

RAFAŁ P. PIPEK, IZABELA RAMS-POCIECHA, PAULINA C. MIZIA

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

HISTORIA NATURALNA OSTEODERM I INNYCH SKOSTNIEŃ ORAZ ZWAPNIEŃ SKÓRNYCH CZWORONOGÓW – STRUKTURA, ROZWÓJ, FUNKCJA I EWOLUCJA

POCHODZENIE OSTEODERM I ZWAPNIEŃ W SKÓRZE CZWORONOGÓW

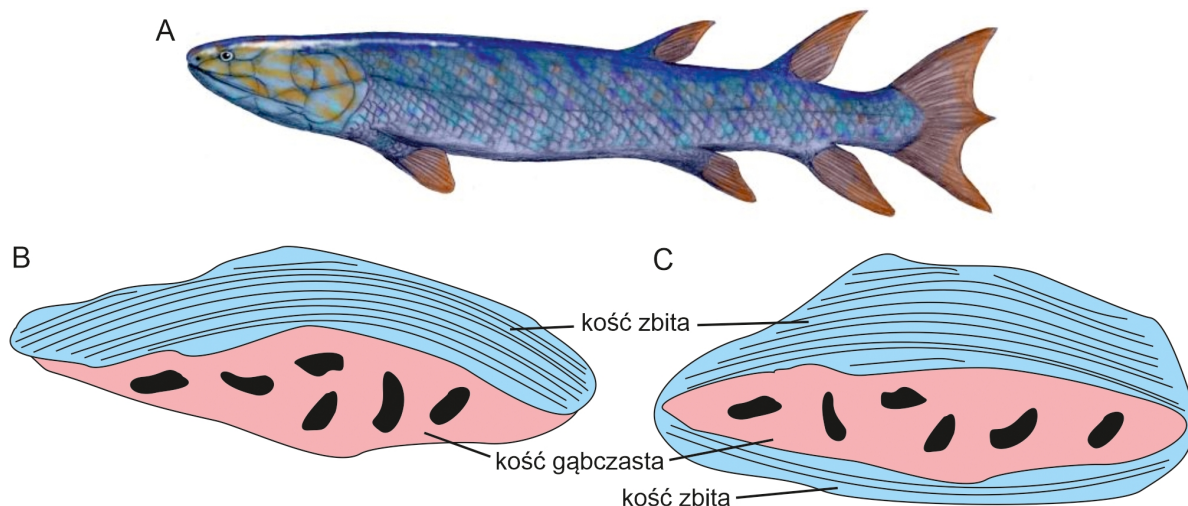
Wśród kręgowców istnieje znacząca różnorodność twardych struktur stanowiących ochronę ciała. Funkcje ochronne u nich pełnią kostne lub rogowe wytwory skóry. Twory kostne są wytworem skóry właściwej, a więc pochodzą z tkanki łącznej, podczas gdy twory rogowe powstają z naskórka, a więc tkanki nabłonkowej położonej na powierzchni ciała.

W wielu rejonach ciała kręgowców skóra właściwa wykazuje tendencje do tworzenia skostnień. W ten sposób powstaje *exoskeleton*, czyli tak zwany szkielet zewnętrzny, w skład którego wchodzi wiele kości czaszki o pochodzeniu skórnym, np. kości nosowe, szczękowe, czołowe i ciemieniowe, promienie płetw ryb kostnoszkieletowych, łuski ryb, żebra brzuszne (gastralnia) oraz skostnienia wspierające skórę zwane osteodermami.

Już u wczesnych, paleozoicznych kręgowców bezszczękowych, takich jak heterostraki, kostny pancerz pokrywający ciało był gruby i składał się z kilku warstw (DONOGHUE i współaut. 2006). Najgłębiej położona w skórze tkanka kostna pokryta była zębina (dentyna – zmineralizowany wytwór odontoblastów), a na powierzchni pancerza znajdował się najsilniej zmineralizowany, najtwardszy twór szkliwo-podobny (PIPEK 2021). Taki układ tkanek zachował się w budowie pierwotnych łusek ryb, jednak u większości współczesnych ryb łuski

są cieńsze i łżejsze, co jest wynikiem ich redukcji na drodze ewolucji.

Pierwsze czworonogi (Tetrapoda) pojawiły się w dewonie. Najstarsza znana skamieniałość czworonoga nazwanego *Parmastega aelidae* pochodzi z północno-zachodnich terenów Rosji i jest datowana na 372 mln lat temu (BEZNOSOV i współaut. 2019). Natomiast najstarsze ślady czworonogów zostały odkryte w kamieniołomie w Zachełmiu pod Kielcami i są datowane na około 390 mln lat (NIEDZWIEDZKI i współaut. 2010). Wczesne czworonogi były pokryte kostnymi łuskami, które odziedziczyły po swoich przodkach zaliczanych do tetrapodomorfów (Tetrapodomorpha), którzy wywodzili się z grupy ryb mięśniopłetwych (Sarcopterygii). Pierwotni przedstawiciele tej grupy ryb posiadali charakterystyczne, grube łuski kosmoidalne składające się z tkanki kostnej (izopedyna) pokrytej zębina i szkliwem tworzącymi specyficzny układ kanałów, przestrzeni i porów na powierzchni łuski, zwany kosminą (SIRE i współaut. 2009; PIPEK 2021). W linii ewolucyjnej prowadzącej do czworonogów, redukcji uległy wierzchnie warstwy łusek, zanikła zębina i szkliwo, a pozostała jedynie płytka kostna osadzona w skórze właściwej. Łuski *Eusthenopteron*, należącego do tetrapodomorfów, były już łuskami wyłącznie kostnymi i składały się z dwóch warstw: górna utworzona była z kości zbitej, a dolna z kości gąbczastej (ŘRVIK 1957) (Ryc. 1A, B). Wśród wczesnych czworonogów zanikowi uległy wierzchnie warstwy łusek (zębina i szkliwo), a zachowana tkanka kostna tworzyła płytki zwane osteo-



Ryc. 1. Pochodzenie osteoderm wczesnych czworonogów. A. Dewońska ryba trzonopłetwa *Eusthenopteron*, bliski krewny pierwszych czworonogów. B. Ciało *Eusthenopteron*, tak jak innych tetrapodomorfów i pierwszych czworonogów, pokryte było łuskami zbudowanymi z powierzchniowo położonej tkanki kostnej zbitej, pod którą znajdowała się tkanka kostna gąbczasta. C. Paleozoiczne czworonogi osiągające duże rozmiary pokryte były grubymi osteodermami, w których kość gąbczasta była od góry i spodu pokryta kością zbitą (źródło: A: Nobu Tamura, CC BY 2.5, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eusthenopteron_BW.jpg; B i C autor: R. Pipek).

dermami, ulokowane w skórze właściwej. Pierwsze czworonogi posiadały szkielet skórny właśnie w postaci licznych i grubych łusek kostnych. U kopalnych paleozoicznych płazów skórny, kostny szkielet bywał silnie rozwinięty, zwłaszcza w grupie Temnospondyli. Ich osteodermi miały różne rozmiary i grubość, były zbudowane z kości komórkowej lub bezkomórkowej i bywały obecne także u form larwalnych. U największych osobników, osteodermi były zbudowane z kości gąbczastej pokrytej od góry i spodu kością zbitą, zawierającą osteony i podlegającej przebudowie jak kości szkieletu (Ryc. 1C).

Osteodermi mogą mieć formę różnego rodzaju kości, np. kości splotowatej, a więc grubo-włóknistej, włóknisto-blaszkowatej, blaszkowatej lub niezmineralizowanej osseiny; mogą także zawierać szpik kostny w środku (VICKARYOUS i SIRE 2009). Wśród współczesnych i kopalnych czworonogów, odnaleziono je u przedstawicieli kilku rodzin płazów bezogonowych, u jaszczurek, krokodyli, dinozaurów i innych gadów naczelnych (*Archosauria*) z wyjątkiem ptaków i pterozaurów. U żółwi i wymarłych plakodontów osteodermi wchodziły w skład pancerza, a wśród ssaków występują jedynie u pancerników oraz odnaleziono je u wymarłych leniwców naziemnych i gliptodontów. U współczesnych płazów w skórze występują zwapnienia, czyli zmineralizowane twory. Ze względu na brak tkanki kostnej w ich obrębie nie są one klasyfikowane jako osteodermi, ale być może są ich pozostałościami.

ROZWÓJ OSTEODERM

Osteodermi powstają w skórze właściwej na późniejszym etapie rozwoju embrionalnego lub nawet dopiero u osobników młodocianych, gdy główne elementy szkieletu są już obecne. Skóra właściwa jest tkanką łączną i ma postać nagromadzenia włókien kolagenowych w obfitej substancji międzykomórkowej, wśród których rozmieszczone są fibroblasty. Pierwszym sygnałem rozwoju osteodermi jest miejscowe zagęszczenie włókien kolagenowych, a następnie stopniowe wapnienie (odkładanie fosforanu wapnia w substancji międzykomórkowej) postępujące odśrodkowo (VICKARYOUS i HALL 2008). Wśród zwapniałej substancji międzykomórkowej tworzącej się osteodermi rozmieszczone są komórki strukturą przypominające osteocyty, a więc komórki kości. W przeciwieństwie do rozwoju pozostałych kości skórnych, jak wiele kości czaszki, w rozwoju osteoderm nie dochodzi do wykształcenia komórek o morfologii osteoblastów, a więc komórek kościotwórczych, nie powstaje też osseina ani okostna (VICKARYOUS i HALL 2008). Gromadzenie w pierwszej kolejności kolagenu, który następnie ulega mineralizacji odpowiada metaplastycznemu typowi kostnienia (ang. *metaplastic ossification*).

