

Zwierzęta wtóroustne

Dane molekularne bezapelacyjnie wskazują zwierzętom wtóroustym pozycję na drzewie rodzowym przeciwną do tradycyjnych wyobrażeń na ten temat. Zmianę poglądów zapoczątkowało stwierdzenie, że kluczowe domeny (homeobox) białek regulujących segmentację ciała muszki owocowej i rozwój myszy są do siebie zdumiewająco podobne. Nie ma żadnych wątpliwości, że występuje między nimi homologia. Geny kodujące te białka nie tylko mają podobną kolejność nukleotydów, lecz także ustawione są w tej samej kolejności na chromosomach i zgodnie z nią regulują rozwój zarodkowy. Oznacza to, że u wspólnego przodka owadów i ssaków geny te miały co regulować – jego ciało było więc segmentowane. Żadna z hipotez filogenetycznych odwołujących się do anatomii nie dopuszczała takiej możliwości.

Pochodzenie wtóroustych

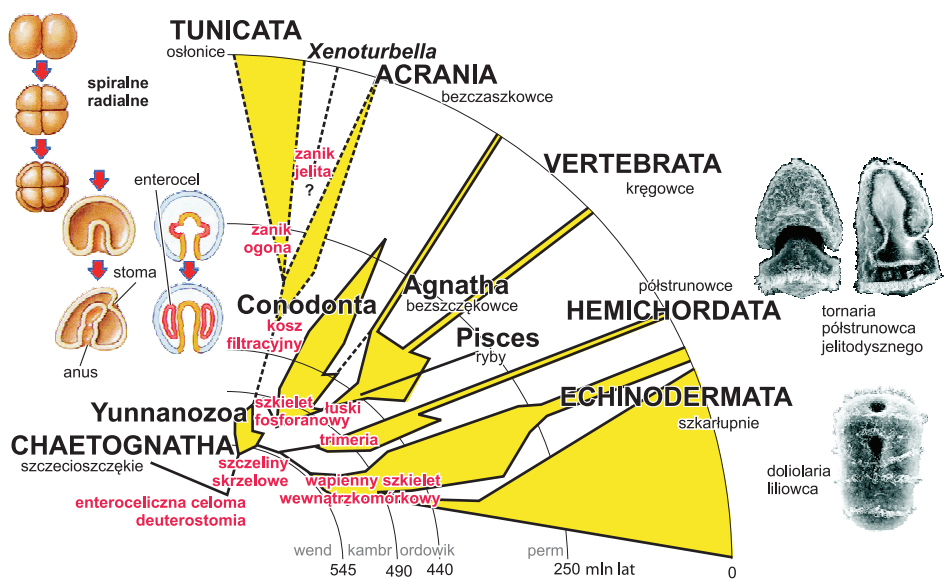
Chyba najbardziej widoczną odmiennością planu budowy muszki owocowej względem myszy jest grzbietowe, a nie brzuszne, położenie ośrodkowego układu nerwowego. W zarodkach kręgowców zarówno powstanie układu nerwowego, jak i różnicowanie innych narządów jest inicjowane przez białko (chordynę) wydzielane na grzbietowej stronie zarodka w regionie zwanym **organizatorem embrionalnym** (*organizer*). U kręgowców gen kodujący chordynę (*chd*) ma strukturę bardzo podobną do pełniacego podobną funkcję (ale po przeciwnej stronie ciała!) owadzkiego genu *sog*.

Już prekursor myśli ewolucyjnej w zoologii Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772–1844) uznał, że pod względem planu budowy mucha to odwrócona do góry brzuchem mysz. Sto lat później do tej koncepcji próbował wrócić pewien autor anglosaski, ale potem o niej zapomniano aż do czasu przełomowych odkryć ewolucyjnej biologii rozwoju. Jest jednak mało prawdopodobne, by w ewolucji rzeczywiście doszło

do takiej zmiany orientacji ciała. Można raczej przypuszczać, że układ nerwowy pełni w zarodku funkcję jednego z głównych organizatorów rozwoju niezależnie od swojej lokalizacji.

W miarę rozwoju technik biologii molekularnej coraz częściej na diagramach pokrewieństw odgałęzienie do zwierząt wtóroustych pojawia się poniżej miejsca wyznaczanego zwierzętom liniejącym i bruzdkującym spiralnie. Wskazywałoby to, że w anatomii wtóroustych mogło się zachować więcej cech pierwotnych niż w innych grupach bezkręgowców. Każę to na nowo spojrzeć na takie, dotąd kłopotliwe, zjawiska, jak wtóroustość w rozwoju zarodkowym priapulów, nitnikowców i strzałek morskich, a także powstawanie prawdziwej celomy z jelita u strzałek morskich. Zyskują one inny sens, jeśli uznać je za relikty dawnej złożoności pierwszych zwierząt dwubocznie symetrycznych. Powstająca z uchyłków jelita wtórna jama ciała staje się wtedy homologiczna z kanałami podścielającymi aparaty grzebykowe żebroplawów, co jest dodatkowym uzasadnieniem ich pozycji na molekularnym drzewie rodzowym.

Ujęcie to napotyka jednak fundamentalny problem trudny do rozstrzygnięcia na gruncie biologii molekularnej i anatomii porównawczej: co począć z prostą anatomiczną obliców zapoczątkowaną już u priapulów wczesnokambryjskich? Być może



Właściwości rozwoju embrionalnego wtóroustych, pokrewieństwa ich głównych grup i morfologia larw pelagicznych

kluczem do rozwiązania tej zagadki dysponuje paleobiologia. Dane paleontologiczne wskazują, że zdolność rycia w mule pojawiła się znacznie później (pod koniec okresu wendyjskiego, tuż przed kambrem) niż złożona anatomia zwierząt „fauny ediakarskiej” (początki wendu). Zatem już przed kambrem mógł się dokonać pierwszy akt wtórnego uproszczenia anatomii przodków obleńców w związku z przystosowaniem do hydraulicznego rycia w mule.

Pierwotna anatomia wtóroustych

Jeszcze jedna osobliwość molekularnych drzew rodowych pozostaje w sprzeczności z tradycyjną zoologią. Otóż pierwsze ich odgałęzienia w obrębie wtóroustych prowadzą do strunowców, a dopiero kolejne do półstrunowców i szkarłupni – a więc wręcz przeciwnie niż w porządku przyjętym w dotychczasowych podręcznikach zoologii. Znamienne, że pomiędzy te gałęzie wpleciona jest *Xenoturbella* – jeden z najbardziej uproszczonych anatomicznie dzisiejszych organizmów, z powodu braku jelita zaliczany dawniej do wirków bezjelitowych. Pokazuje to, jak zawodne może być poleganie na danych dotyczących anatomii dzisiejszych organizmów podczas poszukiwania ich ewolucyjnych początków.

Koncepcja zwierząt wtóroustych zrodziła się na gruncie embriologii. W rozwoju zarodkowym najmniej anatomicznie wyspecjalizowanych wtóroustych po radialnym bruzdkowaniu zygoty odbywa się gastrulacja przez wpuklenie (inwaginację). Tworzy się pierwotny otwór gębowy (blastopor). Prawdziwy otwór gębowy powstaje jednak później w nowym miejscu, a **blastopor staje się odbytem**. Opis tego procesu można by przekopiować z rozdziału o najpierwotniejszych obleńcach i strzałkach morskich. Cechą bardziej swoistą dla grupy wtóroustych jest sposób wytworzenia nabłonkowej wyściółki wtórnej jamy ciała (celomy). Powstaje ona z uchyłków jelita, czyli **enterocelicznie**, w przeciwieństwie do wyściółki jamy ciała zaawansowanych zwierząt liniejących i bruzdkujących spiralnie, u których formuje się przez uporządkowanie komórek chaotycznie wypełniających pierwotną jamę ciała (**schizocelicznie**). Jednak nawet w tym przypadku budowa strzałek morskich jest sprzeczna z poglądem, że jest to cecha wyłącznie występująca u wtóroustych, która pojawiła się w chwili ich wyodrębnienia (jako apomorfia).

