RAFAŁ P. PIPREK

*Zakład Anatomii Porównawczej im. Henryka Hoyerera
Instytut Zoologii i Badań Biomedycznych
Uniwersytet Jagielloński
Gronostajowa 9, 30-387 Kraków
E-mail: rafal.piprek@uj.edu.pl*

HISTORIA NATURALNA ŁUSEK RYB – BUDOWA, EWOLUCJA I ROZWÓJ

WSTĘP

Jedną z funkcji skóry jest ochrona przed czynnikami środowiska zewnętrznego i w związku z tym, w wielu liniach ewolucyjnych kręgowców wykształciły się twarde elementy wzmacniające ochronę tego największego narządu. Skóra kręgowców składa się z naskórka, będącego nabłonkiem wielowarstwowym płaskim pochodzącym z ektodermy, oraz ze skóry właściwej zbudowanej z tkanki łącznej pochodzenia mezodermalnego. U przedstawicieli poszczególnych grup kręgowców zarówno naskórek, jak i skóra właściwa tworzą różnorodne wytwory, zapewniające ochronę. Łuski ryb są wytworem skóry właściwej, ale najczęściej powstają przy udziale naskórka. Zmineralizowane wytwory skóry w postaci łusek i pancerzy były obecne już u wczesnych kręgowców bezszczękowców i tworzyły ich szkielet skórny. Najprawdopodobniej to właśnie w skórze powstała po raz pierwszy tkanka kostna.

ZARYS EWOLUCJI RYB I ICH ŁUSEK

Najstarsze szczątki kręgowców datowane są na ok. 520 mln lat, co przypada na okres wczesnego kambru (SHU i współaut. 2003). Nie odnaleziono w nich śladów jakichkolwiek mineralnych wytworów ani łusek. Najwcześniejsze przejawy mineralizacji szkieletu zaobserwowano u kręgowców z późnego kambru (DONOGHUE i ALDRIDGE 2001). Natomiast pierwsze elementy zmineralizowanego szkieletu skórno, w postaci kości pokrytych zębina i substancją (tkanka)

szkliwo-podobną na szczycie, zaobserwowano w skórze przedstawicieli kopalnych, pancernych bezszczękowców (Agnatha) z grupy pteraspidomorfów (Pteraspidomorphi), które pojawiły się około 460 mln lat temu, a więc w okresie ordowiku (DONOGHUE i SANSOM 2002). Prawdopodobnie powstanie białek wiążących wapń (białka SPP) umożliwiło mineralizację szkieletu u wczesnych kręgowców, co stało się wstępem do powstania tkanki kostnej i rozbudowanego szkieletu.

Popularna obecnie hipoteza zakłada, że pierwotnymi elementami szkieletu skórno były niewielkie twory zmineralizowane, zbudowane z zębiny pokrytej twardą substancją szkliwo-podobną, osadzone na kostnej płytce, posiadające jamę w środku, strukturą przypominającą ząbki (REIF 1982). Struktury te, zwane odontodami, były łuskami pokrywającymi ciało niektórych paleozoicznych bezszczękowców, takich jak telodonty (Thelodonti) i anaspidy (Anaspida). Odontody miały tendencje do zrastania się i tworzenia w ten sposób większych struktur, tzw. odontokompleksów, a nawet litych płyt o złożonej strukturze. W ten sposób powstały pancerze pokrywające ciało pancernych bezszczękowców żyjących w erze paleozoicznej, takich jak heterostraki (Heterostraci) czy osteostraki (Osteostraci). Zakładano, że pancerz pierwotnych bezszczękowców miał chronić przed rozerwaniem ciała w wyniku stresu osmotycznego zwierzęcia przebywającego w słodkiej wodzie (GRODZIŃSKI 1978). Obecnie wiadomo, że środowiskiem życia wspomnianych paleozoicznych bezszczękowców były głównie wody morskie, a więc to raczej ochrona

przed drapieżnikami, takimi jak staroraki, była funkcją opisywanego pancerza.

Kostny pancerz skórny został odziedziczony przez pierwsze szczękowce (Gnathostomata), które pojawiły się we wczesnym sylurze (BURROW i TURNER 1999). Paleozoiczne ryby pancerne, zwane także tarczowcami lub rybami tarczowymi (Placodermi), jako jedne z pierwszych szczękowców posiadały silnie rozwinięte płyty kostne pokrywające przód ciała oraz mniejsze łuski pokrywające tułów i ogon. U paleozoicznych akantodów, czyli ryb fałdopłetwowych (Acanthodii), występowały drobniejsze płytki kostne na głowie i łuski pokrywające tylne odcinki ciała (BURROW i współaut. 2012). Pierwotne szczękowce dały początek dwóm współcześnie występującym grupom ryb: chrzęstnoszkieletowym (Chondrichthyes) i kostnoszkieletowym (Osteichthyes). Przedstawiciele gromady ryb chrzęstnoszkieletowych posiadają łuski plakoidalne o strukturze przypominającej budową zęby. Pierwsze ryby kostnoszkieletowe wykształciły grube, romboidalne łuski ułożone w rzędy. Ryby te wcześniej podzieliły się na dwie linie ewolucyjne: gromadę ryb mięśniopłetwowych (Sarcopterygii) i gromadę ryb promieniopłetwowych (Actinopterygii). U wczesnych ryb mięśniopłetwowych, które dały początek rybom trzonopłetwym (Crossopterygii), rybom dwudysznym (Dipnoi) i czworonogom (Tetrapoda), powstały łuski kosmoidalne, zawierające kosminę, czyli specyficzny układ kanałów i porów (SCHULTZE 2016). Następnie na drodze ewolucji łuski te ulegały redukcji do cienkich elastycznych płytek, zwanych łuskami elastycznymi lub elasmoidalnymi. U wczesnych ryb promieniopłetwowych występowały łuski ganoidalne (ganoidowe), pokryte grubą warstwą szkliwa (ganoina). Łuski ganoidalne również ulegały stopniowej redukcji, co jest widoczne w różnorodności struktury łusek przedstawicieli ryb promieniopłetwowych takich jak: wielopłetwiec (*Polypterus*), jesiotr (*Acipenser*), niszczuka (*Lepisosteus*), mięklawka (*Amia*) i w końcu ryby doskonałokostne (Teleostei) (SCHULTZE 2016). Teleostei stanowią nieomalże połowę współcześnie żyjących kręgowców i posiadają łuski zredukowane do cienkich łusek elastycznych, czyli elasmoidalnych. Redukcja warstw tworzących grube, pierwotne łuski do cienkich łusek elastycznych wiązała się z obniżeniem ciężaru ciała i zwiększeniem jego ruchomości i następowała niezależnie w kilku liniach ewolucyjnych. W niektórych liniach ewolucyjnych Teleostei doszło do wtórnego wytworzenia grubych kostnych tworów; np. powstały różnorodne skostnienia w postaci ząbków skórnych u przedstawicieli kilku rodzin tej grupy, kostnych tarczek u pancernych sumików i kostnych płyt u ciernikowatych. Pochodną

szkieletu skórnoego są także niektóre kości czaszki (*dermatocranium*) i kostne promienie płetw (*lepidotrichia*) (SIRE i HUYSSSEUNE 2003). Skostnienia w skórze czworonogów odziedziczone po rybich przodkach, jak i powstałe *de novo* zwane są osteodermami.

