

# Paleoniski Jeziora Karatau – żywe skamieniałości czasów jurajskich

Roksana Socha

**Z**nakomita większość dzisiejszych kręgowców zamieszkuje środowiska wodne. Na pierwszy rzut oka nie wydaje się to wcale zaskakujące, jeśli weźmiemy pod uwagę że ponad połowa dzisiejszych kręgowców to ryby, a większość naszej planety zajmują oceany. Rzeczywiście zamieszkuje w nich aż 60% znanych gatunków ryb. Oceany gromadzą 97% całej wody na naszej planecie, co oznacza, że na pozostałe 40% gatunków ryb przypada około 1% wód słodkich (należy bowiem odjąć jeszcze np. wodę uwięzioną w lodowcach).

Za tę niezwykle dysproporcję odpowiada najliczniejsza dziś grupa ryb – cienkołuskie (Teleostei), która przeważa liczbą gatunków morskich nad innymi rybami, natomiast zupełnie zdominowała środowiska słodkowodne. Jedynie wyjątkowo możemy spotkać w wodach słodkich ryby chrzęstnoszkieletowe (Chondrichthyes). Z ich długiej historii udokumentowanej w zapisie kopalnej wiemy, że jeszcze w erze mezozoicznej zamieszkiwały one środowiska słodkowodne. Dzisiejsze ryby chrzęstnoszkieletowe występują licznie jedynie w morzach. Ryby dwudyszne (Dipnoi) do dziś zamieszkują wody słodkie łądów południowej półkuli, i znamy już tylko 3 rodzaje przynależne do tej grupy, jednak wiemy że były one szerzej rozpowszechnione w dawnych epokach. W mezozoiku stanowiły dość pospolity składnik fauny kręgowcowej każdego słodkowodnego zbiornika, a oprócz tego miały także swoich morskich przedstawicieli. Nie spotkamy także już dziś w wodach słodkich celakantów (Actinistia), choć znajdujemy je jeszcze w mezozoicznych osadach słodko- i słonowodnych. Jedyny żyjący gatunek reprezentujący tę grupę, *Latimeria chalumnae*, wybrał dawno

temu typowo morską niszę i zamieszkuje wybrzeża Oceanów Indyjskiego i Spokojnego. Gatunek ten jest chyba najsłynniejszą żywą skamieniałością wśród ryb. Jej wymarli krewni to łącznie około 80 gatunków celakantów znanych z paleozoiku oraz z mezozoiku. Jej odkrycie, w pierwszej połowie ubiegłego wieku, było ogromnym zaskoczeniem ponieważ ostatnie ze znanych kopalnych celakantów pochodzą z kredy. Nie zachował się żaden ślad ich bytności w wodach słodkich i słonych trzeciorzędu i czwartorzędu. Dopiero żywa *Latimeria* obaliła pogląd o wymarciu tej grupy około 75 mln lat temu, tj. na długo przed końcem kredy. Jej konserwatywna anatomia pozwala bez wahania rozpoznać podobieństwo do jej kopalnych krewnych mimo upływu czasu.

## Reliktowe ryby wód słodkich

Porównywalną konserwatywnością anatomii cechują się również pewne słodkowodne ryby promieniopłetwe (Actinopterygii). Ta grupa reprezentowana jest dziś głównie przez ryby cienkołuskie, oraz ich nielicznych odległych krewnych, którym poświęcimy tu więcej uwagi. Do ryb promieniopłetwych zaliczamy także wszystkich ich wymarłych krewnych i przodków, począwszy od ryb ganoidowych. To właśnie do nich swoją anatomią nawiązują słodkowodni krewni Teleostei – amia, niszczuki, jesiotry i wielopłetwce. Wszystkie te ryby ewoluują tak długo jak i ryby cienkołuskie, jednak każda z nich zachowała w swojej anatomii pewne nie zmienione od wieków cechy swoich odległych mezozoicznych przodków. Szczególnie konserwatywne okazują się być okrywające ich ciało łuski, a także

