

Nr indeksu 362808
PL ISSN 0023-4249

Polskie Towarzystwo Przyrodników
im. KOPERNIKA

KOSMOS

WSPÓŁCZESNA PALEONTOLOGIA



Szanowni Czytelnicy!

Uprzejmie informujemy, że od 1977 roku bezpośrednim wydawcą staje się Zarząd Główny Polskiego Towarzystwa Przyrodników im. Kopernika. Natomiast obowiązki głównego kolportera przejęła firma AMOS. Do niej należy kierować zamówienia na prenumeratę oraz na bieżące i archiwalne egzemplarze jak również bezpośrednio do Wydawcy, Polskiego Towarzystwa Przyrodników im. Kopernika, Podwale 1/3, 31-118 Kraków. Prenumerata roczna *Kosmosu* w 1997 roku wynosi 34,00 zł. Aby ułatwić Państwu zamówienie i opłacenie prenumeraty drukujemy blankiet firmy Amos.

Redakcja *Kosmosu*

Firma AMOS informuje szanownych Klientów:

1. Wpłaty na prenumeratę są przyjmowane na poszczególne okresy ujęte w cenniku, bądź w systemie non-stop — minimum na miesiąc, a w przypadku czasopisma oświatowo-metodycznych — na półtora miesiąca przed rozpoczęciem dostaw. Należność wpłacać można na konto bankowe AMOS, lub przekazem pocztowym pod adresem firmy. Im wcześniejsza wpłata, tym większa gwarancja punktualnego rozpoczęcia wysyłki.

2. AMOS gwarantuje dostawy przy nie zmienionych cenach tylko dla okresów drukowanych w cenniku. Opłacający prenumeratę na dłuższy okres musi się liczyć z ewentualną dopłatą w przypadku zwyżki cen czasopism.

3. Prenumerata zagraniczna jest o 150% droższa. W przypadku życzenia dostaw drogą lotniczą zamawiający pokrywa dodatkowe koszty z tym związane.

4. Wpłaty dokonywane poza Polską mogą być realizowane za pomocą czeków wystawionych na firmę AMOS, uwzględniających aktualny kurs walut + 5 zł pobieranych przez bank za realizację czeku.

5. Zamawiający winien zaznaczyć, czy oczekuje faktury, czy rachunku uproszczonego. Przy fakturze VAT należy podać numer NIP i złożyć oświadczenie upoważniające do wystawienia faktury bez podpisu odbiorcy.

Pokwitowanie dla wpłacającego zł..... słownie..... wpłacający.....	imię nazwisko adres wraz z kodem pocztowym Firma AMOS ul. Zuga 12, 01-806 Warszawa PKO VIII O/Warszawa Nr: 1586-77578-136 pren. <i>KOSMOS</i>	Opiata zł..... podpis przyjmującego PRENUMERATA PRASY
---	--	--

Odcinek dla posiadacza rachunku zł..... słownie..... wpłacający.....	imię nazwisko adres wraz z kodem pocztowym Firma AMOS ul. Zuga 12, 01-806 Warszawa PKO VIII O/Warszawa Nr: 1586-77578-136 pren. <i>KOSMOS</i>	Opiata zł..... podpis przyjmującego PRENUMERATA PRASY
---	--	--

Odcinek dla poczty lub banku zł..... słownie..... wpłacający.....	imię nazwisko adres wraz z kodem pocztowym Firma AMOS ul. Zuga 12, 01-806 Warszawa PKO VIII O/Warszawa Nr: 1586-77578-136 pren. <i>KOSMOS</i>	Opiata zł..... podpis przyjmującego PRENUMERATA PRASY
--	--	--

Szanowni Czytelnicy i Prenumeratorzy Kosmosu!

Możecie Państwo jeszcze zamówić prenumeratę roczną *Kosmosu* wypełniając dwustronnie przekaz i wpłacając 34,00 zł (cztery zeszyty po 8,50 zł) na konto firmy AMOS. W ciągu roku ukazują się cztery zeszyty kolejnego tomu. Możecie również zamówić zeszyty archiwalne po 7,50 zł za egzemplarz: Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika, ul. Podwale 1/3, 312-118 Kraków, konto: Bank Gdąński IV O/Wa nr 300009-6943-132.

KOSMOS

KONTYNUACJA PRENUMERATY:

TAK

NIE

ROCZNA

PÓLROCZNA

LICZBA EGZ. 1 2 3 4

WARTOŚĆ.....zł

Zakreśl właściwie!

KOSMOS

KONTYNUACJA PRENUMERATY:

TAK

NIE

ROCZNA

PÓLROCZNA

LICZBA EGZ. 1 2 3 4

WARTOŚĆ.....zł

Zakreśl właściwie!

KOSMOS

KONTYNUACJA PRENUMERATY:

TAK

NIE

ROCZNA

PÓLROCZNA

LICZBA EGZ. 1 2 3 4

WARTOŚĆ.....zł

Zakreśl właściwie!

CZASOPISMO JEST DOSTĘPNE GŁÓWNIEM W PRENUMERACIE

Polskie Towarzystwo Przyrodników
im. KOPERNIKA

KOSMOS

WSPÓŁCZESNA PALEONTOLOGIA

Rok założenia 1876

WARSZAWA 1996

MEDYCZNA AGENCJA WYDAWNICZO INFORMACYJNA

RADA REDAKCYJNA

LESZEK KUŹNICKI (*wiceprzewodniczący*), WŁODZIMIERZ OSTROWSKI,
HENRYK SZARSKI, PRZEMYSŁAW TROJAN,
ADAM URBANEK (*przewodniczący*), KAZIMIERZ ZIELIŃSKI

KOMITET REDAKCYJNY

BRONISŁAW CYMBOROWSKI, WŁADYSŁAW
GOLINOWSKI (*zastępca redaktora naczelnego*), LUCYNA GRĘBECKA,
KAZIMIERZ L. WIERZCHOWSKI (*redaktor naczelny*),
BARBARA BIERZYŃSKA (*sekretarz*)

REDAKTOR ZESZYTU

ADAM URBANEK

ADRESY REDAKCJI

Redaktor Naczelny
Instytut Biochemii i Biofizyki PAN, Pawińskiego 5A, 02-106 Warszawa
tel. 658-47-29

Sekretarz
Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Wilcza 64, 00-679 Warszawa
tel. 629-32-21 wew. 24

Wydano z pomocą finansową Komitetu Badań Naukowych

Nr indeksu 362808

PL ISSN 0023-4249

MEDYCZNA AGENCJA WYDAWNICZO INFORMACYJNA

Warszawa, ul. Złota 60/28

Druk: Drukarnia Nr 1, Rakowiecka 37, Warszawa

WSPÓŁCZESNA PALEONTOLOGIA

Niniejszy zbiór artykułów poświęconych paleontologii (ale w praktyce ograniczony do tematyki paleozoologicznej), składających się na zeszyt problemowy *Kosmosu Współczesna paleontologia*, ma przedstawić przekrój problematyki tej nauki, tak jak jest ona uprawiana obecnie przez zespoły badawcze. Jako redaktor tego zeszytu unikałem skupienia uwagi na wybranym zagadnieniu (np. paleontologii ewolucyjnej czy paleoekologii) lub na jednym, szczególnie aktualnym lub popularnym temacie (np. wymierania masowe). Zamiarem moim było przedstawienie szerokiego wachlarza problemów, metod i koncepcji, jakie składają się na nurty współczesnej paleontologii. Zapewne sprawia ona na Czytelniku wrażenie dyscypliny bardzo zróżnicowanej i trudnej do ogarnięcia. Tak jest zapewne w samej rzeczy, skoro czyni się okresowo próby syntezy stanu i tendencji rozwojowych całej tej dyscypliny. Ostatnią taką próbę reprezentuje wspaniały tom (Blackwell, Oxford) zatytułowany *Palaeobiology. A Synthesis*, wydany w 1990 roku przez angielskich paleontologów D. K. G. Briggsa i P. A. Crowthera. Sprawie patronowała The Palaeontological Association, będąca naczelną brytyjską instytucją w dziedzinie nauk paleontologicznych. Opracowany przez międzynarodowy zespół najbardziej autorytatywnych specjalistów i wydany na najwyższym poziomie poligraficznym, tom ten stanowi portret współczesnej paleobiologii. Ta ostatnia pojmowana jest jako zbiór przewodnich tematów współczesnej paleontologii. Książka stanowi niewątpliwie duże osiągnięcie, ale nie wyczerpuje problematyki, bowiem łatwo się przekonać, że w ponad 120 artykułach składających się na jej treść, nie będzie można znaleźć miejsca dla wielu tematów poruszanych w naszym zbiorze w *Kosmosie!*

Próżno też byłoby szukać ogólniejszych refleksji nad miejscem paleontologii (i paleobiologii) wśród innych nauk przyrodniczych. Wyjątkiem jest artykuł Antoniego Hoffmana, naszego przedwcześnie zmarłego, a obdarzonego niezwykłym darem syntezy badacza. Jego zdaniem w ostatnich latach zaznaczył się podział na dwa nurty badań paleontologicznych. Pierwszy to paleontografia, która stawia sobie jako główne zadanie zbadanie i opisanie konkretnych grup kopalnych, rekonstrukcję ich sposobu życia i ich klasyfikację. Badania takie mają także duże znaczenie dla stratygrafii i korelacji geologicznej odległych nieraz regionów Ziemi. Drugi nurt to teoretyczna paleobiologia, która wykorzystuje empiryczny materiał do tworzenia i testowania modeli teoretycznych oraz hipotez i teorii odnoszących się do praw i przyczyn zmian ewolucyjnych. Zdaniem Hoffmana współczesny etap rozwoju paleontologii cechuje się narastającą rozbieżnością w rozwoju obu tych nurtów.

Pogląd wyrażony przez Antoniego Hoffmana ma oczywiście swe uzasadnienie, uważam jednak, że można inaczej określić zarówno naczelny cel, jak i podejście

paleontologii, jak i inaczej sprecyzować istotę tego, co obecnie określamy mianem paleobiologii. Otóż wydaje mi się, że przewodnim zadaniem paleontologii klasycznej była nie tyle charakterystyka (opis) kopalnych organizmów ile rekonstrukcja ich historii. Ostatecznym wynikiem badań jest więc pewnego rodzaju narracja mówiąca o powstaniu, rozkwicie i ewentualnym (ale jakże częstym!) upadku danej grupy lub szczepu organizmów oraz o przypuszczalnych przyczynach składających się na nie wydarzeń. Podziela tu w pełni pogląd MAGDALENY BORSUK-BIAŁYNICKIEJ, wyrażony w jej artykule (str. 623). Historia czyli relacja o dziejach danej grupy jest bowiem specjalnością paleontologii i nie sprowadza się ani do klasyfikacji ani do filogenezy. Dobrze poznana historia grup i szczepów istot żywych stanowi też podstawę dla wszelkich teorii paleontologicznych naświetlających przyczyny i mechanizmy przemian.

A czym jest wobec tego paleobiologia? Termin ten wprowadzony został na określenie jednej ze specjalnych dyscyplin paleontologii, zadaniem której była funkcjonalna interpretacja szczątków kopalnych, na przykład odtworzenie sposobu poruszania i odżywiania się oraz środowiska życia organizmów kopalnych. Często przeciwstawiano więc paleobiologię — paleontologii stratygraficznej, traktowanej jako naukę o skamieniałościach i ich związkach z warstwami skalnymi. Z biegiem czasu termin paleobiologia zmienił swoje znaczenie i obecnie jest używany na oznaczenie całej nowoczesnie uprawianej paleontologii, w której doniosłą rolę pełni zarówno interpretacja biologiczna, jak i geologiczna organizmów kopalnych.

Uważam, że paleobiologii nie można uważać obecnie za oddzielną dyscyplinę paleontologiczną, stanowi ona bowiem współczesny program badawczy paleontologii. Program ten zakłada stosowanie nowoczesnych metod, pojęć i koncepcji zapożyczonych zarówno od nauk o życiu, jak i nauk o Ziemi i zastosowanych do poznawania i interpretacji materiału kopalnego. Dzięki temu, a w pewnej niezgodzie z etymologią, także postulat łącznego badania historii bio-, atmo- i hydrosfery, tak charakterystyczny dla współczesnej biogeologii można by pomieścić w postulatach paleobiologii. Współczesna paleobiologia, wykorzystując najnowsze zdobycze biologii, między innymi biologię molekularną, wychodzi poza ramy nauk o życiu, do czego zmusza ją sama natura materiału kopalnego. Istotą podejścia paleobiologicznego jest więc obecnie integracja paleontologii (nauki o organizmach minionych epok geologicznych) oraz neontologii (nauki o współcześnie żyjących organizmach), z geologią w jeden spójny system metodyczno-pojęciowy. Jest to zarazem dewiza takich przewodnich organów paleontologii nowoczesnej jak amerykańska *Paleobiology* czy europejska *Historical Biology*.

Na przedstawiany Czytelnikowi zeszyt tematyczny *Kosmosu* składają się więc artykuły dotyczące różnych zagadnień: pochodzenia ssaków, jednemu z najbardziej fascynujących zagadnień ewolucyjnych (Z. KIELAN-JAWOROWSKA), historii jaszczurek i ich krewniaków (M. BORSUK-BIAŁYNICKA), ustalenia stanowiska systematycznego konodontów, nie rozpoznawanych wcześniej jako strunowce (H. SZANIAWSKI). Problemy pochodzenia głównych szczepów tkankowców w świetle zapisu paleontologicznego omawia J. DZIK, zaś E. RONIEWICZ mówi o tendencjach w ewolucji morfologicznej koralów. Historię muchówek na tle owadów dwuskrzydłych przedstawiają W. i E. KRZEMIŃSCY, zaś znaczeniu małżoraczków

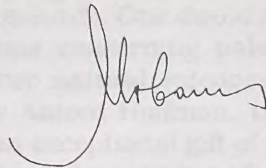
dla paleogeografii i stratygrafii jest poświęcony artykuł J. SZCZECHURY i E. OLEMSKIEJ-RONIEWICZ. Niezwykle graptolity wyspecjalizowane do życia planktonicznego prezentuje A. KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK.

Biogeologia to rodząca się dyscyplina, której zadaniem jest synteza metod i koncepcji z kilku dziedzin przyrodniczych. Mówią o niej J. KAŹMIERCZAK i M. GRUSZCZYŃSKI. Wielkie ekspedycje paleontologiczne są jednym ze sposobów pozyskiwania nowego materiału badawczego w paleontologii. Osiągnięciom polsko-mongolskich wypraw paleontologicznych i ich znaczeniu dla poznania dinozaurów jest poświęcony artykuł T. MARYAŃSKIEJ i H. OSMÓLSKIEJ. Kładystyka jest metodą analizy stosunków rodowych szeroko stosowaną przez wielu paleontologów — omawia ją M. WOLSAN.

Wreszcie D. PERYT przedstawia współczesne dyskusje wokół przebiegu i przyczyn masowych wymierań w historii Ziemi. Ich badanie należy do domeny współczesnej paleobiologii.

Czytelnikowi należy się wyjaśnienie, że wszyscy Autorzy artykułów zamieszczonych w niniejszym zeszycie *Kosmosu* są doświadczonymi badaczami, którzy przez wiele lat zajmowali się poruszonymi w nich zagadnieniami. Artykuły przedstawiają więc nie tylko obecny stan wiedzy na dany temat, ale zawierają wiele własnych obserwacji i przemyśleń. Myślę, że także dlatego będą interesujące dla szerszych kręgów Czytelników.

Pragnę wreszcie podziękować wszystkim Kolegom, którzy nie szczędzili czasu i wysiłku dla przygotowania prac, które złożyły się na ten zeszyt. Wyrażam też wdzięczność Pani Barbarze Bierzyńskiej za Jej cenną pomoc w redagowaniu tekstu.



ON CONTEMPORARY PALAEOLOGY

The present issue of *Kosmos* published under the title *Contemporary Palaeontology* contains a collection of articles devoted to one major theme. Its aim is to present an overview of the main problems of palaeontology in the light of most recent research conducted by various teams. As the Editor of the issue I have tried to avoid focusing on a single selected group of problems (e.g. evolutionary palaeontology or palaeoecology) or on a particularly popular subject (e.g. mass extinction). My intention was to present a wide range of problems, methods, and concepts of contemporary palaeontology. The reader may find it a field highly heterogeneous and hard to grasp. This may be a justified impression for it is by no means an accident that attempts are periodically made to formulate a synthesis of the state of the art and the trends in the general development of palaeontology. The last attempt of this kind has resulted in a magnificent book *Palaeobiology. A Synthesis*, edited by two British palaeontologists, D. K. G. Briggs and P. D. Crowther, and published in 1990 under the auspices of The Palaeontological Association, the leading British institution in this field of knowledge. The volume compiled by an international team of most eminent specialists and published according to the highest polygraphic standards, provides a picture of contemporary palaeobiology, viewed by authors and editors simply as a set of most attractive trends in research. One would also in vain look there for some more general considerations concerning palaeontology (and palaeobiology) and their place among other natural sciences. There is one exception, however, namely the article by Antoni Hoffman, the prematurely deceased Polish palaeontologist, who had an exceptional gift of synthesizing.

According to Hoffman, recent years witnessed a splitting of palaeontological research into two trends. The first, or palaeontography, set itself the task of description of certain fossil groups, of reconstruction of their way of life, and their classification. Such research is highly important for the stratigraphy and correlation of different, often quite remote regions of the Earth. The other trend, or theoretical palaeobiology, makes use of empirical material for creating and testing theoretical models, hypotheses and theories explaining the laws and causes of evolutionary changes. Hoffman believed that at the most recent stage in the development of palaeontology there was a growing divergence between the two trends.

Anthony Hoffman's views were certainly substantiated, yet I am convinced that one can define in a different way not only the ultimate purpose and approach of palaeontology but also the essence of what to day is known as palaeobiology. It seems to me that the fundamental task of classical palaeontology was not so much the description of fossils as the reconstruction of their historical record.

Thus, the ultimate result of the research was a "narrative" about the emergence, rise and almost inevitable fall of a given group or lineage of organisms as well as about the presumable causes of all these events. I fully share the views presented by MAGDALENA BORSUK-BIALYNICKA in her article (see p. 623). Telling the story of the history of a given group, or presenting its record is what palaeontology is about, its effort not being limited to classification or phylogeny. A well-studied history of groups and lineages lies often at the basis of great palaeontological theories revealing the causes and mechanisms of change.

In the light of the above considerations, what place should be assigned to palaeobiology? This term was introduced to define the specialized disciplines of palaeontology, whose scope was to provide functional interpretation of fossil remains e.g. the way in which these organisms were moving and feeding. There was a tendency to juxtapose palaeobiology and stratigraphic palaeontology looked upon as a science of fossils in their interrelation with sedimentary strata. With the course of time, the term palaeobiology changed its meaning to cover the entire palaeontology in its modern understanding, that is including both the biological and geological interpretation of fossil organisms. I believe that the term *palaeobiology* cannot be regarded as the name of a separate discipline for it stands for a research programme of modern palaeontology.

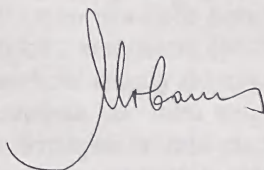
This programme implies the use of new methods, notions and concepts borrowed from both life and Earth sciences in order to study and interpret the fossil material. With this in view, and may be against the word's ethymology, it seems reasonable to make palaeobiology comprise a joint study of the history of biosphere in relation to other geospheres, just as the biogeology does. Modern palaeobiology benefiting from the most recent achievements of biology, first of all molecular biology, tresspasses the boundaries of life sciences, compelled to do so by the nature of the fossil material itself. The palaeobiological approach consists in integration of palaeontology (the science of extinct organisms) and neontology (the science of extant organisms) as well as some branches of geology into a uniform conceptual system. Under this watchword function the leading journals of contemporary palaeontology such as American *Paleobiology* and European *Historical Biology*.

The present issue of *Kosmos* comprises articles on a wide array of subjects: the origin of mammals, one of the most fascinating evolutionary issues (Z. KIELAN-JAWOROWSKA), the history of lizzards and their kin (M. BORSUK-BIALYNICKA), the establishment of the systematic position of conodonts and their chordate affinities (H. SZANIAWSKI). The problem of the origin of major phyla of Metazoa in the light of the fossil record is discussed by J. DZIK on the basis of his analytical studies, whilst E. RONIEWICZ tells about the trends in the morphological evolution of scleractinian corals. The history of flies against the background of dipteran insects is told by W. and E. KRZEMIŃSKI'S. J. SZCZECHURA and E. OLEMPKA-RO- NIEWICZ'S article deals with the significance of ostracodes for palaeogeography and stratigraphy. Retiolitids as unique and highly specialized graptolites are presented by A. KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK.

Biogeology is an emerging discipline setting itself the task of bringing together the methods of several areas of natural sciences. It is discussed by J. KAŻMIER- CZAK and M. GRUSZCZYŃSKI. Great palaeontological expeditions are known as one

of the methods of collecting new materials. T. MARYAŃSKA and H. OSMÓLSKA present the achievements of the Polish-Mongolian expeditions and their significance for the exploration of dinosaurs. Cladistics as a method of analysing phylogenetic relationships is the subject of M. WOLSAN'S paper. And, finally, D. PERYT presents modern debates on the patterns and causes of mass extinctions. These problems are also a particularly active field of recent palaeobiological research.

It might be well to point out that the authors of all the papers published herein are experienced researchers who have for many years been engaged in the study of the problems presented. Therefore their papers do not merely present the state of the art at a given moment, but also contain numerous original observations and ideas. I am convinced that all this will make them interesting for a broad readership. I would also like to thank my colleagues who have spared no time and effort to make the publication of this issue possible. I thank also Mrs Barbara Bierzyńska for her valuable assistance in the text editing.

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'M. Wolsan', is positioned in the lower right quadrant of the page. The signature is fluid and cursive, with a long, sweeping underline that extends to the left.

ZOFIA KIELAN-JAWOROWSKA

*Instytut Paleobiologii PAN**al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa*

POCHODZENIE SSAKÓW: ODKRYCIA I KONTROWERSJE

ODKRYCIA

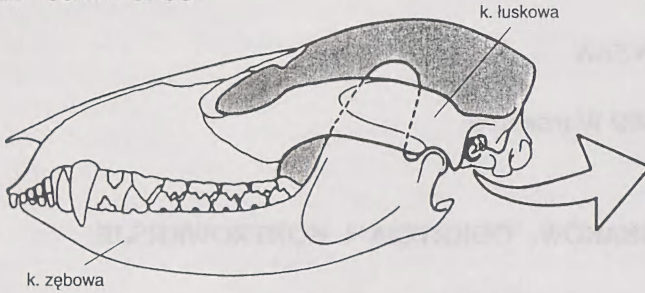
Wyodrębnienie się ssaków z gadów ssakokształtnych (Synapsida) jest uważane za najlepiej udokumentowany przypadek ewolucji wielkoskalowej. Mamy tu do czynienia z przekształceniem jednej gromady w drugą: gadów (Reptilia) w ssaki (Mammalia). Według nowszych poglądów jednakże tradycyjna wspólna gromada gadów obejmuje dwie odrębne gromady: gady ssakokształtne — Synapsida i „gadziokształtne” — Sauropsida, przy czym dla tych ostatnich niekiedy jest zachowywana nazwa Reptilia (np. GAUTHIER i współaut. 1988). Nie zmienia to jednak faktu, że przy wyodrębnianiu się ssaków mamy do czynienia z przejściem od jednej gromady do drugiej, jeśli bowiem nie owa wspólna gromada gadów z podręczników szkolnych, to gromada Synapsida dała początek ssakom. Mimo że, według panującego obecnie poglądu, Synapsida przestały być gadami, w artykule tym używam dla nich tradycyjnej nazwy gady ssakokształtne, która lepiej przemawia do wyobraźni niż spolszczona ich nazwa łacińska synapsydy. Wśród gadów ssakokształtnych grupą najbardziej zaawansowaną były cynodonty, z których wyodrębniły się ssaki.

Obecnie znanych jest około 500 gatunków gadów ssakokształtnych, pochodzących ze wszystkich kontynentów łącznie z Antarktydą. Szkielety ich występują w osadach od drugiej połowy karbonu do środkowej jury, a więc w okresie od około 310 do 170 milionów lat temu. Ponieważ jednak pojawienie się zaczątków pierwszych cech ssacych miało miejsce we wczesnym permie (około 270 mln lat temu), a najstarsze ssaki pochodzą z osadów późnego triasu (sprzed około 210 mln lat), to można przyjąć, że proces przekształcania się cynodontów w ssaki trwał około 60 milionów lat.

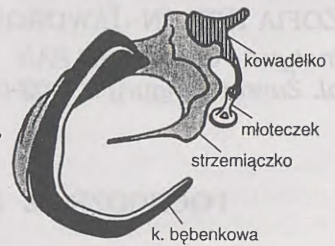
Historia powstania ssaków została bardzo wnikliwie zbadana. Szczególnie dokładnie prześledzono losy kości budujących staw żuchwowy. Od dawna już wiadomo, że kości stawu żuchwowego gadów ssakokształtnych (te same kości budują staw żuchwowy współczesnych gadów i ptaków) u ssaków przekształciły się w kostki słuchowe i przewędrowały do ucha środkowego (rys. 1). Odkrycie tych niezwykłych przekształceń zostało dokonane u współczesnych ssaków przez niemieckiego embriologa, C. Reicherta, już w pierwszej połowie XIX wieku, a dopiero w drugiej połowie XX wieku zostało w pełni potwierdzone na materiale kopalnym (ALLIN 1975). Wykazano też, że kości tworzące jeszcze staw żuchwowy

gadów ssakokształtnych (a więc nim przeszły do ucha) uczestniczyły już w przenoszeniu dźwięków.

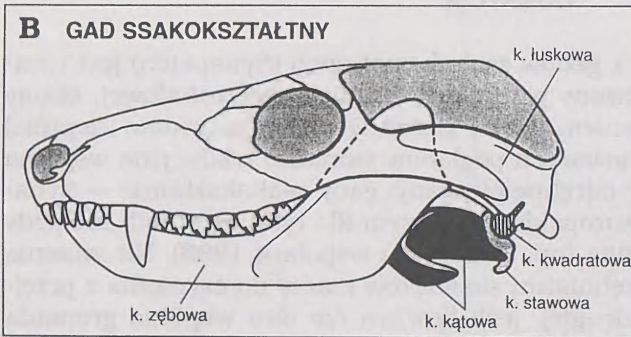
A SSAK - OPOS



C kostki słuchowe dorosłego osobnika



B GAD SSAKOKSZTAŁTNY

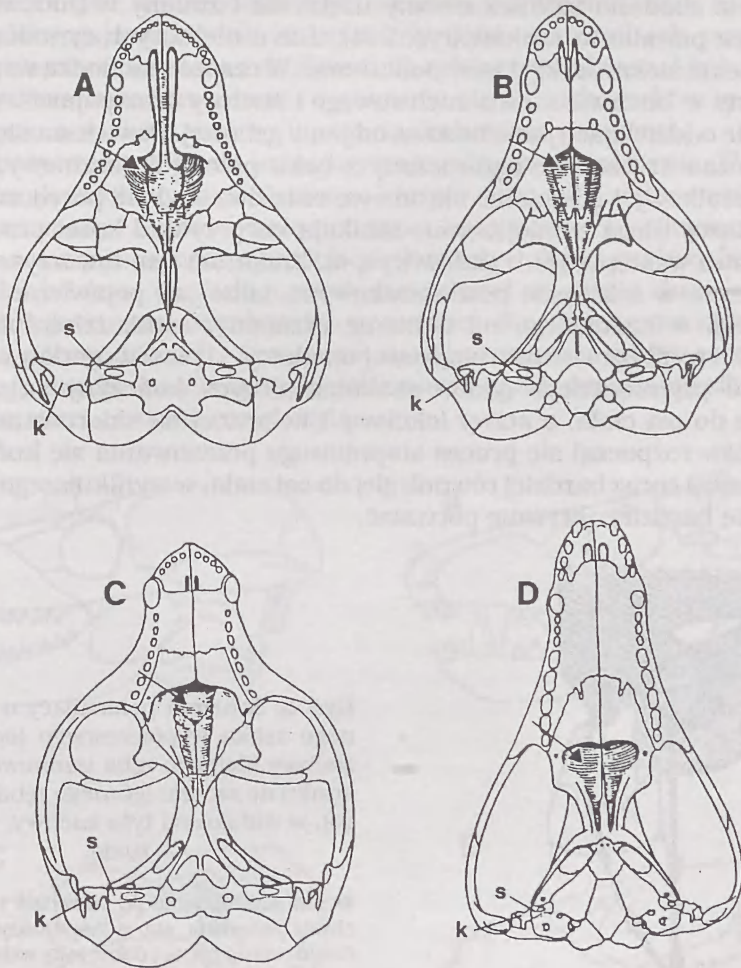


D osesek



Rys. 1. A. Czaszka współczesnego oposa (*Didelphis*), u którego występuje ssaczy staw żuchwowy, między kośćmi zębowa i łuskowa. B. Czaszka cynodonta z rodzaju *Thrinaxodon*, u którego występuje gadzi staw żuchwowy, między kośćmi kwadratową i stawową. C. Kostki ucha środkowego dorosłego oposa, silnie powiększone. D. Tylna część żuchwy oseska oposa, pokazująca, że kostki ucha środkowego we wczesnych stadiach ontogenetycznych nie przemieściły się do ucha, lecz tkwią jeszcze w żuchwie. Na rysunkach B, C i D zastosowano takie samo zacieniowanie do oznaczenia homologicznych kości. Na rysunku D kość prearticulare, która następnie zrasta się z kością stawową i tworzy wyrostek donosowy młoteczka, została zaznaczona ciemniejszym zacieniowaniem (wg HOPSONA 1987).

W listopadzie 1995 roku amerykański paleontolog, Timothy Rowe, przedstawił na zebraniu Amerykańskiego Towarzystwa Paleontologii Kręgowców w Pittsburgu bardzo prawdopodobną hipotezę opartą na badaniach embrionów współczesnego oposa (*Monodelphis domestica*) metodą tomografii komputerowej (ROWE 1995). Rowe uważa, że przejście kostek słuchowych do ucha przy wyodrębnianiu się ssaków wiązało się z pojawieniem się kory nowej i z rozrostem mózgu. U embriona oposa wzrost mózgu postępuje jeszcze przez kilka tygodni, po tym jak kostki budujące pierwotny staw żuchwowy osiągają już pełną wielkość, taką jak u osobników dorosłych. Powoduje to, że gdy czaszka, do której należy kość kwadratowa z pierwotnego stawu żuchwowego, powiększa się wskutek rozrostu mózgu, pozostałe kostki związane z tym stawem, a tkwiące w żuchwie (kość stawowa i kąтова), zostają z niej wyrwane przez rosnącą czaszkę; tak uwolnione

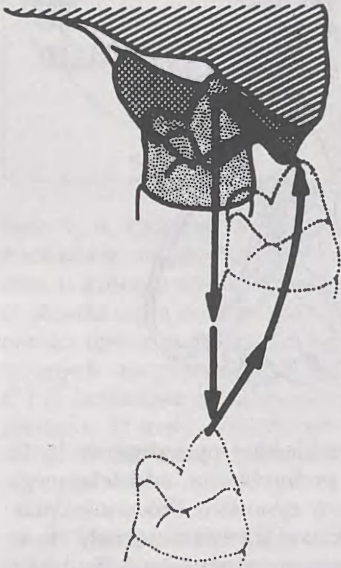


Rys. 2. Porównanie czaszek widzianych od strony podniebiennej cynodontów (A–C) i prymitywnego ssaka (D), pokazujące powstanie twardego podniebienia, oddzielającego jamę nosową od jamy gębowej. A. Późnopermski, prymitywny cynodont *Procyonosuchus*, u którego wyrostki podniebienne prawej i lewej kości szczękowej jeszcze nie zrosły się ze sobą i twarde podniebienie jest niekompletne. B. Wczesnotriasowy cynodont *Thrinaxodon*. C. Środkowotriasowy cynodont *Probainognathus*. D. Wczesnojurański ssak *Morganucodon*.

Strzałki oznaczają położenie nozdrzy wewnętrznych; s — strzemiączko, k — kość kwadratowa. U morganukodona staw żuchwowy jest złożony: występuje staw gadzi, a kość kwadratowa, widoczna na rysunku, nie przekształciła się jeszcze w kowadełko i nie przeszła do ucha środkowego; na zewnątrz od stawu gadziego wykształcił się nowy staw ssaczy, widoczny na rys. 4 D (wg HOPSONA 1987, zmienione).

kostki przemieszczają się do ucha środkowego. Kość kwadratowa przekształca się w strzemiączko, kość stawowa w młoteczek, a kość kąтова w kość bębenkowa.

Wnikliwie zbadano również zmiany uzębienia i zmiany w budowie czaszki towarzyszące powstaniu ssaków (rys. 2–4). Już u niektórych cynodontów zęby różnicują się na siekacze, kły i zęby policzkowe. W czaszce zachodzą wspomniane wyżej zmiany w budowie stawu żuchwowego i żuchwy oraz pojawia się twarde podniebienie oddzielające jamę nosową od jamy gębowej. Powiększa się też otwór skroniowy czaszki i zostaje ograniczony z boku przez łuk jarzmowy, powstaje grzebień strzałkowy i grzebień skroniowy oraz dwa kłykcie potyliczne. Liczba kości w czaszce ulega zmniejszeniu, zanikają na przykład kości przedczołowa i zaoczołowa występujące u gadów (rys. 4). Zmianom tym towarzyszą również przekształcenia w szkielecie pozaczaszkowym, takie jak pojawienie się kręgu przeponowego wskazującego na istnienie przepony, zanik żeber na kręgach lędźwiowych i wydłużenie kości biodrowej miednicy. U płazów, gadów współczesnych oraz u prymitywnych gadów ssakokształtnych kończyny są ustawione prostopadłe do osi ciała, a stawy łokciowy i kolanowy są skierowane na boki. U cynodontów rozpoczął się proces stopniowego przesuwania się kończyn pod tułów do pozycji coraz bardziej równoległej do osi ciała, w wyniku czego zwierzęta te zaczęły się bardziej aktywnie poruszać.



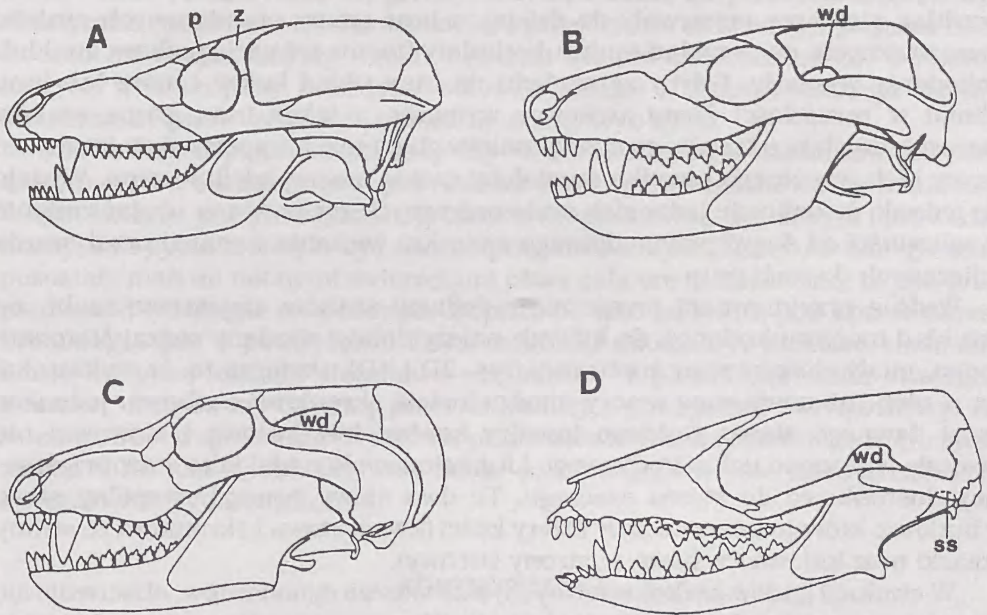
Rys. 3. Schemat pokazujący u prymitywnego ssaka współczesnego (oposa) ruch żuchwy (dolnego zęba trzonowego) w stosunku do szczęki (górnego zęba trzonowego), w widoku od tyłu żuchwy, podczas żucia.

W ten sam sposób, po obwodzie trójkąta, żuchwa poruszała się u najstarszych ssaków, dzięki czemu górne i dolne zęby wchodziły w tak zwany ścisły zgryz. U gadów żuchwa porusza się tylko w kierunku pionowym i zęby nie wchodziły w ścisły zgryz. U niektórych zaawansowanych ssaków ruchy żuchwy uległy przekształceniu; na przykład u gryzoni, podczas cięcia pożywienia żuchwa przesuwa się ku przodowi, z niewielkim odchyleniem ku środkowi.

Uważa się, że cały kompleks tych nowych cech, nabywanych stopniowo przez gady ssakokształtne i najstarsze ssaki, wiązał się ze wzrostem przemiany materii, koniecznym przy stopniowym przechodzeniu od zmienności cieplności (ektotermiczności) do stałości cieplności (endotermiczności). Ssaki, aby zachować stałą temperaturę ciała, produkują ciepło (są endotermiczne), przed poiknięciem pożywienia żują je w jamie ustnej. Twarde podniebienie oddzielające jamę ustną od jamy nosowej (rys. 2), które pojawia się u cynodontów, umożliwia żucie podczas oddychania. U gadów ssakokształtnych żuchwa poruszała się tylko w kierunku pionowym (tak jak u gadów współczesnych), a zęby górne i dolne tylko luźno wchodziły między siebie. U najstarszych ssaków podczas żucia żuchwa, widziana

z przodu lub z tyłu, wykonywała ruch po obwodzie trójkąta (rys. 3). W wyniku tego u ssaków pojawił się tak zwany ścisły zgryz, a na zębach powstały stałe powierzchnie starć. Ponadto różnicowanie zębów na siekacze, kły i zęby policzkowe (przedtrzonowe i trzonowe) i pojawienie się na nich guzków spowodowało wraz ze zmianą ruchów żuchwy lepsze rozdrabnianie pokarmu.

Żucie pożywienia w jamie ustnej wymaga silnego umięśnienia. U wczesnych cynodontów pojawił się mięsień żwacz, który w toku ewolucji stopniowo powiększał swe rozmiary. Spowodowało to rozrost kości zębowej z silnym wyrostkiem dziobiastym, przy jednoczesnej redukcji pozostałych kości żuchwy (tak zwanych kości „gadzych”) (rys. 4). Jednocześnie powiększył się otwór skroniowy czaszki i powstał łuk jarzmowy, zwiększając przestrzeń dla przyczepów rozrastających się mięśni przywodzących. Powstanie u najstarszych ssaków nowego stawu żuchwowego między kością zębową i skroniową spowodowało, że siła uderzenia kości zębowej znacznie się zwiększyła.



Rys. 4. Seria czaszek cynodontów (A–C) i prymitywnego ssaka (D), pokazująca stopniowe powiększanie się kości zębowej kosztem redukcji kości „gadzych” i pojawienie się na kości zębowej wyrostka dziobiastego (wd).

A. Późnopermski prymitywny cynodont *Procynosuchus*, około 1 m długości. B. Wczesnotriasowy cynodont *Thrinaxodon*, około 50 cm długości. C. Środkowotriasowy cynodont *Probainognathus*, mniejszy od królika. D. Wczesnojurajski ssak *Morganucodon*, nieco mniejszy od szczura. Kości przedczołowa (p) i zaoczołowa (z), występujące u cynodontów, u ssaków (D) zanikły. U *morganucodona* między kością zębową i łuskową występuje ssaczy staw żuchwowy (ss), przylegający od strony zewnętrznej do stawu gądziego (wg HOPSONA 1987, zmienione).

Pojawienie się przepony zwiększyło efektywność działania systemu oddechowego, co było bardzo ważne dla lepszego spalania pożywienia. Wreszcie zapo-

czątkowanie u cynodontów przesuwania się kończyn pod tułów (choć nawet u najstarszych ssaków są one jeszcze nieco odwiedzione) spowodowało sprawniejsze poruszanie się, tak pod względem zużycia energii, jak i szybkości ruchów.

Ponieważ przekształcenie cynodontów w ssaki trwało wiele milionów lat, powstaje pytanie, w którym miejscu należy postawić granicę między cynodontami i ssakami. Jest oczywiste, że granica ta musi być umowna. Większość paleontologów uważa za ssaki formy, u których wykształcił się nowy staw żuchwowy między kością skroniową czaszki i kością zębową żuchwy; w takim też rozumieniu używam pojęcia ssak w niniejszym artykule. Istnieją jednak i inne propozycje, na przykład aby wszystkie gady ssakokształtne (synapsydy) uznać za ssaki, lub aby tylko ssaki właściwe (Theria), do których należą torbacze i łożyskowce, uważać za ssaki, czy też wreszcie aby za ssaki uznać wszystkie ssaki współczesne (ssaki właściwe i stekowce), ich najbliższego wspólnego przodka oraz wszystkie formy pośrednie między nimi (ROWE 1988). Ta ostatnia definicja jest często krytykowana, ponieważ jest sprawą przypadku, że na przykład stekowce przetrwały do dzisiaj, a inne grupy prymitywnych ssaków mezozoicznych, na przykład multituberkulaty (zwane też wieloguzkowcami) lub dokodonty wymarły. Gdyby ze względu na inny układ lądów i mórz lub inny klimat w przeszłości Ziemi stekowce wymarły, a jakaś inna grupa ssaków mezozoicznych przetrwała, gromada ssaków obejmująca współcześnie istniejące formy i ich wspólnego przodka musiałaby zostać inaczej zdefiniowana. Wydaje się jednak, że definicje jednostek systematycznych nie powinny ulegać zmianie w zależności od dosyć przypadkowego z punktu widzenia ewolucji przeżywania zaliczanych do nich grup.

Według przyjmowanej przeze mnie definicji ssaków, najstarsze ssaki, na przykład morganukodonty, do których należy dobrze zbadany rodzaj *Morganucodon*, miały złożony staw żuchwowy (rys. 2D i 4D). Oznacza to, że wykształcił się u nich już nowy staw ssaczy między kością skroniową i zębową, jednakże kości dawnego stawu gadziego (między kośćmi kwadratową i stawową) nie przeszły jeszcze do ucha środkowego i funkcjonowały nadal jako staw przylegający dośrodkowo do stawu ssaczego. Te dwa stawy tworzyły wspólny staw, w budowie którego uczestniczyły cztery kości (kwadratowa i skroniowa ze strony czaszki oraz kąтова i zębowa ze strony żuchwy).

W ewolucji gadów ssakokształtnych, a zwłaszcza cynodontów, obserwuje się stopniowe zmniejszanie rozmiarów (rys. 4). Wczesno- i środkowopermskie gady ssakokształtne miały rozmiary od 2–5 m długości. Jeden z najstarszych znanych cynodontów, późnopermski *Procynosuchus* mierzył 1 m długości. Znany, wczesnotriasowy cynodont *Thrinaxodon* miał długość 50 cm, środkowotriasowy cynodont *Probainognathus* był mniejszy od królika, najstarsze zaś ssaki, pojawiające się w późnym triasie, były wielkości myszy lub szczura. W ewolucji większości znanych linii kręgowców lądowych (np. w ewolucji różnych grup ssaków kopytnych w trzeciorzędzie) obserwuje się odwrotną tendencję — stopniowe zwiększanie rozmiarów. CROMPTON (1968) spekulował, że zmniejszanie się rozmiarów cynodontów może być związane z przechodzeniem przez nie od ektotermiczności do endotermiczności oraz ze zmianami klimatycznymi. Można przypuścić, że cynodonty początkowo były półendotermiczne, to znaczy, że będąc już uwłosione (dołki na kościach pyska wskazują, że występowały u nich włoski czuciowe,

a jeśli miały one włoski czuciowe, to być może były już i uwłosione), miały zdolność utrzymania stałej temperatury ciała przez pewien czas, natomiast zapewne nie wyrobiły jeszcze mechanizmów szybkiego oziębiania ciała. Mechanizmy takie jak: pocenie się, głębokie wentylowanie płuc przez dyszenie, rozszerzanie naczyń krwionośnych skóry i inne występują u współczesnych ssaków właściwych, lecz brak ich u stekowców. W późnym permie panował na Ziemi zimny klimat. Od końca permu i w ciągu triasu klimat stawał się coraz cieplejszy, zmieniając się w gorący w jurze. Jeżeli cynodonty, tak jak stekowce, umiały utrzymywać stałą temperaturę ciała, lecz nie umiały pozbywać się nadmiaru ciepła, ich aktywność w ciepłym klimacie musiała być ograniczona. Duże zwierzęta, jeżeli nie są zdolne do pozbycia się nadmiaru ciepła, które produkują podczas pracy, mogą w gorącym lub nawet w ciepłym klimacie łatwo zginąć z przegrzania. Małe zwierzęta łatwiej oziębiają swoje ciało niż duże i tym można wytłumaczyć, że cynodonty w toku ewolucji zmniejszały swoje rozmiary. Gdy pod koniec triasu klimat stał się gorący, jedyną szansą na przeżycie ssaków było drastyczne zmniejszenie ich rozmiarów i przejście do aktywności podczas nocy. Dobrze rozwinięte zmysły węchu i słuchu ssaków mezozoicznych, o rozwoju których wnioskujemy z budowy odlewów mózgu i regionu usznego czaszki, świadczą, że pierwsze ssaki prowadziły nocny tryb życia.

Nie należy zapominać, że lądy ery mezozoicznej były zdominowane przez dinozaury, a w okresie triasowym również przez spokrewnione z nimi tekodonty. W tym świecie, pełnym wielkich, groźnych drapieżników, być małym i prowadzić nocny tryb życia znaczyło być dobrze przystosowanym. Zapewne dlatego ssaki pozostały małymi nocnymi zwierzętami przez całą erę mezozoiczną, to jest przez pierwsze dwie trzecie swej historii. Dopiero 65 mln lat temu, pod koniec okresu kredowego, gdy z powierzchni Ziemi zniknęły dinozaury, niektóre ssaki (np. liczne kopytne) zaczęły stopniowo obejmować w posiadanie nisze otwartych terenów, okupowane dawniej przez dinozaury i powiększać swe rozmiary. Ale zaledwie 30% współczesnych ssaków przystosowało się do dziennego trybu życia, reszta, 70% jest nadal aktywna nocą, co niewątpliwie jest dziedzictwem ich zwyczajów z ery mezozoicznej.

KONTROWERSJE

Przedstawione w poprzedniej części podsumowanie współczesnych poglądów na pochodzenie ssaków jest ogólnie przyjęte przez paleontologów, których opinie różnią się w szczegółach. Na czym polegają więc kontrowersje na temat pochodzenia ssaków, zaanonsowane w tytule niniejszego artykułu? Otóż nie ma zgody na temat stosunków rodowych między różnymi grupami ssaków mezozoicznych i współczesnych oraz na temat czy ssaki są monofiletyczne (to znaczy wyodrębniłyby się z cynodontów jako jedna linia rozwojowa), czy też polifiletyczne (co znaczy, że różne grupy ssaków wyodrębniłyby się niezależnie z różnych, co najmniej dwóch grup cynodontów).

Pogląd o polifiletycznym pochodzeniu ssaków panował w paleontologii w latach sześćdziesiątych i wyznawcą jego był między innymi wybitny paleontolog amerykański, George Gaylord Simpson. W ciągu ostatniego dwudziestopięciolet-

cia dzięki nowym odkryciom poglądy na temat stosunków między wczesnymi ssakami oraz mono- lub polifiletyczne pochodzenie ssaków uległy znacznym zmianom, jednakże nadal nie ma na ten temat pełnej zgodności.

W artykule tym nie omawiam wszystkich grup ssaków mezozoicznych (np. dokodontów), które stoją na marginesie prowadzonej tu dyskusji. Grupą kontrowersyjną i przysparzającą najwięcej kłopotu są multituberkulaty, ale o nich nieco później.

Za najprymitywniejsze ssaki są uznawane morganukodonty, zaliczane dawniej do trykonodontów. Ze wszystkich ssaków morganukodonty najbardziej zbliżają się do cynodontów tak budową czaszki, jak i szkieletu pozaczaszkowego. Cechą prymitywną jest występowanie u morganukodontów złożonego stawu żuchwowego, co oznacza, że kości pierwotnego stawu żuchwowego (gadziego) nie przewędrowały jeszcze do ucha. Pojedyncze zęby morganukodontów pojawiają się w późnym triasie, natomiast z wczesnej jury są znane dobrze zachowane ich czaszki (rys. 2D i 4D) i szkielety pozaczaszkowe.

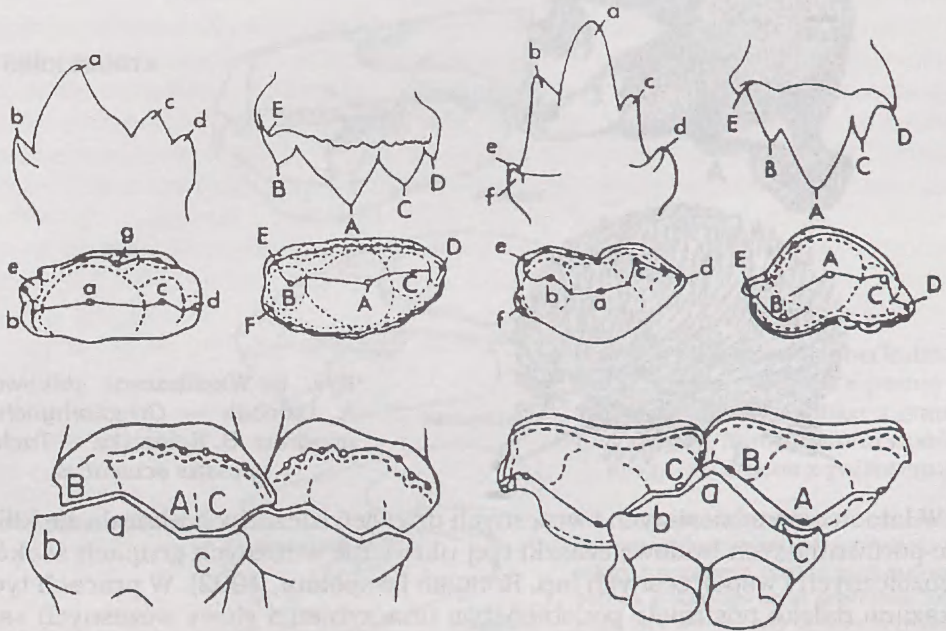
W tych samych warstwach co morganukodonty występują zęby innej grupy drobnych, wymarłych ssaków — symetrodontów. Symetrodony różnią się od morganukodontów tym, że trzy główne guzki na zębach policzkowych są ustawione u nich jak na rogach trójkąta, gdy u morganukodontów są ustawione w jednej linii, w kierunku przodotylnym, tak jak u cynodontów (rys. 5). Podczas zgryzu wierzchołki dolnych i górnych zębów symetrodontów wchodziły między siebie. CROMPTON i JENKINS (1973) sugerowali, że zęby morganukodontów i symetrodontów różnią się tylko nieznacznie i wskazują, że obie grupy wywodzą się od bliskiego, wspólnego przodka.

Symetrodony, które wymarły w późnej kredzie, są uważane za najprymitywniejszych przedstawicieli ssaków właściwych (Theria), z nich wyodrębniły się jurajskie Eupantotheria, z których z kolei powstały współczesne ssaki właściwe.

Obecnie przeważa tendencja, aby nazwę ssaki właściwe stosować tylko dla wspólnego przodka torbaczy i ssaków łożyskowych i wszystkich form, które od niego się wywodzą. HOPSON (1994) zaproponował nazwę Holotheria dla całej grupy ssaków o zębach dolnych i górnych ustawionych w stosunku do siebie jak „odwrócone trójkąty”, a więc obejmującej nie tylko torbacze i łożyskowce lecz również symetrodony i eupantoteria. Niezależnie od tego jaką terminologię przyjmujemy, nie ulega wątpliwości, że grupa ssaków wywodząca się od symetrodontów a kończąca się na torbaczach i ssakach łożyskowych jest monofiletyczna.

Powstaje pytanie, jaka jest pozycja systematyczna stekowców? Jak wiadomo współczesne stekowce (rys. 6), jedyne znane ssaki jajorodne, różnią się od ssaków właściwych zarówno anatomią, jak i fizjologią. Stekowce, reprezentowane dzisiaj tylko przez trzy rodzaje: dziobaka i dwie kolczatki, zachowują w pasie barkowym kość kruczą i śródobojezyk, które nie występują u innych ssaków współczesnych, mają żebra szyjne i kończyny skierowane na boki, a nie przesunięte pod tułów, jak u ssaków właściwych. Wszystkie trzy rodzaje stekowców są silnie wyspecjalizowane, są to formy grzebiące, a dziobak ponadto prowadzi półwodny tryb życia. Stekowce są bezzębne i mają szczęki opatrzone dziobem rogowym. Zęby pojawiają się tylko w rozwoju embrionalnym dziobaka a potem zanikają. Kopalne dziobaki były użębione.

Mimo różnic między stekowcami a ssakami właściwymi nie ulega wątpliwości, że stekowce to ssaki, ponieważ mają gruczoły mleczne, ciało pokryte włosami, w skład żuchwy wchodzi tylko jedna kość — żębowa, zestawiająca się stawem z kością skroniową czaszki, a w uchu środkowym występują trzy kostki słuchowe. Wszystkie te cechy są charakterystyczne dla ssaków, nie występują u innych kręgowców z wyjątkiem może włosów, które być może występowały już u niektórych cynodontów; twory włosopodobne wykształciły się też niezależnie u pterozaurów.



Rys. 5. Porównanie dolnych i górnych zębów morganukonodonta (*Morganucodon*) (z lewej) i wczesnego symetrodonta (*Kuehneotherium*) (z prawej), należącego do najprymitywniejszych ssaków właściwych.

Małe litery oznaczają guzki na dolnych trzonowych, a duże litery na górnych trzonowych. U morganukodontów guzki są ułożone podłużnie, u symetrodontów tworzą one zaczątkowy trójkąt. Górny szereg — widok zębów z boku, środkowy — widok zębów od strony powierzchni żujących, dolny — widok górnych i dolnych zębów z boku w pozycji zgryzu. U morganukodontów najwyższy guzek zęba dolnego uderza w zagłębienie w zębie górnym, u symetrodontów wchodzi on między dwa zęby górne, co powoduje lepsze cięcie pokarmu. Z zębów symetrodontów drogą przekształceń powstały tak zwane zęby trybosfeniczne, charakterystyczne dla kredowych ssaków właściwych. Podobieństwo budowy zębów morganukodontów i wczesnych symetrodontów wskazuje, że grupy te powstały od bliskiego wspólnego przodka (wg CROMPTONA i JENKINSA 1973).

W roku 1985 ukazała się praca paleontologów australijskich (ARCHER i współaut. 1985) z opisem fragmentu żuchwy z zębami trzonowymi kopalnego dziobaka z wczesnej kredy nazwanego *Steropodon*. W dwa lata później, na podstawie odlewu *steropodona* otrzymanego z Australii wspólnie z kolegami amerykańskimi, A. W. Cromptonem i F. A. Jenkinsem, opublikowaliśmy pracę (KIELAN-JAWOROWSKA i współaut. 1987), w której argumentowaliśmy, że zęby

steropodona mogły powstać z zębów Eupantotheria. Jeżeli rzeczywiście tak było, to stekowce winny być zaliczone do Theria sensu lato (Holotheria wg Hopsona) i oddzieliłyby się od głównej linii prowadzącej do torbaczy i łożyskowców przyspuszczalnie w późnej jurze.



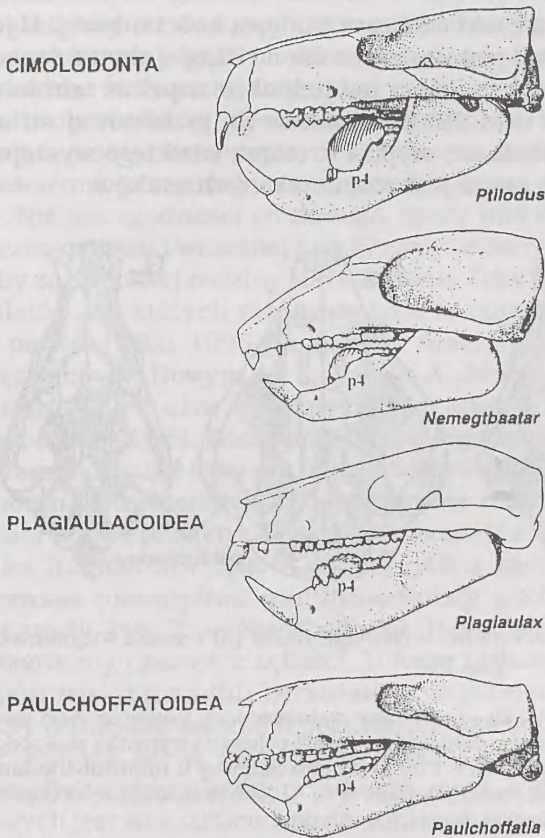
Rys. 6. Współczesne stekowce:
A. Dziobak — *Ornithorhynchus anatinus*. B. Kolezatka — *Tachyglossus aculeatus*.

W latach osiemdziesiątych i wczesnych dziewięćdziesiątych ukazało się kilka prac porównujących budowę czaszki i jej ukrwienie w różnych grupach ssaków mezozoicznych i współczesnych (np. ROUGIER i współaut. 1992). W pracach tych wykazano daleko posunięte podobieństwo unaczynienia głowy wczesnych ssaków właściwych i stekowców a także wymarłej grupy ssaków — multituberkulatów, potwierdzając pogląd o ich wspólnym pochodzeniu.

Jak już wspomniałam, grupą, która przysparza najwięcej kłopotu badaczom stosunków filogenetycznych między wczesnymi ssakami, są właśnie multituberkulaty, zawdzięczające nazwę budowie zębów pokrytych licznymi, jednakowej wysokości guzkami. Multituberkulaty pierwsze wśród ssaków przystosowały się do roślinożerności, chociaż część z nich była wszystkożerna.

Grupa ta wykazuje w budowie żuchwy i uzębienia powierzchowne podobieństwo do gryzoni (rys. 7). Mają one siekacze przystosowane do odgryzania twardego pokarmu (jak u gryzoni), za nimi występuje przerwa (diastema) i seria zębów przedtrzonowych i trzonowych pokrytych guzkami. Budowa powierzchni starć na zębach wskazuje, że podczas cięcia pokarmu żuchwa przesuwiała się do tyłu. Jest to jedyny przypadek wśród ssaków, gdyż na przykład u owadożernych i drapieżnych zęby tną pokarm przy ruchu żuchwy ku górze i ku środkowi (rys. 3), u parzystokopytnych przy dośrodkowym ruchu żuchwy i nieco ku górze, a u gryzoni przy ruchu żuchwy do przodu. To że multituberkulaty „żyły do tyłu” spowodowało, że mięśnie poruszające żuchwę przyczepiały się na niej bardziej z przodu niż u wszystkich innych ssaków, co wpłynęło na inne proporcje czaszki

(GAMBARYAN i KIELAN-JAWOROWSKA 1995). U ssaków właściwych przednia część oczodołu ma kostne dno lecz jest otwarta od góry (rys. 8), u multituberkulatów ta część oczodołu jest otwarta od dołu lecz ma kostny „dach”. U ssaków właściwych wyrostek zaoczodołowy znajduje się na kości czołowej, gdy u multituberkulatów jest położony daleko w tyle, na kości ciemieniowej. Wyrostek kłykciowy zuchwy u multituberkulatów stanowi część jej tylnego, zaokrąglonego brzegu i w przeciwieństwie do ssaków właściwych nie tworzy wyodrębnionego



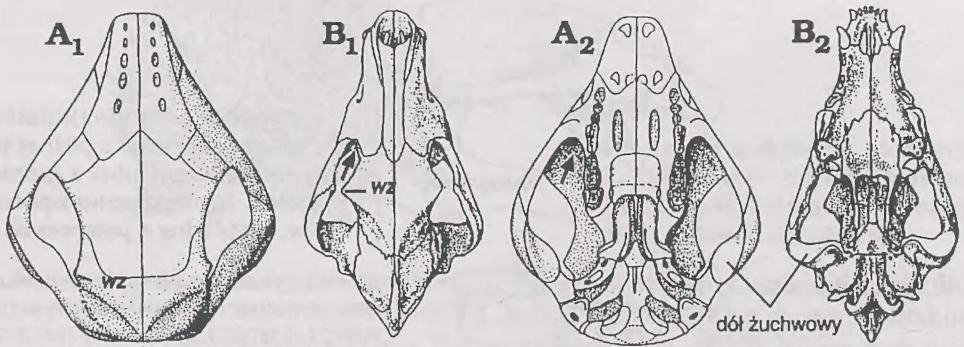
Rys. 7. Czaszki multituberkulatów: *Paulchoffatia* pochodzi z późnej jury (kimerydu), *Plagiaulax* z granicy jury i kredy, *Nemegtbaatar* z późnej kredy, a *Ptilodus* z paleocenu.

W ewolucji multituberkulatów czwarty dolny przedtrzonowy (p4) powiększa rozmiary i przybiera postać zaokrąglonego ostrza, pokrytego serią grzebieni. Zmianom tym towarzyszy redukcja pozostałych dolnych przedtrzonowych oraz powiększanie się diastemy. Z późnego triasu oraz z wczesnej i środkowej jury skamieniałości zaliczane do multituberkulatów są reprezentowane jedynie przez ułamki pojedynczych zębów, których przynależność systematyczna nie jest pewna (wg KIELAN-JAWOROWSKIEJ i NESSOVA 1992).

wyrostka. Dół zuchwowy większości ssaków właściwych jest wklęsły i skierowany poprzecznie, u multituberkulatów jest płaski, odsunięty od puszek mózgowych i wydłużony w kierunku przodotylnym. Czaszka multituberkulatów jest spłaszczona grzbieto-brzusznie, gdy u ssaków właściwych bocznie. Pozostałe różnice, takie jak na przykład prosty ślimak w uchu multituberkulatów (zwinęty u ssaków właściwych) oraz położenie dołu zuchwowego bardziej w tyle niż u ssaków właściwych, należy interpretować jako zachowanie u multituberkulatów cech prymitywnych (prosty ślimak występuje również u morganukodontów, a zagięty lecz nie zwinęty u stekowców).

W szkielecie pozaczaszkowym multituberkulatów obserwujemy mieszaninę cech prymitywnych (jak np. obecność kości torbowych, żeber szyjnych i międzyobojczyka) i zaawansowanych. Miednica multituberkulatów jest bardzo wąska, a dolne brzegi kości łonowych i kulszowych zrastają się ze sobą tworząc grzebień, co wskazuje, że kości miednicy nie mogły rozchodzić się na boki podczas porodu. Na tej podstawie wyciągnęłam wniosek (KIELAN-JAWOROWSKA 1979), że multituberkulaty były żyworodne i przychodziły na świat bardzo małe, zapewne w bardzo niskim stopniu zaawansowania anatomicznego, podobnie jak współczesne torbacze.

Multituberkulaty przypominają ssaki właściwe budową kości udowej. U jednych i u drugich głowa kości udowej jest umieszczona na długiej szyjce i występuje wysoki krętarz większy. Krętarz mniejszy ma jednakże zupełnie odmienną budowę w obu grupach. Ponadto u multituberkulatów na grzbietowej stronie kości udowej w punkcie rozchodzenia się szyjki i krętarza wielkiego występuje guzek podkrętarzowy — struktura ta nie jest znana u innych ssaków.



Rys. 8. Porównanie czaszek multituberkulata — *Nemegtbaatar* (A) i ssaka łożyskowego — psa (B).

A₁, B₁ — widziane od strony grzbietowej, A₂, B₂ — od strony podniebiennej. Proszę zwrócić uwagę na różnice w budowie przedniej części oczodołu, dołu zuchwowego i położenia wyrostka zaoczodołowego (wz) na kości czołowej u ssaków łożyskowych i na kości ciemieniowej u multituberkulatów. Strzałka w B₁ pokazuje kostne dno przedniej części oczodołu, w A₂ — dach przedniej części oczodołu (wg KIELAN-JAWOROWSKIEJ, w druku).

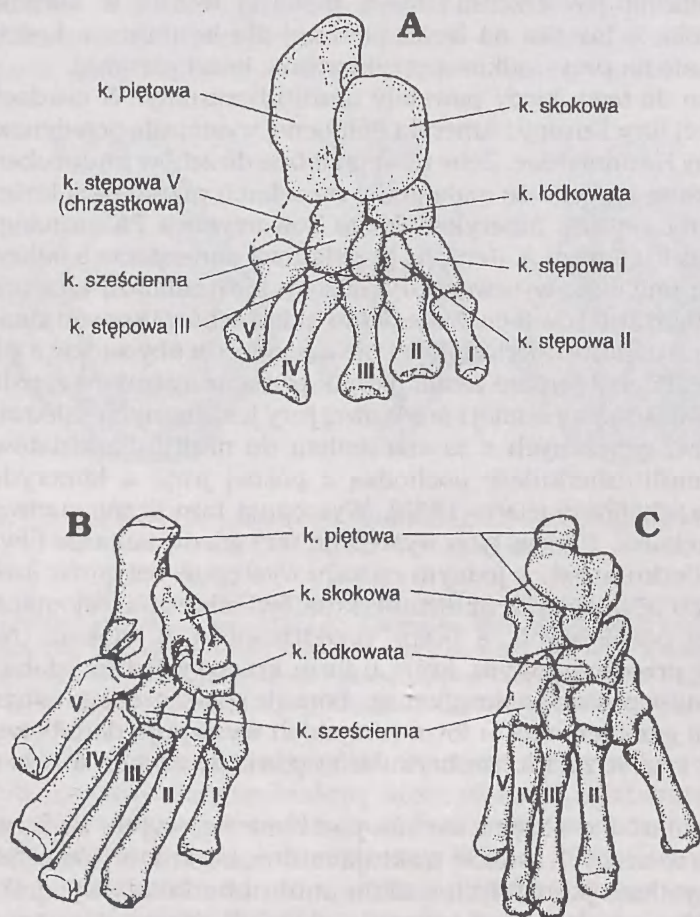
Multituberkulaty różnią się od wszystkich ssaków układem kości stępu. Podobieństwo dotyczy budowy kości piętowej, opatrzonej u multituberkulatów i ssaków właściwych wydatnym guzem piętowym, poza tym jednakże układ kości stępu jest w obu grupach odmienny. W roku 1929 GRANGER i SIMPSON przedstawili pierwszą rekonstrukcję stępu multituberkulatów, w której dystalny koniec kości piętowej nie stykał się z żadną inną kością, będąc niejako „zawieszony w powietrzu” (por. rys. 9 dla zrozumienia układu kości stępu multituberkulatów). W rekonstrukcji Grangera i Simpsona piąta kość śródstopia nie stykała się z kością piętową i była między nimi przerwa). Rekonstrukcja ta opierała się na tym, że u multituberkulatów kość piętowa nie styka się dystalnie z kością sześciennej (jak u innych ssaków), a fasetka dla kości sześciennej jest położona

skośnie na przyśrodkowej powierzchni kości piętowej, w pobliżu jej dystalnego końca. Rekonstrukcja Grangera i Simpsona została podważona dopiero niedawno w oparciu o materiały zebrane przez polsko-mongolskie wyprawy paleontologiczne na pustyni Gobi (KIELAN-JAWOROWSKA i GAMBARYAN 1994). W pracy tej wykazaliśmy (rys. 9B), że kość piętowa kontaktowała się z piątą kością śródstopia, a stopa była odwiedzona od długiej osi guza piętowego o 30° ku bokowi. Taka budowa stępu nie występuje u żadnych innych ssaków. Wyszliśmy też przypuszczenie, że gdy piąta kość stępowa (os tarsale V), charakterystyczna dla prymitywnych gadów, zanikła w linii cynodontów prowadzącej do ssaków, wykształciły się dwa typy budowy kości stępu (rys. 9). W linii morganukodontów — ssaków właściwych kość sześcienna (*cuboideum*) przesunęła się ku bokowi, wchodząc w kontakt z dystalną częścią kości piętowej; w linii prowadzącej do multituberkulatów dystalna powierzchnia kości piętowej weszła w kontakt z piątą kością śródstopia, a fasetka na kości piętowej dla kontaktu z kością sześcienną przesunęła się na przyśrodkową powierzchnię kości piętowej.

Nie ma zgodności co do tego, kiedy powstały multituberkulaty. W osadach późnego triasu i wczesnej jury Europy i Ameryki Północnej występują pojedyncze zęby zagadkowej rodziny Haramiyidae. Zęby te są podobne do zębów multituberkulatów, od których różnią się tym, że mają guzki na zębach różnej wysokości. W październiku 1996 na zjeździe Amerykańskiego Towarzystwa Paleontologii Kręgowców w Nowym Jorku Farish A. Jenkins przedstawił doniesienie o odkryciu szczęk i żuchw haramiyidów w utworach triasowych Grenlandii (JENKINS i współaut. 1996). Zdaniem autorów tego doniesienia układ zębów i sposób żucia haramiyidów był inny niż u multituberkulatów i nie ma powodu aby sądzić o ich bliskim pokrewieństwie. Pogląd ten nie został jednak przez uczestników zjazdu powszechnie przyjęty. Z osadów wczesnej i środkowej jury jest znanych zaledwie kilka fragmentów zębów, zaliczanych z zastrzeżeniem do multituberkulatów. Pierwsze niewątpliwe multituberkulaty pochodzą z późnej jury, z kimerydu Portugalii (rys. 7 — *Paulchoffatia*) (HAHN 1993). Występują tam liczne żuchwy i fragmenty czaszek z zębami. U form tych występują trzy górne siekacze (dwa u późniejszych multituberkulatów), w jednym rodzaju występuje też górny kieł, który zanikł u wszystkich późniejszych multituberkulatów, diastema jest znacznie krótsza niż u form późniejszych, a liczba przedtrzonowych większa. Na czwartym dolnym zębie przedtrzonowym, który u form kredowych i trzeciorzędowych jest wykształcony w postaci zaokrąglonego, bocznie spłaszczonego ostrza ze skośnie ustawionymi grzebieniami, u form jurajskich występuje dodatkowy rząd guzków, pokazując że „ostrza” multituberkulatów powstały z zębów o dwóch rzędach guzków.

Pozycja multituberkulatów w obrębie ssaków jest kontrowersyjna. Badacze zajmujący się filogenezą wczesnych ssaków traktują multituberkulaty jako albo: 1. grupę siostrzaną wszystkich pozostałych ssaków (multituberkulaty wyodrębniłyby się od cynodontów niezależnie od innych ssaków); 2. grupę siostrzaną stekowców i ssaków właściwych (multituberkulaty wyodrębniłyby się wcześniej niż stekowcowe, które byłyby zaliczone do *Theria sensu lato*); 3. grupę siostrzaną stekowców (obie grupy razem tworzyłyby grupę siostrzaną ssaków właściwych); i 4. grupę siostrzaną ssaków właściwych (stekowce wyodrębniłyby się wcześniej niż multituberkulaty).

Jedną z przyczyn różnorodnych poglądów na pozycję filogenetyczną multituberkulatów w obrębie ssaków jest to, że większość analiz filogenetycznych wczesnych ssaków opiera się na badaniu tylko jednej cechy, lub w najlepszym razie kilku cech (np. na odtworzeniu ukrwienia głowy). Analizy te nie uwzględniają wszystkich, różnorodnych cech, które dopiero łącznie mogłyby przedstawić bardziej obiektywny obraz stosunków między wczesnymi ssakami. Trzy ważne cechy charakterystyczne dla multituberkulatów były dotychczas pomijane w analizach filogenetycznych (KIELAN-JAWOROWSKA w druku). Są to omówiony wyżej układ mięśni na czaszce związany „żuciem do tyłu” i związana z tym budowa czaszki (rys. 8), budowa kości stępu (rys. 9) oraz omówiona niżej budowa mózgu.



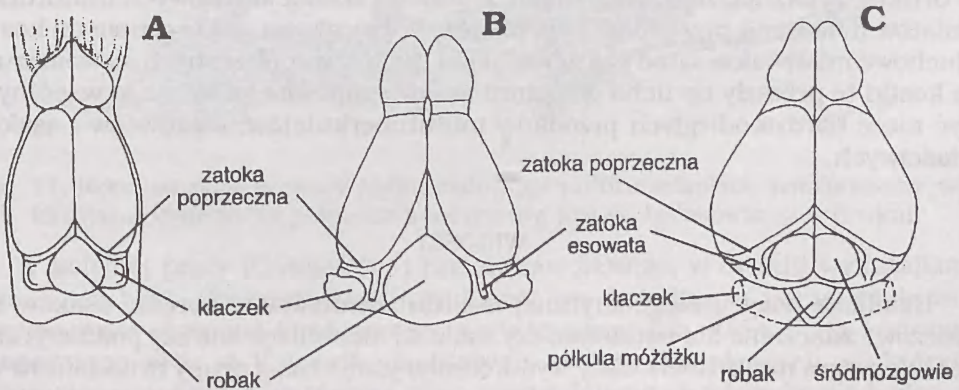
Rys. 9. Porównanie kości stępu cynodontów i ssaków.

A — nie oznaczony cynodont ze środkowego triasu, u którego zachowała się chrząstkowa piąta kość stępowa (która u innych cynodontów i u ssaków zanikła). B — paleoceński multituberkulat *Eucosmodon*. C — współczesny ssak właściwy — opos. I–V kości śródstopia. Kiedy w ewolucji prowadzącej do ssaków piąta kość stępowa zanikła, u multituberkulatów piąta kość śródstopia weszła w kontakt z kością piętową, gdy u ssaków właściwych kość sześcienna weszła w kontakt z kością piętową (wg KIELAN-JAWOROWSKIEJ w druku).

Jak wzmiankowałam wyżej, „żucie do tyłu” wśród ssaków występuje tylko u multituberkulatów, lecz jest charakterystyczne dla kilku grup cynodontów, występuje na przykład u tak zwanych trawersodontów i u trytilodontów. Nie ma

jednakże podstaw aby sądzić, że multituberkulaty wyodrębniły się od cynodontów, które „żuły do tyłu”. Z drugiej strony wśród ssaków właściwych, z pierwotnego sposobu żucia, w którym podczas cięcia pokarmu żuchwa poruszała się ku górze i nieco tylko ku środkowi, powstały bardzo różnorodne typy żucia, na przykład typ charakterystyczny dla gryzoni, w którym żuchwa podczas cięcia posuwa się do przodu z lekkim tylko odchyleniem ku środkowi. Jeżeli u ssaków właściwych mogły wytworzyć się tak różnorodne sposoby cięcia pokarmu, można sobie wyobrazić, że żucie charakterystyczne dla multituberkulatów mogło powstać z typu występującego na przykład u niektórych trykonodontów. Druga z podanych tu cech — układ kości stępu multituberkulatów jest odmienny niż u wszystkich innych ssaków i jest prawdopodobne, że tego typu stęp i stopa powstały niezależnie od stępu, który rozwinął się u ssaków właściwych przy przekształcaniu się cynodontów w ssaki.

Mózg ssaków właściwych charakteryzuje się poprzecznym rozrostem mózdzku i wykształceniem półkul mózdzku. U prymitywnych ssaków właściwych śródmózgowie nie jest przykryte przez półkule mózgu, lecz odsłonięte na stronie grzbietowej. Mózg multituberkulatów ma inną budowę (rys. 10). Środkowy płat



Rys. 10. Rekonstrukcja mózgu niektórych prymitywnych ssaków, wykonana na podstawie naturalnych odlewów wewnętrznych puszek mózgowych.

A. Trykonodont *Triconodon*. B. Multituberkulat *Chulsanbaatar*. C. Prymitywny ssak łożyskowy *Baurnlestes*. A, B — typ kryptomezencefaliczny. C — typ eumezencefaliczny (wg KIELAN-JAWOROWSKIEJ 1986).

mózdzku (robak) rozrasta się do przodu i zakrywa śródmózgowie, natomiast brak jest wyodrębnionych półkul mózdzku (KIELAN-JAWOROWSKA 1986). Mózg tego typu co u multituberkulatów występuje również u późnojurajskiego trykonodonta (rys. 10) z rodziny Triconodontidae. Budowa mózgu morganukodontów nie została zrekonstruowana, jednakże z budowy czaszki, w której występuje namiot kostny oddzielający jamę mózdzku od półkul mózgowych, można wnioskować, że mózdzek był rozwinięty lecz krótki, co przypomina bardziej stosunki u prymitywnych ssaków właściwych niż u multituberkulatów.

Budowa mózgu wskazuje więc na pokrewieństwo multituberkulatów z trykonodontami z rodziny Triconodontidae lecz nie z morganukodontami. Trykonodonty są źle poznane i nie jest wykluczone, że obejmują kilka niezależnych grup. Mają one podobnie jak multituberkulaty żuchwę z tyłu zaokrągloną, bez wyrostka kąтового, natomiast układ kości stępu nie jest u nich znany. W jednej rodzinie trykonodontów stwierdzono, że tylne zęby (potocznie zwane trzonowymi) są wymieniane, co jest cechą prymitywną i nie zgadza się z definicją zębów trzonowych.

Paleontolog chiński, Desui Miao, odkrył kostki słuchowe zachowane w czaszce wyspecjalizowanego paleoceńskiego multituberkulata z Chin — *Lambdaopsalis* (MIAO 1988). Według Miao kostki słuchowe multituberkulatów mają taką samą budowę, jak u innych ssaków, lecz są w stosunku do nich odwrócone i wyrostki młoteczka (rękojeść oraz wyrostek donosowy), które u ssaków współczesnych są skierowane ku przodowi, u multituberkulatów miałyby być skierowane ku tyłowi.

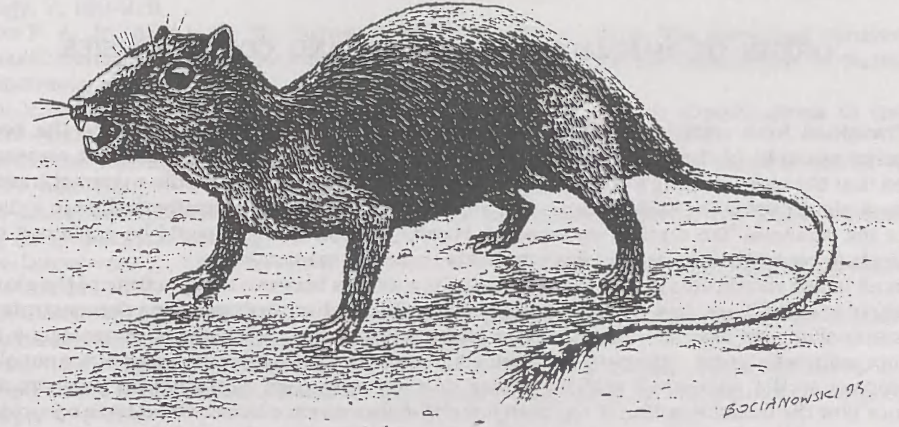
W roku 1995 odkryto niezależnie kostki słuchowe multituberkulatów z późnej kredy Mongolii przez zespół polsko-norweski i przez zespół amerykański. Te nowe odkrycia (HURUM i współaut. 1996, oraz ROUGIER i współaut. w druku) wykazują, że rekonstrukcja położenia kostek słuchowych multituberkulatów dokonana przez Miao była błędna. W rzeczywistości w grupie tej kostki słuchowe miały takie samo położenie, jak u ssaków współczesnych, co wskazuje, że kostki te przeszły do ucha w historii ssaków zapewne tylko raz, u wspólnych być może bardzo odległych przodków multituberkulatów, stekowców i ssaków właściwych.

WNIOSKI

Ustalenie pozycji filogenetycznej multituberkulatów w obrębie ssaków ma kluczowe znaczenie dla ustalenia, czy ssaki są monofiletyczne czy polifiletyczne. Jeżeli bowiem multituberkulaty wyodrębniłyby się z innej grupy cynodontów niż pozostałe ssaki, to ssaki byłyby difiletyczne. Jeżeli jednak multituberkulaty są grupą siostrzaną stekowców lub ssaków właściwych, to ssaki są monofiletyczne. Jedną z trudności w rozwikłaniu tego problemu jest to, że nie wiemy, kiedy multituberkulaty powstały.

Cechy anatomiczne nie pozwalają na jednoznaczne ustalenie pokrewieństw multituberkulatów. Budowa kości stępu i stopy multituberkulatów jest odmienna niż u wszystkich innych ssaków i przemawiałaby raczej za ich odrębnym wyodrębnieniem się z cynodontów. Budowa innych elementów szkieletu pozaczaszkowego, na przykład budowa kości udowej z dobrze wyodrębnioną głową na wysokiej szyjce i z wysokim krętarzem wielkim oraz obecność guza piętowego są bardzo zbliżone do tych elementów u ssaków właściwych. ROWE (1988), który uznał, że multituberkulaty są grupą siostrzaną ssaków właściwych, oparł swoją analizę między innymi na budowie szkieletu pozaczaszkowego, jednakże analiza ta była dość powierzchowna. Ponadto budowa stępu i stopy multituberkulatów zostały zrewidowane dopiero w sześć lat po ukazaniu się pracy Rowe (KIELAN-JAWOROWSKA i GAMBARYAN 1994). W pracy tej przytoczyliśmy dowody głównie

w oparciu o budowę kończyn tylnych na to, że kończyny multituberkulatów były silnie odwiedzione (rys. 11). W roku 1995 ukazała się w czasopiśmie *Nature* praca autorów amerykańskich, P. Sereno i M. McKenny, którzy opisali kość ramienną i część szkieletu barkowego multituberkulata z kredy Mongolii. Kość ramienna nie wykazywała skręcenia, charakterystycznego dla stekowców i gadów współczesnych, w związku z czym autorzy wyciągnęli wniosek że multituberkulaty miały kończyny parasagitalne, tak jak współczesne ssaki właściwe i że parasagitalność powstała w ewolucji ssaków tylko raz u wspólnych przodków multituberkulatów i ssaków właściwych.



Rys. 11. Rekonstrukcja postawy późnokredowego multituberkulata *Nemegtbaatar*, wykazująca odwiedzione położenie kończyn (wg KIELAN-JAWOROWSKIEJ w druku).

W kolejnej pracy (GAMBARYAN i KIELAN-JAWOROWSKA w druku) wykazaliśmy jednak, że brak skręcenia kości ramiennej nie świadczy o parasagitalności, ponieważ nie skręcona kość ramienna występuje u żab, które mają kończyny odwiedzione oraz u licznych grzebiących ssaków łożyskowych, u których w związku z podziemnym trybem życia nastąpiło wtórne odwiedzenie kończyn. Porównując budowę stawu barkowego, kości ramiennej i stawu łokciowego czworonogów lądowych ustaliliśmy listę cech kości ramiennej, które występują u czworonogów o pierwotnie odwiedzionych kończynach. Okazało się, że wszystkie te cechy występują u multituberkulatów. Wydaje się, że parasagitalność w ewolucji ssaków powstała tylko raz u ssaków właściwych, natomiast multituberkulaty w ciągu całej ich ewolucji zachowały odwiedzione położenie kończyn.

ROWE (1988) nie uwzględnił w swojej analizie budowy mózgu. Tymczasem budowa mózgu multituberkulatów jest inna niż u ssaków właściwych (rys. 10). W mózgu stekowców występują zaczątkowe półkule mózdzku, a więc jest to mózg zbliżony do typu występującego u ssaków właściwych, a odmienny od mózgu multituberkulatów. Mózg multituberkulatów wskazuje na pokrewieństwo z jedną rodziną trykonodontów, lecz przemawia przeciw ich pokrewieństwie ze ssakami właściwymi.

Z drugiej strony analiza budowy czaszki różnych grup ssaków oraz układu nerwów i naczyń krwionośnych głowy potwierdzają jednolitość budowy wszy-

stkich ssaków, wskazując pośrednio na ich monofiletyczne pochodzenie. Podobnie występowanie identycznego układu kostek słuchowych u multituberkulatów, stekowców i u ssaków właściwych wskazuje, że kostki te w historii ssaków przeszły do ucha tylko raz, u wspólnych przodków tych trzech grup, co również przemawia za monofiletycznym pochodzeniem ssaków.

Mimo więc że sprawa mono- czy polifiletycznego pochodzenia ssaków nie może być w tej chwili zupełnie jednoznacznie rozstrzygnięta, najnowsze badania przemawiają raczej za monofiletyzmem i taka jest w roku 1996 opinia większości specjalistów w tej dziedzinie.

ORIGIN OF MAMMALS: DISCOVERIES AND CONTROVERSIES

Summary

Transition from reptiles to mammals is considered by palaeontologists to be the best-documented example, in the fossil record, of an evolutionary sequence connecting two classes. It is argued that the most striking feature of the evolutionary changes at the reptile-mammal transition, that took place during the Late Permian and Triassic periods, was progressive decline in individual size of the mammal-like reptiles (synapsids). Possibly, these changes could be explained by the temperature control mechanism of the synapsids and early mammals.

In all jawed vertebrates except mammals, the jaw joint is between the quadrate of the skull and the articular of the lower jaw. In the first half of the 19th century embryologists demonstrated that the mammalian ear ossicles: stapes, incus and malleus, were, respectively, homologous to the reptilian columella auris, quadrate and articular, while the ectotympanic bone of mammals was homologous to the angular of reptiles. It has only recently been explained on palaeontological evidence how the transformation of reptilian jaw elements into ear ossicles could have occurred. The development of the dentary squamosal articulation, characteristic of mammals, was important for both the auditory function and increase in mandibular strength.

Palaeontologists agree that mammals originated from an advanced group of synapsids — the cynodonts. Controversies concerning the origin of mammals are related to the debated interrelationships between early mammals. The stumbling block in establishing these relationships is the position of the multituberculates, an extinct, early offshoot of mammals. Multituberculates flourished during the Late Jurassic through the Eocene and were the first mammals adapted to herbivorous and omnivorous niches. Early and Middle Jurassic multituberculates are known only from fragments of isolated teeth, the multituberculate nature of which is not certain. Discoveries of multituberculate ear ossicles and studies on reconstruction of their cranial vasculature suggest a close relationship between multituberculates and all other mammals. The brain structure, as inferred from the endocranial casts, allies multituberculates with one family (Triconodontidae) of the so called triconodonts — primitive mammals (apparently not a monophyletic group). On the other hand, the postcranial skeleton, especially foot structure may suggest a separate origin of multituberculates from cynodonts, and if so, mammals would be polyphyletic. However, the lack of uncontested Early and Middle Jurassic multituberculates speaks against such a hypothesis. In the present state of knowledge, the monophyletic origin of mammals appears more probable and is supported by most palaeontologists.

LITERATURA

- ALLIN E. F., 1975. *Evolution of the mammalian middle ear*. Journal of Morphology 47, 403-437.
- ARCHER M., FLANNERY T. F., RITCHIE A., MOLNAR R. E., 1985. *First Mesozoic mammal from Australia*. Nature 318, 363-366.
- CROMPTON A. W., 1968. *The enigma of the evolution of mammals*. Optima, September 1968, 138-151.
- CROMPTON A. W., JENKINS F. A. Jr., 1973. *Mammals from reptiles: a review of mammalian origins*. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, Vol. 1, 131-155.