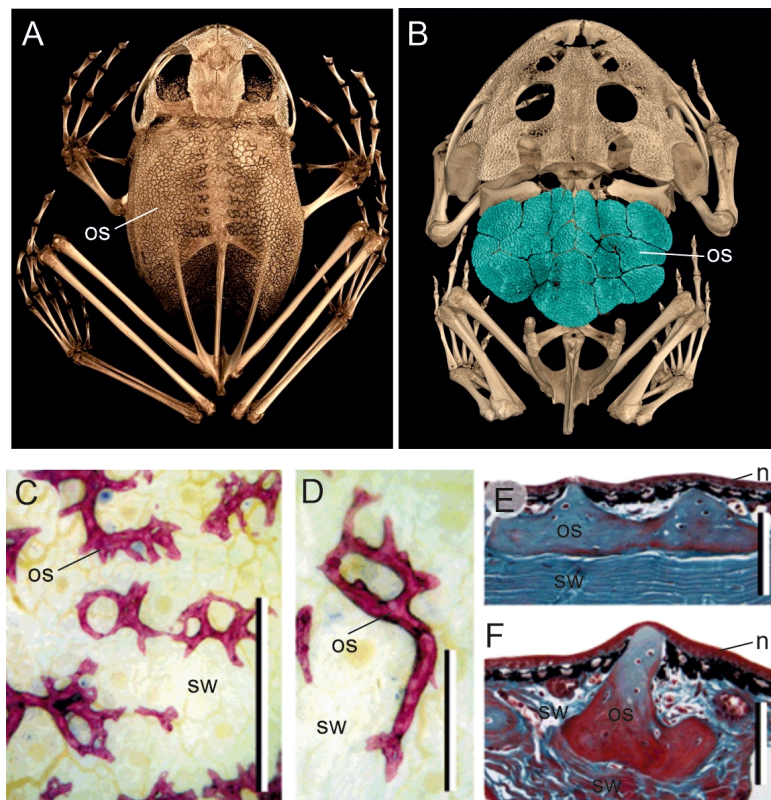
U niektórych zwierząt, jak pancerniki, osteodermi powstają w nieco odmienny sposób, przypominający bardziej rozwój kości skórnych czaszki. W tym przypadku pojawiają się komórki kościotwórcze (osteoblasty), które syntetyzują osseinę (organiczną substancję

międzykomórkową tkanki kostnej, zapewniającą kości elastyczność i wytrzymałość), która ulega zwapnieniu, a na powierzchni osteodermy tworzy się okostna (VICKARYOUS i HALL 2006). Jest to typ kostnienia na podłożu błoniastym (ang. *intramembranous ossification*). W każdym jednak przypadku w rozwoju osteoderm, podobnie jak w rozwoju innych kości skórnych, brak jest stadium chrzęstnego.

Młode osteodermy mają postać kości spłotowanej, która ulega unaczynieniu. Na powierzchni osteodermy odkładana jest kość zbita w postaci blaszek. Osteodermy nierównomiernie rosną podczas rozwoju zwierzęcia (TUCKER 1997; VICKARYOUS i SIRE 2009). W okresie wyższej temperatury i podczas pory wilgotnej wzrost osteodermy jest szybszy w związku z powstaniem grubszej warstwy tkanki kostnej. Natomiast w okresie niższej temperatury i w porze suchej tworzy się cieńsza warstwa zbitej i silnie zmineralizowanej kości. Liczba na przemian występujących pierścieni przyrostu osteoderm umożliwia określenie wieku zwierzęcia.

OSTEODERMY PŁAZÓW WSPÓŁCZESNYCH

Wśród współczesnych płazów bezogonowych (Anura) osteodermy występują w skórze przedstawicieli sześciu rodzin, takich jak: Ceratophryidae (np. roгатka, *Ceratophrys* z Ameryki Południowej), Hylidae (np. chwytnica, *Phyllomedusa* z Ameryki Środkowej i Południowej), Hemiphractidae (np. rzekotka wylęgarka, *Gastrotheca ovifera*, z Ameryki Południowej), Megophryidae (np. narożnica, *Megophrys*, z południowo-wschodniej Azji), Brachycephalidae z Ameryki Południowej, oraz niektóre drzewołazy (Dendrobatidae) z Ameryki Południowej (COPE 1868; GADOW 1901; TRUEB 1973; LYNCH 1982; RUIBAL i SHOEMAKER 1984; FABREZI 2006; VICKARYOUS i SIRE 2009). Osteodermy występują zazwyczaj na grzbietowej powierzchni głowy i tułowia tych płazów, a u *Phyllomedusa* także na brzuchu i kończynach (Ryc. 2A, C, D). Pojawiają się w pewnym czasie po metamorfozie. U większości płazów osteodermy są niewielkimi płytkami, o średnicy



Ryc. 2. Osteodermy u płazów bezogonowych (Anura). A. Osteodermy (os) *Gastrotheca weinlandii* z Ameryki Południowej, w obrazie tomografii komputerowej (CT). B. Osteodermy żaby rogatej (*Ceratophrys cranwelli*) z Ameryki Południowej, w obrazie CT. C, D. Osteodermy w skórze chwytnicy zwinnej (*Phyllomedusa bicolor*) z Ameryki Południowej, wybarwione alizaryną na kolor rubinowy. E, F. Przekrój poprzeczny przez skórę chwytnicy *Ph. bicolor* wybarwioną trichromem Massona; osteoderm (os), widoczne w obrębie powierzchniowej warstwy skóry właściwej (sw), tworzą kolczaste uwypuklenia pod naskórkiem (n). Skala: C, D = 0,25 mm; E, F = 100 μ m. (źródło: A, B: Daniel Paluh, Florida Museum of Natural History; C-F: Vickaryous i Sire 2009, doi:10.1111/j.1469-7580.2008.01043.x)

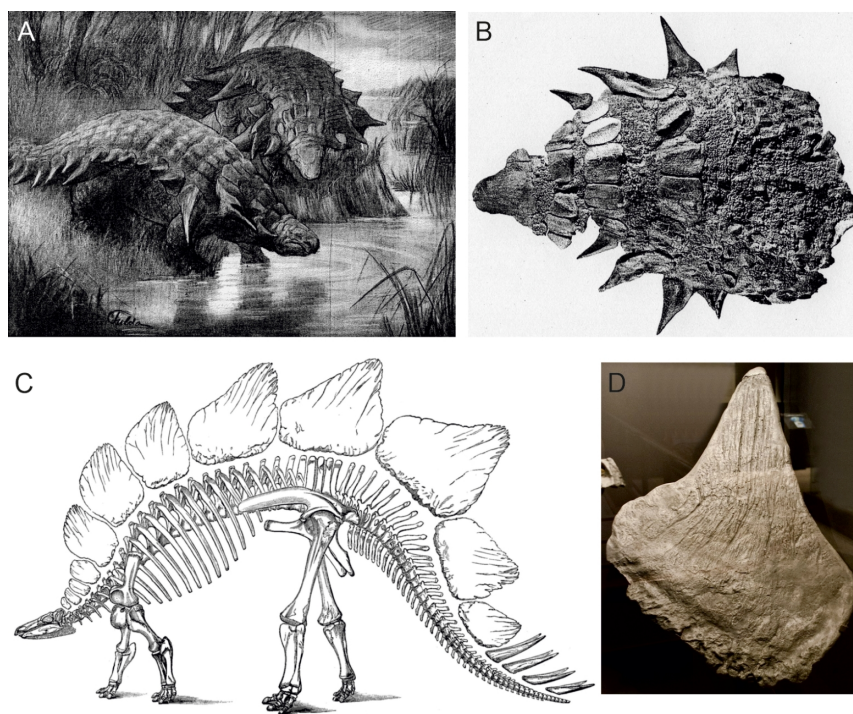
mniejszej niż 3 mm², położonymi w wierzchnich warstwach skóry właściwej, a więc tuż pod naskórkiem (Ryc. 2E, F). Jedynie u rogatki (*Ceratophrys*) występują grubsze osteodermi o powierzchni powyżej 3 mm², zajmujące niemalże całą grubość skóry właściwej (Ryc. 2B) (TRUEB 1973; LYNCH 1982; FABREZI 2006).

Osteodermi znaleziono także u wymarłego płaza *Celtes ibericus*, który pokrojem ciała przypominał salamandrę, ale nie jest zaliczany do żadnego z obecnie występujących rzędów płazów (McGOWAN i EVANS 1995). U współczesnych płazów ogoniastych i beznogich osteodermi nie występują.

