

Annales Universitatis Paedagogicae Cracoviensis

Studia ad Didacticam Biologiae Pertinentia II (2012)

Alina Krzemińska

Zmienność form morfologicznych w ujęciu ewolucyjnym na przykładzie trąbowców (Proboscidea)

Wprowadzenie

Różnorodność organizmów zależna jest zarówno od historii ewolucyjnej poszczególnych grup, jak i od czynników ekologicznych. W niniejszym artykule proponuję prześledzenie ewolucji jednej grupy ssaków – trąbowców (Proboscidea). Jest to bardzo wdzięczna grupa, ze względu na wyraźnie zaznaczające się trendy ewolucyjne, związane ze zmianami środowiska i pożywienia, jak i zróżnicowanie oraz specjalizacje zwierząt należących do tej grupy, zaznaczające się m.in. w różnorodności form siekaczy. Do trąbowców należą największe obecnie lądowe zwierzęta – słonie, jednak z kopalnych znalezisk wiemy, że w grupie tej występowało również wiele form skarłowaciałych, które żyły na wyspach.

Niejako przy okazji badania ewolucji tej grupy zwracam również uwagę na dodatkowe zagadnienie, a mianowicie skąd pochodzą informacje o zwierzętach, których już nie ma. Znaczna większość trąbowców to zwierzęta wymarłe. Spośród niegdyś prężnie rozwijającej się grupy nadal możemy obserwować jedynie dwa (lub trzy) współcześnie występujące gatunki, zasiedlające ciepłe tereny Afryki i południowej Azji. Jeszcze w plejstocenie żyło więcej gatunków trąbowców. W okresie paleolitu nasi przodkowie mieli styczność, a nawet polowali, na trzy gatunki zasiedlające znacznie chłodniejsze obszary Eurazji i Ameryki Północnej – mamuta włochatego (*Mammuthus primigenius*), mamuta kolumbijskiego (*Mammuthus columbi*) i mastodonta amerykańskiego (*Mammuth americanum*).

Ewolucja trąbowców (Proboscidea)

Podstawowych informacji na temat ewolucji zwierząt dostarczają szczątki kostne. Na podstawie badań morfologicznych i morfometrycznych oraz datowań szczątków odtworzono filogenetyczne powiązania pomiędzy poszczególnymi grupami. Kopalne szczątki kostne dostarczają również informacji na temat środowiska życia oraz rodzaju pożywienia poszczególnych gatunków. Najbliżsi współcześnie żyjący krewni trąbowców to żyjące w wodach syreny (*Sirenia*), natomiast trochę dalszymi krewnymi obu grup są niewielkie (wielkości zająca) góralki (*Hyracoidea*).

Rząd trąbowców obejmuje około 175 opisanych gatunków i podgatunków, należących do 42 rzędów i 10 rodzin (Shoshani, Tassy 2005). Spośród nich współcześnie

spotkać można jedynie słonia afrykańskiego (*Loxodonta africana*) i słonia indyjskiego (*Elephas maximus*), a jeszcze 4 000 lat temu żył mamut włochaty (*Mammuthus primigenius*). Obecnie niektórzy naukowcy wyróżniają jeszcze jeden gatunek – afrykańskiego słonia leśnego (*Loxodonta cyclotis*) (np. Shoshani, Tassy 2005).

Wyginięcie dinozaurów (około 65 mln lat temu) spowodowało zwolnienie wielu niszek ekologicznych – nie było już dużych zwinnych drapieżników ani stad roślinożerców, zniknęły latające pterozaurowy i olbrzymie gady pływające w morzach. Dotychczas małe i prymitywne ssaki zaczęły się szybko rozwijać i różnicować, zajmując kolejne środowiska. Początki ewolucji trąbowców sięgają właśnie tego okresu – **paleocenu** (65–55,8 mln lat temu) – i związane są z kontynentem afrykańskim. Pierwszymi znanymi przedstawicielami tego rzędu ssaków są: małe, wielkości psa, prawdopodobnie ziemnowodne *Phosphatherium escuilliei* (Gheerbrant i in. 1996) oraz osiągające wielkość tapira *Daouitherium rebouli* (Gheerbrant i in. 2002). Szczątki tych zwierząt odkryto w Maroku, pochodzą one z tej samej warstwy datowanej na przełom paleocenu i eocenu.

Eoceńskie trąbowce (55,8 – 33,9 mln lat temu), takie jak *Moeritherium* (ryc. 1), były zwierzętami wielkości dzika, również prowadzącymi ziemnowodny tryb życia (Sukumar 2003). Posiadały wydłużone siekacze, ale nie miały jeszcze trąby, a jedynie zgrubiałą górną wargę. W eocenie pojawiają się również większe, osiągające 1–1,5 m wysokości, *Numidotherium* i *Arcanotherium* (Delmer 2009), o krótkim ryju i lekko wydłużonych siekaczach żuchwy, wyglądem przypominające tapira. Zwierzęta te prowadziły bardziej naziemny tryb życia, żywiąc się liśćmi i gałązkami. Pod koniec eocenu pojawili się pierwsi przedstawiciele linii ewolucyjnej prowadzącej do *Deinotherium* – *Barytherium* (Gheerbrant, Tassy 2009). Niektóre z nich były rozmiarów *Moeritherium*, jednak w Egipcie odkryto szczątki *Barytherium grave* o rozmiarze współczesnych słońi. Zwierzęta te miały już trąbę.

Trąbowce opuszczały Afrykę kilka razy i rozprzestrzeniły się na cały świat, zasiedlając różnorodne środowiska, nie dotarły jedynie do Australii i na Antarktydę. Pięć rodzajów eoceńskich trąbowców (*Anthracobune*, *Ishatherium*, *Jozaria*, *Lammidhanian* i *Pilgrimella*) odkryto w Pakistanie i północno-zachodnich Indiach (Gingerich 1977, Gingerich i in. 1990; Wells, Gingerich 1983). Znaleźiska te potwierdzają, że pierwsze wyjście z Afryki nastąpiło bardzo wcześnie, na początku ewolucji tej grupy.

