

EWOLUCJA

Jerzy Dzik

Warszawa 2006



Rozdział 1. Wprowadzenie w zasady zjawiska

Temat 1. Teorie ewolucji

Rozdział 2. Pochodzenie człowieka i środowiska jego życia

Temat 1. Zaludnienie Europy

Temat 2. Człowiek i przyroda epoki lodowej

Temat 3. Kopalny zapis początków człowieka

Temat 4. Altruizm biologiczny a samolubny gen

Temat 5. Znaczenie wielkości mózgu człowieka

Rozdział 3. Ewolucja zwierząt kręgowych

Temat 1. Pochodzenie małp

Temat 2. Wpływ środowiska na tempo ewolucji

Temat 3. Ewolucja rozrodu ssaków

Temat 4. Pochodzenie ssaków

Temat 5. Opanowanie lądu przez czworonogi

Temat 6. Początki kręgowców

Rozdział 4. Różnorodność biologiczna

Temat 1. Ewolucyjny sens płci

Temat 2. Przyczyna różnorodności

Temat 3. Konstruowanie drzew rodowych

Temat 4. Odtwarzanie przebiegu ewolucji

Temat 5. Homologia

Rozdział 5. Filogeneza zwierząt

Temat 1. Jedność sposobów regulacji rozwoju zwierząt

Temat 2. Zwierzęta liniejące

Temat 3. Zwierzęta wtórouste

Temat 4. Wtórność planktonowych larw

Temat 5. Pochodzenie zwierząt

Temat 6. Organizmy klonalne i superorganizm

Rozdział 6. Filogeneza roślin

Temat 1. Mechanizmy rozwoju roślin

Temat 2. Ewolucja roślin kwiatowych

Temat 3. Różnorodność nagozależkowych

Temat 4. Ewolucja życia płciowego roślin lądowych

Temat 5. Kłosa i liście zarodniowe

Temat 6. Ewolucja gospodarki wodnej roślin lądowych

Temat 7. Pochodzenie roślin naczyniowych

Rozdział 7. Ewolucja organizmów w zmiennej biosferze

Temat 1. Era dinozaurów

Temat 2. Zlodowacenia permokarbońskie

Temat 3. Ewolucja fauny morskiej

Temat 4. Przyczyna „eksplozji kambryjskiej”

Temat 5. Fauna z Ediacara

Rozdział 8. Początki życia na Ziemi

Temat 1. Rośliny, zwierzęta i pierwotniaki

Temat 2. Pochodzenie eukariotów

Temat 3. Bakterie i pochodzenie tlenu atmosferycznego

Temat 4. Powstanie życia

Temat 5. Praktyczne znaczenie teorii Darwina



Rozdział 1. Wprowadzenie w zasady zjawiska

Ewolucja dosłownie oznacza rozwój. Od więcej niż stu lat pojęcia ewolucji biologicznej używa się w odniesieniu do nieodwracalnych przemian świata organizmów zachodzących w geologicznej skali dziejów Ziemi. Opis i wyjaśnienie tego zjawiska przywykło się określać jako „teoria ewolucji”. W rzeczywistości to nie jedna, lecz wiele osobnych teorii, odmiennych również z punktu widzenia zasad, jakimi posługują się uczeni w swoich badaniach. Zanim przejdziemy do szczegółów przebiegu ewolucji i wnikiemy w jego swoistości, wypada zapoznać się z najbardziej generalnymi aspektami teorii wyjaśniających to zjawisko.

Temat 1. Teorie ewolucji

Teorią ewolucji w sensie ściśle takim, jaki nadają koncepcjom naukowym fizycy i chemicy, jest teoria Karola Darwina, która wyjaśnia przyczynę i mechanizm procesu przekształceń organizmów w skali czasu obejmującej wiele pokoleń. Jej idea, przedstawiona w 1859 roku, wyprowadzona została z kilku przesłanek, które z osobna nie mogą budzić jakichkolwiek wątpliwości:

- (1) Organizmy wydają więcej potomstwa, niż może przetrwać do dojrzałości.
- (2) Zasoby środowiska są ograniczone, nieunikniona jest więc konkurencja o nie między osobnikami.
- (3) Osobniki nawet w obrębie jednej populacji nie są identyczne – cechuje je zmienność wyglądu i właściwości.
- (4) Cechy poszczególnych osobników są w znacznym stopniu dziedziczne.

Wynikają z tego równie oczywiste wnioski:

- (1) Niektóre osobniki są skuteczniejsze od innych w zabieganiu o zasoby środowiska.
- (2) Skuteczność ta wyraża się też w wydajniejszym płodzeniu potomstwa.

Lepiej przystosowane do życia w określonym środowisku osobniki mają więc większe szanse przekazania swoich cech następnym pokoleniom. To proste rozumowanie wyjaśnia, dlaczego w dziejach świata żywego pewne cechy organizmów upowszechniają się, a inne zanikają. Mówi się, że na dziedziczną zmienność organizmów działa **dobór naturalny**. Dobór jest nieprzypadkowy, losowo natomiast pojawiają się nowe warianty cech organizmów wzbogacające zmienność. Od stulecia takie nowe cechy przywykło się nazywać **mutacjami**.

Karol Darwin (1809-1882), przyrodnik angielski, autor przełomowej teorii objaśniającej ewolucję biologiczną jako wynik działania doboru naturalnego na naturalną dziedziczną zmienność organizmów. Kluczowym elementem jego wykształcenia biologicznego był udział w pięcioletniej ekspedycji dookoła świata na okręcie *Beagle* i późniejsza o parę lat lektura dzieła ekonomisty Thomasa Malthusa przedstawiającego katastroficzną wizję upadku ludzkości w wyniku rozrodu nadmiernego w stosunku do przyrostu zasobów. Teoria Malthusa oparta jest na fałszywych przesłankach, uświadomiła jednak Darwinowi nieuchronność eliminacji znacznej części potomstwa istot żywych. Ważnym źródłem inspiracji było też zaznajomienie się ze znaleziskami szczątków olbrzymich wymarłych ssaków z czwartorzędu Argentyny (szkielety tych zwierząt przywożone były do Europy już pół wieku wcześniej) i wyniki badań przeprowadzonych przez ornitologów nad zebranymi przez Darwina okazami ptaków z wysp Galapagos. Stan wiedzy dojrzał już wówczas do wydania właściwych wniosków, skoro w 1858 roku tę samą interpretację ewolucji przedstawił znakomity zoolog i biogeograf Alfred Russel Wallace. Dzięki erudycji i talentowi pisarskiemu (a także korzystnemu ożenkowi z kuzynką, córką właściciela sławnej manufaktury porcelany Wedgwooda) Darwin zdołał szczegółowo przedstawić i spopularyzować teorię ewolucji w serii znakomitych książek. Wpłynął nie tylko na rozwój biologii ale także współczesnej myśli filozoficznej i politycznej.

Teoria ewolucji Darwina poddaje się doświadczalnemu testowaniu.

W dzisiejszym ujęciu teoria ewolucji twierdzi, że **jeśli dobór działa na populację samopowielających się osobników o cechach ściśle dziedziczonych, ale losowo się zmieniających, to w kolejnych pokoleniach rozkład zmienności tych cech w populacji przekształca się w kierunku odpowiednim do działania doboru**. Jeśli czynniki doboru wynikają z natury środowiska przyrodniczego, nazywamy go dobozem naturalnym. Teoria ta objaśnia więc ewolucję jako skutek doboru osobników populacji przez środowisko na podstawie ich zdolności do przekazania swoich cech następnemu pokoleniu. Łatwo byłoby ją obalić (gdyby była nieprawdziwa), na takiej samej zasadzie, jak inne teorie nauk doświadczalnych. Wystarczy sprawdzić, jakie są rzeczywiste skutki zastosowania doboru w stosunku do zmiennych cech organizmów. Czynią to od stuleci hodowcy a od niedawna także badacze przemian genetycznego składu populacji w warunkach naturalnych.

Przebieg ewolucji jest nieprzewidywalny.

Inny status ma w nauce opis i wyjaśnianie procesu przebiegu ewolucji, czyli **filogenezy**. Innowacje ewolucyjne wpływają na dzieje przyrody tak, jak odkrycia i wynalazki na historię człowieka. Teoria filogenezy nie spełnia więc wymagań obowiązujących teorii nauk przyrodniczych – nie jest testowalna w klasycznym tego słowa rozumieniu. Skutki selekcji dają się przewidzieć tylko wtedy, gdy ma ona ściśle określone ukierunkowanie i działa na z góry określony zasób zmienności. W przyrodzie niewiadome są nie tylko kierunki doboru, ale przede wszystkim modyfikacje dziedzicznych właściwości organizmów, pojawiające się całkiem losowo. Nie ma przecież żadnych przesłanek do przypuszczania, że ostateczna postać organizmu (**fenotyp**) mogłaby wpłynąć na geny w sposób dostatecznie specyficzny, by utrwaliła się na następne pokolenia.

stawie zdobytej tą drogą wiedzy tworząc teorie opisujące jeszcze dawniejsze zdarzenia ewolucji.

Teoria ewolucji Darwina ma zastosowanie we wszystkich działach biologii. Bez niej nie da się zrozumieć istoty jakiegokolwiek zjawiska biologicznego. Jest najbardziej ogólną teorią biologii o właściwościach takich, jak inne teorie nauk przyrodniczych. **Teoria filogenezy** pozwala na powiązanie w spójną konstrukcję logiczną ogromu wiedzy o organizmach, zgromadzonej przez stulecia badań. Ma równie rozległy zakres co teoria ewolucji, ale właściwości takie, jak teorie nauk historycznych.

Odtwarzając przebieg ewolucji badacze muszą się z konieczności odwoływać do wiedzy o współczesnych im organizmach. Bez wiedzy o ich anatomii, fizjologii i sposobach życia nie udałoby im się zinterpretować znalezisk kopalnych. Wymusza to skierowanie wnioskowania w przeszłość. Jest to takiego sposobu rozumowania i mniej praktyczny, ale bardziej zasadniczy powód: teorie opisujące przebieg ewolucji mogą być testowane tylko wstecz osi czasu. Takie ukierunkowanie ma też konstrukcja logiczna materiału przedstawionego w tej części książki.

Nie inaczej postępują w swoich poszukiwaniach prawdy badacze dziejów ludzkości: zaopatrzeni w wiedzę o naszej współczesności zagłębiają się coraz bardziej w otchłanie dziejów. Jedność wiedzy o przyrodzie i ludzkiej kulturze ukazuje wyraziście nie tylko sposób rozumowania, ale i treść teorii filogenezy. Jej częścią są przecież dzieje człowieka jako jednego z gatunków królestwa zwierząt, czyli **antropogeneza**.



malowidło z groty Chauvet (32 ka); nosorożce włochate i konie

Rozdział 2. Pochodzenie człowieka i środowiska jego życia

Zagłębiając się w dzieje Ziemi, w kolejnych rozdziałach tej książki zapoznamy się z kluczowymi zdarzeniami, które nadały tak wyjątkową postać dzisiejszemu człowiekowi i otaczającej go przyrodzie ożywionej. Znaczna część materiału ma postać przypomnienia i uporządkowania w duchu ewolucyjnym tego, co było przedmiotem nauki biologii w poprzednich latach. Spróbujemy określić zewnętrzne przyczyny, które doprowadziły do takiego właśnie przebiegu zdarzeń i wewnętrzne ograniczenia, które nie pozwoliły na rozwiązania odmienne. Uzmysłowi to, że na jakikolwiek obiekt biologiczny składają się zarówno jego aspekty funkcjonalne („inżynierskie”), jak i skutki zdarzeń historycznych, które go uformowały. Dzisiaj-

szego bogactwa życia na Ziemi nie można bowiem zrozumieć bez poznania jego ewolucyjnej historii. W tym historii człowieka.

Temat 1. Zaludnienie Europy

Choć niełatwo to sobie wyobrazić, dogłębne zmiany środowiska w Europie były współczesne rozwojowi naszej cywilizacji, a obecny kształt przyrody jest całkiem świeżej daty. Na klimat naszego regionu istotny wpływ miał stan Morza Bałtyckiego, którego mniej lub bardziej rozległe i mniej lub łatwiej zamarzające wody określały przepływ ciepła w sąsiedztwie.

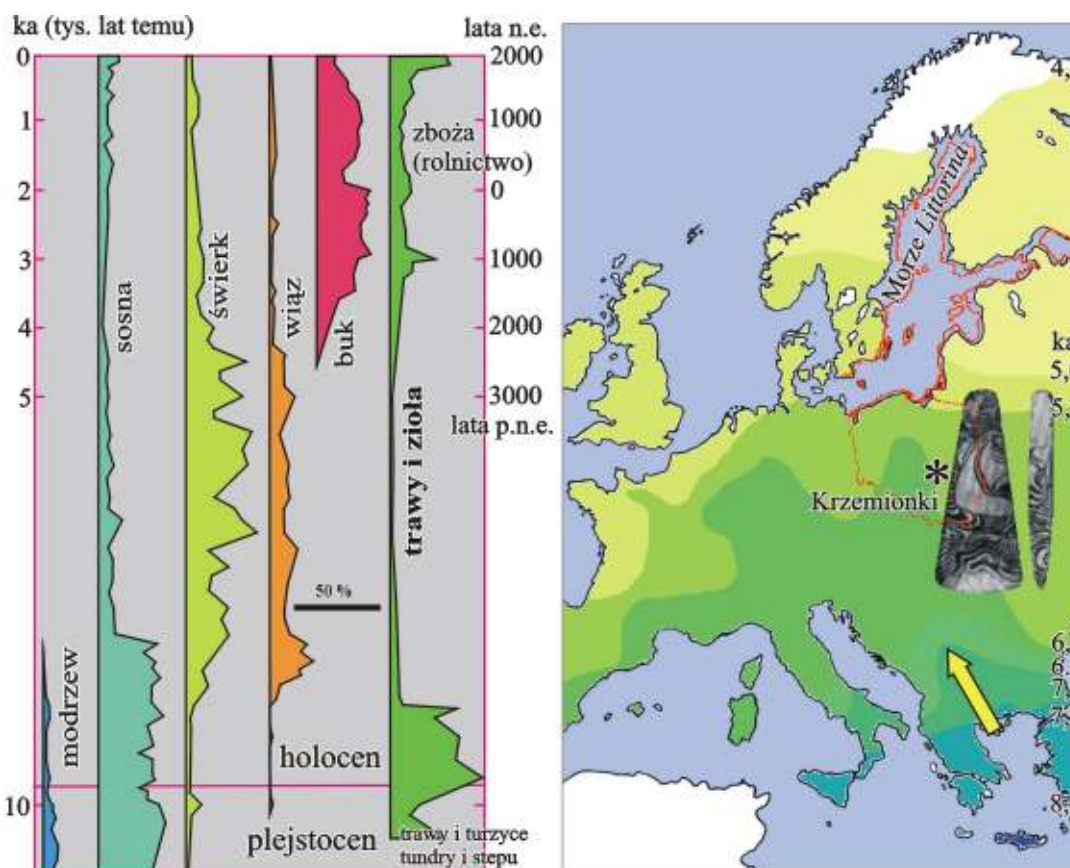
Bałtyk powstał zbyt niedawno, by wyewoluowały swoiste dlań organizmy.

O przemianach Bałtyku decydowały dwa czynniki: (1) zmiany poziomu wód w oceanach określone przez globalny klimat i (2) wznoszenie się centralnych obszarów Skandynawii po uwolnieniu spod ciężaru lądolodu, wraz z równoczesnym zanurzaniem obszarów sąsiednich (z tego wynikają kłopoty Holendrów usiłujących ochronić swoje pola przed zalaniem). Pograżanie naszych wybrzeży powoduje, że jedyne miejsce na lądzie, gdzie w głębi ziemi (w odwiertach geologicznych) dostępny jest w miarę pełny geologiczny zapis tych przemian to delta Wisły, niegdyś będąca głęboką zatoką. Zapis ten wskazuje, że dzisiejsze warunki słabego zasolenia nastąpiły dopiero po spłyceciu Cieśnin Duńskich około 3 tys. lat p.n.e. (w skali czasu geologicznego liczonego wstecz od dziś to 5 ka – 1 **kiloannus** liczy 1000 lat). Odtąd żyć w nim może słodkowodny ślimak błotniarka, zaś nie mogą skrzelodyszne ślimaki wcześniej pospolite na morskich głazach. Fauna dzisiejszego Bałtyku jest tak świeża, że żaden z żyjącym w nim gatunków nie zdążył się jeszcze w pełni ewolucyjnie przystosować do swowych panującym w nim warunków, ni to słodkowodnych, ni morskich (zasolenie 7‰, przy 35‰ w oceanie). To jest główna przyczyna jej niewielkiej różnorodności.

Przemiany środowiska lądowego w ostatnich tysiącach dokumentują ziarna **pyłku** zachowane w osadach jeziornych czy bagiennych (polimery organiczne w ścianach pyłku i zarodników są bardzo odporne na rozkład w błocie). Dzięki pyłkom wiadomo, że w czasie, kiedy Bałtyk ulegał wysłodzeniu, od południa na północ Polski rozprzestrzeniła się buczyna wyznaczając początek trwającego do dziś łagodnego ochłodzenia. Buczyna lubi stosunkowo chłodny i wilgotny klimat, ale nie znosi późnych wiosennych przymrozków. Wcześniej dominowały u nas ciepłolubne lipa i dąb, a jeszcze wcześniej, ponad 5,5 ka (tys. lat) temu, sosna. Sosna jest typową rośliną środowisk trudnych do zasiedlenia. Wykorzystuje je dzięki symbiozie z grzybami, głębokiemu systemowi korzeniowemu i odporności na pożary (które skądinąd sama prowokuje zrzucając bogate w olejki liście).

Rolnicy przybyli do naszego kraju zanim nastąpiły dzisiejsze warunki klimatyczne.

Zanim jeszcze Bałtyk stał się tym, czym jest dziś, uprawiały już polską rolę prymitywne ludy rolnicze, które pojawiły się tu z powodu pustynnienia żyznych niegdyś obszarów Sahary i Bliskiego Wschodu, około 6 ka temu (dla historyków to 4 tys. lat p.n.e.). Przyniosły umiejętność wypalania garnków i szlifowania krzemiennych narzędzi (**neolitycznych**). Klimat w Europie środkowej był wtedy cieplejszy niż obecnie. Porastały ją wierzbowe lasy; Bałtyk był morzem pełnosłonym a rafy koralowe sięgały w Pacyfiku na północ aż po Tokio. Nie wiadomo, jakim językiem mówiły ludy neolityczne, których najsławniejszym osiągnięciem w Polsce są podziemne kopalnie jurajskiego pasiastego krzemienia koło Opatowa, ani jaki był kolor ich włosów i skóry. Niektórzy badacze sugerują, że reliktem tej neolitycznej populacji są Baskowie, egzotyczni etnicznie i cechujący się wysoką frekwencją czynnika Rh⁻, ograniczeni dziś do rąbka Pirenejów.



Ryc. 1. Początki rolnictwa w Europie w zapisie kopalnym. Diagram przedstawia rozkład procentowego udziału ziaren pyłku charakterystycznych drzew i roślin zielnych w coraz starszych próbkach z Bieszczadów. Mapka schematycznie ukazuje ekspansję ludów neolitycznych z Azji Mniejszej na północ w epoce ocieplenia, które sprowadziło suszę na Bliski Wschód; kopalnia jurajskiego krzemienia pasiastego w Krzemionkach Opatowskich dostarczała doskonałych narzędzi całej ówczesnej Europie

Był to również czas geograficznej ekspansji człowieka na ogromne obszary oceanów Indyjskiego i Pacyficznego. Plemiona z południowych Chin przekroczyły wtedy cieśninę oddzielającą ląd od Tajwanu, dając początek tamtejszym aborygenom (tubylcom). W kolejnych tysiącach, dzięki wynalazkowi łodzi z bocznym pływakiem, a później katamaranu, ludom tym udało się opanować przestrzeń oceaniczną od Polinezji po Madagaskar. W tak krótkim czasie doszło do uformowania tysięcy odmiennych języków rodziny austronezyjskiej. Nie inaczej przebiegała ewolucja języków w lesistej Europie z rozproszonymi polanami uprawnej ziemi.

Temat 2. Człowiek i przyroda epoki lodowej

Pradawni europejscy rolnicy nie wkraczali bynajmniej do kraju bezludnego. Na długo przed nimi w modrzewiowej tajdze sięgającej na południe po Polskę polowali już myśliwi o cechach antropologicznych odmiennych od rasy białej. Miejsce Bałtyku zajmowało wielkie słodkowodne jezioro, rozlewające się daleko w głąb, mniej niż dziś wyniesionej, Skandynawii. Objasnienia tak niezwykłych pradziejów naszej przyrody poszukać trzeba w Kosmosie.

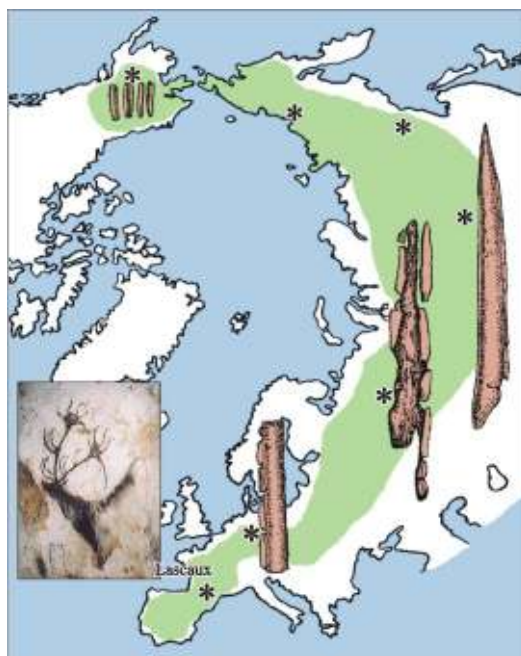
Jedną z przyczyn zmian klimatu są cykliczne zjawiska astronomiczne.

Następstwo ciepłych i zimnych epok, które uformowały dzisiejszego człowieka w jego rasowym zróżnicowaniu, wynika z astronomicznej **cykliczności Milankovića**. Polega ona na nakładaniu się na siebie oscylacji nachylenia osi obrotu Ziemi i kształtu jej orbity, co zmienia

chodzenia, zaś populacje niedźwiedzi afrykańskiego i bliskowschodniego stykają się ze sobą pośrodku Europy wzdłuż linii sięgającej aż ku północy Skandynawii.

Od końca epoki lodowej (**plejstocenu**) zasiedlona przez ludzi jest również Ameryka. Podobieństwo rysów twarzy i pigmentacji dzisiejszych Indian do ludów wschodniej Azji dowodzi, że cechy te uformowały się znacznie wcześniej. Łatwe lądowe dojście do Ameryki dostępne było tylko niedługo przed 11 ka (tys. lat) temu, zanim zalane zostało wodami Cieśniny Beringa. Wcześniej z kolei drogę zagraadzał lądolód. Zwolennicy tezy o wielu falach migracji do Ameryki przyjmują, że jedna z nich nastąpiła jeszcze przed ostatnią epoką lodową.

Zanim na drugim krańcu świata wody rozdzieliły kontynenty, ludy **łowców reniferów** zasiedlały połacie **tundry** od krańca Europy po Alaskę. Pozostały po nich malowidła w jaskiniach Altamiry w Hiszpanii. Ukazują to, co znane jest też ze znalezisk paleontologicznych: środowisko z reniferami i stepowymi bizonami jako zwierzyną łowną. Nie można wywnioskować z kopalnych kości pigmentacji skóry ani zabezpieczenia oczu fałdem powieki, nie wykluczone jednak, że te cechy ludów północnej Azji wyselekcjonowane zostały już wówczas w warunkach klimatu kontynentalnego.

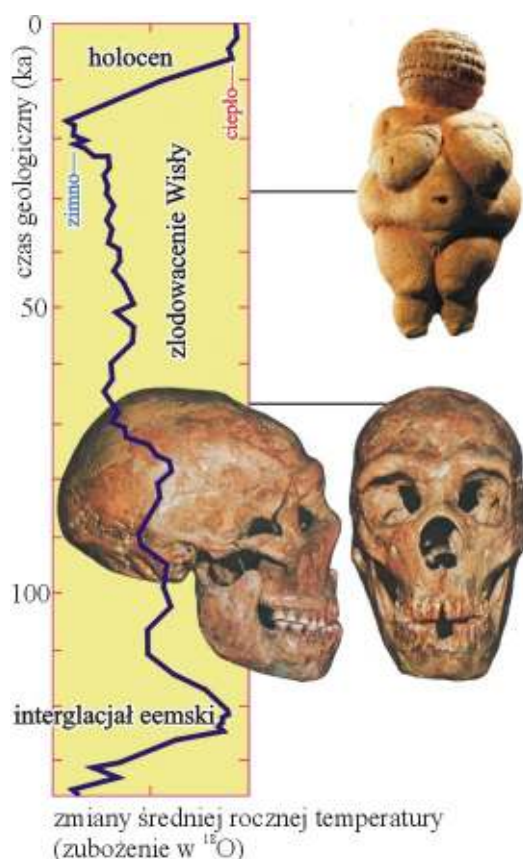


Ryc. 3. Rozprzestrzenienie łowców reniferów w północnej Eurazji i na Alasce u schyłku epoki lodowej (13-11 ka) udokumentowane znaleziskami specyficznych oszczepów z krzemiennymi zbrojnikami a także malowidłami w jaskiniach

Epoka lodowa rozdziela łowców reniferów i mamutów.

Podczas poprzedzającego te czasy ostatniego zlodowacenia rozległość **lądolodu** skandynawskiego nie dawała szans na stałe występowanie ludzi w Europie środkowej. Nawet południe Europy było wówczas zasiedlane przez ludy myśliwskie tylko w krótkich epizodach złagodzenia klimatu (21-17 ka). Pozostały po tym malowidła jaskiniowe z Lascaux na południu Francji, dając niezależne od wykopalisk paleontologicznych świadectwo współistnienia ludzi z **mamutami** i **nosorożcami włochatymi**. O ich upodobaniach świadczą też obfite wdzięki wyrzeźbionej w wapieniu figurki Venus z Willendorf w Austrii. Ludzie ci nie różnili się istotnie od dzisiejszego człowieka i byli pierwszymi **kromanieńcami** (rasa nazwana od stanowiska kopalnego w Cro-Magnon we Francji). W Europie pojawili się podczas krótkotrwałego ocieplenia (33-27 ka) poprzedzającego szczyt ostatniej epoki lodowej. Im przypisuje się autorstwo naturalistycznych malowideł w grocie Chauvet powstałych 32 ka temu.

Ryc. 4. Zmiany klimatu podczas ostatniego zlodowacenia (Wisły) odzwierciedlone w zapisie izotopowym (zubożenie cięższego izotopu ^{18}O w stosunku do ^{16}O w wapiennych skorupkach otwornic czy innych organizmów wzrasta wraz z temperaturą środowiska ich życia), kamienna figurka wykonana przez kromaniońskiego łowcę mamutów (21 ka; „Venus” z Willendorf w Austrii) i czaszka bliskowschodniego przodka neandertalczyków (75 ka)



Tundra niskich szerokości geograficznych zanikła wraz z zasiedlającymi ją mamutami.

Wymuszone przez klimat migracje całych ekosystemów łączyły się ze zmianami warunków w ich obrębie, co nierzadko prowadziło do wymarcia najbardziej wyspecjalizowanych gatunków. Przykładem tego może być historia ekosystemu tundry niskich szerokości geograficznych, którego częścią były ludy rasy kromaniońskiej. Prócz gatunków zwierząt do dziś żyjących, lub przynajmniej mających bliskich krewniaków w dzisiejszych faunach (np. woły piżmowe, pardwy i lemingi), w skład ich zespołu (**biocenozy**) wchodziły zwierzęta niezwykle, takie jak mamut i nosorożec włochaty.

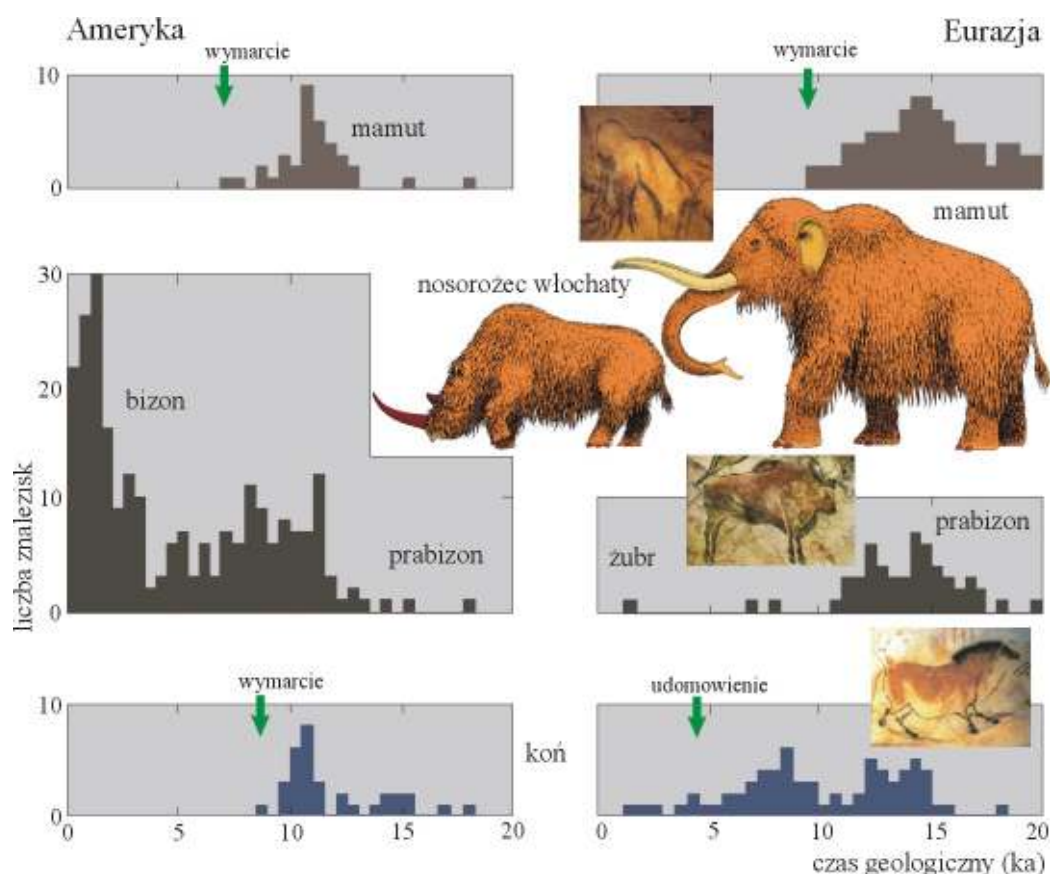


Ryc. 5. Malowidło przedstawiające świat zwierzęcy schyłku plejstocenu (17-15 ka) wykonane przez łowców reniferów w grocie koło Lascaux na południu Francji

Mamut występował tylko w dwu ostatnich zlodowaceniach, ale znamy jego znacznie

większych południowoeuropejskich przodków z wcześniejszych zlodowaceń, a także afrykańskich sprzed epok lodowych. Dzięki znaleziskom w wiecznej zmarzlinie Jakucji i szczątkom z wosku ziemnego w Staruni na ukraińskim Podkarpaciu (dziś w Muzeum Dzieduszyckich we Lwowie) wiemy, że pokryty był długim włosiem, jak dzisiejsze woły piżmowe i jaki, miał małe uszy i spłaszczoną trąbę. W lasach na południe od tundry (a więc w Polsce podczas epok ciepłych) żył pokrewny mu gatunek słonia leśnego. Pochodzenie towarzysza mamutów, **nosorożca włochatego** było zupełnie odmienne. Przywędrował do Europy ze wschodniej Azji, gdzie dokumentacja jego ewolucji nie jest tak pełna, jak mamutów. Był równie włochaty, co mamut, co wiemy ze wspaniałych znalezisk staruńskich przechowywanych w Krakowie. W leśnym środowisku obrzeżającym tundrę żyły niespokrewnione z nim europejskie nosorożce.

Mamut wymarł ostatecznie około 13 ka (tys. lat) temu w Szwecji a 11 ka temu na półwyspie Tajmyr, dokąd podążał za cofającym się lądolodem. Reliktowe populacje dotrwały do czasów historycznych na Wyspie Wrangla, nigdy jednak nie stykając się z człowiekiem. Prawdopodobną przyczyną wymarcia mamutów było więc przemieszczenie środowiska tundry za koło podbiegunowe. W warunkach długiej polarnej nocy i ogólnie niskiego nasłonecznienia produkcja roślinna nie była już w stanie utrzymać tak dużych i wyspecjalizowanych pokarmowo zwierząt. Przetrwały jedynie znacznie mniejsze woły piżmowe.



Ryc. 6. Losy zwierząt dyluwialnych w Eurazji i Ameryce, wizerunki wykonane przez współczesnych im ludzi i rekonstrukcje dwu największych gatunków (mamuta i nosorożca włochatego) na podstawie materiałów kopalnych. Liczba znalezisk jest proporcjonalna do liczebności zwierząt (a ściślej do biologicznej produkcji ich biomasy) w poszczególnych przedziałach czasu geologicznego. Zwróć uwagę, że w Ameryce mamuty żyły o tysiąclecie dłużej od koni; w obu przypadkach wymarcie poprzedzone zostało przez zmniejszeniu rozmiarów dorosłych osobników; zubr i bizon są podgatunkami powstałymi w wyniku geograficznego rozdzielenia populacji plejstocénskiego prabizona

Być może neandertalczyk był osobnym gatunkiem człowieka.

Trwają spory o to, czy wkraczając do Europy ludzie kromanińscy zetknęli się z ludźmi tego samego, czy innego gatunku. Innymi słowy, czy mogli krzyżować się z **neandertalczykami**. Szczątki ostatnich neandertalczyków znajduje się wraz z narzędziami typowymi dla bardziej od nich zaawansowanych kultur. Nie jest jednak pewne, czy to jedynie przepływ wiedzy czy także genów. Jeśli wymiany genów nie było, *Homo neanderthalensis* był osobnym gatunkiem, który wyodrębnił się w wyniku przystosowania europejskiej populacji do zimnego klimatu epoki lodowej. Pierwsi neandertalczycy pojawili się w Europie około 75 ka (tys. lat) temu, najprawdopodobniej migrując z Bliskiego Wschodu, gdzie znaleziska ich najdawniejszych szczątków nie wykazują jeszcze typowych dla nich grubych rysów twarzy. Udoskonalili wtedy sposób obróbki krzemienia przez odbijanie wiórów wokół jego obwodu aż do pozostawienia niewielkiego cylindrycznego rdzenia. Ich hordy zapędzały się na obrzeża tundry, polując tam na renifery i mamuty. Wytworzyli system wierzeń, których przejawem były rytualne pochówki. Być może przez dziesiątki tysięcy lat izolacji ewolucja zaszła tak daleko, że powstała bariera (genetyczna lub w dziedzinie zachowań płciowych) uniemożliwiająca krzyżowanie z człowiekiem *Homo sapiens* rasy kromanińskiej, kiedy ta pojawiła się w Europie.

W tym samym czasie, gdy w Europie formowała się odrębność neandertalczyków, znaczna część tropikalnych obszarów Starego Świata była już zasiedlona przez ludzi podobnych do dzisiejszych. Dowodzi tego wiek najstarszego ludzkiego szkieletu z Australii, liczącego 60 ka (tys. lat), a nie ukazującego istotnych różnic ówczesnej populacji w stosunku do australijskich aborygenów. Zdumiewający jest konserwatyzm kultur australijskich, które najwyraźniej przechowały bez zmian większość z tego, co przyniosły ze sobą do Australii.

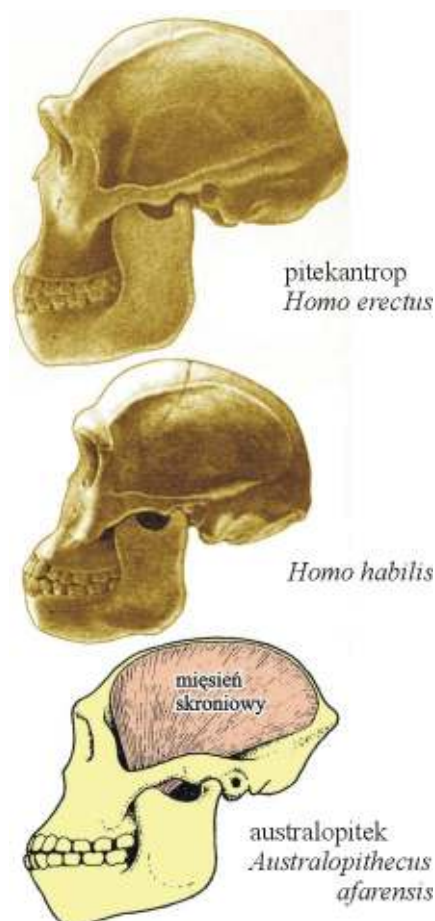
Temat 3. Kopalny zapis początków człowieka

Korzenie ludzkości tkwią w Afryce. Dzisiejsze populacje afrykańskie umiejscowione są na drzewach rodowych mitochondrialnego DNA (przekazywanego tylko poprzez komórki jajowe) czy chromosomu Y przy pierwszych rozgałęzieniach. Próby oszacowania czasu powstania mutacji poprzedzających osobną ewolucję ludów afrykańskich (przez porównanie średniego tempa mutacji z innymi drzewami rodowymi) dały jednak rozbieżne liczby. Sprezyzować je można posługując się zapisem kopalnym. W Afryce jest on rzeczywiście najbardziej ciągły.

Szczątki kopalne umożliwiają pełne udokumentowanie pochodzenia anatomii człowieka.

Z Afryki (przez Gibraltar) lub z Azji Mniejszej pierwotni ludzie przybywali na europejskie wybrzeże Morza Śródziemnego wraz z każdym krótkotrwałym ociepleniem plejstocénskiego klimatu. Najstarsze europejskie szczątki kostne człowieka, czy raczej małpoludów, z Hiszpanii (Sima de los Huesos; 780 ka) dowodzą, że ówcześni nasi przodkowie mieli wciąż pierwotny kształt czaszki, ale twarz dzieci była bardziej nowoczesna. Jest to argument za ewolucyjnym pojawieniem się cech ludzkich w stadiach młodocianych i stopniowym rozszerzaniem na późniejsze, szczególnie wyraziście w ewolucji kobiecej urody. Znamienne, że odmienność płci była równie mocno zaznaczona w populacjach liczących ponad 200 ka, co dziś. Wspiera to interpretację ewolucji człowieka podkreślającą znaczenie podziału ról płci. Na tym etapie ewolucji ludzie budowali już domy (odbudowywany corocznie szałas z Terra Amata koło Nicei).

Ryc. 7. Rekonstrukcje czaszek przodków człowieka i diagram przedstawiający zasięg przyczepów mięśnia skroniowego na mózgowcaszce australopiteka; wraz z „rozdymaniem się” mózgu przesunął się z dachu czaszki na skronie. Zwróć uwagę, jak wysoko sięgał ten przyczep u późniejszych małpoludów



W miarę zagłębiania się w czasie średnia wielkość mózgu kopalnych ludzi okazuje się coraz mniejsza i masywne części twarzowe czaszek są coraz bardziej podobne do małpich. Najdawniej rozpoznany małpolud to **pitekantrop** (*Homo erectus*) z Jawy. Przyjęło się opatrywać tą nazwą wycinek ludzkiej linii ewolucyjnej sięgający w głąb czasu do pierwszych epok lodowych plejstocenu, czyli ponad milion lat temu. Do tego czasu człowiek zasiedlił już prawie cały pas ciepłego klimatu w Starym Świecie, sięgając na północ po południowe zbocza Kaukazu.

Szczątki jeszcze pierwotniejszej istoty ludzkiej nazwanej *Homo habilis* znalezione zostały nad wschodnioafrykańskim jeziorem Turkana w warstwach plejstocenu starszych od epok lodowych. Z populacją tą łączone są znaleziska najstarszych prawdopodobnych narzędzi kamiennych. Oznaczałoby to, że człowiek ów zdolny był (domniemanie to zawarte jest w jego nazwie) do obróbki wtórnej, czyli formowania narzędzi przy pomocy innych narzędzi (tylko tak da się obrabiać kamień). To dodatkowe uzasadnienie opartego na anatomii twierdzenia o ciągłości ewolucyjnej pomiędzy nim a późniejszymi naszymi przodkami.

Różne gatunki małpoludów współwystępowały w Afryce.

Uważa się, że równolegle z *Homo habilis* nad jeziorem Turkana żył osobny biologiczny gatunek istot ludzkich nazywanych **australopitekami**. Sądząc po kościach zwierzęcych znajdowanych w tych samych stanowiskach kopalnych, australopiteki te związane były ze środowiskiem zalesionym, podczas kiedy *H. habilis* był stepowy. Czaszka australopiteków była znacznie bardziej masywna od czaszek ludzkich, a szczególnie masywne formy żyły wówczas w południowej Afryce. O ile przyczep mięśnia żwacza sięga u *Homo* jedynie po skronie, u australopiteka przyczepy mięśni z obu stron głowy rozdzielał jedynie grzebień na ciemieniu (jak na czaszce psa). Było to powiązane z dużymi rozmiarami i grubą powłoką emalii zębów

trzonowych. Stanowiło najwyraźniej przystosowanie do odżywiania się stosunkowo twardym pokarmem (nasionami i sawannowymi owocami). Późne australopiteki chyba nie mogły krzyżować się z przedstawicielami współwystępującej linii rozwojowej człowieka, choć niewielka liczba znalezisk nie pozwala na jednoznaczne stwierdzenie, czy między nimi była naprawdę nieciągłość w zmienności.

Afrykańskie dzieje australopiteków sięgają w czasie znacznie głębiej niż początek plejstocenu, umownie ustalonego na 1,87 Ma (mln lat) temu (nastąpiło wtedy kolejne odwrócenie kierunku pola magnetycznego Ziemi, pomocne w geologicznej korelacji wiekowej warstw skalnych zachowujących namagnesowanie). Pod koniec poprzedzającej epoki pliocenu rozprzestrzenione były od południowo-wschodniej Afryki po jej południowy kraniec, gdzie znalezione zostały pierwsze ich szczątki. Choć fizjonomicznie istoty te bardzo różniły się od nas, odmienności w budowie reszty ciała były nieznaczne. Wiadomo o tym nie tylko z budowy szkieletu. Bezdiskusyjnego dowodu dostarczyły tropy pozostawione w popiele wulkanicznym świeżo opadłym w okolicach jeziora Turkana około 3,5 Ma (milion lat) temu. Ślady stóp trzech osobników, które przeszły wówczas po świeżo opadłym tufie, są niemal nieodróżnialne od naszych. Co więcej, stąpanie jednego z nich po śladach innego jest świadectwem dość wysokiego poziomu intelektu tych naszych odległych przodków, mimo niewielkiej pojemności puszki mózgowej (szacowanej na zaledwie 400-500 cm³ przy wzroście około 120 cm).

Dwunożność człowieka powstała w środowisku afrykańskiej sawanny.

Fragmenty czaszek przybliżają początki dwunożności do około 5 Ma (mln lat; granica epok pliocenu i miocenu) temu. Nie zaznaczył się wtedy jeszcze rozrost tylnych zębów trzonowych, różniący australopiteki od małp człekokształtnych. Na czasy te przypadły początki pustynnienia Sahary. Wcześniej występowała na jej obszarze sawanna. Tak więc dwunożność człowiekowatych rozwijała się wraz ze stepowaniem wielkich obszarów południa Afryki kosztem środowisk leśnych.

Step jest ekosystemem, formowanym przez okresowe **pożary**. Większość roślin w tym środowisku z okresowym niedoborem wody wysycha i staje się ofiarą ognia wznieconego przez błyskawice. Ogień w buszu australijskim czy śródziemnomorskiej macchii jest zwykłym zjawiskiem. Pożary i okresy suszy uniemożliwiają wzrost siewek drzew ograniczając ekspansję lasu. Odradzają się jedynie rośliny odporne na ogień. Zabezpieczenie się przed pożarami wymaga od drzew poważnych inwestycji w tkankę kory (czynią to baobaby i dęby korkowe). Alternatywą jest inwestowanie raczej w odporne na gorąco nasiona i szybkie odnawianie masy żywej natychmiast po pojawieniu się obfitości wody. To jest właśnie strategia oportunistu, która cechuje rośliny stepowe, w szczególności trawy. W przeciwieństwie do większości roślin kwiatowych, trawy nie zawierają odstraszających substancji chemicznych (glikozydów czy **alkaloidów** zużywających kosztowny azot). Wykorzystują to zwierzęta roślinożerne. Dopóki jednak wypasanie traw ma miejsce głównie po okresie wydania nasion a przed nieuchronnym spalaniem w pożarze, nie wyzwała to doboru w kierunku chemicznej obrony. Inaczej jest, jeśli roślina wytwarza stadia przetrwalnikowe, w które inwestuje stale, nawet po wydaniu nasion. Dlatego stepowe rośliny cebulowe należą do najbardziej trujących w świecie roślinnym.