ELEMENTY SZKIELETU SKÓRNEGO I JEGO TKANKI

Wszystkie tkanki tworzące łuski ryb są w mniejszym lub większym stopniu zmineralizowane. U wczesnych kręgowców powstały geny *SCPP* (ang. secreting calcium-binding phosphoproteins) kodujące białka wiążące sole wapnia w przestrzeni międzykomórkowej. Umożliwiło to rozwój zmineralizowanych tkanek i szkieletu (SIRE i KAWASAKI 2012). Kręgowce zaczęły gromadzić fosforan wapnia w postaci hydroksyapatytu [minerał o wzorze sumarycznym $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$], który jest solą słabiej rozpuszczalną, a przez to stabilniejszą od węglanu wapnia powszechnego w twardych tkankach bezkręgowców. To właśnie fosforan wapnia w postaci hydroksyapatytu usztywnia tkankę kostną, zębinę, szkliwo i substancje szkliwo-podobne kręgowców.

Grube, pierwotne łuski i pancerze zbudowane były z trzech warstw. Zaczynając od najgłębiej położonej warstwy obecna była: kość, zębina (dentina) i silnie zmineralizowana warstwa powierzchniowa. Na drodze ewolucji warstwy te ulegały przemianom i niektóre z nich zanikały.

TKANKA KOSTNA

Pierwsza w historii kość powstała właśnie w skórze właściwej tworząc łuski lub lite pancerze. Kość ta nazwana została aspidyną, czyli kością bezkomórkową. Aspidyna, tak jak kość komórkowa, organizowała się w różnorodny sposób, tworząc kość gąbczastą (zwaskularyzowaną, zwana także spongina) lub zbitą, która mogła występować w postaci splotowatej (z nieregularnie ułożonymi grubymi włóknami kolagenu) lub lamelarnej (blaszkowatej, zbudowanej z warstw), mogła także posiadać osteony (DONOGHUE i współaut. 2006). Kość ułożona w warstwy, leżąca w głębszych warstwach grubych, pierwotnych łusek zwana jest izopedyną. Tworzy ona także płytki i pancerze Teleostei. U późniejszych bezszczękowców, takich jak dewońskie osteostraki (Osteostraci), pojawiła się kość komórkowa i została ona po nich oddziedziczona przez szczękowce.

Cement jest tkanką kostno-podobną, która w odróżnieniu od kości nie zawiera naczyń krwionośnych ani nerwów, może być komórkowa lub bezkomórkowa. Zakotwicza zęby ssaków i krokodyli w zębodołach. Na-

tomiast tkanka cemento-podobna jest obecna u niektórych ryb w płycie zakotwiczonej łuskę w skórze (OSBORN 1981).

Pomimo pewnej różnorodności struktury kości, w każdym przypadku substancja międzykomórkowa tkanki kostnej zawiera kolagen typu I i V, proteoglikany i hydroksyapatyt oraz szereg specyficznych białek jak osteokalcyna, osteoponina i osteonektyna. Poziom wysycenia tkanki kostnej substancją mineralną, a więc jej mineralizacja, osiąga 65-70%.

ZĘBINA (DENTYNA)

Zębina (dentyna, ang. dentin) jest tkanką bogatą w kolagen i silniej zmineralizowaną niż kość (ok. 75% substancji mineralnych), produkowaną przez odontoblasty (SIRE i KAWASAKI 2012). Odontoblasty pochodzą w rozwoju z komórek grzebieni nerwowych, różniąc się w obrębie tkanki mezenchymalnej skóry właściwej, układają się w warstwę komórek pod nabłonkiem skóry i zaczynają wydzielać substancję międzykomórkową zawierającą liczne włókna kolagenu typu I i proteoglikany. Początkowo taki wytwór odontoblastów jest niezmineralizowany (predentyna), a następnie, dzięki ekspresji białek takich jak DMP1 i DSPP (grupa białek SCPP), gromadzi fosforan wapnia i tym samym ulega mineralizacji, tworząc zębinę (SIRE i KAWASAKI 2012). Zębina wykazuje pewną różnorodność wśród kręgowców, zwłaszcza dotyczącą rozmieszczenia kanalików i organizacji komórkowej. U większości kręgowców występuje tzw. zębina właściwa (ortodentyna) (ØRVIG 1967). To ona tworzy ludzkie zęby. Była obecna już u heterostraków będących przedstawicielami pancernych bezszczękowców z paleozoiku. Ortodentyna jest tworem bezkomórkowym, niezawierającym naczyń krwionośnych, ale poprzębianym równoległymi kanalikami zawierającymi wypustki odontoblastów (SIRE i KAWASAKI 2012). Metdentyna zawiera mniej kanalików w porównaniu z ortodentyną. U niektórych ryb kopalnych występowała tkanka zębino-podobna zwana osteodentyną. Była ona podobna do kości dzięki obecności komórek i naczyń krwionośnych w jej obrębie. Jej pierwszy rodzaj, mezodentyna, występował u paleozoicznych, pancernych bezszczękowców – osteostraków (Osteostraci) oraz u paleozoicznych ryb fałdopłetwych (Acanthodii). Wewnątrz mezodentyny występowała sieć kanalików zawierających wypustki osteoblastów rozchodzące się w różnych kierunkach. Drugi rodzaj osteodentyny, semidentyna, występował u paleozoicznych ryb pancernych (Placodermi) i charakteryzował się także obecnością odontoblastów w jej wnętrzu, ale komórki te były spolaryzowane, a ich wypustki przebiegały w

jednym kierunku w sposób uporządkowany. Pozostałe rodzaje zębiny występują w zębach różnych grup kręgowców. Wazodentyna nie posiada kanalików dla wypustek odontoblastów, ale zawiera naczynia krwionośne i występuje w zębach niektórych ryb Teleostei i niektórych gryzoni. Bezkomórkowa i bezkanalikowa lamelina (ang. lamellin) jest zębiną niektórych heterostraków i wymarłych ryb chrzęstnoszkieletowych. Pofałdowana plicydentyna (ang. plicidentin) występowała w zębach pierwszych czworonogów, a obecnie występuje u niektórych współczesnych jaszczurek, takich jak warany. Tubulodentyna (ang. tubulodentin), zbudowana z długich heksagonalnych kanalików wypełnionych miazgą, tworzy stale rosnące i pozbawione szkliwa zęby mrówników (ssaki z rzędu rurokozębnych – Tubulidentata). Specyficzna zębina, zawierająca wewnątrz komórki, tworzy zęby ryby mięklawki (*Amia calva*) (SIRE i KAWASAKI 2012).

W łuskach większości ryb kostnoszkieletowych, zarówno mięśniopłetwych, jak i promieniopłetwych, znajduje się blaszkowata tkanka przypominająca strukturą sklejkę, tzw. elasmodyna, która prawdopodobnie jest specyficzną formą lamellarnej zębiny. Kolejne warstwy elasmodyny zbudowane są z kolagenu i mogą być w różnym stopniu zmineralizowane (SIRE i AKRIMENKO 2004). Silnie zmineralizowana elasmodyna występuje u wielopłetwca *Polypterus*, słabo - u Teleostei, a niezmineralizowana u latimerii (*Latimeria*). Elasmodyna stanowi większą część łuski elastycznej i przez długi czas była uważana za homolog izopedyny. W podręcznikach można znaleźć informację, że łuska elastyczna jest zbudowana właśnie z tkanki kostnej zwanej izopedyną (GRODZIŃSKI 1978). Obecnie podobieństwo izopedyny (blaszkowata kość) i elasmodyny (blaszkowata zębina) uznawane jest za konwergencję, a elasmodyna uchodzi za pochodną zębiny (SIRE i HUYSEUNE 2003, SIRE i współaut. 2009). Elasmodyna okazała się korzystnym komponentem łuski, gdyż zapewnia giętkość, lekkość i szybki wzrost przez odkładanie kolejnych warstw, widocznych na powierzchni łuski jako pierścienie przyrostu.