OSTEODERMY ARCHOZAUROW

Osteodermi wykształciły się w wielu liniach ewolucyjnych archozaurów (Archosauria), czyli gadów naczelnych, w tym w kilku liniach dinozaurów. Przybierały różne formy, od drobnych kostnych płytek położonych w wierzchnich warstwach skóry właściwej, po duże płyty i kolce wystające z powierzchni ciała, zloka-

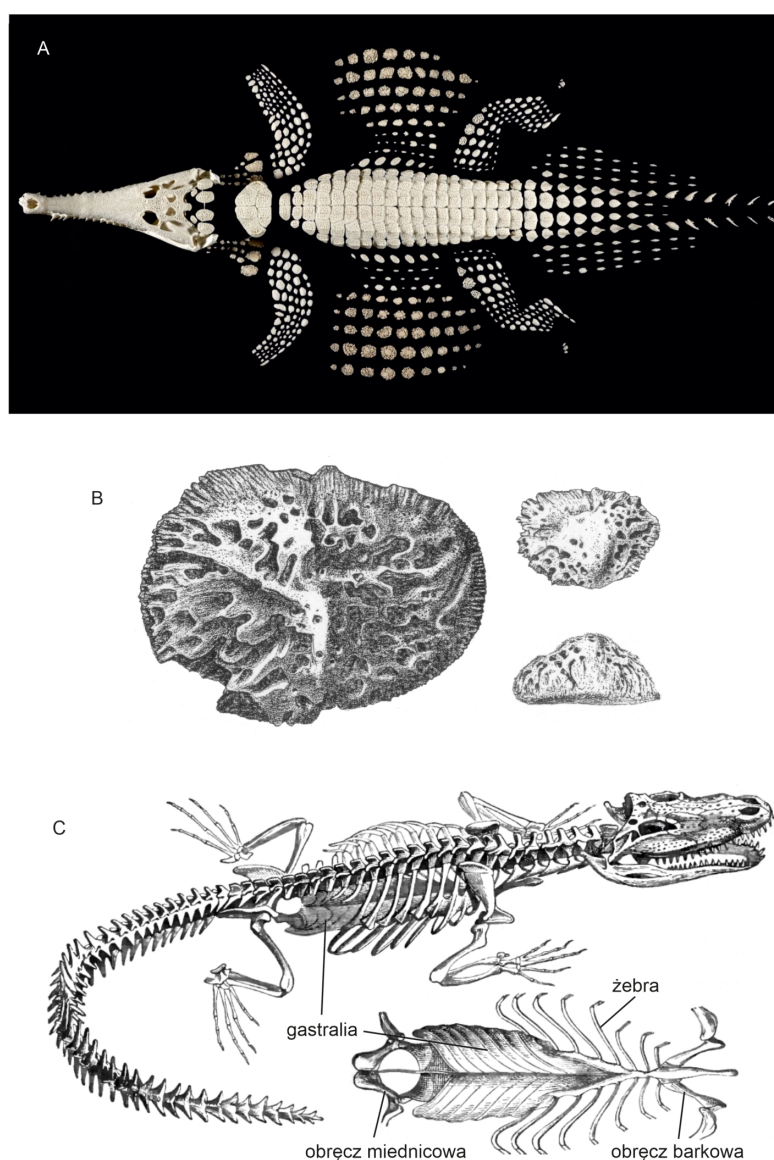
lizowane na grzbiecie, głowie i końcu ogona, jak u wielu dinozaurów ptasiomiednicznych, u których służyły do obrony i przypuszczalnie brały także udział w termoregulacji. Powierzchniową warstwę dużych osteoderm tworzyła tkanka kostna zbita, a wewnątrz znajdowała się tkanka kostna gąbczasta. Istnieją dowody wskazujące, że osteodermi, tworzące płyty lub kolce wystające ponad powierzchnię ciała, były pokryte zrogowaciałym naskórkiem (CHRISTIANSEN i TSCHOPP 2010). Należące do dinozaurów ptasiomiednicznych tyreofory (Thyreophora), czyli „nosiciele tarcz”, posiadały silnie wykształcone osteodermi w postaci tarcz, płyt, kolczug i kolców. W obrębie tej grupy wyróżnia się ankylozaury (Ankylosauria), czyli dinozaury pancerne, u których silnie rozwinięte osteodermi (płyty i kolce) tworzyły pokrycie grzbietowej powierzchni głowy, tułowia oraz ogona, a także stegozaury (Stegosauria), u których kostne płyty i kolce osadzone były na grzbietowej powierzchni ciała i na końcu ogona (HAYASHI i współaut. 2010; MAIDMENT i współaut. 2015) (Ryc. 3).



Ryc. 3. Osteodermi dinozaurów. A. Rysunek z 1922 roku przedstawiający parę ankylozaurów z gatunku *Edmontonia rugosidens*, zamieszkujących tereny Ameryki Północnej w okresie kredy. Ich ciała pokryte były pancerzem składającym się z osteoderm w postaci płyt i kolców. B. Rysunek skamieniałości pancerza *E. rugosidens*. C. Rysunek z 1891 roku przedstawiający szkielet dinozaura z gatunku *Stegosaurus ungulatus* (późna jura, Ameryka Północna); widoczne są osteodermi w postaci 12 kostnych płyt położonych na grzbiecie oraz 8 kolców osadzonych na ogonie. D. Osteodermia w postaci płyty kostnej z grzbietu stegozaura. (źródło: A. Fulda E.M. 1922, CC BY-SA 2.0, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Edmontonia_restoration.jpg; B. Matthew 1922; C. Marsh 1891; D. Evanson T., CC BY-SA 2.0 https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stegosaurus_dorsal_plate_-_Museum_of_the_Rockies_-_2013-07-08.jpg).

Mezozoiczne pterozaurowy, jak i wymarłe współczesne ptaki, są przykładami archozaurów nieposiadających osteoderm. Brak struktur kostnych w ich skórze jest związany z koniecznością zmniejszenia ciężaru ciała i przystosowania do lotu. U krokodyli, będących współczesnymi przedstawicielami archozaurów, występują osteoderm w postaci płytek kostnych skóry właściwej ułożonych pod łuskami rogowymi powstającymi ze zrogowiałego naskórka (Ryc. 4A, B). Specyficzne osteoderm występują także wewnątrz powiek krokodyli. Ochrona nie jest jedyną funkcją osteoderm. Osteoderm są strukturami unaczynionymi, dlatego mogą uczestniczyć w meta-

bolizmie i utrzymaniu homeostazy. Wykazano, że u krokodyli osteoderm pełnią rolę rezerwuaru soli wapnia dla utworzenia osłonek jajowych. Osteoderm samic bezpośrednio po złożeniu jaj wykazywały mniejszą gęstość tkanki kostnej wskazującą na niższą zawartość wapnia, w porównaniu z samicami przed złożeniem jaj (Dacke i współaut. 2015). Ponadto osteoderm uczestniczą w regulacji temperatury ciała przez szybsze nagrzewanie i ochładzanie się. Części ciała zawierające osteoderm szybciej się nagrzewają i szybciej ochładzają w porównaniu z częściami ciała niezawierającymi skostnień w skórze (Clarac i Quilhac 2019). Uważa się, że osteoderm krokodyli



Ryc. 4. Osteoderm i gastralia krokodyla. A. Osteoderm wyizolowane ze skóry krokodyla australijskiego (*Crocodylus johnsoni*). B. Osteoderm deinozucha (*Deinosuchus*) – kopalnego krokodyla (późna kreda, Ameryka Północna). C. Szkielet krokodyla z zaznaczonymi gastraliami. (źródło: A. Natural Sciences Collection, CC BY-SA 4.0, <https://g.co/arts/6jkv13dhLMydcGsv6>; B. Holland 1909; C. Lydekker 1879, zmienione).

zapobiegają także wystąpieniu kwasicy podczas przebywania w długotrwałym zanurzeniu, kiedy to wzrasta stężenie dwutlenku węgla w krwi, co doprowadza do obniżenia jej pH. Jony uwalniane z osteoderm działają buforująco i stabilizują pH krwi (JACKSON i współaut. 2003).

U krokodyli, podobnie jak u hatterii, wielu wymarłych płazów i gadów, występują gastralia, czyli żebra brzuszne (Ryc. 4C). Są to specyficzne skostnienia skórne położone w obrębie powłok brzusznych. Tak jak osteoderm, pochodzą one z kostnego pancerza wczesnych kręgowców. Gastralia powszechnie występowały u wczesnych czworonogów, które jako zwierzęta nieunoszące tułowia, ocierały swe masywne ciała o podłoże, przy czym żebra brzuszne stanowiły ochronę dla ich trzewi. Gastralia, tak jak osteoderm, zaczynają rozwijać się jako skostnienia skórne. Natomiast w przeciwieństwie do osteoderm, gastralia w późniejszym rozwoju zapadają się w głąb ciała i zespajają się z mięśniami brzucha (CLAESSENS 2004).

OSTEODERMY U LEPIDOZAUROW

Wśród współczesnych lepidozaurów (Lepidosauria) osteoderm występują jedynie u jaszczurek, a dodatkowo żebra brzuszne są obecne u hatterii. Weże i amfisbeny nie posiadają osteoderm. U jaszczurek znajdują się na grzbietowej powierzchni głowy i tułowia, a w rodzinie padalcowatych (Anguidae), scynkowatych (Scincidae), szyszkowcowatych (Cordylidae) i helodermowatych (Helodermatidae) na powierzchni całego ciała (GADOW 1901; LEVRAT-CALVIAC i ZYLBERBERG 1986; READ 1986; MAISANO i współaut. 2002; WILLIAMS i współaut. 2022) (Ryc. 5). Są zbudowane z kości blaszkowatej i zazwyczaj występuje jedna osteoderma pod jedną łuską rogową. U niektórych jaszczurek, jak gekony z rodzaju *Tarentola*, na powierzchni osteoderm znajduje się tajemniczy, silnie zmineralizowany element przypominający szkliwo, zwany osteodermią (Ryc. 6) (LEVRAT-CALVIAC i ZYLBERBERG 1986; WILLIAMS i współaut. 2022). Grube i silnie rozwinięte osteoderm, także pokryte szkliwo-podobną substancją, występują u obu obecnie żyjących gatunków heloderm (*Heloderma*) (MOSS 1969). Wspomniany rodzaj gekona i heloderm stanowią jedyny przypadek występowania substancji przypominającej szkliwo na powierzchni osteoderm u czworonogów.

Rozwój osteoderm jaszczurek przypomina rozwój tych struktur u krokodyli, a więc zachodzi na drodze metaplastji. Najpierw dochodzi do gromadzenia kolagenu w skórze właściwej, który ulega mineralizacji, następnie pojawia się kość splotowata, a na końcu kość zbity.