Środowisko stepowe wymaga szczególnych przystosowań do życia również ze strony zwierząt: zdolności do okresowych migracji i przetrwania suchych pór roku, dobrej orientacji i ochrony przed drapieżnikami. Szczególna jest w nim rola ubarwienia ochronnego i stadnego życia. Skrajne strategie ekologiczne ukazują z jednej strony oportunistyczne (szybko dostosowujące liczebność populacji do warunków) gryzonie i wyspecjalizowane słonie czy żyrafy. W tych układach musiały się też znaleźć australopiteki.

Ryc. 8. Tropy grupy australopiteków skamieniałe w tufie wulkanicznym sprzed 3,5 Ma koło Laetoli w Tanzanii



Anatomia człowieka wykazuje przystosowania do niestabilnego środowiska.

Powstanie człowieka związane jest z przemianą afrykańskich środowisk leśnych w stepowe. Badacze ewolucji od dawna gnębi pytanie, jakie to czynniki doprowadziły wówczas do uformowania wyjątkowych ludzkich cech: najpierw (1) dwunożności a następnie (2) nieproporcjonalnego rozrostu mózgu. Prób odpowiedzi na nie było bez liku i trudno dziś uznać którąkolwiek za w pełni zadowalającą. Jedną z koncepcji objaśniających powstanie dwunożności człowieka wiąże ją z ewolucyjną genezą rodziny. Punktem wyjścia w rozumowaniu jest wyrazista odmienność płci człowieka, wyrażająca się zarówno w odmienności anatomii (dymorfizm płciowy) jak i zachowań.

Mężczyźni są więksi od kobiet. Sugeruje to, że w powstaniu odmienności płci istotny udział miały walki dominacyjne między samcami. Zastanawiające są jednak przy tym cechy wabiące w budowie ciała i zachowaniu ludzkich samic. Wyraża się to przede wszystkim w rozmieszczeniu uwłosienia oraz w otłuszczeniu różnych okolic ciała, w szczególności w pobliżu narządów płciowych i gruczołów mlecznych. Podobny układ cech płci zdarza się u tych ptaków i ryb, których samice konkurują o samca. Dzieje się tak wtedy, kiedy opieka nad potomstwem wymaga nakładów znacznie przekraczających możliwości samicy.

Ewolucja człowieka wypełniła się w okolicznościach całkiem odmiennych od środowiska życia jego zwierzęcych przodków. Choć nie tak niegościnnie suche, jak dzisiejsza sawanna, afrykańskie środowisko formowania człowieka było daleko bardziej niestabilne i opresyjne, niż tropikalny las deszczowy. Przetrwanie w surowym środowisku sawanny wymagało przeciwdziałania podwyższonej śmiertelności. Najprostszym na to sposobem jest **zwiększenie intensywności rozrodu**. I rzeczywiście, jest to jedna z podstawowych różnic pomiędzy człowiekiem i małpami człekokształtnymi.

Biologia rozrodu dogłębnie różni człowieka od małp.

W cyklu rozrodczym człowiek może wydać do kilkanaściorga potomstwa w miejsce kilkorga młodych u swoich małpich przodków. Dodatkowego wyposażenia na początek życia udzieliło pra-ludziom ewolucyjne wydłużenie ciąży, co zwiększyło wagę wydawanego płodu. Przez to kobiety rodzą w bólach, tym bardziej, że z innych powodów radykalnemu zwiększeniu podległy też w ewolucji rozmiary czaszki noworodka. Jakby wciąż było tego mało, człowieka cechuje także stosunkowo długi okres opieki nad potomstwem. Nowe środowisko życia naszych przodków musiało więc być szczególnie uciążliwe.

Każda z tych inwestycji w potomstwo wymaga pozyskania dodatkowej porcji energii i materii. To wymusiło podział ról między płciami. Przedłużona opieka nad licznym potomstwem ograniczyła możliwości pozyskiwania pokarmu przez samicę i zmuszała ją do pozostawania w obrębie niewielkiego terytorium. Na samca spadł obowiązek dostarczania pokarmu z odległych miejsc. Krótki małpi pysk i słabe uzębienie nie nadają się na środek transportu, doskonale do tego były natomiast predestynowane chwytnie ręce. Być może to czynnik, który zmusił przodka człowieka do stanięcia na własnych nogach. Uformowała go zatem społeczna instytucja domu.

Rolą samca było odtąd utrzymanie stada, co wymaga siły fizycznej i sprytu. Walory umożliwiające samicy przekazanie swoich cech potomstwu opierały się na zgoła odmiennych podstawach. W okresowo pojawiających się skrajnie niekorzystnych warunkach (głodu, chłodu czy fizycznego zagrożenia) te samice miały największe szanse na przetrwanie wraz ze swoim potomstwem, których związki z samcem były najmocniejsze. Innymi słowy, im większa atrakcyjność seksualna samicy, tym większe szanse przetrwania jej cech w potomstwie. Jest to mechanizm doboru płciowego na urodę. Otluszczenie ciała samic niewątpliwie zwiększyło możliwości przetrwania i wykarmienia potomstwa, bo daje zapas energii na czarną godzinę. Z drugiej strony cielesne okrągłości są sygnałem nie tylko seksualnej natury, ale też czynnikiem rozładowania agresji. Rysy kobiece są bowiem podobne do dziecięcych. Być może wyprostowana postawa przodków człowieka posłużyła też jako wzmocnienie wzrokowych sygnałów erotycznych.

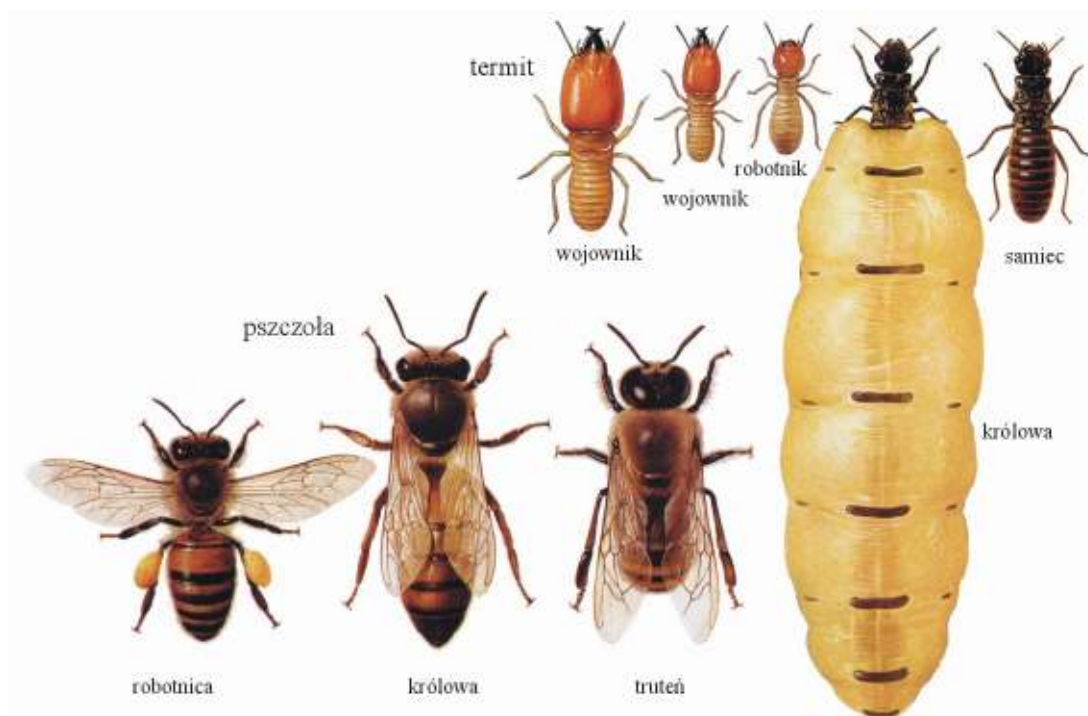
Temat 4. Altruizm biologiczny a samolubny gen

Człowiek to mężczyzna i kobieta. Łącząc w potomstwie zapisy genetyczne każdego z nich, przekazują swoje cechy następnym pokoleniom. Z reguły inaczej traktuje się potomstwo własne, niż potomstwo innych ludzi, przy czym życzliwość maleje wraz ze zmniejszającym się pokrewieństwem. Od czasu poznania genetycznego podłoża związków krwi wszystkich niemal gnębi pytanie, czy genetyczne jest również podłoże naszych uczuć i zachowań społecznych. Pytanie o to, czy kocha się własne dzieci tylko dlatego, że niewygodna ciąża, bolesny poród i dzielone przez obie płci trudy wychowania wpływały na zapis w naszych neuronach? A może to zapis w DNA nakazuje nam wspierać nosicieli naszych genów a nienawidzić obcych?

Dobór dotyczy dziedzicznych zachowań zwiększających szanse przetrwania.

Pierwszeństwo zwrócenia uwagi na moc związków genetycznych i nadania im ścisłej charakterystyki przypada matematykowi i biologowi Johnowi B.S. Haldane'owi, któremu przypisuje się aforyzm lapidarnie przedstawiający tę ideę: „z ochotą oddałbym życie za dwójkę rodzeństwa lub ośmiu kuzynów” (*I would gladly lay down my life for two sibs or eight cousins*). Liczbowy rozkład genów wśród osobników o różnej naturze powiązań genealogicznych jest łatwy do wyliczenia i matematycznego modelowania. Szczególnie pociągającym przedmiotem rozważań jest zjawisko altruizmu, ze względu na swoją skrajność. Genetycy ewolucyjni nadali mu sens biologiczny jako zachowanie, które obniża wartość przystosowawczą poje-

dynczego osobnika poprzez ograniczenie jego możliwości wzrostu czy udziału w rozmnażaniu, ale jest korzystne dla grupy, do której osobnik należy.



Ryc. 9. Kasty owadów społecznych: pszczoły – błonkówki o haplodiploidalnej regulacji polimorfizmu i termity, których wszystkie osobniki są diploidalne (przy jeszcze dalej, niż u błonkówek, posuniętej odmienności budowy

Przyczyny altruistycznych zachowań wyższych organizmów są od lat powodem sporów między badaczami. Odnosi się to szczególnie do tego, czy ewolucja dobiera całe grupy (populacje) na podobnej zasadzie, jak poszczególne osobniki. **Dobór grupowy** miałby objaśniać takie zachowania poszczególnych osobników populacji, które dla nich samych są obciążeniem, są natomiast korzystne dla populacji (czyli altruizm). Rozumowaniu temu zarzucono nieuzasadnione przypisywanie populacji cech „superorganizmu”. Tak kontrowersyjne założenie (o istnieniu ścisłych związków wewnątrz populacji na podobieństwo narządów i komórek) jest do uniknięcia, jeśli odwołać się wyłącznie do egoistycznych interesów nosicieli poszczególnych genów. Ilustracją tego mechanizmu miało być rozprawdzanie materiału genetycznego w populacjach błonkówek, w których płeć określana jest przez liczbę zestawów chromosomów (np. pszczoła). Samce powstają z niezapłodnionych jaj i mają tylko jeden zestaw genów (są haploidalne). Robotnice uzyskują komplet genów haploidalnego trutnia i po jednym z każdej pary genów (alleli) matki, co oznacza, że w teorii mają 75 % genów wspólnych ze sobą, 50 % z matką, ale trutnie łączy z nimi tylko 25 % pokrewieństwa. Interes genetyczny powinien więc kazać im współpracować przede wszystkim ze sobą, w dalszej kolejności opiekować się matką a ignorować trutnia. Jest to koncepcja **doboru krewniaczego**, w skrajnej postaci formułowana jako koncepcja **samolubnego genu**, zgodnie z którą to nawet nie osobniki, ale wręcz pojedyncze geny miałyby być przedmiotem selekcji.

Geny nie działają w izolacji lecz powiązane w sieć zależności.

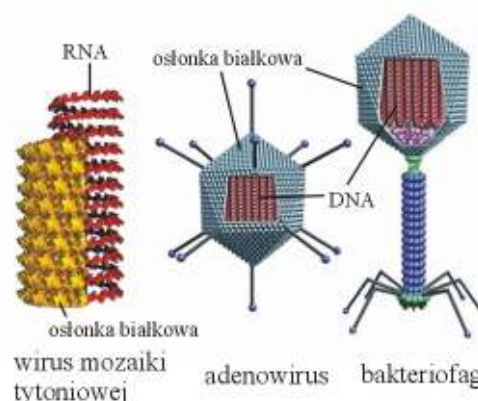
Idea genu jako jedynego obiektu doboru (a przez to i ewolucji) uważana jest jednak przez wielu badaczy za niedopuszczalne uproszczenie. Nie miałyby przecież sensu konkurowanie ze sobą genów w obrębie genomu organizmów bezpłciowych, które przecież ewoluują nie

inaczej od płciowych. Haplodiploidalność nie jest zresztą wcale specyficzna dla organizmów społecznych – większość z nich jest przecież diploidalna. Haplodiploidalną determinację płci wykazują natomiast samotne osy. Bynajmniej nie pokrewieństwo genetyczne każe też rakowi opiekować się żyjącym z nim w symbiozie ukwiałem i przenosić go szczypcami na nową muszlę, bo rosnący rak musi ją co pewien czas wymieniać. Mimo braku jakiegokolwiek pokrewieństwa ukwiał też dba o swego gospodarza. W skrajnym przypadku dobudowuje mu stale „muszlę” wydzielając stopy (eliminuje to ryzyko porzucenia ukwiała przy zmianie muszli).

Jest jednak dziedzina przyrody, w której rzeczywiście idea samolubnego genu znajduje spełnienie. To świat plazmidów i wirusów.

Ze „zdziczałych” genów powstały wirusy.

Plazmidy to krótkie odcinki nośnika dziedziczności (DNA), które są powielane w komórce, choć zwykle nie mają dla niej istotnego znaczenia. Powstają w wyniku nieprawidłowej replikacji chromosomów. Jeśli w produkcie wadliwego rozdziału znajdzie się zapis kodu genetycznego oznaczający początek powielania, będzie ono następować automatycznie bez związku z cyklem podziału komórki. Jest przecież w otoczeniu cała maszyna enzymatyczna niezbędna do przeprowadzenia replikacji. „Zdziczała” część nośnika dziedziczności może więc stać się pasożytem własnej komórki. Jej śmierć i rozpad prowadzi do uwolnienia plazmidów do środowiska. Resztki komórki są spożytkowane przez inne komórki, które rozkładają je na proste związki chemiczne używane jako budulec. Plazmidy są czasem dostatecznie odporne i małe, by w nienaruszonej postaci znaleźć się w nowej komórce-gospodarzu. W ten sposób powstały prawdopodobnie wirusy.



Ryc. 8. Budowa wirusów o różnym stopniu złożoności i różnych nośnikach dziedziczności

Różne fragmenty plazmidowego DNA mają odmienne zdolności do infekowania komórek. Zdolności te są oczywiście dziedziczne, zapoczątkowuje to więc proces ewolucji przez dobór. Powstała ogromna różnorodność **wirusów**, czyli sposobów pasożytowania czystego nośnika dziedziczności na nie należącym doń aparacie powielania. Dotyczą nie tylko DNA ale i RNA wykorzystującego zdolność komórek-gospodarzy do przenoszenia zapisu między różnymi rodzajami kwasów nukleinowych. Niektóre wirusy kodują zapis do syntezy prostych białek, które samoorganizują się w ich otoczkę, rozpoznawaną przez receptory na powierzchni komórek-żywicieli. Krańcem tej drogi ewolucji są **fagi** ze specjalnym aparatem (nóżką) do wstrzykiwania nośnika dziedziczności do infekowanej komórki.

Temat 5. Znaczenie wielkości mózgu człowieka

Postępowanie cywilizowanego człowieka różni od wirusów m.in. to, że kierują nim nie tyle geny, co mózg. Nasz mózg osiągnął obecną objętość co najmniej 100 ka (tys. lat) temu. Nie było bezpośredniego związku między rozrostem mózgu a rozwojem dwunożności czło-

wieka, skoro procesy te dokonywały się w różnym czasie. Powiększanie centralnego układu nerwowego było powiązane przede wszystkim ze wzrostem rozmiarów ciała. Związek ten jest jednak odmienny w linii człowieka, równolegle ewoluującej linii australopiteków i u innych naczelných. Czynn timer, który nadał naszej ewolucji specyficzny kierunek, pojawić się musiał wraz z wyodrębnieniem *Homo habilis*.

Pierwotna przyczyna powiększania mózgu nie miała związku z inteligencją.

Zdaniem niektórych badaczy większe rozmiary mózgu wynikły z powielenia w nim połączeń nerwowych, by zabezpieczyć go przed skutkami fizjologicznego przegrzewania. Grozić ono musiało dwunożnym istotom przystosowującym się do biegania po sawannie w pogoni za zdobyczą. Tak więc **nagość** słabo owłosionej skóry i **rozrost mózgu** mogą być przejawami działania tego samego czynn timer doboru.

Chyba niesłuszne jest natomiast wiązanie wzrostu pojemności puszki mózgowej naszych przodków wyłącznie z rozwojem ich zdolności intelektualnych. Przez półtora miliona lat możliwości te nie były przecież wykorzystywane. Wielki mózg dał człowiekowi co najwyżej potencjalne możliwości. Doskonalenie już powiększonego mózgu wiązało się może z komplikacją układów społecznych wewnątrz stada. Stadna hierarchia dominacji jest skutkiem konkurencji o ograniczone zasoby pokarmu i osobników przeciwnej płci. Nazbyt częste sprawdzanie **struktury dominacji** (czyli walka o władzę każdego z każdym) jest energetycznie kosztowne i przez to zmniejsza szanse przetrwania populacji. Dlatego w ewolucji dochodziło wielokrotnie do zrytualizowania walk czy wręcz wyselekcjonowania czynników trwale rozpoznawanych jako wyznacznik pozycji społecznej.

Zwierzętom o wysoce uorganizowanym centralnym układzie nerwowym właściwy jest szczególny sposób unikania nadmiernego angażowania w walki dominacyjne. Zapamiętują one, przynajmniej na pewien czas, ich rezultaty. Im większe grupy, tym wiedza o hierarchii jest bardziej złożona i wymaga większej pojemności mózgu. Informacje te są zapisywane w rozrośniętych częściach zwojów węchowych – to półkule mózgowe. Ich szczególny rozrost w ewolucji naczelných jest też wyrazem rozwoju funkcji społecznych.

Zachowania społeczne uformowały się w początkach ewolucji człowieka.

Liczebność i zagęszczenie populacji zwierząt stadnych, w tym i człowieka, jest określone przez pojemność środowiska. Regulują je okresy niedoboru pokarmu na tyle długotrwałe, by przynajmniej głodującym osobnikom z dołów hierarchii uniemożliwić przetrwanie. Takie losowe katastrofy zdarzają się rzadko, postronny obserwator ma więc złudne wrażenie beztróskiego życia na łonie natury. W większości środowisk czasy głodu następują okresowo, przewagę mają więc te osobniki, które cechuje zwyczaj gromadzenia zapasów. Dobór wprowadził skłonności takie do dziedzicznego zachowania (behawioru) wielu drobnych kręgowców, np. dzięciołów i wiewiórek czy chomików.

Ewolucja naszych małpich przodków przebiegała początkowo w stabilnym środowisku tropikalnych lasów, dziedzicznej skłonności do oszczędzania więc raczej nie mamy. Dopiero na etapie ludzkim i życia na sawannie rozwój świadomości zaczął przyuczać do przewidywania niekorzystnego rozwoju zdarzeń (czyli do pesymizmu) i intencjonalnego przechowywania żywności na czarną godzinę. Posiadanie zapasów stało się wyznacznikiem miejsca w hierarchii i równocześnie łakomym kąskiem dla tych osobników, których pozycja w hierarchii opierała się na nagiej sile. W miarę wzrostu wydajności gospodarki z przyczyn ekonomicznych formowały się coraz bardziej złożone piramidy zależności.

Hierarchia społeczna jest więc częścią biologicznego dziedzictwa człowieka. Oznacza to, ni mniej ni więcej, że naturalnym układem społecznym w cywilizacji ludzkiej jest despotyzm. Zadziwiające, jak głęboko w naturze ludzkiej zakorzenione jest poczucie miejsca w stadzie. Podległe osobniki potulnie poddają się życzeniom władców ze szczytu hierarchii, nawet jeśli

znajdujące się w ich dyspozycji rzeczywiste możliwości represjonowania są zupełnie iluzoryczne! Trzeba jednak przyznać, że nader często w postawy takie wmieszane jest również działanie innych biologicznie kontrolowanych zachowań. Bodaj najważniejszym z nich jest **instynkt stadny**, który każe solidarnie występować przeciw innym grupom dla obrony terytorium bądź jego rozszerzenia.

Podsumowanie rozdziału 2.

1. Pierwsze dwunożne małpoludy, australopiteki, uformowały się na południu Afryki około 5 mln lat temu przystosowując się do środowiska sawannowego, które wówczas rozszerzyło swój zasięg. Z tego wynikała wysoka rozrodczość człowieka, wydłużona ciąża i opieka nad potomstwem oraz odmienności między płciami.
2. Najstarsze istoty ludzkie (*Homo habilis*) powstały w Afryce ponad 2 mln lat temu w wyniku zmiany roli mózgu (być może przystosowanie do polowań) w stosunku do swoich roślinożernych przodków australopiteków.
3. Pitekanthrop (*Homo erectus*) uformował się w Afryce w początkach epok lodowych około 1,5 mln lat temu, rozprzestrzenił do Azji, a w każdej z ciepłych epok między zlodowaceniami również do Europy.
4. Pomędzy ostatnimi zlodowaceniami południową Europę zajmowali neandertalczyki, współcześni pierwszym Australijczykom. Żyjemy w czasie krótkotrwałego ocieplenia między epokami lodowymi, które nadały obecny kształt biosferze. Zwierzęta epok lodowych wymarły, bo zanikło swoiste dla nich środowisko.
5. Ludy rolnicze przybyły do środkowej Europy około 3 tys. lat p.n.e. skutkiem ocieplenia klimatu, zanim powstał Bałtyk w obecnej postaci i środowiska leśne wokół niego. Ameryka zasiedlona została przez przybyszów z Azji wraz z końcem epoki lodowej. Epoka ta (17-11 tys. lat temu) rozdziela czasy życia w Europie odmiennych ras *Homo sapiens* – łowców reniferów i łowców mamutów.



ryba pancerna *Bothriolepis* z dewonu Łotwy

Rozdział 3. Ewolucja zwierząt kręgowych

*Przebieg ewolucji odtwarza się wstecz, opowieść snuje się jednak zwykle od początku zdarzeń. Nieuchronnie prowadzi ona od prostszych form żywych do coraz bardziej złożonych i więcej potrafiących. Narzuca się określenie takiego następstwa jako postęp w ewolucji. Niestety, zdefiniowanie natury postępu jest równie trudne w biologii, co w naukach społecznych. Niegdyś zdawało się, że dobrze odzwierciedla go wzrost **złożoności**. Liczba komórek lub organów, ani nawet ich różnorodność, same przez się nie stanowią jednak o skuteczności organizmu w pozyskiwaniu zasobów środowiska i przekształcaniu ich we własną masę. Dlatego wstrzymamy się od oceny wyniku ewolucji, skupiając się raczej na poznaniu i zrozumieniu jej przebiegu.*

Temat 1. Pochodzenie małp

By mieć osąd własnej historii trzeba ją przede wszystkim poznać. A historia ta nie zaczęła się przecież od powstaniu człowieka. Trzeba sięgnąć do stadium małpiego. Leśne środowisko życia małp utrudnia dokumentowanie ich ewolucji, bo kości rozpuszczają się łatwo w zakwaszonej ściółce. Mimo to, każdy rok przynosi nowe znaleziska. Wiedza o naszych praprzodkach rozszerza się coraz głębiej w otchłanie czasu.

Ekosystem trawiastego stepu jest geologicznie niedawnym wytworem ewolucji.

Człowiek powstał wśród sawanny. Początek rozwoju siedlisk trawiastych w obszarach dziś objętych przez stepy i pustynie w Eurazji i Ameryki Płn. datuje się dopiero na około 10 Ma (późny miocen). Rozprzestrzenił się wówczas na wielkich obszarach, sięgając na północ aż po Ziemię Ellesmere, zespół ssaków tzw. **fauny hipparionowej** (od dawnej nazwy pierwotnego konia *Hippotherium*). W jej składzie były prymitywne antylopy i jelenie o krótkich rogach, masywnymi zaś rogami obdarzeni byli niepodobni do dzisiejszych przodkowie żyraf. Polowały na tych roślinożerców hieny, **tygrysy szablozębe** i drobne drapieżne podobne do dzisiejszych. W południowej części Europy faunie hipparionowej towarzyszyły **mastodonty**, czyli słonie o długich prostych „kłach” (w rzeczywistości to siekacze) i stosunkowo nieskomplikowanych zębach trzonowych.



Ryc. 1. Szkielet północnoamerykańskiego tygrysa szablozębego; pokrewny gatunek żył w Europie środkowej w początkach plejstocenu

Skoro zarówno sawannowe słonie jak glebowe nicienie, pierwotniaki czy bakterie przetrwały do naszych czasów, to najwidoczniej ich zdolności do wykorzystywania zasobów otaczającego je środowiska są równie duże. Porównywalna więc też musi być zawartość informacji w ich genach o tym, jak najskuteczniej żyć we właściwym im środowisku. Czyżby więc każdy organizm były równie doskonały, skoro wszystkie mają za sobą tyle samo czasu ewolucji? Nic podobnego. Dowodów, że tak nie jest dostarczają przykłady ekspansji gatunków w sytuacjach, kiedy przerwane zostały wcześniej istniejące bariery środowiskowe. W ten sposób po połączeniu obu Ameryk doszło przed 3,2 Ma (milionami lat) do eksterminacji torbaczy na

południe od Panamy. W czasach historycznych nastąpiło wiele podobnych katastrof, zwykle przy udziale człowieka, roznoszącego najrozmaitsze roślinne i zwierzęce chwasty.

Kiedy powstawały małpy człekokształtne, w Polsce tworzył się węgiel brunatny.

Jeśli sięgnąć w czasy przed powstaniem trawiastej sawanny, środowiska afrykańskie ukazują niespotykane dziś oblicze. Epoka środkowego miocenu była bowiem czasem globalnie bardzo ciepłego, wyrównanego klimatu a przez to wysokiego poziomu wód morskich (nie było lądolodu na biegunach) i podwyższonej podstawy erozji na lądach. Na terytorium Polski doprowadziło to do utworzenia rozległych bagnisk, gdzie utworzyły się pokłady bełchatowskiego, konińskiego i turoszowskiego **węgla brunatnego**. W tym czasie nasuwający się od południa górotwór karpacki pogrążył brzeg kontynentu europejskiego tworząc zapadlisko przedkarpackie. Wlały się w nie wody oceaniczne wraz z rafowymi koralowcami, które dziś nie występują nawet w Morzu Śródziemnym! Towarzyszyły im pierwotne wieloryby fiszbinowe i delfiny, których szkielety znajdowane są w wapieniach Pińczowa. Pamiatką po tym jest sól w Wieliczce.

W Afryce rozległe przestrzenie zajmowały wówczas środowiska leśne, pośrednie składem między dzisiejszymi puszciami tropikalnymi i lasami śródziemnomorskimi. W nich powstały małpy człekokształtne.



Ryc. 2. Układ zespołów roślinnych w miocenachskich bagniskach środkowej Europy w epoce powstawania złóż węgla brunatnego; podobna roślinność przetrwała do dziś na południu Ameryki Płn.

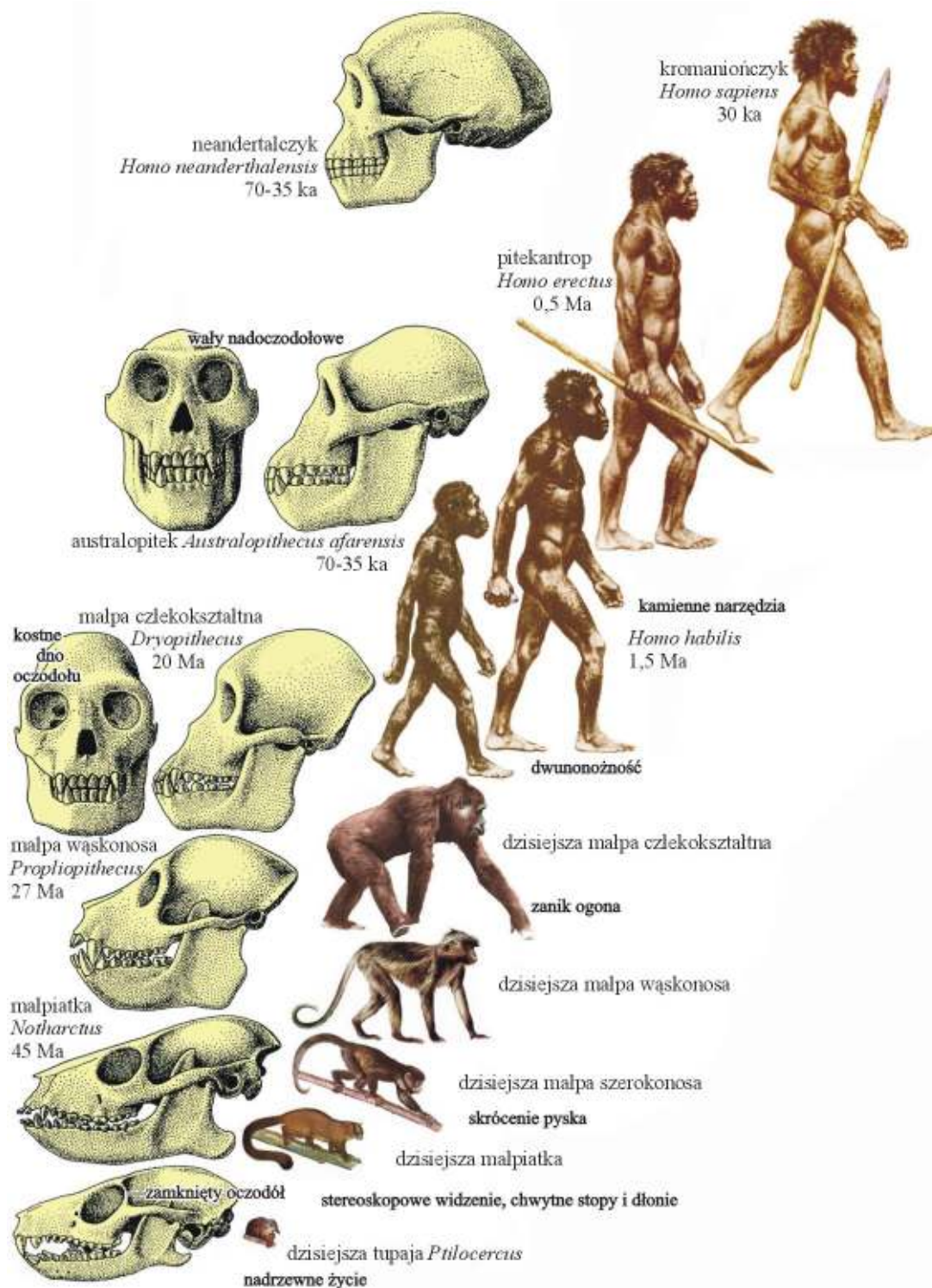
Ewolucja małp to przejaw dostosowania do nadrzewnego życia.

Dzięki skamieniałościom można określić z przybliżeniem czas zaniku ogona w linii naszych przodków, czyli powstanie małp człekokształtnych, na 18 Ma (mln lat; miocen). Małpy pokrewne gibbonom żyły wtedy i w Polsce. Już wcześniej doszło do takiego **skrócenia pyska**, że mieściły się w nim zawiązki jedynie dwu zębów przedtrzonowych (z dwoma korzeniami), co jest odziedziczoną i przez nas cechą małp wąskonosych. Pierwotniejszy stan trzech zębów przedtrzonowych zachowały do dziś amerykańskie małpy szerokonose. Istotnym przystosowaniem do nadrzewnego życia powstałym już dawniej na etapie małpiatek jest czepianie się cienkich gałęzi chwytem dłoni. Z tego wynikł rozrost opuszek palców i **redukcja pazurów** (w koncu pozostały jedynie oblamujące się paznokcie). Mocny chwyt zniósł ograniczenie rozmiarów, któremu podlegają pozostałe zwierzęta skaczące po drzewach, przytrzymujące się kory ostrymi pazurami.

Dla nadrzewnych małpiatek wzrok jest ważniejszy niż węch.

Małpiatkom (**lemurom**) właściwe są cztery przedtrzonowce z każdej strony szczęki, bo zachowały pierwotnie długi pysk. Skrócenie pyska to skutek **stereoskopowego widzenia**. Jest ono niezbędne nadrzewnemu zwierzęciu do właściwej oceny odległości przy skokach z gałęzi na gałąź. Stereoskopia wymaga frontального ustawienia oczu (jak u sowy). Oczy są odtąd tak cenne, że wymagają szczególnej ochrony. Temu służyły masywne łuki brwiowe naszych przodków. Cechą małp, która pojawiła się wśród kopalnych małpiatek i odziedziczona została

także przez dzisiejszego tarsjusza, jest **kostne dno oczodołu**. Już wcześniej osłonę dał gałkom ocznym kostny pierścień wokół oczodołu. Mają go nawet relikty pierwszego stadium ewolucji od pierwotnych ssaków owadożernych do naczelnych – tupaje. Te nadrzewne zwierzęta, przypominające naczelne również owalnymi uszami, do orientacji w przestrzeni posługują się w równym stopniu wzrokiem i słuchem.



Ryc. 3. Przemiany czaszki i pokroju ciała w ewolucji ssaków naczelnych podczas trzeciorzędu (kopalne tupaje są znane tylko z fragmentarycznych szczątków, przedstawiony jest więc jedynie gatunek dzisiejszy); uważa się, że historia człowieka jest jedynie niewielkim wycinkiem tych przemian

Doskonaleniu wzroku małp towarzyszyła rezygnacja z czułości węchu, tak typowej dla większości ssaków. Cechująca większość ssaków wilgotna skóra wokół nozdrzy, ułatwiająca wychwytywanie zapachów, przetrwała jedynie u małpiek. Ukoronowaniem tej degradacji narządu węchu są wąskie przegrody nosowe małp Starego Świata, odziedziczone przez człowieka.

Niewiele w tym wszystkim walorów, które uzasadniałyby dumną nazwę „naczelnych”. W sposobie życia i poruszania się wśród drzew była już jednak zaródź sukcesu ewolucyjnego. Wynikł on z uposażenia w szczególne narządy poznawania świata (oczy i mózg) i jego przetwarzania (chwytnie dłonie).

Wśród zębów i fragmentów kostnych niepozornych ssaków z ery dinozaurów są też szczątki naszych przodków w linii prostej. Koniec dinozaurów 65 ka temu to czas dogłębnych przemian środowiska Ziemi. Nasuwa się pytanie: jaki był ich wpływ na ewolucję świata żywego?

Temat 2. Wpływ środowiska na tempo ewolucji

Nie ulega wątpliwości, że przemiany środowiska w dawnych epokach geologicznych wpłynęły na dzieje życia. Związek między zmiennością środowiska a tempem ewolucji nie jest jednak bynajmniej oczywisty. Większość badaczy dzisiejszych organizmów przyjmuje, że do zaistnienia ewolucji konieczna jest zmiana środowiska, czyli kierunku i intensywności doboru, zaś dopływ mutacji ma drugorzędne znaczenie, bo wystarczający jest ich zasób w naturalnej zmienności populacji. Uzasadnieniem tej tezy są spektakularne rezultaty hodowli. Rozbieżność opinii dotyczy natomiast tego, czy motorem ewolucji jest zmiana nieożywionego otoczenia (środowiska abiotycznego) czy raczej współwystępujących organizmów (np. „wysięg zbrojeń” drapieżników z ofiarami).

Doświadczenia i hodowla mylnie sugerują, że tempo ewolucji zależy tylko od selekcji.

Podejmowane wielokrotnie próby sprawdzania przy pomocy kopalnego zapisu ewolucji, która z hipotez o związku tempa ewolucji ze zmianami środowiska jest prawdziwa doprowadziły do konkluzji zaskakującej i sprzecznej z obydwoma. Odtworzonych zostało wiele bardzo kompletnych szeregów przemian ewolucyjnych. Ilościowo określono w nich stopniowe zmiany częstości cech w populacjach, których początek i koniec nierzadko różnią się w stopniu wystarczającym do zaliczenia nie tylko do różnych gatunków, ale wręcz rodzajów. Dotyczy to najrozmaitszych organizmów, w tym trzeciorzędowych małpiek z Ameryki Płn. Zaskakujące jednak, że tempo ewolucji jest prawie jednostajne w niemal wszystkich dobrze udokumentowanych przypadkach. Co więcej, migracje (a więc zmiana warunków konkurencji), jak również miejscowe czy globalne zmiany środowiska, nie miały zauważalnego wpływu na tempo przemian. Wręcz przeciwnie, to **stabilne środowisko sprzyjało szybkiej ewolucji**. Jest to cecha ewolucji od dawna znana dzięki zapisowi kopalnemu w długo istniejących jeziorach (takich, jak Bajkał).

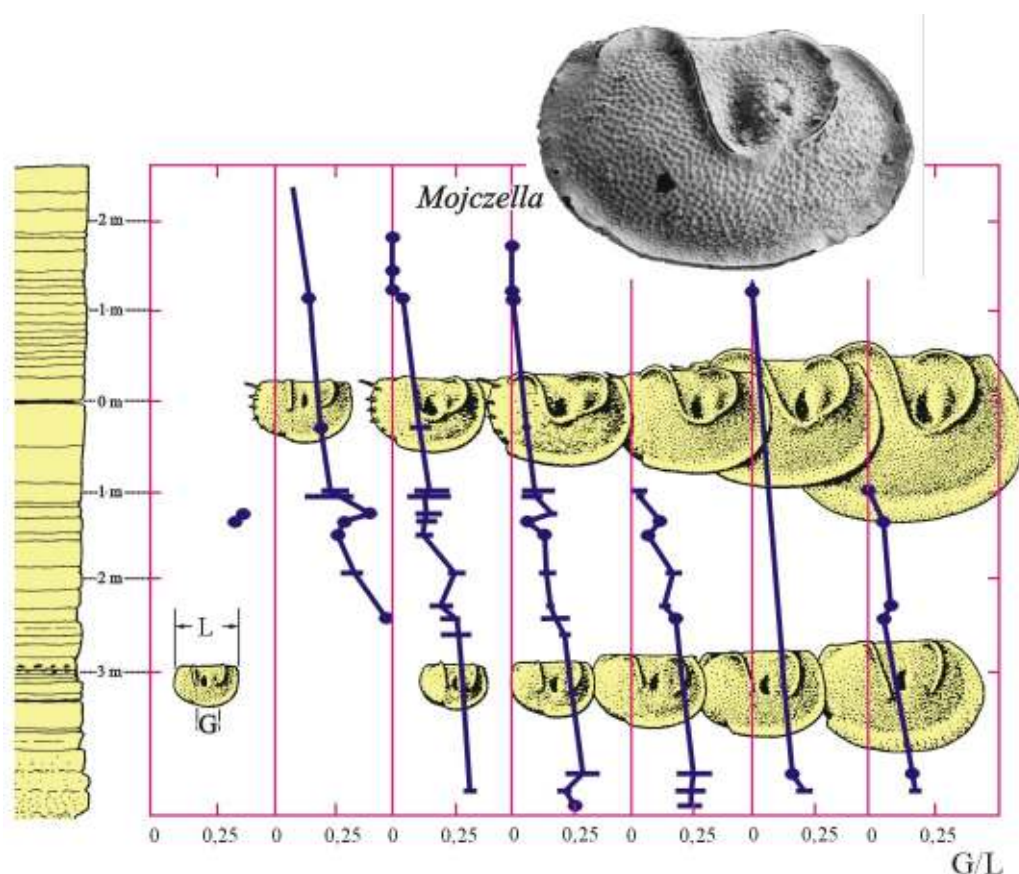
Tak więc **mała podaż korzystnych mutacji jest głównym czynnikiem ograniczającym pojawianie się innowacji ewolucyjnych**. Szybkie zmiany sposobu działania doboru (nacisku selekcyjnego), mają raczej skutek zaburzający. Wyjaśnia to, dlaczego te same gatunki, które w starych jeziorach podlegały kierunkowej ewolucji, gdzie indziej niemal się nie zmieniają, migrując pomiędzy środowiskami krótkookresowych zbiorników. Ewolucję uniemożliwiają im chaotyczne zmiany kierunku doboru.

Zapis kopalny ukazuje zatem niezgodność między skutecznością doboru sztucznego a niezwykłą powolnością ewolucji w przyrodzie. Skoro bakterie tak szybko mutują w laboratoriach, dlaczego ich fizjologia nie uległa istotnym zmianom przez miliardy lat? Pierwszy zwrócił na to uwagę wspomniany już John B.S. Haldane i od jego nazwiska nazywane to jest

„paradoksem Haldane’a”. Zapewne łatwiej jest psuć dorobek ewolucji w laboratorium czy hodowli, niż przypadkiem wpaść na naprawdę nowe usprawnienie fizjologii.

Zmiany środowiskowe nie stymulują ewolucji, lecz ją utrudniają.

Człowiek nie ma bynajmniej pierwszeństwa w szkodeniu przyrodzie. Katastrofa ekologiczna, która przed 65 Ma (mln lat) doprowadziła do wymarcia dinozaurów, zniszczyła dorobek stu pięćdziesięciu milionów lat ich historii. Musiała być dotkliwa i dla naszych ssących przodków. Zmiany warunków środowiskowych na granicy okresów geologicznych kredy i trzeciorzędu nie były jednak całkiem nagłe i niespodziewane. Już setki tysięcy lat wcześniej opadać poczęły wody oceanu. Była to oznaka zbliżania się do końca długotrwałej ery wysokiego poziomu mórz i braku stref klimatycznych. To właśnie stabilne warunki umożliwiły faunom morskim i lądowych długotrwałą kierunkową ewolucję. Niezwykle było nie tyle nadejście zmian, lecz raczej to, że tak długo trwał na Ziemi wyrównany klimat.



Ryc. 4. Przykład szczegółowo udokumentowanej ewolucji stawonoga (małżoraczka z ordowiku Gór Świętokrzyskich) w stabilnym środowisku chłodnego morza. Przedstawione są przemiany każdej z wylinek osobno; można je rozróżnić w każdej z kolejnych próbek dzięki nieciągłemu rozkładowi rozmiarów. Zwróć uwagę, że nowa cecha pojawiła się w późnym stadium wzrostu (ostatnia wylinka) i rozprzestrzeniła się do stadiów młodocianych przez około 20 Ma objętych przez zapis w tym następstwie warstw skalnych

Dinozaury wymarły w wyniku zmian środowiska o nieznannej przyczynie.

Przyczyną zakończenia spokojnej ery dinozaurów mogły być pierwsze przejawy nawrotu zlodowaceń na bieguny. Nie zachowały się jednak do naszych czasów ich ślady. Nie wykluczone więc, że pierwotną przyczyną przekształceń klimatu były raczej zmiany w cyrkulacji ciepła we wnętrzu Ziemi, lokalnie wynoszące jej skorupę i zmieniające układ kontynentów, a w konsekwencji i prądów morskich. Takie było podłoże podobnych, choć mniej dramatycznych

nych przemian w dawniejszej przeszłości geologicznej.

Ogromną popularność zyskała jednak koncepcja katastrofy kosmicznej, bo pobudza wyobraźnię i jest z pozoru łatwym objaśnieniem zjawisk ekologicznych. Ze zdarzeniami na granicy kredy i trzeciorzędu wiązany jest wielki krater meteorytowy na Jukatanie. Skoro jednak środowisko zaczęło się zmieniać na długo przed końcem świata dinozaurów, katastrofa musiałaby przypaść na kulminację procesów zapoczątkowanych bez jej udziału. Niedawno przeprowadzone wiercenia geologiczne wskazują, zdaniem badaczy wydobytych z rdzeni otworów, że meksykański krater powstał kilkaset tysięcy lat przed gruntowną wymianą faun morskich.

Bez wątpienia **przekształcenie klimatu** Ziemi na początku okresu trzeciorzędu 65 Ma (mln lat) temu doprowadziło do dogłębnej zmiany warunków ekologicznych. Różnice temperatur między strefami wzmogły cyrkulację atmosferyczną i wód oceanicznych, które uruchomiły zasoby biogenów spoczywające na dnie i przeniosły je na płycizny. Gdzie wcześniej trwały ubogie, ale stabilne i gatunkowo różnorodne ekosystemy (np. środowisko kredy piszącej złożonej z wapiennych łusek złotowiciowców), doszło do nagłego podwyższenia produkcji biologicznej. Sprzyjało to nielicznym gatunkom oportunistycznym potrafiącym wykorzystać krótkotrwałe okresy obfitości i przetrwać okresy głody (odpowiednio podwyższając lub obniżając liczebność populacji). Dla gatunków reprezentujących strategię ekologicznej specjalizacji (w tym dinozaurów, plezjozaurów i amonitów) oznaczało to kres istnienia. Przywróciło jednak szanse ssakom.