TKANKA WARSTWY POWIERZCHNIOWEJ – SZKLIWO I SUBSTANCJA SZKLIWO-PODOBNA

Na szczycie wielu typów łusek znajduje się warstwa powierzchniowa (ang. capping tissue), która jest najsilniej zmineralizowaną (do 96% składników mineralnych) i przez to najtwardszą z tkanek. Tkanka ta jest bezkomórkowa (lub ewentualnie zawiera niewiele komórek), nieunaczyniona i nie zawiera kolagenu (lub zawiera go niewiele), gdyż zostaje on wyeliminowany podczas tworzenia

tkanki, by ustąpić miejsce licznym kryształom hydroksyapatytu (SIRE i KAWASAKI 2012).

Dwiema podstawowymi tkankami powierzchniowymi łusek i zębów kręgowców są szkliwo (enamel) i tkanka (substancja) szkliwo-podobna (enameloid). Szklivem nazywa się najtwardszą tkankę ciała kręgowców, produkowaną przez komórki pochodzące z nabłonka (ameloblasty). Natomiast substancją szkliwo-podobną nazywa się twardą, podobną do szkliwa tkankę pochodzącą z zębiny, a więc produkowaną przez odontoblasty.

Prawdopodobnie pierwszą tkanką powierzchniową był enameloid pokrywający łuski paleozoicznych bezszczękowców (SIRE i KAWASAKI 2012). Wśród współczesnych kręgowców, enameloid, zwany czasem także adameloidem, a dawniej wirodentyną, pokrywa łuski plakoidalne i zęby ryb chrzęstnoszkieletowych. Enameloid pokrywa także ząbki skórne występujące u niektórych ryb Teleostei, a także zęby w jamie gębowej Teleostei i innych ryb promieniopłetwych oraz larw płazów ogoniastych (Urodela) (DAVIT-BÉAL i współaut. 2007). Początkowo uważano, że enamel różni się od enameloidu powstawaniem w rozwoju. Enameloid produkowany jest, tak jak zębina, przez odontoblasty, a więc ma pochodzenie mezenchymalne, czyli łącznotkankowe, i pochodzi ze skóry właściwej, podczas gdy szkliwo tworzone jest przez ameloblasty pochodzące z nabłonka, a więc ma pochodzenie ekto- lub endodermalne. Obecnie uznaje się jednak, że enameloid powstaje dzięki aktywności wydzielniczej odontoblastów, ale przy współudziale ameloblastów (DAVIT-BÉAL i współaut. 2007). W przypadku tworzenia enameloidu, odontoblasty najpierw syntetyzują substancję międzykomórkową o luźnej sieci kolagenu, przypominającą predentyne, która następnie jest rozpuszczana przez proteazy, by mogła zejść silna mineralizacja. Następnie pod taką warstwą enameloidu, odontoblasty produkują zębiny, która ma niższy stopień mineralizacji niż enameloid.

Szkliwo jest synapomorfia, a więc cechą wspólną ryb kostnoszkieletowych (Osteichthyes) (SCHULTZE 2016). Powstało u wczesnych Osteichthyes i zostało odziedziczone przez ich potomków takich jak czworonogi (Tetrapoda). Szkliwo jest syntetyzowane jedynie przez ameloblasty, które są przekształconymi komórkami nabłonkowymi, a więc szkliwo jest wytworem nabłonka i ma pochodzenie endodermalne lub endodermalne w jamie gębowej. Ameloblasty tworzą macierz bogatą w białka odpowiedzialne za silną mineralizację, takie jak amelogenina, enameloina, ameloblastyna i tuftelina (NANCI 2003). Enzym MMP20 (enamelizyna) wydzielany przez ameloblasty rozkłada resztki

kolagenu, by stworzyć przestrzeń dla wysycenia hydroksyapatytem. Hydroksyapatyt w szkliwie może być wysoce uporządkowany w postaci pryzmatów, jak to ma miejsce w zębach ssaków lub pryzmaty szkliwa mogą nie występować, jak u pozostałych kręgowców. Enameloid nigdy nie osiąga tak wysokiego uprządkowania substancji mineralnej, co jest wynikiem sporej zawartości włókien kolagenu. Ponadto, enameloid wykazuje ciągłość z zębina, podczas gdy szkliwo pozostaje wyraźnie oddzielone od zębiny. Pokazuje to podobieństwo enameloidu i zębiny oraz odrębność szkliwa. Jednak enameloid i szkliwo są podobne w swojej funkcji, położeniu na szczycie łuski lub zęba oraz wysokiej twardości wynikającej z silnej mineralizacji. Wyjątkowa sytuacja ma miejsce u larw płazów ogoniastych (Urodela), u których odontoblasty najpierw produkują enameloid, a następnie zębiny pod nim (DAVIT-BÉAL i współaut. 2007). Podczas metamorfozy, ameloblasty zaczynają deponować szkliwo na powierzchni zębów. Tak więc, zęby larw Urodela są pokryte substancją szkliwo-podobną, a zęby tych płazów po metamorfozie szklivem. Sytuacja ta nie ma miejsca u płazów bezogonowych, gdyż ich larwy posiadają wyjątkowe zęby rogowe, a zęby pokryte szklivem wyrastają *de novo* podczas metamorfozy.

U ryb mięśniopłetwych (Sarcopterygii) występuje jednowarstwowe szkliwo prawdziwe (ang. true enamel), które zostało odziedziczone przez czworonogi. U wczesnych ryb promieniopłetwych (Actinopterygii) łuski pokryte były specyficznym, zazwyczaj wielowarstwowym, szklivem zwanym ganoiną. Ganoina produkowana jest przez ameloblasty (pochodzenie ektodermalne), nie zawiera komórek ani kolagenu, zawiera amelogeninę i przez tak duże podobieństwo do enamelu, jest uznawana za homolog szkliwa prawdziwego (QU i współaut. 2015). Ganoina pokryta jest nabłonkiem, w przeciwieństwie do zębów, w których szkliwo nie jest po wyróżnieniu niczym pokryte.

Przykładem tkanki szkliwo-podobnej jest także akrodyna (ang. acrodine), która jako rodzaj silnie zmineralizowanej zębiny pokrywa zęby wielu gatunków ryb Teleostei (FRIEDMAN i BRAZEAU 2010). Kolejnym przykładem tkanki powierzchniowej jest hialoina (ang. hyaloine). Jest to słabo poznana, bezkomórkowa, silnie zmineralizowana tkanka, pozbawiona kolagenu, pokrywająca tarczki kostne u pancernych sumików (kirysy, kiryski i zbrojniki) (SIRE 1993). Ostatnim przykładem tkanki powierzchniowej jest warstwa graniczna (ang. limiting layer) pokrywająca tylny brzeg łuski elastycznej Teleostei (SIRE i HUYSSEUNE 2003). Tkanka ta, wcześniej zwana hialodentyką, jest silnie zmineralizowana,

nie zawiera kolagenu i tworzy się tuż pod nabłonkiem, ale nie wiadomo z której tkanki pochodzi i czy jest odpowiednikiem zębiny czy szkliwa.