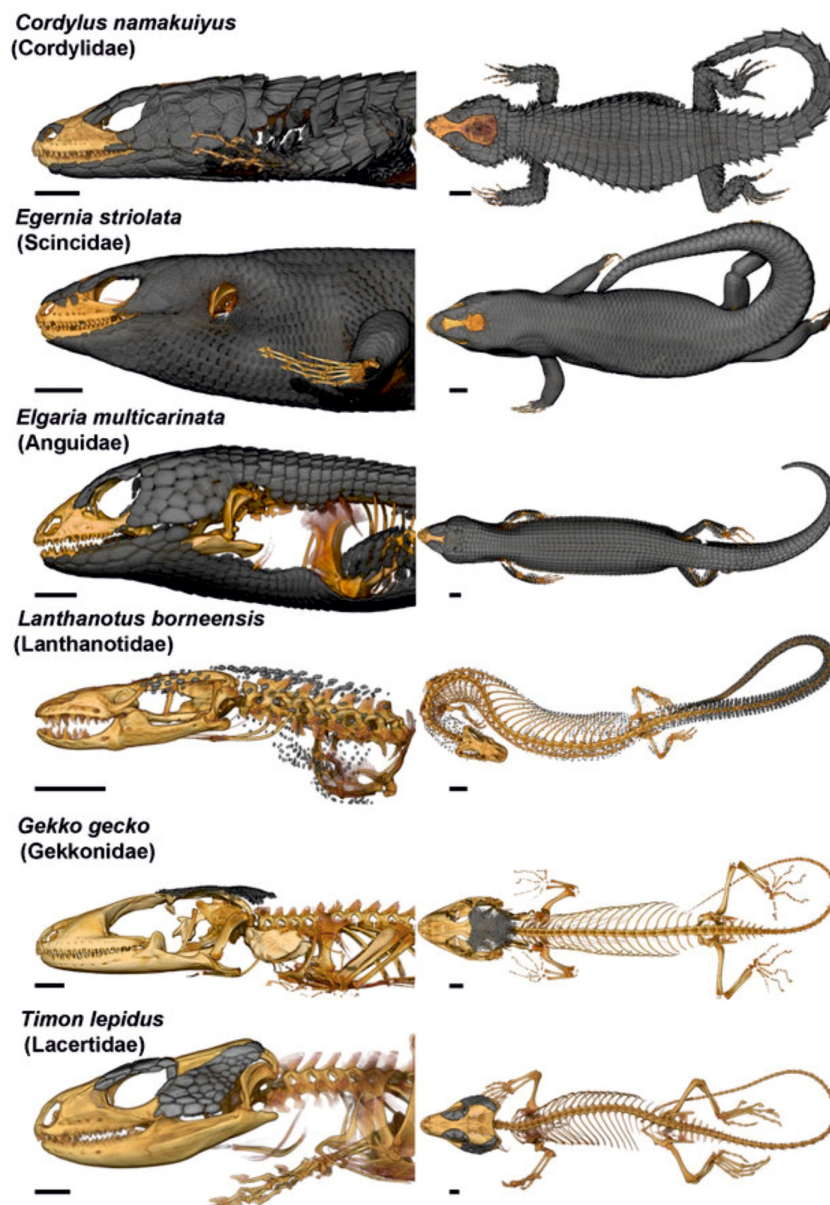
PANCERZ ŻÓŁWI

Żółwie wyróżniają się spośród pozostałych współczesnych gadów obecnością silnie rozbudowanego pancerza. Pierwsze żółwie, jak *Odon-tochelys* i *Proganochelys*, posiadające mniej lub bardziej zwarty pancerz, znane są z późnego triasu i ich szczątki datowane są na ok. 220 mln lat (LI i współaut. 2008). Jednak początki ewolucji szkieletu w kierunku tworzenia pancerza żółwi miały miejsce już w środkowym permie (ok. 260 mln lat temu) (DAY i współaut. 2013). Powstanie pancerza żółwi następowało poprzez spłaszczenie żeber, prowadzące do przekształcenia ich w płaskie blaszki, powstanie dodatkowych skostnień skórnych oraz stopniowe zespajanie się tych kości w pancerz. Dodatkowo kostne elementy pancerza pokryte są tarczkami utworzonymi przez rogowaciejący naskórek (Ryc. 7). U niektórych współczesnych żółwi, jak żółwiakowate (Trionychidae), miękkoskórek dwupazurzasty (*Carettochelys insculpta*) i żółw skórzasty (*Dermochelys coriacea*), pancerz jest wtórnie zredukowany, pokryty skórą, a plastron, jeżeli występuje, nie jest połączony z karapaksem.

Pancerz żółwi zbudowany jest z dwóch części: grzbietowa część to karapaks, a brzuszna to plastron. Karapaks i plastron składają się z około 50 elementów kostnych, przy czym część z nich powstaje przez przekształcenie elementów szkieletu wewnętrznego (kręgi i żebra), natomiast większość to skostnienia skórne (GILBERT i współaut. 2001) (Ryc. 7). W obrębie karapaksu kośćmi pochodzenia skórnego są płytki peryferyczne (*peripheralia*), a także płytka karkowa (*nuchale*) powstała ze skórnej kości skoblowej. Natomiast elementami karapaksu pochodzącymi ze szkieletu wewnętrznego są płytki rdzeniowe (*neuralia*), powstałe z elementów kręgów kręgosłupa, oraz płytki żebrowe (*costalia*), pochodzące z żeber (Ryc. 7). W obrębie plastronu płytka brzuszna przednia i tylna oraz płytka ogonowa powstały z żeber brzusznych (gastraliów); płytki obojczykowe (*epiplastron*) pochodzą z części obojczyków, natomiast płytka międzyobojczykowa (*entoplastron*) z kości międzyobojczykowej.

Wszystkie elementy pancerza żółwi powstają niezależnie, rosną w rozwoju, przekształcają się w płaskie struktury, aż zrastają się ze sobą, by utworzyć pancerz. Pancerz żółwia jest zatem wyjątkowym tworem, w którym doszło do silnego zespolenia się osteoderm ze szkieletem wewnętrznym. Poza pancerzem, dodatkowe osteoderm, zwane granikonami, wzmacniają powierzchnię karku, kończyn i ogona żółwi (BARRETT i współaut. 2002).

Osteoderm pancerza żółwi są podobne do osteoderm archozaurów. Zbudowane są z trzech warstw: dwie warstwy kości zbitej,

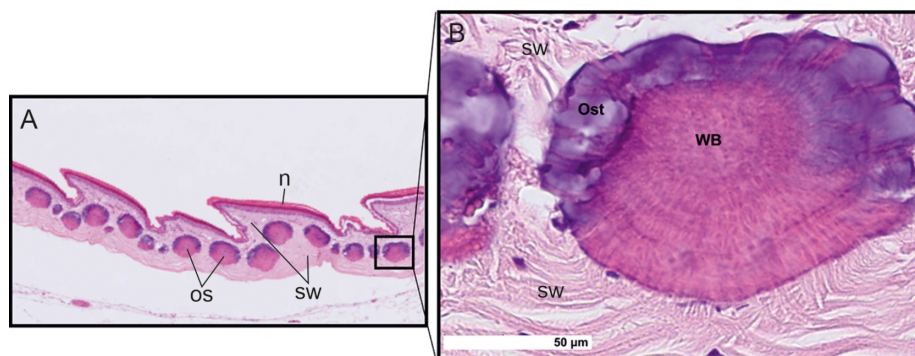


Ryc. 5. Osteodermy jaszczurek na tle szkieletu w obrazie tomografii komputerowej (CT). Osteodermy oznaczono kolorem czarnym, a elementy szkieletu brązowym. Stopień pokrycia ciała osteodermami jest bardzo różnorodny w zależności od gatunku. Najsilniej rozwinięte osteodermy, pokrywające całe ciało z wyjątkiem wierzchu głowy, szczęk i palców, występują u afrykańskiego szyszkowca (*Cordylus namakuius*). Podobnie większa część ciała pokryta osteodermami występuje u australijskiego scynka (*Egernia striolata*) i aligatorowca z rodziny padalcowatych (*Elgaria multicarinata*). U *Lanthanotus borneensis* z Borneo drobne osteodermy występują w okolicy szyi i ogona. Wśród gekonów (*Gekko gecko*) i jaszczurek właściwych (*Timon lepidus*) liczba osteoderm jest zredukowana i ograniczona do okolicy głowy. Skala = 5 mm. (źródło: A review of the osteoderms of lizards (Reptilia: Squamata). Biological Reviews (2022) 97(1):1-19 © 2022, CC BY-NC-ND 4.0, Williams C et al. Biological Reviews published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of Cambridge Philosophical Society).