- GAMBARYAN P. P., KIELAN-JAWOROWSKA Z., 1995. *Masticatory musculature of Asian taeniolabidoid multituberculate mammals*. Acta Palaeontologica Polonica 40, 45–108.
- GAMBARYAN P. P., KIELAN-JAWOROWSKA Z., w druku. *Sprawling versus parasagittal posture in multituberculate mammals*. Acta Palaeontologica Polonica.
- GAUTHIER J., KLUGE A. G., ROWE T., 1988. *Amniote phylogeny and the importance of fossils*. Cladistics 4, 105–208.
- GRANGER W., SIMPSON G. G., 1929. *A revision of the Tertiary Multituberculata*. Bulletin of the American Museum of Natural History 56, 601–676.
- HAHN G., 1993. *The systematic arrangement of the Paulchoffatiidae (Multituberculata) revisited*. Geologica & Palaeontologica 27, 201–214.
- HOPSON J. A., 1994. *Synapsid evolution and the radiation of non-eutherian mammals*. [W:] D. R. PROTHERO D. R. SCHPCH (red.), *Major Features of Vertebrate Evolution*. Short Courses in Paleontology, 7, 190–219.
- JENKINS F. A. Jr., AMARAL W. W., GATESY S. M., SHUBIN N. H., 1996. *The haramiyid dentition and multituberculate origins*. Journal of Vertebrate Paleontology 16, Supplement to Number 3, Abstracts, 43A.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., 1986. *Brain evolution in Mesozoic mammals*. Contributions to Geology, University of Wyoming, Special Paper 3, 21–34.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., 1979. *Pelvic structure and nature of reproduction in Multituberculata*. Nature 177, 402–403.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., w druku. *Characters of multituberculates neglected in phylogenetic analyses of early mammals*. Lethaia.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., CROMPTON A. W., JENKINS F. A. Jr., 1987. *The origin of egg-laying mammals*. Nature 326, 871–873.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., GAMBARYAN P. P., 1994. *Postcranial anatomy and habits of Asian multituberculate mammals*. Fossils and Strata 36, 1–92.
- MIAO D., 1988. *Skull morphology of Lambdopsalis bulla (Mammalia, Multituberculata) and its implications to mammalian evolution*. Contributions to Geology, University of Wyoming, Special Paper 4, 1–104.
- ROUGIER G. W., WIBLE J. R., HOPSON J. A., 1992. *Reconstruction of the cranial vessels in the Early Cretaceous mammal Vincelestes neuquenianus: implications for the evolution of the mammalian cranial vascular system*. Journal of Vertebrate Paleontology, 12, 188–216.
- ROUGIER G. W., WIBLE J. R., NOVACEK M. J., w druku. *Middle-ear ossicles of Kryptobaatar dashzevegi (Mammalia, Multituberculata): Implications for mammalian relationships and the evolution of the auditory apparatus*. American Museum Novitates.
- ROWE T., 1988. *Definition, diagnosis, and origin of Mammalia*. Journal of Vertebrate Paleontology 8, 241–264.
- ROWE T., 1995. *Brain heterochrony and origin of the mammalian middle ear: new data from high resolution X-ray CT*. Journal of Vertebrate Paleontology, 15, Supplement to No. 3, Abstracts, 50A.
- SERENO P., MCKENNA M. C., 1995. *Cretaceous multituberculate skeleton and early evolution of the mammalian shoulder girdle*. Nature 377, 144–147.

MAGDALENA BORSUK-BIAŁYNICKA

*Instytut Paleobiologii PAN**al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa*STO MILIONÓW LAT EWOLUCJI LEPIDOSAUROMORPHA
I POCHODZENIE JASZCZUREK

WPROWADZENIE

Śmiało można powiedzieć, że odtworzenie kolejnych stadiów procesów ewolucyjnych, którym podlegały organizmy żywe w czasie geologicznym, jest głównym przedmiotem paleontologii. Kolejne stadia są wyznaczone przez gatunki zwierząt, wyjściowe (ancestralne) i potomne, a różnice między nimi stanowią opis procesu ewolucyjnego, który je wiąże w linię rodową (= filogenetyczną). Poszukując kopalnych przodków grup zwierzęcych można postąpić dwojako. Zachowane w zapisie kopalnym następstwo stratygraficzne form uznać można za następstwo filogenetyczne przodków i potomków, jeżeli dystans morfologiczny tych dwóch stadiów jest niewielki. Stopniowe zmiany morfologii stanowią wówczas opis przypuszczalnego procesu ewolucyjnego. Przypadek ten odnosi się jednak tylko do sytuacji, gdy bogata dokumentacja paleontologiczna występuje w ciągłych profilach geologicznych.

Stosunkowa rzadkość zachowywania się szczątków dużych zwierząt, zwłaszcza lądowych, i wybiórczość procesów powstawania skamieniałości (fossilizacji), a także swoistości samego procesu ewolucyjnego (istotne zmiany ewolucyjne mogą zachodzić w bardzo małych populacjach) utrudniają lub wręcz uniemożliwiają zidentyfikowanie konkretnych gatunków kopalnych wyjściowych dla gatunków i grup późniejszych. Wzajemne podobieństwa gatunków sugerują wprawdzie ich pokrewieństwo lecz stosunek przodek — potomek jest tego pokrewieństwa tylko szczególnym, więc trudniejszym do rozpoznania przypadkiem. W tej sytuacji badanie filogenezy jest przeprowadzane inaczej. Drogą ekstrapolacji cech potomków rekonstruuje się hipotetyczny morfotyp przodka, który następnie podlega weryfikacji poprzez poszukiwanie form kopalnych najbardziej do niego zbliżonych. Sam problem wskazania konkretnego gatunku wyjściowego okazuje się zresztą mniej istotny niż opis jego morfotypu. Rekonstrukcja takiego morfotypu jest równoznaczna z propozycją pewnego kroku w filogenezie a więc pewnego procesu ewolucyjnego, któremu ta grupa zawdzięcza swoje powstanie. Proces ewolucyjny, który inicjuje powstanie danej grupy najczęściej wiąże się z pojawieniem się swoistej cechy lub cech morfologicznych stanowiących specyficzną różnicę pomiędzy grupą o której mowa a resztą świata, w szczególności zaś jej najbliższymi krewniakami. Kwestia zidentyfikowania

najbliższych krewniaków jest równoznaczna z rozpoznaniem hierarchicznej struktury pokrewieństw wokół badanej grupy. Takie rozpoznanie znakomicie ułatwia zadanie ograniczając porównania do konkretnych grup krewniaczych, lecz oczywiście podlega przeobrażeniom w historii poznania naukowego.

Poszukiwanie cech nowo powstałych na pewnym etapie ewolucji (tzw. apomorfii), kwestia ich homologii w taksonach, w których występują, a także odróżnienie ich od cech już istniejących na tym etapie, odziedziczonych po odróżnionych przodkach (tzw. plezjomorfii) to odwieczne problemy taksonomii. Zostały one wyartykułowane przez nowoczesny dział taksonomii — kladystykę (HENNIG 1966, WILEY 1981). Kryteria kladystyki wywodzą się z samego rozkładu cech w badanych taksonach, są więc w swej istocie głównie anatomiczno-porównawcze.

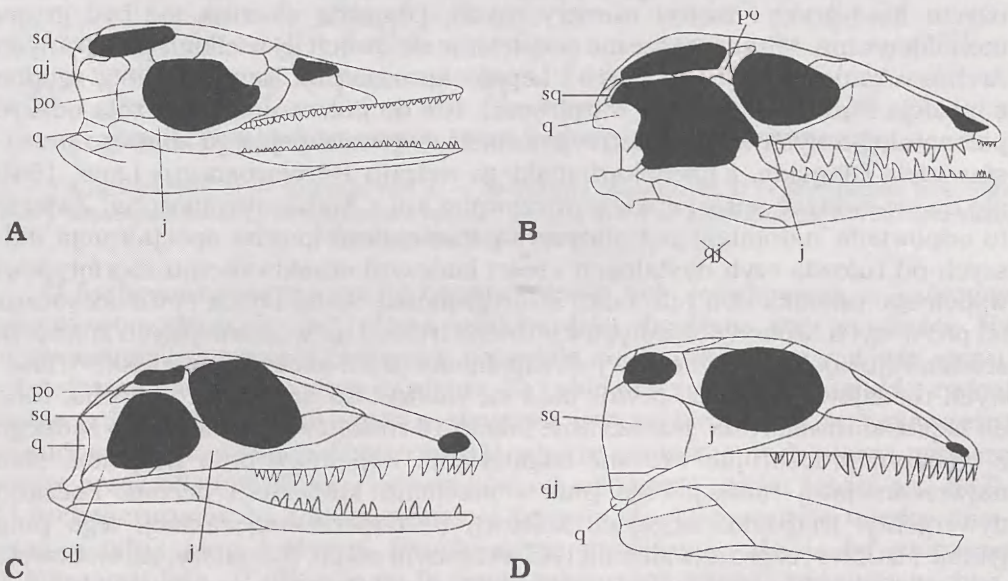
Pierwszorzędne znaczenie anatomii porównawczej dla odtworzenia procesów ewolucyjnych, a także głębokie zrozumienie paleontologów kręgowców dla ewolucyjnego sensu taksonomii wywodzi się zapewne z nieciągłego na ogół charakteru dokumentacji paleontologicznej kręgowców.

HISTORIA KONCEPCJI TAKSONOMICZNYCH I ICH IMPLIKACJE FILOGENETYCZNE

Poznanie historii rodowej zwierząt, tak jak poznanie w innych dziedzinach nauk przyrodniczych ma charakter kolejnych przybliżeń stopniowo testowanych, odrzucanych i zastępowanych nowymi, bardziej uściślonymi. Zapisem kolejnych przybliżeń jest układ systematyczny. Odrębność gadów (Reptilia Linneus, 1758) od pozostałych kręgowców, a także odrębność pewnych ich grup (np. Serpentes Linneus, 1758) została rozpoznana bardzo wcześnie i wprowadzona do nauki już w XVIII wieku. Odrębność, rozumianą wówczas wyłącznie morfologicznie, zaczęto po Darwinie identyfikować z monofiletyzmem, czyli pochodzeniem od wspólnego przodka, co w ścisłym sensie oznacza: od jednego gatunku wyjściowego. Większość grup gadów, na poziomie rzędów i rodzin (np. Squamata Opperl, 1811, Gekkota Cuvier, 1807, Lepidosauria Dumeril et Bibron, 1839) ustanowiono jeszcze w okresie przeddarwinowskim, a większość dużych grup kopalnych w drugiej połowie XIX wieku (np. Pelycosauria Cope, 1878, Theropoda Marsh, 1881, Archosauria Cope, 1869, Saurischia Seeley, 1888). Przełom wieków to także okres krystalizowania się poglądów na temat rodzaju wzajemnych pokrewieństw tych grup.

OSBORNOWI (1903) zawdzięczamy ideę grupowania gadów na podstawie sposobu perforacji policzkowej części sklepienia czaszki, równoznaczną z uznaniem tej cechy za wiodącą w czasie wczesnej radiacji gadów. Idea ta przetrwała próbę czasu, mimo że zakres dwóch wyróżnionych przez Osborna podgromad: Synapsida i Diapsida uległ daleko idącym zmianom. Dużą rolę w rozumieniu istoty gadów diapsidowych, czyli gadów o dwóch otworach skroniowych po każdej stronie czaszki, odegrało odkrycie w połowie XIX wieku, żyjącej dziś, nowozelandzkiej hatterii (*Sphenodon*) (rys.3). Ze względu na prostą budowę szkieletu hatteria została uznana za najlepsze, w świecie żyjących gadów, przybliżenie morfotypu przodka Diapsida.

Stanowisko jaszczurek i wywodzących się z nich węży (obejmowanych wspólną nazwą Squamata Oppel, 1811) długo jeszcze pozostawało sprawą kontrowersyjną. WILLISTON (1925) łączył je z ichtiozaurami (rys. 1A), sugerując tym samym wywodzenie się obu grup od wspólnego przodka, który zamiast dolnego okna skroniowego miałby tylko półkoliście wciętą dolną krawędź sklepienia czaszki. BROOM (1925), przeciwnie, zaliczał jaszczurki do Diapsida jako ich grupę pochodną, co było równoznaczne z uznaniem, że dolny łuk skroniowy przodka Diapsida uległ wtórnie rozerwaniu u przodka Squamata. Istotnie, obrzeżenie dolnego wcięcia w czaszce ichtiozaurów (rys. 1B, 3A) tworzy w dużej mierze kość kwadratowo-jarzmowa, która u jaszczurek całkowicie zanika. Językiem uwagi była więc homologia konfiguracji kości skroniowej części czaszki. Homologia ta była przez wiele lat przedmiotem dyskusji z udziałem tak wielkich nazwisk przełomu XIX i XX wieku, jak K. Gegenbaur, E. Baur, E. Gaupp, D. M. S. Watson, S. W. Williston, R. Owen, T. H. Huxley, J. T. Parker, E. D. Cope i G. A. Boulanger.



Rys. 1. Konfiguracja kości okolicy skroniowej w różnych typach czaszek gadzich.

A — Ichtyozaur (*Grippia*, wczesny trias); B — *Tupinambis* (dzisiejszy); C — *Youngina* (późny perm); D — *Araeoscelis* (wczesny perm). Bez skali. Ilustracje zmienione w stosunku do oryginałów według: A. MAZINA (1981) B. i D. KUHN-SCHNYDERA (1967) C. CARROLLA (1988).

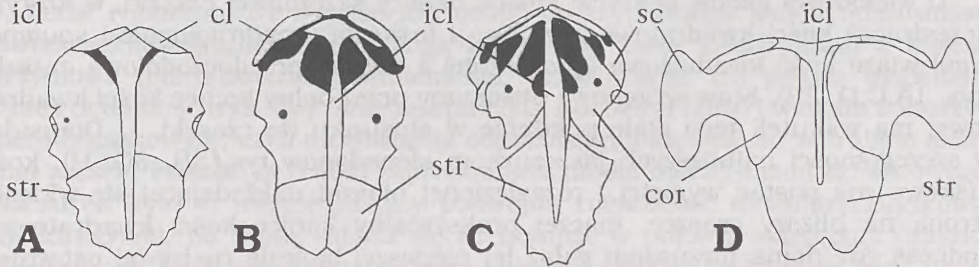
Wyjaśnienia skrótów na rysunkach:

ac — kości skokowa i piętowa, błb — błona bębenkowa, cl — obojczyk, cor — kość krucza, eppt — kość nadskrzydłowa, icl — kość międzyobojczykowa, j — kość jarzmowa, m.add — mięsień przywodziciel zuchwy, m.lpt — mięsień unoszący kość skrzydłową, m.pt — mięsień skrzydłowy, mt — kość śródstopia, pm — puszka mózgowa, po — kość zaoczdolowa, pt — kość skrzydłowa, q — kość kwadratowa, qj — kość kwadratowo-jarzmowa, sc — łopatką, str — mostek, stp — strzemiączko, sq — kość łuskowa, tc — grzebień bębenkowy, zs — ścięgno zginacza stopy.

W powojennej literaturze przeważał pogląd ROMERA (m.in. 1966, 1967), że Diapsida są grupą sztuczną, która winna być rozbita na dwie: Lepidosauria obejmujące Squamata, hatterię i ich prymitywnych krewniaków, tak zwane eozuchy, (dziś ograniczone do tzw. Younginiformes) z jednej strony i Archosauria, obejmujące krokodyle, dinozaury, gady latające i ich prymitywnych krewniaków (tzw. tekodonty) z drugiej. Lepidozaury i archozaury miałyby się wywodzić od dwóch różnych przodków (grupa difiletyczna), należących do permsko-karbońskich gadów pozbawionych otworów skroniowych (podgromada Anapsida). Otwory skroniowe musiałyby więc powstać niezależnie w obu grupach. Argumentem za difiletyzmem Diapsida nie było jednak odnalezienie dwóch potencjalnych kopalnych przodków, lecz jedynie wskazanie głębokich różnic anatomicznych i fizjologicznych istniejących między jaszczurkami a krokodylami, najlepiej poznanymi, bo dziś żyjącymi, grupami reprezentującymi oba pnie. W świetle nowoczesnych badań taksonomicznych i paleontologicznych (BENTON 1985 oraz cytowani tam autorzy), uwzględniających całe bogactwo dzisiejszej wiedzy przy użyciu kladystyki i metod numerycznych, Diapsida okazują się być grupą monofiletyczną. Mimo to wczesne oddzielenie się dwóch jej wielkich pni zwanych Archosauromorpha Huene, 1946 i Lepidosauromorpha Benton, 1985, zgodne z intuicją Romera, nie ulega wątpliwości. Nie do przecenienia jest rola odkryć paleontologicznych w tych rozstrzygnięciach. Najwcześniejszego znanego przedstawiciela Diapsida, z późnokarbońskiego rodzaju *Petrolacosaurus* Lane, 1945 nie da się związać ani z Lepidosauromorpha ani z Archosauromorpha. Zwierzę to odpowiada natomiast z drobnymi zastrzeżeniami (pewna specjalizacja dalszych od tułowia czyli dystalnych części kończyn) oczekiwanemu morfotypowi wspólnego przodka obu pni. Luka stratygraficzna oddzielająca *Petrolacosaurus* od pierwszych krokodyli znanych z późnego triasu i najwcześniejszych znanych, środkowojurajskich jaszczurek jest zapełniona przez około 150 permsko-triasowych rodzajów, z których pewne dają się zaliczyć do Archosauromorpha, inne do Lepidosauromorpha, jeszcze inne (około 10 rodzajów) nie należą do żadnego z tych pni prezentując wczesne odgałęzienia wspólnego pnia Diapsida, ślad najwcześniejszej radiacji tego pnia z przełomu karbonu i permu. Początki dywergencji Diapsida, sięgające kolejnej, późnopermskiej radiacji tego pnia gadów i trudno rozpoznawalne na tym wczesnym etapie filogenezy, zaowocowały dwoma różnymi typami aparatu ruchowego u późniejszych przedstawicieli.

Lepidosauromorpha charakteryzują się udoskonaleniem przemieszczalności opartej o prymitywne boczne ruchy ciała i rozstawione na boki kończyny. Wzmacnia się rola przedniej kończyny, której obręcz jest oparta poprzez kości krucze o krawędzie przednie płyt mostka (rys. 2). Badając działanie kończyny jaszczurek za pomocą promieni Roentgena ustalono, że mostek zapobiega przesuwaniu się obręczy do tyłu przy cofaniu kończyny a zaś rotowanie kości kruczej w stawie mostkowo-kruczym pozwala na wydłużenie kroku. Rotowanie to potęguje efekt spowodowany przez ruchy boczne kręgosłupa (naprzemienne zarzucanie kończyn do przodu). Krótkość wyrostków poprzecznych kręgów tułowiowych, ułatwiająca ruchy boczne tułowia, stanowi kontrast z długimi wyrostkami Archosauromorpha. Mała długość kręgów szyjnych, które są krótsze niż tułowiowe, koresponduje ze sposobem unoszenia głowy wraz z przednią częścią ciała w oparciu o przednie kończyny. U Archosauromorpha odbywało się

to początkowo kosztem wydłużenia szyi, potem poprzez dwunożność, przy redukcji ciężaru i znaczenia przednich kończyn. Sposób unoszenia głowy, podnoszący sprawność orientacji w terenie, był więc jedną z cech, które uległy dywergencji w czasie permskiej radiacji gadów. Ten sposób usprawnienia orientacji wymagał przestrojenia aparatu słuchowego z fal o niskiej częstotliwości, przenoszonych przez podłoże i tkanki spoczywającego na ziemi ciała, na fale o wysokiej częstotliwości, przenoszone przez powietrze. Była to przypuszczalna przyczyna równoległego zadrobnienia strzemiączka i powstania błony bębenkowej, aparatu niehomologicznego w oddzielnych liniach ewolucyjnych, choć zbudowanego z homologicznych części.



Rys. 2. Typy budowy mostka i pasa barkowego Lepidosauromorpha.

A — Younginiformes, B — *Saurosternon*, C — Jaszczurki iguanidowe, D — *Sphenodon*. Łukowate stawy mostkowo-krucze, umożliwiające rotację, istnieją tylko u lepidozaurów (C, D). Bez skali. Ilustracje według CARROLLA (1988b).

U Archosauromorpha ruchy boczne tułowia były redukowane, a kończyny stopniowo podsuwane pod tułów i coraz bardziej obciążane przy chodzeniu. Na najwcześniejszym etapie filogenezy pojawiają się innowacje w budowie stępu, ułatwiające ustawianie stopy w pionie. Za takie przystosowanie uchodzi rodzaj połączenia między kośćmi piętową i skokową, przy zachowaniu znacznej symetrii w budowie dolnego piętra stępu (rys. 8A), a także wzmocnienie działania zginacza stopy przez odsunięcie jego przyczepów od zginanego stawu (patrz str. 637). U Archosauromorpha bardzo wcześnie pojawia się dysproporcja między przednią a tylną parą kończyn, świadcząca o mniejszym udziale tej pierwszej w lokomocji (rys. 7). Wejście na tę drogę ewolucyjną sprzyja rozwinięciu dwunożności u późniejszych archozaurów, z czym wiąże się także całkowite wyprostowanie ich kończyny tylnej.

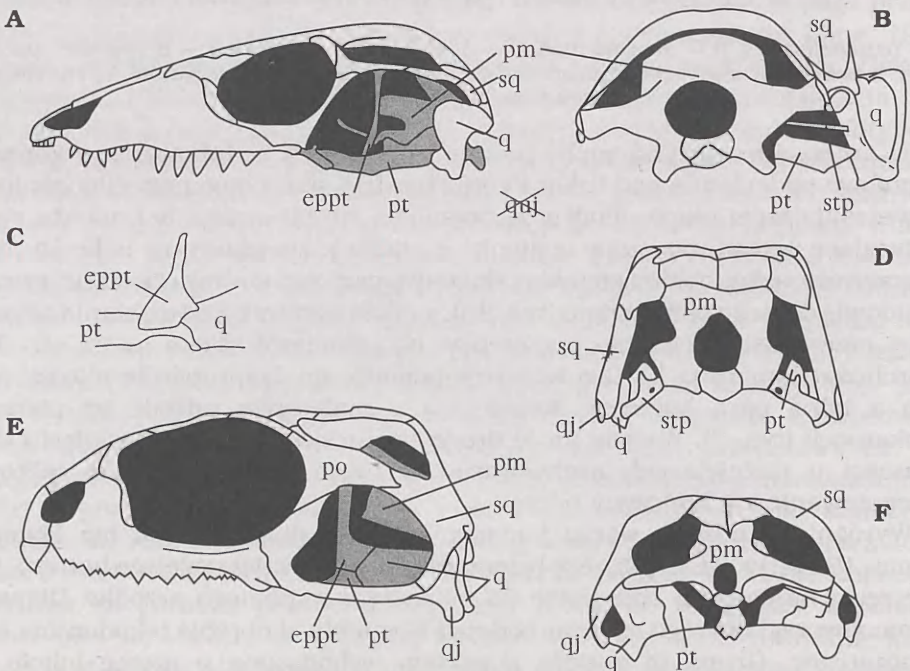
Wyróżnioną pozycję wśród kopalnych gadów diapsydowych ma *Youngina* Broom, 1914 (rys. 1C) z późnego permu Afryki, która zajęła miejsce hatterii, jako zwierzęcia najbardziej zbliżonego do morfotypu wspólnego przodka Diapsida. Broom stworzył dla tego rodzaju podrząd Eosuchia w obrębie tekodontów, więc archozaurów. Grupa ta została z czasem wzbogacona o szereg (około 24) permsko-triasowych rodzajów o podobnym do *Youngina* poziomie ewolucyjnym i uznana przez Romera za wyjściową dla lepidozaurów. Wskutek rewizji w latach osiemdziesiątych jedynie 8 rodzajów uznano za najbliższych krewniaków rodzaju *Youngina*. Obejmująca je grupa Younginiformes zajęła pozycję eozuchów w filogenezie Lepidosauromorpha jako najbliższa krewniacza (siostrzana) grupa lepidozaurów. Na wkroczenie Younginiformes na drogę ewolucyjną Lepidosau-

romorpha wskazuje kombinacja krótkiej szyi z obecnością i budową mostka (rys. 2A), świadcząca o rosnącej roli przedniej kończyny w lokomocji.

SWOISTOŚĆ BUDOWY JASZCZUREK NA TLE OSTEOLOGII GADÓW

Ogólny zarys kręgosłupa i kończyn jaszczurek nie różni się od typu budowy wczesnych Lepidosauromorpha, choć różnią je szczegóły (patrz niżej). Najwięcej cech swoistych obserwuje się, jak wspomniano wyżej, w okolicy skroniowej czaszki. Zrozumienie ich istoty wymaga pewnych uściśleń.

U większości gadów pokrycie kostne okolicy skroniowej czaszki, w którym uczestniczą kości kwadratowo-jarzmowa i łuskowa (*quadratojugale* i *squamosum*) wiąże kość kwadratową (*quadratum*) z częścią przedczołową czaszki (rys. 1A,C,D, 3B). Staw szczękowy utworzony przez dolny koniec kości kwadratowej ma wskutek tego stałe położenie w stosunku do czaszki. U Diapsida, w szczególności najbliższych jaszczurkom sfenodonów rys. (3B, 6G, H), kość łuskowa ma postać wygiętej i rozgałęzionej blaszki nakładającej się wklęsłą stroną na bliższy czaszce, inaczej proksymalny koniec kości kwadratowej, podczas gdy dolna (brzuszna) gałąź tej pierwszej blokuje ruchy tej ostatniej.

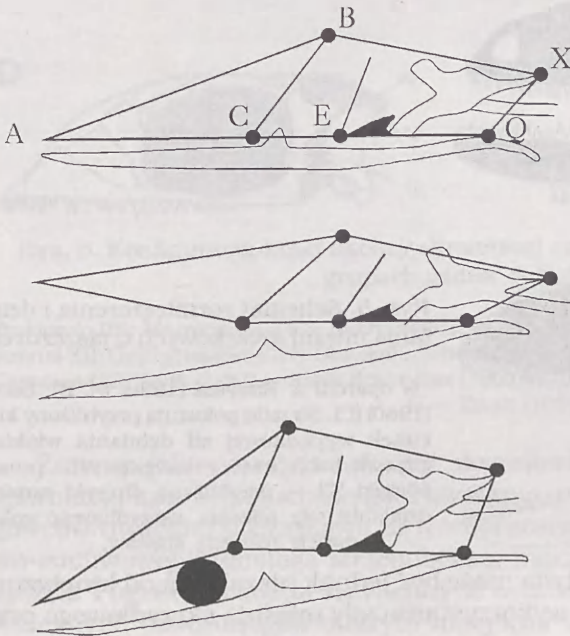


Rys. 3. Porównanie szczegółów budowy tylnego segmentu czaszki u jaszczurek.

(A — *Tupinambis*, B — *Crotaphytus*), wczesnego gada anapsidowego, *Palaeothyris* (D) i hatterii (E, F). C — schemat połączenia kości nadskrzydłowej, skrzydłowej i kwadratowej u *Gephyrosaurus*. Bez skali. Ilustracje zmienione według: A — KUHN-SCHNYDERA (1967), B — oryginalna, C — EVANS (1980), D — CARROLLA (1988b), E i F — ROMERA (1956). Przyżyciowo strzemiączko jest przedłużone w kierunku błony bębenkowej przez chrzęstną kolumnienkę zewnętrzną (*extracolumella*), nie uwidocznioną na rysunku.

Oczywiste jest, że redukcja okolicy skroniowej uwalnia kość kwadratową, która w krańcowych przypadkach może stać się ruchoma (streptostyliczna) wokół nowego stawu utworzonego przez jej koniec proksymalny. Taki krańcowy przypadek prezentują jaszczurki (rys. 1B, 3A). Prace trojga badaczy: P. L. Robinson, T. H. Frazzetty i K. Smith zdecydowały o zrozumieniu natury tych przeobrażeń.

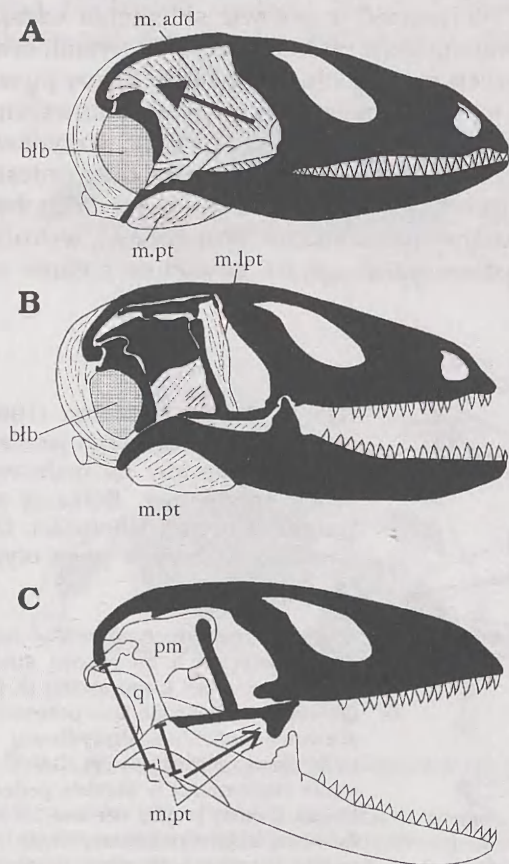
Streptostylia jaszczurek wiąże się z zanikiem (rys. 1, 3) kości kwadratowo-jarzmowej i dolnej gałęzi kości łuskowej. Kość kwadratowa jest podtrzymywana ruchomo za swój proksymalny koniec przez kości skroniową górną (*supratemporale*), wyrostek przypotyliczny puszki mózgowej i zadrobniałą kość łuskową (rys. 3A, B). Ta ostatnia tworzy charakterystyczny, pieńkowaty występ wchodzący, także ruchomo, we wcięcie lub otwór proksymalnego końca *quadratum*. Równocześnie ograniczeniu podlega połączenie kości kwadratowej z kością skrzydłową (*pterygoideum*) podniebienia, umożliwiając ich pewną względem siebie ruchomość (rys. 3B). Rolę streptostylii ROBINSON (1967) wiązała z kinetyzmem czaszkowym, czyli możliwością odkształcania się czaszki w trakcie działania szczęk. FRAZZETTA (1962) zaproponował model mechanizmu czaszkowego jaszczurek (rys. 4) uwzględniający podwójną ruchomość wewnątrzczaszkową (amfikinetyzm), na którą składa się ruchomość w połowie sklepienia czaszki (rys. 4 punkt B), pomiędzy okolicą ciemieniową a czołową (mezokinetyzm), oraz, odziedziczona zapewne po wcześniejszych przodkach, ruchomość samej puszki mózgowej (rys. 4 punkt X) względem jej zewnętrznej obudowy (matakinetyzm). Zgodnie z modelem Frazzetty działanie mięśni bezpośrednio na kość skrzydłową podniebienia (mięśnie *levator* i *protractor pterygoidei*, rys. 5B) powoduje uniesienie do góry szczękowej części czaszki (protrakcję) w trakcie opuszczenia żuchwy (rys. 4B). Siła mięśni przywodzicieli żuchwy (*m. adductor mandibulae*), wskutek ich skośnego ustawienia względem płaszczyzny zgryzu, powoduje cofanie się



Rys. 4. Model FRAZZETTY (1962) kinetyzmu czaszkowego jaszczurek przerysowany na podstawie pracy oryginalnej. Kółkami zaznaczono strefy ruchomości. Oznaczenia literowe z pracy oryginalnej.

B — staw mezokinetyczny; X — staw metakinetyczny i oś obrotu streptostylicznej kości kwadratowej (X-Q); Q — staw szczękowy; E — połączenie stawowe kości nadskrzydłowej ze skrzydłową (porównaj z rys. 3A), C — strefa ruchomości w obrębie podniebienia. Czarny trójkąt oznacza blokadę suwu kości skrzydłowej względem puszki mózgowej. W górze położenie spoczynkowe, w środku protrakcja, na dole nadretrakcja.

(retrakcję) stawu szczękowego w trakcie zamykania szczęk, a poprzez połączenie kości kwadratowej ze skrzydłową retrakcję całego aparatu szczękowego do pozycji spoczynkowej (rys. 4A), gdy jama gębowa jest pusta lub jeszcze niżej (rys. 4C) — gdy znajduje się w niej ofiara (nadretrakcja). Kresmem retrakcji kości skrzydłowych są u jaszczurek wyrostki podstawy puszki mózgowej. Nadretrakcja jest więc możliwa tylko wtedy, gdy puszka mózgowa poddaje się naciskowi kości skrzydłowych do tyłu, a więc tylko wtedy gdy mezokinetyzmowi towarzyszy metakinetyzm a więc w warunkach amfikinetyzmu (BORSUK-BIAŁYNIĆKA 1985). Warunkiem działania modelu Frazzetty jest przeobrażenie kości nadskrzydłowej (*epipterygoïdu*) z płaskiej ścianki kostnej gadów diapsydowych (rys. 3 C, E) w cienką, okrągłą w przekroju kostkę (rys. 3A, 4, 6B, C), tak zwaną kolumienkę czaszkową (*columella cranii*), której budowa pozwala na ruchomość względem kości skrzydłowych. Warunkiem także jest tylna blokada ruchomości kości kwadratowej względem skrzydłowej, pozwalająca na przenoszenie się sił cofających aparat z tej pierwszej na tę drugą. Wszystkie te warunki spełniają jaszczurki. Model ten przedstawia rolę streptostylii dla funkcjonowania kinetyzmu czaszkowego jaszczurek.

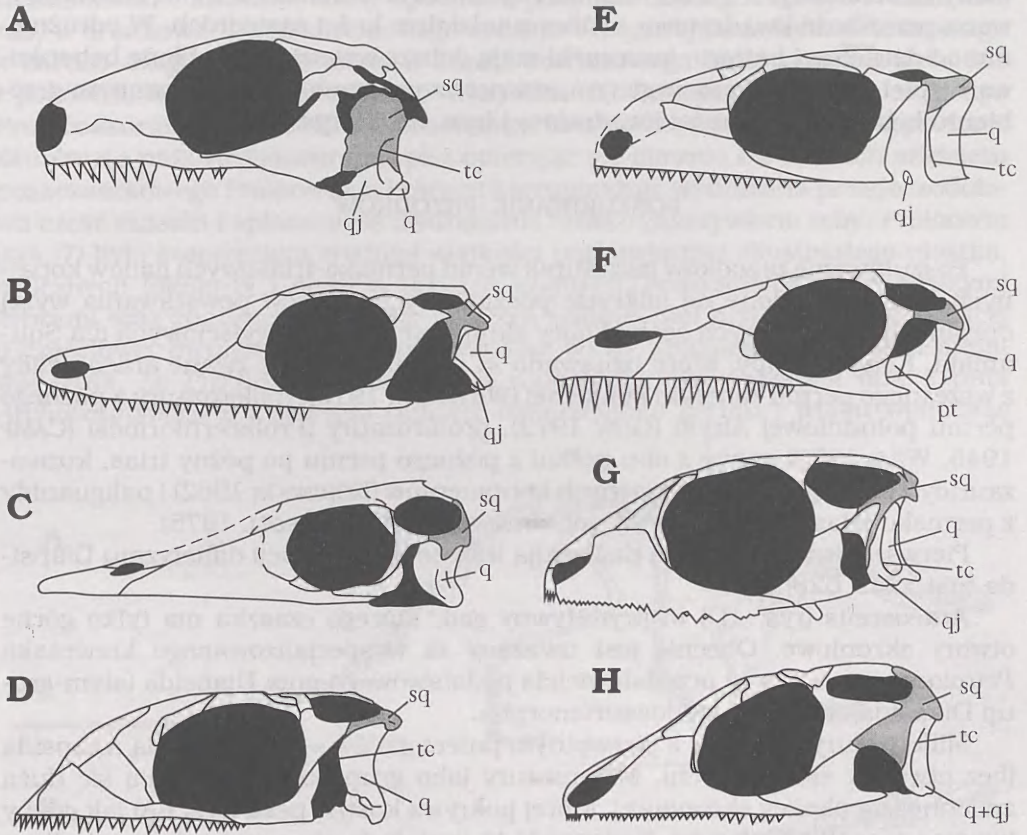


Rys. 5. Schemat rozmieszczenia i działania mięśni szczękowych u jaszczurek.

W oparciu o: RIEPPELA (1980) (A, B); SMITH (1980) (C). Strzałki pokazują przybliżony kierunek wypadkowej siły działania włókien odpowiednich mięśni szczękowych, proste odcinki (C) — przybliżoną długość ramion działania siły mięśnia skrzydłowego wokół dwóch różnych stawów.

Według SMITH (1980) streptostylia może być jednak niezależna od kinetyzmu czaszkowego, a jej rola polega na wykorzystaniu siły mięśnia skrzydłowego przy

zgniataniu pożywienia. Położenie tego mięśnia (rys. 5B, C) prawie równoległe do szczęk i bliskie stawu szczękowego sprawia, że nadaje się on tylko do wytwarzania szybkich i słabych ruchów zamykających szczęki. Znacznie silniejsze jest jego działanie wokół stawu górnego kości kwadratowej umożliwione przez streptostylię. Obserwacje te wskazują, że już sama streptostylia była istotnym udoskonaleniem aparatu szczękowego i mogła stanowić wcześniejszy krok na drodze do powstania jaszczurek niż rozwój mezokinetyzmu.



Rys. 6. Konfiguracja kości okolicy skroniowej czaszki u *Milleretidae* (A) i w różnych grupach gadów diapsydowych.

Prolacerta (B); *Macrocnemus* (C); *Kuehneosaurus* (D); *Paliguana* (E); *Tanystropheus* (F); *Diphydontosaurus* (G); *Gephyrosaurus* (H). Bez skali. Schematy sporządzone na podstawie ilustracji z prac: A — CARROLLA (1977); B, C, D, F — KUHN-SCHNYDERA (1967); E — CARROLLA (1975); G — WHITESIDE'A (1986); H — EVANS (1980).

Zmiany jakie zaszły w okolicy skroniowej czaszki miały również związek z ewolucją aparatu słuchowego. Powstanie ucha środkowego w filogenezie kręgowców uważano początkowo za równoczesne ze zwolnieniem chrząstki gnykowo-żuchwowej (homologa strzemiączka, inaczej stapes) z funkcji podwieszania szczęk. Pogląd ten został zarzucony w ostatnich dziesięcioleciach, gdy u wielu wczesnych czworonogów odkryto masywne strzemiączka (rys. 3D). Takie ma-

sywne strzemiączka, o dużej bezwładności, zdolne były jedynie do przenoszenia drgań dochodzących z podłoża. Strzemiączko zdolne do wzmacniania dźwięków przenoszonych przez powietrze musi być bardzo drobne (rys. 3B). Jest ono zawieszona w jamie ucha środkowego, a jego efektywność zależy od stosunku średnicy jego stopy, która kontaktuje się z uchem wewnętrznym, do średnicy błony bębenkowej, z której odbiera drgania jego koniec zewnętrzny. Strzemiączka takie zachowują się rzadko lecz o budowie ucha informują ślady obecności błony bębenkowej. U gadów diapsydowych błona bębenkowa bywa podtrzymywana przez kość kwadratową z różnym udziałem kości sąsiednich. W odróżnieniu od dzisiejszej hatterii, jaszczurki mają dobrze wykształconą błonę bębenkową rozpiętą na łukowato wygiętym, zewnętrznym grzebieniu, tak zwanym grzebieniu bębenkowym, kości kwadratowej (rys. 5B, C, rys. 6).

POSZUKIWANIE PRZODKÓW

Poszukiwanie przodków jaszczurek wśród permsko-triasowych gadów kopalnych było nastawione na odkrycie początkowych stadiów powstawania wyżej opisanych jaszczurczych cech okolicy skroniowej czaszki, wyjściowych dla Squamata. Kolejne grupy, które uznawano za przodków to tak zwane araeoscelidy z wczesnego permu Ameryki Północnej (WILLISTON 1913), millerozaury z późnego permu południowej Afryki (GOW 1972), protorozaury (Prolacertiformes) (CAMP 1945, WILD 1973) znane z obu półkul z późnego permu po późny trias, kuneozauridy z późnego triasu północnych kontynentów (ROBINSON 1962) i paliguanidy z permsko-triasowych utworów południowej Afryki (CARROLL 1975).

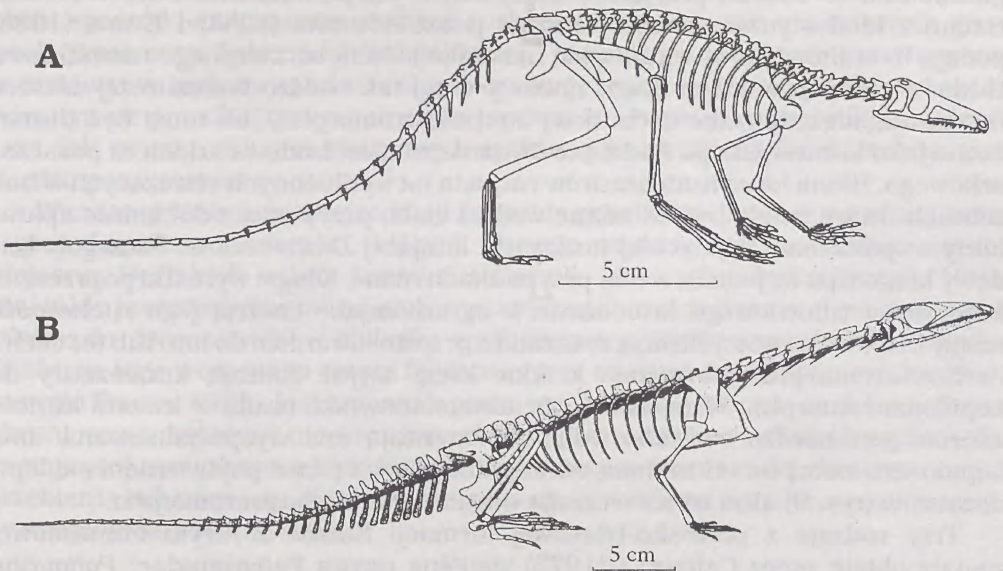
Pierwsze dwie propozycje nawiązują jeszcze do koncepcji difiletizmu Diapsida (patrz str. 626).

Araeoscelis (rys. 1D) to prymitywny gad, którego czaszka ma tylko górne otwory skroniowe. Obecnie jest uważany za wyspecjalizowanego krewniaka *Petrolacosaurus* a więc przedstawiciela podstawowego pnia Diapsida (stem-group Diapsida), nie zaś *Lepidosauromorpha*.

Milleriozaury wiąże się z pierwotnym pnem gadów — podgromadą Anapsida (bez otworów skroniowych). Milleriozaury jako grupa charakteryzują się dużą zmiennością okolicy skroniowej, której pokrywa kostna pęka (rys. 6A) jak gdyby tworząc zaczątki perforacji. Zmienność ta wydawała się ewentualnym stadium początkowym tworzenia dolnego wcięcia okolicy policzkowej i górnego otworu skroniowego czaszki jaszczurek. Postulowana dla niektórych przedstawicieli millerozaurów *streptostylia quadratum* jest w istocie *streptostylia* zlanych ze sobą dwóch kości, kwadratowej i łuskowej, zestawionych ruchomo ze znacznych rozmiarów kością skroniową górną (*supratemporale*). Jest to więc wynik procesu ewolucyjnego idącego w zupełnie innym niż u jaszczurek kierunku. Kość kwadratowa ma prymitywną, krótką postać, bez charakterystycznego dla jaszczurek górnego zakończenia stawowego. Błona bębenkowa była rozpięta za pomocą lekko wciętych kości łuskowej i kwadratowo-jarzmowej (rys. 6A). Postać samej kości łuskowej i plan czaszki przypomina raczej najwcześniejsze gady anapsydowe z grupy *Captorhinomorpha* niż gady diapsydowe.

Pozostałe propozycje odnoszą się do przypadków zaniku dolnego łuku skroniowego u gadów diapsydowych.

Wczesnotriasowa południowoafrykańska *Prolacerta* (rys. 6B) została opisana (PARRINGTON 1935) jako przypuszczalny przodek jaszczurek. Niekompletny dolny łuk skroniowy, wysokie *quadratum*, cienkie strzemiączko i ślad przyczepu błony bębenkowej, wskazujące na obecność ucha środkowego, a także pewien stopień metakinetyzmu i być może streptostylii, to cechy *prolacerty*, na których oparto to mniemanie. Podobne cechy opisano u późnopermskiego rodzaju *Protorosaurus*, u środkowo- i późnotriasowego rodzaju *Tanystropheus* (rys. 6F), znanego z bardzo długiej szyi, a także u środkowotriasowego *Macrocnemus* (rys. 6C) i późnotriasowego *Tanytrachelos*. Wszystkie te rodzaje są łączone w grupę Protorosauria. Gow (1975) był pierwszym, który odkrył przynależność protorozaurów do pnia Archosauromorpha opierając się głównie na cechach szkieletu pozaczaszkowego *Prolacerta*, z którymi koresponduje wydłużona przedoczdolowa część czaszki i spłaszczone dwubocznie i lekko zakrzywione zęby. *Prolacerta* (rys. 7) była zwierzęciem średniej wielkości pozbawionym skostniałego mostka, o licznych (około 8) i długich kręgach szyjnych, opatrzonych przyrośniętymi zębami oraz znacznej przewadze kończyn tylnych nad przednimi, świadczącej o częściowej dwunożności. Liczne wspólne cechy kręgosłupa, czaszki i stępu wskazują, że Protorosauria są grupą monofiletyczną. Powstała ona z pnia Archosauromorpha i przeszła radiację na przełomie permu i triasu wchodząc



Rys. 7. W odróżnieniu od środkowotriasowego archozaura, tekodonta z rodzaju *Lagosuchus*, wczesnotriasowa *Prolacerta* ma bardzo prymitywne obręcze barkową i miedniczną oraz stopę, lecz podobnie jak *Lagosuchus* ma zadrobniałe kończyny przednie i brak jej mostka. Duży guz piętowy i ruchomość między kością piętową a skokową oraz długa szyja wiążą ją z Archosauromorpha.

w rozmaite środowiska. *Prolacerta* była małym drapieżnikiem lądowym, jej trisowy krewniak *Tanystropheus* był przypuszczalnie związany ze środowiskiem wodnym.

Prolacerta i jej krewniacy są kolejnymi przykładami równoległego rozwoju okolicy skroniowej u gadów, związanego z powstaniem ucha środkowego. Ich poznanie spowodowało spadek zaufania do taksonomicznej wartości cech tej okolicy czaszki. Dwie grupy gadów, których czaszki wykazują konfigurację kości jeszcze bardziej jaszczurczą niż czaszki protorozaurów, permskie paliguanidy i triasowe kuneozauridy, są więc ciągle przedmiotem kontrowersji.

Kuehneosauridae Robinson, 1967 obejmujące późnotriasowe rodzaje *Kuehneosaurus* (rys. 6D) i *Kuehneosuchus* z Anglii oraz *Icarosaurus* z Ameryki Północnej to niewielkie (około 10 cm bez ogona) gady przystosowane do lotu ślizgowego. Ich krótka, wysoka, lekko zbudowana czaszka przypomina na oko czaszki legwanów. Wysoka kość kwadratowa opatrzona dobrze wysklepionym grzebieniem bębnowym wskazuje na obecność ucha środkowego. Mimo dość prymitywnego połączenia z kością łuskową była całkowicie streptostyliczna. Brak stawu czołowo-ciemieniowego wskazuje jednak, że nie była to czaszka w pełni kinetyczna. Zgodnie z poglądami Smith (patrz wyżej) streptostylia miała pojawić się w filogenezie wcześniej niż pełny kinetyzm (amfikinetyzm), czaszka ta mogłaby więc być typem wyjściowym dla jaszczurczej. Kuneozauridy były przedstawione przez Robinson jako wyspecjalizowana lecz najbliższej pokrewna jaszczurkom grupa i włączone do podrzędu Eolacertilia jaszczurek wraz z paliguanidami, co zostało przyjęte w klasycznym już podręczniku ESTESA (1983). Badania kładystyczne przeprowadzone przez BENTONA (1985) i EVANS (1988) podają to stanowisko w wątpliwość nie dając jednak ostatecznego rozwiązania. Budowa zlanych w jeden otwór nozdrzy w tej tak bardzo jaszczurczej czaszce nawiązuje zdecydowanie do budowy Archosauromorpha, lub musi być tłumaczona jako konwergencja. Podobnie dwuznaczna jest budowa szkieletu pozaczaszki. Błona lotna kuneozaurów rozpięta na wydłużonych sterujących w bok żebrach, które mogły być składane wzdłuż ciała, przypomina dokładnie aparat lotny współczesnej azjatyckiej jaszczurki latającej *Draco volans*. Szczegóły budowy kręgołupa są jednak w obu przypadkach różne. Długie wyrostki poprzeczne kręgosłupa tułowiowego kuneozaurów ograniczające boczną jego ruchomość mogły być wtórną specjalizacją związaną z przystosowaniem do lotu lub też cechą Archosauromorpha. Natomiast krótkie kręgi szyjne zbliżają kuneozaurów do Lepidosauromorpha. W tej chwili oficjalne stanowisko nauki w kwestii kuneozaurów jest bardzo ostrożne. Albo reprezentują one wyspecjalizowaną linię Lepidosauromorpha oddzieloną od wspólnego pnia przed pojawieniem się lepidozaurów (rys. 9) albo wręcz wczesne odgałęzienie Archosauromorpha.

Trzy rodzaje z permsko-triasowej formacji Karroo z Afryki Południowej zostały objęte przez CARROLLA (1975) wspólną nazwą Paliguanidae: *Paliguana* Broom 1903, reprezentowana przez niekompletną czaszkę (rys. 6E), *Palaeagama* Broom, 1926 przez fragment szkieletu z czaszką i *Saurosternon* Huxley, 1868 jedynie przez młodociany szkielet pozaczaszki. Spójności tej grupy nie daje się wykazać z powodu braku wspólnych dla nich i im tylko właściwych cech (synapomorfii), które świadczyłyby, że miały one wspólnego, im tylko właściwego przodka. To co je łączy, to cechy prymitywne oraz domniemania prymitywności

cech, tam gdzie się one nie zachowały. Takie cechy prymitywne to między innymi dwuwklęsłe trzony kręgowe przedzielone od strony brzusznej małymi wstawkami (*intercentra*) oraz udział w budowie potylicy pewnych szczytkowych kości skórných (*postparietalia* i *tabularia*), których brak u lepidozaurów. Obecność i budowa mostka wskazuje na przynależność *Saurosternon* (rys. 2B) do Lepidosauromorpha, a obecność osobno kostniejących nasad kości długich wiąże ten rodzaj z lepidozaurami. W budowie stopy u tego rodzaju (rys. 8G) Carroll dopatrywał się śladów tendencji ewolucyjnych zrealizowanych w pełni u lepidozaurów. Rekonstruowane przez tego autora czaszki w rodzajach *Paligana* i *Palaeagama* wykazują większość cech jaszczurczych okolicy skroniowej i brak własnych specjalizacji (autapomorfii).

CARROLL (1975, 1977, 1988a) zdecydowanie opowiadał się za przynależnością „paliguanidów” do linii ewolucyjnej Squamata, wskazując je jako grupę wyjściową jaszczurek (stem-group) wykazującą zaczątkowe stany cech, których jaszczurki mają stany pochodne. To niekładystyczne ujęcie problemu jest najlepszym opisem pewnej, częściej w paleontologii sytuacji, w której brak danych nie pozwala na ściślejsze określenie pokrewieństw. Bardzo sugestywna i oparta na wnikliwej analizie anatomicznej interpretacja Carrolla pozostaje jednak w pewnym konflikcie z wynikami badań kładystycznych ostatnich lat. Zgodnie z tymi wynikami wiele nowoczesnych cech należy uznać za wspólne i wyłączne (synapomorficzne) dla Squamata i Sphenodontia (*Sphenodon* + 14 rodzajów mezozoicznych, późny trias-wczesna kreda), dziedzictwo po ich wyłącznym wspólnym przodku. Nosiciele prymitywnych stanów tych cech zostają tym samym wykluczeni spośród lepidozaurów. Analiza rozkładu cech w trzech omawianych grupach (Squamata, Sphenodontia i paliguany) pozwala na odtworzenie następstwa powstawania cech na ostatnim etapie ewolucji Lepidosauromorpha przed pojawieniem się przodka jaszczurek z tym zastrzeżeniem, że pozycja „paliguanidów” jako tak zwanej grupy zewnętrznej (najbliższej krewniaczej) lepidozaurów jest bardzo prowizoryczna.

W czasie późnopermskiej radiacji Diapsida powstać musiało dużo więcej form i grup Lepidosauromorpha, których pozycja względem Squamata pozostaje niejasna. Do takich należą *Lacertulus* Carroll, 1981 i *Colubrifer* Carroll, 1982 małe jaszczurkokształtne gady z permskiej formacji Karroo. *Lacertulus* był zdolny do dwunożności, *Colubrifer* wydłużony o zredukowanych kończynach. Reliktem tego wczesnego etapu filogenezy jest również środkowojurajska *Marmoretta* Evans, 1991. Jest ona następnym przykładem przerwania dolnego łuku skroniowego, któremu nie towarzyszył kinetyzm czaszkowy. Streptostylia była co najwyżej zaczątkowa a kość kwadratowo-jarzmowa uczestniczyła w tworzeniu grzebienia bębenkowego. Stan zachowania nie pozwala na sprecyzowanie pozycji systematycznej *Marmoretty*.

SIOSTRZANE POKREWIEŃSTWO SPHENODONTIA I SQUAMATA A MORFOTYP ICH WSPÓLNEGO PRZODKA

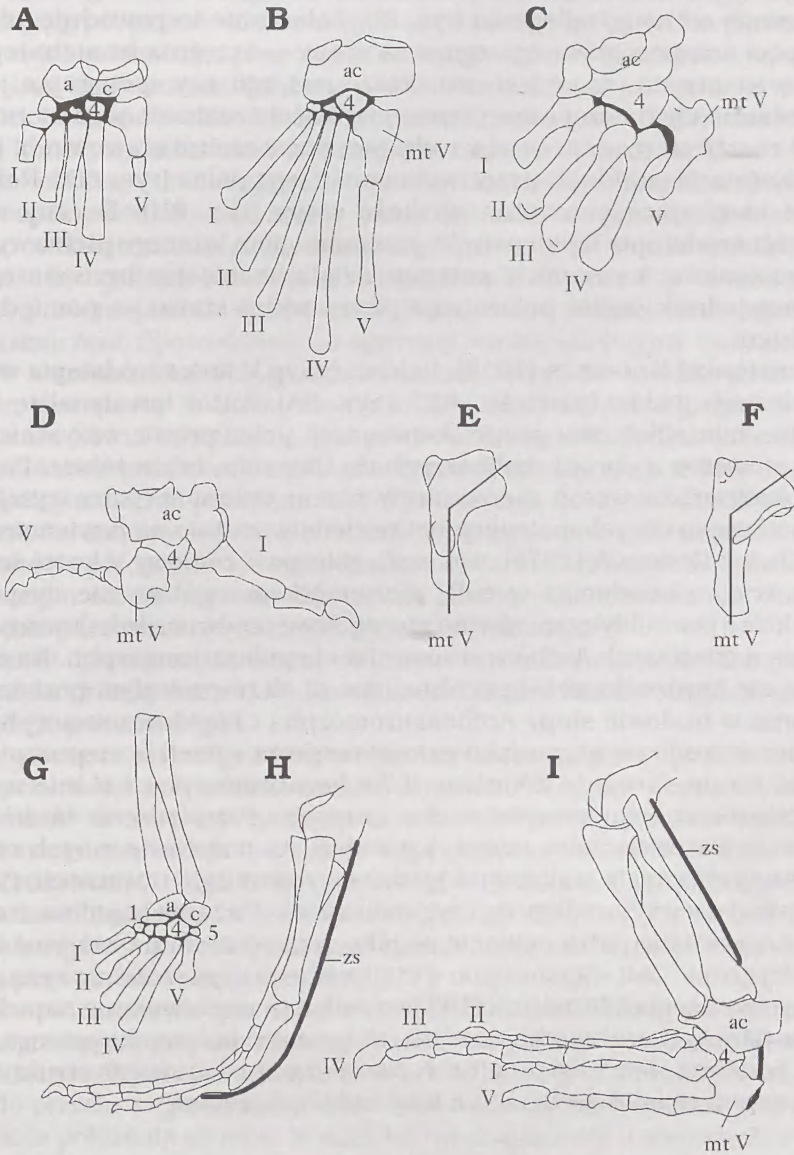
Od 15 do 17 cech uznaje się za synapomorfie Squamata i Sphenodontia. Jedną z nich jest obecność cienkiego strzemiączka, która zatem musiała cechować wspólnego przodka lepidozaurów. Jeżeli prawdą jest, że kuneozauury i paliguany nie były jaszczurkami, lecz co najmniej jedna z tych grup reprezentowała

wczesne odgałęzienie Lepidosauromorpha, cienkie strzemiączko musiało powstać przed powstaniem lepidozaurów. Z obecnością cienkiego strzemiączka wiąże się zazwyczaj obecność normalnie wykształconego ucha środkowego, wyposażonego w błonę bębenkową. Wyjątek stanowi dzisiejsza hatteria, u której cienkiemu strzemiączku nie towarzyszy błona (rys. 3F). Być może zastępuje ją napięta skóra. O pierwotnej obecności pełnego aparatu słuchowego u sfenodonów świadczy grzebień bębenkowy kopalnych sfenodonów (późnotriasowych: *Diphydontosaurus*, rys. 8G, i *Clevosaurus* oraz wczesnojurajskiego *Gephyrosaurus*). Aparat słuchowy hatterii należy więc przypuszczalnie uznać za wynik regresji, a pełny aparat słuchowy za punkt wyjścia dla lepidozaurów. Pozostaje pytanie, jakie kości podtrzymywały tę błonę? U kopalnych sfenodonów grzebień bębenkowy tworzą kości łuskowa i kwadratowo-jarzmowa i ten zestaw kości, nie zaś zredukowany zestaw kości ucha jaszczurczego, funkcjonował prawdopodobnie u przodka lepidozaurów. Obie te kości blokowały kość kwadratową (rys. 3E), która pozostawała nieruchoma (monimostyliczna), mimo że dolny łuk skroniowy musiał być przerwany, tak jak to jest u wielu kopalnych sfenodonów i u jaszczurek. Powstanie tej luki wyprzedzało więc streptostylię. Pierwotną funkcją tej luki mogło być, jak to przyjmuje ROBINSON (1973) dla sfenodonów, izolowanie aparatu słuchowego od dźwięków związanych z pracą uzębienia lub, jak sugerują inni, stworzenie pewnego luzu dla działających tam mięśni.

Drugą przypuszczalną synapomorfia, o wyraźnym znaczeniu biologicznym, jest zdeterminowany wzrost lepidozaurów, wyróżniający je spośród innych gadów. Ta cecha rozwoju osobniczego przejawia się obecnością osobnych centrów skostnienia w tak zwanych nasadach kości długich. Przyrastanie nasad do trzonów w określonym momencie rozwoju osobniczego kończy ich wzrost na długość ograniczając rozmiary zwierzęcia. Zdeterminowany wzrost, charakteryzujący między innymi ssaki, łącznie z największymi lądowymi, pojawia się kilkakrotnie w filogenezie kręgowców i zawsze w związku z zadrobnieniem rozmiarów. Dodatkową zaletą osobnych skostnień nasadowych jest możliwość ich precyzyjnego ukształtowania bez zaburzenia procesu wzrostu kości na długość. Osobne skostnienia nasadowe, stanowiące dowód ograniczonego wzrostu, zostały opisane przez CARROLLA (1975) u *Saurosternon*. Prymitywna, prawie symetryczna budowa stępu tego zwierzęcia i brak innych nowoczesnych cech szkieletu pozaczaszkowego wskazuje, że jest on przedstawicielem wczesnych Lepidosauromorpha. Należy wobec tego uznać, że zdeterminowany wzrost pojawił się przed powstaniem lepidozaurów i, podobnie jak obecność strzemiączka, nie świadczy o siostrzanym pokrewieństwie Squamata i Sphenodontia.

Najpoważniejszym z omówionych tu argumentów przemawiających za monofiletyzmem lepidozaurów jest budowa stopy. Unowocześnienie stopy, które nastąpiło w filogenezie gadów diapsydowych polegało na uczynieniu z niej głównego organu napędowego. U prymitywnych czworonogów aż do poziomu Younginiiformes stopa odgrywała niewielką rolę w lokomocji (rys. 8H). Była ona długa, symetryczna i podatna na zginanie w różnych rejonach, zarówno w stawie między podudziem a stopą, jak w stawach między stępem a śródstopiem a także w obrębie stępu. Stopa taka przystosowywała się łatwo do nierówności podłoża, nie mogła jednak przyjmować pozycji palcochodnej odpychając w ten sposób kończynę od podłoża. U lepidozaurów główna strefa ruchomości lokalizuje się

w połowie stopy (rodzaj stawu mezotarsalnego) pomiędzy kośćmi skokową i piętową, połączonymi sztywno z podudziem a przerośniętą czwartą kością stępu, która stanowi początek dalszego, usztywnionego odcinka stopy (rys. 8I). Kość



Rys. 8. Budowa stopy gadów diapsydowych.

A — prymitywny wczesnotriasowy archozaur; B — późnotriasowy sfenodon; C, D, F, H, I — dzisiejsza jaszczurka; E — dzisiejszy *Sphenodon*; G — późnopermski *Saurosternon*; H — przebieg głównego ścięgna zginacza stopy u przedstawiciela labiryntodontów; porównaj z przebiegiem tego ścięgna u jaszczurki (I). Cyfry arabskie odnoszą się do numeracji kości stępu, cyfry rzymskie do numeracji kości palców i kości śródstopia. Załamana linia na rys. E i F podkreśla hakowate wygięcia. Bez skali. Schematy według ilustracji z: CARROLLA (1988a) (A,G); FRASERA 1988 (B); ROBINSON (1967) (C-E, H,I).

śródstopia V należy do tego ostatniego. W odróżnieniu od czterech pozostałych ma ona trzon krótki i zgięty w połowie swej długości (tzw. hakowata budowa, rys. 8 E, F)), tak że bliższa jego część jest skierowana w bok i opatrzona sterczącym do zewnątrz wyrostkiem, dalsza zaś biegnie równoległe do śródstopia lecz w pewnej od niego odległości (rys. 8I). Załamanie to powoduje odsunięcie przyczepów ścięgien głównego zginacza stopy — mięśnia brzuchatego łydki, który się tu przyczepia, od stawu, który jest zginany, potęgując jego siłę. Z kolei odsunięcie dalszej części trzonu tej kości i zestawionego z nim piątego palca od reszty stopy daje wraz z rodzajem powierzchni stawowych, które się na tych kościach znajdują, przeciwstawność tego palca (rys. 8D). Rekompensuje ona zanikającą pierwotną giętkość stopy (rys. 8H). Boczny wyrostek piątej kości śródstopia lepidozaurów jest analogiem leżącego piętro wyżej guza piętowego ssaków, który także potęguje działanie mięśnia brzuchatego łydki, tym razem jednak wokół położonego piętro wyżej stawu — pomiędzy stopą a podudziem.

Jak stwierdził GOODRICH (1916), hakowaty typ V kości śródstopia występuje także u innych gadów (patrz str. 627 i rys. 8A). Autor ten uznał tę cechę za świadectwo monofiletizmu grupy obejmującej, prócz prawie wszystkich gadów znanych wówczas a obecnie zaliczanych do Diapsida, także żółwie. Poglądy na temat pokrewieństw wśród gadów uległy potem zmianom (patrz wyżej), a znaczenie śródstopia dla rekonstrukcji pokrewieństw zostało na pewien czas zaniebdane. Chciaż ROBINSON (1975) wykazała zbieżność budowy V kości śródstopia u jaszczurek i sfenodonów w całej złożoności szczegółów, nie dysponujemy danymi, które pozwoliłyby na równie szczegółowe porównanie hakowatych kości śródstopia u triasowych Archosauromorpha i Lepidosauromorpha. Na oko kości te wydają się bardzo do siebie podobne (rys. 8). O równoległym powstaniu tego rozwiązania w budowie stopy Archosauromorpha i Lepidosauromorpha świadczą różnice w budowie stępu jako całości (większa symetria stępu zwiastująca skłonność do prostowania kończyny u Archosauromorpha i różnie ustawiona główna płaszczyzna ruchomości w obu grupach). Prześledzenie budowy stępu w filogenezie Diapsida, odtworzonej uprzednio na podstawie innych cech i danych stratygraficznych, wskazuje również na równoległe utworzenie tych struktur. Wynikająca z tego całkowita oryginalność rozwiązania Lepidosauromorpha pozwala na poważne potraktowanie go jako synapomorfii na którymś z etapów ewolucji tej grupy. Jak wspomniano wyżej, jest to przypuszczalnie synapomorfia lepidozaurów. Z badań ROBINSON (1975) wynika, że usprawnienie napędowej roli kończyny tylnej, charakterystyczne dla kręgowców lądowych, pociąga za sobą z zasady podobne efekty anatomiczne. Niezależne powstawanie struktur analogicznych w tym rejonie może więc z łatwością być przyjęte.

SCENARIUSZ EWOLUCJI LEPIDOSAUROMORPHA

Mimo powyższych zastrzeżeń, siostrzane pokrewieństwo Squamata i Sphenodontia jest akceptowane dziś przez większość autorów. Pozwala ono na, częściowe przynajmniej, zrekonstruowanie morfotypu ich wspólnego przodka a także na zaproponowanie scenariusza jego powstania.

Nie ulega wątpliwości, że wspólny przodek lepidozaurów był zwierzęciem małym (wg CARROLLA 1977 długość jego można szacować na około 15 cm). Mimo że przedstawiciele Younginiformes byli na ogół nieco więksi (*Youngina* około 30 cm, *Howesaurus* około 50 cm), małe rozmiary lepidozaurów mogły być prostą kontynuacją typu przystosowawczego najwcześniejszych gadów. Zdrobnienie rozmiarów, jakie towarzyszyło powstaniu tej gromady, wiązało się z jej wejściem w nową niszę ekologiczną, związaną z owadożernością i bytowaniem w gąszczu roślinności i niszę tę odziedziczyły wczesne lepidozauiry. Usprawnienie pracy przedniej kończyny związane z kostnieniem mostka i jego związkiem z funkcjonowaniem obręczy to osiągnięcia przodka wszystkich Lepidosauromorpha, a więc zespół cech ukształtowany około 50 mln lat przed pojawieniem się lepidozaurów (sam mechanizm rotowania kończyny w stawie mostkowo-kruczym może być jednak młodszy filogenetycznie). Zespół ten umożliwił także unoszenie przedniej części ciała wraz z głową ponad podłoże ułatwiające orientację w przestrzeni. Spowodowało to ogromny nacisk selekcyjny na zmniejszenie rozmiarów strzemiączka. Przypuszczać można, że cienkie strzemiączko przenoszące fale dźwiękowe o dużej częstotliwości istniało przed pojawieniem się lepidozaurów. Błona bębnekowa była pierwotnie przytwierdzona do kości łuskowej i kwadratowo-jarzmowej, które następnie uległy redukcji w linii Squamata. Pozycja „paliguanidów” pozostaje w tym kontekście do wyjaśnienia. Wydaje się, że przełomowe znaczenie przy powstaniu lepidozaurów miało unowocześnienie budowy stopy, polegające na ograniczeniu ruchomości do jednej płaszczyzny, w tak zwanym stawie mezotarsalnym, na utworzeniu hakowatego kształtu V kości śródstopia i przeciwstawności piątego palca stopy.

Natomiast dywergencja pnia lepidozaurowego, która musiała nastąpić w trisie, dotyczyła przede wszystkim zasad mechanizmu szczękowego, a co za tym idzie strategii pokarmowych.

Według ROBINSON (1973, 1976) u Sphenodontia doszło do powiększenia jam skroniowych, w których mięśnie przywodzące żuchwę były umieszczone prawie prostopadle do żuchwy i przyczepione na znacznym jej odcinku ograniczając szerokość rozwarcia szczęk i szybkość działania, uzyskując w zamian dużą siłę zgryzu. Wydaje się, że taka pozycja mięśni była związana głównie z powiększeniem wysokości czaszki oraz przesunięciem szczęk do tyłu pod oczodoł. Z silnym zgryzem koresponduje rozwijające się bardzo wcześnie w filogenezie tej grupy uzębienie permanentne (akrodontowe).

U Squamata, przeciwnie, musiało dojść do ograniczenia rozmiarów jamy zajętej przez mięśnie przywodzące żuchwę. W porównaniu z czaszką sfenodonów czaszka jaszczurek jest na ogół niżej sklepiona (rys. 3) a szczęki przesunięte są bardziej do przodu względem oczodołu. Stosownie do tego mięśnie przywodzące żuchwę mają położenie skośne. W mniejszym stopniu niż u sfenodonów ograniczają one rozwarcie szczęk. W porównaniu ze sfenodonami tracą one na sile zgryzu zyskując w zamian na szybkości działania. Takie ustawienie mięśni, powodujące ich działanie cofające staw szczękowy sprzyja pojawieniu się *streplostylii quadratum*, a przypuszczalnie zaraz potem, rozwinięciu podwójnego kinetyzmu czaszkowego. Efekty tych przemian to powstanie bardzo plastycznego i uniwersalnego aparatu, w którym inny mięsień (skrzydłowy, patrz wyżej) może włączyć się do działania miażdżącego szczęk w momencie ich przymknięcia,

a zdolność do nadretrakecji aparatu imituje chwyt precyzyjny palców ręki. Z aparatem tym koresponduje uzębienie słabiej przyrośnięte do wewnętrznych powierzchni szczęk i wymieniane wielokrotnie. Dodatkowym efektem kinetyzmu czaszkowego i streptostylii, którego roli nie sposób przecenić, jest pojawienie się zdolności *quadratum* do ruchów bocznych, co umożliwia pochłanianie ofiar większych niż odległość spoczynkowa stawów szczękowych. Zdolność tę doprowadziły do perfekcji węże.

Znany i często podkreślany (patrz wyżej) jest związek anatomiczny między okolicą stawu szczękowego i jego umięśnieniem a uchem środkowym. Nie jest jasne, który z tych układów był motorem przemian, a który dostosowywał się do istniejącej sytuacji. Przypuścić można, że krytycznym czynnikiem dla dywergencji pnia lepidozaurowego była czułość słuchu. U sfenodonów obecność i wielkość błony bębenkowej, są dość zmienne, a cały aparat podlega regresji w filogenezie grupy. Także związana z tym luka w dolnym łuku skroniowym ulega czasem wtórnie zabudowaniu (*Clevosaurus*, *Sphenodon*). U jaszczurek przeciwnie, ucho środkowe jest dobrze rozwinięte. Optymalizacja rozmiarów błony wymusiła przypuszczalnie (CARROLL 1988) wzrost wysokości kości kwadratowej, a konieczność usytuowania ucha środkowego w sąsiedztwie okolicy usznej puszkii mózgowiej spowodowała jego przesunięcie do przodu i wkroczenie w rejon dołu skroniowego. Ograniczyło to przestrzeń zajmowaną przez mięśnie przywodzące żuchwę i stanowiło dodatkowy czynnik powodujący, wspomniane wyżej, skośne ustawienie tych mięśni.

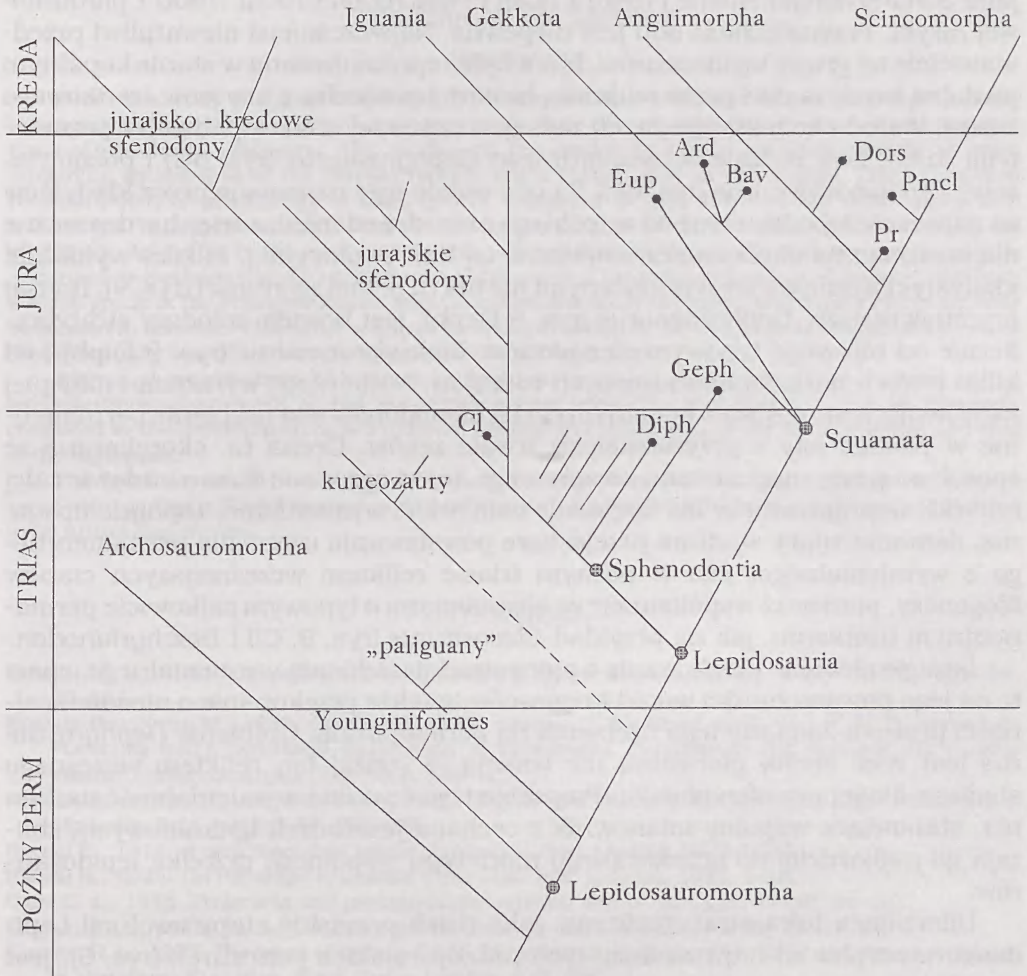
W rzeczywistości trudno mówić o tym, co działo się z czaszką, w szczególności z jamą skroniową, w obu szczepach lepidozaurów nie ustaliliśmy wprzód, jaki kształt czaszki i jaką postać dołów skroniowych miał ich wspólny przodek.

O ile bowiem wspólnota cech w obu szczepach pozwala na proste wnioski co do obecności tych cech u wspólnego ich przodka, to różnice między szczepami na takie wnioski nie pozwalają. Wobec fragmentaryczności naszej wiedzy na temat bezpośrednio przedlepidozaurowego etapu filogenezy (względnie bezpośrednich grup zewnętrznych w stosunku do lepidozaurów), tylko drobiazgowo analiza stosunków pokrewieństwa wewnątrz każdej z grup oraz konfrontacja z danymi stratygraficznymi może rzucić światło na ten problem.

DOKUMENTACJA PALEONTOLOGICZNA NAJWCZEŚNIEJSZYCH ETAPÓW FILOGENEZY LEPIDOZAURÓW

Najwcześniejsze znane dziś jaszczurki pochodzą ze środkowej jury kontynentów północnych. Reprezentuje je rodzaj *Parviraptor* Evans, 1994 (rys. 9, Pr), należący do waranoidów (podrzędu Anguimorpha) opisany ostatnio ze środkowej jury po dolną kredę Anglii i Portugalii. Dwa kolejne podrzędy jaszczurek, Gekkota i Scincomorpha, są znane od późnej jury. Gekkota są reprezentowane przez wymarłe rodziny Ardeosauridae i Bavarisauridae odkryte już w połowie XIX wieku (rys. 9, Ard i Bav) w słynnych wapieniach litograficznych w Solnhofen w Niemczech. Bavarisauridae są znane także z utworów górnej jury Mandżurii. Scincomorpha są reprezentowane w utworach górnourajskich przez wymarłą rodzinę Paramacellodidae (rys. 9, Pmcl). Występują one w tych samych stano-

wiskach Anglii, Portugalii i Ameryki Północnej (formacja Morriston), z których są znane wymarłe późnojurajskie Anguimorpha (Dorsetisauridae, rys. 9 Dors) lecz w innych niż gekkony. Pierwsi niewątpliwi przedstawiciele Iguania czwartego szczeblu jaszczurek właściwych są znani dopiero z utworów późnej kredy Ameryki Południowej i Azji (BORSUK-BIALYNICKA i ALIFANOW 1992). Pozycja rodzaju *Euposaurus* Jourdan, 1862 (rys. 9, Eup) odkrytego w XIX wieku w utworach górnej jury Francji, a uznawanego przez niektórych autorów za przedstawiciela Iguania, pozostaje wątpliwa. Wobec pewnej zasobności późnojurajskich faun jaszczurzych różnice w ich składzie taksonomicznym można uznać za odzwierciedlenie



Rys. 9. Schemat stosunków pokrewieństwa (kladogram) Lepidosauromorpha wkomponowany w skalę stratygraficzną.

Wszystkie węzły oznaczają położenie hipotetycznych przodków poszczególnych grup w filogenezie. Kółkami podkreślono węzły najważniejszych grup. Położenie taksonów w kladogramie określają czarne punkty. Pokrewieństwa w obrębie Squamata według ESTESA (1988); pokrewieństwa na zewnątrz Squamata według BENTONA (1985) i EVANS (1988).

różnic paleozoogeograficznych lub środowiskowych. Natomiast późniejsze pojawienie się Iguania w stanie kopalnym jest z pewnością wynikiem niekompletności danych. Badania pokrewieństw wewnątrz Squamata konsekwentnie wskazują bowiem, że oddzielenie się Iguania od wszystkich pozostałych jaszczurek (zw. Scleroglossa) było najwcześniejszym epizodem ewolucyjnym w filogenezie Squamata. Epizod ten jest obecnie przedmiotem najżywszego zainteresowania badaczy. Może on rzucić dodatkowe światło na okoliczności powstania Squamata (rys. 9).

Dokumentacja kopalna Sphenodontia zaczyna się wczesnotriasowymi rodzajami *Scharschengia* Huene (1940) z Rosji i *Palacrodon* Broom, 1906 z południowej Afryki. Przynależność obu jest niepewna. Najwcześniejsi niewątpliwi przedstawiciele tej grupy lepidozaurów, która była reprezentowana w stanie kopalnym po dolną kredę (a dziś przez reliktową hatterię) pochodzą z utworów środkowego triasu. Wśród około 20 opisanych rodzajów najmniej cech wspólnych z pozostałymi dzielią dwa rodzaje: wczesnojurajski *Gephyrosaurus* (rys. 6G) i późnotriasowy *Diphydontosaurus* (rys. 6F). Są one wobec tego uznawane przez kladystów za najwcześniejsze oddzielone od wspólnego pnia sfenodonów, a więc bardzo ważne dla zrozumienia okoliczności powstania tej linii ewolucyjnej. Między wynikami kladystyki a danymi stratygraficznymi nie ma tu pełnej zgodności (rys. 9). Rodzaj prymitywniejszy, *Gephyrosaurus* (rys. 9 Geph), jest bowiem młodszy stratygraficznie od bliższego typowym sfenodonom *Diphydontosaurus* (rys. 9 Diph) i od kilku innych bardziej nowoczesnych rodzajów. Najbardziej wyrazistą i najlepiej zachowującą się w stanie kopalnym cechą sfenodonów jest uzębienie permanentne w postaci piły z przyrośniętych trwale zębów. Cecha ta, skorelowana ze sposobem pracy mechanizmu szczękowego, mówi ogromnie dużo o budowie całej czaszki. *Gephyrosaurus* ma uzębienie całkowicie wymienialne. *Diphydontosaurus*, demonstrujący stadium przejściowe powstawania uzębienia permanentnego z wymienialnego, jest w późnym triasie reliktem wcześniejszych etapów filogenezy, ponieważ współlistnieje ze sfenodonami o typowym całkowicie permanentnym uzębieniu, jak na przykład *Clevosaurus* (rys. 9, Cl) i *Brachyrhinodon*.

Istnieje głębokie przekonanie o pierwotności uzębienia wymienialnego, oparte na jego powszechności wśród kregowców, a także przekonanie o nieodwracalności procesu zamiany tego uzębienia na permanentne. Uzębienie *Gephyrosaurus* jest więc cechą pierwotną nie wtórną, a rodzaj ten reliktem wczesnego stadium filogenezy sfenodonów. Proporcje jego czaszki i wymienialność uzębienia, stanowiące wspólny mianownik z cechami jaszczurek iguanidowych, zbliżają go najbardziej do oczekiwanego morfotypu wspólnego przodka lepidozaurów.

Uderzająca luka stratygraficzna, jaka dzieli permskie etapy ewolucji Lepidosauromorpha od najwcześniejszych późnojurajskich jaszczurek (rys. 9), jest wypełniona, przynajmniej częściowo, przez kopalne sfenodony. Fakt ten wraz z wynikami badań kladystycznych, ustawiających Squamata jako grupę siostrzaną sfenodonów, sugeruje, że Squamata mogą wywodzić się po prostu z wczesnojurajskiego rodzaju sfenodonów. Rodzaj ten, którego najlepszym przybliżeniem byłby właśnie *Gephyrosaurus*, charakteryzowałby się między innymi konserwatywnym, wymienialnym typem uzębienia i okolicą skroniową czaszki typu sfenodonowego. Wobec istnienia znacznie bardziej jaszczurczych czaszek

u różnych permsko-triasowych gadów diapsydowych (patrz wyżej) droga ewolucyjna, jaką miałyby przejść czaszka gefyrozaura by stać się kinetyczną czaszką jaszczurki, wydaje się jednak trochę zbyt długa.

Pytanie, co działo się z linią ewolucyjną Squamata w okresie od późnego permu do późnej jury, pozostaje więc na razie kwestią otwartą. Badania faun tego wieku geologicznego będą miały kluczowe znaczenie dla odpowiedzi na to pytanie.

A HUNDRED MILLION YEARS OF LEPIDOSAUROMORPHA — EVOLUTION AND THE ORIGIN OF LIZARDS

Summary

Relative scarcity and great dispersion of vertebrate fossils compared to invertebrate documentation results in predomination of comparative anatomy over stratigraphic methods in reconstructions of vertebrate phylogeny. The studies on the phylogeny of the lepidosauromorphan stem (including squamates) of the diapsid reptiles are a classic case in this regard. Only a detailed reconstruction of morphology of fossil genera compared to that of the recent ones, along with a functional interpretation, may lead to their proper location in the systematics and, thus, in the phylogeny. According to the most recent scheme of relationships produced with the aid of cladistic and numeric methods the Squamata form a sister group of the Sphenodontia, and both of them form a sister-group of the Younginiformes. Some fossil genera, such as *Saurosternon* (Late Permian), may be located in between. This scheme allows for reconstruction of the sequence of evolutionary events that eventually brought about the appearance of the Squamata.

A gradual improvement of locomotory functions occurred during the early evolution of the lepidosauromorphan stem at the pre-lepidosaurian level. The dichotomy of the Lepidosauria consisted in the development of two different feeding strategies: that of the Sphenodontia and that of the Squamata.

The fossil record of lizards begins with the Middle Jurassic. The gap between the earliest Lepidosauromorpha (Late Permian) and the first lizards known (Middle Jurassic) remains to be filled in by future discoveries.

LITERATURA

- BENTON M. J., 1985. *Classification and phylogeny of the diapsid reptiles*. Zool. J. Linn. Soc. 84, 97-164.
- BORSUK-BIALYNICKA M., 1985. *Comments on the kinetics of the lizard skull*. [W:] H. R. DUNCKER i G. FLEISCHER (red.) *Functional Morphology in Vertebrates*. Fortschritte der Zoologie, 30 Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 136-137.
- BORSUK-BIALYNICKA M., ALIFANOW W. R., 1991. *First Asiatic „iguania” lizards in the Late Cretaceous of Mongolia*. Acta Pal. Pol. 36, 325-342.
- BROOM R., 1914. *A new thecodont reptile*. Proc. Zool. Soc. London 1072-1077.
- BROOM R., 1925. *On the origin of lizards*. Proc. Zool. Soc. London, 1925, 1-16.
- CAMP C. L., 1945. *Prolacerta and protorosaurian reptiles*. Am. J. Sci. 242, 17-32, 84-101.
- CARROLL R. L., 1975. *Permo-Triassic „lizards” from the Karroo*. Palaeont. afr. 18, 71-87.
- CARROLL R. L., 1977. *The origin of lizards*. [W:] S. M. ANDREWS, R. S. MILES i A. D. WALKER (red.) *Problems in Vertebrate Evolution*. Acad. Press, London, 359-396.
- CARROLL R. L., 1988a. *Late Paleozoic and Early Mesozoic Lepidosauromorpha and their relation to lizard ancestry*. [W:] R. ESTES i G. PREGILL (red.) *Phylogenetic relationships of the lizard families*. Stanford University Press Stanford, California, 99-118.
- CARROLL R. L., 1988b. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. H.W. Freeman and Comp. New York 1-698.
- GOODRICH E. S., 1916. *On the classification*. Proc. Roy. Soc. Lond. (B) 89, 261-276.
- ESTES R., 1983. *Sauria terrestria, Amphisbaenia*. [W:] P. WELLNHOFER (red.) *Handbuch der Palaeherpetologie* 10, A, Fischer, Stuttgart 1-249.

- ESTES R., DE QUEIROZ K., GAUTHIER J., 1988. *Phylogenetic Relationships within the Squamata*. [W:] JR. ESTES, G. PREGILL (red.) *Phylogenetic relationships of the lizard families*. Stanford University Press Stanford, California, 119-281.
- EVANS S. E., 1980. *The skull of a new eosuchian reptile from the Lower Jurassic of South Wales*. Zool. J. Linn. Soc. 70, 203-264.
- EVANS S. E., 1988. *The early history and relationships of the Diapsida*. [W:] M. J. BENTON (red.) *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*, 35A, Clarendon Press, Oxford, The Systematic Association, 221-260.
- EVANS S. E., 1994. *A new anguimorph lizard from the Jurassic and Lower Cretaceous of England*. Palaeontology, 37, 1, 33-49.
- FRAZER N. C., 1988. *The osteology and relationships of Clevosaurus (Reptilia: Sphenodontida)*. Philos. trans. Roy. Soc. B, 321, 125-178.
- FRAZZETTA T. H., 1962. *A functional consideration of cranial kinesis in lizards*. J. Morphol. 111, 287-320.
- GOW C. E., 1972. *The osteology and relationships of the Millerettidae (Reptilia: Cotylosauria)*. J. Zool. London 167, 219-264.
- GOW C. E., 1975. *The Morphology and Relationships of Youngina capensis Broom and Prolacerta broomi Parrington*. Palaeont. afr. 18, 89-131.
- HENNIG W., 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- KUHN-SCHNYDER VON E., 1967. *Das problem der Euryapsida*. [W:] LEHMAN (red.) *Problemes Actuels de Paleontologie (Evolution de Vertebres)*. Coll. Int. CNRS 163, 333-347.
- MAZIN J. M., 1981. *Grippia longirostris Wiman, 1929, un Ichthyopterygia primitif du Trias inferieur du Spitsberg*. Bull. Mus. natn. Hist. nat., 3, 317-340.
- OSBORN H. F., 1903. *The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria*. Mem. Am. Mus. Nat. Hist. 1, 447-507.
- PARRINGTON F. R., 1935. *On Prolacerta broomi, gen. et sp. n. and the origin of the lizards*. Annals and Magazine of Natural History, 10, 16, 197-205.d
- RIEPEL O., 1980. *The trigeminal jaw adductor musculature of Tupinambis, with comments on the phylogenetic relationships of the Teiidae (Reptilia, Lacertilia)*. Zool. J. Linn. Soc. 69, 1-29.
- ROBINSON P. L., 1962. *Gliding lizards from the Upper Keuper of Great Britain*. Proc. geol. Soc. London. 1601, 137-146.
- ROBINSON P. L., 1967. *The evolution of the Lacertilia*. Coll. Int. C.N.R.S. 163, 395-407.
- ROBINSON P. L., 1973. *A problematic reptile from the British Upper Trias*. J. Geol. Soc. 129, 457-479.
- ROBINSON P. L., 1975. *The functions of the hooked fifth metatarsal in lepidosaurian reptiles*. Coll. Int. C.N.R.S., 461-483.
- ROBINSON P. L., 1976. *How Sphenodon and Uromastix grow their teeth and use them*. [W:] BELLAIRS A. d'A i BARRY COX C. (red.) *Morphology and Biology of Reptiles* Linn. Soc. Symp. 3, Academic Press, London, 43-64.
- ROMER A. S., 1956. *Osteology of the Reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 1-772.
- ROMER A. S., 1966. *Vertebrate Paleontology, 3rd edition*. Chicago. University of Chicago Press. 1-468.
- ROMER A. S., 1967. *Early reptilian evolution re-viewed*. Evolution 21, 821-833.
- SMITH K., 1980. *Mechanical significance of sterptostyly in lizards*. Nature, 283: 778-779.
- WHITESIDE D. I., 1986. *The head skeleton of the Rhaetian sphenodontid Diphydontosaurus avonis gen. et sp. nov. and the modernizing of a living fossil*. Philos. Trans. Roy. Soc. London 312, 379-430.
- WILD R., 1973. *Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIV. Neue Funde von Tanystropheus (Reptilia: Squamata)*. Abh. Schweiz. Palaeont. Ges. 102, 1-43.
- WILLISTON S. W., 1913. *An ancestral lizard from the Permian of Texas*. Science NY 38, 825-826.
- WILLISTON S. W., 1925. *The osteology of Reptiles*. Harvard University Press, Cambridge, 1-300.
- WILEY E. O., 1981. *Phylogenetics*. Wiley, New York., 439 str.

