

JERZY DZIK

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

WCZESNA FILOGENEZA ZWIERZĄT TKANKOWYCH W ZAPISIE KOPALNYM

WSTĘP

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

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

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

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

KOMENTARZ METODOLOGICZNY

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

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

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

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

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

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

ŹRÓDŁA DANYCH O ANATOMII NAJSTARSZYCH ZWIERZĄT

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

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

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

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

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

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

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

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

CHORDATA

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

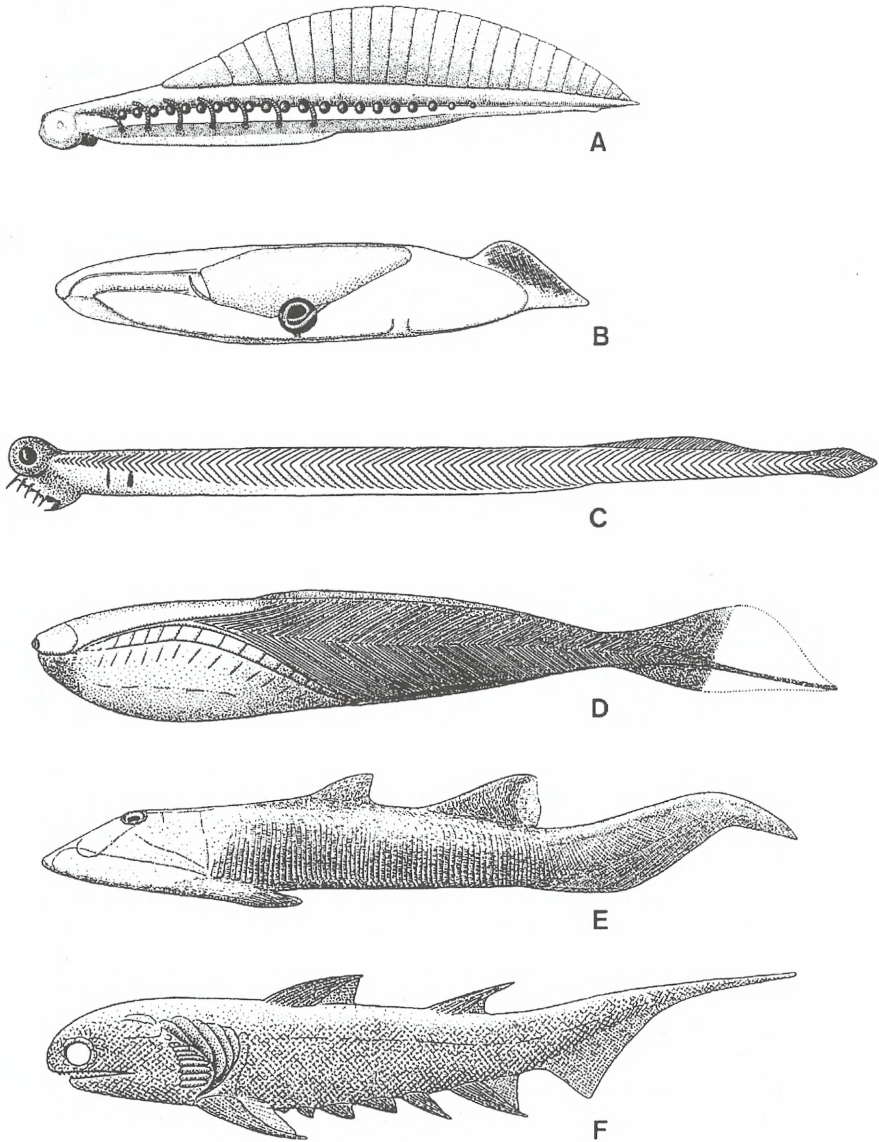
Przy wszystkich tych geologicznych ograniczeniach w miarę kompletny zapis ewolucji kręgowców da się prześledzić wstecz aż do końca wczesnego ordowiku, tego wieku jest bowiem najstarszy znany z w miarę kompletnych szczątków pancerny bezszczękowiec *Arandaspis* z Australii, bliski anatomicznie dobrze poznanym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

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

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

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

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



Ryc. 1. Najpierwotniejsze strunowce.

