



L. KUŹNICKI, A. URBANEK

# **ZASADY NAUKI O EWOLUCJI**

TOM I







ZASADY NAUKI  
O EWOLUCJI



LESZEK KUŹNICKI, ADAM URBANEK

# ZASADY NAUKI O EWOLUCJI

TOM I

*Podręcznik dla Szkół Wyższych*



WARSZAWA 1967

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE

Okładkę projektował  
*Henryk Białoskórski*

Redaktor  
*Irena Burg*

Redaktor techniczny  
*Halina Urbańska*

Korektor  
*Urszula Gabryelewicz*



10519

Copyright  
by Państwowe Wydawnictwo Naukowe  
Warszawa 1966

Printed in Poland

<http://rcin.org.pl>

65-



## SPIS TREŚCI

Przedmowa . . . . .	11
---------------------	----

### Dział pierwszy

#### NAUKA O EWOLUCJI – PRZEDMIOT, ŹRÓDŁA HISTORYCZNE, PODSTAWY

Rozdział I. Ewolucja i ewolucjonizm . . . . .	15
1. Etymologia i aktualne znaczenie terminu ewolucja . . . . .	15
2. Założenia metodologiczne i zakres ewolucjonizmu . . . . .	17
3. Prawidłowości rozwoju ogólnych teorii przyrody żywej . . . . .	20
Literatura uzupełniająca . . . . .	24
Rozdział II. Teorie przyrody w okresie przeddarwinowskim . . . . .	25
1. Arystotelesowska teoria stałości form i dynamiki życia . . . . .	25
Wkład Arystotelesa do biologii . . . . .	25
Materia i forma . . . . .	29
2. Teoria statycznej struktury przyrody . . . . .	33
Koncepcja statycznej struktury przyrody Linneusza jako podbudowa systemu klasyfikacyjnego . . . . .	33
Zasady klasyfikacji i oznaczenia gatunków . . . . .	36
Poglądy Linneusza w późniejszym okresie życia . . . . .	39
3. Teoria ewolucji J. B. Lamarcka . . . . .	41
Doktryna ciągłości i doskonalenia się i jej wpływ na rozwój badań biologicznych . . . . .	41
XVIII-wieczne poszukiwania nad naturalnymi związkami w świecie istot żywych . . . . .	44
Układ ogólny gromad jako odzwierciedlenie porządku przyrody . . . . .	49
Charakter klasyfikacji i jej cele . . . . .	53
Mechanizmy przekształceń ewolucyjnych . . . . .	56
Przyczyny dominowania statycznej teorii struktury przyrody w pierwszej połowie XIX w. . . . .	61
Literatura uzupełniająca . . . . .	65
Rozdział III. Powstanie ewolucjonizmu jako systemu naukowego . . . . .	66
1. Darwin i jego dzieło . . . . .	66
Wielkie zdobycze nauk morfologicznych i geologicznych . . . . .	66
Ważniejsze wydarzenia z życia Charlesa Darwina . . . . .	70
Konstrukcja dzieła „O powstawaniu gatunków” . . . . .	77
2. Teoria doboru naturalnego . . . . .	82
Właściwości form hodowlanych . . . . .	82
Zjawiska zmienności i ich charakter . . . . .	84
Dobór sztuczny . . . . .	88
Krytyka statycznego pojęcia gatunku . . . . .	90
Rasa jako powstający gatunek . . . . .	94
Podstawowe problemy w teorii ewolucji . . . . .	97

Przyczyny walki o byt . . . . .	98
Formy walki o byt . . . . .	101
Twórcze działanie doboru naturalnego . . . . .	103
Mechanizmy rozwoju właściwości przystosowawczo mniej ważnych lub obojętnych . . . . .	104
Czynniki sprzyjające i czynniki hamujące działanie doboru . . . . .	105
Przystosowawcze różnicowanie jako uniwersalny sposób adaptacji . . . . .	110
Zjawiska ewolucyjne w dużej skali czasu . . . . .	112
3. Problemy i wnioski wynikające z teorii doboru naturalnego . . . . .	116
Zagadnienie form przejściowych w przestrzeni . . . . .	116
Sposoby przejawiania się i powstawania izolacji płciowej . . . . .	118
Prawidłowości procesów filogenezy . . . . .	120
Wygasanie jako konieczne następstwo procesów ewolucyjnych . . . . .	122
Dynamiczne pojęcie gatunku . . . . .	124
Odtwarzanie genealogii — sens poznawczy klasyfikacji . . . . .	126
4. Recepcja idei ewolucji . . . . .	129
Reakcja na ukazanie się dzieła „O powstawaniu gatunków” . . . . .	129
Czołowi propagatorzy idei ewolucji . . . . .	130
Doniosłe odkrycia na polu embriologii i anatomii porównawczej . . . . .	135
Prawo biogenetyczne . . . . .	138
Naukowe podstawy antropogenezy . . . . .	142
Narodziny ewolucyjnej paleontologii . . . . .	144
Początki dyskusji nad problemem czynników ewolucji . . . . .	148
Literatura uzupełniająca . . . . .	151

#### Dział drugi

#### PRZEBIEG EWOLUCJI I HISTORIA ORGANIZMÓW

Rozdział I. Podstawowe problemy filogenetyki . . . . .	153
1. Filogeneza i filogenetyka . . . . .	153
Metoda historyczna i jej znaczenie w biologii . . . . .	153
Problemy filogenezy organizmów . . . . .	153
Stara i nowa filogenetyka . . . . .	154
Znaczenie paleontologii i neontologii dla wyjaśniania problemów filogenetycznych . . . . .	155
2. Metody badań filogenetycznych . . . . .	156
Metoda anatomiczna i embriologiczna w filogenetyce . . . . .	156
Właściwości materiału kopalnego . . . . .	158
Metoda paleontologiczna w filogenetyce . . . . .	159
Metoda biochemiczna w filogenetyce . . . . .	160
Znaczenie cech molekularnych dla filogenetyki . . . . .	161
Organizmalna czy molekularna filogenetyka . . . . .	162
Drzewa rodowe organizmów . . . . .	163
Literatura uzupełniająca . . . . .	164
Rozdział II. Życie jako zjawisko geologiczne . . . . .	165
1. Geologiczne warunki powstania i rozwoju pierwszych organizmów . . . . .	165
Geologiczny aspekt życia . . . . .	165
Współczesne hipotezy kosmogoniczne . . . . .	165
Podstawy geochronologii . . . . .	167
Wiek Ziemi i dawność życia . . . . .	170
Ciągłość życia i względna stałość warunków fizycznych na Ziemi . . . . .	172
Pierwotna atmosfera Ziemi . . . . .	173
Znaczenie pierwotnej atmosfery dla procesu biogenezy . . . . .	173

Geologiczne dowody istnienia pierwotnej atmosfery beztlenowej . . . . .	174
Przejście od atmosfery beztlenowej do tlenowej . . . . .	175
Najstarsze znane osady biogeniczne . . . . .	176
Warunki życia najstarszych organizmów . . . . .	177
Najstarsze znane skamieniałości roślinne . . . . .	179
Najstarsze skamieniałości zwierzęce . . . . .	180
2. Rozwój życia w perspektywie geologicznej . . . . .	182
Periodyzacja historii życia . . . . .	182
Dwa główne etapy historii życia . . . . .	182
Przyczyny ubóstwa skamieniałości w cryptozoicum . . . . .	183
Początek fanerozoiku. Organizmy dolnokambryjskie . . . . .	185
Oscylacje w stopniu zróżnicowania świata organicznego . . . . .	188
Procesy geologiczne i ewolucja . . . . .	190
Periodyzacja w historii roślin i zwierząt . . . . .	192
Wpływy kosmiczne i życie . . . . .	193
Organizmy jako system planetarny . . . . .	194
Historyczny rozwój biosfery i kolonizacja środowisk . . . . .	195
Literatura uzupełniająca . . . . .	198
Rozdział III. Powstanie i ewolucja stopni organizacyjnych żywej materii . . . . .	199
1. Powstawanie materii żywej . . . . .	199
Ogólna koncepcja biogenezy . . . . .	199
Warunki biogenezy . . . . .	202
Drogi ewolucji chemicznej . . . . .	203
Koncentracja i izolacja żywej materii . . . . .	205
2. Rozwój organizacji komórkowej . . . . .	209
Problem filogenezy komórki . . . . .	209
Ewolucja bakterii . . . . .	210
Filogenetyczne stanowisko wirusów . . . . .	214
3. Drogi rozwoju organizmów jednokomórkowych . . . . .	215
Stosunki filogenetyczne w obrębie pierwotniaków . . . . .	215
Tendencja ewolucyjne w obrębie Protista . . . . .	219
Tendencje ewolucyjne wykraczające poza Protista . . . . .	223
Literatura uzupełniająca . . . . .	225
Rozdział IV. Historia rozwoju świata roślinnego . . . . .	226
1. Historia rozwoju rodowego plechowców . . . . .	226
Granica między światem roślinnym a zwierzęcym . . . . .	226
Problem pochodzenia grzybów . . . . .	228
Pochodzenie i główne drogi ewolucji glonów . . . . .	229
Stanowisko i ewolucja okrzemek . . . . .	232
2. Pochodzenie i ewolucja roślin wyższych . . . . .	234
Główne cechy osiowców (Cormophyta) . . . . .	234
Ewolucyjne znaczenie psylofitów . . . . .	235
Pochodzenie i ewolucja widłakowych . . . . .	235
Pochodzenie mszaków . . . . .	239
Powstanie morfologicznego zróżnicowania osiowców. Teoria telomu . . . . .	240
Rozwój budowy wewnętrznej roślin. Teoria stelarna . . . . .	243
Pochodzenie wyższych roślin lądowych . . . . .	244
Stosunki filogenetyczne wśród niższych Cormophyta . . . . .	245
Warunki kolonizacji lądu przez rośliny . . . . .	246
Zagadka pochodzenia Psilotales . . . . .	248
Kariera i upadek skrzypowych . . . . .	248
Charakterystyka paprociowych . . . . .	251

Historia paproci . . . . .	251
Rośliny nasienne jako wyższy etap w rozwoju Cormophyta . . . . .	253
Znaczenie ewolucyjne paproci nasiennych . . . . .	255
Stosunki rodowe w obrębie nagonasiennych . . . . .	258
Historia Coniferophyta . . . . .	259
Historia i znaczenie ewolucyjne Cycadophyta . . . . .	263
Okrytonasienne — najbardziej progresywna grupa świata roślinnego	267
Problem pochodzenia okrytonasiennych . . . . .	268
Najstarsze znane rośliny okrytonasienne . . . . .	270
Filogeneza kwiatu okrytonasiennych . . . . .	271
Inne teorie pochodzenia kwiatu okrytonasiennych . . . . .	273
Morfologiczne zróżnicowanie się okrytonasiennych . . . . .	275
Literatura uzupełniająca . . . . .	277
Rozdział V. Historia rozwoju świata zwierzęcego . . . . .	278
1. Pochodzenie i ewolucja niższych Metazoa . . . . .	278
Charakterystyka tkankowców . . . . .	278
Problem pochodzenia Metazoa . . . . .	281
Teoria gastrei i homologia listków zarodkowych . . . . .	282
Pochodzenie tkankowców w świetle teorii gastrei . . . . .	283
Znaczenie teorii gastrei dla rozwoju filogenetyki . . . . .	286
Teoria fagocytelli . . . . .	289
Obecne poglądy na pochodzenie tkankowców . . . . .	291
Teorie polienergidowego pochodzenia Metazoa . . . . .	294
Krytyka teorii polienergidowych . . . . .	297
Pochodzenie i stanowisko filogenetyczne gąbek . . . . .	300
Stanowisko jamochłonów . . . . .	304
Klasyczny pogląd na ewolucję Cnidaria . . . . .	305
Współczesne poglądy na ewolucję Cnidaria . . . . .	306
Stanowisko filogenetyczne koralowców . . . . .	308
Stosunki filogenetyczne w obrębie Anthozoa . . . . .	309
Stanowisko filogenetyczne zebroplawów . . . . .	313
2. Zwierzęta dwubocznie symetryczne i ich filogeneza . . . . .	316
Bilateria i główne cechy ich organizacji . . . . .	316
Powstawanie mezodermy i wtórnej jamy ciała . . . . .	319
Pochodzenie i główne pnie rozwojowe Bilateria . . . . .	325
Klasyczne teorie pochodzenia Scolecida . . . . .	327
Próba krytycznej oceny teorii pochodzenia Scolecida . . . . .	330
Ewolucja Scolecida . . . . .	332
Problem pochodzenia zwierząt trochoforowych . . . . .	337
Rozwój ontogenetyczny pierścienic . . . . .	338
Teoria trochoforowa . . . . .	339
Współczesna teoria ktenoforowo-trochoforowa . . . . .	341
Historia pierścienic . . . . .	343
Pochodzenie stawonogów . . . . .	348
Pochodzenie stawonogów . . . . .	351
Stosunki filogenetyczne wśród stawonogów . . . . .	351
Pochodzenie i stanowisko systematyczne trylobitów . . . . .	355
Prymitywne Trilobitomorpha . . . . .	358
Pochodzenie i ewolucja Chelicerata . . . . .	359
Organizacja Crustaceomorpha . . . . .	365
Problem pochodzenia i stosunki filogenetyczne Crustaceomorpha . . . . .	367
Pogląd na filogenezę skorupiaków . . . . .	369



Pochodzenie i wczesne etapy ewolucji Tracheata . . . . .	373
Historia owadów . . . . .	379
Stanowisko mięczaków wśród Trochozoa . . . . .	385
Współczesne i kopalne jednotarczowce . . . . .	388
Amphineura — boczna gałąź prymitywnych mięczaków . . . . .	390
Pochodzenie mięczaków . . . . .	391
Ewolucja niższych Conchifera . . . . .	393
Ewolucja wyższych Conchifera . . . . .	398
Stosunki filogenetyczne czułkowców . . . . .	405
Charakterystyka Deuterostomia . . . . .	413
Stanowisko półstrunowców wśród Deuterostomia . . . . .	417
Cephalodiscoidea i ich znaczenie w ewolucji półstrunowców . . . . .	418
Pochodzenie jelitodysznych . . . . .	420
Pochodzenie Rhabdopleuroidea . . . . .	422
Charakterystyka graptolitów . . . . .	425
Stanowisko systematyczne graptolitów . . . . .	426
Organizacja graptolitów i jej powstanie . . . . .	429
Stosunki filogenetyczne wśród graptolitów bentonicznych . . . . .	432
Powstanie graptolitów planktonicznych . . . . .	440
Historia Graptoloidea . . . . .	443
Stanowisko Pogonophora . . . . .	448
Problem pochodzenia szkarłupni . . . . .	451
Klasyczne teorie pochodzenia szkarłupni . . . . .	451
Próba aktualnej oceny teorii pochodzenia szkarłupni . . . . .	454
Stosunki filogenetyczne wśród szkarłupni osiadłych . . . . .	457
Stosunki filogenetyczne wśród szkarłupni wolnożyjących . . . . .	461
3. Pochodzenie i historia strunowców . . . . .	469
Poglądy na pochodzenie strunowców . . . . .	469
Pochodzenie strunowców od jelitodysznych . . . . .	471
Inne hipotezy pochodzenia strunowców od Deuterostomia . . . . .	472
Organizacja lancetnika i jej powstanie . . . . .	473
Pochodzenie i znaczenie filogenetyczne osłonicy . . . . .	475
Hipotezy Garstanga i Berrilla oraz ich krytyka . . . . .	477
Pochodzenie czaszkowców . . . . .	478
Filogeneza czaszki . . . . .	481
Filogeneza bezszczękowców . . . . .	487
Pochodzenie szczękowców i ewolucyjne znaczenie aparatu szczękowego . . . . .	492
Pochodzenie Chondrichthyes . . . . .	496
Pochodzenie i wczesne etapy ewolucji Osteichthyes . . . . .	498
Ryby trzonopłetwe jako przodkowie płazów . . . . .	502
Najstarsze znane płazy — Ichthyostegalia . . . . .	506
Stosunki filogenetyczne wśród niższych Tetrapoda . . . . .	509
Pochodzenie gadów . . . . .	513
Radiacja gadów . . . . .	517
Prąptak jako kopalne ogniwo pośrednie . . . . .	519
Gadzie cechy w budowie prąptaka . . . . .	521
Ptasie cechy w budowie prąptaka . . . . .	522
Przypuszczalny tryb życia prąptaka . . . . .	523
Pochodzenie ptaków . . . . .	523
Wyodrębnienie się linii rozwojowej gadów ssakokształtnych . . . . .	530
Filogeneza żuchwy i powstanie kosteczek słuchowych . . . . .	540
Ssaki mezozoiczne . . . . .	546

Współczesne poglądy na granicę gady — ssaki . . . . .	551
Fizjologiczny aspekt problemu pochodzenia ssaków . . . . .	553
Radiacja adaptatywna łożyskowców . . . . .	562
Literatura uzupełniająca . . . . .	567
Rozdział VI. Historia naczelnych i pochodzenie człowieka . . . . .	570
1. Historia głównych szczepów naczelnych . . . . .	570
Charakterystyka szczepu naczelnych . . . . .	570
Wiewióreczniki i ich stanowisko wśród naczelnych . . . . .	572
Historia lemurów . . . . .	574
Znaczenie filogenetyczne wyraków . . . . .	576
Pierwotne małpy wąskonose . . . . .	578
Wczesny etap różnicowania się małp prawąskonosych . . . . .	578
Pochodzenie małp szerokonosych . . . . .	580
Pragibbony — centralna grupa w historii człekokształtnych . . . . .	580
Kopalni przodkowie właściwych małp człekokształtnych . . . . .	583
2. Pochodzenie i ewolucja człowiekowatych . . . . .	584
Pochodzenie i główne kierunki rozwojowe człowiekowatych . . . . .	584
Fazowość rozwoju człowiekowatych . . . . .	585
Oreopithecus i Kenyapithecus — najstarsi przedstawiciele człowiekowatych . . . . .	587
Powstanie i znaczenie pionizacji ciała . . . . .	589
Australopithecinae — wysoko rozwinięte małpy stepowe . . . . .	590
Środowisko i sposób życia australopiteków . . . . .	593
Faza ludzka procesu antropogenezy . . . . .	594
Biologiczna i społeczna ewolucja człowieka . . . . .	598
Antropogen — okres geologiczny, w którym dokonał się rozwój form ludzkich . . . . .	599
Archanthropiane — istoty praludzkie . . . . .	602
Człowiek neandertalski . . . . .	604
Pochodzenie człowieka neandertalskiego . . . . .	606
Pochodzenie człowieka rozumnego . . . . .	607
Nowe poglądy na rodowód człowieka rozumnego . . . . .	608
Przyczyny zróżnicowania rasowego człowieka i jego powstanie . . . . .	611
Mechanizm filogenezy człowieka . . . . .	614
Literatura uzupełniająca . . . . .	616

## PRZEDMOWA

Minęło już 55 lat od chwili, kiedy Józef Nusbaum-Hilarowicz napisał książkę „Idea ewolucji w biologii” jako wyraz hołdu pamięci Darwina i Lamarcka z okazji 50-lecia wydania „O powstawaniu gatunków” i stulecia opublikowania „Filozofii zoologii”. „Niechaj w tym pamiętnym roku — pisał autor w przedmowie — w którym cały świat cywilizowany te wielkie święci rocznice, będzie dana i naszemu ogółowi wykształconemu sposobność ogarnięcia myśli ewolucyjnej w jej pochodzie dziejowym”. W rzeczywistości, dzieło Nusbauma spełniało nie tyle funkcje popularyzatorskie, co dydaktyczne. Wśród biologów starszego i średniego pokolenia nie ma chyba nikogo, kto nie zapoznałby się z „Ideą ewolucji w biologii” na studiach, czy nawet przed ich rozpoczęciem i nie włączył jej do repertuaru książek, do których się powraca. Świadczy to niewątpliwie o wielkim talencie autora, ale również o tym, że ewolucjonizm od dawna był uznawany za ważki element wykształcenia przyrodniczego. Przez długie lata fakt ten nie znalazł jednak odbicia ani w programach studiów uniwersyteckich, ani w formie nowych wydawnictw. Książka Nusbauma przez blisko pół wieku była głównym źródłem, z którego uczono się w Polsce nie tylko historii, ale i podstaw nauki o ewolucji.

Ewolucjonizm jako odrębny obowiązkowy przedmiot został włączony do programu studiów uniwersyteckich dopiero w roku akademickim 1951—1952. Jeszcze młodsze są tradycje piśmiennictwa przeznaczonego do celów dydaktycznych w szkołach wyższych. W roku 1954 (wyd. I) i w roku 1955 (wyd. II), ukazał się skrypt „Ewolucjonizm” autorstwa Andrzeja Grębeckiego, Włodzimierza Kinastowskiego i Leszka Kuźnickiego, oparty częściowo na wykładach prof. Jana Dembowskiego. Następnie skrypt ten został opracowany na nowo i ukazał się w dwóch częściach: część I (wyd. III — 1959, wyd. IV — 1961) i część II — 1962. W roku 1963 Stanisław Skowron, również pod tytułem „Ewolucjonizm”, opublikował książkę napisaną głównie dla studentów medycyny i lekarzy. Polska literatura podręcznikowa uległa więc wzbogaceniu i zróżnicowaniu. Naturalną konsekwencją tego stanu rzeczy jest zapotrzebowanie na wydawnictwo, które zawierałoby nie tylko wiadomości potrzebne do „zaliczenia egzaminu”, ale ukazywało także całokształt tej obszernej dyscypliny, pokazując jednocześnie strukturę samego przedmiotu, zachęcało do samodzielnych rozważań i zawierało wiadomości, z których się korzysta również po zakończeniu studiów. Mówiąc ściślej, w naszym piśmiennictwie odczuwa się brak obszernego podręcznika uniwersyteckiego z zakresu ewolucjonizmu. Praca niniejsza jest próbą wypełnienia tej luki.

„Zasady nauki o ewolucji” przeznaczone są przede wszystkim dla studentów biologii, którzy zdają ewolucjonizm w ramach egzaminu magisterskiego, po przed-

nim wysłuchaniu wykładów i odbyciu seminariów z tego przedmiotu. Sądzymy jednak, że książka nasza będzie również pomocą dla słuchaczy kierunku paleontologicznego wydziałów geologicznych, studentów wyższych szkół rolniczych i nauczycieli biologii. Z uwagi na brak odpowiednich ujęć monograficznych materiału zawarty w podręczniku będzie prawdopodobnie także wykorzystywany przez pracowników nauki jako kompendium problematyki ewolucyjnej.

„Zasady nauki o ewolucji” ukażą się w dwóch tomach. Tom pierwszy, który obecnie przedstawiamy Czytelnikowi, składa się z dwu działów. Pierwszy z nich, noszący tytuł „Nauka o ewolucji, przedmiot, źródła historyczne, podstawy” napisany został przez Leszka Kuźnickiego. Dział drugi zatytułowany „Przebieg ewolucji i historia organizmów” napisał (z wyjątkiem rozdziału III) Adam Urbanek. Rozdział III tej części omawiający pierwsze etapy filogenezy został opracowany przez Andrzeja Grębeckiego. Tom drugi, który ukaże się później, poświęcony będzie przede wszystkim czynnikom, mechanizmom i prawidłowościom ewolucji.

Podobnie jak układ, również sama koncepcja „Zasad nauki o ewolucji” jest pod pewnymi względami próbą odbiegającą dość poważnie od istniejących wzorów. Wychodząc z założenia, że współczesny ewolucjonizm osiągnął już stan pozwalający na merytoryczny wykład, zrezygnowaliśmy w znacznej mierze z tradycyjnego, tzn. historycznego i polemicznego przedstawiania jego problematyki. Pozwoliło to uwolnić się od balastu nieaktualnych już poglądów i tym samym winno przyczynić się do wyeksponowania obiektywnych treści tej nauki. Nie znaczy to, że zrezygnowaliśmy w ogóle z omówienia teorii przeddarwinowskich i klasycznego darwinizmu.

Dział pierwszy pomyślany jest jednak nie jako część samodzielna, lecz jako wprowadzenie do wykładu współczesnego ewolucjonizmu.

Naszym zdaniem słabością dotychczasowych wydawnictw o charakterze podręcznikowym z ewolucjonizmu było ubóstwo lub całkowite pomijanie problematyki i wiadomości z zakresu filogenetyki zwierząt i roślin. W obecnym opracowaniu Dział drugi „Przebieg ewolucji i historia organizmów” jest potraktowany jako ważna i integralna część podręcznika.

Sposób ujęcia tego działu wymaga pewnego objaśnienia. Z wielu możliwych sposobów przedstawienia tych, zazwyczaj bardzo dyskusyjnych i trudnych problemów, wybrano tu drogę preferowania koncepcji filogenetycznych, które uznane zostały za lepiej niż inne uzasadnione. Poglądy takie stanowią więc trzon wykładu, zaś przeciwstawne im lub odmienne poglądy uwzględnione są mniej szczegółowo. W ten sposób staraliśmy się uzyskać niezbędną jasność, unikając zarazem zbyt dużych uproszczeń.

Dla podniesienia walorów dydaktycznych książki po każdym rozdziale podane jest piśmiennictwo podstawowe, pomocne do pogłębienia poruszanej w nim problematyki. Natomiast pełny wykaz prac cytowanych oraz wykorzystanych przy opracowaniu podręcznika zostanie zamieszczony w tomie II.

We wszystkich stadiach powstawania „Zasad nauki o ewolucji” — poczynając od dyskusji wstępnych projektów, a kończąc na recenzji — swoją radą i pomocą służył nam prof. dr Kazimierz Petruszewicz. Książka nasza wiele na tej pomocy zyskała, za co jesteśmy Mu szczerze wdzięczni, aczkolwiek ze względu na zdarzające się różnice zdań, nie wszystkie Jego sugestie mogły znaleźć zastosowanie.

Uważamy również za swój miły obowiązek podziękować prof. dr Mikołajowi Kostyniukowi za przejrzenie części poświęconej filogenezie roślin i wniesienie doń cennych uwag.

W podręczniku naszym na pewno znajdują się partie słabsze, a być może nawet



potknięcia. Należy nimi obciążyć wyłącznie autorów, którzy na swoje usprawiedliwienie mogą przytoczyć to, co na wstępie recenzji podkreślił prof. Kazimierz Petruszewicz. „Napisanie podręcznika z zakresu ewolucjonizmu jest zadaniem ambitnym. Konieczność uwzględnienia ogromnego materiału pochodzącego z różnych dziedzin biologii, kontrowersyjność opinii w wielu ważnych kwestiach, wreszcie brak w literaturze światowej ustalonych wzorów, stwarza autorom tego typu prac poważne trudności”. W jakim stopniu trudności te udało się nam przewyciężyć, będzie można ocenić dopiero na podstawie użyteczności tej pracy w nauczaniu ewolucjonizmu.

Warszawa, wrzesień 1964 r.

*Autorzy*



Ryc. 1. Kolonia graptolita *Rhipidodendrum samsonowiczi* z dolnoordowickich chalcledonów Gór Świętokrzyskich, których wiek ocenić można na ok. 470 mln lat. (Według Kozłowskiego).

Gatunek opisany przez prof. Romana Kozłowskiego. Badacz ten ustalił stanowisko systematyczne graptolitów, co jest jednym z największych osiągnięć filogenetyki bieżącego stulecia.

**NAUKA O EWOLUCJI — PRZEDMIOT, ŹRÓDŁA  
HISTORYCZNE, PODSTAWY**

Rozdział I

**EWOLUCJA I EWOLUCJONIZM**

*Vere scire, est per causas scire*

F. Bacon

**1. Etymologia i aktualne znaczenie terminu ewolucja**

„Ewolucja” jest określeniem rozpowszechnionym w wielu dziedzinach i często używanym w różnym sensie. W biologii termin ten ma ponad dwustuletnią tradycję, ale jego znaczenie uległo całkowitemu przeobrażeniu. Należy więc przede wszystkim, uwzględniając perspektywę historyczną, sprecyzować współczesny sens pojęcia ewolucja i jego aktualną treść w naukach biologicznych.

Termin „ewolucja” wprowadził do języka naukowego biologii już w XVIII w. Charles Bonnet. Określenie to wywodziło się z łacińskiego „evolvo” (wydobyć, wytoczyć, rozwijać) i oznaczało według koncepcji preformizmu, której Bonnet był czołowym rzecznikiem, proces rozwoju zarodka. Badacz ten był m. in. odkrywcą zjawiska partenogenezy u mszyc — co jego zdaniem było bezpośrednim dowodem — że w jajach (kierunek owulistyczny) występują w formie ostatecznie wykształconej wszystkie narządy i cechy postaci dorosłej. Podobnie jak pąk potrzebuje się jedynie rozwinąć, aby przekształcić się w kwiat, jajo ulega ewolucji, tzn. istniejąca w nim miniatura organizmu musi rozprostować się, zwiększyć swoje wymiary i tym samym przejść od stanu niewidzialnego do widzialnego. Kiedy w pierwszej połowie XIX w. ostateczne zwycięstwo odniosła w embriologii koncepcja epigenetyczna, zakładająca, że w trakcie rozwoju wszystkie narządy i elementy zarodka powstają od nowa, bonnetowska „ewolucja” stała się pustym terminem. Wbrew pozorom określenie to nie zniknęło z języka biologii, lecz przeciwnie zrobiło w nim wielką karierę, co stało się za pośrednictwem Herberta Spencera. Podstawową ideą koncepcji Spencera było założenie, że rozwój jest powszechnym prawem, obejmującym zarówno zjawiska nieorganiczne w skali Wszechświata, organizmy żywe i wszystkie formy życia społecznego człowieka. Dopiero jednak ukazanie się w roku 1859 dzieła Charlesa Darwina „O powstawaniu gatunków”, stworzyło Spencerowi mocne podstawy, na których oparł

i rozbudował swój ewolucjonistyczny system filozoficzny. Zależność nie była jednak jednostronna. Twórczość naukowa i popularyzatorska Spencera odegrała poważną rolę w recepcji idei darwinowskich, jak i w rozwoju terminologii biologicznej. Między innymi był on pierwszym, który zastosował określenie „ewolucja”, dla wyrażenia ciągłego procesu rozwoju świata żywego, jak i do innych zjawisk rozwojowych, których charakterystycznym przejawem jest zmiana i różnicowanie się. Książki Spencera były popularne zarówno w środowisku naukowym, jak i wśród szerokich rzesz społecznych. Dzięki temu idea ewolucji oraz sama teoria darwinowska rozpowszechniła się szeroko w terminologii Spencera.

Klasycznym źródłem polskiej terminologii ewolucjonistycznej jest pierwszy pełny przekład dzieła „O powstawaniu gatunków” (1884—1885) dokonany przez Szymona Dicksteina, przy pomocy Józefa Nusbauma. Z tłumaczenia tego pochodzą określenia jak „dobór naturalny”, „walka o byt” i in. Do utrwalenia się zaś w naszym słownictwie samego wyrazu „ewolucja”, przyczyniła się w głównej mierze twórczość Józefa Nusbauma.

Współcześnie pod terminem „ewolucja” rozumie się kierunkowy i w zasadzie nieodwracalny proces, zachodzący w czasie, którego charakterystycznym atrybutem jest zmiana i różnicowanie się istniejących układów (poziomów organizacji materii), w wyniku czego powstają nowe zjawiska (układy) o innym i często wyższym poziomie organizacji. Inaczej można by zdefiniować ewolucję, jako każdy proces kierunkowy przeciwstawiający się potokowi wzrastającej entropii. Ta bowiem ostatnia jest miarą stopnia nieuporządkowania (chaosu). Procesy ewolucyjne, charakteryzuje natomiast z zasady wzrost poziomu zróżnicowania, a tym samym zmniejszanie entropii<sup>1</sup>.

Zdefiniowane powyżej pojęcie ewolucji dotyczy nie tylko rozwoju życia na Ziemi, ale różnych zjawisk zachodzących zarówno na naszej planecie, jak i w Wszechświecie. Ma to swoje głębokie uzasadnienie. W istocie ewolucja wydaje się być jedną z najbardziej ogólnych właściwości przyrody. Co prawda niewiele można obecnie powiedzieć na temat ewolucji materii w skali mikrokosmicznej, ale mamy już niewątpliwie dowody, że ewolucji podlegają galaktyki, gwiazdy i ich układy planetarne. Z kolei powstanie życia na Ziemi było poprzedzone i wynikało z ewolucji geologicznej i geochemicznej, zachodzącej na jej powierzchni. Nie mamy więc żadnych podstaw, aby traktować ewolucję organiczną (biologiczną), czy też jej dalsze następstwo — powstanie człowieka jako organizmu społecznego, jako zjawisko w jakimś sensie oderwane. Przeciwnie stanowią one integralną część ciągłego procesu rozwoju zachodzą-

---

<sup>1</sup> Podane określenie terminu „ewolucja” dotyczy zjawisk zachodzących w przyrodzie. W naukach humanistycznych, czy w mowie potocznej, ewolucja znaczy to samo, co rozwój.



tego w skali kosmicznej. Procesu, w którym każdy krok wzrostu poziomu organizacji stwarza dopiero możliwości dla zaistnienia następnego. Jest oczywiście rzeczą zrozumiałą, że procesy ewolucyjne mogą zachodzić jedynie w takich układach, które nie są izolowane, i które mogą czerpać energię pochodzącą spoza ich systemu. Zgodnie bowiem z drugą zasadą termodynamiki, w każdym systemie zamkniętym entropia musi wzrastać, a zróżnicowanie i organizacja maleć. Przy tym proces ten jest nieodwracalny. Ziemia jest typowym przykładem systemu otwartego, gdyż czerpie energię pochodzącą od Słońca, ale również, choć w innym charakterze, układem otwartym jest nasz system słoneczny i nasza galaktyka oraz inne galaktyki. Można więc założyć, że we Wszechświecie istnieją inne podobne do Ziemi enklawy o szczególnie wyraźnym spadku entropii i wzroście organizacji.

Z założenia o całości procesów ewolucyjnych nie wynika jednak wspólnota praw rozwoju dla różnych poziomów organizacji materii. Życie powstało na Ziemi w następstwie określonego rozwoju materii nieorganicznej, ale ewolucją biologiczną rządzą odrębne dla niej, już specyficzne prawa. Również inne, mimo zwierzęcego pochodzenia są czynniki determinujące rozwój człowieka, jako organizmu społecznego. Wśród różnych poziomów (odcinków), na jakich zachodzą procesy ewolucji, ewolucję biologiczną (ewolucja organiczna zachodząca na Ziemi) charakteryzuje szczególnie wysoki poziom opisu i uogólnień, poziom, który upoważnia do traktowania tej wiedzy jako odrębnej nauki (systemu naukowego). Dla określenia nauki, której przedmiotem badania jest ewolucja organiczna (lub wprost ewolucja), stosuje się u nas od kilkunastu lat termin „ewolucjonizm”. Określenie to tak się utrwaliło w języku polskim, że będziemy się nim stale posługiwać.

## **2. Założenia metodologiczne i zakres ewolucjonizmu**

Ewolucjonizmem można określić naukę, zajmującą się całokształtem zagadnień związanych z rozwojem życia na Ziemi, którym nadaje się interpretację przyczynową w ramach ogólnego systemu teoretycznego. To pozornie zawikłane sformułowanie stanie się bardziej oczywiste przy dalszych wyjaśnieniach.

Ewolucjonizm jako system naukowy narodził się w roku 1859, tj. z chwilą, kiedy Darwin ogłosił dzieło „O powstawaniu gatunków”. Na temat metodologii Darwin nie pisał bezpośrednio, ale z treści jego książki wynikały metodologiczne i poznawcze cele ewolucjonizmu, które można by sprowadzić do następujących punktów:

1. Współcześnie żyjące organizmy (gatunki) mają wspólnych przodków i powstały w wyniku stopniowego procesu przekształceń oraz różnicowania się. Świat istot żywych ma swoją historię. Jednym więc z zadań badawczych jest odtworzenie filogenezy — dróg rozwoju form

i związków pokrewieństw między nimi. Pełne jednak poznanie ewolucji jest możliwe jedynie w drodze analizy jej mechanizmów i przyczyn.

2. Proces rozwoju form żywych jest deterministyczny i poznawalny. Ewolucja organiczna uwarunkowana jest bowiem naturalnymi czynnikami i odbywa się w sposób podobnie automatyczny, jak obroty planet, czy inne prawidłowości ruchu ciał fizycznych.

3. Przyczyny, które uwarunkowały rozwój form żywych w przeszłości, działają nadal. Czynniki i mechanizm ewolucji mogą być badane współcześnie za pomocą obserwacji oraz eksperymentu, a wykryte na tej drodze prawa i zależności mają charakter ogólny.

Darwin przede wszystkim interesował się problemem przyczyn ewolucji, potwierdzenia teorii doboru naturalnego szukał w aktualnie zachodzących w przyrodzie procesach. Można nawet powiedzieć więcej, idea, że współczesność jest kluczem do przeszłości, czyli idea uniformitarianizmu — była podstawą darwinowskiej analizy. Sama jednak idea nie była czymś zupełnie nowym w nauce, gdyż została przedtem już sformułowana w geologii.

Darwin był pierwszym badaczem, który wykazał, że idea uniformitarianizmu stanowi klucz do poznania nie tylko przyczyn i procesów, które kształtowały powierzchnię naszego globu, ale również i rozwoju życia na Ziemi. Obecnie ten punkt widzenia jest powszechnie uznany za obiektywną metodę badania przyczyn zjawisk o aspekcie historycznym, niedostępnych w całym swym przebiegu bezpośrednio ludzkiej obserwacji. Obiektywny charakter idei uniformitarianizmu wynika z faktu materialnej jedności świata. Z faktu, że typy, rodzaje i sposoby, współzależności, jakie istnieją między materią a energią, materią a ruchem są niezmiennie — tzn., że są zależne nie od czasu i miejsca, lecz jedynie od stanu materii — wynika, że z chwilą kiedy określony stan zaistnieje, pojawiają się one automatycznie. Procesy więc i warunkujące je przyczyny zarówno w świecie nieorganicznym, jak i organicznym, nie mają historii, gdyż są po prostu integralną właściwością określonych stanów materii.

Dolina powstająca w wyniku erozyjnego działania rzeki ma swoją historię, ale przyczyna warunkująca to — erozja — historii nie ma, gdyż pojawia się ona zawsze wtedy, gdy zaistnieją sprzyjające warunki, mimo że jej skutki w każdym przypadku są inne. Podobnie jest z ewolucją form żywych i jej przyczynami.

Współcześnie żyjące gatunki mają swoją historię, swój rodowód, gdyż powstały w wyniku nieprzerwanego, setki milionów lat trwającego, ściśle określonego, procesu przekształceń. W ciągu tego okresu zmieniły się i różnicowały gatunki, zmieniło się i różnicowało środowisko ich bytowania, ale nie zmieniły się podstawowe czynniki ewolucji. Są one bowiem niezależne ani od miejsca, ani czasu, ani od stopnia skomplikowania, czy zaawansowania ewolucyjnego form, chyba, że następuje przejście na wyższy poziom organizacji, jak w przypadku człowieka jako organizmu spo-

łecznego. Czynniki i mechanizm ewolucji są po prostu integralną właściwością ruchu materii żywej oraz pojawiają się one zawsze i działają automatycznie, jeśli organizmy, a mówiąc ściślej ich populacje i gatunki, występują w zróżnicowanym i zmiennym środowisku. Z tych też względów są one takie same nie tylko dla roślin i zwierząt, form lądowych i wodnych, ale i dla organizmów żyjących obecnie, jak i przed stu czy pięciuset milionami lat.

Przedstawione tu tezy znajdują pełne potwierdzenie w charakterze teorii doboru naturalnego, której ideą przewodnią było dostarczenie abstrakcyjnego schematu, mającego służyć do wyjaśnienia procesu powstawania gatunków w każdych warunkach i w każdej epoce. Darwin jednocześnie postulował, jako pilne zadanie dla biologów, podjęcie prób odtworzenia dróg przebiegu procesów ewolucji i ustalenia stosunków pokrewieństw między współcześnie żyjącymi i wymarłymi formami. Sam ze swej strony zapoczątkował, równoległe z wykładem teorii doboru naturalnego, badania nad działaniem czynników ewolucji. W odniesieniu do konkretnych form analizował sposób powstawania gatunków, jak i warunków, w których wytworzyły się różne specyficzne przystosowania (adaptacje).

Darwin, dokonując ogólnego przeglądu dotychczasowego rozwoju taksonomii, morfologii porównawczej, embriologii i paleontologii, podjął pierwszy próby ustalenia ogólnych prawidłowości charakterystycznych dla procesów ewolucji, zachodzących w wielkiej skali czasu, jak np. współzależności między ontogenezą a filogenezą, zagadnienie postępu (i regresu) morfofizjologicznego, kierunkowości przekształceń, problem różnego tempa ewolucji szczepów i ich wymierania. Taki zakres tematyki ewolucjonizmu wydaje się być adekwatny, aczkolwiek występowały i występują tendencje do jego ograniczania (np. eliminacji filogenetyki), bądź do sprowadzenia całej problematyki jedynie do kwestii czynników ewolucji.

Ten stan rzeczy wynika z braku jasności w zakresie charakteru ewolucjonizmu i jego związków z innymi dyscyplinami. Ewolucjonizm można określić jako najbardziej ogólną dyscyplinę teoretyczną w zakresie biologii. Teoretyczny charakter ewolucjonizmu wynika z jego eksplikatywnego charakteru, odnoszącego się do całej przyrody żywej, aktualnej w przeszłości i przyszłości. Jego osnową jest uniwersalny ahistoryczny model rozwoju, w którym operuje się specyficznymi pojęciami o wysokim stopniu abstrakcji (np. dobór naturalny). W zakres ewolucjonizmu wchodzi jednak również analiza konkretnych zjawisk rozwojowych, zachodzących aktualnie, czy w przeszłości. Kiedy rozpatrujemy jednostkowe procesy ewolucyjne na poziomie molekularnym, osobniczym, populacyjnym czy szczepowym, droga od ogólnych pojęć teoretycznych do określonych zjawisk jednostkowych, prowadzi przez aparat pojęciowy i badawczy (w zależności od rozpatrywanej sprawy) biologii molekular-

nej, genetyki, ekologii, czy paleontologii. Zależność jest oczywiście odwrotna. Ogólnych problemów ewolucjonizmu nie można rozwiązywać z punktu widzenia metodologii jednej z wymienionych dyscyplin. Dla zachowania spójności systemu trzeba ponownie powrócić do specyficznych pojęć i relacji w ramach abstrakcyjnego modelu rozwoju. Poruszone zagadnienia są trudne i dyskusyjne, ich lepszego sprecyzowania można oczekiwać w następstwie dalszych badań nad metodologią nauk biologicznych.

### 3. Prawdliwości rozwoju ogólnych teorii przyrody żywej

Dotychczas brak spójnej i przekonującej koncepcji na temat prawidłowości rozwoju nauk biologicznych, jak również na temat rozwoju, na przestrzeni wieków, ogólnych teorii przyrody żywej. Najbardziej zaś obiegowy pogląd, ukształtowany głównie pod wpływem dzieł napisanych na początku bieżącego stulecia (Rádl, Osborn, u nas Nusbaum) jest sprzeczny wewnątrznie. Z jednej bowiem strony słusznie podkreśla się, że do roku 1859 nauki biologiczne rozwijały się w ramach teologicznych systemów teoretycznych, których generalną tezą była niezmiennosc form żywych w czasie, tym samym ukazanie się dzieła „O powstawaniu gatunków” stanowiło pod każdym względem rewolucję. Z drugiej jednak przedstawia się koncepcję „niezmiennosci” i koncepcję „ewolucji” jako dwie konkurujące teorie istniejące już w Starożytności, z których jedna w wyniku stopniowego procesu gromadzenia wiedzy okazała się w końcu zwycięska. Rozwój ewolucjonizmu miałby więc charakter wyłącznie kumulatywny — ilościowy. Ten drugi punkt widzenia wydaje się być nawet mocniej uzasadniony przez nieustanne wysiłki wielu historiografów w kierunku „odnajdywania” coraz liczniejszych przeddarwinowskich ewolucjonistów. W ten sposób powstaje obraz dziejów ewolucjonizmu, jako koncepcji, mającej już swoich wybitnych przedstawicieli w filozofii greckiej (a nawet jeszcze wcześniej — kosmogonia chińska), zaś od Odrodzenia głoszonej coraz bardziej jednoznacznie przez wielu wybitnych ludzi nauki. Przy takiej interpretacji utrzymywanie się do drugiej połowy XIX w. idei niezmiennosci i kreacji gatunków można tylko interpretować jako wyraz ustępstwa czy oportunistycznego ogółu przyrodników wobec dogmatów głoszonych przez teologów, a popartych tylko przez nieliczne autorytety w biologii (Linneusz, Cuvier, L. Agassiz). Tego typu interpretacji należy się przeciwstawić, gdyż ukazuje rozwój najbardziej ogólnych i unifikacyjnych teorii biologicznych w krzywym zwierciadle. W istocie skądinąd nieraz bardzo interesujące koncepcje zmienności, ogłoszone od czasów Darwina, nie stanowiły nigdy jakiegoś konsekwentnego i stopniowo rozwijającego się nurtu, który miałby większy wpływ na postęp badań biologicznych.

Wszelkie tego typu idee były tylko marginesem nauki i co najważ-

niejsze, nie miały żadnego genetycznego, ani logicznego związku z darwinowską teorią ewolucji, która dopiero faktycznie zapoczątkowała powstanie ewolucjonizmu. Do drugiej połowy XIX w. rozwój badań biologicznych odbywał się w ramach statystycznych, teleologicznych i w konsekwencji teologicznych systemów teoretycznych. Koncepcje te przez długie stulecia były obiektywnie uwarunkowane stanem wiedzy, a tym samym stanowiły normalne — prawidłowe stadium rozwoju nauki. Znaczący to, że główna droga dziejowa postępu w zakresie ogólnych teorii przyrody żywej prowadziła poprzez koncepcje Arystotelesa, Linneusza, Cuviera do Darwina. Tym samym, że w rozwoju nauki w tym zakresie występowały obok kumulatywnego gromadzenia wiedzy, również i rzeczywiste rewolucje naukowe.

Ta dialektyczna prawidłowość znalazła ostatnio syntetyczne ujęcie w książce T. S. Kuhna "The structure of scientific revolutions" (Struktura rewolucji naukowych) 1962. Kuhn koncepcję swą wyprowadził na podstawie analizy rozwoju nauk fizykalnych (głównie fizyki, astronomii, chemii), ale postuluje, że ustalone przezeń prawidłowości są typowym modelem rozwoju innych nauk przyrodniczych. Ideą przewodnią Kuhna jest założenie, że rozwój poszczególnych dyscyplin odbywał się nie w sposób stopniowy, lecz składał się z kolejno następujących po sobie okresów kumulatywnego gromadzenia wiedzy i rewolucji naukowych. Te zaś ostatnie są kamieniami milowymi na drodze postępu. U podstawy koncepcji Kuhna leży pojęcie „paradygmatu” — „ogólnie uzasadnionego osiągnięcia naukowego, które na pewien okres dostarcza modelowych problemów i rozwiązań dla społeczności ludzi, uprawiających określoną naukę”<sup>1</sup>. Pojawienie się paradygmatu znamionuje już wysoki stopień rozwoju danej gałęzi wiedzy. We wstępnej fazie charakterystyczne jest istnienie różnych zwalczających się cząstkowych teorii na polu naukowych — jest to okres preparadygmatyczny. Jako przykłady paradygmatów Kuhn podaje astronomię Ptolemeusza, teorię Kopernika, mechanikę Newtona, teorię względności Einsteina, metody i odkrycia Lavoisiera. Paradygmaty te dokonały rzeczywistych rewolucji naukowych, zmieniły bowiem one nie tylko poglądy w zakresie najbardziej podstawowych zjawisk przyrodniczych, ale przekształciły również problematykę i metodologię naukową. Rewolucyjny, jakościowy charakter tych zmian jest — zdaniem Kuhna — tym bardziej oczywisty, że nowy paradygmat nie jest nigdy logicznym rozwinięciem starego paradygmatu. Mechanika relatywistyczna utrzymała w mocy prawa mechaniki klasycznej, aczkolwiek bardzo je ograniczyła, ale Einstein nadał pojęciom masy, przestrzeni i czasu zupełnie inne znaczenie niż Newton.

Obok cytowanych wielkich rewolucji, Kuhn wyróżnia paradygmaty o mniejszej skali, jak np. odkrycie tlenu czy promieni X, które dokonały

---

<sup>1</sup> T. S. Kuhn "The structure of scientific revolutions" 1962, s. X.



rewolucji w znacznie węższym zakresie, nie naruszając jeszcze najbardziej ogólnych zasad danej nauki.

Nowy paradygmat zapoczątkowuje, zdaniem Kuhna, okres „nauki normalnej” — kumulatywnego rozwoju badań. Jest to sytuacja, w której działalność badawcza przypomina rozwiązywanie łamigłówek. Zakłada się bowiem, że dane zadanie jest rozwiązalne przy stosowaniu określonego klucza i że rozwiązanie powinno być zgodne z generalnymi regułami. Charakterystycznym dla okresu nauki normalnej jest precyzowanie metod i badanie przy ich pomocy coraz szerszej skali zjawisk. Tą drogą zaczynają się stopniowo gromadzić anomalie — różnego rodzaju fakty, które nie dają się tłumaczyć na podstawie istniejącego paradygmatu. Początkowo istnieje tendencja do wytłumaczenia ich w ramach dominującego paradygmatu lub nieznaczących ustępstw teoretycznych. Kiedy jednak ilość anomalii coraz bardziej narasta, pojawiają się zaczynają sprzeczne ze sobą teorie i nadchodzi okres kryzysu. Ujawnienie się wówczas różnego rodzaju przeciwieństw wywołuje z zasady koncentrację badań w danym kierunku, co z kolei ułatwia powstanie teorii, która wywołuje rewolucję naukową i staje się paradygmatem dla następnego okresu „nauki normalnej”. Wydaje się, że postulowany przez Kuhna model rozwoju dyscyplin przyrodniczych może być pomocny do sprecyzowania niektórych prawidłowości rozwoju najbardziej ogólnych teorii przyrody żywej. Tak na przykład okres przedarystotelesowski z nieuporządkowaną w ramach jednego systemu naukowego wiedzą biologiczną a z szeregiem przeciwstawnych i zwalczających się doktryn, dość ściśle odpowiadałby stadium preparadygmatycznemu. Z kolei badania i prace Arystotelesa z zakresu biologii wraz z jego teorią stałości form i dynamiki życia, spełniałyby charakter paradygmatu. Zapoczątkowany przez idee Stagiryty okres nauki normalnej trwał ponad dwa tysiące lat, z tym jednak, że pod pewnymi względami odbiegał od kuhnowskiej charakterystyki.

Do roku 1859 powszechnie był uznawany pogląd, że zasadniczą właściwością form żywych jest ich niezmienność w czasie. Każda też bardziej ogólna hipoteza biologiczna o charakterze eksplikatywnym nie potrafiła wyjść poza ramy interpretacji teleologicznej i w konsekwencji teologicznej. W tych więc zasadniczych punktach idee Arystotelesa w pełni dominowały. Inne natomiast składniki, które wchodziły początkowo w skład paradygmatu Stagiryty (np. zasady klasyfikacji biologicznej, poglądy na proces rozrodu), uległy przekształceniom, bądź (jak np. wiara w samorództwo wielu zwierząt, nieorganiczne pochodzenie form kopalnych) zostały całkowicie odrzucone. Również nie utrzymała się arystotelesowska koncepcja materii i formy jak i idea, że interwencja siły niematerialnej w zjawiska zachodzące w świecie sprowadzała się jedynie do „pierwszego motoru” — do nadania początkowego ruchu.

W tym procesie przekształceń arystotelesowskiego paradygmatu, w większym stopniu dominowały elementy kumulatywnego rozwoju niż



częściowych rewolucji naukowych, aczkolwiek i one miały miejsce. Niewątpliwie, największą rewolucję w tym okresie stanowiły zasady klasyfikacji biologicznej i teoria statycznej struktury przyrody C. Linneusza. Badacz ten opisując i definiując w swoich dziełach blisko 9000 gatunków roślin i ponad 4000 gatunków zwierząt po raz pierwszy wskazał jednoznacznie na olbrzymim materiale jakim zespołom organizmów przysługuje ranga gatunkowa. Powszechne uznanie dla ustalonych przez Linneusza zasad opisu nazewnictwa i klasyfikacji hierarchicznej stworzyło z kolei trwałe podstawy do dalszego ich oznaczania przez innych systematyków. Linneusz założył jednocześnie w swej teorii statycznej struktury przyrody, że oznaczone przez niego gatunki, jak i oznaczone według podobnych zasad przez innych systematyków, to podstawowe i niezmiennie w czasie „cegiełki” przyrody, wywodzące się od form pierwotnie stworzonych. W ten sposób sformułowany problem stworzył obiektywne podstawy do jego weryfikacji, a tym samym do prawidłowego rozwiązania, którego dokonał Darwin. Nim to nastąpiło, sytuacja w naukach biologicznych znowu zbliżyła się do modelu kuhnowskiego, jednocześnie potwierdzając jego wniosek, że ujawnienie nawet poważnych anomalii, nie powoduje odrzucenia dominującego paradygmatu tak długo, jak nie narodzi się nowa teoria o charakterze rewolucji naukowej. Poczynając od połowy XVIII w. stopniowo zaczęła narastać liczba bezspornych faktów sprzecznych z ideą niezmienności gatunków. Już na początku XIX w. doprowadziło to do poważnego kryzysu, czemu towarzyszyło powstanie różnych teorii, dążących do zlikwidowania powstałych przeciwieństw przez korektę dominującego paradygmatu, jak np. teoria katastrof, którą G. Cuvier chciał pogodzić swe własne odkrycia paleontologiczne z tezą o niezmienności i kreacji gatunków, lub też teoria ewolucji J. B. Lamarcka, odrzucająca paradygmat w zakresie niezmienności przyrody, ale mająca jeszcze nadal charakter teleologiczny. W istocie na długo przed wystąpieniem Darwina obraz przyrody żywej przestał być zrozumiały, a jednak dogmat stałości gatunków nadal się utrzymywał. Dzieło „O powstawaniu gatunków” dokonało wielkiej rewolucji naukowej, spełniając wszystkie atrybuty paradygmatu. Darwinowska teoria ewolucji zmieniła obraz świata widziany przez naukę, zmieniła pogląd na metodologię badań biologicznych i stworzyła, w wielu dziedzinach, nową zupełnie, nieznaną problematykę. Pozbawione całkowicie teleologii poglądy Darwina na proces ewolucji i jej czynniki nie były żadnym logicznym rozwinięciem istniejącego paradygmatu i nie nawiązywały do poglądów przeddarwinowskich ewolucjonistów. Darwin wprowadził szereg zupełnie nowych pojęć, jak np. walka o byt, dobór naturalny oraz utrzymując te same nazwy nadał zupełnie inne znaczenie takim pojęciom jak zmienność, adaptacja, system naturalny, gatunek. W naukach biologicznych idea ewolucji zyskała powszechne uznanie mniej więcej po 20 latach od chwili ukazania się dzieła „O powstawaniu gatunków”. Nie było to jednak

równoznaczne z ogólną akceptacją teorii doboru naturalnego. Powstała i zaostrzająca się stopniowo dyskusja wokół czynników i mechanizmów ewolucji doprowadziła pod koniec XIX w. do sytuacji, która nie miała jednak charakteru kryzysu (według definicji Kuhna), lecz przypominała raczej okres preparadygmatyczny. Brak było dominującej teorii, powstały natomiast liczne sprzeczne i zwalczające się koncepcje neodarwinowskie, neolamarckowskie, mutacjonistyczne i in. Sytuacja taka utrzymywała się do lat trzydziestych bieżącego stulecia, kiedy to pojawiły się pierwsze próby wyjścia z impasu. W wyniku zapoczątkowanych wówczas tendencji, wysiłkiem wielu biologów i w następstwie stopniowych kumulatywnych zmian, powstała aktualnie dominująca w ewolucjonizmie „teoria syntetyczna” lub „syntetyczny ewolucjonizm”, która na podstawie darwinowskiej teorii doboru naturalnego zintegrowała w jedną całość szereg konkurujących z sobą i pozornie sprzecznych hipotez.

W konkluzji można więc stwierdzić, że koncepcja Kuhna jest pomocną przy ustalaniu prawidłowości rozwoju ogólnych teorii przyrody żywej, aczkolwiek zaproponowany przez niego model rozwoju nauki nie znajduje tu pełnego potwierdzenia.

Wysunięte powyżej wnioski merytoryczne, dotyczące dróg, które prowadziły do powstania ewolucjonizmu, stanowią uzasadnione struktury następnego rozdziału. Omawiane są w nim kolejno najważniejsze teorie przyrody żywej z tym, że również wiele uwagi poświęcono teorii Lamarcka, która aczkolwiek bezpośrednio po ogłoszeniu nie została uznana, to jednak stała się punktem wyjścia dla wielu koncepcji już po zwycięstwie idei ewolucji w biologii. Zasadniczym jednak elementem następnego rozdziału jest wykład teorii doboru naturalnego, potraktowanej nie tyle historycznie, lecz jako podstawa do zrozumienia aktualnego stanu ewolucjonizmu.

#### LITERATURA UZUPEŁNIAJĄCA

- Beckner H., *The biological way of thought*. New York 1959.
- Evolution after Darwin. Vol. I, *The evolution of life its origin history and future*. 1960.
- Kuhn T. S., *The structure of scientific revolutions*. International Encyclopedia of Unified Science, Foundations of the Unity of Science, Vol. II/2. Chicago, London, Toronto 1962.
- Nowiński Cz. i Kuźnicki L., *O rozwoju pojęcia gatunku*. Warszawa 1965.
- Ross H. H., *A synthesis of evolutionary theory*. Englewood Cliffs 1962.

## Rozdział II

### TEORIE PRZYRODY W OKRESIE PRZEDDARWINOWSKIM

#### 1. Arystotelesowska teoria stałości form i dynamiki życia

*Mój krok był pierwszy i aczkolwiek mały,  
osiągnięty wielkim wysiłkiem myśli  
i ciężką pracą. Powinien być uważany za  
początkowy i osądzony z pobłażaniem.*

Arystoteles

**Wkład Arystotelesa do biologii.** Koncepcje i badania empiryczne Arystotelesa ze Stagiry (384—322 p.n.e.), stanowiły punkt zwrotny w dziejach poznania przyrody żywej. Jest to słuszne w szerokim sensie.

Arystoteles zopoczątkował systematyczne badania w wielu dziedzinach, jak taksonomia, anatomia, embriologia, fizjologia, etnologia, psychologia i in. W jego pracach zostało opisanych ponad 500 gatunków zwierząt (pisma poświęcone roślinom całkowicie zaginęły). Opisy te w wielu przypadkach dotyczyły nie tylko morfologii zewnętrznej, uwzględniały również budowę wewnętrzną, tryb życia i zachowania się organizmów. Arystoteles stworzył pierwszy system hierarchicznej klasyfikacji zwierząt (ryc. 3). Zasadniczy podział na krwiste (enaima) i bezkrwiste (anaima) odpowiada mniej więcej podziałowi na kręgowce i bezkręgowce. Krwiste obejmowały następujące grupy: człowieka, walenie, czworonogie żyworodne (pozostałe ssaki), ptaki, jajorodne czworonogie (płazy i większość gadów), beznogie (węże) i ryby. Był to podział w wielu punktach zbliżony do współczesnego, a wręcz zaskakujące jest wyróżnienie wielorybów i ryb jako odrębnych grup. Badania Arystotelesa wykraczały jednak daleko poza formę opisu.

Między innymi wskazywał on na zasadę zwaną obecnie korelacją narządów. Zwierzęta dwu- lub czteronożne posiadają krew, natomiast zwierzęta o większej liczbie nóg — limfę. Żyworodne czworonogie, z zębami podobnymi do noży, pozbawione są zawsze rogów. Z kolei czworonogi z rogami, nie posiadające siekaczy w szczęcie górnej, mają cztery żołądki i przeżuwają. Stagiryta antycypował również — sformu-



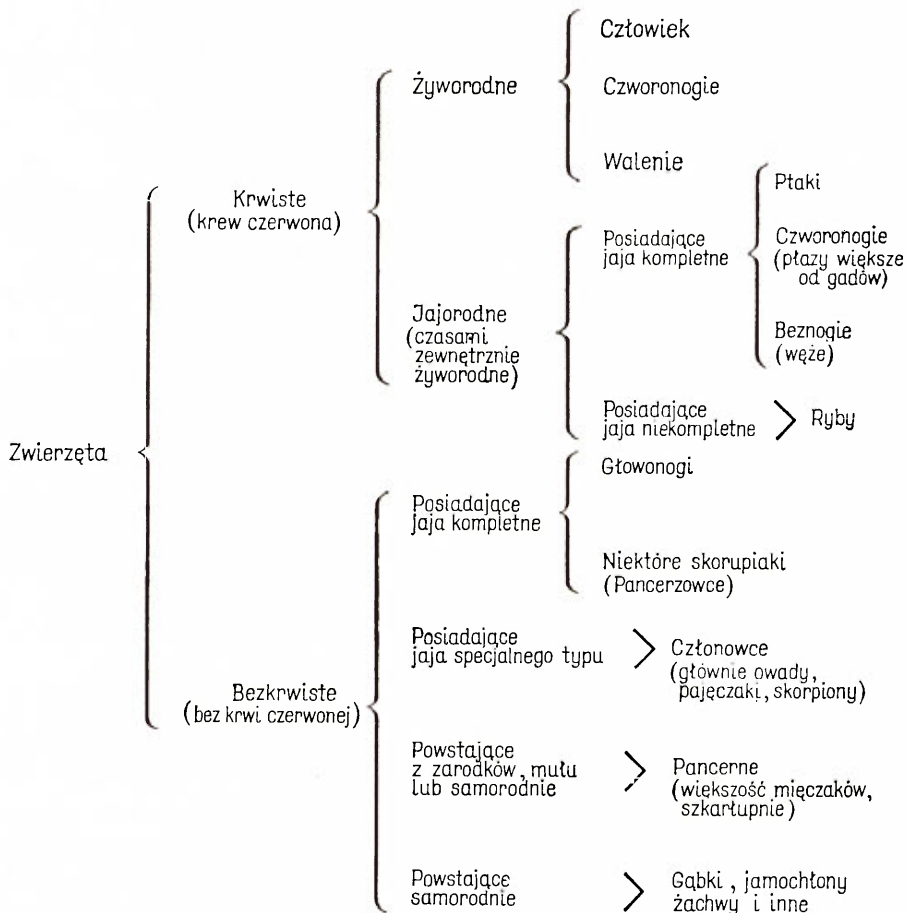
Ryc. 2. Arystoteles (384—322 p.n.e.). Brązowe popiersie z Herculaneum. Kopia oryginału, który pochodzi z IV wieku p.n.e. i prawdopodobnie był jednym z autentycznych portretów Arystotelesa.

łowaną dopiero ostatecznie w XIX w. — zasadę homologii i analogii narządów. Pisał o narządach mających podobną budowę, jak np. kończyny człowieka, konia, psa, a mogących spełniać różne funkcje. Istnieją jednak narządy o różnej budowie, a podobnej funkcji, jak ręka człowieka i kleszcze raka, czy pióra ptaka i łuski ryby. Arystoteles wiązał budowę zwierząt z warunkami życia i przytaczał liczne przykłady podziału czynności i specjalizacji. Starał się też dać fizjologiczną interpretację takich procesów, jak np. zapłodnienie, czy zjawiska psychiczne.

Stagiryta poszukiwał także ogólnych prawidłowości w rozwoju embrionalnym form. Śledził z dnia na dzień rozwój zarodka kury i opisał dość szczegółowo jego późniejsze stadia. Porównując następnie formy embrionalne kurczęcia i człowieka stwierdził, że początkowo przeważają podobieństwa, w miarę zaś rozwoju różnice między nimi stają się coraz wyraźniejsze.

Ważny element arystotelesowskich badań nad przyrodą żywą stanowiły dociekania metodologiczne. Stagiryta wprowadził do biologii szereg pojęć, jak: osobnik, specyfika życia, *ēidos* (gatunek), *genos* (rodzaj) i szereg innych. Arystoteles stworzył jednak nie tylko podwaliny wiedzy faktycznej, nie tylko zajmował się metodą i interpretacją badań przyrodniczych, ale co najważniejsze, zbudował oryginalną teorię stałości „form”, a zarazem dynamiki życia. Przez następne z górą dwa tysiące lat ta ogólna teoria świata żywego determinowała rozwój biologii.

Arystoteles dokonał wielkiego przełomu w badaniach biologicznych i stał się autorytetem na długie wieki, ale w jego ogromnym dorobku nie wszystko miało charakter oryginalny, nie w każdym przypadku był to „krok pierwszy” w brzmieniu dosłownym. Opisy budowy i przejawów



Ryc. 3. Górne piętra klasyfikacji zwierząt według Arystotelesa. (Oryg.).

Rekonstrukcja na podstawie opisu. Zawarte w dziełach Stagiryty idee klasyfikacji hierarchicznej świata żywego i konkretne przykłady stwarzają podstawy do przedstawienia jego propozycji w formie łatwo czytelnych schematów. Sam Arystoteles nie podał jednak nigdzie jakiegś formalnej klasyfikacji wyrażonej w postaci diagramu.



życia wielu zwierząt Stagiryta zaczerpnął z istniejących już źródeł. Były to nieraz formy, których ani nie badał bezpośrednio, ani nawet nigdy nie widział. Korzystał on nawet, i to nie zawsze krytycznie, z mitów i podań ludowych. Z kolei przy tworzeniu klasyfikacji biologicznej, przy interpretacji szeregu zjawisk fizjologicznych i psychologicznych, Stagiryta w poważnym stopniu opierał się na zdobyczach i materiałach hipokratyków (Hipokrates i inni badacze szkoły koickiej). Również i w teorii stałości form i dynamiki życia zbiegły się wątki wielu nurtów myślowych.

Problem genezy świata, zasady bytu, który pasjonował filozofów od czasów mitycznych, znalazł w Grecji antycznej szereg całkowicie przeciwnych sobie rozwiązań. Heraklit twierdził, że podstawową właściwością natury jest zmienność (ruch). Między przedmiotami i zjawiskami nie ma ostrych granic i jedne przechodzą w drugie. Źródłem ruchu jest walka przeciwieństw tkwiąca w samych rzeczach. Wychodząc z tej samej koncepcji przeciwieństw, Parmenides zakładał, że ich działanie jako przeciwnych, znosi się. Ruch jest więc tylko złudzeniem zmysłów, a świat jako zrównoważony, harmonijny i niezmienny w swych formach i przejawach, nie ma końca ani początku. Próba uzgodnienia tych przeciwnych tendencji była koncepcja Empedoklesa.

Niezmiennymi i wiecznymi składnikami świata są cztery elementy (rodzaje materii): ogień, woda, powietrze i ziemia oraz dwie przeciwstawne siły: filia (miłości-łączenia), neikos (nienawiści-rozdzielania). Neikos burzy stan harmonii i równowagi w przyrodzie, co prowadzi do pomieszania elementów i chaosu. Filia, łącząc podobne kombinacje elementów, przekształca chaos w stan harmonii i prowadzi do powstania żywych i martwych ciał. Łączenie jest jednak przypadkowe, w związku z tym obok form prawidłowych mogą powstawać i nieprzystosowane do życia potwory, jak na przykład zwierzęta z ludzkimi głowami, połączenia rąk z nogami itp. Przejście od równowagi do chaosu i od chaosu do równowagi jest cyklem wielokrotnie powtarzanym, dla tego też świat stały w swych elementach jest jednocześnie zmienny w swych formach i przejawach.

W okresie przedarystotelesowskim w filozofii greckiej ukształtowały się również dwa, całkowicie skrajne, poglądy na zasadę bytu i charakter rzeczy. Według Demokryta wszystko na świecie jest zbudowane z atomów i ma charakter materialny. W przeciwieństwie do tego Platon zakładał, że jedynie realnymi bytami są pozamaterialne idee, natomiast poznawane zmysłowo rzeczy są tylko ich odwzorowaniem, ich „cieniem”.

Stagiryta szczególnie wiele zawdzięczał swojemu nauczycielowi Platonowi. Między innymi wykorzystał odkryty przez Platona podział logiczny i z wprowadzonych przez niego pojęć *gēnos* i *ēidos*, uczynił ważne narzędzie poznania form żywych, skrytykował jednak i całkowicie odrzucił platońską naukę o ideach. Arystoteles w swej teorii starał



się pogodzić materializm Demokryta z idealizmem Platona, uznawał koncepcję czterech elementów, podkreślał dynamikę wielu procesów, ale jednocześnie zakładał stałość form. Stagiryta z całym naciskiem podkreślał obiektywność świata i wbrew opinii Demokryta, Platona i większości swych poprzedników, uważał doznania zmysłowe za główne i jedynie obiektywne źródło wiedzy o przyrodzie.

Dzieła Arystotelesa były więc twórczą syntezą całej nauki antycznej, syntezą ogromną, bo obejmującą obok biologii prawie wszystkie ówczesne gałęzie wiedzy: filozofię, a zwłaszcza logikę, fizykę wraz z astronomią i kosmogonią, politykę, etykę, estetykę i in. Jak słusznie jednak zauważył Farrington „Dział biologii był tym, do którego Arystoteles wniósł największy wkład naukowy. Nazwano go największym wkładem do skarbcza wiedzy, jaki kiedykolwiek stał się udziałem jednostki”<sup>1</sup>.

**Materia i forma.** U podstawy ogólnej teorii poznania i bytu (metafizyki) Arystotelesa, za pomocą której wyjaśniał on również całokształt zjawisk i procesów zachodzących w przyrodzie żywej, leżała koncepcja biernej „materii” (hylē) i aktywnie działającej, zgodnie z określonym celem, „formy” (morphē, eidos). Każda rzecz, każdy osobnik jest bytem tych dwóch nierozdzielalnych zasad (składników). W teorii Arystotelesa centralne i nadrzędne jednak miejsce zajmuje pojęcie formy. Materia jest tą zasadą, która stwarza możliwość realizacji różnych bytów (rzeczy). Natomiast forma jest pierwiastkiem aktywnym i działającym rozumowo (celowo), czyli przyczyną ich powstawania. Według Stagiryty, stawanie się rzeczy jest wynikiem działania czterech zasad: materialnej, formalnej, sprawczej i celowej. Ich działanie oddaje dobrze przykład pracy rzeźbiarza wykonującego posąg. Kamień (materiał), z którego rzeźba jest wykonywana, to bierna materia (przyczyna materialna). Na to jednak, aby z materii powstała jakaś kształtna figura, trzeba wykonać określoną pracę (przyczyna sprawcza). Nim jednak artysta przystąpi do pracy, musi mieć plan, projekt „formę” tego, co ma zamiar wykonać (przyczyna formalna). Wreszcie wysiłek i działanie twórcy jest celowo skierowany na to, by powstająca rzecz była jak najbliższa „formie” (przyczyna celowa). Przyczyny: formalna, sprawcza i celowa łączą się w jedno, gdyż pojęcie „forma” obejmuje również czynnik aktywny, działając w określonym celu. Taka koncepcja „formy” stanowiła dla Arystotelesa podstawę wyjaśniania wszelkich zjawisk biologicznych — rozmnażania się organizmów, ich wzrostu, rozwoju itp.

W przyrodzie stale pojawiają się jedne osobniki i zanikają inne. Forma jest siłą, która powoduje, że w procesie rozrodu powstaje osobnik o cechach swojego gatunku, mimo iż materia, z jakiej są zbudowani rodzice i ich dzieci, jest różna. Działanie takie skierowane celowo na

---

<sup>1</sup> S. Farrington, Nauka grecka, Warszawa 1954, s. 127.

wytworzenie osobnika o określonych właściwościach, czyli usamorzeczywienie się istoty w zjawiskach, wyraża entelechię (cel wewnętrzny, ku któremu zmierza rozwój).

Organizmy mogą powstawać nie tylko jedno z drugich, ale i samorodnie, bez udziału rodziców. Dotyczy to również takich gatunków, które naturalnie rozmnażają się przez rozród płciowy. Czasami mogą też krzyżować się z sobą, wydawać potomstwo, osobniki należące do różnych gatunków. W żadnym jednak przypadku nie może powstać nic, co by nie było wyrazem jakiejś wiecznie istniejącej formy.

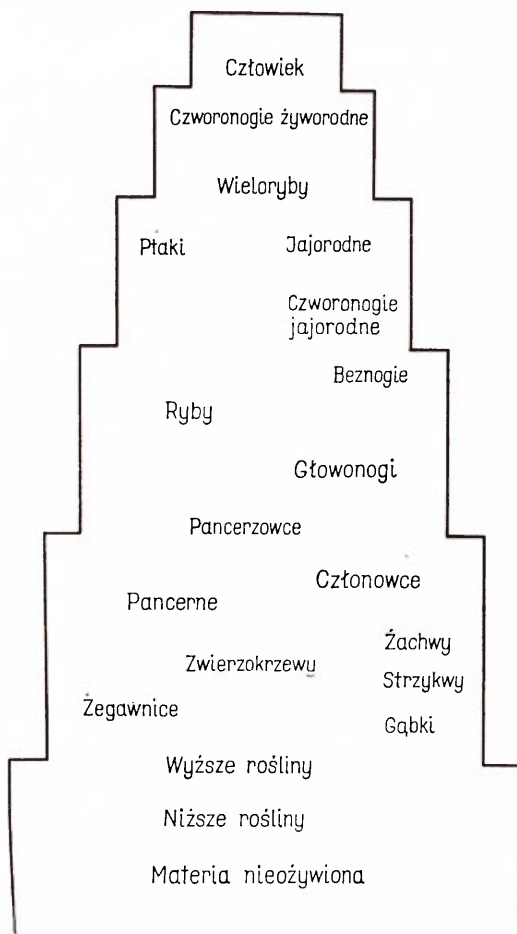
Podobnie jak wytworzenie każdej rzeczy przez człowieka wymaga pierwotności jej obrazu, tak też i w tym rozumieniu „ēidos” (gatunki) są wiecznymi obrazami ujawniania się form. Dlatego też pytanie — skąd pochodzi to, co powstaje, jest dla Arystotelesa nieistotne. Forma bowiem nie ma początku i końca, mimo że przejawia się pod postacią osobników, a więc w rzeczach pojedynczych i przemijających z pokolenia na pokolenie. Arystoteles nie widział w ogóle możliwości powstawania nowych form w przyrodzie. „Eidos” są wieczne i nowe formy nie mogą powstawać ani w myśli, ani w rzeczywistości.

Założony w teorii Arystotelesa dualizm, ściśle odgraniczający aktywną formę regulującą różnorodność bytów i warunkującą powstawanie wszystkich rzeczy od biernej materii, wymagał wyjaśnienia pierwotnego źródła ruchu. Zgodnie z logiką koncepcji, źródło to musiało leżeć poza materią i Arystoteles uważał, że był nim „nous” (duch) — czysta aktywność. Jego interwencja była potrzebna do nadania pierwszego impulsu, dalszy ruch w przyrodzie odbywa się już samoistnie.

Arystoteles w pełni dostrzegał dynamikę życia, ale interpretował ją jako ruch zachodzący w ramach wiecznie stałych form. Ruch ten przejawia się w pobieraniu pokarmów, wzroście i rozmnażaniu się. Zjawiska te składają się na istotę duszy wegetatywnej (roślinnej) i są najbardziej pierwotne, występują u wszystkich organizmów. „Dusza” w ujęciu Arystotelesa ma charakter biologiczny i jest wyrazem sposobu życia. „energią” ciał organicznych. Dusze wykazują różny stopień doskonałości, dusza zwierzęca obok właściwości podstawowych posiada funkcje doznawania wrażeń i swobodnego poruszania się. Dusza ludzka jest jeszcze bardziej bogata, gdyż ma rozum, co pozwala poznawać i rozumieć otaczający świat. Cała w ogóle przyroda jest harmonijną całością, uporządkowaną i ustopniowaną w sposób ciągły, poczynając od form nieorganicznych, poprzez rośliny, do zwierząt i człowieka (ryc. 4).

Ciągłość nie oznaczała jednak w poglądach Arystotelesa jakiegoś rzeczywistego związku genetycznego, lecz jedynie pokrewieństwo idealne odrębnych i wiecznych form. Pokrewieństwo to jest wyrazem rozumnego celowego planu przyrody, ogólnej dążności do doskonałości. Dla wyjaśnienia dynamiki, planowości, celowości życia w teorii Arystotelesa ważną rolę odgrywa pojęcie gatunku (ēidos) i rodzaju (génos).

Funkcje duszy wyrażane są w zmysłowo spostrzegalnych cechach, narządach roślin i zwierząt. Dzięki temu obserwując organizmy i stwierdzając ich podobieństwa i różnice w cechach (wyrażających funkcje duszy) można ustalić i zdefiniować „ēidos”, tzn. grupy osobników jednorodnych pod względem swych istotnych właściwości. Stworzone w takim indukcyjno-uogólniającym postępowaniu pojęcie pozwala na uchwycenie formy przedmiotów, czyli tego, co jest w nich stałe i niezmiennie. Z kolei, wskazując w definicji na najbliższy rodzaj (gēnos) i wskazując na różnicę właściwą danemu gatunkowi, umieszczamy go w ogólnym systemie hierarchicznym form.



Ryc. 4. Drabina jestestw żywych (Scala Naturae) według Arystotelesa. (Oryg.).  
 Rekonstrukcja na podstawie opisu. Arystoteles w swoich rozważaniach, równoległe do koncepcji klasyfikacji hierarchicznej o wzajem podporządkowanych i wyraźnie wyodrębnionych grupach, wysunął ideę ciągłości i doskonalenia się. Świat jest całością powiązanych ze sobą ogniw, które układają się w szereg od form najprostszych do najbardziej doskonałych. W drabinie tej nie ma ostrych granic, gdyż przejścia między poszczególnymi elementami są płynne.

Arystotelesowska koncepcja materii i formy, będąca osnową jego teorii dynamiki i struktury przyrody żywej, była teleologiczna i w konsekwencji teologiczna. Świat jest harmonijną całością i składa się z „form”, które poczynając od minerałów, przez rośliny, zwierzęta, aż do człowieka, realizują w stopniowym szeregu zasadniczy cel — osiągnięcie największej doskonałości. Stagiryta nie zakładał jednak, że formy zostały stworzone w jakimś akcie twórczym. Rola siły pozamaterialnej (nous) sprowadzała się do nadania pierwszego impulsu. Dalej proces realizacji rozumnego planu przyrody, jej dążność do doskonałości, do wytwarzania coraz bardziej doskonałych form, można przyrównać do automatycznego systemu zegarowego. Formy nadające materii różne kształty i różną „dynamikę” są wieczne lecz pojawić się mogą w zależności od zaistnienia okoliczności, a tym samym bynajmniej nie synchronicznie.

Te idee Arystotelesa zostały zaadaptowane przez Ojców Kościoła przy interpretacji obrazu pochodzenia wszechświata i organizmów, zawartego w Starym Testamencie. Grzegorz z Nisy (331—396), a szczególnie św. Augustyn, (353—430) przestrzegali przed dosłowną interpretacją biblijnego tekstu. Opis stworzenia zawarty w „Genesis” jest alegorią. Przede wszystkim nie należy przyjmować dosłownie kolejnych dni stworzenia. Były to w rzeczywistości długie okresy, a nie doby słoneczne. Bóg Stworzył niebo i Ziemię, nadając jednocześnie materii wszelkie właściwości i prawa. Św. Augustyn proces tworzenia przyrównywał często do rozwoju drzewa, wyrastającego z nasienia, zasianego przez Stwórcę.

Z tego zarodka powoli ukształtowały się konary i gałęzie. Nie wiadomo też, czy współcześnie osiągnęły one ostateczną formę. Jednocześnie w nasieniu (nie w formie materialnej, ale jako przyczyna potencjalna), zostały określone przez Boga wszystkie szczegóły i możliwości rozwoju „drzewa przyrody”. Twórca działał więc nie przez odrębne akty stworzenia, lecz jako „potentialiter atque causaliter”. Idee św. Augustyna nie były później rozwijane, ale ideologia kościelna aż do XVII wieku nie negowała ich.

Dopiero pod wpływem Reformacji zwyciężyła wśród teologów katolickich doktryna jednorazowego tworzenia. Sobór trydencki (1545—1563) uchwalił, że Pismo Święte należy w każdym wypadku interpretować dosłownie. Tym samym podane w „Genesis” kolejne dni tworzenia uznano za doby słoneczne. Jezuita Francisco Suarez (1548—1617) poświęcił tej kwestii specjalny traktat „Tractatus de opere sex dierum”. (Traktat o sześciu dniach tworzenia)”. Każda forma żywa została stworzona w odrębnym akcie przez Boga i wszelkie próby innej interpretacji „Genesis”, jak np. św. Augustyna, należy uznać za fałszywe. W sposób naturalny powstały zdaniem Suareza tylko niektóre mieszańce w rodzaju muła czy leoparda.

Idea stworzenia każdego gatunku z osobna stała się w pierwszej połowie XVIII w. kamieniem węgielnym biologicznej teorii przyrody żywej

— linneuszowskiej teorii statycznej struktury przyrody. Jak zostanie wykazane dalej, nie było to jedynie ustępstwem na rzecz doktryny teologicznej ale wydawało się zgodne z faktami i ówczasnie było płodne metodologicznie.

## 2. Teoria statycznej struktury przyrody

*W historii naturalnej nie można ukryć prawdy ani obronić błędów, sądzić nas będzie potomność.*

C. Linné

**Koncepcja statycznej struktury przyrody Linneusza jako podbudowa systemu klasyfikacyjnego.** Odrodzenie zapoczątkowało żywiołowy rozwój nauki, co w konsekwencji przyniosło już w wieku XVI i XVII szereg fundamentalnych odkryć w wielu dziedzinach. Również na polu biologii okres ten charakteryzuje się wielkimi postęпами w zakresie anatomii, fizjologii, badań mikroskopowych i in. W wieku XVI i XVII szczególnie jednak intensywny rozwój zaznaczył się w dziedzinie opisu form żywych i prób ich klasyfikacji. Poczynając od dzieł K. Gesnera (1516—1565), A. Cesalpina (1519—1603) i C. Bauhina (1560—1624), aż po twórczość J. P. Tourneforta (1656—1708) i J. Raya (1627—1705), można prześledzić stopniowy, ale zarazem nieustanny postęp w badaniach taksonomicznych.

Na początku XVIII w. systematyka nie była jednak jeszcze samodzielłą nauką we współczesnym tego słowa rozumieniu. Posiadała ona wprawdzie ogólny przedmiot badań, ale brak jej było jeszcze wspólnej metody i jednolitej terminologii, pozwalającej na wzajemne zrozumienie i porównywanie opisywanych zjawisk. Tę problematykę rozwinął dopiero Carl Linné (Linneusz) (1707—1778).

Linneusz stworzył pierwszy, obejmujący całą przyrodę uniwersalny system klasyfikacyjny, o sprecyzowanej nomenklaturze i ściśle ustalonych kategoriach taksonomicznych. Rewolucja, jakiej dokonał ten badacz miała jednak znacznie głębszy charakter. Swoje zasady klasyfikacyjne Linneusz podbudował ogólną teorią przyrody żywej, w której najpełniej w biologii nowożytnej została sformułowana idea kreacji i niezmienności gatunków.

„Tyle liczymy gatunków, ile różnych form zostało na początku stworzonych. Tyle jest gatunków, ile różnych form od początku wprowadził Bóg Nieskończony. Formy te według nadanych praw rozmnażania wytwarzały liczne, ale zawsze do siebie podobne formy. Zatem tyle jest gatunków, ile różnych form lub struktur dzisiaj spotykamy”<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> C. Linné, *Philosophia botanica*. Stockholmiae 1751. s. 100.

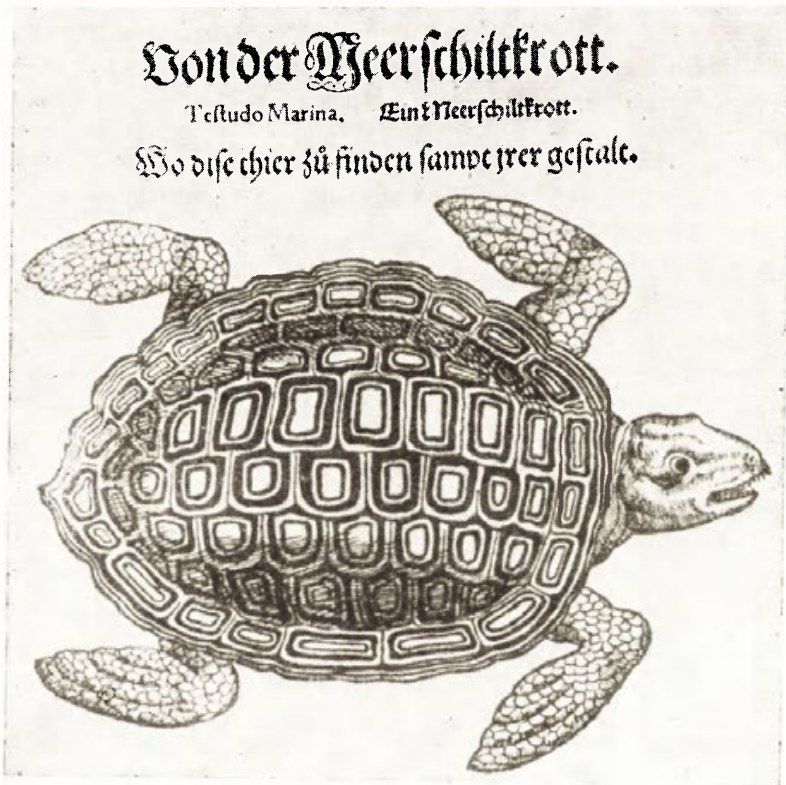


Ta zgodność poglądów Linneusza z tezami Suareza i in. ortodoksyjnych teologów nie była jednak ślepych ustępstwem na rzecz dogmatów wiary, lecz wynikała z przyjęcia pewnych określonych racji przyrodniczych. Tezy metodologiczne, zasady klasyfikacji, mianownictwo i teoria statycznej struktury przyrody żywej, są w twórczości Linneusza jak najściślej z sobą związane i wzajem się uzupełniają.

Punktem wyjścia koncepcji Linneusza były następujące założenia:

1. Istnieje adekwatny związek między „rozumem” (poznaniem) a przyrodą.

2. Badając przyrodę widzimy, że nie jest ona nagromadzeniem przypadkowych i zmiennych rzeczy, ale ma „rozumny porządek” i że istnieją w niej elementy stałe.



Ryc. 5. Żółw morski. Ilustracja z dzieła Konrada Gesnera „Thierbuch”, wydanego w roku 1563.

Twórczość Gesnera, a szczególnie jego „Historiae animalium” (1551–1558), której cztery tomy poświęcone były: I — czworonogom żyworodnym, II — czworonogom jajorodnym, III — ptakom, IV — rybom i zwierzętom wodnym, jest dobrym przykładem dla zilustrowania XVI-wiecznego poziomu badań taksonomicznych. Jedyne porządek, jaki autor proponuje i ściśle przestrzega w poszczególnych tomach, to kolejność alfabetyczna według nazw łacińskich zwierząt. Opisy poszczególnych form zawierały wszystkie dostępne Gesnerowi informacje, łącznie z nazwami w różnych językach, przysłowiami, mitologią itp. Wartość diagnostyczna tych opisów była niewielka, stąd waga ryciny.





Ryc. 6. Carl Linné. (1707 — 1778).

Tę stałość i porządek przyrody odnajduje Linneusz w tym, że:

1) Przyroda u swej podstawy ma budowę ziarnistą, tzn. składa się z niezmiennych, odrębnych i „kreowanych gatunków”.

2) Jest ona zbudowana w sposób planowy i ma naturalną strukturę hierarchiczną. Znaczy to, że każdy gatunek przynależy do określonego rodzaju, ten zaś do rzędu, rząd zaś do gromady.

3) Cała „ekonomika przyrody” jest nastawiona na utrzymanie tej planowej struktury przyrody żywej. Organizmy są przystosowane do warunków życia, gatunki są tak rozmieszczone w przestrzeni, żeby sobie nawzajem umożliwiały swoje istnienie. W związku z tym, w przyrodzie występowała i występuje określona liczba gatunków. Gatunki ani nie powstają, ani nie giną. Ich stałość jest zachowana dzięki „ciągłości rozmnażania” i izolacji płciowej, oraz niezmienności „podstawowych cech gatunkowych”. Gatunki manifestują się w przyrodzie przez rozpoznawalny zakres morfologicznych różnic.

Z tych tez teoretycznych wynikał z kolei jasno sens poznawczy poczynań klasyfikacyjnych. Zadaniem taksonomów jest wykrycie i opisanie gatunków, „ponieważ tylko na znajomości gatunków opiera się

cała zdrowa nauka w historii naturalnej, czystej czy stosowanej w medycynie, a można nawet powiedzieć, że w każdej prawdziwej ludzkiej wiedzy”<sup>1</sup>.

Drugim obok oznaczenia celem badawczym taksonoma jest uporządkowanie, tzn. umieszczenie gatunków w systemie hierarchicznym.

„Podstawa botaniki polega na podziale roślin i oznaczeniu systematycznym, rodzajowym i gatunkowym. Nazwy roślin powinny być pewne i do tego nadawane tylko niewątpliwym rodzajom. Podział jest podstawą oznaczenia”. „Nicią przewodnią botaniki jest systematyka, bez której roślinoznawstwo przedstawiałoby się jako chaos”. „System także wskazuje sam przez się na opuszczone rośliny, czego nie da się powiedzieć o wylizaniu w katalogu”<sup>2</sup>.

Porządkując (klasyfikując) przyrodę żywą odkrywamy prawidłowość i system, według którego rzeczy i zjawiska występują w naturze. W ten sposób odkrywamy „istotę przyrody”. Klasyfikacja jest więc duszą nauki.

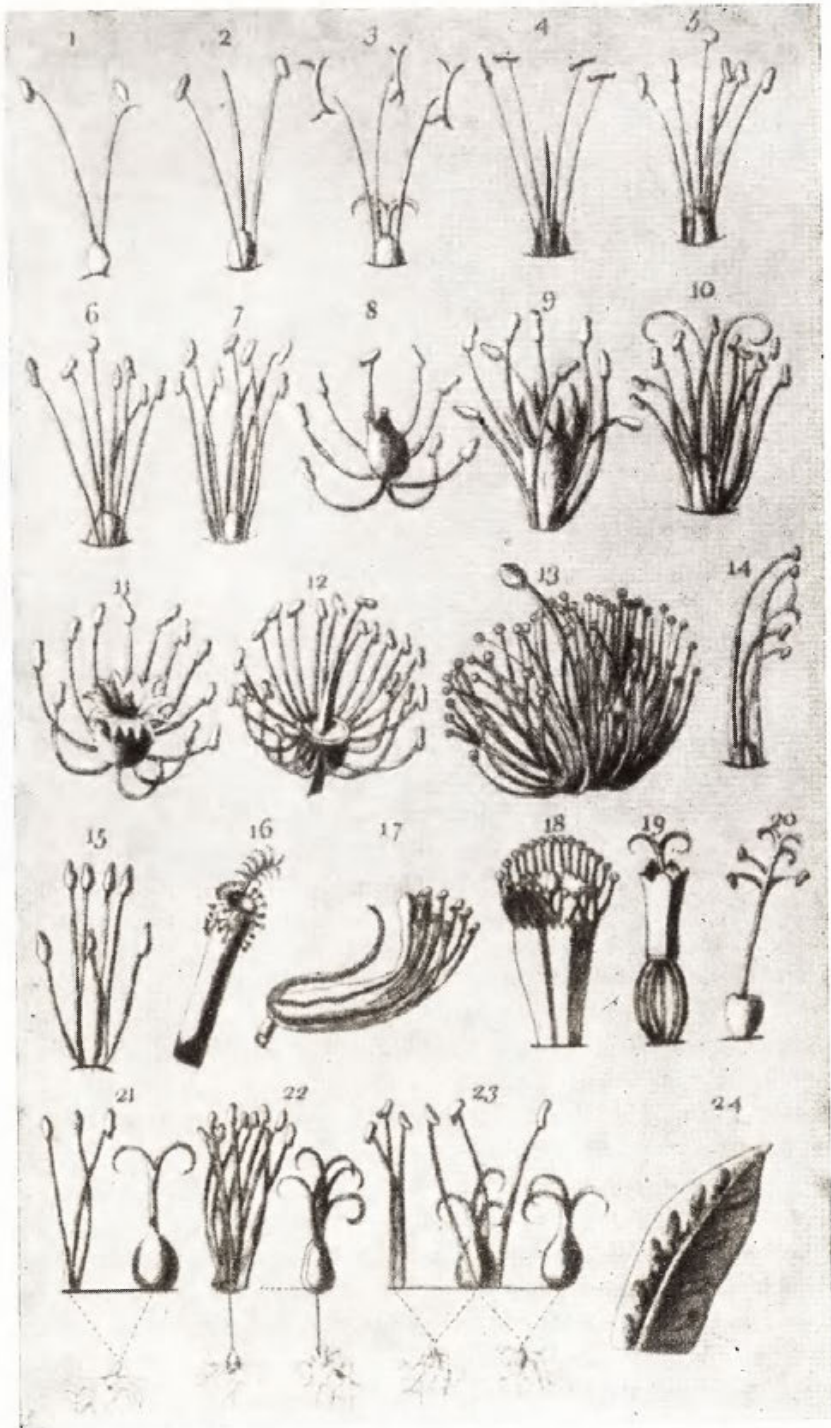
**Zasady klasyfikacji i oznaczania gatunków.** Od czasów Arystotelesa próby klasyfikacji istot żywych opierały się na wyróżnieniu dwóch kategorii, gatunku i rodzaju, przy czym zakres pojęć i ich diagnostyka nie były ściśle ustalone. Linneusz po raz pierwszy buduje swój system, wyróżniając 4 właściwe człony: gromady, rzędy, rodzaje, gatunki.

Linneusz dążył do zbudowania systemu, w którym wyróżnione taksony odpowiadałyby rzeczom przyrody. Założenie to nie dało się jednak pogodzić z drugą pryncypialną zasadą, której Linneusz hołdował, a mianowicie: przejrzystością systemu i jego praktyczną użytecznością przy oznaczaniu. Z tych też względów podział na gromady i rzędy opierał się na szeregu sztucznie dobranych cech. Linneusz za podstawę podziału roślin przyjął budowę organów rozrodczych, ale główną uwagę zwrócił na liczbę, ugrupowanie i rozmieszczenie pręcików w kwiatach (ryc. 7). Ponieważ Linneusz dokonał wyróżnienia wyższych kategorii systematycznych tylko na podstawie grupy wybranych cech, jego system nazwano sztucznym. Linneusz zdając sobie sprawę z częściowo umownego wyróżnienia przez siebie klas i rzędów, przewidywał powstanie systemu w pełni „naturalnego” w miarę rozwoju nauki.

Ponieważ przyrodnicy są uczniami i dopiero odkrywają system przyrody — twierdził on — w poczynaniach klasyfikacyjnych najpierw należy ustalić to co „szczegółowe”, a więc gatunki i rodzaje, a dopiero później to co „ogólne”, wyższe kategorie taksonomiczne. Z tych względów wyższe kategorie mogą mieć charakter sztuczny tak długo jak wszystkie gatunki nie zostaną poznane, „nie zostanie wypełniona mapa gatunkowa”.

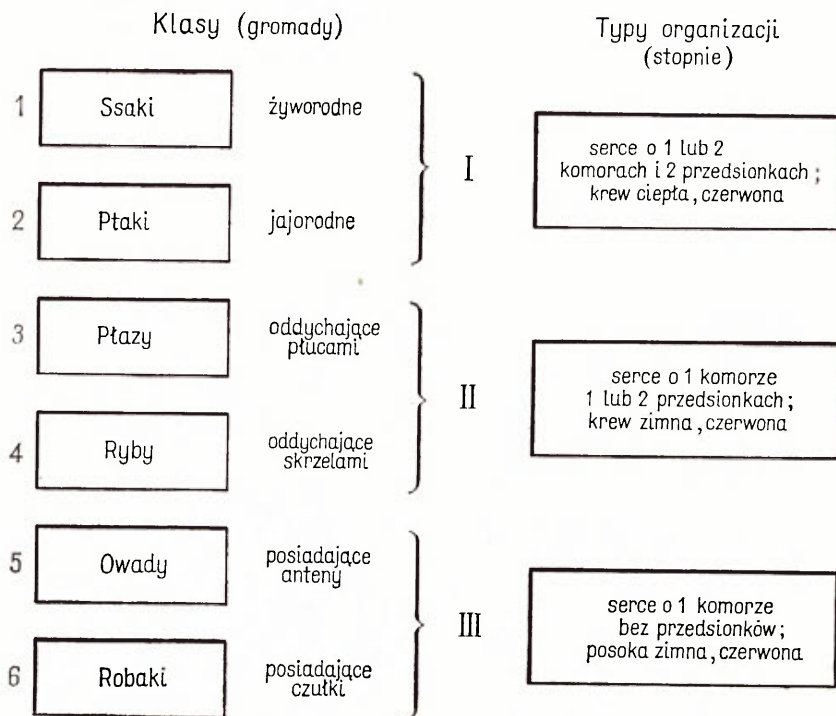
<sup>1</sup> C. Linné. *Philosophia botanica*. Stockholmiae 1751. par. 256.

<sup>2</sup> C. Linné. *Philosophia botanica*. Stockholmiae 1751. s. 99.



Ryc. 7. Charakterystyczne cechy, według których Linneusz podzielił świat roślin na 24 gromady (klasy). (Według Linneusza).

Przy oznaczaniu gatunków szczególnie nowatorskie i ważne były poglądy Linneusza na charakter, sposób przejawiania się zmienności międzygatunkowej i wewnątrzgatunkowej. Zmienność w obrębie gatunku powinna mieć charakter płynny, podczas gdy między gatunkami musi



Ryc. 8. Linneuszowski podział królestwa zwierząt na klasy (gromady). (Oryg.).  
Rekonstrukcja w formie diagramu.

istnieć hiatus (przerwa) czyli gatunki oznaczamy w systematyce na podstawie stwierdzenia rozstępu cech istotnych. Linneusz jednocześnie zakładał, że gatunki najczęściej składają się z odmian. „Tyle jest odmian, ile różnych roślin wyrosło z nasion tego samego gatunku. Odmianą jest roślina zmieniona z przypadkowej (accidentalia) przyczyny: klimatu, gleby, temperatury, wiatrów itd. Zanika przeto ze zmianą gleby”<sup>1</sup>.

Takie rozróżnienie między gatunkiem a odmianą było charakterystyczne dla statycznej koncepcji gatunku, jaką stworzył Linneusz. Gatunki są wyrazem prawidłowości i konieczności przyrodniczej, są stałe i niezmiennie, natomiast odmiany są wytworami przypadkowymi, są nietrwałe i ich zmienność nie może nigdy przekroczyć ram gatunku.

Z założenia, że zmienność w obrębie gatunku jest nieistotna (jako niestała), wynikały ważne wnioski praktyczne. Wykrywać gatunki

<sup>1</sup> C. Linné. *Philosophia botanica*. Stockholmiaae 1751. s. 100.



można badając ich pojedynczych przedstawicieli, tzn. osobniki, i porównując ważne, tzn. stałe, niezmiennie ich cechy morfologiczne. Według statycznego pojęcia gatunku i metody morfologicznej tylko więc gatunek (praktycznie jego wzorzec) miał być „typowy”, to co się odróżnia od takiego typowego okazu, uważać należy za „varietas”.

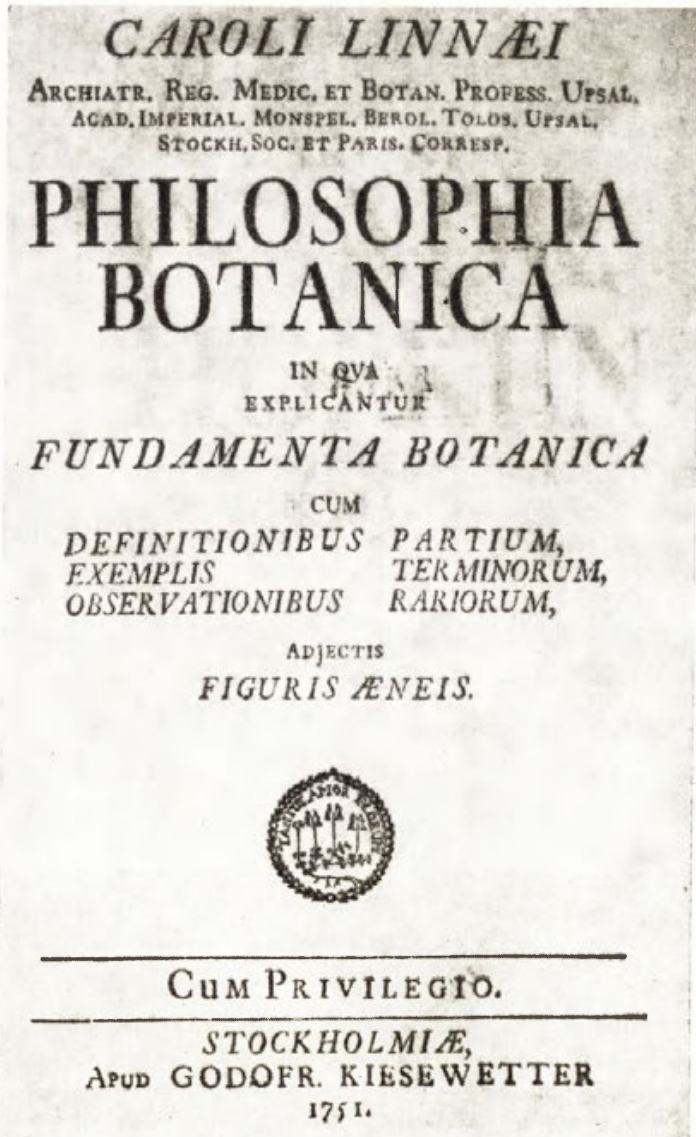
System poglądów Linneusza dotyczących zarówno zasad klasyfikacji, jak i struktury przyrody nie powstał od razu, lecz był wynikiem szeregu lat pracy. Pierwsze wydanie podstawowego dzieła Linneusza pt. „Systema Naturae” z roku 1735, miało 11 stron i zawierało, przy podziale na królestwo minerałów, roślin i zwierząt, pierwszy schemat klasyfikacji hierarchicznej. Następnie dzieło to było modyfikowane i uzupełniane przez szereg lat; 12 wydanie (1766—1768) liczyło 2500 stron. System binominalny wprowadził na szeroką skalę dopiero Linneusz w roku 1753 w „Species plantarum”. Z podanych tam ponad 6000 gatunków większość zachowała swe nazwy po dzień dzisiejszy. Natomiast wzorcowym dla nomenklatury zoologicznej jest 10 wydanie „Systema Naturae” (1758), gdyż tam dopiero binominalna nomenklatura została zastosowana przy opisie wszystkich znanych Lineuszowi zwierząt (4300 gatunków).

Swoje poglądy teoretyczne zestawił on po raz pierwszy w formie 365 aforyzmów w „Fundamenta botanica” (1736). Następnie rozwinął w „Critica botanica” (1737). Dopiero jednak w roku 1751 ukazuje się „Philosophia botanica”, która zawiera pełny wykład teoretycznych założeń Linneusza. Ostatnie zdanie tego dzieła brzmiało „In scientis naturali principia veritatis observationibus confirmari debent”. W naukach przyrodniczych zobowiązaniem się jest dowieść prawdy (słuszności twierdzeń) na podstawie obserwacji.

Nie był to zwrot retoryczny, lecz zasada, której Linneusz z całą bezwzględnością przestrzegał.

**Poglądy Linneusza w późniejszym okresie życia.** Linneusz w swej klasycznej koncepcji zakładał, że gatunki oznaczone w taksonomii na podstawie cech morfologicznych są podstawowymi, kreowanymi i niezmiennymi jednostkami przyrody. Teza ta nie przewidywała żadnych wyjątków. Jeśli bowiem okazałoby się, że jakieś gatunki mogły powstać w sposób naturalny nie byłoby dowodów na to, że inne gatunki zostały kreowane. Linneusz zdawał sobie z tego sprawę i kiedy stwierdził, że kilka form uznanych przez niego za niewątpliwe gatunki jest mieszańcami powstałymi w wyniku hybrydyzacji, odszedł od swej klasycznej koncepcji.

Już w rozprawie o Pelorii (1744) Linneusz analizując tę roślinę wnioskował, że posiada ona wszelkie cechy mieszańca i że przypuszczalnie powstała z Linarii. Faktu tego jednak jeszcze nie uogólnia. W siedem lat później w „Philosophia botanica” (1751), mimo pozornie kon-



Ryc. 9. Karta tytułowa „Philosophia botanica”.

sekwentego stanowiska (gatunki zostały powołane do życia odrębnymi aktami twórczymi), wyraża w jednym zdaniu pewne wątpliwości, czy czasem nowe formy nie mogą powstawać w świecie roślinnym.

W „Disquisition de sexu plantarum” (1760) Linneusz zmienia swe dotychczasowe poglądy. W pracy tej przytacza przykład czterech mieszańców, z których jeden *Tragopogon hybridum*, został przez niego otrzymany eksperymentalnie w wyniku skrzyżowania *T. pratense* i *T. porrifolium*.



„Nie należy wątpić, że są to nowe gatunki, które powstały przez krzyżowanie... Wszystko to więc kładzie dla znawców przyrody nowy fundament, na którym wiele można by zbudować, wydaje się bowiem, że z tego wynika, iż liczne gatunki tego samego rodzaju były na początku tylko jedną rośliną i że te liczne gatunki powstały na drodze krzyżowania się”<sup>1</sup>.

W późniejszym okresie Linneusz rozszerza jeszcze bardziej związek genetyczny między gatunkami i mówi: „Stwórca całego świata na samym początku jedną tylko roślinę stworzył z każdego naturalnego rzędu, następnie, sztukę sobie samemu zarezerwowaną nakazał, aby te różne „gatunki” krzyżowały się, aż powstanie tyle rodzajów, ile dzisiaj wyróżniamy”. „... te rośliny rodzajowe mieszała Natura, z czego powstało tyle gatunków jednego rodzaju, ile ich mamy dzisiaj”. „... gatunki te mieszał przypadek, z czego wynikło tyle odmian, ile ich normalnie występuje”. „... Ta hipoteza niech zachęci każdego botanika, aby usiłował wytworzyć nowe gatunki”.

Te późniejsze, niekonsekwentne poglądy Linneusza nie wzbudziły większego zainteresowania, aczkolwiek sama idea — że kreowane były nie same gatunki, lecz „przedstawiciele” wyższych kategorii taksonomicznych — miała, szczególnie w pierwszej połowie XIX w., swoich zwolenników. Linneusz już w latach sześćdziesiątych XVIII w. porzucił swą pierwotną tezę — „Tyle jest gatunków, ile różnych form od początku wprowadził Byt nieskończony”. Twierdzenie to jednak, mimo różnych późniejszych prób rewizji, a nawet mimo sformułowania przez Lamarcka teorii ewolucji, było kanonem w naukach biologicznych przez następnych sto lat.

### 3. Teoria ewolucji J. B. Lamarcka

*„Lepiej, by raz dostrzeżona prawda długo walczyła nie zyskując uznania, na które zasługuje, niż żeby to wszystko, co tworzy bujna fantazja ludzka, miało być łatwo przyjmowane”.*

J. B. Lamarck

**Doktryna ciągłości i doskonalenia się i jej wpływ na rozwój badań biologicznych.** W roku 1809 Jean Baptiste Lamarck (1744—1829), wybitny taksonom i teoretyk w różnych dziedzinach (chemia, geofizyka), profesor zoologii bezkręgowców w Musée d’Histoire Naturelle w Paryżu, ogłosił dwutomowe dzieło pt. „Philosophie zoologique” (wyd. polskie 1960 — „Filozofia zoologii”). Książka ta zawierała pierwszą w historii nauki teorię ewolucji świata organicznego.

<sup>1</sup> C. Linneaus. Disquisitio de sexu plantarum. Petropoli 1760, s. 30.



Ryc. 10. Drabina jestestw żywych Bonneta. Wycinek od „roślin” do człowieka. (Według Bonneta).

Poglądy Lamarcka w wielu punktach stanowiły przewrót w stosunku do wszystkich dotychczasowych teorii przyrody, mimo to miały one wyraźne inspiratorskie źródła, które podobnie jak koncepcje Linneusza dają się wywieść aż od Arystotelesa.

Precyzując bliżej, poglądy Lamarcka były w poważnym stopniu kontynuacją i twórczym rozwinięciem szeregu XVIII-wiecznych nurtów, które stanowiły opozycję wobec teorii i metod badawczych Linneusza, a mianowicie:

1. Rozwojowej w sensie idealnym koncepcji przyrody. Jej zwolennicy G. W. Leibniz, Ch. Bonnet, J. B. Robinet i in. przeczyli ziarnistej (nieciągłej), a wypowiadali się za ciągłą strukturą przyrody — za istnieniem przejść między formami.

2. Kierunku negującego wartość poznawczą metod Linneusza, jak i samej klasyfikacji jako głównej drogi poznania przyrody. Czołowym wyrazicielem tej tendencji był G. Buffon.

3. Naturalnej metody w taksonomii, której rzecznicy nie negując istnienia odrębnych i stałych gatunków celem uchwycenia naturalnych pokrewieństw (w sensie idealnym) między formami proponowali inne niż Linneusz zasady ustalania wyższych kategorii taksonomicznych. Założycielami tego kierunku byli B. de Jussieu i A. L. de Jussieu, a Lamarck jako taksonom był czołowym jego przedstawicielem na wiele lat wcześniej, niż po raz pierwszy zaczął głosić (1800) poglądy ewolucyjne.

Prażródłem wszystkich tych nurtów była arystotelesowska idea „Scala Naturae”, czyli idea szeregu form (drabiny) o stopniowo wzrastającej doskonałości, będąca odzwierciedleniem doktryny: ciągłości i doskonalenia się. Do

ogromnego spopularyzowania tych idei w wieku XVIII przyczynił się Gottfried Wilhelm Leibniz (1646—1716), który obu tym doktrynom nadał nową treść w swej preformistycznej teorii „rozwojowej” opartej na koncepcji monad.

Według Leibniza bezpośrednim potwierdzeniem słuszności idei ciągłości jest obraz przyrody. „Ludzie połączeni są ze zwierzętami, zwierzęta z roślinami, te zaś ostatnie z minerałami... Prawo ciągłości zakłada, że wszystkie naturalne jestestwa stanowią jeden łańcuch, w którym poszczególne ich klasy, podobnie do ogniw, są tak jedne z drugimi złączone, że jest niemożliwością ustalenie punktu, gdzie się jedna (klasa) zaczyna, a druga kończy. Stąd też wszystkie gatunki, które się znajdują w miejscach zgięcia i połączenia poszczególnych ogniw, są dwuznaczne (wątpliwej wartości), gdyż mają takie właściwości, które się jednakowo nakładają na dwa sąsiadujące gatunki. Tak więc istnienie zwierzoroślin i roślinozwierząt, nie zawiera nie tylko nic monstrualnego, lecz wynika wielokrotnie z porządku natury, który taki jest dany”<sup>1</sup>.

W XVIII w. szczególnie w pracach Charlesa Bonneta<sup>2</sup> (1720—1793) i Jeana Baptiste Robineta<sup>3</sup> (1735—1820), zasady ciągłości i doskonalenia uległy dalszemu sprecyzowaniu i uściśleniu. Między innymi Bonnet skonstruował „drabinę”, „Scala Naturae” jako odzwierciedlenie rzeczywistego i naturalnego szeregu stopniowej komplikacji form w przyrodzie. U podstawy tej drabiny znajdowała się drobna materia (atom), powietrze, woda, czysta ziemia, a następnie różne metale, sole i minerały, które z kolei przechodziły w korale, te w trufle. Następnie szły „grzyby”, „rośliny” oraz „zwierzęta”, ustawione według stopnia komplikacji. Człowiek nie zamykał jednak tej drabiny, poprzedzały go co prawda czworonogi, małpy i orangutan, ale nad nim znajdowały się bezcielesne duchy, również ustawione według stopnia doskonałości.

Bonnet, wychodząc z tezy pełnej ciągłości w przyrodzie, negował jednocześnie obiektywny charakter wszelkich odgraniczeń i podziałów w systematyce. Podobnie Robinet uważał, że kategorie taksonomiczne mają wartość relatywną. Wyróżnianie w przyrodzie gatunków, twierdził on, wynika z niezdolności ludzkiej do rozpoznawania bardzo małych różnic, poprzez które to poszczególne człony państwa organizmów przechodzą jedne w drugie. W przyrodzie nie ma jednak gatunków,

---

<sup>1</sup> „Cytowane według Em. Radl. „Geschichte der biologischen Theorien” in der Neuzeit T. I. Leipzig und Berlin. 1913, s. 224.

<sup>2</sup> Ch. Bonnet, „Traité d’Insectologie”... 1745. „Contemplation de la nature”, 1764.

<sup>3</sup> J. B. R. — Robinet „De la nature” 1761—1763 oraz „Considérations philosophiques de la gradation naturelle des formes...” 1767.

lecz istnieją jedynie osobniki kontynuujące się w nieprzerwanych szeregach. Robinet (w odróżnieniu od Bonnet'a) idei ciągłości doskonalenia nadawał interpretację mechaniczyczno-materialistyczną. Minerale, rośliny i zwierzęta powstawały stopniowo i bez bezpośredniego udziału siły wyższej. Formy — poczynając od ciał nieorganicznych (którym Robinet również przypisywał cechy życia), tworzą stopniowo wzrastający szereg o coraz większej doskonałości, nie wywodzą się jednak jedno z drugich, lecz pochodzą z wiecznie istniejących „zarodków”.

Widzimy więc, że rozwojowa koncepcja przyrody żywej, niezależnie od interpretacji, nie miała wiele wspólnego z ideą ewolucji. Była to w istocie koncepcja odwiecznej struktury przyrody, z tym, że przez Leibniza i Robineta ujmowanej potencjalnie.

**XVIII-wieczne poszukiwania nad naturalnymi związkami w świecie istot żywych.** Pod przemożnym wpływem doktryny ciągłości i doskonalenia kształtowały się również poglądy jednego z najwybitniejszych przyrodników XVIII w. George'a Louisa Buffona (1707—1788). Był on autorem 44-tomowego dzieła, ukazującego się w ciągu 55 lat (1749—1804) pod łącznym tytułem „Histoire naturelle” (Historia naturalna), a stanowiącego prawie kompletną encyklopedię ówczesnej wiedzy przyrodniczej.

W tym ogromnym wydawnictwie, szczególnie w dalszych jego tomach, pojawiały się elementy idei ewolucji, aczkolwiek wyrażone niejasno i niekonsekwentnie. Poglądy Buffona w wielu zresztą kwestiach ulegały zmianom, ale był on konsekwentny w zwalczaniu metod i negowaniu wartości poznawczych klasyfikacji. Już w I tomie „Histoire naturelle” wiele miejsca zajmowało uzasadnienie poglądu, że świat zwierząt stanowi jeden nieprzerwany łańcuch prowadzący od „Zoophyta”, a kończący się na małpach i człowieku. W związku z tym każda próba wyróżniania grup ostro odgraniczonych od innych prowadzi jedynie do pogwałcenia przyrody.

W latach pięćdziesiątych poglądy Buffona ulegają sprecyzowaniu i deklaruje się on jako zdecydowany przeciwnik metod Linneusza, które uważa za sztuczne i skostniałe. Definicje choćby były najściślejsze — nigdy nie wystarczą do poznania przyrody. Bez plastycznego opisu nie jest możliwa prawdziwa wiedza. Buffon nie oszczędzał i linneuszowskiej binarnej nomenklatury pisząc, że naturalniej i prawdziwiej byłoby nazywać osła osłem, a kota kotem, zamiast usiłować — nie wiedząc dlaczego — aby osioł był koniem (*Equus asinus*), a kot rysiem (*Felis catus*). Zaliczenie osła do rodzaju (rodziny) konie, a małpy do rodziny człowieka można by jedynie usprawiedliwić, gdyby osioł okazał się wyrodzonym koniem, a małpa wyrodzonym człowiekiem. „Jeśli byłoby prawdą, że osioł jest zdegenerowanym koniem, nie byłoby już granic Przyrody



HISTOIRE  
NATURELLE,  
GENERALE ET PARTICULIERE,  
AVEC LA DESCRIPTION  
DU CABINET DU ROI.

*Tome Quatrième.*



A PARIS,  
DE L'IMPRIMERIE ROYALE.  
M DCCCLIII.

Ryc. 11. Karta tytułowa IV tomu pierwszego wydania „Histoire naturelle”.

i nie mylono by się przypuszczając, że z czasem potrafiła ona z jednego jestestwa wyprowadzić wszystkie pozostałe jestestwa organiczne”<sup>1</sup>.

Po takich sformułowaniach Buffon natychmiast zastrzega się i wygłasza tezę o stworzeniu i stałości gatunków, dodatkowo ją uzasadniając brakiem w współczesnej faunie form przejściowych. „A więc jak-

<sup>1</sup> G. Buffon, „Histoire naturelle”. T. IV. Paris, 1753, s. 382.

kolwiek nie można dowieść, że wytwarzanie gatunków drogą degeneracji jest w przyrodzie rzeczą niemożliwą, to ilość prawdopodobieństw sprzeciwiających się temu jest tak ogromna, że nawet z punktu widzenia filozoficznego należy w to wątpić. Jeśli bowiem jakiś gatunek został wytworzony z innego w wyniku degeneracji, jeśli gatunek osła powstał z gatunku konia, mogło to odbyć się jedynie stopniowo i poprzez formy przejściowe... Dlaczegoż więc dziś nie mielibyśmy oglądać przedstawicieli tych gatunków pośrednich? Dlaczego pozostały z nich tylko dwa gatunki krańcowe?"<sup>1</sup>.

Z tych wszystkich rozważań Buffon wysuwa jeden ogólny wniosek. Systemy klasyfikacyjne, kategorie taksonomiczne są tworem człowieka, którym nie odpowiada nic konkretnego. W przyrodzie natomiast występują jedynie osobniki i wiecznie trwałe i niezmiennie pokolenia osobników, czyli gatunki.

„Osobnik dowolnego gatunku jest niczym we Wszechświecie; sto, tysiąc osobników jest również niczym. Tylko gatunki stanowią jestestwa Przyrody, jestestwa wieczne, tak dawne i tak stałe, jak ona sama. Aby lepiej rzecz osądzić, nie będziemy już więcej uważać ich za zbiór lub szereg podobnych osobników, lecz za całość niezależną od ilości, niezależną od czasu, całość zawsze żywą i zawsze jednakową, którą uznano za jedność pośród dzieł stworzonych i która przez to stanowi wyłącznie jednostkę w Przyrodzie”<sup>2</sup>. Tak więc, zdaniem Buffona, nie wspólność cech grupy organizmów jest charakterystycznym atrybutem dla gatunków (wówczas „słowo gatunek jest jedynie wyrażeniem abstrakcyjnym i ogólnym”), ale zdolność do trwania form niezmiennych w czasie, mimo przemijania osobników.

Buffon starał się też dać fizjologicznie uzasadnioną interpretację stałości gatunków. Gatunki, tzn. konkretne urzeczywistnienia istnień organicznych są stałe, albowiem określane są od wewnątrz przez „moule interieure”. Miały to być drobne niezmiennie „częstki” przekazywane w procesach rozmnażania, a kierujące procesami wzrostu i rozwoju osobniczego.

„Ponieważ każdy gatunek tak roślinny, jak i zwierzęcy został stworzony, pierwsze osobniki posłużyły za wzór dla wszystkich ich potomków. Ciało każdego zwierzęcia lub każdej rośliny jest modelem (un moule), do którego upodabniają się molekuly organiczne wszystkich zwierząt i roślin zniszczonych przez śmierć i strawionych przez czas”<sup>3</sup>.

Buffon krytykując systematykę, szczególnie wiele uwagi poświęcił anatomii i to głównie anatomii porównawczej kręgowców. Na jej podstawie zaczął szeroko propagować ideę jedności planu budowy. Różnice

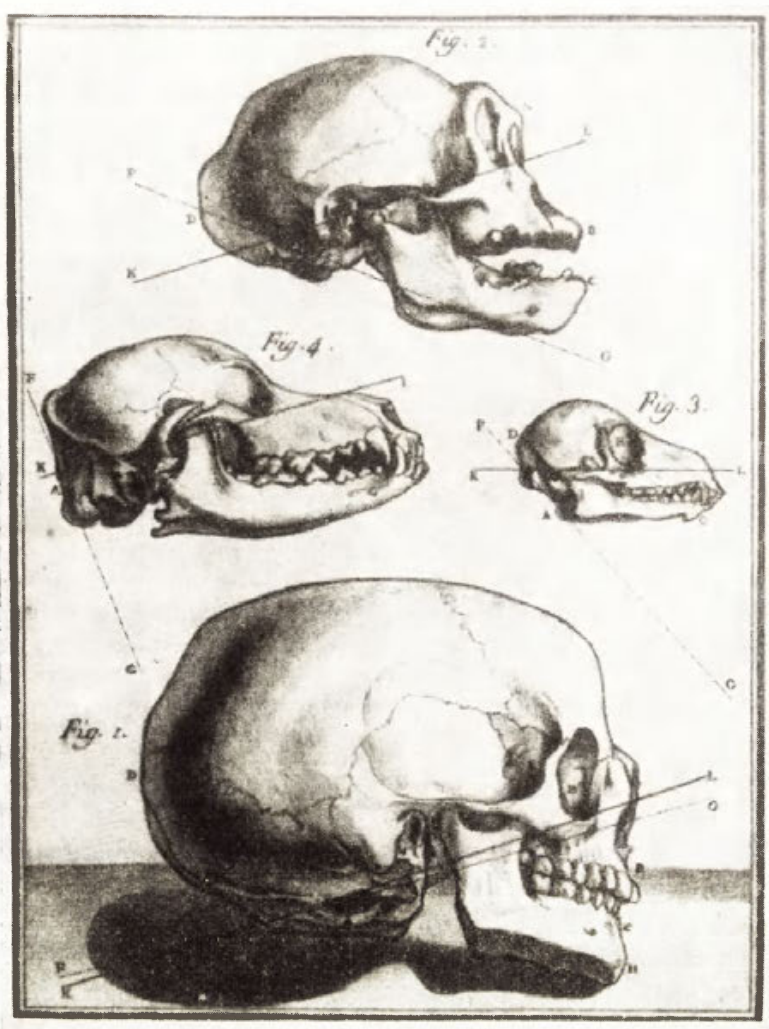
---

<sup>1</sup> Buffon. „Histoire naturelle”. T. IV. Paris, 1753, s. 390.

<sup>2</sup> G. Buffon. „Histoire naturelle”. T. XIII. Paris, 1765, s. 111.

<sup>3</sup> G. Buffon. „Histoire naturelle”. T. XIII. Paris, 1765, s. 7.





Ryc. 12. Przykład badań porównawczych Louisa Daubentona. (Według Daubentona). Położenie otworów potylicznych u człowieka (Fig. 1.), orangutana (Fig. 2.), lemura (Fig. 3.) i psa (Fig. 4.). Źródłem śmiałych wniosków Buffona na temat pokrewieństw były przede wszystkim badania anatomoporównawcze prowadzone na ssakach. Buffon opierał się tu w głównej mierze na pionierskich pracach swego współpracownika i przyjaciela J. L. M. Daubentona (1716–1799), współautora pierwszego wydania „Histoire naturelle”.

w budowie kręgowców, przy jednoczesnym ich podobieństwie, Buffon początkowo interpretował jako wyraz inwencji Stwórcy. W późniejszym okresie zaczął się zastanawiać, czy jedność planu budowy nie wskazuje na wspólne pochodzenie niektórych form. Już w IX tomie „Histoire naturelle” znajduje się wzmianka, że zwierzęta współczesne mogły powstać na skutek powolnych i stopniowych przekształceń „nie powinno to nas jednak powstrzymywać od umieszczania ich obecnie w systemie

jako różne gatunki, albowiem różnica między nimi nie jest wcale przez to mniejsza, czy spowodowana została przez czas, klimat i glebę, czy też przez akt stworzenia”<sup>1</sup>.

W dziełach Buffona pojawiły się również i bliżej sprecyzowane myśli filogenetyczne, jak np. twierdzenie, że wszystkie czworonogie pochodzą od 38 pierwotnie stworzonych form. Buffon rozważał też możliwość pokrewieństwa między współcześnie występującymi zwierzętami a znanymi na podstawie skamieniałości.

Już od XVII w., szczególnie po opublikowaniu pracy Nielsa Stenssena (Steno)<sup>2</sup>, coraz większe uznanie zaczął zdobywać sprzeczny z tezami Arystotelesa pogląd o organicznym pochodzeniu skamieniałości. Na tym tle pojawiły się liczne spekulacje. Najczęściej — co było zgodne z opinią teologów — zakładano, że odnajdowane szczątki zwierząt są śladami popopu. Niektórzy jednak badacze, jak np. Leibniz, Robinet, twierdzili, że w przeszłości Ziemię zaludniały inne organizmy niż żyjące współcześnie. W twierdzeniach tych nie tkwił jednak żaden aspekt filogenetyczny, jedne formy miały zastępować inne, lecz nie wywodzić się w sensie rzeczywistego pokrewieństwa. Buffon, czyniąc więc sugestie do genetycznego związku między współczesnymi organizmami a kopalnymi, wprowadził po raz pierwszy ewolucyjne aspekty do tej dyskusji. Śmiałe, ale niekonsekwentne i nie ujęte w system teoretyczny myśli Buffona nie dokonały jakiegos zasadniczego przewrotu w ówczesnej nauce, ale ich wpływ na rozwój szeregu dziedzin biologicznych był pozytywny. Szczególnie płodna okazała się idea badań porównawczych i ujmowanie organizmu jako całości. Natomiast krytyka Buffona, skierowana przeciw metodzie Linneusza jak i samej klasyfikacji, nie miała żadnego hamującego wpływu na szybki rozwój taksonomii. W drugiej połowie XVIII w. nie tylko szybko wzrosła liczba poznanych i opisanych gatunków, ale zaznaczył się zasadniczy postęp w ustaleniu wyższych kategorii klasyfikacyjnych. W poważnym stopniu wiązało się to z powstaniem tzw. metody naturalnej i systemów naturalnych, na co stymulujący wpływ miała również idea ciągłości i doskonalenia.

Pierwszy „system naturalny” świata roślin został opublikowany w roku 1789 we Francji i jego autorami byli Bernard de Jussieu (wówczas już nieżyjący) i jego bratanek Antoine Laurent de Jussieu. Na miejsce 24 klas, ustalonych przez Linneusza głównie w oparciu o liczbę, ugrupowanie i rozmieszczenie pręcików w kwiatach, nowy system wprowadzał 15 klas, wyróżnianych częściowo na podstawie liczby i układu płatków w kwiatach i częściowo na położeniu pręcików w stosunku do słupka.

W swych najwyższych piętrach system ten nie był bardziej „natu-

---

<sup>1</sup> G. Buffon. „Histoire naturelle”. T. IX. Paris, 1761, s. 127.

<sup>2</sup> N. Steno. De solido intra solidum contento. 1669.

ralny” niż system Linneusza, a jednak stanowił on niewątpliwie poważny postęp. Postęp ten polegał na nowym sposobie grupowania gatunków w rodzaje i rzędy oraz na wprowadzeniu nowych idei do taksonomii. Klasyfikacja Linneusza oparta była na wybranych zewnętrznych cechach roślin. Według A. L. de Jussieu, aby prawidłowo ustalić kategorie taksonomiczne, należy poznać całokształt morfologii porównywanych gatunków. Naturalne kategorie taksonomiczne określa się nie na podstawie pojedynczych cech, lecz na całych ich zespołach i wzajemnej ich relacji, przy tym poważne znaczenie ma tu wewnętrzna budowa organizmów. Zdaniem A. L. de Jussieu, systemy sztuczne, jak linneuszowski, mają jedynie wartość diagnostyczną, podczas gdy systemy naturalne, tworzone według całokształtu istotnych cech, pozwalają wnikać w organizację roślin, odtworzyć rzeczywiste stopnie doskonalenia się przyrody.

Gatunki — jako kreowane i rieżmienne — są wyraźnie odgraniczonymi naturalnymi jednostkami systemu. Badając rzeczywiste związki między gatunkami, wykrywamy ich „pokrewne” grupy, które układają się w ciągle szeregi, tak że przejście między nimi, jeśli znamy wszystkie gatunki, mają charakter stopniowy (nieostry).

Metoda naturalna znalazła uznanie głównie we Francji i została rozwinięta przez A. P. de Candolle’a przy klasyfikacji roślin oraz przez J. B. Lamarcka i G. Cuviera przy klasyfikacji zwierząt.

Zwolennicy systemów naturalnych, krytykując klasyfikację Linneusza i proponując inny sposób określania wyższych kategorii taksonomicznych, byli jednocześnie nieugiętymi rzecznikami niezmiennej statycznej struktury przyrody. Jedynie Lamarck dostrzegł tkwiące w tej tendencji sprzeczności i podjął wielką próbę wytłumaczenia „ciągłości i porządku form żywych” jako przejawu rzeczywistego procesu rozwoju.

### **Układ ogólny gromad jako odzwierciedlenie porządku przyrody.**

Teorię ewolucji Lamarcka należy uznać za scalenie i twórcze ukoronowanie dwóch dotychczas niezależnych nurtów badawczych. Z jednej strony — koncepcji teoretycznych, starających się dać rozwojową w sensie idealnym interpretację świata organicznego, z drugiej — badań taksonomicznych, rozumianych jako główne źródło wiedzy o strukturze i istocie przyrody żywej. Tak też rozumiał charakter i znaczenie swojej teorii i sam Lamarck. „Od dawna już myślano, że w układzie ciał obdarzonych życiem istnieje rodzaj drabiny, czy stopniowego łańcucha. Bonnet rozwinął ten pogląd, lecz nie udowodnił go faktami wynikającymi z samej organizacji, co było jednak konieczne, zwłaszcza w odniesieniu do zwierząt. Nie mógł on tego zrobić, gdyż w epoce w której żył, nie miano jeszcze po temu możliwości”<sup>1</sup>. „... Zasadniczy cel układu zwierząt nie powinien się ograniczać, z naszej strony, do sporządzenia wy-

---

<sup>1</sup> J. B. Lamarck, *Filozofia zoologii*, Warszawa 1960, s. 47.



Ryc. 13. Jean Baptiste Lamarck (1744—1829).

kazu gromad, rodzajów i gatunków, lecz że układ ten powinien dawać równocześnie w swym ułożeniu najkorzystniejszy sposób badania przyrody, najwłaściwszy sposób poznawania postępu przyrody, jej środków i praw”<sup>1</sup>. Można nawet powiedzieć, że podobnie jak u Linneusza idea stałości i stworzenia gatunków miała być podbudową teoretyczną hierarchicznej klasyfikacji, tak u Lamarcka — teoria ewolucji wyjaśnieniem naturalnego układu zwierząt i przyczyn jego istnienia. Odzwierciedleniem tego stanowiska jest Część I „Filozofii zoologii” zawierająca wykład teorii ewolucji, w której większość poświęcona jest rozważaniom nad klasyfikacją sztuczną, systemem (układem) naturalnym i pojęciem gatunku. Na tym jednak kończą się podobieństwa, w pozostałych elementach teoria Lamarcka jest antytezą klasycznej koncepcji Linneusza.

System klasyfikacyjny Linneusza, jak i wszystkie inne później zbudowane „naturalne systemy”, miały być odzwierciedleniem wiecznie niezmiennej, planowej struktury przyrody. Dla Lamarcka układ ogólny

---

<sup>1</sup> J. B. Lamarck, *Filozofia zoologii*, Warszawa 1960, s. 195.

(naturalny) był próbą odtworzenia głównej drogi ewolucji, a mówiąc ściślej, drogi doskonalenia się zwierząt. Zgodnie z koncepcją Linneusza, podstawą systemu są wyraźnie ograniczone gatunki, które wykazują wzajemne związki, podobnie jak węzły w sieci. System należy budować od dołu (gatunki) do góry (gromady). System klasyfikacyjny Linneusza, aczkolwiek budował go on oddolnie i odgórnie, był w założeniach układem gatunków. Poglądy Lamarcka w tej sprawie były diametralnie różne.

„... Ci, którzy oddali się wyłącznie badaniom nad gatunkami, tylko z wielką trudnością mogą uchwycić ogólne związki między przedmiotami, a nie spostrzegają zupełnie prawdziwego planu przyrody i nie znają prawie żadnych jej praw”<sup>1</sup>. Układ ogólny jest w pierwszym rzędzie systemem klas (gromad).

Plan — porządek przyrody można jedynie poznać, zdaniem Lamarcka, jeśli rozpocznie się od ustalenia najogólniejszych związków naturalnych, tzn. pokrewieństw między dużymi grupami organizmów i stopniowo dąży się do ustalenia pokrewieństw coraz bardziej szczegółowych.

Pod określeniem związku (rapport), Lamarck rozumiał naturalne stosunki podobieństwa, a zarazem pokrewieństwa wykryte w oparciu o badania anatomo-porównawcze, stopnia doskonałości najważniejszych życiowo narządów. Za takie uważał Lamarck narządy lub części, mające u zwierząt zasadnicze znaczenie dla zachowania ich życia, a u roślin, dla ich rozmnażania. W tym kontekście za najważniejsze dla ustalenia prawidłowych związków u zwierząt są kolejno: narządy czucia, narządy oddychania i narządy krążenia. Opierając się na takich założeniach Lamarck ustalił 14 naturalnych gromad (klas) zwierząt (10 bezkręgowców i 4 kręgowców), które ustawił w formie szeregu (drabiny), poczynając od najprostszej gromady (wymoczeki) i kończąc na najdoskonalszej (ssaki). Jest to zarazem odzwierciedlenie porządku najbardziej zgodnego z przyrodą, gdyż obrazuje stopniowy wzrost organizacji i doskonalenie się. W tym szeregu Lamarck wyróżnił sześć zasadniczych stopni organizacji.

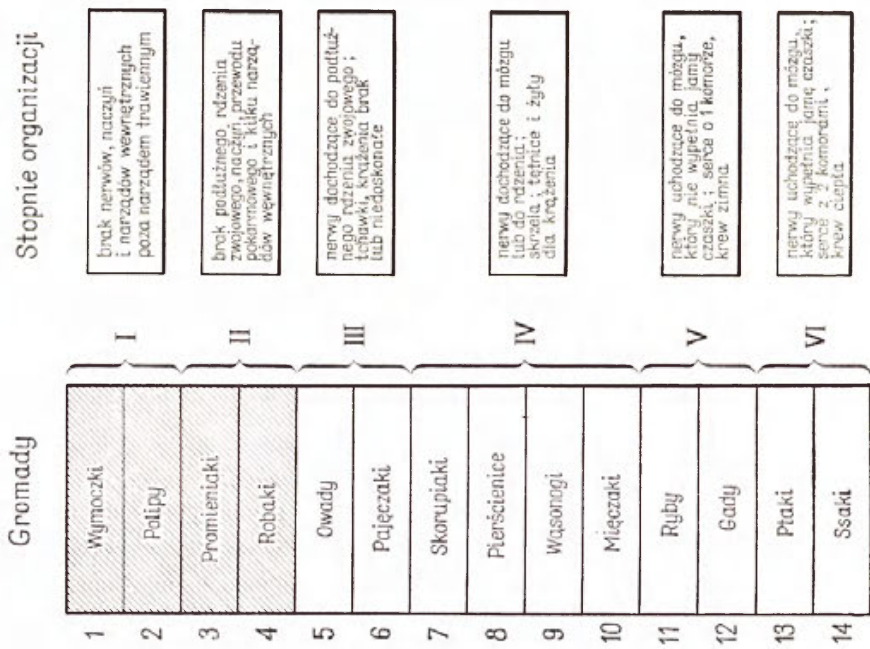
Zdaniem Lamarcka zaproponowany przez niego układ ogólny gromad (szereg) nie może się już zmieniać „gdyż jest jak najbardziej zgodny z porządkiem przyrody”, natomiast nie można wykluczyć zmian w ustawieniu grup podporządkowanych gromadom, „gdyż związki między przedmiotami zawartymi w podpodziałach są trudniejsze do określenia i łatwiej podlegają dowolnościom”. Duże grupy tworzą prosty szereg wzrastającej gradacji poziomu organizacyjnego. Prawidłowym odzwierciedleniem porządku przyrody jest więc drabina, a w każdym przypadku nie układ sieciowy, którego odbiciem miała być hierarchia klasyfikacyjna.

---

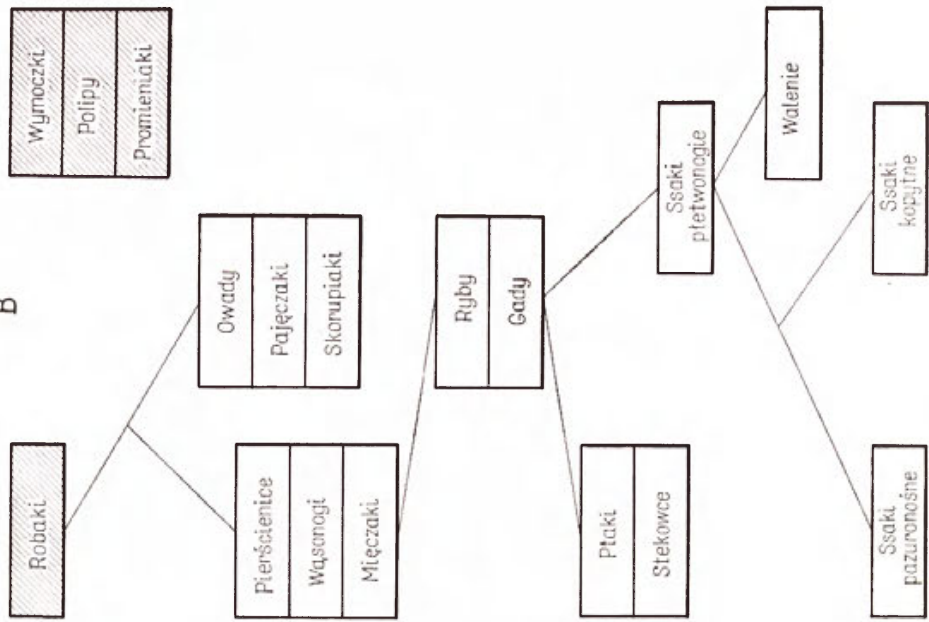
<sup>1</sup> J. B. Lamarck, Filozofia zoologii, Warszawa 1960, s. 50.



A



B



**Charakter klasyfikacji i jej cele.** Lamarck ściśle odróżnił klasyfikację od ogólnego (naturalnego) układu zwierząt. Klasyfikację, podobnie jak układ ogólny powinno się budować odgórnie, poczynając od ustalenia najbardziej ogólnych kategorii podziału, czyli gromad (klas), a następnie stopniowo coraz niższych, aż do gatunków i ras. Należy jednak zawsze pamiętać, że o ile układ ogólny jest odzwierciedleniem obiektywnego porządku przyrody, o tyle klasyfikacja jest tylko narzędziem jej badania.

Najbardziej charakterystycznym atrybutem przyrody jest ciągłość, tzn. przechodzenie na każdym poziomie różnicowania jednych systemów organizacyjnych zwierząt w drugie. W związku z tym, Lamarck z całą siłą przestrzegał przed myleniem „sztucznych podziałów” z „działami przyrody”. Za sztuczne podziały Lamarck uważał wszelkie układy systematyczne (jak np. układ seksualny roślin Linneusza), które nie są zgodne z porządkiem przyrody, jak i wszelkie kategorie klasyfikacyjne, jak gromady, rzędy, rodziny, rodzaje oraz nomenklaturę, tzn. nazwy nadawane gatunkom i wszystkim innym kategoriom taksonomicznym.

Lamarck wszystkim tym podziałom bynajmniej nie odmawiał poważnego znaczenia w poznaniu i badaniu przyrody, uważał je nawet za niezbędne, lecz których należy używać oględnie, poddając je umownym zasadom „aby uniknąć zmian dowolnie dokonywanych, które niszczą wszelkie płynące z nich korzyści”.

„Wśród swych tworów przyroda nie wyprodukowała w rzeczywistości ani gromad, ani rzędów, ani rodzin, ani rodzajów, ani stałych gatunków, lecz stworzyła jedynie osobniki kolejno następujące po sobie i podobne do tych, które je zrodziły. Otóż te osobniki należą do ras nieskończenie zróżnicowanych, które przechodzą wzajemnie w siebie (se nuancent) we wszystkich formach i we wszystkich stopniach organizacji i z których każda zachowuje się bez mutacji, o ile nie działa na nią żadna przyczyna powodująca zmianę”<sup>1</sup>.

Klasyfikacja więc jest niczym innym, jak narzuceniem pewnych przyjętych linii podziału na ustalony na podstawie badania naturalnych pokrewieństw (system naturalny), bądź narzuceniem takich linii podziału

---

<sup>1</sup> J. B. Lamarck, *Filozofia zoologii*, Warszawa 1960, s. 57.

Ryc. 14. Układ ogólny (A) i drzewo rodowe (B) zwierząt. (Według Lamarcka, w innym układzie graficznym).

Z treści tomu pierwszego „*Filozofii zoologii*” wynika, że Lamarck utożsamiał układ ogólny (naturalny) z drogą rzeczywistego rozwoju przyrody. Według tej koncepcji poszczególne gromady stanowiły kolejne stopnie drabiny rozwoju świata zwierząt. Zupełnie inny punkt widzenia znalazł się w „*Uzupełnieniach*” zamieszczonych na końcu tomu drugiego. Zamieszczony tam drzewo ma nie tylko charakter rozgąłęziony, ale składa się z dwóch zupełnie odrębnych pni, nie związanych z sobą żadnymi związkami genetycznymi. Lamarck nie odwołuje jednak swoich poprzednich wniosków, ani nawet nie uzgadnia tych dwóch różnych koncepcji.

na podstawie zasad arbitralnie przyjętych (system sztuczny). W przyrodzie grupy zwierząt nie mają ostrych granic, jedne, przez formy przejściowe przechodzą w drugie. Istnienie ciągłości na poziomie najniższym, czego przejawem między innymi są trudności przy oznaczaniu szeregu gatunków, jest w teorii Lamarcka jednym z podstawowych dowodów ewolucji.

„Ileż rodzajów wśród zwierząt i roślin ma wskutek dużej ilości zaliczanych do nich gatunków tak duży zakres, że badanie i określanie tych gatunków jest obecnie prawie niemożliwe. Gatunki należące do takich rodzajów, ułożone w szeregi (series) i zbliżone do siebie na podstawie rozważania ich związków naturalnych, wykazują w stosunku do gatunków sąsiednich różnice tak znikome, że jedne przechodzą stopniowo w inne, i że gatunki te jak gdyby zlewają się ze sobą nie pozostawiając niemal możliwości wyrażenia słowami drobnych dzielących je różnic.

Jedynie ci, którzy długo i gorliwie zajmowali się oznaczaniem gatunków i którzy szukali pomocy w bogatych zbiorach przyrodniczych, mogą wiedzieć, jak dalece gatunki ciał żywych zalegają się ze sobą; jedynie oni mogli się przekonać, że w tych częściach szeregu, w których widzimy gatunki odosobnione, dzieje się tak tylko dlatego, że brak nam tu gatunków innych, więcej zbliżonych, dotąd jeszcze przez nas nie znalezionych.

Nie chcę przez to powiedzieć, że istniejące zwierzęta tworzą szereg bardzo prosty i wykazujący wszędzie równomierne przejścia; twierdzą natomiast, iż stanowią one szereg rozgałęziony, z nierównomiernymi stopniami, przy czym w żadnej jego części nie istnieją przerwy, a przynajmniej przerwy te nie zawsze występowały, jeżeli jest prawdą, że przerwy te istnieją gdzieś wskutek wyginięcia pewnych gatunków. Wynika stąd, iż gatunki stojące na końcu każdej gałęzi ogólnego szeregu wiążą się przynajmniej z jednej strony z innymi gatunkami sąsiednimi, przechodzącymi w nie stopniowo”<sup>1</sup>.

Na podstawie analizy praktyki taksonomicznej i przejawiania się izolacji płciowej między formami Lamarcka doszedł do wniosku, że nie ma obiektywnych danych do jednoznacznego odróżnienia gatunków od gatunków i od ras, i oba te określenia stosował wielokrotnie zamiennie jako równoznaczne.

„Niemniej jednak, w celu ułatwienia badań i poznania tak wielu różnych istot, korzystne jest nadanie nazwy gatunku całemu zbiorowi osobników podobnych, które przez rozmnażanie utrzymują się w tym samym stanie tak długo, jak długo okoliczności ich bytu (situation) nie przekształcają się na tyle, by spowodować zmiany ich przyzwyczajęń, ich charakterystycznych cech i ich postaci”<sup>2</sup>. Zarówno jednak w lamarckowskiej teorii ewolucji, jak i ściśle z nią związanej koncepcji takso-

---

<sup>1</sup> J. B. Lamarck, *Filozofia zoologii*, Warszawa 1960, s. 78.

<sup>2</sup> J. B. Lamarck, *Filozofia zoologii*, Warszawa 1960, s. 87.

# PHILOSOPHIE ZOOLOGIQUE,

ou

## EXPOSITION

Des Considérations relatives à l'histoire naturelle  
des Animaux ; à la diversité de leur organisation  
et des facultés qu'ils en obtiennent ; aux causes  
physiques qui maintiennent en eux la vie et  
donnent lieu aux mouvemens qu'ils exécutent ;  
enfin , à celles qui produisent , les unes le senti-  
ment , et les autres l'intelligence de ceux qui en  
sont doués ;

PAR J.-B.-P.-A. LAMARCK,

Professeur de Zoologie au Muséum d'Histoire Naturelle , Membre de  
l'Institut de France et de la Légion d'Honneur , de la Société Phi-  
lomatique de Paris , de celle des Naturalistes de Moscou , Membre  
correspondant de l'Académie Royale des Sciences de Munich , de  
la Société des Amis de la Nature de Berlin , de la Société Médicale  
d'Emulation de Bordeaux , de celle d'Agriculture , Sciences et Arts  
de Strasbourg , de celle d'Agriculture du département de l'Oise ,  
de celle d'Agriculture de Lyon , Associé libre de la Société des  
Pharmaciens de Paris , etc.

TOME PREMIER.

A PARIS,

*dla Szkoly  
Kliewaniska*  
{ DENTU, Libraire, rue du Pont de Lodi, N<sup>o</sup> 3.  
Chez L'AUTEUR, au Muséum d'Histoire Naturelle (Jardin  
des Plantes).

M. DCCC. IX.

Ryc. 15. Karta tytułowa „Philosophie zoologique”.

nomicznej (cel układu naturalnego) pojęcie gatunku zajmuje miejsce drugorzędne. U podstawy teorii Lamarcka legła idea ciągłości genetycznej i stopniowego morfologiczno-fizjologicznego doskonalenia się roślin i zwierząt.

Generalną linią rozwojową przyrody jest gradacyjny wzrost poziomu

organizacyjnego. Różnicowanie na gatunki (rasy) jest w tym procesie elementem epizodycznym i w pewnym stopniu zaburzającym. Szereg odzwierciedlający kolejne stopnie wzrastającej organizacji nie jest seria gatunków. Szereg taki możemy jedynie prawidłowo wykryć, uwzględniając obszerne grupy zwierząt.

„Przyroda dając przy pomocy długiego okresu czasu życie wszystkim zwierzętom i wszystkim roślinom rzeczywiście wytworzyła w każdym z tych królestw prawdziwą drabinę pod względem rosnącej złożoności organizacji tych istot żywych, że jednak ta drabina, którą właśnie chcemy poznać zbliżając do siebie przedmioty według ich naturalnych związków, ujawnia dostrzegalne stopnie (degres) tylko w głównych grupach ogólnego szeregu, a nie w gatunku, ani nawet w rodzajach; przyczyna tej szczególnej właściwości pochodzi stąd, że niesłychana różnorodność okoliczności, w jakich się znajdują rozmaite rasy zwierząt i roślin, nie pozostaje w żadnym związku ze wzrastającą złożonością organizacji wśród tych istot, co wykażę; i że ta różnorodność stwarza w kształtach i cechach zewnętrznych takie anomalie lub odchylenia gatunkowe, jakich wzrastająca złożoność organizacji nie mogłaby sama spowodować”<sup>1</sup>.

Układu ogólnego nie można oprzeć na gatunkach, gdyż w odróżnieniu od dużych grup nie wykazuje ona prawidłowości stopniowego rozwoju, nie daje się uporządkować w szereg. Ten stan rzeczy jest według Lamarcka następstwem dwoistości mechanizmów ewolucji.

„Otóż, jeżeli szukając powodu tej szczególnej nieregularności we wzrastającej złożoności organizacji zwierząt uwzględnimy skutki wpływów, które nieskończenie zróżnicowane okoliczności we wszystkich częściach kuli ziemskiej wywierają na ogólny kształt na części, a nawet na uorganizowanie zwierząt, wówczas wszystko się wyjaśni.

Oczywiście stanie się jasne, że stan, w którym widzimy wszystkie zwierzęta, jest z jednej strony wytworem wzrastającego skomplikowania się organizacji, dążącego do utworzenia gradacji regularnej, z drugiej zaś strony, że jest on wytworem wpływów bardzo wielu najróżnorodniejszych okoliczności, zmierzających stale do zniszczenia regularnego stopniowania we wzrastającym komplikowaniu się organizacji”<sup>2</sup>.

**Mechanizmy przekształceń ewolucyjnych.** Założony przez Lamarcka mechanizm ewolucji miał charakter dualistyczny. Wszelkie przekształcenia zwierząt są wynikiem zmian zaszytych w trakcie ich życia osobniczego, w następstwie działania dwóch przyczyn: warunków wewnętrznych (ruch fluidów wewnątrz ciała zwierząt); warunków zewnętrznych (różnych nowych okoliczności, w jakich znalazły się organizmy). „Ruch

---

<sup>1</sup> J. B. Lamarck, *Filozofia zoologii*, Warszawa 1960, s. 105, 106.

<sup>2</sup> J. B. Lamarck, *Filozofia zoologii*, Warszawa 1960, s. 168.



fluidów wewnątrz ciała zwierząt, ruch, który uległ stopniowemu przyśpieszeniu wraz ze zwiększeniem się złożoności organizacji, oraz wpływ nowych okoliczności, w miarę jak podlegają mu zwierzęta, rozpraszając się na wszystkie okolice nadające się do zamieszkania, były dwiema głównymi przyczynami, które doprowadziły rozmaite zwierzęta do tego stanu, w jakim je obecnie widzimy”<sup>1</sup>.

Rola obu tych przyczyn w procesach ewolucji jest różna, a ich działanie — przeciwstawne. Głównym czynnikiem rozwoju filogenetycznego jest „ruch fluidów, który wyraża dążność do komplikacji i doskonalenia się — wzrostu stopnia organizacji jej tworców. Ruch fluidów, ulegając „stopniowemu przyśpieszeniu wraz ze zwiększeniem się złożoności organizacji”, wywołuje zasadniczą przebudowę ważnych narządów wewnętrznych. Przebudowa zaś tych ostatnich jest przyczyną przechodzenia z jednego stopnia organizacji w drugi, z prostszego na bardziej złożony i doskonalszy.

Czynniki zewnętrzne są natomiast jedynie przyczyną różnicowania się organizmów w ramach określonego stopnia organizacji. Pod wpływem nowych okoliczności różnym przekształceniom ulegają cechy, właściwości i narządy mniej ważne, np. wydłużają się nogi, co jest typowe dla ptaków brodzących, czy szyja, jak miało to miejsce u żyrafy, bądź język u mrówkojada. Inne z kolei narządy pod wpływem zmiany okoliczności mogą się uwsteczniać lub nawet całkowicie zanikać. Przodkowie strusia nie musieli latać i w konsekwencji jego skrzydła uległy uwstecznieniu. Z podobnych powodów kret ma oczy silnie zmniejszone, a ślepiec poważnie zredukowane. Dla kręgowców charakterystyczne jest posiadanie czterech par kończyn, ale u węży — w wyniku nieużywania — całkowicie one zanikły.

Mechanizm tego typu zróżnicowań i przekształceń, który prowadzi do powstawania nowych „ras zwanych gatunkami”, jest według Lamarcka — uzależniony od tego, czy organizmy są pobudliwe, obdarzone „czuciem wewnętrznym” — czy też zdolności tej nie posiadają. W obu bowiem przypadkach, sposoby zachodzenia przekształceń są różne.

U roślin, które zdaniem Lamarcka są pozbawione pobudliwości, wpływ warunków zewnętrznych jest bezpośredni i wyraża się tym, że pod wpływem temperatury, wilgotności i innych czynników jedne ich części wrażliwe i rozwijają się, inne zaś uwsteczniają i zanikają. Np. liście *Ranunculus aquatilis* pod wodą są cienkie i wyciągnięte, na lądzie zaś szerokie, jak u *R. hederaceus*. Takie zależności powodują, że u roślin zmiany, aczkolwiek zawsze stopniowe, zachodzą znacznie prędzej niż u zwierząt. Szybkość ta jest nieraz dodatkowo potęgowana przez krzyżowanie form różnych, co już samo może prowadzić do powstania nowych odmian.

U większości zwierząt (według Lamarcka wszystkie zwierzęta są po-

<sup>1</sup> J. B. Lamarck, Filozofia zoologii, Warszawa 1960, s. 35.

budliwe, ale wymoczki i polipy nie mają systemu nerwowego), zmiana warunków życia w mniejszym stopniu działa bezpośrednio, a głównie zaś pośrednio — poprzez układ nerwowy. Czynnikiem przekształceń jest tutaj konieczność zaspokojenia potrzeb, jakie stwarzają nowe warunki. „Należy bowiem wziąć pod uwagę, że:

1) każda trochę znaczniejsza i utrzymująca się dalej zmiana okoliczności, w których znajduje się jakaś rasa zwierząt, wywołuje rzeczywiste zmiany potrzeb tych zwierząt;

2) każda zmiana potrzeb zwierząt wymaga z ich strony innych czynności dla zaspokojenia nowych potrzeb, a więc i innych przyzwyczajień;

3) każda nowa potrzeba, wymagająca nowych czynności dla swego zaspokojenia, wymaga od zwierzęcia, które ją odczuwa, czy to częstszego używania jakiejś części ciała poprzednio mniej używanej, co znacznie ją rozwija i powiększa, czy też używania nowych części ciała, których powstanie u danego zwierzęcia powodują w nieuchwytny sposób potrzeby, dzięki wysiłkom jego czucia wewnętrznego”<sup>1</sup>.

Dla wyjaśnienia, jak tą drogą pośrednią organizmy mogą się trwale zmieniać i różnicować, Lamarck sformułował dwa prawa:

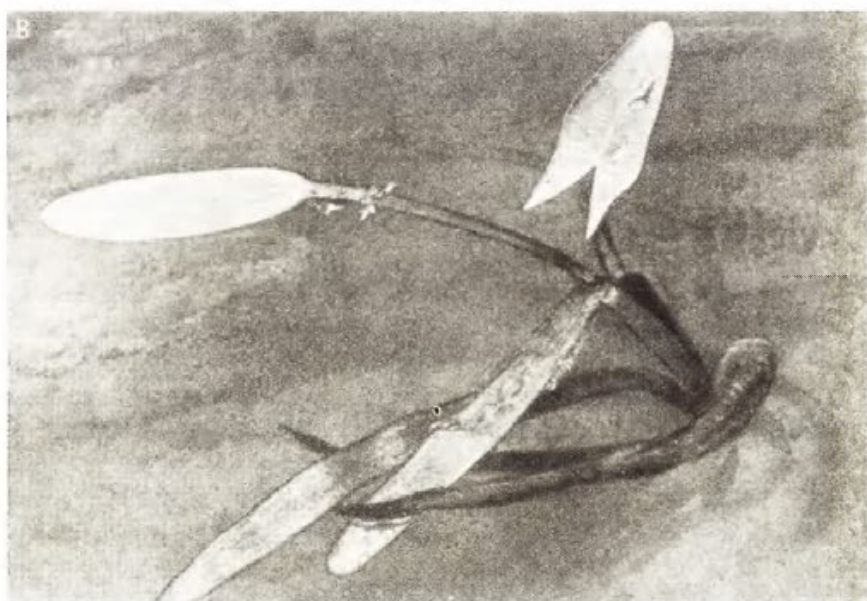
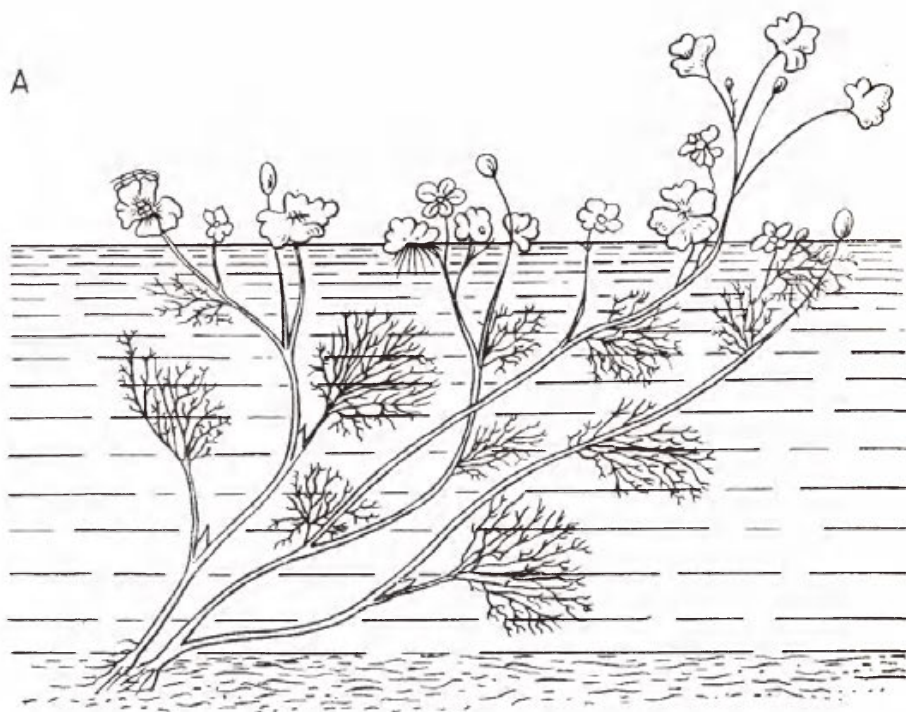
„1. U każdego zwierzęcia, które nie przekroczyło granicy swego rozwoju, częstsze i stałe używanie jakiegoś narządu wzmacnia stopniowo, rozwija, powiększa ten narząd i daje mu siłę proporcjonalną do długości czasu używania go, podczas gdy stałe nieużywanie takiego narządu nieznacznie go osłabia, uwstecznia, zmniejsza stopniowo jego zdolności i w końcu powoduje jego zanik.

2. To wszystko, co przyroda kazała osobnikom nabyć lub utracić pod wpływem okoliczności, które działają na ich rasę od długiego czasu, a w związku z tym pod wpływem dominującego używania jakiegoś narządu lub stałego nieużywania jakiejś części ciała, wszystko to przyroda zachowuje dzięki rozrodowi dla nowych, pochodzących od nich osobników, byleby tylko nabyte zmiany były wspólne obu płciom, czyli osobnikom, które wydały owe nowe osobniki”<sup>2</sup>.

Pod wpływem okoliczności zewnętrznych, działających pośrednio czy bezpośrednio, przekształceniom i zmianom ulegają cechy o drugorzędnym znaczeniu. Czynniki zewnętrzne, modyfikując główny nurt rozwoju przyrody, powodując powstawanie „różnorodnych ras zwanych gatunkami”, nie są jednak nigdy w stanie spowodować przejścia z jednego stopnia organizacji na drugi. Przekształcenia narządów i systemów narządów pierwszorzędnej wagi jak: nerwowego, trawienno, oddechowego i in., są wyłącznie wynikiem działania siły życia (pouvoir de la vie) — następstwem ruchu fluidów. Wszelkie zasadnicze przemiany, w rodzaju przejścia od skrzelodyszności, do płucodyszności, od jajorodności do żyworod-

<sup>1</sup> J. B. Lamarck, Filozofia zoologii, Warszawa 1960, s. 175.

<sup>2</sup> J. B. Lamarck, Filozofia zoologii, Warszawa 1960, s. 176.



Ryc. 16. Zmiany kształtu liści, u niektórych roślin wodnych, w zależności od charakteru środowiska (liście zanurzone, pływające, napowietrzne). (Według Olberg i Zabel).

A — jaskier wodny (*Ranunculus aquatilis*); B — strzałka wodna (*Sagittaria sagittifolia*).

ności, zachodziły jedynie pod wpływem warunków wewnętrznych. Dzieje się tak, gdyż wzrost poziomu organizacyjnego, prawidłowa dążność do komplikacji i doskonalenia się jest wyrazem pierwotnej, immanentnej konieczności przyrodniczej, a mianowicie dążności do komplikacji i doskonalenia się.

Dwoistość czynników ewolucji w teorii Lamarcka stanowiła konsekwentne rozwinięcie jego ogólnych założeń ontologicznych. W przyrodzie istnieją dwie rzeczy „materia” i „przyroda”, których pochodzenia nie można wytłumaczyć, i które tym samym musiały zostać stworzone. „Materia” jest osnową substancji wszystkich ciał, ale w swej istocie jest całkowicie bierną i nieruchomą. „Przyroda” zaś jest siłą stale działającą, jest ona „porządkiem rzeczy”, istniejącym w całym wszechświecie. Na „przyrodę” składa się ruch, bezgraniczny w swym źródle, ale zachodzący wedle określonych praw, które wyznaczają nienaruszalny porządek i ogólną harmonię. Wszechświat niestały w swych elementach jest zawsze stały w swej całości. Idee te Lamarck z dużą konsekwencją stosuje do wytłumaczenia genezy form żywych i ich dalszej ewolucji. Żywa materia jest w swej istocie również bierna. Przejawy życia nadają organizmom dopiero ruch fluidów na wyższym szczeblu organizacji, przyspieszony przez narządy krążenia i in. Ruch fluidów, którego wynikiem jest stopniowy wzrost poziomu organizacyjnego i doskonałości zwierząt, jest wyrazem realizacji „porządku rzeczy”, natomiast przekształcenia wywołane przez okoliczności zewnętrzne są wobec tego czynnikami i siłami przypadkowymi.

Swoją koncepcję ewolucyjną Lamarck zastosował konsekwentnie do całej przyrody żywej. Organizmy najmniej doskonałe powstawały i powstają nadal z materii nieorganicznej pod wpływem światła, elektryczności, ciepła i innych sił, jeśli zaistnieją ku temu odpowiednie warunki (wilgotność). Aktualnie na tej drodze mogą powstawać nie tylko różne gatunki wymoczków i polipów, ale również pasożyty jelitowe i inne robaki. Bogactwo i dużą liczebność form najmniej doskonałych można — zdaniem Lamarcka — jedynie wytłumaczyć ich stałym samorodnym powstawaniem. Wszystkie inne formy powstały ewolucyjnie — wywodzą się jedne z drugich. Anatomiczne i fizjologiczne właściwości człowieka również wskazują na jego ewolucyjne pochodzenie. Lamarck rozpatruje nawet, w jaki sposób jedna z ras szympansa (orangutana angolskiego) mogła — przechodząc do życia naziemnego i uzyskując wyprostną postawę — rozpocząć życie społeczne i wykształcić zdolność mówienia. Takie rozważania można byłoby snuć, gdyby człowiek „różnił się od zwierząt jedynie cechami swej organizacji i gdyby jego pochodzenie nie było inne niż pochodzenie zwierząt”. To ostatnie stwierdzenie miało jednak charakter typowego ustępstwa na rzecz dominujących poglądów epoki i stało w sprzeczności z całym uprzednim wywodem.

Dla lamarckowskiej teorii ewolucji poważny kłopot stanowiły zja-



wiska wymierania organizmów reprezentujących wysoki stopień doskonałości, jak np. mastodonty. Godziło to bowiem w założoną immanentną celowość i doskonałość twórców przyrody. Trudność tę Lamarck starał się przezwyciężyć, zakładając, że żadnej formy reprezentującej wyższy stopień organizacji nie mogła zniszczyć natura. Organizmy takie albo żyją na nieodkrytych jeszcze terenach, albo zostały wytepione przez pierwotnego człowieka.

Lamarckowska interpretacja zjawisk rozwojowych, jak i w ogóle zjawisk życiowych, była więc teleologiczna; i nieprzekonywająca była również jego argumentacja. Lamarck, tworząc pierwszą całościową i konsekwentną teorię ewolucji, przybliżył się jednak bez porównania bardziej, niż ktokolwiek przed nim lub mu współczesny, do poznania najbardziej ogólnych prawidłowości przyrody. Fakt ten stawia go w rzędzie najwybitniejszych biologów wszystkich czasów, mimo iż jego teoria ma już dzisiaj znaczenie wyłącznie historyczne.

**Przyczyny dominowania statycznej teorii struktury przyrody w pierwszej połowie XIX w.** Teoria ewolucji Lamarcka nie zdobyła, po opublikowaniu, uznania, ani nawet rozgłosu. Jej renesans przypada dopiero na ostatnie ćwierćwiecze wieku XIX i początek wieku XX. Zignorowanie przez większość przyrodników teorii Lamarcka i dominowanie przez dalsze poł wieku w nauce idei niezmienności i kreacji gatunków, miało szereg istotnych przyczyn. W „Filozofii zoologii” nie zostały przytoczone fakty, które mogłyby przekonać przyrodników o istnieniu ewolucji. Również pozbawiony obiektywnych argumentów był założony przez Lamarcka mechanizm przekształceń. Faktów niezbiecie przemawiających za ewolucją, przy ówczesnym stanie wiedzy, rzeczywiście trudno było dostarczyć.

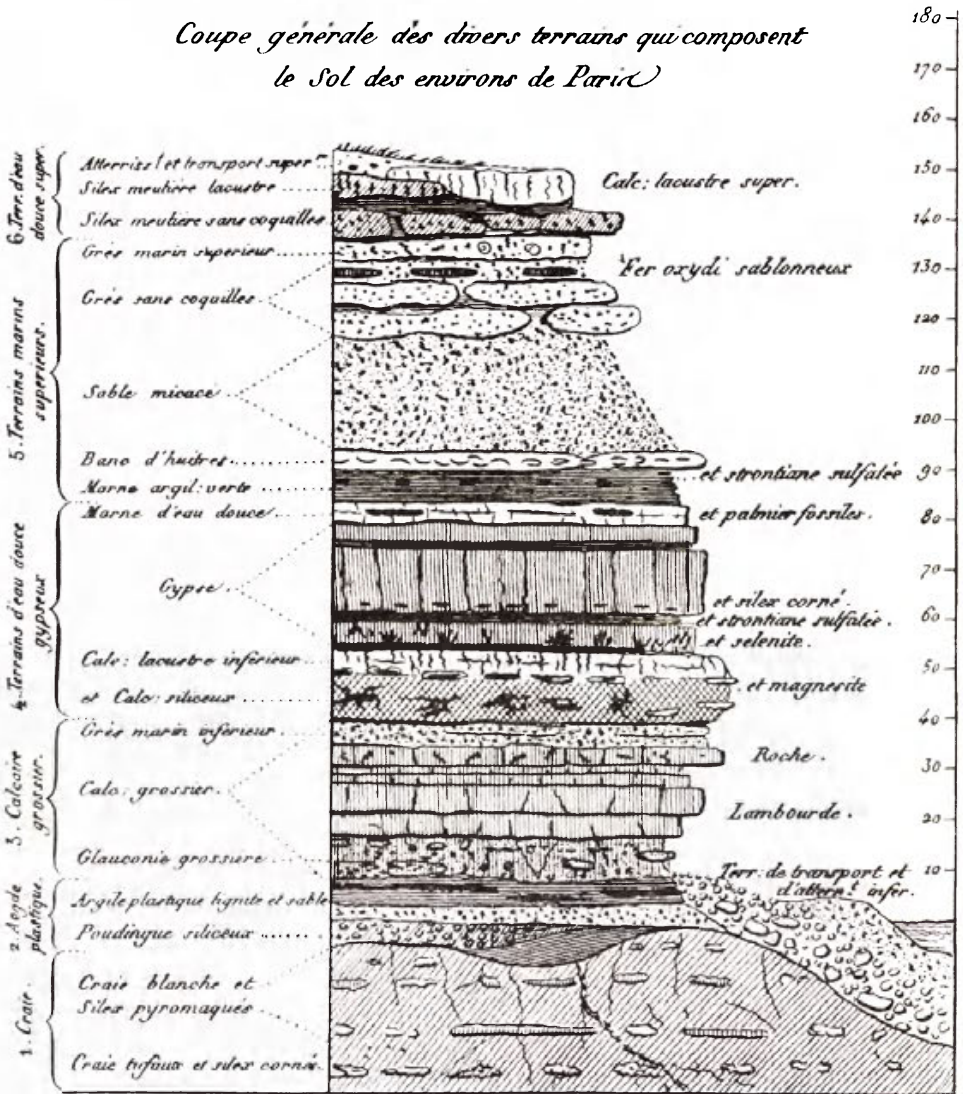
Obok jednak przyczyn obiektywnych, istniał i czynnik subiektywny, którym Lamarck ograniczył jeszcze bardziej i tak minimalne szanse powodzenia swej teorii. Czynnikiem tym było założenie, że głównym celem teorii ewolucji jest uzasadnienie, wytłumaczenie szeregowo gradacyjnego układu wielkich grup zwierząt. Lamarck, rozpatrując w ten sposób teorię ewolucji przez pryzmat problematyki taksonomicznej z jednej strony, zawężał perspektywy swej koncepcji, z drugiej zaś ograniczał nader i tak skromny arsenał faktów, jakimi mógł dysponować. Co więcej, założone przez niego idee zmuszały go do ograniczenia lub nawet odrzucenia argumentów najbardziej przekonujących — z zakresu paleontologii. Było to przecież w okresie, kiedy G. Cuvier udowodnił niezaprzeczalny fakt — że skamieniałości są szczątkami zwierząt należących do innych gatunków, niż żyjące współcześnie. W przeszłości zaś wymarły nie tylko organizmy o prymitywnej organizacji, ale również szereg kręgowców.

Georges Cuvier (1769—1832), jeden z najwybitniejszych zoologów



i taksonomów w historii, twórca nowoczesnych zasad anatomii porównawczej, paleontologii kręgowców, jeden z największych autorytetów w nauce, był jednocześnie czołowym rzecznikiem teorii statycznej struktury przyrody. Płaszczyzną, która pozwalała mu godzić ideę niezmienności i kreacji gatunków z faktami paleontologicznymi, była stworzona przez niego teoria katastrof, sformułowana w „Discours sur les revolu-

*Coupe générale des divers terrains qui composent le Sol des environs de Paris*



Ryc. 17. „Dowody katastrof” — diagram z pracy G. Cuviera i A. Brongniarta opublikowanej w roku 1822.

Rysunek przedstawia następstwo warstw w okolicach Paryża. Widać na nim szereg warstw pochodzenia morskiego i lądowego, zawierających skamieniałości, które są oddzielone lukami erozyjnymi. Wskazywało to na pozorny brak ciągłości między faunami kopalnymi.

tions de la surface du globe” (1812) (Rozprawa o zmianach zachodzących na powierzchni Ziemi).

Organizmy musiały zostać stworzone znacznie później, niż ukształtowała się Ziemia, bowiem w starszych warstwach (granit, gneis, łupki) nie ma żadnych skamieniałości. Śledząc kolejno warstwy widzimy, że najpierw pojawiły się korale, mięczaki i skorupiaki, później pierwsze rośliny, dalej ryby i gady, a w końcu ptaki i ssaki. Te różne okresy były poprzedzane olbrzymimi perturbacjami (katastrofami), jakie zachodziły na powierzchni Ziemi. Przyczyna tych katastrof nie jest znana, ale wiadomo, że pociągały one za sobą wyginięcie wielu gatunków. Po kataklizmach Ziemia uspokajała się, a na przeobrażonych obszarach pojawiały się formy inne niż żyjące uprzednio i z zasady bardziej doskonałe. Po ostatniej katastrofie, która miała miejsce 5—6 tys. lat temu, pojawił się na Ziemi człowiek.

Cuvier nie sprecyzował jasno, na jakich obszarach zachodziły kataklizmy, nie wypowiedział się też jednoznacznie czy powstające po katastrofach nowe gatunki były tworzone od nowa, czy też przywędrowały z obszarów, które w danym czasie nie ulegały perturbacjom. Z jednej strony Cuvier pisał, że „gatunkami nazywamy takie formy, które trwają niezmiennie od początku świata”, z drugiej zaś, na podstawie innych jego wypowiedzi dotyczących np. człowieka, można sądzić, iż gatunki po każdej katastrofie były tworzone od nowa.

Cuvier pierwszy jasno zrozumiał i wykazał, że organizm jest skomplikowaną całością, w której narządy i czynności tworzą harmonijną całość. Podobnie jak z definicji koła lub trójkąta można obliczyć inne cechy, u zwierząt na podstawie pewnych fragmentów można odtworzyć całość ich budowy (zasada korelacji, szczególnie pomocna przy rekonstrukcji form wymarłych). Organizmy są przy tym zbudowane planowo. Podobnie, jak różne budowle można sprowadzić do określonych stylów, tak i w budowie zwierząt wyróżnić można cztery plany-kręgowce, członowane, mięczaki i promieniste.

Na tle koncepcji planów budowy powstał w roku 1830 słynny spór między Cuvierem i E. G. Saint-Hilairem, który zakładał, że wszystkie organizmy zbudowane są według jednego (anatomicznego) planu budowy. W historiografii ewolucjonistycznej spór ten był często interpretowany jako przejaw walki między stanowiskiem ewolucjonisty (Saint-Hilaire) i antyewolucjonisty (Cuvier), w gruncie rzeczy rozgrywał się na innej płaszczyźnie problemowej.

Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772—1844), podobnie jak Johan Wolfgang Goethe (1749—1832), byli czołowymi przedstawicielami kierunku „morfologii idealistycznej”, który zakładał istnienie „idealnego”, wspólnego wszystkim formom typu budowy. Z idei tej wcale nie wynikało, że wszystkie formy łączą rzeczywisty związek genetyczny. Inna kwestia, że zarówno Goethe, jak i Saint-Hilaire na marginesie swoich ba-

dań anatomoporównawczych wypowiadali pewne, niezbyt jasno sformułowane myśli transformistyczne.

Z grupy tzw. prekursorów idei ewolucji, w formie najbardziej jednoznacznej koncepcję rozwoju przyrody jako procesu filogenetycznego przedstawił Erasmus Darwin (1731—1802) w książce „Zoonomia, or the laws of organic life” (1794/98). (Zoonomia, czyli prawo życia organicznego). Wpływ zawartych tam spekulacji na rozwój nauki był jednak wręcz znikomy.

W pierwszej połowie XIX w. można wymienić nazwiska kilkudziesięciu badaczy, którzy w mniej lub bardziej sprecyzowanej formie, wygłaszali krytyczne refleksje wobec idei kreacji i zmienności gatunków w jej klasycznym sformułowaniu. Najczęściej, podobnie jak to głosił Linneusz w późniejszym okresie, przesuвано zakres związku genetycznego poza granice gatunków taksonomicznych. Nie gatunki, lecz przedstawiciele rodzajów lub wyższych kategorii mieli być stworzeni. Większość jednak przyrodników, a wśród nich największe autorytety, wypowiadała się za niezmiennością gatunków i głosiła skrajnie kreacjonistyczne twierdzenia.

Charakterystyczna dla stanowiska większości badaczy jest wypowiedź C. L. Wildenowa. „Linneusz i niektórzy inni botanicy przyjmowali, że w przyrodzie istniały początkowo jedynie rodzaje, przez których mieszanie się miały powstawać później gatunki, które z kolei miały między sobą wytworzyć nowe gatunki. Nie wydaje się jednak, aby ta hipoteza kiedykolwiek była zrealizowana. Albowiem i obecnie musiałyby powstawać te nowe gatunki przez mieszanie się różnych rodzajów i odnaleźlibyśmy dużo na ten temat zebranego doświadczenia. Jeśli dla owej Nieskończonej Siły, która powołała wszystko do bytu, możliwe było wytworzenie rodzajów, to dlaczego nie miałyby ona powołać do bytu i gatunki? Zbyt dużo stwierdzamy w przyrodzie harmonii, zgodności i widzimy, że wszystko dokładnie zazębia się, jak mechanizm zegarowy, nie pozostawiając nam żadnych wątpliwości; mądry Stwórca Całości stworzył głównie na początku wszystkie ciała organiczne w tej postaci, w jakiej odnajdujemy je obecnie. Różne rodzaje roślin, posiadające w jakimś kraju bardzo liczne gatunki, pozwalają przypuszczać, iż możliwe jest, że te lub inne powstały przez mieszanie się”<sup>1</sup>.

Podobnie Alexander Humboldt (1769—1859) pisał, że nie ma zamiaru postępować za tymi, „którzy śnią o powolnych przekształceniach gatunków i rozpatrują papugi właściwe dla sąsiadujących wysp, jako przekształcone gatunki.”

W roku 1859 ukazało się „Essay on classification” (Rozprawa o klasyfikacji), w której jeden z największych ówczesnych autorytetów nauko-

---

<sup>1</sup> C. L. Wildenow, Grundriss der Kräuterkunde zu Vorlesungen. 1821, str. 541.

wych, Louis Agassiz (1807—1873) twierdził, że nawet ogromne zmiany w warunkach życia nie są w stanie zmienić cech gatunkowych zwierząt. Gatunki nigdy nie przekształcały się, ale były w różnych okresach geologicznych masowo niszczone i ponownie od nowa kreowane przez Stwórcę.

#### LITERATURA UZUPEŁNIAJĄCA

- Ballauf Th., *Die Wissenschaft von Leben*. Bd. I. Freiburg München 1954.
- Cameron T. W. M., (red.). *Evolution: its Science and Doctrine*. Toronto Univ. Press. 1960.
- Cannon H. G., *The Evolution of Living Things*. Manchester Univ. Press. 1958.
- Daudin H., *De Linné a Jussieu Méthodes de la classification et idée de série en botanique et en zoologie*. (1740—1790). Paris. 1926.
- Daudin H., *Cuvier et Lamarck les classes zoologiques et l'idée de série animale*. (1790—1830). Paris. 1926.
- Delage Y., Goldschmith M., *Les theories de l'évolution*. Paris. 1920.
- Forthergill P. G., *Historical aspect of organic evolution*. London. 1952.
- Glass B., Temkin O., Straus W. jr. (red.). *Forerunners of Darwin*. Baltimore 1959.
- Lamarck J. B., *Filozofia zoologii*. Warszawa. 1960.
- Landrieu M., *Lamarck, le fondateur du transformisme: sa vie, son oeuvre*. Paris. 1909.
- Nowiński Cz., Kuźnicki L., *O rozwoju pojęcia gatunku*. Warszawa. 1965.
- Nusbaum J., *Idea ewolucji w biologii*. Warszawa—Lwów. 1910 wyd. I, 1952 wyd. II.
- Osborn H. F., *From the Greeks to Darwin*. New York. 1925.
- Radl E., *Geschichte der biologischen Theorien in der Neuzeit*. T. I. Leipzig. 1913. Wyd. II.

### **1. Darwin i jego dzieło**

*„Od wczesnej młodości moim najgorętszym pragnieniem było zrozumienie i wyjaśnienie wszystkiego, cokolwiek podpadło mojej obserwacji, czyli podporządkowanie wszystkich faktów ogólnym prawom”.*

C h. D a r w i n

**Wielkie zdobycze nauk morfologicznych i geologicznych.** Ewolucjonizm jako system naukowy narodził się z chwilą ogłoszenia przez Charlesa Darwina dzieła "On the origin of species", 1859 (O powstawaniu gatunków).

Nie umniejszając w niczym osobistych zasług Darwina, należy jasno zdać sobie sprawę, że istotnym elementem, który umożliwił mu zbudowanie szeroko udokumentowanej teorii ewolucji było szereg ważnych odkryć i ustaleń, dokonanych w pierwszej połowie XIX w., szczególnie w naukach morfologicznych i geologicznych.

Jeszcze na początku XIX w. stan wiedzy faktycznej był taki, że badacze, którzy wypowiadali się za stałością gatunków, dysponowali znacznie większą ilością przekonujących argumentów nawet od tych, którzy przyjmowali różnicowanie się stworzonych form w ograniczonym zakresie (np. w ramach rodzaju czy rzędu), nie mówiąc już o Lamarcku, który nie mógł przytoczyć udokumentowanych, a w każdym razie przekonujących dowodów na poparcie swej teorii. W tej sytuacji brak zainteresowania i zdecydowanie negatywne stanowisko większości ówczesnych przyrodników wobec idei ewolucji nie było przejawem ślepoty naukowej czy oportunistycznym, lecz raczej wyrazem krytycyzmu wobec słabo uzasadnionych hipotez i spekulatywnych teorii. Pod tym względem w ciągu 50 lat, które dzieliły ukazanie się „Filozofii zoologii” od opublikowania „O powstawaniu gatunków”, zaszły istotne zmiany.

W następstwie intensyfikacji i rozszerzenia zakresu badań, zaczęły wzrastać, szczególnie w drugim ćwierćwieczu XIX w., zespół faktów



i hipotez, które bądź pośrednio sugerowały przekształcanie się gatunków w czasie i pokrewieństwo między współcześnie żyjącymi a wymarłymi formami, bądź z punktu widzenia „idei stałości” były niewytłumaczalne.

Do czynników bezpośrednio naruszających fundamenty wiary w stałość i niezmiennosc świata istot żywych należał szereg ważnych odkryć na polu geologii.

Szczególne znaczenie miała zmiana poglądów na wiek Ziemi i okres trwania na niej życia. Jeszcze w drugiej połowie XVIII w., prawie powszechnie sądzono, że Ziemia liczy nie więcej niż 6—6,5 tys. lat. Twierdzenia Buffona<sup>1</sup>, że okres ten jest więcej niż dziesięciokrotnie dłuższy (75 tys. lat), przyjmowano za sensacyjne i mało prawdopodobne z uwagi na brak przekonujących dowodów. Dopiero Charles Lyell (1797—1875) w swym fundamentalnym trzutomowym dziele „Principles of geology” (Zasady geologii, 1830—1833), wykorzystując pionierskie badania stratygraficzne J. Huttona i W. Smitha wykazał, że wiek Ziemi należy rozpatrywać nie w skali tysięcy, lecz milionów lat. Odtąd pogląd na długowieczność Ziemi i życia na niej zdobywa sobie prawo obywatelstwa w nauce. Już na początku drugiej połowy XIX w., geologowie szacują wiek skorupy ziemskiej na 200—400 mln lat, a okres od początku kambru na co najmniej rzędu 60 mln lat, (mimo sprzeciwu niektórych astronomów i geofizyków np. Kelvina, który przypisywał Ziemi wiek 25—30 mln lat).

Dzieło „Principles of geology” miało też bezpośrednie znaczenie dla powstania teorii ewolucji i rozwoju badań biologicznych. Lyell wykazując, że nie nagłe katastrofy, tylko te same czynniki, z którymi spotykamy się obecnie (erozyjne działanie wód, wpływu klimatu, sedymentacja itp.) również w przeszłości kształtowały skorupę ziemską, ugruntował niezmiennie ważną metodologicznie ideę uniformitarianizmu.

Praca Lyella odbierała jednocześnie rzeczowe podstawy teorii katastrof, a więc jedynej koncepcji, która pozwala godzić z sobą ideę stałości i stworzenia gatunków z materiałem paleontologicznym. Nie należy jednak sądzić, że po roku 1833 całkowicie z niej zrezygnowano. Przeciwnie, niektórzy badacze, chcąc być konsekwentnymi, ogólną i niejasno sformułowaną teorię katastrof Cuviera<sup>2</sup> uściślili założeniem, że kataklizmy obejmowały całą powierzchnię Ziemi oraz uzupełnili ją koncepcją wielokrotnych aktów twórczych. Poglądy takie jeszcze pod koniec lat pięćdziesiątych z całą powagą głosiły takie autorytety, jak L. Agassiz i A. d'Orbigny. Ten ostatni chcąc być w pełni zgodny z obrazem zmien-

---

<sup>1</sup> G. Buffon „Epoques de la Nature” 1778.

<sup>2</sup> Jak wiadomo Cuvier nie sprecyzował jasno, na jakim obszarze zachodziły katastrofy. Raczej przypisywał im charakter lokalny i pojawienie się ponowne form wiązał głównie z migracją z innych obszarów.

ności w czasie, jaki narzucał materiał paleontologiczny, założył, że od początku świata nastąpiło już 27 katastrof, po których była tworzona od nowa, za każdym razem trochę inna, fauna i flora. W ten sposób sprzeczność między narastającym materiałem kopalnym a teorią niezmiennej struktury przyrody stawała się coraz bardziej jaskrawa.

W nie mniejszym stopniu niż badania geologiczne i paleontologiczne, historyczny rozwój form żywych w czasie sugerowały wielkie odkrycia i syntezy, powstałe na gruncie studiów anatomoporównawczych. Karl Ernst Baer (1792—1876) odkrył blastulę, wczesne stadium rozwojowe wspólne wszystkim zwierzętom; stworzył teorię listków zarodkowych, wykazał zbieżność kształtów oraz tym większe podobieństwo zarodków różnych kręgowców, im wcześniejsze stadium ich rozwoju embrionalnego jest porównywane.

Do najważniejszych wniosków teoretycznych, do których doszedł Baer, zaliczyć należy jego prawo rozwojowe. W trakcie ontogenezy najpierw powstają cechy ogólne (cechy wyższych jednostek systematycznych), później cechy niższych jednostek systematycznych, a w końcu — indywidualne. Zarodek w swoim rozwoju nie przybiera postaci form dorosłych poprzednich pokoleń, lecz najpierw wykazuje cechy typu, potem gromady, rodziny, rodzaju, gatunku. Tak więc w trakcie rozwoju zarodka kury powstają najpierw cechy kręgowców, potem cechy ptaków, następnie kurowatych, później kury, a w końcu takie cechy, jak pióra, kolor upierzenia i inne indywidualne cechy danego osobnika.

H. Milne-Edwards powiązał badania anatomiczne z fizjologicznymi i sformułował ważną hipotezę fizjologicznego podziału pracy. W tym samym okresie R. Owen jednocześnie sprecyzował i na stałe wprowadził do nauki pojęcia homologii i analogii, opisał wiele nowo odkrytych form kopalnych (szczególnie ptaków i ssaków) oraz wykazał ich wspólność planu budowy (idealne pokrewieństwo) z współcześnie żyjącymi organizmami.

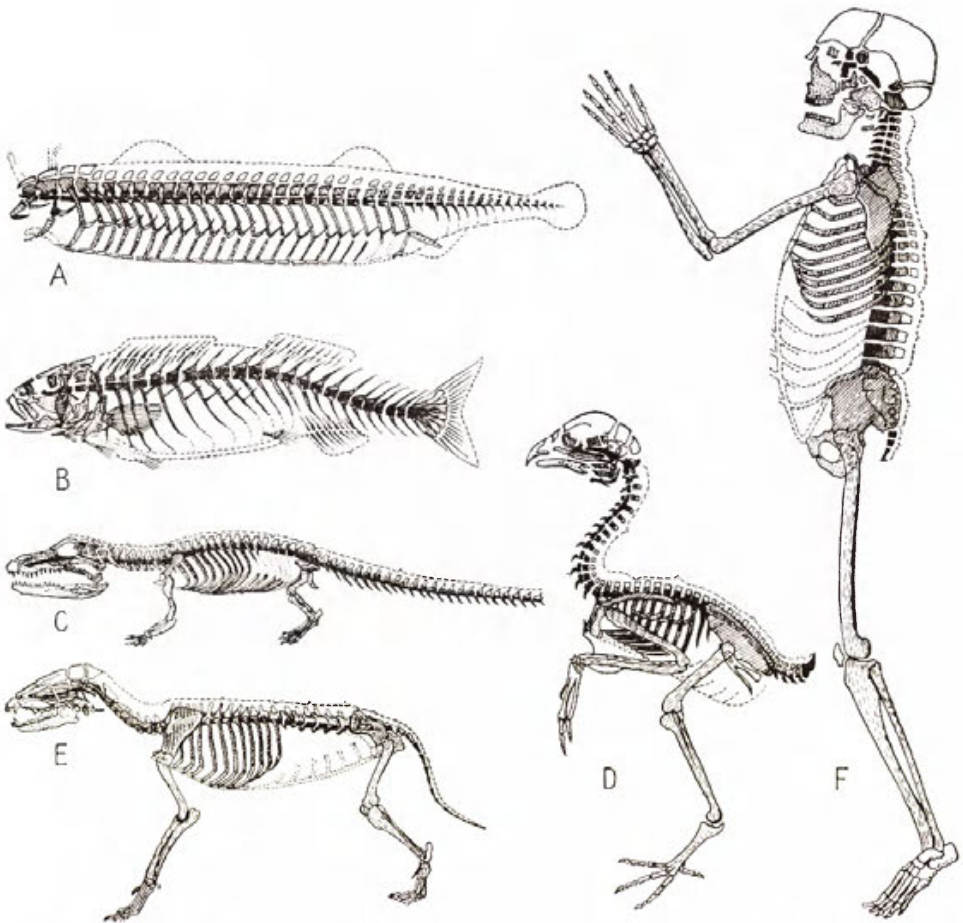
Bez tych wszystkich odkryć idea ewolucji pozbawiona byłaby przekonujących dowodów, żaden jednak z wyżej wymienionych badaczy nie był jej rzecznikiem. Lyell mimo ateistycznych przekonań przyjmował stałość gatunków i ostro zwalczał poglądy Lamarcka jako spekulacyjne i pozbawione dowodów. Baer uważał, że jego odkrycia potwierdzają teorię czterech typów Cuviera; Owen swoje wyniki interpretował w ramach koncepcji archotypu. L. Agassiz, który pierwszy wykazał istnienie paralelizmu między rozwojem embrionalnym zwierząt współczesnych a kolejnymi w czasie postaciami kopalnych form dorosłych, należał do najzagorzalszych przeciwników idei ewolucji.

Jest to klasyczny przykład, jak dominująca teoria stałości gatunków całkowicie uniemożliwiała przyrodnikom dostrzeżenie nowych rozwiązań teoretycznych, jakie otwierały ich prace.

Wskazując na zmiany, zachodzące w nauce w pierwszej połowie XIX w., nie można zapominać i o dwóch innych wielkich odkryciach.

W roku 1828 Fr. Wöhler dokonał pierwszej udanej syntezy związku organicznego (mocznika), a w dziesięć lat później M. Schleiden i Th. Schwann (1838—1839) wskazali na komórkę jako podstawową jednostkę strukturalną świata zwierząt i roślin.

W pierwszej połowie XIX w. podjęto na wielką skalę szereg morskich i lądowych wypraw badawczych, czego następstwem było powstanie bio-



Ryc. 18. Wyróżnione przez Owena typy szkieletów kręgowców. A — „archityp”; B — ryba; C — gad; D — ptak; E — ssak; F — człowiek. (Według Owena).

Struktury homologiczne wyróżniono przez jednakowe oznaczenie graficzne. Na podstawie badań osteologicznych nad nadrządami homologicznymi Owen dowodził, że aczkolwiek wśród ssaków, ptaków, gadów i ryb istnieją dość poważne różnice morfologiczne, to jednak dla każdej z tych grup można ustalić określony typ budowy. Można sobie również wyobrazić taką konstrukcję szkieletu, której dałoby się podporządkować wszystkie kręgowce i to zarówno współcześnie żyjące, jak i kopalne. Ten idealny typ budowy Owen nazwał „architypem”. Owen nie wyobrażał sobie jednak archotypu jako nieznanego wspólnego przodka kręgowców. W jego sformułowaniu była to koncepcja typowo platońska. Archityp miał być ideą w różny sposób wcieloną w historię życia, w której założone były wszystkie możliwe jego modyfikacje, ale która istniała jako idea boska wcześniej niż pojawiły się jakiegokolwiek zwierzęta na Ziemi.

geografii. Okres ten charakteryzuje również ekspansywny rozwój hodowli. Cechę wspólną tych pozornie zupełnie różnych dziedzin było skoncentrowanie uwagi na zjawiskach zmienności. W przypadku pierwszym, zmienności przestrzennej, w drugim — aktualnej, polegającej na masowym wytwarzaniu nowych ras zwierząt i odmian roślin hodowlanych, bądź szybkim doskonaleniu form już istniejących. Obok tego stwierdzano jednocześnie stałość form — aktualną stałość gatunków. Istniejąca teoria statycznej struktury przyrody nie tłumaczyła tych pozornie sprzecznych z sobą zjawisk i stawała się coraz bardziej niekoherentną wobec faktów. Potrzeba nowej teorii stawała się oczywista dla wielu światłych umysłów, ale nikomu przed Darwinem nie udało się jej stworzyć.

### Ważniejsze wydarzenia w życiu Charlesa Darwina

- 1809 — 12 lutego w angielskim miasteczku prowincjonalnym Shrewsbury, w domu cenionego lekarza Roberta Warninga Darwina urodził się syn, który otrzymał imiona Charles Robert.
- 1825 — październik. Darwin rozpoczął studia na wydziale medycznym uniwersytetu w Edynburgu.
- 1826 — Darwin po raz pierwszy dowiaduje się o Lamarcku i jego teorii ewolucji, nie wywołuje to jednak na nim większego wrażenia.
- 1828 — styczeń. Na życzenie ojca Darwin zaczyna studiować teologię w Christ-College na uniwersytecie w Cambridge, ostatecznie rezygnując z medycyny.
- 1830 — Darwin zdaje wszystkie egzaminy wymagane dla uzyskania bakalaureatu (Bachelor of Arts), poświęcając jednocześnie coraz więcej uwagi naukom przyrodniczym.
- 1831 — pierwsza połowa. Darwin, za namową swego opiekuna i protektora J. S. Henslowa, prof. botaniki na uniwersytecie w Cambridge, rozpoczyna studia geologiczne.
- sierpień. Wycieczka geologiczna do północnej Walii pod kierunkiem prof. A. Sedgwicka.
  - koniec sierpnia. List od Henslowa zawiadamiający, „że kapitan Fritz-Roy skłonny jest odstąpić część swej kajuty jakiemuś młodemu człowiekowi, który by na ochotnika, bez wynagrodzenia zgodził się uczestniczyć jako naturalista w podróży okrętu „Beagle”<sup>1</sup>.
  - 27 grudnia. Darwin na pokładzie 235 tonowego okrętu „Beagle” opuszcza Davenport udając się w blisko pięcioletnią podróż dookoła świata. „Podróż na Beagle była najdonioślejszym zdarzeniem mojego życia i zdecydowała o całej mojej dalszej karierze... Skłoniła mnie ona do gruntownego zajęcia się różnymi gałęziami nauk przyrodniczych, przez co wydoskonaliły się moje zdolności obserwacyjne... Daleko wszakże większe znaczenie miały badania geologiczne każdej zwiedzanej okolicy, to bowiem wymaga rozumowania... Innym moim zajęciem było zbieranie zwierząt wszystkich grup w tym również zwierząt morskich, sporządzanie krótkich ich opisów i pobieżna sekcja... Pewną część dnia zawsze poświęcałem na pisanie mojego dziennika...

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła Wybrane. T. VIII Autobiografia i wybór listów. Warszawa 1960 s. 34.

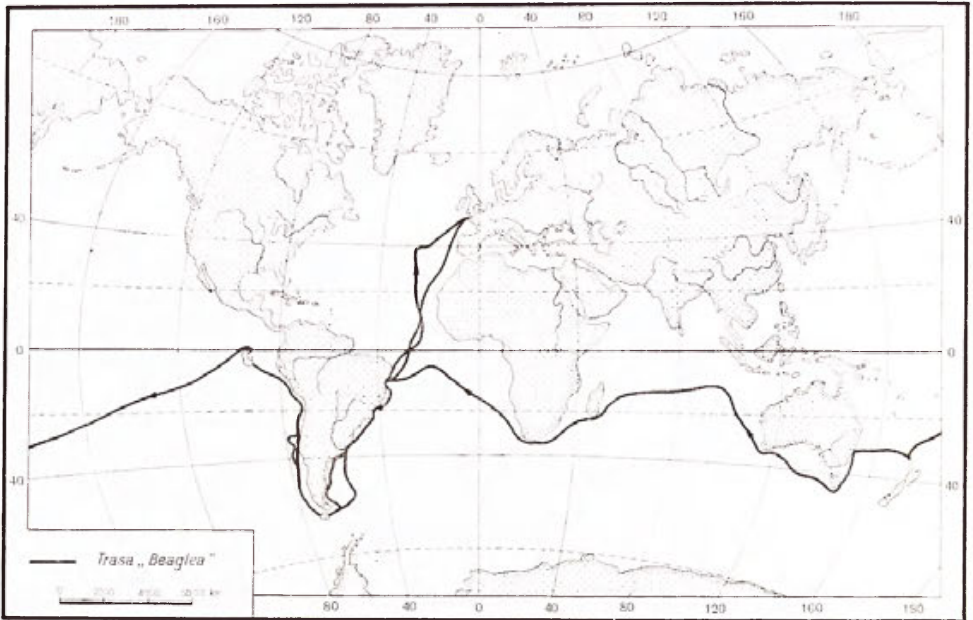




Ryc. 19. H. M. S. „Beagle”. (Według Darling).

Przedstawiony na rycinie model został wykonany przez Lois Darling na podstawie dokładnej analizy wszystkich dostępnych źródeł. Reprodukowane dotychczas obrazy ukazujące całą sylwetkę „Beagle’a” okazały się fantazjami artystycznymi z dużą ilością błędów.





Ryc. 20. Trasa podróży „Beagle’a” dookoła świata w latach 1831—1836.

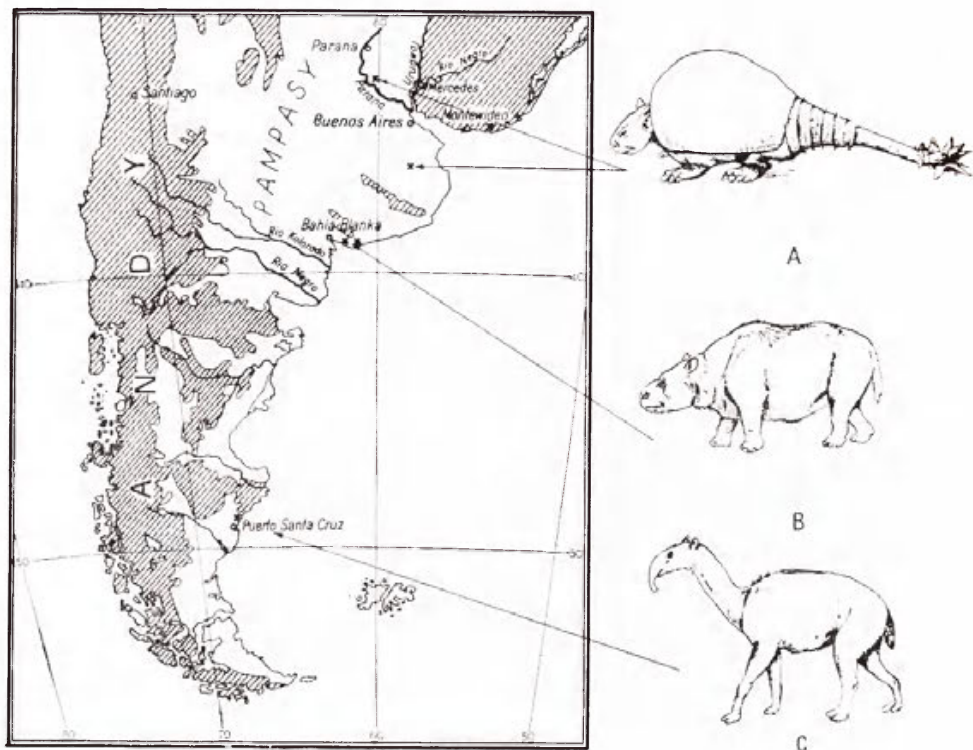
Różnorodne studia specjalne, o których tutaj mówiłem, nie miały wszakże prawie żadnego znaczenia w porównaniu z tym, że przyzwyczałem się do wytężonej pracy i skupiania uwagi nad sprawą, którą się zajmowałem. Wszystko co myślałem, o czym czytałem, porównywałem bezpośrednio z tym co widziałem lub według wszelkiego prawdopodobieństwa miałem zobaczyć. I ten nawyk umysłu utrzymał się nieprzerwanie przez pięć lat podróży. Jestem pewien, że takie właśnie ćwiczenie pozwoliło mi zrobić dla nauki wszystko, co udało mi się dokonać<sup>1</sup>.

„W czasie podróży na okręcie „Beagle” wielkie wrażenie wywarło na mnie odkrycie w formacji pampasowej wielkich kopalnych zwierząt z pancerzem podobnym do żyjących pancerników; po drugie, sposób, w jaki pewne zwierzęta zajmują miejsce innych blisko spokrewnionych zwierząt w miarę tego jak posuwamy się po kontynencie w kierunku południowym; i po trzecie, południowo-amerykański charakter większości mieszkańców archipelagu Galapagos, szczególnie zaś to że między mieszkańcami poszczególnych wysp archipelagu są pewne nieznaczące różnice, żadna zaś z tych wysp nie jest bardzo stara w sensie geologicznym<sup>2</sup>.

„Było rzeczą oczywistą, że można wytłumaczyć zarówno te fakty, jak też wiele innych zakładając, iż gatunki stopniowo się zmieniały; zagadnienie to nie dawało mi spokoju. Jest jednak rzeczą równie oczywistą, że ani działanie otaczających warunków, ani wola organizmów (zwłaszcza odnosi się to do roślin) nie mogą wyjaśnić tych niezliczonych przykładów dosko-

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. VIII, Autobiografia i wybór listów, Warszawa 1960, s. 37—38.

<sup>2</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. VIII Autobiografia i wybór listów Warszawa 1960, s. 52.



Ryc. 21. Szkicowa mapa południowej części Ameryki Południowej z zaznaczonymi miejscami (x), gdzie Darwin odkrył szczątki kopalnych kręgowców. (Częściowo według Romera, Scotta, zmieniany).

Obszary zakreskowane — pozbawione skamieniałości skały, prekenozoiczne osady i tufy wulkaniczne. Obszary niezakreskowane — pokłady pleistoceny i trzeciorzędowe (Patagonia). Z prawej strony — rekonstrukcje pleistocenyckich wymarłych ssaków, niektórych form znalezionych przez Darwina. A — wielki pancernik *Glyptodont*, B — *Toxodon* potężne i ociężałe zwierzę należące do *Notoungulata*, C — *Macrauchenia*, południowo amerykańskie wielbłądopodobne zwierzę należące do rzędu *Litopterna*.

nałego przystosowania wszelkiego rodzaju organizmów do właściwego im sposobu życia; na przykład dzieciół lub rzekotka drzewna są przystosowane do wspinania się na drzewa, a nasiona do rozsiewania się za pomocą haczyków i puchu. Owe przystosowania zawsze bardzo mnie zadziwiały i wydawało mi się, że dopóki nie można ich wytłumaczyć, bezcelowe byłoby wszelkie próby wykazania na podstawie dowodów pośrednich, iż gatunki się zmieniają”<sup>1</sup>.

1836 — 2 października. „Beagle” powraca do Anglii.

1837 — lipiec. Darwin zakłada notatnik, w którym gromadzi wiadomości dotyczące zmienności i przekształcania się gatunków.

„Po powrocie do Anglii przyszło mi na myśl, że idąc za przykładem tego co uczynił Lyell w geologii i zbierając wszystkie fakty, które w jakiś sposób wiążą się ze zmiennością zwierząt i roślin w stanie udomowienia i w stanie natury, można będzie rzucić nieco światła na całe to zagadnienie.

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. VIII Autobiografia i wybór listów. Warszawa 1960, s. 33.

Pierwszy mój notatnik datuje się z lipca 1837 r. Pracowałem ściśle według zasad Bacona i bez żadnej teorii, na dużą skalę zbierałem fakty ze szczególnym uwzględnieniem danych dotyczących form udomowionych, posługiwałem się drukowanymi kwestionariuszami, prowadziłem rozmowy z wybitnymi hodowcami i ogrodnikami, bardzo dużo czytałem. Gdy patrzę na spis różnego rodzaju książek, które wtedy przeczytałem i z których robiłem wyciągi, włączając w to szereg czasopism i rozpraw, zdumiewa mnie własna pilność. Wkrótce dostrzegłem, że kamieniem węgielnym osiągnięcia człowieka w wytwarzaniu użytecznych ras zwierząt i roślin jest selekcja. Lecz wciąż jeszcze było dla mnie zagadką, jakie zastosowanie mogła mieć selekcja u organizmów żyjących w stanie natury”<sup>1</sup>.

1838 — październik. Darwin pod wpływem przypadkowo przeczytanej pracy Malthusa<sup>2</sup> wpada na pomysł teorii doboru naturalnego.

„W październiku 1838 r., tj. piętnaście miesięcy po rozpoczęciu systematycznych badań, przypadkowo dla rozrywki przeczytałem prace Malthusa „O zaludnieniu”, a ponieważ przez ciągłą obserwację zwyczajów zwierząt i roślin byłem nastawiony tak, że mogłem docenić znaczenie walki o byt, która toczy się wszędzie, od razu uderzyła mnie myśl, że w tych warunkach zmiany korzystne będą wykazywać tendencje do utrzymywania się, a niekorzystne — do zanikania. W wyniku tego będą powstawać nowe gatunki. Tak więc dorobiłem się teorii, w oparciu o którą mogłem dalej pracować; ponieważ jednak starałem się unikać powziętych z góry założeń, postanowiłem na razie jej nie spisywać w najkrótszym nawet zarysie”.

1839 — 29 styczeń. Darwin bierze ślub ze swoją kuzynką Emmą Wedgwood. „Była mi mądrym doradcą i pogodnym pocieszycielem w ciągu całego życia, które bez niej byłoby przez długi czas prawdziwie żalosne wskutek złego stanu mego zdrowia...”<sup>3</sup>.

— Zostaje wydana pierwsza książka Darwina „Journal and Remarks”. Tytuł ostatniego wydania polskiego (Podróż na okręcie „Beagle”), jako tom III pracy zbiorowej pod redakcją R. Fitz-Roy „Narrative of the Surveying Voyages...”.

1842 — Ukazuje się “The Structure and Distribution of Coral Reefs...” (O budowie i rozmieszczeniu raf koralowych).

— czerwiec. Darwin na 35 stronach formułuje pierwszy szkic swej teorii ewolucji.

— październik. Darwin zakupuje w podlondyńskiej miejscowości Down posiadłość z domem i ogrodem, dokąd przenosi się wraz z rodziną. Będzie tam zamieszkiwał aż do śmierci.

1844 — Wychodzi “Geological Observations on the Volcanic Islands...”. (Spostrzeżenia geologiczne nad wyspami wulkanicznymi).

— Darwin rozszerza swą pierwotną wersję teorii ewolucji do 230 stron rękopisu.

1846 — Ukazuje się “Geological Observations on South America” (Spostrzeżenia geologiczne w Ameryce Południowej), trzecia, a zarazem ostatnia książka Darwina poświęcona jego badaniom geologicznym w trakcie podróży „Beagle’a”.

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. VIII, Autobiografia i wybór listów. Warszawa 1960, s. 63.

<sup>2</sup> Th. R. Malthus. “Essay on Population” 1798.

<sup>3</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. VIII, Autobiografia i wybór listów. Warszawa 1960, s. 49.

- 1851 — Zostały wydrukowane dwie pierwsze książki o żyjących i wymarłych skorupiakach wąsonogich (*Cirripedia*) pt. "A monograph of the sub-class *Cirripedia*"... "The Lepadidae" oraz "A monograph of the fossil *Lepadidae*".
- 1854 — Wyszedły dwa dalsze tomy monografii skorupiaków wąsonogich, "A monograph of the sub-class Cirripedia... The Balanidae; the Verrucidae" i "A monograph of the fossil Balanidae and Verrucidae...".
- Począwszy od września 1854 cały swój czas poświęciłem porządkowaniu olbrzymiej masy zapisków, a również obserwacjom i doświadczeniom dotyczącym transmutacji gatunków<sup>1</sup>.
- 1856 — Ch. Lyell skłania Darwina do opracowania swej teorii ewolucji w postaci nadającej się do druku.
- ... z miejsca więc zabrałem się do tego na skalę trzy- lub czterokrotnie większą, niż mi to później wyszło w „Powstawaniu gatunków”. A był to jedynie wyciąg z materiałów, które nagromadziłem, przy czym w tej skali wykonałem swą pracę tylko w połowie<sup>2</sup>.
- 1857 — 5 września. Darwin w liście do wybitnego amerykańskiego botanika Asa Gray’a przedstawia główne założenia teorii doboru naturalnego.
- 1858 — czerwiec. Darwin otrzymuje od Alfreda Russela Wallace’a (1823—1913), zoologa przebywającego wówczas na Archipelagu Malajskim, krótką rozprawę zatytułowaną "On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type" (O skłonności odmian do odchylenia się od pierwotnego typu w sposób nieokreślony).
- „Rozprawa ta zawierała dokładnie taką samą teorię jak moja. Pan Wallace wyraził życzenie abym przesłał jego pracę Lyellowi do przeczytania, o ile będzie mi się podobała”<sup>3</sup>.
- 1 lipca. Na posiedzeniu Linnean Society w Londynie, Ch. Lyell i J. D. Hooker przedstawili rozprawy Darwina i Wallace pod łącznym tytułem: "On the tendency of species to form varieties, and the perpetuation of varieties and of species by natural means of selection" (O skłonności gatunków do tworzenia odmian i o uwiecznianiu się odmian i gatunków naturalną drogą doboru).
- "Journal of the Proceedings of the Linnean Society" 1858 r., s. 45 podaje okoliczności, w których zgodziłem się z życzeniem Lyella i Hookera, aby wyciąg z mego rękopisu wraz z listem do Asa Graya z 5 września 1857 r., został ogłoszony równocześnie z rozprawą Wallace’a. Początkowo bardzo niechętnie na to przystałem, gdyż sądziłem, że pan Wallace może uważać takie postępowanie za niedopuszczalne. Wówczas bowiem jeszcze nie znałem jego wspaniałomyślności i szlachetności... Nasze tak połączone prace nie zwróciły większej uwagi. Wskazuje to, jak bardzo konieczną rzeczą jest szczegółowe wyjaśnienie nowego poglądu, aby mógł on wzbudzić ogólne zainteresowanie”<sup>4</sup>.
- 1859 — 24 listopada zostało opublikowane dzieło "On the origin of species by means of natural selection, on the preservation of favoured in the struggle for life". (Przekład polski pt. „O powstawaniu gatunków drogą doboru na-

<sup>1</sup> K. Darwin, Dzieła wybrane. T. VIII, Autobiografia i wybór listów, Warszawa 1960, s. 62.

<sup>2</sup> Ibidem, s. 64.

<sup>3</sup> K. Darwin, Dzieła wybrane. T. VIII, Autobiografia i wybór listów, Warszawa 1960, s. 64 Ibidem, s. 64.

<sup>4</sup> K. Darwin, Dzieła wybrane, T. VIII, Autobiografia i wybór listów, Warszawa 1960, s. 64.





Ryc. 22. Charles Darwin w roku 1860.

- turalnego, czyli o utrzymaniu się doskonalszych ras w walce o byt”, w tłumaczeniu Szymona Dicksteina i Józefa Nusbauma, ukazał się po raz pierwszy w latach 1884—1885).
- 1860 — 7 stycznia wyszło II wyd. „O powstawaniu gatunków” w nakładzie 3000 egz. Wydanie I w nakładzie 1250 egz. rozprzedano w dniu ukazania się książki.
- 1861 — III wyd. „O powstawaniu gatunków” — poszerzone i poprawione (2000 egz.).
- 1862 — “On the various contrivances by which orchids are fertylised by insects” (O różnych sposobach zapylania storczykowatych przez owady).
- 1864 — Darwin ogłasza następną pracę, opartą na własnych badaniach eksperymentalnych “The movements and habits of the climbing plants” (Ruchy i właściwości roślin pnących).
- 1866 — IV uzupełnione wyd. „O powstawaniu gatunków”.
- 1868 — Ukazało się dwutomowe dzieło, nad którym Darwin pracował od roku 1860 — “The variation of animals and plants under domestication”. Tytuł ostatniego polskiego wydania „Zmienność zwierząt i roślin w stanie udomowienia”.
- 1869 — Po wprowadzeniu szeregu uzupełnień wychodzi V wyd. „O powstawaniu gatunków”.



- 1871 — Darwin ogłasza „The descent of man and selection in relation to sex” (Tytuły ostatnich przekładów polskich „O pochodzeniu człowieka” i „Dobór płciowy”).
- 1872 — Ukazało się VI wyd. „O powstawaniu gatunków”, ostatnie, w którym Darwin dokonał zmian i uzupełnień (dwie następne edycje 1878 i 1880, opublikowane za życia Darwina, wyszły już w formie niezmienionej).
- W nakładzie 90000 egz. opublikowana została nowa książka Darwina „The expression of the emotions in man and animal” (Tytuł ostatniego wydania polskiego „O wyrazie uczuć u człowieka i zwierząt”).
- 1874 — Wychodzi II wyd. „O pochodzeniu człowieka” i „Dobór płciowy”.
- 1875 — Darwin publikuje „Insectivore plants” (Rośliny owadożerne) oraz poprawione i uzupełnione II wyd. dzieła „Zmienność zwierząt i roślin w stanie udomowienia”.
- 1876 — Darwin pisze swoją autobiografię, częściowo uzupełnioną w latach późniejszych (Po raz pierwszy obszernie jej fragmenty zostały opublikowane w roku 1887 przez syna Francis Darwina w trzytomowym wydawnictwie „Life and letters of Charles Darwin”. Pełen tekst autobiografii został ogłoszony dopiero w latach 1957, 1958, a jej polski przekład „Autobiografia i wybór listów” — w roku 1960.
- Została wydrukowana nowa książka Darwina „The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom”. (Tytuł polskiego przekładu „Skutki krzyżowania i samozapłodnienia w świecie roślin”).
- 1877 — „The different forms of flowers on plants on the same species”. (Różne postacie kwiatów u roślin tego samego gatunku).
- 1880 — „The power of movement in plants” (Zdolność ruchu u roślin) praca wykonana przy pomocy syna Francis Darwina.
- 1881 — „The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations on their habits” (O tworzeniu się gleby w następstwie działania dżdżownic oraz obserwacje nad ich zachowaniem się), ostatnia książka Darwina wydana za jego życia.
- 1882 — 19 kwietnia Darwin umiera w Down.
- 26 kwietnia odbył się pogrzeb Darwina. Prochy jego spoczęły w Katedrze Westminsterskiej wśród grobów Newtona, J. Herschela, Faradaya i innych najwybitniejszych ludzi nauki.

**Konstrukcja dzieła „O powstawaniu gatunków”.** W dziele „O powstawaniu gatunków”, Darwin równolegle z pozytywnym wykładem teorii doboru naturalnego przeprowadza drobiazgową krytykę wszystkich podstawowych założeń statycznej koncepcji przyrody. W wywodzie tym rozważa nadzwyczaj drobiazgowo różne fakty i hipotezy, ale zupełnie nie dyskutuje z poglądami Buffona, E. Darwina czy Lamarcka.

W pierwszym wydaniu „O powstawaniu gatunków” Darwin nie wspomina nawet o Lamarcku jako twórcy pierwszej teorii ewolucyjnej. Dopiero czwarte wydanie swego dzieła uzupełnia rysem historycznym, w którym stara się uwzględnić wszystkich badaczy, którzy przed 24 listopada 1859 r. wypowiadali się za zmiennością gatunków. Robi to jednak wyraźnie ze względów kurtuazyjnych i nie pozostawia żadnych wątpliwości co do tego, że dotychczasowe koncepcje ewolucyjne nie mają żadnego genetycznego związku z jego teorią.

Najlepszym jednak odzwierciedleniem tego stosunku jest korespondencja Darwina.

Już w 1844 r. a więc w początkowym okresie opracowania teorii doboru naturalnego, Darwin pisał do Hookera:

„...jestem niemal przekonany (zupełnie odmiennie niż początkowo), że gatunki nie są (brzmi to jak wyznanie zbrodni) niezmiennie. Chronicie mnie nieba przed takimi nonsensami Lamarcka, jak „dążenie do postępu”, „przystosowanie dzięki biernej gotowości zwierząt etc.” Lecz wnioski, do których doszedłem, nie bardzo różnią się od jego wniosków, chociaż uważam, że sposoby zmieniania się są zupełnie inne. Sądzę, że odkryłem (w tym jest ta moja zarozumiałość), w jaki prosty sposób gatunki znakomicie przystosowują się do rozmaitych celów”<sup>1</sup>.

W tym samym czasie (1844—1846) wyszła w Anglii książka „Vestiges of the natural history of creation” (Ślady naturalnej historii stworzenia). Jej anonimowy autor (jak się wiele lat później okazało — Robert Chambers) dowodził, że życie na Ziemi powstało w wyniku impulsu boskiego, ale następnie jak na to wskazuje materiał kopalny, organizmy rozwijały się już w sposób naturalny. „Vestiges...” miała charakter wyraźnie popularyzatorski, i mimo że nie zawierało poglądów oryginalnych (w kwestii mechanizmów ewolucji Chambers szedł za Lamarckiem), wkrótce zdobyło ogromny rozgłos. W samej Anglii w okresie 9 lat książka rozeszła się w 10 wydaniach, przetłumaczona została również na wiele języków.

Wśród przyrodników „Vestiges...” wywołała mieszane uczucia, większość jednak albo ją ignorowała, albo zdecydowanie potępiała. Szczególnie Thomas Huxley, po roku 1859 jeden z najzagorzalszych rzeczników i obrońców idei ewolucji, ostro krytykował i zwalczał poglądy zawarte w „Vestiges...”, nazywając je bezsensownymi, rozwodnionym lamarkizmem itp. Istnienie form kopalnych pisał on, dowodzi na pewno, że jedne organizmy przestały żyć wcześniej niż drugie; nie stanowi to jednak jeszcze dowodu, że jedne powstały z drugich.

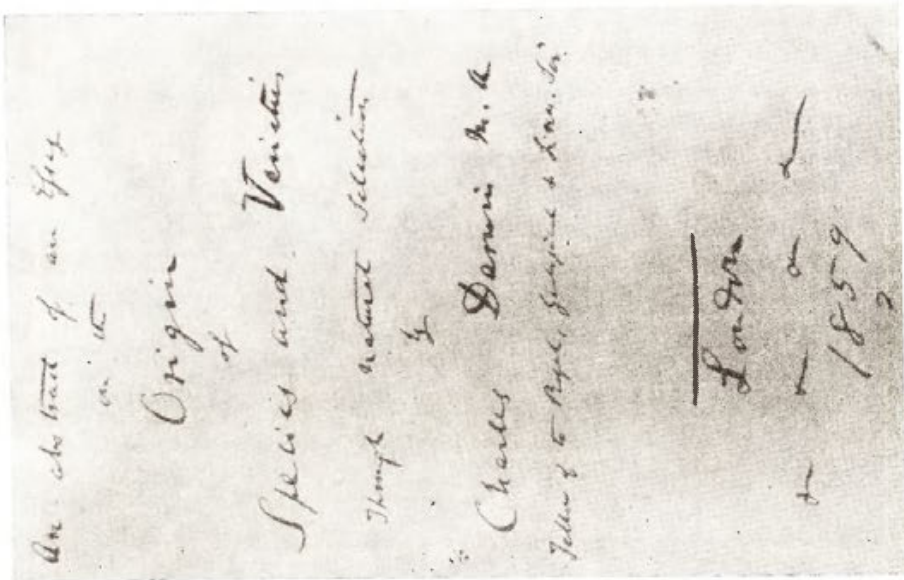
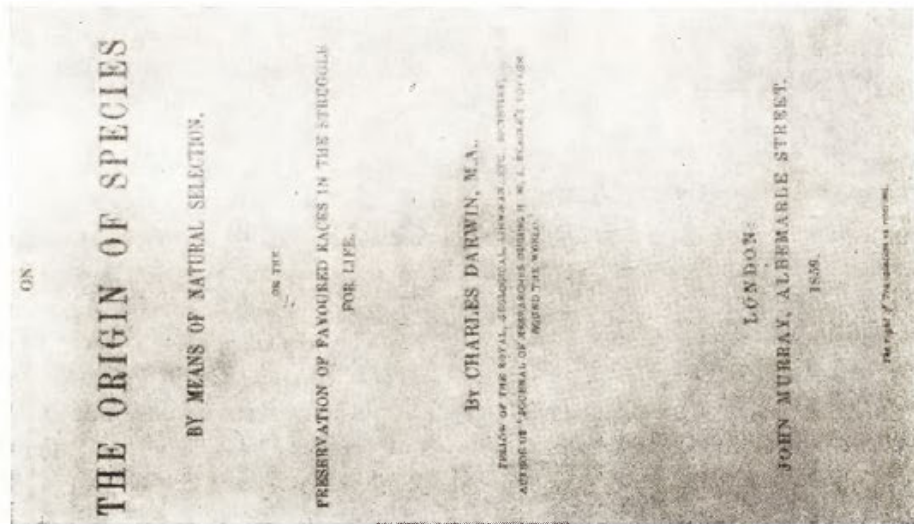
Podobne stanowisko zajmował również Lyell, którego już wcześniej spekulatywność teorii Lamarcka, a zarazem trudność w znalezieniu przy czynowego wyjaśnienia czynników przekształceń, utwierdziły w przekonaniu o niezmienności gatunków.

Darwin miał więc obiektywne powody, aby w liście do Hookera z roku 1850 napisać:

„Lamarck jest jedynym (żaden inny wyjątek nie przychodzi mi na myśl), który opisawszy starannie gatunki, przynajmniej w dziale bezkręgowców, nie uwierzył w stałość gatunków. Ale jego absurdalna książka, chociaż dobrze napisana, zaszkodziła sprawie, jak autor „Vestiges...” i — (może

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. VIII. Autobiografia i wybór listów. Warszawa 1960, s. 94.



Ryc. 23. Karta tytułowa pierwszego wydania „On the origin of species” i jej projekt nakreślony ręką Darwina.

tak powie przyszły przyrodnik, błądzący i szukający rozwiązania tych samych zagadnień), jak Darwin”<sup>1</sup>.

Prace typu „Vestiges...”, wzbudzały wśród szerokich kręgów społeczeństwa zainteresowanie problemem transmutacji gatunków i niewątpliwie „przetoczyły umysły” do przyjęcia idei ewolucji, z drugiej jednak strony, cała przeddarwinowska literatura ewolucjonistyczna, przez swój wybitnie spekulatywny charakter była czynnikiem, „który szkodził sprawie” na gruncie naukowym. Wśród przyrodników sytuacja wyglądała tak, jak ją scharakteryzował Darwin.

„Mówiono czasami, że powodzenie „Powstawania” dowodzi, że „temat wisiał w powietrzu”, lub że „umysły były do tego przygotowane”. Nie myślę, aby to ściśle odpowiadało prawdzie, gdyż przy każdej okazji sondażowałem opinię wielu przyrodników i nie zdarzyło mi się spotkać ani jednego, który by wątpił o stałości gatunków...

... Jest jednak, jak myślę, prawdą, że w umysłach przyrodników nagromadziła się niezliczona ilość dobrze zbadanych faktów, które mogły znaleźć właściwe miejsce z chwilą, gdy została dostatecznie jasno wyłożona jakaś teoria obejmująca te fakty”<sup>2</sup>.

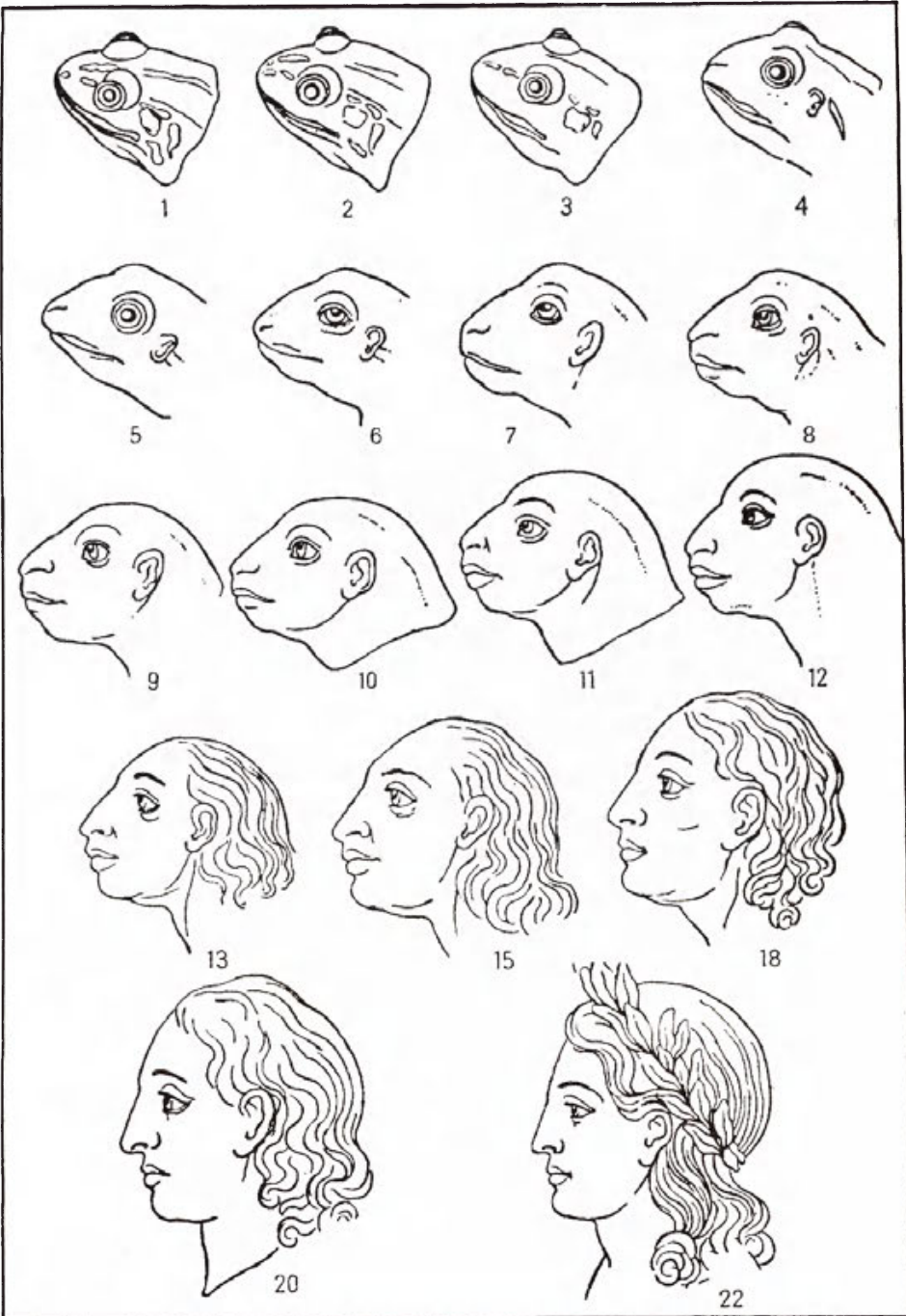
Pomocnym elementem przy odczytywaniu darwinowskich poglądów na proces ewolucji i rządzące nim prawa jest zdanie sobie sprawy z konstrukcji dzieła „O powstawaniu gatunków”. Analiza ta pomaga również uniknąć błędnych lub niezgodnych z myślą Darwina interpretacji, które niestety są szeroko rozpowszechnione w piśmiennictwie.

Treścią pierwszego rozdziału („Zmienność w stanie udomowienia”) dzieła „O powstawaniu gatunków”, jest ogólna analiza zjawisk zmienności, oparta głównie na faktach zaczerpniętych z praktyki hodowlanej. Darwin precyzuje w nim zasadę doboru sztucznego, którą następnie posługuje się jako modelem przy wyjaśnianiu procesów zachodzących w przyrodzie. Myślą przewodnią rozdziału następnego „Zmienność w stanie natury” jest wykazanie, że zjawiskiem obiektywnym jest różny stopień wzajemnego zróżnicowania form żywych. Można utworzyć szereg narastających ciągle stopni zróżnicowania, poczynając od zmienności osobniczej poprzez słabo wyodrębnione rasy (odmiany), rasy, podgatunki, aż do całkowicie odizolowanych gatunków. Każdy zaś szereg „wzbudza w umyśle pojęcie o rzeczywistym przejściu”. Rozdział pierwszy i drugi, obok analizy zjawisk zmienności, zawierają również istotną krytykę idei statycznej struktury przyrody żywej, a szczególnie jej integralnego składnika statycznej koncepcji gatunku. Oba te elementy są tak ściśle z sobą splecione, że wypowiedzi krytyczne Darwina przeciw statycznemu pojęciu gatunku, wielokrotnie przyjmowano za jego własne poglądy w tej kwe-

---

<sup>1</sup> M. Prenant, Darwin, Łódź 1947, s. 81.

<sup>2</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. VIII Autobiografia i wybór listów. Warszawa 1960, s. 65—66.



Ryc. 24. Od żaby do Apolla.

Przykład naiwnych wyobrażeń ewolucyjnych, jakie rodziły się w pierwszej połowie XIX w. Rycina pochodzi z nowego opracowania „Phisiognomik” (autorstwa Lavatersa albo Goethego) dokonanego przez Fr. Graffera w roku 1829.



stii. Rozdziały „Walka o byt” i „Dobór naturalny” są poświęcone czynnikom i mechanizmom ewolucji. W tym wykładzie teorii doboru naturalnego Darwin precyzuje podstawowe pojęcia i założenia swej koncepcji.

Wszystkie następne rozdziały książki „O powstawaniu gatunków” (z wyjątkiem ostatniego, podsumowującego), jak i cała późniejsza twórczość Darwina, dotyczą bezpośrednio ewolucjonizmu, jest konkretyzacją, weryfikacją i dyskusją tez teorii doboru naturalnego, opartą na olbrzymim materiale faktycznym.

Darwin zarazem postuluje szereg hipotez dotyczących prawidłowości procesu filogenezy, szybkości jej zachodzenia, jej związku z ontogenezą itp.; precyzuje problemy stojące przed ewolucjonizmem oraz pokazuje konsekwencje, wynikające z przyjęcia teorii doboru naturalnego dla różnych dziedzin biologii.

## 2. Teoria doboru naturalnego

**Właściwości form hodowlanych.** Rasy zwierząt i roślin udomowionych wykazują wielokrotnie różnice morfologiczne tego samego rzędu, co żyjące w warunkach naturalnych zbliżone do nich gatunki jednego rodzaju. Zjawisko to daje się wykazać na wielu przykładach. Wystarczy porównać różne rasy gołębi, kur, królików, złotych rybek, kapusty i wielu innych form.

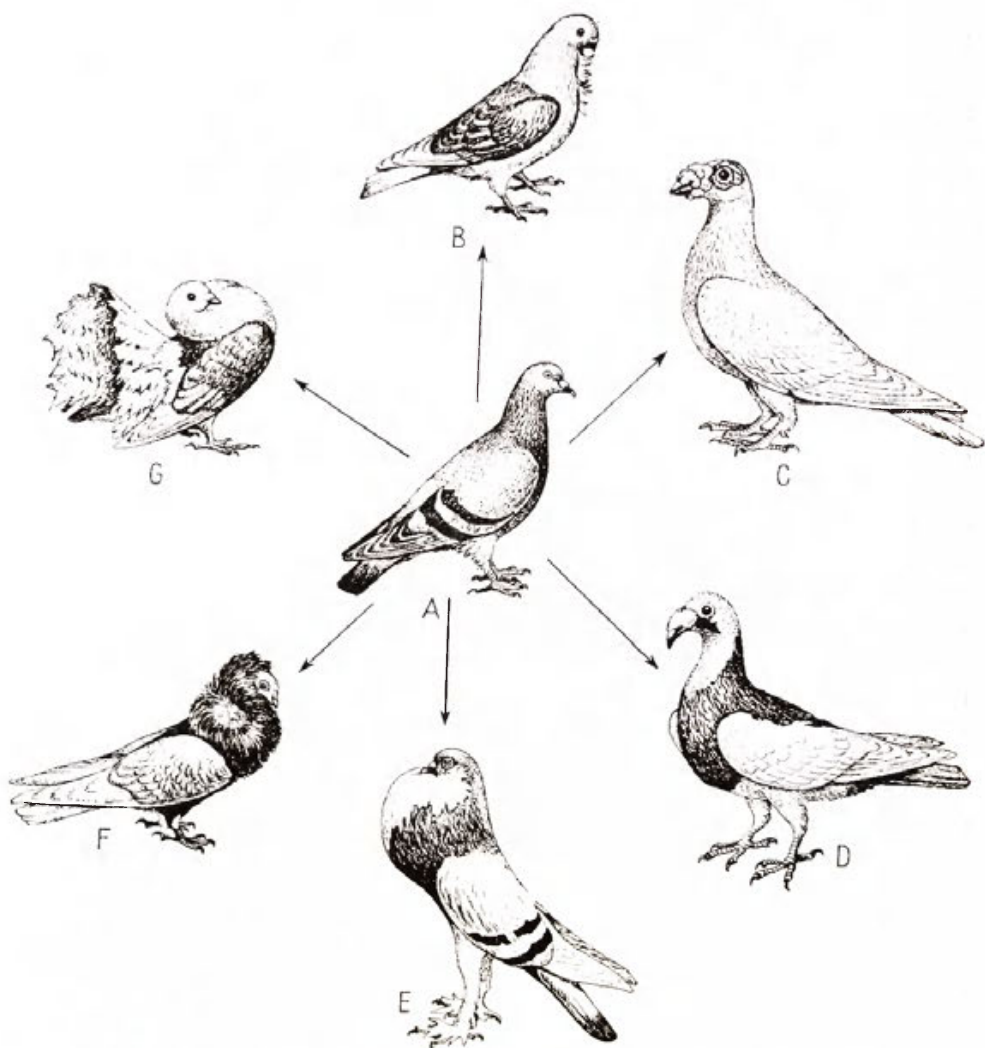
Na tym tle powstawały, w stosunku do szeregu ras hodowlanych, wątpliwości i spory czy pochodzą one od jednego, czy też kilku dzikich gatunków.

Przeprowadzona przez Darwina analiza wykazała, że pochodzenie szeregu form udomowionych jest niejasne. Inne wywodzą się przypuszczalnie od kilku gatunków. Wiele jednak nawet bardzo zróżnicowanych ras pochodzi od jednej dzikiej formy, która w odległych czasach została udomowiona przez człowieka. Na przykład wszystkie kury wywodzą się z jednego gatunku (z kura indyjskiego — *Gallus ferrugineus*), podobnie jak rasy królików, kaczek, czy odmiany kapusty ogrodowej i szereg innych.

Szczególnie pięknie udowodnił Darwin pochodzenie od jednego gatunku dzikiego wszystkich ras gołębi domowych. Rasy gołębi różnią się rozmiarami ciała, wagą, budową szkieletu, formą dzioba, rodzajem upierzenia i wielu innymi cechami.

Można wśród gołębi wybrać około dwudziestu form, które, gdyby żyły w środowisku naturalnym, każdy ornitolog, na podstawie różnic morfologicznych, przyjąłby za odmienne gatunki lub nawet zaliczył do różnych rodzajów.

Wszystkie jednak rasy gołębi doskonale się z sobą krzyżują, a w wyniku takiej krzyżówki można czasem otrzymać potomstwo przypominające ubarwieniem dzikiego gołębia skalnego (*Columba livia*).



Ryc. 25. Dzikie gołąb skalny (A) i niektóre rasy gołębi domowych, mewka egipska (B), bagdet norymberski (C), karier angielski (D), garlacz angielski (E), perukarz czerwony (F), pawik brązowy (G). (Oryg.).

Istnieje szereg innych dowodów, które wskazują na *C. livia*, jako na jedyną formę pierwotną. W przyrodzie występuje wiele gatunków dzikich gołębi, i w tym trzy gatunki gołębi skalnych, ale jedynie *C. livia* ma wszystkie właściwości, które go zbliżają do gołębi domowych, charakteryzujących się m. in. tym, że nigdy nie budują gniazd na drzewach, a nawet niechętnie na nich siadają.

Odrzucając możliwość pochodzenia wszystkich ras hodowlanych od *C. livia*, musielibyśmy przyjąć, że człowiek pierwotny oswoił siedem czy osiem dzikich gatunków gołębi skalnych oraz że wszystkie one wy-

ginęły. Nie znamy bowiem takich form, które odpowiadałyby im w naturze. Gołębie skalne gnieźdzące się na niedostępnych skałach są w ogóle mało narażone na wytępienie. Jest natomiast zupełnie nieprawdopodobne aby mogło to nastąpić w czasie kilku tysięcy lat. Istnieją więc przekonujące dowody, że w warunkach hodowli organizmy ulegają głębokim przeobrażeniom i zróżnicowaniom, odpowiadającym pod pewnymi względami zróżnicowaniu charakterystycznemu dla gatunków żyjących w warunkach naturalnych.

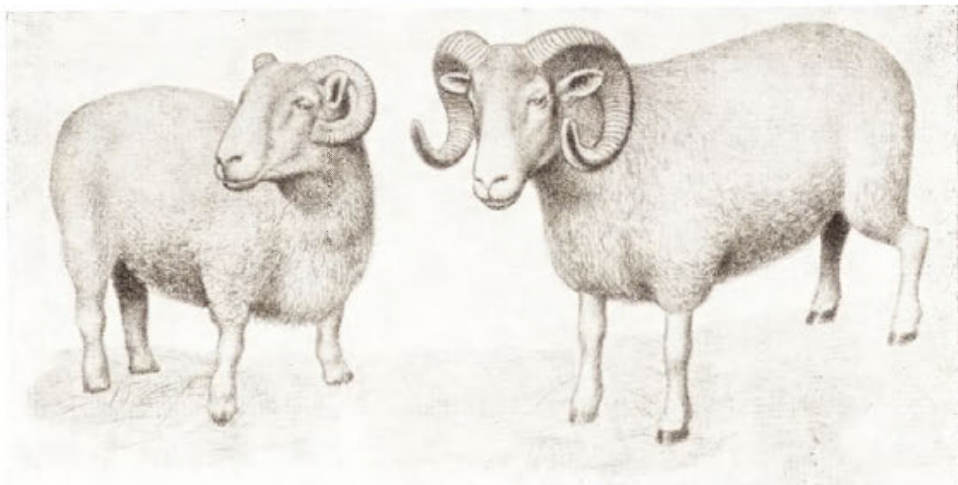
Rasy udomowione charakteryzują się przy tym znamionami z tych czy innych względów korzystnymi dla człowieka (często o charakterze monstrialnym), a obojętnymi albo wręcz szkodliwymi dla samego organizmu. Na przykład olbrzymi przerost tkanki tłuszczowej u świni angielskiej jest cechą tak dalece abiologiczną, że gdyby znalazła się bez opieki człowieka, w krótkim czasie musiałaby zginąć. Pełność kwiatów, tak poszukiwana przez hodowców, zmniejsza w sposób znaczny ich zdolność do rozmnażania. Są to właściwości abiologiczne zupełnie niespotykane u form żyjących w warunkach naturalnych. Jednocześnie jest zadziwiające — twierdził Darwin — jak cechy organizmu, które są dla człowieka korzystne, ulegają zmianom, a inne, obojętne, pozostają prawie nie zmienione. Wystarczy przypatrzeć się, jak zmienne są liście kapusty różnych odmian, a jak jednostajne są ich kwiaty. Przykładem jest również bratek, którego kwiaty mają różną wielkość i barwę, liście zaś różnych odmian wykazują duże podobieństwo.

Fakty te nasuwają pytanie, czy jest możliwe, aby wszystkie przekształcenia form hodowlanych powstały jedynie w wyniku zmienności.

**Zjawiska zmienności i ich charakter.** Niektóre różnice, jakie występują między formami udomowionymi a dzikimi można wytłumaczyć używaniem i nieużywaniem narządów. Na przykład u kaczki domowej kości skrzydeł ważą mniej, a kości nóg więcej, w stosunku do całego szkieletu niż u kaczki dzikiej, co pozostaje w ścisłym związku z trybem życia. Kaczka domowa chodzi więcej, a lata mniej niż kaczka dzika, czyli używanie jednego narządu, a nieużywanie drugiego wpłynęło na zmiany szkieletu. Innym przykładem tego rodzaju są wiszące uszy zwierząt domowych, co można wytłumaczyć tym, że zwierzęta udomowione rzadko bywają niepokojone.

W istocie jednak zasada używania i nieużywania narządów ma dość ograniczony zasięg i nie stosuje się zupełnie do roślin. U tych ostatnich pewne zmiany można wywołać przez aklimatyzację, ale to również tłumaczy tylko niewiele przypadków zmienności.

Nie ma też żadnych podstaw do przyjęcia tezy, że wszystkie rasy powstały nagle przez pojedynczą zmianę i to od razu w doskonałej postaci. Co prawda znamy szereg przykładów nagłego (skokowego) powstania odmian, jak np. szczeci sukienicznej *Dipsacus fullonum* z formy dzi-



Ryc. 26. Krótkonoga owca rasy ankon (z lewej) i owca o normalnej długości nóg.  
(Według Gardnera).

Krótkonożność owicy jest najwcześniejszą znaną mutacją zaobserwowaną u zwierząt domowych. W roku 1791 S. Wright, właściciel farmy koło Dover USA, zauważył w swoim stadzie owiec baranka o wybitnie krótkich nogach. Po dojściu do dojrzałości, tryk ten został skrzyżowany z 15 owcami o nogach normalnej długości. Wśród 15 jagniąt, które się urodziły, dwa były (anakonami) krótkonogie. Dalsze krzyżówki między osobnikami krótkonogimi doprowadziły do powstania linii, u której cecha ta pojawiała się u całego potomstwa.

kiej tej rośliny *Dipsacus silvestris* czy rasy owiec ankonów. Szczególnie znane są przykłady mutacji pączkowych (sportów). W związku z tym Darwin stwierdził: „Niektórzy przyrodnicy utrzymywali, że wszystkie objawy zmienności mają związek z aktem rozmnażania płciowego, ale zdanie to jest niewątpliwie mylne. W innym dziele (Zmienność zwierząt i roślin w stanie udomowienia) podałem długą listę tzw. sportów „sporting plants”, jak je nazywają ogrodnicy angielscy, tj. roślin, na których nagle powstaje pączek o nowych i niekiedy zupełnie odmiennych cechach niż inne pączki tejże rośliny. Te wariacje pączkowe, jakby je można nazwać, dadzą się rozmnażać za pomocą szczepienia, sadzonkowania itp., a niekiedy nawet za pomocą nasion. W naturze spotyka się je rzadko, ale w hodowli nie są one bynajmniej rzadkie. Ponieważ widzimy tutaj, że jeden z tysiąca pączków wyrastających corocznie na tym samym drzewie, nabył nagle nową cechę, ponieważ wiemy dalej, że pączki drzew rosnących w niejednakowych warunkach dają czasami początek prawie jednakowej odmianie — na przykład pączki brzoskwini, z których wyrastają nektaryny (odmiany brzoskwini o gładkich owocach) lub pączki róży zwyczajnej, z których powstają róże omszone — zrozumiemy łatwo, że przy określaniu każdej formy zmienności natura otaczających warunków odgrywa podrzędną rolę w stosunku do natury organizmu. Wpływ tej pierwszej nie jest, być może, większy niż wpływ natury iskry za-

pałającej ciało palne na naturę płomienia”<sup>1</sup>. Warunki życiowe działają zdaniem Darwina na organizmy w dwojaki sposób bezpośrednio i pośrednio.

Oddziaływaniem pośrednim warunków zewnętrznych nazywał Darwin wpływ, jaki wywiera aklimatyzacja i życie w niewoli na narządy rozrodcze roślin i zwierząt. Z nieznanymi zupełnie powodów, wiele z tych form staje się całkowicie bezpłodnymi, lub przeciwnie, daje się z powodzeniem ze sobą krzyżować, mimo że nigdy nie dzieje się tak w naturze. W takich właśnie zmianach wyraża się pośrednie działanie warunków zewnętrznych.

Natomiast w bezpośrednim oddziaływaniu warunków zewnętrznych musimy według Darwina wyróżnić dwa czynniki: charakter samego organizmu i charakter warunków. „Pierwszy wydaje się nam o wiele ważniejszy dlatego, że odmiany prawie zupełnie podobne powstają niekiedy pod wpływem warunków, o ile sądzić można różnych, i z drugiej strony, że odmiany niepodobne powstają pod wpływem warunków, jak się zdaje, niemal jednakowych”<sup>2</sup>.

Bezpośrednie oddziaływanie warunków na potomstwo może być dwójakiego rodzaju: określone i nieokreślone.

Oddziaływanie określone zachodzi wtedy, gdy wszystkie osobniki podlegając wpływowi jakiegoś czynnika, zmieniają się w sposób podobny. Przykładem takich zmian może być wpływ pożywienia na kolor sierści wielu zwierząt lub klimatu na grubość skóry. Taką zmienność określoną można obserwować u owiec karakułowych, u których pod wpływem klimatu zmienia się wygląd włosa. U koni skąpe odżywianie i wilgotny klimat prowadzą do zmniejszenia rozmiarów ciała.

Tej zmienności Darwin nie przypisywał jednak większego znaczenia, według niego najczęstsza jest zmienność nieokreślona. Charakteryzuje się ona tym, że wśród osobników tego samego gatunku, żyjących w jednakowych warunkach, pojawiają się w każdym pokoleniu formy różniące się od innych szeregiem drobnych cech morfologicznych, fizjologicznych, dotyczących zachowania się itp., które nie są odziedziczone ani po rodzicach, ani po odleglejszych przodkach.

Między tą zmiennością dziedziczną a warunkami życia nie można stwierdzić żadnego adekwatnego związku. Jest to typowa zmienność różnokierunkowa (bezkierunkowa), nowa właściwość może w związku z tym być zarówno pożyteczna, obojętna, jak i szkodliwa. Zarówno jednak w hodowli, jak i warunkach naturalnych zmienność bezkierunkowa jest najbardziej pospolita.

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane, T. II. O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 22.

<sup>2</sup> K. Darwin, Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 20.



„Nasza nieznamość praw zmienności jest głęboka”, pisał otwarcie Darwin, aczkolwiek znane są niektóre ciekawe zjawiska, jak np. zmienność korelacyjna.

Na przykład białe koty z niebieskimi oczyma są zazwyczaj głuche, odnosi się to w tym przypadku głównie do samców. Ciekawym przykładem jest korelacja zachodząca pomiędzy kolorem skóry u prosiąt a ich odpornością. W Wirginii, wszystkie świnię hodowane przez farmerów są czarne, co związane jest z tym, że tylko takim świniom nie szkodzi korzeń rośliny *Lahnantes*, powodujący u świń inaczej ubarwionych odpadanie kopyt. Psy bez sierści mają niedorozwinięty układ zębowy, co przemawia także za skorelowaniem tych cech.

Zdaniem Darwina pewne cechy są z sobą nie tylko sprzężone, tzn. zawsze występują razem, ale również zmiana jednej takiej cechy pociąga za sobą zmianę drugiej. Z tych właśnie względów zmienność korelacyjna lub inaczej współzależna ma nieraz duże znaczenie.

W „O powstawaniu gatunków” Darwin wielokrotnie podkreślał: „Praw rządzących dziedzicznością przeważnie nie znamy. Nikt nie wie, dlaczego u rozmaitych osobników tego samego gatunku lub różnych gatunków ta sama właściwość raz jest dziedziczna, drugi raz nie; dlaczego dziecko często wraca do pewnych cech dziadka lub babki albo odleglejszego przodka i dlaczego pewne właściwości przechodzą często z jednej płci na obie albo tylko na jedną i to najczęściej, chociaż nie wyłącznie, na tę samą płeć”<sup>1</sup>.