Zinaida Gorizdro-Kulczycka (1884–1949),  
docent Uniwersytetu  
Petersburskiego, twórczyni  
i profesor katedry  
paleontologii Pierwszego  
Środkowo-Azjatyckiego  
Uniwersytetu w Taszkencie,  
w 1925 roku z mężem inż.  
Antoniego Kulczyckim  
wyjechała do Warszawy,  
gdzie opracowywała  
dewońskie ryby Gór  
Świętokrzyskich (przed  
wojną na Uniwersytecie  
i w Państwowym Instytucie  
Geologicznym, po wojnie  
w Muzeum Ziemi)

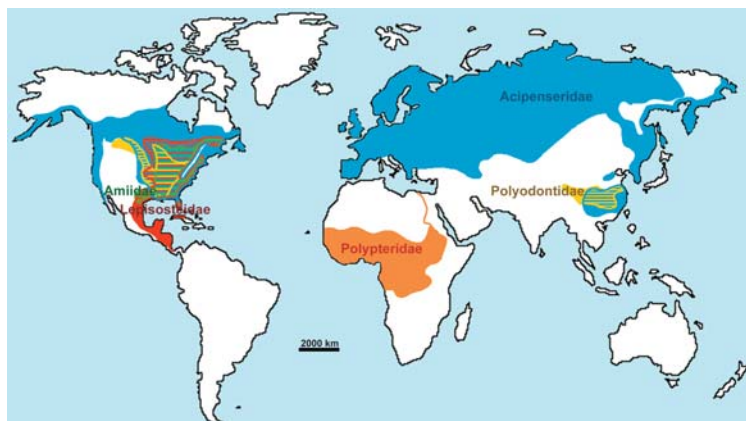


szczególności budowy czaszki i szkieletu osiowego. Znany z podręczników schemat ukazujący homologiczną budowę łuski ryby chrzęstnoszkieletowej oraz zęba człowieka pozwala uzmysłowić sobie, że w istocie zęby musieliśmy odziedziczyć po naszych pradawnych rybich przodkach – są ewolucyjnie zmienionymi łuskami. Podczas gdy w linii prowadzącej do czworonogów konserwatywny plan budowy łuski pozwolił na jej diametralną zmianę funkcji, u pozostałych ryb funkcjonalnie trwał niezmienny, a właściwie trwa do dziś. Łuski ganoidowe o romboidalnym kształcie, okryte emalią (szkliwem), tradycyjnie nazywanym ganoiną stanowią wspólną cechę wszystkich ryb promieniopłetwych, i to właśnie z nich wywodzą się delikatne cykoidalne i ktenoidalne łuski Teleostei. W niezminionej postaci przetrwały u afrykańskich wielopłetwców (rodzaje *Polypterus* i *Erpetoichthys*) oraz u amerykańskich niszczuk (*Lepisosteus* i *Atractosteus*). Mają je także, generalnie bezłuskie, jesiotry, u których drobne łuski mogą występować na wsparciu ogona. Typowych ganoidowych łusek brak u amii. Jej okrągłe i cienkie łuski, tak jak łuski Teleostei utraciły emalię.

Pierwotną cechą budowy kręgosłupa Actinopterygii jest asymetria ogona, z mięsistym wsparciem płetwy ogonowej zawierającym strunę grzbietową. W pierwotnej postaci ta niesymetryczność w budowie płetwy ogonowej przetrwała tylko u jesiotrów (Acipenseriformes) natomiast asymetryczność płetw niszczuk (Lepisosteidae) i amii (Amiidae), uwidacznia się tylko w budowie szkieletu, bo rąbek płetwy zatracił wcięcie i ma zarys symetryczny. Daje się u nich zauważyć jedynie drobne mięsiste wsparcie po grzbietowej stronie ogona.

Pierwotność czaszki dzisiejszych ganoidów wyraża się przede wszystkim w masowności i ścisłemu zestawieniu kości skórnych. Jedynie u jesiotrów podległy one daleko posuniętej redukcji podobnie jak u ryb cienkołuskich. Wszystkie Acipenseriformes wykazują bowiem rzadkie wśród ryb ganoidowych przystosowanie do odżywiania się drobnymi organizmami bentosowymi i planktonem natomiast niszczuki, amie i wielopłetwce zachowały do dziś po swych drapieżnych przodkach zdolność dźwignienia puszeki mózgu podczas rozwierania szczęk.