HUBERT SZANIAWSKI

Instytut Paleobiologii PAN

al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

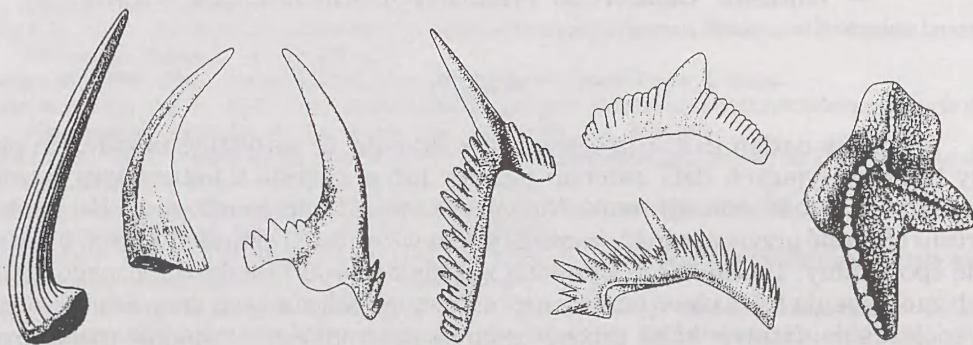
POZNANIE STANOWISKA SYSTEMATYCZNEGO KONODONTÓW
— WIELKIE ODKRYCIE PALEONTOLOGICZNE XX WIEKU

WSTĘP

Rezultaty badań paleontologicznych wskazują, że wszystkie zasadnicze plany budowy żyjących dziś zwierząt istniały już w okresie kambryjskim, a więc przeszło 500 milionów lat temu. Nie oznacza to jednak, że możemy obecnie bez trudu określić przynależność systematyczną wszystkich skamieniałości, z jakimi się spotykamy. Trudności te wynikają zwykle z powodu niedostatecznego stanu ich zachowania lub z nieco odmiennej budowy od pokrewnych grup fauny żyjącej współcześnie. Istnieje kilka dużych grup skamieniałości o zupełnie nieznanym bądź niepewnym stanowisku systematycznym. Najczęściej spotykanymi i najbardziej intrygującymi z nich były do niedawna konodonty. Stanowiły one przez wiele dziesięcioleci największą zagadkę paleontologiczną. Zagadka ta została w ostatnich latach częściowo rozwiązana.

Szczałki konodontów są jednymi z najpowszechniej występujących skamieniałości zwierzęcych. Jeśli kawałek skały wapiennej powstałej z osadów morskich w okresie od późnego kambru do późnego triasu (500–200 mln lat temu) rozpuścimy w kwasie octowym to w pozostałych resztkach (reziduum) prawie na pewno znajdziemy fragmenty konodontów, a być może nawet ich tysiące. Są to z reguły izolowane elementy o wielkości 0,1–3 mm, w kształcie kolców, grzebyków lub nieregularnych płytek, przypominające zęby kręgowców (ryc. 1) i podobnie jak one zbudowane z fosforanu wapnia. Są to jedyne części konodontów, które dzięki znacznej twardości miały dużą szansę zachowania się w stanie kopalnym. Występują nie tylko w wapieniach lecz często również w innych skałach osadowych, na przykład w łupkach lub piaskowcach lecz znacznie trudniej jest je z tych skał wydobyć. Powszechne występowanie elementów konodontowych w osadach, tworzonych przez 300 milionów lat we wszystkich oceanach, świadczy, że konodonty były bardzo dobrze przystosowane do życia w różnych środowiskach morskich, żyły masowo i zapewne miały pośrednio duży wpływ na przebieg ewolucji innych grup fauny. Mają one również wielkie znaczenie dla geologii. Do niedawna jednak nie znano jeszcze zupełnie wyglądu i przynależności systematycznej zwierząt, do których znajdowane elementy należały ani nawet funkcji jaką pełniły.

Konodonty zostały opisane po raz pierwszy w roku 1856 przez zamieszkałego na Łotwie Christiana Pandra, lekarza z wykształcenia, zajmującego się głównie badaniami kopalnych ryb. Znalazł on je we wczesnopaleozoicznych, słabo zwięzłych piaskowcach odsłaniających się na powierzchni na terenie Estonii i w rejonie Petersburga. Liczne skamieniałości występujące w tych skałach są bardzo dobrze zachowane i można je z nich bez większego trudu wyizolować. Pander, bardzo wnikliwy badacz, stwierdził, że pomimo morfologicznego podobieństwa niektórych elementów konodontowych do zębów ryb różnią się one od nich swą strukturą wewnętrzną. Pomimo to konodontów umieścił w swojej monografii poświęconej ordowickim rybam wychodząc prawdopodobnie z założenia, że mogły to być zęby kopalnych ryb uprzednio nie znanych.



Ryc. 1. Elementy aparatów konodontowych; wybrane przykłady różnych typów morfologicznych.

Nazwa konodonta została wprowadzona przez PANDERA (1856) i do końca lat siedemdziesiątych naszego wieku była stosowana w odniesieniu do samych elementów aparatu gębowego konodontów. Obecnie jednak jest stosowana do określenia zwierząt posiadających te elementy.

ELEMENTY KONODONTOWE I ICH ZNACZENIA DLA GEOLOGII

Przez około 80 lat od chwili odkrycia konodonty opisywano stosunkowo rzadko i były znane tylko ich izolowane fosforanowe elementy. Choć niektórzy zdawali sobie sprawę, że w jednym zwierzęciu mogło znajdować się ich wiele o zróżnicowanych kształtach, nie widzieli jednak innej możliwości ich usystematyzowania, jak nadawanie każdemu typowi morfologicznemu innej nazwy gatunkowej oraz grupowania podobnych elementów w jednostki taksonomiczne wyższego rzędu.

Dopiero w roku 1934 doniesiono jednocześnie w Niemczech (SCHMIDT 1934) i w Stanach Zjednoczonych (SCOTT 1934) o znalezieniu na powierzchniach ławic skalnych zgrupowań elementów konodontowych zróżnicowanych morfologicznie lecz ułożonych w sposób sugerujący, że należały do jednego zwierzęcia. Zgrupo-

wania te nazwano zespołami naturalnymi (natural assemblages, ryc. 2). Stało się wówczas jasne, że elementy konodontowe były częściami składowymi złożonych aparatów nie mających odpowiedników wśród innych zwierząt. Konodonty nie są więc blisko spokrewnione z żadną grupą znanych nam zwierząt i wszelkie porównania ich z fauną współczesną mogą mieć jedynie ograniczoną przydatność. Stworzyło to jednak podstawy do przyszłego korygowania systematyki, którą można już było próbować oprzeć nie na izolowanych elementach lecz na całych zespołach elementów. Odkrycie to stymulowało paleontologów do dalszych badań biologii konodontów. Wiedzano już, że zwierzęta te były dwubocznie symetryczne. Wskazywała na to budowa aparatów, w skład których wchodziły pary elementów będących swoim zwierciadlanym odbiciem. Wiedzano też, że fosforanowowapienne elementy były jedynymi częściami twardymi tych zwierząt, ponieważ pomimo bardzo intensywnych poszukiwań nie znajdowano wraz z nimi żadnych skamieniałości, które mogłyby być innymi fragmentami ich szkieletu. Badania struktury wewnętrznej elementów wykazały, że przyrastały one warstewkami nakładanymi od zewnątrz i że posiadały zdolność regeneracji w wypadku złamania. Świadczy to, że elementy konodontowe zapewne były otoczone za życia tkanką miękką, co wyklucza możliwość stałego ich funkcjonowania jako zęby, ponieważ tkanka taka uległaby zniszczeniu. W oparciu o szerokie rozprzestrzenienie geograficzne wielu gatunków domyślano się też, że były to zwierzęta nektoniczne i przystosowane do życia w różnych strefach klimatycznych. Nie znano jednak nadal ich wyglądu ani nawet funkcji ich aparatów.



Ryc. 2. Zespół naturalny elementów aparatu *Idiognathodus*, karbon, Illinois, Stany Zjednoczone, skala = 0,5 mm (według PURNELL i współaut. 1995).

W latach pięćdziesiątych znajomość ewolucji konodontów oraz ich zasięgów stratygraficznych i rozprzestrzenienia geograficznego była na tyle dobra, że pozwoliło to na zauważenie ich wielkiej przydatności dla geologii. Przydatność ta wynika z niezwykle szybkiej ewolucji morfologicznej elementów. Czyni to konodonty bardzo dobrymi skamieniałościami przewodnimi, to znaczy takimi, w oparciu o które można określać wiek warstw skalnych oraz przeprowadzać ich korelację na różnych obszarach. Powszechność występowania konodontów, ich szerokie rozprzestrzenienie oraz łatwość preparowania ze skał metodami chemicznymi spowodowały, że wkrótce stały się one najważniejszymi mikroskamieniałościami dla stratygrafii i paleogeograficznych rekonstrukcji całego paleozoi-

ku i triasu. Dzięki małym rozmiarom oraz dużej liczebności można je zwykle znaleźć również w rdzeniach wiertniczych. Ma to ogromne znaczenie dla poszukiwań złóż, a zwłaszcza występującej często na dużych głębokościach ropy naftowej. Nic więc dziwnego, że wszystkie większe międzynarodowe przedsiębiorstwa naftowe zatrudniały geologów lub paleontologów wyspecjalizowanych w badaniach konodontów. Na badania te przeznaczano i przeznacza się nadal znaczne środki finansowe.

W latach sześćdziesiątych zauważono możliwość dokonywania rekonstrukcji aparatów konodontowych w oparciu o badania statystyczne oraz szczegółowe badania morfologiczne izolowanych elementów (SWETT 1988). Kiedy elementy o różnych kształtach stale ze sobą współwystępują w podobnych proporcjach liczbowych i ponadto jeszcze charakteryzują się podobieństwem niektórych szczegółów morfologicznych to istnieje duże prawdopodobieństwo, że są to elementy aparatów jednego gatunku. Przypuszczenia te znalazły zresztą potwierdzenie w wielu późniejszych znaleziskach zespołów naturalnych. Dokonane rekonstrukcje dały możliwość skorygowania systematyki. Wiele opisanych wcześniej gatunków i rodzajów izolowanych elementów włączono do synonimiki. Wpłynęło to na dalszy wzrost przydatności konodontów dla geologii, a w związku z tym na dalszy wzrost intensywności ich badań.

Pod koniec lat sześćdziesiątych konodontami zajmowało się już około 200 osób i ukazywało się rocznie ponad 300 publikacji im poświęconych. Liczby te później znacznie jeszcze wzrosły. Ogromna większość prac dotyczy głównie systematyki konodontów, ich rozprzestrzenienia geograficznego i zastosowania w geologii. Poznano również szczegółowo ich skład chemiczny i mikrostrukturę. W roku 1977 odkryto (EPSTEIN i współaut.) jeszcze jedną ich cechę, która znacznie zwiększyła ich przydatność dla poszukiwań złóż, a zwłaszcza ropy naftowej. Na drodze badań eksperymentalnych stwierdzono, że elementy konodontowe poddawane działaniu wysokich temperatur stopniowo ciemnieją. Dobrze zachowane elementy o kolorze jasnego bursztynu, trzymane przez kilka tygodni w temperaturze 100°C, stają się stopniowo brązowe, a w temperaturze 300°C prawie czarne. Zmiana ta następuje na skutek zwęglania zawartych w elementach domieszek organicznych. W oparciu o kolor elementów konodontowych można więc ustalić stopień metamorfizmu termicznego zawierających je skał. Z drugiej natomiast strony wiadomo jest, że ropa naftowa i gaz ziemny nie mogły zachować się w skałach poddawanych działaniu bardzo wysokich temperatur. W oparciu o barwę konodontów można więc ustalić brak perspektywiczności pewnych warstw geologicznych lub nawet całych regionów dla poszukiwań naftowych.

PRÓBY USTALENIA PRZYNALEŻNOŚCI SYSTEMATYCZNEJ KONODONTÓW

Powszechnie zdawano sobie sprawę, że poznanie konodontów, niezależnie od znaczenia dla praktyki geologicznej, może mieć również wielkie znaczenie biologiczne. Tak licznie reprezentowana i silnie zróżnicowana grupa zwierząt musiała odgrywać bardzo poważną rolę w środowisku i mieć duży wpływ na przebieg ewolucji całej fauny morskiej. Nic więc dziwnego, że stale czyniono próby rozwiązania zagadki jej przynależności systematycznej. MÜLLER (1981) w opar-

cowaniu, dotyczącym pochodzenia konodontów, podaje listę 53 prac o przynależności systematycznej konodontów, w których zaliczono je do 9 różnych typów zwierząt a także do glonów i roślin naczyniowych.

Przypuszczenie Pandra, że konodonty były ząbkami nie znanej nam grupy ryb oraz inne zapatrywania wiążące je ze strunowcami były wyrażane w różnej formie przez wielu badaczy i stanowiły dominujący pogląd aż do lat pięćdziesiątych. Za przynależnością ich do ryb przemawiał fakt, że elementy konodontowe współwystępują często z innymi szczątkami ryb, a ponadto że zbudowane są z apatytu — minerału fosforanowapiennego, z którego są zbudowane również zęby kręgowców. Inna grupa hipotez zakładała, że elementy konodontowe stanowiły uzbrojenie gębowe jakiejś grupy robaków lub stawonogów. Nie są jednak znane żadne robaki ani stawonogi posiadające szczęki lub ząbki zbudowane z fosforanu wapnia. Porównywano je także do radul mięczaków, ząbków gnathostomulidów, struktur kopulacyjnych nicieni, uzbrojenia głowy szczecioszczękich i innych. Żadna z tych hipotez nie zyskała jednak szerszego poparcia.

W wyniku założenia, że elementy konodontowe były otoczone stale tkanką miękką i nie mogły pełnić funkcji zębów przyjęto powszechnie, że były to elementy szkieletu wewnętrznego. Największą popularność uzyskała wówczas hipoteza LINDSTRÖMA (1974) przyjmująca, że stanowiły one szkielet podtrzymujący organu służącego do filtrowania pokarmu, zbliżonego do lofoforu lub innego aparatu czułkowego. W roku 1973 Amerykanie, MELTON i SCOTT (ten sam Scott, który w 1934 r. znalazł zespoły naturalne konodontów), opisali z wapieni karbońskich w Montanie cztery okazy nieznanymi zwierząt zawierające w swym wnętrzu zespoły elementów konodontowych. Byli oni przekonani, że są to ciała konodontów, które zinterpretowali jako prymitywne strunowce. Znajdującym się w nich elementom przypisali rolę szkieletu organu filtrującego plankton. Później stwierdzono jednak, że zespół elementów znajdujących się w opisanej przez tych badaczy skamieniałości o nazwie *Lochriea* nie należał do jednego konodonta lecz najprawdopodobniej do kilku różnych. Elementy te nie należały więc do szkieletu tego zwierzęcia lecz stanowiły jego treść żołądkową. Zostały one nagromadzone po zjedzeniu przez to zwierzę kilku konodontów należących do różnych gatunków.

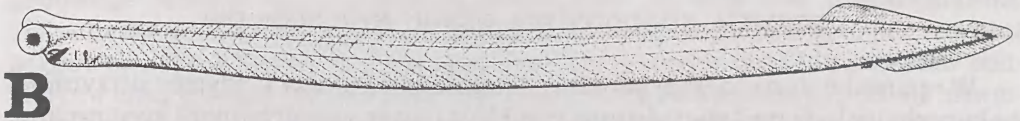
W roku 1976 CONWAY MORRIS opisał następną skamieniałość zinterpretowaną jako ciało miękkie konodonta. Tym razem znaleziono ją w utworach znacznie starszych, w łupkach środkowokambryjskich (Burgess Shale) w Kolumbii Brytyjskiej, słynnych z unikalnie zachowanych skamieniałości. Domniemane elementy konodontowe, znajdujące się w części głowowej tego okazu, są zachowane jednak jedynie w formie odcisków, co nie pozwala na pewną ich identyfikację. Ponadto typowe elementy konodontowe w dolnym kambrze nie zostały dotychczas znalezione, a więc najprawdopodobniej typowe konodonty jeszcze nie istniały.

W roku 1976 szwedzki paleontolog, STEFAN BENGTSON, wysunął przypuszczenie, że elementy konodontowe funkcjonowały obnażone, a w stanie spoczynku były otoczone tkanką miękką i miały możliwość dalszego wzrostu. W myśl tej hipotezy przyrost elementów od zewnątrz oraz możliwość ich regeneracji po uszkodzeniu nie musi stać w sprzeczności z funkcją ząbków. Inny szwedzki paleontolog, LENNART JEPPESON (1979), w oparciu o badania anatomiczno-porównawcze wskazał na wiele podobieństw elementów konodontowych do ząbków

różnych zwierząt, zarówno bezkręgowych, jak i kręgowych. Prace te przywróciły popularność poglądów, że elementy konodontowe były ząbkami. W roku 1982 BARSKOV, MOSKALENKO i STAROSTINA na podstawie badań elementów konodontowych z niezwykle dużą i dobrze zachowaną częścią bazalną doszli do wniosku, że część ta posiada cechy strukturalne charakterystyczne dla kości kręgowców i powrócili do dawnej hipotezy, że konodonty były zwierzętami kręgowymi. Przedstawione przez nich argumenty nie były jednak dostatecznie dobrze udokumentowane i nie uzyskały powszechnej akceptacji. Do lat osiemdziesiątych jednak konodonty były znane jedynie z izolowanych fosforanowych elementów i zbudowanych z nich aparatów. Jest to zrozumiałe, ponieważ szansa zachowania się skamieniałych śladów ciał miękkich jest znikoma. Zwykle ulegają one rozkładowi lub są zjadane przez trupożerców.

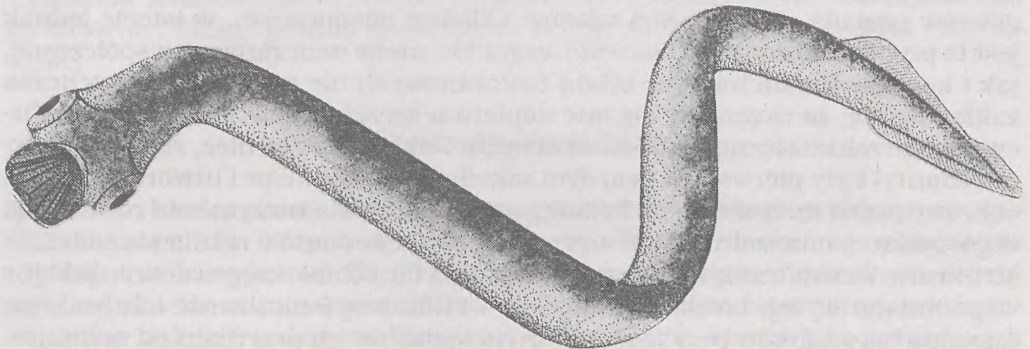
POZNANIE BUDOWY CIAŁA KONODONTÓW

Dopiero w roku 1983 doniesiono (BRIGGS i współaut.) o znalezieniu odcisków ciał zwierząt, które bezspornie uznano za konodonty (ryc. 3A). Pierwszy ich okaz został znaleziony w 1982 roku w muzeum Brytyjskiej Służby Geologicznej w Edynburgu. Okaz ten trafił do muzeum już kilkadziesiąt lat wcześniej, lecz nie ze względu na odcisk konodonta, którego wówczas nie zauważono lecz z powodu zachowanych na tym samym kawałku skały skamieniałych szczątków krewetek. Te unikalnie zachowane skamieniałości znajdują się na powierzchniach drobno warstewkowanych wapieni karbońskich odsłaniających się w Granton, w okolicach Edynburga. Na szczęście odsłonięcie tak zwanych warstw krewetkowych nadal istnieje. Natychmiast rozpoczęto więc intensywne poszukiwania dalszych okazów konodontów. Poszukiwania te zostały uwieńczone sukcesem. Pierwsza publikacja poświęcona ich opisowi (BRIGGS i współaut. 1983) powstała już w oparciu o cztery okazy, a ostatnia (ALDRIDGE i współaut. 1993) o dziesięć. Liczba okazów ma tu ogromne znaczenie, ponieważ żaden z nich nie jest zachowany kompletnie. Na podstawie budowy aparatów, wcześniej już poznanych w oparciu o zespoły elementów, stwierdzono, że 8 ze znalezionych okazów należy do rodzaju *Clydognathus*, a pozostałych dwóch nie oznaczono. W oparciu o tę kolekcję można było wykonać rekonstrukcję całych zwierząt (ryc. 3B, 4). Miały one prawdopodobnie kształt zbliżony do współczesnych węgorzy lecz były oczywiście znacznie od nich mniejsze (okazy znalezione w Granton mają od 21 do 55 mm długości). Aparat złożony z fosforanowych elementów znajdował się w ich części głowowej i służył najprawdopodobniej do chwytania i rozdrabniania pokarmu. Dwa duże, okrągłe odciski w części głowowej są interpretowane jako pozostałości otoczek chrząstkowych wielkich oczu. Podobne struktury, tak zwane pierścienie sklerotyczne, są znane u części bezszczękowców i niektórych szczękowców. Dwie linie przebiegające osiowo wzdłuż całego ciała są najprawdopodobniej liniami brzeżnymi struny grzbietowej. Całe ciało, z wyjątkiem głowy, jest podzielone poprzecznie v-kształtnymi liniami interpretowanymi jako powierzchnie graniczne segmentów mięśniowych (miomerów). W części tylnej wyraźnie są widoczne promienie płetwy ogonowej. Płetwa ta była ułożona, zdaniem autorów, w płaszczyźnie wertykalnej do grzbietu. Już po znalezieniu



Ryc. 3. A — Skamieniałość całego zwierzęcia konodontowego *Clydognathus* sp; karbońskie warstwy krewetkowe w Granton, Szkocja, skala = 1mm, (według ALDRIDGE i współaut. 1993). B — Rekonstrukcja zwierzęcia konodontowego wykonana na podstawie okazów z Granton (według PURNELL i współaut. 1995).

pierwszych okazów nie było wątpliwości, że tym razem mamy do czynienia z prawdziwymi konodontami. Określenie ich przynależności systematycznej nie było jednak nadal łatwe. W pierwszej publikacji im poświęconej rozpatrywano trzy możliwości: że były to prymitywne strunowce, że były to zwierzęta blisko spokrewnione ze współczesnymi szczecioszczękami lub że należały do nieznanego typu zwierząt. Przyjęto wówczas ostatnią możliwość i zaliczono je do wcześniej już proponowanego typu Conodonta stwierdzając jednak, że jest on bliski prymitywnym strunowcom. Wkrótce później doniesiono o znalezieniu fragmentów części miękkich konodonta w dolnosylurskich dolomitach w Wisconsin (MIKULIC i współaut. 1985). Stan zachowania tego okazu jest znacznie gorszy. Ostatnio na powierzchni łupków górnoordowickich w Afryce Południowej znaleziono pozostałości części miękkich konodonta o niezwykle dużych rozmiarach w stosunku do znalezisk poprzednich. Konodonty tego gatunku (*Promissum*



Ryc. 4. Prawdopodobny wygląd żywego zwierzęcia konodontowego (według PURNELL i współaut. 1995).

pulchrum) były znane już uprzednio z dobrze zachowanych zespołów naturalnych. W nowym znalezisku jest zachowana tylko przednia część ciała lecz autorzy (GABBOTT i współaut. 1995) obliczają, że całe zwierzę miało około 40 cm. Zupełnie unikalne jest zachowanie w tym okazie dokładnych replik włókien mięśniowych, które zastąpione zostały minerałami ilastymi i siarczkami glinu. Włókna te znajdują się we wszystkich zachowanych miomerach, a także w pobliżu oczu co ma duże znaczenie, ponieważ pozwala przypuszczać, że konodonty posiadały mięśnie umożliwiające poruszanie oczami.

POZYCJA KONODONTÓW WŚRÓD STRUNOWCÓW

W oparciu o dane ze wszystkich tych znalezisk autorzy brytyjscy utrzymują, że konodonty były nie tylko strunowcami lecz nawet prymitywnymi kręgowcami. Nie wszyscy jednak pogląd ten w pełni podzielają. Wynika to przede wszystkim stąd, że brak jest wśród zoologów jednomyślności co do tego, jakie cechy powinny decydować o przynależności do kręgowców. Natomiast pogląd, że konodonty były strunowcami jest już raczej powszechnie przyjęty. Przyczynił się do tego również polski paleontolog, JERZY DZIK (1986). Za przynależnością konodontów do strunowców przemawia przede wszystkim fakt posiadania przez nie miomerów. Te metameryczne, v-kształtne bloki mięśniowe są wykształcone bardzo wyraźnie u wszystkich współcześnie żyjących prymitywnych strunowców, zarówno u bezczaszkowców, (lancetnik), jak też u prymitywnych kręgowców bezżuchwowych (śluzice, minogi). Diagnostyczna cecha strunowców, struna grzbietowa, nie jest już u konodontów zachowana w formie umożliwiającej równie jednoznacznie interpretację. Dwie równoległe linie osiowe mogą być bowiem także brzegami przewodu pokarmowego. Cechą przemawiającą za zaliczeniem konodontów do kręgowców są, zdaniem brytyjskich paleontologów, koliste, chrząstkowe otoczki oczu, zakończenie struny grzbietowej przed przednią częścią głowy i niesymetryczna płetwa wzmocniona promieniami. Najbardziej intrygującą cechą konodontów są ich aparaty złożone z fosforanowapiennych elementów. Choć są one jedynymi dobrze poznanymi częściami konodontów i wiadomo już, że służyły do zdobywania pokarmu, to ani ich pochodzenie ani sposób funkcjonowania nie są dobrze poznane. Pozornie sprawa wydaje się prosta, ponieważ większość kręgowców posiada zęby o takim właśnie składzie chemicznym, w istocie jednak jest to problem złożony. Po pierwsze wszystkie znane nam zarówno współczesne, jak i kopalne bezżuchwowce zębów fosforanowych nie posiadają. Dotychczas zakładało się, że utworzyły się one dopiero u szczękowców, na drodze ewolucyjnego przekształcenia ząbków skórných. Zakładano również, że ząbki skórne (odonty) były pierwszym twardym szkieletem kręgowców i utworzyły się dla ochrony przed mięsożernymi bezkręgowcami albo dla utrzymania równowagi w gospodarce mineralnej. Po drugie elementy konodontów różnią się znacznie strukturą wewnętrzną od wszystkich znanych zębów kręgowców i, jak już wspomniano wyżej, bardzo trudno jest wytłumaczyć możliwość ich funkcjonowania jako ząbków przy jednoczesnym sposobie ich przyrostu od zewnątrz. Brytyjscy paleontolodzy (SANSOM i współaut. 1992, PURNELL 1994) usiłują obecnie wykazać, że różnice w budowie elementów konodontowych i zębów

późniejszych kręgowców są minimalne i w rzeczywistości nawet potwierdzają tezę o przynależności konodontów do kręgowców. Podobny pogląd wyraził wcześniej DZIK (1986). Poglądy te nie są jednak jeszcze powszechnie przyjęte (KEMP i NICOLL 1995).

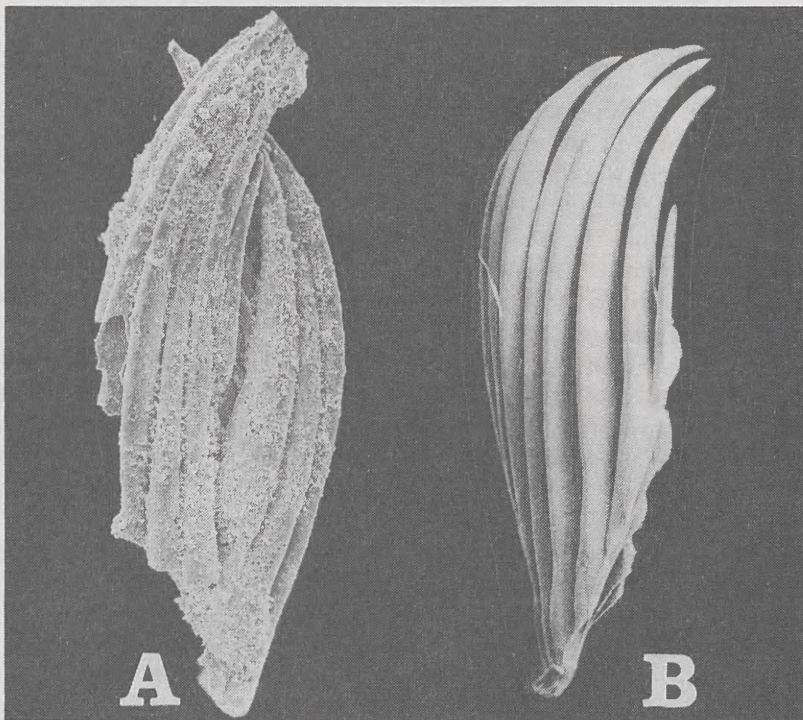
Bez względu na to, czy konodonty zaliczyć należy do kręgowców czy nie, odkrycie ich przynależności do strunowców powoduje duże zmiany w naszych wyobrażeniach o wczesnej ewolucji strunowców i pochodzeniu kręgowców. Jest to najwcześniejsza, stosunkowo dobrze poznana i licznie reprezentowana grupa zwierząt należąca do tego typu. Sądząc z ich potężnego uzbrojenia gębowego istnieje duże prawdopodobieństwo, że były one drapieżnikami. Dotychczas przeważał pogląd, że najprymitywniejsze strunowce, jak również kręgowce bezżuchwowe, były stosunkowo mało aktywnymi filtratorami, zbliżonymi ekologicznie do współczesnych lancetników odżywiających się zawiesiną organiczną. Przypuszczano też, że dopiero uformowanie się szczęk umożliwiło kręgowcom przejście do drapieżnego trybu życia. Nastąpiło to jednak około 100 mln lat później od pojawienia się pierwszych konodontów. Sposób odżywiania miał zasadnicze znaczenie dla przebiegu ewolucji prymitywnych strunowców. Jeśli więc posiadały one wcześniej zęby niż pancerz zewnętrzny i były drapieżnikami to wszystkie przyjęte dotychczas poglądy na temat wczesnej ewolucji strunowców i powstania szkieletu kręgowców muszą ulec zasadniczej zmianie.

Poznanie budowy całych ciał konodontów przyniosło rozwiązanie jednej z największych zagadek paleontologicznych bieżącego wieku. Rozwiązanie to jest jednak niekompletne. Nie wiemy jeszcze, jak wielkie zróżnicowania w budowie i trybie życia istniały pomiędzy różnymi grupami konodontów. Znamy je stosunkowo dobrze tylko z dwu stanowisk, a żyły one przecież przez 300 milionów lat i zasiedlały różne środowiska morskie. Ich aparaty były bardzo zróżnicowane i ulegały szybkim zmianom ewolucyjnym. Należy więc przypuszczać, że budowa całego ciała konodontów ulegała również ewolucji i była różnaita. Z całą pewnością konodonty kambryjskie sprzed 500 mln lat różniły się od triasowych, żyjących 300 mln lat później. Różniły się też zapewne znacznie konodonty żyjące w płytkich wodach przybrzeżnych od konodontów żyjących na dużych głębokościach. Nie znamy dobrze przyczyn wymarcia konodontów w końcu triasu. Wiemy tylko, że nie nastąpiło ono gwałtownie. Mamy jednak nadzieję, że i te pytania znajdą z czasem rozwiązanie.

POCHODZENIE KONODONTÓW

Jak to bardzo często w nauce bywa, rozwiązanie jednego problemu spowodowało powstanie nowych. Najistotniejszym z nich jest obecnie zagadnienie pochodzenia konodontów. Skoro są one najwcześniejszymi, stosunkowo dobrze poznanymi strunowcami, a zdaniem wielu badaczy także pierwszymi zwierzętami, które zaliczyć należy do kręgowców, to bardzo istotne jest pytanie, jak wyglądały zwierzęta będące ich przodkami. Wiemy już na pewno, że fosforanowe elementy konodontów powstały na drodze przekształcenia ewolucyjnego tak

zwanych elementami parakonodontowymi, znanych od środkowego kambru do dolnego ordowiku (530 do 480 mln lat). Znamy je dotychczas tylko z izolowanych elementów i niekompletnych zespołów naturalnych złożonych z 2–3 elementów. Mają one nieco inną strukturę od elementów konodontowych i w budowie ich, poza fosforanem wapnia, znaczny udział bierze substancja organiczna. Nie mamy wątpliwości, że należały one do przodków konodontów, ponieważ są znane całe szeregi form przejściowych (SZANIAWSKI i BENGTON 1993). Ich stan zachowania jest przeważnie znacznie gorszy. Mniejsza więc była szansa na zachowanie całych aparatów, możemy mieć jednak nadzieję, że w przyszłości zostaną one znalezione, a być może uda się znaleźć również pozostałości ich części miękkich.



Ryc. 5. A — Aparat chwytny protokonodontów z rodzaju *Phacelodus*; kambr górny, rdzeń wiertniczy z północnej Polski, $\times 40$; B — lewa połowa aparatu chwytneho współczesnych szczecioszczęk z rodzaju *Sagitta*, Morze Północne, $\times 80$.

Inną grupą skamieniałości dawniej zwykle wiązaną z konodontami są protokonodonty (ryc. 5). Pojawiły się one jeszcze wcześniej, bo już w dolnym kambrze (540 mln lat), kiedy to zaczynały się dopiero formować organizmy szkieletowe. Później okazało się, że od protokonodontów wywodzą się najprawdopodobniej współczesne szczecioszczęki (SZANIAWSKI 1982), natomiast ich pokrewieństwo z właściwymi konodontami jest problematyczne. Niektórzy zoologowie (CHRISTOFFERSEN i ELINEI ARAÚJO-DE-ALMEIDA 1994) uważają jednak, że szczecioszczęki również pochodzą od strunowców.

W związku z dynamicznie rozwijającymi się badaniami konodontów i ich zastosowaniem w geologii istnieje potrzeba bliskich kontaktów specjalistów

zajmujących się nimi. Dlatego też zorganizowano międzynarodowe towarzystwo, Pander Society, skupiające zainteresowanych badaczy. Towarzystwo to wydaje corocznie swój biuletyn informacyjny i co parę lat organizuje międzynarodowe sympozja. W lipcu 1996 roku sympozjum takie odbyło się w Warszawie. Wzięło udział w nim ponad 60 uczestników z 20 krajów.

RECOGNITION OF THE SYSTEMATIC POSITION OF CONODONTS — ONE OF THE GREATEST PALAEOONTOLOGICAL DISCOVERIES OF THE XXTH CENTURY

Summary

The paper presents the history of recognition of an extinct group of marine animals — the conodonts. The only skeletal fragments of the animals commonly known were small, phosphatic tooth-like elements of their feeding apparatus. The elements described for the first time as early as in 1856 occur in almost all marine sedimentary rocks formed since the Late Cambrian to the Late Triassic (500–200 mln years) and are very useful for stratigraphic geology as index fossils. Despite 130 years of very intensive research and search this element-bearing animals were until recently totally unknown. Discovery of their uniquely preserved body fossils in the Carboniferous limestones of Scotland, in 1983, and in the Ordovician shells of South Africa, in 1995, has finally changed the situation. The findings enabled to state that the conodonts were a very ancient group of chordates, close to vertebrates. The discovery changed greatly our ideas on the early evolution of chordates.

LITERATURA

- ALDRIDGE R. J., BRIGGS D. E. G., SMITH M. P., CLARKSON E. N. K., CLARK N. D. L., 1993. *The anatomy of conodonts*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, 340, 405–421.
- BARSKOV I. S., MOSKALENKO T. A., STAROSTINA L. P., 1982. *New evidence for the vertebrate nature of the conodontophorids*. Paleont. J. (1), 82–90.
- BENGTSON S., 1976. *The structure of some Middle Cambrian conodonts, and the early evolution of conodont structure and function*. Lethaia 9, 185–206.
- BRIGGS D. E. G., CLARKSON E. N. K., ALDRIDGE R. J., 1983. *The conodont animal*. Lethaia 16, 1–14.
- CHRISTOFFERSEN M. L., ARAÚJO-DE-ALMEIDA E., 1994. *A phylogenetic framework of the enterocoela (metameria:coelomata)*. Rev. Nordestina Biol., 9(2), 173–208.
- CONWAY MORRIS S., 1976. *A new Cambrian lophophorate from the Burgess Shale of British Columbia*. Palaeontology 19, 199–222.
- DZIK J., 1986. *Chordate affinities of the conodonts*. [W:] *Problematic fossil taxa*. A. HOFFMAN, M. H. NITECKI (red.), *Oxford Monographs on Geology and Geophysics*. New York: Oxford University Press, 5, 240–254.
- EPSTEIN A. G., EPSTEIN J. B., HARRIS L. D., 1977. *Conodont Color Alteration—an index to Organic Metamorphism*. Geological Survey Professional Paper 995, 1–27.
- GABBOTT S. E., ALDRIDGE R. J., THERON J. N., 1995. *A giant conodont with preserved muscle tissue from the Upper Ordovician of South Africa*. Nature, 374, 800–803.
- JEPPSON L., 1979. *Conodont element function*. Lethaia 12, 153–171.
- KEMP A., NICOLL R. S., 1995. *Protochordate Affinities of Conodonts*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 182, 235–245.
- LINDSTRÖM M., 1974. *The conodont apparatus as a food-gathering mechanism*. Palaeontology 17, 729–744.
- MELTON W., SCOTT H. W., 1973. *Conodont-bearing animals from the Bear Gulch Limestone, Montana*. Spec. Pap. geol. Soc. Am. 141, 31–65.
- MIKULIC D. G., BRIGGS D. E. G., KLUESSENDORF J., 1985. *A Silurian soft-bodied biota*. Science, 228, 715–717.
- MÜLLER K. 1981. *Zoological affinities of conodonts*. [W:] ROBISON, R. A. (red.), *Treatise of Invertebrate Paleontology*. Supplement 2, Conodonts W478–W482. Geol. Soc. Am. and Univ. Kansas Press, Lawrence.

- PANDER C. H., 1856. *Monographie der fossilen Fische des Silurischen Systems der Russisch-Baltischen Gouvernements*. Königliche Akademie Wissenschaften, St. Petersburg, 1-91.
- PURNELL M., 1994. *Scratching the surface: direct evidence of tooth use in conodonts*. Palaeontological Association Newsletter 24, 24. London.
- PURNELL M. A., ALDRIDGE R. J., DONOGUE Ph. C. J., GABBOTT S. E., 1995. *Conodonts and the first vertebrates*. Endeavour, 19 (1), 20-27.
- SANSOM I. J., SMITH M. P., ARMSTRONG H. A., SMITH M. M., 1992. *Presence of the earliest vertebrate hard tissues in conodonts*. Science 256, 1308-1311.
- SCHMIDT H., 1934. *Conodonten-Funde in ursprünglichem Zusammenhang*. Paläontol. Z. 16, 76-85.
- SCOTT H. W., 1934. *The zoological relationships of th conodonts*. J. Paleont. 8, 448-455.
- SWEET W. C., 1988. *The Conodonta. Morphology, Taxonomy, Paleocology and Evolutionary History of a Long-Extinct Animal Phylum*. Oxford Monographs on Geology and Geophysics, 10.
- SZANIAWSKI H., 1982. *Chaetognath grasping spines recognised among Cambrian protoconodonts*. J. Paleont. 56, 806-810.
- SZANIAWSKI H., BENGTSON S., 1993. *Origin of euconodont elements*. J. Paleont. 67, 640-654.

JERZY DZIK

Instytut Paleobiologii PAN,

al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

WCZESNA FILOGENEZA ZWIERZĄT TKANKOWYCH W ZAPISIE
KOPALNYM

WSTĘP

Udział paleontologii w badaniach przebiegu wczesnej ewolucji zwierząt tkankowych był do niedawna znikomy. W najlepszym razie materiały kopalne były wykorzystywane do potwierdzania postdykcji wyprowadzanych z czysto zoologicznych wyobrażeń filogenezy (postdykcja to przewidywanie wstecz osi czasu — odwrotność predykcji). Zgodnie z tym, w odciskach najstarszych kopalnych zwierząt dopatrywano się pierścienic, meduz, piór morskich, czy innych jamochłonów zajmujących, zdaniem zoologów, najniższe miejsca w drzewie rodowym. Modyfikowany i rozbudowywany tym sposobem schemat filogenezy coraz mniej przypominał drzewo a coraz bardziej łąkę. Sprawiało to wrażenie, jakby w ewolucji nie dokonywał się w istocie postęp anatomiczny a wszystkie główne linie ewolucyjne uformowały się już w prekambrze.

Rewolucję w pojmowaniu filogenezy zapoczątkowała paleontologiczna monografia środkowokambryjskich robaków obłych (priapuloidów) opublikowana przez SIMONA CONWAY MORRISA (1977) z Cambridge. Okazało się oto, że te dziś reliktowe robaki stanowiły w kambrze jedną z najbardziej zróżnicowanych grup zwierzęcych. Co więcej, z anatomii kambryjskich priapuloidów da się wyprowadzić plany budowy wszystkich dziś żyjących Nematelminthes. Wbrew zaś oczekiwaniom, przy wielkim zróżnicowaniu kambryjskich stawonogów, uważanych za generalnie zaawansowane ewolucyjnie, rzekomo prymitywne pierścienice nie miały w tej epoce zauważalnego znaczenia. Znane ich gatunki ukazują zadziwiająco wysoki poziom organizacji anatomicznej. Jeszcze poważniejszym ciosem dla zasady pojmowania roli najstarszych skamieniałości jako wyłącznie potwierdzania neontologicznych hipotez stała się seria publikacji ADOLFA SEILACHERA (1989, 1992) z Tybingi, który wykazał, że prekambryjskie skamieniałości z Ediacara nie mają nic wspólnego z jamochłonami ani pierścienicami (niektóre z kolistych odcisków mogą reprezentować gąbki; GEHLING i RIGBY 1996). Pewien niewielki udział w podcinaniu klasycznego drzewa rodowego zwierząt miał też piszący te słowa. Nowe znalezisko najprymitywniejszego segmentowanego zwierzęcia *Xenusion* z wczesnego kambru Skandynawii wykazało (DZIK i KRUMBIEGEL 1989), iż sztywne okrywy ciała stawonogów nie są bynajmniej ich ewolucyjnym

wynalazkiem, lecz zostały odziedziczone przez nie po kambryjskich morskich pratchawcach, które są też przodkami niesporczaków a prawdopodobnie bezpośrednio potomkami najstarszych robaków obłych. Przejęły od nich linienie i radialną organizację aparatu gębowego (właściwą również pierwotnym kambryjskim stawonogom). Rzekome kambryjskie meduzy ukazały z kolei anatomię wysoko uorganizowanych osiadłych czułkowców (DZIK 1991); we wczesnym kambrze i prekambrze zabrakło więc niespodziewanie jamochłonów. Pochodzące z późniejszych epok najstarsze z nich miały złożoną i niezwykłą anatomię a do tego przystosowania ochronne nie licujące ze zdolnością do parzenia (DZIK 1993). Przypuszczenie, że jamochłony pierwotnie nie miały parzydełek z odmiennych przesłanek wyprowadzili również BUSS i SEILACHER (1995).

Nadchodzi więc pora radykalnej przebudowy drzewa rodowego zwierząt tkankowych. Niniejszy tekst ma w zamierzeniu przedstawić obecny stan badań nad kopalną dokumentacją wczesnej ich ewolucji ze szczególnym uwzględnieniem faun kambryjskich i prekambryjskich. Interpretacja materiału kopalnego wymaga innych sposobów rozumowania niż stosowane przez neontologów, sądzę więc, że nie od rzeczy będzie poprzedzić omówienie danych empirycznych uwagami o tym, jak w paleontologii odczytuje się informacje zapisane w skałach.

KOMENTARZ METODOLOGICZNY

Kopalny zapis przebiegu ewolucji jest przeraźliwie niekompletny i trudny do interpretacji. Zasadne jest więc pytanie dlaczego, mimo to, przywiązujemy tak wielką wagę do skamieniałości przy odtwarzaniu przebiegu ewolucji świata zwierzęcego. Nie ulega przecież wątpliwości, że anatomia, fizjologia, biochemia czy etologia organizmów dzisiejszych dostarczają nieporównanie większego bogactwa informacji. Może rozsądniej byłoby więc poprzestać na analizie rozmieszczenia cech wśród zwierząt nam współczesnych?

Odpowiedź na to pytanie (skądinąd prowokacyjne w stosunku do paleontologów) wymaga przejścia na grunt metodologii filogenetyki. Przywołać wypada różnice w metodzie odtwarzania filogenezy, stosownie do tego czy wyprowadza się jej przebieg z danych paleontologicznych czy też neontologicznych. Wynikają one z podstawowego założenia neontologicznej filogenetyki o istnieniu związku pomiędzy czasem a przemianami morfologicznymi. Przyjmuje się przecież, że odmienności pomiędzy organizmami są proporcjonalne do czasu, który je dzieli od wspólnego przodka. Skoro tak, to i odwrócone wnioskowanie musi być prawdziwe. To mianowicie, iż im dawniejszy w czasie segment którejkolwiek linii ewolucyjnej rozpatrujemy, tym jego morfologia bliższa powinna być wspólnemu przodkowi. Rzecz jasna, skoro tempo ewolucji bywa rozmaite, to i związek pomiędzy bliskością morfologiczną a odległością czasową ma statystyczną naturę. Kopalny gatunek o pewnym wieku geologicznym nie musi być pierwotniejszy anatomicznie od pokrewnej formy o młodszym wieku. Jest to jednak prawdopodobne, tak jak pewnym prawdopodobieństwem obdarza się twierdzenie, że bardziej odmienne gatunki wyodrębniły się ze wspólnego przodka dawniej niż gatunki podobne. Kiedy więc do wnioskowania o morfologii wspólnego przodka grupy taksonomicznej użyjemy większej liczby kopalnych znalezisk o znacznym

wieku geologicznym, prawdopodobieństwo zmienia się niemal w pewność. Rezultat analizy filogenetycznej opartej o starszy geologicznie zestaw danych musi być bliższy prawdy niż wnioski wyprowadzone z danych o organizmach późniejszych, w szczególności zaś o tych nam współczesnych.

Dlatego w paleontologii raczej obserwowane następstwo czasowe jest podstawą porządkowania wyjściowych danych o ewolucji a nie zwykła analiza rozprzestrzenienia cech. Takie podejście do zagadnień ewolucyjnych można nazwać chronofiletycznym. Dominuje w nim hipotetyzowanie o związkach przodek — potomek zamiast o związkach krwi. Informacje o następstwie czasowym są nierozłącznie związane z materiałem kopalnym i nie muszą być wyprowadzane indukcyjnie z danych o morfologii. Jest to truizm, od którego zaczynam rozważania o wczesnej filogenezie Metazoa tylko dlatego, że tak nagminnie acz nierozsądnie bywa zapominany.

Nie wypada również zapominać o wpływie, nie zawsze oczywistym, jaki na interpretacje filogenezy pozornie nie związane z paleontologią ma świadomość istnienia takich skamieniałości, jak *Ichthyostega* czy *Archaeopteryx*. Te klasyczne znaleziska, podobnie jak i liczne nowsze odkrycia paleontologiczne, dobitnie ukazują walor odpowiednio umieszczonych w czasie morfologii do wsparcia bądź obalenia hipotez filogenetycznych. Trudno wszak o lepsze uzasadnienie ptasiej natury archeopteryksa niż znaleziska wczesnokredowych ptaków idealnie pośrednich anatomicznie pomiędzy nim a dzisiejszymi ptakami (*Sinornis* z pygostylem zamiast jaszczurczego ogona; SERENO i RAO 1992). Równie poruszające, ze względu na implikacje dla ewolucyjnej interpretacji procesów rozwojowych, było dostarczenie paleontologicznych dowodów, że dewońskie płazy miały więcej niż pięć palców (COATES i CLACK 1990), albo znalezisko wczesnojurajskich płazów beznogich z odnóżami (JENKINS i WALSH 1993) czy też wczesnoeocenijskich czworonożnych waleni (THEWISSEN i współaut. 1996).

By więc możliwie skutecznie zbliżyć się do prawdy o przebiegu ewolucji, do odtwarzania powiązań pomiędzy poszczególnymi wielkimi grupami systematycznymi dzisiejszych zwierząt użyję przede wszystkim danych o morfologii najstarszych znanych przedstawicieli każdej z nich. Podejście takie zwiększy szanse wyplątania się z gęstwiny ewolucyjnych rewersji i homeomorfii, nie do przebycia kiedy próbuje się podróżować w czasie nie opuszczając naszej współczesności. Spróbujmy zatem zidentyfikować w materiale kopalnym najstarszych przedstawicieli poszczególnych wielkich gałęzi drzewa ewolucyjnego. Wiedzę o nich zawdzięczamy szczególnym mechanizmom fosylizacji, w sprzyjających okolicznościach umożliwiającym przechowanie informacji o najdrobniejszych szczegółach anatomii wymarłych organizmów.

ŹRÓDŁA DANYCH O ANATOMII NAJSTARSZYCH ZWIERZĄT

Szczególne znaczenie dla filogenetyki mają te stanowiska paleontologiczne, w których dzięki szybkiej (wczesnodiagenetycznej) mineralizacji zachował się w stanie kopalnym pokrój miękkich organów skamieniałych zwierząt. Nośnikiem takich informacji w skale są rozmaite rodzaje minerałów (piryt, illit, chloryty), ale w większości przypadków początkiem procesu kamienienia miękkich tkanek

była zapewne wczesna fosfatyzacja. Zostało wykazane doświadczalnie, że w warunkach beztelenowych narastanie kryształków hydroksyapatytu na rozkładających się tkankach może następować już w ciągu kilku tygodni (BRIGGS i KEAR 1993, 1994). Temu procesowi zawdzięczamy znane od dawna nadzwyczajne stany zachowania tkanki mięśniowej czy łącznej, rozpoznawalne nierzadko na poziomie submikroskopowym. Najbogatsze i najdawniej znane stanowiska tego typu to środkowojurajski Oxford Clay w Anglii (wbrew nazwie wieku kelowejskiego, nie oksfordzkiego) czy wczesnokredowe kongrecje formacji Santana z Brazylii, wystawiane dziś w każdym niemal sklepiku z minerałami.

Dla poznania początków Metazoa są szczególnie ważne stanowiska tego typu dostarczające informacji ze starszego paleozoiku (CONWAY MORRIS 1989). Nie jest ich mało a, paradoksalnie, warunki w ówczesnych środowiskach tworzenia osadu sprzyjały fosylizacji bardziej niż w epokach bliższych nam czasowo. Zdumiewające rezultaty fosfatyzacji szkieletów drobnych stawonogów uwidaczniają w szczególności materiały z wapiennych kongrecji w późnokambryjskich i wczesnoordowickich łupkach regionu bałtyckiego. Udostępniają badaczom najdrobniejsze szczegóły morfologiczne wraz z ornamentacją szczecinek pokrywających odnóża, a nawet dane o układzie mięśniowym (MÜLLER 1979, 1983, MÜLLER i WALOSSEK 1988, ANDRES 1989). Pokłady łupków z kongrecjami zawierającymi tak zachowane stawonogi rozciągają się na obrzeżeniu Platformy Wschodnioeuropejskiej po Pomorze Gdańskie, gdzie osiągnęły je liczne głębokie wiercenia (WALOSSEK i SZANIAWSKI 1991).

Nie zawsze historia geologiczna warstw skalnych była tak sprzyjająca przechowaniu zapisu kopalnego, jak w stabilnej tektonicznie południowej Skandynawii. W znanym od początków stulecia stanowisku środkowokambryjskich organizmów w łupkach z Burgess w Kolumbii Brytyjskiej (WHITTINGTON 1980, CONWAY MORRIS 1989) późna diageneza (przekształcenie osadu w skałę) zmieniła pierwotny skład mineralny skamieniałości, nie zatarła jednak informacji o anatomii miękkich organów. Skamieniałości jeszcze lepiej zachowane a także ważniejsze ze względu na starszy wiek geologiczny zawiera wczesnokambryjskie stanowisko Chengjiang w prowincji Yunnan w Chinach (CHEN i ERDTMANN 1991, HOU i współaut. 1991). Późna diageneza i wietrzenie tu również usunęły pierwotne składniki mineralne szkieletów ale stosunkowo nieznaczna kompakcja (sprasowanie) skały umożliwia łatwe odtwarzanie trójwymiarowej geometrii organów wewnętrznych zwierząt zachowanych w łupkach Chengjiang. Jest to niewyczerpane źródło w najwyższym stopniu zaskakujących danych o anatomii kambryjskich zwierząt. Warto może wspomnieć, że prawdopodobnie jeszcze starsze wczesnokambryjskie stanowisko tego typu znajduje się w Polsce. Rozpoznano je niegdyś przez wiercenie Kościerzyna (DZIK i LENDZION 1988). Głębokość (4920 m), na której występują warstwy ze skamieniałościami niezmineralizowanych szkieletów stawonogów nie daje niestety nadziei na uzupełnienie materiałów. Nieco młodszym wczesnokambryjskim stanowiskiem jest Sirius Passet na Grenlandii (CONWAY MORRIS i współaut. 1987). Oczekują na szczegółowe opracowanie podobne zespoły skamieniałości z wczesnego syluru Wisconsin (MIKULIĆ i współaut. 1985).

Ważne nowe źródło informacji o wczesnych zwierzętach mających mineralny szkielet pojawiło się wraz z szerokim zastosowaniem metod chemicznych do

preparacji mikroskamieniałości. Szczególnie kambryjskie skały wapienne obfitują we wtórnie sfosfatyzowane skleryty i muszle. Są to przede wszystkim ułamki pierwotnie wapiennych szkieletów, których rozpoznanie na szerszą skalę rozpoczęto od skał wczesnego kambriu Syberii, by znaleźć je w obfitości w równoległych skałach Chin i nieco młodszych Australii (BENGTSON i współaut. 1990) tudzież w niezliczonych innych stanowiskach rozproszonych po świecie. Podobny stan zachowania cechuje również skamieniałości ordowickie występujące w Górach Świętokrzyskich (DZIK i współaut. 1993) i na brzegu Platformy Wschodnioeuropejskiej oraz w sylurze Alp Karnijskich (DZIK 1994).

Nie ulega wątpliwości, że jedynie nikła część niegdysiejszej złożoności świata żywego znalazła swoje miejsce w zapisie kopalnym. Nierzadkie są jednak takie miejsca w czasie geologicznym i przestrzeni geograficznej, gdzie zapis ten może zadowolić nawet wybredne gusta neontologów. W odniesieniu do typowo „paleontologicznych” grup systematycznych, w szczególności zaś pelagicznych organizmów z fosforanowym bądź wapiennym szkieletem, zapis kopalny bywa nierzadko kompletny w dostatecznym stopniu, by umożliwić badania ewolucji na poziomie populacyjnym. To już jest jednak zupełnie inne zagadnienie.

Oparty na wszelkich dostępnych materiałach paleontologicznych przegląd archaicznych przedstawicieli poszczególnych grup świata zwierzęcego jest uporządkowany poniżej od form blisko nam pokrewnych (choć wszak nie dosłowna bliskość krwi jest tu kryterium lecz stosunki genealogiczne przodek — potomek). Stopniowo przechodzić będziemy po szczeblach *Scala Naturae* ku grupom coraz bliższym pnia drzewa rodowego.

CHORDATA

Instynkt gatunku nakłania mnie do rozpoczęcia przeglądu najważniejszych danych zapisu paleontologicznego ewolucji od naszej własnej gałęzi drzewa rodowego, od strunowców. Przez to, że od zarania paleontologii zainteresowania badaczy skupiały się na kręgowcach, opublikowana dokumentacja kopalna ich filogenezy jest stosunkowo pełna, co nie znaczy iżby zadowalała nasze wygórowane oczekiwania. Im bliżej współczesności, tym zapis jest pełniejszy. Nie ma to ścisłego związku z upływem czasu, który w nikłym jedynie stopniu osłabia czytelność zapisu kopalnego w wyniku późnej diagenety. Istotniejsza jest raczej objętość uchronionych przed erozją formacji skalnych. I to zresztą powiązanie z czasem geologicznym nie jest proste, bowiem najpełniejszy zapis mają te epoki (niezależnie od wieku), w których erozja była najmniej intensywna, a więc okresy wysokiego poziomu wód w oceanach. Naiwnością i grubym uproszczeniem byłoby przeto dosłowne traktowanie zapisu kopalnego jako równomiernie źle czy dobrze odzwierciedlającego historię życia na Ziemi.

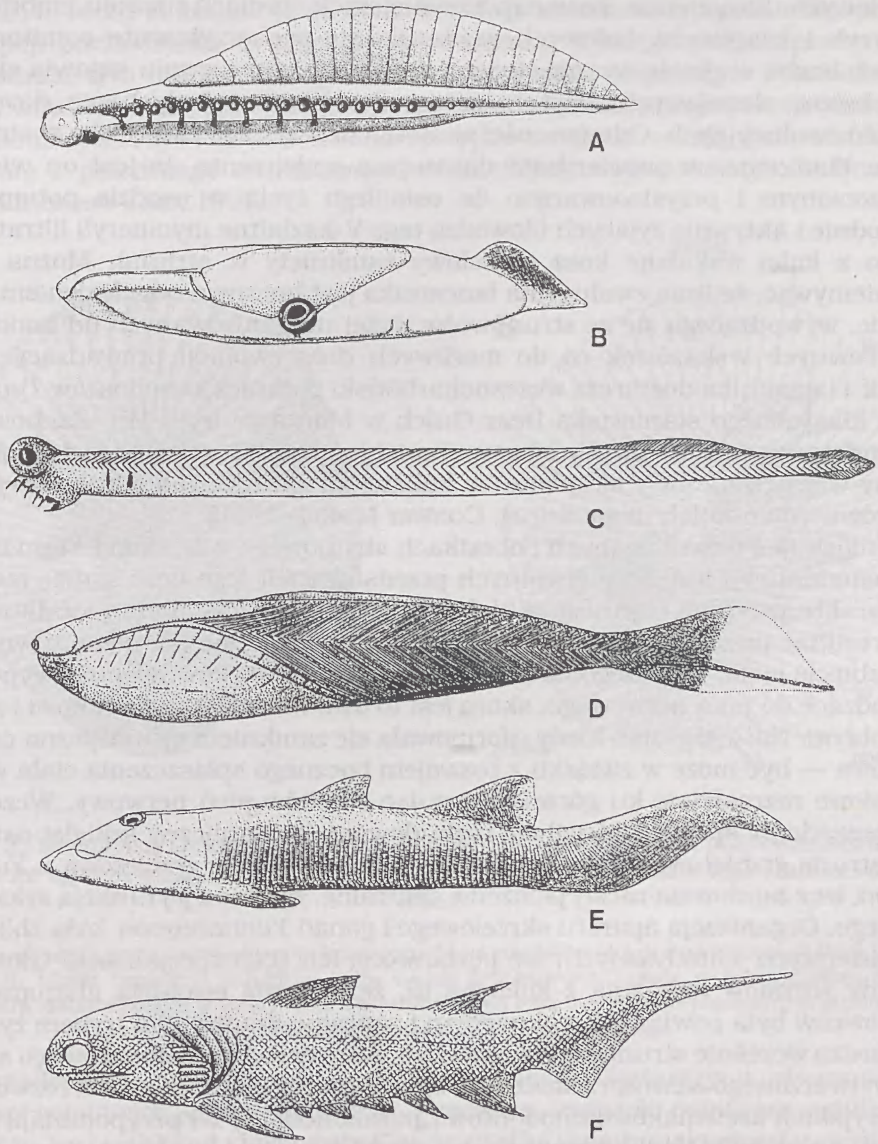
Przy wszystkich tych geologicznych ograniczeniach w miarę kompletny zapis ewolucji kręgowców da się prześledzić wstecz aż do końca wczesnego ordowiku, tego wieku jest bowiem najstarszy znany z w miarę kompletnych szczątków pancerny bezszczękwiec *Arandaspis* z Australii, bliski anatomicznie dobrze poznanym sylurskim i dewońskim *Osteostraci*. Podobnie jak u znacznie dawniej już poznanej późnoordowickiej *Astraspis* z Ameryki Północnej i środkowoordo-

wickiej *Sacabambaspis* z Boliwii, szczeliny skrzelowe tego zwierzęcia uchodziły osobno po bokach tułowia (ryc. 1D). Histologicznie odpowiadają pancernym bezszczękowcom również fragmentaryczne skórne łuski *Anatolepis* z najpóźniejszego kambru i wczesnego ordowiku Ameryki Północnej i Spitsbergenu (SMITH i współaut. 1996). Zwierzęta te były przodkami zarówno późniejszych bezszczękowców Osteostraci zdolnych do wytwarzania tkanki kostnej z uwiecznionymi w niej komórkami (ryc. 1E), które zachowały pierwotną organizację aparatu skrzelowego (BLIECK 1992), jak i Heterostraci o skrzelach uchodzących wspólnymi otworami po bokach ciała. Heterocerkiczny ogon i mięsiste ruchome płetwy parzyste, stopniowo rozwijające się w trakcie syluru w jednej z linii ewolucyjnych w obrębie Osteostraci, wskazują na możliwe pokrewieństwa z rybami, których najstarsi przedstawiciele, akantody (ryc. 1F), znani są dopiero od środkowego syluru (z izolowanych łusek i kolców płetwowych). Szczegóły przemian anatomicznych na drodze od bezszczękowców do akantodów pozostają nie opracowane, bowiem kompletne szkielety ryb są znane poczynając dopiero od wczesnego dewonu. Wiedza o sylurskiej ewolucji ryb opiera się wyłącznie na niedostatecznie jeszcze zbadanych (acz bardzo pospolitych) izolowanych elementach szkieletowych.

Jeszcze wcześniej od pancernych bezszczękowców pojawiły się w zapisie kopalnym konodonty, strunowce o nagim, pozbawionym mineralnych okryw ciele lecz ze złożonym fosforanowym aparatem szczękowym, działającym analogicznie do aparatu chwytneho szczecioszczękich (DZIK 1991) i z wielkimi oczyma (ryc. 1C; ALDRIDGE i współaut. 1993, PURNELL 1995). Te ostatnie cechy implikują odpowiednio złożoną budowę mózgu, co jest trudne do pogodzenia z klasycznym ujęciem rozróżnienia kręgowców od innych strunowców, wiążącym rozwój mózgu z rozbudową szkieletu czaszkowego. Anatomie konodontów znamy dzięki okazom z miękkimi organami wybarwionymi przez zróżnicowaną mineralizację (być może zapoczątkowaną jako fosfatyfikacja) z klasycznego stanowiska „warstwy krewetkowej” w Granton we wczesnym karbonie Szkocji, a także mniej kompletnym znaleziskom z wczesnego syluru Wisconsin i późnego ordowiku Afryki Południowej. Ewolucja aparatu gębowego konodontów jest znana w stopniu nieporównywalnym bodaj z żadną inną grupą organizmów, obejmując poziom morfologii pojedynczych komórek wydzielających szkielet. Słabo udokumentowane pozostają natomiast ewolucyjne początki konodontów i ich związki z innymi grupami kopalnych strunowców. Pokrojem ciała konodonty przypominają minogi i śluzice, które w karbonie były dalece bardziej zróżnicowane niż dziś (BARDACK 1991), współwystępując wówczas z konodontami.

W środkowokambryjskich łupkach Burgess występują też inne skamieniałości zwierząt o proponowanych pokrewieństwach ze strunowcami — *Pikaia* i *Metaspriggina*. Ta ostatnia ma V-kształtne metameryczne struktury przypominające myomery lancetnika i konodontów (SIMONETTA i INSOM 1993).

Najstarszym znanym strunowcem jest *Yunnanozoon* z wczesnego kambru Chengjiang (ryc. 1A; CHEN i współaut. 1995c, DZIK 1995). Jego szczególne cechy, niezgodne zresztą z oczekiwaniami wynikającymi z neontologicznych interpretacji filogenezy strunowców, to umieszczone dorsalnie w stosunku do struny grzbietowej proste mięśniowe worki i złożona budowa okolicy głowowej, prawdopodobnie z narządami zmysłów (ryc. 1A). *Yunnanozoon* miał siedem łuków



Ryc. 1. Najpierwotniejsze strunowce.

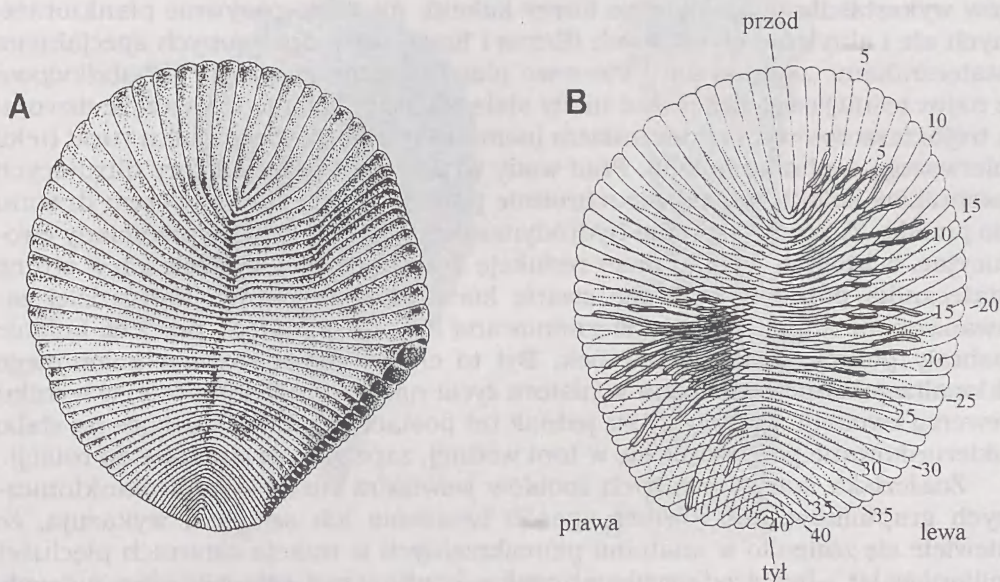
A. Najstarszy znany przypuszczalny strunowiec *Yunnanozoon lividum* Hou, 1991 z kambru (atdaban) Chengjiang, prowincja Yunnan, Chiny; długość ciała około 3,5 cm. B. Konodont *Clydagnathus?* cf. *cavusformis* Rhodes, 1969 z karbonu (wizen) Granton Shrimp Bed Szkocji (wg ADRIDGE 1993); długość ciała około 2,5 cm. C. Prawdopodobny przodek salp *Typhloesus wellsi* (Melton i Scott 1973) z karbonu (namur) Bear Gulch Limestone, Montana (wg CONWAY MORRIS 1990); długość ciała około 6 cm. D. Pancerny bezszczękowiec *Sacabambaspis janvieri* Gagnier, 1986 z ordowiku (wczesny karadok) Boliwii (wg BLIECK 1992); długość ciała około 33 cm. E. Pokrewny ostrakoderm, cefalaspid *Ateleaspis tessellata* Traquair, 1899 z syluru (wenlok) Szkocji (wg RITCHE 1967); długość ciała około 16 cm. F. Prymitywny szczękowiec, akantod *Climatius reticulatus* Agassiz, 1844 z dewonu Szkocji (wg WATSON 1937); długość ciała około 6 cm.

skrzelowych. Znamienne, że w najwcześniejszych stadiach rozwoju embrionalnego ryb i kregowców lądowych zawiązują się pęcherzykowate somitomery, których liczba w głowie wynosi siedem, w późniejszym rozwoju pojawia się zaś tyleż łuków skrzelowych. Jest to zatem dziedzictwo niesłychanie dawnych zdarzeń ewolucyjnych. Odmienności anatomii dzisiejszego lancetnika w stosunku do *Yunnanozoon* potwierdzają dawniejsze podejrzenia, że jest on wtórnie uproszczonym i przystosowanym do osiadłego życia w osadzie potomkiem swobodnie i aktywnie żyjących (dowodzą tego V-kształtne myomery!) filtratorów (na to z kolei wskazuje kosz skrzelowy zamknięty w atrium). Można więc domniemywać, że linia ewolucyjna lancetnika jest bocznym odgałęzieniem pnia osłonicy, wywodzącego się ze strunowców wyżej uorganizowanych od konodontów. Pewnych wskazówek co do możliwych dróg ewolucji prowadzących do osłonicy i lancetnika dostarcza wczesnokarboński pożeracz konodontów *Typhloesus* z klasycznego stanowiska Bear Gulch w Montanie (ryc. 1B). Zachowując rudymenatny szkielet płetwy ogonowej miał już kosz skrzelowy i atrium a jego organy wewnętrzne były skupione w kulistej strukturze, tak jak u *salp* (choć w odróżnieniu od nich dwudzielnej; CONWAY MORRIS 1990).

Wnioskując o ewolucyjnych początkach strunowców z anatomii *Yunnanozoon*, konodontów i innych pierwotnych przedstawicieli tego typu sądzić można, że charakterystyczna organizacja bloków mięśniowych została zapoczątkowana jako rezultat przekształcenia metamerycznych, wypełnionych płynem worków na grzbiecie ciała. Poszczególne komórki mięśniowe worków tworzyły wypustki dochodzące do pnia nerwowego, skoro jest to dziś właściwe lancetnikowi i robakom obłym. Nie jest jasne, kiedy uformowała się zamknięta cylindryczna cewka nerwowa — być może w związku z rozwojem bocznego spłaszczenia ciała worki mięśniowe rozrosły się ku górze, obejmując z boków pień nerwowy. Wcześniej i w niewiadomy sposób pojawił się rozbudowany hydrauliczny szkielet osiowy, czyli struna grzbietowa, która zresztą nie była prawdziwie grzbietowa u *Yunnanozoon*, lecz zajmowała raczej położenie centralne, zgodne z jej funkcją szkieletu osiowego. Organizacja aparatu skrzelowego i gonad *Yunnanozoon* była zbliżona do dzisiejszych jelitodysznych, ale pozbawiona ich cech specjalizacji. Głowe narządy zmysłów wskazują z kolei na to, że wczesna ewolucja anatomiczna strunowców była powiązana z aktywnym i zapewne drapieżnym trybem życia.

Bardzo wczesnie strunowce wykształciły swoisty rodzaj fosforanowego szkieletu wytwarzanego wewnątrz kieszonek epitelialnych. Pierwsze stadia rozwojowe kambryjskich krewniaków konodontów („parakonodontów”) przypominają sztylety ryjka wstężnic. Jediną kambryjską skamieniałością z zachowanymi miękkimi tkankami, którą podejrzewa się o bliskie związki z „parakonodontami” jest znany z pojedynczego okazu z łupków Burgess *Odontogriffus*, który miał wokółgębowy aparat mineralnych ząbków. Niestety, ich zły stan zachowania i wtórnie zmieniona mineralogia nie pozwalają na wiarygodne stwierdzenie, że są identyczne z równoległymi izolowanymi ząbkami konodontów. Było to zwierzę o taśmowatym, grzbietobrzusznie spłaszczonym ciele podzielonym na poprzeczne wąskie segmenty być może homologiczne workom mięśniowym *Yunnanozoon*. Znamienne, że grzbietowo rozmieszczone wąskie umięśnione worki, funkcjonujące zapewne jako komory hydrauliczne, miała również tajemnicza prekambryjska *Dickinsonia*. Metamerycznie rozmieszczone wypustki jelita

(ryc. 2B) to cechy zbliżające ją do wstężnic. Może to stanowić wsparcie klasycznej koncepcji pochodzenia strunowców ze wstężnic. Wymaga jednak ponownego rozważenia, tym razem z uwzględnieniem materiału kopalnego. Półstrunowce byłyby wówczas silnie zmienionymi potomkami najpierwotniejszych strunowców a prosoma jelitodysznych homologiem ryjka wstężnic — obydwie struktury powstałe z przedniego mięśniowego worka formy wyjściowej do *Dickinsonia* i *Yunnanozoon* (DZIK 1995).



Ryc. 2. Wendyjska *Dickinsonia costata* Sprigg, 1947 o niejasnych pokrewieństwach, być może ogniwo wiążące wstężnice ze strunowcami; długość ciała tego stadium około 2 cm.

A. Rekonstrukcja grzbietowego zespołu komórek oparta na rosyjskim okazie z nad Morza Białego (z Dzik 1996). B. Układ bocznych uchyłków jelita na tle grzbietowych komórek w australijskim okazie z Ediacara zilustrowanym w LONG (1995; obrzeżone ciągią linią wypełnienie piaskiem, przypuszczalny przebieg oznaczony linią przerywaną).

Zagadnienie ewolucji szkieletu mineralnego najstarszych strunowców, a w szczególności jego pochodzenie i możliwy związek pomiędzy sztyletami wstężnic, szczecinkami chwytными Chaetognatha (kambryjski przedstawiciel tej grupy z łupków Burgess nie może się doczekać publikacji), ząbkami oralnymi konodontów i łuskami skórnymi bezszczękowców jest dziś przedmiotem gorących dysput wśród paleontologów.

HEMICHORDATA

Półstrunowce są wyjątkowo konserwatywnymi organizmami, prawdziwymi żyjącymi skamieniałościami. Spośród dziś znanych gromad tego typu, pióroskrzelne Pterobranchia mają za sobą najbogatszą historię geologiczną. W star-

szym paleozoiku były bardzo zróżnicowane, prócz form do dziś żyjących reprezentowane też przez duże grupy bentonicznych i planktonicznych graptolitów. Bogata paleontologiczna dokumentacja przemian szkieletu ich kolonii (URBANEK 1986), lepionego z kolagenowej wydzieliny dysku przedustnego, dostarcza fascynujących możliwości wglądu w ewolucję sposobów zachowania (behawioru), dających się porównać bodaj jedynie z przekształceniami ludzkiej kultury. Zapoczątkowana w końcu kambru gałąź ewolucyjna planktonicznych graptolitów wykształciła najrozmaitsze formy kolonii, nie tylko pasywnie planktonicznych ale i aktywnie pływających (BATES i KIRK 1992), opatrzonych specjalnymi statecznikami „ogonowymi”. Pierwsze planktoniczne graptolity (*Rhabdinopora* z najwcześniejszego ordowiku) miały siateczkowate kolonie w kształcie dzwonu z trójbrzeszczotowym statecznikiem (nematularium) na wierzchołku rurki (teki) pierwszego osobnika kolonii. Prąd wody wytwarzany przez lofofory filtrujących osobników kolonii musiał nieuchronnie powodować jej ruch otworem dzwonu do przodu. Zapewne czynniki hydrodynamiczne wymusiły więc przemiany ewolucyjne, w których wyniku przez redukcję liczby gałązek i wygięcie ich w stronę statecznika powstały rozliczne zwarte konstrukcyjnie formy. Najbardziej zaawansowane z nich miały zdeterminowaną liczbę osobników, przez co kolonie nabrały pokroju małych rybek. Był to chyba szczyt rozwoju kolonijnego (klonalnego) superorganizmu w historii życia na Ziemi. Wielokrotnie, w wyniku rewersji ewolucji, formowały się jednak też postaci kolonii wskazujące na słabo ukierunkowane poruszanie się w toni wodnej, zapewne ograniczone do rotacji.

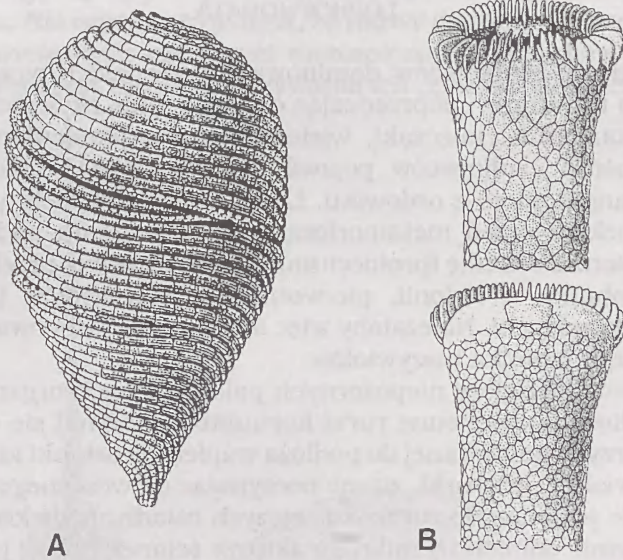
Znaleziska spirytyzowanych zooidów wewnątrz rurek kolonii planktonicznych graptolitów, jak również sposób tworzenia ich szkieletu wykazują, że niewiele się zmieniło w anatomii pióroskrzelnych w trakcie ostatnich pięciuset milionów lat. Już środkowokambryjskie bentoniczne pióroskrzelne tworzyły kolonie podobne do dzisiejszej *Rhabdopleura* (BENGTSON i URBANEK 1986, DURMAN i SENNIKOV 1993).

Jelitodyszne Enteropneusta są dobrze udokumentowane przez znaleziska kompletnych okazów dopiero z wczesnej jury, ale wśród wciąż niedostatecznie szczegółowo opisanych środkowokambryjskich zwierząt z łupków Burgess są formy interpretowane jako przedstawiciele tej grupy. Nie pozostaje więc nic innego, jak poczekać na publikację szczegółowych danych przed podjęciem prób ścisłego określenia związków jelitodysznych z pióroskrzelnymi i strunowcami.

ECHINODERMATA

Filogeneza szkarłupni należy do bardzo dobrze poznanych dzięki ich mezodermalnemu, wewnątrzkomórkowo powstającemu kalcytowemu szkieletowi, dobrze zachowującemu się w stanie kopalnym i ściśle odzwierciedlającemu anatomię organów wewnętrznych. Tradycyjnie przyjmuje się, że filogenetycznie najpierwotniejsze są szkarłupnie łądźkowe z U-kształtnym jelitem i pięciopromienną symetrią pełniące funkcje filtracyjne czułkowego aparatu ambulakralnego. Jednak geologicznie najstarsze szkarłupnie ze środkowej części wczesnego kambru (atdaban) nie tylko nie miały łądygi, ale i nie wykazują śladów radialnej symetrii, zaś odbył uchodził na końcu ciała (ryc. 3A; DURHAM 1993). Układ

ambulakralny tych najstarszych szkarłupni z grupy *Helicoplacoidea* składał się z dwu odchodzących od otworu gębowego pasów, łączących się następnie znów ze sobą w tylnej części ciała. Otwory zapewne służące nóżkom ambulakralnym otwierały się na zewnątrz po bokach wypukłych pasów, jak u późniejszych szkarłupni swobodnie żyjących, a nie w zasłoniętych bruzdach, jak u szkarłupni lodyżkowych.



Ryc. 3. Kambryjskie szkarłupnie prawdopodobnie pierwotnie pozbawione radialnej symetrii.

A. Helikoplakoid *Helicoplacus gilberti* Durham i Caster, 1963, wczesny kambr (atdaban) formacji Poleta, Kalifornia (na podstawie DURHAM 1993); długość teki około 3 cm. B. Pierwotny ktenocystoid *Jugoszovia archaocyathoides* Dzik i Orłowski, 1995 ze środkowokambryjskich (wiek *Paradoxides oelandicus*) piaskowców Jugoszwowa koło Sandomierza, przygbęwa część teki w widoku z góry i od dołu; długość około 3,5 cm.

Znamienne, że podobnej organizacji ambulakra zostały ostatnio zidentyfikowane u najstarszego znanego przedstawiciela innej grupy pierwotnych szkarłupni pozbawionych radialnej symetrii, Ctenocystoidea, ze środkowego kambru Gór Świętokrzyskich (DZIK i ORŁOWSKI 1995; ryc. 3B). W trakcie środkowego kambru Ctenocystoidea z robakokształtnych przemieniły się w zwarte, pudełczkowate formy o masywnym szkielecie, zachowując charakterystyczny, ściśle bilateralnie symetryczny aparat wokółgębowy. Sądząc z podobieństwa poszczególnych płytek tego aparatu do płytek pierścienia wokółprzelykowego strzykw, był on podstawą złożonego wieńca czułek. Znaczenie filogenetyczne współwystępowania czułek gębowych z ambulakrami u szkarłupni, na etapie ewolucji zapewne przed wykształceniem radialnej symetrii, nie jest jasne ale dopuścić trzeba możliwość, że swobodnie żyjące szkarłupnie są pierwotniejsze ewolucyjnie. Uformowanie się planu budowy właściwego wszystkim dzisiejszym szkarłupniom mogło się więc dokonać w ich obrębie.

Konkluzja ta ma dość destrukcyjne następstwa dla ogólnie dziś przyjętych interpretacji pokrewieństw w obrębie zwierząt wtóroustych Deuterostomia. Stawowi bowiem pewne wsparcie dla hipotez filogenetycznych, postulujących pochodzenie szkarłupni od Sipunculoidea a nie od Hemichordata, jak się zazwyczaj przyjmuje.

LOPHOPHORATA

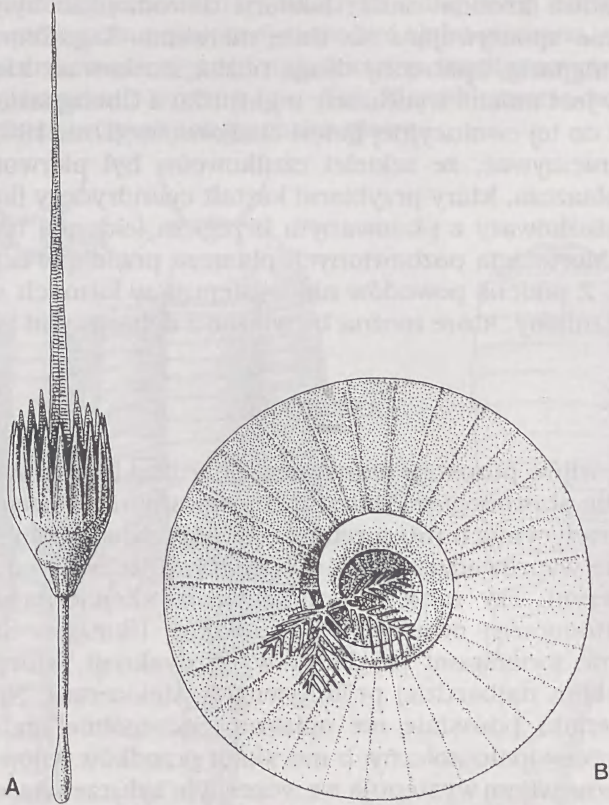
Różne grupy czułkowców dominowały w zespołach wczesnopaleozoicznych osiadłych filtratorów, poprzedzając czasowo takie ekologicznie dziś ważne grupy, jak szkarłupnie, mięczaki, wieloszczety czy jamochłony. Stosunkowo najpóźniej spośród czułkowców pojawiły się w zapisie kopalnym kolonijne mszywioly, znane dopiero z ordowiku. Larwa najpierwotniejszych mszywiolów wczesnoordowickich przed metamorfozą a po zasiedleniu podłoża wydzielala półkulistą wapienną osłonkę (protoecium). Jest to zapewne przebieg ontogenezy pierwszego osobnika w kolonii, pierwotny dla mszywiolów (analogiczny do rozwoju pióroskrzelnych). Należałoby więc oczekiwać występowania protoecium i u niekolonijnego przodka mszywiolów.

Jakoż rozwój osobniczy niepozornych paleozoicznych organizmów, wytwarzających stożkowate, wapienne rurki kornulitów zaczynał się od wytworzenia kopułowatej, przycementowanej do podłoża wapiennej osłonki identycznej z protoecium mszywiolów. Ich rurki, znane poczynając od wczesnego ordowiku, były powierzchownie podobne do rurek dzisiejszych osiadłych wieloszczetów Serpulidae ale o zupełnie odmiennej mikrostrukturze ścianek (takiej jak u niektórych mszywiolów). Można na podstawie tych podobieństw w budowie i sposobie wytwarzania szkieletu domniemywać, że kornulity są pokrewne przodkom mszywiolów (DZIK 1991). Zapewne są również przodkami częstych w starszym paleozoiku tentakulitów, dobrze znanych paleontologom dzięki pospolitym wysoko-stożkowatym kalcytowym muszelkom. W dewonie jedna z linii rozwojowych tentakulitów przeszła do planktonicznego trybu życia stając się ważną grupą skamieniałości przewodnich. Jeśli tentakulity rzeczywiście są pokrewne mszywiolom, byłaby to jedyna grupa czułkowców przystosowanych do życia w pelagialu oceanicznym. O związki z tentakulitami podejrzewa się także paleozoiczne skamieniałości szkieletowe do niedawna uważane za rurki wieloszczetów *Spirorbis*. Nie ma jednak dziś dowodów na występowanie osiadłych wieloszczetów, tradycyjnie acz niesłusznie uważanych za żywe skamieniałości, w paleozoiku. Prawdziwe *Spirorbis* pojawiły się dopiero w kredzie (WEEDON 1993).

Z kambru nie są znane kornulity ani żadne organizmy tworzące wapienne rurki, z którymi można by je wiązać. Być może tajemniczy organizm *Cambrorhytium* z łupków Burgess ukrywający opatrzone czułkami ciało w organicznych wąskostożkowatych rurkach (CONWAY MORRIS i ROBISON 1988) może być pokrewny kornulitom. Jeśli interpretacja taka jest prawdziwa, to szkielet czułkowców był pierwotnie organiczny, a uzyskanie zdolności do wydzielania węglanu wapnia nieznacznie tylko wyprzedziło rozwój kolonialności w ewolucji mszywiolów.

Najważniejszą kopalną grupą czułkowców są ramienionogi Brachiopoda. Ich muszle należą do najpospolitszych skamieniałości, nic więc dziwnego, że badacze

brachiopodów bodaj czy nie dominują liczbowo wśród paleontologów. Niemal od początku kambru częste są ramienionogi o fosforanowych bądź wapiennych skorupkach wydzielanych przez dwuczęściowy płaszcz. Zachowane wraz z miękkimi organami ciała wczesnokambryjskie ramienionogi bezzawiasowe ze stanowiska Chengjiang ukazują daleko idące podobieństwa planu budowy do dzisiejszych ich reliktowych potomków (JIN i współaut. 1993). Podobnie jak dziś, kambryjskie lingulidy żyły w pionowych norkach wciągając się do nich długą, mięsistą nóżką. Nie oznacza to jednak, że nazwy dzisiejszych rodzajów mogą być użyte do paleozoicznych czy nawet mezozoicznych gatunków (BIERNAT i EMIG 1993), nawet jeśli jest zasadne nazywanie ich „żywymi skamieniałościami”.



Ryc. 4. Kambryjskie czułkowce Eldonioidea.

A. *Dinomischus venustus* Chen, 1989 z wczesnego kambru (atdaban) Chengjiang w prowincji Yunnan, Chiny; wysokość kielicha (bez kolcowatego płotka) około 2 cm (na podstawie CHEN i ERDTMANN 1991). B. Dysk *Velumbrella czarnockii* Stasińska, 1960 ze środkowego kambru Brzechowa w Górach Świętokrzyskich z wrysowanym jelitem i czułkami pokrewnej *Eldonia ludwigi* Walcott, 1911 z łupków Burgess, Kolumbia Brytyjska; średnica dysku około 8 cm.

Nader powoli w trakcie kambru formowały się cechy właściwe ramienionogom zawiasowym. Przynajmniej niektóre z najpierwotniejszych ramienionogów zawiasowych (*Nisusia*) miały funkcjonalne jelito. Dowodzą tego znaleziska skamieniałych odchodów w otworze pomiędzy skorupkami ich dwuczęściowej mu-

szli. Nie jest jednak do końca pewne, czy nie mieścił czasem nóżki inny otworek w wierzchołku muszli.

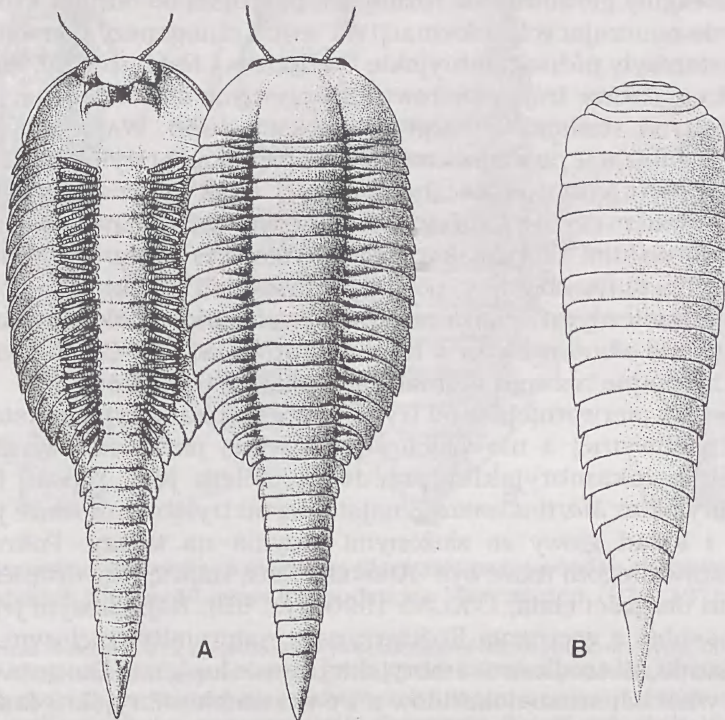
W środkowym kambrze Brzechowa w Górach Świętokrzyskich masowo występują sztywne ale prawdopodobnie pierwotnie niezmineralizowane dyski *Velumbrella* niegdyś interpretowane jako odciski meduz. Jest dziś oczywiste, że *Velumbrella* jest bliskim krewniakiem innego kambryjskiego zwierzęcia, *Eldonia*, znanego z licznych okazów z łupków Burgess, z Chengjiang, Kaili i wielu innych kambryjskich stanowisk. *Eldonia* miała U-kształtne jelito i typowy lofofor, jej pokrewieństwa z czułkowcami nie budzą więc poważniejszych wątpliwości (ryc. 4B na str. 669). Sztywny szkielet, porastany niekiedy przez epibionty, tudzież stosunkowo krótkie czułki lofoforu dowodzą, że były to organizmy osiadłe, pasywnie spoczywające na dnie morskim. Zagadkowy *Dinomischus* z Burgess i Chengjiang, opatrzony długą nóżką stożkowaty kielich z płatkami (jeden z płatków jest mocno wydłużony u gatunku z Chengjiang; ryc. 4A), może również należeć do tej ewolucyjnej gałęzi czułkowców (DZIK 1993).