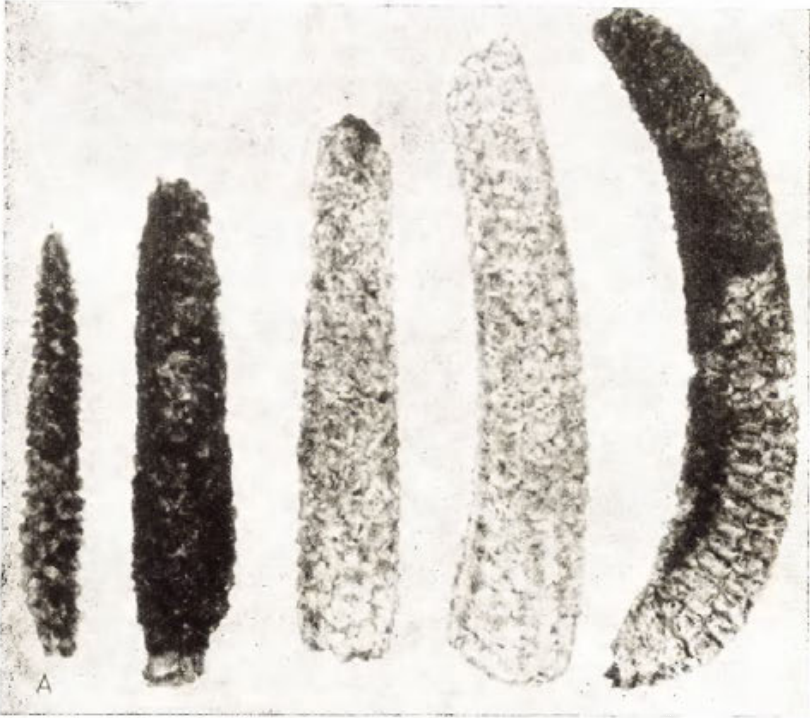
Ogólną jednak tendencją żywych istot jest przekazanie swych cech potomstwu, niezależnie od faktu, czy cechy te występowały, czy też nie występowały u ich rodziców.

Zagadnienie dziedziczności Darwin omówił szerzej w dziele „Zmienność zwierząt i roślin w stanie udomowienia”, nie zmieniając jednak zasadniczych założeń sformułowanych w „O powstawaniu gatunków”. Jedynym nowym elementem była teoria pangenezy — próba wyjaśnienia mechanizmu leżącego u podstaw zjawiska dziedziczności.

Teoria pangenezy stanowi zjawisko wyjątkowe w twórczości Darwina, gdyż była koncepcją spekulatywną i niezupełnie oryginalną, jej pierwsze sformułowanie przypisywane jest Hipokratesowi. W myśl założeń teorii pangenezy, wszystkie komórki organizmu produkują niezmiernie drobne żywe cząstki — gemmule. Z chwilą, kiedy w organizmie tworzą się elementy płciowe, gemmule wędrują do komórek rozrodczych. Dzięki temu w komórkach rozrodczych reprezentowane są wszystkie cechy danego organizmu. W trakcie procesu rozwojowego gemmule wędrują i każda z nich przedostaje się do komórek rozwijającego się organizmu, nadając każdej z nich cechy takie, z jakich sama powstała. Przyczyną

---

<sup>1</sup> K. Darwin Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 25.



Ryc. 27A. Seria kolb prehistorycznej kukurydzy, pochodząca z kolejnych warstw kulturowych. (Według Smith'a i Mangelsdorfa).  
Najstarsze wykopalisko tej rośliny z Nowego Meksyku (USA), obejmujące okres od 2500 lat p.n.e. do 300 roku n.e.

dziedziczości jest więc istnienie kompletów gemmul w komórkach rozrodczych. Ze względu na fakt niedziedziczenia się takich cech nabytych, jak mechaniczne uszkodzenia części ciała, Darwin musiał przyjąć, że wędrowka gemmul musi zachodzić na długo przed osiągnięciem przez organizm dojrzałości płciowej.

Po tej dygresji, wracając do problemu głównego, należy stwierdzić, że Darwin na podstawie analizy zjawisk zmienności doszedł do wniosku, że samą zmiennością nie można wytłumaczyć osiągnięć i wyników hodowli.

**Dobór sztuczny.** Klucz do wyjaśnienia znacznych przekształceń, jakim podlegają w hodowli zwierzęta i rośliny, tkwi zdaniem Darwina „w zdolności człowieka do gromadzenia zmian drogą doboru. Natura wytwarza stopniowo zmiany, człowiek zaś nadaje im pewien pożyteczny dla siebie kierunek. W takim znaczeniu można powiedzieć, że sam on wytworzył pożyteczne dla siebie rasy”<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 39.



Ryc. 27B. Zestawienie kolb kukurydzy z przed 4500 laty z formą dzisiejszą (Oryg.). Pod wpływem hodowli poważnym zmianom uległa nie tylko kolba, ale również i same ziarna. Pierwotna kukurydza miała ziarna zamknięte w długim plewie zmniejszającym się w części środkowej.

Człowiek udomawiając formy żywe, lub zmieniając sposób życia ras od dawna hodowanych, stwarza szczególnie korzystne warunki dla częstszego niż normalnie pojawiania się zmienności dziedzicznej. Ogromna większość zmian jest dla hodowców obojętna, ale zdarzają się co pewien czas organizmy, które posiadają jakieś drobne odchylenia zbliżające je do poszukiwanej formy. Do dalszego rozplodu wybiera się tylko te osobniki, które mają daną korzystną cechę. Taki sposób postępowania stosuje się przez wiele pokoleń, aż nowa cecha ulegając stałemu wzmocnieniu utrwali się i przyjmie pożądaną postać.

Największa sztuka umiejętnego hodowania polega, według Darwina, na tym, aby umieć znaleźć wśród masy organizmów zmienione osobniki, które odznaczają się nieraz tylko drobnymi, ledwie dostrzegalnymi cechami. Dobór stosowany przez człowieka będzie tym efektywniejszy, im częstsze będzie pojawianie się zmienności dziedzicznej i im szersza będzie jej skala. Zmienność nagła, (skokowa), dzięki której np. pojawiła się od razu rasa owiec ankonów, jest rzadkością i tym samym otrzymanie

nowych odmian polega głównie na gromadzeniu drobnej zmienności dziedzicznej i stałym jej utrwalaniu w drodze krzyżowania.

Stosowanie doboru jest jednak konieczne przy wszelkiego rodzaju zmienności tak drobnej, jak i dużej. W stosunku do zmian nagłych (dużych), przeciwstawienie się przypadkowemu krzyżowaniu jest zasadniczym zabiegiem, pozwalającym utrwalić powstałą w tej drodze formę. Nie jest też dziełem przypadku, że najczęściej nowe rysy wytwarzane są na wielkich formach, gdzie ma się do dyspozycji znaczne liczby osobników.

Zmienność dziedziczna — właściwość wszystkich form żywych, stwarza podstawy dla przekształceń organizmów hodowlanych. Hodowca wybierając do dalszego rozrodu określone osobniki, zmienności tej nadaje kierunek i jednocześnie ją wzmacnia. Ten sposób postępowania ma wielowiekową tradycję i przypuszczalnie datuje się od początków udomowienia. Człowiek pierwotny, który dopiero zaczął oswajać zwierzęta i hodować rośliny, na pewno do spożycia przeznaczał okazy mało wartościowe, a reprodukował te, które miały najkorzystniejsze cechy. Podobnie do wysiewu używał nasion pochodzących z roślin najplenniejszych czy też najbujniejszych. W każdym razie z wielu pism pochodzących ze starożytności wynika, że selekcja w hodowli była już wówczas stosowana na szeroką skalę. Nie ma się więc czemu dziwić, że wiele ras jest znanych od zamierzchłej przeszłości.

Na przełomie XVIII i XIX w. dobór nieświadomy został zastąpiony doбором systematycznym (metodycznym). Ukazało się wiele prac wyjaśniających istotę selekcji i określających ściśle wskazówki jej stosowania w praktyce do określonych form. Nic więc dziwnego, twierdził Darwin, że w ostatnim okresie uzyskano zaskakujące sukcesy na polu hodowli.

**Krytyka statycznego pojęcia gatunku.** Zasadnicze argumenty skierowane przeciw statycznemu pojęciu gatunku przedstawił Darwin w rozdziale pt. „Zmienność w stanie natury”. Jak już wspomniano, analiza zjawisk zmienności i krytyka statycznego pojęcia gatunku spłotły się tak ściśle w wywodach Darwina, że stało się to powodem błędnego odczytywania jego twierdzeń.

Statyczna teoria przyrody zakładała istnienie zasadniczych różnic między gatunkiem a wszelkiego typu kategoriami wewnątrzgatunkowymi.

1. Gatunki zostały stworzone, podczas gdy odmiany (rasy, podgatunki) powstały w wyniku działania przyczyn naturalnych.

2. Podstawową właściwością gatunków jest ich niezmiennność w czasie (stałość cech gatunkowych), kiedy odmiany pojawiają się i zanikają.

3. Gatunki, w odróżnieniu od ras, są wyraźnie morfologicznie odgraniczone i fizjologicznie wzajem odizolowane.

Darwinowska krytyka statycznej koncepcji gatunku zawierała dwa składniki:

1) analizę zjawisk zmienności, poczynając od zmienności osobniczej i kończąc na zróżnicowaniach gatunkowych;

2) krytyczną konfrontację praktyki oznaczania gatunków i odmian (ras, podgatunków) z panującymi założeniami teoretycznymi.

Darwin zbadał pod tym kątem widzenia olbrzymi materiał, w znacznej mierze zebrany przez taksonomów, zrezygnował natomiast z analizy dotychczasowej dyskusji wokół pojęcia gatunku. „Nie będę też tutaj rozważał — pisał Darwin — rozmaitych znaczeń, które nadano pojęciu „gatunek”. Ani jedna definicja nie zadowoliła wszystkich przyrodników, chociaż każdy z nich wie mniej więcej, co przez to słowo należy rozumieć. W ogóle pojęcie to zawiera w sobie nieznaną czynnik oddzielnego aktu stworzenia. Pojęcie „odmiana” jest również trudne do określenia; zazwyczaj wiąże się z nim myśl o wspólnym pochodzeniu, którego jednak rzadko kiedy można dowieść”<sup>1</sup>.

Darwin analizując zmienność osobniczą doszedł do wniosku, że różnice indywidualne mogą dotyczyć cech ważnych biologicznie i że te nowe właściwości mogą okazać się równie dziedziczne jak cechy, uznane za gatunkowe. Nie ma więc uzasadnienia teza, że cechy indywidualne i odmianowe różnią się zasadniczo „charakterem dziedziczenia” od cech gatunkowych.

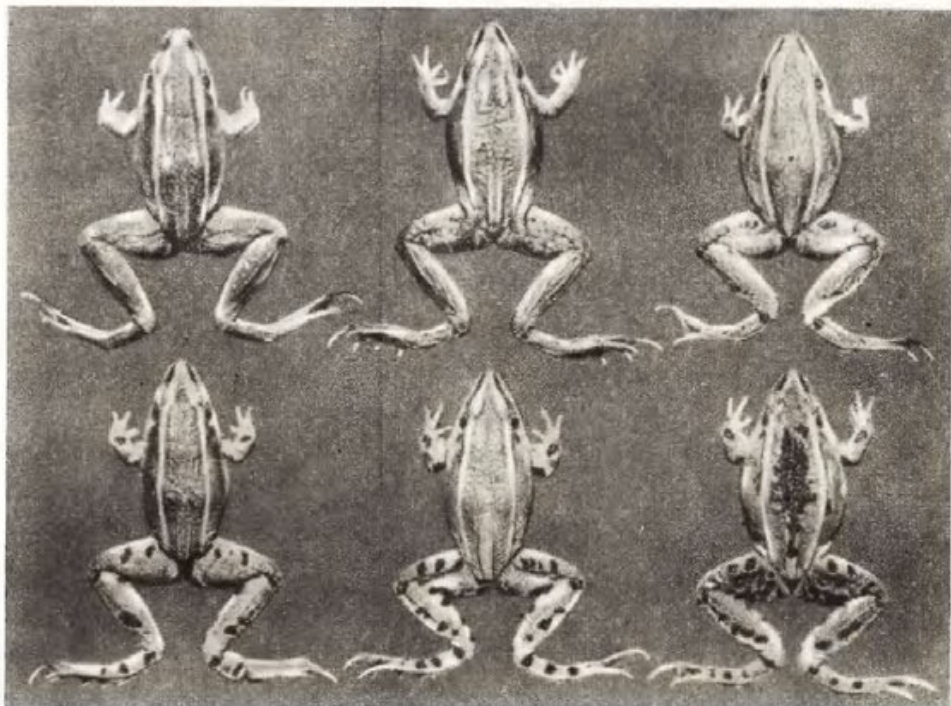
Fakt daleko idącej zmienności indywidualnej nawet ważnych funkcjonalnie narządów, nie miałyby jednak decydującego znaczenia, gdyby wszystkie formy występujące w przyrodzie dały się sprowadzić do ostro wzajem odgraniczonych gatunków. Tymczasem w badaniach taksonomicznych natrafiono wielokrotnie bądź na formy wyraźnie morfologicznie zróżnicowane, ale przechodzące stopniowo jedno w drugie (pozbawione rozziwów), bądź na formy nieznacznie zróżnicowane, ale wyraźnie wzajem odgraniczone. W takich i temu podobnych przypadkach trudno było ustalić, czy ma się do czynienia z rasami jednego gatunku, czy też z odrębnymi gatunkami.

W ocenie zróżnicowania w rodzajach, np. *Rubus*, *Rosa*, *Hieracium*, czy w niektórych rodzajach owadów i ramienionogów, nie znajdujemy dwóch przyrodników, którzy zgadzaliby się, co ma być gatunkiem, a co rasą czy podgatunkiem. W praktyce taksonomicznej ocena tych różnic okazywała się więc nieraz kwestią osobistego sądu badacza i niejednokrotnie występowały poważne rozbieżności w opiniach w pełni kompetentnych systematyków. Co więcej, mimo usilnych starań nie znaleziono kryterium czy kryteriów gatunku, które by zostało przyjęte i znalazło prak-

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa, 1959, s. 51.





Ryc. 28. Zmienność pigmentacji u odmiany burnsi, żaby *Rana pipiens*. (Według Scotta).

W środkowo-zachodnich stanach USA występują trzy formy *Rana pipiens*: Pospolita (*pipiens*), cętkowana (*kandiyohi*), gładka (*burnsi*). Przez pewien okres formy te były uznane za odrębne gatunki. Okazało się jednak, że różnice między nimi są jedynie następstwem mutacji genowych. Przy tym przejawianie się mutacji *burnsi* wykazuje duże różnice od osobników zupełnie gładkich, aż do pigmentacji zbliżonej do odmiany *pipiens*.

tyczne zastosowanie w całej przyrodzie i tym samym fiaskiem zakończyły się również próby stworzenia kryterialnej definicji gatunku.

„Właśnie porównywałem definicję gatunków i przedstawiłem pokrótce, jak systematycy opracowują swoje tematy. *Aquilegia* we „Flora Indica” była dla mnie doskonałym tego przykładem. Jest doprawdy zabawną rzeczą przekonać się, co różni naturaliści mają na myśli wtedy, gdy mówią o „gatunkach”. Dla jednych podobieństwo jest wszystkim, a pochodzenie ma małe znaczenie; innym pochodzenie wydaje się bez znaczenia, a ideą dominującą jest Stworzenie; inni uważają, że kluczem jest pochodzenie; jeszcze inni uważają bezpłodność za nieomylny wskaźnik, a są tacy, dla których to nie jest warte złamanego grosza. Według mnie wszystko to pochodzi stąd, iż chcemy definiować to, co się zdefiniować nie da...”<sup>1</sup>

Jedną z prób przewyciężenia trudności, jakie narastały w taksonomii

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. VIII Autobiografia i wybór listów. Warszawa 1960, s. 149.

opisowej, było stanowisko zajęte przez „splitters” „rozdrabniaczy”, którzy odrzucając możliwość występowania trwałych ras, każdemu obiektywnie stwierdzalnemu różnicowaniu morfologicznemu nadawali rangę gatunku i w ten sposób zapełniali taksonomię ogromną ilością „drobnych gatunków”.

To stanowisko spotkało się ze szczególnie ostrą krytyką Darwina. „Pewna niewielka liczba przyrodników utrzymuje, że zwierzęta nigdy nie tworzą odmian i przypisuje najdrobniejszym różnicom wartość różnic gatunkowych. Jeśli w dwóch odległych krajach lub w dwóch różnych formacjach geologicznych znajdują oni identyczną formę, sądzą, że są to dwa odrębne gatunki ukryte pod taką samą postacią. Tym sposobem termin „gatunek” staje się zwykłą niepotrzebną abstrakcją, przez którą rozumie się i stwierdza oddzielny akt stworzenia”<sup>1</sup>.

Oznaczanie gatunków odbywało się więc przy braku przyjętych i powszechnie stosowanych zasad, tym samym we wszystkich przypadkach wątpliwych musiało być operacją mniej lub bardziej dowolną podyktowaną „wygodą” czy „tradycją”. Istniała więc głęboka sprzeczność między treścią statycznego pojęcia gatunku a praktyką oznaczania gatunków.

W świetle praktyki taksonomicznej treść ta ograniczała się do tezy kreacji gatunków (tylko w tej kwestii istniała duża zgodność poglądów), ale jej eksplikatywna wartość była tak znikoma, że „termin gatunek stawał się zwykłą niepotrzebną abstrakcją”.

Szczególnie wiele kłopotów sprawiały taksonomom formy (populacje), które mając w zasadzie charakter gatunków, były wzajem połączone przez formy (populacje) przejściowe.

Były to tzw. gatunki wątpliwe lub inaczej wybitne odmiany. Występowanie w przyrodzie gatunków wątpliwych jest, zdaniem Darwina, zjawiskiem obiektywnym. Na potwierdzenie tego powołuje się on na badania i opinię wielu taksonomów m. in. A. de Candolle’a, który twierdził: „Mylą się ci, którzy utrzymują, że większość naszych gatunków jest ściśle określona i że gatunki wątpliwe stanowią znaczną mniejszość”. „Na przykład *Quercus robur* ma 28 odmian, z których wszystkie z wyjątkiem sześciu grupują się wokół trzech podgatunków *Q. pedunculata*, *Q. sessiliflora* i *Q. pubescens*. Formy łączące te trzy podgatunki są stosunkowo rzadkie. Gdyby więc, jak zauważył Asa Gray, wszystkie te formy przejściowe, dziś rzadkie znikły zupełnie, to trzy podgatunki pozostawałyby do siebie w ściśle takim samym stosunku, jak cztery czy pięć prowizorycznie uznawanych gatunków, zgrupowanych wokół typowego *Quercus robur*”<sup>2</sup>.

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 58.

<sup>2</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 59—60.

Należy więc przyjąć, że istnienie gatunków wątpliwych jest zjawiskiem obiektywnym, a nie artefaktem czy następstwem niedostateczności badań. Z całokształtu zaś analizy zjawisk zmienności i praktyki taksonomicznej Darwin wysunął następujący wniosek.

„Bez wątpienia nie zakreślono dotychczas żadnej wyraźnej granicy między gatunkami a podgatunkami, tj. formami, które według zdania niektórych przyrodników zbliżają się do rangi gatunku, chociaż niezupełnie ją osiągają lub też pomiędzy podgatunkami a bardzo wybitnymi odmianami, lub nawet pomiędzy mniej wybitnymi odmianami a różnicami indywidualnymi. Różnice te zlewają się niedostrzegalnie w jeden szereg, a każdy szereg wzbudza w umyśle pojęcie o rzeczywistym przejściu”<sup>1</sup>.

**Rasa jako powstający gatunek.** Na podstawie analizy zjawiska zmienności w przyrodzie, Darwin wysunął wnioski całkowicie różne od twierdzeń teorii statycznej. Gatunków od ras (odmian) nie dzieli żadna nieprzebyta przepaść, gdyż różne stopnie zróżnicowań, jakie obserwujemy w obrębie gatunków, tj. populacje lokalne, słabo wyodrębnione rasy, dobrze wyodrębnione rasy, podgatunki, gatunki wątpliwe, są to wszystko kolejne etapy przystosowawczego różnicowania się form na drodze do powstania nowych wyraźnie wyodrębnionych gatunków. „Dlatego też”, pisał Darwin, „uważam różnice indywidualne, jakkolwiek tak mało interesują one systematykę za niezwykle dla nas ważne, gdyż są one pierwszym krokiem do tych drobnych odmian, które w dziełach poświęconych historii naturalnej uważa się za ledwie godne wzmianki. Odmiany zaś nieco wybitniejsze i trwalsze uważam za przejście od odmian bardziej jeszcze wybitnych i stałych, te ostatnie zaś, jak sądzę, prowadzą do podgatunku, a stąd do gatunku”... „Dlatego też sądzę, że dokładnie odgraniczoną odmianę można by nazwać powstającym gatunkiem”<sup>2</sup>.

Przyjmując, że rasa jest początkowym stadium prowadzącym do procesu powstania nowego gatunku oraz że zwiększenie intensyfikacji przystosowawczych zróżnicowań pojawiające się w jakiejś grupie organizmów będzie w niej występowało przez dłuższy okres czasu, to należy spodziewać się, że gatunki szeroko rozpowszechnione winny posiadać większą ilość ras, niż gatunki występujące na mniejszych obszarach.

Podobnie gatunki obszernych rodzajów winny być bardziej zmienne i posiadać więcej ras, oraz wykazywać więcej form pośrednich i przejściowych, niż gatunki rodzajów mniej obszernych.

Potwierdzenia słuszności tych założeń jak i tezy, że istnienie w przyrodzie populacji o różnym stopniu wzajemnego wyodrębnienia jest do-

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 62.

<sup>2</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 61.

wodem zmienności i przekształcania się form żywych w czasie, doszukiwał się Darwin w porównawczo-statystycznej analizie gatunków i rodzajów pod kątem ich wewnętrznego zróżnicowania.

Analiza ta jednoznacznie pokazała, że gatunki obszernych rodzajów posiadają zawsze więcej ras niż gatunki małych rodzajów. Gatunki takie są z reguły mniej wyodrębnione, tj. mniej różnią się od innych tego samego rodzaju niż gatunki mniejszych rodzajów. „Inaczej powiedzieć można, że w obszerniejszych rodzajach, które obecnie wytwarzają większą od przeciętnej liczbę odmian, czyli powstających gatunków, wiele jest gatunków już wytworzonych, wciąż do pewnego stopnia przypominających odmiany, gdyż różnią się od nich nieco mniej niż zwykle. Co więcej, gatunki obszerniejszych rodzajów pozostają do siebie w takim samym stosunku jak odmiany w obrębie jednego gatunku”<sup>1</sup>.

Cały ten dowód byłby oczywiście bezsensowny, gdyby Darwin uważał słowo „gatunek” za nazwę dowolnie, dla dogodności tylko, nadawaną grupie osobników do siebie podobnych, i że pojęcie to nie różni się istotnie od pojęcia „odmiana”<sup>2</sup>, czyli gdyby zaprzeczał istnieniu obiektywnej różnicy między rasą a gatunkiem.

Powyższy cytat przytaczany jest najczęściej jako dowód, że Darwin propagował dowolne oznaczanie gatunków, a tym samym uznał pojęcie gatunku za konwencjonalne, pozbawione obiektywnego charakteru (pozbawione obiektywnego odpowiednika w przyrodzie). Taki wniosek może powstać tylko w przypadku niedostrzeżenia głównej myśli Darwina, jak i samej idei rozdziału „Zmienność w stanie natury”, z którego pochodzi. W istocie urywek ten zamyka podrozdział pt. „Gatunki wątpliwe” i jest on podsumowaniem przeprowadzonej uprzednio krytyki statycznego pojęcia gatunku, gdzie szczególnie mocnym argumentem było ujawnienie sprzeczności między treścią statycznego pojęcia gatunku a praktyką oznaczania gatunków.

Całokształt wniosków Darwina, dotyczących omawianej w rozdziale „Zmienność w stanie natury” problematyki gatunku można streścić w czterech następujących punktach.

1. Nie istnieje żadna istotna różnica między gatunkiem i rasą w sensie tej teorii statycznej (w myśl której miały one mieć zasadniczo różne pochodzenie, gatunek — kreacyjne, rasa — naturalne, różny charakter zmienności itd.).

2. Nie ustalono i nie można ustalić jednoznacznego kryterium (kryteriów) oznaczania gatunków, które miałyby uniwersalne zastosowanie do wszystkich populacji spotykanych w przyrodzie. Tym samym nie można stworzyć kryterialnej definicji gatunku.

---

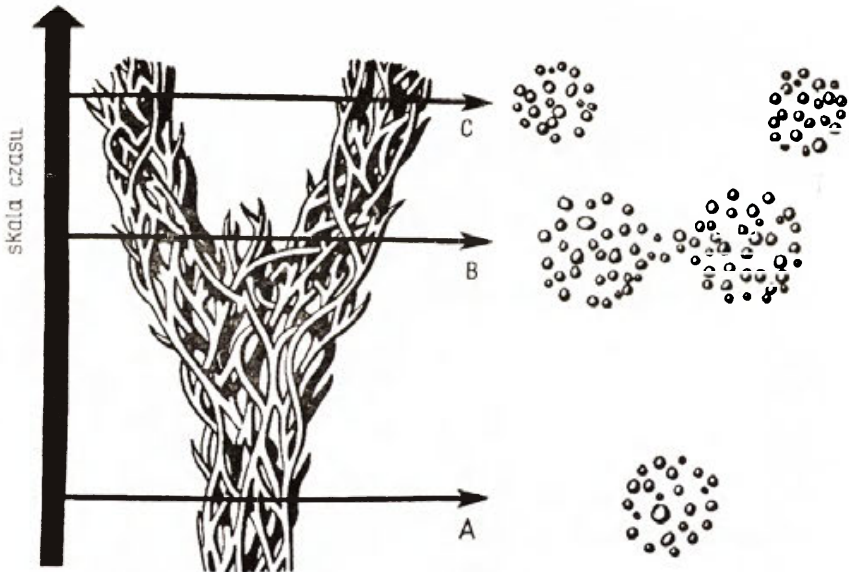
<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 66.

<sup>2</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 62.

3. Zróżnicowania, jakie występują między populacjami w ramach gatunków są odzwierciedleniem różnego stopnia zaawansowania ewolucyjnego na drodze do powstania nowych gatunków. Proces specjacji — proces powstawania gatunków w następstwie przystosowanego różnicowania się ras zaczyna się na poziomie różnic prawie niedostrzegalnych i prowadzi przez wszystkie stopnie zróżnicowań wewnątrzgatunkowych, aż do całkowitego morfologicznego i fizjologicznego (powstanie izolacji płciowej) wyodrębnienia się nowo powstałego gatunku.

Jest to proces ciągły, w związku z tym nie można przeprowadzać ściśle granicy między rasą a podgatunkiem, podgatunkiem a gatunkiem, co nie znaczy, że między rasą i dobrze wyodrębnionym gatunkiem nie było wyrażnej różnicy.

4. Wbrew teorii statycznej struktury przyrody w praktyce określanie rangi taksonomicznej (gatunek czy rasa) niektórych form (populacji) miało charakter dowolny (konwencjonalny). Trudności, na jakie napotykał systematycy przy oznaczaniu pewnych gatunków (zakwalifikowaniu ich rangi taksonomicznej), nie należy w każdym przypadku tłumaczyć niepełnością materiału czy nieadekwatnością stosowanych metod. Nieraz są to trudności obiektywne, wynikające z samego charakteru przyrody, gdyż „gatunki wątpliwe” czy inaczej „wybitne odmiany” po prostu „re-



Ryc. 29. Schemat ilustrujący przyczyny obiektywnego istnienia w pewnych przedziałach czasowych gatunków wątpliwych. (Według Dobzhansky'ego).

W okresie A — jeden gatunek zróżnicowany tylko na lokalne populacje. W przekroju czasowym B — stadium, w którym jest trudno rozstrzygnąć czy mamy do czynienia z dwoma rasami jednego gatunku, czy też z dwoma różnymi gatunkami. W okresie C — dwa wyraźnie zróżnicowane, odrębne gatunki.



prezentują aktualnie” przejściowe stadium ewolucyjne między podgatunkiem i gatunkiem (są gatunkami in statu nascendi).

Darwin obalając treść statycznego pojęcia gatunku jednocześnie dostrzegał i wielokrotnie podkreślał istnienie różnic jakościowych między rasą i gatunkiem. Akceptował też w pełni gatunki oznaczone przez taksonomów, mimo że pracowali oni „w okresie przedewolucyjnym”.

Co więcej, na podstawie statystycznej analizy stopnia zróżnicowania rodzajów na gatunki, gatunków na rasy (według kwalifikacji dokonanej przez taksonomów), dowodził słuszności swych tez teoretycznych.

Darwin nie negował więc możliwości całkowicie obiektywnego oznaczania gatunków, dawał tylko nową interpretację sensu poznawczego pracy systematyków, wyjaśniał przyczyny trudności przy oznaczaniu niektórych form.

Obalając treść statycznego pojęcia gatunku Darwin nie pozostawiał luki, gdyż zarazem wprowadzał nowe dynamiczne pojęcie gatunku, którym następnie posługiwał się dla wyjaśnienia procesu ewolucji. Dynamiczne pojęcie gatunku było integralnym składnikiem teorii doboru naturalnego, tak, że o jego treści można wnioskować dopiero z całokształtu tej teorii.

**Podstawowe problemy w teorii ewolucji.** Na wstępie rozdziału „Walka o byt” Darwin precyzuje przesłanki, z jakich wychodzi oraz kluczowe problemy, na jakie powinna przyczynowo odpowiedzieć teoria ewolucji.

Punktem wyjścia są dwa założenia:

1. Osobniki w ramach ras i gatunków wykazują nieznaczną, ale powszechną zmienność wszystkich podstawowych właściwości.

2. W przyrodzie (aczkolwiek w stosunkowo niewielkim procencie) obiektywnie występują gatunki wątpliwe (wybitne odmiany), które odzwierciedlają przejściowe etapy ewolucji między zróżnicowaniem wewnątrzgatunkowym a wyraźnie odrębnymi gatunkami.

„Samo jednak istnienie indywidualnej zmienności i kilku wybitnych odmian, chociaż konieczne jako punkt wyjścia, niewiele nam pomoże do zrozumienia, w jaki sposób powstały gatunki w naturze. W jaki sposób udoskonalily się owe zadziwiające przystosowania jednej części organizmu do drugiej i do warunków życia oraz jednego organizmu do drugiego?”

Owe wspaniałe przystosowania najwyraźniej widzimy u dziecięcia i jemioli, a tylko nieco mniej wyraźnie u marnego pasożyta, przyczepionego do włosów czworonogów lub do piór ptaków; widzimy je w budowie chrząszcza nurkującego w wodzie, w puchu nasienia unoszonego przez najłżejszy powiew wiatru, jednym słowem wszędzie, we wszystkich działach świata organicznego.

Można by następnie zapytać, w jaki sposób odmiany, nazwane przeze mnie powstającymi gatunkami, zmieniają się ostatecznie w dobre i wy-

odrębne gatunki, różniące się w większości przypadków pomiędzy sobą o wiele bardziej niż odmiany tego samego gatunku? W jaki sposób powstają te grupy gatunków, które tworzą to, co nazywamy odrębnymi rodzajami, a które różnią się od siebie bardziej niż gatunki jednego rodzaju”<sup>1</sup>.

Tak więc, według Darwina są dwa kluczowe problemy:

1. Jak powstają gatunki.
2. W jaki sposób powstają najróżniejsze przystosowania organizmów (adaptacje).

Każda koncepcja ewolucyjna, która ma spełniać warunki stawiane teorii naukowej, powinna przede wszystkim dać przyczynowe wyjaśnienie tych procesów. Teoria doboru naturalnego jest rygorystycznie podporządkowana tym założeniom z tym, że odpowiada łącznie na dwa podstawowe problemy ewolucji. Zdaniem Darwina te same czynniki, które warunkują powstawanie gatunków, są jednocześnie odpowiedzialne za powstawanie przystosowań. Co więcej, ewolucja organiczna zachodzi po prostu w następstwie przystosowawczego różnicowania się gatunków. Są to w istocie dwa różne efekty tego samego procesu. Wytwarzanie się nowych adaptacji wywołuje z zasady różnicowanie się form, a z kolei różnicowanie się ras i w konsekwencji — powstanie nowych gatunków, jest powszechnym sposobem adaptacji, umożliwiającym jednocześnie opanowywanie nowych środowisk. Proces powstawania gatunków w następstwie przystosowawczego różnicowania się ras, czyli specjacja, jest bowiem najskuteczniejszym środkiem w walce o byt.

Tu tkwi klucz do zrozumienia mechanizmów ewolucji w ujęciu Darwina, jak i jego nowej dynamicznej koncepcji gatunku.

**Przyczyny walki o byt.** Zmienność dziedziczenia, która jest najczęściej różnokierunkowa pojawia się zarówno wśród form udomowionych, jak i żyjących w warunkach naturalnych.

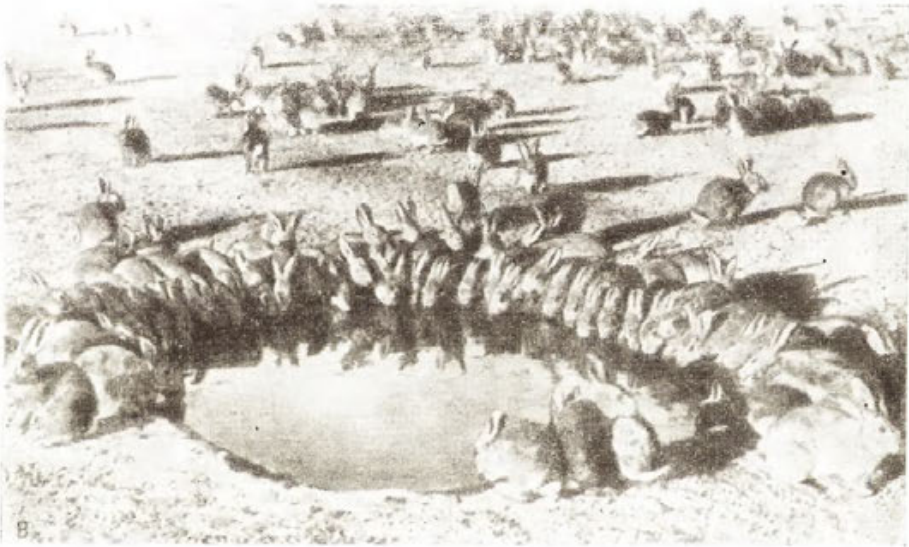
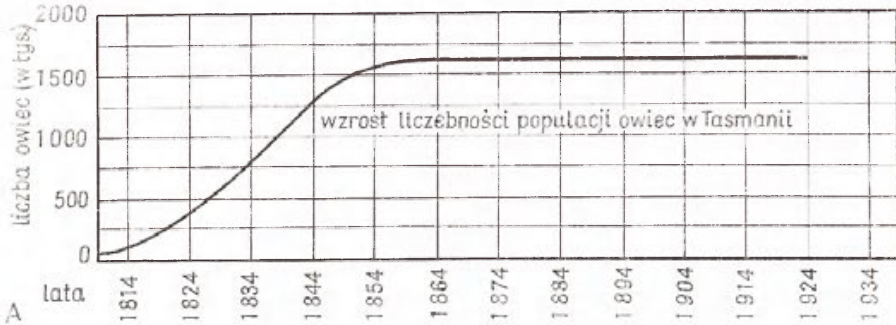
W hodowli człowiek nadaje zmienności określony kierunek, kojarząc i rozmnażając organizmy z tych czy innych względów go interesujące, a jednocześnie eliminując inne. Rolę hodowcy w warunkach naturalnych spełnia według Darwina walka o byt. Ona jest głównie przyczyną, która powoduje, że przeżycie i wydanie potomstwa przez formy nie jest w przyrodzie przypadkowe. Sam termin mógł na pozór sugerować, że chodzi tu o walkę bezpośrednią, a w każdym razie walkę o pokarm. Faktycznie jednak pojęciu temu Darwin nadał znacznie szerszy zakres.

„Muszę zaznaczyć tutaj, że używam wyrażenia „walka o byt” w obszernym i przenośnym znaczeniu, rozumiejąc przez nie stosunek zależności jednych istot od drugich, a także (co daleko jest ważniejsze)

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 68—69.

nie tylko życie osobników, ale i pomyślne widoki na pozostawienie po sobie potomstwa. O dwóch zwierzętach z rodziny psów można słusznie utrzymywać, że w czasie głodu walczą ze sobą o pożywienie i życie. Lecz i o roślinie rosnącej na skraju pustyni można też powiedzieć, że walczy o życie z posuchą, chociaż właściwiej byłoby wyrazić się, że istnienie jej zależy od wilgoci. O roślinie, corocznie wydającej tysiąc nasion, z których przeciętnie jedno tylko dochodzi do dojrzałości, z większą



Ryc. 30. Przykłady szybkiego wzrostu liczby zwierząt przeniesionych na nowe obszary. (A — według Davidsona, B — według Fennera).

A — krzywa wzrostu pogłowia owiec w Tasmanii. B — plaga królicza w Australii. Europejski królik *Oryctolagus cuniculus* został sprowadzony do Australii jako zwierzę domowe ok. roku 1860. Zdżiczałe osobniki tego gatunku tak szybko się rozmnożyły i rozprzestrzeniły po kontynencie, że już w roku 1887 władze kolonialne Nowej Południowej Walii wyznaczyły nagrodę zawrotnej wysokości 25000 funtów na opracowanie metody pozwalającej ograniczyć ich liczbę. Pierwsze rzeczywiste sukcesy na tym polu zanotowano jednak dopiero w latach 1950 — 53 w wyniku epizooeci wywołanej wirusem myxoma, przenoszonym z królików chorych na zdrowe przez komary. Szczep myxoma został wyprowadzony z naturalnego jego gospodarza, dzikiego królika brazylijskiego *Sylvilagus brasiliensis*.

słusznoscią powiedziec można, że walczy z takimi jak ona i innymi roślinami, które już pokrywają glebę. Jemioła zależy od jabłoni i od kilku innych drzew, ale naciągnięte byłoby twierdzenie, że walczy ona o byt z tymi drzewami, gdyż jeśli zbyt wiele tych pasożytów będzie rosnać na tym samym drzewie, będzie ono wędznąć i uschnie. Lecz o kilku siewkach jemioły rosnących blisko siebie na tej samej gałęzi można z większą słusznoscią twierdzić, że walczą ze sobą. Ponieważ ptaki roznoszą nasiona jemioły, to jej istnienie zależy od ptaków i można by w przenośni powiedziec, że walczy ona z innymi owocodajnymi roślinami, przywabiając ptaki, aby pożerały i tym samym roznosiły jej nasiona. W takich to rozmaitych znaczeniach, przechodzących jedno w drugie, używam dla dogodności ogólnego wyrażenia „walka o byt”<sup>1</sup>.

Według Darwina termin „walka o byt” określa więc zespół wszystkich procesów, które w warunkach naturalnych przeciwstawiają się czynnikom powodującym bądź wymieranie organizmów, bądź w jakimkolwiek stopniu ograniczenie ich rozrodu.

Źródłem walki o byt są dwa przeciwstawne zjawiska, a mianowicie:

- 1) dążność organizmów (ras, gatunków) do rozmnażania się (wzrostu liczebnego) w sposób nieograniczony;
- 2) ścisła współzależność jednych organizmów od drugich oraz całości kształtu warunków abiotycznych.

Mówiąc inaczej, życie i wydawanie potomstwa jednych form jest uzależnione od innych, organizmy muszą żyć obok siebie, a większość środowisk jest już szczelnie zapełniona. W następstwie tego organizmy, rasy i gatunki konkurują pośrednio lub bezpośrednio z sobą i niemożliwy jest nieograniczony wzrost liczebny jakiegokolwiek formy.

Dążność do nieograniczonego (geometrycznego) postępu rozmnażania jest właściwością wszystkich organizmów zarówno wolno-, jak i szybko rozmnażających się. Tym samym nie ma na świecie takiego gatunku, którego potomstwo, rozmnażając się bez przeszkód, w krótkim czasie nie zapełniłoby powierzchni naszego globu.

„Słoń uchodzi za gatunek rozmnażający się najwolniej ze wszystkich znanych zwierząt... Można przyjąć z pewnością, że zaczyna się on rozmnażać w trzydziestym roku życia i płodzi się do dziewięćdziesiątego. W ciągu tego okresu czasu wydaje on sześcioro młodych, po czym żyje jeszcze do stu lat. Otóż przy takich liczbach, po upływie 740—750 lat z jednej pary słońi powstanie około 10 mln osobników”<sup>2</sup>.

Darwin, poza tym teoretycznym dowodem, podaje szereg przykładów obrazujących szybki wzrost liczby zwierząt i roślin w szczególności sprzy-

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 70.

<sup>2</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 71.

jających warunkach. Zjawisko to występuje najjaskrawiej u form przeniesionych na nowe obszary. Na przykład takie najpospolitsze rośliny na równinach La Plata, jak kardy i wysoki oset, zostały zawleczone z Europy. Podobnych przykładów dostarcza gwałtowny wzrost liczby pogłowia dziczałego bydła w Ameryce Południowej. Jednak każda taka ekspansja szybko zatrzymuje się i nigdy żaden gatunek w warunkach naturalnych nie wzrasta w sposób nieograniczony. W przyrodzie bowiem działa zawsze i nieustannie szereg czynników hamujących jego przyrost. Czynniki te są najróżniejszego charakteru. Ważne znaczenie mają tu szeroko pojęte wpływy klimatu i inne warunki abiotyczne, które wielokrotnie zakreślają granice terytorialne i liczebne, do jakich gatunek może się rozwinąć. Zmiany klimatyczne, jak mrozy, susze, powodują zawsze poważny wzrost śmiertelności u zwierząt i roślin. Najważniejszym jednak czynnikiem, wpływającym na rozwój ewolucyjny są stosunki między organizmami, jak wzajemne zależności w łańcuchu pokarmowym, stosunek pasożyt-żywiiciel i wiele innych, bardziej jeszcze złożonych.

**Formy walki o byt.** Darwin podaje szereg przykładów ilustrujących, jak złożony i nieraz zaskakujący charakter przybiera walka o byt, jak bardzo skomplikowane stosunki wiążą zwierzęta i rośliny. „Najciekawszy być może przykład tego rodzaju daje nam Paragwaj. W kraju tym nie dziczało ani bydło, ani konie, ani psy, chociaż na północ i południe od Paragwaju, zwierzęta te w dzikim stanie występują bardzo licznie. Azara i Rengger wykazali, że zależy to od znacznej liczebności pewnego występującego w Paragwaju gatunku muchy, która składa swe jaja do pępka nowo narodzonych zwierząt tych gatunków. Dalszemu zwiększaniu się liczby tych owadów — zresztą licznych — musi coś stać na przeszkodzie; prawdopodobnie inny jakiś owad pasożytniczy. Stąd jeżeli liczba niektórych owadożernych ptaków zmniejszyłaby się w Paragwaju, to owady pasożytnicze prawdopodobnie urosłyby w liczbę; liczba much składających swe jajka do pępka noworodków zmniejszyłaby się wtedy, a bydło i konie dziczyłyby, co znowu z pewnością (jak to obserwowałem w niektórych okolicach Ameryki Południowej) wpłynęłoby poważnie na zmianę roślinności. Oddziałyłoby to w wysokim stopniu na owady, a za pośrednictwem owadów, jak widzieliśmy to w hrabstwie Stafford, na owadożerne ptaki i tak dalej w coraz szerszych kręgach o ciągle wzrastającej złożoności”<sup>1</sup>.

Przykładem podobnie skomplikowanych stosunków może być zjawisko, jakie Darwin zaobserwował w majątku swoich krewnych. Kawalek nieurodzajnego wrzosowiska ogrodzono oraz obsadzono szkocką sosną. Doprowadziło to w ciągu kilkunastu lat do zupełnej zmiany flory i fauny

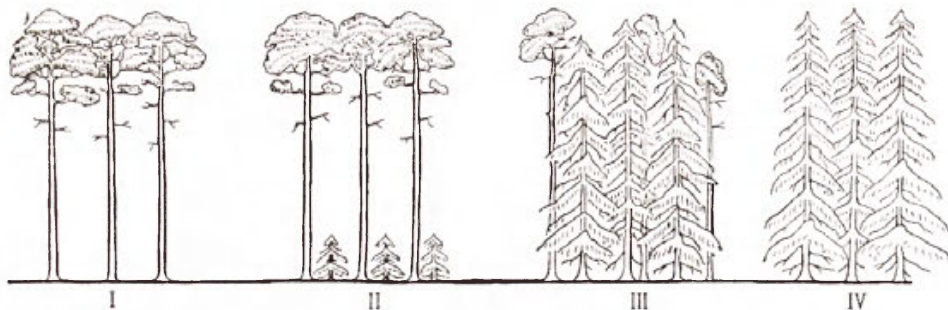
---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 78.



tego kawałka wrzosowiska. Pojawiło się na nim w ciągu tego okresu 12 nowych gatunków roślin, nie licząc traw, oraz 6 nowych gatunków ptaków nie występujących dotychczas w tej okolicy .

Walkę o byt toczą zarówno osobniki, jak rasy i gatunki. Jest więc ona zarówno wewnątrz-, jak i międzygatunkową. Najostrzejsza walka o byt ma miejsce między osobnikami — populacjami, które zamieszkują



Ryc. 31. Wypieranie sosny przez świerk. (Według Alechina).  
I, II, III, IV — kolejne stadia eliminacji.

te same środowiska, mają te same lub podobne przystosowania, które stale wchodzi w pośrednie lub bezpośrednie kolizje i inne zależności. Tym samym jest ona najbardziej bezwzględną walką pomiędzy gatunkami jednego rodzaju, jeśli wykazują podobieństwo w zwyczajach i budowie, jak i pomiędzy rasami i osobnikami tego samego gatunku. Ilustracją współzawodnictwa między gatunkami jednego rodzaju jest wyparcie pewnego gatunku jaskółek w Ameryce przez inny gatunek. Podobnie rozpowszechnienie się paszkota w pewnych miejscowościach Szkocji przyczyniło się do zniknięcia drozda śpiewaka.

Przewiezione do Australii pszczoły w krótkim czasie wyparły pozbawioną żądła pszczołę miejscową. Podobne stosunki obserwujemy pomiędzy odmianami tego samego gatunku. Wysianie na jednym półku kilku odmian pszenicy czy też groszku pachnącego powoduje po pewnym czasie zapanowanie jednej odmiany. To samo stanie się, kiedy będziemy hodowali razem kilka ras pijawek lekarskich.

Niezależnie od formy walki o byt jej ostateczne wyniki są zawsze takie same. Przeżywają, a co najważniejsze wydają potomstwo te osobniki oraz rozprzestrzeniają się i wzrastają liczebnie te populacje, które okazały się w danych okolicznościach najbardziej przystosowane.

„Otóż to utrzymywanie się korzystnych dla osobnika różnic i odmian oraz zagładę szkodliwych nazwał „doborem naturalnym” lub „przeżyciem najstosowniejszego”. Zmiany, które nie są ani korzystne, ani szkodliwe nie ulegają działaniu doboru naturalnego i stanowią albo ele-

ment podlegający wahaniom, jak to być może widzimy u niektórych wielopostaciowych gatunków, albo też ostatecznie utrwalają się pod wpływem natury organizmów i warunków”<sup>1</sup>.

**Twórcze działanie doboru naturalnego.** Według Darwina istnieją daleko idące analogie pomiędzy doбором sztucznym a doбором naturalnym. Podobnie jak „człowiek nie może sam ani zapoczątkowywać odmian, ani przeszkodzić ich powstawaniu; może on tylko zachowywać i gromadzić te cechy, które powstały same”, również i dobór naturalny nie wywołuje zmienności, a jedynie „zakłada” „zachowywanie się tych zmian, które powstały same i które są korzystne dla organizmu w jego warunkach życiowych”. Hodowca, stosując dobór sztuczny „kumuluje” w określony przez siebie sposób zmienność dziedziczną i dzięki temu wytwarza takie nowe formy, które nie mogą powstać w wyniku zmienności.

Podobny jest mechanizm działania doboru naturalnego, z tym, że jego twórcza działalność jest nieporównywalnie większa.

Najczęściej zmienność dziedziczna jest różnokierunkowa i drobna, tzn. ma charakter nieznacznych zmian morfologicznych czy fizjologicznych i jest zupełnie przypadkowa w stosunku do „kierunku największego przystosowania”. Twórcza rola doboru polega właśnie na kumulowaniu tej zmienności i nadawaniu jej określonego kierunku — „kierunku największego przystosowania”. Dzieje się tak dzięki walce o byt.

Walka o byt toczy się zarówno między populacjami (rasami, gatunkami), jak i osobnikami. W wyniku walki o byt osobnik może wymrzeć bezpotomnie, bądź przeżyć. Samo jednak przeżycie nie jest efektem ewolucyjnym. Dopiero skrzyżowanie się z innym osobnikiem, który podobnie wyszedł zwycięsko z „walki” i „połączenie w potomstwie” dwóch tak wyselekcjonowanych indywidualnych przystosowań zamyka najelementarniejszy cykl procesu doboru i daje pierwsze efekty ewolucyjne.

Tak więc dzięki walce o byt, krzyżowanie i wydawanie potomstwa nie jest w przyrodzie przypadkowe. Kojarzenie zachodzi między osobnikami najlepiej przystosowanymi i w ten sposób ich indywidualne przystosowania zostają połączone w potomstwie, które z kolei zostaje poddane nowym próbom selekcyjnym. Proces ten powtarza się z pokolenia w pokolenie i na tym polega twórcza rola doboru naturalnego. „Można obrazowo powiedzieć, że dobór naturalny co dzień, co godzinę na całym świecie zwraca uwagę na wszelką, chociażby najdrobniejszą zmianę, odrzuca to, co złe, zachowuje i gromadzi wszystko, co dobre. Spokojnie i niepostrzeżenie pracuje on wszędzie i zawsze, skoro tylko nadarzy się sposobność, nad udoskonaleniem każdej istoty organicznej w odniesieniu

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 85.

do jej organicznych i nieorganicznych warunków życia. Tych drobnych zmian postępowych nie spostrzegamy wcale, dopóki ręka czasu nie wyrysuje swego piętna na długim szeregu wieków”<sup>1</sup>.

Ewolucja jest więc w zasadzie procesem ciągłym, stopniowym i wolnym. Jej przystosowawczo-różnicujące efekty stają się widoczne dopiero w długim szeregu pokoleń.

W tym nieprzerwanym procesie osobnik (pojedynczy) jest z zasady zjawiskiem epizodycznym i mało ważnym. Uczestniczy on w walce o byt, ale jej skutki ewolucyjne — to w czym się wyraża istota doboru naturalnego — są jednak zawsze ponadosobnicze.

Można więc powiedzieć, że w procesie ewolucji osobniki podlegają tylko selekcji, natomiast ewolucyjnym przekształceniom i zróżnicowaniom podlegają ciągi czasowe osobników, czyli rasy i gatunki.

**Mechanizmy rozwoju właściwości przystosowawczo mniej ważnych lub obojętnych.** W procesie ewolucji przekształceniom i rozwojowi podlegają w pierwszym rzędzie cechy, które mają decydujące znaczenie w walce o byt. Ale czy będą również rozwijać się właściwości mniej ważne lub nawet w danej sytuacji obojętne przystosowawczo? Darwin podnosząc ten problem w pierwszym rzędzie wskazał, że trudno jest kategorycznie ustalić, jakie cechy są rzeczywiście mało ważne lub obojętne.

Cechami obojętnymi najczęściej nazywamy takie, o których roli w życiu organizmów nic nie wiemy. Darwin podaje, że uwłosienie owocu czy kolor jego miąższu uchodziły za cechę prawie bez znaczenia. Okazało się jednak, że i to jest ważne dla organizmu. Owoce z gładką skórką znacznie rzadziej są nawiedzane przez owady z rodzaju ryjkowców niż owoce pokryte puszką, podobnie śliwki czerwone są więcej odporne na niektóre choroby niż śliwki żółte.

Jeśli jednak przyjąć, że istnieją cechy rzeczywiście obojętne, to ich utrwalanie się i wzmacnianie w procesie ewolucji da się wyjaśnić przy uwzględnieniu zmienności korelacyjnej. Cecha obojętna może być sprzężona z cechą pożyteczną dla organizmu, ta zaś — ulegając wpływowi doboru naturalnego — będzie powodowała utrwalanie się cechy obojętnej.

Zmienność korelacyjna wyjaśnia nam też wpływ, jaki wywiera działanie doboru na organizm w pewnym etapie jego życia, na wcześniejsze i późniejsze stadia jego rozwoju.

Jednocześnie należy sobie zawsze zdawać sprawę, że bezpośrednio mechanizmowi działania doboru podlegają formy na każdym etapie rozwoju ontogenetycznego.

„Dobór naturalny może przekształcić budowę młodych odpowiednio

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 88.

do budowy rodziców i budowę rodziców odpowiednio do budowy młodych. U zwierząt żyjących społecznie przystosowuje on budowę każdego osobnika do dobra całej społeczności, jeżeli tylko społeczność korzysta z tej wyselekcjonowanej zmiany. Czego dobór naturalny nie jest w stanie dokonać — to takiej zmiany w budowie gatunku, która nie przynosiłaby żadnej korzyści dla danego gatunku, a byłaby korzystna dla innych gatunków”<sup>1</sup>.

Zdaniem Darwina — jedynie dla wytłumaczenia wyraźnych różnic, jakie zachodzą pomiędzy samcami i samicami u niektórych gatunków, a mówiąc ściślej dla wyjaśnienia genezy wybitnego rozwoju u niektórych form drugorzędnych cech płciowych — teorię doboru naturalnego należy uzupełnić zasadą doboru płciowego.

U wielu gatunków występuje czynny dobór partnerów. Zjawisko to ma miejsce u form poligamicznych, jak i żyjących parami. Koguty, jelenie czy lwy, toczą między sobą bezpośrednie walki o posiadanie samic. Wynikiem tego rodzaju walki bywa najczęściej nie śmierć organizmu pokonanego, lecz wyeliminowanie lub zmniejszenie jego możliwości płodzenia.

U ptaków wabiących samicę śpiewem czy też wyglądem dobór płciowy ma inny przebieg. W tych przypadkach wyboru dokonuje najczęściej samica. Dobór płciowy polega więc nie na konkurencji z innymi organizmami o warunki bytu, lecz głównie na walce między osobnikami jednej płci o posiadanie płci drugiej. W drodze doboru płciowego wytworzyły się takie cechy, jak np. barwne upierzenie ptaków, grzywa u lwa czy ostrogi u koguta.

Darwin nie uważał jednak doboru płciowego za zasadę mogącą wyjaśnić pochodzenie wszystkich różnic płciowych i w sumie przypisywał mu niewielkie znaczenie ewolucyjne. Najważniejszym, choć nie jedynym czynnikiem przekształcania się form jest dobór naturalny. Jednocześnie należy zdawać sobie sprawę z czynników stymulujących bądź hamujących jego przystosowawczo-różnicujące działanie.

**Czynniki sprzyjające i czynniki hamujące działanie doboru.** Do czynników szczególnie sprzyjających przystosowawczo-różnicującemu działaniu doboru należy duży zakres i częstotliwość zmienności dziedzicznej w ramach populacji. „Wielki zakres zmienności (variability), do której zaliczamy zawsze indywidualne różnice, będzie oczywiście okolicznością sprzyjającą. Znaczna ilość osobników kompensować będzie mniejszy zakres zmienności indywidualnej, ponieważ przy większej ilości osobników więcej jest prawdopodobieństwa, że w danym okresie wystąpią korzystne zmiany; jest to, jak sądzę, niezmiernie ważny czynnik po-

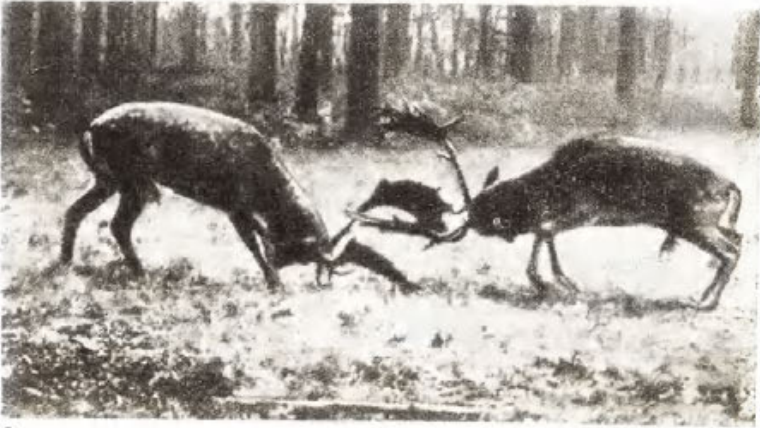
---

<sup>1</sup> K. Darwin *Dzieła wybrane* T. II, *O powstaniu gatunków* Warszawa 1959 s. 90.





A



B



C





D



E



F

Ryc. 32. Walka danieli. (Według Tilingera).

A, B, C, D, E, F kolejne stadia walki danieli, trwającej godzinę i zakończonej ucieczką jednego z samców.



Ryc. 33. Samce komara *Culex pipiens*. (Według Lavana).

A — osobnik normalny; B — krótko-skrzydły mutant (homozygota); C — mieszańiec (heterozygota). Przykład „tuszącego” wpływu krzyżowania na przejawianie się niektórych cech dziedzicznych.

wodzenia. Chociaż przyroda pozostawia bardzo wiele czasu dla działalności doboru naturalnego, nie przeznaczają jednak nieskończenie długiego okresu, ponieważ gdy wszystkie istoty organiczne dążą do zajęcia każdego miejsca w gospodarce przyrody, to gatunek, który nie przekształca się i nie udoskonala odpowiednio do swych konkurentów, zostanie wyłupiony<sup>1</sup>.

Tak więc, zarówno zakres i częstotliwość zmienności jak i liczebność populacji, należą do czynników mających decydujące znaczenie dla procesów ewolucyjnych, gdyż w jednym i drugim przypadku zwiększona zostaje szansa pojawienia się zmian przystosowawczych i ich powtórzenia się w następnych pokoleniach.

Do równie, a może nawet jeszcze ważniejszych czynników należą: obecność, bądź pojawienie się, czy dotarcie do wolnych, lub dostępnych w sensie biologicznym (zajętych przez zespoły gorzej przystosowane) miejsc-środowisk (nisz ekologicznych). Przystosowawczemu różnicowaniu sprzyjać więc będzie:

- 1) rozległość i dostępność obszaru w sensie geograficznym;
- 2) różne zmiany geofizyczne zachodzące w środowisku;
- 3) wszelkie migracje prowadzące do zasiedlania wysp czy terenów dotychczas nie zamieszkałych.

Dzięki tym czynnikom podobne lub nawet pierwotnie jednorodne populacje znajdują się w odmiennych lokalnych warunkach, gdzie tym samym różne będą kierunki działania doboru. Efekty działania doboru mogą być jednak częściowo zniesione, a w każdym razie poważnie hamo-

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 105.

wane przez całkowicie swobodne i przypadkowe krzyżowanie. W związku z tym Darwin zwraca uwagę, że wszelka izolacja jest okolicznością sprzyjającą różnicowaniu, tj. powstawaniu nowych ras, a z nich nowych gatunków. Izolacja ta może wynikać z zajmowania różnych siedlisk (nisz) na tym samym obszarze, z pewnych niewielkich przesunięć w porach płodzenia, a nawet z faktu, że pewne osobniki chętniej parzą się z sobą niż z innymi osobnikami.

Duże znaczenie może tu mieć całkowita izolacja geograficzna, która jest najskuteczniejszą z barier przeszkadzających swobodnemu płodzeniu. Zdaniem jednak Darwina — wszelka izolacja, a nawet izolacja geograficzna nie jest czynnikiem niezbędnym przy tworzeniu się nowych gatunków. Mimo że fauna i flora wysp oceanicznych zawiera wiele gatunków endemicznych, to jednak według Darwina większe i szybsze przemiany ewolucyjne zachodziły na lądach stałych.

„Chociaż więc izolacja odgrywa bardzo ważną rolę przy tworzeniu się nowych gatunków, skłonny jestem mniemać, że rozległość obszaru jest jeszcze ważniejsza, zwłaszcza przy tworzeniu się gatunków, które będą mogły przetrwać przez długi okres czasu i rozejść się daleko. Na rozległym i otwartym obszarze nie tylko jest więcej widoków na to, że pomiędzy wielką liczbą osobników jednego gatunku zamieszkujących ten obszar wystąpi więcej korzystnych zmian, ale i warunki życia będą bardziej złożone z powodu liczby już istniejących gatunków; a jeżeli niektóre z tych licznych gatunków zmieniają się i udoskonalają, inne muszą się udoskonalić w odpowiedni sposób lub też zostaną wytępione. Każda nowa forma, skoro tylko bardzo się udoskonali, będzie w stanie rozprzestrzenić się na otwartej oraz ciągłej przestrzeni i w ten sposób zacznie konkurować z wieloma innymi formami. Oprócz tego wielkie obszary, obecnie ciągłe, mogły w wielu wypadkach być do niedawna porozdzielane wskutek dawnych wahań poziomu morza tak, iż tutaj do pewnego stopnia przyłączyłyby się korzystne wpływy izolacji. Ostatecznie przychodzę do wniosku, że chociaż małe odizolowane tereny były pod niektórymi względami bardzo korzystne dla wytwarzania nowych gatunków, zawsze jednak przebieg przekształceń bywał szybszy na wielkich obszarach — a co ważniejsze jeszcze: nowe formy, które powstały na wielkich obszarach i które odniosły już zwycięstwo nad licznymi współzawodnikami, rozprzestrzenia się najszerszej i dadzą początek największej liczbie nowych odmian i gatunków. Dlatego też odgrywają one ważniejszą rolę w zmiennych dziejach świata organicznego”<sup>1</sup>.

Potwierdzeniem tych poglądów jest szereg faktów z biogeografii, a szczególnie występowanie reliktyw. Formy reliktyw zachowały się na

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 108—109.

tych obszarach lub w tych środowiskach, które z tych czy innych względów były izolowane.

W przyrodzie występuje, zdaniem Darwina, szereg czynników, które sprzyjają działaniu doboru, ale w samym mechanizmie doboru tkwi główne źródło procesów różnicowania — procesów powstawania nowych gatunków.

### **Przystosowawcze różnicowanie jako uniwersalny sposób adaptacji.**

W następstwie walki o byt przeżywają i wydają potomstwo osobniki, oraz rozprzestrzeniają się i wzrastają licznie populacje, które w danej sytuacji okazały się najlepiej przystosowane. W tym procesie faworyzowana jest zawsze różnorodność. Dzieje się tak, gdyż różnorodność wymogów pokarmowych, sposobu życia itp. ułatwia wspólne istnienie, a jednocześnie pozwala pełniej wykorzystać, możliwie bezkonfliktowo, środowisko. Różnicowanie jest więc uniwersalną, aczkolwiek nigdy w pełni nieosiągalną „ucieczką spod konkurencji”, która może być jednak realizowana tylko przez ponadosobnicze jednostki, a mianowicie rasy i gatunki.

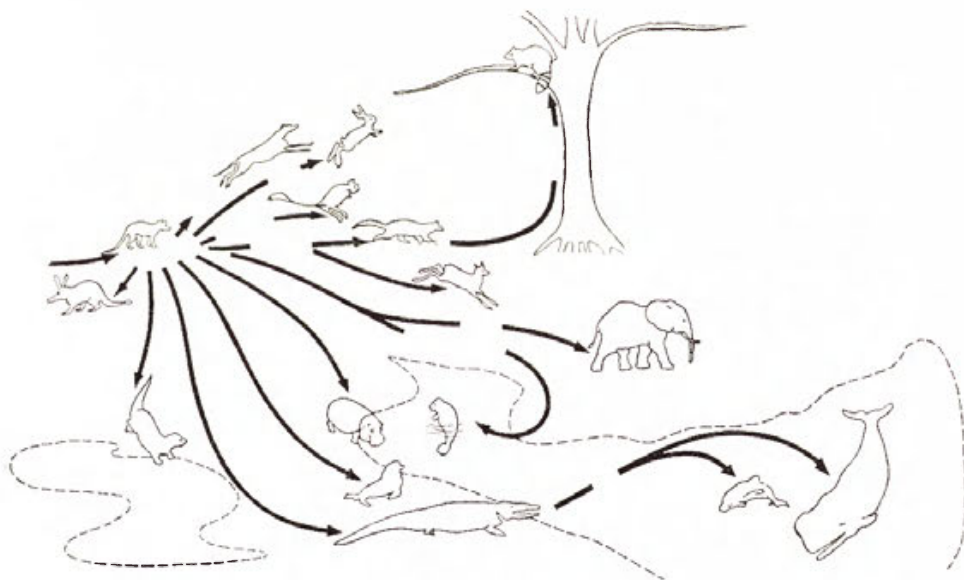
Faworyzowanie przez walkę o byt zróżnicowań między populacjami jest więc podstawowym źródłem procesów specjacji, a samo różnicowanie — uniwersalnym sposobem adaptacji.

Przyczyny i mechanizm tego zjawiska Darwin szczegółowo wyjaśnił za pomocą hipotezy, którą nazwał zasadą dywergencji — rozbieżności cech. W celu bliższego jej sprecyzowania powoływał się przede wszystkim na praktykę hodowlaną. Jest rzeczą wiadomą, że hodowcy, tworząc nowe rasy, zwracają głównie uwagę na formy krańcowe pod względem interesujących ich cech. Na konkretnym przykładzie może to wyglądać tak, że jedni wybierają do rozplodu gołębie z coraz krótszym dziobem, a inni z coraz dłuższym. Mamy wszystkie dane ku temu, aby przypuścić, że człowiek pierwotnie postępował w podobny sposób. Mieszkańcy jednej okolicy poszukiwali szybkich koni, inni zaś silnych i ciężkich. Różnice, jakie między jednymi i drugimi początkowo występowały, musiały być nieznaczne, ale na skutek bezustannego doboru powiększały się stale, aż doprowadziły do ustalenia się dwu odrębnych ras. Zwierzęta pośrednie, które nie odróżniały się żadną z tych cech, nie były używane do dalszego rozplodu i tym samym eliminowane. Obecnie między wieloma tak powstałymi rasami nie znamy żadnych form pośrednich i w niektórych wypadkach trudno jest nawet ustalić, że pochodzą one od wspólnego przodka.

„W jaki jednak sposób, zapytać tutaj można, podobna zasada znajdzie zastosowanie w przyrodzie? Sądzę, że może ona działać i działa bardzo skutecznie (choć przez długi czas nie wiedziałem, w jaki sposób) dzięki tej okoliczności po prostu, że im więcej będzie się od siebie różnić potomstwo, jakiegokolwiek gatunku budową, konstytucją

i zwyczajami, tym bardziej będzie ono zdolne do zajęcia licznych i różnorodnych miejsc w gospodarce przyrody, tym bardziej więc będzie zdolne do wzrastania w liczbę.

Możemy to z łatwością dostrzec u zwierząt mających proste obyczaje. Weźmiemy na przykład drapieżnego czworonoga, który od dawna już doszedł do możliwej w danym okręgu granicy ilościowego rozwoju. Jeżeli nic nie stanęło na przeszkodzie jego naturalnej plenności (a okolica nie uległa żadnej zmianie warunków), to może on wzrosnąć w liczbę wtedy tylko, gdy jego zmienione potomstwo zajmie miejsca zajęte obecnie przez inne zwierzęta; na przykład gdy niektóre z jego potomków będą mogły się żywić innym rodzajem zdobyczy żywej lub martwej, gdy inne wybiorą nowe miejsca pobytu, będą łązić po drzewach, zanurzać się w wodzie lub też, być może, staną się mniej drapieżne. Im bardziej różnicują się pod względem budowy i obyczajów potomkowie naszego drapieżnego zwierzęcia, tym więcej miejsc będą one w stanie zająć. Co się stosuje do jednego zwierzęcia, to zawsze da się zastosować i do wszystkich zwierząt, jeżeli tylko ulegają one zmienności, w przeciwnym razie bowiem dobór naturalny niczego nie jest w stanie dokonać. To samo dzieje się u roślin. Doświadczenia wykazały, że jeżeli na jednym kawałku gruntu posiejemy jeden gatunek trawy, a na drugim podobnym kawałku kilka różnych rodzajów traw, to w ostatnim wypadku zbierzemy więcej roślin i większą ilość siana niż w pierwszym. Taki sam rezultat otrzy-



Ryc. 34. Schemat ilustrujący niektóre kierunki przystosowawczego różnicowania się ssaków łożyskowych jako następstwa opanowania nowych środków. (Według Gregory'ego, częściowo zmieniony).



mamy, jeżeli na jednym z dwóch różnych kawałków gruntu posiejemy jedną odmianę pszenicy, a na drugim mieszankę kilku odmian. Wynika stąd, że jeżeli jakikolwiek gatunek trawy zacznie się zmieniać i ciągle dobierane będą odmiany, które różnią się od siebie w ten sam sposób, chociaż w znacznie słabszym stopniu jak rozmaite gatunki i rodzaje traw, to na tym samym kawałku gruntu będzie się mogła utrzymać większa niż poprzednio ilość osobników tego gatunku trawy wraz ze zmienionym potomstwem. Wiemy też, że każdy gatunek i każda odmiana trawy wydaje corocznie niezliczone ilości nasion i tym sposobem usiłuje, można by powiedzieć możliwie wzrosnąć w liczbę. Wynika stąd, że w ciągu tysięcy pokoleń właśnie krańcowo odrębne odmiany danego gatunku traw będą miały najwięcej widoków na przeżycie i na pomnożenie swej liczebności i tym sposobem na zastąpienie innych, mniej różniących się odmian; odmiany, skoro bardzo się różnią od siebie, stają się samodzielnyimi gatunkami”<sup>1</sup>.

Innym przykładem wskazującym, że formy silnie zróżnicowane mogą lepiej i pełniej wykorzystywać środowisko jest zjawisko aklimatyzacji.

Wydawać by się mogło, że w chwili, kiedy człowiek aklimatyzuje rośliny w obcym kraju, najlepiej będą się rozwijały te, które najbardziej są podobne do roślin miejscowych. W rzeczywistości dzieje się zupełnie inaczej, przez aklimatyzację flora miejscowa proporcjonalnie znacznie bardziej wzbogaca się w nowe rodzaje niż w nowe gatunki. Darwin podaje np. za Asa Gray, że w Stanach Zjednoczonych 260 gatunków roślin aklimatyzowanych należy do 162 rodzajów, z których nie mniej niż 100 jest obcokrajowych.

Tak więc zasada, że największą szansę przetrwania i rozwoju mają formy wzajem zróżnicowane stosuje się również w pełni i do gatunków.

**Zjawiska ewolucyjne w dużej skali czasu.** W procesach ewolucji nie ma innych mechanizmów i sposobów przekształceń niż te, które, poprzez stopniowe różnicowanie się ras, prowadzą do powstawania nowych gatunków. Wyższe kategorie taksonomiczne (rodzaj, rodzina, rząd, gromada), są jedynie wyrazem pokrewieństwa, czyli odzwierciedlają stopnie przystosowawczego zróżnicowania się gatunku pierwotnego na gatunki potomne, w wyniku kolejno następujących po sobie procesów specjacji (procesów powstawania gatunków).

Takie jest jedno z głównych założeń doboru naturalnego. Zdaniem jednak Darwina, przekształcenia ewolucyjne jednorodne w czynnikach i mechanizmach, rozpatrywane w dużej skali czasu, okazują się nierównowartościowe z uwagi na perspektywy rozwojowe, jak i też efekty taksonomiczne.

Z uwagi na różny charakter zmienności dziedzicznej organizmów, jak

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 114—115.

i na różne abiotyczne i biotyczne warunki, w jakich żyją gatunki, powstające w wyniku specjacji przekształcenia mogą mieć różne wartości przystosowawcze. Im wartość ta jest większa i im środowisko otwiera większe możliwości ewolucyjne, tym intensywniej nowo powstały gatunek będzie się przekształcał i różnicował (na gatunki potomne, a te z kolei — na dalsze potomne itd). W konsekwencji efekt taksonomiczny (stopień dywergencji) takich przekształceń będzie duży (np. w skali rodziny, rzędu, gromady). Z kolei rozpatrywane w tej samej perspektywie czasowej inne specjacje, czy z uwagi na charakter nabytych przystosowań, czy też na brak perspektyw środowiskowych, może okazać się mało ważnym ewolucyjnym epizodem. Gatunek może się jedynie przekształcić w kilka gatunków (mały efekt taksonomiczny np. w skali rodzaju) lub pozostać niezróżnicowany i mało zmienny przez bardzo długie okresy czasu — lub wygasnąć bezpotomnie.

Procesy ewolucyjne nie zachodzą więc w poszczególnych (nawet blisko spokrewnionych) liniach filetycznych jednorodnie pod względem stopnia zróżnicowania i równomiernie pod względem szybkości. Szybkość przekształceń może być nie tylko różna dla poszczególnych gatunków występujących w tym samym czasie, ale też różna w różnym czasie dla form należących do tej samej linii filetycznej.

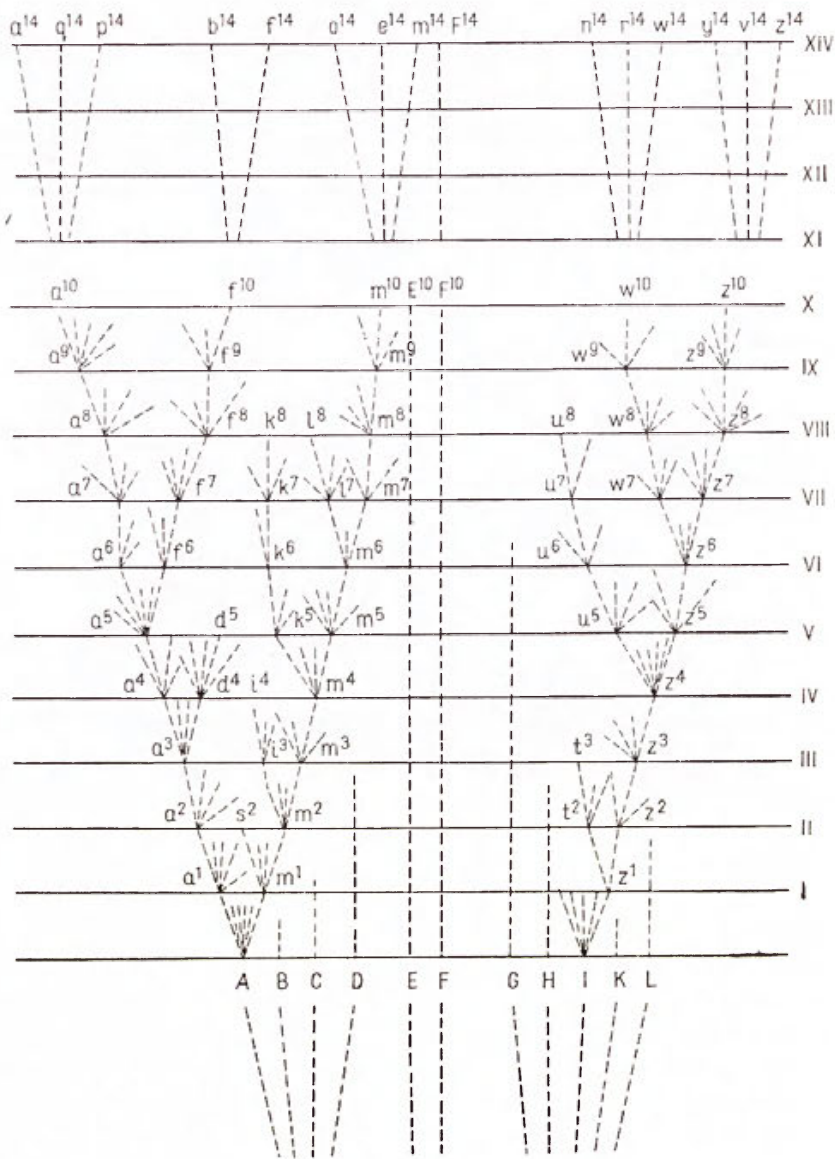
Przedstawione tu zasady Darwin zilustrował na przykładzie następującego modelu (patrz ryc. 35).

Literami od A do L oznaczone są gatunki jednego rodzaju, zamieszkującego wspólny rozległy obszar. Kolejność i usytuowanie liter wskazuje na wzajemne pokrewieństwo tych form. Odstępy pomiędzy liniami poziomymi charakteryzują tysiąc lub większą liczbę pokoleń. Kreskowania pomiędzy liniami poziomymi symbolizują różnokierunkową zmienność w ramach tych gatunków.

Założmy, że w obrębie tego rodzaju najbardziej rozpowszechnione i wykazujące największą tendencję do przekształceń są gatunki A i I. W wyniku działania doboru naturalnego największe szanse przeżycia i wydania potomstwa będą miały organizmy o najbardziej różnych znamionach przystosowawczych. W związku z tym najbardziej zmienny gatunek A po pewnym czasie wytworzy dwie rasy  $a^1$  i  $m^1$ . Z uwagi na to, że zmienność dziedziczna pojawiająca się wśród ras  $a^1$  i  $m^1$  okazała się szczególnie korzystna w walce o byt, i rozbieżność między tymi formami będzie się stale powiększała w miarę pojawiania się dalszych pokoleń. Podobny proces, aczkolwiek nie identyczny, będziemy obserwować w rozwoju gatunku I.

Darwin oczywiście zaznacza, że przedstawiony wykres jest jedynie schematem, a więc daleko idącym uproszczeniem w stosunku do zjawisk faktycznie występujących w przyrodzie.

„Muszę tutaj zaznaczyć, że nie przypuszczam, by proces ten kiedykolwiek odbywał się tak regularnie, jak to przedstawiono na wykresie,



Ryc. 35. Darwinowski model dywergencji i jej następstw ewolucyjnych, rozpatrywanych w dużej skali czasu.  
(Szczegółowe wyjaśnienia w tekście).

choć i do niego wprowadzono pewne nieregularności, ani też, aby odbywał się nieprzerwanie; daleko prawdopodobniejsze, że każda forma przez długi czas pozostaje nie zmieniona i że potem znowu ulega przekształceniu. Nie przypuszczam też, by zawsze zwyciężały i rozmnażały się najbardziej krańcowe odmiany. Forma pośrednia może często przetrwać przez długi okres czasu i wydać, albo nie wydać, więcej niż jednego przekształconego potomka, dobór naturalny bowiem działać będzie zawsze odpowiednio do właściwości miejsc albo nie zajętych, albo też niedostatecznie zajętych przez inne istoty, a zależeć to będzie od nieskończenie powikłanych stosunków”<sup>1</sup>.

Proces różnicowania się wewnętrznego a zarazem rozprzestrzeniania się i wzrostu w liczbę populacji gatunku A i I będzie stale prowadził do wytępienia mniej zmiennych i progresywnych gatunków pokrewnych tego rodzaju, występujących na tym samym obszarze. W ten sposób w wyniku rozwoju i różnicowania się gatunków A i I wygaśnięciu ulegną gatunki B, C, D, G, H i L. Jeśli przyjmiemy, że okresy pomiędzy liniami poziomymi oznaczają dużą liczbę pokoleń, to na poziomie X będziemy obserwowali siedem gatunków ( $a^{10}$ ,  $f^{10}$ ,  $m^{10}$ ,  $E^{10}$ ,  $F^{10}$ ,  $w^{10}$   $z^{10}$ ), a na poziomie XIV piętnaście nowych gatunków. Z liczby tej tylko jeden gatunek  $F^{14}$  zachował swą pierwotną postać lub zmienił się tylko nieznacznie. Będąc najbardziej „oddalony” od form A i I nie uległ wytępieniu. Mimo że piętnaście gatunków wywodzi się z jednego wspólnego rodzaju, na poziomie XIV ich wzajemne stosunki pokrewieństwa i tym samym zależności systematyczne uległy zasadniczej zmianie w stosunku do poziomu I. Gatunki, wywodzące się z A, a więc od  $a^{14}$  do  $m^{14}$  tworzyć będą jeden rodzaj, zaś z I (od  $n^{14}$  do  $z^{14}$ ) — drugi. W pierwszym rodzaju wyróżnimy trzy podrodzaje, a w drugim dwa.  $F^{14}$  będzie miał charakter gatunku pośredniego. Nie będzie on jednak formą pośrednią w dosłownym tego słowa znaczeniu, a jedynie gatunkiem o typie pośrednim pomiędzy typami tych dwóch rodzajów.

Oczywiście, proces dywergencji nie zatrzymuje się na poziomie rodzaju. Jeśli przyjąć większą skalę czasu i szerszy zakres zmian, to na schemacie gatunki oznaczone od  $a^{14}$  do  $p^{14}$ , od  $b^{14}$  do  $f^{14}$  i od  $o^{14}$  do  $m^{14}$  mogą symbolizować trzy odrębne rodzaje, a wszystkie gatunki pochodzące od A i I — stanowić dwie odrębne rodziny lub nawet rzędy.

„Dobór naturalny prowadzi więc do rozbieżności cech i do silniejszego wymierania mniej doskonałych i pośrednich form organicznych. Na podstawie tych zasad można wytłumaczyć naturę pokrewieństw oraz na ogół wyraźnie zaznaczoną odrębność najrozmaitszych istot organicznych, należących do wszystkich gromad na świecie”<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> K. Darwin, Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 118—119.

<sup>2</sup> K. Darwin, Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 133.

### 3. Problemy i wnioski wynikające z teorii doboru naturalnego

**Zagadnienie form przejściowych w przestrzeni.** Darwin, przedstawiając w pierwszych czterech rozdziałach teorię doboru naturalnego, ograniczył się do podania głównych jej założeń i niezbędnych przykładów.

Nie więc dziwnego, że znaczna część dzieła „O powstawaniu gatunków”, jak i późniejsza twórczość Darwina z zakresu ewolucjonizmu była rozwinięciem, sprawdzeniem i konkretyzacją uprzednio sformułowanych tez teoretycznych.

Zawierała ona również polemikę z wysuwanymi (dalsze wydanie „O powstawaniu gatunków”) lub przewidywanymi przez samego Darwina trudnościami i zarzutami, z jakimi spotkać się mogła jego teoria.

Kamieniem węgielnym teorii darwinowskiej było założenie o populacyjnym i stopniowym procesie powstawania gatunków, czyli o powstawaniu gatunków w wyniku wyróżnicowania i przekształcania się ras.

W związku z tym problemem wymagającym wyjaśnienia była rzadkość form (populacji) przejściowych zarówno w przestrzeni (aktualnie), jak i w czasie.

Darwin, podejmując zagadnienie form przejściowych w przestrzeni, zwraca w pierwszym rzędzie uwagę na fakt, że zróżnicowanie morfologiczne i nieciągłości charakteryzują również rasy, nawet w obrębie gatunków zasiedlających geograficznie ciągły obszar.

Jeśli więc płynna skala cech nie prowadzi od jednej rasy do drugiej, trudno się spodziewać płynnych, pośrednich przejść między gatunkami. Analiza zmienności geograficznej form potwierdza więc tezę, że różnicowanie się na rasy, jak i sam proces specjacji, jest uniwersalnym sposobem adaptacji. Gdyby bowiem nie istniały obiektywne i stale występujące przyczyny, powodujące zróżnicowanie gatunku na różne stopnie wzajem wyodrębnionych populacji, to przy ciągłym obszarze zasiedlenia nie powinny istnieć rasy (podgatunki), a zmienność form w ramach gatunków winna wykazywać całkowitą płynność. Faktycznie przyroda analizowana przestrzennie wykazuje zawsze strukturę populacyjną i tym samym jest (w różnej skali) nieciągła.

Dowodzenie to nie wyjaśnia jednak dlaczego, między blisko spokrewnionymi gatunkami występującymi na przyległych obszarach, rzadko spotyka się rasy (podgatunki) przejściowe.

Przyczyn tego stanu rzeczy dopatrywał się Darwin między innymi w procesach specjacji zachodzących przy współdziałaniu izolacji przestrzennej. Obecne rozmieszczenie gatunków jest wielokrotnie następstwem wtórnych migracji i aktualnie sąsiadujące z sobą formy mogły powstać na izolowanych przestrzennie obszarach. Kiedy formy te spotkały się ponownie na wspólnym terenie, były już tak zróżnicowane, że nie krzyżo-





Ryc. 36. Mapka pokazująca rozmieszczenie i zróżnicowanie populacji ślimaka lądowego *Cerion moralesi* wzdłuż półwyspu Banos na Kubie. (Według Mayra).  
 Cyfry określają poszczególne rasy — „gatunki” i ich rozmieszczenie w terenie. Kratkowane — strefy hybridyzacji między rasami. B — bariery, przestrzenie uniemożliwiające jakikolwiek kontakt między sąsiadującymi rasami. in. — izolowana populacja lądowa. lep. — odrębny gatunek *C. lepida*. Linia brzegowa półwyspu Banos ma około 50 km. Na tym stosunkowo niewielkim odcinku spotykamy aż siedem wyraźnie zróżnicowanych ras *C. moralesi*, co jest pięknym przykładem nieciągłej struktury gatunku i rzadkości populacji przejściowych.



Ryc. 37. Kolejne stadia (1—6) procesu specjacji *Pachcephala* na terenie Australii prowadzącego do powstania dwóch odrębnych gatunków. (Według Keasta).  
 Mapa 1 — ilustruje stan pierwotny, mapa 6 — oddaje współczesne rozmieszczenie *P. rufogularis* (obszar zaczerńniony) i *P. inornata* (obszary zakropkowane). Zakres ekspansji był tu uzależniony od zmian zachodzących w szacie roślinnej, a ta z kolei od przesuwania się strefy opadów deszczu.

wały się z sobą. W takich przypadkach specjacji, populacje pośrednie nie powstają i nawet wtórnie powstać nie mogły.

Zachodzenie procesów specjacji przy współdziałaniu izolacji przestrzennej jest niewątpliwie jedną z istotnych przyczyn rzadkości ras przejściowych między gatunkami. Nie tłumaczy ono jednak wszystkich przypadków, gdyż mamy wiele przykładów wskazujących na wyodrębnianie się gatunków na jednolitych i ciągłych terytoriach. Zjawiska takie wyjaśnia Darwin powołując się raz jeszcze na rozmieszczenie współczesnych gatunków. Rozmieszczenie takie wykazuje z reguły, że w stosunku do obszarów, jakie zamieszkują zastępujące się gatunki, tereny graniczne, w których spotykają się obie formy, są bardzo wąskie. Jeśli więc populacje pośrednie występują, to z reguły zajmują znacznie mniejszy obszar i są mniej liczne od obydwu form sąsiednich. W takiej sytuacji populacje pośrednie są zawsze bardziej narażone na wytępienie niż spokrewnione z nimi liczniejsze populacje żyjące po obu stronach ich zasięgu. Tym należy w głównej mierze tłumaczyć rzadkość form pośrednich zarówno między gatunkami, jak i też w dużej mierze między rasami.

**Sposoby przejawiania się i powstawania izolacji płciowej.** Zjawisku izolacji płciowej i jej powstawaniu Darwin poświęcił szczególnie wiele uwagi. Było to konieczne zarówno dla wyjaśnienia ważnych problemów

ewolucyjnych, jak i w dyskusji skierowanej przeciw statycznemu pojęciu gatunku.

Zasadniczy schemat rozumowania Darwina był następujący. W wyniku doboru naturalnego formy żywe przystosowują się do opanowania nowych środowisk i do nowych sposobów życia w tym samym środowisku. Proces różnicowania wzmacnia możliwości życia w tym samym siedlisku różnych organizmów o różnych właściwościach przystosowawczych. Organizmy mogą utrzymywać i doskonalić swoje właściwości przystosowawcze dzięki temu, że mogą krzyżować się wewnątrz grupy, ale też i dzięki temu, że nie krzyżują się z osobnikami innych grup.

Wytwarzanie się izolacji płciowej jest więc ważnym zjawiskiem w procesach ewolucyjnych oraz jest miernikiem stopnia zaawansowania ewolucyjnego danej populacji. W tej ostatniej kwestii Darwin nie pozostawił żadnej wątpliwości.

„Płodność przy krzyżowaniu odmian, czyli form pochodzących od wspólnych rodziców lub przynajmniej za takie uważanych, oraz płodność ich mieszanego potomstwa jest dla mojej teorii równie istotna jak bezpłodność krzyżowanych ze sobą gatunków. Na tym polega, zdaje się, wyraźna i głęboka różnica pomiędzy gatunkiem a odmianą”<sup>1</sup>.

Darwin, podkreślając, że brak lub występowanie izolacji płciowej jest najbardziej istotną różnicą między rasą i gatunkiem, jednocześnie wskazywał na jego względność jako kryterium pozwalającego jednoznacznie rozdzielić wszystkie formy. Większość aktualnie spotykanych populacji, uznawanych za odrębne gatunki, wykazuje wzajemną izolację płciową, ale płodność i bezpłodność nie jest zjawiskiem występującym w przyrodzie wedle zasady „wszystko lub nic”.

„Pewne jest, że z jednej strony bezpłodność niektórych gatunków przy wzajemnym krzyżowaniu tak różni się co do stopnia i tak powoli i niewidocznie się zmniejsza, oraz że z drugiej strony, płodność prawdziwych gatunków tak łatwo zostaje naruszona przez rozmaite okoliczności, że bardzo trudno jest praktycznie określić, gdzie ustaje prawidłowa płodność i gdzie zaczyna się bezpłodność. Sądzę, iż nie można żądać na to lepszego dowodu niż fakt, że dwaj najbardziej doświadczeni badacze Koelreuter i Gärtner dochodzili w kwestii płodności niektórych z tych form do rezultatów wprost przeciwnych. Z tego wszystkiego wynika, że ani płodność, ani też bezpłodność nie wystarczają na określenie wyraźnej granicy pomiędzy gatunkiem a odmianą, a więc opierający się na tym dowód traci swoje znaczenie i pozostawia wątpliwości, podobnie jak i inne dowody, dotyczące różnic konstytucjonalnych i anatomicznych”<sup>2</sup>.

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 285.

<sup>2</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 286—287.

Na podstawie obserwacji i eksperymentów nad mieszańcami Darwin wysunął jeszcze dwa ważne wnioski:

1) Występowanie izolacji płciowej nie jest w prostym stosunku skorelowane z stopniem zróżnicowania w budowie, czy sposobie życia organizmów, musi więc w poważnym stopniu zależeć od jakichś nieznanych przyczyn wewnętrznych.

2) Izolacja płciowa między niektórymi formami w warunkach naturalnych jest utrzymywana przez mechanizmy natury etologicznej, gdyż zmiana warunków życia (np. wprowadzenie do hodowli) może bądź znieść dotychczas istniejącą izolację płciową, bądź spowodować jej pojawienie się.

Według Darwina, ta zmienność, jak i różne formy przejawiania się izolacji płciowej są następstwem faktu, że właściwość ta powstaje i rozwija się nie w wyniku bezpośredniego, a jedynie pośredniego działania doboru lub nawet niezależnie od niego.

Dobór może bowiem tylko wtedy wpływać bezpośrednio na powstawanie izolacji płciowej, gdy mieszańce międzyrasowe są gorzej przystosowane niż potomstwo powstałe ze skrzyżowania osobników tej samej rasy. Przypadki takie należą jednak do rzadkości. Z zasady mieszańce międzyrasowe są bardzo żywotne i płodne. Zróżnicowania rasowe są więc utrzymywane głównie dzięki izolacji przestrzennej, środowiskowej lub innej, lecz nie fizjologicznej.

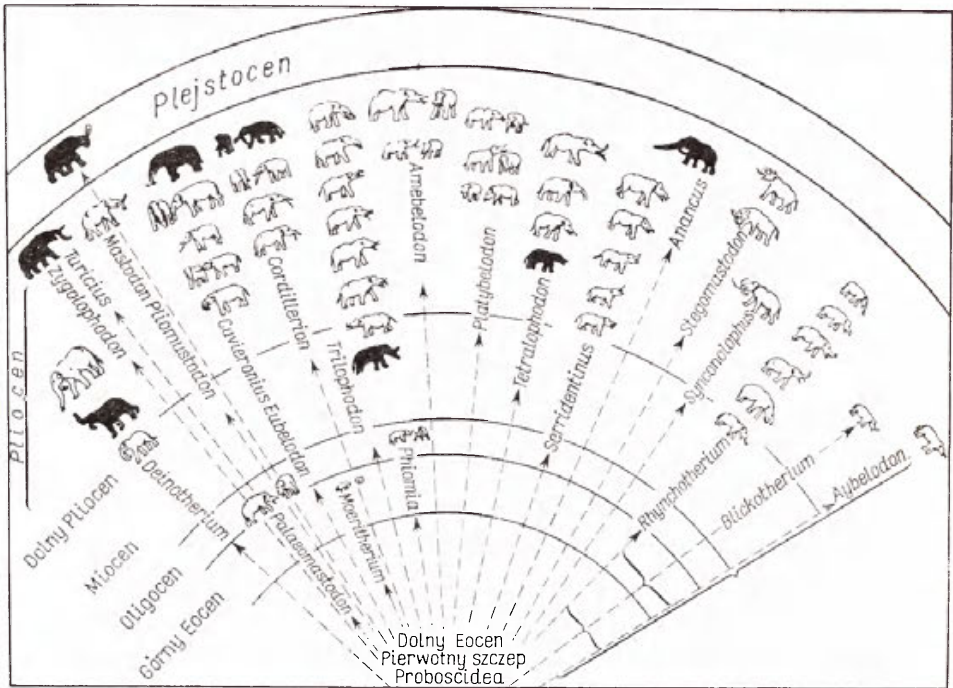
Izolacja fizjologiczna lub jej pierwsze przejawy (np. zmniejszenie płodności mieszańców) pojawia się więc przypuszczalnie jako uboczny efekt narastającego zróżnicowania między rasami lub nawet jako typowy przypadek (przykład) zmienności przystosowawczo obojętnej.

Jeśli izolacja płciowa lub jej pierwsze przejawy ujawnią się (np. nieznaczne zmniejszenie płodności mieszańców), dobór naturalny będzie prowadził do jej stałego powiększania się, ale tylko wtedy, gdy osobniki tych dwóch ras (powstających gatunków) spotykają się z sobą i krzyżują. W przypadku kiedy formy nie stykają się z sobą, brak jest kierunkowego czynnika (doboru) rozwijającego izolację, aczkolwiek może ona narastać jako uboczny efekt dywergencji.

Wszystko to razem powoduje, że w przyrodzie właściwości takie, jak wzajemna izolacja płciowa zróżnicowanych populacji, płodność ich (ewentualnego) potomstwa itp. wykazuje pełną gradację przejawiania, poczynając od izolacji całkowitej przez wszystkie stopnie pośrednie aż do zupełnego jej braku, a nawet wzmożonej płodności mieszańców.

**Prawidłowości procesów filogenezy.** Kiedy Darwin tworzył teorię doboru naturalnego, znany materiał kopalny tylko w nielicznych przypadkach stwarzał podstawy do sądzenia, że ewolucja odbywa się w sposób ciągły i stopniowy.

Brak znajomości rzeczywistych szeregów rozwojowych i form przej-



Ryc. 38. Dywergencja (radiacja adaptatywna) mastodontów. (Według Osborna). Czarne sylwetki — osiem gatunków znanych Darwinowi, białe — gatunki odkryte do roku 1933. Porównaj ortogenetyczny i dzisiaj już nieaktualny model radiacji adaptatywnej Osborna (pek prostych) z współczesnymi poglądami w tej kwestii (Dział II).

ściowych między dużymi grupami organizmów nasuwał przypuszczenie, jakoby zasadniczy rozwój ewolucyjny zachodził jedynie w wyniku nagłych i skokowych przekształceń.

W celu przezwyciężenia tej niewątpliwie poważnej trudności dla teorii doboru naturalnego, Darwin szczegółowo przeanalizował problem następstwa form w czasie, zarówno w świetle znanego ówczesnie materiału paleontologicznego, jak i całokształtu wiedzy geologicznej. Przyczyną braku pełnych szeregów ewolucyjnych jest, zdaniem Darwina, fragmentaryczność zbiorów paleontologicznych, uwarunkowana tak „embrionalnym” stanem badań w tym zakresie, jak i czynnikami obiektywnymi, samym charakterem mechanizmu ewolucji oraz wielce zmiennymi i różnorodnymi warunkami sedymentacji, fosylizacji itp., od których uzależniona jest możliwość zachowania się szczątków form wymarłych.

Istnieją więc obiektywne przyczyny, dzięki którym szeregi rozwojowe odtwarzane na podstawie materiału kopalnego wydają się nieciągłe.

Darwin, opierając się na dostępnym mu materiale paleontologicznym, wypowiedział również szereg ważnych wniosków dotyczących prawidło-



wości procesów ewolucyjnych zachodzących w dużej skali czasu. Wnioski te dają się przedstawić w formie następujących tez:

1. Uniwersalnym sposobem zachodzenia ewolucji jest specjacja — proces powstawania gatunków w następstwie przystosowawczego różnicowania się ras.

2. Jednorodny charakter przemian ewolucyjnych nie oznacza jednak, że wszystkie formy w przyrodzie przekształcają się równomiernie i w jednakowym stopniu. Szybkość przekształceń ewolucyjnych jest nie tylko różna dla różnych gatunków występujących w tym samym czasie, ale też różna w różnym czasie dla form należących do tej samej linii filogenetycznej.

3. W historii ewolucyjnej szczepów możemy stwierdzić okresy wzmożonej szybkości ewolucji i okresy zahamowania przekształceń. W związku z tym możemy też mówić o szczepach progresywnych, podlegających szybkim i dużym zróżnicowaniom, oraz o szczepach konserwatywnych, wykazujących przez długie okresy niewielkie przeobrażenia.

4. Czas powstawania gatunków, aczkolwiek stopniowy, jest z reguły znacznie krótszy niż okres ich trwania.

5. Przyczyny zmian tempa ewolucji nie zależą ani wyłącznie od właściwości samych organizmów, ani wyłącznie od charakteru zmian środowiska, lecz jedynie od współzależności, jakie występują między nimi.

6. Z uwagi na kierowniczą rolę doboru naturalnego w procesach przekształceń — przemiany ewolucyjne mają zawsze charakter przystosowawczy. Ze względu jednak na różne formy zmienności i charakter środowiska, w jakich występują gatunki, powstające przemiany mają różną wartość przystosowawczą. Im większa jest ta wartość, tzn. im większe stwarza perspektywy wzrostu liczebnego, rozprzestrzenienia się i opanowania nowych środowisk, tym większa jest szansa, że gatunek stosunkowo szybko przekształci się w większą ilość bardziej zróżnicowanych gatunków potomnych (stopień zjawiska dywergencji), czyli da większy efekt taksonomiczny.

Sposoby ewolucji, jednorodne więc w swych czynnikach i mechanizmach, są nierównowartościowe pod względem swych perspektyw i efektów ewolucyjnych. Wszystkie wyższe niż gatunek kategorie, jak rodzaj, rodzina, rząd czy gromada, są więc wynikiem przystosowawczego różnicowania się pierwotnego gatunku na szereg gatunków potomnych.

Rzeczywiste procesy ewolucji sprowadzają się więc jedynie do kolejno następujących po sobie specjacji, które jednak rozpatrywane w dużej skali czasu dają efekty i prawidłowości daleko wykraczające poza zjawiska gatunkowe.

**Wygasanie jako konieczne następstwo procesów ewolucyjnych.** W odróżnieniu od osobników gatunki są potencjalnie nieśmiertelne, ponieważ jednak większość środowisk jest zapełniona przez organizmy, nie-

odłączną konsekwencją ewolucji (powstawania nowych gatunków) jest, zdaniem Darwina, wygasanie niektórych innych gatunków.

„Dobór naturalny działa jedynie przez zachowanie w jakikolwiek bądź sposób korzystnych zmian, które dzięki temu właśnie utrzymują się. Ze względu na wysoki postęp geometryczny przyrostu wszystkich istot żyjących, każda okolica zapełniona jest już mieszkańcami; stąd wynika, że w miarę tego, jak formy znajdujące się w sprzyjających warunkach wzrastają w liczbę, to liczba form mniej uprzywilejowanych zmniejsza się i stają się one rzadkie. Z geologii wiemy, że rzadkość poprzedza wymieranie. Widzimy też, że forma reprezentowana przez niewielką liczbę jednostek wskutek wielkich wahań klimatycznych lub też wskutek czasowego zwiększenia liczby jej nieprzyjaciół, może być narażona na zupełne wytepienie... Z tych rozmaitych względów wynika, że jak z biegiem czasu wytwarzają się z jednej strony drogą doboru naturalnego nowe gatunki, tak z drugiej strony inne gatunki stają się coraz radsze i ostatecznie giną. Ucierpią oczywiście najwięcej formy zmuszone najostrzej konkurować z formami ulegającymi przekształceniom i udoskonaleniu”<sup>1</sup>.

Wygasanie nie jest więc konsekwencją jakichś wewnętrznych właściwości gatunków, które już w chwili powstania wyznaczają ich czas życia na ziemi, nie zależy też tylko od abiotycznych czynników środowiska. Wymieranie jest konsekwencją walki o byt, zagładzie ulegają formy, które w wyniku ewolucji innych gatunków i w wyniku stopniowych zmian otoczenia utraciły swe dominujące właściwości przystosowawcze w stosunku do całokształtu biotycznych i abiotycznych warunków środowiska.

W związku z tym proces wygasania jest z reguły zjawiskiem stopniowym i powolnym, a poprzedza go zmniejszenie areалу zamieszkiwania i zmniejszenie liczebności osobników. Nie ma żadnej uniwersalnej przyczyny zewnętrznej warunkującej wygasanie. Z tych też powodów jedne formy mogą stosunkowo krótko istnieć, inne zaś, mimo nieznaczących przekształceń, mogą przetrwać stosunkowo długie okresy czasu. Zależy to jedynie od warunków, w jakich dana forma żyje i w jakich musi współzawodniczyć z innymi formami.

„Ale niezależnie od tego, czy gatunki ustępujące swych miejsc innym, doskonalszym, należą do tej samej czy też do innej zupełnie grupy, niektórzy przedstawiciele wypartej grupy mogą nieraz przez dłuższy czas przetrwać, dzięki przystosowaniu się do pewnego szczególnego sposobu bytowania lub dzięki zachowaniu jakichś odległych i odosobnionych siedlisk, które je chronią przed ostrym współzawodnictwem. Na przykład niektóre gatunki *Trigonia*, obszernego rodzaju mięczaków, szeroko rozprzestrzenionego w formacjach drugorzędowych, zachowały się w mo-

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 111—112.

rzach australijskich, mała zaś ilość gatunków niegdyś licznej, a obecnie prawie wymarłej grupy ryb kostołoskich zamieszkuje jeszcze w naszych wodach słodkich. Widzimy więc, że całkowite wygasanie pewnej grupy odbywa się zwykle o wiele wolniej niż jej powstawanie”<sup>1</sup>.

Wygasanie jest zawsze w swej istocie procesem gatunkowym, w związku z tym wymieranie wyższych jednostek taksonomicznych, jak rodzaje, rodziny czy rzędy, jest zawsze konsekwencją wymarcia wszystkich składających się na nie gatunków. Następuje to wówczas, kiedy całe „typy adaptacyjno-organizacyjne” (pewna liczba gatunków pochodzących od wspólnego przodka) okazują się niedostatecznie przystosowane.

Wygasanie najczęściej dotyczy form pośrednich i blisko spokrewnionych. . . . „Współzawodnictwo bywa zwykle najostrzejsze pomiędzy formami, które pod każdym względem są do siebie najpodobniejsze. Stąd też zmienione i udoskonalone potomstwo pewnego gatunku powoduje zazwyczaj wymieranie gatunku rodzicielskiego, a jeśli wiele form nowych powstało z jakiegoś gatunku, najbliżsi krewni tego gatunku, tj. należący do jednego z nim rodzaju, będą najbardziej narażeni na zagładę. W taki sposób, sędzę, pewna liczba nowych gatunków wywodzących się z jednego gatunku, czyli nowy rodzaj, musi wypierać rodzaj stary, należący do tej samej rodziny”<sup>1</sup>.

W następstwie tego luki (hiatus) między gatunkami pochodzącymi od wspólnego przodka, zostają jeszcze bardziej pogłębione, a tym samym zostaje również silniej zaakcentowana odrębność wyższych kategorii taksonomicznych.

Proces ewolucji, zachodzącej drogą doboru naturalnego, prowadził więc do coraz pełniejszego wykorzystania środowisk przez organizmy i zwiększania się stopnia ich zróżnicowania, ale wskutek wymierania liczba gatunków nie wzrosła nieskończenie.

**Dynamiczne pojęcie gatunku.** Darwin wielokrotnie z naciskiem podkreślał, że aczkolwiek proces wyodrębniania się gatunków jest stopniowy i powolny, to jednak w skali względnej jest on nieporównanie krótszy od okresu trwania gatunków w czasie.

Ta prawidłowość wynika z faktu, że spośród różnych stopni populacyjnego zróżnicowania się form (ras, podgatunków, gatunków wątpliwych, dobrze wyodrębnionych gatunków), gatunek jest stadium najbardziej stabilnym.

Przystosowania, jakie nabył gatunek w trakcie specjacji, są jednocześnie tymi, które zadecydowały o jego powodzeniu w walce o byt z innymi populacjami, a więc również o jego powstaniu i wyodrębnieniu się. Można obrazowo powiedzieć, że adaptacje gatunkowe są to takie przysto-

---

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 395.

sowania, które przeszły najwszechstronniejszą próbę selekcji i okazały się dla danych sytuacji najskuteczniejsze. Jeśli środowisko będzie zmieniło się powoli (nie nastąpi gwałtowna zmiana warunków geofizycznych lub nie wtargnie fala migrantów — co w sumie zachodzi rzadko), nabyte przystosowania gatunkowe zapewnią zespołowi powodzenie w walce o byt przez długie okresy czasu.

Natomiast adaptacje rasowe są znacznie mniej stabilne, gdyż są to dopiero „próby” adaptacji, które nie przeszły pełnej weryfikacji. Jednocześnie należy pamiętać, że obok czynników działających w kierunku różnicowania istnieją siły przeciwstawne, integrujące zespoły (krzyżowanie się osobników należących do różnych zespołów, większa żywotność mieszańców itp.), siły te wykazują wyraźny gradient. Najłatwiej ulegają integracji lokalne zespoły i słabo wyodrębnione rasy, etap zaś dobrze wyodrębnionych gatunków jest punktem, w którym siły integracyjne praktycznie przestają działać. Wszystko to razem powoduje, że gatunek jest najbardziej stabilnym i czasowo trwałym stadium populacyjnym w procesach ewolucji.

Z przytoczonych powyżej prawidłowości, jak i z innych tez teorii doboru naturalnego, wyłania się koncepcja gatunku (pojęcie gatunku), jaką Darwin posługiwał się przy wyjaśnianiu procesów ewolucyjnych. Obraz tego nowego dynamicznego pojęcia gatunku jest na tyle jednoznaczny, że można go sprecyzować przez szereg następujących postulatów:

1. Gatunek jest podstawową jednostką zmiany ewolucyjnej, a specjacja — uniwersalnym mechanizmem jej zachodzenia. Precyzując inaczej, ewolucja jest przystosowawczo-różnicującym przekształceniem się gatunków.

2. Gatunek jest etapem ewolucji, którego pojawienie się określa takie stadium dywergencji ras, od którego następuje w zasadzie ostateczne rozszczępienie linii fioletycznych tak, iż dalsza ich ewolucja jest wzajemnie niezależna w sensie związku genetycznego. Gatunek jako konkretna populacja istniejąca w czasie znika bądź w następstwie całkowitego zróżnicowania się na gatunki potomne, bądź wygaśnięcia.

3. Gatunek charakteryzuje wysoki stopień równowagi adaptacyjnej, dzięki temu jest on względnie najbardziej stabilnym etapem w ewolucji. Znaczy to, że spośród wszystkich populacji (lokalnych populacji, ras, podgatunków, gatunków wątpliwych, gatunków dobrze wyodrębnionych), jakie składają się na proces specjacji, gatunek (dobrze wyodrębniony) jest najtrwałszym czasowo etapem, jak i najwyraźniej środowiskowo i przystosowawczo ( w konsekwencji morfofizjologicznie) wyodrębnioną populacją.

Taką treść (taką funkcję znaczeniową) nadał Darwin pojęciu gatunku w teorii doboru naturalnego. Nie tylko treść, ale również i struktura logiczna tego pojęcia była całkowicie różna od struktury logicznej statycznego pojęcia gatunku.

Treść statycznego pojęcia gatunku miała uzasadniać stan przyrody (strukturę obecnej, a tym samym takiej samej zawsze przyrody), natomiast pojęcie gatunku dynamicznego było częścią składową teorii wyjaśniającej proces-ewolucję. Rozpatrywanie treści darwinowskiego pojęcia gatunku w oderwaniu od teorii doboru naturalnego nie jest w ogóle możliwe, jest to bowiem pojęcie odniesione do procesu rozwoju i wynikające z przyjęcia określonych mechanizmów i przyczyn ewolucji. W tym właśnie sensie dynamiczne pojęcie gatunku było integralnym składnikiem teorii doboru naturalnego. Zupełnie też w inny niż dotychczas sposób pojmowany był w teorii Darwina związek między treścią pojęcia gatunku (jego funkcją znaczeniową w teorii) a jego zakresem (oznaczeniem gatunków w taksonomii).

Według klasycznej koncepcji Linneusza treść i zakres pojęcia gatunku w zasadzie pokrywały się z sobą. Mówiąc ściślej z tez teoretycznych określających treść pojęcia gatunku wynikały również wskazówki dla ich oznaczania. Z kolei taksonom, oznaczając gatunki, nie tylko wykrywał podstawowe cegiełki przyrody, ale jednocześnie potwierdzał tezy teoretyczne o nieziennej ziarnistej i hierarchicznej jej strukturze.

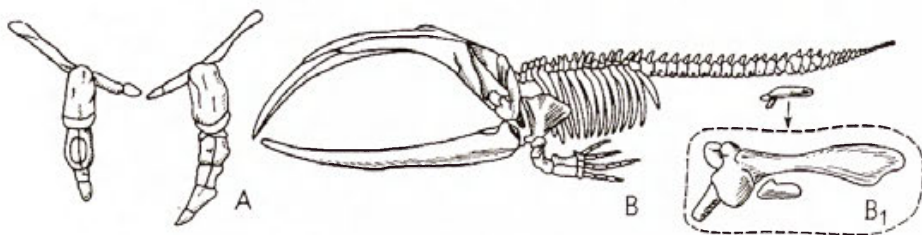
Z treści dynamicznego pojęcia gatunku, jakim posługiwał się Darwin w teorii doboru naturalnego, nie wynikały bezpośrednio praktyczne wnioski w kwestii oznaczania gatunków. W nowym ujęciu darwinowskim droga, od znaczenia pojęcia gatunku do oznaczania konkretnych gatunków, była nieporównywalnie bardziej złożona. Prowadziła ona bowiem dopiero przez wskazanie sensu poznawczego klasyfikacji, i nadania określonego znaczenia poszczególnym kategoriom taksonomicznym do wskazania ogólnych zasad jakimi należy się kierować przy wyróżnianiu gatunków.

**Odtwarzanie genealogii — sens poznawczy klasyfikacji.** Jedną z najbardziej charakterystycznych tendencji, jakie ujawniły się w rozwoju taksonomii, było dążenie do klasyfikacji naturalnej (do budowania systemów coraz bardziej naturalnych). Do drugiej połowy XIX w. przez klasyfikację naturalną rozumiano jednak wyłącznie (z wyjątkiem Lamarcka i innych transformistów) układ, który by najbardziej adekwatnie oddawał „Plan Stwórcy”, czy „Scale Naturae” a zarazem ułatwiał badanie organizmów żywych przez zestawienie razem form podobnych według biologicznej ważności ich cech. W tym „Planie” rzeczywiste związki genealogiczne miały dotyczyć jedynie form w obrębie gatunku, podczas gdy gatunki jako niezależnie kreowane uchodziły za nie związane żadnym genetycznym pokrewieństwem.

Zdaniem Darwina cały rozwój systematyki stał w sprzeczności z tymi założeniami. W praktyce bowiem systematycy, dążąc do stworzenia systemów jak najbardziej naturalnych do wyższych kategorii taksonomicznych, zaliczali nieraz gatunki morfologicznie bardzo różne w właści-



wościach o dużym znaczeniu biologicznym tylko dlatego, że pewne cechy (cecha) okazywały się wspólne dla dużej grupy gatunków. Wbrew więc teorii, właśnie idea pokrewieństwa była tą niesprecyzowaną myślą przewodnią, którą kierowano się przy tworzeniu wyższych kategorii i budowaniu klasyfikacji naturalnej. Tym samym wyjaśnia się też dlaczego



Ryc. 39. Narządy szczątkowe u walenii. (Według Weselowa).

A — szkielet tylnych kończyn delfina (*Delphinus delphis*); B — szkielet wieloryba grenlandzkiego (*Balaena mysticetus*); B<sub>1</sub> — rudymenty pasa miednicowego i kończyn tylnych (powiększone).

ważne dla systematyki okazały się właściwości, które odznaczały się stałością, niezależnie od ich znaczenia biologicznego. Istotne dla klasyfikacji są bowiem zawsze te cechy, które zostały odziedziczone po wspólnym przodku, tym samym jest nieważne, czy mają one duże znaczenie fizjologiczne, czy nie mają go prawie wcale, jak np. niektóre narządy szczątkowe lub cechy pojawiające się tylko u zarodków. Do klasyfikacji wybieramy bowiem zawsze takie cechy, które zostały jak najmniej przekształcone w procesie ewolucji, a tym samym są najlepszym drogowskazem właściwego odtworzenia genealogii. „Jeśli będziemy się opierać na wspólnocie pochodzenia jako na jedynej znanej przyczynie wzajemnego podobieństwa istot organicznych, pojmiemy, co należy rozumieć przez termin „układ naturalny” — jest to układ usiłujący przedstawić stosunki pokrewieństwa, w którym stopnie nabytych różnic oznaczone są terminami: odmiany, gatunki, rodzaje, rodziny, rzędy i gromady”<sup>1</sup>.

Świadomość, że klasyfikacja odzwierciedla jakies głębsze związki przyrody a nie tylko podobieństwo wzajemne organizmów tkwiła, począwszy od Arystotelesa u podstawy wszelkich ważniejszych koncepcji biologicznych. Teoria doboru naturalnego nadała tej idei zupełnie nową interpretację, różną także od twierdzeń Lamarcka. Według Darwina celem wszelkich operacji klasyfikacyjnych winno być przede wszystkim odtworzenie stosunków genealogicznych i stopni różnicowań między organizmami. Taki jest sens poznawczy systematyki. Tak więc ustalenie rodzajów i innych wyższych kategorii taksonomicznych jest równoznaczne z hipotezą w sprawie pochodzenia i stopnia pokrewieństwa zali-

<sup>1</sup> K. Darwin. Dzieła wybrane. T. II, O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959, s. 484.

czanych doń gatunków. Podobnie, ustalenie czy określona populacja jest rasą czy odrębnym gatunkiem, jest rozstrzygnięciem jak daleko w danym przypadku posunął się proces specjacji. Z uwagi na fakt, że w procesach ewolucji przekształceniom ulegają wszystkie właściwości (cechy) ale w najróżniejszym zakresie, genealogię ustala się na podstawie wszelkich możliwych oznak i relacji wskazujących na związki pokrewieństw i stopnie różnic między organizmami.

Podstawową kategorią systemu klasyfikacyjnego jest gatunek. W związku z tym dla taksonomów byłoby niewątpliwie rzeczą niezmiernie korzystną posiadanie choćby jednolitych kryteriów (kryterium) gatunkowych, na podstawie których oznaczałoby się formy we wszystkich grupach istot żywych. Analiza dotychczasowej praktyki systematyków wykazała jednak brak uznanych i powszechnie przyjętych zasad odróżniania gatunków od ras. Zdaniem Darwina brak ten nie jest przypadkowy, lecz wynika z obiektywnych przyczyn, z samego mechanizmu ewolucji, ze sposobów, w jaki realizują się procesy specjacji.

„Nowe gatunki” zostają zawsze zapoczątkowane jako rasy istniejącego gatunku. Jednorodność zasadniczego mechanizmu ewolucji nie znaczy jednak, że specjacja realizuje się w przyrodzie w sposób jednakowy. Pewne rasy nigdy nie dochodzą do rangi gatunku. Nowo powstały gatunek może odróżnicować się od „gatunku rodzicielskiego” i przez swoje powstanie spowodować jego wymarcie, mogą jednak obydwie gatunki egzystować jednocześnie. Z kolei gatunek w następstwie zróżnicowania się jego podgatunków może się rozczłonkować na szereg nowych gatunków i w ten sposób bez wymierania może zaniknąć „stary gatunek”.

Przejście od zróżnicowania subgatunkowego do gatunkowego, z uwagi na swój populacyjny charakter, jest procesem powolnym, ale w porównaniu z okresem trwania gatunku jako wyraźnie wyodrębnionej populacji, zachodzi w czasie stosunkowo krótkim. Z tych względów w aktualnym obrazie przyrody większość gatunków przedstawia się nam jako populacje wzajem morfologicznie zróżnicowane i fizjologicznie lub w inny sposób odizolowane. Nie dotyczy to jednak wszystkich form, gdyż w każdym momencie, czyli w „poziomym przekroju procesu ewolucyjnego”, a więc i obecnie, spotykamy również gatunki „in statu nascendi”.

Należy też pamiętać, że gatunki, analizowane w danym momencie czasowym, reprezentują różny stopień zaawansowania ewolucyjnego, że obok większości gatunków wyraźnie wyodrębnionych morfologicznie występują populacje słabiej wyodrębnione, a obok gatunków zróżnicowanych na podgatunki, występują gatunki monotypowe. Między populacjami spotykamy więc najróżniejsze stopnie zróżnicowań morfologicznych i skali przerw między nimi. Odrębność zaś tych zespołów utrzymywana jest przez szereg najróżniejszych czynników, poczynając od czysto fizycznych (izolacja przestrzenna), a kończąc na typowo biologicznych (awersja seksualna, zmniejszenie lub brak płodności itp.), a najczęściej

dzięki najróżnorodniejszym kombinacjom tych czynników. Te wszystkie przyczyny razem wzięte powodują, że nie jest możliwością ustalenie powszechnie obowiązujących jednolitych kryteriów gatunkowych. Fakt ten jednak nie daje, zdaniem Darwina, żadnych podstaw do dowolności przy oznaczaniu gatunków. Tendencje konwencjonalistyczne przy ustalaniu wszelkich kategorii taksonomicznych przeczyłyby bowiem idei przewodniej klasyfikacji — obiektywnemu odtwarzaniu genealogii organizmów i stopni ich zróżnicowania. Jedynie w stosunku do „form wątpliwych” — gatunków in statu nascendi, gdzie rzeczywiście nie mamy obiektywnych kryteriów jest sprawą mało ważną czy określoną populację uznamy za gatunek czy rasę.

Przyjęcie zasad klasyfikacji genealogicznej, pozwalało zachować dotychczasowy dorobek taksonomii a jednocześnie otwierało możliwości wzbogacenia i wysubtelnienia jej metod w toku realizacji systematyki już świadomie filogenetycznej.

#### 4. RECEPCJA IDEI EWOLUCJI

**Reakcja na ukazanie się dzieła „O powstawaniu gatunków”.** Zainteresowanie dziełem „O powstawaniu gatunków”, jak i ruch umysłowy jaki książka ta wywołała w szerokich kręgach społeczeństwa był bez precedensu w historii. W samej tylko Anglii do 1876 r. — sprzedano 16000 egz. „O powstawaniu gatunków”, co, jak na specjalistyczną i trudną pracę naukową, było liczbą imponującą. Wkrótce też dzieło Darwina zostało przetłumaczone na prawie wszystkie języki europejskie, ciesząc się wszędzie ogromną popytnością.

Zainteresowanie poglądami ewolucjonistycznymi nie było jednak równorzędne z ich powszechną akceptacją. Idee zawarte w „O powstawaniu gatunków” stały się w pierwszym rzędzie ośrodkiem niewybrednych ataków różnych kół wstecznych i klerykalnych, zarzucających im amoralność i antychrześcijański charakter. Nie było to stanowisko powszechne, gdyż np. Henslow, który sam był duchownym, pisał już w roku 1864: „Darwin zwycięża wszędzie i przenika wszędzie, jak powódź, przede wszystkim dzięki samej sile prawdy i faktów”. Ataki kół wstecznych na teorię Darwina miały i pozytywne skutki. Wokół idei ewolucji skupiły się wszelkie siły zwalczające bigoterię, klerykalizm i zacofanie. Głoszenie poglądów ewolucyjnych stało się symbolem postępu.

Na płaszczyźnie naukowej recepcja idei ewolucji również nie przebiegała bezkonfliktowo. Bezpośrednio po ogłoszeniu „O powstawaniu gatunków” liczba przyrodników, którzy oficjalnie poparli stanowisko Darwina była niewielka (Hooker, Huxley, Lubbock, A. Gray) i rekrutowała się głównie spośród jego osobistych przyjaciół i młodzieży. Większość badaczy zajmowała stanowisko wyczekujące, ale byli również przyrodnicy, którzy wypowiedzieli się zdecydowanie przeciw idei ewolucji.

Najostrzejsze i najbardziej rozbudowane argumenty wypowiedzieli Louis Agassiz i Andreas Wagner.

Według Agassiza poglądy Darwina są całkowicie chybione, gdyż nie ma żadnego dowodu, aby choć jeden gatunek kiedykolwiek przekształcił się w drugi. Formy żywe nie zmieniły się w sposób istotny w ciągu ubiegłych 5 tys. lat. Natomiast zwierzęta różnych okresów geologicznych różniły się co prawda między sobą, ale podczas każdego z tych okresów gatunki pozostają nie zmienione. Ani jeden nawet gatunek roślinny czy zwierzęcy nie przynależy do dwóch różnych formacji. Fakt, że gatunki są rozprzestrzenione na szerokich obszarach i że często obszary te są nieciągłe tłumaczy Agassiz tym, że gatunki zostały stworzone w dużej liczbie osobników i często w punktach daleko od siebie położonych. Gatunki nie przekształcały się nigdy jedne w drugie, ale były w różnych okresach geologicznych masowo niszczone i ponownie od nowa stwarzane.

A. Wagner wysunął z kolei jeszcze inny zarzut, a mianowicie, że z obserwacji roślin i zwierząt hodowlanych nie można wysuwać wniosków o organizmach żyjących w naturze. Formy udomowione zostały od razu stworzone z wyłącznym przeznaczeniem dla użytku człowieka. W związku z tym poszczególne gatunki organizmów hodowlanych tworzą rasy, które są co prawda podobne do gatunków żyjących w naturze, ale charakter ich zmienności jest zupełnie inny. Główny błąd Darwina polega właśnie na tym, że przypisywał on formom żyjącym w naturze nie tylko taki sam stopień zmienności, jak rasom hodowlanym, ale nawet jeszcze większy.

Ostateczny wniosek oponentów idei ewolucji sprowadzał się do stwierdzenia, że jest ona fikcją nie mającą uzasadnienia w faktach. Po ogłoszeniu dzieła „O powstawaniu gatunków” twierdzenia takie nie należały do rzadkości, w miarę jednak upływu czasu, pod naporem nowych danych, stawały się one coraz radsze, aż znikły z literatury biologicznej.

**Czołowi propagatorzy idei ewolucji.** Recepcja idei ewolucji nie odbywała się więc łagodnie, lecz w wyniku ostrych sporów i dyskusji, w których jej przeciwnicy często nie przebierali w środkach. Sam Darwin nie brał w nich udziału, dyskutując jedynie w kolejnych wydaniach „O powstawaniu gatunków” z zarzutami, jakie bezpośrednio odnosiły się do jego teorii doboru naturalnego. „O powstawaniu gatunków” nie było też jednym źródłem rozpowszechniania się idei ewolucji. W jej zwycięskim pochodzie ogromny udział miała naukowa i popularyzatorska działalność wielu innych badaczy, wśród których wymienić należy w pierwszym rzędzie Thomasa Huxleya, Ernesta Haeckla, Herberta Spencera i Klimenta Timiriazjewa. Do wielu środowisk idea ewolucji przenikła w pierwszym rzędzie właśnie dzięki pracom wyżej wymienionych autorów.

Dyskusja wokół teorii ewolucji toczyła się na różnych płaszczyznach, poczynając od sporów wybitnie specjalistycznych, kończąc na wyłącznie



Ryc. 40. Haeckel obok szkieletu goryla w swoim zakładzie.

światopoglądowych. Człowiekiem, który prawie natychmiast włączył się do dyskusji we wszystkich jej sferach, a zarazem rozwijał ewolucjonizm był Thomas Huxley (1825—1895). Wygłaszał on szereg odczytów poświęconych darwinizmowi i publikował wiele dzieł na ten temat. W dziedzinie nauki zasłużył się licznymi badaniami z zakresu taksonomii zoologicznej, antropologii, paleontologii i anatomii porównawczej. Opublikował szereg fundamentalnych książek między innymi „Elements of comparative anatomy” 1864 (Zasady anatomii porównawczej). Huxley wkładał tyle zapału i energii w walkę o darwinizm, że sam siebie żartobliwie nazywał „psem łańcuchowym” ewolucjonizmu.

Nie mniej żarliwy był udział w walce o ideę ewolucji Ernesta Haeckla (1834—1919). Badacz ten szczególnie się przyczynił do rozwoju badań nad filogenezą oraz do ich spopularyzowania w szerokich kręgach społecznych.

Haeckel jako zdecydowany ewolucjonista wystąpił już w 1862 r. w swej monografii o radiolariach, a następnie w 1863 r. na zjeździe przyrodników w Szczecinie. Z licznych dzieł specjalnych i ogólnych, które ogłosił, największy rozgłos zdobyły „Die generälle Morphologie der Or-



ganismen” (Ogólna morfologia organizmów, 1866) oraz wydane w 1868 r. „Natürliche Schöpfungsgeschichte” (tłum. polskie pt. „Dzieje utworzenia przyrody”). Pracą popularnonaukową, która cieszyła się największym uznaniem, były jego „Welträtsel” (tłum. polskie pt. „Zagadki świata”). Książki te były tłumaczone na wiele języków i bardzo popularne.

Zapał polemiczny Haeckla i zdecydowanie materialistyczny charakter jego wystąpień ściągnęły na jego osobę nienawiść wszelkich kół wstecznych i klerykalnych. Nie było to przypadkowe, gdyż w odróżnieniu od Darwina czy nawet Huxley’a — Haeckel ostro występował przeciwko religii i kościołowi, głosząc, że „gdzie zaczyna się wiara, kończy się nauka”.

W dziedzinie teorii ewolucji Haeckel nie był jednak w pełnym tego słowa znaczeniu kontynuatorem darwinizmu, jego koncepcje rozwojowe, które określa mianem transformizmu, były połączeniem idei lamarckowskich i darwinowskich z wyraźnym ciężeniem ku tej pierwszej.

Natomiast zdecydowanym darwinistą był najwybitniejszy rosyjski propagator ewolucjonizmu Kliment Timiriazjew (1843—1920). W roku 1865 — Timiriazjew ogłasza swą pierwszą książkę pt. „Kratkij očerok tieorii Darwina” (Krótki zarys teorii Darwina). Drugie wydanie tej pracy pt. „Carlz Darwin i jego učenje” (tłum. polskie pt. „Karol Darwin i jego nauka”) wychodzi w 1883 r. Książka ta odegrała wielką rolę w popularyzacji idei Darwina w Rosji, a była tak świetnie napisana, że stanowi nadal jeden z klasycznych wykładów zasad teorii doboru naturalnego. Timiriazjew uważał, że metoda eksperymentalna samodzielnie nie da pełnego wyjaśnienia problemów biologicznych. Konieczne jest do tego jeszcze możliwie pełne odtworzenie historycznej przeszłości i genezy danego procesu. Myśl tę autor jasno precyzuje w swej pracy pt. „Istoričeskij metod w biologii” (tłum. polskie pt. „Metoda historyczna w biologii”). Timiriazjew, uznawał darwinizm za jedynie prawdziwą „filozofię biologii” i z tego punktu widzenia prowadził zdecydowaną walkę przeciw wszelkim próbom ograniczenia i zdyskredytowania tej teorii.

Do recepcji idei ewolucji przyczyniła się nie tylko działalność biologów, ale niemały wpływ wywarły tu niektóre nurty filozoficzne, a szczególnie zapoczątkowany przez Herberta Spencera (1820—1903) kierunek filozoficzny, zwany systemem ewolucjonistycznym. Myślą przewodnią tego kierunku było założenie, że porządek rzeczy, jaki obserwujemy obecnie zarówno w przyrodzie martwej i żywej oraz w sferze wszelkiej działalności ludzkiej, nie został stworzony od razu w jego obecnej postaci, ale jest wynikiem stopniowego rozwoju. Tym samym każda rzecz, każdy układ stosunków ma swoją przeszłość, swoją historię, jego analiza jest jedynie możliwa poprzez stwierdzenie, w jaki sposób powstał. Rozwój jest podstawowym prawem świata. W roku 1860 Spencer ogłosił program napisania wielkiego cyklu dzieł filozoficznych, który następnie starał się w pełni zrealizować. W roku 1862 opublikował „First principles” (Pierw-

sze zasady), a następnie w latach 1864—1896 — zasady biologii, psychologii, socjologii i etyki. Prace te były dziełami wielotomowymi.

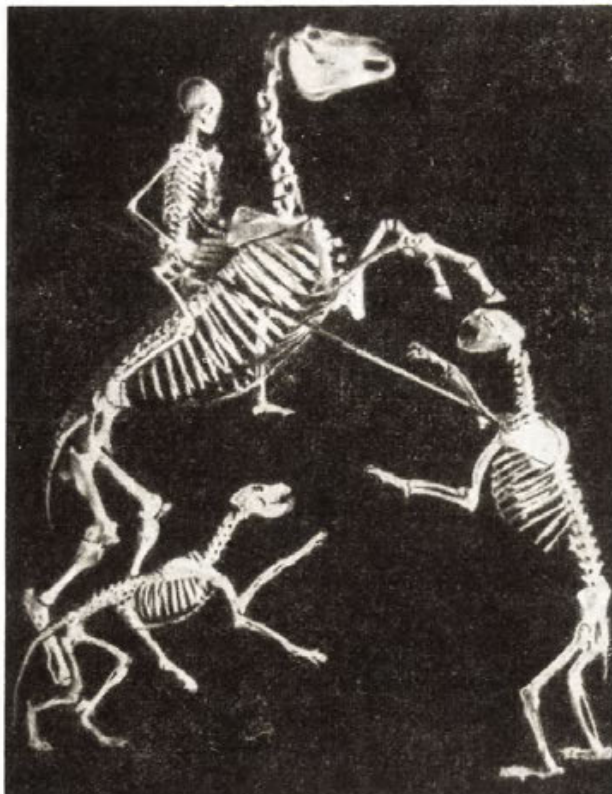
Swój punkt widzenia na przyrodę żywą i jej rozwój przedstawił Spencer w „Principles of biology” (Zasady biologii) (1864—1867). Poglądy Spencera na czynniki ewolucji nie były jednak kontynuacją myśli Darwina. W jego koncepcjach rozwojowych idee lamarckowskie odgrywały poważną rolę. W późniejszym okresie życia Spencer przychylił się zdecydowanie do poglądu, że nie dobór, lecz bezpośredni wpływ warunków zewnętrznych odgrywa główną rolę w procesie ewolucji świata żywego. Herbert Spencer nie tylko głosił i popularyzował ideę rozwoju, ale czyniąc z niej podstawę całego swojego systemu, w niemałym stopniu przyczynił się do przeniknięcia idei ewolucji do wielu dziedzin nauk humanistycznych.

Ewolucjonizm stanowił też przyrodniczą podstawę marksizmu, który narodził się w połowie XIX w. i jak się okazało miał odegrać wielką rolę w dalszym rozwoju ludzkości. Twórcy naukowego socjalizmu — Karl Marks i Friedrich Engels entuzjastycznie przyjęli ukazanie się dzieła Darwina, widząc w teorii ewolucji uzupełnienie i pełne potwierdzenie podstaw materializmu dialektycznego. Filozofia marksistowska nie przyjęła darwinizmu zupełnie bezkrytycznie. Klasycy marksizmu przede wszystkim zarzucali Darwinowi powoływanie się na teorię populacyjną Malthusa oraz w ogóle przecenianie roli czynnika przeludnienia w procesach ewolucyjnych.

Engels przeciwstawiał się zdecydowanie nie tylko przenoszeniu praw społecznych do przyrody, ale i tendencjom odwrotnym, a więc wszelkim koncepcjom socjaldarwinistycznym. Pomiędzy społeczeństwem ludzkim a przyrodą istnieją obecnie poważne różnice i tłumaczenie zjawisk rozwojowych, jakie tutaj zachodzą, musi być różne.

Wszystkie te uwagi w niczym jednak nie zmieniały faktu, że Engels uważał teorię doboru naturalnego za jedno z największych odkryć naukowych. Świadczą o tym jego słowa wypowiedziane nad trumną Marksa: „Podobnie jak Darwin odkrył prawa rządzące rozwojem świata — Marks odkrył prawa, rządzące rozwojem ludzkości”.

Wkrótce po ogłoszeniu dzieła „O powstawaniu gatunków”, również i w Polsce teoria ewolucji znalazła gorących propagatorów. W roku 1862 wykładowcą na katedrze zoologii Szkoły Głównej w Warszawie mianowany został Benedykt Dybowski (1833—1930). Z tej katedry, zaledwie w 3 lata po ukazaniu się książki Darwina „O powstawaniu gatunków”, usłyszeli studenci pierwsze wykłady z ewolucjonizmu. Po uwięzieniu i zesłaniu na Sybir Dybowskiego katedrę po nim objął August Wrześniowski (1836—1892), który kontynuował wykłady w duchu swego poprzednika. Wrześniowski położył niemałe zasługi w krzewieniu darwinizmu w Polsce. Poza pracą dydaktyczną prowadził szeroką akcję popularyzacyjną, ogłaszając na łamach szeregu czasopism artykuły związane z teorią



Ryc. 41. Polowanie na niedźwiedzia. Poglądowa ilustracja homologii szkieletu ssaków. (Zestaw sporządzony przez Ch. H. Warda w 1893 roku).

ewolucji. Jego też uczniem był jeden z najwybitniejszych polskich ewolucjonistów, Józef Nusbaum-Hilarowicz (1859—1916), który dokonał przekładów podstawowych dzieł Darwina. Józef Nusbaum, obok prac oryginalnych i podręczników, napisał 16 tomów dzieł popularnonaukowych. Najznakomitszym jego osiągnięciem w zakresie ewolucjonizmu była książka „Idea ewolucji w biologii” (1910).

Po około 20 latach od ogłoszenia „O powstawaniu gatunków” idea ewolucji została uznana przez świat naukowy za obiektywnie udowodniony fakt przyrodniczy. O tym szybkim zwycięstwie zadecydowały jednak nie tylko teoretyczne rozważania i dyskusje, ale fakty, jakie po 1859 r. przyniosły w efekcie swego rozwoju nauki biologiczne.

Teoria Darwina stanowiła nowe uogólnienie dotychczasowego dorobku wiedzy ludzkiej o przyrodzie żywej. Była syntezą, która w harmonijny sposób łączyła znane fakty. Jednocześnie teoria ewolucji otwierała zupełnie nowe perspektywy badawcze przed każdą z poszczególnych dyscyplin biologicznych. Z kolei okazało się, że każde nowo rozwiązane zagadnienie specjalistyczne potwierdza teorię rozwoju i rozbudowuje

ją. W początkowym jednak okresie decydujące znaczenie miały fakty dostarczone przez nauki morfologiczne, a głównie przez embriologię, anatomię porównawczą i paleontologię.

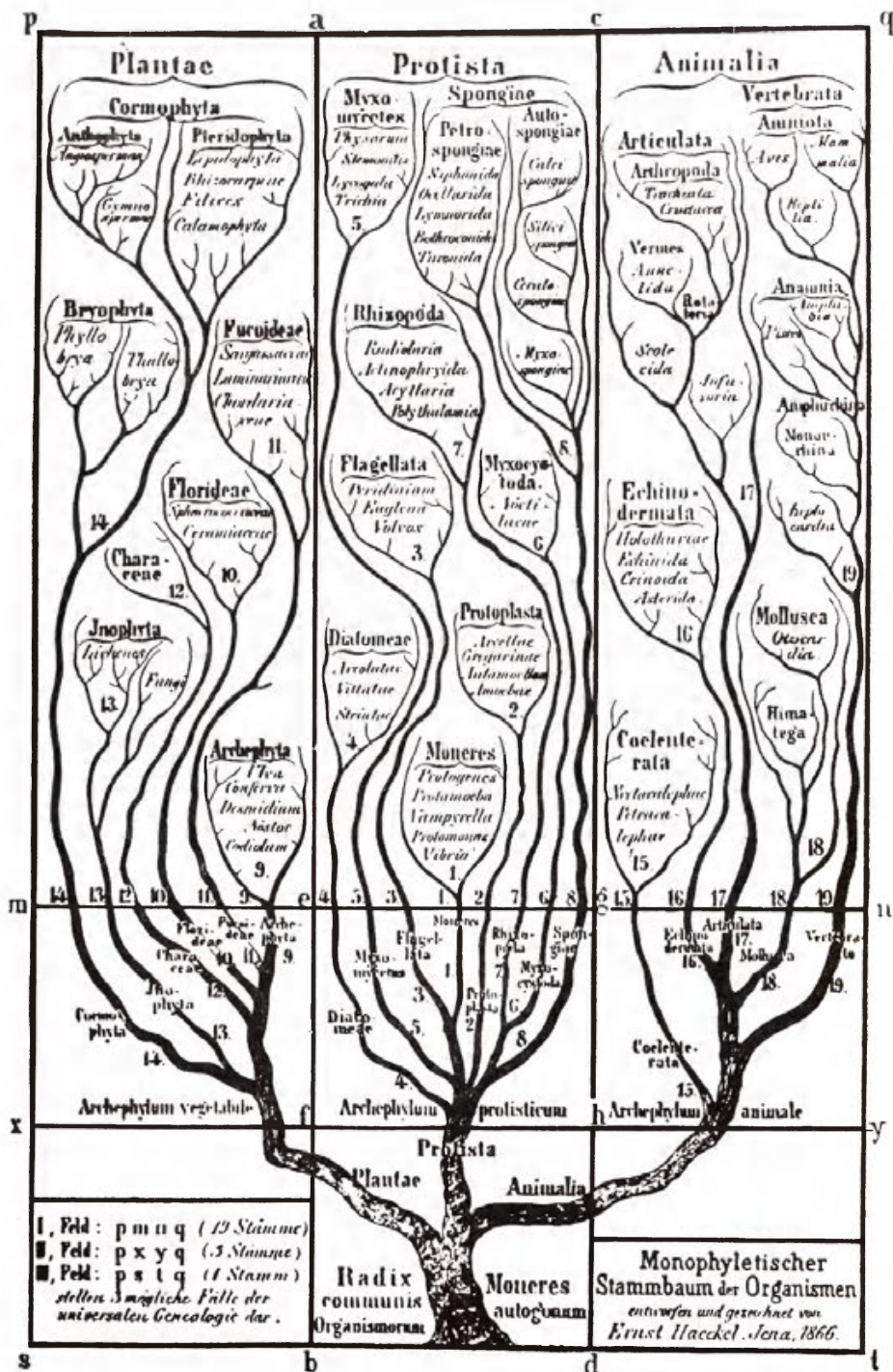
**Doniosłe odkrycia na polu embriologii i anatomii porównawczej.** Jednym z wielkich problemów badawczych, które otwierało dzieło „O powstawaniu gatunków” było poznanie konkretnych dróg przebiegu ewolucji. Chodziło przy tym zarówno o odtworzenie genealogii poszczególnych gatunków i szczepów, jak i o zbudowanie możliwie pełnego drzewa rodowego świata istot żywych. Sam Darwin nie zajmował się bezpośrednio problemami filogenezy, ale uważał je za szczególnie ważne i wymagające intensywnych badań ze strony jego następców. Do odtwarzania konkretnych dróg przebiegu ewolucji z natury rzeczy powołana była przede wszystkim paleontologia, ale była to dyscyplina, która w drugiej połowie XIX w. dopiero rozwijała się i dysponowała stosunkowo ubogim, nie opracowanym w sposób ewolucyjny materiałem. Dopiero w późniejszym okresie paleontologia staje się nauką przewodnią w rozwiązywaniu problemów filogenezy.

Pierwszym, który na wielką skalę podjął badania nad rozwojem rodowym świata żywego, był Ernest Haeckel. Stworzył on drzewa rodowe dla wszystkich gromad świata żywego. W pracy tej w małym jednak stopniu opierał się na materiale kopalnym. Podstawę do rekonstrukcji drzew rodowych stanowiła embriologia i anatomia porównawcza. W dyscyplinach tych dokonano w tym okresie doniosłych odkryć.

Podstawę rozwoju ewolucyjnej embriologii stworzyły w pierwszym rzędzie prace Aleksandra Kowalewskiego (1840—1901). Szczególne znaczenie miały jego badania nad rozwojem lancetnika (1866—1877) i osłonicy (1866—1871), które wykazały istnienie bliskiego pokrewieństwa pomiędzy lancetnikiem i osłonicy z jednej strony a lancetnikiem i kręgowcami z drugiej. Kowalewski stwierdził, że w trakcie rozwoju embrionalnego pojawia się u larw żachwy układ, który jest homologiem struny grzbietowej lancetnika. Struna grzbietowa u kręgowców pojawia się wyłącznie w trakcie ich rozwoju embrionalnego, a następnie zanika. Prace Kowalewskiego stanowiły więc wielki krok w kierunku wyjaśnienia genezy kręgowców i ich powiązań z bezkręgowcami.

Wiele też nowości do badań nad filogenezą wnieśli prace embriologiczne Ilji Miecznikowa (1845—1916), wybitnego badacza w wielu dziedzinach, odkrywcy zjawiska fagocytozy. Miecznikow analizując rozwój mięczaków, stawonogów, gąbek, jamochłonów i szkarłupni ustalił, że u wszystkich tych form występują listki zarodkowe, co świadczy o wspólnych prawidłowościach ontogenezy w całym świecie zwierzęcym. Z kolei Francis Balfour (1851—1882) wykazał istnienie ścisłego paralelizmu między rozwojem embrionalnym lancetnika, a rozwojem zarodków ryb. Na tej podstawie stworzył on typ *Chordata*, obejmujący: *Urochordata*, *Ce-*



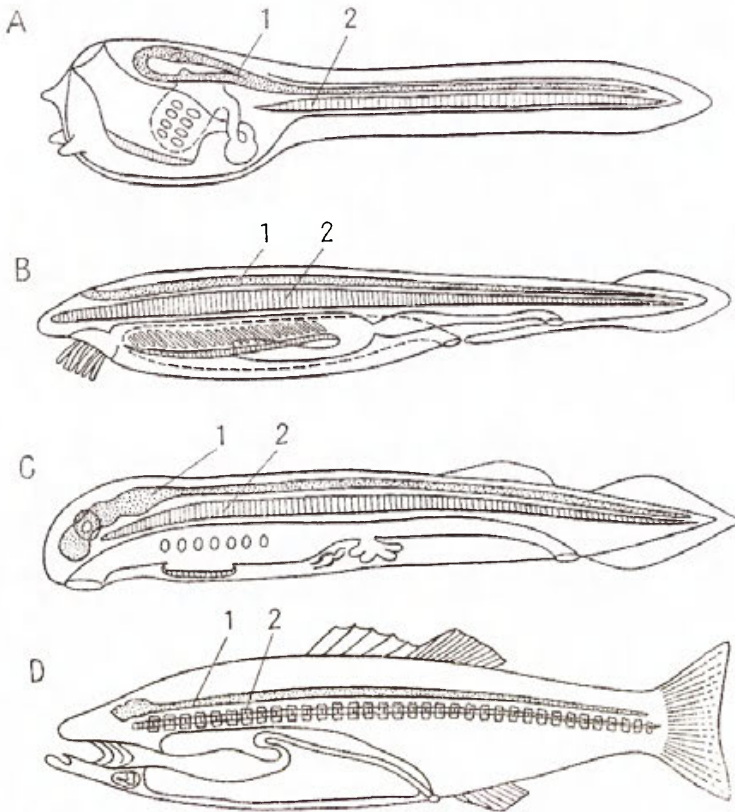


Ryc. 42. Pierwsze drzewo rodowe świata istot żywych sporządzone przez Haeckla.



*phalochordata*, *Vertebrata*. Balfour był również autorem fundamentalnego dzieła „Comparative embryology”, 1880—1881 (Embriologia porównawcza), które stanowiło punkt wyjścia dla dalszego rozwoju embriologii opisowej i eksperymentalnej.

Również w zakresie morfologii form dorosłych lata 60—80 XIX w., przyniosły szereg ważnych ustaleń. Pierwszym, który na wielką skalę uwzględnił wskazania Darwina w badaniach anatomo-porównawczych, był Karl Gegenbaur (1826—1903). Gegenbaur opracował zasady homo-



Ryc. 43. Porównawcze zestawienie larwy zachwy (A), lancetnika (B), larwy kręgowców (C) i ryby (D). (Według Simpsona, Pittendrigha i Tiffany'ego).

logii kończyn kręgowców, wskazując na fakt ten jako jeden z zasadniczych dowodów ewolucji oraz jako na jedną z głównych metod badania pokrewieństwa organizmów. Stwierdził też, że czaszka kręgowców lądowych wykazuje dalekie podobieństwo do czaszek ryb. Zaslugą Gegenbaura było również wykazanie podobieństwa i homologii pomiędzy układem nerwowym, mięśniowym, budową kończyn człowieka i innych ssaków.

Odkrycia z zakresu embriologii i morfologii porównawczej stanowiły podstawę szeregu uogólnień teoretycznych. Szczególnie ważne i płodne

dla postępów w badaniach nad filogenezą były hipotezy, których twórcą był E. Haeckel. Jednym z takich najważniejszych uogólnień była zasada rekapitulacji, zwana również prawem biogenetycznym. Zasługą Haeckla było nadanie prawu biogenetycznemu jasno sprecyzowanej postaci i uczynienie z niej głównego narzędzia przy odtwarzaniu konkretnych dróg przebiegu ewolucji.

**Prawo biogenetyczne.** W „O powstawaniu gatunków” zostało podkreślone wielkie znaczenie badań embriologicznych dla ewolucjonizmu. Darwin nadał też ewolucyjną interpretację prawu Baera i obserwacjom Agassiza. Na podstawie budowy zarodków możemy z jednej strony ustalać pokrewieństwa form, z drugiej zaś wyciągać pewne wnioski co do budowy ich przodków. Jednocześnie jednak Darwin zwraca uwagę, że różnice w rozwoju embrionalnym zwierząt niekoniecznie muszą świadczyć o ich różnym pochodzeniu, gdyż organizm w każdym stadium ontogenezy może podlegać doborowi naturalnemu, tym samym więc zmianie podlegają nie tylko formy dorosłe, ale wszystkie stadia ich rozwoju ontogenetycznego.

Pod wpływem tych idei Fritz Müller (1821—1897) w roku 1864 wydał pracę pt. „Für Darwin” (Darwinowi), w której podał wiele oryginalnych obserwacji głównie z dziedziny embriologii. Np. skorupiaki należące do różnych gatunków wykazują duże podobieństwo we wczesnych stadiach rozwojowych. Mają one też wspólne stadium larwalne, zwane pływikiem (Nauplius). Według F. Müllera świadczy to, że formy te w przeszłości musiały mieć wspólnego przodka i co najważniejsze że zasadnicze etapy, przez jakie przechodzi dany osobnik w trakcie ontogenezy, są ważnym dokumentem przebiegu jego rozwoju rodowego. Zmiany filogenetyczne budowy dorosłych osobników są jednak uwarunkowane zmianami w przebiegu ontogenezy ich przodków. Przy tym zmiany te mogą zachodzić nie tylko w ostatnich stadiach ontogenezy, ale mogą również dotyczyć jej znacznie wcześniejszych stadiów. Tak więc według F. Müllera badanie procesów rozwoju osobniczego może służyć nam nie tylko do rekonstrukcji filogenezy, ale również do analizy zmian rozwoju rodowego w związku z przekształceniami w ontogenezach.

Idea ta w formie radykalizowanego prawa została sformułowana po raz pierwszy przez Haeckla w jego fundamentalnym dwutomowym dziele „Die Generelle Morphologie der Organismen” (Ogólna morfologia organizmów), wydanym w roku 1866<sup>1</sup>. Obok daleko idącego podobieństwa sformułowań Haeckel i Müller różnili się co do oceny charakteru współzależności między onto- a filogenezą. Zdaniem Haeckla rozwój rodowy

---

<sup>1</sup> Książka ta po dokonaniu poważnych skrótów przez Haeckla ukazała się w r. 1906 pt. „Prinzipien der Generellen Morphologie”, jej polski przekład „Zasady morfologii ogólnej organizmów” wyszedł w roku 1960.

stanowi bezpośrednią przyczynę ontogenezy — „filogeneza jest mechaniczną przyczyną ontogenezy”. Zasadniczą formą filogenezy jest wydłużanie się kolejnych następujących po sobie ontogenez drogą powstawania nowych stadiów (nadstawek). „Ontogeneza, czyli rozwój indywidualnych organizmów organicznych, jako szereg zmian morfologicznych, które przechodzi każdy indywidualny organizm w ciągu całego czasu swej osobniczej egzystencji, jest bezpośrednio uwarunkowana przez filogenezę (phylogenesis), czyli przez rozwój szczepu organicznego (phylon), do którego ten organizm należy.

Ontogeneza jest krótką i szybką rekapitulacją filogenezy, uwarunkowaną przez fizjologiczne funkcje dziedziczenia (rozmnażania się) i przystosowania (odżywiania się)”<sup>1</sup>.

Organizmy więc w trakcie swego rozwoju od jaja do postaci dojrzałej powtarzają w określonej kolejności szereg form, które były ich przodkami. W ten sposób — zdaniem Haeckla — rozwój osobniczy nie tylko daje nam szereg dowodów przemawiających za teorią ewolucji, ale sam stanowi swego rodzaju dokument obrazujący ich historyczny przebieg.

Wszystkie cechy rozwoju form wyższych, które noszą na sobie historyczne ślady przeszłości, nazywa Haeckel cechami palingenetycznymi, a rozwój, w którym następuje wierne i pełne powtórzenie filogenezy — palingenezą. Haeckel zdawał sobie jednak sprawę, że w pewnych przypadkach procesy rozwojowe nie są pełnym powtórzeniem filogenezy. Takie zaburzenia embrionalne, w których mogą zachodzić wtórne zmiany w procesie rozwoju, nazwał cenogenezami.

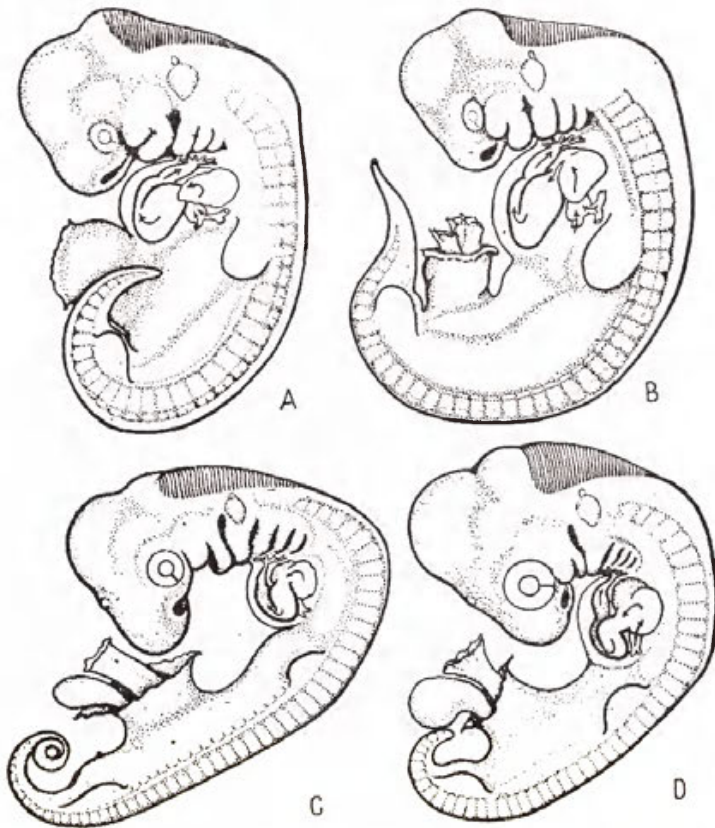
Przykładem procesów palingenetycznych jest pojawianie się i rozwój struny grzbietowej u kręgowców. U lancetnika struna grzbietowa występuje pod postacią szeregu komórek, u ryb spodoustnych komórki grzbietowe są otoczone chrzęstną powłoką. Podobny proces daje się prześledzić w trakcie rozwoju zarodków wyższych kręgowców, z tym że w dalszych stadiach chrząstka ulega skostnieniu.

Procesy cenogenetyczne wywołują rozmaite zmiany w pierwotnym przebiegu rozwoju. Na przykład, w czasie rozwoju embrionalnego pojawiają się często narządy, które następnie nie zachowują się u dorosłych postaci organizmów. U ssaków takimi narządami są: pęcherzyk żółtkowy, owodnia, kosmówka, omocznia. Narządy te nie biorą udziału w budowie zarodka, a funkcja ich zostaje natychmiast przerwana po urodzeniu. Są to zjawiska przygotowawcze, mające znaczenie funkcjonalne, ułatwiające zarodkowi lepsze przyjmowanie pokarmu, oddychanie itp. Ewolucja tych narządów przebiega niezależnie od ewolucji zwierzęcia dorosłego. Z drugiej jednak strony — w czasie rozwoju mogą się pojawiać zaburzenia, które Haeckel określa terminami heterochronii i heterotropii. Heterochronie, są to zaburzenia w kolejności i szybkości powstawania poszcze-

---

<sup>1</sup> E. Haeckel, *Zasady morfologii ogólnej organizmów*. Warszawa 1960, s. 357.

gólnych narządów, np. mózg u ssaków rozwija się wcześniej, niżby to wynikało z prawa rekapitulacji. Heterotropie są to zmiany i przesunięcia narządów u osobników dorosłych w stosunku do miejsca powstawania ich u zarodków. Na przykład serce i kończyny ptaków są silnie przesunięte do



Ryc. 44. Zarodki kręgowców: A — człowieka, B — ssaka — świni, C — gada, D — ptaka w porównywalnych stadiach rozwoju. (Według Smitha).

tyłu. Fakt ten pociąga za sobą zmianę całej budowy, a przede wszystkim znaczne wydłużenie szyi.

Mimo jednak różnych zaburzeń, które wypaczają obraz rozwoju rodowego, ontogeneza jest według Haeckla w głównych rysach powtórzeniem filogenezy i tym samym może stanowić podstawę do konstruowania drzew genealogicznych.

Próba konkretyzacji tego założenia była teoria gastrei, którą Haeckel sformułował w roku 1874 jako podstawę „dla filogenetycznej klasyfikacji Królestwa zwierząt”. Królestwo zwierząt rozpada się na dwa zasadnicze działy — starszą i niższą grupę *Protozoa* i młodszą — *Metazoa*.

*Protozoa (Protista)* dochodzą w swym rozwoju tylko do stadium komórki lub najwyżej grupy komórek. Nigdy nie występują u nich listki

zarodkowe i tkanki. Wszystkie zaś *Metazoa* wywodzą się z jednej formy pierwotnej, złożonej z dwóch warstw komórek i otworu gębowego — gastrei. Prarodzielińskiej formie gastrei odpowiada w rozwoju embrionalnym stadium gastruli, które jest wspólne dla wszystkich tkankowców. Od gastrei ewolucja prowadziła do wytworzenia się czterech głównych typów tkankowców: *Porifera*, *Cnidaria*, *Ctenophora*, reprezentujących niższe *Metazoa*, oraz *Coelomata*, które osiągnęły najwyższy stopień rozwoju ewolucyjnego. Niektóre ze stadiów, poprzedzających gastree możemy prześledzić nie tylko w rozwoju ontogenetycznym, lecz znaleźć również ich odpowiedniki wśród żyjących obecnie form.

Tak więc pojedynczej pierwotnej komórce z jądrem, czyli cytuli, odpowiadają organizmy jednokomórkowe — ameby. Organizmy takie zalicza Haeckel do typu cytei. Stadium moruli odpowiadają organizmy typu morei. Do tego typu należą kolonie pierwotniacze *Pandorina*. Kolonie toczka *Volvox* należą do typu blastei, a ich odpowiednikiem w rozwoju embrionalnym jest blastula. Następnym stadium wyjściowym dla rozwoju tkankowców jest gastrea, której ma odpowiadać gastrula. Typ gastruli reprezentują obecne w przyrodzie najprymitywniejsze gąbki i jamochłony (patrz str. 232).

Teoria gastrei spotkała się z ostrą krytyką i dość szybko przeszła do historii. Szczególnie wnikliwie problem ten zbadał Miecznikow. Przeprowadzając szerokie badania nad rozwojem niższych gąbek i jamochłonów — Miecznikow wykazał, że w wypadku słuszności teorii gastrei u tych najprostszych tkankowców powinna występować wyłącznie gastrulacja inwaginacyjna. Tymczasem u form tych przeważają procesy gastrulacji przez imigrację i delaminację. Inwaginacja jest zatem późniejszym filogenetycznie sposobem powstawania drugiego listka zarodkowego.

Teoria gastrei nie utrzymała się w nauce. Ale jej wpływ na rozwój ewolucjonizmu był wielki i owocny. Stanowiła ona punkt wyjściowy dla szeregu badań podjętych później, zarówno z zakresu embriologii porównawczej i eksperymentalnej, jak i z zakresu badań nad filogenezą. Wśród zasad, którym Haeckel nadał ewolucyjną interpretację, szczególnie płodną okazała się zasada potrójnego paralelizmu. Już Agassiz zauważył, że formy, ustawione w system naturalny, wykazują dalekie podobieństwo do kolejnych postaci, pojawiających się w trakcie ontogenezy z jednej strony, oraz z drugiej — do szeregu form kopalnych pochodzących z kolejnych warstw. Haeckel uznał to za zjawisko powszechne i nazwał zasadą potrójnego paralelizmu genealogicznego, co było naturalną konsekwencją wynikającą z prawa biogenetycznego. Zasada ta pozbawiona piętna absolutyzacji stała się owocną metodą odtwarzania filogenezy, gdyż pozwoliła wiązać i wykorzystywać do odczytywania dróg ewolucji fakty pochodzące z różnych dziedzin, jak taksonomii, embriologii i paleontologii.



**Naukowe podstawy antropogenezy.** Darwin, omawiając w zakończeniu dzieła „O powstawaniu gatunków” perspektywy, jakie przed naukami biologicznymi otwiera jego teoria, stwierdził m. in.: „Dużo światła padnie też na problem pochodzenia człowieka i jego historię”. Było to jedyne zdanie, które w całej pracy odnosiło się do problemu antropogenezy. Niemniej jednak dla każdego, kto chociaż pobieżnie zapoznał się z jego książką, było najzupełniej oczywiste, że Darwin swą teorię rozciąga na całą przyrodę żywą. Zwierzęce pochodzenie człowieka było jedyną logiczną konsekwencją, wypływającą z jego teorii. Tak też interpretowali ją zwolennicy, jak i przeciwnicy ewolucji. Fakt ten był głównym źródłem ataków kół klerykalnych na teorię ewolucji i jego twórcę, ataków, które nastąpiły prawie natychmiast po ogłoszeniu „O powstawaniu gatunków”, a więc wcześniej, niż sam Darwin i jego zwolennicy wypowiedzieli się jednoznacznie w tej kwestii. Oczywiście, nie mylono się co do intencji Darwina, ale sam Darwin zabrał oficjalnie głos w tej sprawie dopiero po 12 latach, ogłaszając w roku 1871 swoją książkę „Pochodzenie człowieka i dobór płciowy”.

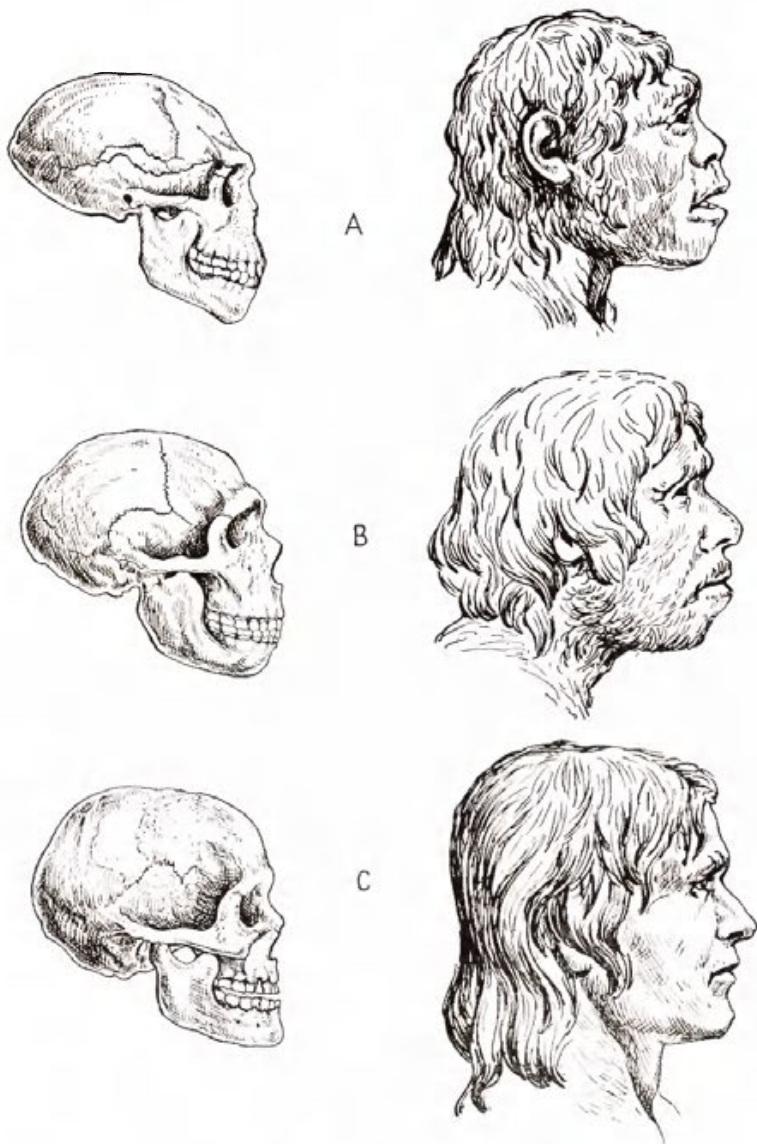
W roku 1863 ukazały się prace: Huxleya „Evidence as to man's place in nature” (tłum. polskie pt. „Stanowisko człowieka w przyrodzie”) oraz Lyella „Antiquity of man” (Starożytność człowieka). W pracach tych badacze mogli już uwzględnić szereg nowych ważnych odkryć, dotyczących bezpośrednio przeszłości człowieka.

W roku 1856 odkryto w miejscowości Neanderthal pod Düsseldorfem czaszkę i kości długie, które po zbadaniu przez H. Schaffhausena uznane zostały za szczątki człowieka kopalnego. Jednocześnie bardzo ważny był fakt, że forma ta różniła się od człowieka współczesnego. Wokół wykopaliska z Neanderthal rozgorzała ostra dyskusja. R. Virchow po zbadaniu czaszki uznał ją za patologiczną czaszkę współczesnego człowieka. Huxley w swej pracy z 1863 r. ostatecznie ustalił, że wykopalisko z Neanderthal należy do człowieka prehistorycznego, a zarazem będąc najstarszym ze wszystkich dotychczasowych wykopalisk wykazuje podobieństwo do małp człekokształtnych.

Podobnie dla Lyella wykopalisko w Neanderthal stanowiło istotny dowód ewolucyjnej przeszłości człowieka. Jednocześnie w swej pracy „Starożytność człowieka” zwrócił on uwagę na odkrycia z archeologii, które dla rozwiązania problemu antropogenezy miały jego zdaniem zasadnicze znaczenie. Fakty te pochodziły z prac zapalonego archeologa Jacques Boucher de Perthes (1788—1868). Badacz ten na podstawie znalezionych prehistorycznych narzędzi krzemienych ustalił, że człowiek musiał już żyć w plejstocenie. Fakt wydłużenia historii człowieka, poza biblijną granicę niepełnych sześciu tysięcy lat, miał dla problemu antropogenezy przełomowe znaczenie.

W okresie poprzedzającym ukazanie się pracy Darwina, poświęconej pochodzeniu człowieka, prace nad problemem antropogenezy ogłosili K.

Vogt (1863), F. Rolle (1866), J. Lubbock (1867), A. Wallace (1864 i 1869) i L. Büchner (1870). Wśród prac tego okresu na szczególną uwagę zasługuje książka Haeckla „Dzieje utworzenia przyrody” (1868) i „Antropogenia” (1874). W pracach tych Haeckel jednoznacznie stwierdził, że przodkiem człowieka musiała być jakaś forma człekokształtna, zbliżona do antropoidów. Jednocześnie w dziejach utworzenia przyrody Haeckel przedstawił drzewo rodowe człowieka, które podzielił na 22 stopnie, zaczynając od jednokomórkowej monery, kończąc zaś na ludziach mówiących. Dwu-



Ryc. 45. Zestawienie czaszek i rekonstrukcji twarzy pitekantropa (A); neandertalczyka (B) i człowieka rozumnego, kopalnego (C). (Oryg.).

dziestym pierwszym stopniem jego genealogii miał być nie znany dotąd małpolud, którego Haeckel nazwał *Pithecanthropusem*. Według Haeckla *Pithecanthropus* jest formą pośrednią pomiędzy człowiekiem a wymarłymi małpami człekokształtnymi, z których wywiódł się współczesny człowiek. Drzewo rodowe Haeckla dalekie było od precyzji, ale pierwszy zasadniczy krok został dokonany.

Darwin ogłaszając w 1871 r. „Pochodzenie człowieka i dobór płciowy” miał już więc wielu poprzedników. Praca jego stanowi jednak swego rodzaju podsumowanie dotychczasowych badań nad antropogenezą. Darwin wykazuje, że pod względem budowy anatomicznej człowiek nie różni się od zwierząt żadną cechą istotną. Jednocześnie wskazuje na daleko idące podobieństwo zarodków człowieka i zwierząt, a także na istnienie u człowieka serii narządów szczątkowych. Wszystko to dowodzi łączności anatomicznej człowieka z całym światem zwierzęcym, a przede wszystkim z antropoidami. Również jeśli chodzi o cechy psychiczne, Darwin wskazał, że istnieje tu szereg cech wspólnych dla człowieka i zwierząt. Wniosek stąd ostateczny, że człowiek jest częścią przyrody i tak jak i ona powstał w wyniku procesu ewolucji.

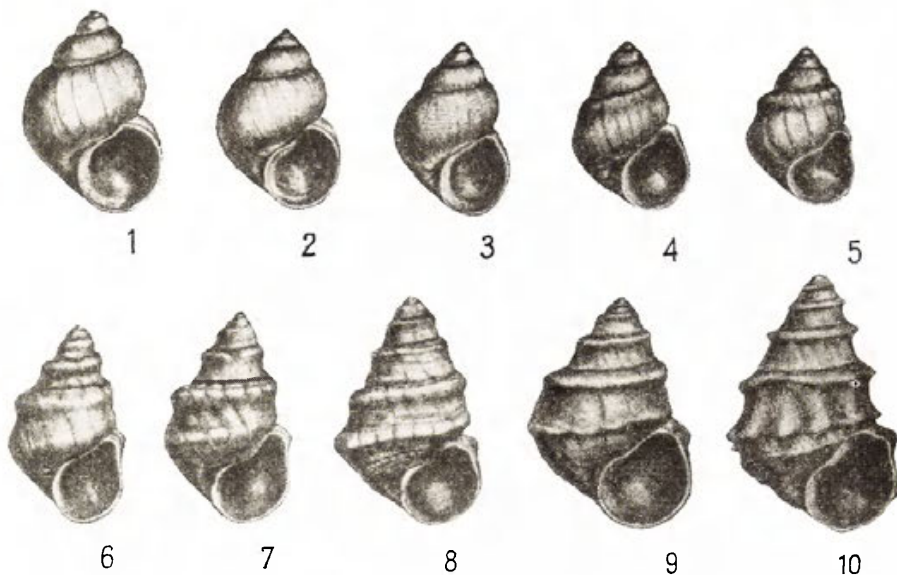
Według Darwina, najistotniejszym momentem ewolucji antropoidów prowadzącej do człowieka, musiało być przejście od nadrzewanego do naziemnego trybu życia.

Jest rzeczą charakterystyczną, że teoria zwierzęcego pochodzenia człowieka powstała przy prawie całkowitym braku danych paleontologicznych. Wkrótce jednak szereg wykopalisk miał w pełni potwierdzić te założenia. Przełomową datę stanowi rok 1891, kiedy to E. Dubois odkrył na Jawie szczątki istoty dwunożnej mającej szereg cech pośrednich pomiędzy antropoidami i człowiekiem. Na cześć Haeckla forma ta została nazwana *Pithecanthropus erectus*. Od tego czasu nowe odkrycia zaczęły następować w szybkim tempie i nauka o pochodzeniu człowieka wkracza we współczesną fazę rozwoju, w której zasadniczym dokumentem i podstawą do rozważań teoretycznych nad antropogenezą stają się wykopaliska i ścisła ich analiza.

**Narodziny ewolucyjnej paleontologii.** Paleontologia należała do tych dziedzin nauki, przed którymi teoria ewolucji otworzyła szczególnie rozległe perspektywy badawcze. Wkrótce też po ukazaniu się dzieła „O powstawaniu gatunków” rozwinęła się ona w samodzielną gałąź nauk biologicznych.

Pierwszych opracowań o zmienności organizmów kopalnych w czasie dostarczyły prace H. Hilgendorffa (1866), W. Waagena (1869) i M. Neumayra (1875). Hilgendorff opisał linie rozwojowe zatoczków górnomioceńskich, Waagen — linie rozwojowe amonitów jurajskich, a Neumayer — szeregi rozwojowe żyworódek z Jugosławii. Dane te były dokumentem bezpośrednio przemawiającym na korzyść ewolucji. Ważne teoretycznie

pojęcie „linii rozwojowej” lub inaczej „szeregu form” powstało równocześnie z pierwszymi ewolucyjnymi opracowaniami paleontologicznymi. Wprowadził je w 1867 r. H. F. Beyrich, określając tym terminem szereg form powiązanych z sobą następstwami morfologicznym i czasowym.



Ryc. 46. Sukcesja form żyworódek. (Według Neumayra).

W Słowenii znajduje się ciągła i gruba warstwa osadów pliocenów, która daje się podzielić na 8 poziomów. Okazało się, że przy posuwaniu się od poziomu naj płytszego (formy najmłodsze) do najgłębszego (formy najstarsze) stwierdza się stopniowe zmiany wielkości kształtu i ornamentacji muszeli, tak że odbiegają one coraz dalej od ich dzisiejszej postaci. Według opisu Neumayra muszle zupełnie gładkie ze skrętami zaokrąglonymi należące do gatunku *Paludina neumayri* (1) występują w pierwszym (najgłębszym) poziomie. Na ósmym, ostatnim poziomie gatunek *Paludina hoernesii* (10) ma już kształt stożka, a krawędzie muszli zaopatrzone są w kanciaste zgrubienia. Formy 2–9 reprezentują stadia pośrednie.

W tym okresie wielką też sensacją stanowiło odkrycie szczątków *Archaeopteryx*, opisanych przez R. Owena w 1861 r., jak i późniejsze (1872) odkrycie ptaków uzębionych (*Hesperornis* i *Ichthyornis*) przez O. C. Marsha. Fakt odnalezienia form stanowiących ogniwo łączące dwie wielkie gromady gadów i ptaków stanowi potwierdzenie tezy, że związki rodowe istnieją zarówno pomiędzy gatunkami, jak i pomiędzy grupami o wysokiej randze systematycznej.

Badania M. Neumayra (1845—1890) potwierdziły również tezę Darwina, że rozwój szczepów odbywa się drogą stopniowych przekształceń, ale nie ma równomiernego tempa. W ewolucji mezozoicznych mięczaków występowały bowiem okresy względnie szybkich przekształceń i różnicowania się, przeplatane okresami względnego zastoju.

Neumayr interesował się także geograficznymi i klimatycznymi stosunkami, panującymi w minionych okresach dziejów kuli ziemskiej.



Stworzył on pierwszą mapę paleogeograficzną, obejmującą całą kulę ziemską w okresie jurajskim, z wyróżnieniem stref klimatycznych.

Dla powstania ewolucyjnej paleontologii zasadnicze jednak znaczenie miało opracowanie nowych metod badawczych. Pod tym względem przełom stanowiły prace Władimira Kowalewskiego (1842—1883), opublikowane w latach 1873—75, a szczególnie „Monographie der Gattung Anthracotherium Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Huftiere” (Monografia rodzaju *Anthracotherium* Cuv. i próba pewnej naturalnej klasyfikacji kopalnych zwierząt kopytnych).



Ryc. 47. Pierwsza rekonstrukcja *Archaeopteryx lithographica*, dokonana przez Owena. Porównaj z rekonstrukcją na ryc. 245a.

Dla W. Kowalewskiego szkielet stanowił nie tylko źródło informacji o budowie organizmów, ale zarazem podstawę do wszechstronnej analizy funkcjonalnej i ruchowej. Pod tym kątem widzenia przeprowadził swoją pracę nad ewolucją konia. Tym samym analiza procesu ewolucji z punktu widzenia efektów czynnościowych doprowadziła go do wykrycia związków pomiędzy charakterem środowiska a sposobem życia organizmów wymarłych. W takim ujęciu praca W. Kowalewskiego stanowiła z jednej strony rozwiązanie koncepcji darwinowskich, z drugiej zaś wprowadzała zupełnie nowy punkt widzenia do paleontologii. Istota sprowadzała się do badania zależności pomiędzy zmianami środowiska a ewolucją organizmów.

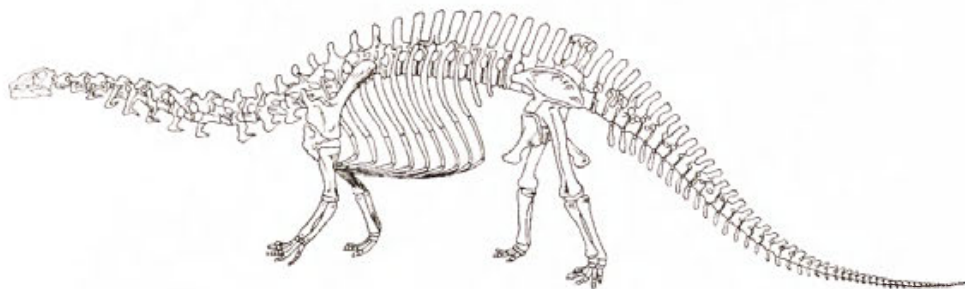
Również zasługą W. Kowalewskiego była, na przykładzie rozwoju ssaków kopytnych, konkretyzacja darwinowskiego schematu dywergencji. Na podstawie analizy materiału kopalnego Kowalewski wprowadził do nauki wielce użyteczne pojęcie „promienistego różnicowania”. Organizm, który w wyniku geograficznego rozprzestrzeniania się trafia do nowego środowiska, zaczyna różnicować się na szczepy potomne. W wyniku tego procesu formy przystosowują się i opanowują różne biotopy tej samej sfery przystosowawczej.

W miarę poznawania konkretnych dróg rozwoju poszczególnych szczepów zjawisko to okazało się prawie powszechne. Na podstawie dywergencji H. Osborn (1857—1936) rozbudował pojęcie „promienistego



różnicowania” i nadał mu do tej pory powszechnie używane określenie „radiacji adaptatywnej” (patrz ryc. 38).

W związku z występowaniem zjawiska radiacji adaptatywnej w procesach ewolucyjnych możemy obserwować jak gdyby dwie fazy: pierwszą — która prowadzi do wyodrębniania się jakiejś linii rozwojowej o nowych, ogólnych właściwościach morfologicznych i przystosowawczych,



Ryc. 48. *Brontosaurus excelsus*. (Według Colberta).

Jeden z największych okazów zrekonstruowanych przez Marsha. Prawie wszystkie kości pochodzą z jednego osobnika.

drugą — polegającą na różnicowaniu się tej linii na szereg form, stosunkowo blisko morfologicznie obok siebie stojących, ale przystosowanych do różnych biotopów tej samej strefy.

Do wyświetlenia ewolucji koniowatych w niemalym też stopniu przyczyniły się prace współczesnego Kowalewskiemu paleontologa O. C. Marsha (1831—1899). Opisał on m. in. rodzaje *Eohippusa*, *Mesohippusa*, *Orohippusa*, *Pliohippusa*. Koniowate były zresztą tylko jednym z wycinków jego rozległych badań. Zaslugą Marsha było wykrycie imponującej liczby wymarłych kręgowców lądowych, między innymi wielu gatunków dinozaurów (*Brontosaurus*, *Stegosaurus*), pterozaurów, titanoteriów i innych zwierząt. Marsh był też jednym z współtwórców amerykańskiej szkoły paleontologicznej, której czołowymi przedstawicielami w tym okresie byli Edward Cope (1840—1897) i Alpheus Hyatt (1838—1902). Cope usystematyzował wiadomości o trzeciorzędowych pokładach Ameryki Północnej oraz odtworzył szeregi rozwojowe nosorożca i wielbłąda. Wiele też wniósł nowego do wyjaśnienia przebiegu ewolucji innych kręgowców, a szczególnie ryb. Hyatt natomiast skoncentrował się w pierwszym rzędzie nad przeszłością i rozwojem głowonogów.

Dzięki badaniom wymienionych wyżej przyrodników, jak też i szeregu innych (paleozoologów: L. Rüttimeyera, K. Zittela i paleobotaników: W. Schimpera, A. Schenka) już pod koniec XIX w. paleontologia stała się jedną z podstawowych dyscyplin rozwijających ewolucjonizm. Przyjęcie przez paleontologów idei ewolucji bynajmniej jednak nie było równorzędne z akceptacją teorii doboru naturalnego.

Już wkrótce po ukazaniu się dzieła „O powstawaniu gatunków” S. Su-

ess (1863) wysunął pogląd o istnieniu krótkotrwałych okresów przekształceń w historii rozwoju szczepów, a W. Waagen (1869), o „skokowym” charakterze zasadniczych przemian ewolucyjnych. W myśl poglądów tego ostatniego, powstawanie nowych szczepów i nowych jednostek systematycznych miało wynikać z przyczyn autogenicznych, bez żadnego w nim udziału doboru naturalnego. Twierdzenia takie, wypowiedziane prawie równocześnie z podobnymi koncepcjami A. Köllikera, St. Mivarta i innych, stanowiły jednak mało udokumentowane przypuszczenia. Wkrótce w niemalym stopniu, w wyniku przenikania do paleontologii idei lamarckowskich, twierdzenia te zostały podjęte przez szereg autorów i rozbudowane w formie przeciwstawnych założeniom darwinowskim — teorii ewolucyjnych. Mimo różnic pomiędzy poglądami przeciwników teorii doboru naturalnego, zbieżność ich na temat sposobów zachodzenia ewolucji była duża i sprowadzała się do następujących tez.

1. Przemiany ewolucyjne mają charakter dualistyczny, gdyż proces powstawania gatunków i proces wyodrębniania się wyższych jednostek systematycznych jest uwarunkowany różnymi przyczynami i zachodzi w różnym tempie.

2. Zasadnicze struktury organizacyjne, charakterystyczne dla szczepów o wyższej randze taksonomicznej, powstają w wyniku autogenicznych zmian i nie mają nic wspólnego z powstawaniem właściwości przystosowawczych, co następuje dopiero w wyniku różnicowania się szczepu na linie potomne.

3. Proces powstawania nowych szczepów jest zjawiskiem bardzo szybkim lub nawet skokowym, natomiast jego dalsze różnicowanie się w ramach określonego typu organizacyjnego zachodzi o wiele wolniej, a nawet wykazuje tendencje gasnące.

4. Rola doboru naturalnego w procesach ewolucyjnych jest niewielka lub żadna, a co najwyżej może odgrywać istotne znaczenie w zjawiskach wygasania.

Ta tendencja do opozycji wobec teorii doboru naturalnego była charakterystyczna dla stanowiska większości paleontologów i dopiero przezwyciężona w okresie ostatnich 20 lat.

**Początki dyskusji nad problemem czynników ewolucji.** Jak to było uprzednio wspomniane, wkrótce po ukazaniu się dzieła „O powstawaniu gatunków” różni badacze, jak A. Kölliker (1864), K. Naegeli (1865), E. Cope (1868), St. Mivart (1870) i inni, wystąpili z krytyką doboru naturalnego. Przyrodnicy ci, uznając za obiektywny fakt ewolucji, starali się dać inne niż darwinowskie wyjaśnienie przyczyn jej zachodzenia i przebiegu. W wielu przypadkach powoływano się przy tym na teorię Lamarcka.

W późniejszych wydaniach „O powstawaniu gatunków” Darwin nie tylko odpowiedział na większość stawianych jego teorii zarzutów, ale

jednocześnie wykazywał spekulatywność i brak dostatecznego uzasadnienia w koncepcjach swoich oponentów.

Nie można jednak w żadnym przypadku twierdzić, że w tym okresie dyskusja ta była głównym ośrodkiem zainteresowania oraz że była ona w swej istocie sporem między darwinowskim i lamarckowskim sposobem ujmowania czynników ewolucji. Lata sześćdziesiąte i siedemdziesiąte XIX w., to przede wszystkim okres walki o uznanie ewolucji za obiektywny fakt przyrodniczy. W dziedzinie zaś badań empirycznych uwaga przyrodników była w głównej mierze skierowana na problem filogenezy.

W tej sytuacji zagadnienie czynników ewolucji schodziło na plan dalszy i w mniejszym stosunkowo stopniu interesowało badaczy. Z drugiej strony nie bez znaczenia był fakt, że za życia Darwina nie ukazała się żadna w pełni opracowana, a przeciwstawna jego poglądom teoria ewolucyjna. Poglądy, jakie w tym okresie głosili Naegeli, Cope i inni oponenti teorii doboru naturalnego, były raczej hipotezami, a nie rozbudowanymi i jednoznacznie sformułowanymi koncepcjami. Najważniejsze zaś autorytety, jak np. Haeckel, stały na stanowisku, że między lamarckowską a darwinowską interpretacją ewolucji nie ma żadnych rozbieżności i że uzupełniają się one wzajemnie.

Sytuacja uległa zasadniczej zmianie na przełomie lat siedemdziesiątych i osiemdziesiątych, a mówiąc ściślej — w ciągu osiemdziesiątych lat ubiegłego stulecia. Spór, czy świat współczesny powstał w wyniku ewolucji, przestał interesować środowisko naukowe. Idea rozwoju odniosła bowiem pełne i ostateczne zwycięstwo. Jednocześnie nastąpił zwrot w zainteresowaniach badaczy zajmujących się problemami ewolucyjnymi. Głównym ośrodkiem stał się problem czynników ewolucji, w wyniku czego między badaczami zarysowują się ostre konflikty. Znany historyk biologii E. Radl uważał, że początkiem sporu stał się artykuł G. Seidlitza (1878), wyraźnie przeciwstawiający lamarckowską interpretację czynników ewolucji — teorii darwinowskiej. Rzeczywiście, od tego czasu badacze piszący na temat ewolucji, a głównie o przyczynach jej przebiegu, już z reguły wyraźnie deklarują się jako „darwiniści”, bądź jako „lamarckiści”.

Zaostrzenie dyskusji przypada jednak dopiero na lata osiemdziesiąte, kiedy to ukazują się prace: z jednej strony K. Naegelego (1884), E. Cope'a (1887) i T. Eimera (1887), z drugiej zaś A. Weismanna (1883, 1887, 1892).

Kierunek reprezentowany przez Weismanna i jego zwolenników nazywano neodarwinizmem, a przeciwstawny mu — neolamarckizmem.

Charakterystyczne dla neolamarckistów było rozbudowywanie poszczególnych idei zawartych w teorii Lamarcka, przy jednoczesnym ograniczaniu lub nawet całkowitym negowaniu doboru jako efektywnego czynnika ewolucji.

Neolamarckizm nie był jednak jednolitym systemem naukowym. Już od najdawniejszych okresów swego rozwoju wykazywał on tendencję

do rozpadu i różnicowania się na szereg szkół, odłamów i kierunków. Zróżnicowanie to wynikało w głównej mierze z różnic w poglądach między neolamarkistami na rolę, jaką czynniki „wewnętrzne” i „zewewnętrzne” odgrywają w ewolucyjnym kształtowaniu się organizmów.

Na tej podstawie można w neolamarkizmie wyróżnić 3 zasadnicze kierunki: neolamarkizm ortodoksyjny, mechaolamarkizm, psycholamarkizm.

Najwybitniejszym reprezentantem neolamarkizmu ortodoksyjnego był botanik K. Naegeli. Mechaolamarkizm wywodzący się z poglądów H. Spencera najpełniejsze rozwinięcie znalazł w pracach zoologa i anatoma T. Eimera. Badacz ten, nie negując roli czynnika „wewnętrznego”, głównych przyczyn ewolucji doszukiwał się w bezpośrednim działaniu warunków środowiska na organizmy.

Odmienny pogląd reprezentowali liczni badacze zaliczani do kierunku psycholamarkistowskiego (jak wybitny paleontolog E. Cope, fizjologowie E. Hering, S. Butler i R. Semon). Ich zdaniem czynnikiem przewodnim w rozwoju świata żywego jest przede wszystkim siła wewnętrzna, „świadomość” rozumiana w bardzo szerokim sensie i bardzo różnie przez poszczególnych badaczy.

Kierunek neodarwinowski był bardziej jednolity. Za jego prekursora można uważać A. Wallace’a, ale pełne rozwinięcie znalazł on dopiero w twórczości A. Weismanna. Weismann zakładał, że jedynym czynnikiem ewolucji jest dobór naturalny, z tym jednak, że jego działanie wyobrażał sobie nieco inaczej niż Darwin. Dyskusja wokół czynników ewolucji z różnym nasileniem trwa po dzień dzisiejszy, aczkolwiek w ostatnich dziesięcioleciach wystąpiła ogólna tendencja do integracji poglądów.

W ciągu z górą stu lat, jakie minęły od ukazania się dzieła „O powstawaniu gatunków”, pojawiło się wiele koncepcji, pretendujących do zastąpienia teorii doboru naturalnego. Wszystkie one jednak, niezależnie jakiej tendencji były przejawem, nie wytrzymały próby czasu. W świetle aktualnego stanu nauki teoria darwinowska wydaje się klasycznym modelem, na którym opiera się aktualnie dominująca teoria „syntetyczny ewolucjonizm”. Zdobywcze niektórych nauk, szczególnie genetyki mendelowskiej, wniosły do tego modelu darwinowskiego szereg ważnych korektur i poprawek dotyczących charakteru zmienności i zjawisk dziedziczenia, ale nie zmieniły jej podstawowych założeń. Rozwój ewolucjonizmu odbywa się nadal w ramach paradygmatu stworzonego przez Darwina. Zaniechamy więc w tym miejscu szczegółowego przedstawiania dyskusji wokół czynników ewolucji, na rzecz merytorycznego wykładu współczesnego stanu ewolucjonizmu we wszystkich jego podstawowych działach. Do sprawy aktualnie istniejących w ewolucjonizmie poglądów i ich historycznych źródeł powrócimy jeszcze w drugim tomie podręcznika.

## LITERATURA UZUPEŁNIAJĄCA

- Darwin C., *Avtobiografia* (oprac. S. I. Sobol). Moskwa 1957.
- Darwin K., *Dzieła wybrane*. T. II. O powstawaniu gatunków. Warszawa 1959.
- Darwin K., *Dzieła wybrane*. T. III/1, T. III/2. Zmienność zwierząt i roślin w stanie udomowienia. Warszawa 1959.
- Darwin K., *Dzieła wybrane*. T. IV. O pochodzeniu człowieka. Warszawa 1960.
- Darwin K., *Dzieła wybrane*. T. V. Dobór płciowy. Warszawa 1959.
- Darwin K., *Dzieła wybrane*. T. VIII. Autobiografia i wybór listów. Warszawa 1960.
- Davitaszwili L. Sz., *Istoriija ewolucyjnojj paleontologii ot Darwina do našich dniej*. Moskwa—Leningrad 1948.
- Eiseley L., *Darwin's century*. Doubleday Anchor. New York 1958.
- Haeckel E., *Zasady morfologii ogólnej*. Warszawa 1960.
- Nowiński C., Kuźnicki L., *O rozwoju pojęcia gatunku*. Warszawa 1965.
- Nusbaum J., *Idea ewolucji w biologii*. Wyd. 1 Warszawa—Lwów 1910, wyd. 2 Warszawa 1952.
- Radl E., *Geschichte der biologischen Theorien*. T. II. Leipzig 1909.





## PRZEBIEG EWOLUCJI I HISTORIA ORGANIZMÓW

### Rozdział I

#### PODSTAWOWE PROBLEMY FILOGENETYKI

##### 1. Filogeneza i filogenetyka

**Metoda historyczna i jej znaczenie w biologii.** Ewolucjonizm wprowadza do nauk biologicznych historyczny punkt widzenia, starając się objaśnić budowę, funkcję i przystosowanie organizmów jako wynik ich rozwoju rodowego. Stosowanie jednak metody historycznej ma różne znaczenie dla poszczególnych zagadnień składających się na problematykę ewolucjonizmu. Pewne z nich znajdują swe rozwiązanie przede wszystkim w wynikach badań prowadzonych na współczesnych organizmach za pomocą metod doświadczalnych, przy czym historyczny punkt widzenia nie stanowi tu głównego aspektu problemu. Do tego właśnie kręgu zagadnień należą badania nad zmiennością organizmów i jej przyczynami oraz badania nad mechanizmem dziedziczności. Zagadnienia te składają się zatem na aktualistyczną problematykę ewolucjonizmu. Inny krąg stanowią problemy, związane z historią przeobrażeń świata organicznego, zachodzące w wyniku rozwoju rodowego. Tworzą one par excellence historyczną problematykę ewolucjonizmu, gdzie historyczny punkt widzenia staje się decydującym aspektem rozważanych zagadnień.

Podobnie jak budowla zabytkowa może być rozpatrywana z punktu widzenia swych aktualnych funkcji, właściwości statycznych i technicznych, tak spojrzeć na nią można również od strony historycznej. Wtedy okaże się, że można ją określić przez zbadanie historii jej powstania, stylu architektonicznego, kolejnych przebudowań i restauracji, składających się na jej ostateczną postać i funkcje. Przykład ten dobrze ilustruje odmienność podejścia do problemu organizmu, właściwego dla różnych działów ewolucjonizmu.

**Problemy filogenezy organizmów.** W świetle metody historycznej centralnym problemem biologicznym jest problem filogenezy organizmów. Przez filogenezę (gr. phylon-ród, plemię; genesis, powstanie) rozumiemy zazwyczaj historyczny przebieg procesu ewolucji świata organicznego. Niekiedy pojęcie to zawęża się jedynie do procesu historycznego

rozwoju określonych naturalnych grup pochodzących od wspólnych przodków, a więc oddzielnych szczepów (phyla). Filogenetyka to gałąź nauk biologicznych zajmująca się problemami filogenezy organizmów. Głównymi zagadnieniami, jakie stara się wyjaśnić filogenetyka, są problemy sposobu powstawania organizmów i poszczególnych szczepów oraz ich przekształcania się w procesie historycznego rozwoju (przebieg ewolucji), problem pokrewieństwa organizmów i stosunków rodowych świata organicznego (genealogii), wreszcie zagadnienie przyczyn, w rezultacie których dokonują się te przekształcenia i powodów, dla których poszczególne grupy wykazują określony stopień pokrewieństwa. Ten ostatni krąg zagadnień stanowi pomost łączący historyczny i aktualistyczny punkt widzenia na problemy ewolucji. Wprawdzie starając się ustalić drogi i przyczyny rozwoju, filogenetyka rozpatruje te problemy bez uciekania się do metod eksperymentalnych, głównie na podstawie interpretacji faktów morfologicznych i geologicznych, jednak musi ona liczyć się z danymi aktualistycznych metod biologicznych, operujących metodami doświadczalnymi. Hipotezy filogenetyczne muszą wytrzymać próbę konfrontacji z danymi fizjologii, ekologii i genetyki. Choć najczęściej mówiąc o filogenezie mamy na myśli przebieg procesu rozwoju rodowego, zaś mówiąc o ewolucji myślimy głównie o przyczynach i czynnikach nim rządzących, nie możemy zapominać o tym, że te dwa punkty widzenia wzajemnie się uzupełniają i nie mogą być rozważane zupełnie niezależnie.

**Stara i nowa filogenetyka.** Wprowadzenie przyczynowego punktu widzenia do filogenetyki współczesnej jest znamienym rysem, który różni ją od podejścia tradycyjnego. W przeszłości, w okresie bujnego rozwoju filogenetyki w drugiej połowie XIX w. i w pierwszych latach bieżącego stulecia, zaznaczała się jednostronna tendencja do koncentrowania problematyki filogenetycznej prawie wyłącznie na problemie stosunków rodowych (genealogii) organizmów. W rezultacie dominującym stylem stał się kierunek zasługujący na nazwę formalnej filogenetyki. Na podstawie często subiektywnej analizy, opartej na z góry przyjętych założeniach, starano się ustalić wygląd hipotetycznych wspólnych przodków i brakujących ogniw filogenetycznych. Często uwzględniano tylko pewne cechy budowy organizmów (np. tylko określone systemy organów), starając się na tej podstawie ustalić pełne stosunki rodowe.

Konstrukcje takie często odarte były z wszelkiej realności biologicznej, a rekonstruowane organizmy pozbawione określonych przystosowań ekologicznych. Metody takie prowadziły do tworzenia często interesujących, ale przeważnie bardzo arbitralnych schematów budowy hipotetycznych przodków. W konfrontacji z danymi fizjologii i ekologii oraz paleontologii schematy te okazywały się często abstrakcyjnymi konstrukcjami formalnymi, które nigdy nie były zrealizowane w rzeczywistości

historii. Nic dziwnego, że rozpowszechnienie się tego rodzaju metod formalnych poderwało zaufanie do wyników badań filogenetycznych. Zasadnicza zmiana w badaniach filogenetycznych dokonała się przede wszystkim przez wzrost znaczenia materiału kopalnego i danych paleontologicznych oraz przez wprowadzenie przyczynowego punktu widzenia do problematyki filogenetycznej.

**Znaczenie paleontologii i neontologii dla wyjaśniania problemów filogenetycznych.** Materiał kopalny wniósł w formalne konstrukcje filogenetyczne, oparte głównie na spekulacjach morfologicznych, element konkretyzacji. Przede wszystkim na podstawie materiału kopalnego można często prześledzić w sposób obiektywny (tj. oparty na faktach) przebieg procesu ewolucji poszczególnych szczepów. Zbadanie kolejności i kierunku zachodzących przemian ewolucyjnych, ekologicznej i geograficznej ekspansji poszczególnych grup, określenie przybliżonego tempa przemian, pozwoliło na bliższe określenie pewnych prawidłowości ewolucji, a tym samym sprecyzowanie przypuszczalnych przyczyn niektórych procesów rozwojowych. W ten sposób szereg hipotez filogenetycznych zostało w sposób obiektywny zweryfikowanych na podstawie materiału kopalnego.

Mimo jednak wielkich wartości materiałów paleontologicznych nie można oczywiście jedynie na ich podstawie rozwiązywać problemów filogenetycznych. Materiał kopalny cechuje bowiem znamienna niekompletność, zarówno ilościowa (brak szczątków kopalnych w pewnych poziomach geologicznych), jak i jakościowa (częściowe zachowywanie się ciała organizmów) (str. 158). W szczególności materiał kopalny mało wnosi do problemu pochodzenia wielkich grup systematycznych (typów i częściowo gromad). Wynika to z prawidłowości w zachowaniu się szczątków organizmów, które z czasów prekambryjskich są prawie nie znane (por. str. 182). Zaś właśnie na czasy prekambryjskie przypadają momenty wyodrębniania się głównych szczepów zwierząt i roślin. Również bardzo ważny problem powstania życia znajduje się poza zasięgiem danych paleontologicznych.

Przy rozważaniu problemów filogenetycznych nie możemy zatem polegać jedynie na materiałach paleontologicznych, lecz uwzględniać musimy przede wszystkim dane nauk zajmujących się dziś żyjącymi organizmami (neontologia). Nie jest jednak możliwa substytucja żadnego z tych źródeł informacji i filogenetyka oprócz się musi obok danych neontologii również na danych paleontologii. Wzajemne przenikanie się obu tych wielkich działów biologii jest charakterystyczne dla współczesnych metod filogenetycznych. Badaniom nad współczesnymi organizmami zawdzięcza filogenetyka głównie swą metodę anatomiczną i embriologiczną, zaś badaniom kopalnych organizmów — swą metodę paleontologiczną. Znaczenie obu tych metod dla filogenetyki omówimy niżej.

Współczesna filogenetyka również operuje bardzo często pojęciami hipotetycznych grup wyjściowych, starając się określić budowę takich organizmów, których konkretni i realni przedstawiciele nie są w ogóle znani. Jednakże stosując takie metody zachowujemy obecnie znacznie większy krytycyzm i staramy się podejść do takich problemów bardziej wszechstronnie niż w przeszłości. Cechy przodków nie mogą być rozumiane jako wypadkowa lub prosta kombinacja cech tych grup potomnych, którym dały one początek. Nie są też one zawsze pośrednie między ewolucyjnie starszą i młodszą grupą. Rekonstrukcja zasadniczych rysów ich budowy uwzględniać musi czynnik przystosowania do konkretnego środowiska i musi starać się określić bliżej czynnościowe, funkcjonalne czynniki przeobrażeń ewolucyjnych. Przy właściwym uwzględnieniu danych anatomii porównawczej, embriologii, paleontologii i fizjologii oraz ekologii, rozważania takie doprowadzają zazwyczaj do znacznego zawężenia różnorodnych początkowo możliwości wyboru i pozwalają określić z dużym prawdopodobieństwem cechy nie znanych jeszcze grup wyjściowych (por. dyskusja o pochodzeniu okrytonasiennych, zwierząt dwubocznie symetrycznych, mięczaków i stawonogów (str. 269, 327, 351, 392). Fakt zaś, że podobne grupy wyjściowe musiały istnieć rzeczywiście, nie może, w świetle szeregu danych, ulegać najmniejszej wątpliwości.

## 2. Metody badań filogenetycznych

**Metoda anatomiczna i embriologiczna w filogenetyce.** Mówiąc o metodzie anatomicznej w filogenetyce mamy zazwyczaj na myśli porównywanie budowy dorosłych stadiów rozwojowych różnych organizmów. Ich podobieństwa, jako stanowiące zarazem wyraz wzajemnego pokrewieństwa, są podstawą naszych wniosków o wzajemnych związkach rodowych. Mówiąc o podobieństwie nie mamy tu, oczywiście, na myśli tego podobieństwa, które wypływa jedynie z przystosowania do życia w podobnym środowisku i wiąże się z podobną funkcją określonych organów. Mówiąc o podobieństwie, które stanowić może wyraz pokrewieństwa i wspólnego pochodzenia danych organizmów, mamy na myśli podobieństwa istotne, tj. mające pod względem anatomiczno-porównawczym znaczenie homologii. Jak wiadomo, tak nazywamy podobieństwa anatomiczne, wyrażające się określonym położeniem w systemie organów (np. położeniem danej kości w stosunku do pozostałych kości czaszki), charakterystyczną jakością struktury odróżniającą dany organ od innych i wreszcie obecnością struktur przejściowych, wypełniających istniejące luki morfologiczne. Oceniając filogenetyczne znaczenie podobieństw homologicznych, стоимy na stanowisko, że różnorodne morfologicznie i często pełniące różne funkcje organy mogły powstać jedynie w wyniku przekształcenia jednego pierwotnego organu, występującego u wspólnych przodków tej całej grupy organizmów, u których takie podobień-



stwa się zaznaczają. Tak więc istnienie homologii może być z punktu widzenia filogenetyki ocenione tylko jako konsekwencja wspólnego pochodzenia. Im liczniejsze zaś homologie wiążą dane grupy organizmów, tym bliższe musi być ich wzajemne pokrewieństwo. Szczególnie ważne jest dla filogenetyki występowanie struktur przejściowych, łączących skrajne przypadki modyfikacji pierwotnych struktur. Tak na przykład homologia kosteczek słuchowych ssaków z pewnymi kośćmi żuchwy gadów opiera się na fakcie, że istnieją formy reprezentujące kolejne stadia modyfikacji tych kości i stopniowego ich przemieszczania w obręb ucha środkowego. Istnienie łańcucha struktur przejściowych, wiążącego tak różne pod względem funkcjonalnym aparaty, jak szczękę i aparat słuchowy, umożliwia ustalenie ich wzajemnej homologii.

Podobne fakty pozwalają zestawiać tzw. szeregi anatomiczne, ilustrujące kierunek i główne etapy modyfikacji danego systemu organów, jakie dokonały się w wyniku ewolucji określonej grupy organizmów.

Badania anatomiczne doprowadzają więc do zestawiania serii składających się z ogniw reprezentowanych przez stadia dorosłe kolejnych przodków i potomków określonej grupy organizmów (tzw. „szeregi dorosłych przodków”). Ponieważ jednak rozwój rodowy w żadnym przypadku nie może być rozumiany jedynie jako następstwo form dorosłych, ale składa się z całych cykli rozwoju osobniczego, reprezentujących kolejne pokolenia, wnioski filogenetyczne nie mogą polegać tylko na porównaniu jednego stadium ontogenezy. Powinny one opierać się na całym przebiegu rozwoju osobniczego. Szeregi dorosłych przodków stanowią jedynie pewną abstrakcję, pewien wyciąg, z realnego przebiegu filogenezy. Zmiany ewolucyjne mogą bowiem pociągać za sobą modyfikacje zaznaczające się na różnych stadiach ontogenezy, nie tylko w stadium dorosłym. Niekiedy zaś, w wyniku głębokich przeobrażeń ewolucyjnych, stadium dorosłe potomków może różnić się tak zasadniczo od stadium dorosłego przodków, że nie można wykazać występowania między nimi homologii anatomicznych. Natomiast we wcześniejszych stadiach rozwoju mogą się zaznaczyć między nimi głębokie podobieństwa mające znaczenie homologii. Polegają one na istotnym podobieństwie struktur, procesów morfogenetycznych lub form larwalnych. Doskonałym przykładem może tu służyć ewolucja wąsonogów (*Cirripedia*), stanowiących grupę skorupiaków, których postaci dorosłe prowadzą osiadły lub pasożytniczy tryb życia i zatraciły wtórnie budowę właściwą dla większości przedstawicieli tej gromady. Jednakże występowanie w rozwoju wąsonogów typowej dla skorupiaków larwy naupliusowej, której budowa przypomina budowę larwy widłonogów (*Copepoda*), pozwoliło ustalić ich przypuszczalne pochodzenie (por. str. 371). Metoda embriologiczna stanowi ważne uzupełnienie metody anatomicznej i jest jedną z podstawowych metod filogenetyki.

**Właściwości materiału kopalnego.** Może się to wydać paradoksem, ale rozpatrywanie kopalnych dokumentów ewolucji wypada zacząć od rozważenia tej charakterystycznej cechy, jaką jest ich niekompletność. W czasach Darwina do jednej z przyczyn tej niekompletności zaliczano niedostateczny stopień poznania geologii oraz flor i faun kopalnych na dużych obszarach Ziemi. Od tego czasu sytuacja uległa jednak zasadniczej zmianie na lepsze i stopień poznania budowy geologicznej oraz faun i flor kopalnych Ziemi jest obecnie nieporównywalnie lepszy niż w czasach Darwina. Stopień poznania, chociaż stale niepełny, nie może jednak być uważany za charakterystyczny i stały rys materiału kopalnego.

Mówiąc więc o niekompletności danych paleontologicznych, mamy teraz na myśli czynniki stałe, niezależne od stopnia poznania organizmów kopalnych, lecz związane z samą naturą skamieniałości, sposobami ich powstawania i zachowywania się w skałach, wreszcie z prawidłowościami rządzącymi zachowywaniem się samych skał. Powszechnie znany jest fakt, że w stanie kopalnym zachowują się głównie utwory szkieletowe, tzw. części twarde organizmów. Obecność zatem lub brak szkieletu jest czynnikiem mającym ogromne znaczenie dla możliwości zachowania się szczątków organizmów w stanie kopalnym. Organizmy, pozbawione szkieletu lub opatrzone szkieletem mało odpornym na działanie czynników niszczących, mają znikome szanse zachowania się w osadach. Na prawdopodobieństwo zachowania się zwierząt i roślin w stanie kopalnym duży wpływ ma środowisko, w którym one żyją. W większości osady zachowane z ubiegłych epok geologicznych tworzyły się w zbiornikach wodnych, zatem organizmy związane z tym środowiskiem lub sąsiednimi biotopami mają większe szanse zachowania się w stanie kopalnym. W pewnych regionach, np. znajdujących się wysoko nad podstawą erozji regionach górskich, w górnym biegu rzek itp., osady w ogóle nie są odkładane, lecz podlegają erozji i transportowi, w czasie którego zawarte w nich szczątki organiczne są niszczone. W środowiskach leśnych, zwłaszcza tropikalnych, dokonują się intensywne procesy gnilne i zachodzi pod działaniem obfitej ilości kwasów organicznych rozkład nie tylko tkanek miękkich, ale także szkieletu. Na możliwości zachowania się w stanie kopalnym szczątków organizmów wpływa także tryb ich życia. Gatunki tworzące liczne populacje (stada, ławice i tym podobne skupienia osobników) mają większe szanse zachowania się w stanie kopalnym niż te, które żyją w rozproszeniu.

Organizmy głębokowodne z reguły nie zachowują się, ze względu na słabą sedymentację oraz fakt, że osady kopalne rzadko należą do głębokowodnych. Kopalne mięczaki z grupy jednotarczowców (*Monoplacophora*) w dolnym dewonie porzuciły strefę litoralną i przeszły do życia w głębszych strefach morza. Z taką zmianą środowiska związana jest znamienna luka w danych paleontologicznych odnoszących się do ich historii. Kopalne *Monoplacophora* znane są od kambru do dolnego de-

wonu, potem szczątki ich nie występują w stanie kopalnym. Następnie znamy dopiero ich współczesnych głębokowodnych przedstawicieli. Podobne luki występują w historii bardzo wielu innych grup. Na zachowanie się szczątków organicznych zasadniczy wpływ mają również możliwości zachowania się samych osadów, ich miąższość, rozległość, właściwości fizyko-chemiczne, a także stopień ich zaangażowania we wtórne procesy geologiczne (zmiany tektoniczne itp.).

Ze względu na działanie tych różnorodnych czynników, z których wymieniliśmy tylko kilka, dane paleontologiczne cechuje niekompletność, której nie zmniejsza fakt, że w pewnych przypadkach skamieniałości mogą występować masowo, skałotwórczo, w tysiącach i milionach osobników. Wskutek owej niekompletności, paleontologia nie może dać pełnego obrazu historii świata organicznego, pozwala jednak na odtworzenie pewnych, niekiedy ogromnie istotnych, jej rozdziałów i wycinków.

Niekompletność danych paleontologicznych nie zawsze jest tylko czynnikiem negatywnym. Ponieważ nie ma ona charakteru przypadkowego, ale wynika z określonych i możliwych często do ustalenia przyczyn, można na podstawie występowania luk w określonych momentach historii pewnych szczepów wyciągać ważne wnioski o samym mechanizmie ewolucji. Przykładem może być historia roślin okrytonasiennych, czy też ryb kostnoszkieletowych, u których obecność takich luk zdaje się mieć ważne znaczenie dla zrozumienia wczesnych etapów ich ewolucji (por. str. 270, 498).

**Metoda paleontologiczna w filogenetyce.** Z punktu widzenia filogenetyki, najważniejszą cechą materiału kopalnego jest fakt, że wnosi on do pojmowania procesów ewolucyjnych czynnik czasu, przy czym czynnik ten występuje w skali czasu geologicznego. Dzięki tej właściwości materiału kopalnego, pozwala on często na odtworzenie rzeczywistego następstwa wydarzeń, jakie dokonywały się w historii świata organicznego. Drugą niezmiernie istotną cechą danych paleontologicznych jest fakt obecności wśród nich licznych grup lub form przejściowych, ilustrujących wzajemne pokrewieństwa organizmów i pozwalających ustalić główne kierunki ich rozwoju. Występowanie takich form przemawia zarazem za tym, że przemiany ewolucyjne zachodziły na drodze stopniowych modyfikacji, że różnice między spokrewnionymi grupami organizmów narastały stopniowo. Formy przejściowe łączą cechy dwu lub większej ilości spokrewnionych z nimi oddzielnych gatunków lub jednostek taksonomicznych wyższego szczebla. Klasycznym przykładem formy przejściowej jest omówiony na str. 519 prąptak, łączący w swej budowie cechy dwu odrębnych gromad — ptaków i gadów. Biorąc pod uwagę następstwo pojawiania się tych gromad w czasie geologicznym, prąptak świadczy zarazem niezbicie o tym, że ptaki pochodzą od jednej z grup gadów.

W stanie kopalnym spotykamy się też często z występowaniem grup

wyjściowych, zwanych niekiedy „grupami syntetycznymi”. W budowie przedstawicieli takich grup łączą się cechy często bardzo wielu grup potomnych, wywodzących się od wspólnej grupy wyjściowej. Przykładami takich grup mogą być np. tekodonty, jako „uogólniona” wyjściowa grupa dla wszystkich gadów panujących, czyli archozaurów oraz ptaków (por. str. 524), lub pierwotne owadożerne łączące cechy wspólne dla wszystkich rzędów ssaków łożyskowych, wywodzących się od nich bezpośrednio (por. str. 562). Często mamy do czynienia z występowaniem w stanie kopalnym form reprezentujących regularne następstwa chronologiczne i morfologiczne. Mówimy wtedy o występowaniu szeregów ewolucyjnych, tj. serii postaci kopalnych, reprezentujących następujące po sobie populacje i dających obraz zmian ewolucyjnych, zachodzących w określonym kierunku. Niekiedy poszczególne ogniwa takich szeregów ewolucyjnych różnią się na tyle między sobą, że nie można uważać sąsiednich ogniw za bezpośrednio ze sobą spokrewnione. Natomiast szeregi takie wiernie odtwarzają zasadnicze następstwo wydarzeń ewolucyjnych i orientują nas w głównym dla danej grupy kierunku rozwoju. Takie szeregi nazywamy szeregami gradacyjnymi. Na nazwę takiego szeregu zasługuje przedstawiona na str. 530 długa seria form kopalnych, łączących prymitywne gady z rzędu *Pelycosauria* z przedstawicielami pierwszych ssaków. Takie szeregi można określić jako „szeregi anatomiczne plus czas geologiczny”. Niekiedy jednak różnice między sąsiednimi ogniwami szeregu ewolucyjnego są tak niewielkie, a często wręcz zatarte, że nie mamy wątpliwości, iż stanowią one bezpośrednich przodków i potomków jednej linii ewolucyjnej. Takie szeregi noszą nazwę szeregów rodowodowych. Reprezentują one ciągłą lub prawie ciągłą serię żyjących po sobie kolejno populacji, lecz zazwyczaj odnoszą się jedynie do krótkich odcinków historii danej grupy.

W paleontologii często posługujemy się pojęciem „szczepu”, tj. naturalnej grupy organizmów, wykazujących podobny kierunek ewolucji i pochodzących od wspólnych przodków. Jest to pojęcie historyczno-genealogiczne, nie mające określonego znaczenia systematycznego. Pojęcie szczepu stosuje się do grup odpowiadających jednostkom taksonomicznym różnego szczebla. Określony szczep przeważnie nie jest jednorodny filogenetycznie, lecz składa się zazwyczaj z licznych linii ewolucyjnych, których przedstawiciele związani są ze sobą więzami szczególnie bliskiego pokrewieństwa.

**Metoda biochemiczna w filogenetyce.** Zmiany budowy i funkcji organizmów dokonujące się w procesie ewolucji, znajdują swe źródło w modyfikacjach struktury chemicznej materii żywej i w przeobrażeniach procesów składających się na przemianę materii. W ten sposób ewolucja istot żywych wyraża się poprzez zmiany zachodzące na różnych poziomach organizacji materii żywej: na poziomie całego organizmu i jego

złożonych części składowych (komórki i struktury wewnątrzkomórkowe, tkanki i organy oraz systemy organów), które ogólnie można określić jako poziom organizmalny przemian ewolucyjnych, oraz poprzez zmianę budowy chemicznej materii żywej, tj. przemiany zachodzące na poziomie cząsteczkowym (molekularnym).

W związku z postęпами biochemii porównawczej obserwujemy coraz to wyraźniejszą dążność do wyzyskania danych biochemicznych dla celów filogenetyki. Podstawę wniosków co do wzajemnego pokrewieństwa organizmów stanowią tu podobieństwa w budowie chemicznej cząsteczek określonych związków chemicznych. Szczególnie duże znaczenie zdają się tu mieć badania związków szeroko rozmieszczonych w różnych grupach świata roślinnego i zwierzęcego. Należą do nich m. in. „substancje energetyczne” mięśni, tzw. fosfageny, barwniki krwi (np. hemoproteidy) oraz pigmenty asymilacyjne roślin (np. chlorofil i pokrewne związki). Badając budowę cząsteczek tych związków można było wyciągnąć pewne wnioski co do wzajemnych stosunków rodowych łączących organizmy, w których występują zbadane związki. Na tej samej podstawie można było ustalić główne kierunki ewolucji tych związków w organizmach żywych.

Podobne znaczenie mają badania serologiczne, stosowane dla celów filogenetycznych już od czasów George H. P. Nuttala (1904). Szczególnie zastosowanie metody te znalazły przy badaniu pokrewieństwa kręgowców, a zwłaszcza naczelnych i człowieka. Próbowano zastosować je m. in. do ustalenia związków rodowych właściwych gryzoni (*Rodentia*) takich jak myszy czy wiewiórki, oraz zającowatych (*Lagomorpha*). Obie te grupy zaliczano jeszcze niedawno do jednego rzędu. Badania paleontologiczne wskazują jednak, że stanowiły one od dawna dwa niezależne szczepy. Znajduje to potwierdzenie w badaniach serologicznych, które nie ujawniają także bliższego pokrewieństwa zającowatych z właściwymi gryzoniami (por. ryc. 273).

**Znaczenie cech molekularnych dla filogenetyki.** Znaczna ilość danych odnoszących się do molekularnego poziomu przemian ewolucyjnych, pozostaje w zasadniczej zgodności z danymi uzyskanymi dla organizmalnego poziomu ewolucji danej grupy. Wyniki tych badań można uznać za ważne uzupełnienie obrazu ewolucji uzyskanego za pomocą tradycyjnych metod morfologicznych.

W pewnych jednak przypadkach fakty molekularne pozostają w zasadniczej sprzeczności z rezultatami uzyskanymi za pomocą innych metod filogenetycznych. Tu zaliczyć można fakty świadczące np. o wielkiej biochemicznej swoistości pewnych grup świata zwierzęcego. Np. osłonice mają zdolność wytwarzania błonnika (celulozy) jako jedyne organizmy zwierzęce, zaś w ich krwi występujący barwnik zawiera wanad. Na tej podstawie można by grupę tę przeciwstawić wszystkim innym grupom świata zwierzęcego. Wiemy jednak, że osłonice bynajmniej nie



stanowią grupy tak izolowanej, a przeciwnie wiążą się dość ściśle z jednej strony z beczaszkowcami, zaś z drugiej z pierwotnymi kręgowcami (por. str. 475). Jednak żadna z tych dwu grup nie ma związków wanadu w barwniku krwi, ani nie wytwarza błonnika. Podobna sprzeczność zaznacza się między podobieństwem biochemicznym, oraz danymi anatomicznymi i paleontologicznymi odnoszącymi się do pokrewieństwa wzajemnego rozgwiazd, węzowideł i jeżowców (por. str. 468).

**Organizmalna czy molekularna filogenetyka.** W przypadku ujawnienia się podobnych rozbieżności między molekularnym i organizmalnym obrazem ewolucji danej grupy, wielu biochemików (a niekiedy nawet systematyków), staje na stanowisku, że wynika to z większej jakoby wiarygodności metod molekularnych. Wielu biologów skłania się bowiem do poglądu, że cechy biochemiczne oddają lepiej i głębiej istotną treść wzajemnych podobieństw i różnic między organizmami. Uważa się np. budowę hemoglobiny za jedną z najbardziej strukturalnych cech organizmów, dlatego, że stoi ona blisko samych genów, powstaje bowiem w rezultacie stosunkowo krótkiego łańcucha przemian biochemicznych prowadzących do fenotypu w postaci cząsteczki hemoglobiny o określonej budowie. W przypadku hemoglobiny i podobnych związków biochemicznych można by oczekiwać, że odzwierciedlają one niemal bezpośrednie właściwości kodu genetycznego zawartego w DNA. Istotnie hemoglobina, jak się przypuszcza, określana jest zaledwie przez dwa geny, a różne enzymy przypuszczalnie tylko przez jeden gen, oraz powstają one w rezultacie względnie krótkiego łańcucha przemian fenogenetycznych.

Jednakże G. G. Simpson (1964) słusznie zwraca uwagę, że takie uproszczenie determinowania genetycznego w przypadku wielu cech biochemicznych stanowi raczej moment niekorzystny jeśli chodzi o ich wartości filogenetyczne. Stwierdzając różnice lub podobieństwa między organizmami wyrażające się cechami determinowanymi przez małą liczbę genów, porównujemy w istocie tylko małą część ich systemów genetycznych. Choć wydaje się to paradoksalne, jednak znaczenie filogenetyczne cech wzrasta właśnie im „dalej” leżą one od genów w łańcuchu przemian morfogenetycznych i funkcjonalnych, prowadzących do ich powstania. Wzrasta bowiem zarazem prawdopodobieństwo ich zależności od coraz to większej liczby genów, stanowiących już reprezentatywną część całego ich systemu genetycznego — genomu. Znaczenie filogenetyczne cech jest zatem większe im „dalej” leżą one od genów i zarazem im „bliżej” znajdują się one pola działania doboru naturalnego. Działa on właśnie bezpośrednio na cechy fenotypowe, lub raczej na całe ich kompleksy, względnie na cały fenotyp, które są oddzielone od genotypu zazwyczaj długim łańcuchem reakcji biochemicznych oraz procesów morfogenetycznych i funkcjonalnych. Z rozważań tych wynika, że cechy organizmalne

mają na ogół większe znaczenie jako kryterium pochodzenia, niż cechy molekularne.

Pewne ograniczenie znaczenia podobieństw biochemicznych dla ustalania stosunków rodowych stanowi także duże prawdopodobieństwo występowania konwergencji biochemicznych. Wniosek taki wynika choćby ze względnie mniejszej złożoności systemów, biorących udział w procesach na poziomie cząsteczkowym. Przykładem mogą być badania nad insuliną ssaków. Wykazały one np., że insulina walenia z grupy kaszalotów, potwala (*Physeter catodon*) jest identyczna z insuliną świni domowej, różni się zasadniczo od insuliny walenia bezzębnego, seiwala (*Balaenoptera borealis*). Fakty te pozostają w zasadniczej sprzeczności z rzeczywistymi stosunkami rodowymi wspomnianych ssaków. Ponieważ jednak w zróżnicowaniu insuliny biorą udział jedynie trzy aminokwasy, powstanie konwergencyjnych lub czysto przypadkowych podobieństw jest szczególnie prawdopodobne. Wydaje się być ono znacznie większe niż dla bardziej skomplikowanych struktur histologicznych czy organologicznych.

Powyższe fakty nie dowodzą bynajmniej nieprzydatności metod biochemicznych dla rozwiązywania problemów filogenetycznych, względnie absolutnej wyższości klasycznych metod morfologicznych. Wykazują one jednak dlaczego w chwili obecnej filogenetyka opierać się musi przede wszystkim na danych z dziedziny anatomii porównawczej, embriologii i paleontologii.

**Drzewa rodowe organizmów.** Podobnie jak w taksonomii, gdzie ostateczny wynik badań naukowych znajduje swój wyraz w postaci określonego podziału systematycznego, tak i badania filogenetyczne znajdują swój ostateczny wyraz w postaci tzw. drzew rodowych. Zadaniem ich jest przedstawienie wyników badań filogenetycznych w obrazowej formie graficznej, ukazującej wzajemne stosunki rodowe poszczególnych szczepów (diagram za str. 618). Znaczenie drzew rodowych dla filogenetyki można porównać w pewnym sensie ze znaczeniem map dla geografii i geologii, mają one bowiem za zadanie ukazać skomplikowane, realne stosunki rodowe między organizmami w sposób uproszczony (a więc jakby w odpowiedniej skali) i zarazem umowny (a więc jakby w odpowiedniej projekcji na płaszczyznę).

Nazwa „drzewo rodowe” pochodzi z okresu, kiedy podkreślając zasadę pochodzenia organizmów od wspólnych przodków, silnie zaznaczono istnienie „wspólnego pnia” wszystkich istot żywych. Dalsze badania nad filogenezą organizmów spowodowały, że obecnie „drzewa rodowe” przybierają najczęściej postać rozłożystego krzewu, od którego podstawy odchodzi znaczna liczba niezależnych „pni” dzielących się następnie na jeszcze liczniejsze „gałęzie” rozwojowe. Być może współczesne diagramy filogenetyczne bardziej zasługują na nazwę „dendrogramów” niż „drzew rodowych”, sama jednak metoda ukazywania uproszczonych stosunków

rodowych w formie graficznej okazała się niezwykle trafna i nadal stanowi niezastąpioną pod względem pogładowości metodę przedstawiania stosunków rodowych organizmów. Należy jednak pamiętać, że również współczesne drzewa rodowe, mają charakter roboczy i zawierają wiele elementu hipotetycznego.

#### LITERATURA UZUPEŁNIAJĄCA

- Haeckel E., Zasady morfologii ogólnej organizmów. Warszawa 1960.  
Haeckel E., Systematische Phylogenie. T. 1. Berlin 1894.  
Lang A., Mittel und Wege phylogenetischer Erkenntniss. Jena 1887.  
Plate L., Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. T. 1. Jena 1922.  
Remane A., Die Grundlagen des Natürlichen Systems der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Wyd. 2. Leipzig 1956.  
Timiriaziew K. A., Metoda historyczna w biologii. Warszawa 1957.  
Zimmermann W., Methoden der Phylogenetik. In: Heberer G. (ed.), Evolution der Organismen. Wyd. 2. Stuttgart 1955.

## **ŻYCIE JAKO ZJAWISKO GEOLOGICZNE**

### **1. Geologiczne warunki powstania i rozwoju pierwszych organizmów**

**Geologiczny aspekt życia.** Przyzwyczajeni jesteśmy rozpatrywać zjawiska życia od strony biologicznej, badać budowę i funkcje samych organizmów żywych. Ten punkt widzenia nie jest jedynym możliwym aspektem problemu życia, a nawet więcej, wydaje się być obecnie już nie wystarczający. Wszystkie dotychczas poznane przejawy życia są bowiem w zasadniczy i nierozzerwalny sposób związane z własnościami Ziemi jako planety. Ewolucja świata organicznego stanowi z tego punktu widzenia tylko jeden z procesów składających się na historyczny rozwój Ziemi. Życie można rozpatrywać zatem także jako zjawisko geologiczne. Ten aspekt zagadnienia wnosi wiele nowych momentów dla zrozumienia procesu ewolucji, przy czym wydaje się szczególnie doniosły dla problemu biogenezy — powstania życia na Ziemi (Rutten, 1962).

**Współczesne hipotezy kosmogoniczne.** Nie ulega wątpliwości, że życie na Ziemi nie jest wieczne, lecz pojawiło się dopiero w pewnym momencie dziejów tej planety. Dlatego też wyjaśnienie sposobu tworzenia się planet ma duże znaczenie dla problemów biogenezy.

Powstawanie systemów planetarnych otaczających gwiazdy jest ściśle związane z procesem tworzenia się samych gwiazd. Najważniejszym rysem współczesnej kosmogonii jest ustalenie się poglądu, że proces tworzenia gwiazd nie był jednorazowy oraz że nie ustał on również obecnie, lecz trwa nadal. W procesie tym z materii międzygwiazdowej powstają kondensacje, dające od razu początek większej liczbie (dwu lub liczniejszej grupie) gwiazd.

Spośród aktualnych dziś hipotez, dotyczących powstawania planet, dwie zasługują na szczególną uwagę. Pierwsza to hipoteza radzieckiego matematyka i geografa, podróżnika O. J. Schmidta, która tłumaczy powstanie Ziemi w sposób podobny, jak tłumaczymy obecnie tworzenie się gwiazd. W procesie tym miałyby się dokonać kondensacja obłoku materii pyłowej napotkanej przez Słońce w czasie jego biegu w przestrzeniach

międzygwiazdnych. Początkowo powstawały mniejsze agregaty, łączące się następnie w większe bryły i w końcu scalające się w zaczątek planety, który narastał dalej w podobny sposób. Ważnym rysem tej hipotezy jest założenie, że planety tworzyłyby się jako ciała „chłodne”, rozgrzewające się dopiero w rezultacie rozpadu pierwiastków promieniotwórczych w tworzącej je materii. Planety byłyby zatem młodsze od własnego Słońca i tworzyłyby się właśnie wokół niego. Ilość gwiazd posiadających własne układy planetarne, powstających w ten sposób, nie może być jednak wielka ze względu na małe prawdopodobieństwo wystąpienia takiej kolejności zdarzeń.

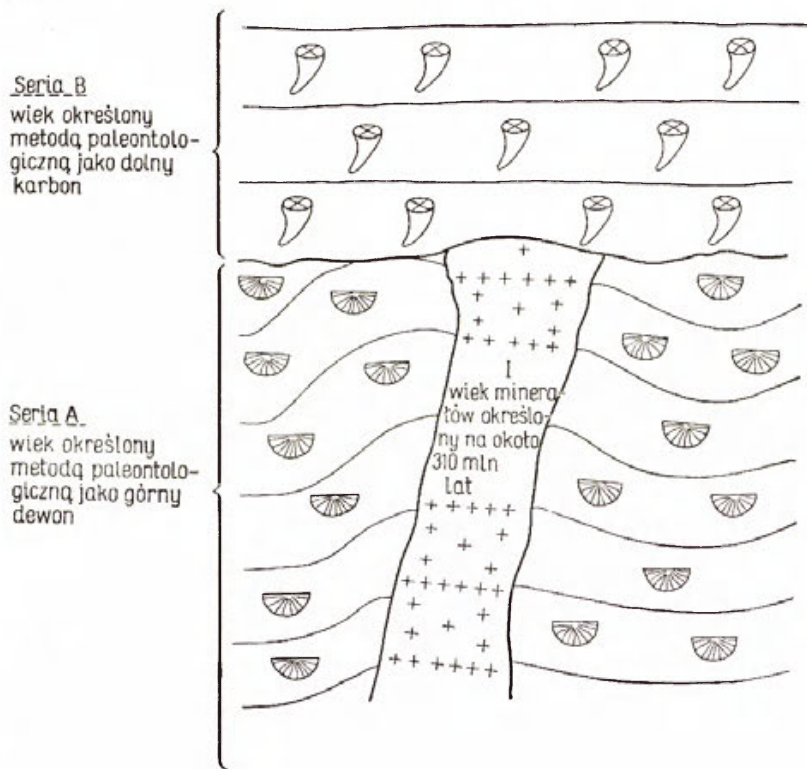
Inny jest punkt wyjścia hipotezy holenderskiego astronoma G. P. Kuipera. Wiąże on bezpośrednio tworzenie się planet z procesem powstawania gwiazd podwójnych, do których należy blisko połowa gwiazd naszej galaktyki. Z powstających z koncentracji materii międzygwiazdnej zaczątkowych kondensacji gazowo-pyłowych, tylko jedna rozwijałaby się w normalną gwiazdę, druga zaś podlegałaby rozpadaniu na mniejsze, stanowiące zaczątkowe planety. Należy przypuścić, że co najmniej jedna na tysiąc gwiazd podwójnych podlega podobnym procesom niedorozwoju i wykształca system planetarny. Biorąc pod uwagę taką genezę planet i bardzo dużą liczbę gwiazd podwójnych w układzie gwiazdnym Drogi Mlecznej, ilość gwiazd z własnym systemem planetarnym należy ocenić aż na ok. 100 mln. Na tej podstawie można by przypuszczać, że na wielu planetach naszego układu gwiazdowego istnieją warunki pozwalające na istnienie życia. W szczególności należy przypuścić, że życie mogłoby powstać na planetach krążących wokół gwiazd pojedynczych słabo zmiennych (nie więcej niż na 4—5%) i utrzymujących się w tym stanie przez miliardy lat. Orbyty tych planet nie mogą być zbyt ekscentryczne w celu uniknięcia różnic insolacji w peri- i aphelium. Okres obrotu planety wokół własnej osi powinien być taki, aby nie powodował zbyt dużych dobowych różnic temperatury. Skład chemiczny planety i jej atmosfery winien umożliwiać powstanie materii żywej (obecność pierwiastków niezbędnych do budowy materii żywej, brak trującej atmosfery).

Wychodząc z założenia, że życie powstało na Ziemi w wyniku procesu rozwojowego z materii nieorganicznej, powstanie życia na podobnych układach planetarnych jest nie tylko możliwe, ale wręcz konieczne. Niestety, w obecnym stanie badań przypuszczenie o możliwości życia nie może być poparte bezpośrednimi obserwacjami, które pozwoliłyby na ustalenie obecności systemów planetarnych wokół innych gwiazd. Również możliwości istnienia życia na innych planetach układu słonecznego są nadal kwestią całkowicie otwartą, przy czym poglądy różnią się tu nadal krańcowo. Z konieczności więc stale jeszcze musimy traktować życie jako zjawisko wyłącznie „ziemskie” stojące na stanowisku „biologicznego geocentryzmu”. Wytworzenie się tu szerszych „kosmicznych” perspektyw na zagadnienie życia jest więc raczej sprawą przyszłości.



**Podstawy geochronologii.** Ewolucjonizm zakłada, że proces historycznego rozwoju organizmów dokonał się w nieporównanie dłuższym okresie czasu, niż historia ludzkości lub nawet historia gatunku ludzkiego. W czasach Darwina nie można było jednak nawet w przybliżeniu określić wieku Ziemi i długości czasu, w jakim odbywała się na niej ewolucja organiczna. Pierwsze próby geochronologii absolutnej, oparte na różnych metodach geofizycznych, okazały się jednak zawodne.

Dopiero metoda określania wieku minerałów zawierających pierwiastki promieniotwórcze, w oparciu o stałe prawa samorzutnego rozpadu tych pierwiastków, pozwoliła na poprawną ocenę długości istnienia poszczególnych okresów geologicznych. W ogromnej większości przypadków chodzi tu o minerały zawarte w skałach ogniwych (magnowych), zwłaszcza tych, które powstają z mas magmy wdzierających się w górne części skorupy ziemskiej (skały intruzywne). Najczęstszym typem takich skał są granity. Natomiast skały osadowe składają się najczęściej z okruszków i ziarn mineralnych różnego wieku, które krystalizowały w róż-



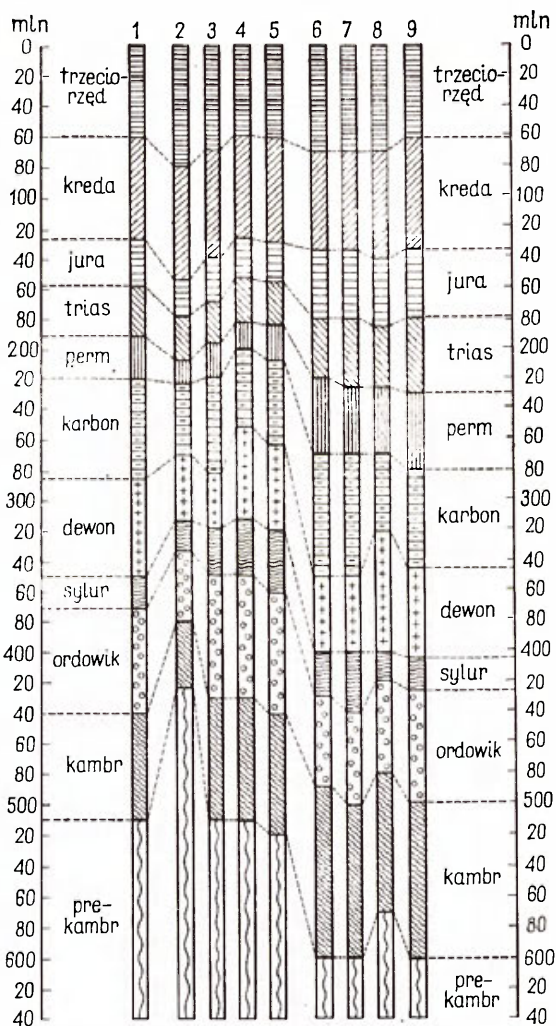
Ryc. 49. Stosunki wzajemne dwu serii skał osadowych (starszej A i młodszej B), których wiek określono metodami paleontologicznymi, oraz skał intruzywnych (I), których wiek określono metodami geochronologii absolutnej. Objaśn. w tekście. (Oryg.).

nym czasie i nie mogą być wyzyskane do określenia wieku powstania skały. Mogą one wprawdzie składać się także z nowo powstałych minerałów, lecz te nie zawierają przeważnie pierwiastków promieniotwórczych.

Masy intruzywne wdzierając się w nadległe serie osadowe powodują głębokie ich przeobrażenia, wywołane wysoką temperaturą, ciśnieniem i oddziaływaniem chemicznym magmy. Proces ten nosi nazwę metamorfizmu kontaktowego. Po pewnym czasie magma krystalizując zamienia się w skałę. Wiek krystalizacji minerałów uważamy również za wiek skały intruzywnej. Serie osadowe i zawarte w nich skały intruzywne ulegają następnie często procesom erozji, a po pewnym czasie mogą odkładać się na nich młodsze geologicznie skały osadowe (por. ryc. 49). Oczywiście nie wykazują już one śladów metamorfizmu kontaktowego. Skały intruzywne zawierające pierwiastki promieniotwórcze i znajdujące się w takiej sytuacji geologicznej, stanowią najbardziej cenne źródło informacji o wieku bezwzględnym skał, pozwalają bowiem na kombinację danych określających pozycję stratygraficzną (wiek względny) intruzji, z danymi określającymi wiek bezwzględny zawartych w skałach intruzywnych minerałów, tj. określających wiek ich krystalizacji. Wiek względny intruzji może być w przybliżeniu ustalony przez porównanie wieku względnego skał osadowych zawierających intruzje i młodszych od nich wiekiem nadległych skał osadowych. Intruzja (I) musiała mieć miejsce po osadzeniu się serii osadowej A, zaś przed osadzeniem się serii osadowej B, czyli jest geologicznie młodsza od A, zaś starsza od B. Wiek zaś względny skał osadowych można określić na podstawie zawartych w nich skamieniałości przewodnich oraz wzajemnego położenia warstw skalnych (por. ryc. 49)

Pierwiastki radioaktywne wchodzące w skład wielu minerałów skał ogniowych ulegają, jak wiadomo, samorzutnemu rozpadowi, przy czym w określonym czasie rozpada się zawsze taka sama, charakterystyczna dla danego pierwiastka, część pierwotnie obecnej ilości jego atomów, zamieniając się zazwyczaj w szereg potomnych pierwiastków, z których końcowe są już pierwiastkami trwałymi. Trwałe produkty rozpadu pierwiastków radioaktywnych, zarówno stałe (np. izotopy ołowiu), jak i gazowe, (np. hel), uwięzione w siatkach kryształów, zaczynają gromadzić się od momentu krystalizacji. Ustalono, że w większości przypadków ucieczka ich poza obręb kryształów i skały nie jest zbyt duża, względnie może być w pewnym stopniu oszacowana. Dlatego też znając stałe fizyczne określające szybkość rozpadu określonych pierwiastków oraz ustalając ilość obecnego w minerałach pierwiastka wyjściowego i potomnego, można określić wiek minerałów, a zatem wiek bezwzględny określonej skały ogniowej. Minerale zawierające pierwiastki promieniotwórcze stanowią zatem swoisty „zegar geologiczny”, którego wskazówki odmierzają miliony i miliardy lat dziejów Ziemi.

Opierając się na różnych metodach określania wieku bezwzględnego minerałów (metoda ołowiowa, helowa, rubidowo-strontowa) uzyskano dużą ilość datowań odnoszących się do różnych wydarzeń geologicznych i zaznaczających pośrednio granice okresów lub pięter geologicznych w bezwzględnej skali czasu. Stopniowe zagęszczanie siatki datowań i doskonalenie metod laboratoryjnych, pozwalających obecnie określić wiek z błędem nie przekraczającym 5%, powoduje uściślenie geochronologii absolutnej, co pociąga za sobą pewną zmienność aktualnej tabeli, określającej długość trwania okresów geologicznych. Zestawione na ryc. 50 skale geochronologiczne, począwszy od pierwszych podanych przez Holmesa (1933), aż po ulepszone, skonstruowane później przez Marble'a (1950) i obecnie aktualne Kulpa (1961) i Szerbakowa (1960) ilustrują najlepiej postęp, jaki się w tej mierze dokonał. Równocześnie pozwalają one stwierdzić ogólną prawidłowość, jaką jest stopniowe „przesuwanie” się całej skali geochronologicznej w przeszłość. W stosunku do starej skali Holmesa (1933) nowe skale podają długość trwania okresów geologicznych jako ok. 15% dłuższe. Wynika to z faktu, że datowania oparte o niektóre metody są w pewien sposób zaniżone i właściwy ich wiek musi być ustalany przez porównywanie danych uzyskanych dzięki różnym metodom.



Ryc. 50. Skale geochronologiczne w ujęciu różnych badaczy. (Według Polańskiego, nieco zmienione).

1 — Holmes 1933; 2 — Bullard 1944;  
 3 — Holmes 1947 alternatywa A; 4 —  
 Holmes alternatywa B; 5 — Marble  
 1950; 6 — Kulp 1960; 7 — Holmes 1960;  
 8 — skala radziecka wg Szerbakowa  
 1960; 9 — Kulp 1961.

**Wiek Ziemi i dawność życia.** Za pomocą metod opierających się na zjawisku rozpadu pierwiastków radioaktywnych można ustalić wiek bezwzględny samej Ziemi. Pojęcie wieku Ziemi wymaga jednak pewnego uściślenia, należy bowiem odróżnić astrofizyczny i geologiczny wiek Ziemi. Pierwszy określa ilość czasu, jaka upłynęła od wyodrębnienia się Ziemi jako przestrzennie samodzielnego ciała systemu słonecznego, niezależnie od jego stanu fizycznego. Drugie zaś pojęcie podaje okres czasu, jaki upłynął od pierwszego wydarzenia geologicznego jakie zaszło na Ziemi, a mianowicie od powstania zaczątkowej skorupy ziemskiej zbudowanej z glinokrzemianów.

Opierając się na wieku najstarszych minerałów poznanych z prastarych tarcz krystalicznych, tworzących jądra kontynentów, i opierając się na pewnych rozważaniach teoretycznych, odnoszących się do pochodzenia izotopów ołowiu, ustalono wiek 3,35 mld lat, który był niedawno jeszcze uważany za wiek pierwotnej skorupy ziemskiej. Pogląd taki nie wydaje się obecnie uzasadniony, ustalono bowiem występowane skał jeszcze starszych, których wiek ocenia się na 3,4 mld lat (fundament krystaliczny półwyspu Kola). Z drugiej strony należy przypuszczać, że także i ta liczba nie precyzuje wieku pierwotnej skorupy ziemskiej, lecz odnosi się do znacznie od niej młodszej, wtórnej skorupy. Pierwotna powłoka glinokrzemianowa musiała ulec całkowitemu zniszczeniu w wyniku późniejszych procesów geologicznych. Powstanie jej było jednak wynikiem ogólniejszego procesu rozdzielania się pierwotnie jednorodnej masy Ziemi na szereg stref, o charakterze powłok, czyli tzw. geosfer. Otóż na podstawie rozważań teoretycznych, w które nie możemy tu bliżej wchodzić, a opartych na przypuszczalnym wieku izotopów ołowiu i wieku meteorytów, tzw. żelaznych, można było ustalić, że w naszym systemie planetarnym wydarzenie takie zaszło ok. 4,6 mld lat temu. W wyniku tego procesu ukształtowała się także pierwotna skorupa ziemska. Zatem wiek 4600 mln lat można przyjąć za geologiczny wiek Ziemi.

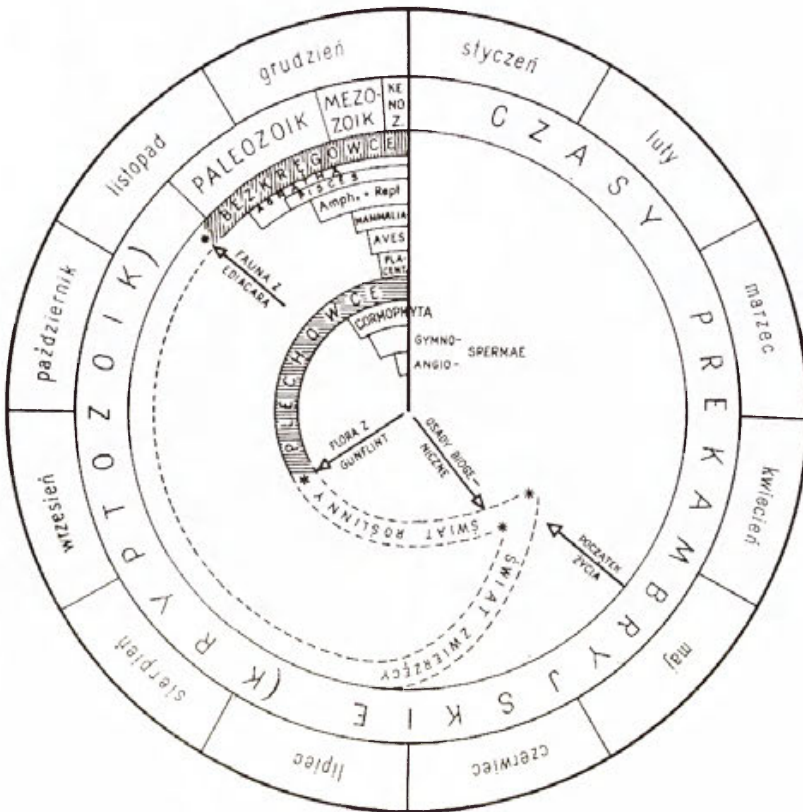
Astrofizyczny wiek Ziemi nie może być bezpośrednio określony, można podać jedynie jego górną granicę. Opiera się ona na wieku uranu, którego powstanie musiało poprzedzać wyodrębnienie się Ziemi jako oddzielnej planety, nie mogło bowiem dokonać się w warunkach fizycznych panujących w dowolnym okresie jej historii. Różnymi metodami uzyskano liczbę 5—6 mld lat jako określenie wieku uranu w systemie słonecznym. Liczby te można również przyjąć jako określające wiek materii, z której powstał system słoneczny i Ziemia. Astrofizyczny wiek Ziemi winien być mniejszy niż wiek uranu (ok. 5,5 mld lat), a jednocześnie większy niż wiek skorupy ziemskiej (ok. 4,6 mld lat). Wynosi on przypuszczalnie ok. 5 mld lat.

Biorąc pod uwagę fakt, że najstarsze ślady działalności organizmów datowane są na 2,7 mld lat, wydaje się prawie pewne, że życie istnieje na Ziemi co najmniej już 3 mld lat. Oczywiście wczesne fazy biogenezy,



faza chemiczna i biochemiczna tego skomplikowanego procesu, musiały rozpocząć się odpowiednio wcześniej, jednakże moment ten nie może być obecnie bliżej określony.

Ogromna dawność życia na Ziemi, określona na podstawie nowych odkryć paleontologicznych i za pomocą datowania bezwzględnego przekracza znacznie nawet nasze niedawne przypuszczenia, oparte na ocenie czasu niezbędnego dla dokonania się ewolucji. Jest to proces, który w po-



Ryc. 51. „Kalendarz geologiczny” ujawniający proporcje między geologiczną i kalendarzową miarą czasu, na tle ważniejszych wydarzeń w historii świata organicznego. (Oryg.).

Wiek Ziemi przyjęto dla uproszczenia za równy ok. 4,7 mld lat, zaś miesiące za 30-dniowe.

równaniu do innych procesów biologicznych dokonał się we wręcz gigantycznej skali czasu. Nie można więc stosować do niego normalnej „ludzkiej” miary czasu. Pewne pojęcie o rozmiarach czasu, jaki upłynął od powstania życia, daje porównanie całego kresu dziejów geologicznych Ziemi ocenianych na ok. 4.6 mld lat, z okresem trwania 1 roku kalendarzowego (365 dni). Poszczególne wydarzenia w ewolucji świata organicznego przypadają na określone daty takiego „kalendarza geologicz-



nego, którego jeden dzień odpowiadałby około 13 mln lat. Zestawione na ryc. 51 zasadnicze wydarzenia ewolucyjne, z datami kalendarza, pozwalają odczytać zaskakujące proporcje w czasie trwania Ziemi, jej okresu historycznego, historii kręgowców i człowieka.

**Ciągłość życia i względna stałość warunków fizycznych na Ziemi.** Nie ulega żadnej wątpliwości, że od chwili powstania pierwszych organizmów utrzymała się ciągłość życia na Ziemi. Ciąg pokoleń istot żywych nie mógł ani razu ulec przerwaniu aż do naszych czasów od momentu, kiedy w wyniku nieorganicznej fotosyntezy utworzyły się pierwsze praorganizmy (protobionty). Fakt ten zdaje się mieć zasadnicze znaczenie dla określenia ogólnych warunków panujących na powierzchni Ziemi w ciągu ostatnich 3 mld lat. W tym bardzo długim okresie czasie na powierzchni Ziemi utrzymywać się musiały w zasadzie niezwykle stałe warunki fizyczne. Chodzi tu przede wszystkim o temperaturę, która, choć jak świadczą o tym dane paleoklimatologii, ulegała wahaniom w poważnym zakresie (okresy zlodowaceń w górnym prekambrze, górnym karbonie i dolnym permie oraz plejstocenie, okresy gorące — karbon, górny perm), to jednak nigdy nie powodowała zmian o charakterze katastrofalnym. Zmiany klimatyczne były wprawdzie zjawiskami bardzo rozległymi co do samego rozprzestrzeniania regionalnego i czasowego, jednak nie przybierały takiego charakteru, aby uniemożliwiały kontynuację i rozwój organizmów żywych na Ziemi.

Bilans cieplny Ziemi uwarunkowany jest przez trzy główne czynniki, na które składają się: promieniowanie słoneczne, dopływ ciepła z wnętrza Ziemi i retencja ciepła atmosfery. Wydaje się, że choć ilość dostarczanej Ziemi energii słonecznej ulega pewnym zmianom cyklicznym, była ona w ogóle zdumiewająco stała. Natomiast niewiele wiemy o pierwotnym cieple Ziemi i zmianach w jego dopływie. Należy jednak przypuszczać, że od chwili pojawienia się życia na Ziemi ilość energii cieplnej dopływającej z wnętrza Ziemi także nie ulegała zasadniczym zmianom, a w każdym razie ustaliła się równowaga mająca być może charakter chwiejny, między dopływem i utratą ciepła na powierzchni planety. Dla utrzymania względnie stałej temperatury na powierzchni Ziemi zasadnicze znaczenie zdaje się mieć sama natura naszej atmosfery, zwłaszcza obecność w niej pary wodnej. Para wodna, prawdopodobnie od bardzo dawna (co najmniej ostatnie 3 mld lat), stanowi składnik gazowej sfery naszej planety. Para wodna i krążenie wody między stanem gazowym i ciekłym na powierzchni Ziemi stanowi niezwykle precyzyjny system regulujący dopływ ciepła słonecznego do powierzchni Ziemi (promieniowanie słońca, podwyższenie się temperatury, parowanie, tworzenie się chmur, zmniejszenie dopływu promieniowania słonecznego, obniżenie się temperatur powierzchni Ziemi). Ziemia jest więc w pewnym sensie systemem termostatycznym mającym zdolność samoregulacji cieplnej.

**Pierwotna atmosfera Ziemi.** Od momentu wyodrębnienia się jako samodzielnego ciała naszego układu planetarnego Ziemia przeszła złożoną ewolucję fizyczną i chemiczną. Wyrażała się ona zmianami stanu skupienia materii, z której składa się Ziemia, oraz powstaniem z pierwotnie jednorodnej substancji oddzielnych powłok, tzw. geosfer, różniących się swymi własnościami fizycznymi i stopniem koncentracji określonych pierwiastków chemicznych. Jedną z takich powłok jest powłoka gazowa, czyli atmosfera. Również ona przeszła złożoną ewolucję, wyrażającą się w zmianach jej składu chemicznego.

W świetle obecnych danych geochemii, pierwotna atmosfera Ziemi pozbawiona była wolnego tlenu (atmosfera anoksygeniczna), który występował jedynie w postaci związanej (przede wszystkim w wodzie). Brak wolnego tlenu w pierwotnej atmosferze Ziemi miał ważne konsekwencje fizyczne i chemiczne.

Fizyczną konsekwencją braku wolnego tlenu w pierwotnej atmosferze była nieobecność ochronnego ekranu ozonowego, jaki tworzy się w górnych warstwach obecnej atmosfery Ziemi. Dzięki tej warstwie ozonowej powstaje swoista przesłona ochronna zatrzymująca większość promieniowania ultrafioletowego Słońca (promieniowanie o dużej energii i długości fali poniżej 1850 Å), które jest zabójcze dla organizmów. Natomiast w warunkach pierwotnej atmosfery, promieniowanie to musiało docierać do powierzchni Ziemi.

