

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

STO MILIONÓW LAT EWOLUCJI LEPIDOSAUROMORPHA I POCHODZENIE JASZCZUREK

WPROWADZENIE

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

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

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

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

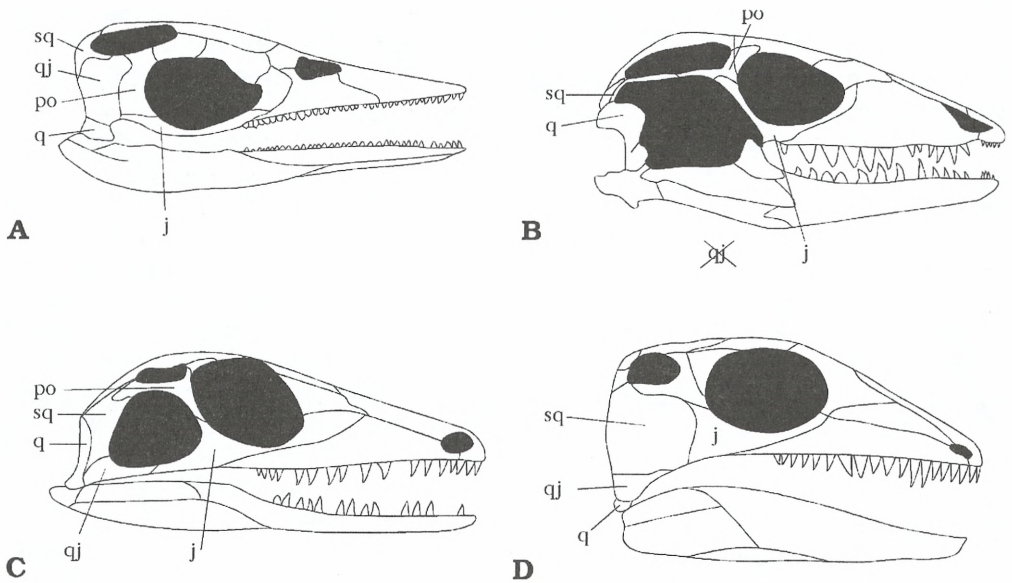
Pierwszorzędne znaczenie anatomii porównawczej dla odtworzenia procesów ewolucyjnych, a także głębokie zrozumienie paleontologów kręgowców dla ewolucyjnego sensu taksonomii wywodzi się zapewne z nieciągłego na ogół charakteru dokumentacji paleontologicznej kręgowców.

HISTORIA KONCEPCJI TAKSONOMICZNYCH I ICH IMPLIKACJE FILOGENETYCZNE

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

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

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



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

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

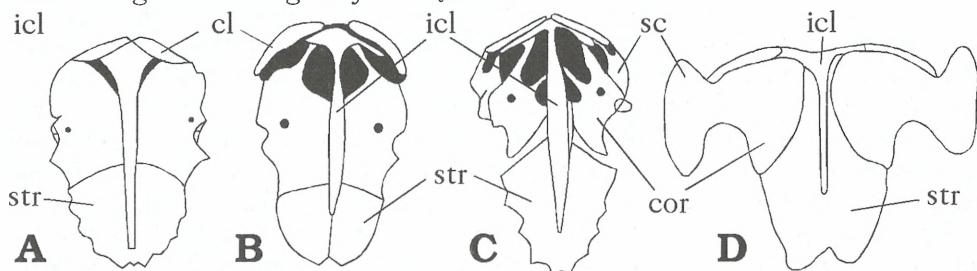
Wyjaśnienia skrótów na rysunkach:

