

## Niektóre aspekty szkieletogenezy i anatomii funkcjonalnej

Jerzy Fedorowski\*

Współczesne badania paleontologiczne znajdują się w fazie szczególnego rozwarstwienia metodologicznego i pojęciowego. Różnice polegające przed kilkudziesięciu laty na podejściu biologicznym bądź stratygraficzno-użytkowym, co przekładało się wówczas na pogłębione lub stosunkowo powierzchowne badania taksonomiczne, osiągnęły obecnie poziom braku akceptacji, a nawet braku wzajemnego zrozumienia osiągnięć. Przynajmniej część współczesnych paleobiologów uważa podstawowe badania taksonomiczne i związane z nimi opisy skamieniałości za metodę poznania tak dalece przestarzałą, iż nie warto zwracać uwagi na jej wyniki. Jak gdyby rewanżując się tym paleobiologom, głównie teoretykom, część paleontologów, nazwijmy ich tradycyjnymi, a także część biostratygrafów, nie jest w pełni świadoma osiągnięć teoretyków. Badaczy harmonijnie łączących w swoich pracach obydwa nurty jest stosunkowo niewiele, choć nie ulega wątpliwości, iż jedynie wszechstronność badań i wykorzystywanie osiągnięć obydwu kierunków paleontologii, przybliży nas do zrekonstruowania morfologii i zrozumienia sposobów funkcjonowania wymarłych organizmów w ich środowiskach.

### Podstawowe pojęcia i metody badań

Plotnick & Baumiller (2001) wyróżniają cztery poziomy analizy funkcjonalnej: **Cechę**, którą jest każda część organizmu, ale także jego fizjologia i zachodzące w nim reakcje chemiczne. Budowa organizmu jest zbiorem

wszystkich jego cech fizycznych i chemicznych; **Formę**, czyli pojawienie się, kompozycję i kształt danej cechy; **Funkcję**, czyli zdolność i sposób działania danej cechy fizycznej lub chemicznej, w danej formie, podczas życia organizmu; **Znaczenie biologiczne**, czyli sposób wykorzystywania przez organizm swoich cech i ich funkcji.

Pierwsze trzy poziomy nie budzą kontrowersji, choć nie zawsze są realizowane przez badaczy. Bock & Wahlert (1965) zasugerowali, iż znaczenie biologiczne cechy musi być obserwowane na organizmach żyjących w danym środowisku, ponieważ ta sama cecha może spełniać różne, nawet liczne funkcje biologiczne. Można wskazać przykłady wspierające tę tezę, jednak przyjęcie tego poglądu w całej rozciągłości oznaczałoby, iż analiza przeprowadzona wyłącznie na podstawie cech i form elementów szkieletu nie jest uprawniona. Nie jesteśmy bowiem w stanie udowodnić, którą z możliwych funkcji spełniała cecha w danej formie. Wystarczy wszakże założenie, iż potrafimy odtworzyć niektóre aspekty wykorzystywania danych cech przez organizm, by uczynić analizę funkcjonalną atrakcyjną i ważną poznawczo. Nie odtworzymy wszystkich funkcji nogi małża na podstawie odcisków przyczepów mięśni. Ponieważ analizy tej cechy nie sprecyzujemy jednak usytuowania organizmu w jego środowisku.

Jak słusznie zauważyli Plotnick & Baumiller (2001) istnieją oczywiste granice poznania, wyznaczone przez stan zachowania w stanie kopalnym, jednakże „Stopień precyzji stwierdzeń funkcjonalnych zwiększa się w miarę dodawania informacji... Stwierdzenia funkcjonalne są zatem hierarchiczne.”

\*Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, Instytut Geologii, ul. Maków Polnych 16, 61-606 Poznań

## Metody

**Podejście filogenetyczne:** Funkcję cechy organizmu kopalnego można odtworzyć na podstawie porównania z funkcjonowaniem homologicznej cechy organizmu żyjącego. Uważa się nawet, iż genealogia może służyć do odtwarzania nieznanymi cech organizmów kopalnych. Można np. przyjąć iż funkcja danej cechy taksonu B będzie identyczna z funkcją takiejże cechy zewnętrznego taksonu A i siostrzanego C na kladogramie, jeśli te dwie ostatnie są identyczne.