Można domniemywać, że szkielet czułkowców był pierwotnie wydzielany przez kraweź płaszcza, który przybierał kształt cylindryczny (kornulity i mszywoły), szerokostóżkowaty z płatowanym brzegiem (eldonie) bądź dwupłatowy (ramienionogi). Morfologia pozbawionych płaszcza przodków czułkowców pozostaje nie znana. Z jakichś powodów nie występują w faunach starszego paleozoiku żadne organizmy, które można by wiązać z dzisiejszymi Phoronoidea.

ARTICULATA

Pochodzenie wijów pozostaje jednym z najbardziej kontrowersyjnych zagadnień w filogenezie stawonogów. Materiał zoologiczny nie pozwala na rozstrzygnięcie, która z tradycyjnych interpretacji jest prawdziwa: polifiletyczna, postulująca niezależne wyprowadzenie wijów i owadów (Atelocerata) z form pokrewnych pratchawcom), czy raczej monofiletyczna, eksponująca podobieństwa w budowie anatomicznej owadów i skorupiaków (SHEAR i KUKALOVA 1989). Jesteśmy obecnie świadkami przełomu w tej dyskusji, który zawdzięczamy nowym znaleziskom najbardziej prymitywnych Atelocerata. Niestety, znaczna część tego materiału pozostaje nie opisana. Szczególnie niefortunne jest to w przypadku wczesnopaleozoicznych morskich przodków wijów i owadów. Formy bliskie zapewne wijom występują we wczesnym sylurze Wisconsin, pobieżnie tylko skomentowane. Z wczesnodewońskich łupków Bundenbach w górach Hunsrück pochodzą nie opublikowane dotąd dane o spirytyzowanych stawonogach mających wyraźnie wyodrębnioną głowę ze złożonymi oczyma i nitkowatymi antenami, trzy pary odnóży krocnych oraz długi odwłok z diplosegmentami i dużymi wyspecjalizowanymi odnóżami na końcu. Zbliżona organizacja ciała charakteryzuje Euthycarcinoidea, grupę słodkowodnych stawonogów znaną od dawna z kontynentalnych osadów triasu, permu i karbonu. Ostatnio zidentyfikowano je w sylurze (McNAMARA i TREWIN 1993) i, co najbardziej zaskakujące, podobny plan budowy ukazały stawonogi wczesnokambryjskie. *Fluxianhuia* ze stanowiska Chengjiang ma złożone oczy na słupkach i cienkie czułki a za nimi masywne przydatki gębowe (ryc. 5A). Choć zinterpretowane przez autorów opisu

(CHEN i współaut. 1995a) jako chwytny hakowate odnóża z ostrymi wierzchołkami, ich szczątki ukazują raczej pokrój mandibul z guzkowanymi powierzchniami żującymi (interpretowanymi jako nasady przez CHEN i współaut. 1995a; rzekome wierzchołki przebiły pionowo tergit głowy, były więc raczej rzeczywistymi nasadami). Przynajmniej tylne odnóża siedemnastu segmentów „tułowia” *Fuxianhuia* mają taki sam pokrój, jak przydatki w diplosegmentach Euthycarcinida. Końcowa część ciała jest beznoga. Nie jest jasne czym jest „tarcza głowowa” Euthycarcinida i *Fuxianhuia*. U typowych Euthycarcinida przed tergitem tym znajduje się normalnie wykształcona puszcza głowowa, sugerując, że jest to homolog collum krocionogów (beznogi segment labialny), u *Fuxianhuia* zaś oczy odchodzą od niewielkiego centralnego sklerytu o niejasnej naturze. Wyjaśnieniem tej dziwnej sytuacji anatomicznej może być słabo poznana, współwystępująca *Chengjiangocaris*, mająca przed największym tergitem w przodzie tułowia serię pięciu innych wąskich tergitów (ryc. 5B). Niewykluczone, że jest to jeszcze wcześniejsze stadium integracji segmentów głowy.



Ryc. 5. Przypuszczalni przodkowie wijów i owadów z wczesnego kambru Chengjiang.

A. *Fuxianhuia protensa* Hou, 1987, okład i budowa odnóży głowowych i tułowiowych nieznaną, długość ciała około 7 cm (na podstawie CHEN i współaut. 1995a). B. *Chengjiangocaris longiformis* Hou i Bergström, 1991 (na podstawie CHEN i ERDTMANN 1991).

Można więc domniemywać, że *Fuxianhuia* i nie opisane sylursko-dewońskie Atelocerata są ogniwami łączącymi najstarsze trylobity i skorupiaki z wijami, których (również nie opisane) szczątki są znane już z późnego syluru. Złożone

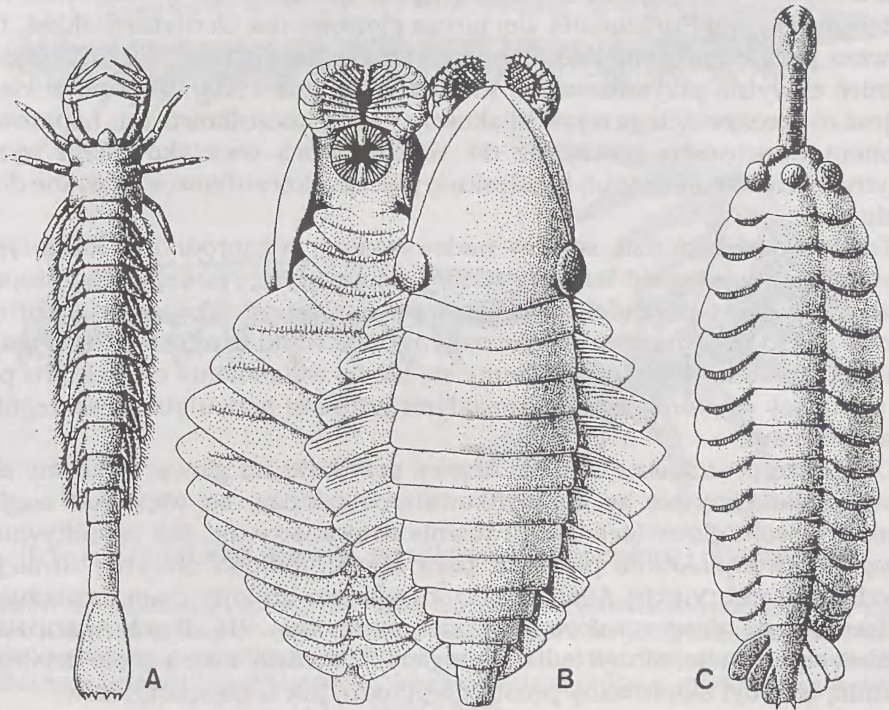
oczy, nitkowate czułki, wapniejące tergity i zapewne parę innych cech okazują się więc cechami wyjściowymi (apomorfiami) wszystkich stawonogów. Znamienne, że najprymitywniejsze wije krocionogi (Diplopoda) mają segmentację głowy taką, jak trylobity i podobnie jak one wapniejący oskórek. Historyczną ewolucyjną genezę ma rozwojowa odmienność trzech segmentów tułowiowych *Atelocera* tudzież, co szczególnie ciekawe, parzysta determinacja segmentów odwłoka przez geny *pair rule* w rozwoju *Drosophila* (SANDER 1988)! Osobnym nie rozstrzygniętym zagadnieniem pozostaje homologia segmentów głowy *Atelocera* i skorupiaków, w szczególności żuwaczek.

Organizacja aparatu gębowego typowa dla dzisiejszych raków wyższych Malacostraca, tudzież typowy dla nich skład pleonu jest osiągnięciem stosunkowo późnym, prawdopodobnie poordowickim. Doskonale poznane, dzięki licznym znaleziskom w środkowokambryjskiej faunie łupków Burgess, skorupiaki *Perspicaris* i *Canadaspis* miały tagmatyzację identyczną jak dzisiejsze Leptostraca, ale jedyną parę odnóży gębowych stanowiły żuwaczki; znajdujące się za nimi z tyłu odnóża tagmy głowowej nie różniły się pokrojem od odnóży krocnych.

Szczególnie pouczających informacji na temat ontogenezy pierwotnych skorupiaków dostarczyły późnokambryjskie *Bredocaris* i *Rehbachella*, znane z nieprawdopodobnie dobrze trójwymiarowo zachowanych sfosfatyzowanych szczątków młodocianych stadiów (MÜLLER i WALOSSEK 1988, WALOSSEK 1993). Ich odnóża mają organizację pośrednią między skorupiakami i trylobitami, wykazują też daleko posuniętą jednorodność (homonomię). Brak wyrazistej granicy między tułowiem i odwłokiem czyni z *Rehbachella* przedstawiciela Entomostraca i wiąże z dużymi kambryjskimi skorupiakami typu *Protocaris* i *Odaraia*. Wśród skorupiakokształtnych stawonogów z późnokambryjskich konkrecji są też formy z prawie homonomicznymi odnóżami głowowymi, bez karapaksu i z homologiem drugich szczęk nie wbudowanym w tarczę głowową (*Skara*, *Cambrocaris*), pozostające więc na etapie rozwoju tagmatyzacji bliskim trylobitów.

Chyba jeszcze pierwotniejszą od trylobitów gałąź kambryjskich stawonogów stanowią te o chwytnej a nie czuciowej pierwszej parze odnóży głowowych, których środkowokambryjskim przedstawicielem jest *Yohioia* (ryc. 6A) a późnokambryjskim *Martinssonina*. Z najstarszymi trylobitami wiąże je łopatkowaty telson i skład głowy ze złożonymi oczyma na tarczy. Pokrewna tym pierwotnym stawonogom może być *Anomalocaris*, największy drapieźnik kambru (do 60 cm długości ciała; COLLINS 1996; ryc. 6B). Najstarszym jej krewniakiem jest *Cassubia* z wiercienia Kościerzyna a najprymitywniejszym *Kerygmachela* z Grenlandii. W środkowokambryjskiej faunie łupków z Burgess występują dwa gatunki wielkich anomalokaridów a we wczesnokambryjskiej faunie Chengjiang ich zróżnicowanie było jeszcze większe, choć nie osiągały wówczas jeszcze tak znacznych rozmiarów ciała. Znane tylko ze stadiów larwalnych *Cambropachycope* i *Goticaris* z późnego kambru szwedzkich konkrecji Orsten (WALOSSEK i MÜLLER 1990) miały podobną tagmatyzację i organizację odnóży, była to więc grupa niewątpliwie bardzo zróżnicowana w starszym paleozoiku. Pierwotne anomalokaridy miały, podobnie jak trylobity, długie cerci na końcu odwłoka a trzy ostatnie pary odnóży były ustawione niemal pionowo do góry (zachowała taki stan omówiona niżej *Opabinia*). Poza pierwszą parą chwytnych odnóży głowowych wszystkie pozostałe odnóża (trzy pary głowowych i liczne odwłokowe)

przekształciły się w wiosłowate płetwy. Zapewne pozostaje to w związku ze wzrostem rozmiarów ciała, kiedy typowe dla stawonogów opatrzenie odnóży pływnych wachlarzami szczecinek przestało wystarczać (przy wyższych liczbach Reynoldsa mniejszy jest wpływ lepkości płynu na warunki opływu). Charakterystyczną cechą *Anomalocaris* jest radialna, czteropromienna organizacja jej aparatu gębowego (ryc. 6B), który był przez to niegdyś uważany za skamieniałość meduzy. Wśród znanych ze starszego paleozoiku pierwotnych stawonogów porównać go chyba można tylko z rykiem kikutnic Pantopoda, które może są i potomkami tych kambryjskich zwierząt.



Ryc. 6. Pierwotne stawonogi o chwytniej pierwszej parze odnóży głowowych ze środkowokambryjskich łupków Burgess (na podstawie WHITTINGTON 1974, 1975 z DZIK 1992).

A. *Yohoia tenuis* Walcott, 1912 z normalnie wykształconymi odnóżami krocznymi; długość ciała około 3,5 cm. B. Anomalokarid *Laggania cambria* Walcott 1911 ze zmodyfikowanymi odnóżami odwłoka; długość ciała około 35 cm. C. *Opabinia regalis* Walcott 1911 ze zrośniętymi i wydłużonymi w „trąbę” podstawami pierwszej pary odnóży głowowych; długość ciała około 10 cm.

Najbardziej niezwykły pokrój ciała, zapewne wynik wtórnej specjalizacji, ukazuje środkowokambryjska *Opabinia*, o pierścieniowanych podstawach odnóży chwytnych zrośniętych w „trąbę” i licznych złożonych oczach (ryc. 6C). Zwierzę to sprawia niezwykle wrażenie i często bywa przywoływane jako dowód na nieporównywalność zróżnicowania faun kambryjskich i dzisiejszych (kambryjskie mają być bardziej różnorodne). W istocie większość pozornie wyjątkowych cech *Opabinia* znajduje bliskie homologie i analogie wśród innych kam-

bryjskich stawonogów, szczególnie anomalokaridów. Jeśli przypomni się przy tym wygląd dzisiejszych skrajnych przedstawicieli poszczególnych grup systematycznych stawonogów, rzekoma niezwykłość faun kambryjskich wyraźnie traci na sugestywności.

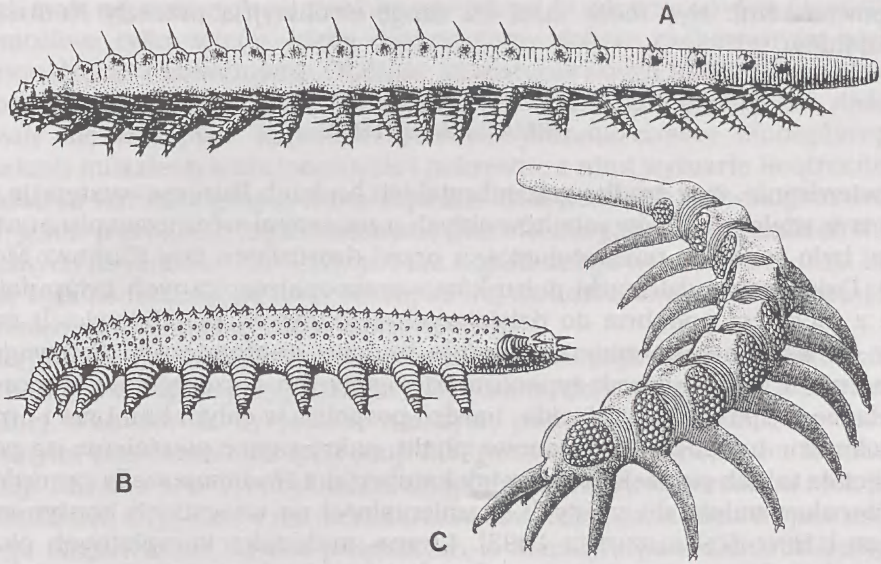
Nie jest natomiast pewne czy korzenie Chelicerata też tkwią wśród stawonogów o pierwotnie chwytnych homologach pierwszej pary czułków skorupiaków (antennul) czy raczej wiązać je należy z licznymi w kambrze formami o trylobitowej organizacji odnóży ale rozbudowanej tarczy głowowej i kolcowatym telsonem. Najlepiej poznany spośród licznych przedstawicieli tej grupy jest *Emeraldella* z łupków Burgess. Szczególną wagę przywiązuje się do anatomii współwystępującej z nią *Sanctacaris*. Jej tarcza głowowa ma identyczny skład, tyle że pierwsza para odnóży nie miała pokroju typowo trylobitowych czułków a zdaje się mieć chwytne przystosowania (BRIGGS i COLLINS 1988). Trudno stwierdzić, czy jest to rzeczywiście przejaw bliskości ze szczękoczułkowcami. Łopatomatym telsonem *Sanctacaris* nawiązuje do *Yohoia*, która wszelako miała wyraźnie chwytne homologi antennul. Bezdyskusyjne szczękoczułkowce są znane dopiero z ordowiku.

Trudno odnaleźć dziś sens w nadzwyczajnej różnorodności kambryjskich stawonogów i większość badaczy w niej się zagubiła. Na szczęście, stopniowo ukazuje się też i porządek w pojmowaniu wczesnej filogenezy Arthropoda, głównie dzięki informacjom dostarczonym przez łupki Burgess i Chengjiang czy konkretnie Orsten. Wyraźnie zbliżamy się też do wyjaśnienia charakteru powiązań pomiędzy stawonogami a pozostałymi grupami Articulata, w szczególności z pratchawcami.

Dzisiejsze pratchawce mają czuciowe przydatki na głowie i złożony aparat gębowy składający się ze zmodyfikowanych odnóży, są więc pod względem stopnia rozwoju głowy (cefalizacji) równie zaawansowane, jak prymitywne stawonogi. Prawdopodobnie pierwsza para odnóży pełniła chwytne funkcje już u środkowokambryjskiej *Aysheaia*, która planem budowy ciała nawiązuje jednak bardziej do niesporczaków niż pratchawców (ryc. 7B). Ryjek *Aysheaia* miał radialną organizację, nie był jednak podgięty, jak u *Anomalocaris* czy dzisiejszych kikutnic, lecz był skierowany prosto do przodu, jak u niesporczaków.

W ciągu ostatniego dziesięciolecia zidentyfikowano licznych kambryjskich krewniaków pratchawców i niesporczaków. Niektórzy z nich mieli zmineralizowany szkielet w postaci grzbietowych kolców (kanadyjska *Hallucigenia*; RAMSKÖLD i HOU 1991) bądź przypominających złożone oczy płytek (syberyjsko-chiński *Microdictyon*; ryc. 7C; CHEN i współaut. 1995b). Najstarszym dobrze poznanym przedstawicielem tej grupy jest *Xenusion* z najwcześniejszego kambru bałtyckiego, od którego ukuta została nazwa *Xenusia* (ryc. 7A; DZIK i KRUMBIEGEL 1989). Znajomość anatomii *Xenusion* opiera się na dwu jedynie okazach zachowanych trójwymiarowo w piaskowcu. Wnętrze odnóży wypełniło się piaskiem a okrywy ciała są rozdarte i rozwarłe wzdłuż brzucha; całość zaś ukośnie przecina warstwowanie skały. Były to więc wylinki, dość długo eksponowane na działanie morskiego środowiska przed ostatecznym pogrzebaniem. Pomijając już to, że fosylizacja miała miejsce w warunkach nieaktualistycznych (dziś wylinka zostałaby zjedzona przez bentoniczne ścierwojady), sposób deformacji pokazuje, że wylinki *Xenusion* musiały być mocno usztywnione przynajmniej od strony

grzbietowej. Mimo pierścieniowania, nie ma więc istotnego podobieństwa okrywa ciała *Xenusion* do hydraulicznego szkieletu dzisiejszych pratchawców. Oznacza to, że przejście od *Xenusia* do stawonogów nie wymagało istotnych zmian w organizacji zewnętrznego szkieletu a jedynie udoskonalenia jego współdziałania z mięśniami odnóży. Większość kambryjskich stawonogów, podobnie jak i wszystkie dewońskie kikutnice, zachowała zresztą pierścieniowanie proksymalnych części odnóży, właściwe *Xenusia*.



Ryc. 7. Kambryjskie *Xenusia*, przodkowie niesporczaków i pratchawców.

A. *Xenusion auerswaldae* Pompeckj, 1927 glazy narzutowe wczesnokambryjskiego piaskowca Kalmarsund (Dzik 1991); długość ciała około 20 cm. B. *Aysheaia pedunculata* Walcott, 1911 ze środkowokambryjskich łupków Burgess (wg WHITTINGTON 1978 z Dzik 1992); długość ciała około 8 cm. C. *Microdictyon sinicum* Chen *et al.* 1989 z Chengjiang (CHEN i współaut. 1995b); długość ciała około 2,5 cm.

Wspomniałem już, że nie ma w paleozoiku osiadłych wieloszczetów budujących wapienne rurki, tak pospolitych w epikontynentalnych morzach poczynając od jury. Spośród swobodnie żyjących wieloszczetów te z rzędu Eunicida są stosunkowo dobrze reprezentowane przez swoje aparaty szczękowe poczynając od wczesnego ordowiku. Nie znajduje się jednak takich aparatów w kambrze (choć pewne sfosforyzowane skleryty z wczesnego kambru Meishucun w Chinach przypominają je nieco). Co więcej, jedyne dobrze poznane ze środkowego kambru łupków Burgess wieloszczety *Canadia* i *Burgessochaeta* nie miały wewnętrznego szkieletu (acicul) w parapodiach, były więc od swoich dzisiejszych krewniaków znacznie prościej uorganizowane. Uzbrojenie parapodiów kambryjskich wieloszczetów w bardzo duże pęki szczecinek wskazuje na adaptację do aktywnego pływania. Wziąwszy pod uwagę ubóstwo wieloszczetów w kambrze w stosunku do stawonogów i *Xenusia*, można domniemywać, że są one raczej boczną gałęzią

wczesnego różnicowania Articulata, o małym znaczeniu filogenetycznym, której rozkwit przypadł dopiero na późniejsze okresy geologiczne.

Kuszące jest wiązanie *Xenusion* z powszechnymi w faunach kambryjskich robakami obłymi Priapulioidea, które również wykazują wyraźną kutikularyzację pierścieniowanych okryw ciała. Wiadomo skądinąd, że były jedną z najważniejszych grup ryjących w osadzie organizmów tych czasów (polowały na nie trylobity; JENSEN 1990). Można sobie wyobrazić przejście od hydraulicznego pełzania po powierzchni osadu do kroczenia przy wykorzystaniu przydatków na jego powierzchni. Być może taką też drogę ewolucyjną przeszły Xenusia od priapuloidów.

NEMATHELMINTHES

Stwierdzenie, iż w środkowokambryjskich łupkach Burgess występuje sympatricznie wiele gatunków robaków obłych o znacznym zróżnicowaniu anatomicznym, było sensacją paleontologiczną przed dwudziestu laty (CONWAY MORRIS 1977). Dziś znamy dziesiątki gatunków wczesnopaleozoicznych priapuloidów. Część z nich jest podobna do dzisiejszych reliktowych przedstawicieli grupy, którzy od karbonu nie zmienili istotnie budowy anatomicznej. Pojawiają się doniesienia o wciąż nowych typach morfologicznych a szczególnie różnorodna okazała się grupa Palaeoscolecida, bardzo pospolita w całym kambrze i ordowiku. Izolowane maleńkie, fosforanowe płytki, pokrywające pierścienie na powierzchni ciała takich paleoskolecidów jak kambryjska *Hadimopanella* czy ordowickie *Milaculum* należą do częstych skamieniałości na wszystkich kontynentach (MÜLLER i HINZ-SCHALLREUTER 1993). Liczne znaleziska kompletnych okazów dostarczyły informacji zarówno o mikroskopowej budowie ich okryw ciała, jak i anatomii wewnętrznej. Wiadomo dzięki temu, że ich proste jelito nie było unieruchomione mezenteriami, że otwór gębowy otoczony był czterema brodawkami a u zaawansowanych ewolucyjnie form okrywy ciała były wzmocnione ukośnie biegnącymi i krzyżującymi się pod kątem prostym włóknami kolagenu (jak u dzisiejszego *Gordius*). Zapewne były to organizmy pokrewne dzisiejszym nicieniom, w postaci zbliżonej anatomicznie do form dzisiejszych znanym dopiero od karbonu. Tak znaczne zróżnicowanie anatomiczne robaków obłych we wczesnym paleozoiku dowodzi ich kluczowej pozycji we wczesnej filogenezie Metazoa.

MOLLUSCA

Mięczaki pojawiły się w zapisie kopalnym wcześniej od innych grup zwierzęcych, w szczególności przed stawonogami. Bliskość budowy anatomicznej dzisiejszych jednotarczowców i chitonów nie pozostawia wątpliwości, że również organizacja najpierwotniejszych mięczaków była im bliska. Nie jest natomiast oczywiste, jaka była organizacja przodków mięczaków. Choć uważa się dziś powszechnie, iż spośród mięczaków najpierwotniejsze są pozbawione mineralnych okryw bruzdobrzuchy Aplacophora, materiał paleontologiczny nie tylko

tego nie potwierdza ale wręcz zdaje się takiej interpretacji filogenetycznej zaprzeczać. Niezgodne z nią jest bowiem następstwo czasowe pojawiania się poszczególnych form morfologicznych szkieletu w obrębie głównych pni rozwojowych wczesnopaleozoicznych mięczaków.

Niezgodnie z oczekiwaniami muszle najstarszych znanych mięczaków są wysokostójkowate, proste lub spiralnie zwinięte, z silnie rozdętą prawie kulistą muszlą embrionalną (protokoncha). Taka właśnie morfologia cechuje pierwsze ślimaki *Aldanella* i współwystępujące z nimi hyolity. Prostota morfologiczna muszli tych najstarszych mięczaków powoduje, że ich wiarygodna identyfikacja jest możliwa tylko wtedy, kiedy dysponujemy dobrze zachowanymi stadiami embrionalnymi i larwalnymi. Obfitość sfosfatyзованego materiału w starszym paleozoiku (DZIK 1994) jest tu bardzo pomocna. Tuż po faunie z *Aldanella* pojawiły się w zapisie kopalnym pierwsze jednotarczowce *Monoplacophora* o płaskich muszlach embrionalnych i pokrewne z nimi wymarłe *Rostroconchia*. Ta ostatnia wymarła grupa, która zapewne dała początek walconogom *Scaphopoda*, jest w paleozoiku reprezentowana przez liczne gatunki o muszlach łudząco podobnych do małżów. Nie miały jednak organicznego więzadła a muszla larwalna nie była podzielona na dwie skorupki. Jej dwudzielność rozwijała się dopiero po metamorfozie, inaczej niż u małżów.

Najprawdopodobniej nieznacznie wcześniejsze pojawienie się ślimaków niż jednotarczowców jest przypadkowe i wynika z niekompletności dokumentacji kopalnej. Jakkolwiek by jednak nie było, podobieństwo pomiędzy stadiami larwalnymi przedstawicieli tych grup nie było większe na początku kambru niż później. Tak wczesne wyodrębnienie się gałęzi ewolucyjnej ślimaków i ich bliższe podobieństwo do hyolitów niż jednotarczowców jest zagadkowe. Nie jest też jasna pozycja filogenetyczna bardzo pospolitych w starszym paleozoiku *Bellerophon*-tida. Ich planispiralne muszle i symetria odcisków mięśni sugerują brak zwrócenia ku tyłowi skrętki muszli (torsji fizjologicznej), ale rozwój larwalny jest bliski pierwotnym ślimakom (choć odmienny od dzisiejszych).

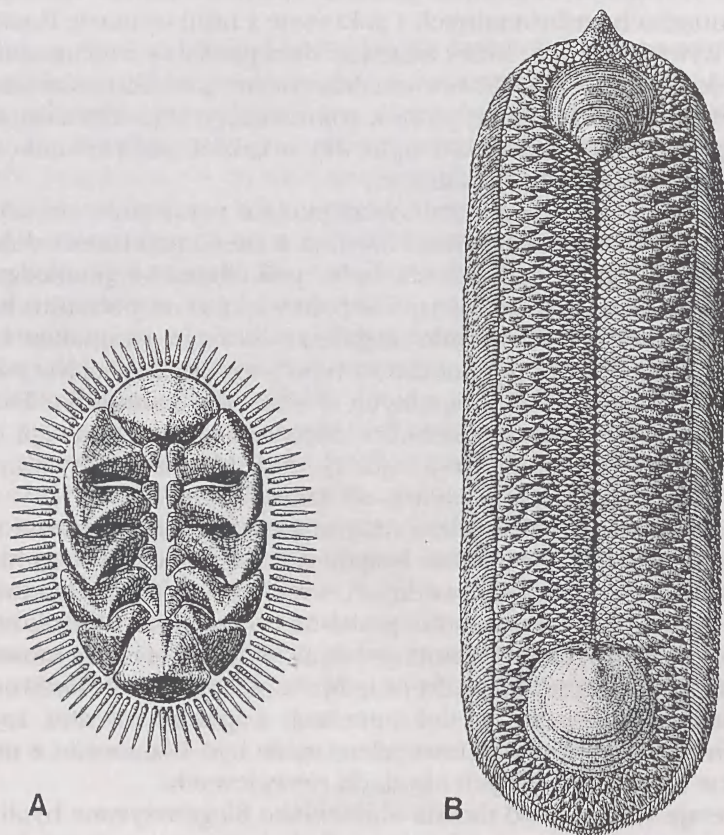
Kształt muszli dorosłych stadiów nie jest wiarygodnym wskaźnikiem pokrewieństw paleozoicznych mięczaków. Bogata w informację jest natomiast morfologia muszli embrionalnych i larwalnych, często doskonale zachowana dzięki fosfatacji. Na przykład zewnętrznie podobna do bellerofontów planispiralnym zwinięciem muszli, pospolita w kambrze *Latouchella* miała niską muszlę embrionalną i reprezentuje raczej początki pnia *Monoplacophora* — *Rostroconchia* — *Bivalvia*. Małże pojawiły się w dokumentacji kopalnej również zadziwiająco wcześnie. Ich pierwszym przedstawicielem może być *Watsonella* z muszlą rozdzieloną już w najwcześniejszych stadiach rozwojowych.

Kontrowersje wzbudza od dawna stanowisko filogenetyczne hyolitów, dużej grupy paleozoicznych organizmów o wydłużonych aragonitowych muszlach z wieczkiem. Ich zapisany w morfologii protokonchy rozwój embrionalny i larwalny jednoznacznie wskazuje na przynależność do mięczaków, nawet jeśli dojrzałe stadia nie przypominają przedstawicieli żadnej z dzisiejszych gromad. Hyolit *Turcutheca* z najwcześniejszego kambru może być bliski przodkom znanych dopiero od późnego kambru głowonogów *Cephalopoda*. Wiąże go z nimi bocznie spłaszczona muszla, prawdopodobnie słabo wapniejące proste operculum (wieczko) i morfologia protokonchy. Nie ma jednoznacznych argumentów

paleontologicznych na rzecz poglądu, że głowonogi wywodzą się z niskostożkowatych kambryjskich jednotarczowców (jak to się powszechnie przyjmuje), które miały zupełnie odmienną wczesną ontogenezę.

Pierwsze ślimaki i małże są znane tylko z milimetrowych rozmiarów osobników, które mogą reprezentować sobą stadia dorosłe. Dorosłe hyolity i jednotarczowce wczesnego kambru były natomiast niewątpliwie zwierzętami wielocentymetrowych rozmiarów. Jednotarczowce *Bemella* z syberyjskiego wczesnego kambru (tommotu) miały muszle do 25 mm średnicy.

Jedną z najtrudniejszych zagadek paleontologii, niedawno zadaną nam przez znaleziska z wczesnego kambru Grenlandii, jest występowanie podobnej do *Bemella* muszli na przodzie ciała tajemniczego organizmu *Halkieria*, okrytego poza tym licznymi drobnymi sklerytami (CONWAY MORRIS i PEEL 1995 ryc. 8B).



Ryc. 8. Prawdopodobne pierwotne mięczaki z ciałem okrytym rzędami sklerytów.

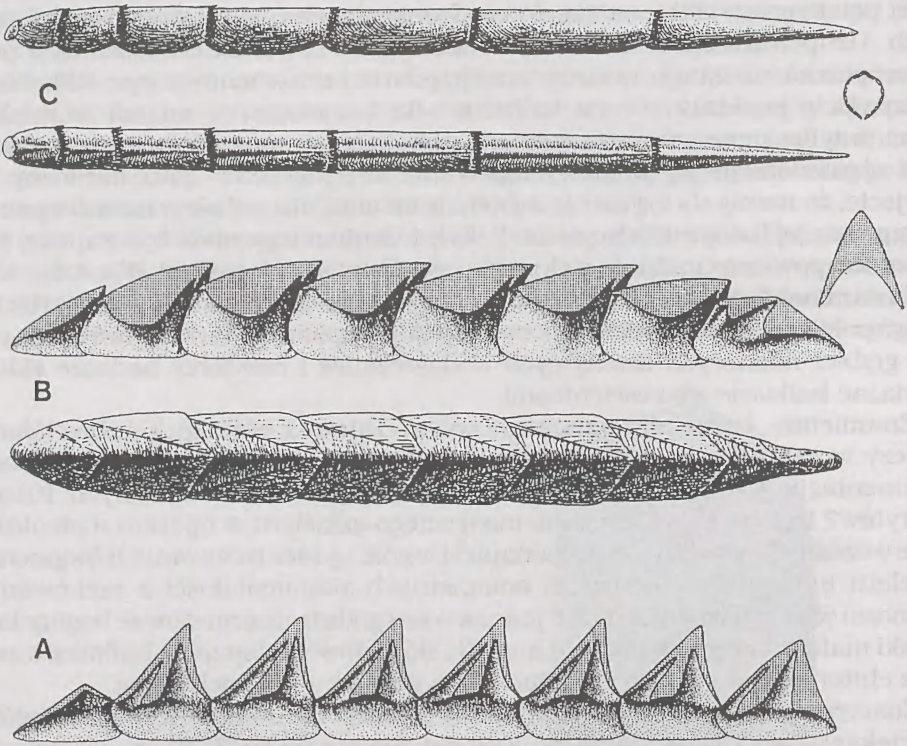
A. Środkowodewoński przedstawiciel tajemniczej grupy Hercolepadida o szkielecie z licznych porowatych wapiennych sklerytów, *Strobilepis spinigera* Clarke, 1888; prawdopodobnie prymitywny mięczak pokrewny kambryjskim tommotiom i chitonom (na podstawie HOARE i MAPES 1995); długość ciała około 3 cm. B. Wczesnokambryjska *Halkieria* z Grenlandii z wypukłą muszlą w przodzie, okrągłą tarczą z tyłu i licznymi liściastymi sklerytami okrywającymi pozostałą powierzchnię ciała o długości około 4,5 cm (na podstawie CONWAY MORRIS i PEEL 1995).

Skleryty halkierii, będące wapiennymi okrywami listkowatych wyrostków grzbietowej powierzchni ciała, należą do bardzo pospolitych skamieniałości kambryjskich. Uzupełnieniem stożkowatej muszli w przodzie ciała *Halkieria* była na jej końcu płaska tarcza o koncentrycznej papilarnej ornamentacji (ryc. 8B). Jeśliby rzeczywiście przednia muszla halkierii była homologiczna muszli *Monoplacophora* (a tylna może wówczas operculum) to jedynym nasuwającym się sensownym objaśnieniem jej współwystępowania z pancerzem typu karaceny jest przyjęcie, że mamy do czynienia z pośrednim stadium redukcji muszli i pełnego zastąpienia jej luźnymi sklerytami. Potwierdzeniem tego może być zupełny brak tarczy na powierzchni ciała pokrewnej środkowokambryjskiej *Wiwaxia*, która miała zamiast tego znacznie większe skleryty. Sposób powstawania i struktura nie wapniejących sklerytów tego zwierzęcia przypomina bardzo łuski pokrywające grzbiet niektórych dzisiejszych wieloszczetów i niektórzy badacze skłonni są wiązać halkierie z pierścienicami.

Znamienne, że również najstarsze znane chitony z późnego kambru (*Matthevia*) czy wczesnego ordowiku miały na grzbiecie płytki z wyrazistą igiełkowatą ornamentacją. Czyżby więc ich pancerz powstał przez zlanie drobnych, luźnych sklerytów? Byłoby to odtworzenie masywnego szkieletu w oparciu o struktury, które wcześniej powstały, by go zastąpić! Dopóki oprócz izolowanych fragmentów szkieletu nie znajdzie się więcej kompletnych skamieniałości z zachowanymi organami wewnętrznymi, trudno jednak wiarygodnie interpretować bogaty kambryjski materiał najrozmaitszych muszli i sklerytów. Podejrzenie halkierii o związek z chitonami musi więc pozostać słabo uzasadnioną spekulacją.

Znacznie pełniejszy jest kopalny zapis dalszej ewolucji chitonów. Szczególnie zaś ciekawa jest historia linii ewolucyjnej *Septemchiton*, będącej kontynuacją kambryjskiej *Matthevia* (ryc. 9A). Wczesnoordowicki *Sarkachiton* miał płytki odwrotnie V-kształtne (daszkowate) w poprzecznym przekroju (ryc. 9B). Już jednak płytki jego późnoordowickiego potomka *Bursata* przybrały odwrotnie U-kształtny przekrój a u sylurskiego *Carnicoleus* ich brzegi zetknęły się na stronie brzusznej (ryc. 9C). Oznacza to stopniową redukcję nogi, której towarzyszyło cienienie ścianek płytek. Ekstrapolując ten kierunek ewolucyjny dotrzemy do anatomii typowej dla dzisiejszych bruzdobrzuchów *Selenogastres* (podgromada *Aplacophora*). Brak szkieletu i nogi u dzisiejszych *Aplacophora* jest więc najprawdopodobniej skutkiem wtórnej redukcji a nie wyrazem pierwotności ewolucyjnej (DZIK 1993).

Choć jasne jest, że oparte na przesłankach zoologicznych interpretacje pochodzenia mięczaków są fałszywe, materiał paleontologiczny nie jest szczególnie pomocny w rozwikłaniu tej zagadki. Być może kluczem do zagadnienia okaże się interpretacja tropów pozostawionych na powierzchni osadu przez różnorodne prekambryjskie i kambryjskie organizmy. Z późnego kambru pochodzi na przykład sugestywny zapis lokomocji w oparciu o wsteczną fałę perystaltyczną (nazwany *Climactichnites*) bliżej nie zidentyfikowanych gigantycznych mięczaków.



Ryc. 9. Szereg morfologiczny i ewolucyjny wczesnopaleozoicznych chitonów wiodący ku bruzdobrzuchom.

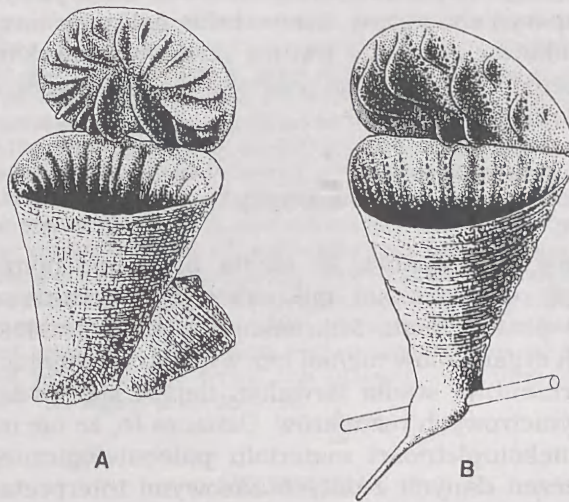
A. Późnokambryjski chiton *Matthevia variabilis* Walcott, 1885, pancerz rozcięty podłużnie (z Dzik 1992); długość ciała około 11 cm. B. Wczesnoordowicki chiton *Sarkachiton aequivoca* (Robson, 1913) z formacji Šarka Czech w przekroju i od góry (z Dzik 1992); długość ciała około 3,5 cm. C. Prawdopodobny przodek *Solenogastres* ze zredukowaną nogą *Carnicoleus gazdzickii* Dzik, 1986 z syluru (ludlow) Alp Karnijskich (z Dzik 1993); długość ciała około 2,5 cm.

COELENTERATA

Kopalne meduzy i pozbawione szkieletów polipy jamochłonów są znane z licznych doskonale zachowanych skamieniałości, między innymi z jurajskiego stanowiska Solnhofen, późnokarbońskiego Mazon Creek a także wielu innych faun późnego paleozoiku. Wbrew jednak oczekiwaniom i pochopnym dawniejszym interpretacjom nie ma dowodów na występowanie meduz w starszym paleozoiku (Dzik 1991). Podawana niegdyś jako podręcznikowy przykład kambryjskich meduz *Peytoia* okazała się aparatem gębowym stawonoga *Anomalocaris* zaś wspominana również wyżej *Velumbrella* to przedstawiciel wymarłej grupy czułkowców. Interpretacje ediakarskich skamieniałości jako jamochłonów były skutkiem niezrozumienia ich sposobu powstania (SEILACHER 1989, 1992). Co

więcej, wśród opatrzonych szkieletem jamochłonów paleozoiku bynajmniej nie dominują, jak można by oczekiwać, proste morfologicznie i uważane za pierwotniejsze stułbiopławy lecz najwyżej spośród parzydełkowców uorganizowane koralowce.

Jedyny wiarygodny przedstawiciel kambryjskich koralowców, *Cothonion* ze środkowego kambru Australii, należy do uważanej za najbardziej wyspecjalizowaną grupę koralii wieczkowych (ryc. 10A; JELL i JELL 1976). Co najbardziej może być zastanawiające, że tak dorosłe *Cothonion*, jak i młodociane stadia jego prawdopodobnego potomka ze środkowego dewonu, *Calceola*, mają wydatne septa nie wewnątrz kielicha lecz na powierzchni wieczka (ryc. 10B; DZIŃ 1993, STOLARSKI 1994). Niesposób więc pogodzić budowę szkieletu tych najstarszych koralii z wiedzą o anatomii dzisiejszych jamochłonów. Jeśli zaś następstwo stratygraficzne jest w tym przypadku znaczące, to raczej koralie bez wieczek wywodzą się z wieczkowego kambryjskiego *Cothonion* za pośrednictwem form podobnych do sylurskich *Goniophyllum* i *Araeopoma*, niż odwrotnie (najstarsze typowe koralie pojawiają się w zapisie kopalnym w środkowym ordowiku). Być może więc w toku ewolucji koralie utraciły wieczka, a nie wtórnie je wytworzyły.



Ryc. 10. Koralie wieczkowe.

A. Środkowokambryjski *Cothonion sympomatum* Jell i Jell 1976 (na podstawie JELL i JELL 1976 z DZIŃ 1993); średnica koralitu około 5 mm. B. Młodociane stadium *Calceola sandalina* Linneus, 1758 ze środkowego dewonu Skał w Górach Świętokrzyskich (z DZIŃ 1993); średnica koralitu około 2 mm.

Nasuwa się pytanie, po co pierwszym koralom były potrzebne wieczka, skoro później wystarczały im parzydełka do obrony przed drapieżnikami, i dlaczego je utraciły? Odpowiedź najbardziej radykalnie sprzeczna z dotychczasowymi interpretacjami to propozycja uznania, że parzydełka pojawiły się dopiero w linii ewolucyjnej wiodącej od koralii wieczkowych do wieczek pozbawionych. Implikowałoby to, że wszystkie pozostałe jamochłony wywodzą się z koralii czteropromiennych (*Rugosa*). Jest to hipoteza nazbyt szokująca, by uznać ją za wystarczająco uzasadnioną ale też nie byłoby roztropnie z góry ją odrzucić.

Podobne do wieczkowych koralu mechaniczne zabezpieczenia przed drapieźnikami miała inna grupa paleozoicznych organizmów, uważanych za pokrewne krazkoplawom ze względu na ściśle czteropromienną symetrię — konularie. Ich elastyczne fosforanowowapienne okrywy zamykały się w kunsztowny sposób nasuwający skojarzenia z japońską sztuką składania papieru origami. Być może w obydwu tych przypadkach parzydełka były nieskuteczne z tego samego powodu, tego mianowicie, iż w starszym paleozoiku drapieźnikami były głównie niewrażliwe na ich działanie stawonogi. Dopiero masowe pojawienie się w ekosystemach morskich drapieźników z odsłoniętym, nagim nabłonkiem głowonogów i ryb uczyniło parzydełka prawdziwie skuteczną bronią. Ekspansja głowonogów i ryb dokonywała się w trakcie ordowiku, syluru i dewonu. Jest to przedział czasu, w którym zanikły koralu wieczkowe a konularie utraciły istotne ekologiczne znaczenie.

Przedstawione niezgodności z oczekiwaniami kopalnego zapisu wczesnej ewolucji jamochłonów nie wyczerpują listy trudności z interpretacją materiału kopalnego. Pokrewieństwa niemal każdej z wymarłych grup organizmów uważanych za należące do jamochłonów, są przedmiotem kontrowersji. Wiele podręcznikowych paleozoicznych „jamochłonów” okazało się typowymi gąbkami, na przykład stromatopory i chaetetesy, inne o takie pokrewieństwa są posądzane. Zupełnie zaś zagadkowa pozostaje natura rzekomych prekambryjskich „piór morskich” Petalonamae. Być może są pokrewne żebroplawom, które w kambrze były nadspodziewanie zróżnicowane.

WNIOSKI

Nie ma podstaw do sądzenia, że stadia pośrednie pomiędzy taksonami wysokiej rangi były organizmami mikroskopijnych rozmiarów, związanymi z planktonem lub psammonem. Mikroskopijne skamieniałości sfosfatyzowanych kambryjskich organizmów niemal bez wyjątku (pomijając pewne aberrantne mięczaki) reprezentują stadia larwalne, dające się powiązać z dorosłymi organizmami centymetrowych rozmiarów. Oznacza to, że nie można położyć na karb naturalnej niekompletności materiału paleontologicznego niezgodności dostarczanych przezeń danych z dotychczasowymi interpretacjami filogenezy wielokomórkowców. Rzekome nagłe pojawienie się różnorodnych mikroskopijnych organizmów szkieletowych na granicy wendu i kambru jest wyrazem specyficzności warunków tworzenia osadu (artefaktem tafonomicznym; DZIK 1994), skutkiem okresowego obniżenia poziomu morza w związku ze zlodowaceniami Gondwany w tym czasie (TROMPETTE 1996).

Może być znacząca nieobecność w materiale kopalnym ze starszego paleozoiku nie tylko skamieniałości wirków, które ze względu na delikatną budowę mają rzeczywiście nikłe szanse na zachowanie, ale i jakichkolwiek wymarłych grup, które mogłyby być z nich bezpośrednio wyprowadzone. Wątpliwe więc by robaki płaskie zajmowały w filogenezie Metazoa przypisywane im przez neontologów kluczowe miejsce. Jeszcze bardziej zastanawiające jest ubóstwo znalezisk jamochłonów w starszym paleozoiku i prawdopodobny ich brak w kambrze i najmłodszym prekambrze. Dla kontrastu, zadziwia nadzwyczajne zróżnicowanie przed-

ków dzisiejszych niesporczaków i priapuloidów w morzach kambryjskich. Nie ulega wątpliwości, że te właśnie grupy zajmują osiową pozycję w drzewie rodowym Metazoa. W opracowaniu znajdują się obecnie zadziwiająco wczesno-kambryjskie zwierzęta z Chengjiang w Chinach, które być może zwiążą osiadłe prekambryjskie Petalonamae z dzisiejszymi planktonicznymi żebroplawami.

Przedstawienie alternatywnego schematu filogenezy Metazoa w stosunku do tradycyjnego drzewa rodowego opartego na danych neontologicznych nie jest jeszcze możliwe. Jesteśmy jednak na dobrej drodze. Kontynuowane od lat siedemdziesiątych badania środkowokambryjskiej fauny łupków z Burgess ukazały już konieczność reinterpretacji wczesnej filogenezy wielokomórkowców. Obecnie badane materiały z wczesnego kambru Chengjiang i innych równie dawnych stanowisk wymuszają nowe spojrzenie na całkowicie fałszywie dotąd rozumiane prekambryjskie fauny z Ediacara, Namibii i Nowej Funlandii.

FOSSIL RECORD OF THE EARLY METAZOAN PHYLOGENY

Summary

The allegedly sudden appearance of diverse assemblages of skeletalized metazoans at the Vendian-Cambrian boundary is a taphonomic artefact, a result of global climatic and eustatic events at the boundary, of the same kind as those known from later epochs. Phosphatized Early Cambrian fossils of microscopic size mostly represent larval stages of organisms of much larger adult size. Adult specimens of the most primitive fossil members of chordates (*Yunnanozoon*), echinoderms (*Helicoplacus* and *Jugoszowia*), articulates (*Xenusion*), priapulid worms (*Hadimopanella*), and other phyla represented in the Cambrian were of several centimeters size. There is, therefore, no special reason to assume that connecting links between the metazoan phyla were of microscopic size and thus of low fossilization potential. The apparent discrepancy between composition of the oldest metazoan fossils with preserved soft parts, and expectations derived from phylogenetic analysis of the zoological evidence cannot be explained as resulting from a natural incompleteness of the fossil record. The most striking is a complete lack of any close relatives of flatworms and coelenterates in Cambrian soft-bodied fossil assemblages. These organisms, generally assumed to have been the most primitive of the metazoans, were apparently missing, or at least of low diversity, in the early Palaeozoic. In contrast, priapulids, lobopodians, and ctenophorans appear to be unusually diverse in the Cambrian. This, as well as their very simple anatomy, make them of crucial importance in understanding the early phylogeny of the Metazoa.

LITERATURA

- ALDRIDGE R. J., BRIGGS D. E. G., SMITH M. P., CLARKSON, E. N. K., CLARK, N. D. L., 1993. *The anatomy of conodonts*. Philosophical Transactions of the Royal Society London B 340, 405–421.
- ANDRES D., 1989. *Phosphatisierte Fossilien aus dem unteren Ordoviz von Südschweden*. Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen (A) 106, 9–19.
- BARDACK D., 1991. *First fossil hagfish (Myxinoidea): a record from the Pennsylvanian of Illinois*. Science 254, 701–703.
- BATES D. E. B., KIRK, N. H., 1992. *The ultrastructure, mode of construction, and functioning of a number of Llandovery ancorate diplograptid and retiolitid graptolites*. Modern Geology 17, 1–270.
- BENGTSON S., CONWAY MORRIS S., COOPER B. J., JELL P. A., RUNNEGAR B. N., 1990. *Early Cambrian fossils from South Australia*. Memoirs of the Associations of Australasian Palaeontologists 9, 1–364.
- BENGTSON S., URBANEK A., 1986. *Rhabdotubus, a Middle Cambrian rhabdopleurid hemichordate*. Lethaia 19, 293–308.
- BIERNAT G. i EMIG C.C., 1993. *Anatomical distinctions of the Mesozoic lingulide brachiopods*. Acta Palaeontologica Polonica 38, 1–20.

- BLIECK, A., 1992. At the origin of chordates. *Geobios* 25, 101–113.
- BRIGGS D. E. G., COLLINS D., 1988. A Middle Cambrian chelicerate from Mount Stephen, British Columbia. *Palaeontology* 31, 779–798.
- BRIGGS D. E. G., KEAR A. J., 1993. Fossilization of soft-tissues in the laboratory. *Science* 1439–1442.
- BRIGGS D. E. G., KEAR A. J., 1994. Decay of Branchiostoma: implications for soft-tissue preservation in conodonts and other primitive chordates. *Lethaia* 26, 275–287.
- BUSS L. W., SEILACHER A., 1994. The phylum Vendobionta: a sister group of the Eumetazoa. *Paleobiology* 20, 1–4.
- CHEN J., ERDTMANN B. D., 1991. Lower Cambrian fossil Lagerstätte from Chengjiang, Yunnan, China: Insight for reconstructing early metazoan life. [W:] S. CONWAY MORRIS A. SIMONETTA (red.) *The Early Evolution of Metazoa and Significance of Problematic Taxa*. 57–76. Cambridge University Press.
- CHEN J., RAMSKÖLD L., ZHOU G., 1994. Evidence for monophyly and arthropod affinity of Cambrian giant predators. *Science* 264, 1304–1308.
- CHEN J., EDGECOMBE G.D., RAMSKÖLD L., ZHOU G., 1995a. Head segmentation in Early Cambrian Fuxianhuia: Implications for arthropod evolution. *Science* 268, 1339–1343.
- CHEN J., ZHOU G., RAMSKÖLD L., 1995b. The Cambrian lobopodian Microdictyon sinicum. *Bulletin of the National Museum of Natural Science (Taipei)* 5, 1–93
- CHEN J., DZIK J., EDGECOMBE G. D., RAMSKÖLD L., ZHAO Z., 1995c. A possible Early Cambrian cephalochordate. *Nature* 377, 199–222.
- COATES M. I., CLACK J. A., 1990. Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs. *Nature* 347, 66–68.
- COLLINS D., 1996. The evolution of Anomalocaris and its classification in the arthropod class Dinocarida (nov.) and order Radiodonta (nov.). *Journal of Paleontology* 70, 280–292.
- CONWAY MORRIS S., 1977. Fossil priapulid worms. *Special Papers in Palaeontology* 20, 1–97
- CONWAY MORRIS S., 1989. The persistence of Burgess Shale-type faunas: implications for the evolution of deeper-water faunas. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 80, 271–283..
- CONWAY MORRIS S., 1990. Typhloesus wellsi (Melton & Scott 1973), a bizarre metazoan from the Carboniferous of Montana. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 327, 595–624.
- CONWAY MORRIS S., PEEL J. S., 1995. Articulated halkierids from the Lower Cambrian of north Greenland and their role in early protostome evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 347, 305–358.
- CONWAY MORRIS S., PEEL J. S., HIGGINS A. K., SOPER N. J., DAVIS N. C., 1987. A Burgess shale-like fauna from the Lower Cambrian of North Greenland. *Nature* 326, 181–183.
- CONWAY MORRIS S., ROBISON R., 1988. More soft-bodied animals and algae from the Middle Cambrian of Utah and British Columbia. *University of Kansas Paleontological Contributions* 122, 1–48.
- DURHAM J. W., 1993. Observations on the Early Cambrian helicoplacoid echinoderms. *Journal of Paleontology* 67, 590–604.
- DURMAN P. N., SENNIKOV N. V., 1993. A new rhabdopleurid hemichordate from the Middle Cambrian of Siberia. *Palaeontology* 36, 283–296.
- DZIK J., 1991. Evolution of oral apparatuses in conodont chordates. *Acta Palaeontologica Polonica* 36, 265–323.
- DZIK J., 1993. Early metazoan evolution and its fossil record. *Evolutionary Biology* 27, 339–386.
- DZIK J., 1994. Evolution of 'small shelly fossils' assemblages of the early Paleozoic. *Acta Palaeontologica Polonica* 39, 247–313.
- DZIK J., 1995. Yunnanozoon and the ancestry of chordates. *Acta Palaeontologica Polonica* 40, 341–360
- DZIK J., 1996. *Dzieje życia na Ziemi. Wprowadzenie do paleobiologii*. Wydanie II poprawione i uzupełnione. 490 pp. Państwowe Wydawnictwo Naukowe. Warszawa.
- DZIK J., KRUMBIEGEL G., 1989. The oldest 'onychophoran' Xenusion: a link connecting phyla? *Lethaia* 22, 169–181.
- DZIK J., LENDZION K., 1988. The oldest arthropods of the East European Platform. *Lethaia* 21, 29–38.
- DZIK J., OLEMPKA E., PISERA A. 1993. Ordovician carbonate platform ecosystem of the Holy Cross Mountains. *Palaeontologia Polonica* 53, 1–252
- DZIK J., ORŁOWSKI S., 1995. Primitive ctenocystoid echinoderm from the earliest Middle Cambrian of Poland. *Annales de Paléontologie* 81, 17–35.
- GEHLING J. G., RIGBY J. K., 1996. Long expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara fauna of South Australia. *Journal of Paleontology* 70, 185–195.
- HOARE R. D., MAPES R. H., 1995. Relationships of the Devonian Strobilepis and related Pennsylvanian problematica. *Acta Palaeontologica Polonica* 40, 11–128.

- HOU X., RAMSKÖLD L., BERGSTRÖM J., 1991. *Composition and preservation of the Chengjiang fauna — a Lower Cambrian soft-bodied biota*. *Zoologica Scripta* 20, 395–411.
- JELL P. A., JELL J. S., 1976. *Early Middle Cambrian corals from western New South Wales*. *Alcheringa* 1, 181–195.
- JENSEN S., 1990. *Predation by early Cambrian trilobites on infaunal worms - evidence from the Swedish Mickwitzia Sandstone*. *Lethaia* 23, 29–42.
- JIN Y., HOU X., WANG H., 1993. *Lower Cambrian pediculate lingulids from Yunnan, China*. *Journal of Paleontology* 67, 788–798.
- JENKINS F. A. JR, WALSH D. M., 1993. *An Early Jurassic caecilian with limbs*. *Nature* 365, 246–250.
- KNOLL J. H., OSTROM (red.) *Proterozoic Evolution and Environments*. *American Journal of Science, Special Volume* 290-A, 261–294.
- LIPPS J. H., SIGNOR P. W. (red.) *Origin and Early Evolution of the Metazoa*. 570 pp. Plenum Press, New York.
- LONG J. A., 1995. *The Rise of Fishes. 500 million Years of Evolution*. 223 pp. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- MENAMARA K. J., TREWIN N. H., 1993. *A euthycarcinoid arthropod from the Silurian of western Australia*. *Palaeontology* 36, 319–335.
- MIKULIĆ D. G., BRIGGS D. E. G., KLUESSENDORF J., 1985. *A new exceptionally preserved biota from the Lower Silurian of Wisconsin, U.S.A.* *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 311, 75–85.
- MÜLLER K. J., 1979. *Phosphatocopine ostracodes with preserved appendages from the Upper Cambrian of Sweden*. *Lethaia* 12, 12–27.
- MÜLLER K. J., 1983. *Crustacea with preserved soft parts from the Upper Cambrian of Sweden*. *Lethaia* 16, 93–109.
- MÜLLER K. J., HINZ-SCHALLREUTER I., 1993. *Palaeoscolecid worms from the Middle Cambrian of Australia*. *Palaeontology* 36, 549–592.
- MÜLLER K. J., WALOSSEK D., 1988. *External morphology and larval development of the Upper Cambrian maxillipod Bredocaris admirabilis*. *Fossils and Strata* 23, 1–70.
- PURNELL M. A. 1995. *Large eyes and vision in conodonts*. *Lethaia* 28, 187–188.
- RAMSKÖLD L., HOU X., 1991. *New Early Cambrian animal and onychophoran affinities of enigmatic metazoans*. *Nature* 351, 225–228.
- RITCHIE A., 1967. *Ateleaspis tessellata Traquair, a non-cornuate cephalaspid from the Upper Silurian of Scotland*. *Journal of the Linnean Society (Zoology)* 47, 69–81.
- SANDER K., 1988. *Studies in insect segmentation: from teratology to phenogenetics*. *Development* 104 Supplement, 112–121.
- SEILACHER A., 1989. *Vendozoa: Organismic construction in the Proterozoic biosphere*. *Lethaia* 22, 229–239.
- SEILACHER A., 1992. *Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of Precambrian evolution*. *Journal of the Geological Society, London* 149, 607–613.
- SERENO P. C., RAO C., 1992. *Early evolution of avian flight and perching: new evidence from the Lower Cretaceous of China*. *Science* 255, 845–848.
- SHEAR W. A., KUKALOVA-PECK J., 1989. *The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence*. *Canadian Journal of Zoology* 68, 1807–1834.
- SIMONETTA A. M., INSOM E., 1993. *New animals from the Burgess Shale (Middle Cambrian) and their possible significance in understanding of the Bilateria*. *Bolletino Zoologico* 60, 97–107.
- SMITH M. P., SANSOM I. J., REPETS J. E., 1996. *Histology of the first fish*. *Nature* 380, 702–704.
- STOLARSKI J., 1994. *Ontogenetic development and functional morphology in the early growth stages of Calceola sandalina Linné*. *Courier des Forschungs-Instituts Senckenberg* 164, 169–177.
- THEWISSEN J. G. M., MADAR S. I., HUSSAIN S. T., 1996. *Ambulocetus natans, an Eocene cetacean (Mammalia) from Pakistan*. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 191, 1–86.
- TROMPETTE R., 1996. *Temporal relationship between cratonization and glaciation: The Vendian-early Cambrian glaciation in western Gondwana*. *Palaeoecology, Palaeogeography, Palaeoclimatology* 123, 373–383.
- URBANÉK A., 1986. *The enigma of graptolite ancestry: Lesson from a phylogenetic debate*. [W:] A. HOFFMAN, M. H. NITECKI (red.) *Problematic Fossil Taxa*. 184–226. Oxford University Press, New York.
- WALOSSEK D., 1993. *The Upper Cambrian Rehbachiella and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea*. *Fossils and Strata* 32, 1–202.

- WALOSSEK D., MÜLLER K. J., 1990. *Upper Cambrian stem-lineage crustaceans and their bearing upon the monophyletic origin of Crustacea and the position of Agnostus*. *Lethaia* 23, 409–427.
- WALOSSEK D., SZANIAWSKI H., 1991. *Cambrocaris baltica* n. gen. n. sp., a possible stem-lineage crustacean from the Upper Cambrian of Poland. *Lethaia* 24, 363–378.
- WATSON D. M. S., 1937. *The acanthodian fishes*. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 228, 49–146.
- WEEDON M. I., 1994. *Tube microstructure of Recent and Jurassic serpulid polychaetes and the question of the Palaeozoic "spirobirds"*. *Acta Palaeontologica Polonica* 39, 1–15.
- WHITTINGTON H. B., 1980. *The significance of the fauna of the Burgess Shale, middle Cambrian, British Columbia*. *Proceedings of the Geological Association* 91, 127–148.

EWA RONIEWICZ

Instytut Paleobiologii PAN
al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

KIERUNKI EWOLUCYJNE W ROZWOJU KORALOWCÓW SZEŚCIOPROMIENNYCH (KORALOWCE, PARZYDEŁKOWCE)

WSTĘP

Koralowce sześciopromienne, inaczej Scleractinia, mają jako parzydełkowce bardzo prostą budowę ciała. Prostotą organizacji i morfologii ciała kontrastują z najwyższym stopniem komplikacji w budowie ich wapiennego szkieletu. Szkielet koralu zachowuje się w stanie kopalnym, a dzięki temu, iż jego morfologia i budowa mikroskopowa jest charakterystyczna dla gatunków, rodzajów i wyższych jednostek taksonomicznych, można badać przemiany, jakim ulegała ta grupa organizmów na przestrzeni 240 mln lat istnienia na Ziemi.

W polskim nazewnictwie dla tej grupy organizmów o randze rzędu jest używany termin „koralowce sześciopromienne” (*Hexacorallia* Haeckel, 1866, greckie hexa — sześć, corallion koral); zamiennie jest używany błędnie termin „koralowce” (koralowce, czyli Anthozoa, jest nazwą gromady) zamiast zwyczajnie „korale”, odpowiadający łacińskiemu *corallia* (zlatynizowana forma słowa pochodzenia greckiego), podobnie, jak to dzieje się w innych językach (ang. corals, fr. coraux, niem. Korallen, ros. korally). Zresztą polszczyzna już dawno przyjęła ten termin w określeniach „rafy koralowe”, „korale rafowe”, czy w nazwie geograficznej Morze Koralowe. W terminologii naukowej pół wieku temu (VAUGHAN i WELLS 1943) zarzucono nazwę nawiązującą do symetrii sześciopromiennej, gdyż ta występuje również u organizmów innych rzędów gromady koralowców — jak u *Corallimorpharia*, czy ukwiałów (*Actiniaria*). Natomiast przypomniano i szeroko rozpowszechniono nazwę Scleractinia Bourne, 1900 (greckie scleros twardy, actinos promień), która zwraca uwagę na obecność wapiennego szkieletu u tych organizmów. Ze względu na swą zwartość i poprawność semantyczną, nazwa ta wyparła poprzednią we współczesnej nauce i jest używana w językach narodowych (fr. scleractiniaires, ang. scleractinians, ros. skleraktinii). Jest ona warta przyswojenia naszemu naukowemu językowi w spolszczonej postaci, jako skleraktinie.

Prace pomocnicze związane z przygotowaniem artykułu zostały sfinansowane z grantu KBN nr 6 P201 034 05.

WSPÓLCZESNE SCLERACTINIA

WARUNKI ŻYCIA

Skleraktynie są składnikiem morskiego bentosu w wodach normalnie zasolonych. Ciepłolubne, zwane koralami rafowymi, są związane z płytkami (optymalnie do 20 m głębokości), ruchliwymi wodami szelfów kontynentalnych i obrzeży wysp oceanicznych strefy tropikalnej i subtropikalnej, rozwijając się najlepiej w temperaturze wody 26^o–29^oC. Natomiast zimnolubne, które zasiedlają dna do głębokości 6000 metrów, na wszystkich szerokościach geograficznych do kręgu polarnego włącznie, najlepsze warunki życia znajdują w temperturze od 4,5^o do 10^oC.

CIAŁO

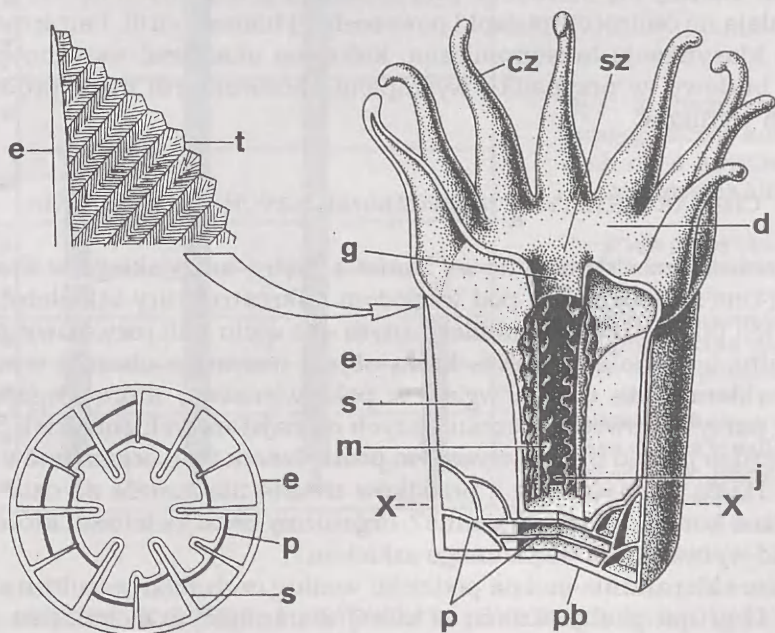
Ciało jest złożone z dwóch jednowarstwowych nabłonków — ektodermy i entodermy (gastrodermy), które rozdziela cienka warstwa o budowie niekomórkowej — mezoglea; jest obecna tkanka nerwowa i mięśniowa; do obrony i ataku służą rozmieszczone w ektodermie pęcherzyki z substancją jadową — parzydełka opatrzone nicią z haczykami, wystrzeliwane po podrażnieniu polipa. Organizmy te występują w postaci pojedynczych polipów lub kolonii polipów powstałych drogą pączkowania. Polip jest walcowaty, opatrzony wieńcem kurczliwych czułek otaczających dysk wokółustny, w środku którego znajduje się szczelina gębowa, pełniąca też funkcje otworu wydalniczego. Wnętrze workowatego ciała zajmuje jama chłono-trawiąca. Promieniście rozmieszczone płyty nabłonkowe rozwinięte wzdłuż wewnętrznej ścianki jamy chłono-trawiącej, czyli mezenteria, dzielą ją na komory otwarte ku osiowej części polipa.

Korale odżywiają się planktonem i drobnymi zwierzętami pływającymi. Pobieranie pokarmu może być czynne, gdy polip chwytą czułkami i poraża parzydełkami większą zdobycz, lub bierne, gdy przyjmuje cząstki pokarmowe przyklepione do śluzu, który okrywa powierzchnię ciała i z nim są transportowane ruchem rzęsek nabłonka ektodermalnego do otworu gębowego. Trawienie zachodzi częściowo w jamie chłono-trawiącej, częściowo wewnątrzkomórkowo; żywią się również substancjami odżywczymi rozpuszczonymi w wodzie. W swoim rozwoju osobniczym skleraktynie przechodzą przeobrażenie: pływająca bezustna larwa, która rozwija się z zapłodnionej komórki jajowej, przytwierdza się do podłoża i przekształca się w ostateczną postać — polipa. Od tego momentu zaczyna się życie osiadłe koralu i proces tworzenia szkieletu.

Jedną z cech biologii dzisiejszych płytkowodnych skleraktinii jest ich symbioza z jednokomórkowymi glonami wiciowymi z grupy Dinoflagellata, tak zwanymi zooxantellami, które żyją w komórkach entodermy. Są to organizmy samożywne, fototroficzne, czyli wykorzystujące energię słoneczną w procesie syntezy cukrów. Ich funkcją jest usuwanie wydalanych produktów przemiany materii gospodarza, co podnosi sprawność fizjologiczną jego organizmu, a im udostępnia składniki do wytwarzania białek i tłuszczów. Uważa się, że obecność zooxantelli sprzyja intensyfikacji wydzielania szkieletu.

SZKIELET

Przez całe życie polipa jego powierzchnie, boczna i dolna, wytwarzają zewnętrzny szkielet (SORAUF 1993). Kształt jego jest rurkowy lub stożkowy. Podstawowe części szkieletu to ściana, blaszkowate, promieniście ułożone pionowe przegrody — septa oraz pęcherzykowe lub denkowe przegrody poprzeczne, wypełniające światło kielicha (rys. 1). Septa są złożone z beleczek, inaczej trabekul, o średnicy od około 20 (cienkie trabekule) do około 250 mikrometrów (grube trabekule), lub nie wykazują budowy trabekularnej. Ściany bywają złożone z włókien (epiteka), trabekul, zakończeń septów. Polip jest przytwierdzony do wewnętrznej powierzchni ściany wypustkami ciała.



Rys. 1. Schemat ukazujący stosunek ciała do szkieletu u koralu z rzędu Scleractinia o najprostszej budowie polipa.

Z prawej — widok w przekroju podłużnym, przekrój ścianki ciała zaznaczony podwójną linią; u dołu z lewej — widok koralita w przekroju poprzecznym wykonanym według linii x-x; u góry z lewej — fragment ściany epitelalnej i septum złożonego z serii trabekul. Objaśnienia: cz — czułki, d — dysk wokółustny, e — ściana epitelalna, g — gardziel, j — jama chłono-trawiąca, m — mezenteria, p — pęcherze wypukłe i denkowe, pb — płytki bazalna, s — septa, sz — szczelina gębowa, t — trabekule.

Szkielet jest zbudowany z węglanu wapnia, którego wytrącanie odbywa się w warstewce śluzu wydzielanego przez szkieletotwórczą ektoderbę. Węglan wapnia, w odmianie aragonitowej, ma postać igiełkowatych kryształów, łączących się we włókniste wielokryształy, ustawione prostopadle do szkieletotwórczej powierzchni ciała. Kryształy te ciągle przyrastają na swym wolnym końcu, w wyniku czego następuje ciągły wzrost trabekul lub pogrubianie innych części szkieletu (SORAUF 1993).

Proces wytrącania węglanu wapnia i wzrostu krystalitów, przebiegając zgodnie z prawami fizyki, podlega jednocześnie ścisłej kontroli genetycznej, co się odbija w uporządkowaniu budowy szkieletu na poziomie mikroskopowym, czyli na mikrostrukturze w sposób swoisty dla taksonów.

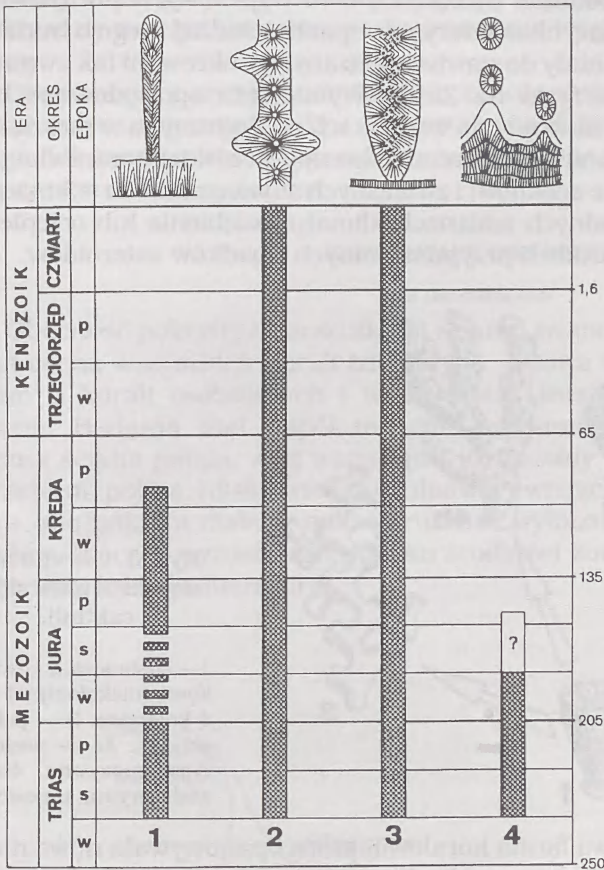
Charakterystyczna dla środowiska morskiego jednolitość czynników fizykochemicznych (ciśnienie hydrostatyczne, zasolenie, temperatura) sprzyjają daleko idącemu ujednoczeniu cech zewnętrznych, czyli zjawisku homeomorfii (greckie *homoiōs* — podobny, *morphe* — kształt) u koralu należących do różnych rodzin i podrzędów. Nawet zmienność morfologii wywołana zróżnicowaniem oświetlenia, podłoża, czy obecnością prądów ma podobny zakres u przedstawicieli różnych grup. Stąd cechy mikrostrukturalne, jako niezależne od czynników środowiska okazały się niezbędne przy klasyfikacji kopalnych koralu, gdyż tylko one pozwalają na ominięcie pułapki powszechnej homeomorfii. Pamiętać bowiem należy, że klasyfikacja taksonomiczna, która ma ukazywać wspólnotę i pokrewieństwo budowy, w przypadku wystąpienia homeomorfii może prowadzić do fałszywych wyników.

CHARAKTERYSTYKA NAJWCZEŚNIEJSZYCH SCLERACTINIA

Najwcześniejsze skleraktynie są znane z piętra anizyjskiego w środkowym triasie. Są one zróżnicowane pod względem mikrostruktury szkieletu, co przemawia za ich pochodzeniem polifiletycznym — z wielu linii rozwojowych (rys. 2). Analiza mitochondrialnego DNA, którą objęto wszystkie obecnie występujące podrzędy skleraktinii, dająca wgląd w pokrewieństwa, które sięgają etapów filogenezy parzydełkowców wcześniejszych od najstarszych znalezisk *Scleractinia*, potwierdza pogląd o polifiletycznym pochodzeniu tych organizmów (ROMANO i PALUMBI 1996). Tożsamość ich przodków zresztą nie została do dziś ustalona (paleozoiczne koralu czteropromienne?, organizmy bezszkieletowe, które uzyskały zdolność wytwarzania wapiennego szkieletu?).

Pierwsze skleraktynie można podzielić według cech mikrostrukturalnych na 4 grupy: (1) grupa pachytekalna, w której dominującym elementem szkieletu była wyjątkowo gruba ściana o włóknistej budowie; (2) grupa koralu o septach grubotrabekularnych; (3) grupa koralu o septach cienkotrabekularnych i (4) grupa koralu nietrabekularnych (RONIEWICZ i MORYCOWA 1996). Trzy z nich, to jest 1, 3 i 4 odpowiadają kolejno trzem podrzędom: *Pachytheclia*, *Caryophyllia* i *Stylophyllia*, gdy grupa 2 obejmuje przedstawicieli wielu rodzin i grup rodzajowych (*Actinastraeidae*, *Conosmiliidae*, *Pamiroseriidae* i inne), których przynależność do wyższych jednostek nie zawsze jest jasna.

Wśród najwcześniejszych koralu są reprezentowane wszystkie znane do dziś formy wzrostowe: (1) osobnicza; (2) wiązkowa (pseudokolonijna), w której wszystkie osobniki powstające przez pączkowanie zachowują łączność szkieletową, lecz tracą połączenia tkankowe; (3) kolonijna, w której osobniki powstałe przez wieloseryjne lub jednoseryjne pączkowanie z jednego macierzystego zachowują między sobą łączność tkankową (rys. 3; terminologia wg COATESA i JACKSONA 1985).



Rys. 2. Rozprzestrzenie stratygraficzne koralów należących do 4 wyjściowych grup mikrostrukturalnych:

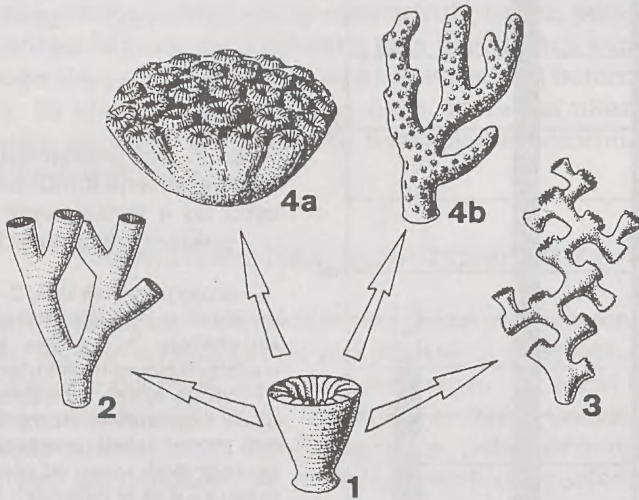
1— grupa pachytekalna, 2— grupa koralów o septach grubotrabeekularnych, 3— grupa koralów o septach cienkotrabeekularnych, 4— grupa koralów nietrabeekularnych. Objaśnienia: liczby z prawej strony tabeli przedstawiają wycinek skali czasu od początku triasu do dziś w milionach lat; p, s, w — epoki: późna, środkowa, wczesna.

OKRESY ROZKWITU I KRYZYSY W HISTORII SCLERACTINIA

Skleraktynie pojawiły się w około 5 mln lat po katastrofalnym załamaniu w rozwoju życia na Ziemi, jakie wydarzyło się między okresem permskim a triasowym, wyznaczającym granicę ery paleozoicznej i mezozoicznej. Kryzys ten wyraził się wymarciem większości permskich grup fauny morskiej i lądowej. Odnowa świata organicznego w triasie była oparta na ewolucji nielicznych grup, które przetrwały. Triasowe skleraktynie zastąpiły tak ważny element morskiej fauny bentosowej, jakim były przez większą część ery paleozoicznej koralce czteropromienne — rugozy.

Podczas ery mezozoicznej i kenozoicznej zarejestrowano kilka okresów intensywnego wzrostu różnicowania taksonomicznego i liczebności koralów: w późnym triasie, późnej jurze, wczesnej kredzie i ostatni, rozpoczęty w trzeciorzędzie, który trwa do dziś. Okresy te były rozdzielone kryzysami. Poza zmniejszeniem liczebności, kryzysy wyrażały się przede wszystkim spadkiem różnicowania taksonomicznego koralów. Wpłynęły one zasadniczo na dzisiejszy skład fauny koralowej

przez stopniową eliminację podczas mezozoiku dwu wyjściowych pni rozwojowych: tego o mikrostrukturalnej charakterystyce pachytekalnej i tego o budowie nietrabekularnej. Kryzysy należały do zjawisk związanych z okresami tak zwanych wielkich wymierań w historii życia na Ziemi. Wymierania spowodowane były złożonymi przyczynami, które zaważyły na warunkach ekologicznych w morzu i na lądzie. Brały one początek w przekształceniach skorupy ziemskiej (wędrowka płyt kontynentalnych, powstawanie oceanów) i związanych z tym zmianach w krążeniu prądów oceanicznych, w globalnych zmianach klimatu (oziębienia lub ocieplenia klimatu ziemskiego), czy w skutkach przypuszczalnych upadków asteroidów.



Rys. 3. Główne formy wzrostowe skleraktinii.

1 — osobnicza, 2 — wiazkowa (niekolonijna) i 3, 4 kolonijne: 3 — jednoseryjna, 4a — wieloseryjna masywna, 4b — wieloseryjna uniesiona.

Po każdym z kryzysów nowa fauna koralowa, która opanowywała nowe nisze czy też zajmowała nisze ekologiczne oswobodzone przez właśnie wymarłe gatunki, zaskakuje składem znacznie różniącym się od składu fauny poprzedniej. Przy tym obserwuje się, iż sukcesy rozwojowe różnych grup były niezależne od mikrostruktury septów. Nasuwa się zatem wniosek, że mikrostruktury septów nie miały charakteru przystosowawczego. Natomiast dużą wartość przystosowawczą miały zmiany pewnych cech anatomii, które są sygnalizowane przez budowę ściany oraz ornamentację powierzchni septalnych. Analizowanie tych zmian w obrębie poszczególnych grup mikrostrukturalnych pozwala na uchwycenie pewnych trendów ewolucyjnych u koralu i ich rozwoju w grupach taksonomicznych wysokiej rangi.

Termin trend jest tu rozumiany, podobnie jak w ewolucji innych grup organicznych, jako ukierunkowane zmiany ewolucyjne zachodzące w dużej skali czasu, wyrażające się w przekształceniach budowy obserwowanych równolegle w różnych grupach taksonomicznych (rodzinach, podrzędach).

KIERUNKI EWOLUCYJNE U SCLERACTINIA

Przy tworzeniu nowego schematu systematyki Scleractinia, paleontolodzy, T. W. VAUGHAN i J. W. WELLS (1943), zwrócili uwagę na wielokierunkowość

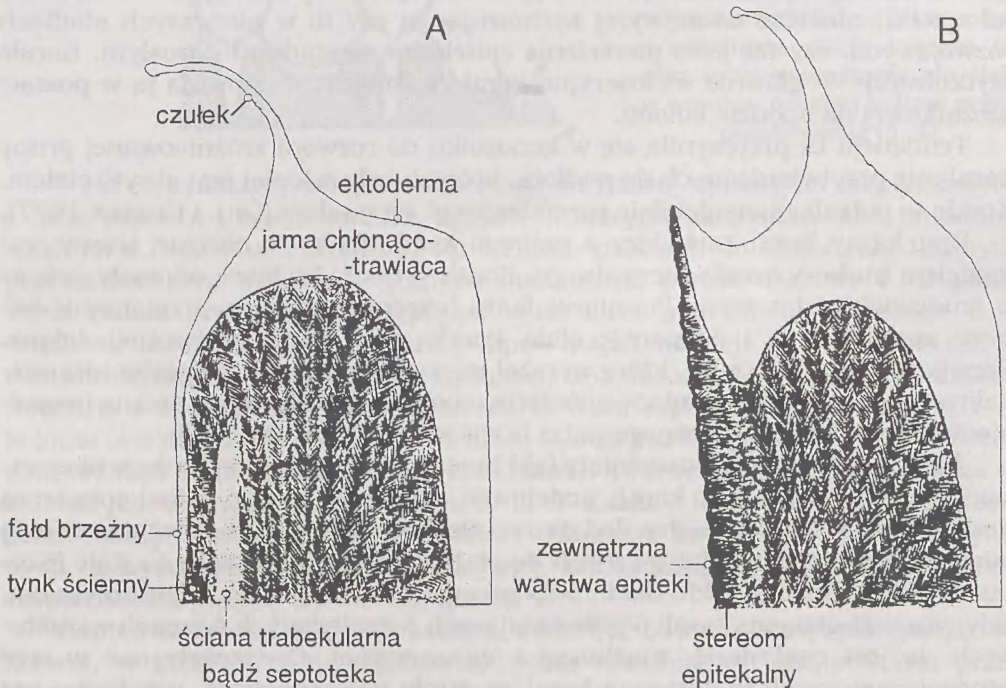
tendencji rozwojowych w ewolucji tej grupy organizmów. Stwierdzili oni zmiany, jakie zaszły z upływem czasu geologicznego w wyglądzie i budowie septów oraz ściany.

Obserwacje pozwalają stwierdzić, że ukierunkowane zmiany ewolucyjne koralu dotyczą anatomii polipa (wykształcenie fałdu brzeżnego; przekształcenia jamy chłonno-trawiącej), formy wzrostu (zróznicowanie; integracja) i sposobu rozprzestrzeniania gatunku.

ROZWÓJ FAŁDU BRZEŻNEGO

Era mezozoiczna

Obecność pokrytej zmarszczkami ściany, zwanej epiteką, jest charakterystyczną cechą wszystkich koralu triasowych. Ściana taka występuje przede wszystkim u koralu osobniczych i wiązkowych, lecz również na spodniej stronie kolonii. Badania nad współczesnymi koralami pokazują, iż epitekę tworzy boczna ściana polipa, a jej wzrost jest inicjowany w uchyłku tworzącym się na obrzeżeniu polipa, blisko wieńca czułek. Powierzchnia epiteki zawsze pozostaje naga, nie pokryta ciałem; mikrostruktura wykazuje promieniste ułożenie kryształów, których wzrost następuje ku środkowi koralita (rys. 4; STOLARSKI 1995 — tu wcześniejsza literatura).



Rys. 4. Schemat ukazujący stosunek polipa do szkieletu u koralu z rozwiniętym fałdem brzeżnym (A) i koralu epitekalnych (B). Według STOLARSKIEGO (1995).

Poczynając od środkowej jury ubywało koralu o nagiej, epitekalnej ścianie zarówno wśród koralu osobniczych, wiążkowych, jak i kolonijnych. Wyginęły koralu stylofylidowe, całkowicie epitekalne. U drobno- i grubotrabekularnych koralu epiteka, coraz częściej w szczytkowej postaci pierścieni, współtworzyła ścianę wraz z takimi elementami, jak trabekule ściennie, pęcherze zewnętrznościenne, czy peryferyczne brzożki septów. Zatem, gdy następowała przerwa w rozwoju epiteki, powierzchnia ścian musiała być w strefie przykielichowej zakryta zwiększającym się od strony kielicha fałdem ciała — tak zwanym fałdem brzożnym polipa.

W kredzie zmniejszała się grupa koralu z nagą ścianą epitekalną, zwłaszcza w środowiskach płytkowodnych. Wyginęły ostatnie koralu pachytekalne — o grubej ścianie typu epitekalnego. Natomiast przybывało rodzajów i rodzin koralu z rozwiniętym płatem brzożnym, zwłaszcza tych, które były związane ze środowiskiem głębokowodnym. Te koralu, żyjące w formie osobniczej lub w jednoseryjnych koloniach (rys. 3), powszechnie miały już w tym okresie rozwinięty fałd brzożny, a tylko rzadkie z nich dają przykłady trwale nagich ścian epitekalnych (STOLARSKI: obserwacje własne, 1996).

Era kenozoiczna

Ów kierunek rozwojowy polegający na dążeniu do całkowitego otoczenia szkieletu ciałem rozwija się w trzeciorzędzie i ma swoje apogeum dziś. Dziś koralu głębokowodne — osobnicze i jednoseryjne kolonijne — z paru wyjątkami są wolne od epiteki, niektóre co najwyżej zachowując ją czy to w pierwszych stadiach rozwojowych, czy też jako pierścienie epitekalne w stadium dorosłym. Koralu płytkowodne — głównie wieloseryjne koralu kolonijne, zachowują ją w postaci szczytkowej na spodzie kolonii.

Tendencja ta przyczyniła się w kenozoiku do rozwoju zróżnicowanej grupy koralu nie przytwierdzonych do podłoża, których cały szkielet jest okryty ciałem. Koralu te potrafią samodzielnie przemieszczać się po dnie (GILL i COATES 1977).

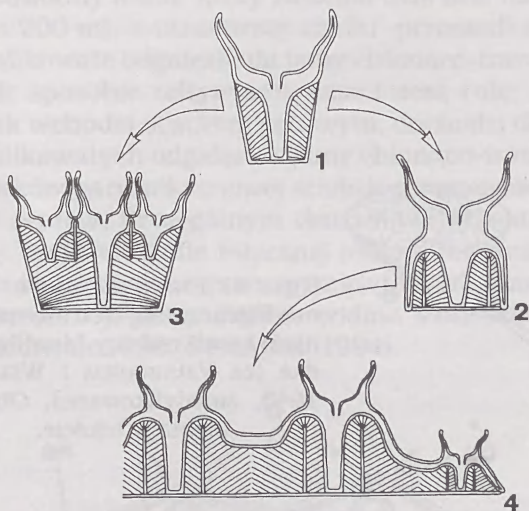
Epitekalny koral osobniczy z polipem zamkniętym w obrębie ściany jest modelem budowy koralu pierwotnego. Koralu o takiej budowie odniosły sukces w środowisku triasowym. Powstanie fałdu brzożnego oznacza przełamanie bariery anatomicznej i ekspansję ciała koralu poza obręb pierwotnej ściany. Rozwijaniu tego kierunku, który wyrażał się wzrostem liczby rodzajów nieepitekalnych, towarzyszyło eliminowanie form o polipie ograniczonym ścianą (zagadnienie ewolucji fałdu brzożnego patrz RONIEWICZ i STOLARSKI 1995).