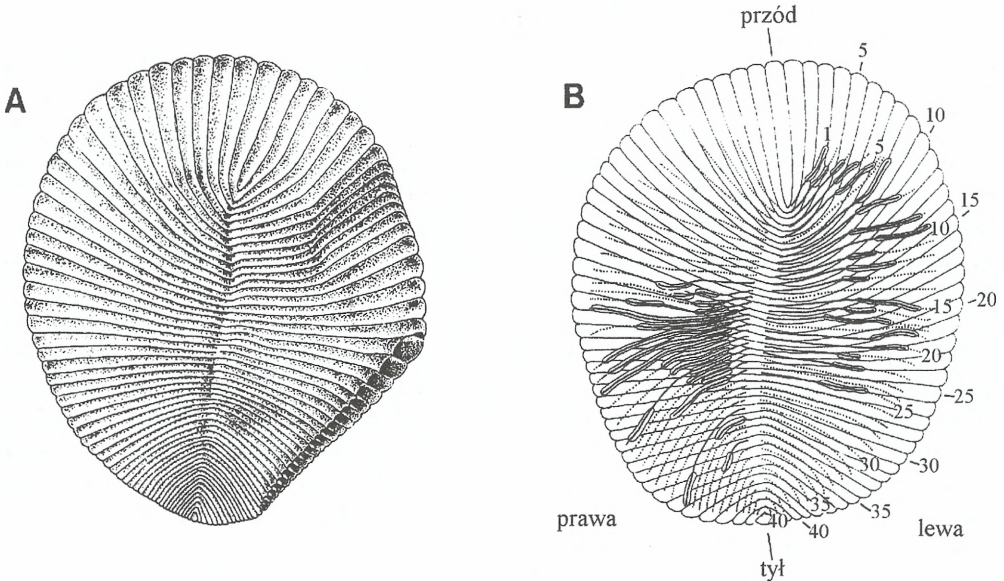
A. Najstarszy znany przypuszczalny strunowiec *Yunnanozoon lividum* Hou, 1991 z kambru (atdaban) Chengjiang, prowincja Yunnan, Chiny; długość ciała około 3,5 cm. B. Konodont *Clydagnathus? cf. cavusformis* Rhodes, 1969 z karbonu (wizen) Granton Shrimp Bed Szkocji (wg ADRIDGE 1993); długość ciała około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

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

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

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

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



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

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

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

HEMICHORDATA

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

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

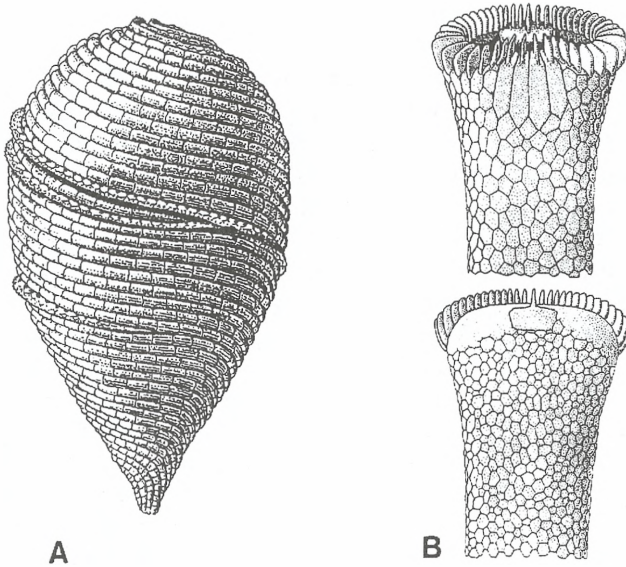
Znaleziska spirytyzowanych zooidów wewnątrz rurek kolonii planktonicznych graptolitów, jak również sposób tworzenia ich szkieletu wykazują, że niewiele się zmieniło w anatomii pióroskrzelnych w trakcie ostatnich pięciuset milionów lat. Już środkowokambryjskie bentoniczne pióroskrzelne tworzyły kolonie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

