

# Historia rodzajowego zróżnicowania koralowców

Jerzy Trammer\*, Łukasz Górny-Zajac\*

## History of generic variability of the corals

**Summary.** The coral diversification pattern differs from the one for all marine animals in decreasing of genera number during the Carboniferous and the Late Tertiary (Fig. 1). Both compound corals as well as solitary ones have strikingly similar diversification profiles for the Phanerozoic (Fig. 2).

Badania nad globalnymi zmianami taksonomicznego zróżnicowania biosfery mają już stosunkowo długą tradycję [7, 2]. W studiach tego rodzaju, jako miarę zróżnicowania, stosuje się liczbę taksonów analizowanej grupy organizmów, obecnych na Ziemi w danym czasie [13]. Wyniki są przedstawiane w postaci wykresów (patrz np. ryc. 1), które pokazują, jak z upływem czasu geologicznego zmienia się liczba taksonów. Istnieją różne interpretacje naukowego obrazu otrzymywanego na wykresach [6, 2]. Twierdzi się, po pierwsze, że obraz ten w ogóle nie odpowiada rzeczywistości, lecz z powodu niepełności i zafałszowań kopalnego zapisu paleontologicznego jest jedynie artefaktem. W świetle innych interpretacji, omawiane wykresy są odzwierciedleniem rzeczywistych procesów ewolucyjnych. Autorzy tych ostatnich interpretacji spierają się z kolei co do tego, jakie czynniki są odpowiedzialne za zwiększanie i zmniejszanie się liczby występujących na Ziemi taksonów (ryc. 1B). Jako czynniki sprawcze wymienia się wewnętrzne właściwości ewoluujących organizmów, bądź siły wobec nich zewnętrzne, jak procesy stochastyczne (losowe) albo naciski wywierane przez środowisko abiotyczne (fizyczne) lub biotyczne [14, 6, 2].

Tematem niniejszej pracy jest historia globalnego rodzajowego zróżnicowania koralowców, należących do paleozoicznego rzędu Rugosa i do istniejącego od triasu do dziś rzędu Scleractinia.

## Krzywe zróżnicowania koralowców

Na ryc. 1A pokazano krzywą rodzajowego zróżnicowania koralowców. Obok (ryc. 1B) zamieszczono dla porównania krzywą rodzajowego zróżnicowania wszystkich morskich zwierząt. Obie krzywe są w znacznym stopniu podobne. Mają liczne, wspólne minima i maksima, sygnalizujące równoczesne wydatne zmniejszanie się i zwiększanie liczby istniejących rodzajów. Wyraźne zmniejszanie się liczby rodzajów, zarówno koralowców, jak i wszystkich morskich zwierząt przypada np. w dobrze znanych [8] momentach tzw. wielkich wymierań: w górnym dewonie, pod koniec permu, pod koniec triasu oraz na granicy kredy i trzeciorzędu (ryc. 1). Co odróżnia natomiast krzywą zróżnicowania koralowców (ryc. 1A), od krzywej zróżnicowania wszystkich morskich zwierząt (ryc. 1B), to fakt, że tylko ta pierwsza sygnalizuje wyraźny spadek liczby rodzajów w środkowym i górnym karbonie oraz w najwyższym trzeciorzędzie. Doszło więc wówczas do istotnego zmniejszenia zróżnicowania koralowców, mimo że podobny proces nie dotknął innych grup zwierząt.

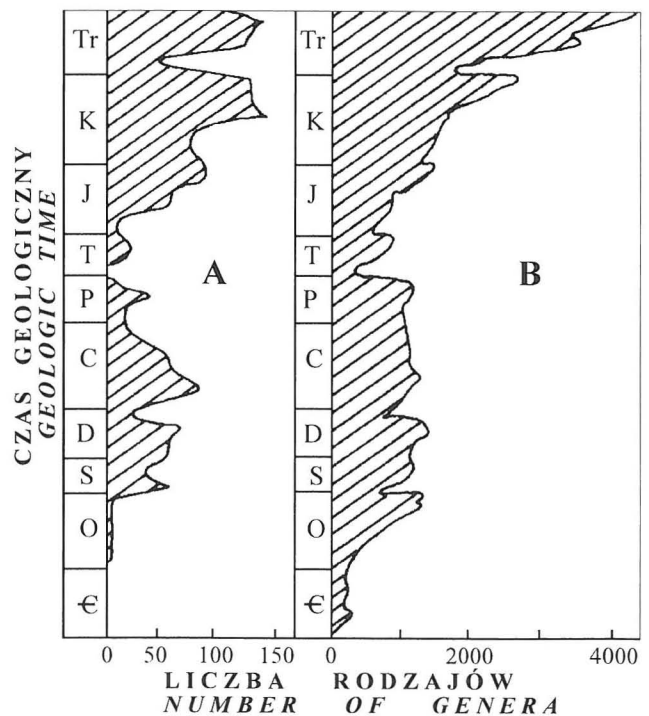
\*Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski, ul. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