Wszystkie te ryby mają zdolność do oddychania powietrzem atmosferycznym. Płuca są pierwotną cechą ryb kostnoszkieletowych



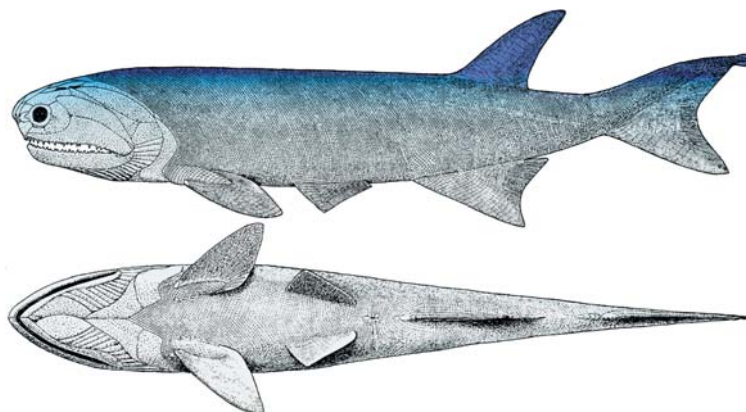
(Osteichthyes) grupujących ryby promieniopłetwe razem z pokrewnymi im dwudysznymi oraz trzonopłetwymi, a także z rybimi przodkami czworonogów. Wyjątkiem są tu znów jesiotry związane z przydennymi, głębokimi wodami oraz wszystkie ryby cienkołuskie, których przodek utracił możliwość oddychania powietrzem połykanym z powierzchni wody. Zdolność ta pojawiła się powtórnie w kilku liniach Teleostei, jednak żadne z nich nie mają już płuc homologicznych naszym narządom oddechowym.

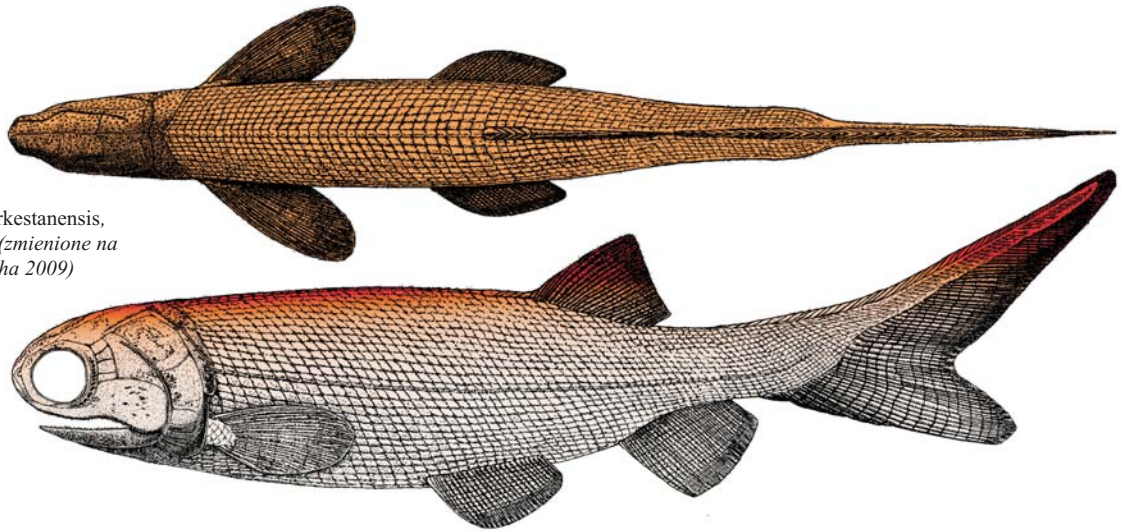
Oddychanie tlenem atmosferycznym jest niewątpliwą zdobyczą ewolucyjną zwierząt żyjących w środowisku słodkowodnym. Wszystkie dzisiejsze ganoidy zamieszkują właśnie te podatne na zmiany temperatury i wahania stężeń zbiorniki, gdzie wymiana gazowa za pomocą skrzelii bywa okresowo utrudniona. Wyjątkiem wśród tych prymitywnych ryb są znów jesiotry, które poza okresem rozrodczym, podejmują wędrówki do wód słonych. Z zapisu kopalnego wiemy jednak, że przodkowie amii i niszczuk zamieszkiwali morza.