PRZEGLĄD BUDOWY ŁUSEK W POSZCZEGÓLNYCH GRUPACH

PALEOZOICZNE BEZSZCZĘKOWCE PANCERNE Z OKRESU ORDOWIKU, SYLURU I DEWONU

U telodontów (Thelodonti), jednych z najwcześniejszych paleozoicznych bezszczękowców, łuski zbudowane były z korony zębino-owej (ortodentyna lub mezodentyna) osadzonej na kostnej płytce, zbudowanej z aspidyny (Ryc. 1A) (SANSOM i współaut. 1996). Zębina z zewnątrz pokryta była enameloidem. Górna część łuski wystawała ponad powierzchnię ciała i tworzyła ząbek skierowany do tyłu ciała. U pteraspidomorfów (Pteraspidomorphi), takich jak heterostraki (Heterostraci), występował pancerz pokrywający przód ciała, zbudowany z grubej warstwy aspidyny pokrytej ząbkami zębinowymi (Ryc. 1B) (DONOGHUE i współaut. 2006). Dolna część pancerza utworzona była przez kość lamellarną, na której znajdowała się kość gąbczasta o strukturze plastra miodu. Na wierzchu pancerza występowały guzki zbudowane z zębiny (ortodentyna) pokryte enameloidem. Prawdopodobnie tak skomplikowana struktura łuski i pancerza jest pierwotna i później ulegała modyfikacjom na drodze ewolucji, na przykład redukcji. U anaspidów (Anaspida) widoczna jest znaczna redukcja szkieletu skórno-ego. Brak u nich było zmineralizowanego szkieletu skórno-ego lub występował w postaci drobnych łusek zbudowanych z blaszkowatej i bezkomórko-

wej aspidyny (JANVIER i ARSENAULT 2007). Galeaspidy (Galeaspida) to kolejne bezszczękowce, u których doszło do zaniku zębiny i enameloidu, a bezkomórkowa kość (aspidyna) była jedynym elementem pancerza (JANVIER i współaut. 1993).

U osteostraków (Osteostraci), będących bardziej zaawansowanymi pancernymi bezszczękowcami, uznawanymi za grupę siostrzaną szczękowców, pancerz złożony był z płytki zbudowanej z unaczynionej, blaszkowatej i komórkowej kości (pierwsza udokumentowana komórkowa kość kręgowców), na której znajdowała się warstwa elasmodyny (warstwy kolagenu), na niej warstwa zębiny (ortodentyna lub mezodentyna), a na szczycie prawdopodobnie obecny był enameloid (DONOGHUE i współaut. 2006).

SZCZĘKOWCE

U ryb pancernych (tarczowce) (Placodermi), jednych z pierwszych przedstawicieli szczękowców, żyjących w paleozoiku (okres syluru i dewonu), występował silnie rozwinięty pancerz, który utworzony był przez płyty komórkowej kości pokrytej ząbkami zbudowanymi z zębiny (semidentyna) (DENISON 1978, DONOGHUE i współaut. 2006). U akantod, czyli ryb fałdopłetwych (Acanthodii), łuski zbudowane były z kostnej płytki podstawnej (zazwyczaj kość bezkomórkowa), pokrytej wieloma warstwami zębiny (ortodentyna lub mezodentyna) (KARATAJUTÉ-TALIMAA i SMITH 2003). Każda z warstw zębiny była tworzona przez kolejne pokolenie odontoblastów, więc zębina rosła okresowo. Zębina nie była pokryta tkanką powierzchniową, jednak niektórzy wskazywali, że na powierzchni łusek fałdopłetwych obecne było warstwowe szkliwo przypominające ganoinę.

ŁUSKI RYB CHRZĘSTNOSZKIELETOWYCH (CHONDRICHTHYES) – ŁUSKI PLAKOIDALNE

Łuski plakoidalne występują u ryb chrzęstnoszkieletowych (Chondrichthyes), a ich cechą charakterystyczną jest obecność zębino-ego ząbka (Ryc. 2A, B). Ząbek łuski wystaje ponad powierzchnię naskórka i jest skierowany do tyłu. Funkcją takich struktur jest generowanie drobnych wirów wody wokół ryby, zmniejszających tarcie podczas pływania. Ząbek łuski plakoidalnej zbudowany jest z zębiny (zazwyczaj ortodentyna, a u niektórych gatunków lamelina). Ząbek jest pokryty enameloidem, zwany tu także adameloidem, a dawniej wtrodentyną (GRODZIŃSKI 1978, MIYAKE i współaut. 1999, SIRE i HUYSEUNE 2003). Ząbek w środku ma jamę wypełnioną tkanką łączną i jest osadzony na kostnej płytce podstawnej. Kilka ząbków może być położonych na jednej płytce kostnej, tworząc odontokompleksy. Na obrzeżach

Ryc. 1. Łuska i pancerz paleozoicznych bezszczękowców. A. Łuska paleozoicznych telodontów ma postać ząbka zbudowanego z zębiny (z), pokrytego enameloidem (ed), czyli substancją szkliwo-podobną, osadzonego na kostnej płytce (k). Wewnątrz łuski znajduje się jama (j). B. Pancerz paleozoicznych heterostraków zbudowany jest z płytki kostnej (k) pokrytej zębina (z), a na jego szczycie znajduje się enameloid (ed). Pancerz ma budowę plastra miodu i posiada wewnątrz przestrzeń.

Ryc. 2. Łuska plakoidalna ryb chrzęstnoszkieletowych (Chondrichthyes). A. Mikrofotografia przekroju poprzecznego łuski plakoidalnej rekinka psiego (*Scyliorhinus canicula*). B. Schemat łuski plakoidalnej. Łuska ma postać zębiny (z) pokrytej enameloidem (ed). Ząbek osadzony jest na płytce kostnej (k) i zawiera wewnątrz jamę (j).

jamy gębowej łuski plakoidalne przekształciły się w zęby. W dodatku budowa łuski plakoidalnej bardzo przypomina budowę zęba. Dlatego łuski te i zęby uznano za twory homologiczne.

ŁUSKI RYB KOSTNOSZKIELETOWYCH (OSTEICHTHYES) – ŁUSKI GANOIDALNE, ELASTYCZNE I KOSMOIDALNE

U pierwszych ryb kostnoszkieletowych (Osteichthyes), żyjących we wczesnym dewonie, obecne były łuski grube, romboidalne (SCHULTZE 2016). Z grupy tych wczesnych ryb kostnoszkieletowych wyodrębniły się dwie gromady: ryby promieniopłetwe (Actinopterygii) i mięśniopłetwe (Sarcopterygii). U wczesnych promieniopłetwych obecne były grube łuski ganoidalne pokryte ganoiną (MÄRSS 2001). Natomiast u wczesnych mięśniopłetwych występowały grube łuski kosmoidalne zawierające kosminę (ZHU i YU 2002). Łuski tych typów ulegały redukcji w toku ewolucji. Wśród współczesnych ryb kosmina już nie występuje, a ganoina jest obecna jedynie u *Polypterus* i *Lepisosteus*.

ŁUSKI GANOIDALNE

Łuski ganoidalne pojawiły się w dewonie u wczesnych ryb promieniopłetwych, takich jak prawieczkowce (Paleonisciformes) (SCHULTZE 2016). Łuski te posiadały wiele warstw szklanej (ganoina) pokrywającego zębinę (ortodontyna) położoną na płytce zbudowanej z izopedyny (blaszkowata, komórkowa tkanka kostna). U pierwszych, sylurskich prawieczkowców (np. *Androlepis* żyjący ok. 420 mln lat temu) początkowo na kości położone było kilka naprzemiennie ułożonych warstw zębin i ganoiny. U późniejszych,

dewońskich prawieczkowców (np. *Dialipina* żyjąca ok. 370 mln lat temu) na jednej warstwie zębin znajdowało się wiele warstw ganoiny.

Do współczesnych ryb kostnoszkieletowych należy kilka linii ewolucyjnych, takich jak: rząd wielopłetwcokształtnych (Polypteriformes), jesiotrkokształtnych (Acipenseriformes), niszczukokształtnych (Lepisosteiformes), amiokształtnych (Amiiformes), które stanowią odrębne stare linie ewolucyjne, i których przedstawiciele mają wiele cech ewolucyjnie prymitywnych, oraz około 40 rzędów ryb o zaawansowanych cechach ewolucyjnych, łączonych w grupę ryb doskonałokostnych (Teleostei). Łuski wielopłetwcokształtnych (Polypteriformes), do których obecnie należą jedynie dwa afrykańskie rodzaje: wielopłetwiec (*Polypterus*) i trzcinnik (*Erpetoichthys*), najbardziej przypominają pierwotne łuski ganoidalne (Ryc. 3A) (SIRE i współaut. 1987). Na warstwie izopedyny znajduje się zębina (ortodontyna), a na niej warstwa ganoiny. W zębinie znajduje się system kanałów, które prawdopodobnie odpowiadają za odżywianie tej tkanki. Dodatkowo, łuska w tej grupie wyróżnia się obecnością elasmodyny (wyjątkowa postać blaszkowatej zębin złożona z warstw kolagenu) pomiędzy izopedyną a zębiną (SIRE i współaut. 2009).