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

ECHINODERMATA

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

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



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

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

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

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

LOPHOPHORATA

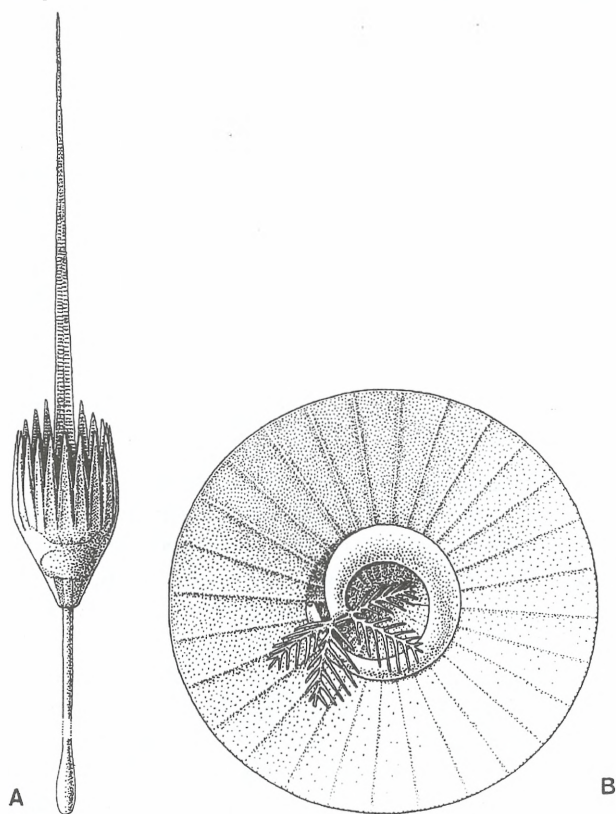
Różne grupy czułkowców dominowały w zespołach wczesnopaleozoicznych osiadłych filtratorów, poprzedzając czasowo takie ekologicznie dziś ważne grupy, jak szkarłupnie, mięczaki, wieloszczety czy jamochłony. Stosunkowo najpóźniej spośród czułkowców pojawiły się w zapisie kopalnym kolonijne mszywioly, znane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

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

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

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

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



Ryc. 4. Kambryjskie czułkowce Eldonioidea.

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

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

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

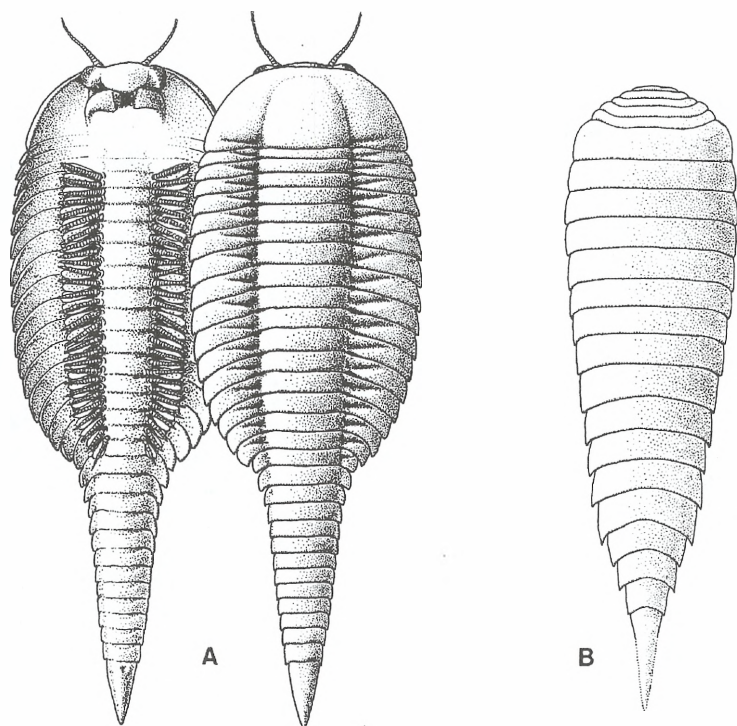
W środkowym kambrze Brzechowa w Górach Świętokrzyskich masowo występują sztywne ale prawdopodobnie pierwotnie niezmineralizowane dyski *Velumbrella* niegdyś interpretowane jako odciski meduz. Jest dziś oczywiste, że *Velumbrella* jest bliskim krewniakiem innego kambryjskiego zwierzęcia, *Eldonia*, znanego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