Dzisiejsze ganoidy niewiele różnią się od swych mezozoicznych przodków, wykazują ponadto wiele cech podobnych innym grupom ryb, dowodząc ich wspólnego pochodze-

*Rozmieszczenie dzisiejszych ryb ganoidowych; wielopłetwców i niszczuk, bliskich im Chondrostei oraz amii (na podstawie Berra 2001)*

*Cheirolepis trailli ze sławnego jeziornego stanowiska kopalnego Sandwick Fish Bed na Orkadach (późny eifel), najstarsza ryba promieniopłetwa znana z kompletnych okazów zachowanych w środowisku wielkiego dewońskiego jeziora Orkadów, prawdopodobnie analogicznym do jurajskiego jeziora Karatau (na podstawie Pearson & Westoll 1979)*





*Pteroniscus turkestanensis*,  
rekonstrukcja (zmienione na  
podstawie Socha 2009)



*Pteroniscus turkestanensis*,  
typowy spłaszczony z boków  
okaz znaleziony w ciemnych  
łupkach stanowiska Aulie  
odpowiadających maximum  
rozwoju zbiornika  
jeziornego

*Pteroniscus turkestanensis*,  
okaz spłaszczony częściowo  
grzbietobrzusnie

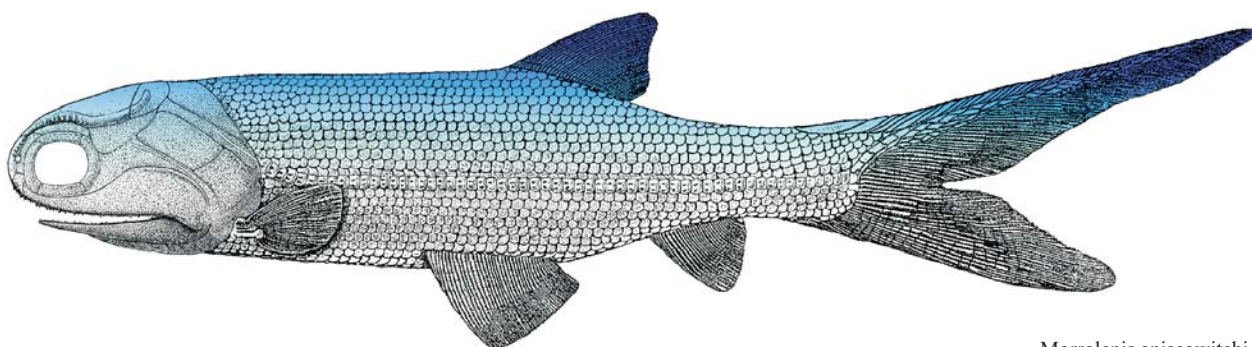


nia. Większość z nich znana jest równie dobrze, jeśli nie lepiej, ze skamieniałości – dziś będąc żywymi skamieniałościami, o zredukowanej liczbie gatunków (amia), czy ograniczonym do refugium występowaniu (niszczuki, wielopłetwce). Tej definicji żywej skamieniałości uciekają jedynie po raz kolejny jesiotry, które dziś są znacznie bardziej zróżnicowane niż w przeszłości i, mimo że nieporównywalnie mniej liczne niż dominujące Teleostei, przeżywają właśnie swój rozkwit. Jedynie konserwatywna anatomia po-

zwala na nadawanie im statusu żywych skamieniałości. Stosunkowo najbliżsi Teleostei wydają się być mezozoiczni przodkowie amii. Nieodległe z nią spokrewnione są także niszczuki, choć rozwikłanie ich wzajemnych pokrewieństw ewolucyjnych utrudnia relatywnie krótki zapis kopalny tej grupy. Najstarsze niszczuki znane są bowiem dopiero z dolnej kredy. Jeszcze krótszy zapis kopalny mają wielopłetwce, ich najstarsi kopalni przedstawiciele pochodzą z końca kredy. Najdłuższą poznaną historię ewolucyjną mają jesiotry, ich bezdyskusyjni przodkowie pochodzą z wczesnej jury. Paleozoiczni przodkowie wszystkich tych zwierząt pozostają więc ciągle nierozpoznani, albo brakuje nam zapisu kopalnego z początków ich różnicowania się.