U niszczukokształtnych, które obecnie reprezentowane są jedynie przez północnoamerykańskie niszczuki (*Lepisosteus*), łuski wyróżniają się brakiem zębin i elasmodyny, a więc na izopedynie bezpośrednio położona jest ganoina (Ryc. 3B). Redukcji uległa tu środkowa część łuski (SIRE i współaut. 2009).

W łuskach jesiotrów i blisko z nimi spokrewnionego wioślonośa amerykańskiego (*Polyodon spathula*) pozostały jedynie płytki kostne zbudowane z izopedyny, przybierające postać tarczki kostnych (SCHULTZE 2016). Redukcji uległy więc tutaj górne warstwy łuski.

ŁUSKI ELASTYCZNE (INACZEJ ELASMOIDALNE)

W kilku liniach ewolucyjnych łuski uległy redukcji do cienkich, lekkich i giętkich, niekrępujących ruchów ciała, łusek elastycznych, zwanych także elasmoidalnymi (Ryc. 3C). Łuski takie zachodzą na siebie dachówkowato i są położone w skórze właściwej, a więc pod naskórkiem. Łuski elastyczne występują u amii i ryb doskonałokostnych (Teleostei), latimerii, ryb dwudysznych (Dipnoi) oraz u płazów beznogich (Apoda) (SCHULTZE 2016). Łuski elastyczne Teleostei i amii powstały z łusek ganoidalnych, a latimerii i Dipnoi z łusek kosmoidalnych. Łuska elastyczna amii i Teleostei, zbudowana z elasmodyny, jest uważana za formę pedo-

Ryc. 3. Łuski ryb kostnoszkieletowych (Osteichthyes). A. Łuska ganoidalna *Polypterus* (przekrój poprzeczny) pokryta jest wielowarstwowym szkliwem – ganoiną (g), pod którym znajduje się zębina (z). Dolną część łuski stanowi tkanka kostna (k). Pomiędzy tkanką kostną a zębina nagromadzone są warstwy kolagenu zwane elasmodyną (es). B. Łuska ganoidalna *Lepisosteus* ma postać płytki kostnej (k) pokrytej jedynie ganoiną (g). C. Mikrofotografia przekroju poprzecznego przez łuskę elastyczną pstrąga tęczowego (*Oncorhynchus mykiss*). D. Schemat budowy łuski elastycznej Teleostei. Łuska ta zbudowana jest z warstw elasmodyny (es) pokrytej cienką warstwą zewnętrzną (wz), a na jej powierzchni od strony naskórka (n) znajduje się warstwa graniczna (wg). E. Mikrofotografia łuski cykloidalnej lipienia (*Thymallus thymallus*). Widoczne liczne pierścienie (*circuli*) na powierzchni łuski. F. Mikrofotografia łuski ktenoidalnej okonia (*Perca fluviatilis*). Na tylnym brzegu łuski widoczny grzebień (kt, *cten*) zbudowany z licznych wyrostków. G. Tarczka skórna sumików pancernych zbudowana jest z tkanki kostnej (k) pokrytej warstwą hialoiny (h). Na tylnym końcu tarczki znajduje się ząbek zbudowany z zębiny (z) pokrytej szkliwem (sz). H. Skórna płytka kostna ciernika zbudowana jest wyłącznie z tkanki kostnej (k).

morficzną powstałą z łuski ganoidalnej jaka występuje u *Polypterus* (SIRE i HUYSSSEUNE 2003).

U wczesnych amiokształtnych, znanych z okresu triasu (ok. 250 mln lat temu), łuski były jeszcze ganoidalne. Jedynym współczesnym przedstawicielem tego rzędu jest północnoamerykańska amia, czyli miękławka (*Amia*), o zredukowanych, cienkich łuskach elastycznych (MEUNIER 1981).

U Teleostei łuska elastyczna składa się z trzech części: (i) płytka podstawna (ang. basal plate) zbudowana z elasmodyny, która powoli ulega mineralizacji, na jej powierzchni (ii) cienka, ornamentowana warstwa zewnętrzna (ang. external layer), przypominająca dobrze zmineralizowaną zębina, a na tylnym krańcu łuski (iii) silnie zmineralizowana warstwa graniczna (ang. limiting layer), przypominająca substancję szkliwo-podobną (Ryc. 3C, D) (MEUNIER 1981, SIRE i współaut. 2009). W warstwie granicznej nie ma kolagenu, a jedynie materiał włóknisty i ziarnisty silnie zmineralizowany. Być może warstwa ta pochodzi z ganoiny. Łuski elastyczne miękławki i Teleostei powstały zapewne niezależnie od siebie i obecnie są uznawane za paralelizm, a więc wynik niezależnej, równoległej ewolucji.

Zębina, w przeciwieństwie do szkliwa, może narastać w czasie życia zwierzęcia. W szybszym tempie narasta w okresie letnim, gdy temperatura jest wyższa i dostępna jest większa ilość pokarmu. W ten sposób powstają pasma przyrostu, po których możliwe jest określenie wieku ryby. Większość ryb Teleostei posiada łuski elastyczne dwojakiego rodzaju: okrągławe (cykloidalne) i zgrzebiłowate (ktenoidalne). Łuski cykloidalne mają gładkie brzegi (Ryc. 3E), podczas gdy łuski ktenoidalne wyróżniają się obecnością drobnych ząbków osadzonych na tylnym brzegu łuski (Ryc. 3F) i występują u bardziej zaawansowanych Teleostei z grupy ryb kolcopłetwych (Acanthopterygii) (WAINWRIGHT i LAUDER 2017). U niektórych ryb łuski mogą ulegać redukcji, jak np. u węgorzy, natomiast ryby z rodziny flądrowatych posiadają zarówno łuski cykloidalne, jak i ktenoidalne. Oprócz tych dwóch typów łusek elastycznych, u niektórych Teleostei występują także łuski kolczaste (ang. spinoid) i karbowane (ang. crenate) o falistej powierzchni (WAINWRIGHT i LAUDER 2017). W rzeczywistości różnorodność łusek i ukształtowania ich powierzchni jest duża, a w związku z tym niejednokrotnie trudne jest zaklasyfikowanie konkretnej łuski do jednego ze wspomnianych typów.

U miękławki, latimerii i ryb dwudysznych łuski elastyczne są wyjątkowe pod względem ułożenia zgrubieni. Nie tworzą one

koncentrycznych pierścieni jak u Teleostei, a raczej zgrubienia ułożone promieniście (łuski radialne).