Już wśród wczesnych trąbowców zaznaczają się trendy ewolucyjne charakterystyczne dla całego rzędu (Shoshani 1998). Zwierzęta te stawały się coraz większe, a ich kończyny coraz dłuższe. Ryj, czyli górna warga, przekształcił się w trąbę. Specjalizacja pokarmowa spowodowała utratę kłów i zębów przedtrzonowych. Siekacze znacznie się powiększyły i wydłużyły w różnych grupach trąbowców, przyjmując różnorodne formy (ryc. 1–9) – mogły występować w jednej lub w obu szczękach, bywały różnej długości, zakrzywione w górę, w dół, lub proste, u niektórych przyjmowały kształt łopat, a u innych postać wydłużonych ciosów, które u mamutów przybierały kształt silnie zakrzywiony, podczas gdy np. *Anancus* miał ciosy bardzo długie i proste (Hautier i in. 2009, ryc. 5). Zęby trzonowe stopniowo przekształciły się w duże zęby złożone z równoległe ułożonych wąskich płytek i doskonale nadawały się do rozdrabniania listków i gałązek oraz trawy. Stopniowo zmienił się również sposób wymiany zębów trzonowych. U wielu przedstawicieli tej grupy, np. u słońi i mamutów, zęby te przesuwają się powoli do przodu i do góry,

a w trakcie użytkowania korony ich są ścierane. W ten sposób zwierzęta te wymieniały i wymieniają zęby sześć razy w życiu. Najwyższy stopień specjalizacji zębów trzonowych widoczny jest u plejstocenijskich mamutów, u których bardzo wysokie korony trzonowców i liczne, wąskie, poprzeczne płytki działały jak tarka, umożliwiając tym zwierzętom rozdrabnianie twardej trawy. Takie zmiany budowy zębów pociągnęły za sobą zmiany w budowie czaszki, która znacznie zwiększyła swoje rozmiary. Szyja stała się krótka, a mięśnie karku bardzo silne. W czaszce pojawiły się kości pneumatyczne, zawierające komory powietrzne, co częściowo zmniejsza ciężar czaszki.

Taki kierunek ewolucyjny spowodowany był zmianami klimatycznymi, a tym samym zmianami roślinności. W eocenie klimat zaczął się ochładzać, co spowodowało zmniejszenie obszarów mokradeł. Pojawiły się również sezonowe zmiany klimatu. Szczególnie w porze chłodnej rośliny stały się suchsze i twardsze, stanowiąc teraz mniej wartościowe i trudniejsze do przeżucia pożywienie. Roślinożerne zwierzęta przystosowywały się do tych zmian poprzez dokładniejsze rozdrabnianie pożywienia (specjalizacja zębów) oraz spożywanie większych ilości pokarmu i lepsze trawienie (przystosowanie układu pokarmowego i zwiększenie rozmiarów ciała).

W **oligocenie** (33,9–23,0 mln lat temu) klimat nadal się ochładzał. Z tego okresu znana jest np. *Phiomia* (ryc. 2). Zwierzę to osiągało około 2,5 m wysokości w kłębie, siekacze szczęki były wydłużone w postaci ciosów, natomiast siekacze żuchwy były również wydłużone, ale spłaszczone. W oligocenie obecne już były również dwie linie paleomastodontów: *Mammutidae* oraz *Gomphotheriidae*.

Dopiero **miocen** (23,0 – 5,3 mln lat temu) ponownie przyniósł ocieplenie klimatu, a trąbowce zaczęły się różnicować. Jedną z grup trąbowców – *Deinotheriidae* – zwraca szczególną uwagę (Lister, Bahn 2007, Huttunen, Göhlich 2002, Koufos i wsp. 2003, Calandra i wsp. 2008, Garevski, Markov 2011). Były to duże zwierzęta przypominające słonie – *Deinotherium giganteum* osiągał 4 m wysokości (szczątki największych osobników zaliczane są przez niektórych badaczy do innego gatunku: *Deinotherium gigantissimum*; ryc. 3). Miały charakterystyczne ciosy wyrastające z żuchwy i zakrzywione w dół. W szczęce górnej nie posiadały ciosów. Wyewoluowały w Afryce, a stamtąd rozprzestrzeniły się na Eurazję, nie dotarły jednak do Ameryki. Zwierzęta te przetrwały prawie niezmienione aż do plejstocenu.

Mammutidae rozprzestrzeniły się z Afryki na Eurazję i Amerykę Północną, gdzie pod koniec miocenu pojawił się amerykański mastodont (*Mammut americanum*). Gatunek ten przetrwał do końca plejstocenu, wymarł dopiero 11 500 lat temu (Lister, Bahn 2007), tak więc przez długi czas w Ameryce występował równocześnie z mamutem włochatym. Amerykański mastodont był mniejszy od mamuta włochatego – osiągał 2,4–3,0 m wysokości w kłębie. Jego grzbiet był prosty, a zęby przystosowane do gryzienia miękkich gałązek i liści.

Gomphotheridae również wyewoluowały w Afryce, skąd rozprzestrzeniły się na wszystkie kontynenty oprócz Australii i Antarktydy. Zwierzęta należące do tej grupy były bardzo zróżnicowane. *Gomphotherium* osiągało rozmiary współczesnego słonia indyjskiego, miało dwie pary ciosów – w górnej i dolnej szczęce – oraz krótką trąbę. Spokrewnione ze sobą *Platybelodon* i *Amebelodon* (ryc. 4) miały wystające, jednak stosunkowo krótkie ciosy górnej szczęki, żuchwa była mocno wydłużona, a dolne siekacze – duże i spłaszczone, tworząc rodzaj długiej łopaty wystającej z żuchwy (Lister,

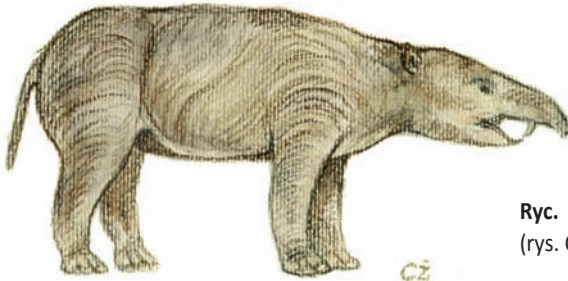
Bahn 2007). Zwierzęta te żyły prawdopodobnie na terenach podmokłych, wykorzystując tak wyspecjalizowane zęby do kopania w poszukiwaniu pożywienia.

W późnym miocenie klimat zaczął się ponownie ochładzać, co spowodowało rozprzestrzenianie się obszarów trawiastych. Zmiana ta miała zasadnicze znaczenie dla zwierząt roślinożernych przystosowanych do delikatniejszego pożywienia, jakim są liście, gałązki i owoce drzew. Trawa jest doskonale przystosowana do chłodnego klimatu. Jej listki są dużo twardsze niż liście drzew, a ponadto posiada ona zdolność ciągłego odrastania. Jednak z punktu widzenia roślinożerców jest ona dużo trudniejsza do przeżucia i strawienia, przez co staje się pokarmem mniej wartościowym i wymaga od zwierzęcia specjalnych przystosowań. Żucie trawy powoduje intensywne ścieranie koron zębów. Ekspansja obszarów trawiastych w znaczący sposób wpłynęła na ewolucję roślinożerców, takich jak koniowate, gryzonia czy trąbowce, które musiały przystosować się do nowego pożywienia oraz życia na otwartych przestrzeniach. Zęby trąbowców specjalizowały się tak, że ich korona stawała się wyższa, a budowa coraz bardziej złożona i mocniejsza.