Temat 3. Ewolucja rozrodu ssaków

Embrion większości dzisiejszych ssaków jest zaopatrywany w substancje pokarmowe poprzez **łożysko**, czyli powierzchnię ścisłego kontaktu błony jajowej ze ścianą zmodyfikowanego jajowodu (macicy) przystosowanego do odżywiania płodu. Wspomaganie rozwoju zarodka przed wydaniem go na świat daje tak oczywiste korzyści, że ewolucyjne formowanie narządów analogicznych do łożyska było częste w świecie zwierząt i roślin. Ścisłe podobieństwo budowy dowodzi jednak, że w ewolucji łożyskowców powstało ono tylko raz. U niektórych ssaków wciąż pozostaje na pierwotnym stadium i nie krwawi przy odlepianiu od ściany macicy. Macica stała się w pełni pojedyncza tylko u nietoperzy i wyższych naczelnych. Kanały moczowopłciowe samic niektórych ssaków owadożernych wciąż uchodzą do kloaki, jak u stekowców. Ewolucyjne doskonalenie sposobów rozrodu następowało więc niezależnie i równolegle w różnych gałęziach rozwojowych ssaków.

Łožyskowce różni od torbaczy dłuższy czas odżywiania zarodka w macicy.

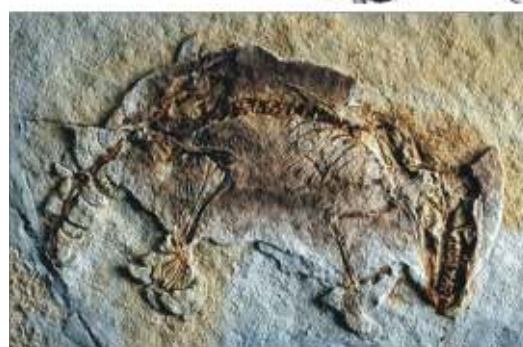
Prawdziwe łożysko, ściśle zespolone ze ścianą (wciąż podwójnej) macicy, powstaje nawet u pewnych torbaczy. Hormony torbaczy niedługo podtrzymują ciążę i maleńki płód opuszcza macicę nie do końca uformowany. Dokończenie rozwoju wymaga przyssania się do sutka gruczołu mlecznego. Dlatego użębienie jest noworodkowi zbyteczne – zęby mleczone powstają tylko w pozycji trzeciego przedtrzonowca. Ta szczególna cecha wymiany zębów umożliwia rozpoznanie torbacza w materiale kopalnym i wiadomo, że rozmnażały się w tak szczególny sposób już 70 Ma (mln lat) temu, współcześnie z dinozaurami.

Najprymitywniejsze dziś żyjące torbacze wcale nie mają torby, mają jednak **sutki**. Do skupienia ujść przewodów gruczołu mlecznego w sutku doszło już przed stoma milionami lat, skoro służą one oseskom zarówno torbaczy, jak łożyskowców. Można sobie wyobrazić, że wspólny ich przodek składał jaja, z których wyklute nieporadne młode ssaly mleko matki. Wymagało to od samicy opiekuńczych zachowań i pozostawania w spokoju przez długi czas karmienia; jak to muszą czynić australijskie stekowce, których młode do dziś zlizują mleko z brzucha matki. Niedogodność ta została wyeliminowana różnymi sposobami dopiero po roz-

dzieleniu dróg ewolucji. W linii torbaczy przez trwałe przyssanie noworodka, a w toku późniejszej ewolucji osłonięcie go torbą przed mechanicznymi zagrożeniami. W linii łożyskowców wspieranie rozwoju płodu przesunięte zostało do macicy, pozwalając na skrócenie czy mniejszą intensywność laktacji.



Ryc. 5. Przodek ssaków łożyskowych z wczesnej kredy (120 Ma) północnych Chin; rekonstrukcja całego zwierzęcia i szkielet z uwzględnionymi resztkami futra. O jego miejscu na drzewie rodowym świadczy uzębienie



Zarówno stekowce jak torbacze odżywiają zarodek w macicy.

Dzisiejsze stekowce, mimo iż składają jaja, nie są wcale zwierzętami jajorodnymi w takim sensie jak gady czy ptaki. Ich jajo w momencie zapłodnienia nie zawiera dostatecznie dużo żółtka, by umożliwić rozwój zarodka. Rozpoczyna się on w macicy, w trakcie zaopatrywania w żółtko i przekazywania substancji pokarmowych z płynu wypełniającego jamę macicy. Dopiero w stadium dość zaawansowanego embrionu powstaje skórzasta otoczka jajowa. Jajo niektórych torbaczy też ma keratynową skorupkę, która ulega zniszczeniu dopiero tuż przed porodem.

Jajorodny wspólny przodek stekowców i innych ssaków, bez sutków a jedynie z polami melcznych gruczołów na brzuchu, żył zapewne w okresie jurajskim, około 140 Ma (mln lat) temu.



stekowiec



torbacz



łożyskowiec

Ryc. 6. Noworodki głównych grup dzisiejszych ssaków. Kolczatki składają małe jaja zawierające zaawansowany w rozwoju płód, który wkrótce wykluwa się i rozwija dalej zlizując mleko matki; równie mały noworodek kangura na stałe przytwierdza się do sutka; rozwój płodu łożyskowca znacznie dłużej wspomagany jest w drogach rodnych samicy.

Temat 4. Pochodzenie ssaków

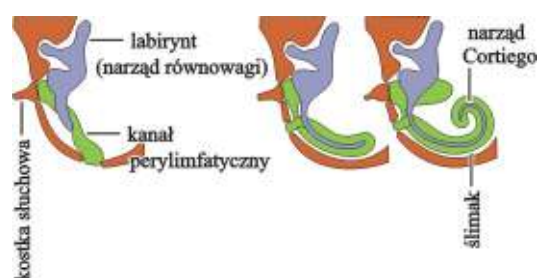
Przez ponad sto milionów lat swojej historii ssaki były niewielkimi zwierzątkami pokroju szczura żyjącymi na marginesie świata dinozaurów. Sądząc z rozwoju oczu i ośrodków zmysłowych w mózgu były zwierzętami nocnymi, nie konkurującymi z wyłącznie dziennymi gadami. Słuch początkowo nie był ich mocną stroną. Wyznacznikiem czułości słuchu jest długość **ślimaka ucha wewnętrznego**, który uformował się dopiero w okresie kredowym – u jurajskich ssaków miał wciąż jeszcze formę krótkiego stożka. Nie mogło być jednak mowy o doskonaleniu urządzenia przetwarzającego drgania w impulsy nerwowe, dopóki zbyt niedoskonały był przekaznik tych drgań (kostki słuchowe).

Powstanie ucha i uzębienia swoistego dla ssaków to aspekty jednego procesu przemian.

Okolo 220 Ma (pod koniec triasu) temu doszło w ewolucji od gadów ku ssakom do oddzielenia narządu odbioru drgań (ucho środkowe) od narządu rozdrabniania pokarmu (szczęki). Zgodnie z przyjętą przez paleontologów konwencją, zdarzenie to wyznacza powstanie ssaków, choć inne cechy uważane za ssace powstały zapewne wcześniej. Kość żuchwowa, pierwotnie tworząca tylko przód złożonej gadziej żuchwy, rozrosła się wtedy do tego stopnia, że dotarła do stawu. Wszystkie pozostałe kości (odziedziczone jeszcze po rybach i płazach) odłączyły się od stawu. Zamiast wzmacniać szczęki, stały się częścią łańcucha przenoszenia dźwięków wraz z pierwotną pojedynczą kostką słuchową. Błona bębnekowa, rozpięta na jednej z kości dawniej należących do żuchwy, przenosi odtąd drgania do mózgu poprzez **trzy kostki słuchowe** ustawione w szereg.

Gady wymieniają zęby przez całe życie w sposób nieuporządkowany – stary ząb wyłamuje się, a na jego miejsce wyrasta nowy. Nie może więc być mowy o ścisłym dopasowaniu do siebie uzębienia żuchwy i górnej szczęki. W ewolucji triasowych przodków ssaków doszło jednak do zsynchronizowania **wymiany zębów**. Dzisiejsze ssaki wymieniają zęby tylko raz. Dzięki temu utrudniające gryzienie luki w uzębieniu trwają krótko, tylko podczas wymiany zębów mlecznych na stałe. Zmniejszyła się też liczba zębów. Umożliwiło to dostosowanie do siebie kształtów stykających się ze sobą koron zębów.

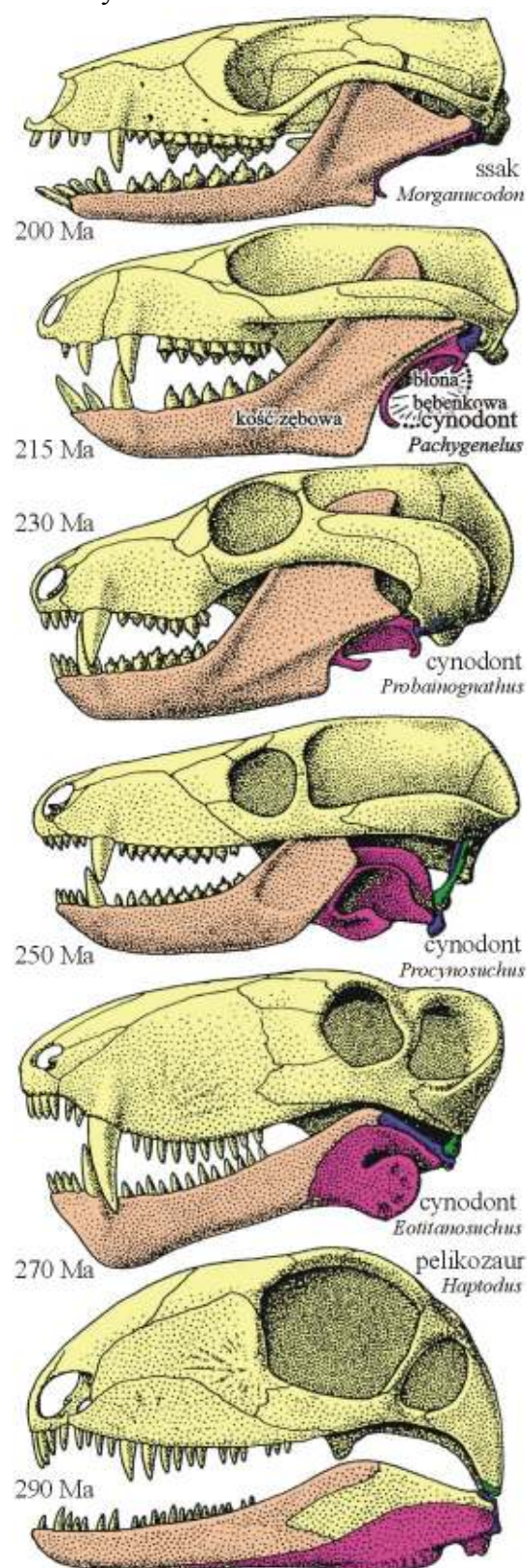
Ryc. 7. Diagram przedstawiający powstanie narządu słuchu kęgowców lądowych w wyniku dołączenia dodatkowego kanału linii bocznej do odziedziczonego po rybach narządu równowagi. Im dłuższy narząd Cortiego, tym większy zakres częstotliwości odbierany przez ucho; jego ślimakowate zwinienie umożliwia oszczędne upakowanie wewnątrz czaszki



Poszczególne zęby podlegały odtąd specjalizacji, stając się tnącymi siekaczami i penetrującymi kłami na przedzie pyska oraz miażdżącymi trzonowcami w tyle. Spłaszczenie i komplikacja koron tych ostatnich umożliwiła też boczne ruchy rozcierania pokarmu (**żucie**). Choć rozcieranie pokarmu zębami zdarza się i u gadów, opiera się na innych zasadach, np. szczęki dzisiejszej reliktovej hatterii, podobnie jak najprymitywniejszych mezozoicznych ssaków, poruszają się wzdłużnie. Z kolei roślinożerne dinozaury miały elastyczne ramiona żuchwy, które „rozjeżdżały się” przy nacisku a rolę trzonowców pełniły złożone baterie zębów. Ssaki poruszają żuchwą okrężnie na boki dzięki naprzemiennym skurczom mięśni żujących.

To właśnie ewolucyjny rozrost przyczepów tych mięśni przytwierdzonych do kości żuchwowej żuchwy doprowadził do jej rozrostu. Wcześniej już przyczep drugiego końca mięśnia rozszerzył się ku szczytowi czaszki tak, że w końcu permu (250 Ma) pola przyczepów z obu boków zetknęły się niemal ze sobą. Z pierwotnego płaskiego dachu czaszki pozostał tylko

grzebień. Jego zwężenie i pogrubienie zakryło pradawny narząd światłoczuły (**oko ciemieniowe**), który wśród dzisiejszych kręgowców zachowała jedynie hatteria. Pozostałością oka ciemieniowego jest **szyszynka** o roli pośrednio związanej wszak z odbieraniem bodźców świetlnych.



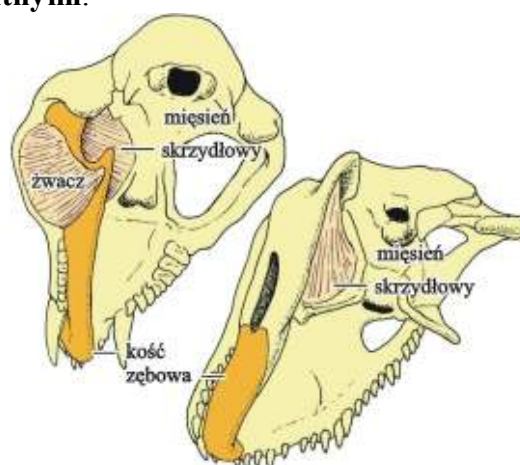
Ryc. 8. Przekształcenia czaszki, które doprowadziły do uformowania ssacej serii kostek słuchowych z kości żuchwy i czaszki gadów ssakokształtnych. Zwróć uwagę, co stało się z tylną częścią żuchwy i jej stawem

Termoregulacja jest najdawniejszą właściwością fizjologii ssaków.

Przejawem fizjologicznej doskonałości ssaków (podobnie jak i ptaków) jest nie tyle podwyższona temperatura ciała, co zdolność do jej regulacji. Wymaga to z jednej strony powstrzymywania utraty ciepła, z drugiej łatwości jego oddawania. Utrzymanie ciepła zapewnia ssakom okrywa **włosów**, które powstają z martwych komórek wypełnionych keratyną. Najstarsze znaleziska włosów ssaczy pochodzą dopiero sprzed 130 Ma (wczesna kreda).

Można jednak ze znalezisk tych wywnioskować, że włosy powstały znacznie wcześniej. Należały bowiem do linii rozwojowych ssaków, które wyodrębniły się ponad sto milionów lat wcześniej (w późnym triasie). Włosy pojawiły się zapewne już w epokach lodowych permu jako przystosowanie do życia w chłodnym klimacie wysokich szerokości geograficznych. Naszych prawdopodobnie owłosionych przodków nie mających jeszcze ssaczej budowy ucha i szczęk przywykło się nazywać **gadami ssakokształtnymi**.

Ryc. 9. Różnice w umięśnieniu szczęk gadów (krokodyl) i ssaków (pies); przedstawione jest tylko lewe ramię żuchwy. Naprzemienne skurcze mięśni żwacza i skrzydłowego umożliwiają ssakom okrężne ruchy żuchwą, czyli żucie



Nadmiaru ciepła zwierzęta pozbywają się zwykle przez odparowanie wodnej wydzieliny. Ssakom ułatwiają to pofałdowania wewnątrz **jamy nosowej**. Mają one wewnętrzny kostny szkielet, dzięki któremu zdolność regulacji temperatury ciała da się zidentyfikować w stanie kopalnym. Miały ją już późnopermskie (260 Ma) gady ssakokształtne. Nie wiadomo natomiast jeszcze, od kiedy gruczoły potowe wspomagają termoregulację.

Temat 5. Opanowanie lądu przez czworonogi

To, co dziś uważamy za jednorodny zestaw cech ssaków czy jakiegokolwiek innej gromady kręgowców, powstawało stopniowo. Gdzie się postawi granicę między ssakami i gadami jest sprawą umowy. Jeśli włączyć do nich wymarłe gady ssakokształtne, to cechą diagnostyczną dla ssaków stałoby się położenie błony bębenkowej ucha przy stawie żuchwowym, okrywa ciała z włosów wykluczyłaby jakąś część gadów ssakokształtnych, zaś gruczoły mleczne zapewne znaczną część mezozoicznych form o typowo ssaczej budowie ucha. Obecnie używana definicja granicy między ssakami i gadami oparta na powstaniu ucha środkowego z trzema kostkami słuchowymi jest po prostu najwygodniejsza w użyciu dla paleontologów.

Ssaki wyodrębniły się z gadów przed powstaniem ich dzisiejszych grup.

Pod względem niektórych cech fizjologii (np. wydalanie azotu w postaci mocznika a nie kwasu moczowego) ssaki są bardziej prymitywne od gadów i ptaków. Występowanie **pazurów** i **lusek** również u ptaków i gadów wskazuje na to, że mieli te cechy ich przodkowie wspólni ze ssakami. Wiemy, że ostatni taki wspólny przodek żył w późnym karbonie, 300 Ma (mln lat) temu. Równie dawna musi być konstrukcja męskiego narządu kopulacyjnego, skoro u pierwotnych gadów (żółwi i krokodyli), ptaków (strusi czy łabędzi) i ssaków (również stekowców) ma podobną budowę. Składa się z napełnianych krwią ciał jamistych na krawędzi

kloaki, które dzięki kolagenowej błonie podstawnej pełnią rolę hydraulicznego szkieletu. **Narządy kopulacyjne** są niezbędne w środowisku lądowym, bo gamety muszą pozostawać w środowisku wodnym. Dlatego powstały niezależnie od siebie w ewolucji bardzo wielu zwierząt lądowych.

Martwe komórki naskórka to kluczowy „wynalazek” czworonogów lądowych.

Suche osłonki jaj i skóry uniezależniają naszych przodków od wody poczynając od schyłku epoki formowania pokładów węgla w Europie (późny karbon). Obydwie z tych cech nie były bynajmniej proste do wyselekcjonowania. Zwierzęta wtórouste, do których należą również kręgowce, nie mają zdolności wydzielania zewnątrzkomórkowej kutikuli (którą osłaniają ciało przed wysychaniem stawonogi). Dlatego ich skóra musiała być zwilżana wydzieliną gruczołów skórnych, dopóki nie pojawił się wynalazek **naskórka**. Naskórek to martwe komórki nabłonkowe z bardzo rozbudowanym białkowym cytoszkieletem, szczególnie z włóknami keratyny. To dzięki naskórkowi nasi gadzi przodkowie mogli bytować na lądzie w oddaleniu od wody. Obumieranie komórek z kolagenem umożliwiło powstanie odpowiednika żuka wśród kręgowców – żółwia, ale węże muszą przez to linieć niczym stawonogi.

Wcześniejsze czworonogi (i pochodzące od nich płazy) ze środowiskiem wodnym wiązały również sposób rozmnażania. Jaja nie jest łatwo odizolować od wody, bo pod nieprzepuszczalną otoczką zarodkom groziłoby uduszenie a później zatrucie produktami przemiany materii. Potrzebne są przepuszczalne dla powietrza błoniaste lub wapniejące **skorupki** i odpowiedni zestaw błon płodowych, zawierający zbiornik na mocz zarodka.

Pierwsze płazy powstałe z ryb trzonopłetwych niepodobne były do dzisiejszych.

Zginające się w stawach kończyny płazów, odziedziczone przez inne czworonogi, powstały 370 Ma temu (pod koniec dewonu) z płetw parzystych wcześniej używanych do pływania po błocie. Formy przejściowe (m. in. *Acanthostega*), miały jeszcze pokryty łuskami ogon z kostnymi promieniami a dłonie i stopy z ośmioma lub siedmioma **palcami**. Pierwotne płazy nie były podobne do ich dzisiejszych potomków, lecz raczej do krokodyli (wtórnie do nich upodobnionych pod koniec triasu w wyniku odwrócenia kierunku ewolucji). Odziedziczyły masywną czaszkę i dość duże rozmiary po bytujących na płyciznach rybach trzonopłetwych, które wcześniej utraciły rybi ogon i płetwę grzbietową. Nie dałoby się odgadnąć ani ich wyglądu ani przebiegu ewolucji, gdyby nie skamieniałości.

Ryc. 10. Czaszka ryby trzonopłetwej bliskiej przodkowi płazów z późnego dewonu (370 Ma) Łotwy; oczy na wierzchołku głowy sugerują ziemnowodny tryb życia, dzięki licznym szkieletom wiadomo, że gatunek ten nie miał już płetwy grzbietowej



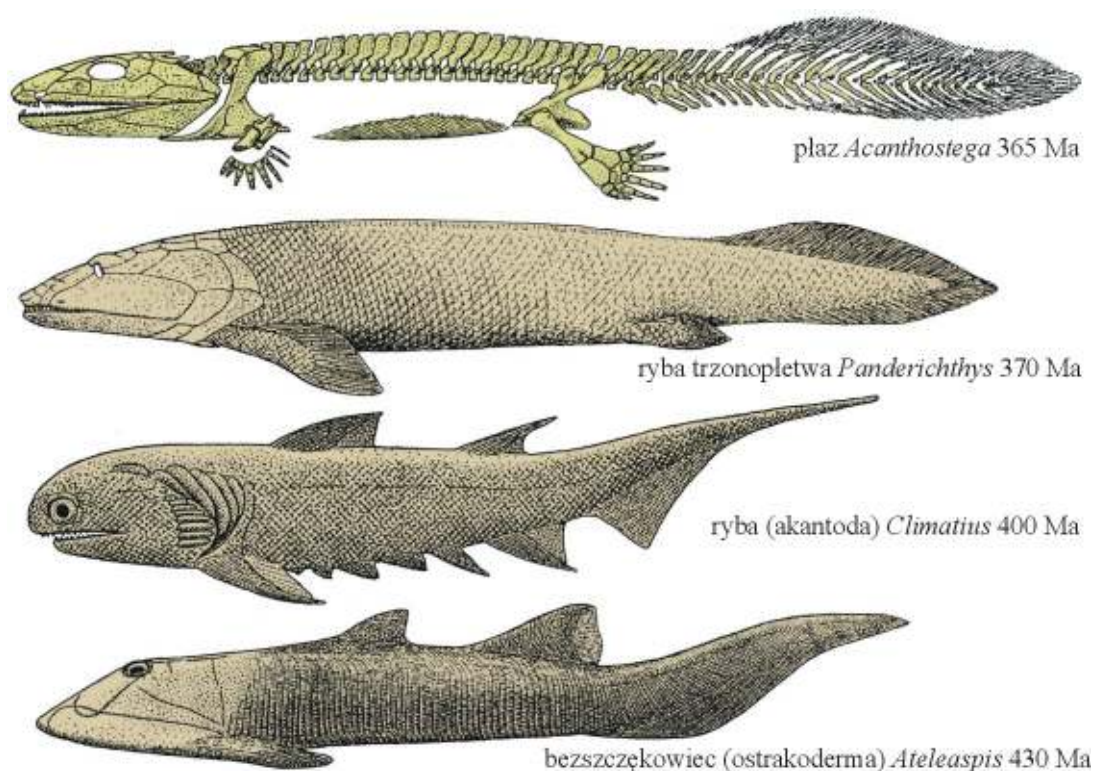
Temat 6. Początki kręgowców

Wiele cech, które kojarzą się dziś z płazami, ma znacznie dawniejszą od nich historię. Należy tu oddychanie **płucami** i stadium rozwojowe **kijanki** o zewnętrznych skrzelach. Tego typu larwy i płuca cechują wiele pierwotnych ryb, których drogi ewolucji oddzieliły się od linii wiodącej do płazów już 410 Ma temu (w okresie syluru). Żyjące na płyciznach sylurskie ryby najwidoczniej rekompensowały sobie brak tlenu w wodzie polykając pęcherzyki powie-

trza. Dobór naturalny przekształcił uchyłki jelita wchłaniające to powietrze w płuca. Dopiero znacznie później z płuc powstał pęcherz pławny, ułatwiający utrzymanie się w toni wodnej.

Nie wiadomo jeszcze jak powstały szczęki i parzyste nozdrza.

Jedną z największych nierozwiązanych dotąd tajemnic ewolucji jest powstanie **szczęk** i parzystych płetw, czyli powstanie ryb. Uzębione szczęki umożliwiły im drapieżnictwo. W sylurskich, szybujących w toni wodnej (bo nie miały pęcherza pławnego ani płuc) akantodach mamy wspólnego przodka z rekinami. Ich płetwy wspierały się na kostnych kolcach, które stopniowo zanikały w ewolucji rekinów. Domyślamy się na podstawie rozwoju zarodkowego dzisiejszych ryb, że szczęki powstały z pierwszego łuku skrzelowego a łuski skórne na ich krawędzi przekształciły się wtedy w ostre zęby.



Ryc. 11. Przemiany pokroju ciała wodnych kręgowców w ewolucji od sylurskich (420 Ma) bezszczękowców ostrakoderm (powstały wtedy parzyste płetwy piersiowe, dwie grzbietowe i asymetryczna ogonowa) przez ryby akantody (płetwy brzuszne i odbytna), po późnodewońską (370 Ma) rybę trzonopłetwą (utraciła płetwy grzbietowe a ogonowa podległa uproszczeniu) i płaza *Acanthostega* z wielopalczastymi kończynami-płetwami (365 Ma)

Nie znaleziono dotąd form przejściowych między sylurskimi rybami a ordowickimi (460 Ma) bezszczękowcami. Wśród wczesnosylurskich **bezzszczękowców** są takie, których płetwy nieparzyste i piersiowe miały postać taką samą jak u ryb. Mineralna tkanka ich łusek nie różniła się też istotnie od rybiej – zawierała komórki otoczone fosforanem wapnia (cechy **kości**). Nasyceń fosforanem wapnia poczęła też ulegać chrząstka ich szkieletu osiowego. To początek przemian, które doprowadziły do konstrukcji naszego szkieletu, w którym kości powstały ewolucyjnie ze zlanych w płyty łusek (pochodzenia skórno, np. obojczyki) nie różni się już niczym od kości pochodzenia chrzęstnego (np. żeber). Zupełnie odmienna od ryb była jednak budowa otworu gębowego i nieparzystego nozdrza (podobna raczej do dzisiejszego minoga). Przodkom tych bezszczękowców (czyli również minoga i ryb) ewolucyjny rozrost **kanalików nerkowych** dał zdolność do regulowania zawartości soli w krwi. Te prze-

miany w fizjologii nerek otworzyły naszym przodkom środowiska wodne wnętrza kontynentów. Poczynając od ordowiku mogą z mórz wpływać do wód słodkich.

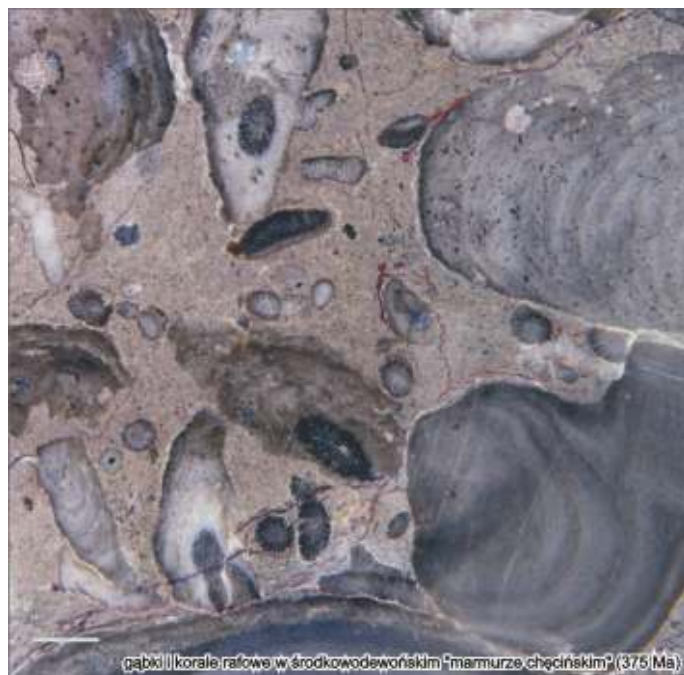
Pierwotne kręgowce nie miały zdolności osmoregulacji.

Z powodu krótkich kanalików nerkowych w wodach o obniżonym zasoleniu nie mogą do dziś żyć śluzice i nie udawało się zasiedlić wysłodzonych wód wymarłym **konodontom** przez prawie trzysta milionów lat ich historii (od końca kambru do końca triasu). Konodonty były pierwszymi strunowcami zdolnymi do wytwarzania fosforanowego szkieletu pod powierzchnią nabłonka, podobnie jak szkliwo (**emalia**) zębów. Z fosforanowych ząbków, które są bardzo pospolitymi mikroskopijnymi skamieniałościami, złożony był ich chwytny aparat gębowy. Inaczej niż u ryb, zwierzał się z boków, a nie od dołu do góry. Opanowując toń wodną ewolucyjnie rozbudowały narządy zmysłów i lokomocji. Miały duże oczy, które są wypustkami mózgu, co dowodzi wysokiego rozwoju układu nerwowego. Najwidoczniej oczy wtórnie zanikły u lancetnika i dzisiejszych śluzic, które są reliktem tego stadium ewolucji.

Zygzakowate, V- lub W-kształtne pofałdowanie bloków mięśniowych po bokach ciała strunowców to usprawniający zginanie ogona wynalazek kambryjski. Przodkowie nasi dzięki bocznym ruchom robakowatego ciała w początkach kambru stali się zwierzętami swobodnie pływającymi. Szczeliny skrzelowe, liczne owalne gonady ustawione w jednej linii po bokach i działająca jako osiowy szkielet struna grzbietowa w pełni rozwinięte były już w początkach kambru (530 Ma). Cała ta długa seria zdarzeń pokazuje kumulatywną naturę ewolucji, w której kolejne udoskonalenia dodawane były do wcześniejszych. Wiedza o początkach strunowców jest wciąż bardzo niepełna a interpretacja znalezisk kopalnych kontrowersyjna.

Podsumowanie rozdziału 3.

1. Pierwotne strunowce (konodonty) miały już rozbudowany mózg i oczy zanikły w ewolucji do dzisiejszego lancetnika. Przodkowie rekinów odziedziczyli po ordowickich bezszczękowcach asymetryczne płetwy nieparzyste, płetwy parzyste do szybowania w wodzie i nerki zdolne do osmoregulacji. Nie wiadomo jak powstały szczęki i nozdrza. Płuca i postać larwalna kijanki uformowały się na rybim etapie ewolucji. Płazy powstały pod koniec dewonu z ryb trzonopłetwych w wyniku uformowania się palców; inne rybie cechy zanikały stopniowo.
2. Uniezależnienie kręgowców od środowiska wodnego dokonało się dzięki ochronnej powłoce martwych komórek wypełnionych keratyną, osłonięciu jaj skorupkami przepuszczalnymi dla powietrza i powstaniu narządów kopulacyjnych. Już po rozdzieleniu dróg ewolucji ze ssakami w linii gadów (i ptaków) doszło do zamiany mocznika na dający się zagaęścić kwas moczowy.
3. Regulacja temperatury ciała oparta na izolującej roli futra i zdolności utraty ciepła przez odparowanie potu lub łez w jamie nosowej są dawniejsze od ssaków. Umówiono się bowiem, że ssaki powstały wraz z oddzieleniem przenoszenia dźwięków od szczęk, by następnie doskonalić przetwarzanie drgań w ślimaku ucha wewnętrznego.
4. Przejście od jajorodności do żyworodności w ewolucji kredowych ssaków polegało na coraz dłużej trwającym zaopatrywaniu zarodka w substancje pokarmowe poprzez osłonki jaja; w końcu miejsce skorupki zajęło łóżysko. Odminną drogą poszła ewolucja torbaczy, z dominacją odżywiania noworodka mlekiem.
5. Ewolucja ssaków naczelnych, której ukoronowaniem jest człowiek, zapoczątkowana została w trzeciorzędzie wraz z przystosowaniem dłoni do obejmowania gałęzi. Głównym zmysłem stał się wzrok w miejsce węchu a sprawność mózgu czynnikiem decydującym o przetrwaniu.



Rozdział 4. Różnorodność biologiczna

Długie geologicznie okresy stabilnej ewolucji nieraz dawały szanse uformowania organizmów o dużej złożoności i rozmiarach. Nie wszystkie linie rozwojowe cechowała jednak jednostajna tendencja do przemian w tym kierunku. Równie częste były skłonności do zmniejszania rozmiarów i upraszczania anatomii. Skutkiem tego jest ogromna różnorodność mikroorganizmów glebowych i zwierząt zamieszkujących przestrzenie między ziarnami morskiego piasku. Podsuwa to jedno z podstawowych pytań biologii: dlaczego jest tak wiele różnych gatunków i dlaczego w obrębie gatunku osobniki są do siebie podobne? Bynajmniej nie wynika to nieuchronnie i jednoznacznie z teorii Darwina. Istnienia gatunków wymaga osobnego objaśnienia. Dostarcza go teoria płci i wynikających z jej istnienia zjawisk, którym poświęcony jest ten rozdział.

Temat 1. Ewolucyjny sens zjawisk płci i gatunku

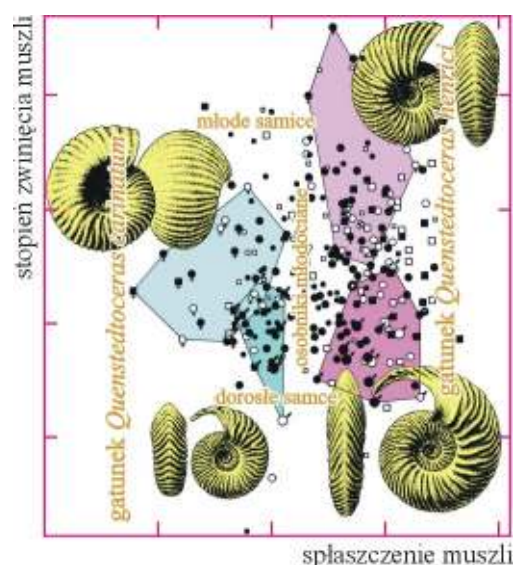
Zaczątki teorii płci łączą się z historycznymi doświadczeniami Grzegorza Mendla, które później okazały się przejawami zjawiska łączenia i rekombinacji materiału genetycznego (chromosomów) pochodzącego od dwojga rodziców. Oznacza to, że poszczególne wycinki zapisu genetycznego (umownie nazywane genami) mogą swobodnie przepływać w obrębie populacji organizmów zdolnych do wchodzenia w **procesy płciowe**.

Zjawiska płciowe nie służą rozmnażaniu, lecz wymianie genów.

Wbrew pozorom oczywistości, nie ma związku między procesami płciowymi a **rozmnażaniem**. Płciowe połączenie komórek oznacza przecież zmniejszenie ich liczby! Nie ma też konieczności, by moment połączenia komórek płciowych był początkiem osobnika. Jaszczurki powstające bezpłciowo lub pancerniki z podzielonego embrionu też są przecież osobnikami. Procesy płciowe same przez się nie dają żadnych doraźnych korzyści uczestniczącym w nich organizmom. Co więcej, wymagają niekiedy tak dużego wkładu energii, że prowadzą do śmierci osobnika. Problem korzyści z procesów płciowych i stosunku do nich ich kosztów nie jest więc rozwiązywalny na gruncie klasycznej fizjologii. Ma to bowiem przyczynę związaną z mechanizmem ewolucji. Wartość płci ujawnia się dopiero w perspektywie setek czy

milionów pokoleń. Organizmy zdolne do wchodzenia w **procesy płciowe zwiększają różnorodność** swoich genów. Zwiększa to efektywność doboru i podwyższa szanse przetrwania przynajmniej jednego z ciągów genealogicznych w naturalnie niestabilnym i nieprzewidywalnym środowisku.

Ryc. 1. Zmienność populacji dwu współwystępujących gatunków jurajskich (150 Ma) amonitów z Łukowa wykazujących wyrazisty dymorfizm płciowy. Cechy właściwe dla gatunku i płci pojawiają się w rozwoju osobniczym dość późno, osobników młodocianych nie da się więc właściwie zaklasyfikować. Zarówno w przypadku organizmów dzisiejszych jak kopalnych nieciągły rozkład zmienności wśród osobników dorosłych jest przejawem bariery genetycznej uniemożliwiającej krzyżowanie lub włączania odmiennych zestawów genów określających płeć czy kasty osobników



Pojęcie gatunku biologicznego odnosi się wyłącznie do organizmów płciowych.

Ze zrozumienia genetycznej natury zjawiska płci zrodziła się teoria **gatunku biologicznego**. Wymiana informacji genetycznej tworzy pulę genów znajdujących się w stałym obrocie między krzyżującymi się osobnikami. Osobniki te stanowią populację biologiczną. W idealnej sytuacji, kiedy ma miejsce pełna swoboda krzyżowania, populacja jest genetycznie jednorodna. **Gatunek to zbiór populacji zdolnych do wzajemnej wymiany genów.** W obrębie gatunku wszystkie osobniki są do siebie podobne. Gdyby rzeczywiście na Ziemi miała miejsce pełna swoboda wymiany genów, wszystkie organizmy płciowe stanowiłyby jeden gatunek. Tak jednak nie jest, co więcej, biosfera ukazuje oszałamiającą i paraliżującą badaczy różnorodność gatunków. Jest tak w wyniku pojawiania się barier uniemożliwiających swobodne krzyżowanie.

Bariery geograficzne mają różną naturę i różne są ich ewolucyjne skutki. W przypadku zwierząt łatwo przemieszczających się na duże odległości, wymianę genów ograniczają morza lub góry. Organizmom osiadłym i nie rozsiewającym daleko larw czy stadiów przetrwalnikowych wystarczy niewielka lokalna odmienność środowisk, by trudno było przekroczyć granice między nimi. Skutkiem postępującej nieuchronnie ewolucji każdej z izolowanych populacji jest to, że po pewnym czasie powstają między nimi różnice fizjologiczne, anatomiczne czy behawioralne. Izolacja doprowadza w końcu do tego, że krzyżowanie staje się niemożliwe nawet po jej zniknięciu. Powstaje wtedy **bariera genetyczna**.

Zakres zmienności w obrębie gatunku bywa rozmaity. Choć anatomicznie i ekologicznie całkiem do siebie niepodobne, niedźwiedzie białe i brunatne mogą się wciąż krzyżować (jeśli sztucznie zlikwiduje się barierę odległości w ogrodzie zoologicznym), podobnie jak amerykański bizon z europejskim żubrem. Z drugiej strony populacje rozmaitych owadów łatwo izolują się od siebie nawet nie różniąc się wyglądem, a jedynie swoistymi zachowaniami płciowymi (np. gatunki muszki owocowej *Drosophila*), lub anatomią narządów kopulacyjnych.

Powstawanie gatunków jest skutkiem ewolucji a nie jej przyczyną.

Skoro krzyżowanie ograniczone jest przez bariery przestrzenne lub czasowe, powstawanie gatunków (**specjacja**) jest przede wszystkim przejawem niejednorodności miejsca ich życia. Liczba gatunków odzwierciedla raczej właściwości środowiska, niż naturę ewolucji. Wbrew powszechnemu przekonaniu, dane paleontologiczne przeczą przekonaniu o związku pomiędzy tempem ewolucji anatomii i częstością specjacji. Skrajnymi przykładami tego mogą być z jednej strony muchówki a z drugiej walenie. Od powstania muchówek w triasie (240 Ma) niewiele zmieniła się ich anatomia mimo ogromnej skłonności do specjacji. Wieloryby i delfiny podległy natomiast fundamentalnym przemianom ewolucyjnym w ciągu około 15 Ma (w epokach eocenu i oligocenu) choć ich współwystępujących czasowo gatunków nigdy nie było wiele. Nie od rzeczy byłoby wskazać tu i ewolucję człowieka.



niedźwiedź brunatny



niedźwiedź polarny



bizon



żubr

Ryc. 2. Nieciągła zmienność dzisiejszych wielkich ssaków wynikająca z istnienia bariery geograficznej niepociągającej za sobą niemożności krzyżowania

Wiele jest populacji nie różniących się od siebie wyglądem, które rozdziela nieprzekraczalna bariera genetyczna. Liczba gatunków nie odzwierciedla więc nawet różnorodności anatomicznej. Gatunków ssaków, niewątpliwie najbardziej złożonej grupy organizmów, jest przecież dziesiątki tysięcy razy mniej niż owadów czy nicieni. Jest natomiast związek między powierzchnią zajmowaną przez zespoły organizmów a ich zróżnicowaniem gatunkowym. Odzwierciedla ono zatem przede wszystkim złożoność ekosystemu.

Temat 2. Przyczyny mnogości gatunków

Nowe gatunki zwykle powstają w izolacji i spotykają się dopiero po wytworzeniu bariery genetycznej. Wchodzą wtedy nieuchronnie w stan konkurencji. Są z tego dwa wyjścia: albo dojdzie do wyparcia jednego z nich, albo wyspecjalizują się rozdzielając pierwotną niszę

ekologiczną (sposób życia) między siebie. W efekcie nisze stają się coraz węższe a tworzona przez nie hipotetyczna (w rozumieniu matematycznym) „przestrzeń ekologiczna” jest coraz gęściej upakowana. Prowadzi to do zwiększenia wydajności całego ekosystemu. Bogactwo gatunków jest więc przejawem ostrej konkurencji o pokarm i długotrwałej stabilności środowiska, trwającej przez epoki geologiczne. Szczególnie wyrazistą ilustracją tej zależności są ubogie środowiska lasów tropikalnych i raf koralowych.

Stabilne i ubogie w zasoby środowiska cechuje największa różnorodność gatunków.

Tropikalne lasy deszczowe i rafy koralowe to środowiska, w których jest nadmiar energii słonecznej i wody, niedobór zaś pewnych soli mineralnych. Soli niezbędnych do syntezy nośników energii i dziedziczności (czyli zawierających azot i fosfor nukleotydów) a także katalizatorów (enzymów, zawierających najrozmaitsze mikroelementy). Trwa więc zażarta konkurencja o zasoby tych związków nieorganicznych (**biogenów**). W stabilnym środowisku premiuje to organizmy o bardzo wydajnych i wyspecjalizowanych upodobaniach pokarmowych (zajmujące wąskie nisze ekologiczne).

W rafowych warunkach ogólnego ubóstwa lepiej nie tracić ani biogenów (szczególnie fosforanów), ani nawet wydzielanego nocą dwutlenku węgla. Sposobem na częściowe przezwyciężanie tych ograniczeń jest ścisły związek między fotosyntezującymi roślinami i zwierzętami, bardzo często prowadzący do **symbiozy**. Zamyka to częściowo obieg materii i energii w obrębie układu współdziałających organizmów utrudniając „wyciekanie”. Wiele zwierząt rafowych, poczynając od dużych jednokomórkowych otwornic przez kolonijne koral po ogromne małże, ma wewnątrz swoich komórek symbiotyczne jednokomórkowe glony (przeważnie okrzemki lub bruzdnice).

Obecna postać tropikalnych lasów deszczowych jest niedawna geologicznie.

Czynniki podobne jak w rafach decydują o różnorodności tropikalnych lasów deszczowych, które są w pewnym stopniu ich ekologicznym odpowiednikiem w środowisku lądowym. Ograniczeń tych nie da się całkiem przezwyciężyć i produkcja pierwotna w tropikach jest niska jak na nasłonecznienie, dostępność wody i okres wegetacji. Gleby lasów deszczowych są bowiem wypłukane przez deszcze.

Puszcze tropikalne rosną w rejonach, gdzie wznoszące ciepłe prądy powietrzne ochładzając się w wyższych rejonach atmosfery pozbywają się nadmiaru wilgoci w postaci intensywnych opadów, ponad 2000 mm rocznie. Rozległe były więc tylko w epokach intensywniej cyrkulacji atmosferycznej, które w historii geologicznej Ziemi zdarzały się rzadko. To epoki międzylodowcowe, jak ta, w której żyjemy. Lasy deszczowe w obecnej swojej postaci są przez to całkiem niedawnym wytworem procesów geologicznych – na tyle niedawnym, że udział procesów ewolucyjnych w ich ukształtowaniu jest niewielki. Niesłusznie są uważane za pierwotne. Jest to raczej zbiór mniej lub bardziej przypadkowo stowarzyszonych organizmów przystosowanych do bardzo wilgotnego klimatu bez wahań temperatury. Jeszcze bowiem 9 tysięcy lat temu lasy deszczowe ograniczone były do terytorialnie niewielkich ostoi (**refugiów**). Przyczyny ich dzisiejszej różnorodności są więc zarówno ekologicznej jak historycznej natury.

W kopalnych ciągach ewolucyjnych nie da się obiektywnie wydzielić gatunków.