U klasycznego przedstawiciela wtóroustych – lancetnika (*Branchiostoma*) – z uchyłków jelita pierwotnego formują się **pęcherzyki mięśniowe**

i **struna grzbietowa**, a od góry z wpuklenia ektodermy powstaje **cewka nerwowa**. Pęcherzyki, z których powstaną bloki mięśniowe, zakładają się grzbietowo, ale w miarę wzrostu rozrastają się na boki ku dołowi. Być może jest to ślad po sytuacji występującej u dorosłego przodka, u którego kolagenowa błona podstawna i skurcze związanych z nią komórek mięśniowych umożliwiały hydrauliczne usztywnienie pęcherzyków przez podwyższenie ciśnienia wypełniającego je płynu. Narządem hydraulicznym u lancetnika jest również struna grzbietowa, ale rolę płynu pod ciśnieniem odgrywa cytoplazma wchodzących w jej skład komórek.

Na podstawie tych obserwacji można skonstruować plan budowy hipotetycznego najpierwotniejszego strunowca. Szczeliny skrzelowe powstały być może na skutek zlania się uchyłków jelita z nabłonkiem na powierzchni ciała, dzięki czemu otworzyły się w ten sposób kanały przepływu wody. Niewykluczone, że także seryjnie rozmieszczone gonady (jak u lancetnika i wstęźnic) powstały między wypustkami jelita. Dziś takich zwierząt nie ma, ale budowa niektórych przedstawicieli „fauny ediakarskiej” jest zdumiewająco zgodna z tymi przypuszczeniami. Jest tak w przypadku wielu zwierząt zgrupowanych wokół rodzaju *Dickinsonia* (gromada Dipleurozoa). Miały one położone grzbietowe seryjne komory o strukturze nadmuchanego materaca, wypełnione płynem pod ciśnieniem, oraz jelito z seryjnymi wypustkami. Pomędzy nimi znajdowały się seryjne gonady. Nie ma jedynie śladów struny grzbietowej ani szczelin skrzelowych. Te rozpoznano dopiero u skamieniałości z późniejszej części wczesnego kambru.

Pierwsze strunowce

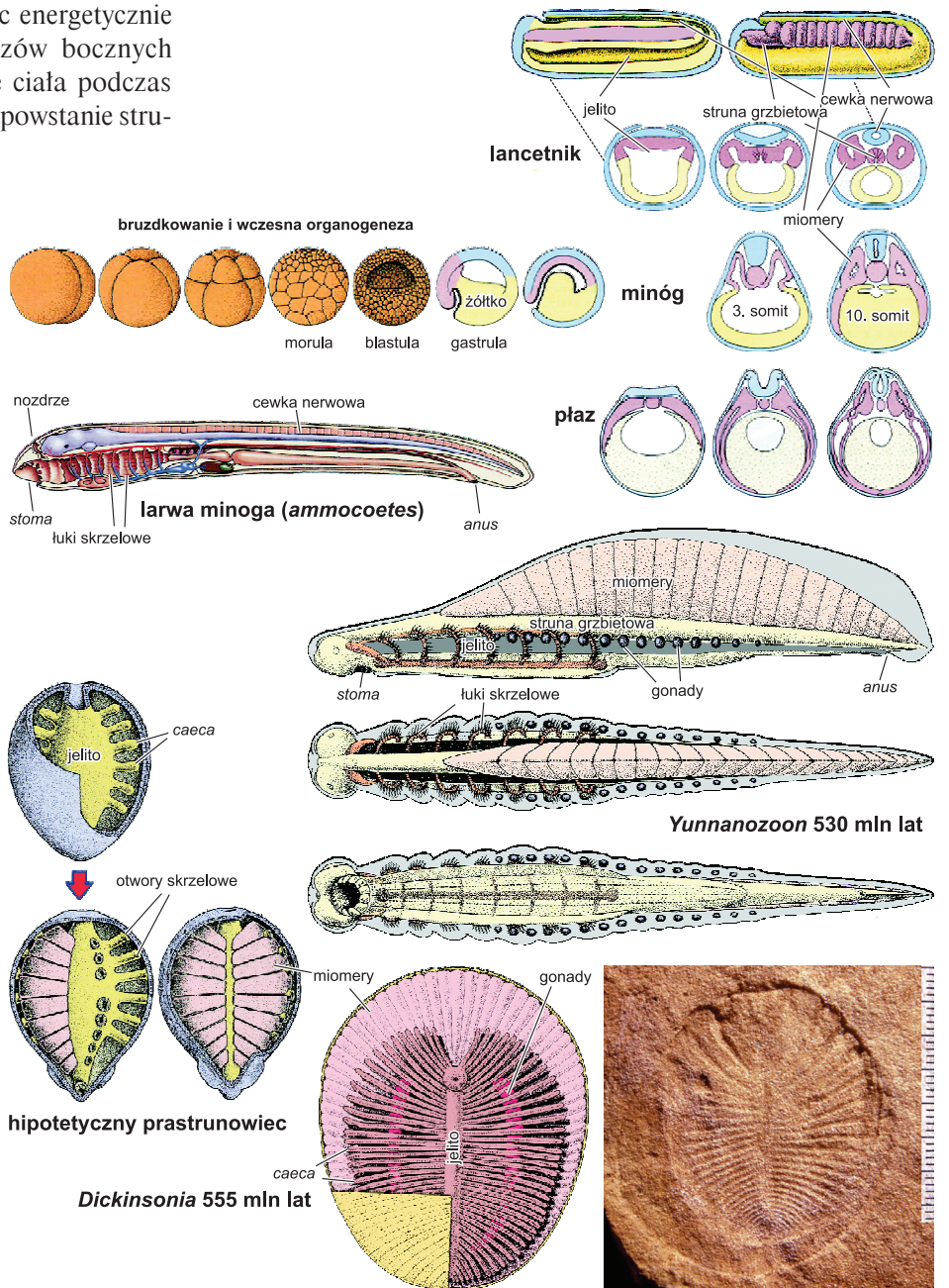
Najstarszym znanym strunowcem jest *Yunnanzoon* ze sławnego wczesnokambryjskiego chińskiego stanowiska Chengjiang. Zwierzę to miało ciało w kształcie wierzbowego liścia, siedem łuków skrzelowych, seryjne gonady po bokach jelita, proste worki mięśniowe powyżej struny grzbietowej i głowę o dość złożonej budowie, prawdopodobnie z rozbudowanymi narządami zmysłów. Niewielka liczba łuków skrzelowych to pierwotna cecha strunowców pojawiająca się we wczesnych stadiach rozwoju zarodkowego ryb i kręgowców lądowych oraz w anatomii dorosłych minogów i rekinów – prawdopodobnie jest to spuścizna po bardzo dawnych zdarzeniach ewolucyjnych. *Yunnanzoon* miał plan budowy ciała charakterystyczny dla strunowców: hydrauliczny szkielet osiowy w postaci **struny grzbietowej** (*notochorda*; *chorda dorsalis*).

Usztywnia ona ciało, umożliwiając energetycznie oszczędne przekształcanie skurczów bocznych bloków mięśniowych w undulacje ciała podczas pływania. Można przypuszczać, że powstanie strunowców oznaczało przejście do nektonowego trybu życia.

U obecnie żyjącego **lancetnika** (*Branchiostoma*) komórki mięśniowe zarówno bloków mięśniowych, jak i tworzące strunę grzbietową wysyłają wypustki do cewki nerwowej i tworzą synapsy na jej powierzchni. Również komórki nerwów czuciowych rozmieszczone peryferyjnie w skórnych częściach ciała łączą się wypustkami (aksonami) z cewką nerwową. Nie jest jasne, dlaczego i w jaki sposób uformowała się zamknięta cylindryczna **cewka nerwowa** strunowców – być może dopiero w związku z formowaniem się bocznego spłaszczenia ciała worki mięśniowe rozrosły się ku górze, obejmując z boków grzbietowy pień nerwowy (czy raczej pnie nerwowe). Kanał wewnątrz cewki umożliwia natlenianie i odżywanie komórek nerwowych – lancetnik nie ma bowiem sprawnego układu krwionośnego. Jego naczynia krwionośne kurczą się spontanicznie (nie ma on bowiem wyodrębnionego serca), przepychając krew zawierającą niewiele krwinek. W porównaniu z *Yunnanozoon* budowa układu krwionośnego lancetnika jest więc uproszczona. Funkcje wydalnicze pełnią układy pojedynczych komórek płomykowych wytwarzających podciśnienie ruchem wici, powiązane z naczyniami krwionośnymi (są to protonefrydia). Oprócz cewki nerwowej u lancetnika występują autonomicznie działające sieci komórek nerwowych.

