

CO TO JEST PALEOEKOLOGIA?

UKD 551.8:577.4:001.4

Paleoekologia staje się modna. Nie dość że większość artykułów paleontologicznych zawiera część poświęconą paleoekologii opisywanych taksonów i biofacji, że w klasycznych czasopismach paleontologicznych coraz więcej miejsca zajmują prace zapowiadające już tytułem swą przynależność do nurtu paleoekologicznego, ale powstają również specjalistyczne, paleoekologiczne periodyki, monografie i podręczniki. Słowem — paleoekologia nabiera coraz większego rozmachu. Pozostaje to w związku z szybko narastającą modą na ochronę środowiska. Ale jak można zdefiniować paleoekologię? Czy warto ją wyodrębnić spośród innych nauk jako dyscyplinę różną od paleontologii z jednej a ekologii z drugiej strony? Czy jej rozwój to tylko efekt nałożenia się fascynacji ekologią na tradycyjne zainteresowania dla historii świata ożywionego, czy też problematyka samej paleoekologii pochłonęła bez reszty tak wielu paleontologów?

Paleoekologię można zdefiniować dwojako: normatywnie i opisowo. Przy podejściu normatywnym należy wyznaczyć przedmiot dyscypliny i przeprowadzić — mniej lub bardziej arbitralnie w stosunku do praktyki badawczej — linie demarkacyjne oddzielające ten przedmiot od dziedzin wszystkich innych dyscyplin nauki. Paleoekologię trzeba by wówczas określić przez analogię do ekologii zajmującej się relacjami między organizmami a ich biotopem i między samymi organizmami. Trzeba by ją po prostu uznać za przedłużenie wstecz w czasie geologicznym ekologii, jej zakresu i metod. A linię demarkacyjną między paleoekologią a tradycyjną paleontologią należałoby przeprowadzić na podstawie rozróżnienia czasu ekologicznego i ewolucyjnego. Paleoekologia powinna się w tym ujęciu zajmować krótkotrwałymi zależnościami między organizmami a środowiskiem, czas ekologiczny jest bowiem porównywalny do trwa-

nia pojedynczych osobników albo co najwyżej — lokalnych populacji. Dla paleontologii natomiast zarezerwowane byłyby wydarzenia rozgrywające się w czasie ewolucyjnym, porównywalnym do trwania całych gatunków.

Definicja normatywna jest jednak zawsze obciążona ryzykiem, że w miarę rozwoju nauki arbitralne linie demarkacji okażą się nieistotne, że — innymi słowy — to co dla nauki najważniejsze, znajdzie się znowu na pograniczu rozmaitych dyscyplin, a wszystkie definicje staną się po prostu nieadekwatne do żywej tkanki nauki. A przecież określenie przedmiotu i zakresu dyscypliny naukowej ma również dużo czysto praktycznych, organizacyjnych konsekwencji i każdy, kto pracował na pograniczu dyscyplin, wie jak trudno przełamać bezwładność sztywnych ram przez takie normatywne definicje narzuconych.

Ale dyscypliny nauki można również definiować opisowo. Trzeba wówczas wskazać podstawowe problemy atakowane przez naukowców, którzy się sami do tej dyscypliny przypisują, i w ten intuicyjny sposób zakreślić obszar badań. Taka indukcyjna definicja dyscypliny nie może, oczywiście, być precyzyjna ani pełna, natomiast zawsze jest zrelatywizowana do czasu historycznego. I to są właśnie jej podstawowe zalety. Bo rzeczywiście — by powrócić na grunt paleoekologii — nawet najbardziej powierzchowna analiza tego, czym się współcześni paleoekolodzy zajmują, ujawnia, że problematyka paleoekologiczna bynajmniej się do czasu ekologicznego nie ogranicza, że paleoekologia to coś więcej (a może tylko co innego) niż ekologia rzutowana w przeszłość geologiczną. Raz po raz wykraczają paleoekolodzy — jeśli nie w konkretnych analizach, to przynajmniej w ich teoretycznych konsekwencjach — poza ramy zakreślone normatywnie. Wystarczy przytoczyć klasyczną już pracę Olsona (26) o związku ewolucji ssaków ze strukturą ekologiczną zespołów złożonych z zaawansowanych gadów i prymitywnych ssaków.

Jakie zatem są najważniejsze problemy współczesnej paleoekologii? Tradycyjna paleoekologia pełniła w gruncie rzeczy funkcję narzędzia badawczego analizy facjalnej, traktowała organizmy kopalne jako źródło informacji o cechach środowiska geologicznego (1, 8, 23). A jak jest dzisiaj?