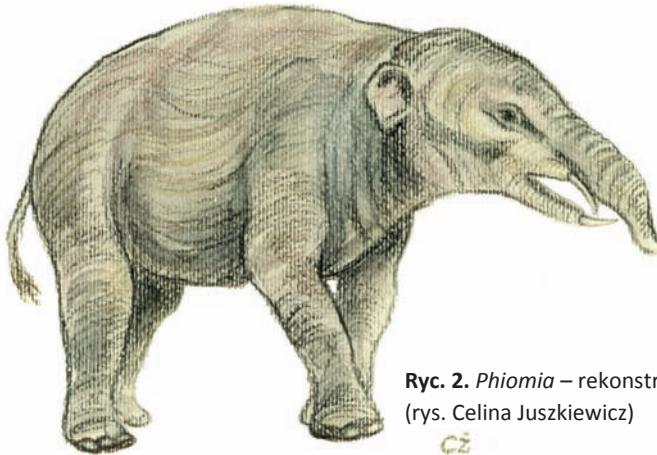
Bezpośrednie pochodzenie mamutów i współczesnych słońi nie jest jasne. Dawniej za przodków słońi uważano *Stegodontidae*, które wyewoluowały z *Gomphotheriidae*. Obecnie rodziny *Stegodontidae* i *Elephantidae* uznawane są za grupy siostrzane, a za przodków słońi uważa się zwierzęta należące do podrodziny *Stegotrabelodontinae*, należącej do *Elephantidae* (dawniej umieszczana w obrębie *Stegodontidae*) (Shoshani, Tassy 2005). Druga podrodzina słoniowatych – *Elephantinae* – obejmuje rodzaje: *Primelephas* (wymarły) (ryc. 6), *Palaeoloxodon* (rodzaj wymarły, którego przedstawicielem jest słoń leśny – *Palaeoloxodon antiquus*), *Loxodonta* (którego przedstawicielem jest współczesny słoń afrykański – *L. africana*, ryc. 7), *Elephas* (którego przedstawicielem jest współczesny słoń indyjski – *E. maximus*, ryc. 8) oraz *Mammuthus* (rodzaj wymarły, którego przedstawicielem jest np. mamut włochaty – *M. primigenius*, ryc. 9).

Na początku **pliocenu** (5,3–1,8 mln lat temu) w Afryce rozdzieliły się linie ewolucyjne *Loxodonta*, *Elephas* i *Mammuthus*. Najstarszy przedstawiciel mamutów, *Mammuthus subplanifrons*, występował około 5–4 mln lat temu we wschodniej i południowej Afryce (Lister, Bahn 2007). Zwierzę to żyło w klimacie tropikalnym i miało charakterystyczne dla mamutów spiralnie skręcone ciosy oraz spadzistą linię grzbietu. Jego potomkiem był występujący w północnej Afryce *Mammuthus africanavus*. Jeden z tych dwóch gatunków, prawdopodobnie *Mammuthus subplanifrons*, dał początek linii, która wyemigrowała z Afryki przez Azję Mniejszą i Turcję, i zawędrowała do Europy. Ich potomek, słabo poznany *Mammuthus rumanus*, pojawił się w południowej Europie około 3 mln lat temu. Dużo lepiej poznany został kolejny europejski gatunek mamuta – *Mammuthus meridionalis* (mamut południowy). Wyglądem przypominał współczesne słońie, jednak był od nich dużo większy (osiągał 4 m wysokości w kłębie). Przystosowany do umiarkowanego klimatu, prawdopodobnie trochę cieplejszego niż dzisiaj, nie posiadał jeszcze gęstego futra. Jego ciosy były już delikatnie spiralnie skręcone, jednak nie tak silnie jak u mamuta włochatego. Żywił się głównie liśćmi, gałązkami, owocami i orzechami drzew. Gatunek ten wymarł około 750 000 lat temu.

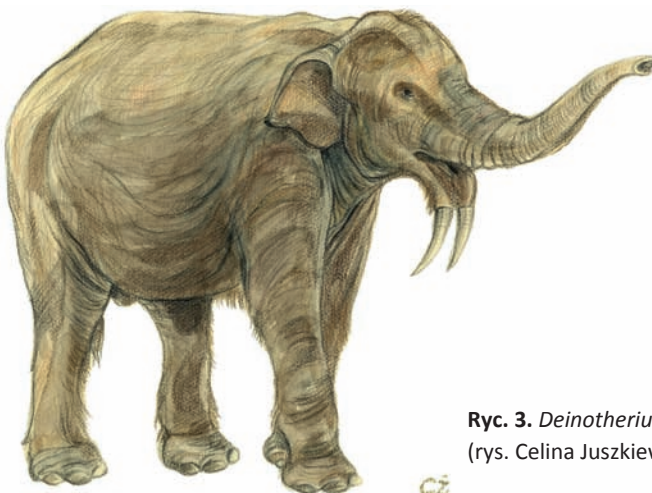
W **plejstocenie** (1,8–0,01 mln lat temu) klimat nadal się ochładzał. Około 2,0–1,5 mln lat temu w północno-wschodniej Eurazji pojawił się potomek



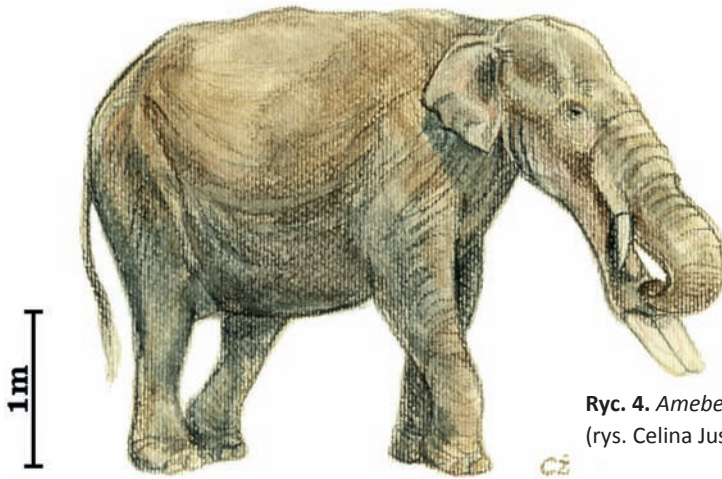
Ryc. 1. *Moeritherium* – rekonstrukcja
(rys. Celina Juskiewicz)



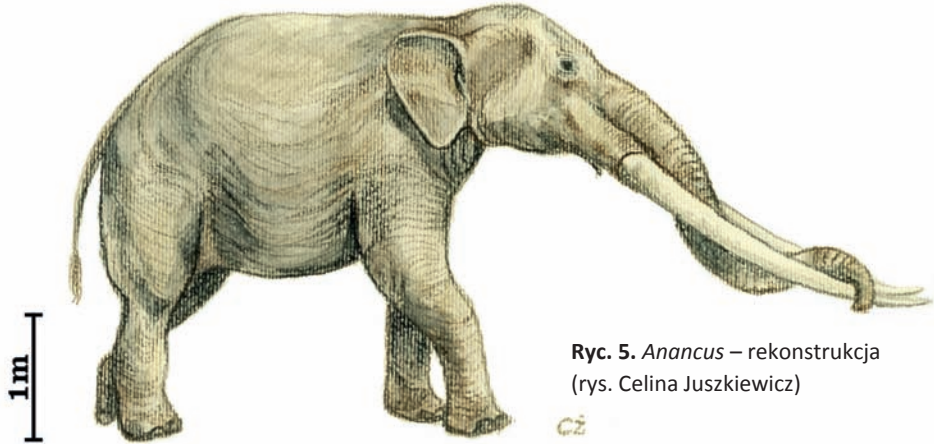
Ryc. 2. *Phiomia* – rekonstrukcja
(rys. Celina Juskiewicz)



