

## Zapis globalnych zdarzeń biologicznych w fanerozoiku Polski (XVI Konferencja Paleontologów PTG)

*W dniach 2–4 września 1998 r. odbyła się w Wiktorowie (Kujawy) XVI Konferencja Paleontologów PTG (patrz: Przegląd Geologiczny, 1998, 12) poświęcona szeroko rozumianej problematyce zdarzeń biologicznych, związanych z przełomowymi okresami w fanerozoicznej historii biosfery.*

*W ciągu ostatnich ponad 540 mln lat miały miejsce epizodyczne zjawiska przyspieszonego wymierania, obejmujące znaczący procent świata organicznego, w skali planetarnej; epizody te są zwykle nazywane masowymi lub wielkimi wymieraniami. Do gwałtownego wzrostu zainteresowania tą problematyką doszło na początku lat osiemdziesiątych bieżącego stulecia. Przyczyniła się do tego przede wszystkim hipoteza Alvareza i współautorów, że przyczyną wielkiego wymierania w końcu kredy był impakt meteorytu na Ziemię. Tematyka kryzysów biotycznych stała się od tego czasu przedmiotem gorących debat naukowych oraz stymulatorem wielu nowatorskich, interdyscyplinarnych prac badawczych. Zwrócono też uwagę na możliwość masowego wymierania obecnie i w przyszłości, spowodowanego destrukcyjną dla biosfery działalnością człowieka. Można łatwo to zauważyć na łamach Science i Nature.*

*Kwestie zapisu zdarzeń globalnych w fanerozoiku Polski były prezentowane blisko 10 lat temu w trakcie LXXIII Sesji Naukowej PIG (patrz: Przegląd Geologiczny 1989, 11). Konferencja w Wiktorowie była zatem okazją do ukazania postępu w poznaniu różnych aspektów zmian ekosystemowych, charakteryzujących podstawowe granice stratygraficzne w sekwencjach osadowych Polski. Prezentowane prace dotyczyły jednak głównie tematyki zdarzeń ze środkowego paleozoiku, co z pewnością nie odzwierciedla stanu i zakresu całości badań prowadzonych przez specjalistów polskich.*

*Większość referatów przedstawionych w czasie tej Konferencji została zebrana w niniejszym numerze Przeglądu Geologicznego (łącznie z 3 referatami ogólnie wprowadzającymi w problematykę wielkich wymierań i ewolucji biosfery). Nie był wówczas prezentowany artykuł M. Rackiej, ale ze względu na zbieżność tematyczną został zamieszczony w tym numerze.*

Danuta Peryt, Grzegorz Racki

## Związek między tempem ewolucji i specjacją a zmianami środowiska

Jerzy Dzik\*

*W artykule są przedstawione przykłady biometrycznie udokumentowanych przemian ewolucyjnych w pojedynczych liniach rozwojowych konodontów (a więc strunowców reprezentatywnych dla oceanicznego pelagialu) i małżoraczek (czyli typowych bezkręgowców bentonicznych). Przykłady te pochodzą z dwu epok, kiedy rozległe obszary Gondwany uległy zlodowaceni, dokumentując niestabilność światowego klimatu: późnoordowickiej epoki lodowej i późnodewońskiego preludeum do permo-karbońskiej epoki lodowej. Posłużyły do przetestowania fundamentalnego zagadnienia biologii ewolucyjnej: które z podstawowych czynników określających warunki ewolucji — zmiany środowiska abiotycznego, stosunków biotycznych, czy też może dopływ odpowiednich mutacji do puli genowej populacji — są rzeczywiście istotnymi regulatorami tempa ewolucji. Okazuje się, że tego rodzaju dane empiryczne nie uzasadniają w najmniejszym stopniu przekonania o istnieniu związku pomiędzy tempem ewolucji i częstością specjacji. Co więcej, nie ma nawet żadnego zauważalnego związku pomiędzy migracjami a szybkością przemian ewolucyjnych. Zjawisko specjacji allopatrycznej, powszechnie uznane za główny czynnik rozdzielania się dróg ewolucji, nie może być zresztą z definicji obserwowane w jakimkolwiek profilu geologicznym. Tempo specjacji i wymierania nie jest zatem wiarygodnym miernikiem intensywności ewolucji biologicznej i nie może być uznane za wiarygodne narzędzie badawcze. Ani specjacje ani wymierania nie są bowiem bezpośrednio odczytywalne z zapisu kopalnego i ich wywnioskowanie wymaga złożonych procedur i bynajmniej nie oczywistych założeń.*

**Słowa kluczowe:** ewolucja, „hipoteza Czerwonej Królowej”, model stacjonarny, ordowik, karbon, konodonty, małżoraczki

Jerzy Dzik — Correspondence between the rate of evolution, speciation, and environmental changes. *Prz. Geol.*, 47: 329–337.

*Summary. The stratophenetically documented phyletic evolution of both pelagic (Ordovician and Carboniferous conodonts) and benthic (Ordovician ostracods) organisms provides evidence that ranges of chronospecies observed in particular sections represent generally only a minor part of their actual durations. As a result, rates of evolution estimated by counting reported ranges of taxa must appear much higher than they really were. Moreover, biometrically proven rates of evolution invariably appear to be much slower than expected. Ranges of fossils have thus little to do with the evolution of species they represent. In the studied cases, with a good geological time control, there is no evidence of any direct relationship between the speciation rate (or migration events) and the rate of*

\*Instytut Paleobiologii PAN, Twarda 51/55, 00-818 Warszawa, e-mail: dzik@twarda.pan.pl

*morphological change. In fact, numerous slowly evolving lineages may develop in a varied environment, and a uniform environment may remain inhabited by a few, although fast evolving, lineages. Rates of speciation and extinction mostly reflect features of the physical environment and its transformations, being thus rather unreliable measures of the rate of biological evolution. Perhaps they may offer a measure of the evolution of complexity of ecosystems and/or effectiveness of their biocoenoses in exploiting resources. Nevertheless, they can hardly be used in empirical studies as neither speciations nor extinctions are directly observable in the fossil record and their identification requires a complex inference based on not obvious assumptions.*

**Key words:** evolution, Red Queen Hypothesis, stationary model, Ordovician, Carboniferous, conodonts, ostracods

Karol Darwin pojmował teorię ewolucji przede wszystkim jako objaśnienie pochodzenia gatunków. Do dziś w ewolucjonizmie problem gatunku zajmuje przez to centralne miejsce. Pod wpływem teoretyków również paleontolodzy zajmujący się empirycznymi aspektami przebiegu ewolucji organizmów skupiają uwagę na specjacji i zmianach gatunkowego (czy ogólnie taksonomicznego) zróżnicowania dawnych ekosystemów (przegląd m.in. w Sepkoski, 1998). W bezpośrednim związku z tym nastawieniem pozostaje mniej lub bardziej *explicite* wyrażane przekonanie, że istnieje bezpośredni związek między rozdzielaniem populacji organizmów na osobno ewoluujące linie a tempem ewolucji. W kładystyce, modnej dziś filozofii systematyki biologicznej, kluczowe miejsce zajmuje rozdzielanie dróg ewolucji i mniej lub bardziej fantastyczne wyobrażenia o naturze filogenezy. Równie wpływowy jest pogląd, że przemiana ewolucyjna nie może być udokumentowana na gruncie paleontologii. Uważa się bowiem często, że przyspieszenie ewolucji w obrębie populacji, jak również niewielkie rozmiary populacji, w którym miałyby się dokonywać specjacja („efekt założyciela”), ustawia to zjawisko poza zakresem rozdzielczości metody paleontologii. Ewolucja dokonywać by się miała w istocie nie w czasie geologicznym lecz w skali zjawisk ekologicznych. Jej skoncentrowanie w niewielkim wycinku przestrzeni i czasu, przy niekompletności materiału paleontologicznego, praktycznie pozbawiać ją ma zapisu kopalnego. To raczej zasięg czasowy niezmiennego w czasie geologicznym (*stasis*) gatunku ma stanowić podstawową metodę opisu następstwa zdarzeń ewolucyjnych na gruncie paleontologii. Nastawienie to wpływa na sposób interpretacji przemian w momentach wielkich zmian środowiska, w szczególności tych, które miały miejsce na granicach wielkich jednostek geochronologii.