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

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

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

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



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

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

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

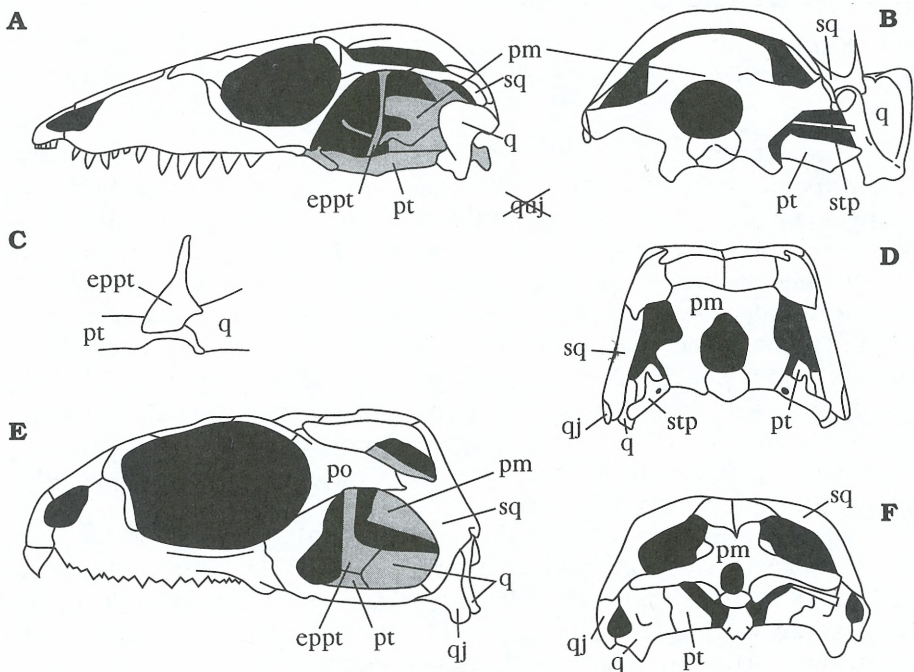
Wyróżnioną pozycję wśród kopalnych gadów diapsydowych ma *Youngina* Broom, 1914 (rys. 1C) z późnego permu Afryki, która zajęła miejsce hatterii, jako zwierzęcia najbardziej zbliżonego do morfotypu wspólnego przodka Diapsida. Broom stworzył dla tego rodzaju podrząd Eosuchia w obrębie tekodontów, więc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

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

SWOISTOŚĆ BUDOWY JASZCZUREK NA TLE OSTEOLOGII GADÓW

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

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

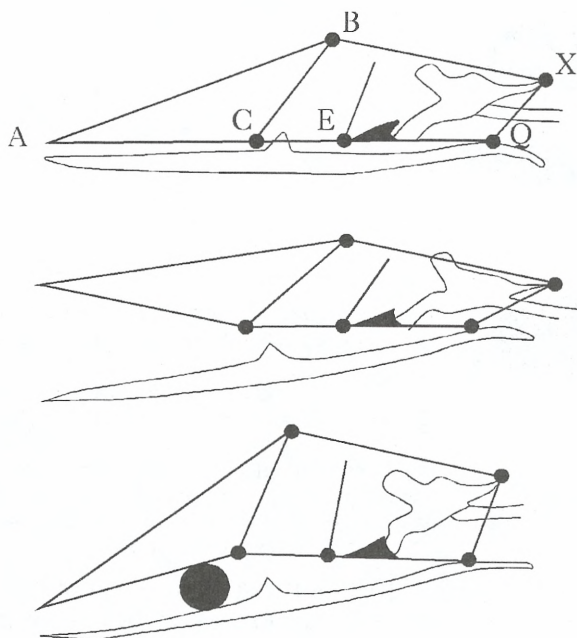


Rys. 3. Porównanie szczegółów budowy tylnego segmentu czaszki u jaszczurek.

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

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

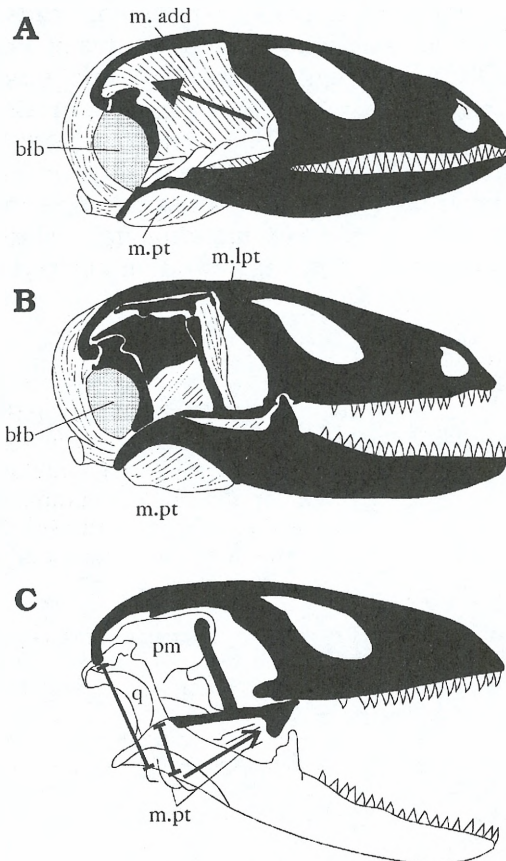
Streptostylia jaszczurek wiąże się z zanikiem (rys. 1, 3) kości kwadratowo-jarzmorej i dolnej gałęzi kości łuskowej. Kość kwadratowa jest podtrzymywana ruchomo za swój proksymalny koniec przez kości skroniową górną (*supratemporale*), wyrostek przypotyliczny puszki mózgowej i zadrobniałą kość łuskową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