EWOLUCJA ORGANIZACJI EKOLOGICZNEJ

Podstawowym problemem paleoekologii jest dziś ewolucja organizacji ekologicznej biosfery. Każdy paleontolog i każdy geolog wie z własnej praktyki badawczej, że biocenozy zjawiają się i znikają, nierozłącznie przywiązane do biotopów, do środowisk geologicznych zmieniających się gdy morza obejmują lądy i cofają się, gdy pasma górskie powstają i ulegają erozji. Czy jednak to następstwo biocenoz pociąga za sobą w konsekwencji zmiany zasad organizacji ekologicznej biosfery? Od kiedy działała w przyrodzie dzisiejsze reguły gry ekologicznej? Czy następuje — przynajmniej na przestrzeni fanerozoiku — jakaś ewolucja struktury ekologicznej biosfery, czy też struktura ta pozostaje w swoich podstawowych rysach wciąż taka sama?

Te generalne pytania dzisiejszej paleoekologii bynajmniej nie są banalne, bo i na gruncie ekologii wciąż jeszcze toczą się spory wokół podstawowych wyznaczników struktury ekologicznej biosfery. Wciąż nie jest jasne ani co to jest biocenoza, ani w jaki sposób zależy ona od środowiska, ani jakim prawem podlega jej rozwój w czasie ekologicznym, czyli sukcesja ekologiczna.

Istotnie, we współczesnej ekologii funkcjonują co najmniej trzy różne pojęcia biocenozy (24). Biocenoza bywa definiowana jako zespół populacji organicznych rzeczywiście współwystępujących w czasie i przestrzeni, to znaczy — ograniczonych do pewnego konkretnego i specyficznego biotopu. Za kryterium wyodrębnienia tak pojmowanych biocenoz służy zatem odkrycie takiego parametru ekoprzestrzeni, takiego czynnika ekologicznego, który by wyraźnie ograniczał rozprzestrzenienie całej grupy gatunków.

Biocenozy można również traktować jako zespół gatunków z reguły ze sobą współwystępujących. Przy tej definicji, biocenozy rozpoznaje się na podstawie czysto statystycznej analizy rozprzestrzenienia gatun-

ków. Zarówno ekolodzy, jak paleoekolodzy posługują się tą definicją bardzo często, a biocenozy wyodrębniają za pomocą analizy czynnikowej, analizy skupieniowej i innych technik analizy wielu zmiennych. Obydwie te definicje ujmują biocenozy jako jednostkę abstrakcyjną, może nawet nienaturalną w tym sensie, że nie wymagają, by składowe populacje pozostawały ze sobą w jakichkolwiek relacjach. Ządają tylko, by populacje ze sobą się spotykały.

Trzecia definicja określa biocenozy jako grupę populacji powiązanych całą siecią interakcji biologicznych, przede wszystkim interakcji troficznych tworzących system przepływu materii i energii przez ekosystem. Innymi słowy — definicję tę wolno zastosować jedynie wówczas, gdy się analizuje strukturę ekologiczną pewnego zespołu organizmów. Ten spór o definicję biocenozy nie jest bynajmniej sporem werbalnym. W jego podtekście zawiera się bowiem dysputa o znaczeniu i naturze związków międzygatunkowych. Gatunki bowiem traktuje się albo jako wyspecjalizowane grupy organizmów ograniczone wskutek działania konkurencji i innych procesów biologicznych (drapieżnictwo, symbioza itp.) do wyraźnie odrębnych nisz ekologicznych, albo uważa się, że czynniki biotyczne są w ekologii nieistotne, podporządkowane przemożnemu wpływowi czynników fizykochemicznych.

Na gruncie ekologii nie rozwiązano jeszcze problemu zależności między cechami struktury ekologicznej biocenoz a stabilnością i przewidywalnością ich biotopów. Tradycyjnie przyjmowano, że w środowiskach stabilnych i przewidywanych mieszka biocenozy niezwykle złożone strukturalnie, odznaczające się bardzo wysokim zróżnicowaniem gatunkowym. Postulowano przy tym nierozzerwalny związek przyczynowy między stopniem komplikacji struktury ekologicznej a efektywnością przepływu energii przez sieć troficzną biocenozy i stabilnością takiej biocenozy w czasie ekologicznym (9). Na poparcie tej tezy przytaczano zazwyczaj przykłady dżungli tropikalnej i rafy koralowej, obydwa te typy ekosystemów ograniczone są bowiem do wysoce przewidywalnych środowisk. Ostatnio jednak May (22) i Holling (16) twierdzą niezależnie od siebie i na podstawie odmiennych przesłanek teoretycznych i empirycznych, że ten związek to fikcja. Że natura zależności biocenozy od biotopu ma właśnie odwrotny charakter. W przewidywalnych środowiskach ekologicznych funkcjonują bowiem biocenozy niestabilne, bo skomplikowane systemy są nieodporne na niespodziewane zmiany w otoczeniu.

