http://rcin.org.pl

http://rcin.org.pl

INSTYTUT ZOOLOGII
Polskiej Akademii Nauk
BIBLIOTEKA

http://rcin.org.pl

http://rcin.org.pl

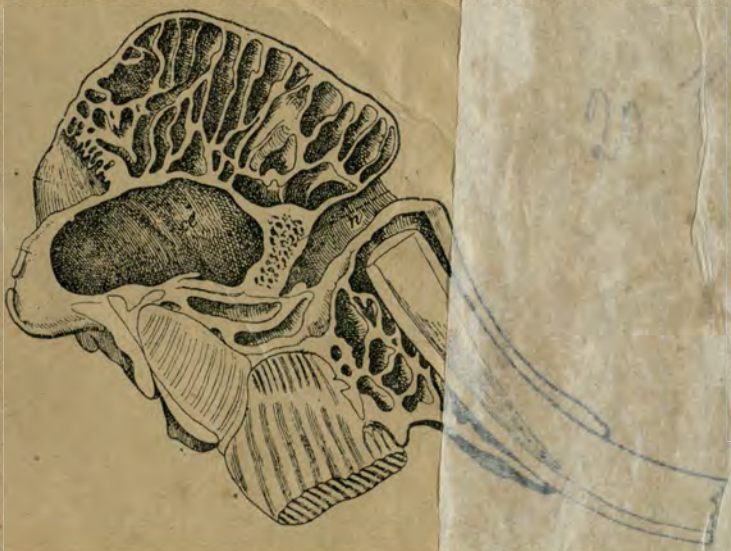
WYDAWNICTWO

IV

PRZEGLĄDU DENTYSTYCZNEGO

Prof. Dr. JAN LEWIŃSKI

UZĘBIENIE ZWIERZĄT KOPALNYCH



Z 53 RYSUNKAMI W TEKŚCIE.

Dr ADOLF KRĄŚNICKI
10 VII 1945

154.
10 —

1923.

(2822)
http://rcin.org.pl
INSTYTUT ... LOGII
POLSKIEJ ... MII NAUK
BIBLI ... EKA
K. 154
D. 125/55

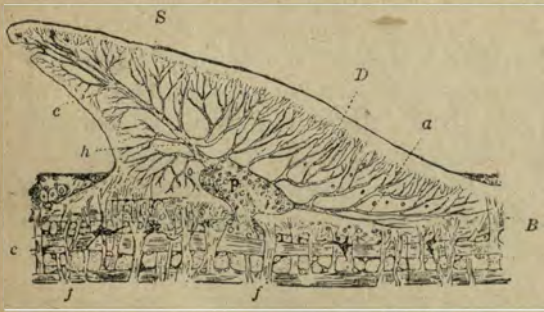
http://rcin.org.pl
Dr ADOLF RZĄŚNICKI Nr K.154

Prof. Dr. Jan Lewiński.

Uzębienie zwierząt kopalnych.

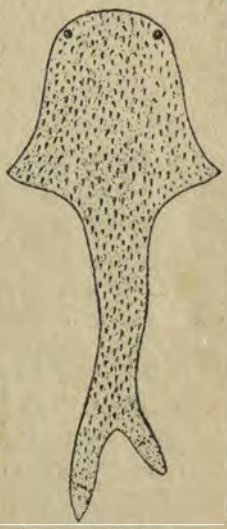
Liczne zwierzęta bezkręgowe mają twardy szkielet, przeważnie wewnętrzny, który osłania ciało i zabezpiecza je przed szkodą. Szkielet zewnętrzny, zazwyczaj wydzielany przez naskórek, składa się już to z substancji mineralnej, jak skorupa mięczaków lub szkielet korali, już to z substancji organicznej, jak chityna owadów. Z różnych substancyj mineralnych składa się również szkielet wewnętrzny zwierząt bezkręgowych, rzadziej spotykany.

Dopiero kręgowce wytwarzają specjalną tkankę szkieletową — k o ś ć, która pojawia się przedewszystkiem w ich szkielecie zewnętrznym, a dopiero później stopniowo zastępuje chrząstkę w ich szkielecie wewnętrznym. Po raz pierwszy jako składnik szkieletu zewnętrznego kość pojawia się u najwcześniejszych kręgowców, mianowicie u ryb c h r z ą s t k o w y c h.



Rys. 1.

Rozkrój podłużny przez ząb skórny (łuskę) rekina *Seymnus* powiększ. 60 razy. S — szkliwo. D — zębina B — płyta podstawowa, p—miąższ, f — włókna tkanki łącznej.



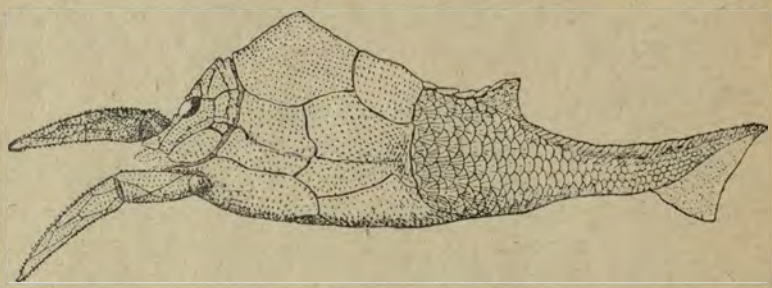
Rys. 2.

Jedna z najstarszych ryb, *Lanarkia* z syluru, pokryta cała drobnemi ząbkami skórnemi.

Mianowicie w skórze (*corium*) powstają brodawki, pokryte warstwą podstawową naskórka; komórki brodawki wytwarzają z ę b i n ę, pod brodawką rozwija się w skórze p ł y t a p o d s t a w o w a, zaś naskórek wydziela cienką warstwę [illegible] która powleka powierzchnię zębiny. Połyskujące szk[illegible]

http://rcin.org.pl

bardzo twarde i nie ma określonej budowy; złożoną z fosforanu wapniowego z domieszką węglanu i fluorku wapniowego zębinę przecinają niezliczone drobne, rozgałęzione kanaliki, które otwierają się do jamy wewnątrz zęba, wypełnionej tkanką łączną skóry i odontoblastami. Płyta podstawowa składa się ze zbitego fosforanu wapniowego, przez który przechodzą pionowe pęki włókien tkanki łącznej. W ten sposób w skórze powstają bardzo liczne utwory kostne, zwane łuskami plakoidowemi; posiadają one kształt najrozmaitszy, już to drobnych



Rys. 3.
Ryba pancerna, *Pterichtis Milleri*, $^1/_2$ wielk. natur., pokryta pancerzem z płyt kostnych,

płytek rombowych, to znowu gwiazdek, listków, stożków, które gęsto w skórze ułożone, tworzą t. zw. „jaszczur". Łuski te bywają na różnych częściach ciała w rozmaity wykształcone sposób; niektóre wyróżniają się wymiarami i tworzą duże płyty, szorstkie lub kolczaste. Łuski plakoidowe są rozsiane po całej skórze najstarszych ryb i przechowały się do dziś u ryb spodoustych.

Budowa łusek plakoidowych jest tedy identyczna z budową zębów właściwych, które w ten sam sposób ze skóry paszczy powstają, słusznie nazywamy je przeto zębami skórnemi. Gdy jednak zęby paszczy zachowały nadal swą strukturę, zęby skórne ulegają najrozmaitszym zmianom.

Ryby pancerne (z syluru i z dolnego dewonu), *Placodermi*, stanowią grupę kręgowców w specjalnym rozwijającą się kierunku: mianowicie wytwarzają one potężny pancerz kostny, złożony ze sztywnych płyt, które powstały ze zlania się poszczególnych zębów skórnych; na ruchliwym jednak ogonie zachowują się zazwyczaj rombowe łuski plakoidowe. Szczep ten, nieruchawy i ociężały, ginie jednak wkrótce, a rozwijają się natomiast inne, których szkielet zewnętrzny stopniowo marnieje, zaś rozwija się i wzmacnia szkielet wewnętrzny. Pojawiają się naprzód (u ryb kostnołuskich, *Ganoidei*) łuski ganoidowe, złożone tylko z płyty podstawowej, powleczonej

http://rcin.org.pl

połyskliwą warstwą ganoiny, co do której spór wiodą uczeni, czy odpowiada ona zmodyfikowanemu szkliwu czy zębinie. Wreszcie u ryb kościstych *(Teleostei)*, najwyżej zorganizowanych, zęby skórne przeobrażają się w łuski właściwe, cienkie elastyczne płytki, okrągłe, owalne lub sześciokątne, złożone ze zbitej szklistej warstwy fosforanu wapniowego (hyalodentyny), która jest przeobrażoną zębiną, i z poziomo warstwowanej podstawy z tkanki łącznej, rozpuszczalnej w alkaljach.

Rys. 4.
Łuski cykloidowe ryb kościstych.

W ten sposób już u ryb zęby skórne ulegają ostatecznej redukcji, i jeśli u kręgowców wyższych pojawiają się ponownie łuski lub wogóle pancerz kostny, to jest on tylko analogiczny do zębów skórnych u ryb, lecz jest odmiennego pochodzenia, jest utworem wtórnie nabytym.

Przeobrażenia stopniowe i zanik ostateczny zębów skórnych temu przypisać należy, że rozwój kręgowców odbywa się w kierunku powiększenia ich ruchliwości i wzmożenia ich czynności życiowych; skutkiem tego ich szkielet wewnętrzny rozwija się intensywnie, zewnętrzny zaś staje się zbędny, a nawet szkodliwy. Nie bierna ochrona przed niebezpieczeństwem przez ukrycie się w potężnej skorupie, lecz czynna obrona lub pospieszna ucieczka są właściwe większości kręgowców.

Pewna grupa jednak owych kostnych wytworów skóry, te mianowicie, co w paszczy się utworzyły, zostaje zastosowana do nowej, specjalnej czynności, do chwytania lub rozdrabniania pokarmu. Nie ulega ona wobec tego naogół zanikowi, lecz przeciwnie, udoskonala się, specjalizuje, przystosowuje się w najrozmaitszy sposób do swych swoistych czynności. Są to zęby właściwe, w paszczy umiejscowione. Rozwijają się one, zupełnie tak samo jak zęby skórne, z brodawek skóry i nie są genetycznie z kośćmi szczęk związane. U kręgowców najniższych, u ryb mianowicie, zęby są połączone z kośćmi czy chrząstkami szczęk jedynie za pomocą włóknistej tkanki łącznej; u rekinów ten stan zachowuje się w ciągu całego życia, u innych ryb występuje przynajmniej w młodości. U wielu ryb kostnołuskich i u ryb kościstych, korzeń zęba zrasta się z koś-

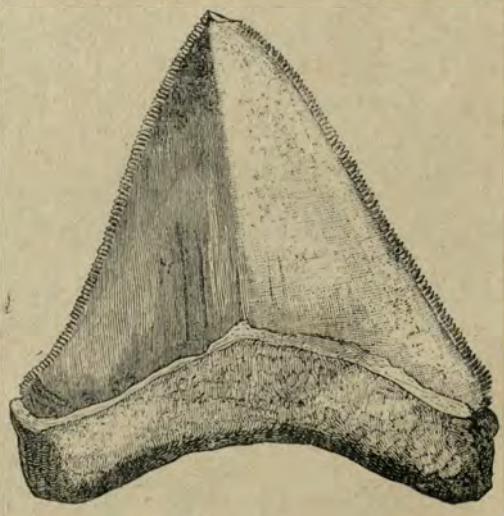
http://rcin.org.pl

cią, na której zazwyczaj wyrasta wyniesienie, które spotyka pod stawę zęba; wyjątkowo tylko zęby ryb tkwią w specjalnych zębodołach.

Ilość zębów u ryb bywa bardzo znaczna, pojawiać się one mogą na wszystkich kościach lub chrząstkach paszczy; niekiedy znowu następuje bardzo znaczna ich redukcja. Rosną one w ciągu całego życia zwierzęcia, w ten zazwyczaj sposób, że obok starego zęba wyrasta nowy i wypycha go stopniowo.

Kształt zębów ryb jest nadzwyczaj zmienny; przystosowują się one z niezmierną plastycznością do rozmaitego trybu życia i do charakteru głównego pożywienia.

Najstarsze ryby pancerne, których zęby skórne były najsilniej rozwinięte, gdyż zlewały się one w jednolite płyty pancerne, wcale nie miały zębów właściwych. W nadzwyczaj rozmaity natomiast sposób zęby są wykształcone u ryb spodoustych o chrząstkowym szkielecie. Ryby te podzielić możemy na dwie grupy o zupełnie odmiennym trybie życia.

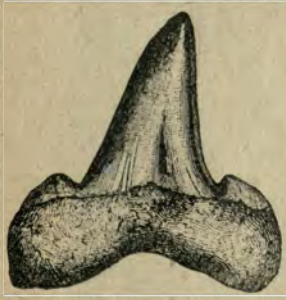


Rys. 5.
Ząb wielkiego rekina *Carcharodon.*

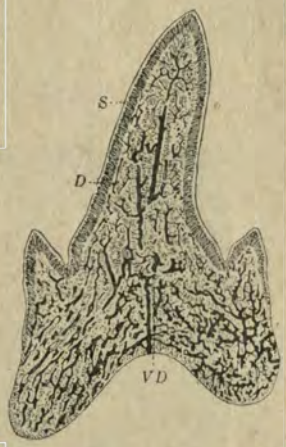
Do jednej należą rekiny i formy z niemi spokrewnione, zuchwałe drapieżniki, doskonałe pływaki, które uganiają się zwinnie za równie dobrze pływającą zdobyczą, przeważnie za rybami i głowonogami. Głównem zadaniem aparatu zębowego jest chwytanie w lot i przytrzymywanie żywej i zwinnej zdobyczy; przystosowując się do tej funkcji, aparat zębowy składa się z bardzo licznych, ostrych konicznych zębów, ustawionych w kilku szeregach w szerokiej paszczy. Gwałtowniejszy ruch silniejszej ofiary musi wystawiać nieraz na

http://rcin.org.pl

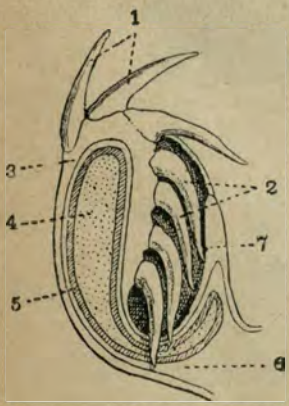
szwank całość tych zębów. Szkoda jest niezwłocznie jednak powetowana przez nowe zęby zastępcze, bowiem u form tych w specjalnych fałdach skóry jamy ustnej rozwijają się stale zęby rezerwowe, gotowe w każdej chwili zastąpić ząb zbyt stary, zepsuty lub nadwerężony. Jest to tak zwane uzębienie rewolwerowe.

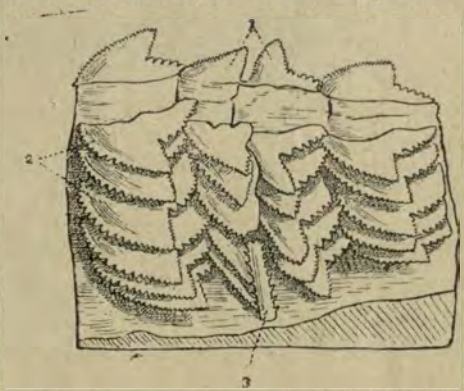


Rys. 6.
Ząb rekina *Otodus;* strona zewnętrzna.