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

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

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

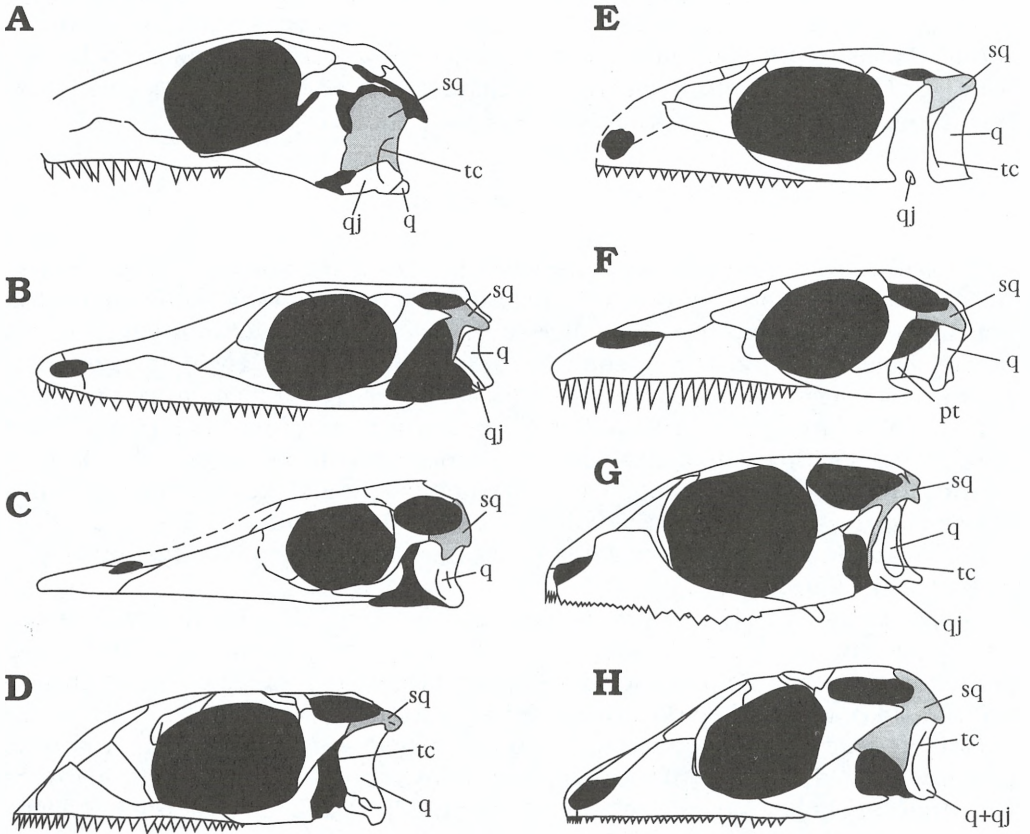


Rys. 5. Schemat rozmieszczenia i działania mięśni szczękowych u jaszczurek.

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

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

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



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

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

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

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

POSZUKIWANIE PRZODKÓW

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

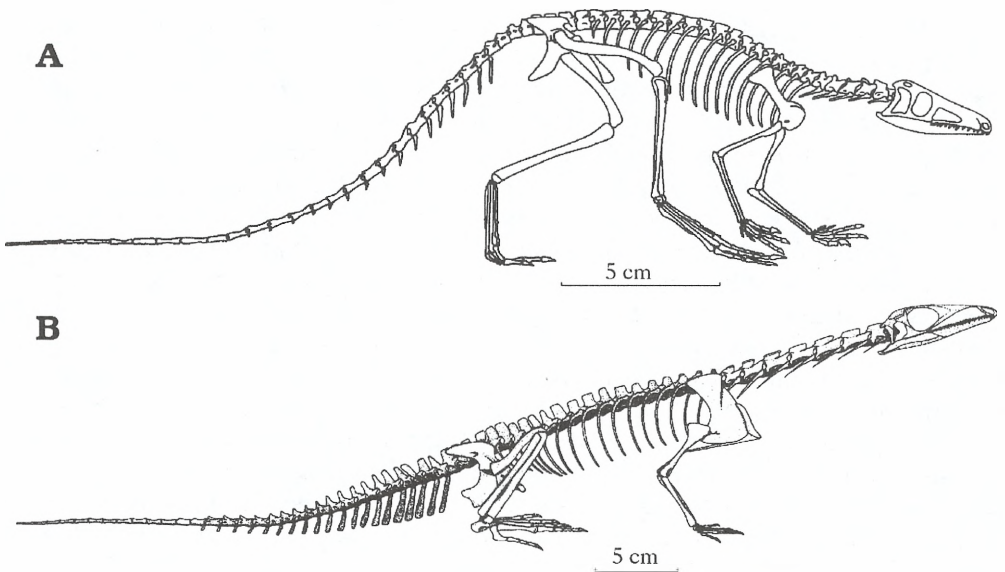
Pierwsze dwie propozycje nawiązują jeszcze do koncepcji difiletizmu Diapsida (patrz str. 626).