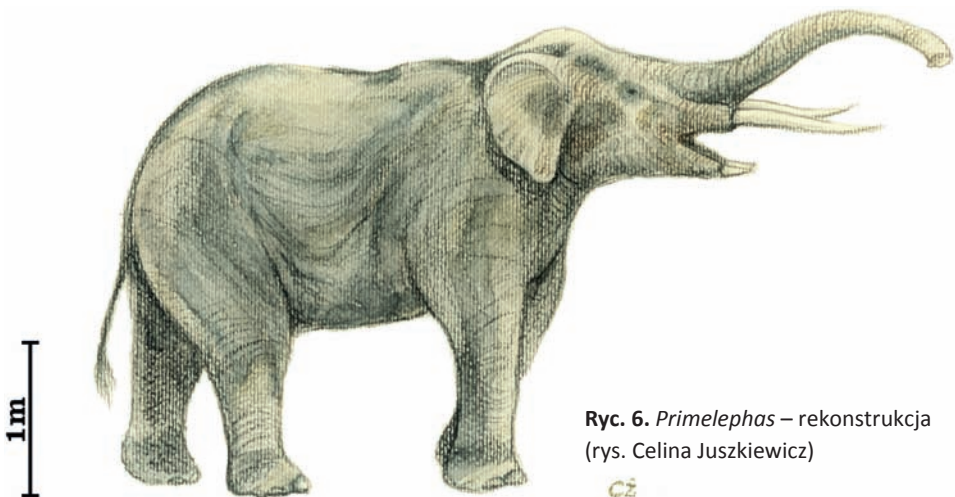
Ryc. 3. *Deinotherium* – rekonstrukcja
(rys. Celina Juskiewicz)



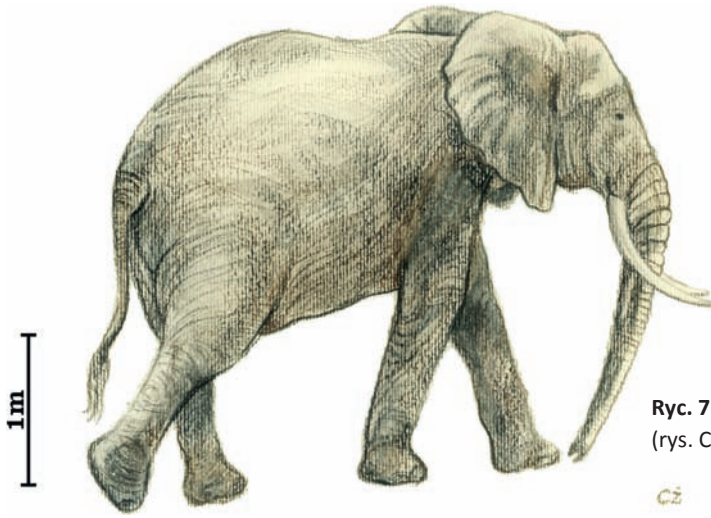
Ryc. 4. *Amebelodon* – rekonstrukcja
(rys. Celina Juskiewicz)



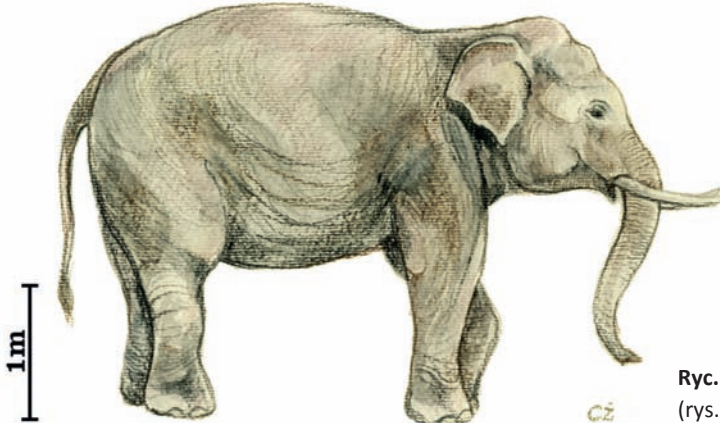
Ryc. 5. *Anancus* – rekonstrukcja
(rys. Celina Juskiewicz)



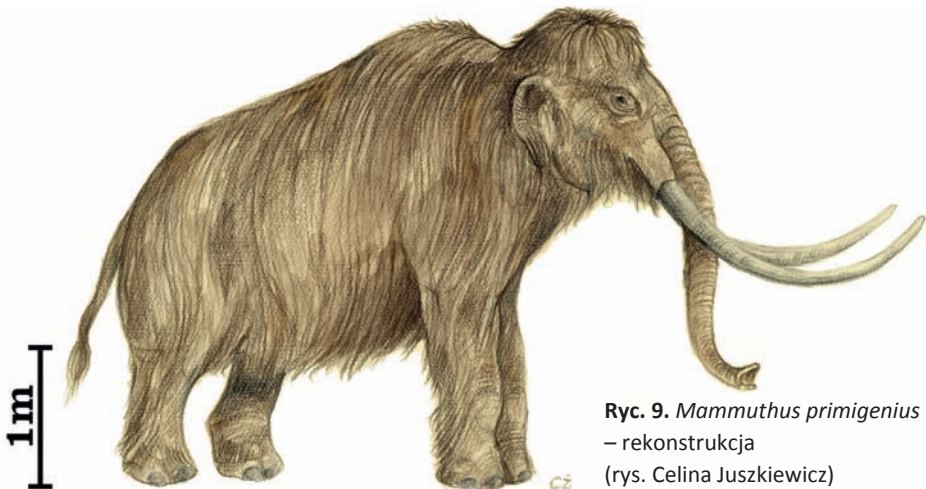
Ryc. 6. *Primelephas* – rekonstrukcja
(rys. Celina Juskiewicz)



Ryc. 7. *Loxodonta africana*
(rys. Celina Juskiewicz)



Ryc. 8. *Elephas maximus*
(rys. Celina Juskiewicz)



Ryc. 9. *Mammuthus primigenius*
– rekonstrukcja
(rys. Celina Juskiewicz)

M. meridionalis: *Mammuthus trogontherii* (mamut stepowy). *M. trogontherii* przywędrował do Europy 750 000 lat temu, zastępując tam swojego przodka. Jego zęby miały więcej szkliwa i wyższe korony niż u *M. meridionalis*, co stanowiło przystosowanie do żywienia się trawą. Był to największy z mamutów, osiągał 4,3 m wysokości w kłębie. Do podobnych rozmiarów dorastał (prawdopodobnie spokrewniony ze słoniem indyjskim) *Palaeoloxodon antiquus*, żyjący w tym samym okresie w cieplejszych i bardziej zalesionych regionach. Zasięgi obu gatunków częściowo się pokrywały. Około 1,5 mln lat temu *M. trogontherii* przedostał się przez Beringię do Ameryki Północnej. Jego potomkiem w tamtym rejonie był *Mammuthus columbi*, który osiągał 4 m wysokości w kłębie (Lister i wsp. 2005).

