

JERZY DZIK

## **Adama Urbanka (1928-2014) poszukiwania sensu w ewolucji**

Paleontologia jest jednym z niewielu pól aktywności polskich badaczy, na którym udało się im wybić ponad światową przeciętną i wpłynąć na zawartość akademickich podręczników. To skutek prawie stuletniego kumulowania dorobku wielu uczonych, poczynając od twórcy warszawskiej szkoły paleontologii, Romana Kozłowskiego (1889-1977). Wśród paleontologów o szczególnej roli w formowaniu swoistości tej szkoły był zmarły 3 czerwca 2014 roku Adam Urbanek, członek rzeczywisty i były wiceprezes Polskiej Akademii Nauk, członek zagraniczny Rosyjskiej Akademii Nauk, były dyrektor Instytutu Paleobiologii PAN i profesor zwyczajny Wydziału Geologii Uniwersytetu Warszawskiego. Profesor Adam Urbanek poświęcił życie badaniom biologii wymarłych zwierząt – graptolitów. Był twórcą teorii wyjaśniającej odmienności anatomii w obrębie ich kolonii genetycznie jednorodnych osobników. Przy użyciu mikroskopii elektronowej udowodnił białkową strukturę szkieletu tych kolonii. Dzięki wiedzy o rzeczywistym przebiegu ewolucji, umiejętności dociekliwej interpretacji danych i niezwyklej erudycji stał się międzynarodowym autorytetem w dziedzinie ewolucjonizmu. Jego podręczniki i publikacje formowały intelektualnie pokolenia polskich przyrodników. Choć wiek i zdrowie ograniczyły jego publiczną aktywność w ostatnich latach, do końca życia pozostawał dla polskich przyrodników niedoścignionym wzorcem naukowej mądrości, rzadkiej precyzji i elegancji języka oraz niezwyklej poczucia humoru.

Adam Urbanek urodził się 15 kwietnia 1928 roku w Krośnie nad Wisłokiem (dosłownie, bo dom stał na brzegu rzeki). We wspomnieniach Profesora jego ojciec czuł się na posadzie urzędnika Ubezpieczalni Społecznej niedoceniony, a zgorzknienie i krytyczny stosunek do sanacyjnego rządu miały przenieść się na późniejszą postawę polityczną syna. W roku śmierci ojca, latem 1944, Adam miał 16 lat i ukończoną w roku 1941 szkołę powszechną. Znajdująca się w trudnej sytuacji materialnej matka, pielęgniarzka z zawodu, nie była w stanie zapewnić synowi warunków do kształcenia. Stał się więc samoukiem z rozbudzoną pasją do biologii. Podjął jednak systematyczną naukę od późnej jesieni 1944 roku, po zakończeniu działań wojennych, i w 1946 uzyskał „małą maturę”. Zatrudnił się wtedy jako laborant w Pracowni Mikropaleontologicznej Instytutu Nafto-

wego w Krośnie. W roku 1948 uzyskał świadectwo maturalne w liceum ogólnokształcącym typu matematyczno-fizycznego, co umożliwiło wstąpienie na Uniwersytet Jagielloński i rozpoczęcie studiów biologii. Po roku przeniósł się na Uniwersytet Warszawski. Zapewne doświadczenia z pracy w Krośnie określiły wybór paleozoologii jako specjalizacji, zachował jednak do końca życia rozległe zainteresowania także innymi dziedzinami biologii.

Wejście między warszawskich paleozoologów to uznanie prof. Romana Kozłowskiego za nauczyciela i opiekuna naukowego. To też przywiązanie do graptolitów jako obiektu badań, bo Roman Kozłowski zawdzięcza swą światową sławę odkryciu, że wymarłe graptolity były wielką gałęzią ewolucyjną dziś reliktovej gromady półstrunowców pióroskrzelnych. Na początku roku 1951 Adam Urbanek został zastępcą asystenta w Zakładzie Paleozoologii Uniwersytetu Warszawskiego, by w październiku 1952 roku przedłożyć pracę magisterską o morfologii dwu sylurskich graptolitów z polodowcowych głazów narzutowych. Była to zaródź monografii, która zapewniła Adamowi Urbankowi doktorat w 1957 roku i publikację w przetrwałej z czasów przedwojennych serii wydawniczej „Palaeontologia Polonica”.