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

SIOSTRZANE POKREWIEŃSTWO SPHENODONTIA I SQUAMATA A MORFOTYP ICH WSPÓLNEGO PRZODKA

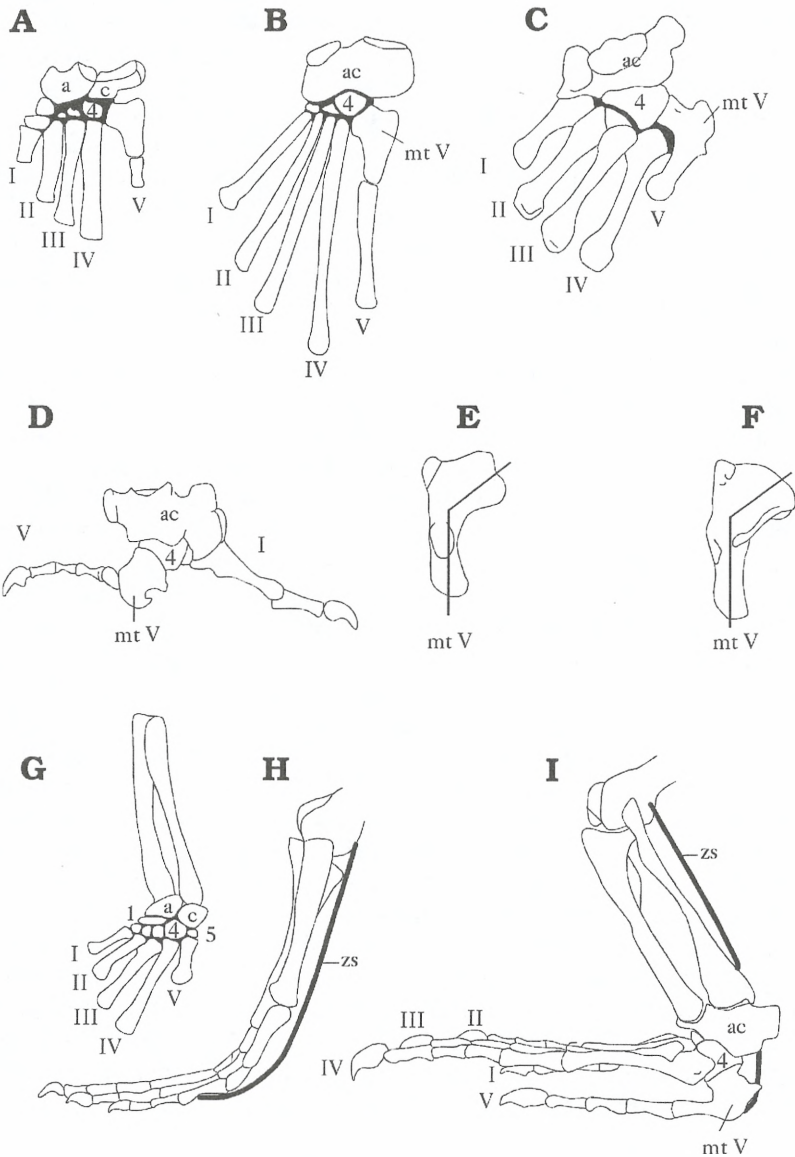
Od 15 do 17 cech uznaje się za synapomorfie Squamata i Sphenodontia. Jedną z nich jest obecność cienkiego strzemiączka, która zatem musiała cechować wspólnego przodka lepidozaurów. Jeżeli prawdą jest, że kuneozauury i paliguany nie były jaszczurkami, lecz co najmniej jedna z tych grup reprezentowała

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

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

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

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



Rys. 8. Budowa stopy gadów diapsidowych.

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

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

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

SCENARIUSZ EWOLUCJI LEPIDOSAUROMORPHA

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

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

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

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

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

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

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

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

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

DOKUMENTACJA PALEONTOLOGICZNA NAJWCZEŚNIEJSZYCH ETAPÓW FILOGENEZY LEPIDOZAUROW

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

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

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

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

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

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

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

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

Summary

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

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

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

LITERATURA

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

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