Na takich więc założeniach metodologicznych opierają się z zasady geolodzy rozważając zagadnienia przekształceń biosfery w dawnych epokach geologicznych i doszukując się dowodów katastrof środowiskowych w zapisie paleontologicznym. Problem rzeczywistej natury kopalnego zapisu ewolucji i samego procesu ewolucji jest zatem kluczowy dla całej problematyki katastroficznej w geologii. Natura związku między zmiennością środowiska a tempem ewolucji rozpatrywana bywa zwykle w ramach kontrowersji między „hipotezą Czerwonej Królowej” (Van Valen, 1973) a „modelem stacjonarnym” (Stenseth & Maynard Smith, 1984). W istocie obydwie te interpretacje opierają się na jednakim założeniu, że do zaistnienia ewolucji jest konieczna zmiana środowiska ewoluującej populacji, a zawartość puli genowej ma drugorzędne znaczenie. W pierwszym przypadku jest to zmiana środowiska biotycznego, „hipoteza Czerwonej Królowej” wychodzi bowiem z założenia gry o sumie zerowej — co jeden gatunek ewolucyjnie zyskuje, inny musi stracić. Ewolucja jest więc potrzebna choćby po to, by utrzymać dotychczasowe miejsce w ekosystemie (sama koncepcja wywodzi się ze spostrzeżenia, że prawdopodobieństwo wymarcia linii nie jest zależne od czasu jej trwania). W przypadku „modelu

stacjonarnego” motorem ewolucji miałyby być zmiany środowiska abiotycznego, na którą populacja reaguje dostosowując strukturę swojej puli genowej do lokalnego optimum przystosowawczego. Dotychczasowe próby testowania tych hipotez opierały się na założeniu związku między powstawaniem i wymieraniem gatunków a ich zasięgami obserwowanymi w profilach geologicznych (Hoffman & Kitchell, 1984; Kitchell & Hoffman, 1991). Prawdziwość tego założenia nie jest jednak oczywista i wysoce wskazane byłoby skonfrontowanie go z faktami.

W niniejszym artykule zagadnienie ewolucyjnej wagi materiału kopalnego będzie przedstawione w dwu jego głównych aspektach, z czysto empirycznego punktu widzenia i od strony możliwości jego teoretycznej interpretacji:

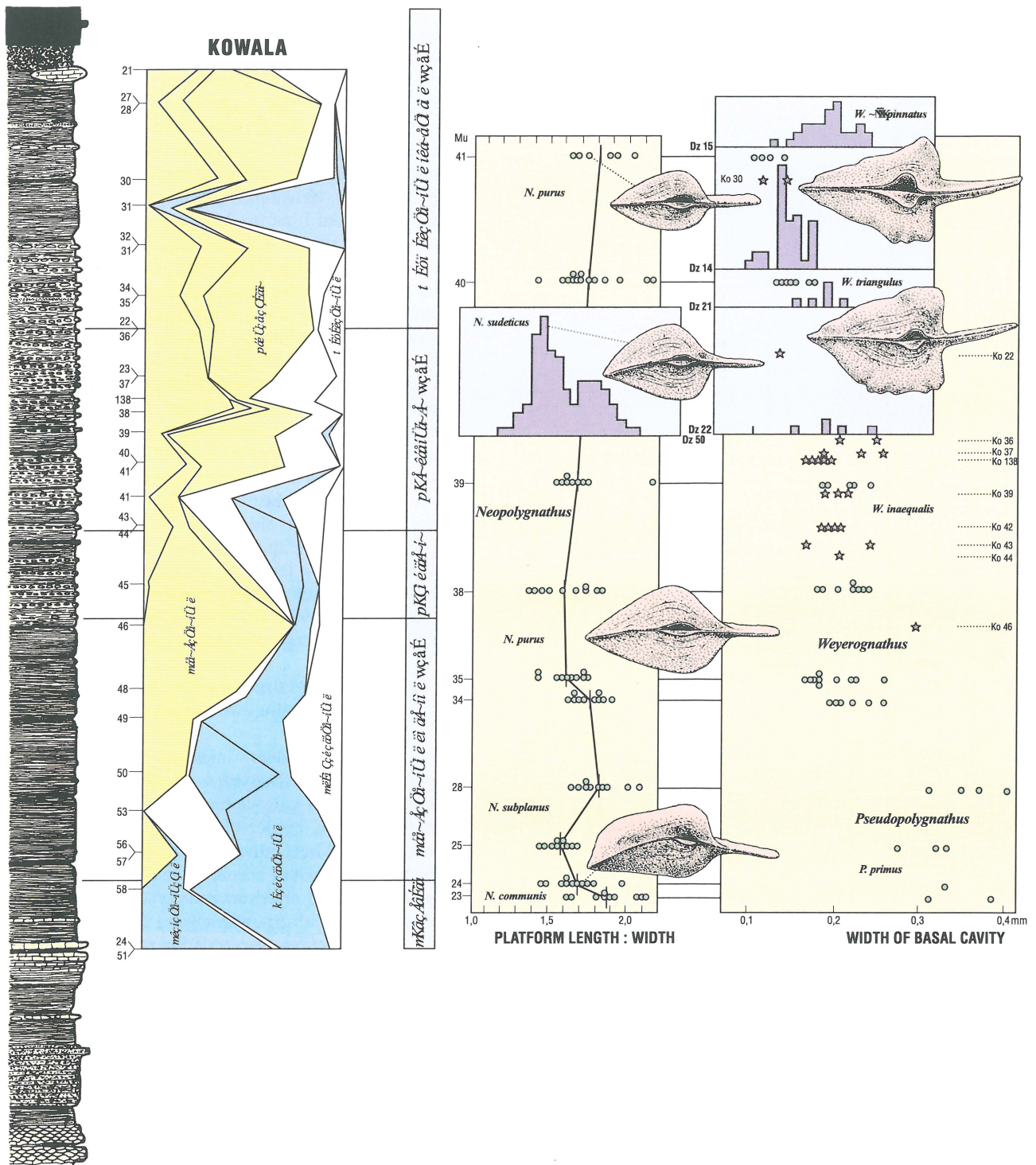
1) zostanie pokazane na konkretnych przykładach, że serie populacji kopalnych uporządkowane wyłącznie na zasadzie superpozycji stratygraficznej (reguły Steno) mogą w szczególnych przypadkach ukazać daleko idące przemiany ewolucyjne;

2) udokumentowane tą drogą procesy przemian ewolucyjnych będą podstawą rozważań, które z podstawowych czynników określających warunki ewolucji — zmiany środowiska abiotycznego, stosunków biotycznych, czy też może dopływ odpowiednich mutacji do puli genowej populacji — są rzeczywiście istotnymi regulatorami tempa ewolucji.