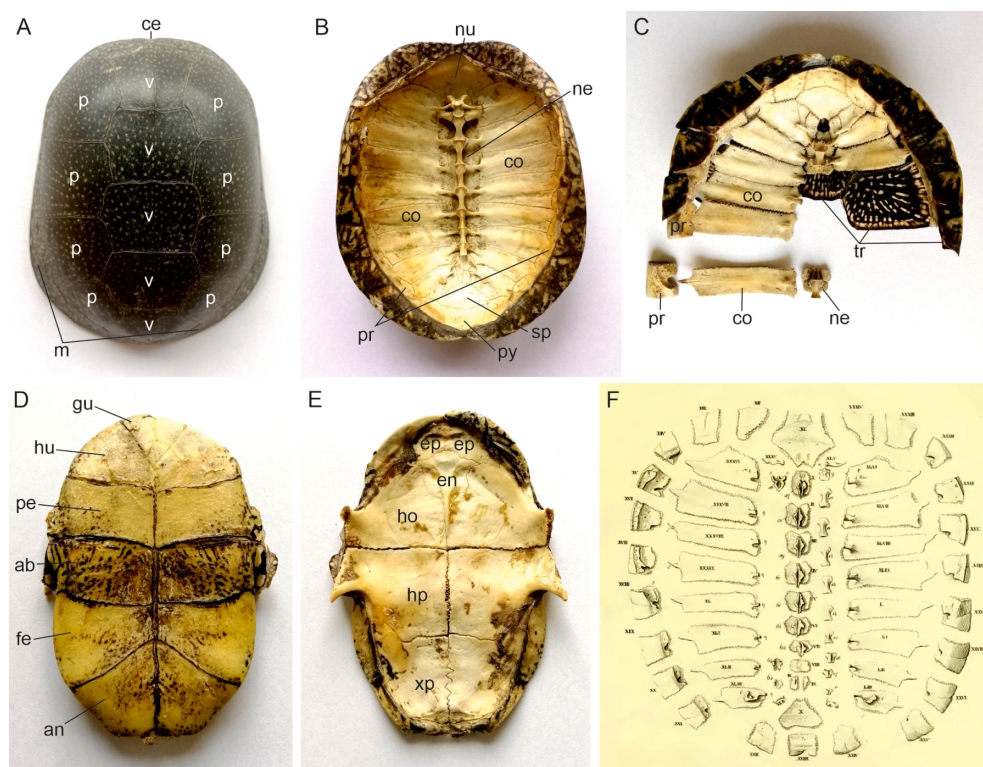
a pomiędzy nimi kość splotowata lub gąbczasta. Osteodermy archozaurów, podobnie jak jaszczurek, powstają w późniejszym rozwoju, jednak osteodermy żółwi zawiązują się wcześniej już podczas rozwoju zarodkowego, a proces ich rozwoju przebiega na drodze kostnienia na podłożu błoniastym.

PANCERZ PLAKODONTÓW

Plakodonty (Placodontia) to wymarłe, triasowe gady morskie z grupy płetwojaszczurów (Sauropterygia) (Ryc. 8). Najwcześniejsze znane skamieniałości plakodontów nie posiadają śladów pancerza. Pancerz ten pojawił się



Ryc. 6. Budowa histologiczna osteoderm jaszczurki z gatunku *Tarentola annularis*. A. Przekrój poprzeczny przez skórę pokazuje szereg osteoderm (os) rozmieszczonych pod naskórkiem (n) w obrębie skóry właściwej (sw). B. Powiększona osteodermia zbudowana jest z tkanki kostnej (WB), barwiącej się na kolor różowy, która od strony powierzchniowej pokryta jest warstwą osteoderminy (Ost), barwiącej się na kolor niebieski. Barwienie hematoksyliną i eozyną (źródło: A review of the osteoderms of lizards (Reptilia: Squamata). Biological Reviews (2022) 97(1):1-19 © 2022, CC BY-NC-ND 4.0, Williams C et al. Biological Reviews published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of Cambridge Philosophical Society).



Ryc. 7. Tarczki rogowe i płytki kostne pancerza żółwia błotnego (*Emys orbicularis*). A. Karapaks, czyli grzbietowa część pancerza, pokryta tarczkami rogowymi: v – tarczki kręgowe (*vertebralia* lub *vertebrals*); p – pleuralne (*pleuralia*), zwane czasami żebrowymi; m – brzeżne (*marginalia*); ce – tarczka szyjna (*cervicale*). B. Płytki kostne karapaksu widoczne od strony wewnętrznej: ne – płytki rdzeniowe (*neuralia*); co – żebrowe (*costalia*); pr – peryferyczne (*peripheralia*), zwane czasem żebrowymi; nu – płytka karkowa (*nuchale*), sp – nadogonowa (*suprapygale*); py – ogonowa (*pygale*). C. Elementy karapaksu z widocznymi trzema oddzielnymi częściami: płytka rdzeniowa (ne), żebrowa (co) i peryferyczna (pr); widoczne także oddzielone tarczki rogowe (tr). D. Tarczki rogowe pokrywające zewnętrzną powierzchnię plastronu, czyli brzusznej części pancerza żółwia: gu – tarczka gardłowa (*gularia*); hu – ramieniowa (*humeralia*); pe – piersiowa (*pectoralia*); ab – brzuszna (*abdominalia*); fe – udowa (*femorale*); an – analna (*anale*). E. Kostne płytki plastronu widoczne od strony wewnętrznej: ep – płytka obojczykowa (*epiplastron*); en – międzyobojczykowa (*entoplastron*); ho – przednia brzuszna (*hyoplastron*); hp – tylna brzuszna (*hypoplastron*); xp – ogonowa (*xiphoplastron*). F. Elementy karapaksu żółwia na rysunku BOJANUSA (1819). (A-E autor: R. Pipek).



Ryc. 8. Plakodont z rodzaju *Henodus* (późny trias, Niemcy). Pancerz plakodontów utworzony był przez osteodermę i miał około 1 metr średnicy. Tak jak u żółwia, składał się z karapaksu i plastronu, jednak tworzyły go liczniejsze elementy niż u żółwia (źródło: Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Henodus_chelyops_1.JPG).

dopiero u późniejszych form (SCHEYER 2007). Silnie rozwinięty pancerz skórny był z pewnością ciężki i utrudniał unoszenie się w wodzie, dlatego przypuszcza się, że plakodonty żyły w płytkich wodach. Pancerz plakodontów był utworzony z osteoderm, nielączących się z elementami szkieletu wewnętrznego, ponadto rozwijał się u osobników młodocianych, a więc po okresie rozwoju zarodkowego. Osteodermę tworzące pancerz plakodontów zbudowane były z tkanki kostnej zbitej otaczającej kość gąbczastą.

OSTEODERMY U SYNAPSYDÓW I SSAKÓW

Wśród gadów, które dały początek ssakom, a więc wśród gadów ssakokształtnych, zwanych także synapsydami (Synapsida), osteodermę były rzadkością; znaleziono je jedynie u dwóch gatunków pelikozaurów (*Varanops*) pochodzących z permu (REISZ i MODESTO 2007). Wśród współczesnych ssaków osteodermę występują jedynie u pancerników (Ryc. 9A). Znajdowano je także w skórze wymarłych olbrzymich leniwców naziemnych i gliptodontów (Ryc. 9B-E). Występowanie skostnień skórnych u ssaków jest ograniczone do rzędu szczerbaków (Xenarthra). Obecnie rząd ten został podzielony na dwa odrębne rzędy: pancernikowce (Cingulata),

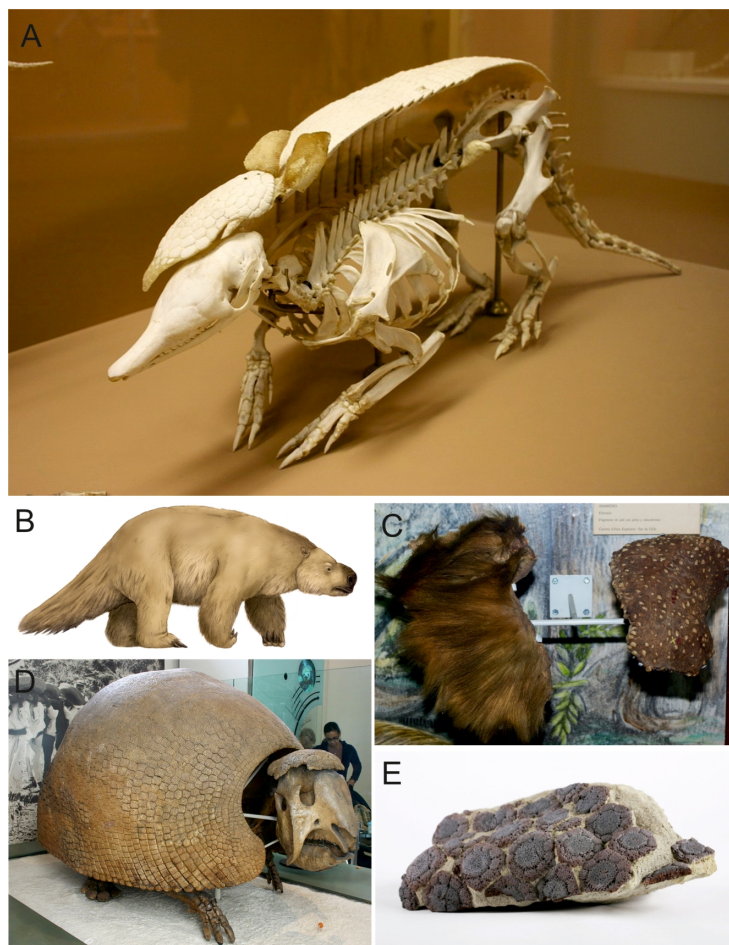
obejmujący pancerniki i wymarłe gliptodonty, oraz włoścacz (Pilosa), obejmujący leniwce i mrówkojady. U pancerników osteodermę pokrywają wierzch głowy, grzbiet i boki tułowia oraz ogon (VICKARYOUS i HALL 2006). Mają kształt prostokątny lub wielokątny i są ze sobą połączone stawowo, tworząc zwarty, lecz ruchomy pancerz. Zbudowane są z tkanki kostnej zbitej otaczającej skupisko tkanki kostnej gąbczastej położonej wewnątrz. U olbrzymich leniwców naziemnych, zamieszkujących tereny Ameryki Południowej w okresie plejstocenu, miały formę niewielkich skostnień w obrębie skóry właściwej i nie tworzyły pancerza (Ryc. 9B, C). Natomiast u gliptodontów, znanych także z plejstocenu z Ameryki Południowej, osteodermę tworzyły potężny i zwarty pancerz pokrywający tułów zwierzęcia, a mniejsze skupiska osteoderm pokrywały wierzch czaszki i ogon (Ryc. 9 D, E).

