

Streszczenie

Zajęczaki (Lagomorpha) to jedna z najstarszych grup współczesnych ssaków (Mammalia). Są one obecnie reprezentowane przez króliki i zające (Leporidae) oraz szczekuszki (Ochotonidae). Uwzględniając ich bezpośrednich przodków, początki tej grupy sięgają wczesnego paleocenu, a więc około 60 milionów lat. W przeciwieństwie do innych grup ssaków (np. naczelnych czy tapirów) ich morfologia znacząco nie zmieniła się od tego czasu. Ze względu na konserwatywną anatomię szkieletu podobne adaptacje pojawiały się wielokrotnie w ewolucji zajęczaków, niezależnie w różnych grupach. Dlatego też trudno jest określić cechy wynikające ze zbieżnej ewolucji od charakterystycznych dla poszczególnych linii. Konserwatywna morfologia zajęczaków wpływa również na próby odtworzenia ich pokrewieństwa z innymi grupami ssaków. Przez lata uznawano zajęczaki za gryzonia (Rodentia, w tym, m.in., myszy, wiewiórki, bobry czy jeżozwierze), choć postulowano również Lagomorpha jako odrębną monofiletyczną linię. Wreszcie analiza molekularna przeprowadzona na początku XXI wieku określiła pozycję zajęczaków w drzewie genealogicznym ssaków, wskazując na ich odrębność od gryzoni. Chociaż związki zajęczaków z innymi ssakami są obecnie znane, pokrewieństwa w obrębie tej grupy są nadal niejasne. Wiele wymarłych gatunków prezentuje mozaikę cech charakterystycznych dla dwóch głównych dzisiejszych linii zajęczaków, Leporidae i Ochotonidae, więc tylko obszerne i wieloaspektowe badanie tej grupy ma szansę przedstawić wiarygodną rekonstrukcję ich historii ewolucyjnej. Wymarłe zajęczaki są znane głównie z zębów, więc niniejsza praca koncentruje się na cechach uzębienia: zmianach zachodzących w trakcie ewolucji w mikrostrukturze szkliwa i morfologii zębów.

Przekroje siekaczy oraz zębów policzkowych zostały pobrane z 19 gatunków zajęczaków w celu prześledzenia zmian w ich mikrostrukturze szkliwa. Struktura szkliwa siekaczy pokazuje, że podczas ewolucji zajęczaków wzmocnienie szkliwa następowało co najmniej na dwa sposoby: (1) poprzez komplikację przeplatania się pryzm budujących szkliwo jednowarstwowe lub (2) poprzez podział szkliwa na dwie warstwy i komplikację pryzm w warstwach. Obecność szkliwa jednowarstwowego jest plezjomorficzna u zającowatych, których pożywienie zwykle nie zawiera twardego materiału roślinnego. Kontrastuje to ze szczekuszkami, u których dieta składa się z suchych i twardych roślin; dlatego, aby zapobiec pękaniu, wzmocnienie mikrostruktury siekaczy było istotne w celu przyjmowania twardego pokarmu. Zęby policzkowe zajęczaków zawsze mają dwuwarstwowe szkliwo, w którym warstwa zewnętrzna wykazuje tendencję do

pogrubiania rozszerzania się, a budujące ją pryzmy do układania się w krzyżujące się wiązki, tworząc szkliwo nieregularne charakterystyczne dla współczesnych gatunków. Pojawienie się tego typu szkliwa wiąże się ze wzmocnieniem jego struktury i występuje również u innych ssaków roślinożernych. Sprawia, że zęby są bardziej odporne na ścierające działanie krzemionki i włókien roślinnych. Wraz z nieregularnym szkliwem, na przystosowanie do pobierania takiego pokarmu wskazuje również obecność bezkorzeniowych zębów wysokokoronowych (hypsodoncja). Jednakże, choć hypsodoncja pojawiła się u zajęczaków już w środkowym eocenie, to jej wykształcenie nie było skorelowane z jednoczesnym powstaniem nieregularnego szkliwa. Ponadto wydaje się, że w obrębie Lagomorpha hypsodoncja pojawiała się kilkakrotnie i niezależnie u różnych gatunków, w zależności od zamieszkiwanego przez nie środowiska. Struktura przypominająca nieregularne szkliwo pojawiła się we wczesnym miocenie w linii zajęcowatych oraz w środkowym miocenie u szczekuszkowatych. Nieregularne szkliwo pojawiło się więc co najmniej dwukrotnie w ewolucji zajęczaków, niezależnie w linii Ochotonidae i Leporidae.