Gatunek jest przykładem, jak paleontologia i biologia opisują to samo zjawisko zgoła inaczej je widząc. Dla zoologów i botaników gatunek jest stanem niezmiennym (choć dynamicznym), obiektywnie odróżnialnym od innych gatunków żyjących współcześnie. Gatunki oglądane w perspektywie czasu geologicznego tracą jednak swoje obiektywne granice. Stają się ciągiem, linią bez określonego początku ani końca. Ta swoista dla paleontologii **linia rozwojowa** jest następstwem krzyżujących się populacji i nie może być podzielona na jednostki

obiektywnie odrębne. Pojęcie gatunku biologicznego w geologii może być więc zastosowane w ścisły sposób tylko do populacji współwystępujących czasowo. W praktyce oznacza to, że gatunki kopalne można obiektywnie wydzielić jedynie w pojedynczych próbkach pochodzących z jednej warstwy czy jednostki skalnej.

W rzeczywistości paleontolodzy nadają nazwy nawet wycinkom linii rozwojowych o udokumentowanej ciągłości, dla wygody i by umożliwić ich wykorzystanie do określania wieku warstw skalnych. Tak więc liczba gatunków kopalnych i dzisiejszych to wartości całkiem nieporównywalne. Gatunek biologiczny jest z ewolucyjnego punktu widzenia przekrojem przez linię rozwojową w pewnym momencie jej istnienia (np. naszej współczesności). Jest obiektywną jednostką zróżnicowania biologicznego, ale jedynie subiektywnie wydzielonym wycinkiem ewolucji.

Temat 3. Konstruowanie drzew rodowych

Wiedza o różnorodności współwystępujących ze sobą form żywych, zarówno kopalnych jak dzisiejszych, jest podstawą do konstruowania drzewa rodowego organizmów, czyli odtworzenia ich **filogenezy**. Wielkie znaczenie poznawcze mają przez to sposoby wnioskowania o filogenezie na podstawie danych, którymi dysponują biolodzy badający dzisiejsze organizmy.

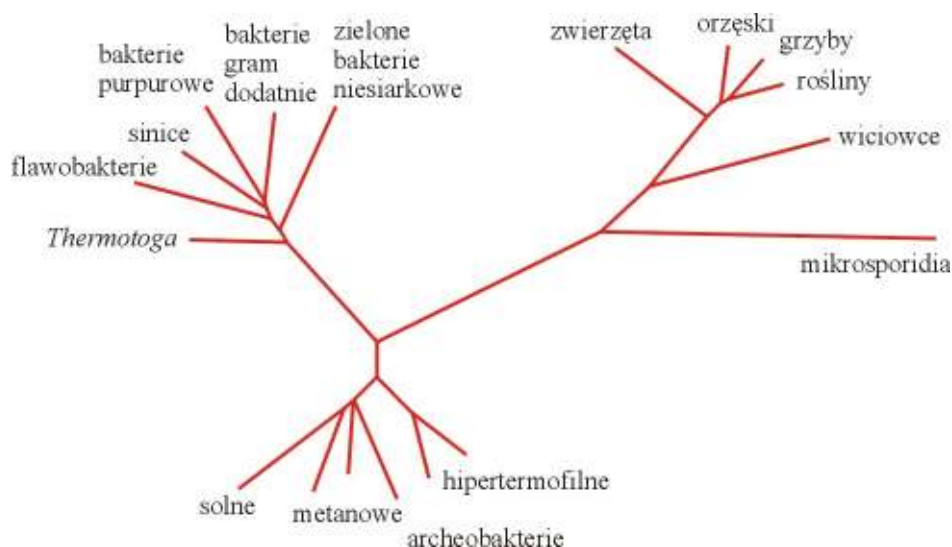
Hipotezy filogenetyczne polegają na identyfikowaniu cech odziedziczonych po przodkach.

Ewolucja jest procesem rozciągłym w czasie. Każdy z wyodrębnionych w wyniku specjacji gatunków podlegał jej w różny sposób i w odmiennym tempie. Dlatego dziś żyjące organizmy są tak od siebie odmienne. Wiedza o współczesnych sobie organizmach pozwala na oszacowanie stopnia ewolucyjnych powiązań między nimi. Podstawą rozumowania są dwa dość oczywiste założenia:

- (1) **Podobieństwo między organizmami wynika z ich pochodzenia od wspólnego przodka.**
- (2) **Istnieje związek między odmiennością a czasem, który upłynął od rozdzielenia się dróg ewolucji organizmów.**

Wystarcza to do tworzenia hierarchicznych diagramów pokrewieństw między dzisiejszymi gatunkami. Tworzenie drzewa drogą policzenia liczby zbieżności cech każdego (gatunku) z każdym biolodzy nazwali metodą fenetyczną (**fenetyka**). Do tego samego celu dojść też można określając zakres występowania poszczególnych cech ułożonych w hierarchię od najczęściej występujących do charakteryzujących coraz mniejsze gałęzi drzewa. To technika kladystyczna (**kladystyka**). Obie z nich wymagają komputera do w miarę szybkiego przeprowadzenia. Choć uzyskane diagramy mają postać drzewka, nie są drzewami rodowymi. Diagram pokrewieństw można przekształcić w drzewo rodowe przez wyposażenie go w skalę czasu, w którego trakcie wyrastały i rozgałęziały się poszczególne konary. Uwzględnić też trzeba różne tempo ewolucji w poszczególnych gałęziach. Innymi słowy, należy diagram **wykalibrować** korzystając z zapisu kopalnego. Poszczególne zdarzenia ewolucyjne ukażą się wówczas w czasie geologicznym.

Wykorzystując dane paleontologiczne o czasie geologicznym, przed którym doszło do rozgałęzień drzewa rodowego, można oszacować tempo zmian aminokwasów w białkach czy nukleotydów w DNA. Nazywa się to **zegarem molekularnym**. Dzięki niemu można określić z przybliżeniem wiek geologiczny tych rozgałęzień drzewa, które nie są udokumentowane paleontologicznie. To jednak zegar tykający równo tylko w sensie statystycznym. Jego spowolnienia lub przyspieszenia wprowadzają nierzadko w błąd.



Ryc. 3. Pokrewieństwa głównych grup organizmów wyprowadzone z podobieństw sekwencji nukleotydowych rRNA; długość linii jest proporcjonalna do odmienności. Diagram ten odpowiadałby przebiegowi ewolucji (byłby nieukorzenionym drzewem rodowym, widzianym jakby od góry) gdyby tempo przemian było jednakie w każdej z linii; niekiedy jednak ewolucja molekularna drastycznie przyspieszała (np. w linii mikrosporidiów będących w istocie uproszczonymi grzybami), co prowadzi do deformacji obrazu ewolucji (efekt przeciągania linii). Właściwe ukorzenienie wymaga więc wykorzystania niezależnych danych, w szczególności zaś zapisu kopalnego

Nierówna wartość cech jest główną przeszkodą w ilościowych badaniach filogenezy.

Istnieją najrozmaitsze techniki szacowania stopnia pokrewieństw między gatunkami, w tym również automatyczne, wymagające jedynie wprowadzenia danych do komputera. Najpoważniejszym problemem w ich stosowaniu jest wartościowanie cech. Różne cechy są przecież różnej wagi ewolucyjnej. Niejednokrotnie jest nawet sens zmiany jednego nukleotydu i jednego aminokwasu. Temu samemu aminokwasowi może przecież odpowiadać więcej niż jeden rodzaj trójki kodu (mówimy, że kod jest zdegenerowany), zmiana nukleotydu nie oznacza więc koniecznie zmiany sensu litery kodu. Prawdopodobieństwo zmian różnych rodzajów nukleotydów są zresztą różne z przyczyn czysto chemicznej natury. Na poziomie molekularnym możliwe jest oszacowanie prawdopodobieństwa niektórych zmian, można się też posłużyć modelami statystycznymi.



Ryc. 4. Najstarsza znana mrówka w bursztynie kredowym (80 Ma) z New Jersey; znaleziska takie pozwalają na kalibrację molekularnych drzew rodowych w latach

Tak obiektywnego oszacowania wartości nie da się już zrobić w odniesieniu do cech anatomii. Samo określenie co jest cechą jest przecież w takim przypadku subiektywnym wyborem (tylko nukleotydy czy aminokwasy są obiektywnie odrębne). Dlatego wielu badaczy filogenezy kwestionuje wartość analiz opartych na założeniu równej wartości cech choćby do ich tworzenia wykorzystane były bardzo wyrafinowane techniki liczenia.

Temat 4. Odtwarzanie przebiegu ewolucji

Sposób dojścia do drzewa rodowego nie ma jednak większego znaczenia, o ile możliwe jest jego testowanie przy pomocy niezależnie pozyskanych danych doświadczalnych. Daje taką możliwość paleontologia, choć naturalna niekompletność zapisu kopalnego upośledza pod tym względem te organizmy, które mają nikłe szanse na wytworzenie skamieniałości. Testowanie polega na porównaniu oczekiwań z faktami. Oznacza to, że prowadząc wnioskowanie wstecz czasu wzdłuż gałęzi drzewa rodowego odtworzyć trzeba anatomię hipotetycznych przodków i sprawdzić, czy tak rzeczywiście wyglądają skamieniałości wymarłych organizmów należących do tej samej linii rozwojowej.

W filogenezie częste są wtórne upodobnienia i uproszczenia.

Im dłużej trwała ewolucja, tym większe prawdopodobieństwo niezależnego dojścia do tych samych rezultatów, odwrócenia jej kierunku, czy całkowitego zamazania stanu pierwotnego. Najłatwiej o określenie powiązań między gatunkami kiedy czas, który minął od rozdzielenia ich dróg ewolucji jest stosunkowo niedługi. Dlatego najbardziej wiarygodną postać mają poszczególne gałęzki drzewa rodowego organizmów, najwięcej zaś wątpliwości wzbudzają hipotezy co do pierwszych konarów i pnia.



Priapulus caudatus



wczesny kambr Chengjiang

Ryc. 5. Obaleniec priapulid (żyjący również w Bałtyku) jest jednym z najbardziej pierwotnych anatomicznie dzisiejszych zwierząt, jak tego dowodzą nagromadzenia skamieniałości pokrewnych form na powierzchni wczesnokambryjskiego (530 Ma) łupku z Chengjiang w Chinach

Skoro tempo ewolucji było odmienne w różnych liniach rozwojowych, niektóre gatunki są bliższe pradawnemu wspólnemu przodkowi od innych. Trudno się więc oprzeć pokusie ustawienia organizmów w szereg od najprostszych do najbardziej skomplikowanych w nadziei, że odzwierciedli to przebieg ewolucji. Na nieszczęście dla badaczy proces ewolucji to nie tylko wzrost złożoności, lecz nierzadko wtórne uproszczenie. Prawie wszystkie najprościej zbudowane dzisiejsze organizmy są skutkiem swego rodzaju anatomicznej degradacji. Idea jednowymiarowej „drabiny jestestw” została więc już dawno zarzucona jako sposób dojścia do wiedzy o historii świata żywego.

Zastąpiła ją idea, że w różnym tempie ewoluowały jedynie poszczególne cechy organizmów. Zasięg rozprzestrzenienia cechy wśród gatunków może pomóc w określeniu, które z

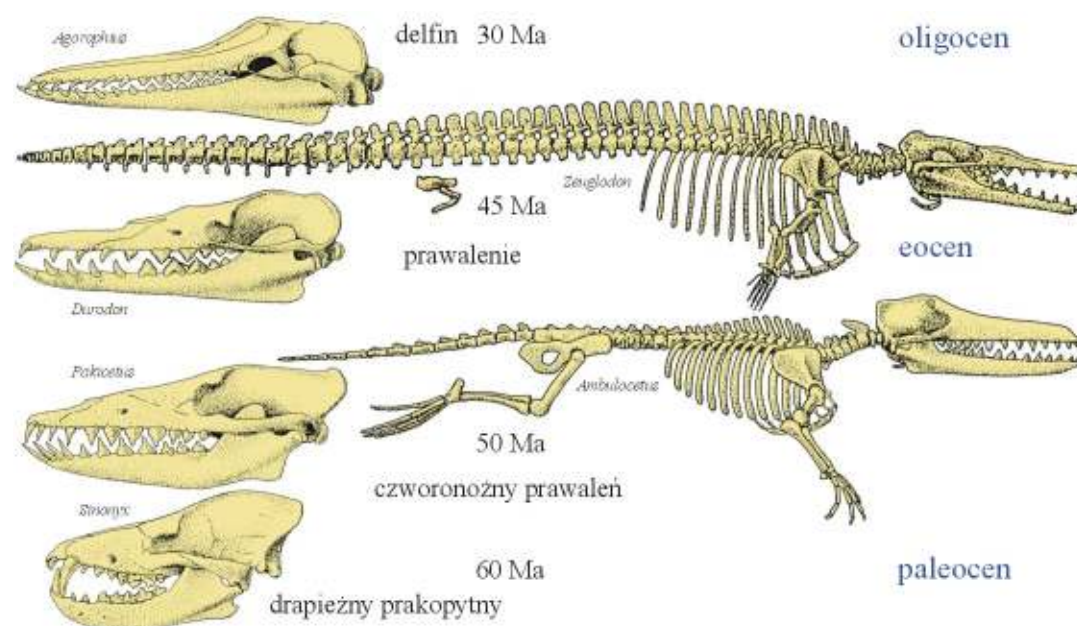
nich są pierwotne, a które wtórne. Cechy wyłączne dla poszczególnych gatunków zwykle powstały najpóźniej, zaś cechy wspólne dla wielkiej liczby z nich są zwykle pierwotne. Często tak rzeczywiście bywa. Przykłady szeroko rozprzestrzenionych pierwotnych struktur to np. struna grzbietowa, przewodzące komórki naczyniowe roślin czy uniwersalny kod genetyczny. Wiele cech organizmów powstawało jednak wielokrotnie w trakcie ewolucji. Po innych, niegdyś rozpowszechnionych, pozostały jedynie pojedyncze relikty.

Bez danych kopalnych nie byłoby możliwe poznanie rzeczywistego przebiegu ewolucji.

Ograniczenie się do wiedzy o organizmach dzisiejszych przy odtwarzaniu dawnych zdarzeń ewolucyjnych nieuchronnie poprowadziłoby na manowce z dwu przyczyn.

(1) **Cechy wspólne dla ogromnej liczby dzisiejszych gatunków są związane przede wszystkim z regulacją rozwoju zarodka.** Jakiegokolwiek zmiany na początku kaskady czynników regulujących rozwój osobniczy są bowiem bardzo ryzykowne i tylko wyjątkowo dają korzystne skutki. Dobór rzadko na nie zezwala. Dlatego niegdyś wyobrażano sobie wspólnych przodków wielkich grup systematycznych jako małeńkie zwierzątka przypominające larwy lub embriony, które w rzeczywistości nigdy nie istniały.

(2) **Rzeczywiście pierwotne cechy dojrzałych organizmów zachowały się tylko u bardzo nielicznych reliktowych form.** Dopóki nie zostały znalezione odpowiednio stare geologiczne skamieniałości, nikt nie zdawał sobie sprawy z tego, jaki jest ich sens.



Ryc. 6. Następstwo czasowe znalezisk najpierwotniejszych waleń odpowiadające w przybliżeniu serii pokrewieństw przodek-potomek; przykład zgodności wieku geologicznego z przemianami anatomicznymi w zapisie kopalnym. Zwróć uwagę, że ewolucja czaszki wyprzedzała przekształcenia reszty ciała

Już kiedy w 1866 roku zoolog Ernst Haeckel przedstawił jedną z pierwszych ewolucyjnych interpretacji różnorodności organizmów, z pomocą w testowaniu jego teorii pospieszyła paleontologia. Dostarczyła znaleziska jurajskiego uzębionego **praptaka** *Archaeopteryx*. To był koronny dowód prawdziwości tezy, że ptaki wywodzą się z gadów naczelnych a nie są pokrewne ssakom, mimo podobnej fizjologii. Podobnie, nie udało się określić budowy ciała przodka ptaków czy płazów, gdyby nie zostały znalezione skamieniałości archeopteryksa i akantostegi. Dopiero skamieniałości kambryjskie wykazały, że najpierwotniejszym dziś żyjącym zwierzęciem jest robak obły priapulid. Skamieniałości są bowiem źródłem bezpośredniej wiedzy o przebiegu ewolucji. Choć nieliczne i fragmentaryczne, są tego samego rodzaju źródłem wiedzy o pradawnych organizmach, co w archeologii zabytki świadczące o kulturach

prehisterycznych. Ich następstwo w czasie geologicznym pozwala na odtwarzanie przebiegu ewolucji przez paleontologów, czyli określenie **związku przodek-potomek** pomiędzy populacjami (reprezentującymi gatunki) różnego wieku.

Temat 5. Homologia

Porównanie genomów różnych organizmów daje możliwość oszacowania stopnia ich ewolucyjnego pokrewieństwa. Z reguły porównywane są krótkie sekwencje nukleotydów lub aminokwasów. W praktyce wykorzystuje się programy komputerowe, które wyszukują w „bankach” sekwencji odcinki o dostatecznie dużej zgodności, by domniemywać, że sobie odpowiadają. Samo podobieństwo jednak nie wystarcza. By uniknąć ryzyka oparcia wnioskowania na przypadkowych zbieżnościach, trzeba mieć powody do sądzenia, że są to odcinki sobie **homologiczne**.

Homologia to rodzaj historycznie powstałej odpowiedniości, która jest intuicyjnie dość łatwa do uchwycenia. Homologiczne są płetwy rekina z ludzką ręką i skrzydłem ptasim. W ścisłym ujęciu homologia oznacza **korespondencję między strukturami czy procesami, która wynika z ciągłości przekazu informacji określającej ich naturę**. Nie da się więc jej zdefiniować z pominięciem aspektu historycznego. Wbrew pozorom, nie formułuje się teorii o pokrewieństwie między organizmami na podstawie wcześniej rozpoznanych homologii (co od dwu stuleci jest marzeniem przeciwników ewolucji), lecz raczej interpretacja przebiegu ewolucji wskazuje homologie.

Stwierdzenie homologii oznacza przyjęcie określonej hipotezy filogenetycznej.

Struktury i procesy homologiczne są wynikiem rozbieżnych przekształceń tego samego odcinka zapisu genetycznego. Istniał zatem kompletny ciąg postaci tego zapisu przekazywanych kolejnym pokoleniom. Wzdłuż ciągu tego można dotrzeć od dzisiejszego skowronka przez dewońskiego płaza do człowieka. Stwierdzimy wtedy np. odpowiedność skrzydła ptasiego, konskiej nogi i rybiej płetwy. To podstawowy rodzaj homologii nazywany (1) **homologią międzygatunkową**.

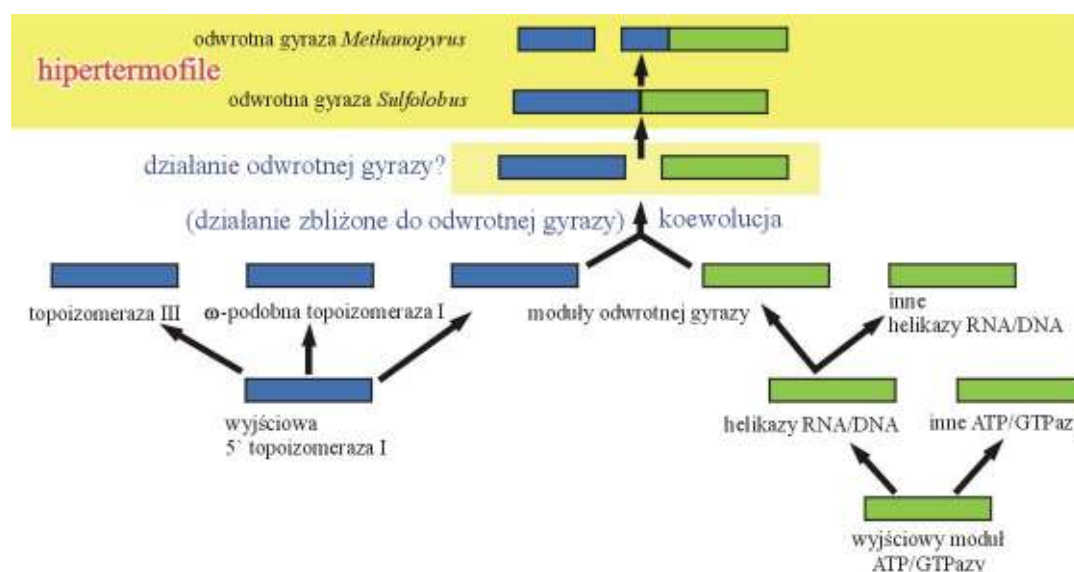
proteobakterie	<i>E. coli</i>	RNYSRATTSQRCVFA	insercja -	NDLENVGYTAPHHHTFFEMLGNFSEFG
	<i>H. influenzae</i>	-P-----A-----P		
	<i>Vib. cholerae</i>	-A-T-----A-----		-F-----
	<i>Thio. ferrooxidans</i>	-P-R--VS---M---		
	<i>Pse. aeruginosa</i>	-A-T-----K-----		
	<i>Nei. gonorrhoeae</i>	-P-----A-K-----		
	<i>R. leguminosarum</i>	--T-----K--V---		--D-----L-----
	<i>Ri. prowazekii</i>	-S-NK-V---KSL---		--H-----
zielone bakterie	<i>Hel. pylori</i>	PSIP--AS--L-M---	insercja -	--L-----
	<i>Po. gingivalis</i>	AK-T-VAD--K-L-V---		--E--HDTY--M-----W---
	<i>Fl. ferrugineum</i>	PASA-VADT-K-L-V---		--E--VDTY-----
	<i>Cyto. aquatilis</i>	PKSP-IADT-K-L-V---		--E--IDTY-----W---
	<i>Chl. trachomatis</i>	TS-T-----K-I---		--H-S--L-----
siarkowe	<i>Cytophaga</i>	-P-K--SC-K-L-V---	insercja -	--Q--S-----
	<i>Aqu. aeolicus</i>			
krętki, sinice	<i>Bor. burgdorferi</i>	PAGT-LVNA-K-L-T---	insercja -	G-IDE--DLS-L-----W-L-
	<i>Tre. pallidum</i>	PAGT-LVNA-K-I-T---		G-IDA--DNS-L-----W-L-
	<i>Synechocystis sp.</i>	FP-----K-I-T---		--I--R-----
	<i>Ther. thermophilus</i>	-EWF-V--C-E-L-V---		G-I--R-P--LSL--M-----
bakterie gramododatnie	<i>Bac. subtilis</i>	PENP-IVNA-KAI-T---	insercja -	--I--K-----I-
	<i>Myc. tuberculosis</i>	PP-PT--SI-K-I-T---		P-IDE--I-T--N--Q-A-----
	<i>Strep. pneumoniae</i>	PENP-I-NA-KAI-T---		--I--K-----M-----I-
	<i>Ent. faecalis</i>	PENP-I-NA-KSI-T---		--I--K-----M-----I-

Ryc. 7. Podobieństwa i odmienności wycinka sekwencji aminokwasowych w homologicznych sobie enzymach (wyszczególnione są jedynie różnice w stosunku do sekwencji pałeczki okrężnicy *Escherichia coli*, skróty nazw aminokwasów podane są na rycinie 6 w rozdziale 8). Występowanie dodatkowej krótkiej sekwencji u części bakterii gramujemnych wskazuje na ich wtórność w stosunku do anatomicznie i fizjologicznie bardziej złożonych sinic

Nieco odmienną naturę ma odpowiedniość różnych części narządów rozrodczych obojga płci, czy tych organów, które wyrażają dwupostaciowość (dymorfizm) płci. Jeszcze dalej różnice te sięgają w kastowym społeczeństwie mrówek czy bezpłciowo powstałej kolonii mszywiołów o osobnikach zróżnicowanych anatomicznie, choć przecież identycznych genetycznie. I w tym przypadku podobieństwa i różnice są zapisane na homologicznych sobie odcinkach DNA. Wszystkie te odcinki znajdują się jednak w genomie każdego z organizmów albo przynajmniej w puli genowej ich populacji. Ich zapis uwidacznia się jednak tylko w niektórych osobnikach skutkiem przypadkowego czy regulowanego włączania, lub segregacji podczas mejozy. To (2) **homologia polimorficzna**.

Również budowa odpowiadających sobie części organizmów (segmentów, czy ich przydatków) jest określana przez identyczne, lub podobne geny wewnątrz tego samego organizmu, co do których można domniemywać wspólne pochodzenie ewolucyjne. Zwykle jest to wynik rozbieżnej ewolucji powielonych kopii genów w obrębie jednego ich zestawu. W tym sensie homologiczne są sobie dłonie i stopy, a także wszystkie komórki w ciele organizmu – jest to (3) **homologia seryjna**.

Homologiczne sobie geny mogą nie być włączane równocześnie, ani nawet w tych samych stadiach rozwojowych. Tego rodzaju są związki odpowiedniości pomiędzy organami ciała stadiów larwalnych i dojrzałych stawonogów, ludzkimi hemoglobinami płodowymi i pozapłodowymi, czy też wręcz zawiązkami organów a ich w pełni uformowanymi postaciami. Są przejawami (4) **homologii ontogenetycznej**.



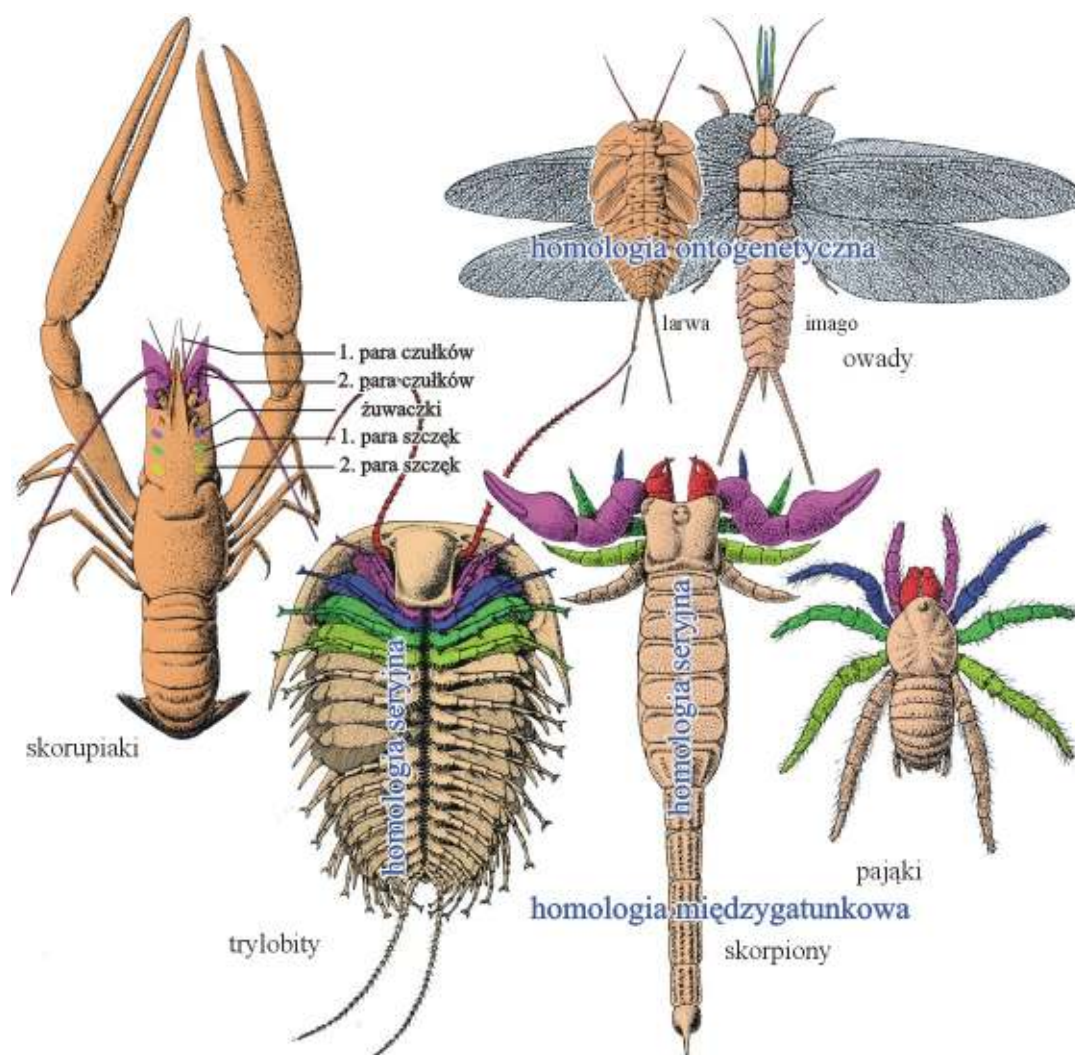
Ryc. 8. Homologia odwrotnej gyrazy, enzymu o kluczowej roli w zabezpieczaniu DNA przed wysoką temperaturą, z innymi enzymami bakterii nieprzystosowanych do życia w gorących wodach; przedstawiana jako dowód wtórności ewolucyjnej dzisiejszych hipertermofilów

Odróżnienie homologii od analogii nie w każdym przypadku jest możliwe.

Problemy wynikają przede wszystkim z nieuniknionego założenia, nie zawsze słusznego, że porównywane ze sobą struktury czy procesy są obiektywnie wyodrębnione od innych. Tymczasem organizm jest zintegrowaną całością i zarówno różne struktury bywają regulowane przez jeden zapis genetyczny, jak i jedna struktura może być wynikiem oddziaływania wielu czynników. Może być po prostu wyrazem wykorzystania istniejących możliwości czy – to inżynierskiej natury. Również poszczególne mechanizmy regulacji rozwoju osobniczego bywają używane w różnych kombinacjach, niczym cegły, do różnych celów w różnym czasie.

Zdarza się więc, że trudno zdecydować, czy mamy do czynienia z homologią, czy też raczej z podobieństwem funkcji przy niekoniecznie wspólnym pochodzeniu. Jaskrawym przy-

kładem jest regulacja wydzielania „ptasiego mleczka” w wolu gołębi przez te same hormony, które kontrolują laktację u ssaków. Określa takie sytuacje mniej kontrowersyjne pojęcie **analogii**. Nie ma wątpliwości, że tylko analogiczne są skrzydła ptasie i owadzie, odnóża stawonogów i kończyny kręgowców, oczy muchy i ślimaka, ptasie mleczko i mleko ssacze.



Ryc. 9. Homologia odnóży głowy i segmentów między głównymi grupami stawonogów, zilustrowana rekonstrukcjami ich pierwotnych kopalnych przedstawicieli. Trylobity reprezentują stadium pierwotne z dużą liczbą identycznych par odnóży kroczych; przodkowie owadów utracili odnóża homologiczne drugiej parze czułków skorupiaków; u przodków pajęczaków homologiczna owadziom czułkom pierwsza para odnóży nie pełniła funkcji czuciowych, lecz chwytne

Z takich też powodów całkiem oczywista jest nierównowartościowość cech organizmów wyodrębnianych przez badaczy i subiektywność samego aktu ich wyodrębnianie. Pojedyncze geny rzadko odpowiadają za osobne cechy organizmów. Można mieć takie mylne wrażenie patrząc na efekty uszkodzenia genów (na tym polegają mutacje identyfikowane przez genetyków), które są zwykle zauważalne jako pojedyncze cechy. W rzeczywistości działanie genów jest z zasady wielokierunkowe.

Podsumowanie rozdziału 4.

1. Płciowość nie ma nierozłącznego związku z rozmnażaniem. Organizmy zdolne do wchodzenia w procesy płciowe zwiększają jedynie różnorodność swoich genów co podwyższa szanse ich przetrwania w ewolucji.

2. Skutkiem zjawiska płci jest istnienie gatunków. Gatunek to zespół populacji zdolnych do wymiany genów drogą krzyżowania i odizolowany barierą genetyczną od innych populacji.
3. Powstawanie gatunków (specjacja) jest wynikiem niejednorodności środowiska; jest skutkiem a nie przyczyną ewolucji i nie ma związku z jej tempem. Z ewolucyjnego punktu widzenia gatunek biologiczny jest przekrojem przez linię rozwojową w pewnym momencie jej istnienia.
4. Z rozmieszczenia cech wśród dzisiejszych organizmów można odtworzyć w przybliżeniu ich ewolucję przyjmując, że jest związek między odmiennością a czasem, który upłynął od rozdzielenia się dróg ewolucji organizmów. Rzeczywiste następstwo zmian może być odtworzone jedynie na podstawie zapisu kopalnego.
5. Homologia to ciągłość przekazu informacji określającej naturę struktur anatomicznych czy procesów fizjologicznych. Dotyczy zarówno stosunków między organizmami należącymi do różnych gatunków, osobnikami jednego gatunku, wnętrza ich ciała, jak również różnych stadiów rozwojowych. Geny podlegały bowiem nie tylko przemianom, ale i powielaniu (duplikacji).



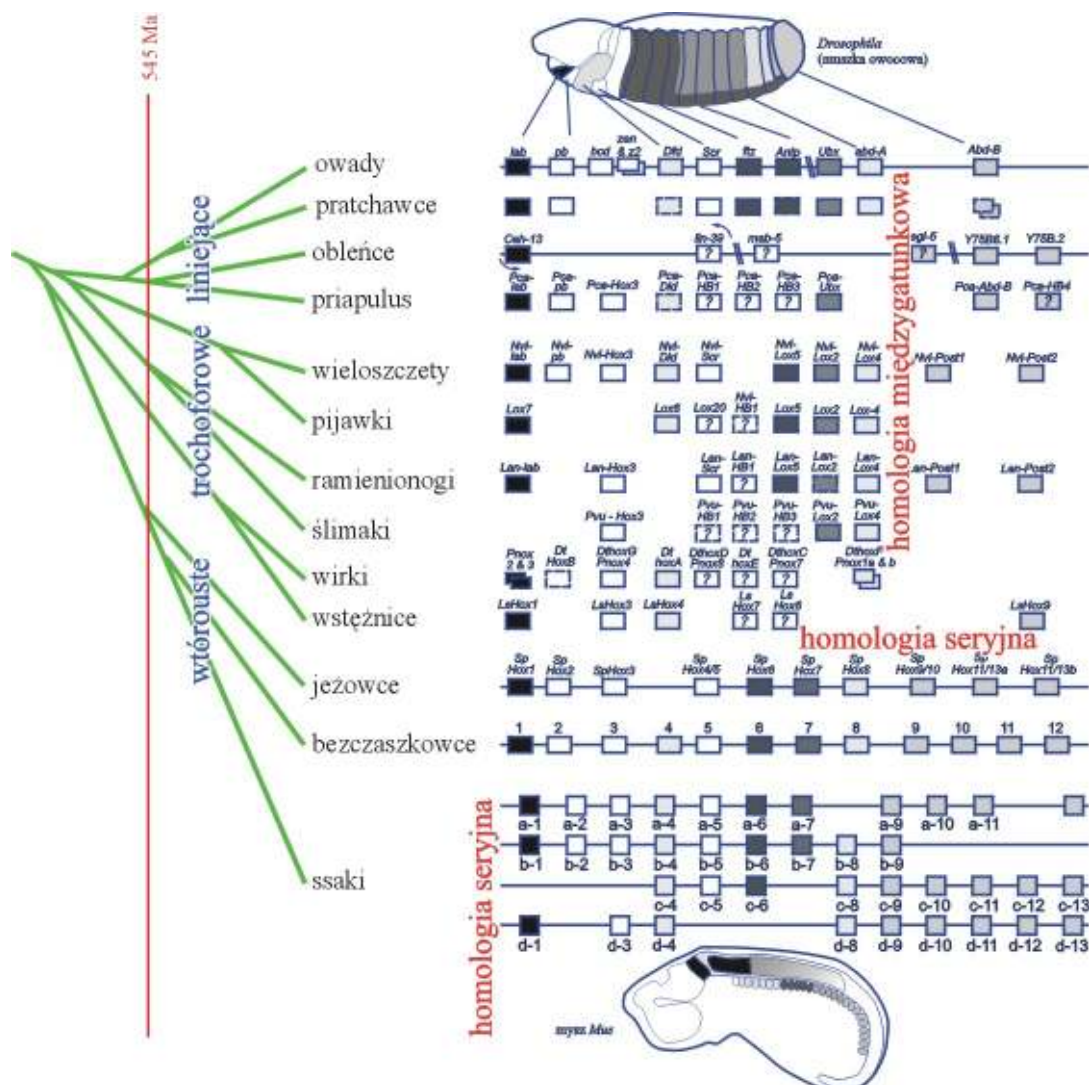
Rozdział 5. Filogeneza zwierząt

Pod koniec XX wieku nastąpił przełom w postępie wiedzy o ewolucyjnym formowaniu się zrębów różnorodności organizmów. Nieoczekiwanie pojawiła się wówczas obfitość informacji o najstarszych zwierzętach kopalnych a niemal równocześnie doszło do prawdziwej eksplozji wiedzy o zawartości zapisu genetycznego i rozpoznania podobnych genów w najrozmaitszych organizmach. Okazało się, że szczególną ewolucyjną wartość mają badania genów regulujących procesy rozwoju. Warto się przyjrzeć wynikom tego zaskakującego powiązania paleontologii z biologią molekularną.

Temat 1. Jedność sposobów regulacji rozwoju zwierząt

Za formowanie się narządów organizmu odpowiedzialne są geny regulujące przebieg rozwoju zarodkowego, czyli **geny homeotyczne** (nazwa wywodzi się z mutacji „homeotycznych” czyli powodujących deformacje rozwojowe). Wynik ich działania zależy od kolejności

i miejsca włączania. Określają to sygnały, które mogą pochodzić z zewnątrz zarodka, wynikać ze sposobu jego wzrostu, bądź być następstwem wcześniejszej aktywności specyficznych genów. O tym, jak rozpocząć różnicowanie zarodka mówi przestrzenny rozkład odpowiednich czynników biochemicznych w jaju, wynikający z samoistnego ich rozdzielenia, lub powstały w drogach rodnych samicy.



Ryc. 1. Homologia segmentalnych genów homeotycznych pomiędzy zwierzętami różnych typów i w obrębie genomu niektórych z nich (kręgowca). Nowe geny homeotyczne powstawały w wyniku duplikacji i rozbieżnej ewolucji; u kręgowców powieleniu podległy całe ich zestawy znajdujące się odtąd na różnych chromosomach

Geny homeotyczne zawierają informację o budowie białek, których działanie polega na blokowaniu lub włączaniu innych genów. U zwierząt białka te mają krótki odcinek około 60 aminokwasów, któremu odpowiada zapisane kodem trójkowym następstwo nukleotydów (**homeobox**). Odcinki te umożliwiają białku połączenie się z odpowiednim miejscem na nici nośnika dziedziczności (DNA), zapewne obejmując ją po bokach. Dlatego homeoboksy są bardzo konserwatywne ewolucyjnie.

Geny segmentalne określiły anatomię pierwszego zwierzęcia.

Szczególnie powoli ewoluowały te geny, które określają polarność ciała i naturę jego kolejnych segmentów (**geny segmentalne**). Ich zestawy rozmieszczone są liniowo na chromoso-

mie w tej samej kolejności, jak kontrolowane przez nie segmenty. Ta zgodność w uporządkowaniu oznacza, że przynajmniej niektóre z nich regulują się wzajemnie. Całe zespoły genów segmentalnych dają się zhomologizować pomiędzy tak odległe spokrewnionymi zwierzętami jak muszka owocowa i mysz. Mucha, nicień i człowiek niewiele się różnią od siebie pod tym względem. W toku ewolucji doszło jednak do pewnych komplikacji. Geny segmentalne ssaków występują w czterech kopiach, każda na innym chromosomie i niekompletna. Kopie te musiały powstać przez powielenie (**duplikację**) genów. Minogi mają trzy zestawy, u lancetnika jest tylko jeden ich komplet. Seryjnie homologiczne są zarówno komplety, jak i geny w obrębie kompletów.

Anatomię pierwszych kręgowców określiły geny związane z układem nerwowym.

Formowanie poszczególnych oddziałów cewki nerwowej strunowców odbywa się od pół miliarda lat pod wpływem sąsiadującej z cewką struny grzbietowej. Uczestniczy w tym nie-segmentalny gen homeotyczny, którego homolog jest odpowiedzialny za układ nerwowy muszki owocowej. Nie byłoby w tym nic dziwnego, gdyby nie to, że cewka nerwowa mieści się na grzbiecie strunowców, zaś łańcuszek nerwowy na brzuchu owadów. Odkrycie to dało więc powód do przypomnienia idei sprzed dwustu lat, że jesteśmy w istocie odwróconymi grzbietem do góry potomkami pra-stawonoga. Nie ma jednak wsparcia dla takiej interpretacji ze strony paleontologii. Prawdopodobnie geny odpowiadające za formowanie się ośrodkowego układu nerwowego to „cegiełki” używane w różnych sytuacjach stosownie do potrzeby.

Temat 2. Zwierzęta liniejące

Podobieństwo genów segmentalnych w obrębie królestwa zwierząt nie pozostawia wątpliwości co do tego, że wszystkie zwierzęta wywodzą się ze wspólnego przodka. Przodek ten istniał w bardzo dawnych czasach, więcej niż 600 Ma (mln lat) temu. By móc zasadnie spekulować o jego wyglądzie trzeba najpierw odtworzyć ewolucję w głównych gałęziach drzewa rodowego zwierząt.

Świat zwierząt obejmuje kilka wielkich grup o bardzo dawnym pochodzeniu.

Typy królestwa zwierząt łączą się w grupy, którym da się przyporządkować pewne pierwotne plany budowy ciała i właściwości fizjologii:

- (1) Swoisty przebieg rozwoju zarodkowego cechuje **zwierzęta wtóraste**, obejmujące typy strunowców, półstrunowców i szkarłupni.
- (2) Charakterystyczne stadium larwalne **trochofory** mają mięczaki, pierścienice, czułkowce, wstężnice i płazińce.
- (3) **Kutikula** zmuszająca do okresowego linienia jest cechą obleńców, niesporczaków z prątczawcami i stawonogów.
- (4) Bardzo dawno powstała **symetria promienista** cechuje żebroplawy, jamochłony i gąbki, o wciąż nierozpoznanym pochodzeniu i powiązaniach.

Najłatwiej o uzasadnienie wniosków molekularnych danymi paleontologicznymi w odniesieniu do zwierząt liniejących, miały bowiem większe od innych szanse na skamienienie. Ewolucja wyposażała ich przodka w pełniącą funkcje ochronne kutikulę wydzielaną na zewnątrz ciała przez komórki nabłonka. W jej skład wchodzi białka przy mniejszym, lub większym udziale wielocukrów (chityny). Linieją przede wszystkim stawonogi, których kutikula jest sztywnym zewnętrznym pancerzem rozdzielonym elastycznymi „stawami”. Różnice między ich grupami dotyczą przede wszystkim budowy segmentów głowy.

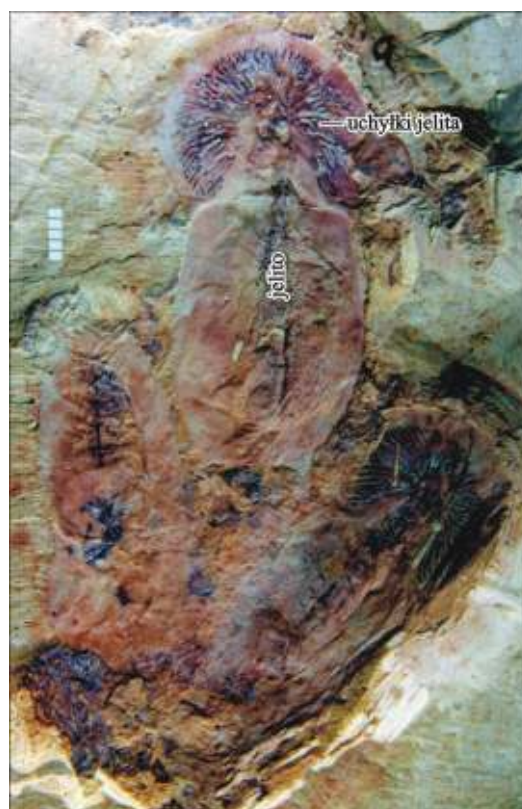
Plan budowy skorupiaków jest najbardziej różnorodny spośród zwierząt liniejących.

Najwyżej pod względem różnorodności organizacji ciała wśród dzisiejszych stawonogów stoją **skorupiaki**. Każdy z segmentów ich głowy, a i część dalej się znajdujących, ma odmienne odnóże. Są jednak i takie, u których nie ma śladu segmentacji. Jedynym dowodem na to, że to skorupiaki, są stadia larwalne ukazujące wyjściowy skład głowy, do którego później dobudowywane są (albo nie) kolejne segmenty ciała. Naprowadzają one na myśl, że istniały niegdyś stawonogi o podobnej do skorupiaków budowie odnóży, ale o mniej rozbudowanej głowie.

Owady i skorupiaki są grupami jednorodnymi anatomicznie.

Należy do nich większość gatunków stawonogów. Złożone oczy, czułki, żuwaczki i szczęki owadów są bardzo podobne do swoich odpowiedników u skorupiaków i im homologiczne. Nie wydaje się jednak, by grupy te były ze sobą bezpośrednio spokrewnione. Bliskie przodkom owadów wije (krocionogi), mają bowiem w głowie jeden segment mniej od skorupiaków, tyle co wymarłe paleozoiczne **trylobity**. Poza czułkami wszystkie odnóże głowy i tułowia trylobitów były do siebie podobne i służyły do kroczenia. Powstanie wijów wiązało się z zanikiem odnóży segmentu odpowiadającego drugiej parze czułków skorupiaków i to jest najbardziej charakterystyczna cecha wyodrębniająca gałąź ewolucyjną owadów od innych stawonogów. Nie wiadomo, kiedy to się stało.