Drugą ważną konsekwencją obecności anoksygenicznej atmosfery był brak jej działania utleniającego. Wiele związków organicznych, które są niestabile w warunkach obecnej atmosfery, nie ulegało rozkładowi w atmosferze pierwotnej.

**Znaczenie pierwotnej atmosfery dla procesu biogenezy.** Brak wolnego tlenu w atmosferze, który uniemożliwiłby życie większości dzisiejszych organizmów, stanowił, jak się zdaje, paradoksalną choć niezbędną przesłankę dla powstania złożonych substancji organicznych, z których następnie mogła rozwinąć się zorganizowana materia żywa.

W obecnych warunkach tworzenie się i utrzymywanie takich związków niezależnie od samych organizmów jest niemożliwe lub mało prawdopodobne jako proces masowy. Natomiast w pierwotnej atmosferze i hydrosferze zachodziły przypuszczalnie masowo procesy samorzutnej, nieorganicznej syntezy prostych i złożonych substancji organicznych, których powstawanie stanowi pierwszy etap biogenezy (etap chemiczny).

Niezbędnymi przesłankami tych procesów był bezpośrednio lub pośrednio brak wolnego tlenu w atmosferze pierwotnej. Jego działanie pośrednie przejawiało się w tym, że docierające do powierzchni Ziemi promieniowanie nadfioletowe Słońca stanowiło źródło energii dla endotermicznych reakcji syntezy związków organicznych. Ten mechanizm tworzenia się związków organicznych zasługuje na nazwę pierwotnej nieor-

ganicznej fotosyntezy, zachodziła ona bowiem bez udziału organizmów żywych. Obecnie procesy takie nie dokonują się samorzutnie na powierzchni Ziemi ze względu na obecność ochronnego „filtru ozonowego” nie dopuszczającego do powierzchni Ziemi promieniowania ultrafioletowego. Należy przyjąć, że w warunkach pierwotnej atmosfery związki takie nie tylko tworzyły się, ale także były względnie trwałe. Tłumaczy się to pośrednim wpływem nieutleniającej anoksygeniczej atmosfery pierwotnej, umożliwiającej istnienie skomplikowanych związków organicznych poza organizmami żywymi. Opisane tu oddziaływanie środowiska pozbawionego wolnego tlenu zostało sprawdzone doświadczalnie (por. str. 204).

### **Geologiczne dowody istnienia pierwotnej atmosfery beztlenowej.**

Obecność w dziejach Ziemi pierwotnej atmosfery beztlenowej byłaby jedynie pociągającą hipotezą roboczą, gdyby nie istniały geologiczne dowody jej istnienia. Opierają się one na przebiegu tak powszechnego i ważnego procesu geologicznego, jakim jest wietrzenie skał. Jak wiadomo, obecnie zachodzą równolegle dwa procesy wietrzenia: fizyczny i chemiczny. Czysto fizyczne wietrzenie (działanie mechaniczne, temperatura) jest zjawiskiem raczej wyjątkowym, zachodzącym w warunkach klimatycznie ekstremalnych. Na ogół towarzyszy mu wietrzenie chemiczne, powodujące rozkład większości związków, z wyjątkiem tlenków, które są trwałe w obecnych warunkach atmosferycznych. W wyniku transportu i sedymentacji powstają z produktów wietrzenia skały osadowe, których skład różni się od składu chemicznego i mineralnego skał pierwotnych podlegających wietrzeniu. Wyniki tego procesu są bowiem w pewien sposób wybiórcze (selektywne) i pozwalają na osadzanie się jedynie minerałów odpornych na wietrzenie, przede wszystkim piasków (składających się z kwarcu —  $\text{SiO}_2$ ) oraz minerałów ilastych. Inne minerały częste w skałach magmowych, jak siarczki (np. piryt —  $\text{FeS}_2$ ) ulegają rozkładowi i nie stwierdzamy ich w obecnie tworzących się osadach.

Przebieg procesów wietrzenia w atmosferze pierwotnej musiał być jednak zupełnie inny. Minerały obecnie łatwo wietrzejące chemicznie były odporne na działanie atmosfery, gdyż nie oddziaływała ona utleniająco. W tych warunkach tworzące się osady powinny zawierać również minerały, które w obecnej atmosferze ulegają szybkiemu rozkładowi.

Dokładne badania najstarszych prekambryjskich skał osadowych (zlepieńców znanych z Afryki, Brazylii i Kanady) pozwoliły stwierdzić, że w istocie skały te zawierają, jako stały i charakterystyczny składnik, minerały nietrwałe w obecnych warunkach atmosferycznych. Skały te mają cechy pozwalające stwierdzić, że stanowią one osady, które niewątpliwie powstały blisko powierzchni pierwotnych rzek i jezior. Silne obtoczenie i selekcja materiału pod względem wielkości i ciężaru ziarna pozwalają

wnioskować, że były one przez długi czas transportowane i poddawane wpływom atmosferycznym. Mimo to, obok kwarcu, który jest trwały zarówno w tlenowej, jak i beztlenowej atmosferze, osady te zawierają w dużej ilości piryt, pechblendę (pierwotny minerał uranowy o składzie  $UO_2$ , podczas gdy dziś zastępują go bardziej utlenione postaci —  $U_3O_8$ ) i inne podobne minerały. Skład tych pierwotnych piasków i żwirów bardzo odbiega od dzisiejszych, które składają się głównie z kwarcu, domieszek minerałów ilastych i tlenków żelaza (limonit, magnetyt).

Wiek zbadanych dotychczas pierwotnych skał osadowych, które tworzyły się przypuszczalnie w atmosferze beztlenowej, zawiera się między 3 i 2 mld lat. Stanowią one geologiczny dowód, że co najmniej jeszcze 2 mld lat temu atmosfera Ziemi pozbawiona była większych ilości wolnego tlenu (Rutten, 1962).

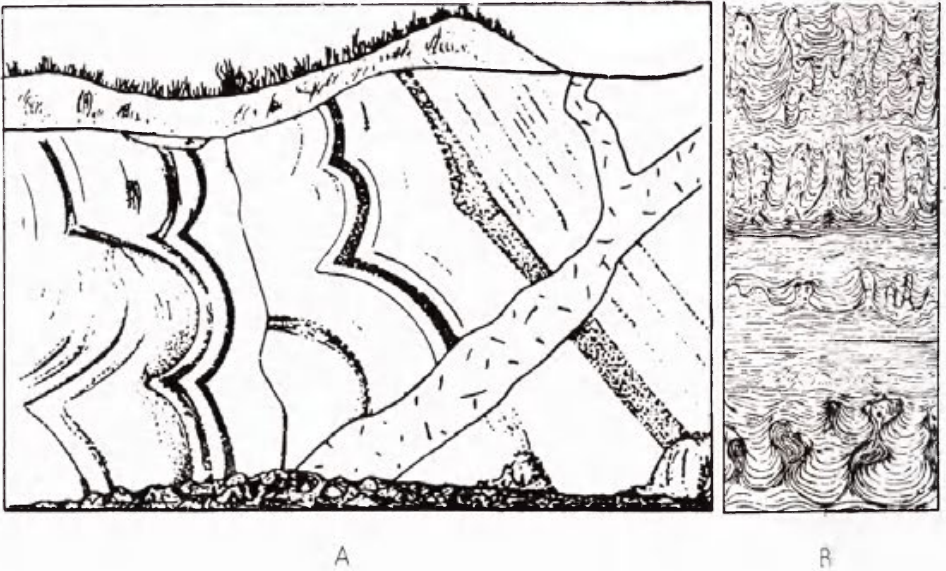
Nie ulega wątpliwości, że głębokie przeobrażenie składu chemicznego atmosfery ziemskiej, jakie dokonać się musiało przy przejściu z atmosfery beztlenowej w tlenową, wyznacza zarazem w dziejach Ziemi granicę dwu naturalnych etapów jej rozwoju geologicznego.

**Przejście od atmosfery beztlenowej do tlenowej.** Proces przemiany pierwotnej atmosfery anoksygeniczej w atmosferę oksygeniczną, zbliżoną do współczesnej, dokonał się stopniowo i musiał zachodzić w ciągu bardzo długiego okresu czasu. Wolny tlen gromadził się stopniowo w atmosferze aż do powstania jakościowej zmiany składu górnej powłoki Ziemi. Dowodem geologicznym na to, że osady tworzyły się w atmosferze zawierającej wolny tlen jest obecność tlenków żelaza głównie limonitu  $Fe(OH)_3$ , nadających osadom charakterystyczną barwę „czerwoną” (rdzawą lub wiśniową, stąd ang. „Red Beds”), a zarazem brak minerałów nietrwałych w obecności wolnego tlenu.

Młodsze geologicznie czerwone skały osadowe znane są z permo-triasu i syluro-dewonu, najstarsze zaś sięgają młodszego prekambriu (górną proterozoik). Nie znamy natomiast naprawdę starych skał osadowych typu czerwonych piaskowców. Najstarsze z poznanych nie są przypuszczalnie starsze niż 1000 mln lat. Można więc przypuścić, że co najmniej w ciągu ostatniego miliarda lat na Ziemi istniała atmosfera oksygeniczna, z obecnością wolnego tlenu. Proces przeobrażania się pierwotnej atmosfery beztlenowej w tlenową dokonał się więc stopniowo, niezwykle wolno, na przestrzeni między 2—1 mld lat temu. Bliższe sprecyzowanie czasu dokonania się tej przemiany, stanowiącej jedno z największych przeobrażeń geologicznych w dziejach Ziemi, nie jest obecnie możliwe. Stopniowa zmiana stosunku ilościowego minerałów, zawierających niżej utlenione związki żelazawe do wyżej utlenionych (związki żelazowe), których obecność świadczyłaby o utleniającym działaniu atmosfery, zaczęła jednak zaznaczać się stopniowo w skalach, z których najstarsze ocenia się na 2 mld lat (Rutten, 1962).



**Najstarsze znane osady biogeniczne.** Geologicznym dowodem obecności organizmów żywych w starszych utworach prekambryjskich są twory ich działalności biologicznej w postaci osadów biogenicznych. Najstarsze z obecnie poznanych osadów biogenicznych — to wapienie o cha-



Ryc. 52. Prekambryjskie struktury biogeniczne z serii dolomitowej w południowej Rodezji. (Według Ruttena).

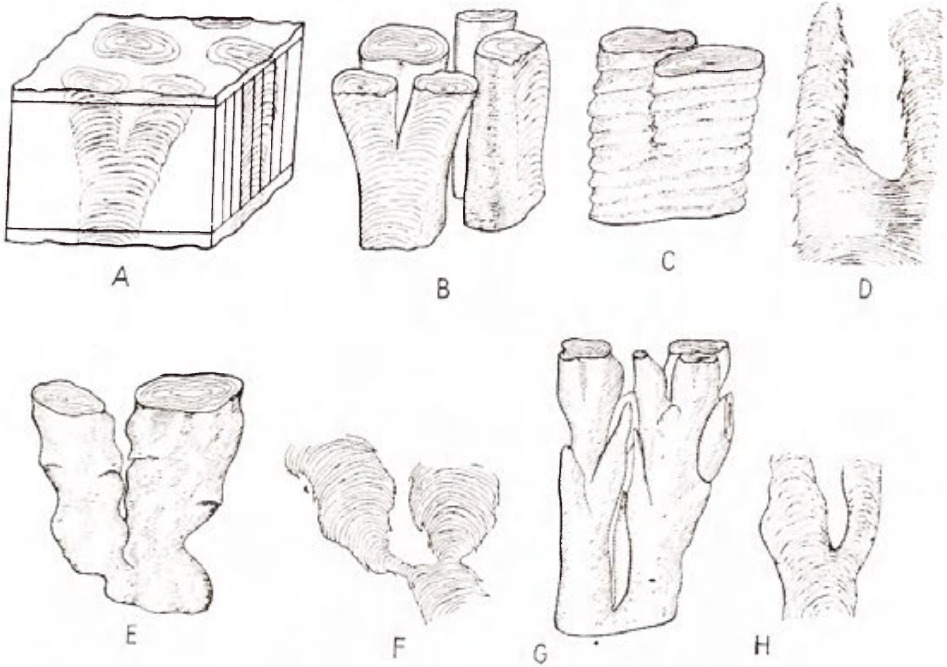
A — ściana kamieniołomu z widocznymi na niej strukturami pochodzenia organicznego, pocięta przez intruzje, których wiek ocenia się na ok. 2,7 mld lat; B — szczegóły zachowanych struktur.

rakterystycznej strukturze falisto-warstwowanej, przypominającej wytwory alg wapiennych. Opisano je ze słabo zmetamorfizowanych skał osadowych w Południowej Rodezji, których wiek ocenia się na co najmniej 2700 mln lat (rys. 52)<sup>1</sup>. Niemal równie stary jest rozproszony materiał węglisty, występujący w czarnych łupkach prekambryjskich na Tarczy Kanadyjskiej. Wiek jego ocenia się na ok. 2,5 mld lat, przy czym analiza jego składu izotopowego (stosunek  $C^{12}$  do  $C^{13}$ ) wskazuje na jego organiczne pochodzenie. Węgiel ten stanowi przypuszczalnie zachowane w materiale skalnym resztki bliżej nie znanych pierwotnych organizmów.

<sup>1</sup> Próbkę pochodzące z tej samej serii wapieni dolomitycznych w Afryce Południowej, wiek których ocenia się na 2 mld lat, zawierały według Harringtona i Toensa (1963) liczne aminokwasy „kopalne”. Przypuszczalnie pochodzą one z rozkładu ciał organizmów, które pierwotnie musiały występować licznie, sądząc z ilości stromatolitów i szczątków podobnych organizmów oraz obfitych bituminów (węglowodorów). Fakt, że aminokwasy mogły zachować się w przeciągu tak długiego czasu, świadczy o niezwykle małym stopniu przeobrażenia tych starych osadów prekambryjskich.



Nieco młodsze geologicznie wydają się tzw. stromatolity, utwory wapienne o charakterystycznej, delikatnej laminacji falistej, tworzące często nagromadzenia o charakterze rafowym. Stromatolity tworzą często stożkowate, cylindryczne lub gałęziste wyrostki wznoszące się nad podłożem



Ryc. 53. Rekonstrukcje wyglądu kopalnych stromatolitów (B, C, E, G) na podstawie szlifów uwidaczniających także ich strukturę (A, D, F, H). (Według Masłowa).

(ryc. 53). Bardzo zbliżone struktury występują we współczesnych osadach, przy czym ustalono, że stanowią one wytwór zespołu różnych glonów, głównie zaś sinic. Rzuca to światło na naturę prekambryjskich stromatolitów, których utwory na pewno nie należą do żadnego określonego gatunku biologicznego, lecz stanowią wytwór całego zespołu ekologicznego glonów, złożonego z różnych gatunków, należących do odrębnych grup systematycznych. Najstarsze stromatolity, są znane m. in. z Sahary, których wiek ocenia się na nie więcej niż 2 mld lat. Liczne stromatolity poznano także z Uralu i Syberii, gdzie licznie występują w osadach, których wiek zawiera się między 1500—850 mln lat.

**Warunki życia najstarszych organizmów.** Wiek prymitywnych organizmów skałotwórczych z Południowej Rodezji, oceniany na ok. 2700 mln lat, wskazuje, że żyły one jeszcze w okresie, kiedy na Ziemi panowała przypuszczalnie atmosfera anoksygeniczna. Należy zatem przypuścić, że

były to organizmy, których metabolizm musiał przypominać dzisiejsze organizmy beztlenowe — anaeroby<sup>1</sup>.

Należy przypuszczać, że wszystkie w ogóle najpierwotniejsze protobionty były anaerobami anoksygenicznymi, przystosowanymi do życia w atmosferze pozbawionej wolnego tlenu. Brak zasłony ozonowej w pierwotnej atmosferze powodował także docieranie do powierzchni Ziemi zabójczego dla organizmów promieniowania nadfioletowego. Należy zatem przyjąć, że życie ograniczało się do środowisk w jakiś sposób zasłoniętych i zabezpieczonych przed działaniem promieniowania krótkofalowego (środowisko wodne o odpowiedniej głębokości, szczeliny w glebie itp.). Pierwotne organizmy były przypuszczalnie anaerobami, przystosowanymi do życia w warunkach beztlenowych, zabezpieczonych przed bezpośrednim działaniem promieni słonecznych. Środowiska te stanowiły wąskie biotopy, które nie mogą być w ogóle porównane z zakresem dzisiejszej biosfery, opanowanej przez dominujące dziś organizmy aerobiczne, przystosowane do życia w atmosferze tlenowej i zabezpieczone przed działaniem promieni krótkofalowych. Należy przypuszczać, że protobionty chociaż były przystosowane do życia w pierwotnej atmosferze beztlenowej, musiały chronić się przed silnym promieniowaniem ultrafioletowym i z tego powodu zajmowały środowiska zbliżone do środowisk dzisiejszych mikroorganizmów anaerobicznych (Rutten, 1962).

Przypuszcza się, że protobionty były w początkowej fazie swej ewolucji organizmami cudzożywymi, odżywiającymi się przez zachłanianie inertnych substancji organicznych, powstających w pierwotnych oceanach w wyniku nieorganicznej fotosyntezy (por. str. 207) i tworzących swoisty „prabulion” (Oparin, 1957). Powstanie organizmów samożywnych, zarówno obdarzonych zdolnością biologicznej fotosyntezy tj. asymilacji dwutlenku węgla i syntezy związków organicznych przy udziale światła, jak i chemotroficznych, było zapewne zjawiskiem późniejszym. Prócz swego fundamentalnego znaczenia biologicznego, jakim było powstanie organizmów autotroficznych, proces biologicznej fotosyntezy pociągnął za sobą zasadnicze konsekwencje geochemiczne. Wydzielający się, w rezultacie zachodzącego w procesie fotosyntezy rozkładu CO<sub>2</sub>, wolny tlen, gromadząc się stopniowo, stanowił zaczątek atmosfery tlenowej. Konsekwencje zaś tego procesu są już nam znane (por. str. 173). Wolny tlen atmosfery jest więc przypuszczalnie wytworem samych organizmów, które uzyskały zdolność fotosyntezy. Przemiana atmosfery anoksygenicznej w oksygeniczną była procesem biogeochemicznym o zasadniczym znaczeniu. Spotykamy się tu ze zjawiskiem, w którym działalność życiowa samych organizmów zmienia środowisko w taki sposób, że

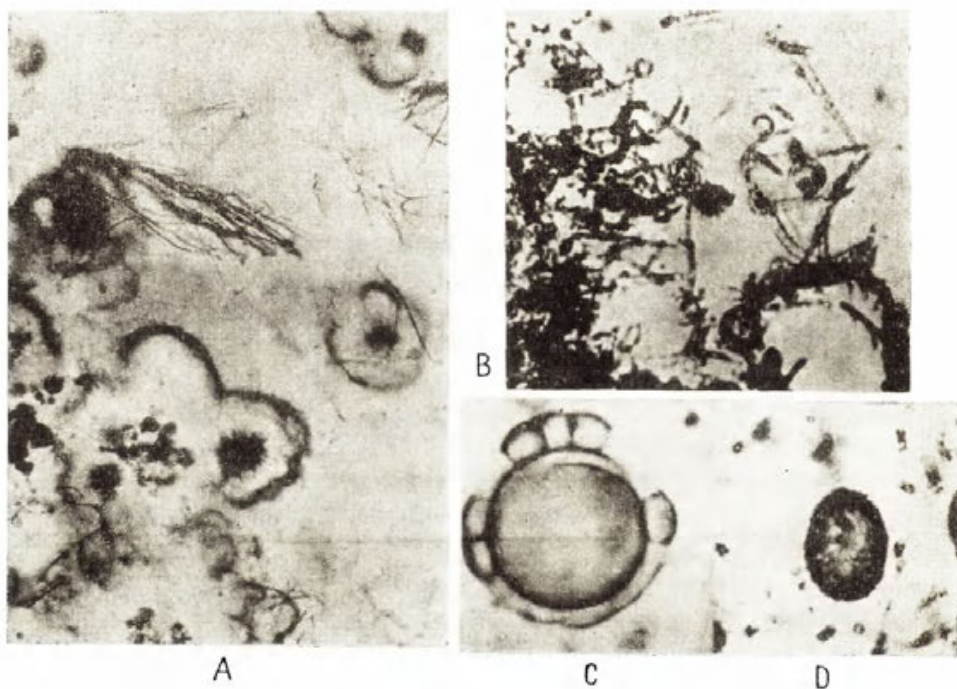
---

<sup>1</sup> Obecnie większość organizmów wydzielających węglan wapnia to organizmy tlenowe — aeroby, jednakże wydzielanie węglanu wapnia możliwe jest również dla anaerobów.

otwiera ono nowe drogi ich przyszłej ekspansji ekologicznej. Jest to zarazem zjawisko częste i charakterystyczne dla historii organizmów.

Przedstawione powyżej wnioski o przypuszczalnym środowisku protobiontów nie mogłyby zostać wyciągnięte na podstawie samych tylko faktów biologicznych. Świadczy to o doniosłości geologicznego spojrzenia na problemy powstawania i rozwoju życia na Ziemi.

**Najstarsze znane skamieniałości roślinne.** Większe znaczenie niż osady biogeniczne mają same szczątki najpierwotniejszych organizmów. Najstarsze ze znanych dotychczas skamieniałości odkryto w formacji żelazonośnej Gunflint, w południowym Ontario (Kanada). Skamieniałości te zawarte są w krzemieniach występujących w tej formacji i zostały opisane przez Tylera i Barghoorna (1954). Zachowały się tu doskonale cechy strukturalne tych pierwotnych organizmów, których wyróżniono 5 form, z czego 4 stanowią organizmy wielokomórkowe, zaś 1 organizm jednokomórkowy. Dwie formy wielokomórkowe wykazują największe podobieństwo do sinic (*Cyanophyta*), dwie zaś do pierwotnych grzybów (*Phycomycetes*) (por. ryc. 54). Wiele tych organizmów ocenia się obecnie



Ryc. 54. Szczątki pierwotnych organizmów roślinnych, zachowane w rogowcach prekambryjskiej formacji Gunflint (Ontario, Kanada). (Według Tylera i Banghorna, i Ruttena).

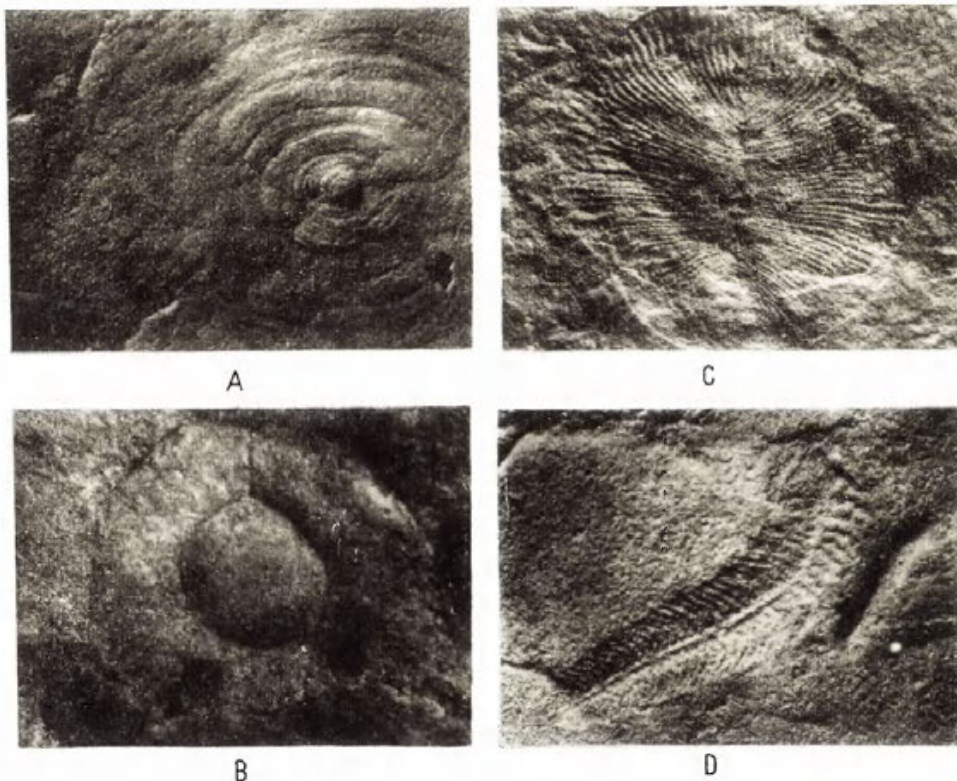
A — widoczne kuliste i nitkowate postaci plechy; B — szczątki organizmu zbliżonego do pleśniaków z widocznymi fragmentami plechy, oraz kulistymi zarodnikami; C, D — szczegóły budowy innych mikroorganizmów.



na ok. 1600 mln lat. Poprzednio przypuszczano, że są one jeszcze starsze i wiek ich szacowano na ok. 2 mld lat.

Pierwotne szczątki roślinne z Ontario dowodzą, że w tym okresie czasu świat roślinny był już stosunkowo silnie zróżnicowany. O tym samym zdaje się świadczyć obecność licznych sporomorfów, tj. szczątków organicznych przypominających zarodniki roślin. Liczne takie szczątki o bardzo zróżnicowanej morfologii poznano z utworów prekambryjskich (głównie młodszych) z różnych regionów świata.

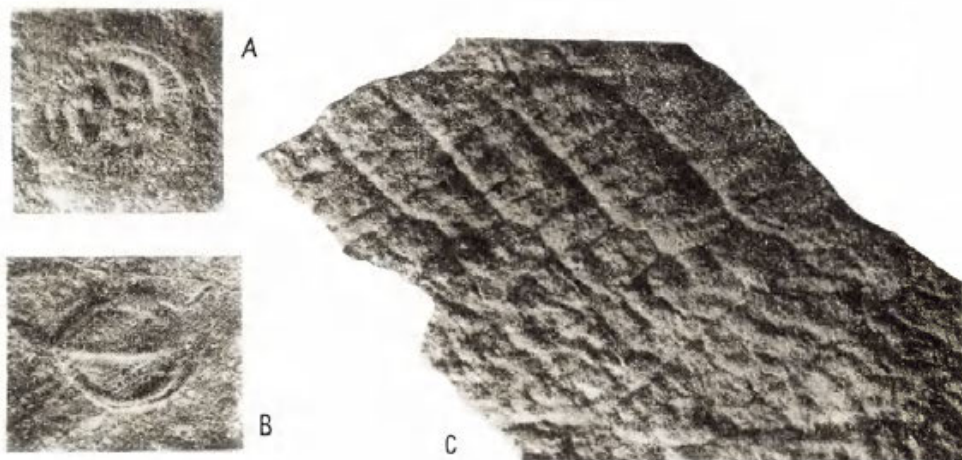
**Najstarsze skamieniałości zwierzęce.** Jest rzeczą zastanawiającą, że z czasów prekambryjskich nie znamy żadnych pewnych szczątków pierwotniaków (*Protozoa*). Opisywano natomiast stosunkowo liczne skamieniałości, które zaliczano do różnych grup tkankowców (*Metazoa*). Większość z dotychczas opisanych prekambryjskich skamieniałości, to jednak pseudofossilia — struktury sedymentacyjne lub tektoniczne, nie mające bezpośredniego związku ze szczątkami organizmów. Tylko nieliczne z nich



Ryc. 55. Przedstawiciele prekambryjskiej fauny z Ediacara Hills (południowa Australia). (Według Glaessnera).

A, B — szczątki meduz; C — *Dickinsonia* — przedstawiciel gromady *Dipleurozoa*; D — przypuszczalna pierścienica *Spriggina*.

mogłyby stanowić rzeczywiste skamieniałości, lecz i one nasuwają poważne zastrzeżenia. Wyjątkowe stanowisko zajmuje jednak bogata fauna najmłodszego prekambriu (eokambr), poznana w Ediacara w południowej Australii (rys. 55, 56). Jest to zarazem najstarszy z obecnie znanych zespołów kopalnych tkankowców, na który składają się liczne skamienia-



Ryc. 56. Przedstawiciele prekambryjskiej fauny z Ediacara Hilss, południowa Australia) o nieustalonym stanowisku systematycznym (Według Glaessnera).

A — *Tibraclidium*; B — *Parvancorina*; C — *Rangea*.

łości jamochłonów reprezentowanych przede wszystkim przez meduzy, a w jednym tylko przypadku (*Rangea*) przez utwory szkieletowe przypominające szkielet koralowców ośmiopromiennych (*Pennatulacea*).

Stwierdzono również występowanie form zbliżonych do pierścienic (*Spriggina*). W zespole z Ediacara występują także skamieniałości, które trudno zaliczyć do któregoś z późniejszych typów zwierzęcych — z nich *Tibraclidium* przypominało zarysem ciała pewną grupę paleozoicznych szkarłupni (*Edrioasteroidea*), lecz wzajemne ich pokrewieństwo wydaje się być wątpliwe; *Parvancorina* przypomina zarysem pancerz liścionogów z grupy *Notostraca*. Szczególną pozycję zajmuje rodzaj *Dickinsonia* (ryc. 55, c), który był porównywany z meduzami lub pierścienicami, a dla którego utworzono ostatecznie nową gromadę *Dipleurozoa* w obrębie jamochłonów.

Występowanie tego typu form w faunie Ediacera zdaje się świadczyć o tym, że we wczesnych etapach ewolucji tkankowców powstawały duże grupy boczne, o randze gromad lub nawet typów, które później wymarły, nie dożywając niekiedy nawet do czasów kambryjskich. Pewne formy opisane z eokambriu Australii zostały ostatnio poznane z utworów tego samego wieku z innych regionów (W. Brytania, Syberia). Ogólną cechą tych zespołów jest brak organizmów opatrzonych szkieletem.



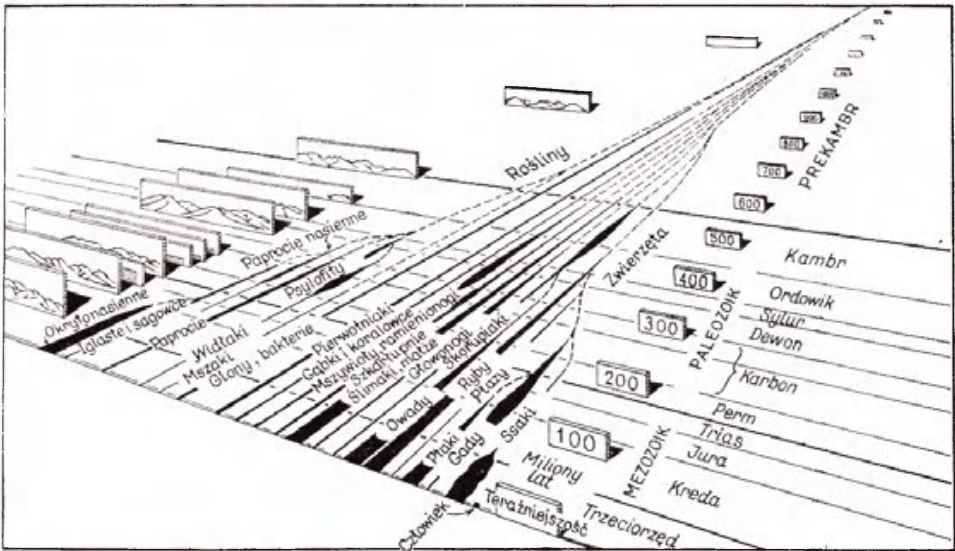
## 2. Rozwój życia w perspektywie geologicznej

**Periodyzacja historii życia.** Na podstawie głównych wydarzeń w świecie organicznym i zasadniczych przemian geologicznych (cykle organiczne i diastroficzne) można wyróżnić w dziejach Ziemi ery geologiczne. Najstarsza z nich to era archeozoiczna (archaiczna, Archaeozoicum), która obejmuje okres od powstania zaczątków skorupy Ziemi (ok. 4600 mln lat temu) do ok. 1900 mln lat temu. Z ery tej nie znamy żadnych szczątków zwierząt i jedynie bardzo nieliczne osady biogeniczne świadczą, że życie rozwijało się już wtedy na naszej planecie (por. str. 176). W ciągu ery archeozoicznej atmosfera Ziemi była przypuszczalnie pozbawiona wolnego tlenu.

Następna era to era proterozoiczna (Proterozoicum), która trwała od 1900 do 600 mln lat temu. Również w tej erze skamieniałości pozostają ogólnie bardzo nieliczne, lecz ilość śladów życia i szczątków organicznych wyraźnie wzrosła w młodszej części tej ery, bezpośrednio poprzedzającej najstarszy okres ery paleozoicznej — okres kambryjski. Z proterozoiku znamy zarówno szczątki roślinne, jak i z najmłodszej jego części — zwierzęce. W proterozoiku dokonała się też przemiana pierwotnej atmosfery w atmosferę tlenową.

Era paleozoiczna rozpoczyna się ok. 600 mln lat i trwa do ok. 225 mln lat temu. Z tej ery znamy szczątki wszystkich znanych w stanie kopalnym typów zwierzęcych i roślinnych. Skamieniałości stają się częste, występując niekiedy masowo w pewnych skałach osadowych. Stosunki te utrzymują się, oczywiście również przez następne ery geologiczne, tj. przez erę mezozoiczną, która trwała ok. 155 mln lat, i kenozoiczną, która trwała ok. 70 mln lat. Ze względu na geologiczne znaczenie skamieniałości, metody stratygrafii są inne dla utworów poprzedzających erę paleozoiczną, niż dla er następných (młodszych). Dlatego dla er poprzedzających erę paleozoiczną stosuje się często ogólną nazwę prekambriu.

**Dwa główne etapy historii życia.** Zaznacza się zatem wyraźny kontrast w ilości i jakości zachowanych szczątków organicznych z czasów prekambryjskich, kambriu i młodszych utworów geologicznych (por. ryc. 57). Podczas gdy w czasach prekambryjskich skamieniałości brak zupełnie, lub są niezmiernie rzadkie i przeważnie źle zachowane, to począwszy od kambriu ilość i jakość zachowanych skamieniałości zwierzęcych i roślinnych wyraźnie wzrasta. Skamieniałości stają się często w skałach osadowych i należą one do organizmów mających dobrze rozwinięty szkielet. W historii życia, badanej za pomocą metod paleontologicznych, zaznacza się więc dwudzielnność, tj. podział na czasy prekambryjskie, które zaproponowano wydzielić w osobną nad-erę „skrytego życia” — Cryptozoicum, która trwała od 3 mld lat do 600 mln lat temu, i czasy geologiczne młodsze, które stanowiły odrębną nad-erę



Ryc. 57. Rozwój życia na Ziemi w perspektywie geologicznej. (Według Moore'a). Z lewej — główne etapy ruchów górotwórczych; pośrodku — rozwój świata organicznego; z prawej — podział stratygraficzny i geochronologia absolutna (według obecnie już przestarzałej skali).

„jawnego życia” — Phanerozoicum, trwająca od 600 mln lat temu do dziś. W obecnym stanie badań kontrast paleontologiczny między tymi dwoma nad-erami jest bardzo wyraźny, aczkolwiek nie absolutny. W młodszej części ery proterozoicznej notujemy bowiem częstsze występowanie skamieniałości, które ponadto przypominają już formy kambryjskie. Świadczy to o dokonaniu się w obrębie kryptozoiku stopniowego rozwoju świata organicznego. Znaczenie obu tych nad-er w historii świata organicznego można porównać z okresem prehistorycznym i historycznym w dziejach ludzkości.

**Przyczyny ubóstwa skamieniałości w Cryptozoicum.** Nad-era kryptozoiczna stanowi wyraźnie odcinający się etap w historii świata organicznego, jest bowiem prawie pozbawiona skamieniałości. Wyjątek stanowią tu flory i fauny najmłodszej geologicznie części tej nad-ery (wyodrębnianej czasami jako tzw. eokambryj), rozwinięte w różnych regionach świata i często zawierające liczniejsze skamieniałości (por. str. 179—181).

Ostry kontrast, jaki zaznacza się w materiale kopalnym między czasami prekambryjskimi i kambrem, interesował już K. Darwina (1859), który pisał: „Jeżeli zatem moja teoria jest prawdziwa, musiał upłynąć przed osadzeniem się najstarszych pokładów kambryjskich równie długi, a może dłuższy jeszcze okres czasu, niż okres trwający od kambryjskich do naszych dni, a podczas tego nieskończenie długiego okresu czasu, świat roił się od mnóstwa istot żyjących”. Jednakże „Na pytanie, dlaczego

nie posiadamy obfitujących w skamieniałości pokładów z tych najwcześniejszych jakoby okresów poprzedzających kambr, nie mam wystarczającej odpowiedzi” (O powstawaniu gatunków, s. 346—347).

Ubóstwo życia w okresach prekambryjskich stanowi jeden z najciekawszych problemów geologicznych i paleontologicznych, dla objaśnienia którego od dawna wysuwano szereg hipotez.

Najstarsza z nich, na którą wskazywał już K. Darwin, upatrywała przyczynę braku lub ubóstwa skamieniałości prekambryjskich w głębokich zmianach, jakim ulec powinny najstarsze skały osadowe (metamorfizm). Hipoteza ta straciła na znaczeniu, kiedy ustalono w licznych regionach świata, głównie na sptywnych tarczach krystalicznych, które w historii Ziemi nie podlegały większym deformacjom tektonicznym (Kanada, Syberia, Chiny, Australia, południowa Afryka), występowanie dużych prekambryjskich serii osadowych nie zmetamorfizowanych lub zmienionych w nieznacznym tylko stopniu. Serie te powinny zawierać liczne szczątki organizmów, o ile tylko występowały one w tych czasach i mogły zachować się w stanie kopalnym. Zjawisko braku skamieniałości prekambryjskich nie znajduje zatem wyjaśnienia w samych procesach geologicznych. W związku z tym wysunięto hipotezy tłumaczące to zjawisko procesami biologicznymi.

Usiłowano wytłumaczyć brak skamieniałości prekambryjskich także przypuszczeniem, że odpowiednie serie prekambryjskie reprezentują osady słodkowodne, zaś pierwotne organizmy żyły w środowisku morskim. Bliższe badania sedimentologiczne udowodniły jednak fałszywość tej interpretacji. Również nie znalazły uzasadnienia przypuszczenia o toksycznym charakterze mórz prekambryjskich, w których jakoby życie nie było możliwe, lub też byłoby możliwe istnienie tylko prymitywnych roślin (bakterie, glony, grzyby), niemożliwe zaś — zwierząt tkankowych. W związku z tą hipotezą lub niezależnie od niej, brak w kryptozoiku liczniejszych skamieniałości zwierząt tkankowych skłonił pewnych paleontologów do wysunięcia przypuszczenia, że zwierzęta te w ogóle pojawiły się dopiero na przełomie prekambru i kambru, a następnie uległy niesłychanie szybkiemu, eksplozywnemu różnicowaniu ewolucyjnemu. Tempo i zakres tych gwałtownych przemian ewolucyjnych nie znajdowałyby analogii w późniejszych procesach ewolucyjnych, byłyby więc one z nimi nieporównywalne, w tym sensie więc „preaktualistyczne”. Pogląd ten, przy obecnym stanie wiedzy, nie może zostać ani udowodniony, ani zdecydowanie odrzucony, — wydaje się być jednak mało prawdopodobny.

Bardziej prawdopodobne wydaje się przypuszczenie samego Darwina, że tkankowce przechodziły długą historię w czasach prekambryjskich, zanim szczątki ich zachowały się w stanie kopalnym. Należy więc przypuścić, że pierwotne tkankowce pozbawione były zdolności wytwarzania szkieletu. Byłoby to pierwotne stadium bezszkieletowe w historii

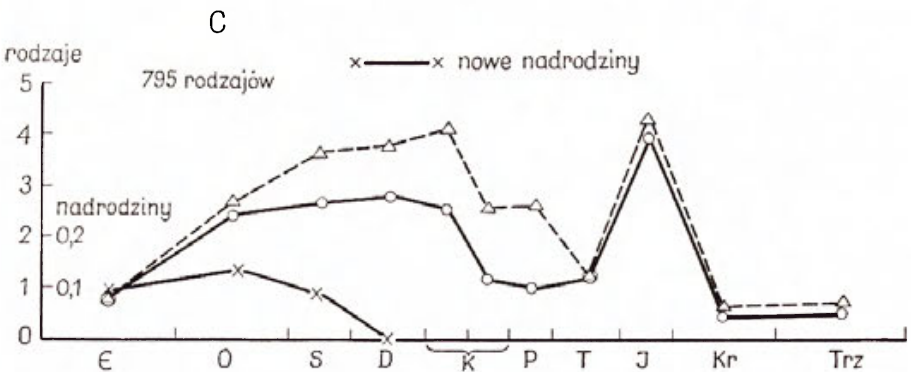
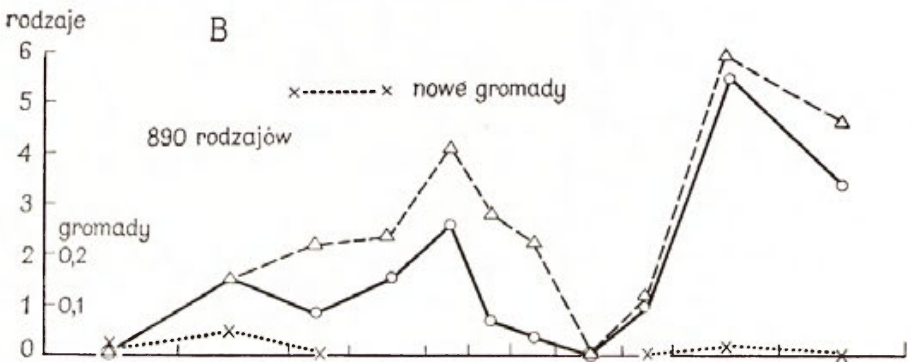
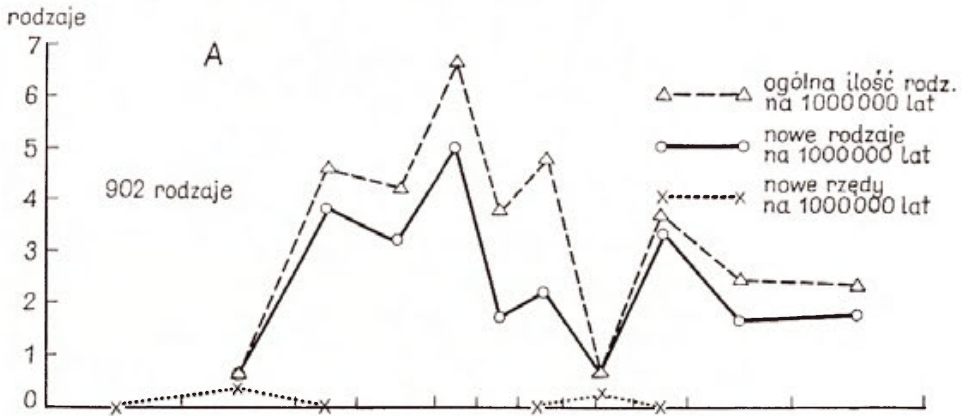
organizmów. Utrata szkieletu, zaznaczająca się u wielu grup w czasie ich dalszej ewolucji, jest zjawiskiem wtórnym, nie mającym charakteru ogólnego.

Wydaje się także, że powstanie szkieletu nie było związane bezpośrednio z chemicznymi właściwościami środowiska, w którym żyły pierwotne zwierzęta (np. chemizmem mórz), lecz wynikało raczej z pewnych prawidłowości ekologiczno-fizjologicznych. Należy przypuszczać, że pierwotne tkankowce były zwierzętami planktonicznymi, dla których szkielet jest w pewnym stopniu zbędny i niekorzystny. Argumentów przemawiających za takim przypuszczeniem dostarcza paleontologiczna historia jamochłonów, u których tylko polipy mają zdolność wytwarzania szkieletu. Jednakże najstarsze jamochłony (górnny prekambry — dolny kambry) reprezentowane były wyłącznie przez meduzy, które nie wytwarzały szkieletu i prowadziły planktoniczny lub zbliżony do niego tryb życia. Należy też przypuszczać, że stopień zasiedlenia poszczególnych nisz ekologicznych był początkowo słaby, a konkurencja, odpowiednio mało intensywna, nie pociągała konieczności wytwarzania ochronnych szkieletów. Fakty paleontologiczne można zatem najlepiej zrozumieć przyjmując, że pierwotne *Metazoa*, zarówno niższe tkankowce jak i *Bilateria* (por. str. 327) były organizmami planktonicznymi pozbawionymi szkieletu. Wraz z zasiedleniem litoralu i dna morskiego na przełomie kryptozoiku i fanerozoiku pojawiły się jednak formy bentoniczne wytwarzające szkielet. Były one w tych warunkach faworyzowane przez dobór naturalny. Nabycie tych zdolności wiąże się z określoną modyfikacją metabolizmu i funkcji wydalania, której pewną formą jest odkładanie się odpowiednich substancji organicznych lub mineralnych tworzących szkielet.

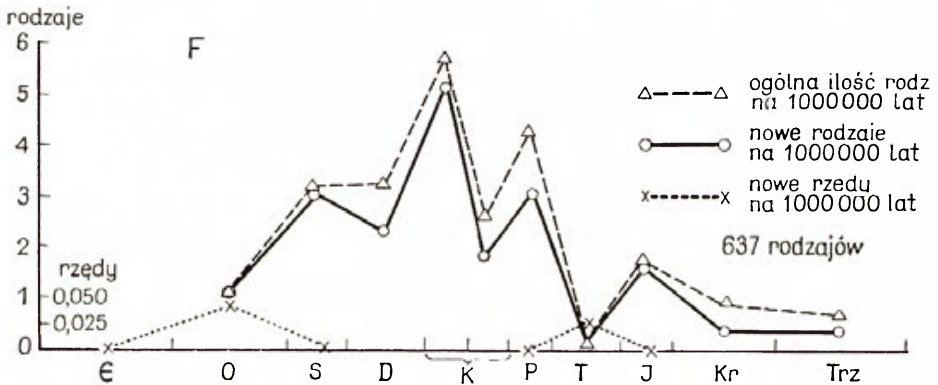
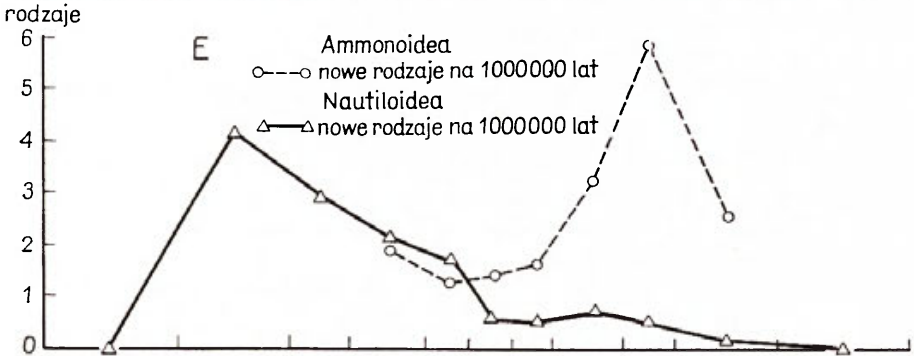
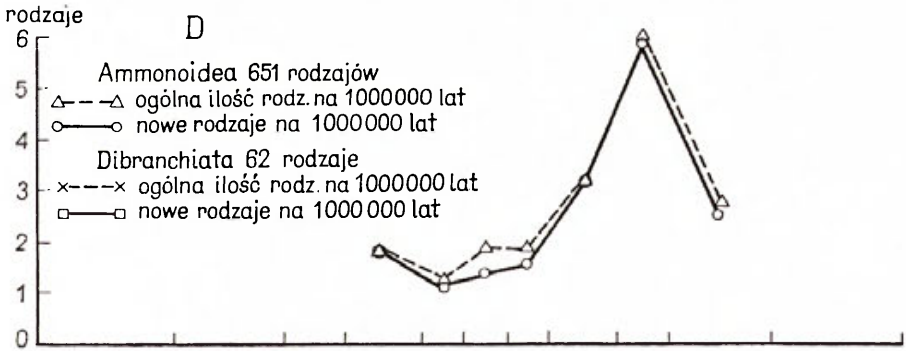
Choć istniejące dane paleontologiczne są bardzo niekompletne, dokładna ich analiza zdaje się wskazywać, że nabywanie zdolności wytwarzania szkieletu nie wystąpiło jednocześnie u różnych typów zwierząt, ani też nie przejawiało się gwałtownie jako bardzo szybka przemiana ewolucyjna. Były to procesy, które rozciągały się na miliony, a czasem setki milionów lat, i tylko badane z perspektywy czasu geologicznego wydają się pozornie szybkie i równoczesne.

**Początek fanerozoiku. Organizmy dolnokambryjskie.** W porównaniu z prekambrem, najstarsze znane fauny kambryjskie (dolny kambry) reprezentują od razu duży stopień zróżnicowania. Podczas gdy z prekambry znamy przedstawicieli jedynie 2 typów bezkręgowców i kilka form o problematycznym stanowisku systematycznym, to z dolnego kambry znamy już przedstawicieli 9 typów. Raymond (1947) wymienia 455 gatunków zwierząt kopalnych z dolnego kambry znanych na całym świecie. Nowe odkrycia dokonane w ciągu ostatnich kilkunastu lat na pewno wzbogaciły tę listę, lecz przypuszczalnie nie zmieniły proporcji ilościowych, w ja-

kich poszczególne grupy uczestniczą w składzie fauny. Otóż Raymond wymienia jako najbardziej liczne: 165 gatunków stawonogów (z tego 133 trylobitów), 125 gatunków ramienionogów, 84 archeocjátów i gąbek. Na szczególną uwagę zasługują archeocjátý — prymitywna grupa tkankowców przypominająca budow gbki, lecz stanowica niezaleny typ. Zdaniem wikszoci badaczy, archeocjátý ograniczone w swym wy-







Ryc. 58. Krzywe ilustrujące stopień zróżnicowania poszczególnych grup bezkręgowców na tle skali czasu geologicznego. (Według Newella).

A — koralowce; B — mszyciwoły; C — ramienionogi; D — głowonogi. *Ammonoidea* i *Dibranchiata*; E — głowonogi: *Ammonoidea* i *Nautiloidea*; F — liliowce. ε — kambr, O — ordowik, S — sylur, D — dewon, K — karbon, P — perm, T — trias, J — jura, Kr — kreda, Trz — trzeciorzęd.

stępowaniu stratygraficznym do kambru dolnego, ewentualnie także środkowego, są w ogóle najstarszymi ze zwierząt o dobrze rozwiniętym szkielecie mineralnym (wapiennym). Tworzyły one często nagromadzenie o charakterze ławic lub „raf”. Mimo dużego zróżnicowania fauna dolnokambryjska pozbawiona jest form o masywnym szkielecie — przeważają formy o cienkich skorupkach lub pancierzach. Niektóre szczepy, jak np.

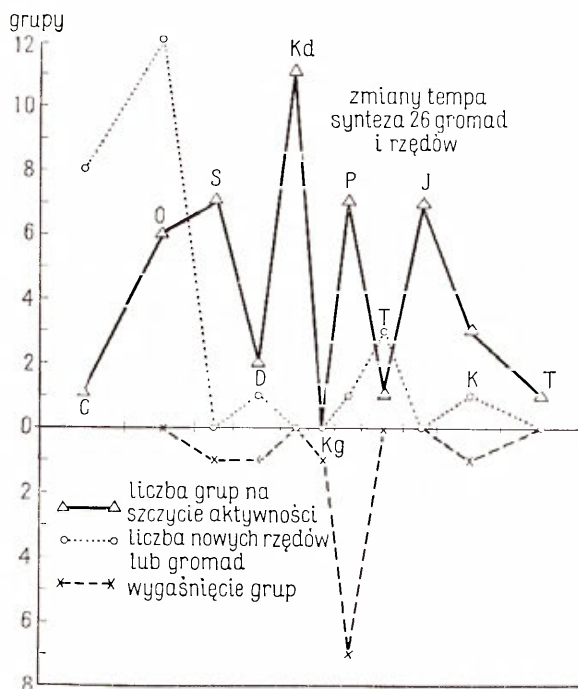
jamochłony, są w ogóle reprezentowane jedynie przez formy bezszkieletowe (meduzy).

Z wyższych pięter kambru znane są, praktycznie biorąc, wszystkie występujące w stanie kopalnym typy zwierząt bezkręgowych. Począwszy od kambru, luki występujące w dokumentacji kopalnej poszczególnych typów są „przypadkowe”, tj. wywołane głównie przez możliwości zachowania się ich szczątków, lecz nie świadczą o ich całkowitym braku. Bogactwo poznanych form kopalnych fanerozoiku pozwala często na dokładne poznanie historii pewnych szczepów w przeciągu ostatnich 600 mln lat, które uznać wypada za „okres historyczny” w dziejach Ziemi.

Z kambru znamy przedstawicieli pewnych grup nie przechodzących poza ten okres. Należą tu archeocyaty, jamochłony z grupy *Protomedusae*, swoista grupa szkarłupni tworzących odrębną gromadę — *Helicoplacoidea*. Są to niewątpliwie odpryski i ostatnie przeżytki tych grup, które musiały powstać w wyniku wielkiej radiacji prymitywnych *Metazoa*, jaka miała przypuszczalnie miejsce w proterozoiku, lecz rezultaty jej nie mogły być poznane ze względu na brak zachowanych szczątków organicznych.

**Oscylacje w stopniu zróżnicowania świata organicznego.** Zbadany materiał paleontologiczny pozwala obecnie na dokładniejszą ilościową analizę procesu ewolucyjnego zróżnicowania się świata organicznego na przestrzeni całego fanerozoiku. Rzucającym się w oczy, wyraźnie zaznaczonym w historii wielu grup świata organicznego zjawiskiem, jest wielka nierównomierność w stopniu ich różnicowania się. W pewnych okresach geologicznych określone grupy reprezentowane są przez bardzo liczne jednostki taksonomiczne (rzędy, rodziny, rodzaje czy gatunki), w innych liczba ich może wydatnie spadać, niekiedy nawet drastycznie się redukować. Również pod względem ilościowym w różnych okresach geologicznych poszczególne grupy są różnie reprezentowane, mogą być bardzo częste, nawet masowe, niekiedy zaś bardzo rzadkie. Diagramy (ryc. 58) przedstawiają krzywe, ilustrujące ogólną liczbę rodzajów lub wyższych jednostek systematycznych (p. objaśnienia) mszywiolów, koralowców, ramienionogów, liliowców i głowonogów. Niektóre z tych grup (np. łodzиковate i amonity z głowonogów) przeszły w swojej historii tylko jeden okres wzmoczonego różnicowania, przed którym i po którym, ilość należących do nich jednostek systematycznych była wyraźnie mniejsza. Historia innych grup może być pod tym względem bardziej złożona. Na przykład w historii liliowców zaznaczają się aż cztery okresy wzmoczonego różnicowania. W wielu grupach bezkręgowców zaznaczają się jednak tylko dwa lub trzy okresy wzmoczonego różnicowania, z których jeden przypada na erę paleozoiczną, drugi na mezozoiczną, rzadziej na trzeciorzęd.

Proces różnicowania się nie polega przeważnie na równomiernym różnicowaniu wszystkich grup systematycznych danego szczepu. Zazwyczaj ilościowy wzrost rodzajów wiąże się ze zróżnicowaniem w obrębie niektórych tylko rodzin lub rzędów. Na przykład zróżnicowanie



Ryc. 59. Zbieżność czasowa w okresach maksymalnego rozwoju i ubożenia różnych grup bezkręgowców kopalnych. (Według Newella).  
Kd, Kg — karbon dolny i górny.

liliowców w sylurze wywołane było głównie rozwojem rzędu *Camerata*, w jurze zaś — rzędu *Articulata*, podczas gdy inne rzędy uczestniczyły w tym w znacznie mniejszym stopniu.

Zestawienie okresów wzmózonego i zmniejszonego różnicowania dla większych grup bezkręgowców wskazuje na ich wzajemną zbieżność czasową (koincydencję). Przedstawia to ryc. 59. Większość typów bezkręgowców znanych w stanie kopalnym wykazuje duże zróżnicowanie w ordowiku, dolnym karbonie, jurze. Natomiast stopień zróżnicowania jest mniejszy dla większości grup w górnym karbonie, permie i dolnym triasie.

Najbardziej dramatycznym wydarzeniem w historii świata organicznego w czasach postkambryjskich jest właśnie wyraźnie zaznaczony w historii większości grup kryzys na przełomie ery paleozoicznej i mezozoicznej. Okres permski był dla większości grup świata zwierzęcego (nie dla wszystkich jednak) okresem ewolucyjnej stagnacji, pod koniec którego nastąpiło masowe wymieranie wielu szczepów, lub drastyczna

redukcja stopnia ich zróżnicowania. W wyniku tego procesu, który większość paleontologów uważa za zjawisko ogólne, fauna okresu triasowego, zwłaszcza triasu dolnego, wykazuje znaczne zubożenie. Mszywioly, koralowce, jeżowce, liliowce, małżoraczki i otwornice są w dolnym triasie nie znane lub bardzo nieliczne. Rozwija się natomiast fauna mięczaków (małże, ślimaki, głowonogi), lecz i ona jest stosunkowo słabo zróżnicowana. Utwory tego wieku są na tyle dobrze poznane w różnych regionach świata, że należy wykluczyć, aby chodziło tu o zjawisko lokalne lub ograniczone do jednego tylko typu utworów geologicznych (facji).

W ciągu triasu następuje powolne różnicowanie się szeregu grup, a w jurze dochodzi do wtórnego intensywnego różnicowania. Także następstwo wymierania (ubożenia) i rozwoju (różnicowania) wydaje się ściśle ze sobą związane. Grupy wymierające zwolniły szereg środowisk (nisz ekologicznych), które wtórnie zostają zasiedlone przez grupy różnicujące się na nowo. Sytuację ekologiczną, jaka powstała w dolnym triasie w wyniku masowego wymierania fauny paleozoicznej w górnym permie, można porównać do pewnego stopnia z sytuacją, jaka istnieć musiała w dolnym kambrze, kiedy również zachodziło na dużą skalę zasiedlanie i opanowywanie nowych niszy ekologicznych.

**Procesy geologiczne i ewolucja.** Zmiany w stopniu zróżnicowania faun poszczególnych okresów geologicznych stanowią przede wszystkim wynik procesów wymierania i powstawania nowych jednostek systematycznych. Wzajemna równowaga obu tych procesów warunkuje aktualny obraz zróżnicowania określonej grupy. Zarówno na wymieranie, jak i na tworzenie się nowych gatunków, duży wpływ wywierają warunki środowiska, a wśród nich środowiska abiotycznego.

Przyczyn masowego wymierania flor i faun w ubiegłych epokach geologicznych oraz zmniejszania się stopnia ich zróżnicowania możemy upatrywać pośrednio lub bezpośrednio w zmianach środowiska fizycznego<sup>1</sup>. Do nich należą zachodzące w niektórych okresach głębokie zmiany w ukształtowaniu linii brzegowej i zasięgu mórz, zaznaczające się powszechnie regresje i spływanie mórz (np. w dewonie), lub przeciwnie — wielkie ich transgresje (np. w kredzie). Te procesy geologiczne prowadziły często do ustalenia się w pewnym okresie przewagi mórz nad lądami lub odwrotnie. Równoczesne wynoszenie się pewnych obszarów lub tworzenie się gór oraz zmiany w położeniu geograficznych głównych masywów lądowych — mogą spowodować głębokie zmiany klimatu.

Wszystkie te procesy zmieniające budowę skorupy ziemskiej ujmuje

---

<sup>1</sup> Nie oznacza to oczywiście, aby zawsze i tylko zmianami czynników abiotycznych środowiska można było tłumaczyć zjawisko wymierania, poszczególnych szczepów. Składają się nań także czynniki biotyczne, których rola w procesie walki o byt i wymierania mogła być decydująca.

się w geologii pod nazwą diastrofizmu. Należy przypuszczać, że procesy diastroficzne powinny w zasadniczy sposób wpływać na przebieg ewolucji organicznej.

Procesy diastroficzne przejawiają się okresowo i, zdaniem wielu geologów, wykazują określony rytm. Niektórzy badacze uważają nawet, że w głębokich przeobrażeniach skorupy ziemskiej, zachodzących pod wpływem czynników wewnętrznych (procesy endogeniczne), można stwierdzić określoną regularność („puls Ziemi”, Umbgrove, 1947). Wyrażały się one m. in. regularnością w przejawianiu się orogenez (ruchów górotwórczych). Zdaniem niektórych geologów i paleontologów, okresy wzmożonego rozwoju ewolucyjnego lub masowego wymierania powinny wiązać się z okresami wzmożonego diastrofizmu, który byłby akceleratorem odpowiednich procesów biologicznych.

Dokładniejsza analiza zachodzących tu stosunków nie pozwala stwierdzić, aby dla większości szczepów, zarówno bezkręgowców jak i kręgowców, istniała prosta zależność między diastrofizmem i ewolucją, chociaż zależność ewolucji zwierząt od zmian geologicznych, powodujących nawet niewielkie zmiany klimatu, połączeń lądowych i morskich oraz zmiany szaty roślinnej — jest oczywista.

W szczególności nie stwierdzono wyraźnej zbieżności czasowej między wzmożoną aktywnością ewolucyjną zwierząt i okresami nasilenia przejawów diastrofizmu (Schindewolf, 1950; Simpson, 1952; Newell, 1952). Procesy te jak się wydaje, mogły mieć natomiast pewien związek ze zjawiskami masowego wymierania bezkręgowców morskich. Bardziej prawdopodobny jest bezpośredni wpływ procesów diastroficznych na świat roślinny. Bliższa zależność roślin od klimatu i stosunków glebowych powinna warunkować szybsze i głębsze zmiany ewolucyjne, zależne od procesów geologicznych.

Geobotanik radziecki Titow (1952) uważa, że w historii rozwoju roślinności na Ziemi zaznacza się wyraźna cykliczność: w okresie intensywnych ruchów górotwórczych mamy do czynienia z bujnym, masowym rozwojem roślinności. Przyczyny tego stanu rzeczy upatruje on w tym, że w wyniku ruchów górotwórczych masy osadów, uwięzione poprzednio we wnętrzu skorupy ziemskiej, zostały wydźwignięte i poddane działaniu procesów denudacji i erozji. Tym samym duże ilości poprzednio nieczynnych substancji mineralnych i organicznych zostają włączone do procesu krążenia pierwiastków<sup>1</sup>. Powstająca w wyniku ruchów wnoszących i erozji złożona rzeźba sprzyjała rozwojowi zbiorników wodnych, wokół których tworzyły się potężne zbiorowiska roślinne. W wyniku orogenezy hercyńskiej, w czasie permo-karbonu, powstało 38,1% świa-

<sup>1</sup> Inny wpływ procesów diastroficznych i związanego z nimi wulkanizmu mógł polegać na wprowadzaniu do atmosfery i hydrosfery dużych ilości pierwiastków promieniotwórczych, które ze względu na swe działanie genetyczne mogły stanowić poważny czynnik mutacyjny i selekcyjny.



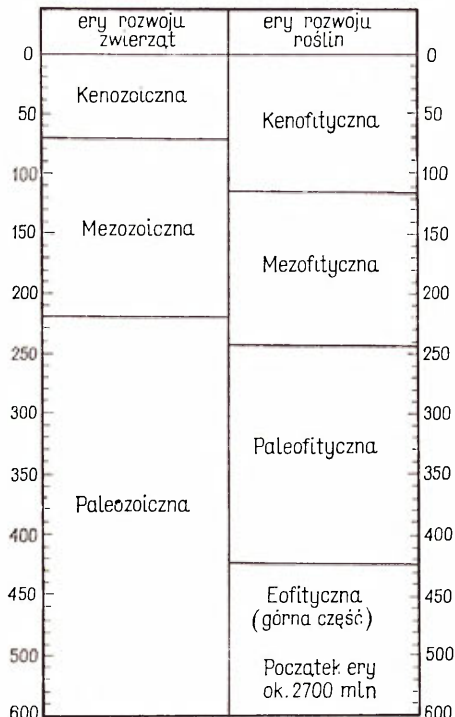
towych zapasów węgla. W wyniku orogenezy alpejskiej powstało 54,4% światowego zapasu węgla. W epokach względnego zastoju górotwórczego produkcja materii roślinnej była więc znacznie słabsza.

Po pewnym czasie siła erozji malała, masywy górskie podlegały daleko posuniętemu zniszczeniu. Rzeźba terenów podlegała involucji, zaś głęboko rozcięte masywy odsłaniały krystaliczne jądra, dające w wyniku produkty wietrzenia, w postaci ogromnych mas piasków kwarcowych. W tych warunkach produktywność zespołów roślinnych stopniowo malała. Ubywanie zielonej masy roślinnej powodowało zmiany klimatu w kierunku jego osuszenia. Surowe warunki powodowały intensywną ewolucję adaptatywną przy spadku biomasy roślinnej. Nie należy przyjmować, że te cykliczne przemiany w równym stopniu przejawiały się na całej powierzchni Ziemi. Miały one charakter regionalny (tak np. w karbonie i permie obok puszczy istniały także pustynie), ale zachodziły na taką skalę, że nadają własne piętro poszczególnym epokom geologicznym. Rośliny byłyby przypuszczalnie transformatorem zmian geologicznych i geograficznych, za pośrednictwem których zmiany te odbijają się następnie na procesach ewolucyjnych świata zwierzęcego. Ich rola nie była jednak bierna, gdyż stanowiąc pierwsze ogniwo świata organicznego, reagującego na zmiany warunków abiotycznych — rośliny są równocześnie generatorem zmian w długim łańcuchu biotycznych czynników środowiska.

**Periodyzacja w historii roślin i zwierząt.** Tą właściwością świata roślinnego należy przypuszczalnie tłumaczyć także interesującą prawidłowość, jaka zaznacza się w stosunku rozwoju świata roślinnego do zwierzęcego na przestrzeni historii geologicznej fanerozoiku. Głębokie zmiany ewolucyjne w świecie roślinnym wydają się wyprzedzać niejako procesy podobnych ewolucyjnych przeobrażeń u zwierząt. Tak więc pojawienie się pierwszych roślin lądowych (sylur, a zapewne jeszcze wcześniej, por. str. 246) poprzedziło pojawienie się jakiegokolwiek grupy zwierząt lądowych (dewon). Pojawienie się i szybki rozwój okrytonasiennych, w szczególności roślin trawiastych, poprzedziły proces szybkiego różnicowania się ssaków, które przedtem były grupą słabo zróżnicowaną. W podobny sposób ewolucja roślin okrytonasiennych odbiła się na ewolucji owadów, zwłaszcza pewnych ich grup (błonkówki, motyle).

Ze zjawiska tego wynika też ogólna niezgodność periodyzacji geologicznej rozwoju roślin w porównaniu z rozwojem zwierząt, przy czym odpowiednie „ery roślinne” rozpoczynające się wcześniej niż „ery zwierzęce”. Tak więc era eofityczna obejmowałaby kryptozoik i dolny paleozoik (bez górnego syluru); era paleofityczna — młodszy paleozoik (od górnego syluru do dolnego permu); mezofityczna (górnym perm — dolną kreda), zaś kenozoiczna — pozostałą część dziejów Ziemi (ryc. 60).

Początek ery mezofitycznej i kenofitycznej poprzedza odpowiednie ery geologiczne, oparte o rozwój świata organicznego, na co najmniej pół okresu (ok. 25—30 mln lat). Jest to przypuszczalnie zarazem okres czasu niezbędny do tego, aby zmiany geologiczne poprzez przemiany ewolucyjne odbiły się na rozwoju zwierząt.



Ryc. 60. Periodyzacja rozwoju świata zwierzęcego i roślinnego na tle skali czasu bezwzględnego. (Oryg.).  
 Długość trwania er w historii zwierząt według Holmesa 1960, długość trwania er w historii roślin ustalona w przybliżeniu.

**Wpływy kosmiczne i życie.** Życie wydaje się nam zjawiskiem na wskroś ziemskim, tj. zależnym od zachodzących na naszej planecie procesów fizycznych, chemicznych i geologicznych. Nie oznacza to jednak, aby Ziemia stanowiła układ zamknięty i odizolowany od wpływów natury kosmicznej. Przeciwnie, od dawna wiadomo, że życie jest w pewnym sensie jedynie transformacją energii promienistej Słońca, której udział w procesach fotosyntezy stanowi niezbędny czynnik powstania i istnienia materii żywej. Biorąc w szczególności pod uwagę przypuszczalny udział tego czynnika w procesie samej biogenezy, możemy rzeczywiście powiedzieć, że życie jest darem Słońca. Pod względem energetycznym życie na Ziemi, podobnie jak większość zachodzących na jej powierzchni zjawisk fizycznych i chemicznych, możliwe jest dzięki tej około jednej dwumiliardowej części energii promienistej Słońca, jaką otrzymuje nasza planeta. Jednakże „pozaziemskie” czynniki warunkujące rozwój życia na ziemi bynajmniej nie ograniczają się tylko do wpływu Słońca, lecz prócz czynników solarnych zdają się obejmować także wpływy kosmiczne w szerszym tego słowa znaczeniu. Wśród nich najczęściej wymienia się wpływ promieniowania kosmicznego, jako czynnik mogący określać rozwój życia organicznego. Źródłem znacznej części tego promieniowania jest Słońce, jednak część jego może pochodzić od innych gwiazd, a nawet być może dociera do nas z innych systemów galaktycznych (najbardziej przenikliwa część promieniowania kosmicznego).

Tak na przykład Schindewolf (1950) uważa, że źródłem szczególnie silnego promieniowania kosmicznego, mogącego mieć decydujące znaczenie dla rozwoju świata żywego na Ziemi, są gwiazdy typu „nowych” i „supernowych”. Jak wiadomo, tak nazywamy przeważnie bardzo odległe i słabo świecące ciała niebieskie, zwiększające raptownie i przeważnie krótkotrwale siłę swego blasku w dziesiątki tysięcy razy. Oczywiście, zachodzące na takich gwiazdach procesy noszą cechy katastrofalnych eksplozji materii, które mogą być źródłem silnych potoków promieniowania bombardującego powierzchnię Ziemi.

Inni badacze skłonni są widzieć źródło podobnych wpływów przede wszystkim w zmiennej aktywności samego Słońca (G. G. Simpson, 1944). Hipotezy takie mogą być w znacznie większym stopniu zweryfikowane, niż wspomniane poprzednio poglądy Schindewolfa. Zależność wielu procesów biologicznych i fizycznych, zachodzących na powierzchni naszej planety, od zmiennej aktywności Słońca jest tak oczywista, że pogląd Simpsona nie może być w zasadzie podawany w wątpliwość, podczas gdy hipoteza Schindewolfa nie znajduje obecnie poparcia w bezpośredniej obserwacji.

W świetle danych geofizyki możliwość oddziaływania czynników kosmicznych na ewolucję organizmów wydaje się nie ulegać wątpliwości. Spornym problemem pozostaje jedynie ocena skali i charakteru tych wpływów oraz mechanizmu ich oddziaływania na organizmy żywe. Przyjęcie genetycznego oddziaływania jonizującego promieniowania pochodzenia kosmicznego za decydujący i uniwersalny czynnik, określający ewolucję organizmów, wydaje się jednak przedwczesne i uzasadnione stale jeszcze zbyt małą liczbą faktów bezpośrednio stwierdzonych. Większość wypowiedzianych tu poglądów robi wrażenie „wszechogarniających” hipotez, którymi można wszystko i zawsze wyjaśnić, lecz których nie można wystarczająco udowodnić.

**Organizmy jako system planetarny.** Ogólna masa (biomasa) organizmów żyjących obecnie na powierzchni Ziemi jest oceniana na  $10^{14}$  ton. Olbrzymia ta liczba stanowi wprawdzie znikomą część masy samej planety (ok. 0,001%), lecz znaczenie geologiczne świata organicznego nie polega bynajmniej na masie organizmów, lecz na niezwyklej intensywności zachodzących w biosferze procesów chemicznych. Dzięki temu organizmy wywierają zasadniczy wpływ na przebieg krążenia pierwiastków na Ziemi (migracja i koncentracja pierwiastków).

Istoty żywe, choć rozmieszczone są nierównomiernie na podwierzchni Ziemi, pozwalają jednak uznać część planety, zamieszkałej przez nie, za jedną z geosfer, tj. ciągłych lub prawie ciągłych warstw składających się na Ziemię. Stanowią one tzw. biosferę, która przenika całą hydrosferę (do ponad 10 km głębokości), troposferę (dolna część atmosfery) oraz powierzchnię i górną część litosfery (do ok. 2—3 km głą-

bokości). Jedną z głównych ról geochemicznych biosfery polega na transformacji energii promienistej Słońca w procesie biologicznej fotosyntezy (asymilacja węglowodanów z  $\text{CO}_2$  i wody). Ponadto energia procesów biologicznych pozwala na koncentrację substancji, które tworzą następnie skały osadowe organogeniczne (biolity). Równocześnie asymilując rośliny wytwarzają olbrzymie ilości tlenu. W takich procesach przejawia się znaczenie geologiczne biosfery. Przebieg niemal każdego procesu zachodzącego na powierzchni Ziemi nosi wyraźne piętno oddziaływania nań organizmów żywych. Nietrudno wykazać, że procesy te musiały przebiegać inaczej w tych okresach historii Ziemi, kiedy nie istniały jeszcze organizmy żywe lub stanowiły one w porównaniu z obecną biosferą jeszcze system słabo rozwinięty. Nie ulega też wątpliwości, że biosfera stanowi wynik rozwoju ewolucyjnego organizmów i jest systemem biologicznym, który rozwinął się stopniowo w wyniku zasiedlania przez organizmy coraz to nowych środowisk i stopniowego zwiększania się masy biosfery.

**Historyczny rozwój biosfery i kolonizacja środowisk.** Biosfera stanowi obecnie zwarty system ekologiczny, który można rozważać w skali ogólnoplanetarnej. W obrębie tej biocenozy można by wyróżnić cały szereg biotopów i nisz ekologicznych, zasiedlonych przez populacje organizmów pozostających z sobą w określonych związkach ekologicznych, pozwalających na ciągłe krążenie substancji w obrębie biosfery.

Nie ulega też najmniejszej wątpliwości, że system ten rozwijał się stopniowo. Pierwotna biosfera była przypuszczalnie systemem znacznie prostszym, a dopiero następnie rozwinęły się jego dalsze człony. Paleontolog radziecki L. Sz. Dawitaszwili zaproponował nazwę „ekogeneza” — na określenie ewolucyjnego procesu rozwoju stosunków ekologicznych między organizmami a środowiskiem. Tworzenie się w wyniku ewolucji nowych grup systematycznych jest nierozzerwalnie związane z powstawaniem nowych typów przystosowawczych i zasiedlaniem nowych nisz ekologicznych.

Prócz problemów szczegółowej ekogenezy poszczególnych szczepów świata organicznego, istnieje bardzo ważny problem rozwoju i rozszerzania się biosfery jako całości. „Arena życia” pierwotnych praorganizmów (protobiontów) musiała być bardzo wąska — przypuszczalnie pierwotne organizmy żyły w środowisku morskim, w warstwach dostatecznie osłoniętych od działania promieniowania krótkofalowego (strefa dysfotyczna), lub w szczelinach dna i gleby. W miarę dalszej ewolucji organizmów i przemian środowiska geochemicznego, zachodziło stopniowe rozszerzanie się „areny życia” poprzez ekspansję organizmów i okupowanie nowych biotopów (kolonizacja środowisk).

Należy przypuścić, że powstanie organizmów autotroficznych, mających zdolność biologicznej fotosyntezy, pozwoliło przede wszystkim

zasiedlić powierzchniowe strefy morza (strefa eufotyczna). Obecnie wielu uczonych uważa, że prekambryjskie rośliny i zwierzęta były organizmami planktonicznymi. Odnosiłoby się to w szczególności do prymitywnych zwierząt i roślin tkankowych, których pierwotny typ przystosowawczy reprezentowany był przypuszczalnie przez małe i pozbawione szkieletu organizmy, unoszące się w wodzie przy pomocy aparatu hydrostatycznego lub za pomocą wici. Pogląd ten, który uważa zarazem, że typ ekologiczny organizmów bentonicznych jest wtórny w stosunku do planktonicznego, najlepiej odpowiada danym paleontologii (por. str. 185) i pozostaje w zgodzie z ogółem danych biologii.

Dopiero w młodszym proterozoiku pojawiły się przypuszczalnie pierwsze organizmy reprezentujące bentos osiadły, a prawdopodobnie także ruchliwy (gąbki, archeocyty, pierścienice). Organizmy te były przypuszczalnie początkowo mikrofagami, następnie dopiero pojawiły się formy makrofagiczne, z aktywnym sposobem zdobywania pokarmu. Pojawienie się pierwszych drapieżników miało ogromne znaczenie ewolucyjne, stanowiło bowiem czynnik powodujący powstanie nowych typów przystosowawczych, posiadających odpowiednie urządzenia ochronne (skorupki, muszle, szkielet).

Ostatnio Harland i Rudwick (1964) wystąpili z ciekawym poglądem, że zaznaczająca się na przełomie kryptozoiku i fanerozoiku radykalna i stosunkowo szybka zmiana ewolucyjna świata zwierzęcego, pozostaje w ścisłym związku z ustąpieniem górno-proterozoicznego zlodowacenia. Pewne fakty zdają się wskazywać, że było to w ogóle największe i najbardziej rozległe zlodowacenie w historii Ziemi, którego okres trwania ocenia się na kilkadziesiąt mln lat. Bezpośrednią konsekwencją tego zlodowacenia musiało być uwięzienie ogromnych ilości wody w potężnych masach lądolodów i lodowców, a zarazem obniżenie się poziomu oceanów. Obszary szelfów zostałyby w ten sposób wynurzone, a morza ograniczone do strefy pelagialu. Pośrednio rozumowanie Harlanda i Rudwicka dostarcza więc poparcia dla naszej tezy o pelagicznym i planktonicznym trybie życia organizmów proterozoicznych. Ustąpienie tego wielkiego zlodowacenia, które napewno w poważnym stopniu hamowało rozwój świata organicznego, dostarczyło zarazem bodźca do ich dalszej i szybkiej ewolucji. Oznaczało ono także przywrócenie korzystnych warunków życia, przez otworzenie szeregu nowych i pustych środowisk w obrębie szelfów kontynentalnych.

Na początku fanerozoiku strefa litoralna, zarówno dno jak i wody powierzchniowe, stała się przypuszczalnie głównym (choć historycznie wtórnym) ogniskiem, w którym zachodził proces wyodrębnienia się nowych typów przystosowawczych, zasiedlających następnie znowu wody pelagiczne, a także głębiny (abysal). W szczególności głębokie wody i dna mórz i oceanów pozostawały długo nie zasiedlone. Istnieje przypuszczenie, że właściwa fauna abysalna zaczęła tworzyć się sto-



sunkowo późno, nie wcześniej jak pod koniec mezozoiku, a być może dopiero w trzeciorzędzie. Wydaje się bowiem możliwe, że głębie oceaniczne, powstały w historii geologicznej Ziemi stosunkowo niedawno.

Obecnie większość badaczy uważa, że pierwotnym środowiskiem roślin i zwierząt były właśnie oceany i morza. Zarówno słodkowodne rośliny, jak i zwierzęta pochodzą od pierwotnych form morskich. W historii większości szczepów zwierzęcych, z których niektóre są obecnie wyłącznie słodkowodne, występuje wyraźnie pierwotny etap morski (pewne grupy skorupiaków, małży, ślimaków). To samo odnosi się do faun i flor lądowych. Nie ulega wątpliwości, że rośliny lądowe pochodzą od form wodnych, prawdopodobnie morskich.

Pierwotne łądy prekambryjskie musiały stanowić początkowo olbrzymią „wszechpustynię” (paneremia). Najpierwotniejsze organizmy zasiedlające łądy musiały należeć do prymitywnych jednokomórkowych roślin i zwierząt, które kolonizowały jednak tylko drobne biotopy wodne (sezonowe zbiorniki wodne, woda kapilarna). Właściwa kolonizacja łądów dokonała się dopiero za pośrednictwem wyższych roślin i zwierząt. Przypuszczalnie również wszystkie formy zwierzęce powstały w pierwotnych morzach i oceanach. Jednakże jest możliwe, że wody słodkie były w pewnych przypadkach ogniwem pośrednim w ekogenezie flor i faun lądowych.

W historii wielu szczepów występowały oczywiście wtórne nawroty do środowiska wodnego. Były to jednak procesy o niewielkim znaczeniu w porównaniu z pierwotną inwazją organizmów na łądy.

Powstanie w starszej części ery paleozoicznej flory lądowej złożonej z pierwotnych psylofitów i widłaków, było jednym z największych wydarzeń w historii świata organicznego, za którym podąża powstanie pierwszej fauny lądowej, pionierami której są stawonogi (wije, owady). Częściowe opanowanie środowiska atmosferycznego przez owady (dewon-karbon) i kręgowce (jura) zakończyło zasadniczy etap kolonizacji nowych środowisk. Etap ten trwał co najmniej od kambru i polegał m. in. na zasiedlaniu biotopów wolnych, które dotychczas były całkowicie nie zamieszkane. G. G. Simpson twierdzi, że jednak od końca ery mezozoicznej „beczka życia” była już szczerlnie wypełniona, tj. w zasadzie wszystkie możliwe do skolonizowania strefy życia zostały już rozsiedlone. Opanowywanie nisz ekologicznych przez nowe grupy było odtąd możliwe jedynie przez wymarcie grup zajmujących je poprzednio lub wyparcie ich w procesie biologicznej konkurencji. System ekologiczny biosfery został w tym czasie ostatecznie ukształtowany, zachodzące procesy mają charakter „ekologicznej substytucji”, tj. zastępowania ekologicznej roli pewnych grup przez inne. Nie należy jednak sądzić, że wszystkie potencjalne możliwości ewolucji zostały już całkowicie wyczerpane. Na przykład G. G. Simpson wysunął ciekawą sugestię, że możliwe byłoby jeszcze powstanie całkowicie powietrznej flory i fauny,

tj. organizmów żyjących i rozmnażających się w powietrzu, analogicznie jak to ma miejsce u organizmów wodnych rozmnażających się w wodzie.

Wydaje się, że także w przyszłości procesy geologiczne i działalność człowieka będą stwarzać całkiem nowe siedliska dla pewnych organizmów, które podlegać będą wtedy odpowiedniej radiacji adaptatywnej, stanowiącej dalszy ciąg historycznego rozwoju świata żywego.

#### LITERATURA UZUPEŁNIAJĄCA

- Calvin M., Round trip from space. *Evolution*, 13, 1959.
- Cloud P., Some problems and patterns of evolution exemplified by fossil invertebrates. *Evolution*, 2, 1948.
- Dawitaszwili L. Sz., Ekogenija żizniennych obłastiej i tipow miestoobitanija. *Soobszcz. A. N. Gruz. SSR*, 8, 6, 1947.
- Glaessner M., The oldest fossil faunas of South Australia. *Geol. Rundschau*, 57, 1959.
- Glaessner M., Pre-Cambrian animals. *Sci. American*, 204, 1961.
- Kielan-Jaworowska Z. i Urbanek A., Co nowego w paleontologii, *Kosmos*, ser. A, 11, 1, 1962.
- Mac Gregor A. M., A Pre-Cambrian algal limestone in Southern Rhodesia. *Trans. Geol. Soc. S. Africa*, 43, 1940.
- Moore R. C., *Introduction to Historical Geology*. Wyd. 2. New York 1958.
- Newell N. D., Periodicity in Invertebrate Evolution. *Journ. Paleontology*, 26, 3, 1952.
- Polanski A., *Geochemia izotopów*. Warszawa 1961.
- Ramdohr P., Die Uran- und Goldlagerstätten Witwatersrand, Blind River District, Dominion Reef, Serra de Jacobina: Erzmikroskopische Untersuchungen und ein geologischer Vergleich. *Abh. deutsch. Akad. Wiss. Berlin* 1958.
- Rankama K., Early pre-Cambrian carbon of biogenic origin from Canadian shields. *Science*, 119, 1954.
- Rankama K., Geologic evidence of chemical composition of the Precambrian atmosphere. *Geol. Soc. Am., Spec. Pap.*, 62, 1955.
- Ross H. H., *A synthesis of evolutionary theory*. Englewood 1962.
- Rutten M. G., *The geological aspects of the origin of life on Earth*. Amsterdam—New York, 1962.
- Schindewolf O. H., Über präkambrische Fossilien. *Geotekt. Symp. Festschr. Stuttgart* 1956.
- Tyler S. A., Barghoorn E. S., Occurrence of structurally preserved plants in the pre-Cambrian rocks on the Canadian shield. *Science*, 119, 1954.
- Young R. B., Further notes on algal structures in the Dolomite Series. *Trans. Geol. Soc. S. Africa*, 43, 1940.
- Whittard W. F., The enigma of the earliest fossils. *Proc. Bristol. Nat. Soc.*, 28, 4, 1953.
- Zeuner F. E., *Dating the Past.-An introduction to Geochronology*. Londyn 1951.

**POWSTANIE I EWOLUCJA STOPNI ORGANIZACYJNYCH  
ŻYWEJ MATERII<sup>1</sup>**

**1. Powstawanie materii żywej**

**Ogólna koncepcja biogenezy.** Zwycięstwo teorii naturalnego ewolucyjnego rozwoju świata żywego przyniosło zasadniczy zwrot w poglądach na samo pochodzenie życia na Ziemi. Racjonalne wytłumaczenie historycznych przemian świata żywego w oczywisty sposób skłania do odrzucenia irracjonalnego objaśnienia samych początków życia. Istniały co prawda spekulatywne próby oddzielania obu problemów, albo w drodze uznawania cudownego pochodzenia pierwszych żywych istot, albo w drodze uznania kwestii pochodzenia życia za dylemat nierozwiązalny (poglądy T. Huxley'a). O wiele bardziej logiczne jest jednak uznanie naturalnego pochodzenia żywej materii drogą jej powstawania z materii nieożywionej.

W czasach Darwina powstała jednak swoista sprzeczność, pozorna i przejściowa, pomiędzy tymi założeniami teoretycznymi a aktualnymi osiągnięciami nauki. Wydawało się, że powinnyby zachować się jakieś ślady ewolucyjnej przeszłości samej materii żywej, a to w postaci możliwości jej samorodnego powstawania także w świecie dzisiejszym. W związku z tym w ostatnim etapie sporu o samorództwo, w okresie rozważania możliwości samorodnego powstawania dzisiejszych mikroorganizmów, sympatie samego Darwina były po stronie rzeczników ograniczonej idei samorództwa. Jednak i Darwin musiał uznać argumentację zawartą w pracach Pasteura, które kazały odrzucić ewentualność samorodnego powstawania nawet najprostszych znanych organizmów.

W tej sytuacji powodzenie zdobyły trzy różne kierunki interpretacji kwestii pochodzenia życia. Po pierwsze wielu zwolenników zachowała przez długi czas teza o nierozwiązalności problemu. Nie będziemy rozważali tego poglądu, bo po pierwsze nie mógł on z natury rzeczy wniesić żadnych osiągnięć do rozstrzygnięcia sprawy pochodzenia życia, a po drugie — dyskusja z nim musiałaby być przeprowadzona na gruncie filozoficznym, a nie biologicznym. Z drugiej strony pojawiły się kon-

---

<sup>1</sup> Rozdział napisany przez Andrzeja Grębeckiego.

cepcje szukające kosmicznego pochodzenia życia na Ziemi. Zarodniki jakichś prymitywnych organizmów miałyby przedostać się na Ziemię z innych zamieszkałych planet poza układem słonecznym, bądź w meteorytach, bądź swobodnie zawieszone w przestrzeni i napędzane ciśnieniem promieniowania ciał niebieskich (hipoteza panspermii Arrheniusa). Ten drugi pogląd też nie proponuje rozwiązania kwestii pochodzenia życia, lecz tylko odsuwa ją zarówno w czasie, jak i w przestrzeni; ponadto wiele jest argumentów przemawiających przeciwko możliwości przenoszenia żywych struktur na olbrzymie odległości we Wszechświecie, choć — teoretycznie rzecz biorąc — trudno całkowicie wykluczyć taką możliwość w postaci ograniczonej do przenoszenia zarodników w obrębie jakichś poszczególnych układów planetarnych. W każdym razie i ten pogląd w zastosowaniu do kwestii pochodzenia życia na Ziemi, prawie zupełnie już nie ma dziś zwolenników.

Trzecią możliwością rozwiązania pozornej sprzeczności pomiędzy ewolucyjnym poglądem na świat a niemożliwością samoródtwa jest przyjęcie tezy, że samoródtwo w świecie dzisiejszym nie jest możliwe, ale w pewnym określonym etapie dziejów Ziemi żywa materia powstała tą drogą, tzn. rozwinęła się z materii nieożywionej. Proces powstawania materii żywej z martwej nazywamy biogenezą (czasami — biopoezą). Biogeneza była możliwa, choć nie jest możliwe aktualne samoródtwo — z dwóch względów. Po pierwsze, fizyczne i chemiczne warunki w przeszłości Ziemi sprzyjały ewolucji materii martwej w żywą, a obecne warunki uniemożliwiają tego rodzaju przemiany. Po drugie, aktualne samoródtwo wymagałoby dokonywania się tego procesu w znikomym krótkim czasie, biogeneza zaś mogła mieścić się w czasie co najmniej setek milionów lat.

Uznanie zasady naturalnego rozwoju materii martwej w materię żywą stawia przed nami konieczność odróżnienia zasadniczych etapów ewolucyjnego rozwoju życia na Ziemi. Należy przyjąć, że pierwsze stadium polegało wyłącznie na ewolucji chemicznej. W trakcie ewolucji chemicznej stopniowo powstawały te wszystkie związki organiczne, które później weszły w skład żywej materii. Musiały one tworzyć się bezpośrednio w fizycznym środowisku, w stanie względnego rozproszenia, a więc w tym początkowym okresie ewolucja chemiczna była jedyną formą rozwoju materii, bo nie towarzyszyła jej jeszcze ewolucja strukturalna. Z pewnością powstawały wówczas bardzo różne rodzaje związków organicznych, nie tylko te, które dziś wchodzą w skład organizmów. Z biegiem czasu pewne kombinacje i układy chemiczne oraz określone drogi ich rozwoju okazywały się trwalsze i podatniejsze do dalszych przemian, niż inne. Wobec tego w toku ewolucji chemicznej następowało stopniowe i bardzo wydatne ograniczanie różnorodności materii organicznej, aż wreszcie pozostała i utrzymała się tylko ta, wbrew pozorom bardzo jednorodna w całym świecie żywym kompozycja che-

miczna, która stanowi dzisiejszą materię organiczną. Stopniowe ograniczanie chemicznej różnorodności w toku ewolucji chemicznej spowodowało zdumiewającą wprost jednorodność wszelkiego życia z molekularnego punktu widzenia.

W drugim stadium wczesnych dziejów życia ewolucja chemiczna przestała grać rolę wyłączną, została zaś ujęta w ramy ewolucji strukturalnej. Oznacza to, że powstające układy organiczne poza właściwym składem chemicznym zaczęły zyskiwać właściwą strukturę, czyli przestrzenną organizację zachodzących w nich procesów. Być może, również i początki ewolucji strukturalnej szły różnymi drogami, z których większość okazała się ślepa; w każdym razie ewolucyjnie udanym tworem wczesnej ewolucji strukturalnej okazał się i w tym przypadku tylko jeden jej produkt, względnie jednorodny w całym późniejszym świecie żywym — komórka. Oczywiście, mówiąc o dziejach powstania komórki jako o etapie wczesnej ewolucji strukturalnej, trzeba zdawać sobie sprawę, że w ten sposób tylko podkreślamy, że rozwój przestrzennej organizacji był w tym stadium procesem dominującym. Bynajmniej jednak nie ustała ewolucja chemiczna. W ramach kształtującej się struktury nadal ewoluował też i sam skład chemiczny, lecz prawdopodobnie już tylko w kierunku szczegółowych modyfikacji.

Trzecie wielkie stadium dziejów życia, trwające do tej pory, to ewolucja organizmalna, czyli kształtowanie się i doskonalenie tworów ponadkomórkowych. W stadium tym już nie tylko elementarna ewolucja chemiczna, lecz i strukturalna ewolucja komórki, aczkolwiek nie wygasają, sprowadzają się tylko do konkretnych zastosowań i przystosowań wcześniejszych wielkich osiągnięć rozwojowych. W stadium ewolucji organizmalnej dominują procesy wykraczające poza ramy rozwoju samej komórki: dochodzi albo do nadania komórce rangi i atrybutów kompletnego organizmu (pierwotniaki), albo do rozwoju bezosobniczych tworów ponadkomórkowych (grzyby), albo do najbardziej ewolucyjnie płodnego rezultatu — do rozwoju osobników wielokomórkowych (rośliny zielone i zwierzęta tkankowe).

Wracając do pierwszego stadium dziejów życia, do okresu wyłącznej ewolucji chemicznej, trzeba zwrócić uwagę na niektóre trudności, które niekiedy bywają wysuwane przeciwko zasadzie naturalnego rozwoju materii martwej w żywą materię organiczną. Zdarza się np. pogląd, że ilość możliwych kombinacji związków chemicznych, zwłaszcza związków węgla, jest tak niezmiernie duża, że nie jest możliwe, aby przypadkowo powstały układy właściwe materii żywej. W odpowiedzi trzeba wskazać na trzy różne czynniki. Po pierwsze, nie wszystkie teoretycznie wyobrażalne kombinacje atomów i grup czynnych są jednakowo prawdopodobne, lecz przeciwnie — z samych zasad chemii wynika różne prawdopodobieństwo powstawania różnych układów, co samo już wytycza najprawdopodobniejsze drogi ewolucji chemicznej. Po drugie, jeżeli biogeneza



zachodziła w ciągu długiego czasu, a przede wszystkim ogarniała swym zasięgiem astronomiczne wprost liczby poszczególnych cząsteczek, z pewnością dość było materiału, aby decydowała nie przypadkowość jednostkowych zdarzeń, lecz prawidłowość natury statystycznej. Po trzecie, biogeneza dokonywała się w ciągu długiego czasu jako ciągły proces złożony z wielu etapów. Zarzut przypadkowości może być słuszny najwyżej w stosunku do takich koncepcji, które uznawałyby jednorazowe, skokowe powstanie od razu gotowej i dość wysoko zorganizowanej żywej materii. Z tego względu istotnie trzeba odrzucić jako niezbyt prawdopodobne poglądy niektórych teoretyków (np. H. J. Muller) dopatrujących się początków życia w przypadkowym powstaniu od razu struktury o zachowaniu się i właściwościach genu, tzn. cząsteczki DNA. Znakomita większość badaczy uważa biogenezę za proces długotrwały, złożony z wielu etapów i kontrolowany przez otoczenie.

Jak wiemy, nie zachowała się żadna bezpośrednia kopalna dokumentacja procesu biogenezy. Z tego względu rekonstrukcja poszczególnych jej stadiów opiera się na innych przesłankach, a mianowicie: na znajomości ogólnych zasad funkcjonowania dzisiejszej materii żywej, skąd wnosimy, jakie rodzaje związków chemicznych musiały powstawać w przeszłości; na znajomości fizykochemicznych właściwości poszczególnych związków organicznych i ich składników, co pozwala określić możliwe drogi ich powstawania; na znajomości fizykochemicznych warunków panujących w pierwotnym środowisku Ziemi; na danych eksperymentalnych, które pozwalają sprawdzić, czy poszczególne hipotetyczne etapy biogenezy mogą być w postaci biochemicznego modelu odtworzone w warunkach laboratoryjnych.

**Warunki biogenezy.** Warunki procesu biogenezy zostały przedstawione szczegółowo w rozdziale poprzednim, wystarczy więc obecnie w skrócie zreasumować ich podstawowe zarysy.

Od okresu biogenezy dzieli nas ok. 3 mld lat, a sam ten okres mógł trwać przynajmniej ok. 1 mld lat. Materia żywa stopniowo powstawała niewątpliwie w środowisku wodnym, jakie stanowiły pierwotne oceany, choć wcześniejsze etapy samorzutnej syntezy związków organicznych mogły również dokonywać się (przynajmniej częściowo) w pierwotnej atmosferze. Nie są dokładnie znane warunki termiczne, jakie wówczas panowały na powierzchni Ziemi, lecz z natury rzeczy mamy pewność, że ewolucja materii w kierunku biogenezy przy temperaturach przekraczających 100° musiała zachodzić w atmosferze, a dopiero poniżej tej temperatury mogły zachodzić wczesne etapy właściwe ośrodkowi wodnemu; wreszcie — etapy syntezy białek nie mogły zacząć się w temperaturze przewyższającej mniej więcej 60°.

Pierwotna atmosfera Ziemi pozbawiona była tlenu. Wobec tego, po

pierwsze mogły tworzyć się i istnieć związki nietrwałe w atmosferze tlenowej, a po drugie — brak było ochronnego pasa ozonowego, co pozwalało na swobodne przenikanie nadfioletowego promieniowania słońca.

**Drogi ewolucji chemicznej.** Pierwszym etapem powstawania żywej materii była niewątpliwie synteza szeregu prostych związków organicznych, które w toku dalszej ewolucji chemicznej mogły dać następnie złożone związki wielkocząsteczkowe. Możliwe są różne drogi syntezy związków podstawowych, a o tym, które z nich w rzeczywistości były istotne dla przebiegu biogenezy, decydowały warunki panujące wówczas na Ziemi.

Tak np. hipoteza Dauviller opiera się na poglądzie, że w pierwotnej atmosferze Ziemi materiałem wyjściowym dla pierwszych syntez w kierunku biogenezy mogła być para wodna, amoniak i dwutlenek węgla. Za źródło energii można uznać energię swobodnie przenikającego promieniowania nadfioletowego. Promieniowanie to może spowodować bezpośrednią syntezę aldehydu mrówkowego z wody i dwutlenku węgla, przy czym zostaje uwolniony tlen. Byłaby to więc pierwotna nieorganiczna fotosynteza, nie mająca oczywiście związku z fotosyntezą u roślin zielonych. Aldehyd mrówkowy może ulegać polimeryzacji i tą drogą — zdaniem Dauviller — powstały liczne węglowodany: glukoza, sacharoza, nawet skrobia i błonnik. Jednocześnie z syntezą aldehydu mrówkowego zachodziła fotoliza dwutlenku węgla na tlenek węgla i tlen, co w obecności amoniaku prowadziło do powstania amidu mrówkowego. Amid mrówkowy może polimeryzować z aldehydem mrówkowym, a w efekcie powstaje pierwszy aminokwas — glicyna. Dalsza ewolucja chemiczna aminokwasów (w obecności wytworzonych już węglowodanów) prowadziła do coraz większej komplikacji struktur chemicznych, umożliwiając powstanie żywej materii.

Najpowszechniej dziś przyjęte są poglądy na biogenezę sformułowane przez Oparina. Etapy pierwotnej syntezy wskazywane przez Oparina są różne od tych, jakie zakłada Dauviller, ponieważ Oparin liczy się z danymi, które świadczą, że pierwotna atmosfera Ziemi była pozbawiona nie tylko wolnego tlenu, lecz i dwutlenku węgla. Wobec tego źródłem węgla w pierwszych etapach biogenezy nie mógł być  $\text{CO}_2$ , jak przypuszczał Dauviller. Węgiel występował w atmosferze w stanie zredukowanym jako cyjan, a także w połączeniach z wodorem i z metalami. Te związki zapoczątkowały syntezę.

Węgiel związany był z wodorem w postaci wolnych rodników: metynu ( $\equiv\text{CH}$ ) i metylenu ( $=\text{CH}_2$ ). Metyn i metylen reagując z przegrzaną parą wodną mogły tworzyć różne węglowodory nienasycone. Węglowodory mogły w tych warunkach powstawać również w oparciu o węgiel związany z metalami w postaci węglików. Węglik reagując z wodą daje węglowodór i tlenek danego metalu.

Dalsze przemiany w toku tego pierwszego etapu biogenezy mogły przebiegać różnymi drogami, wytyczanymi przez wiele reakcji chemicznych możliwych w tych warunkach i w tym substracie. Różne węglowodory nienasycone w różny sposób reagowały zarówno z wodą, jak i z amoniakiem, co prowadziło do powstania wielu związków zawierających już wszystkie cztery biogenne pierwiastki (węgiel, tlen, wodór i azot). Tak na przykład uwodnienie acetylenu daje aldehyd octowy, reakcja kwasu fumarowego z amoniakiem prowadzi do powstania aminokwasu — kwasu asparaginowego, itp. W ten sposób mogły tworzyć się różnego typu związki organiczne, jak alkohole, aldehydy, ketony, kwasy tłuszczowe, aminy, amidy. Związki te z łatwością reagowały pomiędzy sobą i z pewnością istniało wiele dróg możliwych syntez. W tym stanie ewolucji chemicznej była oczywiście dopiero możliwa np. także (podana przez Dauviller) reakcja aldehydu mrówkowego z amidem mrówkowym dająca w efekcie glicynę. Rzecz jasna, wszyscy badacze zajmujący się tą problematyką, najbaczniejszą uwagę zwracają na wytwarzanie się aminokwasów, gdyż te procesy biogenetyczne musiały prowadzić do powstania najbardziej złożonych i najważniejszych związków organicznych — białek.

Zdaniem Oparina pierwotna synteza związków organicznych dokonywała się początkowo w atmosferze, a następnie — po skropleniu pary wodnej — w pierwotnych gorących oceanach. Pogląd ten jest przyjęty przez wielu badaczy, choć niektórzy (np. Bernal) sądzą, że zasadniczym miejscem biogenezy były wyłącznie pierwotne oceany, szczególnie płytkie laguny wystawione na promieniowanie słoneczne.

Istotnym zagadnieniem jest źródło energii koniecznej dla dokonywania się pierwszych syntez materii organicznej. Możliwe były trzy jej źródła: krótkofalowe promieniowanie słońca, elektryczna aktywność atmosfery, rozpad pierwiastków promieniotwórczych w litosferze Ziemi. Jak wiemy, brak osłony ozonowej w pierwotnej atmosferze beztlenowej był przyczyną, że do powierzchni Ziemi docierały bardzo duże ilości energii w postaci promieni krótkich, przede wszystkim nadfioletowych. Również aktywność elektryczna pierwotnej atmosfery była znacznie silniejsza niż obecnie i stanowiła pokaźne, choć nieco słabsze, źródło energii. Rozpad pierwiastków promieniotwórczych z pewnością był najmniej efektywnym źródłem energetycznym. Większość badaczy stara się uwzględnić wszystkie trzy źródła, lecz największe znaczenie przypisuje się promieniowaniu nadfioletowemu (Oparin, Dauviller, Bernal, Haldane), a czasem (np. Urey) energii elektrycznej.

Wskazane tu etapy pierwotnej syntezy związków organicznych były w niektórych przypadkach sprawdzane doświadczalnie przy zastosowaniu tego samego materiału wyjściowego i tego samego rodzaju energii, jakie mogły mieć decydujące znaczenie w rzeczywistości. Miller użył mieszaniny gazów, które były podstawowymi składnikami pierwotnej

atmosfery, a więc pary wodnej, metanu, amoniaku i wodoru; opierając się na poglądach Urey'a posłużył się wyładowaniami elektrycznymi. Mieszanka była im poddana przez tydzień. Po tym czasie, za pomocą chromatografii bibułowej, stwierdzono powstanie szeregu bardziej złożonych związków, w tej liczbie aminokwasów: glicyny, alaniny, kwasu asparaginowego i in. Inni za podstawowy substrat w swych doświadczeniach wybrali aldehyd mrówkowy, związek, który — według zgodnej opinii wszystkich badaczy — był bardzo istotnym etapem początków biogenezy. Źródło energii stanowiło promieniowanie ultrafioletowe. Użytkiwano mieszaniny różnych aminokwasów, naświetlając aldehyd mrówkowy w obecności amoniaku, cyjanowodoru i niektórych innych związków.

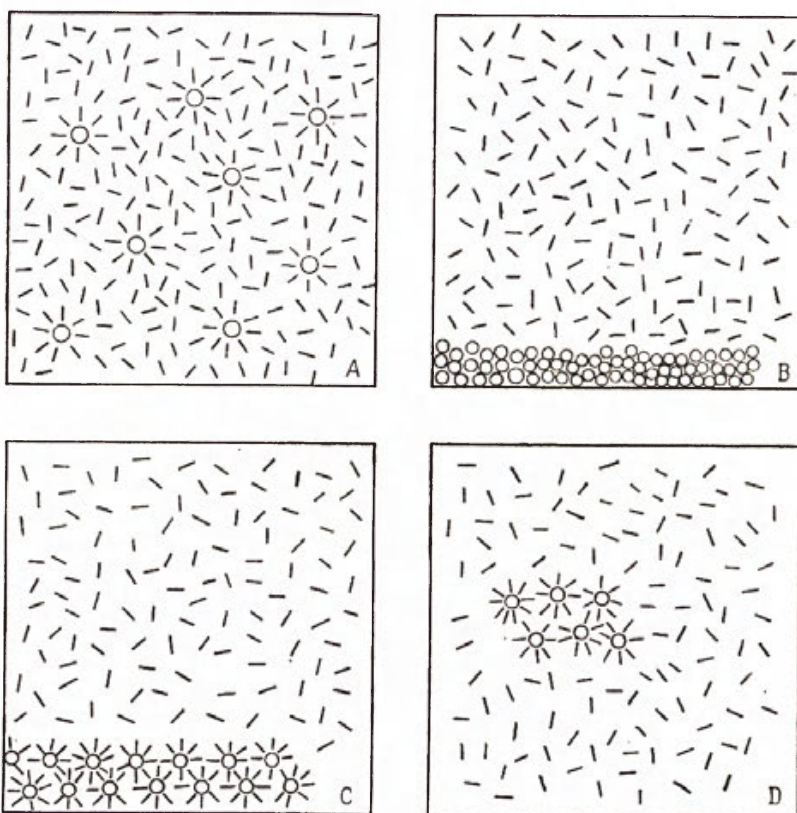
Dalszy istotny etap powstawania żywej materii oparty był przede wszystkim na łączeniu się aminokwasów w peptydy i na polimeryzacji prostszych peptydów w polipeptydy i drobiny białka, Niektóre proste peptydy udało się wytworzyć sztucznie. Również procesy polimeryzacji mogły stosunkowo łatwo przebiegać w przeszłości, podobnie jak obecnie uzyskuje się je z łatwością w laboratorium. Pewien model biochemiczny zjawisk zachodzących w trakcie biogenezy może też stanowić doświadczenie Breslera, któremu udało się polimeryzacja peptydów, aczkolwiek nie uzyskanych syntetycznie, lecz powstałych wskutek depolimeryzacji białka działaniem wysokich ciśnień.

**Koncentracja i izolacja żywej materii.** Opisane powyżej różnorodne zjawiska ewolucji chemicznej zachodziły — mówiąc fizycznie — w ośrodku ciągłym, czyli — stosując biologiczną terminologię — jakby bezpośrednio w samym środowisku. Oznacza to, że materia organiczna powstawała w rozproszeniu. Nie była ona oddzielona od swego otoczenia; po prostu w określonych miejscach samo środowisko wodne zyskiwało zawartość materii organicznej, w coraz wyższym stężeniu i coraz różnorodniejszej postaci. Kolejnym istotnym etapem biogenezy było więc powstanie pierwszych wyraźnych i wyodrębnionych od środowiska skupisk materii organicznej. Jest to zrozumiałe, skoro w świecie dzisiejszym nie ma żywej materii w postaci rozproszonej, lecz występuje ona wyłącznie jako tworzywo poszczególnych organizmów, a więc skoncentrowana w przestrzeni i w znacznym stopniu odizolowana od otoczenia. Koncentracja i izolacja materii organicznej była koniecznym warunkiem także dalszego jej wewnętrznego różnicowania się, noszącego już nie tylko charakter chemiczny, lecz także strukturalny.

Wskazano na kilka możliwości koncentrowania się pierwotnej materii organicznej. Tak np. Haldane jest zdania, że koncentracja zachodziła dzięki adsorpcji substancji na granicy faz, a więc wokół cząstek stałych podłoża oraz na granicy atmosfera/woda. Zbliżony jest pogląd Bernala, który jednak za najważniejszy adsorbent uważa glinokrzemiany. Gold-

schmidt przypuszcza, że koncentracja materii organicznej mogła zachodzić na kryształach różnych minerałów, przy czym siatka krystaliczna od razu narzucałaby pewną organizację przestrzenną. Największe uznanie zdobył jednak pogląd dopatrujący się dróg koncentracji materii organicznej we własnościach stanu koloidalnego (teza Oparina rozwijana także przez Pringle'a).

Białka jako związki wielkocząsteczkowe tworzą roztwory koloidalne. Są to koloidy hydrofilne, których stabilność zależy nie tylko od elektrostatycznego ładunku cząsteczek, lecz także od obecności płaszcza wodnego zaadsorbowanego wokół nich. Koloidy hydrofilne mogą nie tylko ulegać koagulacji, jak wszelkie roztwory koloidalne, lecz mogą również przechodzić w stan koacerwatu. W trakcie koacerwacji również zachodzi oddzielenie się frakcji płynnej od osadu, lecz osad także zachowuje stan zbliżony do płynnego, ponieważ strącone cząstki koloidu zachowują swe



Ryc. 61. Schemat objaśniający przechodzenie koloidów w stan koacerwacji. (Oryg.). Cząstki fazy stałej oznaczono jako krążki, a cząsteczki wody jako kreseczki (stosunek wielkości nie odpowiada rzeczywistości). A — koloid w stanie rozproszenia; cząstki są otoczone płaszczykami spolaryzowanych cząsteczek wody; B — koloid wytrącony, cząstki tworzą stały osad, w którym są pozbawione płaszczyków wodnych; C — osad o charakterze koacerwatu, cząstki zachowują otoczki wodne; D — koacerwat w postaci „kropki” zawieszony w środowisku.



płaszcze wodne. Koacerwacja nie musi odbywać się zawsze w drodze wytrącenia ciągłej frakcji osadu, lecz mogą też tworzyć się różnej wielkości kropelki koacerwatu, z których drobniejsze mogą nawet nadal pozostać zawieszane. Kolejnym etapem biogenezy mogło być właśnie wytworzenie się z roztworu ciał białkowych kropelek koacerwatów (por. rys. 61).

W następstwie przestrzennego wyodrębnienia się i powstania powierzchni granicznej pomiędzy białkiem koacerwatu a środowiskiem zewnętrznym stają się możliwe różne szczególne procesy fizyko-chemiczne, a przede wszystkim adsorpcja i absorpcja substancji zewnętrznej.

Kropelki koacerwatu wchłaniają z otoczenia inne jego mniejsze kropelki. Zachodzi też zjawisko odwrotne: szczególnie duże kropelki mogą dzielić się, a utworzone w ten sposób mniejsze kropelki „potomne” ponownie rosną dzięki pobieraniu substancji z otoczenia. Często porównuje się te właściwości koacerwatów z odżywianiem się, rozmnażaniem i wzrostem żywych organizmów. Nie zagłębiając się w terminologiczną dyskusję słuszności tego porównania, trzeba stwierdzić, że te fizykochemiczne właściwości koacerwatów powodują ich wielką labilność i stanowią podstawę ich dalszego różnicowania się. Z jednej strony kropelki koacerwatu nie muszą być jednorodne, a każda z nich może wchłaniać nie tylko mniejsze kropelki tego samego koacerwatu, lecz pobiera z otoczenia także inne substancje, dzięki czemu komplikuje się jej skład chemiczny. Wiemy zaś o tym, że w pierwotnym środowisku wodnym otaczającym koacerwaty były już uformowane bardzo zróżnicowane zasoby rozmaitych związków organicznych. W ten sposób koacerwaty przestawały być wyłącznie fizykochemicznym stanem samych białek, lecz mogły powoli zbliżać się do tej złożonej kompozycji białek i innych związków, jaką stanowi zawartość żywych komórek. Oczywiście substancje pobrane z otoczenia wchodziły w najróżniejsze reakcje z tymi, które już uprzednio były zawarte w kropelce koacerwatu, komplikując ich skład i kontynuując w ten sposób ewolucję chemiczną zapoczątkowaną dawniej w fazie rozproszonej. Wytworzenie granicy pomiędzy środowiskiem wewnętrznym a zewnętrznym spowodowało pierwsze przestrzenne zorientowanie cząsteczek, które stopniowo dalej się komplikując prowadziło do wytwarzania w koacerwatach — poza zróżnicowaniem chemicznym — także zróżnicowania strukturalnego.

Wszystkie powyżej opisane własności pierwotnej materii żywej zorganizowanej w postaci kropelek koacerwatów, wskazują na to, że — jeśli pobieranie przez nie substancji z otoczenia i wbudowywanie ich we własne struktury nazwać odżywianiem się i przemianą materii — to była to przemiana materii tego rodzaju, jaki dziś określamy mianem heterotrofii. Kropelki koacerwatów były heterotroficzne, bo pobierały gotowe substancje organiczne z otoczenia, gdzie tworzyły się one niezależnie od nich w drodze pierwotnej fotosyntezy. Owa opisana w tym

rozdziale pierwotna fotosynteza, zachodząca w fazie rozproszonej pod wpływem promieniowania nadfioletowego, nie ma żadnego ewolucyjnego związku z powstałą później u roślin zielonych fotosyntezą pod wpływem promieniowania widzialnego. Wobec tego, wbrew przypuszczeniom dawnych autorów, trzeba uznać, że powstawanie i rozwój pierwotnych form organizacyjnych żywej materii był ewolucją heterotrofów.

Zarówno sama pierwotna fotosynteza w fazie rozproszonej, jak i pierwotny metabolizm wyizolowanej i przestrzennie skoncentrowanej żywej materii, stopniowo doprowadziły do istotnych zmian w atmosferze ziemskiej. Skład jej zaczął ewoluować w kierunku dzisiejszego, ponieważ zaczęły się w niej pojawiać wolny tlen i azot, a także dwutlenek węgla. Pojawienie się wolnego tlenu w atmosferze doprowadziło wreszcie do wytworzenia się osłony ozonowej, skutecznie zatrzymującej większą część promieniowania nadfioletowego. Wskutek tego ustała stopniowo pierwotna fotosynteza. Można powiedzieć, że z tą chwilą zostały przerwane procesy charakteryzujące pierwszy etap biogenezy, innymi słowami — już od tej pory przestało być możliwe samorództwo. Dalszy przebieg biogenezy jest więc historycznie ciągłym procesem ewolucji od koacerwatów do komórki, już spełniającym postulat: „omne vivum e vivo”. Oczywiście, ewolucja i samo istnienie heterotrofów nie było możliwe bez stałej zewnętrznej rezerwy uformowanej materii organicznej. Sądzymy więc, że pierwotna fotosynteza zanikała bardzo powoli, a równolegle niektóre heterotroficzne agregaty żywej materii nabywały stopniowo (a zapewne i wielokrotnie) zdolności do różnego rodzaju samożywności, bądź w postaci chemosyntezy, bądź nawet już w postaci wykorzystywania energii widzialnej części widma słonecznego.

Już w tych wczesnych etapach biogenezy, w okresie tworzenia się samej żywej materii, istotną rolę grały zjawiska typu selekcji. Oczywiście, wiele istotnych różnic musi dzielić proces doboru naturalnego w jego postaci rozwiniętej u dzisiejszych organizmów, od selekcji samych związków chemicznych i selekcji agregatów pierwotnej materii organicznej typu koacerwatów. Istotny sens zjawiska jest jednak ten sam: powstawanie dużej liczby różnych układów wykazujących znaczną zmienność, a następnie zachowywanie się i dalsze przekształcanie tylko tych spośród nich, które lepiej odpowiadają aktualnym warunkom i wykazują większą labilność pozwalającą im na dalsze przemiany.

Najprawdopodobniej w trakcie selekcji koacerwatów wytworzył się już w okresie biogenezy dzisiejszy układ przestrzenny spiral w drobinach białek. Liczne związki organiczne, w tej liczbie i aminokwasy, są asymetryczne. Aminokwasy mogą być wyprowadzane albo z lewoskrętnego aldehydu glicerolowego (*L*-aminokwasy) albo z prawoskrętnego (*D*-aminokwasy). Jak wykazują przestrzenne modele cząstek białkowych Paulinga, choć możliwe są zarówno białka złożone z *L*-aminokwasów, jak i zbudowane z *D*-aminokwasów, to nie jest możliwe istnienie układów

mieszanych. Wszystkie znane nam naturalne białka należą wyłącznie do szeregu *L*. Aminokwas *D* nie różni się od *L* żadnymi własnościami chemicznymi. W trakcie syntez laboratoryjnych powstają zarówno *L*-aminokwasy, jak i *D*-aminokwasy, tak samo więc musiało być w okresie biogenezy. Prawdopodobnie więc agregaty pierwotnej materii żywej zawierające białko oparte na szeregu *D* zostały wyeliminowane w toku selekcji. Z obojętną cechą lewoskrętności musiała więc w toku rozwoju skorelować się jakaś cecha sprzyjająca dalszej egzystencji i przemianom tych agregatów. Powszechnie przypuszcza się, że cechą tą była zdolność do życia aerobowego. Zatem koacerwaty, zawierające białka należące do szeregu *D*, zostały wyeliminowane przez ten sam czynnik, który spowodował też wstrzymanie pierwotnej fotosyntezy — przez pojawienie się wolnego tlenu w atmosferze.

## 2. Rozwój organizacji komórkowej

**Problem filogenezy komórki.** Powstanie komórkowej organizacji materii żywej stanowi bodaj najtrudniejszy i najbardziej niejasny problem we wczesnych dziejach życia na Ziemi. Nie tylko brakuje jakichkolwiek danych bezpośrednich, lecz nawet i o pośrednie jest bardzo trudno. Niewiele można wnosić z ukształtowania dzisiejszych żywych istot, a to dlatego, że nie ma dziś żadnych form żywych, które zachowałyby postać protobiontów o budowie prawdziwie przedkomórkowej. Wszystkie żywe organizmy, od pierwotniaków począwszy, mają już w pełni ukształtowaną strukturę komórkową, a niepełność komórkowej budowy bakterii dotyczy zaledwie pewnych aspektów ich wewnętrznej struktury. Również badania wirusów nie mogą wnieść wiele przekonujących danych do kwestii filogenezy komórki, ponieważ są one najprawdopodobniej produktami uwstecznienia komórek, a nie formami przedkomórkowymi.

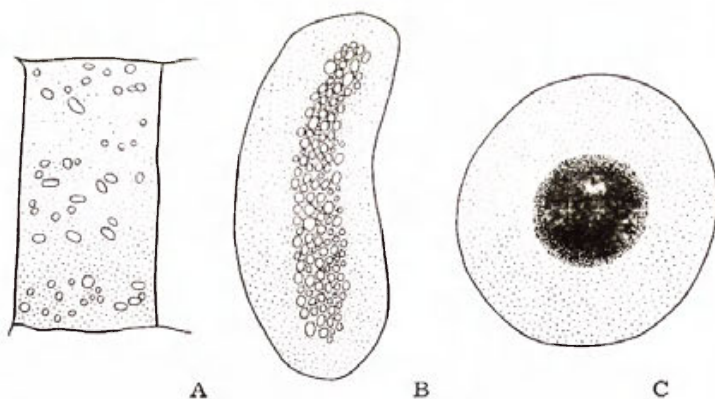
Żadnych pośrednich informacji pomocnych w konstruowaniu hipotezy ewolucyjnego pochodzenia komórki nie może też dać analiza jej ontogenetycznego powstawania, ponieważ wszelkie komórki powstają wyłącznie w drodze podziału macierzystych również w pełni uformowanych komórek. Wszelkie odżywające co pewien czas w nauce koncepcje formowania się komórek z substancji bezkomórkowej (ostatnio koncepcje Lepieszyńskiej) zawsze okazywały się nieporozumieniem.

W związku z tym o drodze wiodącej od agregatów żywej materii, np. o postaci kropeł koacerwatów, do organizacji komórki można powiedzieć tylko rzeczy niezmiernie ogólne. Wydaje się, że zasadniczymi etapami ewolucji musiało być ukształtowanie się szeregu podstawowych związków chemicznych, a przede wszystkim: kwasów nukleinowych, ich wysoka polimeryzacja, następnie wytworzenie nukleoproteidów, powstanie złożonych polipeptydów, stanowiących podstawę układów enzymatycznych oraz wytworzenie związków organicznych zawierających po-

liergiczne wiązania kwasu fosforowego stanowiące podstawowe akumulatory i przenośniki energii chemicznej.

Ewolucji chemicznej musiała towarzyszyć ewolucja struktury, prowadząca do ustalenia się lokalizacji różnych związków, a zatem i różnych typów reakcji. W ten sposób wewnątrz pierwotnego agregatu żywej materii zarysowywała się organizacja przestrzeni. Ewolucja chemiczna i ewolucja strukturalna były wzajemnie ze sobą powiązane. Tak np. oddzielenie funkcji generatywnych i genetycznych od wegetatywnego procesu syntezy białek dokonało się w trakcie ewolucji chemicznej różnicującej kwasy dezoksyrybonukleinowe i rybonukleinowe, lecz towarzyszyła temu ewolucja strukturalna rozdzielająca oba rodzaje kwasów nukleinowych przestrzennie, co w dalszych konsekwencjach doprowadziło do wyodrębnienia się cytoplazmy i karioplazmy. Strefą intensywnych przemian o charakterze zarówno ewolucji chemicznej, jak i strukturalnej musiała być także sama granica agregatu żywej materii i zewnętrznego środowiska, co doprowadziło w następstwie do powstania błony plazmatycznej wraz z jej układami enzymatycznymi i umożliwiło właściwy rozwój procesów aktywnego wchłaniania substancji ze środowiska i reagowania na zmiany zachodzące w otoczeniu.

**Ewolucja bakterii.** Stosunkowo największa prymitywność budowy komórkowej właściwa jest organizmom bakteryjnym. Najwyraźniejszym tego przejawem jest brak morfologicznie wyodrębnionego i odizolowanego od cytoplazmy jądra komórkowego. Jak wskazuje ryc. 62, u niektórych bakterii siarkowych, np. u *Beggiatoa* kierujący procesami reprodukcji kwas dezoksyrybonukleinowy pozostaje na terenie cytoplazmy w postaci nagich i luźno rozrzuconych ziaren chromatynowych (dość po-



Ryc. 62. Sposób rozmieszczenia chromatyny w komórkach bakteryjnych od rozproszonych ziaren chromatynowych (A), poprzez tzw. endosom ziarnisty (B), do endosomu zwartego, lecz nadal nie osłoniętego (C).

dobne stosunki panują też w komórkach sinic). U innych bakterii siarkowych, np. u *Chromatium*, ziarna chromatynowe skupiają się w środkowej części komórki, tworząc tzw. endosom ziarnisty. Wreszcie u bakterii właściwych (*Eubacteriales*) znajdujemy endosom zwarty, i on jednak nie jest jeszcze osłonięty żadną błoną, a ponadto dzieli się amitotycznie w drodze przewężenia i zwykłego przepołowienia. U żadnych form nie znajdujemy niestety stadium pośredniego, pomiędzy nagim endosomem, a rzeczywistym jądrem oddzielonym od cytoplazmy błoną jądrową.

Innym argumentem świadczącym za wielką archaicznością bakterii jest to, że wiele procesów przemiany materii, które u innych komórek zachodzą już na terenie cytoplazmy i wchodzą w zakres metabolizmu wewnątrzkomórkowego, u bakterii jest dokonywanych poza granicami komórki, poprzez wydzielanie substancji czynnych do środowiska.

Trudno jest ustalić okres, w którym w toku ewolucji protobiontów od struktur typu koacerwatów ku pełnej strukturze komórkowej, wyodrębniły się organizmy typu komórek bakteryjnych. Najstarsze kopalne ślady bakterii to złoża siarki pochodzenia organicznego, tzn. stanowiące produkt działalności bakterii siarkowych. Najstarsze z nich pochodzą sprzed 800 mln lat. Bakteryjny typ organizacji komórki musiał jednak powstać znacznie dawniej, skoro pochodzące od bakterii sinice znane są z osadów o setki mln lat starszych.

Sinice są grupą organizmów mających bogatą przeszłość paleontologiczną. Do tej grupy zblizają się zapewne niektóre organizmy opisane przez Tylera i Barghoorna ze środkowego proterozoiku (ok. 1,6 mld lat temu) Ontario w Kanadzie (por. str. 179). Do sinic zalicza się także zagadkową skamieniałość opisaną z górnoarcheozoicznych łupków Finlandii i zwaną *Corycium enigmaticum*. Zachowane szczątki, których wiek ocenia się na ok. 1,5 mld lat, mają postać torebek, których ścianki są całkowicie zwęglone. Badania składu izotopowego tego węgla wskazują na jego pochodzenie organiczne.

Sinice kopalne znane ze starszej części ery paleozoicznej osiągnęły już wysoki stopień zróżnicowania i nie różniły się zasadniczo od form dziś żyjących. Doskonałym przykładem są tu wyniki badań polskiego algologa K. Starmacha (1963), który opisał z dolnego ordowiku Gór Świętokrzyskich (ok. 470 mln lat temu), świetnie zachowane szczątki sinicy *Schizothrichites*. Pod względem budowy swej plechy i oddzielnych komórek, sinica ta prawie niczym nie różni się od pospolitych w obecnych wodach słodkich sinic z rodziny *Oscillatoriaceae*, zblizając się szczególnie do kosmopolitycznego rodzaju *Schizothrix*. Inny przykład dostarcza kopalna sinica *Gloeocapsomorpha*, częsta w utworach środkowego i górnego ordowiku (ok. 440 mln lat temu) obszaru bałtyckiego. W Estonii szczątki tej sinicy tworzą masowe nagromadzenia, które wymieszane z ilastym osadem dennym dały w rezultacie bitumiczną skałę, tzw. „kukersyt”, mającą poważne znaczenie jako paliwo. Botanik ro-



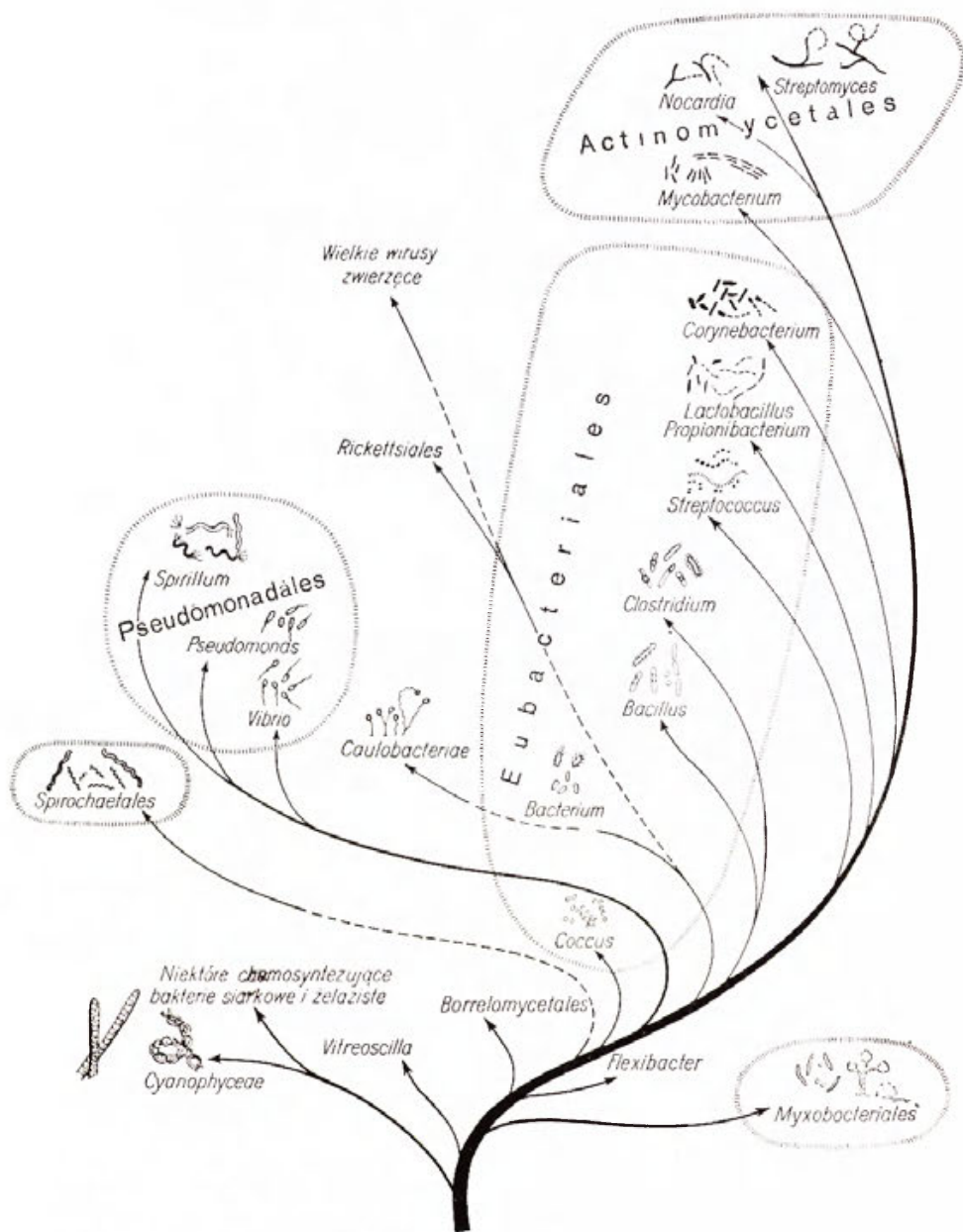
syjski Zalesky, do którego należy odkrycie i zbadanie tej sinicy przypuszcza, że złoża takie powstały w wyniku masowego rozwoju sinic planktonicznych, mającego charakter „zakwitów”. *Gloeocapsomorpha* zbliża się na tyle do dzisiejszych sinic, że można ją zaliczyć do jednej ze współczesnych rodzin. Kopalne sinice początku ery paleozoicznej nie różniły się więc wiele pod względem morfologicznym i biologicznym od sinic współczesnych. Świadczy to z jednej strony o ich starożytności, z drugiej zaś o niezwykle konserwatywnym ewolucyjnym.

Sinice odegrały przypuszczalnie dużą rolę w powstawaniu tzw. stromatolitów. Tak nazywamy utwory wapienne o charakterze „rafowym”, mające strukturę charakterystycznie warstwowaną. Podobne utwory tworzą się również w morzach dzisiejszych i stanowią rezultat działalności całych zespołów różnych mikroorganizmów, wśród których przeważają sinice. Występowanie podobnych wapieni warstwowanych w południowej Rodezji, których wiek ocenia się na ok. 2,7 mld lat, mogłoby świadczyć o niezwyklej „dawności” pewnych mikroorganizmów, zbliżonych być może właśnie do sinic.

Najprymitywniejszymi dzisiejszymi organizmami typu bakteryjnego, które mogą świadczyć o postaci przodków tych organizmów, są *Borrelomycetales* (ryc. 63). Są to organizmy pozbawione wyraźnej błony, główny ich składnik stanowi ziarno chromatynowe otoczone cienką warstwą cytoplazmy, a wielkość nie przekracza rozmiarów dużych wirusów. Zgodnie z obecnymi poglądami o wcześniejszym rozwinięciu się heterotrofii, *Borrelomycetales* są istotnie organizmami saprofitycznymi żyjącymi w glebie, a niektóre są pasożytnicze. W rozwoju licznych innych bakterii występują stadia pod względem morfologicznym ładząco podobne do *Borrelomycetales*.

Prawdopodobnie już w bardzo wczesnym okresie ewolucji bakterii powstały w tym typie organizacji formy autotroficzne, a mianowicie niektóre bakterie siarkowe i żelaziste, posiadające zdolność do chemosyntezy. Wykazują one ponadto wiele cech morfologicznych bardzo zbliżających je do sinic. Sinice powstały zapewne w bardzo dawnym okresie ewolucji bakterii jako grupa od nich pochodna. Autotrofia sinic jest już oparta na mechanizmie fotosyntezy. Ta tendencja rozwoju świata żywego pojawiała się w toku ewolucji więcej niż jeden raz, bo — jak wiadomo — glony nie są filogenetycznie związane z sinicami, lecz powstały inną drogą.

Zachowały saprofityczność wyróżnicowujące się w odmiennym kierunku bakterie śluzowe (*Myxobacteriales*), bakterie wodne z grupy *Pseudomonales* oraz dość zbliżone do nich *Spirochaetales*. Jeszcze w innym kierunku poszła ewolucja *Eubacteriales*, które są bakteriami lądowymi, tzn. żyjącymi z reguły na granicy faz stałej i ciekłej. Rozwój ich przebiegał m. in. w kierunku powiększania ilości członów, a więc od prostych ziarniaków poprzez twory podwójne do gronkowców. Ta tenden-



Ryc. 63. Drzewo rodowe bakterii i form, które prawdopodobnie z nich się wywodzi. (Według Kunickiego-Goldfingera 1958).

cja ewolucyjna doprowadziła do powstania odrębnej grupy, a mianowicie promieniowców (*Actinomycetales*). Same *Eubacteriales* i formy od nich wywodzące się nie zyskują autotrofii, lecz pozostają organizmami heterotroficznymi: saprofitami, lub przystosowują się do pasożytniczego trybu życia. Podstawowe kierunki ewolucji bakterii są przedstawione na ryc. 63, a ich pozycja w ogólnym „drzewie rodowym” organizmów jednokomórkowych na ryc. 64.

**Filogenetyczne stanowisko wirusów.** Na schemacie przedstawiającym filogenetyczne związki w obrębie organizmów jednokomórkowych (ryc. 64), wirusy są pokazane jako grupa wywodząca się od bakterii. Ewolucyjne stanowisko wirusów jest jednak jeszcze nadal w pewnym stopniu dyskusyjne. Oprócz przyjętej i przez nas koncepcji, że wirusy powstały w wyniku regresywnej ewolucji komórek bakteryjnych, wypowiedzane są także inne poglądy.

Niektórzy uczeni (np. Demerec) sądzą, że wirusy nie są samodzielną grupą żywych organizmów, lecz produktem patologicznego funkcjonowania różnych komórek, stanowią „zdziczałe” geny lub plazmogeny. W takim razie należałoby wirusy w ogóle wyłączyć z rozważań filogenetycznych, a uznać ich istnienie za zjawisko raczej równoległe i analogiczne do nowotworowego bujania tkanek. Większość danych przemawia jednak za tym, że wirusy wywodzą się historycznie od swych przodków, a nie powstają bezpośrednio z materiału komórkowego. Po pierwsze, świadczą o tym olbrzymia inwazyjność wirusów; opanowują one środowisko wewnętrzne gospodarza, przychodząc z zewnątrz, jak każdy typowy organizm pasożytniczy, natomiast nie można mówić o zakaźności żadnych patologicznych zjawisk w funkcjonowaniu komórek (np. raka). Po drugie, liczne wirusy są przystosowane do pasożytowania w komórkach różnych gospodarzy (np. wirus żółtej febry, który rozmnaża się dobrze w komórkach komara i w komórkach ludzkich); nie byłoby natomiast łatwo wyobrazić sobie, aby jakaś przystosowana do rozmnażania samodzielnego część komórki mogła rozmnażać się w obcej komórce. Po trzecie, wskazują na to fakty biochemicznych różnic pomiędzy wirusem a komórką przez niego atakowaną; tak np. w komórkach bakteryjnych wyposażonych w kwas dezoksyrybonukleinowy zawierający tylko cytozynę i guaninę pasożytują fagi zawierające kwas dezoksyrybonukleinowy zbudowany z adeniny i tyminy.

Istnieje również pogląd, że wirusy są prekursorami innych żywych organizmów, protobiontami, które zachowały się do dziś, a reprezentują przedkomórkowy etap ewolucji życia. Pogląd ten wydaje się dość rozpowszechniony dlatego, że stwarza — zresztą raczej złudne — nadzieje, jakoby badania wirusów w istotny sposób przyczyniły się do wyjaśnienia problemów biogenezy. Wiąże się to ze wspomnianym już przypuszczeniem

bardzo nielicznych badaczy, że życie powstało skokowo w drodze przypadkowego wytworzenia się cząsteczek kwasów nukleinowych.

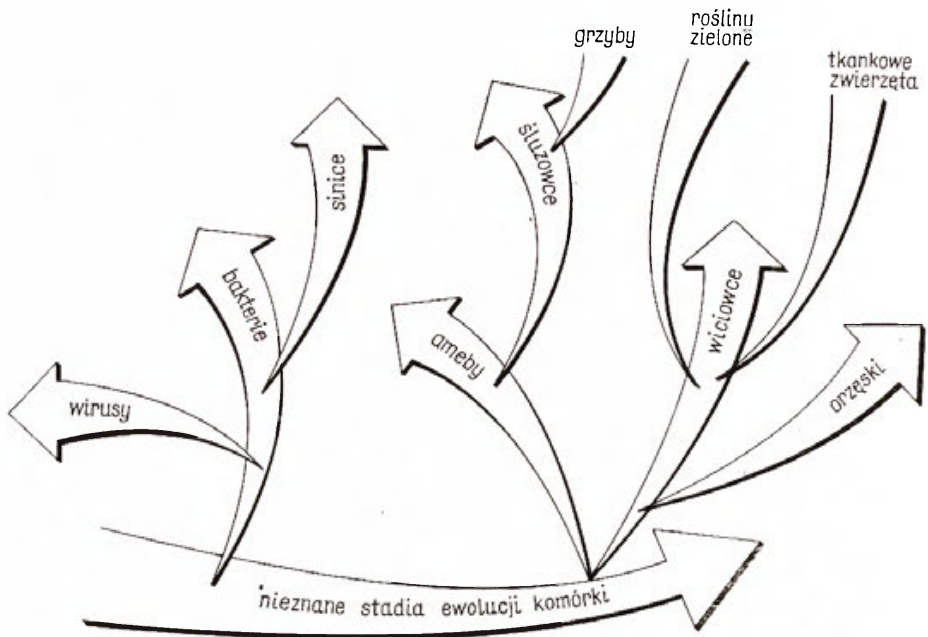
Trudno jest uznać wirusy za protobionty z kilku względów. Po pierwsze, wiemy, że biogeneza była procesem wieloetapowym, a powstanie nukleoproteidów było już jednym z późniejszych jej stadiów. W procesie powstawania życia na Ziemi kwasy nukleinowe powstawały raczej w złożonym otoczeniu innych składników żywej materii, wytworzonych poprzednio. Wobec tego obecność w składzie organizmu prawie wyłącznie czystego kwasu nukleinowego (jak u wielu wirusów) nie może być świadectwem jego pierwotności, lecz właśnie wręcz przeciwnie — dowodem wtórnego uwstecznienia. Po drugie, w hipotezie upatrującej form ewolucyjnie poprzedzających komórkę, wśród organizmów mogących żyć wyłącznie wewnątrz komórki tkwi — jak się zdaje — nieprzezwyciężona sprzeczność logiczna. Wreszcie po trzecie, byłby to jedyny w całych ewolucyjnych dziejach życia przypadek, aby ewolucyjnie nowe i często swobodnie żyjące formy miały za przodków ściśle wyspecjalizowane pasożyty; prawdopodobna jest natomiast droga odwrotna: od saprofityczności prymitywniejszych bakterii poprzez różne stopnie ich przystosowania do pasożytnictwa, aż do skrajnego pasożytnictwa i skrajnego uwstecznienia wirusów.

Jak się wydaje, drogi wstecznej ewolucji wirusów z bakterii znajdują dobre odzwierciedlenie w ich składzie chemicznym. Tak więc stosunkowo najbliższe bakterii duże wirusy zwierzęce zwane pęcherzykowatymi zawierają jeszcze oprócz kwasów nukleinowych niewielkie ilości węglowodanów i lipidów, a także — wprawdzie już zredukowany — aparat enzymatyczny; co najważniejsze, wirusy tej grupy zawierają oba rodzaje kwasów nukleinowych: DNA i RNA. Rzecz szczególna, że wirusy te są bardzo zbliżone do omawianych poprzednio prymitywnych form bakteryjnych (*Borrelomycetales*). Dalsze uwstecznianie wirusów prowadzi do tego, że stają się one już prawie tylko czystym kwasem nukleowym. Ewolucja jest jednak dywergencyjna: zachowuje się albo tylko kwas dezoksyrybonukleinowy, albo tylko rybonukleinowy. Tak więc wirusy grupy grypy, ospy, liczne wirusy owadzie, a także bakteriofagi zawierają wyłącznie DNA. Z kolei prawie wszystkie wirusy roślinne, a także niektóre zwierzęce, wykazują wyłącznie obecność RNA. Wydaje się więc, że uznanie wirusów za grupę filogenetycznie wtórną, a nie pierwotną, pozwala lepiej przedstawić drogi ich ewolucji.

### 3. Drogi rozwoju organizmów jednokomórkowych

**Stosunki filogenetyczne w obrębie pierwotniaków.** Obraz pokrewieństwa rodowego w obrębie organizmów cechujących się niepełnym ukształtowaniem struktury wewnątrzkomórkowej (tzn. bakterii, sinic i wirusów) niczego jednak nie mówi o genezie jednokomórkowców o cał-

kowitym wewnętrznym zróżnicowaniu cytologicznym. Pomędzy bakteriami lub ewentualnie organizmami od nich pochodzącymi a pierwotniakami nie znamy żadnych form przejściowych. W żadnym razie nie można ich szukać wśród krętków (*Spirochaetales*), choć te szczególnie wyspecjali-



Ryc. 64. Przypuszczalne drzewo rodowe form o niepełnej organizacji komórkowej i organizmów jednokomórkowych.

zowane organizmy bakteryjne były zaliczane do pierwotniaków. Jednak ich podobieństwa okazały się całkowicie pozorne. Wydaje się dziś pewne, że ten brak jakiegokolwiek powiązania pomiędzy bakteryjnym a pierwotniaczym sposobem organizacji organizmu jednokomórkowego nie jest spowodowany brakami w dostępnej dla nas dokumentacji, ale polifiletycznym charakterem ich wzajemnego ewolucyjnego stosunku. Pierwotniaki prawdopodobnie nie wywodzą się od tworców przypominających bakterie, lecz stanowią odrębną linię filogenetyczną oddzieloną we wcześniejszych etapach tworzenia się struktur komórkowych (ryc. 64).

Sprecyzowania wymaga sam zakres pojęcia pierwotniaki. Najczęściej terminem tym obejmuje się zwierzęta jednokomórkowe (*Protozoa*), a więc jeden z wielu typów królestwa zwierząt, albo też słuszniej — jedno z jego dwóch podkrólestw (Z. Raabe). Powoduje to jednak niekonsekwencje, bo nie można oddzielić wiciowców heterotroficznych od autotroficznych (tzw. roślinnych), wobec czego autotrofy trafiają do układu klasyfikacyjnego królestwa zwierząt. Z kolei botanicy klasyfikują wyłącznie wiciowce roślinne, wobec czego odrywają te formy od



innych, najbliżej z nimi spokrewnionych i nadają im zupełnie inną rangę systematyczną. Naturalną konsekwencją bardzo bliskiego spokrewnienia pierwotniaków autotroficznych i heterotroficznych oraz tego, że pierwotniaki stanowią grupę wyjściową zarówno dla roślin, jak i dla zwierząt, jest nadanie terminowi pierwotniaki znaczenia haecklowskich *Protista* — odrębnego królestwa jednoczącego zarówno autotrofy jak i heterotrofy. Pierwotniaki (*Protista*) są odrębnym królestwem świata żywego, ponieważ cechy „roślinne” niektórych spośród nich, a „zwierzęce” innych są bardziej drugorzędne i filogenetycznie późniejsze, niż te właściwości, które zdecydowały o zasadniczym zróżnicowaniu tej grupy.

Wśród pierwotniaków można wyróżnić trzy najważniejsze drogi ewolucyjnego zróżnicowania. Pierwsza z nich doprowadziła do organizmów o zmiennym kształcie ciała, poruszających się przy pomocy nibynózek. prymitywniejsze spośród nich (ameby) nie wykazują jeszcze rozrodu płciowego. Są to *Sarcodina*, grupa do której należą *Amoebozoa*, *Radiolaria*, *Heliozoa*, *Foraminifera* oraz najbardziej swoiście wyspecjalizowane *Cnidosporidia*. Druga droga rozwojowa prowadząca do pierwotniaków

	jądra diploidalne	jądra poliploidalne
Pseudopodia	Sarcodina	X
Undulipodia	Mastigota	Ciliata

Ryc. 65. Schemat ilustrujący rozkład podstawowych cech wyróżniających trzy typy pierwotniaków, ploidalności aparatu jądrowego oraz rodzaju organelli ruchowych.

poruszających się za pomocą wici doprowadziła do dzisiejszych *Mastigophora* lub *Mastigota*, do których zaliczane są wiciowce zwane zwierzęcymi i zwane roślinnymi, dość osobliwa grupa opalin oraz ściśle wyspecjalizowane w kierunku pasożytnictwa *Sporozoa*. Trzecia droga ewolucyjna, polegająca bodaj na najsilniejszej adaptacji organizmu jednokomórkowego do samodzielnego bytu, przyniosła wyróżnicowanie się dzisiejszych *Ciliophora* lub *Ciliata*, tzn. orzęsków.

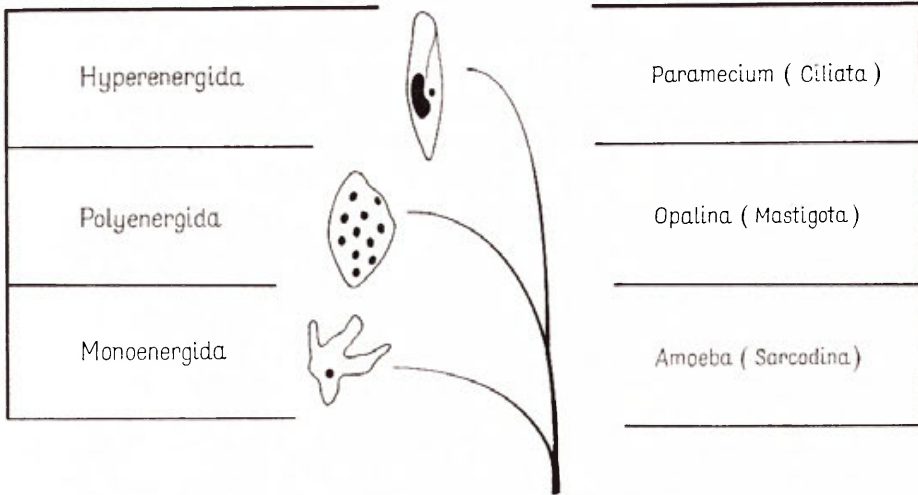
Istotnym problemem filogenetycznym jest ustalenie rodowych powiązań tych grup. Stopień zróżnicowania aparatu jądrowego wskazuje na bliskie spokrewnienie *Sarcodina* i *Mastigota*, z kolei zaś stopień zróżnicowania aparatu ruchowego (cecha niezmiernie istotna w ewolucji pierwotniaków) zbliża do siebie nawzajem *Mastigota* i *Ciliata* (ryc. 65). U korzenionózek i innych *Sarcodina* oraz u wiciowców i innych *Mastigota* występuje typowy aparat jądrowy nie wykazujący głębszych szczególnych zróżnicowań, natomiast u orzęsków typowe jest wyodrębnienie się mikronukleusów pełniących funkcje generatywne oraz makronukleusów o roli wegetatywnej. Z drugiej strony, u *Sarcodina* narządem lokomocji

są nibynóżki (pseudopodia), a tylko wyjątkowo zdarzają się wici u niektórych stadiów rozwojowych pewnych form; natomiast wici *Mastigota* i rzęski *Ciliata* są w gruncie rzeczy identycznymi strukturami określonymi też często łączną nazwą undulipodiów.

Z całą pewnością najbardziej ewolucyjnie zaawansowane są orzęski i ta droga rozwojowa zadebiutowała najpóźniej. Brak natomiast zgodności poglądów co do tego, czy wspólnego przodka pierwotniaków winniśmy wyobrażać sobie w postaci organizmu pełzakowatego czy wiciowcowatego. Wiele argumentów przemawia za pierwszą ewentualnością. Po pierwsze, stopień ewolucyjnego zaawansowania przemian aparatu jądrowego oraz w związku z tym całego cyklu życiowego wydaje się u *Sarcodina* niższy niż u *Mastigota*. Po drugie, przemawia za tym większa prymitywność postaci *Sarcodina*, którą — biorąc pod uwagę ich naturalne środowisko — trudno byłoby tłumaczyć jako uwstecznienie. Po trzecie, ruch *Sarcodina* polegający na tworzeniu pseudopodiów oparty jest na mechanizmach fizjologicznych, obserwowanych we wszelkich żywych komórkach i zwierzęcych i roślinnych od ameb poczynając (wszelkie cyklozy i ruchy rotacyjne cytoplazmy), podczas gdy mechanizm ruchowy oparty o skurcz struktury typu wici jest rozpowszechniony w świecie żywym dopiero poczynając od *Mastigota* (por. str. 230). Wreszcie po czwarte, *Sarcodina* są zawsze heterotroficzne, a u *Mastigota* obok heterotrofii pojawia się też autotrofia, co lepiej odpowiada obecnym poglądom o wtórności autotrofii, szczególnie autotrofii roślin zielonych (por. str. 229). Liczni zwolennicy poglądu o wiciowcowatej postaci przodków dzisiejszych pierwotniaków powołują się najczęściej na obecność stadiów wiciowych u niektórych *Sarcodina*. Wydaje się jednak, że wici mogła powstawać kilkakrotnie u różnych form pełzakowatych, przy czym niektóre formy zachowały nadal pozostałe cechy swej grupy macierzystej, a inne wyewoluowały w *Mastigota*. Wątpliwym argumentem też jest zbieżność wici z rzęskami licznych bakterii, gdyż rzęski bakteryjne nie wykazują submikroskopowej struktury typowej dla wici i wszystkich organellów od niej pochodzących.

Przyznając, że pogląd o wiciowcowatej postaci wspólnego przodka organizmów pierwotniaczych ma dziś bardzo wielu zwolenników, sądzymy jednak, że najwcześniej ukształtowała się linia filogenetyczna prowadząca do dzisiejszych *Sarcodina*, a droga wiodąca ku *Mastigota* oddzieliła się — być może — niewiele później, lecz już od pierwotniaków o postaci pełzakowatej. Linia rozwojowa, która przyniosła wyróżnicowanie się dzisiejszych *Ciliata* wyodrębniła się zdecydowanie najpóźniej — jako trzecia — biorąc początek od jakichś prymitywnych wiciowców (w każdym razie nie od dzisiejszych opalin, kiedyś uważanych za „Protociliata”). Taki właśnie układ wzajemnych stosunków filogenetycznych w królestwie pierwotniaków jest przedstawiony na rycinie 64.

**Tendencje ewolucyjne w obrębie Protista.** Najwyraźniejszą tendencją ewolucyjną u pierwotniaków jest postępująca komplikacja morfofizjologiczna w drodze zwielokrotnienia pojedynczych pierwotnie struktur, czyli tendencja do polimeryzacji. Jak słusznie stwierdza Dogiel, polimeryzacja jest zjawiskiem ewolucyjnym, zachodzącym równo-



Ryc. 66. Schemat przedstawiający sposoby polimeryzacji i integracji aparatu jądrowego u pierwotniaków.

legle i u pierwotniaków i u zwierząt tkankowych. Z pewnością przejawy równoległej tendencji dałoby się ustalić również wśród roślin. Jednak polimeryzacja u organizmów tkankowych polega na zwielokrotnieniu narządów, czyli struktur ponadkomórkowych, a u pierwotniaków dokonywa się ona poprzez zwielokrotnienie organelli, czyli struktur wewnątrzkomórkowych.

Najjaskrawiej polimeryzacja u pierwotniaków przejawia się w przemianach aparatu jądrowego oraz aparatu ruchowego typu undulipodium (wici i rzęsek).

Przyjmując termin Sachsa energidy na określenie pojedynczego jądra wraz ze związaną z nimi masą cytoplazmy, określimy liczne *Sarcodina* i liczne *Mastigota* jako monoenergidy, gdyż pozostają one organizmami jednojądrowymi (ryc. 66). Najpewniej monoenergidami były wyjściowe formy wszystkich dzisiejszych *Protista*. W obu pierwszych liniach rozwojowych, zarówno w kontynuującej postać pełzakowatą, jak i w zapoczątkowującej formy wiciowcowate, równoległe pojawia się tendencja do polimeryzacji aparatu jądrowego. W efekcie i u *Sarcodina* i u *Mastigota* występują dziś bardzo liczne polienergidy. Wielojądrowe bywają często *Amoebozoa*, *Foraminifera*, niektóre *Heliozoa*, a niekiedy proces ten prowadzi aż do postaci plazmodium (u *Myxosporidia*). Polienergidy u *Ma-*

*stigota* reprezentują całe liczne grupy, jak *Diplomonadina*, *Polymastigina*, *Opalinata*. Wielojądrowość staje się regułą absolutnie powszechną w linii filogenetycznej, wiodącej do orzęsków, lecz w tym przypadku towarzyszy już jej także wysoki stopień zróżnicowania zwielokrotnionego aparatu jądrowego; mikronukleusy zachowują funkcje generatywne, a makronukleusy tracą je przejmując natomiast funkcje wegetatywne. wobec czego mikronukleusy zachowują cykl następstwa form diploidalnej i haploidalnej, a makronukleusy ewoluują u *Ciliata* w kierunku wysokiej nawet poliploidalności. Jest więc aparat jądrowy nie tylko spolimeryzowany, lecz i zarazem w wysokim stopniu zintegrowany (rozdział funkcji) i może być określany mianem hyperenergidy. Droga polimeryzacji aparatu jądrowego *Protista* prowadzi zatem od monoenergidy do polienergidy, a u orzęsków aż do hyperenergidy.

Podobnie wyraża się tendencja do polimeryzacji aparatu ruchowego typu undulipodium. Pojedynczą więc wraz z elementami strukturalnymi osadzającymi ją w ciele komórkowym określa się za Chattonem mianem kinetydy. Najprostszą postacią jest więc monokinetyda — komórka pierwotniacza wyposażona tylko w jedną wić. Postać monokinetydy zachowała się u licznych wiciowców roślinnych, a także pośród zwierzęcych, np. u *Protomonadina*, *Choanoflagellata*, *Trichomonadina*. Zwielokrotnienie narządu lokomocji prowadzi do postaci polikinetydy reprezentowanej dziś przez niektóre wyższe wiciowce: *Diplomonadina* i *Polymastigina*. I w tym przypadku jednak za polimeryzacją postępuje integracja. U niektórych wiciowców (*Hypermastigina*) pewne elementy wewnątrzkomórkowych części kinetyd połączyły się w jednolite organella (wspólny aparat parabazalny); u opalin i u wszystkich orzęsków rozwijają się mechanizmy koordynujące ruch poszczególnych wici lub rzęsek, a u większości *Ciliata* obserwuje się tendencję do łączenia się rzęsek w błonki falujące lub w szczeci (cirri). Zatem trzecim etapem drogi wiodącej od monokinetydy poprzez polikinetydę może stać się hyperkinetyda.

Można też dopatrzeć się zjawisk polimeryzacji w innych organellach pierwotniaków, lecz nie rysują się one z taką oczywistością, jak w przypadku aparatu jądrowego i aparatu lokomocji.

Inną doniosłą tendencją ewolucyjną zachodzącą wśród *Protista* w organizacji komórkowej, a realizowaną zarówno przez rośliny, jak i przez zwierzęta tkankowe na poziomie organizacji ponadkomórkowej, jest rozdzielanie się struktur pełniących funkcje generatywne od pełniących funkcje wegetatywne. Przypomnijmy, że jest to tendencja kilkakrotnie pojawiająca się i wzmacniająca w toku ewolucji. Niewątpliwie pierwszym jej krokiem dokonanym na niejasnych jeszcze etapach ewolucji chemicznej było powstanie kwasów dezoksyrybonukleinowych, przejmujących funkcje genetyczne oraz kwasów rybonukleinowych, kierujących syntezą białek. Dalszym stopniem tego procesu było prze-

strzenne oddzielenie aktywności DNA i RNA w trakcie wyróżnicowania się karioplazmy i cytoplazmy — etap nie osiągnięty w pełni przez bakterie i ich grupy pochodne, osiągnięty zaś przez pierwotniaki. Począwszy od pierwotniaczego stadium filogenezy pojawia się następne zjawisko wyrażające tę samą w zasadzie tendencję; oddzielenie się dwóch typów jąder. Rola jednych polega w zasadzie na samoreprodukcji, aż do przekazania zawartego w nich materiału genetycznego następnemu pokoleniu w rozrodzie płciowym. Inne jądra pełnią rolę kierującą w funkcjach jednokomórkowej lub wielokomórkowej somy; przekazują one swą treść następnym komórkom w trakcie mitozy, lecz ciąg ich co pewien czas kończy się, a następne powstają od nowa z jąder ciągu genetycznego. Chodzi więc o względne oddzielenie somy od germen, które u roślin i zwierząt tkankowych dokonuje się w drodze wyróżnicowywania się dwóch ciągów komórek i jest różnicowaniem się ponadkomórkowym. U pierwotniaków ta sama tendencja zachodzi w obrębie samej komórki i jest określana przez Raabego mianem somatyzacji.

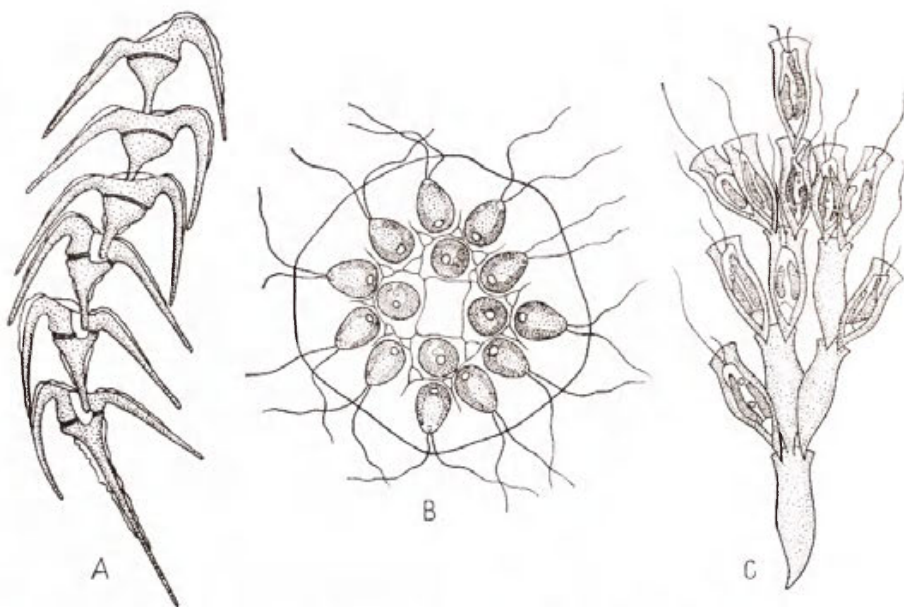
Przejawem somatyzacji *Protista* jest zróżnicowanie się makronukleusów i mikronukleusów u orzęsków. Mikronukleus reprezentuje germen i przekazuje materiał genetyczny z pokolenia na pokolenie w sposób nieprzerwany. Przechodzi on prócz podziałów mitotycznych (przy rozrodzie bezpłciowym) także mejozę, a następnie syntezę zygoty w trakcie koniugacji. Makronukleus przekazuje zawarty w nim materiał różnymi sposobami w trakcie rozrodu bezpłciowego, lecz w trakcie koniugacji ginie, a następnie zostaje odtworzony z jednego z postkoniugacyjnych mikronukleusów. Makronukleusy reprezentują więc ciąg somatyczny regularnie przerywający się i odtwarzany z zygoty.

Somatyzacja u *Protista* przejawia się nie tylko w zróżnicowaniu jąder na terenie tej samej komórki, lecz także w postępującej względnej autonomizacji niektórych struktur cytoplazmatycznych. Dotyczy to przede wszystkim aparatu ruchowego i związanych z nim struktur powierzchniowych. W trakcie bezpłciowego rozrodu orzęsków (mitotycznego podziału ich komórki) przemiany struktur powierzchniowych są równie skomplikowane i znamienne, jak przemiany aparatu jądrowego. Jak wykazały liczne badania morfologiczne i fizjologiczne, u niektórych form jądro wyraźnie kieruje procesem podziału, lecz u wielu innych oba równoległe procesy są w dużym stopniu niezależne, a w niektórych przypadkach nawet przemiany w aparacie jądrowym zależą od przemian struktur powierzchniowych.

Zjawiska somatyzacji u *Protista* zostały z tego względu przedstawione dość szczegółowo, że dowodzą one na jak wczesnym stosunkowo etapie filogenezy świata żywego rozwinęły się już procesy rozdziału elementów wegetatywnych od generatywnych, co zdecydowało o ukształtowaniu się prawidłowości genetycznego przekazywania cech i tym samym w wielkim stopniu określiło mechanizmy wszelkiej dalszej ewolucji.



Trzecią tendencją w ewolucji *Protista* obok polimeryzacji i somatyzacji jest wytwarzanie form kolonijnych. Zjawisko to powtarzało się w różnych liniach filogenetycznych pierwotniaków, a szczególnie charakterystyczne było dla *Mastigota* i — wśród *Ciliata* — dla *Peritricha*.



Ryc. 67. Trzy główne typy kolonii wiciowców: A — łańcuchowe *Ceratium* sp., B — sferyczne *Pandorina* i C — drzewiaste *Dinobryon sertularia*.

Kolonie pierwotniacze powstały w procesie rozrodu wegetatywnego w drodze nierozdzielania się osobników popodziałowych. Niektóre spośród nich zachowały do dziś charakter okresowy, lub nawet tylko fakultatywny, tzn. tworzą się wyłącznie w jakichś szczególnych okolicznościach u gatunków zwykle typowo jednokomórkowych. Kolonie stałe mają trzy zasadniczo różne postacie (ryc. 67). U wiciowców spotykamy kolonie łańcuchowe (np. u *Dinoflagellata* z rodzajów *Ceratium* i *Polykrikos*) oraz kolonie o mniej więcej sferycznym rozmieszczeniu komórek (np. u *Volvocales* z rodzajów *Gonium*, *Eudorina*, *Pandorina*, *Volvox*).



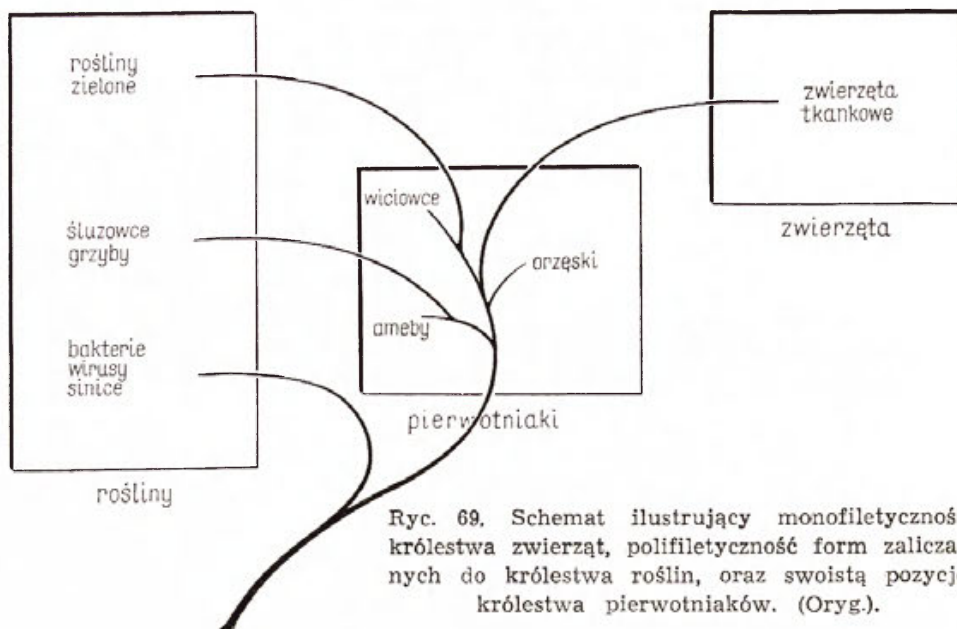
Ryc. 68. Sferyczne kolonie różnych gatunków wiciowców z rodziny *Volvocidae*. Różne gatunki charakteryzują się określonymi liczbami komórek wchodzących w skład kolonii, a ich szereg (2, 4, 8, 16, 32) odpowiada liczbie blastomerów po kolejnych podziałach bruzdkującego jaja.

Kolonie łańcuchowe są z reguły dość prymitywne i bardzo bliskie koloniom okresowym i fakultatywnym. Kolonie sferyczne są natomiast często wyraźnie już zróżnicowane wewnętrznie. Trzecim typem stałych kolonii pierwotniaczych są drzewiaste kolonie orzęsków z klasy *Peritricha*. Znamienne są sposoby tworzenia się kolonii. Sposobem prymitywniejszym jest monotomia, czyli proste i wzajemnie niesynchronizowane rozmnażanie się osobników. W ten sposób powstają wszystkie kolonie okresowe, a także większość stałych: łańcuchowe, drzewiaste i część sferycznych. Bardziej złożonym sposobem jest palintomia — sposób powstawania sferycznych kolonii *Volvocales* charakteryzujących się ścisłym przestrzennym i czasowym skoordynowaniem procesów podziałowych w sposób przypominający bruzdkowanie jaja. Wielce znamienny pod tym względem jest szereg liczebności osobników w składzie jednej kolonii różnych gatunków *Volvocales* (ryc. 68). Tak więc kolonie *Gonium* składają się z 4 osobników, *Stephanosphaera* z 8, *Pandorina* z 16, *Eudorina* z 32, *Pleodorina* z 64 lub ze 128, a wreszcie *Volvox* z kilkunastu tysięcy, co odpowiada ponad 10 synchronicznym podziałom wszystkich osobników.

**Tendencje ewolucyjne wykraczające poza Protista.** W gruncie rzeczy nie ma żadnych szczególnych tendencji ewolucyjnych, które doprowadziłyby do powstania ponadkomórkowego sposobu organizacji żywej materii, a które byłyby z gruntu nowe i nieobecne w obrębie samego królestwa *Protista*. Odwrotnie, wszystkie drogi ewolucyjne wywodzące się od pierwotniaków i biegnące ku organizmom wielokomórkowym biorą początek w tendencjach wielokrotnie realizowanych w obrębie samych pierwotniaków. Chodzi więc raczej tylko o wskazanie, które z tych tendencji przedstawionych na poprzednich stronicach w jakich przypadkach przekroczyły ramy pierwotniaczej organizacji żywych istot i zapoczątkowały dalsze etapy filogenezy.

Tendencja do polimeryzacji organellów, szczególnie do polimeryzacji aparatu jądrowego, prowadząca w jednym kierunku do szczególnie zintegrowanego jednokomórkowego organizmu *Ciliata*, inne skutki przyniosła u *Sarcodina*. Pierwotniaki o postaci pełzakowatej wielokrotnie polimeryzowały aparat jądrowy, co prowadziło do powstawania form o jednolitej masie cytoplazmatycznej, lecz o różnej liczbie jąder, aż do postaci plazmodium u pasożytniczych *Myxosporidia*. Z cytologicznego punktu widzenia plazmodium *Myxosporidia* nie wydaje się odległe od plazmodium śluzowców, a raczej są one równoległe i niezależnie powstałymi dwoma różnymi produktami polimeryzacji aparatu jądrowego *Sarcodina*. Również i stadium pływki w rozwoju śluzowców znajduje odpowiedniki w rozwoju niektórych gatunków *Sarcodina*. Fizjologia i biochemia śluzowców i korzenionózek są właściwie jedną i tą samą wyspecjalizowaną dziedziną. Polimeryzacja struktur wewnętrznych bez podziału organizmu jednokomórkowego na wiele komórek wykroczyła więc w tym

przypadku poza ramy królestwa *Protista*. Trzeba to uznać, choćbyśmy zaliczyli śluzowce do pierwotniaków (co robi wielu badaczy), bo od organizmów typu śluzowców wywodzą się grzyby (por. str. 228). Rzecz wielce znamienna, że grzyby zachowały ślady swego pochodzenia drogą polimeryzacji wewnątrzkomórkowej, bo grzybnia stanowi syncytium.



Ryc. 69. Schemat ilustrujący monofiletyczność królestwa zwierząt, polifiletyczność form zaliczanych do królestwa roślin, oraz swoistą pozycję królestwa pierwotniaków. (Oryg.).

Ewolucja wykroczyła poza ramy *Protista* także w toku realizowania się tendencji do tworzenia form kolonijnych. W bardzo szczególny sposób ewoluujący typ *Ciliata* nigdy nie doprowadził do wielokomórkowości; nawet drzewiaste kolonie właściwe klasie *Peritricha* mieszczą się zawsze w obrębie pierwotniaczego sposobu organizacji. Grupą ewolucyjnie bardzo twórczą okazały się natomiast *Miastigota*, a nawet ściślej, same wiciowce. W wielu przypadkach trudno jest w ogóle rozgraniczyć niektóre kolonie wiciowców, szczególnie ich kolonie łańcuchowe, od najprymitywniejszych rodzajów plechy glonów (por. str. 231). Również niezbyt daleka wydaje się ewolucyjna droga od kolonii *Choanoflagellata* do gąbek. Z kolei podobieństwa powstawania sferycznych kolonii wiciowców do procesu bruzdkowania jaja dają podstawę do konstruowania hipotez o pochodzeniu zwierząt tkankowych (por. str. 278).

Również tendencja do somatyzacji zrealizowana w granicach komórki w linii wiodącej przez wiciowce do *Ciliata* wykroczyła poza ramy *Protista* i zaznaczała się dalej w ewolucji zwierząt tkankowych i roślin zielonych. Natomiast dużo mniej wyraźna jest ona u grzybów, prawdopodobnie w związku z tym, że prowadząca do nich droga rozwoju oddzieliła się już na etapie form pełzakowatych, zanim ewoluujące pierwotniaki

wykształciły diploidalność. W związku z tym cykle rozwojowe grzybów stanowią wyraźnie boczną gałąź, niepodobną do ich układu u roślin i zwierząt (por. str. 228).

Przedstawione w ten sposób (ryc. 69) drogi filogenetycznego rozwoju i ewolucyjne pokrewieństwo wśród organizmów jednokomórkowych wskazują na to, o ile z historycznego punktu widzenia uzasadniony jest podział świata żywego na zwierzęcy i roślinny. Główne kierunki ewolucji, prowadzące do roślin i zwierząt pokazuje schemat na rycinie 69. Zwierzęta są niewątpliwie królestwem, którego wyróżnienie i zwartość są bezsporne. Do królestwa roślin zaliczane są natomiast grupy żywych istot, których pochodzenie jest raczej polifiletyczne; bakterie wraz z organizmami od nich pochodzącymi, grzyby oraz rośliny zielone. W ten sposób dochodzimy do konieczności wyróżnienia pięciu różnych zasadniczych linii rozwojowych w świecie żywym. Pierwszą z nich reprezentują bakterie, sinice i wirusy. Formy te zachowały w zasadzie heterotroficzną pierwotniejszych protobiontów, lecz już u niektórych z nich po raz pierwszy pojawia się ewolucja w kierunku nabycia autotrofii. Drugą linią rozwojową, niezależną od bakteryjnej, jest droga powstania pierwotniaków. One również początkowo zachowują heterotroficzną, lecz wtórnie u niektórych rozwija się zdolność do autotrofii, co spowodowało w klasyfikacji sztuczny podział tej zwartej grupy pomiędzy rośliny i zwierzęta. Od prymitywniejszych pierwotniaków oddzielił się trzeci wielki szlak ewolucyjny. W ten sposób powstała trzecia jakościowo odrębna grupa świata żywego: grzyby, a więc organizmy roślinne pierwotnie heterotroficzne i nie wykazujące prawdziwego zróżnicowania tkankowego. Później od pierwotniaków, bardziej ewolucyjnie zaawansowanych, oddzieliły się czwarta i piąta główna droga ewolucji. Były to drogi prowadzące do roślin zielonych i do zwierząt tkankowych. Autotrofia roślin zielonych jest więc ewolucyjnie wtórna. Bardziej szczegółowe omówienie przypuszczalnych dróg powstawania grzybów, roślin zielonych i zwierząt tkankowych zawarte jest w następujących rozdziałach.

#### LITERATURA UZUPEŁNIAJĄCA

- Dillon L. S., Comparative cytology and the evolution of life. *Evolution*, 16, 102—117, 1962.
- Oparin A. J., *Vozniknovenie žizni na Zemle*. Moskva 1958.
- Problemy Ewolucjonizmu. T. 3. Myśl ewolucyjna w naukach fizjologicznych. Warszawa 1958.
- Raabe Z., Remarks on the principles and outline of the system of *Protozoa*. *Acta Protozoologica*, 2, 1—18, 1964.
- Trudy V Meždunar. Biochim. Kongr. Simpozium III. *Evoljucionnaja Biochimija*. Moskva 1962.
- Vozniknovenie žizni na Zemle. *Trudy Meždunar. Simpoziuma*. Moskva 1959.
- Wypisy z Ewolucjonizmu. T. 1. Powstanie i właściwości żywej materii. Zesz. 1. Powstanie życia na Ziemi. Warszawa 1957.

**HISTORIA ROZWOJU ŚWIATA ROŚLINNEGO****1. Historia rozwoju rodowego plechowców**

**Granica między światem roślinnym i zwierzęcym.** Przyjęty do niedawna dość powszechnie, schematyczny podział świata roślinnego na plechowce (*Thallophyta*) i osiowce (*Cormophyta*), jako reprezentujące kolejne stadia strukturalnego rozwoju świata roślinnego, nie może być utrzymany z punktu widzenia kryteriów filogenetyki. Wynika to przede wszystkim ze złożoności grupy plechowców, do których prócz przeważnie wielokomórkowych, tkankowych organizmów autotroficznych (jak glony), których komórki zawierają „normalne” jądro, zaliczono także rozprątki (*Schizophyta*) tj. sinice i bakterie, komórki których mają „jądro rozproszone” i reprezentują znacznie niższe stadium ewolucji cytologicznej. Oczywiście glony, których ciało złożone jest z typowych komórek jądrowych stoją znacznie bliżej osiowców niż rozprątków, z którymi je łączono pod nazwą plechowców. Można nawet pójść dalej i wykazać, że pod względem większości cech strukturalnych i biologicznych (np. mechanizmów cytogenetycznych rozrodu) jądrowe komórki samożywnych, „roślinnych” glonów (np. zielenic i brunatnic) stoją bliżej heterotroficznych, „zwierzęcych” komórek tkankowców (*Metazoa*), niż autotroficznych (a więc „roślinnych”) komórek pewnych rozprątków, np. sinic.

Zdaniem wybitnego niemieckiego botanika W. Zimmermanna (1959) właściwa granica podziału w świecie organicznym przebiega właśnie między organizmami bezjądrowymi — *Akaryobionta*, do których należą sinice, bakterie oraz wirusy, a organizmami jądrowymi — *Karyobionta*, do których zalicza on grzyby, glony oraz osiowce, a także cały świat zwierzęcy. „Podział na świat roślinny i zwierzęcy — stwierdza Zimmermann (s. 56) — jest sztuczny i zupełnie nie odpowiada przebiegowi ewolucji. Jest on sztuczny nie tylko dlatego, że istnieją grupy przejściowe między światem roślinnym i zwierzęcym, gdyż na takie trudności napotyka każdy podział systematyczny. Podział ten nie odpowiada jednak zupełnie wzajemnym stosunkom rodowym. Rozdziela on bowiem względnie blisko spokrewnione organizmy zwierzęce, mające komórki jądrowe, od również jądrowych „typowych” roślin i odwrotnie — łączy razem w „królestwo



roślinne”, tak różnorodne organizmy, jak bezjądrowe i jądrowe. Człowiek, dżdżownica, róża i zielenica mają np. w budowie jądra komórkowego, w mechanizmie jego podziału, w budowie chromosomów jako nosicielei dziedziczności i związanej z tym płciowości, wiele cech wspólnych. Są one wzajemnie bliżej spokrewnione niż „typowa roślina” z bakteriami i sinicami, w podręcznikach również zaliczanymi do roślin”.

Fakt niezaprzeczalnego wzajemnego podobieństwa podstawowych elementów strukturalnych i biologicznych wielokomórkowych roślin i zwierząt znajduje wyjaśnienie w ich wspólnym pochodzeniu od jednokomórkowych pierwotniaków, które osiągnęły poziom organizacji zbliżony do wiciowców. Należy przypuszczać, że od pewnej liczby oddzielnych szczepów pierwotniaków, stojących na tym poziomie rozwoju, wyodrębniły się następnie niezależne linie rozwojowe, prowadzące do powstania organizmów wielokomórkowych. Prowadziły one poprzez stadium organizacji kolonijnej, jako pośredniej między jednokomórkowym i wielokomórkowym poziomem rozwoju (być może z wyjątkiem grzybów, por. str. 228). Linie prowadzące do „świata roślinnego” cechował przy tym rozwój barwników asymilacyjnych i związana z tym samożywność, oraz rozwój sztywnych błon komórkowych, doprowadzający w dalszej konsekwencji do ograniczenia ruchliwości. Linie prowadzące do „świata zwierzęcego” cechował przeciwnie brak barwników asymilacyjnych i cudzożywność, oraz obecność cienkiej, elastycznej błony komórkowej umożliwiającej poruszanie się za pomocą organelli ruchowych (kinetyd). Tak należy wyobrażać sobie przesłanki, które początkowo jeszcze na poziomie organizacji komórkowej, zaznaczyły pod względem morfologicznym i fizjologicznym, „roślinny” i „zwierzęcy” kierunek rozwoju. Początkowo nieznaczna dywergencja w obu kierunkach rozwoju, została następnie znacznie silniej zaznaczona po osiągnięciu tkankowego stadium rozwoju. Tkanki roślinne i zwierzęce powstały bowiem na innych zasadach strukturalnych, chociaż nie brak między nimi głębokich analogii funkcjonalnych. Analogie takie występują zresztą także na jeszcze wyższym, organologicznym poziomie rozwoju, szczególnie w ewolucji narządów rozmnażania (por. str. 254).

W przyjętym w praktyce pojęciu świat roślinny zawiera zatem organizmy stojące na dwu całkowicie różnych poziomach organizacji morfologicznej, (tj. *Akaryobionta* i *Karyobionta*), podczas gdy na tradycyjnie ustalony zakres świata zwierzęcego składają się tylko organizmy jądrowe, tj. *Karyobionta*. Lecz nawet gdy ze świata roślinnego wyłączymy rozprątki, jak to uczyniono w obecnym opracowaniu (por. str. 216), jako bezpośrednio nie spokrewnione z resztą zaliczanych tu organizmów, to świat ten pozostanie nadal bardzo złożony pod względem filogenetycznym. Wynika to z faktu, że poziom organizacji jądrowej, a następnie tkankowej został osiągnięty niezależnie przez szczepy składające się na polifiletyczną grupę glonów. Także grzyby zajmują stanowisko zupełnie

izolowane i ich przynależność do świata roślin można uważać za raczej konwencjonalną. Tak więc wczesny etap historii świata roślinnego kontrastuje z tym samym rozdziałem historii zwierząt. Odnosi się to przede wszystkim do powstania organizacji tkankowej, osiągniętej w świecie zwierzęcym przez mniejszą liczbę niezależnych szczepów.

**Problem pochodzenia grzybów.** Grzyby (*Fungi*) stanowią grupę, która zajmuje odrębną pozycję w świecie organicznym, lecz jest tradycyjnie zaliczana do świata roślinnego. Takie ustalenie stanowiska systematycznego grzybów jest jednak w gruncie rzeczy dość arbitralne.

Grzyby cechuje brak chromatoforów, a w związku z tym heterotroficzny sposób odżywiania (saprofityzm i pasożytnictwo). Tkanki grzybów mają charakter plechy złożonej ze splecionych nici komórkowych. Przypuszczalnie pierwotną grupę spokrewnioną z grzybami stanowią śluzowce (*Myxomycetes*), w cyklu życiowym których występuje zarazem postać wiciowca (zoospora), przekształcająca się następnie w postać pełzaka. Te formy ameboidalne zlewają się parami, a następnie większymi grupami w tzw. plazmodia. Ostatnio śluzowce zbliża się, lub nawet zalicza do pleśniaków (*Phycomycetes*), uważanych zgodnie za najprymitywniejszą grupę właściwych grzybów. Pierwotna grzybnia pleśniaków pozbawiona jest przegród komórkowych, przez co tworzy wielojądrowy twór o charakterze syncytium. Dane paleontologiczne również przemawiają za pierwotnością pleśniaków, które należą do najstarszych znanych nam organizmów kopalnych. Opisano je z prekambriu (huronu) Kanady, z rogowców których wiek ocenia się na ok. 1,6 mld lat. Pleśniaki znane są także z ordowiku i dewonu. Były to przeważnie organizmy morskie, lecz z dewonu znamy także pleśniaki związane być może w formie mykoryzy z kłączami psylofitów. Grzyby wyższe — *Eumycetes* (= *Ascomycetes* + *Basidiomycetes*) cechuje m. in. dalszy rozwój plechy tworzącej tu zwartą masę pilśniową (plektenchyma). Najstarsze z nich są znane w stanie kopalnym od paleozoiku. Ze względu jednak na swą fragmentaryczność materiał kopalny nie może wyjaśnić stosunków filogenetycznych w obrębie tej grupy. Dlatego też pochodzenie grzybów jest trudne do ustalenia i wciąż pozostaje problemem otwartym. Do niedawna przeważał pogląd, że brak chromatoforów jest zjawiskiem wtórnym i że grzyby pochodzą od autotroficznych glonów. Wskazywano przy tym na podobieństwo między zielenicami z grupy komórczaków (*Siphonales*) a pleśniakami. W obu grupach brak przegród międzykomórkowych i całe ciało tworzy wielojądrowe syncytium, zaś rozmnażanie następuje przez pływki i oogamię. W świetle tych poglądów śluzowce stanowiłyby typ oddzielny, nie wiążący się bliżej z grzybami. Jednakże grzyby cechuje szereg swoistych cech, zwłaszcza cytologicznych (proces płciowy związany z kopulacją nici grzybni, lecz bez łączenia się jąder itd.), które trudno wyprowadzić od jakiegokolwiek grupy glonów. Swoistości te świadczą przypuszczalnie

o tym, że grzyby stanowią grupę niezwykle starą, która oddzieliła się bardzo wcześnie od wspólnego pnia protobiontów. Wypowiadano nawet pogląd, że być może stoją one bliżej zwierząt tkankowych (*Metazoa*) niż asymilujących, „typowych” roślin (Zimmermann, 1959). W świetle dzisiejszych poglądów na najwcześniejsze etapy ewolucji istot żywych, brak chromatoforów u grzybów może być uważany za pierwotny, odziedziczony po chemotroficznych protobiontach. W świetle tych poglądów słuzowce, wykazujące pewne podobieństwo do pleśniaków, można uważać za grupę wyjściową dla grzybów. Występowanie w ich cyklu życiowym zarówno postaci pełzaka, jak i wiciowca można interpretować jako dowód, że odszczepiły się one od przodków, które osiągnęły komórkowe stadium ewolucji, cechujące się występowaniem odwracalnych faz pełzaka i wiciowa (por. str. 230).

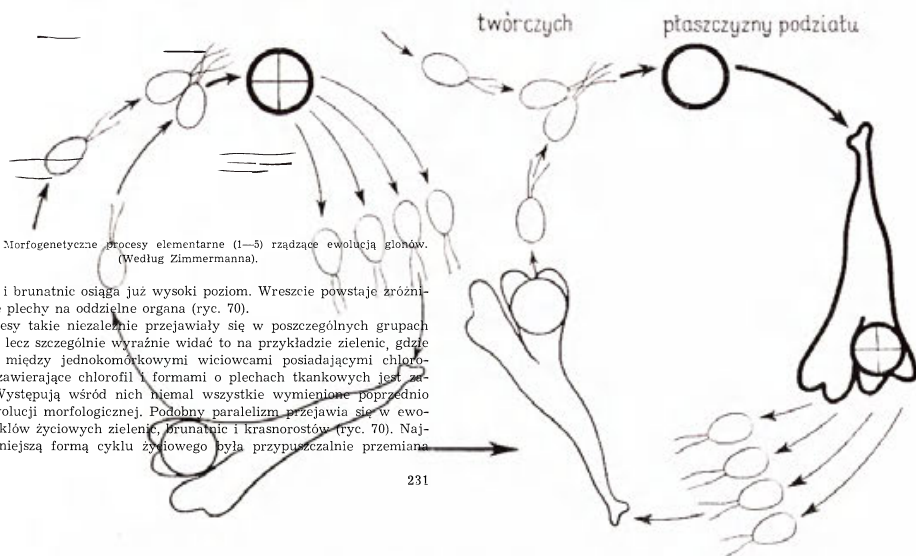
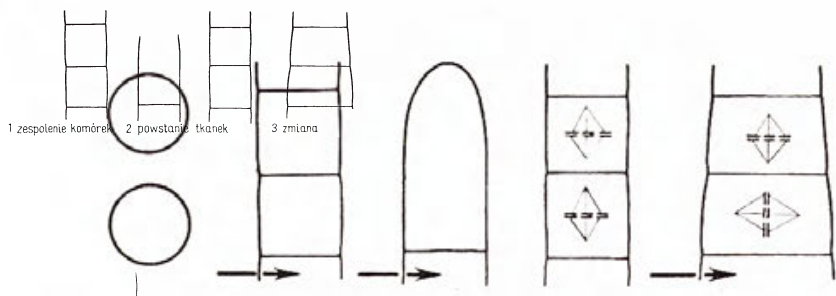
W świetle obecnie kształtujących się poglądów grzyby wydają się stanowić przeżytek jednego z licznych szczepów, jakie powstały w wyniku wczesno-prekambryjskiej radiacji adaptatywnej protobiontów. Szczep ten okazał się następnie bardzo udany pod względem przystosowawczym. Nie mieści się on, podobnie jak i wiele innych szczepów organicznych powstałych w najwcześniejszym okresie historii życia, w ramach dwudzielnego schematu systematycznego przyjętego dla współczesnych organizmów. Stanowi też przypuszczalnie szczep odrębny, nie należący ani do świata roślin, ani do świata zwierząt.

**Pochodzenie i główne drogi ewolucji glonów.** Pod pojęciem glonów albo alg, łączono różnorodne grupy roślin wodnych. Pod względem filogenetycznym grupa glonów jest jednak sztuczna, składa się bowiem z szeregu odrębnych, bezpośrednio niespokrewnionych szczepów. Cechuje je przede wszystkim obecność różnych barwników asymilacyjnych. Główną grupę stanowią tu zielenice (*Chlorophyta*), których barwniki asymilacyjne należą do grupy chlorofilu, mniejsze znaczenie mają brunatnice (*Phaeophyta*) zawierające prócz chlorofilu także inny barwnik asymilacyjny, tzw. fikofeinę, oraz krasnorosty (*Rhodophyta*), o barwnikach złożonych z chlorofilu i fikoerytryny.

Przypuszcza się, że zasadnicze kierunki przystosowania glonów, określone powstaniem poszczególnych typów barwników asymilacyjnych, musiały zaznaczyć się na bardzo wczesnym etapie ewolucji. Istnieją nawet uzasadnione przypuszczenia, że powstały one jeszcze na przedkomórkowym etapie rozwoju praorganizmów (protobiontów). Wskazuje na to obecność swoistych barwników asymilacyjnych (tzw. fikocyjanu) i zdolności do fotosyntezy u sinic (*Cyanophyta*), które nie osiągnęły jeszcze w pełni komórkowego stadium ewolucji morfologicznej (por. str. 212). Tak więc w historii roślin zaliczanych do grupy glonów przypuszczalnie przejawiała się bardzo wczesna dywergencja, wyrażająca się zróżnicowaniem biochemiczno-fizjologicznym, po której nastąpiła faza rozwoju ko-

mórkowego i tkankowego. W tych ostatnich fazach ewolucji, przejawia się we wszystkich szczepach glonów zjawisko bardzo silnie zaznaczonego paralelizmu ewolucyjnego. Przypuszczalnie niezależnie w poszczególnych grupach doszło tu do powstania form komórkowych reprezentujących początkowo typ ameboidalny, potem zaś przez specjalizację aparatu ruchowego komórki — typ budowy wiciowca. Według starszych i do niedawna powszechnie przyjmowanych poglądów, rozwiniętych w szczególności przez Paschera (1917), wszystkie pierwotniaki i glony pochodzić miały od autotroficznych wiciowców, które reprezentowałyby wyjściową grupę pierwotnych organizmów, od której pochodziłyby zarówno rośliny, jak i zwierzęta. Jednak występowanie w cyklach życiowych wielu glonów stadiów ameboidalnych (np. ameboidalnych spor u wielu zielenic) skłania do rewizji dotychczasowego stanowiska (Topaczewskij, 1962). Jeśli bowiem w filogenezie szczepy te nie przechodziły przez stadium ameboidalne, w którym organellami ruchu były nibynóżki, to występowanie takich faz w cyklu życiowym jest mało zrozumiałe, zwłaszcza że ogólny kierunek ewolucji glonów polegał właśnie na rozwoju odżywiania autotroficznego. Krytyka „pierwotnie wiciowcowej” teorii pochodzenia glonów jest zbieżna z współczesnymi poglądami na przebieg biogenezy, w której według obecnych poglądów pierwotną fazą byłaby faza morfologicznie ameboidalna, zaś fizjologicznie heterotroficzna (saprofityczno-heterotroficzna (por. str. 207). Następny etap ewolucji polegałby na powstaniu organizacji komórkowej, przy występowaniu w cyklu życiowym pierwotnej formy ameboidalnej i wyspecjalizowanej formy wiciowcowej. Obie te postaci morfologiczne reprezentowałyby odwracalne fazy morfo-fizjologiczne, jakie mogłyby występować w życiu każdego pierwotniaka. Przez dalszy rozwój autotroficznej fazy wiciowcowej, jako dominującej, zaznaczyć mogłaby się „roślinna tendencja” w ich ewolucji.

Dalszy bieg wydarzeń polegał na powstaniu kolonii złożonych z szeregu połączonych komórek i tworzących łańcuchy powstające w wyniku podziałów komórkowych (ryc. 70). Sposób powstania plechy komórkowej, a zarazem prymitywnych roślin tkankowych, jest mniej opracowany niż podobny problem powstania zwierząt tkankowych (*Metazoa*) por. str. 281. Wydaje się jednak, że rośliny wielokomórkowe powstały podobnie jak *Metazoa* z kolonii pierwotniaków, przez ich dalszą integrację. Podczas gdy jednak w ewolucji zwierząt były nimi kuliste kolonie wiciowców, w ewolucji roślin taką samą rolę odegrały kolonie nitkowate, łańcuchowe (Zimmermann, 1959). Stanowiły one zarazem zaczątkową plechę, której dalszy rozwój dokonał się przez kombinowanie pewnych elementarnych procesów, prowadzących do różnicowania się ich budowy. Tak więc zmiany położenia osi wrzecion kariokinetycznych pozwoliły na wielokierunkowy rozrost pierwotnie liniowo rosnącej plechy (ryc. 70). Na krańcach plechy nastąpiło wytworzenie się stożków wzrostu (wzrost szczytowy), a następnie doszło do zróżnicowania tkanek, które u pewnych

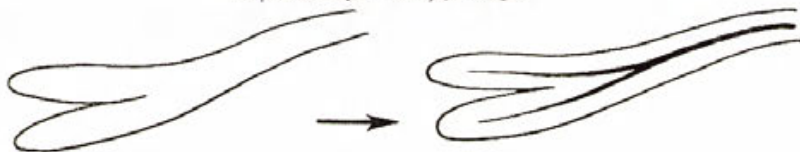


Ryc. 70. Morfogenetyczne procesy elementarne (1—5) rządzące ewolucją glonów. (Według Zimmermanna).

zielenic i brunatnic osiąga już wysoki poziom. Wreszcie powstaje zróżnicowanie plechy na oddzielne organa (ryc. 70).

Procesy takie niezależnie przejawiały się w poszczególnych grupach glonów, lecz szczególnie wyraźnie widać to na przykładzie zielenic, gdzie granica między jednokomórkowymi wiciowcami posiadającymi chloroplasty zawierające chlorofil i formami o plechach tkankowych jest zarta. Występują wśród nich niemal wszystkie wymienione poprzednio fazy ewolucji morfologicznej. Podobny paralelizm przejawia się w ewolucji cyklów życiowych zielenic, brunatnic i krasnorostów (ryc. 70). Naj-pierwotniejszą formą cyklu życiowego była przypuszczalnie przemiana

4 przesunięcie faz jądrowych



5 różnicowanie komórek



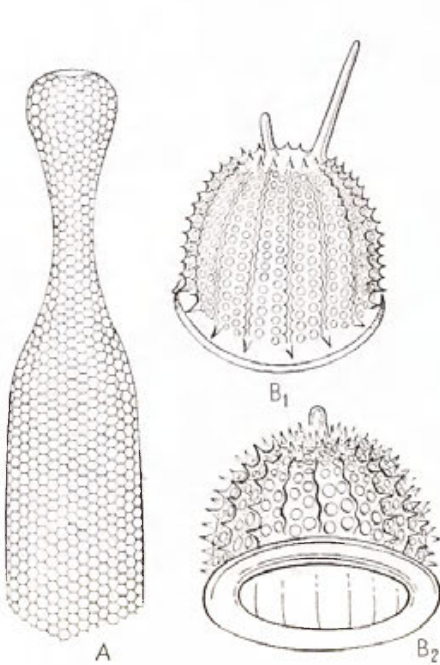
jednokomórkowego haplonta i diplonta. Następne stadium ewolucji polegało tu na powstaniu wielokomórkowego diplonta (zygoty) obok haploidalnych gamet reprezentujących pozostałą część cyklu życiowego. U wielu zielenic, brunatnic i krasnorostów dochodzi następnie niezależnie do powstania wielokomórkowego stadium haplonta i diplonta, które morfologicznie nie różniły się od siebie (tzw. izomorficzna przemiana pokoleń). U pewnych brunatnic wytwarza się jednak zróżnicowanie obu faz, przy czym główną staje się diplont, zaś haplont podlega znacznej redukcji (heteromorficzna przemiana pokoleń). Przypomina to już stosunki właściwe dla roślin wyższych, dla osiowców (*Cormophyta*), u większości których zaznacza się dominowanie diploidalnego sporofita.

W stanie kopalnym zachowały się przede wszystkim glony mające zdolność wydzielania węgla wapnia. Problematyczne i niepewne szczątki zielenic z grupy *Dasycladaceae* opisano już z prekambriu. Pewne natomiast zielenice, przy czym już dość częste, znane są z kambru, gdzie pojawiają się także krasnorosty. Kopalne brunatnice znane są od jury, starsze ich szczątki nie są pewne. Wobec niewątpliwie wielkiej starożytności głównych szczepów glonów, początki których sięgają co najmniej proterozoiku znany obecnie materiał kopalny w małym tylko stopniu przyczynia się do wyjaśnienia ich powiązań filogenetycznych.

**Stanowisko i ewolucja okrzemek.** Okrzemki stanowią swoisty szczep organizmów, pochodzenie którego jest dość zagadkowe. Stanowią one grupę, której rozwój morfologiczny zatrzymał się na etapie jednokomórkowym lub kolonijnym. Jednakże komórki okrzemek podlegały progresywnemu zróżnicowaniu, które wyraża się powstaniem krzemionkowej „skorupki” o złożonej strukturze mikroskopowej i elektronomikroskopowej. Nie znamy przyczyny, z jakiej najstarsze szczątki kopalne okrzemek występują dopiero w dolnej jurze, chociaż organizacja okrzemek wskazuje, że stanowią one przypuszczalnie znacznie starszy szczep organizmów, a szczątki ich zazwyczaj dobrze zachowują się w stanie kopalnym. Ponieważ jednak najstarsze znane nam okrzemki mezozoiczne reprezentują planktoniczną grupę *Centrales* (ryc. 71), charakteryzujących się symetrią promienistą, można przypuszczać, że najstarsze okrzemki były być może bezszkieletowymi organizmami planktonicznymi, które nie zachowały się w stanie kopalnym. Przypuszczalnie okrzemki są spokrewnione z brunatnicami na co wskazywałaby obecność barwników asymilacyjnych, złożonych z chlorofilu i swoistego barwnika brunatnego — diatominy. Musiały się one jednak wcześniej wyodrębnić od przodków brunatnic i obecnie stanowią grupę izolowaną, bliżej nie spokrewnioną z resztą świata roślinnego. Wskazuje na to cykl życiowy okrzemek, który przypomina cykl życiowy zwierząt tkankowych. Cechuje go dominacja diplonta, przy czym haploidalne są jedynie gamety, które podobnie jak

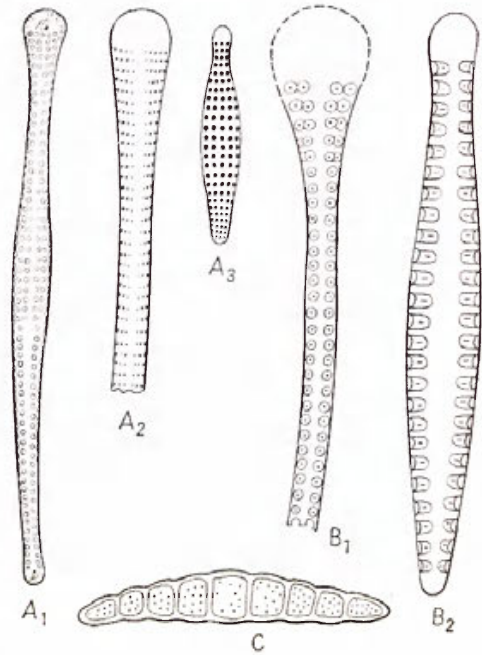
gamety zwierząt mogą być zróżnicowane u niektórych okrzemek na ruchliwe (plemniki) i stacjonarne (jaja). Pierwsze z nich mogą nie zawierać chromatoforów co tym bardziej zbliża je do plemników zwierzęcych.

Na początku trzeciorzędu pojawiły się okrzemki o symetrii dwubocznej, tzw. *Pennales*, wśród których występują też formy osiadłe (ryc. 72). Wytworzyły one w ciągu trzeciorzędu prawie 40 tys. gatunków, przy czym większość z nich żyje także obecnie. Występowanie zarazem dużej



Ryc. 71. Najstarsze typy pancerzy u okrzemek z grupy *Centrales*. (Według Żuzie).

A — *Gladius* (kreda środkowa — górna), B<sub>1</sub>—B<sub>2</sub> *Stephanopyxis* (kreda górna). (Według Żuzie).



Ryc. 72. Najstarsze typy pancerzy u okrzemek z grupy *Pennales*. (Według Żuzie).

A<sub>1</sub>—A<sub>3</sub> różne gatunki *Sceptroneis* (paleocen); B<sub>1</sub>—B<sub>2</sub> *Grunoviella* (paleocen); C — *Eunotogramma* (paleocen).

szybkości tworzenia się gatunków wraz z ich stosunkowo dużą długowiecznością tworzy z *Pennales* grupę dość wyjątkową pod względem ewolucyjnym. Grupa *Centrales* będąca ewolucyjnie starszą obejmuje okrzemki o znacznie krótszym okresie istnienia gatunku oraz powolniejszym tempie ich różnicowania. Jest to zarazem grupa znacznie mniej liczna. Pod względem biologicznym okrzemki są grupą bardzo plastyczną, zasiedlającą różne zbiorniki wodne, gdzie mogą stanowić dominującą grupę. Żyją także w glebie, na wilgotnych skałach i pniach drzew. Wykazują ciekawą predyspozycję do wód raczej chłodnych.

## 2. Pochodzenie i ewolucja roślin wyższych

**Główne cechy osiowców (Cormophyta).** Definicja osiowców (*Cormophyta*), jako roślin których ciało składa się z łodygi, korzeni i liści, tylko w ograniczonym stopniu zostaje spełnione w odniesieniu do najstarszych znanych ich przedstawicieli — psylofitów. Wśród górnosylurskich i dolnodewońskich psylofitów przeważa typ morfologiczny, u którego zarówno liście, jak i „korzenie”, a raczej kłącza są słabo jeszcze rozwinięte lub w ogóle ich brak. Natomiast pędy stanowiły tu główną część sporofitu i były widlasto rozgałęzione. Pędy pierwotnych osiowców stanowiły zarazem najprymitywniejszy organ, przez którego przeobrażenie powstawały przypuszczalnie następne części rośliny — korzenie i liście. Ewolucja morfologiczna osiowców stanowi doskonały przykład różnicowania budowy, w zależności od funkcji poszczególnych części organizmu.

Dla wszystkich *Cormophyta* charakterystyczne jest występowanie w cyklu życiowym bezpłciowego sporofitu (diplonta) i płciowego gametofitu (haplonta). Fazę główną przeważnie stanowi sporofit, rzadziej jest nią gametofit. Rozwój jednego lub drugiego pokolenia, jako dominującego w cyklu życiowym, wyznacza zarazem dwa główne kierunki ewolucji *Cormophyta*. Gametofit posiada organa zabezpieczające gamety, game-tangia, zawsze zróżnicowane na rodnie i plemnie, sporofit zaś sporangia, które u pewnych osiowców także mogą ulec zróżnicowaniu na makro- i mikrosporangia. U wyższych osiowców, tzw. roślin nasiennych (*Spermatophyta*), zarodek odbywa rozwój wewnątrz megasporangiów i w rezultacie dochodzić może do powstania nasion.

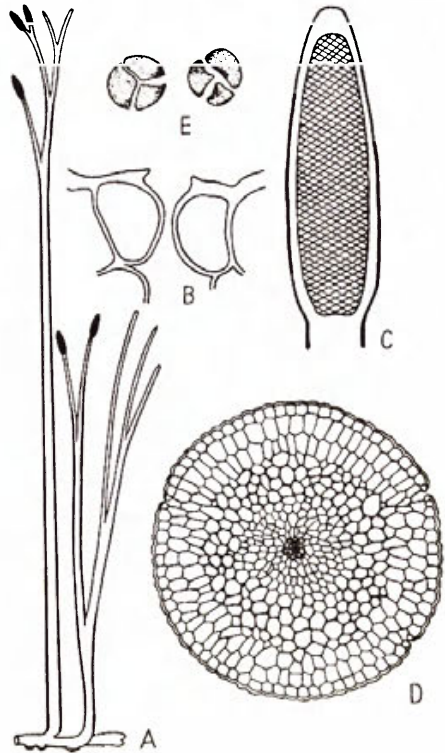
Tkanki osiowców cechuje zazwyczaj duże zróżnicowanie, zwłaszcza tkanka przewodząca jest dobrze rozwinięta i służy zarazem do przewodzenia jak i podtrzymywania reszty tkanek. Epiderma zabezpieczająca roślinę przed wysychaniem opatrzona jest kutikulą i szparkami służącymi do przenikania gazów. W tkankach narządów asymilujących *Cormophyta* obecny jest chlorofil.

Historia osiowców wyraźnie wskazuje na to, że głównym kierunkiem ich ewolucji było przystosowanie się do życia lądowego. Podobnie jak w historii wielu szczepów zwierzęcych wyrażało się to stopniowym uniezależnianiem od środowiska wodnego. Szczególnie wyraziście zaznacza się to w ewolucji procesu rozmnażania, bowiem zapłodnienie u pierwotnych osiowców (wątrobowce, mchy, widłakowate, skrzypowe, paprocie) dokonuje się jedynie w obecności skroplonej wody, podobnie rozwój gametofitu wymaga dużej wilgotności. Te same procesy u nago- i okrytozależ-kowych zachodzą bez udziału wody w postaci skroplonej.

*Cormophyta* zróżnicowane są na 7 głównych szczepów, którymi są: psylofity — *Psilopsida*, widłakowe *Lycopsida*, mszaki *Bryopsida*, *Tmesopsida* czyli *Psilotales*, skrzypowe *Sphenopsida* i paprociowe — *Pteropsida*.

**Ewolucyjne znaczenie psylofitów.** Do najstarszych znanych nam osiowców należą psylofity (*Psilopsida*) i widłakowate (*Lycopsida*). Na szczególną uwagę zasługuje pierwsza grupa, gdyż według przeważających poglądów właśnie psylofity są najbardziej zbliżone do praosiowców.

Psylofity reprezentowane są przez dość różnorodne typy morfologiczne. W najstarszych florach psylofitowych (sylur górny — dewon dolny) przeważają jednak psylofity reprezentujące typ morfologiczny *Rhynia*, który można uważać za najprymitywniejszy (ryc. 73). Były to rośliny o bezlistnych, dichotomicznie się rozgałęziających pędach nadziemnych, wyrastających z rodzaju płózających się i również rozwidlających się kłączy. Na końcach niektórych pędów znajdowały się pojedyncze, stożkowate zarodnie tworzące charakterystyczne grupy po cztery razem (tetrydy).



Ryc. 73. Budowa prymitywnych psylofitów z rodzaju *Rhynia* (dewon śr.). (Według Tachtadziana).

A — pokrój rośliny (sporofitu) u *Rh. major*; B — przekrój przez szparkę; C — przekrój podłużny zarodni (sporangium); D — przekrój poprzeczny pędu; E — zarodniki (spory).

Sporofit reprezentowany był niewątpliwie przez pędy nadziemne, natomiast występowanie gametofitu u psylofitów nie zostało z pewnością stwierdzone. Ostatnio przypuszcza się, że odpowiada mu właśnie podziemna część rośliny tworząca rodzaj kłączy.

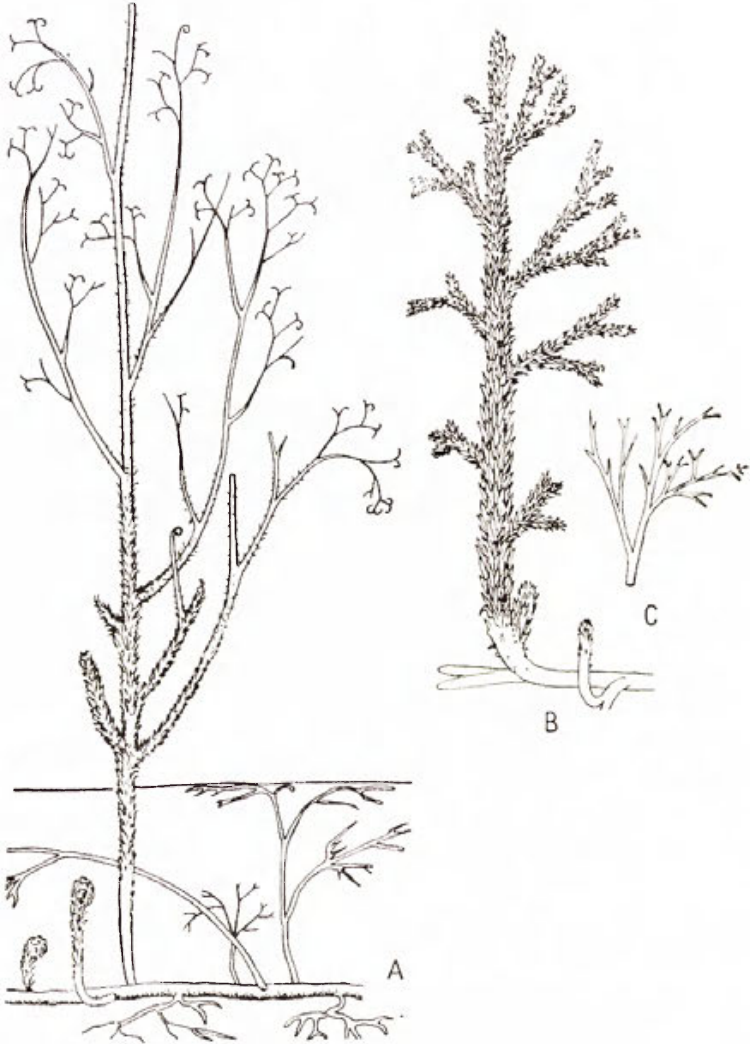
Nie wszystkie psylofity reprezentują tak prosty typ morfologiczny. Zróżnicowanie się części wegetatywnych wyrażało się w obecności cieniowatych wyrostków pokrywających pędy i przypominających liście komplikacją budowy wiązki przewodzącej, kształtem pędów i sposobem rozgałęziania (ryc. 74). Części rozrodcze mogły tworzyć rodzaj kłosów lub gron złożonych z zarodni, bądź też zrastając się ze sobą tworzyły tzw. synangia. Psylofity są znane od górnego syluru do środkowego dewonu. Była to grupa o szerokim rozprzestrzenieniu geograficznym.

**Pochodzenie i ewolucja widłakowych.** Widłakowe (*Lycopsida*) stanowią bardzo stary i wyraźnie wyodrębniony szczepek roślin. Na widowni



paleontologicznej pojawiły się one niemal równocześnie z psylofitami, bowiem pierwszych przedstawicieli tego szczepu znamy już z górnego syluru (*Baragwanathia*).

Charakterystyczną cechą widłakowych jest brak właściwych liści zastąpionych przez wyrostki — nibyliście, czyli tzw. emergencje tworzące się na pędach (por. str. 240). Równie charakterystyczne jest położenie zarodni znajdujących się w pachwinach, względnie na górnej powierzchni nibyliści.

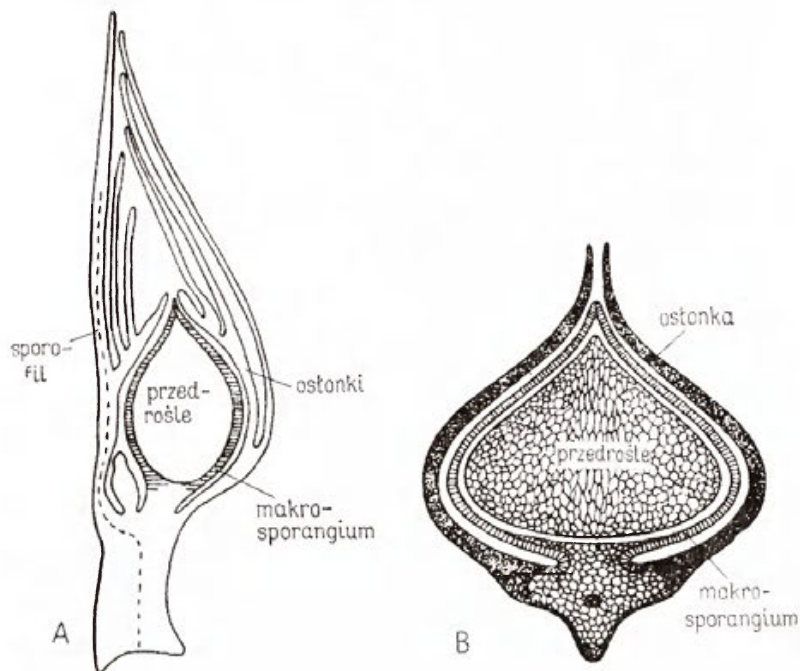


Ryc. 74. Budowa wyspecjalizowanych psylofitów z rodzaju *Asteroxylon* (dewon śr.). (Z Szafera i Kostyniuka).

A—A. *elberfeldense*; B—C pęd piony i część pędu z zarodnikami u *A. Mackiei*.



Budowa najprymitywniejszych widłaków daje się wyprowadzić z budowy psylofitów, przez przyjęcie, że dokonały się pewne jej modyfikacje. Sposób w jaki powstały nibyliście, ilustruje np. psylofit *Asteroxylon* (ryc. 74), u którego również powstały tego rodzaju emergencje. W linii ewolucyjnej prowadzącej do widłaków musiało szybko dojść do zastąpienia dichotomicznego rozgałęziania przez heteronomiczne (przewyższa-



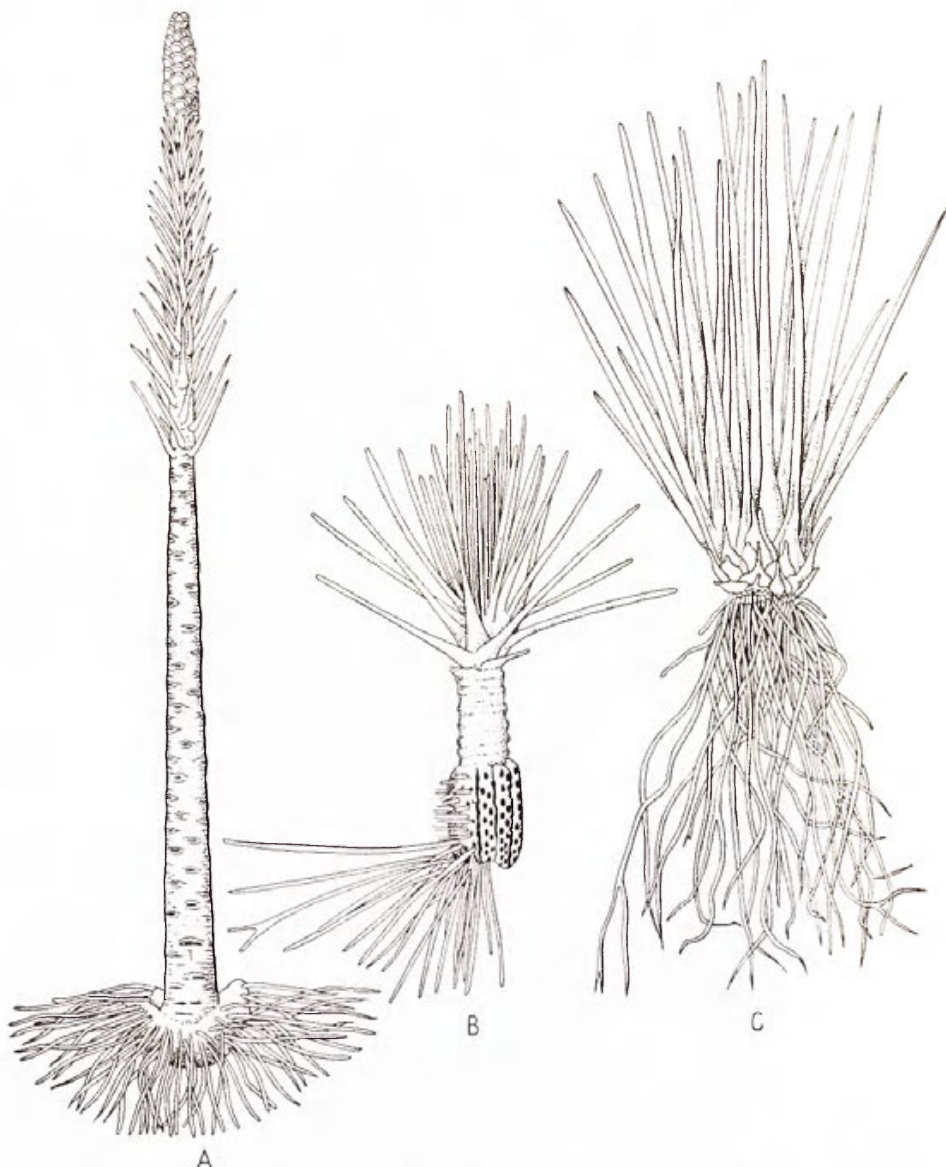
Ryc. 75. Nasienne rośliny widłakowe z karbonu. (Według Szafera i Kostyniuka).  
 A — przekrój podłużny przez sporangium *Miadnesia*; B — przekrój podłużny nasienia *Lepidocarpon*.

nie), zaś typowe dla widłaków położenie sporangiów osiągnięte zostało przez silne skrócenie pędów bocznych, na których końcu się one znajdowały.

Pierwotne widłaki sylurskie i dolnodewońskie były roślinami zielnymi, które wyglądem mało różniły się od psylofitów. Choć nie znamy form przejściowych, które wypełniałyby całkowicie lukę między psylofitami i pierwotnymi widłakowatymi, to jednak ważne jest, że najstarsi przedstawiciele obu typów wykazują wielką zbieżność. W dalszej ewolucji widłaki nabyły zdolność wtórnego wzrostu na grubość, a niektóre stały się olbrzymimi roślinami drzewiastymi jak karbońskie *Lepidodendron* i *Sigillaria* oraz ich górnodewońscy przodkowie. Prócz form drzewiastych znamy jednak z karbonu widłaki zielne. Niektóre z nich miały sporangia osłonięte płatem z tkanek liścia zarodnikonośnego. Zapłodnienie następowało tu przypuszczalnie na macierzystym sporoficie i w rezultacie docho-

działo do powstania zaczątkowych nasion. Powstanie ich poprzedzone było wytworzeniem się różnozarodnikowości (zróżnicowanie na makro- i mikrospory), stanowiącej wstępny krok na drodze powstania roślin nasiennej. Te procesy morfologiczne stanowią bardzo interesujący przejaw paralelizmu ewolucyjnego w stosunku do paproci nasiennych (por. str. 255).

W dalszym biegu ewolucji drzewiaste formy widłakowych okazały się mniej plastyczne od zielnych. Z końcem ery paleofitycznej większość

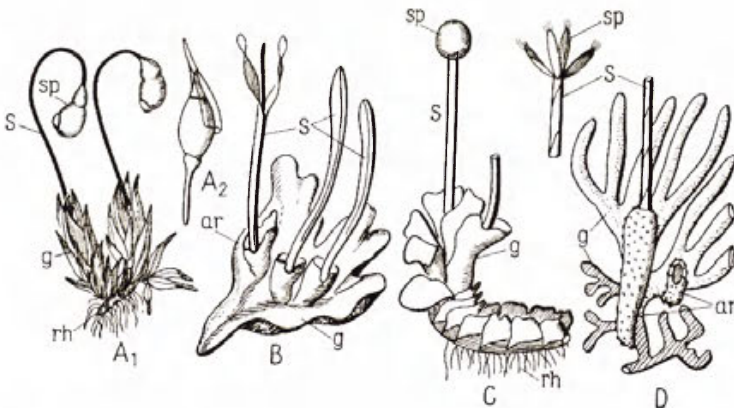


Ryc. 76. Szereg gradacyjny roślin widłakowych. (Według Tachtadżiana).  
A — *Pleuromeia* (trias. d.); B. — *Nathorstiana* (kreda d.); C — współczesny poryblin (*Isoetes*).

z nich wymiera. Dzisiejszy rodzaj, *Isoetes*, znany już od kredy jest jednak blisko spokrewniony z drzewiastymi widłakowatymi ery paleofitycznej. Stanowi on relikw filogenetyczny, a zarazem ostatnie ogniwo szeregu rozwojowego, który tworzą: triasowa *Pleuromeia* i kredowa *Nathorstiana* (ryc. 76). Dzisiejsze widłakowate reprezentowane są jednak głównie przez rośliny zielne, przypominające pokrojem prawidłaki dewońskie, lecz znacznie bardziej niż one zróżnicowane anatomicznie.

**Pochodzenie mszaków.** Spośród dziś żyjących osiowców mszaki (*Bryopsida*) mogą uchodzić za grupę pod wieloma względami najbardziej prymitywną. Jednakże wydaje się, że stosunkowo duża prostota budowy sporofita jest wynikiem wtórnego uproszczenia, nie zaś dowodem rzeczywistej prymitywności mszaków. Pokoleniem samożywnym staje się u mszaków gametofit, mający postać pędu o silnie zróżnicowanych tkankach i pokrytego krótkimi liściastymi odrostkami — jak u mchów (*Musci*), lub przeciwnie może mieć postać płaskiej i dichotomicznie rozwidlającej się tarczki — jak u pewnych wątrobowców (*Hepaticae* (ryc. 77). Natomiast sporofit jest silnie uproszczony nawet w porównaniu ze sporofitem najprymitywniejszych psylofitów. Reprezentuje on prosty pęd opatrzonej sporangium, którego nóżka ma rodzaj przyssawki pozwalającej na czerpanie substancji pokarmowej z tkanek gametofitu, na którym sporofit w pewnym sensie pasożytuje.

Na szczególną uwagę zasługuje grupa *Anthocerotales* (ryc. 77, B), zaliczana do niedawna do wątrobowców, a obecnie wydzielana w osobną klasę. Sporofit jest tu znacznie lepiej rozwinięty niż u pozostałych *Bryopsida* i bardziej zróżnicowany anatomicznie (obecność szparek, silny rozwój chloroplastów). Dobrze rozwinięte sporofity *Anthocerotales* przy-



Ryc. 77. Budowa morfologiczna głównych grup *Bryopsida*. (Według Chadefaud). A<sub>1</sub> pokrój mchu *Funaria*; A<sub>2</sub> — sporofit mchu *Potia*; B — pokrój *Anthocerotales* na przykładzie *Anthoceros dichotomus*; C — wątrobowiec liściasty *Fossombronia*; D — wątrobowiec plechowy *Aneura*. ar — rodnie (archegonia), g — gametofit, rh — rizoidy, s — sporofit, sp. — zarodnie (sporangia).

pominają sporofity psylofitów. Natomiast gametofit jest tu słabiej rozwinięty i mniej zróżnicowany tkankowo niż u pozostałych *Bryopsida*. Dlatego przypuszcza się, że *Anthocerotales* są mało zmodyfikowanymi potomkami najpierwotniejszych mszaków. Poprzez fazę ewolucji reprezentowaną przez *Anthocerotales*, prowadziła przypuszczalnie droga rozwoju w kierunku wątrobowców „liściastych” (ryc. 77, C) (*Calobryales* i *Jungermaniales*), od których pochodzą przypuszczalnie wtórnie uproszczone wątrobowce „plechowate” ryc. 7, D) (*Marchantiales* i *Sphaerocarpaceles*). Mchy pochodzą przypuszczalnie od pewnych wątrobowców liściastych z grupy *Jungermaniales*. W porównaniu z większością wątrobowców mchy cechuje uproszczona budowa sporofitu, z wyjątkiem zarodni, która podlega progresywnemu rozwojowi.

W stanie kopalnym wątrobowce znane są od górnego dewonu. Najstarsze należą już jednak do wyspecjalizowanych form plechowatych. Należy zatem przyjąć, że wyodrębnienie się samego szczepu *Bryopsida* dokonało się znacznie wcześniej, co najmniej w dolnym dewonie. Mchy znane są od górnego karbonu. Częstsze stały się one dopiero w trzeciorzędzie. Materiały paleontologiczne są więc zbyt ubogie, aby rzucić światło na przebieg ewolucji mszaków.

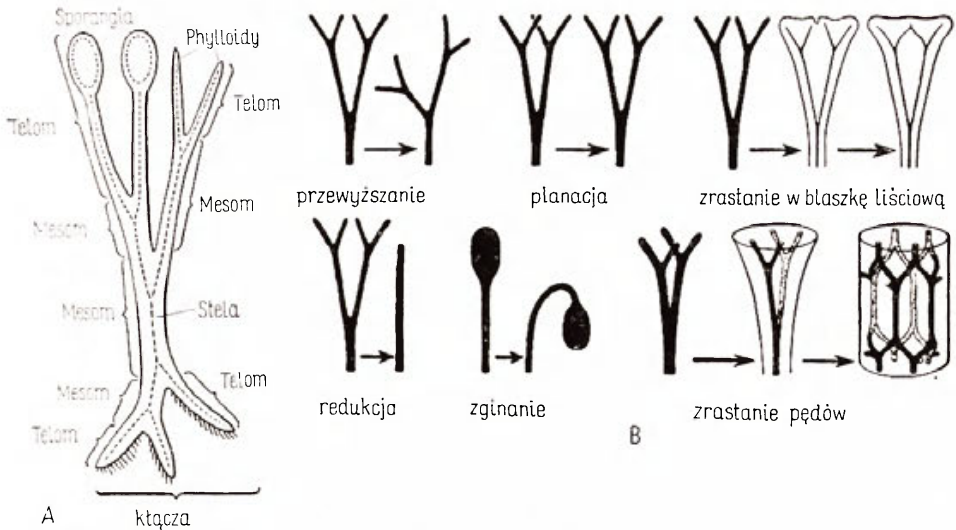
#### **Powstanie morfologicznego zróżnicowania osiowców. Teoria telomu.**

Według przeważających obecnie poglądów najprostsze psylofity reprezentują typ rośliny bliskiej wspólnym przodkom wszystkich pędowców. Na podstawie budowy *Rhynia* i pokrewnych form, można przypuszczać, że ciało pierwotnych roślin osiowych składało się z prapędów (pratelomów), opatrzonych pojedynczą wiązką naczyniową. W związku ze specjalizacją funkcjonalną doszło do rozgałęziania się pratelomów i ich morfologicznego różnicowania. Wolne części pędów tworzą właściwe telomy, zaś między miejscami rozgałęzień tworzą się tzw. mesomy (międzywęzła). Rozgałęziający się dichotomicznie telom zróżnicował się na część podziemną stanowiącą rodzaj kłączy i część nadziemną. Ta ostatnia podlegała dalszemu różnicowaniu morfologicznemu i funkcjonalnemu, w rezultacie czego powstały telomy wegetatywne, czyli fyloidy, odpowiadające funkcjonalnie pędom asymilacyjnym i telomy płodne, czyli fertylne, na których znajdowały się zarodnie. Oba te rodzaje telomów są sobie homologiczne i pierwotnie mało różniły się od siebie. Dalsze różnicowanie ciała rośliny polegałoby na powstaniu wyrostków (emergencji) w postaci kolców lub łusek pokrywających często pędy pierwotnych osiowców. Wyrostki takie nie są homologiczne telomom, choć mogą się do nich upodabniać morfologicznie.

Proces różnicowania się morfologicznego ciała roślin lądowych ujmuje teoria telomu, której powstanie i rozwój wiąże się przede wszystkim z nazwiskiem wybitnego paleobotanika niemieckiego Zimmermanna (1930, 1959). Przyjmując, że w historii *Cormophyta* występowało scharaktery-



zowane poprzednio stadium ewolucyjne, cechujące się pierwotnym brakiem zróżnicowania pędów, teoria telomu stara się sprowadzić dalszą ewolucję osiowców do pewnych procesów elementarnych (por. ryc. 78). Do nich należy proces planacji (ryc. 78), w wyniku którego dochodzi do spłaszczenia pędów. Rozwidlanie pędów początkowo zachodzące w wielu



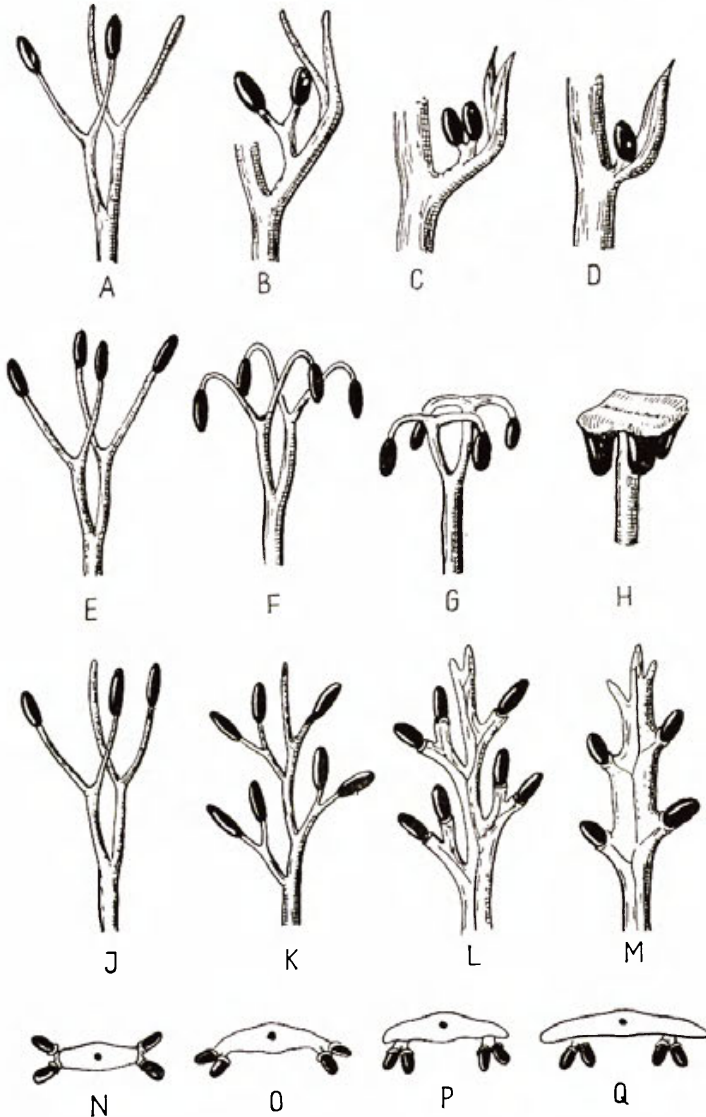
Ryc. 78. Zróżnicowanie ciała prymitywnych psylofitów, jako przykład budowy pierwotnych osiowców (A), oraz procesy elementarne, które doprowadziły do zróżnicowania ich budowy (B), według teorii telomowej. (Według Zimmermanna).

płaszczyznach zaczyna zachodzić w jednej (ryc. 78). Obok tego procesu zachodziło także przewyższanie (przerastanie), w rezultacie którego pierwotnie izotomiczne rozwidlanie zastępowane zostawało przez rozwidlanie heteronomiczne (por. ryc. 78). Mogło też dochodzić do zrastania się telomów (pędów wolnych) i mesomów (międzywęzli), przez powstanie wspólnej parenchymy, łączącej je wzajemnie. Przy tworzeniu się na przykład wyspecjalizowanych organów asymilacyjnych, jakimi są liście, stanowiące odpowiednio zmodyfikowane pędy, dochodziło do współdziałania procesu spłaszczania (planacji) i zrastania. Natomiast zrastanie się początkowo oddzielnych pędów dokonywało się bez udziału planacji. Powstanie synangiów, tj. zarodni złożonych, tworzących się ze zrosnięcia się kilku prostych i pierwotnie niezależnych zarodni, jest procesem analogicznym do zrastania się telomów wegetatywnych jednak w odniesieniu do telomów fertylnych. Ponadto w różnicowaniu się ciała roślin wyższych uczestniczyły jeszcze procesy redukcji telomów (ryc. 78) i ich zginanie (inkurwacja) (por. ryc. 78). Procesy te uczestnicząc w różnych kombinacjach i przejawiając się z różną intensywnością określają zewnętrzną postać *Cormophyta*. Dowodów na słuszność teorii telomu dostarczają liczne szeregi ewolucyjne roślin paleozoicznych należących do różnych typów



lub klas. Poszczególne ogniwa takich szeregów reprezentują kolejne stadia procesów morfologicznych postulowane przez teorię telomu (ryc. 79).

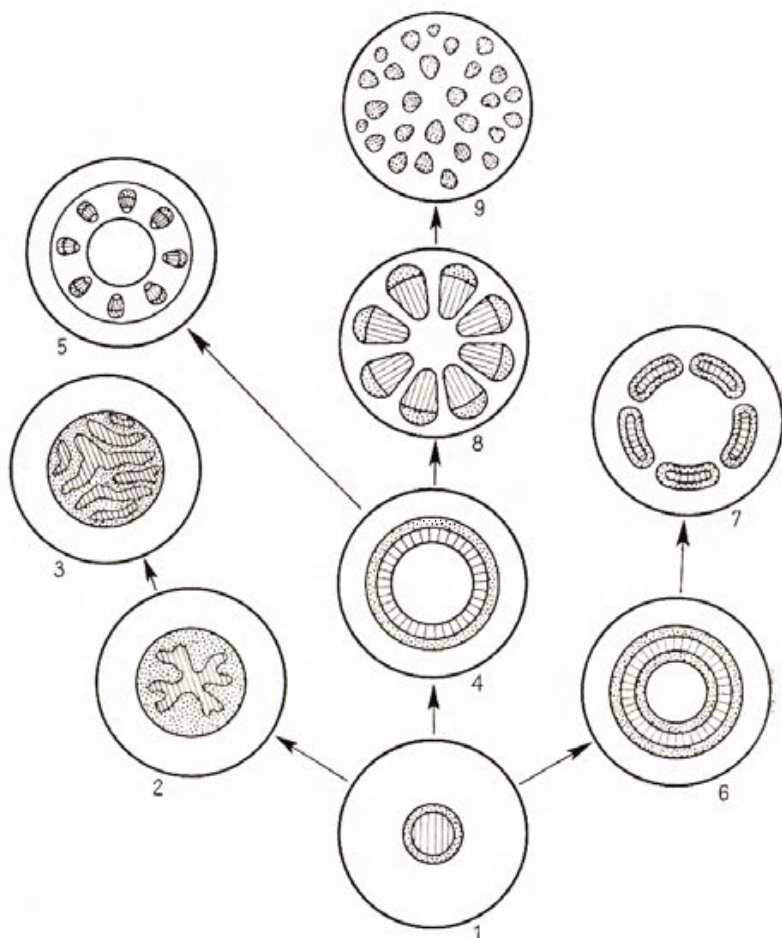
Podobnie budowa wewnętrzna roślin różnicowała się w wyniku działania pewnych procesów elementarnych, do których zalicza się różnicowanie i przemieszczanie tkanek. Wyraża się to szczególnie w ewolucji tkanek przewodzących, którą wyjaśnić się stara teoria stelarna.



Ryc. 79. Powstanie liści zarodniowych (sporofilów) u widłaków (A–D), skrzypów (E–H) i paproci (I–Q) z rozwidlonych telomów fertylnych psylofitów, według teorii telomowej. (Według Zimmermanna). (N–Q przekroje poprzeczne sporofilów paproci).

**Rozwój budowy wewnętrznej roślin. Teoria stelarna.** Rozwój tkanek przewodzących i systemu przewodzącego w całości jest bardzo istotny dla ustalenia stosunków filogenetycznych *Cormophyta*. Jak wiadomo, system ten składa się z ksylemu, tj. elementów przewodzących wodę i z floemu, tj. elementów przewodzących soki.

W procesie ewolucji silnemu zróżnicowaniu uległ przede wszystkim ksylem. Pierwotny ksylem składa się z rurek sitowych (tracheid), które prócz funkcji przewodzących pełnią także funkcje oporowe, tj. podtrzymują pędy. W związku z tym powstają na nich charakterystyczne zgru-



Ryc. 80. Budowa systemu przewodzącego prymitywnych osiowców (1) i jej modyfikacje w procesie ewolucji według teorii stelarnej. (Według Tachtadźiana).

1 — protostela (psylofity, widłaki, pewne paprocie), 2 — aktinostela, 3 — plektostela (2—3 wyspecjalizowane psylofity, pewne widłakowe, skrzypowe i paprocie), 4 — siphonostela z floemem zewnętrznym (pewne paprocie i rośliny nasienne), 5 — arthrostele (pewne skrzypowe), 6 — siphonostela z zewnętrznym i wewnętrznym floemem (pewne paprocie), 7 — dictyostela (polystela) (pewne paprocie), 8 — eustela (większość roślin nasiennych), 9 — ataktostela (liczne okrytonasienne).

bienia błon komórkowych. W rozwoju ewolucyjnym poszczególnych szczepów *Cormophyta* powstawały niezależnie tracheidy o bardzo podobnym charakterze zgrubień. U najbardziej progresywnych grup tworzą się naczynia (tracheje), stanowiące znacznie bardziej efektywne elementy przewodzące ksylem. Naczynia powstały niezależnie i w różnym czasie u pewnych grup paproci, nagonasiennych i okrytonasiennych. Niezależne powstawanie naczyń w różnych szczepach *Cormophyta* stanowi doskonały przykład paralelizmu ewolucyjnego, wyraźnie zaznaczonego w filogenezie tkanek roślinnych.

System przewodzący u prymitywnych *Cormophyta* tworzy kompleks centralny, wykształcony w postaci tzw. walca osiowego (stela), w którym ksylem otoczony jest pierścieniem floemu. Ten typ systemu przewodzącego nosi nazwę protosteli (ryc. 80) i występuje u psylofitów, widłakowych i pewnych paprociowych. Z tego prostego typu systemu przewodzącego rozwinęły się bardziej skomplikowane typy steli. Na przykład w rezultacie powstania we wnętrzu protosteli wtórnej parenchymy powstaje sifonostela, a w wyniku jej rozpadu eustela charakterystyczna dla większości dwuliściennych i dla nagonasiennych. Rycina 80 podaje główne typy steli i grupy systematyczne, w których się one rozwinęły. Progresywna komplikacja steli zdaje się polegać na zwiększeniu jej powierzchni i efektywności przewodzenia, które zostały osiągnięte w poszczególnych szczepach na różnej drodze.

Podczas gdy teoria telomu objaśnia rozwój zewnętrznej budowy wyższych roślin, to teoria stelarna (Van Tighem, 1886, Bower, 1935) objaśnia rozwój ewolucyjny ich budowy wewnętrznej. Obie teorie, wypowiedziane początkowo niezależnie, znalazły potwierdzenie w bardzo licznych odkryciach paleontologicznych, które pozwoliły też na ich dalsze rozwinięcie. Wyniki obu teorii są całkowicie zbieżne i wskazują, że za najbardziej prymitywną grupę *Cormophyta* uznać należy psylofity.

**Pochodzenie wyższych roślin lądowych.** Nie ulega najmniejszej wątpliwości, że *Cormophyta* pochodzą od jednej z grup glonów. Wskazuje na to wiele faktów, m. in. wcześniejsze geologicznie pojawienie się glonów, mniejszy stopień zróżnicowania tkankowego i organologicznego ciała, oraz występowanie tendencji ewolucyjnych podobnych do kierunku ewolucji obranego przez *Cormophyta*. Bliższe określenie grupy glonów, od których pochodzić mogą najpierwotniejsze *Cormophyta*, natrafia jednak na duże trudności, przede wszystkim ze względu na brak materiałów paleontologicznych, odnoszących się do tej fazy ewolucji świata roślinnego. Dlatego jest to problem w dużej mierze jeszcze otwarty.

Każda teoria filogenetyczna, która stara się określić pochodzenie osiowców, musi zarazem objaśniać zasadnicze rysy ich morfologii i biologii. Jeśli chodzi o stopień zróżnicowania tkanek, to niektóre glony stoją nawet wyżej niż najprymitywniejsze *Cormophyta*. Te ostatnie

muszą być więc wyprowadzane ze stosunkowo mało pod tym względem wyspecjalizowanych grup glonów. Natomiast jeśli idzie o powstanie charakterystycznego dla osiowców cyklu życiowego (por. str. 234), to nie ulega wątpliwości, że przodkowie *Cormophyta* musieli osiągnąć to stadium rozwoju morfologicznego, w którym zarówno haplont jak i diplont reprezentowane były przez wielokomórkowe plechy tkankowe.

Z licznych hipotez wypowiedzianych na temat pochodzenia *Cormophyta* dwie wydają się być najbardziej prawdopodobne. Pierwsza z nich, starsza, „klasyczna” hipoteza stara się wyprowadzić osiowce z klasy zielenic (*Chlorophyta*), a w szczególności z rzędu wstęźnic (*Ulotrichales*). Prócz wysoce zróżnicowanych plech tkankowych, posiadających zielone chloroplasty o prostej budowie, glony te wykazują przemianę pokoleń, złożoną z regularnie powtarzających się pokoleń haploidalnego gametofitu i diploidalnego sporofitu, które nie różnią się od siebie morfologicznie (izomorficzna przemiana pokoleń). Od takiego cyklu życiowego można wyprowadzić charakterystyczną dla *Cormophyta*, heteromorficzną przemianę pokoleń, w której obie fazy różnią się od siebie morfologicznie. Zwolennikiem takiego poglądu na pochodzenie *Cormophyta* jest m. in. jeden z twórców teorii telomu Zimmermann (1959).

Z odmiennych założeń wychodzi botanik radziecki Tachtadżian (1956), który podkreśla w szczególności fakt, że już u najstarszych znanych nam *Cormophyta* (psylofity, widłaki) zróżnicowanie obu pokoleń jest w cyklu życiowym bardzo wyraźnie zaznaczone. Dochodzi tu mianowicie do dominowania sporofitu. Tachtadżian przypuszcza, że zielenice zatrzymały się na zbyt prymitywnym stadium ewolucji cyklu życiowego, aby można z nich wyprowadzać pierwotne osiowce. Natomiast u brunatnic (*Phaeophyta*) wytwarza się silnie heteromorficzny cykl życiowy. U olbrzymich morskich brunatnic – laminarii, zaznacza się nawet wyraźne dominowanie fazy diploidalnej (sporofitu), a więc powstają tu stosunki takie same jak u pierwotnych osiowców. Pewne brunatnice osiągnęły nawet większy stopień redukcji gametofitu niż rośliny wyższe. Zdaniem Tachtadżiana dominowanie sporofitu powinno zaznaczyć się już u wodnych przodków roślin lądowych. Progresywne zmiany cyklu życiowego brunatnic pozwalałyby zatem upatrywać przodków *Cormophyta* wśród brunatnic, zwłaszcza że jest to grupa, której chloroplasty zawierają prócz fikofeiny także chlorofil.

**Stosunki filogenetyczne wśród niższych *Cormophyta*.** Z problemem pochodzenia *Cormophyta* ściśle związane jest zagadnienie stosunków filogenetycznych wśród niższych osiowców. Większość badaczy, niezależnie od różnic w zapatrywaniach na ewentualnych przodków *Cormophyta*, upatruje w psylofitach grupę najbardziej prymitywną, zajmującą centralne położenie w drzewie rodowym *Cormophyta* i stanowiącą szczepek wyjściowy dla pozostałych. Wychodząc z tego poglądu opartego na



danych paleontologicznych i teorii telomu należy przypuścić, że dalsza ewolucja sporofitu osiowców podążała w dwu zasadniczych, lecz rozbieżnych kierunkach. U większości *Cormophyta* rośliną samożywną jest sporofit, gametofit zaś w różnym stopniu uwstecznia się. Ten ewolucyjny sukces pokolenia diploidalnego objaśnia się wielką efektywnością sposobu rozmnażania się za pośrednictwem spor lub nasion. Jednakże u wątrobowców i u mchów wzrasta rola gametofitu, który staje się samożywny, zaś sporofit ulega uproszczeniu. Morfologiczna i fizjologiczna degradacja sporofitu *Bryopsida* byłaby zatem zjawiskiem wtórnym, mszaki zaś pochodziłyby od psylofitów.

Zdaniem jednak niektórych badaczy, obecnie poznany materiał kopalny nie wystarcza do właściwego rozstrzygnięcia problemu stosunków rodowych wśród niższych *Cormophyta*. Podważają oni w szczególności pogląd, że psylofity są najprymitywniejszą grupą osiowców. Wczesne wyodrębnienie się innych typów, zwłaszcza *Lycopsida* ale także *Pteropsida* i *Sphenopsida* mogłoby świadczyć, że grupy te, podobnie jak i same psylofity, pochodzą od bardziej pierwotnej i nie znanej jeszcze grupy wspólnych przodków, które żyły w dolnym sylurze lub ordowiku, a być może jeszcze wcześniej. Ewolucja psylofitów i innych grup *Cormophyta* odbywałaby się zatem równolegle. Niektórzy uważają, że ta wspólna grupa zbliżona była do *Anthocerotales*, a więc w pewnym sensie sugerują odwrócenie następstwa wydarzeń wynikającego z dotychczas przyjmowanych założeń.

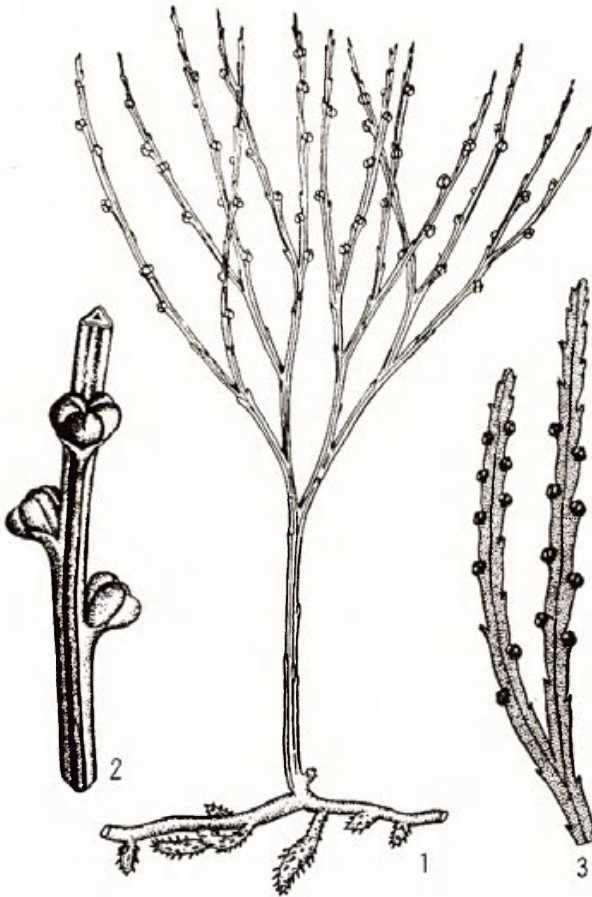
Pewne fakty istotnie wskazują na to, że pierwotne *Cormophyta* mogły, a nawet powinny pojawić się znacznie wcześniej niż najstarsze znane nam psylofity. Świadczyć o tym może występowanie, niestety bardzo niedokładnie poznanych, szczątków roślin lądowych, już w ordowiku (Obrhel, 1959; Kozłowski & Greguss 1959), a nawet z kambru (Krisztofowicz 1953). Wydaje się być prawdopodobne, że psylofity górnego syluru i dewonu reprezentowały już pewnego rodzaju relikty filogenetyczny, nie stanowiły zaś pierwszych w ogóle pionierów życia lądowego. Wydaje się prawdopodobne, że datę powstania pierwszych roślin lądowych przesunąć wypadnie na ordowik. Mimo, że zmiany te modyfikują dotychczas przyjęte poglądy na stanowisko systematyczne psylofitów, to jednak większość danych morfologicznych i paleontologicznych zdaje się wskazywać na to, że w historii wszystkich *Cormophyta* występował etap ewolucji, w którym były one reprezentowane przez morfologicznie mało zróżnicowane formy przypominające najprostsze ze znanych nam psylofitów.

**Warunki kolonizacji lądu przez rośliny.** Nie ulega wątpliwości, że rośliny lądowe pochodzą od roślin morskich. Być może rolę tygla, w którym odbywało się formowanie pierwszych pionierów życia lądowego w świecie roślinnym odegrała strefa wpływów, dla której charakterystyczne



są warunki ekologiczne pośrednie dla środowiska wodnego i lądowego. Być może regresje morskie, jakie zaznaczyły się pod koniec syluru odegrały rolę sprzyjającą, tworząc rozliczne środowiska przejściowe, laguny i płytczny przybrzeżne. Same psylofity reprezentowały typ ekologiczny przejściowy. O związku ich ze środowiskiem wodnym świadczy obecność przestworów międzykomórkowych, charakterystycznych dla hydrofitów. Z drugiej strony szparki oddechowe świadczyłyby o ich przystosowaniu do środowiska naziemnego i oddychania atmosferycznego. Psylofity były to rośliny napół wodne, błotne lub tworzące torfowiska.

Stopniowe opanowywanie lądu przez rośliny, urosło do jednej z największych rewolucji w dziejach świata organicznego. Powstanie pokrywy roślinnej zmieniło przebieg szeregu procesów klimatycznych i glebowych, stworzyło nowe środowiska i utorowało drogę dla pierwszych zwierząt lądowych.



Ryc. 81. Organizacja *Psilotum*. (Według Tachtadźiana).

1 — wygląd sporofitu *P. medium*, 2 — gałązka z synangiami, 3 — gałązka *P. flaccidum*.

**Zagadka pochodzenia Psilotales.** Wśród dzisiejszych roślin grupa *Psilotales* zajmuje stanowisko wyjątkowe. Są to epifity lub saprofity szeroko rozmieszczone w strefach podzwrotnikowych. U roślin tych brak jest właściwych korzeni, które zastępuje rodzaj podziemnych kłączy. Pędy nadziemne, opatrzone walcem osiowym typu protesteli rozgałęziają się dichotomicznie. Jako organa asymilacyjne, funkcjonują u *Psilotales* pędy nadziemne i krótkie łuskowate liście będące przeobrażonymi telomami (por. ryc. 81).