Głowa pierwotnych strunowców

Przywykło się sądzić, że u najpierwotniejszych strunowców (gromada Acrania typ **Chordata**) nie wyodrębnił się głowowy oddział ciała, a zatem nie miały one zestawu narządów zmysłów niezbędnego zwierzętom pływającym. Dopiero w toku ich dalszej ewolucji miałyby dojść do uformowania



Dane embriologiczne i paleontologiczne dające podstawę do prób odtworzenia anatomii przodka strunowców

osłoniętej chrząstką głowowej części układu nerwowego z rozbudowanymi ośrodkami odbierającymi i przetwarzającymi informacje z narządów zmysłów (czaszkowce; podtyp Craniata; Vertebrata). Materiał kopalny i dane molekularne kwestionują jednak słuszność dotychczasowych poglądów na temat wczesnej ewolucji strunowców.

Od środkowego kambru do końca okresu triasowego znane są bowiem pierwotne strunowce – **konodonty** (gromada Conodonta), których anatomia zaprzecza tradycyjnemu wyobrażeniu przodka dzisiejszych strunowców. Zwierzęta te miały duże oczy i rozbudowane narządy zmysłów.

Prowadziły aktywny tryb życia w morskim pelagialu, o czym świadczą V-kształtne (a nie poprzeczne jak u *Yunnanozoon*) bloki mięśniowe (**miomery**), co uważa się za przystosowanie do szybkiego pływania, wymagającego silnych wygięć ciała. Ukośne, a nawet zygzakowate ustawienie kolagenowych błon rozdzielających bloki mięśniowe minimalizuje niekorzystny skutek pęcznienia mięśni podczas skurczu i nadaje fali pobudzenia mięśniowego płynny przebieg. Konodonty były drapieżnikami, na co wskazuje ich aparat gębowy zaopatrzony w ząbki z **fosforanowym** szkieletem wewnętrznym. W przeciwieństwie do kręgowców zwieriał się on na boki, a nie z góry na dół. U najpierwotniejszych konodontów ludzko przypominał aparat gębowy strzałek morskich (typ Chaetognatha). W toku ewolucji układem ostrych i miażdżących zakończeń ząbków upodabniał się do żuwaczek stawonogów lub szczęk ssaków.

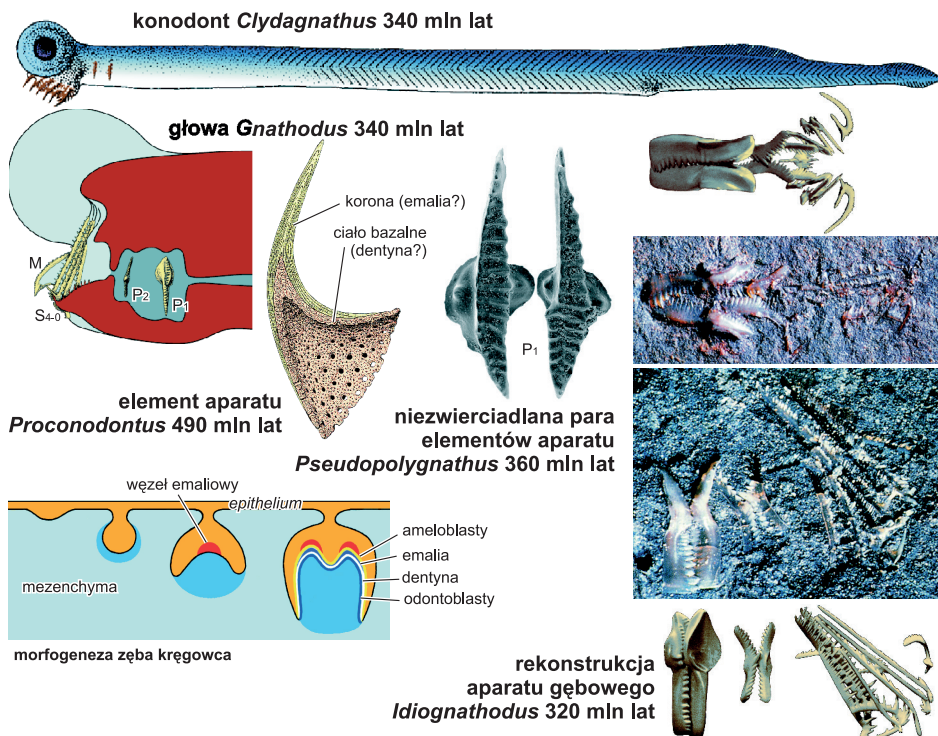
Z tego wynika, że pierwotne strunowce były dobrze pływającymi drapieżnikami dysponującymi doskonale rozwiniętymi narządami zmysłów. Na podstawie przebiegu rozwoju zarodkowego dzisiejszych kręgowców można stwierdzić, że węch i wzrok są najpierwotniejszymi ze zmysłów. Od rozpoznawania przede wszystkim sygnałów chemicznych, a w dalszej kolejności świetlnych (czyli tych, które informują o wydarzeniach zachodzących w pewnej odległości) zależy życiowa skutecz-

ność jakiegokolwiek aktywnie poruszającego się zwierzęcia. Podobieństwo między różnymi typami zwierząt pod względem lokalizacji narządów tych zmysłów nie musi więc wynikać z dziedzictwa genetycznego.

Układ pierwotnego mózgu kręgowców jest taki, że **ośrodki węchowe** znajdują się przed wzrokowymi. W trakcie ewolucji przybywały kolejne narządy zmysłów lokalizowane od przodu ku tyłowi (zmysł równowagi ucha wewnętrznego, a następnie zmysł odbierania drgań, czyli linii nabocznej i słuchu). Jedynie komórki narządu węchu strunowców kierują aksony w stronę mózgu. Jest to sytuacja bardzo pierwotna – podobnie było we wspomnianym już przypadku dotyczącym komórek mięśniowych obleńców i lancetnika.

Zupełnie odmienna natomiast jest geneza oczu kręgowców. Są one częścią mózgu i powstają w rozwoju zarodkowym jako jego wypustki. Jama w takim zawiązku oka jest jamą cewki nerwowej (mózgu) wyścieloną orzęsionym nabłonkiem, który przekształcił się w komórki światłoczułe, modyfikując wici i związane z nimi wypustki cytoplazmatyczne (*microvilli*) – odbieranie bodźców jest przecież powiązane z cytoszkieletem wici już u pierwotniaków. W przypadku nieparzystego **oka ciemieniowego** jego komórki światłoczułe oceniają tylko intensywność oświetlenia. Właściwe oczy parzyste wyewoluowały znacznie dalej, formując konstrukcję *camera obscura* przez wpuklenie przejrzystego

pęcherzyka od zewnątrz. W pozostałym otworze, w nieznanych okolicznościach w trakcie ewolucji konodontów, ukształtowała się **soczewka**. Powstaje ona z żywych komórek wypełnionych szczególnym rodzajem białka cytoszkieletu dającego im przejrzystość. Skutkiem tych zdarzeń ewolucyjnych jest nielogiczna konstrukcja oka kręgowców, w którym nastąpiło **odwrócenie układu komórek w siatkówce**. By impuls świetlny dotarł do ich elementów światłoczułych, musi przejść przez ciało tych komórek – trafia do fotoreceptorów niejako od tyłu. Co więcej, nerwy biegnące do mózgu wyprowadzane są od strony oświetlonej, czego konsekwencją jest nieciągłość siatkówki – stąd tzw. plamka ślepa także w oku człowieka. Od powstania konodontów do dziś niewiele się w tej konstrukcji