**Ograniczenia:** Nie wskazane jest przydzielanie organizmom wysokospecjalizowanej funkcji na podstawie odległej homologii, a tym mniej analogii. Wbrew zbliżonej formie wachlarz funkcji analogów może różnić się znacząco. **Przykład:** Budowa ściany w masywnych koloniach koralowców. Ściana trójwarstwowa (ryc. 1, 4) wydzielana przez wspólny fałd epidermalny sąsiadujących polipów. Kolonia zintegrowana. Ściana czterowarstwowa (ryc.1, 5) wydzielana oddzielnie przez polipy. Kolonia nie zintegrowana. **Cecha** ta sama, ale nie **forma, funkcja**, a szczególnie **znaczenie biologiczne**. W pierwszym przypadku kolonia funkcjonuje jak superindywiduum, w drugim każdy z polipów jest zdany niemal wyłącznie na siebie.

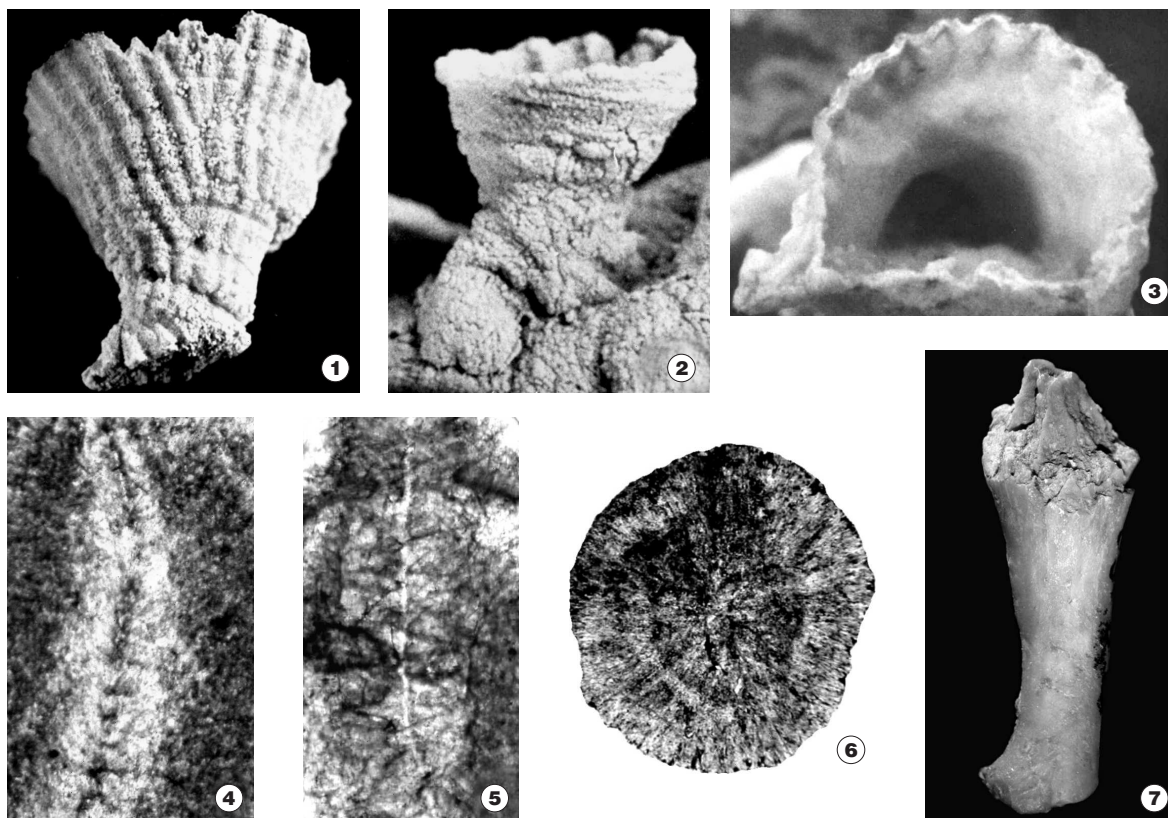
**Podejście wzorcowe (paradygmat):** „Wzorcem jest struktura zdolna wypełnić funkcję z maksymalną skutecznością możliwą do osiągnięcia w warunkach ograniczeń narzuconych jakością materiału” (Rudwick,

1964). **Wzorzec jedynie wskazuje możliwość** wypełnienia danej funkcji przez badaną cechę, natomiast „nie może w rzeczywistości określić, iż spełnia ona tę funkcję.” Pominięcie tego ogranicznika przez dość licznych paleobiologów doprowadziło do wynaturzenia tej metody.

Podstawowa wartość metody: możliwość tworzenia testowalnych hipotez funkcjonowania analizowanych cech i porównywania hipotez konkurencyjnych (Paul, 1999).