### Właściwości kopalnego zapisu ewolucji

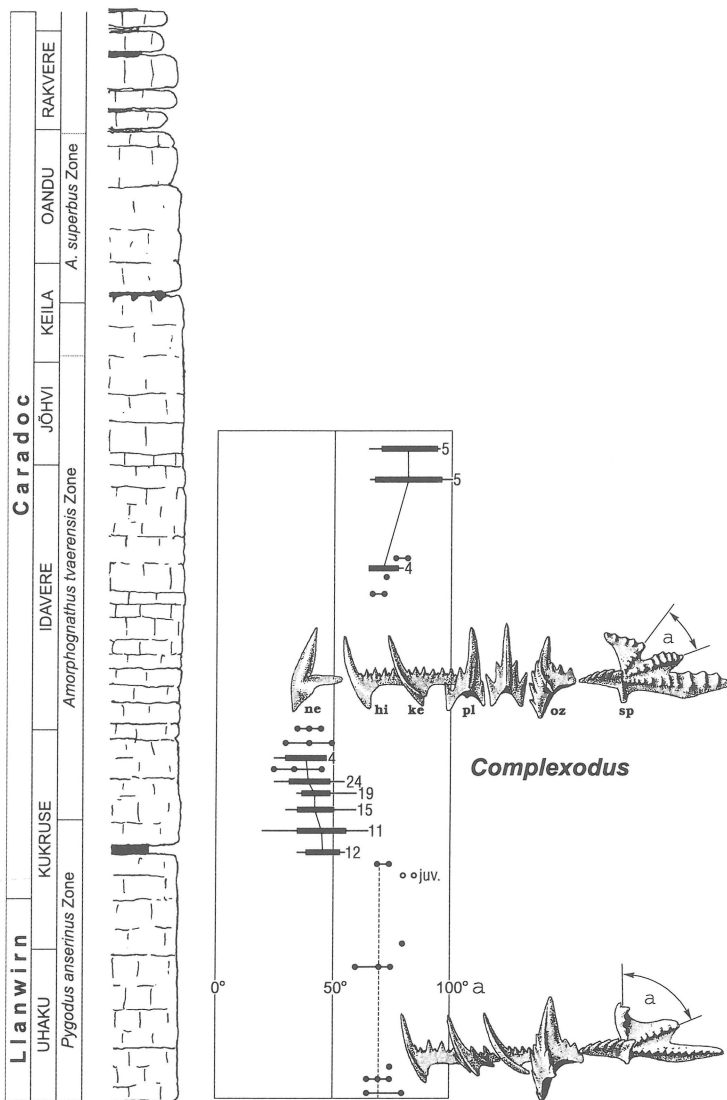
Początkiem wszelkich rozważań empirycznych w paleontologii musi być określenie samej natury zapisu kopalnego. Bez wątplenia dowody przedstawiane przez paleontologię mają swoje słabości. Nie do uniknięcia jest sytuacja, że źródłem danych o przebiegu ewolucji są z natury nieciągłe profile geologiczne, przy czym proporcja między tym, co znalazło swój zapis w osadzie a lukami w sedymentacji jest bardzo zmienna. Niefortunnie najwięcej luk jest z zasady w zapisie geologicznym najbardziej interesującym dla paleontologów — w środowiskach przybrzeżnych i kontynentalnych (McKinney, 1985). Ograniczenia te musi uwzględniać metodyka badań paleontologicznych zmierzających do odtworzenia przebiegu ewolucji. Możliwości takich badań na poziomie populacji daje metoda stratofenytyki, czyli biometryczna analiza populacji kopalnych identyfikowanych w poszczególnych próbkach paleontologicznych i porównywanych ze sobą wzdłuż czasowo rozciągniętych profili geologicznych. Biologiczna interpretacja danych stratofenytyki opiera się na założeniu, że jeśli próbki sąsiadujące ze sobą w profilu nie różnią się od siebie istotnie charakterem zmienności wewnątrzpopulacyjnej, to między populacjami organizmów reprezentowanymi w tych próbkach miał miejsce przepływ informacji genetycznej (w czasie, jako wyraz związku przodek-potomek). Jeśli zatem skraje dłuższego ciągu takich populacji są od siebie wyraźnie odmienne, miała miejsce w jego obrębie ewolucja biologiczna. Skuteczne zastosowanie stratofenytyki wymaga więc profili geologicznych, w których zawarty jest przede wszystkim możliwie kompletny (1) zapis czasu geologicznego (ewo-





**Ryc. 1.** Nastęstwo zespołów konodontowych w profilu pogranicza dewonu i karbonu Kowali w Górach Świętokrzyskich oraz udokumentowane biometrycznie w profilach Kowali (gwiazdki na wykresie), Dzikowca w Sudetach (histogramy) i Muhua w południowych Chinach (kółka) przemiany ewolucyjne konodontów *Neopolygnathus* i *Weyerognathus* (Dzik, 1997). Zmiany frekwencji zimnowodnego *Protognathodus*, oportunistyczne *Neopolygnathus* i ciepłowodnych *Siphonodella*, *Pinacognathus* i *Weyerognathus* pozwalają na interpretację przemian klimatycznych. Stabilna i kierunkowa ewolucja rozpoczęła się po ustabilizowaniu klimatu

**Fig. 1.** Succession of conodont assemblages across the Devonian-Carboniferous boundary and in the early Tournaisian at Kowala in the Holy Cross Mountains (asterisks; numbers denote position of samples, the boundary is located above sample 58), Dzikowca in the Sudetes, Poland (histograms), and Muhua in the Guizhou province of China (circles; modified after Dzik, 1997). The Kowala column covers 23 metres of the rock; note the distribution of cold-water *Protognathodus*, opportunistic *Neopolygnathus*, and wide-platform *Siphonodella*, *Pinacognathus* and *Weyerognathus* which mimic the extinct Famennian warm-water palmatolepids and polygnathids. Note also that in all the three sections changes are virtually linear in respect to the rock thickness. No influence of climatic or migrational events is represented by changes in fossil assemblage structure on the log. Two migrational events correspond to the incursion of *Neopolygnathus purus* in the lower part of the sections (between samples Mu 26 and 28) and reintroduction of an archaic species of *Weyerognathus* with the beginning of the *Siphonodella crenulata* transgression (sample Dz 16)



**Ryc. 2.** Kolejne imigracje południowochińskiej linii rozwojowej konodonta *Complexodus* w profilu ordowiku Mójczy w Górach Świętokrzyskich (Dzik, 1998). Zwraca uwagę, że jedynie populacja dobrze zdomowiona w regionie (sądząc z procentowego udziału w zespole) podlegała intensywnej ewolucji, której efekty zostały unicestwione przez późniejsze migracje **Fig. 2.** Successive immigrations of the genuinely South Chinese conodont lineage of *Complexodus* in the Mójczy section (see Fig. 3 for scale) in the Holy Cross Mountains, Poland. Points represent single measurements, thin lines total range of values in a sample, thick lines standard deviations, number of specimens is given for each sample (modified after Dzik, 1998). Note that only the series of populations well established in the ecosystem evolved directionally, whereas those of low numerical contribution (thus presumably representing marginal habitats of the species) were evolutionarily conservative

lucyjnego). Luki czasowe mogą być nawet liczne, powinny jednak być dostatecznie krótkie, by nie wymazały istotnych wycinków w szeregu przemian ewolucyjnych. Kolejnym wymaganiem stawianym zapisowi jest to, by środowisko w nim reprezentowane było dostatecznie stabilne. W przeciwnym przypadku migracje fragmentują zapis, uniemożliwiając prześledzenie zmian w jakimkolwiek pojedynczym szeregu populacji. Oznacza to, że (2) zapis ekologiczny musi być ciągły i kompletny. Wreszcie, taki też musi być (3) zapis paleontologiczny — skamieniałości powinny być na tyle częste i równomiernie rozmieszczone, by umożliwić prześledzenie istotnych zmian w morfologii organizmów.