Do rzędów Rugosa i Scleractinia należą koralowce osobnicze i kolonijne. Na ryc. 2 przedstawiono — osobno krzywą zróżnicowania dla rodzajów, obejmujących formy osobnicze (krzywa B) — i osobno krzywą zróżnicowania dla rodzajów, obejmujących formy kolonijne (krzywa C). Obie krzywe są, co zaskakujące, w przybliżeniu równoległe. Kiedy wzrasta liczba rodzajów zawierających formy osobnicze, wzrasta także liczba rodzajów obejmujących formy kolonijne. Gdy liczba tych pierwszych maleje, maleje zarazem liczba drugich (ryc. 2). Procesy rodzajowego różnicowania się koralowców osobniczych i kolonijnych były więc przez cały fanerozoik jakby sprzężone ze sobą (patrz także [10]).

Obliczyliśmy, ile wynosi średnia długość trwania rodzaju obejmującego formy osobnicze i rodzaju zawierającego formy kolonijne. W obrębie rzędu Rugosa (patrz także [10]) wartości te wynoszą odpowiednio 28,7 i 27,2 mln lat, a w obrębie rzędu Scleractinia 40,7 i 39 mln lat. Różnice nie są statystycznie istotne. Przyjmujemy, że zarówno w przypadku Rugosa, jak i w przypadku Scleractinia, rodzaje zawierające formy osobnicze wykazują taki sam średni czas trwania, jak rodzaje obejmujące formy kolonijne.

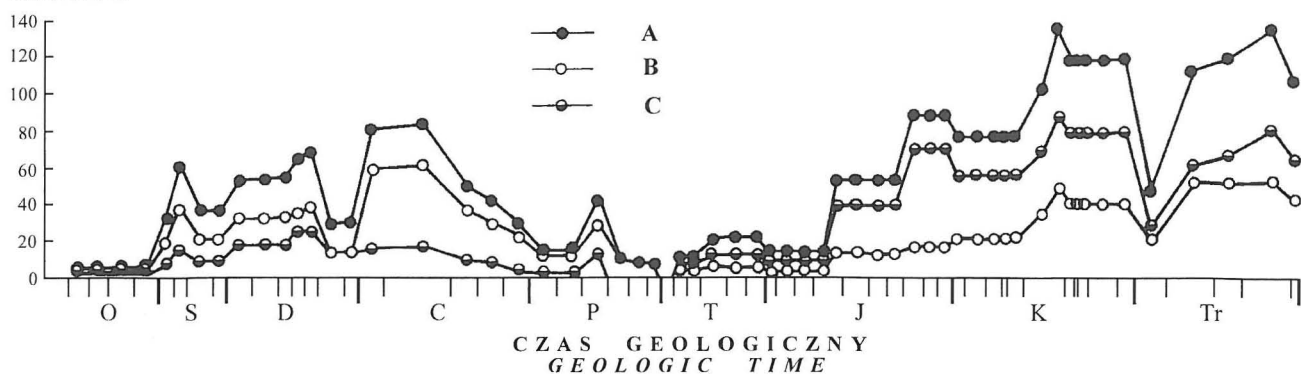
## Interpretacja i wnioski

Liczba rodzajów, występujących w jakimś okresie, w



**Ryc. 1.** Fanerozoiczne zmiany zróżnicowania rodzajowego koralowców z rzędu Rugosa i Scleractinia (A) i wszystkich zwierząt morskich (B). Na podstawie danych z [5, 11, 15]

**Fig. 1.** Change in diversity or number of genera with time for rugose and scleractinian corals (A), and for all marine animals (B). Based on the data presented by Hill [5], Sepkoski [11], and Wells [15]

RODAJE  
GENERA

Ryc 2. Zmiany zróżnicowania rodzajowego koralowców w fanerozoiku. Krzywa A dotyczy wszystkich rodzajów rzędu Rugosa (od ordowiku po perm) i Scleractinia (od triasu po trzeciorzęd), krzywa B odnosi się do form osobniczych, krzywa C do kolonijnych. Na podstawie danych z [5, 15]

Fig. 2. Change in diversity or number of genera with time for: A — the orders Rugosa (Ordovician–Permian) and Scleractinia (Triassic–Tertiary) as the whole, B — solitary Rugosa and Scleractinia, C — compound Rugosa and Scleractinia. Based on the data presented by Hill [5] and Wells [15]

znacznym stopniu odzwierciedla liczbę obecnych wtedy gatunków, zwłaszcza że większość rodzajów zawiera tylko jeden gatunek [8]. Zmiany zróżnicowania rodzajowego koralowców (ryc. 1, 2) obrazują więc także zmiany ich zróżnicowania gatunkowego. Sądzymy, że przedstawiony przez nas obraz zróżnicowania (ryc. 1, 2) ani nie jest artefaktem spowodowanym niepełnością i zafałszowaniami zapisu paleontologicznego, ani nie stanowi wyniku procesów losowych. Jest bowiem mało prawdopodobne, aby bardzo daleko idące podobieństwo taksonomicznego różnicowania się koralowców osobniczych i kolonijnych (co obrazuje równoległość krzywych B i C na ryc. 2.) mogło być dziełem przypadku. Jesteśmy więc zdania, że krzywe zróżnicowania pokazują rzeczywisty proces ewolucyjny, proces przez jakieś czynniki determinowany. Minima na krzywych, rejestrują zmniejszanie się liczby gatunków, w wyniku ich nasilonego wymierania, maksima zaś wskazują na wzrost liczby gatunków, w rezultacie wzmoczonej specjacji (powstawania gatunków). Jakie czynniki powodowały wymieranie i specjacje koralowców?