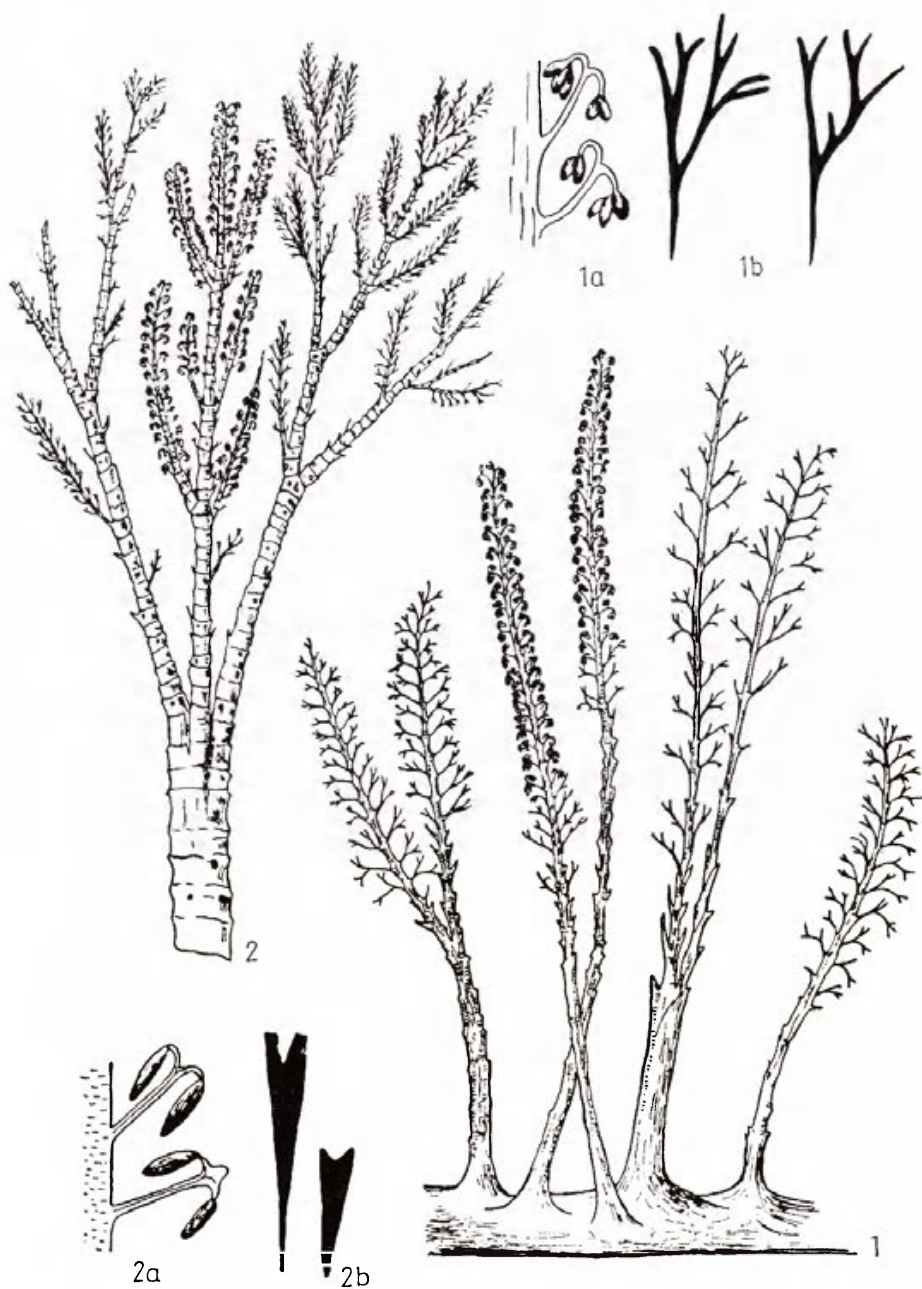
W budowie *Psilotales* uderza obecność wielu cech bardzo prymitywnych, które zbliżałyby je do praosiowców. Zdaniem pewnych botaników jest to grupa wtórnie uproszczona, stojąca najbliżej widłakowatych (Zimmermann, 1959). Być może jednak, że choć stanowią one grupę pod względem ekologicznym wyspecjalizowaną, wywodzą się wprost od psylofitów (Tachtadżian, 1956). Przeciw zbliżaniu ich z widłakami przemawia w istocie szereg cech takich jak: brak właściwych korzeni, obecność liści pochodzenia telomowego (nie zaś liści powstałych z emergencji) i terminalne położenie zarodni. Szczep ten stanowiłby niezwykle przykład reliktu filogenetycznego w świecie roślin.

**Kariera i upadek skrzypowych.** Historia skrzypowych stanowi doskonały przykład typowej „kariery ewolucyjnej”. Pierwsi przedstawiciele tego szczepu poznani zostali z dolnego dewonu, a już w karbonie osiągnął on szczyt swego rozwoju. Reprezentowały go m. in. formy drzewiaste, odgrywające doniosłą rolę we florach tego okresu. Następnie jednak szczep ten tracił stopniowo swe znaczenie, a od kredy reprezentowany jest on przez jeden tylko rodzaj — *Equisetum*. Upadek ewolucyjny skrzypowych jest zatem wyjątkowo głęboki, nawet w porównaniu z podobnym ogólnie losem widłakowatych.

Od *Lycopsidea* skrzypowe różnią się rozwojem swych liści telomowych, tj. powstających przez przeobrażenie pędów, które jednak w odróżnieniu od powstających w podobny sposób liści paprociowych są krótkie (tzw. mikrofylia) i wykazują charakterystyczny układ okółkowy.

W dolnym dewonie pojawia się najstarszy rząd skrzypowych — *Hyeniales*. Od ścielących się kłączy, wznosiły się już u podstawy widlasto podzielone pędy tworzące roślinę krzaczastą (ryc. 82). Liście asymilacyjne były drobne i rozwidłone. Liście zarodnikowe także rozwidłające się tworzyły najczęściej rodzaj kłosów na oddzielnych pędach. Rośliny te stanowią ogniwo pośrednie między typowymi skrzypowymi a pierwotnymi psylofitami, od których przypuszczalnie pochodzą.

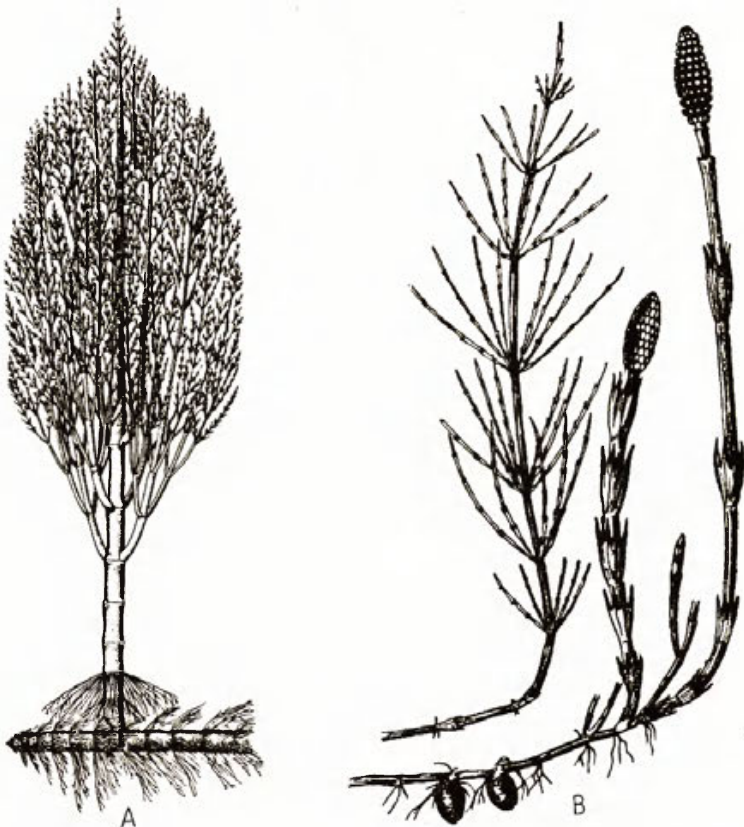
W górnym dewonie wyodrębniły się od nich klinolisty — *Sphenophylales*. Były to zazwyczaj niewielkie rośliny, pnącza lub rośliny wodne tworzące gęste zespoły. Pędy opatrzone były okółkami trójkątnych liści, które u prymitywnych form, były rozwidłone, u progresywnych natomiast w rezultacie ich zrastania się powstawała lita blaszka liściowa.



Ryc. 82. Przedstawiciele praskrzypowych (*Hyeniales*). (Według Tachtadziana).  
 1 — *Hyenia elegans* (dewon środkowy), fragment rośliny, oraz sporofile (1a) i liście płone (1b); 2 — *Calamophyton primaevum* (dewon środkowy), ogólny wygląd rośliny oraz sporofile (2a) i liście płone (2b).

Na półkuli północnej wymarły one w dolnym permie, na południowej przetrwały natomiast do triasu.

Trzeci szczepek reprezentowały kalamity (*Calamitaceae*) i ich przodkowie asterokalamity (*Asterocalamitaceae*). Te ostatnie stanowiły bezpośrednich potomków *Hyeniales* i występowały od górnego dewonu do dolnego karbonu. Typowe kalamity były roślinami drzewiastymi osiągającymi do 30 m wysokości. Pojawiły się one w dolnym karbonie, a wymarły w permie, osiągając maksimum swego rozwoju w środkowym i górnym karbonie. Zewnętrznie bardzo przypominały one dziś żyjące skrzypy, miały jednak zdolność silnego przyrostu wtórnego. W górnym karbonie pojawiły się *Equisetaceae*, które można uważać w pewnym sensie za zdobnie kalamity. Bywają one nawet łączone z nimi w jedną grupę *Equisetales*. Dziś żyjący skrzyp (*Equisetum*) stanowi więc relikw filogenetyczny, rodzaj żywej skamieniałości” (ryc. 83).



Ryc. 83. Kopalni i współcześni przedstawiciele *Equisetales*. (Według Tachtadziana i Strasburgera).

A — *Calamites* (karbon), pokrój rośliny; B — współczesny skrzyp polny (*Equisetum arvense*), pęd płony oraz pęd z kłosem utworzonym przez listki zarodnikowe.



**Charakterystyka paprociowych.** Obszerny typ *Pteropsida*, stanowi największą i najbardziej zróżnicowaną grupę osiowców. Wszystkie należące tu szczepy wywodzą się przypuszczalnie od psylofitów. Najprymitywniejszą grupą paprotników są prapaprocie (*Primofilices*) należące do klasy paproci (*Filicinae*). Pierwsi przedstawiciele tej grupy pojawili się już w środkowym dewonie. Paprocie nasienne (*Pteridospermae*), znane od górnego dewonu do kredy, stanowią centralną grupę wszystkich paprociowych, a zarazem tworzą pomost między paprociami a roślinami nagonasiennymi. Te ostatnie nie stanowią jednorodnego szczepu filogenetycznego. Tylko pewne grupy nagonasiennych jak sagowce i blisko z nimi spokrewnione bennetyty wywodzą się bezpośrednio z paproci nasiennych. Jednakże stadium ewolucji narządów rozmnażania właściwe dla nagonasiennych zostało także osiągnięte przez inne szczepy m. in. przez kordaity stanowiące grupę rozwijającą się równoległe do paproci nasiennych, a również przez miłorzębowe i główną obecnie grupę nagonasiennych — iglaste. Wczesne powstanie oddzielnych szczepów nagozależkowych jest przejawem dywergencji od grupy wspólnych przodków, którymi dla pewnych szczepów były na pewno paprocie nasienne, dla drugich zaś mogły być prapaprocie (*Primofilices*).

Od prymitywnych nagonasiennych przypuszczalnie pochodzą także okrytonasienne (*Angiospermae*), stanowiące od końca ery mezozoicznej panującą grupę roślin wyższych. Cechuje je rozwój kwiatów jako specjalnych organów rozmnażania i nasion opatrzonych specjalnymi osłonkami tkankowymi.

Paleontologiczna historia wielu należących tu szczepów została stosunkowo dobrze poznana i na tym właśnie polega znaczenie paprotników dla zrozumienia ewolucji roślin. W rezultacie ewolucji organizacja morfologiczno-fizjologiczna paprociowych ulega głębokiej przebudowie, przy czym należące tu grupy roślin cechuje duża plastyczność planu budowy. Choć pod względem filogenetycznym paprociowe zdają się stanowić zwartą grupę świata roślinnego, cechuje je jednak duża różnorodność budowy zewnętrznej i wewnętrznej. Wszystkie należące tu grupy cechuje jednak obecność liści powstałych w rezultacie planacji i zrastania dłuższych odcinków telomów. Są to tzw. liście duże (makrofile). Ewolucję paprotników cechuje wyraźnie zaznaczona tendencja do progresywnego rozwoju i różnicowania sporofitu, przy równoczesnej tendencji do silnej redukcji gametofitu. U nagonasiennych i okrytonasiennych rozwój gametofitu odbywa się na macierzystym sporoficie, gdzie tworzy on szczątkowe przedrośle.

**Historia paproci.** Między najprymitywniejszymi prapaprociami (*Primofilices*) środkowego dewonu i psylofitami trudno przeprowadzić wyraźną granicę. Prapaprocie stanowią bowiem typową grupę przejściową. Zarodnie ich, podobnie jak u psylofitów, były jeszcze pojedyncze i zaj-



mowały terminalne położenie na pędach. Organami asymilującymi były pędy, nie przeobrażone jeszcze w liście. Główne pędy prapaproci były przeważnie wzniesione, często jeszcze dichotomicznie się rozgałęziające. Podobnie jednak jak u typowych paproci, młode pędy były pastorał-



Ryc. 84. Dewońskie prapaprocie z rodzaju *Protopteridium*. (Według Tachtadziana).  
Część pędu *P. hostimense* (A) i *P. minutum* (B).

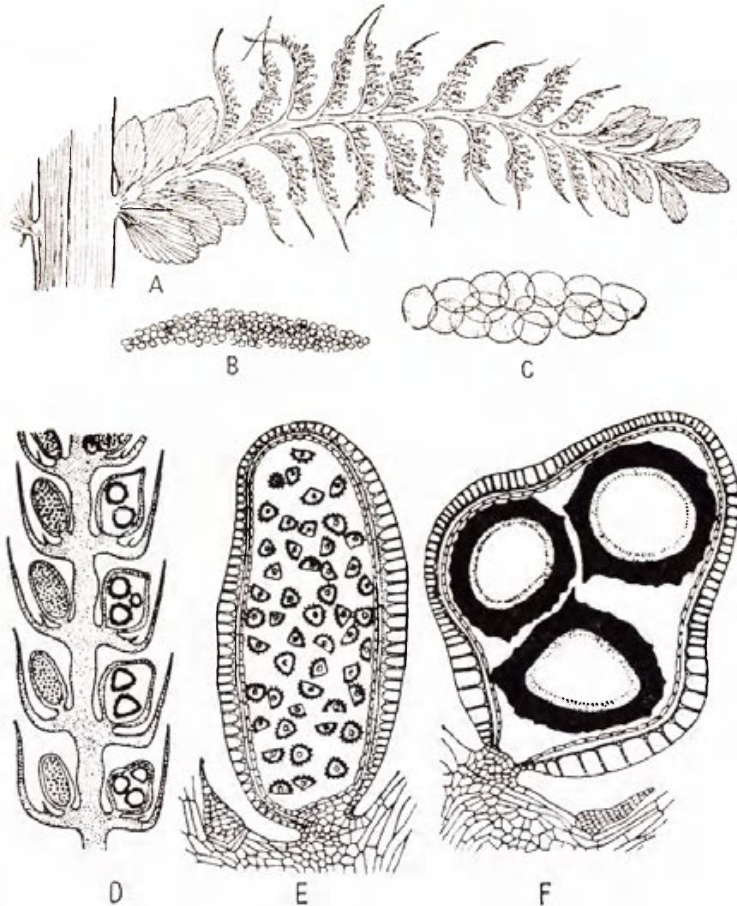
wato skręcone. Wiązka przewodząca zaś nie miała już budowy protosteli, ale przybrała postać sifonosteli. Pod względem zaś ekologicznym prapaprocie były przypuszczalnie pierwszymi typowo lądowymi roślinami, których biotopy nie były związane ze zbiornikami wodnymi. Od prapaproci, które wymarły w permie, pochodzą przypuszczalnie wszystkie pozostałe szczepy paprociowych.

Niektóre prapaprocie jak górnodewoński *Aneurophyton* miały postać roślin drzewiastych. Pęd główny tworzył u nich rodzaj pnia, od którego odchodziły pędy boczne, na których brak jeszcze było blaszek właściwych liści, zastępowanych tu przez krótkie pędy asymilacyjne.

Od prapaproci wyodrębniło się w karbonie szereg niezależnych szczepów, często wyspecjalizowanych i tworzących odrębne kierunki rozwojowe (*Noeggerathiales*, *Marattiales*, *Leptofilices*). W ewolucji tych szcze-

pów stwierdzono daleko posunięty paralelizm ewolucyjny, w budowie liści, ich użyłkowania, sposobie rozgałęziania oraz w budowie narządów rozmnażania.

**Rośliny nasienne jako wyższy etap w rozwoju Cormophyta.** W historii paproci bardzo wczesnie przejawiała się tendencja do zróżnicowania zarodników (spor.) Podczas gdy zarodniki psylofitów były zawsze jednokowej postaci, już środkowodewońska *Archaeopteris* (ryc. 85, A—C) zaliczana pierwotnie do prapaproci, lecz która, jak się okazało, jednoczy w swej budowie cechy paproci i nagonasiennych, wykazuje zróżnicowanie zarodników na mikro- i makrospory. Takie zróżnicowanie wielkości zarodników odbija się także na budowie samych zarodni (zróżni-



Ryc. 85. Wczesne etapy ewolucji morfologicznej roślin nasiennych. (Według Szafra i Kostyniuka oraz Tachtadźiana).

A—C — górnodewońska roślina różn zarodnikowa *Archaeopteris*; A — część liścia z zarodnikami, B, C — mikro- i makrospory; D—F — współczesna widliczka (*Selaginella*), D — przekrój podłużny przez kłosa z zarodnikami, widoczne mikro- i makrosporangia; E—F — stopniowa redukcja ilości makrospor wewnątrz zarodni w procesie wzrostu.

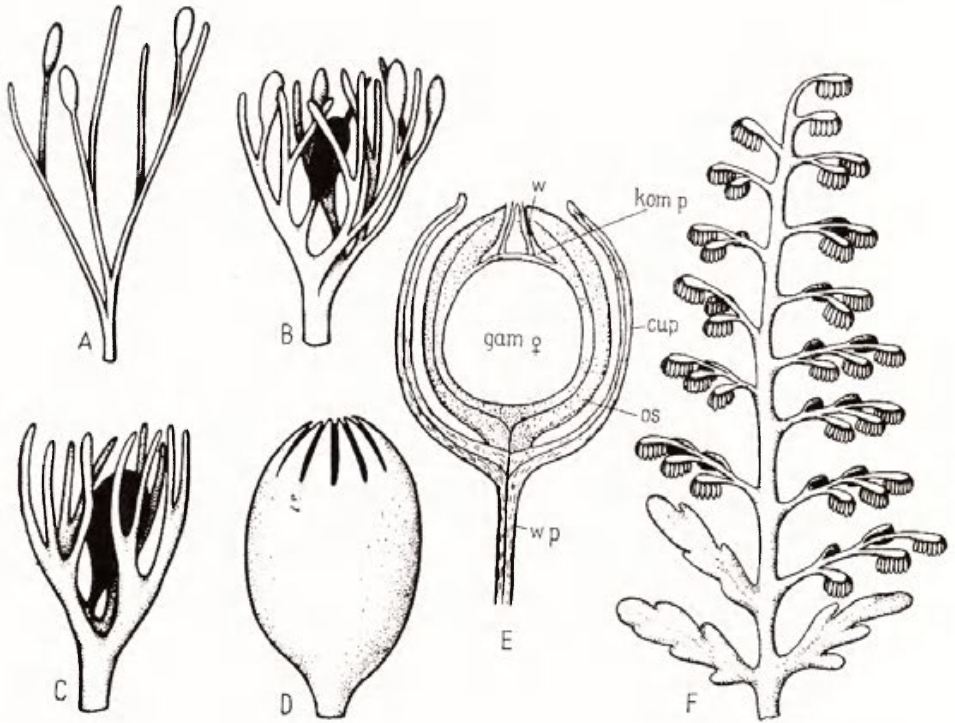
cowanie na makro- i mikrosporangia) i gametofitów (zróznicowanie na gametofity żeńskie i męskie). Wczesne pojawienie się paproci różnozarodnikowych stanowiło zarazem pierwszy krok na drodze ewolucji wiodącej do powstania roślin nasiennych (*Spermatophyta*). Dalsze modyfikacje polegały na redukcji ilości spor tworzących się w makrosporangiach aż do jednej, która zatrzymywała się w nim i tworzyła gametofit żeński z rodniami, w których powstawała komórka jajowa. Podobne stadium w rozwoju nasion reprezentuje dziś żyjąca widliczka (*Selaginella*) należąca do widlaków (ryc. 85, D—F). U niektórych gatunków widliczki ilość makrospor w makrosporangium redukuje się do jednej, która jednak nie opuszcza swej zarodni, lecz pozostaje w niej i rozwija we wnętrzu rodnie a następnie zarodek sporofitu. Dopiero wtedy całe makrosporangium, tworzące jakby zaczątkową postać nasienia, odpada od rośliny. Gametofit żeński rozwija się zatem na macierzystym sporoficie. Równocześnie mikrospory przekształcały się w ziarna pyłku, które po dostaniu się do makrosporangium tworzyły szczątkowy gametofit męski pasożytujący w pewnym sensie na tkankach sporangium, a następnie plemniki. Po zapłodnieniu komórki jajowej powstawała zygota, a w wyniku jej rozwoju tworzył się zarodek. Zarodek wraz z tkankami zapasowymi i otaczającymi go osłonkami, przekształcającymi się następnie w rodzaj łupiny nosi nazwę nasienia. Po wysianiu się nasion kiełkował potomny sporofit. Rozwój pokolenia płciowego na macierzystym sporoficie u roślin nasiennych nasuwa daleko idące analogie biologiczne do zatrzymania rozwoju pokolenia płciowego u pewnych stułbiopławów (pokolenie meduz) i zamiany go na organa płciowe polipów (meduzoidy lub sporosaki). Przystosowawcze znaczenie rozwoju nasion zdaje się polegać przede wszystkim na ochronie gametofitu żeńskiego przed wysychaniem. Stanowiło to doniosły krok ewolucyjny osiowców w ich coraz to doskonalszym przystosowaniu do warunków życia naziemnego.

W przebiegu ewolucji roślin nasiennych uderza też głęboka analogia biologiczna do procesów ewolucyjnych u wyższych kręgowców. Nasiona można porównać z jajem owodniowców (*Amniota*) okrytym błonami płodowymi zabezpieczającymi przed wysychaniem, na jakie narażone jest ono w warunkach życia lądowego. Nasiona prymitywnych roślin nasiennych były jednak początkowo jeszcze niedoskonałe. Zarówno u paproci nasiennych, jak i u kordaitów oraz paleofitycznych szpilkowych nigdy nie znaleziono w nasionach zarodka. Przypuszczalnie zarodek tworzył się u nich dopiero po wysianiu się. Właściwe nasiona, w których znajduje się zarodek z zaczątkowymi organami (korzeń, liścienie), cechujące się zarazem występowaniem charakterystycznego okresu zawieszenia procesów rozwoju zarodka aż do kiełkowania następującego po wysianiu, powstały znacznie później. Najstarszą rośliną nasienną z zarodkiem zachowanym w nasieniu jest górnotriasowy *Tricranolepis*. Na ten więc okres przypada dopiero powstanie właściwych roślin nasiennych.

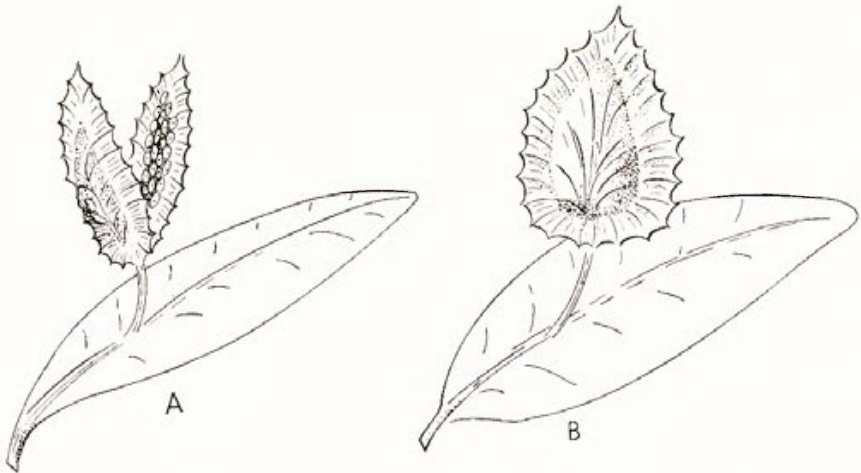
Tendencja do wytworzenia nasion przejawiała się niezależnie w wielu szczepach paprotników, a nawet jak wiemy u widłaków karbońskich (por. str. 237). Wszystkie szczepy paprociowych wykazujące taką tendencję rozwojową wywodzą się albo bezpośrednio, albo za pośrednictwem paproci nasiennych, od prapaproci (*Primofilices*), u których bardzo wcześnie powstała różnorodność. W miarę ewolucji niektóre z progresywnych szczepów osiągnęły niezależnie stadium organizacji morfologicznej odpowiadające nagonasiennym. Nasiona tych ostatnich cechuje jak wiadomo to, że makrosporangia znajdują się tu nieosłonięte na powierzchni lub na krawędzi liścia zarodnikonośnego (sporofila). Ten typ budowy nasion został uzyskany niezależnie, przez kilka linii rozwojowych, o czym świadczy także zróżnicowanie szczegółów budowy samych nasion. U okrytonasiennych natomiast makrosporangium okryte zostaje przez liść zarodnikonośny (owocolistek), dzięki powstaniu słupka. Tendencja do wytworzenia nasion przejawiająca się w kilku odrębnych liniach ewolucyjnych paprotników stanowi z jednej strony doskonały przykład paralelizmu ewolucyjnego, z drugiej zaś świadczy o przystosowawczym charakterze procesów ewolucyjnych.

**Znaczenie ewolucyjne paproci nasiennych.** Do najpierwotniejszych roślin nasiennych należą paprocie nasienne (*Pteridospermae*), częste we florach ery paleofitycznej i częściowo także mezofitycznej (górną dewon-trias, ewentualnie aż do kredy). Cechuje je progresywna budowa narządów rozmnażania, w szczególności makrosporangiów (ryc. 86 E). Znajdowały się one na końcach liści, umieszczonych na krótkich, nagich pędach. Otaczała je specjalna okrywa (cupula) w postaci miseczki, stanowiąca wytwór liścia zarodnikonośnego. Pod tą zewnętrzną okrywą znajdowała się osłonka wewnętrzna (integument), tworząca okienko i komorę pyłkową. Wewnątrz znajdował się gametofit żeński (przedrośle czyli woreczek zalążkowy) z rodniami, w których rozwijała się komórka jajowa po jej zapłodnieniu zaś tworzył się zarodek. Tak dochodziło do powstawania nasion. Materiał porównawczo-anatomiczny i paleontologiczny wskazuje, że makrosporangia paproci nasiennych stanowią twór złożony, który powstał przez modyfikację grupy sporangiów, pierwotnie terminalnie osadzonych na kilku telomach. Przypominały one zatem proste sporangia, jakie istniały u prapaproci. W miarę dalszej ewolucji zewnętrzne telomy stały się wtórnie sterylne, otaczając zarazem środkowy, płodny pęd wraz ze znajdującym się na nim sporangium (ryc. 86 A—D). Uległy one następnie planacji i zrastając się utworzyły osłonkę centralnego makrosporangium, czyli tzw. integument. Zatem zalążki tworzące się u paproci nasiennych powstały w rezultacie modyfikacji grupy zarodni i są rodzajem synangium (por. str. 235). Mikrosporangia tworzyły się na tarczkwatych liściach (mikrosporofilach) (ryc. 86 F). Powstawały w nich mikrospory, które roznoszone przypuszczalnie wiatrem trafiały





Ryc. 86. Organy rozmnażania paproci nasiennych i sposób ich powstania.  
 A—D przypuszczalne stadia powstawania nasion paproci nasiennych w rezultacie planacji i zrastania się wokół makrosporangium grupy telomów wtórnie pionych, tworzących w rezultacie integument (os); E — schemat budowy zalążka *Calymmatotheca* (karbon górny); F — mikrosporofil przynależny przypuszczalnie do *Calymmatotheca*. (Według Andrews'a Szafera i Kostyniuka) cup-miseczka (cupula), gam. ♀ — gametofit żeński czyli przedrośle, kom p — komórka pyłkowa, os — osłonka, w — wyrastek w komórce płytkowej, wp — wiązka przewodząca.



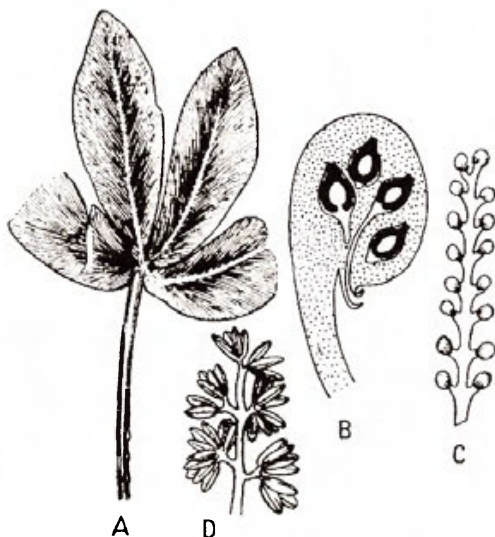
Ryc. 87. Organy rozmnażania (przypuszczalnie obupłciowe kwiaty) *Glossopteris* (karbon-perm). A — z rozchylonymi okrywami; B — z zamkniętymi okrywami. (Według Szafera i Kostyniuka).



do komory pyłkowej makrosporangiów, gdzie dokonywał się rozwój szczątkowego gametofitu męskiego i powstawały plemniki.

Budowa wewnętrzna paproci nasiennych była dość prymitywna. System przewodzący tworzy tu protostelę lub sifonostelę. Czasami spotykamy się z większą ilością protostelicznych walców osiowych (polistelia u *Medullosaceae*). Pień pojedynczy lub podzielony, był przeważnie silnie zdrewniały.

Paprocie nasienne stanowiły w karbonie około połowy wszystkich znanych z tego okresu roślin wyższych. Były one zróżnicowane na szeregi szczepów. Odrębną pozycję zajmują wśród nich *Glossopteridae*, szczególnie charakterystyczne dla górnego karbonu i permu półkuli południo-



Ryc. 88. Liść (A) i narządy rozrodcze *Caytoniales* (B) — przekrój podłużny przez „owoc” u *Caytonia*, C — makrosporofil, D — mikrosporofil), (Według Szafera i Kostyniuka).

wej. Opisano u nich osobliwe narządy rozmnażania, wykształcone w postaci dwudzielnych blaszek, osadzonych na liściu (ryc. 87). Być może byłyby to bardzo swoiste kwiaty obupłciowe, przy czym na jednej blaszce znajdowałyby się pręciki, na drugiej osobliwe makrosporangia. Równie swoistą grupą zaliczaną do paproci nasiennych były *Caytoniales* — znane od triasu do górnej kredy (ryc. 88). Stanowiły one boczny gałąź rozwojową, wywodzącą się od paproci nasiennych. Owocolistki kajtonii były silnie zwinięte osłaniając całkowicie, znajdujące się na ich wewnętrznej powierzchni grupy załączków (ryc. 88). Pod tym względem przypominają one bardzo rośliny okrytonasienne, wykazując jednak zarazem oznaki specjalizacji, które nie pozwalają upatrywać w nich przodków *Angiospermae*.

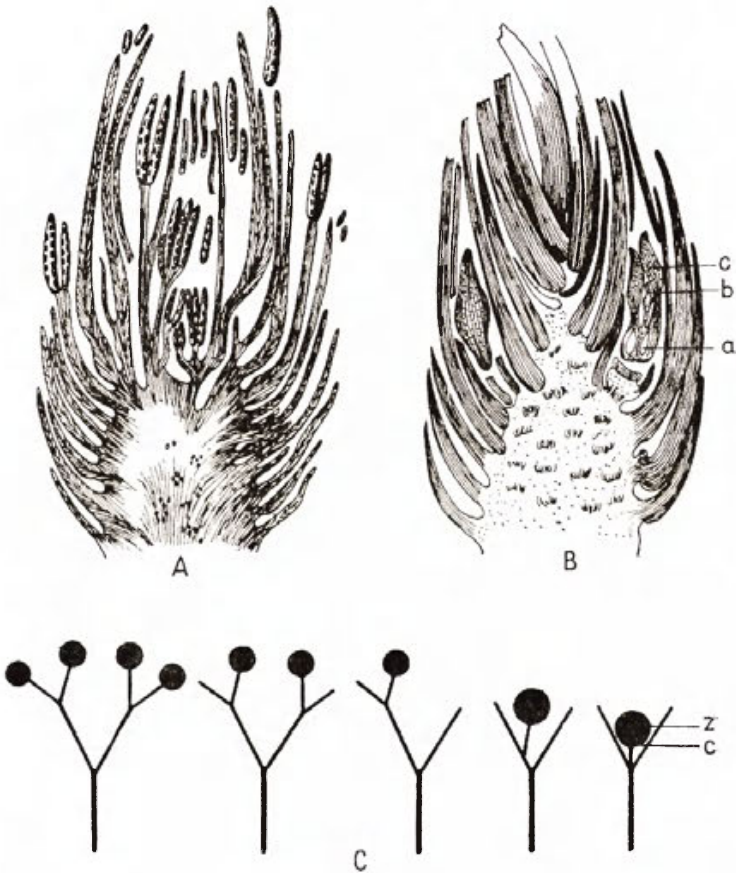
Paprocie nasienne wywodzą się zapewne od pierwotnych papaproci różnorodnikowych. Stanowią one grupę przejściową stojącą na pograniczu paproci i nagonasiennych. Z równym prawem można by je określić jako „paprociokształtne nagonasienne”. Liście paproci nasiennych wykazują bardzo duże podobieństwo z jednej strony do właściwych paproci, z drugiej do sagowców, które też przypuszczalnie rozwinęły się bezpośrednio z paproci nasiennych (*Pteridospermae* = *Cycadofilices*). Uderzające analogie w kierunkach różnicowania liści w tych trzech grupach stanowią jeszcze jeden przejaw paralelizmu ewolucyjnego w świecie roślinnym.

**Stosunki rodowe w obrębie nagonasiennych.** Wzajemne stosunki filogenetyczne między poszczególnymi grupami nagonasiennych są trudne do ustalenia. Wynika to z braku form kopalnych, które zapełniałyby luki istniejące obecnie między początkowymi przedstawicielami poszczególnych szczepów. Niewątpliwie jednak nagonasienne są grupą reprezentowaną przez kilka niezależnych szczepów, które powstały w wyniku wczesnej dywergencji jednej grupy wyjściowej. Wspólnymi przodkami wszystkich nagonasiennych mogłyby być pierwotne i mało jeszcze poznane paprocie nasienne z górnego dewonu. Wczesne i prawie jednocześnie z paprociami nasiennymi wystąpienie kordaitów czyni jednak również prawdopodobnym przypuszczenie, że wspólnymi przodkami nagonasiennych były jeszcze prymitywniejsze paprociowe, zwłaszcza te z nich, które jak *Archaeopteris* cechowała różnozardnikowość, a które budową liści przypominały papaprocie, zaś budową drewna nagonasienne. W pierwszym przypadku wspólni przodkowie osiągnęliby już poziom rozwoju narządów rozmnażania właściwy nagonasiennym, w drugim zaś poziom taki zostałby osiągnięty niezależnie w kilku odrębnych szczepach i nie byłby odziedziczony od wspólnego przodka. Różnice w budowie i przypuszczalnie pochodzeniu osłonek zalążka u paproci nasiennych i kordaitów, stanowiących najstarsze szczepy nagozalążkowych skłaniałyby raczej do przyjęcia tego ostatniego punktu widzenia.

W wielu grupach *Cormophyta* (widłakowe, skrzypowe, paprociowe) zachodził niezależnie proces grupowania się początkowo niezależnych zarodni w większe zespoły. Towarzyszy temu skracanie się odpowiedniego pędu (telomu), na którym znajduje się grupa sporofilów, aż do powstania tzw. strobili. Jest to zarazem organ zasługujący na nazwę prymitywnego kwiatu, który pod względem morfologicznym jest właśnie skróconym pędem zarodnionośnym. U paproci nasiennych strobile takie jeszcze nie istniały, tworzą się one natomiast u pozostałych nagonasiennych. Przeważnie są to strobile jednopłciowe, bardzo rzadko obupłciowe (bennetyty). Wreszcie u szpilkowych dochodzi do powstania złożonych strobili jednopłciowych o charakterze kwiatostanów. Są to zespoły skróconych pędów zarodnionośnych, czyli kwiatów.

Wśród nagonasiennych wyróżnić można dwa główne pnie rozwojowe grupujące szczepy o większym wzajemnym podobieństwie. Są to *Cycadophyta* obejmujące sagowce, benetyty i gniotowe, oraz *Coniferophyta*, na które składają się kordaity, iglaste i miłorzębowe.

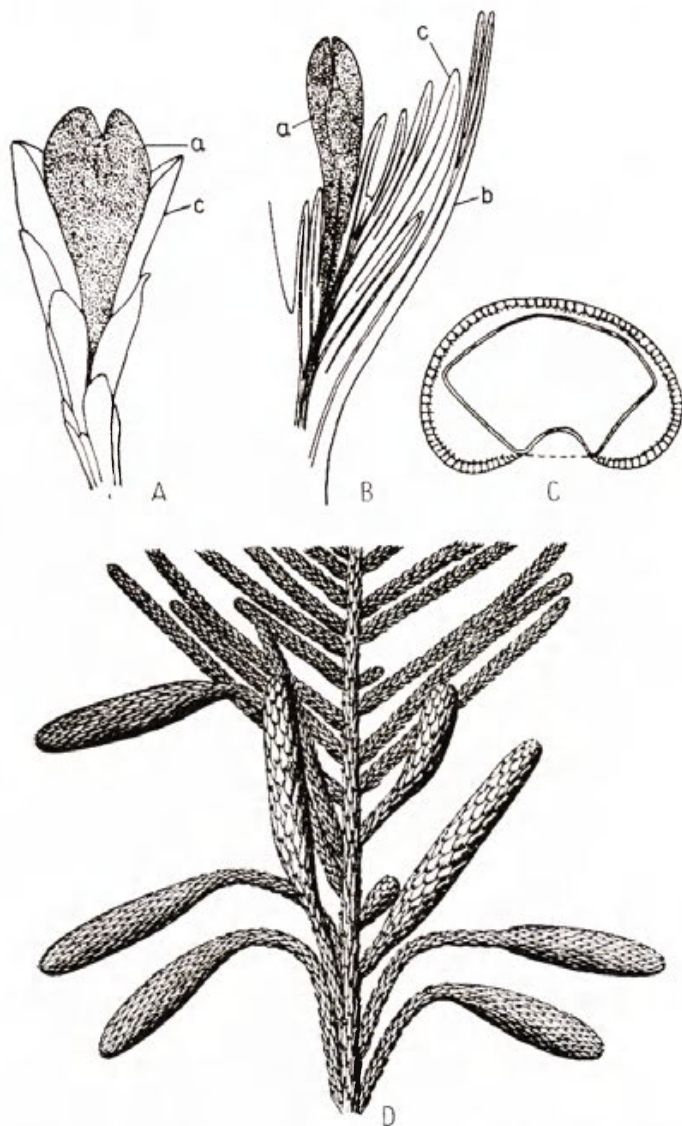
**Historia Coniferophyta.** Jednymi z najstarszych roślin nagonasiennych są kordaity (*Cordaitales*). Pierwsze niepewne szczątki odnoszone do tej grupy roślin znane są z górnego dewonu, lecz właściwy ich rozwój przypada na karbon i dolny perm. Potem stają się one znacznie rzadsze, choć żyły jeszcze do jury. Były to rośliny drzewiaste o budowie wewnętrznej stosunkowo prymitywnej. Obecność walca osiowego typu sifonosteli zbliżała je do paproci nasiennych. Tkanki przewodzące składały się z tracheid przypominających tracheidy pierwotnych szpilkowych (araukarii). Narządy rozmnażania kordaitów tworzyły kwiat-



Ryc. 89. Przekrój podłużny kwiatów wyspecjalizowanych kordaitów. (Według Szafra i Kostyniuka).

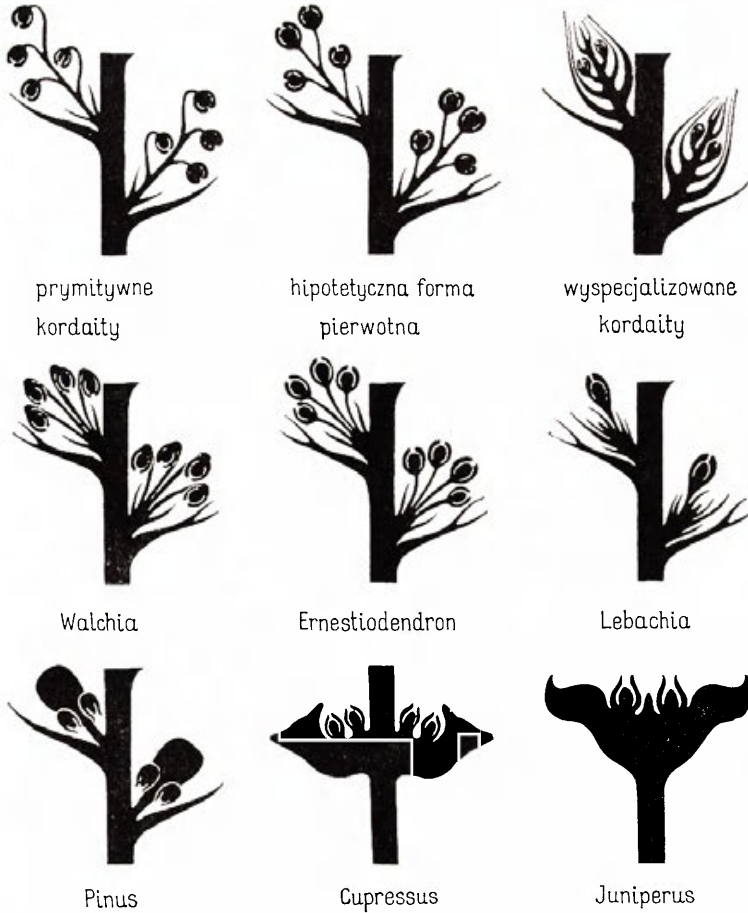
A — męskiego; B — żeńskiego; C — sposób powstania owocolistka kordaitu z telomów zarodnionośnych psylofitów. a — komora w zalążku, b — ośrodek, c — osłonka, z — zarodnia.

stany jednopłciowe złożone ze swoistych kwiatów zw. Cordaianthus (ryc. 89). Kwiaty te składały się z krótkiej osi i osadzonych na niej łusek płonych. Między tymi łuskami w kwiatach męskich znajdowały się pręciki z kilkoma workami pyłkowymi (=mikrosporangia), zaś w kwiatach żeńskich znajdowały się owocolistki ze szczytowo umieszczonymi zalążkami. Kwiaty takie mogą być łatwo wyprowadzone od zarodnionośnych pędów prapaproci i psylofitów za pośrednictwem prymi-



Ryc. 90. Praszpilkowe z rodzaju *Lebachia*. (Według Florkina).

A — kwiat żeński w całości; B — kwiat w przekroju podłużnym; C — ziarno pyłku w przekroju; D — fragment gałęzi z szyszkami męskimi (zwisające) i żeńskimi (zwrócone do góry). a — zalążek, b — przysadka, c — łuska płona.



Ryc. 91. Budowa kwiatów żeńskich u kordaitów oraz u przedstawicieli głównych grup szpilkowych. (Według Zimmermanna).

Z lewej strony formy o zalążkach odwróconych (anotropowych), pośrodku formy o zalążkach zorientowanych normalnie (atropowych), z prawej takie same, lecz o zredukowanej liczbie zalążków. U cyprysowatych (*Cupressus*, *Juniperus*) nastąpiło zrośnięcie się łusek nasiennych i wspierających.

tywnych kwiatów kordaitów o długich i wielokrotnie widlasto podzielonych owocolistkach. Nasiona kordaitów bardzo przypominały nasiona *Pteridospermae*, lecz ich integument powstawał w wyniku zrośnięcia się jedynie dwu telomów a nie całej ich grupy, jak to miało miejsce u pa-proci nasiennych (por. str. 255).

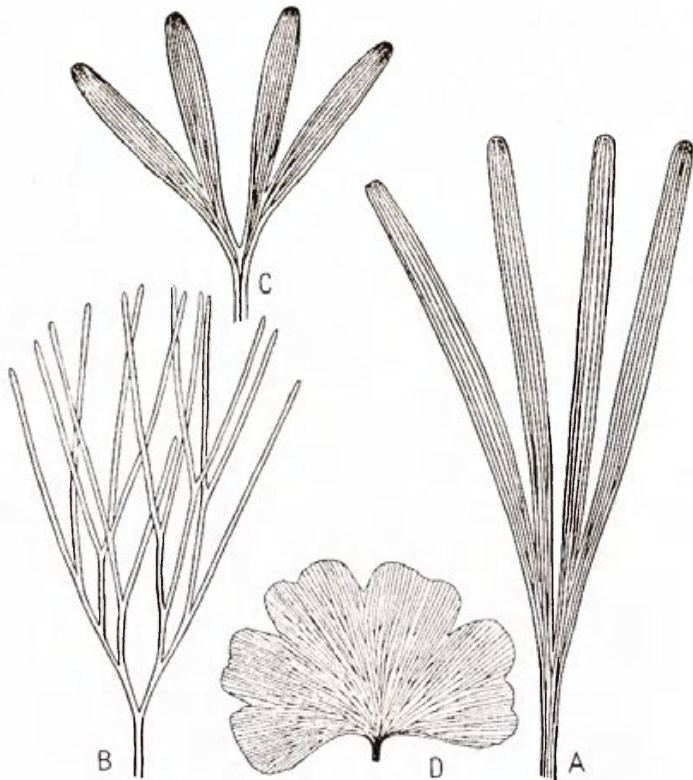
Szczałki pierwotnych szpilkowych (*Coniferales*) znane są już z górnego karbonu. Zróznicowanie na główne linie rozwojowe dokonało się w tej grupie przypuszczalnie w triasie. Większość dziś żyjących rodzin znana jest od jury. Obecnie szpilkowe stanowią około 80% żyjących gatunków nagonasiennych.

Budowa wewnętrzna pozostaje u szpilkowych stosunkowo mało róż-



nicowana. Walec osiowy jest typu eusteli (por. ryc. 80), a tkanka przewodząca, podobnie jak u kordaitów, składa się tylko z tracheid, które są jednak bardziej zróżnicowane niż tracheidy *Cordaitales*. Liście szpilkowych, zwane „igłami” lub „szpilkami”, mają przeważnie cechy wyraźnie kseromorficzne.

Najstarsze szpilkowe — *Lebachiaceae* miały jeszcze wiele cech prymitywnych. Zewnętrznie przypominały araukarie. Liście posiadały już typową postać szpilek, lecz opatrzone były jeszcze niekiedy na stronie dolnej jednokomórkowymi włoskami, nie występującymi u innych iglastych. Żeńskie i męskie narządy rozmnażania różniły się znacznie swą budową. Budowa żeńskich szyszek tych praszpilkowych może być łatwo wyprowadzona od budowy żeńskich narządów rozmnażania kordaitów i zachowuje wyraźne cechy kwiatostanu (ryc. 90). Tworzyły one szyszki, na osi których znajdowały się skrętolegle ułożone łuski, mające w pachwinach skrócone pędy, z licznymi łuskami płonymi i jedną z zalążkiem. Natomiast kwiaty męskie, były już bardziej zaawansowane w rozwoju i różniły się dość znacznie od budowy takich samych organów u kordaitów.



Ryc. 92. Ewolucja liści miłorzębowych. (Według Tachtadźiana).  
 A, B — liście *Sphenobaiera* (perm dolny — kreda dolna); C — liść *Baiera* (jura dolna — kreda dolna); D — liść *Gingko* (jura środkowa — dziś).

Z pierwotnego typu szyszki żeńskiej praszpilkowych rozwinęły się bardziej ewolucyjnie zaawansowane szyszki mezofitycznych drzew szpilkowych, u których stopniowo zacierał się ich pierwotny charakter kwiatostanowy. Zachodziło to przez redukcję pędów bocznych, aż do zastąpienia ich przez pojedynczą łuskę (ryc. 91). Wszystkie typy szyszek iglastych powstały więc na drodze modyfikacji pierwotnego typu wyjściowego. Odrębne stanowisko zajmują tylko cisowate (*Taxaceae*), znane w stanie kopalnym od triasu. Zarówno u kopalnych, jak i u dziś żyjących przedstawicieli tej grupy, kwiaty żeńskie składają się z pojedynczych zalążków osadzonych wprost na osi kwiatu. Nie wiadomo jednak, czy kwiaty takie mogłyby powstać z kwiatów kordaitów lub szyszek innych iglastych przez uproszczenie ich budowy.

Do *Coniferophyta* zaliczane są też miłorzębowe (*Ginkgoinae*), klasa roślin równie stara jak szpilkowe, bo znana od górnego karbonu. O prymitywności tej grupy roślin świadczy występowanie w procesie zapłodnienia ruchliwych plemników, co zbliża je zarazem do paproci. Podczas gdy dzisiejsze miłorzęby mają liście wachlarzowate, większość form kopalnych miała liście głęboko widlasto podzielone. W historii tej grupy obserwujemy stopniowe zrastanie się początkowo wąskich liści w szerszą blaszkę liściową. Proces ten prześledzić można na materiale kopalnym, w postaci interesujących szeregów ewolucyjnych (ryc. 92). Niektóre kopalne miłorzębowe, zwłaszcza mezofityczne *Sphenobaiera*, miały kwiaty męskie w postaci szyszek, na tarczках których znajdowały się liczne woreczki pyłkowe. U dzisiejszych zebrane są one w kwiatostany kotkowate. Pochodzenie *Ginkgoinae* nie zostało bliżej ustalone. Przypuszczalnie wyodrębniły się one niezależnie od innych *Coniferophyta* od paproci nasiennych lub też od kordaitów wkrótce po wyodrębnieniu się tych ostatnich. Obecnie jest to grupa wyraźnie reliktowa, która odgrywała jednak doniosłą rolę we florach mezofitycznych.

**Historia i znaczenie ewolucyjne Cycadophyta.** Grupa *Cycadophyta* obejmuje sagowce (*Cycadales*), bennetyty (*Bennetitales*) i gniotowe (*Gnetales*). Większość badaczy uważa, że sagowce są blisko spokrewnione z paprociami nasiennymi i że wywodzą się one bezpośrednio od *Pteridospermae*. Jednak w materiale paleontologicznym zaznacza się wyraźna luka morfologiczna, wywołana brakiem znanych nam kopalnych form przejściowych, które łączyłyby przedstawicieli obu tych grup roślin.

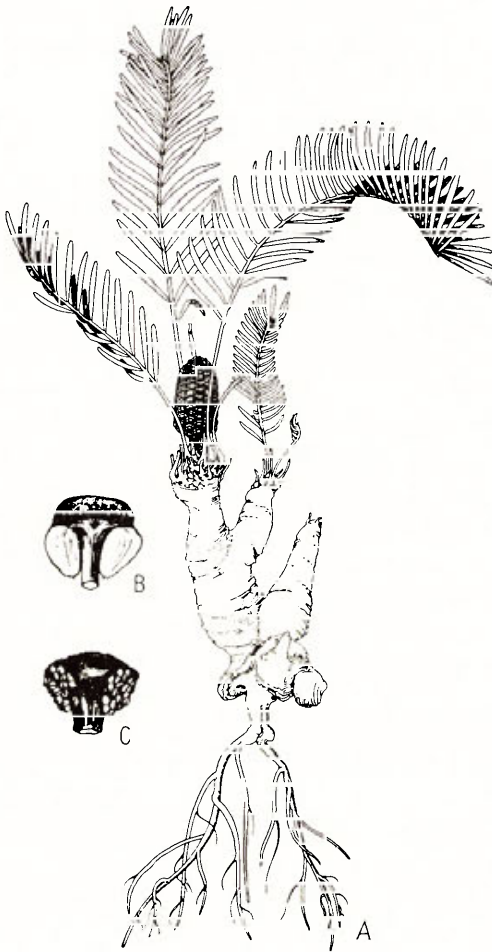
Sagowce znane są od triasu, chociaż niepewne ich szczątki występują już wcześniej (karbon-perm). Największe zróżnicowanie i najszersze rozprzestrzenienie uzyskały one w jurze. Stosunkowo częste były sagowce jeszcze w kredzie i dolnym trzeciorzędzie, obecnie zaś są grupą wymierającą, liczącą ok. 100 gatunków żyjących w strefie tropikalnej i subtropikalnej (ryc. 93).

W budowie swej sagowce jednoczą cechy paproci, wyrażające się

w budowie liści i obecności ruchliwych plemników z cechami nagonasiennych takimi jak drewno wtórne oraz obecność prawdziwych nasion o budowie takiej jak u *Gymnospermae*. Pień sagowców jest przeważnie silnie skrócony, choć wyjątkowo mógł osiągnąć ponad 20 m wysokości. Na pniu osadzone są charakterystyczne liście pierzaste. Sagowce są roślinami dwupiennymi. Liście zarodnionośne tworzą zazwyczaj rodzaj szyszek (strobil) znajdujących się na szczycie pnia i złożonych z osi oraz osadzonych spiralnie owocolistków. Nasiona sagowców choć zbudowane

w sposób typowy dla nagonasiennych, zachowują cechy prymitywne. Rozwój zarodka rozpoczyna się wprawdzie na macierzystej roślinie, lecz nasiona ulegają następnie szybkiemu wysianiu i charakterystyczny dla innych *Gymnospermae* okres spoczynkowy w rozwoju nasion nie jest tu zaznaczony (por. str. 254).

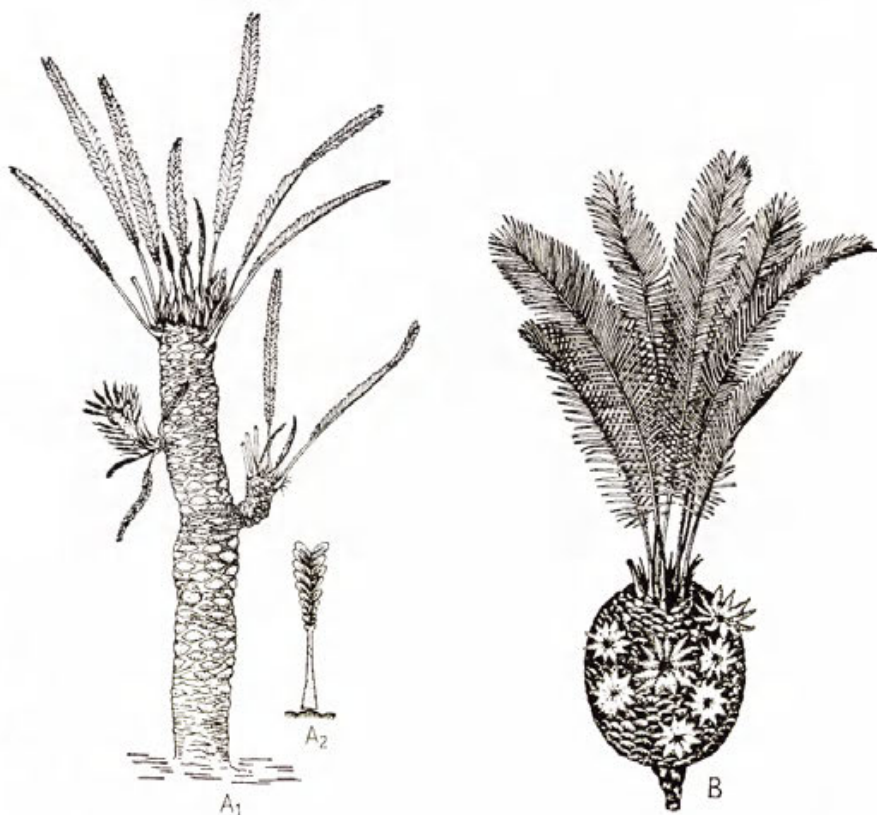
Podczas gdy sagowce przypuszczalnie nigdy nie stanowiły grupy bardzo licznej, spokrewnione z nimi bennetyty, znane od triasu do kredy, były przypuszczalnie bardzo ważnym elementem we florach mezofitycznych. Pod względem budowy części wegetatywnych bennetyty mało różniły się od sagowców. Podobnie jak u tych ostatnich występowały wśród nich formy o pniu skróconym (*Cycadeoidea*, ryc. 94, B) i wydłużonym (*Williamsonia*, ryc. 94, A). Liście zewnętrznie bardzo przypominały liście sagowców, od których bennetyty różniły się jednak bardzo przez obecność obupłciowych kwiatów. Ta ostatnia cecha jest zjawiskiem wyjątkowym wśród nagonasiennych. Kwiaty składały się z łusek tworzących u podstaw rodzaj okwiatu (kielich) oraz z pręcików i zalążków (ryc. 95). Pręciki miały zazwyczaj kształt pierzasty, przy czym na bocznych od-



Ryc. 93. Przykład budowy pierwotnych roślin nagozalążkowych na przykładzie współczesnego sagowca *Zamia floridana* (Ameryka Płn.). (Według Andrews'a).

A — roślina z szyszką żeńską na szczycie;  
B — pojedynczy megasporofil; C — pojedynczy mikrosporofil.

gałęzieniach ich znajdowały się pylniki. Zalążki znajdowały się na wypukłym dnie kwiatowym, umieszczone na długich trzonkach i oddzielone przez płone łuski. Kwiatów takich było na jednej roślinie od kilku do tysiąca (!), zaś ilość tworzących się na jednym kwiecie nasion wynosiła kilkaset (do 600). Jest jednak możliwe, że bennetyty owocowały tylko jeden raz w życiu. Ze względu na budowę swych kwiatów, bennetyty były często uważane za przodków okrytonasiennych i odegrały dużą rolę w rozwoju poglądów na pochodzenie *Angiospermae*. W stanie ko-



Ryc. 94. Wygląd bennetytów. (Według Tachtadziana).

A<sub>1</sub> — wygląd *Williamsonia* (jura), o wysokim pniu, z lewej strony widoczna strobila żeńska;  
A<sub>2</sub> — pojedynczy liść; B — *Cycadeoidea* (jura górna, kreda dolna), o pniu skróconym, na którym widoczne są strobile.

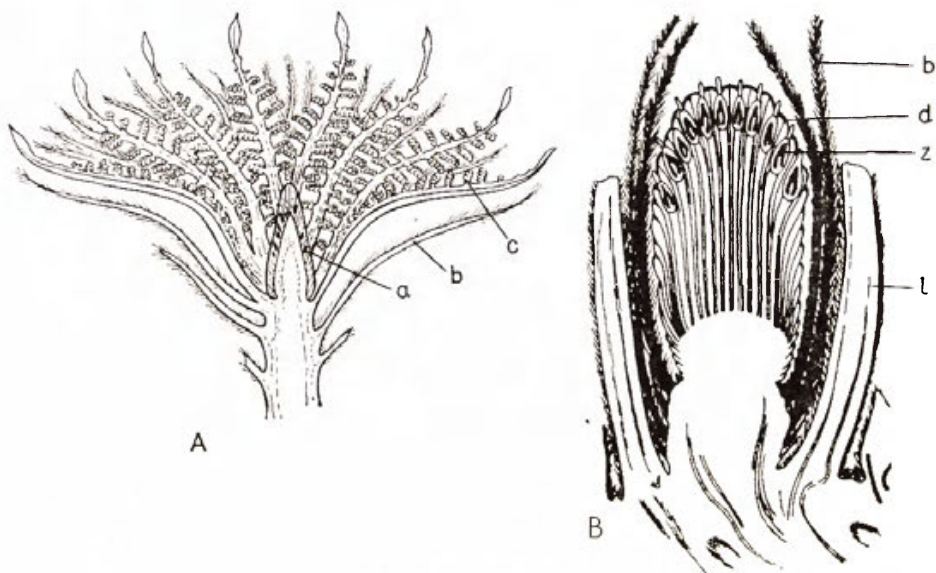
palnym znamy jeszcze grupę *Pentoxyleae*, przypuszczalnie spokrewnioną z bennetytami, lecz nie mającą większego znaczenia filogenetycznego.

Ustalenie prawdziwych stosunków filogenetycznych wśród *Cycadophyta* utrudnia paradoksalny fakt, że materiał kopalny reprezentowany jest głównie przez wyspecjalizowane formy sagowców i bennetytów. Natomiast formy bardziej prymitywne należą do rzadkości i są bardzo



słabo poznane. Chociaż jednak nie znamy właściwych form przejściowych między sagowcami i bennetytami, nie ulega wątpliwości, że są one blisko ze sobą spokrewnione. Wspólnymi przodkami *Cycadophyta* były przypuszczalnie paprocie nasienne z grupy *Medullosaceae*, od których odszczepił się początkowo jednorodny pień prasagowcowych. Grupa ta musiała już wcześniej, jeszcze w paleozoiku ulec zróżnicowaniu na dwa główne kierunki rozwojowe, których dywergencja tyczyła przede wszystkim narządów rozmnażania (por. str. 264).

Niezmiernie ciekawą, ale w dużej mierze zagadkową grupą są spokrewnione z sagowcami gniotowe (*Gnetales* = *Chlamydospermae*). Obecnie grupa ta obejmuje trzy rodzaje (*Ephedra* (ryc. 99, A), *Welwitschia* i *Gnetum*), zaś w stanie kopalnym są one praktycznie nie znane. Dzi-



Ryc. 95. Budowa kwiatów u bennetytów.

A — *Cycadeoidea ingens*, przekrój podłużny kwiatu; B—C. *Wielandi* przekrój podłużny „owocu”. a — zalążki, b — łuski okwiatu, c — pręciki (mikrosporofile) d — łuski międzynieasienne, l — liść, z którego pachwiny wyrasta kwiat, z — zarodek.

siejsi przedstawiciele tej grupy różnią się bardzo swym wyglądem, jednak zbliżają się do siebie pod kilkoma ważnymi względami. Do nich należy zwłaszcza obecność w drewnie wprawdzie swoistych ale prawdziwych naczyń, obecność złożonych szyszek męskich i żeńskich, otoczenie zarodka przez podwójne osłonki, obecność dwu liścieni i długiej rurki mikropylarnej. Progresywne cechy w budowie kwiatów i nasion gniotowych skłaniały wielu botaników do szukania wśród nich przodków okrytonasiennych. Pochodzenie tej grupy nie może być obecnie bliżej określone.



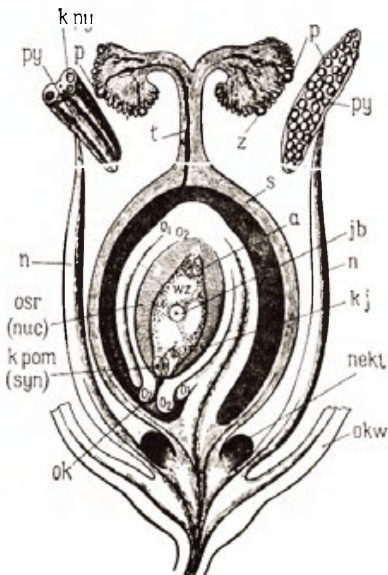
### Okrytonasienne — najbardziej progresywna grupa świata roślinnego.

Okrytonasienne stanowią najbardziej zróżnicowaną grupę współczesnych roślin, należy bowiem do nich ok. 300 000 gatunków. Wykazują one plastyczność ewolucyjną znacznie większą niż jakakolwiek inna grupa paprociowych, w wyniku czego przystosowały się one do bardzo różnorodnych środowisk, zasiedlając nawet pewne biotopy morskie, co stanowi wyjątek na tle wyższych *Cormophyta*.

Sukcesy ewolucyjne okrytonasiennych wynikają z ich organizacji morfo-fizjologicznej. Sporofity okrytonasiennych osiągnęły najwyższy stopień zróżnicowania tkankowego i organowego. Wyraża się to udoskonaleniem systemu przewodzącego, który prócz najprymitywniejszych grup okrytonasiennych składa się także z naczyń, występujących u *Gymnospermae* tylko wyjątkowo. Także tkanki mechaniczne

Ryc. 96. Budowa kwiatu obupłciowego okrytonasiennych z zalążkiem odwróconym. (Według Zimmermanna).

a — antypody w woreczku zalążkowym, jb — jądro bielmowe, kj — komórka jajowa, k pom (syn) — komórki pomocnicze (synergidy) k py — komora pylnika, ł — łagiewka, n — nitka pylnika (mikrosporofil), nekt — nektarniki, o<sub>1</sub>—o<sub>2</sub> — osłonka zewnętrzna i wewnętrzna, ok. — okienko, ośr. (nuc) — ośrodek (nucellus), p — pyłek (mikrospora), py — pylniki (mikrosporangia), okw — okwiat, s — słupek (makrosporofil), wz — woreczek zalążkowy (makrosporangium), z — znamię.



ulegają dalszemu udoskonaleniu. Liście okrytonasiennych cechuje niezwykła plastyczność morfogenetyczna, dzięki czemu reprezentują one najdoskonalsze ze znanych organów asymilacyjnych.

Najbardziej progresywne cechy okrytonasiennych przejawiają się jednak w budowie organów rozmnażania (ryc. 96). Kwiaty okrytonasiennych mają przeważnie złożoną budowę, wyrażającą się obecnością złożonego okwiatu (kielich, korona). Zalążek zostaje okryty przez jeden lub kilka owocolistków, które zrastając się tworzą słupek (ryc. 96). Na końcu słupka powstaje pozbawione kutikuli znamię, zastępujące funkcję mikropyle i pobudzające hormonalnie powstanie łagiewki pyłkowej. Wskutek utworzenia się słupka zalążek zostaje efektywnie izolowany od szkodliwych wpływów środowiska, a zarazem zwolniony od wytwarzania własnych urządzeń ochronnych (zgrubienie integumentum). Odbija się to na uproszczeniu jego budowy i przyspieszeniu (skróceniu) procesu ontogenezy zalążka. Uproszczenie budowy zalążka wyraża się także

dalszą redukcją gametofitu. Charakterystyczne dla okrytonasiennych podwójne zapłodnienie, daje w rezultacie diploidalne tkanki zarodka (sporofit), oraz triploidalne bielmo (endosperm).

U większości okrytonasiennych kwiaty są owadopylne, przy czym stosunki te wydają się być pierwotne dla całej tej grupy. Ta biologiczna cecha *Angiospermae* miała wielkie znaczenie dla dalszego przebiegu ich ewolucji (por. str. 272). Wiatropylność jest przypuszczalnie zjawiskiem późniejszym w historii okrytonasiennych. Okrytonasienne dzieli się na dwie klasy: dwuliściennych (*Dicotyledones*) i jednoliściennych (*Monocotyledones*).

**Problem pochodzenia okrytonasiennych.** Mało jest problemów filogenetycznych, które wywołały równie wielką ilość spekulacji teoretycznych jak zagadnienie pochodzenia okrytonasiennych. Mimo jednak wysunięcia licznych i efektownych hipotez problem ten stale jeszcze jest daleki od rozstrzygnięcia. Przyczyną tego stanu rzeczy jest przede wszystkim brak form kopalnych, które bez zastrzeżeń można by uznać za przodków okrytonasiennych. Mimo to w problemie pochodzenia okrytonasiennych zaznaczył się wyraźny postęp. W wyniku starcia się, często zasadniczo przeciwstawnych założeń teoretycznych, zawęził się krąg, w którym szukać należy przypuszczalnych przodków *Angiospermae*. W wyniku tej dyskusji wiele, niegdyś pociągających, możliwości straciło już obecnie swą aktualność. Jako przodków okrytonasiennych wysuwano bowiem w przeszłości nie tylko takie nagonasienne jak sagońce, bennetyty, gniotowe, ale także iglaste, kordaity, paprocie nasienne, kajtonie, a nawet paprocie, skrzypowe i psylofity (Tachtadzian, 1961).

Hipotezy wywodzące okrytonasienne niezależnie od nagonasiennych, wprost z psylofitów lub paproci są skrajnie mało prawdopodobne. Nasiona okrytonasiennych mają bowiem zbyt wiele wspólnego z nasionami nagonasiennych, aby mogły wytworzyć się całkiem od nich niezależnie. Zatem przodków okrytonasiennych należy poszukiwać wśród nagonasiennych. Z listy ewentualnych przodków należy wykreślić jednak przede wszystkim *Coniferophyta*, jako wykazujące zupełnie inny kierunek rozwoju (Zimmermann, 1959). Znacznie bliższe wydaje się być pokrewieństwo między okrytonasiennymi i paprociami nasiennymi oraz *Cycadophyta*. Jednakże w obrębie *Cycadophyta* dokonał się przypuszczalnie niezależny i równoległy do okrytonasiennych rozwój tkanek przewodzących, w wyniku czego rurki sitowe przyjęły u nich postać bardziej zaawansowaną niż u niektórych okrytonasiennych. Wreszcie u gniotowych powstały nawet naczynia im tylko właściwego typu, z którego nie można wyprowadzić naczyń *Angiospermae*. Prymitywne grupy okrytonasiennych nie mają zresztą w ogóle jeszcze naczyń. Wynika z tego, że rozwój tkanek przewodzących dokonał się u *Angiospermae*, już po ich wyodrębnieniu się od nagozależkowych, przy czym pochodzą one przypuszczalnie

od pierwotnej grupy tych ostatnich, którą cechował niski stopień rozwoju systemu przewodzącego. Większość znanych nam nagonasiennych stanowi pod tym względem grupy zbyt już ewolucyjnie zaawansowane, aby można wśród nich upatrywać przodków okrytonasiennych. Jedynie pewne sagowce, bennetyty i niektóre paprocie nasienne spełniają warunki, jakie powinny cechować przodków okrytonasiennych, jeśli idzie o budowę ich systemu przewodzącego.

Podobne wnioski nasuwają się przy analizie zagadnienia od strony budowy narządów rozmnażania. Sporadyczne występowanie w jednopłciowych kwiatach okrytonasiennych, pręcików i zalążków jednocześnie zdaje się świadczyć, iż mamy tu do czynienia ze zjawiskiem atawizmu. Zdaniem Tachtadźiana (1961) kwiaty jednopłciowe okrytonasiennych powstały wtórnie z kwiatów obupłciowych, które zresztą przeważają w całej tej grupie roślin. Obupłciowe kwiaty musiały powstać w bardzo wczesnej fazie ewolucji przodków *Angiospermae*. Jednakże wśród nagonasiennych kwiaty obupłciowe są wielką rzadkością i występują sporadycznie tylko u gniotowych. Jedynie bennetyty są grupą, którą cechowała przeważnie obupłciowość kwiatów. Jednakże zarówno u tych ostatnich, jak i u gniotowych owocolistki są wyspecjalizowane i mają postać beleczek, podczas gdy słupki okrytonasiennych powstały niewątpliwie przez zrośnięcie się blaszki liściowej makrosporofila przodków *Angiospermae* — praokrytonasiennych. Wyspecjalizowane kwiaty bennetytów i *Gnetales* musiały powstać zatem niezależnie od kwiatów okrytonasiennych.

Tak więc rozważania anatomiczno-porównawcze, przy uwzględnieniu form kopalnych, nie są bynajmniej bezpłodne, lecz doprowadzają nas do pewnych wniosków mających ważne znaczenie dla problemu pochodzenia okrytonasiennych. Okrytonasienne nie mogą być zatem wyprowadzane bezpośrednio od bennetytów, jak tego chciała jedna z klasycznych teorii (Arber & Parkin, 1907), lecz pochodzą one przypuszczalnie od niewyspecjalizowanej grupy paprociowych, która dała z jednej strony początek bennetytom i gniotowym, z drugiej zaś okrytozalążkowym. Wyodrębnienie się tych ostatnich nastąpiło przypuszczalnie na przełomie ery paleozoicznej i mezozoicznej. Do podobnego przypuszczenia o istnieniu takiej grupy praokrytozalążkowych (*Proangiospermae*) doszli zgodnie wychodząc z nieco różnych założeń Zimmermann (1959) i Tachtadźian (1957, 1961). Choć grupa praokrytonasiennych nie została jeszcze wykryta w stanie kopalnym, fakt jej realnego niegdyś istnienia nie może podlegać wątpliwości. Pośrednim dowodem na jej istnienie jest występowanie w mezozoiku pewnych szczepów o tendencjach ewolucyjnych zbliżonych do *Angiospermae*. Grupy takie jak *Cycadales*, *Bennetitales*, *Caytoniales*, *Pentoxyleae* mogą wywodzić się jedynie od wspólnych przodków, łączących cechy prymitywnych paproci nasiennych i sagowców, a zarazem blisko spokrewnionych z przypuszczalnymi przodkami okrytonasiennych.

**Najstarsze znane rośliny okrytonasienne.** Mimo że wydaje się prawie nie podlegać wątpliwości, iż najprymitywniejsze okrytonasienne musiały istnieć już od początku ery mezozoicznej, pierwsze ich szczątki znamy dopiero z dolnej kredy. Starsze szczątki zaliczane do okrytonasiennych (liście, owoce — trias; drewno — jura; pyłki — jura) są wątpliwe i nie mogą stanowić dowodów na rzeczywiste występowanie tej grupy przed okresem kredowym.

W okresie kredowym ilość roślin okrytonasiennych szybko wzrastała. Podczas gdy we florach dolnokredowych okrytozależkowych jeszcze brak lub są bardzo nieliczne, już we florach górnokredowych stanowią one element dominujący, przy czym ilość ich przekracza 50% a nawet niekiedy 90% wszystkich gatunków roślin wyższych.

Przyczyny braku starszych flor kopalnych zawierających okrytonasienne stanowią problem niezmiernie interesujący, który pośrednio rzuca też światło na środowisko, w jakim żyły pierwotne *Angiospermae*. Prawie na pewno, brak form kopalnych nie może być rozumiany jako dowód, iż grupa ta nie istniała w okresach wcześniejszych niż kredowy. Brak kopalnych przedstawicieli reprezentujących wczesne fazy ewolucji okrytonasiennych należy przypisać raczej właściwościom środowiska, w jakim powstały i żyły pierwotne *Angiospermae*. W związku z tym wysunięto interesującą hipotezę, iż pierwotne okrytonasienne żyły w górach. Dla roślin górskich zaś charakterystyczne jest występowanie w małych, izolowanych od siebie populacjach. Mała liczebność sprawia, że szczątki ich mają małe szanse zachowania się w stanie kopalnym, tym mniejsze zresztą, że w regionach górskich zachodzi z reguły nie akumulacja, lecz erozja i transport osadów. Zawarte w nich szczątki organiczne ulegają przeto zniszczeniu. Brak zaś w tych osadach ziarn pyłku okrytonasiennych, które można by wykryć metodami analizy pyłkowej, tłumaczy Tachtadzian (1961) owadopylnością pierwotnych okrytonasiennych. Za tym właśnie przemawia owadopylność dzisiejszych prymitywnych okrytonasiennych z grupy wieloowocowych (*Polycarpiceae*, jak np. magnolia), jak i owadopylność najbardziej progresywnych nagonasiennych, np. u gniotowych.

W miarę dalszej ewolucji okrytonasiennych, dokonała się ekspansja ekologiczna i geograficzna tej grupy, która ze swych gniazd górskich stanowiących ogniska wczesnej ich ewolucji, rozprzestrzeniła się także na inne środowiska. Spowodowało to w końcu pojawienie się jej pierwszych przedstawicieli w materiale kopalnym, jako grupy ewolucyjnie już „gotowej”. Nagłe pojawienie się *Angiospermae* w kredzie jest jednak w pewnym stopniu zjawiskiem pozornym, wynikającym z praw zachowywania się szczątków kopalnych.

Przeważa pogląd, że okrytonasienne są grupą o pochodzeniu monofiletycznym. Pogląd ten wydaje się być bardziej uzasadniony niż hipotezy o polifiletycznym pochodzeniu okrytonasiennych. Dla okrytonasiennych



nych charakterystyczne jest np. występowanie ośmiodzielnego woreczka zalążkowego oraz procesu „podwójnego zapłodnienia” (por. str. 268). Przypuszczenie, że cechy takie mogły powstać niezależnie w kilku grupach, wywodzących się od wspólnych przodków, wydaje się być mało prawdopodobne (Tachtadżian, 1961). Jest jednakże bardzo prawdopodobne, że pierwotnie jednolity pień rozwojowy okrytonasiennych bardzo szybko zróżnicował się na szereg odrębnych linii rozwojowych, ewolucja których potoczyła się następnie już niezależnie.

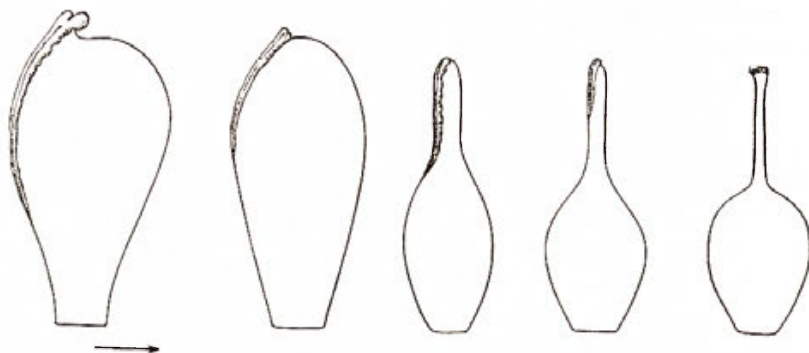
**Filogeneza kwiatu okrytonasiennych.** Zasadnicze różnice między nago- i okrytonasiennymi leżą w budowie ich narządów rozmnażania. Kwiaty *Angiospermae* są bowiem zasadniczo obupłciowe i składają się ze słupków i pręcików otoczonych mniej lub bardziej złożonym okwiatem, na który składają się kielich i korona. Problemy filogenezy okrytonasiennych nierozzerwalnie wiążą się z zagadnieniem powstania charakterystycznego dla nich typu kwiatów.

Zagadnienie to stara się rozwiązać teoria telomowego pochodzenia kwiatów okrytonasiennych, najlepiej odpowiadająca współczesnemu poziomowi naszej znajomości embriologii, anatomii dziś żyjących roślin, jak i form kopalnych. Pierwszym zagadnieniem jakie się tu nasuwa jest mechanizm powstania obupłciowości jaka cechować musiała kwiaty pierwotnych okrytonasiennych. Musiały powstać one od prymitywnych nago-nasiennych, które cechowała przypuszczalnie jedнопłciowość kwiatów. Kwiaty dwupłciowe nie mogły powstać z jedнопłciowych na drodze prostych procesów morfologicznych, które tak dobrze objaśniają nam powstanie bardziej złożonych postaci innych organów (np. nie mogły powstać przez zrastanie dwu kwiatów pierwotnie jedнопłciowych). Przyczyny tego zjawiska zdają się leżeć w mechanizmach genetycznych warunkujących powstanie obupłciowości organizmów, nie zaś w odpowiednich przemianach morfologicznych, pierwotnie jedнопłciowych kwiatów.

Już praokrytonasienne miały przypuszczalnie kwiaty obupłciowe o prymitywnej budowie, tj. przypuszczalnie pozbawione jeszcze okwiatu, lub z okwiatem zaczątkowym, składającym się jedynie z pierwotnego kielicha. Środkowa część kwiatu składała się z grupy makrosporangiów, z których każde znajdowało się wewnątrz niekompletnego jeszcze słupka, utworzonego przez częściowe zrośnięcie się brzegów owocolistka, który związał się wzdłuż swej żyłki środkowej (rys. 97). Tego typu słupki spotykamy jeszcze wśród niektórych dziś żyjących okrytonasiennych. Pod zaczątkowym słupkiem znajdował się podwójny integument, którego zewnętrzna warstwa odpowiadałaby „cupuli”, zaś bardziej wewnętrzna właściwemu integumentowi paproci nasiennych (por. str. 255). Pręciki odpowiadają skróconym pędom (telomom), nie mają bowiem budowy liścia wegetatywnego (brak żyłkowania, obecność pojedynczej protosteli). Są to odpowiedniki mikrosporofili, tworzących tu rodzaj synangium, bowiem

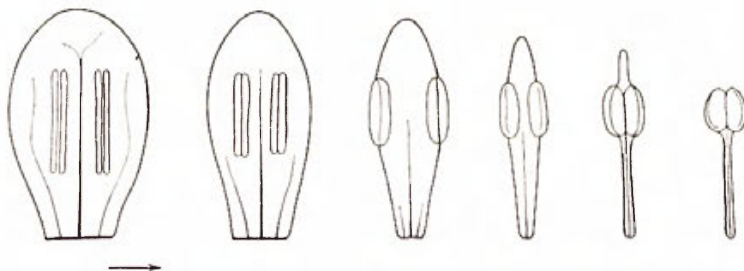


każdy worek pylnikowy odpowiada jednemu mikrosporangium (ryc. 98). Należy przypuszczać, że kwiaty praokrytonasiennych były owadopylne, przy czym grupę owadów zapylających stanowiły tu przypuszczalnie chrząszcze, będące bardzo starą grupą, znaną już od permu. Chrząszcze



Ryc. 97. Stadia ewolucji owocolistków (makrosporofili), aż do postaci typowego słupka okrytonasiennych. (Według Tachtadźiana).

zapylają jeszcze obecnie prymitywne rośliny okrytonasienne (magnolia, grzybień). Powstanie barwnego okwiatu dokonało się w dalszej ewolucji okrytonasiennych i jest również ściśle związane z przystosowaniem do zapylania przez owady wyższe (błonkówki, znane od jury i motyle od eocenu). Okwiat początkowo składał się tylko z kielicha stanowiącego przeobrażone organa wegetatywne (liście). Natomiast płatki korony po-



Ryc. 98. Stadia ewolucji pręcików (mikrosporofili), aż do postaci typowych pręcików okrytonasiennych. (Według Tachtadźiana).

wstały przypuszczalnie później przez przekształcenie zewnętrznych pręcików (mikrosporofili) w płonne i barwne organa. Nie jest jednak wykluczone, że przynajmniej w pewnych grupach korona mogła powstać również z bardziej wewnętrznych działek kielicha.

Z tego typu prymitywnych kwiatów powstały uproszczone wtórnie kwiaty roślin wiatropylnych, pozbawione okwiatu a także kwiaty jednopłciowe. W świetle teorii telomowej główne części kwiatu okrytonasien-

nych (słupki, pręciki i korona) są przekształconymi telomami fertylnymi. Jedynie kielich powstał w rezultacie modyfikacji organów wegetatywnych (liści). Fakty te podważają zarazem klasyczną teorię foliarną (liściową), która cały kwiat uważała za przeobrażone organa wegetatywne. Stanowiła ona uderzającą analogię do kręgowej teorii czaszki, która całą czaszkę kręgowców uważała za grupę odpowiednio zmodyfikowanych kręgów (por. str. 486). Obie teorie podzieliły ten sam los historyczny, wykazano bowiem, że choć w każdej tkwiło ziarno prawdy, w swej klasycznej formie nie są one do przyjęcia. Zwolennikami i twórcami teorii foliarnej byli wielcy przyrodniecy i filozofowie XVIII i XIX wieku, K. Wollf, J. W. Goethe, A. P. de Candolle.

**Inne teorie pochodzenia kwiatu okrytonasiennych.** Dla rozwiązania problemu pochodzenia kwiatu okrytonasiennych, prócz klasycznej teorii foliarnej i współczesnej teorii telomowej, wysunięto jeszcze szereg innych hipotez, przy czym niektóre z nich jeszcze dziś znajdują swych zwolenników.

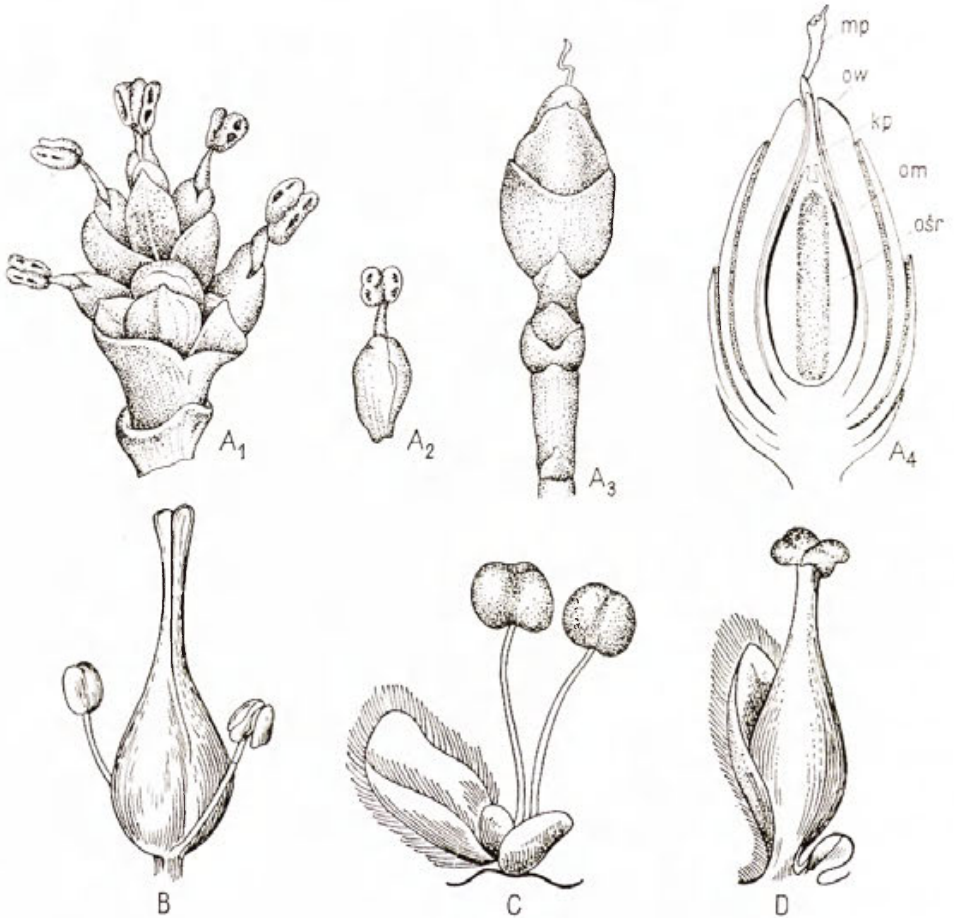
Jedną z takich hipotez jest teoria pseudoancjowa („niby-kwiatu”), która stara się wyprowadzić kwiaty okrytonasiennych od jednopłciowych kwiatów (tzw. pseudoancja) takich nagonasiennych jak *Gnetales* (*Gnetum*, *Ephedra*) (ryc. 99, A). Z kwiatów takich przez centralne ułożenie kwiatu żeńskiego, w którym owocolistek utworzył przez zrośnięcie się słupek, i obwodowe ułożenie pręcików z kwiatów męskich, powstały najprostsze kwiaty obupłciowe właściwe dla okrytonasiennych (tzw. euancja). Kwiaty te początkowo byłyby pozbawione okwiatu i wiatropylne, następnie zaś w związku z przejściem na owadopylność rozwinęłyby się zaczątkowy okwiat. Z obecnie żyjących okrytonasiennych, najprymitywniejsze kwiaty miałyby bezpłatkowe (*Apetalae*, jak wierzba, brzoza i topola), zaś proste kwiaty występują nawet u pewnych zrosłopłatkowych (ryc. 99, B—D).

Przyjęcie jednak, że gniotowe mogłyby stanowić przodków okrytonasiennych natrafia na szereg innych trudności, związanych z cechami ich dużej specjalizacji (por. str. 268). Także budowa dzisiejszych bezpłatkowych świadczy o tym, że nie są one grupą prymitywną, zaś prosta budowa ich kwiatów może być objaśniona redukcją i wtórnym uproszczeniem, związanym z przejściem na wiatropylność.

Te trudności na jakie natrafia teoria pseudoancjowa stara się przezwyciężyć teoria szyszko-kwiatowa. Wywodzi ona kwiat okrytonasiennych z obupłciowych szyszkowatych kwiatów kopalnych nagonasiennych z grupy bennetytów. Strobile bennetytów porównuje się tu z budową kwiatu okrytonasiennych z grupy wieloowoczkowych (*Polycarpicae*). W istocie kwiaty w obu tych grupach roślin wykazują podobieństwo w ogólnym planie budowy. W obu grupach załączki leżą na wypukłym dnie kwiatowym lub na powierzchni stożkowej strobili. Jednakże budowa anatomiczna załączków i owocolistków jest w obu grupach

na tyle różna, że nie pozwala uznać je za bezpośrednio ze sobą spokrewnione (por. str. 269).

W ostatnich latach wysunięto interesujące przypuszczenie, że w ewolucji *Angiospermae* dużą rolę odegrało zjawisko neotenui. Polegałoby ono na zatrzymaniu się ontogenezy potomków na stadium rozwojowym organów i tkanek, odpowiadającym wczesnym stadiom rozwoju ontogenetycznego przodków. W szczególności neotenią można by tłumaczyć uproszczenie gametofitu i bardzo prymitywną budowę tkanek przewodzących u pierwotnych okrytonasiennych. Tachtadzian (1961), który szczególnie podkreśla znaczenie neotenui dla wczesnej fazy historii



Ryc. 99. Podobieństwo kwiatów gniotowych (A) i prosto zbudowanych kwiatów okrytonasiennych (B—D) jako podstawa teorii pseudoancjowej. (Według różnych autorów). A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> — mikrostrombile u *Ephedra*; A<sub>3</sub> — megastrobil u *Ephedra*, oraz jego przekrój podłużny (A<sub>4</sub>); B — obupłciowy kwiat jesionu, C—D — jednopłciowe kwiaty wierzby, kp — komórka pyłkowa, mp — mikropyle, om — osłonka megastrobila, ow — osłonka wewnętrzna wyciągnięta w mikropyle, ośr — ośrodek (nucellus).

okrytonasiennych, uważa także, że taki mechanizm ewolucji rzuca dodatkowe światło na przyczyny braku form przejściowych między *Angiospermae* a innymi grupami *Cormophyta*.

**Morfologiczne zróżnicowanie się okrytonasiennych.** Wydaje się nie ulegać wątpliwości, że dwuliścienne reprezentują bardziej prymitywną grupę okrytozalążkowych niż jednoliścienne (ryc. 100). Obecność dwu liścieni właściwa jest też wielu prymitywnym nagonasiennym jak *Cycadophyta*, a tylko u większości szplikowych nastąpiło ich wtórne zwielokrotnienie (u *Pinaceae* od 3 aż do 18!).

Jednoliścienne wyodrębniły się jednak od dwuliściennych, przypuszczalnie na wczesnych etapach ich ewolucji. Ponieważ jest to grupa morfologicznie niezwykle zróżnicowana, wypowiadano poglądy, że jednoliścienne pochodzą od różnych grup dwuliściennych i powstały na drodze równoległej redukcji jednego z liścieni. Ponieważ jednak wśród jednoliściennych występują formy pośrednie łączące ich oddzielne grupy, można uważać, że są one pochodzenia monofiletycznego. Do przypusz-



Ryc. 100. Zasadnicze typy zarodków okrytonasiennych.  
(Według Tachtadźjana).

A — zarodek z dwoma bocznymi liścieniami (dwuliścienne); B — zarodek z jednym wierzchołkowym liścieniem (jednoliścienne).

czalnych przodków jednoliściennych, spośród dziś żyjących dwuliściennych zbliżają się najwięcej *Magnoliales* i *Nymphaeales*. Są to zarazem rośliny prymitywne również pod wieloma innymi względami, np. pozbawione są jeszcze naczyń. Naczynia rozwinęły się niezależnie u dwu- i jednoliściennych w rezultacie ewolucji równoległej. Wskazuje na to także brak naczyń u prymitywnych jednoliściennych. Prawdopodobnie zarówno przodkowie jak i prymitywni przedstawiciele jednoliściennych byli roślinami wodnymi lub błotnymi, podobnie jak dzisiejsze bagienne (*Helobiae*). U roślin tych, w rezultacie redukcji zawiązku jednego z liścieni, we wczesnych fazach ich ontogenezy, doszło do powstania jednoliścieniowości. Jedyne obecny liścień umieszczony jest u nich wierzchołkowo. Wprawdzie w wielu rodzinach dwuliściennych także dochodzi do redukcji jednego z liścieni, jednakże pozostały liścień położony jest bocznie. Są to więc rośliny „niby-jednoliścienne”, nie mające bezpośredniego związku z prawdziwymi *Monocotyledones*.

Z pierwotnych jednoliściennych, reprezentujących pod względem przystosowawczym typ zielnej rośliny bagiennej, rozwinęły się następnie typowo naziemne rośliny zielne. Prawdziwe drzewa nie są znane wśród jednoliściennych, zaś drzewiaste palmy i pandany reprezentują swoisty typ rośliny, właściwy tylko dla jednoliściennych. Pierwotne dwuliścienne

reprezentowały natomiast przypuszczalnie typ małej rośliny drzewiastej. Jeśli zatem weźmiemy pod uwagę całość okrytonasiennych to typ drzewiasty jest pierwotny, zaś typ zielny wtórny. Trawy i krzewy powstały niezależnie wśród dwu- i jednoliściennych, przy czym te ostatnie reprezentowane są głównie przez rośliny zielne. Zielne rośliny, zwłaszcza jednoletnie, stanowią typ ekologiczny przystosowany do sezonowo powtarzających się, niesprzyjających warunków bytowania, który rozwinął się w ciągu trzeciorzędu w związku ze stopniowym ochładzaniem się klimatu. Od miocenu znamy już typowe zespoły roślin stepowych. Ta radykalna zmiana szaty roślinnej, wpłynęła decydująco na bieg ewolucji wielu ssaków, zwłaszcza kopytnych, ale nawet odbiła się na ewolucji wyższych naczelnych (por. str. 589).

Zróznicowanie się okrytonasiennych na początku ery kenofitycznej stanowi dobry przykład radiacji adaptatywnej. W porównaniu z zachodzącą mniej więcej równocześnie radiacją adaptatywną ssaków, okrytonasienne wykazują zróznicowanie na znacznie większą ilość linii rozwojowych, różniących się stosunkowo nieznacznie w swej budowie wewnętrznej. Zróznicowanie się okrytonasiennych wyraża się często w modyfikacji narządów rozmnażania, podczas gdy u ssaków znajduje ono głównie wyraz w różnicowaniu narządów ruchu i zdobywania pokarmu. W rezultacie szybkiej ewolucji już w oligocenie doszło do zróznicowania okrytonasiennych na liczne dziś jeszcze żyjące rodzaje. Ten sam etap został osiągnięty przez ssaki dopiero pod koniec pliocenu lub w plejstocenie. Średnie tempo ewolucji roślin drzewiastych jest przypuszczalnie niższe niż średnie tempo ewolucji roślin zielnych. Już z kredy znamy szereg rodzajów roślin drzewiastych, które żyją do dziś, zaś z eocenu i oligocenu liczba takich rodzajów jest bardzo duża. Wydaje się, że na przestrzeni trzeciorzędu rośliny zielne rozwijały się szybciej niż drzewiaste.

Dużą rolę w ewolucji świata roślinnego odegrał też plejstocen i związane z nim zmiany klimatyczne (por. str. 599). Odbiło się to na wielkich zmianach flor, szczególnie w strefach północnych i umiarkowanych lądów półkuli północnej. Chociaż procesy te nie zmieniły zasadniczo roślinności strefy tropikalnej, odbiły się one pośrednio na rozwoju szaty roślinnej całej Ziemi.

Wahnięciom klimatu plejstoceniowego, cechującemu się naprzemiennym występowaniem faz glacialnych i interglacialnych, odpowiadało rozpowszechnianie się formacji tundry glacialnej i roślinności leśnej. W rezultacie tych zmian zaznaczyło się na dużych obszarach Ziemi wymieranie pierwotnej trzeciorzędowej flory okołobiegunowej i formowanie się nowego kompleksu florystycznego. Pod względem ewolucyjnym wyraziło się to w powstaniu nowych gatunków, przystosowanych do trudnych warunków bytowania, wśród których doniosłą rolę odgrywają poliploidy.



## LITERATURA UZUPEŁNIAJĄCA

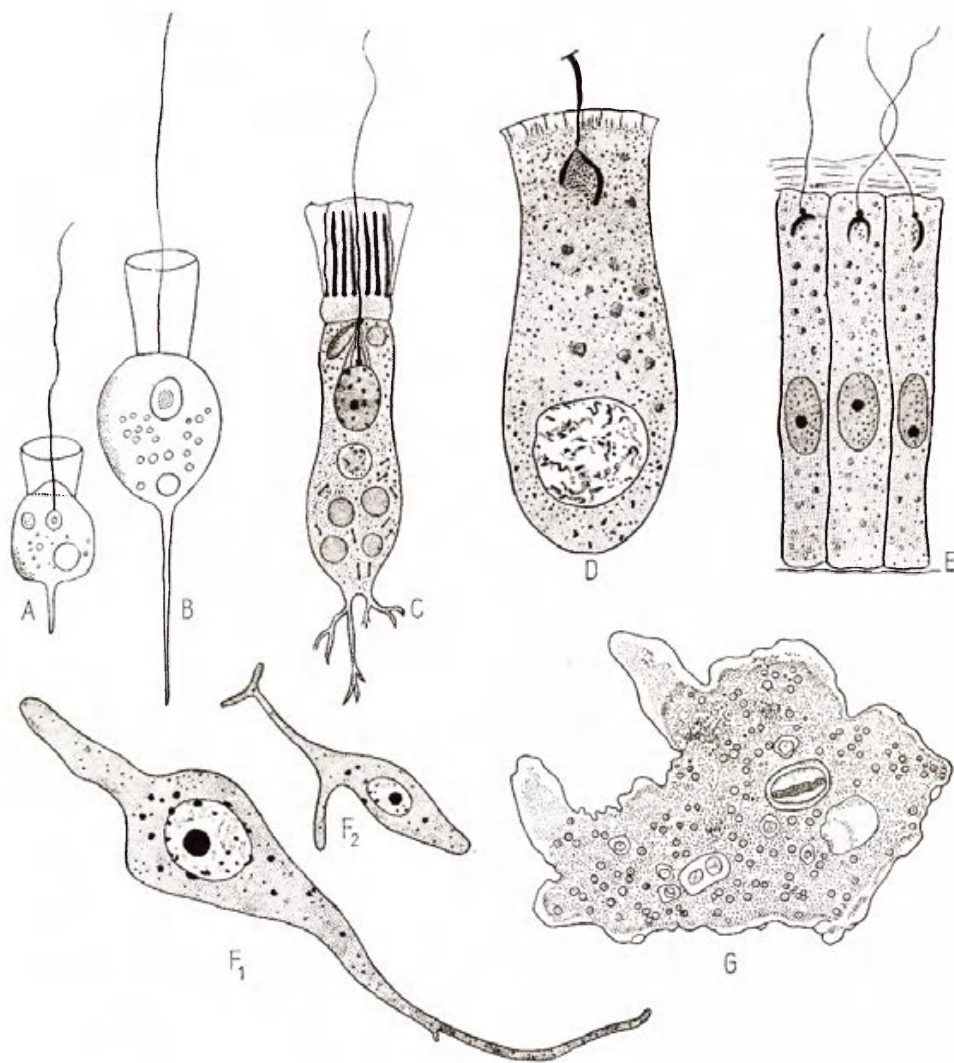
- Andrews H. N. *Studies in Paleobotany*. New York 1961.
- Arnold Ch. A., *An introduction to palaeobotany*. New York 1947.
- Axelrod D. J., *The evolution of flowering plants*. In: *Evolution after Darwin*. Univ. Chicago Press. Chicago 1960.
- Chapman V. J., *The algae*, London 1964.
- Darrah W. C., *Principles of paleobotany*. Wyd. 2. New York 1960.
- Kostyniuk M., *Z aktualnych zagadnień paleobotaniki*. *Wiad. Botaniczne*, 3, 1, 1959.
- Kostyniuk M., *O niektórych cechach procesu ewolucji utrudniających ustalenie pokrewieństwa różnych grup systemu świata roślinnego*. *Wiad. Botaniczne*, 4, 2, 1960.
- Kostyniuk M., *W stulecie odkrycia psylofitów*. *Kosmos*, ser. A, 9,3, 1960.
- Krisztofowicz A. N., *Paleobotanika*. Wyd. 4. Leningrad 1957.
- Magdefrau K., *Geschichte der Pflanzen*. In: Heberer G. (ed.), *Die Evolution der Organismen*. Wyd. 2, T. 2. Stuttgart 1954.
- Nemejc F., *Paleobotanika*. T. 1, 2. Praha 1959/1963.
- Orłow J. A. (ed.), *Osnowy Paleontologii*. T. 14 i 15. Akad. Nauk. Moskwa 1963.
- Szafer W. i Kostyniuk M., *Zarys paleobotaniki*. Wyd. 2. Warszawa 1962.
- Tachtadźian A. L., *Morfologiczeskaja ewolucija pokrytosemiennych*. Mosk. Obszcz. Isp. Prirody. Moskwa 1948.
- Tachtadźian A. L., *Woprosy ewolucyjnojj morfologii rastienii*. Leningrad 1954.
- Tachtadźian A. L., *Pochodzenie okrytonasiennych*. *Acta Soc. Bot. Pol.* 24, 1, 1957.
- Tachtadźian A. L., *Proischożdienije pokrytosemennych rastienii*. Moskwa 1961.
- Zimmermann W., *Die Phylogenie der Pflanzen*. Wyd. 2. Stuttgart 1959.

**HISTORIA ROZWOJU ŚWIATA ZWIERZĘCEGO****1. Pochodzenie i ewolucja niższych Metazoa**

**Charakterystyka tkankowców.** Klasyczna teoria komórkowa stwierdza, że ciało tkankowców (*Metazoa*), składa się z licznych elementarnych części składowych — komórek, które pod względem strukturalnym mogą być porównane z komórkami pierwotniaków. Mimo bowiem zasadniczych różnic fizjologicznych (w jednym przypadku komórka stanowi zarazem cały organizm, w drugim tylko wyspecjalizowaną część organizmu) zarówno komórka wchodząca w skład tkanki *Metazoa*, jak i komórka pierwotniaka zawierają te same podstawowe części składowe — cytoplazmę i jądro. Warto jednak podkreślić, że u pierwotniaków często dochodzi do zwiększenia ilości jąder w komórce, a zarazem do zwielokrotnienia związanych z jądrem zróżnicowań cytoplazmy. Kompleks odpowiednich organelli związanych z jednym jądrem nosi nazwę energidy. Pierwotniaki monoenergidowe są jednojądrowe i mają pojedynczy komplet organelli, natomiast polienergidowe są jednojądrowe i mają zwielokrotnione w odpowiedni sposób organelle.

Z punktu widzenia filogenezy tkankowców, jest bardzo ważne, iż komórki prymitywnych *Metazoa* wykazują duże podobieństwo do komórek określonych pierwotniaków monoenergidowych, zwłaszcza wiciowców. Wyraża się to w ogólnej postaci tych komórek, jak też w szczegółach ich zróżnicowania (choanocyty u gąbek, postać plemników u większości tkankowców, komórki wielu wczesnych stadiów rozwojowych). Z drugiej strony w tkankach *Metazoa* występują także komórki pełzakowate — amebocyty, przypominające swą organizacją komórki korzenionózek. Te podobieństwa między komórkami określonych grup pierwotniaków i *Metazoa*, są na tyle głębokie, że nie mogą być uważane za przypadkowe (ryc. 101). Ciało tkankowców należy zatem uważać, za zespół komórek monoenergidowych, nie zaś za twór odpowiadający wyspecjalizowanej komórce pierwotniaków polienergidowych. Naturalnym wnioskiem wypływającym z tych faktów, wydaje się być przypuszczenie, że *Metazoa* pochodzą od określonej grupy pierwotniaków monoenergidowych. Powstały w ten sposób twór wielokomórkowy nie może być jednak w żad-

nym wypadku uważany za agregat pojedynczych komórek, lecz przeciwnie stanowi zintegrowaną całość, cechującą się różnym stopniem indywidualności. Charakterystyczna dla *Metazoa* całościowość organizmu wyraża się m. in. występowaniem określonego sposobu rozwoju osobniczego (ontogeneza), a także rozwojem koordynujących układów fizjologicznych (układ nerwowy, układ krążenia, układ dokrewny). Układy te równo-



Ryc. 101. Podobieństwa w budowie komórek pierwotniaków i tkankowców. (Według różnych autorów, kombinowane).

A—B — komórki wiciowców zwierzęcych z rzędu *Protomonadina*; C — choanocyt gąbki; D — komórka blastuli jeżowca *Paracentrotus*; E — komórki nabłonka migawkowego u ramienionoga *Terebratulina*; F<sub>1</sub>—F<sub>2</sub> peizakowate komórki jajowe gąbki *Sycon*, G — *Amoeba proteus*.

częśnie zabezpieczają odpowiedni stopień izolacji fizjologicznej organizmu.

Komórki wchodzące w skład ciała tkankowca są zawsze w pewien sposób zróżnicowane, tworząc charakterystyczne zespoły morfo-fizjologiczne — tkanki. Za najprymitywniejsze tkanki uważa się nabłonki, ponieważ tworzą one niemal całe ciało najprostszych tkankowców (gąbki, jamochłony) a także ciało zarodków wyższych tkankowców, zwłaszcza we wczesnych stadiach ich rozwoju. Tkanka nabłonkowa może być zależnie od funkcji w różny sposób zróżnicowana (tkanka nabłonkowa gruczołowa, zmysłowa). Bardzo prymitywna jest również tkanka łączna, która w postaci tzw. mezenchymy występuje już u gąbek i jamochłonów. Odgrywa ona również wielką rolę jako tkanka embrionalna. W dalszym rozwoju ewolucyjnym *Metazoa* dochodzi do coraz to większego różnicowania histologicznego ciała. Powstaje tkanka mięśniowa, nerwowa, tkanki płciowe. W obrębie poszczególnych typów tkanek zachodzi także daleko posunięte różnicowanie się. Procesy te zachodziły niezależnie w poszczególnych szczepach tkankowców, gdzie mogły powstawać bardzo podobne typy tkanek (chrząstka u wstężnic, mięczaków i kręgowców, mięśnie poprzecznie prążkowane u stawonogów i kręgowców itd.).

Tkanki są zarazem tworzywem morfologicznym, z którego powstają struktury wyższego rzędu, noszące nazwę organów. Stanowią one wyspecjalizowane pod względem fizjologicznym części organizmu, złożone przeważnie z kilku różnych tkanek. Chociaż w ewolucji tkankowców często spotykamy się z przejawami wtórnego uproszczenia budowy prowadzącymi do degradacji morfologicznej, to nie ulega wątpliwości, że zasadnicze kierunki rozwoju świata zwierzęcego związane były z progresywnym różnicowaniem się ciała pod względem histologicznym i organologicznym.

Twierdzenie klasycznej teorii komórkowej, mówiącej, że zasadniczym tworzywem ciała *Metazoa* są komórki, nadal zachowuje swe podstawowe znaczenie, wymaga jednak w wyniku postępu nauki pewnego uzupełnienia. Okazało się bowiem, że doniosła rola przypada tu również do spełnienia różnym substancjom międzykomórkowym. Ich obecność i przeważnie silny rozwój są bardzo charakterystyczne dla tkankowców. Substancje międzykomórkowe stanowią jednak wytwór komórek i teorie przypisujące im niezależność fizjologiczną nie znalazły potwierdzenia. W ciele tkankowców, nawet prymitywnych, występują także twory wielojądrowe (syncytja), które tworzą często dużą część ciała zwierzęcia. Składają się one jednak z tych samych elementów co komórki i nie podważają słuszności teorii komórkowej w odniesieniu do tkankowców.

Dla wszystkich *Metazoa* charakterystyczny jest proces ontogenezy, związany z podziałem komórki jajowej na komórki potomne tworzące w rezultacie ciało zarodka lub larwy. W tej formie jak u *Metazoa* rozwój osobniczy u pierwotniaków nie występuje. Jest on złożony z szeregu

elementarnych procesów, wśród których główną rolę odgrywają podziały komórkowe i różnicujący lub równomierny wzrost powstającej w ich rezultacie masy tkankowej, różnicowanie komórek, tworzących w rezultacie różne tkanki (histogeneza) oraz migracje (przemieszczenia) komórek. W wyniku tych procesów tworzą się w ciele tkankowców określone warstwy ciała, zwane listkami zarodkowymi. Teoretycznie w najprostszym przypadku powinny powstawać dwie takie warstwy, utworzone przez zewnętrzny (ektoderma) i wewnętrzny (entoderma) listek zarodkowy. Dawniej uważano, że takie stosunki właściwe są dorosłym stadiom gąbek i jamochłonów, skąd powstała koncepcja morfologiczna tych organizmów jako *Diploblastica*. Ciało ich uważano za złożone z dwu warstw nabłonka, nie tworzącego wyraźnych organów, za wyjątkiem obecnego u jamochłonów prajelita. Jednakże taka koncepcja organizacji morfologicznej gąbek i jamochłonów okazała się fałszywa. Między zewnętrzną i wewnętrzną warstwą ciała tych zwierząt rozwija się u nich zawsze, choć nieraz bardzo cienka warstwa środkowa w postaci tzw. mezoglei, złożonej z substancji międzykomórkowej do której przenikają komórki, przeobrażające ją w mezenchymę, tj. pierwotną postać środkowego listka zarodkowego tzw. mezodermy. Istniejące dziś *Diploblastica* są też zarazem najprymitywniejszymi *Triploblastica*, gdyż obok dwu pierwotnych mają zaczątkowy trzeci listek zarodkowy. Pojęcia morfologiczne dwu- i trzywarstwowych tkankowców mają zatem tylko względne znaczenie. Niemniej jednak właściwa mezoderma nie jest znana u gąbek i jamochłonów i pojawia się dopiero u płazińców. U wyższych *Metazoa*, właściwych *Triploblastica* dochodzi w wyniku ewolucji do dalszego różnicowania ciała pod względem morfologicznym i fizjologicznym. Wyraża się to przede wszystkim powstaniem wtórnej jamy ciała i daleko posuniętym różnicowaniem anatomicznym organów.

**Problem pochodzenia Metazoa.** Pochodzenie zwierząt wielokomórkowych stanowi jeden z najbardziej złożonych problemów filogenetycznych. Wynika to m. in. z braku materiałów kopalnych odnoszących się do wczesnych etapów historii tej grupy zwierząt. Najstarsze znane nam i z pewnością odnoszące się do *Metazoa* szczątki zwierząt kopalnych występują dopiero w najmłodszym prekambrze, w tzw. faunie z Ediacara w Australii (por. str. 181). Reprezentowane są one od razu przez różnorodne i ewolucyjnie bardzo już zaawansowane grupy tkankowców. W związku z tym wysunięto nawet przypuszczenie (Cloud, 1948, Schindewolf, 1956), że *Metazoa* pojawiły się stosunkowo bardzo późno w historii świata organicznego, w czasach bezpośrednio poprzedzających okres kambryjski, a następnie szybko, „eksplozywnie”, zróżnicowały się poszczególne typy. Jednak znacznie bardziej uzasadniony wydaje się być pogląd, że tkankowce powstały znacznie wcześniej, zaś ich późne wystąpienie w stanie kopalnym było wywołane pierwotnym brakiem utwo-



rów szkieletowych (por. str. 184). Wobec braku kopalnych szczątków pierwotnych tkankowców, filogenetyka opiera się wyłącznie na danych nauk morfologicznych — przede wszystkim embriologii i anatomii porównawczej. W oparciu o dane tych nauk powstały teorie filogenetyczne pochodzenia *Metazoa*, które należą do największych osiągnięć ewolucyjnej morfologii.

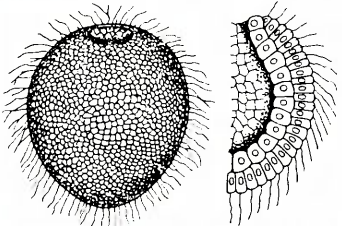
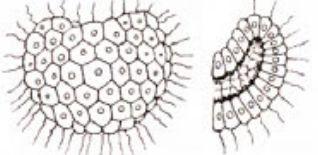
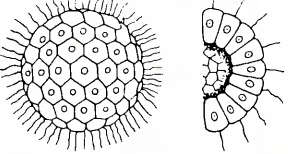
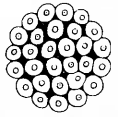

Niemniej jednak problem pochodzenia tkankowców nadal daleki jest od ostatecznego rozstrzygnięcia, bowiem hipotezy filogenetyczne nie dają oczywiście tej pewności, jaka wypływa z faktów bezpośrednio stwierdzonych. Hipotezy filogenetyczne, starające się rozwiązać problem pochodzenia *Metazoa*, tworzą dwie grupy poglądów wychodzących od różnych założeń teoretycznych. Pierwsza grupa poglądów, które wydają się być zresztą lepiej uzasadnione, wyprowadza *Metazoa* z kolonii monoenergidowych pierwotniaków. Druga zaś grupa poglądów stara się wyprowadzić tkankowce z pierwotniaków polienergidowych, przez założenie wtórnego podziału ich ciała na oddzielne komórki.

**Teoria gastrei i homologia listków zarodkowych.** Teoria gastrei, wypowiedziana przez Ernesta Haeckela (1872) i rozbudowana w szeregu późniejszych jego prac (1874, 1877), stanowi pierwszą historycznie próbę wyprowadzenia tkankowców z kulistych kolonii pierwotniaków monoenergidowych. Punktem wyjścia teorii Haeckela było powszechne występowanie w ontogenezie tkankowców stadium gastruli, w którym ciało zarodka składa się z dwu listków zarodkowych — ekto- i entodermy. Entoderma tworzy tu rurkowate wpuklenie, noszące nazwę prajelita (archenteron, progaster), otwierającego się na jednym końcu gastruli otworem noszącym nazwę praust (prostoma, blastoporus). Stadium gastruli występuje w rozwoju ontogenetycznym wszystkich *Metazoa* i chociaż gastrule w poszczególnych grupach tkankowców mają różną budowę, można je sprowadzić do jednej postaci wyjściowej. Jest to zatem najważniejsze stadium, przez które przechodzi rozwój każdego tkankowca. Z faktu tego Haeckel na podstawie prawa biogenetycznego wyciągnął wniosek, że wszystkie tkankowce pochodzą monofiletycznie od pratkankowca, którego budowa w stadium dorosłym odpowiada zasadniczym rysom budowy gastruli dzisiejszych zwierząt. Ten hipotetyczny organizm nazwał Haeckel — *gastrea*. Wśród dziś żyjących zwierząt podobny typ budowy reprezentują, zdaniem Haeckela, „*gastready*”, tj. organizmy które zatrzymały się w stadium rozwoju gastruli. Tu według autora teorii gastrei, należałyby z jamochłonów *Hydrida*, zaś z gąbek najprostsze gąbki wapienne jak *Leucosolenia*, reprezentujące w stadium dorosłym typ budowy askona. Haeckel porównywał zewnętrzną warstwę ciała jamochłonów (ektodermis), z zewnętrznym listkiem zarodkowym (ektoderma) zaś wewnętrzną warstwę ich ciała (entodermis) z wewnętrznym listkiem zarodkowym (entoderma). Uogólniając znane wówczas fakty em-

briologiczne wskazujące, że całe ciało dorosłych *Metazoa* powstaje z dwu pierwotnych listków zarodkowych gastruli, Haeckel wysunął śmiałą myśl, że oba listki budujące ciało gastruli są u wszystkich tkankowców homologiczne. Była to „fundamentalna homologia obu pierwotnych listków zarodkowych i prajelita”. Także organa powstające na podłożu określonego listka zarodkowego są u wszystkich zwierząt tkankowych homologiczne, np. układ nerwowy jako tworzący się z ektodermy, jelito zaś jako powstające z entodermy. Najstarszym organem ciała tkankowców byłoby właśnie prajelito, utworzone z entodermy, przystosowane do procesów pobierania i trawienia pokarmu.

Występowanie w rozwoju wszystkich tkankowców stadium gastruli oraz homologia ich listków zarodkowych wskazywałyby w myśl teorii gastrei na ich monofiletyczne pochodzenie od jednej grupy pierwotnych organizmów, budowa których musiała przypominać w stadium dorosłym gastrule, zwłaszcza gastrule gąbek i jamochłonów.

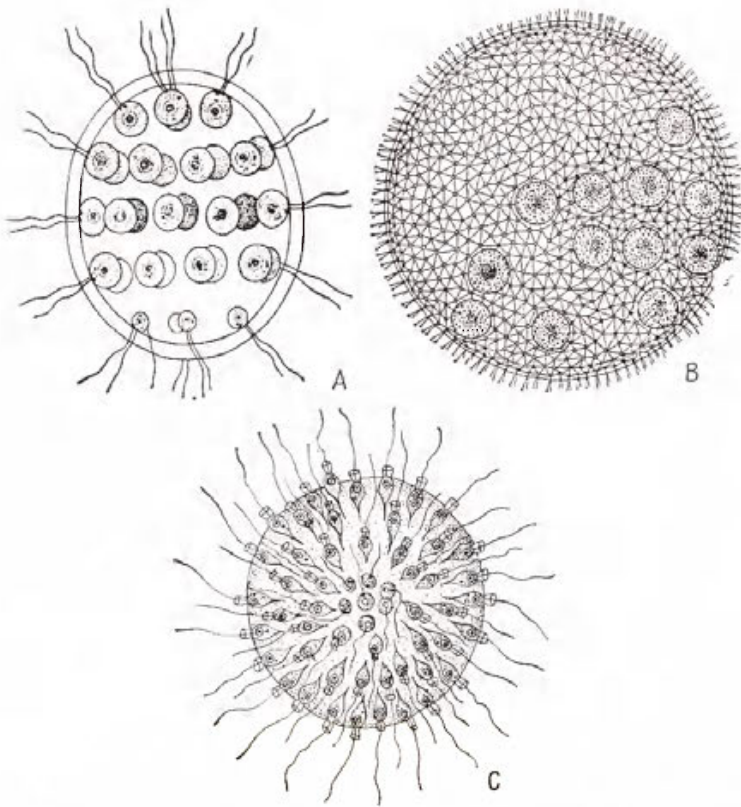
**Pochodzenie tkankowców w świetle teorii gastrei.** Wychodząc, zgodnie ze swoimi poglądami, z uniwersalnego znaczenia rekapitulacji i „prawa biogenetycznego”, Haeckel starał się także określić przebieg wcześniejszych procesów filogenetycznych, które doprowadziły do powstania samej gastrei (ryc. 102). Na problem ten rzuca jego zdaniem światło, sposób w jaki w ontogenezie *Metazoa* dochodzi do powstania stadium gastruli. Zarodek każdego zwierzęcia wielokomórkowego tworzy się w wyniku bruzdkowania tj. podziału pojedynczej komórki jajowej, która stanowi zarazem najwcześniejsze stadium ontogenezy każdego tkankowca (stadium „cytuli”). Jajo niższych tkankowców (gąbki, jamochłony) ma postać komórki ameboidalnej i rekapitułuje w ontogenezie określony etap ewolucji przodków tkankowców, kiedy były one jednokomórkowymi prapełzakami, reprezentującymi etap „cytei”. Dziś ten sam etap morfologiczny przedstawiają *Protista*, zwłaszcza zaś korzenionózki, które Haeckel uważał za najbardziej prymitywne zwierzęta. Fakt, że rozwój zwierząt wielokomórkowych rozpoczyna się od pojedynczej komórki, świadczy według „prawa biogenetycznego” o tym, że powstały one z organizmów jednokomórkowych. W dalszym przebiegu ontogenezy tkankowca proces bruzdkowania doprowadza do powstania kulistego zespołu komórek potomnych (blastomerów) reprezentujących stadium moruli. Rekapitułuje ona według Haeckela postać hipotetycznej „morei”, przez którą prowadziła droga ewolucji *Metazoa*. Wśród dzisiejszych zwierząt odpowiadają temu „synamoebia”, tj. kolonie pełzaków. Wskutek gromadzenia się we wnętrzu moruli płynu lub substancji międzykomórkowej, powstaje jama (blastocoel), otoczona pojedynczą warstwą komórek (blastoderma). Znajdujący się w tym stadium rozwoju ontogenetycznego zarodek, zwany blastulą, przypomina budową pęcherzyk. U bezkręgowców komórki blastodermy, opatrzone są wiciami, przy pomocy których larwa unosi się w wodzie, pro-

etapy rozwoju morfologicznego	stadia rozwoju osobniczego (ontogeneza)	etapy rozwoju rodzowego (filogeneza)	Podział systematyczny organizmów (systematyka)
	gastrula	gastrea	gąbki wapienne - Ascones stulbia-Hydra ("gastready")
	deupa	depea	nie występuje
	blastula	blastea	kolonie Flagellata ("blasteady")
	morula	morea	kolonie Rhizopoda
	cytula (komórka jajowa)	cytea	Rhizopoda Amoebina

Ryc. 102. Równoległość wczesnych stadiów rozwoju osobniczego i rodzowego, jako podstawa teorii gastrei E. Haeckela (Oryg.).

wadząc swobodnie pływający tryb życia. Blastule takie w zdumiewający sposób przypominają kuliste kolonie wiciowców (*Volvox*, *Magosphaera*, *Synura*), które Haeckel nazywał "blasteadami" tj. organizmami, które zatrzymały się na stadium rozwoju blastuli (ryc. 103). W filogenezie *Metazoa* analogiczne stadium reprezentowałyby kolonie pierwotniaków, które osiągnęły szczebel organizacji wiciowców i były bezpośrednimi przodkami „prawdziwych”, dwuwarstwowych tkankowców. Reprezentowały one hipoteczne stadium filogenezy, stadium „blastei”. Stosując konsekwentnie „prawo biogenetyczne” dla następnych faz ontogenezy *Metazoa*, Haeckel uważał, że przekształcenie się jednowarstwowej blastuli w dwuwarstwową gastrulę (proces tzw. gastrulacji) rzuca światło na spo-

sób, w jaki w filogenezie pierwotnych tkankowców doszło do przeobrażenia „blastei” w „gastreę”, Gastrulacja przebiega u różnych tkankowców różnie (inwaginacja, epibolia, delaminacja, inwolucja, migracja), jednak Haeckel uważał większość tych sposobów za wtórne modyfikacje procesu



Ryc. 103. Kuliste kolonie wiciowców przypominające stadium blastuli w rozwoju osobniczym tkankowców. (Według Zachwatkina i Raabego).  
 A—B palintomiczne kolonie *Phytomonadina*: A — *Gonium*; B — *Janetosphaera* (= *Volvox*);  
 C monotomiczna kolonia wiciowca z grupy *Protomonadina* — *Sphaereca*.

ontogenezy. Za pierwotny zaś sposób gastrulacji uważał on wpuklenie części komórek ektodermy do wnętrza jamy blastuli, czyli inwaginację. Proces ten poprzedzony jest spłaszczeniem części ektodermy, która następnie wpukła się do blastocelu (stadium „depuli”). Zdaniem Haeckela takie stadium pośrednie występowało również w procesie filogenezy i reprezentowane było przez hipotetyczny organizm zwany „depea”. U depei prajelito było jeszcze bardzo płytko zagłębione, co różniłoby ją od gastrei opatrzonej rurkowatym prajelitem. Stadium depei nie znajduje analogii wśród dziś żyjących organizmów, z których żaden nie zatrzymał się na tym stadium rozwojowym.

Tak więc teoria gastrei wyprowadza tkankowce z jednokomórkowych



pierwotniaków (stadium cytei), za pośrednictwem kulistych ich kolonii (stadium morei i blastei), które przez wpuklenie utworzyły wewnętrzną warstwę komórek przekształcając się tym samym w prawdziwe tkankowce opatrzone jelitem (stadium gastrei). Gastrea reprezentująca najniższy szczebel organizacyjny „prawdziwych tkankowców” byłaby zarazem organizmem zwierzęcym trawiącym wewnątrzjelitowo.

**Znaczenie teorii gastrei dla rozwoju filogenetyki.** Powstanie teorii gastrei należy bezwątpienia uznać za bardzo doniosłe dla dalszego rozwoju poglądów na problem pochodzenia i ewolucji pierwotnych *Metazoa*. W teorii tej wyróżnić można dwie wyraźne części składowe. Pierwsza z nich to teoria „blastei”, która postuluje, iż pierwotne tkankowce powstały z kulistych kolonii monoenergidowych pierwotniaków, zbliżonych pod względem swej organizacji do kolonii *Volvocidae*, których postać rekapitułuje we wczesnej ontogenezie *Metazoa* stadium blastuli. Ta część teorii Haeckela weszła w skład większości późniejszych poglądów na pochodzenie tkankowców i stanowi trwale osiągnięcie filogenetyki.

Natomiast druga część składowa, właściwa „teoria gastrei”, postulująca powstanie dwuwarstwowych tkankowców drogą wpuklenia (inwaginacji) ścianki blastei stała się przedmiotem krytyki, która w poważnym stopniu podważyła jej znaczenie. Dalszy rozwój embriologii, zwłaszcza zaś badania I. Miecznikowa, doprowadziły do wniosku, że gastrulacja stułbiopławów i gąbek, uważanych za najprostsze i najprymitywniejsze tkankowce, bynajmniej nie zachodzi na drodze inwaginacji. Wiele faktów zdaje się wskazywać na to, że gastrulacja inwaginacyjna choć częsta w świecie zwierzęcym, ma charakter wtórny i nie stanowi procesu ontogenetycznego charakterystycznego dla niższych tkankowców. Wydaje się więc także rzeczą wątpliwą, aby podobny proces mógł doprowadzić w filogenezie tkankowców do powstania dwuwarstwowych tkankowców. Traktując procesy wczesnej ontogenezy *Metazoa* jako rekapitulacyjne, Haeckel nie zwrócił dostatecznej uwagi na to, że mogą one reprezentować tak częste w rozwoju zwierząt zjawiska „skrócenia” lub uproszczenia rozwoju. W poglądach Haeckela brakowało także próby fizjologicznej interpretacji zachodzących procesów filogenetycznych, przez co teoria gastrei nosi w dużej mierze charakter teorii formalno-morfologicznej. W związku zaś z tym aspektem zagadnienia, warto podkreślić, że jak to udowodnił już Miecznikow, trawienie niższych tkankowców ma charakter wewnątrzkomórkowy, nie zaś jelitowy. Powstanie wyspecjalizowanego organu pokarmowego, jakim było rurkowate prajelito, nie mogło dokonać się w tak prostej formie jak postulował to Haeckel, lecz poprzedzone być musiało w rozwoju ewolucyjnym, bardziej prymitywnym narządem pobierania pokarmu.

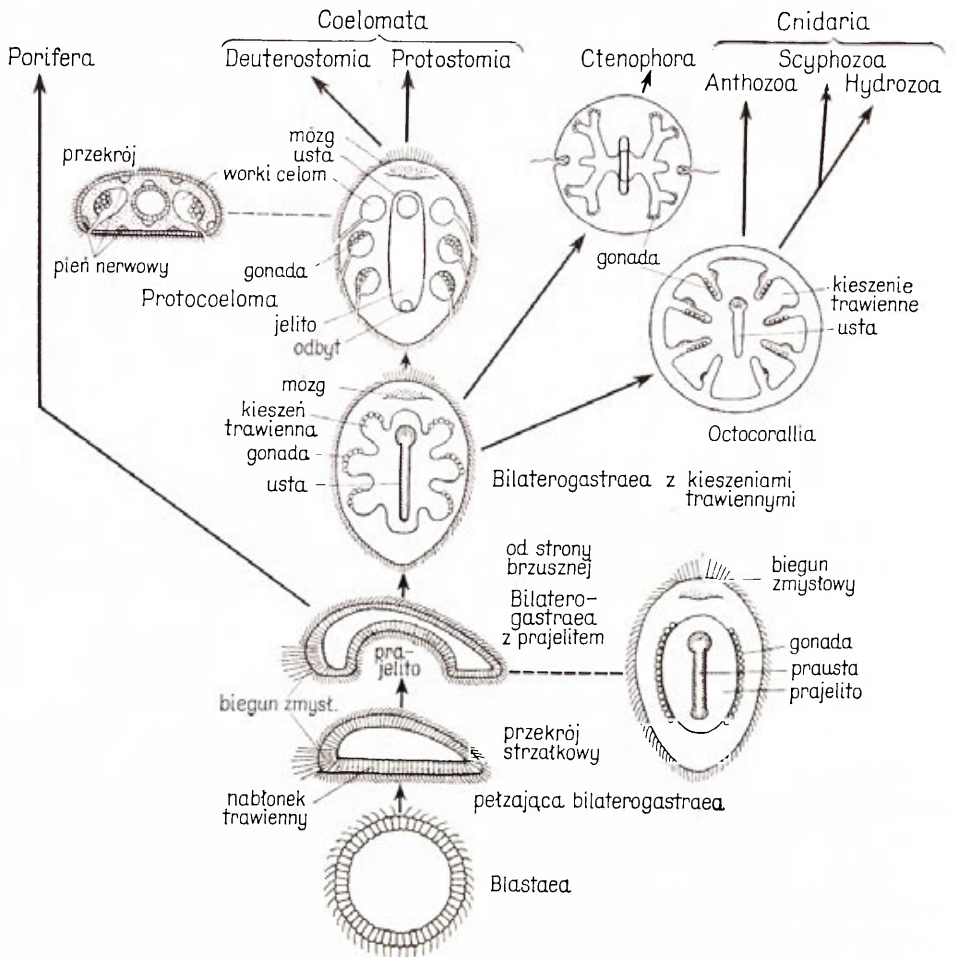
Niemniej jednak pogląd Haeckela, że powstanie dwuwarstwowych zwierząt tkankowych dokonało się w rezultacie procesu inwaginacji znaj-



duże jeszcze stale swych zwolenników. Starali się oni przewyciężyć słabe strony teorii gastrei, m. in. brak fizjologicznego uzasadnienia procesu wpuklania się powierzchniowych komórek do wnętrza blastei. Korschelt i Heider (1910) wysunęli hipotezę, że proces inwaginacji poprzedzony był funkcjonalnym zróżnicowaniem komórek znajdujących się na powierzchni blastei. Przez analogię do sposobu poruszania się wydłużonych eliptycznie blastul gąbek, przyjmowali oni, że komórki te na jednym z biegunów przystosowały się do poruszania kolonii, na drugim zaś gdzie zbierały się napędzane ruchem rzęsek cząsteczki pokarmu, do pochłaniania czyli fagocytozy. Według jednych komórki przystosowane do tej ostatniej funkcji powstały na tylnym biegunie blastei (Heider, 1914), według innych powinny one powstać raczej na jej biegunie przednim (Plate, 1922). Następnie utworzyłoby się w tym miejscu zagłębienie, usprawniające proces pochłaniania cząsteczek pokarmowych i przekształcające blastę w postać odpowiadającą hipotetycznej *depei*. Dalsza intensyfikacja procesów trawiennych powodowałaby stopniowe wpuklenie się ścianki aż do powstania *prajelita*.

Do zwolenników inwaginacyjnego mechanizmu powstania dwuwarstwowych *Metazoa* należy także G. Jägersten (1955), autor oryginalnej teorii „bilaterogastrei”. Uważa on, że pierwotne stadium filogenetyczne tkankowców reprezentowane było przez planktoniczną i kulistą postać blastei, aczkolwiek za V. Franzem (1924) przyjmuje zupełnie inną niż Haeckel genezę tego stadium ewolucyjnego (por. str. 294). Następnie dokonało się przejście do życia bentonicznego, w którym *blastea* poczęła pełzać po dnie przy pomocy rzęsek znajdujących się na dolnej (wentralnej) stronie ciała (ryc. 104). Spowodowało to wydłużenie się ciała i powstanie symetrii dwubocznej, tak charakterystycznej dla organizmów aktywnie poruszających się po podłożu. Zarazem dokonało się wpuklenie wentralnej ścianki ciała, stanowiące przystosowanie do pobierania cząsteczek pokarmowych (ryc. 104). Wpuklenie to, przez odpowiednie zawężenie, przekształciło się w zaczątkowe jelito, już pierwotnie dwubocznie symetrycznej *gastrei* — „bilaterogastrei”. Przez powstanie bocznych uwypukleń jelita, w których mogły tworzyć się gonady i przejście do planktonicznego trybu życia powstałyby *zebroplawy*, od których pochodzą wtórnie promieniste *Coelenterata* (koralowce, stułbioplawy). Wszystkie tkankowce, z wyjątkiem gąbek, które oddzieliły się od wspólnego pnia na etapie blastei, byłyby organizmami pierwotnie dwubocznymi, a grupy o symetrii promienistej powstałyby wtórnie. Upatrując mechanizm powstania dwuwarstwowych *Metazoa* w procesie inwaginacji Jägersten widzi podstawę swych poglądów w fakcie, że chociaż proces ten nie zachodzi przy gastrulacji *Hydrozoa*, to występuje w rozwoju takich jamochłonów jak koralowce i krążkopławy. Te właśnie ostatnie grupy Jägersten uważa konsekwentnie, za najbardziej prymitywne *Coelenterata*.

Słabą stroną hipotezy bilaterogastrei jest fakt, że zbliżone do niej



Ryc. 104. Przebieg ewolucji niższych tkankowców według teorii bilaterogastrei Jägerstena. (Według Jägerstena i Wurmbacha).

postaci morfologiczne nie są reprezentowane ani w procesie ontogenezy, ani też nie są znane jako dorosłe organizmy. To samo odnosi się do szeregu postulowanych postaci przejściowych, jakie istnieć musiały między bentoniczną bilaterogastrea a żebroplawami. W tej dziedzinie hipoteza Jägerstena nie może być poparta konkretnymi faktami. Postulowane przez nią następstwo wydarzeń ewolucyjnych: bilaterogastrea — formy pośrednie — *Ctenophora-Scyphozoa-Anthozoa-Hydrozoa*, powoduje, że za prymitywne jamochłony powinniśmy uważać grupy najbardziej zróżnicowane pod względem histologicznym i anatomicznym. Wtedy ewolucja jamochłonów polegałaby na wtórnym upraszczaniu ich budowy. Większość jednak faktów zdaje się świadczyć, że miała ona w rzeczywistości charakter progresywnego rozwoju, zaś symetria dwuboczna pewnych jamochłonów rozwinęła się wtórnie.

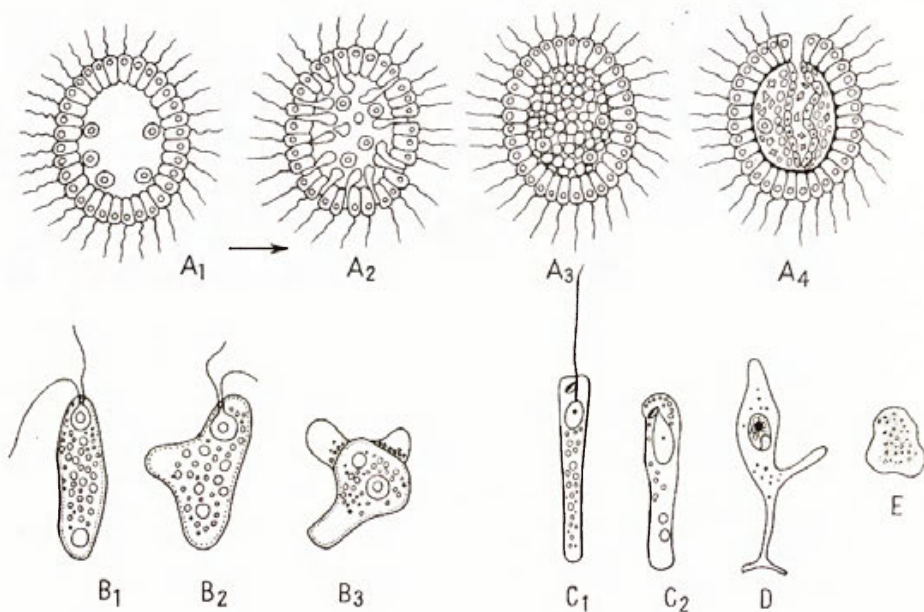
**Teoria fagocytelli.** Teoria fagocytelli sformułowana przez I. Miecznikowa (1886), stara się uwzględnić jako czynnik ewolucyjny w powstaniu *Metazoa* momenty fizjologiczne, a zarazem zawiera krytykę szeregu poglądów embriologicznych stanowiących podstawę teorii gastrei.

Jeśli wyprowadzamy tkankowce z kolonii wiciowców, to proces podziału komórki jajowej (bruzdkowanie) znajduje ścisłą analogię w procesie podziału komórki wiciowców kolonijnych. Sposób podziału komórkowego wpływa na postać, tworzącego się w rezultacie podziałów, zespołu kolonijnego. Podobnie sposób bruzdkowania wpływa na kształt powstającego zespołu blastomerów. W obu przypadkach podziały komórkowe musiały przebiegać bardzo podobnie, bowiem doprowadziły do powstania kulistego tworów, wewnątrz którego, przez odpowiednie przemieszczenie komórek, powstała jama wewnętrzna. Zgodnie z teorią gastrei, Miecznikow przypuszczał, że kolonijni przodkowie zwierząt wielokomórkowych, tworzyli jednowarstwowe kolonie kuliste, przypominające swą budową stadium blastuli. Komórki tych kolonijnych pierwotniaków miały organizację wiciowców zwierzęcych, mających zdolność pochłaniania cząsteczek pokarmowych.

Teoria fagocytelli ujmuje jednak zupełnie inaczej niż teoria gastrei, proces dalszego różnicowania się pratkankowców. Jak wiemy bowiem, badania Miecznikowa i szeregu innych badaczy, wykazały, że tworzenie się entodermi u takich pierwotnych tkankowców jak jamochłony i gąbki przeważnie nie zachodzi na drodze wpuklenia (inwaginacji). Sposoby gastrulacji u prymitywnych *Metazoa* są dość różnorodne, lecz najczęściej ma tu miejsce przemieszczanie się komórek ektodermi do wnętrza blastocelu (migracja wielopolarna). W rezultacie jamę blastuli wypełnia luźna tkanka — parenchyma, stanowiąca najbardziej prymitywną postać wewnętrznego listka zarodkowego. W ten sposób dochodzi do powstania u najniższych tkankowców dwuwarstwowej postaci noszącej nazwę parenchymelli. Proces migracji komórek z powierzchni blastuli do jej wnętrza miał początkowo charakter nieuporządkowany, lecz później zastąpiony został wtórnymi mechanizmami morfologicznymi, nadającymi procesowi gastrulacji charakter bardziej prawidłowy (delaminacja i inne sposoby).

W procesie filogenezy, zdaniem Miecznikowa, dokonał się również podobny proces (ryc. 105, A). Był on poprzedzony jednak zróżnicowaniem pierwotnie jednolitych komórek zewnętrznego listka zarodkowego. Pewne z nich wyspecjalizowały się głównie jako komórki ruchowe, inne jako komórki trawienno-odżywcze. Podstawę do powstania takiego zróżnicowania komórek, upatrywał Miecznikow w znanej wśród *Flagellata* zdolności przechodzenia z postaci wiciowca (monady) w postać pełzaka (ameby) (ryc. 105, B). Te ostatnie komórki byłyby przystosowane pod względem fizjologicznym do pobierania pokarmu, a zarazem obdarzone zdolnością przemieszczania się do wnętrza blastocelu. Wewnętrzny listek

zarodkowy i wewnętrzna warstwa ciała tkankowców powstałyby zatem stopniowo, przez gromadzenie się komórek ameboidalnych. Komórki te stopniowo przystosowały się do pochłaniania większych cząsteczek, które trafiały do wnętrza takich dwuwarstwowych pratkankowców przez otwory jakie tworzyły się w warstwie powierzchniowej. Następnie powstał zaczątek prajelita, wokół ścianek którego komórki ameboidalne utworzyły nabłonek, pozostała zaś część parenchymy przekształciła się w mezenchymę, zaczątkową postać trzeciego (środkowego) listka zarodkowego. Rurkowata postać jelita opatrzonego otworem ustnym wytworzyła się zatem wtórnie w przebiegu ewolucji pratkankowców i nie reprezentuje najprymitywniejszej postaci ich aparatu odżywczego. To stadium rozwoju, w którym zaznacza się obecność dwu różnych pod względem morfologicznym i fizjologicznym warstw ciała, pełniących zarazem rolę dwu pierwotnych organów pratkankowców nazwał Miecznikow — fagocytellą. Cechuje ją obecność zewnętrznej warstwy z komórkami typu ruchowego (kinoblast, ektoderma) i wewnętrznej z komórkami typu trawiennego



Ryc. 105. Przebieg wczesnych etapów ewolucji tkankowców według teorii fagocytelli I. I. Miecznikowa, oraz jej podstawy morfologiczne. (A — oryginalne, B—E — według różnych autorów kombinowane).

A<sub>1</sub> — kulista kolonia wiciowców z widocznymi wewnątrz gonocytami; A<sub>2</sub> — proces różnicowania komórek blastodermy i ich przemieszczanie się do wnętrza kolonii; A<sub>3</sub> — powstanie parenchymy (fagocytoblastu) w wyniku migracji komórek blastodermy; A<sub>4</sub> — epiteliażacja komórek fagocytoblastu wokół zaczątkowego prajelita oraz powstanie mezenchymy; B<sub>1</sub>—B<sub>2</sub> odwracalne przechodzenie ze stadium monady w stadium pelzaka u wiciowca *Wahlkampfia*; C<sub>1</sub>—C<sub>2</sub> postaci komórek blastodermy gąbki *Grantia*, D — ameboidalna komórka jajowa gąbki *Sycon*; E — amebocyt gąbki *Ephydatia*.



(fagocytoblast, entoderma). W tym etapie filogenezy zachodziło dalsze zróżnicowanie histologiczne, wyrażające się przede wszystkim powstaniem oddzielnych komórek płciowych. Zapoczątkowały one tak charakterystyczny dla wyższych tkankowców podział na tkanki genetyczne i somatyczne.

Zgodnie z teorią fagocytelli powstanie otworu ustnego i jelita poprzedzone było utworzeniem zaczątkowej entodermy. W procesie ewolucji ontogenezy tkankowców ten prymitywny sposób rozwoju został zastąpiony przez wtórne, m. in. przez gastrulację inwaginacyjną. Ślady pierwotnych stosunków zachowują się jednak w paradoksalnej postaci, bowiem wpuklanie się zachodzi nie do pustej jamy blastocelu, lecz do jamy wypełnionej luźnymi komórkami parenchymy. Gastrulacja dokonuje się zatem u larwy już w zasadzie dwuwarstwowej i taki charakter rozwoju zdaje się świadczyć o wtórnym, nie zaś pierwotnym charakterze gastrulacji u wielu *Metazoa*.

Teoria fagocytelli obok skorygowania szeregu poglądów embriologicznych, które stanowiły podstawę poglądów Haeckela, stara się wprowadzić do pojmowania procesów filogenetycznych moment czynnościowy, fizjologiczny. Na tym polega jej wyraźna przewaga nad klasyczną teorią gastrei Haeckela. Dlatego stała się ona podstawą większości współczesnych poglądów na pochodzenie *Metazoa*, stanowiących pogłębienie głównych poglądów Miecznikowa.

**Obecne poglądy na pochodzenie tkankowców.** W szeregu nowych badań, wśród których najważniejsze niewątpliwie należą do Siewiercowa (1931) i Zachwatkina (1949), problem pochodzenia tkankowców podległ dalszej konkretyzacji. Przede wszystkim udało się z dużym prawdopodobieństwem ustalić grupę pierwotniaków, od których przypuszczalnie pochodzą *Metazoa*. Są nimi zapewne wiciowce z rzędu *Protomonadina*. Jest to grupa pierwotniaków pozbawionych barwników asymilacyjnych i mających zdolność odwracalnego przechodzenia w swym cyklu życiowym z postaci wiciowca (monady) w postać pełzaka (ameby) (ryc. 105, B). Taką samą zdolność, przechodzenia od zróżnicowanych komórek opatrzonych wiciami w postaci nieodróżnicowanego pełzaka mają komórki wewnętrznej warstwy ciała gąbek i parzydełkowców (*Cnidaria*). Choanocyty gąbek wykazują przy tym uderzające podobieństwo do protomonad z grupy *Craspedomonadina*, które cechuje obecność charakterystycznego kołnierzyka otaczającego podstawę pojedynczej wici. Natomiast komórki entodermy u *Cnidaria* wykazują, podobnie jak i komórki blastodermy u pozostałych *Metazoa*, większe podobieństwo do „beżkołnierzykowatych” *Protomonadina*. Przejawem potencjonalnego dymorfizmu komórek tkankowców, biorącego początek od dymorfizmu organizacji wiciowców, jest postać gamet — plemników porównywalnych z organizacją wiciowca i jaj, które u prymitywnych *Metazoa* mają często postać pełzaka. Tak więc



fakt, że komórki pierwotnych tkankowców zachowują w istocie plan budowy właściwy dla *Protomonadina* zdaje się mieć zasadnicze znaczenie dla problemu pochodzenia zwierząt wielokomórkowych (ryc. 105, C—E). W świetle tych faktów związek filogenetyczny między *Metazoa* i wiciowcami z grupy *Protomonadina* zdaje się nie ulegać wątpliwości. Zarazem poglądy starszych badaczy, którzy wstawiali w drzewo rodowe tkankowców kolonijne wiciowce roślinne (autotroficzne) z grupy *Volvocidae* (*Phytomonadina*) jako jedno z ogniw ewolucyjnych, stają się nieaktualne. Jednakże kuliste, owalne lub płaskie kolonie *Phytomonadina* przedstawiają niezwykle pouczającą analogię, świadczącą o zdolności wiciowców do tworzenia złożonych zespołów kolonijnych, których organizacja zbliża się do stopnia ewolucji morfologicznej, jaki reprezentować musiały prakankowce. Zdolność przechodzenia komórek *Protomonadina* ze stanu wiciowca w stan ameboidalny i odwrotnie stawia w nowym świetle pogląd Miecznikowa o tworzeniu się pierwotnej entodermi tkankowców jako fagocytoblastu. Okazuje się, że zróżnicowanie na wewnętrzną parenchymę i zewnętrzną ektodermę jest procesem, który pod względem histogenetycznym leży w granicach zmienności organizacji samych wiciowców i nie jest właściwy tkankom samych tylko *Metazoa*.

Dla współczesnych poglądów na pochodzenie tkankowców ważne jest podkreślenie związku, jaki istnieje między powstaniem *Metazoa* i powstaniem charakterystycznego dla nich procesu ontogenezy. Rozwój osobniczy u pierwotniaków ma bowiem zupełnie inny charakter niż u tkankowców. Wzrost i różnicowanie się morfologiczne komórki pierwotniaka, można właściwie porównać jedynie z procesem histogenezy tkankowców, stanowiącym tylko jedną z wielu różnych przemian składających się na całość ich rozwoju osobniczego. Podstawowym procesem ontogenezy tkankowca jest podział komórki jajowej na komórki potomne, które pozostając ze sobą połączone tworzą narastającą masę tkankową. Proces ten znajduje ścisły odpowiednik w wielokrotnych podziałach komórek; pierwotniaków (palintomia), prowadzących do powstania zoospor, służących do rozmnażania bezpłciowego. Kolonie *Volvocidae* (ryc. 103, A—B) reprezentują właśnie trwale połączone zespoły takich zoospor (tzw. „synzoospor”) i są zarazem przykładem najprymitywniejszego stanu wielokomórkowego. Powstanie złożonych synzoospor wiciowców z których rozwinąć się mogły pierwotne tkankowce, zachodziło przypuszczalnie na drodze stopniowego wydłużenia się procesu ich ontogenezy, który początkowo doprowadzał jedynie do powstania synzoospor złożonych z dwu komórek. Następnie proces ontogenezy doprowadzał do powstania bardziej złożonych zespołów liczących 4, 8, 16 itd. komórek. Powstający w rezultacie liczny zespół komórek doprowadził do utworzenia się stadium blastuli, a następnie przez dodanie dalszych stadiów ontogenezy także gastruli. Zatem ewolucja ontogenezy była tym sposobem, dzięki któremu doszło do powstania samych tkankowców, a zarazem osiągnięty został w rezultacie

dalszego rozwoju wyższy poziom ich organizacji. Taki proces jak powstanie z jednowarstwowej blastuli dwuwarstwowej fagocytelli (gastruli) miał przypuszczalnie początkowo charakter postembrionalnej metamorfozy (przeobrażenia). W dalszej ewolucji cyklu życiowego proces ten został wchłonięty w obręb rozwoju embrionalnego, przez powstanie dalszego stadium rozwojowego (embrionizacja). Właściwy dla prymitywnych tkankowców proces przekształcania planktonicznej larwy, znajdującej się w stadium blastuli, lub wczesnej gastruli, w postać reprezentującą w pełni zróżnicowane stadium postgastrulacyjne, można określić jako zjawisko pierwotnej metamorfozy tkankowców.

Istnieje rozbieżność poglądów na temat typu przystosowawczego reprezentowanego przez dojrzałą postać (imago) pierwotnych tkankowców. Zachwatkin (1949) uważa np., że z blastuli rozwijała się u nich dorosła postać osiadła, odpowiadająca u *Cnidaria* postaci pierwotnego polipa. Według tego badacza imaginalne postaci pierwotnych *Metazoa* nigdy nie były organizmami planktonicznymi typu blastei, lecz stanowiły formy osiadłe. Znaczenie stadium blastuli polegałoby na tym, że stanowi ona tę część cyklu życiowego, która służy do rozprzestrzeniania się grupy. Natomiast inni uważają, że w blastuli pratkankowców mogły rozwijać się dorosłe postaci planktoniczne i że zatem osiadła postać imaginalna *Metazoa* jest wtórna w stosunku do planktonicznej (por. także str. 306). Ten ostatni pogląd wydaje się zyskiwać coraz to większe uznanie, pozostaje bowiem w dobrej zgodności z danymi paleontologii, wskazującej na przypuszczalną prymitywność planktonicznego typu przystosowawczego (por. str. 185). Podobnie przebieg ewolucji wyższych *Metazoa* wskazuje, że postaci osiadłe są wtórne w stosunku do pierwotnych form planktonicznych. Prawdopodobnie tę można zdaje się rozszerzyć na wszystkie tkankowce (W. Ress, 1957).

Panujący początkowo pogląd o monofiletycznym pochodzeniu wszystkich zwierząt wielokomórkowych uległ także pewnemu uściśleniu. Nie ulega wprawdzie wątpliwości, że wszystkie *Metazoa* pochodzą od wiciowców z rzędu *Protomonadina*, lecz wydaje się możliwe, że mogą one wywodzić się od różnych grup tych pierwotniaków, które niezależnie i na odmiennych drogach osiągnęły poziom organizacji tkankowców. Świadczy o tym swoista organizacja gąbek (*Spongiae* = *Porifera*), uznawanych obecnie za boczne odgałęzienie drzewa rodowego *Metazoa*. W istocie ich budowa histologiczna, brak właściwej jamy chłono-trawiącej, a przede wszystkim przebieg ontogenezy odróżniają tę grupę zwierząt od pozostałych tkankowców (por. str. 300). Ugruntował się zatem pogląd, że gąbki tworzą oddzielny szczep, który jako *Parazoa* (= *Enantiozoa*) przeciwstawny jest pozostałym tkankowcom. Te ostatnie ujmowane są zaś jako właściwe zwierzęta tkankowe (*Eumetazoa* = *Enterozoa*). Należy tu podkreślić, że wspomniane poprzednio teorie pochodzenia tkankowców odnoszą się przede wszystkim do pochodzenia *Eumetazoa*, natomiast na-

tura procesów filogenetycznych, które doprowadziły do powstania gąbek nie jest obecnie jeszcze bliżej poznana (por. str. 303—304).

Również materiały kopalne, świadczą o tym, że w czasach prekambryjskich musiały powstać szczepy tkankowców, bliżej nie spokrewnionych z *Eumetazoa*. Do nich należą znane z dolnego kambru archeocyaty (*Archaeocyatha*). Choć budowa ich organów miękkich i rozwój ontogenetyczny nie są znane, jednak budowa szkieletu jest na tyle swoista, że nie pozostawia wątpliwości, iż stanowiły one odrębny typ prymitywnych tkankowców, nie spokrewnionych jednak ani z gąbkami, ani z jamochłonami. Wypada nam zatem przyjąć, że pojęcie tkankowców (*Metazoa*), nie jest pojęciem filogenetycznym, lecz określa jedynie poziom organizacji morfo-fizjologicznej, jaki był osiągnięty przez kilka niezależnych linii rozwojowych.

**Teorie polienergidowego pochodzenia *Metazoa*.** Obok teorii wyprowadzających *Metazoa* z kolonii pierwotniaków, drogą stopniowej integracji i komplikacji ich budowy, wysunięto także poglądy wychodzące od zupełnie innych założeń. Opierają się one na porównaniu pierwotniaka jako pełnego organizmu z całym organizmem tkankowca i postulują, że formami wyjściowymi dla *Metazoa* były pierwotniaki polienergidowe. Ciało takich pierwotniaków, składające się z wielojądrowej komórki, opatrzonej odpowiednio zwielokrotnionymi organellami (jak np. u pewnych orzęsków), miałyby podlegać następnie procesowi „wewnętrznej cellularyzacji”, tj. podziałowi na oddzielne, w zasadzie jednojądrowe komórki.

W świetle teorii „polienergidowego pochodzenia” tkankowców szereg zasadniczych problemów morfologicznych staje w zupełnie innym świetle. Można np. przyjąć, że zwiększenie się rozmiarów ciała zostało osiągnięte jeszcze na „przedtkankowym” stadium ewolucji. Podobnie tak charakterystyczna dla tkankowców fizjologiczna integracja organizmu byłaby tu pierwotna, nie zaś wtórnie osiągnięta, w wyniku zespolenia kolonii komórek jak to przyjmują teorie monoenergidowe. Zróżnicowania cytoplazmatyczne o charakterze organelli mogłyby być przeniesione bezpośrednio, w wyniku cellularyzacji, z organizacji jednokomórkowców do organizacji zwierząt wielokomórkowych. Tłumaczyłoby to niezwykle niekiedy wzajemne podobieństwo pewnych struktur występujących u pierwotniaków i u *Metazoa* (nematocysty u pierwotniaków, *Turbellaria* i *Nemertinea*, gamety pierwotniaków i tkankowców).

W ujęciu w szczególności zwolenników teorii polienergidowego pochodzenia *Metazoa*, przebieg ewolucji pratkankowców przedstawiony jest w różny sposób. Jedną z najstarszych i zarazem najbardziej swoistych teorii tego rodzaju jest teoria sformułowana przez V. Franza (1924). Uważał on, że w procesie biogenezy dokonało się bezpośrednie przejście od bezjądrowej materii żywej, do organizmów wielojądrowych, które na-

zywa on „Archicytologus”. Z podziału pierwotnie jednolitego ciała takich praorganizmów, powstałyby wpierw wielokomórkowe organizmy roślinne, które dały z jednej strony początek wszystkim pozostałym roślinom wielokomórkowym, z drugiej zaś, przez odpowiednie uproszczenie swej organizacji jednokomórkowym organizmom roślinnym (autotroficznym) i zwierzęcym (heterotroficznym). Zwierzęta wielokomórkowe pochodzą wprost od wielokomórkowych roślin, przypuszczalnie z grupy brunatnic, których cykl życiowy najbardziej przypomina cykl życiowy *Metazoa*. Zwierzęta wielokomórkowe powstały zatem całkiem niezależnie od pierwotniaków. Franz przewidywał, że na bliżej nieokreślonej drodze musiało dojść w ewolucji do powstania kulistych prakankowców, odpowiadających pod względem swej organizacji morfologicznej blastei. Dalsze losy prakankowców, potoczyłyby się już zgodnie z ujęciem teorii gastrei Haeckela. Nie trudno zauważyć, że teoria Franza stanowi pewnego rodzaju kombinację poglądów autora teorii gastrei z założeniami teorii polienergidowych. Poglądy V. Franza nie wytrzymują poważniejszej krytyki. Zwłaszcza mało uzasadnione wydaje się być wyprowadzanie tkankowców od brunatnic, podczas gdy ich komórki zbliżają się pod tak wieloma względami do wiciowców.

W inny sposób podszedł do problemu powstania organizacji *Metazoa* Zawarzin (1945), który stara się połączyć w interesujący sposób założenia teorii polienergidowej z teorią fagocytelii. Według Zawarzina przodkami tkankowców mogły być tylko wielojądrowe jednokomórkowce, gdyż tylko przyjęcie takiego założenia pozwala nam zrozumieć charakterystyczną dla nich wysoką fizjologiczną integrację organizmu. Rośliny, których integracja biologiczna jest znacznie niższa niż zwierząt, mogą natomiast zdaniem Zawarzina pochodzić od kolonijnych pierwotniaków i zachowały właściwy tym ostatnim niższy stopień integracji. W procesie ewolucji wielojądrowych pierwotniaków zaznaczyło się następnie, zdaniem Zawarzina, zróżnicowanie na powierzchniową i wewnętrzną warstwę cytoplazmy. Podział taki odbił się w odpowiedni sposób na organizacji komórek, które tworzyłyby się w wyniku cellularyzacji takich zróżnicowanych fizjologicznie pierwotniaków. W wyniku tego powstałyby równocześnie dwie warstwy ciała wielokomórkowców — powierzchniowa odpowiadająca kinoblastowi i wewnętrzna odpowiadająca fagocytoblastowi. Dalszy przebieg ewolucji, w ujęciu Zawarzina, nie różniłby się od tego, jaki wynika z założeń teorii fagocytelli. Polegałby on na dalszym tkankowym i organologicznym różnicowaniu się ciała. Nie trudno zauważyć, że Zawarzin, zastępując tu klasyczną teorię blastei, przyjmowaną zarówno przez Haeckela jak i Miecznikowa, teorią polienergidowego pochodzenia *Metazoa*, lecz przedstawia dalszy bieg wydarzeń ewolucyjnych w sposób nie odbiegający w zasadniczych momentach od poglądów klasycznych teorii monoenergidowych.

Jedną z najbardziej znanych teorii pochodzenia ciała *Metazoa* jest







teoria J. Hadżiego (1944, 1963). Podobnie jak i poprzednio wspomniani zwolennicy teorii polienergidowych, uważa on, że tkankowce powstały w wyniku wewnętrznej cellularyzacji komórki pierwotniaków, tworzącej początkowo twór wielojądrowy („teoria plazmodium czyli teoria wielojądrowa”). Równocześnie Hadżi stoi na stanowisku, że spośród wszystkich pierwotniaków, orzęski (*Ciliata*) najbardziej zbliżają się do przodków *Metazoa*. Świadczyć ma o tym ich polienergidowa organizacja komórki, obecność rzęsek na całej powierzchni ciała, zróżnicowanie cytoplazmy na trzy wyraźne warstwy i pewne cechy biologiczne, zwłaszcza sposób rozrodu. Pod wszystkimi tymi względami przypominają one wirki (*Turbellaria*), zwłaszcza wirki bezjelitowe (*Acoela*), które Hadżi uważa za najbardziej prymitywne tkankowce. Najbardziej oryginalną część składową poglądów tego badacza jest jednak jego „turbelariowa teoria pochodzenia *Cnidaria*”, zgodnie z którą jamochłony pochodzą od wirków, u których już powstało jelito i które przystosowały się do życia osiadłego (ryc. 106). Sugeruje ona w pewnym sensie odwrócenie porządku wydarzeń ewolucyjnych, jaki wynika ze wszystkich omówionych dotąd teorii pochodzenia tkankowców. Hadżi wyprowadza *Cnidaria* od wirków prostojelitowych (*Rhabdocoela*) za pośrednictwem form zbliżonych pod względem przystosowawczym do półosiadłych, niepełzających i mających uniesione ciało wirków z grupy *Temnocephala* (por. str. 333). Od takich form miałyby pochodzić koralowce zachowujące jeszcze ślady symetrii dwubocznej, krążkopławy i w końcu *Hydrozoa*, wśród których najbardziej uproszczona byłaby słodkowodna stułbia (*Hydra*). Ewolucja *Cnidaria* związana byłaby zatem z wtórnym rozwojem symetrii promienistej i zatarciem się symetrii dwubocznej, uproszczeniem budowy ciała pod względem organologicznym i histologicznym. Miałyby ona ogólnie biorąc charakter pod względem morfologicznym regresywny. Jedyne progresywnym wydarzeniem w historii *Cnidaria* byłoby powstanie pokolenia meduz, obok pierwotniejszego pokolenia polipów. Hadżi kładzie duży nacisk na to, że za właściwe jamochłony można uważać jedynie *Cnidaria*, zaś żebropławy tworzą według niego gałąź boczną, którą stara się on wyprowadzić na drodze neotenu z planktonicznych larw wirków (larwa müllerowska), (por. ryc. 106). Gąbki zaś stanowią według Hadżiego zupełnie oddzielny pień świata zwierzęcego. Powstałyby one z kulistych kolonii wiciowców, tj. przez integrację kolonii monoenergidowych pierwotniaków.

**Krytyka teorii polienergidowych.** Teorie polienergidowe pochodzenia *Metazoa* podają jedynie formalno-morfologiczne objaśnienie problemu, które traci wiele ze swej efektywności przy bliższej konfrontacji z faktami. Tak więc przebieg ontogenezy tkankowców dostarcza mocnego poparcia właśnie dla teorii monoenergidowego pochodzenia tkankowców. Zwolennicy teorii polienergidowego pochodzenia tkankowców zmuszeni

są uważać ontogenezę, za zespół procesów wtórnych, nie uwarunkowanych pierwotnym przebiegiem filogenezy. Tylko w nielicznych grupach zwierzęcych — np. u owadów proces podziału komórki jajowej, prowadzi do powstania początkowo jednolitego tworu wielojądrowego, który dopiero następnie dzieli się na szereg komórek, tak jak wymaga tego teoria polienergidowa. Natomiast zgodnie z teoriami polienergidowymi, w ogromnej większości grup zwierzęcych ontogeneza omijałaby takie stadium i zaczynała się procesem odpowiadającym procesowi cellularyzacji. Wczesne stadia ontogenezy, byłyby procesami bez znaczenia palingenezy, które powstały wtórnie. Powstanie ontogenezy tkankowców nie znajduje zatem dostatecznego objaśnienia w świetle teorii pochodzenia *Metazoa* od polienergidowych pierwotniaków.

Tak np. Hadži (1963), zwolennik teorii polienergidowej, uważa brudkowanie komórki jajowej za zjawisko całkowicie wtórne, wywołane jedynie działaniem pewnych mechanizmów fizjologicznych (konieczność zwiększania swobodnej powierzchni ze względu na przemianę gazową), powodujących dzielenie się rosnącego materiału. Występowanie określonych fizjologicznych mechanizmów rozwoju, nie wyklucza jednak ich historycznego uwarunkowania i argument Hadżiego nie może być uznany za wystarczający. Nie tłumaczy on też, dlaczego w rozwoju ontogenetycznym nie zachowują się ślady pierwotnego etapu wielojądrowego, Równie mało uzasadnione wydają się być poglądy tego badacza na znaczenie dalszych stadiów ontogenezy tkankowców, zwłaszcza na ich postaci larwalne. Larwy *Metazoa* np. larwy typu trochofory miałyby powstać zupełnie niezależnie i równolegle w różnych grupach wzajemnie ze sobą bliżej nie spokrewnionych. Stanowiłyby zatem rezultat konwergencji i postać cyklu życiowego przystosowaną do życia planktonicznego i rozprzestrzeniania gatunków. Tak więc podobieństwa tych form larwalnych byłyby wtórne i nie mogłyby służyć do ustalania wzajemnego pokrewieństwa różnych grup. Teorie polienergidowe formułują więc ostatecznie pogląd o niezależności filogenezy i ontogenezy. Jednak wiele podobieństw wśród procesów ontogenetycznych i form larwalnych ma niewątpliwie wartość homologii i nie mogą być one uważane za wynik konwergencji. Fakty te znajdują znacznie lepszą interpretację w świetle poglądów o głębokich związkach między ontogenezą i filogenezą zwierząt, postulowanych przez teorie kolonijnego pochodzenia *Metazoa*.

Jeśli natomiast stać na stanowisku, że wysoka integracja komórek w organizmie *Metazoa* powstała jeszcze na etapie przedtkankowym, to niezrozumiała staje się wtedy organizacja gąbek, cechujących się stopniem integracji niższym niż w organizmie polienergidowych pierwotniaków (por. str. 300). Przyjęcie zaś, że gąbki powstały z kolonijnych wiciowców, zaś inne *Metazoa* drogą cellularyzacji orzęsków nie wytrzymuje krytyki ze względu na zbyt duże podobieństwa w budowie komórek tworzących ciało gąbek i *Eumetazoa*. Wydaje się zatem, że integracja

fizjologiczna ciała tkankowców musiała być początkowo niska, aby dopiero następnie w wyniku dalszej ich ewolucji ulec stopniowemu zwiększeniu.

Jak wiadomo, obecnie większość zwolenników teorii polienergidowych pochodzenia *Metazoa*, wyprowadza te ostatnie wprost od wielojądrowych pierwotniaków, zbliżonych pod względem swej organizacji do orzęsków (*Ciliata*), szczególnie orzęsków z rzędu *Gymnostomata*, takich jak pospolity w wodach słodkich *Dileptus*. Najprymitywniejszymi zaś tkankowcami miałyby być jakoby wirki bezjelitowe (*Acoela*). Wydaje się jednak, że podobieństwa morfologiczne między orzęskami a wirkami, na których opierają się wspomniane teorie mogą mieć jedynie wartość analogii, nie zaś homologii. Odnosi się to przede wszystkim do podobieństwa morfologii zewnętrznej i ogólnego planu budowy orzęsków oraz wników bezjelitowych (kształt ciała, polarność przednio-tylna i grzbietowo-brzuszna itp.). Podobieństwa te nie mają zapewne żadnego znaczenia filogenetycznego i należą podobnie jak wiele innych tego rodzaju uderzających podobieństw w świecie organizmów do kategorii konwergencji. Równie mało istotne zdają się być podobieństwa takich, funkcjonalnie w pełni analogicznych organelli i organów jak cytostom, cytopharynx i wodniczki tętniące, otwór ustny, gardziel i organa wydalnicze, typu protonefrydiów<sup>1</sup>. Układ srebrochłonny orzęsków i układ nerwowy wników w ogóle nie wykazują większego podobieństwa w planie swej budowy, zaś trichocysty tych pierwotniaków i rabdity wników choć morfologicznie i funkcjonalnie podobne, mają zupełnie inną strukturę elektromikroskopową i odmienny sposób powstawania.

Dla oceny teorii polienergidowego pochodzenia *Metazoa* szczególnie ważne jest sprawdzenie wysuniętej przez jej zwolenników ogólnej koncepcji budowy histologicznej wników bezjelitowych, których tkanki uważane są za wielojądrowe plasmodium odpowiadające morfologicznie polienergidowej komórce *Ciliata*. Pogląd ten nie wydaje się być uzasadniony ze względu na to, że początkowo w rezultacie podziału komórki jajowej tych wników tworzą się normalne komórki, a dopiero następnie wskutek zaniku błon międzykomórkowych może dochodzić do powstawania wielojądrowego syncytium. Nie wydaje się jednak, aby tkanki *Acoela* odpowiadały syncytium w pełnym tego słowa znaczeniu, bowiem przy pomocy specjalnych metod można wykryć występowanie w nich błon komórkowych, a także powodować odwracalne różnicowanie się „syncytium” w tkankę komórkową. W żadnym razie jednak nie można porównywać znaczenia morfologicznego takiego syncytialnego tworzenia będącego rezultatem specjalizacji histologicznej, z pierwotnie wielojądrowym plaz-

---

<sup>1</sup> U *Acoela* w ogóle brak protonefrydiów i zatem za ich pośrednictwem nie można wyprowadzić narządów wydalniczych *Metazoa* od wodniczek tętniących *Ciliata*, jak chcą tego niektórzy zwolennicy teorii polienergidowych.

modium orzęsków. Fakty powyższe podważają więc słuszność plazmodialnej teorii organizacji wirków bezjelitowych.

Również niedostatecznie uzasadnione wydaje się być porównywanie procesu płciowego *Ciliata* i *Acoela*. Występującą u orzęsków koniugację porównuje się z kopulacją obupłciowych wirków bezjelitowych, przy czym stacjonalny micronucleus uważany jest za odpowiednik jaja, zaś migrujący (ruchomy) za odpowiednik plemnika. U pewnych pasożytniczych i niewątpliwie wysoce wyspecjalizowanych orzęsków, migrujący i otoczony grudką cytoplazmy mikronucleus ma zdolność swobodnego przemieszczania się poza obręb komórki macierzystej. Niemniej jednak Remane (1963) uważa wyprowadzanie plemników *Metazoa* od takich wyspecjalizowanych jąder generatywnych za nieuzasadnione, bowiem plemniki tkankowców mają liczne zróżnicowania cytoplazmatyczne, które u *Ciliata* w ogóle nie występują (np. centrosomy). Natomiast organizacja plemników *Metazoa* bardzo przypomina organizację komórek wiciowców, których cykl życiowy najwięcej zbliża się do cyklu życiowego tkankowców.

Rozpatrzenie obu przeciwstawnych teorii pochodzenia tkankowców — kolonijnej i plazmodialnej, doprowadza więc nas do wniosku, że pierwsza z nich jest znacznie lepiej uzasadniona.

**Pochodzenie i stanowisko filogenetyczne gąbek.** Gąbki stanowią grupę tkankowców, reprezentujących najniższy poziom organizacji wśród znanych nam *Metazoa*. Przejawia się to w słabej integracji ciała, która nieznacznie tylko wznosi się nad poziom właściwy koloniom pierwotniaków. Funkcje biologiczne spełniane są przez poszczególne komórki ciała gąbek, w wysokim stopniu niezależnie.

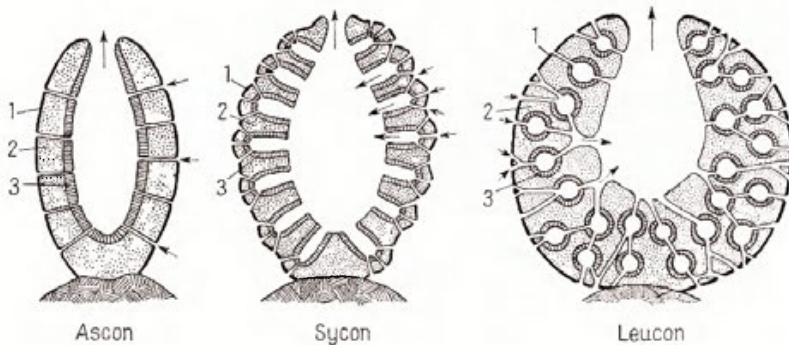
Ciało gąbek może być sprowadzone do postaci worka, którego wnętrze zajmuje jama wewnętrzna tzw. paragaster, otwierająca się otworem (osculum). Ścianki ciała przebite są licznymi kanałami, które doprowadzają wodę i zawarte w niej cząsteczki pokarmowe do paragastru. Ściany ciała złożone są z nabłonka zewnętrznego (epidermis) złożonego z komórek płaskich, mezenchymy, tj. warstwy złożonej z galaretowatej substancji międzykomórkowej (mezoglea) znajdujących się w niej różnych elementów komórkowych, oraz z nabłonka wewnętrznego, wyściełającego jamę paragastru i złożonego z charakterystycznych komórek tzw. choanocytów. Przypominają one bardzo komórki wiciowców z grupy *Craspedomonadina* należącej do rzędu *Protomonadina*.

W ewolucji gąbek mamy do czynienia z komplikacją budowy jamy paragastralnej, której ściany mogą być proste i na całej powierzchni wyściełane choanocytami (typ *Ascon*, ryc. 107), albo silnie pofałdowane z choanocytami znajdującymi się tylko we wpukleniach paragastru, tj. we wnękach choanocytowych (typ *Sycon*, ryc. 107). W typie *Leucon* komory choanocytowe ulegają głębokiemu pogrążeniu w mezoglei i łączą



się z jamą paragastralną za pomocą wąskich kanałów (ryc. 107). Wraz ze stopniem rozczłonowania paragastru rozwija się mezenchyma, która w typie *Leucon* jest szczególnie gruba.

Ciało gąbek jest zazwyczaj podtrzymywane przez silnie rozwinięty szkielet. W zależności od składu mineralnego swego szkieletu wyróżniamy dwie główne grupy gąbek — *Calcarea*, gąbki wapienne i *Silicispongiae*, gąbki krzemionkowe. W pierwszej grupie, znanej już od kambru

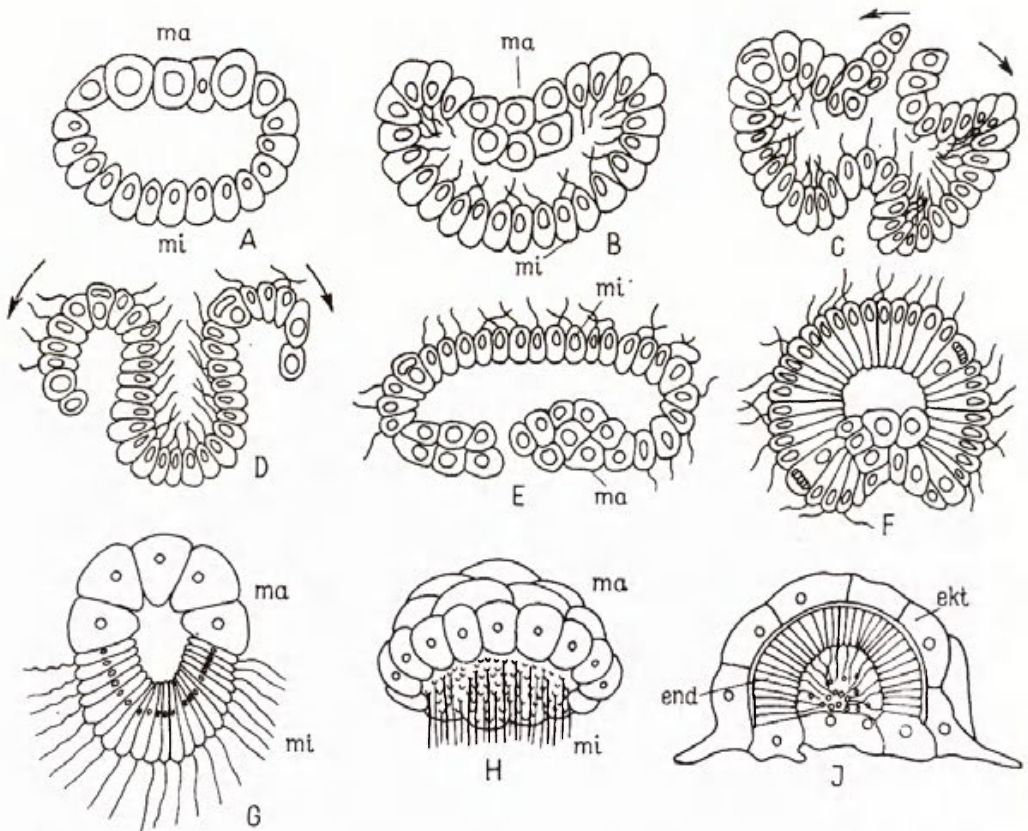


Ryc. 107. Zasadnicze typy organizacji morfologicznej gąbek. (Według różnych autorów).  
1 — epidermis, 2 — mezoglea, 3 — entodermis (choanocyty). Strzałki pokazują kierunek filtracji.

szkielet składa się z igieł węglanowo-wapiennych, w drugiej z igieł krzemionkowych. U pewnych *Silicispongiae* szkielet mineralny może być zastąpiony przez szkielet z substancji organicznej (spongina), lub w wyjątkowych przypadkach może ulegać całkowitemu zanikowi. *Calcarea* są grupą, w której dorosłe gąbki reprezentują typy morfologiczne askona, sykona jak i leukona. Natomiast dziś żyjące *Silicispongiae* zawsze reprezentują w stadium dorosłym typ leukona. Najstarsze pewne szczątki gąbek krzemionkowych znane są z dolnego kambru, przy czym wydaje się, że pewne formy kambryjskie były jeszcze sykonami lub bardzo prymitywnymi leukonami. Prekambryjskie szczątki zaliczane często do gąbek nie są pewne (szkielety, igły), jednakże stopień zróżnicowania gąbek dolnokambryjskich nie pozostawia wątpliwości co do tego, że jest to grupa która musiała powstać bardzo wcześnie w historii świata organicznego. Istniejące dane zdają się wskazywać, że rozwój zarówno gąbek wapiennych jak i krzemionkowych odbywa się od bardzo dawna równolegle i przebiegał niezależnie poprzez poziom organizacji askona, sykona i leukona. Początkowe fazy ewolucji gąbek musiały być reprezentowane przez formy bezszkieletowe, co tłumaczyłoby zarazem ich brak w stanie kopalnym. Także ewolucja szkieletu, wyrażająca się postacią igieł oraz tendencją do ich scalania w zwarte rusztowanie szkieletowe przebiegała równolegle w poszczególnych szczepach gąbek.



Gąbki zajmują wśród *Metazoa* stanowisko wyraźnie odrębne (por. str. 293). Wynika to zarówno z poziomu ich organizacji tkankowej, jak i ze swoistej budowy anatomicznej. Stopień integracji komórek w tkankach gąbek jest bardzo niski, przy czym w rezultacie regeneracji każda pojedyncza komórka ma zdolność odtworzenia całkowitego organizmu. Paragaster gąbek tylko swym położeniem przypomina jelito *Eumetazoa*, jest on jednak tworem zupełnie innego rodzaju. Pierwotny brak właściwego jelita odróżnia gąbki od innych tkankowców. O odrębności gąbek świadczy także swoisty przebieg ontogenezy. W rozwoju *Sycon raphanus* występuje stadium stomoblastuli, w którym zarodek składa się z mikromerów — małych komórek opatrzonych wiciami, skierowanymi do wnętrza blastuli oraz pozbawionych wici i dużych makromerów skupionych na jednym biegunie (ryc. 108, A). Następnie dokonuje się tzw. pseudogastrulacja, polegająca na częściowym wpukleniu się makromerów do wnętrza blastuli (ryc. 108, B). Ten proces szybko zostaje zaham-



Ryc. 108. Przebieg gastrulacji w rozwoju gąbki *Sycon raphanus*. (Według Tuzet).  
 A — stadium spłaszczonej stomoblastuli; B — pseudogastrulacja (częściowe wpuklenie makromerów); C—E kolejne stadia procesu inwersji, aż do odwrócenia się mikromerów; F—G młoda i dorosła amphiblastula; H — wpuklenie się mikromerów; I — wczesne stadium osiadłe (stadium preolintusowe). ekt — ektoderma, end — endoderma, ma — makromery, mi — mikromery. Strzałki pokazują kierunek inwersji.

mowany i zastąpiony procesem odwracania czyli inwersji, polegającym na stopniowym wyginaniu się i wycinowaniu obu ścianek blastuli aż do momentu gdy wszystkie mikromery mają wici skierowane na zewnątrz, zaś makromery zostają otoczone przez mikromery (ryc. 108, C—E). W ten sposób dochodzi do powstania charakterystycznej larwy gąbek — amphiblastuli (ryc. 108, F—G). Procesy te trudno porównać z gastrulacją innych *Metazoa*. Proces pseudogastrulacji przypomina wprawdzie gastrulację innych tkankowców, ale zostaje zatrzymany i zastąpiony swoistym dla gąbek procesem odwrócenia ścianki blastuli, który nie znajduje analogii w rozwoju innych *Metazoa*. Przypomina on natomiast tzw. ekskurwację występującą w kulistych koloniach wiciowców z rodzaju *Volvox*. Amphiblastula po pewnym czasie przytwierdza się do dna, co jednakże jest poprzedzone wpukleniem się do jej wnętrza opatrzonych wiciami mikromerów (ryc. 108, H), w rezultacie czego z nich właśnie rozwijają się komórki entodermy (choanocyty) (ryc. 108, I). Choć więc mikromery stomoblastuli przypominają, tzw. komórki animalne innych tkankowców, z których następnie tworzy się ektoderma, zaś makromery komórki wegetatywne, z których powstaje entoderma, jednak ich rzeczywiste losy w rozwoju gąbek są zupełnie inne. Powstająca w wyniku ich rozwoju postać dorosła ma listki zarodkowe jakby odwrócone w porównaniu z gastrulami innych *Metazoa*. U innych gąbek wapiennych i krzemionkowych przebieg procesów rozwojowych może być odmienny (brak pseudogastrulacji i inwersji), jednak makromery tworzące początkowo wewnętrzną parenchymę larwy, wydostają się ostatecznie na zewnątrz i okrywając mikromery tworzą zewnętrzną warstwę ciała odpowiadającą ektodermie. Z larwy, która osiada na dnie („stadium preolyntusowe”) rozwija się zazwyczaj młodociana gąbka o typie budowy askona. Przez takie stadium rozwojowe (stadium „Olyntus”) przechodzą także gąbki, które osiągną w stadium dorosłym typ budowy sykona lub leukona<sup>1</sup>.

Zjawisko odmiennego niż u wszystkich pozostałych *Metazoa*, sposobu tworzenia się pierwotnych listków zarodkowych trudno zinterpretować z punktu widzenia filogenezy gąbek. Wysuwane przypuszczenia, że gąbki są po prostu „wycinowanymi tkankowcami” wydaje się być zbytnim uproszczeniem rzeczywistych stosunków rodowych. Przebieg ontogenezy gąbek, świadczy natomiast bezspornie o tym, że szczep ten wyodrębnił się bardzo wcześnie od wspólnego pnia *Metazoa*. Fakt, że gąbki podobnie jak i pozostałe tkankowce rozwinęły się z kulistych kolonii wiciowców znajduje potwierdzenie w budowie ich pływających larw typu amfi-

---

<sup>1</sup> U wielu gąbek osiągających w stadium dorosłym organizację leukona ontogeneza ulega skróceniu i w wyniku metamorfozy powstaje od razu bardziej zaawansowane stadium larwalne zwane „rhagon”, które przypomina budową prostego sykona.

blastuli. Odmienny przebieg procesu gastrulacji można by zrozumieć, zakładając, że gąbki oddzieliły się od pratrankowców na tym etapie ich ewolucji, kiedy procesy ontogenetyczne nie były jeszcze ustalone. Od tego momentu gąbki stanowiły boczną gałąź rozwojową, której ewolucja potoczyła się własnymi drogami. Starano się też objaśnić swoistą organizację gąbek tym, że mogą one pochodzić od kolonii innej grupy wiciowców niż właściwe tkankowce, przy czym wskazywano tu na grupę *Choanoflagellata*. Istotnie choanocyty gąbek są uderzająco podobne do komórek tej grupy wiciowców (por. str. 291). Jednakże komórki animalne (wiciowe) amfiblastul pozbawione są jeszcze charakterystycznych kołnierzyków i zbliżają się do komórek blastodermy u *Eumetazoa*. Wynika z tego, że powstanie wyspecjalizowanych choanocytów mogło być wtórne i dokonało się u gąbek niezależnie od wiciowców. Byłby to zarazem niezmiernie interesujący przykład paralelizmu, w rozwoju postaci komórek u pierwotniaków i spokrewnionych z nimi zwierząt tkankowych.

**Stanowisko jamochłonów.** Jamochłony (*Coelenterata*) reprezentują w świecie dzisiejszym ten szczep, który przypuszczalnie pozostaje najbliżej spokrewniony ze wspólnymi przodkami wszystkich *Eumetazoa*. Reprezentują one zarazem niewątpliwy już tkankowy poziom organizacji, przy czym w ciele ich występują obok nabłonków i prymitywnej tkanki łącznej także tkanka mięśniowa i nerwowa. Jednakże stopień zespolenia tych tkanek w oddzielne organa lub ich systemy jest bardzo niewielki, a pewne jamochłony (stułbiopławy) mają zarazem najbardziej prymitywne ze znanych nam układów mięśniowych i nerwowych. Zewnętrzna warstwa ciała jamochłonów (ektodermis) pełni funkcje tkanki okrywowej (ochronnej) i zmysłowej, zaś wewnętrzna (entodermis), zróżnicowana na nabłonek trawiący i chłonący wyściela jamę chłonąco-trawiącą (coelenteron). Zróżnicowanie morfologiczne obu warstw ciała jest wyraźne i w zasadzie pod względem fizjologicznym nieodwracalne, chociaż komórki ektodermis zachowują jeszcze pierwotną zdolność fagocytozy.

Najprymitywniejszym szczepem jamochłonów są zapewne parzydełkowce (*Cnidaria*), które charakteryzuje obecność komórek parzydełkowych (nematocysty). Morfologicznie cechuje je obecność czułków stanowiących palczaste wyrostki ciała, otaczające dysk oralny. Środkowa warstwa ciała jest u prymitywnych *Cnidaria* (jak np. u stułbiopławów) bardzo cienka i składa się jedynie z galaretowatej substancji międzykomórkowej (mezoglei). U pozostałych *Cnidaria* warstwa ta zawiera także komórki i przekształca się w mezenchymę (por. str. 281).

Dla większości prymitywnych parzydełkowców charakterystyczne jest występowanie **przemiany pokoleń**, reprezentowanych tu przez postać pływającej meduzy i osiadłego polipa. U pewnych grup jedno z tych pokoleń może być bardzo słabo rozwinięte lub nawet nieobecne. Polipy

*Cnidaria* mają zdolność wytwarzania szkieletu, który zbudowany jest z chityny, węglanu wapnia lub substancji rogowych. Zarówno polipy jak i meduzy cechuje symetria promienista („Radiata”), lub kombinacja symetrii promienistej lub dwubocznej (*Anthozoa*, *Ctenophora*).

Najstarszym geologicznie przedstawicielem jamochłonów jest meduza z utworów młodszego proterozoiku słynnego Grand Canyon w Arizonie. W górnym proterozoiku i dolnym kambrze typ ten reprezentowany był m. in. przez meduzy, należące do swoistych i wymarłych gromad *Proto-medusae* i *Dipleurozoa* (por. str. 181). W dolnym kambrze pojawiają się obok nich niepewne szczątki *Trachylina*, które zaliczyć zatem można już do *Cnidaria* w obecnie używanym pojęciu. Podobnie datowane są pierwsze szczątki *Scyphozoa*. Pewne szczątki koralowców znane są dopiero od ordowiku, lecz opisywane już z najmłodszego proterozoiku (por. str. 181). *Ctenophora* nie są znane w stanie kopalnym.

**Klasyczny pogląd na ewolucję *Cnidaria*.** Poczynając od Haeckela, przyjmowano powszechnie pogląd, że pierwotne jamochłony reprezentowały w stadium dorosłym postać prapolipa („Archhydra”), który stanowił zarazem osiadłą i przytwierdzoną swym biegunem aboralnym gastreę. Poglądy Haeckela zostały później uzupełnione hipotezą, że między stadium filogenetycznym reprezentowanym przez dwuwarstwową i opatrzoną prajelitem gastreą a pierwotnymi polipami jamochłonów istniało jeszcze stadium pośrednie tzw. stadium „metagastrei”, reprezentowane przez kulistą orzęsioną formę opatrzoną prócz prajelita także zaczątkową mezenchymą i aboralnym organem zmysłów podobnym do tego jaki istnieje u larwy *Trachylina* i larw ukwiałów. Postać zbliżoną do metagastrei reprezentują zaawansowane larwy *Cnidaria*. Hipoteza metagastrei przyjmuje podobnie jak klasyczna teoria gastrei Haeckela, że pierwotne jamochłony reprezentowane były w stadium dorosłym wyłącznie przez osiadłe polipy. Osiadły tryb życia określił zarazem charakterystyczną dla jamochłonów symetrię promienistą oraz spowodował rozwój czułków. Początkowo polipy pierwotnych stułbiopławów rozmnażałyby się zarówno drogą płciową jak i bezpłciową. Następnie zaznaczyłaby się w tym zakresie specjalizacja, przez wytworzenie się pewnego polimorfizmu i powstanie pokolenia osiadłych polipów, rozmnażających się wyłącznie bezpłciowo, oraz wolnożyjącego pokolenia meduz rozmnażających się na drodze płciowej. Powstanie charakterystycznej dla dzisiejszych *Hydrozoa* przemiany pokoleń byłoby zatem wtórne. Meduzy należy uznać w świetle tych poglądów za polipy wyspecjalizowane do życia swobodnego i rozmnażania się płciowego.

Ten pogląd klasyczny natrafia na pewne trudności, nie udało się bowiem ustalić takiej grupy *Cnidaria*, u której brak pokolenia meduz stanowiłby ich cechę pierwotną. Starano się wprawdzie uzasadnić tezę o pierwotności pokolenia polipów, powołując się na zjawisko niepełnego



rozwoju pokolenia meduz, jakie zaznacza się u wielu stułbiopławów. Okazało się jednak, że zjawiska te tłumaczyć należy jako przejaw tendencji regresywnych, tj. raczej jako wtórną redukcję meduz jako pokolenia płciowego, aż do postaci szczątkowych meduzoidów. Natomiast nie stanowią one rezultatu zmian progresywnych, prowadzących do powstania pokolenia meduz. Jednakże wybitny znawca tego zagadnienia Naumow (1960) podtrzymuje tezę o pierwotności polipów, udowadniając, że meduzy można uważać za wyspecjalizowane formy pochodne polipów, przystosowane do rozmnażania płciowego i rozprzestrzeniania. Budowa meduz daje się bowiem sprowadzić do zasadniczych elementów morfologicznych występujących u polipów. Natomiast odwrotny punkt widzenia nie może być przyjęty, bowiem u polipów nie występują żadne ślady tak charakterystycznych dla meduz organów jak żagielek i organa zmysłowe na krawędzi dysku.

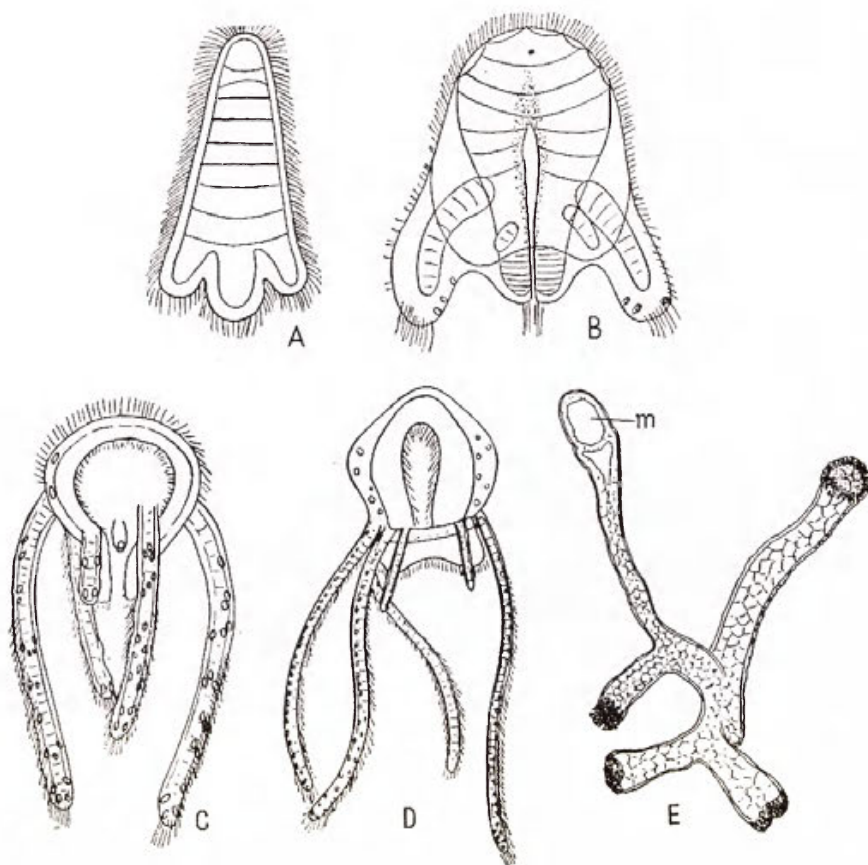
Spośród głównych szczepów *Cnidaria*, najbliższe pierwotnym prapoliptom były *Hydrozoa*. Koralowce (*Anthozoa*) i krążkopławy (*Scyphozoa*), które cechuje wyższy stopień zróżnicowania morfologicznego (powstanie ektodermalnego wpuklenia do jamy chłonocotrawiącej, tzw. stomodeum, podział jej na komory przez powstanie przegród itd.), pochodziłyby od stułbiopławów. To samo odnosiłoby się do żebroplawów (*Ctenophora*). Wyższe grupy jamochłonów cechuje redukcja jednego z pokoleń cyklu życiowego, wyrażonego w pełnej formie jedynie wśród *Hydrozoa*.

**Współczesne poglądy na ewolucję *Cnidaria*.** Klasyczne i do niedawna powszechnie przyjmowane poglądy stwierdzały zgodnie, że pierwotna grupa *Cnidaria* reprezentowana była wyłącznie przez osiadłe polipy. Pewne jednak fakty uzasadniają wprost przeciwny punkt widzenia, z którego wynikałoby iż parzydełkowce pochodzą od form pierwotnych reprezentowanych tylko przez meduzy. Chociaż hipoteza o filogenetycznej pierwotności pokolenia meduz w stosunku do pokolenia polipów została wypowiedziana już dawno (Brooks, 1886), jednak dopiero ostatnio zyskała ona sobie większą liczbę zwolenników.

Jeśli uznamy za możliwe, że organizmy typu pierwotnej metagastrei mogły dać początek jamochłonom przystosowanym do planktonicznego trybu życia to prawdopodobnie stanie się, że reprezentowały one właśnie pokolenie meduz. Pewne fakty paleontologiczne pozwalają uznać takie przypuszczenie za możliwe a nawet prawdopodobne. Wiąże się to z faktem, że przypuszczalnie wszystkie prekambryjskie *Metazoa* były pierwotnie zwierzętami planktonicznymi, zaś formy bentoniczne pojawiły się później (por. str. 196). Za tym samym przemawia także wcześniejsze pojawienie się kopalnych szczątków meduz, lub meduzoidalnych jamochłonów (*Protomedusae*, *Dipleurozoa*), które są stosunkowo częste w młodszym proterozoiku i dolnym kambrze i poprzedzają pojawienie się pierwszych kopalnych przedstawicieli pokolenia polipów (kambr środkowy).



Zgodnie z takim poglądem budowę najbardziej zbliżoną do pierwotnych jamochłonów mają meduzy z grupy *Trachylina*. Są to *Hydrozoa*, w których pokoleniem dominującym są meduzy, zaś polipy albo są bardzo słabo rozwinięte, albo też zupełnie ich brak. W rozwoju *Trachylina* wy-



Ryc. 109. Rozwój słuźbiopławów z grupy *Trachylina*. (Według Hyman).  
A—D bezpośrednie przekształcenie się larwy — planuli w postać meduzy u *Aglaura*; E — stadium polipa (*Microhydra*) w rozwoju meduzy *Craspedacusta*. Widoczne 4 polipy i pączkująca meduza (m).

stępuje larwa — actinula, opatrzona czułkami i mająca cechy, które można uznać za pośrednie między hipotetyczną „metagastrea” a typową meduzą *Hydrozoa* (ryc. 109). Actinule pewnych *Trachylina* mają zdolność rozmnażania bezpłciowego i tworzenia drogą pączkowania potomnych actinul. Reprezentują zatem typ biologiczny, jaki powinni posiadać również przedstawiciele prajamochłonów. Niekiedy actinule mogą przytwierdzać się do dna i tworzyć małe kolonie bardzo prosto zbudowanych polipów, od których odpączkują meduzy. Historia cyklu życiowego *Trachylina* pozwala nam zrozumieć, na jakiej drodze mogło dojść do wy-

tworzenia pokolenia polipów w procesie filogenezy *Cnidaria*. W świetle tych rozważań polipy można by uważać za zahamowane na etapie larwalnym, osiadłe i rozmnażające się bezpłciowo meduzy. Prymitywne, lecz typowe już *Hydrozoa* powinny mieć kompletnie rozwinięty cykl życiowy złożony z dobrze rozwiniętego stadium meduzy i ze słabo wyrażonym, niezróżnicowanym pokoleniem polipów. Od takich pierwotnych *Hydrozoa* można wyprowadzić zarówno *Athecata*, które są przypuszczalnie bardziej prymitywne, lecz w stanie kopalnym nie są znane wcześniej niż od triasu, oraz *Thecaphora* znane już od kambru, oraz *Hydrocorallina* występujące dopiero od kredy. Do stułbiopławów zalicza się także swoistą grupę *Stromatoporoidea* znaną od kambru do kredy, przedstawiciele których tworzyli masywne szkielety kolonii. W związku z tym stromatopory odgrywały dużą rolę skałotwórczą. Od *Trachylina* można bezpośrednio wyprowadzić także krążkopławy, przy czym ważne jest, że meduzy pewnych *Trachylina* mają wypustki jamy chłonaćotrawiającej, przypominające podzielone septami jelito krążkopławów. Strobilizacja polipa krążkopławów (scyphistoma) przypomina pączkowanie meduz od główek polipów u *Trachylina*, a prosta przemiana pokoleń *Scyphozoa* znajduje analogię w cyklu życiowym *Trachylina*. Niepewne szczątki meduz krążkopławów znane są już od dolnego kambru, nie budzące zaś wątpliwości dopiero od jury. Do *Scyphozoa* zbliża się obecnie wymarłą grupę konularii (*Conulata*), które można uważać za osiadłe krążkopławy opatrzone szkieletem chitynowo-fosforanowym. Są one znane od środkowego kambru do triasu.

**Stanowisko filogenetyczne koralowców.** Koralowce należą do tych *Cnidaria*, u których dochodzi do wyeliminowania pokolenia meduz, a za razem do progresywnego rozwoju pokolenia polipów. Kopalne koralowce znane są już od górnego kambru lub dolnego ordowiku i materiały kopalny wnoszą bardzo wiele do zrozumienia stosunków filogenetycznych w obrębie poszczególnych rzędów. Jeśli natomiast chodzi o pochodzenie *Anthozoa* i ich poszczególnych rzędów, to materiały kopalne nie wystarczają do ich rozstrzygnięcia.

Budowa polipów koralowców wskazuje na to, że osiągnęły one najwyższy stopień zróżnicowania wśród wszystkich *Cnidaria*. Jama chłonaćotrawiająca koralowców jest podzielona przegrodami, wśród których można wyróżnić miękkie mezenteria i opatrzone szkieletem septa. Mezenteria pokryte są nabłonkiem gruczołowym mającym zdolność wydzielania enzymów trawiennych. Przednia część jamy chłonaćotrawiającej wysłana jest ektoderwą i tworzy tzw. stomodeum. Otwór ustny jest szczelinowaty i opatrzonej na jednym lub na obu końcach bruzdą wyścieloną nabłonkiem urzęsionym i tworzącą, tzw. sifonoglyfus. Pełni on funkcje oddechowe usprawniając przepływ wody w jamie chłonaćotrawiającej. Otwór ustny wyznacza w ciele *Anthozoa* płaszczyznę symetrii bilateralnej,

przegrody zaś symetrię 6,8 promienną lub o wyższym stopniu symetrii radialnej. Pod względem zróżnicowania swych tkanek koralowce osiągały poziom wyższy niż inne *Cnidaria*, co wyraża się w silnym rozwoju mięśni i mezenchymy.

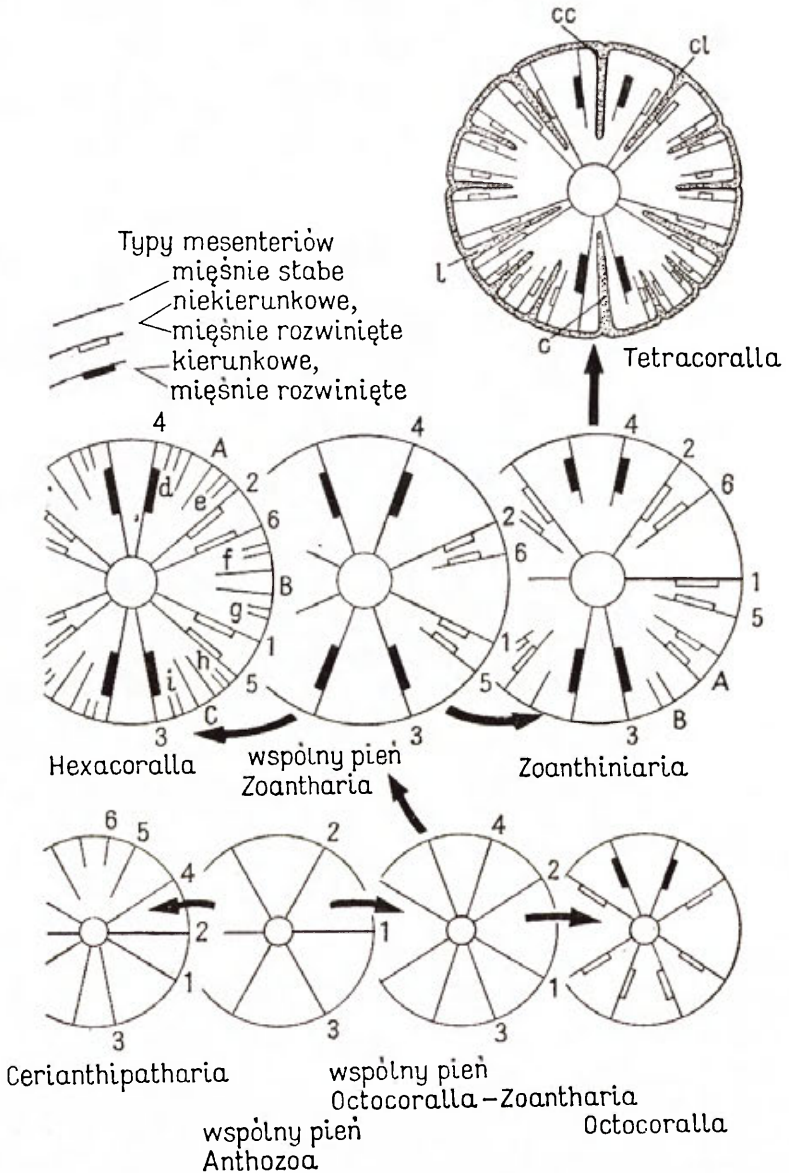
W przeszłości wskazywano często na podobieństwo anatomiczne między polipami *Anthozoa* i polipami *Scyphozoa*. Uważano, że podobieństwa te mogą świadczyć o ich bliskim wzajemnym pokrewieństwie. Obecnie zaczynają przeważać poglądy, że podobieństwa te mogą być wynikiem niezależnego powstania podobnych cech anatomicznych. Za odrębnością obu tych szczepów świadczyłoby brak stomodeum u polipów *Scyphozoa*, a także czteropromienna symetria ich ciała.

**Stosunki filogenetyczne w obrębie Anthozoa.** Spośród dziś żyjących koralowców największe podobieństwo do polipów *Hydrozoa* wykazują *Antipatharia*. Jest to mała grupa koralowców, posiadających szkielek rogowy, która do niedawna uważana była za grupę wyspecjalizowaną nie mającą większego znaczenia filogenetycznego. Wiele jednak wskazuje na to, że w budowie *Antipatharia* zachowały się liczne cechy prymitywne. Do nich należą: słaby rozwój umięśnienia oraz mezoglei, obecność 6, 10 lub 12 mezenteriiów o prostej budowie, pozbawionych nabłonka urzęsionego na niciach mezenterialnych, wreszcie słaby rozwój sifonoglyfów. Na podstawie budowy *Antipatharia* i wczesnych stadiów rozwojowych innych koralowców, należy przypuszczać, że prakoralowce były jeszcze pozbawione szkieletu, który pojawił się dopiero później i przypuszczalnie niezależnie w kilku odrębnych liniach rozwojowych. Prakoralowce cechowała przypuszczalnie obecność tylko 6 mezenteriiów reprezentujących 2 mezenteria tzw. kierunkowe i 4 normalne, oraz obecność 6 czułek (ryc. 110). Przez powstanie dalszych 2 septów kierunkowych osiągnięte zostało następane stadium ewolucji morfologicznej, reprezentujące zarazem centralny typ organizacji, który dał początek rozwojowi dwu głównych pni koralowców — *Octocoralla* i *Zoantharia*. Stadium to cechowała obecność 8 mezenteriiów pozbawionych umięśnienia i 8 czułek (por. ryc. 110).

Z drugiej strony od podstawowej grupy prakoralowców opatrzonych 6 mezenteriami można bezpośrednio wyprowadzić także prymitywną grupę *Ceriantharia*. Należą do nich formy osobnicze, pozbawione szkieletu i przypominające do pewnego stopnia ukwiały, lecz różniące się od nich sposobem zakładania mezenteriiów (por. ryc. 110). Larwy *Ceriantharia*, tzw. cerinule, bardzo przypominają *Antipatharia*, z którymi są często łączone w jedną grupę systematyczną — *Cerianthipatharia*. Należy przypuszczać, że jest to grupa koralowców szczególnie blisko spokrewniona z prakoralowcami.

Za pośrednictwem wyjściowej formy opatrzonej 8 mezenteriami (ryc. 110) można wyprowadzić od prakoralowców koralowce ośmiopro-

mienne (*Octocoralla*=*Alcyonaria*). Od swych pierwotnych przodków różnią się one przede wszystkim rozwojem mięśni na mezenteriach, zachowują natomiast pierwotny plan budowy. Wykształciły one także szkielet, który tworzy się w mezenchymie i zbudowany jest z igieł wa-



Ryc. 110. Schemat przypuszczalnych stosunków filogenetycznych wśród koralowców. (Według Wellsa).

A—C wtórne pary mezenteriiów; d—f pary mezenteriiów 3 rzędu. Strona grzbietowa u góry rysunku. 1—3 pierwotne mezenteria, 4—6 wtórne mezenteria. c — septum contracardinale, cc — septum główne (cardinale), cl — septum contralaterale, l — septum laterale.



piennych (sklerytów) lub z substancji rogowej (gargonina). W stanie kopalnym *Alcyonaria* pojawiły się stosunkowo późno (trias), jeśli nie brać pod uwagę problematycznych form prekambryjskich (por. str. 181) i paleozoicznych. Przyczyn tak późnego pojawienia się *Alcyonaria* w stanie kopalnym należy upatrywać w fakcie, że nabyły one zdolność wytwarzania szkieletu w późnym okresie swej filogenezy.

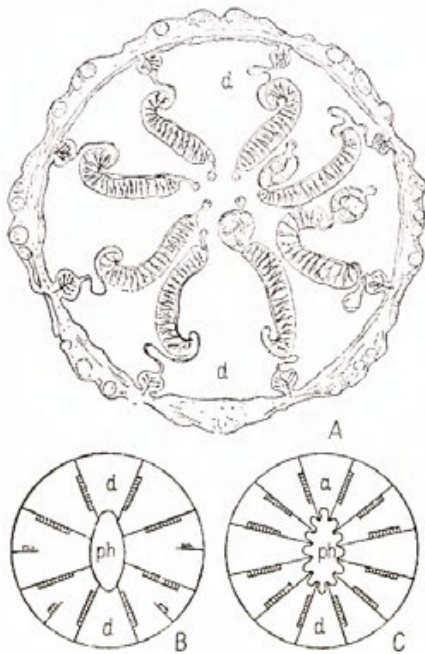
Drugą dużą grupą koralowców, która pochodzi przypuszczalnie od prakoralowców za pośrednictwem grupy opatrzonej 8 mezenteriami (ryc. 110) należą *Zoantharia*. Na tę grupę składają się 4 główne szczepy *Zoanthinaria*, *Hexacoralla*, *Tabulata* i *Tetracoralla*. Geologicznie najstarszą grupą są tu *Tabulata*, których pierwsi i nie całkiem jeszcze pewni przedstawiciele znani są z górnego kambru, zaś w dolnym ordowiku stanowiły one już dobrze rozwiniętą grupę. *Tabulata* wymierają z końcem permu. Były to formy kolonijne, tworzące szkielety o słabo rozwiniętych septach, a często ich pozbawione. Natomiast silnie rozwinięte są horyzontalne przegrody tek tzw. tabulae, czyli denka. Do niedawna zbliżano je do koralowców ośmiopromiennych lecz budowa najstarszych *Tabulata* zdaje się wskazywać na bliższe ich pokrewieństwo z grupą *Zoantharia*. Szczególnie ważne wydaje się tu być duże podobieństwo w kształcie koralitów takich *Tabulata* jak *Auloporida*, znane od górnego kambru do końca permu i prymitywnych środkowoordowickich *Tetracoralla*. Te ostatnie reprezentowane przez małe, wygięte w postaci rogu i opatrzone słabo rozwiniętymi septami koralowce bardzo przypominały swym wyglądem *Auloporida*. Wydaje się być możliwe, że *Tetracoralla* wywodzą się od *Tabulata* za pośrednictwem tej ostatniej grupy. Ewolucja *Tetracoralla* stanowi doskonały przykład progresywnego różnicowania budowy szkieletu. Ordowickie *Tetracoralla* miały prosto zbudowany szkielet, który składał się z teki, przegród i denek (korale jednostrefowe). Na granicy ordowiku i syluru pojawiają się grupy z silniej zróżnicowanym szkieletem, który składa się ponadto jeszcze z zewnętrznej strefy wypełnionej tkanką pęcherzykową (korale dwustrefowe). Stanowiły one bardzo dobrze prosperujący typ przystosowawczy, który doprowadził do wielkiego rozkwitu *Tetracoralla* w sylurze i dewonie. Na początku karbonu doszło do powstania *Tetracoralla* z bardzo skomplikowanym szkieletem, w którym tworzy się położony centralnie słupek (columella) i związane z nim struktury osiowe (korale trójosiowe). Pomimo że ewolucja doprowadziła tu do pojawiania się grup o coraz to większym stopniu komplikacji budowy morfologicznej, prymitywne, proste *Tetracoralla* jednostrefowe, przeżyły aż do permu.

Biorąc pod uwagę następstwo geologiczne koralowców, upatrywano w *Tetracoralla* bezpośrednich przodków *Hexacoralla*. Ta ostatnia grupa znana jest w stanie kopalnym począwszy od środkowego triasu, zatem między wymarciem *Tetracoralla* i pojawieniem się pierwszych koralowców sześciopromiennych zaznacza się wyraźna czasowa luka. Ten fakt,



jak również to, że nie udało się wykryć bezspornych form przejściowych łączących obie te grupy, przemawia przeciw wyprowadzaniu *Hexacoralla* z *Tetracoralla*. Przypuszczalnie obie te grupy rozwijały się niezależnie i pod wieloma względami równolegle, czym tłumaczy się ich wzajemne podobieństwo anatomiczne.

Aby zrozumieć pochodzenie *Hexacoralla* (ryc. 111), a zarazem wszystkich *Zoantharia* opierać się musimy zatem nie tyle na faktach paleontologicznych, ile na budowie i rozwoju dzisiejszych koralowców sześciopromiennych. W rozwoju tych ostatnich występuje stadium cechujące się



obecnością 8 mezenteriiów, słabo rozwiniętym umięśnieniem i sifonoglyfami. Występowanie takiego stadium świadczy o tym, że *Hexacoralla*, a prawdopodobnie i pozostałe duże szczepy *Zoantharia* można wyprowadzić od przodków, których stadium dorosłe posiadało zbliżony typ budowy. Stadium to przypominać musiało zasadnicze rysy budowy naj-

Ryc. 111. Rozwój mezenteriiów w ontogenezie ukwiałów (*Actinaria*). (Według Hyman).

A — przekrój poprzeczny przez górną część ciała ukwiała *Edwardsta*, uwidaczniający tylko 8 długich mezenteriiów; B — schemat przekroju poprzecznego *Edwardsta* z widocznymi 8 długimi i 4 krótkimi mezenteriami; C — schemat przekroju ukwiała *Halcampoides* z 12 długimi mezenteriami, d — położenie mezenteriiów tzw. kierunkowych, ph — przelyk.

prostszych dziś żyjących ukwiałów (*Actinaria*), we wczesnych etapach ich rozwoju ontogenetycznego. Podobna postać występująca w rozwoju osobniczym ukwiałów nosi nazwę „Stadium Edwardsia” (ryc. 111, A). W dalszym przebiegu ontogenezy ukwiałów przybywają 4 dalsze, początkowo krótkie mezenteria, tak, że ich ogólna ilość wzrasta do 12. Na nieco bardziej zaawansowanym stadium zatrzymuje się rozwój takich prymitywnych ukwiałów jak *Edwardsia*, u której w stadium dorosłym jest 8 długich i 8 krótszych mezenteriiów (ryc. 111, B). U innych *Hexacoralla* np. u ukwiała *Halcampoides* część niekompletnych mezenteriiów osiąga długość mezenteriiów normalnych, tak, że istnieje tu 12 długich mezenteriiów („stadium *Halcampoides*”) (ryc. 111, C). Przy takiej ilości mezenteriiów u tych *Hexacoralla*, które posiadają szkielet pojawiają się pierwsze zawiązki septów twardych. Można zatem przypuścić, że również w filogenezie *Zoantharia*, wspólnymi przodkami typowych ukwiałów,

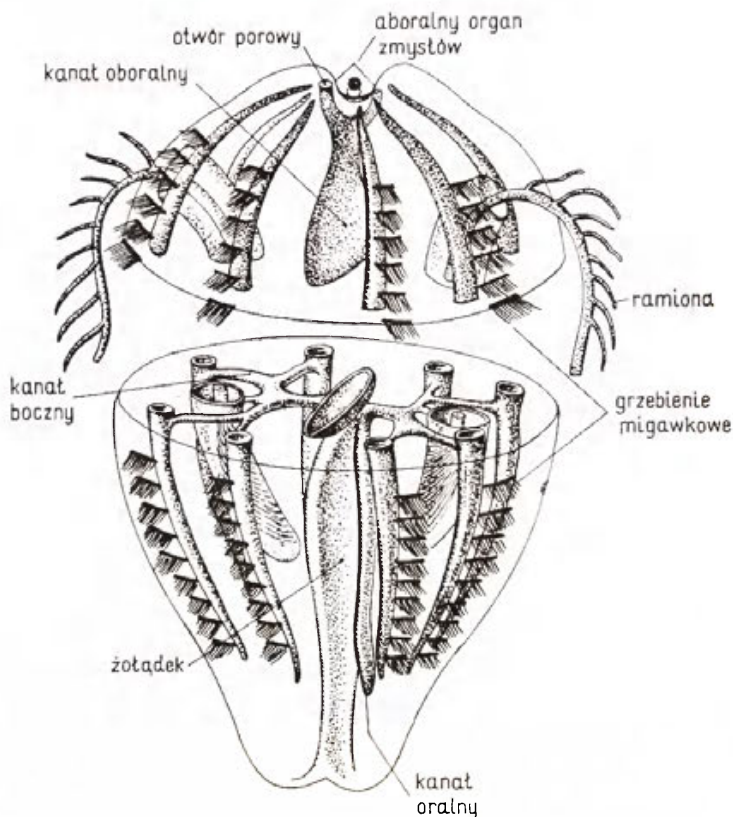
pozbawionych szkieletu lecz mających silnie rozwinięte umięśnienie i sifonoglyfy, a z drugiej strony opatrzonych silnym szkieletem wapienym pochodzenia ektodermalnego — *Madreporaria*, były właśnie formy bezszkieletowe, opatrzone 12 dobrze rozwiniętymi mezenteriami. Budowa tych koralowców musiała w swych zasadniczych rysach przypominać stadium *Halcampoides* w rozwoju osobniczym współczesnych *Actinaria* (ryc. 111, C). Wprawdzie *Madreporaria*, odgrywające doniosłą rolę przy tworzeniu się mezozoicznych i kenozoicznych raf koralowych, znane są dopiero od triasu, lecz wydaje się być bardzo prawdopodobne, że ich bliscy przodkowie pojawili się znacznie wcześniej. Były to przypuszczalnie formy zbliżone do ukwiałów i pozbawione szkieletu. Przypuszczenie to mogłoby zyskać potwierdzenie w występowaniu niepewnych, co prawda, szczątków kopalnych, odnoszących do bezszkieletowych ukwiałów i znanych jak *Mackenzia* już ze środkowego kambru. *Mackenzia* przypomina bardzo prymitywne ukwiały takie, jak wspomniana już poprzednio *Edwardsia*.

Od pierwotnych form stojących u podstawy pnia *Zoantharia* i opatrzonych 12 długimi mezenteriami, wyprowadzić można także wyspecjalizowaną, pozbawioną szkieletu i nie znaną w stanie kopalnym grupę *Zoanthinaria*. W grupie tej, ogólnym wyglądem przypominającej ukwiały, doszło w ewolucji do powstania prócz 6 par zasadniczych mezenterii pewnej liczby dodatkowych mezenterii znajdujących się z obu stron wentralnego sifonoglyfa (ryc. 110).

Pochodzenie wspólnego pnia *Tabulata* — *Tetracoralla* jest bardziej sporne. Być może pochodzą one, podobnie jak *Hexacoralla* i *Zoanthinaria*, od wspólnego pnia *Zoantharia* i różnią się od pierwotnych form wyjściowych obecnością szkieletu i większą ilością mezenterii. Poglądy, które wywodziły te grupy wprost od prakoralowców, uważając, że pierwotna liczba septów szkieletowych *Tetracoralla* (6) wskazuje na ten właśnie typ symetrii, właściwy mezenteriom prakoralowców, wydają się być mało uzasadnione. Sześć pierwotnych septów *Tetracoralla* (proto-septa) tworzyło się prawdopodobnie między 12 pierwotnymi mezenteriami, których obecność zbliżałaby je zatem do *Zoantharia*.

**Stanowisko filogenetyczne żebroplawów.** Żebroplawy stanowią obecnie stosunkowo mało liczną grupę planktonicznych jamochłonów, które najczęściej zaliczane bywają do podtypu *Acnidaria*. Wiele jednak przemawia za tym, że szczep ten winien być uważany za odrębny typ, blisko spokrewniony z jamochłonami. Ciało większości żebroplawów można sprowadzić do postaci worka, opatrzonego na jednym końcu otworem ustnym, prowadzącym do ektodermalnego przełyku a następnie do żołądka (ryc. 112). Od żołądka odchodzą z każdej strony 3 uchyłki, przy czym jeden skierowany jest w stronę otworu ustnego, drugi w kierunku bieguna aboralnego, gdzie otwiera się za pomocą 2 por, trzeci zaś skie-

rowany jest bocznie. Ten ostatni dzieli się następnie dwukrotnie dając z każdej strony cztery kanały, przechodzące w przedłużenia ustawione pionowo (południkowo) (por. ryc. 112). Na powierzchni ciała odpowiadają im płytki grzebykowate, opatrzone licznymi i bardzo dużymi rzęś-



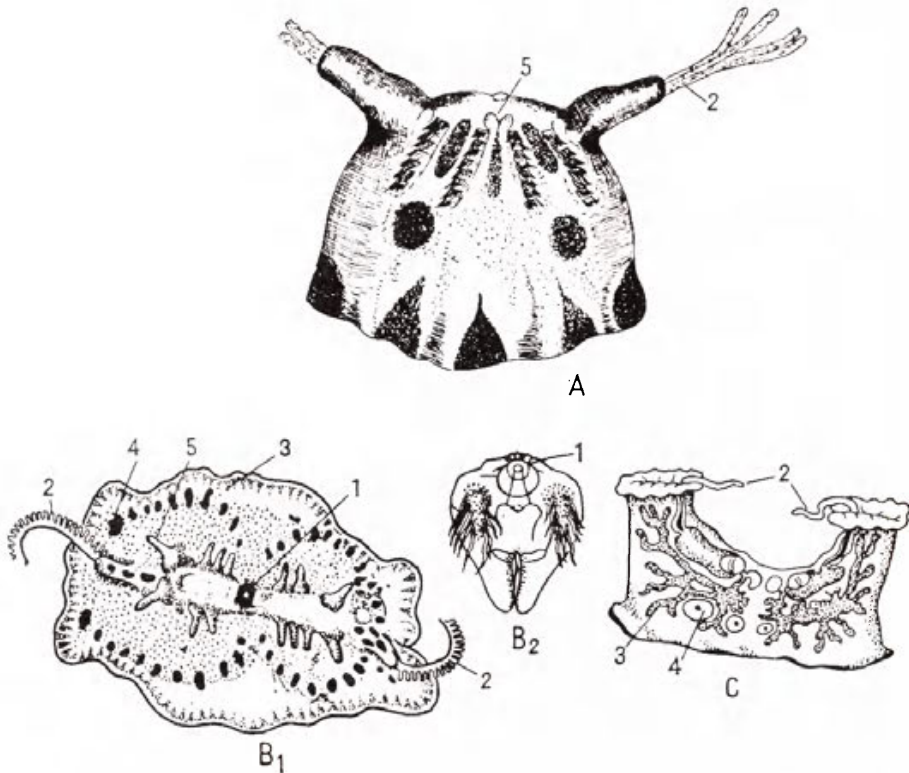
Ryc. 112. Organizacja żebroplawy. (Według Hertwiga).

kami. Prócz tych narządów ruchu, żebroplawy opatrzone są silnie rozwiniętymi ramionami, przypominającymi czułki *Cnidaria*. Inne szczegóły budowy *Ctenophora* podaje ryc. 112. Charakterystyczna dla żebroplawów symetria stanowi kombinację symetrii promienistej i dwubocznej.

Żebroplawy nie są znane w stanie kopalnym. Stosunek ich do *Cnidaria*, od których przypuszczalnie pochodzą nie jest jasny. Przez pewien czas usiłowano wykazać, że można wyprowadzić je wprost od meduz stułbiopławów (hydromeduzy), przy czym wskazywano na obecność pewnych form uważanych za przejściowe. Do nich miałyby należeć *Hydroctena*, meduza z grupy *Trachylina*, opatrzona dwoma silnie rozwiniętymi ramionami i aboralnym organem zmysłów. Bliższe badania nie potwierdziły wprawdzie takiego poglądu na stanowisko *Hydroctena*, lecz hipoteza pochodzenia żebroplawów od meduz *Trachylina* może być uważana za

prawdopodobną. Żebroplawy musiały się jednak wyodrębnić bardzo wcześnie od wspólnego pnia wszystkich jamochłonów.

Inni badacze, opierając się na obecności u *Ctenophora* pewnych cech właściwych larwom *Cnidaria*, wypowiedali poglądy, że żebroplawy mogły



Ryc. 113. „Pełzające żebroplawy” (*Platyctenea*). (Według Dogiela i Hyman).  
 A — pływająca *Ctenoplana*; B<sub>1</sub>—B<sub>2</sub> dorosła i larwalna postać *Coeloplana*; C — *Tjaljiella*.  
 1 — aboralny organ zmysłów, 2 — ramiona, 3 — rozgałęziona sieć jelitowa, 4 — gonady lub zarodki, 5 — urzęsione brodawki (papillae).

powstać z larw koralowców na drodze neotenui. Do cech „larwalnych” zachowujących się u dorosłych żebroplawów zalicza się obecność nabłonka urzęsionego jako organu ruchu, właściwego larwom jamochłonów w stadium planuli, zaś na pokrewieństwo z koralowcami wskazuje obecność u dorosłych żebroplawów stomodeum i przegród gastralnych. Poglądy takie wydają się być o tyle mniej prawdopodobne, że rozwój ontogenetyczny żebroplawów nie przechodzi poprzez stadium planuli, charakterystycznej dla koralowców<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Inny pogląd na pochodzenie *Ctenophora* podał Hadži (por. str. 297), który uważa je za grupę powstałą na drodze neotenui od larw wirków *Polyclada*. W ten sposób tłumaczy on zarazem niewątpliwe podobieństwo istniejące między müllerowską larwą wirków i żebroplawami. Pogląd ten może być oceniony jedynie na tle całokształtu wirkowej teorii pochodzenia *Cnidaria* postulującej powstanie *Bilateria* i *Ctenophora* z ominięciem jamochłonów (por. str. 297).



Żebroplawy są grupą, której przypisuje się wyjątkowo duże znaczenie filogenetyczne. Wśród *Ctenophora* znamy bowiem nie tylko formy wolnopływające, ale także takie, które pełzają po podłożu. Są one silnie spłaszczone grzbieto-brzusznie, przy czym stroną brzuszną staje się strona oralna. Przykładami takich pełzających żebroplawów, tworzących grupę *Platyctenea* i przypominających wyglądem i pewnymi cechami budowy płazińce (*Plathelminthes*) są rodzaje *Ctenoplana*, *Coeloplana* i *Tjalfiella* (ryc. 113). *Ctenoplana*, która prowadzi jeszcze planktoniczny tryb życia, ma w stanie dorosłym zachowane płytki grzebykowate (ryc. 113 A). Zanikają one natomiast u dorosłych przedstawicieli dwu ostatnich rodzajów, prowadzących życie bentoniczne (ryc. 113, B). Kanały wybiegające od żołądka, rozgałęziają się początkowo jak u typowych *Ctenophora*, potem zaś tworzą na brzegach ciała gęstą sieć anastomozujących kanałów. Najbardziej zmodyfikowaną postać ma *Tjalfiella* (ryc. 113, C), w której pochwki czułków tworzą wysokie rękawy, do których przenikają także wypustki jelita. W rozwoju tych silnie zmodyfikowanych *Platyctenea* występuje larwa planktoniczna, przypominająca typowe żebroplawy.

Odkrycie „pełzających” żebroplawów przyczyniło się w swoim czasie do powstania hipotez filogenetycznych, opierających się na ich dużym podobieństwie do płazińców, zwłaszcza do wirków z grupy *Polyclada*. Wśród planktonicznych jamochłonów zbliżonych swą organizacją do żebroplawów można w istocie upatrywać nie tylko przodków *Plathelminthes*, lecz także wszystkich pozostałych szczepów zwierząt dwubocznie symetrycznych (*Bilateria* = *Bilateralialia*). Te ostatnie zdają się wywodzić od planktonicznych jamochłonów, których budowa musiała w swych zasadniczych rysach przypominać budowę żebroplawów. Wskazuje na to organizacja planktonicznych larw różnych szczepów *Bilateria*, którą wypracować można najlepiej z organizacji hipotetycznej grupy wyjściowej stojącej blisko przodków dzisiejszych *Ctenophora* (hipotetyczna grupa „prążebroplawów”).

## 2. Zwierzęta dwubocznie symetryczne i ich filogeneza

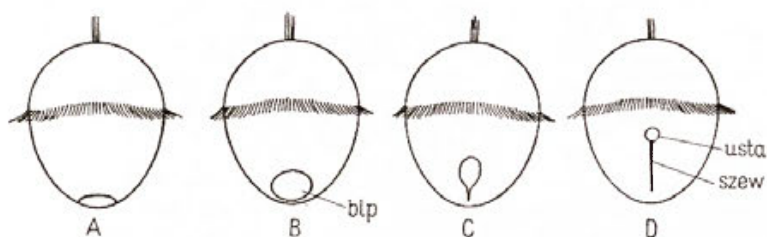
**Bilateria i główne cechy ich organizacji.** *Bilateria*, czyli *Bilateralialia* stanowią największy dział świata zwierzęcego, którego przedstawiciele cechuje pierwotna dla nich dwuboczna symetria ciała. Jeśli rozwija się u nich symetria radialna, to ma ona charakter wtórny i poprzedzona jest występowaniem zarówno w filogenezie, jak i ontogenezie postaci dwubocznie symetrycznych. Doskonałych przykładów takiego zjawiska dostarcza historia rozwoju osobniczego i rodowego szkarłupni (por. str. 452). Symetria dwuboczna *Bilateria* rozwinęła się w ścisłym związku ze zdolnością do aktywnego poruszania się po podłożu, jaką nabyć musieli ich przodkowie. Taki sposób poruszania stawia poszczególne części zwię-



rzęcia w różnych warunkach i powoduje polaryzację ciała, różnicującego się odpowiednio na stronę brzuszną i grzbietową, przednią i tylną.

Przodków *Bilateria* należy szukać wśród jamochłonów, przy czym jest ważne, że już u wyższych gromad jamochłonów jak koralowce, a także u żebroplawów zaznaczają się tendencje do rozwoju symetrii dwubocznej. Porównując pod względem architektonicznym budowę jamochłona i zwierząt dwubocznie symetrycznych, musimy przede wszystkim określić stosunek praust (blastoporus) do otworu ustnego, który znajduje się u *Bilateria* na stronie brzusznej i jest zazwyczaj przesunięty do przodu.

Pewne podstawy do przeprowadzenia takiego porównania daje nam budowa pierwotnego otworu ustnego u koralowców i żebroplawów. Otwór ten przybiera u nich postać szczelinowatą (co określa zarazem przebieg płaszczyzny symetrii dwubocznej w ciele tych jamochłonów), a jego

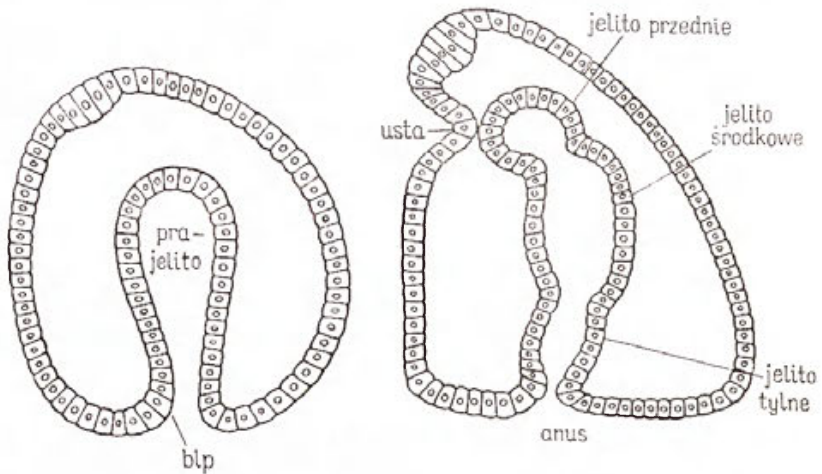


Ryc. 114. Schemat przekształcania się blastoporu w otwór ustny u *Protostomia*.  
(Według Heidera).  
bjp — blastoporus.

dwa końce różnicują się w małe uchyłki, tzw. sifonoglyfy. Jeden z nich funkcjonuje jako otwór doprowadzający do jamy chłono-trawiennej, drugi zaś jako wyprowadzający. Taka specjalizacja pierwotnego otworu ustnego stanowi zarazem pierwszy krok w kierunku jego przekształcenia się w dwa niezależne otwory — ustny i odbytowy. Dla zrozumienia dalszego przebiegu procesów, ważne znaczenie ma rozwój ontogenetyczny *Bilateria*, u których jednak losy pierwotnego blastoporu mogą być różne. W zależności od tego możemy wyróżniać wśród *Bilateria* dwie wielkie grupy. U pewnych zwierząt dwubocznie symetrycznych, zwanych *Protostomia*, tworzące się w stadium gastruli prausta, ulegają stopniowemu przemieszczeniu na stronę brzuszną larwy, a następnie do przodu (ryc. 114). Równocześnie blastoporus ulega stopniowemu zawężaniu przez zrastanie się jego krawędzi tylno-bocznych i tworzy charakterystyczny szew. Zawężona i przemieszczona do przodu pozostałość praust przekształca się następnie w definitywny otwór ustny. Po pewnym czasie, przez wpuklenie się ektodermy do wnętrza jamy ustnej powstaje przełyk, czyli jelito przednie (stomodeum). U tych *Protostomia*, u któ-

rych obecny jest otwór odbytowy, powstaje on na miejscu pierwotnego blastopora, na szwie utworzonym przez jego zrośnięcie się (ryc. 114).

Inne są losy blastopora w drugiej wielkiej grupie zwierząt dwubocznie symetrycznych, u tzw. *Deuterostomia*. Tu w rezultacie rozwoju blastoporus nie ulega przemieszczeniu, lecz pozostając na miejscu przekształca

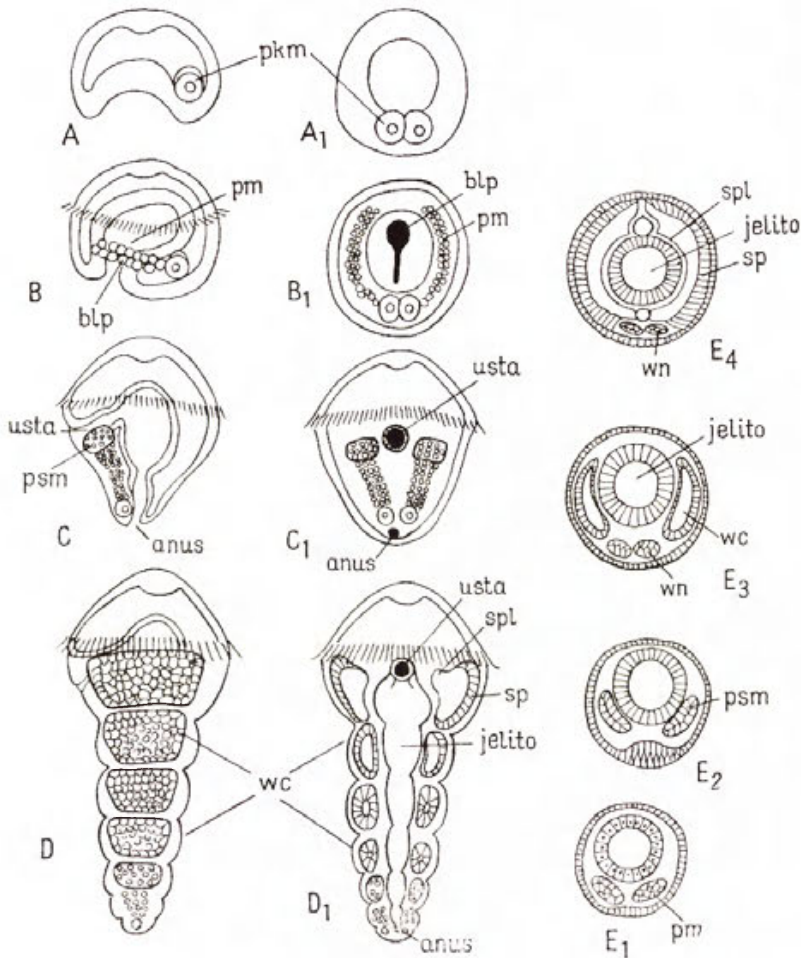


Ryc. 115. Schemat powstawania otworu ustnego u *Deuterostomia*. (Według Heidera).  
blp — blastoporus.

się w otwór odbytowy larwy. Natomiast prajelito ulega charakterystycznemu wygięciu w stronę przyszej strony brzusznej, a w miejscu, w którym zbliża się ono swym przednim końcem do ścianki larwy, tworzy się wpuklenie ektodermi, stanowiące zawiązek stomodeum (ryc. 115). Zawiązek jelita przedniego styka się następnie z prajelitem i zrastając się z nim tworzy zarazem wtórny otwór ustny (ryc. 115). Wytworzenie się odmiennych mechanizmów ontogenezy rządzących powstawaniem otworu ustnego stanowi bardzo znamieny rys dla morfologicznej ewolucji *Bilateria*. Nie łatwo określić, na jakiej drodze doszło w rozwoju rodowym do takiego zróżnicowania ontogenezy. Większość znanych nam faktów wskazuje jednak na to, że stosunki cechujące *Protostomia* są bardziej prymitywne i cechować musiały również przodków *Deuterostomia*. Właściwy dla tych ostatnich sposób tworzenia się otworu ustnego rozwinąć się musiał w rezultacie wtórnej modyfikacji pierwotnego typu ontogenezy. Otwór ustny zamiast ulegać stopniowemu przemieszczeniu i zwężeniu, pozostaje tu na miejscu i przekształca się w otwór odbytowy, zaś ostateczny otwór ustny powstaje od razu na swym właściwym miejscu. Ewolucja ontogenezy polegała tu na skróceniu i uproszczeniu jej pierwotnego przebiegu, co stanowi zjawisko nader częste dla wielu grup zwierzęcych (Beklemiszew, 1957). Do *Deuterostomia* zaliczamy *Hemichorda*, *Echinodermata*, *Chordata* oraz *Chaetognatha*. Te ostatnie sta-

nowią małą i izolowaną grupę, której nie łączą bliższe więzy pokrewieństwa z poprzednio wymienionymi typami *Deuterostomia*. Widać z tego, że pierwotne stosunki właściwe *Protostomia* cechują ogromną większość *Bilateria*.

**Powstanie mezodermy i wtórnej jamy ciała.** Dla *Bilateria* charakterystyczny jest dalszy rozwój zróżnicowania tkankowego ciała, a przede wszystkim powstanie wyspecjalizowanych fizjologicznie organów i ich całych systemów. Powstanie takiego zróżnicowania anatomicznego i histo-

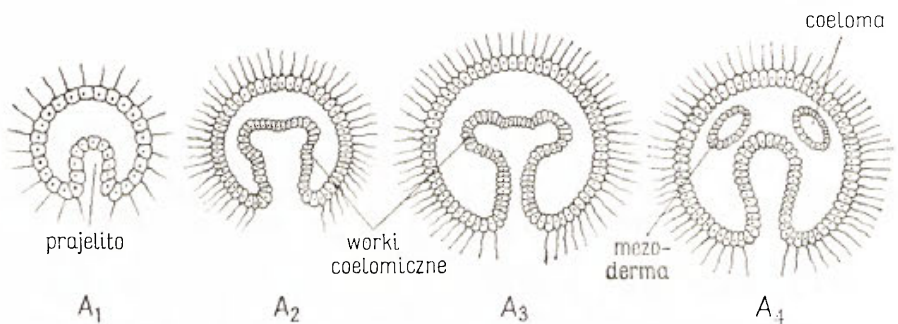


Ryc. 116. Teloblastyczny sposób powstawania mezodermy.

A—D kolejne stadia rozwojowe widziane z boku, A<sub>1</sub>—D<sub>1</sub> widziane od strony brzusznej, E<sub>1</sub>—E<sub>4</sub> przekroje poprzeczne przez ciało larwy ukazujące różny stopień rozwoju mezodermy i wtórnej jamy ciała (Oryg.). blp — blastoporus, pkm — pierwotne komórki mezodermalne, pm — pasma mezodermalne, psm — pierwotne segmenty mezodermalne, sp — listek ścienny mezodermy (somatopleura), spl — listek trzewiowy mezodermy (splanchnopleura), wc — woreczki celomiczne, wn — węzły nerwowe.

logicznego pozostaje w ścisłym związku z obecnością środkowej warstwy ciała, tzw. mezodermy albo trzeciego listka zarodkowego (por. str. 281). Wprawdzie początki tego listka w postaci mezenchymy zaznaczają się już u *Coelenterata* (szczególnie u *Anthozoa* i *Scyphozoa*), to jednak powstanie właściwej mezodermy, mającej charakter nabłonka, właściwe jest dopiero dla *Bilateria*. Na podłożu trzeciego listka zarodkowego powstają u *Bilateria* liczne organa oraz rozwija się wtórna jama ciała. W rezultacie dokonuje się jakby nowy podział ról morfogenetycznych między poszczególne listki zarodkowe, w wyniku którego ektoderma i entoderma zostają „zwolnione” od konieczności tworzenia licznych organów, które przejmuje na siebie mezoderma (mięśnie, organa rozrodcze i wydalnicze, szkielet wewnętrzny). Oba pierwotne listki zarodkowe koncentrują się natomiast na swych własnych zadaniach, przy czym ektoderma tworzy tkanki okrywowe (integument), szkielet zewnętrzny, organa zmysłów i system nerwowy, zaś entoderma przede wszystkim system pokarmowy. Taka specjalizacja morfogenetyczna materiału tkankowego stanowiła przypuszczalnie jeden z głównych czynników progresywnego różnicowania się ciała *Bilateria*.

Podczas gdy komórki mezenchymy w ciele gąbek i jamochłonów są genetycznie związane z ektoderma, mezoderma *Bilateria* tworzy się najczęściej na podłożu entodermalnym. Obecność mezodermy pochodzenia ektodermalnego (ektomezodermy) właściwa jest tylko najbardziej pry-



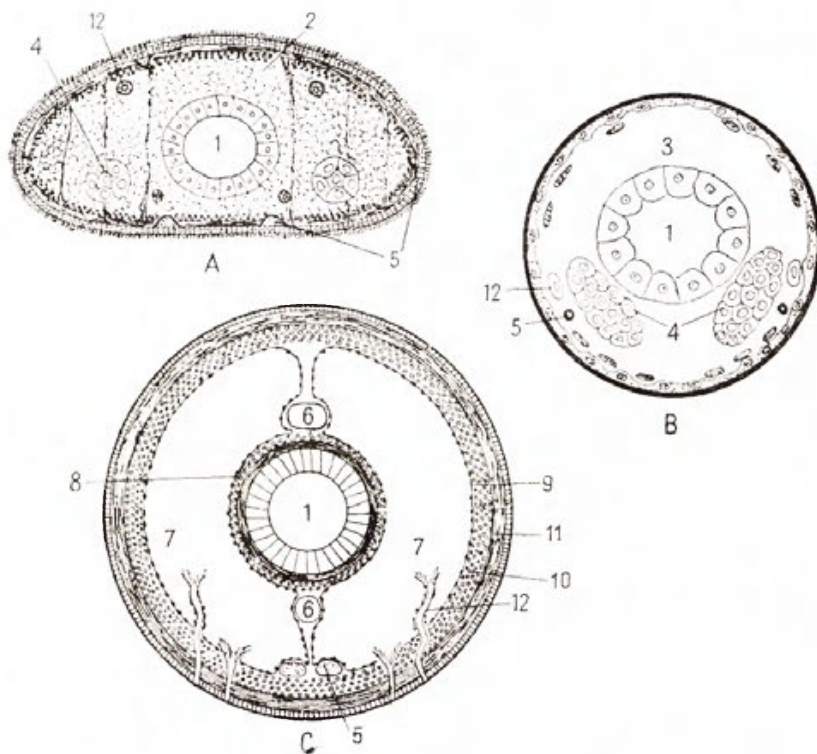
Ryc. 117. Enteroceliczny sposób powstawania mezodermy (*Oryg.*).  
A<sub>1</sub>—A<sub>4</sub> kolejne stadia procesu.

mitywnym *Bilateria*, należącym do grupy *Scolecida*. Powstaje ona jako mezenchyma, której komórki tworzą się w rezultacie migracji komórek ektodermy. U pozostałych *Bilateria* mamy do czynienia z entomezoderma, która powstaje bądź to w rezultacie podziału pojedynczej komórki entodermy w postaci pasm mezodermalnych (teloblastyczny sposób tworzenia mezodermy, ryc. 116), bądź też w postaci kieszonek-wypukleń prajelita (enteroceliczny sposób tworzenia się mezodermy, rys. 117). *Protostomia* cechuje pierwszy sposób tworzenia mezodermy, bądź też sposoby, które można uważać za jego modyfikację,



zaś *Deuterostomia* drugi sposób lub też jego pochodne. Jednakże u pewnych *Protostomia*, u tzw. czułkowców (*Tentaculata* = *Actinotrochozoa*) mezoderma powstaje na drodze enterocelicznej, co zaciera kontrast widoczny pod tym względem między większością *Protostomia* i *Deuterostomia*.

Z tworzeniem się entomezodermy związane jest powstanie u większości *Bilateria* wtórnej jamy ciała, czyli coelomy. Tak nazywamy jamę tworzącą się wokół jelita i wyścieloną nabłonkiem mezodermalnym, tworzącym tu dwie blaszki. Z zewnętrznej rozwija się następnie wór skórno-mięśniowy, a przez jego podział na oddzielne mięśnie główne umięśnienie ciała, zaś z blaszki wewnętrznej otrzewna i umięśnienie przewodu pokarmowego. Powstanie wtórnej jamy ciała było jednym z najbardziej doniosłych przemian strukturalnych, jakie dokonały się w historii *Bilateria*. Powstała w ten sposób wolna przestrzeń, w której tworzyć się



Ryc. 118. Porównanie zasadniczych rysów organizacji *Acoelomata* i *Coelomata* na przekrojach poprzecznych przez ciało. (Według Hyman).

A — *Acoelomata* z pierwotną jamą ciała wypełioną przez parenchymatyczną ektomezoderme (płazińce); B — *Acoelomata* z pierwotną jamą ciała wolną lub wypełioną płynem (obleńce); C — *Coelomata* opatrzone wtórną jamą ciała. 1 — jelito, 2 — parenchyma, 3 — pierwotna jama ciała (blastocoel), 4 — gonady, 5 — pnie nerwowe, 6 — naczynia krwionośne, 7 — wtórna jama ciała (coelom), 8 — otrzewna i umięśnienie jelita, 9 — nabłonek ścienny (parietalny) 10—11 mięśnie podłużne i poprzeczne wra skórno-mięśniowego, 12 — narządy wydalnicze (w A—B protonefrydia, w C metanefrydia).



mogły nowe organy, pozwalające na doskonalenie się organizacji zwierząt. Między innymi z wtórną jamą ciała wiąże się rozwój organów wydalniczych i rozrodczych, które znajdują tu miejsce do rozrostu. Obecność wtórnej jamy ciała stwarza też lepsze warunki dla rozwoju przewodu pokarmowego i związanych z nim gruczołów trawiennych. U tych *Bilateria*, u których nie dochodzi do powstania entomezodermy (*Scolecida*), nie tworzy się także wtórna jama ciała (118, A, B). Przestrzeń jaka znajduje się między jelitem a ściankami ciała tych zwierząt jest albo wypełniona luźną tkanką (parenchyma = mezenchyma) jak u *Plathelminthes* (ryc. 118, A), lub stanowi przestrzeń wolną od tkanek i pozbawioną wyścielającego nabłonka, lecz wypełnioną płynem jak u *Acanthocephala* i *Aschelminthes* (ryc. 118, B). *Bilateria* znajdujące się na takim poziomie organizacji nazywamy *Acoelomata*. Najprawdopodobniej reprezentują one stan pierwotny. U bardziej progresywnych *Bilateria* dochodzi do powstania wtórnej jamy ciała i dlatego określamy je jako *Coelomata* (ryc. 118, C).

Sposób w jaki doszło w procesie filogenezy do powstania wtórnej jamy ciała stanowi nader ważne zagadnienie ewolucyjnej morfologii zwierząt, które stanowiło przedmiot szeregu teorii. Dwie z nich zasługują na szczególną uwagę: teoria enteroceliczna i teoria gonoceliczna, stanowiące obecnie właściwie jedną uzupełniającą się wzajemnie teorię pochodzenia wtórnej jamy ciała.

Aczkolwiek poszczególne myśli, stanowiące podstawę teorii enterocelicznej były już wypowiedziane wcześniej, to za właściwych jej twórców należy uważać braci O. i R. Hertwigów (1881), którzy dali podstawy pod morfologię porównawczą środkowego listka zarodkowego. Teoria ta została następnie rozwinięta i w odpowiedni sposób zmodyfikowana przez szereg późniejszych badaczy. Zgodnie z teorią enteroceliczną wtórna jama ciała powstała z uwypukleń prajelita i jest homologiczna z uwypukleniami jamy chłono-trawiącej jamochłonów (koralowców i zebroplawów). Dalsza ewolucja takiej zaczątkowej celomy polegałaby na oddzieleniu się uwypukleń, które początkowo połączone z prajelitem, traciłyby następnie łączność z nim. W wypustkach jelita często tworzą się gonady i takie uchyłki jelitowe pełnią zarazem funkcję rozrodczą. W ten sposób ustalił się ścisły związek między wtórną jamą ciała a narządami rozmnażania.

Teoria enteroceliczna zyskuje doskonałe oparcie w rozwoju embrionalnym *Deuterostomia*, gdzie mezoderma powstaje enterocelicznie w postaci uwypukleń prajelita. Uwypuklenia te są przeważnie wyrażone w postaci trzech oddzielnych pęcherzyków, które otwierają się kanałami, tzw. celomoduktami, które odpowiadająby porom gastralnym jamochłonów. Natomiast interpretacja ontogenezy *Protostomia*, u których mezoderma powstaje w sposób teloblastyczny natrafia z punktu widzenia teorii enterocelicznej na duże trudności. Ponieważ jednak cała mezoderma powstaje

tu w wyniku podziałów pojedynczej komórki, należącej do grupy blastomerów, z których następnie tworzy się entoderma prajelita, można uważać, że również tu zachowany jest związek między prajelitem a mezoderma. Teloblastyczny sposób tworzenia się mezodermy można by zatem uważać jedynie za wtórną modyfikację pierwotnego enterocelicznego, sposobu jej powstawania. Tak więc mielibyśmy tu do czynienia z paradoksalnym faktem, że *Protostomia* cechujące się pierwotnym sposobem powstawania otworu ustnego miałyby wtórny, zmieniony sposób tworzenia się mezodermy, zaś grupę *Deuterostomia* cechowałyby stosunki wprost przeciwne.

Inny jest punkt widzenia teorii gonocelicznej wypowiedzianej już w 1878 przez Hatcheka. Uważa ona wtórną jamę ciała za pochodną jamy metamerycznie ułożonych gonad pewnych *Acoelomata*. Punktem wyjścia tej teorii było podobieństwo między woreczkowatymi i metamerycznie ułożonymi gonadami pewnych *Scolecida*, w szczególności wstężnic, a segmentowaną wtórną jamą ciała pierścienic. Nabłonek wyścielający jamę ciała odpowiadałby ściance pierwotnej gonady, zaś celomodukty przewodom rozrodczym.

Znaczenie klasycznej teorii gonocelicznej poderwały jednak wykryte później fakty niezależnego tworzenia się zawiązków gonad i wtórnej jamy ciała. Podobnie wyprowadzanie płonego nabłonka wyścielającego celomę od nabłonka rozrodczego gonady drogą jego somatyzacji natrafia na duże trudności. Należy jednak uznać, że zasadnicza idea teorii gonocelicznej została w zmienionej formie zachowana w teorii enterocelicznej, która również podkreśla związek, jaki zachodzi między organami rozrodczymi a uwypukleniami jelita stanowiącymi zaczątkową postać celomy. Nie można jednak wyprowadzać samej jamy celomy z gonocelu, tj. z jamy narządów rozmnażania.