## Początki ryb ganoidowych

Właściwe dzisiejszym żywym skamieniałościom cechy – ganoinowa powłoka łusek, sztywna budowa okryw czaszki i asymetria ogonowej części szkieletu osiowego – uformowały się już w początkach ewolucji ryb kostnoszkieletowych. Romboidalne ganoidowe łuski miała najstarsza, znana z niemal pełnego szkieletu ryba kostnoszkieletowa *Guiyu oneiros* z późnego syluru Chin. Jej anatomia zawiera w sobie mieszankę cech wczesnych przedstawicieli wszystkich grup ryb kostnoszkieletowych, a nawet innych bardziej prymitywnych żuchwoców. Generalny budowa czaszki sugeruje, że należy ona do gałęzi ewolucyjnej ryb trzonopłetwych i dwudysznych, jednakże np. kości wieczkowe, zbliżają ją do ryb ganoidowych. Kolce płetwowe obecne przed każdą z nich



Morrolepis aniscowitchi,  
rekonstrukcja (zmienione na  
podstawie Socha 2009)

są zaś dziedzictwem po chrzęstnoszkieletowym przodku.

Typowy dla ryb ganoidowych pokrój ciała miała najstarsza znana z dewonu ryba promieniopłetwa *Cheirolepis*. Już w permie możemy obserwować różnicowanie się ryb ganoidowych, odchodzenie od pierwotnego drapieżnego trybu życia i zajmowanie przez nie różnych nisz pokarmowych. Pod silną presją ewolucyjną znalazły się możliwości kinematyczne czaszki, w materiale kopalnym obserwujemy jak sukcesywnie zwiększa się ruchomość i dokonują się związane z tym zmiany w architekturze kości skórnych okrywających puszkę mózgową. Z drugiej strony przez cały paleozoik trwają w niewiele zmienionej postaci nektoniczne drapieżniki, takie jak późnopermska *Palaeoniscum*, pospolita w łupku miedzionośnym przedpola Sudetów, która dała nazwę rzędowi klasycznych ryb ganoidowych, czyli Palaeonisci (dziś zwykle określanemu jako Palaeonisciformes).

Rozluźnianie związku między kośćmi czaszki (pozwalające zwiększyć ruchomość szczęk), skracanie asymetrycznego (epicerkalnego) ogona oraz wzmacnianie kręgosłupa (kostnienie kręgów) to tendencje obserwowane w wielu liniach ewolucyjnych ryb ganoidowych począwszy od paleozoiku. Dopiero w mezozoiku ryby o tak zmienionej budowie ciała stają się na prawdę liczne. Te zaś które trwały obok nich z niezmienną pierwotną anatomią, stanowiły swego rodzaju żywe skamieniałości mezozoicznych czasów. Zastanawiające, że przede wszystkim w środowiskach wód słodkich.

Niewiele zmienione ryby zamieszkujące słodkie wody Azji oraz Australii przetrwały do jury i początków kredy. Dwa takie gatunki „żywych skamieniałości” z czasów jurajskich nawiązujących do paleozoiku znane są ze środkowo lub późnojurajskich osadów jeziornych Karatau w Kazachstanie.