Zapis kopalny nie jest na szczęście tak niekompletny, jak to się często twierdzi. Choć jedynie znikoma część zdarzeń ewolucyjnych da się udokumentować paleontologicznie (w szczególności odnosi się to do ewolucji organizmów pozbawionych szkieletu), to w wielu kopalnych grupach jest on zadziwiająco kompletny na poziomie gatunku. Stosunkowo pełna jest wiedza o ewolucji opatrzonych szkieletem organizmów morskiego pelagialu (np. planktonicznych graptolitów czy amonitów paleozoiku i mezozoiku). Są również dostatecznie pełne profile osadów kontynentalnych, by możliwe było prześledzenie ewolucji uzębienia ssaków (np. małpiatek) na poziomie populacyjnym, zakresem zmian przekraczającej różnice, które wystarczają do wydzielenia rodzajów (Rose & Bown, 1984; Bown & Rose, 1987). Szczególnie atrakcyjnym przedmiotem badań ewolucyjnych są aparaty gębowe najpierwotniejszych strunowców — konodontów. Pojedyncze fosforanowe elementy tych aparatów występują masowo w pelagicznych osadach morskich od późnego kambru do końca triasu. Są łatwe do wydobycia ze skał metodami chemicznymi i bez trudu dokonuje się statystycznej rekonstrukcji składu aparatów o złożoności porównywalnej z aparatem zębowym ssaków (Dzik, 1991a). Dane na temat ich ewolucji udokumentowanej w rozciągniętych czasowo profilach z różnych części świata (Dzik, 1994, 1997) w istotnej części stanowiąc będą podstawę tego przeglądu zagadnień.

#### Przykłady udokumentowanych ilościowo przemian ewolucyjnych

Jest stosunkowo niewiele opublikowanych przykładów stratofenetycznie udokumentowanej ewolucji. Ich liczba stale się powiększa, głównym jednak ograniczeniem, oprócz obiektywnych uwarunkowań, o których już była mowa, jest żmudność tego rodzaju badań, przy nikłym znaczeniu praktycznym. Daje to jednak pole do przedstawiania wyobrażeń o naturze ewolucji zbyt luźno powiązanych z faktami, co w istotny sposób zagraża wiarygodności metodyki biostratigrafii. Warto więc poświęcić tym danym więcej uwagi. Z punktu widzenia zagadnienia związku tempa ewolucji ze zmianami środowiska szczególne walory mają dane ilościowe o przebiegu ewolucji w warunkach globalnie zmiennego środowiska. Niżej przedstawione przykłady odnoszą się do dwu epok, kiedy rozległe obszary Gondwany uległy zlodowaceniu, dokumentując niestabilność światowego klimatu: późnoordowickiej epoki lodowej i późnodewońskiego preludium do permokarbońskiej epoki lodowej. Wśród miejsc, gdzie zachował się stosunkowo kompletny zapis zdarzeń biotycznych w tych epokach są i profile geologiczne w Górach Świętokrzyskich.

**Ewolucja konodontów i zaczątki zlodowaceń późnopaleozoicznych.** Blisko granicy dewonu z karbonem seria zmian środowiskowych, najprawdopodobniej klimatycznej natury, unicestwiła rozkwitające uprzednio wysoce zróżnicowane fauny tropikalne. W Europie wyraziło się to zwykle w zakończeniu sedymentacji wapienia z *Wocklumeria* oraz w zaniku zróżnicowanego zespołu klimenii i konodontów z masywnymi tylnymi elementami aparatu. Ich miejsce zajęły liczące ledwie parę gatunków zespoły konodontów z cienkościennymi elementami (w szczególności *Protognathodus*) i bardzo zgeneralizowanych amonitów



*Acutimitoceras*. Po pewnym czasie sedymentacja węglanowa została odtworzona (turnejski wapień z *Gattendorfia*), a w nowych faunach amonitów i konodontów odnaleźć można pełen zestaw morfologii odpowiadających tym, które były typowe dla środowiska sedymentacji wapieni głowonogowych famenu. Ich krótkotrwała egzystencja w Europie zakończyła się wraz z kolejną zmianą warunków w zonie *Siphonodella crenulata*, ale w tym czasie wyłoniły się w centralnych regionach Ameryki Płn. Odwrotny kierunek migracji zaznaczył się w końcu turneju, choć geograficzne pochodzenie większości konodontów zespołu *Scaliognathus anchoralis* pozostaje nieznanne. Przemiany te dokonywały się głównie w wyniku imigracji z niezidentyfikowanych regionów świata, przy bardzo małym udziale ewolucji na miejscu (Dzik, 1997).

Około 32 metrowy profil łupków z Kowali koło Kielc prawdopodobnie najlepiej w Europie dokumentuje przemiany faun konodontów w końcu famenu i we wczesnym turneju. To samo następstwo faun, ale z lukami w zapisie, można zidentyfikować w profilu Dzikowca (klasyczny Ebersdorf) w Sudetach i Muhua w prowincji Guizhou w Chinach (ryc. 1). We wszystkich tych stanowiskach zidentyfikować można epizody zwiększonego ilościowego udziału elementów aparatu *Protognathodus*, najprawdopodobniej zimnowodnego i typowego dla epoki rozdzielającej okresy sedymentacji węglanowej, przedzielone okresami dominacji tropikalnej *Siphonodella* i jej krewniaków. Były to najwyraźniej naprzemienne epoki stosunkowo zimnego i ciepłego klimatu, w jakiś sposób korespondujące do zdarzeń klimatycznych zapisanych w pokładach tillitów na Gondwanie.

Dwie linie rozwojowe konodontów, *Neopolygnathus purus* i *Weyerognathus triangulus*, wykazują przejawy przemian ewolucyjnych na miejscu i zostały opracowane stratofenetycznie w tych profilach, co umożliwiła porównanie tempa ich ewolucji z przemianami warunków środowiskowych (ryc. 1). Opierając się na zmianach zespołów konodontowych, jak również litologicznych, odzwierciedlających zapewne te same zdarzenia środowiskowe, można profile Muhua, Dzikowca i Kowali skorelować ze sobą i nałożyć na siebie dane biometryczne. Charakter zmian w poszczególnych liniach rozwojowych konodontów jest najwyraźniej identyczny i niemal liniowy w stosunku do miąższości skały. Absolutna długość czasu tej ewolucji jest trudna do oszacowania, najprawdopodobniej było to parę milionów lat. Stabilna ewolucja trwała od momentu pojawienia się pierwszych populacji tych linii po ustabilizowaniu się ciepłego klimatu (próbka Mu-35 z profilu Muhua, Ko-46 z profilu Kowali) do kolejnej zmiany warunków środowiskowych na początku zony *S. crenulata*. Znamienne, że (jak pokazuje zapis w Dzikowcu) miejsce szybko ewoluującej linii *Weyerognathus triangulus* zajął wówczas bardziej prymitywny przedstawiciel tego samego rodzaju, który pojawił się imigrując skądinąd. Okazuje się zatem, że ewolucja postępowała zdecydowanie naprzód w warunkach stabilności środowiska, ignorując jego mniej radykalne zmiany, a zmiany bardziej dogłębne prowadziły do zniszczenia jej efektów.