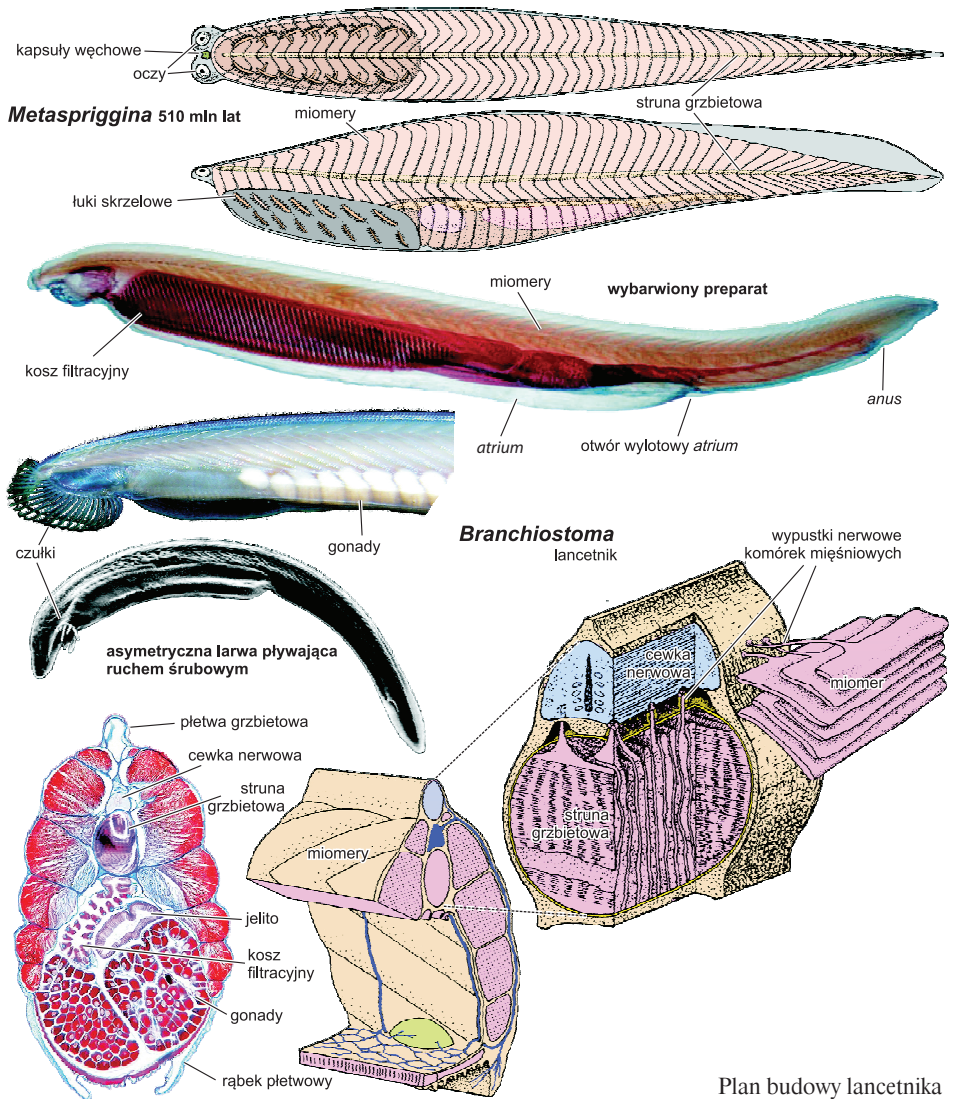
Plan budowy aparatu gębowego konodontów odtworzony z rozmaicie zdeformowanych jego skamieniałych szczątków oraz sposób sekrecji elementów aparatu w nawiązaniu do sposobu formowania się (morfogenezy) zębów dzisiejszych kręgowców

zmieniło. Skoro oczy konodontów były w pełni uformowane, z pewnością zwierzęta te dysponowały też rozbudowanymi narządami węchu, a ponieważ życie w toni wód oceanicznych nie jest możliwe bez zmysłu równowagi, uzasadnione wydaje się przypuszczenie, że miały labirynt (błędnik) ucha wewnętrznego podobny do występującego u dzisiejszych śluzic, które są prawdopodobnie ich najbliższymi krewniakami.

Szkielet fosforanowy strunowców

O pokrewieństwie konodontów z kręgowcami świadczy nie tylko budowa ciała, z V-kształtymi miomerami i asymetryczną płetwą ogonową dowodzącą wyginania ciała na boki, lecz także struktura ich szkieletu mineralnego. Jest on zbudowany z fosforanu wapnia (za ich życia był to **hydroksyapatyt**, który w procesie fosylizacji przekształca się we fluoroapatyt) i kształtował się w sposób charakterystyczny dla kręgowców. Każdy element aparatu składał się z dwóch rodzajów tkanki – wydzielanej od góry przez pokrywający go nabłonek i mniej regularnej, powstającej w wyniku mineralizacji substancji organicznej wydzielanej przez komórki wypełniające jamę zębową. Od zewnątrz komórki nabłonkowe (ameloblasty) wydzielają **emalię** (szkliwo) naszych zębów i ganoinę łusek pierwotnych ryb kostnoszkieletowych. Od dołu zęba czy pierwotnej łuski wydzielana jest **dentyna** różniąca się od emalii mniej zwartą strukturą i zwykle przebita wypustkami komórek (odontoblastów). To sytuacja wyjątkowa w świecie zwierzęcym, nieznaną poza kręgowcami i konodontami.

Kształtowanie się zęba jest regulowane przez zestawy genów homeotycznych. Jego rozwój rozpoczyna się od uformowania – z (ekto-)mezodermalnych komórek podścielających ektodermalny nabłonek płytki – plakody zębowej. Indukuje ona z kolei rozrost w swoim kierunku dzwonowatej struktury nabłonka. Gwałtowne podziały komórek w jej obrębie (*enamel knot* – węzeł emaliowy) wyznaczają położenie przyszłego wierzchołka zęba. Prawdopodobnie tak samo formowały się zęby

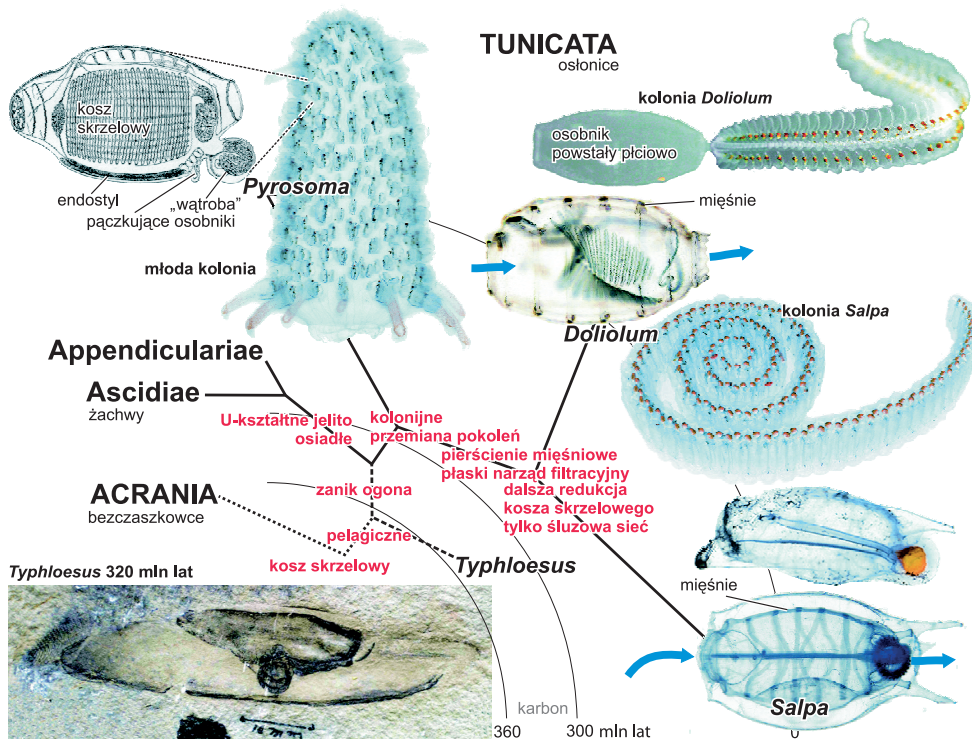


Plan budowy lancetnika

konodontów przed 500 mln lat. Inaczej niż w przypadku zębów dzisiejszych kręgowców elementy aparatu konodontów nigdy się nie wyrzywały, zachowując zdolność regeneracji tkanki mineralnej (odpowiadającej emalii). Nie wiadomo, jak to było możliwe. Niektórzy badacze uważają, że nabłonek wydzielający ząbek konodonta ulegał od zewnątrz rogowaceniu. W ten sposób powstają ząbki gębowe dzisiejszych śluzic i minogów, ale fosforanowy szkielet obecnie żyjących kręgowców wodnych nigdy nie wykształca dodatkowych powłok rogowych. Nie ma dotąd dowodów ewolucyjnego przejścia od ząbków konodontów, uzbrajających wyłącznie otwór gębowy, do pokrywających całe ciało łusek kręgowców.