Wiadomo natomiast, że podstawowe cechy budowy ciała skorupiaków są niemal równie dawne co trylobity, i były w pełni uformowane już we wczesnym kambrze (535 Ma). Najbardziej zadziwiającym aspektem anatomii skorupiaków wyższych jest nieprawdopodobnie precyzyjna kontrola ich rozwoju, z podziałem na oddziały ciała o liczbie segmentów i odnóży niezmiennych od co najmniej 450 Ma.



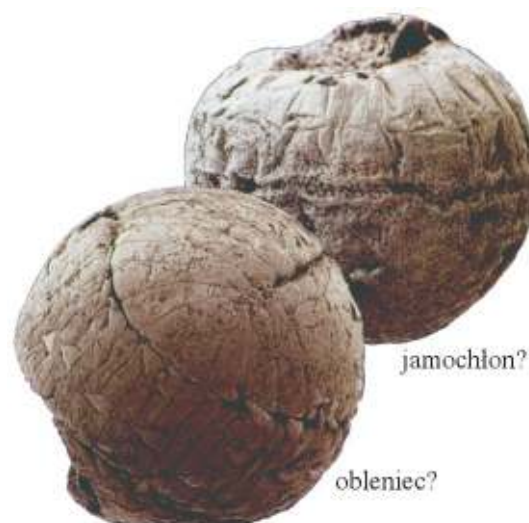
Ryc. 2. Wczesnokambryjski trylobit o niezmineralizowanych okrywach z Chengjiang w Chinach (530 Ma) z zachowanym wypełnieniem jelita i jego bocznych uchyłków w części głowowej

Pierwotne cechy dzisiejszych zwierząt liniejących rozproszone są wśród różnych grup.

Pajęczaki nigdy nie miały prawdziwych czułków. Pierwsza para ich odnóży głowowych od wczesnego kambru przystosowana jest do chwytania; zwykle ma szczypecy. Najdawniejsze stawonogi z chwytanymi odnóżami pierwszej pary miały też promienistą budowę aparatu gębowego

i to naprowadza na ich związki z pospolitymi w kambrze przodkami dzisiejszych niesporczaków i **pratchawców**. Te z kolei zwierzęta (ksenuzja) przypominały równie pospolite w kambrze obleńce bardzo prostym cylindrycznym pokrojem ciała z otworem gębowym na końcu.

Ryc. 3. Wczesnokambryjskie zarodki z Syberii i Chin zachowane wewnątrz osłonek jajowych dzięki szybkiej impregnacji fosforanem wapnia (zdjęcia w skaningowym mikroskopie elektronowym – SEM); dowodzą występowania wówczas (540 Ma) zwierząt o prostym rozwoju bez planktonowej larwy



Okazuje się więc, że zdolność do linienia nie jest bynajmniej wynalazkiem ewolucyjnym stawonogów. Została przez nie odziedziczona po obleńcach. Również segmentowane odnóża są dziedzictwem zwierząt wcześniejszych od stawonogów (ksenuzjów). Prawdziwym **osiągnięciem stawonogów jest pełne usztywnienie okrywy ciała** i odnóży i dostosowanie do tego układu mięśni. Materiał kopalny pozwala na prześledzenie tego procesu. Jakie było pochodzenie obleńców, jeszcze nie wiadomo.

Jeśli zebrać razem wszystkie zwierzęta liniejące, okaże się, że liczba ich gatunków (w szczególności owadów i nicieni) wielokrotnie przewyższa liczbę gatunków wszystkich pozostałych zwierząt i roślin. Nie odzwierciedla to jednak zróżnicowania anatomii, które w obrębie innych typów jest nieporównanie większe. Szczególnie odnosi się to do zwierząt wtóroustych.

Temat 3. Zwierzęta wtórouste



Ryc. 4. Najstarszy znany przedstawiciel wtóroustych (strunowiec) i żebroplaw z wczesnego kambru (530 Ma) Chengjiang w Chinach

Wtóroustymi jesteśmy również my. Prócz charakterystycznego (ale nie wyłącznego dla wtóroustych) przebiegu wczesnego rozwoju zarodka, zwierzęta te wiąże niewiele, bodaj tylko niezdolność do wydzielania kutikuli. Utrudniało im to przystosowanie do życia poza środowiskiem wodnym. Tylko kręgowce jako odpowiednika zewnętrznego szkieletu mogą użyć martwych komórek naskórka wypełnionych białkiem.

Niezwyczajną i dawną cechą kręgowców jest ich fosforanowy szkielet.

Mineralny szkielet **kręgowców** wyróżnia się wyjątkowym w świecie zwierząt sposobie wydzielania. Ząbki skórne (z których uformowały się łuski i tarcze kostne) co najmniej od środkowego kambru wytwarzane są z fosforanu wapnia wewnątrz nabłonkowych kieszonek. Najstarsze strunowce z wczesnego kambru (530 Ma) powyżej struny miały osiem łuków skrzelowych i serie owalnych gonad po bokach ciała. Zoologowie z rozwoju zarodkowego lancetnika wywnioskowali pierwotnie grzbietowe położenie bloków mięśniowych i seryjne rozmieszczenie wypustek jelita, z których miałyby się uformować szczeliny skrzelowe. Takie zwierzęta, mające przy tym podobne do lancetnika seryjne gonady, rzeczywiście istniały w sławnej prekambryjskiej faunie z Ediacara. Być może to po prostu cechy pierwotne dla znacznej części najdawniejszych zwierząt.



Ryc. 5. Rekonstrukcja szkieletu kolonii ordowickiego (490 Ma) półstrunowca (graptolita); pełzające po powierzchni osobniki z półksiężycowatych wałeczków wydzieliny dysku przedustnego budowały ściankę a potem pogrubiały „bandażami” jej powierzchnię; przekrój ścianki w transmisyjnym mikroskopie elektronowym (TEM) wykazuje, że to kolagen

Szczeliny skrzelowe łączą strunowce z półstrunowcami. Dziś to grupa reliktoowa obejmująca dwie całkiem do siebie niepodobne gromady: ryjące w mule jelitodyszne i filtrujące wodę pierzastymi czułkami pióroskrzelne, osiadłe i z reguły formujące bezpłciowo kolonie. Szkielet ich kolonii budowany jest z kolagenowej wydzieliny gruczołów szczególnego dysku przedustnego. Wytwarzały go w taki sposób już paleozoiczne pióroskrzelne – **graptolity**.

Mimo różnorodnej anatomii, szkarłupnie nigdy nie wykroczyły poza pełnosłone morza.

Ich niezdolność do osmoregulacji wynika ze ściślejszego niż u innych zwierząt powiązania z środowiskiem otaczającej wody przedniego oddziału jamy ciała (wypełniającego aparat czułkowy). Pięciopromienistej symetrii aparatu czułkowego upodabniająca je do roślin, jest przystosowaniem do wydajnego filtrowania. Drapieżnym szkarłupniom czułki, przekształcone w nóżki ambulakralne, służą do poruszania się po dnie morskim z otworem gębowym skierowanym do dołu. Spokrewnione z półstrunowcami, ewolucyjnie dawne, ale bynajmniej nie reliktowe **szkarłupnie** wyróżniają się też szczególnym rodzajem szkieletu. Jest wapienny i wytwarzany wewnątrzkomórkowo; poszczególne płytki zbudowane są z mikroskopijnych kratownic. Szkielet taki miały już najstarsze kambryjskie szkarłupnie, które nie wykształciły jeszcze promienistej symetrii.

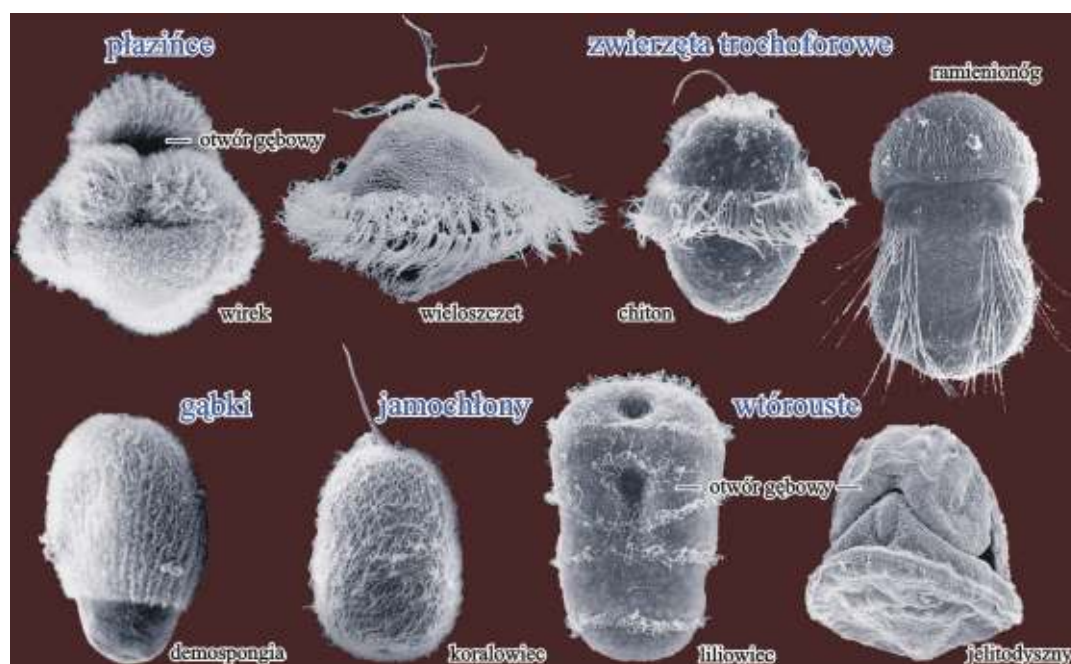
Temat 4. Wtórność planktonowych larw

Z zapłodnionych jaj zwierząt liniejących wykluwają się młodociane osobniki podobne do dorosłych albo larwy bytujące na dnie morskim. Kambryjskie embriony zachowane wewnątrz osłonek jajowych dowodzą, że rozwój prosty (bez stadium pływającej larwy) jest dla nich pierwotny. Wczesne stadia rozwojowe stawonogów bywają co prawda planktonowe, ale nie różnią się istotnie budową od osobników dorosłych. Wśród wtóroustych nie mają larw strunowce, są one natomiast właściwe półstrunowcom i szkarłupniom. Są to jednak larwy odmienne od larw mięczaków i wieloszczetów (inaczej poruszają się rżęski na ich powierzchni) i na pewno powstały od nich niezależnie. Oznacza to, że planktonowe stadium larwalne jest ewolucyjnie wtórne.

Nie wiadomo, jak wyglądał wspólny przodek zwierząt trochoforowych.

Z molekularnych badań filogenezy wynika, że **pierścienice** nie są krewniakami stawonogów i segmentacja ich ciała powstała niezależnie. Blisko spokrewnione są one natomiast z całkiem niepodobnymi mięczakami i czułkowcami (typ, do którego należą mszywioly i ramienionogi, a także wiele grup wymarłych). Choć wszystkie te typy wyodrębnione były już na początku kambriu, drogi ich powstania pozostają nieznane. Próbuąc doszukać się wspólnych dla nich wszystkich cech, zoologowie mogli stwierdzić jedynie, że łączy je zbliżona budowa planktonowej larwy (**trochofory**). Spotyka się też wśród nich szpecinki o swoistej budowie, wydzielane przez komórki z mikrokosmkami na powierzchni, co daje kapilarną wewnętrzną strukturę i przez to opalizowanie w wyniku dyfrakcji światła.

Paleontolodzy zauważyli natomiast, że czułkowce wiąże z mięczakami zdolność do wydzielania kutikularnego szkieletu przez krawędź **plaszczą**. Szkielet ten ma postać stożkowatej muszli (u mięczaków muszlowych), szeregu tarcz (u chitonów), stożka lub rurki (u mszywiolów), czy wreszcie dwupłatową (u ramienionogów). Główna różnica w porównaniu ze zwierzętami liniejącymi polegałaby na tym, że sztywna kutikula wydzielana jest tylko na grzbiecie ciała i brzeżnie, nie ma więc potrzeby linienia.



Ryc. 6. Planktonowe larwy dzisiejszych bezkręgowców (zdjęcia w SEM). Ewolucyjne znaczenie larw gąbek i jamochłonów jest nieokreślone; larwy płazińców i zwierząt trochoforowych są prawdopodobnie homologiczne; larwy wtóroustych powstały od nich niezależnie, o czym świadczy m.in. odmienny kierunek ruchu rzęsek

Temat 5. Pochodzenie zwierząt

Wspólny przodek wszystkich zwierząt pozostaje nieznany. Na pewno nie był podobny do dzisiejszych jamochłonów ani płazińców, bowiem prostota anatomiczna ich dzisiejszych przedstawicieli jest wtórna. Najstarsze zwierzęta nie były też podobne do larw ich dzisiejszych potomków. Prawie wszyscy najpierwotniejsi kopalni przedstawiciele poszczególnych typów świata zwierzęcego mieli stosunkowo duże, centymetrowe rozmiary. Mikroskopijne są tylko ich stadia młodociane lub larwalne.

Powstanie anatomii zwierzęcej wymagało znacznych rozmiarów ciała.

Można to wywnioskować i z innych przesłanek. Tak nierozłączne z anatomią zwierzęcą układ krwionośny czy jamy wewnątrz ciała pełniące funkcje hydrauliczne mają sens tylko przy rozmiarach tysiąckrotnie większych od rozmiarów komórek. W komórce substancje pokarmowe i tlen transportowane są drogą dyfuzji i skurczu włókien cytoszkieletu. Ogranicza to wydajność transportu tlenu i substancji pokarmowych, uniemożliwiając osiągnięcie dużych rozmiarów. Transport na większe odległości jest skuteczny tylko na zewnątrz komórki. Narządy organizmów wielokomórkowych to urządzenia oparte na zasadach mechaniki i hydrauliki, które zastąpiły analogiczne mechanizmy chemiczne dobrze funkcjonujące w mikroskopowym świecie komórki. Również centralny system nerwowy, choć oparty na zasadzie przenoszenia pobudzeń w obrębie komórki, sens ma tylko w świecie makroskopowym.

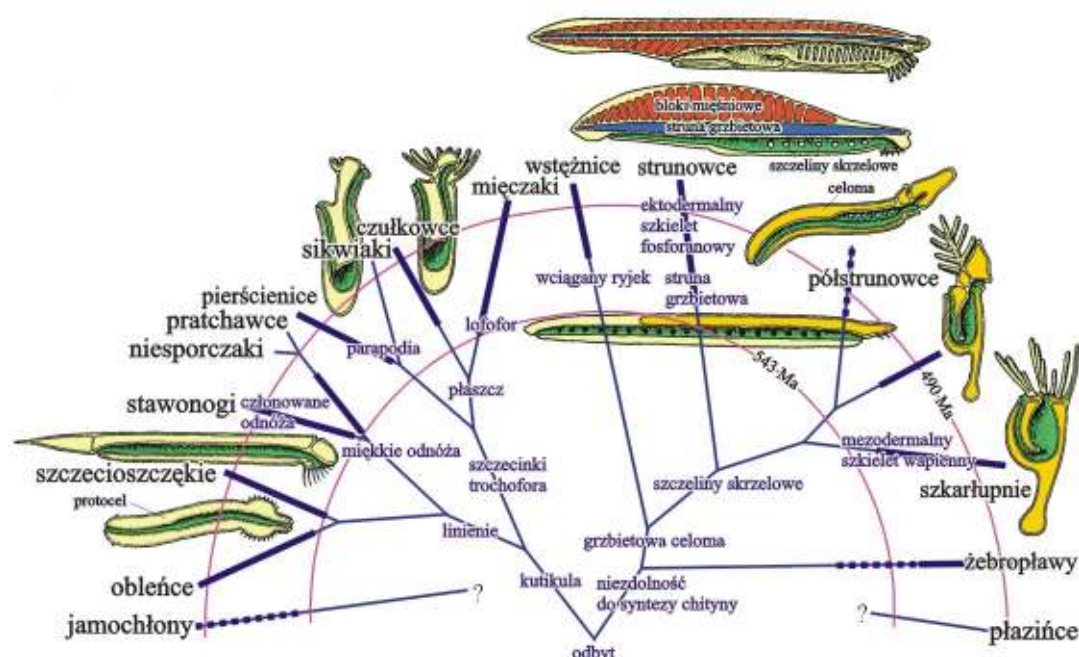
Choć **wspólny przodek zwierząt dzisiejszych był zapewne centymetrowych rozmiarów**, jego poprzednicy z etapów przed ewolucyjnym uformowaniem się narządów wewnętrznych musieli być znacznie mniejsi.

Embriologia jest głównym źródłem hipotez o początkach ewolucji zwierząt.

W rozwoju zarodkowym zwierząt wielokomórkowych, który zapewne odzwierciedla w jakimś stopniu przebieg ich ewolucji przed 600 milionami lat, zygota dzieli się wielokrotnie,

poczynając od pierwszych dwu podziałów w płaszczyznach pionowych. Wynikiem bruzdowania jest kulisty organizm z warstwą komórek na powierzchni (**blastula**). Przekształcenie kulistej kolonii komórek w strukturę bardziej złożoną wymaga zmiany ich kształtu w trakcie wzrostu. Mają w tym udział białka kurczliwe (aktyna i miozyna), których skurcz prowadzi do wklęśnięcia i rozrostu wgłąb nowo powstającej ich warstwy. Różnymi drogami, przez wpuklenie powierzchni lub migrację, część komórek z powierzchni blastuli przemieszcza się potem do jej wnętrza, tworząc dwuwarstwową strukturę, w najprostszej postaci kubeczkową (**gastrula**), otwierającą się na zewnątrz otworem (blastopor).

Przyjmując, że przebieg rozwoju osobniczego jest odtworzeniem (rekapitulacją) ewolucji niemiecki zoolog Ernst Haeckel zaproponował w 1874 roku hipotetyczne stadia ewolucji: blastea i gastrea. Wątpliwe jednak, by którekolwiek z dziś żyjących zwierząt rzeczywiście bezpośrednio wywodziło się od blastei lub gastrei. Dzisiejsza prostota budowy jest z reguły wyrazem wtórnego uproszczenia. Nie wykluczone jednak, że jednokomórkowe wiciowce kołnierzykowe (Choanoflagellata) przechowały pewne cechy budowy komórki właściwe przodkom zwierząt wielokomórkowych. Ich komórki, mając wieniec palczastych mikrosmków wokół nasady wici, ładząco przypominają **choanocyty** gąbek. Osiągnięciem gąbek są komórki, których postać (np. zwinięcie w rurkę) jest wynikiem odpowiedniego ukształtowania cytoszkieletu lub wewnątrzkomórkowego szkieletu mineralnego.



Ryc. 7. Drzewo rodowe zwierząt tkankowych zgodne z danymi paleontologicznymi; pogrubione linie oznaczają udokumentowanie ewolucji skamieniałościami; czerwone półkola wyznaczają granice okresu kambryjskiego, podczas którego pojawiły się w zapisie kopalnym główne typy królestwa zwierząt, interpretacja poprzedzających kambry zdarzeń ewolucyjnych jest przedmiotem nieustających sporów

Kolagenowa błona podstawna jest „wynalazkiem” tkankowców.

Lipidowa błona komórkowa ma zbyt małą wytrzymałość mechaniczną, by służyć jako skuteczna osłona komórkom o większych rozmiarach, a coś dopiero kolonii komórek. Niezbędna do wielokomórkowości jest substancja międzykomórkowa. W świecie zwierząt funkcje te pełni przede wszystkim białko (**kolagen**), którego powstanie można uznać za początek królestwa zwierząt (spongina gąbek to też kolagen). Zwierzęta otaczają obce obiekty powierzchnią cytoplazmy (fagocytoza) lub narządów (połykanie), a to wymaga elastyczności pojedynczych komórek i całego ciała. Kolagen zapewnia te właściwości.

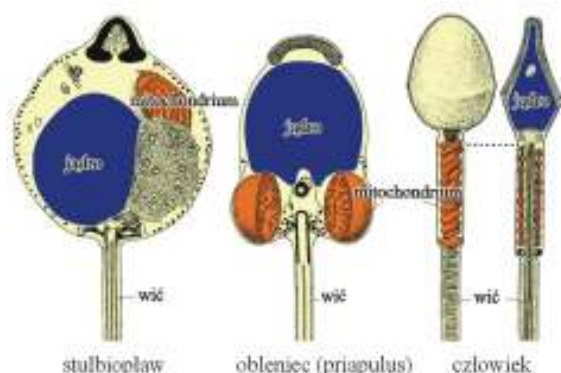
Większość dziś żyjących wielokomórkowych zwierząt to tkankowce. Z gąbkami wiąże je specjalizacja grup komórek powiązanych w kolonie i międzykomórkowy kolagen. Tkan-
kowce odróżnia od gąbek zdolność do tworzenia narządów, w których konstrukcji kluczową
rolę mają płaskie agregaty komórek tworzące nabłonek. Komórki nabłonka rozmieszczone są
jednowarstwowo, bo spaja je ze sobą kolagenowa **blona podstawna**. Mechaniczne właściwo-
ści błony podstawnej określają sposób formowania narządów, narzucając ich odmienność w
stosunku do wielokomórkowych roślin, czy nawet gąbek. To wynalazek ewolucyjny o rewo-
lucyjnych konsekwencjach. Od niego rozpoczęła się też wiarygodna dokumentacja historii
zwierząt. Błona podstawna była stosunkowo trwała i mogła kamienieć w warunkach panują-
cych w osadach mórz prekambryjskich (od około 560 Ma temu).

Ryc. 8. Zwierzęca komórka nabłonkowa i wydzie-
lana przez nią kolagenowa błona podstawna



Zwierzęta i grzyby miały wspólnego jednokomórkowego przodka.

Nieoczekiwanym osiągnięciem filogenetyki molekularnej było stwierdzenie, że zwierzęta
miały wspólnego przodka z grzybami. Cechą wspólną dla tych wielkich grup organizmów jest
skierowanie wici do tyłu podczas pływania (jeśli występuje takie stadium, np. plemnika). U
większości wiciowców przynajmniej jedna wic skierowana jest do przodu. Być może grzyby i
zwierzęta zawdzięczają też wspólnemu przodkowi zdolność do użycia polisacharydu **chityny**
(polimer glukozyaminy) jako zewnątrzkomórkowej substancji szkieletowej.



Ryc. 9. Plemniki zwierząt o pierwotnej budowie;
zwróć uwagę, że plan budowy plemnika
człowieka jest zbliżony do plemnika naj-
prwotniejszego oblenca, większość zwie-
rząt ma plemniki o bardziej złożonej budo-
wie

Uformowanie organizmu wielokomórkowego jest na pozór bardzo proste. Wystarczy, że
w mitozie nowo powstałe komórki nie wyzwolą się z macierzystej otoczki (polisacharydowej
czy białkowej) a jedynie ją rozbudują. Powstaje wówczas kolonia komórek. Skoro to tak ła-
twe, dlaczego nie wszystkie organizmy stały się wielokomórkowe w toku ewolucji? Po pierw-
sze dlatego, że różne organizmy rozmaicie funkcjonują w środowisku. Jednokomórkowcom
łatwiej przetrwać w środowiskach niestabilnych, bo mniej pokarmu potrzebują w porach
głodu i szybciej się mnożą w okresach sprzyjających (są ekologicznymi oportunistami). Po
drugie, wielokomórkowość wiąże się też z koniecznością przełamania istotnych ograniczeń
konstrukcyjnych i rozwojowych. Idzie o to, że równocześnie z formowaniem agregatu komó-

rek trzeba rozwiązać problem dopływu do jego wnętrza substancji niezbędnych do wzrostu i usuwania szkodliwych produktów. Trzeba także zapewnić stabilność warunków przez przytwierdzenie zespołu komórek do podłoża bądź skuteczną wspólną lokomocję. Wymaga to specjalizacji komórek w kolonii do różnorodnych funkcji. Zespoły komórek (narządy) muszą się stać odpowiednikami organelli wewnątrzkomórkowych. A to już nie jest bynajmniej proste.

Temat 6. Organizmy klonalne i superorganizm

Nie jest łatwo o specjalizację grup komórek w kolonii, bo przecież wszystkie te komórki wyposażone są w identyczny program rozwoju. Skoro kolonia powstała przez podział jednej macierzystej komórki, to składa się z jednostek identycznych genetycznie (jest **klonem komórkowym**). Specjalizacja funkcji wymaga, by tylko niektóre z kompletu genów występujących we wszystkich komórkach były włączane w określonych z nich. To geny, które odpowiadają za formowanie wyspecjalizowanych zespołów komórek (narządów). Oznacza to konieczność uformowania mechanizmu regulacji działania genów, czyli wykorzystania genów homeotycznych.

Wiele organizmów powstaje w sposób bezpłciowy.

Komórka, z której formuje się organizm człowieka i większości kręgowców powstaje ze złączenia dwu komórek płciowych (zapłodnienia). Jednak niekoniecznie. Zaczątkiem nowego organizmu może być też komórka powstała w wyniku zwykłego podziału mitotycznego (lub grupa takich komórek). Odnosi się to choćby do bliźniąt jednojajowych, gdzie zygota dzieli się na komórki, z których rozwijają się osobne zarodki. U niektórych ssaków (południowo-amerykańskie pancerniki) podział taki następuje dopiero w stadium embrionu, zaczątkiem płodu jest zatem grupa komórek. Początkiem rozwoju może być też komórka niezapłodniona (partenogeneza, czyli dzieworództwo), co znane jest nawet u tak wysoko uorganizowanych zwierząt jak jaszczurki. Wreszcie, liczne bezkręgowce rozmnażają się przez pączkowanie, a więc bez udziału zarówno procesów płciowych jak i rozwoju zarodkowego. Jeśliby rozejrzeć się po świecie roślinnym, różnorodność sposobów bezpłciowego rozmnażania okaże się oszałamiająca.

Wielokomórkowy organizm jest klonem i może powstać drogą klonowania.

Klonowanie jest więc zjawiskiem naturalnym w przyrodzie, niczym nadzwyczajnym i bynajmniej nie ludzkim wymysłem. Przemiana pokoleń roślin jest dobrym przykładem sytuacji, kiedy w odmiennych kierunkach ewoluowały stadia z podwójną liczbą chromosomów (**sporofit**) i stadia z liczbą chromosomów pojedynczą (**gametofit**). Tylko formowanie sporofitu poprzedzone jest wejściem w procesy płciowe. Zjawiska płci nie mają przecież bezpośredniego związku z rozmnażaniem, o czym była już wcześniej mowa. Ich zadaniem jest wymiana genów między liniami genealogicznymi, a nie powielanie osobników. Wynika z tego, że na gruncie biologii nie ma powodu do twierdzenia, że wyłącznie zapłodnienie jest początkiem nowego organizmu.

Pojedyncza samodzielnie żyjąca komórka pod wieloma względami przypomina wielokomórkowy organizm. Ma części wypełniające wszelkie niezbędne zadania fizjologiczne (organelle). Ich istnienie jest skutkiem złożonego procesu rozwojowego, który od bezkształtnego niekiedy produktu podziału mitotycznego prowadzi do uformowania się różnorodnych i ściśle uporządkowanych przestrzennie przedziałów wewnątrz komórki. Ma w nim miejsce zjawisko powielania pojedynczych struktur (np. liczne wici orzęsków) poprzedzające ich późniejszą ewolucyjną specjalizację. Ich spoiwem jest cytoszkielet, który zapewnia także transport niezbędnych substancji między przedziałami, a także przemieszczanie się całej komórki. Proces

ten jest jedynie powierzchownie poznany, ale wiadomo, że następuje dzięki uporządkowanemu włączaniu genów regulatorowych. Genów, z których ewolucyjnie powstały geny homeotyczne organizmów wielokomórkowych.

Możliwości różnicowania na **wielokomórkowym poziomie organizacji** okazały się niemal nieograniczone. Sami jesteśmy kolonią zróżnicowanych funkcjonalnie i morfologicznie komórek. Jest jednak przecież jeszcze wyższy od zwierzęcia czy rośliny poziom organizacji życia.

Bezpłciowo powstałe organizmy mogą utworzyć "superorganizm".

Liczne organizmy wielokomórkowe obdarzone są zdolnościami bezpłciowego rozmnażania przez podział całego ciała, lub wypączkowanie nowego osobnika. Nazywane są klonalnymi; więcej ich wśród roślin niż zwierząt. Agregaty powstałych bezpłciowo osobników bywają powiązane ze sobą fizjologicznie za pośrednictwem rozłogów, przez które przepływają substancje odżywcze podczas pączkowania. Zjawisko tworzenia takich wewnętrznie zintegrowanych kolonii identycznych genetycznie osobników jest analogią rozwoju osobniczego. Kolonia taka to **superorganizm**, układ żywy na wyższym od organizmalnego poziomie organizacji. Jest klonem genetycznym, tak jak klonem są komórki w obrębie każdego organizmu wielokomórkowego.

Mimo identyczności genetycznej, osobniki w kolonii nie zawsze są jednakowe ani morfologicznie, ani pod względem funkcji, tak jak nie są identyczne pod tymi względami komórki w każdym z osobników. To zróżnicowanie w obrębie kolonii jest wynikiem regulacji rozwoju. Zdarzają się sytuacje, kiedy niełatwo stwierdzić, czy ma się do czynienia z organizmem, czy kolonią organizmów klonalnych. Ewolucja kolonii bynajmniej nie musi zresztą prowadzić do wzrostu złożoności. Nasza słodkowodna stułbia powstała z kolonijnych przodków mających osobne pokolenie meduzy.



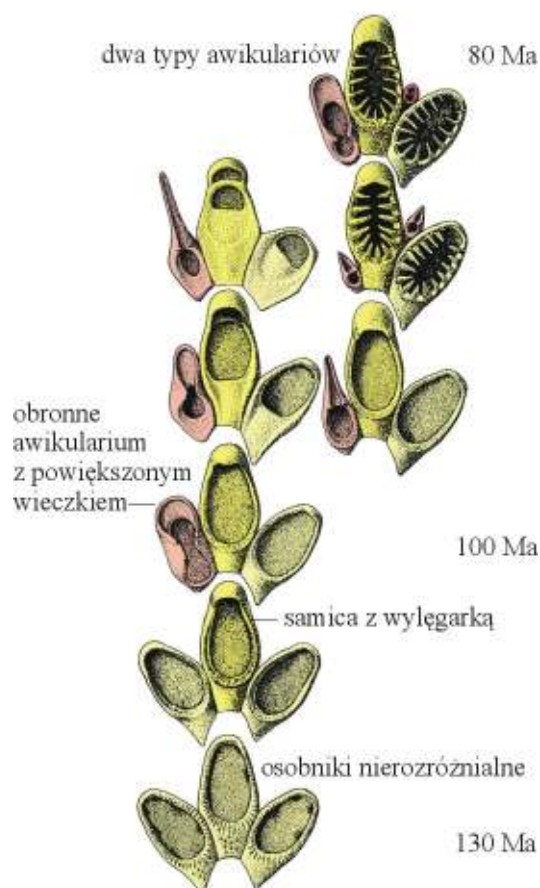
Ryc. 10. Spośród kolonii zwierząt powstających drogą bezpłciowego pączkowania najwyższy stopień integracji fizjologicznej osiągnęły morskie mszywioly z czułkami promieniście odchodzącymi od otworu gębowego (kolista kolonie, której wapienny szkielet jest przedstawiony pośrodku, może kroczyć po dnie na kolcowatych wyrostkach niektórych osobników), mszywioly słodkowodne z U-kształtnym wieńcem czułków (przedstawiona tu *Cristatella* pełza na wspólnej podszewie kolonii) i półstrunowce pióroskrzelne (dziś reliktywne, ich kopalnymi krewniakami są graptolity)

Jest wiele grup organizmów klonalnych, które mają za sobą długotrwałą ewolucję, nierzadko szczegółowo udokumentowaną skamieniałościami. Odnosi się to do koralowców i mszywiolów, wytwarzających wapienny zewnętrzny szkielet i planktonowych wymarłych pióroskrzelnych (graptolitów) budujących rurki kolonii z kolagenu w podobny sposób jak osy budują swoje gniazda. Bardzo dobrze poznana ewolucja graptolitów to więc w istocie ewolucja ich instynktownych sposobów zachowania, dzięki której szkielety ich kolonii stawały się coraz bardziej wyrafinowane konstrukcyjnie.

Geny homeotyczne „superorganizmu” mogą ulegać duplikacji i rozbieżnej ewolucji.

W materiale kopalnym można też prześledzić rozbieżną ewolucję osobników kolonii prowadzącą do uformowania się zupełnie do siebie niepodobnych postaci. To przejawy **polimorfizmu**, rodzaju nieciągłej odmienności między osobnikami w obrębie klonu (nie ma form przejściowych). Polimorfami są też kasty w koloniach osobników fizycznie ze sobą nie połączonych (np. owadów społecznych). Powstanie tego rodzaju odmienności wymaga włączania odmiennych genów homeotycznych odpowiedzialnych za rozwój osobników. Swoistość sytuacji w przypadku kolonii polega na tym, że regulacja odbywa się między osobnikami.

Ryc. 11. Ewolucyjne różnicowanie osobników w obrębie klonu kolonii kredowych mszywiolów. Duplikacja genów homeotycznych musiała poprzedzać powstanie mechanizmu regulacji ekspresji (przełączania) poszczególnych ich kopii i następnie rozbieżnej ewolucji w wyniku doboru naturalnego; skutkiem tego była coraz większa liczba typów (kast) osobników wbrew ich genetycznej identyczności (polimorfizm); u tych mszywiolów prócz wyposażenia samic w specjalne komory do wylęgu larw uformowały się osobniki o roli ochronnej, których wieczka przekształciły się w ostre dzioby



Zróżnicowanie osobników kolonii może też mieć charakter stopniowy. Przyczyną gradientu jest zwykle czynnik fizjologiczny (hormonalny). Może być wydzielany przez niektóre osobniki kolonii, może kumulować się lub rozkładać w trakcie jej wzrostu czy też w pewnych jej regionach. Czynnik taki, wpływający na postać zarówno narządów jak poszczególnych osobników kolonii nazywany jest **morfogenem** a region jego działania **polem morfogenetycznym**.

Geny homeotyczne bywają włączane i wyłączane zależnie od stężenia morfogenu.

W organizmach roślin i zwierząt morfogen jest wydzieliną ośrodka organizującego rozwój embrionu (np. cewki nerwowej) rozprzestrzeniającą się między komórkami. Podobną rolę pełnić też może mRNA wytwarzany przez świeżo powielone komórki strefy wzrostu. Zależnie od stężenia, zmniejszającego się wraz z odległością lub upływem czasu rozkładu, włączają się różne geny i powstają przez to różne tkanki. Idee pola morfogenetycznego i klonu komórkowego to wspomagające się koncepcje mechanizmów rozwojowych, które znajdują również zastosowanie w objaśnieniu zjawiska segmentacji. Tam też na podstawie identycznej informacji genetycznej zawartej w każdej z komórek organizmu powstają narządy o zróżni-

cowanej budowie. Narządy również bywają wielokrotnie powielone w identycznej formie w obrębie organizmu i podlegają rozbieżnej niezależnej ewolucji. Analogami morfogenów są **feromony**, substancje zapachowe wpływające na zachowanie osobników kolonii nie pozo-
stających w ścisłym związku (np. owadów).

Ewolucja rozwoju kolonii organizmów klonalnych jest więc wyrazem działania bardzo ogólnych zasad biologii. Uzmysławia jedność procesów na różnych poziomach organizacji życia. Czynniki regulujące rozwój kolonii zwierząt bynajmniej nie tylko powierzchownie przypominają mechanizm różnicowania roślin.

Podsumowanie rozdziału 5.

- (1) Nowy organizm może powstać bez udziału procesów płciowych czy rozwoju zarodkowego. Zaczątkiem może być niezapłodnione jajo, komórka powstała w wyniku zwykłego podziału mitotycznego, lub pączek.
- (2) Regulacja rozwoju złożoności polega na tych samych zasadach w obrębie komórki, klonu komórkowego (organizmu), czy klonu organizmów (kolonii). Geny regulujące przebieg rozwoju zarodkowego są sobie homologiczne w obrębie całego królestwa zwierząt.
- (3) Zwierzęta łączy z grzybami ustawienie wici z tyłu komórki. Najbliższymi krewniakami gąbek są wiciowce Choanoflagellata z pierścieniem mikrokosmków wokół wici. Tkankowce odróżnia od gąbek kolagenowa błona podstawna umożliwiająca formowanie nabłonka.
- (4) Ewolucyjnie dawna (ale nie pierwotna) symetria promienista jest właściwa jamochłonom i żebroplawom. Zwierzęta wtórouste, obejmujące typy strunowców, półstrunowców i szkarłupni, cechuje specyficzny przebieg rozwoju embrionalnego i niezdolność do wydzielania kutikuli, ale skłonność do tworzenia szkieletu wewnętrznego. Kutikula zmuszająca do okresowego linienia jest cechą obleńców, niesporczaków z pratchawcami i stawonogów. Stadium planktonowej larwy (trochofory) jest wtórną cechą wspólną dla mięczaków, pierścienic, czułkowców, wstężnic i płazińców.



Rozdział 6. Filogeneza roślin

W odróżnieniu od typowych zwierząt rośliny wchłaniają materię i energię całą powierzchnią komórki, która nie musi przy tym podlegać deformacjom. Jej ściana może więc być sztywna. W świecie roślinnym tworzą ją polimery prostych cukrów (celuloza, pektyny), kwasów tłuszczowych (suberyny), czy alkoholi aromatycznych (lignina). Czy wspólny przodek roślin i zwie-

rzut miał komórkę nagą, czy też osłoniętą ścianką, którą zgubił na ewolucyjnej drodze do cudzożywności, pozostaje zagadką. Można jednak pokusić się o odtworzeniu przebiegu ewolucji roślin i spróbować zrozumieć rządzące nią mechanizmy.

Temat 1. Mechanizmy rozwoju roślin

Rozdzielenie od siebie słabo przepuszczalną ścianą poszczególnych komórek kolonii, plech czy pędów roślin wpływa zasadniczo na sposoby regulacji wzrostu i rozwoju osobniczego. Zasady przekazywania sygnałów w tkankach roślin są inne, niż w ciele zwierzęcym. Receptory w błonie komórkowej roślin odbierając sygnały z zewnątrz mają ograniczone możliwości. Komórki, jeśli w ogóle się ze sobą kontaktują, to jedynie poprzez pory w ścianie komórkowej. Rozpoznawanie sygnałów dokonuje się więc głównie we wnętrzu komórki. **Czynniki morfogenetyczne** („hormony”) roślinne muszą być zatem z konieczności związkami chemicznymi o niewielkich cząsteczkach, dzięki czemu łatwo przenikają przez ścianki do wnętrza komórki, oddziałując bezpośrednio na syntezę enzymów. Zdolność do reagowania na te związki była zaczynem ewolucyjnego różnicowania roślin.

Regulacja rozgałęzień plech i pędów opiera się na prostych zasadach.

Sztywna ściana komórek w plechach i pędach utrudnia ich wzrost i podziały. Dlatego przyrost plech i pędów odbywa się niemal wyłącznie na wierzchołkach, gdzie ściany komórkowe są jeszcze zaczątkowe. Intensywnie dzielące się komórki wierzchołka wytwarzają wokół siebie **pole morfogenetyczne**, które ogranicza wzrost i podziały komórek znajdujących się w sąsiedztwie. Dopiero poza jego zasięgiem formować się może inny wierzchołek wzrostu. Od setek milionów lat następuje to w dwojakiach sytuacjach.

(1) Szerokość wierzchołka pędu (plechy) może być większa od średnicy pola morfogenetycznego. Pojawia się wtedy miejsce dla więcej niż jednego wierzchołka wzrostu. Plecha czy pęd rozwidlają się wówczas, a wzrost poszczególnych powstałych rozgałęzień odbywa się w równym tempie. W najprostszej postaci rozgałęzienie jest widlaste, jak wiązki przewodzące w liściach miłorzębu. Układ rozgałęzień pędu jest wtedy naprzemianległy.

Średnica wierzchołka dużo większa od pojedynczego pola morfogenetycznego daje możliwość równoczesnego pojawienia się licznych równoważnych odgałęzień. Układ jest wtedy okółkowy. Układ najbardziej stabilny geometrycznie na wypukłym wierzchołku to trzy lub pięć odgałęzień. Taka jest zwykle, pozornie magiczna, liczba płatków w koronach kwiatów. Przy większej ich liczbie pojawia się zmienność w populacji. Czynniki regulujące traci wtedy precyzję działania.

(2) Jeśli wierzchołek jest wąski, pole morfogenetyczne blokujące wzrost zanika dopiero w pewnej odległości poniżej wierzchołka. Powstaje układ taki, jak w liściu paproci, czy koronie świerka. Odgałęzienia pojawiają się wtedy kolejno w miarę wydłużania się pędu. Z czysto geometrycznych powodów rozmieszczone są zwykle śrubowo, a ich nasady tworzą rombowy wzór. Jest to po prostu najściślejszy możliwy sposób upakowania na stożku. Niżej, na cylindrycznej powierzchni pędu mogą ułożyć się w sześciokątny układ plastra miodu, który jest równoznaczny z układem okółkowym.

Te proste zależności, łatwe do komputerowego modelowania, nadają roślinom i ich kwiatom matematyczną regularność. W tym właśnie zawiera się piękno. Mózg nasz odbiera harmonię jako przyjemną wtedy, gdy nie jest ona oczywista na pierwszy rzut oka, ale intuicja podpowiada jej istnienie.

Geny homeotypyczne roślin i zwierząt są od nich o wiele dawniejsze.

Odpowiednikami **genów homeotypycznych** zwierząt w świecie roślin są geny tworzące rodzinę MADS (nazwa złożona z inicjałów należących tu rodzin genów), z których każdy za-

wiera powtarzalny odcinek analogiczny do homeoboksu (*MADS-box* kodujący 57 aminokwasów). Pierwsze rozgałęzienia drzewa rodowego tych genów zegar molekularny datuje na 450-500 Ma (mln lat), co jest wiekiem geologicznym najstarszych roślin naczyniowych. Geny te mają nieliczne homologi i u zwierząt. Wynika z tego, że uformowały się już u wspólnego jednokomórkowego przodka roślin i zwierząt, gdzie, rzecz jasna, nie mogły regulować różnicowania tkanek. Dopiero po niezależnym powstaniu wielokomórkowości roślin i zwierząt część z nich przystosowała się do nowych potrzeb.

Ta konstatacja utwierdza w przekonaniu, że prawie wszystko, co umożliwiło ewolucyjne stworzenie wielokomórkowych organizmów, powstało już na etapie jednokomórkowości. Wystarczyło tylko wykorzystać istniejące mechanizmy genetyki i fizjologii do odpowiedniej regulacji rozwoju komórek w klonie. Czy to roślinnym, czy zwierzęcym. Setki milionów lat ewolucji doprowadziły do powstania bardzo złożonych i trudnych do rozwikłania układów regulacji wzrostu. Niekiedy układają się one w sposób umożliwiający odcyfrowanie przebiegu ewolucji. Tak jest w przypadku najbardziej złożonych kwiatostanów dzisiejszych roślin okrytozalążkowych.

Temat 2. Ewolucja roślin kwiatowych

Z „kwiatu” porastającej górskie wapienne skały szarotki odczytać można jej niebywale złożoną historię ewolucyjną. W istocie to wcale nie kwiat, lecz srebrzyste od filcowatych włosków liście rozmieszczone promieniście na podobieństwo płatków okwiatu. Prawdziwy kwiat niełatwo wśród nich odszukać.



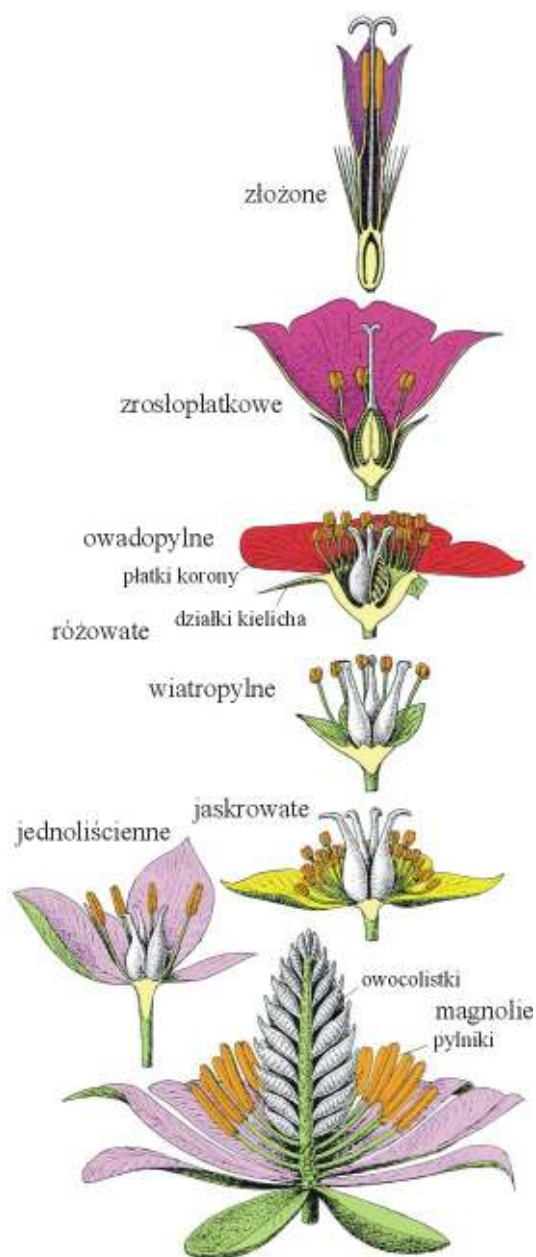
Ryc. 1. „Kwiat” szarotki, czyli zgrupowanie koszyczkowych kwiatostanów w otoczeniu promieniście ustawionych liści wabiących; prawdopodobnie skutek ewolucji pod naciskiem doboru na coraz większą liczbę skupionych blisko siebie coraz mniejszych kwiatów zapylanych przez jednego owada

Ewolucja wiedzie ku łączeniu coraz mniejszych kwiatów w coraz większe zespoły.