Nowa część ciała — rozrośnięty fałd brzożny polipa spełnia funkcje okrywające szkielet, a u wielu koralu podejmuje całkowicie nową, szkieletotwórczą funkcję tworząc od zewnątrz dodatkowe złożone wapienne i umożliwiając rozwój nowych elementów morfologicznych do stabilizowania się koralu na dnie (STOLARSKI 1995). Rozrost fałdu dał impuls rozwojowy kariofiliom i dendrofiliom, jedynym dziś grupom koralu o przeważających prymitywnych formach wzrostowych, to jest osobniczej, wiążkowej i jednoseryjnej. Opanowały one w erze kenozoicznej wszelkie dostępne koralom strefy głębokościowe, różnicując się przy tym taksonomicznie. Dziś grupy te liczą ponad 100 rodzajów (ponad 600 gatunków) wobec około 90 rodzajów (około 500 gatunków) koralu rafowych.

ROZWÓJ KOLONIJNOŚCI

Tendencje zmian morfogenetycznych

Innym niż rozwój fałdu brzeżnego sposobem wyjścia ze stanu pierwotnego polipa było powiększenie powierzchni ciała przez wegetatywne powielanie osobników i tworzenie kolonii wieloseryjnych (rys. 5). Przyjmuje się, iż droga do budowy kolonii wiodła przez parę etapów pośrednich, które są ilustrowane przez serie morfogenetyczne, poczynając od niekolonijnych do kolonijnych form wzrostowych.



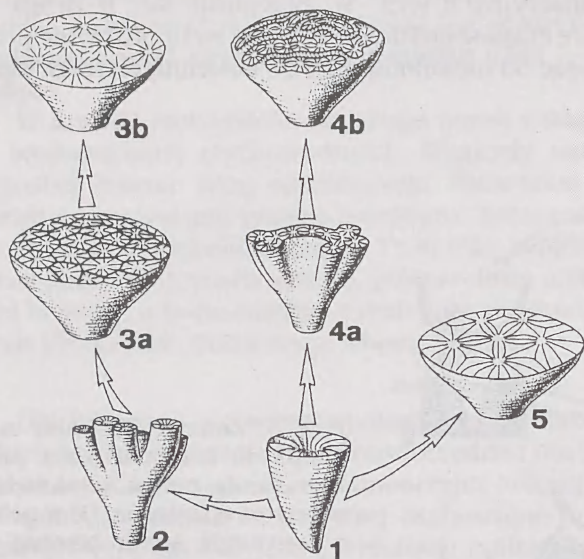
Rys. 5. Zmiana stosunku ciała polipa do szkieletu przez przekształcenie polipa zamkniętego w ścianie epitekalnej (1) w polipa z rozwiniętą strefą brzeżną (2) oraz przez rozrastanie się ciała w wyniku rozwoju kolonii przez pączkowanie (3, 4).

W obrębie niektórych rodzin obserwuje się rozwój wyraźnych serii złożonych z form wzrostu i typów kolonii, przedstawiających ukierunkowane tendencje rozwojowe (VAUGHAN i WELLS 1943) od form prostych do złożonych. Licznych przykładów serii morfogenetycznych dostarczają koralie triasowe i jurajskie. Wiele rodzin prezentuje następujące serie form (rys. 6): a) osobnicza 1 — wiążkowo-meandroidalna 4a (serie polipów mają tendencję do izolowania się) — meandroidalna 4b (serie polipów łączą się); b) osobnicza 1 — kolonia tamnasteroidalna z osobnikami, które łączą się ze sobą septami 5; c) osobnicza 1 — kolonia cerioidalna 3a (z koralitami, które są odseparowane ścianami) — kolonia astreoidalna 3b (bez ścian między koralitami). Inna seria to forma osobnicza — kolonia jednoseryjna (porównaj rys. 3: 1, 3). Każda z form jest reprezentowana przez rodzaj jedno- lub wielogatunkowy. Końcowe formy serii morfogenetycznych, z wyjątkiem kolonii jednoseryjnej, odznaczają się wysokim stopniem zespolenia osobników (rys. 6: 3b, 4b, 5).

Stopień scalenia, integracji kolonii, może być bowiem różny: poczynając od kolonii, w których polipy zachowały pełną niezależność anatomiczną przez kolonie złożone z osobników o indywidualnych dyskach oralnych z wieńcem czułków każdy, lecz o jamach gastralnych połączonych we wspólną przestrzeń, aż do kolonii o polipach zredukowanych do indywidualnych otworów gębowych rozmieszczonych wzdłuż wspólnego dysku wokółustnego, który jest obrzeżony

rzędem czułek (kolonia meandroidalna). Ten ostatni typ kolonii można uznać za wieloustnego osobnika.

W odróżnieniu od ery mezozoicznej, w erze kenozoicznej przejawy wielopostaciowej morfogenezy w obrębie rodzin są nieliczne i w porównaniu z tamtymi seriami bardzo niekompletne.



Rys. 6. Przykład kierunków morfogenetycznych u mezozoicznych koralu rodziny Montlivaltiidae (za VAUGHANEM i WELSEM 1943, zmodyfikowane). Objasnienia w tekście.

PRZEBUDOWA JAMY GASTRALNEJ

Tendencją rozwojową obserwowaną w różnych rodzinach koralu były próby anatomicznej przebudowy jamy chłono-trawiennej. Przemiany w kierunku rozczłonkowania jej na kanały powodowały odpowiednie zmiany w ukształtowaniu powierzchni septów. Znaczenie funkcjonalne niektórych przystosowań powstałych u koralu kopalnych odczytujemy z analogicznych rozwiązań u koralu współczesnych.

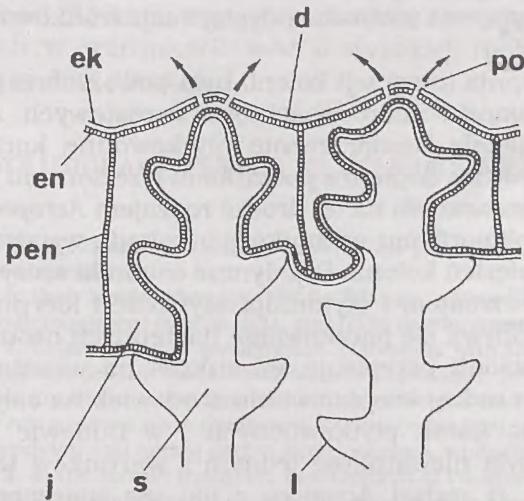
Era mezozoiczna

W triasie są powszechne grupy koralu w różnym stopniu wyrażające tendencje do tworzenia na bokach septów szerokich listewek o przebiegu prawie poziomym. Obserwuje się je powszechnie u koralu drobnotrabekularnych i grubotrabekularnych, u osobniczych i kolonijnych (np. w rodzinach *Astraeomorpha*, *Procycolitidae*, *Tropiastreidae*). Analogiczne utwory występują u jurajskich i kredowych koralu kilku rodzin o grubych trabekulach i silnie porowatych septach (podrząd *Microsolenina*; MORYCOWA i RONIEWICZ 1995, RONIEWICZ i MORYCOWA 1996 — tam literatura dotycząca zagadnień mikrostruktury i ukształtowania powierzchni septów).

Era kenozoiczna

Już we wczesnym trzeciorzędzie struktury listewkowe były rzadkością. Dziś listewki są znane u *Agariciidae*, rodziny koralu grubotrabekularnych, niespo-

krewnionej z wcześniej wymienionymi grupami. Korale te występują w głębszych częściach środowiska rafowego, niektóre gatunki schodzą poniżej 300 m głębokości. Funkcja struktur listewkowatych pozostawała dyskusyjna do momentu zbadania dzisiejszego koralu agaricidowego z rodzaju *Leptoseris*. U *Leptoseris fragilis* listewki znajdujące się w sytuacji analogicznej do tego, co obserwuje się u koralu mezozoicznych, służą do podtrzymywania kanalikowatych odgałęzień jamy chłono-trawiącej (rys. 7). Porowatość septów ułatwia komunikowanie kanałów między sobą. *Leptoseris fragilis* gatunek nawiązujący najbardziej postaćią kolonii i budową szkieletu do koralu mezozoicznych, jest to w zasadzie płytkowodny koral, który zasiedla dziś dna na znacznej głębokości (optymalnie około 200 m), a utraciwszy czułki przeszedł na filtracyjny sposób odżywiania. Kanalikowate odgałęzienia jamy chłono-trawiącej grają w tym nietypowym dla koralu sposobie odżywiania zasadniczą rolę: prąd wodny napędzany ruchem rzęsek wchodzi otworem gębowym, dochodzi do promieniście rozbiegających się kanalikowatych odgałęzień jamy chłono-trawiącej, a uchodzi z nich systemem otworków parumikronowej średnicy, rozmieszczonych w rzędach ponad grzbietami septów. Szczególnym dziedzictwem *Leptoseris fragilis* z jego pierwotnego trybu życia w strefie fotycznej jest zachowanie zooksantellowych symbiontów, które są oświetlane przez przekształcone komórki pigmentowe wzbudzone do luminescencji przez światło widma słonecznego o długości fali 380–400 nm (SCHLICHTER 1992, STOLARSKI 1994).



Rys. 7. *Leptoseris fragilis*. Schemat (za SCHLICHTEREM 1992, zmodyfikowany).

Przekrój podłużny przez fragment polipi i szkieletu, przedstawiający stosunki między odgałęzieniami jamy chłono-trawiącej a septami. Objasnienia: d — powierzchnia dysku wokółstunowego, ek — ektoderma, en — entoderma, j — odgałęzienia jamy chłono-trawiącej, l — przekrój listewek rozciągających się na bokach septów, p — pory w dysku wokółstunowym, s — septa. Strzałki pokazują kierunek wpływu wody przez otworki leżące nad grzbietami septów.

EWOLUCJA KLONU

Na rozwój kolonijności można spojrzeć z punktu widzenia ewolucji organizacji klonu. W perspektywie czasu geologicznego obserwuje się tu wyraźny postęp.

Parzydełkowce są to organizmy klonalne, czyli takie, u których osobniki powstałe drogą płciową, a więc dziedziczące pewną kombinację genów, mogą powielać się wegetatywnie (bezpłciowo), tworząc populacje jednostek o identycz-

nym genotypie. Ten sposób rozmnażania szybko powiększa liczbę osobników dorosłych i co ważne, pozwala ominąć stadia młodociane, w których wszystkie organizmy są najbardziej narażone na zniszczenie.

U *Scleractinia* obserwuje się powstałe wegetatywnie populacje dwóch typów. Pierwszy to populacje indywidualnych polipów, które powstają przez podział osobnika wyjściowego na potomne: podział poprzeczny, podłużny podział na kilka fragmentów i ich regenerację do postaci wyjściowej, czy wytwarzanie kompletnych osobników potomnych, które odrywają się od macierzystego. Drugi typ, to tworzenie populacji polipów, które pozostają ze sobą w łączności tkankowej, czyli kolonii.

Klony indywidualnych polipów są produkowane przez nieepitekalne koralie głębokowodnych lub eurybatycznych gatunków z rodzin turbinolidów i kariofyliidów, a w płytkich wodach — z rodziny fungidów (np. popularny rodzaj *Fungia*). Ów kierunek jest typowy dla kenozoiku. Obserwowany jest już w trzeciorzędzie, a dziś jego tendencja rozwojowa prowadzi do efektywnego rozprzestrzeniania niektórych gatunków i rodzajów (STOLARSKI 1992).

Klonowanie osobników pozostających w łączności tkankowej jest przede wszystkim charakterystyczne dla koralii płytkowodnych i prowadzi do powstania kolonii o różnej budowie. U głębokowodnych koralii jest to proces mało zaawansowany, dający kolonie jednoseryjne.

Kolonia jest formą organizacji klonu, która podlega ewolucji drogą integrowania się polipów. Od stopnia integracji zależy jak wielką kolonia rozporządza potencjałem rozrodczym, regeneracyjnym i zdolnością dystrybucji środków odżywczych wśród osobników.

Tendencja ku podwyższaniu stopnia integracji kolonii była powszechna już w triasie, co się objawiało w uderzającej różnorodności form wzrostowych. Ale najwyższy stopień integracji osiągnęły bezsprzecznie płytkowodne koralie o szkielecie porowatym, które pojawiły się dopiero z początkiem trzeciorzędu, to jest akroporidy z najbardziej zaawansowanym na tej drodze rodzajem *Acropora*. Wykazują one zaczątkową formę polimorfizmu osobników w kolonii: wyodrębnienie osobników na szczytach odgałęzień kolonii. Pojedyncze osobniki szczytowe odznaczają się nieprzerwanym wzrostem i stymulują szybkość i kierunek wzrostu gałązki, a na ich ścianie odbywa się pączkowanie następnych osobników kolonii. Wysokiej integracji kolonii przypisuje się sukces na wcześniej niespotykaną skalę, jaki odniósł ten rodzaj w opanowaniu środowisk na całym obszarze dzisiejszego występowania koralii płytkowodnych i w budowie raf koralowych. Symbioza z glonami była niewątpliwie jednym z warunków tego powodzenia. Jego miarą jest fakt, iż rodzaj *Acropora* z nic nie znaczącego w początkach trzeciorzędu przed 65 mln lat stał się od 20 mln lat rodzajem kosmopolitycznym, wysoko zróżnicowanym gatunkowo i dziś obejmuje około trzeciej części wszystkich gatunków rafowych.

KIERUNKI ROZWOJOWE A ŚRODOWISKO

Rozwój omówionych kierunków obserwowanych u koralii łączy się z rozwojem określonych typów środowisk morskich. W mezozoiku środowiska płytkowodne

były odmienne od dziś panujących, ze względu na powszechną sedymentację węglanową. Obserwacje wykazują, iż rozwój koralu odbywał się w środowiskach umiarkowanie płytkowodnych. Tam realizowały się wielokierunkowe tendencje morfogenetyczne, czy dokonywały się przekształcenia anatomiczne w jamie chłono-trawiącej. Rozwój koralu o porowatych septach w jurze i kredzie wczesnej ukazuje szybko rosnący szkielet w otoczeniu sedymentacji mulastej, w strefie wód spokojnych, bogatych w zawiesinę.

W kredzie późnej nastąpił rozdział środowisk koralowych na płytkowodne i głębokowodne, co spowodowało różny rozkład kierunków rozwojowych w tych strefach ekologicznych i zróżnicowanie na rodziny koralu płytkowodnych i głębokowodnych. Naczelna tendencja do okrywania szkieletu ciałem i powiększania powierzchni żywej, aktywnej umożliwiła przetrwanie i rozwój koralom obu stref głębokościowych dając ochronę w wodach płytkich przed zauważalnie wzrastającym w tej strefie niszczeniem nagich szkieletów przez organizmy borujące (bioerozja) i ułatwiając zasiedlenie den głębokich przez stworzenie adaptacji do podłoża oraz chroniąc szkielet przed korozją w agresywnej wodzie morskiej na głębokości niższej od lizokliny (tj. granicznej głębokości, poniżej której następuje nagły wzrost rozpuszczalności węglanów wskutek podwyższonej zawartości CO₂ w wodzie morskiej), która mieści się w granicach od 2500 do 5000 metrów. Osobnicze koralu głębokowodne i eurybatyczne rozwinęły zdolności do rozmnażania wegetatywnego, co umożliwia reprodukcję w sposób bardziej oszczędny niż drogą płciową. Natomiast koralu płytkowodne doskonaliły budowę i funkcje kolonii. Efektem tego jest wcześniej niespotykany rozwój litoralnych raf koralowych w warunkach wód o wysokiej ruchliwości, o dużej przezroczystości, skąpych w plankton.

EVOLUTIONARY TRENDS IN SCLERACTINIAN CORALS (ANTHOZOA, CNIDARIA)

Summary

Coral external epithelium (ectodermis) produces a skeleton of a complicated morphology and microstructure.

In their history (Anisian, Middle Triassic — Recent) Scleractinia show two evolutionary trends: (1) to development of edge zone, and (2) to development of coloniality:

1. Crises in coral development, coinciding with the so-called mass extinctions in the Earth history caused by global environmental changes, influenced their structural and taxonomical spectrum. Of the initial four main stocks differentiated on the basis of the skeleton microstructure, only two survived up to the Recent. These are the groups in which the edge zone developed, covering the skeleton and taking part in skeletogenesis, while the epithecate corals became extinct.

2. In the second trend, i.e. development of colonies, the corals with highly integrated colonies having a common gastro-vascular system appeared to be the most successful of all coral groups experimenting with development of coloniality. In Recent seas, the dominating is the colony model with polyps connected by their coelenteron and showing initial morphological and functional polymorphism. This model is represented by *Acropora*.

LITERATURA

- COATES A. G., JACKSON J. B. C., 1985. *Morphological themes in the evolution of clonal and aclonal marine invertebrates*. [W:] J. B. C. JACKSON, L. W. BUSS, R. E. COOK. *Biology and evolution of clonal organisms*. New Haven. 67–106.

- GILL G. A., COATES, A. G., 1977. *Mobility, growth patterns and substrate in some fossil and Recent corals*. *Lethaia*, 10, 119–134.
- ROMANO S., PALUMBI S. R., 1996. *Evolution of scleractinian corals inferred from molecular systematics*. *Science*, 271, 640–642.
- SORAUF J. E., 1993. *The coral skeleton: analogy and comparisons*, *Scleractinia, RUGOSA and TABULATA*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 164, 63–70.
- MORYCOWA E., RONIEWICZ E., 1995. *Microstructural disparity between Recent fungine and Mesozoic microsolenine scleractinians*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 40, 361–385.
- RONIEWICZ E., MORYCOWA E., 1996. *Mikrostrukturalne swiadectwo zmian w historii rozwoju Scleractinia*. *Geologos*, 1, 5–17.
- RONIEWICZ E., STOLARSKI J., 1995. *Epithecate scleractinians corals: burst and decline*. VII International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera. Abstracts, str. 78.
- SCHLICHTER D., 1992. *A perforated gastrovascular cavity in the symbiotic deep-water coral *Leptoseris fragilis*: a new strategy to optimize heterotrophic nutrition*. *Helgolaender Meeresuntersuchungen* 45, 423–443.
- STOLARSKI J., 1992. *Transverse division in a Miocene scleractinian coral*. *Acta Palaeontologica Polonica* 36, 413–426.
- STOLARSKI J., 1994. *Stoneczna symbioza*. *Wiedza i Życie*, 2, 46–49.
- STOLARSKI J., 1995. *Ontogenetic development of the thecal structures in caryophylline scleractinian corals*. *Acta Palaeontologica Polonica* 40, 19–44.
- VAUGHAN T. W., WELLS J. W., 1943. *Revision of the suborders, families, and genera of the Scleractinia*. Geological Society of America Special Papers, 44, 1–363.

WIESŁAW KRZEMIŃSKI, EWA KRZEMIŃSKA

Instytut Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN

Sławkowska 17, 31-016 Kraków

HISTORIA MUCHY

Jednym z najbardziej znanych i dokuczliwych owadów jest mucha domowa (*Musca domestica* L.). Owad ten znakomicie przystosował się do współżycia z człowiekiem, wykorzystując odpadki z jego kuchni i wraz z nim rozprzestrzenił się na całej kuli ziemskiej. Ten kosmopolityczny gatunek, osiągający 6–10 mm długości, jest zaliczany do muchówek z rodziny Muscidae, liczącej współcześnie około 4 000 opisanych gatunków, należących do ponad 100 rodzajów. Mucha domowa daje w ciągu roku kilka pokoleń, a jedna samica składa w ciągu swojego kilkutygodniowego życia około 600 jaj. Ta właśnie ogromna rozrodczość powoduje uciążliwość tego owada, który przenosząc liczne drobnoustroje przyczynia się do rozprzestrzeniania się wielu chorób.

Spróbujmy prześledzić historię tego owada, by poznać warunki, które umożliwiły mu tak wielki sukces ewolucyjny.

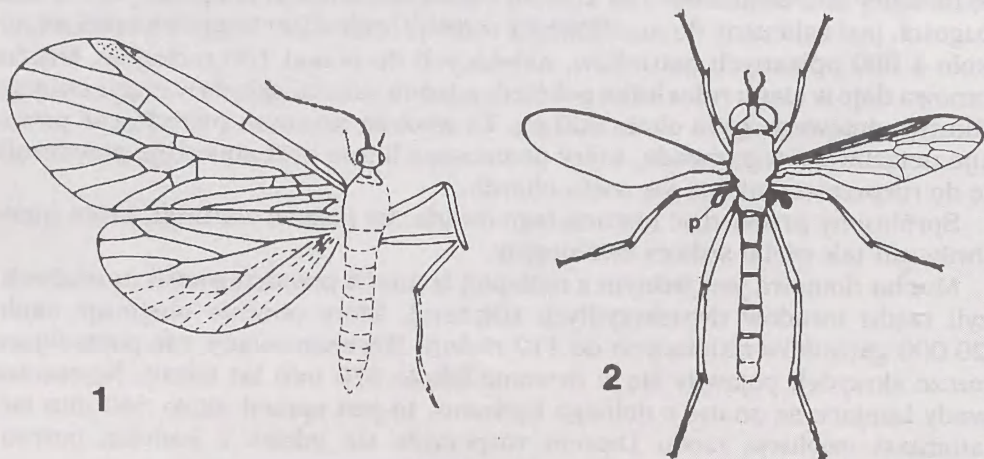
Mucha domowa jest jednym z najlepiej znanych przedstawicieli muchówek, czyli rzędu owadów dwuskrzydłych (Diptera), który obecnie obejmuje około 120 000 gatunków należących do 112 rodzin. Pierwsze owady, nie posiadające jeszcze skrzydeł, pojawiły się w dewonie (około 370 mln lat temu). Najstarsze owady latające są znane z dolnego karbonu, to jest sprzed około 340 mln lat. Natomiast ewolucja rzędu Diptera rozpoczęła się gdzieś z końcem permu, prawdopodobnie około 250 mln lat temu.

Muchówki wywodzą się z wojsiłek (Mecoptera) — owadów o dwu parach skrzydeł znanych od permu. Panuje zgodna opinia, że skrzydła muchówek są odpowiednikami przednich skrzydeł wojsiłkowatych; natomiast przezmianki są przekształconymi skrzydłami tylnymi (rys. 1, 2). Istniały wojsiłki o użytkowaniu częściowo zredukowanym, określanym jako „dipteroidalne” (rys. 4, 5; por. współczesną wojsiłkę z rys. 3) i uważa się, że z podobnych mogą się wywodzić muchówki (rys. 7 i dalsze).

ŹRÓDŁA INFORMACJI O WYMARŁYCH OWADACH

Paleoentomolog posiada dostęp do dwojakiego typu materiałów kopalnych. W większości są to odciski w skałach osadowych, przeważnie tylko fragmentów dorosłych muchówek, gdzie najlepiej zachowują się skrzydła. Są to bowiem struktury silnie schitynizowane i płaskie, czyli mało podatne na procesy gnilne

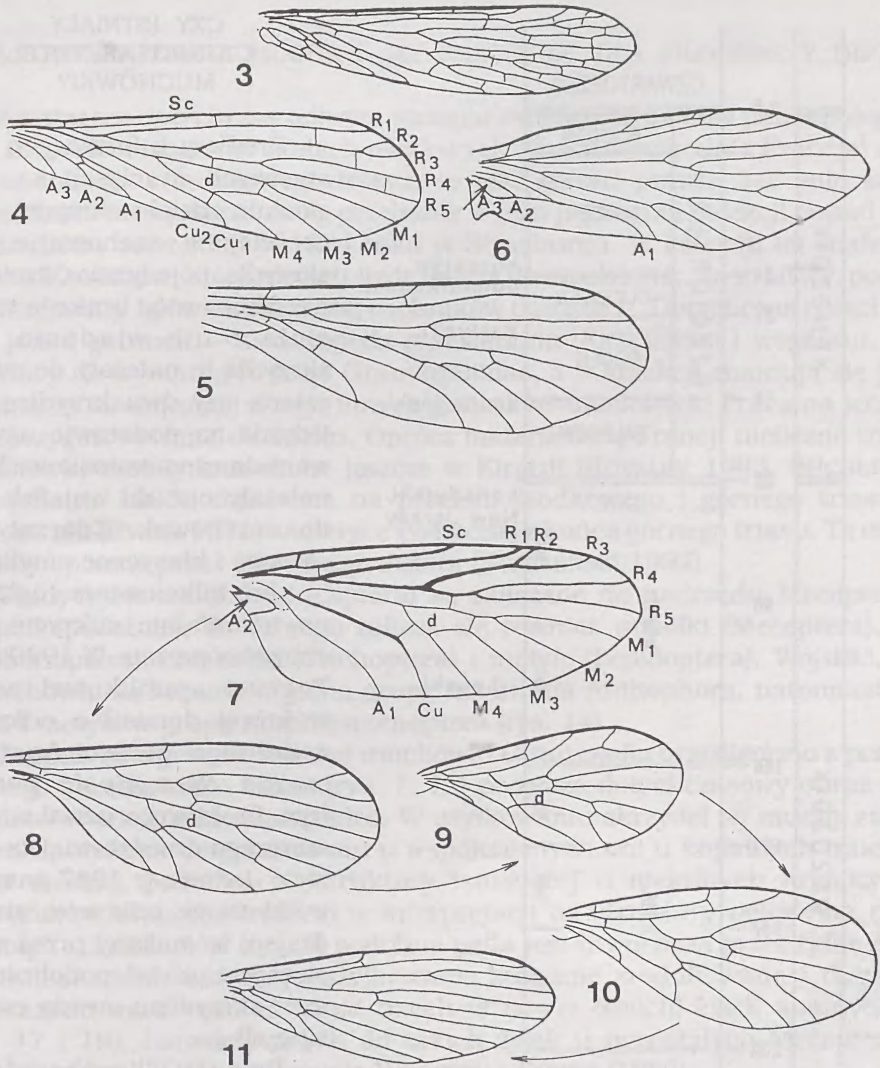
i zniekształcenia wskutek rosnącego nacisku wewnątrz tworzącej się skały. W takich odciskach skrzydeł zachowuje się nie tylko wzór użyłkowania, lecz nawet drobniutkie szczeciny pokrywające żyłki, widoczne tylko pod mikroskopem — zachowały się one na przykład u najstarszej znanej muchówki (wiek około 240 mln lat), co mieliśmy okazję oglądać. Użyłkowanie skrzydeł muchówek należy do cech konserwatywnych i odznacza się dużą stabilnością u poszczególnych grup tych owadów. Jednocześnie istnieje ogromna różnorodność wzorów użyłkowania, odpowiadająca różnorodności tej grupy owadów. Poszczególne wzory użyłkowania, dają się wyprowadzić poprzez porównanie jednych z drugimi i ułożyć w logiczny ciąg ewolucyjny (przykład: rys. 7–11). Skrzydła mają więc równie dużą wartość w badaniach kopalnych muchówek, jak zęby w badaniu kopalnych ssaków. Przy tym ogromnie ważne jest to, że użyłkowanie skrzydeł stanowi jedną z podstaw taksonomii również współczesnych muchówek. Dzięki temu muchówki kopalne i współczesne możemy ująć we wspólny system filogenetyczny.



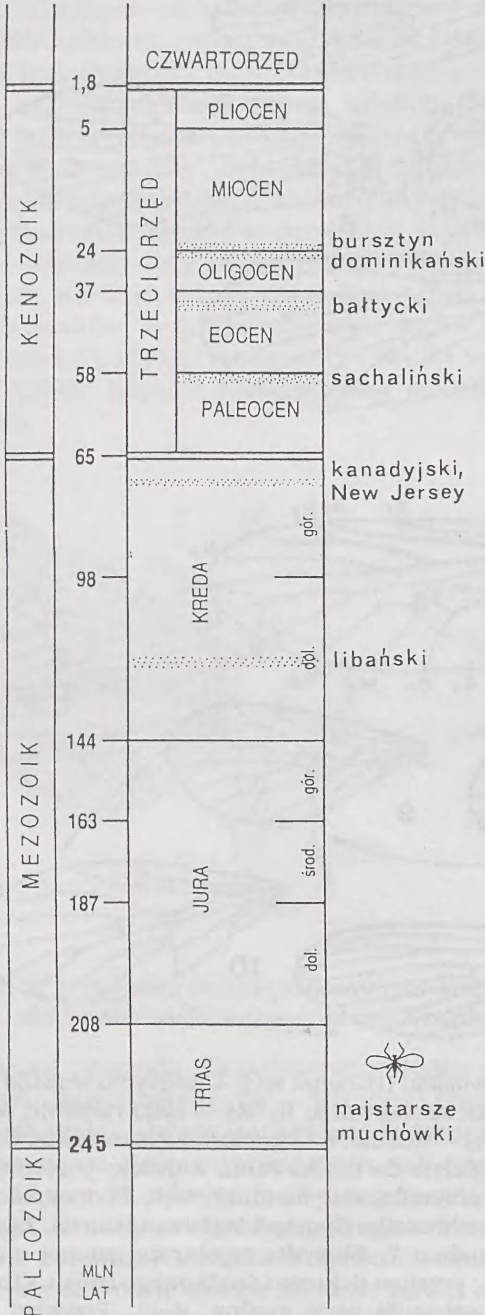
Rys. 1, 2. 1. Wojsiłka *Pseudopolycentropus latipennis* Mart. (ROHDENDORF 1957)
2. Muchówka współczesna (rodzina Xylophagidae); p — przezmianka.

Natomiast przyroda dla paleontologów okazała się niezmiernie szczodra dostarczając żywic kopalnych — drugiego typu materiałów kopalnych (jak np. bursztyn bałtycki). Owady zachowane w żywicach są naturalnymi preparatami trójwymiarowymi, pokazującymi nam, jak naprawdę wyglądały owady sprzed 120, 70, 40 czy 18 mln lat (liczby te odpowiadają kolejno wiekowi bursztynu libańskiego, kanadyjskiego, bałtyckiego i dominikańskiego; rys. 12). Niestety, dotychczas nie mamy owadów w żywicach starszych niż 120 mln lat (bursztyn libański), ale są znane żywice kopalne nawet z triasu! Są to jednak znaleziska bardzo rzadkie i jak dotychczas nie odkryto w nich inkluzji owadzich.

W sumie skamieniałości muchówek są stosunkowo liczne i stanowią przebogate i dalekie od wyczerpania źródło informacji. Opisano ponad 2000 gatunków kopalnych, zebranych ostatnio w obszernym katalogu (EVENHUIS 1994).



Rys. 3–11. 3. Skrzydło współczesnej wojsilki (*Panorpa* sp.). 4. Skrzydło wojsilki z triasu; *Robinjohnia tillyardi* Mart.; Sc — żyłka subkostalna; R₁–R₅ — żyłki radialne, M₁–M₄ — medialne, Cu₁, Cu₂ — kubitalne, A₁–A₃ — analne; d — komórka dyskoidalna. Użytkowanie skrzydeł muchówek jest homologiczne do użytkowania wojsilek; porównaj rys. 7. 5. Skrzydło wojsilki podejrzewanej o przynależność do muchówek: *Permotipula patricia* Till.; perm. 6. Skrzydło współczesnego chrząszcza *Ryacophila dorsalis* Curtis. Zaznaczono żyłki A₁–A₃ oraz strzałką — pętlę analną. 7. Skrzydło najstarszej znanej muchówki: *Grauwogelia arzvilleriana* Krzem. et al.; przełom dolnego i środkowego triasu. Oznaczenia żyłek jak na rysunku 4. Strzałka wskazuje pętlę analną. 8–11. Przykład ewolucji użytkowania w obrębie Diarchineura. Dolnojurajskie muchówki z rodzin: Tanyderidae (8) wykazują podobieństwo do kopalnych (9, 10) i współczesnych (11) Psychodidae. 8. *Nannotanyderus krzeminskii* Ans.; 9. *Tanypsycha connexa* Ans.; 10. *Liassopsychodina pommerana* Ans.; 11. *Bruchomyia fusca*.



12

CZY ISTNIAŁY CZTEROSKRZYDŁE MUCHÓWKI?

Źródłem informacji o najstarszych muchach są więc głównie odciski skrzydeł. Najczęściej są zachowane jako skrzydła pojedyncze, izolowane. Skoro więc brakuje reszty ciała i nie wiadomo, czy skrzydła te należały do owada cztero- czy dwuskrzydłego, to jedynie na podstawie użytkowania można wnioskować, czy należały one do wojsiłek, czy do muchówek. Zdarzały się również i klasyczne omyłki.

Już kilkakrotnie ogłaszano triumfalnie odkrycie muchówek z permu. W 1929 roku TILLYARD opublikował pracę, w której donosił o odkryciu owada *Permotipula patricia* (rys. 5), którego uznał za najstarszego przedstawiciela Diptera. Jednak w 1937 sam odwołał swoje odkrycie, stwierdzając, że opisany przez niego okaz jest prawdopodobnie tylnym skrzydłem owada czteroskrzydłego.

RIEK (1977) próbował włączyć do Diptera opisane przez siebie czteroskrzydłe owady z Australii, ale koncepcja ta została generalnie odrzucona i uważa się, że owady te, jak i *Permotipula patricia*, należą do wymarłych rodzin wojsiłek. Istniejące kopalne dowody wskazały na bliskie pokrewieństwo pomiędzy wojsiłkami i muchówkami.

Rys. 12. Skala geologiczna z zaznaczeniem wieku żywej kopalnych z inkluzjami owadów.

NAJSTARSZA ZNANA MUCHA I JEJ ZNACZENIE DLA FILOGENEZY DIPTERA

Najstarsze dotychczas odkryte szczątki muchówek znalazł paleontolog amator, Louis Grauvogel, w skałach osadowych Alzacji (wschodnia Francja) z przełomu dolnego i środkowego triasu, to jest sprzed prawie 240 mln lat. Nie docenione i nie opisane okazy przeleżały w jego prywatnej kolekcji ponad 50 lat. Zetknęliśmy się z nimi w 1994 roku w Strasburgu. W kolekcji tej znaleźliśmy ponad 50 okazów, które niewątpliwie należą do muchówek. Są to larwy, poczwarki i fragmenty (głównie skrzydła) osobników dorosłych. Dotychczas został opisany jeden gatunek — *Grauvogelia arzvilleriana* (KRZEMIŃSKI i współaut. 1994) należący do wymarłej rodziny Grauvogeliidae, a w kolekcji znajdują się jeszcze fragmenty co najmniej trzech innych gatunków muchówek. Praca na ich temat jest przygotowywana do druku. Oprócz materiałów z Francji nieliczne triasowe muchówki zostały znalezione jeszcze w Kirgizji (KOVALEV 1983, SHCHERBAKOV i współaut. 1995), datowane na przełom środkowego i górnego triasu oraz w Australii (EVANS 1971) i Ameryce Północnej z końca górnego triasu. Te ostatnie zostały opisane przez pierwszego autora (KRZEMIŃSKI 1992).

Tradycyjnie muchówki (Diptera) są zaliczane do nadrzędu Mecopteroidea (wojsiłkopodobne), do którego zalicza się również wojsiłki (Mecoptera), pchły (Siphonaptera), chruściki (Trichoptera) i motyle (Lepidoptera). Wojsiłki, pchły i muchówki są łączone w jedną grupę tak zwaną Antliophora, natomiast chruściki i motyle w grupę Amphiesmenoptera (rys. 14).

Jednak odkrycie najstarszej muchówki *Grauvogelia arzvilleriana* z przełomu dolnego i środkowego triasu (rys. 7, 12) podważa dotychczasowy obraz pokrewieństw w obrębie Mecopteroidea. W użytkowaniu skrzydeł tej muchy znajduje się niespotykana dotychczas ani u współczesnych ani u kopalnych muchówek pętla analna, podobna do struktury istniejącej u niektórych prymitywnych chruścików i motyli. Problem w interpretacji tej struktury polega na tym, że u motyli i chruścików (rys. 6) podobna pętla jest utworzona przez żyłkę A₂ i A₃; natomiast muchówki mają użytkowanie znacznie zredukowane i dotychczas podważano możliwość istnienia trzech (a nawet dwóch) żyłek analnych (por. rys. 17 i 19), homologicznych do takich żyłek u pozostałych Mecopteroidea. Problem ten obszernie omawiają WOOTTON i ENNOS (1989).

Istnienie muchówki o takim użytkowaniu zmusza do ponownego rozpatrzenia stosunków filogenetycznych Mecopteroidea; okazuje się bowiem, że Diptera mogą być bliższe chruścikom i motyloom niż się dotychczas przyjmowało.

DRZEWO RODOWE MUCHÓWEK Z UWZGLĘDNIENIEM MATERIAŁÓW KOPALNYCH

Materiały triasowe wskazują na bardzo szybką radiację muchówek w tym okresie i wyraźne wyodrębnianie się czterech linii ewolucyjnych Diptera, to jest podrzędów: Diarchineura, Neoneura, Polyneura i Oligoneura (rys. 15; KRZEMIŃSKI 1992). Trzy pierwsze i część czwartego obejmują obecnie muchówki należące do tak zwanej grupy Nematocera — muchówek o długich czułkach i wielu

cechach prymitywnych u osobników dorosłych i larw. Natomiast *Oligoneura* skupiają ponadto grupę muchówek zwaną *Brachycera* — o krótkich czułkach, obecnie panująca (to do tej grupy należy mucha domowa, muszka owocowa i wiele znanych, mniej lub więcej dokuczliwych much).

HISTORYCZNY ROZWÓJ GRUP MUCHÓWEK

TRIAS

Trias, który rozpoczął się około 245 mln lat temu, trwał około 37 mln lat. Pod koniec permu wszystkie kontynenty tworzyły jeszcze jeden superkontynent Pangea, który na początku triasu zaczął się rozdzielać na dwa subkontynenty północny — Laurasia i południowy — Gondwana (rys. 13). W tym burzliwym etapie ewolucji Ziemi rozpoczęła się również fantastyczna kariera muchówek.



13

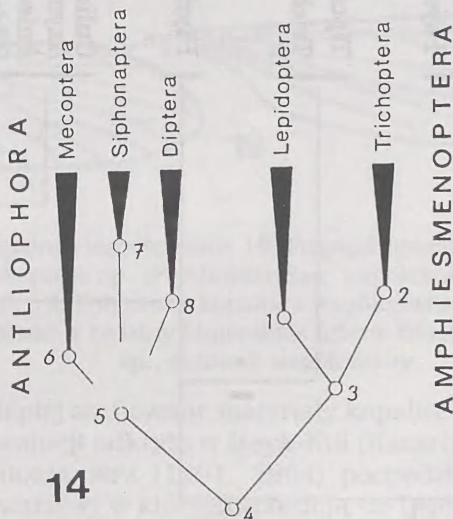
Rys. 13. Układ kontynentów w dolnym triasie.

Przez cały trias liczniejsze i bardziej urozmaicone niż w okresach późniejszych są muchówki z najprymitywniejszego podrzędu *Diarchineura* charakteryzujące się bardzo pierwotnym, pełnym (czyli niezredukowanym) użytkowaniem skrzydeł, to jest pięcioma żyłkami radialnymi dochodzącymi do brzegu skrzydła, zamkniętą komórką dyskooidalną, czterema żyłkami medialnymi oraz bardzo krótką żyłką A_2 , tworzącą u *Grauvogeliidae* charakterystyczną pętlę analną (rys. 7–11). Do tej linii ewolucyjnej obecnie zaliczamy kopalne rodziny: *Grauvogeliidae* (przełom dolnego i środkowego triasu), *Nadipteridae* (przełom środkowego i górnego triasu i dolna jura) oraz *Hennigmatidae* (przełom środkowego i górnego triasu do dolnej kredy). Wśród muchówek współczesnych należą tu *Tanyderidae* — głównie tropikalne muchówki (jedynie 6 gatunków holarktycznych) i *Psychodidae* (znane już od dolnej jury; ANSORGE 1994). Ponadto w materiałach kopalnych z triasu Francji znajduje się jeszcze jeden okaz o użytkowaniu zbliżonym do *Tanyderidae*, lecz reprezentujący dotychczas nie znaną kopalną rodzinę (praca przygotowywana do druku).

Użytkowanie muchówek podrzędu *Neoneura* charakteryzuje się redukcją żyłki R_2 , która występuje jako mała żyłka poprzeczna (rys. 16). W triasie podrząd ten jest reprezentowany przez rodzinę *Eoptychopteridae* (rys. 16, 17), a konkret-

nie przez jedyny, bardzo niekompletny okaz z górnego triasu Ameryki Północnej. Rodzina ta przeżyła swój rozkwit w jurze; wymarła zaś całkowicie w dolnej kredzie. Do *Neoneura* zaliczamy również kopalną rodzinę *Ansorgidae* ze środkowej jury (KRZEMIŃSKI i LUKASCHEVITCH 1993) oraz współczesne *Ptychopteridae*.

Podrząd *Polyneura* skupia muchówki o wyjątkowo długiej żyłce A_2 ; R_2 występuje, podobnie jak w *Neoneura*, w postaci spionizowanej żyłki (rys. 18, 19). Należą tu: kopalna rodzina *Vladipteridae* z przełomu środkowego i górnego triasu Kirgizji oraz współczesne: *Trichoceridae* (znane już od dolnej jury), *Limoniidae* (rys. 18, 19; według naszych nie publikowanych danych obecne już z przełomu dolnego i środkowego triasu Francji), *Pediciidae* i *Tipulidae* (od środkowej kredy) oraz *Cylindrotomidae* (znane dopiero z trzeciorzędu).

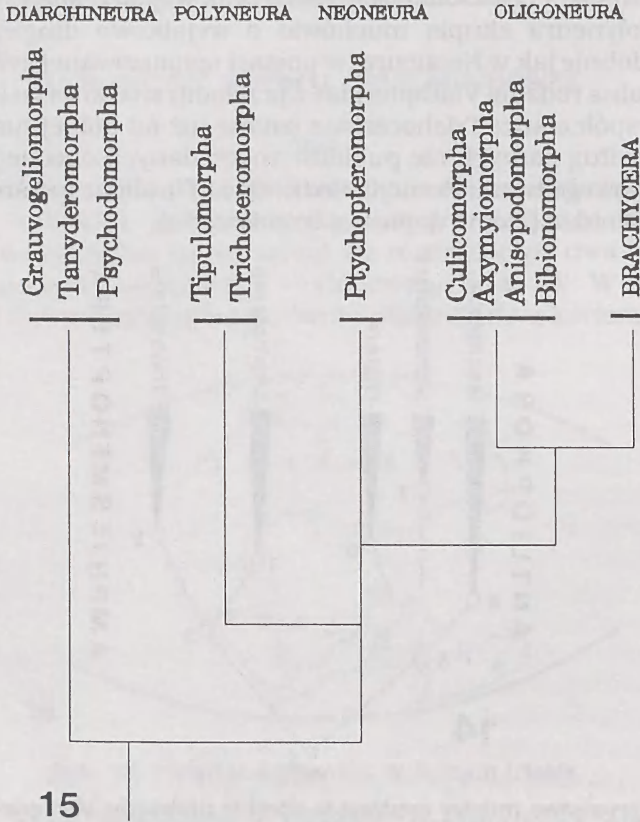


Rys. 14. Pokrewieństwa między rzędami w obrębie nadrzędu Mecopteroidea (HENNIG 1981)

Do podrzędu *Oligoneura* należą wszystkie pozostałe rodziny kopalnych i współczesnych muchówek łącznie z *Diptera Brachycera* (o krótkich czułkach). Wszystkie *Oligoneura* charakteryzują się całkowitym zanikiem żyłki R_2 (rys. 20–23) i postępującą redukcją żyłek radialnych i medialnych (rys. 21 i 23). Podrząd ten jest w triasie jeszcze stosunkowo słabo reprezentowany. Z *Diptera Nematocera* (muchówek o długich czułkach) dotychczas opisano rodzinę *Procramptonomyiidae* (rys. 20; KRZEMIŃSKI 1992), *Crosaphididae* z górnego triasu Australii (rys. 21; KOVALEV 1983) i *Protorhyphidae* (SHCHERBAKOV i współaut. 1995). Natomiast z grupy *Brachycera* KRZEMIŃSKI (1992) opisał z górnego triasu Ameryki Północnej rodzinę *Alinkidae*, która posiada bardzo długą żyłkę R_{4+5} , nie występującą ani u współczesnych ani u kopalnych *Nematocera* i jest charakterystyczna wyłącznie dla *Brachycera*. Niewątpliwie rodzina ta stoi wyraźnie na granicy pomiędzy *Diptera Nematocera* a *Diptera Brachycera*.

Podrząd *Oligoneura* w okresie górnego triasu i dolnej jury charakteryzuje gwałtowna radiacja muchówek z długimi czułkami (*Diptera Nematocera*), nato-

miast muchówki z krótkimi czułkami (Diptera Brachycera) są bardzo nieliczne, a ich ewolucyjna ekspansja rozpoczyna się dopiero w środkowej jurze.

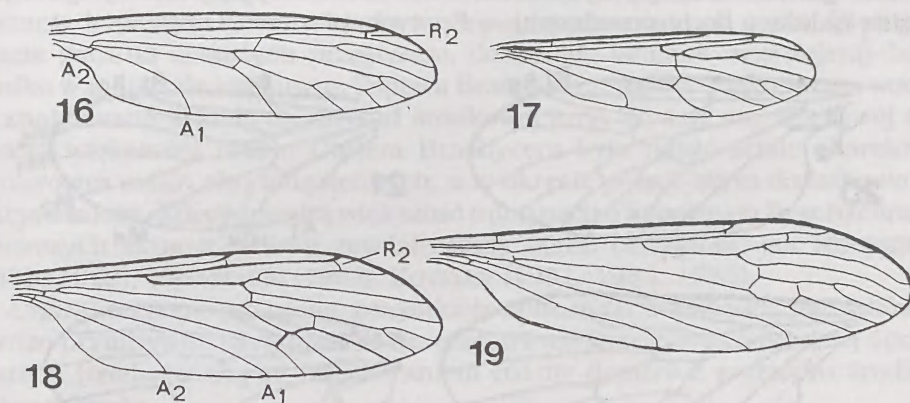


Rys. 15. Drzewo filogenetyczne muchówek utworzone na podstawie użytkowania muchówek kopalnych i współczesnych (KRZEMIŃSKI 1992, uproszczone).

JURA

Okres ten, trwający około 63 mln lat, zaznacza się w materiałach kopalnych wzrastającą ilością szczątków muchówek w stosunku do pozostałych grup owadów. Na wielu stanowiskach muchówki stają się dominującą fauną, co świadczy o gwałtownie wzrastającej liczebności tych owadów w ówczesnym środowisku. Swój sukces ewolucyjny w tym okresie prawdopodobnie zawdzięczają muchówki opanowaniu środowisk wodnych i wodno-błotnych przez ich stadia larwalne. Widać ogromną plastyczność morfologiczną i adaptacyjną do nowych nisz ekologicznych i nowych źródeł pokarmu. Ciągłe usprawnianie lotu, widoczne w materiale kopalnym przez kolejne modyfikacje użytkowania skrzydeł, umożliwiło im szybkie opanowanie dużych obszarów, które być może przyczyniło się do wymierania niektórych linii Mecoptera, wypartych przez muchówki, które zajmowały ich nisze ekologiczne. Bogaty materiał kopalny z wielu dobrze dato-

wanych stanowisk pozwala coraz dokładniej opisać kolejne etapy ewolucji muchówek wyrażone w kolejnych modyfikacjach morfologicznych, dzięki którym owady te uzyskały tak ogromny sukces ewolucyjny, jaki możemy obserwować współcześnie.



Rys. 16–19. *Neoneura* kopalne i współczesne: 16. *Proptychoptera* sp. (Eoptychopteridae; środkowa jura); 17. *Ptychoptera* sp. (Ptychopteridae; współczesna). Strzałka wskazuje zredukowaną żyłkę R₂. 18, 19. *Polyneura* kopalne i współczesne: 18. *Architipula youngi* Krzem., najstarsza muchówka z rodziny Limoniidae (górný trias); 19. *Pseudolimnophila* sp., gatunek współczesny.

Najliczniejsze i najlepiej zachowane materiały kopalne dotyczące muchówek z pierwszych etapów ewolucji odkryto w Issyk-Kul (Kazachstan) w Azji Centralnej, które według ROHDENDORFA (1961, 1964) pochodziły z górnego triasu. Jednak okazało się, że warstwy, w których znajdują się Diptera, są nieco młodsze i są określone na dolną jurę, (prawdopodobnie synemur). Znalezione tam okazy przez długi czas były najstarszymi znanymi dowodami na istnienie prawdziwych Diptera w odległych epokach geologicznych.

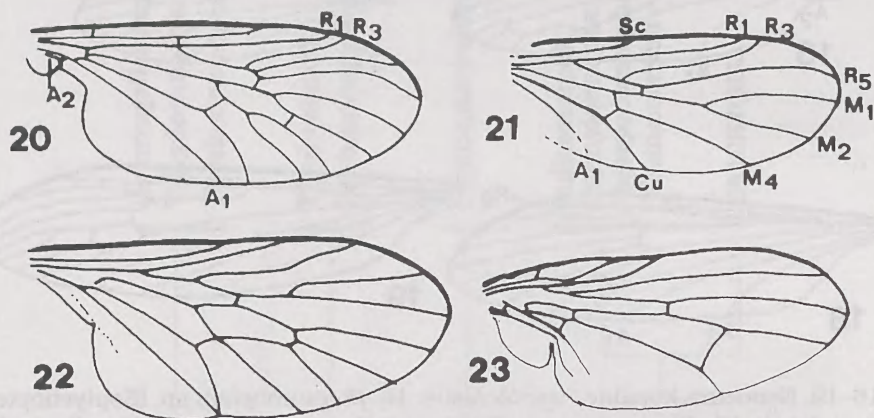
Nieco młodszą faunę muchówek z dolnej jury znaleziono w Niemczech (Dobbertin, Braunschweig, Grimmen — okres toark), natomiast w Anglii znaleziono nieliczne okazy w Dorset i Forhampton (okres synemur) oraz Dumbleton (toark). Poznano również kilka stanowisk w Azji, lecz nie są one tak dokładnie datowane, jak stanowiska z Niemiec i Anglii.

W dolnej jurze zdecydowanie dominują Diptera Nematocera, tworzące wówczas bogate zespoły. Natomiast Diptera Brachycera są nadal znane jedynie z bardzo nielicznych okazów.

W podrzędzie Diarchineura przeważają Tanyderidae. Najstarsze Psychodidae opisał ANSORGE (1994) z dolnej jury. Charakteryzują się użyłkowaniem jeszcze pierwotniejszym niż współczesne Bruchomyiinae (obecnie najprymitywniejsza podrodzina Psychodidae) i bardzo podobnym do użyłkowania małych Tanyderidae z rodzaju *Nannotanyderus*. Na tej podstawie można bez trudu prześledzić przejście pomiędzy Tanyderidae (rys. 8) a Psychodidae (rys. 9–11); udało się więc znaleźć bezpośrednie dowody na bliskie pokrewieństwo tych dwu rodzin. Jest to dowód nieoczekiwany przez badaczy opracowujących wyłącznie

muchówki współczesne: zaawansowane morfologicznie Psychodidae nie przypominają bowiem prymitywnych Tanyderidae; różnią się też stadiami larwalnymi.

Podrząd Neoneura nie był w historii rozwoju muchówek bogato reprezentowany, tym niemniej prawdopodobnie w niektórych środowiskach wilgotnych niektóre gatunki musiały być bardzo liczne. Z dolnej jury znany tylko jedną rodzinę należącą do tego podrzędu — Eoptychopteridae.



Rys. 20–23. Oligoneura kopalne i współczesne: 20. *Yala argentata* Krzem. (Procramp-tonomyiidae; górny trias); 21. *Crosaphis anomala* EVANS (Crosaphididae; górny trias); 22. *Palaeobrachyceron willmanni* Ans. (Brachycera, Rhagionidae; dolna jura Niemiec); 23. *Fannia* sp., współczesne Muscidae.

Podrząd Polyneura był reprezentowany w dolnej jurze przez rodziny Trichoceridae i Limoniidae. O ile Trichoceridae są znajdowane sporadycznie, to liczne gatunki Limoniidae występują masowo w większości stanowisk (HANDLIRSCH 1906–1908, 1937–1939, BODE 1953, KALUGINA i KOVALEV 1985, 1986, KRZEMIŃSKI i KOVALEV 1988, KRZEMIŃSKI i ZESSIN 1990). Obie rodziny są reprezentowane wyłącznie przez wymarłe rodzaje, wyraźnie różniące się użytkowaniem od współczesnych.

Już w dolnej jurze liczne stają się muchówki z podrzędu Oligoneura. Radiację tej grupy stwierdza się w materiale kopalnym na podstawie okazów reprezentujących nowe rodziny: Protorhyphidae, Anisopodidae, Heterorhyphidae, Protopleciidae, Pleciomimidae, Eoditomyidae, Eomycetophilidae, Pleciofungivoridae, Procramp-tonomyiidae, Chaoboridae, Rhaetomyidae i Chironomidae. Nieco później pojawiają się między innymi Siberhyphidae, Perissomatidae, Canthyloscelidae. Wiele z tych rodzin przetrwało do chwili obecnej, odgrywając nadal istotną rolę we współczesnych biotopach.

W dolnej jurze bezwzględna dominacja Nematocera jest nadal wyraźnie widoczna. Z tego okresu poznano również nieliczne okazy Brachycera z wymarłych rodzin Oligophrynidae z Anglii (Dorset) i Azji (Issyk-Kul) oraz Protobrachyceridae i Rhagionidae z Niemiec.

W środkowej jurze następuje dalsze różnicowanie się muchówek Brachycera. Pojawiają się trzy nowe rodziny: Vermileonidae, Mythicomyiidae, Rhagionempididae. Wszystkie rodziny, oprócz wymarłej Oligophrynidae i Rhagionempididae

znanej jedynie ze środkowej i górnej jury, występują do chwili obecnej, a Rhagionidae stanowią istotny składnik współczesnej fauny Diptera.

Z Diptera Brachycera przeważnie są znajdowane nieliczne okazy, co może wynikać z tego powodu, że większość rodzin nie była bezpośrednio związana ze środowiskiem wodnym i w związku z tym miały mniejszą szansę zachować się w stanie kopalnym niż muchówki występujące masowo nad wodą. Dlatego tak zwane gatunki otwartych przestrzeni, doskonale latające, znajdujemy bardzo rzadko w materiale kopalnym. Diptera Brachycera, nawet te związane z wodami, są znajdowane liczniej dopiero od środkowej jury. Wydaje się, że rozwój i ekspansja większości rodzin Diptera Brachycera była dosyć ściśle skorelowana z rozwojem roślin okrytonasiennych, a w okresie późniejszym dodatkowo z radiacją ssaków. Zdecydowaną większość informacji o kopalnych Brachycera z ich pierwszych etapów radiacji zawdzięczamy takim badaczom, jak ROHDENDORF (1938, 1962), USSATCHEV (1968), KOVALEV (1981, 1982, 1985).

Charakterystyczną cechą wszystkich opisanych kopalnych gatunków jest bardzo prymitywne użyłkowanie. Przedstawiciele Brachycera z bardziej apomorficznym (zredukowanym) użyłkowaniem znamy dopiero z przełomu środkowej i górnej kredy.

Podsumowując, w okresie jurajskim niewątpliwie nastąpiło znaczne zróżnicowanie fauny Diptera i kopalne materiały pokazują ogromne możliwości adaptacyjne tych owadów, przejawiające się bardzo szybkimi zmianami morfologicznymi. Podrząd Oligoneura ukazuje swoje ewolucyjne możliwości zarówno w grupie Nematocera, jak i Brachycera. Te ostatnie są reprezentowane w jurze jedynie przez prymitywne rodziny zaliczane do grupy Asilomorpha (KOVALEV 1987), natomiast całkowicie brak jeszcze dowodów na obecność w jurze jakichkolwiek muchówek Brachycera z grupy Cyclorrapha.

KREDA

Kreda trwająca ponad 80 mln lat, rozpoczęła się około 145,6 mln lat temu i tradycyjnie jest dzielona na dolną i górną kredę. W ewolucji muchówek granica pomiędzy jurą a kredą jest bardzo rozmyta. W dolnej kredzie istnieje jeszcze bogata fauna triasowo-jurajska, ale jest to już wyraźnie jej okres schyłkowy. Fauna ta zaczyna wymierać a jednocześnie pojawiają się nowe rodziny i rodzaje, które będą dominować w trzeciorzędzie i czwartorzędzie aż do chwili obecnej.

Wielkie wymieranie Diptera nastąpiło na przełomie dolnej i górnej kredy, to jest około 90 mln lat temu. Niestety, z tego okresu, jak i z górnej kredy mamy bardzo niewiele stanowisk i informacji. Jedynie można z całą pewnością stwierdzić, że w górnej kredzie występowała już fauna Diptera bardzo podobna do fauny współczesnej zarówno na poziomie rodzin, jak i rodzajów. Wielki kryzys z Diarchineura przetrwały Tanyderidae i Psychodidae. Zwłaszcza ta ostatnia rodzina stawała się coraz liczniejsza w gatunki i rodzaje.

W podrzędzie Neoneura wymarły bardzo charakterystyczne dla okresu jurajskiego i dolnej kredy Eoptychopteridae, a przetrwały jedynie Ptychopteridae.

W podrzędzie Polyneura nieustannie dominują Limoniidae, lecz nie ma już typowych dla okresu triasowo-jurajskiego podrodzin Architipulinae i Eotipulinae. Pojawiają się współczesne Hexatomiinae, Limoniinae i Eriopterinae. Brak

z górnej kredy materiałów dotyczących Trichoceridae, prawdopodobnie wymarła większość rodzajów znanych z jury i dolnej kredy. Z początku górnej kredy znane są pierwsze Tipulidae.

Spośród Oligoneura liczne skamieniałości muchówek Brachycera wskazują na gwałtowną radiację tej grupy; większość dzisiejszych rodzajów i rodzin wywodzi się właśnie z górnej kredy.

Z dolnej kredy jest znana nastarsza kopalna żywica — tak zwany bursztyn libański — licząca około 120 mln lat i zawierająca inkluzje owadów, między innymi muchówek. Są to najstarsze owady, jakie możemy oglądać przestrzennie. Dzięki temu, że w żywicach zachowują się wszystkie struktury morfologiczne, można te owady badać prawie tak dokładnie, jak współczesne. Żywice kopalne stanowią także jedyną okazję studiowania owadów bardzo drobnych, które — jeśli nawet są zachowane w osadach — są najczęściej nieczytelne. W Polsce badaniem inkluzji takich drobnych muchówek z rodziny Ceratopogonidae (wymiary 1–3 mm) i rodzin pokrewnych zajmuje się prof. Ryszard SZADZIEWSKI z Uniwersytetu Gdańskiego (np. 1988).

TRZECIORZĘD

Trzeciorzęd rozpoczął się około 65 mln lat temu i trwał prawie 63,5 mln lat. Skończyła się era wielkich gadów. W ekosystemach lądowych niepodzielnie zaczęły dominować rośliny okrytonasienne, a wśród zwierząt wyższych ssaki i ptaki. Ewolucja owadów jest stosunkowo wolna, ale pojawiające się nowe nisze ekologiczne były stopniowo zajmowane przez nowe grupy owadów, w tym również muchówek.

Podrząd Oligoneura charakteryzuje się dalszą bardzo silną ekspansją Brachycera. Właśnie w trzeciorzędzie pojawia się aż 51 nowych rodzin, między innymi Bombyliidae, Conopidae, Agromyzidae, Drosophilidae, Muscidae, Sarcophagidae, Tachinidae.

Swoją ewolucyjny sukces niewątpliwie zawdzięczają Brachycera szybkiemu przystosowywaniu się do nowych nisz ekologicznych, powstających dzięki ewolucji roślin okrytozalążkowych i ssaków. Ogromna biomasa produkowana przez Angiospermae pociągała za sobą nagromadzanie się ściółki leśnej i eutrofizację zbiorników wodnych. Powstała w ten sposób bogata baza pokarmowa umożliwiła ewolucję zwierząt.

Na tle Brachycera, gwałtownie ewoluujących i zajmujących coraz więcej nisz ekologicznych, Nematocera, jeżeli chodzi o powstawanie nowych rodzin, wyglądają bardzo skromnie. Pojawiają się zaledwie 3 rodziny: Ditomyiidae, Diadocidiidae, Ligistorrhinidae. Natomiast gwałtownej przebudowie podlegają rodziny na poziomie rodzajów. Jest to szczególnie widoczne w takich rodzinach, jak: Chironomidae, Mycetophilidae i pokrewnych rodzinach, Ceratopogonidae, Cecidomyiidae i Blephariceridae.

Wśród Brachycera swoją szansę wykorzystała również rodzina Muscidae, do której należy *Musca domestica* (muchy domowa). Jednak najstarsze okazy reprezentujące tę rodzinę są znane dopiero z eocenu (COCKERELL 1921); natomiast nie oznaczony okaz z rodzaju *Musca*, a więc bliski naszej musze domowej był podany przez ŁOMNICKIEGO (1894) z Borysławia na Ukrainie. Okaz ten jest

datowany na plejstocen i liczy około 30–35 000 lat, czyli z okresu, kiedy w Europie żył jeszcze neandertalczyk. Być może już wtedy rozpoczął się okres synantropizacji muchy domowej.

Przedstawione w tym artykule wnioski wynikają z analizy użytkowania skrzydeł kopalnych i współczesnych muchówek. Obecnie otworzyły się nowe możliwości badań molekularnych także okazów kopalnych, zachowanych w żywicach. Prace takie są prowadzone, ale ich wyniki nie zostały jeszcze opublikowane.

THE ORIGIN OF FLIES

Summary

Evolution of the Diptera began probably at the end of the Permian. The lineage branched off the Mecoptera. The first fossil fly, *Grawogelia arzvilleriana* from France, is dated at the Lower/Middle Triassic, ca. 240 Ma. Since the Lower Jurassic, fossil Diptera become frequent in the sediments. Their best preserved feature is wing venation. It appears to be an excellent basis for studies on the phylogenetic system of the order; the more so that such a system can be extended also to the Recent Diptera. Tracing the transitions in the venation patterns, the following four main suborders of the Diptera (including also their living descendants) have been defined: Diarchineura, Neoneura, Polyneura and Oligoneura.

The historical order of appearance of dipteran families, as documented by the fossils, is presented.

LITERATURA

- ANSORGE J., 1994. *Tanyderidae and Psychodidae (Insecta: Diptera) from the Lower Jurassic of northeastern Germany*. Palaeont. Z. 68(1/2), 199–210.
- BODE A., 1953. *Die Insektenfauna des Ostniedersächsischen Oberrias*. Palaeontographica, (A), 103 (1–4), 1–375, Stuttgart.
- COCKERELL T. D. A., 1921. *Fossil Arthropod in the British Museum - VI. Oligocene Insects from Gurnet bay, Isle of Wight*. Ann. Mag. Nat. Hist. 9(7), 453–490.
- EVANS J. W., 1971. *Some Upper Triassic Hemiptera from Mount Crosby, Queensland*. Mem. Queensl. Mus. 16, 145–51.
- EVENHUIS N., 1994. *Catalogue of the Fossil Flies of the World (Insecta: Diptera)*. Backhuys Publ. Leyden, Netherlands. 600 pp.
- HANDLIRSCH A., 1906–1908. *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen*. Bd. 1–3, 1430 S, Leipzig.
- HANDLIRSCH A., 1937–1939. *Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten*. Ann. Naturhist. Mus., Wien, 49, 1–240.
- HANDLIRSCH A., 1939. *Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten. II Teil*. Ann. Naturhist. Mus. Wien.
- HENNIG W., 1972. *Insektenfossilien aus der unteren Kreide*. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde 241, 1–67.
- HENNIG W., 1981. *Insect phylogeny*. Translated and edited by A.C. Pont. John Wiley and Sons. 1–514.
- KALUGINA N., 1986. *Infraotriady Tipulomorpha i Culicomorpha*. [W:] Nasekomye v rannemelovykh ekosistemakh Zapadnoj Mongolii. M., Nauka. 112–115.
- KALUGINA N., 1989. *New Mesozoic psychodomorph dipteran insects from Siberia (Diptera: Eoptychopteridae, Ptychopteridae)*. Paleontol. J. 23(1), 62–73.
- KALUGINA N. S., KOVALEV V. G., 1985. *Dvukrylyye nasekomye yury Sibiri [Jurassic dipteran insects of Siberia]*. Nauka, Moscow, 198 pp.
- KALUGINA N., KOVALEV V., 1985. *Dvukrylyye yuri Sibiri*. M., Nauka. 1–198.
- KOVALEV V., 1981. *The oldest representatives of the Diptera with short antennae from the Jurassic of Siberia*. Paleontol. J. 15(3), 84–100.

- KOVALEV V., 1982. *Some Jurassic Diptera - rhagionids (Muscida, Rhagionidae)*. Paleontol. J. 16(3), 87-99.
- KOVALEV V. G., 1983. *A new family of the Diptera from the Triassic deposits of Australia and its presumable descendants (Diptera, Crosaphididae fam. n., Mycetobidae)*. Revue d'Entomologie de l'URSS. 62(4), 800-805.
- KOVALEV V., 1985. [W:] KALUGINA, N. i V. KOVALEV, 1985.
- KOVALEV V.G., 1987. *Classifications of the Diptera in the light of palaeoentomological data. [W:] Two-winged insects: systematics, morphology and ecology*. USSR Acad. Sci., Zool. Inst. Petersburg, 40-48 pp.
- KRZEMIŃSKI W., 1992. *Triassic and Lower Jurassic stage of Diptera evolution*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 65, 39-59.
- KRZEMIŃSKI W., KOVALEV V., 1988. *The taxonomic status of Archtipula fragmentosa (BODE) and the family Eosulidae (Diptera) from the Lower Jurassic*. Systematic Entomology, 13, 55-56.
- KRZEMIŃSKI W., KRZEMIŃSKA E., PAPIER F., 1994. *Grawogelia arzvillertiana sp. n. — the oldest Diptera species (Lower/Middle Triassic of France)*. Acta zool. cracov., 37(2), 95-99.
- KRZEMIŃSKI W., LUKASCHEVITCH L., 1993. *Ansorgiidae, a new family from the Upper Jurassic of Kazakhstan (Diptera, Ptychopteromorpha)*. Acta zool. cracov., 35(3), 593-596.
- KRZEMIŃSKI W., TESKEY H., 1987. *New taxa of Limoniidae (Diptera: Nematocera) from Canadian Amber*. Can. Ent. 119, 887-892.
- KRZEMIŃSKI W., ZEISSIN W., 1990. *The Lower Jurassic Limoniidae from Grimmen (GDR)*. Dtsch. ent. Z., N. F., 37(1-3), 39-43.
- ŁOMNICKI A. M., 1894. *Fauna pleistocenia insectorum Boryslaviensium*. Muzeum im. Dzieduszyckich. Lwów, 116p.
- RIEK E. F., 1977. *Four-winged Diptera from the Upper Permian of Australia*. Proc. Linn. Soc. N.S.W., 101(4), 250-255.
- ROHDENDORF B. B., 1938. *Dipterous insects of the Mesozoic Karatau. I. Nematocera and Brachycera*. Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk ZSSR 35, 1-180.
- ROHDENDORF B. B., 1957. *Palaeontological investigations in USSR*. Trudy Paleont. Inst. [In Russian]. 66, 1-101.
- ROHDENDORF B. B., 1961. *The oldest infraorders of Diptera from the Triassic of Middle Asia*. Paleont. Žur. 2, 90-100.
- ROHDENDORF B.B., 1962. *Arthropoda-Tracheata and Chelicerata*. [W:] *Textbook of Palaeontology USSR*, 9, 1-561.
- ROHDENDORF B. B., 1964. *The historical development of the Diptera*. Trudy paleont. Inst. 100, 1-311.
- SHCHERBAKOV D. E., LUKASHEVICH, E. D., BLAGODEROV V. A., 1995. *Triassic Diptera and initial radiation of the order*. An International Journal of Dipterological Research 6(2), 75-115.
- SZADZIEWSKI R., 1988. *Biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) from Baltic amber*. Pol. Pis. Entomol. 57, 3-283.
- TILLYARD R.J., 1929. *Permian Diptera from Warner's Bay*. N.S.W. Nature, 123, 778-779.
- TILLYARD R.J., 1937. *The ancestors of the Diptera*. Nature, 139, 66-67.
- USSATCHEV 1968. *New Jurassic Asilomorpha (Diptera) in Karatau*. Entomol. Obozr. 47, 617-28.
- WOOTTON R. J., ENNOS A. R., 1989. *The implications of function on the origin and homologies of the dipterous wing*. Systematic Entomology, 14, 507-520.

JANINA SZCZECHURA, EWA OLEMPСКА-RONIEWICZ

Instytut Paleobiologii PAN

al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

MAŁŻORACZKI A PALEOGEOGRAFIA

MAŁŻORACZKI SĄ SKORUPIAKAMI

Małżoraczki są drobnymi organizmami (na ogół nie przekraczającymi długości 2 mm) należącymi do skorupiaków, wyodrębnionymi spośród nich w 1806 roku przez francuskiego badacza, Latreille'a, pod nazwą Ostracoda. Ich ranga systematyczna zmieniała się w czasie, ale obecnie zwykle zalicza się je do gromady. Znane są ze wszystkich typów środowisk wodnych, począwszy od dna oceanów a skończywszy na dnach jezior. Znani są też ich współcześni przedstawiciele żyjący, na przykład, w gorących źródłach, wilgotnej ściółce leśnej, bądź w krótkotrwałych śródładowych zbiornikach wodnych. Reprezentują one głównie formy bentosowe, żyjące przy dnie zbiorników wodnych, gdzie poruszają się mało aktywnie, ale są znane też formy żyjące w osadzie dennym, tak zwane formy interstycjalne, i formy planktoniczne. Ich rozprzestrzenienie zależy od zasolenia, temperatury, głębokości zbiornika, typu podłoża, ilości i charakteru pożywienia i innych czynników. Jednocześnie są one bardzo wrażliwe na wszelkie zmiany środowiska.

Ciało małżoraczek, na ogół bocznie spłaszczone, jest pokryte wapiennym pancerzykiem, złożonym z dwóch podobnych skorupiek, połączonych za życia zwierzęcia wzdłuż brzegu grzbietowego. Podobnie jak inne skorupiaki rozwijają się z jaja i w rozwoju osobniczym przechodzą kilka wylinek, w trakcie których zrzucają stary pancerzyk. Nie mają pelagicznej larwy. Jaja małżoraczek (zwłaszcza słodkowodnych cyprididów) są wyjątkowo odporne na wysychanie i zniszczenie, co umożliwia przetrwanie i szerokie rozprzestrzenienie ich populacji; jaja są roznoszone między innymi przez wiatr i ryby. Z kolei prądy morskie umożliwiają rozległe zasięgi geograficzne małżoraczek morskich.

Małżoraczki są znane od kambru (tj. od 570 mln lat) do dziś i uważa się, że do karbonu żyły wyłącznie w morzach, natomiast później pojawiły się także w zbiornikach wysłodzonych. Obejmują gatunki szybko ewoluujące, zwłaszcza w basenach epikontynentalnych, a także formy długotrwałe, charakterystyczne dla określonych mas wodnych związanych z oceanami. Do dzisiaj wyróżniono kilkadziesiąt tysięcy gatunków i — zwłaszcza u współczesnych form — dość dobrze poznano ich związki z otoczeniem i wydzielono zespoły charakterystyczne dla różnych typów środowiska.

Wymienione wyżej właściwości biologiczne i paleontologiczne małżoraczków powodują, że ich szczątki, to jest kompletne pancerzyki bądź pojedyncze skorupki, są częstym składnikiem mikrofauny (tafocenozy) znajdowanej w osadach różnego pochodzenia, zarówno współczesnych, jak i kopalnych i są wykorzystywane dla określenia ich wieku oraz dla interpretacji ich (paleo)środowiska, umożliwiającej rekonstrukcje paleogeograficzne. Te ostatnie mają na celu nie tylko ustalenie granic pomiędzy różnymi środowiskami fizycznymi, ale też odtworzenie ich dynamiki.

ZASTOSOWANIE W INTERPRETACJI PALEO GEOGRAFII

Dobra znajomość zależności rozprzestrzenienia współczesnych małżoraczków morskich od ich warunków środowiskowych, zwłaszcza temperatury, pozwala dość dokładnie interpretować warunki środowiskowe małżoraczków — nieodzowne dla ocen paleogeograficznych — aż do wczesnego paleogenu wstecz, od kiedy to istnieje (podobne jak dziś) rozwarstwienie wód oceanicznych, to jest pojawienie się głębokich i zimnych wód, tak zwanych psychrosferycznych, podścielających ciepłe warstwy powierzchniowe, tak zwane termosferyczne. Uważa się, że wcześniejsze oceany, a zwłaszcza od permu do górnego eocenu (260–38 mln lat temu) były wyłącznie termosferyczne, co było wynikiem braku zlodowaceń w tym czasie. Obecnie temperatura wody mórz i oceanów zależy nie tylko od głębokości ale także szerokości geograficznej.

Zamierzone i udane próby interpretacji paleogeografii w oparciu o małżoraczki, znane zwłaszcza od lat 60. naszego wieku, dotyczą zarówno paleogeografii na kontynentach, jak i rozkładu kontynentów, bądź bloków kontynentalnych, to jest paleogeografii kontynentalnej, inaczej zwaną mega-paleogeografią.

Istnieją liczne przykłady interpretacji paleogeografii na obecnych i starych kontynentach w oparciu o małżoraczki, w tym rekonstrukcje charakteru i zasięgu dawnych zbiorników śródlądowych i morskich basenów epikontynentalnych. Mają one jednak na ogół znaczenie lokalne bądź regionalne. Bardziej spektakularnych przykładów dostarcza zastosowanie omawianych mikroorganizmów do ustaleń w zakresie mega-paleogeografii.

Rozpoznanie i badanie porównawcze kontrolowanych przez środowisko ekotypów małżoraczkowych, służące do celów korelacji i rozpozniomowania warstw skalnych, okazały się niezwykle przydatne do rekonstrukcji map paleogeograficznych i kierunków migracji fauny małżoraczkowej w paleozoiku (kambr–perm).

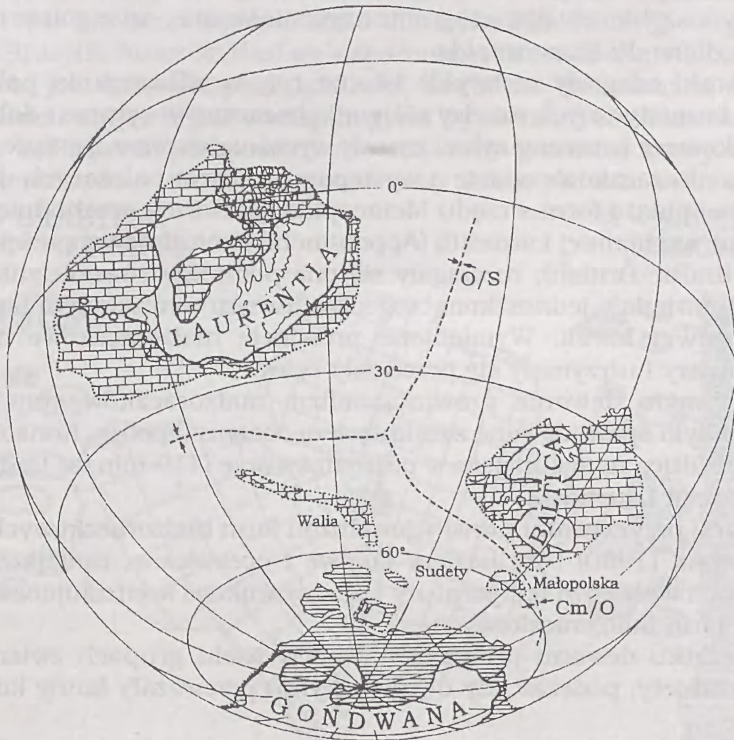
W utworach paleozoiku wyróżnionych zostało kilka głównych ekotypów małżoraczkowych. W osadach dewonu i karbonu Europy BANDEL i BECKER (1975), oraz BECKER i BLESS (1990) wydzielili trzy ekotypy małżoraczkowe — ekotyp „Eifelski” z fauną występującą w stosunkowo płytkich szelfowych wodach o wysokiej energii środowiska, ekotyp „Turyngijski” występujący w środowisku o niskiej energii i głębszych wodach oraz ekotyp „Entomozoidowy” oparty o małżoraczki planktoniczne, wskazujący na głębsze wody otwartego morza. Badania nad asocjacjami małżoraczkowymi i ich znaczeniem paleogeograficznym zostały uzupełnione przez wydzielenie odpowiadających im ekotypów

z wczesnego paleozoiku Ameryki Północnej (BERDAN 1990) i paleozoiku Chin (WANG 1988).

Porównania ekotypów ze zbliżonych środowisk pozwoliły w wielu przypadkach na uzupełnienie bądź weryfikację map paleogeograficznych sporządzanych głównie w oparciu o dane paleomagnetyczne.

Wczesnopaleozoiczne fauny małżoraczkowe dostarczyły wielu interesujących danych odzwierciedlających przemiany biogeograficzne związane z wędrówką kontynentów.

Dane paleomagnetyczne wskazują, że we wczesnym paleozoiku większość dzisiejszej Europy była oddzielona od Północnej Ameryki przez ocean zwany oceanem Iapetus o przypuszczalnej szerokości około 3000 km (rys. 1). Oddzielał on dwie płyty kontynentalne — Laurentię (w skład której wchodziła między innymi Północna Ameryka bez Kordylierów, Meksyku i Florydy) od kontynentu zwanego Baltica (obejmującego Europę od Warszawy po Ural). Paleontolodzy niezależnie testowali na różnych grupach zwierząt obecność powiązań faunistycznych między tymi dwoma kontynentami. We wczesnym ordowiku (około 500 mln lat temu) w zbiornikach epikontynentalnych na kontynentach Laurentia, Baltica i Gondwana gwałtownie rozwijały się fauny małżoraczkowe dające



Rys. 1. Przypuszczalne położenie kontynentów w środkowym ordowiku (cieniowanie kostkowe wskazuje obszary mórz epikontynentalnych i sedimentację wapienną, cieniowanie poziome wskazuje regiony, z których jest znana jedynie sedimentacja utworów klastycznych) (wg DZIKA i PISERY 1994).

początek większości współczesnych grup małżoraczkowych. Nie występowały wtedy odpowiedniki późniejszych (trzeciorzęd–dziś) głębokowodnych (psychrosferycznych) faun małżoraczkowych a pierwsze bardziej głębokowodne zespoły typu „Turyngijskiego” są znane dopiero od późnego ordowiku. Płytkowodne ordowickie małżoraczki po obydwu stronach oceanu Iapetus są zdecydowanie odmienne, co wskazuje na obecność szerokiej bariery oceanicznej uniemożliwiającej ich migrację. Istniejący od lat pogląd o całkowitej endemiczności północnoamerykańskich i europejskich ordowickich faun małżoraczkowych został częściowo podważony przez SCHALLREUTERA i SIVETERA (1985), którzy wykazali, że istnieją rodzajowe lub nawet gatunkowe powiązania pomiędzy faunami na kontynentach Laurentia i Baltica w ordowiku. Świadczyć to może według tych autorów o znacznie mniejszych odległościach pomiędzy Laurentią i Baltyką niż dotychczas uważano; inną możliwością jest też znacznie mniejsza głębokość istniejącego oceanu lub obecność licznych wysp ułatwiających migrację fauny.

Podobieństwa faun małżoraczkowych pomiędzy epikontynentalnymi zbiornikami płyt Laurentia i Baltica wzrastają podczas ordowiku potwierdzając dane paleomagnetyczne o ich zbliżaniu się w czasie ordowiku i syluru.

Po głębokim kryzysie na przełomie ordowiku i syluru, spowodowanym zlodowaceniem na półkuli południowej, małżoraczki odradzały się powoli w najniższym sylurze, szybko osiągając ogromne zróżnicowanie, szczególnie wśród form należących do rzędu Palaeocopida.

Małżoraczki odegrały niezwykle istotną rolę w odtwarzaniu paleogeografii i powiązań faunistycznych między różnymi obszarami w sylurze i dolnym dewonie. W landowerze (wczesny sylur) zostały wyróżnione przez BERDAN (1990) trzy prowincje małżoraczkowe oparte o występowanie form należących do beyrichidów (Palaeocopida) i form z rzędu Metacopida: prowincja wschodniej Laurentii (Cordilleran), zachodniej Laurentii (Appohimchi) i południowej części kontynentu Baltica (Baltic-British); rozciągały się one pomiędzy równoleżnikami 30° S i 30° N i odpowiadały jednostkom biogeograficznym wydzielonym na podstawie ramienionogów i koralii. Wymienione prowincje małżoraczkowe obejmowały znaczne obszary i utrzymały się przez cały sylur.

We wczesnym dewonie prowincjonalizm małżoraczków staje się mniej wyraźny, co było spowodowane zamknięciem oceanu Iapetus. Konsolidacja płyt Laurentia i Baltica miała miejsce w późnym sylurze (410 mln lat temu). Powstał nowy kontynent Laurussia.

Głównymi przyczynami prowincjonalizmu faun małżoraczkowych w sylurze według BERDAN (1990) były bariery lądowe i oceaniczne, mniejsze znaczenie przypisuje ona wpływowi temperatury jako czynnikowi kontrolującemu rozprzestrzenienie faun małżoraczkowych.

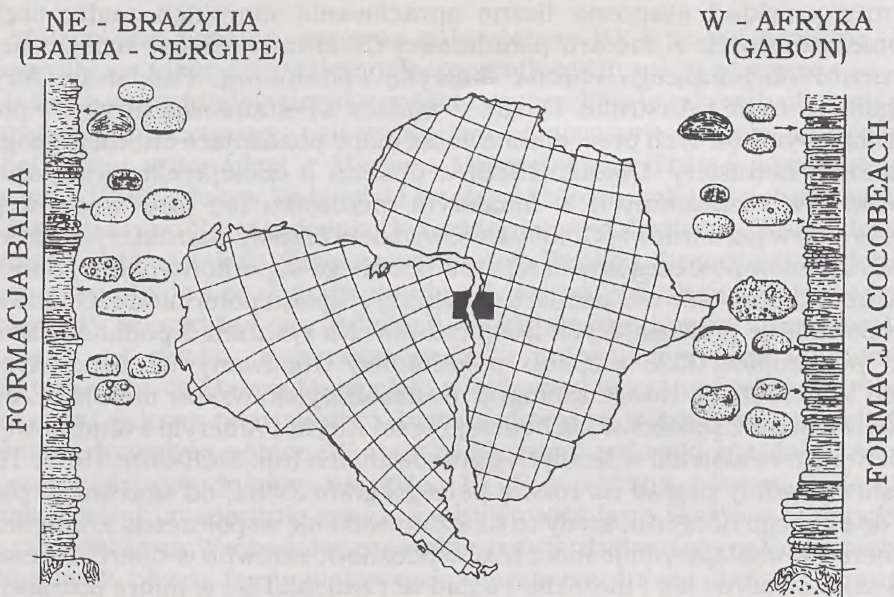
Na początku dewonu prowincjonalizm w wielu grupach zwierzęcych był wysoko rozwinięty, podczas gdy u jego schyłku przeważały fauny kosmopolityczne.

W górnym dewonie i dolnym karbonie w środowiskach o niskiej energii i głębszych wodach rozwijały się szeroko fauny małżoraczkowe typu „Turyngijskiego”, składające się głównie z małżoraczków rzędu Podocopida o skorupkach opatrzonych długimi kolcami (dwie rodziny Tricorninidae i Rectonariidae są ograniczone prawie wyłącznie do tego ekotypu). Również szeroko rozprzestrze-

niały się planktoniczne małżoraczkę z rodziny Entomozoidae. Fauny te występują w wielu odsłonięciach późnego dewonu i wczesnego karbonu zachodniej i centralnej Europy (w Hiszpanii, Francji, Niemczech, Polsce), jak również w północnej Afryce (Algieria i Maroko) oraz w południowych Chinach, często z tymi samymi gatunkami w odległych dziś geograficznie rejonach, pozwalając na rekonstrukcję zbiornika Paleotetydy rozciągającego się w tym czasie w regionach tropikalnych.

Dolnokarbońskie zespoły małżoraczków z północnej Europy, reprezentujące nieco bardziej płytkowodne środowiska, zawierające liczne małżoraczkę z nadrodzin Bairdiacea, Paraparchitacea i Kloedenellacea mają wiele wspólnych gatunków z równoległymi osadami z Platformy Wschodnioeuropejskiej i Platformami Północnoamerykańskimi. Zjawisko to jest tłumaczone pasywnym transportem małżoraczków przez prądy morskie o przebiegu wschód-zachód, płynące z Platformy Wschodnioeuropejskiej przez Europę ku zachodowi. Występowaniu takich prądów sprzyjała paleogeografia z długimi i wąskimi korytarzami morskimi (CRASQUIN-SOLEAU i LETHIERS 1993).

Dla mezozoiku najbardziej znanym przykładem przydatności małżoraczków w rekonstrukcji paleogeografii są badania nad słodkowodnymi małżoraczkami z pogranicza jury i kredy, prowadzone przez niemieckiego mikropaleontologa, KRÖMMELBEINA (1966, 1979), w osadach śródkontynentalnych Afryki Zachodniej, w Gabonie i we wschodnim obrzeżeniu Ameryki Południowej, w północno-wschodniej Brazylii. Autor znalazł we wspomnianych osadach podobne zespoły mikrofauny, to jest liczne wspólne gatunki, dowodząc tym samym, że jeszcze w dolnej kredzie kontynenty te co najmniej na wymienionych obszarach stanowiły wspólny ląd (rys. 2). Rozpoznanie to stanowiło pierwszy znany dowód na dryft kontynentów oraz na to, że południowy Atlantyk, stanowiący obecnie



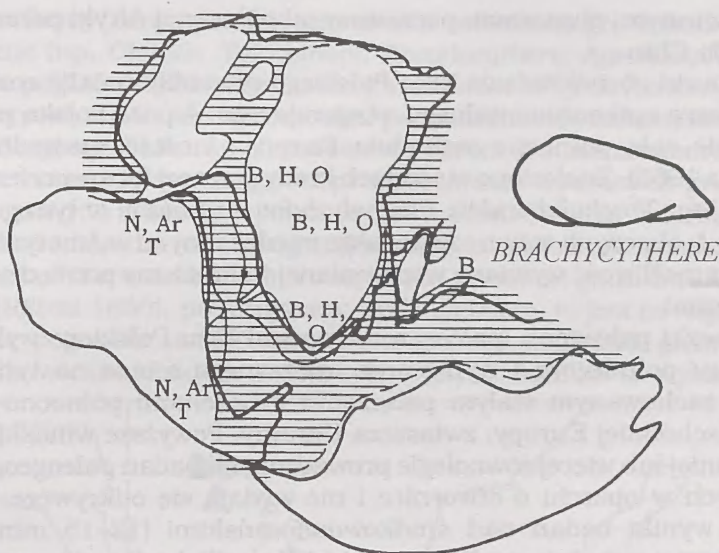
Rys. 2. Podobieństwa słodkowodnych faun małżoraczkowych pomiędzy Ameryką Południową i Afryką na przełomie jury i kredy (wg THENIUSA 1977).

oceaniczną barierę o szerokości kilku tysięcy kilometrów, oddzielającą Amerykę Południową od Afryki, powstał w kredzie środkowej.

Rosyjska mikropaleontolożka, NEUSTRUEVA (1987, 1993), wykorzystwała zmiany zasięgów wybranych zespołów małżoraczków słodkowodnych na przełomie paleozoiku i mezozoiku dla ustalenia paleogeografii ówczesnych kontynentów i określenia właściwości ówczesnych basenów. Na podstawie występowania badanych grup małżoraczków w karbonie (300 mln lat temu) stwierdziła, że Syberia, charakteryzująca się małżoraczkami nadrodziny Cytheracea, Kazachstan z małżoraczkami zdominowanymi przez przedstawicieli Darwinulacea i Europo-Ameryka z Carbonitacea stanowiły wówczas izolowane kontynenty. Wzrost podobieństwa małżoraczków, w tym taksonów nawet na poziomie niskich kategorii systematycznych, na granicy permu i triasu (na wspomnianych obszarach) sugeruje kształtowanie się wówczas wspólnego, starego superkontynentu, tak zwanego Pangei. Względnie podobne asocjacje jurajskie złożone z przedstawicieli *Darwinula* i *Timiriasevia*, charakterystyczne dla Euroazji sugerują monotonne, naturalne środowiska będące pod wpływem klimatu wilgotnego. Raptowna zmiana biofacji małżoraczków w dolnej kredzie, charakteryzujących się dominacją *Cypridea*, wskazuje na działalność tektoniczną, prawie powszechną regresję i suchy klimat. Ta rozległa regresja i suchy klimat na niektórych kontynentach (Ameryka Północna, Ameryka Południowa i Azja) przetrwały aż do górnej kredy. Charakterystyczna dla zespołów małżoraczków tych obszarów *Cypridea* i charakterystyczne dla niej formy towarzyszące zostały znalezione w górnej kredzie Argentyny, USA, Chin i Mongolii; w tej ostatniej między innymi przez polsko-mongolską ekspedycję na pustynię Gobi, mającą na celu głównie poszukiwania szczątków dinozaurów.