Okresy wzmoczonego wymierania i okresy zwiększonych specjacji występują u koralowców osobniczych i kolonijnych synchronicznie (ryc. 2). Sugeruje to, że ewolucja koralowców była procesem ściśle determinowanym przez oddziaływujące równocześnie na obie grupy zmiany środowiska zewnętrznego. Badane przez nas cechy samych koralowców (osobniczość i kolonijność) zdają się nie mieć większego wpływu na ich ewolucję (patrz też [10]). Gdyby któraś z tych cech miała większą wartość przystosowawczą od drugiej, wówczas należałoby oczekiwać [4], że rodzaje koralowców obdarzonych taką cechą będą trwać dłużej i że mniejszy ich procent ulegnie wymiarciu w czasie wielkich wymierań. Tymczasem, jak podano, rodzaje obejmujące formy kolonijne i te zawierające formy osobnicze, wykazują taki sam średni czas trwania, a w czasie wielkich wymierań obie grupy podlegają takiej samej w przybliżeniu redukcji (ryc. 2).

Nie potrafimy określić, jakie konkretne czynniki zewnętrzne determinowały różnicowanie się (wymierania i specjacje) koralowców. Krzywa ich zróżnicowania jest uderzająco podobna do krzywej zróżnicowania wszystkich morskich zwierząt (ryc. 2). Określić konkretne przyczyny wymierań i specjacji koralowców, to określić więc konkretne przyczyny wymierań i specjacji w ogóle, to zaś mimo zaproponowania

licznych hipotez i teorii [14, 6, 2, 8] jeszcze się nauce nie powiodło. Chcemy natomiast zwrócić uwagę na dwa okresy, kiedy historia liczebności rodzajów koralowców przebiegała wyraźnie inaczej niż historia liczebności rodzajów wszystkich zwierząt morskich: na karbon i na najwyższy trzeciorzęd. Tylko w obrębie koralowców doszło wówczas do poważnego zmniejszenia liczby rodzajów (ryc. 2).

W obu wymienionych okresach odnotowano globalne obniżenie temperatury zakończone zlodowaceniem [9, 1, 3]. Ogromna większość koralowców żyje w tropikach i subtropikach [12]. Zmniejszanie się obszaru tych stref i związane z tym zmniejszanie liczby nisz ekologicznych mogło powodować nasilone wymieranie koralowców, a nie oddziaływać na inne grupy organizmów, które oprócz ciepłych zasiedlały także inne strefy klimatyczne.

## Literatura

- ANDERSON T. F. 1990 — [W:] D. E. G. Briggs, P. R. Crowther (red.), *Paleobiology, a synthesis*. Blackwell: 403–406.
- BENTON M. J. 1990 — [W:] P. D. Taylor, G. P. Larwood (red.), *Major evolutionary radiations*. Clarendon Press: 409–430.
- BERNER R. B. 1993 — *Science*, 261: 68–70.
- COOPER W. S. 1984 — *J. Theor. Biol.*, 107: 603–629.
- HILL D. 1956 — [W:] R. C. Moore (red.), *Treatise on invertebrate paleontology. Part F*: 233–324.
- HOFFMAN A. 1989 — *Arguments on evolution*. Oxford University Press.
- MÜLLER A. H. 1961 — *Grossabläufe der Stammgeschichte*. Fischer.
- RAUP D. M. 1992 — *Extinction*. W. W. Norton.
- SCHOPF T. J. M. 1987 — *Paleoceanografia*. PWN.
- SCRUTTON C. T. 1988 — [W:] G. P. Larwood (red.), *Extinction and survival in the fossil record*. Clarendon Press: 65–88.
- SEPKOSKI J. J. 1993 — *Acta Palaeontol. Pol.*, 38: 175–198.
- STEHLI F. G., WELLS J. W. 1971 — *Sytem. Zool.*, 20: 115–126.
- VALENTINE J. W. 1985 — [W:] J. W. Valentine (red.), *Phanerozoic diversity patterns*. Princeton University Press: 3–8.
- VRBA E. S. 1985 — *S. Afr. J. Sci.*, 81: 229–236.
- WELLS J. W. 1956 — [W:] R. C. Moore (red.), *Treatise on invertebrate paleontology. Part F*: 328–444.