Rys. 7.
Przekrój przez ząb rekina kopalnego *Otodus*, S—szkliwo, D—zębina, VD — wazodentyna, odmiana zębiny, przecięta grubemi kanałami.





Rys. 8.
Z lewej strony przekrój przez żuchwę rekina *Odotutaspis,* wykazujący uzębienie „rewolwerowe" 1 — zęby czynne, 2 — zęby zapasowe, 3 — skóra, 4 — chrząstka żuchwy, 5 — powłoka wapienna chrząstki, 6 — tkanka łączna, 7 — śluzówka jamy ustnej.
Z prawej strony część żuchwy innego rekina, *Galeus,* wykazująca położenie zębów rezerwowych. 1 — zęby czynne, 2 — zęby zapasowe, 3 — kawałek skorupy skorupiaka.

http://rcin.org.pl

Ale niektórym formom stare zęby nie wypadają, pomimo tego, że nowe wypierają je stopniowo z paszczy, lecz zachowują się one na specjalnym wyrostku, zwykle szczęki górnej; wyrostek ten bywa już to prosty, jak u powszechnie znanej ryby piły, to znowu zawija się spiralnie, jak u niezmiernie ciekawej rodziny ryb *Edestidae* z końca ery paleozoicznej. Uzębienie tych ryb nie jest przystosowane do połowu ruchliwych zwierząt, lecz raczej do grzebania w mule dna morskiego w poszukiwaniu ukrytych w nim mięczaków czy robaków.

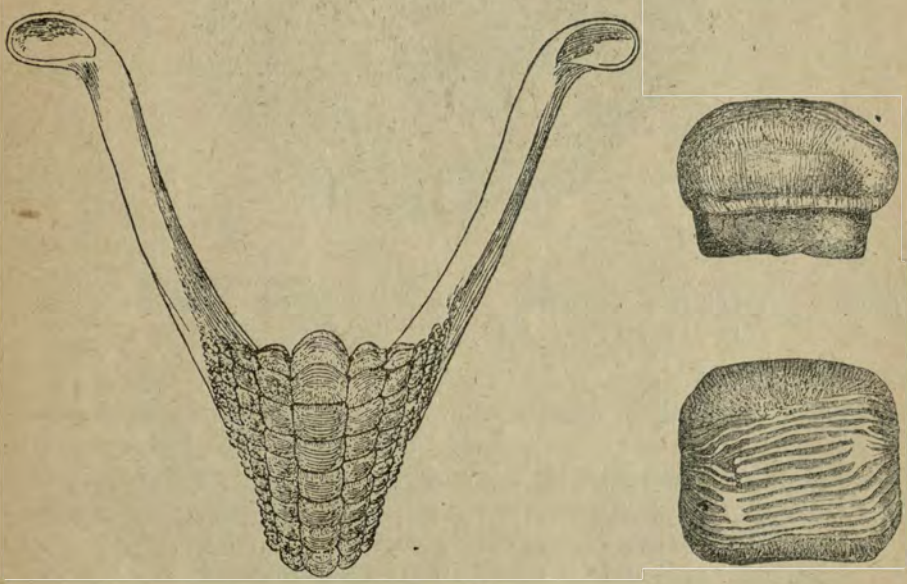
Rys. 9.
Helicoprion, ryba spodousta z Permu; spiralny szereg zębów, ustawionych na wspólnej podstawie z wazodentyny, wytworzony przez wysuwanie z paszczy starych zębów, w miarę przybywania nowych.

Drugą grupę ryb spodoustych stanowią formy, zamieszkujące dno morza i odżywiające się przeważnie mięczakami i skorupiakami, o twardych skorupach i pancerzach; do tej grupy należą przedewszystkiem płaszczki. Uzębienie przystosowuje się najdokładniej do tego trybu życia; nie ma zbędnych stożkowatych zębów chwytnych, liczba zębów na ogół maleje, przybierają one natomiast kształt płyt, które, obok siebie gęsto ułożone, wyściełają paszczę jakby brukiem, zdolnym zmiażdżyć najtwardsze skorupy.

Najważniejszą i najliczniejszą obecnie i w młodszej przeszłości geologicznej grupę ryb stanowi podklasa *Teleostomi*, która obejmuje formy, stojące na najrozmaitszym stopniu rozwoju.

http://rcin.org.pl

Najstarsi jej przedstawiciele pojawiają się już w dewonie i od tej chwili podlegają najrozmaitszym przeobrażeniom, sprowadzającym się przedewszystkiem do redukcji szkieletu zewnętrznego, który składa się już nie z zębów skórnych, lecz przybiera postać łusek, ganoidowych u form bardziej pierwotnych, zwykłych łusek elastycznych u form późniejszych. Równolegle choć nierównomiernie u różnych szczepów, postępuje skostnienie szkieletu, tak iż najmłodsze ryby, t. zw. k o ś c i s t e *(Teleostei)*, posiadają kostny szkielet wewnętrzny, natomiast łuski cienkie i giętkie, a niekiedy nawet nagą skórę.



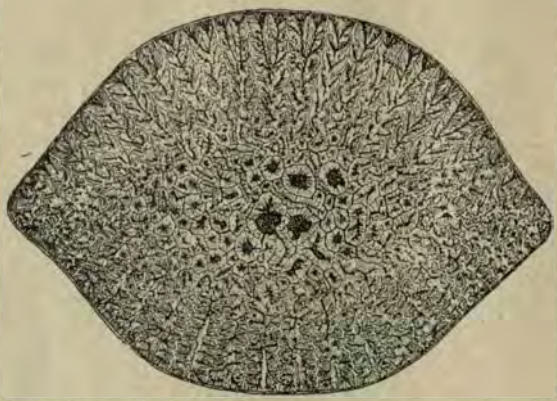
Rys. 10.
Zęby *Ptychodus*, ryby spodoustej z kredy dolnej. Z prawej strony ząb z boku i z góry z lewej żuchwa, na której gęsto stawione zęby tworzą „bruk".

Najbardziej pierwotną, prawie całkowicie wymarłą (główny rozwój od dolnego dewonu do końca permu) grupę stanowią *Crossopterygii*; ich cechę zasadniczą stanowią płetwy parzyste, piersiowe i brzuszne, posiadające członkowaną oś chrząstkową, która niesie z obu stron po szeregu promieni, podtrzymujących fałdę skórną. Uzębienie tych form składa się ze stożkowatych zębów, o budowie, skomplikowanej przez sfałdowanie szkliwa; u najstarszych form fałdy takie pojawiają się tylko u nasady zęba, u późniejszych sięgają coraz wyżej i wdzierają się coraz dalej w głąb zęba, wreszcie u rodziny *Holoptychiidae* zęby mają bardzo złożoną budowę zwaną *dendrodontonwą;* polega ona na tem, że miąższ rozpada się na szereg odrębnych kanałów, które zbiegają się w pobliżu szczytu zęba i zlewają się tu

INSTYTUT ZOOLOGICZNY
Polskiej Akademii Nauk
BIBLIOTEKA

http://rcin.org.pl

w miąższ wtórny, zwany *pseudopulpa*, od którego ku peryferji zęba rozchodzą się pęki cieniutkich rurek, rozgałęziających się ku powierzchni. Rurki te znowu mają rozgałęzienia, tak iż powstaje struktura, bardzo złożona, tem bardziej, że fałdy szkliwa



Rys. 11.
Ząb ryby *Dendrodus*, z grupy *Crossopterygii*; przekrój poprzeczny silnie powiększony, wykazujący budowę dendrodontową.

wciskają się daleko w głąb zęba. Budowa taka przypomina nadzwyczajnie budowę zębów *Labyrinthodontidae* z pośród pierwotnych płazów; przypuszczenie, że pierwotne płazy wywodzą się od ryb *Crossopterygii*, oparte na innych cechach szkieletu, zostaje przez to w zupełności potwierdzone.

Rząd ryb dwudysznych (*Dipnoi*), przystosowanych do trybu życia ziemnowodnego dzięki przeobrażeniu pęcherza pływnego w płuca, stanowi grupę odrębną, wysoce wyspecjalizowaną. Uważano je pierwotnie za przodków płazów i widziano w żyjącym obecnie *Neoceratodus* australijskim owo ogniwo łączące, którego brak między rybami a płazami. Obecnie dzięki badaniom Dollo'a wiemy, że ryby dwudyszne stanowią tylko wysoce wyspecjalizowaną gałęź boczną grupy *Crossopterygii*, gałęź, która kończy się ślepo, nie dając początku żadnej grupie o wyższej organizacji. Ta wysoka specjalizacja odbija się również w rozwoju aparatu zębowego, zupełnie odmiennego, niż u pozostałych *Teleostomi*. Mianowicie ryby dwudyszne nie mają osobnych stożkowatych zębów, lecz każda szczęka jest zaopatrzona w parę wielkich *płyt kostnych*, ozdobionych poprzecznemi grzebieniami. Szczęka dolna u niektórych form bywa bezzębna, w górnej natomiast prócz płyt głównych, umieszczonych na kościach podniebienia (*Pterygopalatina*), pojawia się niekiedy, jak u żyjącego obecnie *Neoceratodus*, para dodatkowyah dłuto-

http://rcin.org.pl

watych zębów, umieszczonych na lemieszu (*Vomer*). Badania Neoceratodusa wykazały, że jego płyty zębowe powstają ze zrośnięcia się zębów pojedyńczych, tak iż sześciu grzebieniom płyty zębowej *Neoceratodusa* odpowiada 6 pojedyńczych, stożkowatych zębów

Rys. 12.
Rozwój zębów u ryby dwudysznej *Noceratodus* z Australji; z lewej strony zarodki zębowe młodego osobnika, w szczęce górnej. Z prawej strony podniebienie dorosłego okazu, z sześciu przednich zarodków powstały dwa dłutowate zęby na lemieszu, z tylnych—płyty kostne podniebienia; poszczególnym zarodkom odpowiadają grzebienie płyt kostnych.

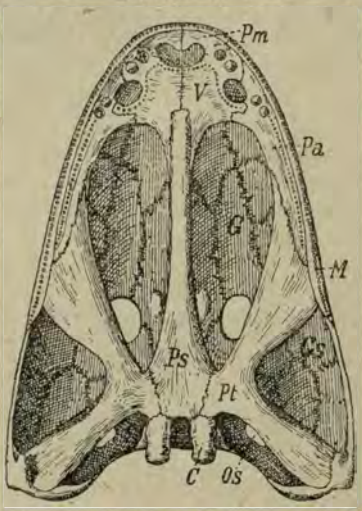
Wszystkie zęby dwudysznych posiadają jednakową budowę: na wspólnej płycie kostnej wznoszą się grzebienie lub guzki z zębiny, powleczone szkliwem.

Najliczniejsza wreszcie gromada ryb *Actinopterygii*, mająca już zwykłe płetwy parzyste, bez członkowanej osi chrząstkowej, do której należą wszystkie ryby kościste, ma zęby, bardzo liczne niekiedy, lecz niczem szczególnem się nie wyróżniające. Są to najczęściej zęby chwytne, stożkowate, bardzo drobne lub większe, a zawsze przystosowane do chwytania zwinnej zdobyczy przez szybko pływającą rybę; u pozostałych form, odżywiających się zwierzętami uskorupionemi, mięczakami, skorupiakami i t. p., zęby przyjmują postać płytek. *Crossopterygii* to jeszcze formy słabo pływające, które przeważnie pełzają po dnie, podpierając się swemi członkowanemi odnóżami, *Actinoperygii* to ryby właściwe, ruchliwe i zręczne; formy denne, jak flondra np., są wtórnie przystosowane do spokojnego trybu życia.

Najstarsze płazy pojawiają się w początkach karbonu, w okresie permskim dochodzą one do najwyższego rozwoju, w triasie daje się zauważyć wyraźny ich upadek, a z końcem tego okresu główna grupa *Stegocephala*, ginie bez śladu. Żyjące obecnie grupy płazów (bezogonowe *Anura* i ogoniaste *Urodela*) znajdują się dopiero w jurze i w kredzie, choć istniały one zapewne już i dawniej. Są to jednak grupy wyspecjalizowane, pochodzą-

http://rcin.org.pl

ce niewątpliwie od *Stegocephala*, które są najpierwotniejsze i najstarsze, i łączą się z jednej strony z rybami z rzędu *Crossopterygii*, z drugiej mają liczne cechy wspólne z najstarszemi gadami. Naogół w porównaniu z rybami liczba i wymiary zębów ulegają pewnej redukcji, natomiast liczni badacze twierdzą, że niektóre kości, zarówno spodu czaszki, jak żuchwy (np. kość przyklinowa, *Parasphenoideum*, podniebieniowa, *Palatinum*, skrzydłowa, *Pterygoideum*, z podstawy czaszki, zaś zębowa *Dentale*, w żuchwie) są to kości zębowe, utworzone przez zlanie się pojedyńczych ząbków. Przemawia za tem, że kości te u niektórych form są pokryte drobniutkiemi ząbkami, zaś u innych wykazują rzeźbę powierzchni podobną do rzeźby kości pokrywających (skórnych) czaszki.

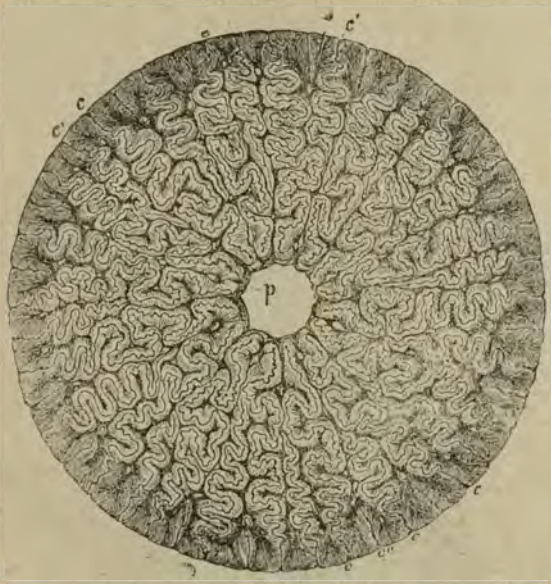


Rys. 13.
Uzębienie górnej szczęki płaza *Cyclotosaurus* z triasu. Drobne ząbki stożkowe, ustawione w dwu szeregach na szczęce; z przodu po parze zębów większych, chwytnych. Obok nich jamki po zębach, które wypadły.