Inny przykład stanowią liczne opracowania morskich małżoraczków późnomezozoicznych z obszaru południowej Gondwany, to jest starego superkontynentu obejmującego obecną Amerykę Południową, Falklandy, Afrykę, Madagaskar, Indie i Australię. Dingle — badacz z Południowej Afryki — podjął się syntezy wyników tych prac, opracowując mapy pokazujące ewolucję geografii południowej hemisfery. DINGLE (1988) w oparciu o czasoprzestrzenną analizę małżoraczków rozpoznanych w młodszym mezozoiku (od jury środkowej do górnej kredy) w południowej Gondwanie, wydzielił zespoły charakterystyczne dla różnych okresów poszczególnych rejonów badanego superkontynentu (Gondwany). To (m.in.) pozwoliło mu ustalić kolejne fazy rozpadu południowej Gondwany, w tym powstanie przylegających (pra)ocjanów. Na rysunku 3 podano przedruk mapki pokazującej fazę rozpadu południowej Gondwany w górnej kredzie (80 mln lat temu). Na uwagę zasługuje transsaharyjski obszar morski w Afryce i bliskie wzajemne położenie zachodniej części Afryki i Ameryki Południowej.

McKenzie z Australii w licznych opracowaniach (np. MCKENZIE 1986, 1991) przedstawił ogólny pogląd na rozwój paleogeografii Ziemi, od wczesnego paleozoiku do późnego neogenu, kiedy to ukształtowała się współczesna konfiguracja kontynentów, okalających je mórz i/albo oceanów, zarówno w oparciu o małżoraczki słodkowodne, jak i morskie. Pogląd ten zmieniał się w miarę poznawania małżoraczków w ogóle a ich środowiska i rozprzestrzenienia geograficznego w czasie w szczególności.



Rys. 3. Paleogeografia południowej Gondwany w górnej kredzie i rozprzestrzenienie zespołów małżoraczków na poszczególnych blokach kontynentalnych: Ar — *Anticythereis*, B — *Brachycthere*, H — *Haughtonileberis*, N — *Nigeria*, O — *Oertliella*, T — *Togoina* (wg DINGLA 1988).

W POLSCE

Małżoraczkki kopalne, zarówno paleozoiczne jak i po-paleozoiczne, Polski przyczyniły się także do ustaleń paleogeograficznych na jej obszarze.

Jednym z przykładów przydatności małżoraczków w rekonstrukcjach paleogeograficznych wczesnego paleozoiku jest opracowanie zespołu małżoraczków i innej fauny ordowickiej z Masywu Małopolskiego (DZIK i współaut. 1994, OLEMPKA 1994). Masyw Małopolski (w skład którego wchodzi południowa część Gór Świętokrzyskich) w ordowiku był oddzielony od Platformy Wschodnioeuropejskiej (do której należy północno-wschodnia Polska) obszarem wód głębokich. W ordowiku obydwa te obszary znajdowały się na półkuli południowej (rys. 1). Problem jak szeroki był pas głębokich oddzielających je wód interesował paleontologów od dawna. Najnowsze badania paleomagnetyczne (LEWANDOWSKI 1993) wykazały, że Masyw Małopolski w ordowiku nie zajmował obecnej pozycji w stosunku do kontynentu Baltica, lecz znajdował się w dzisiejszej pozycji Krymu i wolno wędrował na północ. W arenigu (wczesny ordowik) znajdował się około 60° szerokości południowej, osiągając 10° S w późnym sylurze. Badania nad małżoraczkami potwierdziły znaczną odmienność fauny Masywu Małopolskiego i obszaru Platformy Wschodnioeuropejskiej potwierdzając dane paleomagnetyczne.

Niezwykle bogate fauny małżoraczkowe reprezentujące ekotyp „Turyngijski” i „Entomozoidowy” z górnego dewonu i dolnego karbonu Gór Świętokrzyskich w znacznym stopniu przyczyniły się również do rekonstrukcji głębszego zbiornika w obszarze Paleotetydy (OLEMPKA 1979). Zawierają one wiele gatunków

wspólnych z innymi obszarami, począwszy od północnej Afryki przez zachodnią Europę aż do Chin.

Małżoraczki górnokredowe Niżu Polskiego pozwoliły ustalić rozległość ówczesnego morza epikontynentalnego, obejmującego — poza Polską pozakarpaczką — prawie całą północno-zachodnią Europę i część wschodniej Europy (SZCZUCHURA 1965). Znalezione w osadach kredy piszącej formy preferujące wody oceaniczne (np. *Trachyleberidea*, *Phacorhabdotus* i *Saida*), w tym gatunków — poza Polską — obecnych w tym czasie także między innymi w Ameryce Północnej, wskazują na możliwość wymiany wspomnianej mikrofauny pomiędzy wymienionymi obszarami.

Małżoraczki paleogenu (paleocenu i eocenu) Niżu Polskiego wykazały kurczenie się ku południowi i wypływanie ówczesnego morza na tym obszarze, jednakże z zachowanym stałym połączeniu z basenami północno-zachodniej Europy i wschodniej Europy, zwłaszcza Ukrainy. Powyższe wnioski nawiązują jednak do mniej lub więcej równoległe prowadzonych badań paleogeograficznych prowadzonych w oparciu o otwornice i nie wydają się odkrywcze. Ciekawsze wydają się wyniki badań nad środkowomiocenijskimi (12–15 mln lat temu) małżoraczkami z południowej Polski, to jest Zapadliska Przedkarpaccyckiego, obszaru morskiego obrzeżającego w tym czasie od północy Karpaty. Obszar ten należał do tak zwanej Paratetydy Centralnej i — łącznie z pozostałymi obszarami Paratetydy — objęty był morzem, będącym pozostałością wcześniejszego morza typu oceanicznego, zwanego Tetydą. Tetyda co najmniej do paleogenu obejmowała znaczne obszary Europy, w tym obszar obecnego Morza Śródziemnego, i łączyła Atlantyk z Indo-Pacyfikiem.

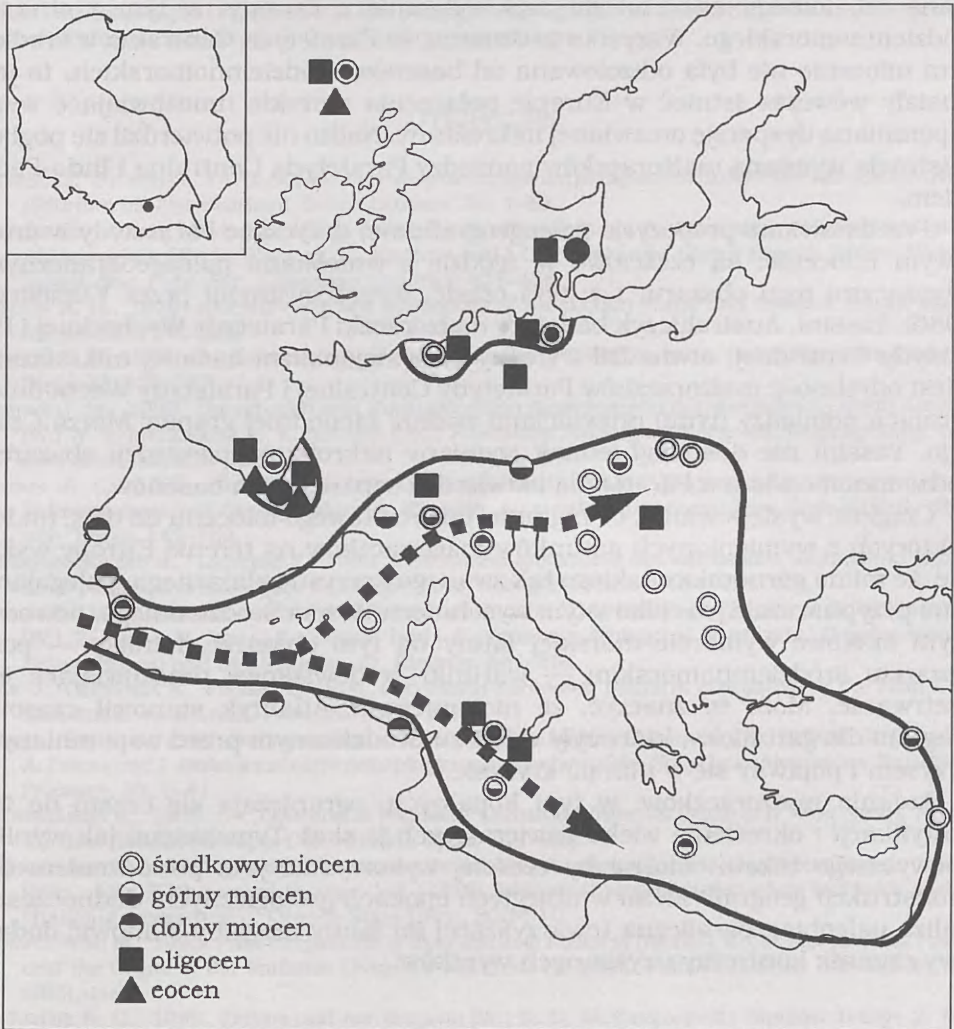
Istnieją różne opinie na temat paleogeografii Europy i przyległych obszarów w neogenie. W skrajnych przypadkach (BRIGGS 1995) uważa się, że już we wczesnym miocenie (10 mln lat temu), w związku z dźwiganie się Alp, Paratetyda (obejmująca m.in. obecne Morze Czarne i Morze Kaspijskie) była całkowicie izolowanym morzem, odciętym od Oceanu Indyjskiego i obszaru śródziemnomorskiego; ten ostatni już wówczas był zamknięty na wschodzie, to jest Półwysep Arabski łączył Azję z Afryką. Amerykański badacz BENSON (1976, 1978) uważał (podobnie jak inni autorzy), że w środkowym miocenie istniało połączenie pomiędzy Atlantykiem i obszarem śródziemnomorskim, jednakże wpływ Atlantyku ograniczał się do centralnej części obszaru śródziemnomorskiego i południowej części Paratetydy Zachodniej. Jednocześnie — zdaniem Bensona — istniała wymiana wód pomiędzy wymienionymi obszarami i Indo-Pacyfikiem. Szerokie połączenie środkowomiocenijskie Paratetydy Centralnej i Paratetydy Wschodniej z Indo-Pacyfikiem sugerowali też RÖGL i STEININGER (1984) oraz STEININGER i RÖGL (1985).

Poznane dotąd liczne gatunki morskich małżoraczków środkowomiocenijskich Paratetydy Centralnej pozwoliły wykazać co najwyżej ich podobieństwo do synchronicznych i/albo współczesnych małżoraczków obszaru śródziemnomorskiego i — zależnie od typu biofacji małżoraczkowej — wykorzystać je dla wyróżnienia stref, na ogół płytkowodnych, zajmowanego przez nie środowiska morskiego.

Znalezione w ostatnich latach (SZCZUCHURA 1986, 1994, 1995) w polskiej części Zapadliska Przedkarpaccyckiego małżoraczki nie znane wcześniej z Parate-

tydy, w tym formy niewątpliwie pochodzenia oceanicznego, uchodzące za psychrosferyczne (np. *Cluthia*, *Xylocythere*, *Pseudocythere*, *Agrenocythere*) pozwalają zmienić pogląd na charakter biofacji małżoraczkowych Paratetydy i podjąć dyskusję dotyczącą ich paleośrodowiska, pochodzenia i (wreszcie) środkowomiocenińskiej paleogeografii Europy, łącznie z obszarem śródziemnomorskim.

Analiza czasoprzestrzennego rozprzestrzenienia wybranych grup małżoraczków znalezionych w środkowym miocenie (badanie) Polski Południowej, zwłaszcza szeroko i od dawna (od paleogenu) znanego na świecie (w osadach morskich na kontynentach i w osadach z dna wszystkich oceanów) gatunku *Henryhowella asperrima* (REUSS 1850), preferującego wody głębokie, to jest co najmniej dolną część szelfu, pozwoliła ustalić zewnętrzne granice względnie głębokowodnego morza środkowomiocenińskiego w Europie (rys. 4). Analiza ta wykazała też, że



Rys. 4. Zasięg głębszego morza w środkowym miocenie w Europie w oparciu o rozprzestrzenienie gatunku *Henryhowella asperrima* (REUSS 1850) (wg SZCZECHURY 1994).

gatunek ten przywędrował do Paratetydy Centralnej najprawdopodobniej w miocenie środkowym z Atlantyku. O związkach Paratetydy Centralnej w całym miocenie środkowym z obszarem śródziemnomorskim i Atlantykiem świadczą też inne psychrosferyczne małżoraczki towarzyszące *H. asperima*.

Potwierdzenie tego przypuszczenia, głównie związków Paratetydy Centralnej i basenów Morza Śródziemnego, zdaje się stanowić rozpoznanie w górnym badenie Polski Południowej, w płytkowodnych osadach zanikającego morza gatunków: *Carinocythereis carinata* (ROEMER, 1838) i *Triebelina raripila* (G. W. MULLER, 1894). Pierwszy z wymienionych gatunków w górnej części środkowego miocenu współistniał w Paratetydzie Centralnej i w Alpach Zachodnich (Włochy Północne) i zarówno nieco wcześniej, jak i później, do pliocenu, był ograniczony do obszaru śródziemnomorskiego. Także *Triebelina raripila* jest znana od dolnego miocenu do dziś wyłącznie z Europy, w tym z obszaru śródziemnomorskiego. Wszystko to oznacza, że Paratetyda Centralna w środkowym miocenie nie była odizolowana od basenów śródziemnomorskich, to jest musiały wówczas istnieć w Europie połączenia morskie umożliwiające wyżej wspomnianą dyspersję omawianej mikrofauny. Nadto nie potwierdził się pogląd, że istniała wymiana małżoraczek pomiędzy Paratetydą Centralną i Indo-Pacyfikiem.

Przedstawione propozycje paleogeograficzne, dotyczące Paratetydy w środkowym miocenie, są częściowo w zgodzie z wnioskami paleogeograficznymi dotyczącymi tego obszaru, i w tym czasie, wypracowanymi przez YASSINIEGO (1986). Yassini, Australijczyk badający małżoraczki Paratetydy Wschodniej i Paratetydy Centralnej, stwierdził wyraźny prowincjonalizm badanej mikrofauny, to jest odrębność małżoraczek Paratetydy Centralnej i Paratetydy Wschodniej, z granicą pomiędzy (tymi) prowincjami wzdłuż zachodniej granicy Morza Czarnego. Yassini nie dostrzegł jednak wymiany mikrofauny pomiędzy obszarem śródziemnomorskim a Paratetydą i stwierdził separację ich basenów.

Ciągłość występowania, co najmniej od środkowego miocenu do dziś, (m.in.) niektórych z wymienionych gatunków małżoraczek na terenie Europy wskazuje, że mimo górnomiocenińskiego tak zwanego kryzysu salinarnego, polegającego na przypuszczalnym całkowitym wyschnięciu Morza Śródziemnego, powodującym czasowe wymarcie morskiej fauny na tym obszarze, istniały — poza obszarem śródziemnomorskim — warunki środowiskowe umożliwiające ich przetrwanie. Może to znaczyć, że niekoniecznie Atlantyk stanowił czasowe refugium dla gatunków, które żyły w Morzu Śródziemnym przed wspomnianym kryzysem i pojawiły się w nim po kryzysie.

Badania małżoraczek, w tym kopalnych, ograniczają się często do ich identyfikacji i określenia wieku zawierających je skał. Tymczasem, jak wynika z powyższego tekstu, można by częściej wykorzystać je z powodzeniem dla rekonstrukcji geografii Ziemi w ubiegłych epokach geologicznych. Jednoczesna analiza paleobiogeograficzna towarzyszącej im fauny mogłaby stanowić dodatkowy czynnik kontrolny uzyskanych wyników.

OSTRACODES AND PALAEOGEOGRAPHY

Summary

Ostracoda were taxonomically separated from Crustacea by Latreille in 1806. They are small animals, usually not exceeding 2 mm in length. Individuals are protected by two-valve calcareous carapaces, shed several times in their lifetimes. Ostracodes occur in all aquatic environments, but do not tolerate major changes in their preferred habitat. As a result, ostracod fossils are commonly found in sedimentary rocks since the Cambrian, and can be used to estimate both their age and sedimentary environment. This in turn allows for palaeogeographic reconstructions, including climatic and geographical conditions of a given area, shape and positions of continents during the Earth's history. Many attempts have been made to use ostracodes (or their particular groups) to reconstruct local palaeogeography even for a distant geological past. More spectacular and important studies use these microfossils to reconstruct former patterns of landmasses on the global scale. Polish ostracodological research also included palaeogeographical interpretations, based especially on early Paleozoic and Neogene (late Tertiary) assemblages.

LITERATURA

- BANDEL L., BECKER G., 1975. *Ostracoden aus palaeozoischen pelagischen Kalken der Karnischen Alpen (Silurium bis Unterkarbon)*. Senck. Lethaea, 56, 1–83.
- BECKER G., BLESS M. J. M., 1990. *Biotope indicative features in Palaeozoic ostracods: a global phenomenon*. [W:] R. WHATLEY, C. MAYBURY (red.) *Ostracoda and Global Events*. British Micropalaeont. Soc. Publ. Ser., Chapman and Hall, 421–436.
- BENSON R. H., 1976. *Miocene deep-sea ostracodes of the Iberian Portal and Balearic Basin*. Marine Micropal. 1, 249–262.
- BENSON R. H., 1978. *The paleoecology of the ostracodes of DSDP Leg 42 A, Initial Rep. Deep Sea Drill. Proj.*, 42, 777–787.
- BERDAN J. M., 1990. *The Silurian and Early Devonian biogeography of ostracodes in North America*. [W:] W. S. MCKERROW, C. R. SCOTSE (red.) *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. Geol. Soc. Mem. 12, 223–231.
- BRIGGS J. C., 1995. *Neogene*. [W:] J. C. BRIGGS (red.) *Global Biogeography, Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, 14, Elsevier, Amsterdam-Lausanne-New York-Oxford-Shannon-Tokyo, 147–159.
- CRASQUIN-SOLEAU S., LETHIERS F., 1993. *Distribution provinciale des ostracodes dinantiens: implications paléocourantologiques en Europe*. Bull. Soc. géol. France, 164, 155–163.
- DINGLE K., 1988. *Marine ostracod distributions during the Early breakup of Southern Gondwanaland*. [W:] T. HANAI, N. IKEYA, K. ISHIZAKI (red.) *Evolutionary biology of Ostracoda. Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, 11, Elsevier, 841–854.
- DZIK J., OLEMPKA E., PISERA A., 1994. *Ordovician carbonate platform ecosystem of the Holy Cross Mountains*. Palaeontol. Polonica, 53, 1–317.
- DZIK J., PISERA A., 1994. *Sedimentation and fossils of the Mójca Limestone*. [W:] J. DZIK, E. OLEMPKA, A. PISERA (red.) *Ordovician carbonate platform ecosystem of the Holy Cross Mountains*. Palaeontol. Polonica, 53, 5–41.
- KRÖMMELBEIN K., 1966. *On „Gondwana Wealden” Ostracoda from NE Brazil and West Africa*. Proc. of the 2nd African Micropal. Coll., Ibadan 1965, 119–122.
- KRÖMMELBEIN K., 1979. *African Cretaceous ostracodes and their relations to surrounding continents*. Proc. of the 37th annual Biology Coll. (1976), Historical biogeography, plate tectonics and the changing environment, Oregon State Univ., 305–310.
- LEWANDOWSKI M., 1993. *Paleomagnetism of the Paleozoic Rocks of the Holy Cross Mts (Central Poland) and the Origin of the Variscan Orogen*. Publ. Inst. Geophys. Polish Academy of Sciences A-23 (265), 1–84.
- MCKENZIE K. G., 1986. *Tethys and her progeny* [W:] K. G. MCKENZIE (red.) *Shallow Tethys 2*, Proc. Intern. Symp. on Shallow Tethys 2, A.A. Balkema, Rotterdam-Boston, 501–523.

- McKENZIE K. G., 1991. *Tethyan Events: Diagnosis and Prognosis — with special references to Crustacea (Ostracoda)*. Proc. of Shallow Tethys 3, Sendai, 1990, Saito Ho-on Kai Spec. Publ., 3, 23–34.
- NEUSTRUEVA I., 1987. *Istorija razvitia presnowodnykh ostrakod w mezozoje i kainozoje Ewrazji (Freshwater Ostracoda development history in Eurasian Mesozoic and Cenozoic)*. Wopr. Mikropaleont., 29, 127–140.
- NEUSTRUEVA I., 1993. *Limnic Ostracoda communities of the Palaeozoic-Mesozoic in connection with the paleogeography of lacustrin basins*. [W:] K. G. MCKENZIE P. J. JONES (red.) *Ostracoda in the Earth and life sciences*, Proc. of the 11th Int. Symp. on Ostracoda, Warrnambool (Victoria, Australia) 8–12 July 1991), A.A. Balkema, Rotterdam–Brookfield, 663.
- OLEMPSKA E., 1979. *Middle to Upper Devonian Ostracods from the southern Holy Cross Mountains, Poland*. Palaeont. Polonica, 40: 57–162.
- OLEMPSKA E., 1994. *Ostracods of the Mójcza Limestone*. [W:] J. DZIK, E. OLEMPSKA, A. PISERA (red.) *Ordovician carbonate platform ecosystem of the Holy Cross Mountains*. Palaeontol. Polonica, 53, 129–212.
- RÖGL F., STEININGER F. F., 1984. *Neogene Paratethys, Mediterranean and Indo-Pacific Seaway, implications for the paleogeography of marine and terrestrial biotas*. [W:] P. J. BRENCHLEY (red.) *Fossils and Climate*, J. Wiley & Sons Ltd., Chichester–New York–Brisbane–Toronto–Singapore, 171–200.
- SCHALLREUTER R., SIVETER D. 1985. *Ostracodes across the Iapetus Ocean*. Palaeontology, 28, 577–598.
- STEININGER F. F., RÖGL F., 1985. *Paleogeography and palinspastic reconstruction of the Neogene of the Mediterranean and Paratethys*. [W:] J. E. DIXON, A. H. F. ROBERTSON (red.) *The Geological Evolution of the Eastern Mediterranean*. Spec. Publ. Geol. Soc., 17, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 659–668.
- SZCZUCHURA J., 1965. *Cytheracea (Ostracoda) from the uppermost Cretaceous and lowermost Tertiary of Poland*. Acta Paleont. Polonica, 10, 451–564.
- SZCZUCHURA J., 1986. *Cluthia miocenica sp. nov. (Ostracoda) from the Middle Miocene of southern Poland (Central Paratethys)*. J. Micropaleontol. 5, 109–114.
- SZCZUCHURA J., 1994. *Paleogeographic meaning of psychrospheric Miocene ostracodes from the Fore-Carpathian Depression*. Acta Geol. Pol. 44, 137–151.
- SZCZUCHURA J., 1995. *The ostracode genus Xylocythere Maddocks & Steineck, 1987, from the Middle Miocene of the Fore-Carpathian Depression, southern Poland (Central Paratethys), and its biogeographic significance*. Acta Geol. Pol. 45, 27–40.
- THENIUS E., 1977. *Meere und Lander im Wechsel der Zeiten*. Verstandliche Wiss., 114, Springer, Berlin. 1–200.
- WANG S., 1988. *Late Paleozoic ostracode associations from South China and their paleoecological significances*. Acta Palaeont. Sinica, 27, 91–102.
- YASSINI I., 1986. *Ecology, paleoecology and stratigraphy of ostracodes from Late Pliocene and Quaternary deposits of the south Caspian Sea region in north Iran*. [W:] K. G. MCKENZIE (red.) *Shallow Tethys 2*, Proc. of the Intern. Symp. on Shallow Tethys 2, Wagga Wagga 15–17 September 1986, A.A Balkema, Rotterdam–Boston, 475–497.

ANNA KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK

Pracownia Graptolitowa

Instytut Paleobiologii PAN im. Romana Kozłowskiego

al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

RETIOLITY — TAJEMNICZE PLANKTONICZNE ZWIERZĘTA SYLURSKICH OCEANÓW

WSTĘP

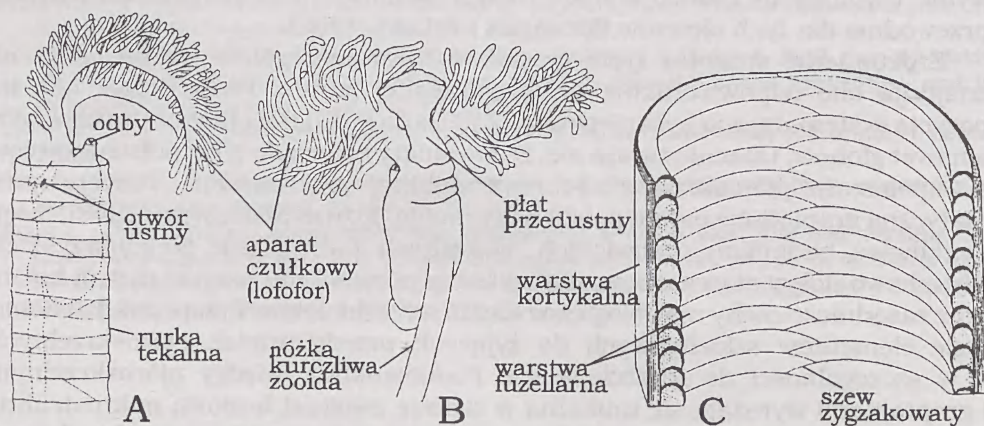
Retiolity należą do kolonijnych zwierząt zwanych graptolitami (graphein — pisać, lithos — skała). Graptolity znane są od kambru (550 mln lat temu) do karbonu (300 mln lat temu). Zamieszkiwały morza i oceany, a obecnie występują powszechnie w skałach ordowickich i sylurskich zwanych łupkami graptolitowymi. Ewolowały bardzo szybko, dlatego stanowią doskonale skamieniałości przewodnie dla tych okresów (RICKARDS i PALMER 1991).

Zrozumienie sposobu życia graptolitów jest szczególnie trudne, gdyż nie znajdują one odpowiedników we współczesnej faunie. Przez długie lata ich pozycja systematyczna była niepewna. Zaliczano je do jamochłonów, mszywiolów a nawet glonów. Obecnie uważa się, że graptolity należą do typu półstrunowców, a współczesne pióroskrzelne są z nimi najbliższej spokrewnione. Pozycję systematyczną graptolitów ustalił polski paleontolog, ROMAN KOZŁOWSKI (1948), dzięki wnikliwym badaniom ordowickich, wczesnych form z Gór Świętokrzyskich. Wyjątkowo dobry stan zachowania tej fauny pozwolił mu poznać rozwój kolonii oraz zasadnicze cechy morfologiczne badanych szkieletów. Przeprowadził homologie elementów szkieletowych do żyjących przedstawicieli pióroskrzelnych, a w szczególności do Rhabdopleura. Podobieństwa między pióroskrzelnymi i graptolitami wyrażają się unikalną w świecie zwierząt budową mikrostrukturalną perydermy. Budują ją półpięścieniowate elementy, zwane fuzellusami (ryc. 1C). Charakterystyczną dla tych grup cechą jest obecność stolonów wewnętrznych. Są to wydłużone części ciała łączące poszczególne osobniki kolonii, służące też do odpączkowania nowych osobników. Konsekwencją wewnętrznego usytuowania stolona jest perforacyjny sposób pączkowania, taki sam u pióroskrzelnych, jak i u prymitywnych graptolitów (Dendroidea). Wczesne stadia rozwojowe pióroskrzelnych i jednej z prymitywnych grup graptolitów (Tuboidea) wykazują również duże podobieństwa: z zapłodnionego jaja tworzy się larwa, która po osiedleniu się w podłożu, przechodzi metamorfozę i dalej rozwija się pierwszy osobnik w rurkowej osłonce. Cechą wspólną tych zwierząt jest również symetria dwuboczna.

Szczegółowe badanie graptolitów jest możliwe dzięki wypreparowaniu ich szkieletów (rabdozomów) przez rozpuszczenie skał w kwasach. Jednym z inicjatorów zastosowania tej metody był KOZŁOWSKI (1938). Aby odtworzyć kolejne etapy wzrostu kolonii zastosował nowatorskiej wówczas dla skamieniałości metody mikrotomowych skrawków seryjnych (KOZŁOWSKI 1948). Pozwala ona poznać kolejne etapy wzrostu kolonii. Dzisiaj obserwacje graptolitów znacznie ułatwia mikroskop elektronowy (ryc. 7).

BUDOWA SZKIELETU GRAPTOLITÓW

Szkielet graptolitów budują włókna kolagenowe, zachowane w postaci zwęglonej. Ściana rabdozomu — peryderma jest zbudowana z fuzellusów, tworzących charakterystyczny szew zygzakowaty w miejscu połączenia (ryc. 1C). Włókna kolagenowe warstwy fuzellarnej są ułożone nieregularnie w postaci gąbczastej, tworząc ścisłą podstawę szkieletu kolonii. Na zewnątrz i wewnątrz warstwy fuzellarnej znajduje się warstwa korykalna o włóknach równoległych, ściśle przylegających do siebie, tworzących na powierzchni krzyżujące się bandaże. Taka budowa szkieletu czyniła go elastycznym i odpornym na złamania. Dokładne zbadanie perydermalnych włókien w mikroskopie transmisyjnym przeprowadził polski paleontolog, Adam Urbanek, (URBANEK i TOWE 1975, BATES i współaut. 1991).



Ryc. 1. A, B. Współczesna *Rhabdopleura normani* należąca do pióroskrzelnych; widok od strony bocznej (A) i grzbietowej (B). C. Budowa mikroskopowa perydermy graptolitów.

Szkielet kolonii graptolitowej, zwany rabdozomem, budują cienkie rurki — teki, które zamieszkiwały osobniki kolonii zwane zooidami. Pierwszy osobnik — sikulozooid, rozwijający się z larwy powstałej z zapłodnionego jaja, różnił się znacznie od pozostałych, co uwiadcza w stożkowaty zwykle kształt jego szkieletu. Od sikulozooida odpączkowywały kolejne zooidy, połączone ze sobą poprzez stolon wewnętrzny.

Kolonie graptolitów liczyły od kilku do kilku tysięcy osobników. Małe wielkości zooidów wskazują na to, iż odżywiały się zapewne mikroplanktonem używając aparatów czułkowych, podobnie do współczesnych pióroskrzelnych (ryc. 1A, B). Graptolity zamieszkiwały strefy fotyczne mórz i oceanów, tam gdzie mikroplankton występował obficie.

Pierwsze graptolity były osiadłe, bentoniczne, podobnie jak pióroskrzelne. Przytwierdzone do dna morskiego, kamieni, czy muszli zamieszkiwały płytkie strefy mórz. Rabdozomy jednych z pierwszych graptolitów mają kształty drzewkowate, stąd ich nazwa Dendroidea. Mają najdłuższą historię spośród wszystkich graptolitów. Ich zasadnicze cechy nie zmieniły się od kambru do karbonu. Dendroidy są przodkami graptolitów planktonicznych, do których należą również retiolity.

Rabdozomy graptolitów planktonicznych wyróżniają się różnymi, niespotykanymi dzisiaj w przyrodzie geometrycznymi kształtami. Jednym z kierunków ewolucyjnych tej grupy jest redukcja rozgałęzień rabdozomów. Najbardziej skomplikowane formy wielogałązkowe — drzewkowate były zastępowane przez kilku-, dwugałązkowe i w końcu jednogałązkowe (monograptidy). Niektóre, zwłaszcza późniejsze formy graptolitowe posiadały zróżnicowane aparaty aperturalne w postaci kolców, daszków lub wieczek (URBANEK 1967, KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK 1990).

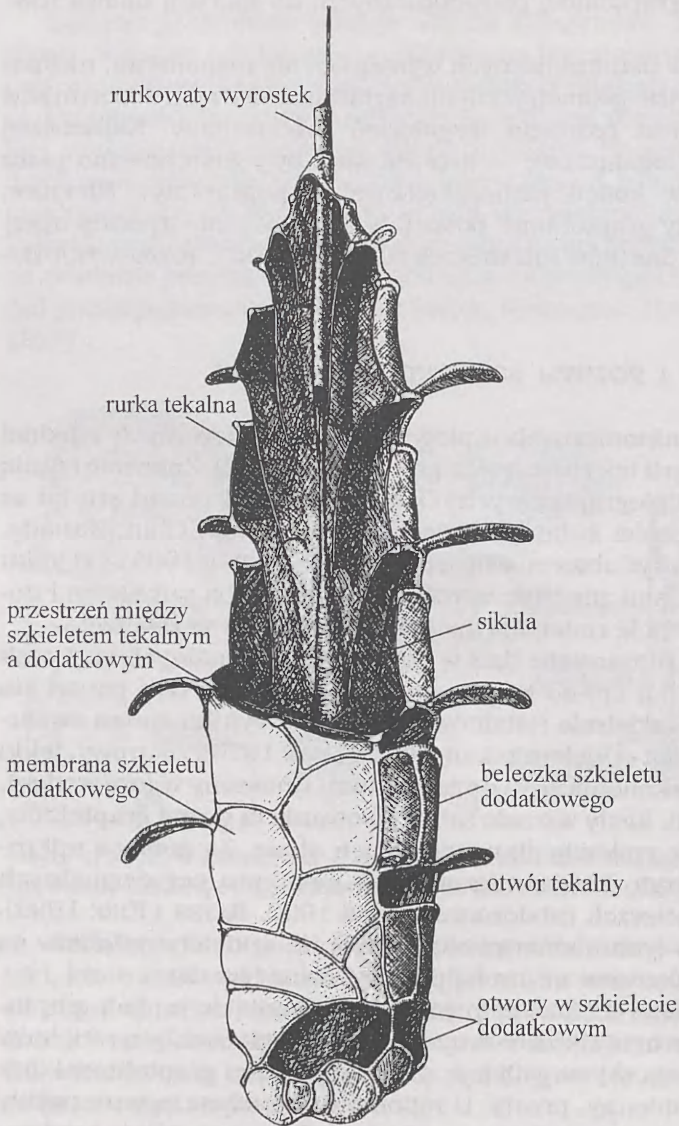
BUDOWA I ROZWÓJ SZKIELETU RETIOLITÓW

Retiolity są grupą planktonicznych diplograptidów, zbudowanych z jednej gałązki złożonej z dwóch serii tek zrosniętych grzbietowo (ryc. 2). Znacznie różnią się od pozostałych form diplograptidowych. Opisywane są od ponad stu lat ze skał sylurskich różnych części świata: Szwecji, Niemiec, Rosji, Chin, Kanady, a także z Polski, ostatnio dosyć obszernie (KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK 1995). Od kilku lat zainteresowanie retiolitami znacznie wzrosło, wzrosła liczba publikacji i nowych danych, które całkowicie zmieniają sposób patrzenia na te zwierzęta.

Szkielety retiolitów są znajdowane dziś w postaci perydermalnych siateczek (ryc. 3, 5–7) wielkości od 0,5 cm do kilkunastu centymetrów. Przez ponad sto lat uważano, że otwory w szkielecie retiolitów powstały w wyniku zmian ewolucyjnych w kierunku redukcji szkieletu tekalnego (BULMAN 1970). Ażurowy, lekki szkielet miał być bardziej ekonomiczny i do tego łatwiej unoszony w toni wodnej. Dopiero w ostatnich latach, kiedy wzrosło zainteresowanie tą grupą graptolitów, nowe dane o ich szkielecie zmieniły diametralnie ich obraz. Za pomocą mikroskopu elektronowego odkryto bowiem liczne ślady membran perydermalnych wewnątrz i na zewnątrz beleczek rabdozomu (BATES 1990, BATES i KIRK 1992). Po odtworzeniu przebiegu tych membran okazało się, że szkielety retiolitów są znacznie bardziej skomplikowane niż do tej pory uważano (ryc. 2).

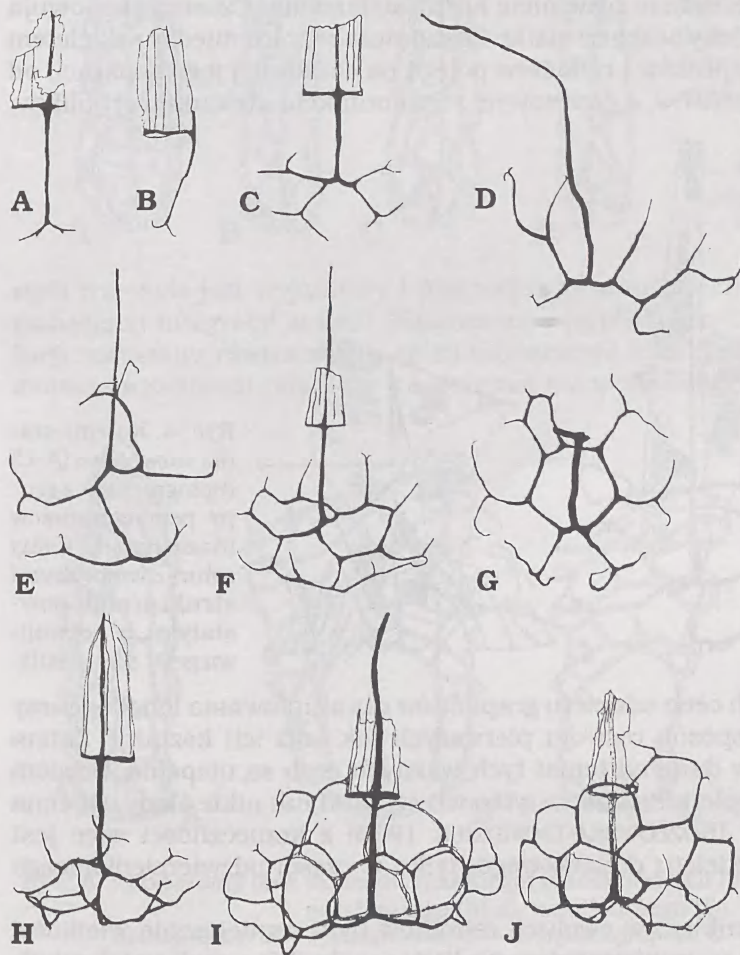
Pierwszy osobnik kolonii retiolitowej formował, podobnie do innych graptolitów, długi kolec przy aperturze sikuli, zwany wirgellą. Cechą osobliwą retiolitów była zdolność do rozrastania się wirgelli (ryc. 3). U większości graptolitów kolec ten stanowił element niezmienny, prosty. U retiolitów natomiast jego niezwykle potencjał ujawnił się w postaci dodatkowego szkieletu. Pierwszy etap to rozdwo-

jenie i utworzenie charakterystycznej kotwicy (ryc. 3A, B). Kolejne stadia rozwoju wirgelli formowały rodzaj dodatkowego szkieletu zewnętrznego. Okrywał on jednocześnie rozwijający się szkielet tekalny. Podstawą szkieletu powstałego z wirgelli były beleczki tworzące rodzaj mocnej siatki. Najczęściej jest znajdowana beleczkowa część rabdozomu (ryc. 7). Przestrzenie między tymi beleczkami były wypełnione cienką perydermą (ryc. 2). W przeciwieństwie do innych graptolitów szkielet tekalny, diplograptidowy był bardzo cienki. Dlatego też teki i membrany szkieletu dodatkowego retiolitów zwykle nie zachowywały się w stanie kopalnym.



Ryc. 2. Rekonstrukcja szkieletu z membranami ścian tekalnych i szkieletu dodatkowego retiolita z linii filogenetycznej plektograptusowej.

Dodatkowy szkielet zewnętrzny był połączony z tekalnym przy otworach aperturalnych zooidów. Między szkieletem tekalnym i dodatkowym powstawała przestrzeń w częściach bocznych rabdozomu (ryc. 2). Nie była to przestrzeń zamknięta. W części proksymalnej oraz na bocznych i aperturalnych stronach rabdozomu dodatkowego są widoczne otwory siatki nie posiadające śladów membran. Świadczy to o obecności otworów w tych miejscach. Również dystalna część rabdozomu była otwarta. Często spotykanym zakończeniem kolonii retiolitowej jest rurkowaty wyrostek (ryc. 2). Otwory te, jak i apertury zooidów umożliwiały przepływ wody wewnątrz rabdozomu. Przypuszcza się, że takie dodatkowe prądy wody mogły wpływać na bardziej efektywne odżywianie przez wyławianie większej ilości mikroplanktonu z otaczającej kolonię wody, jak również na aktywne przemieszczanie całej kolonii.



Ryc. 3. *Retiolites geitizianus* z linii retiolitesowej (Polska, dolny sylur) — kolejne, wczesne stadia rozwojowe od A do J.

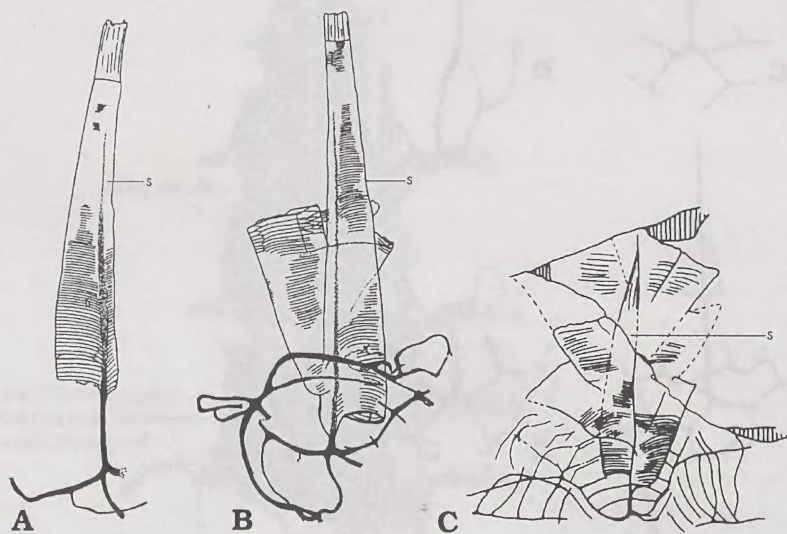
Tylko w wyjątkowych, sprzyjających warunkach kompletny szkielet kolonii retiolitowej miał szanse przetrwania. Właśnie takie, dobrze zachowane niesplą-

szczone szkielety retiolitów zostały znalezione niedawno, tylko raz w sylurskich kongrecjach węglanowych arktycznej Kanady (LENZ 1994). Odkrycie to potwierdziło wcześniejszą hipotezę o istnieniu membran.

Retiolity są jedynymi formami diplograptidowymi, jakie przetrwały kolejne kryzysowe zmiany środowiska w środkowym sylurze. Być może właśnie dzięki tej wyjątkowej budowie kolonii.

POCHODZENIE I EWOLUCJA RETIOLITÓW

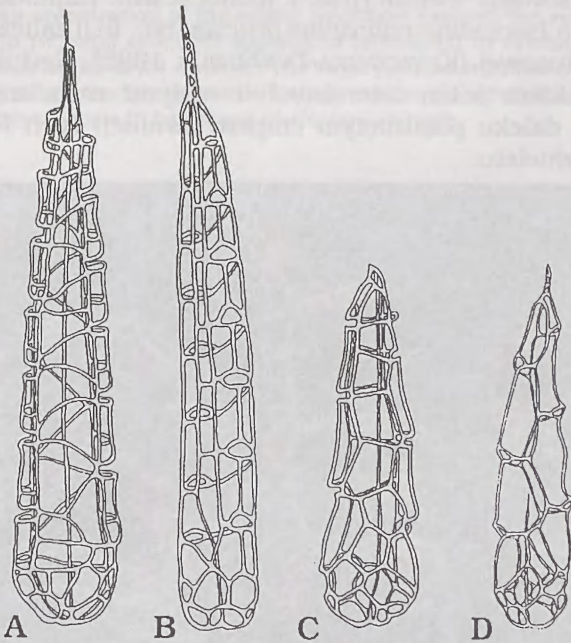
Retiolity wywodzą się od dolnosylurskich diplograptidów — petalograptusów, znanych tylko w postaci spłaszczonych szkieletów w skale (ryc. 4). Obok normalnego szkieletu tekalnego, posiadają one pierwsze znane rozgałęzienia wirgelli, które tworzą czasem dobrze rozwinięte formy siatkowate. Czasem zachowują się ślady membran między oczkami siatki. Zasadnicza różnica między szkieletem dodatkowym petalograptusów i retiolitów polega na całkowitej jego separacji od tekalnego u petalograptusów, a częściowym jego kontakcie z tekami u retiolitów.



Ryc. 4. Kolejne stadia rozwojowe (A–C) diplograptida z grupy petalograptusów (Kazachstan, dolny sylur) z widocznymi strukturami powstałymi z rozwoju wirgelli; s — sikula.

Jedną z kluczowych cech szkieletu graptolitów dla studiowania ich filogenezy jest wielkość sikuli i sposób rozwoju pierwszych tek oraz ich kształty. Zatem w przypadku retiolitów dane na temat tych ważnych cech są niepełne, bowiem nie zachowują się kompletnie, czasem tylko ich szczątki lub nikłe ślady. Obecna klasyfikacja retiolitów (KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK 1995) z konieczności więc jest oparta na budowie szkieletu dodatkowego, tylko w części odzwierciedlającego budowę tek.

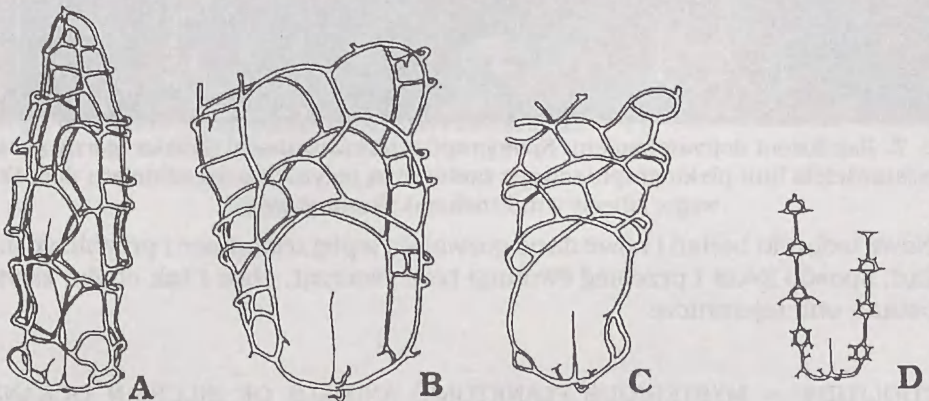
Zasadniczym kierunkiem w ewolucji retiolitów było zmniejszenie wielkości rabdozomu, połączone ze zmniejszeniem się liczby osobników, czyli rurek tekalnych oraz redukcją siateczki szkieletu dodatkowego (ryc. 5, 6). W konsekwencji tych zmian powstał skrajny typ rabdozomu w linii gotograptusowej posiadający cztery teki, a zakończony rurkowatym wyrostkiem. Taki typ kolonii o zakończo-



Ryc. 5. Rabdozomy (bez szkieletu tekalnego) przedstawiciele linii gotograptusowej od najstarszego (A) do najmłodszego (D).

A — *Eisenackograptus*, B — *Gotograptus*, C — *Neogothograptus*, D — *Holoretiolites*; (uproszczone).

nym wzroście jest wyjątkowy i niespotykany wspólnie i świadczy o daleko posuniętej integracji kolonii. Nasuwa się przypuszczenie, że ten kierunek ewolucji, związany równocześnie ze zmniejszeniem liczby osobników prowadził do zmiany organizacji retiolitów z kolonijnej na osobniczą.

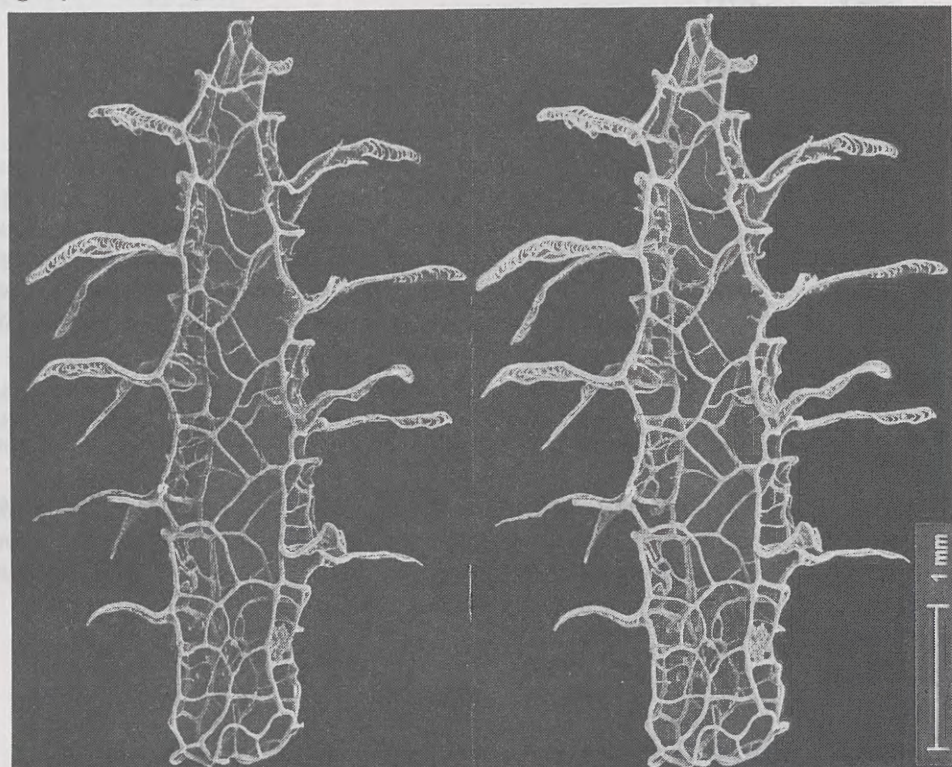


Ryc. 6. Rabdozomy (bez szkieletu tekalnego) przedstawiciele linii plektograptusowej od najstarszego (A) do najmłodszego (D).

A — *Spinograptus*, B — *Plectograptus*, C — *Semiplectograptus*, D — *Plectodinagraptus*; (uproszczone).

Szkielety najstarszych retiolitów miały szerokość około 0,5 cm, długość 10 cm, charakteryzowały się gęstą siatką. Młodsze formy stawały się coraz mniejsze aż do 0,7 mm szerokości, 3,5 mm długości; o silnie zredukowanej

siateczce. Najbardziej zaawansowany ewolucyjnie i jednocześnie najmłodszy retiolit pochodzi z Polski. Jest to *Plectodinemagraptus gracilis* (ryc. 6D) zaliczony do linii rozwojowej plektograptusowej (KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK 1995). Redukcja jego szkieletu wyraża się brakiem ścian lateralnych i małymi rozmiarami. Przypuszcza się, że kolejnym, daleko posuniętym etapem ewolucji tych form mógł być retiolit pozbawiony szkieletu.



Ryc. 7. Rabdozom dojrzałej kolonii *Spinograptus reticulolawsoni* (Polska, górny sylur) przedstawiciela linii plektograptusowej z zachowaną jedynie siatką szkieletu dodatkowego; zdjęcie z mikroskopu skaningowego.

Nowe techniki badań i nowe dane pozwalają lepiej zrozumieć i przybliżyć nam wygląd, sposób życia i przebieg ewolucji tych zwierząt, choć i tak chyba zawsze pozostaną one tajemnicze.

RETIOLITIDS — MYSTERIOUS PLANKTONIC ANIMALS OF SILURIAN OCEANS

Summary

Graptolites are extinct colonial animals, which lived from the Cambrian to the Carboniferous, i.e. 550 to 300 million years ago. They were common in seas, first as benthic, later as planktonic forms. They evolved very quickly, and now they are used as index fossils in the Silurian and Ordovician stratigraphy.

Retiolitids belong to a group of planktonic graptolites with a biserial arrangement of thecae (diplograptids) but differ from all other graptolites by possessing an additional skeleton outside of the primary skeleton of the colony. The space between the two skeletons allowed canalization of

efferent currents of water, which improved the nutrition of the colony and possibly its automobility. Such an organization of the colony may have assured the evolutionary success of retiolitids. The trend in retiolitid evolution appears to be marked by diminution of colony size accompanied by reduction in the zooid number. The most reduced retiolitid colony consists of four zooids. This is evidence for a tendency towards transformation of the retiolitid colony into solitary organisms; such a tendency seems to be unique in colonial animals.

LITERATURA

- BATES D. E. B., 1990. *Retiolite nomenclature and relationships*. Journal of the Geol. Soc., 147, 717–723.
- BATES D. E. B., KIRK N. H., 1992. *The ultrastructure, mode of construction and functioning of a number of Llandovery ancorate diplograptid and retiolitid graptolites*. Modern Geol., 17, 1–270.
- BATES D. E. B., RICKARDS B., PALMER D., 1991. *How are they constructed and what are they made of? [W:] Graptolites writing in the rocks*. PALMER D., RICKARDS B. (red.), The Boydell Press, Woodbridge, 11–16.
- BULMAN O. M. B., 1970. *Graptolithina with sections on Enteropneusta and Pterobranchia*. [W:] TEICHERT C. (red.). *Treatise on Invertebrate Palontology V*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Kansas, 1–163.
- KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK A., 1990. *The genus Gothograptus (Graptolithina) from the Wenlock of Poland*. Acta Palaeont. Pol., 35, 191–209.
- KOZŁOWSKA-DAWIDZIUK A., 1995. *Silurian retiolitids of the East European Platform*. Acta Palaeont. Pol., 40, 261–326.
- KOZŁOWSKI R., 1938. *Information preliminaires sur les Graptolithes du Tremadoc de la Pologne et sur leur portee theorique*. Ann. Mus. Zool. Polon., 13, 186–196.
- KOZŁOWSKI R. 1948. *Les Graptolithes et quelques nouveaux groupes d'animaux du Tremadoc de la Pologne*. Palaeont. Pol., 3, 1–235.
- LENZ A. C., 1994. *Uppermost Wenlock and lower Ludlow Plectograptinae graptolites, Arctic Islands, Canada: new isolated material*. J. Paleont., 68, 851–860.
- RICKARDS B., PALMER D. 1991. *What are they? What do they look like? [W:] Graptolites writing in the rocks*. PALMER D., RICKARDS B. (red.), The Boydell Press, Woodbridge, 1–6
- URBANEK A., 1967. *Historia rozwoju świata zwierzęcego*. [W:] *Zasady nauki o ewolucji*. KUŹNICKI L., URBANEK A. (red.), PWN, Warszawa, 278–567.
- URBANEK A., 1989. *Badania Romana Kozłowskiego nad pochodzeniem i organizacją graptolitów*. Przegląd Geologiczny, 1, 13–21.
- URBANEK A., TOWE K. M., 1975. *Ultrastructural studies on graptolithes, The periderm and its derivatives in the Graptoloidea*. Smithsonian Contrib. to Palaeobiol. 20, 1–25.

JÓZEF KAŻMIERCZAK, MICHAŁ GRUSZCZYŃSKI

Instytut Paleobiologii PAN

al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

BIOGEOLOGIA: PRÓBY INTEGRACJI NAUK O ŻYCIU I NAUK O ZIEMI

Biogeologia jako dyscyplina nauk przyrodniczych powstała w USA na przełomie lat pięćdziesiątych i sześćdziesiątych. Impulsem do jej utworzenia był apel znanego amerykańskiego geochemika, W. P. Woodringa, skierowany do czołowych uczonych, reprezentujących główne dziedziny nauk przyrodniczych w USA, nawołujący do opracowania programu badawczego integrującego wyniki badań uzyskane w poszczególnych dziedzinach. Patronat nad tym przedsięwzięciem objęła National Academy of Sciences USA. Apel Woodringa został przyjęty przychylnie i w trakcie dwóch sympozjów odbytych w odstępnie dziesięciu lat (1951 i 1961) została podjęta próba odpowiedzi na podstawowe pytania dotyczące początków życia na Ziemi (biogeneza i rozwój życia w prekambrze) oraz interakcji biosfery z litosferą, hydrosferą i atmosferą w kontekście ewolucji geologicznej Ziemi i innych planet Układu Słonecznego (WOODRING 1951, CLOUD i ABELSON 1961). Rezultatem konferencji z 1961 roku, znanej od nazwiska jej organizatora jako Woodring Conference, były nie tylko narodziny biogeologii, lecz przede wszystkim trwająca do dziś wielka fala interdyscyplinarnych projektów badawczych, których ukoronowaniem jest realizowany od kilku lat międzynarodowy program środowiskowy znany pod nazwą „Global Change”. Na szczególne wyróżnienie zasługują sukcesy badań biogeologicznych w opracowaniu modelu ewolucji wczesnej biosfery na tle geologicznej i geochemicznej ewolucji Ziemi (CLOUD 1972, 1976). Model ten, chociaż z pewnymi modyfikacjami, stanowi do dziś podstawę badań nad ewolucją życia w prekambrze, przede wszystkim nad mechanizmami prowadzącymi do wielkich innowacji biologicznych w odniesieniu do czasu geologicznego i planetarnych zmian środowiska, w tym szczególnie ewolucji chemicznej oceanu i atmosfery.

Podkreślić jednak należy, że będący przedmiotem badań biogeologii system sprzężeń zwrotnych w układzie biosfera — atmosfera — hydrosfera — litosfera nie jest z pewnością oryginalnym odkryciem uczestników Woodring Conference 1961. Opis materii Wszechświata złożonej z czterech przenikających się wzajemnie elementów: powietrza, ognia, wody i ziemi znaleźć już można u starożytnych Greków (np. Empedokles, 5 wiek p.n.e.). Koncepcja Ziemi jako superorganizmu kontrolującego zjawiska i procesy przebiegające na jej powierzchni została sformułowana ponad dwieście lat temu przez brytyjskiego geologa, JAMESA HUTTONA (1788). Nowoczesną wersję tej koncepcji stanowi hipoteza rosyjskiego

uczonego, V. I. VERNADSKY'EGO (np. 1929, 1930), twórcy biogeochemii, o ścisłych współzależnościach pomiędzy żywymi organizmami i ich fizycznym i chemicznym środowiskiem. Współczesną prezentację tej problematyki znaleźć można w książkach znanych geochemików, niemieckiego E. T. DEGENSA (1989) i amerykańskiego W. H. SCHLESINGERA (1991). Za dynamiczne rozwinięcie koncepcji Huttona można uznać zaproponowaną przez J. E. LOVELOCKA (1979, 1988) ideę Gai — ziemskiej biosfery, tworzącej razem z atmosferą, oceanami i litosferą żywy organizm, który homeostatycznie, w planetarnej skali, utrzymuje i optymalizuje biogeochemiczne i klimatyczne warunki niezbędne do utrzymania swojej egzystencji. Hipoteza superorganizmu Gai jest rozwijana obecnie szczególnie intensywnie w oparciu przede wszystkim o badania geomikrobiologiczne, jako koncepcja tak zwanego biodu lub bioplanety przez W. E. KRUMBEINA (1986), KRUMBEINA i SCHELLNHUBERA (1990) i KRUMBEINA i LAPO (1996). Stopień personifikacji Ziemi funkcjonującej jako superorganizm jest u tych badaczy posunięty tak daleko, że całość procesów i zjawisk geologicznych związanych z obecnością biosfery proponują oni określić jako geofizjologię planety. Nie kwestionując biogeologicznego charakteru programu badawczego proponowanego przez twórców Gai i koncepcji do niej zbliżonych, większość biogeologów, jak i teoretyków nauk przyrodniczych uważa, że są one nazbyt metaforyczne, w znacznym stopniu tautologiczne i nie poddają się falsyfikacji (KIRCHNER 1989).

Interdyscyplinarny zakres badań biogeologicznych spróbujemy przedstawić poniżej na kilku przykładach dokonań polskich badaczy, którzy w ostatnim czasie aktywnie włączyli się w główny nurt tej dyscypliny.

WCZESNA EWOLUCJA OCEANU A EWOLUCJA ŻYCIA

W połowie lat 80-tych jeden z autorów, J. Kaźmierczak, wspólnie z niemieckimi geochemikami z Instytutu Biogeochemii i Chemii Morza Uniwersytetu Hamburgskiego, E. T. Degensem, V. Ittekkotem i S. Kempe, rozpoczęli badania nad problemem chemicznej ewolucji wczesnego oceanu i jej implikacjami dla ewolucji systemów żywych w prekambryzu. Rezultatem tych badań jest opracowanie koncepcji, według której zmiany chemizmu wczesnego oceanu byłyby promotorem przełomowych zmian w organizacji systemów żywych, a także kontrolerem procesów biokalfikacyjnych w historii biosfery.

Zgodnie z tą koncepcją (KEMPE i DEGENS 1985, KEMPE i współaut. 1989, KEMPE i KAŻMIERCZAK 1994) wczesny ocean prekambryjski miałby w odróżnieniu od innych koncepcji, zakładających z reguły kwaśny odczyn wód oceanicznych, odczyn wysokozasadowy ($\text{pH} > 9$) i skład chemiczny podobny do tego, jaki cechuje większość dzisiejszych jezior sodowych, występujących z reguły w obszarach wulkanicznych. Jeziora te charakteryzują się wysoką zawartością Na^+ , K^+ , HCO_3^- , CO_3^{2-} , PO_4^{3-} , SiO_2 , zaś bardzo niską Ca^{2+} i Mg^{2+} (KEMPE i współaut. 1989). Wynika z tego, że wczesny ocean był nie tylko wysokozasadowy lecz również wysokoalkaliczny. Wysoka alkaliczność „sodowego” oceanu była powodowana głównie przez niezwykle wysoką koncentrację Na^+ i HCO_3^- . Malą ona w ciągu proterozoiku poprzez subdukcję wód porowych i wiązanie sodu w glino-krzemiany (przede wszystkim plagioklasy zbliżone składem do albitu) w strefie

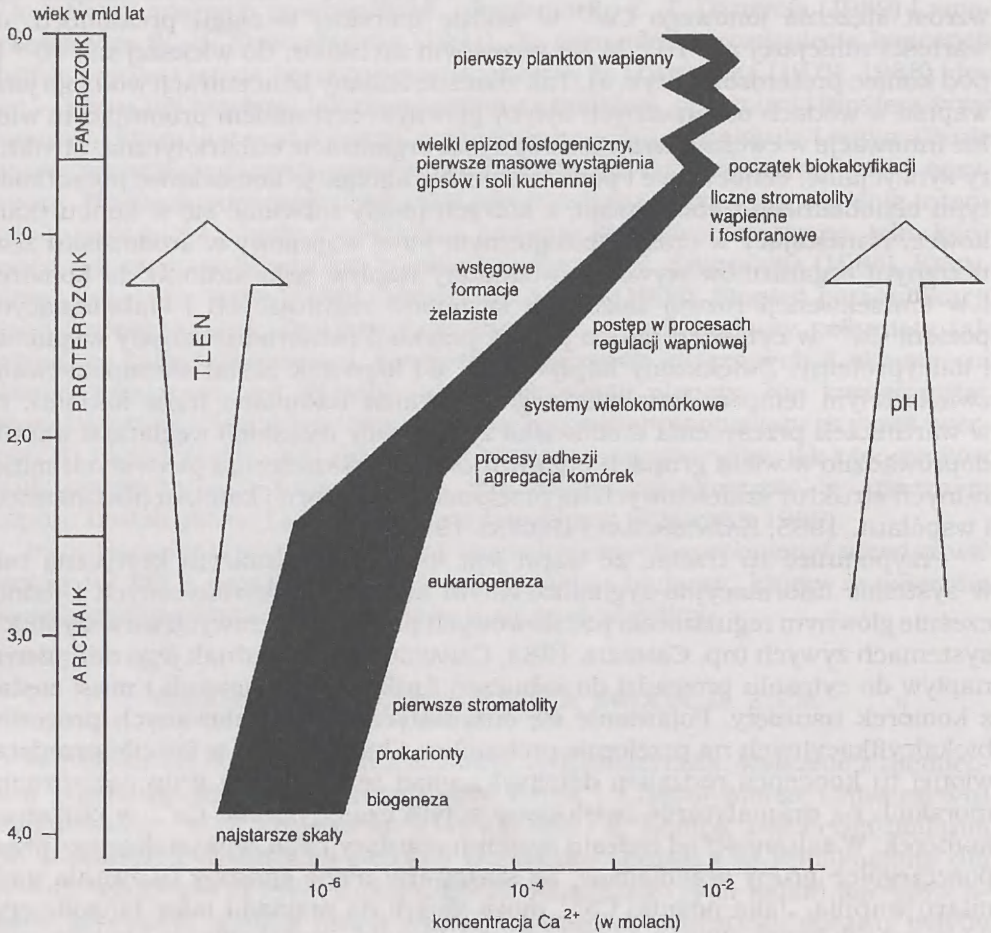
granodiorytowej oraz zwiększającą się masą osadów węglanowych i rezerwuaru? węgla pochodzenia organicznego. Wyliczenia stałych równowagi hipotetycznych reakcji sugerują, że rezultatem zmniejszającej się alkaliczności musiał być wzrost stężenia jonowego Ca^{2+} w wodzie morskiej w ciągu prekambriu, od wartości mniejszej niż 10^{-5} M we wczesnym archaiku, do większej niż 10^{-3} M pod koniec proterozoiku (rys. 1). Tak znaczne zmiany koncentracji wolnego jonu wapnia w wodach oceanicznych byłyby głównym czynnikiem promującym wielkie innowacje w ewolucji systemów żywych: organizację eukariotyczną, struktury syncycjalne, cenocytowe i polikariotyczne, agregacje komórkowe początkowo typu cenobialnego i kolonijnego, z których mogły rozwinąć się w końcu tkanekowce. Narastający w czasie geologicznym stres wapniowy w środowisku zewnętrznym organizmów wywołał zwiększony napływ tego kationu do komórek i w konsekwencji rozwój złożonych systemów regulujących i stabilizujących poziom Ca^{2+} w cytosolu, takich jak na przykład różnorodne kanały wapniowe i kalcyproteiny. Zwiększony napływ Ca^{2+} do komórek został skompensowany zwiększonym tempem katabolicznego usuwania nadmiaru tegoż kationu, co w warunkach przesycenia środowiska życia (wody morskiej) węglanem wapnia doprowadziło w wielu grupach organizmów do wykształcenia pierwszych mineralnych struktur szkieletowych na przełomie prekambriu i kambriu (KAŹMIERCZAK i współaut. 1985, KAŹMIERCZAK i DEGENS 1986).

Przypomnieć tu trzeba, że wapń jest kationem pełniącym krytyczną rolę w systemie informacyjno-sygnalizacyjnym komórek eukariotycznych i jednocześnie głównym regulatorem podstawowych procesów życiowych we wszystkich systemach żywych (np. CABELL 1983, CARAFOLI 1987). Jednak jego nadmierny napływ do cytosolu prowadzi do zaburzeń funkcji komórkowych i musi zostać z komórek usunięty. Pojawienie się enzymatycznie kontrolowanych procesów biokalcyfikacyjnych na przełomie prekambriu i kambriu jest w świetle przedstawionej tu koncepcji rodzajem detoksykacyjnej reakcji wielu grup organizmów morskich na dramatycznie zwiększony w tym czasie poziom Ca^{2+} w otoczeniu komórek. W zależności od rodzaju systemu regulacyjnego, wykształconego przez poszczególne grupy organizmów, są stosowane różne sposoby usuwania nadmiaru wapnia. Jako nośniki Ca^{2+} mogą służyć na przykład takie biopolimery, jak proteoglykany, glikoproteiny i oligosacharydy. Biokalcyfikacja byłaby więc jedną ze strategii wykształconych przez systemy żywe w celu przeciwstawienia się stresowi wapniowemu środowiska, przy czym ostateczny charakter krystalograficzny wewnątrz- lub zewnątrzkomórkowego złożu mineralnego jest w znacznym stopniu zależny od polimeru, na którym epitaksjalnie odbywa się nukleacja i wzrost kryształów.

O tym, że wysoka alkaliczność węglanowa odgrywa decydującą rolę w dostępności wolnego Ca^{2+} dla organizmów morskich możemy się przekonać dzięki symulacjom komputerowym (KEMPE i KAŹMIERCZAK 1994). Wykazują one zależność pomiędzy koncentracją związanych (skompleksowanych) i wolnych jonów wapnia a alkalicznością węglanową (mierzoną sumą stężeń jonów dwuwęglanowego CO_3^{2-} i wodorowęglanowego HCO_3^-).

Jednym z dowodów na wysoką alkaliczność wód wczesnego oceanu jest powszechne występowanie złóż fosforytów na przełomie prekambriu i kambriu,

a przede wszystkim masowe pojawienie się w późnym prekambryzu (tzw. ryfeju) stromatolitów — zwapniałych przyżyciowo mat cyjanobakteryjnych.



Rys. 1. Krzywa przedstawiająca hipotetyczne zmiany koncentracji Ca^{2+} w wodzie morskiej w czasie geologicznym wynikające z modelu wczesnego alkalicznego (sodowego) oceanu. Obok krzywej są wskazane niektóre ważniejsze epizody biogeochemiczne i bioewolucyjne będące przypuszczalnie wynikiem zmian w koncentracji Ca^{2+} . Wyraźne załamanie krzywej w pobliżu granicy archaiku i proterozoiku odpowiada przyspieszeniu w tym czasie procesowi kratonizacji litosfery, to jest zwiększeniu powierzchni lądów i większemu dopływowi do mórz Ca^{2+} niesionego rzekami. Zygzakowaty kształt krzywej Ca^{2+} we fanerozoiku odzwierciedla wielkoskalowe zmiany w koncentracji Ca^{2+} związane z wielkimi cyklami biogeochemicznymi wywołanymi najprawdopodobniej periodycznymi zmianami aktywności oceanicznych stref ryftowych. Według KAZMIERCZAKA i DEGENSA (1986) oraz KEMPEGO i KAZMIERCZAKA (1994).

Zgodnie z badaniami, które przeprowadził BACHRA (1963) w warunkach dużego stężenia jonu wodorowęglanowego (HCO_3^-) następuje przesunięcie w proporcjach wytrącającego się węglanu wapnia (CaCO_3) i fosforanu wapnia

($\text{Ca}_3[\text{PO}_4]_2$) w stronę tego ostatniego. Toteż w warunkach dramatycznego zwiększenia się koncentracji jonu wapniowego w wodzie i wysokiej koncentracji wodorowęglanu musiało dochodzić do wytrącania fosforanu wapnia na wielką skalę.

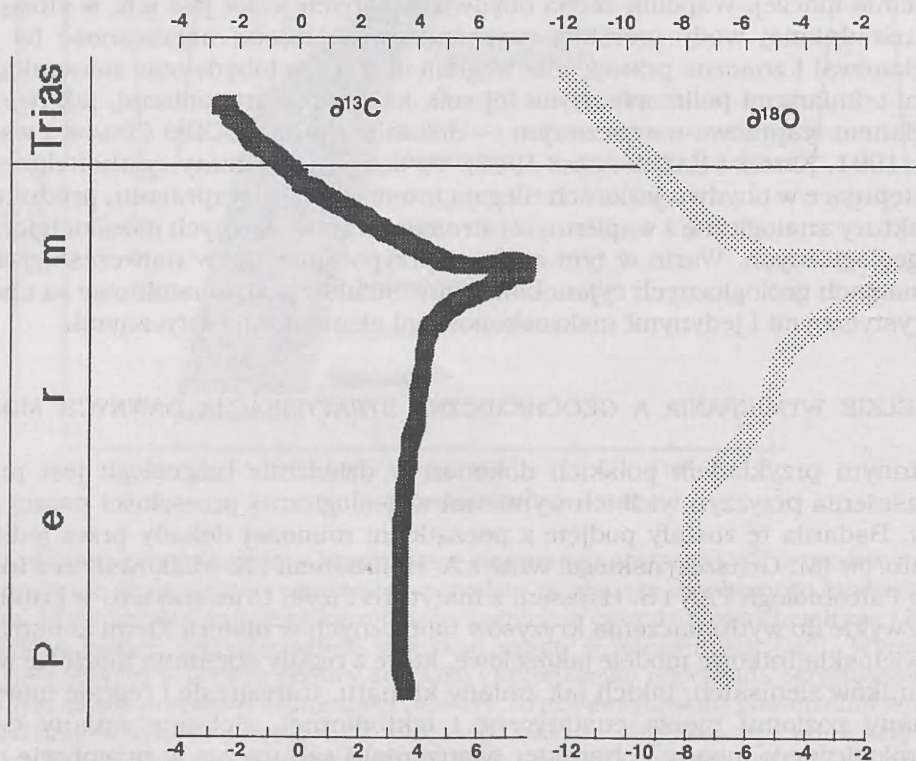
Stromatolity, laminowane struktury biosedymentacyjne, które szczególnie masowo występują w późnym prekambrze, to jest w okresie poprzedzającym pojawienie się pierwszych wyżej rozwiniętych, makroskopowych form życia, w późniejszych epokach geologicznych pojawiają się rzadziej. A od okresu kredowego (ok. 100 mln lat temu) stromatolity wapienne są znane głównie z osadów jeziornych i brakicznych (niepełnomorskich). Paradoks ten był dotychczas objaśniany hipotezą destrukcyjnej dla mat cyjanobakteryjnych troficznej konkurencji ze strony twardokorowców od chwili, kiedy te ostatnie pojawiły się z początkiem kambru na scenie ewolucyjnej. Jednakże szczegółowe badania hydrochemiczne współczesnych środowisk występowania stromatolitów wapiennych przypominających stromatolity prekambryjskie, w wypełnionym wodą morską jeziorze w kraterze wulkanu wyspy Satonda u wybrzeży Sumbawy (centralna Indonezja) i jeziorze Wan we wschodniej Turcji zdają się tłumaczyć owo zjawisko geologiczne zupełnie inaczej. Wspólną cechą obydwu badanych jezior jest ich, w stosunku do uśrednionej wody morskiej, wyraźnie podwyższona alkaliczność (w tym węglanowa) i znaczne przesylenie węglanem wapnia (obydwoma mineralogicznymi odmianami polimorficznymi tej soli, kalcytem i aragonitem), jak również węglanem wapniowo-magnezowym — dolomitom (CaMg_2CO_3) (KEMPE i współaut. 1991, KEMPE i KAŻMIERCZAK 1993). To decyduje, że maty cyjanobakteryjne występujące w obydwu jeziorach ulegają intensywnemu wapnieniu, produkując struktury analogiczne z wapiennymi stromatolitami z dawnych morskich formacji geologicznych. Warto w tym miejscu przypomnieć, że w najwcześniejszych formacjach geologicznych cyjanobakteryjne struktury stromatolitowe są charakterystycznymi i jedynymi makroskopowymi elementami biotycznymi.

WIELKIE WYMIERANIA A GEOCHEMICZNA STRATYFIKACJA DAWNYCH MÓRZ

Innym przykładem polskich dokonań w dziedzinie biogeologii jest próba wyjaśnienia przyczyn wielkich wymierań w geologicznej przeszłości naszej planety. Badania te zostały podjęte z początkiem minionej dekady przez jednego z autorów (M. Gruszczynskiego) wraz z A. Hoffmanem i K. Małkowskim z Instytutu Paleobiologii PAN i S. Hałasem z Instytutu Fizyki Uniwersytetu w Lublinie.

Zwykle do wytłumaczenia kryzysów biotycznych w historii Ziemi konstruuje się wieloskładnikowe modele jakościowe, które z reguły obejmują możliwie wiele czynników ziemskich, takich jak zmiany klimatu, transgresje i regresje morskie (zmiany poziomu morza eustatyczne i tektoniczne), globalne zmiany cyklu hydrologicznego (opady i charakter wietrzenia) i zaburzenia w przepływie mas węgla i siarki pomiędzy ich głównymi rezerwuarami sedymentacyjnymi (HOLSER 1984). W innych modelach za sprawców wielkich wymierań przyjmuje się siły pozaziemskie, deszcze komet, bombardowanie wielkimi meteorytami, czy wywołane tymi czynnikami długotrwałe opady kwaśnych deszczów przesyconych dwutlenkiem siarki i tlenkami azotu (SHOEMAKER i WOLFE 1986, McLAREN i GOODFELLOW 1990).

Jednym z największych, a może nawet największym kryzysem w historii życia było wymieranie fauny morskiej na przełomie permu i triasu (pogranicze ery paleozoicznej i mezozoicznej). Mając do dyspozycji kolekcje ramienionogów z sekwencji osadowych późnego permu i wczesnego triasu ze Spitsbergenu wspomnieni wyżej badacze przeprowadzili badania stosunków izotopowych węgla ^{13}C do ^{12}C i ^{18}O do ^{16}O w kalcytowych (stabilna mineralogiczna odmiana węglanu wapnia) muszlach ramienionogów (z rodziny Productacea) z sekwencji osadów sięgającej swoim zasięgiem wiekowym pogranicza permu i triasu. Uzyskane wyniki pozwoliły na skonstruowanie krzywych wiekowych, wyraźnie obrazujących gwałtowne zmiany wspomnianych stosunków izotopowych w najpóźniejszym permie (rys. 2). Owo zaburzenie zostało także stwierdzone w wielu profilach osadów pogranicza permu i triasu na różnych kontynentach (BAUD i współaut. 1989), świadcząc o globalnym charakterze badanego zjawiska. W celu wypracowania spójnego modelu tłumaczącego przyczynę zaburzenia izotopowego zapisanego w osadach Spitsbergenu i jego związków z wielkim wymieraniem permsko-triasowym, odniesiono się (GRUSZCZYŃSKI i współaut.



Rys. 2. Krzywe stosunków izotopów węgla i tlenu ($\delta^{13}\text{C}$ i $\delta^{18}\text{O}$) w muszlach ramienionogów z rodziny Productacea występujących w permsko-triasowej formacji Kapp Starostin, z zachodniej części Spitsbergenu. Sukcesja wyników izotopowych odwzorowuje krzywe charakteryzujące się gwałtownym, najpierw wzrostem a później spadkiem wartości izotopowych w późnym permie, co dało podstawę do stworzenia modelu stratyfikowanego oceanu. Rysunek zmodyfikowano za GRUSZCZYŃSKIM i współaut. (1989).

1989) do wyliczeń bilansu mas węgla o określonej kompozycji izotopowej ^{13}C do ^{12}C oddziaływujących na kompozycję izotopową związków węgla w obrębie oceanicznego systemu węglanowego (SPITZY i DEGENS 1985). Wyliczenia te, przy założeniu wielkości masy węgla w systemie węglanowym permskiego morza takiej jak we współczesnym oceanie, wykluczyły potencjalny wpływ wulkanizmu lądowego i podmorskiego na tak wielkie perturbacje stosunków izotopowych w badanym systemie węglanowym. Jedynym więc liczącym się procesem mogącym wywołać obserwowane zaburzenie w przebiegu krzywych izotopowych mogła być depozycja i utlenianie wielkich mas węgla organicznego. Ponieważ chodzi tu o masy rzędu kilkunastu do kilkudziesięciu współczesnych biosfer, głównym rezerwuarem dla przepływu węgla organicznego musiał być ocean światowy. Przyjęto założenie, iż w permskim oceanie musiały istnieć baseny, w których kolumna wody była podzielona na dwie pionowe strefy (MAŁKOWSKI i współaut. 1989, HOFFMAN i współaut. 1991). Pierwsza z nich, obejmująca wody powierzchniowe, charakteryzowałaby się obecnością rozpuszczonego tlenu i przewagą produkcji nad remineralizacją. Druga natomiast strefa obejmująca wody głębsze, zwykle przydenne, cechowałaby się brakiem lub niedoborem wolnego tlenu, bakteryjnym utlenianiem materii organicznej w wyniku redukcji jonu siarczanowego (SO_4^{2-}), a także akumulacją produktów tegoż utleniania czyli dwutlenku węgla (CO_2) i siarkowodoru (H_2S). Taki strefowy układ, stratyfikacja chemiczna i tlenowa nawet bez czynników zewnętrznych, jest ze swej natury niestabilny. Wzrastająca podaż przyswajalnych związków fosforu i tlenu ze strefy redukcyjnej napędza produkcję pierwotną i przyrost biomasy. Prowadzi to do coraz większej depozycji materii organicznej, a co za tym idzie rozbudowy strefy redukcyjnej. Wiązałoby się to z podniesieniem temperatury wody i zwiększonym parowaniem w strefie utleniającej. To z kolei powodowałoby wzmożone skraplanie się pary wodnej w rejonach górzystych, intensywniejszy spływ wody z lądów i wymuszenie prądów termicznych (gęstościowych) w wodzie morskiej i w końcowym efekcie destratyfikację. Prowadzi to na samym początku do maksymalnego rozwoju biomasy organizmów morskich, a później do prawie całkowitej zagłady życia w wyniku inwazji dwutlenku węgla (CO_2), siarkowodoru (H_2S) i nadmiaru związków fosforu i azotu (MAŁKOWSKI i współaut. 1989). Toteż nie trzeba konieczne uciekać się do skomplikowanych, wieloczynnikowych modeli, czy sił pozaziemskich, aby wyjaśnić niektóre katastrofy w rozwoju życia organicznego w dawnych morzach.

Istnienie stratyfikowanych układów morskich w przeszłości geologicznej może nie tylko tłumaczyć przyczyny niektórych wielkich wymierań lecz także termodynamicznych zmian w obrębie systemu węglanowego z tendencją do wytrącania się węglanu wapnia w czasie stratyfikacji i tendencją do rozpuszczania tegoż węglanu wapnia w czasie destratyfikacji. Ponadto w trakcie destratyfikacji dochodziłoby do tworzenia się nagromadzeń fosforytów, co w wypadku pogranicza permsko-triasowego jest w pełni udokumentowane geologicznie.

BIOGEOLOGY: AN ATTEMPT AT INTEGRATION OF LIFE AND EARTH SCIENCES

Summary

Biogeology is a new research field operating on the frontiers of geo- and biosciences. It was initiated as a research programme for solving the intriguing questions dealing with early beginning of life on Earth, and interrelationship of biosphere with lithosphere, hydrosphere and atmosphere with respect to geological evolution of Earth and other planets of the Solar system. Biogeology was finally established at the Woodring Conference in 1961, marking the beginning of many interdisciplinary projects crowned by the international „Global Change” project which has been carried out for the last few years. Polish contribution to biogeological studies has been exemplified by the results of two research projects. One of them concerns formulation of the early soda ocean concept and its bearing on crucial innovations for evolution of the early life, and on the onset of biocalcification process at the Precambrian-Cambrian transition. According to the early soda ocean model, Precambrian sea water was highly alkaline with very high Na^+ and HCO_3^- , and very low Ca^{2+} and Mg^{2+} concentrations. This high alkalinity decreased gradually with time creating high Ca^{2+} concentration in seawater, thus putting biota in the situation of sub-toxic Ca-stress. Living cells had for the first time to expell an excess of calcium in the form of calcium carbonate skeletons. Another project has been posed to explain a biotic mass extinction known as the Permo-Triassic crisis. A terrestrial model has been established dealing with the processes within stratified seawater zones as major moderators of oceanic biomass growth during stratification and rapid biomass decrease due to extinction during destratification event. This model also shows its bearing on the thermodynamic stability of the seawater carbonate system and massive deposition of phosphates.

LITERATURA

- BACHRA B. N., 1963. *Precipitation of calcium carbonate and phosphates from metastable solutions*. Ann. N. Y. Acad. Sci., 109, 251–255.
- BAUD A., MAGARITZ M., HOLSER W., 1989. *Permian-Triassic of the Tethys, Carbon isotope studies*. Geol. Rundschau, 78, 642–677.
- CAMBELL A. K., 1983. *Intracellular Calcium — Its Universal Role as a Regulator*. Wiley, Chichester, str. 556.
- CARAFOLI E., 1987. *Intracellular calcium homeostasis*. Annual Rev. Biochem., 56, 395–433.
- CLOUD P. Jr., 1972. *A working model of the primitive Earth*. Am. J. Sci., 472, 537–548.
- CLOUD P. Jr., 1976. *Beginnings of biospheric evolution and their biogeochemical consequences*. Paleobiology, 2, 351–378.
- CLOUD P. Jr., ABELSON P. H., 1961. *Woodring conference on major biologic innovations and the geologic record*. Proc. Natl. Acad. Sci., 47, 1705–1712.
- DEGENS E., 1989. *Perspectives on Biogeochemistry*. Springer-Verlag, Berlin, str. 423.
- DEGENS E., KAŹMIERCZAK J., ITTEKOT V., 1985. *Cellular response to Ca^{2+} stress and its geological implications*. Acta Palaeon. Polonica, 30, 115–135.
- GRUSZCZYŃSKI M., HALAS S., HOFFMAN A., MAŁKOWSKI K., 1989. *A brachiopod calcite record of the oceanic carbon and oxygen isotope shifts at the Permian/Triassic transition*. Nature, 337, 64–68.
- HOFFMAN A., GRUSZCZYŃSKI M., MAŁKOWSKI K., 1991. *On the interrelationship between temporal trends in $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, and $\delta^{34}\text{S}$ in the world ocean*. Jour. Geology, 99, 355–370.
- HOLSER W., 1984. *Gradual and abrupt shifts in ocean chemistry during Phanerozoic time*. [W.] *Patterns of Change in Earth Evolution*. H. D. HOLLAND, A. F. TRENDALL, (red.). Springer-Verlag, Berlin, 123–143.
- HUTTON J., 1788. *Theory of the Earth; or an investigation of the laws observable in the composition, dissolution and restoration of land upon the globe*. Trans. R. Soc. Edinburgh, 1, 209–304.
- KAŹMIERCZAK J., DEGENS E., 1986. *Calcium and the Early Eukaryotes*. Mit Geol.-Paläon Ins Univ. Hamburg, 61, 1–20.
- KAŹMIERCZAK J., ITTEKOT V., DEGENS E., 1985. *Biocalcification through time, environmental challenge and cellular response*. Paläon Zschr., 59, 15–33.

- KEMPE S., DEGENS E., 1985. *An early soda ocean?* Chem. Geol., 53, 95–108.
- KEMPE S., KAŻMIERCZAK J., 1993. *Satonda Crater Lake, Indonesia, Hydrochemistry and Biocarbonates. Facies*, 28, 1–32.
- KEMPE, S., KAŻMIERCZAK J., 1994. *The role of alkalinity in the evolution of ocean chemistry, organization of living systems, and biocalcification processes.* [W.] *Past and Present Biomineralization Processes — Consideration about the Carbonate cycle* F. Doumenge, (red.). Bulletin de l'Institut Océanographique Numéro special 13, Monaco. str. 61–117.
- KEMPE S., KAŻMIERCZAK J., DEGENS E., 1989. *The soda ocean concept and its bearing on biotic evolution.* [W.] *Origin, Evolution, and Modern Aspects of Biomineralization in Plants and Animals.* R. E. CRICK, (red.). Plenum Press, New York. str. 29–44.
- KEMPE S., KAŻMIERCZAK J., LANDMANN G., KONUK , REIMER , LIPP A., 1991. *Worlds largest microbialites discovered in Lake Van, Turkey.* Nature, 349, 605–608.
- KIRCHNER J. W., 1989. *The Gaia hypothesis, can it be tested?* Rev. Geophys., 27, 223–235.
- KRUMBEIN W. E., 1986. *Biotransfer of minerals by microbes and microbial mats.* [W.] *Biomineralization in Lower Plants and Animals* B.S.C. Leadeater i R. Riding, (red.). Clarendon, Oxford. str. 55–72.
- KRUMBEIN W. E., SCHELLNHUBER H. J., 1990. *Geophysiology of carbonates as a function of bioplanets.* [W.] *Facets of Modern Biochemistry.* Festschrift for E. DEGENS V. ITEKOT S., KEMPE W., MICHAELIS A., SPITZY (red.). Springer-Verag, Berlin. str. 5–22.
- KRUMBEIN W. E., LAPO A. V., 1996. *VERNADSKYS Biosphere as a Basis of Geophysiology.* [W.] *Gaia in Action, Science of the living Earth* P. Bunyard, (red.). Floris Books, Edinburgh. str. 115–134.
- LOVELOCK J., 1979. *Gaia. A new look at life on Earth.* Oxford University Press, Oxford. str. 157.
- LOVELOCK J., 1988. *The Ages of Gaia. A Biography of Our Living Earth.* W. W. Morton & Co., New York. str. 252.
- MALKOWSKI K., GRUSZCZYŃSKI M., HOFFMAN A., HALAS S., 1989. *Oceanic stable isotope composition and a scenario for the Permo-Triassic crisis.* His Biology, 2, 289–309.
- MCLAREN D. J., GOODFELLOW W. D., 1990. *Geological and biological consequences of giant impacts.* Annu. Rev. Earth Plane Sci., 18, 123–171.
- SCHLESINGER W. H., 1991. *Biogeochemistry. An Analysis of Global Change.* Academic Press, London. str. 443.
- SHOEMAKER E. M., WOLFE R. F., 1986. *Mass extinctions, crater ages and comet showers.* [W.] *The Galaxy and the Solar System* R.M. SMOLUCHOWSKI J. N., BAHCALL, M. S., MATTHEWS (red.). University of Arizona Press, Tuscon. str. 338–386.
- SPITZY A., DEGENS E., 1985. *Modelling stable isotope fluctuations through geologic time.* Mitteilungen Geol.-Paläon Ins Uni. Hamburg, 59, 155–156.
- VERNADSKY V. I., 1929. *La biosphère.* Alcan, Paris. str. 298.
- VERNADSKY V. I., 1930. *Geochemie in ausgewählten Kapiteln.* Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig. str. 220.
- WOODRING W. P., 1951. *Basic assumption underlying paleoecology.* Science, 113, 482–483.