PANCERZE U TELEOSTEI

W niektórych liniach ewolucyjnych ryb ewolucja nie szła w kierunku wykształcenia cienkich, elastycznych łusek, a wręcz przeciwnie, powstały grubsze elementy kostne stanowiące silne wzmocnienie pokrycia ciała. Pierwotnie łuski ganoidalne tworzyły właśnie taki pancerz u pierwotnych kostnoszkieletowych, a wśród współczesnych u wielopłetwców (*Polypterus*) i niszczuk (*Lepisosteus*). U jesiotrów (*Acipenser*) płytki kostne tworzą jedynie pięć pasów ułożonych wzdłuż ciała. Natomiast u niektórych Teleostei doszło do wytworzenia kostnego pancerza skórno *de novo*. U sumików pancernych (ang. armored catfishes), do których zalicza się trzy rodziny z rzędu sumokształtnych (Siluriformes): kirysowate (Doradidae), kiryskowate (Callichthyidae), zbrojnikowate (Loricariidae), występują tarczki kostne (ang. scutes) zbudowane z grubej warstwy kości pokrytej wcześniej wspomnianą hialoiną (ang. hyaline), a na tylnym końcu tarczki znajduje się pokryty szkliwem ząbek zbudowany z zębiny (Ryc. 3G) (SIRE 1993, SIRE i współaut. 2009). Natomiast płytki kostne (ang. dermal plates), zbudowane jedynie z kości położonej w skórze właściwej, pokrywają ciało ryb z rzędów ciernikokształtnych (Gasterosteiformes), rozdymkokształtnych (Tetraodontiformes) i iglicznikokształtnych (Syngnathiformes) (Ryc. 3H) (SIRE 1993, SIRE i współaut. 2009). Tarczki i płytki kostne są inaczej zbudowane i powstały w ewolucji niezależnie, dlatego dla ich nazwania wykorzystano dwa różne terminy. Ponadto uznaje się, że tarczki i płytki kostne ryb Teleostei nie są przekształconymi łuskami, gdyż powstają w rozwoju z innych linii komórkowych, mianowicie z komórek kościotwórczych (osteoblastów), które różnicują się w głębokich warstwach skóry właściwej. Natomiast osteoblasty nie uczestniczą w rozwoju łusek elastycznych, gdyż łuski te nie zawierają elementów tkanki kostnej.

ŁUSKI KOSMOIDALNE

U wczesnych ryb z gromady mięśniopłetwych (Sarcopterygii), w dewonie (ok. 405 mln lat temu) powstały łuski posiadające wyjątkowy układ pionowych i poziomych kanałów, łączących się z butelkowatymi przestrzeniami uchodzącymi na powierzchnię łuski za pomocą porów (ang. pore-canal network) (Ryc. 4A) (BORGÉN 1989, BEMIS i NORTHCUTT 1992, SIRE i współaut. 2009). Kanały i przestrzenie znajdowały się w obrębie zębiny (ortodentyna) i były wysłane szkliwem

Ryc. 4. Łuski ryb mięśniopłetwych (Sarcopterygii). A. Łuska kosmoidalna kopalnych ryb mięśniopłetwych zbudowana jest z tkanki kostnej (k) pokrytej kosminą stanowiącą system kanałów i przestrzeni w zębiny (z) i szkliwie (sz), uchodzących na powierzchnię łuski przez pory (p). B. Łuska latimerii zbudowana jest z warstwy elasmodyny (es), a na powierzchni jej tylnej części znajdują się zredukowane pozostałości zębiny (z) i szkliwa (sz).

prawdziwym. Taki układ kanałów, przestrzeni i porów obejmujący zębiny i szkliwo nazywano kosminą. Jest ona synapomorfia ryb z gromady Sarcopterygii, ale nie występuje u żadnych ze współczesnych ryb (SCHULTZE 2016). Nie wiadomo, jaką pełniła funkcję. Wśród współczesnych ryb dwudysznych występują butelkowate narządy zmysłów na powierzchni ciała, co wskazuje, że specyficzna budowa kosminy mogła mieć związek z odbieraniem bodźców. Łuski kosmoidalne były podobne do łusek ganoidalnych pod względem kolejności ułożenia warstw (szkliwo, ortodentyna, izopedyna).

W linii ewolucyjnej prowadzącej do latimerii (celakantokształtne, Coelacanthiformes, Actinistia) kosmina ulegała stopniowej redukcji, podobnie jak izopedyna tworząca podstawę łuski. W efekcie powstała łuska współczesnej latimerii (*Latimeria chalumnae*) zbudowana z niezmineralizowanej elasmodyny, w tylnej części pokrytej resztką zębiny i szkliwa (Ryc. 4B) (MEUNIER 1980).

U pierwotnych dewońskich przedstawicieli grupy Dipnomorpha (linia prowadząca do współczesnych ryb dwudysznych, Dipnoi), takich jak *Porolepis*, występowała kosmina, ze szkliwem pokrywającym także przestrzenie wewnątrz kosminy, która w późniejszych grupach (po dewonie) uległa zanikowi (SIRE i współaut. 2009). Współczesne ryby dwudyszne mają cienkie łuski elastyczne zbudowane z dobrze zmineralizowanej tkanki (MEUNIER 1983).

ROZWÓJ ŁUSEK

W zawiązku łuski wyróżnia się dwie części: część osteogeniczną, czyli kościotwórczą, położoną w głębszych warstwach skóry, oraz

część odontogeniczną, czyli zębinotwórczą, położoną bliżej naskórka (SIRE i HUYSEUNE 2003).

Pierwszym przejawem rozpoczęcia tworzenia się łuski jest zgrubienie nabłonka, pod którym zaczynają skupiać się komórki mezenchymatyczne, tworząc brodawkę skórną (SIRE i HUYSEUNE 2003). Rozrastająca się brodawka uwypukla się w kierunku powierzchni skóry. Komórki mezenchymy pochodzą z grzebieni nerwowych i różnicują się w odontoblasty, które zaczynają odkładać zębinę w kierunku nabłonka (ku powierzchni). Początkowo odontoblasty odsuwają się od błony podstawnej, która leży u podstawy nabłonka, pozostają jednak połączone z nią wypustkami. Przestrzeń pomiędzy odontoblastami a błoną podstawną wypełnia się kolagenem (predentyną) produkowanym przez te komórki, a w dalszej kolejności warstwa ta ulega mineralizacji tworząc dentynę (zębinę). Komórki nabłonka (a więc komórki położone po przeciwnej stronie błony podstawnej) różnicują się w ameloblasty i zaczynają odkładać szkliwo w kierunku zębiny. W bardzo podobny sposób zaczynają rozwijać się zęby, z tą różnicą, że zawiązek zęba wpukla się w głąb tkanki łącznej.

Różnorodność struktury łusek poszczególnych grup ryb znajduje odzwierciedlenie w toku ich rozwoju. W rozwoju łuski plakoidalnej ryb chrzęstnoszkieletowych, odontoblasty w pierwszej kolejności zaczynają produkować enameloid – warstwę substancji międzykomórkowej, głównie kolagenu, która ulega mineralizacji (SIRE i HUYSEUNE 2003). Następnie zanika błona podstawna oddzielająca nabłonek od skóry właściwej, a ameloblasty utworzone w nabłonku uczestniczą w mineralizacji enameloidu. Odontoblasty zaczynają produkować kolejną porcję substancji międzykomórkowej, która ulega mineralizacji. Tym razem utworzy ona zębinę. W głębszych warstwach skóry właściwej różnicują się osteoblasty tworzące płytkę kostną. W efekcie powstaje łuska zbudowana z zębiny pokrytej enameloidem, osadzona na kostnej płytce (SIRE i HUYSEUNE 2003).

Wielu kluczowych informacji na temat pochodzenia poszczególnych warstw łuski dostarczyły badania nad rozwojem łuski wielopłetwca (*Polypterus*), która najbardziej przypomina pierwotne łuski ryb kostnoszkieletowych (SIRE 1989, 1995, SIRE i współprac. 1987, SIRE i HUYSEUNE 2003). W rozwoju łusek *Polypterus* najsilniej rozwinięta jest część odontogeniczna. Odontoblasty zaczynają odkładać zębinę w kierunku nabłonka. Komórki nabłonkowe najgłębszych warstw naskórka różnicują się w ameloblasty i zaczynają produkować ganoinę w głąb skóry, a więc w kierunku tworzącej się zębiny. Poni-

żej z odontoblastów różnicują się elasmoblasty, które produkują elasmodynę. Rozrastający się zawiązek łuski wchodzi w kontakt z naczyniami krwionośnymi głębszych warstw skóry właściwej. Wokół naczyń krwionośnych różnicują się komórki osteogeniczne (osteoblasty) tworzące tkankę kostną, która utworzy kostną płytkę podstawną łuski.