Wreszcie — zagadnienie sukcesji ekologicznej było traktowane przez tradycyjną ekologię jako proces sterowany przez interakcje biologiczne (21, 25). Twierdzono więc, że po to by się mogła rozwinąć dojrziała biocenoza, konieczne jest uprzednie przystosowanie i przekształcenie środowiska ekologicznego przez organizmy typowe dla wczesnych, pionierskich stadiów sukcesji. Sukcesję pojmowano w sposób holistyczny, a często porównywano ją wprost do superorganizmu. Horn (17) jednakże zakwestionował zasadność wszystkich tych postulatów. Na podstawie swoich wieloletnich obserwacji nad zmianami zespołów leśnych twierdzi on, że sukcesja to proces stochastyczny, kontrolowany przede wszystkim przez czynniki biogeograficzne, przez obfitość przybyszów z innych ekosystemów.

Żaden więc z podstawowych wyznaczników struktury ekologicznej biosfery nie jest jeszcze jednoznacznie określony, ale zagadnienie ewolucji ekologicznej jest od spraw samej ekologii przynajmniej pojęciowo niezależne. Jakakolwiek bowiem byłaby natura czynników kontrolujących sukcesję ekologiczną, wiadomo jednak że w toku sukcesji powiększa się liczba gatunków zamieszkujących biotop, coraz drobniejsze stają się nisze ekologiczne i energia jest coraz efektywniej wykorzystywana. Jest również teza czysto opisowa, wywiedziona indukcyjnie z setek i tysięcy obserwacji, że zróżnicowanie gatunkowe osiąga swoje maksimum nieco przed pełną dojrzałością biocenozy, by później zmniejszyć się trochę i ustalić na poziomie równowagi. Taki właśnie przebieg sukcesji ekologicznej można odnaleźć i wśród biocenoz kopalnych.

P.W. i S.S. Bretsky (6) precyzyjnie przeanalizowali następstwo i strukturę zespołów bentonicznych w ordowickim profilu w Kanadzie i zrekonstruowali porządek zasiedlania dna przez organizmy. Okazało się, że ta ordowicka sukcesja ma identyczne własności jak współczesne biocenozy tego typu. Do podobnych wniosków prowadzi również analiza bentosu miocennskich iłów korytnickich (13). Co więcej, analogicznie można również interpretować pionową zmienność zespołów rafotwórczych w poszczególnych budowlach rafowych niemal niezależnie od ich wieku geologicznego (35). We wszystkich tych przypadkach wyraźnie widać nieznaczny spadek zróżnicowania gatunkowego w ostatnim stadium sukcesji ekologicznej co daje się łatwo tłumaczyć działaniem ogólnych praw rządzących stabilnością wszelkich struktur. A zatem — prawa sukcesji ekologicznej trwają bez zmian przynajmniej od ordowiku do dziś. Nie ma żadnej ewolucji ekologicznej.

Taka sama konkluzja wieńczy rozważania nad zmianami różnorodności gatunkowej w czasie ewolucyjnym. Raup, Gould, Schopf i Simberloff (28) założyli, że liczba możliwych nisz ekologicznych, liczba ról pełnionych przez gatunki w biosferze jest niejako ustalona *a priori*, zadana z góry przez naturę świata nieożywionego i fundamentalne cechy organizmów. To założenie jest jednym z najważniejszych postulatów współczesnej ekologii (20). I okazało się, że „drzewa filogenetyczne” rysowane przez komputer zaprogramowany zgodnie z tym założeniem (i kilkoma dodatkowymi) są niemal nie do odróżnienia od tych, które nauka odtwarza na podstawie obserwacji geologicznych i paleontologicznych.

Z wykresami komputera bez trudu można zidentyfikować rzeczywiste drzewa filogenetyczne rozmaitych grup zwierzęcych, i to zarówno bardzo typowe, np. trylobitowe (wyjściowa linia szybko się dzieli na bardzo wiele potomnych, grupa osiąga maksimum zróżnicowania, a potem stopniowo wymiera), jak i bardzo swoiste, np. amonitowe (dwa maksima zróżnicowania przedzielone w czasie bardzo wyraźnym minimum) lub dinozaurowe (bardzo gwałtowne, niemal jednoczesne wymieranie wszystkich linii potomnych zaraz po osiągnięciu maksimum zróżnicowania).