**Zasadniczy błąd:** podejście inżynierskie, zakładające, iż można zaprojektować model optymalny dla rozwiązania danego sposobu funkcjonowania, podczas gdy ewolucja tworzy dzieła dalekie od doskonałości (Jakob, 1977). Tymczasem nie ma optymalnych rozwiązań inżynierskich. Koło wynalezione w postaci tarczy drewnianej nadal nie jest rozwiązaniem doskonałym pomimo łożysk kulkowych i innych udoskonaleń. Można zatem co najwyżej dowieść, iż w identycznych warunkach zewnętrznych najlepszy wzorzec i cecha funkcjonują w sposób maksymalnie zbliżony.

**Podejście paleobiomechaniczne** bada wzajemne stosunki pomiędzy strukturami biologicznymi i procesami fizycznymi. „Umożliwia przeprowadzenie analizy ilościowej funkcjonalnych właściwości struktur biologicznych... jest zatem jedną z dwóch (obok tafonomii) dziedzin paleontologii podlegającą badaniom eksperymentalnym.... Nie wymaga również istnienia żyjących homologów oraz żyjących lub mechanicznych analogów” (Plotnick & Baumiller, 2001).



**Ryc. 1.** 1— Bruzdy septalne nad silnym przyczepem bocznym. 2. Boczny szkielet larwalny i pierwsze przyrosty wydzielone przez polipa. 3. Brak bruzd septalnych w przyczepie (dół). 4. Ściana trójwarstwowa. 5. Ściana czterowarstwowa. 6. Wypełnienie sklerenchymatyczne najmłodszego stadium. 7. Koralit o płaskim przyczepie. Skalę pominięto

Podejście paleobiomechaniczne wynika z metody paradygmatu, unika jednak jego ograniczeń. Celem analizy funkcjonalnej w tym podejściu nie jest przeprowadzenie dowodu, iż forma danej cechy jest optymalna dla spełnienia przez nią określonej funkcji podczas życia zwierzęcia (znaczenie biologiczne), a jedynie stwierdzenie, iż może ją spełnić.

Dobrym przykładem jest funkcjonowanie fossuli koralowców *Rugosa*. Jej forma jest zróżnicowana, niejednokrotnie nawet w trakcie ontogenezy, funkcję stanowi odprowadzanie zużytej wody i produktów przemiany materii, a znaczenie biologiczne polega na rozdzielaniu strumienia wody czystej od zanieczyszczonej i ułatwieniu odżywiania się i oddychania (Fedorowski, 1997). Podejście paleobiomechaniczne nie ma na celu dokonania dedukcji wiodącej do stwierdzenia czy dany kształt fossuli jest optymalny ani wykonania optymalnego modelu. Celem jest wykazanie, iż funkcja fossuli jako rowu ułatwiającego wyprowadzanie zużytej wody jest możliwa do spełnienia. Zmienność fossuli w ontogenezie wskazuje, iż jej znaczenie biologiczne jest odmienne na różnych stadiach wzrostu. Celem paleobiomechaniki jest zatem odnalezienie przyczynowego związku cechy i funkcji, a nie proste odkrycie korelacji między nimi.

#### Niektóre aspekty morfologii funkcjonalnej *Rugosa*.

Badania morfogenezy i morfologii funkcjonalnej *Rugosa* są sporadyczne i wycinkowe. W większości poświęcone są zagadnieniu funkcjonowania tych koralowców w środowisku (Neuman, 1988; Young, 1999), nie funkcjonowaniu poszczególnych cech i ich znaczeniu biologicznemu (Fedorowski, 1997). Przykładem znaczenia biologicznego są niektóre aspekty morfologii funkcjonalnej najwcześniejszych stadiów postlarwalnych. Dotyczą one wyłącznie form osobniczych, ponieważ najwcześniejsze stadium protokoralita kolonii *Rugosa* pozostaje nie zbadane.

Neuman (1988) sugeruje, iż szkieletogenezę rozpoczyna larwa. Sugestia ta odpowiada najwcześniejszej szkieletogenezie współczesnych koralowców *Scleractinia* (Jell, 1980). W odróżnieniu od *Scleractinia* większość koralowców *Rugosa* tworzy najpierw dysk bazalny i aseptalne kielichy (Fedorowski, 1987, 1997; Neuman, 1988). W niektórych przypadkach (Różkowska, 1956) młody osobnik (polip lub larwa) wydzielal kilka tabul zanim zaczął tworzyć aparat septyalny.