W rozwoju łuski *Lepisosteus* nie różnicują się odontoblasty, w związku z tym nie tworzy się zębina (SIRE 1994, 1995). Główną rolę w rozwoju łusek tych ryb odgrywa część osteogeniczna. W pierwszej fazie rozwoju łuski różnicują się tu komórki osteogeniczne tworzące płytkę kostną w skórze właściwej, która rozrasta się w kierunku nabłonka. W nabłonku różnicują się ameloblasty tworzące ganoinę. W końcu płytka kostna, zbudowana z izopedyń, zespała się z ganoiną.

W rozwoju łuski elastycznej nie powstaje zgrubienie nabłonka (SIRE i HUYSEUNE 2003). Pod błoną podstawną skupiają się komórki mezenchymatyczne, które tworzą dwie warstwy elasmoblastów (SIRE i AKIMENKO 2004). Komórki górnej warstwy zaczynają produkować płytkę zbudowaną z kolagenu, która szybko ulega wysyceniu substancją mineralną. Aktywność górnej warstwy elasmoblastów zanika, a w tym czasie dolne warstwy elasmoblastów dobudowują elasmodynę, w postaci kolejnych warstw powoli mineralizującego kolagenu (SIRE i HUYSEUNE 2003). Elasmoblasty powstają z brodawki odontogenicznej, co wskazuje, że elasmodyna prawdopodobnie jest formą zębiny, a nie izopedyń, jak wcześniej uważano. Na górnej powierzchni łuski, pokrytej nabłonkiem, okresowo odkładana jest warstwa graniczna. Przypuszczalnie materiał ten zawiera substancje pochodzące z nabłonka (SIRE i HUYSEUNE 2003).

Molekularne mechanizmy kierujące rozwojem łusek ryb są słabo poznane. Wiadomo, że gen sonic hedgehog (*shh*) ulega ekspresji w nabłonku ponad powstającymi łuskami danio pręgowanego (*Danio rerio*) i być może stanowi sygnał dla różnicowania się komórek mezenchymalnych w rozwoju łusek (SIRE i AKIMENKO 2004). Dodatkowo w kontroli rozwoju łusek u danio biorą udział czynniki sygnalizacyjne WNT, ektodysplazy-na (EDA) i fibroblastyczne czynniki wzrostu (FGF) (AMAN i współprac. 2018).

PODSUMOWANIE

Ogólny plan budowy łuski powstał już u wczesnych, paleozoicznych bezszczękowców, u których wytworzyła się specyficzna tkanka – zębina. Analiza rozwoju i budowy łusek w poszczególnych grupach ryb ujawnia hipotetyczny przebieg ewolucji łusek. Pierwotne

łuski powstawały z dwóch części: (i) osteogenicznej, tworzącej kostną płytkę u podstawy łusek oraz (ii) odontogenicznej, tworzącej zębinę i szkliwo. W efekcie powstawała gruba łuska, obecna m.in. u pierwotnych ryb kostnoszkieletowych i u współczesnego *Polypterus*. W linii ewolucyjnej jesiotrokształtnych (Acipenseriformes) i niszczukokształtnych (Lepisosteiformes) doszło do redukcji części odontogenicznej, w wyniku czego łuski tych ryb są zbudowane wyłącznie, lub w znaczącej części, z tkanki kostnej. Natomiast w linii ewolucyjnej Amiiformes i Teleostei, zanikowi uległa część osteogeniczna, a tym samym wyeliminowana została z łuski tkanka kostna. W niektórych liniach ewolucyjnych Teleostei, takich jak sumiki pancerne i ciernikowate, doszło do zaniku łusek elastycznych oraz do powstania *de novo* struktur kostnych w postaci tarczki i płytek, co zapewne było wynikiem zaniku części odontogenicznej i ponownego wyodrębnienia się części osteogenicznej. Przypuszczalnie, w najwcześniejszych etapach rozwoju każdej łuski gromadzą się komórki mezenchymalne, które ulegają wpływowi różnych czynników wzrostu, które z kolei indukują wchodzenie tych komórek na drogę różnicowania się w odontoblasty syntetyzujące zębinę, bądź w osteoblasty, tworzące tkankę kostną. Tak więc komórki o tym samym pochodzeniu poddane wpływom różnych czynników wzrostu tworzą odmienne struktury, a zmiany w ekspresji owych czynników prawdopodobnie odpowiadały za zmiany w strukturze łusek podczas ich ewolucji.

Streszczenie

Skóra wielu kręgowców tworzy struktury wzmacniające jej ochronę. Już paleozoiczne bezszczękowce były pokryte różnorodnymi łuskami lub pancerzami. Jednym ze składników tych struktur jest zębina, na powierzchni której odkładana była silnie zmineralizowana tkanka, tak zwany enameloid, a więc tkanka szkliwo-podobna. Zębina osadzona jest na kostnej podstawie. U współczesnych ryb chrzęstnoszkieletowych występują łuski plakoidalne, mające postać ząbków zbudowanych z zębiny pokrytej enameloidem i osadzonej na kostnej płytce. U wczesnych ryb kostnoszkieletowych po raz pierwszy powstało szkliwo. Najbardziej pierwotną łuskę wśród współczesnych ryb kostnoszkieletowych posiada wielopłetwiec. Jego łuska jest łuską ganoidalną, pokrytą wielowarstwowym szkliwem, zwanym ganoiną. Pod ganoiną znajduje się zębina, a pod nią elasmodyna i warstwa kości. W toku ewolucji tak grube łuski ulegały przekształceniu w cienkie łuski elastyczne, które występują m. in. u ryb doskonałokostnych. U kopalnych ryb mięśniopłetwych występowały łuski kosmoidalne pokryte kosminą, będącą systemem kanałów i porów w obrębie zębiny i szkliwa.