Ta zgodność eksperymentów komputerowych z efektami prawdziwej ewolucji sugeruje adekwatność przyjętych w symulacji założeń do prawdziwej natury biosfery. I rzeczywiście, P.W. i S.S. Bretsky (7) udowodnili, że wśród płytkowodnych zwierząt bentonicznych liczba ról ekologicznych była na przestrzeni środkowego ordowiku stała. Natomiast Flessa i Levinton (10) postulują nieograniczone możliwości podziału nisz ekologicznych, a zatem — istnienie niewyczerpalnego źródła ewolucji ekologicznej.

Stały kierunek ewolucji ekologicznej biosfery jest również warunkiem *sine qua non* dla prowokacyjnych hipotez Stanleya (29, 30, 31), który wiąże powstanie wielokomórkowców z rozwojem roślinnozojności, a powstanie organizmów szkieletowych — z rozwojem drapieżnictwa. Obydwa przytoczone przez Stanleya wydarzenia to prawdziwe rewolucje ekologiczne prowadzące do nieodwracalnego wzrostu komplikacji ekologicznej biosfery. Podobne rewolucje ekologiczne, chociaż na mniejszą skalę, bo ograniczone jedynie do mezozoiku i tylko do fauny morskiej, dostrzega w biosferze Vermeij (34). Opozycja rysuje się więc ostro. Padają argumenty i kontrargumenty, ale sprawa jest ciągle jeszcze nie rozstrzygnięta. Czy istnieje ewolucja organizacji ekologicznej biosfery?

EWOLUCYJNY ROZWÓJ BIOCENÓZ

Biocenozy zjawiają się i znikają; tylko w wyjątkowych okolicznościach biocenoza rozwija się nieprzerwanie na przestrzeni czasu ewolucyjnego, albowiem rzadko tylko się zdarza, że jakiś biotop jest niezmieniony na przestrzeni długich odcinków czasu ewolucyjnego. Za przykład takiej długotrwałej biocenozy posłużyć mogą niektóre środkowopaleozoiczne struktury rafowe (11, 19). Na ogół jednak biocenozy nie dają się prześledzić w czasie ewolucyjnym. Dlatego przynajmniej większość empirycznych prac paleoekologicznych ogranicza się do problematyki

synchronii, pomijając diachronię zupełnie albo redukując jej zakres do czasu ekologicznego.

Jednak z mnogości poszczególnych biocenoz występujących w każdym dowolnym czasie ewolucyjnym (np. dziś) można wyabstrahować typy biocenoz. Typ definiuje się tutaj jako grupę biocenoz ograniczanych przez te same czynniki fizyczne-chemiczne i bardzo do siebie podobnych pod względem składu taksonomicznego i struktury ekologicznej. Mówiąc ściśle — skład taksonomiczny może się nieco zmieniać, ale zastępujące się wzajemnie gatunki muszą być bardzo pokrewne z punktu widzenia ekologii, muszą pełnić tę samą lub nieomal tę samą rolę w biocenozie.

Migracja larw i osobników dorosłych umożliwia stałą wymianę gatunków między biocenozami należącymi do tego samego typu. Dla takich biocenoz wspólny jest również zespół ekologicznych mechanizmów homeostatycznych, powstałych w efekcie koevolucji gatunków. Można zatem typ biocenoz postrzekać jako realną jednostkę ekologiczną, chociaż zarazem abstrakcyjną, gdyż nie daje się jej uchwycić w bezpośredniej obserwacji. Mówiąc metaforycznie — poszczególne biocenozy tak się mają do typu biocenozy jak lokalne populacje do gatunku. W rzeczy samej, typ biocenozy to swoista pula gatunków czy też zakres zmienności taksonomicznej przy ustalonej strukturze ekologicznej.

Łatwo zauważyć, że wiele typów biocenoz trwa przez bardzo długi czas ewolucyjny. Często do tego samego typu można zaliczyć biocenozy rozdzielone w czasie dziesiątkami milionów lat. Za przykład mogą tu posłużyć morskie biocenozy bentoniczne zdominowane przez ślimaki z rodzaju *Turritella* s.l. Współcześnie biocenozy takie występują niemal we wszystkich płytkich morzach stref tropikalnych, subtropikalnych i umiarkowanych, zasiedlając miękkie, przede wszystkim mulaste dno. *Turritelle* żyją zwykle gromadnie, zagrzebane płytko pod powierzchnią osadu, nie dopuszczając do zasiedlenia tego biotopu przez prawie żadne inne makroorganizmy bentoniczne. Do wyjątków należą pod tym względem drapieżne kraby i ślimaki z rodzaju *Natica* s.l. Niemal identyczne pod względem składu taksonomicznego zespoły kopalne występują powszechnie co najmniej od paleocenu (13). Podobny przypadek identycznego składu taksonomicznego makrobentonicznych zespołów jurajskich i kredowych opisał niedawno Wright (36) z Ameryki Północnej.