**Ewolucja konodontów a zlodowacenia późnoordowickie.** Profil Mójczy koło Kielc zawiera najbardziej kompletny w Europie zapis ewolucji konodontów w środkowym i późnym ordowiku. Sedymentacja wapienna trwała w tym rejonie niemal bez przerwy od końca arenigu do późnego aszgilu, tj. przez ok. 25 mln lat. Region ten był zlokalizowany w ordowiku w południowej strefie klimatu umiarkowanego, dostatecznie blisko bieguna, by dać w miarę pełny zapis

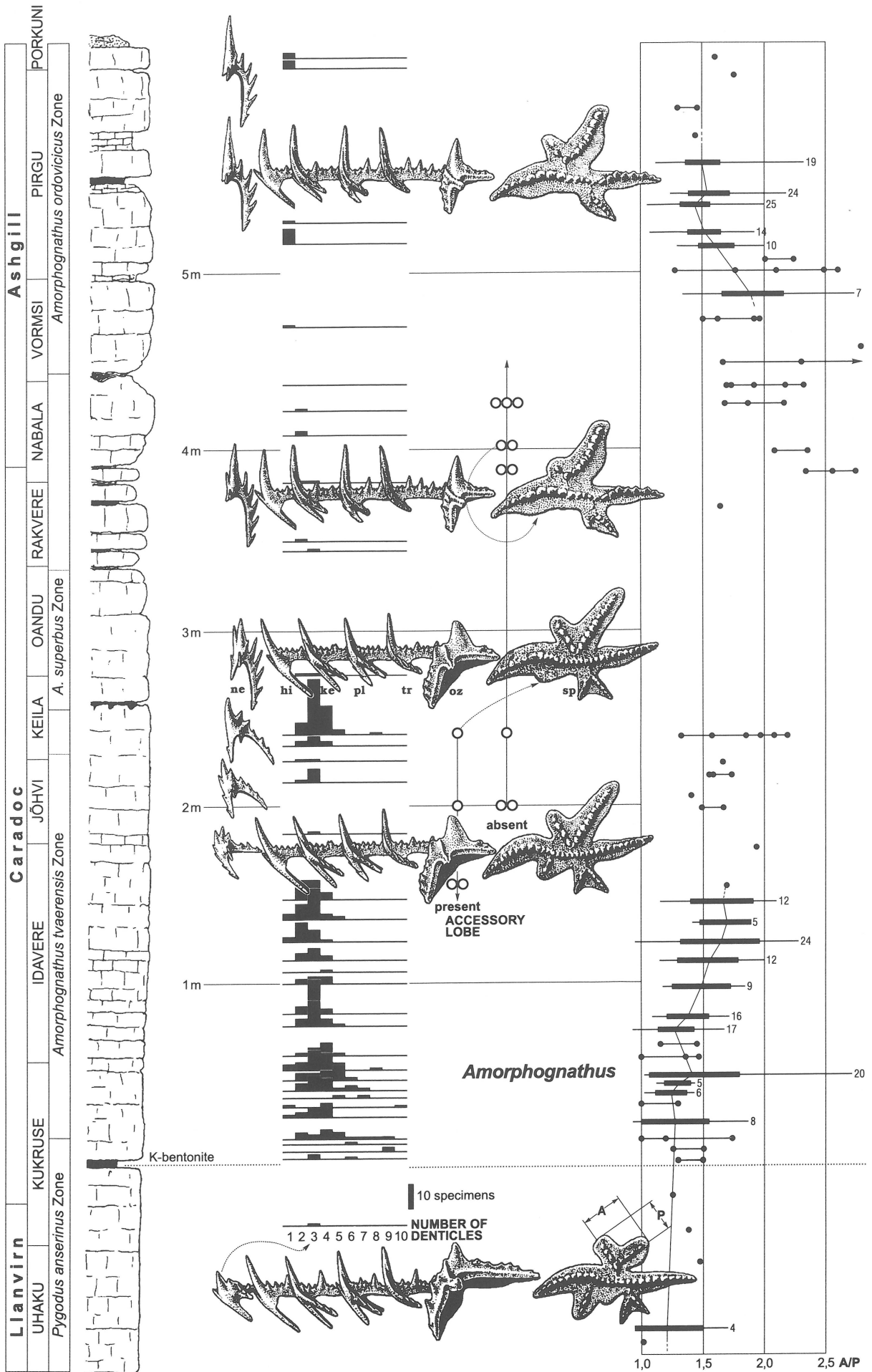
zmian klimatu w wysokich szerokościach geograficznych, ale nie aż tak blisko, by zanikała sedymentacja węglanowa.

Generalna tendencja do ochładzania klimatu w późnym ordowiku wyraża się w profilach Gór Świętokrzyskich w postępującym wzroście udziału gatunków gondwańskich (szczególnie *Scabbardella*). Krótkie epizody ciepłe znalazły natomiast wyraz w znaczących imigracjach form typowych dla prowincji celtyckiej ordowiku (*Rhodesognathus*, *Icriodella*, *Plectodina* i *Birksfeldia*). Precyzyjną korelację wiekową z resztą świata umożliwiała dobrze udokumentowana ewolucja konodontów przewodnich, w szczególności *Amorphognathus*. Są to z natury linie szybko ewoluujące, ale wraz nimi występują linie o skrajnie powolnym tempie przemian, np. *Strachanognathus*. Prócz form stosunkowo trwale związanych z regionem (lub obszarami sąsiednimi) są też w Mójczy epizodyczni imigranci z bardzo odległych miejsc.

Jednym z pierwszych imigrantów tego typu był południowochiński (wówczas zapewne strefa klimatu umiarkowanego północnej półkuli) *Complexodus*. W istocie miały miejsce trzy epizody imigracji tej linii, przy czym podczas pierwszego z nich jej zasięg geograficzny ledwie „dotknął” obszaru Gór Świętokrzyskich. Okazy *Complexodus* były wówczas stosunkowo nieliczne i nie daje się zauważyć istotnych przemian ewolucyjnych w ich morfologii. Dopiero kiedy zdomował się na dobre w drugim epizodzie imigracji (wraz z innymi egzotycznymi gatunkami), podlegać począł szybkiej ewolucji (Dzik, 1994, 1999 a). Kolejna globalna zmiana klimatu i podniesienie poziomu morza (transgresja *Nemagraptus gracilis*) doprowadziło do zniknięcia *Complexodus*, a kiedy się znów pojawił po obniżeniu wód, reprezentował go prymitywny gatunek. Po wcześniejszej ewolucji nie pozostało śladu (ryc. 2). Jest to kolejny przykład na to, że ewolucja najskuteczniej działa w stabilnym środowisku a zmiany warunków niszcza jej efekty.

Najbardziej rozciągała w czasie linia ewolucyjna *Amorphognathus* obejmuje niemal kompletny zasięg tego rodzaju, poza momentem jego wyodrębnienia z *Lenodus*, które dokonać się musiało w innym rejonie świata. Zmiany morfologiczne udokumentowane biometrycznie w tej linii wykazują niemal liniowy charakter (ryc. 3) w stosunku do miąższości skały i nie da się wykazać żadnego związku pomiędzy przemianami środowiska a ich intensywnością.