Larwy *Rugosa* przytwierdzały się przeważnie bokiem, rzadziej płasko jak *Scleractinia*. W pierwszym przypadku wydzielaly najwcześniejszą część kielicha, nie posiadającą linii przyrostowych (ryc.1, 2), w drugim jedynie dysk bazalny (ryc. 1, 7). Zasugerowanie momentu przeobrażenia w polipa jest w tym przypadku szczególnie ryzykowne. Larwy wytwarzające kubeczkowate kielichy (ryc. 1, 3) przekształcały się w nich w polipy, wyposażone początkowo w dwie pary mezenterów, pomiędzy którymi, na dnie kielicha, wydzielane były protosepta (Fedorowski, 1997). Protosepta i pierwsze metasepta nie dochodziły do brzegu kielicha, czego wynikiem jest brak podłużnego bruzdowania końców proksymalnych (ryc. 1, 1, 2) wszystkich dobrze zachowanych, kompletnych koralitów zbadanych dotychczas (Fedorowski, 1987, 1997).

Rozpatrując dwa sposoby przyczepu w kategoriach: **cecha–forma–funkcja–znaczenie biologiczne**, można stwierdzić, iż jest to cecha o odmiennej genezie i zróżnicowanej formie, natomiast jej funkcja i znaczenie biologiczne jako struktury przytwierdzającej larwę, a następnie szkielet polipa do podłoża, są identyczne. Różnice w pozycji przyczepów względem ściany sugerują różne strategie wobec warunków środowiska. W przypadku taksonów przytwierdzających się płasko polip uwalniał swój dysk bazalny od przyczepu, i zmieniał kształt na cylindryczny (ryc. 1, 7) dopiero po sprostaniu energetycznym warunkom środowiska. Płaska pozycja przyczepu determinuje wzrost septów ku górze i ku wnętrzu koralita w miarę nadbudowywania ściany zewnętrznej, a układ septów jest na ogół stabilny.

Przyczep boczny jest mniej lub bardziej skośny w stosunku do brzegu kielicha (ryc. 1, 1). Spełnia dwie funkcje: przyczepu do podłoża i części ściany zewnętrznej. Najważniejszą różnicę pomiędzy przyczepem płaskim i bocznym stanowi ich relacja do septów. W pierwszym przypadku przyczep służył za podstawę skleroseptom. W drugim był częścią ściany bocznej, nie został bowiem wytworzony przez dysk bazalny polipa. Pierwszą sekrecją dysku bazalnego polipa stanowią złogi sklerenchymatyczne wypełniające wierzchołek stożka (ryc. 1, 6). Na tej platformie tworzone są fałdy ektodermalne dysku bazalnego i wydzielane sklerosepta. Bruzdy septyalne pojawiają się w momencie, gdy septyalne fałdy epidermalne osiągną krawędź kielicha (ryc. 1, 1, 3). Dowodem na homologię przyczepu bocznego i pozostałej części ściany zewnętrznej oraz jego analogię z przyczepem płaskim są bruzdy septyalne, pojawiające się ponad przyczepem w pozycjach zgodnych z fazami przyrostu całego aparatu septyalnego.

Przykład analizy morfologiczno-funkcjonalnej przyczepu dowodzi znaczenia tego rodzaju drobiazgowych analiz dla odtworzenia znaczenia biologicznego poszczególnych elementów szkieletu oraz odtworzenia warunków życia analizowanych taksonów.

#### Literatura

- BOCK W. J. & WAHLERT G. v. 1965 — Adaptation and the form-function complex. *Evolution*, 19: 269–299.
- FEDOROWSKI J. 1987 — Upper Palaeozoic corals from southwestern Texas and adjacent areas: Gaptank Formation and Wolfcampian corals. Part I. *Palaeont. Pol.* 48: 1–271.
- FEDOROWSKI J. 1997 — Remarks on the palaeobiology of *Rugosa*. *Geologos*, 2: 5–58.
- JAKOB E. 1977 — Evolution and thinking. *Science*, 196: 1161–1167.
- JELL J. S. 1980 — Skeletogenesis of newly settled planulae of the hermatypic coral *Porites lutea*. *Acta. Paleont. Pol.*, 25: 311–320.
- NEUMAN B. E. E. 1988 — Some aspects of life strategies of Early Palaeozoic rugose corals. *Lethaia*, 21: 97–114.
- PLOTNICK R. E. & BAUMILLER T. K. 2001 — Invention by evolution: functional analysis in paleobiology. *Paleobiology, Supplement*, 26: 305–323.
- RÓŻKOWSKA M. 1956 — Pachyphyllinae from the Middle Devonian of the Holy Cross Mts. *Acta Paleont. Pol.*, 1: 271–330.
- RUDWICK M. J. S. 1964 — The inference of function from structure in fossils. *British J. Phil. Sci.*, 15: 27–40.
- YOUNG G. A. 1999 — Fossil colonial corals: colony type and growth form. Chapter 42: 647–666 [In:] E. Savazzi (Ed.) *Functional morphology of the invertebrate skeleton*. John Wiley & Sons, Chichester.