Filtracyjny kosz skrzelowy strunowców

Anatomia *Yunnanozoon* i konodontów wyklucza zajmowanie przez lancetnika (*Branchiostoma*) tradycyjnie mu wyznaczonego miejsca u nasady pnia



Pokrewieństwa planktonowych osłonice i ich przypuszczalny związek z enigmatycznym kopalnym zwierzęciem planktonowym

drzewa rodowego strunowców. W planie budowy tego zwierzęcia stwierdza się sprzeczność, którą można wyjaśnić jedynie wtórnym uproszczeniem związanym z przejściem do półosiadłego trybu życia filtratora. Jego **V-kształtne miomery** powstały bowiem najprawdopodobniej jako przystosowanie do pływania w toni wodnej.

Energetycznie kosztowne szybkie pływanie jest uzasadnione w przypadku drapieżnictwa. Dorosły lancetnik nie ma jednak niezbędnych do tego oczu. Na grzbietowej stronie głowy zarodka lancetnika można z trudem rozpoznać liczące niewiele komórek rudymenty narządu światłoczułego, którego dalszy rozwój nie następuje – co jest zrozumiałe, ponieważ większość życia zwierzęta te spędzają zagrzebane w piasku i zdobywają pokarm, filtrując wodę. Służy do tego **kosz skrzelowy** powstały przez powielenie i dostosowanie do tej funkcji łuków rozdzielających szczeliny skrzelowe. Wpływająca do gardzieli woda jest filtrowana przez szczeliny kosza, następnie dostaje się do jamy na zewnątrz kosza skrzelowego (*atrium*) i pojedynczym wspólnym otworem wypływa na zewnątrz.

Obecność kosza skrzelowego ze wspólną jamą zewnętrzną nie jest cechą wyłącznie lancetnika. Identyfikacyjny narząd występuje też u typowych osłonice (podtyp *Tunicata*). Stadia larwalne tych zwierząt mają strunę grzbietową i, jak lancetnik, brzusznią orzęsioną bruzdę (**endostyl**) na dnie kosza skrzelowego. Dotychczas nie wiadomo, czy kosz skrzelowy jest przystosowaniem do życia na dnie morskim, czy

może dużo wcześniej służył do filtrowania planktonu morskiego pelagialu. Nikłe przesłanki paleontologiczne i wnioski płynące z zaawansowanej – jako przystosowanie do szybkiego pływania – konstrukcji bloków mięśniowych lancetnika pozwalają przypuszczać, że najpierw zwierzęta te aktywnie zdobywały pokarm w toni oceanicznej. Budowa dzisiejszych gatunków lancetników, żyjących w tym środowisku, wskazuje na uproszczenie w wyniku upodobnienia się do stadiów młodocianych. Wszystkie rodzaje lancetników charakteryzują się mniej lub bardziej zaznaczoną asymetrią budowy ciała, wyrażającą się przede wszystkim w położeniu ujścia *atrium*. Przyczyną powstania tej asymetrii jest śrubowy tor

pływania larw lancetnika: dzięki asymetrii otwór gębowy (tak jak u orzęska pantofelka) znajduje się stale w przodzie do kierunku ruchu.

Dojrzałe stadia planktonowych przejrzystych salp (gromada *Salpae*) stosunkowo najbardziej wśród osłonice przypominają plan budowy lancetnika. Okrężne mięśnie, kolejno zaciskające ciało, przepychają wodę przez serie szczelin skrzelowych i wyrzucają ją przez otwór wylotowy, co wytwarza napęd odrzutowy. U typowych salp miejsce *atrium* zajęła ukośna ażurowa przegroda, oddzielająca przednią i tylną część jamy gardzieli. W odróżnieniu od rozdzielnopłciowego lancetnika o seryjnych gonadach wszystkie osłonice mają pojedyncze zestawy zarówno męskich, jak i żeńskich narządów płciowych. Planktonowe salpy i osiadłe ascidie mogą rozmnażać się bezpłciowo przez pączkowanie. Te pierwsze wytwarzają wzdłuż stolonu długie sznury osobników.

Osłonice wydzielają szkielet zewnętrzny z substancji (*tunicyny*) o takim samym składzie chemicznym jak celuloza (będącej polimerem glukozy), a krystaliczna struktura jej wiązek nieco przypomina budowę kolagenu.

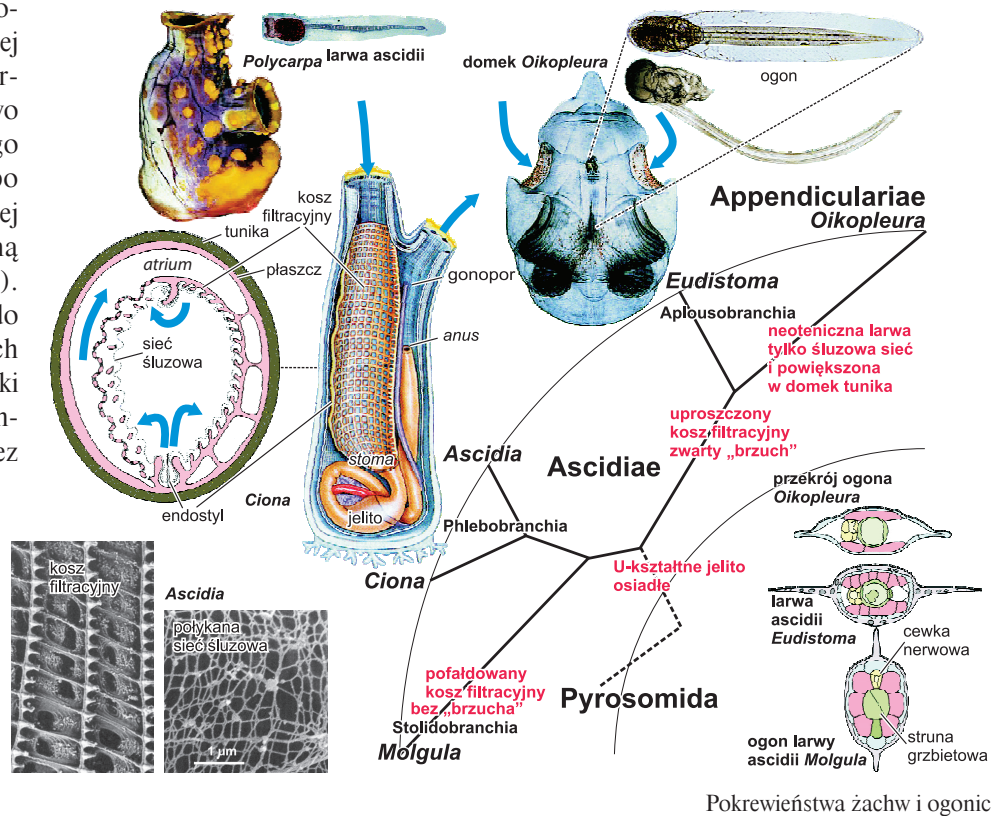
Osiadłe ascidie (czyli żachwy; gromada *Ascidiae*) mają jelito, które przyjmuje kształt litery U po przytwierdzeniu się przez larwę przednim końcem ciała do podłoża i zaniku larwalnego ogona (tylko w nim występuje struna grzbietowa). *Atrium* niemal całkowicie otacza cylindryczny kosz skrzelowy. Ruch rzęsek wymusza przepływ wody przez

kosz. Oka kosza wypełnia mukopolisacharydowa sieć, na której zatrzymują się drobiny pokarmu. Sieć z pokarmem okresowo trafia do otworu pokarmowego wzdłuż orzęsionej bruzdy po stronie anatomicznie brzusznej (homolog pełniący tę samą funkcję endostylu lancetnika). W *atrium* zazwyczaj dochodzi do zapłodnienia komórek jajowych przez wessane z wodą plemniki innych osobników. Liczne gatunki ascidii, rozmnażając się przez pączkowanie, tworzą kolonie złożone z wielu organizmów.