Rozwój osteoderm u pancerników przebiega odmiennie niż w przypadku osteoderm gadów. U pancerników w pierwszej kolejności pojawiają się skupiska komórek kościotwórczych (zwanych też osteogenicznymi lub osteoblastami), które syntetyzują osseinę, a więc kostną, niezmienioną macierz międzykomórkową, która ulega późniejszej mineralizacji (VICKARYOUS i HALL 2008). Taki typ tworzenia kości odpowiada kostnieniu na podłożu błoniastym, które przebiega także w przypadku rozwoju kości skórnych czaszki. Odmienny sposób rozwoju osteoderm gadów i pancerników wskazuje, że powstały one niezależnie w toku ewolucji.

ZWAPNIENIA I ŁUSKI SKÓRNE PŁAZÓW

W skórze czworonogów mogą odkładać się substancje mineralne, tworzące zwapnienia nieposiadające struktury tkanki kostnej. Zwapnienia takie opisano jedynie u płazów bezogonowych i beznogich i nie są one klasyfikowane jako osteodermę, mimo że być może powstały w toku ewolucji przez redukcję osteoderm (VICKARYOUS i SIRE 2009).

U wielu współczesnych płazów bezogonowych w obrębie skóry właściwej znajduje się cienka warstwa zmineralizowanej tkanki zwanej blaszką wapienną (łac. *lamina calcarea*) lub warstwą Ebertha-Kastschenki (Ryc. 10). Blaszkę tę można znaleźć u przedstawicieli rodzin Anura takich jak: ropuszkowate (Discoglossidae), grzebiuszkowate (Pelobatidae), Ceratophryidae, rzekotkowate (Hylidae), ropuchowate (Bufonidae), żaby wąskopyskie (Microhylidae), żabowate (Ranidae), drzewołazowate (Dendrobatidae), żaby neotropikalne (Leptodactylidae) (MUZII 1968; ELKAN 1976; SAMPSON i współaut. 1987; TOLEDO i JARED 1993; KATCHBURIAN i współaut. 2001; SCHWINGER i współaut. 2001;

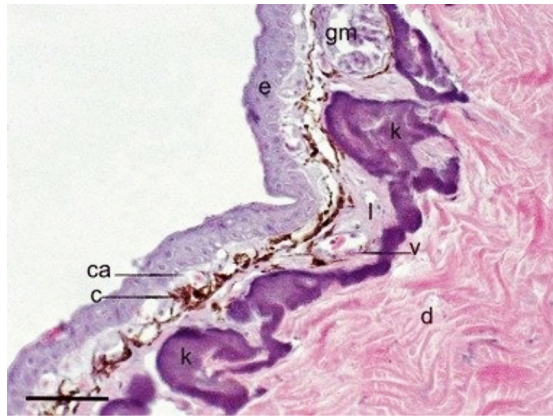


Ryc. 9. Osteodermy szczerbaków. A. Szkielet i osteodermy tworzące pancerz okrywający grzbietową powierzchnię tułowia i głowy pancernika dziewięciopaskowego (*Dasypus novemcinctus*), zamieszkującego obie Ameryki. B. Rysunek rekonstrukcji olbrzymiego leniwca kopalnego *Mylodon darwini*, który zamieszkiwał Amerykę Południową i wyginał ok. 10 200 lat p.n.e. C. Zmumifikowane fragmenty skóry kopalnego leniwca *Mylodon*; w lewym fragmencie widoczna sierść porastająca zewnętrzną powierzchnię skóry; w prawym fragmencie, od strony wewnętrznej widoczne osteodermy rozsiiane w skórze właściwej, nietworzące zwanego pancerza. D. Szkielet i pancerz gliptodonta, olbrzymiego pancernika kopalnego z gatunku *Panochthus frenzelianus* (plejstocen, Ameryka Południowa); osteodermy pokrywały jego głowę, tułów i ogon. E. Zrosnięte osteodermy pancerza gliptodonta z rodzaju *Propalaeohoplophorus* (źródło: A. Somma R., CC BY-SA 2.0, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Dasypus_skeleton.jpg; B. Concavenator, CC BY-SA 4.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=55062834>; C. Croft D., CC BY-NC-SA 2.0, <https://raftingmonkey.com/2017/09/25/sloth-bones-that-are-only-skin-deep/>; D. Somma R., CC BY-SA 2.0, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Panochthus_frenzelianus.jpg; E. Pemberton M., CC BY-SA 3.0, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:The_Childrens_Museum_of_Indianapolis_-_Glyptodon_scute.jpg).

MANGIONE i współaut. 2011). U tych dwóch ostatnich tworzy ziarniste struktury zwapniałe zwane dermolitami. Błazka wapienna dzieli skórę właściwą na dwie warstwy, ma charakter amorficznego nagromadzenia substancji mineralnej, nie zawiera kolagenu ani komórek. Nie jest zbudowana z tkanki kostnej. Produkowana jest przez komórki mezenchymatyczne skóry właściwej i występuje już u kijanek. Prawdopodobną funkcją błazki wapiennej jest ochrona przed utratą wody i uszkodzeniami, magazynowanie wapnia lub stanowi pozostałość po szkielecie skórnym przodków (TOLEDO

i JARED 1993; KATCHBURIAN i współaut. 2001; MANGIONE i współaut. 2011).

Płazy beznogie (Apoda) są jedynymi współcześnie żyjącymi płazami, które posiadają łuski skórne (Ryc. 11). Łuski te występują u wszystkich Apoda z wyjątkiem przedstawicieli rodziny Scolecomorphidae i Typhlonectidae, u których występują w zredukowanej formie lub zupełnie zanikły (ARUN i współaut. 2020). Łuski Apoda nie zawierają tkanki kostnej, a więc nie są osteodermami, natomiast są zbudowane z niezmineralizowanej płytki podstawnej składającej się z kolagenu, a na jej grzbie-



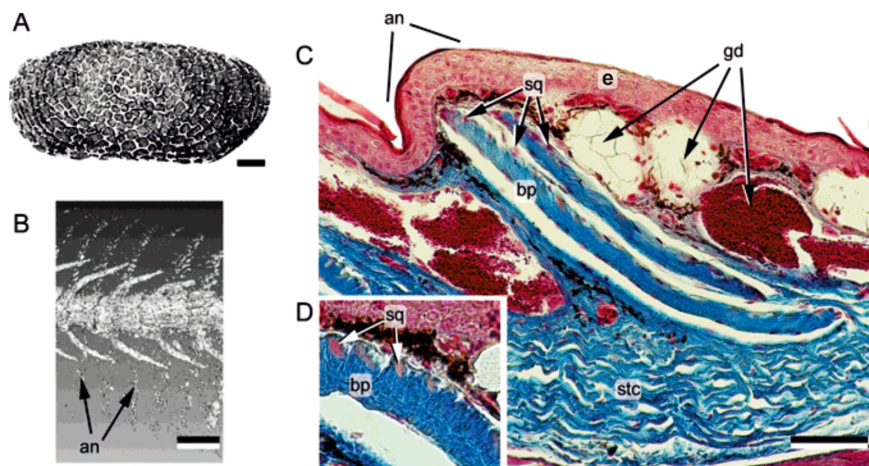
Ryc. 10. Przekrój histologiczny przez skórę grzbietu napastnicy *Lepidobatrachus llanensis*, płaza bezogonowego z rodziny Ceratophryidae, zamieszkującej Amerykę Południową, z widoczną blaszką wapienną Ebertha–Kastchenki (k); c, komórka barwnikowa; d, skóra właściwa – warstwa zbita; l, luźna skóra właściwa; e, naskórek; gm, gruczoł śluzowy; ca, v, naczynia krwionośne. Barwienie hematoksyliną i eozyną. Skala = 62,5 μm (źródło: MANGIONE i współaut. 2011).

towej powierzchni rozmieszczone są skupiska drobnych łuseczek (łac.. *squamulae*) zbudowane z kolagenu i substancji mineralnej (Ryc. 11A, C). Łuski Apoda są osłonięte torebką łącznotkankową i ułożone na kształt pierścienia przebiegającego wokół ciała. Nie wiadomo,

czy łuski Apoda powstały w ewolucji *de novo*, czy są zredukowanymi łuskami występującymi u przodków tych płazów. Na tle skostnień skórnych czworonogów wydają się wyjątkowe, przez co niejasna jest ich homologia z osteodermami. Większość płazów Apoda żyje w glebie, drażąc korytarze, tak więc obecność łusek w skórze może stanowić ochronę przed uszkodzeniami mechanicznymi.