**Ewolucja ontogenezy małżoraczek ordowickich.** Sedymentacja wapienia z Mójczy była nadzwyczaj powolna (jest to zapewne najbardziej skondensowany stratygraficznie profil ordowiku w świecie) i w warunkach wysokiej produkcji biologicznej. Te czynniki są zapewne przyczyną powleczenia ziaren detrytusu wapiennych skorupki cienkimi otoczkami fosforanowymi. Obfity materiał tak zmienionych skorupki małżoraczek, pozyskany przez rozpuszczenie skały w kwasie mrówkowym, umożliwił prześledzenie ich ewolucji z niedoścignioną dotąd precyzją (ryc. 4; Olempska, 1989, 1994). Dzięki temu, że rozmiary poszczególnych stadiów wylinkowych stawonogów wzrastają skokowo, możliwa była ich identyfikacja i prześledzenie zmian morfologicznych osobno każdego z nich. Zmiany polegały na stopniowej ekspansji nowych cech ku coraz wcześniejszym stadiom rozwojowym (ryc. 5). Linia ewolucyjna *Mojczella* trwała w Górach Świętokrzyskich od końca arenigu do środkowego karadoku, a więc przez około piętnaście milionów lat. Daje to bodaj najdłuższy (poza konodontami) udokumentowany biometrycznie wycinek nieprzerwanej ewolucji; odpowiada wszak odległości czasowej od środkowego miocenu do dziś! Zadziwiające, że również w tym



przypadku tempo zmian jest prawie stałe i niemal liniowe w stosunku do miąższości skały (czyli czasu geologicznego). Co również ciekawe, linia *Mojczella* ekspandowała w czasie transgresji *Nemagraptus gracilis* do rejonu bałtyckiego, nie podlegając jednak przy tym żadnemu ewolucyjnemu przyspieszeniu.

### Napęd ewolucji

Nie ma powodu, by sądzić, że natura przemian ewolucyjnych w omówionych tu szeregach rozwojowych pelagicznych strunowców i bentonicznych skorupiaków była odmienna od przemian w szeregach, które nie mają równie dobrej dokumentacji kopalnej. Wynika zaś z nich, że ewolucja przebiegała najefektywniej w czasach stabilności ekologicznej. W sytuacjach jej dobrego udokumentowania, na podstawie materiałów pozyskanych z profilów o stabilnej sedymentacji, tempo ewolucji było niemal stałe — liniowe w stosunku do miąższości skały. Jest to cecha ewolucji od dawna znana dzięki zapisowi kopalnemu w długo istniejących (starych) jeziorach (np. Gorthner & Meier-Brooks, 1985). Migracje lub ekspansje populacji marginalnych nie miały zauważalnego wpływu na tempo ewolucji, w każdym bądź razie wcale jej nie przyspieszały. Zmiany środowiskowe nie tylko nie napędzały ewolucji, ale wręcz wymazywały jej skutki. Obserwacje te mają fundamentalne znaczenie dla teoretycznych objaśnień ewolucji przez siły środowiskowe regulujące jej przebieg (Dzik, 1999 c). Empiryczne dowody paleontologiczne z pewnością nie potwierdzają idei ścisłego związku między tempem ewolucji a intensywnością specjacji. Nie znajdują w nich potwierdzenia również bardziej szczegółowe interpretacje mechanizmów ewolucji „modelu stacjonarnego” czy „hipotezy Czerwonej Królowej”. W przypadku „modelu stacjonarnego” są wręcz z nim sprzeczne.

Tempo ewolucji było nadzwyczaj stabilne w niemal wszystkich udokumentowanych biometrycznie przypadkach, przy radykalnie zmieniającym się składzie zespołów organizmów, zatem niewątpliwie w zmiennych warunkach konkurencji. Nie daje to wrażenia zgodności z paradygmatem wspólnym dla obydwu tych teorii, że ewolucję napędzają zmiany środowiskowe, abiotyczne w pierwszym przypadku, biotyczne w drugim. Liczne przykłady rozciągłych w czasie przemian morfologicznych pokazują raczej, że między tempem ewolucji a zmianami środowiska abiotycznego nie ma oczywistego związku. Jest również wątpliwe, by czynnik „wyścigu zbrojeń” miał rzeczywiście znaczący udział we wzmacnianiu tempa ewolucji i nadawaniu jej kierunkowości w warunkach starego jeziora. Bardziej prawdopodobne wydaje się ograniczające działanie czynnika podaży zmienności genetycznej („mutacji”) przy kreowaniu przez dobór innowacji ewolucyjnych. Zmiany stosunków zarówno biotycznych, jak abiotycznych, zmieniając kierunki nacisku selekcyjnego, miały raczej działanie zaburzające. Wyjaśnia

to, dlaczego te same gatunki, które w starych jeziorach podlegały kierunkowej ewolucji, niemal się nie zmieniają migrując pomiędzy środowiskami krótkookresowych zbiorników — uniemożliwia to chaotyczność ukierunkowania selekcji.

### Zasięgi gatunków w profilach skalnych

Nieuniknionym wnioskiem z obserwacji zasięgów gatunków w wyjątkowo kompletnych profilach geologicznych i porównania ich z sytuacjami mniej niezwykłymi jest to, że zarówno w przypadku czułych na zmiany środowiska sedymentacji bentonicznych małżoraczek czy niewrażliwych na nie konodontów obserwowane zasięgi gatunków w skałach nie mają nic wspólnego z ich ewolucją. Odnosi się to również do pełnych zasięgów trwania określonej morfologii (chronospecies). To, co bezpośrednio widać w zapisie kopalnym, jest z zasady i niemal wyłącznie skutkiem migracji i zmian geograficznego zasięgu gatunków powodowanych przez czynniki natury ekologicznej (Dzik, 1995). Przesunięcia te są mylnie interpretowane jako przejawy ewolucji. Pomijając arbitralne decyzje, w ogóle nie ma korespondencji między pojawieniem się gatunku w profilu a jego ewolucyjnym powstaniem. Związek między jego zanikiem a rzeczywistym wymarciem jest w najlepszym wypadku niekonieczny, czego najlepszym dowodem są skrajne przypadki „żyjących skamieniałości”.

Nie ma zatem praktycznej możliwości określenia tempa specjacji (ani też tempa wymierania) na podstawie danych paleontologicznych. Oznacza to, że identyfikacje zarówno momentów powstania gatunków (i opartych na nich taksonów ponadgatunkowych) jak i ich wymarcia pozostają poza zasięgiem możliwości badawczych klasycznej paleontologii uprawianej przez biostratygrafów. Z dużym krytycyzmem podchodzić zatem wypada do interpretacji „wielkich wymierań”, jak i następujących po nich rzekomo ewolucyjnych „odnowień ekosystemów”. W znacznej większości przypadków są to artefakty wynikające z samej właściwości zapisu kopalnego. Rzeczywista natura przemian na granicach jednostek geochronologicznych powiązanych z radykalnymi zmianami środowiska jest migracyjna, nie zaś ewolucyjna. Częste deklaracje, że określanie intensywności zmian na podstawie liczby i zasięgów gatunków skamieniałości są jedyną prawdziwie naukową metodą zastosowania danych paleontologicznych do badań ewolucji są oparte na niezrozumieniu natury zapisu kopalnego.