Po za ząbkami zwykle drobnemi, które występują na kościach spodu czaszki, zęby *Stegocephala* są naogół ustawione w jednym szeregu na kościach szczęk właściwych, mianowicie *Praemaxillare* i *Supramaxillare* w szczęce górnej, zaś *Dentale* w żuchwie; zęby są prawie zawsze stożkowe, niekiedy spłaszczone z boku, przeważnie jednakowych rozmiarów, prócz często spotykanych dużych zębów chwytnych, których jedną parę niesie zwykle żuchwa. Główna masa składa się z zębiny, powleczonej szkliwem, dolną część zewnętrznej strony zęba powleka cement.

http://rcin.org.pl

Pospolicie zęby Stegocefalów są podłużnie prążkowane; powodem tego są promieniste wypuklenia dużej naogół miazgi, między któremi wciskają się w głąb zęba listewki szkliwa. Budowa taka stopniowo ulega coraz dalszej komplikacji, wreszcie u form najbardziej wyspecjalizowanych występuje t. zw. struktura labiryntodontowa; powstaje ona skutkiem sfałdodowania wyrostów miazgi, wytworzenia licznych promienistych sfałdowanych blaszek zębiny, między które daleko w głąb zęba wciskają się z zewnątrz listewki szkliwa. Dziwnie przypomina ta struktura budowę dendrodontową zębów ryb z grupy *Crossopterygii* i potwierdza blizkie ich z stegocefalami pokrewieństwo.



Rys. 14.
Ząb labiryntodontowy płaza *Mastodonsaurus* z triasu, w przekroju poprzecznym, trzykrotnie powiększony; p — miąższ, c — listewki szkliwa, wciskające się w głąb zęba.

Obok zębów chwytnych widzimy często u stegocefalów płytkie dołki w kości, z których wypadł ząb zużyty, zaś czasami na dnie dołka rośnie już nowy ząb, który miał zastąpić obecnie funkcjonujący. Nigdy nowy ząb nie powstaje pod starym, a zawsze obok niego. Zęby są albo wprost przyrośnięte do kości, albo dookoła ich podstawy wytwarza się nizki wał kostny, tak iż ząb stoi w płytkiej jamce. Przytem zęby przyrastają do kości w rozmaity sposób; rozróżniamy następujące typy osadzenia zęba u stegocefalów.

1) akrodontowy: podstawa zęba leży na wolnej krawędzi kości szczęki i jest z nią zrośnięta;

http://rcin.org.pl

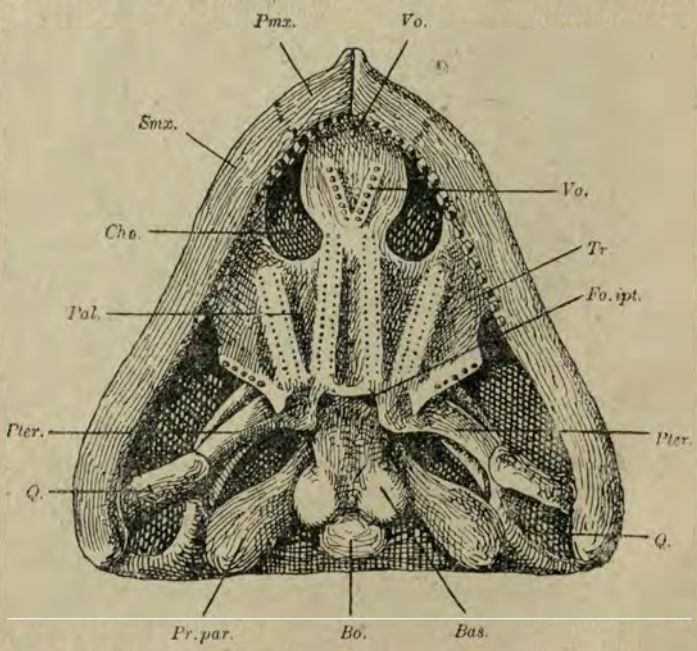
2) pleurodontowy: podstawa zęba jest przymocowana bokiem, zewnętrzną swą stroną, do nieco podniesionej krawędzi szczęki; wewnętrzna strona podstawy zęba jest wolna i pokryta tylko mięsem.

3) prototekodontowy: podstawa zęba tkwi w płytkim dołku, lub też ząb wraz z sąsiadami tkwi w płytkiej rynience; podstawa jest zrośnięta z kością.

Przymocowanie zęba tekodontowe, gdy każdy ząb tkwi w osobnym zębodole, pojawia się dopiero u gadów.

Drobne ząbki pozostałych młodszych grup płazów nie wyróżniają się niczem szczególnem.

W karbonie górnym pojawiają się pierwsze gady, należące do grupy *Cotylosauria*. Liczne cechy szkieletu, zwłaszcza czaszki, wykazują wielkie podobieństwo do pierwotnych *Stegocephala* z pośród płazów, od których też niewątpliwie gady pierwotne pochodzą. Kiedy nastąpiło to odgałęzienie, nie wiemy,



Rys. 15.

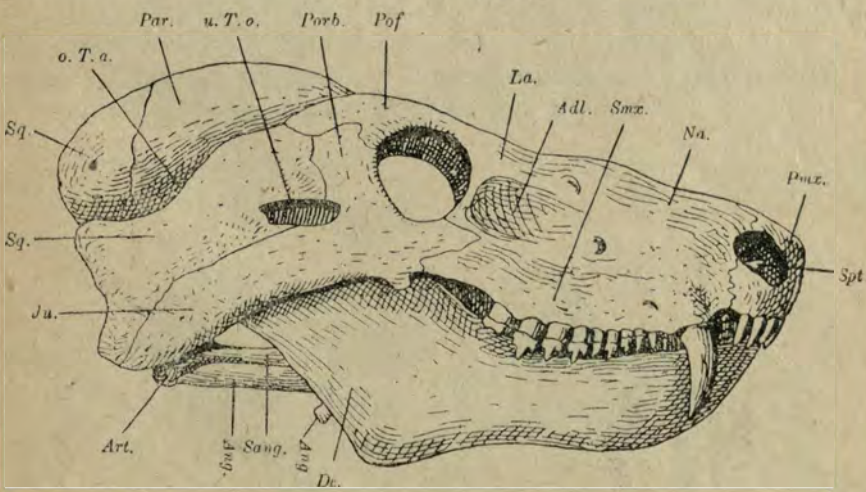
Czaszka gada *Pareiasaurus* z Permu, widziana z dołu. Większe zęby stoją w jednym szeregu na szczękach, pozatem liczne drobne ząbki na kościach podniebienia.

zapewne przypada ono na karbon dolny. Pierwotny szczep Cotylosaurów stanowi punkt wyjścia dla licznych grup gadów, które niebawem zajmują naczelne stanowisko w świecie zwierzęcym. Ewolucja gadów odbywa w najrozmaitszych kierun-

http://rcin.org.pl

kach, przystosowują się one do różnych warunków, zamieszkują wszelkie możliwe środowiska, pobierają najrozmaitszy pokarm. Zamieszkują one ląd i wody słodkie, morze i powietrze; są wśród nich mięsożerne drapieżniki, są i formy roślinożerne, stąd rozwój zębów u gadów odbywa się najrozmaiciej, zależnie od trybu życia, zaś ogólną jego cechę w porównaniu z płazami stanowi pewna redukcja, polegająca nie tyle na zmniejszeniu się liczby zębów, niekiedy bardzo licznych, ile na ograniczeniu stopniowem liczby kości, na których zęby się rozwijają. Jeszcze u gadów najbardziej pierwotnych zęby tkwią prócz kości szczęk na kościach spodu czaszki *(Vomer, Palatinum, Pterygoideum);* u form wyżej rozwiniętych koncentrują się one w samych szczękach, choć występują w liczbie nieustalonej, czasami bardzo znacznej, niekiedy w kilku szeregach.

W budowie swojej zęby gadów są naogół proste, złożone z zębiny z powłoką szkliwa; rola cementu jest podrzędna; wazodentyny, t. j. zębiny z szerokiemi kanałami, odchodzącemi od miazgi, niema nigdy. U nielicznych grup występuje pewne sfałdowanie zębiny, nieco przypominające zęby labiryntodontowe stegocefalów, lecz znacznie od nich prostsze. Zmienia się również sposób umocowania zębów; akrodontowy i pleurodontowy spotyka się tylko u form najpierwotniejszych, a prócz prototekodontowego pojawia się umocowanie prawdziwie tekodontowe



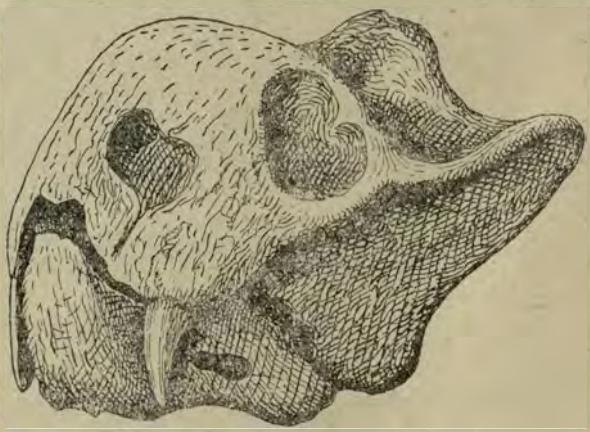
Rys. 16.
Czaszka gada *Cynognathus* z grupy *Therocephalia* z permu. Uzębienie z niezbyt licznych zębów, ustawionych w jednym szeregu i podzielonych na oddziały, analogicznie jak u ssaków.

gdy każdy ząb zaopatrzony w jeden, rzadko dwa korzenie, tkwi we własnym zębodole.

http://rcin.org.pl

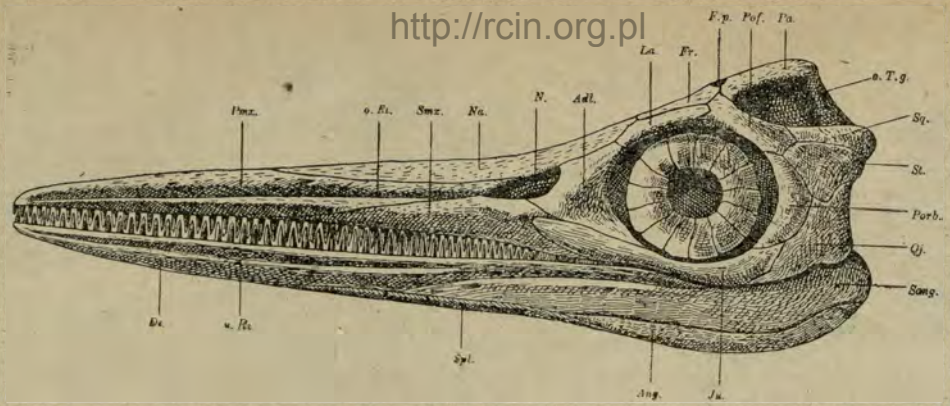
Najstarsze typy gadów *Cotylosauria* i im pokrewne, występujące w Karbonie, liczne jeszcze w Permie, a wymierające w Triasie, mają uzębienie jeszcze bardzo mało wyspecjalizowane. Zęby szczękowe stoją tylko w jednym szeregu, są przeważnie stożkowate, rzadziej dłutowate, zwykle wszystkie jednakowe, czasami niektóre z nich wyróżniają się wielkością, lecz nie kształtem. Różnica w uzębieniu form roślinożernych jest niezbyt wielka. Ale już w Permie od tego pierwotnego pnia odgałęziają się grupy wysoce wyspecjalizowane. Najważniejszą z nich stanowią *Theriodontia,* których rozwój odbywa się w tym samym kierunku, co rozwój ssaków, i które z ssakami mają tyle cech wspólnych, że naturalnie nasuwa się myśl o bezpośrednim między niemi związku genetycznym. Jedną z najbardziej uderzających analogij stanowi podział zębów na trzy odcinki: przednie zęby stożkowate, chwytne, kły i tylne zęby dłutowate; odcinki te pod względem czynnościowym odpowiadają siekaczom, kłom i trzonowym ssaków. „Siekacze" Theriodontów są gęsto ustawione, liczba ich waha się od 4 do 8 „kły" są zwykle po dwa z każdej strony w każdej szczęce, rzadziej po jednym; „kły" żuchwy stoją przed „kłami" szczęki górnej i wchodzą w odpowiednie jamki na podniebieniu, a nie stoją, jak u ssaków, na zewnątrz od szczęki górnej; z tyłu za kłami stoją drobniejsze zęby, służące do rozdrabniania zdobyczy; u pierwotniejszych zęby te są jednostożkowe, u bardziej wyspecjalizowanych — trójstożkowe. Liczba ich jest zmienna.

U niektórych form, spokrewnionych z *Theriodontia,* nakształt Manata przystosowanych do życia w morzu, następuje redukcja uzębienia, z którego pozostaje u pewnych form tylko

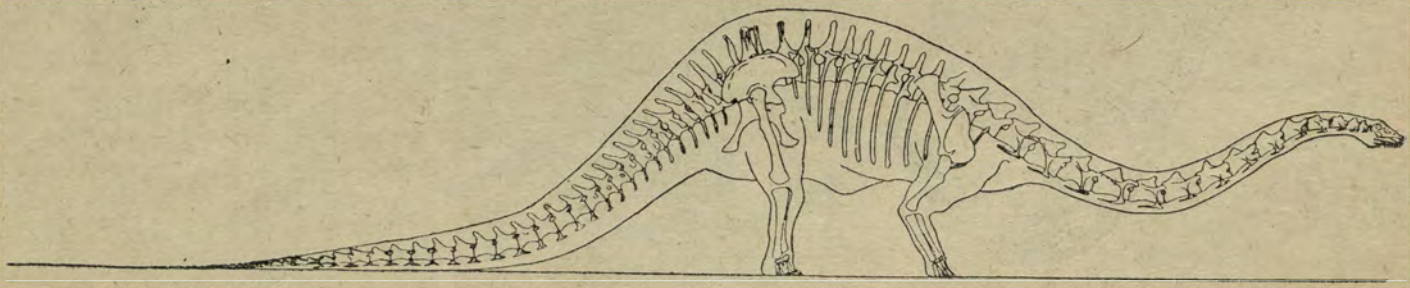


Rys. 17.
Czaszka gada *Sagecephalus* z Permu. Uzębienie zredukowane do pary kłów w górnej szczęce.

http://rcin.org.pl



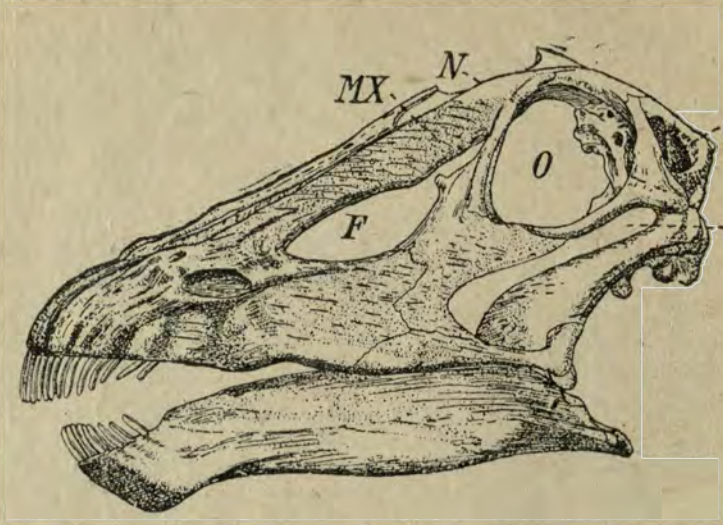
Rys. 18.
Czaszka gada morskiego ichtiozaura z jury dolnej; długość 1.28 m. Bardzo wydłużony pysk, zaopatrzony w stożkowate liczne zęby chwytne, ustawione we wspólnej rynience.