Z drugiej jednak strony — nie ulega wątpliwości że pewne typy biocenoz znikają nieodwołalnie z powierzchni Ziemi. Jeżeli taki sam biotop zasiedlony jest w różnych momentach czasu ewolucyjnego przez zupełnie odmienne biocenozy, można sądzić że z takim właśnie przypadkiem mamy do czynienia. Jest to reorganizacja ekologiczna, co oznacza że różne typy biocenoz pełnią tę samą funkcję w biosferze.

Między tymi dwiema skrajnymi odmianami rozwoju ewolucyjnego biocenoz („stałość” i „śmierć” ewolucyjna) istnieje całe *continuum* ogniw pośrednich, które jest nazywane ewolucją biocenoz. W tym ujęciu ewolucja biocenoz definiowana może być tylko arbitralnie, a jej umowne granice wyznacza z jednej strony identyczność składu taksonomicznego zespołów (na poziomie szeroko rozumianego rodzaju) — to jest bowiem kryterium stałości ewolucyjnej typu biocenoz — a z drugiej strony homeomorfia struktury ekologicznej jako warunku koniecznego dla zachowania tożsamości ewolucyjnej typu biocenoz. Gdy struktura przestaje być homeomorficzna, typ biocenoz zanika. Przykładem tak rozumianej ewolucji biocenoz może być rozwój makrobentonicznych zespołów związanych z tropikalnymi trawami morskimi. W rzeczy samej, struktura ekologiczna miocennskich zespołów tego typu jest uderzająco podobna do struktur dzisiejszych, choć niektóre taksony występują obecnie znacznie rzadziej, a inne — znacznie częściej niż w miocenie (13). Jeszcze wcześniejsze stadium ewolucji tego typu biocenoz reprezentuje zapewne eocennski zespół mięczaków z Calcaire Grossier w Basenie Paryskim.

Coraz więcej można więc znaleźć dowodów na zmianę typów biocenoz w czasie ewolucyjnym. Niekiedy trwają one bez żadnych istotnych zmian przez

bardzo długi czas, kiedy indziej giną i ulegają reorganizacji, wreszcie mogą po prostu ewoluować. Ale jaki jest mechanizm tego procesu — nie wiadomo. Nie wiadomo nawet, czy ten rozwój ewolucyjny ma charakter stopniowy, czy skokowy, czy w dziejach typów biocenoz przeplatają się okresy stałości ze śmiercią ewolucyjną, czy też kumulują się drobne, powolne przemiany? Bywa zapewne i tak, i tak. Ale która klasa zjawisk przeważa? I od czego to zależy?

Klasyki paleoekologii ewolucyjnej postulowali stopniowość przemian biocenoz w czasie. Valentine (32) doszedł do tego wniosku przede wszystkim na podstawie swoich rozważań teoretycznych nad organizacją ekologiczną biosfery. Natomiast Bretsky (5) gruntownie przeanalizował skład taksonomiczny i strukturę ekologiczną późnoordowickich zespołów bentonicznych z Appalachów i przeszedł ich odpowiedniki na przestrzeni całego paleozoiku. Zebrał w ten sposób dane świadczące — jego zdaniem — o stopniowym, ewolucyjnym charakterze rozwoju biocenoz w czasie. Tempo tego rozwoju jest jednak znacznie szybsze wśród biocenoz zamieszkujących nerytyk i głębszy sublitorał niż wśród biocenoz przybrzeżnych. Istotnie, bardziej głębokowodne biocenozy bentoniczne kilkakrotnie w paleozoiku przeżywały reorganizację ekologiczną, gdy biocenozy przybrzeżne — zdominowane przez bezzawiasowe brachiopody linguloidy, prymitywne małże nuculoidy i najprymitywniejsze ślimaki bellerophontidy — trwają niemal bez zmian przez cały paleozoik.

Przeciwnym tez bronią Berry (2) i Boucot (4), którzy dopatrują się w rozwoju paleozoicznych zespołów bentonicznych dowodów świadczących o bardzo długich okresach trwałości struktury ekologicznej, przerywanych jedynie momentami (gdy popatrzyć z perspektywy czasu ewolucyjnego) zasadniczej przebudowy biosfery morskiej. Boucot (4) jednakże osłabia nieco tę radykalną tezę, ograniczając jej zakres do zespołów brachiopodowych.