Obfitość znalezisk zębów wymarłych zajęczaków dała możliwość zbadania na dużą skalę zróżnicowania zębów policzkowych. Analizę kształtu wykonano dla 7 041 zębów wymarłych i kopalnych zajęczaków. Analiza obejmuje 40 rodzajów, które stanowią statystycznie istotną próbę do analizy różnorodności tej grupy w Europie od oligocenu do holocenu. Badana próba zawiera również Duplicidentata z Azji i Ameryki Północnej, co daje pogląd na zmienność kształtu zębów również na innych kontynentach od eocenu do dziś. Stopień zmienności wymarłych Lagomorpha przewyższa zmienność obserwowaną u dzisiejszych rodzajów (*Lepus*, *Oryctolagus* i *Ochotona*). Największe zróżnicowanie morfologiczne można zauważyć w miocenie Azji i Europy. Zakres zmienności wewnątrzpopulacyjnej dzisiejszych taksonów jest również znacznie mniejszy w porównaniu z wymarłymi gatunkami i nie pokrywa się z rodzajami eoceńskimi. Zmiany kształtu zębów policzkowych, mikrostruktury szkliwa i pojawienie się hypsodoncji wydają się być skorelowane z przemianami roślinności wynikającymi z globalnych zmian klimatu. W eocenie, najcieplejszej epoce kenozoicznej, na półkuli północnej dominowały lasy subtropikalne z roślinnością liściastą. Na pograniczu eocenu i oligocenu postępujące ochładzanie klimatu spowodowało ekspansję krzewów kserofitycznych w Azji Wschodniej oraz lasów iglastych i lasów zawsze zielonych twardolistnych w Europie, ale w Ameryce Północnej lasy mieszane i lasy podzwrotnikowe nie zmieniły się znacznie. W związku z tym zajęczaki występujące w Azji rozwinęły wtórne ostrza tnące (ang. *secondary shearing*

blades) będące przystosowaniem do żerowania na twardym materiale roślinnym, a z powodu ekspansji suchych obszarów na półkuli północnej, szczekuszkowate rozprzestrzeniły się we wczesnym miocenie do Europy, Ameryki Północnej i Afryki. Jednak pojawienie się we wczesnym miocenie traw oraz ich ekspansja po wymieraniu w późnym miocenie (ang. *middle Miocene extinction peak*) spowodowało zmniejszenie się różnorodności zajęczaków: wymieranie gatunków z zębami ukorzenionymi, preferujących miękki materiał roślinny, oraz zmniejszenie zróżnicowania Ochotonidae, których dieta jest ograniczona do twardych roślin, a nie ziół występujących na terenach otwartych. W późnym miocenie, kiedy obszary trawiaste zdominowały krajobraz, preferujące otwarte przestrzenie zajęcowate migrowały z Ameryki Północnej do Azji i Europy, różnicując w plio-plejstocenie.

Wymarłe zajęczaki są zwykle marginalnie reprezentowane w wielkoskalowych analizach filogenetycznych Glires (grupa obejmująca zarówno zajęczaki, jak i gryzonie), co daje niepełny obraz pokrewieństw w obrębie Lagomorpha. Przedstawione w niniejszej pracy drzewo filogenetyczne obejmujące 53 gatunki zajęczaków jest pierwszą próbą kompleksowej rekonstrukcji ich wzajemnych powiązań i ewolucji. Uzyskany wynik sugeruje nową klasyfikację zajęczaków, więc przedstawiono również przegląd grup taksonomicznych zajęczaków. Powszechnie stosowany tzw. takson-worek „Palaeolagidae” jest nieważny, a gatunki, które zostały sklasyfikowane w ramach tego taksonu, należą w rzeczywistości do Ochotonidae, Leporidae lub do filogenetycznego pnia. Ponadto, kilka gatunków okazuje się parafiletycznych, więc konieczna jest ich rewizja. Wyniki rzucają nowe światło na zrozumienie relacji i zróżnicowania Lagomorpha od eocenu do końca miocenu.