nieokreślonej grupy bazalnej. W tym celu zbadaliśmy muszle larwalne trzech rodzin wymarłych ślimaków podejrzewanych o bycie przodkami neogastropodów (Pseudotritoniidae, Maturifusidae i Purpurinidae). Opierając się na morfologii protokonchy (a także budowy ujścia muszli), wydaje się, że bezpośrednimi przodkami grupy Neogastropoda mogły być te ostatnie, a pozostałe dwie to wcześniej wymarłe grupy siostrzane. Co ciekawe, muszle larwalne współczesnych neogastropodów charakteryzują się wyjątkowo dużymi rozmiarami, które pojawiają się już u jurajskich przedstawicieli ww. grup. Wcześniej mięczaki te miały wielkość zbliżoną do bardziej prymitywnych cenogastropodów.



Najstarsze znane dotychczas wystąpienie ślimaka bardzo podobnego do współczesnych neogastropodów pochodzi z terenu Polski i zostało udokumentowane z ilów walanżyńskich (dolna kreda) z nieistniejącego już niestety wyrobiska cegielni Wąwał koło Tomaszowa Mazowieckiego. ■

Różny styl zachowania muszli larwalnych w stanie kopalnym. A – aragonit z ilów, B – krzemionka ze źródeł węglowodorowych, C – piryt ze źródeł hydrotermalnych. Wszystkie okazy pochodzą z kredy: Polska (A), Japonia (B), Cypr (C)



Wczesny mięczak przed torsją i ślimak po torsji (za: Page, 2006)

**Trias**

Purpurinidae

**Jura**

Purpurinidae

**Kreda**

Muricoidea

**Dzisiaj**

Muricoidea

**Pseudotritoniidae**

**Maturifusidae**

**Volutoidea**

0,5 mm

Ewolucja wielkości protokonchy u przodków neogastropodów. Badania finansowane z grantu NCN 2018/31/B/ST10/03415

Chcesz wiedzieć więcej?

Croll R.P., *Developing nervous systems in molluscs: navigating the twists and turns of a complex life cycle*, „Brain, Behavior and Evolution” 2009. doi: 10.1159/000258664

Falniowski A., *Drogi i bezdroża ewolucji mięczaków*, 2001.

Fryda J., *Gastropods*, (w:) R.C. Selley, R. Cocks, I. Plimer (red.), *Encyclopedia of Geology*, 2004.

Page L.R., *Modern insights on gastropod development: Reevaluation of the evolution of a novel body plan*, „Integrative and Comparative Biology” 2006, vol. 46 (2), doi: 10.1093/icb/1qj018