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

ARTICULATA

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

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



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

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

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

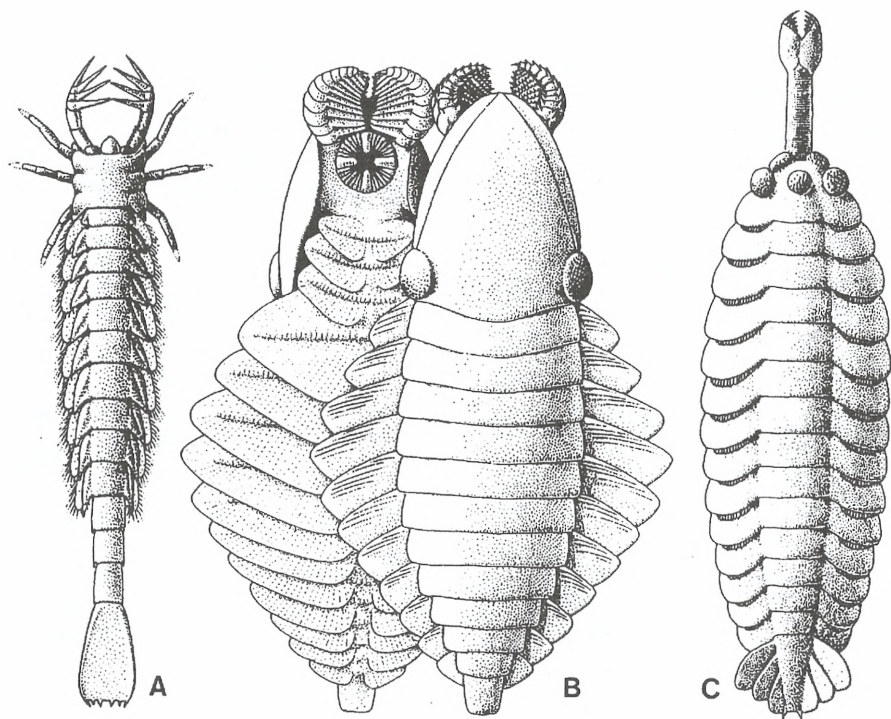
oczy, nitkowate czułki, wapniejące tergity i zapewne parę innych cech okazują się więc cechami wyjściowymi (apomorfiami) wszystkich stawonogów. Znamienne, że najprymitywniejsze wije krocionogi (Diplopoda) mają segmentację głowy taką, jak trylobity i podobnie jak one wapniejący oskórek. Historyczną ewolucyjną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