W Eurazji *M. trogontherii* stał się przodkiem mamuta włochatego, *Mammuthus primigenius*, który pojawił się około 750 000 lat temu w północno-wschodniej Syberii, a do Europy przywędrował około 150 000 lat temu. Zasiadła Europę i Azję, aż po dzisiejszą północną Mongolię, północno-wschodnie Chiny i Koreę Północną (Kahlke 1999). To właśnie mamut włochaty, jako najlepiej poznany, stał się symbolem epoki lodowcowej. Zwierzę to osiągało 2,75–3,4 m wysokości w kłębie i było doskonale przystosowane do zimnego klimatu, otwartych przestrzeni i żywienia się trawą. Około 100 000 lat temu mamut włochaty przedostał się do Ameryki Północnej, jego szczątki spotykane są w rejonie Alaski, Kanady i północnej części Stanów Zjednoczonych. Mamuty wymarły pomiędzy 14 000 a 10 000 lat temu. Jedynie na Wyspie Wrangla skarłowaciałe mamuty włochate można było spotkać jeszcze 4 000 lat temu (Lister, Bahn 2007, Vartanyan i wsp. 1993, Lister 1993).

Karłowate trąbowce na wyspach

Kilka razy niezależnie w swojej historii trąbowce przedostawały się na wyspy, gdzie w wyniku przystosowania do specyficznych wyspowych warunków rozmiary ich ciała znacznie malały (Palombo 2007, Palombo, Ferretti 2005). Do najstarszych przedstawicieli skarłowaciałych trąbowców należy mioceniński *Stegolophodon* z Japonii (Saegusa 2008). Z Jawy (Indonezja) znany jest karłowaty *Stegodon* (Aziz, Bergh 1995). Do karłowatych gatunków należy również np. *Mammuthus exilis*, zasiedlający wyspy w pobliżu Płw. Kalifornijskiego (Lister, Bahn 2007) pomiędzy 50 000 a 13 000 lat temu. Osiągał on około 1,2–1,5 m wysokości w kłębie. Karłowate gatunki (wywodzące się z różnych linii ewolucyjnych) znane są też z wysp Morza Śródziemnego (Ferretti 2008, Poulakakis i wsp. 2002). Należy do nich najmniejszy znany skarłowaciały gatunek słoni (*Elephas falconeri*), osiągający zaledwie 0,9 m wysokości w kłębie (Raia i wsp. 2003), a więc wielkość dużego dzika.

Dodatkowe źródła wiedzy o życiu i wyglądzie wymarłych gatunków

Oczywiście dane paleontologiczne są niekompletne, co powoduje, że posiadamy jedynie szczątkowe informacje na temat gatunków, które badamy. Nie jesteśmy też w stanie uniknąć błędów w interpretacji wyników. Podczas gdy w dużym stopniu możemy poznać ewolucję i środowisko życia wymarłych zwierząt (choć i tutaj nie unikniemy błędów), to jednak nadal niewiele wiemy o ich wyglądzie i zachowaniach społecznych. W przypadku trąbowców tego typu informacje jesteśmy w stanie uzyskać jedynie częściowo i tylko w odniesieniu do gatunków, które

wymarły niedawno, takich jak mamut włochaty. Z pomocą przychodzą tutaj zarówno porównania z gatunkami współczesnymi, jak i badania prowadzone na osobnikach zachowanych w wiecznej zmarzlinie, a nawet paleolityczne figurki i rysunki naskalne.

Najlepiej poznanym gatunkiem jest mamut włochaty. Zwierzę to było blisko spokrewnione ze współczesnymi słońmi i osiągało podobne do nich rozmiary. Dlatego też gatunki te są często porównywane, a informacje uzyskane na gatunkach współczesnych odnoszone są do mamuta. Zadaniem badaczy jest weryfikowanie tych założeń. Na podstawie szczątków kostnych oraz porównań ze słońmi wiemy np., że u mamuta włochatego wyraźnie zaznaczał się dymorfizm płciowy. Samce rosły szybciej i dłużej od samic, były więc od nich zdecydowanie większe i miały o wiele większe ciosy (Haynes 1991). Znaleźiska zamrożonych mamutów włochatych (Lister, Bahn 2007), a także rysunki naskalne wykonane przez paleolitycznych „łowców mamutów” wskazują, że pokryte one były gęstym długim brązowym futrem (włosy osiągały długość 30 cm na grzbiecie i aż 90 cm na brzuchu), miały małe owłosione uszy i krótki ogon. Trąba zakończona była dwoma chwytynymi wyrostkami – krótszym i dłuższym.

Struktura stada mamutów była prawdopodobnie bardzo zbliżona do tej u współczesnych słoni (Haynes 1991, Lister, Bahn 2007, Maschenko 2002). Stado słoni składa się z kilku, a nawet kilkudziesięciu osobników: dorosłych samic oraz ich młodych w różnym wieku i różnej płci. Przewodniczką stada zostaje najstarsza i najbardziej doświadczona samica. Podobnie jak u współczesnych słoni, samce mamutów osiągały dojrzałość płciową w wieku 13–15 lat. Był to okres, w którym opuszczały stado. Od tego momentu wędrowały samotnie lub w małych grupach samców o podobnych rozmiarach ciała i zbliżonej sile, złożonych z trzech do pięciu osobników. Podobieństwo takiej struktury stada do tej u mamutów potwierdza znalezisko ze stanowiska Sevsk (Rosja), gdzie odkryto szczątki stada mamutów, które zginęło razem w trakcie powodzi (Maschenko 2002). Stado to miało taką samą strukturę jak stado współczesnych słoni.

Skład diety mamutów rekonstruowany jest na podstawie dowodów pośrednich i bezpośrednich. Do pierwszych należy analiza gatunków roślin, które występowały na terenach zasiedlanych przez mamuty, oparta m.in. na analizach pyłkowych osadów (Mamakowa 2003). Dowody bezpośrednie stanowią szczątki roślinne wydobyte z odchodów i układu pokarmowego kilku osobników mamutów zachowanych w wiecznej zmarzlinie Syberii (Haynes 1991, Lister, Bahn 2007, Mol i wsp. 2003, Mol i wsp. 2006a, b, van Geel i wsp. 2008). Na tej podstawie stwierdzono, że dieta mamutów zdominowana była przez trawy i turzyce. Zwierzęta te spożywały również dużo roślin zielnych, krzewów oraz mchów.