Pokrewne salpom i ascidiom pyrosomy tworzą ogromne cylindryczne kolonie (osiągające 20 m długości) pływające swobodnie w toni oceanicznej.

Zupełnie inna jest anatomia maleńkich (mierzących najwyżej kilka milimetrów) planktonowych apendikularii (nazywanych też ogonicami, gromada **Appendiculariae**) przypominających larwy ascidii. Ich ogon pełni funkcję lokomotoryczną, ale, inaczej niż u pierwotnych strunowców, wygina się z góry na dół, a nie na boki. Pozwala to przypuszczać, że w toku ewolucji genom „zapomniał” o jego pierwotnej roli, która została odtworzona w inny sposób (sytuacja taka wystąpiła również w ewolucji ssaków wodnych). Prawdopodobnie przodek ogonic był pelagiczną ascidią. Apendikularie wydzielają osłonkę, która odszczepia się od powierzchni ciała, tworząc domek o bardzo skomplikowanej konstrukcji. Ogon faluje, nagarniając do niego wodę – wpływa ona parą otworów zakrytych stosunkowo grubą siatką i wypływa pojedynczym ujściem. Wewnątrz znajduje się mukopolisacharydowa sieć wychwytyująca cząstki pokarmowe. Co pewien czas apendikularia odrzuca domek i buduje nowy (wystarczy jej na to kilka minut).

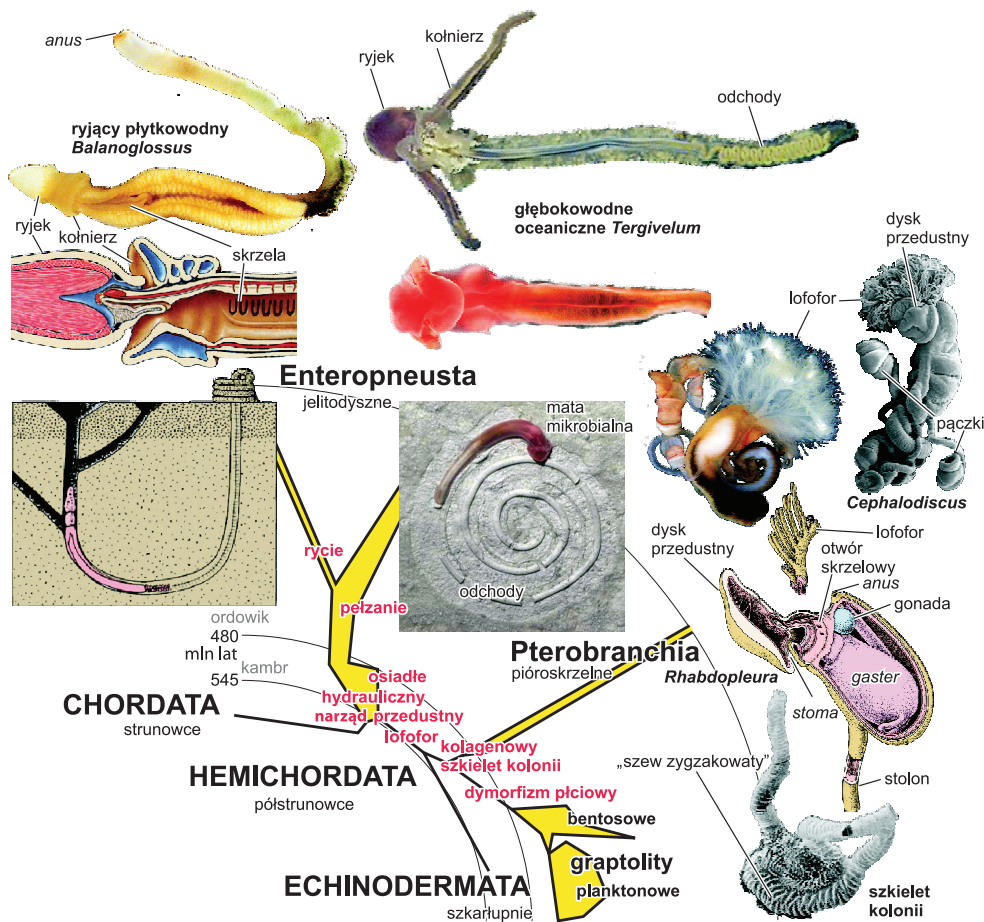
Znaczącym wydarzeniem w ewolucji Deuterostomia było powstanie orzęsionej planktonowej larwy. Ponieważ przypomina ona nieco trochoforę, niektórzy badacze przypuszczali, że rozdzielenie się zwierząt na pierwouste i wtórouste dokonało się w stadium maleńkiego organizmu swobodnie pływającego w toni morskiej. Larwa wtóroustych półstrunowców (*tornaria*) czy szkarłupni **nie jest** jednak **homologiczna** larwie zwierząt trochoforowych bądź czulkowców. Jej układ rzęsek napędza-



jących pokarm do otworu gębowego powstał niezależnie od rzęsek trochofory i funkcjonuje inaczej niż one. Co więcej, półstrunowce (typ Hemichordata) i szkarłupnie (typ Echinodermata) znajdują się wysoko na drzewie pokrewieństw molekularnych – wyżej od strunowców. Ich anatomia jest więc najprawdopodobniej zaawansowaną modyfikacją planu budowy najprimitywniejszych strunowców.

Półstrunowce mułojady

Dzisiejsze półstrunowce są reprezentowane przez dwie grupy zwierząt zupełnie niepodobnych zarówno pod względem anatomii, jak i sposobu życia. Nie wiadomo, która z nich jest bliższa przodkowi – być może żadna. Półstrunowce mułojady, nazwane jelitodysznymi (gromada **Enteropneusta**), mają liczne szczeliny skrzelowe i seryjne gonady, co upodabnia je do strunowców. Ze względu na to, że zwierzęta te ryją w osadzie, ujścia szczelin są osłonięte skórnym fałdem działającym mniej więcej tak jak atrium lancetnika, ale ukształtowanym niezależnie. Zwierzęta te nie mają osiowego szkieletu hydraulicznego (struny grzbietowej), choć badacze próbują się doszukać jego homologu nad otworem gębowym. Ryjącemu perystaltycznie mułojadowi nie jest on jednak potrzebny i niewykluczone, że struna została zredukowana, pozostawiając po sobie niefunkcjonalny rudymet. Nie ma również cewki nerwowej, ale są pnie nerwowe – brzuszny i grzbietowy.



Pokrewieństwa dzisiejszych półstrunowców

Cechą wyróżniającą półstrunowce jest **przedustny oddział ciała**, który u jelitodysznych ma postać umięśnionego narządu przystosowanego do hydraulicznej penetracji mułu. Pełni on takie same funkcje jak ryjek priapulów, ponieważ zwierzęta te podobnie do dżdżownic odżywiają się substancją organiczną obecną w osadzie. Przepuszczają przez jelito ogromne jego ilości, pozostawiając za sobą cylindryczną masę odchodów. Niektóre ryją głębokie, rozgałęzione nory, w kształcie litery U (np. *Balanoglossus*), wyrzucając na zewnątrz jednym z ujść odchody, które tworzą piramidalny zwój na powierzchni dna morskiego. Inne zbierają z powierzchni osadu substancję organiczną wraz z mikrobialną matą (m.in. niedawno odkryty *Torquarator*), wykorzystując boczne wyrostki kołnierza – części ciała tuż za spłaszczonym dyskiem przedustnym. Eksplorują dno systematycznie, pozostawiając spirale i meandry z wałeczka odchodów. Skamieniałości takie znajdowano od dawna, ale długo nie udało się zidentyfikować ich sprawców. Zwierzęta z tej gałęzi rozwojowej zachowały seryjne boczne wypustki jelita.