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

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

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

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



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

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

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

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

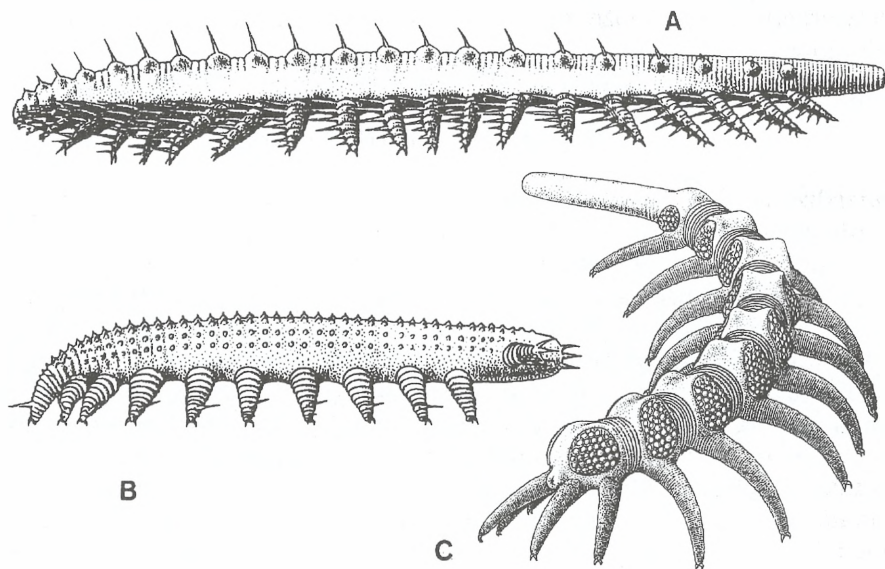
Nie jest natomiast pewne czy korzenie Chelicerata też tkwią wśród stawonogów o pierwotnie chwytnych homologach pierwszej pary czułków skorupiaków (antennul) czy raczej wiązać je należy z licznymi w kambrze formami o trylobitowej organizacji odnóży ale rozbudowanej tarczy głowowej i kolcowatym telsonem.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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

NEMATHELMINTHES

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

MOLLUSCA

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

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

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

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

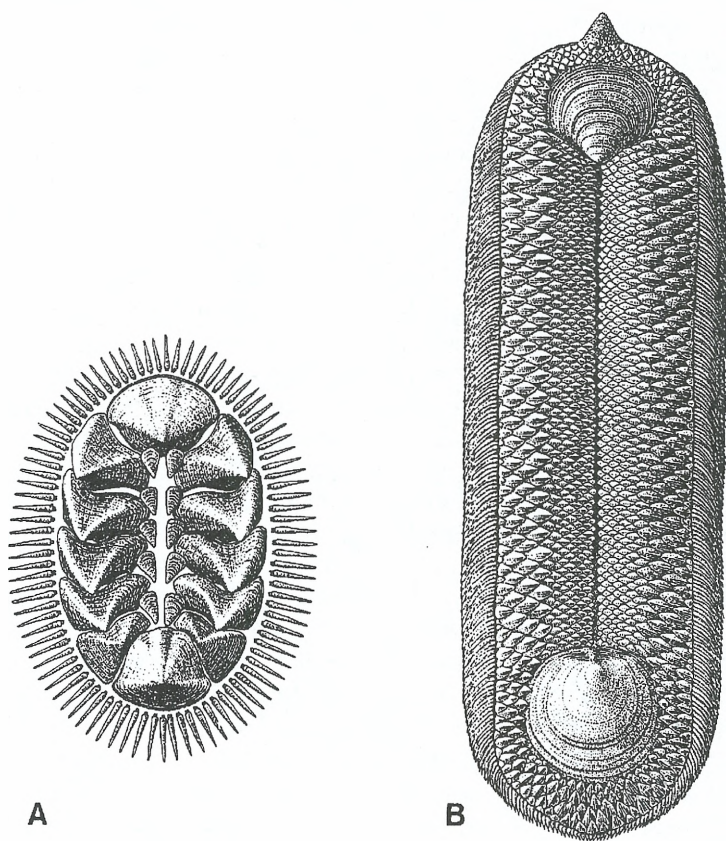
Kształt muszli dorosłych stadiów nie jest wiarygodnym wskaźnikiem pokrewieństw paleozoicznych mięczaków. Bogata w informację jest natomiast morfologia muszli embrionalnych i larwalnych, często doskonale zachowana dzięki fosfatacji. Na przykład zewnętrznie podobna do bellerofontów planispiralnym zwinięciem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