Rys. 19.
Diplodocus z jury górnej. Długość około 22 m. Uderzająco mała czaszka w stosunku do olbrzymiego ciała.

http://rcin.org.pl

jedna para „kłów" w szczęce górnej, inne zaś są całkowicie bezzębne.



Rys. 20.
Czaszka gada *Diplodocus* $^{1}/_{10}$ wielk. natur. Nieliczne słupkowate, zrzadka ustawione zęby stanowiły rodzaj grabi, służących do chwytania morskich roślin wodnych.

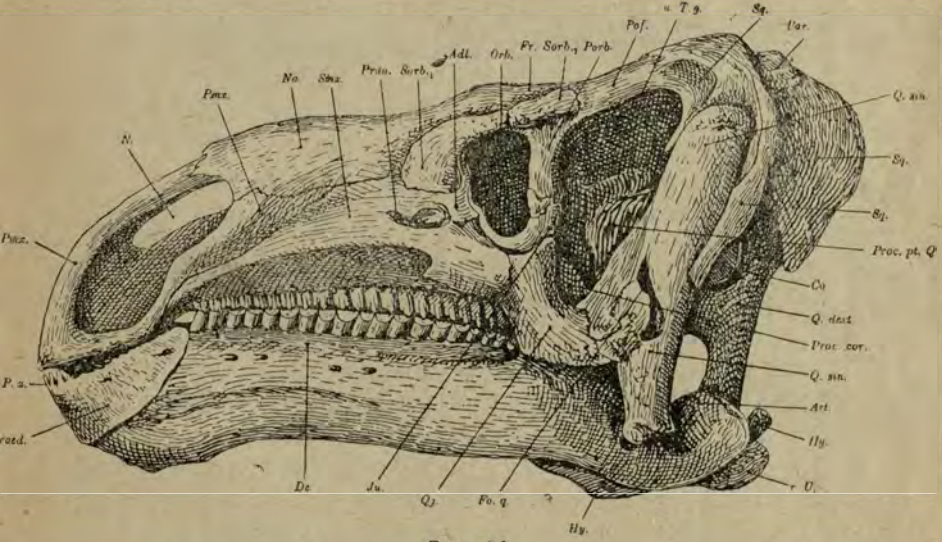
Tego kierunku rozwojowego uzębienia, który występuje u *Theriodontia* i zbliża je do ssaków, nie spotykamy u żadnej z pozostałych licznych, wspaniale rozwiniętych i wysoce wyspecjalizowanych grup gadów. Wprawdzie wszędzie następuje redukcja zębów podniebieniowych i zęby skupiają się na szczękach właściwych, nigdzie jednak nie widać dążenia do zmniejszenia i ustalenia liczby zębów lub do ich zróżnicowania na oddziały o rozmaitym kształcie i różnych czynnościach. Wszystkie zmiany, zachodzące w uzębieniu, są czysto czynnościowe polegają na przystosowaniu całego uzębienia do pewnego pokarmu. Niekiedy, jak u prastarego szczepu żółwi, zęby ulegają całkowitej redukcji, zastępuje je rogowa na pyskach powłoka.

U morskich drapieżników, *Ichtyosauria*, które pędziły tryb życia naszych delfinów, aparat zębowy przystosowuje się do chwytania zwinnej zdobyczy — ryb i głowonogów; szczęki wydłużają się nadmiernie i niosą liczne, rzadko ustawione stożkowate ostre zęby. Jednak w dalszym rozwoju szczepu ichtjozaurów, zapoczątkowanego w Triasie, zęby ulegają stopniowej redukcji, tak iż najpóźniejsze formy kredowe są bezzębne.

G a d y l ą d o w e przystosowują się zarówno do mięsożernego, jak do roślinożernego trybu życia. Pierwsze mają mniej liczne, ostre, stożkowate zęby, które służą jedynie do chwytania i szarpania zdobyczy. Uzębienie roślinożernych rozwija się w sposób bardziej urozmaicony, wobec większej róż-

http://rcin.org.pl

norodności pokarmu roślinnego, to zupełnie miękiego, jak rośliny wodne, to twardszego, jak liście lub łodygi. Największe olbrzymy świata zwierzęcego, np. *Diplodocus* na 22 m. długi, były to zwierzęta niezmiernie ciężkie, spędzające całe życie w wodach lub moczarach; odżywiały się one miękiemi roślinami wodnemi. Stąd olbrzymie cielsko niosło maleńką stosunkowo głowę o słabych szczękach, osadzonych rzadkiemi słupkowatemi zębami, tworzącemi rodzaj grabi. Gady roślinożerne lądowe pobierały pokarm twardszy, których zmiażdżenie wymagało większego wysiłku; stosownie do tego zęby stoją gęsto i tworzą zbity szereg o wspólnej trącej powierzchni. Zęby ścierają się szybko i niszczą przy rozcieraniu twardego roślinnego pokarmu, tem bardziej, że wraz z nim dostają się na zęby bardzo twarde cząstki mineralne — pył i piasek. Skutkiem tego u gadów roślinożernych często pojawia się kilka szeregów zębów; jeden lub dwa szeregi na wewnętrznej stronie szczęki górnej i na stronie zewnętrznej szczęki dolnej są czynne; w miarę ścierania się zastępują je zęby sąsiedniego szeregu.



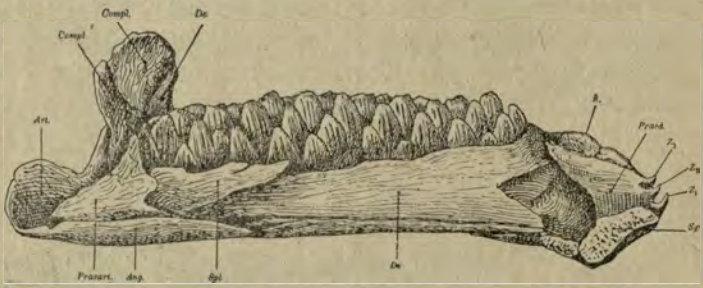
Rys. 21.

Czaszka gada *Iguanodon* z Kredy dolnej 1/6 wielk. natur. Liczne starte trzonowe, i bezzębność końca szczęk wykazują na odżywianie się twardym pokarmem roślinnym.

Wreszcie, zupełnie swoiście wykształcają się zęby u jednego z najmłodszych szczepów gadów, u wężów: wyodrębniają się tu specjalnie zęby j a d o w e, dłuższe i ostrzejsze od innych, zaopatrzone w kanał, który łączy się z gruczołem jadowym. Przy ucisku na zęby z gruczołu wydziela się kropelka jadu, który przez kanał w zębie ścieka do zadanej nim rany.

http://rcin.org.pl

Ewolucja aparatu zębowego u ryb, płazów i gadów przebiega naogół w jednym kierunku: ilość zębów ulega stopniowo redukcji, rozsiane pierwotnie po całym naskórku, skupiają się one ostatecznie w paszczy; naprzód pokrywają one wszystkie jej elementy kostne, później ograniczają się do szczęk właściwych. Liczba ich pozostaje jednak nadal bardzo zmienna, tworzą one często jeszcze kilka szeregów; w ciągu całego życia następuje zamiana starych, zużytych zębów na nowe. Powstają najrozmaitsze przystosowania do rozmaitego trybu życia, zazwyczaj jednak wszystkie zęby zmieniają się jednakowo, u różnych zwierząt przybierają one rozmaitą postać, u każdego z nich są natomiast wszystkie do siebie podobne, uzębienie pozostaje stale „izodontowe". Wprawdzie u niektórych form



Rys. 22.

Lewa połowa żuchwy *Iguanodon*, 1/6 wielk. natur., widziana od środka. Widoczne są liczne szeregi zębów zastępczych.

pewne zęby różnią się od pozostałych wielkością lub kształtem, różnice te jednak nie są stałe, u pokrewnych nawet gatunków różne zęby mogą zostać w ten sposob wyodrębnione. Odmienny kierunek rozwojowy ujawnia się u jednej tylko z pierwotnych grup gadów, u *Theriodontia*, które stoją blizko od punktu odgałęzienia się gadów od *Stegocephala*, polega on na tem, że liczba zębów, umieszczonych wyłącznie na szczękach, zmniejsza się znacznie, i że zęby te są podzielone na grupy, różniące się kształtem i czynnością, a odpowiadające siekaczom, kłom i trzonowym ssaków. Od gadów z grupy *Theriodontia* jeszcze w Permie odgałęzia się szczep ssaków, który tak wspaniale potem się rozwija, wypiera ostatecznie gady i osiąga panowanie nad całem stworzeniem.

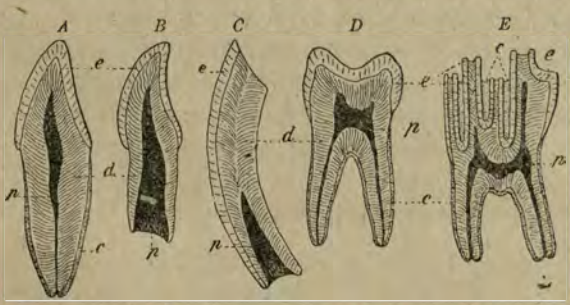
Ewolucja zębów odbywa się u ssaków w kierunku, zaznaczonym już u *Theriodontia*. Stopniowo zmniejsza się długość pyska, coraz krótsze szczęki mieszczą coraz mniejszą liczbę zębów. Przystosowania do różnych czynności stają się coraz bardziej zawikłane, odbywają się bowiem przy stałej liczbie zę-

http://rcin.org.pl

bów, która może ulegać jedynie zmniejszeniu; powiększenie jej następuje tylko w bardzo rzadkich przypadkach. Czynności rozkładają się natomiast na różne działy uzębienia, które skutkiem tego różniczkują się w bardzo wysokim stopniu, przybierają różne kształty i osiągają rozmaitą wielkość (uzębienie „heterodontowe").

W rezultacie uzębienie ulega bardzo znacznej specjalizacji, jest ściśle związane z budową całego szkieletu i staje się niezmiernie charakterystyczne dla rozmaitych rodzajów a nawet gatunków ssaków. Ponieważ zarazem zęby zachowują się w stanie kopalnym łatwiej, niż inne części szkieletu, przeto stanowią one jedną z najważniejszych podstaw systematyki ssaków wymarłych.

Zęby znacznej większości ssaków składają się ze szkliwa zębiny i cementu, i zawierają jamę, wypełnioną miąższem z tkanki komórkowej, zaopatrzonej w nerwy i naczynia krwionośne. Wazodentyna spotyka się tylko u szczerbaczy. Cement *(crusta petrosa)* powleka zazwyczaj cienką warstwą korzeń zęba, wytwarza jednak niekiedy grubą białą skorupę na koronie lub wypełnia jej jamy i zagłębienia. W młodych zębach miąższ wypełnia dużą jamę w korzeniu i w koronie, szeroko otwartą ku dołowi, zwężającą się ku górze. Stan ten zachowuje się



Rys. 24.

Przekrój pionowy przez różne zęby; e — szkliwo, d — zębina, c — cement, p — miąższ. A — siekacz o jednym korzeniu, miąższ wyciągnięty w wązki kanał, B — młody siekacz, z otwartym miąższem; C — siekacz gryzonia, ze szkliwem tylko z przodu, ze stale otwartym miąższem; D — dwukorzeniowy trzonowy człowieka z niską szeroką koroną; E — trzonowy byka, z wysoką koroną i głębokiemi fałdami szkliwa, wypełnionemi cementem; szkliwo na powierzchni górnej jest starte i zębina występuje na powierzchnię trącą zęba.

http://rcin.org.pl

stale u pewnych zębów, które rosną w ciągu całego życia zwierzęcia; gdy zęby rosną w ciągu długiego czasu, miąższ dopiero w późniejszym wieku zwęża się ku dołowi i wytwarzają się słabe korzenie; zęby takie są zwykle wysokie, cylindryczne lub pryzmatyczne i niosą miano hypsodontowych. Przeważnie jednak miąższ zamyka się i korzenie wykształcają się wcześnie, wzrost zęba ustaje, korona pozostaje niską; ząb jest brachyodontowy.

Wykształcenie zębów ssaków jest zależne od ich czynności. Zachowują one kształt stożka, gdy chodzi poprostu o chwytanie zdobyczy, wydłużają się i wysuwają z paszczy, gdy stanowią broń lub narzędzie do usuwania przeszkód. Inne zęby służą do rozrywania lub rozcinania mięsa, inne do rozcierania roślinnego pokarmu; korona pierwszych wytwarza ostrą, tnącą krawędź, drugich — skomplikowaną powierzchnię rozcierającą. Zrzadka, gdy wcale nie potrzeba rozdrabniania pokarmu, jak u niektórych waleni, u mrówkojadów lub u dziobaka, zęby ulegają całkowitemu zanikowi. Zęby większości ssaków morskich służą tylko do chwytania zdobyczy i są wszystkie jednakowe (izodontowe), stożkowate, niekiedy w wtórnie powiększonej liczbie. Znaczna wszakże większość ssaków ma uzębienie anizodontowe, zróżniczkowane, w obu połowach szczęk symetrycznie ustawione. Na *intermaxillare* i na symfyzie żuchwy stoją siekacze, zawsze o jednym korzeniu lub też ze stale otwartą miazgą (*dentes incisivi*, w skróceniu I). Za niemi w obu szczękach stoją kły (*dentes canini* — C), przyczem kieł dolny zawsze przypada przed górnym. Za kłami stoją trzonowe, z których przednie (przedtrzonowe, *praemolares* — P) różnią się kształtem od tylnych (trzonowe właściwe, *molares* — M) Gdy uzębienie ssaka zawiera wszystkie te rodzaje zębów, nazywamy je kompletnem. W uzębieniu niekompletnem może brakować siekaczy, kłów lub trzonowych.

Pierwotne uzębienie ssaków, stojących najbliżej od *Theriodontia* składało się zapewne z szeregu stożkowatych jednokorzeniowych zębów, pooddzielanych jeden od drugiego przerwami. Najmniejszym odchyleniom od tego typu uległ kieł, zwykle koniczny, o pojedyńczym (u niektórych kopalnych torbaczy i owadożerców podwójnym) korzeniu. Siekacze służą do chwytania lub rozcinania pokarmu. W pierwszym przypadku zachowują one kształt stożka, w drugim ulegają spłaszczeniu, wytwarzają ostrą, tnącą krawędź i przybierają postać dłutowatą lub łopatowatą. Siekacze podlegają największej specjalizacji u gryzoniów, mianowicie wydłużają się bardzo, mają otwarty miąższ i rosną stale w miarę zużycia; szkliwo pokrywa je tylko z przedniej strony. U słoni lub u narwala siekacze stanowią

http://rcin.org.pl

broń, wydłużają się bardzo i tracą szkliwo. Często siekacze giną zupełnie (szczerbacze) lub częściowo (u przeżuwających górne, u słoni - dolne).