Półstrunowce filtratory

Jeszcze bardziej złożone są wyrostki kołnierza pióroskrzelnych (gromada **Pterobranchia**). Tworzą one **aparat filtracyjny** składający się z pierzastych czulków (dwa albo osiem do jedenastu) wyrastających po bokach otworu gębowego. Tylko niektóre z tych osobników, o stosunkowo dużych rozmiarach (*Atubaria* i *Cephalodiscus*), zachowały parę **otworów skrzelowych** zapewniających łączność gardzieli ze środowiskiem zewnętrznym, homologicznych szczelinom skrzelowym jelitodysznych. Pióroskrzelne to bowiem małe, milimetrowych rozmiarów i prowadzące osiadły tryb życia zwierzęta o pęcherzykowatym ciele na cienkiej łożyszce. Mają U-kształtne jelito, z otworem odbytowym na grzbiecie. Rozmnażają się

bezpłciowo – **wypączkowują** nowe osobniki z łożyszki – tworząc klonalne kolonie połączone **stolonem**. Od strony funkcjonalnej są zatem analogami mszywiolów.

Dysk przedustny pióroskrzelnych służy im do pełzania. Znajdujące się na nim gruczoły wydzielają kolagen, z którego zwierzęta te lepia rurkowy szkielet kolonii. Ma on postać nieregularnych komór z wyrostkami (*Cephalodiscus*) lub płożących się po podłożu rurek (*Rhabdopleura*) z naprzemiennie po bokach dobudowywanych wałeczków. Szkielet formowany jest na wzór gniazda os, choć z zupełnie innego tworzywa. Osobniki „liżą” ujście rurki na zmianę – to z jednej, to z drugiej strony – i porcje białkowego tworzywa zygzakowato stykają się pośrodku. Jest to charakterystyczna struktura pozwalająca łatwo rozpoznać kopalne pióroskrzelne (**graptolity**), co po raz pierwszy w 1949 roku wykazał Roman Kozłowski (1889–1977). Swoisty jest także przebieg rozwoju kolonii pióroskrzelnych. Powstała z zapłodnionego jaja orzęsiona planktonowa larwa *Rhabdopleura*, osiadając całą powierzchnią na podłożu, wydziela kopułę o organicznej ściance i przechodzi w niej metamorfozę. Uformowany osobnik przebija następnie ściankę kopuły i rozpoczyna budowę rurki. W ten sposób

w wyniku bezpłciowego rozmnażania powstaje kolonia osobników identycznych genetycznie.

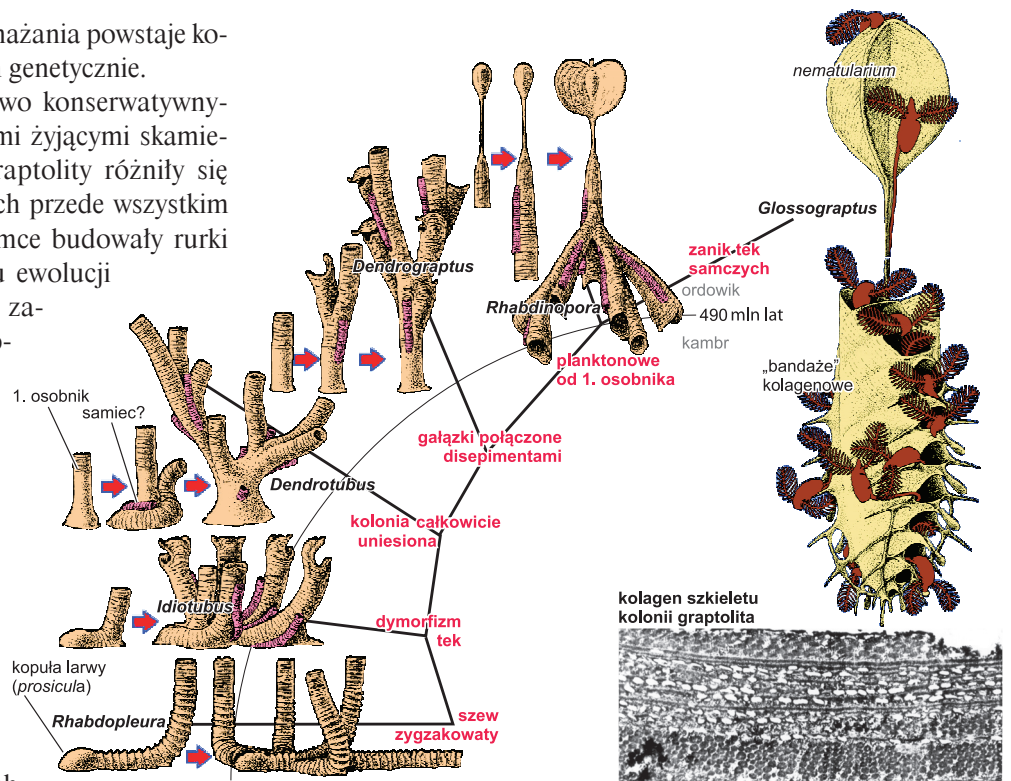
Półstrunowce są wyjątkowo konserwatywnymi organizmami, prawdziwymi żyjącymi skamieniałościami. Paleozoiczne graptolity różniły się od dzisiejszych pióroskrzelnych przede wszystkim **dymorfizmem płciowym**. Samce budowały rurki o mniejszej średnicy. W toku ewolucji graptolitów pierwszy osobnik zaczął budować swoją rurkę pionowo, doprowadzając przez pączkowanie do powstania kolonii przypominającej drzewko. Najbardziej różnorodne były graptolity planktonowe, których pierwszy osobnik rozpoczął budowę rurki, pozostając w toni wodnej, nie osiedlając się na podłożu.

W pelagialu niemożliwe jest spotkanie się wyrzucanych do wody komórek płciowych, dlatego osobniki męskie w stosunkowo krótkim czasie zostały wyeliminowane z kolonii planktonowych graptolitów. Bogaty kopalny zapis przemian szkieletu ich kolonii umożliwia fascynujący wgląd w **ewolucję behawioru** (sposobów zachowania). Okazuje się, że wielokrotnie dochodziło do wykształcenia w pełni zintegrowanego **superorganizmu** o szczegółowo określonej liczbie osobników i specyficznym kształcie wznoszonego przez nie szkieletu kolonii. Osobniki graptolitów budowały nie tylko własne rurki, lecz także struktury wspólne: kraty, kolce i pletwowate stateczniki. Cała kolonia pływała w toni wodnej niczym rybka, obracając się wokół osi. W jednej z linii ewolucyjnych na skutek redukcji pozostały w kolonii zaledwie dwa osobniki. Graptolity wymarły bezpotomnie 320 mln lat temu.

Filtracja za pomocą aparatu czułkowego, U-kształtne jelito i brak szczelin skrzelowych to cechy wskazujące, że z pióroskrzelnymi ewolucyjnie powiązane są szkarłupnie. Form pośrednich nie udało się jednak dotychczas zidentyfikować.

Szkarłupnie łodygowe

Szkarłupnie (typ *Echinodermata*) wyróżnia bardzo charakterystyczny wapienny (a dokładniej: zbudowany z kalcytu wysokomagnezowego) **szkielet powstający wewnątrzkomórkowo** w mezodermalnych tkankach ciała. Choć budową przypominają pióroskrzelne, złożoność poszczególnych narządów jest dostosowana do osiąganych przez nie centymetrowych rozmiarów.