Badania DNA

Badania DNA wymarłych zwierząt przyciągają szczególną uwagę. W filmie Spielberga *Park Jurajski* wydobyto z materiałów kopalnych DNA dinozaurów i powołano te dawno już wymarłe zwierzęta do życia. Idea ta rozbudziła wyobraźnię wielu osób. Nici DNA są bardzo delikatne i łatwo ulegają uszkodzeniom, dlatego też zrekonstruowanie genomu wymarłego zwierzęcia jest niezwykle trudne. Technologia pozwalająca uzyskać i analizować małe fragmenty DNA została opracowana

w latach 80. XX wieku. Dzisiaj jest już możliwe uzyskanie DNA z kości i zębów zachowanych w ziemi. W przypadku mamutów dysponujemy jednak nie tylko szczątkami kostnymi zachowanymi w ziemi, ale również zamrożonymi szczątkami zwierząt zachowanymi w wiecznej zmarzlinie Syberii i Alaski (Lister, Bahn 2007). Są to fragmenty ciał tych zwierząt, a czasami całe zwierzęta, które zachowały się wraz z włosami, skórą, mięśniami, organami wewnętrznymi i szpikiem kostnym – wszystko, o czym może marzyć naukowiec pragnący wydobyć DNA dawno wymarłego zwierzęcia. Oczywiście w tak zachowanych szczątkach DNA również ulega uszkodzeniom, jednak szansa uzyskania bardziej kompletnego materiału jest większa.

Po raz pierwszy DNA mamuta wyizolowano w 1985 roku, a w 1994 roku dwa niezależne zespoły uzyskały krótkie sekwencje mitochondrialnego DNA mamutów (Hagelberg i wsp. 1994, Höss i wsp. 1994). Najdłuższa sekwencja, jaką udało się wtedy uzyskać, to fragment genu cytochromu *b* o długości 375 par zasad. Dwa osobniki, od których pochodził ten DNA, miały co najmniej 47 000 lat, a jeden z nich liczył ponad 150 000 lat. Ponieważ są to zbyt stare szczątki, by można je było datować metodą radiowęglową (AMS), oszacowanie ich wieku oparto na szczątkach wymarłego leminga (*Dicrostonyx simplicior*), pochodzących z tej samej warstwy. Tamte i kolejne badania (Debruyne i wsp. 2003) DNA wciąż nie przynosiły jednoznacznej odpowiedzi na jedno nurtujące naukowców pytanie – czy mamut był bliżej spokrewniony ze słoniem afrykańskim czy z indyjskim? W 2006 roku udało się zmapować cały mitochondrialny DNA mamuta (ponad 16 000 par zasad) (Krause i wsp. 2006, Gee 2006). Dzięki temu możliwe było stwierdzenie, że linia ewolucyjna prowadząca do mamutów i współczesnych słoni oddzieliła się około 6 mln lat temu. Z badań mtDNA wynika, że najpierw oddzielili się przodkowie słoni afrykańskich, a niedługo potem, zaledwie około 440 000 lat później, rozdzieliły się linie mamutów i słoni indyjskich. Tak więc mamuty są trochę bliżej spokrewnione ze słoniami indyjskimi niż z afrykańskimi. W listopadzie 2008 roku ukazał się artykuł dokumentujący zsekwencjonowanie 3,3 miliardów par zasad jądrowego DNA mamuta (całkowitą długość oszacowano na około 4,7 miliardów par zasad) (Miller i wsp. 2008, Hofreiter 2008). Badania te potwierdziły bliższe pokrewieństwo mamutów ze słoniami indyjskimi oraz krótki czas pomiędzy oddzieleniem się linii prowadzącej do słoni afrykańskich a rozdzieleniem się mamutów od linii prowadzącej do słoni indyjskich.

Badania genetyczne mogą nam dostarczyć wiele nowych informacji na temat wyglądu, życia, ewolucji i wymarcia tych zwierząt (Lister, Bahn 2007). Po wyizolowaniu z DNA mamutów genu, który u żywych ssaków odpowiada za kolor sierści stwierdzono, że jego zmienność wpływała na aktywność produkcji pigmentu, a co za tym idzie na ciemniejsze lub jaśniejsze ubarwienie mamutów. Na podstawie tych badań możemy również stwierdzić, czy różne grupy mamutów mieszały się między sobą, czy też stanowiły odrębne lokalne populacje. Badania mtDNA wskazują na to, że syberyjskie mamuty rozdzieliły się na dwie grupy, z których jedna wymarła wcześniej (około 40 000 lat temu) niż druga (około 12 000 lat temu) (Lister, Bahn 2007). Badania jądrowego DNA potwierdzają wyodrębnienie się dwóch grup mamutów na Syberii, które morfologicznie (na podstawie szczątków kostnych) nie różniły się od siebie (Miller i wsp. 2008).

Nasuwa się oczywiście pytanie – czy możliwe jest sklonowanie mamuta? Rozpatrując tę kwestię od razu napotykamy szereg problemów, ponieważ

sklonowanie zwierzęcia to nie tylko zmapowanie większości jego genomu (Nicholls 2008, Lister, Bahn 2007). Nawet w najlepiej zachowanych szczątkach mamutów DNA stracił swoje ułożenie w chromosomy i jest mocno pofragmentowany. Nadal nie wiadomo, ile chromosomów miał mamut i w jaki sposób geny były w nich rozmieszczone (wraz ze wszystkimi zmianami, duplikacjami, delecjami i przemieszczeniami fragmentów DNA). DNA mamuta różnił się bowiem od DNA obu współczesnych gatunków słońi. Niektóre fragmenty DNA, jak na przykład centromery, są szczególnie trudne do dokładnego odtworzenia z powodu dużej liczby powtórzeń. Ponadto ssaki posiadają po dwie wersje każdego genu. W przypadku gdy jedna z kopii jest wadliwa, druga zazwyczaj maskuje ten efekt. Stworzenie zwierzęcia z identycznymi parami chromosomów spowodowałoby, że efekt każdego wadliwego genu byłby w pełni odczuwalny. Samo zsyntetyzowanie tak długiego DNA stanowi duży problem, ponieważ w warunkach *in vitro* długie łańcuchy DNA stają się niestabilne. Kolejny problem stanowią oocyty (komórki jajowe), do których w trakcie klonowania przenosi się DNA zwierzęcia, które ma być sklonowane. Teoretycznie można by pobrać oocyt od samicy słońia i wszczepić do niego DNA mamuta, jednak w praktyce już samo pobranie oocytu od słońicy stanowi duży problem, między innymi ze względu na rzadką owulację oraz rozmiary zwierzęcia i głębokie położenie macicy. Wymienione powyżej problemy są przykładem tego, z czym trzeba by się zmierzyć, chcąc sklonować mamuta.