Największym jednak zmianom podlegają zęby trzonowe, które mają najbardziej rozmaite funkcje, służą bowiem do rozdrabniania pokarmu różnej konsystencji i twardości. U drapieżników służą one do rozcinania mięsa lub do miażdżenia kości; korona ich staje się odpowiednio wydłużona, tnąca, lub ma zaostrzone guzki. Zwierzęta wszystkożerne mają trzonowe o dużej powierzchni z licznemi guzkami (b u n o d o n t o w e). Największym atoli zmianom ulegają zęby zwierząt roślinożernych, służące do rozcierania często twardego roślinnego pokarmu; zmiany te polegają na powiększeniu trącej powierzchni zęba przez powiększenie jego wymiarów, przez wytworzenie guzków, listewek i t. p. Zapoznamy się jeszcze z temi zmianami bardziej szczegółowo.

Zęby, które wyrosły pierwotnie, u nielicznych tylko ssaków zachowują się w ciągu całego życia, nie podlegając zastąpieniu przez inne. Formy, nie mające zmiany zębów, nazywamy m o n o f i o d o n t o w e m i; należą do nich walenie zębate, syreny i większość szczerbaczy. Pozostała znaczna większość ssaków ma uzębienie d i f i o d o n t o w e, wykazuje zmianę zębów. Zęby nowe, zastępcze nie powstają jednak w ciągu całego życia, jak to się dzieje u ryb, płazów i gadów, lecz zmiana odbywa się raz tylko; zęby pierwotne, t. zw. m l e c z n e, zostają zastąpione przez zęby definitywne, trwające aż do śmierci zwierzęcia. W uzębieniu mlecznem wyróżniamy również siekacze, kły i trzonowe; siekacze i kły uzębienia mlecznego zazwyczaj występują w tej samej liczbie i mają tę samą formę, co ich odpowiedniki w uzębieniu ostatecznem, natomiast trzonowych mlecznych jest zawsze mniej niż trzonowych stałych, zaś co do kształtu są one podobniejsze do tylnych trzonowych, niż do tych zębów, które na ich miejscu wyrosną. Właściwych, tylnych trzonowych nigdy nie poprzedzają zęby mleczne, na których miejscu wyrastają przedtrzonowe.

Nie zawsze wszystkie zęby mleczne zostają zastąpione przez zęby ostateczne, np. u zwierząt kopytnych często cztery przedtrzonowe mleczne zostają zastąpione przez trzy przedtrzonowe, u niektórych szczerbaczy tylko jeden, ostatni trzonowy mleczny zostaje zastąpiony, pozostałe zaś spełniają swe czynności w ciągu całego życia.

U ssaków monofiodontowych liczba zębów jest bardzo zmienna, u difiodontowych natomiast nietylko obie połowy szczęk są uzębione symetrycznie, lecz istnieje wielka prawidłowość co

http://rcin.org.pl
do liczby i rozkładu zębów. Prawie we wszystkich rzędach i rodzinach ssaków formy późniejsze mają mniej zębów niż starsi przedstawiciele tegoż szeregu rozwojowego, nigdy natomiast liczba zębów u form difiodontowych nie ulega powiększeniu. Redukcja zaczyna się zawsze od zebów, stojących na początku lub końcu danego działu, np. od pierwszego siekacza, od przedniego przedtrzonowego lub od tylnego trzonowego, i posuwa się stopniowo ku przodowi lub ku tyłowi. Zęby, które w jakimś szeregu rozwojowym uległy zanikowi, nigdy ponownie się nie pojawiają.

Liczbę i układ zębów u ssaków wyrażamy w skróceniu za pomocą t. zw. wzoru zębowego; np. uzębienie ostateczne tapira oznaczamy: $I\frac{3}{3}$, $C\frac{1}{1}$, $P\frac{4}{4}$, $M\frac{3}{3} = 44$, podając tylko liczbę zębów w połowie każdej szczęki, przyczem liczbę zębów górnej szczęki piszemy u góry, żuchwy zaś u dołu. Opuszczając znaki odziałów zębów, piszemy w skróceniu: $\frac{3.\,1.\,4.\,3}{3.\,1.\,4.\,3} = 44$. Dla oznaczenia uzębienia mlecznego dodajemy literę D: uzębienie mleczne tegoż tapira oznaczymy wzorem $DI\frac{3}{3}$, $DC\frac{1}{1}$, $DM\frac{3}{3}$, $=$ $= 28$, w skróceniu $D = \frac{3.\,1.\,3}{3.\,1.\,3} = 28$.

Dawniejsze „drzewa genealogiczne" świata zwierzęcego były to szeregi form, zestawione tylko na podstawie stopnia ich specjalizacji, oparte wyłącznie na cechach morfologicznych, bez uwzględnienia istotnego historycznego przebiegu rozwojowego. W drzewach tych trzy wielkie zasadnicze grupy ssaków, stekowce, torbacze i łożyskowe, stojące istotnie na bardzo różnych szczeblach rozwoju, były uważane za rzeczywisty szereg genetyczny: od najprostszych, stekowców miały powstać torbacze, z tych zaś wytworzyły się łożyskowe. W świetle historji stosunki przedstawiają się zgoła odmiennie. Wszystkie te trzy szczepy są to szczepy prastare, wszystkie mniej więcej jednocześnie, w Permie, odgałęzione od gadów spokrewnionych z *Therocephala*. Szczepy te rozwijały się odtąd równolegle, choć nierównomiernie; jeden z nich, mianowicie ssaki łożyskowe, doszedł do najwyższego stopnia rozwoju i zapanował nad całą ziemią, drugi, obejmujący torbacze, został ograniczony terytorjalnie do Australji, choć tu rozwinął się bogato i wyspecjalizował w różnych kierunkach, trzeci—stekowce—oddawna znajduje się w stadjum zupełnego upadku.

Pomimo naogół nader prymitywnej organizacji, pod wieloma względami zbliżającej je do gadów, stekowce są wysoce wyspecjalizowane pod względem uzębienia. Jedyni ich żyjący dzisiaj przedstawiciele, dziobak i kolczatka, zębów wcale nie

http://rcin.org.pl

mają. Dziobak ma jednak w młodości po dwa trzonowe w każdej połowie szczęk, które wypadają wprawdzie niebawem, świadczą wszakże, że stekowce dawniejsze były uzębione; w stanie kopalnym niestety pewnych stekowców nie znaleziono.

Drugi szczep ssaków stanowią torbacze. Należą do nich dość liczne formy, wyspecjalizowane w najrozmaitszych kierunkach: jedne są mięsożerne, inne owadożerne, pewne formy upodobniły się do roślinożernych zwierząt kopytnych, inne — do gryzoni. Stosownie do trybu życia uległ zmianom szkielet, a przedewszystkiem uzębienie. Uzębienie torbaczy różni się zasadniczo od uzębienia ssaków łożyskowych brakiem rozleglejszej regularnej zmiany zębów, która jest bardzo uproszczona i odbywa się w dwojaki sposób: u grupy *Polyprotodontia* zmienia się jeden tylko ząb, stojący pośrodku trzonowych; nie można więc u torbaczy dzielić zębów na przedtrzonowe—zęby ostateczne, pojawiające się na miejscu mlecznych trzonowych, i trzonowe, które należą jeszcze do uzębienia mlecznego i nie podlegają zmianie. Ten jedyny ząb zastępczy pojawia się u jednych form przed, u innych zaś po wyrżnięciu się wszystkich zębów.

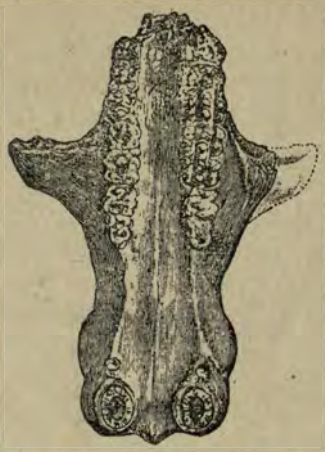
U *Polyprotodontia* ząb zastępczy należy do innej dentycji, niż zęby pozostałe, natomiast u drugiej grupy torbaczy — *Diprotodontia* zmianie podlega również tylko jeden ząb, lecz ząb zastępczy należy do tej samej dentycji, co ząb zastąpiony i pozostałe. Zamiana odbywa się więc nie w kierunku pionowym, lecz w poziomym.

Sposób zamiany zębów u torbaczy jest tak dalece różny od zmiany zębów u ssaków łożyskowych, że niepodobna uważać uzębienia torbaczy za szczebel rozwojowy, z którego mogłoby powstać uzębienie ssaków łożyskowych. Przeciwnie, są to dwa zupełnie różne kierunki rozwojowe, świadczące o równoległym, niezależnym rozwoju obu grup.

Bardzo mało mamy wiadomości o zmianie zębów u torbaczy kopalnych, wiemy wszakże z pewnością, że u jednego z gatunków jurajskich (*Triconodon serrula*) odbywała się ona zupełnie tak samo, jak u żyjących obecnie *Polyprotodontia*. Mamy tedy podstawę do stwierdzenia, że między torbaczami a ssakami łożyskowemi nie ma żadnych przejść, że rozdział między niemi jest bardzo ostry i że nastąpił bardzo dawno, zapewne w samym początku odgałęzienia się ssaków od gadów, a więc najprawdopodobniej już w okresie permskim.

Do torbaczy zaliczamy całkowicie wymarły podrząd *Allotheria*, reprezentowany w Triasie, Jurze i Kredzie; zazwyczaj znajdowane są żuchwy tych przeważnie drobnych zwierząt, wyróżniające się dość znaczną specjalizacją uzębienia. *Tritylodontidae* z Triasu miały uzębienie, złożone z jednego dużego sieka-

http://rcin.org.pl
cza, podobnego do kła, drugiego małego tuż obok i szeregu kwadratowych, ściśle ustawionych trzonowych, niosących po



Rys. 25.
Tritylodon longaevus Owen. z Triasu. Czaszka widziana z dołu. Powiększ. 2 razy.

Rys. 26.
Żuchwa *Plagiaulax* z Jury. a—ząb trzonowy, b. żuchwa powiększona, c—w naturalnej wielkości.

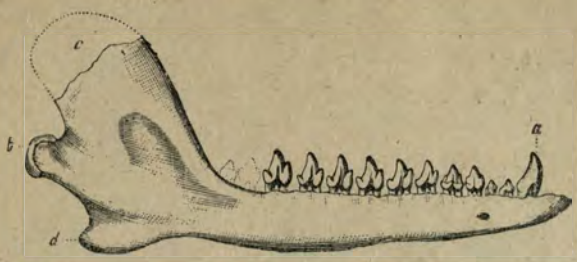
trzy szeregi guzków; trzonowe od siekaczów oddziela znaczna przerwa — *diastema*. Zęby tych drobnych zwierzątek były przystosowane do rozcierania twardego pokarmu roślinnego.

Zupełnie odmiennej specjalizacji ulegają zęby drugiej rodziny podrzędu *Allotheria* — *Plagiaulacidae*: w górnej szczęce mają one trzy siekacze, w żuchwie wszakże zachowuje się tylko jeden, ten jednakże wydłuża się bardzo, przypominając siekacze gryzoniów; najosobliwsze są wszakże trzonowe, niezbyt liczne, spłaszczone z boków, z ostrą i karbowaną krawędzią; jeden z nich zwłaszcza jest bardzo duży. Może jest to przystosowanie do rozgryzania korzeni roślin, analogicznie bowiem rozwijają się zęby żyjącej w Australji *Bettangia*, należącej do grupy *Diprotodontia*, do tego używane celu. *Plagiaulacidae* pojawiają się w Triasie, najliczniejsze są jednak w Jurze górnej i w Kredzie.

Polyprotodontia stanowią grupę torbaczy, wyspecjalizawaną jako drapieżniki; pojawiają się one w Triasie i żyją do dziś w Australji. Może wśród nich doszukiwać się należy form, łączących ssaki z gadami, wszakże nie mamy na to niezbitych dowodów. Naogół mają one liczne zęby: siekaczów w górnej szczęce 4 do 5, w dolnej 3 do 4, duży kieł, często z dwoma korzeniami, trzonowych u form kopalnych do 12, u obecnych zwykle 7. Budowa zębów trzonowych jest jaknajprostsza: są one albo trójstożkowe *(trieonodont)*, to znaczy mają one

http://rcin.org.pl

trzy ostre stożki ustawione wzdłuż zęba w jednej linji, przyczem środkowy stożek jest największy, albo trójguzkowe



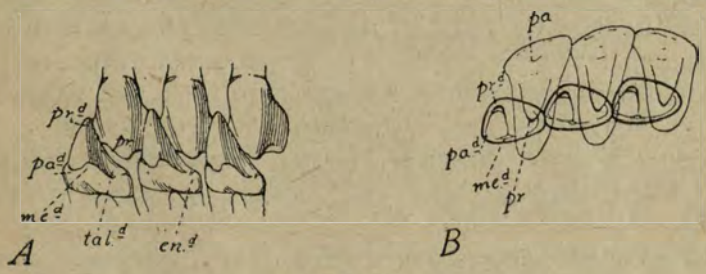
Rys. 27.

Dicrocynodon Victor Marsh. Prawa żuchwa z zewnątrz; najprostsze uzębienie trójstożkowe.

(tritubercular); zęby trójguzkowe są zbudowane w ten sposób, że niosą na swej powierzchni trzy guzki, ustawione w wierzchołkach trojkąta; w górnej szczęce wierzchołek trójkąta jest zwrócony do wewnątrz, a po zewnętrznej stronie stoją dwa guzki; w żuchwie naodwrót: jeden guzek stoi po stronie zewnętrznej, dwa zaś po wewnętrznej.

Uzębienie *Polyprotodontia* jest bardzo elementarne, mało wyspecjalizowane, wystarcza wszakże dla drobnych drapieżników, przeważnie owadożernych, jak obecne dydelfy.

Diprotodontia są to przeważnie zwierzęta roślinożerne, dochodzące niekiedy do znacznych rozmiarów, np. kopalny *Diprotodon*, który dorównywał wielkością nosorożcowi, żył w bagnach południowej Australji i żywił się roślinami bagiennemi. Grupa ta pojawia się późno, dopiero w Trzeciorzędzie i pochodzi z pewnością od *Polyprotodontia;* zmiany zostały wywołane



Rys. 28.

Rozwój zęba trójguzkowego. A — trzonowe górne i dolne od wewnątrz, B — z góry, jedne na drugich; pr. Protocon, pa — Paracon, prd. — Protoconid, pad. — Paraconid, med. — Metaconid, end.—endoconid — (wedł. *Gregoryego*).

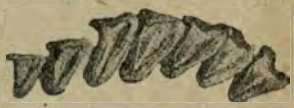
przejściem do wyłącznie roślinnego pokarmu. U najmniej zróżniczkowanych *Caenolestidae* uzębienie jest jeszcze podobne do

http://rcin.org.pl

Polyprotodontia, u pozostałych późniejszych form przeważnie następuje znaczna redukcja liczby zębów; np. żyjące do dziś kangury mają $\frac{3.\ 0 - 1.\ 2 - 1.\ 4}{1.\ 0.\ 2 - 1.\ 4}$ zębów, zaś wspomniany *Diprotodon* $\frac{2.\ 0.\ 1.\ 4}{1.\ 0.\ 1.\ 4}$

Rys. 29.

Tylacoleo carnifex Owen; czaszka z boku, 1/4 wielk. natur., kopalny reprezentant *Diprotodontia*.



Rys. 30.

Kurtodon Osborn. z grupy Pantotheria. Górne trzonowe, o trójguzkowej budowie.