LITERATURA

- AMAN A. J., FULBRIGHT A. N., PARICHY D. M., 2018. *Wnt/β-catenin regulates an ancient signaling network during zebrafish scale development*. eLife 7, e37001.
- BEMIS W. E., NORTH CUTT R. G., 1992. *Skin and blood vessels of the snout of the Australian lungfish, Neoceratodus forsteri, and their significance for interpreting the cosmine of Devonian lungfishes*. Acta Zool. (Stockh.) 73, 115-139.
- BORGEN U. J., 1989. *Cosmine resorption structures on three osteolepid jaws and their biological significance*. Lethaia 22, 413-424.
- BURROW C. J., TURNER S., 1999. *A review of placoderm scales, and their significance in placoderm phylogeny*. J. Vertebr. Paleontol. 19, 204-219.
- BURROW C. J., TRINAJSTIC K., LONG J., 2012. *First acanthodian from the Upper Devonian (Frasnian) Gogo Formation, Western Australia*. Hist. Biol. 24, 349-357.
- DAVIT-BÉAL T., ALLIZARD F., SIRE J. Y., 2007. *Enameloid/enamel transition through successive tooth replacements in Pleurodeles waltl (Lissamphibia, Caudata)*. Cell Tissue Res. 328, 167-183.
- DENISON R. H., 1978. *Placodermi*. Gustav Fischer, Stuttgart.
- DONOGHUE P. C. J., ALDRIDGE R. J., 2001. *Origin of a mineralised skeleton*. [W:] *Major Events in Early Vertebrate Evolution: Palaeontology, Phylogeny, Genetics and Development*. AHLBERG P. E. (red.). Taylor & Francis, London, 85-105.
- DONOGHUE P. C. J., SANSOM I. J., 2002. *Origin and early evolution of vertebrate skeletonization*. Microsc. Res. Techn. 59, 185-218.
- DONOGHUE P. C. J., SANSOM I. J., DOWNS J. P., 2006. *Early evolution of vertebrate skeletal tissues and cellular interactions, and the canalization of skeletal development*. J. Exp. Zool. 306B, 278-294.
- FRIEDMAN M., BRAZEAU M. D., 2010. *A reappraisal of the origin and basal radiation of the Osteichthyes*. J. Vertebr. Paleontol. 30, 36-56.
- GRODZINSKI Z., 1978. *Pokrycie ciała*. [W:] SZARSKI H. (red.). *Anatomia porównawcza kręgowców*. PWN, Warszawa, 43-90.
- JANVIER P., ARSENAULT M., 2007. *The anatomy of Euphanerops longaevis Woodward, 1900, an anaspid-like jawless vertebrate from the Upper Devonian of Miguasha, Quebec, Canada*. Geodiversitas 29, 143-216.
- JANVIER P., THANH T. D., PHUONG T. H., 1993. *A new early Devonian galeaspid from Bac Thai Province, Vietnam*. Palaeontology 36, 297-309.
- KARATAJUTÉ-TALIMAA V., SMITH M. M., 2003. *Early acanthodians from the Lower Silurian of Asia*. Trans. R. Soc. Edinb. (Earth Sci.) 93, 277-299.
- MÄRSS T., 2001. *Andreolepis (Actinopterygii) in the Upper Silurian of northern Eurasia*. Proc. Est. Acad. Sci., Geol. 50, 174-189.
- MEUNIER F. J., 1980. *Les relations isopédine-tissu osseux dans le posttemporal et les écailles de la ligne latérale de Latimeria chalumnae (Smith)*. Zool. Scr. 9, 307-317.
- MEUNIER F. J., 1981. *'Twisted plywood' structure and mineralization in the scales of a primitive living fish, Amia calva*. Tissue Cell 13, 165-171.
- MEUNIER F. J., 1983. *Les tissus osseux des Osteichthyes Structure, genèse, croissance et évolution*. Université Paris 7, Thèse de Doctorat ès Sciences.
- MIYAKE T., VAGLIA J. L., TAYLOR L. H., HALL B. K., 1999. *Development of dermal denticles in skates (Chondrichthyes, Batoidea): patterning*

- and cellular differentiation. *J. Morphol.* 241, 61-81.
- NANCI A., 2003. *Enamel: Composition, formation and structure*. [W:] *Ten Cate's Oral Histology: Development, Structure, and Function*. Nanci A. (red.). Harcourt Health Sciences, St. Louis, 145-191.
- ØRVIG T., 1967. *Phylogeny of tooth tissues: evolution of some calcified tissues in early vertebrates*. [W:] *Structural and Chemical Organisation of Teeth*. Miles A. E. W. (red.). Academic Press, New York, 45-110.
- OSBORN J. W., 1981. *Dental Anatomy and Embryology*. Blackwell Scientific Publications, London.
- QU Q., HAITINA T., ZHU M., AHLBERG P. E., 2015. New genomic and fossil data illuminate the origin of enamel. *Nature* 526, 108-111.
- REIF W. E., 1982. Evolution of dermal skeleton and dentition in vertebrates. The odontode regulation theory. *Evol. Biol.* 15, 278-386.
- SANSOM I. J., SMITH M. P., SMITH M. M., 1996. Scales of thelodont and shark-like fishes from the Ordovician. *Nature* 379, 628-630.
- SCHULTZE H. P., 2016. Scales, Enamel, Cosmine, Ganoine, and Early Osteichthyans. *C. R. Palevol* 15, 83-102.
- SHU D. G., CONWAY MORRIS S., HAN J., ZHANG Z. F., YASUI K., JANVIER P., CHEN L., ZHANG X. L., LIU J. N., LI Y., LIU H. Q., 2003. Head and backbone of the Early Cambrian vertebrate *Haikouichthys*. *Nature* 421, 526-529.
- SIRE J. Y., 1989. The scales in young *Polypterus senegalus* are elasmoid: new phylogenetic implications. *Am. J. Anat.* 186, 315-323.
- SIRE J. Y., 1993. Development and fine structure of the bony scutes in *Corydoras arcuatus* (Siluriformes, Callichthyidae). *J. Morphol.* 215, 225-244.
- SIRE J. Y., 1994. A light and TEM study of non-regenerated and experimentally regenerated scales of *Lepisosteus oculatus* (Holostei) with particular attention to ganoine formation. *Anat. Rec.* 240, 189-207.
- SIRE J. Y., 1995. Ganoine formation in the scales of primitive actinopterygian fishes, lepisosteids and polypterids. *Connect. Tissue Res.* 32, 535-544.
- SIRE J. Y., HUYSSEUNE A., 2003. Formation of dermal skeletal and dental tissues in fish: a comparative and evolutionary approach. *Biol. Rev.* 78, 219-249.
- SIRE J. Y., AKIMENKO M. A., 2004. Scale development in fish: a review, with description of sonic hedgehog (*shh*) expression in the zebrafish (*Danio rerio*). *Int. J. Dev. Biol.* 48, 233-247.
- SIRE J. Y., KAWASAKI K., 2012. Origin and evolution of bone and dentin and of acidic secretory calcium-binding phosphoproteins. [W:] *Phosphorylated Extracellular Matrix Proteins of Bone and Dentin*. GOLDBERG M. (red.). Bentham Science Publishers, 3-60.
- SIRE J. Y., GÉRAUDIE J., MEUNIER F. J., ZYLBERBERG L., 1987. On the origin of ganoine: histological and ultrastructural data on the experimental regeneration of the scales of *Calamoichthys calabaricus* (Osteichthyes, Brachyopterygii, Polypteridae). *Am. J. Anat.* 180, 391-402.
- SIRE J. Y., DONOGHUE P. C., VICKARYOUS M. K., 2009. Origin and evolution of the integumentary skeleton in non-tetrapod vertebrates. *J. Anat.* 214, 409-440.
- WAINWRIGHT D. K., LAUDER G. V., 2017. Mucus matters: the slippery and complex surfaces of fish. [W:] *Functional Surfaces in Biology III*. GORB S., GORB E. (red.). Springer, Cham, 223-246.
- ZHU M., YU X., 2002. A primitive fish close to the common ancestor of tetrapods and lungfish. *Nature* 418, 767-770.

KOSMOS Vol. 70, 4, 625-635, 2021

RAFAL P. PIPEK

Department of Comparative Anatomy, Institute of Zoology and Biomedical Research, Jagiellonian University, 9 Gronostajowa Str., 30-387 Kraków, E-mail: rafal.piprek@uj.edu.pl

NATURAL HISTORY OF FISH SCALES - STRUCTURE, EVOLUTION AND DEVELOPMENT

Summary

The skin of many vertebrates forms structures, such as fish scales, that strengthen its protection. Palaeozoic jawless fishes were covered with a variety of scales or armor. One of the components of these structures is dentin. A strongly mineralized tissue, the enameloid, i.e. enamel-like tissue, is deposited on the dentin surface. The dentin is based on the bony plate. In modern cartilaginous fishes there are placoid scales in the form of teeth formed by dentine covered with enameloid, based on a bone plate. For the first time enamel appeared in the early bony fishes. The modern *Polypterus* has the most primitive scales among bony fishes. Its scale is of the ganoid type and is covered with a multi-layered enamel called ganoine. Underneath ganoine dentin is located and there is a bone plate at the base of the scales. In the course of evolution, such thick scales were transformed into thin elastic scales that occur among teleost fishes. The fossil sarcopterygian fishes had cosmoid scales covered with cosmin, which is a system of channels and pores within the dentin and enamel.

Keywords: ameloblast, cosmin, dentin, enamel, fish, ganoine, odontoblast, scale