Podsumowanie

W ewolucji trąbowców wyraźnie zaznaczają się pewne trendy ewolucyjne związane ze zmianami środowiska życia i pożywienia tych zwierząt. Pierwsze trąbowce pojawiły się w Afryce, skąd następnie rozprzestrzeniły się na cały świat (poza Australię i Antarktydą). Były stosunkowo małymi i średnimi zimnowodnymi zwierzętami. Miały już ruchliwy ryj i sterzące do przodu siekacze. Najprawdopodobniej przeszukiwały one ziemię i mokradła w poszukiwaniu bulw roślin, podobnie jak robią to dzisiaj dziki. Od nich oddzieliła się linia ewolucyjna prowadząca do syren (*Sirenia*), a więc zwierząt o w pełni wodnym trybie życia.

W ciągu ewolucji rozmiary ciała trąbowców powiększały się, a zwierzęta te prowadziły już bardziej naziemny tryb życia, chociaż jeszcze długo wiele gatunków związanych było ze środowiskiem podmokłym. Ryj wydłużał się, aż przekształcił się w trąbę. Jedynie rozmiary ciała gatunków, które przedostały się na wyspę, ulegały znacznej redukcji. Ochłodzenie klimatu w eocenie spowodowało kurczenie się mokradeł i zmianę roślinności, która stawała się coraz twardsza, przystosowując się do nowych warunków i sezonowych zmian klimatu. W wyniku dalszego ochłodzenia, w późnym miocenie, rozprzestrzeniły się otwarte tereny porośnięte twardą trawą. Te zmiany środowiska życia spowodowały u trąbowców specjalizację zębów, które stawały się coraz większe i coraz lepiej przystosowane do rozdrabniania mocno abrazyjnego pożywienia.

Obok tych głównych trendów ewolucyjnych intryguje ogromne zróżnicowanie siekaczy tych zwierząt. Trąbowce, w trakcie swojej ewolucji, wypróbowały niemal wszelkie możliwe formy i kombinacje siekaczy – krótkie, długie, w szczęce, w żuchwie lub w obu, proste, zakręcone w dół lub w górę, okrągłe lub płaskie na przekroju itd. Przyczyny takiego zróżnicowania i zastosowanie poszczególnych form siekaczy jest

przedmiotem domniemań naukowców, jednak prawdopodobnie nigdy nie poznamy odpowiedzi. U niektórych gatunków siekacze w formie ciosów mogły stanowić ochronę przed drapieżnikami lub narzędzie walki w konkurencji między samcami o partnerki, mogły też pomagać zwierzętom w zdobyciu pożywienia. Znane są np. dwie czaszki mamutów zakleszczone ciosami – zwierzęta te prawdopodobnie padły z głodu, nie mogąc się rozłączyć (Haynes 1991). Ślady starcia na ciosach mamutów świadczą o tym, że zwierzęta te używały je również do odgarniania śniegu (Lister, Bahn 2007). *Amebelodon* najprawdopodobniej wykorzystywał swoje spłaszczone szerokie dolne siekacze do wygrzebywania pożywienia na podmokłych terenach.

Podstawowym źródłem informacji o przodkach współczesnych gatunków są szczątki kostne. W niektórych przypadkach możliwe jest uzyskanie dodatkowych informacji z innych źródeł, takich jak DNA, porównanie z gatunkami współczesnymi, badania szczątków osobników zmumifikowanych, np. zachowanych w wiecznej zmarzlinie, a także rysunki naskalne i figurki wykonane np. z kości lub ceramiki pozostawione przez ludzi paleolitu, którzy mieli okazję obserwować przedstawiane przez siebie zwierzęta. Te dodatkowe źródła są nieocenione i wnoszą informacje, których nie byli byśmy w stanie uzyskać jedynie na podstawie szczątków kostnych.

Literatura

- Aziz F., van den Bergh G.D., 1995, *A dwarf Stegodon from Sambugmacan (Central Java, Indonesia)*, Proceedings of Kon. Ned. Akad. v. Wetensch, 98 (3), s. 229–241.
- Calandra I., Göhlich U.B., Merceron G., 2008, *How could sympatric megaherbivores coexist? Example of niche partitioning within a proboscidean community from the Miocene of Europe*, Naturwissenschaften, 95, s. 831–838.
- Debruyne R., Barriel V., Tassy P., 2003, *Mitochondrial cytochrome b of Lyakhov mammoth (Proboscidea, Mammalia): new data and phylogenetic analyses of Elephantidae*, Molecular Phylogenetics and Evolution, 26, s. 421–434.
- Delmer C., 2009, *Reassessment of the generic attribution of Numidotherium savagei and the homologies of lower incisors in proboscideans*, Acta Palaeontologica Polonica, 54 (4), s. 561–580.
- Ferretti M.P., 2008, *The dwarf elephant Palaeoloxodon mnaidriensis from Puntali Cave, Carini (Sicily; late Middle Pleistocene): Anatomy, systematics and phylogenetic relationships*, Quaternary International, 182, s. 90–108.
- Garevski R., Markov G.N., 2011, *A Deinotherium gigantissimum (Mammalia, Proboscidea) palate with deciduous dentition from the area of Veles, Republic of Macedonia*, Paläontol Z, 85, s. 33–36.
- Gee H., 2006, *Memories of mammoths*, Nature, 439, s. 673.
- Gheerbrant E., Sudre J., Cappetta H., 1996, *A Palaeocene proboscidean from Morocco*, Nature, 383, s. 68–70.
- Gheerbrant E., Sudre J., Cappetta H., Iarochène M., Amaghazaz M., Bouya B., 2002, *A new large mammal from the Ypresian of Morocco: Evidence of surprising diversity of early proboscideans*, Acta Palaeontologica Polonica 47 (3), s. 493–506.
- Gheerbrant E., Tassy P., 2009, *L'origine et l'évolution des éléphants*, C. R. Palevol, 8, s. 281–294.