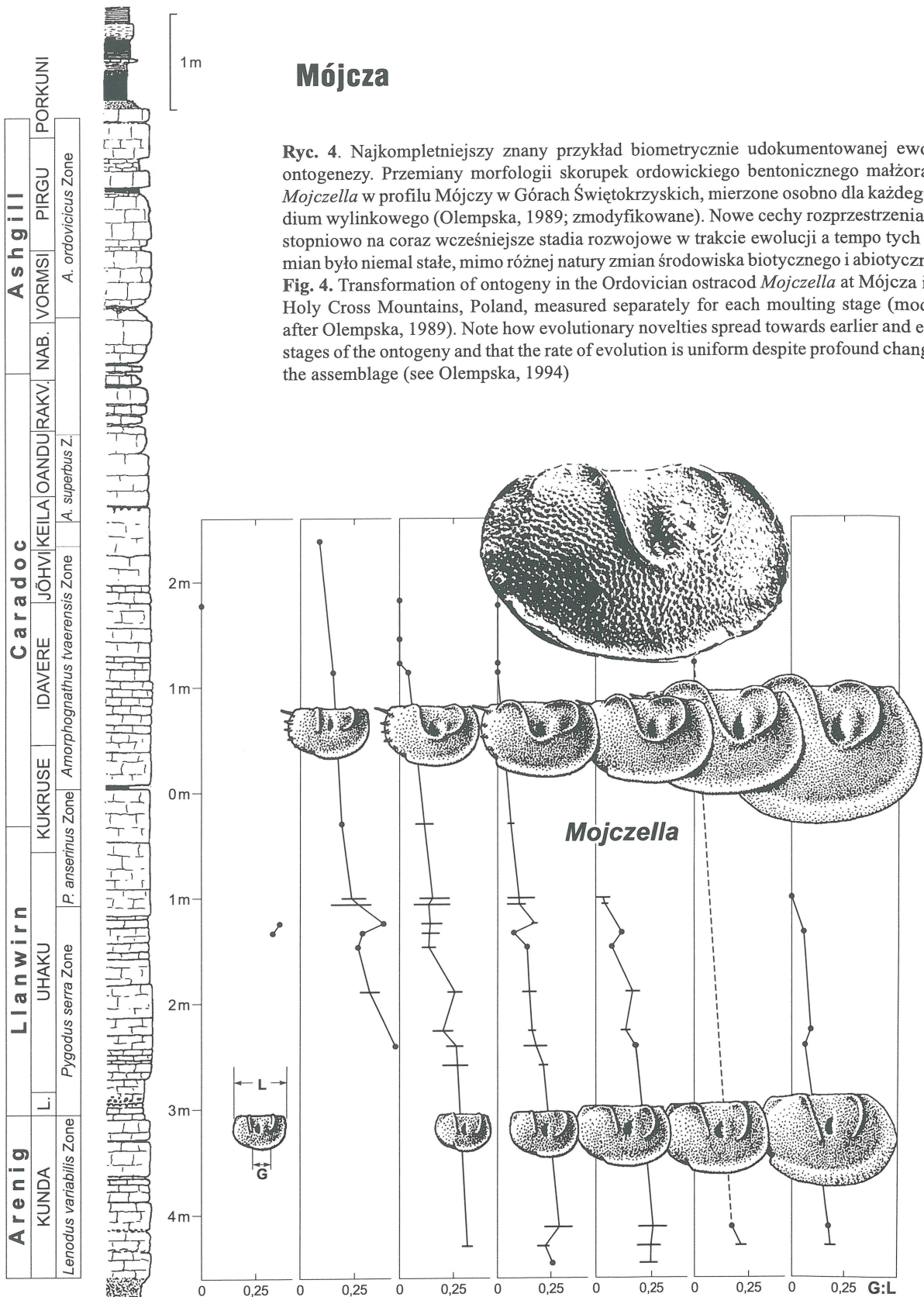
Nawet gdyby, w jakiś cudowny sposób, można było określić tempo specjacji i wymierania na podstawie zapisu kopalnego, niewiele by to powiedziało o intensywności przemian ewolucyjnych. Specjacja odnosi się bowiem do innego aspektu ewolucji niż jej tempo. Odzwierciedla raczej złożoność ekosystemu, w którym organizmy ewoluują, lub szczególnie cechy ich biologii (np. złożoność zachowań rozrodczych prowadzącą do obfitości gatunków bliźniaczych) bez bezpośredniego związku z nasileniem samych przemian (rzecz jasna, jakieś minimalne zmiany są niezbędne, by roz-



**Ryc. 3.** Ewolucja konodontów *Amorphognathus* w profilu Mójczy w Górach Świętokrzyskich (Dzik, 1999 a, zmodyfikowany). Zasięg geograficzny gatunków z tej linii podlegał dramatycznym zmianom wraz z przekształceniami globalnego klimatu, dokonując okresowej inwazji tropikalnych mórz epikontynentalnych, nie znajduje to jednak jakiegokolwiek odzwierciedlenia w zmianach tempa ewolucji

**Fig. 3.** Evolution of the conodont *Amorphognathus* at Mójczy in the Holy Cross Mountains, Poland (modified after Dzik, 1999 a). The lineage was changing dramatically its geographic distribution, invading the epicontinental seas of the North American Midcontinent among others, in epochs of high water stand, which is well expressed also at Mójczy by increases in numerical contribution to the fossil assemblage. Those fundamental changes in ecological conditions and the area inhabited by populations of the lineage had no expression in the rate of its phyletic evolution. It remains almost linear in respect to the rock thickness along the whole section





## Mójcza

Ryc. 4. Najkompletniejszy znany przykład biometrycznie udokumentowanej ewolucji ontogenezy. Przemiany morfologii skorupki ordowickiego bentonicznego małżoraczka *Mojczella* w profilu Mójczy w Górach Świętokrzyskich, mierzone osobno dla każdego stadium wylinkowego (Olempska, 1989; zmodyfikowane). Nowe cechy rozprzestrzeniały się stopniowo na coraz wcześniejsze stadia rozwojowe w trakcie ewolucji a tempo tych przemian było niemal stałe, mimo różnej natury zmian środowiska biotycznego i abiotycznego

Fig. 4. Transformation of ontogeny in the Ordovician ostracod *Mojczella* at Mójcza in the Holy Cross Mountains, Poland, measured separately for each moulting stage (modified after Olempska, 1989). Note how evolutionary novelties spread towards earlier and earlier stages of the ontogeny and that the rate of evolution is uniform despite profound changes in the assemblage (see Olempska, 1994)

dzielenie dróg ewolucji dało się zauważyć). Pogodzić się więc wypada z tym, że obserwowane w zapisie kopalnym zmiany zróżnicowania taksonomicznego zespołów kopalnych opisują nie tyle ewolucję, co ekologiczne właściwości środowiska

Jedynym sensownym sposobem określenia tempa ewolucji jest w takiej sytuacji odtwarzanie przebiegu ewolucji (file-

tecznej) na podstawie następstwa stratygraficznego populacji kopalnych. Oznacza to rozumowanie w kategoriach prodek-potomek (a nie bliskości krwi; Dzik, 1991 a). Na poziomie populacyjnym metodologicznie poprawne (falsyfikowalne) hipotezy o przebiegu ewolucji mogą być przedstawione w ramach metody stratofenyki, w przypadku zapisu mniej kompletnego stopień ich wiarygodności jest mniejszy ale

pozostają one w dalszym ciągu falsyfikowalnymi teoriami naukowymi pod warunkiem prowadzenia rozumowania wstecz osi czasu (metoda chronofiletiki; Dzik, 1998).