Adam Urbanek nie stał się zwykłym kontynuatorem badań graptolitów prowadzonych przez Romana Kozłowskiego, solidnego i skrupulatnego badacza przywiązanego do pozytywizmu metodologicznego jako narzędzia w jego opinii całkowicie wystarczającego do przeprowadzenia właściwego naukowego wnioskowania. Jego młodego ucznia pociągały raczej generalia, a w szczególności możliwość wykorzystania materiału kopalnego do interpretacji ewolucyjnych. Trzeba jednak przypomnieć, że nie były to czasy sprzyjające krytycznemu osądowi faktów naukowych. Z tego względu szczególnych barw nabiera jedyny artykuł w języku rosyjskim, który kiedykolwiek ukazał się w międzynarodowym czasopiśmie „Acta Palaeontologica Polonica”, założonym i redagowanym wówczas przez Romana Kozłowskiego.

Rzecz pozornie neutralna politycznie – rozważania o ewolucji otwornic z kredowych skał Kazimierza nad Wisłą, od strony systematycznej opracowane przez Krystynę Pożaryską (1914-1989), a zinterpretowane teoretycznie przez Adama Urbanka jako drugiego autora ukazała się w 1956 roku, rok po jego zagranicznych stażach w Moskwie i Pradze, które najwidoczniej uświadomiły mu, co dzieje się w stalinowskiej nauce. Jego komentarz w publikacji odnosi się wprost do zakazanej wtedy genetyki populacyjnej, z powołaniami na Amerykanina Fiodora Dobrzańskiego (Theodosius Dobzhansky 1900-1975), pracującego w Niemczech Nikołaja W. Timofiejew Ressowskiego (N.V. Timofeev-Ressovsky 1900-1981) i Iwana I. Szmahauzena (I.I. Schmalhausen 1884-1963), karnie usuniętego z kierowniczych stanowisk za nieprawomyślną krytykę Trofima Łysenki. Był to oczywisty manifest kierowany do rosyjskich czytelników, którego sens w dzisiejszych czasach trudny jest już do odczytania.

Warto zauważyć, że działania te podjął badacz liczący sobie 28 lat, nie całkiem odporny na indoktrynację ideologiczną, której nie potrafiło się przeciw oprzeć tak wielu jego rówieśników. Nie wiem, jakie znaczenie miała w nich inspiracja ze strony prof. Romana Kozłowskiego, który zapewniał swoim podopiecznym szczególne warunki izolacji od politycznych nacisków. Kultura rosyjska pozostała bliska Adamowi Urbankowi z wzajemnością. Realistycznie oceniał proporcje między polskim i rosyjskim wkładem w naukę światową, czego dziś nazbyt często nam brakuje. Cenił tamtejsze wycucie hierarchii i próbował je (bezsukutecznie) przenosić na warszawski grunt. Po latach doceniono jego wkład w przywrócenie nauce rosyjskiej zakazanej historii i w 1994 roku uhonorowany został członkostwem zagranicznym Rosyjskiej Akademii Nauk. W 1998 roku zdecydował się zostać, głównie ze względów rodzinnych, stałym przedstawicielem PAN w Moskwie.

Zanim to nastąpiło, były lata aktywności badawczej i dydaktycznej Adama Urbanka na Wydziale Geologii Uniwersytetu Warszawskiego. Głównym jego atutem było nieprzeciętnie głębokie rozumienie biologii, które wykorzystał do interpretacji uzyskanych przez siebie danych o morfologii szkieletu kolonii graptolitów. Najważniejszą konkluzją rozprawy habilitacyjnej z 1960 roku była hipoteza wyjaśniająca odmienności morfologiczne między osobnikami w obrębie zespołu genetycznie identycznych osobników (klonu) powstałego drogą pączkowania. Przyczyną gradientu morfologicznego miały być hormon (czynnik morfogenetyczny) wydzielany przez pierwszego osobnika – jedyne powstałego drogą płciową (z metamorfozy larwy).