Spór zatem zarysowany jest bardzo jasno, ale wydaje się, że empirycznie trudno ten problem ostatecznie rozstrzygnąć. Nie sposób bowiem wybrać z dziejów biosfery losową próbkę typów biocenoz i oszacować średnie tempo ich rozwoju ewolucyjnego. Dlatego przykładu się tak wielką wagę do rozważań teoretycznych. Z tego punktu widzenia niezwykle istotne i korzystne może się okazać zastosowanie do biocenoz i typów biocenoz aparatu pojęciowego cybernetyki i analizy systemów (14). Jest to o tyle uzasadnione, że biocenozy bardzo często mają skomplikowaną i zintegrowaną strukturę ekologiczną, że nie można — innymi słowy — opisać ich adekwatnie, jeżeli pominie się przy opisie całą sieć interakcji biologicznych. Jeżeli zaś potraktować typ biocenoz jako system otwarty (3), to naturalną jego własnością staje się zdolność do rozwoju ewolucyjnego, albowiem mimo mechanizmów homeostatycznych wbudowanych w strukturę systemu otwartego — system taki nie osiąga nigdy idealnego stanu równowagi. Natomiast charakter tego rozwoju zależy od struktury systemu.

Na gruncie cybernetyki można dość łatwo wykażać, że struktury proste mogą ewoluować, gdy od struktur złożonych i zintegrowanych można oczekiwać jedynie zasadniczych reorganizacji. Struktura prosta jest tutaj rozumiana jako minimalna ilość albo wręcz brak interakcji między elementami systemu. W strukturze złożonej elementy systemu są ze sobą ściśle powiązane i zmiana jednego elementu pociąga za sobą zmiany innych. Cybernetyczny model rozwoju ewolucyjnego biocenoz pełni zatem funkcję złotego środka między stanowiskami skrajnymi w sporze o charakter tego procesu. Ale i ten model czeka jeszcze test empiryczny.

PRZYCZYNY EWOLUCJI EKOLOGICZNEJ

Jeśli biocenozy i typy biocenoz traktuje się w kategoriach systemów otwartych, to ich własności ekologiczne i ewolucyjne trzeba wyraźnie odróżnić od własności składowych populacji i gatunków. Istotnie, Peterson (27) wykazał, że nawet tak fundamentalna cecha jednostek ekologicznych jak stabilność ekologiczna oznacza co innego na poziomie populacji niż na poziomie biocenoz. Na obydwu tych pozo-

mach organizacji stabilność byłaby tożsama jedynie w zupełnie abstrakcyjnej biocenozy złożonej z całym od siebie niezależnych populacji. Także stałość ewolucyjna typu biocenoz bynajmniej nie jest równoważna konserwatyzmowi poszczególnych gatunków (15, 18).

To rozróżnienie między cechami biocenozy i populacji nie oznacza bynajmniej, że biocenozom czy typom biocenoz można przypisać jakąś wartość selekcyjną. Ani złożoność, ani stabilność, ani nawet efektywność wykorzystania energii przez biocenozę nie są przez przyrodę preferowane w czasie ekologicznym. Wręcz przeciwnie, te własności mogą biocenozy uniemożliwić przetrwanie okresowych zakłóceń w otoczeniu (16). Dokładnie tak samo ma się sprawa z typami biocenoz w czasie ewolucyjnym (14). Innymi słowy — nie istnieje żaden proces ekologiczny czy ewolucyjny, który by działał bezpośrednio na biocenozy. Ekologiczne i ewolucyjne własności biocenoz nie mogą się jednak redukować do poziomu gatunku.

Ale w takim razie przyczyny ewolucji ekologicznej nie są, a przynajmniej nie muszą być tożsame z przyczynami ewolucji gatunków. Jaki zatem jest główny napęd ewolucji ekologicznej? Czy biosfery i poszczególne typy biocenoz reagują jak bezwładne marionetki na zmiany zachodzące bezustannie w środowisku zewnętrznym, czy też działają wprawione w ruch przez jakieś immanentne, czysto biologiczne czynniki?

Przyginiatająca większość paleoekologów powiada, iż biocenozy ewoluują tylko dlatego, że je do tego świat nieorganiczny zmusza, że po prostu starają się zaadaptować do zmienionych warunków w otoczeniu (2, 5, 33). Najbardziej radykalny jest bez wątpienia Valentine (33), który utrzymuje, że zmiany różnorodności gatunkowej biosfery w czasie ewolucyjnym, a zatem — rozwój ewolucyjny jej struktury ekologicznej to efekt fluktuacji reżimu troficznego na Ziemi, zależnego przede wszystkim od globalnej konfiguracji kontynentów. Rozpad kontynentów powoduje bowiem stabilizację klimatu i reżimu troficznego, a to z kolei prowadzi do wzrostu różnorodności gatunkowej. I odwrotnie — liczba gatunków w biosferze maleje, w miarę jak kontynenty się łączą. Krzywa zmian różnorodności taksonomicznej w czasie ewolucyjnym odzwierciedla więc bezpośrednio konfigurację kontynentów. Co więcej — Valentine (33) traktuje powstanie pierwszych wielokomórkowców jako skutek przejścia prymitywnych organizmów do życia infaunalnego w poszukiwaniu bardziej stabilnych zasobów pokarmu. Postuluje zatem istnienie w późnym proterozoiku jednego ogromnego superkontynentu. Z kolei eksplozję kambryjską interpretuje jako rozwój szkieletu u zwierząt, które powróciły do życia na powierzchni dna, gdy tylko warunki troficzne znowu się ustabilizowały w związku z rozpadem proterozoicznego superkontynentu.