Zgromadzone w ostatnich dziesięcioleciach liczne przykłady istotnych przemian morfologicznych rozciągłych w czasie geologicznym pozwalają na jednoznaczne i bezdyskusyjne stwierdzenie, że co najmniej poważna część przemian ewolucyjnych dokonywała się powoli w dużych populacjach. Oznacza to, że przy oczywistej i podstawowej niekompletności zapisu kopalnego są odwrotne do powszechnie postulowanych: zjawisko specjacji (rozdzielenie dróg ewolucji populacji) pozostaje praktycznie poza zasięgiem możliwości paleontologii, stosunkowo łatwe jest natomiast udokumentowanie przemian anatomii w czasie geologicznym, których powiązanie ze zjawiskiem specjacji jest co najmniej wątpliwe.

### Wnioski

Zapis kopalny w przejrzysty sposób ukazuje odmiennosć dwu podstawowych aspektów ewolucji, tzn. rozgałęziania się drzewa rodowego (kladogeneza) i ewolucyjnych przekształceń wzdłuż poszczególnych linii rozwojowych (ewolucja filetyczna, „anageneza”). Nie ma powodu do przyjmowania *a priori* jakiegokolwiek założenia co do odmiennosć tempa przemian w odniesieniu do którejkolwiek z tych jej aspektów. Opinie wypowiedziane na ten temat można jednak skonfrontować z danymi paleontologicznymi.

Przebieg ewolucji jest potencjalnie możliwy do prześledzenia w pojedynczym profilu geologicznym przy posłużeniu się regułą superpozycji Steno jako jedyną podstawą do określenia następstwa czasowego zdarzeń ewolucyjnych. Praktyczne ustalenie pełnego zasięgu wycinka ewolucji (gatunku temporalnego; chronospecies) dającego się jednoznacznie zdefiniować na podstawie morfologii jest do przeprowadzenia jedynie w bardzo rzadkich sytuacjach wyjątkowo stałych środowiskowych warunków sedimentacji. Dostępny materiał z takich wyjątkowych stanowisk jest jednak dostatecznie obfity, by dostarczyć dowodu, że zasięgi chronospecies identyfikowane w stanowiskach zwykle dostępnych do badań stanowią jedynie nieznaczny wycinek ich rzeczywistych czasów trwania. Mają w istocie bardzo niewiele wspólnego z ewolucją. Jeśli więc do oszacowania tempa ewolucji używa się zasięgów gatunków wyznaczonych na podstawie obserwacji w profilach geologicznych, wyliczenia dają rezultaty wielokrotnie zawyżone. Biometrycznie udokumentowane tempa ewolucji ukazują ją jako zaskakująco powolną.

Zjawisko specjacji allopatrycznej, powszechnie uznane za główny czynnik rozdziałania się dróg ewolucji, nie może być z definicji obserwowane w jakimkolwiek profilu geologicznym, jako że odbywa się przecież w różnych miejscach. Jego zaistnienie można co najwyżej wywnioskować, o ile możliwa jest na tyle precyzyjna korelacja wiekowa odległych od siebie profili geologicznych. Dostępne dane nie uzasadniają w najmniejszym stopniu przekonania o istnieniu związku pomiędzy tempem ewolucji i częstością specjacji. Co więcej, nie ma żadnego zauważalnego związku pomiędzy migracjami a tempem ewolucji. Liczne powoli

ewoluujące linie mogą powstawać w różnorodnym środowisku, podczas kiedy jednorodne środowisko może zapewnić warunki nielicznym ale szybko ewoluującym gatunkom. Skrajnymi przykładami mogą być muchówki, które niewiele zmieniły swoją anatomię od triasu przy ogromnej skłonności do specjacji, i reprezentowane przez nieliczne gatunki walenie, które podległy fundamentalnym przemianom ewolucyjnym w trakcie oligocenu (nie od rzeczy byłoby wskazać tu i ewolucję człowieka). Tempo specjacji i wymierania nie jest zatem wiarygodnym miernikiem intensywności ewolucji biologicznej. Zapewne daje ono pewne wyobrażenie o zmianach złożoności dawnych ekosystemów i efektywności ich biocenoz w eksploatacji środowiska. Nie może być jednak uznane za wiarygodne narzędzie badawcze, skoro ani specjacje ani wymierania nie są bezpośrednio odczytywalne z zapisu kopalnego i ich wywnioskowanie wymaga złożonych procedur i bynajmniej nie oczywistych założeń.

### Literatura

- BOWN T.M. & ROSE K.D. 1987 — Patterns of dental evolution in Early Eocene anaptomorphine Primates (Omomyidae) from the Bighorn Basin, Wyoming. *J. Paleont.*, 61, Suppl., 5: 1–162.
- DZIK J. 1991a — Features of the fossil record of evolution. *Acta Palaeont. Pol.*, 36: 91–113.
- DZIK J. 1991b — Evolution of oral apparatuses in the conodont chordates. *Acta Palaeont. Pol.*, 36: 265–329.
- DZIK J. 1994 — Conodonts of the Mójca Limestone. [In:] J. Dzik, E. Olempska & A. Pisera, Ordovician carbonate platform of the Holy Cross Mountains. *Palaeont. Pol.*, 53: 43–128.
- DZIK J. 1995 — Range-based biostratigraphy and evolutionary geochronology. *Paleopelagos Spec. Publ.*, 1: 121–128.
- DZIK J. 1997 — Emergence and succession of Carboniferous conodont and ammonoid communities in the Polish part of the Variscan sea. *Acta Palaeont. Pol.*, 42: 57–170.
- DZIK J. 1998 — Dzieje życia na Ziemi. Wprowadzenie do paleobiologii. PWN.
- DZIK J. 1999 a (w druku) — Evolution of the Late Ordovician high-latitude conodonts and dating of Gondwana glaciations. *Boll. Soc. Paleont. Ital.*
- DZIK J. 1999 b (w druku) — Relationship between rates of speciation and phyletic evolution: Stratophenetic data on pelagic conodont chordates and benthic ostracods. *Geobios.*
- GORTHNER A. & MEIER-BROOKS C. 1985 — The Steinheim basin as a paleo-ancient lake. [In:] U. Bayer & A. Seilacher (eds.), *Sedimentary and Evolutionary Cycles*. Springer-Verlag, Heidelberg: 322–334.
- HOFFMAN A. & KITCHELL J. 1984 — Evolution in a pelagic planktic system: a paleobiologic test of models of multispecies evolution. *Paleobiology*, 10: 9–33.
- KITCHELL J.A. & HOFFMAN A. 1991 — Rates of species-level origination and extinction: functions of age, diversity, and history. *Acta Palaeont. Pol.*, 36: 39–67.
- MCKINNEY M. 1985 — Distinguishing patterns of evolution from patterns of deposition. *J. Paleont.*, 59: 561–567.
- OLEMPSKA E. 1989 — Gradual evolutionary transformations of ontogeny in an Ordovician ostracod lineage. *Lethaia*, 22: 159–163.
- OLEMPSKA E. 1994 — Ostracods of the Mójca Limestone. [In:] J. Dzik, E. Olempska & A. Pisera, Ordovician carbonate platform of the Holy Cross Mountains. *Palaeont. Pol.*, 53: 129–212.
- ROSE K.D. & BOWN T.M. 1984 — Gradual phyletic evolution on the generic level in Early Eocene omomyid primates. *Nature*, 309: 250–252.
- SEPKOSKI J.J. jr. 1998 — Rates of speciation in the fossil record. *Philosophical Trans. Royal Soc. London*, 353B: 315–332.
- STENSETH N.C. & MAYNARD SMITH J. 1984 — Coevolution in ecosystems: Red Queen evolution or stasis? *Evolution*, 38: 870–880.
- van VALEN L. 1973 — A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1: 1–30.