Uprawiane przez zespół prof. Romana Kozłowskiego pozyskiwanie skamieniałości z głązów narzutowych było w znacznej części wymuszone przez sytuację polityczną ówczesnego świata, kiedy nie było mowy o opróbkowaniu odsłoneń paleozoicznych skał z graptolitami w Skandynawii i Estonii, skąd pochodzą głązy. Pozbawiało to badaczy ścisłej wiedzy o następstwie czasu geologicznego, niezbędnej do wnioskowania o przebiegu ewolucji. Drugą stroną politycznej zależności od Moskwy i gospodarczej autarkii był jednak korzystny dla paleontologów bezprzykładny nakład środków na poszukiwania geologiczne. Wśród ogromu materiału z wierceń wykonanych w tych czasach znalazły się rdzenie dające dostęp do niezaburzonego następstwa warstw sylurskich łupków graptolitowych na Podlasiu. Nowy materiał dostarczył imponującej dokumentacji przemian ewolucyjnych w czasie geologicznym. Umożliwił też opublikowanie w 1963 roku morfofizjologicznej interpretacji zadziwiających zjawisk w rozwoju kolonii, np. skutków opóźnionego formowania nowych gałązek kolonii z pierwszego osobnika (bipolarnie) czy regeneracji mechanicznie obłamanych gałązek. To ostatnie zjawisko dało asumpt do zastosowania metodologii wnioskowania hipotetyczno-dedukcyjnego w odniesieniu do zjawisk dziejących się przed ponad 400 mln lat. Przyroda dokonywała samorzutnie eksperymentów oczekiwanych przez badacza, pozwalając mu na porównanie rezultatów

z postulatami teorii! W serii kolejnych monografii Adam Urbanek odtworzył zapisany w sylurskich łupkach Podlasia przebieg ewolucji wielu nieznanych dotąd linii ewolucyjnych graptolitów z niespotykaną w literaturze precyzją.

Rezultaty badań nad mechanizmami wzrostu kolonii graptolitów i przebiegiem ich ewolucji zostały docenione przez znawców, przede wszystkim najbardziej wówczas wpływowego badacza graptolitów, profesora uniwersytetu w Cambridge Olivera M.B. Bulmana, do którego Adam Urbanek w 1957 roku, po nastaniu politycznej „odwilży”, trafił na staż. Weszły do podręczników paleontologii i stały się przykładem dogłębności interpretacji danych oraz instrukcją dla innych badaczy. Było to istotne rozszerzenie i przekształcenie metodologicznych fundamentów warszawskiej szkoły paleontologii, odległe od preferencji Romana Kozłowskiego.

Jako dojrzały już badacz, przez sześć miesięcy na przełomie lat 1971/72, Adam Urbanek pracował w Smithsonian Institution. Umożliwiło mu to przedstawienie wyników swoich badań na sympozjum *Development and Functions of Animal Colonies* oraz opublikowanie podsumowania wiedzy o organizacji i ewolucji kolonii u graptolitów w książce wydanej przez organizatorów sympozjum. Współpracując z Kennethem M. To-we, wykorzystał możliwości, jakie dała mikroskopia elektronowa, doprowadzając do rozpoznania chemicznej natury szkieletu kolonii graptolitów. Okazała się kolagenowa, o ultrastrukturze nieodróżnialnej od kolagenu występującego np. w rogówce oka dzisiejszych ssaków. Artykuł o tym opublikowany został we współautorstwie w czasopiśmie „Nature”. Dopiero ćwierć wieku później wyjaśnione zostały przyczyny, dla których niemożliwe było rozpoznanie kopalnego białka metodami chemicznymi (jego fosylizacja wiąże się z przekształceniem w polimery alifatyczne). Po powrocie do kraju Adam Urbanek publikował dalej prace o ultrastrukturze graptolitów, wspierając rozwój mikroskopii elektronowej w kraju. Dzięki temu warszawscy paleontolodzy nie odpadli od światowej czołówki, jako jedni z pierwszych stosując nowe wówczas techniki badań.

Sposób uprawiania nauki przez Adama Urbanka był niezwykle jak na polskie środowisko paleontologów. Był nadzwyczaj wąskim specjalistą, jeśli idzie o warsztat empiryczny. Zajmował się w zasadzie tylko jedną rodziną Monograptidae w obrębie bardzo zróżnicowanej grupy graptolitów, dopiero w późnym okresie swojej kariery wkraczając na marginesie swoich badań ewolucyjno-morfologicznych na pole graptolitów pierwotnych. Pedantycznie prowadzone prace opisowe traktował w istocie jako podstawę (a może jedynie pretekst) do rozważań teoretycznych sięgających w rewiry klasycznie pojmowanej filozofii. Nic dziwnego, że na początku swojej kariery naukowej z entuzjazmem włączył się na kilka lat w działania Komisji Ewulucjonizmu PAN, kierowanej przez Kazimierza Petruszewicza (1906-1982). Z dzisiejszej perspektywy zarówno sama instytucja, powołana do indoktrynacji urzędową wówczas ideologią, jak i jej kierownik, budzą mieszane odczucia. Młodemu entuzjastcie biologii ewolucyjnej dawało to jednak dostęp do