Ponieważ u pewnych *Acoelomata* między wewnętrznym i zewnętrznym listkiem zarodkowym, rozwija się mezenchyma, tj. luźna tkanka o charakterze parenchymatycznym, wypowiedziano myśl, że mezoderma i wtórna jama ciała mogły powstać przez epitelializację tej pierwotnej tkanki. Zjawiska podobnej epitelializacji, tj. przekształcenia się luźnych tkanek w nabłonki występowały w ewolucji niższych *Metazoa* przy tworzeniu się prajelita i nabłonkowej entodermy. Beklemiszew (1958, 1964) stoi na stanowisku, że podobny proces miał miejsce w filogenezie mezodermy i wtórnej jamy ciała. Jego zdaniem mezoderma i coeloma powstały niezależnie w poszczególnych pniach *Bilateria*, przez epitelializację luźnych tkanek mezenchymatycznych. Pogląd ten nie znajduje jednak uzasadnienia w stosunku do *Deuterostomia*, u których związek mezodermy i wtórnej jamy ciała z jelitem nie może budzić zastrzeżeń. U *Protostomia* związek ten nie jest już wprawdzie tak oczywisty, lecz brak także dowodów na pochodzenie ich mezodermy od zewnętrznego listka zarodkowego, od którego pochodzi mezenchyma. Tak więc wydaje się, że mezen-

chymatyczna postać środkowego listka zarodkowego, złożona z komórek pochodzenia ektodermalnego, w tej formie w jakiej występuje ona u pewnych gąbek, jamochłonów i *Scolecida*, nie ma przypuszczalnie bezpośredniego związku z mezoderłą nabłonkową, jaka powstała u *Coelomata*. Pogląd ten nie oznacza jednak, że mezoderma wszystkich *Coelomata* powstała w ten sam sposób. Przeciwnie, wydaje się, że przodkami poszczególnych pni *Bilateria* były jamochłony planktoniczne o różnym stopniu rozwoju aparatu jelitowego, którego późniejsze przekształcenie się w mezoderłę i wtórną jamę ciała musiało dokonać się niezależnie i na różnych drogach.

Ostatnio z krytyką teorii enterocelicznej wystąpił Clark (1964). Stoi on na stanowisku, że teoria ta, wyprowadzająca wtórną jamę ciała z uwypukleń pierwotnego jelita, nie objaśnia dlaczego doszło następnie do oddzielenia się tych uwypukleń. Tracąc łączność z jelitem zaczątki worków celomicznych nie mogły bowiem uczestniczyć nadal w procesach trawienych. Zdaniem Clarka teoria enteroceliczna nie może określić jaka korzyść przystosowawcza wypływała z powstania systemu wtórnych jam ciała, po ich oddzieleniu się od jelita.

Clark stara się udowodnić, że główne i pierwotne znaczenie wtórnej jamy ciała polegało na jej funkcji hydrostatycznej. Stanowiąc przestrzeń wypełnioną płynem celomicznym, wtórna jama ciała podtrzymuje stałą postać ciała zwierząt i nadając mu odpowiedni turgor, odgrywa szczególnie doniosłą rolę przy poruszaniu się. Istnieje ścisły związek między funkcjonowaniem umięśnienia ściany ciała i prężnym systemem hydrostatycznym, utworzonym przez wtórną jamę ciała, które współdziałając umożliwiają poruszanie się i drążenie norek w podłożu. Poglądy te stanowią zasadniczą treść „dynamicznej teorii rozwoju celomy i segmentacji” ciała, wysuniętej przez Clarka. Stoi on na stanowisku, że w rozwoju *Bilateria* główne znaczenie miał czynnik lokomotoryczny. Wtórna jama ciała powstałaby przypuszczalnie niezależnie w różnych grupach *Acoelomata*, opatrzonych miękkim i elastycznym ciałem w wyniku oddziaływania tych samych czynników przystosowawczych.

Hipoteza Clarka zawiera niewątpliwie szereg interesujących momentów stawiających całe zagadnienie w nowym świetle. Sporne jednak wydaje się sprowadzanie głównej i pierwotnej roli jamy ciała do funkcji hydrostatycznej. Większość danych wskazuje bowiem na to, że pełniła ona początkowo różnorodne funkcje, stanowiące m. in. środowisko wewnętrzne zabezpieczające stałe warunki fizjologiczne funkcjonowania szeregu organów wewnętrznych. Dopiero następnie celoma lub jej poszczególne części mogły specjalizować się jako organa hydrostatyczne (np. układ ambulakralny u szkarłupni), lub też przeciwnie w organa nie mające zupełnie takiego znaczenia (np. osierdzie u mięczaków). Jeśli staniemy na stanowisku, że pierwotnie wtórna jama ciała była wielofunkcyjna, znikną też trudności w określaniu przystosowawczego charakteru pro-

cesów, które doprowadziły do oderwania się zaczątków celomy od jelita. Już wypustki systemu gastro-waskularnego jamochłonów (np. ukwiałów) obok funkcji trawiennych pełnią funkcję hydrostatyczną tj. nadają turgor ciału zwierzęcia. Oddzielanie się takich wypustek od jelita nie oznacza więc utraty funkcji w ogóle, lecz jedynie utratę jednej, zaś intensyfikację drugiej.

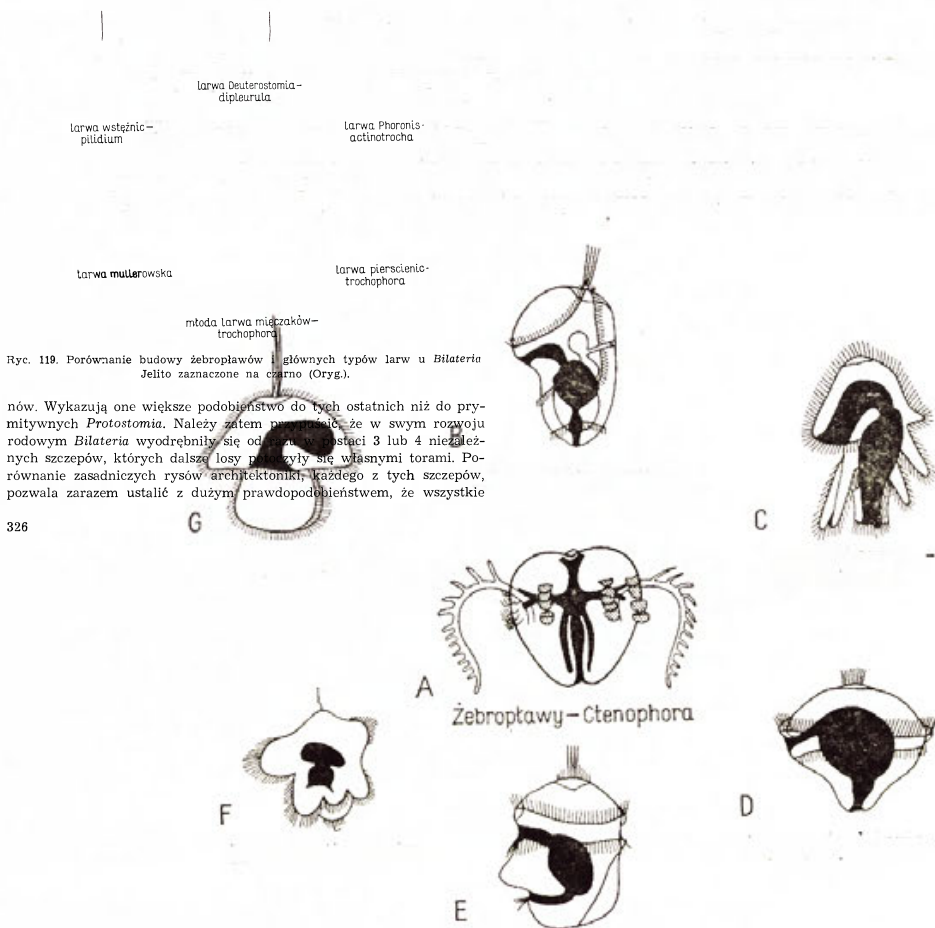
**Pochodzenie i główne pnie rozwojowe Bilateria.** Materiał paleontologiczny nie wnosi, niestety, prawie niczego do problemu pochodzenia głównych pni *Bilateria*. Wiemy tylko, że w kambrze występują już wszystkie ich typy, jakie mogą zachowywać się w stanie kopalnym, z wyjątkiem strunowców. Wszystkie te szczepy, łącznie ze strunowcami wyodrębniły się znacznie wcześniej, lecz przypuszczalnie reprezentowane były początkowo przez organizmy bezszkieletowe, które nie zachowały się w stanie kopalnym. Dlatego też nasze poglądy na temat pochodzenia i stosunków filogenetycznych w obrębie dużych szczepów *Bilateria* opierać musimy głównie na faktach morfologicznych. Natomiast dalsza historia wielu należących tu grup może być często dobrze poznana w oparciu o dane paleontologii.

Na podstawie danych embriologii i anatomii porównawczej można wyróżnić wśród *Bilateria* dwie wielkie grupy systematyczne — *Protostomia* i *Deuterostomia* (por. str. 320). Różnią się one pod wieloma zasadniczymi względami i dlatego sugerują wyodrębnienie co najmniej dwu głównych pni ewolucyjnych.

Wyodrębnienie *Protostomia* i *Deuterostomia* oparte jest jednak wyłącznie na koncepcjach morfologicznych i nie można uważać, że te dwie wielkie grupy są pod względem filogenetycznym jednorodne. Nawet wprost przeciwnie, wszystko wskazuje na to, że stanowią one raczej zbiór całego szeregu dużych pni rozwojowych, które wyodrębniły się niezależnie od siebie. W szczególności odnosi się to do *Protostomia*, które składają się z co najmniej trzech odrębnych pni rozwojowych. Na najprymitywniejszym stadium ewolucji morfologicznej zatrzymały się *Scolecida* (płazińce, obleńce, kolcogłowy, wstężnice). Reprezentują one bowiem *Acoelomata*, które charakteryzuje obecność swoistego typu larw, określanego ogólnie jako *protrochula* (larwy wirków i wstężnic). Ze względu na to są one przeciwstawiane jako *Protrochozoa* innym prągowcom. Istniejące dane embriologiczne i morfologiczne zdają się wskazywać na to, że pozostałe szczepy *Protostomia* nie mogą być wyprowadzane od tej grupy szczepów (Beklemiszew, 1958). Należy zatem przypuścić, że druga wielka gałąź rozwojowa — *Trochozoa*, obejmująca pierścienice, mięczaki i stawonogi oraz małą grupę *Sipunculoidea*, a cechująca się rozwojem wtórnej jamy ciała (są to więc *Coelomata*) i obecnością larw typu trochofory (*trochophora*), wyodrębniła się niezależnie od *Scolecida*. Organizację *Trochozoa* można bowiem łatwiej wyprowadzić wprost

od jamochłonów, niż za pośrednictwem prymitywnych płazińców. Trzecią wielką gałąź rozwojową reprezentują *Actinotrochozoa* (= *Tentaculata*), do których należą *Phoronidea*, mszywioly i ramienionogi. Jest to zarazem gałąź rozwojowa, która w pewnym stopniu zapełnia przepaść istniejącą między *Protostomia* i *Deuterostomia*. Larwy (actinotrochula) wykazują tu duże podobieństwo do larw trochoforowych, natomiast sposób tworzenia się mezodermy zbliża je do *Deuterostomia* (enterocelia). Do tej ostatniej grupy zbliża je budowa dorosłych zwierząt z ich charakterystyczną oligomerią i obecnością swoistego aparatu czukłowego.

Wreszcie organizacja niższych *Deuterostomia*, a w szczególności organizacja występującej w ich rozwoju larwy, określanej ogólnie jako dipleurula, mogą być bezpośrednio wyprowadzone z organizacji jamochłono-



Ryc. 119. Porównanie budowy żebroplawów i głównych typów larw u *Bilateria*. Jelito zaznaczone na czarno (Oryg.).

nów. Wykazują one większe podobieństwo do tych ostatnich niż do prymitywnych *Protostomia*. Należy zatem pamiętać, że w swym rozwoju rodzimym *Bilateria* wyodrębniły się od grupy postaci 3 lub 4 niezależnych szczepów, których dalsze losy przeżyły się własnymi torami. Porównanie zasadniczych rysów architektoniki każdego z tych szczepów, pozwala zarazem ustalić z dużym prawdopodobieństwem, że wszystkie



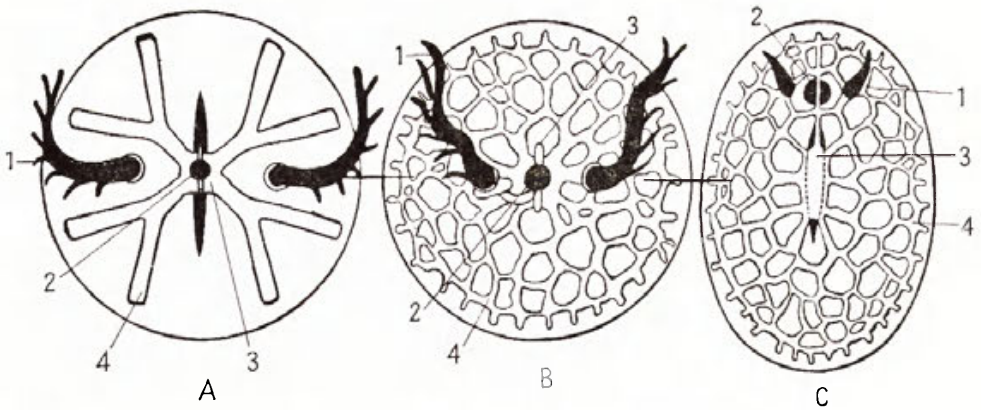
*Bilateria* pochodzą od planktonicznych jamochłonów (ryc. 119). Główne rysy organizacji takich hipotetycznych przodków wskazują, że były to zapewne zwierzęta planktoniczne, poruszające się za pomocą nabłonka migawkowego, mające silnie rozwinięty system gastro-waskularny i szczelinowaty otwór ustny opatrzone sifonoglyfami, oraz aboralny organ zmysłów. Symetria ich ciała winna łączyć symetrię radialną i dwuboczną. Ogólnie biorąc organizmy takie („prążebroplawy”) można najbliżej porównać z dzisiejszymi żebroplawami, których budowa zatrzymała się właśnie na podobnym etapie ewolucji i które reprezentują zbliżony typ przystosowawczy. Z drugiej strony budowa takich hipotetycznych przodków zwierząt dwubocznie-symetrycznych musiała łączyć w sobie także podstawowe cechy organizacji wspólne dla planktonicznych larw *Bilateria* (protrochula, trochofora, dipleurula), które jak się okazuje swym typem ekologicznym i architektoniką nawiązują bezpośrednio do najwcześniejszego typu ewolucji wyższych tkankowców<sup>1</sup>. Wykrycie tych ogólnych związków morfologicznych i zarazem ustalenie przypuszczalnych związków rodowych między dużymi działami *Metazoa* należy do największych uogólnień filogenetycznych, odnoszących się do świata zwierząt. Z punktu widzenia ekologicznego ważny niezmiernie jest fakt, że zarówno ewolucja niższych *Metazoa* (gąbki, jamochłony) jak i wyższych (poszczególne pnie *Bilateria*), rozpoczęła się od form planktonicznych, poruszających się za pomocą nabłonka migawkowego, stanowiącego przypuszczalnie pierwotny aparat ruchowy, odziedziczony jeszcze od pierwotniaków. Ten typ przystosowawczy zdaje się być zatem pierwotnym typem adaptacyjnym pratkankowców, od którego wywodzą się zarówno tkankowce o typie symetrii pierwotnie promienistej, jak i pierwotnie dwubocznej.

Wzajemne stosunki filogenetyczne między głównymi grupami *Bilateria* przedstawia ryc. 119.

**Klasyczne teorie pochodzenia Scolecida.** Za najbardziej prymitywne *Scolecida* należy uważać wirki (*Turbellaria*), których budowa wskazuje na bliskie pokrewieństwo z jamochłonami. W szczególności duże podobieństwo istnieje między żebroplawami a wirkami z silnie rozgałęzionym jeli-tem (*Polyclada*). Organem ruchu w obu przypadkach jest nabłonek urzęsiony. W rozwoju *Polyclada* występuje larwa planktoniczna, tzw. larwa müllerowska, opatrzona apikalnym organem zmysłów i wieńcem złożonym z 8 płatowatych odrostków, opatrzonych na krawędzi pasmem silnie

<sup>1</sup> Rekonstrukcja bliższych szczegółów budowy pierwotnych przodków *Bilateria* w ujęciu poszczególnych autorów (por. np. Heider 1914; Remane 1963) wykazuje duże rozbieżności, wynikające ze znacznej arbitralności w doborze kryteriów. Wydaje się słuszniesze uznanie tego zagadnienia za przedwczesne i dlatego zadowalamy się tu podaniem jedynie bardzo ogólnego, lecz zarazem stosunkowo pewnego obrazu ich budowy.

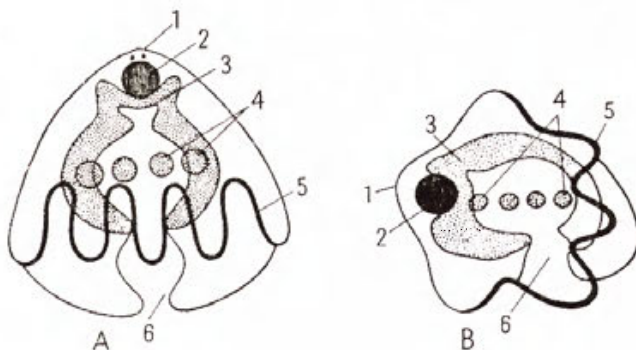
rozwiniętych rzęsek. Aparat taki można porównać z 8 pasmami blaszek grzebykowatych u *Ctenophora* (por. str. 314). Jelito *Polyclada*, złożone z licznych ślepych odgałęzień, przypomina rozgałęzione jelito żebroplawów, przy czym jedno z tych odgałęzień odpowiadałoby kanałowi osio-



Ryc. 120. Przekształcanie się żebroplawów w wirki wielojelitowe (*Polyclada*) według ktenoforowej teorii pochodzenia *Turbellaria*. (Według Langa i Hyman). A — *Ctenophora*; B — hipotetyczne stadium przejściowe; C — *Polyclada*. 1 — czułki, 2 — aboralny organ zmysłowy, 3 — główny kanał systemu gastrowaskularnego, 4 — odgałęzienia systemu gastrowaskularnego i jelita.

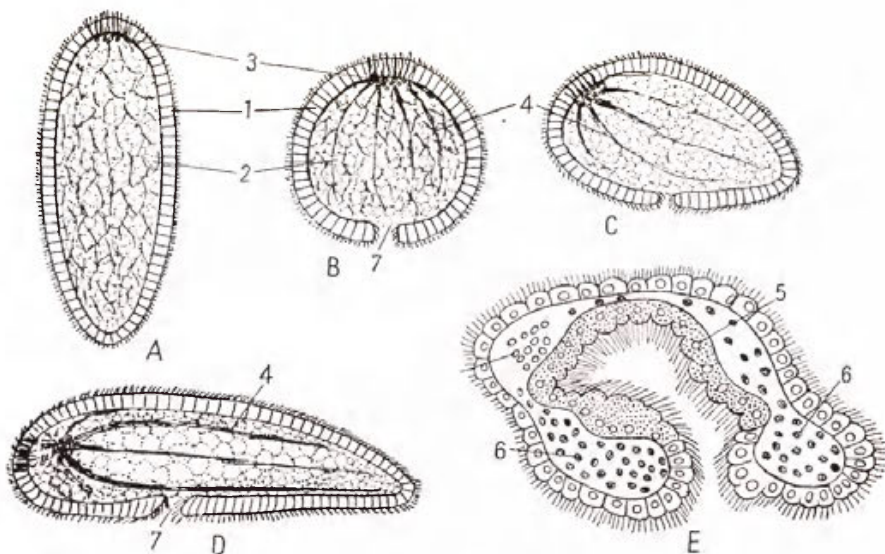
wemu skierowanemu u *Ctenophora* w stronę aboralną. U dorosłych wirków nad mózgiem znajduje się statocysta, podobna do tego, jaka wchodzi w skład organu apikalnego żebroplawów. Wiele wirków posiada krótkie, czułkowate wyrostki w przedniej części ciała, składające się z ekto- i entodermis, a więc zupełnie podobne do pary czułek obecnych u *Ctenophora*. Podobieństwo między żebroplawami i wirkami bardzo wzrasta, jeśli wziąć pod uwagę „pełzające żebroplawy” z grupy *Platyctenea*. Na fakty te zwrócił już uwagę A. Kowalewski (1880) lecz zasługa sformułowania w oparciu o nie rozbudowanej teorii filogenetycznej należy do A. Langa (1881—1884). Teoria ta znana pod nazwą „teorii ktenoforowo-polikladowej” wyprowadza wirki z bentonicznych żebroplawów (ryc. 120). Wirki powstać miałyby z żebroplawów w rezultacie ich przystosowania się do życia bentonicznego, przy czym aboralna strona ciała żebroplawów przekształciła się w stronę grzbietową wirków, zaś oralna w ich stronę brzuszną. Początkowo otwór ustny pozostawałby pośrodku strony brzusznej, tak jak to ma miejsce jeszcze u wielu wirków, natomiast mózg, który rozwinął się z aboralnego organu zmysłów żebroplawów przemieścił się u nich do przodu. Główne gałęzie jelita rozwinęły się z kanałów systemu gastro-waskularnego *Ctenophora*, przy czym przednia gałąź jelita wirków odpowiadałaby tu kanałowi osiowemu (aboralnemu), który przemieścił się ku przodowi podążając za mózgiem. Anastomozująca sieć ka-

nałów jelita *Polyclada* znajduje pełny odpowiednik w podobnie zbudowanym jelicie „pełzających żebroplawów”. W dalszym rozwoju *Polyclada* zaznaczyłyby się następnie dalsze tendencje do rozwoju symetrii bilateralnej wyrażająca się wydłużeniem ciała i przemieszczeniem otworu



Ryc. 121. Powstanie dwubocznej symetrii wirków z promienistej symetrii żebroplawów według teorii ktenoforowej. (Według Langa i Beklemiszewa).

A — schemat prototypu larw *Polyclada* o symetrii promienistej przypominającej symetrię żebroplawów; B — schemat larwy müllerowskiej *Polyclada* cechującej się skrzywieniem osi ciała. 1 — aboralny organ zmysłowy, 2 — mózg, 3 — przednia gałąź jelita, 4 — boczne gałęzie jelita, 5 — płyty rzęskowe, 6 — otwór ustny.



Ryc. 122. Pochodzenie wirków w świetle teorii planuloidowej. (Według Hyman). A — larwa jamochłonów (planula), B—C hipotetyczne stadia przejściowe uwidaczniające powstanie otworu ustnego i wydłużenie ciała, D — stadium ewolucji odpowiadające wirkom bezjelitowym (*Acoela*), E — stadium późniejsze opatrzone zaczątkowym prajelitem (oparte na rozwoju osobniczym wirków *Polyclada*). 1 — ektoderma, 2 — entoderma, wykształcona w postaci tkanki parenchymatycznej, 3 — zwój nerwowy, 4 — pnie nerwowe, 5 — prajelito, 6 — mezenchyma, 7 — otwór ustny.

ustnego do przodu (ryc. 121). Inne grupy wirków wywodziłyby się w świetle tej teorii od grupy *Polyclada* i reprezentowałyby różne stadia redukcji przewodu pokarmowego. U *Triclada* składałyby się on z trzech głównych gałęzi, u *Rhabdocoela* zaś już tylko z jednej. Krańcowe stadium redukcji aparatu pokarmowego cechowałoby wirki bezjelitowe — *Acoela*.

Z innych przesłanek wychodzi „teoria planulowo-aceloidowa”, której twórcą był L. Graff (1882), a która została ostatnio rozwinięta w szeregu nowych prac (Hyman, 1951, Beklemiszew, 1957) i zyskała sobie wielu zwolenników (ryc. 122). W świetle tej teorii najbardziej prymitywną grupę wirków reprezentowałyby właśnie *Acoela*. Są to bardzo małe formy pokryte nabłonkiem urzęsionym, wewnątrz ciała których wypełnia masa tkankowa o charakterze parenchymy (ryc. 122, D). W pośrodku brzusznej strony ciała znajduje się otwór ustny, który za pośrednictwem krótkiego przełyku prowadzi do wnętrza ciała, gdzie następuje trawienie wewnątrzkomórkowe. System nerwowy zbudowany jest bardzo prosto i składa się z szeregu pni podłużnych, odbiegających od przedniego zwoju mózgowego, w pobliżu którego obecna jest statocysta. Pod względem rozwoju jelita *Acoela* stoją niżej niż jamochłony i dlatego L. Graf uważał, że nie mogą one pochodzić od dorosłych form *Coelenterata*. Organizację *Acoela* porównywano natomiast z larwami jamochłonów typu planuli (ryc. 122, A). Należałoby przypuścić, że *Acoela* pochodzą bezpośrednio od planulokształtnych, pozbawionych jeszcze prajelita przodków jamochłonów, których organizacja odpowiadałaby stadium parenchymelli lub fagocytelli (ryc. 122, B—C). Wirki rozwinęłyby się od takich form przez przystosowanie do pełzania po dnie. Przedni koniec wirka odpowiadałby aboralnemu biegunowi planuli, tylny zaś oralnemu. Wszystkie grupy wirków pochodziłyby od *Acoela* drogą progresywnego rozwoju jelita, które utworzyłyby się w filogenezie tego szczepu niezależnie od prajelita *Coelenterata* (rys. 122, E).

**Próba krytycznej oceny teorii pochodzenia *Scolecida*.** W obecnym stanie zagadnienia trudno dokonać wyboru między przedstawionymi powyżej, przeciwstawnymi poglądami na pochodzenie *Scolecida*. Każda z przedstawionych teorii rozporządza pewną ilością argumentów przemawiających na jej korzyść. Choć w ostatnich latach wzrosła ilość zwolenników teorii planulowo-aceloidowej, nie można jej jednak uważać za udowodnioną lub zadowalającą. Jeśli bowiem początki *Turbellaria* sięgają organizmów o organizacji planuli, to rozwój morfologiczny *Scolecida* dokonał się całkowicie niezależnie od rozwoju jamochłonów. Takie pochodzenie różniłoby zarazem *Scolecida* od innych *Bilateria*, które niewątpliwie pochodzą od jamochłonów stojących na poziomie organizacji żebroplawów. Niezrozumiałe byłoby wtedy także tak duże podobieństwo anatomiczne, jakie istnieje między wirkami i *Ctenophora*. Nawet zwolennicy teorii planulowo-aceoloidowej wskazują, że pod względem archi-



tektonicznym *Turbellaria* mogą być porównane jedynie z żebroplawami. Z teorii tej wynikałoby także, że nie istnieje homologia jelita *Scolecida* z jamą chłono-trawiącą jamochłonów. W obu przypadkach jelito powstałoby niezależnie, chociaż na podobnej drodze (konwergencja). Zatem *Enterozoa* nie stanowiłyby jednolitego szczepu filogenetycznego. Jednak z punktu widzenia anatomicznego podobieństwo jelita wszystkich *Enterozoa* jest tak głębokie, że przyjęcie jego niezależnego powstawania w różnych grupach wydaje się być mało uzasadnione. Jeśli przyjmując założenia teorii planulo-aceloidowej, to należałoby oczekiwać, że w rozwoju *Turbellaria* występować będzie tylko larwa odpowiadająca stadium planuli. Występowanie zaś wysoko uorganizowanych larw typu protrochuli (larwa müllerowska i gettowska), przypominających budowę żebroplaw jest ze stanowiska tej teorii nie uzasadnione. Przypuszczenie zaś, że larwy takie powstały wtórnie, jest mało uzasadnione i mało prawdopodobne.

Bardziej natomiast prawdopodobne wydaje się, że wirki z grupy *Acoela* reprezentują grupę, która powstała drogą wtórnego uproszczenia budowy. Wiązałoby się to z ich ogólnie bardzo małymi rozmiarami i przejściem do niemal pasywnego odżywiania się drobnymi cząsteczkami pokarmowymi. Możliwość takiego uproszczenia budowy jest tym bardziej prawdopodobna, że wśród *Plathelminthes* podobne tendencje są częste i występują w różnych grupach. Pewne z nich, jak np. *Mesozoa*<sup>1</sup>, stanowiące swoistą grupę pasożytów wewnętrznych, reprezentują skrajne dla tkankowców wtórne uproszczenie budowy (obecność jedynie nabłonka zewnętrznego i wewnętrznej grupy komórek). Za tym wnioskiem przemawia także obupłciowość *Acoela* i występujące u nich zapłodnienie wewnętrzne, a więc cechy biologiczne, których nie można uważać za prymitywne.

Odrzucenie teorii planulowej pochodzenia *Turbellaria* nie oznacza jednak, że przeciwstawna jej teoria ktenoforowa może być przyjęta w swej klasycznej formie. Żebroplawy z grupy *Platyctenea*, którym teoria ta przypisywała tak duże znaczenie filogenetyczne, nie mogą być uważane za grupę pośrednią między *Ctenophora* i *Turbellaria*. Są one jedynie swoistą grupą żebroplawów, których organizacja w sposób bardzo interesujący informuje nas o plastyczności organizacji *Ctenophora*. *Turbellaria* z grupy *Polyclada* musiały wyodrębnić się od pierwotnych prażebroplawów, które przystosowały się do życia bentonicznego. Dzisiejsze *Ctenophora*, a zwłaszcza *Platyctenea* byłyby tylko wyspecjalizowanymi ich potomkami, nie reprezentującymi przypuszczalnie grupy bardzo starej filogenetycznie.

---

<sup>1</sup> Początkowo przypisywano tej grupie duże znaczenie filogenetyczne, lecz potem wyjaśniono, że stanowią one grupę przypuszczalnie wtórnie uproszczonych płazinców



**Ewolucja Scolecida.** Stosunki filogenetyczne w obrębie wirków zostały krótko omówione już poprzednio (por. str. 327). Dla większości płazińców charakterystyczny jest rozwój form pasożytniczych, przystosowanie zaś do tego sposobu życia wyznacza ich główny kierunek rozwojowy. Zjawisko rozwoju form pasożytniczych u *Scolecida*, podobnie zresztą jak i w innych grupach zwierzęcych, jest niezmiernie interesujące z punktu widzenia filogenezy. Mało jest bowiem procesów ewolucyjnych, w których z równą wyrazistością zaznaczałyby się ich przystosowawczy charakter i zależność od środowiska. Pasożytnictwo nie stanowi jednak drogi otwierającej możliwości dalszej progresywnej ewolucji i wyznacza przeważnie kierunki wąskiej specjalizacji. Zapewne dlatego też *Scolecida* nie odegrały w filogenezie świata zwierzęcego tej roli jaka mogłaby przypaść im w udziale ze względu na wyjątkową plastyczność ich organizacji.

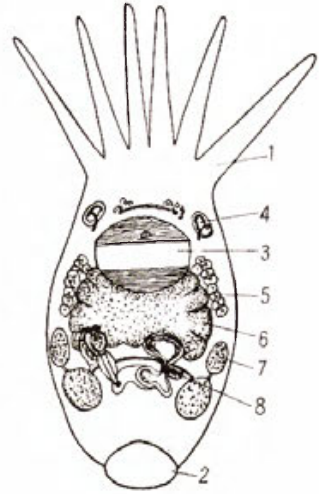
Wśród *Plathelminthes* najczęstszą drogą rozwoju pasożytnictwa było przejście od swobodnie poruszającego się drapieźcy, mniej lub bardziej poliifagicznego, do drapieźcy o ograniczonych możliwościach poruszania się i znacznej specjalizacji pokarmowej. Z takich form rozwinęły się początkowo pasożyty zewnętrzne, żyjące na powłokach ciała gospodarzy, a następnie zaś pasożyty wewnętrzne. W ten sposób właśnie powstały formy pół pasożytnicze i pasożytnicze wirków i przywr, a za ich pośrednictwem przypuszczalnie także tasiemców.

U nicieni (*Nematodes*) rozwój pasożytnictwa przebiegał przypuszczalnie inaczej. Pierwotną grupę reprezentowałyby tu nicienie wolnożyjące, których jaja trafiają często do przewodu pokarmowego innych zwierząt, gdzie zachodzi nieco odmienny cykl ich rozwoju. W dalszej ewolucji mogło dojść do powstania dwu pokoleń, przystosowanych do wolnego i pasożytniczego trybu życia. Pokolenia te różniły się szeregiem cech morfologicznych i fizjologicznych. U typowych pasożytów rozwój możliwy jest tylko w przypadku natrafienia na odpowiedniego gospodarza. Pasożytnictwo wewnętrzne u nicieni rozwinęło się zatem bez pośredniego stadium pasożyta zewnętrznego.

Wyjściową grupą, od której dokonała się wielka radiacja pasożytniczych *Plathelminthes*, były *Rhabdocoela*, zwłaszcza zaś grupa *Dalyellida*, do której należy większość pasożytniczych wirków, głównie pasożytów mięczaków i szkarłupni. Od takich prymitywnych jeszcze, jeśli chodzi o stopień przystosowania do życia pasożytniczego, napoły drapieźnych form, wyodrębniły się drogą radiacji przystosowawczej, grupy bardziej pod tym względem wyspecjalizowane. Należą do nich przywry i tasiemce.

Grupą morfologicznie i przystosowawczo pośrednią między wirkami z grupy *Rhabdocoela* i prawdziwymi przywrami są *Temnocephala*, zaliczane niekiedy do przywr niekiedy do wirków (ryc. 123). Są to jeszcze formy drapieżne, żyjące na skórze gospodarza, lub też pasożyty zewnętrzne opatrzone w przedniej części ciała szeregiem czułkowatych od-

rostków, które we wczesnych stadiach rozwojowych pokryte są podobnie jak całe ciało wirków nabłonkiem urzęsionym. Jelito *Temnocephala* przypomina jelito *Rhabdocoela*. Łączą one wirki z jedną z grup przywr, a mianowicie z *Monogenea*<sup>1</sup>. Przywry z grupy *Digenea* rozwinęły się z *Monogenea*, lub też wprost od *Rhabdocoela*. Budowa dorosłych przywr, a w szczególności ich stadiów rozwojowych (stadium redii) przypomina tą właśnie grupę wirków i nie pozostawia wątpliwości, że są to grupy wzajemnie blisko spokrewnione.



Ryc. 123. Budowa wirków prostojelitowych z rodzaju *Temnocephala*. (Według Hyman).

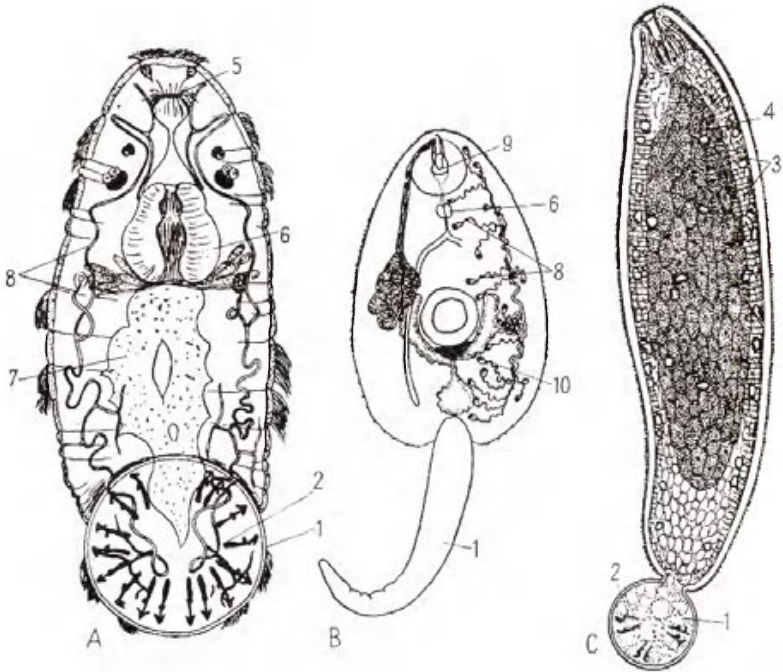
1 — czułki, 2 — dysk czepny, 3 — przetyk, 4 — narządy wydalnicze, 5 — gruczoł czułkowy, 6 — jelito, 7 — jądro, 8 — jajnik.

Bardziej złożonym zagadnieniem jest pochodzenie tasiemców (*Cestodes*). Ciało ich składa się zazwyczaj ze skoleksu opatrzonego przyssawkami lub haczykami oraz pewnej liczby członów tworzących tzw. strobilę. Morfologiczna natura tej części ciała tasiemców stanowiła sporny problem morfologiczny, przy czym jedni dopatrywali się w członach rezultatu nie doprowadzonego do końca podziału ciała stanowiącego formę przytłumionego rozmnażania bezpłciowego, inni porównywali je z segmentami (metamerami) innych *Bilateria*. Ostatecznie należy uznać, że pierwszy punkt widzenia (teoria strobilarna) bardziej odpowiada rzeczywistym stosunkom morfologicznym (Beklemiszew, 1957).

Dla ustalenia stosunków rodowych ważne znaczenie ma podobieństwo larw tasiemców do larw przywr z grupy *Monogenea*. Te ostatnie mają na tylnym końcu ciała dysk czepny, uzbrojony w szereg haczyków. Obecność podobnego aparatu czepnego cechuje także larwy tasiemców (onkosfera, koracydium). Tworzą one w dalszych stadiach rozwojowych (cerkaria,

<sup>1</sup> Hadži (por. str. 297) wypowiedział pogląd, że od *Temnocephala* lub zbliżonej do nich grupy wirków wywodzą się *Cnidaria*. Jednakże podobieństwo *Temnocephala* do polipów *Cnidaria* jest czysto zewnętrzne i polega jedynie na obecności czułkowatych odrostków i przyrastaniu jednym końcem ciała do podłoża. Poza tym wspomniane wirki mają typową dla swej grupy budowę cechującą się m. in. obecnością gonad i narządów płciowych złożonej budowy, zwojów mózgowych, protonefrydiów itd. U żadnych *Cnidaria* nie znajdujemy śladów podobnych organów. „Ogromne różnice w budowie wewnętrznej wykluczają możliwość wyprowadzenia *Anthozoa* od tych wyspecjalizowanych wirków” (Remane, 1963).

procerkoid) przydatek ogonowy, przeciwległy skoleksowi, czyli tzw. cerkomer (ryc. 124). Podobieństwo uzbrojonego w haczyki czepnego cerkomeru tasiemców do dysku czepnego *Monogenea* jest właśnie podstawą „teorii cerkomeru” wypowiedzianej przez wybitnego polskiego parazytologa Ja-



Ryc. 124. Podobieństwa morfologiczne larw płazinców jako podstawa teorii cerkomeru Janickiego. (Według Hyman, kombinowane).

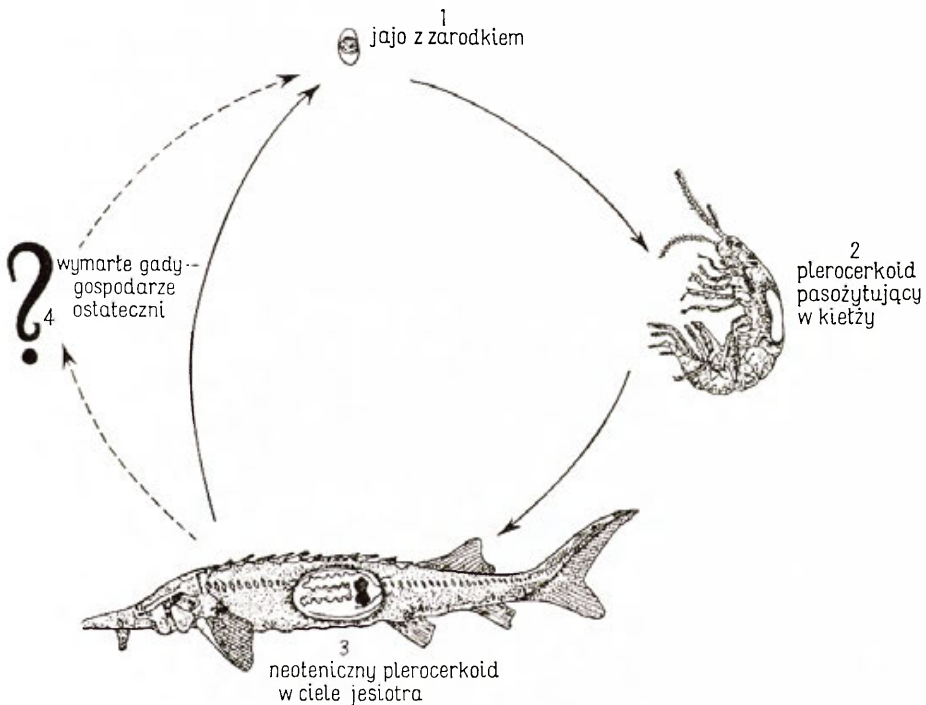
A — larwa przywr *Monogenea*; B — larwa przywr *Digenea* (cercaria); C — larwa tasiemców (procerkoid). 1 — przyssawka tylna lub przydatek ogonowy, 2 — haczyki, 3 — ciałka wapienne, 4 — gruczoł frontalny, 5 — otwór ustny, 6 — przełyk, 7 — jelito, 8 — narządy wydalnicze, 9 — przyssawka ustna, 10 — gonady.

nickiego (1920). Zgodnie z tą teorią podobieństwa te świadczą o pochodzeniu tasiemców i przywr z grupy *Digenea*, których larwy też mają „ogoniasty” odrostek, od przywr z grupy *Monogenea*. Aparat czepny onkofery rozwinąłby się z podobnego aparatu właściwego dla przodków wszystkich pasożytniczych *Plathelminthes*. Skoleks tasiemców odpowiadałby w świetle teorii cerkomeru przedniej części ciała innych płazinców.

Nie ulega żadnej wątpliwości, że teoria cerkomeru dobrze objaśnia stosunki homologii zachodzące między tylną częścią ciała wszystkich *Plathelminthes*, przy czym podobieństwo larw tasiemców do larw *Monogenea* niewątpliwie świadczy o ich bliskim pokrewieństwie. Natomiast podobieństwo ogoniastego odrostka larw *Digenea* do cerkomeru tasiemców, zdaje się być raczej czysto zewnętrzne. Ogoniasty przydatek larw *Digenea* pozbawiony jest bowiem charakterystycznych haczyków i stanowi przypuszczalnie swoisty tej grupie organ ruchu. Nie jest zatem

wykluczone, że *Digenea* wyodrębniły się z wirków niezależnie od innych *Plathelminthes*.

Specjalny problem przedstawia pochodzenie tasiemców nieczłonowatych (*Cestodaria*). W przeszłości uważano tę grupę za prymitywną, nowsze jednak badania, należące głównie do polskiego parazytologa Janickiego (1930) postawiły to zagadnienie w zupełnie innym świetle. Obecnie wydaje się, że jest to grupa tasiemców o wtórnie uproszczonej budowie, która powstała na drodze neotenu form larwalnych i skrócenia się cyklu życiowego. U spokrewnionych z *Cestodaria* tasiemców właściwych z grupy *Pseudophyllidea* występuje bowiem dwu gospodarzy pośrednich i gospodarz ostateczny, którym są ryby z grupy karpiowatych. Natomiast w cyklu życiowym *Cestodaria* (np. u *Amphilina*) występuje tylko jeden gospodarz pośredni (skorupiak), zaś forma płciowo dojrzała żyje w jamie ciała ryb jesiotrowatych (ryc. 125). Zarówno budowa płciowo dojrzałej *Amphilina*, jak i środowisko, w którym żyje (jama ciała, nie zaś jelito) odpowiadają stadium plerocerkoida innych tasiemców. *Amphi-*

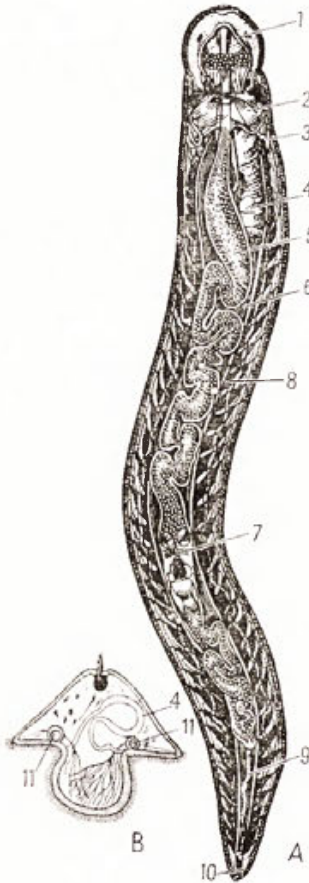


Ryc. 125. Cykl rozwojowy *Amphilina foliacea*. (Według Janickiego i Dogiela).  
 Cykl składał się w przeszłości przypuszczalnie z 4 stadiów, z których ostatnie w postaci dojrzałej płciowo, „normalnej” strobili (tasiemca) przebywało w jelicie hipotetycznego gospodarza, być może wymarłego gada mezozoicznego (4?). Obecnie cykl ten został skrócony i składa się z następujących stadiów: jajo z zarodkiem (1), stadium plerocerkoida w pierwszym gospodarzu przejściowym, którym są kietże (2), oraz stadium neotenicznego plerocerkoida pasożytującego w jamie ciała drugiego gospodarza — jesiotra (*Acipenser*) (3) (według Janickiego i Dogiela).



lina i bliskie jej morfologicznie formy jak np. *Archigetes*, można by uważać w świetle poglądów Janickiego za neoteniczne larwy plerocerkoidalne normalnych tasiemców. Należy przypuszczać, że pierwotnie ich cykl życiowy był dłuższy i obejmował także stadium dojrzałe, którego gospodarzem była przypuszczalnie jakaś bliżej nie znana, duża forma drapieżna żywiąca się jesiotrami. W związku z wymarciem ostatecznego żywiciela, którym według śmiałej i bardzo pociągającej teorii Janickiego, mógł być przedstawiciel jednej z mezozoicznych grup gadów, przodkowie dzisiejszych *Cestodaria* nabyli zdolności wcześniejszego rozmnażania się piciowego. Zachodzi ono już w stadium drugiego żywiciela pośredniego, który stał się ostatecznym. Hipoteza Janickiego zyskuje oparcie w wykryciu zjawisk podobnego skracania cyklu życiowego, związanego z neotenią i zmniejszeniem ilości żywicieli pośrednich, u licznych przywr i tasiemców.

Istniejące dane anatomiczno-porównawcze pozwalają przypuszczać z dużym prawdopodobieństwem, że zarówno wstęźnice (*Nemertinea*) jak i obleńce (*Nemathelminthes*), pochodzą od płazińców. Obleńce stanowią złożoną grupę, na którą składają się m. in. nicienie, brzuchorzęski, wrotki i kolcogłowy. Pochodzenie nicieni, wśród których obserwuje się stopniowy rozwój pasożytnictwa (por. str. 332) nie jest jasne, choć najbardziej prawdopodobne jest wyrowadzanie ich od wirków. Pewne ich podo-



Ryc. 126. Organizacja wstęźnicy *Prostoma* (A) oraz larwa *Nemertinea-pilidium* (B).

1 — głowowe naczynia krwionośne, 2 — mózg, 3 — organ wydalniczy (nephridium), 4 — jelito, 5 — ryjek (proboscis), 6 — pochwa ryjka, 7 — sztylet na dnie ryjka, 8 — metameryczne wypustki jelita, 9 — naczynia krwionośne grzbietowe, 10 — odbył, 11 — dyski zarodkowe (imaginalne), z których uformuje się ciało dorosłej wstęźnicy (Według Beklemiszewa).

bieństwo do larw owadów, z rzędu dwuskrzydłych (*Diptera*), jest z pewnością czysto zewnętrzne i stanowi wyraz daleko posuniętej konwergencji. Brzuchorzęski (*Gastrotricha*) i wrotki (*Rotatoria*) pochodzą natomiast z pewnością od wirków z grupy *Rhabdozoela*. Szczególnie *Gastrotricha* są zbliżone do *Turbellaria* i należy przypuszczać, że ewolucja ich polegała m. in. na redukcji nabłonka urzęsionego, który zachował



się tylko na pewnych częściach ciała osłoniętego silną kutikulą. Wrotki stanowiłyby dalszy krok w podobnym kierunku ewolucyjnym, a wcześniej wypowiedziana hipoteza o ich związku z *Trochozoa* nie wydaje się być obecnie uzasadniona (por. str. 340).

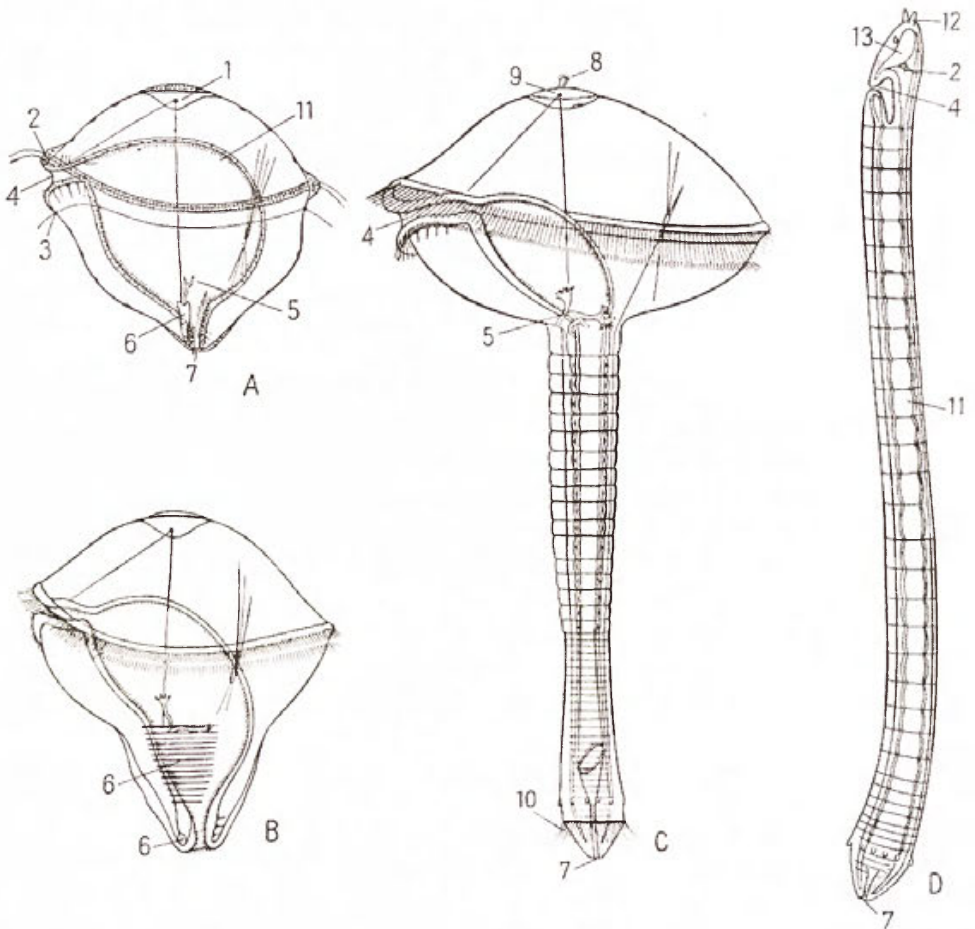
Wstężnice (*Nemertinea*) (ryc. 126) przypominają swym wyglądem zewnętrzny wirki, lecz stoją znacznie od nich wyżej pod względem anatomicznego zróżnicowania ciała. Podobieństwo do wirków wyraża się obecnością nabłonka urzęsionego, parenchymy wypełniającej jamę ciała, oraz w występowaniu larwy — pilidium, przypominającej „larwę müllerowską” niższych wirków. Z tymi prymitywnymi cechami współistnieją jednak inne, stawiające wstężnice znacznie wyżej niż inne *Scolecida*. Do nich należy obecność odbytu i jelita tylnego (proctodeum), układu krwionośnego i wyspecjalizowanego organu, stanowiącego uzbrojenie przedniej części jelita, tzw. ryjka (proboscis). Ryjek ten można uważać za homologiczny gardzieli wirków prostojelitowych (*Rhabdocoela*). W przeszłości wypowiadano poglądy, że wstężnice są uproszczonymi wtórnie pierścienicami, względnie, że przeciwnie stanowią grupę, z której rozwinęły się pierścienice. Obecnie bardziej uzasadniony wydaje się być pogląd, że wstężnice stanowią wprawdzie progresywny, lecz boczny szczep *Scolecida*, który nie dał początku żadnej innej grupie państwa zwierzęcego (Beklemiszew, 1957).

**Problem pochodzenia zwierząt trochoforowych.** Wyższe *Protostomia*, łączone w grupę zwierząt trochoforowych (*Trochozoa*), cechuje duża różnorodność wyglądu zewnętrznego i budowy, lecz łączy przede wszystkim wspólny typ rozwoju osobniczego. Dla *Trochozoa* charakterystyczne jest bowiem występowanie postaci larwalnej tzw. trochofory. Typowa trochofora występuje tylko u pierścienic, *Sipunculoidea* i częściowo w rozwoju mięczaków, jednak także larwy innych *Trochozoa* mogą być z niej wyprowadzone. Odnosi się to do występującej w rozwoju skorupiaków larwy zwanej oczlikiem (nauplius), a także do larwy spokrewnionej ze zwierzętami trochoforowymi grupy tzw. czułkowców (mszywioly, *Phoronis*). Stawonogi przeważnie utraciły wtórnie to stadium ontogenezy, które można by porównać z trochoforą, jednak zasadniczymi rysami swej budowy na tyle zbliżają się do pierścienic, że nie może być wątpliwości co do ich przynależności do typowych *Trochozoa*.

Wszystkie zwierzęta trochoforowe cechuje obecność wtórnej jamy ciała i stanowią one typowe *Coelomata*. Jednakże u stawonogów jama ciała podlega wtórnej redukcji, choć niewątpliwie była obecna u ich przodków (por. str. 351). Wiele *Trochozoa* ma ciało z silnie wyrażoną metamerią i są one łączone w grupę członowców (*Articulata*), obejmującą pierścienice i stawonogi, oraz spokrewnioną z nimi grupę *Proarthropoda*. Nie ulega wątpliwości, że centralną pozycję wśród *Trochozoa* zajmują pierścienice (*Annelides*), od których wyprowadzić można wszystkie pozostające

stałe ich szczepy. Każda teoria filogenetyczna, która zajmuje się pochodzeniem zwierząt trochoforowych musi zarazem objaśniać powstanie organizacji pierścienic. Do najważniejszych z nich należy przebieg ontogenezy pierścienic, powstanie charakterystycznej dla nich wtórnej jamy ciała i co najważniejsze ich metamerii.

**Rozwój ontogenetyczny pierścienic.** Poznanie i interpretacja przebiegu rozwoju osobniczego pierścienic ma zasadnicze znaczenie dla problemu pochodzenia *Trochozoa*. Dla prymitywnych pierścienic, za jakie należy



Ryc. 127. Larwa pierścienic (trochophora) i jej metamorfoza na przykładzie wieloszczeta *Polygordius*. (Według Hatcheka i Heidera).

A — stadium trochophora; B — stadium metatrochophora; C — stadium metamorfozy z widocznym robakowatym przedłużeniem ciała; D — młody *Polygordius*. 1 — płytka apikalna, 2 — przedustne pasmo urzęsione (protroch), 3 — zaustne pasmo urzęsione (metatroch), 4 — otwór ustny, 5 — narządy wydalnicze (protonephridia), 6 — mezoderma (pasmo mezodermalne i komórki pierwotne mezod.), 7 — otwór odbytowy, 8 — czulek apikalny, 9 — plamka oczna, 10 — tylny wieniec urzęsiony, 11 — jelito, 12 — czułki, 13 — mózg.

uważać szczecionogi (*Chaetopoda*) charakterystyczne jest bruzdkowanie spiralne i szybkie zdeterminowanie się losu poszczególnych blastomerów, z których każdy tworzy następnie określoną część larwy. Gastrula przekształca się następnie w charakterystyczną dla pierścienic planktoniczną larwę — trochophora (ryc. 127 A). Ma ona kształt podwójnego stożka opatrzonego na wierzchołku apikalnym organem zmysłów, z pęczkiem rzęsek. W płaszczyźnie równikowej rozwinięte jest pasmo rzęsek, przechodzące nad otworem ustnym (protroch), a poniżej niego drugie takie pasmo (metatroch). Jelito trochofory jest wygięte łukowato i opatrzone wpukleniami ektodermalnymi tworzącymi stomodeum i proktodeum. Główny zwój nerwowy, od którego odchodzi szereg nerwów promienistych, znajduje się pod organem apikalnym. Nerwy promieniste łączą się przy pomocy pierścieni nerwowych, z których główny leży pod protrochem.

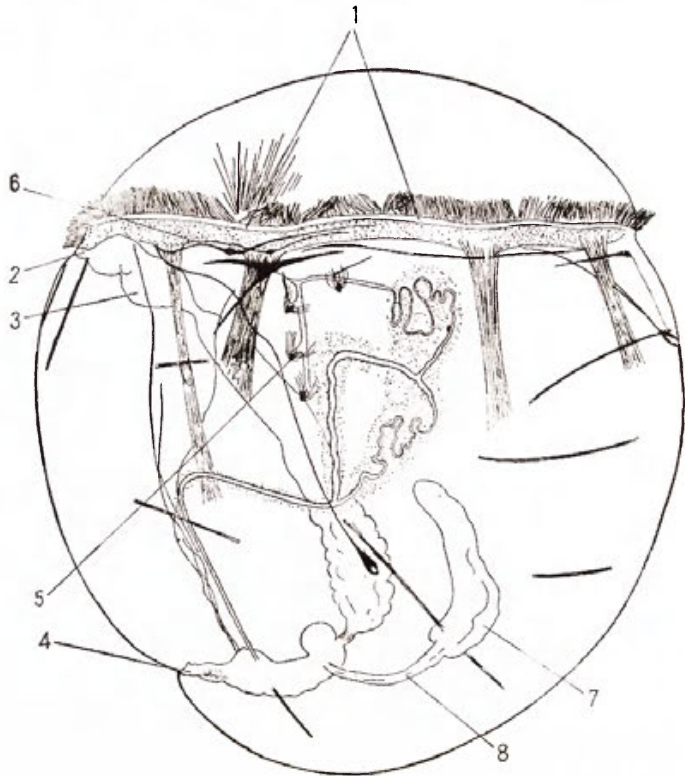
W wyniku dalszego rozwoju następuje wydłużenie się dolnej, oralnej części larwy, która tworzy następnie krótki robakowaty odrostek (stadium metatrochofory (por. ryc. 127, B). W tym czasie zaczyna tworzyć się mezoderma, która powstaje tu sposobem teloblastycznym (por. str. 320) tworząc z każdej strony zwierzęcia pasmo potomnych komórek. Z komórek tych powstają następnie grupy komórek, które przez rozejście się tworzą zaczątek wtórnej jamy ciała. Na tej drodze dochodzi do powstania tzw. worków celomicznych, decydujących o segmentacji mezodermy, a następnie całej tylnej części ciała larwy. W tym czasie na powierzchni tworzą się zawiązki parapodiów (ryc. 127, C).

Powstające w ten sposób segmenty noszą nazwę segmentów larwalnych i liczba ich waha się u pierścienic w szerokich granicach (od 3 do kilkunastu). Dalsze narastanie ciała poprzedzone jest powstaniem segmentu analnego, który jest zarazem pierwszym segmentem postlarwalnym. Na jego przedniej powierzchni odpączkowsują następnie dalsze segmenty postlarwalne (ryc. 127, C). W rezultacie tworzy się ciało dorosłej pierścienicy, przeważnie złożone z licznych metamerów (do 700—800). Można w nim wyróżnić — segment przedustny (acron, prostomium), który rozwija się z aboralnej części trochofory, somę której pierwszy segment (metastomium) jest zarazem pierwszym segmentem zaustnym i segment analny, na którym znajduje się odbył. Soma składa się w przedniej części z segmentów larwalnych, w tylnej z segmentów postlarwalnych.

**Teoria trochoforowa.** Aczkolwiek ta klasyczna teoria filogenetyczna, rozwinięta najobszerniej przez Hatcheka (1878) nie może być obecnie przyjęta w swej formie pierwotnej, to jej znaczenie polega na tym, że wytyczyła ona główne linie dyskusji nad pochodzeniem zwierząt trochoforowych. Dlatego nie można zrozumieć obecnego stanu tego zagadnienia bez zapoznania się z głównymi jej tezami.

Zasadniczym założeniem teorii trochoforowej jest pogląd, że budowa

larwy pierścienic odtwarzają paligenetycznie główne rysy budowy przodków wszystkich *Trochozoa*, które w procesie filogenezy reprezentowane były kiedyś przez hipotetycznego „trochozoona”. Wśród dziś żyjących zwierząt na podobnym stadium rozwoju zatrzymać się miałyby, zdaniem



Ryc. 128. Wrotek z rodzaju *Trochosphaera* (osobnik żeński). (Według Hyman).  
 1 -- okołoszczytowe pasmo rzęskowe (corona), 2 — otwór ustny, 3 — przelyk z aparatem żującym (mastax), 4 — otwór odbytowy, 5 — narządy wydalnicze (organa płomykowe), 6 — komórki nerwowe, 7 — jajniki i żółtniki, 8 — jajowód.

Hatcheka, wrotki (*Rotatoria*), które cechuje rzeczywiście duże podobieństwo zewnętrzne, a także pewnych szczegółów budowy wewnętrznej do larw trochoforowych. W szczególności, za dowód przemawiający za przyjęciem tego poglądu uważano odkrycie wrotka *Trochosphaera*, bardzo przypominającego swym wyglądem larwy pierścienic (ryc. 128). W świetle tych faktów można było uważać, że wrotki stanowią grupę dzisiejszych organizmów, których ewolucja morfologiczna zatrzymała się na etapie „trochozoona”.

Od takich hipotetycznych postaci trochoforowych można, zdaniem Hatcheka, wyprowadzić zarówno *Scolecida* jak i pierścienice, a za pośrednictwem tych ostatnich także mięczaki i stawonogi. Aby wyjaśnić w jaki sposób z niesegmentowanych organizmów, o organizacji trocho-

fory, powstało segmentowane ciało pierścienic, uzupełniono teorię trochoforową teorią powstania metamerii pierścienic. Zwolennicy teorii trochoforowej uważali, że powstała ona przez częściowe zahamowanie rozmnażania bezpłciowego przez podział poprzeczny. Zdolność do tego rodzaju rozmnażania wraz ze zdolnością do regeneracji brakujących części musiała cechować przodków wszystkich zwierząt trochoforowych. Można sobie wyobrazić, że przez częściowe zahamowanie tego procesu (podział niezupełny) i jego wielokrotne powtarzanie powstałaby wydłużona robakowato i segmentowana część ciała pierścienic ("teoria kormidialnej budowy pierścienic").

Przeciw klasycznej teorii trochoforowej wytoczono już wcześniej szereg zarzutów. Pierwszy z nich, a zarazem najbardziej zasadniczy, podważa znaczenie filogenetyczne planktonicznych larw *Bilateria*. Większość cech ich budowy miałaby charakter wtórny, cenogenetyczny, nie związany z budową przodków danej grupy. Podobnie trochofora powstałaby jako larwa planktoniczna wtórnie, w przebiegu ewolucji samych pierścienic. Podobieństwo wrotków do trochofory, tak podkreślane przez zwolenników teorii Hatcheka można by w świetle tych poglądów interpretować po prostu jako zjawisko neotenu w ewolucji planktonicznych larw pierścienic.

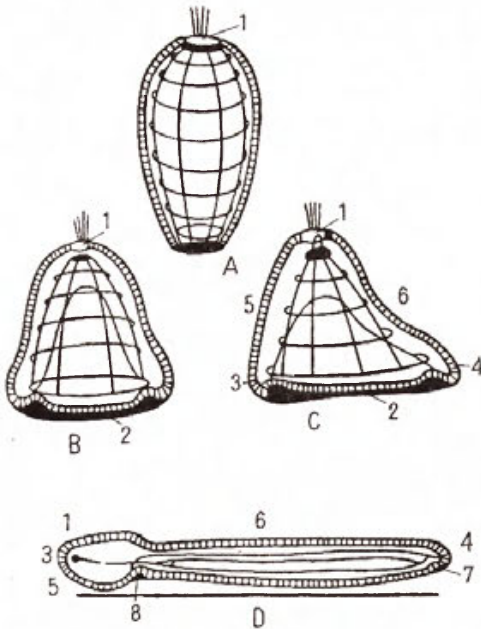
Dokładniejsze badania podważyły jednak w ogóle filogenetyczne znaczenie podobieństwa między larwami trochoforowymi a wrotkami. Okazało się, że najprymitywniejsze są wrotki bentoniczne, pełzające, zaś tylko wrotki wtórnie przystosowane do życia planktonicznego upodobniły się do larw trochoforowych. Zasadnicze znaczenie ma również fakt, że tylko pewne wrotki mają aparat rzęskowy podobny do tego, jaki występuje u larw pierścienic, większość zaś jest go pozbawiona. Także ich budowa wewnętrzna różni się zasadniczo od budowy trochofory, np. wrotki nie mają właściwego odbytu, a jelito otwiera się na zewnątrz za pośrednictwem pęcherza moczowego. Ta część teorii trochoforowej straciła zatem całkowicie swe znaczenie.

Hatchek uważał, że *Scolecida* powstały również od prymitywnych *Trochozoa*, od hipotetycznego „trochozoona”. Przyjęcie takiego poglądu natrafia na duże trudności, bowiem trochofora nie daje się porównać z dorosłymi *Scolecida*, wykazuje jednak znaczne podobieństwo do ich planktonicznych larw. Organizację trochofory można jednak porównać z planktonicznymi jamochłonami, zwłaszcza zaś, z żebroplawami. Wydaje się być zatem bardzo prawdopodobne, że zarówno *Scolecida*, jak i *Trochozoa* niezależnie wyodrębniły się od jamochłonów planktonicznych, zbliżonych do żebroplawów.

**Współczesna teoria ktenoforowo-trochoforowa.** Chociaż teoria trochoforowa nie może być przyjęta w swej pierwotnej postaci, potwierdza się zarazem podstawowe jej założenie, dopatrujące się w budowie trochofory



cech pierwotnych przodków *Bilateria*. Zarzut, że cechy palingenetyczne nie mogą się zachowywać u larw planktonicznych, nie wydaje się być w całej rozciągłości słuszny. Przez dokładną analizę morfologiczną można bowiem odróżnić te cechy, które są wynikiem konwergencji, od głębo-



Ryc. 129. Główne procesy morfologiczne w ewolucji Trochozoa według współczesnej teorii ktenoforowo-trochoforowej. (Według Beklemiszewa). A — prototyp wszystkich Protostomia zbliżony pod względem organizacji do żebroplawów; B — wczesne stadium filogenezy tzw. stad. protrochoforowe, z wyraźnym zaznaczeniem się symetrii dwupromienistej przez szczelinowane wydłużenie praust; C — pierwotny dwuboczny prototyp Trochozoa z praustami zróżnicowanymi na przedni i tylny sifonoglyfus, oraz z tendencją do wydłużania tylnej części ciała (6); D — postać o symetrii dwubocznej i robakowato wydłużonym ciele w wyniku przemieszczenia się pierwotnie górnej części ciała do przodu.  
1 — biegun aboralny, 2 — biegun oralny, 3 — rostralny koniec ciała, 4 — ogonowy koniec ciała, 5 — przednia lub brzuszna strona ciała, 6 — tylna lub grzbietowa strona ciała, 7 — otwór odbytowy, 8 — otwór ustny.

kich podobieństw wynikających z pokrewieństwa. Występowanie zaś larw trochoforowych w rozwoju tak różnych grup jak pierścienice i mięczaki zmniejsza prawdopodobieństwo poglądu, że mogły one powstać drogą konwergencji (Beklemiszew, 1957).

Decydującym momentem dla współczesnych poglądów na znaczenie form trochoforowych w filogenezie zwierząt jest możliwość porównania ich budowy z organizacją żebroplawów (Beklemiszew, 1957). Przede wszystkim wyraża się to w uderzającej zgodności symetrii żebroplawów i trochofory, która w obu przypadkach jest 8- i 4-promienna, przy czym w obu przypadkach szczelinowaty otwór ustny wytycza zarazem płaszczyznę symetrii dwubocznej. W obu przypadkach występuje też charakterystyczny organ apikalny, zaś narządem ruchu jest aparat złożony z nabłonka urzęsionego. Podobieństwa te zdają się świadczyć o tym, że przodkami *Trochozoa* musiały być planktoniczne jamochłony pośrednie między żebroplawami i larwami prymitywnych pierścienic. Organizmy te powinny mieć szczelinowaty otwór ustny opatrzone sifonoglyfami, apikalny organ zmysłów i układ nerwowy złożony z pni rozchodzących się promieniście i połączonych pierścieniami nerwowymi (etap żebroplawa, por. ryc. 129, A). Początkowo słabo zaznaczona symetria bilateralna akcentowałyby się następnie przez wydłużenie otworu ustnego, a zarazem dolnej

części ciała (etap protrochofory, por. rys. 129, B). Przekształcenie się takich zwierząt w pierwotne *Trochozoa* związane byłyby z przejściem do osiadłego trybu życia i wydłużeniem tylnej części ciała w płaszczyźnie oralnej. Powodowało to zbliżanie się bieguna aboralnego do przedniej krawędzi ciała. Równocześnie dokonywałyby się specjalizacja przedniego (wentralnego) sifonoglyfa w otwór ustny, a tylnego w otwór odbytowy. Reszta praust uległa zamknięciu. Przykład ten ilustruje nam zarazem, w jaki sposób mogło dojść w filogenezie do ustalenia się stosunków właściwych dla *Protostomia* (ryc. 129, C—D). W związku z przystosowaniem do pełzania ciało uległoby dalszemu wydłużeniu, przy czym przednia jego część przekształca się w głowę zwierzęcia (cefalizacja). Znajdująca się pod organem apikalnym półkula aboralna utworzyłaby segment przedustny, sam zaś organ apikalny przekształciłby się w zwoje mózgowie i związane z nim organa zmysłów. Układ nerwowy pierścienicy, utworzyłby się przez zanik większości promienistych pni nerwowych, z wyjątkiem dwu, które po przemieszczeniu się na stronę brzuszną (pierwotnie oralną trochofory) utworzyły charakterystyczną „drobinę nerwową”. Ten współczesny pogląd na pochodzenie *Trochozoa* zawdzięczamy w dużej mierze radzieckiemu morfologowi W. N. Beklemiszewowi (1957).

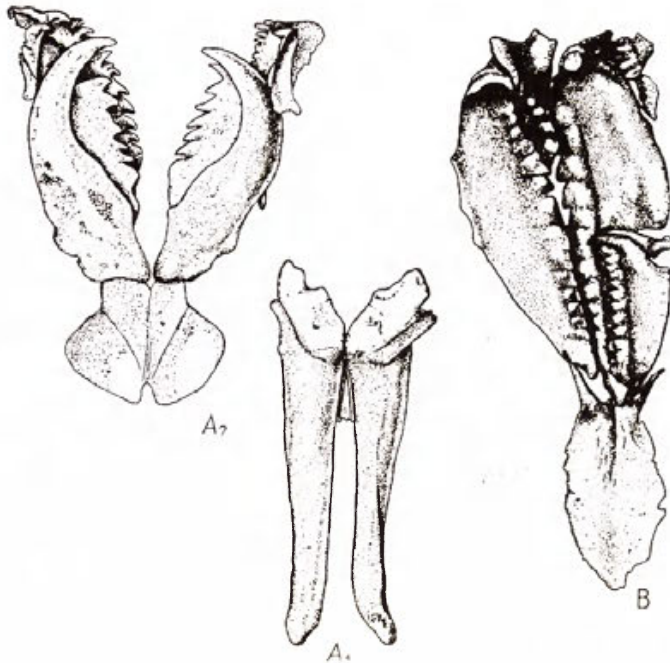
W świetle nowych poglądów także metameria pierścienic wydaje się być zjawiskiem bardziej złożonym niż dotąd przypuszczano. Należy bowiem odróżnić metamery (segmenty) larwalne, tj. takie jakie powstają wprost z ciała larwy, od segmentów postlarwalnych powstających przez wtórne tworzenie się metamerów, przez ich odpączkowanie od segmentu analnego. Segmenty postlarwalne cechuje obecność gonad i celomoduktów, których brak w segmentach larwalnych. Wskazuje to, że pierwotnie musiały stanowić one odcinek rozrodczy ciała prapierścienic. Powstanie segmentów może być jednak prostym następstwem samego mechanizmu wzrostu, jaki wykształcił się w ewolucji *Annelides*. Nie musimy zatem w metamerii pierścienic upatrywać koniecznie modyfikacji pierwotnego rozmnażania się przez pączkowanie i poprzeczny podział ciała jak chciała tego klasyczna teoria kormidialna.

**Historia pierścienic.** Szczątki i ślady działalności pierścienic kopalnych znane są już od kambru. Istnieją jednak fakty świadczące o tym, że istniały one już w proterozoiku (ślady pełzania i rurek). Nie ulega wątpliwości, że pierścienice stanowią bardzo stary szczepek zwierzęcy, którego centralną grupę stanowią przypuszczalnie szczecionogi zwłaszcza pływająca (*Errantia*)<sup>1</sup>. W tej ostatniej grupie można by upatrywać przodków

<sup>1</sup> Być może za najbardziej prymitywną grupę pierścienic należy uważać *Archannelides*, w budowie których zachowuje się wiele cech bardzo prymitywnych (segmentacja homonomiczna, układ nerwowy bez wyraźnych zwojów, nabłonek urzęsiony, słaby rozwój parapodiów). Nie brak jednak poglądów, że prostota budowy *Archannelides* powstała w rezultacie wtórnego uproszczenia.

osiadłych szczecionogów, żyjących w rurkach (*Sedentaria*) oraz skąposzczetów (*Oligochaeta*) w stanie kopalnym znanych już od górnego ordowiku. Pijawki (*Hirudinea*), stanowiące wyspecjalizowaną grupę pierścienic, nie są znane w stanie kopalnym.

W stanie kopalnym zachowują się rurki pierścienic osiadłych, rzadziej osłony ich ciała oraz szczecinki odnóży, zbudowane z chityny. Od ordowiku znamy zachowane w stanie kopalnym szczęki pierścienic, które stanowiły uzbrojenie przedniej części jelita. Takie chitynowe szczęki wła-



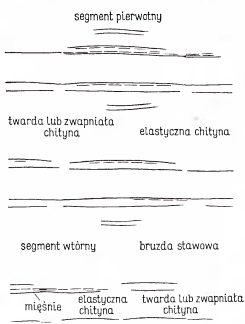
Ryc. 130. Aparaty szczękowe współczesnych (A) i kopalnych (B) wieloszczetów.  
(Według Kozłowskiego).

A<sub>1</sub> — para brzusznych elementów zwanych żuwaczkami (mandibulae); A<sub>2</sub> — zespół bardziej grzbietowo położonych elementów zwanych szczękami (maxillae) B — aparat szczękowy *Polychaetaspis* (ordowik).

ściwe są tylko szczecionogom pływającym, przy czym u większości występują tylko pojedyncze ząbki lub para szczęk. Tylko w grupie *Eunicidae* tworzy się złożony aparat szczękowy, składający się z szeregu płytek chitynowych, pokrytych zazwyczaj licznymi drobnymi ząbkami (ryc. 130). Jest rzeczą bardzo interesującą, że podstawowe typy aparatu szczękowego występujące u różnych dziś żyjących *Eunicidae* występują także wśród ich ordowickich przedstawicieli. Dla aparatów tych właściwa jest często pewna asymetria (różnice w wielkości pewnych elementów, obecność elementów nieparzystych) i charakterystyczny sposób ułożenia poszczególnych płytek. Takie cechy budowy aparatu szczękowego

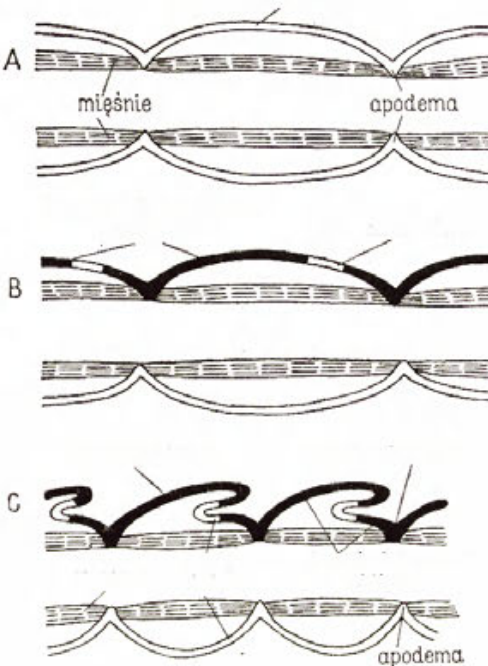
*Eunicidae* utrzymywały się bez zmian przynajmniej od ordowiku. Materiał kopalny zdaje się także wskazywać, że symetryczne aparaty szczękowe rozwinęły się z asymetrycznych poprzez redukcję elementów nieparzystych. Do poznania kopalnych szczęk *Eunicidae* największy wkład wnieśli badacze polscy (R. Kozłowski, 1956, Kielan-Jaworowska, 1961).

**Organizacja stawonogów.** Stawonogi (*Arthropoda*) stanowią grupę, która wykazuje w swej budowie szereg głębokich podobieństw do pierścienic. Ponieważ podstawowy plan budowy ciała jest w obu tych grupach bardzo zbliżony, łączy się je niekiedy wspólną nazwą członowców (*Articulata*). Główne różnice między tymi grupami zdają się polegać na charakterze metamerii ich ciała, przy czym metameria stawonogów jest w znacznie wyższym stopniu heteronomiczna, tj. wyraża się dalej posuniętym zróżnicowaniem segmentów lub całych ich grup.

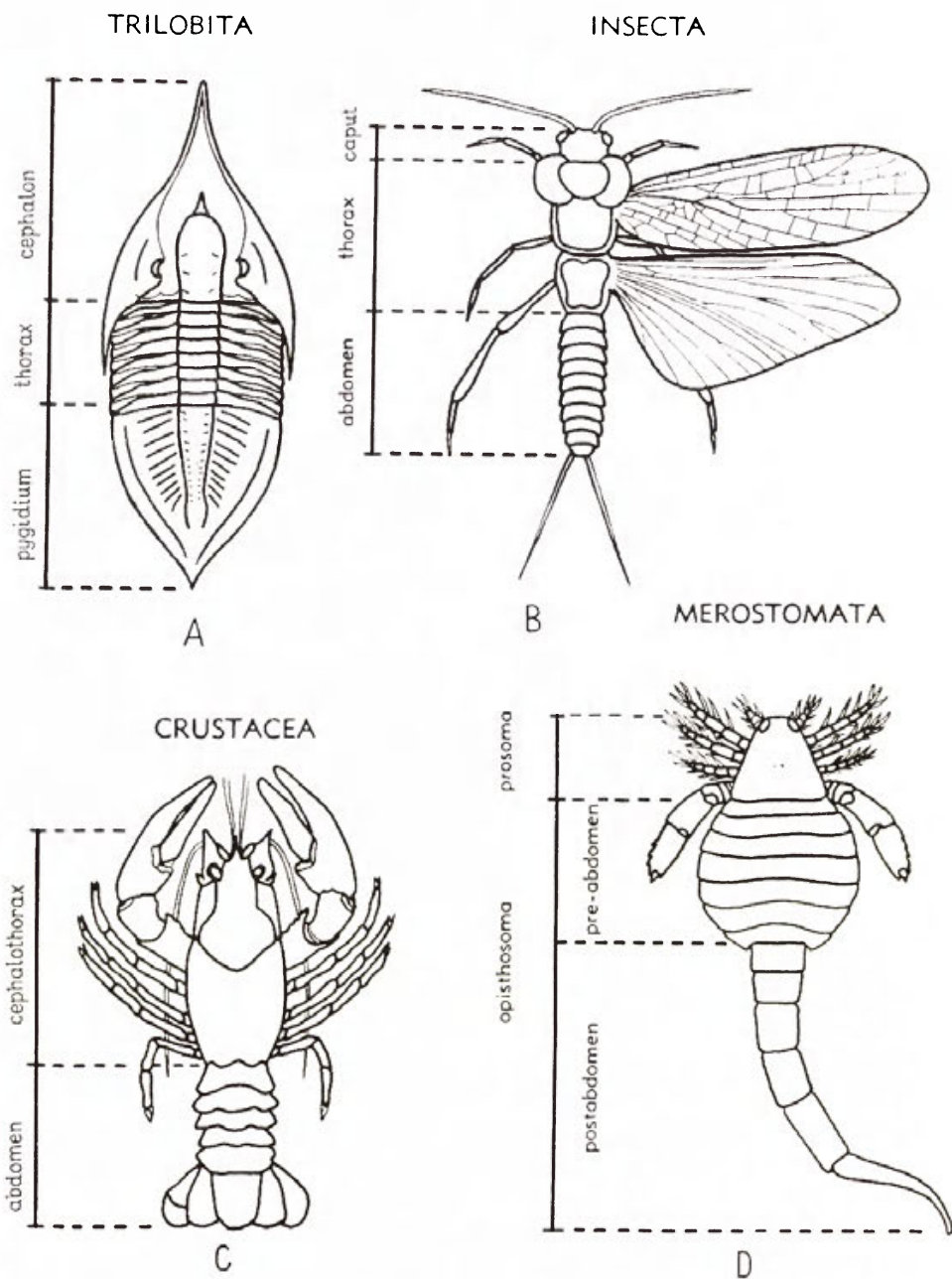


Ryc. 131. Powstanie szkieletu zewnętrznego stawonogów i związanej z nim wtórnej segmentacji ciała. (Według Moore'a).  
A — stosunki u pierwotnych Articulata, B — stosunki u prastawonogów bez powstania wtórnej segmentacji, C — z powstaniem wtórnej segmentacji.

Wprawdzie także u pierścienic dochodzi do heteronomicznego zróżnicowania się ciała, jednakże heteronomiczność metamerii stawonogów ma charakter swoisty. Jednym z czynników, który warunkuje ten charakter metamerii stawonogów jest silny rozwój szkieletu zewnętrznego, tworzącego grubą oskórkę (cuticula), zbudowany z chityny. W rezultacie silnego rozwoju kutikuli tworzą się zgrubiałe blaszki noszące nazwę sklerytów (ryc. 131). Ponadto chityna może w wysokim stopniu wapnieć lub nasycić się fosforanem wapnia. W rezultacie na każdym segmencie tworzy się skleryt dorsalny, silniej rozwinięty i przeważnie zmineralizowany (tergit) i skleryt wentralny, cieńszy (sternit). Są one połączone ścianiałą kutikulą, tworzącą elastyczne połączenie szkieletu. Chitynizacja pokryw ciała i powstanie zgrubiałych sklerytów mogą łatwo doprowadzić do tworzenia się bardziej rozległych tarczek, dzięki ich zrastaniu







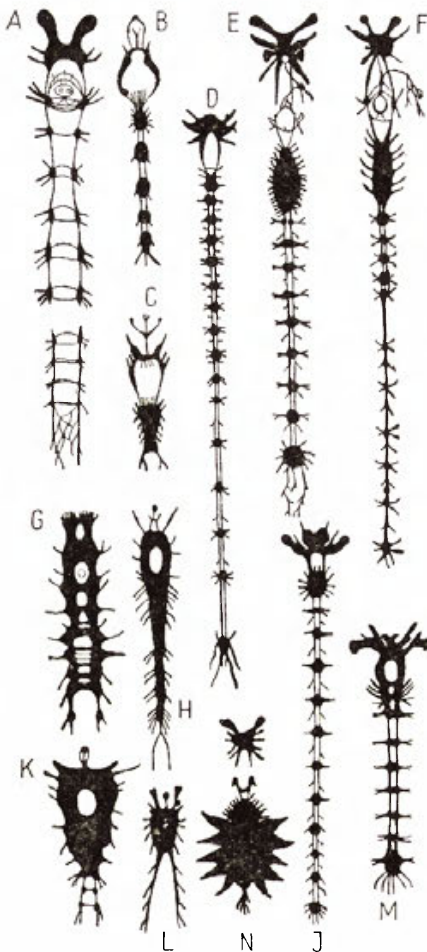
Ryc. 132. Podział ciała stawonogów w rezultacie jego tagmatyzacji (Według Størmera).



się. Scalanie się segmentów i tworzenie bardziej rozległych tarcz szkieletowych stanowi jeden z czynników rozwoju metamerii heteronomicznej u *Arthropoda*.

Drugim takim czynnikiem jest zapewne nowa rola odnóży, które prócz funkcji ruchowych i oddechowych, zaczynają obsługiwać otwór ustny i stają się odnóżami o funkcjach chwytnych i żujących. Prowadzi to do wyodrębnienia się grupy segmentów otaczających otwór ustny, które wraz z segmentem przedustnym (acron, prostomium) tworzą odcinek głowowy, wyodrębniony od reszty ciała. Jest to proces tzw. cefalizacji.

Cefalizacja jest u stawonogów jednym z przejawów ogólniejszego procesu rozwoju metamerii heteronomicznej. Doprowadza on do tworzenia się w ich ciele zespołów segmentów o podobnej budowie i funkcji zwanych tagmami (tagmata). Tagmy powstają często przez zrastanie się pewnej liczby segmentów, tworzących nieruchome tarcze (najczęściej są to głowa, głowotułów, tarcza ogonowa), czasami zaś stanowią grupy segmentów, połączonych ze sobą ru-



Ryc. 133. Koncentracja układu nerwowego stawonogów na przykładzie skorupiaków. (Według Dogiela).

Stosunki mniej lub bardziej prymitywne u *Phyllopoda* (A), *Euphasiacea* (D), *Stomatopoda* (E), *Macrura* (F), *Amphipoda* (I), oraz bardziej progresywne u *Cirripedia* (B, C), *Cladocera* (G), *Copepoda* (H), *Ostracoda* (K), *Amphipoda* (L), *Isopoda* (M), oraz u krabów (N). Na uwagę zasługuje różnica między wąsonogami nóżkowymi (E) i siedzącymi (C).

chomo, jednakże bardzo do siebie podobnych wzajemnie, a jednocześnie różniących się od segmentów reszty ciała (tułów, odwłok). W rezultacie ewolucji w poszczególnych grupach stawonogów powstały tagmy złożone z różnej liczby segmentów, mających ponadto różną budowę (ryc. 132). W szczególności duże znaczenie dla zrozumienia stosunków filogenetycznych wśród stawonogów ma budowa tagmy głowowej, zestawionej schematycznie na załączonym zestawieniu na str. 352. Proces tworzenia się tagm, czyli tagmatyzacja przejawia się zazwyczaj polarnie i zaczyna od

bieguna ustnego ciała. Rzadziej mamy do czynienia z tagmatyzacją dwubiegunową, kiedy najbardziej zintegrowane tagmy powstają na przeciwnych końcach ciała (np. u trylobitów).

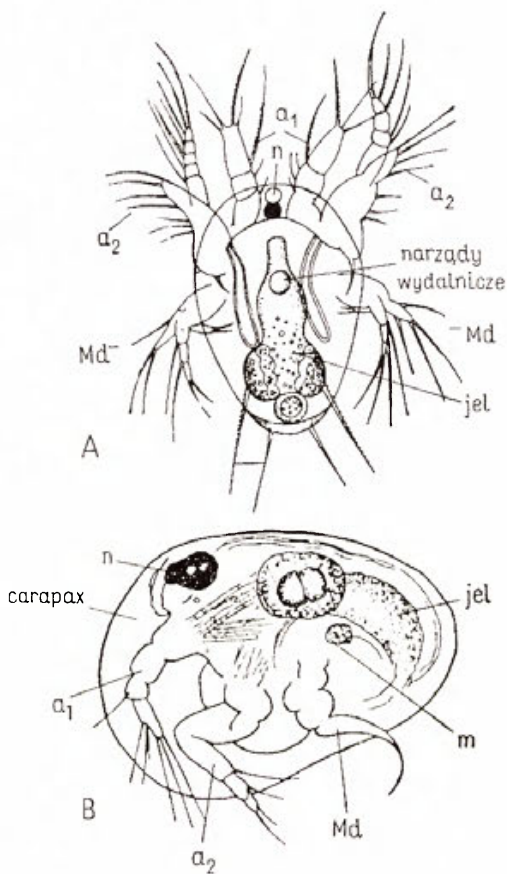
Również znamieną dla organizacji stawonogów nową funkcją odnóży ustnych jest przejawem bardziej ogólnych prawidłowości ewolucyjnych, znanych pod nazwą zasady różnicowania, czyli podziału funkcji. Zmiany ewolucyjne, jakim podlegają odnóża stawonogów, stanowią klasyczne przykłady wzajemnej zależności budowy i funkcji narządów. Pierwotnie wielofunkcjonalne i niezróżnicowane pod względem morfologicznym odnóża pierścienic i prymitywnych stawonogów podlegają zróżnicowaniu i modyfikacjom w związku ze specjalizacją funkcjonalną, wyrażającą się zawężeniem, rozdziałem lub zmianą pierwotnych funkcji tych organów. W wyniku tego procesu wyodrębniają się części ciała, których segmenty opatrzone są odnóżami o głównej, lub wyłącznej funkcji czuciowej, żującej i chwytnej, lokomotorycznej (chodzenie, pływanie), lub związanej z rozmnażaniem (narządy kopulacyjne).

Segmentacja heteronomiczna wyrażająca się głównie w tworzeniu tagm i różnicowaniu odnóży polega zarazem na procesie dyferencjacji, jak i integracji ciała. W rezultacie tworzenia się tagm, a więc różnicowania się ciała powstają zarazem zespoły segmentów scalonych lub podobnych do siebie, tworzących oddzielne całości wzajemnie ściśle zintegrowane morfo-fizjologicznie. To samo zjawisko ma miejsce przy różnicowaniu się odnóży, gdzie tworzą się określone ich grupy, wzajemnie ściśle współpracujące ze sobą. W rezultacie dalszego rozwoju tagmatyzacji może dochodzić do scalania się pierwotnie odrębnych tagm, przez przyrastanie pewnej liczby segmentów jednej tagmy do drugiej (np. tworzenie się głowotułowia-cephalothorax), a tym samym do wzrostu integracji ciała. Może dochodzić także do powstania dominujących ośrodków fizjologicznych, którymi najczęściej są głowa lub głowotułów. Proces tagmatyzacji powoduje także wzrost koncentracji systemu nerwowego, poprzez zbliżanie lub scalanie sąsiednich węzłów nerwowych (ryc. 133). Koncentracja węzłów nerwowych jest jednym ze środków prowadzących do wzrostu integracji ciała przez jego różnicowanie, co zdaje się stanowić nić przewodnią ewolucji większości stawonogów.

**Pochodzenie stawonogów.** Na pochodzenie stawonogów od pierścienic wskazuje szereg głębokich podobieństw w budowie i rozwoju obu tych grup. U tych stawonogów, które jak skorupiaki zachowały pierwotny typ ontogenezy, występuje postać larwalna — pływik, czyli nauplius (ryc. 134). Zasadnicze rysy budowy tej larwy pozwalają porównać ją ze stadium metatrochofory w rozwoju pierścienic. Ciało tej larwy składa się z płata przedustnego odpowiadającego półkuli aboralnej metatrochofory, oraz krótkiego ciała segmentowanego, opatrzonego trzema parami odnóży,

które odpowiadałoby metamerycznej części ciała tej larwy. Dalsze segmenty ciała przybywają tu, podobnie jak u pierścienic, w wyniku pączkowania nowych metamerów, powstających na przedniej krawędzi segmentu analnego.

We wszystkich dużych grupach stawonogów (podtypach) występują formy prymitywne, których ciało składa się z bardzo licznych segmentów o niskim stopniu heteronomii. Pozwala to wyprowadzić metameryę stawonogów z metamerii pierścienic. W rozkładzie głównych organów ciała, także zaznaczają się daleko posunięte podobieństwa (brzuszne położenie „drabinki nerwowej”, występowanie zwojów nad- i podprzełykowych oraz obrączki okołoprzełykowej, grzbietowe położenie głównych pni układu krwionośnego). Przedni odcinek ciała pierścienic można homologizować z przednim odcinkiem ciała stawonogów. Powstał on bowiem przez przyłączenie się kilku segmentów do pierwotnego segmentu przedustnego, czyli acronu pierścienic, w wyniku procesu cefalizacji.



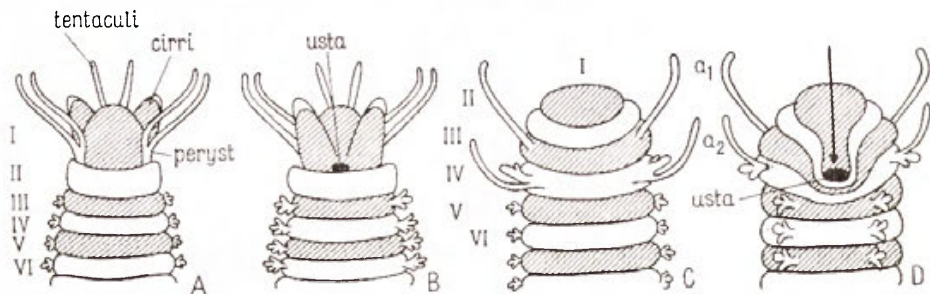
Ryc. 134. Organizacja larwy skorupiaków — pływika (nauplius). (Według Dogiela i Beklemiszewa)

A — nauplius liścionogów, widziany od strony grzbietowej; B — nauplius małżoraczków opatrzonej pancerzykiem (carapax). a<sub>1</sub> — antennuale, a<sub>2</sub> — antennae, Md — mandibulae, m — mięsień zamykający skorupki, n — oko naupliusowe, jel. jelito.

U pierścienic obserwujemy już początki podobnego procesu. Przednia część ciała *Annelides* składa się z segmentu przedustnego — prostomium, opatrzonego dwoma parami przydatków, na które składają się bardziej przednie macki (tentacula) oraz bardziej tylne głaszczki (palpi). Za otworem ustnym pierścienic znajduje się segment zaustny — peristomium, na którym zanika motoryczna (ruchowa) część parapodium, zaś zachowuje się jego część czuciowa w postaci tzw. wyrostków perystomialnych (wąsów, cirri) (ryc. 135, A—B). Dalsze procesy cefalizacji mogą polegać

na przyrastaniu pewnej liczby segmentów ciała (soma) tworzących załączkową głowę do segmentu zaustnego.

Proces cefalizacji u stawonogów posunął się znacznie dalej niż u pierścienic pociągając za sobą z jednej strony głębokie przeobrażenia budowy odnóży na przednich segmentach ciała, z drugiej strony zatarcie



Ryc. 135. Porównanie budowy przedniej części ciała pierścienicy (A, B) i hipotetycznego prototypu stawonogów (C, D). (Oryg.).

Widziane od strony grzbietowej (A—C) oraz brzusznej (B—D). Strzałka wskazuje kierunek przemieszczania się otworu ustnego. I—VI kolejne segmenty ciała, peryst — perystomium.

się granic między segmentami. Dlatego porównanie budowy przedniej części ciała pierścienic i stawonogów natrafia na duże trudności i jest powodem znacznej rozbieżności zdań.

Według starszych, klasycznych poglądów na pierwotną metamerię głowy stawonogów, antennulae ( $A_1$ ) odpowiadałyby przydatkom czuciowym tzw. głaszczkom (palpi) znajdującym się na prostomium pierścienic, zaś antennae ( $A_2$ ) stanowiłyby odpowiednik wyrostków perystomialnych (cirri) segmentu zaustnego pierścienic. Pozostałe odnóży stanowiłyby przeobrażone parapodia kolejnych segmentów zaustnych ciała. Pogląd ten znajduje dobre uzasadnienie w położeniu antennul (zawsze przedustne) oraz antenn (zawsze zaustne), oraz sposobie ich unerwienia od zwojów mózgowych. Występujące u pewnych stawonogów szczątkowe odnóży przedantennularne uważane mogłyby być za odpowiedniki przednich przydatków czuciowych prostomium pierścienic, tzw. macek (tentacula).

Według poglądów wielu innych badaczy przedustne położenie antennul może być wtórne, co wiąże się z ogólnym charakterem procesu cefalizacji u stawonogów. W procesie tym dokonało się bowiem charakterystyczne przemieszczenie otworu ustnego do tyłu, w rezultacie którego dwa przednie segmenty ciała zachowują się głównie od strony grzbietowej najbardziej przedniej części głowy. Są tzw. akron i segment praeantennularny. Znajdujące się na nich przydatki uległyby redukcji, z wyjątkiem występujących niekiedy w rozwoju embrionalnym stawonogów zawiązków tzw. praeantenn, znajdujących się na drugim z tych segmentów. Segmenty te tworzyłyby u *Arthropoda* przednią część głowy pozbawioną funkcjonalnych przydatków. Natomiast pierwsza para przy-



datków czuciowych, tzw. antennulae, odpowiadały dopiero co najmniej trzeciemu segmentowi ciała *Annelides*, który zajmował położenie zastępne i opatrzony był normalnymi parapodiami. Zatem przedustne położenie tych przydatków byłoby wtórne, wywołane wtórnymi przemieszczeniami otworu ustnego i przednich metamerów (ryc. 135, C—D). Ten punkt widzenia podziela obecnie większość badaczy i na nim oparta jest tabela przedstawiająca homologię przedniej części ciała stawonogów i pierścienic (por. str. 352—353). Należy pamiętać jednak, że pogląd ten nie może być uważany za całkowicie udowodniony.

Do swoistych natomiast cech stawonogów należy wtórne uwstecznienie celomy. Wyścielający ją nabłonek ulega rozluźnieniu i przekształca się w luźną tkankę mezenchymatyczną, wypełniającą przestrzenie między organami i pozostawia jedynie szczeliny wykorzystywane dla krwioobiegu. Mięśnie tworzące u pierścienic zwarty wór skórno-mięśniowy dzielą się tu na oddzielne pęczki obsługujące poszczególne segmenty, odnóża lub ich człony.

Podobieństwa między pierścieniami i stawonogami wskazują równocześnie, że przodkami tych ostatnich mogły być tylko bardzo prymitywne *Annelides*, znacznie bardziej prymitywne niż jakakolwiek ze znanych nam dziś grup. Nic też dziwnego, że nie możemy wskazać tych pierścieni, od których bezpośrednio można wyprowadzić stawonogi lub poszczególne ich grupy. Można jednak z dużym prawdopodobieństwem przypuszczać, że były to formy o licznych segmentach, w zasadzie jednak homonomicznych z pewną tendencją do rozluźnienia tkanek wora skórno-mięśniowego i zaczątkową redukcją celomy, oraz z narządami wydalniczymi w postaci nefrydiów. Przekształcenie się takich form w hipotetyczne prastawonogi musiało przede wszystkim polegać na wyróżnicowaniu się odnóży gębowych i zapoczątkowaniu segmentacji heteronomicznej przez zaznaczenie się cefalizacji. Wytworzenie się twardej kutikuli i związane z tym powstanie scalonych tagm musiało nastąpić dopiero później. Świadczy o tym brak stawonogów w otworach prekambryjskich, który wytłumaczyć można tylko tym, że stawonogi podobnie jak wiele innych grup zwierzęcych pozbawione były początkowo silniej rozwiniętego szkieletu. Najstarsze znane nam stawonogi dolnokambryjskie reprezentują wprawdzie stosunkowo prymitywne, ale już pod każdym względem typowe *Arthropoda*. Szczep ten musiał zatem przejść już w czasach prekambryjskich długą historię.

**Stosunki filogenetyczne wśród stawonogów.** Materiał kopalny nie wnosi wiele nowego do problemu wzajemnych stosunków filogenetycznych łączących duże grupy (podtypy i gromady) stawonogów. W wielu jednak przypadkach pozwala na prześledzenie ewolucji poszczególnych gromad, zwłaszcza tych, które dobrze zachowują się w stanie kopalnym. Badania porównawczo-anatomiczne z uwzględnieniem form kopalnych

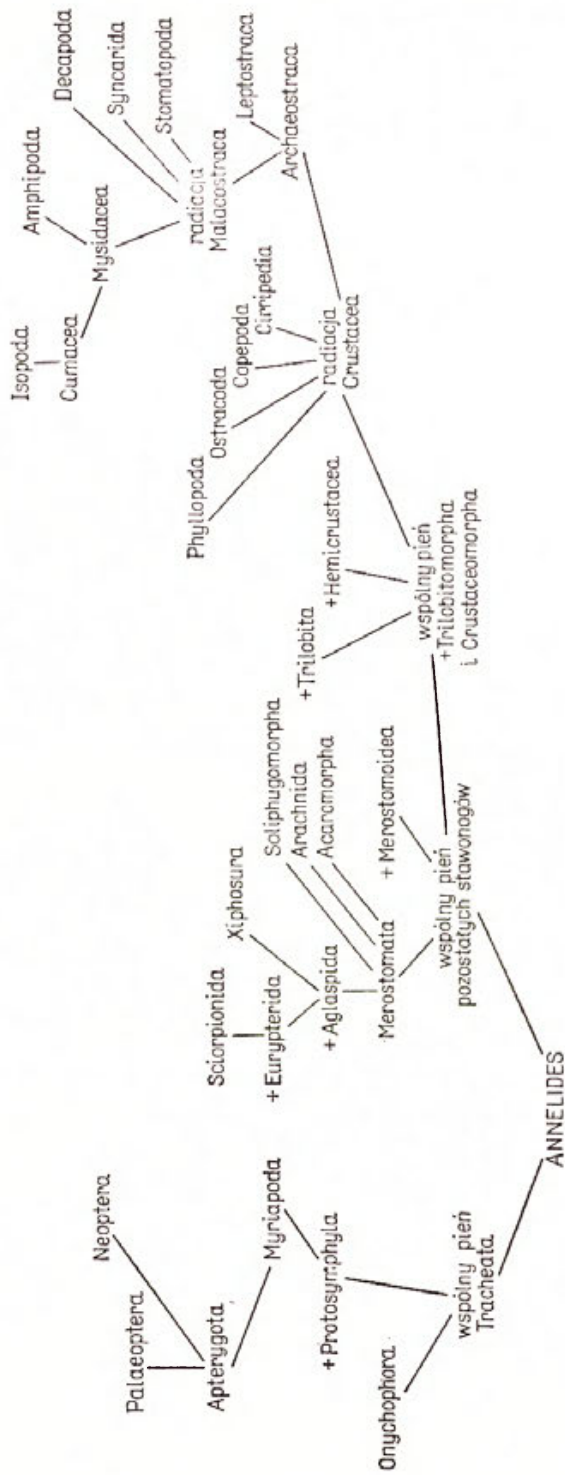


**Przypuszczalna homologia segmentów przedniej części ciała pierscienic i stawonogów**  
(granice tagmy głowowej obramowane tłustą linią)<sup>1</sup>

Pierwotne segmenty ciała	ANNELIDES	TRILOBITA	CRUSTACEA	CHELICERATA	ONYCHOPHORA	MYRIAPODA i INSECTA
acron	prostomium z maczkami (tentaculi) i głaszczkami (palpi)	bez przydatków	bez przydatków	bez przydatków	bez przydatków	bez przydatków
segment praantennularny	preistomium z wyrostkami perystomialnymi (curri)	bez przydatków	bez przydatków	bez przydatków	bez przydatków	bez przydatków
I	segment ciała z normalnymi parapodiami	antennulae ( $A_1$ )	antennulae ( $A_1$ )	bez przydatków (redukcja $A_1$ )	antennulae ( $A_1$ ) ?	antennulae ( $A_1$ )
II	jw.	odnóża dwugłębiste antennae ( $A_2$ ) lub żuwaczki (Md)	antennae ( $A_2$ )	szczękoczułki (chelicerae)	bez przydatków ? (redukcja $A_2$ ?)	bez przydatków (redukcja $A_2$ )
III	jw.	odnóża dwugłębiste żuwaczki (Md) lub szczęki (Mx <sub>1</sub> )	żuwaczki (Md)	nogogłaszczki (pedipalpi)	szczęki, odpowiadające żuwaczkom (Md) ?	żuwaczki (Md)

IV	jw.	odnóża dwugąłziste szczęki ( $M_{x_1}$ ) lub szczęki ( $M_{x_2}$ )	szczęki ( $M_{x_1}$ )	odnóża chodowe	brodawki przyustne, odpowiadające szczękom ( $M_{x_1}$ ) ?	szczęki ( $M_{x_1}$ )
V	jw.	odnóża dwugąłziste szczęki ( $M_{x_2}$ ) lub szczękonóża ( $M_{xp}$ )	szczęki ( $M_{x_2}$ )	odnóża chodowe	1 para odnóży chodowych	szczęki czyli warząga dolna -labium ( $M_{x_2}$ )
VI	jw.	1 segment tułowia	szczękonóża ( $M_{xp}$ )	odnóża chodowe	2 para odnóży chodowych	odnóża chodowe 1 segmentu tułowia
VII	jw.	2 segment tułowia		odnóża chodowe	3 para odnóży chodowych	odnóża chodowe 2 segmentu tułowia
VIII	jw.	3 segment tułowia		segment szczątkowy przyrasta do prosomy	4 para odnóży chodowych	odnóża chodowe 3 segmentu tułowia

<sup>1</sup> Linia półgruba przerywana zaznacza segmenty które mogą również przyrastać do tagmy głowowej, względnie oddzielone są bruzdą stawową.

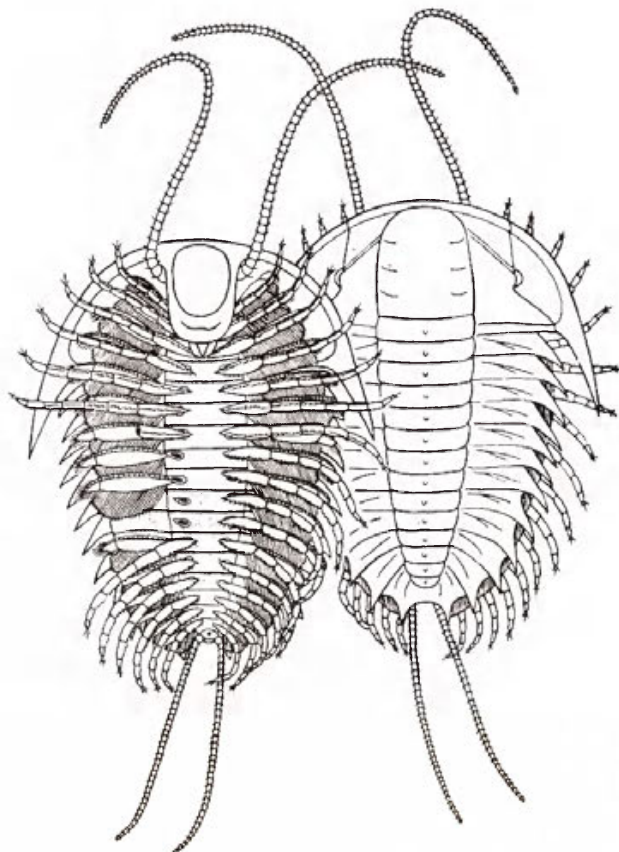


Ryc. 136. Przymuszczone stosunki rodowe głównych pni rozwojowych stawonogów. (Oryg.).

doprowadzają do wniosku, że trzy podtypy stawonogów — *Trilobitomorpha*, *Crustaceomorpha* i *Chelicerata* są ze sobą bliżej spokrewnione (ryc. 136). Świadczy o tym występowanie licznych homologii, a częściowo nawet grup pośrednich zapełniających w pewnym stopniu luki istniejące między tymi podtypami. Natomiast czwarty podtyp — *Tracheata* różni się pod wieloma względami od poprzednich. Wydaje się on być natomiast spokrewniony z grupą *Proarthropoda*, poprzez którą wiąże się on bezpośrednio z pierścienicami. Organizacja *Proarthropoda*, zwłaszcza zaś należących do nich pratchawców (*Protracheata* = *Onychophora*) łączy w sobie cechy właściwe tchawkowcom z cechami pierścienic. Wskazuje to zarazem, że przodkowie pratchawców musieli mieć organizację stojącą na poziomie pierścienic. Wydaje się więc, że *Arthropoda* stanowią w istocie co najmniej dwa oddzielne pnie rozwojowe, które niezależnie wyodrębniły się od przodków stojących jeszcze na poziomie organizacji pierścienic. Wspólne dla wszystkich stawonogów cechy organizacji rozwinęły się przypuszczalnie niezależnie w obu tych pniach filogenetycznych. Wspólny początkowo pień rozwojowy obejmujący przodków *Trilobitomorpha*, *Crustaceomorpha* i *Chelicerata* również szybko uległ zróżnicowaniu. Sądząc z głębszych różnic dzielących *Chelicerata* od dwu pozostałych podtypów, stanowią one grupę, która wcześniej oddzieliła się od wspólnego pnia. Wszystkie jednak wspomniane podtypy wyodrębniły się w czasach prekambryjskich, bowiem już w kambrze stanowiły one wyraźnie oddzielone szczepy. Właściwe *Tracheata* nie są znane z okresu przed górnym sylurem, jednak już w kambrze ten kierunek rozwojowy był zaznaczony przez obecność pierwotnych pratchawców.

**Pochodzenie i stanowisko systematyczne trylobitów.** Trylobity stanowią całkowicie wymarły szczep stawonogów, którego występowanie ograniczone jest wyłącznie do ery paleozoicznej. Zasadnicze cechy trylobitów przejawiają się w tagmatyzacji ich ciała, które zróżnicowane jest na cephalon, thorax oraz pygidium (ryc. 137). Cephalon, czyli tarcza głowowa reprezentuje tagmę powstałą z nieruchomego zrośnięcia się kilku segmentów. Sądząc z ilości odnóży głowowych, na które składają się przedustne, biczykowate antennulae ( $A_1$ ) i 4 pary jednakowo zbudowanych, dwugąłęzistych odnóży zaustnych, segmentów tych było co najmniej pięć. Na podstawie zachowanych śladów metamerii osiowej części cefalonu, można jednak ustalić, że liczba ta była przypuszczalnie większa i wynosiła co najmniej 6—7 segmentów. Dwa z tych segmentów (acron i segment oczny) pozbawione byłyby przydatków. Odnóża zaustne trylobitów uważa się za homologiczne antennae ( $A_2$ ), mandibulae (Md) oraz maxillae I i II ( $Mx_1$ ,  $Mx_2$ ) u skorupiaków. Nie jest jednak wykluczone, że ostatnia para odnóży cefalonu, związana była pierwotnie z pierwszym segmentem toraksu, który dopiero wtórnie przyrósł do cefalonu. Zatem przez analogię do *Crustacea* odnóża takie można uważać

za szczękonoże, maxillipes ( $Mxp_1$ ). Za poglądem takim przemawiałby większy stopień indywidualności ostatniego segmentu cefalonu, który jest zazwyczaj oddzielony głęboką bruzdą od pozostałej części tarczy głowowej. Zgodnie z takim poglądem odnóża głowowe trylobitów odpo-



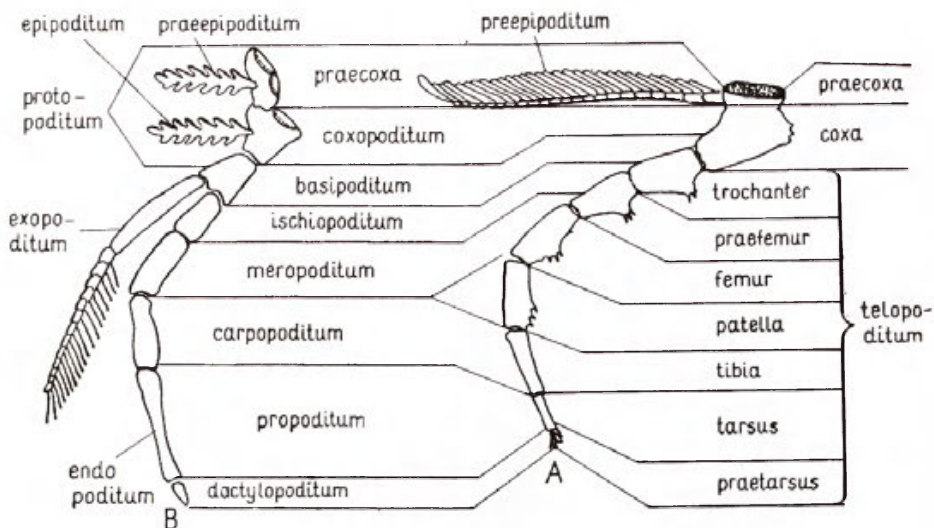
Ryc. 137. Rekonstrukcja środkowokambryjskiego trylobita *Olenoides serratus*; widok od strony brzusznej (lewy) i grzbietowej (prawy). (Według Størmera).

wiałyby  $A_1$ , Md,  $Mx_1$ ,  $Mx_2$ ,  $Mxp_1$ . Brak  $A_2$  różniłby w tym przypadku trylobity od skorupiaków.

Prócz budowy cefalonu, ważne znaczenie dla ustalenia stanowiska systematycznego trylobitów ma budowa ich odnóży. Wszystkie one prócz antennul mają budowę zupełnie prawie jednakową i na wszystkich segmentach utrzymuje się ten sam typ odnóży. Odnóża te (ryc. 138, A) składają się z członu nasadowego, oraz odchodzących od niego — gałązki grzbietowej o charakterze oddechowym i brzusznej o charakterze chodowym. Homologia poszczególnych części odnóży trylobitów z odnóżami *Crustaceomorpha* i *Chelicerata* jest przedmiotem dużej rozbieżności zdań.



Według starszych poglądów gałązka oddechowa odpowiadałaby exopoditowi skorupiaków, chodowa zaś ich endopoditowi. Jednakże Størmer (1939) podważył ten punkt widzenia podnosząc fakt, że u *Crustacea* exopodit odchodzi od 3 członu nasady odnóży (tzw. basipodit), zaś gałązka



Ryc. 138. Porównanie budowy odnóży trylobita (A) oraz skorupiak (B) w ujęciu L. Størmera. (Według Størmera i Beklemiszewa).

oddechowa odnóży trylobitów odpowiadałaby innemu odrostkowi zewnętrznemu (exitowi) odnóży *Crustacea*. Byłby nim mianowicie praeeipodit (ryc. 138, B). Na podstawie tej interpretacji Størmer doszedł do wniosku, że trylobity są bliżej spokrewnione z *Chelicerata* niż z *Crustaceomorpha*, bowiem poszczególne gałęzie ich odnóży odpowiadałyby budowie odnóży oddechowych *Merostomata*, złożonych z oddechowego praeeipoditu i telopoditu. Punkt widzenia Størmera nie jest rozstrzygający, a nawet jego słuszność wydaje się być wątpliwa. Wielu badaczy uważa bowiem, że u prymitywnych stawonogów, m. in. u pewnych *Crustacea* człon nasadowy był początkowo nie podzielony (protopodit=sympodit) i dopiero wtórnie podlegał pocłonowaniu. Człon nasadowy trylobitów może być zatem porównany z pojedynczym członem nasadowym prymitywnych *Crustacea*, nie zaś wyspecjalizowanych jak to czyni Størmer. Można więc wysnuć wniosek, że odnóży trylobitów są bliższe odnóżom skorupiaków, niż *Chelicerata*.

Charakterystyczną cechą trylobitów jest obecność tagmy ogonowej i bipolarny sposób tagmatyzacji ciała. U wielu trylobitów kambryjskich tarcza ogonowa jest bardzo mała i składa się przypuszczalnie z jednego tylko segmentu analnego. Przypuszczalnie jest to stan prymitywny. Bardziej wyspecjalizowane formy dysponują rozległą tarczą ogonową złożoną z licznych, zróżnicowanych ze sobą segmentów, narastających kosztem

tułowia. Uważa się, że krótki tułów i duże pygidium cechują trylobity wyspecjalizowane.

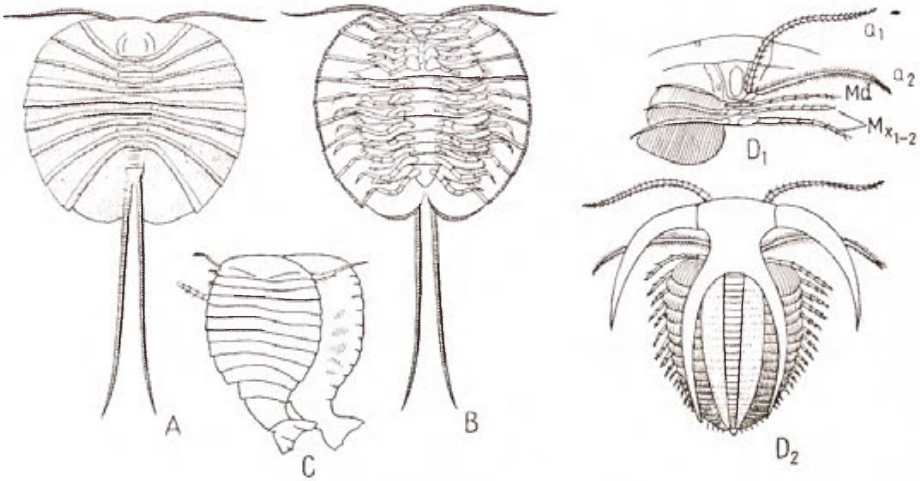
W przeszłości uważano trylobity za najbardziej prymitywne stawonogi, upatrując w nich grupę wyjściową dla wszystkich pozostałych szczepów tego typu. Pogląd ten znajdował uzasadnienie w wielkiej starożytności trylobitów. Chociaż jednak w budowie trylobitów zachowało się wiele cech bardzo prymitywnych, jak brak wyspecjalizowanych odnóży gębowych i ogólny brak ich zróżnicowania, to jednak nie można uważać trylobity za najbardziej prymitywne stawonogi. Co do stopnia scalenia się segmentów cefalonu trylobity są grupą bardziej zaawansowaną niż wiele skorupiaków. To również odnosi się do samego typu budowy odnóży, które pomijając ich niezróżnicowanie, są bardziej wyspecjalizowane w porównaniu z odnóżami pewnych skorupiaków (por. str. 367). Trylobity choć niewątpliwie stanowiły oddzielny szczepek stawonogów, zbliżają się najbardziej do skorupiaków, co wyraża się w obecności antennul i żuwaczek, a także w obecności dwugałęzistych odnóży.

**Prymitywne Trilobitomorpha.** Grupa trylobitokształtnych prócz trylobitów obejmuje także szereg innych, małych i słabo jeszcze poznanych grup kopalnych, których budowa zdaje się wskazywać na ich duże znaczenie filogenetyczne. Są to organizmy bardzo różnorodne co do swego wyglądu zewnętrznego i budowy. Oprócz pewnych cech świadczących o ich bliskim pokrewieństwie z trylobitami (częsta trylobacja ciała, podobna budowa odnóży tułowiowych), wykazują one pewne podobieństwo do *Chelicerata* lub *Crustaceomorpha*.

Na szczególną uwagę zasługuje gromada *Merostomoidea*, przedstawiciele której znani są od kambru do dewonu (ryc. 139, A-C). Poszczególne formy należące do tej grupy przejawiają podobieństwo z jednej strony do trylobitów z drugiej do szczękoczułkowców. Do tych ostatnich zbliża je obecność długiego telsona na ostatnim segmencie ciała i tendencja do modyfikacji budowy 1 pary odnóży zaustnych, wykazujących pewne podobieństwo do charakterystycznych dla *Chelicerata* szczypców (chelicerae). U wszystkich należących tu form obecne są także antennulae, których brak u prawdziwych *Chelicerata*, zaś pozostałe odnóża są typu trylobitowego. Wśród *Merostomoidea* występują pewne formy przypominające najprymitywniejsze *Chelicerata* z grupy *Merostomata* (np. kambryjska *Sidneya*). Mozaikowe przemieszanie cech *Trilobitomorpha* i *Chelicerata* w organizacji *Merostomoidea* świadczy, że grupa ta jest blisko spokrewniona z wspólnymi przodkami obu tych podtypów.

Z drugiej strony prymitywne *Trilobitomorpha* obejmują grupy przejawiające tendencje charakterystyczne dla skorupiaków. Należą one do gromady *Hemicrustacea*, znanej z kambru. Rodzaj *Marella* cechuje podobieństwo przedniego odcinka ciała do cefalonu trylobitów, lecz prócz biczykowatych antennul ( $A_1$ ) występuje tu podobna do nich druga para

odnóży odpowiadająca antenom ( $A_2$ ) skorupiaków (ryc. 139, D). Tułów opatrzony jest natomiast typowymi odnóżami trylobitowymi. U innych *Hemicrustacea* obecne są charakterystyczne dla skorupiaków oczy słupkowe i może rozwijać się pancerz (carapax), stanowiący szeroki fałd okrywający przednią część ciała.



Ryc. 139. Przedstawiciele *Trilobitomorpha*. (Według Nowożyłowa).

A—B *Chelloniellon* (dewon dolny) widziany od strony grzbietowej i brzusznej, C — *Sidneya* (środkowy kambry), D<sub>1</sub>—D<sub>2</sub> *Marella* (kambry środkowy), rekonstrukcja wyglądu od strony grzbietowej oraz budowa przedniej części ciała od strony brzusznej. A<sub>1</sub> — antennule, A<sub>2</sub> — antennae, Md — mandibulae, Mx<sub>1-2</sub> — maxillae 1 i 2.

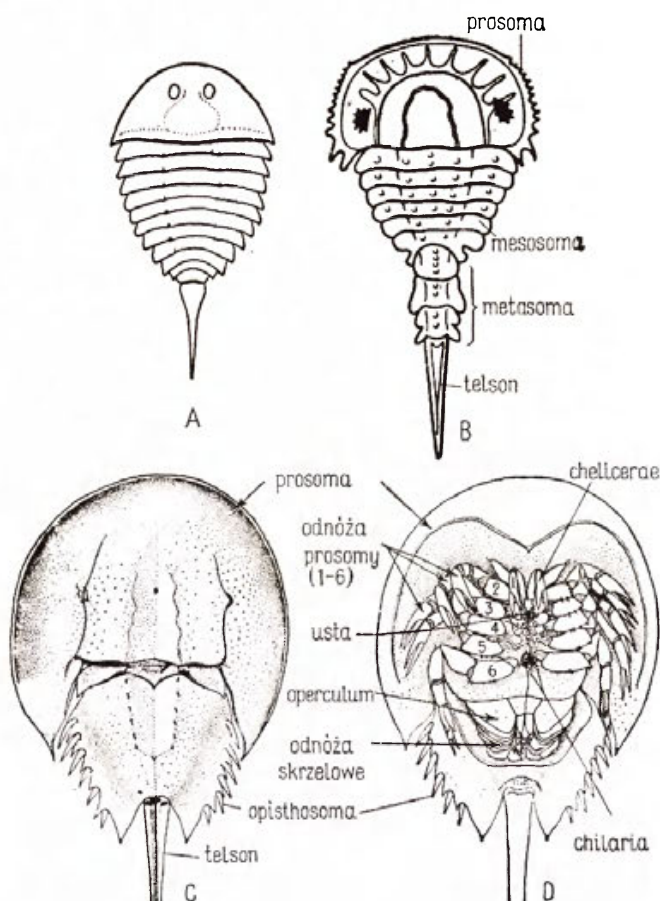
Omówionych tu prymitywnych grup *Trilobitomorpha* nie można uważać za prawdziwych przodków, z jednej strony *Chelicerata*, z drugiej *Crustaceomorpha*. Współcześnie bowiem z tymi grupami występują już typowi przedstawiciele wszystkich trzech podtypów stawonogów. Zarówno *Merostomoidea* jak i *Hemicrustacea* wykazują wiele cech specjalizacji w wyglądzie ciała, budowie odnóży, stopniu tagmatyzacji. Znaczenie tych grup kopalnych polega jednak na tym, że wskazują one, iż zarówno *Trilobitomorpha*, jak i *Chelicerata* oraz *Crustaceomorpha*, pochodzą od wspólnych przodków. Obie wspomniane grupy stawonogów paleozoicznych zapełniają nieciągłości morfologiczne istniejące między dziś żyjącymi przedstawicielami tych trzech podtypów, wywołane brakiem żyjących form pośrednich.

**Pochodzenie i ewolucja *Chelicerata*.** Duży ten szczepek stawonogów cechuje różny sposób tagmatyzacji ciała, przy stałym sposobie zróżnicowania odnóży znajdujących się na przedniej tagmie (prosoma, cephalothorax). *Chelicerata* cechuje bowiem brak odnóży przedustnych, tj. redukcja antennul ( $A_1$ ). Równie charakterystyczne jest przekształcenie drugiej pary odnóży, odpowiadających antenom ( $A_2$ ) skorupiaków,

w szczękoczułki (chelicerae) mające postać kleszczy. Pozostałe pary odnóży znajdujących się na przedniej tagmie są wykształcone dość różnorodnie w poszczególnych grupach *Chelicerata*.

Bardziej prymitywny etap ewolucji szczękoczułkowców, reprezentują *Merostomata*, zwierzęta przeważnie wodne, oddychające skrzelami. Grupa ta obejmuje cztery główne szczepy: *Aglaspida*, mieczogony (*Xiphosura*), wielkoraki (*Eurypterida*) i skorpiony (*Scorpionida*.)

*Aglaspida* reprezentują szczep najstarszy, którego przedstawiciele pojawili się już w środkowym kambrze (ryc. 140, A). Pierwotne *Aglaspida* wykazują pewne podobieństwo pod względem swego wyglądu do trylobitów, co wyraża się trylobacją ich ciała. Podobieństwo to nie wydaje się mieć większego znaczenia filogenetycznego i jest raczej tylko ze-



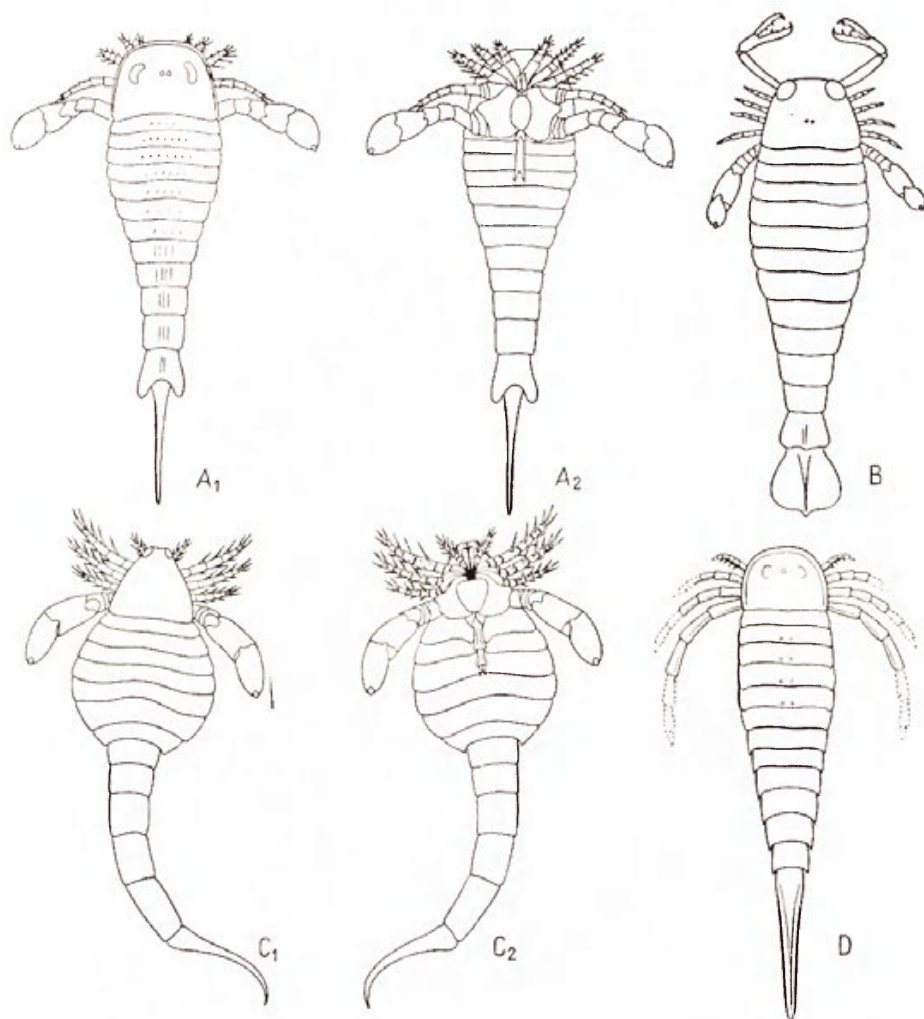
Ryc. 140. Przedstawiciele *Aglaspida* i *Xiphosura*. (Według Nowożyłowa i Shrocka & Twenhofela).

A — rekonstrukcja *Aglaspis* (kambr górny); B — *Limulotdes* (sylur); C—D *Limulus* (dzisiaj-szy). A—C od strony grzbietowej; D — od brzusznej.



wewnętrzne. Ciało *Aglaspida* składa się z przedniej prosomy, na której znajdowały się chelicerae i 5 par jednogałęzistych odnóży kroczych. Podobne odnóża znajdowały się na tylnej części ciała zwanej opistosoma i złożonej z 11 segmentów zakończonych kolcem ogonowym czyli telsonem. Taka budowa odnóży różni w sposób zasadniczy *Aglaspida* od trylobitów.

Bardziej progresywny szczep reprezentują mieczogony, u których obserwujemy zmniejszenie ilości segmentów w opistosomie i jej podział na część przednią i tylną (mezo- i metasoma). Taki etap w ewolucji reprezentują sylurskie i dewońskie *Synziphosura*, u których skrócenie



Ryc. 141. Przedstawiciele skorpionów morskich (*Eurypterida*). (Według Nowożyłowa).  
 A<sub>1</sub>—A<sub>2</sub> *Eurypterus* (dolny ordowik — karbon), B — *Pterygotus* (ordowik-dewon), C<sub>1</sub>—C<sub>2</sub> *Carctinosoma* (ordowik-sylur), D — *Drepanopterus* (sylur-dewon).

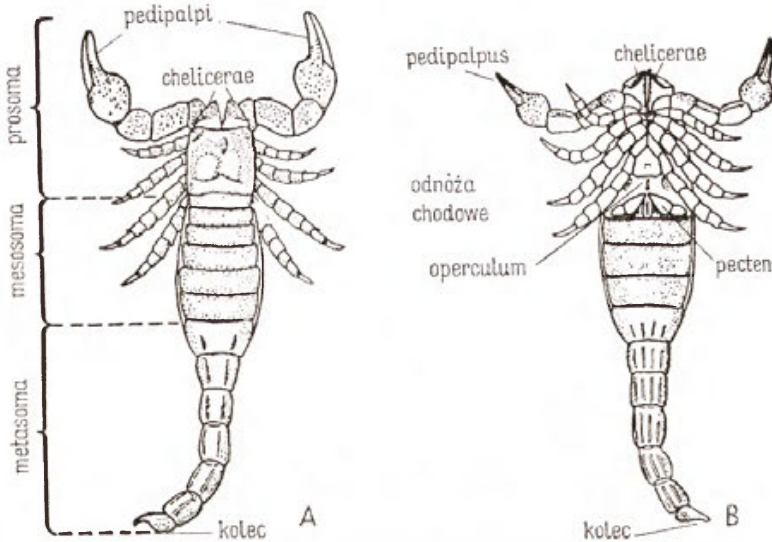


zachodzi przez stopniowe zrastanie się jej tylnych segmentów z telsonem (ryc. 140, B). Segmenty opistosomy pozostają jednak nadal połączone ruchomo. Dalszy etap reprezentują znane od dewonu do dziś *Limulida*, u których segmenty opistosomy zrastają się nieruchomo, zaś trzy tylne segmenty pojawiają się tylko jako zawiązki w ontogenezie, aby następnie scalić się z telsonem. Prosoma opatrzona jest 6 odnóżami wykształconymi w postaci szczypców. Dziś szczep ten stanowi relikw filogenetyczny i reprezentowany jest tylko przez jeden rodzaj skrzypłocza (*Limulus*) (ryc. 140, C). Rodzaj ten znany już od triasu stanowi obecnie przykład „żyjącej skamieniałości”. Już jednak w permie żyły formy bardzo podobne do dzisiejszego skrzypłocza (*Palaeolimulus*). Dzisiejsze skrzypłocze to zwierzęta morskie, istnieje jednak przypuszczenie, że część form dewońskich i karbońskich żyła w wodach wysłodzonych.

Wielkoraki (*Eurypterida*) stanowią szczep z jednej strony blisko spokrewnionych z mieczonogami, z drugiej zaś ze skorpionami. Jest to grupa znana od ordowiku do permu, najczęściej jednak ich szczątki występują w sylurze i dewonie. Ciało wielkoraków dzieli się na prosomę opatrzoną 6 parami odnóży i opistosomę (ryc. 141). Pierwszą parę odnóży reprezentują szczypcowate chelicerae, cztery dalsze pary były odnóżami chodowymi przy czym, piąta para była dłuższa i przekształcona w tzw. balansierę, zaś szósta para odnóży tworzyła silne łopatkowate wiosła. Opistosoma dzieliła się na część przednią złożoną z 6 segmentów opatrzonych w odnóża z wyrostkami skrzelowymi (mezosoma) i część tylną pozbawioną skrzeli i złożoną z 6 segmentów zakończonych telsonem. Podstawowy typ budowy był w obrębie całej grupy *Eurypterida* bardzo ustalony, jednak należało tu wiele form reprezentujących odmienne typy przystosowawcze (ryc. 141). Jedne z nich, jak *Drepanopterus* (sylur-dewon) reprezentowały typ „pająkowaty” chodzący po dnie, lecz nie pływający (ryc. 141, D), inne, jak np. opatrzone bardzo długimi chelicerami *Pterygotus* (ordowik-dewon) (ryc. 141, B) i *Eurypterus* (ordowik-karbon) (ryc. 141, A) mogły pływać, zwrócone być może stroną brzuszną do góry. *Eurypterida* podobnie jak mieczogony pochodzą od kambryjskich *Aglaspida*, lub od przodków tych ostatnich.

Na szczególną uwagę zasługuje występowanie wśród wielkoraków form skorpionowatych, szczególnie w grupie *Mixopterida* (ryc. 141, C) np. *Carcinosoma* znana od ordowiku do syluru i *Mixopterus* znany z syluru. Wyraża się to obecnością cienkiej biczowatej metasomy zakończonej telsonem w kształcie maczugi. Podobieństwo niektórych wielkoraków do skorpionów jest tak wielkie, że nie pozwala niekiedy nawet wytrawnym specjalistom rozstrzygnąć, czy mają do czynienia ze „skorpionokształtnym wielkorakiem”, czy też z „eurypteroidalnym skorpionem” (Störmer, 1960). Plan budowy skorpionów jest na tyle zbliżony do wielkoraków, że można uważać *Scorpionida* za bezpośrednich potomków *Eurypterida*. Są to w istocie „wielkoraki, które przystosowały się do ży-

cia na lądzie”. Najstarsze znane skorpiony pochodzą z górnego syluru (*Palaeophonus*) i należą do szczepu praskorpionów *Protoscorpionina*, który przetrwał do górnego karbonu (ryc. 142). Przedstawiciele tego szczepu mieli mezosomę złożoną z 8 segmentów, podczas gdy u dzisiejszych składa



Ryc. 142. Budowa sylurskich praskorpionów z rodzaju *Palaeophonus*. (Według Shrocka & Twenhofela).

A — widziany od strony grzbietowej, B — brzusznej.

się ona tylko z 7 segmentów. Wysunięto też przypuszczenie, że skorpiony sylurskie były zwierzętami wodnymi, bowiem znaleziono je w osadach morskich, przy czym nie stwierdzono u nich występowania stigm, tj. otworków prowadzących do worków płucnych. Wniosek ten, aczkolwiek bardzo pociągający, nie wydaje się być pewny, bowiem ostatnio u innych form sylurskich udało się stwierdzić występowanie stigm. Mogłoby to świadczyć, że już praskorpiony były przystosowane do życia lądowego, a do osadów morskich trafiały wtórnie. Przystosowanie skorpionów do życia lądowego związane było z wytworzeniem się organów oddechowych o charakterze tzw. worków płucnych. Są to organa w pełni homologiczne do skrzeli *Merostomata* i prócz wpuklenia do wnętrza ciała uległy tylko niewielkim modyfikacjom. Skorpiony rozwinęły się przypuszczalnie z wielkoraków chodzących po dnie, niepływających. W związku z tym wytworzyły się u nich pazurki na ostatnim członie odnóży przystosowanych do chodzenia. Sylurski *Palaeophonus* miał jeszcze odnóża zakończone ostrym członem pozbawionym pazurków. Od dewonu znane są *Euscorpionina*, których budowa nie odbiega już od form dziś żyjących.

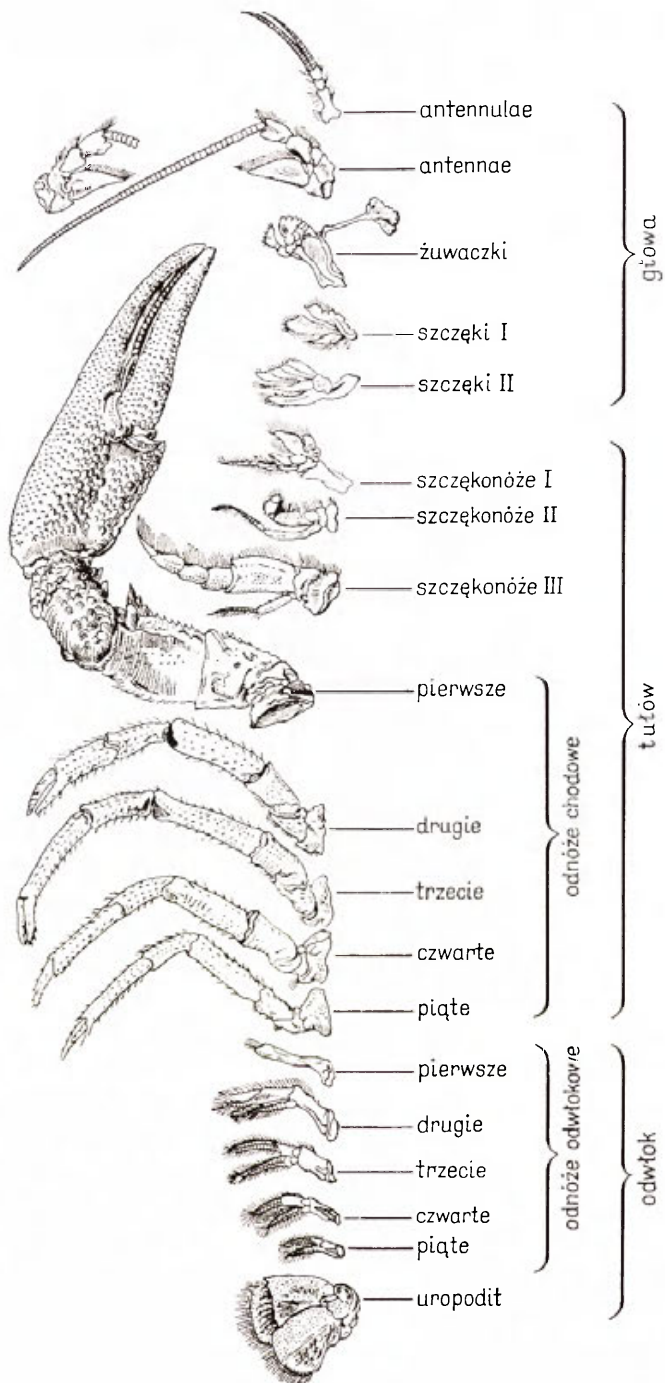
Skorpiony są na tyle zbliżone do wielkoraków, że uzasadnione wydaje się być łączenie ich w wspólną gromadę skorpionokształtnych (*Scorpiono-*

*morpha*). Do niedawna przyjmowane powszechnie łączenie naziemnych *Chelicerata* w wspólną gromadę *Arachnoidea* wydaje się być mało uzasadnione. Grupa ta wydzielona została przede wszystkim na podstawie ekologicznej, jaką stanowi ich przystosowanie do życia lądowego, lecz łączy w sobie grupy stojące na bardzo różnym poziomie organizacji morfologicznej. W szczególności mało uzasadnione jest dość powszechnie przyjęte traktowanie skorpionów jako najprymitywniejszej grupy pajęczaków, od której pochodzą wszystkie pozostałe ich szczepy. Chociaż pogląd ten przyjęty jest nawet przez wybitnych arachnologów (Petrunkevitch, 1953), wiemy, że skorpiony łączą się bezpośrednio z wielkorakami i posiadają wspólny z nimi plan budowy ciała. Od wielu pajęczaków różni je natomiast występowanie szeregu cech progresywnych, do których należy wysoki stopień cefalizacji i obecność prosomy złożonej z całkowicie zrośniętych segmentów. Pod tym względem pewne „pajęczaki”, jak np. *Solifugomorpha*, wydają się być bardziej prymitywne bowiem tylko trzy przednie segmenty prosomy są scalone, trzy zaś pozostałe są wolne i tworzą rodzaj „tułowia”. Trudno oczywiście wyprowadzać takie pajęczaki od skorpionów. Nawet gdy usuniemy skorpiony ze składu *Arachnoidea*, to grupa ta nie będzie stanowić jednorodnego szczepu filogenetycznego. Pewne „pajęczaki” jak podgromada *Pedipalpires*, znana od karbonu, przedstawicielami której są m. in. *Pseudoscorpiones* (np. zaleszczotek, *Chelifer*), stanowią grupę, która wywodzi się przypuszczalnie od wspólnych przodków tej grupy i skorpionów. *Pseudoscorpiones* mogą być zatem odniesione do *Scorpionomorpha*, do których zbliżają się swą budową, a przypuszczalnie także swym pochodzeniem. Pochodzenie natomiast pozostałych szczepów lądowych *Chelicerata* pozostaje nadal nie wyjaśnione. U wielu z nich metameria ciała jest bardziej prymitywna niż u jakichkolwiek znanych nam *Merostomata*. Dlatego trudno wyprowadzać te szczepy od znanych nam grup szczękoczułkowców. Przypuszczalnie wywodzą się one od nie znanych nam jeszcze kopalnych stawonogów, należących do kręgu *Merostomata*. Tworzą one jednak co najmniej trzy niezależne linie rozwojowe, ujmowane obecnie w oddzielne gromady. Są to *Solifugomorpha* (znane od karbonu), cechujące się dobrze wyrażoną segmentacją ciała, *Acaromorpha* (znane od dewonu), do których należy wiele grup pasożytniczych i *Arachnida*, znane do karbonu i mające ciało z silnie zatartą metamerią. Chociaż rozwój tych szczepów odbywał się oddzielnie, w ich ewolucji przejawiało się wiele wspólnych tendencji. Do nich należy skracanie tylnego odcinka ciała (opistosomy) przez zanik pewnej liczby segmentów. Zanik odnóży chodowych znajdujących się początkowo w przedniej części opistosomy prowadzi do wzajemnego upodobnienia się wszystkich jej segmentów, a następnie do zaniku segmentacji opistosomy. Procesy te musiały się zaznaczyć wcześniej w ewolucji lądowych *Chelicerata*, bowiem już z karbonu znamy formy o zatartej segmentacji ciała. Równocześnie jako przy-

stosowanie do życia lądowego rozwijają się u lądowych *Chelicerata* tchawki, które mogą współistnieć z workami płucnymi lub też je zastępować.

Rozważania powyższe wskazują, że wyróżniana do niedawna „gromada” pajęczaków (*Arachnoidea*) jest pod względem filogenetycznym grupą sztuczną, złożoną co najmniej z trzech odrębnych gromad, od których ponadto należy oddzielić *Scorpionida* i *Pedipalpides* jako bezpośrednio spokrewnione z *Merostomata*. Pochodzenie i stosunki filogenetyczne wśród lądowych *Chelicerata* są trudne do ustalenia, przede wszystkim ze względu na niekompletność i ogromną fragmentaryczność danych paleontologicznych, odnoszących się do ich historii. „Pajęczaki”, tj. lądowe szczękoczułkowce (bez *Scorpionida* i *Pedipalpides*), znane są począwszy od dewonu, niewątpliwie jednak musiały się one wyodrębnić już wcześniej. Pierwsza bardziej liczna fauna znana jest dopiero z górnego karbonu. Jednakże między górnym karbonem i oligoceniem, skąd znamy następną bogatą faunę kopalnych „pajęczaków”, występuje w ich historii paleontologicznej ogromna luka. W erze mezozoicznej znaleziska odnoszące się do omawianych grup są bardzo nieliczne.

**Organizacja Crustaceomorpha.** *Crustaceomorpha* stanowią stosunkowo jednorodną i dobrze odgranicezoną grupę stawonogów. U prymitywnych przedstawicieli tej grupy ciało może być złożone z licznych segmentów (ponad 60), występujących w zmiennej liczbie nawet w obrębie tego samego gatunku. U form bardziej wyspecjalizowanych pod względem morfologicznym ciało składa się z niewielkiej liczby segmentów (20 u *Malacostraca*, lub z jeszcze mniejszej liczby jak u *Ostracoda*), przy czym liczba ta zostaje ściśle ustalona (ryc. 143). W rezultacie tagmatyzacji tworzy się głowa, przy czym u prymitywnych skorupiaków może ona składać się z dwu części, połączonych stawowo. Przednia tzw. protocephalon opatrzona jest odnóżami w postaci antennul ( $A_1$ ) i antenn ( $A_2$ ), pełniących funkcje czuciowe, rzadziej natomiast zmodyfikowanych do pełnienia innych funkcji (pływanie, przytwierdzenie do podłoża). Na tylnej części głowy zw. gnathocephalon znajdowały się odnóża zaustne, występujące w różnych grupach w różnej ilości. Najczęściej jednak jest ich trzy pary, żuwaczki, czyli mandibulae (Md), oraz szczęki czyli maxillae w ilości dwóch par ( $Mx_1$ ,  $Mx_2$ ). U bardziej progresywnych pod względem morfologicznym skorupiaków dochodziło do zrastania się przedniej i tylnej części głowy w tzw. syncephalon. Przez przyłączanie się do tylnej części głowy lub do syncefalonu pewnej ilości segmentów tułowia tworzyć się może bardziej złożona tagma, zwana szczękotułowiem (gnathothorax) lub głowotułowiem (cephalothorax). W poszczególnych przypadkach ilość przyłączonych w ten sposób segmentów i stopień ich scalenia się mogą być różne. *Crustaceomorpha* cechuje zatem duże zróżnicowanie procesów cefalizacji, co różni je od *Trilobitomorpha*. Pozostałe segmenty



Ryc. 143. Zróżnicowanie odnóży u raka (*Potamobius astacus*). (Według Kükenthala).



ciała tworzą najczęściej tułów (thorax) i odwłok (abdomen), który u wielu form, zwłaszcza prymitywnych zakończony jest parą widełkowatych odnóży (furca).

Dla zrozumienia stosunków filogenetycznych wśród *Crustaceomorpha* duże znaczenie ma budowa i sposób zróżnicowania się ich odnóży. Odnóza znajdujące się na głowie są albo jednogąłęziste, biczycowate jak antennule, lub też zasadniczo dwugąłęziste. Antennae jak to wskazują fakty embriologiczne są parą odnóży, które pierwotnie były dwugąłęziste i tylko w związku ze swą funkcją zmysłową, wtórnie upodobniły się do antennulae, przez redukcję jednej ze swych gałęzi. Odnóza zaustne reprezentują typ „liściasty”, czyli tzw. „phyllopodium”. Odnóza znajdujące się na tułowiu mogą także reprezentować fylopodia, jak to ma miejsce u liścionogów (*Phyllopoda* = *Branchiopoda*), lub też mają postać „pręci-kowatą”, reprezentując zarazem drugi właściwy skorupiakom typ budowy odnóży tzw. „stenopodium” (por. ryc. 143). Przednie odnóza tułowiove tego typu mogą być przekształcone na odnóza krocne lub chwytne (pereiopoda, chelae), przy czym ta modyfikacja funkcjonalna wiąże się często z redukcją gałęzi oddechowej odnóży (exopodit). Na odwłoku odnóza często ulegają redukcji, gdy zaś są obecne to służą głównie do pływania, wywoływania prądów oddechowych wody, lub składania jaj.

Fakty morfologiczno-porównawcze wyraźnie wskazują, że proces tagmatyzacji ciała przebiegał niezależnie u trylobitów i skorupiaków, przy czym przynajmniej pewne skorupiaki są pod względem stopnia cefalizacji mniej zaawansowane. Natomiast jeśli idzie o stopień zróżnicowania odnóży, skorupiaki stanowią grupę znacznie bardziej progresywną niż trylobity, zaś wszystkie *Crustaceomorpha* różnią się od *Chelicerata* obecnością antennul, oraz zupełnie odmiennym kierunkiem modyfikacji antenn.

**Problem pochodzenia i stosunki filogenetyczne *Crustaceomorpha*.** Zagadnienie pochodzenia skorupiaków pozostaje w ścisłym związku ze sprawą stosunków jakie łączą ze sobą poszczególne podtypy stawonogów. Wysuwana przez czas dłuższy hipoteza pochodzenia skorupiaków od trylobitów nie może być obecnie uznawana za słuszną. Obie grupy wykazują bowiem wyraźnie rozbieżne tendencje rozwojowe. Trylobity wiążą silnie zaznaczoną cefalizację z brakiem zróżnicowania odnóży, skorupiaki zaś przejawiały początkowo niski stopień cefalizacji, przy wyraźnej tendencji do zróżnicowania odnóży. Heteronomia metamerii została zatem osiągnięta w obu przypadkach na innych zasadach. Odnóza pewnych skorupiaków, np. *Brachiopoda*, reprezentujące typ „phyllopodium”, bardziej przypominają parapodia pierścienic, którym zresztą są zapewne homologiczne, niż odnóza trylobitów, które można uznać za bardziej wyspecjalizowane. Także pochodzenie skorupiaków od innych *Trilobito-*

*morpha* (np. *Hemicrustacea*, por. str. 358) wydaje się być mało prawdopodobne. Równocześnie bowiem z należącymi tam często silnie wyspecjalizowanymi morfologicznie formami, istniały już w kambrze różne grupy typowych skorupiaków. Fakty te wskazują, że nie tylko wyodrębnienie się *Crustaceomorpha*, ale także ich zróżnicowanie na główne linie rozwojowe dokonało się w odległych czasach prekambryjskich.

Występowanie w budowie skorupiaków i *Trilobitomorpha* wielu cech wspólnych pozwala przypuszczać, że pochodzą one od wspólnego pnia rozwojowego, od którego przypuszczalnie jeszcze wcześniej wyodrębniły się *Chelicerata*. Można sądzić, że zróżnicowanie się grupy przodków na oddzielne kierunki rozwojowe, odpowiadające 3 głównym grupom stawonogów, zaznaczyło się na tym etapie ewolucji hipotetycznych prekambryjskich przodków, kiedy osiągnęły one stadium organizacji prastawonogów. Zdaniem Nowożyłowa (1960) było to przypuszczalnie formy, których ciało składało się z licznych segmentów w zasadzie homonomicznych i opatrzonych słabo członowanymi, dwugąłęzistymi odnóżami. Przedni odcinek ciała musiał ulec już pewnej cefalizacji, tj. segmenty te musiały już różnić się od pozostałych i uległy pewnemu scaleniu się. Natomiast odnóża głowowe musiały być jeszcze słabo zmodyfikowane. Chitynizacja okryw ciała była przypuszczalnie jeszcze słaba, chociaż wyodrębniły się już być może bardziej zgrubiałe ich partie w postaci sklerytów dorsalnych (tergitów). Na tym etapie ewolucji dokonał się także rozpad jednolitej warstwy mięśniowej ciała na oddzielne pęczki mięśni, związane z określonymi segmentami oraz nastąpiło przekształcenie mięśni gładkich w poprzecznie prążkowane. Jama ciała uległa już znacznej redukcji, a układ krwionośny przekształcił się z zamkniętego w otwarty.

Z takiej hipotetycznej grupy wyjściowej, przypuszczalnie na nieco różnych etapach jej ewolucji morfologicznej, wyodrębniły się *Trilobitomorpha*, *Crustaceomorpha* i *Chelicerata*. Następnie pień *Crustaceomorpha* podległ zróżnicowaniu na oddzielne szczepy. Świadczy o tym obecność już w kambrze przedstawicieli tak różnych grup skorupiaków jak *Brachiopoda*, *Malacostraca*, oraz wyspecjalizowanych *Ostracoda*. Próbowano odtworzyć przebieg ewolucji skorupiaków starając się ustalić, która z należących do nich grup jest najbardziej prymitywna. Większość badaczy uważa zgodnie, że szczególnie wiele cech prymitywnych cechuje budowę liścionogów (*Brachiopoda*). Do cech takich należy duża i zmienna ilość segmentów ciała, niski stopień cefalizacji, oraz odnóża reprezentujące fylopodia. Często zatem upatruje się właśnie wśród *Brachiopoda* grupę centralną, od której pochodzą pozostałe skorupiaki. Pogląd ten jednak nie wydaje się całkiem uzasadniony, gdyż *Brachiopoda* obok cech prymitywnych przejawiają także oznaki specjalizacji (redukcja celomoduktów, tworzenie się pancerza). Wprawdzie odnóża liścionogów stoją stosunkowo blisko przypuszczalnego prototypu odnóży skorupiaków, re-

prezentując typ fylopodium, o słabej chitynizacji i pocłonowaniu, przejawiają jednak także oznaki pewnej specjalizacji. Stają się one po prostu workami chitynowymi, wypełnionymi krwią i przystosowanymi głównie do funkcji oddechowych. Równocześnie ważny jest fakt, że w wielu grupach skorupiaków uważanych do niedawna za bardzo wyspecjalizowane stwierdzono występowanie wielu cech prymitywnych, np. u pancierzowców (*Malacostraca*) zachowują się jeszcze dwa celomodukty, a stopień cefalizacji, budowa systemu krwionośnego, nerwowego i rozrodczego są bardzo prymitywne. Fakty te zdają się wskazywać, że żadna ze znanych nam obecnie grup skorupiaków nie może być uznana za grupę centralną, od której pochodzą wszystkie pozostałe. Główne linie ewolucyjne skorupiaków musiały zatem wyodrębnić się od nie znanej nam jeszcze prekambryjskiej grupy wyjściowej.

**Pogląd na filogenezę skorupiaków.** Dalsza ewolucja skorupiaków polegać musiała na tym, że od wspomnianego wspólnego ich pnia rozwojowego kolejno oddzielały się poszczególne główne linie ewolucyjne. Przypuszczalnie na najwcześniejszym etapie ewolucji praskorupiaków oddzieliły się linie rozwojowe prowadzące do dzisiejszych prymitywnych grup ujmowanych w podgromadę *Gnathostraca*. Cechuje je podział głowy na proto- i gnathocephalon, duża ilość segmentów ciała oraz obecność odnóży typu fylopodium. Bardzo starą grupę tych skorupiaków reprezentują liścionogi z grupy *Notostraca*, znane już z dolnego kambru i reprezentujące obecnie szczep reliktowy pod względem filogenetycznym. Dzisiejsze *Notostraca* składają się ze szczepów bardzo starych geologicznie, pewne współcześnie żyjące ich rodziny znane są od karbonu, rodzaje od permu, a jeden z należących tu gatunków istnieje od górnego triasu. Ważne znaczenie przypada również innej grupie liścionogów — *Conchostraca*, która wykształciła dwuskorupkowy pancerz (carapax). Kopalni przedstawiciele tego szczepu znani są co najmniej od dewonu, istnieją jednak uzasadnione przypuszczenia, że pojawili się znacznie wcześniej.

Małżoraczki (*Ostracoda*) znane są już od kambru. Dotychczas przeważały próby wyprowadzania małżoraczek od liścionogów, ze względu na ogólnie prymitywniejszy charakter ostatnich, oraz obecność u niektórych z nich pancerzyka (carapax). Do prób tych nawiązuje także wypowiedziana niedawno hipoteza F. Adamczaka (1961), który stara się wyprowadzić małżoraczki od *Conchostraca* za pośrednictwem opisanej przez niego kopalnej grupy („podrzędu”) tzw. *Eridostraca*. Cechuje je obecność pancerzyka złożonego z szeregu blaszek przyrostowych, przy czym Adamczak stara się wykazać, że w filogenezie *Eridostraca* zachodziło stopniowe zmniejszanie się ilości tych blaszek. Miałoby to doprowadzić w konsekwencji do powstania jednoblaszkowego karapaksu, co wspomniany badacz uważa za jednoznaczne z powstaniem *Ostracoda*. Znaczenie filogenetyczne zmian ilości blaszek przyrostowych karapaksu wydaje się być

jednak przecenione przez Adamczaka, bowiem wahania takie występują u wielu innych grup *Conchostraca*, nie spokrewnionych bliżej z małżoraczkami. Brak też dowodów, że *Eridostraca* stanowią pod tym względem wyjątek i są rzeczywiście blisko spokrewnione z małżoraczkami. Przeciwnie nawet, mikrostruktura i przypuszczalny brak zawiasów wskazują, że opisana przez Adamczaka grupa, którą uważa on za nowy podrząd *Ostracoda*, stanowi tylko jedną z grup *Conchostraca*, nie bliżej spokrewnioną z małżoraczkami niż pozostałe. Wydaje się ponadto wątpliwe, czy karapaks małżoraczków i *Conchostraca* jest homologiczny. Znani ostrakodolodzy Remane (1954) i Hartman (1963) wskazują, że u pierwszych tworzy się on z przednich segmentów głowy, zaś u drugich z segmentów tylnych. Świadczyłyby to o tym, że karapaksy w obu grupach rozwinęły się niezależnie i że karapaks *Ostracoda* nie może być wyprowadzony od karapaksu *Conchostraca*. Remane (1954) uważa, że liścionogi i małżoraczki wyodrębniły się niezależnie od wspólnej grupy nieznanych nam jeszcze przodków.

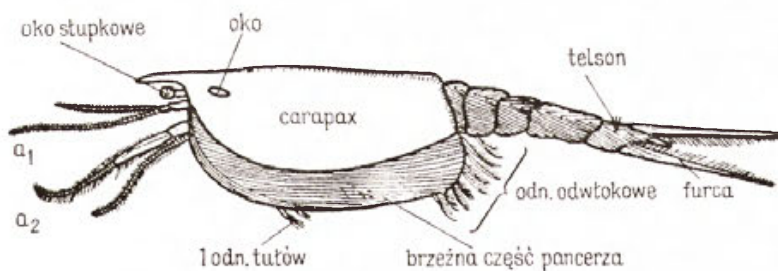
Od liścionogów wywodzą się natomiast przypuszczalnie wioślarki (*Cladocera*), wiążące się z grupą *Conchostraca*. Występowanie ich w stanie kopalnym nie zostało jednak stwierdzone w sposób pewny.

Powstanie reszty grup skorupiaków stanowi problem jeszcze bardziej skomplikowany. Należą tu grupy, w obrębie których dokonuje się często zrastanie obu pierwotnie niezależnych części głowy w jednolity syncephalon. Można przypuścić, że szczepy te wyodrębniły się w kilku niezależnych liniach od wspólnego pnia praskorupiaków, na tym etapie ich ewolucji, na którym doszło już do dalej posuniętej cefalizacji. Za tym faktem przemawia istnienie grup, w organizacji których przejawia się kombinacja cech charakterystycznych oddzielne linie rozwojowe *Gnathostraca* i „wyższych” skorupiaków. Do grup takich należą progresywne *Gnathostraca*, takie jak *Lipostraca* (dewon), w budowie odnóży których łączą się cechy liścionogów i wyższych skorupiaków. Z drugiej strony grupa *Cephalocarida*, znana od karbonu, do dziś łączy pewne cechy pancierzowców i liścionogów. Istnienie takich grup świadczy o tym, że wyodrębniły się one na drodze radiacji od wspólnej grupy wyjściowej.

Sz szczególnie interesująca wydaje się historia pancierzowców (*Malacostraca*). Grupa ta uważana za wyższe skorupiaki, wykazuje w istocie wiele cech progresywnych. Należy do nich ustalenie się liczby segmentów tworzących ciało (ok. 20), częsta tendencja do tworzenia pancerza pokrywającego głowotułów, obecność odnóży tułowiowych typu stenopodium oraz wysoki stopień ich zróżnicowania. Jednak obok tych cech *Malacostraca* zachowały w swej organizacji cechy wyjątkowo prymitywne (por. str. 369). Dlatego też przeciwstawianie ich jako wyższych skorupiaków, wszystkim pozostałym szczepom, łączonym jako *Entomostraca* jest mało uzasadnione.

Wszystko wskazuje na to, że poszczególne grupy pancierzowców wy-

odrębniły się z pierwotnej grupy prapancerzowców, do której bardzo zbliżają się kopalne formy z grupy *Archaeostraca*, znane od kambru do triasu. Dewoński rodzaj *Nahecaris* różni się od teoretycznie przewidywanych przodków pancerzowców, tylko nielicznymi cechami specjalizacji



Ryc. 144. *Nahecaris* (dewon dolny), kopalny przedstawiciel skorupiaków z rzędu *Archaeostraca*, zbliżający się do prototypu pancerzowców. (Według Shrocka & Twenhofela).

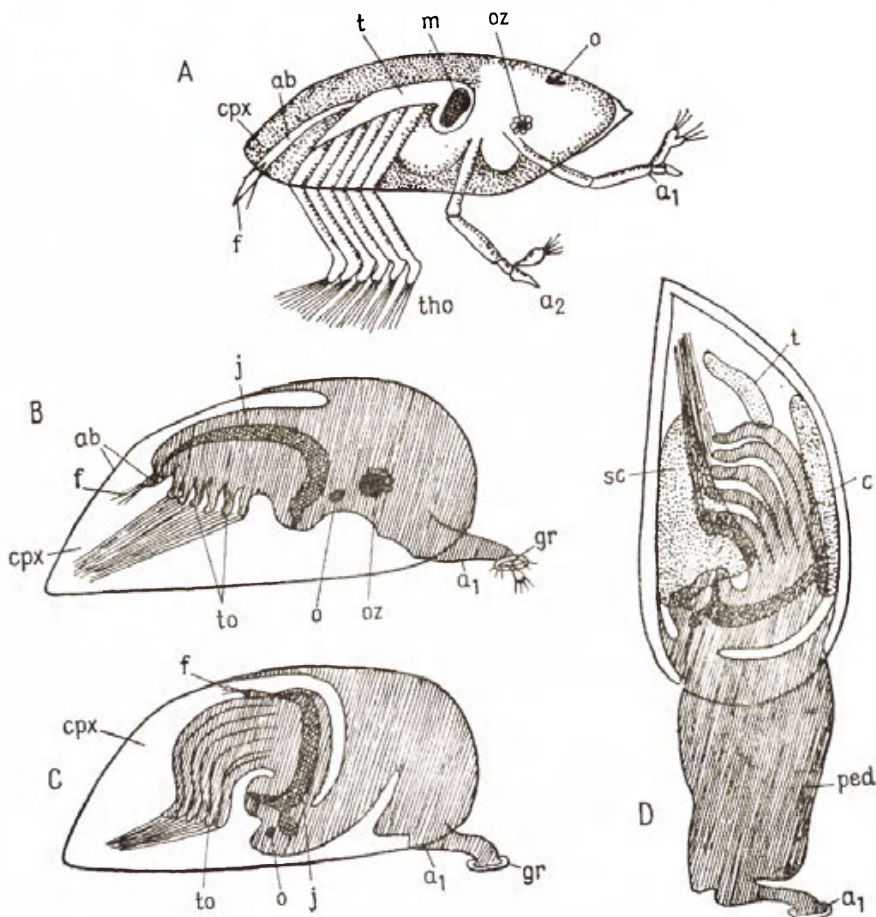
(ryc. 144). Spośród dziś żyjących form bliskimi krewniakami *Archaeostraca* są *Leptostraca*, zwłaszcza rodzaj *Nebalia*, które uznać można za ich wyspecjalizowanych potomków. Od *Archeostraca* pochodzą także zapewne *Decapoda*, stanowiące obecnie najliczniejszą grupę pancerzowców, znaną od triasu.

Wśród pewnych skorupiaków obserwujemy tendencje do tworzenia form pasożytniczych i osiadłych. Przykładem grupy osiadłych skorupiaków są wąsonogi (*Cirripedia*), znane w stanie kopalnym od syluru. Dorosłe postaci tych skorupiaków nie przypominają w ogóle stawonoga, lecz w rozwoju ich występuje typowa dla skorupiaków larwa naupliusowa, która rozwija się następnie w stadium bardziej zaawansowane, tzw. „stadium cyprisowe”, zwane tak ze względu na podobieństwo do małżoraczka *Cypris* (ryc. 145, A—B). Bliższe badania wykazują jednak, że larwa cyprisowa wąsonogów przypomina raczej widłonogi (*Copepoda*) i na tej podstawie można uważać, że *Cirripedia* pochodzą właśnie od tej grupy i rozwinęły się na drodze przystosowania do życia osiadłego lub pasożytniczego, o czym świadczy przebieg ich metamorfozy (ryc. 145, C—D). Ponieważ wąsonogi mają syncephalon, można przypuszczać, że pochodzą od przodków o bardziej zaawansowanej cefalizacji.

Skorupiaki były pierwotnie grupą niewątpliwie wodną i ten typ przystosowania należy uważać za pierwotny dla wszystkich skorupiaków. Dane paleontologiczne wskazują także, że wszystkie *Crustacea* żyły początkowo w morzach. Nawet przodkowie tych grup, które obecnie są wyłącznie słodkowodne — np. *Notostraca*, byli dawniej zwierzętami morskimi jak np. dolno- i środkowokambryjski *Protocaris*. Przypuszczalne formy pierwotne żyły w obszarach pływacz przybrzeżnych, a dopiero następnie przystosowały się do życia planktonicznego i głębokowodnego. Po-



jawienie się pierwszych form słodkowodnych dokonało się w historii skorupiaków stosunkowo późno. Słodkowodne *Conchostraca* pojawiły się w dewonie, *Ostracoda* i *Malacostraca* w karbonie. W pewnych grupach skorupiaków powstały także formy przystosowane do życia naziemnego. Najdoskonalszy z takich typów przystosowawczych jest reprezentowany przez pewne *Isopoda*, gdzie istnieje wiele form całkowicie naziemnych. Gałązka oddechowa odnóży (exopodit) ulega tu całkowitemu zanikowi, jednak jej zaczątki zawiązują się w procesie ontogenezy. Mniej liczne są formy naziemne wśród *Malacostraca* (pewne kraby), *Amphipoda*



Ryc. 145. Rozwój ontogenetyczny i metamorfoza wąsonogów. (Według Wurmbacha i Korschelta & Heidera).

A — stadium cyprisowe u wąsonoga siedzącego z rodz. *Balanus*; B — to samo stadium u wąsonoga nóżkowego z rodz. *Lepas*; C—D metamorfoza u *Lepas*. a<sub>1</sub> — antennulae, a<sub>2</sub> — antennae, cpx — carapax, f — furca, gr — gruczoł cementowy, ab — odwłok, m — mięsień zamykający pancerz, o — oko naupliusowe, oz — oko złożone, ped — nóżka, j — jelito, t — tułów, to odnóża tułowiowe, sc, t, c na rys. D — płytki wapienne rozwijające się na pancerzu.

i *Ostracoda*. Powstanie lądowych skorupiaków nastąpiło stosunkowo późno, przypuszczalnie dopiero na przełomie ery mezozoicznej i kenozoicznej.

**Pochodzenie i wczesne etapy ewolucji Tracheata.** Tchawkowce stanowią szczepek stawonogów, który w swym rozwoju ewolucyjnym musiał wcześniej przejść do życia lądowego i środowisko to stało się głównym terenem ich eksploracji.

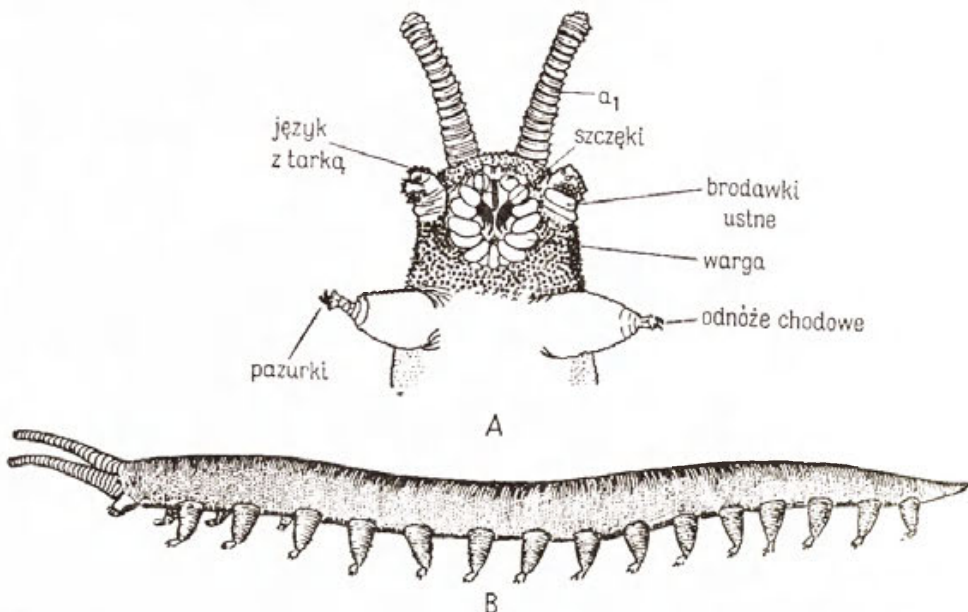
Problem pochodzenia *Tracheata* wiąże się ściśle z zagadnieniem pochodzenia głównej ich grupy, którą stanowią owady. W przeszłości starano się wyprowadzić owady od trylobitów („trylobitowa teoria pochodzenia owadów” A. Handlirscha, 1906—1908, 1925). Opiera się ona na zgodności w ilości segmentów ciała owadów i pewnych trylobitów kambryjskich, które jak *Olenoides* miały ciało złożone z 14 segmentów pozagłowych (ryc. 137). Ponadto w budowie *Olenoides* występują także inne cechy nawiązujące do budowy owadów, jak na przykład wyjątkowa wśród trylobitów postać ostatniej pary odnóży przekształconych w wyrostki rylcowe (cerci). Charakterystyczne dla owadów organa lotu — skrzydła, uważał Handlirsch za zmodyfikowane pleurae, tj. boczne płyty pancerza trylobitów. Zgodnie z teorią trylobitową, pierwotne owady byłyby skrzydlate, zaś wszystkie formy bezskrzydłowe powstałyby wtórnie z uskrzydłonych owadów. Ponieważ pierwotne owady paleozoiczne z grupy *Palaeodictyoptera* miały larwy żyjące w wodzie, również ten fakt interpretowano jako potwierdzenie „teorii trylobitowej”.

Podobny jest punkt wyjścia „teorii skorupiakowego pochodzenia owadów”, wypowiedzianych w kilku wariantach. Poszukują one przodków owadów wśród różnych grup *Crustacea*, wskazując przede wszystkim na grupy o zbliżonej ilości segmentów ciała, jak *Malacostraca*, lub na praskorupiaki jako grupy wyjściowe.

Zarówno pierwsza jak i druga teoria napotykają na duże trudności w objaśnieniu pochodzenia *Tracheata*. Poszukując przodków owadów wśród stawonogów wodnych o małej liczbie segmentów, muszą one zakładać równocześnie, że u niewątpliwie blisko spokrewnionych z owadami wijów (*Myriapoda*) doszło do wtórnego zwiększenia ilości segmentów. Tymczasem w pewnych grupach wijów obserwujemy wyraźne tendencje do progresywnego zmniejszania się, nie zaś zwiększania liczby segmentów ciała. U stawonogów w ogóle, a również u *Tracheata* mamy przeważnie do czynienia z faktami świadczącymi, że duża ilość segmentów jest stanem pierwotnym. Zatem zgodność liczby segmentów u owadów i pewnych trylobitów oraz skorupiaków, wydaje się być raczej przypadkowa (Beklemiszew, 1957). Teoria trylobitowa nie wyjaśnia dlaczego owady bezskrzydłe z grupy *Apterygota* są zarazem pod wieloma względami najbardziej prymitywne, zaś teoria skorupiakowa nie może wyjaśnić powstania charakterystycznych dla owadów organów wydalniczych, tzw. „or-

ganów Malpighiego”, a także sposobu rozwoju ontogenetycznego, który różni się znacznie w obu tych grupach.

Znacznie lepiej wydaje się uzasadniona teoria wyprowadzająca owady od wijów („teoria wijowa”) zapoczątkowana już przez Brauera (1869) i rozwinięta w badaniach wielu późniejszych badaczy. Teoria ta daje całościowy pogląd na ewolucję *Tracheata*, opierając się przede wszystkim



Ryc. 146. Organizacja pratchawców na przykładzie *Peripatus*. (Według Shrocka & Twenhofela i Moore'a).

A — przednia część ciała, B — wygląd zwierzęcia. a<sub>1</sub> — antennulae.

na faktach głębokiego podobieństwa wijów i owadów. Wyrażają się one podobną budową odnóży, zarówno chodowych jak i gębowych, występowaniem organów Malpighiego nie znanych u innych stawonogów i wreszcie obecnością tchawek jako organów oddechowych.

*Tracheata* są na tyle swoistym podtypem stawonogów, że przodków ich musimy upatrywać bezpośrednio wśród pierścienic, lub form pośrednich między nimi a najprymitywniejszymi wijami. Rozważenie głównych rysów budowy takich hipotetycznych przodków wszystkich *Tracheata* doprowadza do wniosku, że stanowiłyby one grupę przypominającą pod wieloma względami pratchawce (*Onychophora*) (ryc. 146). Jest to mała grupa zwierząt, których organizacja stanowi nader interesującą kombinację cech prymitywnych pierścienic z cechami stawonogów, wyspecjalizowanych w kierunku tchawkowców. Swoista organizacja pratchawców była w przeszłości przedmiotem dużej rozbieżności zdań. Opinie badaczy wahały się od poglądów upatrujących w pratchawcach grupę wyjściową dla wszystkich stawonogów, aż do poglądów uważających je

za swoiście wyspecjalizowaną grupę pierścienic, nie mającą większego znaczenia filogenetycznego, lub też za boczną gałąź swoistych *Articulata* nie mających bezpośredniego związku ze stawonogami.

W świetle teorii wijowej organizacja pratchawców daje się jednak zrozumieć jako pośrednia między pierścienicami i prymitywnymi wijami. Wprawdzie trudno byłoby upatrywać w pratchawcach bezpośrednich przodków *Tracheata*, wydaje się jednak, że są one wyspecjalizowaną grupą stojącą blisko wspólnego pnia tchawkowców.

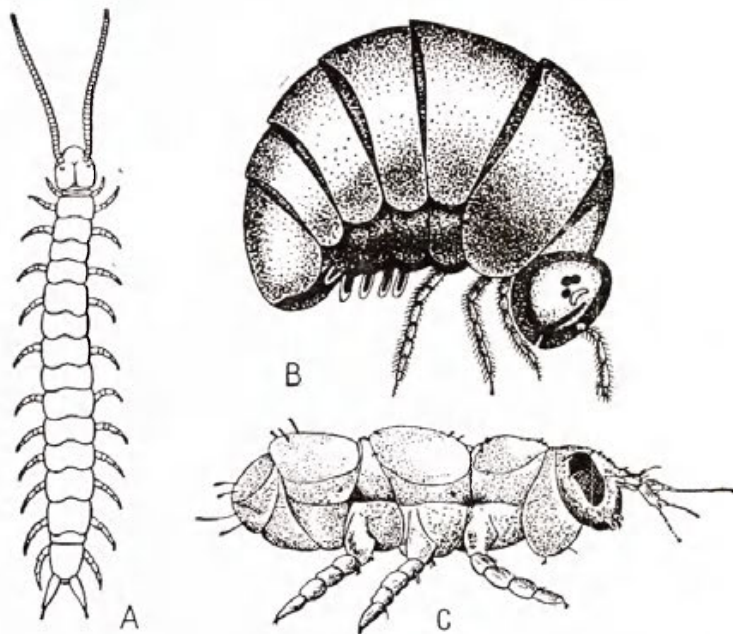
W organizacji *Onychophora* występuje jeszcze wiele cech właściwych dla pierścienic. Do nich należy np. obecność narządów wydalniczych typu nefrydiów, posiadających nabłonek migawkowy, który nie występuje u stawonogów, występowanie woru skórno-mięśniowego, złożonego z mięśni gładkich, oraz brak oczu złożonych. Obok tych cech pratchawce mają zróżnicowane odnóża gębowe, co jest typową cechą *Arthropoda*. Jednak sposób zróżnicowania ich jest na tyle swoisty, że utrudnia homologizację z odnóżami znajdującymi się na przedniej tagmie stawonogów. Przednie z nich (ryc. 146 A) są czułkowatymi odrostkami, które niewątpliwie odpowiadają antennuale ( $A_1$ ) stawonogów. Następną parą odnóży uległa głębokim modyfikacjom i stanowi swoiste szczęki mieszczące się w jamie przedustnej (ryc. 146 A). Można uważać je za przykrócone odnóża, których pazurki przekształciły się w chitynowe płytki zębowe. Unerwienie ich od pierścienia okołoprzełykowego pozwala dopatrywać się w nich odpowiedników żuwaczek, mandibulae (Md). Trzecią parę odnóży gębowych pratchawców stanowią brodawki ustne, stanowiące przeobrażone odnóża ze znajdującym się na nich ujściem gruczołu śluzowego. Zaniepokojone zwierzę może wytryskiwać z nich strugę cieczy obronnej. Odpowiadałyby one szczękom, maxillae ( $Mx_1$ ) innych stawonogów. W ten sposób przednia tagma ciała pratchawców byłaby homologiczna ogólnie biorąc z zapoczątkową głową *Tracheata*, lecz kierunek specjalizacji odnóży gębowych byłby zasadniczo odmienny, chociaż podobnie jak te ostatnie cechuje je brak antenn ( $A_2$ ).

Ciało dorosłych pratchawców (ryc. 146 B) nie jest wyraźnie segmentowane, chociaż segmentacja zaznacza się przez obecność licznych, krótkich odnóży opatrzonych pazurkami. Natomiast u zarodków *Onychophora* segmentacja ciała jest zaznaczona wyraźniej, z czego wynika, że jej zatarcie ma charakter wtórny. Organami oddychania *Onychophora* są swoiste tchawki, których budowa różni się jednak wyraźnie od typowych tchawek *Tracheata*.

Kopalne pratchawce znane są już od kambru, przy czym formy te (rodzaj *Aysheaia*) są pod pewnymi względami bardziej wyspecjalizowane niż formy dziś żyjące (mniejsza liczba segmentów ciała, rozgałęzienie antennul). Wynika z tego, że historia tego szczepu musiała rozpocząć się już w czasach prekambryjskich. Wysunięto interesujące przypuszczenie, że pratchawce kambryjskie żyły jeszcze w wodzie, a przystosowanie się



ich do życia lądowego nastąpiło u nich dopiero później<sup>1</sup>. Do pratchawców zalicza się także zagadkową skamieniałość z głazów narzutowych pochodzenia skandynawskiego, wiek których ocenia się na młodoprekambryjski (rodzaj *Xenusion*).



Ryc. 147. *Scutigera* (A) jako przykład pierwowijów (*Symphyla*), B—C sześcionogie stadium larwalne występujące w rozwoju pewnych wijów. (Według Beklemiszewa i de Beera).

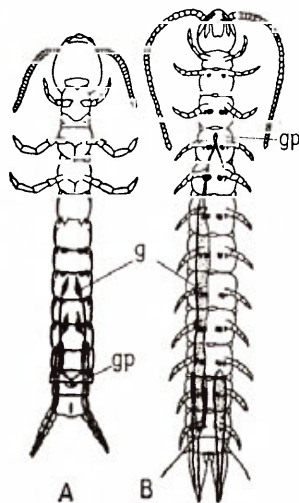
Następną fazę w ewolucji *Tracheata* reprezentowałyby wije (*Myriapoda*). Są to już typowe stawonogi lądowe o długim, cylindrycznym ciele złożonym z licznych segmentów. Można w nim wyróżnić głowę, opatrzoną podobnie jak u prymitywnych owadów zmodyfikowanymi odnóżami (na które składają się antennulae, żuwaczki i dwie pary szczęk) oraz korpus. W zasadzie wszystkie segmenty tej ostatniej tagmy opatrzone są jednokowymi, jednogłęzistymi odnóżami chodowymi, przypominającymi odnóża owadów, oraz parą przetchlinek prowadzących do tchawek. Wije mają organa wydalnicze tego typu co i owady („organa Malpighiego”), natomiast organa wzrokowe są znacznie prymitywniejsze i stanowią raczej skupienia ciasno do siebie zbliżonych oczu prostych.

Wije stanowią pod względem filogenetycznym grupę bardzo złożoną, która tworzy co najmniej cztery oddzielne szczepy, uważane obecnie

<sup>1</sup> Inny pogląd na środowisko, w którym powstały tchawkowce wypowiedział Gilarow (1949). Wyprowadza on pierwotne tchawkowce od pierścienic żyjących podobnie jak dzisiejsza dżdżownica i w glebie i detrycie glebowym.



często nawet za oddzielne gromady. Przypuszczalnie grupą najbardziej prymitywną, a zarazem centralną są pierwowije — *Symphyla* (ryc. 147, A). W ich organizacji łączą się cechy pratchawców i wijów z cechami owadów bezskrzydłych z grupy *Apterygota*. Ciało wijów z grupy *Symphyla* składa się z głowy oraz korpusu liczącego 14 segmentów, z których 12 opatrzonych jest nogami krocznymi. Segmentów w ciele *Symphyla* jest więc tyle, ile liczy ich w sumie tułów i odwłok u owadów. Odnóża gębowe *Symphyla* reprezentują stan prymitywny, od którego wyprowadzić można zarówno aparaty gębowe innych, bardziej wyspecjalizowanych wijów, jak i aparat gębowy typu gryzącego



Ryc. 148. Stosunki anatomiczne u tchawkowców. (A) z tylnym położeniem gonoporu (=Opisthogoneata), na przykładzie owada *Anajapyx*, oraz (B) z przednim położeniem gonoporu (=Progoneata) na przykładzie pierwowija *Scutigrella*. (Według Tiegsa).  
g — gonada, gp — gonoporus.

u owadów. Antennae ( $A_2$ ) zawiązują się tylko u zarodków, a następnie jak u wszystkich *Tracheata* zanikają. Larwy *Symphyla* wychodzą z jaja mając 9 segmentów korpusu, następnę zaś przybývają drogą wylinek w ciągu życia. Istnieje przy tym uderzająca zgodność między ilością segmentów pewnych prymitywnych owadów bezskrzydłowych (*Apterygota*) i larw *Symphyla*.

Mimo tak uderzających zgodności w budowie tej grupy wijów oraz owadów, istnieją duże trudności w wyprowadzeniu tych ostatnich bezpośrednio od *Symphyla*. Podczas gdy u owadów otwór narządów płciowych (gonoporus) znajduje się w tylnej części ciała (na końcu odwłoka) u *Symphyla* otwiera się on na jednym z przednich segmentów korpusu (ryc. 148). Stwarza to paradoksalną sytuację, bowiem *Symphyla* i owady ogólnie tak bardzo podobne w budowie swego ciała różnią się zarazem zasadniczo położeniem swych gonoporów. Sytuacja jest o tyle jeszcze bardziej niezwykła, że pewne inne grupy wijów, jak *Chilopoda* różniące się od owadów szeregiem cech specjalizacji, np. obecnością na 1 segmencie korpusu szczękonoży opatrzonych gruczołami jadowymi, zbliżają się zarazem do nich właśnie położeniem gonoporów. Paradoks ten pozwoliły zrozumieć niedawne badania embriologiczne Tiegs'a (1947), który wykazał, że przednie położenie gonoporów, charakterystyczne m. in. dla *Symphyla* powstało przypuszczalnie wtórnie, bowiem ich przewody płciowe są pochodzenia ektodermalnego. Przewody płciowe tych wijów, u których zajmują one tylne położenie, oraz u owadów tworzą się natomiast z ce-

lomoduktów, co świadczy o ich prymitywnym charakterze. Można przypuszczać, że przodkowie *Symphyla* (hipotetyczna grupa tzw. „Protosymphyla”) mieli gonopory położone podobnie jak owady na końcu ciała, zaś przednie ich położenie ustaliło się wtórnie, w wyniku specjalizacji. Prawdopodobieństwo takiej interpretacji należy ocenić jako bardzo duże, bowiem podobne, wtórne przemieszczenia otworów płciowych występują także u pewnych owadów.

Przebieg wczesnej fazy ewolucji *Tracheata* można by zrekonstruować zatem w następujący sposób. Z grupy pośredniej między pierścienicami a tchawkowcami, przypominającej w ogólnym zarysie organizację pratchawców, powstały pierwotne wije — *Protosymphyla*, cechujące się tylnym położeniem gonoporusów. Od takich form powstały z jednej strony obecnie żyjące *Symphyla* mające gonoporus przesunięty wtórnie do przodu. Z drugiej strony od nich pochodziły także inne grupy wijów, które jak *Progoneata* mają gonoporus przesunięty do przodu (*Pauropoda*, *Diplopoda*), lub jak *Opisthogoneata* mają je umieszczone w tylnej części ciała (*Chilopoda*). Większość z nich stanowi wprawdzie boczne odgałęzienia drzewa rodowego, lecz często bardzo stare. *Diplopoda* są znane od dewonu, *Chilopoda* od karbonu, zaś *Symphyla* występują w stanie kopalnym dopiero od trzeciorzędu. Nie ulega jednak wątpliwości, że radiacja jaka dokonała się od hipotetycznych *Protosymphyla* musiała mieć miejsce nie później niż w sylurze.

Od *Protosymphyla* można wyprowadzić także owady, najstarsze z których, należące do pierwotnie bezskrzydłych *Apterygota*, znane są ze środkowego dewonu. Zasadniczym procesem morfologicznym, który doprowadził do powstania owadów, musiał być wzrost tagmatyzacji ciała, przy równoczesnej redukcji ilości segmentów wchodzących w jego skład, oraz ilości znajdujących się na nich odnóży. Te ostatnie zachowały się jedynie na trzech przednich segmentach korpusu. W związku z taką właśnie naturą tego procesu ewolucyjnego, bardzo pociągająca wydaje się teoria powstania owadów drogą zahamowania wzrostu ciała wijów (de Beer, 1933). Teoria ta opiera się na występowaniu w rozwoju pewnych wijów np. u *Pauropoda*, wczesnych stadiów larwalnych, w których ciało składa się z małej liczby segmentów. Tylko trzy pierwsze segmenty szczątkowego korpusu opatrzone są normalnie rozwiniętymi odnóżami, podczas gdy na pozostałych są one niedorozwinięte. Odnóża te są w pełni homologiczne odnóżom owadów, a takie sześcionogie stadium larwalne wijów, uderzająco przypomina bezskrzydłego owada (ryc. 147, B-C). Prawdopodobieństwo jest tym większe, że także na odwłoku pewnych owadów stwierdzono występowanie szczątkowych odnóży, lub też organów im homologicznych (narządy zmysłowe, przydatki płciowe). U tych zaś owadów u których w stanie dorosłym brak szczątkowych odnóży na odwłoku, występują one jako zawiązki u zarodków.

Można przypuścić, jak to czyni de Beer, że praowady powstały z po-

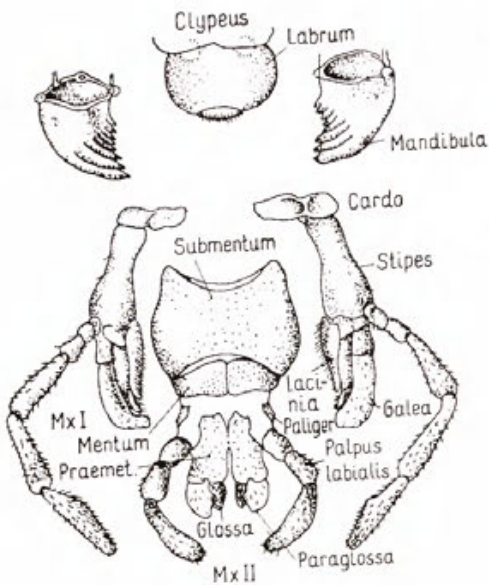
dobnego stadium rozwojowego pierwotnych wijów, drogą neotenu. Polegałoby to na zahamowaniu wzrostu ciała w stosunku do rozwoju narządów płciowych, tj. na modyfikacji procesu ontogenezy. Praowady musiały pod względem swej zasadniczej organizacji przypominać dziś żyjące pierwotnie bezskrzydłe *Apterygota*.

**Historia owadów.** Owady reprezentują grupę stawonogów, która w swej historii osiągnęła niezwyklej karierę ewolucyjną. Dziś stanowią one najliczniejszą grupę państwa zwierzęcego, do której należy około 800 000 opisanych gatunków, zaś ogólna ilość żyjących obecnie gatunków jest oceniana na 2 mln. Duże zróżnicowanie jest cechą charakteryzującą owady od wczesnych etapów ich ewolucji. Stanowią one bowiem doskonały przykład grupy świadczącej o tym, że różnicowanie się nowego typu przystosowawczego następuje zazwyczaj wkrótce po jego wyodrębnieniu. Już w górnym karbonie występuje 8 rzędów owadów reprezentujących bardzo różnorodne morfologicznie i przystosowawczo typy. W permie znanych jest aż 19 rzędów owadów, z których 12 to rzędy nowe, poprzednio nie znane. W permie doszło też do wyodrębnienia się niemal wszystkich głównych kierunków ewolucyjnych owadów, zaś w przeciągu triasu i jury pojawiają się już niemal wszystkie znane dziś rzędy. Od końca permu do dziś, tj. w ciągu ostatnich około 200 mln lat procesy ewolucyjne wyrażały się w grupie owadów głównie małymi modyfikacjami przystosowawczymi podstawowego typu organizacji, którego główne cechy ustaliły się znacznie wcześniej. Nie trudno wykazać, że wielka kariera owadów wiąże się ściśle z ich zdolnością lotu. To właśnie przystosowanie było kluczem otwierającym owadom drogę do różnorodnych środowisk. Owady są zarazem pierwszą grupą państwa zwierzęcego, która opanowała sztukę latania. Reprezentują one pod tym względem grupę pionierską, bowiem zdolność latania została nabyta przez inne grupy zwierząt znacznie później i jeśli pominiemy lot ślizgowy głowonogów dwuskrzelnych i ryb latających, to następna pomyślna próba została dokonana przez gady latające i ptaki dopiero w jurze.

W rezultacie tagmatyzacji w ciele owadów powstają trzy, wyraźnie wyodrębnione części: głowa, tułów i odwłok. Głowa owadów ma budowę dość stałą i opatrzona jest parą czułków (antennulae), które u form prymitywnych mają prostą budowę, zaś u form wyspecjalizowanych są w różny sposób zmodyfikowane. Ponadto głowa opatrzona jest trzema parami odnóży gębowych. Prymitywny typ aparatu gębowego, zwany typem gryzącym, cechuje większość owadów paleozoicznych i przypomina aparat gębowy wijów *Symphyla* (ryc. 149). Ten sam typ aparatu występuje w rozwoju antogenetycznym wszystkich owadów, które w stanie dorosłym mają inne typy odnóży gębowych. Uzasadnia to pogląd, że właśnie z aparatu gębowego typu gryzącego rozwinęły się wszystkie pozostałe ich typy. Wykształciły się one niezależnie w różnych grupach owadów,

w związku z rodzajem pokarmu i sposobem jego pobierania (typ liżąco-ssący, kłująco-ssący i ssący).

Wszystkie trzy segmenty tułowia owadów opatrzone są parą odnóży, których budowa może podlegać różnorodnym przystosowaniom, w zależności od trybu i charakteru przystosowań. U wszystkich owadów skrzydlatych (*Pterygota*), prócz tych, które wtórnie utraciły skrzydła, dwa



ostatnie segmenty tułowia mają jeszcze inny narząd ruchu. Stanowią go skrzydła, które są ogólnie biorąc podwójną błonką chitynową wzmocnioną zgrubieniami, tworzącymi tzw. żyłki. Te ostatnie są po prostu tchawkami wnikającymi w skrzydło.

W ewolucji owadów mamy wyraźnie do czynienia z występowaniem dwu organów, które odgrywają w historii tej grupy rolę

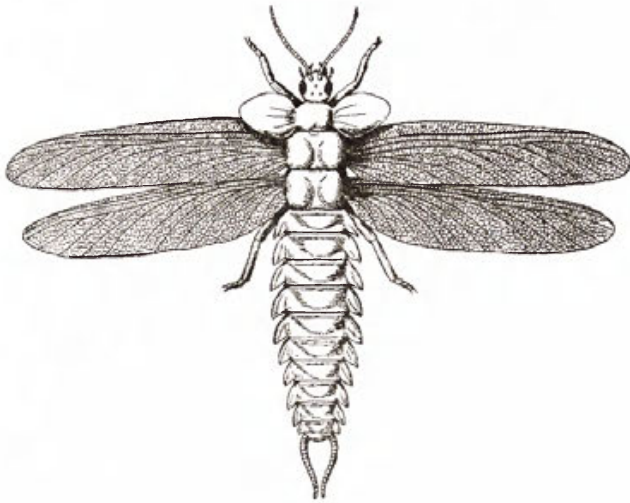
Ryc. 149. Aparat gębowy typu gryzącego u prymitywnego owada na przykładzie karaczana. (Według Wurm-bacha).

przewodnią i decydującą. Są nimi aparat gębowy i skrzydła. Mimo że nie wszystkie owady latają, a wiele posługuje się skrzydłami tylko sporadycznie, w sposób mało aktywny, właśnie skrzydła odbijają doskonale ogólny charakter przystosowania poszczególnych grup owadów.

Skrzydła owadów rozwinęły się przypuszczalnie z tzw. wyrostków paranotalnych, tworzących u wielu owadów paleozoicznych błoniaste płyty na pierwszym segmentie tułowia, a także na segmentach odwłoka (ryc. 150). Wyrostki paranotalne obecne są również u owadów pierwotnie bezskrzydłych — *Apterygota*, przy czym sposób ich żyłkowania bardzo przypomina żyłkowanie zawiązków skrzydeł u owadów skrzydlatych — *Pterygota*. Podobne wyrostki paranotalne istnieją także na pierwszym segmentie tułowia, a często także odwłoka u larw (nimf), niektórych dzisiejszych owadów skrzydlatych, np. u termitów. Homologia wyrostków paranotalnych i skrzydeł owadów zdaje się nie podlegać wątpliwości. Należy przypuścić, że pierwotne owady przypominały swą organizacją dzisiejsze *Apterygota*, które w stanie kopalnym znane są od dewonu środkowego (rodzaj *Rhyniella*), grupa ta reprezentuje szereg odrębnych szczepów, wywodzących się jednak przypuszczalnie od wspólnych przodków i reprezentujących owady pierwotnie jeszcze bezskrzydłe. Pierwotna funk-



cja wyrostków paranotalnych, polegała na ułatwianiu wykonywania skoków. Umożliwiały one bowiem dalsze szybowanie (lot bierny), przedłużający długość skoku. Dalszy rozwój powierzchni takich zaczątkowych skrzydeł umożliwił rozprzestrzenianie się owadów, porywanych wiatrami i biernie przez nie unoszonych. Szybko jednak pierwotna wieloskrzydłość zastąpiona została czteroskrzydłością, przez silniejszy rozwój wy-



Ryc. 150. Budowa owadów z rzędu przelotnic (*Palaeodictyoptera*) na przykładzie rodzaju *Stenodictya* (karbon). (Według Handlirscha).

rostków paranotalnych związanych z drugim i trzecim segmentem tułowia. Już u najstarszego ze znanych nam owadów skrzydlatych, którym było górnodewońskie *Eopterum* skrzydła występowały w takim właśnie położeniu i liczbie. Dalszy etap ewolucji prymitywnych organów lotu polegał przypuszczalnie na powstaniu u nasady skrzydeł elastycznego stawu, umożliwiającego ruchy. Takie skrzydła mają liczne grupy paleozoicznych owadów, zwłaszcza zaś *Palaeodictyoptera*, a z dziś żyjących ważki (*Odonata*) i jętki (*Ephemeroptera*). Ich skrzydła nie mogą być jednak składane na grzbiecie ciała, a owady mające ten pierwotny typ skrzydeł tworzą grupę staroskrzydłych — *Palaeoptera*. Grupa ta szybko różnicowała się i podległa specjalizacji. Nawet *Palaeodictyoptera* (ryc. 150) choć są grupą najstarszą, mają już pewne cechy specjalizacji. Dlatego też przodków pozostałych grup *Pterygota* należy upatrywać w nie znanych dotąd, prymitywnych *Palaeoptera*, nie zaś wśród znanych nam przedstawicieli tej grupy.

Chociaż już na etapie osiągniętych przez staroskrzydłe doszło do wielkiego udoskonalenia skrzydeł jako organów lotu, to jednak utrudniały one poruszanie się owadów po ziemi. Dlatego dalszy etap w ewolucji skrzydeł wyraził się powstaniem linii przegubowych, wzdłuż których



skrzydło może być składane na grzbiecie ciała, na podobieństwo wachlarza. Otwiera to znacznie większe możliwości penetracji różnych środowisk, pozwala bowiem na swobodne poruszanie się po ziemi, przeciskanie się i pełzanie w szczelinach. Składane skrzydła zabezpieczają także zwierzę przed unoszeniem go przez wiatry i burze. Ten typ skrzydeł cechuje owady należące do wielkiej grupy nowoskrzydłych — *Neoptera*. Wśród *Neoptera* doszło szybko do dalszego udoskonalenia skrzydeł, dzięki powstaniu stwardniałych pokryw (elytrae), utworzonych przez zgrubiałe skrzydła pierwszej pary. Właściwymi natomiast organami lotu stają się błoniaste skrzydła tylne. Taki sposób modyfikacji aparatu lotnego cechuje już pierwotne grupy *Neoptera*, takie jak znane od karbonu karaczany (*Blattoidea*) i od permu chrząszcze (*Coleoptera*). U pewnych owadów natomiast głównymi organami lotu stały się skrzydła przednie, zaś tylne stają się szczątkowe (dwuskrzydłe, *Diptera*). Wreszcie liczne grupy *Neoptera* stały się wtórnie bezskrzydłe. Owady wtórnie bezskrzydłe występują niemal we wszystkich rzędach nowoskrzydłych, ale prócz tego są duże grupy całkowicie bezskrzydłych owadów (wszy, pchły). Jest rzeczą interesującą, że tendencje do wtórnej redukcji skrzydeł nie przejawiały się u *Palaeoptera*, u których oba skrzydła są przeważnie tej samej wielkości.

Nakreślony tu obraz ewolucji aparatu lotnego owadów nie może być udowodniony na podstawie obecnych danych paleontologicznych, chociaż właśnie skrzydła owadów zachowują się dobrze w stanie kopalnym. Wynika to z wielkiej niekompletności danych paleontologicznych odnoszących się do wczesnych etapów ewolucji *Pterygota*. Mimo że pojedyncze znaleziska owadów są znane z górnego dewonu i dolnego karbonu, grupa ta zróżnicowana jednak od razu na szereg oddzielnych rzędów staje się częsta dopiero w górnym karbonie. Szczątki najstarszych owadów skrzydlatych z nie znanych dotąd przyczyn nie zachowały się w stanie kopalnym.

Nowsze odkrycia paleontologiczne pozostają nawet w pewnej sprzeczności z wyłożonym poprzednio poglądem na przebieg ewolucji skrzydeł a co zatem idzie także całej grupy owadów. Niedawno odkryta grupa górnodewońskich owadów tzw. *Archaeoptera*, której przedstawicielem jest *Eopterum devonicum* z północnego Uralu (Rodendorf, 1961), miała skrzydła zbliżone raczej do skrzydeł *Neoptera* (ryc. 151). Na tej podstawie Rodendorf doszedł do wniosku, że właśnie *Neoptera*, nie zaś jak dotąd uważano *Palaeoptera*, są grupą prymitywniejszą. Od takich owadów jak *Archaeoptera* wyodrębniły by się te rzędy *Neoptera*, które cechuje obecność stwardniałych przednich skrzydeł, bowiem tendencja taka wyraźnie zaznacza się już u *Eopterum*. Odnosiłoby się to szczególnie do *Blattoidea*, za pośrednictwem prymitywnych przedstawicieli, z których wyodrębniły się pozostałe rzędy owadów. Istniejące dane paleontologiczne nie dostarczają jednak jednoznacznego poparcia dla hipotezy Rodendorfa.

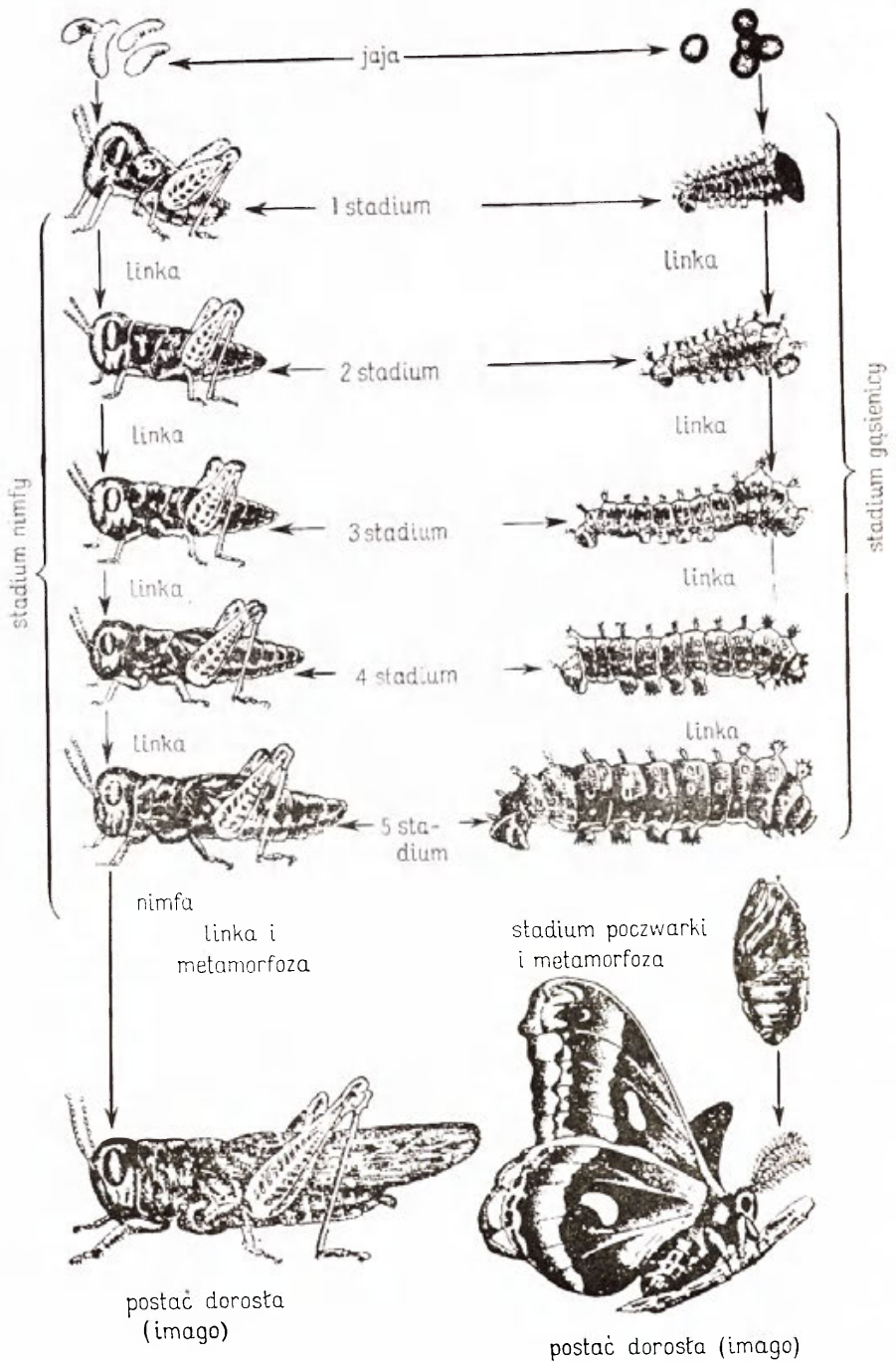
Wobec wielkiej niekompletności danych paleontologicznych wczesne pojawienie się *Archaeoptera* nie świadczy jeszcze o tym, że właśnie one reprezentują najstarszą grupę *Pterygota*. Przeciwnie, można uważać ten szczepek za boczną i wczesnie wyspecjalizowaną gałąź owadów skrzydlatych. Zdolność do składania skrzydeł nie musi dowodzić ich bezpośredniego związku z *Neoptera*, bowiem zdolność taka została nabyta na swojej drodze także przez pewne wyspecjalizowane grupy *Palaeoptera*. Wydaje się więc, że przedstawiony poprzednio, „klasyczny” pogląd na ewolucję owadów jest ogólnie lepiej uzasadniony, choć także on nie znajduje pełnego poparcia w dowodach paleontologicznych.



Ryc. 151. Szczątki najstarszego ze znanych owadów skrzydlatych — *Eopterum devonicum* (devon górny). (Według Rodendorfa).

W ewolucji owadów dokonały się również głębokie modyfikacje pierwotnego sposobu rozwoju postembrionalnego. Ten ostatni zdają się reprezentować *Apterygota*, które cechuje rozwój bez przeobrażenia (*Ametabola*). Wychodząca z jaja postać młodociana, różni się od postaci dorosłej (imago) jedynie mniejszymi rozmiarami i niedorozwojem gonad. Natomiast u wszystkich *Pterygota* rozwój postembrionalny związany jest z procesem przeobrażenia (metamorfozy) (por. ryc. 152). U prymitywnych owadów skrzydlatych takich jak karaczany i prostoskrzydłe przeobrażenie jest, jak wiadomo, jeszcze niezupełne (*Hemimetabola*). Z jaja wylęga się postać larwalna zwana nimfą, która różni się od imago rozmiarami i brakiem skrzydeł. W rezultacie wylinek, nimfa stopniowo przekształca się w postać dorosłą. U tych owadów, które składają jaja do wody, jak np. jętki, postać larwalna różni się od imago jeszcze obecnością swoistych narządów oddechowych, tzw. płucotchawek. Najbardziej skomplikowany jest jednak rozwój owadów z przeobrażeniem całkowitym (*Holometabola*). Z jaja wylęga się larwa bardzo różniąca się od dorosłego owada, zwana gąsienicą. W rezultacie kolejnych wylinek zachodzi tylko zwiększanie się rozmiarów ciała gąsienicy, natomiast jej budowa pozostaje bez zmian. Następne stadium rozwojowe to stadium poczwarki, w którym przeciwnie nie zachodzi wzrost masy ciała, lecz dokonują się głębokie przemiany morfogenetyczne, poprzedzone procesem rozkładu starych tkanek. W rezultacie z poczwarki powstaje imago.

Nie ulega wątpliwości, że pierwotne *Pterygota* były owadami o przeobrażeniu niezupełnym. Pierwsze owady z przeobrażeniem zupełnym pojawiły się dopiero w permie. Osiągnięcie tego stadium ewolucyjnego przez



Ryc. 152. Przebieg przeobrażenia owadów, z lewej — przeobrażenia niezupełne, z prawej — przeobrażenie zupełne. (Według Vilee).

progresywne grupy *Neoptera* było ostatnim wielkim procesem ewolucyjnym, jaki dokonał się w historii owadów. Powstanie jego wiązało się przypuszczalnie z pewnym ochłodzeniem klimatu i wystąpieniem różnic sezonowych. W tych warunkach podział cyklu życiowego na okresy aktywne (gąsienica, imago) i nie aktywne, przetrwalnikowy (poczwaraka), żyjący w sezonie mniej sprzyjającym, miał wielkie znaczenie przystosowawcze. Owady holometaboliczne dzięki udoskonaleniu procesu rozwojowego szybko zajęły dominującą pozycję i od jury stanowią najliczniejszą grupę owadów.

Historia owadów dostarcza doskonałego przykładu na to, że w rozwoju każdego szczepu organizmów zaznaczały się określone, naturalne etapy. Każdy z takich etapów w historii owadów cechuje się przewagą określonych procesów ewolucyjnych, warunkujących osiągnięcie określonego etapu organizacji i określonych typów przystosowań, stwarzających zarazem niezbędne przesłanki dalszego rozwoju.

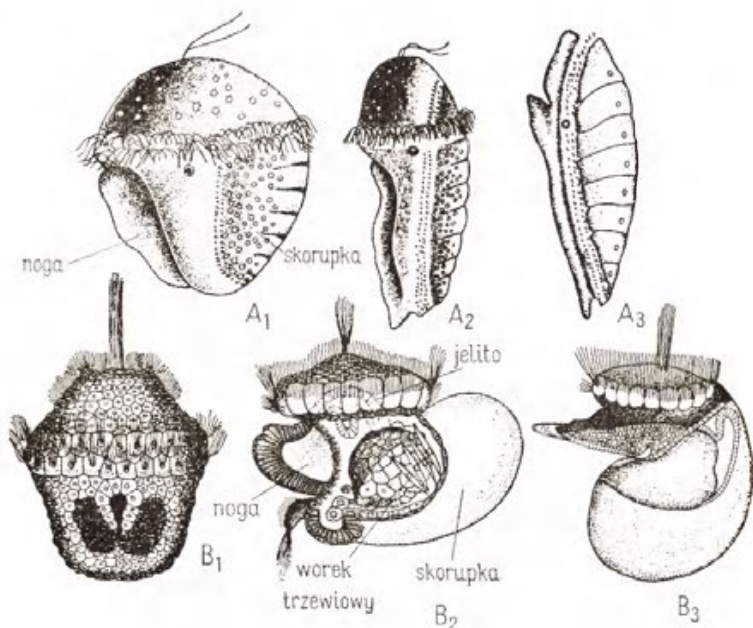
**Stanowisko mięczaków wśród Trochozoa.** Mięczaki stanowią wyraźnie wyodrębniony typ zwierząt, cechujący się bardzo jednolitym planem budowy. Pogląd zatem, że mięczaki wywodzą się od jednej grupy wspólnych przodków wydaje się być dobrze uzasadniony. Ponieważ w ciele mięczaków metameria uległa silnemu zatarciu i przejawia się w sposób bardzo niepełny tylko u najprymitywniejszych przedstawicieli tego szczepu, zaś wtórna jama ciała również podlega redukcji i zastąpiona została tkanką parenchymatyczną, wysunięto przypuszczenia, że *Mollusca* można wyprowadzić bezpośrednio od wirków. O tym miał także świadczyć podobny sposób poruszania się i zbliżona budowa układu nerwowego wirków i chitonów. Jednak porównanie całej organizacji mięczaków i wirków przemawia zdecydowanie przeciwko tej hipotezie. Należałoby bowiem przyjąć, że na drodze ewolucji od wirków do mięczaków powstały całe systemy organów, nie istniejących u *Turbellaria*, a dobrze rozwiniętych u mięczaków. Do nich m. in. należą wtórna jama ciała, skrzela, serce i system krwionośny, otwór odbytowy itd. Pod względem organologicznego rozwoju swego ciała mięczaki stoją znacznie wyżej od jakichkolwiek *Scolecida*.

Dlatego też znacznie bardziej uzasadniona jest hipoteza wyprowadzająca mięczaki od pierścienic, wypowiedziana w szczególności przez Pelseneera (1900), a następnie rozwinięta przez Naefa (1924). Obie te grupy zwierząt, których postaci dorosłe są zewnętrznie zupełnie do siebie niepodobne, wiąże szereg głębokich podobieństw anatomicznych, świadczących o istnieniu licznych homologii, zarówno w budowie larw jak i postaci dorosłych.

Z punktu widzenia tych ostatnich teorii, szczególnie ważny dla zrozumienia pochodzenia mięczaków, jest ich rozwój ontogenetyczny. U prymitywnych mięczaków, jak chitony i ślimaki przodoskrzelne, występuje



postać larwalna zasługująca całkowicie na nazwę trochofory, ze względu na swe wielkie podobieństwo do larw pierścienic (ryc. 153). Cechą swoistą dla larw mięczaków jest jednak wczesne pojawianie się zawiązków charakterystycznych dla *Mollusca* organów jak noga, muszla i wo-



Ryc. 153. Rozwój ontogenetyczny i metamorfoza mięczaków. (Według Schmidta).  
A<sub>1</sub>–A<sub>3</sub> u chitona; B<sub>1</sub>–B<sub>3</sub> u ślimaka przodoskrzelnego *Patella*.

rek trzewiowy. W ten sposób larwa trochoforowa przechodzi w rozwoju wielu mięczaków w następną postać larwalną, którą jest veliger. U innych zaś rozwój rozpoczyna się od tego stadium ontogenezy, względnie może być na tyle wtórnie zmieniony i uproszczony, że omija całkowicie stadia larwalne. Veliger zachowuje jeszcze znaczne podobieństwo do trochofory (ryc. 153), co wyraża się między innymi obecnością pasma rzęskowego odpowiadającego protrochowi. Jednakże w tym stadium rozwojowym już wyraźnie zaznacza się zróżnicowanie ciała na nogę, worek trzewiowy oraz głowę. Ciało dorosłego mięczaka powstaje w wyniku metamorfozy takiej larwy, która szczególnie prosto przebiega u chitonów, czyli obunerwców (*Amphineura*). Już bardziej złożony jest jej przebieg u ślimaków, gdzie dochodzi do silnego rozrostu grzbietowej strony zwierzęcia, tworzącej następnie worek trzewiowy. W rezultacie tych przemian głowa tworzy się zawsze z górnej „półkuli” larwy trochoforowej, noga z jej części oralnej, zaś worek trzewiowy z grzbietowej części półkuli dolnej (ryc. 153). Taki przebieg metamorfozy świadczy o bliskim pokrewieństwie mięczaków z innymi zwierzętami trochoforo-



wymi. Równocześnie przemawia on za poglądem, że mięczaki wyodrębniły się od wspólnego pnia tych zwierząt we wczesnym etapie ewolucji, kiedy ciało ich było jeszcze w nieznacznym tylko stopniu segmentowane.

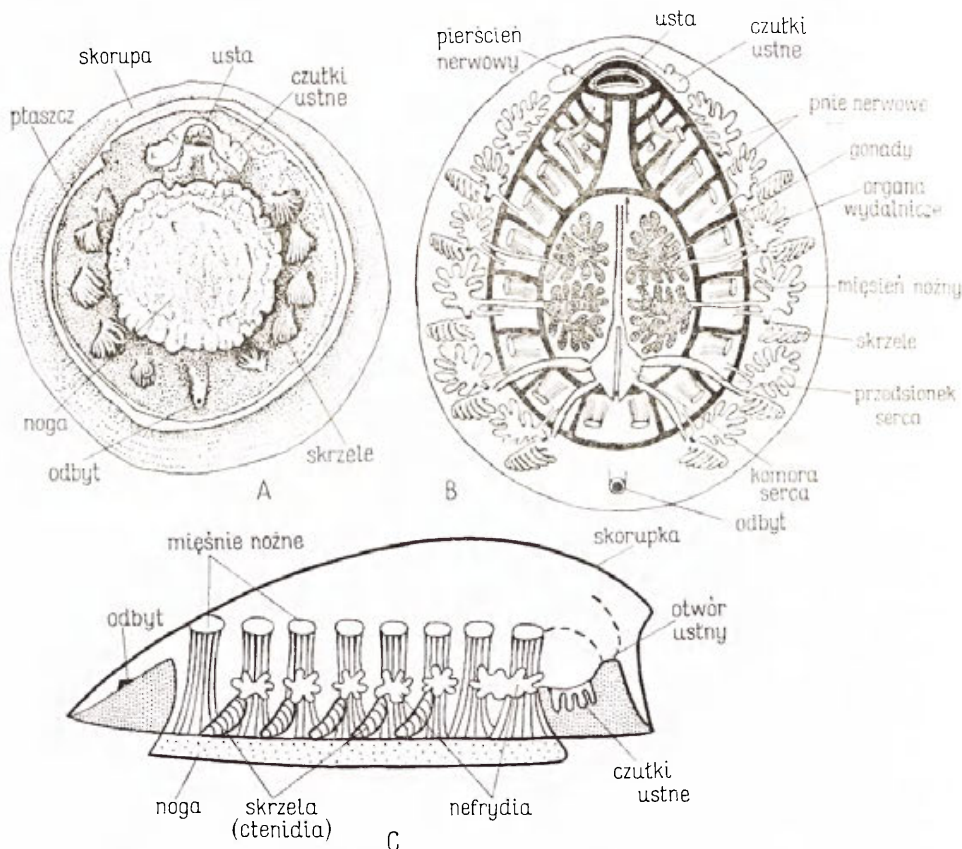
W ewolucji mięczaków rolę organów przewodnich pełniły noga oraz worek trzewiowy i ściśle związana z tym ostatnim muszla. Noga mięczaków jest organem lokomotorycznym, który pierwotnie służył do pełzania (*Amphineura*, *Monoplacophora*, większość *Gastropoda*, pewne *Lamellibranchiata*). Dopiero następnie podległa ona pewnym modyfikacjom i stała się organem służącym do rycia w podłożu, lub drążenia (większość *Lamellibranchiata*, *Scaphopoda*), względnie do pływania (ślimaki). Specjalnie głębokiej przebudowie podległa noga głowonogów, u których ulega ona podziałowi na dwie części, pełniące odrębne funkcje. Są nimi ramiona, organa chwytne i lejek, organ napędowy służący do pływania odrzutowego. W ewolucyjnych przeobrażeniach nogi mięczaków doskonale widać zasadnicze kierunki ich ewolucji. Worek trzewiowy jest charakterystyczną dla mięczaków częścią ciała, w której mieści się główna masa organów wewnętrznych. Z zewnątrz jest on otoczony fałdem skórnym, tzw. płaszczem, który zwisając tworzy jamę płaszczową. Odgrywa ona ważną rolę w morfologii *Mollusca* i stanowi między innymi pomieszczenie dla skrzel. Te ostatnie występują u pierwotnych mięczaków w postaci tzw. ktenidiów i stanowią organa, które można wyprowadzić z parapodiów pierścienic. U prymitywnych mięczaków worek trzewiowy jest jeszcze słabo rozwinięty, natomiast stosunkowo najlepiej jest on rozwinięty u ślimaków i głowonogów. Płaszcz wydziela na powierzchni zewnętrznej skorupę, kształt której jest ściśle skorelowany z wielkością i kształtem worka trzewiowego. Muszla mięczaków jest albo nieparzystą, lub też jak u chitonów składa się z szeregu płytek. U małżów pierwotnie nieparzysta muszla embrionalna tworzy w rezutacie dalszego rozwoju dwie niezależne skorupki.

Dla ogromnej większości mięczaków charakterystyczna jest obecność w gardzieli tarki (radula), tj. płytki konchiolinowej opatrzonej licznymi ząbkami. Także ten organ może być porównany do pewnych elementów aparatu szczękowego szczecionogów z grupy *Eunicidae*, chociaż w żadnym przypadku to podobieństwo nie może świadczyć o bezpośrednich związkach filogenetycznych.

Pierwotnie jednolity pień pramięczaków musiał szybko zróżnicować się na dwa odrębne kierunki rozwojowe. Pierwszy z nich obejmuje większość mięczaków, tworzących zarazem grupę *Conchifera*. Drugi obejmuje tylko małą grupę chitonów (*Amphineura*), stanowiących pierwotny, a zarazem boczny kierunek rozwojowy. Budowa prymitywnych *Conchifera*, a w szczególności starej i reliktovej obecnie grupy jednotarczowców (*Monoplacophora*), oraz chitonów rzucają ważne światło na pochodzenie mięczaków.

**Współczesne i kopalne jednotarczowce.** Ukazanie się pracy duńskiego zoologa H. Lemche (1957) donoszącej o odkryciu w Oceanie Spokojnym współczesnych jednotarczowców, stanowiło jedną z największych sensacji biologicznych ostatnich lat. Jednotarczowce są bowiem grupą, która jeszcze zupełnie niedawno uważana była za całkiem wygasłą, gdyż ostatnich jej przedstawicieli kopalnych znamy z dolnego dewonu.

Na podstawie dziś żyjących przedstawicieli tej grupy, którzy stanowią dwa gatunki zaliczane do rodzaju *Neopilina*, można scharakteryzować *Monoplacophora* jako wyjątkowo prymitywne mięczaki, zbliżające się do przodków całej grupy *Conchifera*. Ciało jednotarczowców (ryc. 154) przykryte jest cieką muszlą o symetrii dwubocznej i mającą postać stożka, lub kołpaka o wierzchołku przesuniętym silnie do przodu. Muszla ta ma strukturę mikroskopową w pełni odpowiadającą muszłom innych *Conchifera* i składa się z rogowego periostracum, oraz wapiennego ostracum i hypostracum. Zastanawiające jest jednak, że muszla embrionalna (protoconcha) jest spiralnie skręcona i ustawiona skrzyżką do przodu. Noga

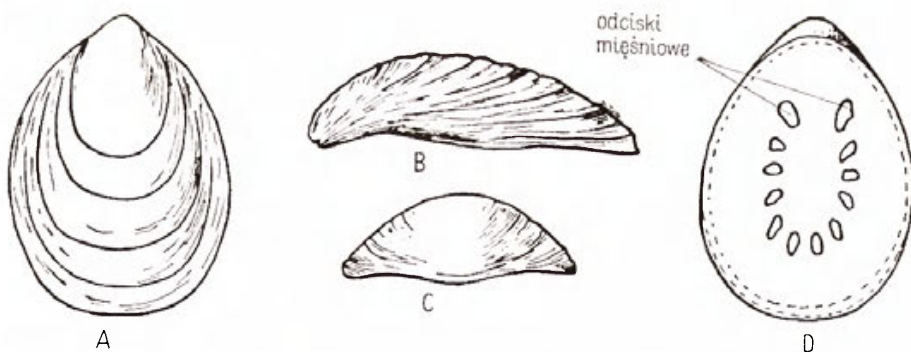


Ryc. 154. Organizacja *Neopilina*. (Według Lemchego i Mutvei).

A — widok zwierzęcia od strony brzusznej, B—C schemat budowy wewnętrznej widziany od strony brzusznej i z boku.

ma zarys kolisty i jest silnie umięśniona. Słabo rozwiniętą głowę tworzy dysk oralny opatrzony z boku płatowatymi przydatkami, homologicznymi przypuszczalnie czułkom *Gastropoda*, z tyłu zaś wałeczkami tworzącymi pęczki charakterystycznych odrostków. Jama płaszczowa wykształcona jest w postaci bruzdy, w której z każdej strony ciała znajduje się 5 skrzeli typu ktenidiów. Między skorupką a nogą rozpiętych jest kilka par mięśni grzbietowo-brzusznych, które, podobnie jak metametrycznie ułożone skrzela, świadczą o niezatartych do końca śladach metamerii ciała. O tym samym świadczyć może obecność 6 a nawet 7 par nefrydiów, z których 5 otwiera się do jamy płaszczowej za pomocą celomoduktów leżących u podstawy skrzeli. Jelito posiada tarkę (radula) i opatrzone jest gruczołami wątrobowymi, których oba płyty są całkowicie symetryczne. Ten ostatni fakt ma duże znaczenie z uwagi na późniejszy rozwój asymetrii ciała mięczaków związany z asymetrią różnych organów wewnętrznych.

W stanie kopalnym, od kambru do dewonu, znane są od dawna podobne muszle, które początkowo zaliczano do ślimaków przodoskrzelnych, bowiem podobne kształty kołpakowate mają skorupki należącego tu rodzaju *Patella*. Jeszcze przed odkryciem współczesnej *Neopilina* paleontolog Wenz (1940) doszedł do wniosku, że te formy kopalne ujmowane jako oddzielna grupa — *Tryblidiacea*, nie mogą być zaliczane do ślimaków i nie mają wiele wspólnego z *Patellacea*. Reprezentowałyby one według Wenza grupę pierwotnie bilateralnie symetrycznych mięczaków, o organizacji przypuszczalnie równie prymitywnej jak u chitonów, lecz o budowie skorupki wskazującej na kierunek specjalizacji bliższy ślimakom. W przeciwieństwie do dziś żyjących ślimaków ciało ich zachowałoby jeszcze pełną symetrię, zaś worek trzewiowy nie byłby jeszcze skręcony. Idea Wenza okazała się niezwykle trafna, choć stanowiła uogólnienie wypowiedziane jedynie na podstawie materiału kopalnego. Odkrycie



Ryc. 155. Kopalne *Tryblidiacea* na przykładzie rodzaju *Pilina* (sylur). Według Lindströma i Horny'ego).

A — skorupka widziana od strony grzbietowej; B — z boku; C — z przodu; D — od wewnątrz.

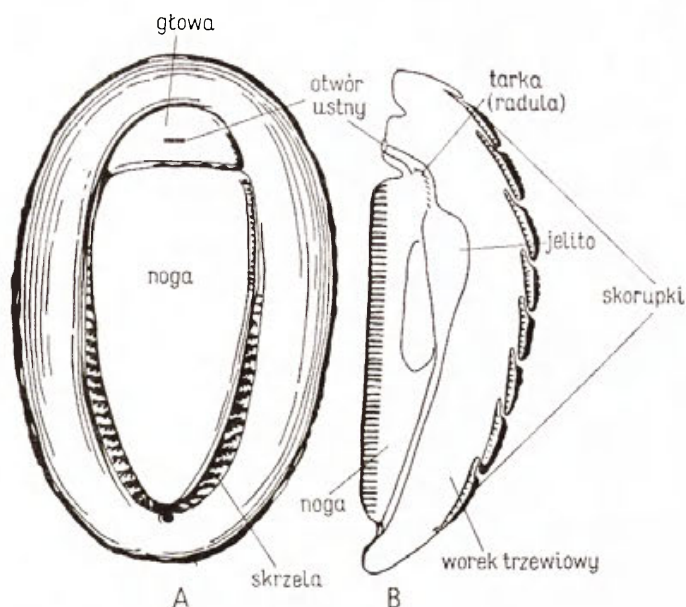
współczesnych jednotarczowców potwierdziło w całej rozciągłości poglądy paleontologów. Budowa kopalnych tryblidiów dostarcza zarazem interesujących danych, uzupełniających dane zoologiczne (ryc. 155). Na wewnętrznej powierzchni ich muszli zachowały się bowiem metamerycznie ułożone odciski mięśni grzbietowo-brzusznych. Szczególnie prymitywny pod tym względem wydaje się rodzaj *Stenothecoides*, należący do najstarszych tryblidiów i znany z dolnego kambru. Występuje u niego 15—18 par odcisków mięśni grzbietowo-brzusznych. U współczesnych ślimaków natomiast jest zawsze tylko jeden taki mięsień. *Monoplacophora* dzisiejsze, a zwłaszcza kopalne, są więc grupą znacznie bardziej prymitywnych mięczaków, stanowiących oddzielny szczepek w obrębie *Mollusca*. Budowa pierwotnych tryblidiów, takich jak *Stenothecoides* omogłaby świadczyć, że ich przodkowie mieli ciało złożone z wielu segmentów, które w dalszej ewolucji mięczaków uległy częściowo scaleniu, częściowo zaś redukcji.

*Monoplacophora* stanowią niewątpliwie grupę prymitywnych mięczaków, organizacja których zachowała w sobie główne rysy budowy wspólnych przodków tego całego szczepeku. Jednak poglądy Lemchego (1960), odkrywcy *Neopiliny*, upatrującego w pierwotnych tryblidiach takich jak *Stenothecoides* i *Cambridium*, grupy pośredniej między jamochłonami, wirkami i różnymi *Trochozoa*, wydają się zbyt już daleko idące.

**Amphineura — boczna gałąź prymitywnych mięczaków.** U chitonów (*Amphineura*) słabo rozwinięty worek trzewiowy jest osłonięty płaszczem, wytwarzającym na swej górnej powierzchni 8 płytek, zachodzących na siebie dachówkowato i tworzących charakterystyczną dla tych mięczaków ułożoną muszlę (ryc. 156). Również mikrostruktura tej muszli różni ją od skorupki *Conchifera*, bowiem płytki składają się jedynie z dwu warstw. Są nimi rogowe tegmentum i wapienne articulamentum. W ściany tych płytek wnikają liczne brodawkowate wyrostki naskórki stanowiące swoiste skórne organa zmysłowe, tzw. estety. Obecność tych ostatnich stanowi cechę właściwą tylko *Amphineura*, lecz nie znaną u innych mięczaków. U prymitywnych chitonów skorupka jest dobrze rozwinięta i stanowi szkielet zewnętrzny. U bardziej wyspecjalizowanych form może ona częściowo lub całkowicie obrastać krawędzią płaszcza i staje się skorupką wewnętrzną. Związane jest to zarazem z redukcją wielkości płytek i zastępowaniem ich przez luźne zwapnienia skórne w postaci drobnych igieł. U najbardziej wyspecjalizowanych pod tym względem chitonów bezskorupkowych — *Aplacophora* skorupka zanika zupełnie. Są to mięczaki o ciele robakowatym, pozbawione nogi, zamiast której rozwija się bruzda wysłana nabłonkiem urzęsionym. *Aplacophora* rozwinęły się przypuszczalnie od *Placophora*, typowych chitonów, na drodze silnego uproszczenia budowy i specjalizacji biologicznej.



*Amphineura*, znane w stanie kopalnym od górnego kambru, stanowią na swój sposób grupę mięczaków w równym stopniu prymitywną jak jednotarczowce. Świadczy o tym słaby rozwój głowy i worka trzewiowego, oraz prymitywna budowa układu nerwowego. W ciele *Amphineura*



Ryc. 156. Schemat budowy chitonów. (Według Moore'a).  
A — widok zwierzęcia od strony brzusznej; B — z boku.

zachowały się także ślady jego pierwotnej segmentacji, co wyraża się w metamerycznym układzie skrzel, typu ktenidiów i rozkładzie mięśni grzbietowo-brzusznych. *Amphineura* wyodrębniły się wcześniej od wspólnego pnia mięczaków i ich rozwój poszedł w kierunku odmiennym od większości ich przedstawicieli. Jest to zarazem grupa bardzo konserwatywna, przy czym budowa ich skorupki co najmniej od ordowiku nie uległa niemal żadnym zmianom.

**Pochodzenie mięczaków.** W przeszłości przeważał pogląd, że najbardziej prymitywną grupą mięczaków są *Amphineura*. Dopiero ustalenie prawdziwego stanowiska systematycznego kopalnych *Tryblidiacea*, a zwłaszcza odkrycie dziś żyjących ich przedstawicieli, zmieniło zasadniczo nasze poglądy na to zagadnienie. Obecnie znacznie bardziej uzasadniony wydaje się być pogląd, że *Amphineura* choć zachowały w swej organizacji wiele cech niezwykle prymitywnych, stanowią jednak boczny kierunek rozwojowy, z którego nie powstały żadne inne szczepy mięczaków. Te ostatnie natomiast można łatwo wyprowadzić od jednotarczowców (*Monoplacophora*) które stoją u podstawy całego podtypu *Conchi-*



fera. Zarówno jednak te ostatnie jak i chitony wyodrębniły się zapewne od wspólnej grupy prekambryjskich pramięczaków, których organizacja powinna stanowić kombinację cech najprymitywniejszych *Annelides* i *Mollusca*. Wprawdzie nie znamy przedstawicieli tej hipotetycznej grupy wyjściowej, którą należałoby określić jako „Archimollusca”, to zgodne dane anatomii porównawczej, embriologii i paleontologii, wskazują na jej realne niegdyś istnienie.

Wielu badaczy, w szczególności Pelseneer (1900) i Naef (1924), starało się ustalić główne rysy organizacji pramięczaków, w oparciu o dostępny im wówczas materiał faktyczny. Te rekonstrukcje filogenetyczne choć odegrały dużą rolę w rozwoju naszych poglądów na pochodzenie mięczaków, straciły jednak na znaczeniu po ostatnich odkryciach, które cały ten problem stawiają w nowym świetle. Próbę uwzględnienia nowych danych w celu podobnej rekonstrukcji organizacji pramięczaków wykonał ostatnio Beklemiszew (1958).

Przejawy metamerii w budowie ciała *Amphineura* i *Monoplacophora*, nie pozostawiają wątpliwości co do faktu, że ciało pramięczaków było segmentowane w większym stopniu niż u jakiegokolwiek dziś żyjącego ich przedstawiciela. Ponieważ całe ciało mięczaków powstaje z przeobrażonego ciała samej tylko larwy trochoforowej, należy uważać, że segmenty ciała pramięczaków odpowiadałyby segmentom larwalnym *Annelides* (por. str. 339). Ponieważ jednak segmenty te opatrzone są celomoduktami, których, jak wiadomo, brak w segmentach larwalnych pierścienic, Beklemiszew przypuszcza, że metameria ciała pramięczaków rozwinęła się w każdym razie niezależnie od metamerii *Annelides*. Ten pogląd przemawia, raczej za słusnością tych badaczy, którzy jako przodków mięczaków widzieli organizmy o organizacji zbliżonej do trochofory lub metatrochofory (m. in. Hatchek), niż za poglądami tych którzy uważali je za blisko stojące szczecionogów (m. in. Pelseneer). Sądząc z ilości celomoduktów u *Monoplacophora* ilość metamerów w ciele pramięczaków wynosiła od 7 do 5, lecz obserwacje nad budową kopalnych tryblidiów pozwalają wnioskować, że mogła być ona znacznie większa. Ten ostatni fakt pozostaje w zgodności z dużymi wahaniami liczby segmentów larwalnych u pierścienic i innych *Trochozoa*. Początkowo metameria, podobnie jak to ma miejsce w rozwoju metatrochofory, przejawiała się niezależnie w segmentacji organów zewnętrznych (skrzel) i wewnętrznych (jama ciała, mięśnie). Następnie doszło do uzgodnienia obu „płaszczyzn” pierwotnej metamerii ciała mięczaków, przy czym *Amphineura* i *Monoplacophora* reprezentują dwa kolejne stadia tego procesu. Pramięczaki miały przypuszczalnie słabo rozwinięty worek trzewiowy pokryty skórą, na której rozwijały się luźne ciała wapienne stanowiące zaczątkową postać szkieletu. Od tego typu szkieletu można wyprowadzić zarówno szkielet późniejszych *Conchifera*, jak i *Amphineura*.

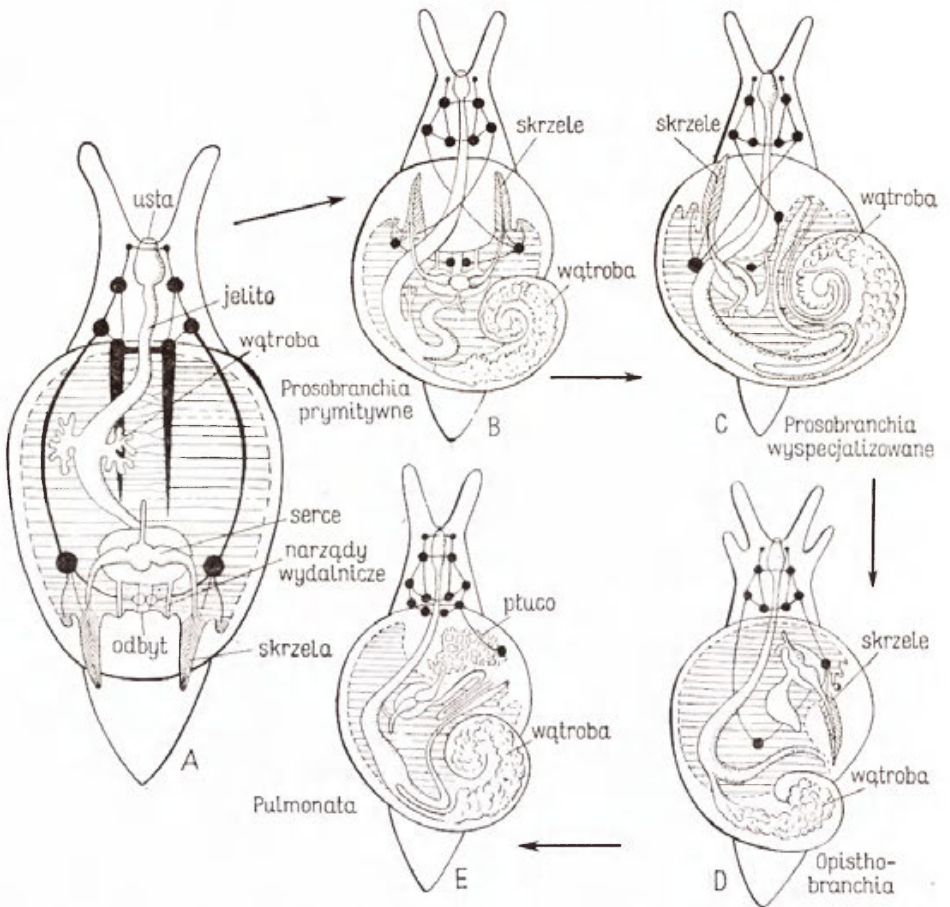
Rozważania te doprowadzają nas do wniosku, że ewolucja pierście-

nic i mięczaków musiała przez czas pewien odbywać się wspólnie. Rozdzielenie się dróg rozwojowych obu tych szczepów musiało nastąpić stosunkowo wcześniej, na tym etapie ewolucji, kiedy organizacja przodków była pod zasadniczymi względami zbliżona do stadium metatretchofory. Podczas gdy jednak pokrewieństwo filogenetyczne mięczaków i pierścienic nie może podlegać wątpliwości, bliższe wnioski o stopniu tego pokrewieństwa są stale jeszcze nader niepewne.

**Ewolucja niższych Conchifera.** Przodków całej grupy *Conchifera* należy upatrywać wśród jednotarczowców. Najbliżej zaś *Monoplacophora* stoją prymitywne ślimaki przodoskrzelne. *Gastropoda* w porównaniu z jednotarczowcami cechuje progresywny rozwój głowy i znajdujących się na niej organów zmysłów, oraz przerost worka trzewiowego. Należy też przypuścić, że już u najprymitywniejszych ślimaków zaznacza się silna redukcja pierwotnych skrzel — ktenidiów, które w rozwoju ślimaków szybko musiały zredukować się do kilku skrzel położonych w okolicy odbytu, w tylnej części jamy płaszczowej. Progresywny rozwój organów worka trzewiowego określił zarazem kształt skorupki, która przyjmuje u ślimaków postać zagiętego rogu, a następnie w związku z dalszym rozrostem masy trzewiowej zaczyna skręcać się spiralnie, początkowo w jednej płaszczyźnie (planispiralnie) ze skrętką zwróconą do przodu. Początkowo u pierwotnych ślimaków kompleks organów płaszczowych (skrzel, odbytu, ujścia nerek i gonad) znajdowały się przypuszczalnie nad tylną częścią nogi. Stosunki takie cechują także młode larwy ślimaków przodoskrzelnych. Następnie dopiero dokonuje się u nich raptowne skręcenie worka trzewiowego, w którego wyniku kompleks płaszczowy przemieszcza się o 180° i zajmuje położenie nad głową zwierzęcia. Podobny proces skręcenia się (torsji) worka trzewiowego dokonał się w filogenezie ślimaków przodoskrzelnych (*Prosobranchia*), które są niewątpliwie najbardziej prymitywną grupą wśród dziś żyjących ślimaków (rys. 157). Prymitywne ślimaki przodoskrzelne z rodziny *Bellerophontidae*, znane od kambru do triasu, cechuje obecność planispiralnie skręconej i bilateralnie symetrycznej skorupki. Przypuszczalnie reprezentują one tę fazę ewolucji *Gastropoda*, kiedy doszło już do skręcenia worka trzewiowego, przy całkowitym jeszcze zachowaniu symetrii bilateralnej<sup>1</sup>. Trudno wykryć przyczyny powodujące zarówno w ontogenezie jak i filogenezie *Gastropoda* skręcanie się ich worka trzewiowego. Najprawdopo-

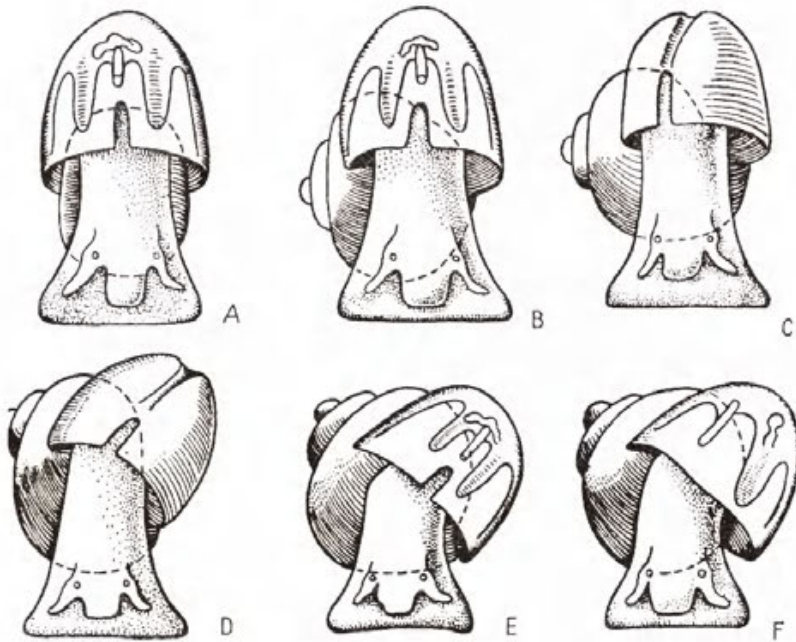
<sup>1</sup> Pogląd ten, choć wydaje się najbardziej prawdopodobny, nie jest jednak jedyną możliwą interpretacją organizacji *Bellerophontidae*. Inną alternatywą jest bowiem przyjęcie poglądu, że reprezentowały one pierwotnie bilateralny typ ślimaków, których worek trzewiowy nie uległ jeszcze skręceniu. Pełną symetrię bilateralną zachowują także pewne dziś żyjące *Prosobranchia*, cechuje je jednak skręcenie worka trzewiowego oraz obecność wtórnie zmodyfikowanego kształtu skorupy (kołpak).

dobniejszy wydaje się pogląd Naefa (1913), który uważa że chodziło tu o zmianę kierunku ciężenia muszli, która przed skręceniem ciążyła na głowę, zaś po skręceniu zajęła bardziej korzystne położenie mechaniczne, bowiem skrętka zwróciła się do tyłu. Skręcenie się worka trzewiowego było tym procesem filogenetycznym, który w znacznym stopniu określił dalszy bieg ewolucji ślimaków. W rezultacie tego procesu dokonało się m. in. przykrzyżowanie układu nerwowego (chiastoneuria), określające charakterystyczną postać układu nerwowego *Prosobranchia* (ryc. 157). Dalszy przebieg filogenezy *Gastropoda* wiąże się ściśle z rozwojem wtórnej asymetrii ciała. Pierwszym krokiem w tym kierunku jest przyjęcie przez muszlę postaci turbospiralnej. Muszla taka nie mogłaby być jednak noszona przez zwierzę, bez pewnych wtórnych zmian jej położenia. Polegają one na pewnym pochyleniu muszli (przeważnie na lewo), a na-



Ryc. 157. Rozwój asymetrii ciała w filogenezie ślimaków. (Według Dogiela, zmienione).

A — hipotetyczny prabrzuchonóg z pierwotnie tylnym położeniem organów kompleksu płaszczowego, w ujęciu Stempela B—E dalsze stadia filogenezy.



Ryc. 158. Kolejne stadia rozwoju asymetrii ciała ślimaków w ujęciu A. Naefa.  
(Według Naefa, z Beklemiszewa).

A — rekonstrukcja stosunków u kopalnych przodoskrzelnych z rodziny *Bellerophonitidae*; B — stosunki u *Pleurotomaria* bez uwzględnienia zmian w położeniu muszli; C—D — wtórna regulacja położenia muszli przez przesunięcie jej wierzchołka ku tyłowi (C), oraz opuszczanie się lewego brzegu muszli i podniesienie wierzchołka (D); E—F — dalszy rozwój asymetrii ciała w związku ze zmianą położenia muszli, u *Pleurotomaria* (E) i *Viviparus* (F).

stępnie na pewnym regulacyjnym odchyleniu jej do tyłu (ryc. 158). Nowe położenie muszli spowodowało asymetryczny kształt jamy płaszczowej, co pociągnęło za sobą asymetrię pewnych zawartych w niej organów. W rezultacie topograficznie prawe skrzele stają się niedorozwinięte lub nawet zanika. To samo odnosi się w różnym stopniu do wielu innych narządów, jak przesionek serca, wątroba, gonady, nerki, które po prawej stronie ciała takich *Prosobranchia* stają się niedorozwinięte.

Przebieg opisanych powyżej procesów skręcenia się i rozwoju asymetrii worka trzewiowego oraz związanych z nim organów, nie może być prześledzony na podstawie materiału paleontologicznego. Przemawia on natomiast za poglądem, że procesy te dokonały się wcześniej w ewolucji *Gastropoda*, jeszcze w czasach prekambryjskich. O tym świadczy różnorodność kształtu muszli (planispiralna, turbospiralna, stożkowata) u najstarszych znanych nam ślimaków dolnokambryjskich.

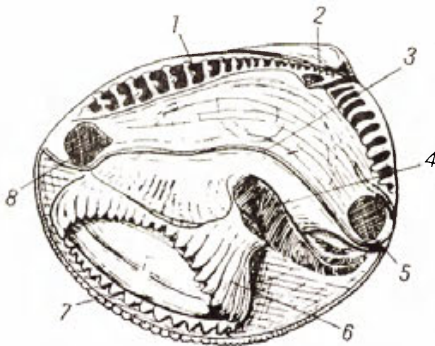
U bardziej ewolucyjnie zaawansowanych ślimaków, tworzących długi szereg filogenetyczny tyłoskrzelnych (*Opisthobranchia*), obserwujemy kolejne stadia wtórnego odkręcania się worka trzewiowego wzdłuż prawej strony ciała. Pochodzą one od *Prosobranchia*, które osiągnęły już poprzed-



nio wysoki stopień asymetrii ciała, wiążący się z zanikiem jednego ktenidium. U prymitywnych *Opisthobranchia* stopień odkręcenia się worka trzewiowego osiąga tylko 45°, zaś u bardziej zaawansowanych 90° i więcej. W ten sposób skrzele kieruje się u nich do tyłu. Pierwotnie skrzyżowany układ nerwowy powraca także do stanu wyjściowego, tj. pnie nerwowe stają się nieprzekrzyżowane. Procesowi odkręcania się worka trzewiowego często towarzyszy u *Opisthobranchia* stopniowa redukcja muszli aż do jej zaniku. Ślimaki tyłoskrzelne znane są w stanie kopalnym od górnego dewenu.

Od prymitywnych tyłoskrzelnych wywodzą się przypuszczalnie *Pulmonata* — ślimaki płucodyszne. Najprymitywniejsze z nich zachowują jeszcze ślady przekrzyżowania układu nerwowego, a budową swej skorupki zbliżają się do najpierwotniejszych *Opisthobranchia*. Jama płaszczowa przekształca się u nich w organ służący do oddychania powietrzem atmosferycznym — płuco. Znajduje się ono podobnie jak skrzele *Opisthobranchia* za sercem. Pojawiły się one stosunkowo późno, gdyż pierwsze ich szczątki znamy dopiero z jury, chociaż formy, których przynależność do *Pulmonata* jest możliwa lecz niepewna, występują już od karbonu.

Przodkowie małżów (*Lamellibranchiata*, *Bivalvia*) musieli stanowić grupę stojącą z jednej strony blisko jednctarczowców, z drugiej zaś blisko spokrewnioną z przodkami ślimaków przodoskrzelnych. O tym ostatnim świadczy obecność u pewnych *Prosobranchia* cech charakterystycznych dla małżów, a niewystępujących u innych mięczaków, m. in. przebicie serca przez jelito. Zasadnicze procesy jakie dokonały się przy wyodrębnianiu



Ryc. 159. Budowa prymitywnego małża na przykładzie rodzaju *Nucula*. Skorupka lewa i częściowo lewy płaszcz usunięte. (Według Franza).

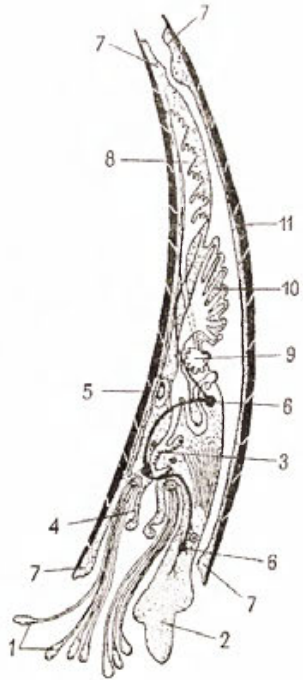
1 — zawiasy, 2 — wieszadło, 3 — kraweż odciętego płaszcza, 4 — skrzele, 5 — mięsień tylny, 6 — noga, 7 — muszla, 8 — mięsień przedni.

małżów polegały na redukcji głowy i związanego z nią przedniego odcinka jelita. Również tarka (radula) ulega wskutek tego zanikowi. Drugi proces wyraża się powstaniem dwuskorupowej muszli. Muszla larwalna małżów, tzw. prodissoconcha, zawiązuje się początkowo jako twór nieparzysty i wyłącznie konchiolinowy, który następnie dzieli się na dwie skorupki. Później ulegają one zwapnieniu, tj. prócz części organicznej tworzą się warstwy mineralne. Tak powstaje skorupka dorosłego zwierzęcia (dissoconcha). Skorupki małżów cechuje zazwyczaj obecność zawiasów (cardo) złożonych z zębów i dołków zębowych, które obok wię-



zadla konchiolinowego służą do połączenia skorupki na ich krawędziach dorsalnych. Pierwotne zawiasy rozwinęły się, jak to można przypuszczać, z elementów zewnętrznej rzeźby skorupki, takich jak żeberka i znajdujące się między nimi rowki. Przechodząc na wewnętrzną powierzchnię krawędzi skorupki przekształciły się one w aparat służący do połączenia skorupki. W dalszej ewolucji małżów obserwujemy różnokierunkowe modyfikacje pierwotnego typu zawiasów, ich zanik a także wtórne powstanie aparatu zawiasowego.