Zupełnie innych przyczyn dla tych dwu przełomowych w dziejach biosfery wydarzeń doszukuje się Stanley (29, 31). Utrzymuje on, że wielokomórkowce powstały w późnym prekambrze wskutek gwałtownego przyspieszenia ewolucji ekologicznej wywołanego czynnikami czysto biologicznymi, że mianowicie struktura ekologiczna biosfery była do tego czasu idealnie prosta, bo złożona jedynie z autotrofów. W tym momencie zjawily się pierwsze organizmy roślinożerne. Ich aktywność podziałała na biosferę jak swoista pompa i spowodowała prawdziwą rewolucję już nie tylko ekologiczną, ale i taksonomiczną. Podobnie może być interpretowane powstanie bezkręgowców szkieletowych na przełomie prekambru i kambru. Pompą byłoby tutaj działanie pierwszych drapieżników zmuszających zwierzęta roślinożerne do szybkiej ewolucji.

Stanowiska są zatem zupełnie jasne: albo ewolucja ekologiczna biosfery jest jedynie epifenomenem historii geologicznej, albo istnieje jej swoisty napęd. Jeżeli przyjąć, że kategorie analizy systemów adekwatnie opisują świat ekologii biocenoz, można się spodziewać, że same tylko interakcje biologiczne muszą spowodować ewolucję ekologiczną biosfery (14).

Wydaje się, że te trzy pytania: czy istnieje ewolucja organizacji ekologicznej biosfery? jak przebiega rozwój ewolucyjny biocenoz? co napędza ewolucję ekologiczną? — wyczerpują najważniejsze problemy w dzisiejszej paleoekologii. Wszystkie istotne zagadnienia dadzą się do tych pytań sprowadzić, co nie znaczy, że można już pominąć kwestie tradycyjnie i od lat przez paleoekologię rozważane. Na żadne bowiem z tych pytań nie uda się ostatecznie odpowiedzieć bez gruntownej analizy facjalnej i bez studiów nad morfologią funkcjonalną i jej związkiem z biotopem organizmów. Warunkiem *sine qua non* nowoczesnej paleoekologii jest przecież precyzyjna rekonstrukcja paleoekosystemów — kopalnych kompleksów niż ekologicznych. Ale trzeba sobie jasno zdawać sprawę, że rekonstrukcja paleoekosystemu to tylko narzędzie, środek do osiągnięcia celu, którego nie wolno stracić z oczu.

Wszystkie trzy główne pytania to problemy specyficznie paleoekologiczne, fundujące status tej dziedziny jako zupełnie samodzielnej dyscypliny nauki, nierozwiązalnej za pomocą żadnej innej dyscypliny. W rzeczy samej, ekologia jest pozbawiona szans rozważania czasu ewolucyjnego, natomiast paleontologia nie interesuje się oddziaływaniami między gatunkami. Niemniej związek tych pytań z ekologią jest oczywisty. Warunkiem rozstrzygnięcia tych problemów jest, rzecz jasna, odpowiedź na pytania o naturę organizacji ekologicznej i jej relacje do środowiska nieorganicznego.

Ale paleoekologia jest i z tradycyjną paleontologią nierozłącznie spleciona, bo przecież trzy omówione powyżej problemy to tylko inne postaci sporów zawsze się przez paleontologię przewijających. Cały spór wokół istnienia ewolucji organizacji ekologicznej to nic innego jak nowe sformułowanie sporu Cuviera z Lyellem i Darwinem. Pytanie o charakter i tempo rozwoju ewolucyjnego biocenoz jest w pełni analogiczne do innej kontrowersji między katastrofizmem a uniformitaryzmem. A kwestia motoru ewolucji ekologicznej to dzisiejsza, uwspółcześniona postać dysputy o preadaptacji i znaczeniu środowiska nieorganicznego dla ewolucji biologicznej.