PODSUMOWANIE

Osteoderm, jako skostnienia skórne, były obecne u pierwszych czworonogów, które pojawiły się w dewonie i były zredukowanymi łuskami odziedziczonymi po rybich przodkach. Tak więc obecność skostnień skórnych u czworonogów jest cechą plezjomorficzną. W kolejnych liniach ewolucyjnych osteoderm zanikały i pojawiały się *de novo* niezależnie co najmniej 5 razy. U pancerników, żółwi, wymarłych plakodontów utworzyły pancerz, a u krokodyli i hatterii przekształciły się w gastralia, czyli żebra brzuszne, które zagłębiły się wchodząc w kontakt z mięśniami brzucha. U wielu współczesnych płazów występują zmineralizowane struktury, jak na przykład blaszka wapienna, czy łuski skórne Apoda, które nie zawierają tkanki kostnej, więc nie są klasyfikowane jako osteoderm, ale być może powstały w wyniku redukcji osteoderm. Podsumowa-



Ryc. 11. Łuski w skórze płazów beznogich (Apoda). A. Łuska płaza beznogiego z widocznymi licznymi, drobnymi łuseczkami nieregularnie rozmieszczonymi na grzbietowej powierzchni. B. Fragment szkieletu i łusek w skórze gruboskórca meksykańskiego *Dermophis mexicanus* (Dermophiidae) w obrazie tomografii komputerowej (CT). Widoczne liczne, drobne łuski rozmieszczone w formie pierścienia (an) opasujących tułów. C. Przekrój histologiczny przez skórę południowoamerykańskiego gatunku *Caecilia thompsoni* (Caeciliidae) w barwieniu trichromem Malloryego. W obrębie powierzchniowej warstwy skóry właściwej, tuż pod naskórkiem (e), pomiędzy gruczołami skórnymi (gd), widoczne są dwie łuski w postaci niebiesko barwiących się płytek podstawnych (bp) zbudowanych z kolagenu; łuski te ułożone są w pierścienie (an), a na powierzchni łusek znajdują się liczne, drobne, zmineralizowane łuseczki (sq), zabarwione na kolor czerwony; pod łuskami znajduje się głębsza, zbita warstwa skóry właściwej (stc), zbudowana z gęsto upakowanych włókien kolagenu. D. Powiększenie łuseczek (sq) położonych na grzbietowej powierzchni płytki podstawnej łuski (bp). Skala: A = 200 μm , B = 2 mm, C = 100 μm . (źródło: VICKARYOUS i SIRE 2009).

nie dotychczasowej wiedzy na temat osteoderm i pozostałych skostnień i zwapnień skórnych przedstawiono w Tabeli 1.

Nowsze badania pokazują, że funkcją osteoderm, a także innych skostnień skórnych i zwapnień, jest nie tylko ochrona, ale biorą one także udział w termoregulacji, co dotyczy głównie gadów, a także stanowią rezerwuarny jonów potrzebnych dla utrzymania homeostazy niektórych procesów, jak na przykład utrzymanie prawidłowego pH płynów ustrojowych.

Osteoderm, jako struktury zanikające i pojawiające się w różnych liniach ewolucyjnych, stanowią ciekawy przedmiot badań nad ewolucją mechanizmów kontrolujących rozwój. Ich badania mogą pomóc zrozumieć, w jaki

sposób struktury raz utracone mogą powstać w ewolucji raz jeszcze. Istnieje uniwersalny mechanizm molekularny, w którym czynniki wzrostu, takie jak białka morfogenetyczne kości (BMP), fibroblastyczne czynniki wzrostu (FGF), czy białka *wingless* (WNT) indukują powstanie kości w danym miejscu (ARBOLEYA i CASTAÑEDA 2013). Wyzwolenie ekspresji tych czynników w danym miejscu doprowadza do powstania tkanki kostnej. Molekularny mechanizm różnicowania się tkanki kostnej wydaje się stosunkowo prosty i pokazuje to w jaki sposób jego wyzwolenie lub zahamowanie w danym miejscu odpowiada za pojawianie się i zanikanie osteoderm kręgowców w przeciągu kilkudziesięciu milionów lat.

Tabela 1. Skostnienia i zwapnienia* skórne czworonogów.

Grupa zwierząt	Rodzaj skostnienia	Rozmieszczenie	Budowa	Rozwój
Wczesne czworonogi	Osteoderm	Łuski rombów na grzbietowej i brzusznej powierzchni ciała	Kość zbita zawierająca komórki	Nieznany
Płazy bezogonowe (Anura)	Osteoderm	Powierzchnia grzbietowa ciała przedstawicieli 6 rodzin	Kość zbita zawierająca komórki	Przypuszczalnie metaplazja (bezpośrednia mineralizacja tkanki łącznej)
	*Błaszka wapienna czyli warstwa Ebertha-Kastschenki	Cienka warstwa w skórze właściwej u przedstawicieli wielu rodzin	Bezkomórkowa i bezkolagenowa warstwa zmineralizowanych proteoglikanów	Przypuszczalnie tworzona przez fibroblasty skóry właściwej
Płazy beznogie (Apoda)	*Łuski skórne	Cienkie blaszki rozmieszczone w postaci pierścieni u przedstawicieli większości rodzin Apoda	Cienkie niezmineralizowane blaszki kolagenowe, na których położone są silnie zmineralizowane łuseczki	Rozwój nieznany, przypuszczalnie rozwój podobny do powstawania łusek Teleostei
Archozaury (Archosauria): krokodyle i dinozaury	Osteoderm	Głównie skóra grzbietu i powieki	Kość komórkowa, na powierzchni zbita pokrywająca kość gąbczastą	Metaplazja (bezpośrednia mineralizacja tkanki łącznej)
	Żebra brzuszne (gastralja)	Skóra brzucha archozaurów, ale także hat-terii i paleozoicznych płazów	Kość komórkowa	Kostnienie na podłożu błoniastym
Lepidozaury (Lepidosauria): jaszczurki	Osteoderm	Głównie skóra grzbietu	Kość komórkowa, zazwyczaj dwuwarstwowa, u podstawy kość zbita, na powierzchni kość splotowata i osteoderminalna	Rozwój niejasny, być może metaplazja i kostnienie na podłożu błoniastym
Żółwie (Testudines)	Osteoderm	Elementy kostne pancerza	Kość komórkowa, na powierzchni zbita pokrywająca kość gąbczastą	Kostnienie na podłożu błoniastym
Plakodonty (Placodontia)	Osteoderm	Elementy kostne pancerza	Kość komórkowa, na powierzchni zbita pokrywająca kość gąbczastą	Rozwój nieznany, prawdopodobnie kostnienie na podłożu błoniastym
Szczerbaki (Xenarthra)	Osteoderm	Grzbietowa powierzchnia ciała pancerników oraz wymarłych olbrzymich leniwców i gliptodontów	Kość komórkowa, na powierzchni zbita pokrywająca kość gąbczastą	Kostnienie na podłożu błoniastym

Streszczenie

W skórze przedstawicieli kilku grup czworonogów występują twarde struktury mające postać skostnień, zwanych osteodermami, lub postać zwapnień. Osteoderm były już obecne w skórze pierwszych czworonogów, które pojawiły się w dewonie. Podczas ewolucji osteoderm uległy zanikowi w wielu liniach ewolucyjnych. Utraciły je węże, amfisybeny, pterozaurowie i ptaki oraz większość płazów i ssaków. Pojawiły się także *de novo* co najmniej pięć razy wśród owodniowców. Osteoderm obecne są u przedstawicieli sześciu rodzin płazów bezogonowych, gdzie występują głównie na grzbietowej stronie ciała. Wspierają również skórę krokodyli i jaszczurek. Były wysoko rozwinięte, również u ankylozaurów i stegozaurów, czyli w dwóch liniach dinozaurów. Wchodzi w skład pancerza żółwi i wymarłych plakodontów. Wśród synapsydów osteoderm występowały u dwóch permskich gatunków, a wśród ssaków tylko u pancerników oraz wymarłych leniwców naziemnych i gliptodontów. Poza skostnieniami w skórze niektórych czworonogów obecne są zwapnienia, takie jak blaszka wapienna u płazów bezogonowych oraz łuski skórne u płazów beznogich. Jednak struktury te nie są tkanką kostną i dlatego nie są klasyfikowane jako osteoderm. Analiza porównawcza ujawnia, że osteoderm są plezjomorficzną cechą czworonogów, a więc odziedziczoną po rybich przodkach, a ich utrata i ponowne pojawianie się w ewolucji sprawia, że osteoderm są wartościowym przedmiotem badań nad ewolucyjną plastycznością.