Prymitywne małże mają nogę, która przypomina jeszcze nogę *Gastropoda* i opatrzona jest rodzajem płaskiej stopy służącej do pełzania (rodzaj *Nucula* ryc. 159). U większości małżów noga przekształca się jednak w organ służący do rycia w podłożu. Skrzela prymitywnych małżów tzw. *Protobranchia* przypominają ktenidia jednotarczowców i ślimaków, potem jednak zostają zastąpione wtórnymi typami skrzeli. Obok modyfikacji budowy skorupki, modyfikacje aparatu skrzelowego zdają się stanowić główny nurt ewolucji małżów. W stanie kopalnym małże znane są od



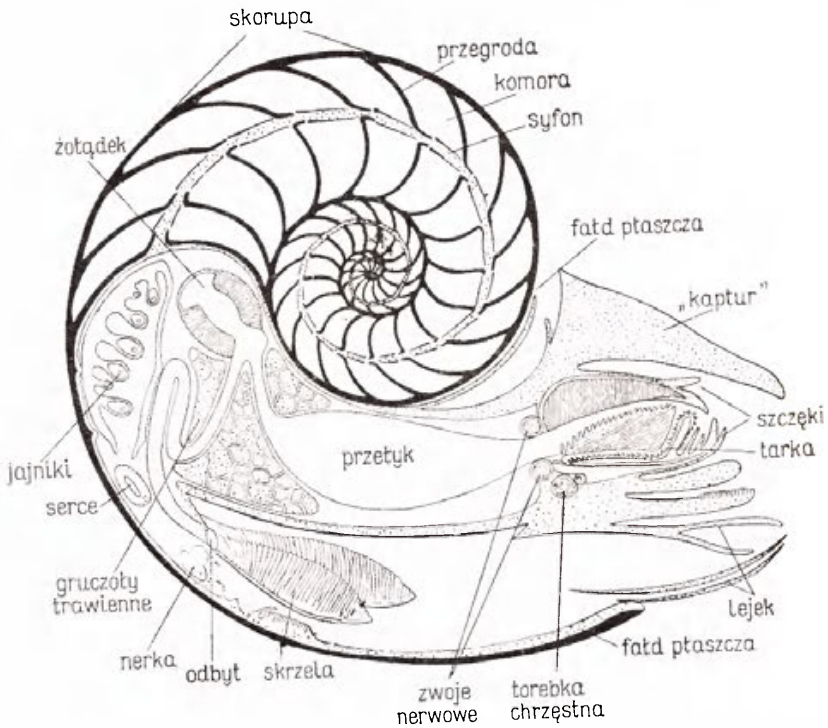
Ryc. 160. Organizacja łódkonogów (*Scaphopoda*). (Według Wurmbacha).

1 — czułki (captacula), 2 — noga, 3 — tarka, 4 — lejek ustny, 5 — serce, 6 — układ nerwowy, 7 — płaszcz, 8 — gonady, 9 — nerka, 10 — wątroba, 11 — muszla.

dołnego kambriu. Kambryjskie i ordowickie małże są rzadkie, a jedną z przyczyn tego stanu rzeczy może być skład mineralny skorupki, które u pierwotnych małżów składały się głównie z aragonitu. Małże były początkowo mięczakami wyłącznie morskimi, pierwsze grupy słodkowodne pojawiły się w dewonie.

Swoistą grupę mięczaków, która nigdy nie odgrywała dużej roli stanowią łódkonogi (*Scaphopoda*) (ryc. 160). Charakterystyczną ich cechą jest rurkowata, lekko zakrzywiona skorupka, otwarta na obu końcach. Skorupki tego typu występują już u najstarszych łódkonogów znanych od ordowiku. Głowa opatrzona jest licznymi czułkowatymi odrostkami (captacula), które rozwinęły się przypuszczalnie z pęczków przydatków głowowych, znajdujących się za otworem ustnym u *Monoplacophora* (por. str. 389). Występowanie w budowie *Scaphopoda* kombinacji cech z jednej strony małży, z drugiej ślimaków świadczy zdaniem większości badaczy o tym, że łódkonogi są blisko spokrewnione z przodkami obu wspomnianych grup.

**Ewolucja wyższych Conchifera.** Bardziej odrębne stanowisko wśród mięczaków zajmują głowonogi (*Cephalopoda*), stanowiące najbardziej progresywną grupę mięczaków. Zasadnicze przemiany ewolucyjne polegały tu na głębokim morfo-fizjologicznym przekształceniu nogi, która wpraw-



Ryc. 161. Organizacja współczesnego łodzika (*Nautilus*). (Według Mutvei).

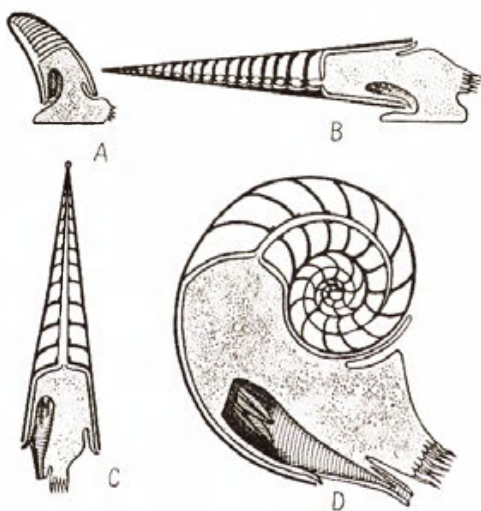
dzie nadal zachowuje rolę organu ruchu, podlega jednak odpowiedniej specjalizacji. Jedną jej część (wentralną) związa się rurkowato, a u głowonogów dwuskrzelnych nawet zrasta się, tworząc organ zwany lejkiem. Głowonogi przeszły w ten sposób do aktywnego pływania metodą odrzutową, wytryskując przez lejek strumień wody z jamy płaszczowej. Druga część nogi przeobrażona w organ chwytny, dzieli się na liczne ramiona i przemieszcza się nad głowę. W rozwoju ontogenetycznym ten proces przejawia się w podziale pierwotnie jednolitego nożnego węzła nerwowego na dwie części obsługujące lejek i ramiona, jako dwie części powstałe przez modyfikację nogi. Podobny podział nogi związany ze specjalizacją funkcjonalną jej przedniej i tylnej części obserwujemy, chociaż na mniejszą skalę, u ślimaków przodoskrzelnych z grupy *Heteropoda*. Skorupa głowonogów przypomina najbardziej skorupę ślimaków i podobnie jak i ona może być sprowadzona do postaci stożka. Jest ona prosta, zagięta lub skręcona, plani- lub turbospiralnie. Pod względem anatomo-

micznym składa się ona z tzw. komory embrionalnej (protoconcha) oraz fragmokona (phragmoconus), tj. właściwej skorupy, która jest podzielona przegrodami na szereg komór. Obecność ich stanowi charakterystyczną cechę muszli głowonogów, różniącą je od muszli innych mięczaków. Za życia zwierzęcia komory wypełnione były gazem, który nadawał skorupie własności hydrostatyczne. Ostatnia komora fragmokona stanowiła tzw. komorę mieszkalną i stanowiła pomieszczenie dla worka trzewiowego (ryc. 161).

Nie ulega wątpliwości, że najbardziej prymitywne są głowonogi czterroskrzelne (*Tetrabranchiata*), mające dwie pary skrzel w postaci ktenidiów. Występowanie dwu par ktenidiów zdaje się świadczyć o zachowanych śladach pierwotnej segmentacji ciała *Tetrabranchiata*. Pod tym względem reprezentują one stan bardziej prymitywny, niż jakiegokolwiek znane nam ślimaki. Obecnie *Tetrabranchiata* stanowią szczepek pod względem filogenetycznym reliktowy i reprezentowane są przez jeden tylko rodzaj łodzika (*Nautilus*). Łodziki i pokrewne mu głowonogi kopalne łączone są w szczepek *Nautiloidea*, do którego należą najstarsze i najprymitywniejsze głowonogi. W ubiegłych epokach geologicznych był to szczepek niezwykle bogato zróżnicowany, o czym świadczy liczba 14 podrzędów, na jakie jest on zazwyczaj dzielony. Z tych podrzędów znanych z ery paleozoicznej, tylko 4 przeszło do ery mezozoicznej, zaś od górnej jury znany jest tylko podrząd *Nautilida*.

Ryc. 162. Budowa skorupy i przypuszczalna organizacja łodzиковатых paleozoicznych. (Według O. H. Schindewolfa).

A — budowa i przypuszczalna orientacja ciała najstarszych łodzиковатых z rodz. *Plectronoceras*; B — to samo u *Actinoceras*, którego muszla miała silnie rozwinięte utwory endosyfonalne; C — budowa i przypuszczalna orientacja ciała u łodzиковатых pozbawionych utworów endosyfonalnych (rodzaj *Orthoceras*); D — to samo u spiralnie skręconych przedstawicieli rzędu *Nautilida*. A—B formy bentoniczne opatrzone nogą służącą do peizania, C—D formy pelagiczne z nogą przekształconą w lejek.



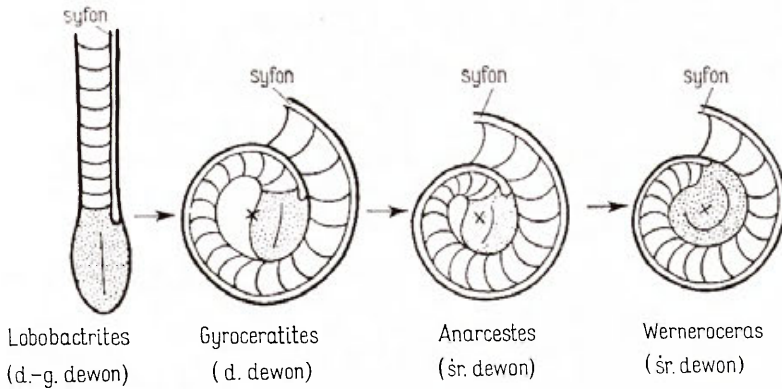
Z dolnego i środkowego kambru znany jest zagadkowy rodzaj *Volborthella*, który uważany jest przez niektórych za najprymitywniejszego głowonoga. Przynależność jego do tej grupy mięczaków nie jest jednak pewna. Za najstarsze i niewątpliwe już łodzиковатые należy uważać górnokambryjskie *Ellesmeroceratida* (np. *Plectronoceras*). Skorupa ich

stanowiła lekko zagięty stożek, zewnętrznie podobny do muszli pewnych ślimaków. Wydaje się możliwe, że z takiego właśnie typu muszli rozwinęły się następnie zarówno zupełnie proste, jak i bardziej zagięte i skrócone skorupy (Flower, 1955). Zmienia to do niedawna przyjęty pogląd, który upatrywał prymitywny typ skorupy w morfologicznie najprostszych — niezagiętych formach. Organizacja ciała tych najstarszych głowonogów nie może być niestety bliżej ustalona. Według zdania pewnych paleontologów, były to jeszcze formy bentoniczne, przypominające *Gastropoda* ze względu na obecność nogi służącej być może do pełzania po dnie. Również rozwój *Ellesmeroceratida* i wielu łodzиковatych dolno-paleozoicznych, związany był z częściowym przeobrażeniem i występowała u nich larwa porównywalna ze stadium weligera. U bardziej zaawansowanych łodzиковatych i u wszystkich głowonogów dwustrzelnych rozwój jest prosty i odbywa się już z pominięciem stadium larwalnego. Z prymitywnych łodzиковatych rozwinęły się w wyniku wielkiej radiacji dolno- lecz głównie środkowo- i górnordowickiej pływające łodziki, o nodze przekształconej już przypuszczalnie w lejek. Były wśród nich zarówno formy aktywnie pływające, jak i biernie unoszące się w wodzie. Pierwsze cechuje rozwój utworów szkieletowych obciążających skorupę i neutralizujących jej działanie hydrostatyczne, drugie zaś brak takich utworów dzięki czemu były one unoszone przez wypełniony gazem frągmokon (ryc. 162).

Sz szczególnie progresywny szczep, blisko spokrewniony z łodzиковatymi reprezentowały *Ammonoidea*, występujące od dewonu do górnej kredy. Zasadnicze różnice między obu wspomnianymi szczepami mają raczej charakter ilościowy. *Ammonoidea* cechuje pofałdowanie przegród, które już u najstarszych ich, dolnodewońskich przedstawicieli różnicują się na zatoki i siodła. Drugą cechą charakteryzującą wszystkie pierwotne *Ammonoidea* jest obecność spiralnie skróconej skorupy. Obie te cechy zostały niezależnie, lub łącznie zrealizowane także w ewolucji pewnych linii *Nautiloidea* i dlatego nie wyznaczają one ostrej granicy morfologicznej. Najbardziej prawdopodobny jest pogląd, że *Ammonoidea* pochodzą nie bezpośrednio od łodzиковatych, lecz za pośrednictwem grupy baktritesów — *Bactritoidea*. Jest to szczep znany również od dolnego dewonu i obejmujący formy o prostych lub słabo zagiętych, stożkowatych skorupach, w czym przypominały one pierwotne łodzиковate. Natomiast przegrody w skorupach baktritesów były już w pewnym stopniu pofałdowane, przy czym tworzy się wyraźna zatoka wentralna, zaś syfon przemieszcza się podobnie jak u amonitów na stronę brzuszną. Przez dalsze pofałdowanie przegród i skrócenie skorupy z baktritesów o budowie zbliżonej do dewońskiego *Lobobactrites* powstały prawdziwe amonity dolnodewońskie (ryc. 163). Najprymitywniejsze z nich jak *Ane-toceras*, znany z dolnego dewonu, lub *Gyroceratites* znany z dolnego i środkowego dewonu, cechowało jeszcze luźne skrócenie skorupy. Po-



szczególne skręty początkowej lub nawet całej skorupy nie stykały się ze sobą, zaś stopień pofałdowania przegród mało różnił się od tego u baktritesów. Pewną trudnością tej teorii jest stosunkowo późne pojawienie się *Bactriteoidea*, których pierwsi przedstawiciele pojawili się



Ryc. 163. Wczesne etapy ewolucji *Ammonoidea* w ujęciu O. H. Schindewolfa. (Według Schindewolfa).

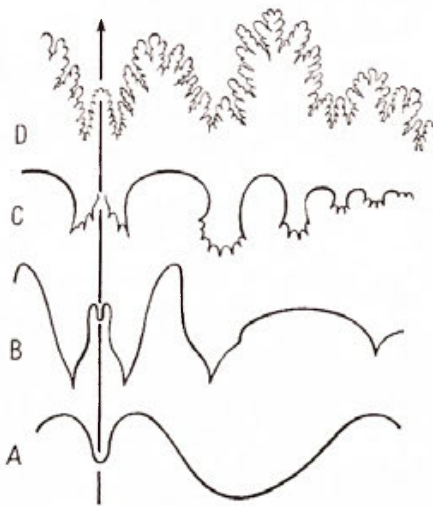
Komora embrjonalna (protokoncha) kropkowana; x — przypuszczalne położenie osi skręcenia muszli.

nawet nieco później niż najstarsze *Ammonoidea*. Zdaje się jednak nie ulegać wątpliwości, że ta sprzeczność jest pozorna i że nowsze badania pozwolą poznać starszych przedstawicieli tego szczepu. Druga hipoteza wywodząca *Ammonoidea* od łodzików o skręconych skorupach i prostych przegródach, jak np. sylurski *Barrandeoceras* wydaje się mniej uzasadniona. Należy zatem przyjąć, że pewien stopień pofałdowania przegród poprzedził definitywne skręcenie się skorupy u przodków amonitów.

Ewolucja *Ammonoidea* polegała przede wszystkim na progresywnej komplikacji stopnia pofałdowania przegród (ryc. 164), w mniejszym zaś stopniu na zmianach kształtu i urzeźbienia skorupy. Najpierwotniejsze linie stanowią *Agoniatitina*, obejmujące najpierwotniejszych przedstawicieli szczepu znanych w dolnym i środkowym dewonie, oraz *Goniatitina* znane od środkowego dewonu do permu. W górnym dewonie wyodrębniła się grupa klymenii (*Clymenida*) stanowiąca krótkotrwały szczep, który wymarł w końcu dewonu. Od dolnego karbonu do górnego triasu żyły ceratyty (*Ceratitina*), których bujny rozwój przypada na ten ostatni okres. Przełom triasu i jury musiał stanowić jeden z najbardziej dramatycznych momentów w historii tej grupy głowonogów. Doszło wtedy bowiem do wymarcia większości amonitów, z wyjątkiem przypuszczalnie tylko jednej, lub bardzo nielicznych linii, które zapoczątkowały następnie rozwój wszystkich pozostałych *Ammonoidea*. Większość, jeżeli nie wszystkie jurajskie i kredowe *Ammonoidea*, zdają się bowiem pochodzić tylko od jednej linii triasowych amonitów, tworzących rodzinę *Monophylliti-*



dae. Amonity posttriasowe dzielą się na trzy odrębne grupy z których dwie stanowią przypuszczalnie jednostki bardziej jednorodnej (*Phylloceratina*, *Lytoceratina*), jedna zaś sztuczny zlepek form o bliżej nie znanym pochodzeniu (*Ammonitina*). Historia amonitów stanowi jeden z najbardziej interesujących przykładów ewolucji w świecie zwierzęcym i przy omawianiu wielu problemów łączących się z prawidłowościami filogenezy będziemy do nich powracać.



Jednym z bardziej interesujących aspektów ewolucji amonitów jest występowanie u nich silnie zaznaczonego dymorfizmu płciowego, wyrażającego

się w morfolologii i sposobie wzrostu muszli. Zagadnienie to zostało niedawno opracowane przez polskiego paleontologa H. Makowskiego (1961, 1962). Badania te wyjaśniają, zagadkę występowania tzw. „dużych” i „małych” form w wielu grupach amonitów. Ze względu na zaznaczające się u nich różnice w wielkości i budowie muszli były one opisywane jako oddzielne gatunki a nawet rodzaje. Formy duże są przy tym zazwyczaj bardziej gładkie i pozbawione zróżnicowanego ujścia muszli, natomiast formy małe są często bardziej ornamentowane i opatrzone zróżnicowaną aperturą w postaci daszków lub bocznych wyrostków aperturalnych. Badania Makowskiego pozwalają spojrzeć na całe zagadnienie od zupełnie innej strony. Po zbadaniu rozwoju skorupy form dużych i małych okazało się bowiem, że początkowe stadia rozwoju obu takich form są identyczne. Jednak u form małych rozwój muszli zatrzymuje się na wcześniejszym stadium wzrostowym, podczas gdy u form dużych przybywa zawsze co najmniej jeden skręt dodatkowy. Przeprowadzając porównania z różnymi grupami mięczaków dzisiejszych Makowski doszedł do wniosku, że formy duże odpowiadają samicom, zaś formy małe samcom. Podobny bowiem dymorfizm zaznacza się u wielu głowonogów i ślimaków. Dymorfizm płciowy amonitów nie wyrażał się tylko w morfolologii muszli ale także w sposobie jej wzrostu. Okazuje się przy tym, że u *Ammonoidea* można wyróżnić dwa typy przejawiania się dymorfizmu płciowego. W jednej grupie amonitów formy małe osiągają 5–6 skrętów, duże zaś co najmniej 7 skrętów. W drugiej grupie natomiast

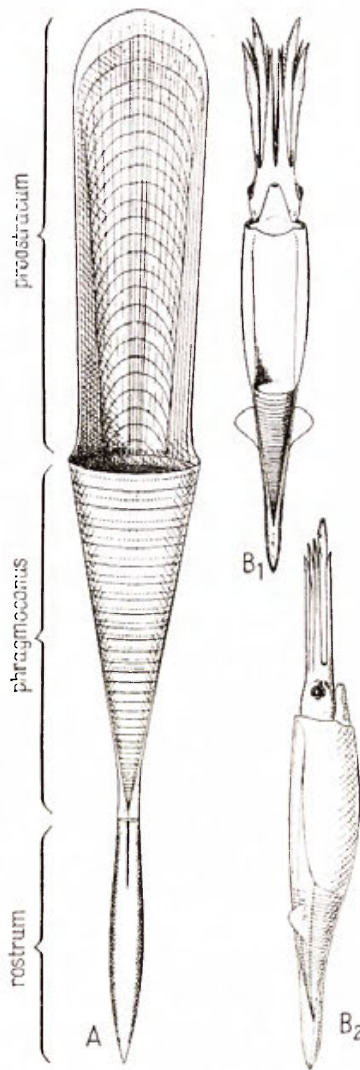
Ryc. 164. Rozwój filogenetyczny linii łobowej (szwu) *Ammonoidea*. (Według Orłowa).

A — linia łobowa prymitywnych goniatytów dewońskich; B — rozwinięta linia łobowa typu goniatytowego; C — linia łobowa typu ceratytowego; D — linia łobowa typu amonitowego.

A — linia łobowa prymitywnych goniatytów dewońskich; B — rozwinięta linia łobowa typu goniatytowego; C — linia łobowa typu ceratytowego; D — linia łobowa typu amonitowego.

formy małe osiągają 7—9 skrętów, zaś duże 8—10 skrętów. Makowski stwierdził, że te dwa typy dymorfizmu występowały zawsze u *Ammonoidea*, poczynając od najstarszych dewońskich aż do najmłodszych kredowych. Jest to według tego autora jedna z najbardziej stałych cech biologicznych *Ammonoidea*, która utrzymała się przez całą historię rozwoju tej grupy.

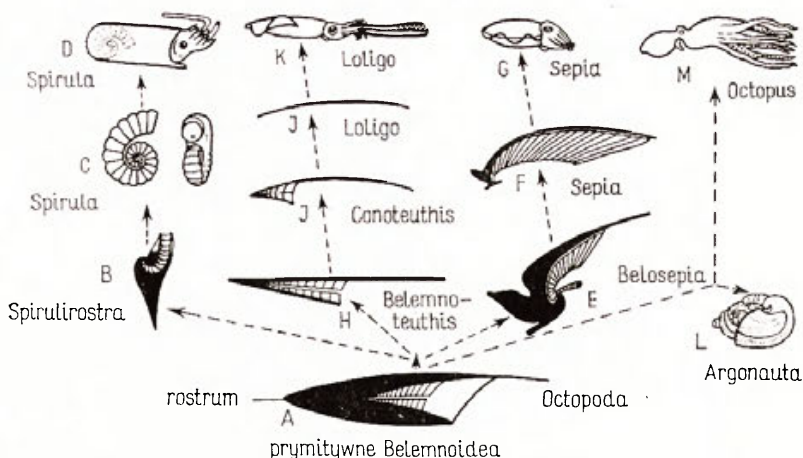
Głównogi dwuskrzelne (*Dibranchiata*) cechuje obecność tylko jednej pary skrzel oraz powstanie skorupy wewnętrznej. Przekształcanie się zewnętrznej skorupy w skorupę wewnętrzną nie jest zjawiskiem wyjątkowym wśród mięczaków występuje także u chitonów i ślimaków Wymarła, a zarazem prymitywną i centralną grupę wszystkich *Dibranchiata* stanowiły belemnity (*Belemnoidea*), znane od dolnego karbonu do eocenu. Jednak najstarsze belemnity mają już typową dla tej grupy budowę skorupy i dlatego rzucają mało nowego światła na pochodzenie belemnitów. Pod względem anatomicznym skorupy belemnitów można łatwo porównać ze skorupami prostych łozikowatych. Wydaje się jednak obecnie, że nie wyodrębniły się one bezpośrednio od typowych łozikowatych z grupy *Orthoceratida*, lecz za pośrednictwem *Bactritoidea*. Amonity i belemnity miałyby zatem wspólnych bezpośrednich przodków, przy czym wyodrębnienie się belemnitów przypadać



Ryc. 165. Budowa muszli *Belemnoidea* na przykładzie rodzaju *Hibolites* (od jury środkowej do kredy dolnej) — (A); oraz rekonstrukcja wyglądu zwierzęcia na przykładzie *Megateuthis giganteus* (jura), widziana od strony brzusznej (B<sub>1</sub>) oraz z boku (B<sub>2</sub>). (Według Naefa).

także musi na dewon. Skorupa belemnitów (ryc. 165) składa się z protoconchy i fragmokonu, które są homologiczne w pełni odpowiednim częściom skorupy łozikowatych. Przednia część skorupy stanowiąca rodzaj daszka nad grzbietową częścią ciała zwierzęcia, tzw. proostracum, odpowiada dorsalnej ścianie komory mieszkalnej, która podlega tu częściowej

redukcji zaś rostrum zbudowane z węglanu wapnia i konchioliny stanowi pochodną periostracum, tj. zewnętrznej warstwy skorupy innych mięczaków. Jest to jednak twór swoisty, nie występujący w tej postaci u innych głowonogów.



Ryc. 166. Ewolucja morfologiczna i filogeneza *Dibranchiata*. (Według Shrocka & Twenhofela zmienione).

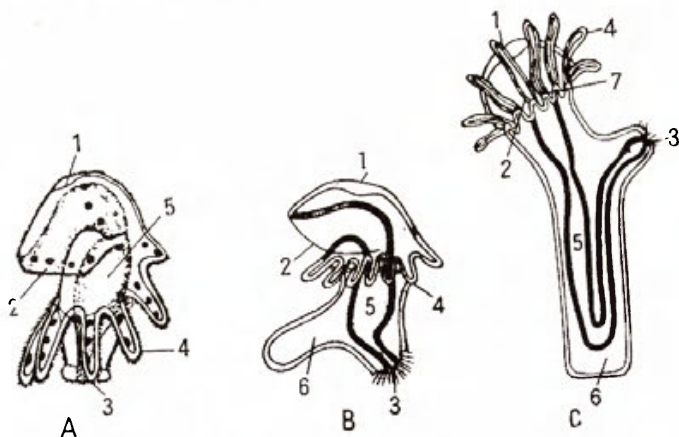
A-K linie rozwojowe *Decapoda* (B-D *Spirulidae*, E-G *Sepiidae*, H-K *Teuthoidea*), L-M linie rozwojowe *Octopoda*.

Belemnity zapoczątkowały rozwój innych *Dibranchiata*, przede wszystkim kalmarów (*Teuthoidea*) (ryc. 166). Te ostatnie cechuje tendencja do redukcji znacznej części skorupy (rostrum i fragmokonu) lub nawet do całkowitego jej zaniku. Prymitywne kalmary o słabym stopniu uwstecznienia skorupy znane są z dolnej jury, nie ulega jednak wątpliwości, że wyodrębniły się one znacznie wcześniej, co najmniej w triasie. Niektóre dziś żyjące kalmary świadczą o gigantyzmie, tj. tendencji do silnego zwiększania rozmiarów ciała, jaka przejawiać się musiała w ewolucji tego szczepu. Tu należą największe ze znanych zwierząt bezkręgowych jak 18 m długości *Architeuthis*. Natomiast mątwy, czyli kałamarnice stanowią zapewne szczep młodszy, gdyż pierwotni jego przedstawiciele, pośredni między belemnitami i właściwymi mątwami znani są dopiero z eocenu. W szczepie tym dochodzi do całkowitej redukcji periostracum oraz znacznej redukcji fragmokona i rostrum. U pewnych form, stanowiących oddzielny kierunek rozwojowy, zaznaczony już w eocenie, dochodzi do skręcania się skorupki. Ten szereg rozwojowy prowadzi do dzisiejszego rodzaju *Spirula* (ryc. 166). Ewolucja *Sepioidea* dostarcza interesujących serii rozwojowych, reprezentujących kolejne etapy wspomnianym procesów (ryc. 166).

Ośmiornice (*Octopoda*) poszły najdalej w rozwoju morfologicznej specjalizacji i są najbardziej zmodyfikowanymi potomkami belemnitów

lub kalmarów (ryc. 166). Cechuje je silna tendencja do redukcji skorupki, która najczęściej przybiera postać wygiętej płytki konchiolinowej, lub też zanika zupełnie. Również uwstecznienu ulega jedna para ramion. Kopalne *Octopoda* znane są dopiero od górnej kredy, nie ulega jednak wątpliwości, że musiały się one wyodrębnić znacznie wcześniej.

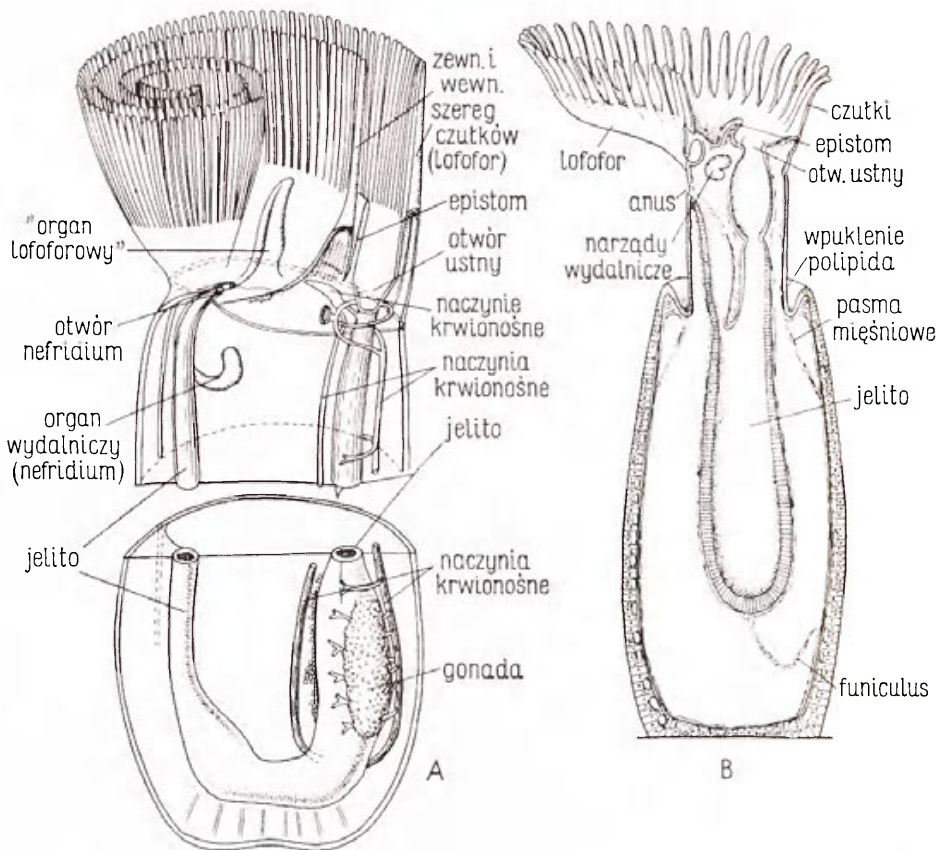
**Stosunki filogenetyczne czułkowców.** Wielką przepaść morfologiczną między *Protostomia* i *Deuterostomia* wypełniają w pewnym stopniu trzy typy bezkręgowców: *Phoronoidea*, stanowiące małą grupę współczesnych zwierząt bentonicznych, mszywioly (*Bryozoa*) kolonijne zwierzęta osiadłe i ramienionogi (*Brachiopoda*), osobnicze organizmy bentoniczne opatrzone silnie rozwiniętym szkieletem zewnętrznym w postaci muszli. Wygląd dorosłych zwierząt należących do tych trzech grup różni się w bardzo dużym stopniu, lecz w ich budowie występuje wiele cech wspólnych. Stanowią one zarazem kombinację cech charakteryzujących *Protostomia* i *Deuterostomia*. Sposób tworzenia się otworu ustnego i losy blastoporu wskazują na to, że wszystkie wymienione szczepy należą do *Protostomia*. W ich rozwoju występują również larwy przypominające larwy trochoforowe pierścienic. W szczególności odnosi się to do *Phoronoidea* i mszywiolów. Cechy te jednak łączą się z powstawaniem mezodermy z tkanek prajelita, lub wręcz z powstawaniem jej na drodze typowo enterocelicznej, w postaci pęcherzyka celomicznego. Ten ostatni dzieli się następnie na trzy uchyłki, co świadczy o tym, że pod względem architektonicznym ciało tych zwierząt jest trzyczęściowe (trimeria). Sposób tworzenia się mezodermy i trimeria ciała zbliżają czułkowce do *Deuterostomia* (por. str. 414). Cechą bardzo charakterystyczną jest obecność



Ryc. 167. Larwa *Phoronis* — actinotrocha (A) i kolejne stadia jej metamorfozy (B, C). (Według Beklemiszewa).

1 — płytka ciemieniowa, 2 — otwór ustny, 3 — otwór odbytowy, 4 — czułki larwalne, 5 — jelito, 6 — metasoma tworząca we wczesnym stadium rozwoju woreczkowate uwypuklenie ciała (B, 6), 7 — czułki ostateczne.





Ryc. 168. Porównanie organizacji *Phoronis* (A) oraz mszywiolów *Phylactolaemata* (B). (Według Delage'a i Herouad'a).

W przypadku *Phoronis* przedstawiono tylko górny i dolny odcinek ciała.

u przedstawicieli wszystkich trzech typów organu czułkowego — lofoforu. Organ ten reprezentuje bądź to wieniec czułków pokrytych nabłonkiem migawkowym, bądź też wyrostki w postaci taśmy opatrzonej czułkami i wyścielone takim nabłonkiem. Jama wewnętrzna lofoforu łączy się ze środkowym oddziałem wtórnej jamy ciała. Obecność podobnego aparatu czułkowego cechuje także piórokrzelne (*Pterobranchia*) co zwiększa listę cech wspólnych dla czułkowców i *Deuterostomia*.

Kombinacja w budowie omawianych szczepów cech obu wielkich działów *Bilateria*, nie świadczy jednak o tym, że w jednym z nich upatrywać mamy grupę pośrednią między *Proto-* i *Deuterostomia*. Wszystkie wspomniane typy zwierzęce stanowią samodzielne, boczne gałęzie rozwojowe, które bardzo dawno wyodrębniły się od wspólnej grupy wyjściowej. Już w kambrze stanowiły one wyraźnie oddzielone kierunki rozwojowe, a proces ich dywergencji musiał dokonać się jeszcze wcześniej. Występujące w budowie czułkowców podobieństwa do *Deuterostomia*



można objaśnić nie tyle bezpośrednim pokrewieństwem, ile raczej zjawiskiem paralelizmu ewolucyjnego.

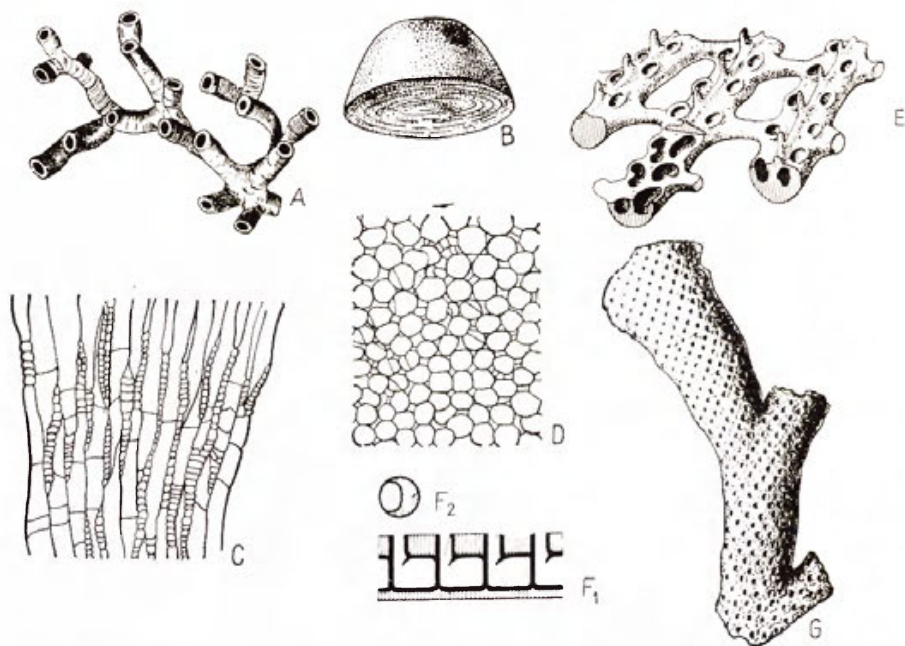
O budowie wspólnych przodków mszywiolów i ramienionogów wnioskować możemy na podstawie dziś żyjących *Phoronoidea*, stanowiących przypuszczalnie najprymitywniejszą grupę czułkowców. W rozwoju dzisiejszego *Phoronis*, występuje larwa — actinotrocha, która budową swą przypomina trochoforę i opatrzona jest pasmami rzęsek oraz wieńcem czułków (ryc. 167). W wyniku metamorfozy tworzy się workowate uwypuklenie stanowiące zawiązek „tułowia” dorosłego zwierzęcia. Następnie do uwypuklenia tego wnika pętla jelita, przybierającego jak u wielu innych bezkręgowców osiadłych postać litery „U” (ryc. 167). Dorosłe zwierzę żyje w wydzielonej przez siebie rurce chitynowej, przy czym przedni jego koniec opatrzony jest lofoforem, podstawa którego ma postać podkowy (ryc. 168, A). Jest to zarazem organ oddechowy jak i zdobywania pokarmu. Jama wewnętrzna składa się z oddziału przedniego (lofoforowego) i tylnego (tułowiowego), oddzielonych od siebie cienką błoną. Wydaje się jednak, że zasadniczo *Phoronoidea* cechuje trimeria i odpowiednikiem najbardziej przedniego odcinka ciała jest przypuszczalnie krótki, jęczyczkowaty wyrostek, epistom (ryc. 168, A). Organami wydalniczymi jest para nefrydiów. *Phoronis* tworzy rodzaj „stad” złożonych z licznych osobników, żyjących w bezpośrednim sąsiedztwie i często pochodzących z podziału jednego osobnika macierzystego. Można przypuszczać, że przez dalszą integrację takich prymitywnych zespołów mogły powstać kolonie innych czułkowców, podobnie jak dokonało się to u pióroskrzelnych (por. str. 424).

Z *Phoronoidea* wydają się być blisko spokrewnione mszywioly. Zasadnicze cechy organizacji mszywiolów ukształtowały się niewątpliwie w związku z rozwojem ich kolonijności. Łączy się z tym także pewne uproszczenie budowy morfologicznej poszczególnych osobników, zastępowane u mszywiolów przez odpowiednią organizację kolonii. Ta ostatnia wyraża się zróżnicowaniem osobników kolonii (polimorfizm) zamienionych w pewnych przypadkach na wyspecjalizowane osobniki, pełniące rolę organów kolonijnych (heterozoidy). W związku zaś z małymi rozmiarami osobników zanika u mszywiolów system krwionośny i organa wydalnicze, dobrze rozwinięte u *Phoronis*.

Najprymitywniejsze są mszywioly należące do gromady *Phylactolaemata* (ryc. 168, B). Brak zróżnicowania osobników kolonii, obecność lofoforu mającego kształt podkowy, obecność epistomu, zbliża je wyraźnie do *Phoronoidea*, od których przypuszczalnie pochodzą. Dzisiejsze *Phylactolaemata* są grupą wyłącznie słodkowodną, lecz należy przypuścić, że jest to dla nich środowisko wtórne i że pierwotnie była to grupa morska. Reprezentują one różne stadia rozwoju kolonii, począwszy od form o słabej integracji kolonii i dużej indywidualności osobników, aż do form tworzących niezwykle ściśle zespolone kolonie. Rozwój kolonijności dokonał

się w tej grupie niezależnie od jej rozwoju w pozostałych szczepach mszywiolów. Środowisko słodkowodne spowodowało, że rozwój *Phylactolaemata* jest wtórnie uproszczony i bardzo odbiega od rozwoju *Phoronidea*. Pod tym względem nie reprezentują one prymitywnego stadium ewolucji *Bryozoa*. *Phylactolaemata* są prawie nie znane w stanie kopalnym.

Wszystkie pozostałe rzędy mszywiolów łączone są w wspólną gromadę *Gymnolaemata*, której przedstawiciele cechuje kolisty kształt lofoforu, brak epistomu i wyraźnie zaznaczona tendencja do rozwoju polimorfizmu wśród osobników kolonii. W rozwoju *Gymnolaemata* występują larwy planktoniczne, przypominające larwy trochoforowe. Po pewnym czasie larwa przechodzi do osiadłego trybu życia i podlega głębokiej metamorfozie, związanej z procesami rozpadu tkanek larwy (histoliza) i tworzeniem się na nowo ciała pierwszego osobnika kolonii, tzw. ancestruli. Od tego osobnika drogą pączkowania powstają wszystkie pozostałe osobniki kolonii. Kolonie mszywiolów mają często bardzo regularny i ustalony plan budowy, wyrażający się w określonych kształtach geometrycznych i w regularnym sposobie pączkowania osobników.

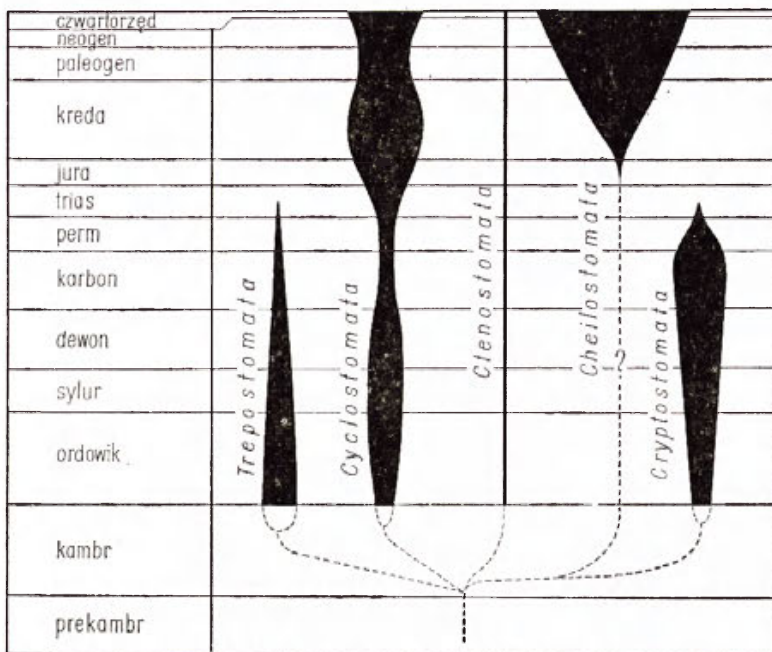


Ryc. 169. Przykłady budowy szkieletu kolonii u mszywiolów (Według różnych autorów kombinowane).

A z rzędu *Cyclostomata*; B—D z rzędu *Trepostomata*; E—F z rzędu *Cryptostomata*; G — z rzędu *Cheilostomata*.

A — *Stomatopora* (jura), fragment kolonii; B — *Estoniopora* (ordowik), wygląd ogólny szkieletu kolonii; C — *Diplotrypa* (ordowik), przekrój podłużny szkieletu kolonii; D — *Tabulipora* (g. karbon), przekrój styczny szkieletu kolonii; E — *Fenestella* (karbon) fragment szkieletu kolonii; F<sub>1</sub> — schematyczny przekrój podłużny; F<sub>2</sub> — widok apertury od góry; G — *Coscinopleura* (g. kreda) fragment kolonii.

Najbardziej pierwotny rząd tej grupy stanowią *Cyclostomata*, zbliżające się też najbardziej do *Phylactolaemata*, od których przypuszczalnie pochodzą (ryc. 169, A). Cechuje je prosta, rurkowata postać rurek zoidalnych (zoeciów), opatrzonych terminalną aperturą, przy wykształce-

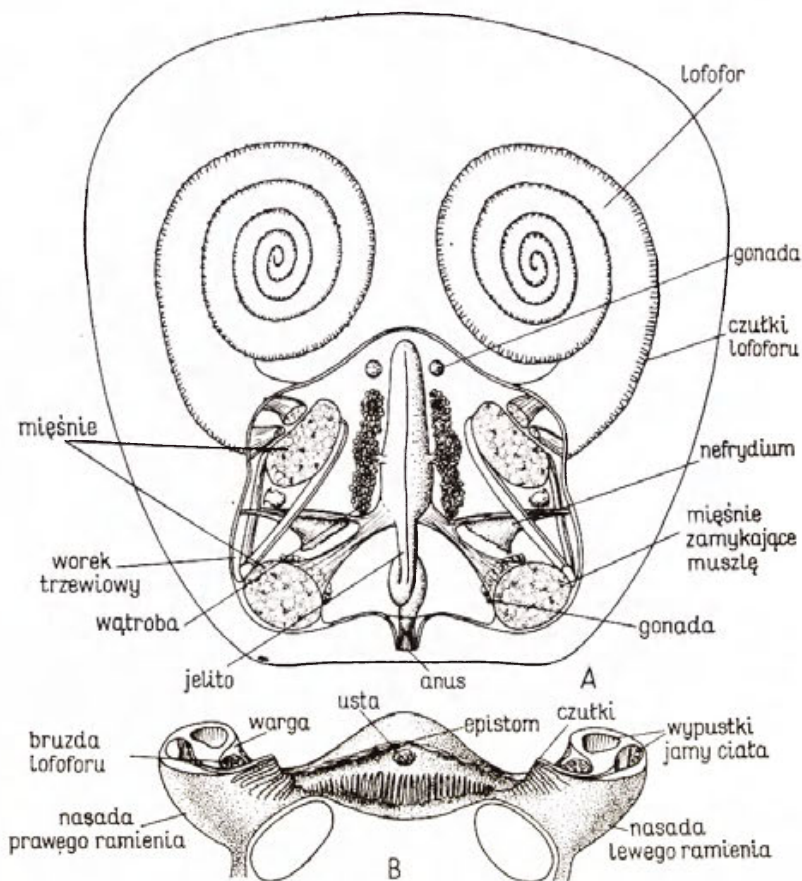


Ryc. 170. Przypuszczalne stosunki filogenetyczne i występowanie geologiczne mszywiołów *Gymnolaemata*. (Według Astrowej).

niu specjalnych osobników zamienionych na wylęgarki (ovicella, oecja), w których odbywają się początkowe stadia rozwojowe młodocianych osobników. W stanie kopalnym niepewne szczątki *Cyclostomata* znane są już od kambru, pewne zaś od ordowiku. Do grupy *Cyclostomata* zbliża się pod wieloma względami kopalny rząd *Trepostomata* (ryc. 169, B—D), którego przedstawiciele tworzyli złożone i silnie polimorficzne kolonie. Wyrażało się to zróżnicowaniem wielkości szkieletu osobników (auto-, meso-, acanthopory), oraz ich budowy wewnętrznej. *Trepostomata* oddzieliły się od prymitywnych *Cyclostomata*, prawdopodobnie jeszcze w okresie kambryjskim i dalszy ich rozwój poszedł po drodze silnej specjalizacji. Występują one w stanie kopalnym od ordowiku do triasu.

Pozostałe rzędy *Gymnolaemata*; *Ctenostomata*, znane od ordowiku do dziś; *Cryptostomata* (ryc. 169, E—F), znane od ordowiku do triasu oraz *Cheilostomata* (ryc. 169, G) znane od jury do dziś, wykazują duże wzajemne podobieństwo. Równocześnie różnią się one pod wieloma względami od *Cyclostomata*. Należy zatem przypuścić, że wszystkie te szczepy

wyodrębniły się za pośrednictwem najprymitywniejszego z nich rzędu *Ctenostomata*, wprost od wspólnych przodków wszystkich *Gymnolaemata* (por. ryc. 170). Szczególnie duże jest wzajemne podobieństwo budowy szkieletu *Cryptostomata* i *Cheilostomata*. Dlatego dawniej wielu



Ryc. 171. Organizacja prymitywnego ramienionoga bezzawiasowego (A) i budowa nasady lofoforu (B). (Według Delage'a i Herouard'a).

paleontologów uważało tę ostatnią grupę za bezpośrednich potomków *Cryptostomata*. Obecnie jednak, kiedy okazało się, że między wymarciem ostatnich *Cryptostomata* i pojawieniem się pierwszych *Cheilostomata* istnieje luka stratygraficzna, bardziej prawdopodobny wydaje się pogląd, że oba te szczepy wcześnie i niezależnie wyodrębniły się wprost od *Ctenostomata*. *Cheilostomata* istnieć mogły już dużo wcześniej, zanim pojawiły się w stanie kopalnym. Być może jednak były one początkowo pozbawione trwałego szkieletu i nie zachowywały się w stanie kopalnym. Obecnie stanowią one dominującą grupę mszywiolów. Sukces ewolucyjny *Cheilostomata*, zdaje się być związany z udoskonaleniem przez



nie aparatu służącego do wysuwania się i chowania osobników wewnątrz szkieletu, oraz rozwojem szczególnie daleko posuniętego polimorfizmu wśród osobników kolonii.

Ramienionogi reprezentują zupełnie odmienny typ przystosowawczy niż *Phronoidea* i mszywioly. Ciało ich okryte jest muszlą zbudowaną z chityny impregnowanej fosforanem wapnia, lub też złożonej z węglanu wapnia, pokrytego zewnętrzną warstwą chitynową (ryc. 171). Muszla złożona jest z dwu skorupki, brzusznej i grzbietowej, połączonych jedynie tkankowo (głównie przy pomocy mięśni), albo też przy pomocy zawiasów, przypominających zawiasy małżów. Pierwszy sposób połączenia skorupki cechuje ramienionogi należące do gromady bezzawiasowych — *Inarticulata*, drugi zaś właściwy jest przedstawicielom gromady zawiasowych — *Articulata*. Główna masa organów wewnętrznych mieści się w worku trzewiowym, oddzielnym błoną skórną (diaphragma) od jamy płaszczowej, otoczonej dwoma fałdami płaszczki (grzbietowym i brzusz- nym). Do jamy płaszczowej wnika taśmowaty i zawyczaj spiralnie skrę- cony lofofor. Pod względem swej zasadniczej architektoniki ramienio- nogi zdają się nawiązywać do *Phronoidea* i *Bryozoa*, chociaż swym wyglą- dem bardzo odbiegają od tych grup zwierząt. W jamie ciała można jednak wyróżnić trzy oddziały, odpowiadające przypuszczalnie trzem oddzielnym pęcherzykom celomicznym, które nie są jednak wyraźnie wyodrębnione. Przemawia to za tym, że przodkami ramienionogów były zwierzęta cechu- jące się trimerią ciała. Fałd nasady lofofora tworzący rodzaj wargi nad otworem ustnym byłby przypuszczalnie odpowiednikiem epistomu *Pho- ronoidea* i *Phylactolaemata*, przy czym u brachiopodów bezzawiasowych opatrzony jest on nawet oddziałem jamy ciała odpowiadającym przed- niemu oddziałowi jamy ciała innych czułkowców. Jama lofofora stanowi odpowiednik takiego samego oddziału jamy ciała u *Phoronis*. Tylna część jamy ciała ramienionogów tworzy tzw. ogólną jamę ciała, w której znajdują się główne trzewia (jelito, gruczoły trawienne, gonady, nefry- dia). U większości ramienionogów środkowa i tylna część jamy ciała nie są od siebie wyraźnie oddzielone.

Nie ulega wątpliwości, że prymitywniejszą gromadą ramienionogów są *Inarticulata*, które obok braku zawiasów cechuje obecność otworu odbyowego. Skorupki ich są przeważnie chitynowo-fosforanowo-wa- pienne, rzadziej węglanowo-wapienne. *Inarticulata* były dominującą grupą w okresie kambryjskim, następnie zaś straciły bardzo na znacze- niu, ustępując miejsca ramienionogom zawiasowym. *Inarticulata* są szczepem konserwatywnym, reprezentowanym w dzisiejszej faunie przez niezwykle długowieczne rodzaje, które jak *Lingula* znane są od dolnego ordowiku do dziś. Warto dodać, że już w kambrze występował bardzo bliski mu rodzaj *Lingullela*, a zmiany ewolucyjne jakie dokonały się w tym szczepie na przestrzeni ok. 480 mln lat ograniczają się jedynie do pewnego zmniejszenia wielkości worka trzewiowego, na korzyść jamy



plaszczowej, co odpowiada zarazem przypuszczalnie pewnemu wydłużeniu lofofora.

*Inarticulata* pojawiły się w dolnym kambrze jako grupa silnie zróżnicowana i w dużym stopniu już wyspecjalizowana. Towarzyszą jej również pierwsze *Articulata*. Nie ulega zatem wątpliwości, że ramienionogi musiały powstać i zróżnicować się dużo wcześniej. Brak niewątpliwych ich szczątków w proterozoiku, tłumaczyć można jedynie tym faktem, że pierwotne grupy prekambryjskich ramienionogów były przypuszczalnie początkowo pozbawione muszli, lub że muszle ich były małe i wyłącznie chitynowe, przypominając muszlę larwalną (protegulum) dzisiejszych ramienionogów. Muszle takie miały małe szanse zachowania się w stanie kopalnym, dopóki nie uległy procesowi mineralizacji, co nastąpić musiało dopiero u ramienionogów kambryjskich.

Gromada *Articulata* cechuje się rozwojem zróżnicowania muszli i organów ciała. Wyraża się to powstaniem zawiasów oraz skorupki węglanowo-wapiennej. Jelito zakończone jest ślepo, zaś aparat ramieniowy, (lofofor), opatrzony jest przeważnie szkieletem wewnętrznym, tzw. brachidium. Dzisiejsze ramienionogi zawiasowe są wyraźnie odgraniczone od *Inarticulata*, jednak znamy grupy kopalne wypełniające w pewnym stopniu lukę jaka istnieje między nimi. Takie w pewnym sensie przejściowe rodzaje ujmowano dawniej w jedną grupę — *Palaeotremata*, dziś jednak uważa się, że tworzą one dwa oddzielne rzędy (*Rustellida* z dolnego kambru i *Kutorginida* z kambru i dolnego ordowiku). Skorupki tych ramienionogów były często węglanowo-wapienne, opatrzone charakterystycznym dla *Articulata* otworem nóżkowym, łączyły się wzdłuż brzegu zawiasowego. Nie jest wykluczone jednak, że podobnie jak *Inarticulata* miały one jeszcze otwór odbytowy.

Najstarsze typowe *Articulata* należą do rzędu *Orthida*, znanego od dolnego kambru do środkowego dewonu. W ordowiku doszło do silnego różnicowania się *Articulata* na szereg oddzielnych grup, stanowiących przodków większości późniejszych szczepów (m. in. *Rhynchonellida*, *Spiriferida*). Szczepy te reprezentują różne kierunki różnicowania się muszli i lofofora oraz jego szkieletu. W końcu syluru pojawiły się *Terebratulida*. Szczyt rozwoju osiągnęły *Articulata* w dewonie, z którego pochodzi ok. 320 opisanych rodzajów. Na przełomie ery paleozoicznej i mezozoicznej zaznacza się wyraźny kryzys w ewolucji ramienionogów, pociągający za sobą wymarcie około połowy nadrodzin. Powoduje to zasadnicze zmniejszenie stopnia zróżnicowania ramienionogów mezozoicznych, zwłaszcza że pojawiają się tylko dwie nowe ich nadrodziny. Od wystąpienia tego kryzysu w historii ramienionogów, nie powróciły już one do takiego znaczenia, jakie miały w paleozoiku, ustępując pierwsze miejsce mięczakom. Przypuszczalnie, prócz zmian środowiska abiotycznego, dużą rolę odegrała tu bezpośrednia konkurencja ze strony małżów i ślimaków. Pod

koniec ery mezozoicznej ustala się ostatecznie taki stopień zróżnicowania *Articulata*, który utrzymał się bez większych zmian do dziś. Są one reprezentowane przez ok. 60 rodzajów należących do 4 nadrodzin i stają się grupą, która jest pod względem filogenetycznym reliktowa.

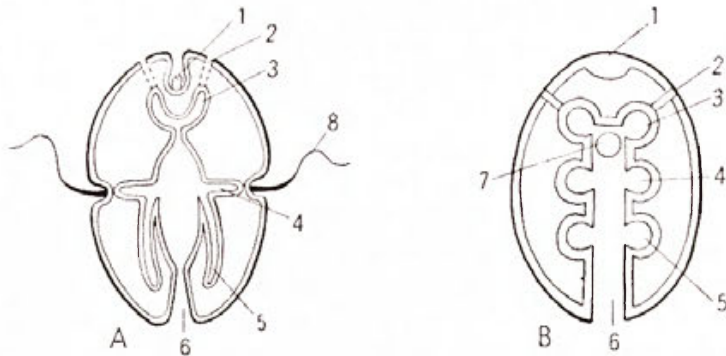
W budowie *Phoronoidea*, mszywołów i ramienionogów występuje zatem wspólny im zrab strukturalny. Został on jednak w poszczególnych grupach zmodyfikowany w bardzo różny sposób. Duży stopień rozbieżności w budowie i kierunku przystosowań wskazuje zarazem na fakt, że ich drogi rozwojowe rozeszły się już bardzo dawno. W przeszłości, opierając się na ogólnych podobieństwach ich budowy łączono trzy wspomniane szczepy w jeden typ czułkowców — *Tentaculata*. Bardziej jednak uzasadnione wydaje się być wyodrębnianie ich w oddzielne typy zwierzęce. Należy jednak pamiętać, że wszystkie te typy czułkowców („lophophorate phyla”), stanowić musiały kiedyś wspólny pień rozwojowy, (por. diagram za str. 618).

**Charakterystyka Deuterostomia.** Z punktu widzenia formalno-morfologicznego grupa ta cechuje się wtórnym sposobem powstawania otworu ustnego, który został już przez nas omówiony poprzednio (por. str. 318). W istocie jednak, kryterium to nie jest wystarczające dla określenia tego dużego działu *Bilateria*. Ten sam bowiem sposób tworzenia się otworu ustnego, cechuje grupę szczecioszczęków (*Chaetognatha*), która poza tym nie ma nic wspólnego z resztą zaliczanych tu szczepów i stanowi całkowicie oddzielny i boczny pień rozwojowy. Prawdziwe natomiast *Deuterostomia* cechuje jako naturalną jednostkę świata zwierzęcego szereg innych głębokich podobieństw. Wyrażają się one przede wszystkim w przebiegu ich rozwoju ontogenetycznego. Podczas bowiem gdy stadia dorosłe *Deuterostomia* uległy w procesie ewolucji głębokim i rozbieżnym modyfikacjom morfologicznym, wcześniejsze stadia rozwojowe i przebieg głównych procesów morfogenetycznych wykazują wielkie wzajemne podobieństwa.

W rezultacie bruzdkowania jaja dochodzi do powstania stadium blastuli, złożonej z komórek wiciowcowych, bardzo przypominających komórki tego samego stadium ontogenezy gąbek i jamochłonów, a zarazem także komórki wiciowców z grupy *Protomonadina* (rys. 101, D). W wyniku gastrulacji powstaje zaś postać larwalna bardzo przypominająca planktoniczne jamochłony, zwłaszcza żebroplawy. Przebieg wczesnych stadiów ontogenezy świadczy zarazem o nadzwyczajnej prymitywności *Deuterostomia*, a równocześnie wskazuje też na to, że ich przodków należy poszukiwać bezpośrednio wśród jamochłonów. Za tym wnioskiem przemawia także cała organizacja postgastrulacyjnej larwy niższych *Deuterostomia*, zwanej ogólnie dipleurula, która daje się porównać najlepiej z organizacją żebroplawów (Miecznikow, 1874; Mac Bride, 1914; Beklemiszew. 1957). Widzimy więc raz jeszcze, że właśnie żebroplawy są tą

grupą współczesnych bezkręgowców, organizacja których zachowała najwięcej cech, pozwalających uważać je za blisko spokrewnione nie tylko z przodkami *Deuterostomia*, ale i wszystkich głównych pni *Bilateria*.

Powstający z jelita, w rezultacie tworzenia się kieszonek celomicznych, aparat gastro-celomiczny larw jelitodysznych i szkarłupni daje się dobrze porównać z aparatem gastro-waskularnym żebroplawów. Podobnie jak u tych ostatnich jelito tworzy z każdej strony trzy pierwotne



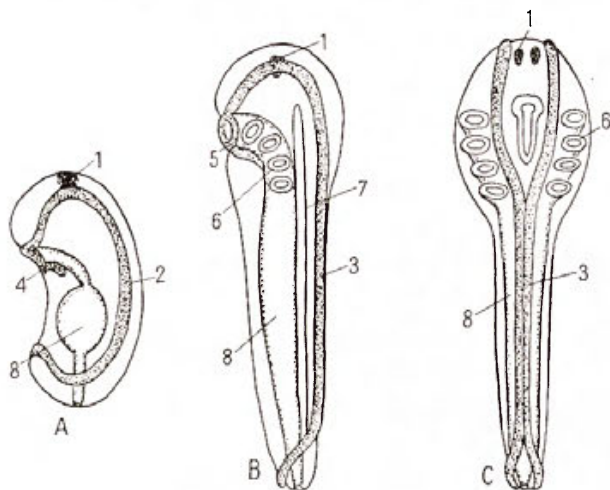
Ryc. 172. Porównanie organizacji żebroplawów (A) i dipleurulowej larwy pierwotnych *Deuterostomia*, w stadium tworzenia kieszonek celomicznych (B). (Według Beklemiszewa).

1 — aboralny organ zmysłowy w A i płytka ciemieniowa w B; 2 — pory akrogastru (A) i pory celomów przednich (B), 3 — akrogaster (A) i przednie woreczki celomiczne ( $coe_1$ ) (B), 4 — kanały czułkowe (A) i środkowe woreczki celomiczne ( $coe_2$ ) (B), 5 — kanały gardzielowe (A) i tylne woreczki celomiczne ( $coe_3$ ) (B), 6 — pierwotny otwór ustny (A) przeobrażony w odbył (B), 7 — wtórny otwór ustny, 8 — czułki.

uchyłki, tak u dipleuruli powstają trzy pierwotne uwypuklenia jelita (kieszonki celomiczne) tworzące następnie trzy pary pęcherzyków celomicznych. Uchyłki aboralne jelita *Ctenophora* otwierają się na zewnątrz przy pomocy kanałów odpowiadających kanałom porowym u *Deuterostomia*. Z drugą parą uchyłków jelitowych żebroplawów związane są ich czułki. Podobne stosunki notujemy u *Hemichordata*, *Echinodermata* i prymitywnych *Chordata*, gdzie z drugą parą pęcherzyków celomicznych związany jest podobny aparat czułkowy. Wreszcie trzeciej parze pęcherzyków celomicznych dipleuruli odpowiadają uchyłki przełykowe jelita żebroplawów. Larwy dipleurulowe cechuje także obecność apikalnego organu zmysłów, bardzo podobnego do takiego organu żebroplawów (ryc. 172).

Obecność trzech pęcherzyków celomicznych w tym dwu opatrzonych rodzajem celomoduktów (kanałów porowych) i co za tym idzie podział zewnętrzny ciała na trzy części, dobrze zaznaczający się u *Hemichorda*, skłaniał dawniejszych badaczy do traktowania tego jako przejawu metamerii. W zasadzie uważano, że metameria ta odpowiada metamerii pierścienic, z tym że wyrażona jest ona mniejszą ilością segmentów (oligo-

meria). Tak zrodziła się koncepcja pierwotnych *Deuterostomia* jako *Trimetamera* albo *Oligomera*. Od dawna jednak zwrócono uwagę na fakt, że metameria ta jest nieporównywalna z metamerią *Articulata*, bowiem poszczególne oddziały ciała są u *Deuterostomia* najwyraźniej różnowartościowe. Nie dochodzi tu zatem do właściwej dla zwierząt metamerycznych powtarzalności jednakowych segmentów i organów ciała. Słuszniej jest więc uważać oddziały ciała *Deuterostomia* za pewnego rodzaju tagmy



Ryc. 173. Przymuszczalny przebieg przekształcania się planktonicznych przodków *Deuterostomia* (A) w pierwotne strunowce (B, C). (Według Garstanga).

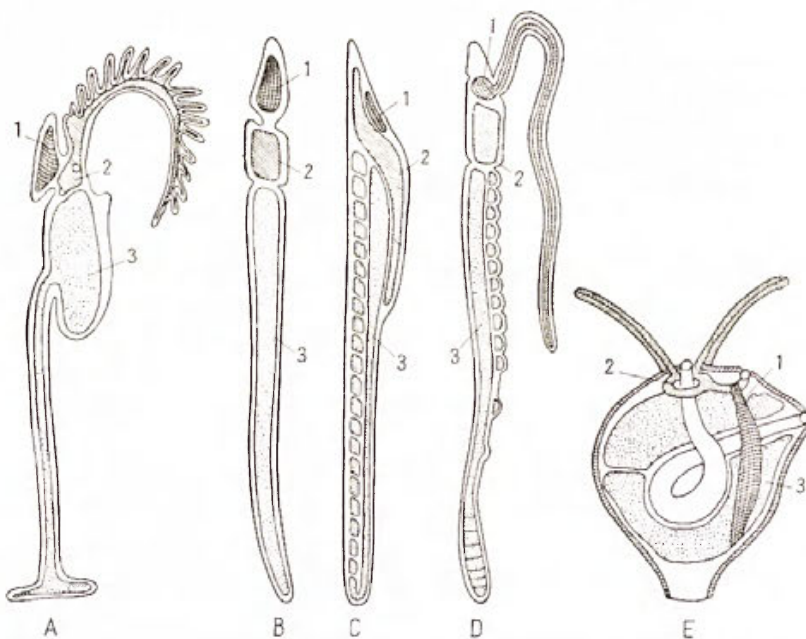
W wyniku przekształcania podłużne grzbietowe pasma rzęskowe (2) przekształcają się w rynienkowaty zaczątek cewki nerwowej (3), zaś pasma adoralne (4) i okołoustne po wpuhleniu do wnętrza jelita przedniego tworzą zaczątek endostylu (5). 1 — apikalny organ zmysliów przekształcający się w mózg, 6 — szczeliny skrzelowe, 7 — struna grzbietowa, 8 — jelito.

i mówić o nich jako o zwierzętach „trójczęściowych”. U strunowców dochodzi do powstania na zrębie pierwotnej „trimerii” wtórnej metamerii ciała, znaczenie której będzie omówione później (por. str. 472). U szkarłupni zaś tworzy się w wyniku bardzo głębokich przeobrażeń — antymetameria, związana z nabyciem wtórnej symetrii promienistej, stanowiącej niewątpliwie rezultat życia osiadłego.

Jedność filogenetyczna *Deuterostomia* wyraża się nie tylko w ich rozwoju ontogenetycznym i ogólnej architektonice ciała, ale także w obecności szeregu bardzo charakterystycznych cech anatomicznych. Należy do nich przede wszystkim rynienkowata lub cewkowata postać systemu nerwowego, tworzącego u *Deuterostomia* długie pnie, nie wykazującego natomiast tendencji do tworzenia zwojów tak charakterystycznych dla układu nerwowego *Protostomia*. Układ nerwowy zachowuje u prymitywnych *Deuterostomia* ścisłą łączność z ektoderwą i leży płytko pod skórą. Główne pnie takiego układu nerwowego powstały przypuszczalnie z pasm nabłonka urzęsionego, obecnego na powierzchni

ciała pierwotnych przodków *Deuterostomia*, a występującego również u larw ich współczesnych przedstawicieli. Zgodnie z poglądami Garstanga (1928) pasma te stopniowo przekształciły się w wałeczki, które następnie scaliły się w rynienkę, zamykającą się w postać cewki (por. ryc. 173). Sposób tworzenia się układu nerwowego w rozwoju lancetnika, zwłaszcza powstawanie kanału jelitowo-nerwowego i obecność neuroporu, stanowi doskonale poparcie dla tego poglądu. Pasma rzęskowe przodków *Deuterostomia*, które były zarazem organem ich ruchu jak i organem czuciowym, stanowiły również ośrodki koncentracji i rozwoju tkanki nerwowej. Dla *Deuterostomia* charakterystyczna jest obecność szkieletu najczęściej mezodermalnego, wewnętrznego, który zastępuje najczęściej zewnętrzny, ektodermalny szkielet *Protostomia*.

*Deuterostomia* obejmują, jak wiadomo, cztery główne szczepy, którym przeważnie przyznaje się rangę typów. Są nimi półstrunowce (*Hemichorda*), *Pogonophora*, szkarłupnie (*Echinodermata*) i strunowce (*Chordata* (ryc. 174). Ze względu na sposób powstawania otworu ustnego do *Deuterostomia* odnieść także można małą grupę szczecioszczęków (*Chaetognatha*). Nie jest ona jednak bliżej spokrewniona z ich pozostałymi szczepami i stanowi boczną i izolowaną gałąź *Bilateria*.



Ryc. 174. Architektonika głównych grup *Deuterostomia*. (A, E oryginalne, B-D z Beklemiszewa).

A — *Pterobranchia*; B — *Enteropneusta*; C — *Chordata*; D — *Pogonophora*; E — *Echinodermata-Pelmatozoa*. Homologiczne części wtórnej jamy ciała oznaczono na rysunku identycznie. 1 — prosoma, 2 — mesosoma, 3 — metasoma.



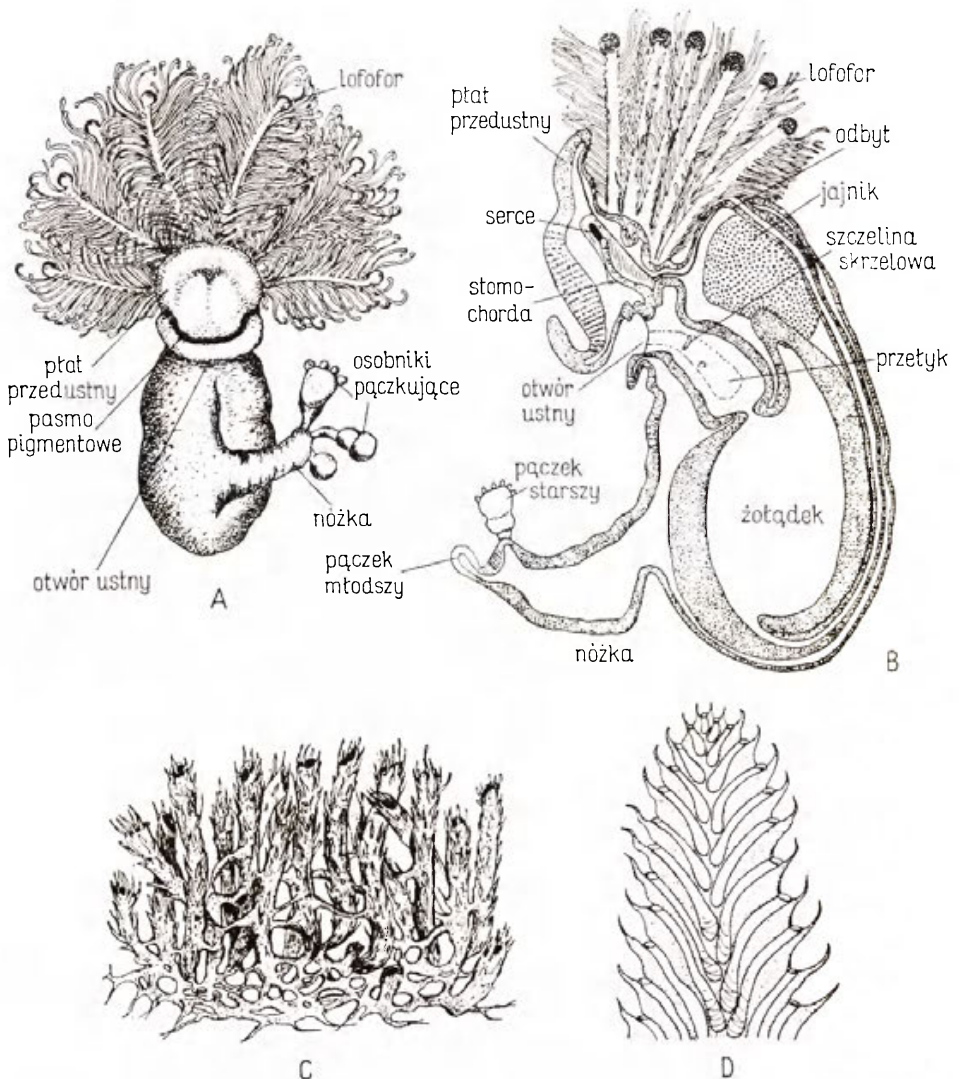
**Stanowisko półstrunowców wśród Deuterostomia.** Półstrunowce (*Hemichorda*) są jedną z tych wyjątkowych grup państwa zwierzęcego, które stanowią jakby pomost między kilkoma odrębnymi typami, stanowiącymi rezultaty zupełnie rozbieżnych modyfikacji wspólnego pierwotnie typu strukturalnego.

Ze wszystkich znanych *Deuterostomia*, właśnie półstrunowce zdają się być najbardziej zbliżone do ich prymitywnych, nie wyspecjalizowanych przodków. Wynika to m. in. z prostoty procesu metamorfozy półstrunowców, w wyniku której zachowuje się podstawowy zrąb strukturalny larwy. Dorosłe stadia *Hemichorda* stanowią przeto „jakby wyrosniętą dipleurulę, zróżnicowaną pod względem histologicznym i organologicznym” (Beklemiszew, 1957). Odpowiednio do trzech par pęcherzyków celomicznych dipleuruli wyróżnicowują się u nich trzy części ciała, z których każda opatrzona jest swą własną przegrodą peritonealną. Przedni odcinek ciała stanowi płat przedustny, czyli prosomę, który jest silnie rozwinięty u form wolnożyjących, pełni bowiem rolę organu lokomotorycznego. U form osiadłych ulega on natomiast częściowemu uwstecznieniu. Z parzystymi celomami środkowego odcinka ciała, czyli mesosomy, związany jest aparat czułkowy, bardzo zbliżony do loforu czułkowców. Tylny odcinek ciała, metasoma, stanowi rodzaj worka trzewiowego, a jego celoma zamienia się w ogólną jamę ciała. Architektonika dorosłych półstrunowców, daje się więc łatwo porównać z organizacją dipleuruli.

Podczas gdy rozwój osobniczy zbliża *Hemichorda* do szkarłupni, pewne ich cechy anatomiczne świadczą o bliskim pokrewieństwie z przodkami strunowców. Należą do nich szczeliny skrzelowe, obecność których ograniczona jest tylko do *Hemichorda* i *Chordata*. Drugą zaś cechą wiążącą półstrunowce i *Chordata* jest obecność tzw. stomochordy, która swym pochodzeniem i położeniem przypomina strunę grzbietową strunowców. Podczas gdy homologia szczelin skrzelowych w obu tych typach zwierzęcych nie ulega żadnej wątpliwości, sprawa homologii stomochordy i struny grzbietowej budzi obecnie dużą rozbieżność opinii. Jednakże obecność obu tych organów, związanych genetycznie z jelitem świadczy prawdopodobnie o bliskim pokrewieństwie prymitywnych *Deuterostomia* i pierwotnych strunowców.

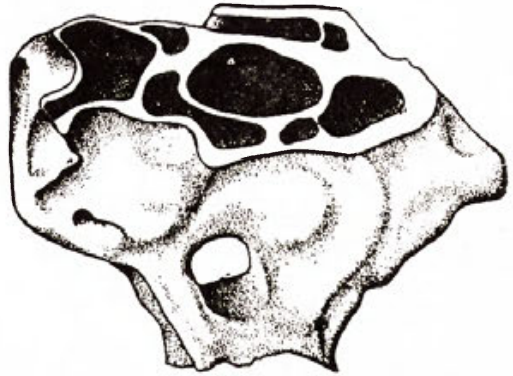
*Hemichorda* to szczep, który wyodrębnił się przypuszczalnie jeszcze w prekambrze. Świadczy o tym wielka różnorodność kopalnych przedstawicieli należących do takich szczepów *Hemichorda* jak graptolity i pióroskrzelne. Pierwsza z tych grup znana jest od kambru, druga od ordowiku, lecz wydaje się, że obie są znacznie starsze. Przypuszczalnie w górnym proterozoiku dokonać się musiało intensywne różnicowanie *Hemichorda*, które stanowić musiały w okresie swego bujnego rozkwitu ewolucyjnego, jaki miał miejsce w dolnym paleozoiku, grupę bez porównania bardziej liczną niż obecnie.

**Cephalodiscoidea i ich znaczenie w ewolucji półstrunowców.** Centralną pozycję wśród wszystkich *Hemichorda* zajmują *Cephalodiscoidea* (ryc. 175). Prosoma wykształcona jest u nich w postaci dobrze rozwiniętego płata przedustnego. Gruczoły znajdujące się na nim wydzielają lepką substancję, ułatwiającą posługiwanie się płatem jako narządem czepnym (przylga). Zwierzę posługuje się nim przy pełzaniu po podłożu, odpychając się równocześnie nóżką. Wewnątrz płata przedustnego znajduje się nieparzysta przednia część jamy ciała, powstała niewątpliwie



Ryc. 175. Organizacja *Cephalodiscoidea*. (Według różnych autorów kombinowane). A-B *Cephalodiscus*, A — wygląd zwierzęcia od strony brzusznej, B — schematyczny przekrój podłużny, C — coenecium o tekach połączonych tylko podstawami, D — coenecium o tekach połączonych podstawami i ścianami bocznymi.

przez scalenie się pierwotnie parzystych pęcherzyków celomicznych. Mesosoma *Cephalodiscoidea* opatrzona jest ramionami lofoforu (4 do 9 par). Pełni on rolę organu służącego do oddychania i pobierania pokarmu. Jest to organ, który pod względem anatomicznym zbliża się do czułek żebro-pławów, związanych, jak wiadomo, również z drugim oddziałem ich systemu gastro-waskularnego. Dlatego lofofor półstrunowców można uważać za organ bardzo prymitywny, pochodzący bezpośrednio z przeobrażonych czułek *Ctenophora* (Beklemiszew, 1957). Metasoma, zawierająca ogólną jamę ciała, mieści główną masę trzewi i stanowi rodzaj worka trzewiowego. Jelito, mające postać wygiętej pętli (kształt litery „U”), opatrzone



Ryc. 176. Coenecium kopalnego przedstawiciela *Cephalodiscoidea* — *Eocephalodiscus polonicus* (dolny ordowik). (Według Kozłowskiego). Sklepienie coenecium odcięto celem wykazania obecności komór wewnętrznych.

jest w przedniej części pojedynczą szczeliną skrzelową oraz wyrostkiem ścianki dorsalnej tworzącym tzw. stomochordę. Tylna część metasomy tworzy długi wyrostek noszący nazwę nóżki (pedunculus). Jest ona zakończona tarczowatym rozszerzeniem tzw. dyskiem bazalnym.

Z wyjątkiem jednego tylko rodzaju *Atubaria*, który jest przypuszczalnie organizmem osobniczym, *Cephalodiscoidea* tworzą roje, stada osobników, powstających przypuszczalnie najczęściej z jednego osobnika macierzystego drogą pączkowania. Osobniki te mają zdolność tworzenia utworów szkieletowych w postaci rurek lub komór, w których żyją poszczególne zoidy (tzw. coenecia) (ryc. 175, C-D). Utwory szkieletowe złożone są z żelatynowatej substancji białkowej o charakterystycznej mikrostrukturze. Składają się one z wrzecionowatych paseczków zwanych fuzellusami, które ułożone nieregularnie i wzajemnie spojone tworzą szkielet (ryc. 175, C, D). Roje *Cephalodiscoidea*, złożone z osobników między którymi nie istnieje więź tkankowa, określane są jako „pseudokolonie”.

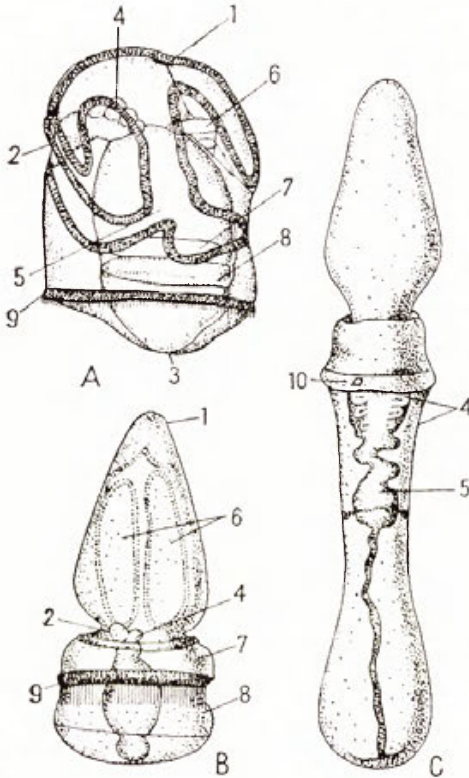
W stanie kopalnym *Cephalodiscoidea* znane są jak dotąd jedynie z dolnego ordowiku (*Eocephalodiscus*) (ryc. 176), lecz nie ulega wątpliwości, że stanowią one grupę bardzo starą, która musiała się wyodrębnić i zróżnicować już w czasach prekambryjskich. Obecnie jest to grupa ograniczona głównie do oceanów i mórz półkuli południowej.

Od *Cephalodiscoidea* wyprowadzić można dwie pozostałe linie ewolucyjne *Hemichorda*, reprezentujące zupełnie rozbieżne tendencje roz-

wojowe. Jedna z tych linii prowadzi do jelitodysznych (*Enteropneusta*), form osobniczych prowadzących życie stosunkowo ruchliwe, druga zaś do osiadłych i kolonijnych form, blisko spokrewnionych z *Cephalodiscoidea*, lecz tworzących odrębną grupę *Rhabdopleuroidea*.

**Pochodzenie jelitodysznych.** W rozwoju jelitodysznych występuje larwa — tornaria, wykazująca tak duże podobieństwo do larw szkarłupni, że można uznać ją za typową dipleurulę. Ponieważ rozwój innych półstrunowców nie został jeszcze bliżej poznany, nasze poglądy na przebieg ich ontogenezy opieramy głównie na znajomości jelitodysznych.

W rezultacie metamorfozy tornarii tworzy się ciało dorosłych jelitodysznych, przy czym zachodzące procesy są mało skomplikowane (ryc. 177). Odpowiednio do obecności trzech pęcherzyków celomicznych, z których pierwszy jest nieparzysty, ciało larwy dzieli się na trzy odcinki — prosozę tworzącą silnie umięśniony ryjek (proboscis), mezosomę stanowiącą rodzaj krótkiego kołnierzyka oraz robakowato wydłużony tułów, bę-



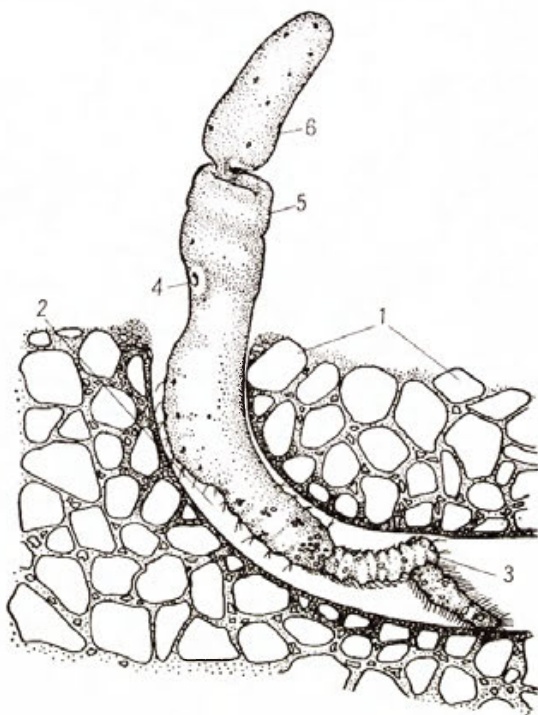
Ryc. 177. Metamorfoza larw jelitodysznych — tornarii. (Według Beklemiszewa).

A — tornaria widziana z boku; B — początek metamorfozy, larwa widziana z boku; C — młody *Balanoglossus* od strony grzbietowej. 1 — płytka ciemieniowa, 2 — otwór ustny, 3 — otwór odbytowy, 4 — zawiązki szczelin skrzelowych, 5 — jelito, 6 — celom przedni, 7 — celom środkowy, 8 — celom tylny, 9 — pasmo migawkowe, 10 — pory kołnierzowe.

dący odpowiednikiem metasomy *Cephalodiscoidea*. Dalszy rozwój polega na wydłużaniu się ciała, oraz komplikowaniu budowy organologicznej i histologicznej. Młode osobniki jelitodysznych mające już postać robakowatą przechodzą z planktonicznego do bentonicznego trybu życia. U pewnych gatunków z rodzaju *Saccoglossus* tworzy się przy tym wydłużony ogonkowaty wyrostek postanalny opatrzone licznymi gruczołami i służący do zakotwiczenia zwierzęcia (ryc. 178). Wyrostek ten, ulegający następnie resorpcji, bardzo przypomina nóżkę (pedunculus) u *Cephalodiscoidea* i jest jej przypuszczalnie homologiczny (Burdon-Jones, 1952).



Dorośle jelitodyszne cechuje obecność w przedniej części jelita stomochordy oraz charakterystycznego aparatu złożonego z bruzd wyścielonych nabłonkiem urzęsionym tzw. endostylu (ryc. 179). Ten ostatni aparat charakteryzuje także pierwotne strunowce (lancetnik, osłonice, larwy kręgowców) i powstał przypuszczalnie przez odpowiednią modyfikację adoralnego pasma nabłonka urzęsionego obecnego przypuszczalnie u przodków wszystkich *Deuterostomia* oraz u larw dipleurulowych (ryc. 173). Przez powstanie wpuklenia ektodermalnego, tworzącego przednią część jelita, pasma te wnikają do wnętrza ciała przekształcając się w endostyl. Ponadto jelito *Enteropneusta* opatrzone jest licznymi szczelinami skrzelowymi, przechodzącymi ku tyłowi ciała w pory jelitowe. Obecność szczelin skrzelowych (pharyngotremia) i ich regularny, jakby metameryczny rozkład (branchiomeria) są charakterystyczną cechą organizacji jelitodysznych. Podobną tendencją do wielokrotnego powtarzania się wykazują także



Ryc. 178. Młody osobnik jelitodysznych z rodzaju *Saccoglossus*, opatrzone długim wyrostkiem postanalnym. (Według Burdon-Jonesa).

1 — ziarna osadu, 2 — norka zwierzęcia, 3 — wyrostek postanalny, 4 — pierwsza szczelina skrzelowa, 5 — kołnierz, 6 — ryjek.

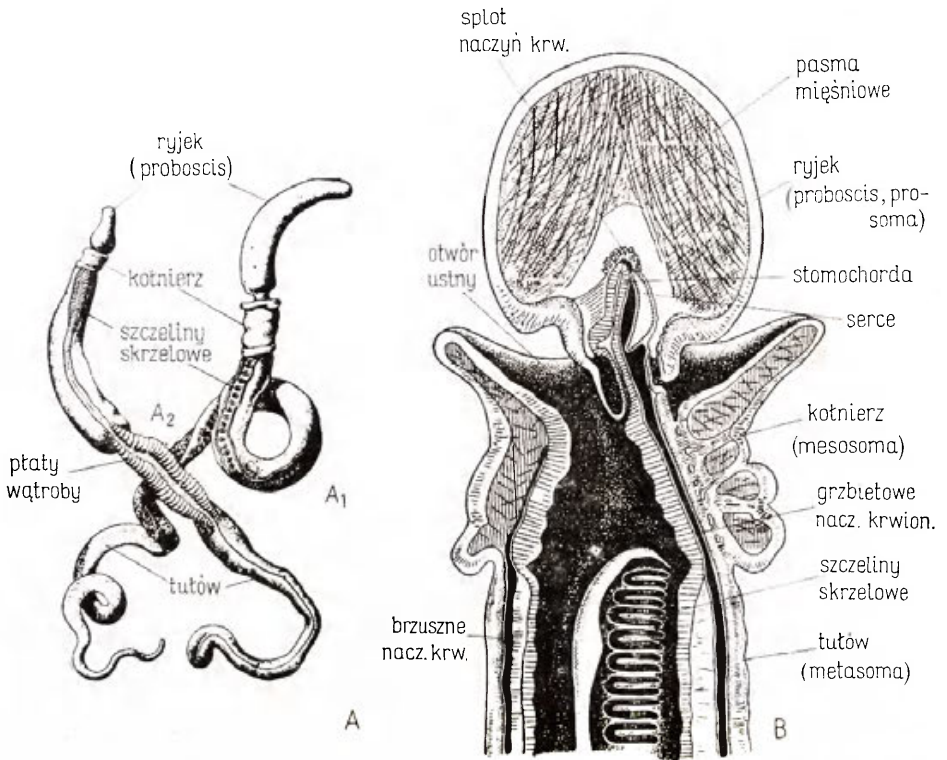
narządy wewnętrzne, znajdujące się w metasomie (wątroba, gonady). Stosunki te przypominają w zaczątkowej postaci metamerię strunowców.

Jelitodyszne w głównych rysach swej budowy wykazują wielką zgodność z architekturą *Cephalodiscoidea*. Należy przypuszczać, że powstały one właśnie z tej grupy przez przystosowanie do ryjącego trybu życia, z czym wiąże się właśnie progresywny rozwój ryjka. W związku z tym trybem życia lofofor uległ natomiast redukcji, przy czym równocześnie dokonał się progresywny rozwój szczelin skrzelowych stających się jedynym organem oddechowym. Rozwój jelitodysznych poszedł tu po linii specjalizacji, wybierając z dwu dublujących się fizjologicznie organów *Cephalodiscoidea* (lofofor i szczeliny skrzelowe) tylko jeden.

Pierwotne jelitodyszne prowadziły przypuszczalnie początkowo tryb



życia podobny do larw *Saccoglossus* opisanych przez Burdon-Jonesa (1952), które tkwią wyrostkiem postanalnym w norce wyścielonej śluzową wydzieliną, przy czym resztę ciała wystawiają na zewnątrz (ryc. 178). Wraz z przejściem do bardziej aktywnego penetrowania w osa-



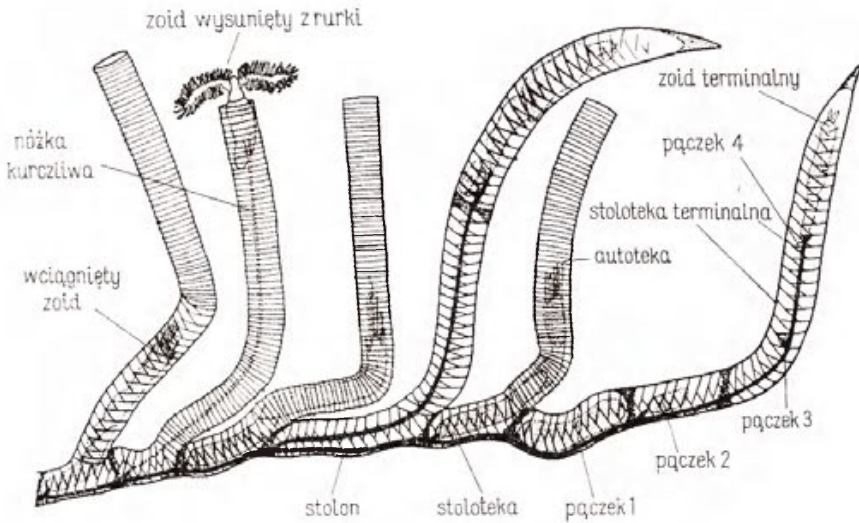
Ryc. 179. Organizacja jelitodysznych. (Według Ogniewa).

A — ogólny wygląd dorosłych osobników z rod. *Balanoglossus* (A<sub>1</sub>) i *Ptychodera* (A<sub>2</sub>);  
B — Schematyczny przekrój podłużny przez przednią część ciała.

dach dennych nóżka uległaby uwstecznienu. W stanie kopalnym jelitodyszne nie są znane. Obecnie jest to grupa szeroko rozsiedlona, lecz niezbyt liczna. Pod względem stopnia zróżnicowania organów ciała, jelitodyszne są najbardziej zaawansowaną grupą *Hemichorda*. W ich organizacji występuje tak wiele cech zbliżających je do prymitywnych strunowców, z grupy beczaszkowców (*Acrania*), że pozwala to upatrywać w nich przodków *Chordata*.

**Pochodzenie Rhabdopleuroidea.** Drugim szczepem, który wyodrębnił się od *Cephalodiscoidea*, są reprezentowane przez osiadłe i kolonijne organizmy — *Rhabdopleuroidea*. Poszczególne osobniki kolonii są połączone przy pomocy sznura tkanek miękkich, tzw. stolona, od którego odchodzą nóżki poszczególnych zoidów (ryc. 180). Organizacja *Rhabdo-*

*pleuroidea* nosi wyraźne piętno przystosowania do osiadłego i kolonijnego trybu życia. Rozmiary poszczególnych osobników są znacznie mniejsze niż u innych półstrunowców. Przymuszczalnie w związku z tym zanika szczelina skrzelowa, a funkcje oddechowe przejmuje bez reszty lofofor,



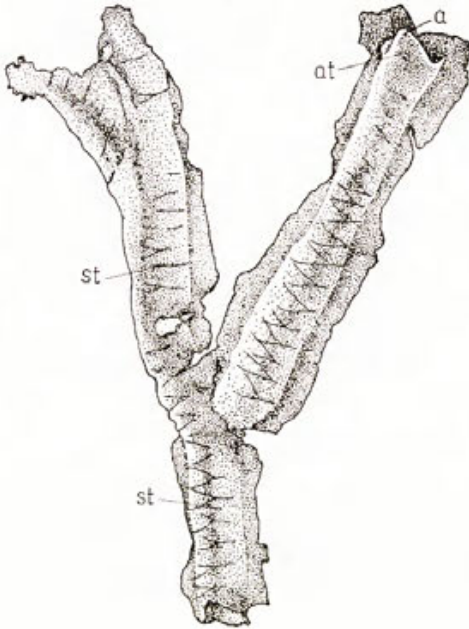
Ryc. 180. *Rhabdopleura* — budowa kolonii. (Według Kozłowskiego i Delage'a & Herouarda).

złożony tu tylko z dwu ramion. Płat przedustny traci tu swe znaczenie lokomotoryczne i jest odpowiednio słabiej rozwinięty niż u *Cephalodiscoidea*, bowiem nóżka przytwierdzona do stolona pozwala osobnikom kolonii tylko na ograniczony stopień swobody.

Kolonia współczesnego przedstawiciela tej grupy, *Rhabdopleura* wytwarza szkielet (tubarium), który składa się z systemu wzajemnie połączonych rurczek, zajmowanych przez poszczególne osobniki. Dla każdego z nich przypada określony segment tubarium noszący nazwę teki. Każda zaś teka składa się z części ścielącej się (stoloteka), przyrastającej do podłoża i wznoszącej się (autoteka), stanowiącej pomieszczenie dla samego osobnika. Natomiast w stolotekach znajduje się stolon, stanowiący sznur tkanek osłoniętych cienką błoną perydermalną. Rurki tekalne zbudowane są z wrzecionowatych paseczków substancji perydermalnej, zwanych podobnie jak u *Cephalodiscoidea* fuzellusami. Na końcu każdej rosnącej gałązki znajduje się zoid terminalny, który przez cały czas pozostaje osobnikiem niedojrzałym, wykazującym zdolność stałego wydłużania nóżki, przekształcającej się następnie w stolon kolonii. Ten ostatni jest początkowo nagi, tj. pozbawiony osłonki perydermalnej. W tym stadium rozwoju pączkują na nim liczne młode osobniki, które po pewnym czasie oddzielają się od sąsiednich specjalną przegrodą, dzieląc rurkę ści-

łącą się na oddzielne segmenty (stoloteki). W miarę dalszego rozwoju każdy osobnik potomny przebija (perforuje) górną ściankę stoloteki i wychodzi na zewnątrz, budując na krawędziach powstałego w ten sposób otworu rurkę wznoszącą się.

*Rhabdopleuroidea* pochodzą niewątpliwie od *Cephalodiscoidea* i powstały przede wszystkim dzięki dalszemu rozwojowi kolonijności. Roje, czyli „pseudokolonie” różnych gatunków *Cephalodiscus* reprezentują różny stopień integracji. Za prymitywne należałoby uważać takie, które



żyją w całkowicie odrębnych rurkach, za bardziej progresywne takie, u których rurki coenecium ściśle do siebie przylegają lub nawet łączą się swymi jamami wewnętrznymi. Wreszcie w pewnych przypadkach (*C. sibogae*) osobniki potomne, powstające w wyniku pączkowania z jednego osobnika macierzystego, nie rozłączają się, lecz pozostają ze sobą połą-

Ryc. 181. Fragment tubarium *Rhabdopleuroides* (ordowik środkowy-górny).  
(Według Kozłowskiego).

st — rurka stolonalna (stolotheca), at — rurka zoidalna (autotheca) opatrzona aperturą z języczkiem (a).

czone tkankowo. Takie kolonie *Cephalodiscus* nie różnią się już zasadniczo od kolonii *Rhabdopleura*. Należy przypuszczać, że te ostatnie powstały w procesie filogenezy z pseudokolonii tego typu jak u *Cephalodiscus* przez wytworzenie się ścisłej więzi tkankowej między osobnikami. Ze względu na głębokie podobieństwo między *Cephalodiscoidea* i *Rhabdopleuroidea* łączy się je we wspólną gromadę pióroskrzelnych (*Pterobranchia*). Jednak stopień różnic morfologicznych między tymi dwoma rzędami pióroskrzelnych jest mniej więcej taki, jaki istnieje między *Rhabdopleuroidea* a prymitywnymi graptolitami. Różnica między tymi ostatnimi szczepami jest zatarta przez występowanie pewnych grup pośrednich m. in. rodzaju *Rhabdopleuroides* ze strony pióroskrzelnych a rzędu *Stolonoidea* ze strony graptolitów, jako swoistej grupy pierwotnej, więcej pod pewnymi względami zbliżonej do *Rhabdopleuroidea* niż pozostałe graptolity. Podobnie rząd *Crustoidea*, reprezentujący przypuszczalnie inny kierunek i stadium ewolucji graptolitów zbliża się pod wieloma względami do pióroskrzelnych. Gdyby współcześnie przedstawi-

cielo tego ostatniego szczepu nie byli znani, ich szczątki kopalne musiałyby zostać opisane jako jeden z rzędów graptolitów. Fakty te podkreślają umowność obecnego podziału systematycznego, w którym granice gromad odcinają *Rhabdopleuroidea* od graptolitów. Z punktu widzenia przypuszczalnego przebiegu filogenezy *Hemichorda* najbardziej właściwe byłoby wyróżnienie trzech równowartościowych szczepów: *Cephalodiscoidea*, *Enteropneusta* oraz dużej grupy obejmującej zarówno *Rhabdopleuroidea* jak i *Graptolithina*, jako reprezentujące zbliżony kierunek ewolucji.

W stanie kopalnym rodzaj *Rhabdopleura* reprezentowany jest przez gatunki mało różniące się od współczesnych i występujące w górnej kredzie i eocenie. Wszystko jednak wskazuje na to, że *Rhabdopleuroidea* są grupą znacznie starszą i bardzo konserwatywną. Potwierdzenie tego poglądu przyniosło w ostatnich latach odkrycie *Rhabdopleuroides*, ordowickiego przedstawiciela tego szczepu (ryc. 181). Całe tubarium składa się tu jedynie z rurek ścielących się po podłożu, dzielących się na rurki główne odpowiadające stolotekom i rurki boczne, odpowiadające autotekom u *Rhabdopleura*. Rurki boczne mają ujścia opatrzone jęczyzkiem wentralnym, co przypomina postać autotek u graptolitów. Wydaje się, że taka inkrustująca (płożąca się) postać kolonii jest właśnie pierwotna dla *Rhabdopleuroidea*.

**Charakterystyka graptolitów.** Szczep ten blisko spokrewniony z pióroskrzelnymi stanowi grupę całkowicie wygasłą, znaną w stanie kopalnym od kambru do karbonu. Przeżywała ona okres swego najbujniejszego rozwoju w ordowiku i sylurze. Jako skamieniałości zachowują się tylko szkielety perydermalne kolonii graptolitów, tzw. rabdozomy. Składają się one z szeregu połączonych ze sobą tek, w których za życia kolonii znajdowały się poszczególne osobniki. Związek morfologii rabdozomu i oddzielnych tek z budową osobników kolonii był tu na tyle ścisły, że pozwala na ustalenie głównych rysów biologii tej wymarłej grupy zwierząt.

Każda kolonia graptolitów rozpoczynała się od pierwszego zoida, który za pośrednictwem przypuszczalnie planktonicznej larwy rozwijał się z zapłodnionego jaja. Osobnik ten nosi nazwę sikulozoida, zaś wytworzona przez niego teka nazwę sikuli. Od tego osobnika będącego założycielem kolonii tworzyły się przez pączkowanie wszystkie pozostałe jej osobniki. Dokonuje się to za pomocą stolona, który u większości należących tu grup wydzieliał osłonkę perydermalną, mogącą zachować się w stanie kopalnym. Teki graptolitów wykazywały często zróżnicowanie w swych rozmiarach i budowie anatomicznej. W najpełniejszym przypadku tworzyły się trzy rodzaje tek: znane nam już stoloteki i autoteki oraz biteki wykazujące w porównaniu z autotekami większy lub mniejszy stopień uwstecznienia. W pewnych jednak grupach graptolitów doszło



do uproszczenia tych stosunków i kolonie ich składają się tylko ze stoli i autotek, albo nawet z samych tylko autotek. Znaczenie biologiczne charakterystycznego dla wielu graptolitów trimorfizmu tekalnego, oraz wtórnego jego uproszczenia będzie omówione później (por. str. 431).

Graptolity stanowiły grupę silnie zróżnicowaną, dzielącą się na kilka oddzielnych szczepów, którym przyznajemy obecnie rangę rzędów. Większość z nich (*Stolonoidea*, *Crustoidea*, *Dendroidea*, *Tubeoidea*, *Camaroidea*) to grupy bentoniczne, osiadłe, tworzące kolonie płozące się po podłożu, lub też kolonie drzewkowate, wznoszące się nad nim. Tylko jedna z grup *Dendroidea* oraz przedstawiciele rzędu *Graptoloidea* przeszły do życia planktonicznego. Zmiana trybu życia i typu przystosowań wpłynęła zasadniczo na bieg ich ewolucji, zaś śledzenie tego procesu na podstawie materiału kopalnego dostarcza niezwykle interesujących faktów paleontologicznych.

**Stanowisko systematyczne graptolitów.** Problem stanowiska systematycznego graptolitów pozostawał przez długi okres czasu zagadnieniem otwartym, przy czym rozbieżność opinii poszczególnych badaczy była bardzo duża. Jedni starali się wykazać przynależność graptolitów do mszywiolów. Opierali się oni m. in. na podobieństwie i rozwoju pierwszego osobnika kolonii graptolitów, który podobnie jak pierwszy zoid w koloniach *Gymnolaemata* przechodził proces metamorfozy (por. str. 408) oraz na fakcie, że teki mszywiolów i graptolitów wykazują wyraźną symetrię bilateralną. Te niewątpliwe podobieństwa mszywiolów i graptolitów są jednak stanowczo zbyt ogólne, aby mogły rzeczywiście dowodzić bliższego ich wzajemnego pokrewieństwa.

Szczególnie dużą popularnością cieszyły się jednak hipotezy starające się uzasadnić przynależność graptolitów do jamochłonów, zwłaszcza stułbiopławów. Punktem wyjścia większości z nich było porównanie wyspecjalizowanych graptolitów, takich jak *Diplograptus* lub *Monograptus*, ze stułbiopławami z grupy *Thecaphora*. Wykazywano tu m. in. analogię w budowie obu tych grup, dowodząc obecności u jednych i u drugich caenosarku (= stolona), tj. sznura tkanek miękkich łączących poszczególne osobniki. Jednakże później udowodniono, że u graptolitów poszczególne osobniki nie pączkują wprost z cenosarku (stolona), lecz za pośrednictwem specjalnych osobników pączkujących. Ponadto „kanał cenosarkalny” tworzy się tylko u wyspecjalizowanych graptolitów planktonicznych, nie istnieje natomiast u prymitywnych graptolitów bentonicznych. Podobny charakter miały argumenty opierające się na obecności u graptolitów struktur podobnych do gonoforów, tj. specjalnych tek zawierających meduzoidy u *Hydrozoa*. Podobieństwa w budowie kolonii graptolitów i stułbiopławów są zatem bardzo ogólne i powierzchowne, stanowiąc zapewne jedynie wynik konwergencji. Natomiast w świetle hipotez wywodzących graptolity od stułbiopławów nie znajduje objaśnie-

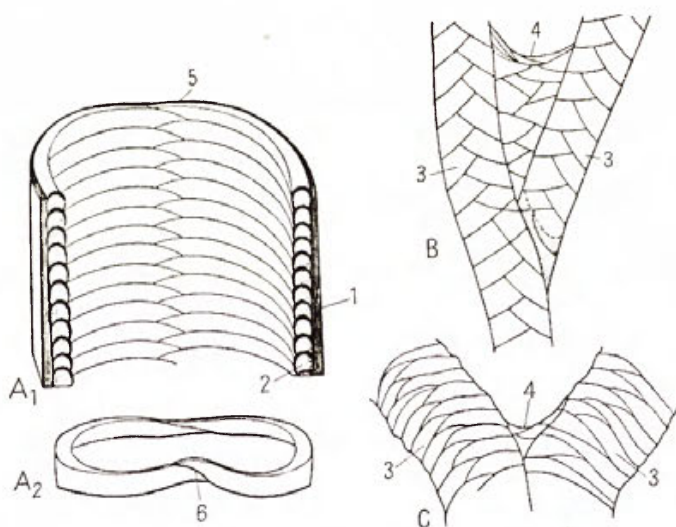


nia charakterystyczna dla graptolitów i szczególnie wyraźnie zaznaczona symetria bilateralna tek. Ta ostanta nie mogłaby być zaznaczona w tym stopniu u organizmów o symetrii promienistej, jakimi są *Hydrozoa*.

Opierając się na pewnych swoistych rysach morfologii graptolitów, nie znajdujących pełnej analogii wśród innych bezkręgowców, wypowiedziano też poglądy, że graptolity są wygasłym, odrębnym typem *Metazoa*, nie spokrewnionym bliżej z żadnym z poznanych dotąd szczepów zwierzęcych.

Stanowisko systematyczne graptolitów zostało ustalone dopiero dzięki badaniom wybitnego polskiego paleontologa Romana Kozłowskiego (1948/49). Opierając się na bardzo wnikliwych badaniach bogatej i szczególnie dobrze zachowanej fauny graptolitów dolnoordowickich z Gór Świętokrzyskich, Kozłowski uzasadnił wszechstronnie pogląd o przynależności graptolitów do typu *Hemichorda*, dowodząc ich bliskiego pokrewieństwa z pióroskrzelnymi, zwłaszcza z *Rhabdopleuroidea*.

Na bliskie pokrewieństwo obu wspomnianych tu grup wskazuje głębokie podobieństwo mikrostruktury ich utworów perydermalnych. Są one zbudowane mianowicie z charakterystycznych pasków zwanych fuzellusami (struktura fuzellarna). Jest to zarazem mikrostruktura, którą w całym państwie zwierzęcym wykazują tylko szkielety pióroskrzelnych i graptolitów (ryc. 182). Znaczenie tego podobieństwa można porównać ze znaczeniem systematycznym tak charakterystycznych struktur jak



Ryc. 182. Schemat budowy mikroskopowej perydermy graptolitów (A), oraz porównanie fragmentu tubarium *Rhabdopleura* (B) i tek graptolita *Calyptotubus* (ordowik) (C) w miejscu rozgałęzienia. (Według Kozłowskiego).

A<sub>1</sub> — przekrój podłużny teki graptolita z wielu *Dendroidea*, A<sub>2</sub> — sposób połączenia fuzellusów w tece graptolita.

1 — warstwa korowa, 2 — warstwa fuzellarna, 3 — systemy fuzellarne tek, 4 — błona fuzellarna, 5 — szew zygzakowaty, 6 — szew skośny.

pióra ptaków lub włosy ssaków. Struktura fuzellarna jest więc cechą tak swoistą, że od razu określa stanowisko systematyczne graptolitów, w obrębie *Hemichorda*. Przynależność graptolitów do tej grupy potwierdzają także inne głębokie podobieństwa. Wyrażają się one obecnością wewnętrznego stolona, tj. stolona znajdującego się we wnętrzu rurek tekalnych. Taki stolon znany jest tylko u graptolitów i *Rhabdopleuroidea*. Stolony znane u innych bezkręgowców różnią się tym, że są zewnętrzne (jamochłony i mszywioly). Również proces rozwoju kolonii (astogenezy) przebiega podobnie w obu grupach. Pączkowanie nowych osobników w kolonii *Rhabdopleura* związane jest ze zjawiskiem perforacji ścianki stoloteki przez rosnący pączek zoida. Podobnie przebiega pączkowanie w koloniach prymitywnych graptolitów z rzędu *Stolonoidea*. U przedstawicieli innych rzędów, np. u *Dendroidea* i prymitywnych *Graptoloidea* zjawisko perforacji ograniczone jest do rozwoju pierwszego blastozoida i doprowadza tylko do perforacji ścianki sikuli. Pozostałe osobniki kolonii pączkują już bezperforacyjnie (aperturalnie). Przejście od pierwotnego perforacyjnego do wtórnego — aperturalnego sposobu pączkowania jest charakterystyczne dla ewolucji graptolitów.

Również pierwsze stadia rozwoju kolonii są bardzo podobne. Rozwój kolonii *Rhabdopleura* rozpoczyna się osiedleniem larwy na podłożu, gdzie po metamorfozie tworzy ona pierwszą tekę kolonii. Ma ona postać butelczki opatrzonej wydłużoną szyjką i wykazuje uderzające podobieństwo do sikul pewnych graptolitów bentonicznych (*Tubeoidea*, Kozłowski, 1963).

Pewną lukę w rozważaniach nad stanowiskiem systematycznym graptolitów stanowił przez dłuższy czas brak bliższej znajomości natury chemicznej ich szkieletu perydermalnego. Ze względu na swe własności fizyczne był on określony powszechnie przez paleontologów jako „chitynowy”, jednakże nie precyzowało to oczywiście jego przynależności do substancji z grupy chityn we właściwym tego słowa znaczeniu. Niektórzy jednak autorzy (jak np. Hyman) uważali błędnie, że termin ten rzeczywiście określa poprawnie chemizm perydermy graptolitów i opierając się na fakcie, że peryderma pióroskrzelnych jest złożona z substancji białkowej, podkreślali rozbieżność jaka istnieje jakoby między tymi dwoma grupami, pod względem składu chemicznego szkieletu. Zdaniem Hyman miało to nawet wykluczać możliwość bliskiego wzajemnego związku rodowego obu tych grup. Istniejące tu nieporozumienie zostało wyjaśnione przez najnowsze badania perydermy graptolitów przeprowadzone w pracowni znanego paleobiochemika belgijskiego prof. M. Florin. Na podstawie materiałów przekazanych do zbadania z Polski ustalono, że to co nazywano „chityną” graptolitów jest swoistym związkiem z grupy białek. Można było ustalić nawet jego skład aminokwasowy, który różni się od składu aminokwasowego perydermy pióroskrzelnych. Natura chemiczna szkieletu organicznego obu grup jest jednak ogólnie biorąc bardzo zbliżona, co całkowicie potwierdza wnioski filogenetyczne

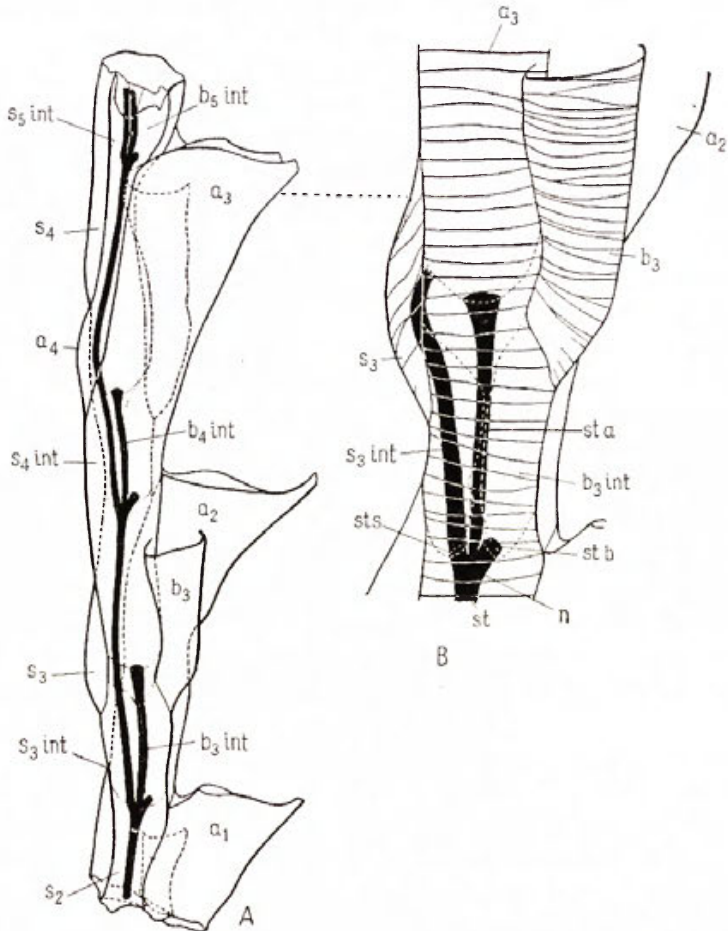
oparte poprzednio jedynie o znajomość faktów morfologicznych. Równocześnie badania te pozwalają stwierdzić, że szkielety chitynowe są rzadkością wśród *Deuterostomia* i zostały stwierdzone jedynie u *Pogonophora*.

Na podstawie omówionych powyżej faktów Kozłowski (1948-49) doszedł do wniosku, że graptolity są blisko spokrewnione z pióroskrzelnymi i powinny być zaliczone do *Hemichorda*. Wysunął on też śmiało przypuszczenie, że pióroskrzelne można uznać za grupę bardziej prymitywną niż graptolity. Był to wniosek radykalny, tym bardziej, że pióroskrzelne były wówczas znane w stanie kopalnym z jednego tylko znaleziska w dolnym ordowiku Polski. Nowe jednak odkrycia, dokonane już po wysunięciu tego twierdzenia, dowodzą wielkiej starożytności pióroskrzelnych i stanowią potwierdzenie hipotezy Kozłowskiego.

**Organizacja graptolitów i jej powstanie.** Organizacja graptolitów może być zrozumiana przez jej porównanie z organizacją pióroskrzelnych, zwłaszcza *Rhabdopleura* i powstała w rezultacie dalszego rozwoju kolonijności. Graptolity stanowią dalsze, bardziej zaawansowane stadium procesu ewolucyjnego, którego poprzednie fazy zaznaczają *Cephalodiscoidea* i *Rhabdopleuroidea*. Graptolity wykazują też odpowiednio mniejsze podobieństwo do tej pierwszej grupy pióroskrzelnych, gdyż należą do niej formy nie tworzące jeszcze prawdziwych kolonii, natomiast wiążą ich wiele cech wspólnych z *Rhabdopleuroidea*, które podobnie jak graptolity są organizmami kolonijnymi.

Chociaż nie znamy pełnej serii form pośrednich łączących obie te grupy, możemy odtworzyć główne drogi ewolucyjne, które doprowadziły do powstania graptolitów. Doszło tu przede wszystkim do ustalenia się planu budowy kolonii, która u większości graptolitów ma postać regularną, charakterystyczną dla poszczególnych ich grup. Podczas gdy kształt kolonii *Rhabdopleura* jest bardzo zmienny, kolonie graptolitów mają określony plan budowy, przy czym w wielu przypadkach są one w wysokim stopniu skomplikowane. Z tym wiąże się wyższy stopień integracji kolonii. Wyraża się on powstaniem, przynajmniej u wielu graptolitów, błony ekstratekalnej, tj. powłoki tkanek miękkich tworzących się na powierzchni perydermy i łączącej poszczególne osobniki kolonii. Błona ta przypominająca fizjologicznie cenenchymę w koloniach jamochłonów i błonę ekstratekalną w koloniach pewnych mszywiolów, świadczyłaby o wielkiej integracji kolonii graptolitowych. O istnieniu takiej błony, ślady której nie zachowują się w stanie kopalnym, wnioskować możemy na podstawie mikrostruktury perydermy graptolitów. Otóż w szczególności u *Dendroidea* i *Tubeidea* peryderma zbudowana jest z dwu wyraźnie odmiennych warstw — warstwy fuzellarnej o znanej już nam mikrostrukturze, oraz warstwy korowej (kortykalnej) (rys. 182). Ta ostatnia ma strukturę laminarną i składa się z licznych i delikatnych warstw przyrostowych. Młode, rosnące części kolonii, mają pery-

dermę złożoną wyłącznie z warstwy fuzellarnej, lub powleczonej tylko bardzo cienką warstwą korową. Natomiast starsze części kolonii mają warstwę korową odpowiednio grubszą. Tworzyła się więc ona na zewnątrz warstwy fuzellarnej i narastała stopniowo w ciągu całego życia kolonii. Fakty te, wykryte przez Kozłowskiego, doprowadziły tego badacza do wniosku, że szkielet graptolitów mających warstwę korową był zewnętrzny i pokryty powłoką tkanek błony ekstratekalnej. U pewnych jednak graptolitów (*Stolonoidea*, *Camaroidea*, *Graptoloidea*) warstwa korowa była albo bardzo cienka, lub być może nawet zupełnie nieobecna.



Ryc. 183. Fragment gałązki w kolonii *Dendrograptus* z uwidocznionym systemem wewnętrznych stolonów (czarne) — A; oraz szczegóły wycinka poprzedniego fragmentu z uwidocznionym sposobem pączkowania tek potomnych a<sub>3</sub>, b<sub>3</sub>, s<sub>3</sub> od stolonu w stolotece s<sub>2</sub> — B. (Według Kozłowskiego).

a<sub>1</sub>—a<sub>4</sub> kolejne autoteki, b<sub>3</sub>—b<sub>5</sub> kolejne biteki, s<sub>2</sub>—s<sub>5</sub> kolejne stoloteki (wewnętrzne części tek oznaczono jako a int, b int, s int), st — stolon (odgałęzienia stolonu prowadzące do potomnych autotek, bitek i stolotek oznaczone sta, stb, sts).

Być może również błona tekalna nie tworzyła się u takich graptolitów, względnie nie miała zdolności tworzenia warstwy koryntalnej. Rozwój błony ekstratekalnej i silny rozwój płatów aperturalnych, zawężających otwór ujściowy tek niekiedy do wąskich szczelin, świadczą przypuszczalnie o jeszcze mniejszych niż u *Rhabdopleura* możliwościach ruchowych zoidów w koloniach graptolitów. To musiało pociągać za sobą częściową redukcję dysku preoralnego, który już u *Rhabdopleura* ulega częściowemu uwstecznieniu. Ponieważ jednak teki są często opatrzone rodzajem języczka wentralnego, służącego zapewne do podtrzymywania dysku preoralnego, można na tej podstawie wnioskować o jego obecności u graptolitów. Obecność na ujściach tek zróżnicowań w postaci wyrostków aperturalnych, świadczą o obecności aparatu czułkowego, homologicznego do lofoforu pióroskrzelnych. Graptolity były zapewne mikroflagami, u których lofofor pełnił ważną rolę jako aparat służący do zdobywania pokarmu.

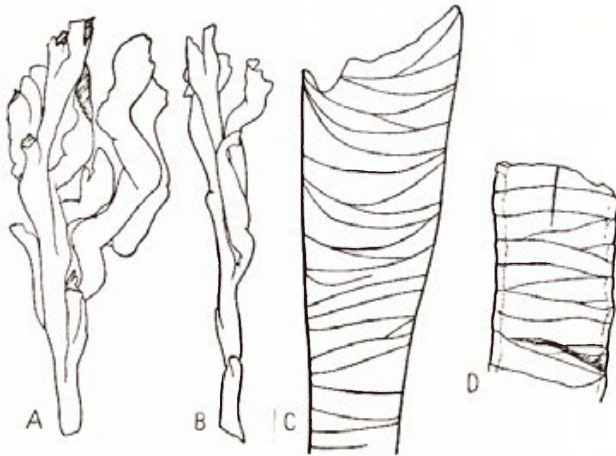
Jedną z najbardziej charakterystycznych cech graptolitów, jest zróżnicowanie ich tek (ryc. 183). Dwie ich kategorie — autoteki i stoloteki znajdują ściśle odpowiedniki w tubarium *Rhabdopleura*. Stoloteki graptolitów służyły do pomieszczenia stolona, a zarazem młodocianych osobników, które następnie rozwijały się w autozoidy, budujące już autoteki, które tworzyły się w bezpośredniej kontynuacji stolotek. U graptolitów bowiem wzrost gałązek odbywał się inaczej niż u *Rhabdopleura*, brak bowiem było permanentnie terminalnego osobnika pączkującego. Natomiast każdy młodociany autozoid był przez pewien czas zoidem terminalnym tworzącym stolotekę terminalną. Budowa autotek, opatrzonych przeważnie silnie zróżnicowaną aperturą świadczy o tym, że autozoidy miały dobrze rozwinięty lofofor.

Obok stolo- i autotek, odpowiadających tekcom młodocianego i dojrzałego autozoida, w koloniach wielu grup graptolitów (*Dendroidea*, *Crustoida*, pewne *Tubeidea* i *Camaroidea*) występuje jeszcze trzeci typ tek tzw. biteki. Są one znacznie krótsze i węższe, pozbawione zróżnicowań aperturalnych. Ta ostatnia cecha świadczyłaby o niedorozwoju lub braku lofoforu. Osobniki znajdujące się w bitekach — bizoidy reprezentowałyby odrębną kategorię zoidów. Tak więc trimorfizm tekalny odpowiadałby u graptolitów dimorfizmowi osobników, które występowałyby albo jako autozoidy, albo jako bizoidy. Według śmiałej hipotezy Kozłowskiego przyczynę tego dimorfizmu należy upatrywać w zróżnicowaniu płciowym, przy czym autozoidom odpowiadałaby osobniki żeńskie, bizoidom zaś męskie. U *Rhabdopleura* kolonie mogą być złożone wyłącznie z osobników jednej płci, jak i obu płci, względnie z osobników bezpłciowych (sterylnych). Jednakże różnice płciowe nie odbijają się w sposób wyraźny na morfologii samych osobników jak i ich rurek tekalnych. Natomiast u pewnych gatunków *Cephalodiscus* opisano obecność uwsteczniętych osobników męskich, u których lofofor staje się niedorozwinięty. Tego ro-



dzaju zaczątkowy dimorfizm płciowy musiał ulec jeszcze silniejszemu znaczeniu u graptolitów. W rzędzie *Graptoloidea*, a częściowo także u *Tuboidea*, *Camaroidea* i pewnych *Dendroidea*, dochodzi do redukcji ilości bitek w kolonii, aż do ich pełnego wyeliminowania. Wtedy cała kolonia reprezentowana jest przez autozoidy, które pod względem biologicznym musiały odpowiadać osobnikom obupłciowym (hermafrodytycznym).

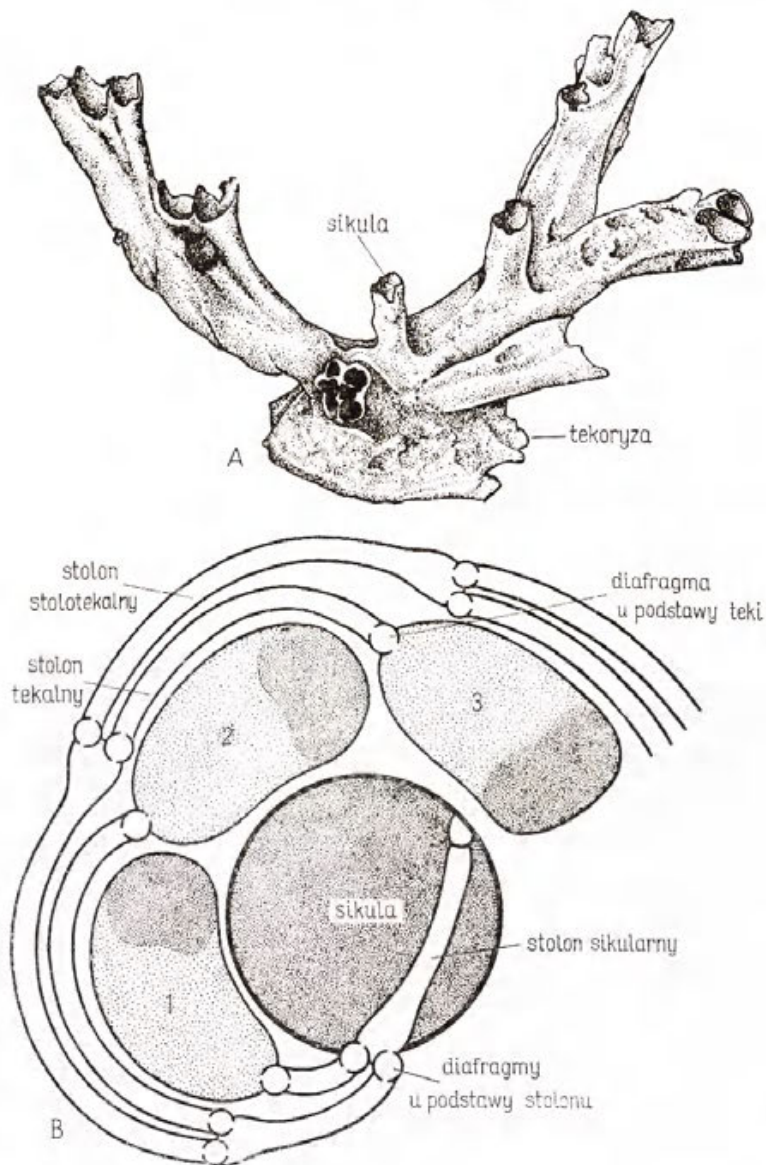
**Stosunki filogenetyczne wśród graptolitów bentonicznych.** Wśród graptolitów pozycję najbardziej izolowaną zajmuje rząd *Stolonoidea*. Jest to zarazem grupa najslabiej poznana, opisano ją bowiem jedynie z dolnego ordowiku Gór Świętokrzyskich. Kolonie *Stolonoidea* ścieliły się po pod-



Ryc. 184. *Stolonoidea*; A—B fragmenty stolonów; C—D fragmenty tek. (Według Kozłowskiego).

łożu i składały się z systemu rurek inkrustujących skorupki kopalnych bezkręgowców. Główne rurki odpowiadały stolotekom *Rhabdopleura* i były bardzo podobne do nich pod względem swej struktury fuzellarnej. We wnętrzu ich znajdował się stolon, opatrzony grubościenną osłoną perydermalną. Jest on w charakterystyczny sposób nieregularny, miejscami poszerzający się, miejscami zwężający, w pewnych zaś wielokrotnie rozgałęziony (ryc. 184). Stolon ten różni się wyraźnie od stolonu dzisiejszej *Rhabdopleura*, natomiast przypomina stolon ordowickiego *Rhabdopleuroides*. Stolon wydostaje się z rurki stolotekalnej przez perforację jej ścianki, a następnie tworzy potomną stolotekę lub też autotekę. Te ostatnie są rurkowate, proste lub zagięte, pozbawione jednak różnicowań aperturalnych. Brak różnicowań aperturalnych, obecność tylko autotek i stolotek, pączkowanie perforacyjne, upodobniają *Stolonoidea* do pióroskrzelnych z rzędu *Rhabdopleuroidea*. Obecnie nawet budowa stolonu, różniąca je od współczesnych przedstawicieli tego rzędu, nie może

być uznana za cechę swoistą *Stolonoidea*, występuje bowiem u kopalnych pióroskrzelnych. *Stolonoidea* stanowią przypuszczalnie odgałęzienie boczne, które niezależnie od innych rzędów graptolitów wyodrębniło się od grupy zbliżonej do *Rhabdopleuroidea* i stanowiło szczepek, który podlegał tylko nieznacznej modyfikacji.

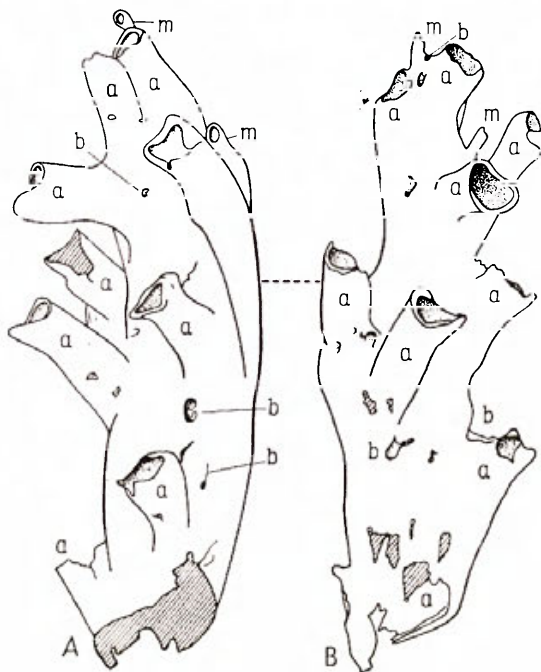


Ryc. 185. Wygląd kolonii *Dendrotubus* (ordowik). (Według Kozłowskiego).

A — widoczne gałązki wznoszące się ponad podstawę kolonii utworzoną przez tekoryzę; B — schemat budowy środkowej części tekoryzy z widoczną pośrodku sikulą oraz spiralnie skreślonym stolonem ulegającym w pewnych odstępach rozwidleniu. 1–3 kolejne teki kolonii

Pozostałe rzędy graptolitów tworzą dwa główne pnie rozwojowe. Pierwszy z nich to pień tuboidowo-kamaroidowy, obejmujący rząd *Tubeidea* oraz *Camaroidea*, stanowiące jedynie wyspecjalizowaną gałąź pierwszej grupy. Drugi pień obejmuje rzędy o szczególnie dużym znaczeniu ewolucyjnym. Przypuszczalnie bardziej prymitywny etap ewolucji tego

kierunku rozwojowego reprezentują formy bentoniczne, do których należą *Crustoida* oraz ogromna większość *Dendroidea*. Ten ostatni rząd, za pośrednictwem grupy form pośrednich łączy się w ścisły sposób z dużym rzędem graptolitów planktonicznych — *Graptoloidea*. Reprezentują one następną fazę jego ewolucji.



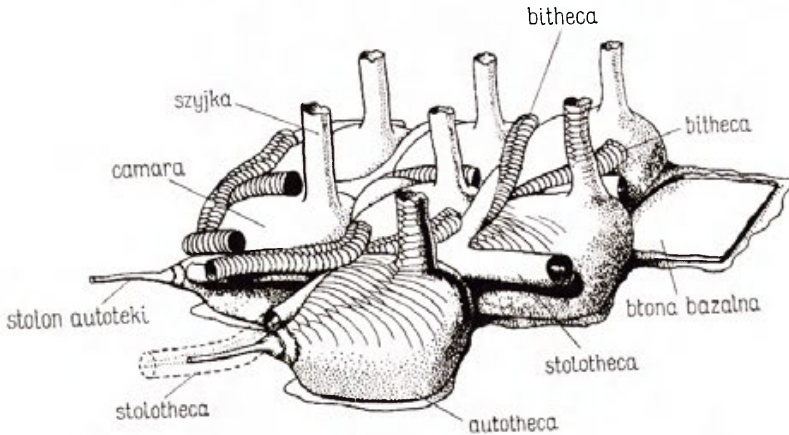
Ryc. 186. Fragment kolonii *Tubidendrum* (ordowik), A—B. (Według Kozłowskiego).  
a — autoteki, b — biteki, m — mikroteki czyli zmodyfikowane autoteki o zwężonej aperturze.

W dolnym ordowiku wszystkie wymienione powyżej szczepy były już wyraźnie wyodrębnione, co świadczy o tym, że proces dywergencji na główne kierunki rozwojowe musiał dokonać się jeszcze wcześniej. Dokładne stosunki pokrewieństwa głównych szczepów graptolitów nie mogą być jednak obecnie bliżej ustalone. Wydaje się jednak, że wspomniane dwa główne pnie rozwojowe wyodrębniły się niezależnie od wspólnej grupy wyjściowej. Chociaż nie znamy jej przedstawicieli należy przypuszczać, że były to organizmy zbliżone do kopalnego *Rhabdopleuroides*, cechujące się pączkowaniem perforacyjnym, pewnym stopniem zróżnicowania apertur autotek i być może zaczątkowym dimorfizmem płciowym.

W rezultacie dalszej ewolucji w obu tych pniach rozwojowych, zostały zrealizowane niezależnie bardzo podobne cechy morfologiczne, wyrażające się podobną postacią kolonii, sposobem pączkowania, kształtem tek. Jednakże w wyniku tych procesów wykształca się odmienny styl budowy i organizacji kolonii, charakterystyczny dla poszczególnych grup graptolitów.

Formy bardziej prymitywne, reprezentujące pierwszy pień rozwojowy graptolitów, tworzą rząd *Tubeidea*. Należą tu graptolity osiadłe, których

kolonie reprezentowane są przez formy inkrustujące, lub też drzewkowate (ryc. 185, 186). Wspólną cechą graptolitów należących do tego rzędu jest nieuporządkowany charakter pączkowania, zachodzącego przeważnie w nieregularnych odstępach. Jeśli odbywa się ono regularnie, to doprowadza jedynie do powstawania par tekalnych (diad) składających się ze stolotek oraz autotek lub bitek.



Ryc. 187. Schematyczna rekonstrukcja kolonii *Camaroida*, na przykładzie *Bithecocamara* (ordowik). (Według Bulmana).

Prymitywniejszy typ kolonii reprezentują przypuszczalnie kolonie inkrustujące (kolonie tuboidalne), reprezentowane np. przez rodzaj *Dendrotubus* (ordowik). Rozwój kolonii rozpoczynał się od sikuli mającej charakterystyczną postać buteleczki, przypominającej tym tekę pierwszego osobnika („pęcherzyk embrionalny”) u *Rhabdopleura*. Przytwierdza się ona podstawą do podłoża. Stolon odchodził tu u samej podstawy sikuli, następnie skręcając się spiralnie wokół niej (ryc. 185). W regularnych odstępach ulegał on rozwidlaniu dając początek auto- lub bitece, a z drugiej strony dalszemu stolonowi, znajdującemu się w stolotkach. Pierwsze teki kolonii są całkowicie pogrążone w zwartej masie splecionych tek i stolonów, tzw. tekoryzie. Dalsze teki tworzą zespoły po kilka przylegających do siebie autotek i bitek. Obecność takich pęczków tek albo grup tekalnych jest charakterystyczna dla *Tubeidea*. Pęczki te wznoszą się wysoko nad powierzchnię tekoryzy tworząc rodzaj krótkich gałązek.

Z ordowiku i syluru znamy kilka rodzajów tworzących podobne tarczowate kolonie i reprezentujących kolejne stadia rozwoju regularnego i wysoce skomplikowanego planu budowy. Rodzaje te (*Idiotubus*, *Disco-graptus*, *Galeograptus*) zaliczane są tymczasowo do *Tubeidea* chociaż wydaje się, że stanowią one zupełnie odrębną gałąź rozwojową. W jej obrębie dokonał się rozwój od kolonii o luźnych tekach rozrzuconych nieregularnie na powierzchni kolonii, do form o koloniach cechujących się



obecnością złożonych grup tekalnych, rozłożonych w wysoce regularny sposób.

Odmienny typ przystosowawczy reprezentują te *Tubeoidea*, które jak *Tubidendrum* (ryc. 186) z dolnego ordowiku, mają kolonie drzewkowate, uniesione nad podłoże i przypominające swym pokrojem kolonie *Dendroidea* (kolonie tubodendroidalne). Poszczególne gałązki reprezentują tu jednak wiązki tek, zbliżone swym charakterem do pęczków tekalnych form inkrustujących, wykazując przy tym częste przeplatywanie się (anastomozę). Dla tych form charakterystyczny jest dymorfizm autotek (normalne autoteki i autoteki z zawężoną aperturą, czyli mikroteki), wykazujących ponadto ślimakowate skręcenie rurki tekalnej. Kolonie drzewkowate rozwinęły się przypuszczalnie z form płózących się, lecz w rezultacie ewolucji przybrały często postać tak podobną do kolonii dendroidów, że zdaniem pewnych badaczy (Skevington, 1963) należy obie te grupy uznać za bezpośrednio ze sobą spokrewnione. Bardziej prawdopodobne wydaje się jednak, że te podobieństwa są wtórne i stanowią rezultat konwergencji, o czym świadczyłyby także odmienny styl pączkowania.

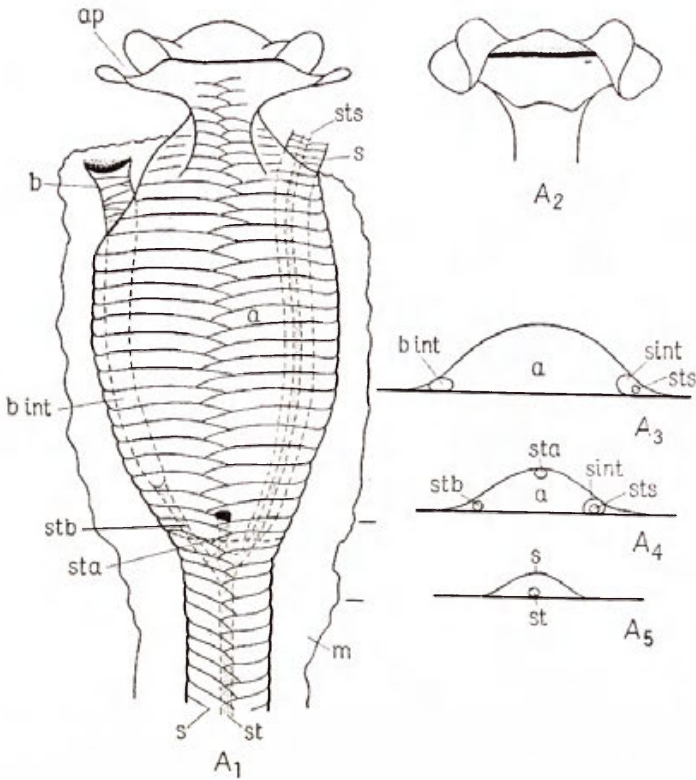
Rząd *Camaroidea*, występujący w ordowiku, obejmuje formy osiadłe i inkrustujące. W związku z tym autoteki wykazują specjalne przystosowanie do tego trybu życia. Składają się one z banieczkowatej części podstawowej, opatrzonej przeważnie rodzajem szyjki, wznoszącej się nad podłożem (ryc. 187). Stolony i podstawowe części autotek tkwią w masie tzw. tkanki ekstrakamaralnej, mającej budowę fuzellarną. Znamionną cechą *Camaroidea* jest słaby rozwój, lub nawet zanik warstwy korowej w perydermie oraz tendencja do wyeliminowania bitek, które u większości *Camaroidea* nie występują. Rząd ten stanowi szereg, który wyodrębnił się przypuszczalnie z prymitywnych *Tubeoidea*, reprezentujących płózący typ kolonii. Autoteki *Camaroidea* można uważać za bardziej zaawansowane stadium ewolucji autotek inkrustujących *Tubeoidea*.

Drugi pień rozwojowy, reprezentowany był w pierwszej fazie swej ewolucji przez *Crustoidea* i *Dendroidea*. Dla obu tych grup charakterystyczne jest uporządkowanie sposobu pączkowania tek, oraz powstanie złożonego aparatu aperturalnego autotek. Cechy te musiały ustalić się już we wczesnych stadiach ewolucji.

*Crustoidea*, znane z ordowiku, stanowią oddzielny rząd opisany niedawno przez Kozłowskiego (1962), a zarazem przypuszczalnie bardziej prymitywne stadium ewolucyjne. Kolonie ich, podobnie jak kolonie *Dendroidea*, składają się z autotek, bitek i stolotek. Podobnie jak u tej ostatniej grupy pączkowanie odbywa się przez potrójny podział stolona, dający początek trójce tek (triadzie). Wszystkie jednak teki ścielą się po podłożu, a kolonia reprezentuje typ inkrustujący (ryc. 188). Autoteki w związku z tym upodabniają się zewnętrznie do autotek inkrustujących kolonii *Tubeoidea* lub *Camaroidea*, jednakże krótka szyjka opatrzona



jest często złożonym aparatem aperturalnym. Ta ostatnia cecha zbliża je do *Dendroidea*, zaś odmienny kształt dolnej części teki związany jest z płójącym typem kolonii i stanowi przypuszczalnie wynik paralelizmu lub konwergencji. Również stoloteki i biteki mają postać rurek ścielących



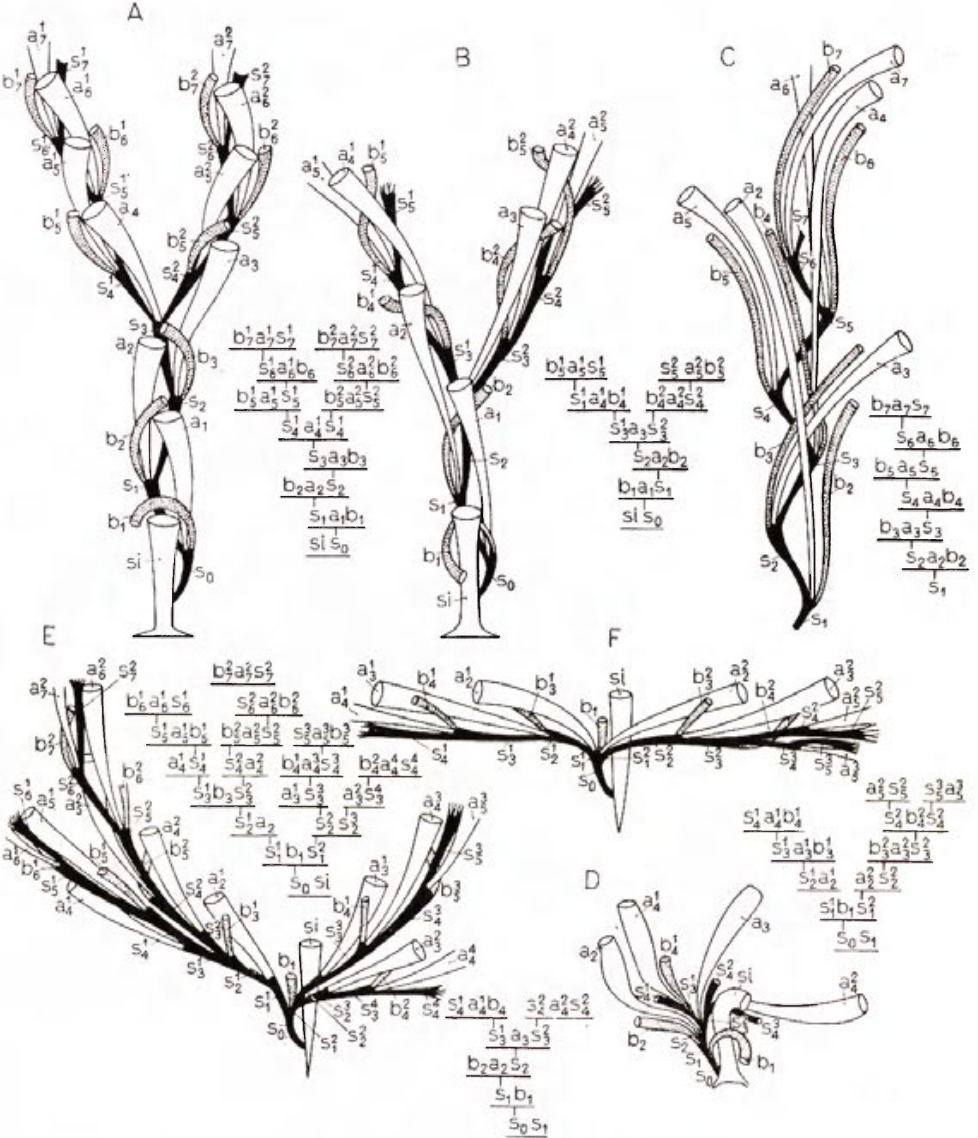
Ryc. 188. Schemat budowy triady *Crustoidea*, A<sub>1</sub> widziane od strony górnej (brzuszej), A, aparat aperturalny autoteki, A<sub>2</sub>—A<sub>5</sub> przekroje poprzeczne na zaznaczonych poziomach. (Według Kozłowskiego).

a — autoteka, ap — apertura autoteki, b — biteka, b int — wewnętrzna część biteki, m — biona marginalna, s — stoloteka, sint — wewnętrzna część stoloteki, st — stolon, sta — stolon u podstawy autoteki, stb — stolon u podstawy biteki, sts — stolon stolotekalny.

cych się po podłożu. Zarówno stolon jak i stoloteki wykazują bardzo duże podobieństwo do analogicznych części tubarium *Rhabdopleura*, do której zbliża *Crustoidea* także brak wyraźnej warstwy korowej w perydermie. Obok *Stolonoidea* rząd ten reprezentuje pod względem morfologicznym i przystosowawczym najbardziej prymitywną grupę graptolitów. Podczas gdy podobieństwo do *Camaroidea* zdaje się być wyłącznie zewnętrzne i wywołane jedynie podobnym trybem życia, podobieństwa do *Dendroidea* są bardziej głębokie i przemawiają za bezpośrednim ich pokrewieństwem. Można uważać, że *Dendroidea* są to *Crustoidea*, kolonie których zamiast ścielić się po podłożu, utworzyły gałązki wznoszące się

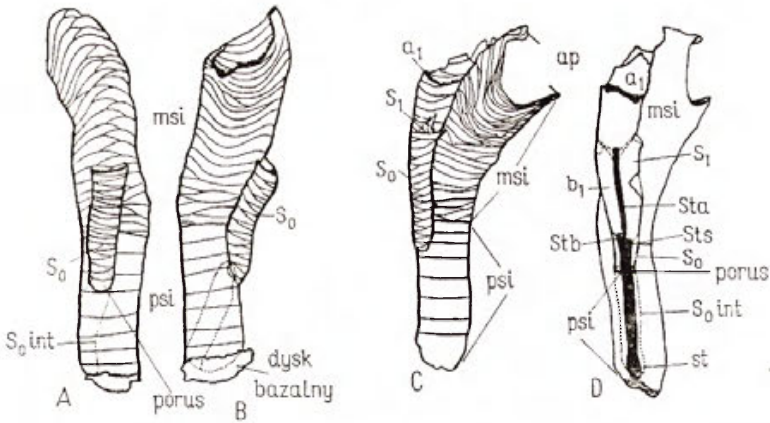
nad nim (Kozłowski, 1962), Krustoidalny, płózący się typ kolonii wydaje się być zatem bardziej prymitywny niż drzewkowaty, dendroidalny.

*Dendroidea* stanowiłyby zatem dalszy etap rozwoju *Crustoidea*. Zachowały one sposób pączkowania triadami, bardzo podobny do tego jaki występuje u *Crustoidea* (ryc. 183). W sąsiednich triadach położenie auto-



Ryc. 189. Sposób rozwoju kolonii różnych *Dendroidea*. (Według Kozłowskiego).  
 A — *Dendrograptus communis*; B — *Dictyonema cavernosum*; C — *Acanthograptus suecicus*;  
 D — *Rhipidodendrum samsonowiczii*; E — *Dictyonema flabelliforme*; F — *Clonograptus tenellus*.  
 Przedstawione obok diagramy literowe ilustrują sposób pączkowania i stosunki wzajemne tek widocznych na sąsiednich rysunkach.

i biteki jest naprzemienne, tj. leżą one po przeciwnych stronach gałązki. Zasada określająca prawidłowy sposób pączkowania *Dendroidea* nosi nazwę reguły Wimana i według niej odbywa się pączkowanie tek u wszystkich przedstawicieli tego szczepu. Rozgałęzianie się następuje w wyniku tworzenia się triady bifurkacyjnej, w skład której wchodzi 2 stoloteki



Ryc. 190. Wczesne stadia rozwoju kolonii *Dendrograptus communis* (ordowik dolny). (Według Kozłowskiego).

A—B sikula i stoloteka sikularna ( $S_0$ ) widziane od strony wentralnej i z boku; C — bardziej zaawansowane stadium rozwoju na wczesnym etapie tworzenia się pierwszej triady; D — schemat budowy okazu C z uwidocznionym systemem stolonów wewnętrznych.  $a_1$  — pierwsza autoteka,  $b_1$  — pierwsza biteka, msi — metasikula, psi — prosikula,  $S_0$  — stoloteka sikularna,  $S_0$  — wewnętrzna część stoloteki sikularnej,  $S_1$  — pierwsza stoloteka, st — stolon, sta, stb, sts — stolon auto-, bi- i stolotekalny.

i autoteka (por. ryc. 189). Każda z tych stolotek daje następnie początek triadzie potomnej, należącej już do oddzielnej gałązki. Częstość i ilość takich rozgałęzień w kolonii określa zarazem charakterystyczną dla niej postać, która najczęściej jest drzewkowata lub krzaczasta, względnie ma postać stożka lub dzwonu.

Gałązki kolonii dendroidów mogą być wolne, względnie połączone przy pomocy pęczków tek, lub beleczek zbudowanych z substancji korowej (dissepimenta). Silny rozwój warstwy korowej na perydermie jest charakterystyczną cechą *Dendroidea*. Sikula ma tu postać rurczkowatą nie zaś buteleczkowatą jak u *Tubeoidea*. Po osiedlaniu na dnie, tworzył się u podstawy sikuli dysk bazalny służący do przytwierdzenia kolonii, a stanowiący wytwór warstwy korowej (ryc. 190).

*Dendroidea* znane są od kambru do karbonu, pojawienie się ich w stanie kopalnym poprzedza więc wystąpienie *Crustoidea*. To odwrócenie porządku pojawiania się wydaje się być jednak pozorne. Zresztą *Dendroidea* kambryjskie są bardzo niedokładnie jeszcze zbadane i być może zalicza się tu także przedstawicieli *Crustoidea*. W większości przypadków rodzaje *Dendroidea* stanowią długotrwałe linie ewolucyjne. Tylko

pewne grupy przejawily tendencje progresywne i dzieki radykalnej zmianie swego typu przystosowawczego zapoczatkowaly rozwój graptolitów planktonicznych.

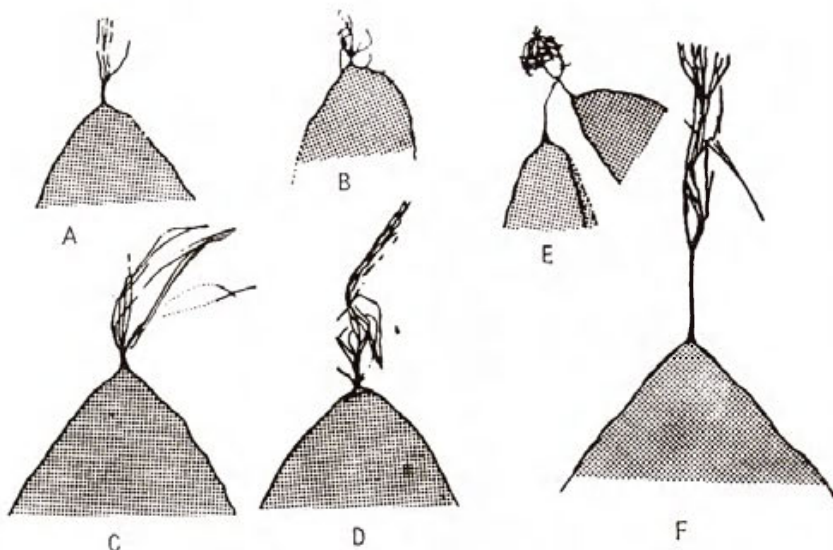
**Powstanie graptolitów planktonicznych.** Powstanie graptolitów prowadzących epiplanktoniczny lub holoplanktoniczny tryb życia jest jednym z najbardziej interesujących problemów filogenetycznych, jakie nasuwa materiał kopalny. W związku ze wspomnianym trybem życia *Graptoloidea* cechuje m.in. obecność sikuli mającej kształt stożkowaty i opatrzonej na swym wierzchołku rodzajem długiej nici perydermalnej zwanej nema. Przypuszczalnie nić ta służyła do podwieszania kolonii do plech glonów, mających zdolność unoszenia się w wodzie (graptolity epiplanktoniczne). Ostatnio jednak pewne obserwacje zdają się wskazywać na to, że nema mogła także służyć do połączenia ze specjalnymi organami hydrostatycznymi w rodzaju pęcherzy (pneumatoforów), obecność których ustalono dla pewnych graptolitów (graptolity holoplanktoniczne). Inną cechą charakterystyczną dla *Graptoloidea* jest obecność jednego tylko typu tek, który pod względem anatomiczno-porównawczym odpowiadałby autotekom *Dendroidea*, zaś pod względem biologicznym osobnikom obupłciowym (por. str. 431).

Wyraźne różnice istnieją między typowymi graptolitami planktonicznymi i prymitywnymi graptolitami bentonicznymi, są zatarte przez występowanie rodzajów reprezentujących pośredni typ budowy. Pozwala to zarazem na odtworzenie głównych faz stopniowego przeobrażenia się progresywnych linii dendroidów w pierwsze *Graptoloidea*.

Pierwszym krokiem na tej drodze ewolucji musiała być zmiana przystosowań i trybu życia. Przypuszczalnie pewna grupa dendroidów, zamiast przytwierdzać się do podłoża, zmieniła radykalnie typ przystosowania i zaczęła prowadzić epiplanktoniczny tryb życia. Postawiło to takie kolonie w zupełnie odmiennych warunkach fizjologicznych, powodując odwrócenie orientacji kolonii, zwróconej tu sikulą do „góry”, a także ekologicznych, sprzyjając ich szerokiemu rozprzestrzenieniu się geograficznemu. Przypuszczalnie kolonie takie przytwierdzały się początkowo do pływających glonów morskich jeszcze za pomocą dysku bazalnego. Dopiero następnie dysk uległ przekształceniu w szereg korzeniowatych odrostków, służących do przytwierdzenia kolonii. Po zmianie kształtu sikuli z cylindrycznego na stożkowaty, doszło do zredukowania się odrostków do jednej beleczki korowej stanowiącej zaczątkową nemę. Argumentem na korzyść takiego poglądu może być różnorodność aparatu czepnego w rodzaju *Dictyonema*, zwłaszcza jego gatunków znanych z najniższego ordowiku (ryc. 191). Rodzaj ten obejmuje zarówno gatunki o koloniach opatrzonych dyskiem bazalnym, które były zapewne formami bentonicznymi, jak i formy mające sikulę stożkowatą i opatrzoną nemą.



Te ostatnie stanowią grupę blisko spokrewnionych gatunków, wśród których centralną pozycję zajmuje *Dictyonema flabelliforme*. Gatunki te prócz kształtu sikuli i obecności nemy zachowały jeszcze budowę typowych *Dendroidea* i są dlatego przeważnie zaliczane do tego rzędu, chociaż reprezentują ten sam typ przystosowawczy co u *Graptoloidea*.



Ryc. 191. A—F różne sposoby wykształcenia aparatu czepnego u dolnoordowickich przedstawicieli rodzaju *Dictyonema*. (Według Bulmana).

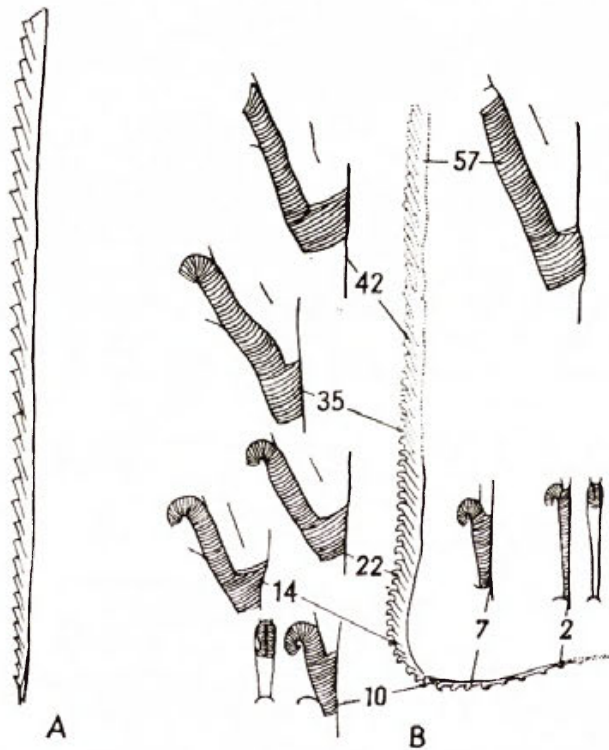
Poszczególne gałązki są w rodzaju *Dictyonema* połączone systemem beleczek korowych zwanych dissepimentami, zaś u *Dictyonema flabelliforme* tworzą się trzy pierwotne gałązki kolonii przez bifurkację, których powstaje cały rabdozom. Redukcja tych dissepimentów i powstanie kolonii złożonej z mniejszej liczby pierwotnych gałązek charakteryzuje następne, drugie stadium ewolucji. Reprezentują je gatunki rodzaju *Clonograptus*, które można wyprowadzić wprost od *Dictyonema flabelliforme*, od której różnią się tylko redukcją dissepimentów i obecnością jedynie dwu pierwotnych gałązek.

W obrębie rodzaju *Clonograptus* dokonuje się także dalszy, trzeci krok ewolucyjny. Wyraża się on powstaniem tendencji do redukcji bitek w kolonii, wyrażającej się zmniejszeniem ich liczby, a wreszcie ich zanikiem. Ten etap ewolucji reprezentowany jest przez pewne gatunki *Clonograptus* i pokrewnego rodzaju *Bryograptus*.

Oba te rodzaje i bliskie im formy zalicza się obecnie do rodziny *Anecisograptidae*, formalnie odnoszącej do *Dendroidea*, lecz stanowiącej w istocie grupę całkowicie przejściową, którą można by odnieść także do *Graptoloidea*. Są to prawdziwe „grapto-dendroidy”, ponieważ jednak u większości należących tu gatunków występują biteki przeważa obecnie opi-



nia, że należy odnieść je do dendroidów. Wszystkie *Anisograptidae*, cechuje obecność stożkowej (graptoloidowej) sikuli opatrzonej nemą. Poszczególne rodzaje należące do tej rodziny reprezentują często oddzielne linie rozwojowe, różniące się ilością gałązek kolonii i sposobem ich rozgałęziania. Pod tym względem skrajną tendencję przejawiał rodzaj *Kiaerograptus*, u którego istnieją już tylko dwie gałązki, cechujące się jednak jeszcze obecnością bitek. Wspólną natomiast tendencję zaznaczającą się w ewolucji *Anisograptidae* stanowi tendencja do wyeliminowania bitek. *Anisograptidae*, podobnie jak i typowe *Dendroidea*, miały jeszcze stolon pokryty błoną perydermalną, dzięki czemu zachowuje się on w stanie kopalnym. Przy przekształcaniu się *Anisograptidae* w prymitywne, lecz typowe już *Graptoloidea*, osłonka stolona musiała zaniknąć, gdyż stolon typowych graptolitów planktonicznych był nagi. Proces ten stanowił kolejny, czwarty krok na drodze ewolucji prowadzącej od *Dendroidea* do *Graptoloidea*. Pod tym względem bardzo interesujący jest środkowo-ordowicki rodzaj *Calyxdendrum* (Kozłowski, 1960). Ze względu na róż-



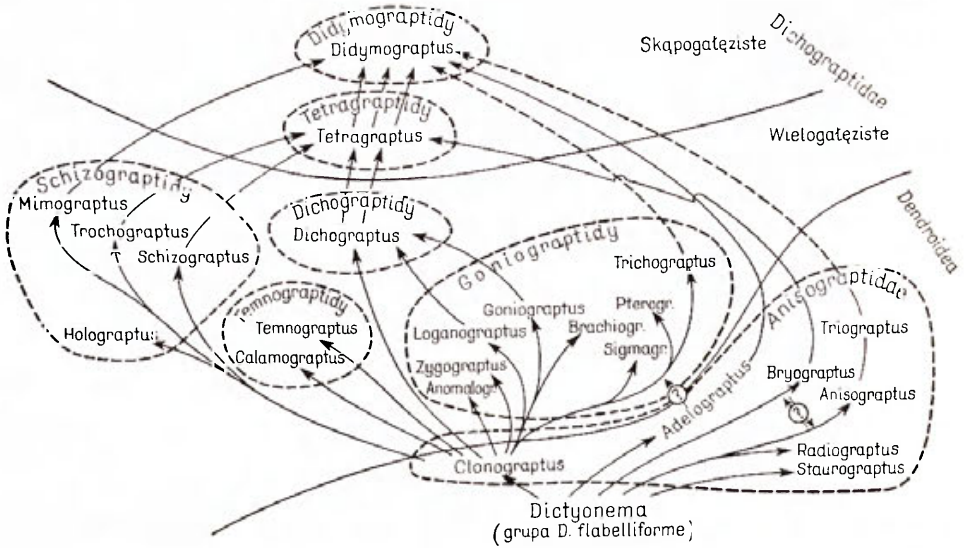
Ryc. 192. Polarność w budowie kolonii *Graptoloidea*. (Według Bulmana).  
 A — *Pristiograptus dubius* (sylur) o kolonii przejawiającej jedynie gradient wzrostowy;  
 B — *Pernerograptus argenteus* (sylur) przejawiający w kolonii prócz gradientu wzrostowego wyraźne różnice strukturalne. W powiększeniu wybrane teki reprezentujące odmienne typy strukturalne połączone przejściami. Numery odpowiadają kolejności tek w kolonii.

nicowanie tek, rodzaj ten należałoby odnieść do typowych *Dendroidea*, zbliża się on szczególnie do rodzaju *Dendrograptus*. Nie można go więc zaliczyć do *Anisograptidae*, które jak wiadomo wywodzą się od *Dictyonema*. Mimo to na swój sposób stanowi on rodzaj pośredni, mający sikulę stożkową opatrzoną nemą, a gałązki składające się także z bitek. Natomiast osłonka stolona uległa tu już całkowitemu zanikowi. Świadczy to o tym, że podobny proces musiał się dokonać także u *Anisograptidae*, przy ich przekształceniu się w prymitywne *Graptoloidea* zaliczane do rodziny *Dichograptidae*.

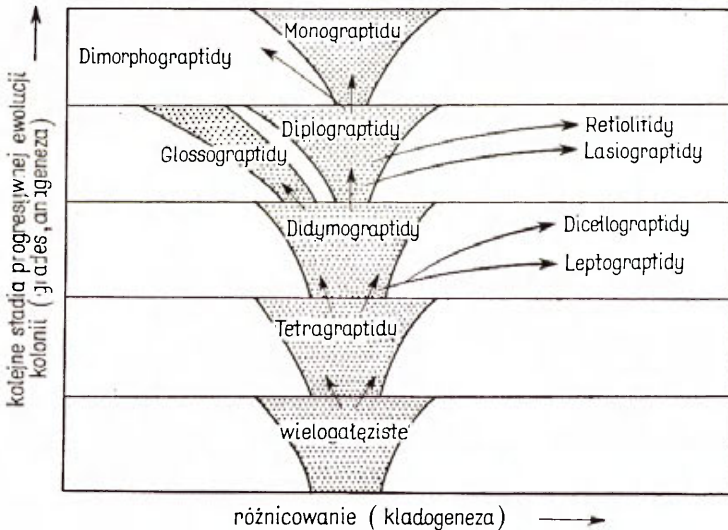
Równocześnie musiała ulec zatarciu także granica między stoloteką i autoteką, przy czym stoloteka przekształciłaby się po prostu w dolną część autoteki. W ten sposób przez eliminację bitek i scalenie stolo- i autoteki doszło do powstania jednego tylko typu teki. Odpowiadałaby ona autotekom dendroidów, przy czym należy przyjąć, że autozoidy przekształciły się tu w osobniki hermafrodytyczne (Kozłowski, 1948/49). Procesy te składałyby się na piąty i ostatni etap ewolucji na drodze przekształcania się *Dendroidea* w *Graptoloidea*.

Wyodrębnienie się *Graptoloidea* dokonało się w początkowym etapie za pomocą jednej tylko linii ewolucyjnej, reprezentowanej przez gatunki z grupy *Dictyonema flabelliforme*, stanowiące zarazem nowy typ przystosowawczy. Wkrótce po jego wyodrębnieniu się doszło do znacznego jego zróżnicowania (radiacja adaptatywna), w wyniku czego powstały liczne rodzaje potomne tworzące rodzinę *Anisograptidae*. W rezultacie szeregu modyfikacji i udoskonalenia typu przystosowawczego („modernizacja”) *Anisograptidae* osiągają wyższy poziom organizacji, przekształcając się we właściwe *Graptoloidea*. Ten ostatni jednak proces dokonuje się jednak na szerokim froncie, przy czym kilka rodzajów tej grupy na drodze nieco różnych przemian ewolucyjnych przekształciło się niezależnie w różne rodzaje *Dichograptidae*.

**Historia *Graptoloidea*.** Jedną z najbardziej istotnych cech kolonii typowych *Graptoloidea*, których pierwsi przedstawiciele pojawiają się w piętrze arenig dolnego ordowiku jest ich organizacja polarna. Przejawia się ona zróżnicowaniem wielkości, a u form bardziej zaawansowanych także i budowy tek, w zależności od ich położenia na gałązkach kolonii. Teki początkowych i końcowych części gałęzi różnią się wielkością, proporcjami, a często także obecnością, stopniem rozwoju lub brakiem pewnych zróżnicowań strukturalnych (ryc. 192). Różnice te narastają w sposób stopniowy, ciągły w szereg następujących po sobie tek, tak że zdają się stanowić przejaw pewnego rodzaju gradientów morfo-fizjologicznych, określających organizację kolonii *Graptoloidea* (Urbanek, 1960). Świadczy to o wyższym stopniu integracji biologicznej ich kolonii w porównaniu z koloniami *Dendroidea*. Jest rzeczą interesującą, że pojawienie się organizacji polarnej kolonii jest zjawiskiem, które w rozwoju filogenetycz-



Ryc. 193. Przypuszczalne stosunki filogenetyczne wśród *Anisograptidae* i prymitywnych *Graptoloidea*. (Według Bulmana).  
 Na uwagę zasługuje możliwość powstawania podobnych morfologicznych typów kolonii na drodze różnych procesów ewolucyjnych.

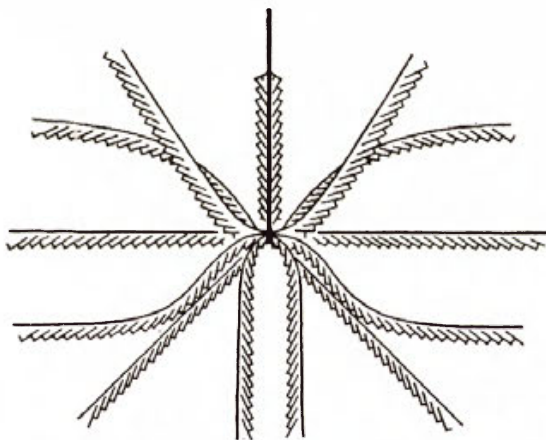


Ryc. 194. Ewolucja *Graptoloidea*. (Według Bulmana).  
 Ewolucja *Graptoloidea* może być ogólnie zrozumiana jako szereg fundamentalnych przeobrażeń w sposobie rozwoju kolonii, dających początek głównym grupom taksonomicznym, których dalsze różnicowanie wyraża się głównie modyfikacjami w budowie tek.

nym graptolitów pojawiło się dopiero u *Graptoloidea*, nie przejawia się zaś w sposób wyraźny u żadnego z poznanych dotąd przedstawicieli *Anisograptidae*.

W dalszej ewolucji kolonii *Graptoloidea* zachodziły różnorodne modyfikacje pierwotnego typu ich budowy, doprowadzające do zróżnicowania się tej grupy. Modyfikacje te można sprowadzić do pewnych procesów elementarnych, które kombinując się w pewien sposób i przejawiając z różną intensywnością i tempem określają różnorodne kierunki rozwoju (ryc. 193—194).

Jednym z takich procesów elementarnych charakteryzujących ewolucję *Graptoloidea* jest redukcja ilości rozgałęzień w kolonii a co za tym idzie także ilość gałązek w dorosłych koloniach. Przodkowie graptolitów planktonicznych — *Dendroidea* miały kolonie złożone przeważnie z bardzo licznych gałązek. Już u *Anisograptidae* ilość rozgałęzień została wyraźnie zmniejszona, zaś u *Dichograptidae* proces ten kontynuuje się w dalszym ciągu. Jednakże prymitywne *Dichograptidae* mają jeszcze kolonie wielogałęziste i dopiero u bardziej zaawansowanych *Dichograptidae* ilość gałązek redukuje się do dwu lub nawet do jednej. Tendencja do redukcji ilości gałązek w kolonii stanowi dominujący kierunek ewolucji, jednak w pewnych liniach filogenetycznych spotykamy przejawy wtórnego zwiększania ilości gałązek (ordowickie *Leptograptidae*, sylurskie *Cyrtograptidae* i *Linograptinae*).

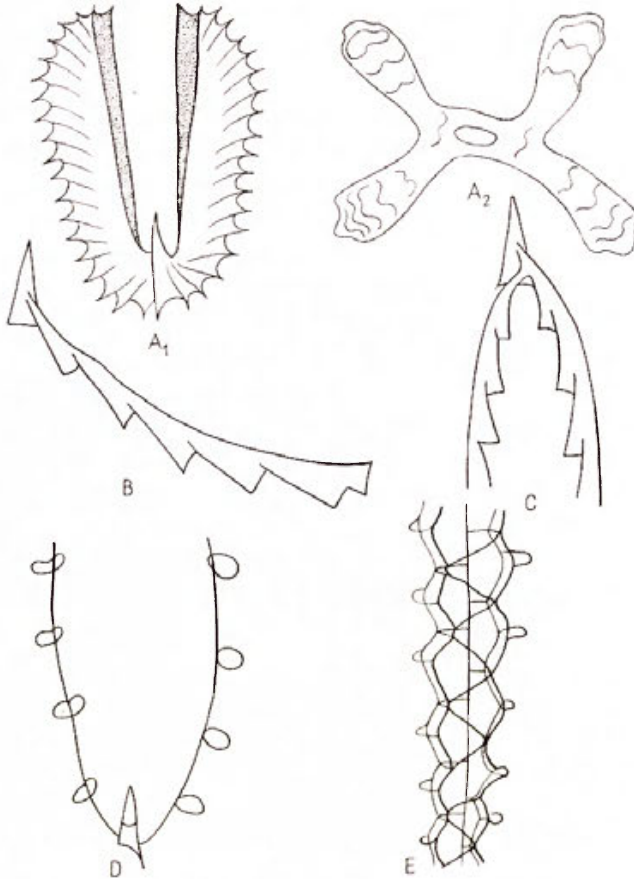


Ryc. 195. Zmiany kierunku wzrostu gałązek kolonii w procesie ewolucji *Graptoloidea*. (Według Bulmana).

Formom prymitywnym właściwe jest zwisające ich położenie, progresywnym zaś mniej lub bardziej uniesione.

Drugim bardzo powszechnym i znamionym procesem była u *Graptoloidea* zmiana kierunku wzrostu tek i całych gałązek. Gałązki prymitywnych *Graptoloidea* były podobnie jak gałązki *Dictyonema flabelliforme*

i *Anisograptidae* zwisające, tj. w położeniu fizjologicznym rosły w dół. U bardziej zaawansowanych form gałązki stają się coraz bardziej uniesione, aż do osiągnięcia kierunku wzrostu pionowo do góry (ryc. 195). Począwszy od późnego dolnego ordowiku znamy *Graptoloidea* o gałązkach silnie lub całkowicie uniesionych.



Ryc. 196. Rezultaty mozaikowego charakteru ewolucji u *Graptoloidea* (Oryg.).  
 A<sub>1</sub>–A<sub>2</sub> *Tetragraptus* „jeszcze” czterogałązkowy lecz „już” uniesiony widziany z boku i od dołu; B — *Azygograptus* „jeszcze” zwisający, a „już” tylko jednogałązkowy; C — *Didymograptus* „jeszcze” zwisający chociaż „już” dwugałązkowy; D — *Dinemograptus* „jeszcze” dwugałązkowy i „tylko” częściowo uniesiony, a „już” pozbawiony perydermy z wyjątkiem rusztowania szkieletowego; E — *Paraplectograptus* „już” całkowicie uniesiony (biserialny) i „dopiero” pozbawiony ciągłej perydermy.

Trzecim procesem przejawiającym się w większości linii rozwojowych *Graptoloidea* jest modyfikacja kształtu tek, które początkowo mają prostą, rurkową postać a następnie przechodzą w teki o bardziej skomplikowanym kształcie. Stają się one w różny sposób wygięte, opatrzone zróżnicowaniami apertury w postaci płatów różnego kształtu i pochodzenia. Odpowiednia postać zróżnicowań aperturalnych oraz sposób ich



modyfikacji ewolucyjnych jest charakterystyczny dla poszczególnych linii filogenetycznych.

*Graptoloidea* cechuje także pewna tendencja do ścienienia, a nawet redukcji perydermy. U wszystkich przedstawicieli tego szczepu zanika, jak wiemy, osłonka perydermalna stolonu. Również warstwa korowa ulega ścienieniu lub zanikowi. Są jednak linie ewolucyjne, w których proces perydermy powoduje także ścienienie warstwy fuzellarnej (*Lasio-graptidae*), a nawet jej częściowy lub prawie zupełny zanik (*Retiolitidae*). W ostatnim przypadku peryderma redukuje się do delikatnej siateczki, lub systemu beleczek budujących jedynie rusztowanie teki.

Wymienione cztery elementarne procesy ewolucyjne przejawiały się w wysokim stopniu niezależnie i z różną intensywnością oraz tempem w większości linii rozwojowych *Graptoloidea*. Pierwsi badacze, którzy wykryli to niezmiernie interesujące zjawisko występowania w większości szczepów graptolitów planktonicznych, analogicznych kierunków ewolucji, wyobrażali sobie jednak, że procesy te zachodziły zarazem w sposób wysoce równomierny i harmonijny. W szczególności uważano, że w dolnym ordowiku wszystkie linie ewolucyjne *Dichograptidae* przeszły kolejno przez etap wielogałęzisty, a następnie cztero- i dwugałęzisty, reprezentowany przez następstwo rodzajów *Dichograptus*, *Tetragraptus* i *Didymograptus*. Formy te początkowo posiadały gałązki zwisające, potem zaś zwisające i w różnym stopniu uniesione. Jednakże nowsze badania dowodzą czegoś wręcz przeciwnego i świadczą o dużej różnorodności i braku regularności w przejawianiu się i kombinowaniu procesów elementarnych. Są bowiem formy konserwatywne, które pozostają na wielogałęzkowym etapie rozwoju, nie przejawiając tendencji do redukcji gałązek, podczas gdy inne linie cechuje bardzo szybka, jakby „przedwczesna „tendencja do takiej redukcji. Znamy np. *Anisograptidae*, które miały jeszcze zachowane biteki, a które zdążyły już zredukować ilość gałązek w kolonii do 2 (*Kiaerograptus*). Podobne stosunki obserwuje się w odniesieniu do pozostałych procesów elementarnych. W wyniku obserwujemy formy o względnie dużej ilości gałązek, lecz o gałązkach już uniesionych (pewne gatunki *Tetragraptus*), jak i formy o jednej tylko gałązce, ale jeszcze zwisającej (*Azygograptus*, *Parazygograptus*) (ryc. 196).

Mimo takiej nieregularności i mozaikowości w kombinowaniu się efektów elementarnych procesów ewolucyjnych, historia *Graptoloidea* dostarcza przykładów zdumiewającej kierunkowości ewolucji. Przebiegająca przez analogiczne lub bardzo podobne stadia morfologiczne ewolucja graptolitów została trafnie określona jako „ewolucja programowa” (Bulman, 1933). W przeszłości dopatrywano się w tych zjawiskach przyczyn przede wszystkim lub wyłącznie wewnętrznych, związanych jakoby z określonymi tendencjami dziedzicznymi. Nie można jednak pomijać decydującego znaczenia, jakie ma dla ewolucji zjawisko przystosowania. Kierunkowość w ewolucji graptolitów zdaje się być ściśle zwią-

zana z wielkim znaczeniem przystosowawczym określonych cech, które właśnie ze względu na swe uniwersalne znaczenie pojawiają się niezależnie w poszczególnych szczepach *Graptoloidea*.

*Graptoloidea* są szczepem, który rozwijał się intensywnie przez cały ordowik i sylur. Z końcem tego ostatniego okresu *Graptoloidea* wymierają, natomiast konserwatywny szczep *Dendroidea* kontynuuje się aż do karbonu. Uproszczony schemat stosunków rodowych *Graptoloidea* podaje ryc. 194.

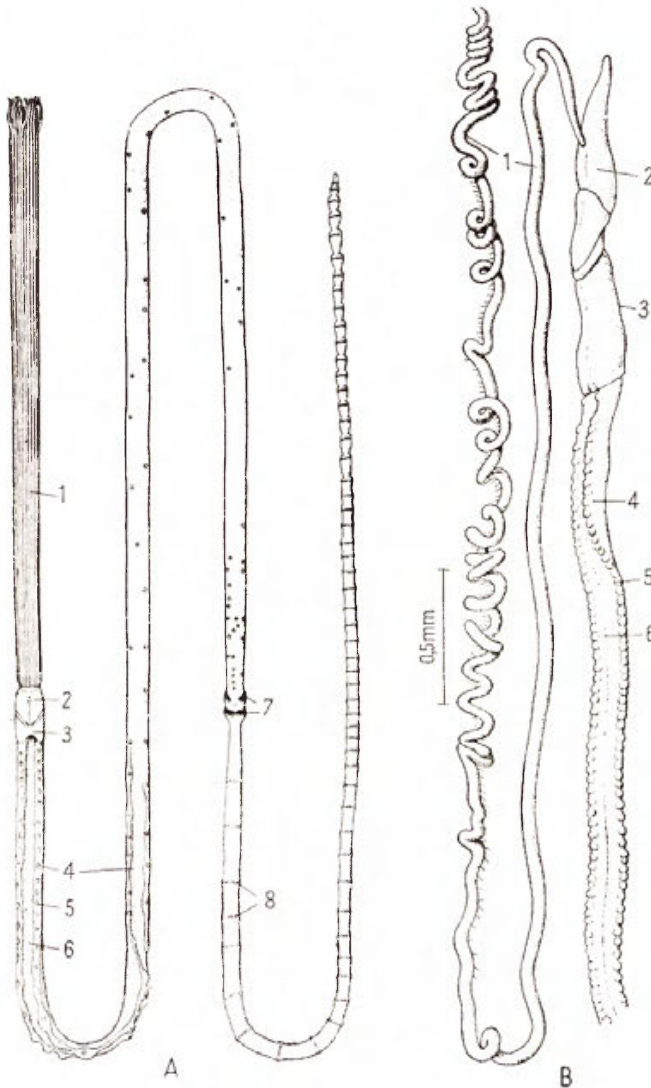
**Stanowisko Pogonophora.** *Pogonophora* stanowią obecnie małą grupę bentonicznych i przeważnie głębokowodnych form, wykazującą liczne podobieństwa do *Hemichorda*, z którymi były przez czas pewien łączone. Pierwsi przedstawiciele tego szczepu zostali opisani stosunkowo niedawno, zaś poznanie budowy i ustalenie stanowiska systematycznego *Pogonophora* jest zdobyczą ostatnich lat dwudziestu.

Ciało tych zwierząt ma postać robakowatą, wydłużoną, z zaznaczonym podziałem na trzy odcinki, bardzo nierównej wielkości (ryc. 197). Są nimi prosoma stanowiące krótki płat przedustny opatrzony nieparzystym celomem, krótka metasoma opatrzona parzystym celomem i silnie wydłużona metasoma, której celom jest także parzysty. U podstawy architektury *Pogonophora* leży zatem trimeria, bardzo podobna do trimerii *Hemichorda*. Organizacja *Pogonophora* jest jednak pod wieloma względami odmienna od organizacji półstrunowców. Swoistą jej cechą jest np. obecność aparatu czułkowego, który związany jest z celomem prosomy, podczas gdy u pozostałych *Deuterostomia* podobny aparat (lofofor, układ ambulakralny) rozwija się zawsze w związku z celomem mezosomy. Aparat czułkowy *Pogonophora* może składać się z jednego tylko czułka jak u *Siboglinum*, lub z bardzo licznych czułków (do ok. 200). Jeszcze bardziej niezwykłą cechą organizacji *Pogonophora* jest zanik jelita, które u form dorosłych redukuje się do niefunkcjonalnego rudymentu. U zarodków pojawia się wprawdzie zawiązek jelita, lecz jest ono pozbawione jamy wewnętrznej. Zupełny zanik jelita jest niezwykłą cechą biologiczną, dzięki której *Pogonophora* reprezentują jedyny w swoim rodzaju typ przystosowawczy wśród wszystkich *Coelomata*. Funkcje trawienia i zachłaniania pokarmu przejmuje bowiem u *Pogonophora* aparat czułkowy. Trawienie przebiega pozajelitowo, wewnątrz wieńca czułków, które opatrzone są licznymi odrostkami pełniącymi przypuszczalnie funkcję podobną do kosmków jelita. W związku z tą niezwykle ważną nową rolą, jaką przejął na siebie aparat czułkowy *Pogonophora*, stał się on zarazem „przewodnym systemem organów” w ewolucji tej grupy zwierząt (Iwanow, 1960). Podczas gdy budowę aparatu czułkowego cechuje duża różnorodność, budowa pozostałych części ciała cechuje się dużą stałością. U bardziej prymitywnych rodzajów aparat czułkowy składa się z małej ilości czułków, w liniach bardziej progresywnych zaznacza się zwielokrotnienie

ilości czułek, aż do powstania aparatu czułkowego bardzo podobnego do spiralnie skręconego loforu ramienionogów (u *Spirobrachia*).

Ciało *Pogonophora* tkwi w długich i niezwykle cienkich rurkach a charakterystycznej budowie, złożonych z substancji z grupy chityn, co zarazem odróżnia je od pióroskrzelnych (ryc. 198).

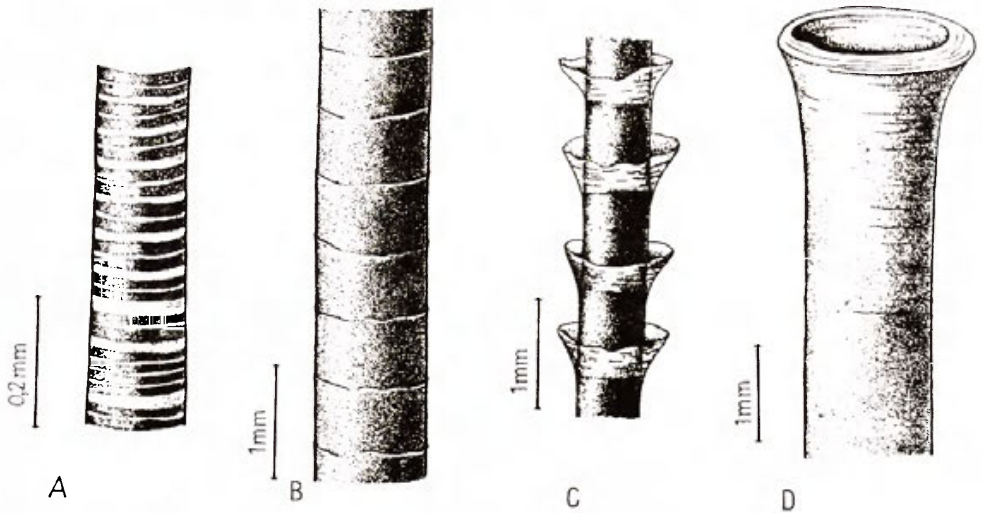
Rozwój *Pogonophora* nosi cechy wtórnego uproszczenia i odbywa się wewnątrz rurki. W związku z tym nie występuje larwa planktoniczna,



Ryc. 197. Organizacja *Pogonophora*. (Według Iwanowa).

A — wygląd zoida *Lamellisabella*, widzianego od strony brzusznej; B — przednia część ciała *Siboglinum*, widziana z boku i częściowo wentralnie. 1 — czułki, 2 — prosoma, 3 — mesosoma, 4 — metasoma, 5 — brodawki (papillae), 6 — bruzda brzuszna, 7 — pierścienie (annuli), 8 — poprzeczne szeregi brodawek.

a ciało zarodka podlega segmentacji na trzy odcinki. Przypomina to proces metamorfozy larwy jelitodysznych. Do tej grupy zbliża *Pogonophora* także tendencja do metamerycznego układu organów znajdujących się w tylnym odcinku ciała. Opatrzony jest on wentralną bruzdą okoloną walczkami, na których obecne są liczne brodawki pełniące funkcje czepne



Ryc. 198. Rurki różnych *Pogonophora*. (Według Iwanowa).

A — *Siboglinum*, B — *Lamellisabella*, C — *Polybrachia*, D — *Spirobrachia*.

i rozłożone prawidłowo wzdłuż ciała (ryc. 197). Występująca w organizacji *Pogonophora* swoista kombinacja cech różnych *Deuterostomia*, wraz ze szczególną specjalizacją sposobu pobierania pokarmu, świadczy o tym, że stanowią one samodzielny typ, którego przodkowie byli przypuszczalnie spokrewnieni z półstrunowcami. *Pogonophora* podległy w swej ewolucji procesowi głębokich wtórnych modyfikacji, co nie pozwala ustalić przybliżonej budowy ich przodków. Rozwój ontogenetyczny uległ uproszczeniu, a redukcja jelita nie pozwala stwierdzić, czy cechowała je pierwotnie obecność takich charakterystycznych dla *Hemichorda* organów, jak związane z jelitem szczeliny skrzelowe i stomochorda. Tym samym stopień ich pokrewieństwa z innymi *Deuterostomia* nie może być bliżej oceniony. Chociaż szczątki *Pogonophora* nie zostały dotąd stwierdzone w sposób pewny w stanie kopalnym, zdaje się nie ulegać wątpliwości, że stanowią one szczep bardzo stary. Ostatnio geolog radziecki B. S. Sokołow (1965) odnosi do nich grupę *Sabelliditida*, reprezentowaną przez różnorodne chitynowe i elastyczne rurki, częste i charakterystyczne dla utworów późnego prekambriu i wczesnego kambriu. Jeśli poglądy Sokołowa okażą się słuszne, *Pogonophora* należałyby do jednej z najstarszych grup zwierząt opatrzonych szkieletem.

**Problem pochodzenia szkarłupni.** Szkarłupnie są typem państwa zwierzęcego dobrze reprezentowanym w stanie kopalnym, w którym występują od dolnego kambriu. Ze względu na obecność dobrze rozwiniętego szkieletu, mającego ścisły związek z budową wielu organów ciała, szczątki szkarłupni kopalnych rzucają wiele światła na historię większości należących tu gromad i rządów. Pod tym względem znaczenie materiału paleontologicznego dla zrozumienia ewolucji szkarłupni jest znacznie większe niż dla wielu innych typów świata zwierzęcego. Pod jednym względem szkarłupnie nie stanowią wyjątku — znane nam kambryjskie szkarłupnie były już niewątpliwie typowymi przedstawicielami *Echinodermata*. Dlatego też budowa ich nie dostarcza rozstrzygających faktów odnoszących się do pochodzenia całego typu.

Trudności te pogłębione są ponadto tym faktem, że stadium dorosłe szkarłupni uległo w procesie ewolucji tak głębokim przeobrażeniom, że właściwie nie może być porównywane z żadną inną grupą zwierzęcą. Czyni to ze szkarłupni grupę „samą dla siebie”, zajmującą izolowane stanowisko pod względem morfologii postaci dorosłych. Natomiast procesy rozwoju ontogenetycznego szkarłupni mają zasadnicze znaczenie dla zrozumienia ich pochodzenia. Najbardziej znamienne jest występowanie w rozwoju szkarłupni planktonicznej larwy noszącej nazwę dipleuruli, a następnie złożonego procesu metamorfozy, jakiemu podlega ta larwa przekształcając się w postaci dorosłe. Wprawdzie larwy różnych grup szkarłupni różnią się szczegółami morfologii zewnętrznej, jednak ich organizacja jest na tyle stała, że różnicom tym nie można przypisywać wielkiego znaczenia. Proces metamorfozy tych larw jest ściśle związany z przejściem ich do życia osiadłego. Taki przebieg ontogenezy szkarłupni stanowi też całkowitą paralelę do przypuszczalnego przebiegu ich rozwoju rodowego, bowiem osiadły tryb życia jest charakterystyczny dla prymitywnych szkarłupni zgrupowanych w podtypie *Pelmatozoa*. Przebieg wczesnych etapów filogenezy szkarłupni wydaje się być przeto w pewien sposób zaszyfrowany w procesach ich metamorfozy. Dlatego też interpretacja tych właśnie procesów stanowi główną podstawę naszych poglądów na pochodzenie *Echinodermata*. Słowa Heidera, wypowiedziane 50 lat temu, iż każda z wysuniętych w tym względzie hipotez może stanowić „jedynie parafrazę faktów odnoszących się do zjawisk metamorfozy szkarłupni” (Heider, 1914), zachowuje również obecnie całkowitą aktualność. Ponieważ budowa stadiów dorosłych szkarłupni jest na tyle swoista, że nie pozwala na ich bezpośrednie porównanie z innymi typami zwierząt, ontogeneza daje nam klucz do zrozumienia ich pochodzenia i stanowi ten pomost, poprzez który łączą się one z innymi grupami państwa zwierzęcego.

**Klasyczne teorie pochodzenia szkarłupni.** Taki jest też zasadniczy punkt wyjścia klasycznej teorii pochodzenia szkarłupni, znanej pod nazwą te-



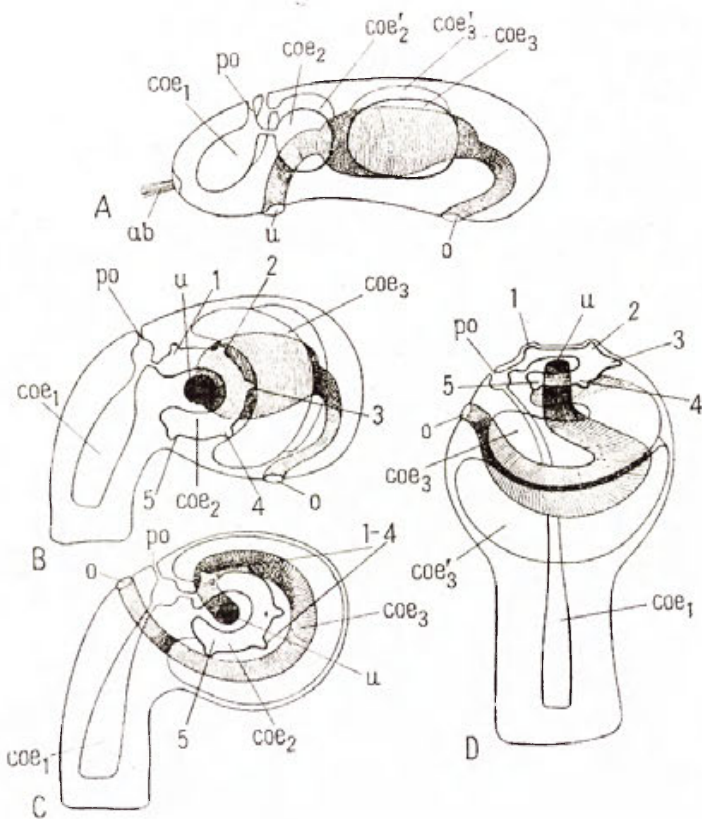
orii dipleuruli, która rozwinięta została głównie przez Bathera (1900). Postać planktonicznych larw dipleurulowych szkarłupni uważa się tu za zbliżoną do budowy pierwotnych przodków *Echinodermata*. Biorąc pod uwagę zasadnicze rysy organizacji larw w różnych grupach szkarłupni i starając się odróżnić w ich budowie te cechy, które mogą być wynikiem wtórnych przystosowań larwalnych, można dokonać wiarygodnej rekonstrukcji ich pierwotnej postaci. Odtwarza ona zarazem organizację pierwotnego przodka szkarłupni, hipotetycznego organizmu, któremu nadano nazwę „Dipleurula” (dosł. dwuboczna). Drugie zasadnicze założenie teorii dipleurulowej stanowi teza, że charakterystyczna organizacja szkarłupni powstała w rezultacie przejścia ich przodków do osiadłego trybu życia. Należy przyjąć, że wszystkie szkarłupnie przechodziły w swym rozwoju rodowym etap zwierząt osiadłych, z których dopiero wtórnie powstały grupy wolnożyjące. Założenie to wypływa z faktu, że właściwa szkarłupniom symetria promienista mogła wytworzyć się tylko w warunkach życia osiadłego. O takim właśnie sposobie powstania tej organizacji świadczy bowiem przebieg procesu metamorfozy. Należy zatem przyjąć, że z dwu podtypów szkarłupni, podtyp *Pelmatozoa*, którego jedynymi dziś żyjącymi przedstawicielami są liliowce jest bardziej prymitywny. Bather opierał swe wnioski w szczególności właśnie na rozwoju liliowca *Antedon*.

Zasadnicze znaczenie z punktu widzenia teorii dipleurulowej ma fakt, że symetria dipleuruli jest dwuboczna i że jest ona pozbawiona zaczątków aparatu czułkowego. Metamorfoza takich larw rozpoczyna się u *Pelmatozoa* od przytwierdzenia się ich do podłoża za pomocą płata przedustnego, zwłaszcza jego części prawej. Dalszy bieg przemian przedstawia ryc. 199. Polegają one przede wszystkim na przemieszczaniu się otworu ustnego na tylną część ciała zwierzęcia, która staje się też jego stroną górną opatrzoną także otworem odbytowym. Równocześnie z tym zaznacza się asymetria w rozwoju pęcherzyków celomicznych larwy, przy czym stopniowy rozwój tego procesu przypomina w pewnych momentach rozwój wtórnej asymetrii u *Gastropoda* (por. str. 393). W wyniku dwa przednie pęcherzyki celomiczne prawe zanikają, lub ulegają niedorozwojowi, natomiast rozwijają się i modyfikują trzy pęcherzyki lewe oraz tylny pęcherzyk prawy (por. ryc. 199, B-D). Przedni pęcherzyk lewy tworzy tzw. kanałik porowy, który otwiera się za pomocą hydroporusa. Pęcherzyk ten łączy się zarazem z drugim pęcherzykiem lewym, przy pomocy kanału który następnie przekształca się w kanał kamienisty. Początkowo drugi pęcherzyk lewy tworzy łukowate wygięcie obejmujące przednią część jelita w postaci półpierścienia, a następnie zamyka się w całkowity pierścień. W rezultacie tych przemian tworzy się zaczątkowy układ ambulakralny, którego obecność jest bardzo charakterystyczna dla szkarłupni. Powstaje on w rezultacie przekształcenia części wtórnej jamy ciała w system kanałów wypełnionych cieczą wodną. Natomiast tylne

pęcherzyki celomiczne przekształcają się w ogólną jamę ciała otaczającą organa wewnętrzne.

Na podobnym etapie rozwoju zatrzymała się przypuszczalnie organizacja wewnętrzna dorosłych form paleozoicznej grupy *Cystoidea* (por. str. 459). Reprezentowałyby one fazę osiadłej i słabo jeszcze przeobrażonej dipleuruli i stanowiłyby najbardziej prymitywną grupę *Pelmatozoa*.

W rezultacie dalszych przemian w ciele larwy liliowców (a także strzykw) dochodzi do powstania bardziej zaawansowanego stadium larwalnego, tzw. pentaktuli, którą cechuje już obecność zewnętrznych kanałów układu ambulakralnego, tworzącego tu wyrostki w postaci czułków. W czułkach tych znajdują się wypustki odchodzące od kanału okrężnego i stanowiące kanały promieniste układu ambulakralnego. Wy-



Ryc. 199. Główne etapy metamorfozy liliowca *Antedon*, jako podstawa dipleurulowej teorii pochodzenia szkariupni. (Według Heidera).

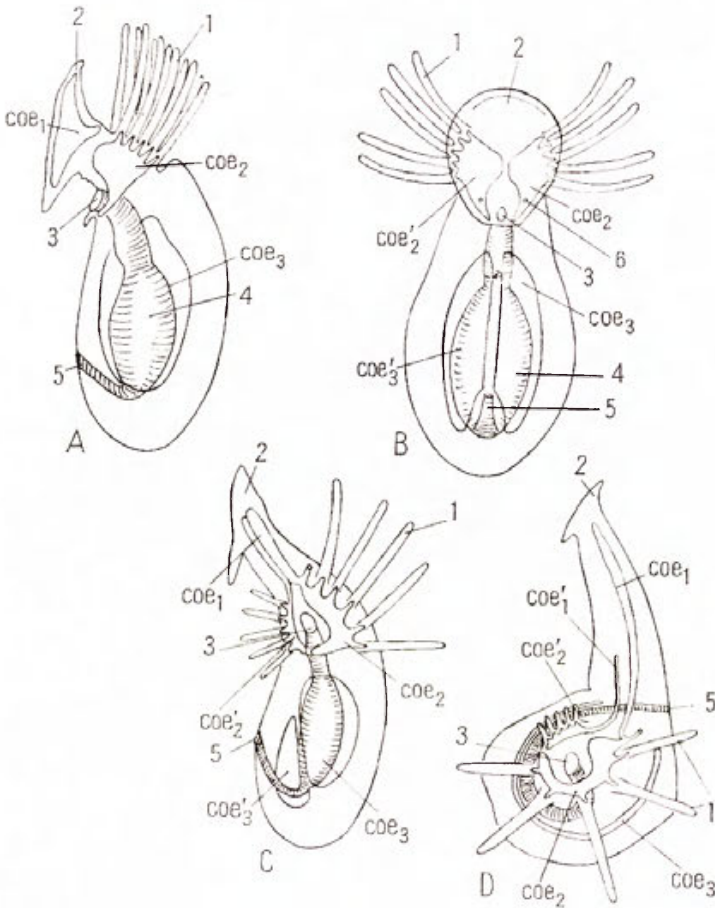
A — dipleurula, B—D kolejne stadia metamorfozy, po przytwierdzeniu się larwy do podłoża. Jelito kreskowane, ab — aboralny organ zmysłów (płytką ciemieniową), coe<sub>1</sub>—coe<sub>3</sub> kolejne pęcherzyki celomiczne lewe, coe'<sub>2</sub>—coe'<sub>3</sub> — środkowy i tylny pęcherzyk celomiczny prawy, o — otwór odbytowy, po — otwór (porus) kanałów celomicznych przekształcający się w hydroporus, u — otwór ustny, 1—5 zawiązki kanałów promienistych układu ambulakralnego.

stępują one w pierwotnej liczbie pięciu i wyznaczają zarazem symetrię pięciopromienną zwierzęcia. W ten sposób tworzą się zarazem podstawowe elementy architektониki ciała szkarłupni osiadłych. Procesowi metamorfozy poddane jest tu całe ciało larwy dipleurulowej. Podobnie, lecz prościej, przebiega metamorfoza u strzykw. U szkarłupni wolnożyjących, tworzących podtyp *Eleutherozoa* metamorfoza ma inny przebieg. Tu tylko część tkanek larwy zużywana jest do tworzenia ciała dorosłego zwierzęcia, pączkującego niejako na larwie. Reszta zaś tkanek ulega obumarciu (metamorfoza nekrotyczna). Interpretując powyższe fakty, teoria dipleurulowa stwierdza, że organizacja szkarłupni wytworzyła się w rezultacie osiadłego trybu życia. Asymetria w rozwoju pęcherzyków celomicznych wywołana jest migracją otworu ustnego, oraz przytwierdzeniem się do podłoża za pomocą prawej strony płata preoralnego larwy, dzięki czemu organa lewej strony ciała rozwijają się silniej niż prawej. Stadium osiadłe jest więc ewolucyjnie i przystosowawczo prymitywniejsze. Natomiast poszczególne gromady szkarłupni wolnożyjących pochodzą od szkarłupni osiadłych i oddzieliły się przeważnie niezależnie od siebie, na różnych stadiach ewolucji przodków. Bardziej skomplikowany przebieg ich filogenezy znajduje odbicie w procesie wtórnie zmodyfikowanej ich ontogenezy.

Inny jest punkt wyjścia teorii „Pentaktei”. W swej oryginalnej postaci wypowiedzianej przez Semona (1888) opierała się ona przede wszystkim na rozwoju strzykw. Larwa dipleurulowa tej grupy szkarłupni ma istotnie organizację, która może być uważana za szczególnie prymitywną. Semon uważał, że to samo odnosi się do dorosłych postaci strzykw, które byłyby najbardziej prymitywnymi szkarłupniami. Występujące w ich rozwoju stadium pentaktuli, cechujące się symetrią promienistą, obecnością zaczątków ramion i prostym jelitem, uważano za zbliżone pod względem organizacji ciała do przodków szkarłupni. Miała je reprezentować hipotetyczna Pentaktea, przy czym do rekonstrukcji organizacji i wyglądu pierwotnych przodków *Echinodermata*, wykorzystano główne rysy budowy pentaktuli strzykw. Zasadniczą treść teorii pentaktulowej wydaje się stanowić fakt, że uważa ona, iż już przodkowie *Echinodermata* musieli mieć zaczątkowy aparat ambulakralny, wykształcony w postaci czułkowatych odrostków.

**Próba aktualnej oceny teorii pochodzenia szkarłupni.** Wydaje się, że po usunięciu pewnych, może mniej istotnych rozbieżności w pojmowaniu dróg ewolucji szkarłupni (przyjmowanie *Pelmatozoa* lub *Holothurioidea* jako grupy najbardziej prymitywnej) teorie Dipleuruli i Pentaktei mogą być traktowane jako wzajemnie się uzupełniające (Bather, 1900). Teoria dipleurulowa wyjaśnia przede wszystkim najwcześniejsze etapy ewolucji *Echinodermata*, teoria pentaktulowa zaś nieco późniejsze, bardziej już zaawansowane jej stadium. Obie jednak te teorie opierają się i w zasadzie

poprzestają na interpretacji faktów embriologicznych. Dlatego też poszczególne etapy odtwarzanego przez nie procesu ewolucyjnego reprezentowane są przez organizmy hipotetyczne. Wydaje się być pożądanym uzupełnienie tego punktu widzenia, punktem widzenia porównawczo-anatomicznym. Pozwoli to na przybliżoną identyfikację poszczególnych etapów filogenezy *Echinodermata* z konkretnymi grupami innych organizmów, a nie tylko ze stadiami ich rozwoju ontogenetycznego.



Ryc. 200. Proces przekształcania się półstrunowców zbliżonych do *Cephalodiscoidea* w praszkarliupnie w ujęciu Grobbera. (Według Grobbera i Hyman).

A—B przypuszczalna postać wyjściowa przypominająca *Cephalodiscus* widziana z boku i od strony brzusznej; C — początkowe stadium przekształcania się związane z częściową redukcją prawego pęcherzyka celomicznego  $coe'_2$  i lofoforu, od strony wentralnej, D — prymitywne stadium osiadłe z płatem przedustnym przekształconym w nóżkę i z tendencją do promienistego ułożenia układu wodnego powstałego z przeobrażenia  $coe_1$  i  $coe_2$ . 1 — lofofor przekształcający się w ramiona, 2 — płatek przedustny przekształcający się w nóżkę, 3 — otwór ustny, 4 — jelito, 5 — otwór odbytowy, 6 — lewy otwór (porus) kanałów celomicznych przekształcający się w hydroporus,  $coe_1$ — $coe_3$  — lewe pęcherzyki celomiczne,  $coe'_1$ — $coe'_3$ , prawe pęcherzyki celomiczne.



Z tego punktu widzenia można łatwo dość do wniosku, że stadium dipleuruli nie odpowiadałoby w ściślejszym znaczeniu żadnemu określonymu etapowi ewolucji szkarłupni. Organizacja tego stadium larwalnego zdaje się bowiem wskazywać, że jest ono porównywalne jedynie ze znacznie bardziej prymitywnym etapem filogenezy, a mianowicie przodkami wszystkich *Deuterostomia*. Byłyby to zarazem organizmy stojące na pograniczu planktonicznych jamochłonów i praprzodków szkarłupni, pozbawione cech charakteryzujących je jako szkarłupnie.

Natomiast na organizację bezpośrednich przodków szkarłupni, powinna składać się wyraźnie zaznaczona trimeria ciała (obecność trzech par pęcherzyków celomicznych) i dobrze rozwinięty lofofor, tj. aparat czułkowy związany z drugim oddziałem celomy. Były to przypuszczalnie początkowo zwierzęta denne i wolnożyjące. Zasadnicze rysy organizacji bezpośrednich przodków szkarłupni musiały przypominać prymitywne półstrunowce z grupy *Cephalodiscoidea* (Grobben, 1923). Do tej grupy zbliża właśnie szkarłupnie przebieg rozwoju ontogenetycznego. Przypuszczenia zwolenników klasycznej teorii dipleurulowej, że system ambulakralny rozwinął się u szkarłupni całkowicie na nowo i nie istniał u ich przodków, wydają się być nieuzasadnione. Już u prymitywnych *Cystoidea* system ten był rozwinięty w postaci zewnętrznych odrostków (ramiona, brachiole) i dlatego bardziej prawdopodobny wydaje się być wniosek, że rozwinął się on przez modyfikację lofoforu prymitywnych półstrunowców (ryc. 200). Dalsze przemiany, które dokonały się u takich przodków szkarłupni związane były z przejściem ich do życia osiadłego. Nastąpiło to przez przytwierdzenie się ich do podłoża za pomocą płata preoralnego (ryc. 200, C). Przyjęcie tej możliwości opiera się na faktach embriologicznych (przytwierdzenie się dipleuruli przed metamorfozą) oraz na danych anatomii porównawczej. U *Cephalodiscoidea* płat przedustny służył za rodzaj przyłgi, za pomocą której zwierzę porusza się po podłożu. Płat przedustny można więc uważać za część ciała predestynowaną do tej właśnie roli (Beklemiszew, 1957). Przytwierdzenie to spowodowało przekształcenie się przedniej części ciała w rodzaj nózki lub łodyżki, która została później utracona przez szkarłupnie wolnożyjące. Powstanie takiej nózki musiało się zarazem odbić na scaleniu się przedniego i środkowego oddziału celomy, tak jak to ma miejsce w procesie metamorfozy szkarłupni. Dalsze procesy polegałyby na przemieszczeniu się otworu ustnego i lewych przednich celomów na stronę górną, oraz związanym z tym łukowatym wygięciem jelita, którego pętla lokuje się głównie po stronie prawej (ryc. 200, C—D). Stworzyło to zarazem warunki rozwoju asymetrii celomy i zanik jednego lofoforu (ryc. 200, D). Symetria promienista układu ambulakralnego, powstałego przez odpowiednie przekształcenie lewego lofoforu i przednich lewych pęcherzyków celomicznych, wytworzyła się wtórnie i jak wskazują na to fakty paleontologiczne musiała rozwinąć się stopniowo. System ambulakralny odegrał zarazem

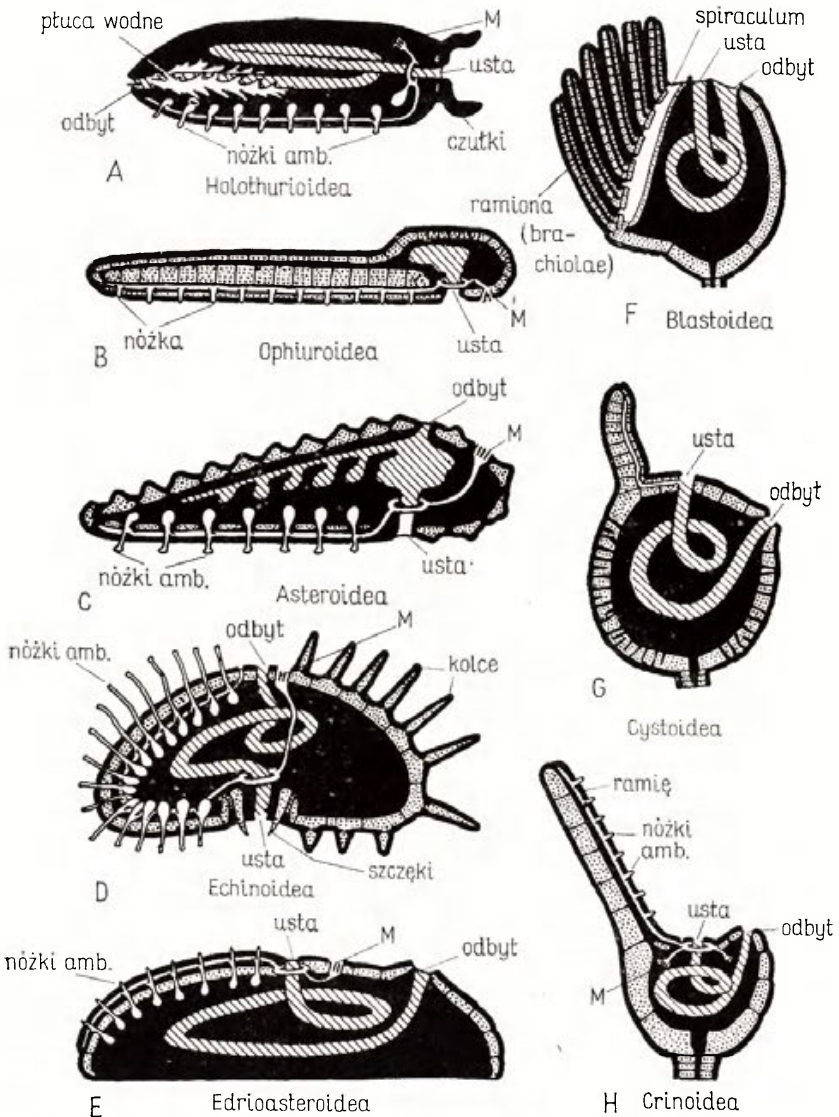


zasadniczą rolę w ustaleniu się symetrii promienistej pozostałych organów ciała szkarłupni. Dane paleontologiczne zdają się wskazywać na to, że symetria taka ustaliła się niezależnie w poszczególnych liniach ewolucyjnych szkarłupni. Stadium pentaktuli, cechujące się promienistą symetrią ciała można rozszyfrować jako przypuszczalny odpowiednik stadium osiadłych półstrunowców w filogenezie *Echinodermata*. Przypuszczalne praszkarłupnie miałyby zatem organizację przypominającą w swych zasadniczych rysach organizację *Hemichorda*. Ustalenie tak daleko posuniętej równoległości między przebiegiem rozwoju osobniczego szkarłupni a szeregiem anatomicznym *Deuterostomia*, pozwala wysunąć uzasadnione przypuszczenie, że *Echinodermata* rozwinęły się z prymitywnych *Hemichorda* i stanowią boczną gałąź *Deuterostomia* cechującą się specjalizacją do życia osiadłego. Kierunek rozwoju ewolucyjnego szkarłupni jest też w głównej mierze wyznaczony tym typem przystosowania oraz jest ściśle związany z progresywnym rozwojem szkieletu. Pierwotną formą szkieletu były zapewne początkowo luźne ciała wapienne, scalające się następnie w większe, choć cienkie jeszcze i ażurowane płytki. Dalszy etap ewolucji szkieletu był związany z powstaniem litych płytek, a następnie z uporządkowaniem ich rozkładu. W ten sposób doszło do powstania rodzaju torebki okołojelitowej, tj. pierwotnej formy teki.

**Stosunki filogenetyczne wśród szkarłupni osiadłych.** Pierwotnie jednolity pień rozwojowy szkarłupni musiał szybko zróżnicować się na oddzielne kierunki ewolucyjne. Świadczy o tym fakt, że już w dolnym paleozoiku (kambr- ordowik) szkarłupnie były zróżnicowane na szereg oddzielnych grup, wykazujących odmienne tendencje rozwojowe (ryc. 201). Równocześnie jednak dla tego właśnie etapu ewolucji *Echinodermata* znamienne jest występowanie licznych kopalnych grup pośrednich, w budowie których łączą się cechy oddzielnych gromad lub rzędów (Regnell, 1960). Takie grupy pośrednie wymierają jednak w ciągu starszej części ery paleozoicznej i w dalszej ewolucji szkarłupni oddzielne gromady reprezentują już wyraźnie odgraniczone kierunki rozwojowe. Narastający stopień rozbieżności poszczególnych szczepów szkarłupni, przy obecności grup pośrednich we wczesnym etapie ich ewolucji, świadczy o pochodzeniu tego szczepu od jednej grupy wyjściowej. Grupa ta musiała istnieć w erze proterozoicznej.

Paleontologia potwierdza także pogląd, że bardziej prymitywnym podtypem szkarłupni są *Pelmatozoa*. Pojawiły i zróżnicowały się one wcześniej niż szkarłupnie wolnożyjące, osiągające maksimum rozkwitu w erze paleozoicznej. Od końca tej ery do dziś *Pelmatozoa* reprezentowane są tylko przez jedną gromadę liliowców, podczas gdy w erze paleozoicznej występowało jeszcze sześć innych gromad, w tym niektóre reprezentowane przez rzędy tak różne, że można by uznać je również za oddzielne gromady.

Wśród prymitywnych szkarłupni osiadłych pozycja najbardziej pierwotnej grupy przypada przypuszczalnie gromadzie *Eocrinoidea*. Wskazuje na to nie tylko wczesne jej pojawienie się (znana od dolnego kambru do środkowego ordowiku) ale i budowa jej przedstawicieli (rys. 202). Łączą się w niej w mozaikowy sposób cechy właściwe z jednej strony gromadzie liliowców, z drugiej gromadzie *Cystoidea*. Z pierwszą gromadą mają one wspólny regularny układ płytek teki, ułożonych w trzy cykle

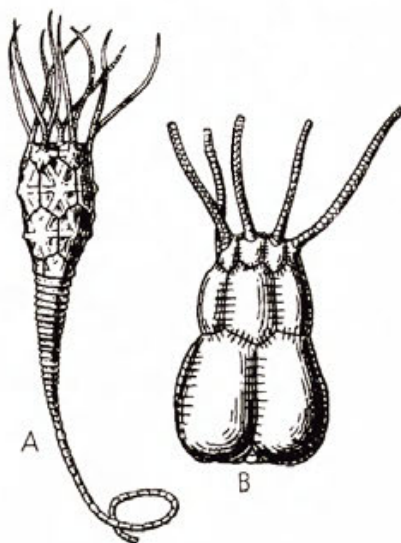


Ryc. 201. Zasadnicze rysy budowy w głównych szczepach *Echinodermata*, (Według Moore'a).

Szkielet kropkowany, jelito zakreskowane, M — płytka madreporowa.

(pasy), oraz zróżnicowanie teki na kielich oraz jego pokrywę. Do tych cech należy dodać mniej lub bardziej zaznaczoną symetrię pięciopromienną. Z gromadą *Cystoidea* łączy je natomiast budowa ramion, wyraźnie bardziej zbliżających się do ramion, czyli brachioli cystoidów, niż do ramion liliowców. Ponieważ *Eocrinoidea* poprzedzają swym pojawieniem się pozostałe grupy szkarłupni osiadłych można upatrywać w nich przodków, cystoidów i liliowców, a być może i wszystkich pozostałych *Pelmatozoa*.

Teka prymitywnych *Cystoidea* składała się z licznych płytek nie wykazujących regularnego układu (ryc. 201). Płytki te mają bardzo charakterystyczną cechę, a mianowicie obecność porów tekalnych, tj. otworów prowadzących do kanałów przebijających płytki. Związane były one przypuszczalnie ze swoistymi organami oddechowymi. Otworki te mogą być beładnie rozrzucone na powierzchni płytek (rząd *Diploporita*),



Ryc. 202. Budowa kambryjskich *Eocrinoidea*.  
(Według Moore'a).

A — *Macrocystella*; B — *Lichenoides*.

lub też zgrupowane w tzw. pory rombowe (rząd *Rhombifera*). Oba te rzędy pojawiły się równocześnie w środkowym ordowiku i przez całą historię cystoidów stanowiły niezależne linie rozwojowe. Przypuszczalnie wyodrębniły się one niezależnie od prymitywnych *Pelmatozoa*, jednak tylko *Rhombifera* wykazują wyraźne nawiązania do *Eocrinoidea*. Dalszy rozwój tej grupy cystoidów wykazuje daleko posunięty paralelizm do ewolucji liliowców. Prymitywne *Rhombifera* cechuje obecność bardzo licznych płytek tworzących tekę oraz licznych porów rombowych. W dalszym biegu ewolucji ilość płytek tworzących tekę ulega znacznemu zmniejszeniu, a zarazem ustala się regularny plan ich rozkładu. Dzięki temu teka upodabnia się do kielicha liliowców. U pewnych cystoidów krótka początkowo nóżka przekształcała się w długą łodygę, przez co zewnętrzny pokrój takich *Rhombifera* bardzo przypomina wygląd liliowców.

Od *Rhombifera* wykazujących podobny kierunek rozwoju wywodzi się zapewne grupa blastoidów (*Blastoidea*) (ryc. 201). Jest to grupa, którą cechuje wysoki stopień rozwoju symetrii pięciopromiennej oraz obecność teki złożonej z nielicznych i regularnie ułożonych płytek. Blastoidy cechuje progresywny rozwój aparatu ambulakralnego, wyrażonego w po-

staci bardzo licznych ramion, zaś pory tekalne cystoidów uległy przekształceniu w skomplikowane organa oddechowe pogrążone pod powierzchnią teki (tzw. hydrospiry). Pierwotne ordowickie blastoidy cechowała obecność liczniejszych płytek i mniej regularny ich układ. Przez obecność takich form granica między *Blastoidea* i *Rhombifera* jest zartarta i z pewnym uproszczeniem można by blastoidy uważać za progresywne i wyspecjalizowane *Rhombifera*.

Natomiast cystoidy z grupy *Diploporita* stanowią szczep, który przypuszczalnie wymarł bezpotomnie. Formy tu należące były uważane dawniej za najprymitywniejsze *Pelmatozoa*. W istocie organizacja ich musiała być stosunkowo prosta, lecz nie wydaje się, aby miały one zajmować stanowisko grupy centralnej w ewolucji szkarłupni osiadłych. Była to raczej grupa konserwatywana znana w stanie kopalnym od środkowego ordowiku do dewonu.

Najliczniejszą grupę paleozoicznych *Pelmatozoa* stanowią jednak liliowce (*Crinoidea*) (ryc. 201). Są one, jak wiadomo, jedynymi żyjącymi reprezentantami tego podtypu i nasze wiadomości o ogólnej organizacji *Pelmatozoa* opierają się właśnie na rozwoju i budowie liliowców. Cechuje je nadewszystko regularna budowa i rozwój pięciopromiennej symetrii teki oraz obecność ramion, które albo silnie się rozwidlają, albo też opatrzone są bocznymi odrostkami (pinnulae). Wśród liliowców kopalnych, znanych od dolnego ordowiku, można wyróżnić kilka rzędów. Z punktu widzenia filogenezy szczególnie interesujący jest rząd *Camerata*, cechujący się sztywnym połączeniem płytek kielicha i rozwojem nad jego pierwotną pokrywą, wtórnej pokrywy kielicha złożonej z licznych, drobnych płytek. Przedstawiciele tego szczepu, który trwał od dolnego ordowiku do permu wykazują wyraźne nawiązania do *Eocrinoidea* i stanowią przypuszczalnie ich potomków. Pochodzenia pozostałych rzędów paleozoicznych liliowców nie udało się natomiast ustalić i być może nie stanowią one jednolitego szczepu, lecz szereg niezależnych linii rozwojowych.

Liliowce postpaleozoiczne reprezentowane były w trasie przez dwa rzędy — wymierający rząd *Inadunata* i rozwijającą się grupę *Articulata*. Ta ostatnia grupa od jury stała się jedynym rzędem liliowców. Pierwotnie szczep ten reprezentowany był przez formy osiadłe, przytwierdzone przez całe życie do podłoża przy pomocy łodygi. W wyniku ewolucji dokonała się jednak radykalna zmiana typu przystosowawczego. Od jury znane są formy, które w stadium dorosłym odrywają się od łodygi i prowadzą tryb życia swobodnie pływający. Formy te początkowo nieliczne wyparły stopniowo osiadłe *Articulata* i należą dziś do najliczniejszej grupy tego rzędu. Historia rozwoju osobniczego liliowca *Antedon*, należącego do wolnożyjących *Articulata*, dostarcza jednego z najbardziej pouczających przykładów paralelizmu między ontogenezą i przebiegiem rozwoju rodowego. *Antedon* jest początkowo liliowcem osiadłym



i opatrzonym łodygą (stadium pentakrinusowe), a dopiero następnie odrzuca łodygę i przechodzi do życia pelagicznego.

Historia *Pelmatozoa* dostarcza zadziwiających przykładów paralelizmu ewolucyjnego. Pod tym względem interesująca jest grupa tzw. *Paracri-noidea* znanych ze środkowego ordowiku. Podobnie jak u *Eocrinoidea* budowa ich jednoczy cechy cystoidów i liliowców, lecz w zupełnie innej niż tamta kombinacji. Teką przypomina tu mianowicie nieregularną i niezróżnicowaną na kielich i jego pokrywę, tekę cystoidów, ramiona zaś upodobniły się do ramion liliowców i są tak jak one opatrzone bocznymi odrostkami, czyli pinnulami. Paralelizm ewolucyjny jest zjawiskiem dobrze widocznym w historii poszczególnych szczepów *Pelmatozoa*. Także wyraźnie zaznacza się w niej decydująca rola aparatu ramieniowego, którego różnicowanie określa główny kierunek różnicowania się w tej grupie zwierząt.

**Stosunki filogenetyczne wśród szkarłupni wolnożyjących.** Szkarłupnie wolnożyjące, ujmowane w podtyp *Eleutherozoa*, stanowią typ przystosowawczy, który powstał wtórnie ze szkarłupni osiadłych. Zoolog nowozelandzki H. B. Fell (1962), do którego należą ostatnie oryginalne badania nad ewolucją *Eleutherozoa*, wysunął przypuszczenie, że stanowią one grupę sztuczną, składającą się z dwu odrębnych pni, które winny być uznane za niezależne podtypy. Pierwszy z nich to *Echinozoa*, do którego zalicza on strzykwy i jeżowce. Drugi podtyp stanowią *Asterozoa* czyli *Stelleroidea*, składające się z rozgwiazd, wężowideł, oraz wyjściowej dla nich grupy prarozgwiazd — *Somasteroidea*.

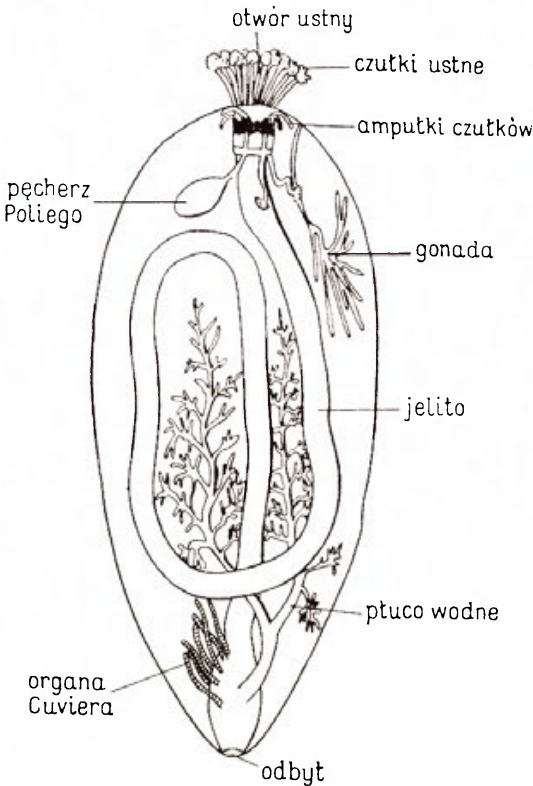
Zasadnicza różnica między tymi dwoma kierunkami rozwojowymi polega na tym, że u *Echinozoa* kanały promieniste układu ambulakralnego rosnąc wydłużają się „południkowo” i tworzą odpowiednie pasy na ciele zwierzęcia. Natomiast u *Asterozoa*, podobnie jak u *Pelmatozoa*, układ ambulakralny tworzy wyrostki wychodzące promieniście poza ciało i tworzące charakterystyczne ramiona. Związek *Echinozoa* z poszczególnymi szczepami *Pelmatozoa* nie jest obecnie jasny i nie umiemy bliżej wskazać tej grupy szkarłupni osiadłych, od której pochodzą wspólni przodkowie jeżowców i strzykw. Natomiast budowa pierwotnych prarozgwiazd wyraźnie wskazuje, że zarówno rozgwiazdy jak i wężowidła pochodzą od wspólnej grupy, swą organizacją zbliżonej do liliowców.

Wspólną cechą wszystkich *Eleutherozoa* jest obecność aktywnych organów ruchu. Są nimi nóżki ambulakralne, powstanie których świadczy o ogromnych możliwościach funkcjonalnych i morfologicznych modyfikacji tego systemu organów. U prymitywnych *Eleutherozoa* nóżki ambulakralne są jedynym organem ruchu, u bardziej progresywnych grup ich rola lokomotoryczna zostaje zastąpiona częściowo lub zupełnie przez inne organa (ramiona u wężowideł, igły u jeżowców).

W rozważaniach nad pochodzeniem szkarłupni wolnożyjących przy-



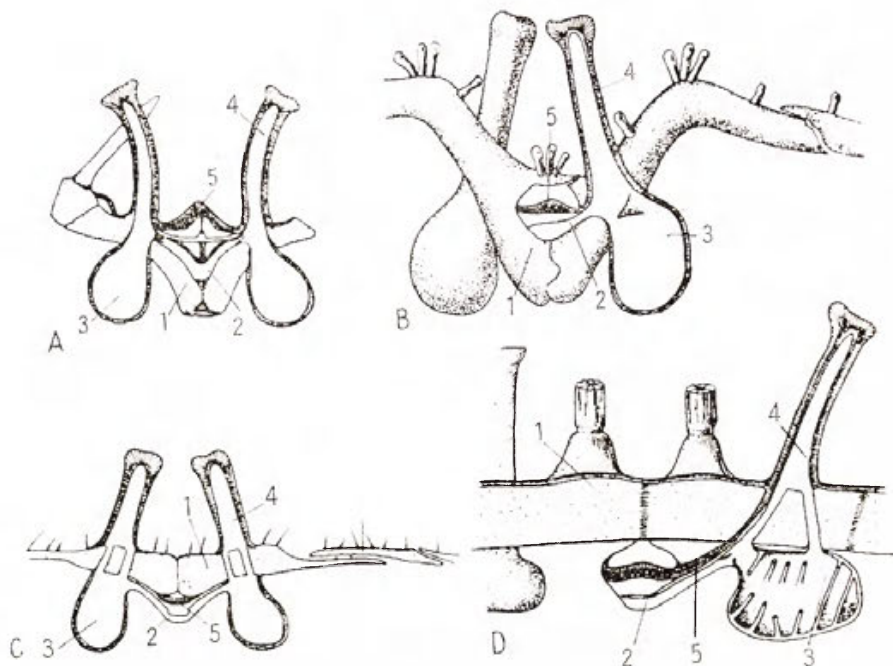
pisywano duże znaczenie grupie *Edrioasteroidea*. Jest to jedna z najstarszych gromad *Pelmatozoa*, występująca od kambru do karbonu, a zarazem jedyna, w której doszło do powstania pasów ambulakralnych pokrytych płytkami, mającymi otworki na nóżki ambulakralne. Teka *Edrioasteroidea* miała postać dyskowatą i była zróżnicowana na część aboralną pokrytą drobnymi nieregularnymi płytkami i część oralną pokrytą większymi i regularnie ułożonymi płytkami (ryc. 201). Przypuszczano, że przez odwrócenie położenia fizjologicznego i wyodrębnienie się ramion *Edrioasteroidea* mogły dać początek prymitywnym rozgwiadom, a być może i innym grupom *Eleutherozoa*. Dokładniejsze poznanie budowy najstarszych rozgwiad dolnoordowickich nie potwierdziło jednak tego przypuszczenia. *Edrioasteroidea*, jak wydaje się obecnie, stanowiły raczej boczną gałąź *Pelmatozoa*, która nie odegrała tej roli filogenetycznej, jaką jej niedawno przypisywano.



Ryc. 203. Organizacja strzykwy. Organa Cuviera — rurki gruczołowe wyrzucane przez odbył jako aparat obronny. (Według Küenthala).

Strzykwy (*Holothurioidea*) stanowią szczep, który oddzielił się od *Pelmatozoa* przypuszczalnie wcześniej niż pozostałe gromady szkarłupni wolnożyjących. Tym tłumaczy się pierwotne położenie otworu ustnego i odbyłowego, znajdujących się na przeciwległych końcach ciała oraz prosta budowa wielu innych organów (ryc. 203). Budowa larwy i sposób jej metamorfozy wskazuje na duże podobieństwo do liliowców. Strzykwy musiały się jednak wyodrębnić od wspólnego pnia przed powstaniem charakterystycznej dla liliowców symetrii pięciopromiennej i wytworzeniem się teki. Szkielet strzykw przeważnie rozwinięty w postaci luźnych ciałek wapiennych, uważany jest za prymitywny. Pewne jednak formy kopalne, zaliczane przez niektórych paleontologów do tego szczepu, jak ordowicka *Eothuria* miały silnie rozwinięty szkielet tworzący litą osłonę

ciała<sup>1</sup>. Podobny szkielet, w postaci mozaiki wapiennych łusek, występuje niekiedy u dzisiejszych strzykw, gdzie tworzy rodzaj pancerza. Strzykwy, u których szkielet był silniej rozwinięty, stanowią musiały grupę nie liczną także w stanie kopalnym, bowiem zachowane szczątki *Holothuroidea*, znane co najmniej od dewonu, reprezentowane są prawie wyłącznie przez luźne ciała wapienne.



Ryc. 204. Przekształcanie się zewnętrznego (egzotekalnego) układu ambulakralnego w wewnętrzny (endotekalny) w filogenezie szkarłupni. (Według Cuénota).

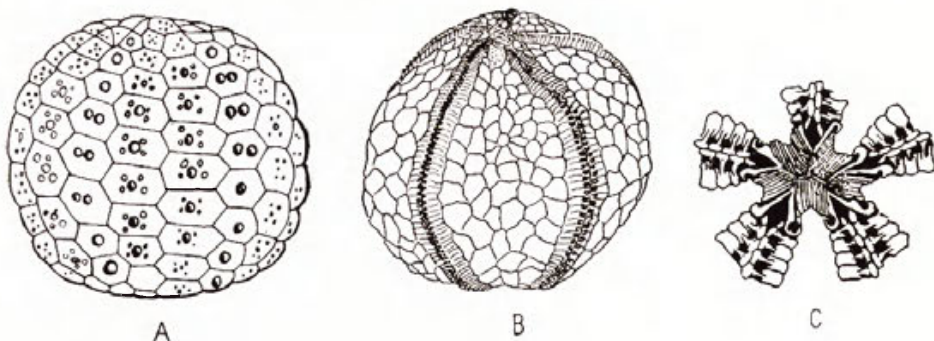
A — przekrój poprzeczny przez organa ambulakralne u rozgwiazdy; B — rekonstrukcja tych samych stosunków u kopalnego jeżowca *Aulechinus* (ordowik); C — to samo u kopalnego jeżowca *Palaeodiscus* (sylur); D — przekrój poprzeczny przez organa ambulakralne jeżowca regularnego. (Według Cuenota).

I — płytki ambulakralne, 2 — kanał promienisty układu ambulakralnego, 3 — ampułka nóżki, 4 — nóżka, 5 — radialny pień nerwowy.

Jeżowce (*Echinoidea*) stanowią grupę *Eleutherozoa*, która obecnością kulistego, zwartego pancerza złożonego z licznych płytek przypomina tekę cystoidów, od których różni ją jednak obecność dobrze rozwiniętych nóżek ambulakralnych stanowiących organa ruchu. Teka jeżowców jest zróżnicowana na pasy ambulakralne i interambulakralne, przejawiając wyraźną symetrię promienistą. Zasadniczym procesem który doprowadził

<sup>1</sup> Stanowisko systematyczne i znaczenie filogenetyczne *Eothuria* jest jednak sporne. Nie brak poglądów, że należy ją zaliczyć do prymitywnych jeżowców, lub też, że należy ona do odrębnej gromady nie spokrewnionych bezpośrednio ani ze strzykwami, ani z jeżowcami.

do powstania jeżowców musiało być pogrążenie kanałów promienistych układu ambulakralnego pod płytki teki, które przybrały następnie charakter płytek ambulakralnych (ryc. 204). Pierwotnie kanały te znajdować się musiały jeszcze na powierzchni teki, podobnie jak to ma miejsce



Ryc. 205. Najstarsze jeżowce ordowickie. (Według Shrocka & Twenhofela i Moore'a). A — *Bothriocidaris*, widok pancerza z boku; B — *Aulechinus*, widok pancerza z boku i nieco od góry; C — aparat szczękowy u *Aulechinus*.

u rozgwiazd. O tym mogłaby świadczyć także budowa pewnych jeżowców paleozoicznych, jak np. górnoordowickiego *Aulechinus*, gdzie kanał ten leżał już wprawdzie w głębokiej bruździe, przykrytej jednak tylko częściowo przez płytki teki. Dopiero u jeżowców sylurskich obserwujemy jego całkowicie wewnętrzne położenie. Na podobnej drodze musiało się właśnie dokonać przekształcenie zewnętrznych ambulakrów, właściwych dla *Pelmatozoa*, w ambulakra wewnętrzne charakterystyczne dla jeżowców.

Drugim ważnym procesem, jaki musiał mieć miejsce we wczesnej ewolucji jeżowców, było powstanie specjalnego aparatu szczękowego tzw. „latarni Arystotelesa”, stanowiącej uzbrojenie przedniej części jelita. U żadnych *Pelmatozoa* nie stwierdzono obecności podobnego organu, utworzył się on jednak niezależnie i na różnej drodze u rozgwiazd, wężowideł i jeżowców. Już najstarszy znany jeżowiec *Bothriocidaris* (ryc. 205, A) z górnego ordowiku miał swoisty aparat szczękowy, który jednak różnił się zasadniczo od budowy tego aparatu u pozostałych jeżowców. Dlatego też uważa się obecnie, że *Bothriocidaris* stanowi boczną gałąź, która niezależnie od reszty należących tu szczepów wyodrębniła się od wspólnych przodków. Pozostałe jeżowce paleozoiczne stanowią co najmniej trzy oddzielne szczepy, z których najbardziej prymitywnym były *Echinocystitoida*, reprezentowane m. in. przez swego najstarszego przedstawiciela *Aulechinus* (górny ordowik ryc. 205, B).

Wszystkie jeżowce postpaleozoiczne pochodzą przypuszczalnie od szczepu *Cidaroida*. Prymitywniejsze z nich to „jeżowce regularne”, o dobrze wyrażonej symetrii pięciopromiennej i cechujące się dobrym wy-

kształceniem „latarni Arystotelesa”. Geologicznie młodsze są „jeżowce nieregularne”, znane od dolnej jury, u których dzięki przemieszczeniu się otworu odbytowego i zmiany położenia pasów ambulakralnych zaznacza się wtórna symetria dwuboczna. Jest to grupa systematyczna, na którą składa się kilka odrębnych linii filogenetycznych, wykazujących podobne kierunki ewolucyjne (W. Szymańska, 1963). Cechuje je tendencja do modyfikacji nózek ambulakralnych i redukcji „latarni Arystotelesa”.

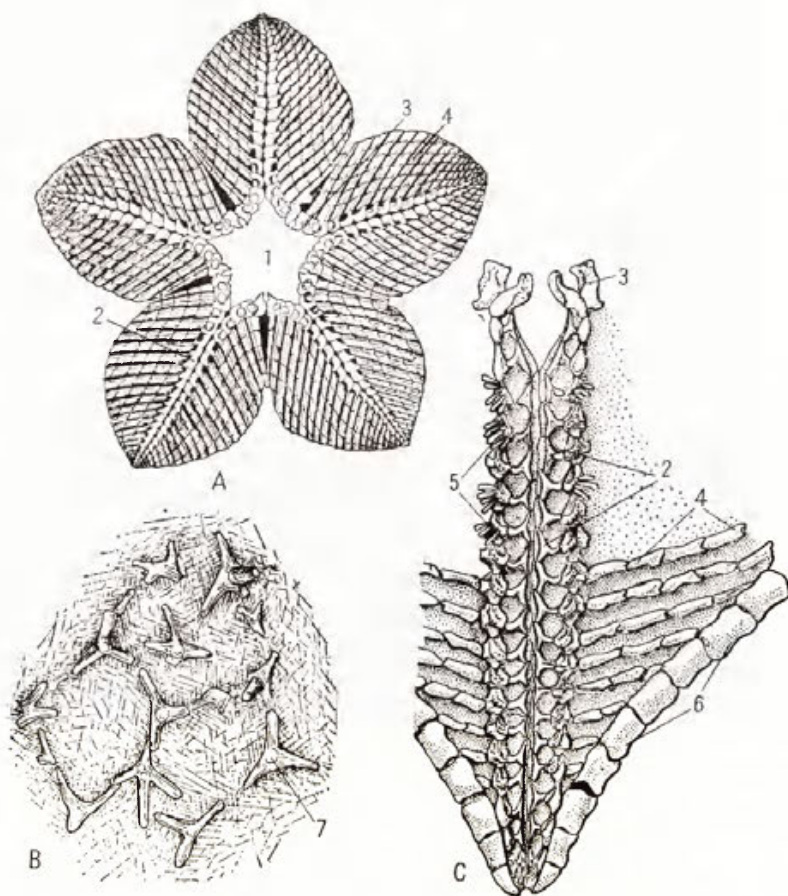
Pochodzenie jeżowców jest nadal problemem otwartym. Ponieważ otwory nózek ambulakralnych u *Bothriocidaris*, bardzo przypominają pory tekalne cystoidów z grupy *Diploporita*, wysuwano przypuszczenie, że jeżowce są z nimi blisko spokrewnione. Przypuszczalnie jednak pory tekalne u cystoidów nie były w ogóle związane z aparatem ambulakralnym i chodzi tu o podobieństwo utworów o bardzo różnym morfologicznym i funkcjonalnym charakterze. Łączono jeżowce również z *Edriasteroidea*, lecz także ta hipoteza wydaje się być mało uzasadniona. Przodków jeżowców trzeba zatem poszukiwać wśród nie znanych nam jeszcze, lub mało poznanych grup *Pelmatozoa*.

Pozostałe gromady *Eleutherozoa*, a mianowicie rozgwiazdy i wężowidła wykazują większe wzajemne podobieństwo. Należy przypuszczać, że wyodrębniły się one od *Pelmatozoa* na bardziej zaawansowanym etapie ich rozwoju i być może przez pewien czas stanowiły wspólny pień, który dopiero później podlegał dywergencji.

Najprymitywniejszy typ budowy zdają się reprezentować rozgwiazdy z rzędu *Somasteroidea*, znane od dolnego ordowiku do dewonu. Najstarszych przedstawicieli tego szczepu cechował słaby stopień rozwoju szkieletu, dzięki czemu ciało ich musiało być bardzo elastyczne. Szczególnie interesujący jest rodzaj *Villebrunaster* (rys. 206, A—B) o wyraźnie pięciopromiennej symetrii ciała, opatrzony na stronie aboralnej szkieletem złożonym z luźnych ciałek wapiennych, przypominającym zawiązki szkieletu embrionalnego u dzisiejszych rozgwiazd. Szkielet na stronie aboralnej różnił się bardzo od szkieletu współczesnych rozgwiazd i składał się jedynie z podwójnego szeregu płytek ambulakralnych oraz odchodzących od nich szeregów pałeczkowatych płytek, tzw. wirgaliów. Przypuszcza się, że *Somasteroidea* żyły częściowo pogrążone w mule, z którego wystawały tylko końce ramion. Musiały się one odżywiać podobnie jak liliowce napędzając przy pomocy ambulakrów cząsteczki pokarmowe do otworu ustnego. Należy także przypuszczać, że ciało ich było zwrócone stroną oralną do góry, odwrotnie więc jak u dzisiejszych rozgwiazd, a podobnie jak u *Pelmatozoa*. U właściwych rozgwiazd nastąpiło odwrócenie ciała stroną oralną do dołu oraz zaznaczył się silny rozwój szkieletu skórnoego, który stanowi cechę nowo nabytą, a nie zaś odziedziczoną od przodków. Organizację prarozgwiazd z grupy *Somasteroidea* można porównać w pewnym stopniu z organizacją liliowców (Ubaghs, 1948).



Ramiona ich przypominają ramiona liliowców, z tym że wirgalia odpowiadające odrostkom bocznym ramion — czyli pinnulom zostały spięte błoną skórną. Plan budowy tych prymitywnych rozgwiazd nie przypomina natomiast *Edrioasteroidea*. Między *Somasteroidea* i typowymi już



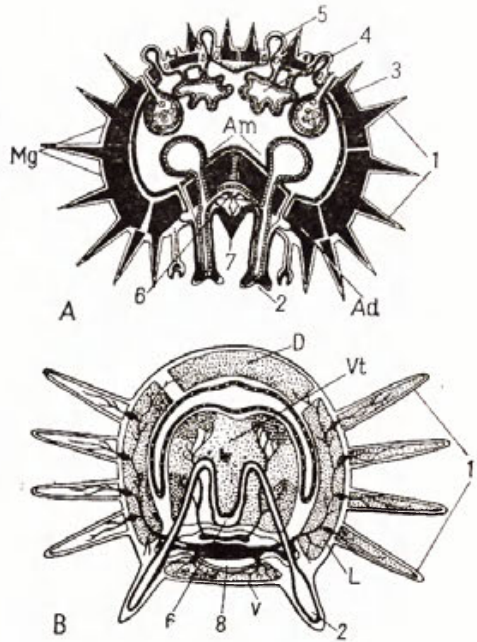
Ryc. 206. Budowa prymitywnych rozgwiazd z grupy *Somasteroidea*. (Według Hyman).

A — *Villebrunaster* (dolny ordowik) szkielet od strony oralnej; B — fragment szkieletu skórnego od strony aboralnej; C — *Archegonaster* (dolny ordowik) o cechach przejściowych do rozgwiazd właściwych. 1 — otwór ustny, 2 — płytki ambulakralne, 3 — płytki ambulakralne przekształcone w szczęki, 4 — wirgalia, 5 — płytki adambulakralne opatrzone kolcami, 6 — końcowe wirgalia przekształcone w płytki marginalne, 7 — luźne ciała wapienne.

rozwiazdami istnieją formy pośrednie. Cechuje je silniejszy rozwój szkieletu, w którym na stronie oralnej z najbardziej wewnętrznych i zewnętrznych elementów wirgaliów tworzą się charakterystyczne dla rozgwiazd płytki adambulakralne i marginalne (*Archegonaster*, dolny ordowik, ryc. 204, C). Typowe *Asteroidea* pojawiły się także już w ordowiku (rodzaj *Hudsonaster*, ordowik środkowy i górny).



Na stosunki rodowe wśród *Asterozoa* zupełnie nieoczekiwane światło rzuciły wyniki badań H. B. Fella (1962), który udowodnił, że dziś żyjąca rozgwiazda *Platasterias* (zachodnie wybrzeże Ameryki Płn., Zatoka Meksykańska) ma szkielet złożony na stronie oralnej z wirgaliów i stanowi w istocie współczesnego przedstawiciela *Somasteroidea*. Badania tego samego zoologa wskazują, że także inne rodzaje rozgwiazd współczesnych zachowały w swym szkielecie ślady pierwotnej struk-

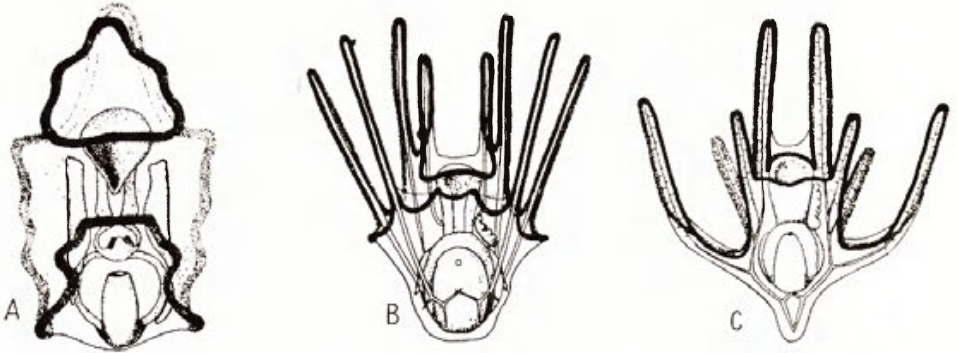


Ryc. 207. Porównanie budowy ramion u rozgwiazd i węzowideł. (Według Dogiela). A — schematyczny przekrój poprzeczny ramienia rozgwiazdy; B — schematyczny przekrój poprzeczny ramiona węzowidła. Płytki szkieletowe zaznaczone na czarno w A i zakropkowane w B. Ad — płytki adambulakralne, Am — płytki ambulakralne, D — płytka dorsalna, L — płytka boczna, Mg — płytka marginalna, V — płytka wentralna, Vt — płytka kręgowa (vertebrale=ambulacrale u rozgwiazd), 1 — kolce, 2 — nóżki ambulakralne, 3 — gonada, 4 — wątroba, 5 — wyrostek skórny (papulla), 6 — kanał promienisty układu wodnego, 7 — podłużny pień nerwowy ektoneuralny, 8 — kanał epineuralny.

tury, wyrażające się obecnością pałeczkowatych płytek, homologicznych wirgaliom (rodzaje *Luidia*, *Astropecten*). Stanowią one dziś żyjące grupy pośrednie między prarozgwiazdami i właściwymi rozgwiazdami. Badania Fella wykazały, że budowa szkieletu rozgwiazd jest zasadniczo biorąc ogromnie zbliżona do szkieletu liliowców. Odnosi się to szczególnie do szkieletu ramion, przy czym płytki ambulakralne odpowiadają biserialnie ułożonym płytkom ramion liliowców, zaś wirgalia stanowią odpowiednik pinnulariów, tj. płytek odgałęzień bocznych ramion *Crinoidea*.

Z rozgwiazdami blisko spokrewnione są węzowidła, u których rolę głównych organów ruchu zaczynają pełnić zamiast nóżek ambulakralnych biczowate ramiona. Główne przemiany ewolucyjne polegały tu na wciągnięciu trzewi z ramion do dysku i przemieszczeniu się (wpukleniu) płytek ambulakralnych do wnętrza ramion. Proces ten zapoczątkował się u dolnoordowickich *Auluroidea*, stanowiących grupę pośrednią między rozgwiazdami i węzowidłami. Ambulakralia zostały u nich zachłonięte do wnętrza ramion, lecz spoczywają jeszcze w otwartej bruździe wentralnej (ryc. 207). Dopiero w dewonie pojawiają się formy o budowie typowych węzowideł, u których znajdujące się we wnętrzu ramion ambulakralia zrastają się w jedną płytkę, tzw. vertebrale. Występowanie

w dolnym paleozoiku grup, wykazujących przemieszenie cech dzisiejszych rozgwiazd i wężowideł, świadczy niewątpliwie, że obie te grupy rozwinęły się od wspólnych przodków. Dlatego często łączymy je w jeden szczepek — *Stelleroidea*. Najstarsze ordowickie wężowidła jak *Eophiura*



Ryc. 208. Larwy rozgwiazd (bipinnaria) (A); wężowideł (ophiopluteus) (B); jeżowców (pluteus) (C). (Według Wurmbacha).

Zaznacza się większe podobieństwo między B i C niż między A i B.

miały jeszcze szkielet ramion złożony z bełczkowatych elementów, czym przypominały prarozgwiazdy. Podobnie u niektórych dziś żyjących wężowideł szkielet ramion składa się z elementów przypominających virgalia. Fakty te wskazują, że rozgwiazdy i wężowidła wywodzą się od wspólnych przodków, którymi były przypuszczalnie *Somasteroidea*. W pewnej sprzeczności z faktami anatomicznymi i paleontologicznymi pozostają dane embriologiczne i biochemiczne. Świadczyłyby one o większym podobieństwie między wężowidłami i jeżowcami niż rozgwiazdami. Larwa wężowideł („ophiopluteus”) jest bardziej podobna do larwy jeżowców („pluteus”), niż do larwy rozgwiazd („bipinnaria”) (ryc. 208). Ponadto w tkankach jeżowców i wężowideł występują zbliżone grupy steroli oraz fosfokreatyna, zaś w tkankach rozgwiazd sterole należą do innej grupy a fosfokreatynę zastępuje fosfoarginina. Skłoniło to pewnych badaczy do zbliżania *Ophiuroidea* z jeżowcami, zaś do oddalania ich od rozgwiazd (Hyman, 1955). Wydaje się, że te fakty biochemiczne można interpretować nieco inaczej. Być może pierwotnie szkarłupnie cechowała obecność obu grup steroli oraz obok fosfoargininy, także obecność fosfokreatyny. Cechy te uległy następnie segregacji w taki sposób, że pewne grupy substancji stały się wyłącznie charakterystyczne dla określonych grup systematycznych. Zróżnicowanie to jako wtórne nie ma jednak znaczenia filogenetycznego, jakie się mu przypisuje. Różnice w budowie larw mogą stanowić przykład zjawisk inkongruencji, tj. niezgodności w kierunku ewolucji larw i postaci dorosłych. Zjawiska takie znane są w ewolucji innych grup systematycznych. Różnicom w przebiegu ontogenezy nie można zatem przypisywać

tego samego znaczenia co podobieństwom i wydaje się, że w problemie pochodzenia węzowideł rozstrzygające znaczenie mają fakty paleontologiczne i anatomiczne.