## Ryby jurajskiego jeziora Karatau

Pionierka prac nad rybami z Karatau, Zinaida Gorizdro-Kulczycka (1884–1949), rozpoznała dwa rodzaje różniące się budową łusek: cienkołuskie formy należące do rodziny Coccolepididae i formy typowe ganoidów z rodziny Palaeoniscidae. Zdaniem późniejszych rosyjskich badaczy, którzy zgromadzili ogrom-

Morrolepis aniscowitchi,  
okaz z odsłoniętym  
szkieletem osiowym



na, liczącą tysiące osobników kolekcję ryb z jurajskiego jeziora Karatau, każda z tych rodzin reprezentowana jest przez jeden gatunek, choć trwają spory w odniesieniu do pewnych rzadkich form. Prawdopodobną przyczyną niektórych różnic w anatomii jest zróżnicowanie wewnątrzpopulacyjne. Co ciekawe w niektórych odsłonięciach jeden z gatunków dominuje znacznie nad drugim.

Morrolepis aniscowitchi,  
dwa okazy z dobrze  
widocznymi łuskami linii  
nabocznej

**Pierwotne paleoniski z Karatau.** — Typową rybą ganoidową w faunie jurajskiego jeziora Karatau jest *Pteroniscus turkestanensis* (Gorizdro-Kulczycka, 1926). Należy do ostatnich przedstawicieli rodziny Palaeoniscidae. Ten niewielki drapieжник miał typową dla najwcześniejszych ryb promieniopłetwych archaiczną budowę czaszki z masywnymi szczęką i żuchwą, tworzącymi duży pysk uzbrojony w liczne drobne zęby. *Pteroniscus*, o długości ciała przekraczającej nieco 20 cm, polowała zapewne na bezkręgowce i być może młode rybki. Charakterystyczne dla paleonisków są także wielkie oczodoły w przedzie litej czaszki chronionej zwartą okrywą kości pochodzenia skórniego. Taka budowa czaszki skórnej, okrywającej chrzęstne endocranium, narządy zmysłów oraz budująca pysk jest przejawem wspólnego ewolucyjnego dziedzictwa wczesnych ryb promieniopłetwych i czworonogów. Pod tym względem jurajskie ryby ganoidowe nie są podobne do dzisiejszych ryb cienkołuskich o bardzo zmienionej anatomii. Wszystkie, również i *Pteroniscus*, odróżniają się jednak od czworonogów zanikiem kości czołowych (*frontalia*) i w konsekwencji uboższym zestawem kości okrywającym dach czaszki. Choć termin *frontale* funkcjonuje w literaturze dotyczącej anatomii ryb promieniopłetwych od wielu lat, warto pamiętać, że w rzeczywistości jest to kość homologiczna naszej kości ciemieniowej (*parietale*). Prawdziwe *frontale* jest u ryb mięśniopłetwych? (Sarcopterygii), z których wywodzą się czworonogi, i zapewne było obecne u wspólnego przodka Sarcopterygii i Actinopterygii. Analogicznie, kość ryby promieniopłetwej nazywana zwykle kością ciemieniową jest homologiem kości zaciemieniowej czworonogów (*postparietale*). Dowodów na taką jednorazową zmianę dostarczył materiał kopalny, stąd terminologia zgodna z ewolucyjnymi powiązaniem między dwiema dużymi grupami kręgowców, łatwiej przyjmuje się wśród paleontologów niż innych badaczy biologii ryb. Słodkowodne jurajskie wody Azji były prawdopodobnie refugiami dla pokrewnych *Pteroniscus* reliktyw dawniejszych jeszcze epok, jednak wiedza o nich jest szczątkowa. W starej chińsko- i rosyjskojęzycznej literaturze opisano wiele stanowisk z odsłonięciami



Koprolit o spiralnej wewnętrznej budowie znaleziony w górnej części odsłonięcia Aulie

osadów słodkowodnych, wymaga to jednak powtórnego rozpatrzenia przy użyciu nowoczesnych metod badawczych. Najbliżsi krewniacy *Pteroniscus* pozostają nieznanymi, poza jej ewidentnym związkiem z triasowymi i starszymi przedstawicielami Palaeoniscidae, z którymi dzieli wiele swoistych (apomorficznych) cech. Możliwe, że azjatyckie jurajskie paleoniski były osobno ewoluującą grupą. Sugeruje to obecność archaicznych przedstawicieli Palaeoniscidae w wielu stanowiskach w Azji, a ich brak w innych odsłonięciach osadów jurajskich z tych czasów. Rodzina Palaeoniscidae jest jedną z wcześniej opisanych, ale zarazem jedną ze słabiej poznanych grup paleonisków. Wielu jej przedstawicieli nie doczekało się jeszcze nowoczesnego opisu, możliwe, że jest grupą polifiletyczną, do której badacze w przeszłości przypisywali taksony problematyczne, być może niespokrewnione ze sobą.