- Gingerich P.D., 1977, *A small collection of fossil vertebrates from the middle Eocene Kuldana and Kohat Formations of Punjab (Pakistan)*, Contributions from the museum of paleontology, the University of Michigan, 24 (18), s. 190–203.
- Gingerich P.D., Russell D.E., Wella N.A., 1990, *Astragalus of Anthracobune (Mammalia, Proboscidea) from the early-middle Eocene of Kashmir*, Contributions from the museum of paleontology, the University of Michigan, 28 (7), s. 71–77.
- Hagelberg E., Thomas M.G., Cook Jr Ch.E., Sher A.V., Baryshnikov G.F., Lister A.M., 1994, *DNA from ancient mammoth bones*, Nature, 370, s. 333–334.
- Hautier L., Mackaye H.T., Lihoreau F., Tassy P., Vignaud P., Brunet M., 2009, *New material of Anancus kenyensis (proboscidea, mammalia) from Toros-Menalla (Late Miocene, Chad): Contribution to the systematics of African anancines*, Journal of African Earth Sciences, 53, s. 171–176.
- Haynes G., 1991, *Mammoths, Mastodonts and Elephants: Biology, Behavior, and the Fossil Record*, Cambridge University Press.
- Hofreiter M., 2008, *DNA sequencing: Mammoth genomics*, Nature, 456, s. 330–331.
- Höss M., Pääbo S., Vereshchagin N.K., 1994, *Mammoth DNA sequences*, Nature, 370, s. 333.
- Huttunen K., Göhlich U.B., 2002, *A partial skeleton of Prodeinotherium bavaricum (Proboscidea, Mammalia) from the Middle Miocene of Unterzolling (Upper Freshwater Molasse, Germany)*, Geobios, 35, s. 489–514.
- Kahlke R.D., 1999, *The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene Mammuthus-Coleodonta Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals)*, Mammoth Site of Hot Springs, Fenske Companies, Rapid City, SD, USA.
- Koufos G.D., Zouros N., Mourouzidou O., 2003, *Prodeinotherium bavaricum (Proboscidea, Mammalia) from Lesvos island, Greece; the appearance of deinotheres in the Eastern Mediterranean*, Geobios, 36, s. 305–315.
- Krause J., Dear P.H., Pollack J.L., Slatkin M., Spriggs H., Barnes I., Lister A.M., Ebersberger I., Pääbo S., Hofreiter M., 2006, *Multiplex amplification of the mammoth mitochondrial genome and the evolution of Elephantidae*, Nature, 439, s. 724–727.
- Lister A.M., 1993, *Mammoths in miniature*, Nature, 362, s. 288–289.
- Lister A.M., Bahn P.G., 2007, *Mammoths, giants of the ice age*, Frances Lincoln Limited Publishers, London.
- Lister A.M., Sher A.V., van Essen H., Wei G., 2005, *The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia*, Quaternary International, 126–128, s. 49–64.
- Mamakowa K., 2003, *Czwartorzęd: Plejstocen*, [w:] S. Dybowa-Jachowicz, A. Sadowska, *Palinologia*, Wydawnictwo Instytutu Botaniki PAN, s. 235–273.
- Maschenko E.N., 2002, *Individual development, biology and evolution of the woolly mammoth Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)*, Cranium, 19 (1).
- Miller W., Drautz D.I., Ratan A., Pusey B., Qi J., Lesk A.M., Tomsho L.P., Packard M.D., Zhao F., Sher A., Tikhonov A., Raney B., Patterson N., Lindblad-Toh K., Lander E.S., Knight J.R., Irzyk G.P., Fredrikson K.M., Harkins T.T., Sheridan S., Pringle T., Schuster S.C., 2008, *Sequencing the nuclear genome of the extinct woolly mammoth*, Nature, 456, s. 387–390.
- Mol D., Shoshani J., Tikhonov A., van Geel B., Sano S., Lazarev P., Boeskorov G., Agenbroad L.D., 2006a, *The Yukagir mammoth: brief history, 14c dates, individual age, gender, size, physical and environmental conditions and storage*, Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki (AUTH), Special volume 98, s. 299–314.

- Mol D., Tikhonov A., van der Plicht J., Kahlke R.D., Debruyne R., vanGeel B., van Reenen G., Pals J.P., de Marliave C., Reumer J.W.F., 2006b, *Results of the CERPOLEX/Mammuthus Expeditions on the Taimyr Peninsula, Arctic Siberia, Russian Federation*, Quaternary International, 142–143, s. 186–202.
- Mol D., Tikhonov A.N., van der Plicht J., Bolshiyarov D.Y., 2003, *Discoveries of woolly mammoth, Mammuthus primigenius (Proboscidea: Elephantidae) and some other Pleistocene mammals on the Taimyr Peninsula*, Russian Journal of Theriology, 2 (2), s. 77–95.
- Nicholls H., 2008, *Let's make a mammoth*, Nature, 456, s. 310–314.
- Palombo M.R., 2007, *How can endemic proboscideans help us understand the „island rule“? A case study of Mediterranean islands*, Quaternary International, 169–170, s. 105–124.
- Palombo M.R., Ferretti M.P., 2005, *Elephant fossil record from Italy: knowledge, problems, and perspectives*, Quaternary International, 126–128, s. 107–136.
- Poulakakis N., Theodorou G.E., Zouros Z., Mylonas M., 2002, *Molecular Phylogeny of the Extinct Pleistocene Dwarf Elephant Palaeoloxodon antiquus falconeri from Tilos Island (Dodekanisa, Greece)*, Journal of Molecular Evolution, 55(3), s. 364–374.
- Raia P., Barbera C., Conte M., 2003, *The fast life of a dwarfed giant*, Evolutionary Ecology, 17, s. 293–312.
- Saegusa H., 2008, *Dwarf Stegolophodon from the Miocene of Japan: Passengers on sinking boats*, Quaternary International, 182, s. 49–62.
- Shoshani J., 1998, *Understanding proboscidean evolution: a formidable task*, Tree, 13, s. 480–487.
- Shoshani J., Tassy P., 2005, *Advances in proboscidean taxonomy & classification, anatomy & physiology, and ecology & behavior*, Quaternary International, 126–128, s. 5–20.
- Sukumar R., 2003, *The living elephants: evolutionary ecology, behavior, and conservation*, Oxford University Press.
- van Geel B., Aptroot A., Baittinger C., Birks H.H., Bull I.D., Cross H.B., Evershed R.P., Graven-deel B., Kompanje E.J.O., Kuperus P., Mol D., Nierop K.G.J., Pals J.P., Tikhonov A.N., van Reenen G. van Tien-deren P.H., 2008, *The ecological implications of a Yakutian mammoth's last meal*, Quaternary Research, 69, s. 361–376.
- Vartanyan S.L., Garutt V.E., Sher A.V., 1993, *Holocene dwarf mommoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic*, Nature, 362, s. 337–340.
- Wells N.A., Gingerich P.D., 1983, *Review of eocene Anthracobunidae (Mammalia, Proboscidea) with a new genus and species, Jozaria palustris, from the Kuldana Formation of Kohat (Pakistan)*, Contributions from the museum of paleontology, the University of Michigan, 26 (7), s. 117–139.

Morphological diversity of proboscides (Proboscidea) from the evolutionary point of view

Abstract

The article concentrates on the evolutionary aspect of biodiversity in proboscides (Proboscidea). Main evolutionary trends in this group include the increase in body size and teeth specialization due to spread of grasslands and shrinking of marsh areas (which were the natural environment of the first proboscides). Furthermore, the great diversity of incisor forms in proboscides and the specific adaptations of insular species is overviewed and illustrated. Studying the extinct species requires referring to many different sources of information. In the case of proboscides we can combine morphometrical and morphological analysis of bones, DNA research, comparison to extant species, as well as Paleolithic human paintings in caves and examination of individuals from the permafrost of Siberia and Alaska.

Alina Krzemińska

Uniwersytet Pedagogiczny

Instytut Biologii

Zakład Edukacji, Komunikacji i Mediacji Przyrodniczej

ul. Podbrzezie 3, 31-054 Kraków