### 3. Pochodzenie i historia strunowców

**Poglądy na pochodzenie strunowców.** Problem pochodzenia strunowców był od bardzo dawna przedmiotem licznych hipotez filogenetycznych. Przez dłuższy czas przeważał pogląd, że przodków strunowców należy szukać wśród *Articulata*, w szczególności wśród pierścienic (Dohrn, 1867; Semper, 1875; Delsman, 1922; Sepp, 1949). Podstawą tych poglądów było podobieństwo między segmentowanym ciałem pierścienic a metamerycznym układem szeregu organów w ciele kręgowców. W szczególności powoływano się na podobieństwo metamerycznie ułożonych cewek pranercza żarłaczcy a metanefrydiami pierścienic (ryc. 209). Goodrich (1902, 1934) starał się uzasadnić związek między pierścienicami a strunowcami opierając się na zbadanych przez niego organach wydalniczych lancetnika. Organa te w takim stopniu przypominają charakterystyczne dla larw pierścienic protonefrydia, że Goodrich odrzucał możliwość występowania tu konwergencji (ryc. 209, C—D)<sup>1</sup>.

Zwolennicy tej klasycznej teorii uważali równocześnie ryby spouste za najprymitywniejsze strunowce. Sądziłi natomiast, że zarówno kręgouste jak i lancetnik oraz osłonice powstały w rezultacie wtórnego uproszczenia budowy kręgowców i są pozbawione większego znaczenia filogenetycznego.

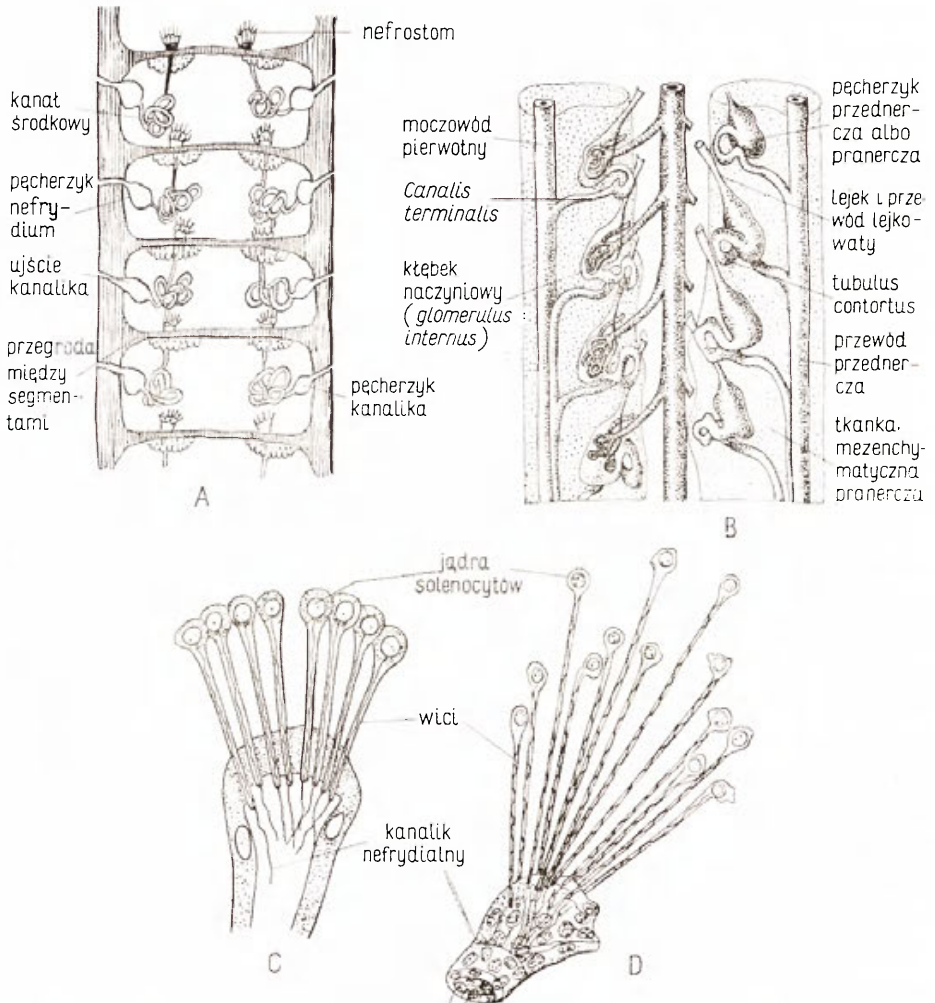
Wyprowadzanie strunowców od pierścienic napotyka jednak na zasadnicze trudności w objaśnieniu powstania bardzo wielu organów. Są to trudności w zasadzie takie same, na jakie natrafił Saint Hilaire, kiedy w 1818 roku starał się udowodnić, że plan budowy kręgowca można porównać z „odwróconym stroną brzusznią do góry” ciałem owada. Na największe trudności natrafia ta teoria przy próbie wyjaśnienia powstania układu nerwowego, bowiem należałoby również przyjąć, że strona brzuszna pierścienic przekształciła się w stronę grzbietową strunowców. Związanych z tym problemem trudności nie udało się w zadowalający sposób rozwiązać. Dochodzą jednak do nich zasadnicze różnice w sposobie rozwoju ontogenetycznego (typ bruzdkowania, powstawanie otworu ustnego i mezodermy) oraz naturze segmentacji ciała, które są zupełnie inne u pierścienic i u strunowców.

---

<sup>1</sup> Występowanie takich organów wydalniczych u beczaszekowców trudno rzeczywiście objaśnić, bowiem nie stwierdzono ich u żadnych innych *Deuterostomia*. Problem ten nie doczekał się jeszcze całkowitego wyjaśnienia. Najbardziej prawdopodobne jest jednak, że nefrydia rozwinęły się niezależnie u lancetnika i w różnych innych grupach *Bilateria* (Beklemiszew, 1958).

Próbowano także wyprowadzić strunowce od stawonogów, porównując organizację pewnych *Merostomata* (*Limulus*, *Eurypterus*) z organizacją ryb pancernych (*Placodermi*). Te często efektowne spekulacje morfologiczne, których autorami byli Patten (1912) i Gaskell (1910) opierają się na zewnętrznym podobieństwie poszczególnych części ciała. Uważamy je obecnie za klasyczny przykład tych hipotez filogenetycznych, które nie można pogodzić z zasadami anatomii porównawczej.

Bardziej uzasadnione wydaje się być przeto poszukiwanie bezpośrednich przodków strunowców wśród *Deuterostomia*. Chociaż strunowce są



Ryc. 209. Podstawy morfologiczne pierścieniowej teorii pochodzenia strunowców (Według Sempera, Bonneta i Goodricha).

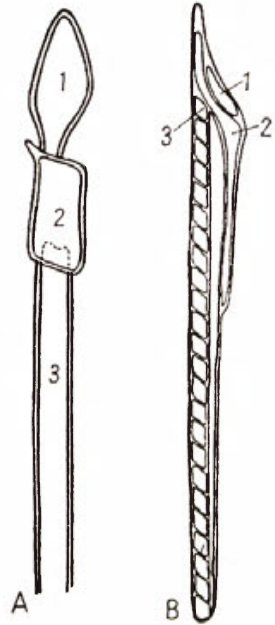
A—B podobieństwo między metamerycznie ułożonymi organami wydalniczymi pierścienicy (A) oraz pranerczami zarodka żarłacza (B); C—D podobieństwo organów wydalniczych (protonefrydów) larwy wieloszczeta *Polygordius* (C), oraz protonefrydium lancetnika (D).



tą grupą *Deuterostomia*, której rozwój uległ głębokim wtórnym modyfikacjom (brak larw planktonicznych) można było wykazać liczne podobieństwa w przebiegu zasadniczych procesów rozwojowych niższych strunowców i pozostałych *Deuterostomia*. Na bliskie pokrewieństwo strunowców i pewnych *Deuterostomia* wskazują także liczne homologie w budowie organów ich ciała.

**Pochodzenie strunowców od jelitodysznych.** Z różnorodnych hipotez starających się wyjaśnić problem pochodzenia strunowców od innych *Deuterostomia*, najlepiej wytrzymała próbę czasu i konfrontację z faktami, teoria sformułowana przez Batesona (1886) i Szymkiewicza (1889), a wskazująca na bliskie pokrewieństwo pierwotnych strunowców należących do podtypu bezczaszkowców (*Acrania*) i jelitodysznych. Jest ona „niewątpliwie jedynym prawidłowym rozwiązaniem zagadnienia miejsca strunowców w świecie zwierząt” (Beklemiszew, 1957). Teoria ta opiera się na licznych i głębokich podobieństwach, jakie istnieją między tymi dwoma grupami zwierząt.

Podobieństwa te wyrażają się przede wszystkim występowaniem wspólnego zrębu architektonicznego (ryc. 210). W rozwoju lancetnika pojawiają się bowiem trzy pierwotne kieszonki celomiczne, będące uwypukleniami jelita. Odpowiadają one trzem oddziałom celomy jelitodysz-



Ryc. 210. Porównanie architektoniki jelitodysznych (A) i lancetnika (B). (Według Delage'a i Herouarda). 1,2,3,—przedni, środkowy i tylny oddział wtórnej jamy ciała.

nych, a mianowicie celomie pro-, mezo- i metasomy. Podobieństwo zwiększone jest jeszcze faktem, że pierwsze dwie kieszonki celomiczne otwierają się za pomocą celomoduktów odpowiadających kanałom porowym innych *Deuterostomia* i zachowanych u lancetnika w postaci jamki i nefrydium Hatcheka. Zaznaczona już w jelitodysznych tendencja do pewnego zahamowania rozwoju dwu przednich oddziałów ciała w porównaniu z odcinkiem tułowiowym, akcentuje się jeszcze silniej w rozwoju strunowców. Doprowadza to z jednej strony do niedorozwoju dwu przednich kieszonek celomicznych, z drugiej zaś do silnego wydłużenia trzeciej kieszonki, odpowiadającej tagmie tułowiowej jelitodysznych. Środkowa kieszonka celomiczna lancetnika tworzy skomplikowany układ jam wokół otworu ustnego, tzw. stomocoel. Z tym oddziałem celomy związana jest



grupa czułków okołoustnych, homologicznych lofoforowi *Hemichorda* i układowi ambulakralnemu *Echinodermata*. Zupełnie inne są losy celomu tylnego lancetnika. W dalszym rozwoju ulega on podziałowi na szereg oddzielnych pęcherzyków zwanych miomerami. W ten sposób zaznacza się wtórna segmentacja mezodermy przy czym wszystkie takie segmenty odpowiadają jednemu metamerowi pierwotnemu (tułowiowemu). Tak więc w rozwoju *Chordata* występuje swoisty rodzaj segmentów larwalnych (w liczbie trzech) oraz segmenty wtórne, tworzące się w wyniku metameryzacji segmentu tułowiowego. Te ostatnie nie można zatem porównywać pod względem morfologicznym z segmentami pierwotnymi.

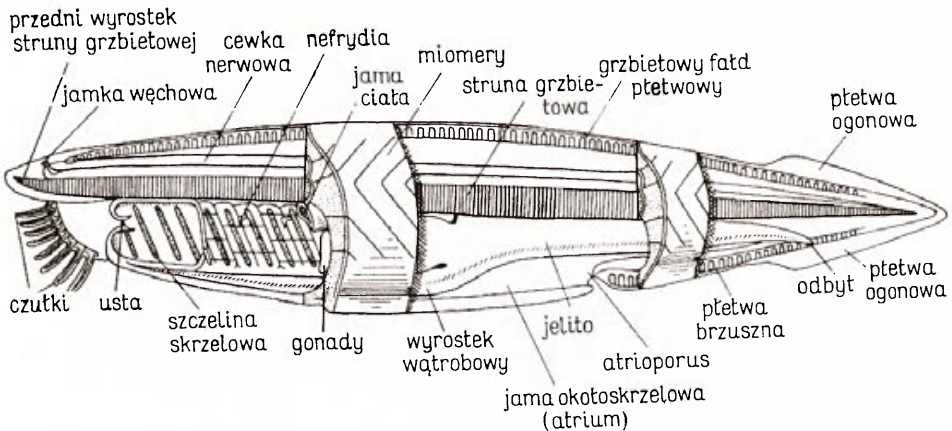
Początków charakterystycznej dla pierwotnych strunowców wtórnej metamerii celomu tułowiowego, można doszukiwać się w zaczątkowej metamerii szczelin skrzelowych, gonad i wyrostków wątrobowych w tymże odcinku ciała u jelitodysznych (ryc. 179). Metameryczny rozkład szczelin skrzelowych (branchiomeria) pociąga za sobą początkowo metamerię nerwów i naczyń krwionośnych. W miarę dalszego rozwoju takiej zaczątkowej metamerii mogła ona zaznaczyć się także w segmentacji materiału mięśniowego. W rezultacie podobnych procesów mogłoby dojść do narwarstwienia się na pierwotną „trimerię” jelitodysznych, metamerii wtórnej. Ta ostatnia wiąże się z wydłużeniem oddziału tułowiowego i powstaniem w jego obrębie regularnej powtarzalności organów.

Między jelitodysznymi a najprymitywniejszymi strunowcami istnieje już spora różnica morfologiczna, wyrażająca się prócz stopnia rozwoju wtórnej metamerii, także stopniem rozwoju układu nerwowego i krwionośnego oraz szkieletu. Nie ulega jednak wątpliwości, że organizacja jelitodysznych i bezczaszkowców zaznacza dwa kolejne, najwcześniejsze etapy filogenezy *Chordata*.

**Inne hipotezy pochodzenia strunowców od Deuterostomia.** Hipoteza pochodzenia strunowców od pierwotnych *Hemichorda*, zbliżonych do jelitodysznych, jest przypuszczalnie jedynym możliwym do przyjęcia sposobem powiązania ich z innymi szczepami *Deuterostomia*. Hipotezy wiążące strunowce bezpośrednio z grupą szkarłupni wydają się być znacznie mniej prawdopodobne. W szczególności odnosi się to do hipotezy Gisléna (1930), który starał się wykazać m. in. obecność szczelin skrzelowych u kopalnych *Pelmatozoa* z grupy *Carpoidea* i uważał, że *Acrania* można by wyprowadzić wprost od tej grupy. Obecność szczelin skrzelowych u *Carpoidea* nie została jednak potwierdzona w sposób pewny, a związane z jego jelitem otwory (o ile istnieją) można interpretować także inaczej. Wydaje się, że dorosłe postaci szkarłupni są w tak swoisty sposób wyspecjalizowane, że możliwość przekształcenia się ich w jakikolwiek inny typ zwierzęcy wydaje się być mało prawdopodobna. Na większą natomiast uwagę zasługują poglądy de Beera (1951), który modyfikując w pewien sposób poglądy Garstanga (por. str. 477) stara się wy-

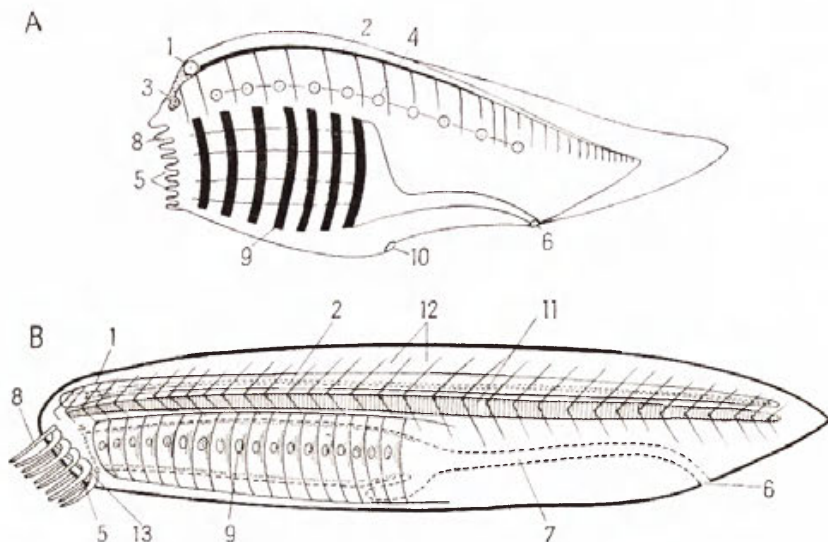
prorowadzić prastrunowce nie od postaci dorosłych, lecz od larw szkarłupni. Zakłada on, że prymitywne strunowce pochodzą od przodków, których „stadia dorosłe były mniej wyspecjalizowane i swoiste niż u dzisiejszych *Echinodermata*, a stadia larwalne przypominały larwy dziś żyjących szkarłupni” (de Beer, 1951). Ewolucja miałaby się tu dokonać na drodze neotenu takich larw, doprowadzając do powstania organizmów, pozbawionych specjalizacji i stanowiących „materiał niezbędny dla dalszej ewolucji strunowców”. Ewolucja ta polegałaby przede wszystkim na powstaniu szczelin skrzelowych, endostylu, struny grzbietowej i na rozwoju układu nerwowego. Nie trudno dostrzec, że rysowane przez de Beera stadium przejściowe między „neoteniczną larwą szkarłupni” a lancetnikiem, odpowiada w swych zasadniczych rysach organizacji jeli-todysznych. W istocie hipoteza ta sprowadza się do znanej już nam teorii o pochodzeniu strunowców od jeli-todysznych. Ponieważ poszczególne fazy postulowanego przez obie teorie przebiegu ewolucji reprezentowane są przez następstwo anatomiczno-porównawczego szeregu postaci dorosłych: *Cephalodiscoidea* — *Enteropneusta* — *Acrania*, nie istnieje potrzeba zakładania, że mechanizmem była tu neotenia. Mimo to teoria de Beera zyskała sobie dużą popularność i jest przyjęta przez szereg biologów i paleontologów. Do zagadnienia tego wrócimy jeszcze przy omawianiu pochodzenia osłonicy.

**Organizacja lancetnika i jej powstanie.** Dzisiejszy lancetnik (*Bran-chiostoma* = *Amphioxus*) jest przedstawicielem najprymitywniejszego pod-typu strunowców — beczaszkowców (*Acrania*) (ryc. 211). Prowadzi on tryb życia podziemno-denny, tj. zagrzebuje się w osadach dennych. W związku z takim trybem życia, wytworzyło się u lancetnika odpowiednie przystosowanie, będące w stosunku do budowy jego przypuszczalnych przodków przejawem specjalizacji ewolucyjnej. Tym właśnie



Ryc. 211. Organizacja lancetnika. (Według Parkera & Haswella).

tłumaczy się powstanie wtórnej asymetrii ciała lancetnika. Musiała się ona wytworzyć w tym momencie ewolucji, gdy ich przodkowie przeszli od życia swobodnego, do bentonicznego i podobnie jak dzisiejsze flądry zaczęli kłaść się jedną stroną ciała na dno. Przejście do zarywania się



Ryc. 212. Wczesne etapy ewolucji strunowców w ujęciu Tretiakowa (A) i Siewiercowa (B). (Według Tretiakowa i Siewiercowa).

W rekonstrukcji Tretiakowa wzięto pod uwagę w większym stopniu organizację larw osłonice, w rekonstrukcji podanej przez Siewiercowa głównie organizację lancetnika. 1 — organa zmysłowe i zaczątek mózgu, 2 — cewka nerwowa, 3 — organ węchowy, 4 — organa linii bocznej, 5 — otwór ustny, 6 — odbyty, 7 — jelito, 8 — czułki okołoustne, 9 — szczeliny skrzelowe, 10 — atrioporus, 11 — struna grzbietowa, 12 — miomery, 13 — chrzęstny pierścień okołoustny.

w osad denny spowodowało przekształcenie się przedniej części ciała w rodzaj ryjka, który jest usztywniony przedłużeniem struny grzbietowej, wysuniętej do przodu poza mózg (Cephalochorda). Cechami przystosowawczymi w organizacji lancetnika, związanymi bezpośrednio z jego trybem życia są także: obecność jamy okołoskrzelowej, otoczonej fałdem skórnyim ochraniającym aparat skrzelowy przed osadem, a być może także rozwój bardzo licznych skrzeli, związany zapewne z niedostatecznym dopływem do nich tlenu. Wczesne przejście do życia w tym swoistym i mało zmiennym środowisku spowodowało jednak, że prócz doraźnych adaptacji, podstawowa organizacja lancetnika odziedziczona od jego przodków zachowała się niemal bez zmian.

Wypowiadane dawniej poglądy, że lancetnik jest formą, która powstała od czaszkowców i wskutek swego trybu życia uległa wtórnemu uproszczeniu nie znajdują potwierdzenia. W organizacji lancetnika występują bowiem takie cechy, które bardzo trudno objaśnić zakładając,

że powstały wskutek uproszczenia bardziej zróżnicowanych organów. W stopniu zróżnicowania tkankowego (głównie nabłonki) i organologicznego (endostyl, proste organa zmysłów, organa wydalnicze) lancetnik zbliża się na tyle do bezkręgowców, że wyklucza to możliwość, iż cechy te mogły powstać w rezultacie degeneracji morfologicznej. Wszystko przemawia za tym, że lancetnik, choć nie pozbawiony cech specjalizacji, zachował w swych zasadniczych rysach organizację pierwotnych strunowców.

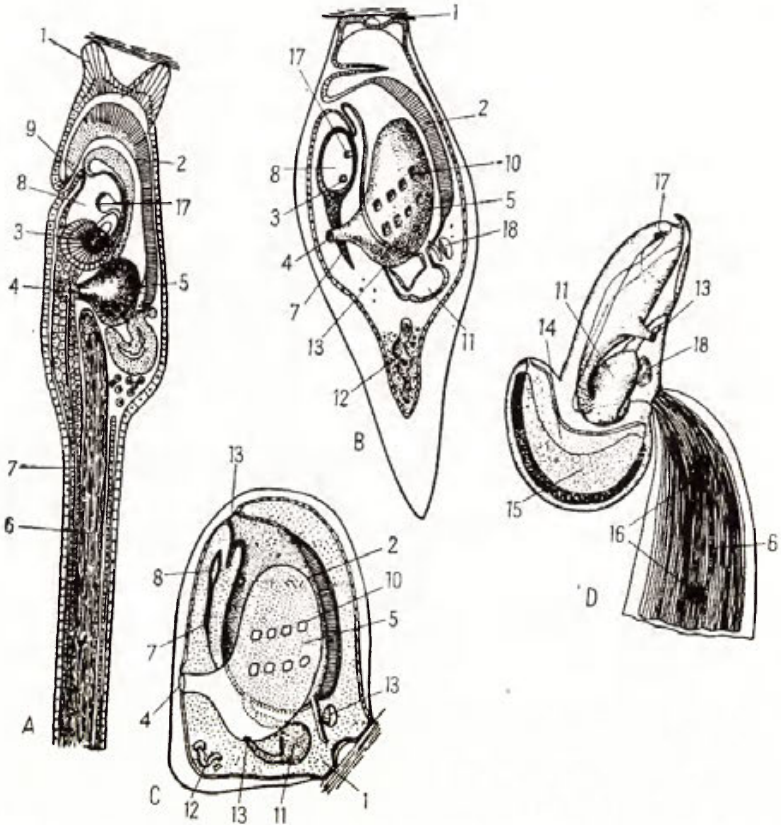
Właśnie w oparciu o budowę lancetnika starano się odtworzyć organizację pierwotnych beczaszkwowców, które Siewiercow (1931/49) nazwał *Acrania primitiva*. Byłyby to przypuszczalnie organizmy nektoniczne, pozbawione tych cech specjalizacji, jakie ma dzisiejszy lancetnik. Tak więc cechowała je pełna symetria ciała, mniejsza ilość skrzydeł otwierających się na zewnątrz i pozbawionych jamy okołoskrzelowej, krótka struna grzbietowa nie wystająca przed mózg oraz prawdopodobnie silniejszy rozwój organów zmysłów. Ta rekonstrukcja, nie znanej nam grupy pierwotnych strunowców (ryc. 212, B), jest wprawdzie hipotetyczna, lecz posiada bardzo duży stopień wiarygodności. Tak uorganizowane prastrunowce pojawiły się przypuszczalnie w zaraniu kambru.

Nieco inny był pogląd na przodków strunowców podany przez Tretiakowa (1929). Za podstawę służyły mu raczej kijankokształtne larwy osłonice. Stąd przedstawione przez niego hipotetyczne postaci pierwotnych prastrunowców cechuje obecność beczkowatego rozděcia przedniej części ciała (ryc. 212, A). Odbiega to dość znacznie od „węgorzowato” wydłużonych rekonstrukcji podanych przez Siewiercowa, który pod tym względem polegał więcej na budowie i rozwoju lancetnika. Obecność rozszerzonej przedniej części ciała znajduje o tyle uzasadnienie, że cechowała ona także pierwotne kopalne bezszczękowce, takie jak *Ostracodermi*, czy też *Heterostraci* (por. str. 491).

**Pochodzenie i znaczenie filogenetyczne osłonice.** Zasadnicze znaczenie dla zrozumienia pochodzenia osłonice, ma występowanie w ich rozwoju „larwy kijankowej” (tadpole larva), której ogólna organizacja mało różni się od organizacji lancetnika (ryc. 213, A). W ciele takich larw wyodrębnia się jednak rozszerzona część przednia i wąski ogon, przez co ogólnym wyglądem larwy te przypominają kijanki płazów. Struna grzbietowa i główna masa umięśnienia ograniczone są jedynie do części ogonowej, w tułowiu natomiast znajduje się większość organów wewnętrznych. Zasługuje w szczególności na uwagę fakt, że przednia część cewki nerwowej tworzy wyraźne rozszerzenie — mózg, oraz że istnieją dobrze rozwinięte organa wzrokowe. Planktoniczne osłonice z grupy ogonic — *Appendiculariae*, zatrzymują się w zasadzie na tym stadium rozwoju względnie podlegają tylko nieznacznej regresji morfologicznej (ryc. 213, D). Zupełnie inaczej wygląda dalszy rozwój osiadłych osłonice z grupy



zachw — *Ascidiae*. Larwa przytwierdza się do podłoża przednią częścią ciała, a jej odcinek ogonowy ulega zanikowi. Pozostała część ciała („tułów”), podlega skomplikowanej metamorfozie, przy czym następuje jak zwykle u osiadłych *Bilateria* przemieszczanie się otworu ustnego na



Ryc. 213. Metamorfoza zachw (A—C) i organizacja ogonic (D). (Według Kowalewskiego i Delage'a & Herouarda).

A — wczesne stadium przytwierdzenia larwy do podłoża, B—C początkowe i zaawansowane stadium metamorfozy, D — schemat budowy ogonicy. Widoczny tułów i przednia część ogona. 1 — brodawki czepne, 2 — endostyl, 3 — narząd wzroku, 4 — atrioporus, 5 — jama okołoskrzelowa, 6 — struna grzbietowa, 7 — cewka nerwowa, 8 — pęcherzyk mózgowy, 9 — neuroporus, 10 — szczeliny skrzelowe, 11 — żołądek, 12 — szczątek ogona, 13 — odbył, 14 — jądro, 15 — jajnik, 16 — zwoje nerwowe ogona, 17 — statocysta, 18 — serce.

górną stronę ciała (ryc. 213, C). Początkowo słabo zaznaczona jama okołoskrzelowa silnie się powiększa. Towarzyszy temu proces morfologicznej degeneracji, zanik organów zmysłów i częściowa redukcja mózgu.

Filogenetyczna interpretacja procesów metamorfozy osiadłych osłonnic „najlepiej zgadzająca się z danymi morfologii porównawczej niższych strunowców, sprowadza się do przypuszczenia, iż osłonice są boczną gałęzią głównego pnia strunowców, od którego oddzieliły się w nieco



późniejszym stadium niż beczaszki, przy czym przystosowały się do osiadłego trybu życia” (Beklemiszew, 1957). W przeszłości wysuwano jednak poglądy, że osłonice są grupą morfologicznie silnie uproszczonych („zdegenerowanych”) kręgowców (Dohrn, 1875). Pogląd ten nie wydaje się być uzasadniony. Przemawia bowiem przeciw niemu obecność u osłonice pewnych organów, które nie mogłyby powstać drogą wtórnego uproszczenia. Należy do nich endostyl, któremu u prymitywnych czaszkwców z grupy *Agnatha* odpowiada gruczoł tarczycowy. Wtórne powstanie endostylu z homologicznego mu organu, jakim jest tarczyca, jest mało prawdopodobne. Wydaje się, że przodkami osłonice były organizmy stojące w pół drogi na linii ewolucyjnej prowadzącej od *Acrania* do *Craniata*. Na takie właśnie stadium ewolucji przodków osłonice wskazuje organizacja larw *Tunicata*, w szczególności bardziej zaawansowany rozwój mózgu i organów wzroku w porównaniu z lancetnikiem. W świetle tego poglądu ogonice byłyby grupą najmniej zmienioną i stosunkowo najbliższą wspólnym przodkom osłonice i kręgowców. Nie brak jednak poglądów uważających ogonice po prostu za grupę, która powstała w rezultacie neotenu larw osiadłych *Tunicata*. Na to mogłyby wskazywać ustalenie się składu komórkowego ich ciała, co jest cechą larwalną. W każdym razie należy jednak uważać, że swobodnie pływające osłonice (larwy żachw i ogonice) reprezentują typ morfologiczny i przystosowawczy bardziej zbliżony do pierwotnego.

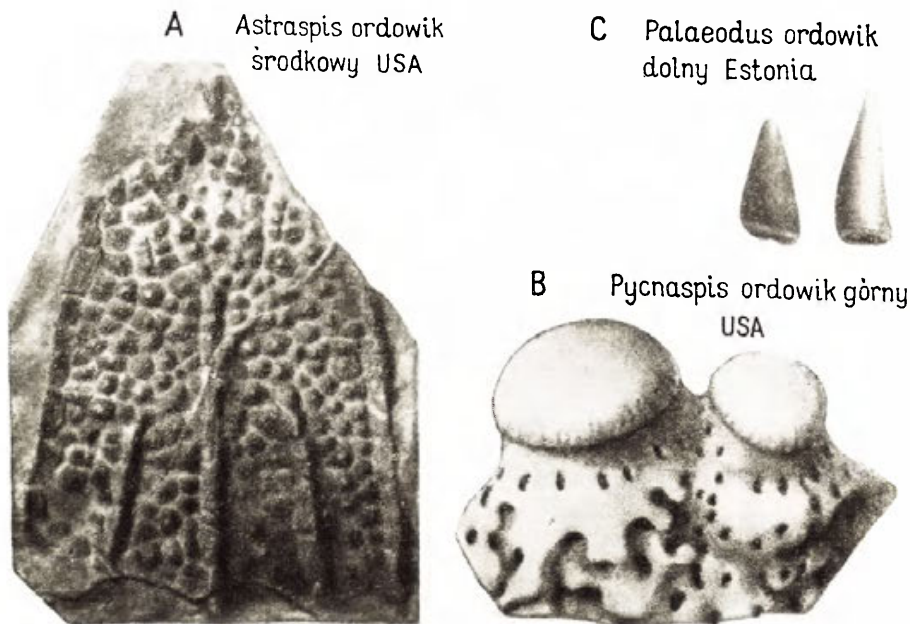
**Hipotezy Garstanga i Berrilla oraz ich krytyka.** Wielu badaczy starało się jednak uzasadnić odmienny pogląd na pochodzenie i ewolucyjne znaczenie osłonice. W szczególności należy wymienić tu Garstanga (1928) a ostatnio Berrilla (1955). Pierwszy uważał, że osłonice nie są wtórnie, lecz pierwotnie osiadłymi zwierzętami, tj., pochodzą od osiadłych przodków, zbliżonych według Garstanga do *Pterobranchia*. Również larwalne stadium planktoniczne osłonice odziedziczone zostało od *Hemichorda* mających larwy planktoniczne. Podczas gdy osiadłe stadium dorosłe osłonice nie podlegało już następnie większym przeobrażeniom ewolucyjnym, larwy ich miałyby odegrać doniosłą rolę filogenetyczną. Zdaniem Garstanga dokonać się to miało na drodze zahamowania ich rozwoju, a następnie dalszego progresywnego różnicowania się takich organizmów neotenicznych, które byłyby przodkami kręgowców. Bardzo podobna jest linia rozumowania Berrilla, który również stoi na stanowisku, że osłonice są grupą pierwotnie osiadłych organizmów, twierdzi jednak, że ich planktoniczne stadium larwalne powstało wtórnie; „dla zaspokojenia ich własnych potrzeb”, tj. nie zostało odziedziczone po przodkach. Istnienie ogonice uważa Berrill za dowód, iż w procesie ewolucji dużą rolę odegrała tu neotenia. Ekologicznymi czynnikami otwierającymi drogę takiej ewolucji była możliwość opanowania przez neoteniczne larwy środowiska pelagicznego, a przede wszystkim penetracja rzek, które stanowiły pierwotne

środowisko kręgowców. Lancetnik jest, zdaniem Berrilla, organizmem stanowiącym boczny szczepek ewolucyjny, który odszczepił się na wczesnym etapie filogenezy i podlegał znacznej degradacji morfologicznej.

Zasadnicza myśl teorii Garstanga polega na postulowaniu dwu niezależnych nurtów w ewolucji prastrunowców. Jeden z nich reprezentowany byłby przez formy dorosłe, drugi przez larwalne. Wyprowadzanie osiadłych osłonic bezpośrednio od osiadłych *Hemichorda* wydaje się być jednak mało uzasadnione. Istotnie osiadłe osłonice reprezentują zupełnie inny typ przystosowawczy niż osiadłe półstrunowce. Bardziej uzasadnione wydaje się być ich wyprowadzanie za pośrednictwem kilku aktywnie żyjących form pośrednich (*Enteropneusta* — *Acrania* — praosłonice, tj. wolnożyjący przodkowie osłonic). Podobnie mało uzasadnione jest bezpośrednie wyprowadzanie larwalnych form osłonic od larw *Hemichordata*, bowiem reprezentują one zupełnie inne poziomy organizacyjne. Na ten właśnie słaby punkt poglądów Garstanga zwrócił już uwagę Berrill (1955).

Także teoria Berrilla wydaje się być słabo uzasadniona. Postuluje ona bowiem powstanie organizacji strunowców całkowicie „na nowo”, dopiero na etapie osłonic i wywodzi go od przystosowawczego typu ich larw planktonicznych, których organizacja stanowiła zrab strukturalny dalszej ewolucji kręgowców. Tymczasem poszczególne elementy składające się na tę organizację powstawać musiały na różnych etapach długiej drogi ewolucyjnej, łączącej strunowce z resztą *Deuterostomia*. Świadczy o tym występowanie takich elementów u *Cephalodiscoidea*, *Enteropneusta* i *Acrania*, przy czym ilość cech wspólnych ze strunowcami stopniowo tu narasta. Wszystko to sugeruje nam, że w procesie filogenezy strunowców elementy te przybywały stopniowo, addytywnie w różnym okresie ich historii. Zatem droga rozwojowa strunowców prowadzić musiała przez następujące ogniwa: *Cephalodiscoidea* — *Enteropneusta* — *Acrania primitiva* — praosłonice — praczaszkowce — *Craniata*.

**Pochodzenie czaszkowców.** Czaszkowce, czyli kręgowce (*Craniata* = *Vertebrata*) reprezentują najliczniejszy i najważniejszy szczepek strunowców. Najstarszymi ich szczątkami kopalnymi pochodzącymi z dolnego ordowiku są niewielkie ząbki stanowiące przypuszczalnie elementy szkieletu skórnoego. Podobny charakter mają szczątki kręgowców zachowane w utworach środkowego i górnego ordowiku (ryc. 214). Są to pojedyncze płytki należące do szkieletu skórnoego, nie dające jednak pojęcia o budowie samych zwierząt. Pierwsze kompletnie zachowane szczątki kręgowców znane są dopiero z utworów górnego syluru. Ta fauna kręgowców składa się z różnorodnych form należących do wielu odrębnych linii rozwojowych, reprezentowanych przeważnie przez wyspecjalizowanych już przedstawicieli. Chociaż budowa tych zwierząt kopalnych rzuca bardzo ważne światło na drogi ewolucji kręgowców, nie może ona stanowić wystarczającego źródła informacji o najwcześniejszych etapach ich ewo-

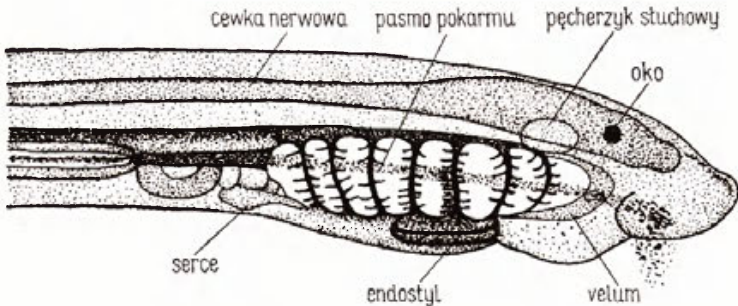


Ryc. 214. Najstarsze znane szczątki kręgowców kopalnych. (Według Jarvika).

lucji. Dlatego zmuszeni jesteśmy opierać się w znacznej mierze na budowie i rozwoju dziś żyjących i pierwotnych chociaż silnie wyspecjalizowanych kręgowców jakimi są kręgouste (*Cyclostomata*). Ze względu na jednostronną specjalizację dorosłych kręgoustych, ważne znaczenie dla odtworzenia budowy i trybu życia nie znanych nam pierwotnych przodków wszystkich *Craniata* ma budowa larwy kręgoustych, zwanej *Ammocoetes*. Wszystko wskazuje na to, że w swych zasadniczych rysach budowy *Ammocoetes* zachowuje cechy organizmów pośrednich między stadium ewolucji reprezentowanym przez praosłonice i pierwszymi kręgowcami.

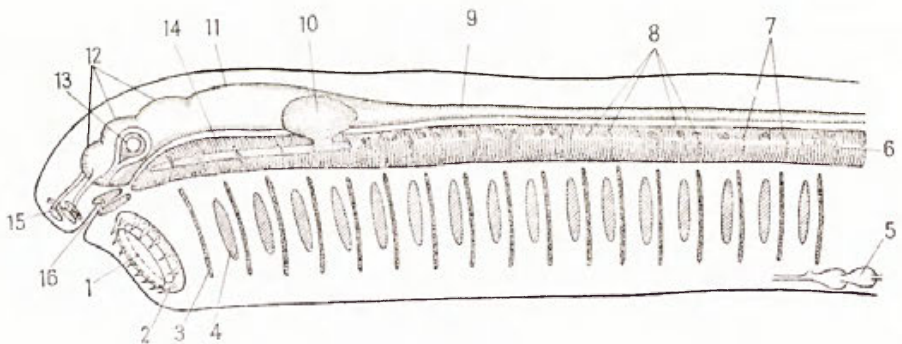
*Ammocoetes* prowadzi życie przydenne i odżywia się podobnie jak jelitodyszne i lancetnik za pomocą endostylu, w którym grudki pokarmowe zostają zlepiane śluzową wydzieliną (ryc. 215). W rezultacie metamorfozy endostyl *Ammocoetes* przekształca się w gruczoł tarczycowy, a zwierzę zaczyna odżywiać się krwią i tkankami ryb, prowadząc przy tym półpasożytniczy tryb życia. Skrzela larwy kręgoustych są bardziej prymitywne niż form dorosłych i przypominają szczelinowate skrzela lancetnika. Organa wzroku *Ammocoetes* są słabo rozwinięte, podobnie jak szkielet, który składa się ze struny grzbietowej oraz zaczątkowej chrzęstnej czaszki. Wykształcona jest ona jedynie w postaci tzw. chrząstek przystrunowych (parachordalia) (por. ryc. 218). Wraz z tymi cechami, które świadczyłyby o dużej prymitywności organizacji tej larwy,

ma ona cechy przystosowawcze, świadczące o pewnej specjalizacji. Do nich należy silnie rozrośnięta warga górna służąca do zagrzebywania się w osadzie dennym oraz obecność żagielka (velum), tj. fałdu skórnoego służącego do wytwarzania prądu wody w jamie skrzelowej. Wynika



Ryc. 215. Organizacja larwy minoga — *Ammocoetes*. (Według Younga).

z tego, że larwa *Cyclostomata* nie może stanowić jedynej podstawy poglądów na wczesne etapy ewolucji czaszkowców. Rekonstrukcja wyglądu i trybu życia praczaszkowców musi uwzględniać pozostałe źródła informacji, którymi są: budowa współczesnych kręgowców oraz budowa najstarszych znanych nam kręgowców kopalnych. Rekonstrukcja taka, chociaż dająca obraz bardzo prawdopodobny, zawiera jednak wiele elementów arbitralnych, bowiem względny stopień rozwoju poszczególnych organów u praprzodków czaszkowców nie może być w sposób pewny ustalony.



Ryc. 216. Hipotetyczni przodkowie czaszkowców — tzw. Protocraniata w ujęciu Siewiercowa. (Według Siewiercowa).

1 — otwór ustny, 2 — okołoustny pierścień chrzęstny, 3 — chrzęstny łuk skrzelowy, 4 — szczelina skrzelowa, 5 — serce, 6 — struna grzbietowa, 7 — łącznotkankowe przegrody między miomerami, 8 — zaczątkowe łuki kręgowe, 9 — cewka nerwowa, 10 — torebka słuchowa praczaszki, 11 — rdzeń przedłużony, 12 — trzy pierwotne pęcherzyki mózgowie, 13 — organa wzroku, 14 — chrząstki przystrunowe praczaszki, 15 — organa węchowe, 16 — pierwotna postać przysadki (hypophysis).



W wyniku takiej rekonstrukcji możemy powiedzieć, że przodkowie wszystkich *Craniata*, czyli praczaszkowce („Protocraniata” według określenia Siewiercowa, 1931/49), nie mieli zmineralizowanego szkieletu, przez co szczątki ich nie zachowywały się w stanie kopalnym. W porównaniu z lancetnikiem cechował je wyższy stopień rozwoju organów zmysłów — wzroku i równowagi (ryc. 216). Przednia część cewki nerwowej przekształciła się w mózg, który powstał ze scalenia się około 10 pierwotnych neuromerów. Zaznaczył się w nim już przypuszczalnie podział na trzy oddzielne części: przodomózdze (prosencephalon), śródmózdze (mesencephalon) oraz tyłomózdze (rhombencephalon). Ten pierwotny podział mózgowia na trzy oddzielne pęcherzyki mózgowe świadczy o tym, że powstało ono ze scalenia się oddzielnych ośrodków centralnego układu nerwowego, obsługujących trzy różne systemy organów zmysłowych. Przodomózdze wiąże się bowiem z organami węchowymi, śródmózdze z organami wzroku, zaś tyłomózdze z organami słuchu i równowagi. Szkielet praczaszkowców był przypuszczalnie reprezentowany przez strunę grzbietową i prosto zbudowaną czaszkę. Ta ostatnia składała się jedynie z chrząstek przystrunowych oraz nie połączonych z nimi torebek otaczających narządy węchowe (por. str. 485). Szkielet wisceralny składał się z pierścienia okołoustnego, zbliżonego do chrząstek wargowych dzisiejszych *Cyclostomata* i kilkunastu prosto zbudowanych łuków skrzelowych. Zarówno czaszka jak i szkielet trzewiowy były chrząstkowe lub łącznotkankowe. Praczaszkowce musiały być organizmami nektonicznymi, odżywiającymi się biernie, bowiem nie miały zębów i szczęk. Przypuszczalnie cząsteczki pokarmowe pobierane były metodą filtracyjną przez endostyl, podobnie jak to ma miejsce u larw kręgowych.

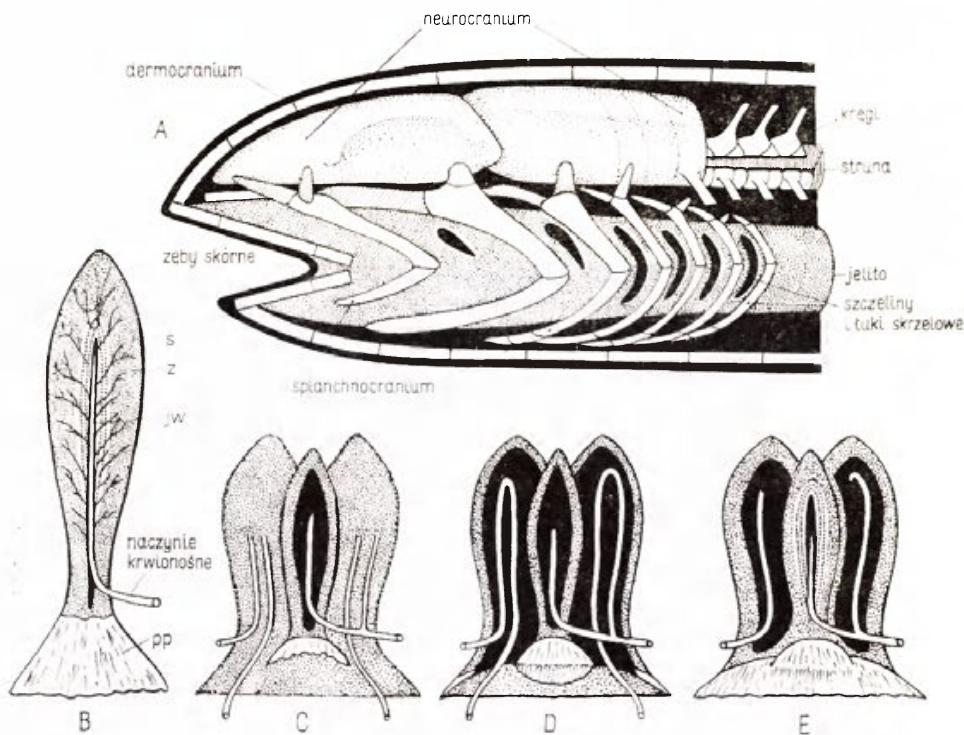
Praczaszkowce o takiej w przybliżeniu organizacji pojawić się musiały przypuszczalnie w początkach kambriu. Stanowią one hipotetyczną grupę, która z jednej strony dała początek bezszczękowcom (*Agnatha*), z drugiej zaś szczękowcom (*Gnathostomata*). Do tej ostatniej grupy należy ogromna większość kręgowców. Od początku swej historii grupy te wykazywały rozbieżne tendencje ewolucyjne.

**Filogeneza czaszki.** Czaszka, stanowiąca w obszernym znaczeniu szkielet głowy, jest bardzo ważną częścią ciała kręgowców. Stanowi ona zarazem doskonały przykład organu, którego poszczególne części składowe powstały początkowo niezależnie od siebie, aby dopiero następnie scalić się w jeden utwór szkieletowy.

Głowa kręgowców stanowi, podobnie jak u wielu innych *Bilateria*, terminalną część ciała, pełniącą w organizmie ważne funkcje wynikające właśnie z jej położenia. Stanowiąc najbardziej przednią część ciała, głowa jest zarazem biegunem ruchowym, do ochrony którego tworzy się pancerz, w postaci silnie rozwiniętego szkieletu skórniego. Tworzące się w skórze płytki i tarczki kostne stanowią zarazem element konstruk-



cyjny zewnętrznej części czaszki tzw. „skóroczaszki” — dermatocranium (ryc. 217). Choć przodkowie *Craniata* musieli mieć skórę nagą, fakty paleontologiczne wskazują wyraźnie, że szkielet skórny wytworzył się następnie bardzo szybko w większości należących tu linii ewolucyjnych. Tłumaczy się to właśnie jego wielkim i uniwersalnym znaczeniem przystosowawczym. Pierwotna postać szkieletu skórnoego *Craniata* nie może być bliżej ustalona, lecz wydaje się, że musiała ona reprezentować utwory zbliżone do zębów skórnych żarłaczy (teoria plakoidalna Hertwiga) lub też jeszcze mniejsze, elementarne utwory szkieletowe, w skład których wchodziły kość, zębina i szkliwo. Taki jest właśnie punkt widzenia teorii lepidomorialnej, twórcami której są Stensiö i Örwig (1962). Badania twórców tej teorii wskazują, że najstarsze, dewońskie i karbońskie *Chondrichthyes* nie miały szkieletu złożonego z płytek lub zębów plakoidalnych, lecz okryte były łuskami innego rodzaju, które składałyby się z kolei ze zrosniętych ze sobą elementarnych utworów szkieletu skórnoego, z tzw. lepidomoriów. Te ostatnie reprezentowałyby najbardziej prymitywny typ szkieletu skórnoego kręgowców.



Ryc. 217. Główne elementy składowe czaszki pierwotnych kręgowców (A), oraz pierwotny szkielet skórny (B—E) złożony z lepidomoriów (B) scalających się w bardziej złożone elementy (C—E). (Według Portmanna i Stensiö & Örwiga). jw — jama wewnętrzna lepidomorium z naczyniami krwionośnymi, pp — kostna płytka podstawowa, s — szkliwo, z — zębina.

Lepidomorium składa się z małej płytki kostnej oraz wznoszącego się na niej niewielkiego wyrostka złożonego z dentyiny i szkliwa, oraz opatrzonego jamą wewnętrzną, do której wnikają naczynia krwionośne i nerwy (ryc. 217, B-E). Według teorii lepidomorialnej przez zrastanie się tego rodzaju utworów elementarnych powstałyby niezależnie w różnych liniach ewolucyjnych *Craniata* i na różnej drodze, właściwe im wtórne utwory szkieletu skórnoego. Między innymi powstałyby także płytki i zęby plakoidalne, stanowiące grupę zrosniętych lepidomoriów, których jamy wewnętrzne połączyły się ze sobą, a tworzące ich podstawę płytki kostne zrosły się w jedną płytkę podstawową. Ewolucyjnie złożony charakter płytek plakoidalnych nie manifestuje się w przebiegu ontogenezy, jednak skomplikowaną historię ich powstania można prześledzić na materiałach kopalnych. Kostne podstawy takich wtórnych płytek szkieletu skórnoego, znajdujące się na głowie, ulegały następnie zagłębieniu i tworzyły kości czaszki pochodzenia skórnoego. Kości takie tworzyły się jednak niezależnie w różnych grupach kręgowców, w rezultacie czego zajmując to samo lub podobne położenie mogą być różnego pochodzenia, a tym samym niehomologiczne. Nie jest także wykluczone, że wtórne płytki kostne mogły następnie znowu rozpadać się na drobniejsze elementy. Tak w wielkim skrócie przedstawiałaby się historia dermatocranium u kręgowców.

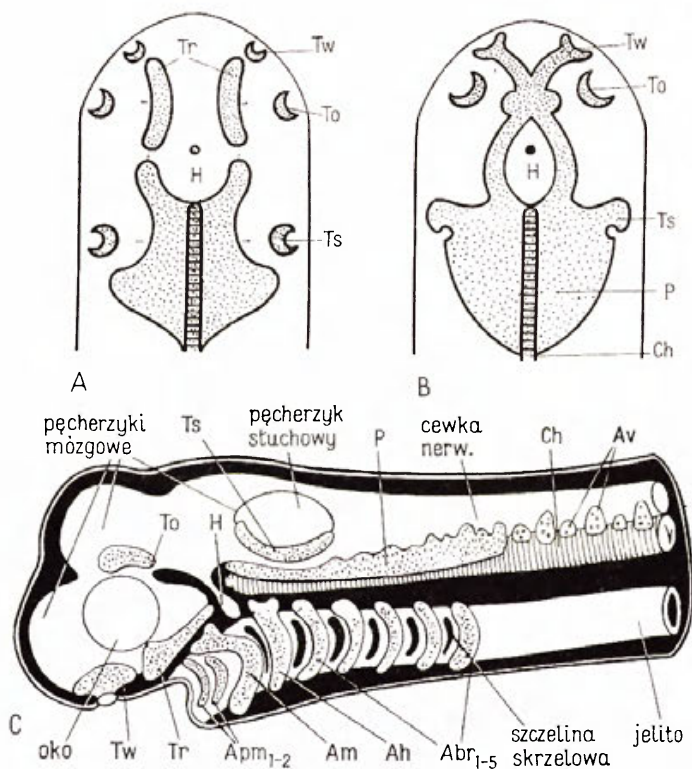
W głowie skoncentrowany jest centralny układ nerwowy w postaci mózgu i związanych z nim organów zmysłowych (organa wzroku, węchu, słuchu i równowagi). W celu osłony tych organów, a także ich podtrzymywania tworzy się wewnętrzna część czaszki, mózgowczaszka — neurocranium.

Z głową związany jest także otwór ustny i przednia część aparatu skrzelowego. W celu podtrzymywania szczelin skrzelowych i przedniej części jelita tworzy się szkielet trzewiowy (wiseralny) w postaci łuków skrzelowych. Łuki skrzelowe i powstałe przez ich zmodyfikowanie utwory pochodne (aparat szczękowy) stanowią odrębną część szkieletu głowy, tzw. trzewioczaszkę — splanchocranium (ryc. 217, A).

W rozwoju osobniczym wyższych kręgowców mózgowczaszka przechodzi początkowo stadium łącznotkankowe, następnie zaś chrzęstne, aby w końcu ulec skostnieniu. Takie kości, które tworzą się na podłożu chrzęstnym, noszą nazwę kości zastępczych i tworzą szkielet wewnętrzny kręgowców. Od dawna uważano, że przebieg ontogenezy tych kości jest zgodny z następstwem tkanek szkieletowych w rozwoju rodowym. Szkielet wewnętrzny i czaszka pierwotnych *Craniata* były przypuszczalnie chrzęstne, a dopiero następnie uległy skostnieniu. Ten ostatni proces musiał dokonać się jednak w filogenezie kręgowców stosunkowo szybko i wcześnie, bowiem już sylurskie *Ostracodermi* i *Placodermi* miały szkielet wewnętrzny silnie skostniały. Poglądy pewnych paleontologów uważających właśnie dlatego szkielet chrzęstny u kręgowców zawsze za wtórny, kostny zaś za pierwotny, wydają się być mało uzasadnione (por. str. 485). Zu-

pełnie inny jest rozwój embrionalny kości pokrywowych. Stanowią one elementy wywodzące się pod względem filogenetycznym ze szkieletu skórnoego, któremu w czasie odpowiada dermatocranium, tworzące kostną pokrywę czaszki oraz kości trzewioczaszki. Kości pokrywowe powstają wprost z tkanki łącznej z ominięciem etapu chrzęstnego. Tworzą one większość kości czaszki u wyższych kręgowców. Również u pierwotnych kręgowców szkielet skórny zbudowany był z tkanki kostnej lub zbliżonych do niej tkanek (aspidyna, dentyna). Szkielet skórny ominął zatem nie tylko w ontogenezie, ale przypuszczalnie także w filogenezie etap chrzęstny. Tak więc ontogeneza czaszki przemawia wyraźnie za tym, że składa się ona z elementów o różnym pochodzeniu i historii.

O takim pochodzeniu czaszki mówią także fakty filogenetyczne, wskazujące, że trzy części składowe czaszki powstały i początkowo rozwijały się u prymitywnych kręgowców niezależnie. Równocześnie dane ana-



Ryc. 218. Rozwój ontogenetyczny pierwotnej chrzęstnej mózgowcazki *Craniata* (A—B według Poplewskiego, C — według Szmalgauzena, zmienione).

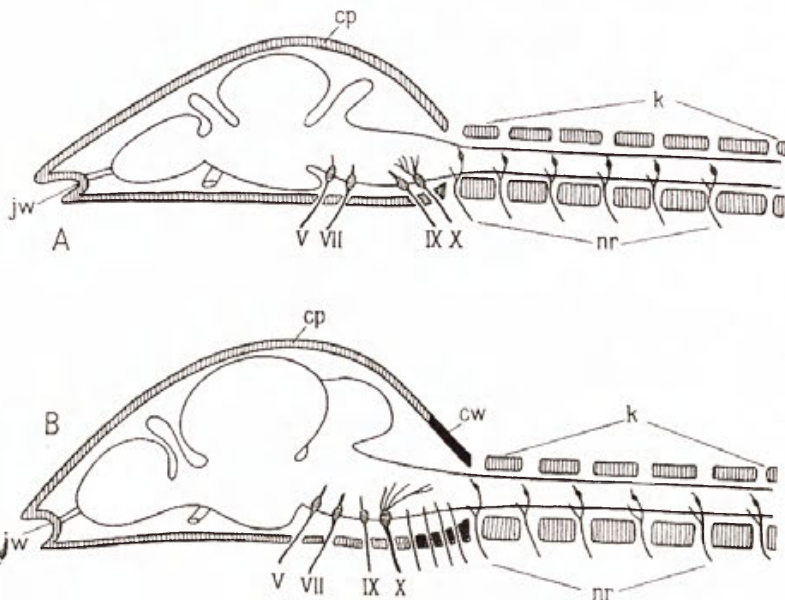
A—B schemat wczesnych stadiów tworzenia się zawiązków mózgowcazki chrzęstnej oraz ich zespolenie się w płytkę czaszki pierwotnej, C — stereogram przedniej części ciała zarodka żarłacza. Am — łuk szczękowy, Ah — łuk gnykowy, Abr<sub>1-5</sub> kolejne łuki skrzelowe, Apm<sub>1-2</sub> — łuki przedszczękowe, Av — zawiązki łuków kręgowych, Ch — struna grzbietowa, P — parachordalla, H — przysadka mózgowa, To — torebki oczne, Tr — beleczki (trabeculae), Ts — torebki słuchowe, Tw — torebki węchowe.

tomii porównawczej i embriologii wyraźnie wskazują, że filogenetycznie najstarszą częścią czaszki była pierwotna mózgowc Czaszka.

U kręgowców i zarodków żarłaczy mózgowc Czaszka składa się przede wszystkim z chrząstek przystrunowych (parachordalia). Chrząstki te sięgają jedynie do granicy oczodołu, a więc tak daleko jak sięga struna grzbietowa, po obu bokach której one leżą (ryc. 218 A, B). Sposób zakładania się chrząstek przystrunowych, ślady zachowanej segmentacji, zwłaszcza w tylnej ich części, wskazują, że ta część mózgowc Czaszki powstała ze scalenia się pewnej liczby zaczątkowych łuków kręgowych. Te ostatnie stanowią parzyste chrząstki, które istnieją u dorosłych *Cyclostomata* oraz u zarodków ryb spodoustych. Reprezentują one zarazem zaczątki wtórnego szkieletu osiowego (kręgow i złożonego z nich kręgosłupa), który zaczyna się tworzyć u pierwotnych kręgowców wokół struny grzbietowej (ryc. 218, C). Przednia część tego szkieletu osiowego przekształciła się w podstawę tylnej części praczaszki (czaszka strunowa). W przedniej części praczaszki tworzą się natomiast beleczki chrzęstne (trabeculae), które nigdy nie wykazują śladów segmentacji. Stanowią one zaczątek przedniej, przedstrunowej części czaszki. Jest to twór nowy, który trudno wyprowadzić od innych struktur pierwotnych (ryc. 218, A). Prócz dwu wspomnianych elementów, tworzących podstawę pierwotnej mózgowc Czaszki, składa się ona jeszcze z torebek słuchowych i węchowych oraz chrząstek ocznych, które początkowo rozwijają się niezależnie od siebie. Tak więc widzimy, że pierwotna mózgowc Czaszka początkowo sama była tworem złożonym i powstała przez scalenie się kilku elementów składowych stanowiących utwory niezależne. Na takim mniej więcej etapie ewolucji morfologicznej znajduje się właśnie czaszka dzisiejszych *Agnatha*, u których stanowi ona osłonę jedynie podstawy mózgu, będąc zamknięta od góry jedynie błoniastą ścianką. U kopalnych *Agnatha* z grupy *Osteostraci* mózgowc Czaszka kostniała, zaś w dalszym rozwoju ewolucyjnym otwarta czaszka bezszczękowców uległa zamknięciu przez pokrywę kostną utworzoną przez kości pochodzące z dermatocranium. Jednakże zarówno u kopalnych, jak i u dziś żyjących *Agnatha* mózgowc Czaszka była pozbawiona części potylicznej, w związku z czym X nerw czaszkowy odchodzi od mózgu już poza obrębem czaszki. Taka pramózgowc Czaszka (palaeocranium) reprezentuje etap rozwoju filogenetycznego właściwy najpierwotniejszym ze znanych obecnie *Craniata*, a mianowicie bezszczękowcom. U szczękowców bowiem tworzy się część potyliczna czaszki, w związku z czym tylne nerwy czaszkowe wychodzą przez specjalne otwory w czaszce. Ta część mózgowc Czaszki, dobudowana wtórnie do pramózgowc Czaszki, nosi nazwę kręgowc Czaszki — neocranium (ryc. 219). Powstała ona w tej fazie ewolucji kręgowców, kiedy istniały już prawdziwe kręgi. Szkielet neocranium składa się z pewnej liczby (trzy do kilkunastu) odpowiednio zmodyfikowanych, ale niekiedy nawet opatrzonych jeszcze żebrami, kręgow, które przyrosły do czaszki. Tak więc



współczesna anatomia rehabilituje w pewnym, chociaż ograniczonym zakresie, słynną kręgową teorię czaszki, której twórcami byli wielcy przyrodnicy XVIII i XIX w. (Oken, Goethe, Owen). Uważali oni całą czaszkę za twór powstały przez modyfikację i scalenie się pewnej liczby



Ryc. 219. Dwa etapy w rozwoju pierwotnej mózgowcaszki kręgowców. (Według Piveteau).

A — etap praczaszki (paleocranium), w której ostatnim nerwem mózgowym jest nerw błędny (X); B — etap kręgowcaszki (neocranium), w którym dochodzi do rozrostu tylnej części puszkii mózgowiej, przez przyrośnięcie do niej szeregu kręgów (zaczernione), zaś związane z nimi tylne nerwy rdzeniowe zostają przekształcone w tylne nerwy mózgowie. cp — czaszka pierwotna, (zakreskowana) cw — czaszka wtórna (kręgowcaszka), jw — jamka węchowa, z którą związany jest nerw węchowy, k — kręgi, nr — nerwy rdzeniowe, I—X — nerwy mózgowie związane z praczaszką.

kręgów. Okazało się jednak, że większość czaszki powstała zupełnie niezależnie od szkieletu osiowego. Jedyne strunowa część palaeocranium powstała z zaczątkowych łuków kręgowych, ale na tym etapie ewolucji kręgowców kiedy nie miały one jeszcze właściwych kręgów. Natomiast w pełnej zgodności z twierdzeniami klasycznej teorii kręgowej czaszki pozostaje sposób w jaki doszło do powstania neocranium.

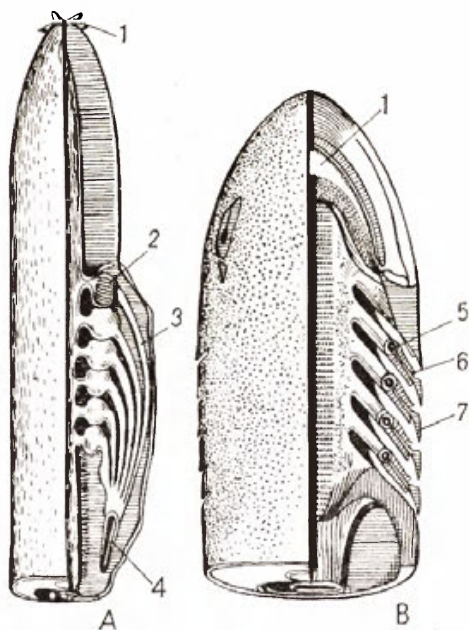
Szkielet trzewioczaszki u pierwotnych *Craniata* stanowił początkowo jedynie rusztowanie podtrzymujące aparat skrzelowy i przednią część jelita. Ilość szczelin skrzelowych musiała być początkowo duża, bowiem jeszcze u *Agnatha* ilość ich może dochodzić do 14. U pierwotnych *Gnathostomata* dwie przednie szczeliny skrzelowe ulegają niedorozwojowi, a to samo nieco później dokonuje się z trzecią szczeliną skrzelową. Równocześnie trzeci łuk skrzelowy przekształca się w aparat szczękowy, który



nawiązuje następnie łączność z mózgowczaszką (por. str. 492). W ten sposób dochodzi do powstania właściwej trzewioczaszki, która rozwinęła się z przedniej części szkieletu jelita.

Tak więc zarówno fakty odnoszące się do dziedziny ontogenezy, jak i filogenezy kręgowców wskazują zgodnie, że czaszka jest częścią ich szkieletu, którego poszczególne składniki powstawały początkowo niezależnie i tworzyły się w różnym czasie, na różnych etapach ich rozwoju rodowego. Stanowi ona dowód, że ewolucja kręgowców odbyła się drogą stopniowego sumowania rezultatów poszczególnych przemian ewolucyjnych, reprezentujących kolejne „ulepszenia” i „dobudówki” do pierwotnego zrębu strukturalnego.

**Filogeneza bezszczękowców.** Bezszczękowce stanowią grupę bardziej konserwatywnych potomków praczaszkowców. Procesy ewolucyjne, choć bardzo różnorodne, miały w tej grupie charakter przystosowań do życia w określonym, wąskim środowisku (specjalizacja), bez zmiany ogólnego poziomu organizacji. Są też one grupą, która przez cały przeciąg swej historii „nie umiała oderwać się od dna”, dno bowiem, a częściowo nawet osady denne stanowiły przypuszczalnie pierwotne środowisko *Agnatha*. Przeważają więc wśród nich typy przystosowawcze związane z dnem jako środowiskiem życia. Powstanie charakterystycznych dla *Agnatha*, wewnętrznych listków skrzelowych, znajdujących się we wpuklonych do wnętrza ciała workach skrzelowych, można



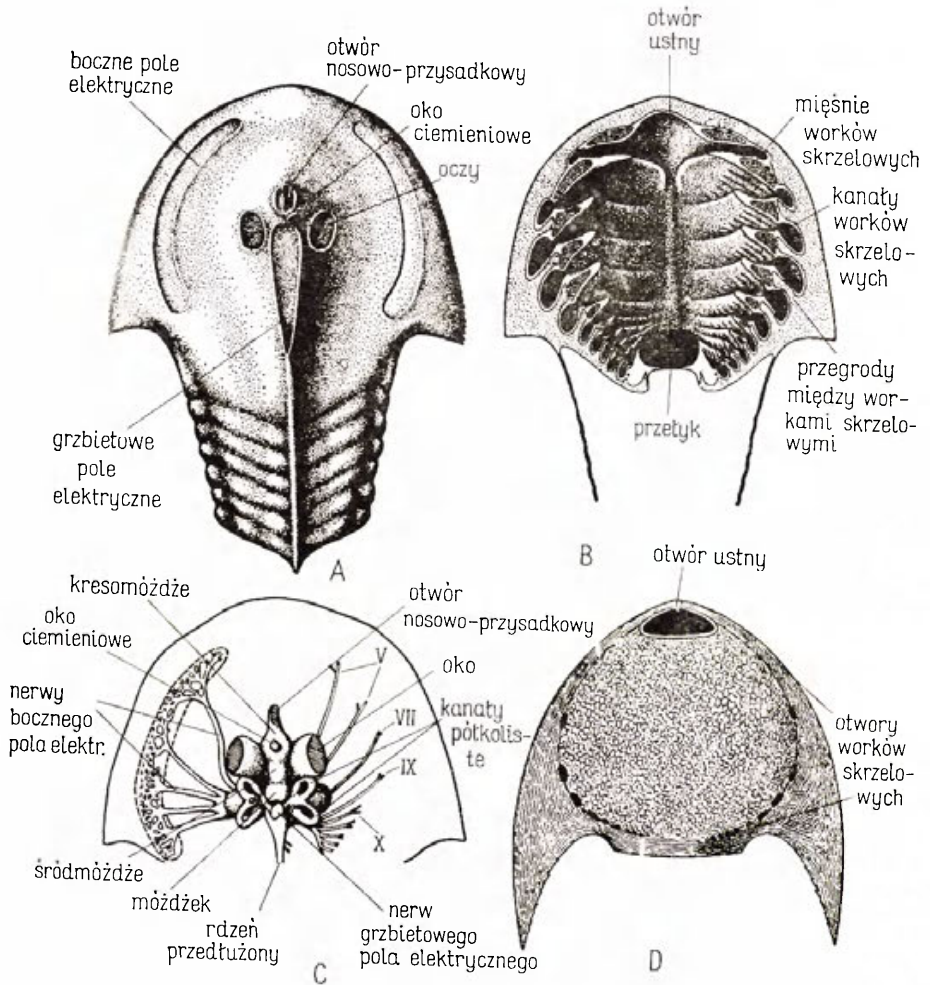
Ryc. 220. Skrzela wewnętrzne *Agnatha* (A) i skrzela zewnętrzne *Gnathostomata* (B) na przykładzie śluzicy i żarłacza. (Według Ogniewa).

1 — otwór ustny, 2 — worek skrzelowy, 3 — kanał zewnętrzny worka skrzelowego, 4 — kanał wspólny, 5 — łuki skrzelowe, 6 — listki skrzelowe, 7 — przegroda łącznotkankowa między listkami skrzelowymi.

tłumaczyć przystosowaniem do oddychania w warunkach częściowego zagrzebania ciała w osadach dennych (ryc. 220, A). Najprymitywniejsze *Agnatha* cechował bierny sposób odżywiania, przypuszczalnie jeszcze przy pomocy endostylu, zastąpiony potem swoistymi organami bardziej

aktywnego sposobu odżywiania się. Natomiast nie doszło u nich nigdy do powstania aparatu szczękowego, tak charakterystycznego dla reszty *Craniata*.

Liczni przedstawiciele kopalnych *Agnatha* mieli silnie rozwinięty szkielet kostny. Stanowią one grupę tzw. *Ostracodermi*. Najstarsze szczątki ostrakodermów ordowickich należą do grupy *Heterostraci* i reprezentują płytki szkieletu skórno, zbudowane ze specjalnej tkanki zwanej aspidyna. Tkanka ta różni się od tkanki kostnej brakiem rozgałęzionych komórek, tzw. osteocytów, natomiast w substancji międzykomórkowej występują tu wrzecionowate komórki, tzw. aspidynoblasty. Aspi-



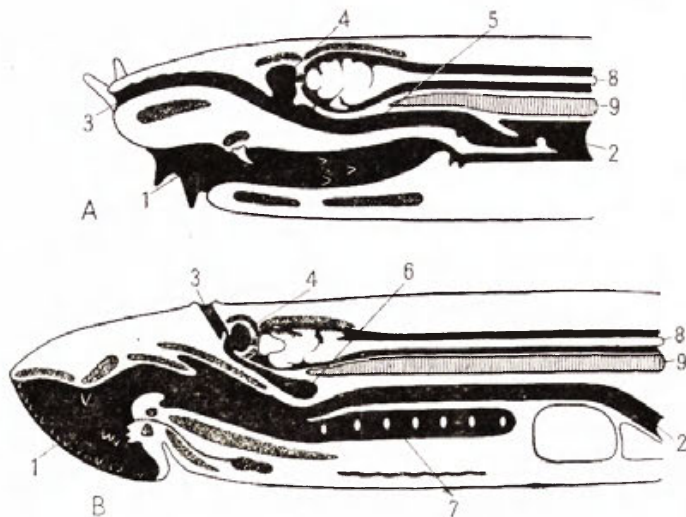
Ryc. 221. Organizacja *Osteostraci* na przykładzie *Kiaeraspis* (sylur górny). (Według Romera).

A — przednia część ciała od strony grzbietowej, B — przekrój poziomy przez brzuszną część głowy, C — mózg i nerwy mózgowie, D — głowa widziana od strony brzusznej, V—X — nerwy mózgowie.

dyna była przypuszczalnie pierwotną postacią zmineralizowanego (wapiennego) szkieletu kręgowców, nie jest bowiem znana u żadnego dziś żyjącego ich przedstawiciela. Ponadto pierwsze *Heterostraci* mające szkielet aspidynowy pojawiły się na ok. 100 mln lat wcześniej niż pierwsze ostrakodermy o szkielecie kostnym. Znane są też dewońskie *Heterostraci* o tkance szkieletowej pośredniej między aspidyną a kością. Zdaje się to świadczyć, że w rozwoju rodowym kręgowców dokonała się ewolucja tkanki szkieletowej, przy czym aspidyna poprzedzała pojawienie się właściwej kości.

Lepiej zachowane szczątki *Heterostraci* znane są z syluru i dewonu. Inaczej wykształcony był szkielet skórny u innej grupy ostrakodermów u tzw. *Osteostraci*, znanych z syluru i dewonu (ryc. 221). Przednia część ciała opatrzona była pancerzem z jednolitych płyt złożonych z prawdziwej tkanki kostnej, pokrytej warstwą dentyny (zębiny). Kostnieniu podlegał tu także szkielet wewnętrzny, zwłaszcza puszka mózgowa, co pozwala odtworzyć na podstawie zachowanych szczątków kopalnych wygląd głównych organów wewnętrznych przedniej części ciała (mózg, narządy zmysłów, przebieg nerwów i naczyń krwionośnych, budowa skrzeli). Niezmiernie wnikliwe badania wykonane przez E. Stensiö (1927) wykazały, że *Osteostraci*, reprezentujące zupełnie inny typ przystosowawczy niż dzisiejsze kręgouste, miały jednak organizację w pełni im odpowiadającą (ryc. 221). E. Stensiö wysunął przypuszczenie, że pierwotne *Agnatha* były opatrzone silnie rozwiniętym i skostniałym szkieletem zewnętrznym i wewnętrznym. Od takich form pochodzić miałyby bezszczękowce o szkielecie skórnym wykształconym w postaci małych tarcz lub zębów skórnych, powstałych wtórnie z rozpadu pierwotnie większych płyt. Dzisiejsze *Cyclostomata* powstać miałyby z form opatrzonych pierwotnie silnie rozwiniętym szkieletem skórnym, który uległ jednak całkowitej redukcji. Tworzyłyby one zarazem grupę sztuczną, która wywodziłaby się zdaniem Stensiö od dwu różnych grup ostrakodermów. *Heterostraci* cechuje bowiem brzuszne położenie otworu nosowego, który wraz z kanałem odchodzącym od przysadki mózgowej (kanał nosowo-przełykowy) otwiera się do jamy ustnej. Od tej grupy ostrakodermów pochodziłyby śluzice (*Myxinoidei*), które cechuje podobna budowa nozdrzy. Natomiast minogi (*Petromyzontes*) byłyby, zdaniem Stensiö, blisko spokrewnione z grupą *Ostracodermi*, mających podobnie jak i one nozdrza otwarte na stronie grzbietowej nieparzystym otworem, zaś kanał nosowo-przysadkowy nie otwiera się u nich do jamy ustnej, lecz tworzy tu ślepy worek (ryc. 222). Tak więc wszystkie *Agnatha* od początków swej historii byłyby reprezentowane przez dwa równoległe szczepy *Pteraspidiiformes* i *Cephalaspidiiformes*. Pierwsze reprezentowane są przez *Heterostraci* i *Myxinoidei*, drugie przez *Osteostraci* i *Petromyzontes*. Wspólne cechy *Cyclostomata* rozwinęły się niezależnie i konwergentnie w rezultacie podobnego trybu życia.

Poglądy te chociaż oparte na niezwykle dobrze zbadanych formach kopalnych wywołują pewne wątpliwości u innych badaczy. Tak więc niektórzy uważają, że pierwotne *Agnatha* miały szkielet skórnny złożony z małych płytek i ząbków, z których dopiero później powstał zwarty



Ryc. 222. Budowa części nosowej u *Cyclostomata*. (Według Portmanna).

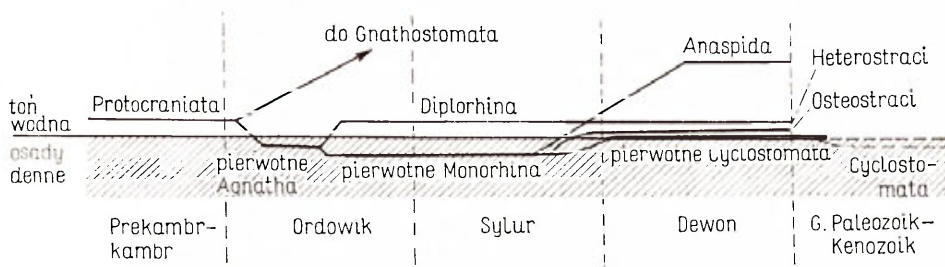
A — śluzica (*Myxine*), u której organ węchowy otwiera się do jelita przedniego; B — minóg (*Petromyzon*), opatrzone tylko zewnętrznym i nieparzystym otworem nosowym. 1 — otwór ustny, 2 — przełyk, 3 — zewnętrzny otwór nosowy, 4 — narząd węchowy, 5 — przewód nosowo-przełykowy u *Myxine*, 6 — ślepy worek nosowy *Petromyzon*, 7 — ślepy worek skrzelowy u *Petromyzon*, 8 — rdzeń kręgowy, 9 — struna grzbietowa.

pancerz skórnny, jaki obserwujemy u ostrakodermów. Wniosek ten wydaje się lepiej zgadzać z danymi anatomii porównawczej, a także paleontologii, bowiem najstarsze ordowickie *Agnatha* miały szkielet skórnny złożony ze stosunkowo drobnych ząbków i płytek, zaś wśród późniejszych form górnosylurskich występują zarówno ostrakodermi o pancerzu z dużych jak i drobnych płyt. *Cyclostomata* musiały mieć przodków opatrzonych raczej słabo rozwiniętym szkieletem skórnym, a Siewiercow (1931/49) uważał nawet, że w ogóle musiały być to organizmy o skórze nagiej. O tym ostatnim świadczyć mógłby brak jakichkolwiek szczątków szkieletu skórnego. *Cyclostomata* mają np. jamę ustną uzbrojoną charakterystycznymi ząbkami rogowymi. Siewiercow uważa, że świadczy to o braku zębów skórnnych u przodków kręgowców, bowiem powinny się one zachować właśnie jako uzbrojenie jamy ustnej ich potomków.

Wielu badaczy stoi na stanowisku, że *Ostracodermi* były grupą zbyt wyspecjalizowaną, aby mogły stanowić przodków dzisiejszych kręgowców. Bardziej uzasadnione wydaje się być przypuszczenie, że różne grupy *Ostracodermi* i przodkowie kręgowców („prąkręgowce”) stanowią dwie niezależne linie ewolucyjne, które już wcześniej wyodrębniły się od wyjściowej grupy *Agnatha* (ryc. 223). *Ostracodermi* reprezento-



wąłyby typ ekologiczny przystosowany do życia przy samym dnie. Po-  
stać ich opatrzoną szerokim i płaskim „głowotułowiem” można by porów-  
nać do kijanek. Podobny też musiał być ich sposób poruszania się. By-  
łyby to zwierzęta odżywiające się pasywnie, przy czym wytworzył się



Ryc. 223. Przypuszczalne stosunki filogenetyczne i ekogeneza *Agnatha* (Według Bałabaja, uzupełnione).

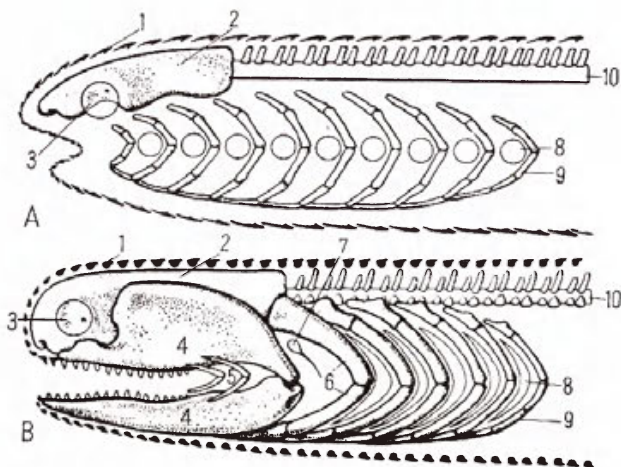
u nich aparat służący do wywoływania prądu wody, wykształcony w po-  
stać ruchomych płytek znajdujących się pod otworem ustnym. Jedynie  
grupa *Anaspida* (górny sylur-dewon) reprezentowana była przez formy  
nektoniczne (ryc. 223).

Inny kierunek przystosowawczy reprezentowały kręgousty. Przy-  
puszczalnie były to pierwotnie zwierzęta zagrzebujące się w osadach den-  
nych. W związku z tym skóra ich pozostała naga, natomiast rozwinął  
się wewnętrzny szkielet, który był przypuszczalnie w przeciągu całej  
historii *Cyclostomata* szkieletem chrzęstnym. Od pierwotnych *Agnatha*  
różniła je ponadto obecność organów aktywnego zdobywania pokarmu,  
w postaci swoistego organu tzw. „języka”, tj. mięsistego wyrostka opa-  
trzonego jakby pilnikiem złożonym z rogowych ząbków. Na podstawie  
tego pierwotnego organu rozwinęły się wtórne przystosowania do pół-  
pasożytniczego trybu życia związane z powstaniem aparatu ssącego. Ze  
względu na brak zmineralizowanego szkieletu szczątki *Cyclostomata* nie  
mogły zachować się w stanie kopalnym.

Tak więc bezszczękowce stanowią grupę, w której wcześniej dokonało  
się zróżnicowanie na dwa główne szczepy. Jeden z nich doprowadził do  
dzisiejszych kręgoustych, drugi zaś dał początek różnym liniom „pancer-  
nych bezszczękowców” ujmowanych jako *Ostracodermi*. Również jednak  
te ostatnie nie stanowiły jednolitego szczepu, ale zróżnicowały się na  
kilka odrębnych linii. Obecnie przeważa opinia, że należy wyróżnić  
wśród nich dwie główne grupy. Jedna z nich obejmuje tylko *Heterostraci*  
jako *Agnatha* mające przypuszczalnie parzyste organa węchowe (*Diplor-  
hina*), druga grupa wszystkie pozostałe *Ostracodermi* mające nozdrza  
nieparzyste (*Monorhina*). Obecnością parzystych organów węchowych  
*Diplorhina* przypominają *Gnathostomata*, jednakże nie wydają się być  
z nimi bezpośrednio spokrewnione (por. ryc. 223).



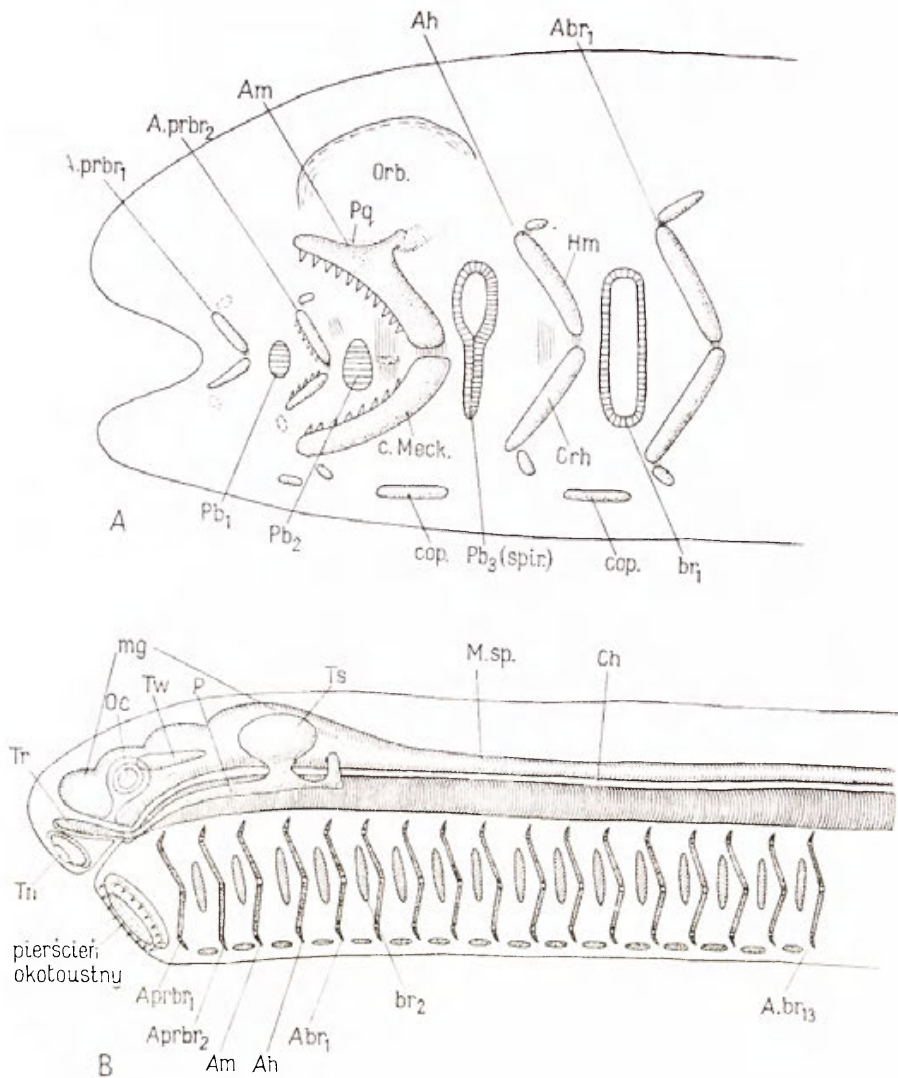
**Pochodzenie szczękowców i ewolucyjne znaczenie aparatu szczękowego.** Kierunek ewolucji obrany przez *Gnathostomata* był w swych zasadniczych momentach wprost przeciwny do kierunku rozwoju bezszczękowców. Tak więc przodkowie szczękowców musieli już wcześniej



Ryc. 224. Porównanie budowy szkieletu trzewiowego czaszki u *Agnatha* (A) i *Gnathostomata* (B). (Według Bystrowa).

1 — szkielet skórny tworzący dermocranium i zęby na łuku szczękowym, 2 — mózgowcyszka, 3 — oko, 4 — łuk szczękowy, 5 — łuki przedszczękowe, 6 — łuk gnykowy, 7 — szczelina zaszcękowa przekształcająca się w tryskawkę, 8 — szczeliny lub worki skrzelowe, 9 — łuki skrzelowe, 10 — struna otoczona zawiązkami kręgow.

„oderwać” się od dna i przejść do życia nektonicznego, opanowując po raz pierwszy w dziejach kręgowców sztukę dobrego pływania (ryc. 223). Najstarsze znane nam ryby pancerne (*Placodermi*) są zarazem pierwszymi rybami, które „nauczyły się pływać” we właściwym tego słowa znaczeniu. Opanowaniu sztuki pływania sprzyjał progresywny rozwój narządów oddechowych wykształconych u pierwotnych szczękowców przypuszczalnie w postaci nici skrzelowych. Tego typu skrzela zewnętrzne były znacznie bardziej efektywnymi organami oddechowymi niż worki skrzelowe *Agnatha* (ryc. 220, B). Zasadnicze jednak znaczenie dla określenia kierunku przyszłej ewolucji *Gnathostomata* miało powstanie u nich organów aktywnego zdobywania pokarmu w postaci aparatu szczękowego (ryc. 224). Dane embriologii, anatomii porównawczej i paleontologii zgodnie wskazują, że aparat szczękowy *Gnathostomata* powstał w wyniku przeobrażenia funkcjonalnego i morfologicznego jednego z łuków skrzelowych. Przodkowie szczękowców musieli mieć kilkanaście szczelin skrzelowych, wzmocnionych łukami złożonymi z czterech beleczek chrzęstnych (pharyngo, epi-, cerato-, hypobranchiale) połączonych od strony brzusznej za pomocą łącznic (copulae) (por. ryc. 225, A). Środkowe elementy jednego z łuków skrzelowych (epi- i ceratobranchiale) zostały przeobrażone w łuk szczękowy (arcus mandibularis), na który



Ryc. 225. Wczesne stadium przekształcania się trzeciego łuku skrzelowego w aparat szczękowy *Gnathostomata* (A), oraz budowa hipotetycznych praszczękowców w ujęciu Siewiercowa. (Według Siewiercowa).

Abr<sub>1</sub>—Abr<sub>13</sub> kolejne łuki skrzelowe, Ah — łuk gnykowy, Am — łuk szczękowy, Aprbr<sub>1</sub>—<sub>2</sub> — łuki przedszczękowe przekształcające się w chrząstki wargowe, br<sub>1</sub> — pierwsza szczelina skrzelowa, br<sub>2</sub> — druga szczelina skrzelowa, Ch — struna grzbietowa, Crh — ceratohyale. C. Meck. — chrząstka Meckela, cop. — łącznice (copulae), Hm — hyomandibulare, mg — mózgowie, M. sp. — rdzeń kręgowy, Oc — oczy, orb. — oczodół, P — parachordalia, Pb<sub>1</sub>—<sub>2</sub> — szczeliny przedszczękowe, Pq — palatoquadratum, Tn — torebki nosowe, Tr — trabeculae, Ts — torebki słuchowe, Tw — torebki wzrokowe.

składają się u prymitywnych *Gnathostomata* takich jak *Placodermi* i *Chondrichthyes*, szczęka górna tworząca tzw. chrząstkę podniebiennokwadratową (palatoquadratum) oraz szczęka dolna tworząca początkowo tzw. chrząstkę Meckela (cartilago Meckeli). Mięśnie obsługujące łuk szczękowy rozwinęły się z umięśnienia pierwotnego łuku skrzelowego, zaś staw międzyszczękowy wytworzył się w miejscu połączenia obu części łuku skrzelowego.

Szczelina znajdująca się za łukiem szczękowym była u pierwotnych *Gnathostomata* (u *Placodermi*) początkowo jeszcze normalną szczeliną skrzelową, następnie jednak uległa zawężeniu do małego otworka (tzw. spiraculum) lub zanikła zupełnie. Łuk skrzelowy znajdujący się bezpośrednio za łukiem szczękowym stanowi tzw. łuk gnykowy, który również podlega znacznym modyfikacjom, a u wielu szczękowców stanowi element, za pomocą którego dokonuje się połączenie łuku szczękowego z mózgowcaszką.

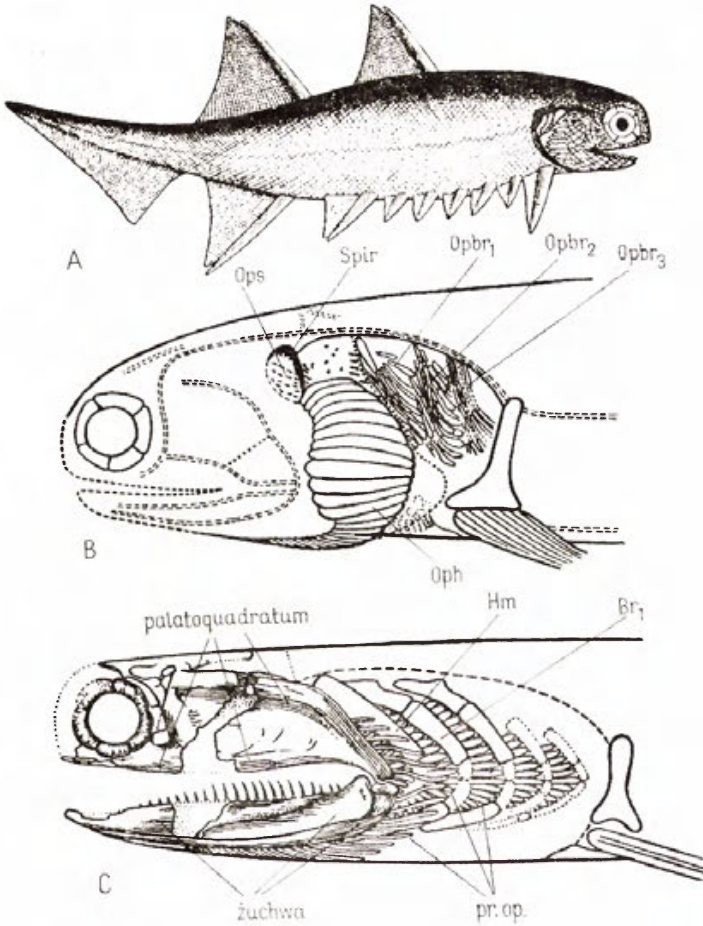
Powstanie chwytneho aparatu szczękowego było jednym z najważniejszych wydarzeń ewolucyjnych, jakie dokonały się w historii kręgowców. Początkowo jego obecność stanowiła jedynie cechę przystosowawczą małej grupy *Craniata*, która następnie ze względu na swe uniwersalne znaczenie biologiczne weszła na stałe w skład organizacji wszystkich wyższych kręgowców z człowiekiem włącznie. Duże znaczenie dla udoskonalenia się tego aparatu miał fakt, że zęby skórne znajdujące się u pierwotnych *Gnathostomata* na krawędziach jamy ustnej scaliły się następnie z łukiem szczękowym tworząc niezmiernie efektywny organ aktywnego zdobywania pokarmu. Fakty te świadczą zarazem o tym, że pierwotnym typem przystosowawczym *Gnathostomata* był typ drapieżny.

Najstarszymi przedstawicielami *Gnathostomata* były ryby pancerne (*Placodermi*). Na szczególną uwagę zasługuje grupa tzw. *Acanthodii*, znanych od górnego syluru do dolnego permu (ryc. 226). Są to najmniej wyspecjalizowane szczękowce, budowa których rzuca ważne światło na wczesne etapy ewolucji *Gnathostomata*. Przejawia się to m. in. w budowie ich aparatu skrzelowego, gdzie tryskawka (spiraculum) była jeszcze normalną szczeliną skrzelową, zbudowaną tak samo jak pozostałe. Prócz dwu par normalnych płetw parzystych *Acanthodii* miały jeszcze zmienną liczbę dodatkowych płetw parzystych, ilość których mogła dochodzić do 7 (ryc. 226, A). Wydaje się, że reprezentują one to stadium ewolucji *Gnathostomata*, kiedy powstające w wyniku rozpadu pierwotnie jednolitego fałdu skórnej płetwy parzyste nie były jeszcze pod względem ilościowym ustalone. Każda płetwa stanowiła błonę skórną wzmocnioną od przodu silnym kolcem płetwowym. Przymuszczalnie reprezentują one pierwotny typ płetw *Gnathostomata*.

Z grupą *Acanthodii* spokrewnione są pozostałe rzędy *Placodermi* — *Arthrodira* i *Antiarchi*. Były to zwierzęta pod wieloma względami bardziej już wyspecjalizowane, reprezentujące typ ekologiczny ryb dennych,

źle pływających. Pewne fakty zdają się wskazywać, że ryby te były pod względem fizjologicznym dwudyszne — tj. obok skrzel miały także płuca. Od prymitywnych *Placodermi* zbliżonych do *Acanthodii* pochodzą przypuszczalnie dwa dalsze pnie rozwojowe reprezentowane przez ryby chrzęstnoszkieletowe i kostnoszkieletowe.

Chociaż kopalne *Acanthodii* są niewątpliwie najprymitywniejszymi ze znanych *Gnathostomata*, dane anatomii i embriologii pozwalają nam przypuszczać, że były one poprzedzone w rozwoju rodowym przez szczękowce reprezentujące jeszcze pierwotniejsze stadium ewolucji (ryc. 225, B). Łuk szczękowy nie był bowiem najbardziej przednim łukiem



Ryc. 226. *Acanthodii* i ich aparat skrzelowy. (A — Według Romera, B—C według Szmalgauzena).

A — wygląd *Clmattus* (dewon dolny) opatrzonego dodatkowymi płetwami parzystymi; B — głowa *Euthacanthus* z dużym wieczkiem na łuku szczękowym (Ops, Oph) oraz mniejszymi na łukach skrzelowych (Opbr<sub>1-3</sub>); C — szkielet trzewiowy *Acanthodes* po usunięciu kości skórnych z widocznymi promieniami podtrzymującymi wieczko szczękowe i promieniami skrzelowymi (pr. op.), Br<sub>1</sub> — I łuk skrzelowy, Hm — odpowiednik hyomandibulare.



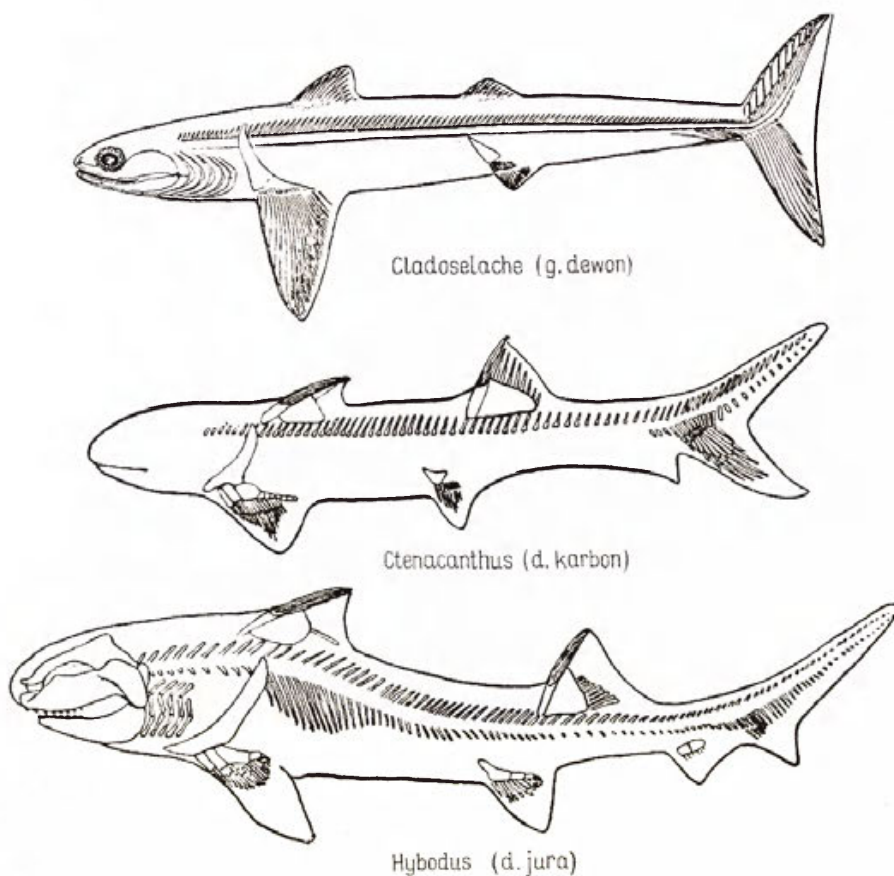
skrzelowym pierwotnych *Gnathostomata*, lecz przed nim znajdowały się jeszcze dwa łuki skrzelowe. Łuk szczękowy odpowiadałby trzeciemu łukowi skrzelowemu przodków *Gnathostomata* a zarazem i *Agnatha*, które, jak wiemy, zachowały w dużej mierze prymitywną budowę aparatu skrzelowego, zwłaszcza jego szkieletu. Przypuszczalnie u najprymitywniejszych przodków szczękowców te przednie szczeliny skrzelowe funkcjonowały jeszcze jako narządy oddechowe i dochodziły do samego otworu ustnego. Świadczy o tym obecność u prymitywnych szczękowców, np. żarłaczy, tzw. chrząstek wargowych stanowiących szczątki dwu pierwszych łuków skrzelowych (ryc. 224, B, 225, A). Zanim nastąpiło przekształcenie się trzeciego łuku skrzelowego w aparat szczękowy, przodkowie *Gnathostomata* musieli odżywiać się w sposób pasywny. Siewiercowa (1931/49) przypuszcza, że pierwotne uzbrojenie otworu ustnego mogło składać się z chrzęstnego pierścienia okołoustnego, przypominającego taki pierścień u dzisiejszych *Cyclostomata*, oraz wieńca czułek okołoustnych przypominających czułki oralne lancetnika. Tak więc przypuszczalna kolejność wydarzeń ewolucyjnych skłaniałaby nas do przyjęcia poglądu, że decydujące znaczenie dla dalszego rozwoju *Gnathostomata* musiało mieć oderwanie się praszczękowców od dna i przejście ich do aktywnego pływania. Umożliwiło to progresywny rozwój organów oddechowych i związanego z nimi szkieletu wisceralnego. To zaś, jak wiemy, stworzyło warunki do powstania przewodniego organu w dalszej ewolucji kręgowców — aparatu szczękowego.

**Pochodzenie Chondrichthyes.** Ryby chrzęstnoszkieletowe stanowią szczepek, którego główną grupą są spodouste (*Elasmobranchii*). Do niedawna przeważały poglądy, że spodouste stanowią najbardziej prymitywną grupę szczękowców. Dowodów na to upatrywano m. in. w budowie szkieletu wewnętrznego, który jest u nich chrzęstny, oraz w fakcie, że ich szkielet skórny składa się z zębów i płytek plakoidalnych uważanych również za bardzo prymitywne. Jednakże poznanie budowy ryb pancernych (*Placodermi*) wykazało, że ich szkielet wisceralny był znacznie prymitywniejszy niż szkielet wisceralny ryb chrzęstnoszkieletowych. U tych ostatnich bowiem szczelina skrzelowa położona za łukiem szczękowym stała się już niefunkcjonalna jako organ oddechowy i przekształciła się w tryskawkę (*spiraculum*). *Placodermi* mające silnie skostniały szkielet pojawiły się wcześniej niż *Chondrichthyes*, pierwsi przedstawiciele których znani są dopiero ze środkowego dewonu. Ryby chrzęstnoszkieletowe prawie na pewno wywodzą się od jednej z grup *Placodermi* i ich szkielet chrzęstny musiał rozwinąć się wtórnie. Jego obecność nie stanowi zatem cechy prymitywnej. Takie wtórne zastępowanie tkanki kostnej przez chrzęstną przejawia się także w historii płazów i może być uznane za pewnego rodzaju neotenię tkankową.

*Chondrichthyes* w istocie zachowywały wiele cech prymitywnych, jed-



nakże poglądy starszych badaczy, którzy upatrywali w nich przodków ryb kostnoszkieletowych (*Osteichthyes*) nie mogą być obecnie utrzymane. Ryby chrzęstnoszkieletowe wyodrębniły się za późno na to, aby być przodkami *Osteichthyes* i wcześniej przejawily tendencję do specjalizacji



Ryc. 227. Kopalni przedstawiciele ryb spodoustnych. (Według Gregory'ego).

morfolologicznej, która wyraża się m. in. brakiem płuc lub homologicznego im pęcherza pławnego. Natomiast obecność takich organów jest charakterystyczna dla wszystkich ryb kostnoszkieletowych, a przypuszczalnie cechowała już ryby pancerne.

Najstarszymi przedstawicielami ryb chrzęstnoszkieletowych są prazarłacze (*Cladoselachii*) znane od środkowego dewonu do permu (ryc. 227). Reprezentowały one prymitywny typ drapieżny, który dał początek innym liniom ewolucyjnym o większym stopniu specjalizacji. Wyrażało się to przede wszystkim modyfikacjami aparatu szczękowego, w szczególności uzębienia, oraz płetw jako organów ruchu. W wyniku radiacji adaptacyjnej wytworzyła się w karbonie i permie duża różnorodność

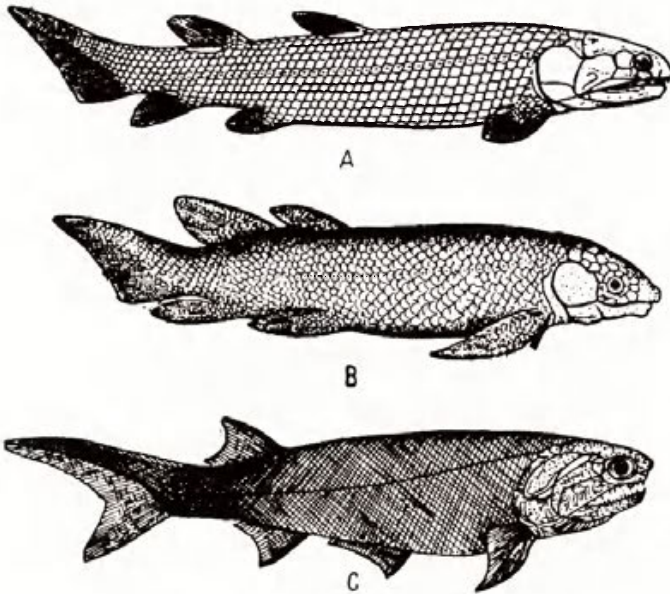
form, z których większość wymiera z końcem ery paleozoicznej. W erze mezozoicznej mamy do czynienia z powtórным różnicowaniem typów przystosowawczych, pochodzących od centralnej grupy reprezentowanej przez niewyspecjalizowane żarłacze z grupy hybodontów (*Hybodus*) (ryc. 227). Prymitywne żarłacze mezozoiczne podlegają szczególnie intensywnemu różnicowaniu w jurze. Dochodzi tu przede wszystkim do powstania nowych form reprezentujących w zasadzie stary, drapieżny typ przystosowawczy lecz znacznie udoskonalony. W rezultacie tego procesu, który można by określić jako zjawisko „modernizacji” żarłaczy powstały aktywne formy drapieżne o opływowych wrzecionowatych ciałach i udoskonalonym aparacie szczękowym. Równocześnie dokonuje się rozwój drugiej linii reprezentowanej przez formy przydenne, mające ciało grzbieto-brzusnie spłaszczone. Prowadzą one m. in. do powstania płaszczek (*Batoidea*).

**Pochodzenie i wczesne etapy ewolucji Osteichthyes.** Ryby kostnoszkieletowe stanowią szczepek, który cechuje tendencja do silnego kostnienia czaszki i kręgów. Kostnienie to dokonuje się przez rozwój kości zastępczych i skórnych. Prymitywnych przedstawicieli wszystkich szczepek należących do *Osteichthyes* cechuje także obecność silnie rozwiniętego szkieletu skórniego w postaci płytek kostnych opatrzonych powłoką w postaci tzw. ganoiny lub kosminy. Te początkowo grube tarczki kostne zostają następnie zastąpione znacznie cieńszymi i elastycznymi łuskami, tworzącymi okrywę ciała u bardziej progresywnych grup *Osteichthyes*.

Ryby kostnoszkieletowe pochodzą przypuszczalnie od *Acanthodii* lub blisko z nimi spokrewnionej grupy pierwotnych szczękowców. Jednakże wyraźna luka morfologiczna, jaka istnieje między tymi dwoma grupami *Gnathostomata*, nie jest zapełniona przez żadne ogniwa pośrednie. Wynika to z wielkiej niekompletności danych paleontologicznych odnoszących się do wczesnych etapów historii *Osteichthyes*. Ponieważ najstarsi, dewońscy przedstawiciele ryb kostnoszkieletowych zamieszkiwali zbiorniki słodkowodne należy przypuszczać, że środowisko to było dla nich pierwotne. W związku z tym wysunięto interesujące przypuszczenie, że najstarsze ryby kostnoszkieletowe, reprezentujące stadium ewolucji pośrednie między *Acanthodii* i *Osteichthyes*, zamieszkiwali rzeki i strumienie, osady których szybko ulegają zniszczeniu i z reguły nie zachowują się. Tym właśnie można tłumaczyć ową znamioną lukę jaka zaznacza się w danych paleontologicznych przypadających na początkowy okres historii ryb kostnoszkieletowych.

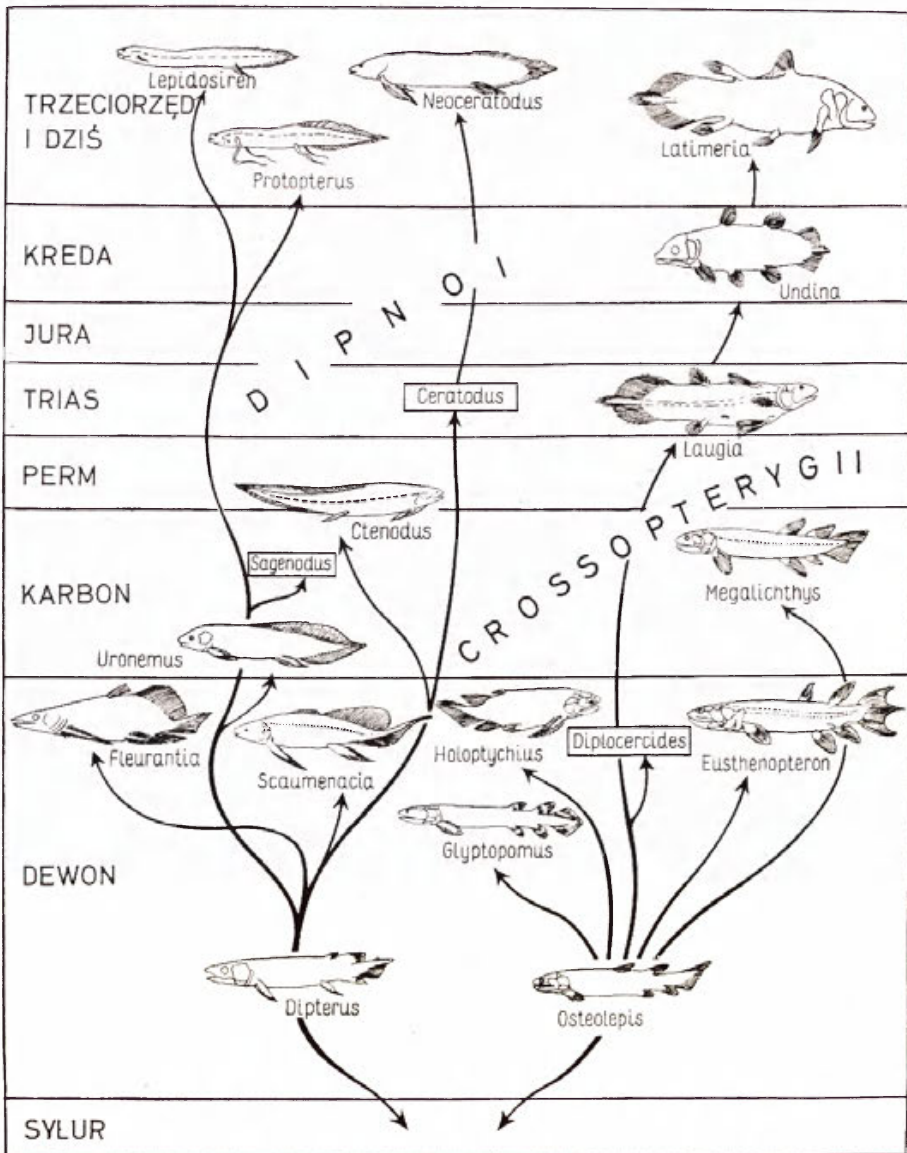
Pod względem morfologicznym *Osteichthyes* różnią się od *Placodermi* przekształceniem pierwszej szczeliny skrzelowej w tryskawkę oraz modyfikacją łuku gnykowego, który przestaje być u nich funkcjonalnym łukiem skrzelowym. Natomiast od *Chondrichthyes* różni je znaczne skostnienie szkieletu, co stanowi zresztą cechę konserwatywną,

odziedziczoną po *Placodermi*. W stanie kopalnym ryby kostnoszkieletowe pojawiają się w dolnym dewonie i reprezentowane są już wtedy przez ryby trzonopłetwe (*Crossopterygii*) oraz prymitywne ryby promieniopłetwe (*Actinopterygii*) należące do szczepu *Chondrostei*. Nieco później,



Ryc. 228. Pierwotnych przedstawicieli ryb trzonopłetwych (A — *Osteolepis*, dewon środkowy); dwudysznych (B — *Dipterus*, środkowy dewon); oraz promieniopłetwych (C — *Cheirolepis*, środkowy dewon), cechowało jeszcze daleko posunięte podobieństwo wyglądu i budowy. (Według Romera).

w środkowym dewonie, pojawiają się przedstawiciele trzeciego szczepu — ryby dwudyszne (*Dipnoi*). Wszystkie te trzy szczepy są niewątpliwie blisko ze sobą spokrewnione. Świadczy o tym słabe zaznaczenie się różnic u pierwotnych przedstawicieli wszystkich wspomnianych szczepów i występowanie wielu cech wspólnych (ryc. 228). Można z tego wnioskować, że proces dywergencji ryb kostnoszkieletowych musiał rozpocząć się dopiero w początkach dewonu i dlatego stopień rozbieżności osiągnięty przez poszczególne szczepy był początkowo jeszcze niewielki. Występowanie u przedstawicieli wszystkich tych szczepów heterocerkalnej płetwy ogonowej oraz okrywy z masywnych tarczek kostnych świadczy o tym, że początkowo reprezentowały one podobny typ przystosowawczy. Dewońskie ryby kostnoszkieletowe były wszystkie przypuszczalnie fizjologicznie dwudyszne, tj. obok skrzel miały płuca. Świadczy o tym budowa dzisiejszych przedstawicieli prymitywnych szczepów ryb kostnoszkieletowych, należących do grup reliktowych i blisko spokrewnionych z pierwotnymi rybami dewońskimi (ryby dwudyszne, *Polypterus*, *Calamoichtys*). Obok skrzel mają one płuca umożliwiające im oddychanie powietrzem atmosferycznym.



Ryc. 229. Drzewo rodowe ryb trzonopłetwych i dwudysznych (Według Gregory'ego).

rycznym. Fizjologiczna dwudyszność pierwotnych *Osteichthyes* stanowiła cechę filogenetycznie bardzo starą, bo przypuszczalnie odziedziczoną jeszcze od *Placodermi*. Cecha ta stanowiła przystosowanie do życia w słabo przewietrzanych i być może sezonowo wysychających zbiornikach słodkowodnych. Jednakże prospektywne, przyszłościowe, znaczenie tego przystosowania, jak to wykazał dalszy bieg wydarzeń ewolucyjnych, znacznie



wykraczało poza jego pierwotną funkcję i stworzyło następnie podstawy do przejścia do życia naziemnego.

U ryb promieniopłetwych ewolucja wyraża się m. in. powstaniem miękkich promieni płetw, stopniowym rozwojem coraz to większego skostnienia szkieletu oraz przekształceniem płuc we wtórny organ zwany pęcherzem pławnym. Równocześnie zanika tryskawka. Kolejne etapy ewolucji promieniopłetwych reprezentują grupy *Chondrostei* (dolny dewon — dziś), *Holosteii* (górny perm — dziś) i *Teleostei* (górną jurę — dziś). Tylko ostatnia grupa znajduje się w pełnym rozkwicie i jest od końca kredy dominującym szczepem *Osteichthyes*. Pozostałe szczepy reprezentują obecnie grupy reliktowe.

Centralną grupą ryb kostnoszkieletowych są trzonopłetwe (*Crossopterygii*), które w dewonie były dominującą grupą ryb. Trzonopłetwe żyły w środowisku słodkowodnym i niewątpliwie były fizjologicznie dwudyszne. Świadczy o tym m. in. obecność nozdrzy wtórnych, tj. kanałów łączących jamę nosową z gardzielą. Ważną cechą ryb trzonopłetwych była budowa ich płetw parzystych i grzbietowych, opatrzonych silnie rozwiniętym szkieletem złożonym z szeregu kości i silnie umięśnionych. Płetwy te miały niewątpliwie duże możliwości ruchowe.

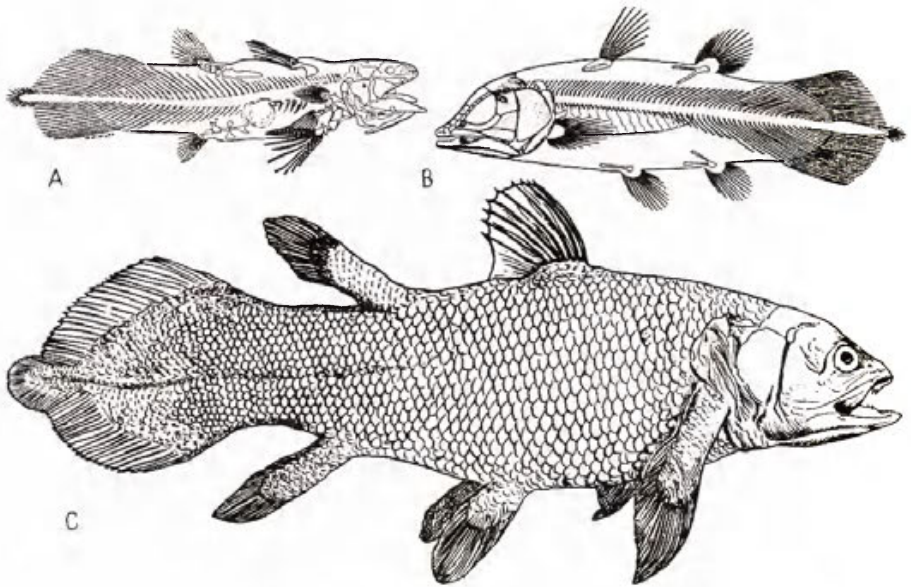
Pod względem ekologicznym ryby trzonopłetwe wytworzyły dwa typy przystosowawcze. Najstarszym z nich był typ słodkowodny, reprezentowany przez grupę *Rhipidistia*. Obok prymitywnych trzonopłetwych reprezentowanych przez *Porolepis*, *Osteolepis* i *Eusthenopteron* (z dolnego, środkowego i górnego dewonu) należą do trzonopłetwych także formy bardziej wyspecjalizowane jak *Glyptolepis* i *Holoptychius* (ryc. 229). Dlatego zdaniem pewnych paleontologów *Rhipidistia* są grupą sztuczną, w której wyróżnić należy dwa zasadniczo odrębne szczepy (por. str. 509).

W środkowym dewonie od trzonopłetwych oddzielił się szczep dwudysznych (*Dipnoi*), których dalszy rozwój poszedł w kierunku ścisłego przystosowania się do życia w sezonowo wysychających zbiornikach wodnych (ryc. 229). Pod względem fizjologicznym *Dipnoi* są dwudyszne oraz mają zdolność zapadania w długotrwały stan anabiozy. Przeszły one zarazem na pokarm roślinny, co różni je od drapieżnych ryb trzonopłetwych. Kierunek morfologicznej ewolucji dwudysznych cechuje specjalizacja wyrażająca się redukcją szeregu kości czaszki (praemaxillare, maxillare i dentale). W związku z tym zanikają także zęby znajdujące się na krańcach szczęk, natomiast na podniebieniu rozwijają się płytki zębów powstałe ze zrośnięcia się szeregu pierwotnie pojedynczych zębów podniebiennych.

Natomiast w górnym dewonie od pierwotnych trzonopłetwych wyodrębnił się szczep bardziej progresywnych *Crossopterygii*, tworzących podrząd *Coelacanthini* (ryc. 229). Paleozoiczni przedstawiciele tego szczepu byli jeszcze rybami słodkowodnymi, natomiast od triasu pojawiają się formy morskie (ryc. 230). Historia tego szczepu wiąże się też



bardzo ściśle z przystosowaniem do tego nowego środowiska, w szczególności do życia w głębokich wodach strefy pelagicznej. Powoduje to zmniejszenie się stopnia skostnienia szkieletu, redukcję nozdrzy wtórnych. W związku z życiem w głębokich strefach morza płuco stało się



Ryc. 230. Kopalni i żyjący przedstawiciele *Coelacanthini*. (Według Gregory'ego).  
A — *Laugia* (trias); B — *Macropoma* (kreda); C — *Latimeria* (dziś).

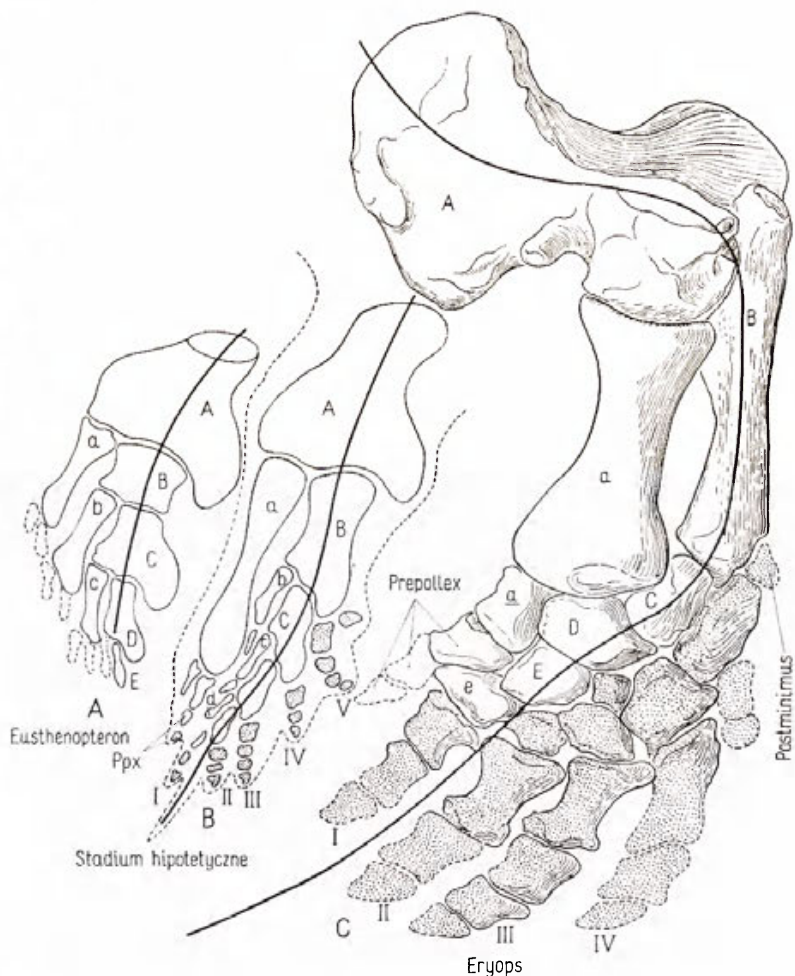
niefunkcjonalne i podlega zwapnieniu. Takie zwapniałe płuca zachowały się w stanie kopalnym u najmłodszych znanych w stanie kopalnym jurajskich i kredowych *Crossopterygii*. Przez wiele lat myślano, że szczep ten wymarł całkowicie pod koniec ery mezozoicznej. Dlatego też odkrycie współcześnie żyjącego przedstawiciela *Coelacanthini* — *Latimeria chalumnae*, złowionej w 1938 r. u południowo-wschodnich wybrzeży Afryki stało się wielką sensacją naukową. Przypuszczalnie jednak, już od początku trzeciorzędu były one szczepem reliktowym, który dziś reprezentowany jest tylko przez jeden rodzaj, stanowiący przeżytek potężnej niegdyś grupy kręgowców.

**Ryby trzonopłetwe jako przodkowie płazów.** Prymitywny szczep słodkowodnych ryb trzonopłetwych — *Rhipidistia* trwał do końca okresu permskiego. W przeciągu swej historii *Rhipidistia* odegrały doniosłą rolę w dziejach kręgowców, zapoczątkowały bowiem rozwój gromady płazów, a za ich pośrednictwem wszystkich kręgowców lądowych.

Przejście do życia lądowego umożliwił trzonopłetwym biologiczny charakter ich przystosowania do środowiska. Przystosowania te miały wyraźnie prospektywny charakter i umożliwiały prócz życia w środo-

wisku wodnym, także penetrację najbliższych biotopów lądowych. Wśród tych przystosowań dwa odegrały szczególnie doniosłą rolę. Były nimi oddychanie płucami i budowa płetw. Te ostatnie opatrzone były silnie rozwiniętym szkieletem, przy czym rozkład poszczególnych kości bardzo już przypominał szkielet kończyn kręgowców lądowych (ryc. 231). Płetwy takie, normalnie służące do pływania, mogły być także używane przy poruszaniu się naziemnym.

Interesujący problem stanowi zagadnienie mechanizmów ekologicznych, które spowodowały „pierwsze opuszczenie środowiska wodnego” przez ryby trzonopłetwe. Ten proces filogenetyczny stanowiący zarazem jeden z ciekawszych przejawów ekogenezy (por. str. 195) można by określić



Ryc. 231. Porównanie budowy szkieletu płetwy ryby trzonopłetwej *Eusthenopteron* (A) i labiryntodonta *Eryops* (C) oraz hipotetyczne stadium przejściowe w ewolucji kończyny chodowej (B). (Według Gregory'ego).

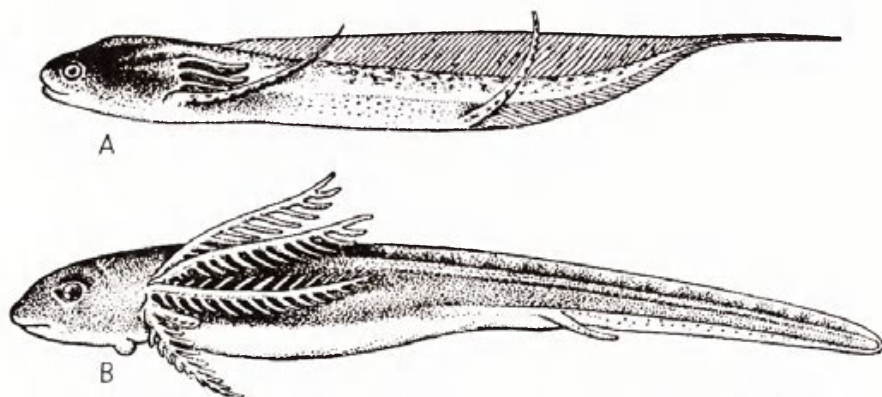
I—V kolejne palce; homologiczne kości oznaczono tymi samymi literami.

mianem „terrestriacji” (od łac. terra — ziemia, ląd), czyli „uładowienia” kręgowców. Według starszych poglądów (rozwinętych w szczególności przez Romera, 1933) trzonopłetwe zamieszkiwały sezonowo wysychające zbiorniki wodne. W okresie wysychania zbiornika i powstawania w nim „głodu tlenowego” trzonopłetwe przechodziłyby do oddychania całkowicie płucnego i migrowały w poszukiwaniu większych zbiorników wodnych. Właśnie konieczność dokonywania takich wędrówek spowodowała rozwój przystosowań do życia naziemnego. Tak więc, jak to paradoksalnie ujął Romer, ryby przekształciły się w kręgowce lądowe w rezultacie poszukiwania wody. Później okazało się, że ten niezwykle interesujący pogląd Romera zawiera jednak pewne punkty słabe. Zwrócono przede wszystkim uwagę na małe prawdopodobieństwo dokonywania dłuższych wędrówek przez ryby właśnie w okresie suszy. Drugim słabym punktem jest kwestia oceny warunków klimatycznych warunkujących wychodzenie trzonopłetwych na ląd. Obecnie wielu badaczy uważa, że proces uładowienia ryb trzonopłetwych dokonał się w klimacie gorącym i wilgotnym. Wydaje się, że trzonopłetwe stanowiły grupę oscylującą na pograniczu brzegu i wody, w obszarze mielizn. W razie niebezpieczeństwa ryby te uciekały na mielizny lub na ląd. Wędrówki na brzeg i do wody w celu zdobywania pokarmu mogły też mieć określony rytm dobowy. Taki tryb życia sprzyjał powstawaniu coraz to doskonalszych przystosowań do życia naziemnego (Szmalgauzen, 1957). Biotopy naziemne, wówczas nie zasiedlone przez inne formy drapieżne, stanowiły doskonałe pole dla dalszej eksploracji.

Przystosowanie do życia lądowego wiązało się u ryb trzonopłetwych ze stopniowym zmniejszaniem się roli skrzel w procesie oddychania u form dorosłych. W rezultacie przemian ewolucyjnych oddychanie skrzelami zachowało się jedynie u form larwalnych, zaś formy dorosłe, powstające w rezultacie przeobrażeń (metamorfozy) oddychały wyłącznie płucami i skórą (choćby przypuszczalnie żyły one jeszcze nadal w wodzie). Na tej drodze doszło także do powstania charakterystycznego dla płazów sposobu rozwoju ontogenetycznego. Cechuje go występowanie wodnych larw, tzw. kijanek, oraz procesu metamorfozy, w rezultacie której dokonuje się głęboka przebudowa organizmu larwy, związana z zanikiem przystosowań do życia w wodzie, zaś rozwojem przystosowań do życia naziemnego. Larwy płazów, zwłaszcza na wczesnych stadiach rozwoju, bardzo przypominają larwy ryb dwudysznych (*Dipnoi*) (ryc. 232). Podobne larwy występują także u prymitywnych ryb promieniopłetwych. Nie ulega zatem wątpliwości, że larwy typu kijanek były właściwe wszystkim pierwotnym *Osteichthyes* i przypuszczalnie występowały także u *Crossopterygii*. W dalszej ewolucji płazów kijanki wtórnie nabyły licznych przystosowań larwalnych, co nie doprowadziło jednak do zatarcia pierwotnego typu ich budowy odziedziczonych po rybich przodkach.

Przemiany na etapie „ryba-płaz” wyrażały się głównie w modyfikacji

stadium dorosłego, natomiast modyfikacje młodszych stadiów ontogenezy dokonały się dopiero potem, u typowych już zwierząt lądowych jakimi są gady (por. str. 514). Modyfikacje stadium dorosłego zachodziły u przodków płazów stopniowo na różnych etapach ich filogenezy. Po-



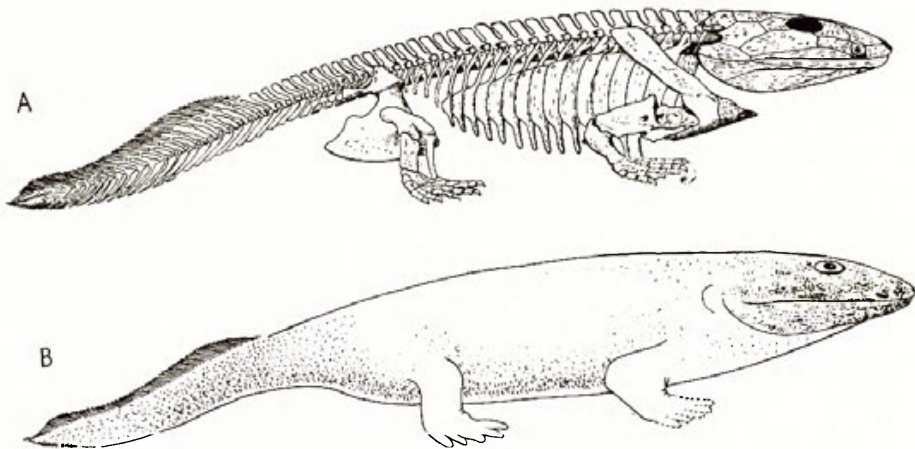
Ryc. 232. Larwy ryb dwudysznych przypominające kijanki płazów:  
A — *Protopterus*; B — *Lepidosiren*. (Według Nikolskiego).

dobnie pierwotna metamorfoza musiała być procesem początkowo długotrwałym, nie połączonym z wyjściem na ląd po jej ukończeniu. Dopiero następnie dokonać się musiało ściślejsze zespolenie różnorodnych przemian morfogenetycznych i skorelowanie tego procesu ze zmianą trybu życia, tj. wyjściem na ląd (Szarski, 1957). Możemy tu więc mówić o ewolucji ontogenezy, która polegałaby na kumulowaniu się szeregu zmian morfologicznych i fizjologicznych. Kluczem tych procesów było przypuszczalnie uzależnienie się głównych przemian zachodzących w metamorfozie płazów, od działalności tarczycy. Jak wiadomo działa ona przyspieszająco na proces przeobrażania się płazów, lecz według poglądów Szarskiego taka jej rola jest całkowicie wtórna. Na innym stanowisku stoi m. in. Sembrat (1959, 1962), który reprezentuje pogląd, że ewolucja systemu wydzielania wewnętrznego, zwłaszcza tarczycy i jej homologów była doniosłym czynnikiem modyfikującym pierwotny przebieg zarówno ontogenezy jak i filogenezy. W myśl tych poglądów aktywność tarczycy, a także zwiększenie się reaktywności (uczulenia) tkanek na jej działanie morfogenetyczne były jednym z czynników, które w przebiegu filogenezy *Tetrapoda* warunkowały proces przystosowywania się pierwotnie wodnych kręgowców, w zwierzęta lądowe. Poglądy te opierają się na obserwacjach wykazujących, że sztucznie wywoływana nadtarczyczność powoduje u ryb niedorozwój łusek, silniejszy rozwój naskórka i zaznacza się niedorozwojem skrzel, a także wywołać ma zmiany zachowania się (wychodzenie z wody). Podobne procesy musiały dokonać się w przebiegu filogenezy *Tetrapoda*. Jednakże mimo tych analogii problem znaczenia tarczycy jako mechanizmu ulądowienia ryb pozostaje nadal otwarty.



**Najstarsze znane płazy — Ichthyostegalia.** „Odkrycie dewońskich ichtiostegidów w 1931 roku stanowiło jedno z największych wydarzeń w historii paleontologii kręgowców, które porównać można z dokonaniem sześćdziesiąt lat wcześniej odkryciem słynnego jurajskiego praptaka (*Archaeopteryx*). *Ichthyostegalia* są nie tylko najstarszymi ze znanych obecnie czworonogów. Pod wieloma względami są one także bardziej rybnie i bardziej prymitywne niż jakkolwiek inna znana nam grupa *Tetrapoda*. Mówiąc obrazowo wypełniają one lukę jaka istnieje między rybami a kręgowcami lądowymi”. W ten sposób jeden z odkrywców ocenił filogenetyczne znaczenie najstarszej grupy płazów — *Ichthyostegalia* (Jarvik, 1962). W istocie w budowie tych niezwykłych kręgowców kombinują się cechy ryb trzonopłetwych i prymitywnych płazów należących do podgromady *Labirynthodontia*. Od swoich bezpośrednich przodków, ryb trzonopłetwych *Ichthyostegalia* różnią się przede wszystkim silną redukcją wieczka oraz szkieletu skrzelowego, powstaniem typowych dla *Tetrapoda* kończyn pięciopalcowych i związanego z tylną ich parą silnego pasa miednicowego połączonego z kręgosłupem (ryc. 233).

Cechą, która od razu zwraca uwagę na prymitywność *Ichthyostegalia*, jest budowa czaszki. Prócz tego, że plan rozkładu poszczególnych kości czaszki jest niemal identyczny z planem budowy czaszki ryb trzonopłetwych, *Ichthyostegalia* miały zachowane w tylnej części czaszki dwie

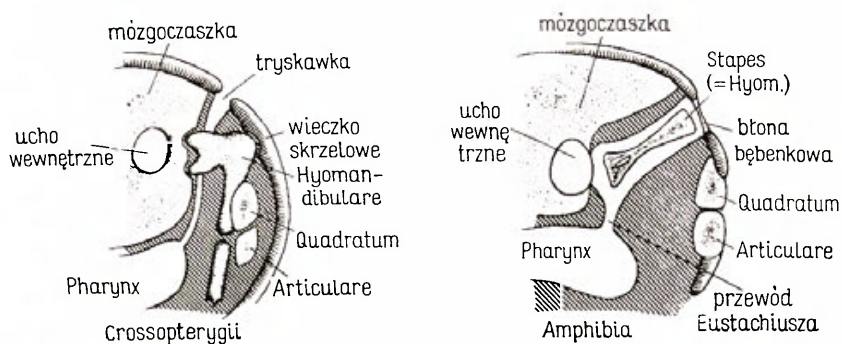


Ryc. 233. Rekonstrukcja szkieletu (A) i wyglądu (B) górnodewońskiej *Ichthyostega*. (Według Jarvika).

kości, wchodzące niegdyś w skład wieczka skrzelowego. Kości te nie występują u żadnego innego kręgowca lądowego. W tylnej części czaszki powstały wcięcia uszne stanowiące ślad po zanikłym u form dorosłych aparacie skrzelowym. Pierwsza szczelina skrzelowa, wykształcona u trzonopłetwych w postaci tryskawki, przekształciła się u płazów w jamę ucha środkowego, otwierającą się do gardzieli za pomocą trąbki słuchowej



(tuba acustica s. Eustachii) i pokrytą skórą tworzącą w tym miejscu błonę bębenkową (membrana acustica). W jamie ucha środkowego płazów znajduje się kosteczka słuchowa zwana strzemiączkiem (stapes). Badania anatomiczno-porównawcze i embriologiczne wskazują, że stanowi ona odpowiednik grzbietowego elementu łuku gnykowego, tzw. hyomandibulare (por. str. 494). U *Crossopterygii* kość ta służyła początkowo



Ryc. 234. Budowa okolicy ucha i sposób połączenia szczęki dolnej z mózgowczaszką u ryb trzonopłetwych i u płazów. (Według Torreya).

do połączenia wieczka skrzelowego z kością kwadratową czaszki, przy czym zajmowała ona położenie w sąsiedztwie tryskawki i błędnika (ryc. 234). Wraz z przejściem do życia lądowego zmieniły się zasadniczo warunki odbierania dźwięków i tym samym powstała konieczność utworzenia aparatu przewodzącego drgania powietrza oraz wzmacniającego je. Rolę tę zaczynają spełniać z jednej strony błona bębenkowa i strzemiączko, a z drugiej jama ucha środkowego (ryc. 234). Ich obecność stanowi znamienne cechy morfologiczne świadczące o przystosowaniu się kręgowca do życia na lądzie. Wszystkie *Tetrapoda* w tym samym stopniu co obecność odpowiedniego typu kończyn palczastych, cechuje też budowa aparatu słuchowego, zwłaszcza obecność strzemiączkowce, *Stapedifera*).

Mimo że kończyny *Ichthyostegalia* mają typową dla kręgowców lądowych budowę szkieletu, cechowały je jeszcze rybnie proporcje. Wyraża się to odmienną niż u dzisiejszych *Tetrapoda* proporcją wielkości kończyn przednich do tylnych. Podobnie jak przednie płetwy parzyste *Crossopterygii* tak i przednie kończyny *Ichthyostegalia* były silniejsze niż tylne. Jest to niewątpliwie cecha prymitywna, podobnie jak wykształcenie ich szkieletu składającego się z bardzo krótkich i masywnych kości. Pewne fakty zdają się wskazywać, że na etapie przejściowym między rybą i płazem, kończyny musiały przechodzić przez stadium ewolucyjne bardziej prymitywne niż to, które cechuje *Ichthyostegalia*. Nie jest wykluczone, że w pewnej fazie ewolucji kończyn występowały w nich nadliczbowe palce,

nadające kończynie postać pierwotnie wielopalcową (przypuszczalnie siedmiopalcową). Ślady takiego etapu ewolucyjnego zachowują się w postaci szczałkowych palców zewnętrznych (praepollex i postminimus), obecnych u pewnych płazów i gadów. Ponieważ kończyny tylne *Ichthyostegalia* opierały się o silnie rozwinięty pas miednicowy, przyrastający za pomocą ścięgien do kręgosłupa, mamy pewność, że posługiwały się one kończynami w sposób chodowy.

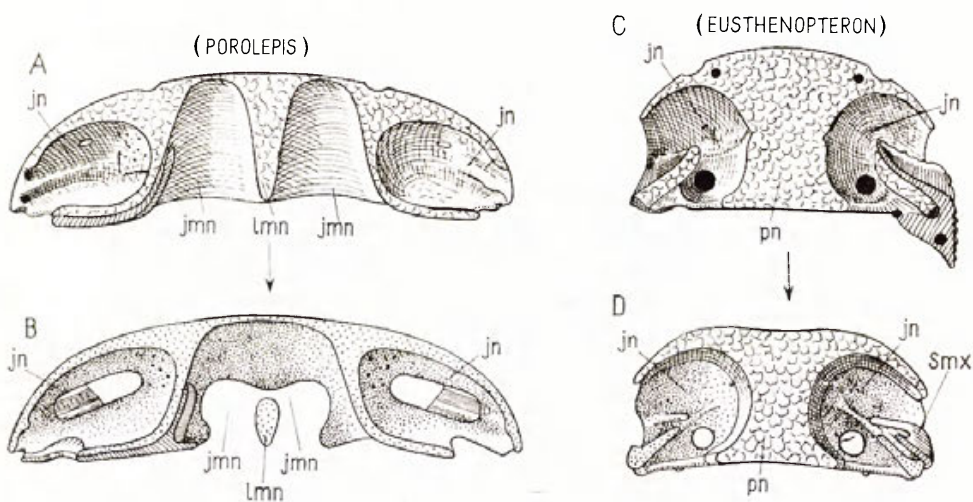
Wraz z czaszkami *Ichthyostegalia* znajdowano także tylne części ciała nie znanych bliżej kręgowców z zachowanymi płetwami ogonowymi. Początkowo przypuszczano, że należą one do trzonopłetwych. Następnie jednak okazało się, że są to tylko części ciała ichtiostegidów, które miały jeszcze rybnie ogony. Ich płetwa ogonowa powstała przypuszczalnie z połączenia płetwy ogonowej z grzbietową i podtrzymywana była podobnie jak płetwa ryb promieniami płetwowymi (ryc. 233). Ciało ichtiostegidów pokryte było od strony brzusznej i na ogonie łuskami.

*Ichthyostegalia* znane w stanie kopalnym od górnego dewonu do górnego karbonu można uważać za prymitywne płazy, od których pochodzą przypuszczalnie pozostałe ich szczepy (inne poglądy por. str. 509). Stanowią zarazem najstarszą grupę podgromady *Labirynthodontia* występującą do końca triasu. Labiryntodonty nie stanowiły jednorodnej grupy, lecz zróżnicowane były na szereg szczepów. Obok *Ichthyostegalia* bardzo prymitywną grupę stanowiły *Embolomeri* znane od dolnego karbonu do permu. Jest to jednak zarazem grupa, od której pochodzą przypuszczalnie gady (*Reptilia*). Grupa *Rhachitomi* skupia pod wieloma względami najbardziej typowe labiryntodonty karbonu, a zwłaszcza permu kiedy zaznacza się ich duże zróżnicowanie. Podczas gdy *Embolomeri* były na pół wodne, *Rhachitomi* reprezentują typ płaza naziemnego. Przystosowanie do środowiska naziemnego nie stanowiło jednak konsekwentnej tendencji w ewolucji labiryntodontów. Zarówno wśród *Rhachitomi* jak i wywodzących się od nich triasowych *Stereospondyli* dochodzi do powstawania form wtórnie wodnych, niekiedy opatrzonych przez całe życie skrzelami (grupa *Brachyopidae*). Świadczy to o dużym znaczeniu neoteni w ewolucji płazów, czego najlepszym dowodem są dzisiejsze odmienne należące do grupy *Perennibranchiata*.

Współczesne grupy płazów wywodzą się przypuszczalnie od labiryntodontów. U wszystkich przejawia się tendencja do wtórnego zastąpienia tkanki kostnej przez chrząstkę. Tendencja ta wiąże się z jednej strony ze zmniejszaniem się rozmiarów ciała płazów, z drugiej zaś z częstą w ewolucji tej grupy neotenią. Ta ostatnia umożliwiła zastępowanie tkanki kostnej przez pojawiającą się wcześniej w ontogenezie chrząstkę (por. str. 483). Płazy bezogonowe znane są w stanie kopalnym od triasu (*Protobatrachus*). Jednakże już pewne karbońskie labiryntodonty, jak *Miobatrachus*, przejawiały podobne tendencje ewolucyjne (budowa kręgow i zanik licznych kości czaszki). Płazy beżnogie reprezentują wyspecja-

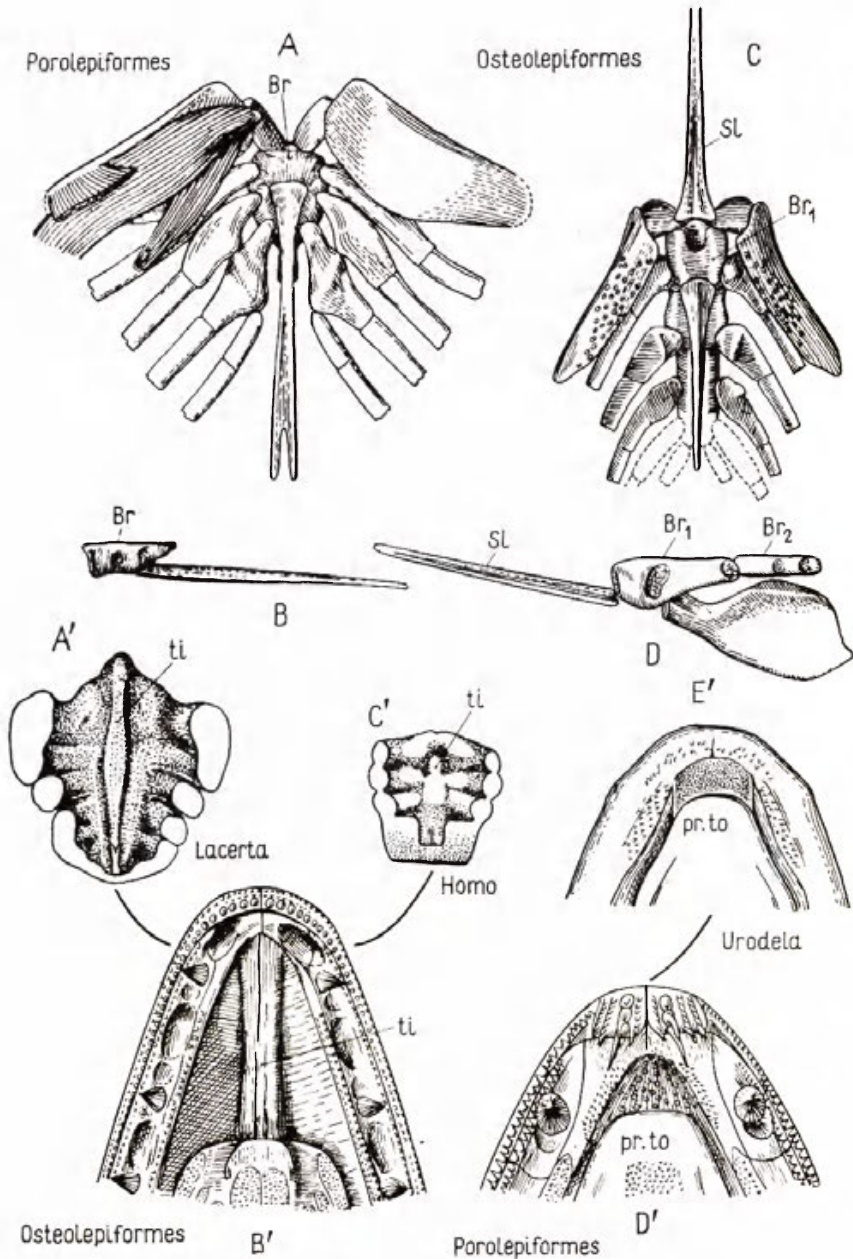
lizowaną grupę o nie znanym bliżej pochodzeniu. Jedni łączą je z płazami ogoniastymi (*Urodela*), inni zaś starają się je zbliżyć do labiryntodontów reprezentujących podobny typ przystosowań. Pochodzenie płazów ogoniastych stanowi jeden z najbardziej kontrowersyjnych problemów i jest przedmiotem dużej różnicy zdań. Chociaż pewni przedstawiciele tej grupy płazów są znani dopiero z kredy, nie można wykluczać, iż reprezentują one grupę znacznie starszą i pod wieloma względami bardzo prymitywną.

**Stosunki filogenetyczne wśród niższych Tetrapoda.** W przeszłości wielokrotnie już wypowiedziano poglądy, że płazy, a wraz z nimi wszystkie *Tetrapoda* nie stanowią filogenetycznie jednorodnej grupy, lecz składają się z kilku, co najmniej zaś dwu głównych pni rozwojowych, które niezależnie wyodrębniły się od swych rybich przodków. W ostatnich latach najbardziej szeroko opracowaną i opartą na bogatym materiale faktycznym, hipotezę tego rodzaju wysunął szwedzki paleontolog Jarvik (1942, 1961, 1962). Podstawę poglądów Jarvika stanowią różnice w budowie ryb trzonopłetwych z grupy *Rhipidistia*, które zdaniem tego badacza stanowią w istocie dwa zupełnie niezależne szczepy o randze rzędów — *Osteolepiformes* i *Porolepiformes*. Początkowo Jarvik opierał się głównie na róż-



Ryc 235. Podobieństwa w budowie części nosowej czaszki ryb trzonopłetwych z grupy *Porolepiformes* (A — *Porolepis*, d. dewon) i płazów ogoniastych (B), oraz trzonopłetwych z grupy *Osteolepiformes* (C — *Eusthenopteron*, g. dewon) i pozostałych płazów (na przykładzie dzisiejszych żab — D), jako dowód difiletizmu płazów w ujęciu Jarvika. (Według Jarvika).

Rzuca się w oczy (A—B) szerokie rozstawienie jam nosowych (jn), rozdzielonych obszerną jamą międzynosową (jmn), służącą zapewne do pomieszczenia gruczołu międzyszczękowego i przedzieloną wąską listewką międzynosową (lmn). Natomiast w C i D jamy nosowe są zbliżone i oddzielone tylko przegrodą nosową (pn). Według Jarvika *Osteolepiformes* i pochodzące od nich *Tetrapoda* różniły się od *Porolepiformes* i pochodzących od nich *Urodela* pewną liczbą innych cech, np. obecnością u pierwszych kości-septomaxillare (Smx).



Ryc. 236. Różnice w budowie szkieletu gnykowego u ryb trzonopłetwych (A—D) oraz w budowie języka i dna jamy ustnej u *Tetrapoda* (A'—E'), jako dowody difiletyzmu kręgowców lądowych według poglądów Jarvika. (Według Jarvika).

*Osteolepiformes* różniłyby się od *Porolepiformes* obecnością podwójnego basibranchiale ( $Br_1$ — $Br_2$ , D) oraz dłuższej beleczki podjęzykowej (SL), zaś *Porolepiformes* zbliżyłyby się do *Urodela* przez nieparzyste basibranchiale (Br, B) i brak beleczki podjęzykowej. Natomiast u kręgowców wywodzących się od *Osteolepiformes* beleczka podjęzykowa zaznacza się w postaci wyniosłości na dnie jamy ustnej, tzw. tuberculum impar (ti, A'—C') tworzącej zarazem główną część ich języka. Takiej wyniosłości brak natomiast u płazów ogoniastych (D'—E'), mających podobnie jak *Porolepiformes* zupełnie inny styl budowy dna jamy ustnej i języka (pr. to).



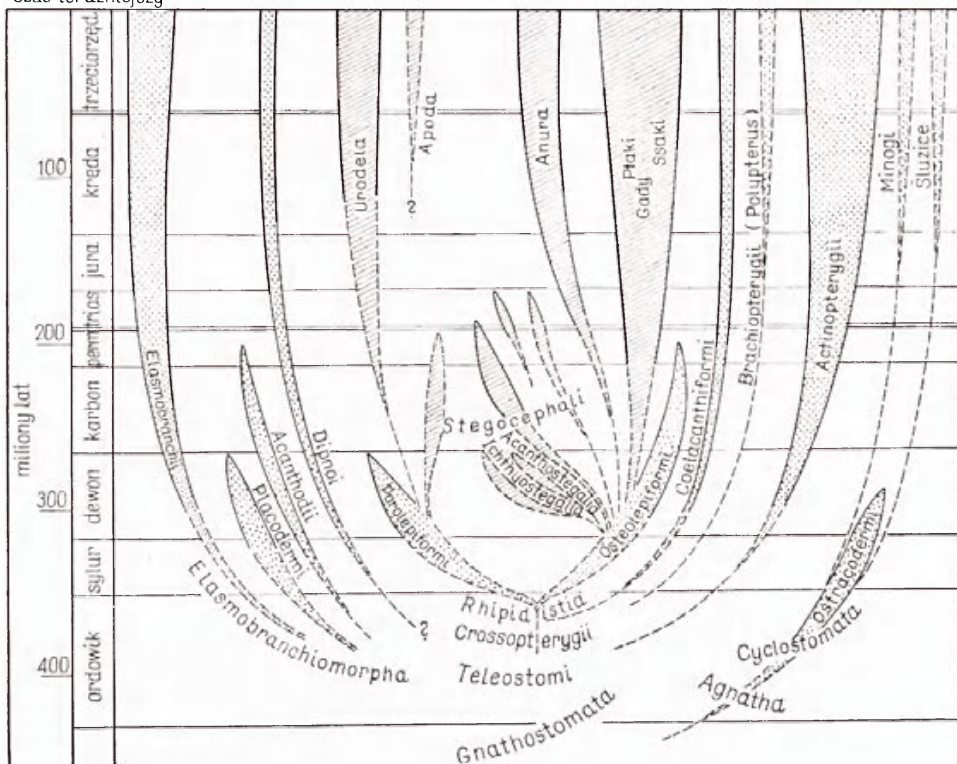
nicach w proporcjach i budowie części nosowej czaszki (ryc. 235) w obu tych grupach trzonopłetwowych:

<i>Porolepiformes</i>	<i>Osteolepiformes</i>
organa węchowe szeroko rozstawione	organa węchowe zbliżone
jama gruczołu międzyszczękowego silnie rozwinięta i łącząca się z organami węchu	jama gruczołu międzyszczękowego w postaci płytkiego zagłębienia
brak kości dziobowej — rostrale	kość dziobowa — rostrale obecna
przednia część czaszki szeroka	przednia część czaszki wąska

Następnie w rezultacie dalszych badań Jarvik wykrył duże różnice w budowie szkieletu skrzelowego, języka oraz dna jamy ustnej u obu tych grup trzonopłetwowych (ryc. 236). *Osteolepiformes* cechuje obecność w szkielecie podskrzelowym tzw. beleczki podjęzykowej, ślady której zachowują się u zarodków wszystkich owodniowców i człowieka w postaci wyniosłości na dnie jamy ustnej, tzw. tuberculum impar, złożonej z szeregu małych chrząstek (ryc. 236). *Porolepiformes* nie mają natomiast rozwiniętej beleczki podjęzykowej, a co za tym idzie także inną budowę języka. Podobnie wyraźne różnice zaznaczają się w umięśnieniu wentralnym żuchwy. Równocześnie Jarvik zwrócił uwagę na fakt, że pod wszystkimi wymienionymi względami *Porolepiformes* przypominają *Urodela*, zaś pozostałe grupy *Tetrapoda* zbliżają się do *Osteolepiformes*. Zdaniem Jarvika fakty te mają zasadnicze znaczenie dla pojmowania całej filogenezy *Tetrapoda*. Wskazują one jego zdaniem, że podczas gdy *Urodela* pochodzą od *Porolepiformes*, główne szczepy pozostałych *Tetrapoda* wywodzą się od różnych grup *Osteolepiformes*. Także więc i ta ostatnia grupa *Tetrapoda* nie stanowiłaby jednolitego szczepu filogenetycznego, lecz zespół odrębnych linii wywodzących się od różnych, aczkolwiek blisko spokrewnionych rodzajów *Osteolepiformes*. W szczególności *Ichthyostegalia* stanowiłyby w tym ujęciu pierwotny, lecz boczny szczep *Tetrapoda*, który ze względu na swą specjalizację (m. in. budowa nozdrzy) nie może być uważany za przodków żadnej innej grupy płazów. Różne grupy *Labirynthodontia* a także *Anura*, *Reptilia* i *Aves* oraz z drugiej strony *Mammalia* wyodrębnić miałyby się wprost od różnych grup *Osteolepiformes* (ryc. 237). Wspólnym przodkiem wszystkich *Tetrapoda* byłyby zatem w ujęciu Jarvika kręgowiec pozostający jeszcze na stadium organizacji ryby, a nie jak powszechnie przyjmowano przed tym płaza.

Hipoteza Jarvika zyskała sobie wielu zwolenników, jednak w ostatnich latach nagromadziły się także takie fakty, które przemawiają przeciw hipotezie znakomitego szwedzkiego paleontologa. Argumentem koronnym przeciwników tej hipotezy jest ogromne podobieństwo budowy kończyn wszystkich *Tetrapoda*, a zwłaszcza głębokie podobieństwo w budowie

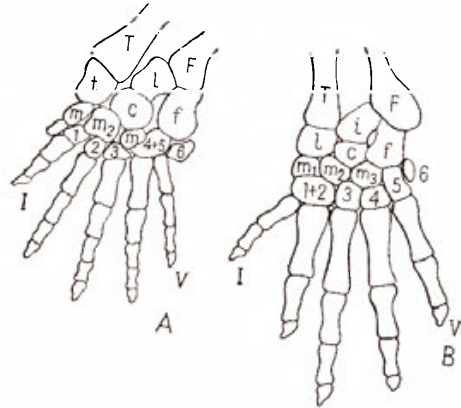




Ryc. 237. Drzewo rodowe kręgowców w ujęciu Jarvika. (Według Jarvika).

kończyn *Urodela* i *Labirynthodontia*, które zdaniem Jarvika pochodzą od różnych grup ryb trzonopłetwych (ryc. 238). Ponieważ obie te grupy różnią się budową swych płetw, trudno przypuścić, aby w rezultacie ich przystosowania do poruszania się po lądzie mogło dojść do powstania tak bardzo podobnych kończyn chodowych. Fakty te, które niewątpliwie należy uznać za bardzo istotne przemawiają za tym, że przodków wszystkich *Tetrapoda* należy upatrywać w przedstawicielach jednej grupy *Crossopterygii*, cechującej się wspólnym planem budowy płetw. Pod tym względem różnice między *Osteolepiformes* i *Porolepiformes* są zbyt duże, aby można w obu tych grupach upatrywać przodków *Tetrapoda*. Znacznie łatwiej można oczekiwać, że wspomniane cechy w budowie czaszki i szkieletu podskrzelowego mogły niezależnie powstać u *Porolepiformes* i *Urodela* niż zakładać niezależne powstanie tego samego typu kończyny chodowej z różnego typu płetw. Podobnie trudno byłoby objaśnić wspólny dla wszystkich *Tetrapoda* plan budowy pasa miednicowego, przyjmując niezależne ich pochodzenie od różnych grup *Crossopterygii*. Wydaje się zatem, że różnice między *Urodela* i resztą *Tetrapoda* zostały przecenione przez Jarvika i mogły one powstać w wyniku dywergencji

pierwotnie jednolitego pnia płazów, nie wymagają zaś dla swego objaśnienia przyjęcia poglądu o ich zupełnie odrębnym pochodzeniu. Przeciwno przyjęciu poglądu, że *Urodela* pochodzą od *Porolepiformes* przemawiają także badania polskiego paleontologa Kulczyckiego (1960), który doszedł do wniosku, że różnice istniejące między poszczególnymi rodzajami *Rhipidistia*, uzasadniają co najwy-



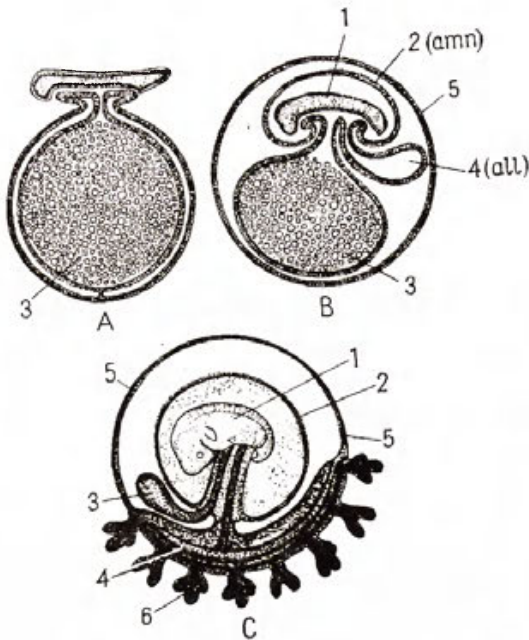
Ryc. 238. Głębokie podobieństwo w budowie szkieletu kończyny tylnej u labiryntodonta *Trematops* (A) i współczesnego płaza ogoniastego *Ranodon* (B) jako dowód monofiletycznego pochodzenia płazów. (Według Szmalgauzena).

żej wyodrębnienie wśród nich dwu nadrodzin, nie stanowią jednak uzasadnienia dla poglądów Jarvika o ich przynależności do dwu zasadniczo różnych rzędów. Opierając się na budowie *Porolepis* z dolnego dewonu Gór Świętokrzyskich, Kulczycki doszedł do wniosku, że rodzaje zaliczane przez Jarvika do *Porolepiformes* cechują liczne specjalizacje w budowie nozdrzy, uzębienia i płetw, które pozwalają wątpić, aby mogły się z nich rozwinąć jakiegokolwiek *Tetrapoda*. Ponadto nie istnieją w budowie czaszki żadne specjalne podobieństwa między tą grupą ryb trzonopłetwych a *Urodela*. W rezultacie Kulczycki uważa, że trzonopłetwe zaliczane do *Porolepiformes* stanowiły przypuszczalnie ślepą gałąź rozwojową, zaś przodków wszystkich *Tetrapoda* należałoby upatrywać wśród innej grupy ryb trzonopłetwych tworzącej rodzinę *Rhizodontidae*. Tak więc chociaż problem stosunków filogenetycznych wśród niższych *Tetrapoda* nie został jeszcze wyjaśniony, najbardziej prawdopodobny wydaje się wniosek, że ich wczesne zróżnicowanie się na oddzielne szczepy stanowiłoby raczej wynik dywergencji niż polifiletycznego pochodzenia od różnych przodków (Szarski, 1962).

**Pochodzenie gadów.** Podczas gdy ogromna większość płazów stanowi zwierzęta żyjące na pograniczu wody i lądu, gady są pierwszą gromadą kręgowców w pełni przystosowaną do życia naziemnego. Płazy można z pewnego punktu widzenia uważać jedynie za wyspecjalizowaną grupę *Osteichthyes* przystosowanych do życia na lądzie (Romer, 1945). Pozostają one bowiem ściśle związane ze środowiskiem wodnym, w którym przechodzą wczesne etapy swego cyklu życiowego i do którego wracają w okresie rozrodu.

Przypuszczalnie pierwotne gady mało jeszcze różniły się od płazów.

Szarski (1961) uważa, że różnice te wyrażały się początkowo jedynie zwiększoną odpornością na wysychanie ze względu na obecność grubszego naskórka, a także odrębnym mechanizmem oddychania. Ten ostatni łączy się z tym, że u gadów głównym organem oddechowym stają się płuca, zaś skóra traci tu na swym pierwotnym znaczeniu. W związku z tym rozwija się ssąco-tłoczący mechanizm oddechowy.



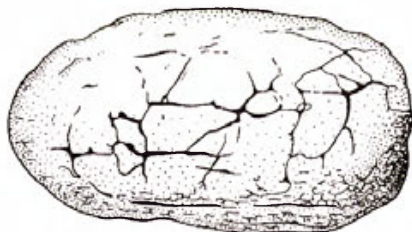
Zasadnicze znaczenie dla dalszej ewolucji gadów i dla historii wszystkich pozostałych gromad kręgowców miał jednak fakt, że gady mogły składać osłonięte skórzastymi lub wapiennymi skorupami

Ryc. 239. Różnice w budowie jaja płodowego bezowodniowców (płazów, A), oraz owodniowców na przykładzie gada (B) i ssaka łożyskowego (C). (Według Kühna). 1 — ciało zarodka, 2 — owodnia (amnion), 3 — pęcherzyk żółtkowy, 4 — omocznia (allantois), 5 — błona surowicza (serosa) przekształcona u ssaków łożyskowych w kosmówkę (chorion), 6 — kosmki. 4—6 tworzą u ssaków łożyskowych wraz ze ścianą macicy — łożysko.

jaja na lądzie. Obecność takich skorup zabezpieczała jajo przed wysychaniem. Ponadto rozwijający się w jaju zarodek tworzył wokół siebie błony płodowe, stanowiące dodatkowe zabezpieczenie przed wysychaniem, a także stanowiące osłonę jego własnego środowiska wewnętrznego. Jak wiemy bowiem, dla jaj gadów, a także ptaków i ssaków zwanych łącznie owodniowcami (*Amniota*), charakterystyczna jest obecność błony surowiczej (serosa), owodni (amnion) i omocznia (allantois). Rycina 239 zestawia główne cechy budowy jaja płodowego owodniowców oraz bezowodniowców (ryb i płazów).

Zanim doszło do powstania osłoniętej skorupą i opatrzonego błonami płodowymi jaja owodniowców musiało dokonać się przejście od właściwego płazom zapłodnienia zewnętrznego do zapłodnienia wewnętrznego właściwego dla gadów i wszystkich *Amniota*. W ślad za tym dojść musiało do zwiększenia ilości substancji zapasowych w jaju (żółtka), co z kolei umożliwiło dokonywanie się całego rozwoju we wnętrzu jaja, zanik larwy i zjawiska przeobrażania. Takie jaja mogą być jednak składane w ograniczonej ilości i wszystkie owodniowce rzeczywiście składają lub wytwarzają odpowiednio mniejszą ilość jaj niż ryby i płazy. Dopiero na-

stępnym krokiem było wytworzenie się błon płodowych. Do niedawna przeważał pogląd, że błony płodowe rozwinęły się u całkowicie już naziemnych kręgowców, jako przystosowanie zarodka do rozwoju w środowisku atmosferycznym. Ostatnio jednak Romer (1957) doszedł do wniosku, że chociaż zwyczaj składania jaj na ziemi rozwinął się na samym początku ewolucji gadów, dorosłe ich stadia były w tej fazie ewolucji w zasadzie jeszcze wodne i wiele z nich pozostało wodnymi lub ziemnowodnymi długo potem, gdy opatrzone błonami płodowymi jaja otworzyły im już wszystkie możliwości życia lądowego. Jaja były tymi, które pierwsze wyszły na brzeg, dorosłe zwierzęta podążyły za nimi dopiero później. Romer wysunął także przypuszczenie, że błony płodowe rozwinęły się u zarodków jako przystosowania do przetrzymywania okresu suszy. Jednakże zwrócono uwagę (Tihen, 1960), że środowisko w jakim żyły najstarsze gady środkowokarbońskie przypominało raczej wilgotne, błotniste puszcze, gdzie niebezpieczeństwo wysychania było niewielkie. Uważa się przeto, że składanie jaj na lądzie wytworzyło się ze względu na znacznie mniejszą śmiertelność zarodków i młodych osobników, które nie znajdowały wrogów w środowiskach lądowych, natomiast masowo ginęły w „przepełnionych” środowiskach wodnych. W środowisku lądowym znajdowały też one lepsze warunki tlenowe, podczas gdy w bagiennych zbiornikach karbońskich na pewno istniał głód tlenowy. Należy zatem przyjąć, że czynnikami, które spowodowały powstanie zwyczaju składania jaj na lądzie i rozwój związanych z tym przystosowań w ich budowie, nie było niebezpieczeństwo wysychania, lecz mniejsza konkurencja i większe bezpieczeństwo ich rozwoju w biotopach lądowych. Z rozważań tych wynika doniosły wniosek, że środowisko naziemne było dla gadów pierwotnie jedynie środowiskiem reprodukcyjnym, a przystosowania do życia w tym środowisku rozpoczęły się rozwijać w związku z określonymi ich obyczajami godowymi. Wybierając środowisko lądowe jako biotop reprodukcyjny gady zadeklarowały się tym samym jako grupa par excellence lądowa, podczas gdy płazy wyraźnie sta-

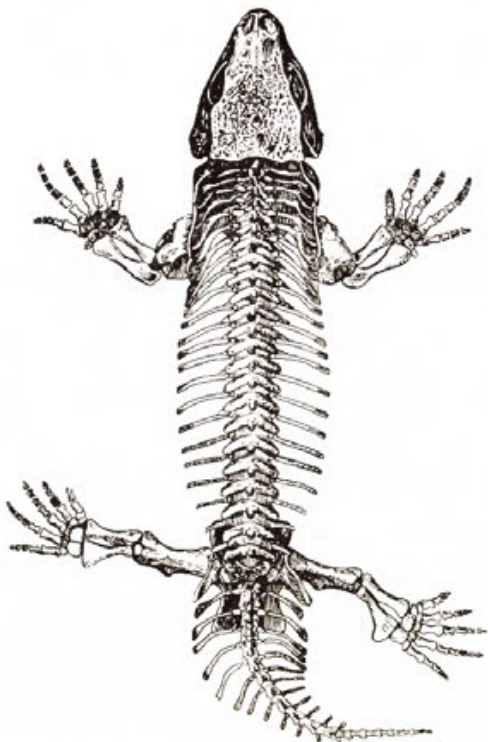


Ryc. 240. Jajo kopalnego gada permskiego z tzw. Red Beds w Texas, USA. (Według Romera i Price'a).

nowią grupę ciężącą ku środowisku wodnemu, do którego wracają w okresie rozmnażania. Powstanie jaj opatrzonych błonami płodowymi i przystosowanych do rozwoju na lądzie stworzyło zarazem podstawy biologiczne do dalszego opanowywania suchych biotopów lądowych przez gady. Nastąpiło to w permie, bowiem z permu i najwyższego karbonu znamy pierwsze gady przystosowane do życia w suchych biotopach ste-



powych i półpustynnych. Wynika z tego, że powstanie takich jaj było jednym z największych osiągnięć w ewolucji kręgowców. Ich znaczenie biologiczne można porównać do powstania osłonek zalążni u nagonasiennych, co też stanowiło zasadnicze usprawnienie przystosowawcze roślin lądowych (por. str. 254). Z permu znamy pierwsze jaja kopalne osłonięte skorupą wapienną (ryc. 240) i należące już przypuszczalnie do gadów, których zarodki miały rozwinięte błony płodowe (Romer, Price, 1939).



Granica między kopalnymi płazami z grupy labiryntodontów i pierwotnymi gadami kopalnymi jest zatarta dzięki występowaniu grupy *Seymouriamorpha*, przedstawiciele której cechowali się budową pośrednią między tymi dwoma gromadami kręgowców (ryc. 241). Łączą one cechy *Embolomeri* i prymitywnych gadów z grupy *Cotylosauria*. Pokrywa czaszki *Seymouria* przypominała raczej czaszkę labiryntodontów, natomiast kość ramieniowa opatrzona była otworem właściwym kotylozaurom, a nie występującym u płazów, kość międzyobojczy-

Ryc. 241. Szkielet *Seymouria* (perm. USA) jednoczącej w swej budowie cechy właściwe płazom i gadom. (Według Romera).

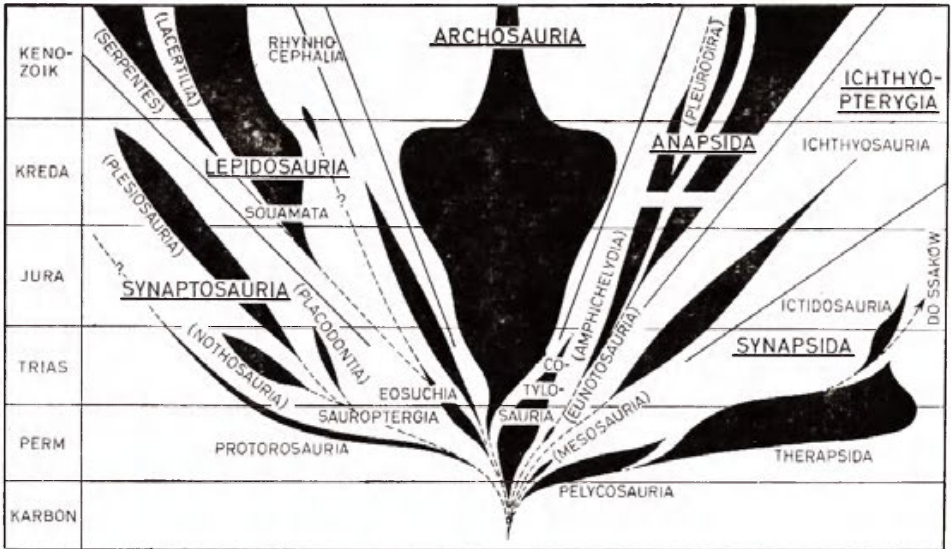
kowa była wydłużona jak u gadów, podobnie jak ilość członów w palcach, zaś budowa kręgów choć w zasadzie taka jak u *Embolomeri* wykazuje wyraźnie tendencje do uzyskania budowy cechującej gady. Podczas gdy u labiryntodontów miednica łączyła się tylko z jednym kręgiem, zaś u gadów kręgów takich jest co najmniej dwa, u *Seymouria* istniał stan pośredni i miednica łączyła się z jednym całym i połową drugiego kręgu. Owa niezwykła mieszanina cech płaza i gada czyni z *Seymouria* i pewnych spokrewnionych z nią rodzajów wprost idealną grupę przejściową. Ponieważ jednak grupa ta pojawiła się „za późno” na to, aby można z niej wyprowadzać wszystkie grupy gadów kopalnych (pojawia się bowiem dopiero w g. karbonie i rozwija przez perm), wielu paleontologów uważa ją za boczną gałąź *Embolomeri*, która wymarła. Obecność jednakże takich form pośrednich nie pozostawia wątpliwości, że gady wywodzą się od labiryntodontów z grupy *Embolomeri*.



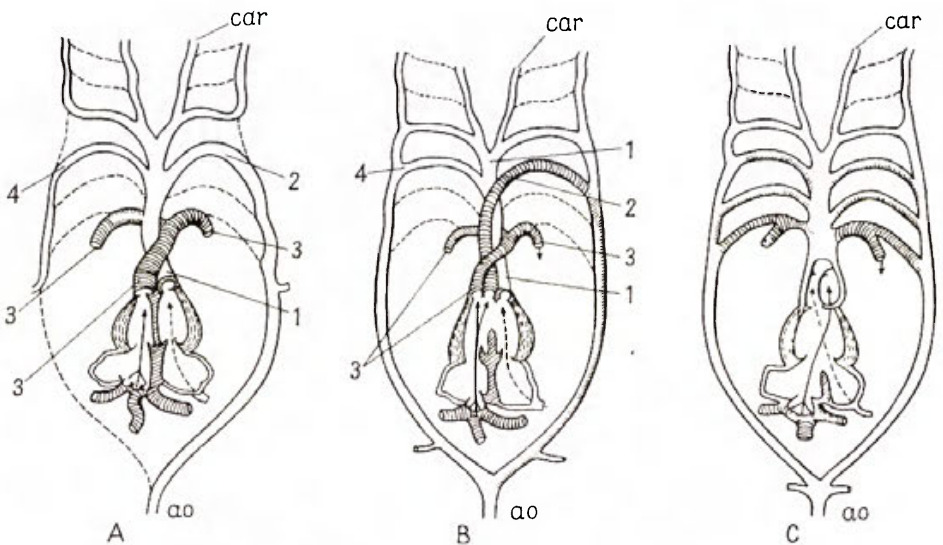
**Radiacja gadów.** Najstarsze gady znane ze środkowego i górnego karbonu reprezentują już kilka odrębnych kierunków rozwojowych. Należy zatem przypuścić, że gady wkrótce po swym wyodrębnieniu uległy różnicowaniu na kilka oddzielnych szczepów. Proces ten stanowiłby jeden z przykładów zjawiska radiacji adaptatywnej, tj. różnicowania się nowego typu przystosowawczego w miarę zasiedlania nowych stref środowiskowych (ryc. 242).

Nie brak jednak poglądów uważających wstępne wystąpienie kilku oddzielnych linii ewolucyjnych gadów, za dowód ich odrębnego pochodzenia od różnych przodków (polifiletizm). Pogląd ten reprezentował m. in. Goodrich (1930), który uważał, że wszystkie kręgowce „powyżej” płazów (tj. wszystkie owodniowce) można podzielić na dwa zupełnie odrębne szczepy — *Theropsida* (ssakopodobne) i *Sauropsida* (gadopodobne). Goodrich opierał się przede wszystkim na różnicach w budowie układu krążenia (rozwój różnych pni tętniczych) i na pewnych różnicach w budowie szkieletu kończyn (ryc. 243). Ten punkt widzenia został przyjęty i uogólniony również na materiał kopalny m. in. przez Watsona (1954), który uważa, że takie zasadnicze różnice między tymi dwoma grupami filogenetycznymi zaznaczają się już wśród najstarszych gadów i przejawiają się w budowie ucha środkowego i tylnej części czaszki. Wśród najstarszych gadów górnego karbonu i permu kierunek teropsidowy miałyby reprezentować *Pelycosauria*, wśród których należałoby również upatrywać przodków gadów ssakokształtnych (*Theromorpha*), zaś kierunek sauropsidowy reprezentowałyby równie stare i prymitywne *Captorhinomorpha*. Różnice między tymi dwoma kierunkami rozwoju manifestowałyby się głównie w budowie strzemiączka, które jest masywne u pierwszych, zaś cienkie u drugich. Wydaje się jednak, że takie różnice nie uzasadniają wystarczająco poglądu, iż przedstawiciele obu kierunków już w najwcześniejszych fazach rozwoju reprezentowali zasadniczo odmienne tendencje rozwojowe, tym bardziej, że pozostałe części szkieletu wykazują u nich duże wzajemne podobieństwo. Wydaje się zatem, że gady reprezentowały początkowo jedną wspólną grupę wyjściową. Za tym przemawia także fakt, że wśród wszystkich linii pierwotnych gadów przeważa masywna postać strzemiączka, stanowiąca przypuszczalnie jedną z właściwych im pierwotnych cech odziedziczonych od przodków należących do wspólnego pnia gadów. Cienka postać strzemiączka powstała przypuszczalnie nieco później w różnych liniach gadów i stanowiła cechę przystosowawczą, której obecność bynajmniej nie świadczy o odrębnym pochodzeniu tych grup, u których występuje taka postać strzemiączka (Hotton, 1960).

Przeciwko teorii Goodricha-Watsona, a za wspólnym pochodzeniem wszystkich gadów od jednej grupy wyjściowej, przemawia także obecność u nich tego samego typu błon płodowych. Ich skomplikowany i stały sposób tworzenia się zmniejsza prawdopodobieństwo, iż mogły one powstać niezależnie, w kilku różnych grupach (ryc. 239). Również mało prawdo-



Ryc. 242. Drzewo rodowe gadów uwidaczniające ich wielką radiację w karbonie górnym i w permie. (Według Romera).



Ryc. 243. Różnice w budowie serca i głównych łuków tętniczych u owodniowców (A—B), jako dowód ich polifiletycznego pochodzenia w ujęciu Goodricha. (Według Piveteau).

A — ssak, B — jaszczurka, C — płaz, wszystkie od strony wentralnej. Zwraca uwagę fakt, że u gadów (B) pień tętniczy nie jest wspólny jak to ma miejsce u płazów (C), lecz od początku podzielony na trzy naczynia (1 — tętnice szyjne i prawy łuk aorty, 2 — lewy łuk aorty, 3 — tętnice płucne). Natomiast u ssaków (A) istnieją tylko dwa takie naczynia — prawe doprowadzające krew żylną do płuc (3), oraz lewe (1) doprowadzające krew tętniczą do głowy i dzielące się na szczytkowy prawy (4) i dobrze rozwinięty lewy (2) łuk aorty. ao — aorta, car. — tętnice szyjne.

podobne wydają się być poglądy, że błony płodowe wytworzyły się bardzo wcześnie w filogenezie kręgowców, być może jeszcze na stadium ewolucyjnym ryb, przed osiągnięciem pełnego przystosowania do życia lądowego, a następnie zostały już odziedziczone przez wszystkie grupy potomne. Do przyjęcia bowiem takiej tezy sprowadzałoby się ujęcie Jarvika, który przedłuża rozdział między pień rozwojowy ssakopodobnych i gado- podobnych na stadium ewolucji reprezentowane przez *Osteolepiformes* (por. str. 511).

Zatem proces różnicowania się gadów w ten sposób, w jaki przedstawia go ryc. 242, wydaje się być bardziej zgodny z faktami, niż koncepcje polifiletycznego ich pochodzenia. Przypuszczalnie we wczesnym etapie ich ewolucji, zapewne jeszcze w środkowym karbonie doszło do szybkiego zróżnicowania się gadów na kilka odrębnych szczepów, które następnie różnicowały się dalej. W rezultacie wszystkie większe grupy gadów pojawiły się przed końcem triasu, zaś w jurze i w kredzie wzrosła silnie różnorodność większości z nich. Ponieważ jednak w karbonie i w dolnym permie stopień rozbieżności między poszczególnymi kierunkami ewolucyjnymi nie był jeszcze duży, prawdopodobne jest, że wszystkie gady wywodzą się od wspólnego pnia. Blisko tego pnia stoją kotylosaury (*Cotylosauria*), stanowiące centralną grupę mało wyspecjalizowanych form blisko niewątpliwie spokrewnionych z labiryntodontami z grupy *Embolomeri*. W erze mezozoicznej gady osiągnęły szczyt swego rozwoju i wyróżnia się wśród nich ponad 20 rzędów. Większość z nich wymarła jednak pod koniec ery mezozoicznej, bowiem z trzeciorzędu obecnie znamy tylko cztery rzędy. Zmienne losy tego szczepu sprawiają, że, jak to powiedział Romer (1945), „nie ma bardziej interesującego rozdziału w historii zwierząt kopalnych jak ten, który odnosi się do kariery i upadku gadów”.

**Praptak jako kopalne ogniwo pośrednie.** Praptak (*Archaeopteryx*) stanowi formę kopalną, która weszła na stałe w skład arsenału dowodów świadczących o obiektywnym istnieniu zjawiska ewolucji organizmów. Praptak jest przedstawicielem najstarszej, a zarazem najprymitywniejszej podgromady ptaków — *Archaeornithes*, w budowie których łączą się cechy, charakteryzujące oddzielnie, zarówno gromadę gadów jak i ptaków. Czyni to z praptaka klasyczną formę przejściową, jedno z tych poszukiwanych, brakujących ogniwi.

Szczałki praptaka zostały dotąd znalezione w utworach górnourajskich tylko jednego regionu, a mianowicie w tzw. wapieniach litograficznych z okolic miejscowości Solnhofen w południowej Bawarii. Na pierwsze ślady obecności szczałków kopalnych ptaków w tych utworach natrafiono w 1860 r. znajdując odcisk pojedynczego pióra. W rok później znaleziono w tych samych utworach niemal kompletny szkielet praptaka, wraz z zachowanymi odciskami upierzenia. Okaz ten nabyty został na-



Ryc. 244. *Archaeopteryx lithographica* (tzw. okaz berliński), szkielet i odciski piór zachowane na powierzchni górnójurajskiego wapienia litograficznego w miejscowości Solnhofen, w Bawarii. (Według Kozłowskiego).

stępnie przez Muzeum Brytyjskie w Londynie. Na następne znalezisko natrafiono dopiero w 1877, kiedy odkryto jeszcze lepiej zachowany szkielet oraz odciski piór. Okaz ten znajduje się w muzeum paleontologicznym Uniwersytetu Humboldta w Berlinie (ryc. 244). Wreszcie ostatnio (1956) znaleziono trzeci szkielet prąptaka.

Ze względu na dobry stan zachowania można było ustalić stosunkowo bardzo dokładnie budowę tego niezwykłego kręgowca. Wydaje się, że wszystkie znalezione okazy należą do jednego rodzaju, a być może także do jednego gatunku. Należy jednak przypuszczać, że *Archaeornithes* były znacznie bardziej zróżnicowaną grupą i przyszłe odkrycia pozwolą, być może, na poznanie jeszcze innych ich przedstawicieli.



**Gadzie cechy w budowie praptaka.** Szkielet praptaka był jeszcze w zasadzie gadzi i w oparciu o jego budowę nie znaleziono by może dostatecznej podstawy do wydzielenia go poza obręb gromady gadów. W szczególności uderza obecność długiego, „jaszczurczego ogona”, złożonego z 20 lub 21 kręgów (ryc. 245). Pod tym względem praptak różnił się bardzo od wszystkich współczesnych ptaków, u których odcinek ogonowy składa się tylko z sześciu kręgów i tzw. pygostyla. Ten ostatni powstaje przez zrośnięcie się licznych zawiązków kręgów, których u zarodków dzisiejszych ptaków jest mniej więcej tyle, ile ich było w ogonie *Archaeopteryx*. Kręgosłup ptaka zbudowany był z dwuwklęsłych kręgów, a więc takich jakie występują u prymitywnych gadów. Natomiast u dzisiejszych ptaków trzony kręgów są opatrzone na jednej powierzchni wklęsłością, na drugiej zaś są wypukłe. Odcinek krzyżowy, tj. część kręgosłupa łącząca się z miednicą, składała się u praptaka tylko z sześciu kręgów, podczas gdy u dzisiejszych ptaków dochodzi ona do dziesięciu. Jedną z najbardziej gadzich cech w organizacji praptaka była obecność zębów na krawędziach szczęk. Tkwiły one w zębodołach, przypominały zatem zęby określonej grupy gadów, a mianowicie gadów należących do podgromady *Archosauria*, reprezentowanej obecnie jedynie przez krokodyle. U innych gadów zęby przyrastają do górnej lub bocznej powierzchni szczęk, nie



Ryc. 245. Porównanie budowy szkieletu praptaka (A) i gołębia (B). (Według Gregory'ego).

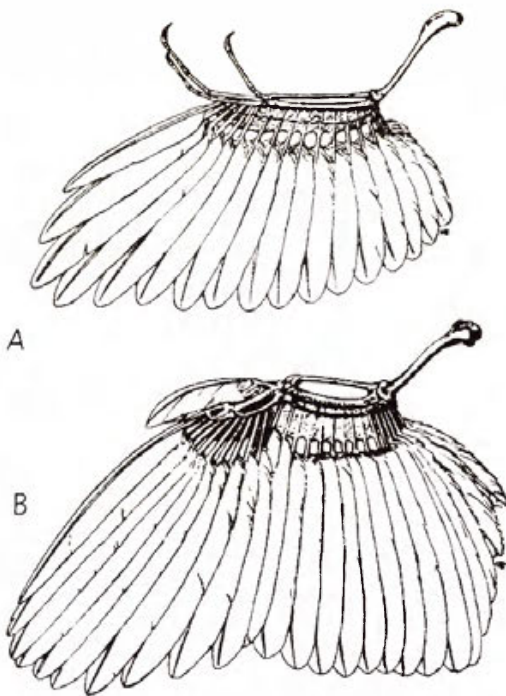


mają jednak zębodołów. Wprawdzie znamy jeszcze inne kopalne ptaki uzębione (por. str. 529), jednak obecność zębów u praptaka stanowi niewątpliwie cechę niezwykle prymitywną. Kończyny przednie były już przekształcone u praptaka w skrzydła, zachowały jednak pierwotne funkcje czepne. Świadczy o tym obecność trzech wolnych palców opatrzonych pazurkami. Kontrastuje to bardzo z budową szkieletu kończyn przednich u dzisiejszych ptaków, u których palce te uległy częściowej redukcji (ryc. 245). Należy tylko przypomnieć, że wyjątkiem są tu młode osobniki osobliwego południowoamerykańskiego ptaka — hoacyna, które mają palce opatrzone jeszcze pazurkami używanymi jako organa czepne przy łażeniu po drzewach.

Gadzi charakter nadaje także szkieletowi praptaka brak wyrostków poprzecznych na żebrach, obecnych u ptaków dzisiejszych, a także obecność na brzusznej stronie tułowia, tzw. żeber brzusznych. Tak nazywamy poprzeczne szeregi drobnych tarczki kostnych tkwiących w skórze tej części ciała u prymitywnych gadów. Wreszcie także pod względem budowy mózgu praptak przypominał raczej gada niż ptaka.

**Ptasie cechy w budowie praptaka.** Lista cech anatomicznych zbliżających praptaka do ptaków jest znacznie krótsza niż ta, która pozwala na porównanie go z gadami. Mimo to znaczenie biologiczne tych cech jest nieporównywalnie większe i świadczą one zdecydowanie o tym, że praptak reprezentował typ przystosowawczy taki sam jak ptaki, że po prostu

był już ptakiem. Należy do nich przede wszystkim obecność piór stanowiących okrywy ciała znane tylko u ptaków. Świadczą one, że pod względem fizjologicznym praptak był bliższy dzisiejszym ptakom niż gadom. Pióra te tworzą ponadto wyraźne skrzydła złożone z lotek, układ których bardzo przypomina ich układ na skrzydłach dzisiejszych ptaków (ryc. 246). Natomiast układ sterówek, tj. piór ogonowych był u praptaka zupełnie inny niż u ptaków dzisiejszych. Z każdej strony kręgu



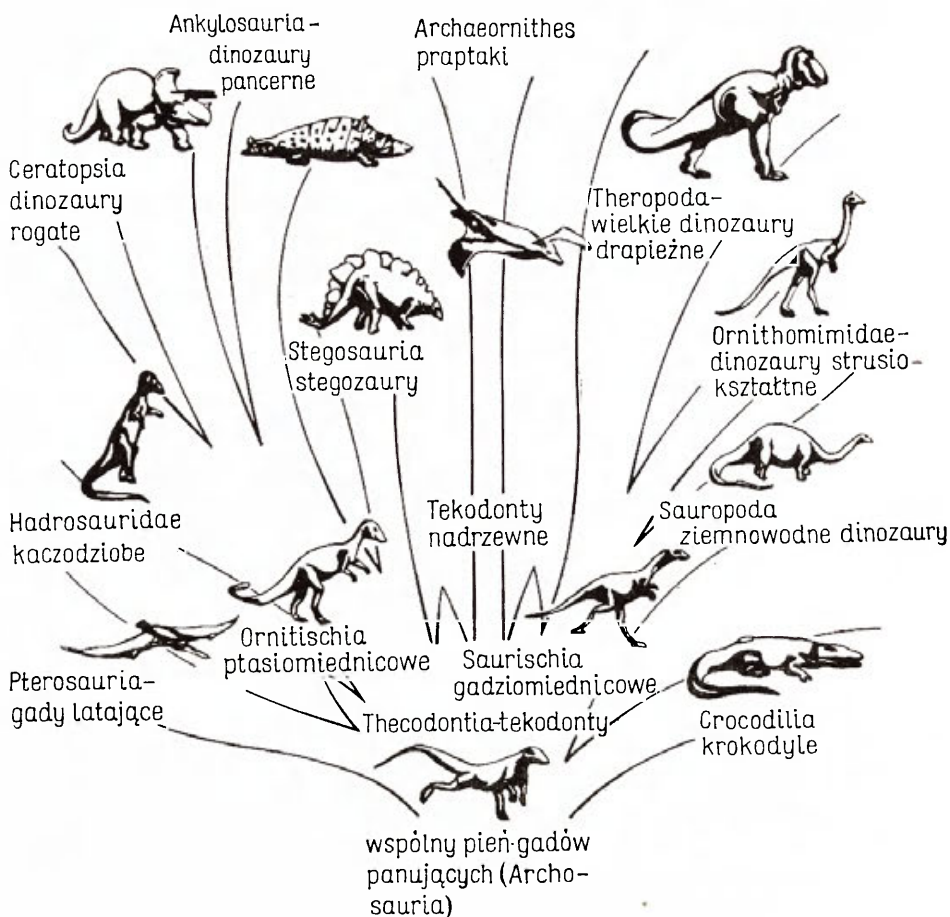
Ryc. 246. Porównanie budowy skrzydła praptaka (górny) i bażanta (dolny). (Według Heilmanna).

ogonowego znajdowała się tylko jedna sterówka, zatem pióra tworzyły tu utwór podobny do ogona latawca. Natomiast u dzisiejszych ptaków sterówki ułożone są zawsze wachlarzowato. Na tej podstawie *Archaeornithes* mogą być też określone jako „gadzio-ogonowe” ptaki (*Saururae*), w przeciwieństwie do wszystkich pozostałych ptaków należących do *Ornithurae*. Charakterystyczną cechą ptasią w budowie praptaka jest także postać obojczyków, które zrastając się ze sobą utworzyły kość widelkowatą (*furcula*), przypominającą literę „V”.

**Przypuszczalny tryb życia praptaka.** Na podstawie budowy praptaka można wyciągnąć prawdopodobne wnioski o prowadzonym przez niego trybie życia. Kończyny przednie służyły mu zapewne zarówno jako organ czepny przy łażeniu po drzewach, jak i jako organ lotu. W pierwszym przypadku praptak posługiwał się kończynami w podobny sposób, jak to czyni hoacyn. O nadrzewnym trybie życia praptaka świadczy także przeciwstawność pierwszego palca kończyn tylnych, które służyły do obejmowania gałęzi drzew. Praptak latał przypuszczalnie słabo i krótko, planując lub machając trzepotliwie skrzydłami. Podobne bowiem do praptaka skrzydła mają dzisiejsze ptaki słabo latające, jak np. bażant (ryc. 246). O tym samym świadczy budowa mostka, który podobnie jak u dzisiejszych ptaków słabo latających pozbawiony jest grzebienia kostnego. Ten ostatni tworzy się w związku z rozwojem mięśni poruszających skrzydła i rozpiętych między mostkiem a kością ramieniową. Słaby lot praptaka był niewątpliwie cechą pierwotną, natomiast u niektórych dzisiejszych ptaków jest on cechą wtórnie nabytą, w związku ze zmianą przystosowań. Przypuszcza się, że praptak był wszystkożerny i żywił się małymi zwierzętami, owocami i pączkami drzew.

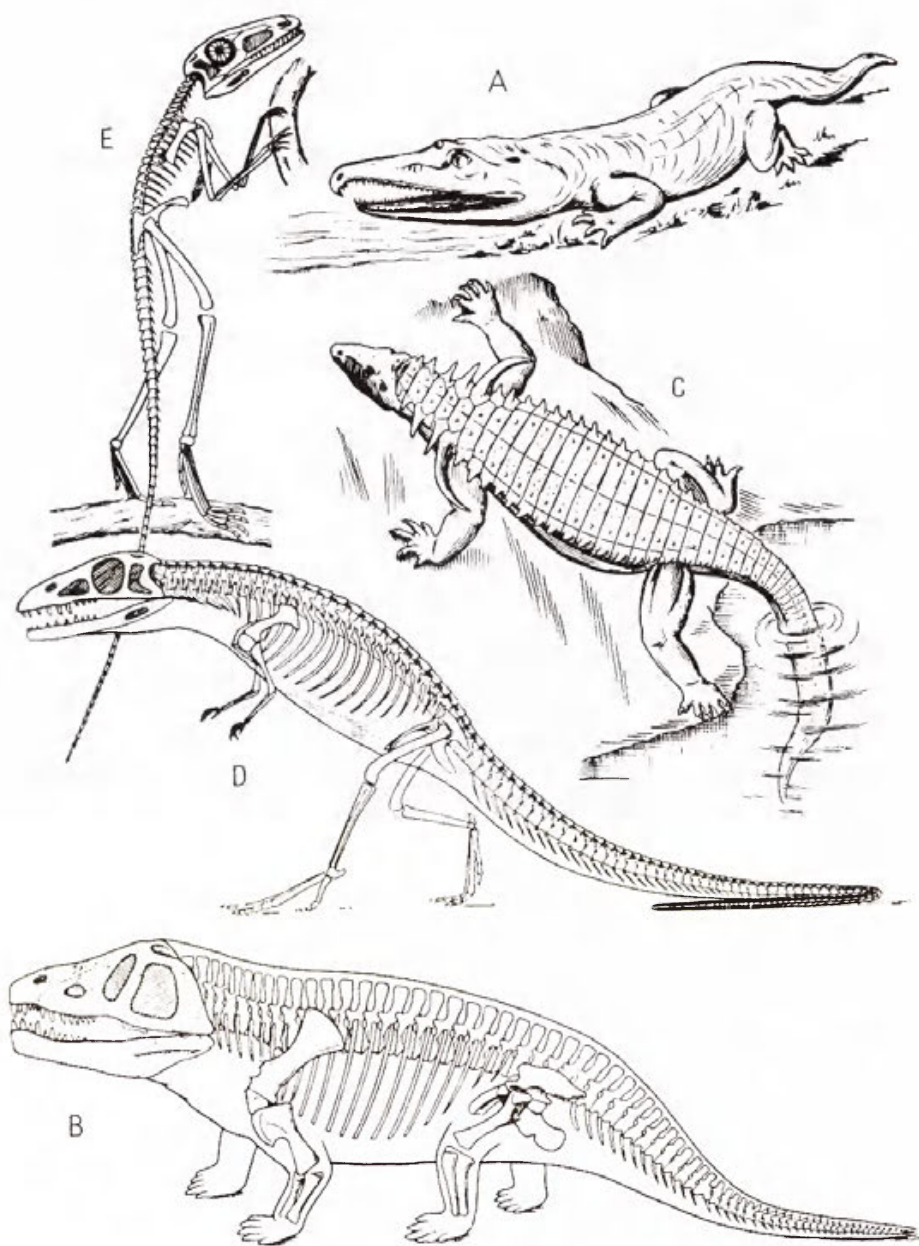
**Pochodzenie ptaków.** Trudno o większe przeciwieństwo jak to, które istnieje między uskrzydłym i pokrytym piórami ptakiem, a czworonogim, okrytym łuskami jaszczurem. A jednak fakty paleontologiczne pozwalają nam spojrzeć na ptaki jako na grupę „wniebowziętych” gadów, jako na gruncie rzeczy grupę nadrzewnych „gadów panujących” — archozaurów (ryc. 247).

Przodków ptaków należy niewątpliwie upatrywać właśnie wśród przedstawicieli podgromady *Archosauria*. W tym sensie wnioski wielkich paleontologów i anatomów XIX w. Cope’a i Huxley’a o bliskim pokrewieństwie ptaków z dinozaurami, były w zasadzie słuszne. Wyprowadzanie jednak ptaków wprost od dinozaurów ptasiomiednicowych (*Ornithischia*) okazało się jednak niesłuszne, chociaż przez czas długi było powszechnie przyjętym poglądem. Podobna budowa kończyn, a w szczególności miednicy, jest tu niewątpliwie rezultatem konwergencji i obie grupy rozwinęły się niewątpliwie od wspólnych przodków, stanowiąc niezależne szczepy. Przodków tych należy upatrywać wśród triasowego



Ryc. 247. Uproszczone drzewo rodowe gadów panujących (Archosauria).  
(Według Romera).

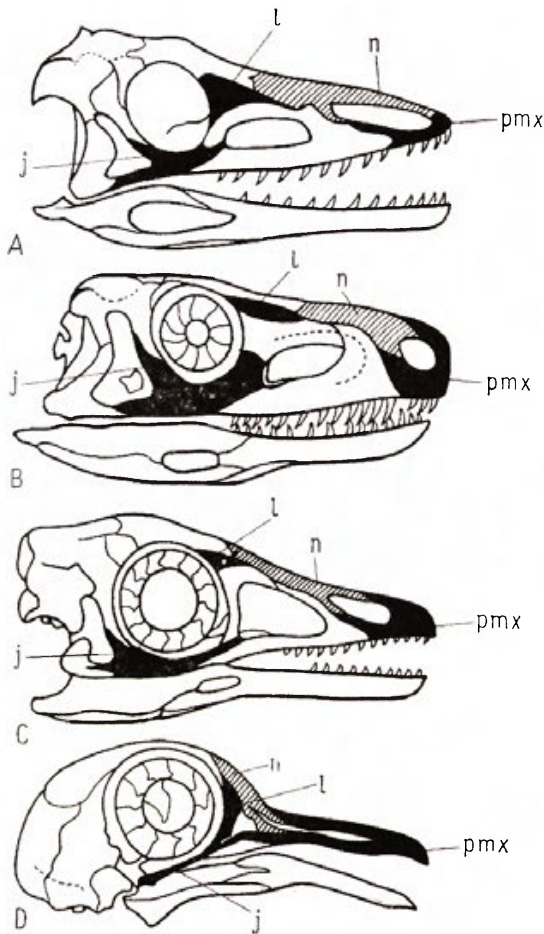
rzędu archozaurów, a mianowicie wśród tzw. *Thecodontia*, które stanowiły centralną grupę gadów panujących. *Thecodontia* stanowiły niewyspecjalizowaną, „uogólnioną” grupę *Archosauria*, od której drogą intensywnej radiacji odszczepiły się liczne potomne grupy. Tu należy szukać korzeni zarówno obu szczepli łączonych powszechnie pod nazwą „dinozaurów” — *Saurischia* i *Ornithischia*, jak i gadów latających — *Pterosauria*, tak odmiennych pod względem wyglądu zewnętrznego grup jak wymarłe *Phytosauria* oraz kopalne i współczesne *Crocodilia* (ryc. 247). Szczególna rola musiała przypaść tu takim tekodontom, jak przedstawiciele podrzędu *Pseudosuchia*, do których należały znane z triasu rodzaje *Euparkeria*, *Ornithosuchus*, *Saltoposuchus* i *Aëtosaurus* (ryc. 248). Zaznacza się u nich wyraźna tendencja do osiągnięcia częściowej pionizacji ciała i dwunożności. Podobieństwo w budowie szkieletu *Pseudosuchia* i najstarszych znanych nam ptaków, które jak prąptak reprezentują



Ryc. 248. Przedstawiciele tekodontów (*Thecodontia*). (Według Piveteau).  
 A — *Chasmosaurus* (trias górny); B — *Erythrosuchus* (trias środkowy); C — *Desmatosuchus* (trias górny); D — *Saltoposuchus* (trias górny); E — *Scleromochlus* (trias górny).



podgromadę *Archaeornithes*, jest bardzo duże, a szczególnie wyraża się w budowie czaszki (ryc. 249). Podobnie szkielet kończyn przednich wykazuje bardzo daleko posunięte podobieństwo. Ponieważ jednak *Archaeopteryx* reprezentuje już bardzo zaawansowane stadium ewolucji w kierunku ptaków i niewątpliwie w swych zasadniczych rysach organizacji był już ptakiem, należy przypuszczać, że między triasowymi tekodontami



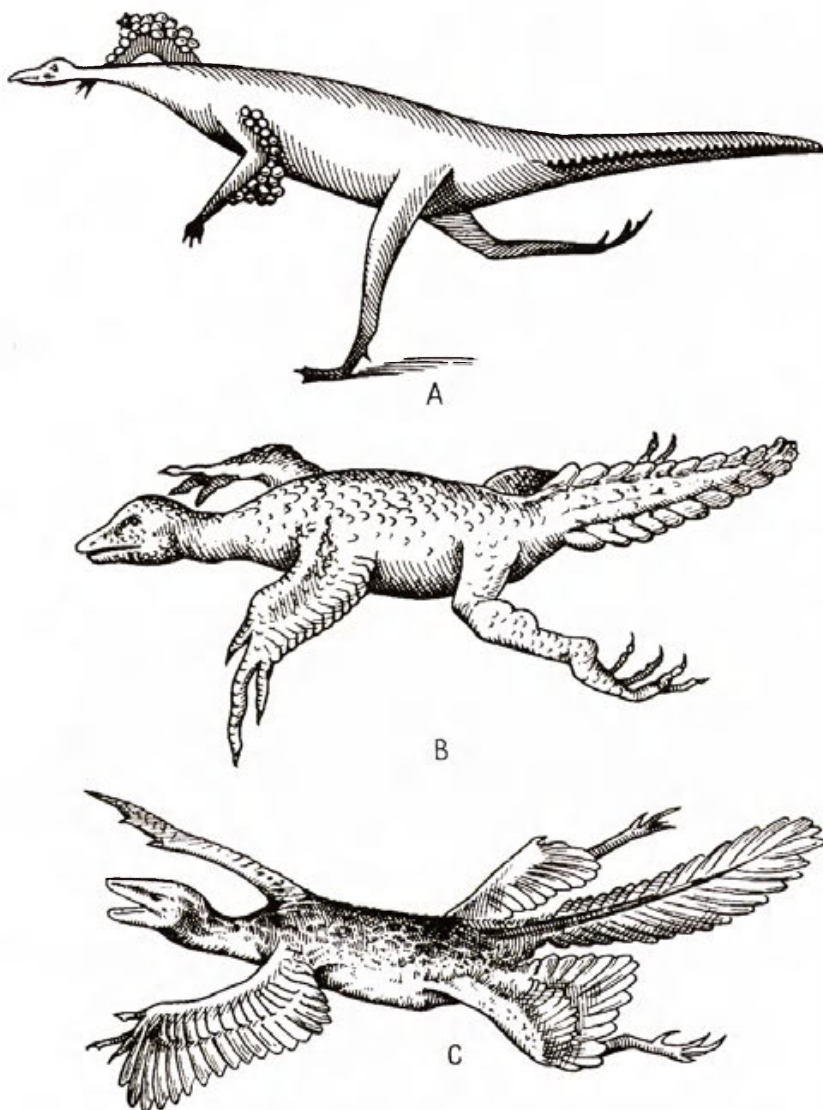
z grupy *Pseudosuchia* a stadium reprezentowanym przez *Archaeornithes* istniała hipotetyczna faza pośrednia. W tej fazie ewolucyjnej, której hipotetyczni przedstawiciele otrzymali w literaturze nazwę „Proavis”, dokonało się przejście od typu lokomocji właściwego naziemnym gądom do lotu właściwego dla ptaków. Według pewnych poglądów, wypowiedzianych między innymi przez Nopcs'a (1923) „Proavis” był dwunożnym, szybko biegającym gądem (biegusem), Zaczątkowe skrzydła, utworzone przez

Ryc. 249. Porównanie budowy czaszki triasowych tekodontów. (Według Piveteau).

A — *Aetosaurus* i B — *Euparkeria*; oraz ptaków; C — *Archaeopteryx* (jura) i D — współczesnego gołębia (*Columba*). Uderza daleko posunięte podobieństwo w budowie czaszki *Archaeopteryx* (C) i *Thecodontia* (A, B). j — jugale, l — lacrymale, n — nasale, pmx — praemaxillare.

odpowiednio zmodyfikowane łuski znajdujące się na krawędziach kończyn przednich, służyłyby w myśl tego poglądu do przyspieszania biegu, poprzez wykonywanie ruchów zamachowych (ryc. 250, A). Organizacja *Archaeornithes* wykazuje jednak liczne cechy, świadczące wyraźnie o ich przystosowaniu do życia nadrzewnego (por. str. 523). Dlatego też przeważa opinia, że „Proavis” reprezentował typ ekologiczny gada nadrzewnego. Poglądy te pozostają w znacznie większej zgodności z faktami, niż teoria Nopcs'a. Jednakże jedni badacze wypowiedzieli opinię, że bezpośrednimi przodkami ptaków były gady czworonożne, przy-

stosowane do wykonywania skoków z drzewa na drzewo, tak jak to czynią obecnie polatuchy albo lotokot (ryc. 250, B—C). Jeden ze zwolenników tej hipotezy Beebe (1915) wysunął przypuszczenie, że w tym stadium filogenezy „Proavis” miał zaczątkowe skrzydła zarówno na kończynie przedniej jak i tylnej (stadium czteroskrzydłowe, *Tetrapteryx*, ryc. 250, C). W dalszej ewolucji miałyby dojść do zmiany mechaniki lotu



Ryc. 250. Hipotetyczny „Proavis” i reprezentowany przez niego typ przystosowawczy w ujęciu poszczególnych badaczy. (Według Piveteau).

A — jako dwunożny biegus w ujęciu Nopcsa; B — jako czworonożne zwierzę nadrzewne stosujące skoki ślizgowe w ujęciu Pycrafta; C — modyfikacja poglądów Pycrafta przez Beebe’go w wyniku założenia, że istniało pierwotne stadium czteroskrzydłowe („Tetrapteryx”).

związanej z silnym rozwojem przednich, zanikiem zaś tylnych skrzydeł. Według innych poglądów, reprezentowanych m. in. przez Steinera (1917) „Proavis” był jaszczurem nadrzewnym, cechującym się już pewnym stopniem dwunożności (silniejszy rozwój kończyn tylnych niż przednich).



Kończyny przednie i tylne były przystosowane do chwytania gałęzi, prócz tego zwierzę mogło wykonywać skoki, ułatwiane przez obecność zaczątkowych piór na rękach i ogonie (ryc. 251). Hipotezy wywodzące ptaki od nadrzewnych tekodontów pozostają w najlepszej zgodzie z faktami paleontologicznymi, bowiem w budowie *Archaeopteryx* zachowują się wyraźne ślady tego typu przystosowań (przeciwstawność pierwszego palca

Ryc. 251. „Proavis” jako dwunożne zwierzę nadrzewne uprawiające skoki ślizgowe w ujęciu Steinera. (Według Piveteau).

kończyn tylnych, obecność obojczyka w postaci kości widelkowatych, silny rozwój pazurków na kończynach przednich).

Większość cech różniących ptaki od ich przodków, tekodontów, daje się sprowadzić do cech przystosowawczych związanych z lataniem. Pióra stanowiące niezwykle charakterystyczne dla ptaków rogowe okrywy ciała niewątpliwie powstały przez modyfikację łusek. Świadczą o tym fakty embriologiczne (wczesne stadia tworzenia się piór i łusek są bardzo podobne), anatomiczne (obecność pełnej serii przejść między łuskami okrywającymi nogi strusiowatych i piórami na reszcie ciała), a wreszcie postać łusek rogowych pewnych tekodontów (np. *Euparkeria*), mających charakterystyczną wydłużoną postać oraz żeberka ustawione w osi łuski i pierzasto od niej odchodzące. Odpowiadałyby one stosinie i promieniom w piórach ptaków. Obecność takich okryw, udoskonalenie układu krążenia umożliwiły ptakom osiągnięcie wysokiej sprawności ruchowej i wysoki poziom metabolizmu (temperatura ciała wyższa niż u ssaków, ok. 41 °C). Cechy te miały zaś decydujące znaczenia przy opanowywaniu sztuki latania. Z przystosowaniem do lotu ściśle związane są też takie cechy budowy szkieletu jak pneumatyzacja kości, zrastanie się kręgów w okolicy pasów obu kończyn, rozwój grzebienia kostnego na mostku itd. Potrzeba precyzyjnej kontroli równowagi ciała i kordynacji w pracy

szeregu organów stała się czynnikiem progresywnego rozwoju organu równowagi i wzroku, co pociągnęło za sobą progresywny rozwój mózgu. Podstawy do rozwoju wielu z tych udoskonaleń leżą jednak w budowie samych archozaurów, o czym świadczyć może budowa jedynych dziś żyjących ich przedstawicieli — krokodyli. Tymi stosunkami rodowymi tłumaczy się to paradoksalne podobieństwo, jakie istnieje w budowie krokodyli i ptaków (budowa czaszki, układu krążenia). Nie jest wykluczone, że przynajmniej pewne dinozaury i *Pterosauria* miały również podwyższoną i ustaloną temperaturę swego ciała.

Stadium ewolucji reprezentowane przez *Archaeornithes* jest zarazem najbardziej prymitywnym stadium ewolucji ptaków. Pod względem morfologicznym cechuje je obecność długiego „jaszczurczego ogona” złożonego z ok. 20 kręgów oraz pierwotny sposób ułożenia sterówek (por. str. 523). Ten etap ewolucji morfologicznej osiągnięty został przez ptaki jurajskie. Następnie w historii paleontologicznej ptaków występuje długa luka, nie zapełniona jeszcze przez żadne znaleziska kopalne. Od górnej jury do górnej kredy nie znamy ptaków kopalnych. Następną ich faunę pochodzącą z górnej kredy Ameryki Północnej reprezentuje też bardziej zaawansowane stadium ewolucji morfologicznej. Ptaki te należą już do podgromady *Neornithes* cechującej się przykróceniem odcinka ogonowego kręgosłupa oraz powstaniem tzw. pygostyla, tj. krótkiego odrostka kostnego powstałego ze zrośnięcia się szeregu kręgów. W rozwoju ontogenetycznym tych ptaków, do których należą wszystkie ptaki dziś żyjące, zakłada się długi odcinek ogonowy, redukujący się następnie do postaci pygostylu. Taka koncentracja odcinka ogonowego pociąga za sobą układ sterówek w postaci wachlarza. Prymitywne stadium ewolucji *Neornithes* reprezentują *Odontognathae* — uzębione ptaki górnokredowe. Mimo tak prymitywnej cechy jak obecność zębów, były to ptaki mało odbiegające budową reszty szkieletu od dzisiejszych, jak dobrze latający *Ichthyornis*, a nawet wyspecjalizowane nieloty, przystosowane do życia wodnego. Ten ostatni typ reprezentuje rodzaj *Hesperornis*, przypominający nasze nury. Doszło u niego do skrajnej redukcji skrzydeł, zachowanych jedynie w postaci szczątkowej kości ramieniowej. Obecność tak wyspecjalizowanych ptaków jak *Hesperornis*, świadczy o tym, że w historii *Neornithes* doszło bardzo szybko do radiacji adaptatywnej. Nowoczesny typ ptaka, pozbawionego już zębów powstać musiał pod koniec kredy, na co mogą wskazywać bezzębne szczęki dawniej zaliczane do dinozaurów, a należące przypuszczalnie do dużych ptaków.

Do prymitywnych ptaków dzisiejszych należą te, w których czaszce zachowuje się jeszcze podobieństwo do czaszki gadów. Centralną grupę stanowiły tu niepozorne „kuropatwy” południowoamerykańskie — tinami, tworzące rząd *Tinamiformes*. Są to słabo latające, głównie naziemne ptaki, o zredukowanym ogonie, opatrzone jednak grzebieniem mostkowym, świadczącym o tym, że pochodzą od dobrze latających



przodków. Od takich ptaków wyprowadzić można różne szczepy zaliczane do sztucznej grupy *Ratitae*. Składają się na nią różne grupy ptaków wtórnie nielatających, biegusów jak strusiorate, *Rhea*, kazuary i różne grupy spokrewnionych z nimi form kopalnych. Niektóre z nich jak holocenijskie *Aepyornis* z Madagaskaru i *Dinornis* (moa) z Nowej Zelandii osiągnęły olbrzymie rozmiary, o których świadczyć może jajo *Aepyornis* mające ok. 9 litrów objętości.

Podobne tendencje przejścia do życia naziemnego występowały także w bardziej ewolucyjnie zaawansowanych grupach ptaków, przy czym tu grupą wyjściową były dla nich żurawie (*Gruiformes*), od których pochodzą duże naziemne *Diatryma* z dolnego eocenu Ameryki Północnej i Europy, oraz *Phororhacos* z oligocenu i miocenu Ameryki Południowej. Były to duże ptaki drapieżne, które mogły konkurować z prymitywnymi ssakami drapieżnymi tamtych czasów. Główny kierunek przystosowania ptaków, stanowiło przystosowanie do lotu, którego ukoronowanie stanowi najliczniejsza i pod wieloma względami najbardziej progresywna grupa wróblowatych.

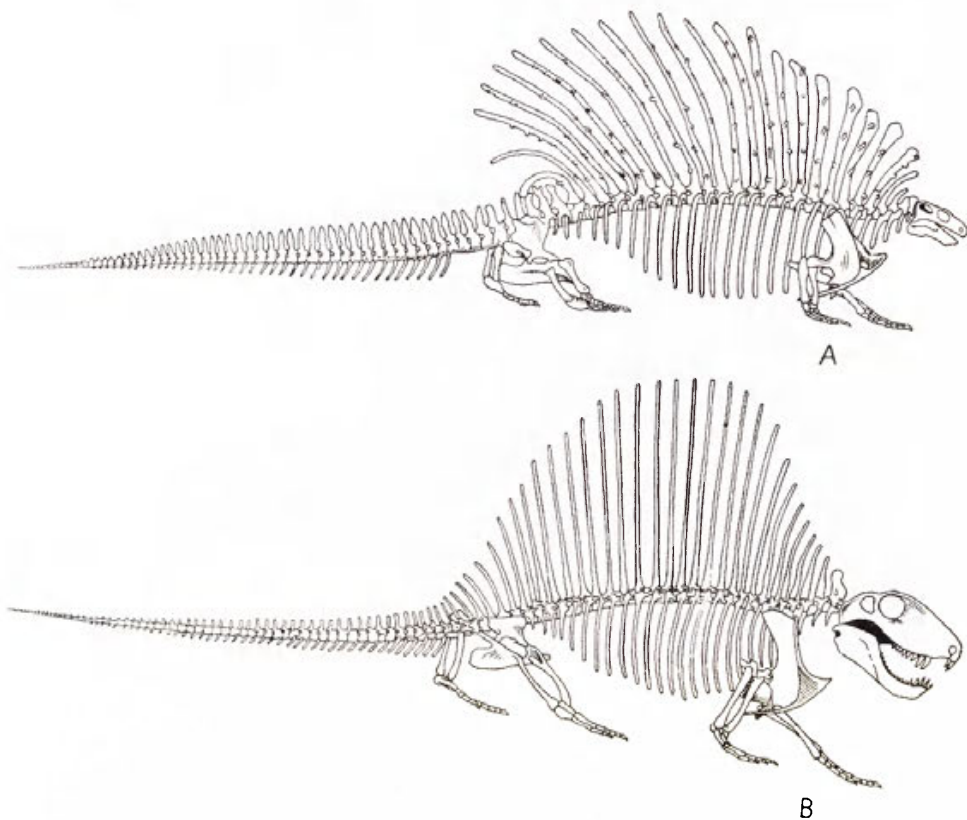
**Wyodrębnienie się linii rozwojowej gadów ssakokształtnych.** Przodków ssaków należy niewątpliwie poszukiwać wśród gadów należących do podgromady *Synapsida*, przedstawiciele której mają jeden otwór skroniowy w czaszce. Podczas gdy czaszka pierwotnych gadów, tworzących rząd *Cotylosauria* ma jednolitą pokrywę kostną, w czaszce *Synapsida* powstaje otwór, poprzez który przechodzi mięsień skroniowy (*musculus temporalis*) służący do zamykania szczęk. Czaszkę ssaków można właśnie wyprowadzić od czaszki gadów o takiej budowie.



Ryc. 252. Szkielet prymitywnego pelykozaura z rodz. *Ophiacodon* (dolny perm). (Według Romera i Price'a).

Najprymitywniejszą grupę *Synapsida* stanowią gady zaliczane do rzędu *Pelycosauria*. Stanowią one szczepek, który wyodrębnił się przypuszczalnie już w górnym karbonie od wspólnego pnia *Cotylosauria*. Najstarsze pelykozaurowe mało się jeszcze różniły od swych przodków i dlatego trudno postawić między tymi dwoma pierwotnymi grupami gadów wyraźną granicę morfologiczną. W porównaniu jednak z kotylozaurami, *Pelycosauria* cechuje wysmuklenie ciała, czyli jak się to często określa ogólna gracilizacja. Zmieniają się także proporcje czaszki, staje się ona bowiem wyższa, a zarazem węższa niż u typowych *Cotylosauria*.

Już u najstarszych pelykozaurów, zaznacza się pewna tendencja do początkowego różnicowania się zębów, związana przypuszczalnie z ich doskonaleniem jako aparatu chwytanego i krającego. Dobre pojęcie o wyglądzie i ogólnej budowie prymitywnych pelykozaurów daje rodzaj *Ophiacodon* znany z dolnego permu Ameryki Północnej (ryc. 252), a należący do podrzędu *Ophiacodontia* tworzącego najbardziej prymitywną grupę *Pely-*



Ryc. 253. Szkielety wyspecjalizowanych pelykozaurów permskich opatrzonych „żaglem grzbietowym”. (Według Romera).

A — roślinożerny *Edaphosaurus*, B — drapieżny *Dimetrodon*.

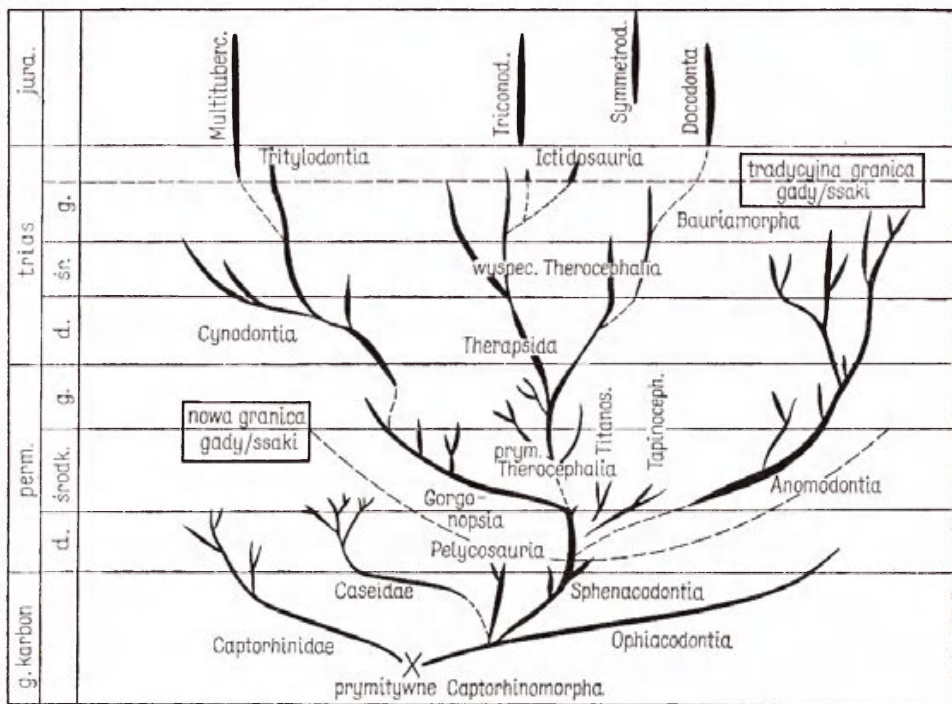
*cosauria*, która przypuszczalnie dała początek pozostałym kierunkom rozwojowym (por. ryc. 254). Ta grupa pelykozaurów zdaje się łączyć bezpośrednio z jednym z podrzędów *Cotylosauria*, a mianowicie z podrzędem *Captorhinomorpha*, do którego należą kotylozaury wykazujące drapieżny typ przystosowawczy oraz wiele cech świadczących o wielkiej prymitywności tej grupy gadów, przedstawiciele której wymarli w środkowym permie.

W rezultacie wczesnej radiacji od wspólnego pnia pierwotnych pelykozaurów wyodrębniła się pewna liczba oddzielnych linii rozwojowych.

Pewne linie reprezentowały roślinożerny kierunek przystosowawczy, przy czym w budowie ich ciała szybko zaznaczyły się cechy specjalizacji, które nie pozwalają upatrywać w nich przodków, żadnej innej grupy gadów. Taki kierunek rozwojowy reprezentują m. in. *Edaphosauria*, reprezentowane np. przez swoisty rodzaj *Edaphosaurus* znany z permu, u którego wyrostki kręgów utworzyły wysokie kolce, połączone rodzajem beleczek poprzecznych. Za życia wyrostki te musiały być spięte błoną skórną, tworzącą rodzaj żagla, przy czym znaczenie funkcjonalne tego aparatu nie zostało bliżej rozpoznane (ryc. 253, A). Szczególne znaczenie musiało przypaść jednak tym pelykozaustom, które obrały kierunek drapieżny, jako główny typ przystosowania. Tworzą one podrząd *Sphenacodontia*, którego przedstawicielem, stosunkowo najlepiej poznanym jest rodzaj *Dimetrodon* znany z dolnego permu Ameryki Północnej (ryc. 253, B). Podobnie jak *Edaphosaurus*, również *Dimetrodon* miał długie wyrostki kręgów, tworzące za życia rodzaj żagla. Jest to cecha niezwykłej specjalizacji, która nie pozwala w tym rodzaju upatrywać przodków innych gadów ssakokształtnych, pozbawionych podobnie jak i ssaki tak rozwiniętych wyrostków na kręgach. Jednakże obok *Dimetrodon* znamy także innych, blisko z nim spokrewnionych przedstawicieli *Sphenacodontia*, którzy byli pozbawieni cech takiej specjalizacji i w których upatrujemy formy bliskie przodkom gadów ssakokształtnych.

*Sphenacodontia* jako formy drapieżne cechowało udoskonalenie budowy aparatu ruchowego, a więc kończyn. Tułów zwierzęcia był tu uniesiony na kończynach, bardziej smukły niż u innych gadów permskich, zaś budowa kończyn wskazywała na zdolność do szybkiego ich poruszania się. Zaznacza się także wyraźniej zróżnicowanie uzębienia w szczególności na szczękach górnych, gdzie dochodzi do wyodrębnienia się grupy przednich zębów, przypominającej siekacze, oraz grupy sztyletowatych zębów znajdujących się na kości górnoszczękowej i przypominających kły. W budowie czaszki występują pewne cechy, których znaczenie funkcjonalne nie jest co prawda wyjaśnione, ale które zbliżają *Sphenacodontia* do gadów ssakokształtnych, mających takie same cechy (łukowate wygięcie krawędzi szczęk, wyrostek skierowany do tyłu i dołu na kości kątowej żuchwy). Obecność takich cech pieczętuje *Sphenacodontia* jakby specjalnym znamieniem świadczącym o tym, że właśnie wśród nich należy szukać przodków gadów ssakokształtnych (ryc. 254).

Pierwsi przedstawiciele gadów ssakokształtnych, tworzących rząd *Therapsida* pojawili się już w dolnym permie. Jednakże granica między progresywnymi *Sphenacodontia* a pierwotnymi przedstawicielami *Therapsida* jest również zatarta i obie grupy wykazują wiele cech wspólnych. W dalszej swej ewolucji *Therapsida* wykazują znacznie bardziej progresywne tendencje i bardziej konsekwentnie realizują szereg cech anatomicznych zbliżających je do ssaków. Podobnie jak poprzednio *Pelycosauria*, tak i *Therapsida* uległy szybkiemu zróżnicowaniu na szereg



Ryc. 254. Stosunki filogenetyczne wśród gadów ssakokształtnych i ssaków mezozoicznych. Zauważ przebieg tradycyjnej i nowej granicy między gromadą gadów i ssaków. (Według Reeda, zmienione).

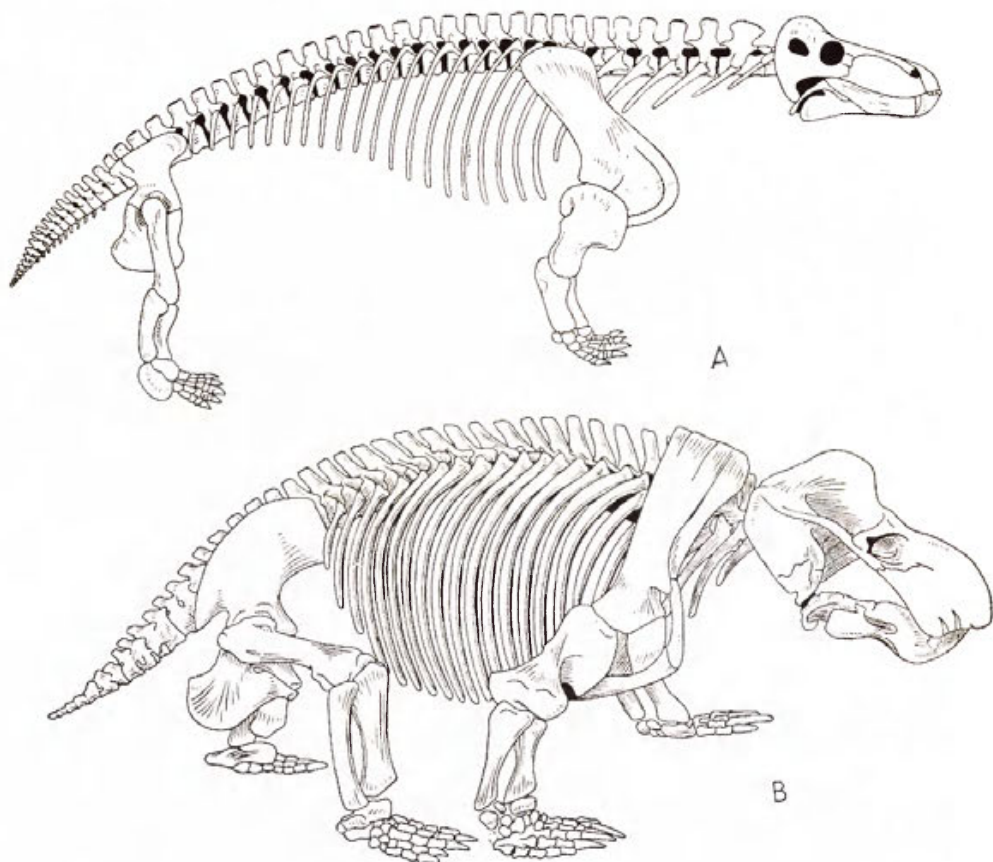
oddzielnych linii rozwojowych. Proces ten dokonał się w środkowym permie i może być określony jako wczesna radiacja *Therapsida* (por. ryc. 254). W rezultacie tej radiacji powstało kilka odrębnych szczepów, przy czym pewne reprezentują niewątpliwie kierunki bocznej specjalizacji, które następnie wymarły bezpotomnie. Do nich należały przede wszystkim *Anomodontia* (*Dicynodontia*), znane od środkowego permu do górnego triasu i stanowiące grupę błotnych, lub częściowo wodnych form roślinożernych, u których uzębienie podlega znacznej redukcji i było zastępowane przez rodzaj pochw rogowych, tworzących się na krawędziach szczęk (ryc. 255, B). Podobne boczne, lecz bardziej krótkotrwałe gałęzie rozwojowe reprezentowały *Titanosuchia* (ryc. 255, A), osobliwe formy drapieżne oraz niemniej oryginalne roślinożerne *Tapinocephalia*. Obie te grupy ograniczone są do środkowego permu i znane z Afryki południowej i północnej Rosji.

Znacznie większą rolę odegrały dwie pozostałe gałęzie rozwojowe *Therapsida*. Pierwszą reprezentuje w pierwotnej fazie jej ewolucji szczep gorgonopsów, tworzących podrząd *Gorgonopsia*, znany ze środkowego i górnego permu. Ciało ich było jeszcze stosunkowo ciężko zbudowane, chociaż musiały one należeć do najbardziej ruchliwych drapieżników



swych czasów (ryc. 256, A, B). W budowie czaszki zwraca uwagę tendencja do rozrostu pewnych kości podniebienia, które u bardziej zaawansowanych gadów ssakokształtnych i u ssaków utworzą właściwe im wtórne podniebienie kostne. Szkielet palców u gorgonopsów wykazuje jeszcze wprawdzie ilość członów właściwą dla gadów, bowiem trzeci i czwarty palec mają po cztery lub pięć członów, jednak nadliczbowe człony (trzeci i czwarty) cechuje znamienna tendencja do redukcji. Jednakże żuchwa gorgonopsów składa się z licznych kości, jest więc typową żuchwą złożoną gada. Jedynie kość zębowa tworząca wyraźne ramię wznoszące, upodabnia się do kształtu tej kości charakterystycznego dla ssaków (ryc. 256, C).

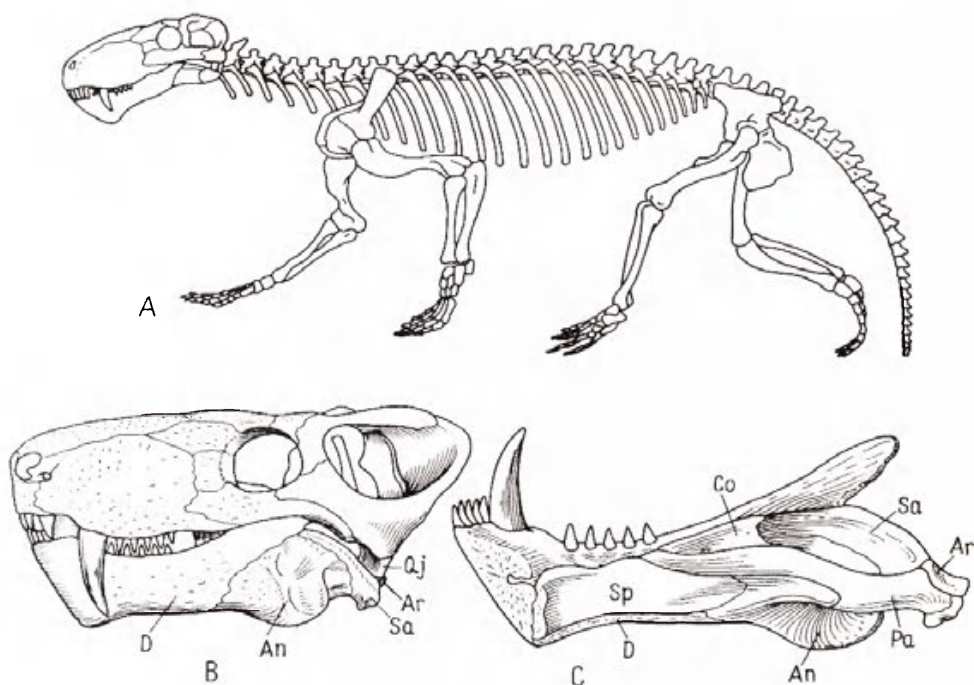
Od gorgonopsów pochodzą niewątpliwie wysoko zaawansowane *Therapsida* dolnego i środkowego triasu, tworzące podrząd *Cynodontia*. Były to formy drapieżne, których wielkość wahała się od wielkości szczura do wielkości wilka. W budowie cynodontów w sposób niezwykle mo-



Ryc. 255. Przedstawiciele wyspecjalizowanych szczepów *Therapsida* z grupy *Titanosuchia* (A) i *Anomodontia* (B). (Według Romera).

A — *Jonkeria* (perm środkowy), B — *Kannemeyeria* (trias dolny).

zaikowy kombinują się cechy gadów i ssaków. Pod tym względem stanowią one klasyczny przykład grupy pośredniej stojącej na pograniczu dwu różnych gromad kręgowców. Szczególnie dobrze poznanym przedstawicielem tej grupy jest rodzaj *Cynognathus*, znany z dolnego triasu



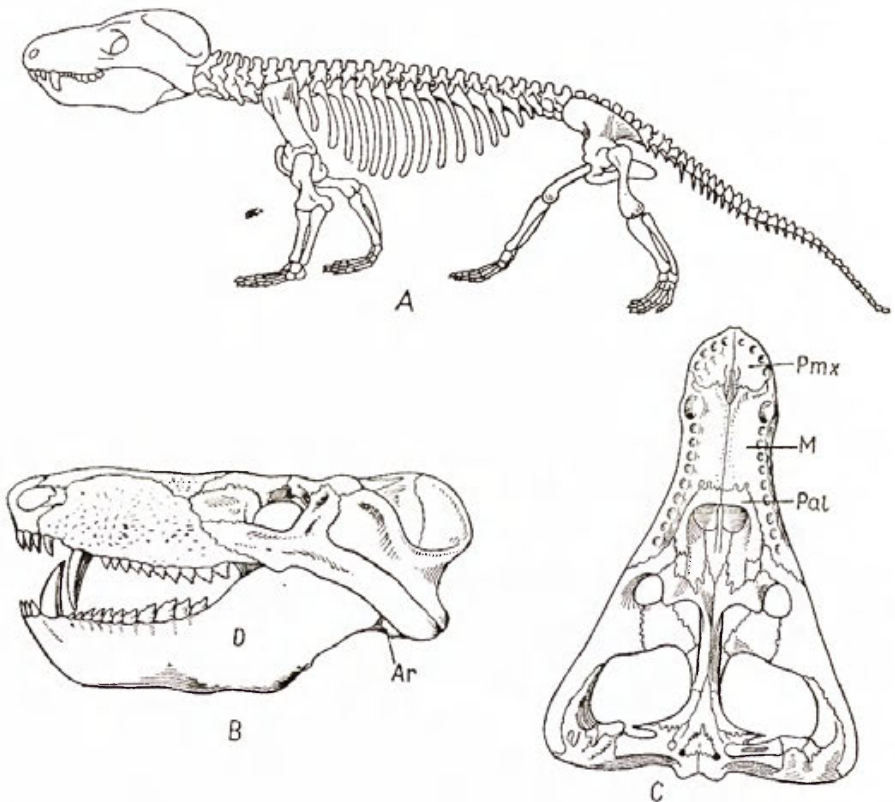
Ryc. 256. Budowa szkieletu prymitywnych przedstawicieli *Theriodontia*. (Według Colberta i Bystrowa).

A — szkielet gorgonopsa *Lycaenops* (perm); B — czaszka gorgonopsa *Sauronoctus* (perm) widziana z boku; C — żuchwa gorgonopsa *Sauronoctus* od strony wewnętrznej. An — angularare, Ar — articulare, D — dentale, Co — coronoideum, Qj — quadratojugale, Pa — prae-articulare, Sa — supraangulare, Sp — spleniale.

Afryki Południowej. Już pokrój cynognatusa przypominał pod wieloma względami ssaki (ryc. 257, A, B). W czaszce dokonana się całkowita lub częściowa redukcja szeregu kości obecnych zazwyczaj u gadów, lecz nie występujących u ssaków, przez co czaszka przybiera budowę właściwą dla tych ostatnich. Powstaje także wtórne podniebienie kostne utworzone przez rozrost szeregu kości tworzących litą blaszkę kostną nad pierwotnym podniebieniem. W ten sposób otwory nozdrzy wtórnych (choanae) łączą się z jelitem w gardzieli, daleko poza obrębem jamy ustnej (ryc. 257, C). Stan taki pociągał za sobą daleko idące konsekwencje fizjologiczne (por. str. 551). Uzębienie było tu zróżnicowane pod względem anatomicznym i funkcjonalnym, przy tym nie tylko wyodrębniły się zęby przednie odpowiadające siekaczom, oraz kły ale także grupa zębów, tzw. policzkowych, odpowiadających przedtrzonowym i trzonowym u ssa-

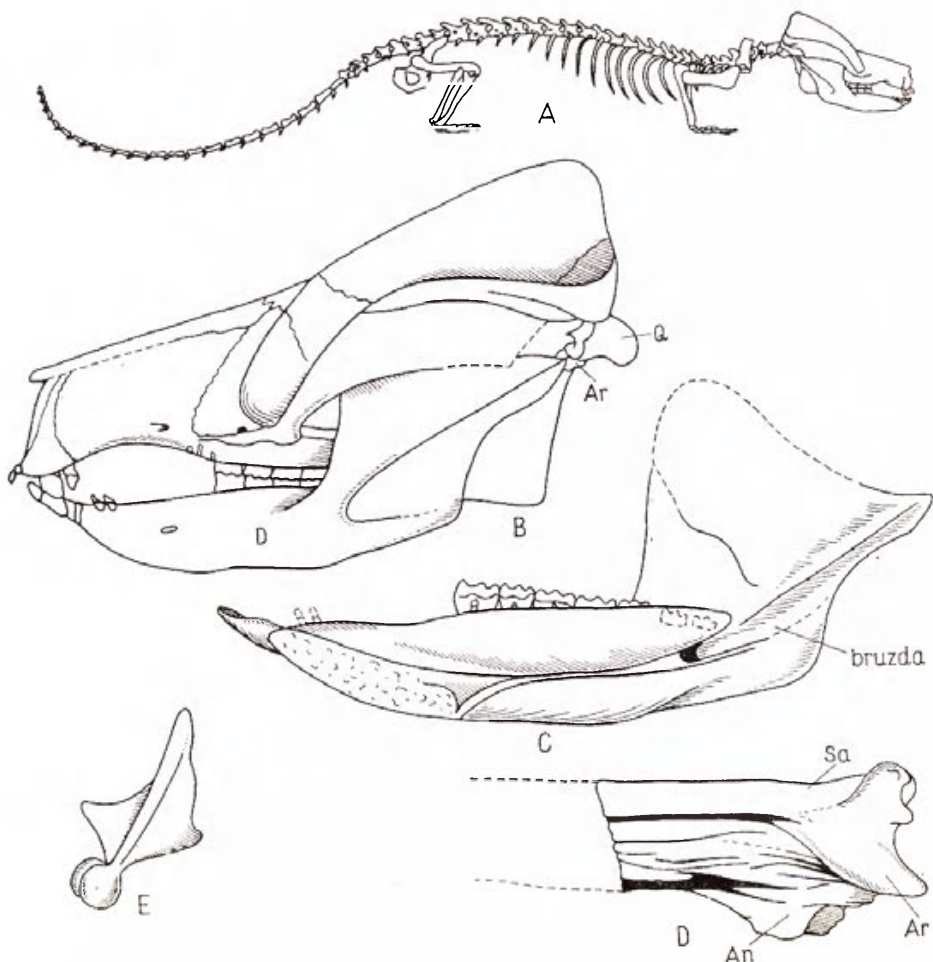
ków. Zęby te były wieloszczytowe, w czym przypominały odpowiednie zęby ssaków. Żuchwa *Cynognathus* składała się co prawda jeszcze z sześciu kości, jednakże kość zębową cechował wyraźny przerost i staje się ona wyraźnie głównym składnikiem żuchwy (ryc. 257, B). Obecny jest na niej wyrostek skroniowy, który służy następnie u ssaków do stawowego połączenia żuchwy z górną częścią czaszki. Kość zębowa jest więc w znacznym stopniu przygotowana do przejęcia tych funkcji jakie pełni u ssaków. Kończyny *Cynognathus* bardzo przypominały kończyny ssaków, są one podciągnięte pod tułów, przy czym staw kolanowy skierowany jest do przodu, zaś łokciowy od tyłu. Takie *Cynodontia* jak *Cynognathus* osiągnęły w swej budowie stadium organizacji bardzo już zbliżone do tego, który reprezentują ssaki.

Kulminacyjne stadium ewolucji tej linii rozwojowej, której wcześniejsze fazy reprezentują *Gorgonopsia* i *Cynodontia*, stanowi grupa tritylodontów (*Tritylodontia*). Stanowią one stosunkowo krótkotrwały



Ryc. 257. Budowa szkieletu zaawansowanych przedstawicieli *Theriodontia*. (Według Gregory'ego i Bystrowa).

A — szkielet *Cynognathus* (trias), B — czaszka widziana z boku; i C — od dołu po usunięciu żuchwy, celem uwidocznienia wtórnego podniebienia kostnego utworzonego przez poziome blaszki kości przedszczękowej (Pmx), szczękowej (M) i podniebiennej (Pal). D — kość zębowa, Ar — kość stawowa.



Ryc. 258. Budowa szkieletu u wyspecjalizowanych *Theriodontia* na przykładzie *Oligokyphus* (trias górny — jura dolna). (Według Kühnego).  
 A — rekonstrukcja szkieletu zwierzęcia, B — czaszka widok z boku, C — żuchwa od strony wewnętrznej, D — kości zespołu articulare, E — kość kwadratowa. An — angulare, Ar — articulare, D — dentale, Q — quadratum, Sa — supraangulare.

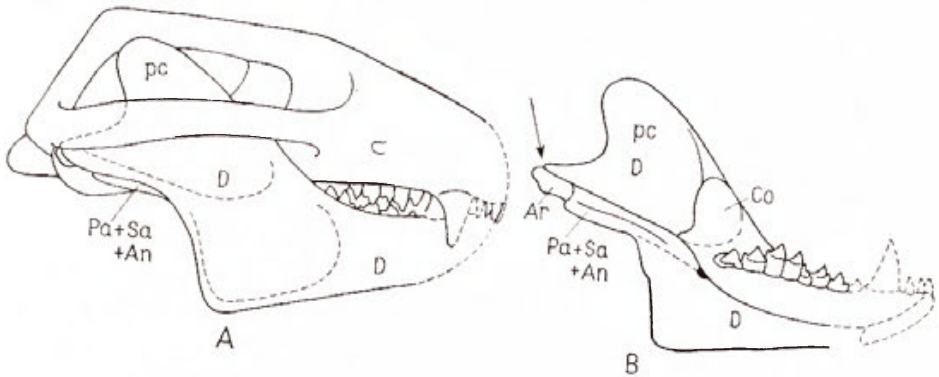
szczep, występujący od górnego triasu do środkowej jury i wywodzący się przypuszczalnie od *Cynodontia*. Budowa wielu przedstawicieli należących do tego szczepu została bardzo dokładnie poznana, przy czym do najlepiej poznanych należą rodzaje *Bienotherium* (znany z górnego triasu) i *Oligokyphus* (ryc. 258, znany z górnego triasu i dolnej jury). Były to przypuszczalnie istoty roślinożerne, na co wskazuje budowa ich uzębienia, złożonego z wyraźnie wyodrębnionych zębów siecznych oraz oddzielonych od nich wyraźną przestrzenią bezzębną, tzw. zębów policzkowych (ryc. 258, B). Te ostatnie pokryte były dwoma lub trzema szeregi guzków, co zbliża je do zębów trzonowych ssaków, mogą one jednak odpowiadać zarówno zębom przedtrzonowym, jak i trzonowym.



Żuchwa *Tritylodontia* była złożona jeszcze z kilku kości (ryc. 258, C), ale kość zębowa, jest znacznie większa i ma postać w pełni typową dla ssaków (ryc. 258, C). Pozostałe kości żuchwy (tzw. zespół articulare, na który obok wymienionej kości składają się jeszcze angulare i supra-angulare) mieściły się w płytkiej bruździe po wewnętrznej stronie kości zębowej (ryc. 258, D). Połączenie między żuchwą a górną czaszką dokonywało się tu tak jak u gadów, tj. za pośrednictwem kości stawowej (articulare) mającej na swym tylnym końcu dołek stawowy oraz kości kwadratowej (quadratum) znajdującej się z boku tylnej części czaszki i opatrzonej wyraźną główką stawową (ryc. 258, E). Początkowo sądzono, że było to jedyne u *Tritylodontia* połączenie między żuchwą a czaszką, jednak nowe badania wskazują, że do przodu od tego połączenia znajdowało się przypuszczalnie drugie połączenie stawowe, utworzone tym razem przez wyrostek skroniowy kości zębowej i kość łuskową (squamosum). Wprawdzie u znanych nam okazów *Tritylodontia* wyrostek skroniowy jest zawsze uszkodzony (odłamany), był bowiem bardzo cienki, na obecność takiego połączenia stawowego wskazuje wyraźny dołek stawowy obecny na kości łuskowej. Należy zatem mniemać, że *Tritylodontia* pod względem stawowego połączenia żuchwy z górną częścią czaszki reprezentowały stan przejściowy lub mieszany. Cechowała je przypuszczalnie równoczesna obecność dwu połączeń stawowych — starego, właściwego dla gadów (staw między articulare i quadratum), oraz nowego właściwego dla ssaków (staw między dentale i squamosum). Te stosunki anatomiczne podkreślają zarazem jak bardzo zbliżyli się do ssaków, pod względem budowy szkieletu, ostatni przedstawiciele tej linii rozwojowej *Therapsida*.

Drugą gałąź *Therapsida*, która wyodrębniła się w wyniku ich wczesnej radiacji i wykazuje podobnie jak poprzednia kierunek rozwoju prowadzący do nabycia licznych cech właściwych ssakom, są *Therocephalia*. Już prymitywni, współcześni gorgonopsom przedstawiciele tego szczepu zrealizowali wiele cech zliżających je do ssaków. Do nich należy m. in. ustalenie się właściwej ssakom ilości członów w palcach, która została osiągnięta w tej grupie już w permie. Pod wieloma innymi względami *Therocephalia* zrealizowały wiele cech podobnych do tych, jakie zostały osiągnięte przez *Gorgonopsia*. Cechy te występują jednak w innej kombinacji, co świadczy o odrębności obu kierunków rozwojowych, które niezależnie od siebie osiągały podobne cechy strukturalne. Zaawansowane *Therocephalia*, jak np. dolnotriasowa *Bauria*, przypominały pod wieloma względami współczesne im cynodonty, a nawet w pewnych przypadkach stały wyżej niż one. Wyraża się to np. zanikiem otworu oka ciemieniowego i pewnymi innymi cechami w budowie czaszki, właściwym już typowym ssakom. Natomiast stopień rozwoju kości zębowej i redukcji pozostałych kości żuchwy był u nich mniej zaawansowany niż u współczesnych im cynodontów.

Kulminacyjny stopień rozwoju morfologicznego w tej linii *Therapsida* reprezentuje mała grupa, wydzielana zazwyczaj w osobny podrząd *Ictidosauria*. Wywodzi się ona przypuszczalnie od jednego z bardziej progresywnych szczepów *Therocephalia* (por. ryc. 254) i występuje w gór-



Ryc. 259. *Diarthrognathus* jako przedstawiciel *Ictidosauria*. (Według Cromptona). A — rekonstrukcja czaszki; B — rekonstrukcja żuchwy od strony wewnętrznej (strzałka pokazuje położenie podwójnej główki stawowej utworzonej zarówno przez articulare jak i przez dentale). An — angulare, Ar — articulare, D — dentale, Co — coronoideum, Pa — praearticulare, Sa — supraarticulare, pc — processus coronoideus kości zębowej.

nym triasie Afryki Południowej, skąd znany jest jedyny należący tu rodzaj *Diarthrognathus* (ryc. 259). Szczególnie interesująca jest budowa żuchwy tego rodzaju i jej sposób połączenia z górną częścią czaszki. Żuchwa *Diarthrognathus* składa się jeszcze z sześciu kości, wśród których najsilniej rozrośnięta jest kość zębowa, pozostałe zaś są znacznie mniejsze, chociaż jeszcze dobrze wykształcone (ryc. 259, B). Najbardziej ciekawy jest sposób połączenia żuchwy z czaszką, dochodzi tu bowiem do powstania stawu mieszanego, w którym uczestniczą zarówno kości tworzące połączenie stawowe u gadów (articulare i quadratum) jak i kości tworzące to połączenie u ssaków (dentale i squamosum) (por. ryc. 259, B). Zachodzi tu zarazem scalenie się kości articulare i wyrostka skroniowego dentale w jedną główkę stawową, która zestawia się z panewką stawową utworzoną również wspólnie przez kości quadratum i squamosum. Ten „staw mieszany”, złożony z części gadziej i ssacej, ma jednak pod jednym względem charakter zdecydowanie „ssaczy”. Główka stawowa jest tu bowiem utworzona przez kości żuchwy, podczas gdy u gadów tworzy ją zawsze kość kwadratowa należąca do górnej części czaszki. Tak więc również *Ictidosauria* stanowią grupę, która zbliżyła się pod względem budowy czaszki do stosunków cechujących ssaki. Równocześnie na uwagę zasługuje fakt, że chociaż styl budowy połączenia stawowego między żuchwą a czaszką jest tu inny niż u *Tritylodontia*, możemy jednak mówić o tym, że w ewolucji obu tych kierunków rozwojowych występuje wyraźne stadium dwustawowe.