źródeł i inspirację intelektualną, która ukierunkowała jego późniejszą aktywność zawodową. Współredagował i tłumaczył materiały do *Wypisów z ewolucjonizmu* (1955), obejmujące m.in. zagadnienia tempa ewolucji. Wraz z Zofią Kielan zredagował drugi tom *Problemów ewolucjonizmu* (1957) zatytułowany *Mysł ewolucyjna w paleontologii*, w którym większość rozdziałów jest jego autorstwa. Były to czasy wzmożonej aktywności intelektualnej wielu młodych badaczy na niwie popularyzacji nauki, której dziś wypada nam tylko pozazdrościć.

Ponury rok 1968 przypadł na kadencję Adama Urbanka jako prodziekana Wydziału Geologii UW. W opinii studentów był profesorem o najwyższym autorytecie merytorycznym i moralnym. Z entuzjazmem przyjęli więc udzielone im wsparcie, częściowo nadinterpretując jego intencje, co przyznawał we wspomnieniach. Najważniejszym owocem działań z tego etapu kariery naukowej Adama Urbanka był podręcznik akademicki *Zasady nauki o ewolucji*, napisany wspólnie z Leszkiem Kuźnickim, w dwu grubych tomach (1967, 1970). Nie dałoby się przecenić znaczenia tego dzieła w dziejach polskiego przyrodoznawstwa. Sam tego doświadczyłem, jako licealista pochłaniający zawartość tomu pierwszego i student obdarowany przez swojego Profesora drugim tomem z dedykacją.

*Zasady nauki o ewolucji* były popisem erudycyjnym Adama Urbanka, możliwym dzięki szczególnemu kontekstowi politycznemu epoki. Uzupełnieniem i rozszerzeniem jego oglądu nauki były dwa rozdziały o historii myśli ewolucyjnej i paleozoologii w zbiorowym dziele *Biologia XX wieku* (1971). Przynajmniej niektórzy ówczesni czytelnicy odczuwali pewien niedosyt nazbyt beznamiętnym referowaniem literatury, z rzadka jedynie opatrzoną komentarzem odautorskim. Może to osad z czasów, kiedy lepiej było zachować pozory obojętności w stosunku do przemycanych w drukowanym słowie nieortodoksyjnych treści, a może tylko cecha osobowości. Adam Urbanek był też bardzo (może nazbyt) wstrzemięźliwy w krytyce jako opiekun naukowy czy recenzent. Częściowej odsłony jego rzeczywistego nastawienia metodologicznego i filozoficznego dostarczyła dopiero książka *Rewolucja naukowa w biologii* z 1973 roku.

Już sam tytuł wskazuje na inspiracje marksistowskie, w tamtych czasach bynajmniej nie ograniczone do świata za „żelazną kurtyną”. Po czterdziestu latach od publikacji tego nadzwyczaj interesującego tekstu, sceptyk z trudem dopatry się przejawów wytłuszczonej w tytule jednorazowej rewolucji w dziejach nowoczesnej biologii. Poczynając od początku lat pięćdziesiątych XX wieku, doświadczamy raczej oszałamiającego tempa ewolucji tej dziedziny wiedzy (choć i wcześniej nie było w niej przecież zastoju). Ta trudna książka, która chyba nie została należycie doceniona przez polskich biologów, dała czytelnikom szansę na wejście w centrum ówczesnych sporów o fundamentalne zasady dochodzenia do prawdy naukowej. Spory te ucichły i do dziś niewiele nowego dodane zostało do sprawy. Adam Urbanek bronił wtedy historycyzmu w nauce (czyli