Stekowce nie miały nigdy poważniejszego znaczenia i stanowiły zawsze nikłą gałęź boczną szczepu ssaków, torbacze natomiast rozwinęły się świetnie, przynajmniej na półkuli południowej, zwłaszcza w Australijskim obszarze faunistycznym; pozostały one jednak również daleko w tyle za ssakami łożyskowemi, które w ciągu okresów trzeciorzędowego i czwartorzędowego osiągnęły bardzo wysoki stopień rozwoju i opanowały prawie całą ziemię.

Dzieje ssaków łożyskowych sięgają prawdopodobnie aż do Permu, choć brak dowodów bezpośrednich, stwierdzających chwilę odgałęzienia się ich od gadów. Owadożerne istniały już w Triasie i zapewne pokrojem ogólnym różniły się bardzo mało od najstarszych, drobnych *Polyprotodontia*. Obok nich istniał jednak szczep jeszcze bardziej pierwotny, znany z dość licznych znalezisk z górnej Jury, stanowiący osobny rząd łożyskowych — *Pantotheria* czyli *Trituberculata*. Ukształtowanie zębów tych małych ssaków bardzo przypomina uzębienie kopalnych *Polyprotodontia*, od których odróżnia je jednak ukształtowanie wyrostka żuchwy — *processus angularis*.

Zęby *Pantotheria* są przeważnie trójguzkowe; były to zwierzęta drobne, owadożerne. Liczba zębów jest jeszcze znaczna i chwiejna i dochodzi do 16 w połowie szczęki; siekaczów u najstarszych jest zawsze po 4 z każdej strony, dalej idzie kieł, a za nim 7 do 13 trzonowych. Liczba zębów ulega powoli

http://rcin.org.pl

zmniejszeniu, tak iż już z górnej Jury znamy formy, posiadające tyleż zębów, co normalne ssaki łożyskowe, t. j. $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3}{3.\ 1.\ 4.\ 3.}$

Formy te zbliżają się bardzo do owadożernych, które mają uzębienie najczęściej normalne, co najwyżej brak im pierwszego przedtrzonowego. Zęby owadożerców mają w górnej szczęce trzy guzki (z. trójguzkowe), do których niekiedy dołącza się czwarty tylny guzek wewnętrzny — *Hypoconus* — tyłostożek. Zęby trzonowe żuchwy rozwijają natomiast wyrostek podłużny t. zw. piętkę dolną (*Talonid*). Nadmienić tu musimy, że paleontologowie nadali nazwy wszystkim guzkom zębów: w szczęce górnej przedni guzek zewnętrzny zwie się *Paraconus* — przedstożek, tylny — *Metaconus* — zastożek; stożek wewnętrzny — *Protoconus* — pierwostożek. W zębach żuchwy w szeregu zewnętrznym stoi jeden stożek — *Protoconid* — pierwodolnostożek, zaś w wewnętrznym dwa: przedni — *Paraconid* — przeddolnostożek, i *Metaconid* — zadolnostożek.

Od owadożernych pochodzą bardzo stare rękoskrzydłe (nietoperze, *Chiroptera)* z równie prostem uzębieniem, od nich również pochodzi grupa drapieżników — *Carnivora*, która wszakże ulega bardzo daleko posuniętej specjalizacji.

Pierwotne drapieżniki są to drobne formy, przystosowane do łażenia po drzewach, zaś uzębienie ich jest podobne do uzębienia owadożernych. Powoli jednak wzrastają ich rozmiary, zaś uzębienie przystosowuje się do rozcinania i rozgryzania mięsa i do miażdżenia kości zdobyczy. Przystosowanie do tej czynności odbywa się w rozmaity sposób, przyczem przewagę

Rys. 31.

Zęby trzonowe pierwotnego drapieżnika *Deltatherium;* proste uzębienie trójguzkowe, bez aparatu tnącego.

Rys. 32.

Żuchwa wilka. $\frac{P_4}{M_1}$ wykształcone jako zęby tnące.

uzyskuje ten, który okazał się najodpowiedniejszy. Chodzi o to, żę największy ząb, który ma ciąć i miażdżyć, musi stać możliwie głęboko w szczękach, jaknajbliżej ich punktu oporu, a zarazem musi mieć miejsce do rozrastania się.

U owadożernych ostatni trzeci trzonowy żuchwy leży już tak daleko, że ku tyłowi rozrastać się więcej nie może. Ku

http://rcin.org.pl

przodowi tamują jego wzrost inne trzonowe, które wcześniej odeń zaczęły funkcjonować. Ostatni więc trzonowy nie może rozwinąć się w wielki ząb tnący lub miażdżący. Natomiast jeżeli przedostatni trzonowy podejmie tę czynność, to może się on rozrastać ku tyłowi, o ile nastąpi redukcja ostatniego zęba. Jeszcze pomyślniejsze są warunki wzrostu pierwszego trzonowego, który może wyprzeć obydwa tylne zęby. Ponieważ zęby żuchwy stoją każdy przed odpowiednim zębem szczęki górnej, więc aparat tnąco-miażdżący rozwija się wtedy, gdy w górnej szczęce ulega odpowiedniemu przekształceniu i rozrasta się ząb o jedno miejsce dalej ku przodowi wysunięty, niż tnący ząb żuchwy. Istotnie, gdy w żuchwie rozrasta się drugi trzonowy, to w szczęce górnej powiększa się pierwszy; gdy w żuchwie zębem tnącym staje się pierwszy trzonowy, to w szczęce górnej odpowiada mu ostatni przedtrzonowy. Istnieją trzy drogi do wytworzenia drapieżnego tnąco-miażdżącego aparatu zębowego: zębami tnącemi mogą być: $\frac{M_2}{M_3}$, albo $\frac{M_1}{M_2}$, albo $\frac{P_4}{M_1}$. Szczep drapieżników spróbował każdego z tych trzech rozwiązań, ale grupa *Pseudocreodi*, która weszła na dwie pierwsze drogi $\left(\frac{M_2}{M_3} \text{ i } \frac{M_1}{M_2}\right)$ nie wytrzymała konkurencji z prawdziwemi drapieżnikami — *Eucreodi*, które wytworzyły zęby tnące z P_4 i M_1, i wygasły całkowicie; tylko *Eucreodi* zachowały się i istnieją do dziś.

Najstarsze *Eucreodi* pojawiają się w najniższych poziomach trzeciorzędu; są to drobne i mało wyspecjalizowane formy, łączące jeszcze poniekąd cechy różnych późniejszych szczepów drapieżników właściwych. Mają one uzębienie naogół kompletne, (44 zęby) wykazające zaledwie początki specjalizacji.

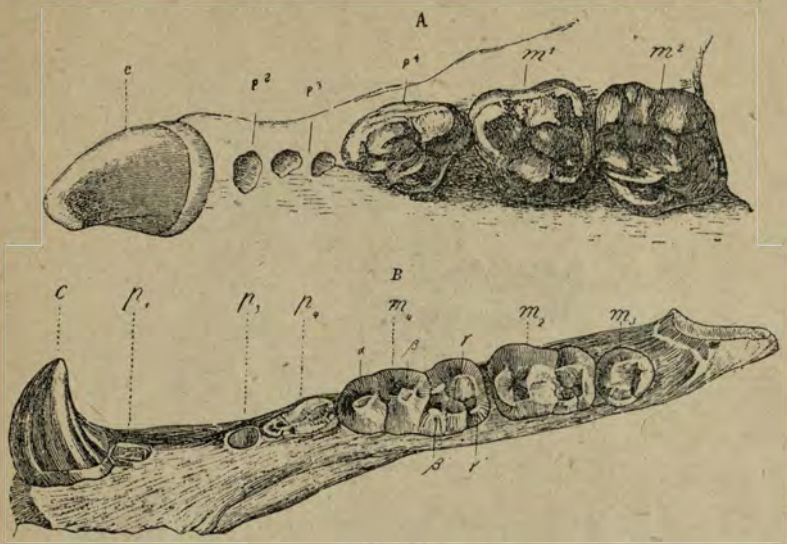
Grupa *Arctocyonidae* wygasła bezpowrotnie, była przystosowana do wszystkożernego trybu życia, skutkiem czego jej zęby swą prostokątną i wieloguzkową koroną przypominają zęby również wszystkożernych niedźwiedzi, z któremi dawniej bezpodstawnie grupę tę łączono, podobieństwo bowiem polega na konwergencji, a nie na istotnym związku bezpośredniego po-

Rys. 33.

Arctocyon, trzy górne trzonowe wieloguzkowe przypominające zęby niedźwiedzi.

http://rcin.org.pl

krewieństwa. Druga grupa *Eucreodi—Miacidae,* wykazuje już początkowy rozwój zęba tnącego; jedna z jej rodzin *Miacinae* zawiera formy, które zbliżają się do psów lub do niedźwiedzi i są niewątpliwie ich bezpośredniemi przodkami; do drugiej



Rys. 34.

A. *Hyaenarctos Sivalensis* Falc. z pierwotnych niedźwiedzi. Lewa szczęka górna z dołu; B *Hyaenarctos Punjabiensis* Lyd. dolna prawa żuchwa; 3/5 wielk. natur., silny kieł, wieloguzkowe trzonowe.

rodziny *Viverravinae,* u której prócz rozwoju zęba tnącego zaczyna się już redukcja uzębienia, polegająca na zaniku ostatnich trzonowych $\left(\frac{3.\ 1.\ 4.\ 2}{3.\ 1.\ 4.\ 2}\right)$, należą formy, które dały początek najwyżej wyspecjalizowanym drapieżnikom — hijenom i kotom.

Psy, niedźwiedzie, hijeny i koty są to drapieżniki właściwe, które łączymy w grupę *Fissipedia*; każda z tych podgrup rozwija się w nieco odmiennym kierunku i z rozmaitą szybkością.

Najmniej posunęła się specjalizacja *Canidae*-psów. Redukcji uległy tylko niekiedy ostatnie trzonowe $\left(\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3-2}{3.\ 1.\ 4.\ 3-2}\right)$, kieł i ząb tnący są dość dobrze wykształcone, pozostałe trzonowe mają budowę stosunkowo prostą, niekiedy trójguzkową. *Ursidae*— niedźwiedzie, są bardziej wyspecjalizowane, lecz nie jako drapieżniki, ale jako zwierzęta wszystkożerne. Redukcji ulega ostatni trzonowy górnej szczęki, przedtrzonowe przednie są albo bardzo małe, albo zanikają zupełnie; kieł jest dobrze rozwinięty, zaś trzonowe mają płaskie, prostokątne, wieloguzkowe korony; duża przerwa, d i a s t e m a, oddziela u wielu form kieł od zębów trzonowych.

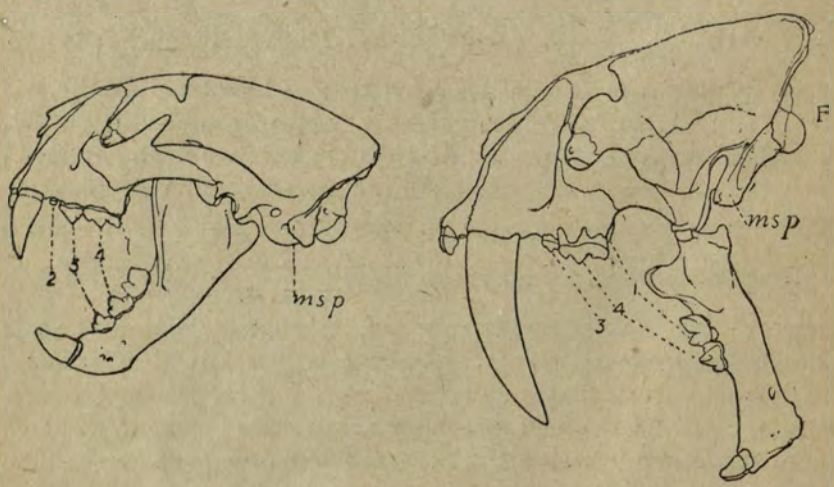
http://rcin.org.pl

U hijen redukcja zębów jest nieco znaczniejsza $\left(\frac{3.\ 1.\ 4-3.\ 1}{3.\ 1.\ 4-3.\ 1\text{-}2}\right)$; nadzwyczaj silnym rozwojem wyróżniają się $\frac{P_4}{M_1}$, które stanowią t. zw., „zęby młoty", służące do miażdżenia kości.

Rys. 35.

Hyaena eximia Roth. 3/5 wielk. natur. Potężnie wykształcone miażdżące zęby-młoty $\frac{P_4}{M_1}$.

Ze wszystkich drapieżników najbardziej wyspecjalizowane są koty (*Felidae*), u których przystosowanie do wyłącznie mięsożernego trybu życia posunęło się najdalej. Bardzo wcześnie *Felidae* rozpadły się na dwie gałęzi, z których każda szła odrębną drogą rozwojową i dała początek odrębnej rodzinie o odmiennym kierunku specjalizacji. Są to: rodzina *Felinae*, żyjąca do chwili obecnej i wymarła rodzina *Machairodontidae*.



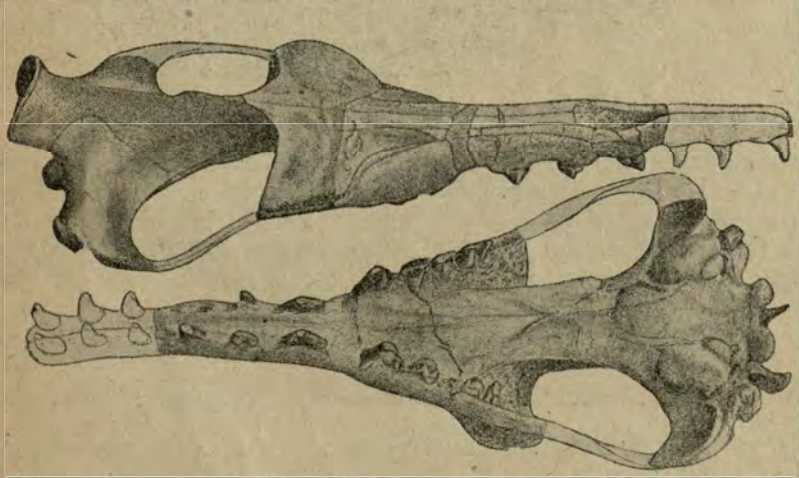
Rys. 36.

Czaszka *kota* (z lewej), *Machairodusa* z prawej strony. Bardzo znaczna redukcja zębów trzonowych; $\frac{P_4}{M_1}$ wykształcone jako zęby tnące.

http://rcin.org.pl

Najstarsi przedstawiciele obu rodzajów różnią się bardzo mało od siebie, lecz między ich najmłodszemi reprezentantami zachodzą ogromne różnice, dotyczące przedewszystkiem uzębienia. U *Machairodontidae* kły szczęki górnej wydłużają się nadmiernie i dochodzą do kilkunastu centymetrów. Skutkiem tego paszcza musi się otwierać bardzo szeroko i przyczep żuchwy do czaszki ulega odpowiednim zmianom. U kotów właściwych (*Felinae*) natomiast kły górne nie powiększają się zbytnio, lecz przeciwnie, raczej maleją stopniowo, za to kły żuchwy stają się coraz większe. Liczba trzonowych u obu rodzin ulega bardzo znacznej redukcji, Większość form ma tylko dwa przedtrzonowe (P_3 i P_4) i jeden trzonowy (M_1), a nawet u jednego z Machairodontów (*Eusmilus*) zachowują się tylko P_4 i M_1 w każdej szczęce.