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

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

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

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



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

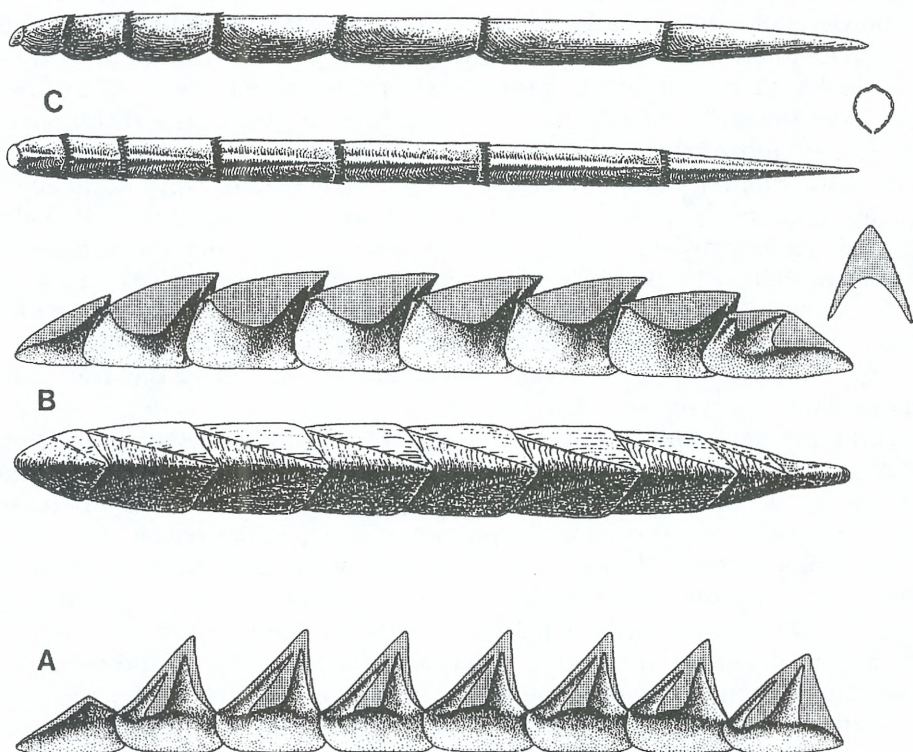
A. Środkowodewoński przedstawiciel tajemniczej grupy Hercolepadida o szkielecie z licznych porowatych wapiennych sklerytów, *Strobilepis spinigera* Clarke, 1888; prawdopodobnie prymitywny mięczak pokrewny kambryjskim tommotiom i chitonom (na podstawie HOARE i MAPES 1995); długość ciała około 3 cm. B.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

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

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

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

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



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

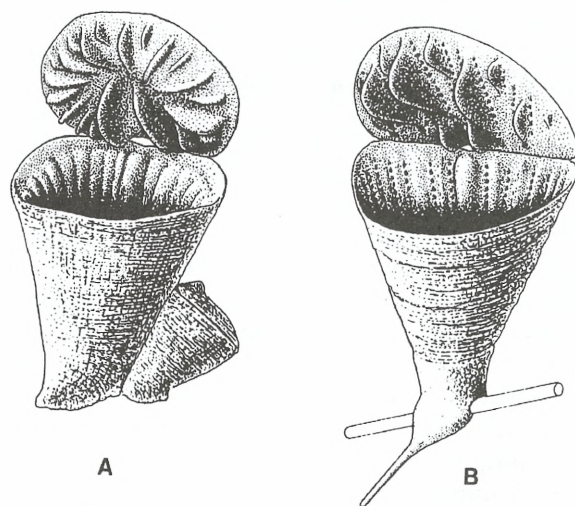
A. Późnokambryjski chiton *Matthevia variabilis* Walcott, 1885, pancerz rozcięty podłużnie (z Dzik 1992); długość ciała około 11 cm. B. Wczesnoordowicki chiton *Sarkachiton aequivoca* (Robson, 1913) z formacji Šarka Czech w przekroju i od góry (z Dzik 1992); długość ciała około 3,5 cm. C. Prawdopodobny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

COELENTERATA

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

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

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



Ryc. 10. Koralowce wieczkowe.

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

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

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

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

WNIOSKI

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

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

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

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

FOSSIL RECORD OF THE EARLY METAZOAN PHYLOGENY

Summary

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

LITERATURA

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

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

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

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