**Cienkołuskie paleoniski z Karatau.** — *Morrolepis aniscowitchi* (Gorizdro-Kulczycka, 1926) to drugi i mniejszy z paleonisków występujących w Karatau. Większość znalezionych okazów to osobniki młodociane osiągające kilka do nieco ponad 10 cm długości. Największe, kilkunastocentymetrowe, są w Muzeum Paleontologicznym Rosyjskiej Akademii Nauk w Moskwie. Pokrojem ciała oraz budową czaszki, a zatem zapewne także trybem życia, przypominają *Pteroniscus*. Cała rodzina Coccolepididae do której należy *Morrolepis* wyróżnia się jednak obecnością delikatnych okrągłych łusek. Łuski te nie są homologiczne łuskom Teleostei. Co ciekawe przodkowie dzisiejszych Teleostei współwystępowali czasowo z *Morrolepis* i innymi przedstawicielami rodziny Coccolepididae. Główna różnica między łuskami obu tych grup ryb (prócz prawdopodobnego występowania cienkiej warstwy ganoiny) to sposób przyrostu. U ryb cienkołuskich pierścienie przyrostowe są koncentryczne, podczas gdy u *Morrolepis* linie przyrostowe ułożone są równoległe do krawędzi łuski a centrum wzrostu znajduje się w tyle łuski. Poza rodziną Coccolepididae i rybami cienkołuskimi, delikatne i okrągławe w kształcie łuski powstały jeszcze u przodków amii, a także kilku innych paleonisków o niezbyt dobrze znanych powiązaniach rodowych. Wszystkie te przypadki ilustrują konwergentny przebieg ewolucji tej cechy.

30 EWOLUCJA nr 4 listopad 2011

## Jurajski jesiotr w Karatau?

W osadach jurajskiego jeziora Karatau, poza szkieletami ryb, utrwaliły się i przetrwały do naszych czasów również ich odchody (jako koprolity). Widoczna jest ich spiralna wewnętrzna struktura, która świadczy o obecności zastawki spiralnej w jelicie. Zastawka taka jest u ryb chrzęstnoszkieletowych, trzonopłetwych, dwudysznych i wszystkich przedstawionych tutaj prymitywnych ryb promienopłetwych. Jest zatem dla ryb, a prawdopodobnie również bezszczękwców i nawet strunowców, pierwotna. Miały ją również jurajskie paleoniski.

Koprolity z Karatau są zbyt duże, by łączyć je z omówionymi, licznymi tam paleoniskami. Być może pozostawiła je znana stamtąd rzadka ryba *Sphaerosteus* pokrewna jesiotrom. Nie wykluczony jest także ich związek z rybami dwudysznymi, które w jurze wciąż jeszcze stanowiły typowy element słodkowodnej ichtiofauny. Za możliwościami tymi przemawia miejsce znalezisk koprolitów w górnej części profilu geologicznego Aulie, gdzie zaznacza się już spływanie jeziora. Nie znaleziono jednak dotąd szczątków ryb dwudysznych w Karatau.