Niewątpliwie wprost od drapieżników pochodzą Płetwonogie — foki, otarje, morsy; zbyt mało mamy danych faktycznych, aby ich rozwój stopniowy odtworzyć, ale zarówno cechy szkieletu, jak uzębienia zbliżają je do pierwotnych przedstawicieli grupy psów, choć nie brak pewnego pokrewieństwa z niedźwiedziami.



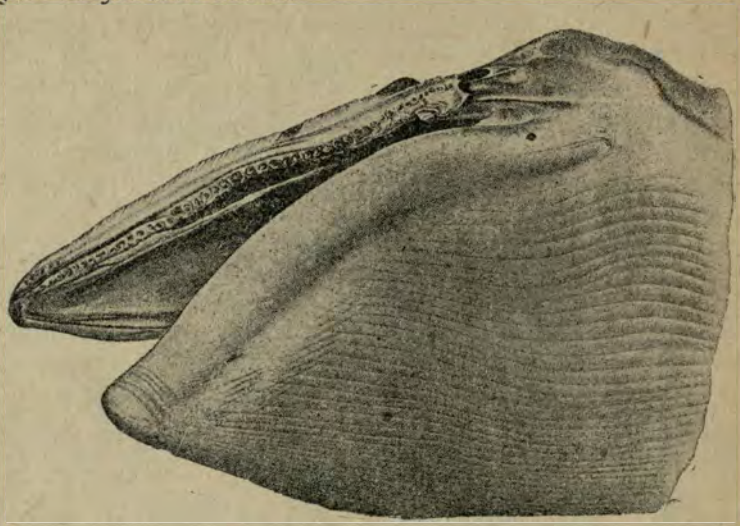
Rys. 37.

Czaszka najpierwotniejszego walenia, *Protocetus*. Normalna liczba zębów, zrzadka rozstawionych.

Natomiast szczątki waleni (*Cetacea*) są znane w większej ilości i poczynając od dawniejszych czasów, gdyż znaleziono je już Eocenie (dolny Trzeciorzęd) Egiptu. Wobec tego stwierdzono z zupełną ścisłością, że pochodzą one od drapieżników, mianowicie od bardzo pierwotnej grupy *Hyaenodontidae*, która bardzo wcześnie przystosowała się do wodnego trybu życia. Dowodem tego *Apterodon* pod wielu względami zbliżony

http://rcin.org.pl
do fok, lecz różniący się od nich długim ogonem, gdy foki przystosowują do pływania tylko kończyny, zaś ogon ulega redukcji.

Najstarszą grupą waleni są walenie pierwotne — *Archaeoceti*, od których pochodzą zarówno walenie bezzębne (*Mystaceti*), jak zębate *(Squaloceti)*. Pochodzenie młodszych delfinów nie jest dotychczas znane.



Rys. 38.

Głowa zarodka wieloryba, *Balaenoptera*, długości 123 cm.; ząbki w szczęce wypreparowane z mięsa,

Najstarszy znany gatunek *Archaeoeeti* — *Protocetus* jest tak zbliżony do drapieżników, że Fraas uważał go poprostu za podgrupę drapieżników. Istotnie, uzębienie ma wszystkie cechy uzębienia drapieżników pierwotnych, liczy normalną liczbę zębów $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3}{3.\ 1.\ 4.\ 3}$, jest zróżniczkowane na rozdziały; trzonowe mają po 2—3 korzenie, kształtem jednak różnią się od trzonowych drapieżników, są spłaszczone z boku, wysokie, na krawędzi ząbkowane. U form późniejszych, jak *Patriocetus* z górnego

Rys. 39.

Podział zębów embrionalnych wieloryba na pojedyńcze stożki.

http://rcin.org.pl

Oligocenu liczba ząbków na krawędzi trzonowych ustala się na 7 na każdym zębie.

Od tej formy lub jej podobnych pochodzą *Mystacoceti*, walenie bezzębne, kształtem czaszki i krótkością szczęk zbliżone do *Archaeoceti*. W wieku dorosłym są one bezzębne, lecz ich embrjony mają jeszcze ukryte w mięsie liczne drobne stożkowate zarodki zębów. Zarodków tych niema nigdy więcej jak 53, powstają zaś one na drodze podziału zarodków większych. Otóż *Patriocetus*, od którego *Mystacoceti* pochodzą, ma zębów pojedyńczych — 3 siekacze, 1 kieł, natomiast 7 trzonowych ma po 7 ząbków na krawędzi, razem $3 + 1 + 7 \times 7 = 53$. Jasną jest więc rzeczą, że liczne zarodki zębowe *Mystacoceti* powstały z zębów pojedyńczych, siekaczy i kłów, i z rozpadnięcia się trzonowych o 7 ząbkach na krawędzi na 7 oddzielnych stożkowatych zębów.

W innym kierunku przebiega rozwój *Squaloceti;* najpierwotniejsza rodzina tej grupy, *Squalodontidae*, ma pysk bardzo wydłużony, zębów dużo, mianowicie za trzema siekaczami i kłem stoi kilka trzonowych o dwu korzeniach i do dziesięciu o jednym korzeniu z zazębioną koroną. Przy dalszym rozwoju uzę-

Rys. 40.

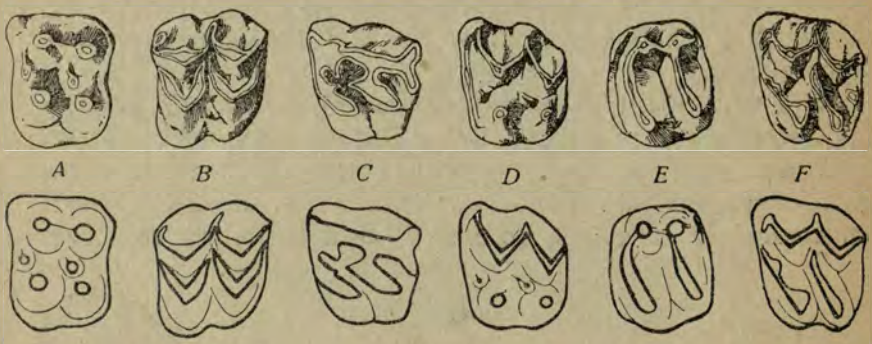
Czaszka Kaszalote, *Physeter*. W szczęce górnej zębów brak, w dolnej liczne stożki bez szkliwa.

bienie ulega uproszczeniu: korona staje się poprostu stożkowata, korzenie się zrastają i grubieją; potem znika szkliwo z korony; u form późniejszych zanikają zęby przednie, potem wszystkie zęby szczęki górnej, wreszcie u niektórych form redukcja zachodzi również w szczęce dolnej, gdzie zostają jeszcze jedna lub dwie pary zębów, które służą jeszcze w walkach o samice, lecz nie mają nic wspólnego z pobieraniem pokarmu.

Główną, najliczniejszą część ssaków stanowią zwierzęta kopytne, *Ungulata*, które pojawiły się w dolnym trzeciorzędzie i niebawem rozpadły się na szereg szczepów, które rozwijały się w rozbieżnych kierunkach i wytworzyły liczne samodzielne rodziny.

http://rcin.org.pl

Zwierzęta kopytne pochodzą od przodków drapieżnych, przeszły przez krótkie stadjum wszystkożerne do trybu życia wyłącznie roślinożernego i zachowały go na stałe; bardzo nieliczne, np. świnie, powróciły do trybu życia wszystkożernego. Pomimo tego ogólnego podobieństwa trybu życia. żaden inny szczep ssaków nie wykazuje równie różnorodnych przystosowań uzębienia do charakteru pokarmu; przystosowania te wyrażają się nie tyle w liczbie, wielkości i ogólnym kształcie zębów, co w szczegółach budowy korony, przedewszystkiem zębów trzonowych, służących do rozcierania pokarmu. Pierwotnie te zęby trące były niskie, z trzema niewielkiemi tępemi stożkami na powierzchni trącej; zależnie od tego, czy zwierzę



Rys. 41.

Różne typy trzonowych zwierząt kopytnych. A — typ bunodontowy *(Hyracotherium)*, B — typ seledontowy *(Protoceras)*, C — typ lofodontowy *(nosorożec)*, D — typ bunoseledontowy *(Palaeosyops)*, E — typ lofobudontowy *(Tapir)*, F — typ lofoselenontowy *(Anchitherium)*.

przekładało rośliny miękie, soczyste, czy twarde, słomiaste, zęby trące zmieniały się w rozmaity sposób, tak, iż według ukształtowania ich koron możemy odróżnić następujące typy zębów zwierząt kopytnych:

1) bunodontowy-guzkowy — u form pierwotnych nieliczne, u późniejszych liczniejsze tępe guzki stoją na powierzchni korony. Ten typ stanowi punkt wyjścia dla wszystkich pozostałych; występuje u hipopotama, świni.

2) Typ lofodontowy-jarzmowy: guzki wydłużają się i łączą w jarzma (*lophi*), ustawione prostopadle lub podłużnie do osi zęba i szczęki. W ten sposób powstają dwa jarzma, przednie *(Protoloph)* i tylne (*Metaloph*); na zewnętrznej stronie korony może rozwinąć się jarzmo zewnętrzne (*Ectoloph*), łączące oba jarzma poprzeczne. W dalszym rozwoju mogą przybywać dodatkowe elementy, słupki i t. d. np. u konia, lub też liczba jarzem wzrasta bardzo znacznie, np. u słoni.

3) Typ selenodontowy-półksiężycowy: guzki

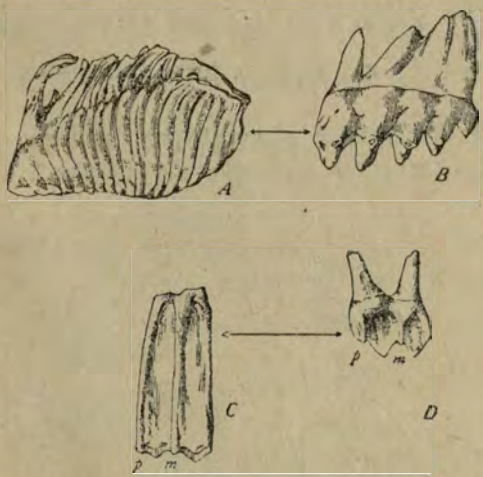
http://rcin.org.pl

przyjmują pierwotnie postać V; lecz wyraźnie odróżnić może. my dwa guzki zewnętrzne w kształcie V i dwa takież wew. nętrzne. Kąt ostry zostaje później zaokrąglony i guzki przyjmują kształt półksiężyców, np. u jeleni.

Po za temi typami głównemi wyróżnić możemy rozmaite typy mieszane, np. guzkowo-jarzmowe u tapira, jarzmowo-półksiężycowe u konia i t. d.

Zęby trzonowe górne zwierząt kopytnych wywodzą się od zęba trójguzkowego. Do jego trzech guzków, jednego wewnętrznego *(Protoconus)* i dwu zewnętrznych *(Paraconus* i *Metaconus)* przybywają dwa stożki dodatkowe, przedni i tylny (*Protoconulus* i *Metaconulus),* tak, iż już u form bardzo pierwotnych znajdujemy pięć guzków, które w różnej mierze przyczyniają się do budowy zębów bardziej wyspecjalizowanych. Niekiedy przybywa jeszcze tylny stożek zewnętrzny (*Hypoconus)* tak, iż ząb jest sześcioguzkowy.

Typ bunodontowy dolnych trzonowych zwierząt kopytnych wywodzi się z typu „tritubercular-sectorialnego" zębów trzonowych pierwotnych drapieżników, które mają guzek zewnętrzny *(Protoconid)*, tworzący wierzchołek trójkąta (zwrócony na zewnątrz, przeciwnie jak w szczęce górnej), dwa guzki wewnętrzne, przedni i tylny *(Paraconid* i *Metaconid)* i wyrostek dodatkowy — piętkę dolną *(Talonid).* Na piętce dolnej powstają dalsze guzki, najprzód drugi guzek zewnętrzny, potem guzek nieparzysty na końcu tylnym i tylny guzek wewnętrzny.



Rys. 42.

Zęby trzonowe brachi — i hypsodontowe: A — hypsodontowy—słoń, B — brachiodontowy — mastodon; C — hypsod.—koń, D — brachiod. — *Anchitherium.*

http://rcin.org.pl

Wybitna różnica między trzonowemi pierwotnemi a wyspecjalizowanemi polega u zwierząt kopytnych na tem, że zęby kopytnych najstarszych miały niskie korony i korzenie, były „brachyodontowe", natomiast u form późniejszych, bardziej wyspecjalizowanych, zwłaszcza przystosowanych do twardego pokarmu, przy którym zęby silnie się ścierają, korony i korzenie stają się bardzo wysokie „hypsodontowe". Przejście od zębów brachyodontowych do hypsodontowych odbywa się u różnych szczepów równolegle i zupełnie niezależnie.

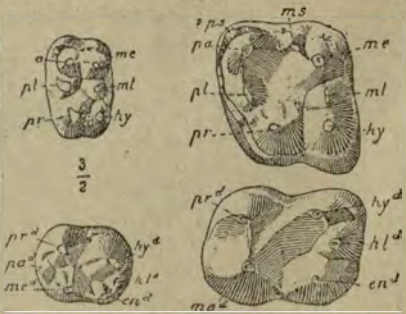
Kły w obu szczękach różnym podlegają zmianom: u pewnych szczepów powiększają się one znacznie i służą jako broń (świnie, hipopotamy), u większości wszakże kopytnych są one szczątkowe (koń, jeleń) lub brak ich zupełnie. W żuchwie często upodobniają się one do siekaczy, tak iż po obu stronach stoi nie 3 a 4 zupełnie jednakowych zębów (jeleń).

Siekacze rozwinęły się w olbrzymie „kły" (bijaki) jedynie u słoni; u wielu grup natomiast, np. u przeżuwających, zanikły w górnej szczęce zupełnie.

Bogactwo form i różnorodność kierunków rozwojowych u zwierząt kopytnych są tak wielkie, że niepodobna ująć ich wszystkich w szkicu pobieżnym. Zaznaczymy więc tylko pewne, najwybitniejsze momenty tego rozwoju.

Punktem wyjścia dla wszystkich zwierząt kopytnych są „kopytne pierwotne" *Protungulata* albo *Condylarthra;* są to formy niewielkie, zarówno pokrojem ogólnym, jak kształtem czaszki przypominające drapieżników, o małym mózgu i pełnem uzębieniu $\left(\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3}{3.\ 1.\ 4.\ 3}\right)$. Zęby trzonowe są: górne trójguzkowe, dolne z trzema guzkami i z piętką, u form późniejszych sześcioguzkowe.

Kończyny kopytnych pierwotnych są jeszcze pięciopalczaste, u form najstarszych opierają się na ziemi całą stopą *(sto-*



Rys. 44.