LITERATURA

- ARBOLEYA L., CASTAÑEDA S., 2013. *Osteoimmunology: the study of the relationship between the immune system and bone tissue*. *Reumatol. Clin.* 9, 303-315.
- ARUN D., SANDHYA S., AKBARSHA M. A., OOMMEN O. V., DIVYA L., 2020. *An insight into the skin glands, dermal scales and secretions of the caecilian amphibian Ichthyophis beddomei*. *Saudi J. Biol. Sci.* 27(10), 2683-2690.
- BARRETT P. M., CLARCK J., BRINKMAN D. B., CHAPMAN S. D., ENSOM P. C., 2002. *Morphology, histology and identification of the 'granicones' from the Purbeck Limestone Formation (Lower Cretaceous: Berriasian) of Dorset, southern England*. *Cretac. Res.* 23, 279-295.
- BEZNOSEV P. A., CLACK J. A., LUKSEVIČS E., RUTA M., AHLBERG P. E., 2019. *Morphology of the earliest reconstructable tetrapod Parmastega aelidae*. *Nature* 574 (7779), 527-531.
- BOJANUS L. H., 1819. *Anatome studinis Europaeae. Impensis Auctoris, Vilnae*.
- CHRISTIANSEN N. A., TSCHOPP E., 2010. *Exceptional stegosaur integument impressions from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming*. *Swiss J. Geosci.* 103, 163-171.
- CLAESSENS L., 2004. *Dinosaur gastralia: Origin, morphology, and function*. *J. Vertebr. Paleontol.* 24, 89-106.
- CLARAC F., QUILHAC A., 2019. *The crocodylian skull and osteoderms: A functional exaptation to ectothermy?* *Zoology* 132, 31-40.
- COPE E. D., 1868. *An examination of the Reptilia and Batrachia by the Orton Expedition to Ecuador and the Upper Amazon, with notes on other species*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 20, 96-140.
- DACKE C. G., ELSEY R. M., TROSCLAIR P. L., SUGIYAMA T., NEVAREZ J. G., SCHWEITZER M. H., 2015. *Alligator osteoderms as a source of labile calcium for eggshell formation*. *J. Zool.* 297, 255-264.
- DAY M., RUBIDGE B., ALMOND J., JIRAH S., 2013. *Biostratigraphic correlation in the Karoo: The case of the Middle Permian parareptile Eumotosaurus*. *S. Afr. J. Sci.* 109, 1-4.
- 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.
- ELKAN E., 1976. *Ground substance: an anuran defense against desiccation*. [W:] *Physiology of the Amphibia*. LOFTS B. (red.). Academic Press, New York, 101-110.
- FABREZI M., 2006. *Morphological evolution of Ceratophryinae (Anura, Neobatrachia)*. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 44, 153-166. DOI:10.1111/j.1439-0469.2005.00349.x
- GADOW H., 1901. *Amphibia and Reptiles*. [W:] *Cambridge Natural History*. Hafner Publishing Company, New York.
- GILBERT S. F., LOREDO G. A., BRUKMAN A., BURKE A. C., 2001. *Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution*. *Evol. Dev.* 3, 47-58.
- HAYASHI S., CARPENTER K., SCHEYER T. M., WATABE M., SUZUKI D., 2010. *Function and evolution of ankylosaur dermal armor*. *Acta Palaeontol. Pol.* 55 (2), 213-228.
- HOLLAND W. J., 1909. *Deinosuchus hatcheri, a new genus and species of crocodile from the Judith river beds of Montana*. *Ann. Carnegie Mus.* 6, 281-294.
- JACKSON D. C., ANDRADE D. V., ABE A. S., 2003. *Lactate sequestration by osteoderms of the broad-nose caiman, Caiman latirostris, following capture and forced submergence*. *J. Exp. Biol.* 206, 3601-6.
- KATCHBURIAN E., ANTONIAZZI M. M., JARED C., FARIA F. P., SOUZA SANTOS H., FREYMUILLER E., 2001. *Mineralized dermal layer of the Brazilian tree-frog Corythomantis greeni*. *J. Morphol.* 248, 56-63.
- LEVRAT-CALVIAC V., ZYLBERBERG L., 1986. *The structure of the osteoderms in the Gekko: Tarentola mauritanica*. *Am. J. Anat.* 176, 437-446.
- LI C., WU X. C., RIEPPEL O., 2008. *An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China*. *Nature* 456, 497-501.
- LYDEKKER R., 1879. *The Royal Natural History*. Volume V. Frederick Warne and Co, London and New York.
- LYNCH J., 1982. *Relationships of the frogs of the genus Ceratophrys (Leptodactylidae) and their bearing on hypotheses of Pleistocene forest refugia in South America and punctuated equilibrium*. *Syst. Zool.* 31, 166-179.
- MAIDMENT S. C., BRASSEY C., BARRETT P. M., 2015. *The postcranial skeleton of an exceptionally complete individual of the plated dinosaur Stegosaurus stenops (Dinosauria: Thyreophora) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming, U.S.A.* *PLoS ONE* 10(10):e0138352.
- MAISANO J. A., BELL C. J., GAUTHIER J. A., ROWE T., 2002. *The osteoderms and palpebral in Lanthanotus borneensis (Squamata: Anguimorpha)*. *J. Herpetol.* 36, 678-682.

- MANGIONE S., GARCIA G., CARDOZO O. M., 2011. *The Eberth-Katschenko layer in three species of ceratophryines anurans (Anura: Ceratophryidae)*. Acta Zool. 92, 21–26.
- MARSH O. C., 1891. *Restoration of Stegosaurus*. Am. J. Sci. XLII, 179–181.
- MATTHEW W. D., 1922. *A superdreadnaught of the animal world—the armoured dinosaur Palaeoscincus*. Nat. Hist. 22, 333–342.
- MCGOWAN G., EVANS S. E., 1995. *Albanerpetontid amphibians from the Cretaceous of Spain*. Nature 373, 143–145.
- MOSS M. L., 1969. *Comparative histology of dermal sclerifications in reptiles*. Acta Anat. 73, 510–533.
- MUZH E. O., 1968. *Dermal calcifications of anurans: their composition and ultrastructure*. Les Tissus Calcifiés. Fifth European Symposium of Société d'édition d'enseignement supérieur, 377–382.
- NIEDZWIEDZKI G., SZREK P., NARKIEWICZ K., NARKIEWICZ M., AHLBERG P. E., 2010. *Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland*. Nature 463, 43–48.
- ŘRUVIG T., 1957. *Remarks on the vertebrate fauna of the Lower Upper Devonian of Escuminac Bay, P.Q., Canada, with special reference to the porolepiform crossopterygians*. Ark. Zool. 10, 367–426.
- PIPREK R. P., 2021. *Historia naturalna łusek ryb – budowa, ewolucja i rozwój*. Kosmos. 70, 625–635.
- READ R., 1986. *Osteoderms in the Lacertilia: an investigation into the structure and phylogenetic implications of dermal bone found under the skin of lizards*. Ph.D. Thesis, Department of Biological Sciences, California State University, Fullerton, CA, 142.
- REISZ R. R., MODESTO S. P., 2007. *Heleosaurus scholtzi from the Permian of South Africa: a varanopid synapsid, not a diapsid reptile*. J. Vertebr. Paleontol. 27, 734–739.
- RUIBAL R., SHOEMAKER V., 1984. *Osteoderms in anurans*. J. Herpetol. 18, 313–328.
- SAMPSON H. W., CANNON M. J., DAVIS R. W., 1987. *The calcified amorphous layer of the skin of Bufo marinus (Amphibia: Anura)*. J. Zool. 213, 63–69.
- SCHEYER T. M., 2007. *Skeletal histology of the dermal armor of Placodontia: the occurrence of 'postcranial fibro-cartilaginous bone' and its developmental implications*. J. Anat. 211, 737–753.
- SCHWINGER G., ZANGER K., GREVEN H., 2001. *Structural and mechanical aspects of the skin of Bufo marinus (Anura, Amphibia)*. Tissue Cell. 33, 541–547.
- SIRE J. Y., DONOGHUE P. C., VICKARYOUS M. K., 2009. *Origin and evolution of the integumentary skeleton in non-tetrapod vertebrates*. J. Anat. 214(4), 409–40.
- TOLEDO R. C., JARED C., 1993. *The calcified dermal layer in anurans*. Comp. Biochem. Physiol. A 104, 443–448.
- TRUEB L., 1973. *Bones, frogs, and evolution*. [W:] Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research on Major Problems. VIAL L. (red.). University of Missouri Press, Columbia, MO, 65–132.
- TUCKER A. D., 1997. *Validation of skeletochronology to determine age of freshwater crocodiles (Crocodylus johnstoni)*. Mar. Freshwater Res. 48, 343–51.
- VICKARYOUS M. K., HALL B. K., 2006. *Osteoderm morphology and development in the nine-banded armadillo, Dasypus novemcinctus (Mammalia, Xenarthra, Cingulata)*. J. Morphol. 267, 1273–1283.
- VICKARYOUS M. K., HALL B. K., 2008. *Development of the dermal skeleton in Alligator mississippiensis (Archosauria, Crocodylia) with comments on the homology of osteoderms*. J. Morphol. 269, 398–422.
- VICKARYOUS M. K., SIRE J. Y., 2009. *The integumentary skeleton of tetrapods: origin, evolution, and development*. J. Anat. 214(4), 441–64.
- WILLIAMS C., KIRBY A., MARGHOUB A., KÉVER L., OSTASHEVSKAYA-GOHSAND S., BERTAZZO S., MOAZEN M., ABZHANOV A., HERREL A., EVANS S. E., VICKARYOUS M., 2022. *A review of the osteoderms of lizards (Reptilia: Squamata)*. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 97(1), 1–19.

KOSMOS Vol. 71, 4, 435-449, 2022

RAFAŁ P. PIPEK, IZABELA RAMS-POCIECHA, PAULINA C. MIZIA

*Department of Comparative Anatomy, Institute of Zoology and Biomedical Research, Jagiellonian University, Gronostajowa 9,
30-387 Kraków, Poland, E-mail: rafal.piprek@uj.edu.pl***NATURAL HISTORY OF OSTEODERMS AND OTHER OSSIFIED AND CALCIFIED SKIN STRUCTURES IN TETRAPODS
– STRUCTURE, DEVELOPMENT, FUNCTION, AND EVOLUTION****Summary**

The skin of many tetrapods is supported by bone structures termed osteoderms. Osteoderms were present in the skin of the first tetrapods that appeared in the Devonian, and were inherited after their fish ancestors. During evolution, osteoderms were lost in many tetrapod lineages. They also appeared *de novo* several times, for examples, at least five times in amniotes. Osteoderms are present in six families of anuran amphibians, where they are located mainly on the dorsal side of the body. Bony structures also support skin of crocodiles and lizards. Osteoderms were highly developed also in ankylosaurs and stegosaurs, as two lineages of dinosaurs. Skin bones also form the turtle carapace and the armor of extinct placodonts. Among synapsids, osteoderms were present in two Permian species, and among mammals only in extant armadillos and extinct glyptodonts and ground sloths. Osteoderms were lost in such tetrapods as snakes, amphisbaenians, pterosaurs and birds, and most of amphibians and mammals. Osteoderms probably gave rise to gastralium, i.e. the abdominal ribs present in crocodiles, tuatara and many extinct amphibians and reptiles, that protect the guts from damage. In addition to osteoderms, in the skin of many modern amphibians, calcifications, such as lamina calcarea and dermal scales in Apoda, are present. Such calcifications do not contain bone tissue and therefore are not classified as osteoderms, but may have developed through their reduction. Comparative analysis reveals that osteoderms are a plesiomorphic feature of tetrapods, and their loss and reappearance make osteoderms a suitable subject of studies on evolutionary plasticity.

Keywords: osteoderm, lamina calcarea, dermal scales, bone, vertebrate, crocodile, turtle, lizard, armadillo, reptile, amphibia