Innymi słowy — zasadnicze problemy paleoekologii to nic innego jak odwieczne pytania paleontologii (12), tyle tylko że odniesione do innego poziomu organizacji świata organicznego, a zatem — sformułowane w innym języku teoretycznym i stymulujące inne poszukiwanie empiryczne.

LITERATURA

1. Ager D. V. — Principles of paleoecology. McGraw-Hill New York 1963.
2. Berry W. B. N. — Types of Early Paleozoic faunal replacements in North America: their relationship to environmental change. J. Geology 1974 82.
3. Bertalanffy L. von — General system theory. Braziller New York 1968.
4. Boucot A. J. — Evolution and extinction rate controls. Elsevier Amsterdam 1975.
5. Bretsky P. W. — Evolution of Paleozoic benthic marine invertebrate communities. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 1969, 6.
6. Bretsky P. W. a. Bretsky S. S. — Succession and repetition of Late Ordovician fossil assemblages from the Nicolet River Valley. Quebec. Paleobiology 1975, 1.
7. Bretsky P. W. a. Bretsky S. S. — The maintenance of evolutionary equilibrium in Late Ordovician benthic marine invertebrate faunas. Lethaia 1976, 9.
8. Cloud P. E., Jr. — Paleoecology — retrospect and prospect. J. Paleontology 1959, 33.
9. Elton C. S. — The Pattern of animal communities. Methuen London 1966.
10. Flessa K. W., Levinton J. S. — Phanerozoic diversity patterns: tests for randomness. J. Geology 1975, 83.
11. Franke W. — Fazies, Bau und Entwicklungsgeschichte des Iberger Riffes (Mitteldevon und Unterkarbon III, NW-Harz, W-Deutschland). Geologische Jb. 1973, 11.
12. Gould S. J. — Eternal metaphors of palaeontology. [In:] Hallam A. (ed.) — Patterns of evolution, 1—26. Elsevier Amsterdam 1977.
13. Hoffman A. — Synecology of macrobenthic assemblages of the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Poland). Acta Geol. Pol. 1977, 27.
14. Hoffman A. — System concepts and the evolution of benthic communities. Lethaia 1978, 11.
15. Hoffman A. a. Szubzda B. — Paleoecology of some molluscan assemblages from the Badenian (Miocene) marine sandy facies of Poland. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 1976, 20.
16. Holling C. S. — Resilience and stability of ecological systems. Annual Rev. Ecol. Syst. 1973, 4.
17. Horn H. S. — Succession. [In:] May R. M. (ed.) — Theoretical Ecology. Saunders Philadelphia 1976.
18. Levinton J. S. a. Bambach R. K. — A comparative study of Silurian and recent deposit-feeding bivalve communities. Paleobiology 1975, 1.
19. Lowenstam H. A. — Niagaran reefs in the Great Lakes Area. Geol. Soc. Amer. Memoir 1957, 67.
20. Mac Arthur R. H. a. Wilson E. O. — The theory of island biogeography. Princeton University Press Princeton 1967.
21. Margalef R. — Perspectives in ecological theory. University of Chicago Press Chicago 1968.
22. May R. M. — Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press Princeton 1973.
23. Moore R. C. — Modern methods of paleoecology. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull. 1957, 41.
24. Newell N. D., Imbrie J., Purdy E. G. a. Thurber D. L. — Organism communities and bottom facies, Great Bahama Bank. Amer. Mus. Natural History Bull. 1959, 117.
25. Odum E. P. — The strategy of ecosystem development. Science 1969, 164.
26. Olson E. C. — Community evolution and the origin of mammals. Ecology 1966, 47.
27. Peterson C. H. — Stability of species and of community for the benthos of two lagoons. Ecology 1975, 56.
28. Raup D. M., Gould S. J., Schopf T. J. M. a. Simberloff D. S. — Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity. J. Geology 1973, 81.
29. Stanley S. M. — An ecological theory for the sudden origin of multicellular life in the Late Precambrian. Proc. Natl. Acad. Sciences 1973, 70.
30. Stanley S. M. — A theory of evolution above the species level. Proc. Nat. Acad. Sciences 1975 72.
31. Stanley S. M. — Ideas on the timing of metazoan diversification. Paleobiology 1976, 2.
31. Valentine J. W. — The evolution of ecological units above the population level. J. Paleontology 1968, 42.
33. Valentine J. W. — Evolutionary paleoecology of the marine biosphere. Prentice-Hall Englewood Cliffs 1973.
34. Vermeij G. J. — The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. Paleobiology 1977, 3.
35. Walker K. R. a. Alberstadt L. P. — Ecological succession as an aspect of structure in fossil communities. Paleobiology 1975, 1.
36. Wright R. P. — Jurassic bivalves from Wyoming and South Dakota: a study of feeding relationships. J. Paleontology 1974, 48.