Wśród *Therapsida* wyraźnie wyróżniają się dwie omówione ostatnio gałęzie rozwojowe, jako grupy najbardziej progresywne. Dlatego też łączy się z jednej strony szczepek reprezentowany przez *Gorgonopsia*, *Cynodontia* i *Tritylodontia*, a z drugiej strony szczepek reprezentowany przez prymitywne i zaawansowane *Therocephalia* i spokrewnione z nimi *Ictidosauria*, we wspólną grupę „ssakozębnych” — *Theriodontia*.

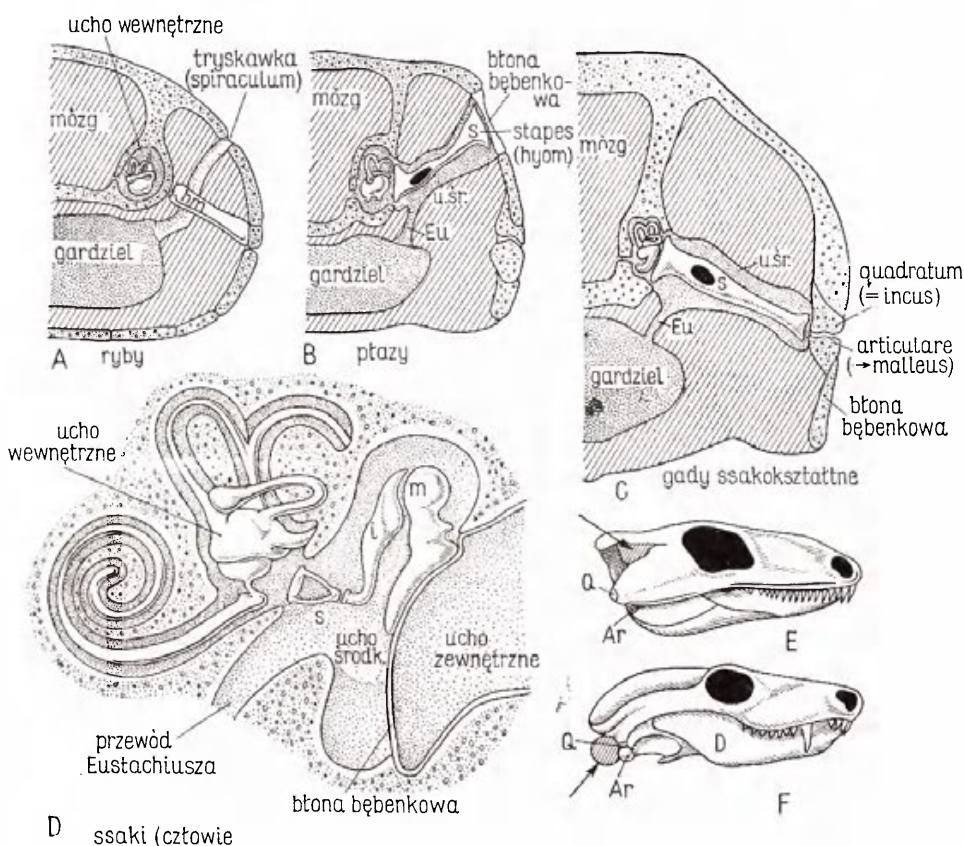
We wszystkich liniach rozwojowych *Theriodontia* ewolucja doprowadziła do powstania licznych cech zbliżających je do ssaków. Cechy te zostały osiągnięte niezależnie w oddzielnych liniach rozwojowych ssakozębnych, które cechuje podobny kierunek rozwojowy. W rezultacie radiacji zaawansowanych *Theriodontia*, jaka miała miejsce w dolnym triasie, wyodrębniły się liczne linie ewolucyjne, które pod koniec tego okresu geologicznego osiągnęły stopień strukturalny, stawiający je pod względem budowy szkieletu na pograniczu gromady gadów i ssaków. Nie ulega wątpliwości, że także pod względem organizacji fizjologicznej organizmy te musiały przypominać już ssaki (por. str. 551). Ten poziom organizacji został osiągnięty przez należące tu szczepy, na długiej drodze rozwojowej. Należy szczególnie podkreślić, że fakty paleontologiczne wskazują, iż poszczególne cechy nowego typu organizacji wyłaniały się stopniowo, w różnym czasie i na różnych stadiach ewolucji. Poszczególne cechy organizacji ssaków musiały zatem powstać w dużej mierze niezależnie i zostały nabyte przez ich przodków w różnych okresach ich historii rodowej. Dopiero następnie nastąpiło scalenie się oddzielnych cech w jednolity zespół określający organizację nowej gromady zwierząt. W wyniku takiego charakteru procesów ewolucyjnych, każde ogniwo, wspomnianego poprzednio długiego łańcucha ewolucyjnego, łączy w swej budowie cechy bardziej zaawansowane, właściwe już ssakom, z cechami bardziej prymitywnymi, właściwymi dla gadów. Porównując budowę różnych organów tych zwierząt otrzymujemy obraz mozaiki. Fakty te mają ogromne znaczenie, wykazują bowiem, że w rozwoju ssaków nie mamy do czynienia z jakimś jednym, lub kilkoma bardzo nielicznymi procesami głębokiego przekształcenia ich budowy, równocześnie, pod wszystkimi względami. Proces ewolucji nie miał tu charakteru skokowego, lecz związany był raczej ze stopniowym ulepszaniem i modyfikowaniem ich budowy, doprowadzającym do sumowania się rezultatów oddzielnych przemian, wyrażających się modyfikacjami budowy oddzielnych części organizmu, zachodzącymi w różnych okresach ich historii.

**Filogeneza żuchwy i powstanie kosteczek słuchowych.** Wśród procesów morfologicznych, które dokonały się w ewolucji *Therapsida*, jednym z najbardziej interesujących jest przebudowa żuchwy. Z procesem tym związana jest modyfikacja sposobu połączenia żuchwy z czaszką, a także przemieszczenie się pewnych kości, tworzących u gadów tylną część żuchwy, w obręb ucha środkowego ssaków. Typowe gady i typowe ssaki

różnią się zasadniczo budową swych żuchw i sposobem ich połączenia z górną częścią czaszki:

Gady	Ssaki
połączenie między kośćmi articulare-quadratum	połączenie między kośćmi articulare-quadratum nie istnieje
brak połączenia między kośćmi dentale-squamosum	obecność połączenia między kośćmi dentale-squamosum
obecność tylko jednej kosteczki — stapes w uchu środkowym	obecność trzech kosteczek w uchu środkowym
żuchwa złożona z kilku kości	żuchwa złożona tylko z kości żębowej

Wymienione wyżej cechy morfologiczne w budowie żuchwy i ucha środkowego są ze sobą ściśle skorelowane, przy czym obecność żuchwy



Ryc. 260. Stadia w ewolucji aparatu słuchowego kręgowców, widoczne na przekrojach części słuchowej czaszki (A—D). E—F zmiana położenia błony bębenkowej (strzałka !) u prymitywnych gadów i gadów ssakokształtnych. (Według Romera). Ar — articulare, D — dentale, Q — quadratum, Eu — przewód Eustachiusza, i — kowadełko (incus), m — młotek (malleus), s — strzemiączko (stapes).

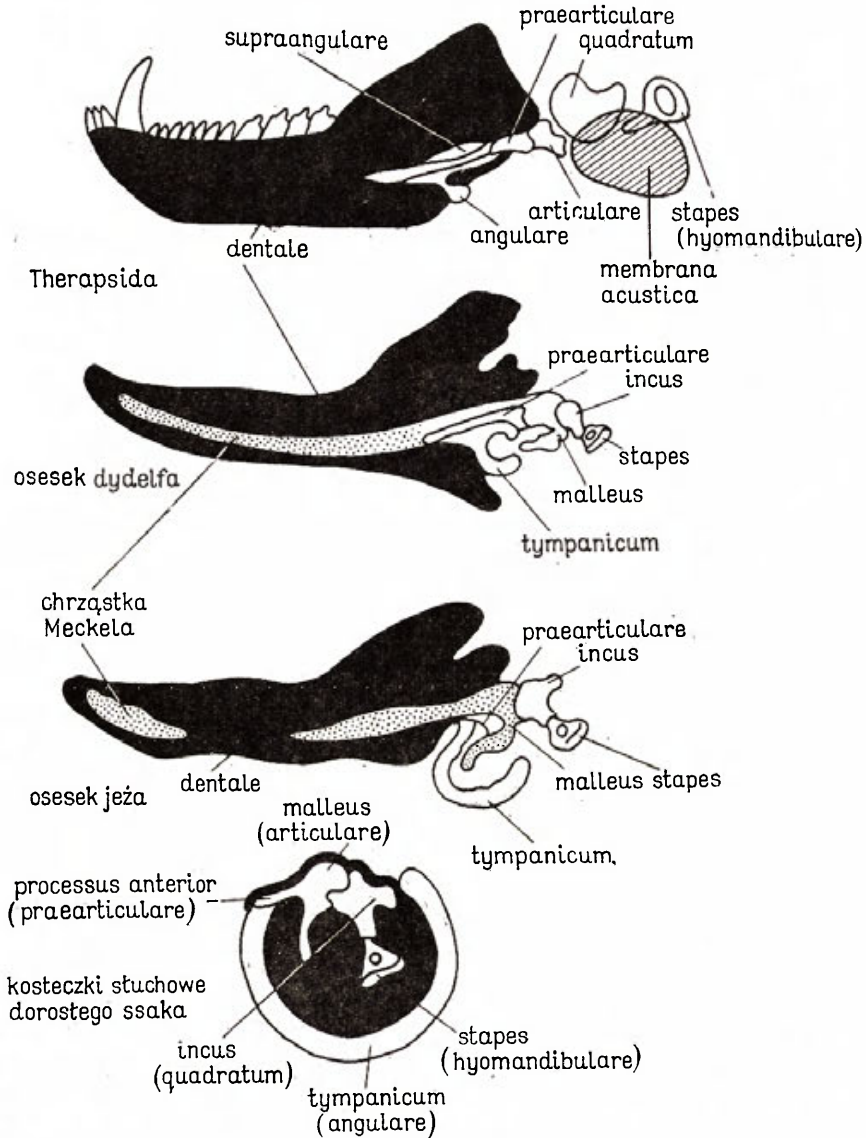


złożonej zawsze łączy się z obecnością tylko jednej kosteczki w uchu środkowym (por. ryc. 260 płazy, gady), zaś prosta budowa żuchwy łączy się z obecnością trzech kosteczek słuchowych (por. ryc. 260 ssaki).

Na długo przedtem, zanim zostały poznane formy kopalne wypełniające lukę morfologiczną istniejącą między współczesnymi gadami i ssakami i reprezentujące kolejne stadia przekształcania się żuchwy gada w żuchwę ssaka, badania embriologiczne i anatomiczne wykazały związki, jakie istnieją między pewnymi kośćmi żuchwy gadów i kosteczkami słuchowymi ssaków. Już w 1837 r. niemiecki embriolog Reichert opierając się na własnych badaniach, oraz dokonanych 17 lat wcześniej obserwacjach znakomitego anatoma Meckela, wykazał, że u zarodków ssaków kosteczki słuchowe tworzą się w związku z tzw. chrząstką Meckela, stanowiącą pierwotną postać żuchwy. W 1899 r. teoria Reicherta o związku między kośćmi żuchwy i kosteczkami słuchowymi została uzupełniona i zmodernizowana przez Gauppa, który nadał jej współczesną postać. Dlatego jest ona znana jako teoria Reicherta-Gauppa. Teoria ta wyjaśnia zasadnicze stosunki homologii między kosteczkami słuchowymi ssaków a pewnymi kośćmi żuchwy gadów, opierając się o fakty z zakresu embriologii. Punktem wyjścia tej teorii jest budowa żuchwy u zarodków ssaków łożyskowych, a także u młodocianych torbaczy rozwijających się w torbie (marsupium), a więc już u form postnatalnych (ryc. 261). Oberwujemy tu, że początkowo żuchwa łączy się z górną częścią czaszki za pośrednictwem tylnej części chrząstki Meckela oraz małej chrząstki znajdującej się z boku tylnej części czaszki. Ta ostatnia chrząstka styka się ze znajdującym się w uchu strzemiączkiem, które, jak wiadomo, jest pierwotną kosteczką słuchową obecną u wszystkich płazów, gadów i ptaków. Następnie chrząstka ta zachowując kontakt ze strzemiączkiem przemieszcza się w obręb ucha środkowego, gdzie po skostnieniu tworzy drugą kosteczkę słuchową, tzw. kowadełko (incus). Przylegającą do kowadełka tylna część chrząstki Meckela kostniejąc, przeobraża się w trzecią kosteczkę słuchową, tzw. młoteczek (malleus). Zatem w rezultacie tych przemian pierwotne położenie stawowe między żuchwą i czaszką przekształca się ostatecznie w połączenie między dwoma kosteczkami słuchowymi — kowadełkiem i młoteczką. Twierdzenie to stanowi zasadniczą treść teorii pochodzenia kosteczek słuchowych Reicherta-Gauppa. Ze względu na sposób powstawania i zachowane stosunki wzajemne tych trzech kości, teoria ta przeprowadza następnie homologię między kosteczkami słuchowymi ssaków i niższych kręgowców.

Ssaki	Niższe kręgowce
strzemiączko (stapes)	<ul style="list-style-type: none"> <li>  hyomandibulare u ryb</li> <li>  stapes płazów, gadów i ptaków</li> </ul>
kowadełko (incus)	kość kwadratowa (quadratum)
młoteczek (malleus)	kość stawowa (articulare)

Ponadto należy przyjąć, że w procesie tych przeobrażeń związek kości prearticulare, tworzący się na chrząstce Meckela w bezpośrednim sąsiedztwie i nieco do przodu od articulare, zrasta się z młoteczką, tworząc na nim wyrostek przedni (processus anterior). Natomiast inna kość zuchwy, tzw. kość kątowa (angulare) przyjmuje w rezultacie tych



Ryc. 261. Budowa zuchwy i okolica ucha u (od góry w dół) dorosłych *Therapsida* (uwzględniono tylko kości występujące także u ssaków), młodocianego torbacza (dydelfa), młodocianego ssaka łożyskowego (jeża) oraz obramowanie ucha środkowego i kosteczki słuchowe dorosłego ssaka. (Oryg.).

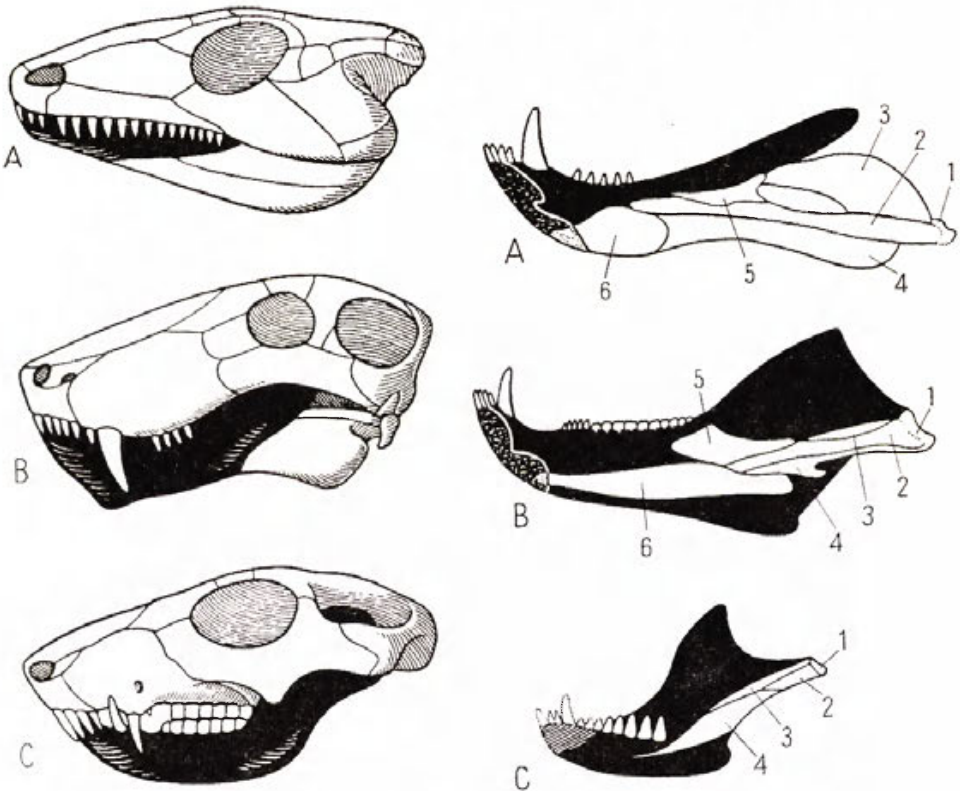
przemian postać pierścienia otaczającego otwór ucha środkowego (ryc. 261). Pierścień ten przyrasta następnie do kości łuskowej (skroniowej, squamosum) i tworzy kość bębenkową (tympanicum) stanowiącą rodzaj obramowania, na którym rozpięta zostaje błona bębenkowa. Należy przyjąć, że błona bębenkowa powstała tu na nowo i utworzyła się poniżej pierwotnej błony bębenkowej obecnej w uchu gadów, a związanej bezpośrednio ze strzemiączkiem (ryc. 260, E—F). Tym samym wydłużyła się droga przewodzenia dźwięków w uchu ssaków, która przebiega poprzez: błonkę bębenkową — młoteczek — kowadełko — strzemiączko — błędnik.

Teoria Reicherta-Gauppa stanowi niezwykle ważne uogólnienie faktów embriologicznych i anatomicznych, traktuje ona jednak proces przeobrażania się kości żuchwy w kosteczki słuchowe od strony ostatecznych rezultatów, z konieczności zatem od strony statycznej. Jednakże fakty paleontologiczne nie tylko dają dowody na potwierdzenie słuszności tej teorii, ale także pozwalają spojrzeć na dokonujące się przy tym procesy od strony dynamicznej. Opierając się na tych faktach można zrozumieć w dużej mierze sam mechanizm dokonujących się tu w procesie filogenezy głębokich przekształceń morfologicznych i funkcjonalnych.

Powstanie kosteczek słuchowych i przemieszczenie się pierwotnego połączenia stawowego między żuchwą i czaszką w obręb ucha środkowego musiało być w procesie filogenezy związane z utworzeniem się nowego połączenia stawowego, właściwego dla ssaków. Zrozumienie mechanizmu zachodzących tu procesów nastęrczało przez długi czas pewne trudności. Mówiono nawet, że proces przejścia od jednego sposobu połączenia do drugiego jest możliwy jedynie jako proces embrionalny, nie mógł jednak dokonać się przez stopniowe zmiany sposobu połączenia żuchwy z czaszką, dokonujące się w stadium dorosłym. Schindewolf (1950) uważał, że był to proces skokowy, który w wyniku jednej przemiany dokonującej się na wczesnych stadiach rozwoju, doprowadził od razu do przejścia od sposobu połączenia żuchwy właściwego dla gadów, do sposobu połączenia właściwego dla ssaków. Dokonanie się natomiast podobnych przemian przy równoczesnym funkcjonowaniu obu połączeń byłoby jakoby niemożliwe.

Przebieg ewolucji *Therapsida*, której główne etapy mogą być prześledzone na podstawie materiału kopalnego, przemawia z całą oczywistością przeciw tego rodzaju przypuszczeniom. Głęboka przebudowa żuchwy i sposobu jej połączenia z czaszką musiała się bowiem dokonać drogą stopniowych modyfikacji. Pierwszym krokiem, który prowadził do osiągnięcia takiej przebudowy było rozrastanie się kości zębowej, przy równoczesnym uwstecznianiu się pozostałych kości wchodzących w skład żuchwy (ryc. 262). Kość ta przybrała następnie postać właściwą dla dentale u ssaków, co dokonało się przez powstanie wyrostka skroniowego. Utworzenie się takiego wyrostka pozwoliło następnie nawiązać kontakt

między dentale i squamosum, przy czym początkowo obecność tego połączenia łączyła się z obecnością starego połączenia stawowego poprzez articulare i quadratum. Stan taki, który stwierdzono u *Tritylodontia*, *Icttidosauria* oraz pewnych grup ssaków mezozoicznych zasługuje na nazwę etapu podwójno-stawowego. Występuje tu dublujące się, podwójne połączenie między żuchwą a czaszką. Mimo takich stosunków stawy te współlistniają i zgodnie współpracują ze sobą funkcjonalnie, przy czym warto nadmienić, że podobne podwójne połączenia występują u wielu dziś żyjących kręgowców. Na tym stadium musiało dojść także do przebudowy sposobu połączenia między articulare i quadratum, przy czym na pierwszej z tych kości utworzyła się wtórnie główka stawowa, na drugiej zaś dołek stawowy. Takie właśnie stosunki charakteryzują już *Icttidosauria* (por. str. 539) i są właściwe dla połączenia, jakie istnieje między młoteczkiem i kowadełkiem u ssaków. Następnym krokiem byłoby przejęcie funkcji zestawiania żuchwy wyłącznie przez nowy staw, przez co dokonać się mogło przemieszczenie starego połączenia stawowego



Ryc. 262. Ewolucja żuchwy u gadów ssakokształtnych. (Według Portmanna).

Z lewej strony — czaszki wfdziane z boku, z prawej strony — żuchwy od strony wewnętrznej. Kość zębowa zaczerniona. A — pierwotne *Tetrapoda*; B, C — *Theriodontia*. 1 — articulare, 2 — praearticulare, 3 — supraangulare, 4 — angulare, 5 — coronoideum, 6 — spleniale.



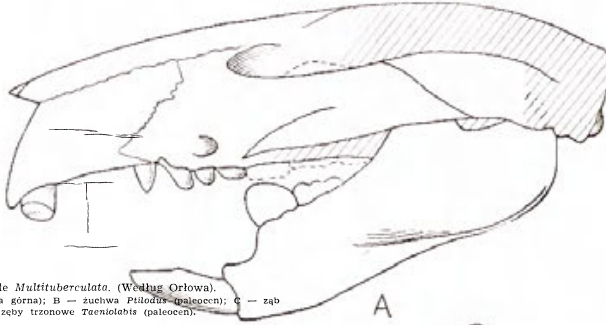
w obręb ucha środkowego. Należy przypuścić, że znajdujące się w okolicy organów słuchowych kości kwadratowa i stawowa, jeszcze przed przemieszczeniem w obręb ucha pośredniczyły już w przewodzeniu dźwięków. Ich rola w tym procesie wzrosła jeszcze bardziej, gdy wskutek stopniowej redukcji stały się one małymi kostkami, tworzącymi jedynie mostek kostny prowadzący do ucha środkowego. Tendencja do zmniejszania się tych kości, a następnie ich przemieszczenie w obręb ucha środkowego stanowi proces przystosowawczy, w rezultacie którego dokonało się usprawnienie w przewodzeniu dźwięków, w warunkach gdy ciało uniesione na kończynach nie styka się już z podłożem. Wiemy zaś, że właśnie taka postawa jest właściwa *Therapsida* i ssakom. Wykazano także, że nawet częściowe dokonanie się redukcji wspomnianych kości sprzyja przewodzeniu dźwięków w tych warunkach. Cały ten proces ma więc oczywiste znaczenie przystosowawcze i daje się w sposób ścisły powiązać z innymi przemianami, jakie prowadziły do usprawniania organizacji *Therapsida*.

„Historia kosteczek słuchowych stanowi jeden z najlepszych przykładów zmiany funkcji organów u kręgowców. Wspomniane elementy tworzyły kiedyś część aparatu szczękowego żarłaczy, który z kolei powstał z przeobrażenia łuków skrzelowych. Te pomocnicze elementy organów oddechowych zostały następnie przekształcone w aparat służący do zdobywania pokarmu, aby ostatecznie stać się częścią narządów słuchu” (Romer, 1945). Niezwykła zgodność danych embriologii, anatomii i paleontologii odnoszących się do historii kosteczek słuchowych, czyni je jednym z najlepszych dowodów ewolucji (por. ryc. 260).

**Ssaki mezozoiczne.** Pod względem budowy szkieletu, zwłaszcza zaś czaszki, granica między gadami ssakokształtnymi a ssakami ulega niemal zupełnemu zatarciu. Nic też dziwnego, że znamy wiele form kopalnych, które z równym prawem można by odnieść do gromady gadów, jak i do gromady ssaków. Ze względu na to, że ani kryteria fizjologiczne określające przynależność do ssaków (stałocieplność, żyworodność, odżywianie młodych mlekiem), ani pewne kryteria anatomiczne (uwłosienie, obecność gruczołów mlecznych, budowa układu krążenia) nie są przydatne dla ustalania stanowiska systematycznego form kopalnych, starano się ustalić pewne umowne, konwencjonalne kryteria anatomiczne. Do niedawna panowała dość powszechna opinia, że najbardziej odpowiednie są cechy określające budowę żuchwy, przy czym uważano, że obecność żuchwy złożonej tylko z jednej kości zębowej, łączącej się stawowo z kością łuskową definiuje przynależność do gromady ssaków.

Na podstawie tego właśnie kryterium uważano, że pewna ilość szczepów *Therapsida* osiągnęła w jurze stopień rozwoju morfologicznego, który pozwala zaliczyć ich przedstawicieli do gromady ssaków. Jedną z takich grup byłyby *Multituberculata*, uważane obecnie za przedstawi-

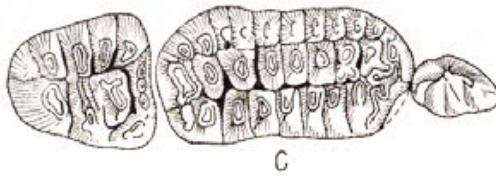
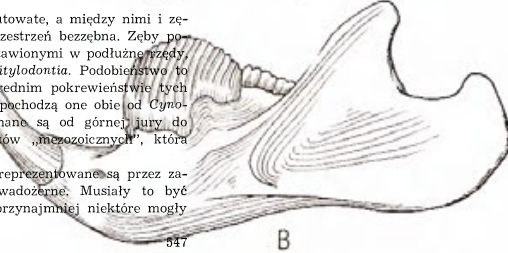
cieli odrębnej podgromady. Wśród wszystkich ssaków mezozoicznych zajmują one pozycję dość wyjątkową. Wynika to częściowo z tego, że są one grupą wyspecjalizowaną, przystosowaną do pokarmu roślinnego, na co wskazuje budowa uzębienia (ryc. 263). Przypomina ono uzębienie



Ryc. 263. Przedstawiciele Multituberculata. (Według Orłowa).  
A — czaszka *Diadectatherium* (kreda górna); B — szczęka *Ptilodus* (eocen); C — ząb przedtrzonowy i dwa zęby trzonowe *Trochilobis* (paleocen).

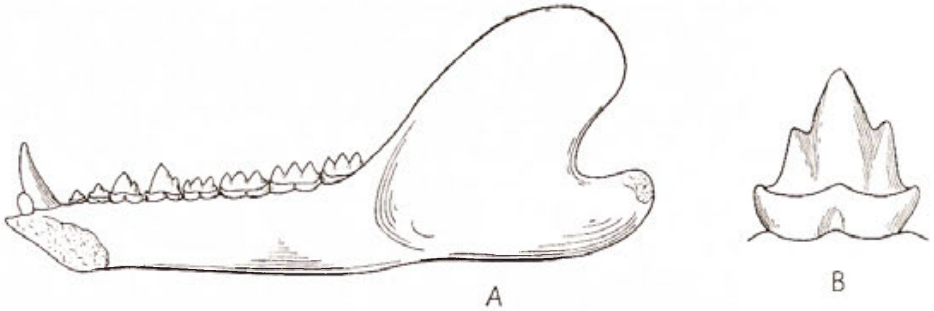
gryzoni, przy czym siekacze są wygięte, długowate, a między nimi i zębami policzkowymi obecna jest wyraźna przestrzeń bezzębna. Zęby policzkowe opatrzone są licznymi guzkami, ustawionymi w podłużne rzędy, co przypomina budowę takich zębów u *Tritylodontia*. Podobieństwo to nie wydaje się jednak świadczyć o bezpośrednim pokrewieństwie tych dwu grup, chociaż należy przypuszczać, że pochodzą one obie od *Cymodontia* (por. ryc. 254). *Multituberculata* mała są od górnej jury do eocenu, przy czym są jedyną grupą ssaków „mezozoicznych”, która przekroczyła granicę tej ery.

Pozostałe grupy ssaków mezozoicznych reprezentowane są przez zazwyczaj drobne formy drapieżne lub owadożerne. Musiały to być w większości zwierzęta nocne, przy czym przynajmniej niektóre mogły



347

prowadzić na wpół nadrzewny tryb życia. Nie istnieje jakiś jeden powszechnie przyjęty pogląd na podział systematyczny ssaków mezozoicznych, zazwyczaj jednak wydziela się tu dwie lub trzy podgromady. Ustalenie właściwego stanowiska systematycznego należących tu form utrudnia duża fragmentaryczność materiału kopalnego, który z małymi wyjątkami reprezentowany jest przez żuchwy i części czaszek.

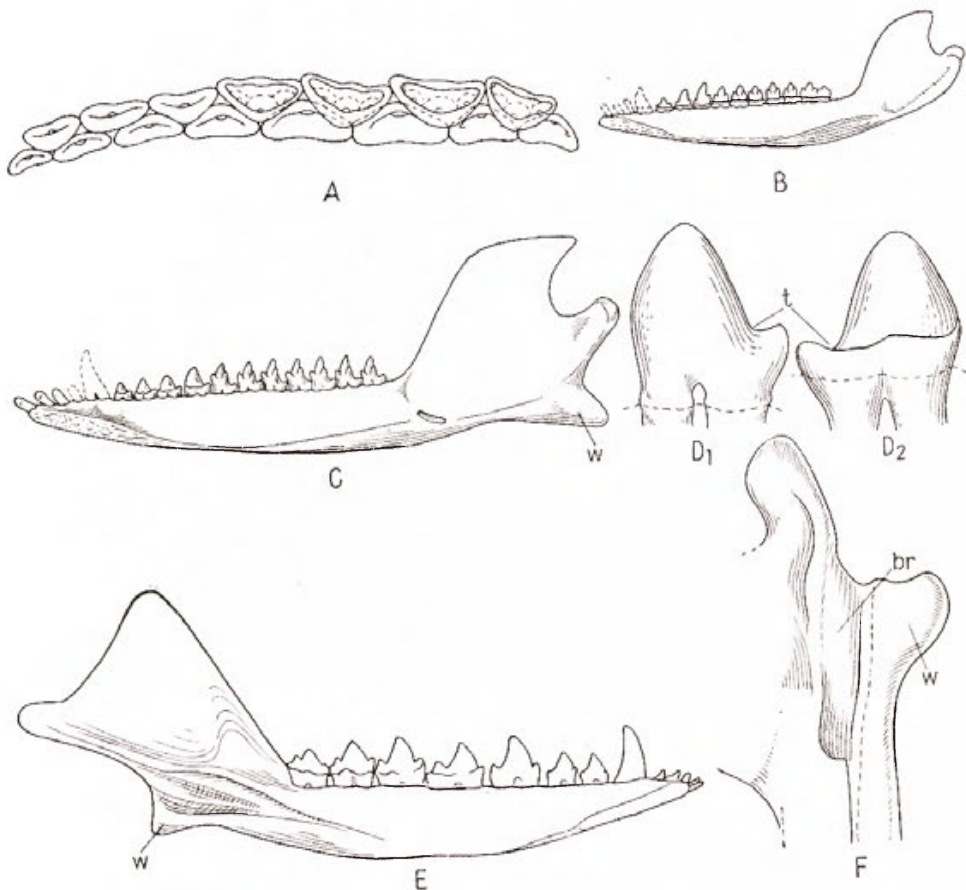


Ryc. 264. Przedstawiciele *Triconodonta*. (Według Simpsona).  
A — żuchwa *Triconodon* (jura); B — ząb trzonowy *Amphilestes* (jura).

Jedną z należących tu grup jest podgromada *Triconodonta* (ryc. 264), przedstawiciele której znani są od górnego triasu do dolnej kredy. Należący tu *Triconodon* był formą dużą jak na ssaki mezozoiczne, osiągał bowiem wielkość kota. Były to zwierzęta wyraźnie drapieżne, przy czym miały charakterystyczną budowę zębów policzkowych, opatrzonych trzema guzkami jednakowej wielkości, ustawionymi w jednym szeregu. Zęby takie można by łatwo wyprowadzić od zębów policzkowych *Cynodontia*, chociaż pochodzenie *Triconodonta* nie jest jeszcze bliżej ustalone. Większość paleontologów uważa, że *Triconodonta* podobnie jak *Multituberculata* wymarły bezpotomnie, inni jednak wskazują na podobieństwa między nimi a rzędem *Symmetrodonta*, zaliczanym do innej podgromady ssaków mezozoicznych — do *Pantotheria*.

Ta ostatnia podgromada reprezentowana jest przez dwa rzędy, przy czym właśnie *Symmetrodonta* znane od górnego triasu do górnej jury, zdają się reprezentować grupę bardziej prymitywną. Reprezentowały ją również stosunkowo duże formy drapieżne o charakterystycznej budowie zębów trzonowych. Były one opatrzone trzema guzkami ułożonymi na powierzchni zęba w trójkąt, przy czym w szczęcie górnej podstawa trójkąta zwrócona była na zewnątrz, zaś w dolnej do środka (ryc. 265, A-B). Szczególnie duże znaczenie filogenetyczne przypada w udziale rzędowi *Trituberculata* (= *Eupantotheria*), który stanowił przypuszczalnie ten szczepek ssaków mezozoicznych, od którego pochodzą właściwe ssaki, czyli tzw. *Theria* (tj. torbacze i łożyskowce). Na bliskie pokrewieństwo *Trituberculata* i wyższych ssaków wskazuje obecność wyrostka kąтового na żuchwie (ryc. 265, C, E), stanowiącego osobliwe znamię występujące

u wszystkich *Theria* i u *Trituberculata*, a nieznane u innych ssaków mezozoicznych. Ponadto na szczególną uwagę zasługuje budowa uzębienia, które składa się tu z czterech zębów siecznych, jednego kła, czterech przedtrzonowych i aż siedmiu trzonowych. Duża ilość zębów stanowi niewątpliwie cechę prymitywną, jednak najważniejsza jest budowa zębów trzonowych. Na ich powierzchni znajdują się trzy guzki ustawione jak u *Symmetrodonta* w charakterystyczny trójkąt, a ponadto występuje tu jakby przedłużenie zęba w postaci charakterystycznej dobudówki zwanej piętką (talonid), zwiększającą powierzchnię korony zęba. Zęby ssaków łożyskowych i torbaczy można wyprowadzić od pierwotnych zębów



Ryc. 265. Przedstawiciele ssaków mezozoicznych z grupy *Pantotheria*. (Według Simpsona oraz Kermacka & Musseta).

A — schemat położenia zębów przy zamykaniu szczęk u *Symmetrodonta*; górny szereg — zęby trzonowe górne, dolny szereg — zęby trzonowe dolne. Zwraca uwagę charakterystyczny kształt trójkątny zębów trzonowych. B — żuchwa *Spalacotherium* (jura środkowa), przedstawiciela *Symmetrodonta*; C — żuchwa *Amphitherium* (jura górna), przedstawiciela *Trituberculata*, D<sub>1</sub>—D<sub>2</sub> — ząb trzonowy i przedtrzonowy *Amphitherium* (t — talonid); E — żuchwa *Morganucodon* (trias górny, jura dolna); F — tylna część żuchwy *Docodon* (kreda), br — bruzda do pomieszczenia zespołu articulare, w — wyrostek kątowy żuchwy.



bów trzonowych o takiej właśnie budowie, zakładając, że dokonują się tu w wyniku ewolucji pewne procesy elementarne, jak powstawanie („pączkowanie”) nowych guzków na zębie i na piętce, podniesienie się piętki do poziomu głównej korony zęba trzonowego, zrastanie się guzków. Stanowi to zarazem zasadniczą treść „teorii trituberkularnej”, wyprzedzającej różne typy zębów trzonowych ssaków od trójguzkowego zęba *Pantotheria* („teoria Cope’a — Osborna”).

Rząd *Trituberculata* znany jest z jury i kredy, z tym że ostatnio opisano pewne formy górnotriasowe, które można uważać za przedstawicieli tego rzędu. Otóż najstarszy przedstawiciel tego rzędu, rodzaj *Morganucodon* miał żuchwę złożoną z silnie rozwiniętej kości zębowej, opatrzonej wyrostkiem skroniowym tworzącym typowy dla ssaków staw dentale-squamosum (ryc. 265, E-D). Jednakże po wewnętrznej stronie kości zębowej znajdowała się bruzda, w której tkwiła szczątkowa kość articulare, a być może jeszcze inne kości. Tak więc najstarsze *Pantotheria* miały jeszcze żuchwę złożoną, podobnie jak gady, przy czym łączyło się to zapewne z obecnością podwójnego połączenia żuchwy z czaszką. Wraz z *Morganucodon* znaleziono także szczątki żuchwy *Symmetrodonta*, również z zachowaną charakterystyczną bruzdą wewnętrzną świadczącą o istnieniu u nich podwójnego połączenia stawowego (Kermack, Musset, 1958, 1959). Tak więc okazało się, że wcześnie przedstawiciele tych rzędów uważanych za „typowe” ssaki cechowali się obecnością podwójnego, gadzio-ssaczego połączenia żuchwy i czaszki. Wydaje się przeto być zupełnie pewne, że wszystkie te grupy w procesie swej ewolucji przechodziły etap dwustawowy.

Obecność coraz to większej ilości takich form pośrednich, w budowie żuchwy których kombinują się cechy diagnostyczne gadów i ssaków zacierają ostatecznie granicę między tymi dwoma gromadami, jeśli idzie o budowę szkieletu. Okazuje się także, że wytyczona poprzednio granica między gadami i ssakami, opierająca się na budowie żuchwy i sposobie jej połączenia z czaszką, została przekroczona niezależnie przez co najmniej 5 lub 6 odrębnych linii rozwojowych<sup>1</sup>, do których należą *Symmetrodonta* i związane z nimi *Pantotheria*, *Triconodonta*, *Docodonta*, *Multituberculata*, *Monotremata*, a także *Ictidosauria*, które osiągnęły niezależnie połączenie dwustawowe. Zatem gromada ssaków byłaby filogenetycznie niejednorodna. Jednak mnożące się, w wyniku ostatnich odkryć, niejasności w sposobie pojmowania granicy między gadami i ssakami i coraz bardziej umowny i arbitralny charakter przeprowadzanych podziałów, skłaniają wielu paleontologów do wysuwania szeregu zasadni-

---

<sup>1</sup> Wielu badaczy uważa, że *Morganucodon* i spokrewnione z nim późniejsze rodzaje (*Docodon*) (ryc. 265, F) nie mogą być zaliczone do *Trituberculata*, lecz stanowią oddzielny szczepek o randze podgromady — *Docodonta*. Nie zmienia to jednak ogólnego obrazu ewolucji ssaków mezozoicznych.

czych zastrzeżeń co do przyjmowanych dotychczas kryteriów tego podziału. Pozwala to spojrzeć na interesujący nas i bardzo ważny z punktu ewolucjonizmu problem od zupełnie innej strony.

**Współczesne poglądy na granicę gady — ssaki.** W tradycyjnym ujęciu ssaki były pojmowane jako grupa systematyczna określona przez pewien stopień rozwoju organizacji kręgowców. Granica oddzielająca gromadę gadów od gromady ssaków była umowną granicą strukturalną, po osiągnięciu bowiem określonych cech w budowie zuchwy przedstawiciele każdej linii rozwojowej uważani byli za należących do ssaków. Wszystko jednak zdaje się wskazywać na to, że cechy, które miałyby tu określać przynależność do jednej lub drugiej gromady nie miały zasadniczego znaczenia przystosowawczego. Usprawnianie w przewodzeniu dźwięków miało oczywiście określone znaczenie, lecz nie ulega wątpliwości, że jego powstanie nie stanowiło kluczowego procesu ewolucyjnego wśród przemian dokonujących się na drodze od gadów do ssaków. Znacznie większe znaczenie miały przypuszczalnie inne cechy anatomiczne, związane bezpośrednio z tymi właściwościami fizjologicznymi, które miały podstawowe znaczenie dla określenia kierunku przystosowawczego ewolucji *Therapsida* i ssaków.

Paleontolog nie musi bynajmniej uciekać się do formalizacji problemu granicy gady — ssaki, wytyczając ją na podstawie wygodnych, lecz w gruncie rzeczy dość dowolnie wybranych kryteriów. Okazuje się bowiem, że może on w sposób wiarygodny, choć tylko przybliżony, ocenić poziom ogólnej organizacji fizjologicznej kopalnych kręgowców. W wyniku przeprowadzonych w ostatnich latach niezwykle interesujących badań okazało się, że kopalne *Therapsida* osiągnęły już przypuszczalnie poziom organizacji ssaków i zbliżyć musiały się pod względem fizjologicznym do poziomu reprezentowanego przez stekowce.

Istnieją przede wszystkim wiarygodne podstawy do wnioskowania, że *Therapsida* miały podwyższoną, w porównaniu z gadami, i ustaloną w znacznej mierze temperaturę ciała. Wskazuje na to budowa kończyn, która jest typowa dla ruchliwych i aktywnych kręgowców, co z kolei wymaga wysokiego poziomu metabolizmu i sprawności mięśniowej, jaka możliwa jest tylko u zwierząt stałocieplnych. Na to wskazuje zaś obecność zróżnicowanego uzębienia (usprawnienie w gryzieniu pokarmu i jego większa strawność) oraz obecność wtórnego kostnego podniebienia (oddechanie przy wypełnionej pokarmem jamie ustnej). Uzyskanie stałocieplności i regulacji termicznej ciała musiało zostać osiągnięte szybko w ewolucji, bowiem już u *Pelycosauria* istnieją przesłanki, że czyniły one „wysiłki” w celu uzyskania termoregulacji ciała. Obecne u *Edaphosaurus* i *Dimetrodom* (por. str. 532) osobliwe organa w postaci żągla skórniego podpartego szkieletem z wyrostków kręgów, można interpretować jako swoiste organa termoregulacyjne. Wystawiając „żagiel” na

promienie słoneczne zwierzę podnosiło temperaturę ciała, ustawiając zaś zageł odwrotnie zmniejszało ilość zachłanianej energii cieplnej.

Na wysoką sprawność procesów przemiany materii u *Therapsida* wskazuje też fakt, że przypuszczalnie oddychały one za pomocą przepony, podobnie jak to czynią ssaki. Taki mechanizm oddechowy znacznie usprawnia wymianę gazową i sprzyja podniesieniu się ogólnego poziomu metabolizmu. Gady oddychają natomiast przy pomocy żeber, które stanowią element tłoczący, ułatwiający wymianę powietrza w płucach. U *Therapsida* żebra lędźwiowe podlegają podobnie jak u ssaków częściowemu uwstecznieniu i należy przypuszczać, że rola ich mogła być zastąpiona tylko przez tworzącą się przeponę.

Podwyższona temperatura ciała wymaga powstania określonych urządzeń izolacyjnych, zabezpieczających przed utratą ciepła. Ponieważ pogląd, że *Therapsida* były stałocieplne nie budzi dziś żadnych zastrzeżeń, należy przypuścić, że miały one także uwłosienie, które jest znacznie bardziej doskonałym materiałem izolacyjnym niż łuski. W związku z tym przypuszczeniem, warto zwrócić uwagę na interesujący fakt, że przednia (nosowa) część czaszki wielu *Therapsida* wykazuje charakterystyczną guzowatość powierzchni kości. Obecne tam dołki można interpretować jako miejsca służące do przytwierdzenia się włosów czuciowych, „wąsów” (vibrissae). Istnieją także przesłanki pozwalające przypuszczać, że *Therapsida* karmiły swe młode mlekiem, a zatem miały gruczoły mleczone. Wskazuje na to słaby rozwój uzębienia młodych osobników u *Cynodontia*, co przypuszczalnie wiązało się z tym, że były one żywione mlekiem. Na to, że *Therapsida* mogły zlizywać mleko, lub ssać, świadczy przypuszczalna obecność mięsistych warg, o istnieniu których świadczy listewka kostna nad krawędzią szczęk, stanowiąca przypuszczalne miejsce przyczepu mięśni obsługujących wargę.

Należy przypuszczać, że triasowe *Therapsida* były jeszcze zwierzętami jajorodnymi i że ich organizację zachowują pod tym względem dziś żyjące stekowce, które można uznać za wyspecjalizowane *Therapsida*. Natomiast ich jurajscy potomkowie znajdowali się już przypuszczalnie na wyższym poziomie organizacji i reprezentowali stadium pośrednie między stekowcami i torbaczami.

Powyższe rozważania nasuwają ten nieodparty wniosek, że ze względu na reprezentowany typ przystosowawczy oraz kierunek rozwoju, a także ze względu na osiągnięty poziom organizacji morfofizjologicznej należałoby zaliczyć *Therapsida* do gromady ssaków. Proponuje się nawet zaliczyć do tej gromady rząd bezpośrednio spokrewnionych z *Therapsida* pelykosaurów — *Sphenacodontia*. Należy uznać, że nowe kryteria w wyznaczeniu nowej granicy między gadami i ssakami opierają się na znacznie mocniejszych podstawach, niż to miało miejsce w odniesieniu do tradycyjnego podziału. Ponadto nowy pogląd na granicę między gadami i ssakami daje jeszcze inne korzyści. Pozwala on uzyskać więk-

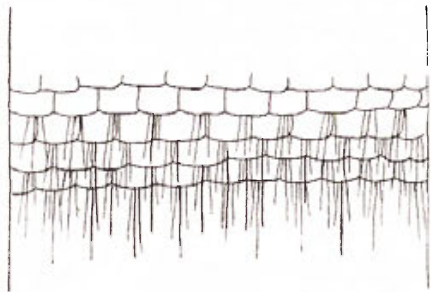
szą jednorodność pojmowanej w ten sposób gromady ssaków pod względem filogenetycznym, wydaje się bowiem, że tylko jeden rząd *Pelycosauria* dał początek wszystkim *Therapsida*, a za ich pośrednictwem reszcie ssaków (por. ryc. 254 z zaznaczeniem granic między gromadami).

Wprawdzie nowe poglądy na problem granicy między ssakami a gadami nie zostały jeszcze powszechnie przyjęte, wydaje się, że są one słuszne. Natrafiają one jednak na sprzeciw ze strony wybitnego amerykańskiego paleontologa Simpsona (1960), który broni tradycyjnego poglądu. Dowodzi on, że występowanie mieszanych cech w budowie zuchwy, nie podważa jeszcze słuszności tradycyjnego kryterium podziału, bowiem o przynależności do gromady ssaków decydowałaby obecność nowej cechy, tj. ssaczego połączenia między kością zębową i czaszką, nie zaś obecność starej cechy (połączenie gadzie). Ten punkt widzenia nie rozwiązuje trudności tradycyjnego podziału, bowiem granica między gadami i ssakami przy takim ujęciu zostaje sforsowana przez bardzo wiele niezależnych szczepów. Propozycja zaś Simpsona, aby zawęzić pojęcie ssaków do żyworodnych *Theria* i bezpośrednio z nimi spokrewnionych kopalnych *Pantotheria*, wchodzi w konflikt z dawno już przyjętym zaliczaniem stekowców do ssaków oraz ruguje liczne jurajskie i kredowe, a przypuszczalnie również żyworodne grupy z obrębu ssaków. Nowy zatem pogląd, podstawy którego zostały stworzone przez Brinka (1956), Van Valena (1960) i Reeda (1960) wydaje się łączyć w sposób najbardziej właściwy, poprawny pogląd na przebieg procesów ewolucyjnych, z tradycyjnie przyjętymi kryteriami określającymi organizację biologiczną ssaków. Trudny problem granic między tymi dwoma gromadami kręgowców stanowi zarazem jeden z bardziej interesujących dowodów przemawiających za istnieniem zjawiska ewolucji. Nic tak bowiem nie przemawia za słusznością teorii ewolucyjnych, jak obiektywne trudności w wyznaczaniu granic między dużymi grupami organizmów, łączących się licznymi ogniwami pośrednimi, których już nie można określać jako „brakujące ogniwa”.

**Fizjologiczny aspekt problemu pochodzenia ssaków.** Zagadnienie to znajduje, jak wiemy, stosunkowo bardzo pełne naświetlenie w materiale kopalnym, z którym zapoznaliśmy się już poprzednio (por. str. 540). Materiał ten wskazuje w bardzo sugestywny sposób, że właściwa ssakom budowa szkieletu kształtowała się stopniowo i poszczególne jej elementy przybywały na długiej drodze od prymitywnych pelykozaurów, do wysoko już zaawansowanych terapsidów stojących na pograniczu gadów i ssaków. Kopalny materiał kostny przedstawia obraz, na którym granica między tymi dwoma gromadami ulega zatarciu. Niemniej jednak byłoby zupełnie błędne mniemać, że właśnie zmiany budowy szkieletu były głównymi procesami, jakie dokonały się na tej drodze ewolucyjnej. Przeciwnie mamy wszelkie podstawy do tego, aby uważać, że



było raczej odwrotnie i te zmiany, które odbijają się na budowie szkieletu, stanowiły jedynie konsekwencję bardziej zasadniczych i ogólnych przemian ewolucyjnych, stanowiących w gruncie rzeczy raczej przeobrażenia funkcjonalne, fizjologiczne.



Przemiany te zachodziły przede wszystkim w dwu głównych sferach. Jedna związana była z ogólnym podniesieniem na wyższy poziom procesów metabolizmu, wiążących się z ustaleniem i podwyższeniem temperatury

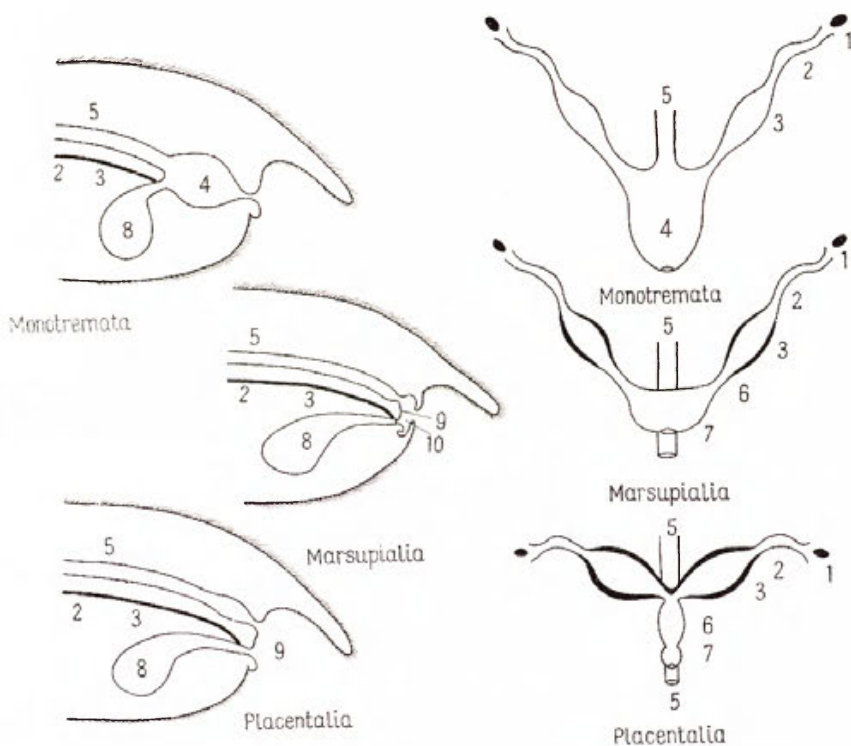
Ryc. 266. Stosunek włosów do łusek na skórze ogona u myszy. (Według Platego).

ciała, wzrostem ogólnej sprawności motorycznej. Druga przejawiała się w modyfikacji procesów rozrodu i rozwoju osobniczego.

Procesy wiążące się z pierwszą sferą zmian fizjologicznych manifestują się także w budowie szkieletu (zróżnicowanie uzębienia, powstanie wtórnego podniebienia kostnego, usprawnienie w budowie kończyn por. str. 551). Jednakże w bardziej bezpośrednim jeszcze związku ze wspomnianymi cechami organizacji fizjologicznej ssaków pozostaje powstanie uwłosienia jako precyzyjnego systemu izolacyjnego, zabezpieczającego ciało przed utratą ciepła. Budowa włosa, stanowiącego właściwy ssakom wytwór naskórka nie daje się bezpośrednio porównać z budową rogowych łusek występujących na ciele gadów. Również rozwój włosów odbiega bardzo daleko od sposobu tworzenia się łusek rogowych. Wynika z tego, że włosy są utworem w dużej mierze swoistym. Wiele jednak faktów wyraźnie wskazuje, że włosy powstały w ścisłym związku z łuskami. Świadczy o tym charakterystyczny układ włosów na ciele ssaków, przemawiający za tym, że pierwotnie włosy musiały się rozwijać między łuskami rogowymi. O tym, że włosy mogą współistnieć wraz z łuskami świadczy budowa okrywy ciała w licznych grupach ssaków (łuskowce, gryzonie) (por. ryc. 266). Fakty te świadczą, że o ile włosy nie stanowią po prostu zmodyfikowanych łusek rogowych, powstałych przez modyfikację ich zawiązków we wczesnym stadium ontogenezy, to w każdym razie rozwinęły się one „obok łusek”, w ścisłym związku z nimi, lub jak mówił Poplewski „w cieniu łusek”. Dopiero następnie nastąpiło wyparcie łusek przez bardziej efektywne jako materiał izolacyjny uwłosienie. Rozwój uwłosienia wraz z powstaniem ścisłej koordynacji nerwowej w działalności tego układu z antagonistycznym mu fizjologicznie systemem gruczołów potowych (obniżających temperaturę ciała) uczyniły z organizmu ssaka najdoskonalszy ze znanych nam biologicznych systemów termoregulacyjnych. Nie ulega wątpliwości, że te własności fizjolo-

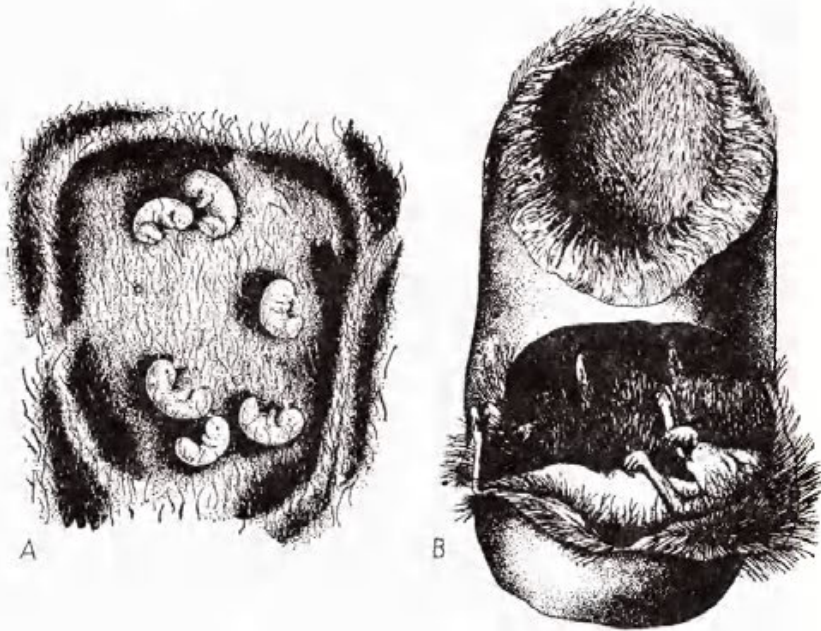
giczne, podobnie jak i inne cechy organizacji ssaków tworzyły się stopniowo. O tym świadczyć może stopniowo wzrastająca średnia temperatura ciała i sprawność termoregulacji u stekowców (temperatura ciała waha się od 20° do 29°, przy znoszeniu jaj podnosi się do 34°), torbaczcy (od 34° do 36°) oraz łożyskowców, gdzie osiąga 36° do 39°. Te grupy ssaków mogą dobrze ilustrować kolejne stadia podnoszenia się sprawności organizacji fizjologicznej ciała ssaków w procesie ich ewolucji.

Procesy ewolucyjne dokonujące się w drugiej ze wspomnianych sfer czynnościowych przejawiają się u ssaków przede wszystkim tendencją do powstania i rozwoju żyworodności, a także rozwojem gruczołów mlecznych, których wydzielina służy do karmienia młodych osobników. Prymitywne terapsydy permskie i triasowe musiały w zasadniczych rysach posiadać już poziom organizacji właściwy stekowcom. Obok podwyższonej i częściowo ustalonej temperatury ciała, cechowała je zapewne jeszcze jajorodność, przy czym prawdopodobnie wysiadywały one swe jaja, podobnie jak czyni to dziobak i pewne gady. Przypuszczalnie cechował je już pewien stopień rozwoju gruczołów mlecznych. Przejście



Ryc. 267. Budowa narządów moczopłciowych u ssaków. (Według Poplewskiego). Z lewej schematyczny przekrój podłużny przez tylną część ciała, z prawej schematyczny wygląd od strony brzusznej. Uwzględniono stosunki u samic. 1 — jajnik, 2 — jajowód, 3 — macica, 4 — stek, 5 — jelito, 6 — pochwa, 7 — zatoka moczopłciowa, 8 — pęcherz moczowy, 9 — krocze, 10 — stek rzekomy (skórny).

do żyworości manifestowało się w swych początkowych stadiach, podobnie jak to zaznacza się u gadów żyworości, tj. przetrzymywaniem jaja w jajowodach, tak, że składanie jaj zostawało opóźniane. Następny krok ewolucyjny polegał na tym, że być może jak u dzisiejszego dziobaka, zatrzymane w jajowodzie (ryc. 267) jajo było żywione metodą osmotyczną, poprzez błony jajowe, przez co zwiększało ono swą obję-

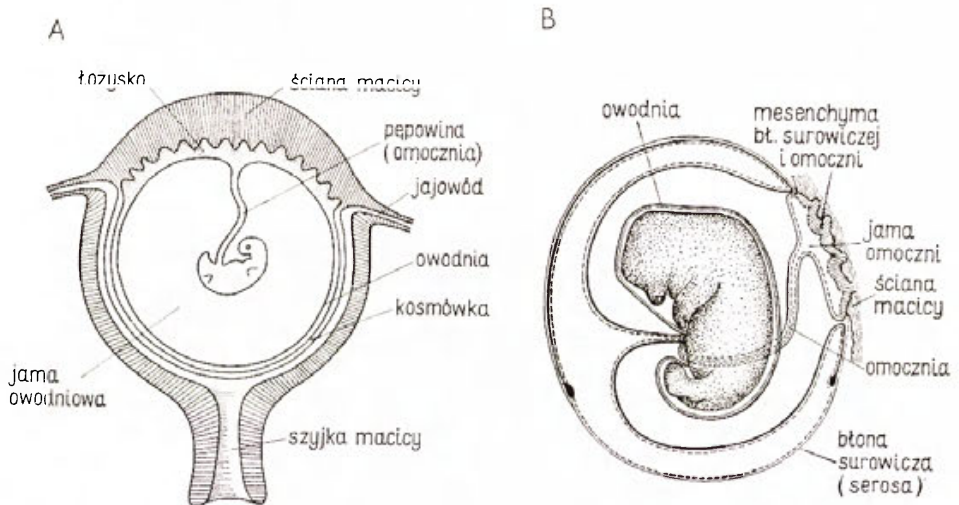


Ryc. 268. Oseki torbaczy wewnątrz torby (marsupium)  
(Według Weichert'a i Ogniewa).

A — u dydelfa na trzeci dzień po urodzeniu; B — u kangura.

tość. W ten sposób zaczęła się zaznaczać ta głęboka łączność między rozwijającym się w jaju zarodkiem a ustrojem matki, tak charakterystyczna dla dalszego rozwoju wydarzeń. Usprawnienie żywienia rozwijającego się w jaju zarodka przez wydzielinę jajników i początkowej macicy, stworzyło podstawy do znacznej redukcji ilości substancji zapasowych w jaju (żółtka), a tym samym do drastycznego zmniejszenia się rozmiarów jaja. Największe jaja cechują wśród ssaków stekowce, mniejsze znacznie mają torbacze, najmniejsze zaś łożyskowce. Proporcjonalnie do tego zwiększa się efektywność „dokarmiania” zarodka przez organizm macierzysty. Początkowo u torbaczy proces ten przebiega jeszcze w sposób bardzo niedoskonały. Zapłodnione jajo powleka się warstwą ściętego białka i wytwarza początkowo rodzaj włóknistej skorupy, co niewątpliwie stanowi cechę prymitywną. Jajo takie przemieszcza się następnie do macicy, która u torbaczy jest podwójna (ryc. 267, *Didelphia*) i słabo wykształcona. W macicy pierwotna skorupa jaja pęka, zaś pęcherzyk żółtkowy

stykając się ze ścianką macicy pobiera metodą osmotyczną substancje odżywcze. Porównując przebieg ciąży u torbaczy z jej przebiegiem u łożyskowców, musimy dojść do wniosku, że u pierwszych ani organizm macierzysty, ani zarodek nie są jeszcze odpowiednio przygotowane, aby zapewnić możliwość dłuższego rozwoju embriona wewnątrz ciała matki (słaby rozwój macicy, brak spulchnienia jej ścian, brak łożyska i nie-możliwość wszczęcia się w ściankę macicy u zarodka). Nic też dziwnego, że ciąża trwa tu wyjątkowo krótko, wynosząc u takich prymitywnych torbaczy jak dydelfy zaledwie 7—8 dni. Poród następuje w pewnym sensie przedwcześnie i rodzące się osobniki są pod każdym względem niedorozwinięte. Następuje jednak dalszy etap rozwoju (rozwój postnatalny), który można by nazwać u *Marsupialia* „ciążą pozamaciczną”. Odbywa się on bowiem wewnątrz fałdu skórniego, zwanego torbą i pełniącego rolę wylęgarki. Tam dokonuje się reszta rozwoju, przy czym niedorozwinięty osesek żywiony jest wydzieliną gruczołów mlecznych znajdujących się wewnątrz torby (ryc. 268). Już jednak u pewnych torbaczy (np. *Perameles*) występuje wyraźna tendencja do wytworzenia się zaczątkowego łożyska, „półłożyska” (semiplacenta) złożonego z silnie rozwiniętej omocznicy stykającej się z kosmówką, która opatrzona wysokim



Ryc. 269. Budowa łożyska i jego stosunek do ciała matki i zarodka: A — u typowego ssaka łożyskowego, B — zaczątkowe łożysko torbacza, borsuka workowatego (*Perameles*). (Według Poplewskiego i Parkera & Haswella).

nabłonkiem może na krótki okres czasu wszczęcia się w ściankę macicy. Ten etap, osiągnięty niewątpliwie zupełnie niezależnie od łożyskowców, informuje nas jednak, jak mógł wyglądać zaczątkowy stan właściwy dla prałożyskowców. To jednak co torbacze ledwie zaczęły osiągać, było przypuszczalnie jedynie punktem wyjścia dla łożyskowców. Doszło u nich szybko do progresywnego rozwoju macicy, którą

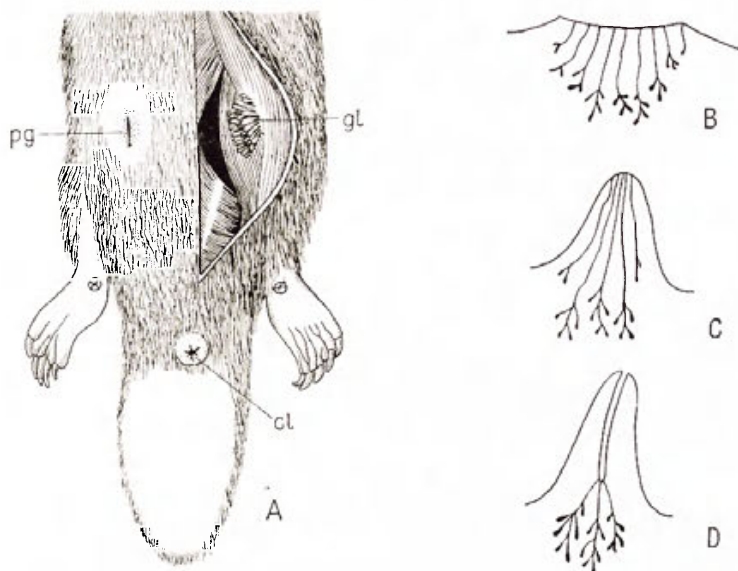


w okresie brzemienności cechuje silne spulchnienie tkanek ułatwiające wszczęcie się płodu w jej ściankę. Dokonuje się to za pomocą kosmówki, wciskającej się w błonę śluzową macicy, przy czym omocznia szczelnie dociska się do kosmówki. W ten sposób dochodzi do tworzenia się swoistego organu zarodkowego — łożyska (placenta), służącego do pobierania substancji pokarmowych z ustroju matki, w szczególności za pośrednictwem krwiobiegów obu organizmów kontaktujących się na drodze osmotycznej (ryc. 269). Powstanie łożyska umożliwia długotrwały rozwój zarodka wewnątrz macicy, a poród następuje w okresie, kiedy rozwój płodu umożliwia często niemal natychmiastowe przejście do samodzielnego życia. Najczęściej jednak rodzące się osobniki wymagają długotrwałej opieki i są karmione mlekiem stanowiącym wytwór gruczołów mlecznych samicy. Powstanie łożyskowców zamyka zatem długą drogę rozwojową, która doprowadziła do pełnej żyworodności ssaków. Ponieważ wiele faktów wskazuje na to, że zarówno torbacze, jak i łożyskowce pochodzą od wspólnych przodków, należy przypuszczać, że te ostatnie cechował sposób rozwoju właściwy *Marsupialia*. Te ostatnie zachowałyby bardziej pierwotny, mało zmieniony sposób rozwoju, natomiast rozwój łożyskowców poszedł po drodze głębokich przeobrażeń fizjologii rozwoju zarodka. Biologiczny sens tych przemian zdaje się leżeć w osiągnięciu wysokiego stopnia izolacji fizjologicznej zarodka od wpływów otoczenia. Pod tym względem stanowi on daleką analogię do sposobu ewolucji narządów rozmnażania u roślin okrytozalążkowych.

Z rozwojem młodego pokolenia u ssaków ściśle związane jest powstanie gruczołów mlecznych. Podobnie jak uwłosienie stanowią one cechę typową dla ssaków. Ze względu na charakter wydzieliny (tłuszcz, białka, cukry) uważano początkowo, że gruczoły mleczne powstały z gruczołów łojowych. Obecnie jednak udowodniono, że są to zmodyfikowane i silnie skomplikowane gruczoły potowe. W szczególności na takie pochodzenie wskazuje budowa prymitywnych gruczołów mlecznych u stekowców, gdzie tworzą one oddzielne gruczoły otwierające się niezależnie na tak zwanym „polu gruczołowym” znajdującym się na brzuchu samicy (ryc. 270, A-B). Wydzielina ścieka po włoskach i jest zlizywana przez młode. U torbaczy liczne takie gruczoły uchodzą niezależnie na końcu specjalnych wyrostków skórnych zwanych sutkami. Pod względem swej budowy histologicznej gruczoły mleczne torbaczy nawiązują do gruczołów mlecznych stekowców. Podobne stosunki cechują pewne grupy ssaków łożyskowych, u których zachowuje się pierwotna budowa sutków (naczelne, człowiek) (ryc. 270, C), natomiast u drapieżnych i kopytnych tworzy się wspólny kanał wyprowadzający wydzielinę gruczołów na zewnątrz (ryc. 270, D).

Przyczyn rozwoju gruczołów mlecznych u ssaków należy upatrywać we właściwym ich przypuszczalnym przodkom zwyczajnie wysiadującego jaj (L. Plate, 1922). U ptaków np. w miejscu, w którym skóra ich styka

się z powierzchnią jaj, dochodzi w okresie ich wysiadywania do powstania swoistego stanu zapalnego, wyrażającego się powstaniem tzw. plamy łęgowej. Uważa się, że podobny stan zapalny powodował u przodków ssaków zwiększenie się wydajności sekrecyjnej gruczo-



Ryc. 270. Budowa gruczołów mlecznych u ssaków. (Według Platęgo i Szmalgauzena). A — strona brzuszna samicy dziobaka z uwidocznionym polem gruczołowym oraz jego budową wewnętrzną, B — przekrój przez pole gruczołowe stekowca, C—D — sposoby ujścia gruczołów mlecznych u ssaków łożyskowych. cl — ujście steku, gl — gruczoły mleczne wychodzące przez szczelinę między mięśniami brzucha, pg — pole gruczołowe.

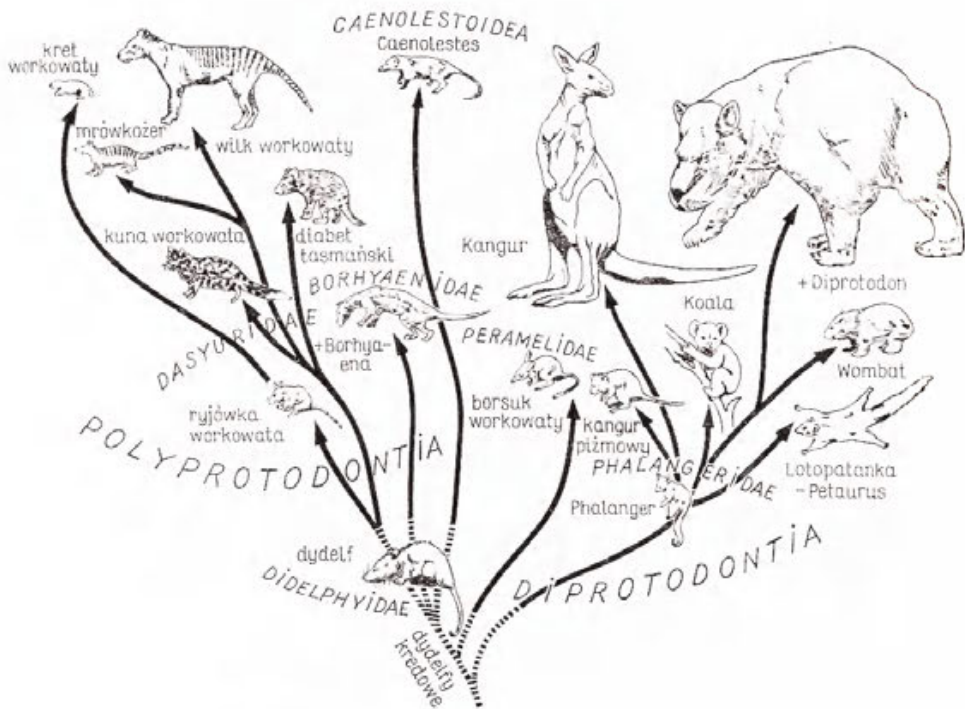
łów skórnych, których obfita wydzielina mogła być następnie zlizywana przez świeżo wylęgnięte osobniki. Dalszy rozwój takiego zaczątkowego organu odżywiania potomstwa, doprowadził przypuszczalnie do powstania prymitywnych gruczołów mlecznych, tego typu jaki istnieje u stekowców.

Rozwój gruczołów mlecznych był jednym z głównych czynników w ewolucji ssaków. Ich powstanie, a tym samym możliwość „dokarmiania” oseska umożliwiła przedłużenie się okresu rozwoju postnatalnego (po urodzeniu), który odgrywa niezmiernie ważną rolę u torbaczy, lecz zachowuje również duże znaczenie w nieco zmienionej formie u łożyskowców. Tym samym powstała jeszcze jedna przesłanka na zmniejszenie się wielkości jaja i ilości zawartych w nim substancji zapasowych.

W rozwoju filogenetycznym poszczególne cechy określające organizację fizjologiczną ssaków, podobnie jak cechy związane z budową szkieletu, pojawiały się i rozwijały stopniowo. Proces ten musiał zachodzić niezależnie w wielu liniach rozwojowych, które w końcu osiągnęły poziom organizacji właściwy już dla prymitywnych ssaków. Należy przypusz-

czać, że tendencje rozwoju w kierunku właściwym dla ssaków musiały się w pierw zmanifestować wśród prymitywnych gadów z podgromady *Synapsida* (= *Theromorpha*), należących do jednej z grup *Pelycosauria* u tzw. sfenakodontów z dolnego permu (por. str. 532). Wśród tych gadów przejawiała się jako pierwszy krok ewolucyjny, przypuszczalnie właśnie tendencja do podwyższenia temperatury ciała i powstania stałości cieplności (Olson, 1959). W następnej fazie ewolucji reprezentowanej przez bardziej zaawansowany rząd *Therapsida* tendencja ta otrzymała dalszy rozwój i odbiła się na znacznym usprawnieniu możliwości ruchowych. U wysoko zaawansowanych *Therapsida* z okresu triasowego istniały już przypuszczalnie liczne cechy organizacji fizjologicznej ssaków, przy czym należy przypuszczać, że osiągnęły one poziom właściwy dzisiejszym stekowcom (*Monotremata*). Poziom ich metabolizmu musiał być wyraźnie wyższy od poziomu właściwego dla większości gadów (por. str. 552). Wielu paleontologów przypuszcza dlatego, że takie *Therapsida* były pod względem biologicznym znacznie bardziej zbliżone do ssaków niż do gadów. Należy mniemać, że miały one rozwiniętą dobrze przeponę, usprawniającą procesy oddychania, a przypuszczalnie pokryte były jak dzisiejsze ssaki uwłosieniem i miały dobrze rozwinięte gruczoły mleczne. Były to jednak przypuszczalnie jeszcze istoty jajorodne. Biorąc pod uwagę tak wysoki poziom organizacji fizjologicznej, jaki osiągnięty został przypuszczalnie przez *Therapsida* wielu paleontologów uważa obecnie, że *Therapsida*, a być może także bezpośrednio z nimi spokrewnioną grupę *Pelycosauria* należy odnieść do gromady ssaków. Ze względu na to, że grupy te reprezentują bardzo podobny kierunek ewolucji, w której zbliżyły się do poziomu, lub osiągnęły poziom organizacji morfologicznej ssaków, wniosek ten wydaje się być całkowicie uzasadniony (por. str. 552).

Jurajskie ssaki reprezentowały pod względem biologicznym poziom zbliżony do torbaczków, choć może jeszcze bardziej prymitywny niż u dziś żyjących przedstawicieli tej grupy. Większość ze znanych z jury grup ssaków reprezentuje boczne, przypuszczalnie bezpotomnie wymarłe szczepy (por. str. 546). Szczególna rola przypadła jednak grupie *Pantotheria*, której ostatnio przyznaje się rangę odrębnej podgromady. Wśród *Pantotheria* upatrujemy bowiem wspólnych przodków wszystkich „właściwych”, żyworodnych ssaków — *Theria*. Pod tą ostatnią nazwą łączymy dwie podgromady ssaków *Metatheria* — z rzędem torbaczy (*Marsupialia*) i *Eutheria*, czyli ssaków łożyskowych (= *Placentalia*). Obecnie przypuszcza się, że od jednego z rzędów *Pantotheria*, tzw. *Trituberculata* (*Eupantotheria*) znanych ze środkowej i górnej jury, wyodrębnił się wspólny początkowo pień rozwojowy, który zapoczątkował powstanie z jednej strony torbaczy, z drugiej łożyskowców. W górnej jurze i dolnej kredzie reprezentowały ten pień niewyspecjalizowane ssaki, bardziej zaawansowane ewolucyjnie niż *Pantotheria*, lecz nie należące ani do tor-



Ryc. 271. Przypuszczalne stosunki filogenetyczne wśród torbaczy. (Według Gregory'ego).

baczy, ani do łożyskowców. Reprezentują one pośrednie stadium ewolucyjne zwane „szczeblem *Metatheria — Eutheria*”. Przykładem może być *Endotherium*, znane z górnej jury lub dolnej kredy Mandżurii i łączące w budowie uzębienia cechy *Pantotheria* z cechami prymitywnych łożyskowców, lecz nie dające się odnieść ani do *Marsupialia*, ani do prymitywnych łożyskowców. Stanowią one stadium pośrednie, od którego zdają się pochodzić oba dalsze kierunki rozwojowe.

Uległy one rozdzieleniu już w górnej kredzie, z której poznano z jednej strony, najstarsze niewątpliwe torbacze należące do prymitywnego szczepu dydelfów (np. *Eodelphis*) oraz pierwsze niewątpliwe ssaki łożyskowe. Grupa torbaczy rozwinęła się przypuszczalnie od centralnej grupy reprezentowanej przez dydelfy. Najstarsi przedstawiciele tej grupy różnili się bardzo niewiele od współczesnych, stanowią więc one szczep niezwykle konserwatywny, grupę „żyjących skamieniałości” będących relikdami z czasów kredowych. Od tej centralnej, niewyspecjalizowanej grupy torbaczy dokonała się wielokierunkowa radiacja adaptatywna (ryc. 271). Poszczególne kierunki przystosowań, obranych przez oddzielne szczepy kopalnych i współczesnych torbaczy reprezentują daleko posuniętą analogię do kierunków reprezentowanych przez poszczególne kierunki rozwojowe ssaków łożyskowych (por. ryc. 273). Dostarczają one



doskonałych przykładów homeomorfii, stojących na pograniczu zjawisk paralelizmu i konwergencji.

Ponieważ jednak organizacja fizjologiczna torbaczy zatrzymała się na bardziej prymitywnym, niższym poziomie, poszczególne typy przystosowawcze torbaczy, w porównaniu z odpowiadającymi im typami u łożyskowców, są odpowiednio „mniej udane”. Konieczność noszenia potomstwa w torbie, długi okres rozwoju postnatalnego ograniczają swobodę w poruszaniu się tych zwierząt. Pod względem rozwoju mózgowia torbacze nie wykazują wyraźnych tendencji progresywnych, chociaż wznoszą się wyraźnie ponad poziom osiągnięty przez gady i stekowce. Inteligencja torbaczy jest słabo rozwinięta (nie poddają się m. in. domestykacji i tresurze). Nic też dziwnego, że grupa ta szybko musiała ustąpić miejsca ssakom łożyskowym i została przez nie wyparta na początku trzeciorzędu. Torbacze zachowały się jedynie na izolowanych przez większą część trzeciorzędu kontynentach-wyspach — Australii i Ameryce Południowej.

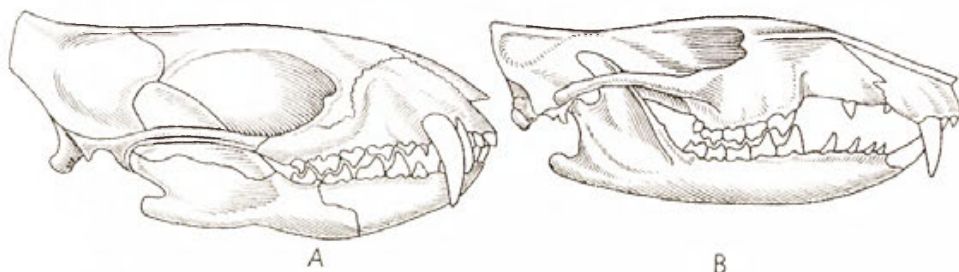
Stanowisko systematyczne i stosunki rodowe stekowców, należących do pierwotnej gromady *Prototheria*, nie są jeszcze ustalone. Dla tej grupy ssaków charakterystyczna jest swoista mieszanina cech dużej specjalizacji z cechami niezwykle jak na ssaki prymitywnymi, stanowiącymi zapewne analogię do poziomu organizacji osiągniętego przez *Therapsida*. W przeszłości wskazywano na analogię w budowie zębów trzonowych *Multituberculata* i szczątkowych zębów mlecznych występujących u dziobaka. Podobieństwo zębów wieloguzkowców, będących osobiście wyspecjalizowaną grupą pierwotnych ssaków znaną od górnej jury do dolnego eocenu, jest prawie na pewno wynikiem konwergencji. Obecnie wskazuje się natomiast na podobieństwo w budowie okolicy słuchowej dziobaka z budową tej samej części czaszki u *Morganucodon*, przedstawiciela podgromady *Triconoconda*, znanego z granicy triasu i jury. Podobieństwo to nie wystarcza do rozstrzygnięcia pochodzenia stekowców. może być bowiem także wyrazem konwergencji. Chociaż kopalne stekowce nie są znane poza plejstocenem, należy sądzić, że w każdym razie stanowią szczepek bardzo stary, który wyodrębnił się od *Therapsida* najpóźniej w jurze i stanowił kierunek niezależny od „generalnej linii rozwojowej” ssaków prowadzącej od *Therapsida*, poprzez *Pantotheria* do *Metatheria* i *Eutheria*.

**Radiacja adaptatywna łożyskowców.** Pierwsze ssaki łożyskowe znane z pogranicza kredy i trzeciorzędu zaliczane są do najprymitywniejszego wśród łożyskowców rzędu owadożernych (*Insectivora*). Nie były to jednak ssaki owadożerne w tym pojęciu, jakie wiążemy z dziś żyjącymi ich przedstawicielami. Były to „uogólnione”, pierwotne łożyskowce, które nie miały cech wyraźnie precyzujących ich przynależności do określonego rzędu łożyskowców. Używając w stosunku do nich nazwy owadożerne,

stosujemy ją w innym znaczeniu niż zazwyczaj i dlatego może słuszniej byłoby mówić o nich jako o owadożernych prymitywnych -- *Insectivora primitiva*, pozbawionych specjalizacji właściwych dziś żyjącym owadożernym. Już w górnej kredzie, lub na samym początku trzeciorzędu zaczęła się niezwykle wielokierunkowa i szybka radiacja adaptacyjna łożyskowców. W jej rezultacie dokonano się zróżnicowanie początkowo jednolitej grupy owadożernych prymitywnych na kilka potomnych szczepów reprezentujących odmienne typy przystosowawcze. Górnokredowe owadożerne znane są z Ameryki Północnej i z Mongolii.

W latach 1964 i 1965 Polsko-Mongolska Ekspedycja Paleontologiczna na pustynię Gobi, odkryła w utworach górnokredowych stosunkowo liczne szczątki prymitywnych ssaków łożyskowych i *Multituberculata*. Materiał ten jest znacznie bogatszy od tego, którym rozporządzali Gregory i Simpson, składa się bowiem z szeregu nowych rodzajów praowadożernych. Zbadanie ich rzuci niewątpliwie nowe światło na wczesny etap ewolucji *Placentalia*.

Dla poznania tego samego problemu, ogromnego znaczenia nabierają także ostatnie badania nad faunami z najwyższej kredy Stanów Zjednoczonych (stan Montana; por. Sloan i Van Valen, 1965). Do niedawna fauna te były niedostatecznie poznane, jednak zastosowanie nowoczes-



Ryc. 272. Kredowe praowadożerne. (Według Simpsona).  
A — *Deltatheridium*, B — *Zalambdalestes*.

nych metod eksploatacji pozwoliło zgromadzić materiał imponujący ilościowo (ok. 26 000 zębów i 1000 fragmentów żuchw pierwotnych ssaków). Pochodzi on z kilku stanowisk, należących do kolejnych ogniw stratygraficznych i dających w pewnym stopniu obraz zmian fauny kręgowców lądowych na przełomie kredy i paleocenu. Obok znanych już poprzednio *Multituberculata* oraz dydelfów i prymitywnych ssaków łożyskowych, zaliczanych do owadożernych, wykryto tam ostatnio formy morfologicznie pośrednie między prakopytnymi, jeżowatymi (*Erinaceidae*) i naczelnymi (rodzaj *Procerberus*). Zupełnie zaś niezwykle jest występowanie w tych faunach, przypuszczalnych przedstawicieli prakopytnych, łączących cechy tej grupy oraz cechy pradrapieżnych (rodzaj *Protungulatum*). Fakty te wskazują wyraźnie, że radiacja ssaków łożysko-



wych rozpoczęła się jeszcze przed trzeciorzędem i już w górnej kredzie doprowadziła do zaznaczenia się szeregu oddzielnych kierunków rozwojowych. Przedstawiciele tych odrębnych szczepów początkowo jeszcze mało się od siebie różnili, stanowiąc w zasadzie jedynie odrębne rodziny prawożożernych. Dopiero dalszy rozwój ewolucyjny doprowadził do pogłębienia się różnic morfologicznych.

Świadczą one o rozpoczynającym się różnicowaniu praowożożernych, przy czym rodzina *Deltatheridiidae* znana od górnej kredy do środkowego eocenu, reprezentuje pod względem przystosowawczym tendencję do rozwoju w kierunku ssaków drapieżnych. Przedstawiciel tej linii rozwojowej, *Deltatheridium* (ryc. 272, A), zachowuje w budowie uzębienia niezatarte ślady pochodzenia od *Pantotheria*. Rodzina *Zalambdalestidae* z górnej kredy reprezentuje nieznacznie zaznaczoną tendencję rozwoju w kierunku ssaków roślinożernych (*Zalambdalestes*, ryc. 272, B). Do niedawna najlepiej poznane były praowożożerne z utworów górnokredowych Mongolii, zbadane przez paleontologów amerykańskich (W. K. Gregory i G. G. Simpson, 1926).

W rezultacie w przeciągu trzeciorzędu powstało ok. 28 rzędów ssaków łożyskowych, z czego 12 to rzędy obecnie wygasłe, zaś 16 ma swych przedstawicieli również obecnie (ryc. 273). Pierwsze pojawienie się przedstawicieli poszczególnych rzędów zaznacza się zazwyczaj wcześniej. Tak wyspecjalizowane ssaki jak nietoperze (*Chiroptera*) znane są od środkowego eocenu, przy czym budowa ich była już typowa dla rzędu. Zatem ich wyodrębnienie się od praowożożernych musiało dokonać się jeszcze wcześniej.

Dla ewolucji wszystkich szczepów łożyskowców charakterystyczne jest stopniowe zwiększanie się wielkości mózgowia, zwłaszcza półkul mózgowych, które zaznacza się niezależnie w każdym ich rzędzie. Proces ewolucyjny rozwoju mózgowia łożyskowców nosi nazwę cerebryzacji. Porównując przedstawicieli tego samego lub blisko spokrewnionych rzędów z dolnego trzeciorzędu oraz górnego trzeciorzędu lub czwartorzędu, można stwierdzić wielkie różnice w stopniu rozwoju mózgowia. Stanowią one właśnie rezultat procesu cerebryzacji. Rozwój mózgowia i inteligencji ssaków łożyskowych był niewątpliwie jednym z tych czynników, które zapewniły im ogromny sukces ewolucyjny.

Widzimy, że wskutek wczesnego wyodrębniania się poszczególnych rzędów drzewo rodowe łożyskowców przyjmuje postać rozłożystego krzewu (ryc. 273). Nie należy jednak sądzić, że każdy ich rząd wyodrębnił się niezależnie wprost od praowożożernych. Wielkie wzajemne podobieństwo wczesnych przedstawicieli większości rzędów łożyskowców zdecydowanie przemawia za ich wspólnym pochodzeniem. Pewne jednak grupy rzędów cechuje szczególnie daleko posunięte podobieństwo ich wczesnych przedstawicieli. Na tej podstawie można sądzić, że w rezultacie wczesnej górnokredowej radiacji adaptatywnej, łożyskowce rozpadły się początkowo



na mniejszą liczbę głównych pni rozwojowych, które dopiero następnie podzieliły się na oddzielne szczepy, prowadzące do powstania poszczególnych rzędów. Ten ostatni proces dokonał się w głównej mierze w przeciągu paleocenu i eocenu, kiedy dokonała się druga duża radiacja ssaków łożyskowych. Zdaniem Simpsona (1945) w rezultacie wczesnej radiacji łożyskowców powstały początkowo cztery główne pnie rozwojowe. Pierwszy z nich zapoczątkował rozwój rzędu waleni (*Cetacea*), których początki wiązano do niedawna ze znanymi z eocenu prardrapieżnymi. Jednakże zdaniem Simpsona odrębność budowy i wczesne wystąpienie waleni każą raczej szukać ich przodków wśród prałożyskowców. Drugim takim pniem, byłby wspólny początkowo pień rozwojowy gryzoni (*Glires*), które następnie od eocenu stanowiłyby dwa zupełnie oddzielne szczepy — *Lagomorpha* i *Rodentia*. Szczególnie duże znaczenie przypadło w historii łożyskowców dwu pozostałym pniom rozwojowym. Jeden z nich to pień drapieżnokopytnych (*Ferungulata*), do których należą m. in. drapieżne i kopytne. Dziś stanowią one bardzo odmienne rzędy ssaków, ale dane paleontologiczne świadczą o ich bliskim wzajemnym pokrewieństwie. Łączą się one za pośrednictwem prardrapieżnych i prakopytnych w jeden pień rozwojowy. Czwarty duży pień rozwojowy reprezentują tzw. pazurowce — *Unguiculata*. Grupują one m. in. tak różnorodne, a zarazem w pewnych swych zasadniczych rysach budowy zbliżone, rzędy jak owadożerne, nietoperze, naczelné i szczerbaki. W budowie tych łożyskowców zachowują się zarazem liczne cechy prymitywne, pozwalające patrzeć na należące tu rzędy, do pewnego stopnia jako na wyspecjalizowane, progresywne owadożerne, które mimo różnych wtórnych nawarstwień przystosowawczych, zachowały swój podstawowy zrab organizacji. U nietoperzy takim nawarstwieniem było przystosowanie do latania, zaś u naczelných przystosowanie do życia nadrzewnego. Ten ostatni kierunek ewolucji stanowił właściwie tylko kontynuację pierwotnych przystosowań do życia nadrzewnego, jakie przynajmniej w pewnym stopniu posiadały przypuszczalnie już prałożyskowce. Świadczy o tym przeciwstawność pierwszego palca właściwa zarówno takim prymitywnym torbaczom jak dydelfy, jak i prymitywnym ssakom łożyskowym. Występowanie tej cechy, która powstać mogła jedynie w rezultacie przystosowania kończyn do życia nadrzewnego, można tłumaczyć jako wspólne dziedzictwo po przodkach, reprezentujących pierwotny, wspólny „pień *Metatheria* i *Eutheria*”. Te pierwotne ssaki były przypuszczalnie niewielkimi zwierzętami prowadzącymi zarówno naziemny, jak i nadrzewny tryb życia, podobnie jak dzisiejsze dydelfy. Przystosowanie do życia naziemnego stało się jednak szybko dominującym kierunkiem przystosowania łożyskowców.

Najprymitywniejsze naczelné, tworzące podrząd wiewióreczników (*Tupaioidea*) wykazują tak wielkie podobieństwo do owadożerých, że przez długi czas były do nich zaliczane. Obecność takiej grupy o wy-

rażnie przejściowym charakterze zaciera granicę między rzędem owadożernych i naczelnych. Szczególnie duże jest przy tym podobieństwo wieńcowniczków do długoszków — *Macroscelididae* i należy przypuszczać, że obie te grupy wyodrębniły się od wspólnych przodków. Simpson (1945) uczynił przypuszczenie, że przodkami tymi była bliżej jeszcze nie znana grupa prążeń. Jeże tworzące rodzinę *Erinaceidae* są jedną z najstarszych i najbardziej konserwatywnych grup ssaków łożyskowych, bowiem pierwsi przedstawiciele tej rodziny znani są już z dolnego eocenu. Wskazuje to zarazem wyraźnie na to, jak przypuszczalnie głęboko w drzewo rodowe ssaków łożyskowych sięgają korzenie rzędu naczelnych.

#### LITERATURA UZUPEŁNIAJĄCA

- Bateson W., The ancestry of the Chordata. *Quart. J. Micr. Sci. N. S.*, 26, London 1886.
- Bather F. A., The Echinoderma. In: Ray Lankaster E. A Treatise on Zoology. I, III. London 1900.
- de Beer G., Embryology and Evolution. In: Evolution-Essays presented to E. S. Goodrich. Oxford 1938.
- de Beer G., Embryos and ancestors. Wyd. 3. Clarendon Press. Oxford 1958.
- Beklemiszew W. N., Podstawy anatomii porównawczej bezkręgowców. T. 1, 2. Warszawa 1957/58.
- Beklemiszew W. N., Osnowy sroawnitelnoj anatomii bezpozwonocznych. T. 1, 2. Wyd. 3. Moskwa 1964.
- Berril N. J., The origin of Vertebrates. Oxford 1955.
- Clark R. B. Dynamics in Metazoan evolution. Oxford. 1964.
- Dougherty E. C., Brown Z. N., Hanson E. D., Hartman W. D. (ed.), The Lower *Metazoa*. Comparative Biology and Phylogeny. Univ. Calif. Press. Berkeley. 1963.
- Fell H. B., The evolution of Echinoderms. *Ann. Rep. Smithsonian Inst. Publ.* 4518 (1962), 1963.
- Franz V., Geschichte der Organismen. Jena 1924.
- Franz V., Geschichte der Tiere. In: Heberer G. (ed.), Evolution der Organismen. Wyd. 1. Jena 1943.
- Garstang W., Preliminary note on a new theory of the Phylogeny of the *Chordata*. *Zool. Anz.*, 17, 119, 1894.
- Garstang W., The morphology of *Tunicata* and its bearings on the phylogeny of *Chordata*. *Quart. J. Micr. Sci.*, 72, 61, 1928.
- Grassé P. (ed.), *Traité de Zoologie* (zamierzone na 17 tomów). Paris.
- Gregory W. K., Evolution Emerging. T. 1, 2. Macmillan. New York 1951.
- Grobben K., Theoretische Erörterungen betreffend die phylogenetische Ableitung der Echinodermen. *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-Naturwiss. Kl.* 132, 1, 1923.
- Hadži J., Turbelarijska teorja knidajew. *Slov. Akad. Zn. Um Ljubiana*. 1944.
- Hadži J., The evolution of the *Metazoa*. Oxford 1963.
- Handlirsch A., Paläontologie. In: Schroeder (ed.), *Handbuch der Entomologie*. T. 3. Jena 1920.
- Haeckel E., *Natürliche Schöpfungsgeschichte* (przekład polski — Dzieje utworzenia przyrody. Lwów 1871).

- Haeckel E., Die Gastrea — Theorie, die phylogenetische Classification des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter. Zeitschr. Naturw. 8, Jena 1874.
- Haeckel E., Systematische Phylogenie. T. 1, 3. Berlin 1894/1896.
- Hatchek E., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, 1, 1878.
- Heider K., Phylogenie der Wirbellosen Tiere. In: Die Kultur der Gegenwart., 3, 4, 4. Leipzig 1914.
- Hertwig O. i R., Die Cölomtheorie. Zeitschr. Naturw., 15. Jena 1881.
- Hoyer H., Grodziński Z., Anatomia porównawcza kręgowców. Warszawa 1964.
- Hyman L. H., The Invertebrates (wielotomowe). New York.
- Iwanow A. W., Pogonofory. In: Fauna SSSR, 75. Moskwa 1960.
- Jarvik E., The oldest Tetrapods and their forerunners. Scientific Monthly, 30, 3, 1955.
- Jarvik E., Théories de l'évolution des Vertébrés réconsidérées à la lumière des récentes découvertes sur les Vertébrés inférieurs. Mon. Sci. Paris 1960.
- Jarvik E., Les Porolépiformes et l'origine des Urodèles. In: Problèmes actuels de Paléontologie. CNRS. Paris 1962.
- Jarvik E., Fossil Vertebrates from East Greenland and their Zoological Importance. Experientia, 19, 1963.
- Jägersten G., On the early phylogeny of *Metazoa*. The Bilaterogastrea theory. Zool. bidrag. Uppsala, 30, 1956.
- Jägersten G., Further remarks on the early phylogeny of the *Metazoa*. Zool. bidrag. Uppsala, 33, 1959.
- Kielan Z., Uwagi o pochodzeniu stawonogów. Kosmos, ser. A, 3, 8, 1954.
- Kielan-Jaworowska Z., O ewolucji aparatów szczękowych u *Eunicidae*. Kosmos, ser. A, 10, 5, 1961.
- Kielan-Jaworowska Z., Nowe odkrycia z pogranicza gadów i ssaków. Kosmos, ser. A, 12, 2, 1963.
- Kozłowski R., Les affinités des Graptolithes. Biol. Rev., 22, 1947.
- Kozłowski R., Les Graptolithes et quelques nouveaux groupes d'animaux du Tremadoc de la Pologne. Palaeont. Polonica, 3 Warszawa 1949.
- Lang A., Die Polycladen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. In: Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, 11. Leipzig 1884.
- Lemche H., A new living deep-sea Mollusc of the Cambro-Silurian Class Monoplacophora. Nature, 179. London 1957.
- Lemche H., A possible central place for *Stenothecoides* and *Cambridium* (Mollusca Monoplacophora) in Invertebrate Phylogeny. Int. Geol. Congr., 22 Copenhagen 1960.
- Liwanow N. A. Puti ewolucii žiwotnogo mira. Sow. Nauka. Moskwa 1955.
- Michajłow W., Pasożytnictwo i ewolucja. Warszawa 1960.
- Miecznikow I., Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886.
- Moore R. C. (ed.) Treatise on Invertebrate Paleontology. Geol. Soc. Am. a. Kansas Univ. Lawrence.
- Naef A., Phylogenie der Tiere. In: Baur Handbuch d. Vererbungswissenschaft. Berlin 1931.
- Olson E. C. The evolution of mammalian characters. Evolution, 13. 1959.
- Orłow J. A. (ed.) Osnowy Paleontologii. Akademia Nauk. Moskwa. 1959—1964 (wydano 13 t.).
- Piveteau J. (ed.) Traité de Paléontologie. T. 1—7. Paris.
- Portmann A., Einführung in die Vergleichende Morphologie der Wirbeltiere. Wyd. 2. Basel 1959.
- Reed Ch. A., Polyphyletic or monophyletic ancestry of Mammals, or: What is a Class. Evolution, 14, 1960.

- Remane A., Die Geschichte der Tiere. In: Heberer G. (ed.), Die Evolution der Organismen. Wyd. 2, Stuttgart 1954.
- Rodendorf B., Opisanje pierwego krylatogo nasekomogo iz dewonskich otłozhenij Timana. Entom. Obozr., 40, 3, 1961.
- Romer A. S., Vertebrate Paleontology. Chicago Univ. Press. Wyd. Chicago 19.
- Romer A. S., Origin of the amniote egg. Sci. Monthly, 85, 1957.
- Romer A. S., Tetrapod limbs and early Tetrapod life. Evolution, 12, 1958.
- Romer A. S., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Hamburg 1959.
- Siewiercow A. N. Proischozdenje i ewolucja niższych pozwonocznych. Akad. Nauk. Moskwa 1948.
- Siewiercow A. N., Morfologiczeskije zakonomiarnosti ewolucii. Akad. Nauk. Moskwa 1949.
- Siewiercow A. N., Morfologiczne prawidłowości ewolucji. Wybór w opracowaniu K. Petruszewicza i Z. Raabego. Warszawa 1956.
- Simpson G. G., Diagnosis of the Classes *Reptilia* and *Mammalia*. Evolution, 14, 1960.
- Snodgrass R. S., Evolution of the *Annelida*, *Onychophora* and *Arthropoda*. Smith. Misc. Coll. 17. 1938.
- Spencer W. K., Some aspects of evolution in *Echinodermata*. In: de Beer G. R. (ed.), Evolution-Essays presented to E. S. Goodrich. Oxford 1938.
- Stensiö E., Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. In: Grassé (ed.), Traité de Zoologie, 13. Paris 1958.
- Størmer L., On the relationships and phylogeny of fossil and recent *Arachnomorpha*. Skr. Norske Vidensk. Akad., Math.-Naturw. Kl., 5. Oslo 1944.
- Szarski H., Pochodzenie płazów. Warszawa 1962.
- Szmalgauzen I., Wopros o monofilii i polifilii w problemie proischozhdienja naziemnych pozwonocznych. Biul. Mosk. Obszcz. Isp. Prir., 4. 1959.
- Szmalgauzen I., Proischozhdienje naziemnych pozwonocznych. Akad. Nauk. Moskwa 1964.
- Thenius E. i Hofer H., Stammesgeschichte der Säugetiere. Springer Berlin 1960.
- Tiegs O. W., The problem of the origin of insects. Australian and New Zealand Assoc. Adv. Sci., 27. 1949.
- Tiegs O. W. i Manton S. M., The evolution of Arthropoda. Biol., Rev. 33, 1958.
- Urbanek A., Z pogranicza kręgowców i bezkręgowców. Kosmos, ser. A, 2, 3, 1953.
- Van Valen L., Therapsids as Mammals. Evolution, 14. 1960.
- Zachwatkin A. A., Sprawnitielnaja embriologja nisszich bezpозwonocznych. Sow. Nauka. Moskwa 1949.



## HISTORIA NACZELNYCH I POCHODZENIE CZŁOWIEKA

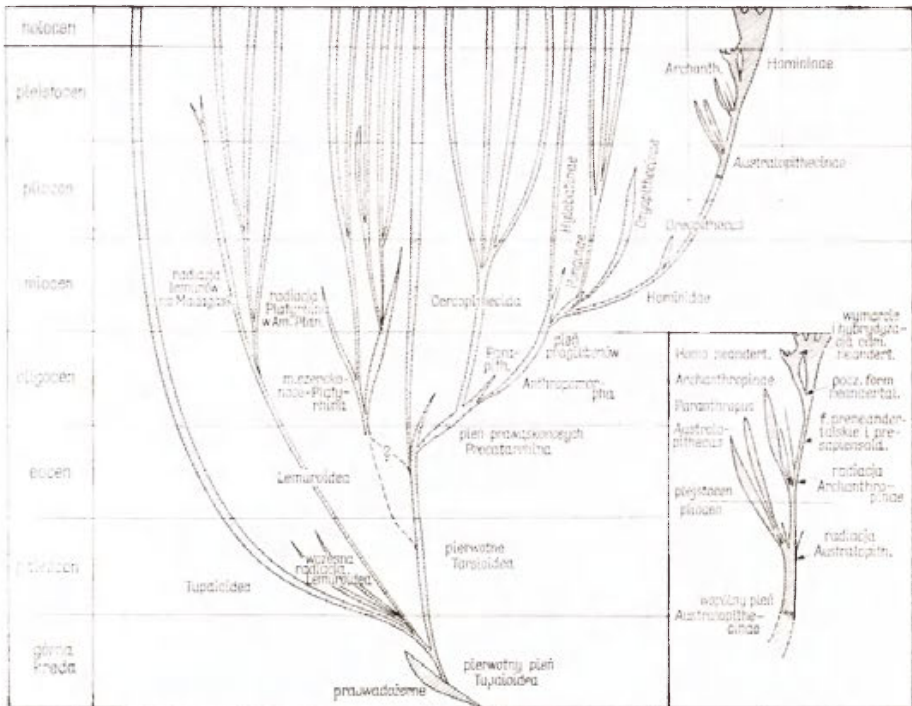
### 1. Historia głównych szczepów naczelnych

**Charakterystyka szczepu naczelnych.** Historia naczelnych jest już tradycyjnie omawiana, jako końcowy etap ewolucyjnego rozwoju świata organicznego. Przejawia się w tym, być może, pewna doza nieświadomego antropocentryzmu. Jak wiadomo, do rzędu naczelnych należy także człowiek. Pojawienie się zaś człowieka, geologicznie stosunkowo bardzo niedawne, często pojmowano jako uwieńczenie historycznego rozwoju świata.

Tymczasem naczelne w całości są grupą, która obok ważnych tendencji progresywnych zachowuje w budowie ciała szereg cech prymitywnych, odziedziczonych od pierwotnych ssaków. Tym ostatnim, jak wiemy, właściwy był pewien stopień przystosowania do życia nadrzewnego, wyrażający się między innymi nabyciem przeciwstawności pierwszego palca. Nie ulega wątpliwości, że pierwotne naczelne były zwierzętami nadrzewnymi, u których ta tendencja uległa dalszemu rozwojowi, przy czym dłonie i stopy przybrały postać cęgów służących do obejmowania gałęzi drzew. To pierwotne przystosowanie uległo w historii pewnych szczepów naczelnych zastąpieniu przez inne sposoby poruszania się w środowisku nadrzewnym. Są to jednak przejawy późniejszych specjalizacji lokomotorycznych.

Również budowa uzębienia naczelnych pozostaje w zasadzie prymitywna. Zęby trzonowe modyfikują się od postaci guzkowo-krającej do tępo-guzkowej, ale zarówno ilość guzków jak i powierzchnia korony ulegają stosunkowo nieznaczniemu zwiększeniu. Zaznacza się, co prawda tendencja do zmniejszenia ilości zębów, jednak przy zachowaniu wszystkich ich rodzajów. Pociąga to w rezultacie skrócenie łuku zębowego i trzewio-czaszki, a zarazem przemianę pyska (ryjka) w charakterystyczną dla wyższych naczelnych twarz.

W przeciwieństwie do owadożernych, które są węchowcami, naczelne cechuje przewaga orientacji wzrokowej. Jest to rezultat życia nadrzewnego, oraz głównie nocnego trybu żerowania, właściwego prymitywnym naczelnym. Oczy przemieszczają się do przodu, przy czym pola widzenia



Ryc. 274. Drzewo rodowe naczelnych. (Oryg.).

Wycinek ujęty w ramy i przedstawiający późniejszy etap w ewolucji *Hominidae*, podano poniżej z uwzględnieniem większej ilości danych.

obu oczu częściowo lub całkowicie się pokrywają, zapewniając efekt stereoskopowy.

Progresywny rozwój narządów wzroku i potrzeba precyzyjnej kontroli położenia ciała i koordynacji ruchów pociągnęły w rezultacie konieczność rozbudowy mózgowia. Naczelne są grupą ssaków, w historii których proces cerebryzacji — zwiększenia wielkości i sprawności motoryczno-kojarzeniowej mózgowia przejawia się szczególnie jaskrawo. Cerebryzacja zaznacza się niezależnie we wszystkich liniach naczelnych, które różnią się jednak tempem i końcowymi rezultatami osiągniętymi w jej zakresie.

Wśród naczelnych wyróżnia się zazwyczaj 4 główne szczepy, w randze taksonicznej podrzędu. Są to wiewióreczniki (*Tupaioidea*), lemury (*Lemuroidea*), wyraki (*Tarsioides*) oraz małpy człekopodobne (*Anthropoidea*). Do tego ostatniego podrzędu należy również człowiek (*Homo*), tworzący wraz ze spokrewnionymi z nim blisko formami kopalnymi rodzinę człowiekowatych (*Hominidae*).

Stosunki systematyczne w obrębie rzędu naczelnych, ze szczególnym uwzględnieniem stanowiska człowieka przedstawia zestawienie na str. 572 (por. także ryc. 274).

## Uproszczone podział systematyczny rzędu naczelných

Rząd: Naczelne (*Primates*)

Podrząd: Wiewióreczniki (*Tupaioidea*)

Podrząd: Lemury (*Lemuroidea*)

Podrząd: Wyraki (*Tarsioidea*)

Podrząd: Małpy człekopodobne (*Anthropoidea s. Simioidea*)

A) Małpy szerokonose (*Platyrrhina*)

B) Małpy wąskonose (*Catarrhina*)

1. Małpy ogoniaste cz. zwierzkształtne (*Cercopithecida s. Cynomorpha*)

2. Małpy człekokształtne (*Anthropomorpha*)

a. *Pongidae*                    { *Hylobatinae*  
  † *Dryopithecinae*  
  *Ponginae*

b. *Hominidae*                    { † *Oreopithecinae*  
  † *Australopithecinae*  
  † *Archanthropinae*  
  *Homininae*

rodzaj — człowiek (*Homo*)

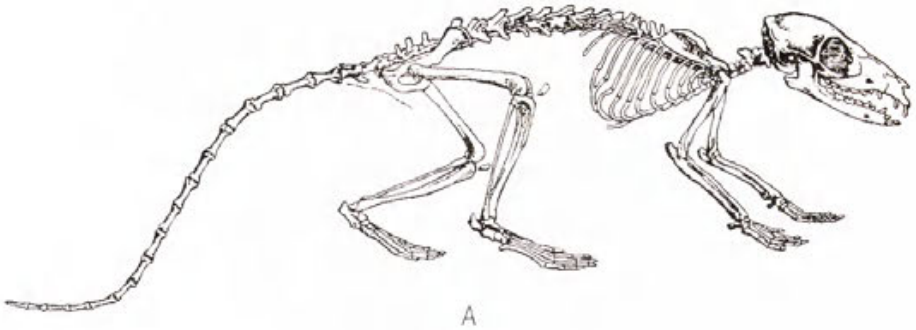
gatunek — człowiek rozumny (*Homo sapiens*)

Grupy całkowicie wymarłe oznaczono krzyżykiem — †

**Wiewióreczniki i ich stanowisko wśród naczelných.** *Tupaioidea* są obecnie uważane za najprymitywniejszą grupę naczelných. Są to małe ssaki przypominające wyglądem wiewiórki, zamieszkujące obecnie Azję południowo-wschodnią i żyjące wśród koron, na pniach drzew oraz w podszyciu leśnym. W budowie swego ciała mało odbiegły one od owadożerných, lecz znamionuje je wystąpienie tendencji progresywných, które w pewnych cechach nadają im małpi, a nawet wręcz „ludzki” charakter. Dłoń i stopa są chwytne, o palcach opatrzoných jednak jeszcze ostrymi pazurkami. Budowa czaszki i mózgu zbliża wiewióreczniki do lemurów, zaznacza się też pewne uwsteczniczenie organów węchowych. Uszy wiewióreczników są małe i przylegające, jakby „ludzkie”, co kontrastuje z ogólnym wyglądem tych zwierząt (ryc. 275).

Stosunkowo niedawno utworował sobie drogę pogląd, że grupa ta reprezentowała najprymitywniejszą fazę ewolucji naczelných, bezpośrednio po ich wyodrębnieniu się od pierwotnych owadożerných.

Obecnie wiewióreczniki stanowią grupę reliktową pod względem geograficznym i filogenetycznym. Nie ulega wątpliwości, że jest to szczep, którego historia sięga co najmniej początków trzeciorzędu. Kopalne wiewióreczniki są jednak słabo jeszcze poznane. Przypuszczalnie do tej grupy

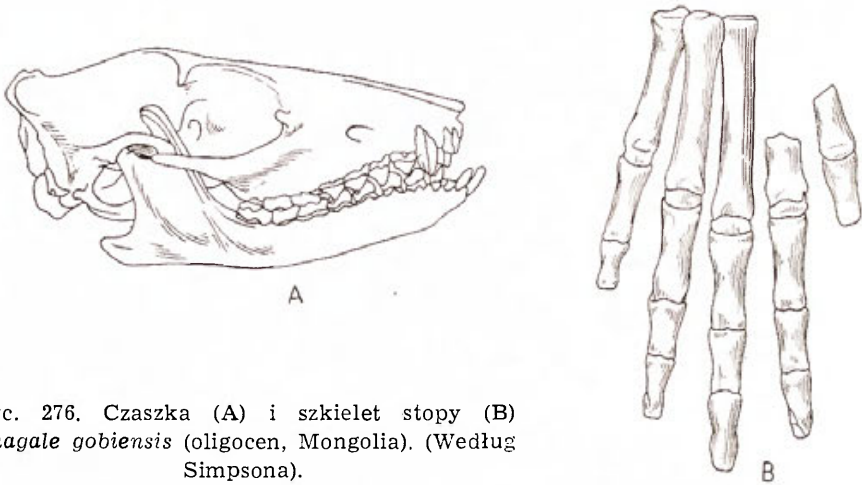


Ryc. 275. Współczesne wiewióreczniki; A — szkielet, B — wygląd tupai indyjskiej (*Tupaia*). (Według Nesturcha i Gregory'ego).

należy odnieść pewne fragmentaryczne szczątki małych ssaków eocen-skich, zaliczanych do niedawna do owadożernych. Szczątki te są jednak zbyt niekompletne, aby na ich podstawie wnosić o budowie pierwotnych *Tupaioidea*. Najlepiej poznanym przedstawicielem tej grupy jest rodzaj *Anagale*<sup>1</sup> z oligocenu Mongolii (ryc. 276). Forma ta łączy cechy prymi-

<sup>1</sup> Ostatnio wykazano (McKenna, 1963), że *Anagale* nie jest przypuszczalnie kopalnym wiewiórecznikiem. Równocześnie zbadanie najstarszych wiewióreczników (*Adapisoriculus* ze środkowego paleocenu), pozwala stwierdzić, że wykazywały one tendencje rozwojowe dość odmienne od kierunku ewolucji reprezentowanego przez właściwe naczelnne. Świadczyć to może o tym, że rozdzielenie się dróg rozwojowych wiewióreczników i właściwych *Primates* nastąpiło bardzo wcześnie, lub że obie te grupy wyodrębniły się niezależnie od wspólnych przodków, którymi były prymitywne jeżowate (Van Valen, 1965).





Ryc. 276. Czaszka (A) i szkielet stopy (B) *Anagale gobiensis* (oligocen, Mongolia). (Według Simpsona).

tywne z pewnymi oznakami specjalizacji w budowie zębów przedtrzonowych. Ważne jest, że *Anagale* miało palce stopy opatrzone paznokciami, o czym świadczy budowa ostatnich członów tych palców. Pod tym względem pewne kopalne wiewióreczniki bardziej zbliżyły się do wyższych podrzędów naczelnych, niż dziś żyjący ich przedstawiciele.

**Historia lemurów.** Jeśli wiewióreczniki można uważać za grupę pośrednią między owadożernymi a naczelnymi, te lemury w budowie swego ciała jednoczą cechy wiewióreczników i właściwych małp. Mimo to dane



Ryc. 277. Lemury kopalne. (Według Gregory'ego).  
A — rekonstrukcja szkieletu *Notharctus*, eocen, Ameryka Płn., B — *Adapis*, eocen, Europa.

paleontologiczne wskazują wyraźnie, że są one boczną gałęzią w rozwoju naczelnych i nie stanowiły nigdy pomostu między *Tupaioidea* a *Anthroidea*. Kierunek ich ewolucji, zbliżony do kierunku rozwoju właściwych

małp, tłumaczy się wyraźnie zaznaczonym w historii naczelnych paralelizmem ewolucyjnym. Historia lemurów jest przez to bardzo pouczająca i rzuca ciekawe światło na ewolucję innych naczelnych.

Lemury cechuje wyższy stopień rozwoju mózgowia, zwłaszcza półkul mózgowych i silny rozwój organów wzroku. Część trzewiowa czaszki wyciągnięta jest w charakterystyczny ostry, „lisi” ryjek. Kończyny wskazują wysoki stopień przystosowania do życia nadrzewnego, co wyraża się całkowitą przeciwstawnością pierwszego palca. W większości palce stopy opatrzone są paznokciami, tylko palec 2 opatrzony jest pazurkiem.

Lemury stanowią grupę bardzo starą, która wcześniej wyodrębniła się od wiewióreczników. Już z paleocenu znamy wyspecjalizowane formy zaliczane do lemurów, choć stanowiące niezależny kierunek rozwoju.



Ryc. 278. Współczesne lemury madagaskarskie. (Według Gregory'ego).  
A — *Lemur*, B — *Chirogale*.

Świadczą one o tym, że bezpośrednio po wyodrębnieniu się tego szczepu nastąpiła jego szybka radiacja adaptatywna i zróżnicowanie się na szereg typów przystosowawczych. Pewne lemury paleoceńskie, należące do rodziny *Plesiadapidae* cechuje tendencja do rozwoju dłutowatych zębów siecznych, podobnych do siekaczy gryzoni.

Obok wyspecjalizowanych lemurów znamy formy bardziej prymitywne, które były przypuszczalnie przodkami późniejszych grup, należących do tego podrzędu. Stanowią one rodzinę *Adapidae*, z której najlepiej poznane zostały *Notharctus* z Ameryki Płn. i *Adapis* z Europy, oba eoceńskie (ryc. 277). Budowa czaszki przypominała już dziś żyjące rodzaje, lecz uzębienie pozbawione było cech specjalizacji właściwych większości późniejszych lemurów. Polegała ona na wysunięciu do przodu słabo rozwiniętych dolnych siekaczy i kłów, scalających się w tzw. „grzebień zębowy”, przy równoczesnym uwstecznieniu górnych zębów siecznych i wysunięciu do przodu górnych kłów, zastępujących funkcjonalnie siekacze. Eoceńskie lemury były bardzo szeroko rozmieszczone — występowały w całej Eurazji i Ameryce Płn. Pod koniec tego okresu lemury wymierają w Ameryce, zaś z Eurazji migrują na obszar Afryki, skąd z d. miocenu znamy formy bardzo już podobne do dziś tam żyjących.

Szczególne były losy lemurów, które zasiedliły wyspę Madagaskar, izolowaną następnie od lądu afrykańskiego. W górnym trzeciorzędzie i plejstocenie dokonała się na Madagaskarze druga w historii lemurów radiacja adaptatywna (por. ryc. 278). Powstały tam m. in. formy imitujące gryzonie i to tak dalece, że np. palczak (*Chiromys* = *Daubentonina*) przez długi czas był zaliczany do gryzoni. Formy takie stanowią pełną analogię do kierunku ewolucji paleoceńskich *Plesiadapidae* i są doskonałym przykładem paralelizmu heterochronicznego. Niemniej dziwny był *Megaladapis*, który wymarł już w czasach historycznych (przyp. XVII w.). Osiągając wielkość cielenia, był jednym z największych znanych nam naczelnych. Wyjątkową pozycję zajmuje *Archaeolemur*, który pod względem budowy czaszki i wielkości puszek mózgowych upodobił się bardzo do wyższych małp. Nie można go jednak uważać za przodka tych ostatnich — pojawił się on stanowczo za późno, bo w plejstocenie. Fakty te podkreślają znaczenie paralelizmu ewolucyjnego, doprowadzającego do niezależnego powstawania w różnych szczepach naczelnych podobnych form morfologicznych.

**Znaczenie filogenetyczne wyraków.** Podrząd lemurów można uznać za szczep cechujący się raczej powolnym tempem ewolucji. Rozwój tego szczepu pozostaje jakby w pewien sposób spóźniony w stosunku do rozwoju znacznie bardziej progresywnej linii wyraków. Przeważa obecnie pogląd, że wyraki pochodzą od pierwotnych wiewióreczników. Już w eocenie osiągnęły one taki poziom rozwoju, jaki lemury zrealizowały w swych najbardziej progresywnych liniach dopiero u schyłku trzeciorzędu. *Tar-*

*sioidea* stanowią też grupę, która zapewne dała początek wyższym naczelnym.

W porównaniu z lemurami i wiewiórecznikami wyraki (*Tarsioidea*) reprezentują wyższy stopień rozwoju mózgowia. Odpowiednio powiększa się też puszka mózgowa, przy czym otwór potyliczny przesuwa się pod podstawę czaszki, podobnie jak u właściwych małp. W budowie szeregu



Ryc. 279. Współczesny wyrak (*Tarsius spectrum*). (Według Gregory'ego).  
A — wygląd zwierzęcia, B — jego szkielet.

organów (narządy węchowe, narządy rozrodcze, mózg, wargi) wyraki przypominają wyższe naczelne. Dzisiejsze wyraki oraz większość form kopalnych są jednak szczególnie wyspecjalizowane pod względem lokomotorycznym (ryc. 279). Wyraża się to w przystosowaniu kończyn tylnych do wykonywania długich (ok. 2 m) skoków, przy równoczesnym zachowaniu zdolności chwytnych stóp. Związane jest to z niezwykle wydłużeniem kości piętowych (ros. nazwa wyraków „dołgopiaty”). Formy reprezentujące ten kierunek specjalizacji nie mogą być oczywiście brane pod uwagę jako przodkowie małp właściwych, które mają zupełnie inną budowę kończyn i poruszają się na zupełnie innej zasadzie.

Obecnie wyraki to grupa wyraźnie reliktowa pod względem geograficznym i filogenetycznym. Zamieszkują one wyspy południowo-wschodniej Azji (wyrak, *Tarsius*). Dane paleontologiczne świadczą jednak o tym, że w przeszłości grupa wyraków była znacznie bardziej zróżnicowana i odgrywała dużą rolę w faunie ssaków nadrzewnych. Z paleocenu i eocenu opisano około 30 rodzajów wyraków, które zamieszkiwały Eurazję i Amerykę Płn. Amerykańskie *Tarsioidea* były w większości formami bardziej wyspecjalizowanymi, natomiast z eocenu Europy poznano formy, które łączą mało wyspecjalizowany typ budowy kończyn z progresyw-



nymi cechami w budowie czaszki i uzębienia (m. in. redukcja przedtrzonowych do liczby 2). Od takich form wyodrębniły się zapewne wyższe naczelne (*Anthropoidea*). Pewne wyraiki eoceńskie (*Alsaticopithecus*) osiągnęły w rozwoju zębów trzonowych poziom, mało już różniący się od budowy cechującej prymitywne małpy prawąskonose.

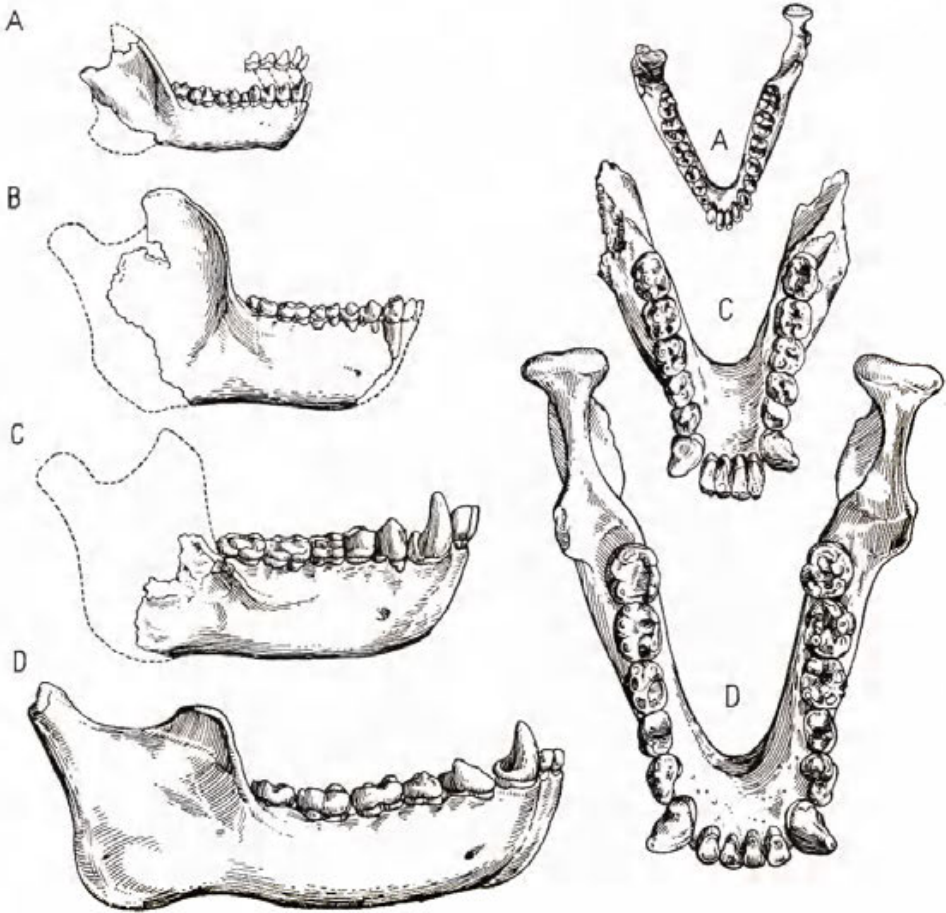
**Pierwotne małpy wąskonose.** Od kopalnych wyraików wyodrębniła się przypuszczalnie już w górnym eocenie grupa pierwotnych małp człekopodobnych (*Anthropoidea*), która zasługuje na nazwę małp prawąskonosych (*Procatarrchina*), dała bowiem początek wszystkim wyższym naczelnym Starego Świata.

Najstarsze pierwotne małpy wąskonose znane są z utworów dolnego oligocenu w El Fayum w Egipcie. Mają one jeszcze szereg cech prymitywnych, łączących je z *Tarsioidea*, jak kształt żuchwy w postaci litery „V”, obecność na zębach trzonowych pewnych guzków występujących poza tym u eoceńskich wyraików, budowę zębów przedtrzonowych, zbliżoną bardziej do wyraików niż do prawdziwych *Anthropoidea*.

W tych samych warstwach znaleziono przedstawicieli 4 rodzajów reprezentujących już rozbieżne tendencje rozwojowe, co świadczy o tym, że również w grupie prawąskonosych proces radiacji rozpoczął się bezpośrednio po ich wyodrębnieniu się. Rodzaje te zaznaczają kierunki specjalizacji, reprezentowane z jednej strony przez małpy ogoniaste, z drugiej przez małpy człekokształtne. Jednakże cechy anatomiczne, charakterystyczne dla obu tych grup, są jeszcze słabo zarysowane, co przemawia za tym, że proces różnicowania się małp prawąskonosych dopiero się wówczas rozpoczął. Znaleźiska dolnooligocenne wskazują, że wszystkie małpy Starego Świata pochodzą od jednej grupy wspólnych przodków.

**Wczesny etap różnicowania się małp prawąskonosych.** Z dolnego oligocenu Egiptu znamy niekompletne szczątki pierwotnych małp wąskonosych, które wskazują na kierunek rozwoju prowadzący do małp ogoniastych (*Cercopithecida*). Jest to *Apidium*, łączące w budowie zębów trzonowych cechy wyraików, z charakterystycznym dla małp ogoniastych wydłużeniem trzeciego dolnego zęba trzonowego. Z miocenu znamy już typowe małpy ogoniaste, które zamieszkiwały wówczas prócz Afryki całą niemal Eurazję. Małpy ogoniaste zachowują w budowie wiele cech prymitywnych. Należą do nich wydłużony, „małpi” pysk, czworonożność przy braku specjalizacji lokomotorycznych. Kończyny przednie używane są do podtrzymywania tułowia w postawie czworonożnej, prócz tego służą jednak w wysokim stopniu do funkcji manipulacyjnych. Typ lokomocji stosowany przez małpy ogoniaste określamy nazwą kruracji.

Z utworów tego samego wieku znany jest także *Parapithecus* (ryc. 280, A). Była to prymitywna małpa wąskonosa, która wskazuje na kierunek rozwoju właściwy małpom człekokształtnym (*Anthropomorpha*).



Ryc. 280. Prymitywne małpy wąskonose. (Według Gregory'ego).

A—C żuchwy *Parapithecus*, *Propliopithecus* (d. oligocen, Egipt), *Pliopithecus* (miocen, Europa), D — dla porównania żuchwa współczesnego gibbona (*Hylobates*, połud.-wsch. Azja).

Świadczy o tym ilość i budowa zębów żuchwy, które w zasadzie są takie same, jak u typowych *Anthropomorpha*. Cechą prymitywną jest natomiast stosunkowo duże wydłużenie szczęk, przy czym łuk zębowy zachowuje postać litery „V”.

Również z d. oligocenu w Fayum pochodzi *Propliopithecus* (ryc. 280, B), którego budowa dowodzi, że już w tym czasie proces różnicowania małp wąskonosych posunął się na tyle, iż wyodrębniły się wprawdzie prymitywne, ale już typowe małpy człekokształtne. Obok cech prymitywnych, jak kształt łuku zębowego w postaci „V”, *Propliopithecus* wykazuje wyraźne nawiązania do gibbonów. Zapoczątkowuje on też rozwój grupy prągibbonów, które w historii małp człekokształtnych odegrały rolę grupy centralnej, od której prawdopodobnie odszczepiły się pozostałe linie rozwojowe.

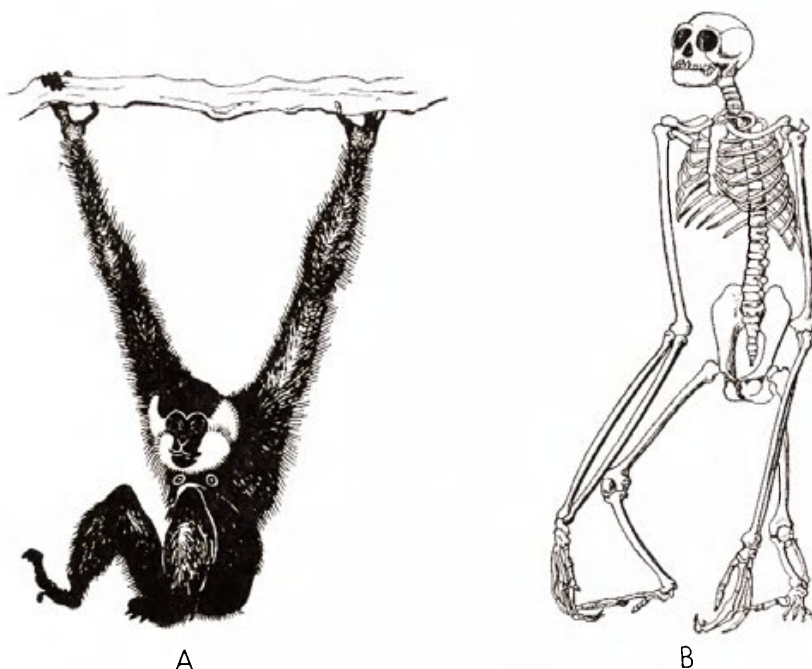
**Pochodzenie małp szerokonosych.** Małpy zamieszkujące Amerykę Południową i Środkową, czyli małpy szerokonose (*Platyrrhina*) zajmują wśród innych małp człekopodobnych pozycję zupełnie wyjątkową. Nie ulega żadnej wątpliwości, że jest to szczep, który powstał i rozwinął się niezależnie od małp Starego Świata na kontynencie południowoamerykańskim, poprzez prawie cały trzeciorząd izolowanym od pozostałych kontynentów. Mimo to, zarówno pod względem anatomicznym i fizjologicznym, jak i pod względem etologicznym jest to grupa ogromnie przypominająca małpy Starego Świata. Stanowi to rzeczywiście zdumiewający przykład paralelizmu ewolucyjnego. Charakterystyczną cechą przystosowawczą większości małp szerokonosych jest wykształcenie chwytneho ogona, służącego do zawieszania ciała na gałęziach drzew. Ogon opatrzony jest zakończeniem czuciowym, silnie unerwionym, funkcjonuje więc zarazem jako piąta kończyna i jako swoisty organ dotykowy.

Historia małp szerokonosych jest słabo jeszcze poznana. Przypuszcza się, że rozwinęły się one z północnoamerykańskich wyraków, które w paleocenie, przed rozdzieleniem się obu kontynentów amerykańskich, zawędrowały do Ameryki Połudn. i podległy tam silnemu różnicowaniu i ewolucji. Inni badacze przypuszczają, że przodkowie małp szerokonosych pojawili się na lądzie południowo-amerykańskim później, a mianowicie w górnym eocenie. Miałyby one dostać się tam unoszone na pniach drzewnych i kępach roślinności przez prądy morskie. Przodkami ich mogłyby być północnoamerykańskie lemury lub wyraki. Najstarsze szczątki *Platyrrhina* znane są z górnego oligocenu Patagonii, przez cały jednak trzeciorząd szczątki naczelnych w Ameryce Połudn. są nader rzadkie. Pozostaje to w związku z trudnościami w zachowaniu się szczątków kopalnych zwierząt żyjących w bagiennych puszczech, które nie sprzyjają fosylizacji. Ze względu na bagienny charakter podłoża małpy amerykańskie to formy prowadzące prawie wyłącznie życie całkowicie nadrzewne. Nie ulega wątpliwości, że jest to gałąź boczna, rozwijająca się równoległe do małp Starego Świata. Oczywiście, z małp szerokonosych nie rozwinęły się istoty ludzkie, a kontynenty amerykańskie zostały zasiedlone przez człowieka, który przywędrował tu z Azji.

**Pragibbony — centralna grupa w historii człekokształtnych.** Powróćmy do dziejów małp wąskonosych, których wczesny etap ewolucji wyraźnie związany był z Afryką. Tu też, w dolnym miocenie zachodził proces różnicowania się grupy pragibbonów. Dowodzą tego liczne znaleziska dokonane w wschodniej Afryce. Świadczą one o tym, że od wspólnego pnia małp człekokształtnych, który reprezentują prymitywne, niewyspecjalizowane gibbony, odszczepiły się w dolnym miocenie 3 lub 4 linie rozwojowe, tworzące razem szczepy zaliczane do rodziny *Pongidae*.

Jedna z tych linii, która w rezultacie doprowadziła do dzisiejszych typowych gibbonów, była linią skrajnej specjalizacji lokomotorycznej (ryc.

281). Wyraża się ona w silnym wydłużeniu kończyn przednich, które u dziś żyjących gibbonów z południowo-wschodniej Azji osiągają największe dla wszystkich naczelnych rozmiary. Równocześnie dłonie ustawiają się pod kątem do kończyny, tworząc jej hakowate zakończenie. Tak



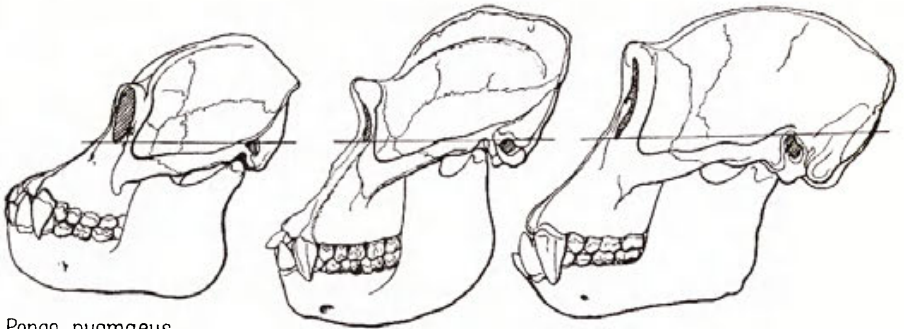
Ryc. 281. Gibbony współczesne jako naczelne wyspecjalizowane do zwisowo-wahadłowego poruszania się. (Według Le Gros Clarka i Poplewskiego).  
A — wygląd zwierzęcia, B — szkielet *Hyllobates*.

zmodyfikowane ręce są specjalnym aparatem służącym do zwisowo-wahadłowego poruszania się wśród gałęzi. Ten kierunek specjalizacji związany jest z powstaniem odrębnego typu kończyn przednich, określanych nazwą „brachiatorów”. Służą one do zawieszania, nie zaś do podpierania ciała.

Budowa kości kończyn przednich u miocenskich pragibbonów (*Limnopithecus*) wyraźnie wskazuje na to, że były one zbudowane normalnie i nie wykazywały jeszcze specjalnego przerostu. Powstanie wyspecjalizowanych brachiatorów jest więc zjawiskiem późniejszym w historii tej grupy i dokonało się w górnym miocenie lub pliocenie. Kończyny tylne pragibbonów służyć mogły przypuszczalnie zarówno do poruszania się nadrzewnego, jak i biegania po ziemi.

Przez wykrycie grupy pragibbonów i ustalenie jej znaczenia dla filogenezy człekokształtnych, znalazła potwierdzenie teza Ernesta Haeckel'a, który na podstawie danych anatomii porównawczej doszedł do podobnego wniosku, jaki nasuwają obecnie fakty paleontologiczne. Wyprowadzał on wszystkie pozostałe człekokształtne od hipotetycznych, wówczas jeszcze nie znanych, kopalnych przodków gibbonów („*Prothylobates*”).



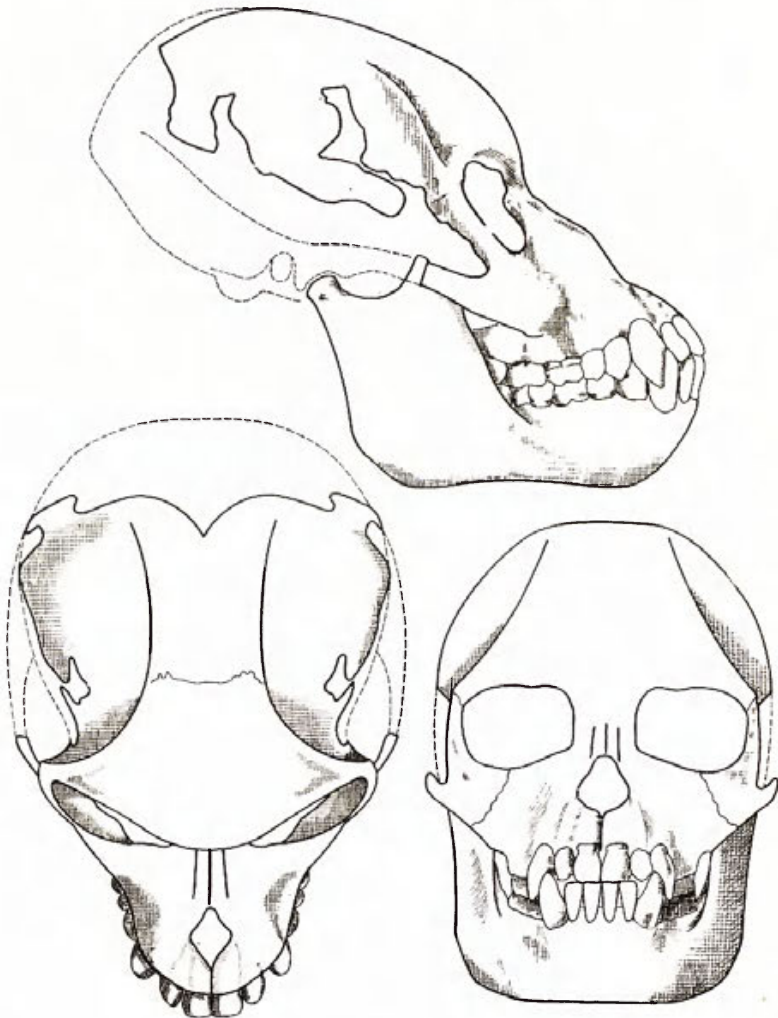


A *Pongo pygmaeus*

B *Gorilla* ♂

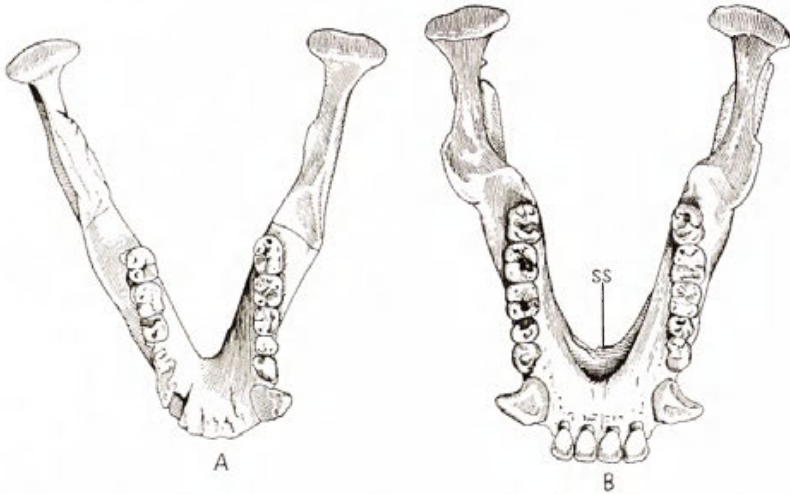
C *Pan vellerosus*

Ryc. 282. Współczesne *Pongidae*. (Według Gregory'ego).  
A—C czaszka orangaj, goryla i szympansa (skala nie zachowana).



Ryc. 283. Czaszka *Proconsul*, widziana z boku, od góry i z przodu (dolny miocen, okolice Jez. Wiktorii, Afryka). (Według Le Gros Clarka).

**Kopalni przodkowie właściwych małp człekokształtnych.** Drugą linią, która odszczepiła się od wspólnego pnia pragibbonów, były *Ponginae*. Jest to szczep, który obok typowych, lecz nie tak jednak skrajnych jak gibbony, brachiatorów (orang), obejmuje także formy, które zatrzymały się na niższym stadium modyfikacji kończyn przednich (szympans), lub



Ryc. 284. Żuchwa *Proconsul* (A) i szympansa (B). (Według Le Gros Clarka).  
ss — „simian shelf”.

nawet przejawiają tendencję do przejścia do życia naziemnego (goryl). W tym przejawia się zbieżność do kierunku ewolucji człowiekowatych.

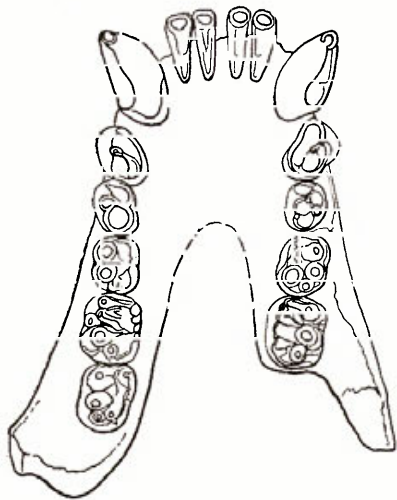
Pod względem wielu innych cech *Ponginae* są jednak grupą o kierunku ewolucji odmiennym od reprezentowanego przez człowiekowate (ryc. 282). Łuk zębowy przybiera u nich postać litery „U”, przy czym zęby przedtrzonowe i trzonowe obu gałęzi szczęk tworzą dwa równoległe szeregi. Kieł staje się silnie wystający, a w związku z jego przerośnięciem tworzy się w obrębie spojenia żuchwy charakterystyczna listewka kostna, tzw. „simian shelf”. Przedni ząb przedtrzonowy upodabnia się do kła, tylny zaś do zębów trzonowych. Trzewioczaszka pozostaje stosunkowo wydłużona, zaś pojemność puszkowej nie zwiększa się ponad 500—600 cm<sup>3</sup>. Na czaszce rozwijają się charakterystyczne grzebienie kostne, stanowiące miejsca przyczepu silnych mięśni utrzymujących czaszkę.

Prymitywne *Ponginae*, np. znany z dolnego miocenu Afryki *Proconsul*, posiadał wspomniane cechy zaznaczone w dużo mniejszym stopniu (ryc. 283, 284). Czaszka była gładka. Łuk zębowy miał kształt paraboliczny, a więc pośredni między kształtem „V”, charakterystycznym dla małp prawoskonosych, a kształtem „U”, charakterystycznym dla typowych *Ponginae*. Kieł wystaje tylko nieznacznie. *Proconsul* jest formą która dała przypuszczalnie początek przodkom afrykańskich człekokształtnych

(szympan, goryl). Z pliocenu znamy także formy, które uważać można za przodków orangę.

Równolegle do tej grupy form rozwijała się, częsta w szczególności w miocenie, grupa *Dryopithecinae*. W stanie kopalnym zachowały się głównie zęby i fragmenty szczęk, które choć świadczą o tym, że była

to grupa bardzo zróżnicowana dostarczając jednak mało danych o budowie jej przedstawicieli. Główne tendencje rozwojowe tej grupy pokrywają się z kierunkiem ewolucji *Ponginae*, tyczy to zwłaszcza różnicowania się uzębienia i kształtu łuku zębowego. Do niedawna wśród tej grupy form, zwłaszcza mniej wyspecjalizowanych, poszukiwano przodków najstarszych człowiekowatych. Obecnie nie wydaje się to uzasadnione.



Ryc. 285. Żuchwa *Dryopithecus* (miocen, Europa). (Według Gregory'ego).

## 2. Pochodzenie i ewolucja człowiekowatych

**Pochodzenie i główne kierunki rozwojowe człowiekowatych.** Człowiekowate (*Hominidae*) reprezentują kierunek rozwojowy, który choć wykazuje pewne analogie do kierunku rozwoju *Pongidae*, różni się od niego pod innymi względami w sposób zasadniczy. Człowiekowate bardzo szybko osiągnęły dwunożność i postawę całkowicie spionizowaną, podczas gdy *Pongidae* stawiają pod tym względem dopiero „pierwsze kroki” (goryl). Podczas gdy największe z *Pongidae* nie przekraczają w zasadzie ok. 600 cm<sup>3</sup> pojemności puszeki mózgowej, człowiekowate osiągnęły pojemność ok. 1500 cm<sup>3</sup>. Tempo i rezultaty cerebryzacji w grupie człowiekowatych są szczególnie duże, co stworzyło niezbędne przesłanki rozwoju psychiki, charakteryzującej ewolucję tego szczepu naczelnych.

Jednak pod względem wielu innych cech człowiekowate zachowują się nader konserwatywnie. Zarówno u kopalnych, jak i u współczesnych przedstawicieli nie obserwuje się przerostu kła w stopniu porównywalnym z jego rozwojem u *Pongidae*, zęby przedtrzonowe pozostają nieodróżnicowane jak u prymitywnych małp prawąskonosych, łuk zębowy ma postać paraboliczną, taką jaką widzimy u najprymitywniejszych *Pongidae* (np. *Proconsul*).

Jeśli brać pod uwagę sumę cech anatomicznych i fizjologicznych, to spośród współczesnych naczelnych człowiek wykazuje największe podobieństwo do szympana i goryla. Fakt ten zaciążył w pewien sposób na

poglądach na pochodzenie człowiekowatych, uważano bowiem, że bezpośredni przodkowie afrykańskich małp człekokształtnych i pierwotne człowiekowane są ze sobą najbliższej spokrewnione. Łączono je więc wspólnie w jedną grupę „prawdziwych człekokształtnych” (*Aristoanthropomorphae, Summoprimates*).

Fakty paleontologiczne, zwłaszcza najnowsze odkrycia, wyraźnie jednak wskazują, że podobieństwo to jest w dużej mierze wynikiem paralelizmu ewolucyjnego i wiele cech zostało osiągniętych w obu tych grupach niezależnie. Człowiekowane wykazują bowiem większe podobieństwo do najprymitywniejszych i najstarszych *Pongidae*, niż do późniejszych typowych ich przedstawicieli. Nie ulega przy tym wątpliwości, że charakterystyczne dla człowiekowatych cechy w budowie czaszki i uzębienia nie powstały drogą utraty cech nabytych przez ich przodków w procesie ewolucji. Po prostu człowiekowane nigdy nie przechodziły przez stadium specjalizacji w budowie czaszki i uzębienia i stanowią pod tym względem grupę konserwatywną. Linia rozwojowa *Pongidae* i człowiekowatych pojawiła się prawie równocześnie i w zasadniczych swych kierunkach przystosowawczych obie te linie reprezentują tendencje rozbieżne. *Pongidae* stają się w pliocenie małpami na wskroś leśnymi, nadrzewnymi, zaś w tym samym czasie pierwotne człowiekowane reprezentowały typ małpy stepowej, naziemnej. Linia człowiekowatych oddzieliła się od linii *Pongidae* bardzo wcześnie, nie później niż w dolnym miocenie. Nie jest także wykluczone, że obie te rodziny wyodrębniły się niezależnie od grupy pragibbonów.

**Fazowość rozwoju człowiekowatych.** W historii człowiekowatych zaznaczają się dwie wyraźne fazy, z których każda wyróżnia się przewagą określonych procesów ewolucyjnych.

Pierwszą z tych faz jest faza przedludzka, w której człowiekowane osiągnęły pełną pionizację ciała, jednakże pod względem rozwoju mózgowia nie wzniosły się wyraźnie ponad poziom osiągnięty przez *Pongidae*. Jest to faza, w której pierwotne człowiekowane reprezentowały stadium dwunożnych małp stepowych. Pod koniec tej fazy rozwojowej osiągnęły one jednak taki poziom rozwoju psychiki, który stawiał je na pograniczu małp i istot ludzkich. Człowiekowane reprezentujące tę fazę rozwoju noszą nazwę istot przedludzkich.

Druga faza to faza ludzka, w której ewolucja człowiekowatych wyraża się pod względem anatomicznym przede wszystkim zwiększeniem wielkości mózgowia, a pod względem funkcjonalnym rozwojem wyższych czynności psychicznych. Fazę ludzką reprezentują istoty praludzkie i ludzkie. Oczywiście obie te fazy nie są w historii człowiekowatych ostro odgraniczone i dlatego trudno postawić między nimi granicę chronologiczną. W istocie na przełomie pliocenu i plejstocenu (ok. 2—1 mln

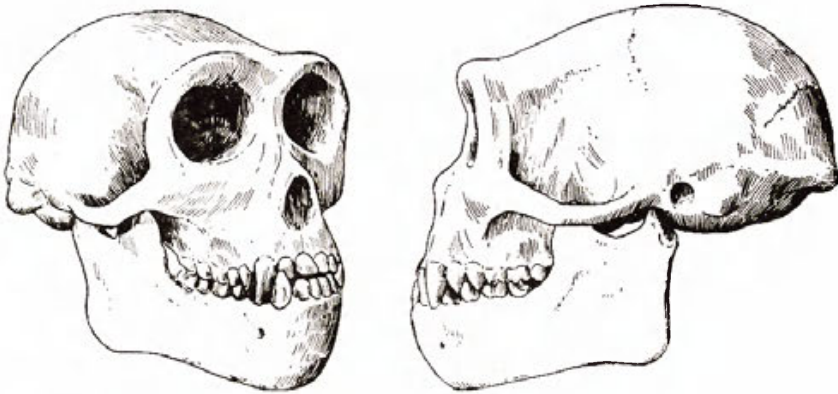




Ryc. 286. Częściowo wypreparowany szkielet *Oreopithecus* (przełom miocenu i pliocenu, Europa) widoczny na powierzchni skały. (Według Hürzelera).

lat temu) istniała grupa istot o wszelkich cechach przejściowych, prawdziwych małpoludów, stojących na granicy obu tych faz rozwojowych. Jest to grupa *Australopithecinae*.

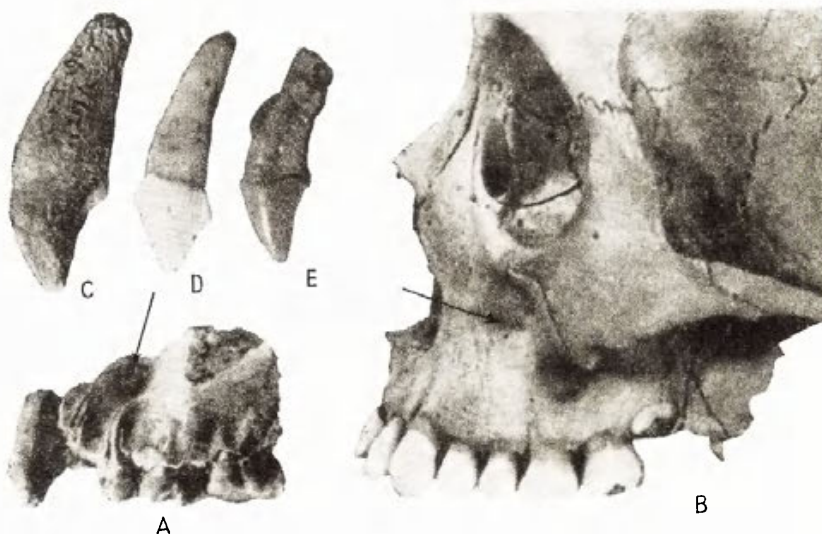
**Oreopithecus i Kenyapithecus — najstarsi przedstawiciele człowiekowatych.** Jednym z najstarszych geologicznie przedstawicielem człowiekowatych jest przypuszczalnie *Oreopithecus*, znany z utworów górnego miocenu lub najniższego pliocenu północnych Włoch (ok. 10 mln lat temu) (ryc. 286). Choć fragmentaryczne jego szczątki opisano już 90 lat temu, pełniejsze dane zawdzięczamy dopiero badaniom ostatnich lat, które pozwoliły ustalić jego dość nieoczekiwane stanowisko systematyczne (Hürzeler, 1948, 1958).



Ryc. 287. Rekonstrukcja czaszki *Oreopithecus*. (Według Hürzeler).  
Widoczne silne skrócenie części trzewiowej.

*Oreopithecus* posiada w swej budowie wiele cech zaskakująco „ludzkich”, które pozwalają uznać go za najprymitywniejszego ze znanych człowiekowatych. Wyraża się to między innymi w silnym skróceniu części trzewiowej czaszki (brak „pyska”), a w związku z tym w stosunkowo dużym kącie twarzowym (ryc. 287). Łuk zębowy ma charakterystyczny kształt paraboliczny jak u człowieka, zaś zęby przedtrzonowe zachowują pierwotną budowę i nie podlegają modyfikacjom, co jest również charakterystyczne dla człowiekowatych. Kły są bardzo słabo wystające, zaś charakterystyczna „półka małpia” („simian shelf”) nie rozwija się. *Oreopithecus* nie wykazuje więc cech, które pozwoliłyby zaliczyć go do *Pongidae*, natomiast wyraźnie zbliża się do człowiekowatych. Pewne szczegóły budowy zębów trzonowych różnią jednak *Oreopithecus* od innych człowiekowatych, a nawet od *Pongidae*. Świadczyłyby one o specjalizacji tej formy, która choć należy niewątpliwie do człowiekowatych, stanowi zapewne boczne odgałęzienie od ich głównego pnia rozwojowego.

Obok cech, które pozwalają zaliczyć *Oreopithecus* do człowiekowatych i cech pewnej specjalizacji, ma on wiele cech prymitywnych, odziedziczonych jeszcze od małp prawąskonosych. Małpie były też proporcje obu kończyn. Kończyny przednie, zachowane wraz z kompletnym szkie-



Ryc. 288. Fragment szczęki górnej *Kenyapithecus* (A) oraz dla porównania część twarzowa czaszki człowieka współczesnego (B).

Strzałki wskazują położenie dołu kłowego (fossa canina). W górnym lewym rogu kły człoko- kształtnych: C — *Proconsul*; D — szympan, E — *Sivapithecus*. (Według Leakey'a).

letem oreopiteka, są bardzo wydłużone, lecz może być to w pewnym stopniu wynikiem deformacji wywołanej warunkami zachowania w węglu brunatnym. Należy jednak przypuszczać, że *Oreopithecus* był istotą o pewnym stopniu brachiatoryczności, choć na pewno nie był wyspecjalizowanym brachiatorzem. Należy też przypuszczać, że brachioryzm pierwotnych człowiekowatych został przez nie osiągnięty niezależnie i równoległe do *Pongidae*.

Budowa kręgów lędźwiowych i miednicy zdaje się świadczyć, że *Oreopithecus* mógł przybierać postawę co najmniej na wpół wyprostną. Tak wczesne pojawienie się tej tendencji w rozwoju *Hominidae* świadczy o tym, że pionizacja ciała jest najstarszym kierunkiem specjalizacji wśród człowiekowatych, zrealizowanym znacznie wcześniej, zanim pojawiła się tendencja do silnej cerebryzacji.

Za bardzo wczesnym wyodrębnieniem się linii rozwojowej człowiekowatych przemawia również odkrycie przez Leakey'a (1963) w Fort Ternan (Kenia) szczątków *Kenyapithecus* (ryc. 288). Szczątki te bardzo niekompletne, bo złożone jedynie z kła i fragmentu kości szczękowej, datowane są metodami geochronologii absolutnej na ok. 14 mln lat (przełom mio-cenu i pliocenu).

Mimo wielkiej niekompletności szczątków *Kenyapithecus* można było rozpoznać na nich kilka cech zdumiewająco ludzkich, które pozwalają odnieść tę formę do linii rozwojowej człowiekowatych. Świadczy o tym obecność na kości szczękowej charakterystycznej bruzdy zwanej dołem kłowym (fossa canina), znajdującej się między oczodołem a kłem. Bruzda ta, stanowiąca miejsce przyczepu mięśni obsługujących wargę górną, zwłaszcza jej kąty, występuje tylko u człowieka, nie jest zaś znana u małp człekokształtnych. Rozwój odpowiednich mięśni i powstanie fossa canina jest niewątpliwie związane z rozwojem mowy artykułowanej. Wystąpienie takich tendencji u formy tak wczesnej jak *Kenyapithecus* rzuca nowe światło na przebieg ewolucji człowiekowatych, chociaż nie musi oznaczać, że był on formą mówiącą. Druga ludzka cecha *Kenyapithecus* przejawia się w budowie kła, który jest mały i opatrzony stosunkowo słabym korzeniem, przypominając kieł istot praludzkich.

Pojawienie się przed 14—10 mln. lat istot takich, jak *Kenyapithecus* i *Oreopithecus*, świadczy zatem o wczesnym wyodrębnieniu się linii rozwojowej człowiekowatych od wspólnego pnia *Anthropomorpha*.

**Powstanie i znaczenie pionizacji ciała.** Przystosowawcze znaczenie pionizacji ciała staje się zrozumiałe, jeśli wniknąć w warunki, na tle których została ona osiągnięta. W górnym trzeciorzędzie, jako zjawisko ogólne obserwuje się stepowanie dużych obszarów Ziemi. Zamiast zwartych formacji leśnych rozwijają się sawanny i stepy. Taka zmiana szaty roślinnej pociągnęła za sobą ważne konsekwencje dla ewolucji wielu grup ssaków, wśród których naczelne nie stanowią wyjątku. Właśnie człowiekowate stanowiły grupę, która szybko zaczęła penetrować skraj puszczy i sawanny, gdzie drzewa nie tworzą zwartych, rozległych zespołów, lecz izolowane „wyspy” czy kępy. Te ostatnie nie zapewniają jednak ilości pokarmu, niezbędnej do utrzymania się przez czas dłuższy na jednym miejscu. Wynika stąd konieczność wędrówek od kępy do kępy. Zachowując zasadniczo przystosowanie do życia nadrzewnego, pierwotne człowiekowate rozwinęły także przystosowania do sprawnego poruszania się naziemnego, niezbędnego dla przebywania niebezpiecznych przestrzeni bezdrzewnych. To ostatnie zostało osiągnięte w oparciu przede wszystkim o kończyny tylne, co pociągnąć musiało za sobą rozwój dwunożności i pionizację ciała.

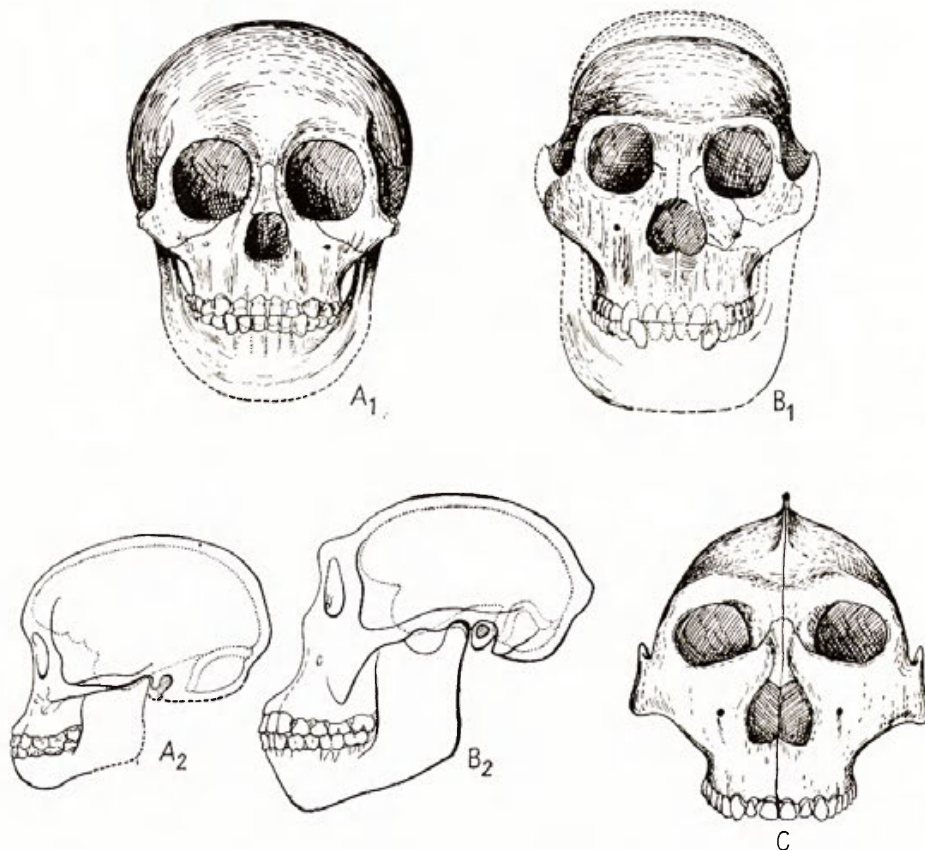
Skutki pionizacji ciała okazały się szczególnie daleko idące i znacznie przekraczają jej znaczenie lokomotoryczne. W jej wyniku kończyny przednie uwolniły się od funkcji chodowych i zostały przekształcone w ręce — organ służący do chwytania i manipulowania przedmiotami. Powstanie rąk, jako wysoko-sprawnych organów chwytanych, umożliwiło posługiwanie się narzędziami i ich wytwarzanie, co miało niezwykle ważne znaczenie dla rozwoju kultury materialnej i duchowej późniejszych człowiekowatych. Świadczy o tym fakt, że *Australopithecinae*, które pod



względem wielkości mózgu nie stały wyraźnie wyżej od dzisiejszych małp człekokształtnych, były pod względem psychicznym istotami wyraźnie już ludzkimi (używanie i wytwarzanie narzędzi). Można powiedzieć, że istotna wyższość człowiekowatych w tej fazie rozwoju polegała nie tyle na wielkości i budowie mózgu, ile na postawie spionizowanej i obecności sprawnych i przystosowanych do wielu funkcji rąk.

W rezultacie pionizacji ciała u człowiekowatych ustaliła się odwrócona proporcja długości kończyn. Kończyny tylne stają się dłuższe od przednich, przez co człowiekowate wyłamują się spośród innych człekokształtnych, a zbliżają się do małp ogoniastych. Wszystko jednak wskazuje na to, że proporcja kończyn człowiekowatych nie jest pierwotna, lecz powstała wtórnie w wyniku specjalizacji lokomotorycznej.

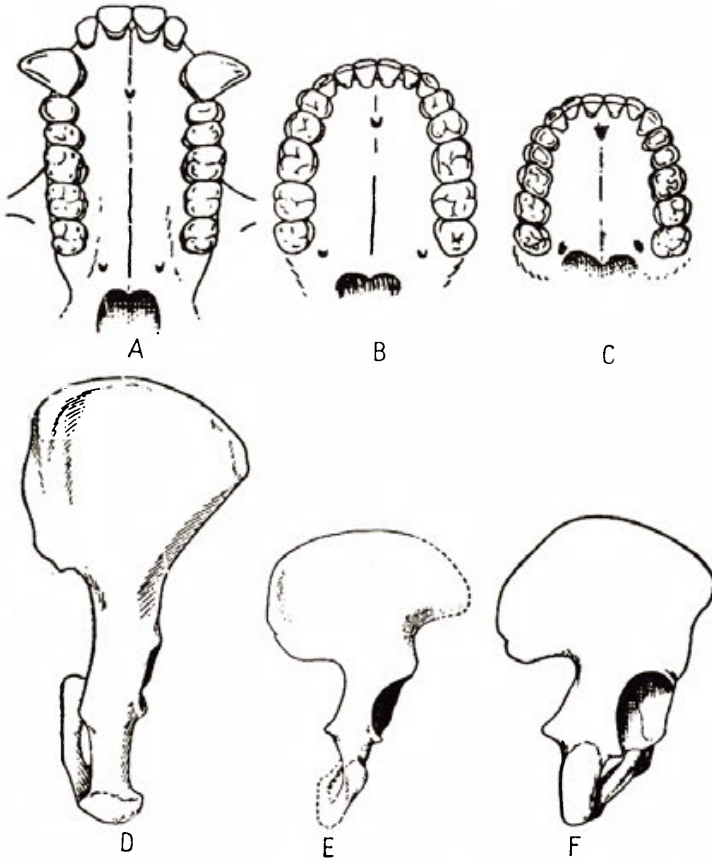
**Australopithecinae** — **wysoko rozwinięte małpy stepowe**. W ciągu ostatnich 30 lat poznano z południowej i wschodniej Afryki liczne szczątki istot, których budowa stanowi niezwykle kombinację cech „małpich”



Ryc. 289. Czaszki *Australopithecinae*. (Według Gregory'ego i Brooma).  
 A<sub>1</sub>—A<sub>2</sub> *Australopithecus* (miodociany); B<sub>1</sub>—B<sub>2</sub> *Plesianthropus*; C — *Paranthropus*.

i „ludzkich”. Istoty te żyły na przełomie pliocenu i plejstocenu i stanowią dużą i ważną grupę *Australopithecinae*. Natomiast przez cały prawie pliocen, na przestrzeni ok. 8 mln lat historia człowiekowatych nie pozostawiła znanych nam dokumentów kopalnych. W tym okresie pierwotne człowiekowate reprezentowane były przez owe sławne „brakujące ogniwa” (missing links), które stale czekają na swego odkrywcę. Te nieznanne nam jeszcze formy kopalne muszą wypełniać lukę jaka istnieje obecnie między stadium ewolucji reprezentowanym przez *Oreopithecus* a znacznie bardziej zaawansowanym stadium reprezentowanym przez *Australopithecinae*.

Do roku 1954 poznano szczątki należące do 60—100 osobników zaliczanych do 3—4 rodzajów (lub gatunków) *Australopithecinae* (ryc. 289). Trzewioczaszka australopiteków, zwłaszcza żuchwa, była masywna, opatrzona wystającymi siekaczami (prognatyzm), lecz wyraźnie krótsza niż u *Pongidae*. Kieł był silniej rozwinięty jak u późniejszych człowiekwa-

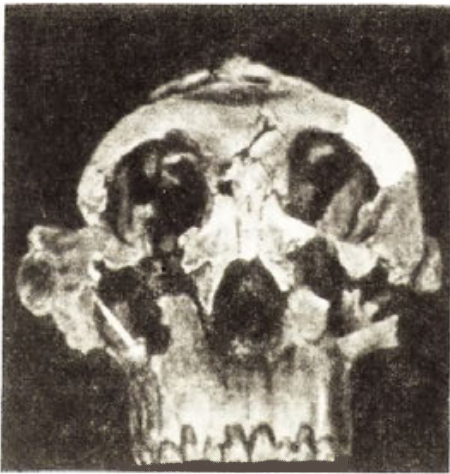


Ryc. 290. Podniebienie twarde i górne szeregi zębów: A — goryla; B — *Australopithecus*; C — człowieka. Poniżej miednice: D — szympansa; E — *Plesianthropus*; F — człowieka. (Według Le Gros Clarka i Brooma).

tych, lecz znacznie słabszy niż u szympansa lub goryla. Miał on poza tym typowy dla człowieka kształt łopatkowaty. Łuk zębowy był bardzo zbliżony do kształtu łuku zębowego człowieka, a zęby trzonowe, choć bardzo masywne, miały budowę typowo ludzką. Puszka mózgowa o pojemności 600—800 cm<sup>3</sup> była umieszczona stosunkowo wysoko, lecz istotym tym brak było jeszcze zupełnie czoła. Powierzchnia czaszki była gładka lub opatrzona grzebieniami kostnymi, stanowiącymi miejsce przyczepu silnych mięśni. Otwór potyliczny, podobnie jak u człowieka, przemieszczony był na podstawie czaszki. Świadczy to o tym, że czaszka umieszczona była na kręgosłupie tak jak u człowieka, to zaś wyklucza postawę czworonożną, gdyż twarz byłaby wtedy zwrócona do podłoża.

O tym, że *Australopithecinae* były istotami o pełnej pionizacji ciała świadczy także charakterystyczna budowa miednicy i kości kończyn, nie różniących się prawie od budowy ich u człowieka. Również proporcje kończyn australopiteków były takie jak u człowieka. Nie jest jednak wykluczone, że stopy zachowały jeszcze częściowo charakter chwytny. W budowie *Australopithecinae* w sposób mozaikowy łączą się cechy małp człekokształtnych i człowieka. „Wydaje się — powiedział o tym jeden z paleontologów, który zajmował się ich badaniem — że istoty te od szyi w dół są ludźmi, a od szyi w górę małpami człekokształtnymi” (małpia czaszka, ludzka reszta szkieletu).

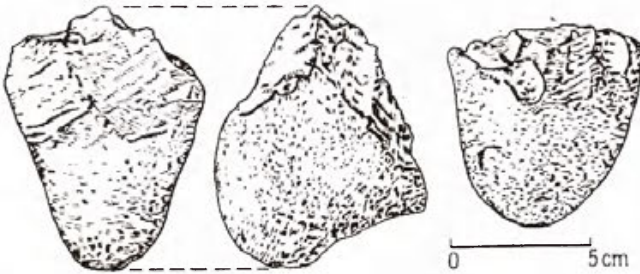
Najstarszy geologicznie przedstawiciel *Australopithecinae* to *Zinjanthropus*, poznany niedawno z górnego pliocenu Afryki Wschodniej (ryc. 291). Wiek występowania tych szczątków oszacowano na podstawie metod geochemicznych na 1,7 mln lat: *Zinjanthropus* bardzo przypomina *Paranthropus* z Afryki Południowej, którego wiek w przybliżeniu ocenia się na dolny plejstocen. Były to istoty o masywnych szczękach i zębach oraz czaszce opatrzonej grzebieniami kostnymi. *Paranthropus* osiągał ok.



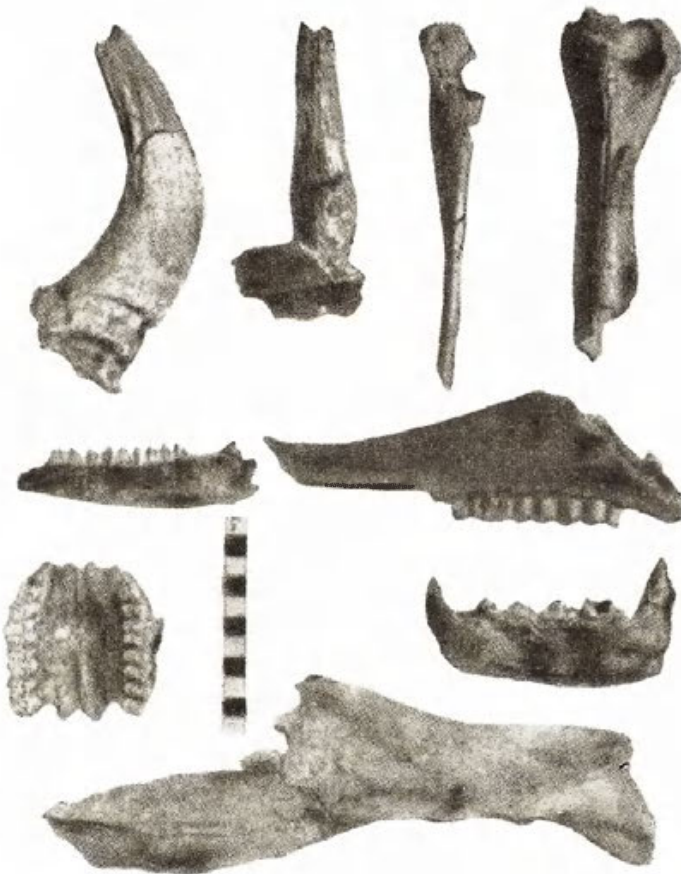
Ryc. 291. *Zinjanthropus boisei*, czaszka przypuszczalnie najstarszego przedstawiciela *Australopithecinae* (górny pliocen lub dolny plejstocen, Afryka Wsch.). (Według Leakey'a).

1,7 m wzrostu i wagę 60—100 kg. Mniejszy był przypuszczalnie górnoplioceniński *Plesianthropus* z Afryki Pd., osiągający tylko 1,2—1,3 m wzrostu i 40—50 kg wagi, oraz górnoplioceniński lub dolnoplejstoceniński *Australopithecus*, którego pierwsze szczątki poznano już w 1924 r.

**Środowisko i sposób życia australopiteków.** *Australopithecinae* znajduje się przeważnie w osadach stanowiących wypełnienia pieczar. Pieczary te służyły im zapewne jako naturalne schronienie, fauna towarzysząca wskazuje, że żyły one w środowisku stepowym. Wszystko prze-



Ryc. 292. „Peeble tools”, prymitywne narzędzia kamienne, przypisywane początkowo *Zinjanthropus*, a ostatnio raczej *Homo habilis*. (Według Stęślickiej).



Ryc. 293. Przymuszczalne narzędzia osteodontokeratyczne używane przez australopiteki (według Darta).



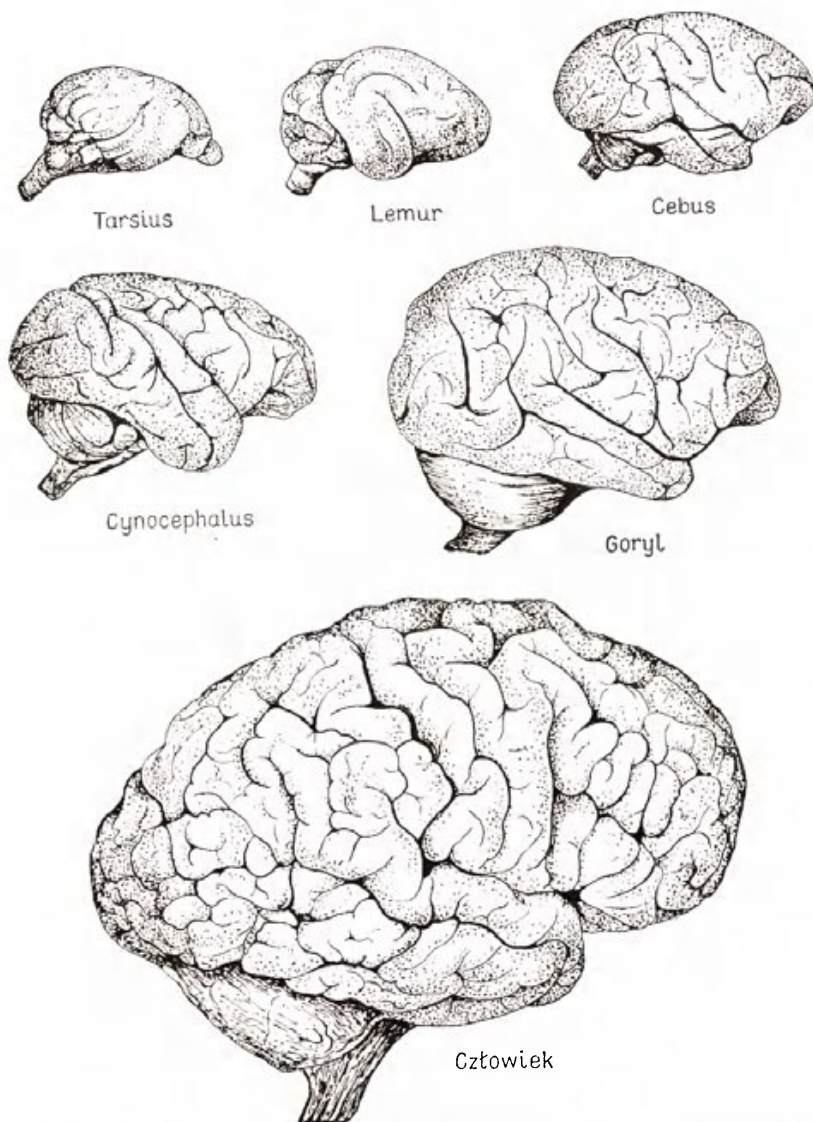
mawia też za tym, że były to istoty głównie mięsożerne. Zwierzyną chętnie łowioną przez *Australopithecinae* były pawiany, których czaszki w celowy sposób rozbite często towarzyszą ich szczątkom. Wydaje się nie ulegać obecnie wątpliwości, że australopiteki posługiwały się prymitywnymi narzędziami, a przypuszczalnie także sporządzały najprostsze z nich. Narzędzia te z jednej strony stanowiły przypuszczalnie pierwotną „kulturę osteodontokeratyczną”, tj. wyrabiane były z kości, zębów (szczęk) i rogów upolowanej zwierzyny, przez ich nieznaczące zaadoptowanie do odpowiednich celów (por. str. 601). Z drugiej strony szczątkom australopiteków towarzyszą pierwotne narzędzia kamienne, będące najstarszymi ze znanych kamiennych wyrobów kulturowych. Narzędzia te, tzw. eolity albo „pebble-tools” (okrągłe kamyki), noszą ślady bardzo nieznaczej obróbki (ryc. 292). Używane być mogły jako noże i skrobaki do skórowania i ćwiartowania zdobyczy. Właściwym uzbrojeniem były być może narzędzia osteodontokeratyczne (ryc. 293). Stałe posługiwanie się narzędziami i przypuszczalne wytwarzanie prymitywnych narzędzi stawia *Australopithecinae* pod względem etologicznym w rzędzie istot o cechach ludzkich. Fakt, że osiągnęły one ten poziom nie przekraczając wyraźnie „konwencjonalnej granicy” między małpą a istotą ludzką pod względem pojemności puszeki mózgowej (750—800 cm<sup>3</sup>), zdaje się mieć zasadnicze znaczenie dla pojmowania ewolucji człowiekowatych, dla których pionizacja ciała i przekształcenie rąk w organa manipulacyjne stanowi pierwszą przesłankę rozwoju psychiki ludzkiej.

**Faza ludzka procesu antropogenezy.** Dla fazy ludzkiej w rozwoju człowiekowatych charakterystyczny jest rozwój wyższych czynności psychicznych. Pierwszą niezbędną przesłankę tego procesu stanowiło morfofizjologiczne przekształcenie kończyn przednich w ręce, będące ważnym organem poznawczym i produkcyjnym. Niestety, niekompletne wciąż dane paleontologii nie pozwalają na śledzenie ewolucji ręki, pośrednie jednak światło rzucają na to wyroby rąk pierwotnych człowiekowatych, przede wszystkim narzędzia i inne przedmioty kultury materialnej (por. ryc. 294).

Drugą niezbędną przesłankę do rozwoju umysłowego człowiekowatych stanowi ewolucja mózgowia, wyrażająca się procesem cerebryzacji lub encefalizacji (ryc. 294). W procesie tym dochodzi przede wszystkim do ogólnego wzrostu wielkości mózgowia. Wyraża się to w zwiększeniu ciężaru bezwzględnego i względnego mózgowia (por. ryc. 295), które wykrocza poza granice osiągnięte przez inne naczelnice. Zwiększa się także odpowiednio pojemność puszeki mózgowej (por. zestawienie str. 596).

Pojemność puszeki mózgowej wynoszącej 685 cm<sup>3</sup> jest największą poznaną dla dzisiejszych i kopalnych małp człekosształtnych. Można przyjąć, że normalny mózg ludzki waha się w granicach ok. 1100—1300 cm<sup>3</sup>.

W związku z tym ustalono „konwencjonalną” i w dużej mierze arbitralną granicę między mózgiem małpy człekokształtnej a istoty ludzkiej na 750 cm<sup>3</sup> — większy mózg kwalifikuje daną istotę jako ludzką, mniejszy jako jeszcze „małpę”. *Australopithecinae* stoją na granicy lub tylko nieznacznie przekraczają ten Rubikon ewolucyjny. Niemniej jednak pod względem psychicznym wypadałoby odnieść je zdecydowanie do istot ludzkich (por. str. 594), co świadczy o względności tej linii podziału (ryc. 295).



Ryc. 294. Szereg anatomiczny ilustrujący wzrost rozmiarów i stopnia pofałdowania kory mózgowej u naczelnych. (Według Lotha).

## Wskaźniki porównawcze procesu cerebryzacji u człowiekowatych

Ciężar mózgowia w g:	Stosunek ciężaru mózgowia i całego ciała:
słoń . . . . . 5000 g	słoń . . . . . 1/560
owca . . . . . 130	owca . . . . . 1/350
pies (różne rasy) . . . . . 66—138	pies (różne rasy) . . . . . 1/250—1/190
orang . . . . . 350	goryl . . . . . 1/100
szympan . . . . . 375—400	szympan . . . . . 1/75
goryl . . . . . 450—500	człowiek dzisiejszy:
człowiek dzisiejszy średnio 1400	noworodek . . . . . 1/7
	dorośli . . . . . 1/35—1/40

### Pojemność puszeki mózgowej (w cm<sup>3</sup>):

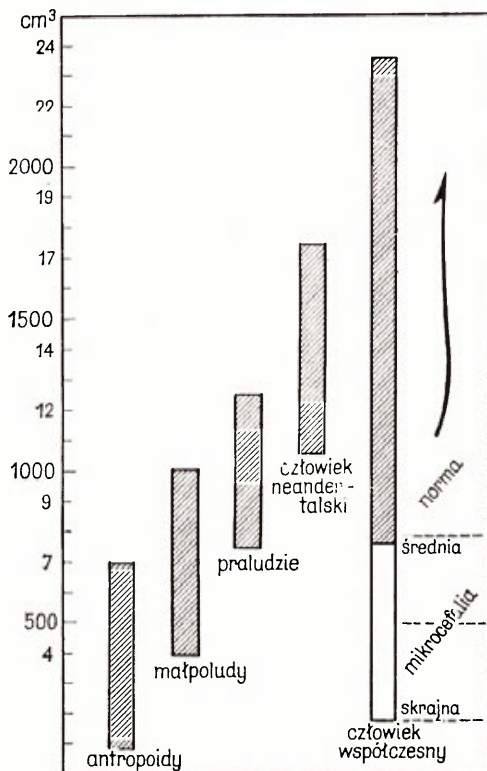
gibbon . . . . .	120—130
orang . . . . .	300—500
szympan . . . . .	350—550
goryl . . . . .	400—685
<i>Australopithecinae</i> . . . . .	600—800
<i>Pithecanthropus erectus</i> . . . . .	700—1000 (śr. 860)
<i>Pithecanthropus pekinensis</i> . . . . .	850—1300 (śr. 1075)
<i>Homo neandertalensis</i> . . . . .	1100—1650 (śr. 1450)
<i>Homo sapiens recens</i> . . . . .	1100—1800 (granice normy)
średnio ok.	1300—1400

Rozwój mózgowia nie ogranicza się jednak jedynie do wzrostu jego masy i wielkości. Zachodzi równocześnie skomplikowany proces rozwoju cytoarchitektoniki mózgowia, wyrażającej się wzrostem zróżnicowania morfologicznego i funkcjonalnego, a zarazem wzrostem sprawności sensorycznej, percepcyjnej i motorycznej centralnego układu nerwowego. W porównaniu z mózgiem dzisiejszych *Anthropomorpha* mózg człowieka cechuje niezwykle przerost półkul mózgowych, zwłaszcza kory mózgowej. Kora mózgowa ulega znacznie silniejszemu pofałdowaniu w związku ze wzrostem budującej ją ilości neuronów (ok. 12 mld.). Zmiany cytoarchitektoniczne koncentrujące się przede wszystkim w płatach czołowych półkul mózgowych, prowadzą do intensywnego rozwoju różnych ośrodków kontrolujących odpowiednie czynności fizjologiczne i psychiczne. Pod względem neurofizjologicznym człowiek jest istotą na wskroś korową, którą cechuje przewaga kontroli ośrodków korowych nad podkorowymi, w stopniu jaki nie jest znany u żadnego innego ssaka. Oznacza to wzrost ilości procesów zachodzących przy udziale świadomości.

Jedną z najważniejszych cech odróżniających istoty ludzkie od zwierząt jest posługiwanie się mową artykułowaną, czyli językiem. Język jest specjalnym systemem symboli wyrażonych w postaci dźwiękowej i posługiwanie się nim jest ściśle związane z procesem myślenia. Dla człowieka i istot blisko z nim spokrewnionych charakterystyczna jest obec-

ność specjalnego ośrodka mowy, czyli ośrodka Broca, stanowiącego wyspecjalizowane fizjologicznie centrum mózgowia. Słowa zastępują w języku przedmioty, stanowiąc ich symbole. W związku z tym możemy mówić o „drugim systemie sygnałów” (Pawłow), jakim są dla człowieka słowa. Nie ulega wątpliwości, że język rozwinął się w ścisłym związku ze stadnym (społecznym) sposobem życia istot praludzkich, dla których stanowił ważne przystosowanie do życia społecznego (podział

Ryc. 295. Wzrost objętości mózgowia u człekopodobnych i człowiekowatych w rezultacie cerebryzacji; małpoludy = *Australopithecinae*, praludzie = *Archanthropinae*. (Według Darta i Wiercińskiego).



pracy w czasie polowań i przy wytwarzaniu narzędzi, dobór płciowy itp.). Nie ulega wątpliwości, że początki symbolicznego języka są znacznie starsze od człowieka mądrego (*Homo sapiens*). Sądząc po stopniu rozwoju odpowiednich terytoriów mózgowia, widocznych na odlewach jamy wewnętrznej puszki mózgowej, ośrodek Broca był dobrze rozwinięty u *Pithecanthropus* i *Sinanthropus*. Byłyby to więc istoty potencjalnie już mówiące, choć rzeczywisty ich język musiał być niezmiernie jeszcze ubogi.



O tym samym świadczy także stopień rozwoju motorycznych organów mowy, służących do wytwarzania dźwięków-symboli. Z rozwojem mowy związany jest rozwój odpowiednich mięśni obsługujących język, które znajdują przy czep w spojeniu żuchwy, gdzie

Ryc. 296. Spojenie żuchwy *Meganthropus* (*Archanthropinae*) z widoczną spina mentalis, położenie której wskazuje strzałka. (Według Koenigswalda).



powstaje niewielka wyniosłość kostna (*spina mentalis*). Wyniosłość ta jest dobrze rozwinięta u *Meganthropus* (ryc. 296) i *Sinanthropus*, a przypuszczalnie obecna była także u *Australopithecinae*. Nie występuje ona natomiast u innych naczelnych, które nie mają zdolności posługiwania się mową artykułowaną.

**Biologiczna i społeczna ewolucja człowieka.** Nie ulega wątpliwości, że w fazie przedludzkiej mechanizmy ewolucji człowiekowatych nie różniły się niczym szczególnym od mechanizmów kierujących procesem filogenezy w innych szczepach naczelnych. Jednakże stopniowy rozwój świadomości, oraz mowy stworzył przesłanki do powstania nowego mechanizmu ewolucyjnego. Należy do niego właściwy istotom ludzkim proces społecznego uczenia się, tj. przekazywania informacji drogą „kumulatorywnej tradycji” z pokolenia na pokolenie. Proces ten powoduje, że obok biologicznej ewolucji człowieka, zależnej od mechanizmów dziedziczności i doboru naturalnego, zaczyna się przejawiać z coraz to bardziej przemożną siłą ewolucja kulturalna. Podstawowym czynnikiem warunkującym zaznaczający się tu postęp, jest właśnie proces społecznego uczenia się i przekazywania wyników i doświadczeń z jednego pokolenia na następne. W ten sposób wytworzona zostaje niezbędna dla rozwoju kultury ciągłość rozwoju umysłowego i psychologicznego kolejnych pokoleń istot ludzkich. Powstała w ten sposób nowa dźwignia rozwoju człowiekowatych, uzupełniająca dotychczasowe przekazywanie się i zmiany systemów genetycznych. Nabycie przez istoty ludzkie nowego mechanizmu rozwojowego uzupełniającego działanie czynników biologicznych „umożliwiło człowiekowi przekroczenie barier ograniczeń biologicznych i wejście na dziewicze obszary bytu psycho-socjalnego” (Huxley, 1960).

Wprawdzie w zaczątkowym i ograniczonym zakresie proces społecznego uczenia się występuje już u innych naczelnych, gdzie stanowi on rezultat ich stadnego życia (przekazywanie zwyczajów związanych z odżywianiem się, rozmnażaniem i opieką nad potomstwem), jednak w ewolucji człowieka proces ten podlega stopniowo coraz to większej intensyfikacji, dzięki czemu wznosi się na jakościowo wyższy poziom. Należy przypuszczać, że zarówno biologiczna jak i kulturalna ewolucja człowiekowatych przebiegały równolegle, lecz rezultaty pierwszego procesu wywierały początkowo przemożny wpływ na cały kierunek rozwoju tego szczepu. Należy też przypuszczać, że oba procesy wzajemnie się uzupełniały i że kierunki ich działania były zgodne. W fakcie owego synergetycznego współdziałania biologicznej i społeczno-kulturalnej ewolucji człowieka należy zapewne upatrywać przyczyny owych niezwykłych rezultatów osiągniętych w rozwoju istot ludzkich. Dla dalszych etapów historii człowieka znamieną jest coraz to większa przewaga czynników rozwoju kulturalnego nad czynnikami czysto biologicznymi. Proces rozwoju zaczyna się wyrażać przede wszystkim przemianami kulturalnymi,

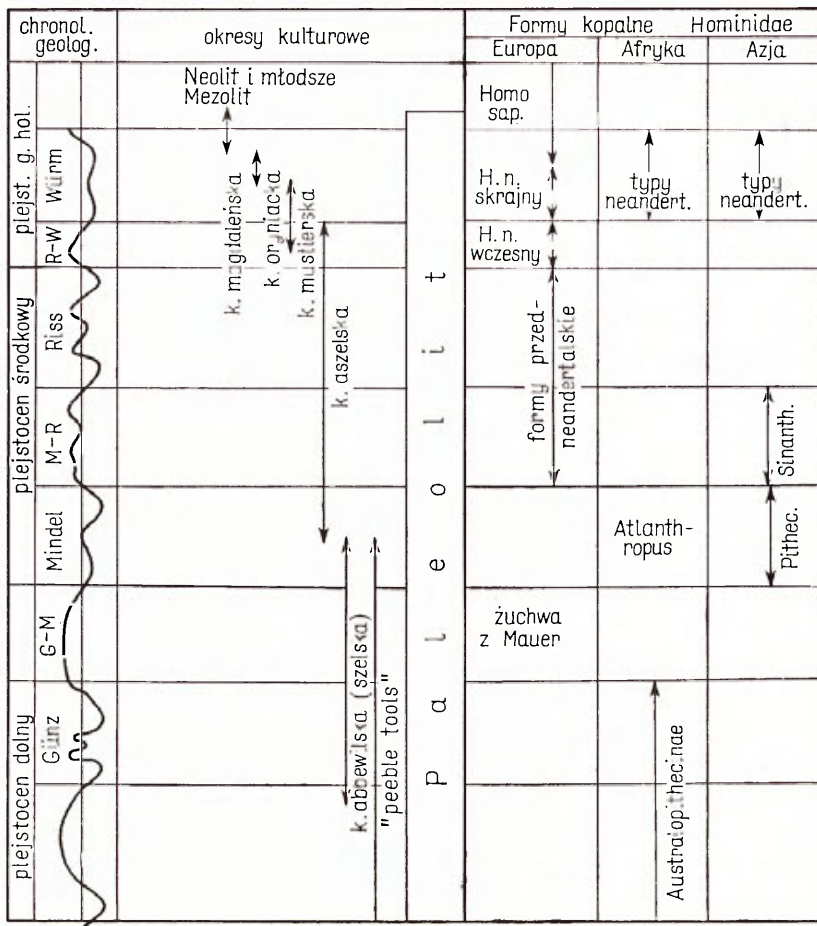
a w znacznie mniejszym stopniu zmianami natury biologicznej. Nie brak nawet poglądów, że na etapie człowieka rozumnego, procesy ewolucji biologicznej zostały całkowicie zahamowane i zastąpione przez rozwój społeczny.

**Antropogen — okres geologiczny, w którym dokonał się rozwój form ludzkich.** Faza ludzka procesu antropogenezy dokonała się w okresie geologicznym, który nosi nazwę czwartorzędu. Stosuje się do niego także nazwę antropogenu (epoka człowieka) ze względu na to, że w okresie tym zaznacza się bardziej obecność i działalność istot ludzkich, których ślady w postaci szczątków kostnych i wyrobów kulturowych mogą na równi z innymi faktami paleontologicznymi i geologicznymi służyć za podstawę podziału stratygraficznego. Antropogen obejmuje ostatni milion lat historii Ziemi i dzieli się na dwie epoki: plejstocen i holocen, granica między którymi przypada na okres 10—15 000 lat temu.

Plejstocen pod względem geologicznym stanowi nader interesującą epokę, w której zaszły procesy w zasadniczy sposób zmieniające powierzchnię Ziemi. Na epokę tę przypada okres głębokich zmian klimatycznych, wyrażających się ochłodzeniem klimatu. Przyczyny tego zjawiska, o zasięgu niewątpliwie ogólnoplanetarnym, zdają się leżeć w zmianach aktywności Słońca i dostarczanej Ziemi energii cieplnej. Równoległe jednak zachodziły procesy tektoniczne, powodujące na ogromną skalę wynoszenie łądów i zwiększenie się średniej wysokości kontynentów. Proces ten również powodował ochłodzenie się klimatu. Podczas gdy na początku czwartorzędu średnia wysokość łądów wynosiła przypuszczalnie ok. 500 m n.p.m., obecnie wynosi 875 m n.p.m. Tym ruchom wznoszącym towarzyszyły ruchy obniżające pewnych obszarów Ziemi i dna oceanów oraz wahania linii brzegowej.

Czynniki pozaziemskie (solarne) i procesy tektoniczne zachodzące na samej Ziemi stanowiły przyczynę silnego rozwoju zlodowaceń w postaci łądolodów i lodowców. Podczas gdy obecnie zajmują one jedynie ok. 16 mln. km<sup>2</sup> powierzchni łądów i skoncentrowane są głównie na półkuli południowej, w plejstocenie rozprzestrzeniły się na ok. 40 mln. km<sup>2</sup> i to przede wszystkim na półkuli północnej.

Charakterystyczną cechą rozwoju zlodowaceń w plejstocenie jest ich rytmiczność. W związku z tym plejstocen nie stanowi jednej epoki lodowej, lecz jest okresem, w którym kilkakrotnie, przypuszczalnie czterokrotnie powtarzały się zlodowacenia, czyli glacjały (początek pierwszego ok. 600 000 lat temu), oddzielone trzema okresami międzylodowcowymi, stanowiącymi często nowrót klimatu bardziej ciepłego niż obecnie. Liczbę czterech zlodowaceń, noszących w Europie Zachodniej nazwy Günz, Mindel, Riss i Würm, można było ustalić w różnych regionach geograficznych. W krajach podzwrotnikowych, poza zasięgiem klimatu arktycznego (np. w Afryce), zlodowacenia zaznaczają się jako okresy



Ryc. 297. Chronologia geologiczna czwartorzędu z podaniem krzywej wahań klimatycznych. (Według Howewella, 1960) oraz występowaniem kopalnych człowiekowatych i ich wyrobów kulturowych. (Oryg.).

o wzmożonej wilgotności (pluwiaty) oddzielone okresami interpluwialnymi (por. ryc. 297).

Te niezwykle głębokie zmiany klimatyczne i geograficzne jakie przyniosła epoka lodowa, miały niewątpliwie duże konsekwencje dla rozwoju istot praludzkich i pierwotnego człowieka. Trudno obecnie rozpoznać wszystkie możliwe skutki tych procesów, nie ulega jednak wątpliwości, że człowiek pierwotny słabo przystosowany do surowych warunków bytowania zmuszony był w ten sposób do stworzenia innych niż biologiczne form przystosowania, wyrażających się w społecznym rozwoju pracy i aktywnym przekształcaniu środowiska.

O faktach tych najlepiej informują nas zachowane szczątki kultury materialnej, przede wszystkim narzędzia wykonane przez człowieka pier-

wotnego. W stanie kopalnym najlepiej zachowują się narzędzia kamienne i są one najlepiej poznane. Na nich też opiera się przyjmowana dotychczas chronologia archeologiczna. Przyjmuje ona, że istoty praludzkie i pierwotny człowiek miały zdolność wykonywania jedynie prymitywnych narzędzi kamiennych, początkowo drogą obróbki przez odłupywanie wiórów (epoka kamienia łupanego, paleolit), a następnie przez ścieranie i polerowanie (epoka kamienia gładzonego, neolit). Główne wydarzenia ewolucyjne w historii człowiekowatych przypadają na epokę paleolitu, w której dokonuje się stopniowy rozwój techniki obróbki, od narzędzi nieznacznie tylko adaptowanych (retuszowanych), jak eolity, czyli „pebble-tools” — narzędzia znane z górnego pliocenu i najniższego plejstocenu (kultura prepaleolityczna, preszelska), poprzez prymitywne kultury szelskie i aszelskie (1—3 zlodowacenie, paleolit dolny) do kultury mustierskiej, której twórcą był człowiek neandertalski (paleolit środkowy) i znacznie od niej doskonalszej kultury oryniackiej (paleolit górny), która podobnie jak i wszystkie młodsze od niej kultury jest wytworem człowieka, który pod względem fizycznym nie różnił się od współczesnego (por. ryc. 297). Początek neolitu datowany jest na ok. 8000 lat temu. Jest to już zarazem okres protohistoryczny, który mniej interesuje nas z punktu filogenezy człowieka.

Nowsze badania wykazują jednak, że przyjmowany dotąd obraz rozwoju kultury materialnej i duchowej człowieka kopalnego wymaga zasadniczego uzupełnienia. Wydaje się być obecnie wątpliwe, aby kamień stanowił główne lub jedyne tworzywo, z którego ludzie pierwotni wyrabiali narzędzia. Prymitywne narzędzia kamienne epoki prepaleolitycznej i paleolitu dolnego nie mogły stanowić jedyne uzbrojenia australopiteków i pitekantropów, którzy byli znakomitymi łowcami i istotami głównie mięsożernymi. Nowe znaleziska dokonane niedawno w Afryce Południowej zdają się rzeczywiście wskazywać, że *Australopithecinae* posługiwały się głównie narzędziami adaptowanymi z kości długich (pałki), szczęk i zębów (maczugi, piły) oraz rogów (sztylety, łopatki) różnych ssaków. Byłyby to narzędzia znacznie bardziej efektywne niż towarzyszące im „pebble-tools”. W ten sposób słabo uzbrojone przez naturę istoty przedi praludzkie zapożyczałyby „kły i pazury” od zwierząt. Wydaje się możliwe, że w rozwoju ewolucyjnym posługiwanie się zaimprovizowanymi narzędziami z utworów szkieletowych zwierząt poprzedzało etap właściwego sporządzania narzędzi. Wraz z rozwojem techniki obróbki kamienia znaczenie pierwotnego „przemysłu” kości-zębów-rogu, dla którego R. Dart (1957) zaproponował trafny termin „kultury osteodontokeratycznej” (por. str. 594), przypuszczalnie stopniowo malało. Istnieją jednak dane, że nie tylko *Australopithecinae*, ale także *Archanthropinae* a nawet człowiek neandertalski posługiwały się obok narzędzi kamiennych narzędziami osteodontokeratycznymi. Zmienia to przyjęty do niedawna pogląd, że wyroby z kości są wtórne w stosunku do kamiennych



i pojawiły się późno w historii człowieka (koniec paleolitu środkowego, paleolit górny). Wydaje się być możliwe, że przeciwnie są one pierwotniejsze i przez czas bardzo długi uzupełniały narzędzia kamienne. Podobne stosunki stwierdzono u wielu współczesnych ludów stojących na prymitywnym etapie rozwoju, odpowiadającym epoce kamiennej.

Załączona tablica podaje zestawienie geochronologii absolutnej i głównych wydarzeń geologicznych na przestrzeni antropogenu, z występowaniem faz kultury materialnej oraz okresem występowania kopalnych form człowiekowatych (ryc. 297).

**Archanthropinae — istoty praludzkie.** Pierwszą grupę czowiekowatych, reprezentujących już niewątpliwie fazę ludzką, stanowią istoty praludzkie (*Archanthropinae*)<sup>1</sup>. W budowie ich zachowuje się jeszcze wiele cech pierwotnych.

Pierwszym poznany przedstawicielem tej grupy człowiekowatych był sławny „małpolud” z Jawy — *Pithecanthropus erectus*. Początkowo (1891—1894) poznano stosunkowo niekompletne szczątki, następne badania (1936—1939, 1941) pozwoliły wzbogacić materiał odnoszący się do tego gatunku i pokrewnych mu form. Dzięki temu można stosunkowo dobrze scharakteryzować te istoty. Trzewioczaszka była stosunkowo jeszcze silnie wydłużona, otwór nosowy bardzo duży sugeruje płaski, silny nos (ryc. 298). W masywnej zuchwie uderza brak zupełny bródki. Budowa zębów była w zasadzie ludzka, z tym, że siekacze wykazują silny prognatyzm, zaś kły zwłaszcza u osobników męskich były jeszcze lekko wystające. Istoty te miały niską puszkę mózgową, pozbawioną zupełnie czoła, natomiast silnie rozwinięte łuki brwiowe nadawały im „małpi” wygląd. Pojemność czaszek u pitekanthropów jawajskich wahała się od 700 do 1000 cm<sup>3</sup> i średnio wynosiła 860 cm<sup>3</sup>. Jest to wyraźnie więcej niż u któregośkolwiek przedstawiciela małp człekokształtnych. Znalezione kości udowe wskazują, że *Pithecanthropus* miał postawę całkowicie wyprostowaną.

Formą praludzką bardzo zbliżoną do *Pithecanthropus erectus* jest opisany z północnych Chin *Sinanthropus pekinensis* (rys. 299). Bliższe poznanie jego budowy pozwoliło stwierdzić, że należy on do tego samego rodzaju co „małpolud jawajski”, a przypuszczalnie należy go także odnieść do tego samego gatunku. Jediną istotną różnicą jest większa pojemność puszek mózgowych, która u pitekanthropo chińskiego waha się w granicach 850—1300 cm<sup>3</sup>, wynosząc średnio ok. 1075 m<sup>3</sup>. Wzrost jaki osiągał można ocenić na 1,6 metra. Szczątkom towarzyszą prymitywne narzędzia kamienne; ustalono też, że pitekanthrop posługiwał się ogniem.

---

<sup>1</sup> Systematyka *Hominidae* nie jest jeszcze uzgodniona. Wielu paleoantropologów używa nazwy rodzajowej *Homo* na określenie istot z kręgu *Archanthropinae*.

Istoty te były zręcznymi łowcami, gdyż ok. 70% szczątków towarzyszących stanowią kości jeleni. Bardzo prawdopodobne jest, że uprawiały one także kanibalizm, być może o charakterze obrzędowym („łowcy głów”).

Niedawno (1963) odkryto nowego przedstawiciela *Archanthropinae* — *Sinanthropus lantianensis* (Chiny, Lantian w prow. Szensi nad rzeką Juang-ho). Wiek znaleziska ocenia się na przełom dolnego i górnego plejstocenu. Zachowana żuchwa wykazuje duże podobieństwo do żuchwy *S. pekinensis*, jest jednak starsza od znalezisk tego gatunku z Czukutien.

Zarówno pitekanthrop jawański jak i chiński żyły w środkowym plejstocenie, przy czym formy chińskie są młodsze geologicznie (por. ryc. 297).

Praludzie zamieszkiwali jednak nie tylko południową i wschodnią Azję, ale szczątki pokrewnych im istot znaleziono także w Europie

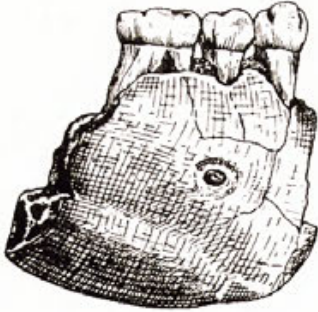


Ryc. 298. Rekonstrukcja czaszki *Pithecanthropus modjokertensis*. (Według Weidenreicha).



Ryc. 299. Rekonstrukcja czaszki *Sinanthropus pekinensis*, widziana od przodu (A) i od góry (B). (Według Weidenreicha).

i w Afryce. Jedynym dotąd znaleziskiem europejskim jest słynna „żuchwa z Mauer” znaleziona koło Heidelbergu w Niemczech Zach. Charakterystyczny masywny zarys żuchwy pozbawionej bródki bardzo przypomina znaleziska azjatyckie i pozwala zaliczyć tę formę do kręgu *Archanthropinae* (*Pithecanthropus heidelbergensis*). Wiek geologiczny tego znaleziska nie jest pewny, przypuszczalnie są to szczątki starsze od azjatyckich i pochodzą z 1 okresu międzylodowcowego lub z początku drugiego zlodowacenia (ok. 500 tys. lat).



Ryc. 300. Fragment żuchwy *Meganthropus* (dolny plejstocen, Jawa). (Według Koenigswalda). Uważany za boczną linię specjalizacji azjatyckich *Archanthropinae* może też stanowić przeżytek i odprysk afrykańskiej linii *Paranthropus*, zaliczanych do *Australopithecinae*.

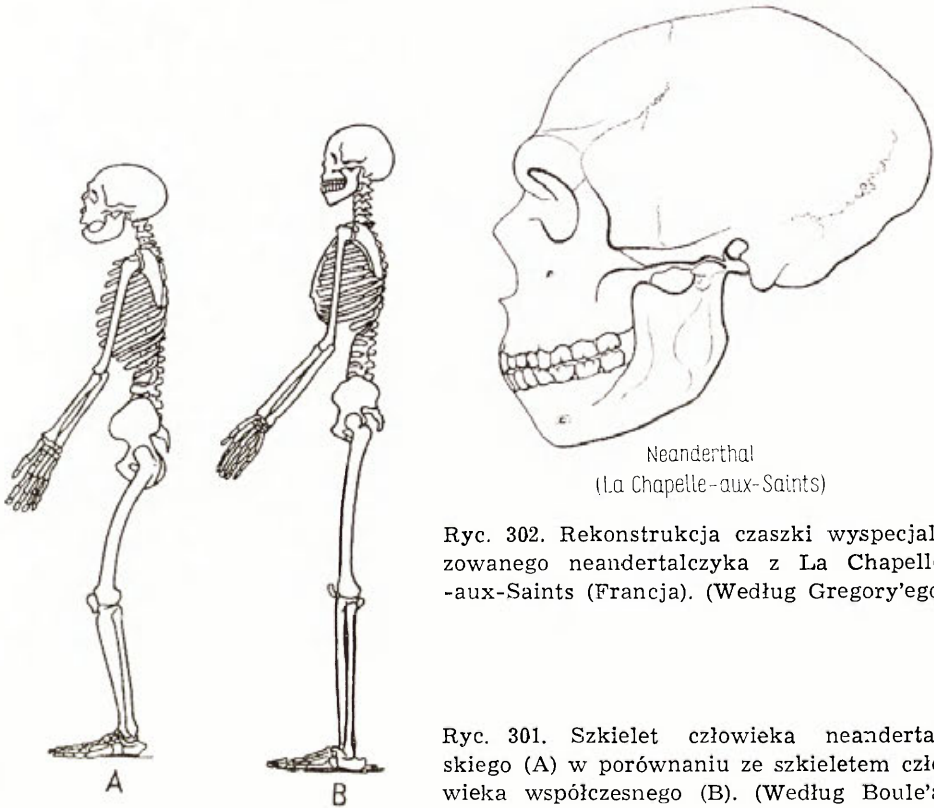
Również z północnej Afryki (Mauretania, Alger) poznano szczątki datowane na środkowy plejstocen, a należące do kręgu *Archanthropinae*. Chociaż nadano im odrębną nazwę rodzajową (*Atlanthropus*) nie różnią się one niczym zasadniczym od szczątków *Pithecanthropus*.

Natomiast szczególnie stanowisko wśród *Archanthropinae* zajmuje *Meganthropus*, poznany z utworów 2 okresu międzylodowcowego na Jawie (ryc. 300). Znamy go jedynie z żuchwy, która swą masywnością i wielkością zębów przewyższa wszystkie poznane dotąd formy praludzkie. Budowa zębów i spojenia żuchwowego (por. str. 597) pozwala zaliczyć tę formę do człowiekowatych i stawia ją w kręgu *Archanthropinae*. Świadczy to, że grupa ta podlegała procesom wielokierunkowego różnicowania. Nie brak też poglądów, że *Meganthropus* jest jedynie azjatyckim przedstawicielem australopiteków z grupy *Paranthropus* i nie należy do kręgu *Archanthropinae*.

**Człowiek neandertalski.** Pod koniec ostatniego okresu międzylodowcowego i w pierwszej połowie ostatniego zlodowacenia Europę zamieszkiwał typ istoty ludzkiej, w której zupełnie nieoczekiwanie kombinują się cechy prymitywne i swoiste zarazem, z cechami typowymi dla człowieka rozumnego. Istota ta nosi nazwę człowieka neandertalskiego (*Homo neandertalensis*). Niekiedy zalicza się człowieka neandertalskiego do odrębnej podrodziny — *Palaeoanthropinae*, lecz, jak to będziemy mogli się przekonać, bardziej właściwe wydaje się być zaliczanie go wraz z człowiekiem rozumnym do jednej rodziny *Homininae*.

Szczątki człowieka neandertalskiego znane są już od połowy XIX wieku, jednakże dopiero odkrycie w 1908 r. licznych i dobrze zachowanych szczątków w La Chapelle-aux Saints w południowo-zachodniej Francji

pozwoili lepiej zbadać jego budowę. Człowiek neandertalski był doć niski (ok. 1,6 m wzrostu), krępy, o dużej beczkowatej klatce piersiowej. Kości udowe są lekko wygięte, co zdaniem niektórych paleantropologów świadczyłoby o tym, że i nogi były ugięte w kolanach, a postawa ciała nie była całkiem wyprostowana (ryc. 301). Czaszka była niska, w szcze-



Ryc. 302. Rekonstrukcja czaszki wyspecjalizowanego neandertalczyka z La Chapelle-aux-Saints (Francja). (Według Gregory'ego).

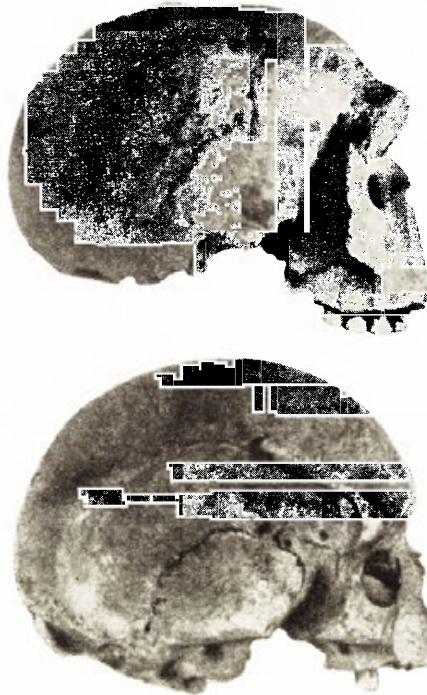
Ryc. 301. Szkielet człowieka neandertalskiego (A) w porównaniu ze szkieletem człowieka współczesnego (B). (Według Boule'a).

gólności w części czołowej, ale bardzo wydłużona i opatrzona silnymi łukami brwiowymi, nie tworzącymi jednak ciągłego wału nadoczodołowego (ryc. 302). Trzewioczaszka była stosunkowo długa, żuchwa opatrzona bardzo słabą bródką. Zęby trzonowe miały duże jamy zębowe i często zrastały się korzeniami. Część potyliczna czaszki opatrzona jest grzebieniem kostnym, stanowiącym miejsce przyczepu silnych mięśni szyjnych, utrzymujących w równowadze wydłużoną i słabo zbalansowaną czaszkę. Mimo niskiej czaszki, człowiek neandertalski miał wyjątkowo dużą pojemność puszek mózgowych: 1100—1650 cm<sup>3</sup>, średnio ok. 1450 cm<sup>3</sup>. Pojemność ta uzyskana została głównie przez rozwój części potylicznej mózgowia. Niestety, niewiele możemy powiedzieć, jakie to miało konsekwencje dla poziomu umysłowego neandertalczyków. Raczej prymitywny charakter kultury neandertalczyków (kultura mustierska)



pozwała przypuszczać, że umysłowość ich stała na dość niskim poziomie, aczkolwiek były to pod względem psychicznym istoty niewątpliwie ludzkie.

**Pochodzenie człowieka neandertalskiego.** Pojawienie się tak wyspecjalizowanego typu człowieka, jakim był człowiek neandertalski w czasie ostatniego zlodowacenia, poprzedzone było istnieniem tzw. „typów przedneandertalskich”. Należy do nich m. in. „czaszka ze Steinheim”



(Würtembergia, Niemcy), datowana na koniec drugiego interglacjału (Mindel-Riss) (ryc. 303). Obok małej pojemności puszkii mózgowej, ocenionej na 1080 m<sup>3</sup>, różni się ona szeregiem cech od typowych form neandertalskich. Charakterystyczne cechy specjalizacji czaszek neandertalskich są tu znacznie słabiej zaznaczone i dlatego pod wieloma względami zbliża się ona bardziej do człowieka współczesnego. Rozwój form neandertalskich musiał zatem podążać następnie w innym kierunku niż rozwój *Homo sapiens*. Ten kierunek rozwoju cechuje cerebryzacja przy słabym stopniu rozwoju części czołowej oraz

Ryc. 303. Czaszka ze Steinheim (górna) w porównaniu z czaszką australijczyka (dolna). (Według Koenigswalda).

wystąpieniu cech specjalizacji, nie znanych u *Homo sapiens*. Również jednak w późniejszym czasie (koniec 3 okresu międzylodowcowego) występują formy neandertalskie o mniejszej specjalizacji, wykazujące pewną mieszaninę cech nawiązujących do *Homo sapiens* (Jugosławia, Palestyna). Znaczenie tych form jest jednak sporne. Podczas gdy jedni upatrują w nich formy przejściowe, czy też odmiany geograficzne człowieka neandertalskiego, inni interpretują je jako wynik hybrydyzacji (krzyżowania się form należących do różnych odmian człowieka kopalnego).

Typy ludzkie o cechach neandertalskich znane są nie tylko z Europy, ale także z południowej Afryki i z Azji (m. in. z Jawy, Azji Środkowej i Palestyny).

**Pochodzenie człowieka rozumnego.** Pod koniec ostatniego zlodowacenia człowiek neandertalski zastąpiony zostaje na obszarze Europy i Afryki przez istoty pod względem budowy niczym już nie różniące się od człowieka współczesnego. Uznajemy go za kopalnego przedstawiciela *Homo sapiens*. Jest on twórcą nowej kultury — kultury oryniackiej, zapoczątkowującej cykl rozwoju młodszego paleolitu.

Kwestia pochodzenia człowieka rozumnego stanowi problem bardzo złożony i w znacznej mierze jeszcze otwarty. Należy jednak oczekiwać, że był on poprzedzony występowaniem form pierwotniejszych. W istocie znane są pojedyncze znaleziska przemawiające za tym, że człowiekowate, o typie budowy mało różniącym się od *Homo sapiens*, istniały wspólnie, a nawet znacznie wcześniej od form przedneandertalskich. Ze względu na niedokładny stopień ich poznania stosujemy dla nich zbiorczą nazwę „form presapiensoidalnych”.

Do znalezisk takich należy słynna „czaszka ze Swanscombe” (Kent, Anglia), datowana na koniec 2 okresu międzylodowcowego. Okres ten przypada na tzw. kulturę aszelską. Czaszka ze Swanscombe zachowana jest bardzo niekompletnie (pokrywa i tylna część czaszki), lecz pod względem budowy zachowanego fragmentu nie różni się od człowieka współczesnego. Objętość puszeki mózgowej oceniana jest na ponad 1300 cm<sup>3</sup>, to jest mniej więcej tyle co średnio u człowieka współczesnego. Zwoje mózgu były bardzo podobne do zwojów mózgu *Homo sapiens*.

Nie mniej intrygujące są ostatnie znaleziska dokonane we wschodniej Afryce. Zdają się one wskazywać, że już w dolnym plejstocenie istniał tam typ człowieka, bardziej zbliżony do człowieka współczesnego niż geologicznie młodsze formy z kręgu *Pithecanthropus*. Do znalezisk takich należy „żuchwa z Kanam” o zaznaczonym bródku (cecha ludzka), której towarzyszą prymitywne narzędzia preszelskie oraz fauna dolnego plejstocenu. Jeszcze ważniejsza jest „czaszka z Kanjera” o typie budowy bliskiej *Homo sapiens*, której towarzyszy kultura aszelska. Ostatnie lata przyniosły sensacyjne odkrycia dokonane przez utalentowanego paleoantropologa angielskiego Leakey’a (1960). Odkrył on czaszkę i inne szczątki kostne „człowieka szelskiego z Olduvai”. Jest to pierwsze znalezisko szczątków istoty, która jest twórcą najstarszej kultury paleolitycznej. Obok pewnych cech prymitywnych, jak masywna szczęka i duże zęby, zbliżających tę formę do kręgu *Archanthropinae*, ma ona typ budowy zdecydowanie nawiązujący do człowieka rozumnego. Obok narzędzi szelskich znanego już typu, szczątkom towarzyszą kule kamienne, które służyły być może do sporządzania „bola”, podobnych do tych jakie używali Indianie południowoamerykańscy. Wiek człowieka szelskiego z Olduvay oceniany jest na koniec ostatniego zlodowacenia lub pierwszy okres międzylodowcowy (co najmniej 400 tys. lat).

Może najbardziej sensacyjne odkrycie zostało dokonane przez Leakey’a w ostatnim czasie (1964). Wraz ze szczątkami najstarszego przedstawiciela

*Australopithecinae* — *Zinjanthropus*, którego wiek jak wiadomo ocenia się na ok. 1,75 mln lat, odkrył on w słynnym wąwozie Olduvay szczątki istoty określonej jako *Homo habilis* („człowiek zdolny”). Pod względem budowy zachowanych fragmentów czaszki, uzębienia i pewnych kości kończyn istota ta bardziej zbliżała się do człowieka niż znani przedstawiciele *Australopithecinae* a nawet *Pithecanthropus*. Szczątkom *Homo habilis* i *Zinjanthropus* towarzyszą narzędzia typu „pebble tools” oraz wióra kamienne. Początkowo narzędzia te przypisywano *Zinjanthropus*, lecz po nowych odkryciach Leakeya wydaje się bardziej prawdopodobne, że ich prawdziwym twórcą był właśnie *Homo habilis*. Na temat budowy i znaczenia *Homo habilis* istnieją tylko wstępne komunikaty i z ostateczną opinią należy jeszcze poczekać. Chociaż poglądy Leakey’a upatrującego w tej istocie bezpośredniego przodka *Homo sapiens* wymagają jeszcze potwierdzenia nie można wątpić o wielkiej doniosłości tych odkryć<sup>1</sup>.

**Nowe poglądy na rodowód człowieka rozumnego.** Wspomniane odkrycia zdają się rzucać nowe światło na kwestię pochodzenia *Homo sapiens*. Do niedawna przyjmowano dość powszechnie, że proces ewolucji człowiekowatych przechodził przez określone stadia morfologiczne, reprezentowane przez następstwo form: *Australopithecinae* — *Pithecanthropus* — *Homo neandertalensis* — *Homo sapiens* („teoria stadialna”).

Ewolucja *Hominidae* składałaby się z jednego pasma rozwojowego, w którym poszczególne gatunki należące do jednego etapu rozwojowego przekształcałyby się w gatunki następnego, wyższego etapu. W ten sposób prymitywne, „małpie” cechy człowiekowatych miałyby zanikać, zaś progresywne „ludzkie” nasilać i stopniowo rozwijać.

Ta hipoteza klasyczna oparta na wynikach badań morfologicznych i czasowym następstwie kopalnych form człowiekowatych, zyskała ostatnio pewne oparcie w poglądach antropologów wychodzących z założeń współczesnej genetyki populacyjnej. Ponieważ współczesna ludzkość tworzy niewątpliwie jeden gatunek politypowy, lecz mający wspólną pulę genową, zaś kopalne człowiekowate zajmowały te same nisze ekologiczne, badacze ci postulują, że kopalne *Hominidae* reprezentowane były także poprzez cały przeciąg swej historii każdorazowo tylko przez jeden gatunek. Gatunek taki określający odpowiedni etap i okres rozwoju ewolucyjnego byłyby zastępowany następnie przez jeden potomny gatunek reprezentujący następne stadium filogenezy. Proces ewolucji miałby tu charakter ekologicznej substytucji kolejnych gatunków, reprezentujących coraz to wyższe stadia tego samego kierunku specjalizacji. Proces ewolucji człowieka składałby się więc z ciągłego i jednokierunkowego pięcia

---

<sup>1</sup> Por. L. S. B. Leakey, „The new Olduvai hominid discoveries and their geological and faunal siting”, Proc. Geol. Soc. London. 1617, 1964).

się „w górę”, natomiast boczne różnicowanie pnia rozwojowego *Hominidae* nie miałyby tu miejsca.

Taki obraz ewolucji człowiekowatych w poważnym stopniu odbiega od przeciętnego obrazu jaki daje filogeneza innych szczepów zwierząt. Zazwyczaj mamy bowiem do czynienia z procesem ewolucyjnym, w wyniku którego tworzy się nowy typ przystosowawczy, ulegający następnie stosunkowo szybko różnicowaniu przystosowawczemu czyli tzw. radiacji adaptacyjnej. W rezultacie powstaje szereg bocznych linii rozwojowych, przy czym zazwyczaj tylko jedna lub kilka nielicznych linii prowadzi do powstania nowego, wyższego etapu przystosowawczego, którego losy znowu są podobne. Linie prowadzące do powstania nowych szczególnie progresywnych grup mają poza tym tendencję do szybkiego i wczesnego wyodrębniania się od wspólnego pnia rozwojowego. Z tego też punktu widzenia rozpatrują przebieg filogenezy człowiekowatych liczni badacze, którzy nie stoją na stanowisku etapowego jej charakteru. Istoty przedludzkie osiągnęły nowy poziom przystosowawczy stwarzając tym samym podstawę do odpowiedniego zróżnicowania przystosowawczego. Taki proces dokonał się na przełomie pliocenu i plejstocenu i doprowadził do zróżnicowania *Australopithecinae*. Drugi podobny proces dokonał się na przełomie dolnego i środkowego plejstocenu, po osiągnięciu przez *Archanthropinae* nowego poziomu przystosowawczego. Tak więc w historii człowiekowatych mielibyśmy do czynienia z dwoma co najmniej radiacjami przystosowawczymi. Należy też przypuszczać, że pośród kopalnych człowiekowatych występują także przedstawiciele bocznych linii rozwojowych, nie będący bezpośrednimi przodkami człowieka mądrego. Wydaje się też możliwe, że linia rozwojowa człowieka rozumnego oddzieliła się stosunkowo wcześniej od pozostałych szczepów i rozwija się niezależnie obok wielu innych gałęzi tworzących grupy *Australopithecinae* i *Archanthropinae*.

Hipoteza ta zyskuje coraz to lepsze oparcie w nowych odkryciach paleontologicznych. Przede wszystkim okazuje się że *Australopithecinae* nie stanowiły jednej linii rozwojowej, lecz składały się co najmniej z dwu oddzielnych szczepów: bardziej „ludzkiej” i mięsożernej linii *Australopithecus*, oraz bardziej wyspecjalizowanej i roślinożernej linii *Paranthropus*. Reprezentowały one rozbieżne kierunki specjalizacji i świadczą o zaznaczeniu się tu różnicowania ekologicznego. Ponadto udowodniono w sposób przekonujący, że różne gatunki *Australopithecinae* mogły występować równocześnie na tym samym obszarze, czyli że to „stadium” ewolucyjne mogło być reprezentowane przez kilka współcześnie i blisko siebie żyjących gatunków. Istnieje też dość ogólna zgodność poglądów, że żaden ze znanych nam przedstawicieli *Australopithecinae* nie był bezpośrednim przodkiem gatunków reprezentujących etap *Archanthropinae* i rodzaj *Homo*. W związku z tym że ewolucja człowieka musiała przebiegać przez podobny do *Australopithecinae* etap rozwo-



jowy wysunięto hipotezę, że wraz z tymi przedstawicielami australopiteków żyły istoty mniej wyspecjalizowane, które dały początek następnemu i wyższemu etapowi rozwojowemu, z ominięciem szeregu form południowoafrykańskich. Odkrycie przez Leakey'a *Homo habilis* w Olduvay, który jest współczesny z najstarszymi ze znanych *Australopithecinae* może stanowić potwierdzenie słuszności tych przypuszczeń. Różnica w kierunkach rozwojowych wczesnych przedstawicieli *Australopithecinae* i *Homo habilis* zdaje się sprowadzać do bardziej roślinożernego charakteru pierwszych i bardziej mięsożernego u ostatniego. Oceniając swe odkrycia Leakey stwierdza: „musimy zrewidować wiele naszych poglądów na temat wczesnych etapów ewolucji człowieka. Nie wydaje się, aby jego rozwój przebiegał przez serię prostych i następujących po sobie stadiów, jak to dotąd przypuszczano. Przeciwnie, otrzymujemy skomplikowany obraz wielu gałęzi bocznych, które wygasły, oraz jednej linii prowadzącej do współczesnego człowieka, który przeżył do dziś. Morfologicznie struktura czaszki *Homo habilis* dostarcza silnego poparcia dla poglądu, że był on właśnie (a nie *Homo erectus*) przodkiem *Homo sapiens*”.

Wykrycie zjawiska zróżnicowania przystosowawczego *Australopithecinae* skłoniło zwolenników stadialnego rozwoju człowiekowatych do ograniczenia tego postulatu, do ewolucji „powyżej” etapu australopiteków. Uważają oni przy tym, że człowiekowate środkowoplejstocieńskie osiągnęły całkowicie etap ludzki w swym rozwoju biologicznym i psychicznym i stosują od tego momentu nazwę rodzajową *Homo* (np. *Homo erectus* zamiast *Pithecanthropus erectus*, por. str. 602). Nawet jednak w tym ograniczonym zakresie teoria „stadialnej” filogenezy człowieka natrafia na trudności. Wynika to z wczesnego występowania form „preasapiensoidalnych”, które o ile nie poprzedzają większości form z kręgu *Pithecanthropus* to są im co najmniej współczesne. Zdaje się to świadczyć o tym, że również w ostatniej fazie historii człowiekowatych zaznaczyło się zjawisko wczesnego różnicowania się na odrębne linie rozwojowe (radiacja adaptatywna). Większość *Archanthropinae* stanowiłaby zatem gałęzie boczne i raczej konserwatywne. Obok nich rozwijały się przypuszczalnie od dolnego plejstocenu znacznie bardziej progresywna linia preasapiensoidalna. Od tej ostatniej linii odszczepiłaby się następnie gałąź boczna, która poprzez formy przedneandertalskie prowadziła do *Homo neandertalensis*. Większość faktów zdaje się wskazywać, że mimo całej swej swoistości człowiek neandertalski nie osiągnął stopnia odrębności gatunkowej od człowieka rozumnego. Można uważać odmianę neandertalską raczej za kopalną rasę człowieka rozumnego, pod względem biologicznym nie różniącą się od ras współcześnie żyjących. Powstanie tej rasy należy przypisać specjalnym warunkom klimatycznym i izolacji geograficznej, jakie zaistniały w okresie ostatniego zlodowacenia na obszarze zachodniej Europy, gdzie rozwinął się też najbardziej wyspecja-

lizowany typ neandertalski. Odmiana ta straciła następnie swą odrębność po wtórnym zetknięciu się z populacjami ludzkimi o innym typie fizycznym. Istnienie typów pośrednich (por. str. 606), np. neandertalczyków z Palestyny, może świadczyć, że zachodziły tu procesy hybrydyzacji, które doprowadziły do „rozplinięcia się” typu neandertalskiego. Za tym też przemawiają przypadki przejawiania się cech neandertalskich u człowieka neolitycznego a nawet współczesnych ras ludzkich (Australijczycy). Nie można jednak uważać człowieka neandertalskiego za odrębny szczebel w rozwoju człowieka mądrego jak chciała tego klasyczna teoria „stadialnej” filogenezy. Choć wchodzi on w jego rodowód, tworzy jedynie długotrwałe (ok. 100 tys. lat), lecz boczne odgałęzienie.

Wydaje się, że przedstawiony tu materiał faktyczny uzasadnia pogląd, że obok progresywnego „pięcia się do góry” stanowiącego główny proces w historii człowiekowatych zaznaczało się jednak także różnicowanie przystosowawcze. Obok więc form kopalnych należących do szeregu przodków człowieka występują także formy reprezentujące boczne kierunki specjalizacji (ryc. 274). Ograniczenie rozwoju *Hominidae* do jednej tylko linii rozwojowej człowieka jest zjawiskiem późniejszym, wynikającym z wymarcia pozostałych linii człowiekowatych.

**Przyczyny zróżnicowania rasowego człowieka i jego powstanie.** Jedną z najbardziej charakterystycznych cech człowieka współczesnego jest jego duża zmienność. Wyraża się ona zarówno zmiennością indywidualną, jak i zróżnicowaniem rasowym. Pod tymi względami gatunek człowieka rozumnego zajmuje stanowisko dość wyjątkowe wśród ssaków. Tylko ssaki udomowione mogłyby w pewnej mierze konkurować pod tym względem z człowiekiem.

Samo pojęcie rasy ludzkiej jest mało sprecyzowane i ujmowane nieraz w krańcowo różny sposób. Stąd też ilość i zakres wyróżnianych przez poszczególnych badaczy ras ludzkich są bardzo zmienne. Podczas gdy jedni z badaczy uważają, że zmienność wewnątrzgatunkowa człowieka wymaga do swego sklasyfikowania większej ilości kategorii taksonomicznych (podgatunek, odmiana, rasa), inni wyróżniają tylko pojęcie rasy, przy czym niektórzy stoją na stanowisku, że rasy ludzkie stanowią pod względem biologicznym odpowiednik podgatunku. Podczas gdy jedni upatrują w rasach jednostki filogenetyczne szczebla wewnątrzgatunkowego, inni skłonni są sprowadzać je do różnic genetycznych między populacjami jednego gatunku. Nie brak też takich, którzy w ogóle uważają ludzkość za jedną populację, genetycznie zróżnicowaną, lecz stanowiącą jeden nierozdzielny genotyp. Jednakże morfologiczny obraz zróżnicowania człowieka jest na tyle różnorodny, że uzasadnia posługiwanie się pojęciem rasy.

Nie ulega wątpliwości, że niezależnie od kryteriów klasyfikacji można wyróżnić 3 kręgi ras ludzkich, które odpowiadają odmianie białej, żółtej i czarnej człowieka. Nie wiemy, na którym konkretnie etapie ewolucji

powstało to zróżnicowanie rasowe i czy wszystkie te odmiany powstały jednocześnie. Wydaje się jednak, że różnicowanie rasowe zaznaczyło się wcześniej w historii człowiekowatych. Nie brak poglądów, że już *Archanthropinae* były zróżnicowane rasowo, bowiem różnice między *Pithecanthropus* i *Sinanthropus* mogą być sprowadzone do różnic rasowych. Jest to tym bardziej prawdopodobne, że *Archanthropinae* cechowało szerokie rozprzestrzenienie geograficzne, stanowiące zawsze czynnik sprzyjający zróżnicowaniu rasowemu. Jednakże byłoby niesłuszne wyprowadzanie współczesnych ras ludzkich od poszczególnych ras istot praludzkich. Zróżnicowanie rasowe człowieka mądrego musiało powstać na nowo i niezależnie. Istnieją jednak fakty wskazujące, że zapoczątkowanie tego procesu sięga wczesnego etapu historii *Homo sapiens*. Wiemy już, że człowiek neandertalski może być uważany za kopalną rasę człowieka rozumnego. Również ludzie młodszego paleolitu wykazują silne zróżnicowanie typu fizycznego, które wynika ze zróżnicowania rasowego. Rasy te nawiązują już wyraźnie do współczesnych ras ludzkich. Tak więc rasa Grimaldi, występująca we wczesnym okresie oryńskiackim w obszarze śródziemnomorskim, nawiązuje do odmiany czarnej. Rasa oryńskiacka nawiązuje do odmiany białej, rasy śródziemnomorskiej, wykazując przy tym pewne cechy australoidalne. Bardzo niejednolita jest rasa Cro-Magnon, co mogłoby świadczyć o tym, że jest ona rezultatem hybrydyzacji, przy czym składnikami byłyby tu przypuszczalnie odmiana biała i czarna. W okresie magdaleńskim występuje rasa Langerie-Basse, która nawiązuje do odmiany białej, rasy nordyckiej. Rasa Chancelade, znana również z okresu magdaleńskiego, nawiązuje do odmiany żółtej. Z tego bardzo niepełnego zestawienia wynika, że ludność Europy była już w okresie młodszego paleolitu bardzo silnie zróżnicowana rasowo, przy czym zaznacza się obecność wszystkich 3 głównych odmian rasowych.

Przyczyny zróżnicowania rasowego nie są jasne. Zdaje się nie ulegać wątpliwości, że rasy ludzkie można podzielić na rasy pierwotne i rasy wtórne, powstające z pierwotnych drogą hybrydyzacji. O ile mechanizm tworzenia się ras wtórnych może być w dużej mierze odtworzony, bowiem analogiczne procesy zachodzą również obecnie, o tyle pochodzenie ras pierwotnych jest trudne do ustalenia.

Można przypuścić, że pierwotne rasy ludzkie powstały drogą doboru naturalnego, jako przystosowania do określonych warunków regionalnych. W tym przypadku różnice rasowe powinny mieć charakter przystosowawczy. Istniejące w tym zakresie ściśle dane fizjologiczne choć bardzo skąpe świadczą o tym, że cechy rasowe mogą mieć określone znaczenie przystosowawcze. Przynajmniej pewne z nich stanowią przejawy adaptacji fizjologicznej do temperatury, wilgotności i określonego stopnia nasłonecznienia. Przystosowawczy charakter pewnych cech rasowych pozwala przypuszczać, że np. cechy odmiany żółtej i białej wytworzyły się w okresie ostatnich zlodowaceń, przy czym czynnikami sprzyjającymi

była tu względna izolacja populacji ludzkich zaryglowanych w okowach łądolodu i lodowców górskich otaczających określone regiony Eurazji oraz swoiste warunki klimatyczne wytworzone w epoce plejstoceńskiej. Na podstawie takich przesłanek można przypuszczać, że główne cechy odmiany żółtej powstały w klimacie typu arktycznego, zaś odmiana biała pozbawiona pigmentów skórnych wytworzyć się mogła w regionie geograficznym cechującym się brakiem bezpośredniego nasłonecznienia. Odmiana czarna przeciwnie, powstać powinna w warunkach silnego nasłonecznienia. Warstwa melaniny w skórze stanowi ekran nie dopuszczający nadmiaru promieniowania do tkanek, co jest korzystne w warunkach silnego nasłonecznienia, lecz niekorzystne przy jego deficycie. Rozważania powyższe przedstawiają pewne teoretyczne możliwości tworzenia się ras ludzkich, lecz bliższy ich mechanizm nie może być obecnie dokładniej wyjaśniony. Jednakże nie wszystkie cechy rasowe dają się sprowadzić do cech przystosowawczych. Niektóre zdają się być przystosowawczo neutralne (grupy krwi, czerwień wargowa itp.). Wynika z tego, że zróżnicowanie rasowe nie powstało wyłącznie pod działaniem doboru naturalnego, choć niewątpliwie niektóre cechy rasowe są przystosowaniami do środowiska w jakim żyły populacje przodków w odległej przeszłości. Wskutek migracji i zmiany warunków życia cechy te nie muszą być jednak aktualnie przystosowawczymi. Jak wytłumaczyć jednak powstanie cech rasowych nie mających znaczenia adaptacyjnego? Można by przypuścić, że ich ustalenie się jako cech grupowych (rasowych) dokonało się w wyniku działania procesów genetycznych, działających niezależnie od doboru naturalnego. Ponieważ człowiek pierwotny kolonizował nowe obszary penetrując je często małymi grupami, a większe jego populacje często podlegały drastycznej redukcji liczebnej wskutek epidemii, klęsk głodowych czy wojen, można przypuścić, że mogły tu przejawiać się procesy genetyczno-automatyczne w rodzaju „genetic drift”, powodujące „przypadkowe”, tj. niezależnie od jej wartości adaptatywnej utrwalenie się określonych cech dziedzicznych. Cechy te przy wtórnym wzroście liczebowym populacji stawały się cechami charakteryzującymi je pod względem morfologicznym i genetycznym.

Wyjaśnienie charakteru ras ludzkich jako zróżnicowania wewnątrzgatunkowego pozwala spoglądać inaczej na problem monofiletycznego czy też polifiletycznego pochodzenia człowieka. Człowiek współczesny pod względem biologicznym stanowi niewątpliwie jeden gatunek i wszystkie rasy ludzkie pochodzą niewątpliwie od jednego gatunku wyjściowego (monofiletyzm). Czy jednak gatunek ludzki powstał na jednym tylko obszarze, przy czym początkowo reprezentowany był przez jedną tylko populację (monocentryzm), która następnie dopiero rozprzestrzeniła się na inne obszary, czy też z jednego gatunku wyjściowego, w kilku odrębnych regionach wyodrębniły się początkowo niezależne populacje (policentryzm) człowieka rozumnego, które dopiero następnie scaliły się ze sobą —



pozostaje jeszcze zagadnieniem otwartym. Tym samym otwarte pozostaje zagadnienie kolebki człowieka, tj. obszaru jego wyodrębnienia się. Zwolennicy monocentryzmu uważają, że istniał jeden określony obszar, na którym dokonało się wyodrębnienie współczesnego gatunku ludzkiego — przy czym jedni wskazują na Azję Środkową, inni na Afrykę jako region wyodrębnienia się (nie brak i innych słabiej uzasadnionych przypuszczeń). Koncepcje monocentryczne znajdujące najwięcej zwolenników zakładają zarazem stopniową ekspansję początkowo jednorodnej rasowo populacji, która mogłaby podlegać różnicowaniu w miarę zasiedlania nowych obszarów o różnych warunkach środowiskowych i występowania izolacyjnych barier geograficznych.

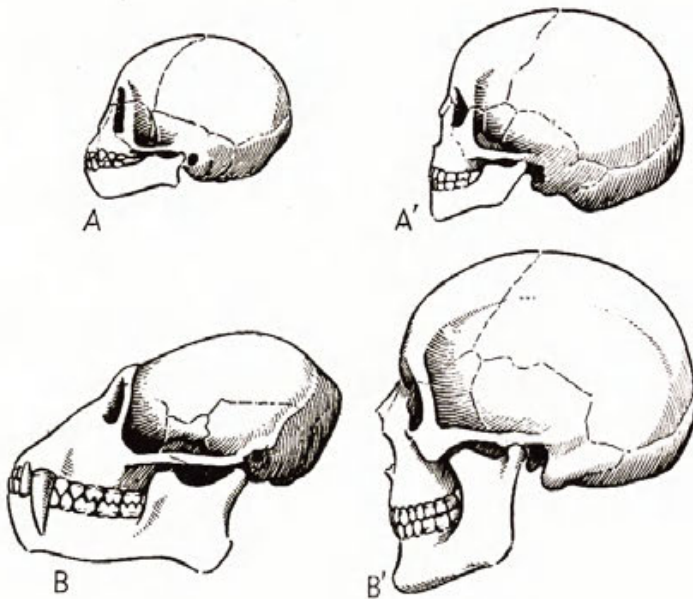
**Mechanizm filogenezy człowieka.** Analiza morfologicznych prawidłowości procesu antropogenezy nasunęła badaczom przypuszczenie, że można wykryć podstawowy mechanizm filogenetyczny, do którego dadzą się sprowadzić wszystkie procesy ewolucji człowieka.

Jedną z teorii, która stara się określić ten mechanizm, jest teoria domestykacji (Fischer E. 1914), która rozważa ewolucję człowieka jako proces udomowienia, a raczej samo-udomowienia jakie dokonać się miało w jego filogenezie. Podobnie jak zwierzęta udomowione, człowiek wyłącza się ze swego środowiska naturalnego i oddziaływanie na niego doboru naturalnego zostaje zmniejszone lub całkowicie zniesione. Zwolennicy tego poglądu starają się przytoczyć cechy wspólne ssakom udomowionym i człowiekowi, a różniące je od ich „dzikich przodków”. Do nich należą np. skrócenie trzewioczaszki, redukcja uzębienia i uwłosienia. Mimo zaskakujących niekiedy analogii w efektach morfologicznych obu tych procesów, trudno jednak porównywać mechanizm domestykacji (działanie doboru sztucznego) z mechanizmem antropogenezy, a środowisko zwierząt udomowionych ze środowiskiem tworzonym dzięki aktywnej działalności człowieka. Podczas gdy w większości przypadków domestykacja zwierząt nie łączy się z rozwojem mózgowia i psychiki, w antropogenezie dokonał się ich progresywny rozwój. W obu przypadkach chodzi o analogie, nie zaś istotne podobieństwo obu tych procesów.

Drugą teorią sprowadzającą proces antropogenezy do jednego mechanizmu morfogenetycznego jest teoria fetalizacji (Bolk L., 1926). Opiera się ona na podobieństwie jakie istnieje między człowiekiem a zarodkami i młodocianymi osobnikami małych czelakokształtnych. Dorosły człowiek kształtem i proporcjami ciała bardziej przypomina zarodki, niż dorosłe *Antropomorpha* (ryc. 304). Z faktu tego można wyciągnąć wniosek, że mechanizm antropogenezy związany był z opóźnieniem w rozwoju cech somatycznych, w rezultacie czego dojrzałość płciowa u zaawansowanych ewolucyjnie potomków zostaje osiągnięta w okresie kiedy ciało znajduje się jeszcze na stadium odpowiadającym młodocianym osobnikom przodków (por. str. 508). Bezpośrednią przyczyną retardacji byłaby przypusz-

czalnie zmiana w ilości hormonów o odpowiednim efekcie morfogenetycznym.

Nie ulega wątpliwości, że ogólne proporcje ciała ludzkiego bardziej odpowiadają młodocianym niż dorosłym naczelnym. Niemniej jednak człowiek nie może być uważany za prymata, którego rozwój został po prostu zahamowany. Niektóre organa ciała ludzkiego nie tylko nie wy-



Ryc. 304. Czaszka młodocianego i dorosłego gibbona (A, B) oraz człowieka (A' B'), jako wyraz wzrastającego podobieństwa wczesnych stadiów wzrostowych czelk kształtnych. (Według Portmanna).

kazują retardacji, ale przeciwnie akcelerację (przyśpieszenie rozwoju), w porównaniu z małpami (zrastanie się pewnych kości, rozwój mięśni twarzy). Wreszcie szereg organów nie mógł rozwinąć się ani w rezultacie retardacji, ani akceleracji m. in. mózgowie. Osiąga ono przy urodzeniu zaledwie 23% objętości mózgu człowieka dorosłego (u małp człekokształtnych ok. 50%), jednakże mózg człowieka rozwija się znacznie dłużej i w rezultacie osiąga rozmiary względne i bezwzględne, znacznie większe niż u innych naczelnych. Wydłużenie okresu wzrostu i rozwoju postnatalnego jest charakterystyczną cechą człowieka i nie daje się ona sprowadzić do prostej retardacji lub akceleracji. Najślabszą jednak stroną teorii fetalizacji jest fakt, że nie objaśnia ona przystosowawczego sensu zjawiska retardacji cech somatycznych człowieka. Dlaczego proces ten stanowić miałby nić przewodnią ewolucji człowieka? Czyżby odbywał się niezależnie od doboru naturalnego jako przejaw właściwej szczepowi *Hominidae* tendencji rozwojowej (por. autogeneza lub ortogeneza)? W pew-

nym stopniu można określić natomiast konsekwencje ewolucyjne wydłużenia rozwoju postnatalnego u człowieka. Pociąga on za sobą konieczność długiej opieki nad potomstwem, co przyczynia się do wydłużenia i intensyfikacji uczenia się oraz powoduje konieczność tworzenia rodzin. W tym może leżeć jedna z przystosowawczych konsekwencji filogenetycznych modyfikacji ontogenezy u człowiekowatych. Chociaż modyfikacje takie, podobnie jak w wielu innych liniach ewolucyjnych, dokonały się także u *Hominidae*, ewolucja tych ostatnich nie może być jednak sprowadzona do zjawiska fetalizacji. Zachowanie się młodocianych proporcji ciała u człowieka związane jest raczej z ustaleniem się odpowiedniego sposobu wzrostu (wzrost izomorficzny) niż z procesem retardacji embrionalnej. Zwiększone wzajemnie podobieństwo młodocianych małp człekokształtnych i człowieka można wytłumaczyć po prostu zjawiskiem rekapitulacji. Młodociane małpy bardziej przypominają prymitywne *Anthropomorpha* niż formy dorosłe, człowiek zaś bardziej zbliżony jest pod wieloma względami do prymitywnych niż do dziś żyjących i wyspecjalizowanych człekokształtnych.

W obecnym stanie zagadnienia sprowadzanie procesu antropogenezy do jednego mechanizmu morfogenetycznego nie wydaje się być więc uzasadnione. Próby czynione w tym kierunku rzucają jednak interesujące światło na niektóre procesy jakie zachodziły w ewolucji człowieka.

#### LITERATURA UZUPEŁNIAJĄCA

- Boule M. i Vallois H. V., Les hommes fossiles. Wyd. 4. Paris 1946.  
Broom R., Finding of the Missing-Link. London 1950.  
Bystrow A. P., Proszłoje, nastojaszczeje i buduszczeje czelowieka. Med. giz. Lenin-grad 1957.  
Darwin K., O pochodzeniu człowieka. Warszawa 1959.  
Dart R. i Craig D., Na tropach brakującego ogniwa. Warszawa 1964.  
Dobzhansky Th., Mankind evolving. Yale Univ. Press. New Haven 1962.  
Gieseler W., Fossilgeschichte des Menschen. In: Heberer G. (ed.), Die Evolution der Organismen. Stuttgart 1957.  
Le Gros Clark W. E., History of the Primates. Chicago 1959.  
Le Gros Clark W. E., The fossil evidence of human evolution. Chicago 1955.  
Le Gros Clark W. E., The study of man's descent. In: Barnet (ed.), A Century of Darwin. London 1959.  
Haeckel E., Anthropogenie. T. 1, 2. Wyd. 5. Leipzig 1903.  
Huxley Th., Evidences as to Man's place in Nature. London 1863.  
Hürzeler J., On Oreopithecus bambolii Gervais. A preliminary report. Vehr. Naturf. Ges., Basel., 69, 1958.  
Hürzeler J., Die Bedeutung des Oreapithecus für die Stammesgeschichte des Menschen. Triangel, 4, 1960.  
Jakimow W. N., Rannyje stadii antropogeneza. In: Proischozdienije Czelowieka. Akad. Nauk. Moskwa 1951.  
Koenigswald G. H. R., Die Geschichte des Menschen. Berlin 1960.

- Leakey L. S. B. i Sisson R. F., Exploring 1.750 000 years into Man's Past. National Geographic, 120, 4, 1961.
- Leakey L. S. B., The origin of the genus Homo. In: Evolution after Darwin, 2. Univ. Chicago Press. Chicago 1960.
- Leakey L. S. B. i van Lawick H., Adventures in the Search for Man. National Geographic, 123, 1, 1963.
- Loth E., Człowiek przeszłości. Wyd. 2 pod red. J. Mydlarskiego. Warszawa 1953.
- Mydlarski J., Drogi i bezdroża rozwoju człowieka. Warszawa 1951.
- Nasturch M. F., Primatologija i antropogenez. Moskwa 1960.
- Oakley K. P., Man the tool-maker. Chicago 1957.
- Piveteau J., Primates, Paleontologie humaine. In: Piveteau J. (ed.), Traite de Paleontologie. T. 7. Paris 1957.
- Romer S. A., Man and the Vertebrates. Chicago 1948.
- Stołyhwo E. (ed.), Zarys antropologii. Warszawa 1963.
- Weidenreich F. Apes, Giants and Man. Univ. Chicago Press. Chicago 1946.





PAŃSTWOWE  
WYDAWNICTWO NAUKOWE

\*

Wydanie I. Nakład 2780 + 220 egz. Ark.  
wyd. 46,25. Ark. druk. 38,75 + 1 wkł.  
Papier druk. sat. kl. III, 80 g, 70 × 100  
cm. Oddano do składania 30 XII 1965.  
Podpisano do druku 6 XII 1966.  
Druk ukończono w grudniu 1966 r.  
Zam. nr 3/150. W-3. Cena zł 65,—

\*

DRUKARNIA UNIWERSYTETU  
im. A. MICKIEWICZA  
W POZNANIU



ERRATA

Str.	Wiersz		Jest	Powinno być
	od góry	od dołu		
181	6		Hilss	Hills
264		13	<i>Williamsonia</i>	<i>Williamsonia</i>
311	9		należą <i>Zoantharia</i>	są <i>Zoantharia</i>
335	rys. 125		plerocerkoid pasożytujący w kielży	procerkoid pasożytujący u kielża
		4	stadium plerocerkoida	stadium procerkoida
353	trzecia rubryka od lewej i trzecia od dołu		półgruba, przerywana linia zamykająca	jasna linia zamykająca
355	2		<i>Crustacemorpha</i>	<i>Crustaceomorpha</i>
367		4	<i>Brachiopoda</i>	<i>Branchiopoda</i>
368		4, 6, 8, 12	<i>Brachiopoda</i>	<i>Branchiopoda</i>
401	4		<i>Bactriteoidea</i>	<i>Bactritoidea</i>
423	4		(Według Kozłowskiego Delade'a Herouarda).	(Według Kozłowskiego).
468	4		<i>Stelleroidea</i>	<i>Stelleroidea</i>
475		15	<i>Ostracodermi</i>	<i>Osteostraci</i>
506	5		<i>Ichthyostegalia</i>	<i>Ichthyostegalia</i>
539	5	6	<i>Ictidosauria</i>	<i>Ictidosauria</i>
562	17		gromady	podgromady

L. Kuźnicki, A. Urbanek, *Zasady nauki o ewolucji t. I*



Cena zł 65.--



L. KUŹNICKI, A. URBANIEK

ZASADY NAUKI O EWOLUCJI