Pochodzenie planktonowych graptolitów i ultrastruktura kolagenu z ich szkieletu kolonii

Mimo licznych skamieniałości, które zachowały się dzięki mineralnemu szkieletowi, pochodzenie szkarłupni pozostaje tajemnicą. Najstarsze z nich, sprzed 535 mln lat, nie wykazywały osiowej (radialnej) symetrii, a odbyły się na końcu ich workowatego ciała. Być może jelito w kształcie litery U powstało niezależnie od pióroskrzelnych. Pierwotnie czułki prawdopodobnie tworzyły dwa zestawy znajdujące się po bokach otworu gębowego i mieściły się w rzędach biegnących wzdłuż orzęsionych bruzd na powierzchni ciała. Po wciągnięciu czułków bruzdy były osłaniane z boków skórnymi fałdami. U pierwotnych osiadłych szkarłupni bruzdy ambulakralne – w związku z doskonaleniem filtracji – rozgałęziły się, tworząc nieregularny układ pięciu promieni. Pięciopromienna symetria, cechująca wszystkie późniejsze szkarłupnie, nie jest zatem cechą pierwotną tej grupy. Później końce bruzd znalazły się na uniesionych wyrostkach (**ramionach** – tak jak u *Lepidocystis*). U nieco późniejszych form ramiona rozrastały się, w wyniku czego powstawały pęczki lub układy pierzaste. Około 520 mln lat temu uformował się wyodrębniony łodygowaty oddział ciała służący do ukorzeniania się w osadzie bądź cementacji do twardych obiektów (*Gogia*).

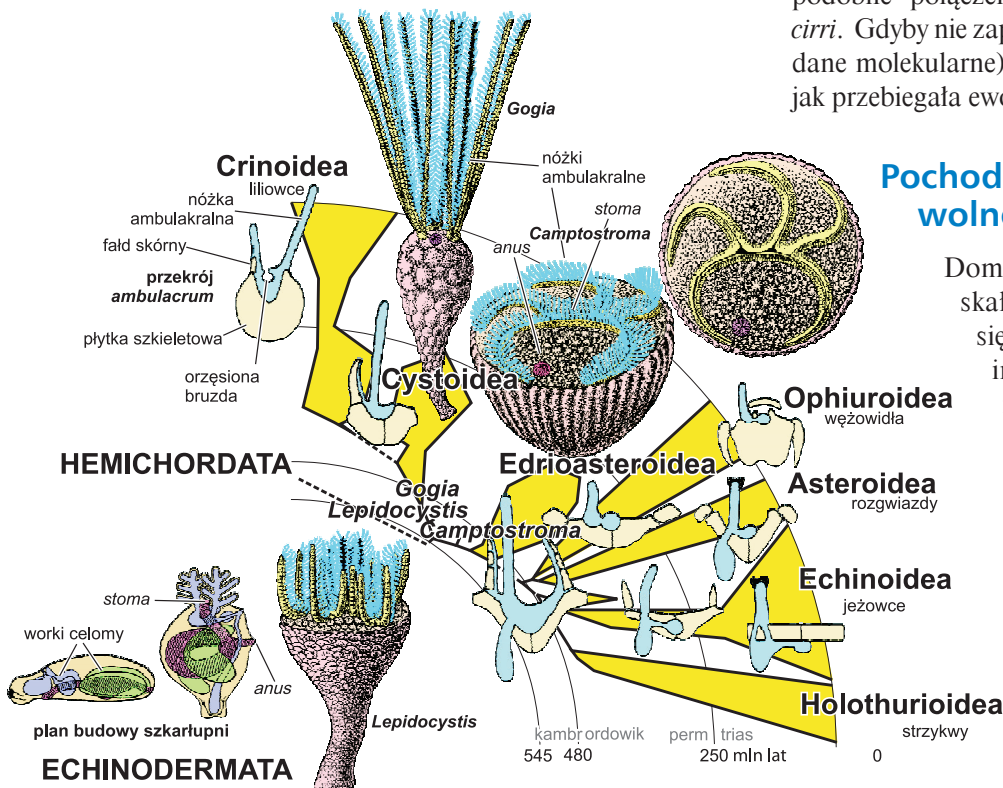
Szkielet pierwotnych szkarłupni składa się z licznych drobnych płytek umiejscowionych tuż pod powierzchnią ciała. Choć był to szkielet wewnętrzny, najwidoczniej okazał się wystarczająco skutecznym zabezpieczeniem przed drapieżnikami,

a uszkodzenia nabłonka łatwo się goiły. Przemiany szkieletu wapiennego polegały przede wszystkim na ściślejszym dopasowaniu coraz mniejszej liczby płytek i usztywnieniu całej konstrukcji. Taka tendencja przejawiała się również w ewolucji linii rodowej prowadzącej ku dzisiejszym liliowcom (gromada **Crinoidea**). Szkielet ich **łodygi** formował się najpierw przez zamianę chaotycznego układu płytek w pięć regularnych szeregów (np. *Aethocrinus* sprzed 490 mln lat), a następnie przez zespolenie ich po pięć w lite pierścienie. Pięciopromienna symetria aparatu filtracyjnego przeszła w ten sposób na pozostałe części szkieletu. Równolegle zlewały się w pierścienie płytki okrywające nasady ramion. Liczba rozgałęzień ramion rosła, przejawiając tendencję do tworzenia pierzastego układu odgałęzień ostatniego rzędu (pinnul). Na nich znajdowały się pozbawione szkieletu wycinowywane **czułki**, czyli „nóżki” ambulakralne. Zachowały się odziedziczone po przodkach fałdy skórne biegnące wzdłuż rzędów czułków. U pierwotnych szkarłupni człony ramion były zestawione dość ściśle. Skurcz włókien cytoszkieletu komórek (jak również charakterystycznego wyłącznie dla szkarłupni **kurczliwego kolagenu**) umożliwiał rozchylenie ramion, ale układ mięśniowy był bardzo słaby, dlatego pierwotne szkarłupnie poruszały się w niewielkim stopniu.

Sprawność ruchowa liliowców nieco się zwiększyła około 350 mln lat temu, gdy pojawiło się mięśniowe osadzenie wąsów (*cirri*) występujących na

większych członach łodygi. Można je rozpoznać po dwubocznej symetrii stawów między członami (z poprzeczną bruzdą i polami przyczepów mięśni). Pod koniec ery paleozoicznej (*Nowracrinus* sprzed 250 mln lat) mięśniowe stawy, umożliwiające dość szybkie i efektywne ruchy, pojawiły się również u rozgałęzień ramion. Na początku ery mezozoicznej żyły już liliowce (*Holocrinus* sprzed 240 mln lat), których większość połączeń stawowych ramion zaopatrzona była w mięśnie. Z tych form wywodzą się wszystkie późniejsze liliowce.

Oderwanie się od podłoża nie było już dla liliowców problemem. Ruchliwa łodyga pozwalała im na swobodne poruszanie się po dnie. Doprowadziło to do jej fizjologicznego odłamywania się we wczesnych stadiach rozwojowych i ewolucyjnego skrócenia do guzikowatego rudymetu, gęsto pokrytego *cirri*. Obecnie dominują liliowce bezłodygowe (rząd Comatulida), które przemieszczają się po rafach koralowych na *cirri*, przyczepiając się do podłoża ich pazurówatymi zakończeniami. Mogą nawet przepływać pewne odległości w toni morskiej, machając ramionami jak skrzydłami. Są teraz w rozkwicie, intensywnie ewoluując od 210 mln lat. W toku ewolucji częste są epizody odwrócenia kierunku zmian. Na przykład jedna z najpospolitszych dzisiejszych grup głębinowych liliowców łodygowych (rząd Bourgueticrinida) powstała przed 150 mln lat z bezłodygowych komatulidów. W odтворzonej łodydze występują między członami podobne połączenia mięśniowe jak w przypadku *cirri*. Gdyby nie zapis kopalny (potwierdzony przez dane molekularne), nie sposób byłoby stwierdzić, jak przebiegała ewolucja tych zwierząt.



Pochodzenie szkarłupni wolno żyjących

Dominujące dziś szkarłupnie uzyskały swobodę przemieszczania się po dnie morskim w zupełnie inny sposób już przed co najmniej 480 mln lat. Szczególną ich cechą są czułki zakończone przylgami służące do przytwierdzenia się stroną gębową do podłoża i kroczenia po nim – w porównaniu ze szkarłupniami łodygowymi są więc one „postawione na głowie”. Niewykluczone, że ich przodkami były płaskie szkarłupnie osiadłe (podobne do kambryjskiej *Camptostroma*), które potrafiły, przewrócone