wiary w istnienie praw rozwoju historycznego), wspierając tych badaczy, którzy uznawali prawidłowości (*patterns*) i trendy ewolucyjne za odpowiedniki predyktywnych teorii fizykochemii. Docenił jednak metodologiczną wagę wnioskowania wstecz strzałki czasu (postdykcji albo retrodykcji) w naukach historycznych, sugerowanego już wcześniej przez najtęższe umysły jako ścisła metoda badań ewolucji. W tekstach Adama Urbanka można jednak zauważyć pewne zagubienie wywołane pozornym konfliktem między zaskakującymi ówczesnych badaczy postulatami biologii molekularnej, odnoszącymi się do natury związku między genomem a fenotypem, a klasycznym pojmowaniem darwinowskiego mechanizmu ewolucji („neodarwinizmem”). Rok później, odpowiadając na pytania dziennikarza, uznał np. powstałe ewolucyjnie niedostosowanie za przyczynę wymierania gatunków. Z perspektywy minionych dziesięcioleci wypada zauważyć, że na wiele z pytań, uważanych niegdyś przez badaczy za kluczowe dla biologii (m.in. problem mutacji neutralnych czy istoty genu jako podłoża mutacji) nie uzyskano odpowiedzi, bo pytania okazały się bezprzedmiotowe. Mechanizm regulacji rozwoju, ciągle jeszcze nierozpoznany w kluczowych aspektach, okazał się inny, niż się spodziewano. W świecie molekuł rządzących zjawiskami życia pojawili się nowi aktorzy i statyści, wśród nich najrozmaitsze formy RNA o regulacyjnych i katalitycznych funkcjach.

Jako jeden z niewielu polskich biologów profesor Adam Urbanek w miarę wcześniej zdał sobie sprawę z wagi kolejnego przełomu w rozwoju biologii, jaką był powstały w latach osiemdziesiątych XX wieku nurt ewolucyjnej biologii rozwoju (*EvoDevo*). Napisał książkę o niezbyt zrozumiałym tytule *Jedno istnieje tylko zwierzę...* (2007) i ograniczonym zasięgu dystrybucji. Próbował w niej określić powiązania pomiędzy wielusetletnią tradycją dociekań przyrodniczych a osiągnięciami biologii nowoczesnej.

Nadzwyczajna aktywność intelektualna Adama Urbanka na gruncie języka polskiego i narodowej kultury była wyrazem iluzji, że da się w Polsce tworzyć prawdziwą awangardową naukę na bazie lokalnego fermentu intelektualnego. Można było tak mniemać, znajdując się pod opiekuńczymi skrzydłami Romana Kozłowskiego i czując stymulującą konkurencję ze strony podobnie myślących rówieśników. Miałem okazję docenić jego dbałość o interes narodowy (bez jakiegokolwiek nacjonalistycznego zabarwienia), kiedy wsparł swoim autorytetem przewodniczącego rady naukowej Instytutu mój opór przeciw pomysłom usunięcia ostatniego członu z nazwy „Acta Palaeontologica Polonica” powstałym na fali wolnorynkowej euforii pierwszej dekady przemian po 1989 roku. Ze smutkiem trzeba przyznać, że niewiele z jego organicznikowskiego nastawienia udało się przeszczepić następnym pokoleniom, choć Adam Urbanek nie ustawał w staraniach.

Przede wszystkim nie utrzymała się ciągłość reprezentowanego przez Adama Urbanka poziomu badań organizmów klonalnych do czasu, kiedy klonowanie stało się powszechnie używanym pojęciem (przy równie powszechnym niezrozumieniu jego istoty). Po części był to skutek wyboru przezeń szlaku osobistej kariery. W roku 1972

skusiła go propozycja objęcia stanowiska zastępcy sekretarza Wydziału II Nauk Biologicznych Polskiej Akademii Nauk, by w roku 1975 rozpocząć trzy kadencje jako sekretarz Wydziału, zakończone w 1983 roku. W czasie jego urzędowania pojawiła się geopolitycznie uwarunkowana potrzeba wprowadzenia Polski do gry o Antarktydę i jego zrozumieniu dla sprawy zawdzięczamy polarną stację antarktyczną. W 1972 roku został członkiem korespondentem korporacji, a członkiem rzeczywistym po opuszczeniu posady sekretarza wydziału. W 1977 roku zorganizował w Warszawie międzynarodową konferencję „Recent Advances in Graptolite Research”. W tych czasach Zakład Paleozoologii Uniwersytetu Warszawskiego, którym Adam Urbanek kierował od 1961 do 1981 roku, mieścił się w jednym korytarzu budynku Wydziału Geologii UW z Zakładem Paleozoologii (obecnie Instytutem Paleobiologii) PAN, kierowanym przez Zofię Kielan-Jaworowską. Instytucje te stanowiły funkcjonalną i towarzyską jedność, wspomnianą do dziś z nostalgią. Przejście Adama Urbanka w 1982 roku do Instytutu Paleobiologii nie oznaczało w istocie zmiany zatrudnienia, a wynikało raczej z możliwości uzyskania niewielkiego dodatkowego lokalu dla kiluosobowego zespołu badania graptolitów. Jako pracownik PAN miał dłuższe pobyty w Uppsali (1983) i Field Museum w Chicago (1987). Były to już czasy zbierania międzynarodowych i krajowych laurów. W latach 1979-1982 Adam Urbanek był zastępcą przewodniczącego oddziału zoologii w Międzynarodowej Unii Nauk Biologicznych (IUBS), później zaś członkiem komitetu wykonawczego Unii. W latach 1987-1989 był wiceprezesem PAN. W 1989 roku został na dwa lata dyrektorem Instytutu Paleobiologii PAN. W późniejszych latach życia, przerażony zachłanną ekspansją ciemnogrodu i religijnym fanatyzmem, wspierał swoim słowem i piórem wąty nurt polskiego racjonalizmu.