Pośrodku „płatków” szarotki jest całe zgrupowanie kwiatostanów. W każdym z nich jest zaś mnóstwo gęsto upakowanych kwiatów osłoniętych zwartą powłoką łuskowatych liści (koszyczek). To przejaw przynależności do ewolucyjnej gałęzi **złożonych**, najliczniejszej gatunkowo rodziny kwiatowych, która przeżywa dziś szczyt zróżnicowania. Pokrewna polna szarota uzmysławia, jak doszło do powstania takiego układu: tu grupy koszyczków otoczone są

zwykłymi liśćmi. Jeszcze wcześniejszemu stadium ewolucji odpowiadają kocanki, u których samo gęste zgrupowanie barwnych koszyczków wystarcza do przywabienia owadów. Pojedyncze koszyczki kocanek nie są jednak podobne do kwiatu, bo nie mają „płatków”. Znaleźć je można, w postaci języczkowatych brzeżnych kwiatów, u jeszcze mniej wyspecjalizowanego omanu czy stokrotek. Można zgadywać, że dobór wyeliminował języczkowe kwiaty przodka kocanek, by lepiej gospodarowały wodą w suchym środowisku piaszczystych wydm.

Utrata brzeżnych kwiatów języczkowych nie wyklucza powrotu do stanu pierwotnego – wabienia owadów barwnymi kwiatami na brzegu koszyczka. Nieprawdopodobne jest jedynie ściśle odtworzenie uprzednio zanikłego układu działania genów regulujących rozwój. Na przykład chaber bławatek ma brzeżne kwiaty rurkowate w koszyczku (całkiem niepozorne u podobnego do ostu przodka) przekształcone w płonne barwne „płatki”. Okreśną drogą, bo ewolucja jest w zasadzie nieodwracalna.



Ryc. 2. Przemiany budowy kwiatu okrytozalążkowych w linii wiodącej od magnolii do złożonych. Zwróć uwagę na wzrastającą zwartość elementów kwiatu i jego upraszczanie, wyrażające się najpierw w połączeniu owocolistków w słupek, a następnie w redukcji liczby zalążków; także pylniki połączyły się w jeden organ w związku z przedprątnością

Rurkowe kwiaty są przejawem powiązania ewolucji roślin i owadów.

Podobieństwa molekularne dowodzą, że najbliższymi krewniakami złożonych są dzwonki. Choć niektóre dzwonki mają dość zwarte kwiatostany, wiele się musiało zdarzyć w trakcie

ewolucji, by przekształcić je w koszyczki. Kwiaty o nasadach płatków korony zrosniętych w rurkę, takie jak u dzwonków, znane są już od 40 Ma (mln lat; eocen).

Wielu z tych najwyżej w ewolucji stojących **zrosłopłatkowych** dobór dał szczególne przystosowania do życia pod presją roślinożerców. Wytwarzają trucizny, głównie **alkaloidy**. I w dziedzinie trucia widoczny jest ewolucyjny postęp. Produkcja alkaloidów wymaga azotu, substancji deficytowej w wielu środowiskach, szczególnie tropikalnych. Niewiele roślin może sobie na taką rozrzutność pozwolić, stąd większość z tych, które produkują dużo alkaloidów związana jest ze środowiskami bogatymi w azot. Selekcja sprzyja gospodarności, dlatego stosunkowo pierwotna ewolucyjnie teina (kwiaty i owoce przodków herbaty znane są już od późnej kredy) z czterema atomami azotu na cząsteczkę zastąpiona została u psiankowatych (powstałych dopiero w późnym trzeciorzędzie) przez solaninę, zawierającą tylko jeden.

Przodkowie zrosłopłatkowych mieli pięć swobodnych płatków korony, jak kwiat polnej róży. Poniżej okółka barwnych płatków, służącego wabieniu owadów, jest w nim okółek pięciu zielonych liści (działek kielicha). Różnica pomiędzy tymi okółkami jest dogłębna i nie podlega zmienności. Inaczej jest z odmiennością płatków korony od pręcików. Częste są mutacje prowadzące do zamiany pręcików w płatki. Ogrodnicy wykorzystali je do wyselekcjonowania „pełnych” ogrodowych róż czy peonii, tudzież dekoracyjnych odmian głogu. Wynika to bezpośrednio z genetycznej regulacji rozwoju kwiatu a pośrednio z jego ewolucyjnego pochodzenia.

Barwne płatki nowoczesnych kwiatów wtórnie upodobniły się do liści.

O ile losy komórek, z których powstają działki kielicha i słupek określone są przez osobne geny regulatorowe, to płatki korony zależą od genu determinującego również losy pręcików. W pobliżu słupka powstają zwykle pręciki, ale sąsiedztwo kielicha daje płatki. **Płatki korony** wyższych roślin kwiatowych są po prostu ewolucyjnie zmodyfikowanymi pręcikami. Przodek róży nie miał barwnego okwiatu i był wiatropylny. Nawet w dzisiejszej florze są prymitywne różowate wciąż nie mające płatków korony. Modyfikację pręcików wymusił dobór przed 70 Ma (mln lat; późna kreda) przy przejściu na owadopylność.



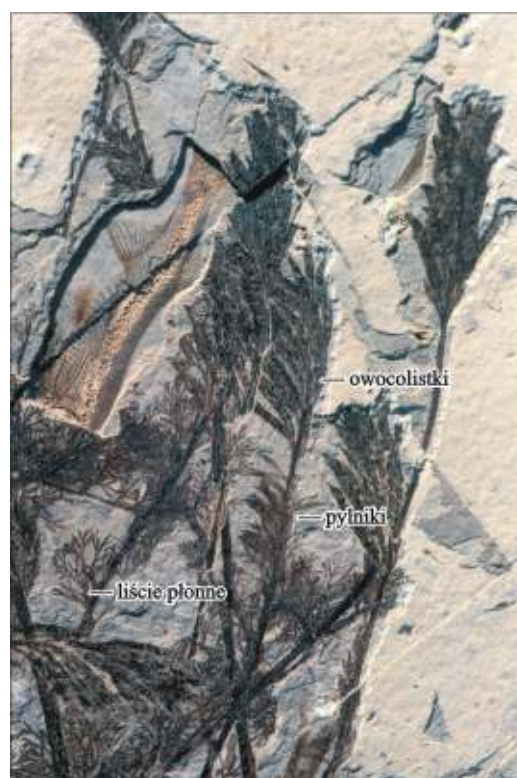
Ryc. 3. Kwiat *Amborella* z Nowej Kaledonii reprezentującej najwcześniejszą wyodrębnioną linię ewolucyjną dzisiejszych okrytozalążkowych; wbrew pierwotności sekwencji nukleotydowych jego anatomia jest prawdopodobnie dogłębnie zmieniona i uproszczona

Te nowoczesne kwiaty wabią barwnymi płatkami równie nowoczesne ewolucyjnie **muchówki** i **blonkówki**, których oczy reagują nie tylko na jasność, ale i kolor. Karotenoidy nadają intensywne barwy płatkom, podobnie jak skórce dojrzałych owoców. Prócz zapachu nektaru, do przywabiania owadów roślinom kwiatowym służą też najrozmaitsze barwne wtórne „płatki”. Przynęcanie owadów przez okwiat ustawiony mniej lub bardziej prostopadle do osi pędu wyzwala selekcję w kierunku zamienienia pierwotnie promienistej budowy kwiatu na grzbiecistą, bardziej dostosowaną do budowy owada. Grzbieciste kwiaty występują w najrozmaitszych gałęziach rozwojowych kwiatowych, od prymitywnych jaskrowatych (tojad), przez fiołki o swobodnych płatkach i zrosłopłatkową szalwię po jednoliścienne stor-

czyki. Szczególnym sukcesem ewolucyjnym może się zaś poszczycić grupa owadopylnych kwiatowych z tendencją do grzbiecistości, do której należą pokrewne róże **motylkowe**.

Ewolucyjny sukces motylkowych jest zasługą symbiozy.

Skuteczność motylkowych w konkutowaniu z innymi roślinami i zajmowaniu skrajnych środowisk nie wynika z budowy kwiatu. Blisko początku swojej odrębnej ewolucji weszły w symbiozę z beztlenowymi bakteriami *Rhizobium* wiążącymi azot atmosferyczny. Organizmy jądrowe (eukarioty) nie są zdolne do wiązania azotu. Są uzależnione od dostępności przyswajalnych związków azotowych pochodzenia mineralnego, lub od bakterii. Ułomność ta wynika z tego, że enzymy wiążące azot (kompleks **nitrogenazy**) wymagają środowiska beztlenowego. W przypadku brodawek korzeniowych roślin motylkowych jest to możliwe dzięki białku usuwającemu tlen (leghemoglobinie, podobnej do zwierzęcej mioglobiny). Dopiero tak wspomagana symbioza uniezależniła rośliny motylkowe od dostępności azotu w glebie umożliwiając skolonizowanie skrajnie ubogich środowisk. Rozwijając również inne przystosowania (np. nieprawdopodobnie rozbudowany system korzeniowy) zasiedliły nawet środowiska niedostępne dla kaktusów.



Ryc. 4. Najstarsza geologicznie roślina kwiatowa *Archaeofructus* z wczesnej kredy (120 Ma) północnych Chin; zwróć uwagę, że nie ma liści wabiących („płatków”) ani oznak skrócenia osi kwiatowej

Wiatropylność i owadopylność to strategie nieraz zmieniane w ewolucji kwiatowych.

Kwiatowe nie są przywiązane do jakiegokolwiek drogi rozprowadzania pyłku, a jedynie do jego skuteczności. Ewolucyjne przejścia od owadopylności do wiatropylności i odwrotnie były nagminne w ich ewolucji. W erze dinozaurów, bez strefowości klimatu, wiatropylność była oznaką przystosowania do suchych siedlisk. Dziś większość wiatropylnych roślin jest związana z chłodnym klimatem, gdzie są roślinami pionierskimi.

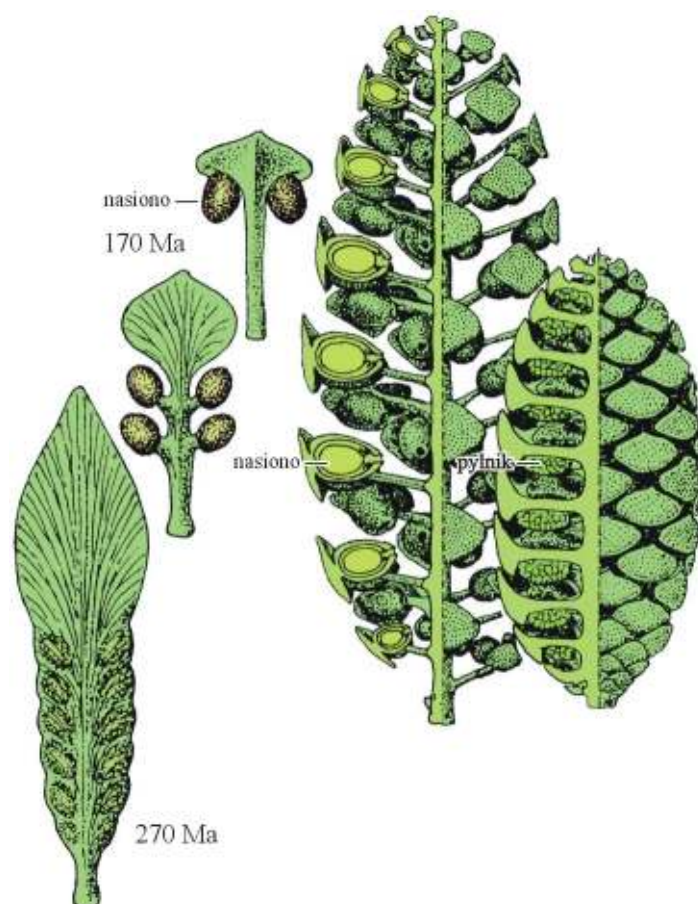
Wyższe kwiatowe mają **ziarna pyłku z trzema bruzdami**, przez które łagiewka może wykiełkować na znamieniu słupka. Pyłek taki powstał w środku kredy (100 Ma). Spośród kwiatów wytwarzających trójbrzdowy pyłek najpierwotniejszą budowę zachował **lotos** (*Nelumbo*). Spiralnie osadzone białe liście jego okwiatu to nie płatki – są raczej homologiczne działkom kielicha zaawansowanych ewolucyjnie roślin dwuliściennych.

Pierwotny dla kwiatowych jest pyłek pękający tylko jedną podłużną bruzdą. Zachowało go wiele jednoliściennych, które ewoluują niezależnie od pozostałych kwiatowych co najmniej od początku okresu kredowego (około 120 Ma). Z podobieństw genetycznych wynika, że najdawniej wyodrębnioną linię ewolucyjną kwiatowych reprezentuje dwuliścienny krzew *Amborella* z Nowej Kaledonii, ale jego kwiat jest wtórnie uproszczony. Tylko magnolie zachowały do dziś stosunkowo wydłużoną oś kwiatu i **spiralny układ** owocolistków, pręcików i płatków (a właściwie barwnych działek). Ich pyłek przenoszą chrząszcze, które reagują na jasność okwiatu, a nie barwę czy zapach.

Kwiat okrytozalążkowych powstał z wierzchołka pędu o spiralnie gęsto rozmieszczonych liściach: żeńskich **owocolistkach**, niżej męskich **pylnikach**, i płonnym **okwiatem** na dole. Jego pochodzenie jest jedną z największych nierozwiązanych tajemnic ewolucji. Pierwotnie jednobruzdowy pyłek i spiralny układ liści zarodniowych z zarodnikami rozmieszczonymi na krawędziach sugerują pokrewieństwa z sagowcami. Ewolucyjnego ogniwa wiążącego nagozalążkowe z kwiatowymi dotąd jednak nie znaleziono.

Temat 3. Różnorodność nagozalążkowych

Poza wciąż różnorodnymi iglastymi nagozalążkowe są dziś roślinami reliktowymi. Ewolucja każdej z czterech ich dzisiejszych grup biegła rozdzielnie już w karbonie (300 Ma). Osobno wywodzą się z najpierwotniejszych wymarłych roślin nasiennych nazywanych paprociami nasiennymi.



Ryc. 5. Ewolucja kwiatu sagowców jako wynik przekształcania w „szyszki” wierzchołka pędu ze spiralnie rozmieszczonymi liśćmi zarodniowymi

Dzisiejsze reliktowe nagozalążkowe dają wyobrażenie o florach mezozoiku.

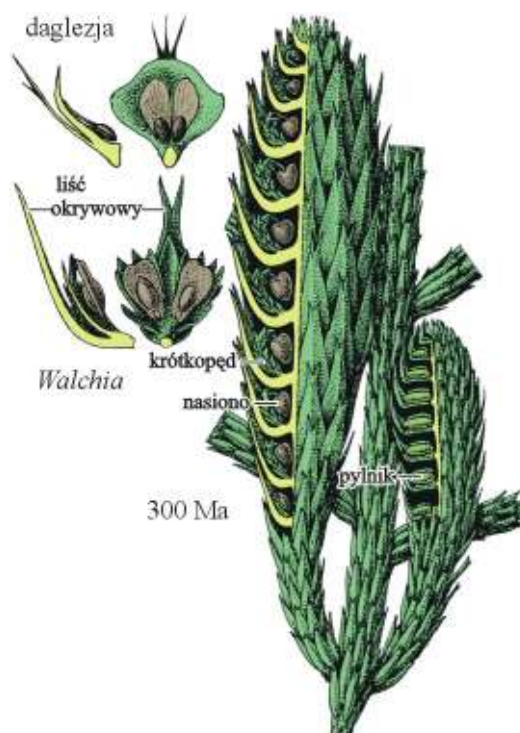
Sagowce powstały z paproci nasiennych o długich, całobrzegich liściach z zarodnikami rozmieszczonymi na krawędziach. Znane są poszczególne stadia procesu ewolucji, który doprowadził w triasie do skrócenia tych liści i zamienienia wierzchołków pędów w szyszki. Te

dekoracyjne rośliny, o sztywnych pierzastych liściach wyrastających z wierzchołka grubego pnia, są dziś ograniczone w występowaniu do ciepłego i stosunkowo suchego klimatu.

Jeden tylko gatunek **miłorzębu** przetrwał do naszych czasów, by dać świadectwo dawnej świetności tej grupy. Na gałązkach jurajskich miłorzębów siadywał może archeopteryks. W erze dinozaurów były to pospolite drzewa, różniąc się od dzisiejszego gatunku głębiej podzielonymi liśćmi, owocami zgrupowanymi po kilka na jednym ogonku i znacznie mniejszymi nasionami. Jeszcze paręnaście milionów lat temu miłorzęby rosły w Europie środkowej. Dopiero zlodowacenia unicestwiły ich północne populacje i przetrwała jedyna w Chinach. Widlasto podzielone nerwy (wiązki przewodzące) liści to bardzo pierwotna cecha, sięgająca dewońskich paproci nasiennych. Podobnie jak one, przodkowie miłorzębów nigdy nie mieli szyszek.

Swoistą cechą iglastych jest zawiła ewolucyjna historia ich szyszek.

Szyszka **iglastych** (szpilkowych) ma spiralną budowę, ale powstała zupełnie inną drogą, niż szyszka sagowców. W obydwu przypadkach (i wielu innych zresztą, choćby szarotki) dobór wspierał po prostu koncentrację narządów rozmnażania na końcu gałązki. Poszczególne łuski szyszki iglastych powstały jednak nie z pojedynczych liści, lecz całych gałązek spiralnie rozmieszczonych wzdłuż osi pędu. Karbońskie iglaste miały jeszcze w szyszcze pod powiększonymi płonnymi liśćmi krótkie pędy z osobnymi owocolistkami czyli przekształconymi liśćmi zarodniowymi (każdy z pojedynczym załążkiem). Liście płonne były widlasto rozgałęzione na wierzchołku – dziedzictwo po paprociach nasiennych. W dalszej ewolucji, która należy do najpełniej udokumentowanych paleontologicznie przemian w świecie żywym, żeński krótkopęd przekształcał się stopniowo w litą łuskę, w której dziś trudno dopatrzeć się poszczególnych składowych listków. W szyszkach niektórych iglastych u dolnej nasady łuski pozostał jednak archaiczny widlasty jęczyzek.



Ryc. 6. Ewolucja kwiatostanu iglastych jako wynik przekształcania w łuski nasienne całych krótkopędów z uproszczonymi liśćmi zarodniowymi i postępującej redukcji pierwotnych jęczyzkowatych liści okrywających szyszki. Szyszka iglastych nie jest homologiczna „szyszkom” innych nagozałążkowych ani wymarłych paprotników

Dominującym aspektem ewolucji iglastych są przekształcenia krótkopędów.

Ewolucyjna skłonność iglastych do formowania **krótkopędów** dotyczy nie tylko ich szyszki. Zmienionymi skróconymi bocznymi odgałęzieniami są też pary sosnowych igieł. Czym są, można się przekonać układając obok siebie dwulistny krótkopęd zwyczajnej sosny,

pęczek pięciu igieł limby i krótkopęd modrzewia z licznymi liśćmi. U modrzewia krótkopędy takie formują się tylko po bokach gałązki, jej wierzchołek ma luźno rozmieszczone pojedyncze liście. Takie jest ulistnienie świerka, jodły czy jałowca. Wskazówką, że są to rzeczywiście przejawy ukierunkowanej ewolucji, jest równoległość przemian w budowie szyszki. Modrzew, którego ulistnienie ma stosunkowo pierwotną postać wśród iglastych z krótkopędami, ma też najprimitwniejszą z nich budowę szyszki, z zachowanym języczkiem liścia okrywowego u nasady łuski (czyli zmodyfikowanego krótkopędu nasiennego). Pod tym względem bliski jest jodle – świerk i sosna języczek ten utraciły.

Rozpraszanie nasion przez zwierzęta jest częstym przystosowaniem.

Szyszki większości iglastych mają formę dostosowaną do rozsiewania uskrzydłych nasion. Niektóre przekształciły się jednak tak, by roznosiły je zwierzęta w jelitach. Pierwsza poszła w tym kierunku linia rozwojowa cisu, gdzie szyszka uległa całkowitej redukcji już w okresie jurajskim, a otoczka nasion stała się w końcu mięsista, słodka i barwna. Podobny skutek dało zamienienie całej szyszki jałowca w swoistą słodką jagodę. Poprzedzające stadium to drobna, sucha szyszka tui.

Bursztyn bałtycki jest żywicą nieznanego eoceńskiego drzewa.

Iglaste wydzielają żywicę o ochronnych funkcjach, która niekiedy polimeryzuje (ale nie u europejskich gatunków). Kopalną spolimeryzowaną żywicą jest **bursztyn** (jantar), w ogromnych ilościach produkowany przez drzewa porastające region bałtycki w trzeciorzędzie (40-20 Ma) i spływający hipotetyczną rzeką Eridanos do Sambii. O ile pochodzenie bursztynu z innych częściach świata jest znane, pozostaje tajemnicą co za drzewo wydzielalo żywicę bałtycką. Być może był to dziś reliktowy chiński modrzew *Pseudolarix*, który w eocenie porastał północne regiony subpolarne. Od czasu nastania epok lodowych iglaste osiągnęły wielki sukces w opanowaniu skrajnych środowisk na dużych szerokościach półkuli północnej. Modrzew jest reliktem z tych czasów. Jego stożkowata korona, podobnie jak świerka, daje efekt najmniejszego zacieniania się nawzajem drzew porastających obszary podbiegunowe. Nie ma tego kształtu ani południowa jodła ani sosna. Ta ostatnia ma natomiast dostatecznie grubą i dobrze izolującą korę, by przetrwać okresowe pożary w swoim środowisku.

Temat 4. Ewolucja życia płciowego roślin lądowych

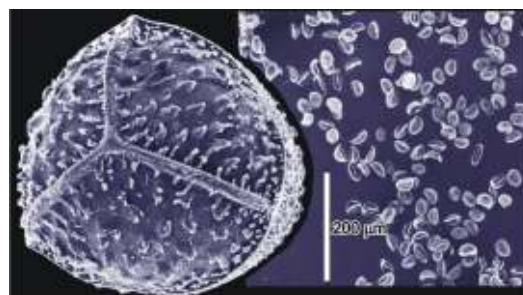
Kluczem do zrozumienia ewolucji roślin wyższych jest **przemiana pokoleń**. Niełatwo zdać sobie sprawę z jej istnienia u roślin kwiatowych. Ziarno pyłku, które ma niezwykle szczęście paść na wydzielające lepki płyn znamię słupka, kielkuje na nim penetrując wnętrze szyjki słupka w postaci łagiewki. Już w trakcie formowania ziarna pyłku tworząca go komórka dzieli się na dwie części, by później z jednej z nich uformować dwa bezwiciowe plemniki. Sensu drugiej, wegetatywnej części, a w gruncie rzeczy i całego procesu, nie da się pojąć bez odwołania do historii ewolucyjnej.

Pylek i nasiona to ewolucyjnie zmienione zarodniki.

U pierwotnych iglastych podziały komórek rozpoczynają się w pyłku dopiero wtedy, kiedy się znajdzie na żeńskiej szyszce. Prowadzą do wytworzenia nawet kilkudziesięciu komórek. Plemniki sagowców to nie bezpostaciowe komórki. Mają liczne wici (do dwudziestu tysięcy), dzięki którym przepływają poprzez cytoplazmę łagiewki bezpośrednio do komórki jajowej. Liczne wici (do tysiąca) mają też plemniki miłorzębu. Dopływają do komórek jajowych samodzielnie w kropli płynu wylanego z łagiewki. Wici są rozmieszczone śrubowo i podściela je pęk mikrotubul tego samego typu co w plemnikach paprotników, które też mają liczne wici. Jedynie dwuwiciowe plemniki widłaków niewiele odbiegają budową od plemników

wodnych glonów ramienic. Okazuje się więc, że ziarna pyłku to po prostu zmodyfikowane męskie zarodniki (**mikrospory**). Z mikrospory wyrasta zielony męski gametofit paprotników; pojedyncze komórki są jego rudymmentem u roślin nasiennych.

Podobnemu uproszczeniu podległ i gametofit żeński. Łagiewka miłorzębu dociera do żeńskiej zarodni, kiedy nie ma tam jeszcze gametofitu żeńskiego. Dopiero w trakcie wrastania łagiewki żeński zarodnik (**makrospora**) przekształca się w gametofit wytwarzając kilka narządów rozrodczych z komórkami jajowymi wewnątrz. Uformowany w pełni gametofit ma zielone chloroplasty. Jego rozwój (wraz z zawartym już w nim gametofitem męskim) może się odbywać dopiero po opadnięciu owocu z macierzystego drzewa. Jest to wówczas pełna przemiana pokoleń, z samodzielnie żyjącym wegetatywnym stadium gametofitu. To stan pośredni pomiędzy makrosporą, zaopatrywaną w substancje zapasowe przed zapłodnieniem, a **nasionem**, odżywianym dopiero po zapłodnieniu.



Ryc. 7. Makrospory i mikrospory poryblinu w tej samej skali (SEM). Zwróć uwagę na trójdzielny szew wyznaczający kontakt czterech komórek tetrady mejotycznej

Nasiona powstały z makrospor w wyniku przedłużenia ich wzrostu.

Dzięki skamieniałym narządom rozrodczym wymarłych paproci nasiennych wiadomo, że w karbonie ich dojrzałe żeńskie zarodnie otwierały się na wierzchołku. Mikrospory (czyli pyłek) musiały przez ten kanał wpaść do komory pyłkowej, powstałej przez odszczepienie wierzchołka zarodni od powierzchni makrospory. Wtedy z pyłku kiełkowała łagiewka, która docierała do gametofitu żeńskiego.

Idea nasiona wyniknęła z ewolucyjnego rozrostu żeńskich zarodników w późnym dewonie dość prostą drogą. Z pierwotnie licznych makrospor w zarodni pozostała tylko jedna ich **mejotyczna czwórka**, w której trzy komórki obumierały wcześniej a jedna tylko była wyposażona w substancje pokarmowe. Trwało to dłużej, bo więcej substancji trzeba było przekazać. Wreszcie makrospory poczęły być uwalniane z zarodni dopiero po wytworzeniu szczątkowego gametofitu z kroplą płynu, wychwyceniu w tę kroplę mikrospory i zapłodnieniu. Tak długo, póki znajdowała się w zarodni, makrospora była odżywiana i zaopatrywana w substancje zapasowe. Do momentu oderwania się od zarodni i wypadnięcia na ziemię.

Pokolenie haploidalne stopniowo zanikało w ewolucji nagonasiennych.

Odtąd gametofit stał się zbędny i jego rola ograniczała się do udziału w procesach rozwoju. Był więc coraz prostszej budowy i formował się coraz wcześniej w rozwoju żeńskiego zarodnika. Nie warto przecież wyposażać w cenne substancje zapasowe tych zarodników, które nie zostaną zapłodnione. W końcowym stadium tych przemian ewolucyjnych posag uzyskiwał bezpośrednio zarodek rośliny (sporofitu), który matczyne substancje zapasowe gromadzi w liściach (**liścieniach**). Tak powstało prawdziwe **nasiono** a wytwarzające je rośliny są rzeczywiście niezależne w swoim rozwoju od rosy czy deszczu dzięki rozdzieleniu funkcji gametofitów różnych płci. Żeńskie mają odtąd dostateczną ilość substancji zapasowych, by nie musiały prowadzić fotosyntezy, a mimo to mogły wydzielić kroplę płynu. Wystarczy, by w kroplę tę wpadł zarodek męski, wytworzył szczątkowy gametofit z plemnią i wydzielił plemniki. To tak logiczna konsekwencja życia na lądzie, że przemiany te dokonywały się w ewolucji wielokrotnie. Nagozależkowe przeszły przez nie na długo przed analogicznym wynalazkiem oskorupionego jaja i wewnętrznego zapłodnienia gadów.

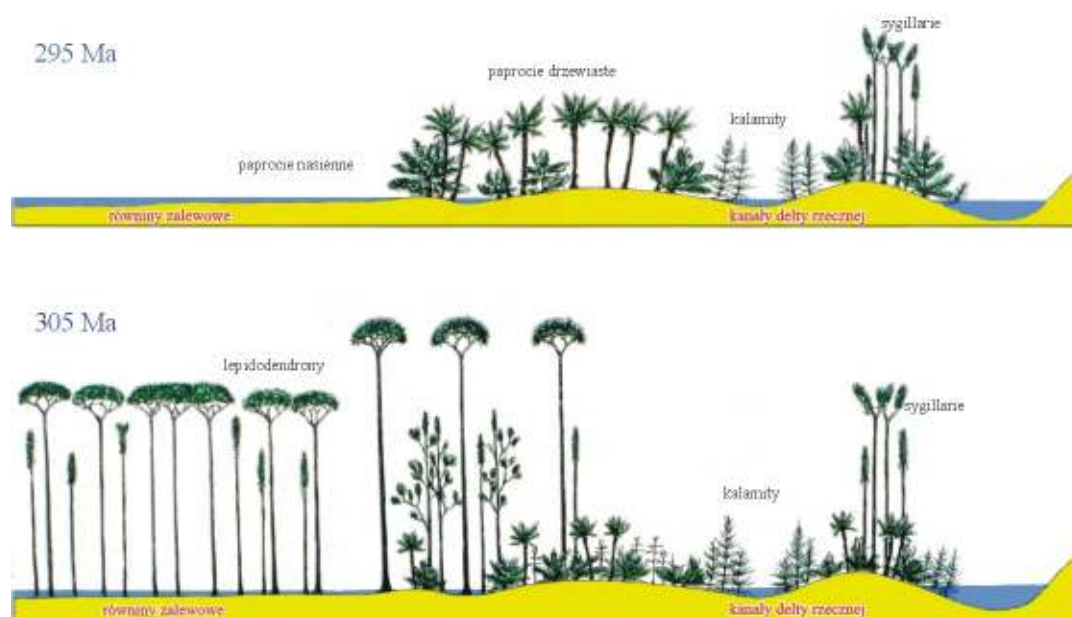
Inaczej jest u płazów i paprotników. Przemiana pokoleń uzależnia je przecież od środowiska wodnego – ich ewolucyjnego dziedzictwa. Zielone przedrośle paprotników musi się samo zaopatrzyć w energię i materiały konieczne do produkcji gamet. Później zaś poczekać z wyrzuceniem plemników do środowiska na sprzyjającą okazję, kiedy oba rodzaje przedrośli znajdują się w kropli wody.

Temat 5. Kłosa i liście zarodniowe

Rozdzielenie zjawisk płci (które związane są ze środowiskiem wodnym) od rozmnażania (rozsiwania wiatrem zarodników) to wynalazek ewolucyjny, który dał paprotnikom szansę opanowania środowisk lądowych. Mimo niebywałych sukcesów roślin kwiatowych wciąż są środowiska, w których nagozależkowe lub paprotniki są bezkonkurencyjne. To skutek trwającego setki milionów lat doskonalenia przez dobór. Współistnienie wszystkich tych grup roślinnych jest więc przejrzystym przykładem różnorodności. Różnorodności, która wynika z rozbieżnej ewolucji.

Różnorodność paprotników jest przede wszystkim skutkiem odmiennych sposobów rozgałęziania się liści zarodniowych i rozmieszczenia na nich rozsiewających **zarodniki** zarodni. Są trzy style formowania liści zarodniowych, które odpowiadają liniom rozwojowym paprotników uformowanym już w dewonie:

- (1) **Widlaki** mają płaskie zarodnie ukryte pod listkami śrubowo rozmieszczonymi wzdłuż osi pędu.
- (2) Liście zarodniowe **skrzypów** rozmieszczone są w okółkach i zaginają się ku osi pędu.
- (3) **Paprocio**m właściwe są owalne zarodnie sterzące pierwotnie na końcach rozgałęzień ostatniego rzędu, później włączone w blaszki liściowe.



Ryc. 8. Układ zbiorowisk roślinnych w bagniskach epoki węgla kamiennego w Europie środkowej w jej szczycie i pod koniec; największymi drzewami były wówczas wymarłe widlaki, skrzypy i paprocie

Skrzypy i widlaki są dziś relikdami dawnej różnorodności.

Dzisiejsze zielne widlaki są stosunkowo mało zmienionymi potomkami pradawnych dewońskich form. Ich kłosa zarodnikowe zawierają jeden tylko rodzaj ziaren pyłku, z którego wyrastają męskie, żeńskie albo obupłciowe przedrośla. Przodkowie dzisiejszych widliczek byli pierwszymi paprotnikami, które zróżnicowały zarodniki wielkością i kształtem. Tropi-

kalne lasy deszczowe karbonu i permu tworzyły bardzo szybko rosnące, zapewne pionierskie drzewa spokrewnione z dzisiejszymi widliczkami – **lepidodendrony** i **sigillarie**. Skamieniałości z epok między karbonem a czasami nam współczesnymi ilustrują stopniowe skracanie pnia i zmniejszanie rozmiarów dorosłej rośliny w linii ewolucyjnej wiodącej od tych karbońskich drzew do dzisiejszego relikтового poryblinu. Rosnący na dnie czystych jezior poryblin zachował różnorodność.

Ze środowiskiem lasów epoki węglowej związana też była świetność skrzypów, trwająca od karbonu po trias. Szuwary tworzyły wtedy **kalamity**, które mogły dorastać kilkunastu metrów wysokości. Charakterystyczne spory skrzypów (i kalamitów) uwalniając się z zarodni rozwijają taśmowate okrywy ułatwiające rozsiewanie przez wiatr. Wśród paleozoicznych skrzypów były rośliny przystosowane do najrozmaitszych środowisk. Jeszcze w triasie rosły ostatnie drzewiaste skrzypy, ale do epok późniejszych przetrwały tylko formy zielne, szczególnie wytrzymałe na skrajne warunki środowiskowe. Niektóre tworzą głęboko w glebie przetrwalnikowe bulwy i wytwarzają kłosa zarodniowe kiedy indziej, niż wegetatywne zielone pędy.

Paprocie są wciąż intensywnie ewoluującą grupą wilgociolubnych roślin.

Ewolucja paproci uwidacznia się przede wszystkim w umieszczeniu wydłużonych zarodni na końcach widlasto podzielonych liści. Taką postać miały liście zarodniowe karbońskich paproci drzewiastych porastających suchsze rejony węglowych bagien. Do dziś dotrwało jedynie kilka reliktowych form, które przechowały cechy anatomii z epoki węgla kamiennego, np. nasieźrzał i podejżron. Ich grubościennymi owalnymi zarodniami otwierają się pękając poprzeczną szczeliną. Zarodnie prawie wszystkich pozostałych dzisiejszych paproci mają ścianki cienkie poza pasmem komórek z ligninowymi zgrubieniami, których zadaniem jest rozrywanie zarodni w odpowiedniej porze. Wśród nich dłuższy reprezentuje zaczątkowe, mezozoiczne stadium ewolucji. Jego zarodniki mają typowy dla wszystkich pierwotnych paprotników ślad po kontakcie czterech komórek powstających w wyniku podziału mejotycznego. Wyodrębnienie pozostałych grup dzisiejszych paproci nastąpiło dopiero w kredzie i trzeciorzędzie.

Temat 6. Ewolucja gospodarki wodnej roślin lądowych

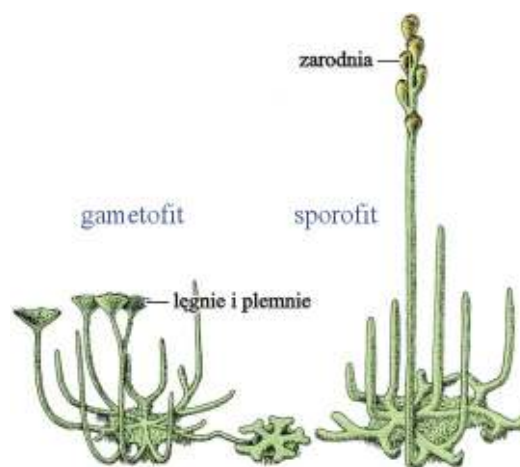
Zanim dobór rozpoczął dzieło dostosowywania zjawisk płciowych do kontynentalnych warunków życia roślin, musiały one uniezależnić od środowiska wodnego diploidalne pokolenie wegetatywne (sporofit). To przede wszystkim problem transportu wody z części podziemnych do wysoko uniesionych organów fotosyntezujących. Transport wody poprzez błony komórek nie jest dostatecznie wydajny, by zaopatrzyć uniesione wysoko pędy. To utrudniło zielonym gametofitom mchów naśladowanie sporofitu paprotników, choć przejęły jego funkcję. Zwierzętom lądowym było łatwiej, bo do transportu wody mogły posłużyć narządy wcześniej już skutecznie rozprowadzające tlen w ciele ich wodnych przodków – układ krwionośny.

Wzmocnione ligniną naczynia to kluczowy „wynałazek” psylofitów.

U przodka roślin naczyniowych za transport wody odpowiedzialne były wydłużone komórki – żywe, ale wypełnione wodą (wakuolami). Działały skuteczniej, kiedy obumierały. Stawały się wtedy mikroskopijnej średnicy rurkami włosowatymi, czyli **naczyniami**. Lepkość wody zwilżającej ich ścianki wystarcza do hydraulicznego (kohezyjnego) podciągania słupa wody na wysokość kilkudziesięciu metrów. Oznacza to oparcie transportu na czynnikach czysto fizycznych. Komórki takie muszą być jednak zabezpieczone przed zasklepieniem, by nie przestały być rurkami w wyniku nacisku sąsiadujących żywych komórek. Ściana przyszłych naczyń jest więc wtórnie wzmocniana od wewnątrz pierścieniami lub śrubowymi zgrubieniami celulozowymi, które impregnuje **lignina** (polimer alkoholi aromatycznych). Prawdzi-

wej ligniny nie ma u mchów i powstanie tego polimeru datować można jako równoczesne z pojawieniem się naczyń w zapisie kopalnym pod koniec syluru (około 410 Ma). Pierwsze rośliny, których wyniesione na parędziesiąt centymetrów zarodnie zaopatrywane były w wodę tym sposobem to **psylofity**.

Ryc. 9. Przemiana pokoleń wczesnodewońskiego (390 Ma) psylofita; Zwróć uwagę na odmienności budowy wynikające z różnych funkcji pokoleń; wyniesione zarodnie rozsiewające spory na wiatr i lejkowate organy zbierające wodę deszczową, w której plemniki przepływały do komórek jajowych



Aparat szparkowy jest dawniejszy ewolucyjnie od naczyń.

Jeszcze wcześniejszej daty jest sposób regulowania utraty wody. Powierzchnię skórki roślin lądowych chroni przed parowaniem powłoka rozmaitych hydrofobowych polimerów (kutikula – analog białkowo-chitynowej kutikuli stawonogów czy keratynowego naskórka gadów). Uniemożliwia to jednak dostęp niezbędnego dwutlenku węgla do komórek fotosyntezujących. Rozwiązaniem tego dylematu było powstanie **aparatu szparkowego**. Od syluru ma postać dwu faszolowatych, ustawionych równolegle do siebie komórek, pomiędzy którymi znajduje się szparka odsłaniająca wnętrze przestrzeni międzykomórkowych w tkance pędu. Pamiętamy dzięki czemu działa: obrzeżające szparę ścianki obydwu komórek są grubsze (a zatem mniej rozciągliwe) niż ich ścianki od strony sąsiednich komórek skórki. Przy intensywnej fotosyntezie i łatwej dostępności wody, komórki szparkowe pobierają ją osmotycznie a ich turgor rozciąga zewnętrzne ścianki wyginając komórki w kształt bardziej jeszcze faszolowaty, szeroko otwierając szparkę między nimi. Utrata turgoru automatycznie ją zamyka.

Temat 7. Pochodzenie roślin naczyniowych

Zadaniem sporofitu jest uniesienie zarodni jak najwyżej nad ziemię, by ułatwić rozsiewanie zarodników na wietrze. Gametofit ma zaś utrzymywać narządy płciowe możliwie blisko wody, jak najbliżej gruntu. Pokolenia te nie mogą więc być do siebie podobne, choć mają bardzo podobne zestawy genów. Kiedy pod koniec syluru najstarsze rośliny naczyniowe ujawniły się w zapisie kopalnym, ten rozdział funkcji był już widoczny. Bezpośredni przodkowie roślin naczyniowych musieli więc mieć przemianę pokoleń i odpowiednie geny homeotyczne, które tym zarządzały. Nie oznacza to jednak, że przemianę pokoleń odziedziczyły po glonach.

Pierwsze rośliny lądowe to ordowickie wątrobowce.

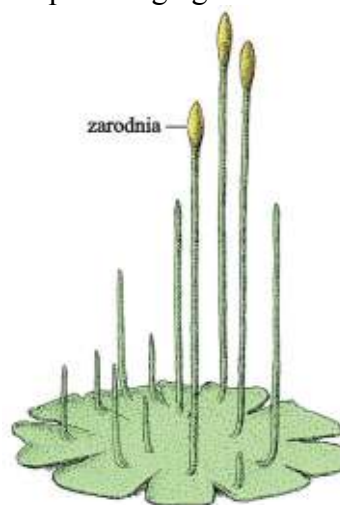
Skamieniałości najstarszych roślin lądowych sugerują, że **początki ich ewolucji polegały na rozszerzaniu istnienia osłonki zabezpieczającej zapłodnione jajo przed wysychaniem ku coraz późniejszemu stadium rozwojowemu**. Na początku miała ją jedynie zygota, która po okresie przetrwalnikowym przechodziła mejozę w wodzie. To początkowa przemiana pokoleń podobna jak u ramienic, z tą różnicą, że wodoodporna otoczka umożliwiała zygotie przetrwanie na powietrzu. Kolejne stadium ewolucji reprezentują zarodniki dodatkowo osłaniane jeszcze po zakończeniu mejozy. Połączone po cztery (wynik mejozy!) we wspólnej wodood-

pornej otoczce, są znane od ordowiku a może nawet końca kambru. Podobne zarodniki mają dzisiejsze wątrobowce. Zgodnie z teorią, umożliwiającą lądowe życie osłonka obejmować miałaby coraz więcej podziałów mitotycznych, aż usamodzielniała się jako osobna fotosyntezująca roślina (sporofit). Takich pośrednich stadiów ewolucji dotąd jednak nie znaleziono.

Sylurskie rośliny lądowe były niewielkie i miały prostą budowę pędu. Gametofit wykształcał kieliszkowate rozszerzenia z łęgniami bądź plemniami na niektórych zakończeniach pędu. Sporofit nie miał jeszcze ligninowych zgrubień komórek przewodzących. Zygota nie była uwalniana z łęgna, co oznacza dwie możliwości dalszych zdarzeń:

(1) Gametofit obumierał a sporofit ukorzeniał się bezpośrednio w glebie i ewolucyjnie doskonalił jako dominujące stadium fotosyntezujące. Oznacza to drogę ewolucji ku **paprotnikom** a później **nasiennym**.

(2) Sporofit stawał się półpasożytem przyrośniętym do łęgniostanu. Tą drogą poszła ewolucja **mszaków**, które doskonałą odtąd stadium haploidalne płciowego gametofitu.



Ryc. 10. Przypuszczalny wczesnodewoński (390 Ma) wątrobowiec o wrzecionowatych zarodniach z kolumnką pośrodku i płaską plechą (być może gametofitu)

Przodek roślin lądowych był krewniakiem ramienic, zatem bez przemiany pokoleń.

Wskazanie grup glonów zielonych, z których przodków wywodzą się rośliny lądowe jest możliwe dzięki kilku cechom, których niezależne powstanie jest bardzo mało prawdopodobne. To wyjątkowa budowa plemników, rozpad błony jądrowej podczas podziału komórki oraz szczególnie sposób wytwarzania ściany komórkowej po podziale. Cytoskielet osiowy niemal identyczny jak w plemnikach paprotników mają plemniki **ramienic**. Jest to struktura tak niezwykła, że wystarcza do uznania tych zielonych glonów plechowych za najbliższych dziś żyjących krewniaków roślin lądowych. Wielokomórkowa otoczka komórki jajowej jest jeszcze jedną wiążącą je właściwością.