## Przyczyny ewolucyjnego zapóźnienia słodkowodnych ganoidów

Powtarzanie się w odstepie setki milionów lat podobnej sytuacji – przetrwania w faunach słodkowodnych pojedynczych gatunków z dużych gałęzi ewolucyjnych, które gdzie indziej dawno wymarły, wymaga komentarza i zastanowienia. Tym bardziej, że kontrastuje z ogromną różnorodnością nowoczesnych grup ryb w niektórych dzisiejszych zbiornikach słodkowodnych (np. sławna z liczby gatunków rodzina Cichlidae w jeziorze Tanganika czy ryby swoiste dla jeziora Bajkał). Wyjaśnienia tych fenomenów dostarcza „model starego jeziora”, do którego inspiracją był zapis kopalny nadzwyczaj szybkiego tempa ewolucji w długotrwałych, istniejących przez miliony lat zbiornikach jeziornych. Prócz wspomnianych dzisiejszych jezior afrykańskich i azjatyckich należały do nich miocenijskie meteorytowe jezioro Steinheim w Bawarii czy zbiorniki plioceńskie w wschodniej części dzisiejszego Morza Śródziemnego. Zgodnie z tą hypo-

tezą, wysokie tempo ewolucji wymaga stabilnego nacisku selekcyjnego przez wiele setek tysięcy, czy wręcz milionów lat. Środowiska słodkowodne są zwykle efemeryczne i stabilności takiej nie zapewniają. Nie było jej też w jurajskim jeziorze Karatau, które trwało (sądząc z liczby rocznych warstewek osadu) nieco ponad sto tysięcy lat. Słodkowodne ryby ganoidowe Eurazji i Ameryki Północnej nie miały więc szans na dorównanie morskim krewniakom pod względem tempa ewolucji. W miarę upływu epok geologicznych zmniejszało się jedynie ich zróżnicowanie pod naporem przybywających z mórz bardziej nowoczesnych konkurentów. Było tak w jurze, jest i dziś.

## Literatura

- Berg, L.S. 1948. O rode *Coccolepis* Agassiz (Pisces, Paleoniscoidei). *Doklady AN SSSR* 60, 1243–1244.
- Berra, T.M. 1997. Some XXth century fish discoveries. *Environmental Biology of Fishes* 50, 1–12.
- Berra, T.M. 2007. *Freshwater fish distribution*. 606 pp. University of California Press, Berkeley.
- Brainerd, E.L. 1999. New perspectives on the evolution of lung ventilation mechanisms in vertebrates. *Experimental Biology Online* 4 (2), 1–28.
- Chang M. & Miao D. 2004. An overview of Mesozoic fishes in Asia. In: G. Arratia & A. Tintori (eds) *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, 535–563. Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Findeis, E.K. 1997. Osteology and phylogenetic interrelationships of sturgeons (Acipenseridae). *Environmental Biology of Fishes* 48, 73–126.
- Forey, P.L. 1998. *History of the coelacanth fishes*. 419 pp. Chapman & Hall, London.
- Galicky, V.V., Hecker, R.F., Kostenko, N.N. & Sakulina, G.V. 1968. Karatauskoye jurskoye ozero. *Putevoditel' ekskursii piatoy paleoekologo-litologičeskoj sesii na jurskie otloženia chrehta Karatau v Južnom Kazachstanie 14–19 sentabria 1968 g. Alma-ata*. 38 pp.
- Gorizdro-Kulczycka, F. 1926. Ryby slancev Karatau. *Izvestia Sredne-azjatskogo Komiteta* 1, 184–192.
- Hecker, R. F. 1948. Karatauskoye mestonachozhdenie fauny i flory jurskogo vozrasta. Iskopajemoje jurskoye ozero v chrehte Karatau. *Trudy Paleontologičeskogo Instituta AN SSSR* 15, 7–85.
- Lauder, G.V. 1980. Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: a functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus*, and *Amia*. *Journal of Morphology* 163, 283–317.
- Małkowski, S. 1949. Zinaida Gorizdro-Kulczycka. *Wiadomości Muzeum Ziemi* 4, 412–415.
- Pearson, D.M. & Westoll, T.S. 1979. The Devonian actinopterygian *Cheirolepis trailli* Agassiz. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 70, 337–399.
- Schultze, H.-P. 2008. Nomenclature and homologization of cranial bones in actinopterygians. In: G. Arratia, H.-P. Schultze & M.V.H. Wilson, (eds) *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny*, 23–48. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Zhou, M., Zhao, W., Jia, L., Lu, J., Qiao, T. & Qu, Q. 2009. The oldest articulated osteichthyan reveals mosaic gnathostome characters. *Nature* 458, 469–474.