Wraz z odejściem prof. Adama Urbanka żegnamy epokę w dziejach polskiej nauki, którą współtworzył. Dzięki nadzwyczajnym walorom swojego intelektu miał bowiem znacznie większy wpływ na historię, niżby to wynikało z jego zawodowej pozycji docenta i profesora Uniwersytetu Warszawskiego, czy nawet wiceprezesa Polskiej Akademii bądź dyrektora Instytutu Paleobiologii PAN. To on nadał znaczenie pojęciu paleobiologii, zanim weszło do naszego języka. To w istotnej części dzięki niemu w anglosaskiej literaturze pojawiło się określenie „warszawska szkoła paleontologii”. Adam Urbanek był pierwszym polskim badaczem, który materiał kopalny wykorzystał do ścisłych badań ewolucyjnych, interpretując dane w duchu nowoczesnej fizjologii i biologii rozwoju. Jako współautor najpopularniejszego uniwersyteckiego podręcznika biologii ewolucyjnej wprowadził wiedzę o wymarłych organizmach do kanonu nauczania polskiego przyrodnictwa. Jego wpływ na rozumienie mechanizmów ewolucji sięgał daleko poza granice kraju. Pomógł paleontologom i ewolucjonistom rosyjskim przywrócić ciągłość tradycji naruszoną w czasach stalinowskich. Jego badania ewolucji modelowych organizmów klonalnych, jakimi dzięki niemu stały się wymarłe graptolity, weszły do kanonu biologii

światowej. Profesor Adam Urbanek był znawcą zagadnień ewolucyjnych o międzynarodowej reputacji i przewodnikiem duchowym młodszych od siebie badaczy w kraju. Jego krajowa działalność była pod wieloma względami przykładem pracy organicznej, wykorzystania dla dobra nauki wszelkich możliwości, jakie udostępniają zmienne okoliczności. Dzieło życia Adama Urbanka to pozostawiona następnym pokoleniom możliwość uprawiania nauki nie tylko jako sposobu zarobkowania i zaspokojenia ambicji, ale przede wszystkim jako poszukiwanie racjonalnego porządku w świecie przyrody. Bez jego wsparcia niełatwo będzie stawiać czoła napierającym na polskie społeczeństwo tumanom fanatyzmu ideologicznego, ciemnoty i zabobonu. Pomocą będzie nam jednak pamięć o nim, o celności i dowcipie jego opinii. Jego dzieło i życie to już przecież część dziedzictwa polskiej nauki.

#### **Adam Urbanek (1928-2014) and his search for meaning of evolution**

Adam Urbanek was the leading evolutionary palaeobiologist in Poland. His main achievement was an explanation of changes in morphology of successive individuals within asexually produced clonal (that is, genetically identical) colonies of extinct pterobranch hemichordates (graptolites) by a gradient of morphogenetic factor released by the first individual of the colony. He also offered empirical evidence that evolutionary novelties may be introduced into graptolite colonies either proximally or distally. Probably the most spectacular of his observations of the fossil record was identification of collagen in the colony skeleton of graptolites, and evidence that regeneration of fragmented graptolite colonies may be treated as natural experiments done 420 million years ago, which has enabled tests of his morphogen gradient theory.

**Key words:** evolution, palaeobiology, clonal organisms, graptolites