TERESA MARYAŃSKA¹, HALSZKA OSMÓLSKA²

¹Muzeum Ziemi PAN

al. Na Skarpie 20/26, 00-488 Warszawa

²Instytut Paleobiologii PAN

al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

POLSKI ŚLAD W BADANIACH DINOZAUROW

WSTĘP

Polski ślad w badaniach dinozaurów jest ściśle związany z polsko-mongolскими wyprawami paleontologicznymi na pustynię Gobi. Warto więc o nich przypomnieć. Zainteresowanie paleontologów pustynią Gobi sięga roku 1900, kiedy to paleontolog amerykański, H. F. Osborn, wysunął hipotezę, że środkowa Azja była prawdopodobnie obszarem, na którym wyodrębniły się ssaki łożyskowe. Już wówczas z badań geologicznych wynikało, że tereny pustyni Gobi są obszarem, na którym do dziś zachowały się osady lądowe powstałe w 2-giej połowie ery mezozoicznej, między 155 i 65 milionami lat temu. Jednak dla paleontologów najbardziej interesującą częścią tej serii gobijskich skał jest sekwencja (głównie piasków i piaskowców) osadzona między 140 i 65 milionami lat temu, w ostatnim okresie ery mezozoicznej, zwanym okresem kredowym. Osady te zawierają bowiem liczne szczątki kopalnych kręgowców. Pierwsze wyprawy paleontologiczne do Mongolii były organizowane w latach 1922-1930 przez Amerykańskie Muzeum Historii Naturalnej w Nowym Jorku. Wyprawy amerykańskie zakończyły się pełnym sukcesem i odkryły na terenie Mongolii, w osadach z okresu kredowego, szczątki ssaków i dinozaurów oraz jaja dinozaurów. Odkrycie to było wielką sensacją. Kolejne wyprawy paleontologiczne prowadziły badania na Gobi w latach 1946, 1948 i 1949. Wyprawy te były organizowane przez Instytut Paleontologii Akademii Nauk Związku Radzieckiego w Moskwie. Paleontolodzy radzieccy odkryli nowe stanowiska występowania dinozaurów, a wśród nich słynną dziś na całym świecie z bogactwa nagromadzonych materiałów kostnych wieku późnokredowego, kotlinę Nemegt, położoną na południu Gobi. Prace ośrodka moskiewskiego zostały wznowione w 1969 roku i są prowadzone do dziś. Rok 1963 zapoczątkował kolejny etap badań paleontologicznych w Mongolii, tym razem z udziałem polskich paleontologów. Inicjatorem tych badań był wielki polski paleontolog, prof. Roman Kozłowski, w owym czasie kierownik Zakładu Paleontologii PAN (dzisiejszy Instytut Paleobiologii PAN). W ramach podpisanej w roku 1961 umowy o współpracy naukowej między Polską i Mongolską Akademią Nauk znalazł się specjalny punkt mówiący

o organizacji polsko-mongolskich ekspedycji paleontologicznych na pustynię Gobi. Istniejący w owych latach układ polityczny i specyficzny dla krajów „obozu socjalistycznego” sposób finansowego rozliczania się stwarzały szansę, że wyprawy te będą stosunkowo mało kosztowne. Kierownictwa naukowego wypraw podjęła się prof. Zofia Kielan-Jaworowska. Pierwsza, niewielka ekspedycja rekonosansowa odbyła się w roku 1963; siedem kolejnych, kilkunasto- lub kilkunobowych wypraw eksploatacyjnych pracowało w Mongolii w latach 1964–1965, 1967–1971 (KIELAN-JAWOROWSKA i DOVCHIN 1969, KIELAN-JAWOROWSKA i BARSBOLD 1972). W każdej z nich, obok Polaków brali udział paleontolodzy mongolscy. Jechaliśmy w teren już częściowo rozpoznany przez paleontologów amerykańskich i rosyjskich, co dawało gwarancje powodzenia i naszym wyprawom. Odkryliśmy także wiele nowych stanowisk występowania szczątków ssaków, dinozaurów, jaj gadów i ptaków oraz kopalnych przedstawicieli innych grup lądowych kręgowców: płazów, żółwi, krokodyli, jaszczurek, ptaków. W wyprawach brały udział również autorki artykułu, a po ich zakończeniu miały możliwość kilkakrotnie odwiedzać Mongolię, badając dinozaury zgromadzone w Ułan Bator w Instytucie Geologii Mongolskiej Akademii Nauk, lub prowadząc krótkotrwałe prace w terenie. Tego typu współpraca między Instytutem Paleobiologii PAN, Muzeum Ziemi PAN i Instytutem Geologicznym MAN trwa do dziś. Należy także wspomnieć, iż od dłuższego czasu intensywne prace poszukiwawcze i wykopaliskowe są prowadzone także przez samych paleontologów mongolskich. W ostatnich kilku latach, w efekcie zmian politycznych gwałtownie wzrosło na całym świecie zainteresowanie Mongolią i jej paleontologicznymi skarbami. Oprócz ekspedycji rosyjskich działają dziś w Mongolii paleontologiczne ekspedycje amerykańskie, japońskie, austriackie i inne. Niestety Polski nie stać na zorganizowanie nowych, dziś już bardzo kosztownych, wypraw na Gobi.

WAŻNIEJSZE WYNIKI POLSKICH BADAŃ DINOZAUROW

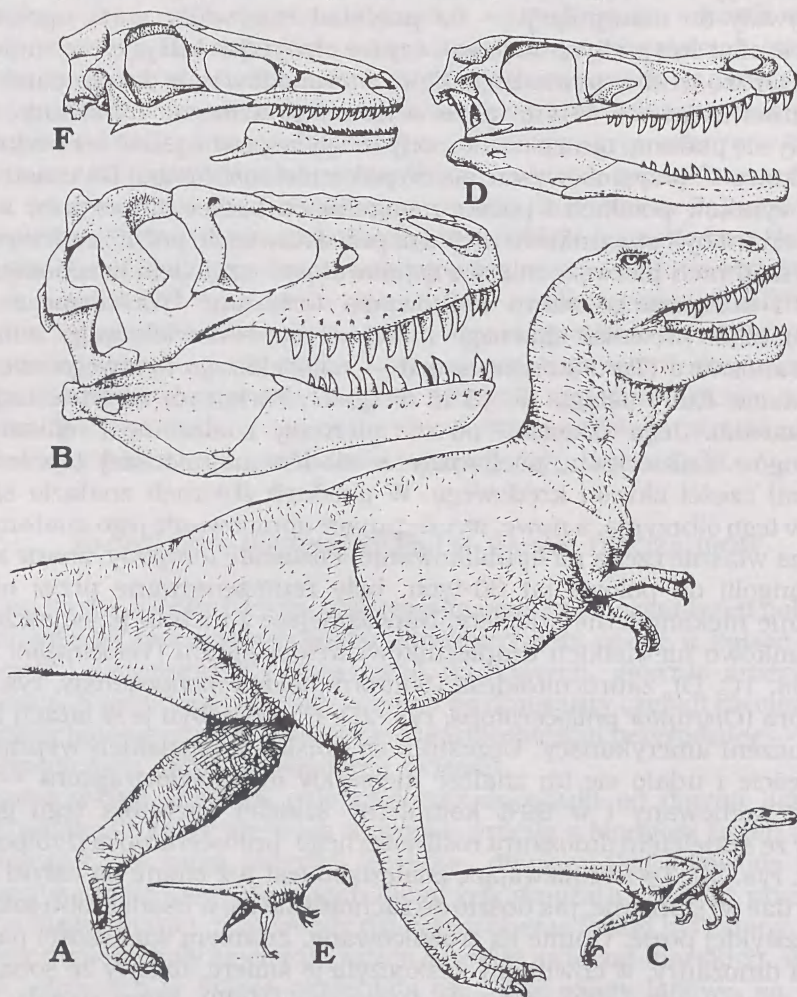
Zanim Profesor Zofia Kielan-Jaworowska podjęła się organizacji polsko-mongolskich wypraw paleontologicznych, dinozaury były znane w Polsce wyłącznie z ilustracji i zagranicznych opracowań naukowych, głównie amerykańskich i rosyjskich. A zatem na rezultaty wypraw po dinozaury czekali niecierpliwie nie tylko polscy paleontologowie, ale także nieprofesjonalni przyrodnicy — miłośnicy tych tajemniczych, dawno wymarłych zwierząt.

Chociaż wkład polskich paleontologów do nauki od dawna liczył się na świecie, do chwili kiedy pierwsza wyprawa wróciła z Mongolii żaden z polskich paleontologów nie mógł określić się jako „dinozaurolog”. Powody tego były oczywiste: w czasie kiedy na lądach Ziemi żyły dinozaury, a więc przez większą część ery mezozoicznej, prawie cały dzisiejszy obszar Polski był zalany morzami. Osadzone w nich skały zawierają zatem szczątki zwierząt morskich. Wprawdzie w kilku miejscach w Polsce odsłaniają się także osady lądowe, są to jednak warstwy starsze od tych, które osadziły się w czasach największego rozkwitu dinozaurów, to jest okresu jurajskiego i kredowego. Nie zawierają one też żadnych szczątków kostnych dinozaurów, a tylko ich tropy.

Jak na tle wcześniejszych prac badaczy zagranicznych przedstawiają się osiągnięcia polsko-mongolskich wypraw i jaki jest wkład polskich paleontologów do wiedzy o dinozaurach? W badaniach, oprócz autorek niniejszego artykułu, uczestniczyli też inni polscy paleontolodzy: M. Borsuk-Białynicka, E. Roniewicz, A. Nowiński i K. Sabath. Trzeba także zaznaczyć, że niektóre prace były prowadzone wspólnie z naszymi kolegami z Mongolii — R. Barsboldem i A. Perle.

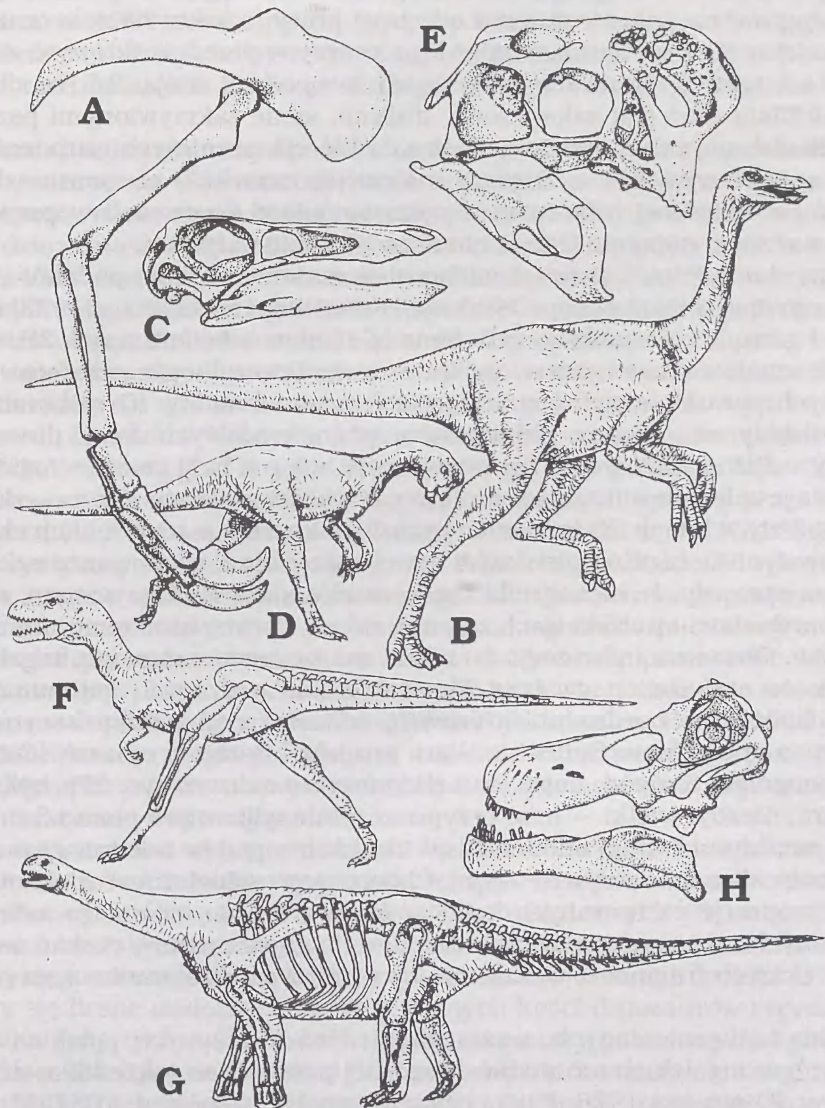
W osadach późnej kredy na terenie Mongolii są niezwykle zróżnicowane dinozaury mięsożerne, łączone przez paleontologów w grupę Theropoda. Wraz z roślinożernymi zauropodami (Sauropoda) tworzą one grupę dinozaurów gądziomiednicowych (Saurischia). Teropody były zwierzętami dwunożnymi, sprawnymi lokomocyjnie, a swych przednich kończyn, które były znacznie krótsze niż tylne, używały do manipulacji — na przykład rozrywając ciała upolowanych przez siebie ofiar lub padłych zwierząt, czy też chwytając lub przytrzymując żywą zdobycz. Bardzo trudno powiedzieć, które z teropodów były drapieżcami polującymi na inne kręgowce w tym także, a nawet głównie, na dinozaury, a które zadowalały się padliną; mniejsze teropody mogły zapewne jadać też bezkręgowce i — wyjątkowo — przystosowywać się do pokarmu roślinnego. Do czasu opublikowania wyników polskich i polsko-mongolskich badań dinozaurów z terenu Mongolii, znani byli stosunkowo nieliczni przedstawiciele późnokredowych teropodów. Wśród nich pierwsze miejsce zajmował pod względem liczebności, kompletności i doskonałego stanu zachowania tarbozaur (*Tarbosaurus bataar*, rys. 1A, B), bliski krewniak sławnego, mniej więcej równowiekowego, amerykańskiego tyranozaura (*Tyrannosaurus rex*) — największego lądowego mięsożercy wszechczasów, który osiągał do 15 m długości. Tarbozaur niewiele ustępował mu rozmiarami. Jego szkielety, po raz pierwszy znalezione i opisane przez paleontologów radzieckich, pochodziły z osadów najmłodszej (sprzed około 65 mln lat) części okresu kredowego. W polskich zbiorach znalazło się kilka szkieletów tego olbrzyma, a nowe, wyczerpujące opracowanie jego anatomii przez K. Sabatha właśnie czeka na opublikowanie. Pozostałe teropody, znane z późnej kredy Mongolii do połowy lat 60-tych, były reprezentowane przez nieliczne i przeważnie niekompletne szkielety. Najważniejsze z nich to pojedyncze szkielety stosunkowo niewielkich drapieżników: welociraptora (*Velociraptor mongoliensis*, rys. 1C, D), zauornitoidesa (*Sauornithoides mongoliensis*, rys. 1E, F) i owiraptora (*Oviraptor philoceratops*, rys. 2D, E). Wydobyli je w latach 20-tych i opisałi uczeni amerykańscy. Uczestnikom polsko-mongolskich wypraw dopisało szczęście i udało się im znaleźć niezwykle okaz welociraptora — jest to wspaniale zachowany i w 99% kompletny szkielet osobnika tego gatunku szepiony ze szkieletem dinozaura roślinożernego, protoceratopsa (*Protoceratops andrewsi*, rys. 3I). To zdumiewające znalezisko jest już znane na całym świecie i kusi aby dać wyjaśnienie, jak doszło do zachowania się w osadzie obu szkieletów w tak niezwyklej pozie. Opinie są zróżnicowane. Zdaniem większości paleontologów oba dinozaury, w chwili gdy zaskoczyła je śmierć, toczyły ze sobą walkę. Odmianą interpretację przedstawiła OSMÓLSKA (1993), która uznała, że jest bardziej prawdopodobne, iż welociraptor wystąpił tu jako padlinożerca. Jej zdaniem, znalazł on trupa protoceratopsa, znajdującego się we wczesnym stadium rozkładu, i w czasie uczty zginął, prawdopodobnie zasypany przez burzę piaskową. Tak czy inaczej, chociaż zapewne trudno będzie znaleźć niezbite

dowody przemawiające za którąś z tych hipotez, okaz *welociraptora* z „walczącej” pary jest najbardziej kompletnym dotychczas znanym przedstawicielem rozprzestrzenionej w Mongolii i Ameryce Północnej rodziny teropodów, zwanej *dromeozauridami* (*Dromaeosauridae*). Krewniacy pozostałych dwóch dinozaurów, *zaurornitoidesa* i *owiraptora*, znaleźli się również w zbiorach polsko-mongolskich ekspedycji. Chociaż ich szkielety są dość niekompletne, pozwoliły na stwierdzenie, że rodziny, które reprezentują, były bogatsze w rodzaje i gatunki niż dotąd sądzono. Z osadów młodszych o ponad 30 milionów lat od tych w których występował *zaurornitoides* OSMÓLSKA (1987) opisała jego krewniaka, *borogowię* (*Borogovia gracilicrus*), która miała najcieńsze i równocześnie proporcjonalnie najdłuższe tylne kończyny ze wszystkich znanych teropodów.



Rys. 1. A. Tarbozaur — rekonstrukcja; długość naturalna około 11 m. B. Tarbozaur — czaszka; długość naturalna 1,30 m. C. Welociraptor — rekonstrukcja; długość naturalna około 2 m. D. Welociraptor — czaszka; długość naturalna 0,22 m. E. Zaurornitoides — rekonstrukcja; długość naturalna około 2,50 m. F. Zaurornitoides — czaszka; długość naturalna 0,28 m. Rys.: K. Sabath

Owiraptory są reprezentowane w polskich kolekcjach przez cztery czaszki i kilka niekompletnych szkieletów pozaczaszkowych. Materiały te są właśnie opracowywane przez autorki tego artykułu. Należy dodać, że poza terenem Mongolii grupa ta prawie nie jest znana.



Rys. 2. A. Deinocheirus — pas barkowy i kończyna przednia; długość naturalna kończyny 2,50 m. B. Gallimimus — rekonstrukcja; długość naturalna około 4,50 m. C. Gallimimus — czaszka; długość naturalna 0,33 m. D. Owiraptor — rekonstrukcja; długość naturalna około 2,50 m. E. Owiraptor — czaszka; długość naturalna 0,17 m. F. Bagaratan — rekonstrukcja; długość naturalna około 3 m. G. Opisthocoelicaudia — rekonstrukcja; długość naturalna około 13 m. H. Nemegtosaurus — czaszka; długość naturalna 0,56 m.

Rys.: K. Sabath

Polskim paleontologom, OSMÓLSKIEJ i RONIEWICZ (1970), przypadło w udziale opisanie bardzo niekompletnego szkieletu pewnego teropoda, znalezionego w osadach sprzed ponad 60 mln lat. Ze szkieletu tego dinozaura zachowały się tylko przednie kończyny i pas barkowy oraz fragmenty kręgów. Mimo że tak niekompletnie zachowany deinocheir (*Deinocheirus mirificus*, rys. 2A) z pewnością zasługiwał na poświęcenie mu odrębnej pracy, a także na zaliczenie go do nowej rodziny (Deinocheiridae), gdyż jego kończyny przednie (które są znacznie krótsze od tylnych prawie u wszystkich teropodów) mają 2,5 m długości, a trójpalczysta dłoń jest zakończona dużymi, silnie zakrzywionymi pazurami. Do chwili obecnej zaliczenie deinocheira do którejś ze znanych grup teropodów nie jest sprawą wyjaśnioną. Dopiero znalezienie czaszki — elementu szkieletu, który niesie najwięcej informacji o pokrewieństwie — pozwoli w przyszłości, miejmy nadzieję, wyjaśnić jego przynależność systematyczną.

Liczny, kompletny i świetnie zachowany materiał stał się podstawą monograficznego opracowania przez OSMÓLSKĄ, RONIEWICZ i BARSBOLDA (1972) nowego rodzaju i gatunku teropoda — gallimima (*Gallimimus bullatus*, rys. 2B, C). Jak wykazała analiza anatomiczna, gallimim jest niewątpliwym przedstawicielem bezzębnych, smukłonogich i smukłorękich ornitomimidów (Ornithomimidae). Ornitomimidy są częstym składnikiem późnokredowych faun dinozaurów w Ameryce Północnej i wcześniej niemal zupełnie nie były znane z Azji. Reprezentowało je zaledwie kilkanaście izolowanych kości szkieletu pozaczaszkowego, które znalazły w latach 20-tych amerykańskie ekspedycje na terenach chińskiej części pustyni Gobi. Kompletność i rewelacyjny stan zachowania szkieletów gallimima sprawiły, że monografia tego gatunku stała się klasycznym, cytowanym w bardzo wielu publikacjach zagranicznych, opracowaniem anatomicznym teropodów. Obszerna informacja anatomiczna zawarta w monografii gallimima sprawiła, że stał się on gwiazdą filmową: stado pędzących gallimimów jest naszym (może nie bardzo obiektywnym) zdaniem najbardziej fascynującym epizodem znanego filmu Spilberga „Park jurajski”! Ostatnio opisany (OSMÓLSKA 1996) mongolski teropod, bagaratan (*Bagaraatan ostromi*, rys. 2F), był, jak na dinozaura, niezbyt wielki — miał przypuszczalnie tylko nieco ponad 3 m długości. Był smukłonogi, miał odmienną od innych teropodów miednicę i masywny ale niemal całkowicie sztywny ogon. Chociaż jego szkielet jest niekompletny, cechy i proporcje zachowanych kości wskazują, że nie można go zaliczyć do żadnej dotychczas znanej rodziny teropodów. I znowu musimy czekać na znalezienie większych fragmentów czaszki, aby rozstrzygnąć tajemnicę jego rodowodu.

Oprócz tu wymienionych, ważniejszych badań uczonych polskich późnokredowych mongolskich teropodów grupie tej poświęcono także kilka drobniejszych prac (OSMÓLSKA 1976, 1981, 1982, BARSBOLD i współaut. 1987, KURZANOV i OSMÓLSKA 1991), w których między innymi są opisane nowe rodzaje i gatunki — *Elmisaurus rarus*, *Hulsanpes perlei*, *Tochisaurus nemegtensis*, dokumentujące wspomnianą wyżej, nie obserwowaną nigdzie indziej, niezwykle różnorodność taksonomiczną teropodów, żyjących niemal w tym samym czasie — przed przeszło 60 milionami lat, na terenach dzisiejszej Gobi. Zróznicowanie taksonomiczne współwystępujących z teropodami dinozaurów roślinożernych, które stanowiły bazę pokarmową przynajmniej większości drapieżnych, jest dużo

mniejsze. Trudno na razie określić, na ile jest prawdziwa ta informacja o zespole zwierzęcym tego czasu; obraz jest z pewnością zafałszowany przez procesy tafonomiczne a szczątki dinozaurów, które w stanie kopalnym znalazły się obok siebie, mogły, na przykład, zostać naniesione z innych obszarów przez rzekę lub wody powodziowe. Wstępną analizę tej zastanawiającej obserwacji przedstawiła OSMÓLSKA w 1980 roku, ale od tej pory brak liczbowej równowagi między roślinożernymi i mięsożernymi dinozaurami powiększył się jeszcze bardziej na korzyść tych ostatnich dzięki pracom późniejszych ekspedycji paleontologicznych.

Jedną z bardzo nielicznych roślinożernych grup dinozaurów gadziomiednicowych są zauropody (Sauropoda), które w okresie kredowym na całym świecie były nieporównanie mniej liczne i słabiej zróżnicowane niż w okresie jurajskim. Wprawdzie szczątki tych najbardziej spektakularnych, gigantycznych, osiągających do 40 m długości, czworonożnych, roślinożernych dinozaurów znajdują się w zbiorach wszystkich mongolskich ekspedycji, są to jednak pojedyncze i mało kompletne okazy. Pierwszy rodzaj i gatunek mongolskiego zauropoda — *Asiatosaurus mongoliensis* — został opisany wyłącznie na podstawie zębów i dziś nie jest uznawany za gatunek ważny. W czasie prac polskich wypraw została znaleziona pierwsza w Mongolii, prawie kompletna czaszka zauropoda, opisana przez NOWIŃSKIEGO (1971) jako *Nemegtosaurus mongoliensis* (rys. 2H) oraz kompletny szkielet pozaczaszkowy bez kręgów szyjnych opisany przez BORSUK-BIAŁYNICKĄ (1977) jako *Opisthocoelicaudia skarzynskii* (rys. 2G). Najbardziej charakterystycznymi cechami budowy tego szkieletu jest obecność tyłowlęśłych trzonów kręgów ogonowych, które u wszystkich innych zauropodów są dwuwklęsłe lub przodowklęsłe. Ta cecha wraz z takimi cechami budowy miednicy, jak głęboka panewka biodrowa w części zbudowanej przez kość biodrową, zewnętrzne wychylenie przedniej części kości biodrowej i zlanie się ze sobą kości łonowych w obrębie spojenia łonowego sugerują, zdaniem Borsuk-Białynickiej, że opistocelikaudia mogła przyjmować czasem dwunożną postawę, na przykład przy pobieraniu pokarmu z wysokich drzew, znajdując dodatkowo, trzeci punkt podparcia w masywnym ogonie.

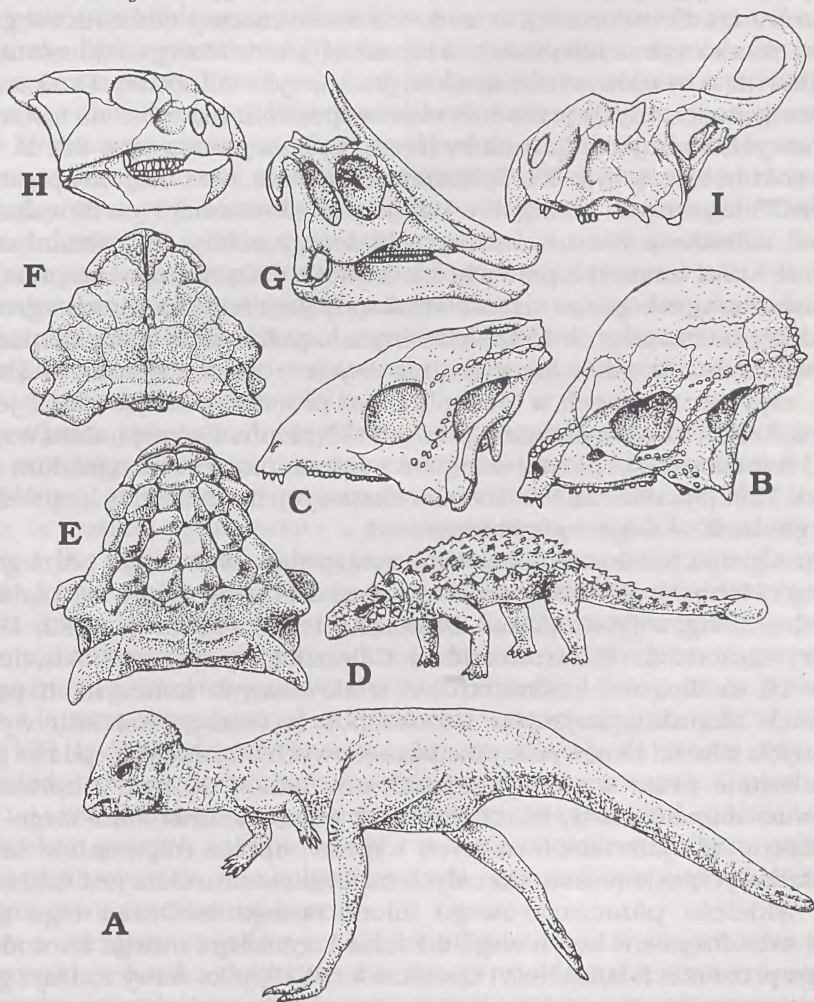
Jak wspomniano wyżej, w osadach wieku kredowego w Mongolii występują obok dinozaurów drapieżnych szczątki ich potencjalnych ofiar — dinozaurów roślinożernych, należących do grupy ptasiomiednicowych (Ornithischia). Ich mniejsze zróżnicowanie taksonomiczne jest w niektórych gatunkach zrównoważone występowaniem dużej liczby osobników. W zbiorach polskich wypraw znalazły się liczne szkielety oraz wiele luźnych kości dinozaurów reprezentujących kilka grup tych roślinożerców. Są to: dinozaury pancerne (Ankylosauria), grubogłowe (Pachycephalosauria), kaczodziobe (Hadrosauridae) i rogate (Ceratopsia). Najliczniej na terenie Mongolii występują dinozaury rogate. Są reprezentowane przez przedstawicieli dwóch rodzin prymitywnych dinozaurów rogatych: — małe, dochodzące do 2 m długości i biegające na tylnych kończynach psitakozauridy (Psittacosauridae), znane wyłącznie z Azji, i — czworonożne, osiągające do 3 m długości protoceratopsidy (Protoceratopsidae) z zaczątkowymi naroślami podstaw rogów na kościach nosowych i wyraźnie rozwiniętymi kołnierzami kostnymi, utworzonymi z przedłużonych do tyłu kości sklepienia czaszki. Są one znane także z Ameryki Północnej. Jak dotychczas nie stwierdzono

w Mongolii występowania zaawansowanych dinozaurów rogaty z rodziny Ceratopsidae, powszechnych w późnej kredzie na kontynencie północnoamerykańskim. Jest to prawdopodobnie związane z bardziej suchym niż w Ameryce Północnej klimatem, panującym w okresie kredowym na terenach dzisiejszej Mongolii. Psitakozaury, po raz pierwszy znalezione w Mongolii przez ekspedycje amerykańskie, znajdują się również w zbiorach wypraw rosyjskich i mongolskich. I mimo iż nie ma ich w zbiorach wypraw polskich, polscy paleontolodzy mają swój udział w ich badaniach, w tym w ustaleniu ich przynależności do Ceratopsia (MARYAŃSKA i OSMÓLSKA 1975).

Najliczniej w kolekcjach wszystkich wypraw pracujących na Gobi są reprezentowane protoceratopsidy. Łącznie znaleziono ponad sto dwadzieścia mniej lub bardziej kompletnych czaszek protoceratopsidów różnego wieku osobniczego, wiele z nich z kompletnymi szkieletami pozaczaszkowymi. W chwili gdy polskie wyprawy rozpoczynały pracę, znany był tylko jeden gatunek protoceratopsida z Gobi: protoceratops (*Protoceratops andrewsi*, rys. 3I). Jak wykazały polskie badania (MARYAŃSKA i OSMÓLSKA 1975), protoceratopsidy były tam bardziej zróżnicowane. Oprócz protoceratopsa występowały trzy inne, mniej liczne gatunki: bagaceratops (*Bagaceratops rozhdestvenskyi*, rys. 3H) — rodzaj i gatunek nowy dla nauki, brewiceratops (*Breviceratops kozłowski*) — nowy gatunek i rodzaj, mikroceratops (*Microceratops mongoliensis*) — gatunek znany dawniej tylko z Chin. W zbiorach polsko-mongolskich wypraw znalazło się wiele okazów protoceratopsa i bagaceratopsa reprezentujących osobniki różnego wieku, od bardzo młodych do dorosłych. Najmniejsza znaleziona przez nas czaszka protoceratopsa ma 62 mm długości, a bagaceratopsa — 42 mm. Materiały te pozwoliły na opisanie zmian w budowie czaszki, zachodzących w rozwoju osobniczym tych dwu gatunków.

Znane z osadów wieku kredowego wszystkich kontynentów dinozaury pancerne (Ankylosauria), osiągające 6–7 metrów długości, ciężko zbudowane czworonogi o całym ciele pokrytym pancerzem utworzonym z łusek, kołców i płyt kostnych, w Mongolii są reprezentowane dość licznie. Przed rozpoczęciem przez polską grupę prac w Mongolii znanych było kilka gatunków opisanych z materiałów ekspedycji amerykańskich i radzieckich. Były to: pinakozaur (*Pinacosaurus grangeri*), dwa gatunki syrmozaura (*Syrmosaurus viminicaudus* i *Syrmosaurus disparoserratus*) i talarurus (*Talarurus plicatospineus*). Nowych danych o dinozaurach pancernych dostarczyły polskie ekspedycje (MARYAŃSKA 1970, 1971, 1977). Oprócz ustanowienia przez MARYAŃSKĄ (1977) dwu nowych rodzajów i gatunków — *Saichania chulsanensis* (rys. 3D, E) i *Tarchia kielanae*, zebrane kolekcje, w tym prawie kompletny szkielet wraz z dobrze zachowaną czaszką, pozwoliły na stwierdzenie, że opisany wcześniej na podstawie szkieletu pozaczaszkowego *Syrmosaurus viminicaudus* jest młodszym synonimem *Pinacosaurus grangeri* (rys. 3F), ustanowionego na podstawie materiału czaszkowego. Znaleziona przez nas dobrze zachowana czaszka tego gatunku była pierwszą na świecie czaszką młodego ankylozaura o kościach jeszcze nie pokrytych dodatkowymi skostnieniami opancerzenia. Pozwoliło to na pierwszy na świecie, dokładny opis budowy sklepienia czaszki i regionu zewnętrznych otworów nosowych u dinozaurów pancernych. Dobry stan zachowania czaszki saichanii dostarczył danych dotyczących budowy wewnętrznej jamy nosowej, w tym

obecności delikatnych, skostniałych małżowin nosowych i szczękowych, nie znanych wcześniej u dinozaurów.



Rys. 3. A. Preocefal — rekonstrukcja; długość naturalna około 3 m. B. Preocefal — czaszka; długość naturalna 0,22 m. C. Homalocefal — czaszka; długość naturalna około 0,20 m. D. Saichania — rekonstrukcja; długość naturalna około 7 m. E. Saichania — czaszka; długość naturalna 0,40 m. F. Pinakozaur — czaszka; długość naturalna 0,18 m. G. Zaurolof — czaszka młodego osobnika; długość naturalna 0,45 m. H. Bagaceratops — czaszka; długość naturalna około 0,20 m. I. Protoceratops — czaszka; długość naturalna 0,30 m. Rys.: K. Sabath

Największą rewelacją związaną z dinozaurami z grupy ptasiomiednicowych było znalezienie przez nasze wyprawy okazów z bardzo rzadkiej na świecie grupy dinozaurów grubogłowych (Pachycephalosauria). Zachowane w doskonałym stanie dwie czaszki z licznymi fragmentami szkieletów pozaczaszkowych oraz trzecia mniej kompletna czaszka stały się podstawą monograficznego opracowania dinozaurów grubogłowych z Mongolii (MARYAŃSKA i OSMÓLSKA 1974). Mimo

ż od opublikowania tej monografii minęło już ponad 20 lat i ukazało się wiele innych prac o tej grupie dinozaurów, jest ona do dziś powszechnie uznawana za podstawowe źródło informacji o budowie anatomicznej dinozaurów grubogłowych. Do czasu znalezienia przez nas ich szczątków w Mongolii dinozaury te były znane głównie z osadów wieku kredowego Ameryki Północnej. Doskonały stan zachowania znalezionych przez nas okazów pozwolił nie tylko na ustanowienie trzech nowych rodzajów i gatunków (*Prenocephale prenes*, rys. 3A, B, *Homalocephale calathocercos*, rys. 3C, *Tylocephale gilmorei*), ale także na opisanie wielu dotychczas nie znanych szczegółów budowy anatomicznej tych dinozaurów (jak np. pełna zabudowa kostna wewnętrznej ściany orbity, czy niemal całkowite wyłączenie kości łonowej z panewki biodrowej). Wszystkie znane przed rokiem 1974 dinozaury grubogłowe charakteryzowały się nie tylko silnym zgrubieniem kości sklepienia czaszki, ale także ich silnym kopułowatym wyniesieniem. Nasze zbiory wykazały, że obok form grubogłowych o silnie wypukłym sklepieniu czaszki, reprezentowanych w Mongolii przez prenocefala i tylocefala, jest także grupa o zgrubiałym, ale całkowicie płaskim sklepieniu. Do niej należą wspomniany wyżej homalocefal i opisany wspólnie z paleontologiem mongolskim (PERLE i współaut. 1982), pochodzący ze zbiorów ekspedycji mongolskich, gojocefal (nowy rodzaj i gatunek — *Goyocephale lattimorei*).

Kolejną grupą ptasiomiednicowych, występującą w osadach późnego okresu kredowego Mongolii, do której lepszego poznania przyczyniły się badania polskich paleontologów (MARYAŃSKA i OSMÓLSKA 1979, 1981a, b, 1983, 1984a) są dinozaury kaczodziobe (Hadrosauridae). Całe szkielety tych wielkich, dochodzących do 16 m długości roślinożerców, o skróconych kończynach przednich i czaszkach charakteryzujących się obecnością różnego kształtu wyrostków utworzonych z kości nosowych, przedszczękowych i czołowych, po raz pierwszy były znalezione przez wyprawy radzieckie w latach 40-tych i opisane jako *Saurolophus angustirostris*, bliski krewniak północnoamerykańskiego *Saurolophus osborni*. W materiałach naszych wypraw, oprócz fragmentów szkieletów pozaczaszkowych osiemnastu dorosłych osobników zaurolofa jest także czaszka i część szkieletu pozaczaszkowego młodocianego osobnika tego gatunku (rys. 3G) oraz fragment krzyżowego odcinka kręgosłupa innego kaczodziobego, opisanego przez nas (MARYAŃSKA i OSMÓLSKA 1981b) jako nowy rodzaj i gatunek, *Barsboldia sicinskii*. Prowadząc badania zaurolofa zaobserwowaliśmy pewne cechy budowy dinozaurów kaczodziobych, przeoczone przez wcześniejszych badaczy tej grupy. I tak na przykład badając naturalną krzywiznę kręgosłupa stwierdziliśmy silne do przodu pochylenie przedniej części jego odcinka pierwszego, co powodowało obniżenie położenia pasa barkowego. W ten sposób krótkie przednie kończyny kaczodziobych znalazły się niżej — bliżej podłoża — i te, w zasadzie dwunożne, dinozaury mogły się na nich opierać, na przykład podczas spoczynku lub niespiesznego marszu. Nachylenie ku dołowi przedniego odcinka kręgosłupa wraz z pionowym ustawieniem odcinka szyjnego, wspierającego dużą i ciężką czaszkę, dawało w efekcie skrócenie przedniej części ciała i miało istotne znaczenie dla zachowania równowagi podczas dwunożnej lokomocji. Inną zaobserwowaną po raz pierwszy cechą, występującą nie tylko u zaurolofa ale także i u innych kaczodziobych, było wyraźne wzmocnienie regionu krzyżowo-miednicowego przez dodatkowe podparcie kontaktu kości

łonowej i biodrowej przednimi żebrami krzyżowymi. Dawniej uważano, że jedynym kontaktem miednicy z krzyżem był znajdujący się ponad panewką biodrową, między kością biodrową a żebrami krzyżowymi. Naszym zdaniem, dodatkowe wzmocnienie było potrzebne, gdy kaczodziobe chciały sięgnąć do pokarmu znajdującego się na wyższych gałęziach i w tym celu musiały przyjąć maksymalnie wyprostowaną pozycję. Wówczas nacisk kończyny tylnej na górny brzeg panewki biodrowej przemieszczał się do przodu, w region kontaktu kości łonowej i biodrowej. Jako pierwsze zaobserwowałyśmy i opisałyśmy wiele luźnych połączeń między pewnymi kośćmi czaszki kaczodziobych, a szczególnie obecność ruchomego kontaktu kości szczękowej z resztą kości trzewioczaszki. U innych dinozaurów kość szczękowa jest silnie połączona z leżącymi nad nią kośćmi. Naszym zdaniem, obecność luźnych połączeń w tym rejonie czaszki hadrozaurów była związana z koniecznością zabezpieczenia delikatnych i skomplikowanych struktur jamy nosowej przed wstrząsami powstającymi podczas intensywnego zucia (MARYAŃSKA i OSMÓLSKA 1981a).

Prowadzone przez nas badania dinozaurów ptasiomiednicowych pozwoliły nam na przedstawienie hipotezy dotyczącej wzajemnych pokrewieństw między poszczególnymi grupami tych dinozaurów (MARYAŃSKA i OSMÓLSKA 1984b, 1985). Hipoteza ta została opracowana z zastosowaniem metodologii kladystycznej i była nie tylko pierwszą w Polsce pracą kladystyczną, dotyczącą dinozaurów, lecz także jedną z pierwszych na świecie dotyczących dinozaurów ptasiomiednicowych. Sugerowane przez nas w tej pracy, między innymi, bliskie pokrewieństwo dinozaurów grubogłowych z dinozaurami rogatymi prawie powszechnie zostało później zaakceptowane. Wspomnieć tu trzeba także o pracy poświęconej kopalnym jajom i skorupom jaj znalezionym w osadach późnej kredy Mongolii (SABATH 1991). Jak wykazały badania, jaja te należały do dinozaurów gadzi- i ptasiomiednicowych, a niektóre do ptaków paleognatycznych. Cennym osiągnięciem tej pracy są obserwacje paleobiologiczne, na przykład wykazanie związku gładkoskorupowych jaj dinozaurów z raczej suchymi warunkami gniazdowania, ornamentowanych — z wilgotniejszymi, zaś gruboskorupowych z bardzo wilgotnymi warunkami gniazdowania.

Dobry a niekiedy wyjątkowo dobry stan zachowania dinozaurów mongolskich pozwala na bardzo dokładne obserwacje anatomiczne. Dzięki temu polscy paleontolodzy odkryli i zinterpretowali wiele dotąd nie znanych struktur anatomicznych tych wymarłych zwierząt, o czym była mowa powyżej. Obserwacje te umożliwiły także wnioskowanie o niektórych procesach życiowych dinozaurów. Prace o takim charakterze tworzą drugi nurt badań polskich uczonych. Są tu publikacje dotyczące w przeważającej mierze zagadnień fizjologii oddychania i termoregulacji dinozaurów. Jak już wspomniano, w jamie nosowej dinozaurów pancernych stwierdzono obecność małżowin nosowych i szczękowych (MARYAŃSKA 1977), które są analogiczne do małżowin ssaków. Zdaniem autorki wskazuje to, że także u dinozaurów małżowiny te stanowiły rusztowanie dla nabłonka węchowego i oddechowego. Duże znaczenie dla wnioskowania o fizjologii oddechowej i termoregulacyjnej dinozaurów pancernych miały szczególnie ich małżowiny szczękowe. Pokrywający je nabłonek oddechowy miał, zapewne, jak i u ssaków zdolność klimatyzacji wdychanego i wydychanego powietrza, ograniczania utraty wody z organizmu, lub obniżania temperatury krwi dochodzącej

do mózgu. W jednej ze swych wspólnych prac MARYAŃSKA i OSMÓLSKA (1979) przedstawiły hipotezę objaśniającą przypuszczalną rolę tak zwanych hełmów na czaszkach przedstawicieli dinozaurów kaczodziobych; hełmy te zawierają wewnątrz przestrzenie, które stanowią przedłużenie środkowego odcinka jamy nosowej. Autorki zwróciły uwagę, że ściany tych dodatkowych, wąskich i wysokich przestworów mogły być wysłane nabłonkiem oddechowym, a jeżeli tak było, mogły stanowić część mechanizmu klimatyzacji powietrza i obniżania temperatury krwi płynącej do mózgu. Jest to jedna z aktualnych obecnie hipotez dotyczących funkcji hełmów i innych wyrostków obecnych na czaszkach dinozaurów kaczodziobych. Według innych hipotez wyrostki i hełmy mogły być modulatorami głosu lub strukturami związanymi z dymorfizmem płciowym.

Zagadnieniom fizjologii są poświęcone także trzy prace Osmólskiej. Zaobserwowana przez nią prawidłowość, że w czaszce niemal wszystkich dinozaurów roślinożernych otwór nosowy jest bardzo silnie powiększony, skłoniła autorkę do wysunięcia hipotezy, iż tylną część tego otworu zajmował, podobnie jak u współczesnych jaszczurek żyjących w suchym i gorącym klimacie, gruczoł solny. Gruczoł ten służył do usuwania z organizmu nadmiaru jonów potasu, występujących w znacznych ilościach w tkankach roślinnych. Eliminacja jonów potasu (a także być może sodu) nie przez nerki, a przez gruczoł solny, pozwalała roślinożernym dinozaurom na oszczędną gospodarkę wodą, jak to ma miejsce u dziś żyjących jaszczurek (OSMÓLSKA 1979). W innej pracy OSMÓLSKA (1985) przedstawiła hipotezę, że obecność tak zwanego okna przedczołowego w czaszce była związana u dinozaurów z systemem worków powietrznych i pneumatycznością kości czaszki. Hipotezę tę zdają się potwierdzać nowsze badania dinozaurów. Doskonale zachowane czaszki protoceratopsów pozwoliły zaobserwować, że kostne podniebienie wtórne jest u nich niezwykle wysoko sklepione, co spowodowało, nieznaną u innych dinozaurów, transformację jamy nosowej, to jest podział jej przedniego odcinka na dwa bardzo wąskie i wysokie trakty oddechowe (OSMÓLSKA 1986). Ponieważ można założyć, że ściany tych wąskich przesmyków były pokryte nabłonkiem oddechowym, ich rola w ochładzaniu krwi dochodzącej do mózgu lub odciąganiu wody z wydychanego powietrza mogła być, zdaniem autorki, bardzo znaczna.

W badaniach dinozaurów opracowania geologiczne dotyczące stratygrafii, a przede wszystkim sedymentologii są niezwykle ważne. Znaczenie tych ostatnich wynika stąd, że wnioski o strukturze zespołów zwierząt kopalnych i ich życiowym środowisku wyłącznie w oparciu o zachowane w osadach szczątki kostne nie jest możliwe. Koniecznymi elementami przybliżonej chociażby rekonstrukcji paleoekosystemów jest analiza tafonomiczna, oparta między innymi, na przesłankach sedymentologicznych. Badania sedymentologiczne pozwalają na rekonstrukcję środowisk depozycji osadów, warunków w jakich zachodziło pogrzebanie zwierząt, paleoklimatu i innych. Mniejsza lub większa kompletność szkieletów, sposób ich zachowania i ułożenia w powiązaniu z cechami otaczających je osadów pozwalają wnioskować o pogrzebaniu na miejscu śmierci zwierzęcia lub o krótszym czy dłuższym transporcie jego szczątków. Taką nowoczesną analizę sedymentologiczno-tafonomiczną dinozauronośnych osadów górnej kredy kotliny Nemegt na pustyni Gobi wykonał polski geolog, GRADZIŃSKI (1970). Publikacja ta, mająca pionierski charakter, do dziś stanowi jedno z nielicznych

opracowań dotyczących lądowych osadów mezozoiku. Według Gradzińskiego, kotlina Nemegt była w późnej kredzie obszarem akumulacji osadów rzecznych, związanych z rzekami typu meandrującego, a klimat był wówczas ciepły i wilgotny. Większość szczątków dużych dinozaurów była pokrywana osadami w obrębie koryt rzecznych i na ich brzegu zazwyczaj w miejscu śmierci lub w jego pobliżu. Podobne opracowania wykonali polscy geolodzy (GRADZIŃSKI i JERZYKIEWICZ 1974, LEFELD 1971) dla innych formacji występujących na pustyni Gobi, w których są znajdowane szczątki dinozaurów.

Do chwili rozpoczęcia polsko-mongolskich ekspedycji opisano z Mongolii 14 ważnych gatunków dinozaurów, zaś wśród gatunków opisanych przez paleontologów polskich jest 18 nowych dla nauki (tabela 1). Zaliczono je do 17 nowych rodzajów oraz ustanowiono kilka nowych taksonów wyższego rzędu.

Tabela 1

Lista gatunków ustanowionych przez polskich paleontologów (niektóre we współautorstwie z uczonymi mongolskimi)

Saurischia
Theropoda
<i>Bagaraatan ostromi</i> Osmólska, 1996
<i>Borogovia gracilicrus</i> Osmólska, 1987
<i>Deinocheirus mirificus</i> Osmólska i Roniewicz, 1970
<i>Elmisaurus rarus</i> Osmólska, 1981
<i>Gallimimus bullatus</i> Osmólska, Roniewicz i Barsbold, 1972
<i>Hulsanpes perlei</i> Osmólska, 1982
<i>Tochisaurus nemegtensis</i> Kurzanov i Osmólska, 1991
Sauropoda
<i>Nemegtosaurus mongoliensis</i> Nowiński, 1971
<i>Opisthoceolicaudia skarżynskii</i> Borsuk-Białynicka, 1977
Ornithischia
Pachycephalosauria
<i>Goyocephale lattimorei</i> Perle, Maryańska i Osmólska, 1982
<i>Homalocephale calathocercos</i> Maryańska i Osmólska, 1974
<i>Prenocephale prenes</i> Maryańska i Osmólska, 1974
<i>Tylocephale gilmorei</i> Maryańska i Osmólska, 1974
Ceratopsia
<i>Bagaceratops rozhdestvenskyi</i> Maryańska i Osmólska, 1975
<i>Breviceratops kozłowski</i> Maryańska i Osmólska, 1975
Ornithopoda: Hadrosauridae
<i>Barsboldia sicinskii</i> Maryańska i Osmólska, 1981
Ankylosauria
<i>Saichania chulsanensis</i> Maryańska, 1977
<i>Tarchia kielanae</i> Maryańska, 1977

Pierwsze efekty badań zebranych przez nas kolekcji kręgowców zostały opublikowane już w roku 1969. Do dziś ukazało się 10 tomów *Palaeontologia*

Polonica, wydawanych przez Instytut Paleobiologii PAN, poświęconych wynikom polskich i polsko-mongolskich badań naukowych materiałów paleontologicznych zebranych w Mongolii. Część publikacji polskich paleontologów ukazała się także w innych czasopismach krajowych i zagranicznych. Łącznie ukazało się 46 artykułów naukowych oraz monografii dotyczących dinozaurów (w tym 12 w renomowanych czasopismach zagranicznych lub książkach) i bardzo wiele opracowań popularnonaukowych. Dowodem uznania polskiego wkładu w badania dinozaurów może być udział polskich paleontologów w opracowaniu pierwszego na świecie kompendium wiedzy o dinozaurach *The Dinosauria* (WEISHAMPEL, DODSON i OSMÓLSKA 1990). Do napisania poszczególnych rozdziałów tej książki redaktorzy zaprosili badaczy z całego świata. Wśród nich znalazły się też autorki niniejszego artykułu, które są autorkami lub współautorkami 8 (z 29) rozdziałów. Podsumowując, można stwierdzić, że wkład polskich paleontologów w badaniach dinozaurów jest znaczny i znaczący. Polakom udało się zorganizować szereg ekspedycji paleontologicznych do Mongolii, które przywiozły do kraju wiele cennych materiałów, między innymi dinozaury. Materiały te zostały dobrze wykorzystane, a opublikowane wyniki badań liczą się na świecie.

POLISH CONTRIBUTION TO STUDIES ON DINOSAURUS

Summary

Fossil vertebrates collected by the Polish-Mongolian Paleontological Expeditions to Mongolia (1963–1971) included, among others, skeletons of various Late Cretaceous dinosaurs. Many of these skeletons have been excellently preserved and complete and they have often allowed to obtain some important and earlier unknown information on the dinosaur anatomy. This dinosaur collection is still under elaboration by several Polish paleontologists (among them the authors of the present article), sometimes in cooperation with their Mongolian colleagues. Till now, the investigations have succeeded in publication of 46 papers on dinosaurs, in Polish and foreign scientific journals and books. Most of these papers concern the dinosaur anatomy and taxonomy, but in some cases the excellent skeletal material has also prompted suggestions concerning some physiological processes in dinosaurs. Twenty-four Mongolian dinosaur species have been studied by the Polish paleontologists, 18 of which have been described as new to the science and assigned to 17 new genera. Earlier, only 14 valid Late Cretaceous dinosaur species from the territory of Mongolia were identified.

LITERATURA

- BARSBOLD R., OSMÓLSKA H., KURZANOV S. M., 1987. *On a new troodontid (Dinosauria, Theropoda) from the Late Cretaceous of Mongolia*. Acta Palaeont. Polonica, 3, 121–132.
- BORSUK-BIAŁYNICKA M., 1977. *A new camarasaurid sauropod Opisthocoelicaudia skarzynskii gen. et sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia*. Palaeont. Polonica, 37, 5–64.
- GRADZIŃSKI R., 1970. *Sedimentation of dinosaur-bearing Upper Cretaceous deposits of the Nemegt Basin, Gobi Desert*. Palaeont. Polonica, 21, 147–229.
- GRADZIŃSKI R., JERZYKIEWICZ T., 1974. *Dinosaur- and mammal-bearing aeolian and associated deposits of the Upper Cretaceous in the Gobi Desert (Mongolia)*. Sed. Geol., 12, 249–278.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., BARSBOLD R., 1972. *Narrative of the Polish-Mongolian Palaeontological Expeditions 1967–1971*. Palaeont. Polonica, 27, 5–13.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., DOVCHIN N., 1969. *Narrative of the Polish-Mongolian Palaeontological Expeditions 1963–1965*. Palaeont. Polonica, 19, 7–30.
- KURZANOV S. M., OSMÓLSKA H., 1991. *Tochisaurus nemegtensis gen. et sp. n., a new troodontid (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia*. Acta Palaeont. Polonica, 36, 69–76.

- LEFELD J., 1971. *Geology of the Djadokhta Formation at Bayn Dzak (Mongolia)*. Palaeont. Polonica, 25, 101–127.
- MARYAŃSKA T., 1970. *Remains of armored dinosaurs from the uppermost Cretaceous in Nemegt Basin, Gobi Desert*. Palaeont. Polonica, 21, 22–34.
- MARYAŃSKA T., 1971. *New data on the skull of Pinacosaurus grangeri (Ankylosauria)*. Palaeont. Polonica, 25, 45–53.
- MARYAŃSKA T., 1977. *Ankylosauridae (Dinosauria) from Mongolia*. Palaeont. Polonica, 37, 85–151.
- MARYAŃSKA T., OSMÓLSKA H., 1974. *Pachycephalosauria, a new suborder of ornithischian dinosaurs*. Palaeont. Polonica, 30, 45–102.
- MARYAŃSKA T., OSMÓLSKA H., 1975. *Protoceratopsidae (Dinosauria) of Asia*. Palaeont. Polonica, 3, 133–181.
- MARYAŃSKA T., OSMÓLSKA H., 1979. *Aspects of hadrosaurian cranial anatomy*. Lethaia, 4, 265–273.
- MARYAŃSKA T., OSMÓLSKA H., 1981 a. *Cranial anatomy of Saurolophus angustirostris with comments on the Asian Hadrosauridae (Dinosauria)*. Palaeont. Polonica, 42, 5–24.
- MARYAŃSKA T., OSMÓLSKA H., 1981 b. *First lambeosaurine dinosaur from the Nemegt Formation, Upper Cretaceous, Mongolia*. Acta Palaeont. Polonica, 26, 243–257.
- MARYAŃSKA T., OSMÓLSKA H., 1983. *Some implications of hadrosaurian postcranial anatomy*. Acta Palaeont. Polonica, 28, 205–207.
- MARYAŃSKA T., OSMÓLSKA H., 1984a. *Postcranial anatomy of Saurolophus angustirostris with comments on other hadrosaurs*. Palaeont. Polonica, 46, 119–141.
- MARYAŃSKA T., OSMÓLSKA H., 1984b. *Phylogenetic classification of ornithischian dinosaurs*. Abstr. 27th Intern. Gol. Congr., Moscow, 1, 286–287.
- MARYAŃSKA T., OSMÓLSKA H., 1985. *On ornithischian phylogeny*. Acta Palaeont. Polonica, 30: 137–150.
- NOWIŃSKI A., 1971. *Nemegtosaurus mongoliensis n. gen., n. sp. (Sauropoda) from the uppermost Cretaceous of Mongolia*. Palaeont. Polonica, 25, 57–81.
- OSMÓLSKA H., 1976. *New light on the skull anatomy and systematic position of Oviraptor*. Nature Lond., 262, 683–684.
- OSMÓLSKA H., 1979. *Nasal salt gland in dinosaurs*. Acta Palaeont. Polonica, 24, 205–215.
- OSMÓLSKA H., 1980. *The Late Cretaceous vertebrate assemblages of the Gobi Desert*. Mém. Soc. Géol. France, 139, 145–150.
- OSMÓLSKA H., 1981. *Coossified tarsometatarsi in theropod dinosaurs and their bearing on birds origins*. Palaeont. Polonica, 42, 79–95.
- OSMÓLSKA H., 1982. *Hulsanpes perlei gen. et sp. n. (Deironychosauria, Saurischia, Dinosauria) from the Upper Cretaceous Barun Goyot Formation of Mongolia*. N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 7, 440–448.
- OSMÓLSKA H., 1985. *Antorbital fenestra of archosaurs and its suggested function*. Fortschr. Zool., 30, 159–162.
- OSMÓLSKA H., 1986. *Structure of nasal and oral cavities in the protoceratopsid dinosaurs (Ceratopsia, Ornithischia)*. Acta Palaeont. Polonica, 31, 145–157.
- OSMÓLSKA H., 1987. *Borogovia gracilicrus gen. et sp. n., a new troodontid dinosaur from the Late Cretaceous of Mongolia*. Acta Palaeont. Polonica, 32, 133–150.
- OSMÓLSKA H., 1993. *Were the Mongolian "fighting dinosaurs" really fighting?* Rev. Paléobiol., 7, 27–28.
- OSMÓLSKA H., 1996. *An unusual theropod dinosaur from the Late Cretaceous Nemegt Formation of Mongolia*. Acta Palaeont. Polonica, 41, 1–38.
- OSMÓLSKA H., RONIEWICZ E., 1970. *Deinocheiridae, a new family of theropod dinosaurs*. Palaeont. Polonica, 21, 5–19.
- OSMÓLSKA H., RONIEWICZ E., BARSBOLD R., 1972. *Gallimimus bullatus n. gen. n.sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia*. Palaeont. Polonica, 27, 103–147.
- PERLE A., MARYAŃSKA T., OSMÓLSKA H., 1982. *Goyocephale lattimorei gen. et sp. n., a new flatheaded pachycephalosaur (Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Mongolia*. Acta Palaeont. Polonica, 27, 115–127.
- SABATH K., 1991. *Upper Cretaceous amniotic eggs from the Gobi Desert*. Acta Palaeont. Polonica, 36, 151–192.
- WEISHAMPPEL D. B., DODSON P., OSMÓLSKA H. (red.). 1990. *The Dinosauria*. University of California Press. Berkeley. 733 strony.

MIECZYŚLAW WOLSAN

*Instytut Paleobiologii PAN**al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa*

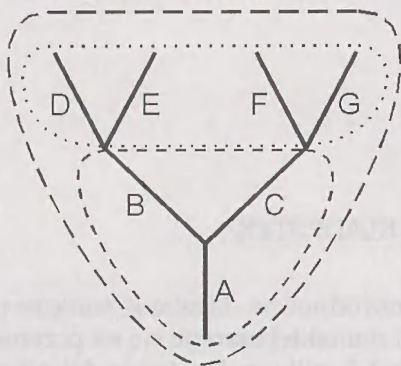
FILOGENEZA A KLADYSTYKA

Przyroda ożywiona zdumiewa swą różnorodnością. Liczbę gatunków organizmów występujących współcześnie na kuli ziemskiej szacuje się na przynajmniej 5–10 milionów, z których poznano zaledwie 1,5 miliona. Dostępna dokumentacja paleontologiczna pozwala ocenić liczbę gatunków wymarłych na nie mniej niż pół miliarda (MAYR i ASHLOCK 1991). Zgodnie z teorią ewolucji wszystkie te organizmy — zarówno dziś żyjące, jak i wymarłe — wywodzą się od wspólnego przodka, który pojawił się na Ziemi ponad 3,5 miliarda lat temu (SCHOPF i KLEIN 1992). Jeśli cały ten świat istot żywych przedstawić schematycznie w przestrzeni wyznaczonej współrzędnymi czasu oraz długości i szerokości geograficznej, to uzyska się obraz rozgałęziającego się drzewa. Najniższą i jednocześnie najstarszą część pnia tego drzewa tworzyć będą pierwsze organizmy, a najwyższą i najmłodszą część jego korony — gatunki współczesne. Tak wyobrażone drzewo można nazwać drzewem rodowym lub filogenetycznym organizmów, ponieważ jest wiernym odzwierciedleniem historii ich rozwoju rodowego, czyli filogenezy. Aby więc filogenezę życia na Ziemi poznać, należy odtworzyć wygląd drzewa rodowego organizmów, czyli określić zawartość kolejnych jego odgałęzień oraz rozpoznać wzajemne związki przestrzenne (genealogiczne) pomiędzy nimi. Odgałęzienia drzewa rodowego to nic innego jak grupy organizmów wywodzących się od wspólnego przodka. Grupy te są naturalnymi i obiektywnymi jednostkami filogenezy, utworzonymi w procesie ewolucji przez przyrodę. Nazywa się je kladami lub grupami monofiletycznymi (holofiletycznymi) w odróżnieniu od sztucznych i subiektywnych grup parafyletycznych i polifyletycznych tworzonych przez człowieka (rys. 1, WILEY 1981).

Teoria dziedziczności dostarcza argumentów za słusnością wnioskowania o pokrewieństwie pomiędzy organizmami w oparciu o podobieństwa wynikające z dziedziczenia cech po wspólnych przodkach. Podobieństwa takie są zwane homologiami lub cechami homologicznymi. Z dwóch cech homologicznych, z których jedna powstała bezpośrednio z drugiej (np. łuska gadów i pióro ptaków), ta wyjściowa (łuska) jest plezjomorfią, czyli cechą plezjomorficzną, a wyprowadzona (pióro) — apomorfią, czyli cechą apomorficzną (rys. 2, HENNIG 1966). Plezjomorfia występująca w gatunku macierzystym grupy monofiletycznej (rys. 1) nosi nazwę symplezjomorfii lub cechy symplezjomorficznej tej grupy,

podczas gdy apomorfia obecna w gatunku macierzystym nazywa się synapomorfia lub cechą synapomorficzną (rys. 2, HENNIG 1966).

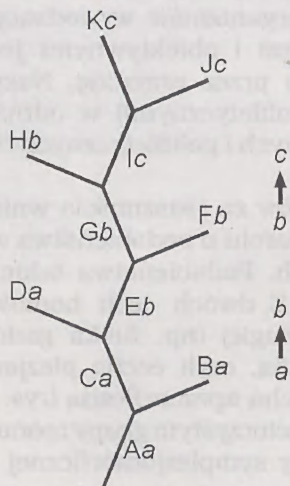
- — grupa monofiletyczna
- grupa parafiletyczna
- grupa polifiletyczna



Rys. 1. Schemat odgażlenia drzewa rodowego organizmów utworzonego z gatunków A-G.

Grupa monofiletyczna obejmuje gatunek macierzysty (najbliższego wspólnego przodka) wraz ze wszystkimi gatunkami potomnymi (np. grupa ABCDEFG z gatunkiem macierzystym A). Grupę parafiletyczną stanowi gatunek macierzysty wraz z częścią gatunków potomnych (np. grupa ABC z gatunkiem macierzystym A). Grupa polifiletyczna nie zawiera gatunku macierzystego gatunków do niej włączonych (np. grupa DEFG, do której nie należy najbliższy wspólny przodek gatunków D-G, czyli ich gatunek macierzysty A).

Rekonstrukcja drzewa rodowego organizmów należy do zadań systematyki, czyli nauki o zróżnicowaniu świata organicznego, a dokładniej do taksonomii, to jest tej części systematyki, która obejmuje teorię i praktykę klasyfikowania organizmów. Jest logiczne, że właśnie hierarchiczny układ grup monofiletycznych powinien stanowić podstawę klasyfikacji przyrody ożywionej — klasyfikacji, której hierarchiczność wynika z rzeczywistej hierarchii genealogicznych powiązań pomiędzy organizmami. Tylko klasyfikacja odzwierciedlająca unikatową przecież filogenezę może zapewnić systematyce i całej biologii jednoznaczny i trwały fundament. Poprzez dążenie do odtworzenia filogenezy, taksonomia przestaje być nieciekawym zajęciem, zmierzającym do arbitralnego „uporządkowania” zróżnicowania otaczającego świata żywego, a staje się fascynującą i ważną dziedziną biologii ewolucyjnej, dostarczającą istotnych wiadomości o klasyfikowanych organizmach — wiadomości, które wynikają z historii ich rozwoju.



Rys. 2. Schemat odgażlenia drzewa rodowego organizmów zbudowanego z gatunków A-K.

Litery *a-c* oznaczają cechy homologiczne występujące w gatunkach; strzałki wskazują kierunek ich ewolucji. Cecha *a* jest plezjomorfia w stosunku do cechy *b* i *c*; cecha *b* jest apomorfia w stosunku do cechy *a*, lecz plezjomorfia w stosunku do cechy *c*; cecha *c* jest apomorfia w stosunku do cechy *a* i *b*. Cecha *a* jest symplezjomorfia grupy CDEFGHIJK; cecha *b* jest synapomorfia grupy EFGHIJK, lecz symplezjomorfia grupy GHIJK; cecha *c* jest synapomorfia grupy IJK.

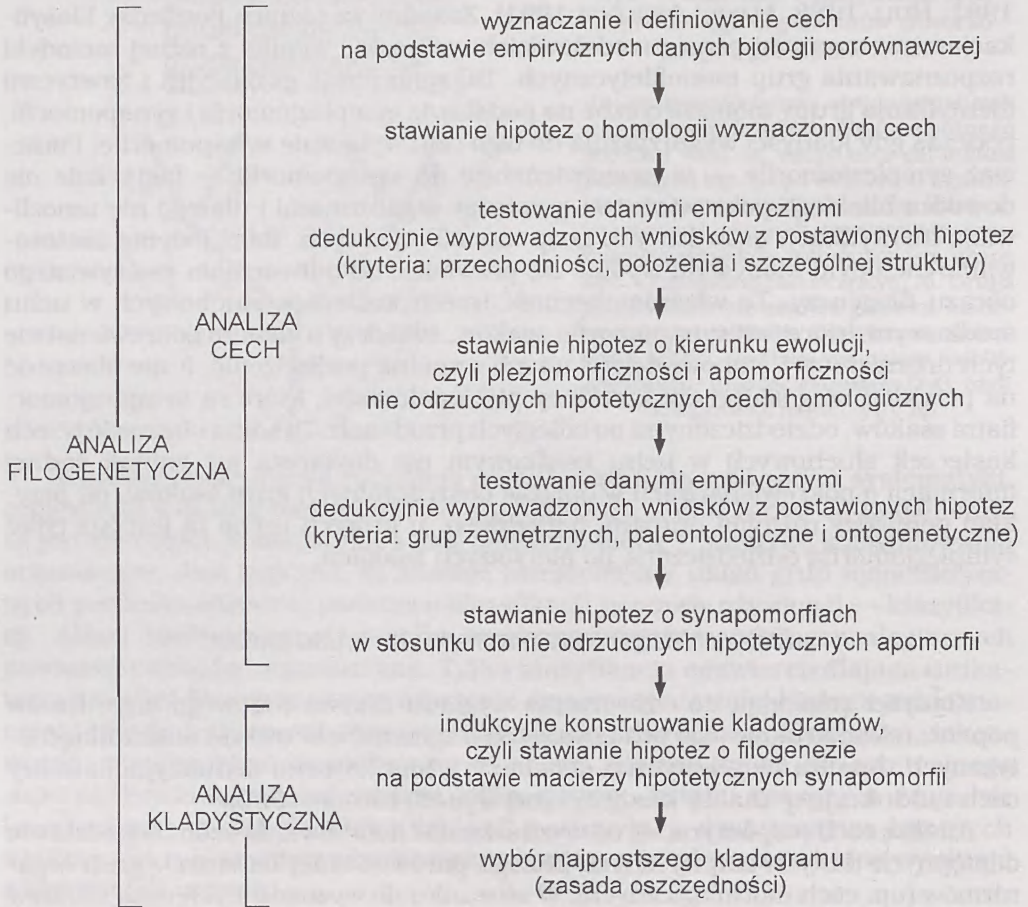
Współczesną taksonomię tworzą trzy szkoły: tradycyjna szkoła taksonomii ewolucyjnej, taksonomia fenetyczna czyli numeryczna oraz kladystyka zwana też taksonomią filogenetyczną lub kladystyczną (SNEATH i SOKAL 1973, WILEY 1981, HULL 1988, MAYR i ASHLOCK 1991). Zasadnicza różnica pomiędzy klasyfikacjami stworzonymi przez przedstawicieli tych szkół wynika z różnej metodyki rozpoznawania grup monofiletycznych. Taksonomowie ewolucyjni i fenetyczni identyfikują grupy monofiletyczne na podstawie symplezjomorfii i synapomorfii, podczas gdy kladystyci wykorzystują do tego celu wyłącznie synapomorfie. Ponieważ symplezjomorfie — w przeciwieństwie do synapomorfii — faktycznie nie dowodzą bliskiego pokrewieństwa pomiędzy organizmami i dlatego nie umożliwiają identyfikacji prawdziwych grup monofiletycznych, toteż jedynie zastosowanie metodyki kladystyki wydaje się prowadzić do odtworzenia rzeczywistego obrazu filogenezy. To właśnie obecność trzech kosteczek słuchowych w uchu środkowym, która jest synapomorfia ssaków, świadczy o bliskim pokrewieństwie tych organizmów i stanowi dowód na ich wspólne pochodzenie, a nie obecność na przykład kręgosłupa czy kończyny pięciopalczastej, które są symplezjomorfiami ssaków, odziedziczonymi po odległych przodkach. Ta sama obecność trzech kosteczek słuchowych w uchu środkowym nie dostarcza już jednak żadnej informacji o pokrewieństwach w obrębie poszczególnych grup ssaków, na przykład pomiędzy różnymi grupami naczelnymi, u których cecha ta jest już tylko symplezjomorfia odziedziczona po pierwszych ssakach.

KLADYSTYCZNA REKONSTRUKCJA FILOGENEZY

Kladystyci zmierzają do odtworzenia wyglądu drzewa rodowego organizmów poprzez rekonstrukcję jego poznawalnych fragmentów w trakcie analiz filogenetycznych. Analiza filogenetyczna składa się z hipotetyczno-dedukcyjnej analizy cech i indukcyjnej analizy kladystycznej (rys. 3, BRYANT 1989).

Analizę cech rozpoczyna się od wyznaczania i definiowania cech na podstawie dostępnych danych empirycznych biologii porównawczej badanych grup organizmów (np. cech morfologicznych). W stosunku do wyznaczonych cech wysuwa się następnie hipotezy o ich homologii. Z hipotezy o homologii cech wynika logicznie homologia wszystkich stadiów pośrednich między nimi w rozwoju osobniczym i rodowym. Innymi słowy, istnienie cechy pośredniej *b* pomiędzy cechami *a* i *c* (rys. 2) wskazuje na homologię tych trzech cech. To podstawowe kryterium homologii nosi nazwę kryterium przechodniości (REMANE 1952). Z hipotezy o homologii cech wynika logicznie również to samo przestrzenne ich umiejscowienie względem otaczających cech, na przykład to samo położenie homologicznej siatkówki u różnych kręgowców w stosunku do pozostałych podstawowych składników ich oczu, jak naczyniówka, tęczęwka, twardówka i inne (kryterium położenia; REMANE 1952). Z hipotezy o homologii cech wynika logicznie także taki sam układ przestrzenny ich podstawowych części składowych, na przykład to samo rozmieszczenie względem siebie siatkówki, naczyniówki, tęczęwki, twardówki, soczewki, spojówki, nerwu wzrokowego, ciała szklistego i mięśni poruszających gałkę oczną w homologicznych oczach różnych

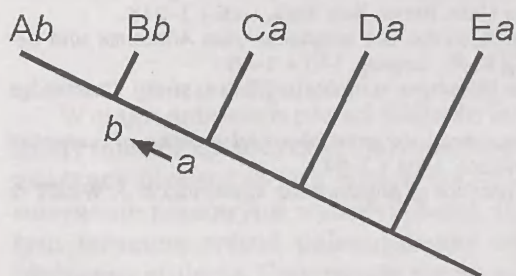
kęgowców (kryterium szczególnej struktury, będące logicznym następstwem kryterium położenia w zastosowaniu do cech złożonych; REMANE 1952).



Rys. 3. Schemat analizy filogenetycznej wraz z jej podziałem na hipotetyczno-dedukcyjną analizę cech i indukcyjną analizę kladystyczną.

Wnioski dedukcyjnie wyprowadzone z wysuniętych hipotez homologii są następnie testowane dostępnymi danymi empirycznymi. Te z hipotez, które nie zostały odrzucone w trakcie testowania, stanowią punkt wyjścia dla kolejnego etapu analizy cech, w którym są stawiane hipotezy o kierunku ewolucji hipotetycznych cech homologicznych. Z hipotezy takiej, a więc hipotezy o apomorficzności jednej cechy względem drugiej, albo inaczej — hipotezy o powstaniu jednej cechy z drugiej w badanej grupie organizmów (grupie wewnętrznej) wynika logicznie brak cechy wyprowadzonej, czyli apomorfii, w najbliższej spokrewnionych z grupą wewnętrzną monofiletycznych grupach organizmów zwanych grupami zewnętrznymi (kryterium grup zewnętrznych; rys. 4, BRYANT 1991). Z hipotezy o kierunku ewolucji cech homologicznych wynika logicznie także to,

że organizmy posiadające cechę apomorficzną pojawiły się w ewolucji później od pierwszych, czyli najstarszych organizmów z homologiczną cechą plezjomorficzną (kryterium paleontologiczne; BRYANT 1991). Z hipotezy o kierunku ewolucji cech homologicznych wynika logicznie wreszcie również to, że wszystkie organizmy grupy wewnętrznej, u których w trakcie rozwoju osobniczego, czyli ontogenezy, pojawia się cecha apomorficzna, posiadają w którymś stadium swojej ontogenezy także homologiczną cechę plezjomorficzną, podczas gdy nie wszystkie organizmy grupy wewnętrznej, które wykazują w trakcie swojej ontogenezy obecność cechy plezjomorficznej, posiadają w swojej ontogenezie również homologiczną cechę apomorficzną (kryterium ontogenetyczne; BRYANT 1991).



Rys. 4. Uproszczony obraz odgażenia drzewa rodowego organizmów, w którym zaznaczono główne gałęzi, czyli grupy monofiletyczne A-E, pomijając układ składających się na nie gatunków.

Grupa monofiletyczna ABC stanowi grupę wewnętrzną, a grupy D i E są kolejnymi grupami zewnętrznymi. Cechy homologiczne obecne w grupach A-E oznaczono literami a i b; strzałka wskazuje kierunek ich ewolucji. Ponieważ cecha b powstała z cechy a w obrębie grupy wewnętrznej, toteż jest nieobecna w grupach zewnętrznych.

Wnioski dedukcyjnie wyprowadzone z postawionych hipotez kierunku ewolucji cech homologicznych są następnie testowane danymi empirycznymi. Te z hipotez, których nie udało się odrzucić w trakcie testowania, tworzą podstawę ostatniego etapu analizy cech, w którym stawia się hipotezy o synapomorfiach.

Analiza kladystyczna polega na indukcyjnym konstruowaniu kladogramów na podstawie macierzy hipotezetycznych synapomorfii. Kladogram stanowi uproszczone obraz drzewa rodowego badanej grupy organizmów, którego odgażenie symbolizują zidentyfikowane grupy monofiletyczne, a kolejność rozgałęziania się odpowiada hipotetycznej kolejności wyodrębniania się tych grup, tak jak to ma miejsce na rysunku 4. Każdy z kladogramów jest więc hipotezą filogenezy analizowanej grupy organizmów. Wybór najprostszego ze skonstruowanych kladogramów wynika z zastosowania ogólnej zasady metodologicznej nauki, zwanej zasadą oszczędności lub parsymonii (PLATNICK i FUNK 1983).

PHYLOGENY AND CLADISTICS

Summary

Cladistic methodology is more appropriate for phylogeny reconstruction than evolutionary taxonomy and numerical taxonomy. Phylogenetic analysis of cladistics consists of two parts, character analysis and cladistic analysis, which are divided into a hierarchy of levels. Character analysis comprises identification and homologizing of characters, and determination of the direction of character transformations, while cladistic analysis produces a hypothesis on phylogenetic relationships on the basis of distribution of directed characters among taxa. Character analysis is the only hypothetico-deductive procedure appropriate for testing hypotheses. Cladistic analysis is an inductive summary of the hypotheses generated during character analysis.

LITERATURA

- BRYANT H. N., 1989. *An evaluation of cladistic and character analyses as hypothetico-deductive procedures, and the consequences for character weighting*. Syst. Zool. 38, 214-227.
- BRYANT H. N., 1991. *The polarization of character transformations in phylogenetic systematics: role of axiomatic and auxiliary assumptions*. Syst. Zool. 40, 433-445.
- HENNIG W., 1966. *Phylogenetic systematics*. Univ. Illinois Press, Urbana, i-xvi + 1-263.
- HULL D. L., 1988. *Science as a process: an evolutionary account of the social and conceptual development of science*. Univ. Chicago Press, Chicago, i-xiv + 1-586.
- MAYR E., ASHLOCK P. D., 1991. *Principles of systematic zoology*. Second edition. McGraw-Hill, New York, i-xx + 1-475.
- PLATNICK N. I., FUNK V. A. (red.), 1983. *Advances in cladistics, volume 2: proceedings of the Second Meeting of the Willi HENNIG Society*. Columbia Univ. Press, New York, i-xii + 1-218.
- REMANE A., 1952. *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Akad. Verlagsges. Geest & Portig K.-G., Leipzig, I-VI + 1-400.
- SCHOFF J. W., KLEIN C. (red.), 1992. *The Proterozoic biosphere: a multidisciplinary study*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, i-xxiv + 1-1348.
- SNEATH P. H. A., SOKAL R. R., 1973. *Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman & Co., San Francisco, i-xvi + 1-573.
- WILEY E. O., 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. J. WILEY & Sons, New York, i-xvi + 1-439.

DANUTA PERYT

*Instytut Paleobiologii PAN**al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa*

WIELKIE WYMIERANIA WE FANEROZOIKU

WSTĘP

W ciągu ostatnich ponad 500 mln lat, określanych często nazwą fanerozoiku, miały miejsce epizodyczne zjawiska względnie szybkiego wymierania obejmujące znaczący procent świata organicznego w skali planetarnej. Epizody te są zwykle nazywane masowymi wymieraniami. Do gwałtownego wzrostu zainteresowania tym tematem wśród paleontologów doszło na początku lat osiemdziesiątych bieżącego stulecia. Przyczyniły się do tego przede wszystkim: hipoteza postawiona przez ALVAREZA i współautorów (1980), że przyczyną późnokredowego masowego wymierania był impakt meteorytu na Ziemię, hipoteza RAUPA i SEPKOSKIEGO (1984) o periodyczności masowych wymierań oraz teoria JABLONSKIEGO (1986a) mówiąca, że biotyczne skutki masowych wymierań są jakościowo różne od wszelkich innych zjawisk w historii życia na Ziemi. Wymienione wyżej koncepcje stały się przedmiotem gorących debat naukowych oraz były stymulatorem wielu prac badawczych. Spowodowały też zwrócenie uwagi oraz rozpoczęcie debaty nad możliwością masowego wymierania obecnie i w przyszłości, spowodowanego destrukcyjną dla biosfery działalnością człowieka.

Jednocześnie w literaturze naukowej zaczęto posługiwać się bardziej dramatycznym słownictwem do opisanie wielkich epizodów wymierania („masowe zabijania”, „masowe morderstwa”, „katastroficzne zdarzenia”). Taka terminologia od razu podsuwa, w potocznym myśleniu, przypuszczenie o zaistnieniu jakiś nagłych kataklizmów, które uśmiercały w bardzo krótkim czasie znaczącą część świata zwierzęcego i roślinnego. W geologii za katastrofę uważa się każde znaczące zdarzenie, na przykład powódź czy trzęsienie Ziemi, które powoduje nagłe zmiany w konfiguracji powierzchni Ziemi. Ważnym momentem jest tutaj interpretacja „nagłości” zmian. Impakt meteorytu jest niewątpliwie zdarzeniem nagłym, lecz czy kolizję Indii z kontynentem azjatyckim w czasie dryftu kontynentalnego też można tak zaklasyfikować? Zależy to od perspektywy spojrzenia. Kolizja dwóch kontynentów porównywana do długości ludzkiego życia może być uważana za zdarzenie długotrwałe; natomiast w skali czasu geologicznego jest zdarzeniem szybkim.

Dodatkowo termin katastrofa bardzo często ma też konotacje daleko odbiegające od geologicznej definicji. Dla wielu ludzi katastrofa jest niemal synonimem

nadprzyrodzonej interwencji i w związku z tym uważają, że posługiwanie się modelem opartym na katastrofach jest nienaukowe.

MASOWE WYMIERANIA — HISTORIA

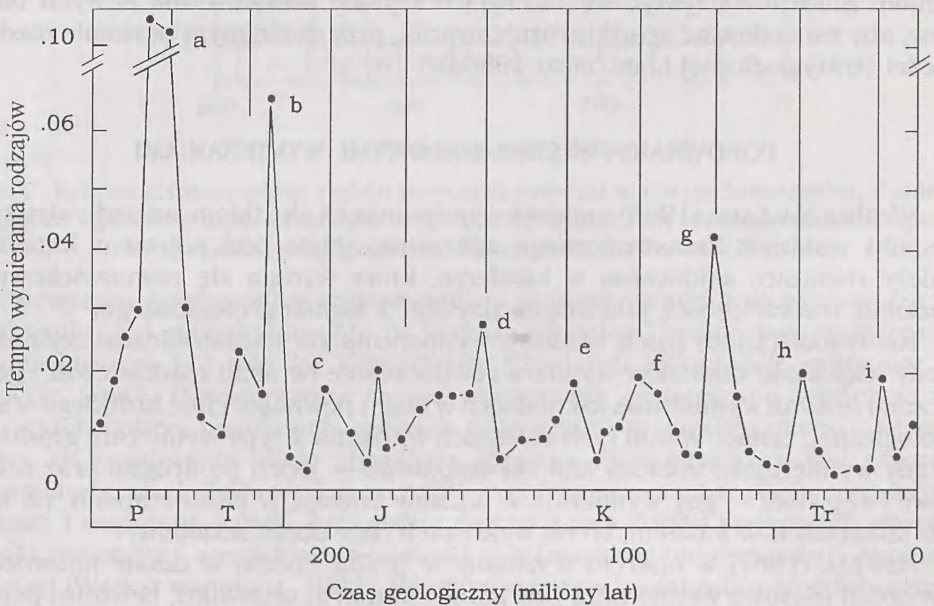
Zdaniem BRIGGSA (1995) współczesne nam czasy można określić mianem neokatastrofizmu. Jest to jakby powtórzenie epoki, która zaczęła się na początku XIX wieku i została zapomniana 30–40 lat później. Za twórcę idei katastrofizmu uważa się paleontologa francuskiego, Georges'a Cuviera. Jego badania skamieniałości z basenu paryskiego dały dowód na istnienie wymierań gatunków o nagłym charakterze, co z kolei przywiodło go do wniosku o katastroficznych lub rewolucyjnych zmianach zachodzących w przyrodzie ożywionej. Cuvier uważał, że Ziemia w swej historii przeszła szereg wielkich katastrof a ostatnią z nich był biblijny potop. Po każdej katastrofie była zasiedlana przez osobniki, którym jakoś udało się przeżyć kryzys środowiskowy. Nowe gatunki, które później się pojawiały, miały pochodzić z części świata poprzednio nieznanych. Zwolennikiem teorii głoszonych przez Cuviera był Alcide d'Orbigny, który osady basenu paryskiego zawierające skamieniałości podzielił na szereg jednostek — pięter geologicznych. Uważał, że każde piętro zawiera faunę, która powstała niezależnie w specjalnym akcie stworzenia.

Te wczesne teorie katastrofizmu ostatecznie nie oparły się koncepcji uniformitarianizmu wprowadzonej przez James'a Huttona, a rozwiniętej przez Charles'a Lyella i Karola Darwina. Według Lyella życie było stałą fluktuacją żyjących populacji, które albo ekspandowały albo zmniejszały swoje granice w zależności od tego, jak lokalna topografia i klimat zmieniały się pod wpływem czynników geologicznych. Darwin podkreślał niekompletność zapisu geologicznego i sugerował, że wrażenie raptowności pojawiania się lub wymierania gatunków jest spowodowane fragmentarycznością zapisu kopalnego.

Do początków XX wieku paleontolodzy rozpoznali dwa ważne okresy wielkich zmian biotycznych w historii Ziemi — z końca permu i końca kredy. Zmiany te jednak przez wiele lat nie były uważane za nagłe katastrofy. Jeszcze w 1960 Dunbar pisał o zmianach na granicy permu i triasu jako „uporządkowanych i stopniowych, a nie katastroficznych” (BRIGGS 1995). Niedługo później zaczął się zmieniać punkt widzenia na temat tempa wymierania, szczególnie w odniesieniu do zmian na granicy kredy i trzeciorzędu. W 1962 roku Otto Schindewolf ogłosił swoją koncepcję „neokatastrofizmu” w odniesieniu do niemal równoczesnego unicestwienia większości organizmów mezozoicznych. W następnych latach kilku autorów te zdarzenia opisało jako „masowe wymieranie” i „kredowo-trzeciorzędowy kryzys biotyczny”. Te bardziej dramatyczne zwroty, połączone z ciągle pojawiającymi się w prasie popularnej spekulacjami na temat przyczyn wymarcia dinozaurów, przyczyniły się do łatwiejszego zaakceptowania teorii neokatastrofizmu.

Nowa epoka spekulacji na temat masowych wymierań rozpoczęła się w 1979 roku, gdy Luis Alvarez ze współpracownikami odkryli w Gubbio (Italia), w ilach na granicy kredy i trzeciorzędu, poziom wzbogacony w iryd. Początkowo sądzili, że odpowiedzialna za to była gwiazda supernowa, ale w 1980 roku zmienili zdanie

i uznali, że to meteoryt uderzył w Ziemię około 65 mln lat temu. Impakt, niosąc masę pyłów, prawdopodobnie spowodował zimę trwającą kilkanaście lat, która doprowadziła do masowego wymierania. Nowym ważnym zdarzeniem było opublikowanie przez RAUPA i SEPKOSKIEGO w 1984 roku teorii periodiczności masowych wymierań. Przeanalizowali oni cały morski zapis kopalny i wykryli istnienie cyklu o długości 26 mln lat (rys. 1). Ich zdaniem potwierdzało to hipotezę, że większość historycznych wymierań była spowodowana przez impakty komet lub meteorytów. Dodatkowo wprowadzenie wulkanizmu jako alternatywnej teorii wysokoenergetycznego źródła (OFFICER i współaut. 1987) przyczyniło się do tego, że neokatastrofizm przez znaczną część paleontologów i geologów został zaakceptowany. Miał jednak wielu bardzo zdecydowanych oponentów i krytyków (np. HOFFMAN 1989a, b, BRIGGS 1995).



Rys. 1. Tempo wymierania rodzajów (na milion lat) obliczone na podstawie prawie 1000 rodzajów morskich zwierząt od permu do dzisiaj. Pionowe linie, narysowane w odstępach co 26 mln lat, potwierdzają periodiczność wymierań.

Objaśnienia: (a) późny perm, (b) późny noryk, (c) pliensbach, (d) późny tyton, (e) apt, (f) cenoman, (g) mastrycht, (h) późny eocen, (i) środkowy miocen. Za RAUPEM i SEPKOSKIM (1988).

PROBLEM MASOWYCH WYMIERAŃ

Węgił JABLONSKIEGO (1986a) o masowym wymieraniu można mówić dopiero wówczas, gdy spełnione są trzy kryteria:

1. Epizod wymierania musi być zdarzeniem krótkim w stosunku do średniego czasu trwania taksonu; dla rodzin morskich bezkręgowców tempo przyspieszonego wymierania powinno być nie dłuższe niż 1–10 mln lat.