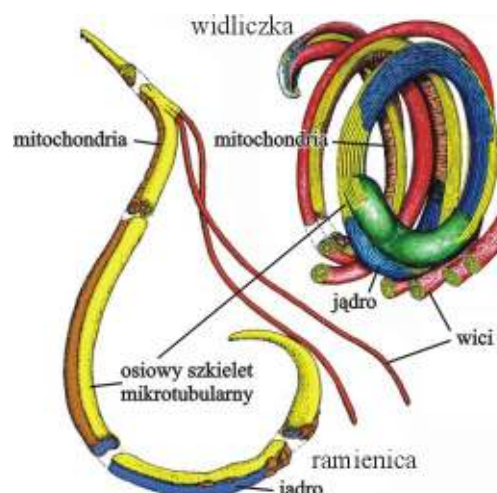
Mitoza pierwotnych organizmów eukariotycznych odbywa się wewnątrz błony jądrowej. Potem następuje podział drogą zaciśnięcia pierścienia kurczliwych białek a ściana komórkowa tworzy się dopiero po zakończeniu podziału całej komórki. Przebieg mitozy i formowania ściany komórkowej lądowych roślin naczyniowych jest jednak zupełnie odmienny. Zachodzi koncentracja pęcherzyków Golgiego, które zlewają się pośrodku komórki, a zawarte w nich wielocukry polimeryzują budując nową ścianę komórkową. Rozrastając się, łączy się ona w końcu z zewnętrzną ścianą komórki. Taki sposób formowania ściany komórkowej cechuje część zielenic, które mają również **otwarte wrzeciono podziałowe**, czyli zanikającą na czas podziału błonę jądra. Poza tymi roślinami występuje ono tylko u zwierząt, prawdopodobnie w wyniku przypadkowej zbieżności.

Podsumowanie rozdziału 6.

(1) Czynniki morfogenetyczne roślin są małymi cząsteczkami, bo muszą przenikać przez ścianę komórki do jej wnętrza. Sposób rozgałęziania pędu ewoluował w wyniku zmian wielkości stożka wzrostu i pól morfogenetycznych zawiązków odgałęzień. Rośliny mają niektóre

geny homeotyczne wspólne ze zwierzęcymi, odziedziczyły je więc po wspólnym jednokomórkowego przodka.

Ryc. 11. Podobieństwo budowy plemnika ramienic i paprotników (widliczek) jest dowodem ich bliskiego pokrewieństwa; u żadnych innych organizmów nie ma tak szczególnego szkieletu osiowego komórki z dwójgim wici



(2) Przemiana pokoleń roślin lądowych jest prawdopodobnie wynikiem ewolucyjnej ekspansji osłonek zabezpieczających zapłodnione jajo przed wysychaniem ku coraz późniejszemu stadium rozwojowemu. Aparat szparkowy i naczynia to kolejne powstałe pod koniec syluru przystosowania do środowiska lądowego.

(3) Sporofit stał się półpasożytem u mszaków, zaś doskonalił się jako dominujące stadium fotosyntezujące paprotników, które mają płaskie zarodnie rozmieszczone śrubowo wzdłuż osi pędu (widłaki), w okółkach (skrzypy), lub na końcach rozgałęzień liści (paprocie).

(4) Ziarna pyłku to męskie zarodniki, które wytwarzają szczątkowy gametofit dopiero po opadnięciu na gametofit żeński. Nasiono to zmieniony żeński zarodnik zaopatrywany w substancje zapasowe dopiero po zapłodnieniu, wytworzeniu gametofitu a nawet zarodka.

(5) Szyszka roślin iglastych jest skróconym pędem, którego boczne odgałęzienia przekształciły się w łuski nasienne a liście u ich nasad pozostały jako „języczki”.

(6) Płatki róży są zmienionymi pylnikami jej wiatropylnego przodka, który utracił barwność okwiatu. Zielone działki kielicha są homologiczne płatkom magnolii. Przejście od owadopylności do wiatropylności i odwrotnie było częste w ewolucji kwiatowych, a wraz z tym formowanie od nowa wabiących barwnych „płatków”.



Rozdział 7. Ewolucja organizmów w zmiennej biosferze

Historia życia na Ziemi to nie jednostajne doskonalenie. Nieprzewidywalna przyroda niejednokrotnie unicestwiała znaczną część wcześniejszego dorobku ewolucji. Epoki lodowe od ponad miliona lat rządzą nie tylko losem ludzkich plemion, ale i przyrody, od której człowiek wciąż tak bardzo zależy. Wymazały z powierzchni Ziemi tygrysy szabłozębe i znaczną część wcześniejszego dorobku ewolucji. Początek trzeciorzędu 65 Ma (mln lat) temu był jeszcze bardziej katastroficzny, niż jego koniec. Dzieje przyrody na Ziemi to następstwo wielu kolejnych rajszych epok ekologicznej stabilności rozdzielonych epizodami wielkiego nieporządku i nagłych przekształceń klimatu. Najważniejszym z tych zdarzeń warto się przyjrzeć.

Temat 1. Era dinozaurów

Panowanie dinozaurów przypadło na jeden z najdłużej trwających okresów stabilności klimatu w dziejach Ziemi. Ówczesna różnorodność gadów naczelnych (dinozaury, pterozaurowe i krokodyle) i łuskonośnych (tu należą dzisiejsze jaszczurki i węże) możliwa była dzięki rozległości właściwych im środowisk. Działał efekt opisywany przez **teorię biogeografii wysp** – im większa powierzchnia ekosystemu, tym większa różnorodność gatunkowa.

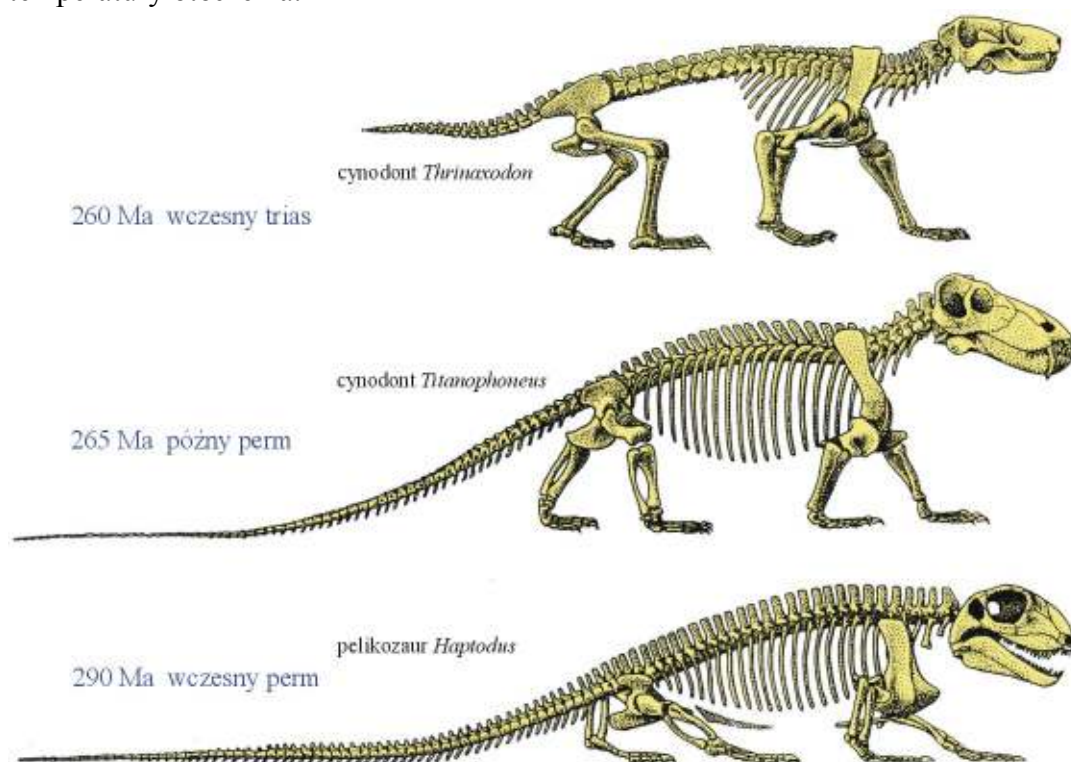


Ryc. 1. Szkielet drapieżnego dinozaura z późnej kredy (70 Ma) Mongolii zasypanego piaskiem podczas składania lub wysiadywania jaj i gniazdo z takimiż jajami z równoległych warstw skalnych północnych Chin

Zwierzęta ery mezozoicznej żyły w klimacie niepodobnym do dzisiejszego.

Warunki prawie bezstrefowego klimatu na całej Ziemi dominowały w okresach jury i kredy. Jednorodny klimat to zwykle skutek intensywnego powierzchniowego przepływu ciepła w oceanach. Wyrównanie temperatur łączy się jednak ze słabą cyrkulacją atmosferyczną, a zatem niewiele opadów w głębi kontynentów, bo wiatry nie donoszą do nich wilgoci. Ciepła półpustynia to środowisko w którym gady są bezkonkurencyjne. Wtedy ujawnia się wartość oszczędnej gospodarki wodnej (wydalanie zagęszczonego kwasu moczowego zamiast wy-

magającego rozcieńczenia mocznika) ale przeszkadza uzależnienie zmiennocieplnością od temperatury otoczenia.



Ryc. 2. Przemiany szkieletu gadów ssakokształtnych ewolucyjnie coraz bardziej upodabniających się do ssaków; pod względem zarówno anatomii jak fizjologii (np. wydalanie mocznika zamiast kwasu moczowego) ssaki długo jeszcze pozostawały w tyle za gadami naczelnymi

Nowoczesne gady różnią się od swoich pierwotnych krewniaków (żółwi czy gadów ssakokształtnych) bardzo lekką budową szkieletu, szczególnie zaś ażurową i elastyczną czaszką. Są więc bardzo zwinne. Górowały pod tym względem nad przodkami ssaków, których przewagi ujawniały się w chłodnych i wilgotnych środowiskach. W permie, kiedy klimat wykazywał strefowość i był niestabilny, przodkowie dzisiejszych gadów przywiązani byli do subtropikalnych półpustyń. Z tego powodu ich historia jest dawniejsza w przyrównikowej wówczas wschodniej Europie, niż subpolarnej południowej Afryce.

Ewolucja latających kręgowców nie rozpoczęła się od skrzydeł.

Chlubą ery mezozoicznej były nie tylko **dinozaury**, czyli gady naczelne cechujące się pionowym ustawieniem kończyn. Rozkwiwały wówczas dwie duże grupy kręgowców aktywnie latających. Istnienie ptaków jest udokumentowane skamieniałościami poczynając od późnej jury (**archeopteryks**), ale ich ewolucyjne korzenie pozostają nieznane, mimo znalezisk tropów z typową dla ptaków przeciwstawnością palców i kontrowersyjnych fragmentów szkieletowych już w późnym triasie. Problemy z dokumentacją kopalną we wszystkich tych przypadkach mają jedną przyczynę. To leśny tryb życia przodków latających zwierząt, a kwaśna od rozkładających się liści ściółka uniemożliwia skamienienie kości. Jeszcze przed ptakami w przestworza wzbily się **pterozaury**, które już od końca triasu (205 Ma) miały błony lotne rozpięte na dużych przednich skrzydłach, przypominając nietoperze.

Ryc. 3. Praptak *Archaeopteryx* z późnej jury (135 Ma) Solnhofen w Bawarii z zębami i jaszczurczym ogonem (ale opatrzonym piórami po bokach); najdawniej znane kopalne wiążące ogniwo ewolucji



Z podstawowych zasad aerodynamiki wyprowadzić można pewne wyobrażenie o wyglądzie nadrzecznych przodków kręgowców latających. Podstawowa zasada stabilności aeroplanu głosi, że środek powierzchni nośnej (skrzydeł) musi być położony nieznacznie z tyłu środka ciężkości ciała. Jeśli się znajdzie z przodu, zwierzę (ani żaden obiekt latający) nie poszybkuje, bo straci stateczność. Skoro pierwotne gady naczelne, z których wywodzą się zarówno pterozaurowie jak ptaki, przystosowane były do szybkiego biegania i miały główną masę mięśni w udach, także powierzchnie nośne musiały mieć na tylnych nogach. Dopiero w miarę rozwoju umiejętności trzepotania przednimi kończynami i rozbudowy mięśni piersiowych, środek ciężkości przesunąć się mógł do przodu, aż „tylne skrzydła” stały się zbędne. Praw fizyki nie da się ominąć. Skamieniałości niezawodnie przekonują o tym, bo znalezione zostały zarówno gad naczelny z błoną lotną na dużych tylnych kończynach (z triasu) jak i ptak z czterema skrzydłami (z wczesnej kredy, a więc już wówczas relikw ewolucyjny).

Morskie gady pływały dzięki „rybim” płetwom lub podwodnym „skrzydłom”.

W erze dinozaurów gady zapępiały też wody morskie i jeziorne. Dominujące ich grupy zmieniały się jak w kalejdoskopie, jedna wypierając drugą. Pamiątką po tych czasach są dzisiejsze krokodyle. Przystosowanie do wodnego życia upodobiło je do paleozoiczno-triasowych płazów, choć ich przodkowie sprawnie biegali po lądzie na wyprostowanych nogach i bynajmniej nie mieli tak prymitywnego wyglądu. Szczytem doskonałości w przystosowaniu do pływania w wodzie były **ichtiozaury**. Jak to można wywnioskować z cech inżynierskich ich pokroju ciała i płetwy ogonowej, żaden ssak nie osiągnął porównywalnej prędkości w wodzie. W przeciwieństwie do delfinów ichtiozaury poruszały rybimi ogonami na boki a nie z góry na dół. To zaszłość historyczna. Ogon na boki wyginają przecież i jaszczurki, zaś lądowe ssaki (tak jak przodkowie waleni) mają raczej skłonność do pionowych wygięć kręgosłupa. Ichthiozaury dotrwały tylko do połowy okresu kredowego, wymierając na długo przed dinozaurami.

Przetrwały je inne morskie gady, **plezjozaury**, używające płetwowych kończyn do podwodnego lotu, podobnie jak równolegle ewoluujące morskie **żółwie** (dziś na podobnych zasadach nurkują także pingwiny). Tylko żółwiom i krokodylom nie zaszkodziły ekologiczne zmiany w końcu kredy.



Ryc. 4. Para wczesnokredowych (120 Ma) ptaków z północnych Chin; długie pióra w ogonie mogą być wyrazem dymorfizmu płciowego; przejawem pierwotności są pazury na swobodnych palcach skrzydeł i wydłużona kość ogonowa

Luźne kości czaszki i cienkie łuski to cechy nowoczesnych ryb.

Pod wpływem konkurencji ze strony doskonale pływających gadów przekształcały się też ryby. Era dinozaurów to czas uformowania się anatomii dzisiejszych rekinów i dominujących w oceanach ryb cienkołuskich. Ewolucja tych ryb dotyczyła przede wszystkim ruchliwości szczęk. Doprowadziła do rozluźnienia związku między kośćmi czaszki zupełnie na tych samych zasadach, co w niemal równoczesnych (to przypadek) przemianach czaszki jaszczurek i węży. Dzięki temu w obydwu tych gałęziach rozwojowych kręgowców, tak niepodobnych do siebie pod innymi względami, uformowały się zwierzęta zdolne do połknięcia ofiary prawie takich rozmiarów jak one same. Na rybach, węzach i jaszczurkach upadek dinozaurów nie zrobił szczególnego wrażenia. Nie wpłynęło to też istotnie na ewolucję ptaków ani ssaków.

Ryc. 5. Pierwotna ryba cienkołuska z wczesnej kredy (120 Ma) północnych Chin (z tych samych warstw, co wyżej przedstawione ptaki); zwróć uwagę na delikatne łuski ale mocno zmineralizowane żebra i dodatkowe ości między blokami mięśni; większość kości czaszki nie była już połączona sztywnymi szwami



Temat 2. Zlodowacenia permokarbońskie

Dinozaury wkroczyły na arenę dziejów pod koniec triasu. Ich poprzednikami na szczytach piramidy pokarmowej nie były bynajmniej zwierzęta, które skłonni bylibyśmy uznać za pierwotniejsze. Erę dinozaurów poprzedzała bowiem obejmująca perm i część triasu era gadów ssakokształtnych – naszych permskich przodków w linii prostej. Ich panowanie przypadło na schyłek najdłuższej trwającej epoki lodowej w historycznych dziejach Ziemi. Dostosowani byli do chłodnego subpolarnego dzięki ewolucyjnym „wynalazkom” futra i termoregulacji. Mieli aparat rozdrabniania pokarmu o doskonałości nieporównywalnej z właściwymi gadami. Osiągnięcia te miały jednak sens tylko w środowiskach, których podczas jury i kredy prawie nie było. W ciepłym i suchym klimacie wnętrza kontynentów ery mezozoicznej trwały tylko te z nich (pierwsze ssaki), które dzięki małym rozmiarom i nocnemu trybowi życia utrzymały się poza zasięgiem konkurencji ze strony jaszczurek i dinozaurów.

Układ permokarbońskich kontynentów był niepodobny do dzisiejszego.

Wszystkie z nich połączone były w jedną całość, nazwaną **Pangea**. Ograniczało to wymianę ciepła poprzez jego cyrkulację w atmosferze i oceanach, powodując strefowość klimatu i umożliwiając rozwój lądolodu na biegunach. Perm był więc okresem zróżnicowania klimatycznego i naprzemiennego następstwa epok ciepłych i lodowych podobnym do czasów nam bliskich. Biegun południowy znajdował się przy południowym wybrzeżu dzisiejszej Australii.

Ryc. 6. Piaskowcowe odlewy stóp wczesnotriasowego (240 Ma) gada naczelnego z Wiór koło Starachowic z widocznymi łuskami; keratyna nie zachowuje się w stanie kopalnym, ale odciski łusek, piór i włosów pozwalają niekiedy na rozpoznanie kształtu poszczególnych komórek



Intensywna cyrkulacja atmosferyczna i oceaniczna sprzyjała wysokiej produktywności permskich ekosystemów, nie tylko lądowych, ale i morskich. Wyrazem tego są pokłady fosforytów czy łupku miedzionośnego (m. in. Lubin), a na południowej półkuli również węgla kamiennego. To perm, a nie karbon był tam epoką węglową! **Europa środkowa znajdowała się wtedy na szerokości geograficznej północnego pasa pustyń.** Nic dziwnego, że kolejne permskie zalewy morskie kończyły się jako złoża soli (np. Kłodawy). Suchym i gorącym środowiskiem władały pierwsze gady ssakokształtne (nie było jeszcze gadów naczelných, ich późniejszych konkurentów w tym środowisku). Ich tropy i szkielety znajduje się w czerwonych pustynnych piaskowcach podnóża Sudetów. Wcześniej już bowiem został przełamany w ewolucji czworonogów ich największy problem inżynierski – zabezpieczenie skóry przed utratą wody dzięki powłoce obumarłych komórek wzbogaconych w keratynę. Ten fundamentalny wynalazek ewolucyjny dał również pazury, termoregulacyjną okrywę włosów i pióra służące jako powierzchnie lotne.

Klimat polskiego karbonu był wilgotny i gorący.

Europa w swojej wędrówce na północ znalazła się wówczas między tropikami. W późnym karbonie w miejsce wcześniejszych płytkich mórz zajęły zalewowe równiny lasów węglowych jako skutek uwięzienia wody w lądolodzie na południowym krańcu Pangei. Pokłady węgla formowały się zwykle podczas ciepłych epok, kiedy lądolód wycofywał się ku biegunom. Podnosił się wtedy poziom wód oceanicznych, czyli i podstawa erozji. Dlatego węgiel podściela przeważnie żwir i piasek, znamionujące intensywną erozję, a pokrywają osady ilaste, poprzedzające nierzadko wkroczenie morza. Podobnie jak w naszych czasach, rytm zdarzeniom nadawała astronomiczna cykliczność Milankovića.

W tropikalnych puszczech rosły wielkie drzewiaste widłaki i skrzypy. Puszcze miały też swoich czworonożnych mieszkańców. Były to płazy, różnorodne, ale niepozornych zwykle rozmiarów i ściśle związane z wodą. Torowały sobie dopiero ewolucyjnie drogę do panowania nad światem. Ich konkurentami na najwyższych piętrach piramidy pokarmowej były stonogi, które pierwsze dostosowały się do lądowego środowiska. Ułatwił im to trudno przenikliwy dla wody oskórek chroniący przed wysychaniem. **Przodkowie skorpionów i wijów z lasu karbońskiego sięgali dwu metrów długości ciała.** To oni byli wówczas królami lądów. **Owady karbonu i permu sięgały rozmiarów dzisiejszych ptaków (do 70 cm).** Jak w przypadku późniejszych latających kręgowców, to też wynik wymagań aerodynamicznych. Przy rozmiarach takich, jakie mają zwykle dzisiejsze owady siły lepkości powietrza dominują nad bezwładnością i lot wymaga dużego wyrafinowania inżynierskiego. Pierwsze owady, o skrzydłach kilkunastocentymetrowej rozpiętości, mogły szybować.

W sylurze i dewonie strefowość klimatu była słabo zaznaczona.

Najdawniejsze wyraziste przejawy klimatycznej strefowości, której skutkiem były okresowe zlodowacenia w karbonie i permie, zauważalne są już pod koniec okresu dewońskiego. To schyłek kolejnej długotrwałej ery stabilności i jednorodności klimatu. Świat żywy tej epoki trudniejszy jest do wyobrażenia od świata dinozaurów. A dokonały się wtedy fundamentalne odkrycia ewolucyjne, które przed roślinami i zwierzętami otworzyły dostęp do środowisk lądowych. Końca dewonu sięga przecież historia **płazów tarczogłowych**.



Ryc. 7. Czaszka i kości pasa barkowego płaza tarczogłowego *Metoposaurus* masowo występującego w późnotriasowych (230 Ma) osadach jeziornych Krasiejowa niedaleko Opola

Lądy nie są martwymi pustyniami od co najmniej czterystu milionów lat (syluru). Z roślinami od początku stowarzyszone były w środowisku lądowym stawonogi, dzięki kutikuli łatwiej znoszące życie bez wody niż inne bezkręgowce. Najdawniejsze rośliny lądowe to niepozorne wątrobowce, których zarodniki znajduje się w skałach ordowickich. W epokach poprzedzających panowanie roślin na kontynentach inne od dzisiejszych były czynniki erozji. Korzenie roślin nie wiązały jeszcze gleby na ogromnych przestrzeniach lądów, a pędy i liście nie osłaniały jej przed kroplami deszczu. Do mórz spływało więcej okruchów skalnych, a ich rozmiary były większe.

Temat 3. Ewolucja faun toni morskich

Pierwsza w „historycznych” dziejach Ziemi era stosunkowej stabilności środowiska obejmuje prawie dwieście milionów lat, sięgając od późnego dewonu po wczesny kambr. W jej trakcie jedynie zlodowacenie ordowickie (430 Ma), które pozostawiło moreny na Saharze, doprowadziło do na tyle gruntownych przemieszczeń i wymiany faun, że do dziś nie pozwalają badaczom na pełne rozeznanie się w sytuacji. Zlodowacenia te nie spowodowały jednak drastycznego uszczerbku w dorobku ewolucji. A zdarzyło się wtedy wiele.

Morskie płycizny ordowiku były miejscem narodzin kręgowców.

Dzieje ryb takich, jakie dziś są najpospolitsze – przystosowanych do życia w otwartych wodach – sięgają środkowego dewonu. Mają od tak dawna pęcherz pławny umożliwiający pasywne unoszenie się w wodzie. Powietrze do tego **narządu hydrostatycznego** dostarczane jest z krwi. Pęcherz jest niedogodnie położony, bo poniżej środka ciężkości ciała. By nie odwrócić się do góry brzuchem (co staje się nieuniknione po śmierci) ryby muszą wykorzystywać płetwy piersiowe do utrzymania odpowiedniego położenia. To niezbyt funkcjonalne rozwiązanie ma uzasadnienie w ewolucyjnej historii organu. Pęcherz pławny to bowiem przekształcone do wypełniania nowej funkcji płuca, które uformowały się w późnym sylurze z uchyłku jelita ryb żyjących w środowiskach przybrzeżnych (z okresowym deficytem tlenu w wodzie), a więc z konieczności na brzusznej stronie ciała. Inną rolę do wypełniania miały też wcześniej płetwy piersiowe. Do dziś rekiny, by utrzymać się nad dnem, muszą cały czas pracować ogonem i posługiwać się płetwami parzystymi niczym podwodnymi skrzydłami. Dopiero powstanie narządu wyporu zwolniło płetwy z tej funkcji, ale obciążyło rolę stabilizatorów. Musiały być bardziej ruchliwe a przez to u ich nasady rozbudowały się mięśnie. To był początek przemian w kierunku ryb trzonopłetwych, które w końcu doprowadziły do uformowania naszych rąk.

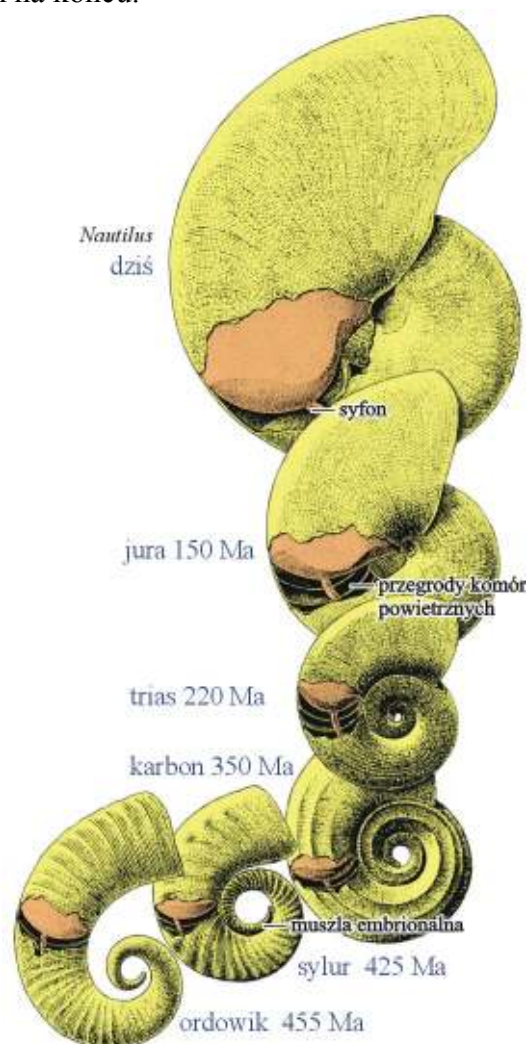
Płetwy piersiowe powstały w ewolucji ordowicko-sylurskich pancernych bezszczętkowców jako podwodne skrzydła do szybowania, wraz z napędzającymi je, podobnymi do rekinich płetwami nieparzystymi. W ewolucji kręgowców umiejętność aktywnego pływania była zatem wcześniejsza od zdolności do pasywnego unoszenia się w wodzie. Przeciwny kierunek miały przemiany zdolności pływackich głowonogów, długo współzawodniczących z kręgowcami o władanie tonią morską.

Głowonogi od ordowiku są najważniejszymi bezkręgowcami nektonu.

Położenie w wodzie dzisiejszych **kalmarów** i **ośmiornic** jest regulowane wyłącznie przy użyciu płetw i odrzutowego napędu polegającego na wyrzucaniu wody z jamy skrzelowej. Te najnowocześniejsze głowonogi uformowały się już w erze mezozoicznej, a śladem dawniejszej ich historii jest podobny do pióra rudymet muszli we wnętrzu ich ciała. Mniej zmienioną, choć również otoczoną całkowicie miękkimi tkankami, wapienną muszlę mają dzisiejsze **sepie** (małtwy) i miały wymarłe wraz z dinozaurami mezozoiczne **belemnity**. Muszla ta jest narządem

hydrostatycznym, bo komory w jej wnętrzu wypełnione są powietrzem. Belemnity wydzielały na wierzchołku muszli wapienny balast („strzałka piorunowa”) umożliwiającą poziome ustawienie ciała w wodzie; u sepii balast jest zbyt ciężki, bo komory przesunięte są na grzbiet ciała. Budowa tej muszli nie pozostawia wątpliwości, że powstała ze stożkowatej zewnętrznej muszli wczesno-karbońskich łodzików w wyniku ewolucyjnego obrośnięcia jej płaszczem. Z tej samej linii rozwojowej we wczesnym dewonie, drogą spiralnego zwinięcia muszli, powstały **amonity**. Ich zwykle dyskowata muszla stawiała niewielki opór, zaś woda wyrzucana z jamy skrzelowej służyła jako napęd odrzutowy. Amonity były pospolite w otwartych morskich wodach przez trzysta milionów lat, od wczesnego dewonu po wymarcie wraz z dinozaurami.

Pierwsze późnokambryjskie **łodziki** o wygiętych stożkowatych muszlach były marnymi pływakami. Ich przodkami były niezidentyfikowane dotąd najpierwotniejsze mięczaki muszlowe (ich reliktem są dzisiejsze jednotarczowce), które przeszły do planktonowego życia wykorzystując stopniowo muszlę jako narząd wyporu. Do zastępowania gazem wody w oddzielnym wapienną przegrodą jej wierzchołku wykorzystywały mechanizm pompy jonowej w nabłonku sznura tkanek (syfonu) przenikającego komory muszli. Na początku swej ewolucji głowonogi miały więc to, co ryby osiągnęły niemal na końcu.



Ryc. 8. Pochodzenie relikтового łodzika, jedyne go dzisiejszego głowonoga z zewnętrzną muszlą; jedna z pierwszych udokumentowanych paleontologicznie linii rozwojowych. Zwróć uwagę, że w toku ewolucji najpierw ciasnemu zwinięciu podlegała muszla w stadium dojrzałości, a znacznie później muszla embrionalna

Pierwszymi nowoczesnymi bezkręgowcami mórz były stawonogi.

Przed kręgowcami i głowonogami środowiskami morskiego dna i toni rządziły **stawonogi** o różnorodności porównywalnej z dzisiejszymi, choć w większości to wymarłe grupy. Stawonogi i szkarłupnie rozpoczęły wielkie różnicowanie anatomii jako pierwsze z typów królestwa zwierząt. Kambr to był czas formowania się innych grup wodnych bezkręgowców. Wśród pierw-

szych swobodnie pływających zwierząt, znanych dzięki skamieniałościom, były już strunowce. W toni wodnej towarzyszyły im strzałki morskie (szczecioszczękie; należy do nich bałtycka strzałka *Sagitta*), dziś reliktowe, ale dominujące masą w planktonie oceanicznym. Opisywana przez paleontologów ogromna różnorodność świata żywego wczesnego kambru od dawna zadziwia badaczy i jest przedmiotem gorących dyskusji. Dotyczą one zarówno przyczyn nagłego pojawienia się tak wielu organizmów niemal równocześnie w zapisie kopalnym jak i przystawalności tego zapisu do rzeczywistego przebiegu ewolucji.

Temat 4. Przyczyna „eksplozji kambryjskiej”

Ważnym źródłem wiedzy o świecie zwierzęcym są tropy pozostawione na powierzchni dna przez zwierzęta. Znamienne, że przed początkiem kambru tworzyły się jedynie ślady pełzania niewielkich robakowatych zwierząt po powierzchni osadu. Nie zagłębiały się one w muł, być może z powodu jego zwartości, nie był przecież wówczas jeszcze przerabiany przez mułodaję. Ze sposobów rozprowadzania osadu i wzmacniania ścian norek wynika, że najstarsze ryjące w mułe zwierzęta z początku kambru odżywiały się wyłącznie na powierzchni dna, zwykle posługując się do tego długim rykiem. Zapis kopalny mułodajów sięga nie głębiej w dzieje, niż do środka wczesnego kambru. Nasuwa się więc nieuchronnie pytanie: po co zwierzęta te wydunkowały tak dużo energii, skoro nie służyło to im do zdobywania pokarmu?

Pojawienie się kambryjskich drapieżników przesądziło o dalszej ewolucji zwierząt.

Wczesnokambryjskie zwierzęta ryły w mułe, by uciec przed drapieżnikami. I rzeczywiście, znane są ze skał kambryjskich ślady polowania pierwotnych stawonogów (trylobitów) na żyjące w mule robaki. W tym samym czasie w wielu grupach zwierzęcych niezależnie uformował się mineralny szkielet, co też jest interpretowane jako odzew na drapieżnictwo. Ochronie służył również rozwój kutikuli jako szkieletu zewnętrznego. Wymusiło to okresowe linienie, które do dziś cechuje wiele typów zwierzęcych (od obleńców po stawonogi). Nacisk na formowanie szkieletu lub pozostawianie śladów w mule spowodował nagłe upowszechnienie skamieniałości. Określa się to mianem „eksplozji kambryjskiej”.

Pierwsi drapieżnicy zmienili świat nie tylko przez to, że zmusili swe ofiary do odziania się w zbroję albo do schronienia w norach. Najważniejszą konsekwencją penetracji dna przez zwierzęta stało się najpierw zniszczenie mat sinicowych, pokrywających wcześniej ogromne obszary dna morskiego, a później napowietrzenie dennego mułu i piasku, co otworzyło nowe środowisko życia dla organizmów mikroskopijnych rozmiarów. Te zaś doprowadziły do upłynnienia łu, co dogłębnie zmieniło warunki życia zwierząt ryjących w osadzie.



Ryc. 9. Naturalny odlew serii płytkich norek z wczesnego kambru (545 Ma) Podola rytych przez robaki w mule jako schronienie przed drapieżnikami (to krążek skały z rdzenia odwiertu geologicznego); w tym samym czasie masowo pojawiły się zwierzęta z mineralnym szkieletem

Życie w mule przyspieszyło ewolucję układu krwionośnego.

Można zgadywać, że wcześniej problemem było oddychanie w środowisku morskiego osadu. To wtedy wymuszony został ewolucyjny wynalazek **układu krwionośnego** z płynem zawierającym czynniki wiążące i oddające tlen. U mięczaków i stawonogów zawierające dwa atomy miedzi hemocjaniny powstają (i zwykle pozostają) w plazmie komórki, ale często bywają wydzielane do płynu krwi. Ewolucyjnie późniejszą klasą białek przenoszących tlen są hemoglobiny, które powstały z przenośnika tlenu w komórkach mięśniowych – mioglobiny, a te z kolei z bardzo dawnego ewolucyjnie enzymu, cytochromu *b*. Znamienne, że mięśnie niektórych mięczaków zawierają hemoglobinę, ale ich krew hemocjaninę. Ta różnorodność biochemiczna i funkcjonalna jest uzasadniona historycznie.

Rycie wymaga szczególnych przystosowań. Zwykle to mechanizm hydrauliczny polegający na przeciskaniu płynu zajmującego jamy wewnątrz ciała skurczem okrężnych i podłużnych mięśni. To ten czynnik doprowadził zapewne do uformowania planu budowy obleńców. Główne gałęzie rozwojowe świata zwierzęcego są rozpoznawalne już w późnoproterozoicznej (prekambryjskiej) „faunie z Ediacara”, nazwanej tak od sławnego stanowiska kopalnego w Australii.

Temat 5. Fauna z Ediacara

Wczesną historię strunowców czy głównych grup bezkręgowców paleozoicznych daje się zinterpretować, bo do dziś przetrwali ich dość podobni krewniacy. Wyobrażenia ukształtowane w kontakcie z dzisiejszą przyrodą zawodzi jednak po zagłębieniu się w epokę formowania planów budowy anatomicznej, które charakteryzują typy królestwa zwierząt. Doświadczali tego przez półwiecze badacze najstarszych prekambryjskich zwierząt fauny z Ediacara (555 Ma). Kiedy ją odkryto, do niewyraźnych odcisków ciał na powierzchni ławic piaskowca przyporządkowywać poczęto dzisiejsze zwierzęta uważane za najpierwotniejsze anatomicznie. Ogrody z Ediacara zapelnione więc zostały meduzami i polipami jamochłonów, pierścienicami i płazińcami. Kiedy pojawiły się znaleziska bardziej kompletne i lepiej zrozumiany został sposób ich powstawania, wszystko to okazało się iluzją.

Najdawniejsze jamochłony nie były podobne do dzisiejszych meduz.

Nie ma dowodów na istnienie jakichkolwiek meduz w prekambrze ani nawet w starszym paleozoiku. Z danych molekularnych wynika zresztą, że meduzy są ewolucyjnie wtórne w stosunku do koralowców (tylko koralowce spośród jamochłonów mają pierwotną kolistą postać chromosomu mitochondriów). Rzekome pióra morskie (petalonamy) z prekambru z prawdziwymi koralami ośmiopromiennymi nie mają nic wspólnego, nie były bowiem koloniami, lecz pojedynczymi osobnikami o wielopromienistej symetrii. Nie ma też w prekambrze pierścienic, które były rzadkie i prymitywne anatomicznie nawet w kambrze, nie jest to więc grupa ewolucyjnie pierwotna. W ogóle w stanie kopalnym nie ma płazińców, choć znajduje się wiele organizmów równie trudnych do skamienienia. Prawdopodobnie ich anatomiczna prostota jest rezultatem wtórnego uproszczenia w stosunku do niezidentyfikowanych dotąd przodków.

Większość skamieniałości prekambryjskich zwierząt zasiedlała skrajne środowiska.

W kambrze zaskakująco zróżnicowane były żebroplawy, obleńce i przodkowie pratchawców. Żebroplawy ówczesne miały znacznie bardziej od dzisiejszych masywne ciała i przystosowanie do planktonowego trybu życia było najwidoczniej świeżej daty. Są wypowiadane przypuszczenia, że prekambryjskie petalonamy to najpierwotniejsze bentoniczne żebroplawy. Organizmy te ukorzenione są w matach sinicowych, na których powierzchni pozostały ślady ostatnich przedśmiertnych ruchów skamieniałych płaskich zwierząt z innej wymarłej grupy (dipleurozoa).

Wskazuje to na zatrucie środowiska siarkowodorem (podobnie jak w sławnym ze znaleziska archeopteryksa jurajskim stanowisku Solnhofen). Prekambryjskie petalonamy były do niego przystosowane, prawdopodobnie korzystając z symbiotycznych bakterii chemosyntezujących. Oznacza to, że „ogród z Ediacara” (jak się to środowisko często nazywa), z którego pochodzi większość informacji o anatomii najstarszych zwierząt, był środowiskiem skrajnym. Jedynie przypadkowo wpadały doń zwierzęta swobodnie żyjące w warunkach bardziej sprzyjających życiu. To nie był ogród, lecz śmiertelna pułapka. Gdzie indziej więc wypada szukać wiedzy o zwierzętach naprawdę pierwotnych.



Ryc. 10. Skamieniałości niemających mineralnego szkieletu zwierząt prekambryjskich (555 Ma) z różnych kontynentów; powstały dzięki impregnacji pirytem kolagenowych błon podstawnych organów wewnętrznych lub pokrywającego je piasku

Fauny z Ediacara objęły swoje środowisko po wielkiej epoce lodowej około 600 Ma (mln lat). W tym czasie doszło zapewne do uformowania się podstawowych planów budowy ciała charakteryzujących do dziś poszczególne typy królestwa zwierząt. Funkcje podstawowych narządów ciała zwierzęcego miały pierwotnie związek z pętlaniem po powierzchni dna lub pływaniem ponad nią. Jak to się odbyło, jeszcze nie wiadomo.

Podsumowanie rozdziału 7.

- (1) Warunki na powierzchni Ziemi rzadko były podobne do dzisiejszych; klimat był zwykle mniej zróżnicowany. Epoki lodowe, destrukcyjne dla przyrody, rozdzielały długie okresy stabilności ekologicznej, kiedy tworzyły się ekosystemy o znacznej złożoności.
- (2) Formowanie się typów dzisiejszych zwierząt rozpoczęło się po wielkim zlodowaceniu końca ery proterozoicznej (prekambru). Na początku kambru powstanie drapieżnych zwierząt zmusiło inne do wytworzenia szkieletu lub życia w osadzie. Świat żywy oceanów tworzył się we wczesnopaleozoicznej erze stabilności. Zlodowacenia nie zagroziły wtedy dorobkowi ewolucji. W sylurze i dewonie życie opanowało lądy.
- (3) W tropikalnej Europie i Ameryce Płn. epoka węglowa nastąpiła w karbonie podczas wielkich zlodowaceń Gondwany. Przejście od permsko-wczesnotriasowej ery gadów ssakopodobnych do ery dominacji gadów to czas stopniowej stabilizacji i unifikacji światowego klimatu.
- (4) Era dinozaurów to czas długotrwałej stabilności ekologicznej, kiedy uformowały się główne grupy kręgowców i zwierząt bezkręgowych. Część z nich, najbardziej dostosowanych do stabilności ekologicznej, wyginęła 65 mln lat temu.

(5) W wyniku ewolucji rozpoczętej wraz z wymarciem dinozaurów i innych gadów doszło do wielkiego różnicowania ssaków, ptaków i roślin kwiatowych. Ewolucyjne osiągnięcia stosunkowo stabilnego okresu trzeciorzędu zostały częściowo unicestwione przez czwartorzędową epokę lodową.



Rozdział 8. Początki życia na Ziemi

Wzrost organizmów wielokomórkowych polega na włączaniu i wyłączaniu odpowiednich genów regulatorowych, co umożliwia wykorzystanie w odpowiednim czasie i miejscu informacji zawartej w każdej z identycznych genetycznie komórek. To układ bardzo złożony, który nie powstawał od razu, lecz stopniowo w wyniku doboru trwającego dziesiątki milionów lat. Wyższe organizmy odziedziczyły go po przodkach złożonych z jednej ledwie komórki o złożonej budowie, której części wypełniały już zadania podobne do zadań narządów wielokomórkowego ciała. I ten etap doskonalenia życia wymagał dziesiątków milionów lat selekcji. Miliarda lat trzeba zaś było, by w pełni uformować komórkę bakteryjną. Co było wcześniej można jedynie spekulować. Ale przecież nie sposób się oprzeć takiej pokusie.

Temat 1. Rośliny, zwierzęta i pierwotniaki

Różnice między roślinami a zwierzętami wynikają z odmiennych sposobów pozyskiwania energii i uwidaczniają się już po kilku pierwszych podziałach zygoty. Miast typowych dla roślin płaskich plech, wystawiających maksymalnie rozległą powierzchnię do światła, zwierzęta przekształciły swoje kolonie w pęcherzowate struktury zdolne do otaczania i wchłaniania spożywanego pokarmu na podobieństwo fagocytozującej pojedynczej komórki. To określiło sposoby wykorzystania substancji międzykomórkowych odpowiednich do tak odmiennych funkcji: wielocukrów (celuloza) u roślin i białek (kolagen) u zwierząt. Być może wspólnym dziedzictwem grzybów i zwierząt jest zastosowanie chityny zamiast celulozy. Zarówno zwierzęta, jak rośliny przechodzą w rozwoju stadia jednokomórkowe odpowiadające naturze ich przodków. Ich plemniki zachowały postać wiciowców, ale pojedyncze wici grzybów i zwierząt skierowane są podczas pływania prosto do tyłu, podczas kiedy podwójne wici roślin odchodzą od przedniego końca plemnika.

Ewolucyjne różnicowanie chlorofilu wyznacza główne pnie rozwojowe organizmów.

Odmienność składu barwników wychwytyjących energię światła słonecznego do fotosyntezy jest osadzona bardzo głęboko w geologicznej przeszłości. Wszystkie rośliny i sinice posługują się do tego standardowym **chlorofilem a**. Absorbuje on światło w wąskim przedziale barw i wspomagany jest przez towarzyszące barwniki przekazujące mu energię przejętą z fal o innej długości. Już po uformowaniu się wici doszło do powielenia genów odpowiedzialnych za syntezę chlorofilu a następnie do ich rozbieżnej ewolucji. Chlorofilowi **a** towarzyszą odtąd inne jego postaci, różniące się właściwościami pochłaniania światła. Razem mogą uzyskać więcej energii od Słońca. U wiciowców i roślin zielonych jest to **chlorofil b** z utlenionym podstawnikiem metylowym. **Chlorofil c** złotowiciowców, okrzemek i brunatnic ma nienasycone jedno z wiązań. Pierwotne wiciowce z obu tych gałęzi rozwojowych mają powierzchnię komórki pokrytą bardzo niekiedy złożonymi łuseczkami wytwarzanymi w pęcherzykach aparatu Golgiego. Łuski takie zostały znalezione w prekambryjskich krzemieniach (620 Ma), co potwierdza archaiczność tych organizmów. Inkrustowane kryształkami kalcytu kopalne łuseczki złotowiciowców (kokkolity) to kreda pisząca.