Zęby trzonowe górne (u góry) i dolne pierwotnych kopytnych. Górne sześcioguzkowe, dolne czteroguzkowe z piętką.

http://rcin.org.pl

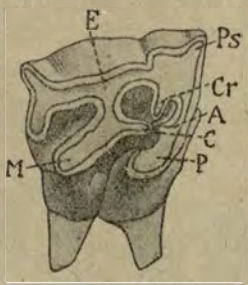
pochodne), dopiero u późniejszych opierają się jedynie na palcach; zwierzęta te nie były jeszcze przystosowane do szybkiego biegu. *Protungulata* żyły tylko w Eocenie dolnym i wymarły całkowicie, od nich atoli wzięło początek kilka szczepów zwierząt kopytnych, które rozwijały się z rozmaitą szybkością i w różnych kierunkach.

Jeden z tych szczepów to zwierzęta nieparzystokopytne (*Perissodactyla*), posiadające tę wspólną cechę, że sta-

Rys. 44.

Palaeotapirus helveticus Meyer. P_3, P_4 i M_1 szczęki górnej i M z żuchwy, wykazującą budowę guzkowo-jarzmową.

ły się one wszystkie palcochodne, to znaczy dotykają ziemi jedynie końcem palców, zaopatrzonych w kopyta, przyczem rozwija się najsilniej palec trzeci — środkowy, boczne zaś ulegają stopniowej redukcji: najprzód ulega zanikowi palec 5 i 1, kończyny są trójpalczaste, potem giną palce 4 i 2 i zostaje tylko jeden palec środkowy, który niesie cały ciężar ciała, np. u konia. Jest to możliwie najdalej posunięte przystosowanie do szybkiego biegu.



Rys. 45.

Górny trzonowy nosorożca. P—jarzmo przednie, M—tylne, E—podłużne.

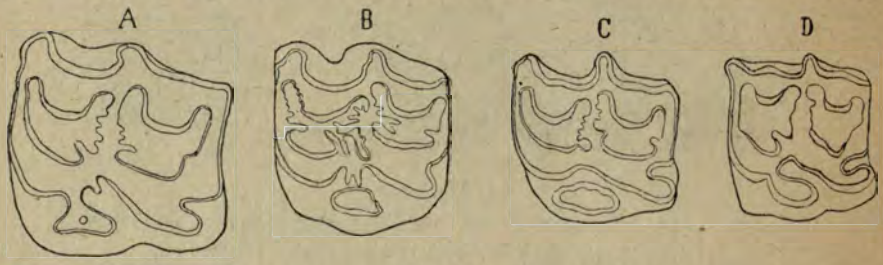
Równolegle ze zmianą kończyn odbywa się zmiana uzębienia. Już u form bardzo pierwotnych pojawiają się dwa jarzma, do których później przybywają jarzma dodatkowe i słupki, ząb stopniowo staje się coraz wyższy, przechodzi ze stadjum brachiodontowego do hypsodontowego, a u form najbardziej wy-

http://rcin.org.pl

tspecjalizowanych koronę powleka i wzmacnia warstwa cementu, który wypełnia zagłębienia między jarzmami.

Grupa nieparzystokopytnych przekroczyła już szczyt swego rozwoju; niegdyś, w trzeciorzędzie, miała ona licznych i rozmaitych reprezentantów, dziś należą do niej jedynie tapiry, nosorożce i konie.

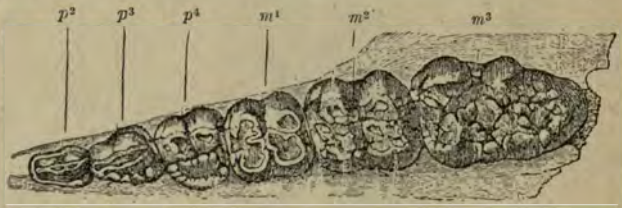
Najpierwotniejsze nieparzystokopytne—tapiry, mają jeszcze zęby nizkie, guzkowe lub dwujarzmowe, uzębienie kompletne, co najwyżej brak jednego siekacza w żuchwie i pierwszego przedtrzonowego w obu szczękach. U nosorożców redukcja



Rys. 46.

Powierzchnia trąca zębów trzonowych konia i spokrewnionych z nim form starszych. A — *Equus*, B — *Hipparion*, C — *Neohipparion*, D — *Protohipus*.

uzębienia posuwa się znacznie dalej; najstarsze mają uzębienie kompletne, później zanikają kły, potem częściowo lub całkowicie siekacze, wreszcie liczba przedtrzonowych zmniejsza się do 2. Natomiast uzębienie koni ulega słabej redukcji, co najwyżej zanika pierwszy przedtrzonowy, za to budowa zęba staje się bardzo skomplikowana, a hypsodontia bardzo wybitna. Szczątki nopalne szczepu konia zostały znalezione w stosunkowo znaczkej ilości, tak iż rozwój szczepu należy do najlepiej poznanych.



Rys. 47.

Sus erymanthius Roth. Wieloguzkowe trzonowe dzika kopalnego. $^1/_2$ wielk. natur.

Drugą wielką grupę zwierząt kopytnych statowią parzystokopytne (*Artiodactyla*), tem przedewszystkiem od nieparzystokopytnych różne, że dwa palce, 3 i 4 dźwigają ciężar ciała, a zanikowi stopniowemu ulegają trzy pozostałe.

W przeciwstawieniu do nieparzystokopytnych *Artiodactyla*

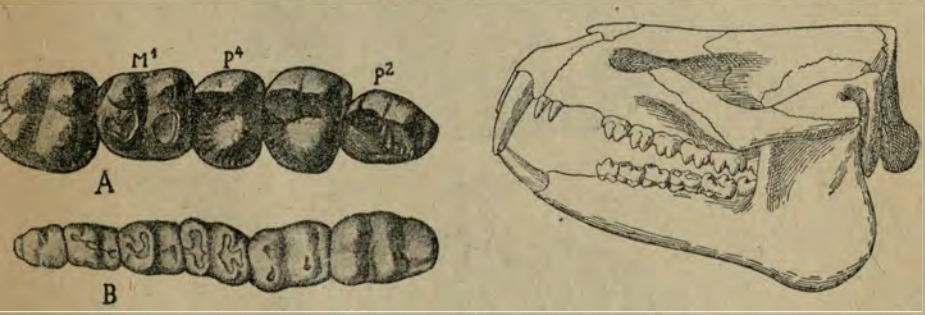
http://rcin.org.pl

są obecnie grupą najbogatszą w formy, najlepiej rozwiniętą i najbardziej rozprzestrzenioną. Najbardziej pierwotne mają 44 zęby, tworzące zwarty szereg; skutkiem wydłużenia szczęki i zaniku przednich przedtrzonowych, ewentualnie górnych kłów, wytwarza się w uzębieniu przerwa, diastema; kły dolne przysuwają się do siekaczów i upodobniają do nich. U form najbardziej wyspecjalizowanych zanikają kły i siekacze szczęki górnej.

Rys. 48.

Kopalny jeleniowaty — *Dicroceros*. A — górne, B — dolne trzonowe o budowie półksiężycowatej — selenodontowej.

Budowa zębów trzonowych już u wczesnych parzystokopytnych ulega pewnemu uproszczeniu, polegającemu na zaniku dwu guzków dodatkowych, tak iż pozostaje się tylko 4 w dwu parach. Tak uproszczony ząb rozwija się w trzech kierunkach: u jednych form, jak hipopotamy i świnie, ząb zostaje niski i niesie tylko guzki, jest to grupa *Bunodontia*. U drugiej, całkowicie wymarłej grupy *Bunoselenodontia* guzki nieco się wydłużają



Rys. 49

Moeritherium, najpierwotniejszy trąbowiec. Czaszka z wielkiemi siekaczami, A — górne, B — dolne trzonowe. Górne przedtrzonowe trójguzkowe, trzonowe — czteroguzkowe, dolne — jarzmowe.

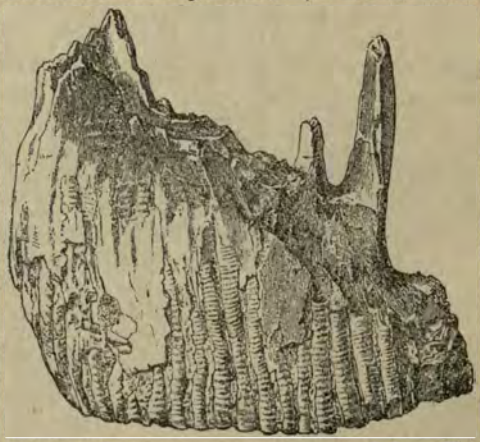
i wyginają, ale dopiero u *Selenodontia*, do których należy większość parzystokopytnych, wielbłądy, antylopy, jelenie, kozy, bydło i t. d. rozwijają się prawdziwe formy półksiężycowe.

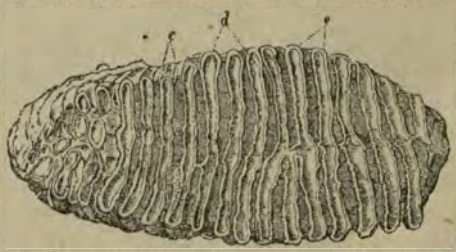
http://rcin.org.pl

Z innych grup zwierząt kopytnych na wzmiankę zasługują trąbowce (*Proboscidea*) dziś prawie wymarłe, bo tylko przez dwa gatunki słonia reprezentowane, niegdyś liczne. U tej grupy kły giną bardzo wcześnie, natomiast z siekaczów wytwarza-

Rys. 50.
Ząb mastodonta (*Stegodon*) z sześciu jarzmami, częściowo startemi.

ją się olbrzymie „pseudo kły" (bijaki), złożone ze zbitej, elastycznej „kości słoniowej", u nasady niekiedy pokryte paskiem szkliwa, o wielkim, stale otwartym miąższu. Jest ich cztery u *Mastodon*, po dwa w każdej szczęce, dwa u słonia, tylko w gór-

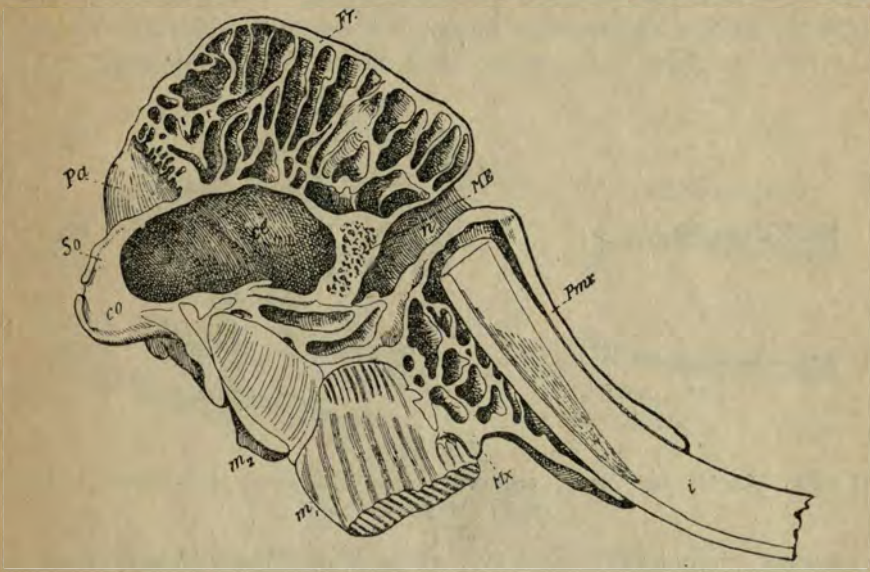




Rys. 51.
Górny trzonowy mamuta z boku i z dołu, z bardzo licznemi jarzmami, między któremi bruzdy są wypełnione cementem.

http://rcin.org.pl

nej. Trzonowe wyróżniają się skomplikowaną budową i wielkiemi rozmiarami, natomiast występują w bardzo małej liczbie. U najstarszego przedstawiciela grupy, *Moeritherium* z Eocenu Egiptu trzonowych jest jeszcze sześć $\left(\frac{3.\ 1.\ 3.\ 3}{2.\ 0.\ 3.\ 3}\right)$ mają one po dwie pary guzków, połączonych zazębionem jarzmem. U późniejszych Mastodontów liczba zębów funkcjonujących jednocześnie ulega zmniejszeniu, natomiast wzrasta liczba jarzem do 6



Rys. 52.

Słoń indyjski; czaszka w przekroju poprzecznym; i — siekacz, przeobrażony w pseudo-kieł (bijak); m_1 — funkcjonujący pierwszy trzonowy; m_2 —, drugi trzonowy, który wyprze i zastąpi pierwszy.

a nawet do 12; w bruzdach między niemi pojawia się już cement. U słoni wreszcie liczba jarzem dochodzi do 27, ząb trzonowy staje się bardzo wielki i wysoki, ale za to funkcjonuje stale tylko jeden; następny, rezerwowy, rozrasta się w zębodole i wypiera ząb stary, zajmując jego miejsce. Słoń ma wszystkiego 14 zębów $\frac{1.\ 0.\ 3}{0.\ 0.\ 3}$.

U naczelnych wreszcie zęby ulegają małej specjalizacji, u wszystkich bowiem są niskie i guzkowate, wobec naogół wszystkożernego trybu życia. Redukcja jest również niezbyt znaczna: najstarsze lemury mają 40 zębów $\frac{2.\ 1.\ 4.\ 3}{2.\ 1.\ 4.\ 3}$, a najwyżej rozwinięte małpy wąskonose i człowiek 32 = $\frac{2.\ 1.\ 2.\ 3}{2.\ 1.\ 2.\ 3}$.

Skończyliśmy pobieżny nasz przegląd rozwoju aparatu zębowego zwierząt kręgowych. Widzieliśmy, że jest on nad-

http://rcin.org.pl

zwyczaj zmienny, reagując bardzo szybko i silnie na zmiany trybu życia, i wykazując jaknajdokładniejsze przystosowanie do właściwości głównego pokarmu. Zarazem przekonaliśmy się, że w ogólnym rozwoju świata zwierzęcego ewolucja aparatu zębowego idzie w kierunku jego redukcji: z rozsianych pierwotnie po całej skórze ząbków skórnych zachowują się tylko zęby w paszczy. najprzód w wielkiej bardzo ilości, potem co raz mniej liczne lecz w ilości niestałej, wreszcie liczba ich się ustala a zmianom podlega przedewszystkiem kształt zęba. Redukcja zębów występuje nagle; odrazu pojawiają się formy, którym brak tego lub owego zęba, nie widzimy natomiast stop

Rys. 53.
Lemur, *Adapis parisiensis*, czaszka i zęby C — górne, D — dolne, prosta guzkowa budowa.

niowego zmniejszania się zęba, który ma zaginąć. Nawrotów, ponownego pojawiania się zębów, zredukowanych poprzednio nigdy nie ma; każdy szczep konsekwentnie rozwija się dalej w obranym kierunku, choćby miał zginąć zupełnie.

Wyłaniają się w ten sposób podstawowe prawa ewolucji świata zwierzęcego: odbywa się ona skokami, jest kierunkowa, i nieodwracalna.

INSTYTUT ZOOLOGICZNY
Polskiej Akademii Nauk
BIBLIOTEKA

http://rcin.org.pl

http://rcin.org.pl

http://rcin.org.pl

Inst. Zool. PAN
Biblioteka
K. 154
H