2. Musi mieć znaczący zakres taksonomiczny (wymarcie wielu taksonów wyższej rangi) i geograficzny, na przykład masowe wymieranie z końca kredy dotknęło zarówno bentosowe mięczaki i planktoniczne otwornice, jak i nektoniczne amonity. Samo wymarcie amonitów nie mogłoby być zakwalifikowane jako masowe wymieranie. Podobnie, lokalne wymarcie nawet kilku taksonów wyższej rangi nie mogłoby być uznanym za masowe wymieranie.

3. Musi mieć podwyższone w stosunku do tła tempo wymierania, przy czym bardzo trudno jest oszacować podwyższony poziom tempa wymierania.

Tak więc masowe wymieranie powinno być rozpoznawalne jako względnie szybkie i równoczesne podwyższenie tempa wymierania (przynajmniej dwukrotne) danego taksonu w stosunku do tła. Nie jest natomiast warunkiem koniecznym ogólny spadek zróżnicowania taksonomicznego. Nawet poważnym wymieraniem może towarzyszyć wystarczająco szybkie powstawanie nowych taksonów, aby zamaskować spadki zróżnicowania, przy dostępnym poziomie rozdzielczości stratygraficznej (JABLONSKI 1986a).

PORÓWNIANIA MIĘDZY MASOWYMI WYMIERANAMI

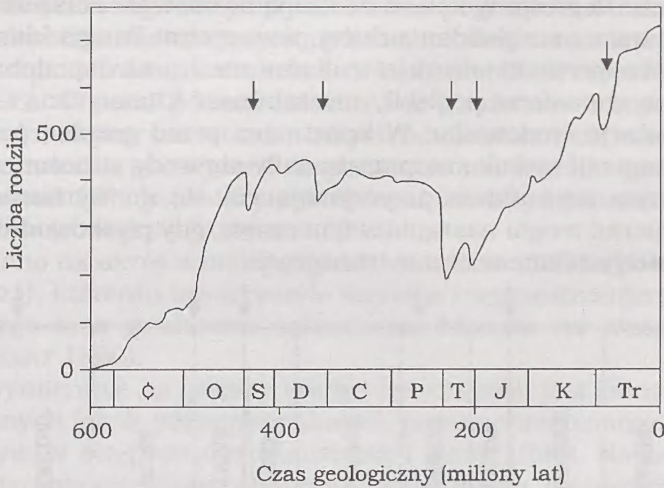
Według HALLAMA (1988) masowe wymierania są skutkiem rozpadu struktury zespołu wskutek katastroficznego zdarzenia, gdzie pod pojęciem katastrofa należy rozumieć zakłócenia w biosferze, które wydają się równowiekowe na poziomie rozdzielczości, jaki można uzyskać z zapisu geologicznego.

KAUFFMAN (1986) dzieli masowe wymierania na katastroficzne czyli takie, kiedy większość taksonów wymiera równocześnie (w skali rozdzielczości geologicznej) oraz na wymierania zachodzące w ciągu pewnego, choć krótkiego w skali geologicznej, czasu. Wśród tych ostatnich wyróżnia 2 typy wymierań: gradualne — gdy wymierające taksony znikają stopniowo — jeden po drugim oraz schodkowe (stepwise) — gdy wymierające taksony znikają w kilku etapach, po kilka lub kilkanaście w każdym, co na wykresach daje obraz schodów.

NEWELL (1967) w oparciu o zmiany w liczbie rodzin w czasie fanerozoiku stwierdził masowe wymierania pod koniec kambru, ordowiku, dewonu, permu, triasu i kredy.

RAUP i SEPPOSKI (1982) analizując cały morski zapis kopalny obliczyli tempo wymierania (liczba rodzin na milion lat) morskich bezkręgowców we fanerozoiku (rys. 2). Ich rezultaty potwierdziły w większości odkrycie Newella. Rozpoznanych przez Newella 5 spośród 6 masowych wymierań znalazło się na ich diagramie — późny ordowik (aszgil), późny dewon (fran), koniec permu, późny trias (noryk) i koniec kredy. Zostały one powszechnie zaakceptowane jako tak zwana „wielka piątka”. Jeśli natomiast oprzeć się na tempie wymierania w skali rodzaju (RAUP i SEPPOSKI 1986) (rys. 3) to zauważa się dziewięć epizodów we fanerozoicznej historii dziejów Ziemi, w czasie których tempo wymierania było nadzwyczaj wysokie. Zaliczają się do nich, oprócz „wielkiej piątki” następujące okresy: wczesna jura (pliensbach), późna jura (tyton), środkowa kreda (cenoman) i późny eocen (priabon). Jeśli z tej grupy wyeliminuje się wymierania z pliensbachu i tytonu, ze względu na ich regionalny zasięg terytorialny, to pozostaje 7 zna-

czących, globalnych epizodów wymierań, które mogą być uznane za masowe wymierania (BRIGGS 1995).

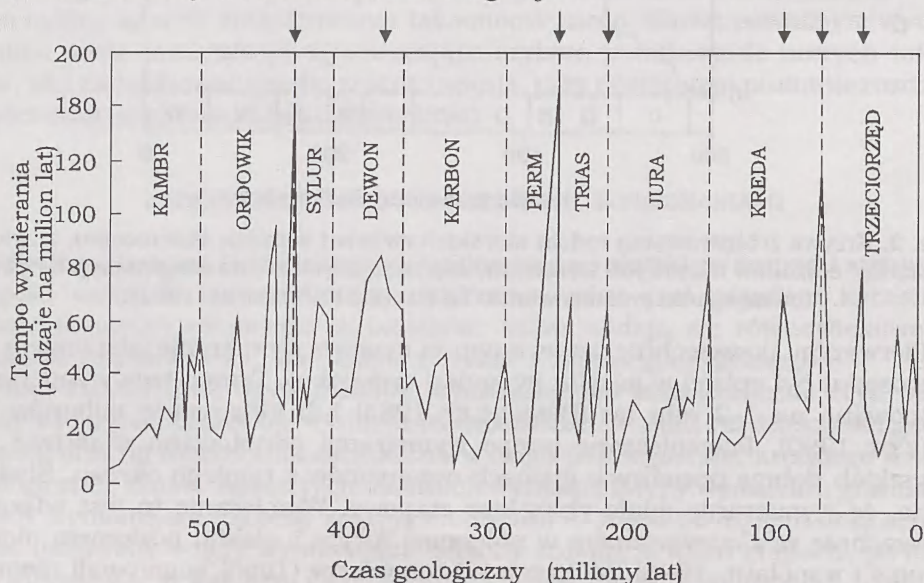


Rys. 2. Krzywa zróżnicowania rodzin morskich zwierząt w czasie fanerozoiku, z „wielką piątką” epizodów masowych wymierań, zaznaczających się na diagramie jako gwałtowne spadki zróżnicowania. Za RAUPEM i SEPKOSKIM (1982).

Pierwszym, powszechnie uznawanym za masowe wymieranie zdarzeniem we fanerozoiku był epizod w aszgilu (w końcu ordowiku). Tempo tego wymierania oszacowano na 1–2 mln lat (BRENCHLEY 1984) lub kilkanaście milionów lat (BOUCOT 1990). Przyspieszone tempo wymierania odnotowano właściwie we wszystkich dobrze poznanych grupach organizmów z tamtego okresu. Stwierdzono, że wymieranie miało charakter etapowy. Wymieranie to jest związane powszechnie ze zlodowaceniem w północnej Afryce i niskim poziomem morza (BARNES i współaut. 1996). MCLAREN i GOODFELLOW (1990) sugerowali również impakt meteorytu, ale dokładne badania geochemiczne nie stwierdziły anomalii irydowej (WANG i współaut. 1991). Również w czasie frańsko-fameńskiego epizodu wymierania w poważnym stopniu ucierpiała większość dewońskich grup organizmów, a zwłaszcza: fitoplankton, korale, małżoraczkę, trylobity, ramienionogi, mszywioly, tentakulity, amonity i konodonty (WALLISER 1996). Według MCGHEE (1989) w grupie morskich bezkręgowców na granicy fran-famen miało miejsce podwyższone tempo wymierania w ciągu 3–4 mln lat; zdaniem SCHINDLERA (1990) epizod ten trwał tylko nieco powyżej 1 mln lat. Jako przyczynę wymierania z pogranicza franu i famenu wskazywano: impakt asteroidu, ocieplenie bądź ochłodzenie klimatu, zmiany poziomu morza, regresję morską, szerokie rozprzestrzenienie warstwy beztlenowej w oceanie oraz czasami kombinację kilku przyczyn (WALLISER 1996).

Kryzys biotyczny z późnego permu jest bezdyskusyjnie uważany za najdotkliwszy we fanerozoicznej historii dziejów Ziemi. Wysokie tempo wymierania trwało przez trzy ostatnie piętra w permie to jest przez okres 3–8 mln lat (ERWIN 1990, 1996). Jego skutkiem było wymarcie 49% morskich rodzin i 78% do 84% morskich rodzajów, 75% rodzin lądowych czworonogów, 75% rzędów owadów

i znaczny spadek zróżnicowania we florze typu paleozoicznego (ERWIN 1990, 1996). Zdaniem ERWINA (1996) wielkie wymieranie z końca permu odbyło się w kilku etapach. Regresja w końcu dżulfu spowodowała zniszczenie znaczącej liczby ekosystemów oraz poddanie dużej powierzchni Pangei klimatycznej niestabilności. Późnopermskie erupcje wulkaniczne i prawdopodobny wzrost zawartości CO₂ w atmosferze pogłębiły niestabilność klimatyczną i spowodowały znaczną degradację środowiska. W końcu, tuż przed granicą permu i triasu, w wyniku transgresji szeroko rozprzestrzeniły się wody zubożone w tlen, które były dodatkowym czynnikiem przyczyniającym się do wymierań. Większość lądowych wymierań mogła nastąpić w tym czasie, gdy płytkowodne przybrzeżne środowiska zostały zalane w czasie transgresji.



Rys. 3. Tempo wymierania rodzajów na milion lat dla ostatnich ponad 550 mln lat. Za RAUPEM i SEPKOSKIM (1988).

Późny trias jest również uznawany za jeden z największych kryzysów biotycznych. W skali wymierania wprowadzonej przez RAUPA i SEPKOSKIEGO (1982) późnotriasowy epizod wymierania plasuje się na 4 miejscu za wymieraniami z końca permu, ordowiku i kredy; jeśli natomiast oprzeć się na skali kalkulowanej w oparciu o tempo wymierania rodzajów/mln lat to wyprzedza ono nawet wymieranie z końca kredy (HALLAM 1995). W czasie tego epizodu wymierania wyginęły co najmniej 3 grupy, które przeżyły wielki kryzys biotyczny w późnym permie, to jest ostatnie konodonty, niektóre grupy ślimaków i ramienionogów. Nastąpiło znaczne zmniejszenie zróżnicowania taksonomicznego małżoraczków, wymarło kilka rodzin lądowych czworonogów. Rośliny raczej niewiele ucierpiały w tym okresie. Późnotriasowe wymieranie miało zasięg globalny i było w znacznym stopniu katastroficzne (HALLAM 1996). Koreluje się ono z eustatycznymi zmianami poziomu morza: znacznym obniżeniem poziomu morza w końcu triasu, po którym nastąpiła transgresja z równoczesnym szerokim rozprzestrze-

nieniem strefy minimum tlenowego, powodującym warunki dysaerobowe do anoksyjnych na znacznych obszarach (HALLAM 1996).

Epizod podwyższonego tempa wymierania z pogranicza cenomanu i turonu, rozpoznany jako seria następujących po sobie w krótkim czasie wymierań wśród różnych grup organizmów, trwał około 1–1,4 mln lat (KAUFFMAN 1988, KAUFFMAN i HARRIES 1996). Chociaż poziom zniszczeń w biosferze w czasie tego kryzysu biotycznego był mniejszy niż w czasie innych fanerozoicznych masowych wymierań, to jednak znacznie przewyższał on poziom „normalnych” wymierań. Wymarło wówczas ponad 30% gatunków wśród organizmów planktonicznych do 90% wśród amonitów (HARRIES i KAUFFMAN 1993).

Przypada ono na okres wysokiego poziomu morza (300 m powyżej obecnego poziomu morza), któremu towarzyszyło szerokie rozprzestrzenienie strefy minimum tlenowego oraz gwałtowne ochłodzenie klimatu we wczesnym turonie (KAUFFMAN i HART 1996).

Masowe wymieranie na granicy kredy i trzeciorzędu jest jednym z najwcześniej rozpoznanych (obok późnopermskiego), powszechnie znanym i najbardziej katastroficznym w swej naturze (KAUFFMAN i HART 1996). Nastąpiło wówczas masowe wymieranie morskiego planktonu wapiennego, mezozoicznych mięczaków (rudysty, inoceramą, amonity, belemnity, ostrygi, ślimaki i inne), jeżowców, koralów, morskich i lądowych gadów oraz roślin. Ostatnie wystąpienia wielu grup są notowane z granicy kredy i trzeciorzędu a ostatnie znalezisko dinozaura pochodzi z warstwy 0,5 m poniżej granicy. Te zdarzenia definiują czas trwania masowego wymierania z granicy kredy i trzeciorzędu. Zbiega się ono ze zderzeniem prawdopodobnie komety z Ziemią 65,5 mln lat temu, udokumentowanym kraterem Chicxulub w Meksyku (HILDEBRAND i współaut. 1991). Impaktowi towarzyszy anomalie irydowe i pierwiastków śladowych, izotopów trwałych, mikrotektyty, kwarc zszokowany oraz koncentracje rzadkich pierwiastków. Dotychczas znaleziono 11 kraterów związanych z granicą kredy i trzeciorzędu oraz dwie anomalie irydowe mogące sugerować spadek na Ziemię deszczu komet (KAUFFMAN i HART 1995). Również anomalie izotopów trwałych węgla i tlenu stwierdzono na granicy kredy i trzeciorzędu. Natomiast na wykresie cyklicznych zmian poziomu morza granica kredy i trzeciorzędu znajduje się tuż poniżej maksymalnego spadku poziomu morza mezozoicznego cyklu pierwszego rzędu, a na małym wzroście trzeciego rzędu (KAUFFMAN i HART 1996).

W trzeciorzędzie większe wymieranie miało miejsce w eocenie w priabonie i trwało do połowy oligocenu, razem około 14 mln lat. W czasie tego epizodu podwyższone tempo wymierania obserwuje się wśród mięczaków, w planktonie wapiennym i wśród ssaków. Przyczyną była regresja morska połączona z ochłodzeniem klimatu (WALLISER 1995).

Zdaniem niektórych paleontologów największe i zachodzące w tempie nie spotykanym poprzednio — to współczesne wymieranie spowodowane działalnością człowieka w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat, prowadzące do drastycznego spadku zróżnicowania taksonomicznego, eliminacji wielu siedlisk, zanieczyszczenia ziemi, wody i powietrza, rosnącego efektu cieplarnianego i zniszczenia warstwy ozonowej (BRIGGS 1995, WALLISER 1995).

PRZYCZYNY MASOWYCH WYMIERAŃ

Chociaż niewątpliwie duża liczba czynników mogła spowodować wymarcie poszczególnych gatunków, to tylko kilka z nich mogło być przyczyną mniej lub bardziej równoczesnych masowych wymierań różnych grup organizmów w skali planetarnej.

Najprawdopodobniej nie ma jednego mechanizmu odpowiedzialnego za doprowadzenie do wszystkich masowych wymierań, nawet gdy procesy niszczenia biosfery są podobne. Jest prawdopodobne, że świat organiczny w podobny sposób reaguje na perturbacje środowiskowe, gdy zostanie przekroczony pewien próg możliwości adaptacji do zmieniającego swe parametry ekosystemu; również podobna przyczyna prowadząca do kryzysu biotycznego może pochodzić z różnych źródeł, na przykład wymieranie z powodu zakłóceń klimatycznych może być spowodowane albo wskutek zmian w konfiguracji mórz i lądów, w wyniku zmniejszenia promieniowania słonecznego, impaktów obiektów pozaziemskich, wulkanicznej aktywności lub zmniejszenia w atmosferze ilości CO₂ pochodzenia biogenicznego.

1. Impakt meteorytu — aby brać pod uwagę możliwość, że impakt ciała pozaziemskiego spowodował masowe wymieranie, muszą być spełnione dwa warunki:

— powinny to być masowe wymierania o spektakularnie szerokim zasięgu i jednocześnie stosunkowo krótkotrwałe (MCLAREN 1983), z doskonałą dokumentacją stratygraficzną;

— muszą być z nimi skorelowane niezależne dowody fizyczne i chemiczne, takie jak obecność tektytów, kwarcu szokowanego czy anomalii metali z grupy platynowców.

Poza granicą kredy i trzeciorzędu dla większości masowych wymierań nie udało się znaleźć przekonujących dowodów wiążących impakt meteorytu z masowymi wymieraniami (ORTH i ATTREP 1988, ORTH 1989).

2. Klimat — może mieć pośredni wpływ na zakres masowych wymierań poprzez zmiany poziomu morza w okresach rozwoju znaczących czap lodowych wokół biegunów.

Bardziej bezpośredni wpływ klimatu jako przyczyny masowych wymierań we fanerozoiku był proponowany przez STANLEYA (1984). Jego teza, że raczej epizody ochłodzeń niż obniżenie poziomu morza powodowały masowe wymierania w środowisku morskim, są dobrze udokumentowane dla zachodniego i północnego Atlantyku w plio-plejstocenie, i być może jeszcze dla nieco starszego trzeciorzędu. Dla wymierań przedtrzeciorzędowych dowody na to, że ochłodzenie klimatu powodowało masowe wymierania są słabe, jeśli w ogóle istnieją (BRIGGS 1995). Tak więc największe wymieranie z końca permu przypada na okres niestabilności/poprawy warunków klimatycznych po ustąpieniu zlodowacenia Gondwany (ERWIN 1990, 1996). Wymierania z późnego wczesnego karbonu i ordowiku mogły być związane z powstawaniem zlodowaceń, lecz w tych wypadkach decydującym czynnikiem były raczej regresje morskie, niż ochłodzenie (BRENCHLEY 1984). Główny argument Stanleya w przedkładaniu hipotezy o decydującej roli klimatu

nad innymi czynnikami w procesie masowych wymierań, iż organizmy ze stref tropikalnych były zawsze bardziej uszkodzone w czasie epizodów wielkich wymierań niż te z wyższych szerokości geograficznych, nie jest przekonujący, ponieważ organizmy tropikalne są ogólnie stenotopowe i w związku z tym stosunkowo podatne na różne zmiany środowiskowe (JABLONSKI 1986b).

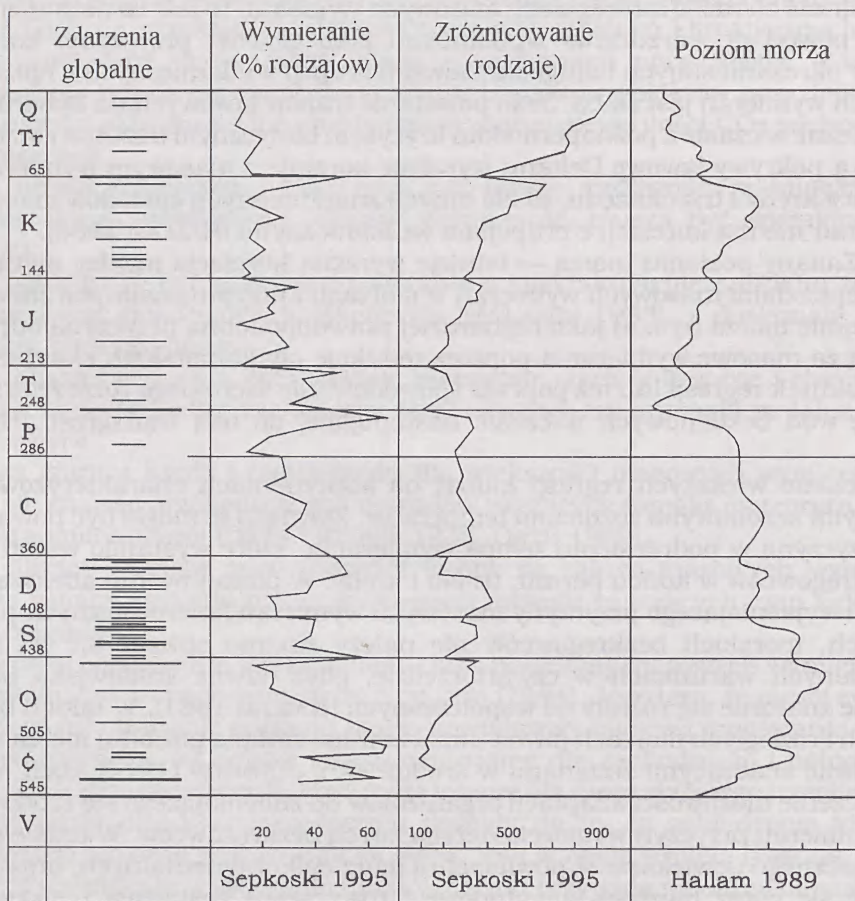
3. Wulkanizm — emisja wielkiej ilości gazów i pyłu do atmosfery i stratosfery powoduje obniżenie temperatury powietrza i może prowadzić do opadów kwaśnych deszczów, a to z kolei do zaburzeń środowiskowych (RAMPINO i współaut. 1988). Wulkanizm na dużą skalę i o wydłużonym okresie aktywności, który doprowadził do dramatycznego wymierania na granicy kredy i trzeciorzędu (OFFICER i współaut. 1987), był proponowany jako alternatywa dla impaktu meteorytu na kulę ziemską. Wydaje się jednak mało prawdopodobnym, by wulkanizm był czymś więcej niż tylko dodatkowym czynnikiem w tym kryzysie.

Jeśli zaś chodzi o inne epizody masowych wymierań to jest co najmniej jeden dobry powód do odrzucenia wulkanizmu jako głównej przyczyny: korelacja między okresami silnych i długookresowych erupcji wulkanicznych a epizodami wielkich wymierań jest słaba. Jeśli powstanie trapów lawowych na Syberii może być zbieżne w czasie z późnopermskim kryzysem biotycznym (HOLSER i MAGARITZ 1987), a pokrywy lawowe Dekanu wyraźnie korelują z masowym wymieraniem z granicy kredy i trzeciorzędu, to dla innych znaczniejszych epizodów masowych wymierań nie ma korelacji z erupcjami wulkanicznymi (HALLAM 1988).

4. Zmiany poziomu morza — istnieje wyraźna korelacja między poważniejszymi epizodami masowych wymierań w morzach i przypuszczalnymi zmianami w poziomie morza (rys. 4) jako najbardziej prawdopodobną przyczyną odpowiedzialną za masowe wymierania poprzez redukcję płytkomorskich ekosystemów albo wskutek regresji lub też poprzez spowodowanie szerokiego rozprzestrzenienia się wód beztlenowych w czasie następującej po niej transgresji (HALLAM 1988).

W czasie większych regresji klimat na kontynentach charakteryzował się większymi sezonowymi różnicami temperatur. Zjawisko to mogło być poważniejszą przyczyną w podniesieniu tempa wymierania, które wystąpiło wśród lądowych kręgowców w końcu permu, triasu i kredy. W poszukiwaniu adekwatnego modelu wyjaśniającego przyczyny masowych wymierań fanerozoicznych płytkowodnych, morskich bezkręgowców nie należy zbytnio opierać się na raczej anormalnych warunkach w czwartorzędzie, gdyż dawne środowiska płytkomorskie znacznie się różniły od współczesnych (HALLAM 1981). W takich bardzo płytkich i rozległych morzach nawet umiarkowana zmiana poziomu morza mogła skutkować znaczącymi zmianami w środowisku. JOHNSON (1974) kładł nacisk na znaczenie możliwości adaptacji organizmów do zmieniającego się środowiska w zrozumieniu przyczyn wymarcia nerytycznych bezkręgowców. W czasie epizodów znacznego powiększenia powierzchni mórz epikontynentalnych, organizmy stawały się coraz bardziej stenotopowe i równowaga zostawała uzyskiwana. Wśród różnych propozycji JOHNSONA (1974) pokazujących zależności między regresjami a wymieraniem nie ma takiej, która bierze pod uwagę zdarzenia anoksyczne związane z transgresjami jako ewentualne przyczyny masowych wymierań. Takie zjawisko może, w pewnych przypadkach, być bardziej znaczące niż regresja. McLAREN (1983) dowodził, że gwałtowne rozprzestrzenienie się

anoksydacyjnych wód dennych na początku famenu mogło być konsekwencją impaktu bolidu. Jednakże czas potrzebny do zrealizowania tego scenariusza wydaje się zbyt krótki. Grubość czarnych łupków, z którymi są związane poziomy wymierania, wskazuje na okres ich powstawania rzędu co najmniej tysięcy do setek tysięcy lat. Z drugiej strony to rozprzestrzenianie się warstwy beztlenowej musiało zachodzić stosunkowo szybko, gdyż poziomy wymierania w czarnych łupkach są jakby nożem ucięte. Kombinacja regresji i następującej wkrótce transgresji z równoczesnym rozprzestrzenieniem wód beztlenowych mogła w wielu wypadkach w znaczący sposób podnosić tempo wymierania wśród grup zwierzęcych zamieszkujących płytkie morza epikontynentalne (HALLAM 1988). Dotyczy to zwłaszcza kryzysu biotycznego z granicy cenoman-turon, fran-famen i z końca permu (KAUFFMAN i HART 1996, WALLISER 1996, ERWIN 1996).



Rys. 4. Korelacja zdarzeń globalnych ze zmianami w biosferze oraz zmianami poziomu morza we fanerozoiku. Za MORROWEM i współaut. (1995).

Nie ma oczywiście prostej zależności między wielkością zmiany poziomu morza i zakresem wymierania. Może to wskazywać, że prawdopodobnie decydu-

jącym czynnikiem jest redukcja powierzchni dostępnej do zasiedlenia, a to zależy od konfiguracji kontynentów i ich topografii.

PODSUMOWANIE

Wydaje się, że dyskusja wśród paleontologów na temat czy masowe wymierania miały charakter katastroficzny czy odbywały się w czasie ewolucyjnym długo nie zostanie rozstrzygnięta. Wynika to z faktu innej oceny szybkości przebiegu procesu masowego wymierania przez obydwie dyskutujące strony.

Zdaniem przeciwników neokatastrofizmu (BRIGGS 1995) obecna debata opiera się na fałszywym założeniu, że masowe wymierania miały rzeczywiście miejsce. Uważają oni, że szacowane na 1 do 10 mln lat lub więcej, tempo wymierania było w rzeczywistości antytezą katastrofy a zakres większości wymierań był mniejszy niż zazwyczaj przedstawiano. Tylko późnopermskie wymieranie było bezsprzecznie zdarzeniem globalnym. Natomiast jedyne wymieranie w czasie fanerozoiku, które zasługuje na miano masowego wymierania, zachodzi obecnie. W ciągu najbliższych 30 lat świat straci 2 z 10 milionów zwierzęcych gatunków i około 65 000 z 300 000 gatunków roślin naczyniowych (RAVEN 1990). Te straty spowodowane destrukcją środowiska przez człowieka występują z szybkością bezprecedensową we fanerozoiku. Historyczne wymierania były na tyle powolne, że wiele linii zdążyło się akomodować w ewolucyjnym i ekologicznym sensie. Tempo obecnego wymierania wyklucza takie przystosowania.

PHANEROZOIC MASS EXTINCTIONS

Summary

Both the data and ideas concerning the mass extinctions of organisms in the geological past have been debated in palaeontology for many decades. However, in the 1980s these discussions became focused on the hypothesis advanced by Alvarez and others (1980) and suggesting that the Cretaceous-Tertiary boundary mass extinction was caused by the impact of a very large meteorite, on Raup and Sepkoski's concept (1986), postulating a periodic pattern of mass extinctions through the Phanerozoic time, as well as on the ideas of Jablonsky (1986) concerning the biotic consequences of mass extinctions as qualitatively different from the standard evolutionary change.

These ideas had a profound effect on the way of thinking about the causes of extinction. The ongoing debate whether mass extinctions had an abrupt character or proceeded in evolutionary time will probably continue for many years to come. However, the most recent findings have strengthened the neocatastrophic approach which was first defined by Schindewolf in 1962. Many palaeontologists and geologists see extinctions as sudden events driven by severe environmental stress. But the record available seems to suggest also a different pattern of extinction, composed of a number of episodes stretched over relatively long periods of time and producing a cumulative effect.

LITERATURA

- ALVAREZ W., ALVAREZ L., ASARO F., MICHEL H. W., 1980. *Extra-terrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary mass extinction*. Science 208, 1095-1108.
- BARNES C. R., FORTREY R. A., WILLIAMS H., 1996. *The Pattern of Global Bio-events during the Ordovician Period*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 139-172.

- BOUCOTA J., 1990. *Phanerozoic extinctions: how similar are they to each other?* [W:] *extinction events in Earth history*. E. G. KAUFFMAN, H. O. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 5–30.
- BRIGGS, J. C., 1995. *Global Biogeography*. Elsevier. Amsterdam, New York, Oxford, Shannon, Tokyo, 1–452.
- BRENCHLEY P. J., 1984. *Late Ordovician extinctions and their relationships to the Gondwana glaciations*. [W:] *Fossils and Climate*. P. J. BRENCHLEY (red.) Wiley, New York, 291–316.
- ERWIN D. H. 1990. *The end-Permian mass extinction*. *Ann. Review of Ecology and Systematics* 21, 69–91.
- ERWIN D. H., 1996. *Permian Global Bio-Events*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 251–264.
- HALLAM A., 1981. *The end-Triassic bivalve extinction event*. *Palaeogeog., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 35, 1–44.
- HALLAM A., 1988. *Catastrophism in geology*. [W:] *Catastrophes and Evolution*. S. V. M. CLUBE (red.) Cambridge University Press, Cambridge, 25–55
- HALLAM A., 1996. *Major Bio-Events in the Triassic and Jurassic*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 265–283.
- HARRIES P. J., KAUFFMAN E. G., 1993. *Patterns of survival and recovery: examples from macroinvertebrates across the Cenomanian-Turonian (mid-Cretaceous) mass extinction*. Abstracts of an Interdisciplinary Conference „Global Boundary Events” Kielce, Polish Geological Institute, Warszawa, 20.
- HILDEBRAND A. R., PENFIELD G. T., KRING D. A., PILKINGTON M., CAMARGO Z. A., JACOBSEN S. B., BOYNTON W. V., 1991. *Chicxulub Crater: A possible Cretaceous-Tertiary boundary impact crater on the Yucatan Peninsula, Mexico*. *Geology* 19, 867–871.
- HOFFMAN A., 1989a. *Mass extinctions: the view of a sceptic*. *Journal of the Geological Society of London* 146, 21–35.
- HOFFMAN A., 1989b. *What, if anything, are mass extinctions?* *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 325, 253–261.
- HOLSER W. T., MAGARITZ M., 1987. *Events near the Permian-Triassic boundary*. *Mod. Geol.* 11, 155–180.
- JABLONSKI D. 1986a. *Causes and Consequences of Mass Extinctions: A Comparative Approach*. [W:] *Dynamics of Extinction*. D. K. ELLIOT (red). 183–230.
- JABLONSKI D., 1986b. *Background and Mass Extinctions: The Alternation of Macroevolutionary Regimes*. *Science*, 231, 129–133.
- JOHNSON J. G., 1974. *Extinction of perched fauna*. *Geology* 2, 479–482.
- KAUFFMAN E. G., 1986. *High-resolution event stratigraphy: Regional and global bioevents*. [W:] *Global Bioevents*. O. H. WALLISER (red.) *Lecture Notes in Earth Sciences* 8, 279–335.
- KAUFFMAN E. G. 1988. *The dynamics of marine stepwise mass extinction*. [W:] *Paleontology and Evolution: Extinction Events*. *Rev. Espan. de Paleont. M. A. LAMOLDA, E. G. KAUFFMAN, H. O. WALLISER (red.) num. extraord.*, 57–71.
- KAUFFMAN E. G., HART M. B. 1996. *Cretaceous Bio-Events*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 285–312.
- KAUFFMAN E. G., HARRIES P. J., 1996. *The importance for crisis progenitors in recovery from mass extinction*. [W:] *Biotic Recovery from Mass Extinction Events*. M. B. HART (red.) *Geolog. Soc. Spec. Publ. No. 102*, 15–40.
- MCGHEE G. R., 1989. *The Frasnian-Famennian extinction event*. [W:] *Mass extinctions: Processes and evidence*. S. K. DONOVAN (red.) Columbia University Press, New York, 133–151.
- MCLAREN D. J., 1983. *Bolides and biostratigraphy*. *Bull. geol. Soc. Am.* 94, 313–324.
- MCLAREN D. J., GOODFELLOW W. D., 1990. *Geological and biological consequences of giant impacts*. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 18, 123–171.
- MORROW J. R., SCHINDLER E., O. H. WALLISER., 1996. *Phanerozoic Development of Selected Global Environmental Features*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 5361.
- NEWELL N. D., 1967. *Revolution in the history of life*. *Geol. Soc. Am. Spec. Paper* 89, 6391.
- OFFICER C. B., HALLAM A., DRAKE C. L., DEVINE J. D., 1987. *Nature* 326, 143–149.
- ORTH C. J., 1989. *Geochemistry of the bio-event horizons*. [W:] *Mass Extinctions: Processes and Evidence*. S. K. DONOVAN (red). Belhaven. London. 37–72.
- ORTH C. J., ATTREP M. 1988. *Iridium abundance measurements across the bio-event horizons in the geologic record*. *Lunar Planet Inst. Contr.* 673, 139–140.

- RAMPINO M. R., SELF S., STROTHERS R. B., 1988. *Volcanic winter*. Ann. Rev. Earth Planet. Sci. 16, 73–100.
- RAUP D. M., SEPKOSKI J. J., 1982. *Mass extinctions in the marine fossil record*. Science. 215, 1501–1503.
- RAUP D. M., SEPKOSKI J. J., 1984. *Periodicity of extinctions in the geologic past*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 219, 1240–1241.
- RAUP D. M., SEPKOSKI J. J., 1986. *Periodic extinction of families and genera*. Science 231, 833–836.
- RAUP D. M., SEPKOSKI J. J., 1988. *Testing the periodicity of extinction*. Science 241, 94–96.
- RAVEN P. H., 1990. *The politics of preserving biodiversity*. BioSciences 40, 769–774.
- SCHINDLER E., 1990. *Die Kellwaser-Krise (hohe Frasn-Stufe, Ober-Devon)*. Gottinger Arb. Geol. Palaeont. 67, 1–108.
- SEPKOSKI J. J., 1996. *Patterns of Phanerozoic Extinction: a Perspective from Global Data Bases*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 35–51.
- STANLEY S. M., 1984. *Marine mass extinction: a dominant role of temperature*. [W:] *Extinctions*. M. NITECKI (red.) Univ. Chicago Press, Chicago Press, Chicago, 69–117.
- WALLISER O. H., 1996. *Global Events in the Devonian and Carboniferous*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 225–250.
- WANG K., ORTH C. J., ATTREP M. J., CHATTERON B. D. E., HOU H., GELDSETZER H. H. J., 1991. *Geochemical evidence for a catastrophic biotic event at the Frasnian/Famennian boundary in south China*. Geology 19, 776–779.

Stanisław K. Wiąckowski. *Ekologiczne kierunki w medycynie naturalnej* Warszawa 1993, Wydawnictwo Naukowe PWN Sp. z o.o., ss. 188. ISBN 83-01-11137-2.

Książka zawiera opis założeń medycyny naturalnej ze szczególnym uwzględnieniem makrobiotyki będącej wprowadzeniem do medycyny chińskiej i ayurwedyjskiej. Ponadto Autor omawia zasady homeopatii, irydologii i leczenia kolorami.

Poszerza jeszcze wymienione zagadnienia o metaloterapię i w rozdziale *Rola metali w życiu człowieka* na stronie 154 pisze: „Alchemicy rozpoznawali siedem najważniejszych metali, z których każdy znajduje się pod wpływem konkretnej planety. Złoto na przykład wiązano ze Słońcem, srebro z Księżycem, rtęć z Merkurem, ołów z Saturnem, cynę z Jowiszem, miedź z Wenus, a żelazo z Marsem”. Dalej Autor na stronie 159 pisze: „W 1528 roku Paracelsus zwrócił uwagę na znaczenie tego zjawiska dla medycyny. Każda planeta odpowiadała przecież konkretnemu narządowi (patrz tabela 9). Tak więc w przypadku chorób naczyniowo-sercowych trzeba było przygotować preparat zawierający złoto, który pobudzi organizm do walki z chorobą”. Niżej przytacza Autor tabelę, z której wybrałem dla przykładu jedną część: „metal — rtęć; planeta — Merkury; kolor — fioletowy; dzień tygodnia — środa; symbol — rozum; narząd — płuca — limfa, układ nerwowy — gruczoły”.

Jeszcze bardziej zdumiewa rysunek wskazujący, według Autora, na związek pomiędzy poszczególnymi palcami dłoni a planetami, a także i metalami, kolorami czy dniami tygodnia. Przytaczam jako przykład (str. 160):

„Palce ręki prawej: 1 (kciuk): miedź — Wenus — żółty — piątek.

2 (palec wskazujący): cyna — Jowisz — niebieski — czwartek; żelazo — Mars — czerwony — wtorek;

3 (większy): ołów — Saturn — sobota;

4 (serdeczny): złoto — słońce — pomarańczowy — niedziela;

5 (mały) rtęć — Merkury — fiolet — środa”.

Na końcu tego rozdziału Autor pisze: „Istnieje też związek pomiędzy poszczególnymi znakami zodiaku a metalami: Baranowi odpowiada żelazo, Bykowi — miedź, Bliźniętom platyna ...” itd.

Przytoczony powyżej ustęp podręcznika nie ma żadnego znaczenia medycznego i jest typowym wytworem nieempirycznej astrologii, która nie powinna znaleźć się w podręczniku omawiającym zagadnienia medyczne.

Szereg absurdalnych stwierdzeń znajdziemy również i w innych częściach książki. I tak w opisie medycyny chińskiej Autor pisze na stronie 42: „Zbyt dużo myślenia czy frustracji, nadmiar studiowania czy czytania może doprowadzić do stagnacji energii i do wycieńczenia śledziony”.

Ciekawe dane dotyczące także śledziony przedstawia Autor na stronie 44-tej: „Jeżeli kobieta w ciąży ma kłopoty z krwią, to lekarz alopata zapisze jej z pewnością żelazo, gdyż my wierzymy, że brakującą substancję można zastąpić inną substancją. W chińskiej medycynie panuje przekonanie, że przyczyną choroby jest brak energii, a krew produkowana jest w układzie pomiędzy śledzioną a nerkami. Tak więc wzmocnienie energetyczne tych narządów, które odpowiadają za produkcję krwi, jest właściwym rozwiązaniem problemu”. Wynika z tego, że nasza medycyna jest w błędzie i lekarz nazywany przez Autora alopata myli się twierdząc, że krew powstaje w szpiku kostnym.

I jeszcze jedno dziwne stwierdzenie dotyczące śledziony na stronie 47: „Przy zaburzeniach pomiędzy wątrobą i śledzioną (gorąca wilgoć śledziony) może nastąpić zapalenie wątroby i malaria”.

Przy opisie leków homeopatycznych Autor pisze na stronie 102: „Odrębną kategorię środków stosowanych w homeopatii stanowią tzw. nozody; są to leki przygotowywane z wytworów chorobowych organizmu ludzkiego, jak *Tuberkulinum*, *Psorinum* (świerzbica), *Medorrhinum* (rzeżączka), *Luesinum* (syfilis) i inne”. Wolałbym nie być leczony tak znakomitymi lekami.

Co do grzylicy, to Autor w tabeli 10 na stronie 181 zaleca leczenie jej za pomocą manganu miedzi lub miedzi, soli srebra i złota. W tej samej tabeli osobny zestaw (Cu-Au-Ag, Cu-Mg-Mr-Zn-Au-Ag) z dodatkiem magnezu i cynku ma być używany w leczeniu rzeżączki.

Różne wątpliwości może także budzić chwalona przez Autora irydologia. Autor pisze na stronie 122, że doświadczony irydolog: „Może on ocenić stan krwi (stopień przyciemnienia rejonu jelit), ewentualną anemię, system limfatyczny, nerwowy, kwasowość żołądka itd.”

Na stronie 123, punkt 9: „Poziom kwasów. W irydologii jest to bardzo łatwe, np. ocena nadkwaśności żołądka w irydologii wymaga kilku sekund i odbywa się bez trudnych, męczących zabiegów, jak np. sonda”, a my zapewne błędnie uczymy, że w chorobie wrzodowej sonda żołądkowa służy nie tylko do określania stopnia kwasowości, ale także do wykrycia *Helicobacter pylori*.

Dalej Autor pisze: „Irydologia pozwala nam wyjaśnić, jakie osłabienia genetyczne mamy i gdzie są one zlokalizowane”. W świetle tego stwierdzenia nie jest potrzebny zupełnie obecny rozwój genetyki.

Przytoczone powyżej poglądy i twierdzenia Autora wystarczają by ocenić książkę jako szkodliwą i zawierającą wiele bałamutnych danych, z których przytoczyłem zaledwie kilka.

W 1994 roku w piśmie *Lancet* poświęcono siedem artykułów problemowi placebo, a jeden z nich dotyczy badań porównawczych zajmujących się wynikami uzyskanymi za pomocą niekonwencjonalnych metod medycznych. W Anglii istnieje specjalny instytut zajmujący się badaniami naukowymi dotyczącymi metod medycyny niekonwencjonalnej (Research Council for Complementary Medicine), starający się przeprowadzić odpowiednie badania porównawcze pozwalające na właściwą ocenę uzyskiwanych wyników leczniczych. Szerokie badania i obszerny zbiór piśmiennictwa pozwolił jedynie na właściwą ocenę według zasad terapii kontrolowanej metod używanych w akupunkturze.

Szeroko zakrojone badania dotyczące metod homeopatycznych i ocena licznego piśmiennictwa nie pozwoliła na ocenę różnych dziedzin homeopatii według zasad medycyny kontrolowanej. Nie udało się znaleźć prac porównujących wyniki homeopatyczne z placebo lub inną metodą terapeutyczną, zwłaszcza ze względu na znaczne zróżnicowanie terapii homeopatycznej. Jeszcze trudniej było o właściwą ocenę wyników uzyskiwanych za pomocą różnych metod używanych w medycynie niekonwencjonalnej.

W Polskiej Akademii Nauk pracuje Komitet Terapii Doświadczalnej, w której jestem kierownikiem Komisji Terapii Kontrolowanej. Głównym celem Komisji jest właściwa ocena wyników uzyskiwanych różnymi metodami terapeutycznymi zgodnie z zasadami terapii kontrolowanej, polegającymi na porównaniu dwóch metod leczenia lub porównaniu badanego leku z placebo, co umożliwia właściwą weryfikację stosowanych metod leczniczych.

Książka Stanisława Wiąckowskiego zawiera wiele błędnych pojęć sięgających aż po astrologię. Omawia szereg niezwyfikowanych metod leczniczych i należy ją uznać za wysoce szkodliwą oraz dziwić się, że tak poważne, jak się wydaje, Wydawnictwo Naukowe PWN Sp. z o.o. wydało taką książkę, która zawiera wiele błędnych informacji.

Prof. dr hab. med. Tadeusz Bogdanik
Kierownik Komisji Terapii Kontrolowanej
Komitetu Terapii Doświadczalnej PAN

Stanisław K. Wiąckowski. Ekologiczne kierunki w medycynie naturalnej
Warszawa 1993, Wydawnictwo Naukowe PWN Sp. z o.o, ss. 188. ISBN 83-01-11137-2.

Omówienie książki rozpocznę od stwierdzenia, że tytuł w zasadzie nie dotyczy ani ekologii ani medycyny. Nie sądzę, by Autor poważnie traktował Czytelnika pisząc na stronie 20: „Żyjąc makrobiotycznie trzeba się więc wyrzec wielu pokarmów naszej cywilizacji, jak np. mięso, jaja, drób, produkty mleczne, kawa, herbata barwiona, owoce tropikalne i soki z owoców tropikalnych, pomidory, ziemniaki, szpinak, cukier, miód, sacharyna, ... produkty rafinowane, z białej mąki, aromatyczne przyprawy, ocet, biała sól”. To co Autor proponuje do jedzenia w zamian? I dalej na stronie 21: „Do pokarmów ekspansywnych i chłodzących należą między innymi: sałaty, owoce, sok z jabłek, oliwa, warzywa morskie (jakie to?), ser sojowy tofu, surowa ryba. Do pokarmów ściągających i ogrzewających należą między innymi: zboża, fasola, pieczone i dobrze wysmażone pokarmy, pieczona ryba ...”. Jest to wszystko bardzo bałamutne, zaczynając od tego, że mięso i owoce (tropikalne także) nie są pokarmami cywilizacyjnymi. Były to pierwsze pokarmy człowieka w ogóle, jeszcze w czasie gdy uczył się chodzić na dwóch kończynach. Są i wstawki specjalistyczne, na przykład na stronie 21: „Eskimosi, którzy jedzą mięso wieloryba ...”, albo: „Może to doprowadzić do nadkwaśności, zwłaszcza jeśli pokarm nie jest odpowiednio przeżuwany...”, albo: „Jest to wynikiem ściągającego efektu wywołanego przez konsumpcję pełnego ziarna i strączkowych oraz uspokajającego nerwy wpływu kompleksu witamin z grupy B, jaki jest w tych pokarmach zawarty, i wolnego metabolizmu kompleksowych węglowodanów”. Po tym wyliczeniu chciałbym Autora zapytać, jak mamy to rozumieć?

Strona 22: „Wielu makrobiotyków informuje o skończeniu się licznych dawniej dotkliwych chorób lub dolegliwości, jak np. acne, nadwaga, łupież, depresja, hemoroidy a nawet rak”. Co to znaczy skończyć chorobę? Zaliczenie łupieżu i raka do chorób skończonych przez żywienie makrobiotyczne świadczyć musi o dużej odwadze lub braku odpowiedzialności Autora książki wobec Czytelników. Na potwierdzenie tego sądu przytoczę następane urywki ze str. 22: „...nie leczy choroby lecz chorego ...”, „... pociąg do pokarmów skrajnych ...”, ze strony 26: „2. Tylko całości pokarmowe a więc pełne produkty są odżywcze i ekonomiczne”. „Dodatek witaminy D₂ powoduje m.in. miażdżycę, artretyzm, zwapnienie naczyń, brak magnezu”. Na stronie 26 znajduje się jeszcze ciekawostka filozoficzno-stylistyczna: „3. ...Początkujący makrobiotyk ... silnie odczuje pociąg do przeciwieństwa i trudno się temu oprzeć”. Na stronie 27: „5. Żadne zwierzę na świecie nie karmi dorosłych mlekiem. Jedyne wyjątek stanowi człowiek. Karmienie dorosłych mlekiem osłabia zdolność trawienia i często prowadzi do alergii”. Autor zalicza na str. 27 do pokarmów skrajnie zakwaszających cukier, lekarstwa (sic!) i nadmiar mięsa. Odkąd to lekarstwa są pokarmami i czy wszystkie zakwaszają? A cukier zakwasza też? W rozdziale 2.7 *Oczyszczanie organizmu* czytamy na stronie 27: „Dieta makrobiotyczna prowadzi do oczyszczenia organizmu z wielu toksyn, które dany człowiek gromadził przez całe życie, konsumując przede wszystkim dużo różnych lekarstw (co to znaczy w ogóle konsumować lekarstwa?), tłuszczów nasyconych, cukru, mięsa, nadmiaru produktów mlecznych (osobiście życzyłbym sobie tego nadmiaru), trucizn ochrony roślin oraz itd., i do znacznej poprawy zdrowia”. Co to znaczy „oczyszczenie organizmu”? „przez całe życie” (jeden żyje 7 lat, inny 97 lat!), czy trucizny ochrony roślin też się konsumuje?

Jak wygląda ten „proces oczyszczania”? Na stronie 28 Autor informuje, że „... człowiek zaczyna się wyzbywać nagromadzonych trucizn. Pojawia się gruby, cuchnący nalot na języku, mogą wystąpić bóle głowy, mięśni, stawów, dreszcze i gorączka, rozwolnienie lub zatwardzenie, irytacja, depresja, spadek wagi, zmęczenie, spadek vitalności i potencjału seksualnego, uczucie chłodu, czasem okresowe ustanie miesiączkowania, nadmierne pocenie się, eliminacje skórne (co to takiego?) itd”. Szanowny Czytelniku i Wydawco — to nie fantasmagoria, to oryginalny cytat tekstu z książki przeznaczonej rzekomo dla studentów medycyny! Tak „oczyszcza” organizm „dieta 7 złożona wyłącznie z samych zbóż”. Aby wynurzenia Autora były bardziej „zrozumiałe” pisze on dalej na stronie 28: „W miarę jak proces oczyszczania będzie postępował, będziemy przechodzili w przyspieszonym tempie wszystkie swoje dotychczasowe choroby w łagodniejszej formie choć w odwrotnym kierunku, aż do zdecydowanej poprawy zdrowia i samopoczucia”.

A więc chorowałem na koklusz, odrę, grype, syfilis, miażdżycę i raka. Przechodzę te choroby „w przyspieszonym tempie” ale „w odwrotnym kierunku”. Chwała Bogu, najpierw pozbyłem się raka a koklusza na końcu. I to wszystko tylko dzięki temu, że ściśle w swoim żywieniu przestrzegam diety nr 7, czyli odżywiam się zbożami!

Tekst ten wykazuje, jak można ośmieszyć sławną od tysiącleci i piękną w swej tradycji i filozofii lekarskiej medycynę chińską, indyjską, w ogóle medycynę naturalną. Zamiast tematycznego opracowania Autor wykazał wobec medycyny krańcowe lekceważenie i wywołał w oczach Czytelnika pogardę dla niej.

Na stronie 41 czytamy: „Są co najmniej dwa rodzaje emocji ... 1. Emocje, które rozgrzewają ciało i powodują przepływ energii do góry. 2. Emocje, które chłodzą ciało i ściągają energię do dołu. Pierwszy rodzaj emocji spowodować może uszkodzenia organizmu. Polecam dalsze wynurzenia tego rodzaju na str. 41 i dalszych. W rozdziale 6 *Irydologia* Autor chyba liczy wyłącznie na ignorancję Czytelnika. Czytamy na stronie 115: „Tęczówka oka jest tkanką najbardziej kompleksową, która obrazuje stan poszczególnych części ciała za pośrednictwem transmisji nerwowych. Jest to wypustka mózgu, wyposażona w komórki nerwowe, cienkie naczynia krwionośne i inne wyspecjalizowane tkanki. Tak więc tęczówka jest powiązana z każdym narządem i tkanką za pośrednictwem mózgu i nerwów”. To już nie jest śmieszne, gdyż świadczy o zwykłej dyskwalifikacji merytorycznej. Do tego należy dodać tylko już dla ilustracji kilka dalszych sformułowań, na przykład na stronie 119: „sztuczne substancje chemiczne mają tendencję do kumulowania się w genetycznie osłabionych narządach”. Co to znaczy: „supresja objawów”, „destrukcja patogenów”, „Badania irydologiczne tęczówki oka wyjaśniają osłabienia genetyczne”, „...zależności pomiędzy poszczególnymi narządami, braki nutrientów, „...nadmiar kwasów w organizmie ...”; na stronie 120: „Trudno jest utrzymać zdrowie w społeczeństwie, które fatalnie się odżywia, oddycha zatrutym powietrzem i specjalizuje się w stresach. Kluczem do poprawy stanu tkanek jest przede wszystkim właściwe odżywianie. Dotyczy to zwłaszcza tkanek osłabionych (tzn. jakich i których anatomicznie?), które wymagają specjalnych wibracji elektromagnetycznych”. Co to takiego? Na stronie 123: „Irydologia wyjaśnia jakość naszego systemu nerwowego i naszą odporność na stresy”. „Akumulacja środków chemicznych jest widoczna w tęczęwce przez zmianę kolorów, np. na żółty, czerwony czy brązowy”. „Niektóre z tych znaków mogą

być dziedziczone od rodziców" (sic!). Na stronie 122: „Irydologia wyjaśnia nam nasz spadek genetyczny. Duże zagęszczenie włókienek tęczówki wskazuje narządy genetycznie silne”. (Irydologia) „Wyjaśnia nam, jakich pierwiastków nam brakuje” — cytata ze strony 123. „Pierwotną przyczyną jest złe odżywianie i emocje. Kiedy komórki organizmu są pozbawione nutrientów, których potrzebują, zaczynają głodować i powstają poważne problemy zdrowotne”.

Pomijam z braku miejsca rozdział 7 pt. *Leczenie kolorami*, który — jak w poprzednich — karygodnie miesza różne pojęcia fizyki, chemii i medycyny. Na str. 137 mamy wyjaśnienie, że „skóra i włosy to głównie struktury krzemowe”... „ilość siarki ... w człowieku już 130 razy większa niż w glebie”. „Sucha masa roślin jest złożona w 95% z węgla, tlenu, wodoru i azotu, które są związane z produkcją energii i przechowywane w ciele człowieka” (czy tam jest dla nich spiżarnia?). Na stronie 138 mamy rzeczową informację — „Jesteśmy tacy jak to, co jemy, co trafia do każdej komórki naszego ciała za pośrednictwem krwiobiegu. Zdrowa krew będzie budować zdrowe ciało, a zła, chora krew może tylko budować chorobę”. Czy oznacza to, że na przykład Francuzi po zjedzeniu żaby stają się żabami?

Na stronie 146 czytamy: „Na przykład dieta, w której brak fosforu, prowadzi do kłopotów z mózgiem” (autentyczne!), „do nerwowości, zapomnienia, amnezji, ślepoty”.

Jeśli przez 150 dni będziemy pozbawieni fosforu, to będziemy czuli mrowienie w palcach, wzrok osłabnie, uroda się skończy, zawiedzie nas pamięć”. „Z nauki o chemizmie człowieka wiemy, że np. orzechy nie mają chloru, owoce (jakie?) są pozbawione czterech pierwiastków z 16 (jakich czterech z jakich 16?), fasola pięciu (jakich), buraki (jakie?) pięciu (jakich?), wszystkie warzywa pięciu. Na przykład wszystkie odmiany kapusty są pozbawione pięciu i bogate w sześć pierwiastków z 16 (jakich z jakich?). Pszenica zawiera cukry (?) i skrobię, a nie ma większości potrzebnych pierwiastków (jakich?). O prawdziwą pomstę woła zdanie, także na stronie 146: „Mleko krowie jest pozbawione czterech i ma niewiele piątego pierwiastka. Jarmuż jest bardzo bogaty w trzy i ma niewiele czterech pierwiastków. Na stronie 147: „Prawie wszystkie ryby pozbawione są pięciu pierwiastków. Wszystkie słodczyce są niezmiernie bogate w trzy a pozbawione ośmiu pierwiastków. Biały chleb jest pozbawiony prawie dziewięciu, jagody ośmiu, ziemniaki pięciu pierwiastków a pure z ziemniaków jest prawie tylko skrobią i wodą”. Nie do uwierzenia ale tak naprawdę jest tam napisane! „Na ogół melony nie kojarzą się dobrze z większością pokarmów skrobiowych, ze zbożami, ale dość dobrze z większością owoców”. Dalej są piękne informacje, że mleko kozie jest lepsze niż krowie „trzeba jednak mieć pewność, że dostawca mleka jest zdrowy i nie choruje na gruźlicę”. Na stronie 149: „Powinnością unikać takich pokarmów, jak: soki pomarańczowe, kawa, herbata, coca cola, ciasta, cukier, sól, pieprz, główki sałaty, mleko, masło, ser, jogurt, śmietana, wołowina i wieprzowina. Równocześnie trzeba znacznie zredukować udział pszenicy i mleka w naszym pożywieniu do mniej więcej 6%”. To co mamy jeść? „Bez wapnia nie można niczego leczyć. Wapń zapewnia energię i siłę oraz odwagę. W celu pozyskania potrzebnego wapnia trzeba jeść dużo zieleniny(!), trochę jodu (ile jodu trzeba zjeść Autor nie mówi) i koniecznie trochę fosforu (2: 1). Jak jeść ten jod z fosforem, nie wiadomo.

Na stronie 150: „Krzem jest to pierwiastek magnetyczny. Osoby z dużą ilością krzemu mają czarującą osobowość, poruszają się z prawdziwą gracją, są doskonałymi tancerzami. Jeśli ktoś tańczy tak jakby miał dwie lewe nogi, to znaczy, że ma poważny niedobór krzemu”. Na stronie 151: „Są pokarmy, które jemy w zimie, żeby ogrzać ciało, jak np. jęczmień czy fasola, i pokarmy, które jadamy latem, jak ogórek, które wychładzają ciało. Są pkarmy, które tworzą kwasy, lub budują siłę. ... brak fluoru powoduje zapomnianie o obowiązkach....”.

Sił już nie starcza by cytować dalej, trzeba by w cytatach ująć prawie 90% tekstu książki.

Sam pisząc książki czyniłem błędy i rozumiem autorów, którym się to zdarza. Zdarza się, że wybitny specjalista może się pomylić. Mylili się Linus Pauling, Niels Bohr, Albert Einstein. Nie jest to kompromitacja. Może pomylić się wydawnictwo, wydając złą książkę, bo miało zaufanie do autora i recenzenta. Tutaj jest tylko jedno wyjaśnienie usprawiedliwiające recenzenta — że napisał recenzję nie czytając tekstu książki przedłożonego przez Autora. Czy to jest usprawiedliwienie rzeczywiście?

Tak się składa, że osobiście znam Autora. Jest z wykształcenia leśnikiem. Dlaczego usiłuje pisać książki o medycynie, na której się kompletnie nie zna i o ekologii, na której — jak to wykazał — nie zna się także.

Kończąc jeszcze jednym cytatem ze strony 121 wyrażając naprawdę głęboką myśl Autora: „Niewielka wiedza może czasem być bardzo niebezpieczna”.

Stanisław K. Wiąckowski. *Próba ekologicznej oceny żywienia, żywności i składników pokarmowych*. Wydawnictwo Naukowe PWN Sp. z o.o, Warszawa 1995. ss. 284, ISBN 83-01-11686-2.

Oceniana książka, według jej Autora, jest przeznaczona przede wszystkim „dla szerokiego kręgu czytelników... bez przygotowania fachowego”, zawiera głównie informacje dotyczące składu chemicznego żywności, jej wpływu na organizm człowieka oraz zmian zachodzących podczas procesów utrwalania żywności. Autor omawia także dość dyskusyjne elementy medycyny orientalnej, parabiotyki(?), pola energetycznego człowieka, przepływu energii (chi, ki, prana), meridianów poszczególnych narządów i innych.

Znaczna część książki jest napisana językiem, który nie jest zrozumiały (wbrew temu co zakłada Autor) dla Czytelnika bez fachowego przygotowania, na przykład na str. 89: „Ilości witaminy D przekraczające 2 000 j.m./d ... przyjmowane przez dłuższy okres powodują hiperkalcemię u niemowląt, demineralizację kości i znaczne zwiększenie stężenia wapnia i fosforu w osoczu, kalcyfikację innych tkanek...”.

Oprócz istotnych i aktualnych informacji dotyczących człowieka, w książce znajduje się wiele dyskusyjnych, nieprawdziwych, a nawet bałamutnych stwierdzeń, zarówno z zakresu żywności, żywienia, jak i medycyny, które podważają wiarygodność pozostałej części tekstu.

Niektóre z takich sformułowań podaję poniżej:

Ze strony 39. „U dorosłych kobiet przeciętna utrata krwi w okresie miesiączki wynosi 35–70 mg, co odpowiada miesięcznej utracie 16–32 mg żelaza ...”

Ze strony 65. Krzem„Poprawia wzrok, leczy malarię, katar, gruźlicę, choroby weneryczne, reumatyzm, samozatrucia, poprawia elastyczność (kontroluje wapń)”.

Ze strony 95. naukę o witaminach zawdzięczamy jednak polskiemu uczonemu Kazimierzowi Funkowi, za co też otrzymał nagrodę Nobla”.

Ze strony 107. „Przewlekle podawanie kwasu pangamowego zwierzętom adoptuje je do zwiększonego wysiłku fizycznego”.

Ze strony 141. „Przy produkcji powszechnie dziś używanej białej soli stosuje się bardzo wysoką temperaturę, co całkowicie zmienia jej strukturę”.

Ze strony 145. „Sól kopalna lub morska są przydatniejsze do gotowania, gdyż łatwo się rozpuszczają w wysokiej temperaturze”.

Ze strony 165.a jego struktury mózgowe (dziecka karmionego w sposób urozmaicony) mogą dopiero rozwijać się prawidłowo i na pewno znacznie lepiej niż u dziecka permanentnie zatrutego toksynami białka zwierzęcego i chemicznymi lekami przyjmowanymi dla likwidowania tych zatruc”.

Ze strony 171. „Jak podają źródła amerykańskie (?A. J.), jedna duża instalacja do zabijania kurcząt zużywa dziennie ok. 455 mln litrów wody....” (wartość nieprawdopodobna A. J.).

Ze strony 172. Budowa naszych zębów wskazuje na to, że nasze pożywienie powinno składać się w 60% z ziarna zbóż, z 25% z warzyw, a tylko w 12% z pokarmów zwierzęcych”.

Ze strony 173. „Konsumenci ziarna są bowiem pogodni i spokojni w przeciwieństwie do agresywnych konsumentów mięsa”.

Na stronie 197. „Łopian (*Arctium*). Długie korzenie tej dziko rosnącej u nas rośliny są bardzo polecane przez makrobiotyków, gdyż jest to roślina bardzo ogrzewająca i stąd bardzo cenna zwłaszcza zimą.

Na stronie 215. „Tak więc prawie wszystkie owoce są zasadowe z wyjątkiem konserwowanych”.

Na stronie 217. „Wszystkie kwaśne owoce można łączyć z owocami kwaśnymi. Uważa się, że nie jest dobrze łączyć kwaśnych owoców ze słodkimi czy suszonymi. Wszystkie jagodowe owoce czy melony trzeba konsumować osobno nie łącząc z innymi”.

Na stronie 223. Owoce (truskawek) „zawierają bardzo dużo witaminy C (5,4 mg/100 g części jadalnych)....”.

Na stronie 224. „Zawartość witaminy C w porzeczce czarnej ... waha się najczęściej w granicach od 50 do 400 mg/100 g, a jeśli lato jest upalne nawet do 2000 mg”.

Całkowicie sprzeczne z obecnym stanem wiedzy są poglądy Autora dotyczące konserwowania żywności. Na przykład na stronie 242: „Kiedy mrozimy pokarmy, woda w nich zawarta zamienia się w lód. Powoduje to zniszczenia na poziomie komórkowym i bardzo poważnie zmniejsza poziom energii takich pokarmów. Wiele osób po skonsumowaniu mrożonych pokarmów ogarnia senność”. „Konserwowanie (puszkowanie). Pokarm jest tu ogrzewany do temperatury około 240°C i następnie hermetycznie zamykany. Kiedy pokarm się wychładza powstaje próżnia, w konsekwencji czego brak tlenu uniemożliwia rozwój bakterii. ... Brak tlenu, który jest głównym nośnikiem życia powoduje, że pokarm

tak konserwowany jest praktycznie pozbawiony energii życiowej. U osób aktywnych, po konsumpcji pokarmów z puszek, mogą wystąpić trudności z pisaniem czy myśleniem”.

Poglądy Autora dotyczące przemysłowego utrwalania żywności nie są obiektywne, a niektóre sformułowania wręcz demagogiczne (s. 264). „Również w przemyśle spożywczym, przerabianie naturalnych produktów nie tylko pozbawia nas wielu koniecznych składników odżywczych, jak pierwiastki mineralne i witaminy, ale równocześnie wprowadza szkodliwe dla nas związki”).

Także opinia Autora o działalności Ministerstwa Zdrowia i Opieki Społecznej jest niezwykle subiektywna — na str. 16: „Rozwój naturalnych, bardziej przyrodniczych metod w medycynie napotyka u nas bardzo wielkie trudności ze względu na sztywne, nienaukowe stanowisko Ministerstwa Zdrowia, które stale wydawało zakazy stosowania tzw. niekonwencjonalnych metod leczenia, zamiast je odpowiednio przebadać i wykorzystywać. ... Warto tu podkreślić, że zwolennicy medycyny alternatywnej, stosując odpowiednio dobrane zioła, pokarm, bądź akupunkturę, nie są w stanie nikomu zaszkodzić, w przeciwieństwie do tych, którzy masowo ordynują trucizny chemiczne lub pozbawiają narządów, zgodnie z majestatem prawa”.

Cytowane i inne zawarte w tekście sformułowania wskazują na kontrowersyjną treść wielu fragmentów książki, która nie powinna być wydana przez tak cenione i z tradycjami wydawnictwo, jakim jest Wydawnictwo Naukowe PWN, obecnie Sp. z o.o.

Andrzej Jarczyk

Stanisław Wiąckowski. Próba ekologicznej oceny żywienia, żywności i składników pokarmowych. Wydawnictwo Naukowe PWN Sp. z o.o., Warszawa 1995 r. ss. 284, ISBN 83-01-11686-2.

W 1995 roku ukazała się na rynku księgarskim kolejna książka Stanisława Wiąckowskiego. Już we wstępie niniejszej opinii wyrażam niepokój z powodu przeznaczenia tej książki dla studentów medycyny i biologii — z obawy, że studenci mylnie się nauczą a bardziej dojrzały Czytelnik będzie poirytowany niedopuszczalnym niedbalstwem merytorycznym i stylistycznym Autora.

A oto przykłady, tylko niektóre, gdyż trzeba by cytować często całe akapity, rozdział za rozdziałem i strona po stronie.

Na stronie 16. „Irydologia pozwala na znacznie wcześniejsze wykrywanie niekorzystnych zjawisk w organizmie ludzkim. Charakterystyczne symptomy wyprzedzają, nieraz na całe miesiące, zmiany tkanek ciała powodowane przez nierównowagę chemiczną, złoży toksycznych substancji, osłabienie genetyczne itd. Badania irydologiczne wyjaśniają też braki składników odżywczych, hiper- lub hipoaaktywność narządów, stan systemu nerwowego, nadmierną akumulację różnych substancji, np. sodu, cholesterolu, dysfunkcje systemu limfatycznego, stan przewodu pokarmowego, anemie, reakcje na przyjmowanie leków, nadmiar kwasów w organizmie, proces zdrowienia poszczególnych tkanek itd”.

Zdumiewające wyrażenia typu „nierównowaga chemiczna”, „osłabienie genetyczne” (czego? kogo?), „hiper- lub hipoaaktywność narządów”, „stan systemu (!) nerwowego”, „nadmiar kwasów w organizmie” — co oznaczają?

Na stronie 18. ... „zdecydowaną większość chorób powoduje nieodpowiednie odżywianie”. „Przyswajanie pokarmów nadmiernie przetworzonych, pozbawionych wielu potrzebnych nam substancji, zmusza organizm do korzystania z zapasowych minerałów i witamin”.

Co to są „zapasowe minerały i witaminy w organizmie”?

3. Na stronie 65. „Krzem wzmacnia odporność roślin na zasolenie gleby, na choroby grzybowe oraz obniża toksyczność glinu i germanu”.

„Krzem zalecany jest przeciw zwapnieniu tętnic, przy czym odtwarza elastyczność naczyń krwionośnych, polepsza pracę nerek, zwalcza stany zapalne, leczy astmę oskrzelową, działa wykrztuśniczo. Jest częścią systemu nerwowego i przekazuje impulsy z mózgu do różnych narządów. Ma więc ogromne znaczenie dla systemu nerwowego”.

Sądzę, iż sam cytat wystarczy. A już na pewno ten fragment, że „jest częścią systemu nerwowego”?

Tego rodzaju niechlujstwo merytoryczne i językowe jest tak częste, że potrafi zadziwić najbardziej wyrozumiałego Czytelnika. Jest to casus zresztą nie jedyny na tej stronie.

4. Na stronie 67. „Od 1964 roku (Weinberg) wiemy, że szereg bakterii potrzebuje manganu do wzrostu, do syntezy antybiotyków, bakteriofagów, ochronnych antygenów szeregu enzymów i do formowania endospor do przedłużania życia kolonii”.

Jak bakterie mogą „syntetyzować” bakteriofagi? Co to są „ochronne antygeny szeregu enzymów?” Autor kompletnie nie zna podstawowej biologii.

5. Na stronie 67. „Mangan poprawia pamięć. Jest bardzo ważnym składnikiem mózgu i nerwów, i najczęściej występuje razem z lecytyną. Jest potrzebny zarówno w tworzeniu, jak i rozkładzie białek oraz w tworzeniu tyroksyny w tarczycy. Jest niezmiernie ważny dla utwarzania pamięci. Jest więc jakby elementem fotograficznym, który przekazuje pobrane informacje nowym komórkom” (a przede wszystkim w jaki sposób i jakim komórkom przekazuje mangan?).

6. Na stronie 138 istnieje jeden z najpoważniejszych błędów merytorycznych. Za takie stwierdzenie nie zalicza się egzaminu z fizjologii studentom medycyny, weterynarii czy biologii. Autor pisze: „Do regulacji poziomu cukru we krwi przyczyniają się zarówno hormony wydzielane przez korę nadnerczy, jak adrenalina...”

7. Na stronie 139. „Kiedy poziom cukru jest niski, czujemy się bardzo zmęczeni, zdenerwowani, podlegamy halucynacjom, są tendencje do głodowania komórek, a zwłaszcza mózgu. W pierwszej kolejności „cierpią” komórki najsłabsze”.

Co to znaczy „tendencje do głodowania komórek, a zwłaszcza mózgu”. Co to są „komórki najsłabsze”?

8. Na stronie 149. „Ogromna produkcja mleka i towarzysząca temu reklama wiąże się z dużą zawartością białka i wapnia. Specjaliści od żywienia forsują przestarzały pogląd o wielkim zapotrzebowaniu organizmu człowieka na białko i wapń, równocześnie ignorując inne naturalne źródła pokarmów bogate w te związki, problem przyswajalności wapnia i tego od czego to zależy, jak także coraz liczniejsze doniesienia naukowe informujące o ujemnych skutkach, zwłaszcza nadmiernej konsumpcji mleka i jego przetworów”. O co tu chodzi i jak można logicznie zrozumieć to zdanie?

9. Na stronie 158. „Mleko krowie jest więc dobre dla cieląt. Kiedy daje się je dzieciom, rosną one fizycznie bardzo szybko, ale ich rozwój umysłowy nie jest tak samo szybki”.

10. Na stronie 206. „Trzeba jednak pamiętać, że w miarę przechowywania ziemniaków zmniejsza się ich wartość odżywcza. Skrobia zamienia się w glukozę, która nieustannie się spala”. „Bulwy ziemniaka zawierają średnio 76,3% wody, 23% suchej masy, a w tym 17,5% skrobi, 1-2% białka (w tym 8 aminokwasów), 0,5% cukrów, 1% składników mineralnych: 400-500 mg potasu, żelazo, magnez oraz witaminy C, B₁, B₂, B₆, E, PP, K i karetenoidy (tylko odmiany o żółtym mięszu) oraz wiele innych składników, jak tomatyna, rutyna, leptyna, demissyna”.

11. Na stronie 214. „Organiczne kwasy po utlenieniu zamieniają się na dwutlenek węgla i wodę. Natomiast pierwiastki zasadowe pozostają i działają neutralizująco. Dopiero to pozwala zrozumieć dlaczego kwaśne pokarmy pozwalają neutralizować kwasy w organizmie człowieka. Tak więc prawie wszystkie owoce są zasadotwórcze z wyjątkiem konserwowanych, słodzonych, suszonych, siarkowanych czy niedojrzałych”.

12. Na stronie 239. „Gorący pokarm dostarcza nam dodatkowego ciepła i wzmacnia nasze procesy metaboliczne, co jest szczególnie ważne, kiedy temperatura otoczenia jest niska i trzeba przeciwdziałać jej wpływowi”.

13. Na stronie 239. „Warto wspomnieć, że spożywanie pokarmów z lodówki jest niekorzystne, gdyż mają one bardzo niski poziom energii, stąd osoby, które odżywiają się takim pokarmem mogą być senne. Można podnieść poziom energii pokarmów trzymany w niskiej temperaturze przez ich podgrzanie, mieszanie, dodanie czosnku, cebuli czy ostrych przypraw itd.”

Czy nad tym stwierdzeniem Autora można przejść obojętnie? Podane tu informacje są nonsensowne i nielogiczne.

14. Na stronie 240. „Z punktu widzenia poziomu energii najlepszym sposobem byłoby suszenie na słońcu”.

15. Na stronie 249. „Obecny naukowy pogląd już nie podtrzymuje mechanistycznego poglądu na wszechświat, który traktuje wszystko jako części mniej lub bardziej niezależnie funkcjonujące”.

16. Na stronie 250. Rozdział o pokarmach ekspansywnych i ściągających powinien być zacytowany w całości, gdyż jest napisany w podobnym stylu jak niżej (str. 251) — „Do najbardziej ekspansywnych zaliczamy rośliny klimatu gorącego, szybko rosnące są wodniste, wilgotne rosną pionowo do góry lub jeśli pod ziemią, to horyzontalnie (jak ziemniak), mają smak ostry, słodki lub kwaśny. Do najbardziej ściągających zaliczamy rośliny klimatu chłodnego, które rosną wolno, nisko przy ziemi...” lub na stronie 253 — „Każda kategoria ma pewnego rodzaju stopniowanie i czasami najbardziej ekspansywny pokarm jednej kategorii może być na tym samym poziomie co najbardziej ściągający innej kategorii”.

Na przykład na str. 258: „W czasie procesów metabolicznych jedne pokarmy pozwalają tworzyć nowe komórki, działają regenerująco i budująco. Nazywamy to anabolizmem. Odwrotny proces zwany jest katabolizmem. Proces ten ułatwia usuwanie komórek, substancji odpadowych i ich eliminowanie z organizmu. Budowanie używa lub gromadzi energię, a procesy kataboliczne uwalniają ją. Kiedy odпочzywamy, to rośniemy i reperujemy, natomiast w czasie dziennej aktywności uwalniamy energię.

Głównymi materiałami budulcowymi są białka, a więc mięso, produkty mleczne, rośliny strączkowe i zboża. Owoce i warzywa ułatwiają proces eliminacji materii odpadowych. Woda ma duże znaczenie dla obu procesów. Musi być ona zatrzymywana w naszym ciele i krążyć w nim, a równocześnie musi wymywać martwe komórki i substancje odpadowe. ... Zarówno anabolizm, jak i katabolizm są konieczne do życia, natomiast każdy z nich osobno mógłby wywoływać mnóstwo niekorzystnych problemów”.

18. W końcu Autor cytuje z lubością sam siebie siedem razy z jednego opracowania „Makrobiotyka” 1987 roku zamiast jeden raz i ponownie w sposób niezrozumiały dziesięć razy z „Makrobiotyki” 1988 roku, podczas gdy jest to samo opracowanie z 1987 roku!

Przedstawione tu cytaty są wybranymi losowo z tekstu książki. Nie wyczerpują one bardzo licznych innych akapitów przedstawiających fałsz i kłamstwa merytoryczne oraz stylistyczny bełkot. Nie ma po prostu w recenzji już miejsca by te przykłady mnożyć.

Osobiście, poza poprzednią książką Stanisława Wiąckowskiego pt.: „Ekologiczne kierunki w medycynie naturalnej” PWN, Warszawa 1993) nie spotkałem tak fatalnego informacyjnie i stylistycznie opracowania w polskiej literaturze naukowej czy podręcznikowej. Jest to już druga pozycja tak prezentowana przez tego Autora. Stawiam też pytanie — dlaczego pozwolili na wydanie tego tekstu recenzenci?

Książki Stanisława Wiąckowskiego, i pierwsza i omawiana w niniejszej opinii jako druga, powinny być natychmiast wycofane z rynku księgarskiego, by nie przynosić potężnego wstydu wszystkim, którzy byli zainteresowani w wydaniu ich.

Adam Kołataj

Halina Krzanowska, Adam Łomnicki, Jan Rafiński, Henryk Szarski, Jacek M. Szymura. *Zarys mechanizmów ewolucji*, Wydawnictwo Naukowe PWN Sp. z o.o., 401 s., 1995, Warszawa, ISBN 83-01-11886-5.

Książka jest nowoczesnie ujętym podręcznikiem biologii ewolucyjnej dla studentów biologii szkół wyższych, ale sięgnąć po nią może z ciekawością i pożytkiem każdy Czytelnik zainteresowany koncepcjami i teoriami ewolucyjnymi a dysponujący pewnym elementarnym przygotowaniem w dziedzinie nauk o życiu. *Zarys* stanowi kontynuację wcześniejszych opracowań Profesora Henryka Szarskiego, publikowanych (1972, 1976, 1986) pod tytułem *Mechanizmy ewolucji*, lecz obecna wersja jest dziełem zbiorowym, którego duże części opracowali jego uczniowie i współpracownicy. Każdy z nich jest wybitnym specjalistą w jakiejś dziedzinie ewolucjonizmu i dysponuje pokaznym i oryginalnym dorobkiem naukowym. Czytelnik otrzymuje zatem dzieło dojrzałe, oparte w niemałym stopniu na własnym doświadczeniu badawczym Autorów, przedstawiające opinie „z piewszej ręki”. Ten duży walor książki jest powiększony wyraźnymi lierackimi uzdolnieniami Autorów, dzięki czemu myśli są jasno sformułowane i podane w atrakcyjnej formie stylistycznej. Nowa wersja książki stanowi przy tym zupełnie nowe ujęcie problematyki ewolucjonizmu, uwzględniające najnowsze postępy w poznaniu mechanizmów ewolucji oraz zmiany w podejściach koncepcyjnych do tych zagadnień.

Podstawę wyłożenia zasadniczych problemów ewolucjonizmu stanowi dla Autorów „syntetyczna teoria ewolucji” zwana też często (choć raczej niepoprawnie) — „neodarwinizmem”. Jest to pewnego rodzaju kanon współczesnego ewolucjonizmu, oparty na paradygmacie genetycznej teorii doboru naturalnego, stanowi więc współczesną formę darwinizmu. *Zarys* historii doktryn ewolucyjnych opracowany przez H. Szarskiego i zamieszczony w końcowej części książki pozwala jednak poznać stanowiska odmienne, niekiedy krytyczne lub wręcz wrogie w stosunku do tej kanonicznej wersji biologii ewolucyjnej.

Książkę otwiera doskonale pomyślany i napisany rozdział o podstawach genetycznych współczesnych poglądów na ewolucję pióra Haliny Krzanowskiej. Rozdział wchłania ostatnie zdobycze nauki, łącznie z teorią homeoboksu oraz nowych kontrowersji wokół dziedziczenia cech nabytych, która to koncepcja należy wyraźnie do powracających, chociaż nieuzasadnionych, idei w biologii. Jacek Szymura opracował rozdział o zmienności w populacjach naturalnych, który uwzględnia różne

poziomy, na których wytwarza się zmienność stanowiąca podstawowe tworzywo ewolucji. Wobec uwzględnienia poziomu molekularnego szereg twierdzeń genetyki populacyjnej przyjmuje nową postać (polimorfizm białkowy, heterozygotyczność, zmienność DNA). Podstawy genetycznej teorii doboru naturalnego w jej nowoczesnej formie opracował Adam Łomnicki. Teoria ta zawiera jądro pojęciowe poglądów na ewolucję biologiczną. Autor rozdziału w ciekawy i żywy sposób rozwija zagadnienia szczególnie aktualne we współczesnym ewolucjonizmie, między innymi ewolucję strategii życiowych oraz teorię doboru krewniaczego i jej konsekwencje dla zrozumienia behawioru. Współczesne poglądy na gatunek i procesy jego powstawania przedstawił Jan Rafiński. Problemy te są pokazane na szerokim tle ekologicznym, co ułatwia zrozumienie konkretnych sytuacji, w których dochodzić może do specjacji. Autor nie odrzuca możliwości specjacji sympatrycznej, niejako antycypując ostatni rozwój wydarzeń (Science 1996, nr 5281). Następny rozdział też napisany przez J. Rafińskiego daje dobry pogląd na ewolucyjne podstawy systematyki. Należy podkreślić z uznaniem dostrzeżenie roli homoplazji i paralelizmów. Rozdział o makroewolucji napisał H. Szarski. Moim zdaniem nie wykazuje on podstawowego znaczenia jakie dla zrozumienia makroewolucji ma zagadnienie jej ciągłego lub skokowego przebiegu. Problem nie sprowadza się do kontrowersji między gradualizmem i punktualizmem, ale obejmuje także sprawę roli wczesnych stadiów ontogenezy i form larwalnych dla powstawania nowych grup wysokiej rangi systematycznej (neotenia, pedomorfoza). Czy polski termin „sympatryczne rozszczepienie się cech” (odpowiednik „character displacement”, str. 339) jest trafny? Może lepiej byłoby powiedzieć „przesunięcie” lub wręcz „rozsunięcie” się cech. Podzielał konserwatywny stosunek H. Szarskiego do sprawy indukowanej ewolucji człowieka, ale czy tę naszą wiarę będą podzielać inni, w rękach których są teraz metody inżynierii genetycznej i biotechnologii? Jak już wspomniałem rozdział o historii koncepcji ewolucyjnych jest bardzo interesujący i potrzebny dla szerszej orientacji w zasadniczych stanowiskach. Szczególnie ciekawie przedstawiono konflikt między mendelizmem i darwinizmem oraz wielką rolę jaką odegrała rosyjska szkoła genetyczna w latach 20-tych dla przybliżenia „nowoczesnej syntezy”. Trudno jednak przystać na całkowicie negatywną ocenę socjobiologii w zastosowaniu do człowieka (str. 376).

Uważam, że *Zarys* stanowi duże osiągnięcie Autorów. Trochę jednak za skąpo cytują oni prace innych polskich badaczy, na przykład uderza brak powołań na prace A. Hoffmana, dotyczące wielu zagadnień poruszanych w książce. Niewykorzystanie danych paleobiologii (makroewolucja, wymierania masowe) w pewnym stopniu zubożyło treść tej, ogólnie biorąc, znakomitej książki.

Adam Urbanek

WYKAZ NAGRÓD I WYRÓŻNIEŃ WYDZIAŁU NAUK BIOLOGICZNYCH PAN
W 1996 ROKU

NAGRODY OTRZYMUJĄ:

1. Prof. dr hab. Jan Drózdź za pracę pt.: *Polymorphism in the Ostertagiinae Lopez-Neyra, 1947 and comments on the systematics of these nematodes*
2. Zespół: dr Krzysztof Liberek, mgr Adam Błaszczak za cykl prac wyjaśniających molekularny mechanizm autoregulacji ekspresji genów kodujących białka szoku termicznego
3. Dr Andrzej Baliński za pracę habilitacyjną pt.: *Brachiopods and conodont biostratigraphy of the Famennian from the Dębnik antycline, southern Poland*

WYRÓŻNIENIA OTRZYMUJĄ:

1. Zespół: doc. dr hab. Jadwiga Charzewska, mgr Małgorzata Rogalska-Niedźwiedz, mgr Zofia Chwojnowska, mgr Elżbieta Chabros, mgr Bożena Wajszczyk, mgr Anna Lachowicz, spec. Elżbieta Kaszak, spec. Zofia Kozak za pracę pt.: *Spółeczne uwarunkowania żywienia młodzieży w latach 1982-1991*
2. Dr Halina Bednarek-Ochyra za pracę pt.: *Rodzaj Racomitrium (Musci, Grimmiaceae) w Polsce: taksonomia, ekologia i fitogeografia*
3. Zespół: prof. dr hab. Maciej Nałęcz, doc. dr hab. Katarzyna A. Nałęcz, mgr Agnieszka Wawrzeńczyk za badania nad fizjologiczną rolą karnityny w mózgu
4. Dr Piotr Jabłoński za pracę pt.: *Influence of mate-guarding duration on male reproductive success: an experiment with irradiated water strider/Gerris lacustris/males*
5. Zespół: doc. dr hab. Antoni Stachurski, doc. dr hab. Jerzy Zimka za pracę pt.: *Transfer of elements in a catchment with increasing area of wetland*
6. Zespół: Lech Wojtczak czł. rzecz. PAN, dr Krystyna Bogucka, prof. dr hab. Jerzy Duszyński, dr Vera V. Teplowa, mgr Anata Czyż, mgr Mariola Rakowska, mgr Małgorzata Czarny, mgr Paweł Sabała za pracę pt.: *Rola jonów wapnia w mechanizmie efektu Crabtree*

WYKAZ NAJNOWSZYCH WYDAŃ WYDZIAŁU NAUCZNIACZYNI PAŃ
W 1996 ROKU

WYKAZ WYDAŃ

1. First of all, Jan Krukowski is going to: *Evolution of the*
Lakeland, 1947 and comments on the importance of these
2. *Evolution of the Lakeland*, 1947 and comments on the importance of these
3. *Evolution of the Lakeland*, 1947 and comments on the importance of these

WYKAZ WYDAŃ

1. *Evolution of the Lakeland*, 1947 and comments on the importance of these
2. *Evolution of the Lakeland*, 1947 and comments on the importance of these
3. *Evolution of the Lakeland*, 1947 and comments on the importance of these
4. *Evolution of the Lakeland*, 1947 and comments on the importance of these
5. *Evolution of the Lakeland*, 1947 and comments on the importance of these
6. *Evolution of the Lakeland*, 1947 and comments on the importance of these

ERRATA

W artykule LESZKA RYCHLIKA *Systemy socjalne ryjówkowatych* (Kosmos 45 (2-3) 561-582, 1996) ze spisu literatury na stronie 582 pomyłkowo usunięto następująca praca:

RYCHLIK L., 1996. *Evolution of social systems in shrews*. [W:] *Evolution of shrews*. WÓJCIK J. M., WOLSAN M., (red.). Mammal Research Institute, Białowieża (w druku).

Za co Redakcja przeprasza Autora i Czytelników.

SPIS TREŚCI

<i>Wstęp</i>	595
<i>Zofia Kielan-Jaworowska</i> — Pochodzenie ssaków: odkrycia i kontrowersje	603
<i>Magdalena Borsuk-Białynicka</i> — Sto milionów lat ewolucji <i>Lepidosauromorpha</i> i pochodzenie jaszczurek	623
<i>Hubert Szaniawski</i> — Poznanie stanowiska systematycznego konodontów — wielkie odkrycie paleontologiczne XX wieku	645
<i>Jerzy Dzik</i> — Wczesna filogeneza zwierząt tkankowych w zapisie kopalnym	657
<i>Ewa Roniewicz</i> — Kierunki ewolucyjne w rozwoju koralowców sześciopromiennych (koralowce, parzydełkowce)	687
<i>Wiesław Krzemiński, Ewa Krzemińska</i> — Historia muchy	701
<i>Janina Szczechura, Ewa Olempska-Roniewicz</i> — Małżoraczki a paleogeografia	715
<i>Anna Kozłowska-Dawidziuk</i> — Retiolity — tajemnicze planktoniczne zwierzęta sylurskich oceanów	727
<i>Józef Kaźmierczak, Michał Gruszczyński</i> — Biogeologia: próby integracji nauk o życiu i nauk o Ziemi	737
<i>Teresa Maryańska, Halszka Osmólska</i> — Polski ślad w badaniach dinozaurów	747
<i>Mieczysław Wolsan</i> — Filogeneza a kladystyka	763
<i>Danuta Peryt</i> — Wielkie wymierania we fanerozoiku	769
<i>Recenzje</i>	783
<i>Nagrody</i>	793

CONTENTS

<i>Introduction</i>	599
<i>Zofia Kielan-Jaworowska</i> — Origin of mammals: discoveries and controversies	603
<i>Magdalena Borsuk-Białynicka</i> — A hundred million years of <i>Lepidosauromorpha</i> — evolution and the origin of lizards	623
<i>Hubert Szaniawski</i> — Recognition of the systematic position of conodonts — one of the greatest palaeontological discoveries of the XXth century	645
<i>Jerzy Dzik</i> — Fossil record of the early metazoan phylogeny	658
<i>Ewa Roniewicz</i> — Evolutionary trends in scleractinian corals (<i>Anthozoa, Cnidaria</i>)	687
<i>Wiesław Krzemiński, Ewa Krzemińska</i> — The origin of flies	701
<i>Janina Szczechura, Ewa Olempska-Roniewicz</i> — Ostracodes and palaeogeography	715
<i>Anna Kozłowska-Dawidziuk</i> — Retiolitids — mysterious planktonic animals of silurian oceans	727
<i>Józef Kaźmierczak, Michał Gruszczyński</i> — Biogeology: an attempt at integration of life and Earth sciences	737
<i>Teresa Maryańska, Halszka Osmólska</i> — Polish contribution to studies on dinosaurs	747
<i>Mieczysław Wolsan</i> — Phylogeny and cladistics	763
<i>Danuta Peryt</i> — Phanerozoic mass extinctions	769