Ryc. 1. Najstarsza roślina plechowa, krasnorost sprzed 1,2 Ga w przejrzystej płytce krzemienia z wyspy Somerset w Kanadzie; miał już początkowe zróżnicowanie plechy na nitkowate uniesione części i chwytaki

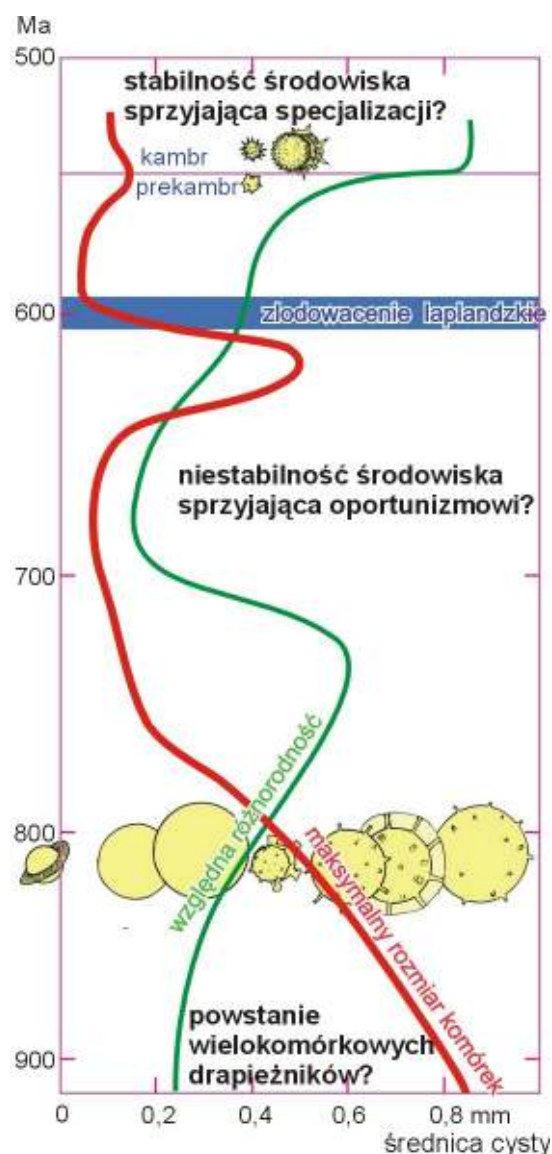
Krasnorosty były pierwszymi wielokomórkowymi organizmami, które pojawiły się na Ziemi. Najstarsze ich skamieniałe plechy (750 Ma) były prosto zbudowane z niemal identycznych komórek, podobnie do niektórych dzisiejszych gatunków. Dane molekularne również świadczą o tym, że krasnorosty są najpierwotniejsze spośród wszystkich organizmów jądrowych (eukariotów). Można więc domniemywać, że do krasnorostów należały również najdawniejsze skamieniałości jednokomórkowych eukariotów.

Głównym źródłem wiedzy o najstarszych organizmach jądrowych są ich cysty.

Najłatwiej kamieniały przetrwalnikowe cysty. Przy ich formowaniu cytoplazma zmniejsza objętość i wytwarza nową, bardziej odporną ścianę, której głównym składnikiem są złożone polimery węglowodorowe o bardzo dużej trwałości (sporopollenina). Dzięki temu cysty stanowią pospolite skamieniałości od ponad miliarda lat. Co najmniej tak długo trwa więc

udokumentowana historia ewolucyjna eukariotów. Przełomowym momentem w ich historii była wspomniana już epoka lodowa przed 600 Ma (mln lat). Zanim nastąpiła, komórki i cysty osiągnęły znaczną różnorodność kształtów i rozmiarów. Największe miały kilku milimetrów średnicy. Objaśnia się tę „ucieczkę w rozmiar” jako ochronę przed jednokomórkowymi drapieżnikami. Kiedy w kolejnej epoce powstały wielokomórkowe zwierzęta, wielkość jednokomórkowców przestała mieć znaczenie. Skuteczniejszy do ich przetrwania stał się oportunizm ekologiczny, czyli szybkie mnożenie się i małe rozmiary.

Ryc. 2. Zmiany rozmiarów i różnorodności przetrwalników pradawnych organizmów jądrowych; w epokach poprzedzających pokazane na diagramie pojawiały się komórki o coraz większych rozmiarach, przypuszczalnie jako sposób obrony przed jednokomórkowymi drapieżnikami

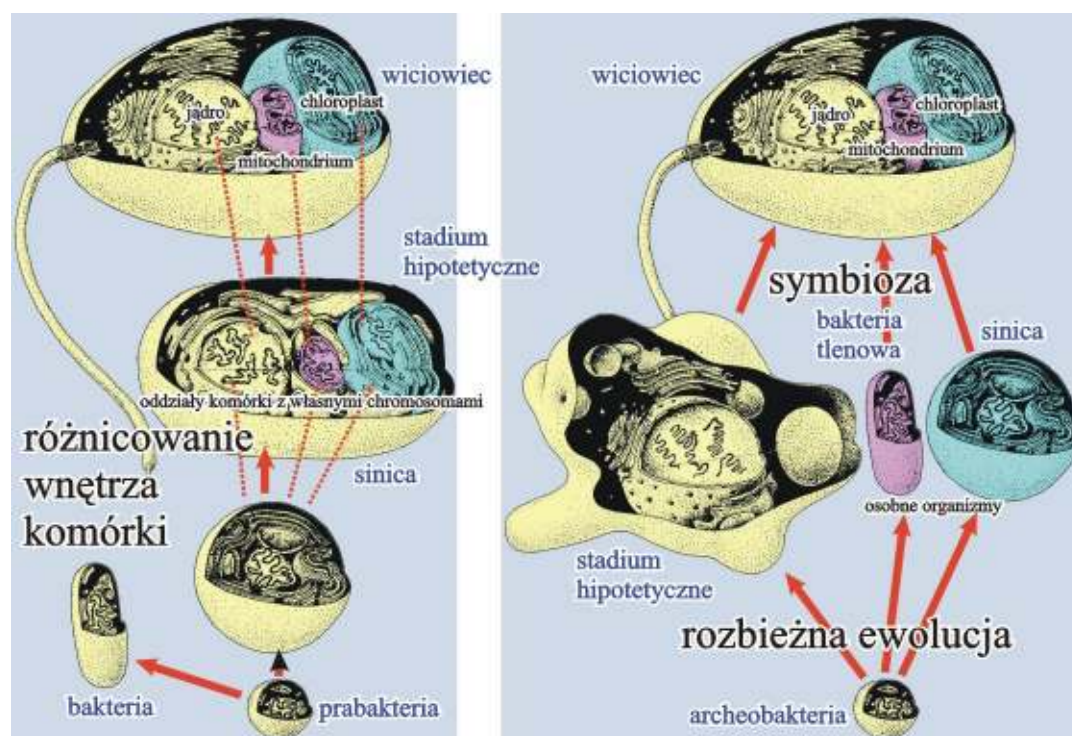


Temat 2. Pochodzenie eukariotów

W komórkach większości dzisiejszych organizmów **procesy syntezy białek są oddzielone przestrzennie od odczytywania zapisu genetycznego**. Rolę kurtyny pełni błona jądrowa. Łączy się z tym podzielenie DNA na odcinki (**chromosomy**) z prostymi sekwencjami nukleotydów na końcu (telomery), które mogą być bez trudu odtwarzane enzymatycznie podczas podziału, zabezpieczając przed utratą informacji genetycznej. Precyzyjny rozdział do komórek potomnych jest możliwy dzięki szczególnym właściwościom cytoszkieletu.

Cytoszkielecik to najwazniejszy „wynalazek” eukariotow.

Komorkę jadową wypełnia sieć kurczliwych i usztywniających włókien białkowych oraz mikrotubul – rurkowatych struktur powstających z odpowiednio upakowanych cząsteczek białkowych. Wzdłuż mikrotubul cytoszkieletu odbywa się transport pęcherzyków, zawierających różnorakie substancje, pomiędzy organellami komórkowymi. Powstaje z nich więc i wrzeciono podziałowe służące do rozdziału chromosomów. W komórkach bakterii są białka homologiczne białkom cytoszkieletu, powstanie eukariotów wymagało więc jedynie modyfikacji ich struktury, a nie tworzenia od nowa.



Ryc. 3. Alternatywne interpretacje pochodzenia organizmów jadowych – jako wynik różnicowania osobnych zestawów chromosomów wewnątrz komórki bądź jako skutek wejścia w symbiozę osobno ewoluujących komórek

Autonomia genetyczna chloroplastów jest dowodem ich symbiotycznego pochodzenia.

Jądro nie jest jedynym oddziałem komórki wyodrębnionym ze względu na pełnione zadania. Głębsza jest odrębność **chloroplastów** i **mitochondriów**. Są one częściowo autonomiczne genetycznie zawierając DNA typu bakteryjnego. Wiele zwolenników ma więc hipoteza postulująca, że chloroplasty są w istocie symbiotycznymi sinicami żyjącymi wewnątrz komórki organizmów jadowych. Podobieństwo budowy chloroplastów w różnych grupach świata roślin dowodzi, że mają one wspólnego przodka, który był również chloroplastem a najpierwotniejsze są chloroplasty krasnorostów. Podobieństwo to obejmuje również mitochondria, które stanowią dziś nierozłączną część komórki i większość niezbędnych do ich formowania informacji zapisana jest w DNA jądra komórki.

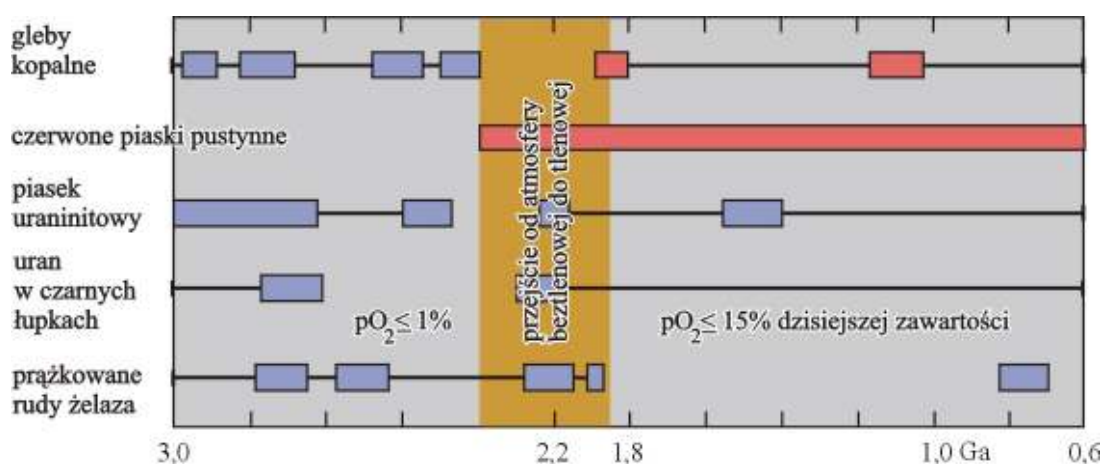
Trudno więc rozstrzygnąć, jaka część tych podobieństw i odmienności wynika z przemieszczenia zapisu genetycznego między organellami, co jest przejawem rozbieżnej ewolucji wewnątrz wspólnej komórki, a co mogło się uformować w osobnych komórkach, które złączyła **symbioza**. Można jedynie stwierdzić, że wspólny przodek dzisiejszych eukariotów był jednokomórkowym krasnorostem. Miał chloroplasty o budowie bardzo podobnej do sinic i prawdopodobnie nie wykształcił jeszcze wici ani centrosomów, choć działało już wrzeciono podziałowe, chromosomy i błona jadowa.

Prokarioty są dawniejsze geologicznie od organizmów jądrowych.

Uniwersalność kodu genetycznego w świecie żywym dowodzi, że wszystkie grupy organizmów są ze sobą spokrewnione. Geologiczne pierwszeństwo organizmów bezjądrowych (prokariotów) świadczy zaś o tym, że cechy eukariotów są ewolucyjnie wtórne. Niezależnie od tego, czy z sinic wywodzą się tylko chloroplasty czy całe komórki jądrowe, w ewolucji od nich do eukariotów zasadniczo zmieniła się budowa błony komórkowej. Błony komórki eukariotów zawierają rozmieszczone wśród rozmaitych fosfolipidów liczne krótsze od nich cząsteczki **steroli** nie występujących u sinic (ani innych bakterii). Sterole zapewniają błonie elastyczność, dlatego może się obyć bez usztywniającej ścianki. Ich synteza może się odbywać tylko w warunkach tlenowych, jest to więc wynalazek z epoki, kiedy w atmosferze ziemskiej był już tlen. Z występowania w skałach produktów rozpadu steroli można by określić czas powstania eukariotów, ale dotychczasowe wyniki badań nie są jednoznaczne.

Temat 3. Bakterie i pochodzenie tlenu atmosferycznego

Dzisiejsze 21% tlenu w atmosferze ziemskiej jest wyłączną zasługą pojedynczego ewolucyjnego wynalazku – zdolności do rozszczepiania cząsteczek wody jako źródła wodoru do syntezy cukrów. Umożliwia to kompleks czterech atomów manganu i cząsteczka aminokwasu tyrozyny wbudowane w zestaw enzymów fotosystemu II. Geolodzy datują początek istotnego wydzielania cząsteczkowego tlenu do atmosfery na przedział 2,2-1,9 Ga (1 **gigaannus** to 1 mld lat) temu. „Wynalazcami” fotolizy wody były sinice.



Ryc. 4. Dane geologiczne świadczące o przemianie atmosfery beztlenowej na tlenową w dziejach Ziemi

Sinice są najbardziej złożonymi bakteriami gramujemnymi.

Sinice są najwyżej uorganizowanymi anatomicznie dziś żyjącymi bakteriami. Komórki sinic mają, tak jak bakterie pałeczkowe (gramujemne), dwie błony ze ścianką pomiędzy nimi i grube otoczki śluzowe. Podstawowe cechy budowy ich komórek i sposoby formowania kolonii powstały przed prawie dwoma miliardami lat i najwidoczniej nie uległy odtąd istotnym zmianom. Prekambryjskie sinice niemal nie różniły się od dzisiejszych. Zanim w kambrze rozpowszechniły się zwierzęta ryjące w mule i roślinożerne, płycizny morskie pokrywały sinicowe maty i budowle z wytrącanego przez nie węglanu wapnia (**stromatolity**).

Sinice i chloroplasty nie mają wyłączności na wykorzystanie światła jako źródła energii do syntezy związków organicznych. Beztlenowa fotosynteza dzisiejszych bakterii jest jednak

prawdopodobnie ewolucyjnie wtórna w stosunku do sinic. Również prostota budowy większości bakterii może być rezultatem wtórnego ewolucyjnego uproszczenia, a nie rzeczywistej pierwotności. Wtórne są przystosowania do życia w warunkach podwyższonej temperatury. Nadzieje, że w dziś istniejących środowiskach podobnych do tych sprzed ponad trzech miliardów lat (np. w podmorskich gorących źródłach) znajdzie się relikty najpierwotniejszych stadiów ewolucji życia na Ziemi okazały się złudne. Nie tylko organizmy wielokomórkowe żyjące w takich skrajnych warunkach są późnymi twórami ewolucji. Prawdopodobnie także archeobakterie są rezultatem przyspieszonej ewolucji i wtórnie przystosowane do warunków podwyższonych temperatur.



Ryc. 5. Stromatolity z prekambru (555 Ma) północnej Syberii; ich wzrost zakończył się wraz ze zmianą warunków środowiskowych – pokryły je czarne wapniste łupki z odciskami zwierząt fauny ediakarskiej

Dane geologiczne nie pozwalają jeszcze na datowanie początków życia na Ziemi.

Kształt najpierwotniejszych komórek był zbyt mało charakterystyczny, by odróżnić je po wyglądzie od tworów nieorganicznych. Nie więc dziwnego, że trudno o pewność czy znaleziska kopalnych pęcherzykowatych struktur to prawdziwe szczątki organizmów. Trzeba by raczej w zapisie geologicznym zidentyfikować skutki ich aktywności życiowej. Nie ma na to wiarygodnej metody. Najstarsze struktury skalne przypominające wytrącone przez sinice struktury wapienne okazały się raczej naciekami, które powstały w gorących morzach ery archaicznej. Zawodne są również metody geochemiczne, bo składu izotopowego kopalnych substancji organicznych nie da się odróżnić od produktów syntezy związków zredukowanego węgla przebiegającej bez udziału organizmów. Nie wiemy więc jeszcze, kiedy pojawiły się na Ziemi pierwsze organizmy.

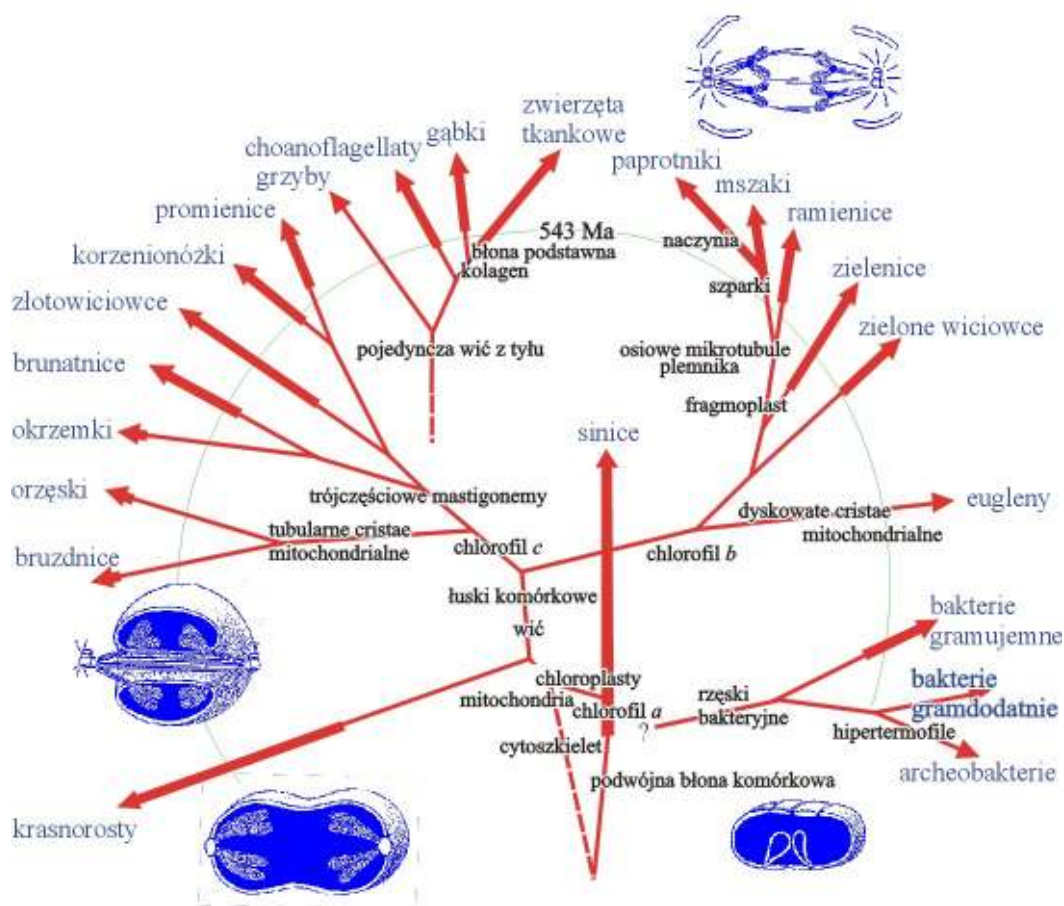
Temat 4. Powstanie życia

Nie ma dziś prawdziwie pierwotnych organizmów. Wspólny przodek ich wszystkich był już wyposażony w bardzo złożoną maszynę fizjologiczną. Przechowywał informację genetyczną w trwałych łańcuchach DNA, odczytywał jej zapis z mniej trwałych łańcuchów RNA, a realizował treść zapisu przez syntezę białek enzymatycznych. Niezbędny do tego jest kod genetyczny, który przekazuje informację z DNA do enzymów. Litery kodu są identyczne (z niewielkimi odchyleniami) dla całego świata żywego. Tak skomplikowany mechanizm musiał być produktem długo trwającej ewolucji.

Pierwsze organizmy nie korzystały z kodu genetycznego.

Są jednak solidne przesłanki do twierdzenia, że jest do pomyślenia życie oparte na znacznie prostszych zasadach. Choć bowiem funkcję katalizatorów biologicznych dziś pełnią niemal wyłącznie enzymy, w pewnych procesach ich rolę wypełniają cząsteczki RNA o podobnych właściwościach nazywane **rybozymami** (tak jest m. in. w rybosomach

odczytujących zapis genetyczny). Jest więc możliwe życie bez enzymów, czyli bez białek. Możliwy jest świat RNA bez kodu genetycznego.

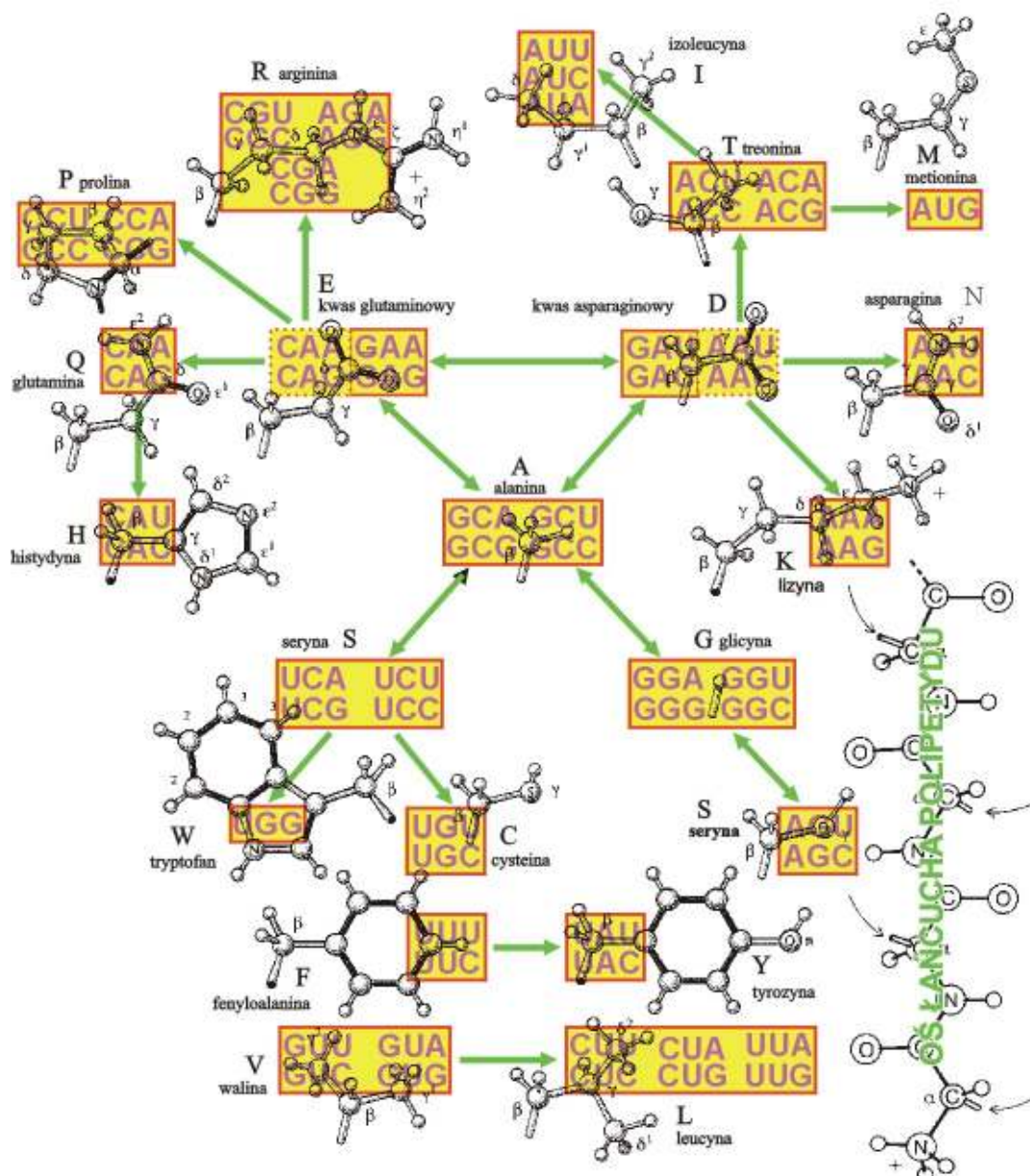


Ryc. 6. Przypuszczalne pokrewieństwa głównych grup organizmów i następstwo zdarzeń w ich prekambryjskiej ewolucji; pogrubione linie oznaczają udokumentowanie zapisem kopalnym; rysunki przedstawiają główne sposoby rozdziału chromosomów: przez podział całej komórki bakterii, rozdział wewnątrz dzielącego się jądra z udziałem centriol jako organizatorów wrzeciona podziałowego lub bez nich, czy wreszcie rozpad błony jądrowych podczas podziału komórki (otwarte wrzeciono podziałowe wyższych roślin i zwierząt)

Jest jeszcze jeden niezależny i mocny argument na rzecz tej tezy. Drogi przekształcania aminokwasów w trakcie syntezy różnych ich rodzajów dają się przedstawić w postaci swobodnego diagramu pokrewieństw, którego środek zajmuje kilka aminokwasów o najprostszym składzie. Jeśli na diagram ten nałożyć „litery” kodu odpowiadające poszczególnym aminokwasom, sąsiadujące ze sobą trójki (triplety) różnić się będą jedynie pojedynczymi nukleotydami. Innymi słowy, możliwe jest stworzenie drzewa rodowego liter kodu i ściśle odpowiadającego mu drzewa ewolucji aminokwasów. Konsekwencje teoretyczne tego rozumowania są oszałamiające. Znaczący to, ni mniej ni więcej, że na początku było tylko kilka rodzajów aminokwasów możliwych do zapisania kodem genetycznym. Zbyt mało jak na zdolny do katalizy enzym. **Na początku ewolucji nie było zatem białek!**

Przetrwały do dziś swego rodzaju molekularne „żywe skamieniałości” pozostałe ze świata RNA, które ukazują możliwość stopniowego ewolucyjnego przekształcania się kwasów nukleinowych w białka. Są bowiem liczne enzymy (rybonukleoproteiny) zawierające w sobie kwasy nukleinowe jako centra katalityczne i archaiczne koenzymy złożone z nukleotydów i aminokwasów w jednym krótkim łańcuchu (np. koenzym A). Dopiero ewolucyjne

wprowadzenie enzymów o długich łańcuchach wymusiło uformowanie kodu genetycznego (do dziś pozostał jednak zdegenerowany).



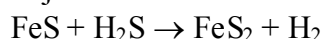
Ryc. 7. Teoria koewolucji kodu genetycznego i aminokwasów. Strzałki wskazują przejścia między zestawami trypletów kodu różniących się pojedynczymi podstawieniami i jednocześnie powiązania między kodowanymi przez te zestawy aminokwasami podczas ich syntezy. W tle modele cząsteczek aminokwasów z pominięciem ich powtarzalnych części tworzących oś polipeptydu (narysowaną obok). Z możliwości skonstruowania takiego „drzewa rodowego” kodu i aminokwasów wynika, że w początkowych stadiach ewolucji mRNA (czyli procesu translacji) było niewiele rodzajów aminokwasów i kodujących je trypletów

Pierwszym źródłem energii do życia mogła być synteza piryty.

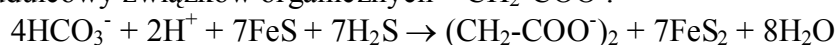
Przy odtworzeniu pierwszych etapów ewolucji życia problemem było wskazanie potencjalnego źródła energii, dzięki któremu rozrastały się i powielały łańcuchy RNA. Fermentacja, która jest dziś powszechnie wykorzystywanym sposobem pozyskiwania energii nie wchodzi w grę w warunkach deficytu tlenu. W środowisku życia pierwszych organizmów nie mogło być bowiem wystarczającej obfitości samorzutnie powstających cukrów. Glikoliza

i inne biochemiczne elementy fermentacji powstały najprawdopodobniej dopiero po stworzeniu przez fotosyntezujące sinice atmosfery tlenowej.

Pierwotnym źródłem wodoru i energii mogło być natomiast utlenianie siarkowodoru w reakcji z siarczkiem żelaza:



Jej produktem jest piryt – minerał powszechnie występujący w najdawniejszych epokach dziejów Ziemi, kiedy atmosfera pozbawiona była tlenu. W zwykłych warunkach synteza pirytu wymaga dziesiątków lat. Tego jednak można by się spodziewać po jakimkolwiek źródle energii chemicznej wykorzystywanym przez istoty żywe. Musi to być przecież zasobnik energii, który nie ulega łatwemu spontanicznemu rozładowaniu i jest dostępny tylko dla tych organizmów, które mają odpowiednie katalizatory reakcji. Jeśli znajdzie się katalizator, energetycznie możliwa staje się reakcja syntezy najprostszych składników życiodajnych związków organicznych. Rozpuszczony w wodzie dwutlenek węgla łączy się w niej z wodorem powstałym w syntezie pirytu, by dać dwuwęglowy podstawowy element budulcowy związków organicznych – $\text{CH}_2\text{-COO}^-$:



Powierzchnia kryształów pirytu mogła być podłożem procesów życiowych na etapie przed wprowadzeniem błony komórkowej. Ułatwiała kontakt (w dwu a nie trójwymiarowej konfiguracji) związków wchodzących w reakcje i ich katalizatorów. Powszechne występowanie zawierających siarkę grup tiolowych w związkach organicznych może być pozostałością po najdawniejszym siarkowodorowo-pirytowym podłożu życia.

Tak więc najstarsze żywe obiekty, które jesteśmy sobie w stanie wyobrazić miały postać odcinków RNA, okrytych być może wspólną lipidową błoną i przyczepionych do kryształu pirytu. Świat RNA nie mógł zaistnieć bardzo wcześnie w historii Ziemi. Podstawowy składnik RNA – ryboza jest bowiem nietrwała w warunkach podwyższonej temperatury. Mógł nastać dopiero po istotnym ostudzeniu oceanu światowego.

O warunkach powstania życia wiadomo tylko, że było gorąco i bez tlenu.

W warunkach beztlenowych, jakie panowały na Ziemi przed powstaniem życia, spontanicznie powstawały proste związki organiczne. Opinie geologów co do chemicznego składu wód pierwotnego oceanu, który uformował się, skoro tylko temperatura jej powierzchni obniżyła się poniżej 100°C są rozbieżne. Nie wiemy też, jaki był pierwotny skład atmosfery ziemskiej. Nie podlega jedynie dyskusji stosunkowo wysoka temperatura i ciśnienie w środowisku powstania życia. Wymaga to stadium poprzedzającego świat RNA, opartego na odmiennych związkach i procesach chemicznych (bez rybozy i wiązań fosforanowych). Musiały to być związki chemiczne zdolne do samopowielania się z zachowaniem przypadkowo powstających modyfikacji. Modyfikacje te musiały też wpływać na intensywność ich powielania. Bez dziedziczenia nie ma bowiem skutecznego doboru naturalnego, podstawy teorii ewolucji. Bez teorii Darwina nie do pojęcia zaś byłoby, jak w ogóle życie mogło powstać i w jaki sposób pierwsze układy żywe byłyby w stanie przeciwstawić się chemicznemu chaosowi.

Wiadomo jedynie, że życie musiało powstać później niż 3,8 Ga (mld lat) temu. Datowanie próbek skalnych przywiezionych przez ekspedycje Apollo wykazało bowiem, że większość kraterów księżycowych jest dawniejszych od tej daty. Powierzchnia pobliskiej Ziemi musiała być też wtedy bombardowana przez asteroidy. Energia wyzwolona przy wybuchu choćby jednego z większych kraterów, widocznych przez lunetę na powierzchni Księżyca, doprowadziłaby do wyparowania wody na powierzchni Ziemi, wraz z żyjącymi w niej istotami żywymi. Życie, nawet gdyby powstało w tak dawnych czasach, nie miałoby szans przetrwania. Dopiero po zakończeniu ery katastrof kosmicznych warunki na Ziemi stały się na tyle stabilne, by zapewniona mogła być ciągłość ewolucyjnej historii życia. Stabilność to

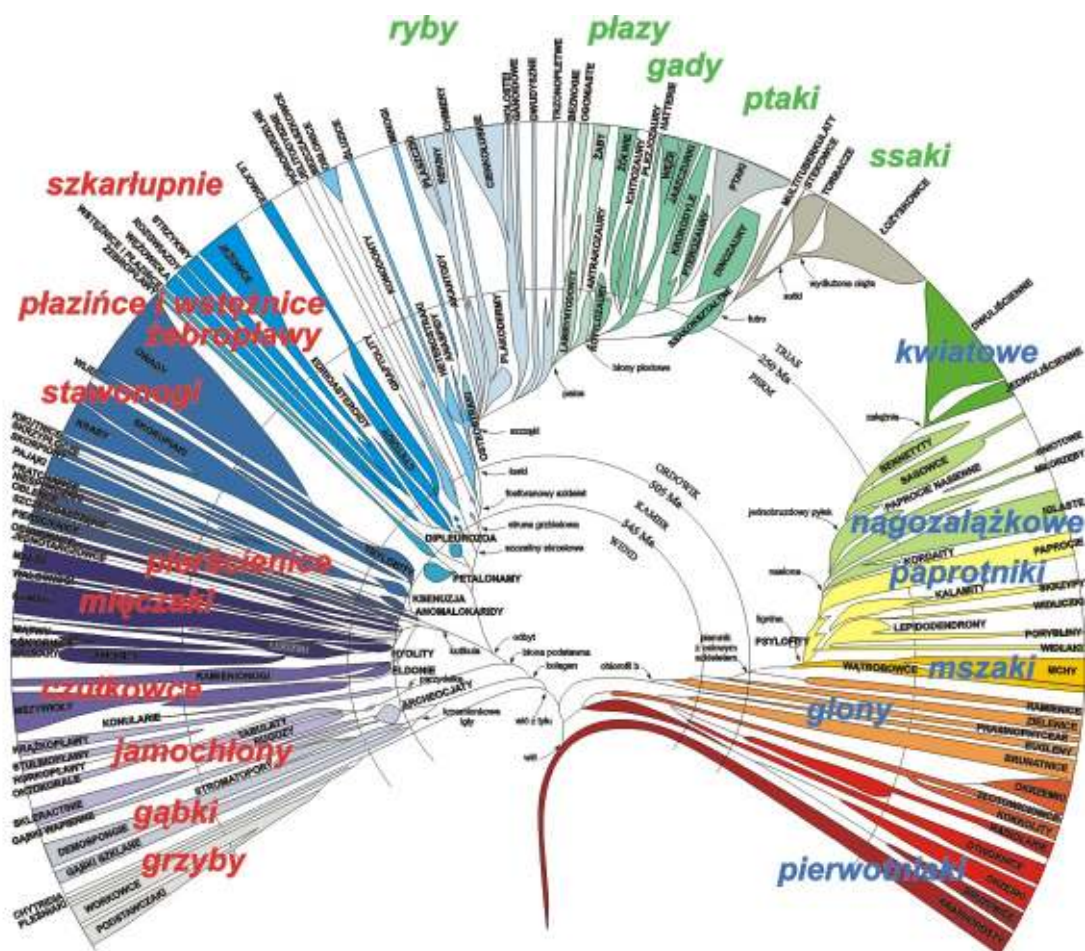
Nie wystarczy to jeszcze, by nauka możliwa była do praktycznego uprawiania. Wymyślaniu hipotez w zasadzie możliwych do sprawdzenia nie byłoby bowiem końca. Dlatego niezbędne okazało się jeszcze jedno ograniczenie, mianowicie oszczędność w formułowaniu teorii (**parsymonia**): tylko takie pojęcia warto wprowadzać, których nie da się uniknąć. Parsymonia nie jest wyłączna dla metody naukowej, wprowadził ją wszak teolog, średniowieczny franciszkanin William of Occam dla uzasadnienia istnienia jednego Boga. Tylko takie twierdzenia, które cechuje parsymonia i testowalność należą do nauki. Jest to akt wyznaczenia granic (demarkacji) nauki.

Oznacza to również, że w twierdzeniach naukowych nie może być zawarta absolutna ocena wartości czy sensu zjawisk. Można tylko stwierdzić, jaki jest mechanizm procesu i jakie będą jego skutki. Także co (lub kto) odniesie z tego korzyść. W przypadku przemian ewolucyjnych możemy przewidzieć, w jakich warunkach będą one intensywniejsze, a w jakich zostaną zablokowane. Ma to pewne znaczenie praktyczne. Choćby w hodowli czy przy modelowaniu wolnego rynku. Także w odniesieniu do instytucji państwa demokratycznego, od których oczekuje się wspierania postępu technicznego i zapewniania samoregulacji w stosunkach społecznych (by korzystne to było dla ludzi). Rozumienie mechanizmów ewolucji i znajomość wpływu środowiska na filogenezę może pomóc w uniknięciu zagrożeń wynikających z niekontrolowanej ewolucji społecznej. Świadomość, jaki jest mechanizm historycznego postępu w przyrodzie ułatwia dostrzeganie wadliwości konstrukcji ustrojowych państw. Może być też dobrą wskazówką dla przedsiębiorstwa, jak przetrwać na rynku. Jak zabezpieczając się przed jego nieprzewidywalnością ostrożnie korzystać z okresów stabilności. Nauki z dziejów dinozaurów nie mogą pójść na marne. Nie do badaczy ewolucji należy jednak ocenianie, jaki to wszystko ma sens.

Podsumowanie rozdziału 8.

- (1) Życie na Ziemi powstało po tym, jak zakończyły się bombardowania jej powierzchni przez asteroidy 3,8 mld lat temu. Pierwotnym źródłem wodoru i energii do syntezy organicznej było utlenianie siarkowodoru w reakcji z siarczkiem żelaza. Ewolucje rozpoczęły związki chemiczne zdolne do samopowielania się z zachowaniem przypadkowo powstających modyfikacji.
- (2) Kiedy temperatura powierzchni Ziemi obniżyła się, możliwe stało się wykorzystanie RNA jako katalizatora (rybozymu) i nośnika dziedziczności. Był to świat RNA, bez kodu genetycznego. Stopniowe włączanie aminokwasów do rybozymów przekształciło je w enzymy. Powstał kod genetyczny i DNA jako trwałe nośniki dziedziczności.
- (3) Tlenowa atmosfera powstała 2,2-1,9 mld lat temu w wyniku fotolizy wody przez sinice. Z sinic powstały chloroplasty, a być może i całe komórki organizmów jądrowych, cechujące się przedziałowością komórki, podziałem DNA na odcinki i złożonym cytoszkieletem (eukarioty). Najprwotniejszymi eukariotami są krasnorosty. Kolejnym wynalazkiem była więc jako forma uporządkowania cytoszkieletu.
- (4) Wielokomórkowe rośliny pobierają energię powierzchnią ciała. Zwierzęta odżywiają się przemieszczając się w stosunku do środowiska, lub wymuszając jego przepływ. Rośliny są przeważnie płaskie, zwierzęta mniej lub bardziej pęcherzowate. Zarówno zwierzęta jak rośliny przechodzą w rozwoju stadia wiciowców odpowiadające naturze ich przodków. Pojedyncze wici plemników grzybów i zwierząt skierowane są podczas pływania do tyłu, podczas kiedy podwójne wici roślin odchodzą od przedniego końca komórki.
- (5) Ewolucja jest faktem przyrodniczym. Teoria ewolucji nie jest sprzeczna z wiarą, ponieważ nie ma natury metafizycznej. Tylko takie twierdzenia, które cechuje parsymonia i testowalność należą do nauki.

Drzewo rodowe organizmów



Źródła ilustracji

W przypadku rysunków, które mają postać zdecydowanie odmienną od źródeł faktograficznych podaję swoje autorstwo. Do kompozycji jedynie przerysowanych i opracowanych graficznie podaję źródła; jeśli było ich więcej niż dwa, ilustracja określona jest jako kompilacja. W niektórych przypadkach posłużyłem się przeźrocami od lat wykorzystywanymi do wykładów i nie potrafię precyzyjnie określić ich źródła, daty mają wtedy dodany znak zapytania

Pozycje wytłuszczone wymagają szczególnej uwagi przy określaniu uprawnień do reprodukcji

Jakość ilustracji jest chyba zadowalająca z wyjątkiem fotografii do tytułu rozdziału 6 (diorama karbońskiego lasu z Field Museum w Chicago), która wymaga zakupienia oryginału

Część 3. fot. Jerzy Dzik

Rozdział 1. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 1. rys. Jerzy Dzik

Rozdział 2. Chauvet: *National Geographic* 199?

Ryc. 1. Źródła danych: Ralska-Jasiewiczowa, M. 1989. *Acta Palaeobotanica* 29, 31-35. Bonsall, C. et al. 1979. *Man before Metals*. 32 pp. British Museum.

Ryc. 2. Źródła danych: Lamb, S. & Davis, P. 2003. *Nature* 425, 792-797.

Ryc. 3. Źródło danych: Guthrie 199?

Ryc. 4. a. „Venus” z Willendorf w Austrii z zestawu widokówek Naturhistorisches Museum Wien 2003

b. czaszka z Shanidar: Trinkaus, E. & Howells, W. 1979. *The neanderthals. Scientific American* 241, 6, 95-105.

Ryc. 5. Malowidła z grotu Lascaux: *The Guinness Encyclopedia of World History* 1992, p. 14

Ryc. 6. kompilacja

Ryc. 7. a-b. cieniowane rysunki: *National Geographic* 199? c. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 8. Tropy z Laetoli: Hay, R.L. & Leakey, M. D. 1982. The fossil footprints of Laetoli. *Scientific American* 246, 2, 50-57.

Ryc. 9. Wycięte z bardziej złożonych ilustracji w: Zanetti, A. 1975. *Il mondo degli insetti*. 256 pp. Arnoldo Mondadori Editore S.p.A., Milano.

Ryc. 10. Pliki internetowe.

Rozdział 3. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 1. Szkielet *Smilodon*: fotografia ze starej broszury Muzeum Przyrodniczego w Monachium

Ryc. 2. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 3. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 4. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 5. a. Rekonstrukcja na licznych stronach internetowych. b. Fotografia szkieletu: Weil, A. 2002. Upwards and onwards. *Nature* 416, 798-799, Figure 1

Ryc. 6. a. *Echidna*: aquarium.virtualave.net b. kangur cse.csiro.au/research c. ssak łóżyskowy w błonach płodowych z reklamy przedsiębiorstwa nie podającej pierwotnego źródła

Ryc. 7. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 8. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 9. Źródło danych: Crompton & Parker 1978. *American Scientist* 66, 192-301.

Ryc. 10. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 11. rys. Jerzy Dzik

Rozdział 4. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 1. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 2. internet

Ryc. 3. kompilacja

Ryc. 4. research.amnh.org

Ryc. 5. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 6. a. *Priapulus*: Meinkoth, N.A. 1981. The Audubon Society Field Guide to North American Seashore Creatures. 799 pp. Alfred A. Knopf, New York. fig. 262. b. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 7. Źródło danych: Gupta et al. 1999. *Molecular Microbiology* 32, 893-903.

Ryc. 8. Źródło danych: Forterre 199?

Ryc. 9. rys. Jerzy Dzik

Rozdział 5. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 1. kompilacja

Ryc. 2. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 3. Bengtson & Zhao 1997. *Science*

Ryc. 4. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 5. a. rys. Jerzy Dzik. b. fot. Adam Urbanek, Instytut Paleobiologii PAN

Ryc. 6. larwy typu trochofora: Young, C.M. (Ed.) 2002. *Atlas of Marine Invertebrate Larvae*. 626 pp. Academic Press, San Diego (większość zdjęć reprodukowana z wcześniejszych publikacji); Fig. 2.9C, 3.17A, 5.5E, 12.1A, 13.1A, 23.4A, 24.1E, 29.4C

Ryc. 7. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 8. rys. Jerzy Dzik na podstawie danych literaturowych

Ryc. 9. zmodyfikowany plik internetowy

Ryc. 10. a. Meinkoth, N.A. 1981. *The Audubon Society Field Guide to North American Seashore Creatures*. 799 pp. Alfred A. Knopf, New York. fig. 34. b-d. pliki internetowe

Ryc. 11. rys. Jerzy Dzik

Rozdział 6. diorama z Field Museum Chicago: Geo 85637co

Ryc. 1. Szarotka: fot. Frantz Oswald, Erndtal, www.aeschi.ch

Ryc. 2. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 3. *Amborella*: internet

Ryc. 4. *Archaeofructus*: fot. David Dilcher www.flmnh.ufl.edu/deeptime

Ryc. 5. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 6. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 7. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 8. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 9. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 10. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 11. a. rys. Jerzy Dzik na podstawie źródeł literaturowych. b. zmodyfikowany plik internetowy

Rozdział 7. fot. Marian Dziewiński, Instytut Paleobiologii PAN

Ryc. 1. a. *Oviraptor*: *Nature* 199? także *National Geographic* 199? b. jaja dinozaurów: stara broszura Muzeum Paleontologicznego w Pekinie

Ryc. 2. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 3. *Archaeopteryx*: *National Geographic* July 1998, p. 85

Ryc. 4. *Confuciusornis*: *National Geographic* July 1998, p. 93

Ryc. 5. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 6. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 7. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 8. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 9. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 10. fot. Jerzy Dzik

Rozdział 8. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 1. Butterfield, N. 2000. *Paleobiology* 26, 386-404.

Oryginał fotografii od Nicholas Butterfield, University of Cambridge

Ryc. 2. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 3. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 4. fot. Jerzy Dzik

Ryc. 5. rys. Jerzy Dzik

Ryc. 6. kompilacja

Ryc. 7. rys. Jerzy Dzik