

ADAM LIPOWSKI¹, DOROTA LIPOWSKA²

¹*Institut Fizyki
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza
Umultowska 85, 61-614 Poznań*

²*Institut Językoznawstwa
Międzychodzka 3/5, 61-371 Poznań
e-mail: lipowski@amu.edu.pl
lipowska@amu.edu.pl*

CYKLICZNOŚĆ WIELKICH WYMIERAŃ – KOMPUTEROWE MODELOWANIE EWOLUCJI EKOSYSTEMU

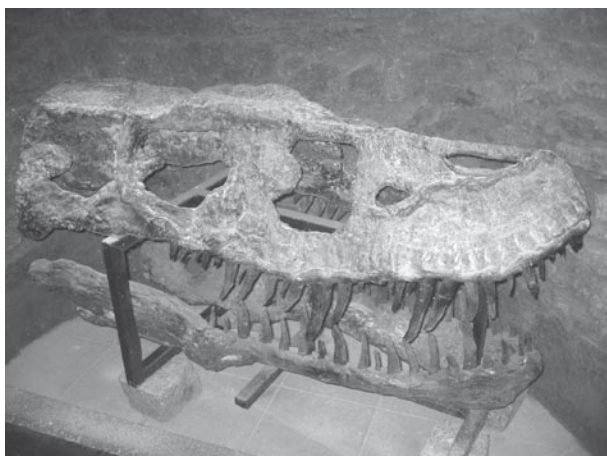
WSTĘP

Około 4 miliardów lat temu ewolucja materii nieorganicznej na Ziemi doprowadziła do fenomenu na być może kosmiczną skalę: pojawiły się wczesne formy życia. W toku dalszej ewolucji formy te ulegały licznym przeobrażeniom, by w efekcie doprowadzić do powstania niezwykle złożonych i zróżnicowanych współczesnych organizmów żywych. Dane paleontologiczne dostarczają nam licznych dowodów na to, że zmiany ewolucyjne miały jednak różną intensywność. Okresy względnego zastoju ewolucyjnego przeplatały się z okresami bardziej burzliwymi, w czasie których wymierało wiele gatunków czy nawet całych linii rozwojowych (RAUP i STANLEY 1984, SIMPSON 1999). Pewnym zmianom ulegało na przestrzeni dziejów również tempo powstawania nowych gatunków, jednak dane paleontologiczne są w tym przypadku znacznie uboższe. Powstaje więc naturalnie pytanie o przyczynę takiej dynamiki zmian ewolucyjnych. Szczególnie interesujące wydaje się być zrozumienie mechanizmów odpowiedzialnych za występowanie tych najbardziej spektakularnych, obejmujących znaczną część ekosystemu, tzw. wielkich wymierań. Liczne teorie i hipotezy w tej dziedzinie wiążą wymierania gatunków z uderzeniami meteorów, wzmożoną aktywnością wulkaniczną czy zmianami klimatycznymi. Jednak teorie te nie są powszechnie akceptowane i często postęp badań zmusza uczonych do weryfikacji

dotychczasowego stanowiska. Na przykład, za przyczynę wielkiego wymierania w Permie, w czasie którego wyginęło około 90% istniejących wtedy gatunków, do niedawna uważano zderzenie z meteorem lub asteroidą (BECKER i współaut. 2004). Jednakże najnowsze badania pokazują (WARD i współaut. 2005), że wymieranie to było procesem na tyle rozciągniętym w czasie, że raczej nie mogło być spowodowane kolizją. Prawdopodobnie nie da się również utrzymać hipotezy, że przyczyną wielkiego wymierania dinozaurów na granicy Kredy i Trzeciorzędu było zderzenie z asteroidą. Wieloletnie badania krateru Chicxulub w Meksyku, będącego pozostałością po tym zderzeniu pokazują, że miało ono miejsce około 300.000 lat przed okresem wielkiego wymierania (KELLER 2004). Tak duża różnica czasowa wydaje się wykluczać związek przyczynowo-skutkowy między tymi zjawiskami.

Badanie wielkich wymierań zyskało dodatkowy impuls po tym, jak w latach 80. ubiegłego stulecia RAUP i SEPKOSKI (1984), opierając się na analizie danych paleontologicznych w ciągu ostatnich 250 mln. lat, zasugerowali, że wielkie wymierania pojawiają się mniej więcej cyklicznie z okresem około 26 mln lat. Hipoteza Raupa i Sepkoskiego spotkała się z dużym sceptycyzmem ze strony uczonych. Po pierwsze, analiza danych paleontologicznych obarczona jest dość dużym

stopniem niepewności i periodyczność wielkich wymierań nie wynika z niej jednoznacznie. Należy jednak nadmienić, że bardziej współczesna analiza danych paleontologicznych, RODHEA i MULLERA (2005) oraz PROKOPHA i współpracowników (2000) potwierdza hipotezę o periodyczności wielkich wymierań. Istnieje jednak jeszcze drugi, nie mniej ważny argument sceptyków wobec hipotezy Raupa i Sepkoskiego, a mianowicie brak wytłumaczenia dla tak dużych odstępów czasowych między wielkimi wymieraniami. Ziemi ekosystem nie wydaje się być wystawiony na działanie takiego periodycznego zewnętrznego czynnika o okresie kilkudziesięciu milionów lat, który mógłby być przyczyną wielkich wymierań. Niektóre z nich można co prawda powiązać ze wzmożoną aktywnością wulkaniczną czy też zderzeniami z ciałami niebieskimi, jednak nie wydaje się, aby te zdarzenia powtarzały się cyklicznie. Należy wspomnieć, że poszukiwanie takiego czynnika stało się inspiracją do stworzenia interesujących, ale jak na razie niepotwierdzonych hipotez głównie astrofizycznych, które cykliczny wzrost prawdopodobieństwa zderzenia z ciałami niebieskimi wiąże z istnieniem pewnych hipotetycznych obiektów, takich jak na przykład gwiazda bliźniacza do naszego Słońca (DAVIS i współaut. 1984). Pewne teorie wiążą też periodyczność wielkich wymierań z ruchem obiegowym Słońca w płaszczyźnie Drogi Mlecznej (RAMPINO i STOTHERS 1984) lub z pewnymi zjawiskami geofizycznymi (STOTHERS 1986, 1993).



Czaszka drapieżnego dinozaura z rodziny abelizaurów.

Gatunek ten żył ok. 80 mln. lat temu (późna kreda). Szkielet został znaleziony w Patagonii (Argentyna) i obecnie znajduje się w zbiorach Muzeum Mineralogicznego w Szklarskiej Porębie.

Przyjmując hipotezę o periodyczności wielkich wymierań, i przy braku powszechnie akceptowanego jej wytłumaczenia, można zapytać, czy aby otrzymać oscylacje na tak dużą skalę, ziemski ekosystem musi być poddany działaniu zewnętrznego periodycznego czynnika, który generowałby te wymierania. Tak postawione pytanie sugeruje od razu pewną alternatywę, a mianowicie, że być może ekosystem niejako sam z siebie może generować periodyczne wymierania. Pojawianie się periodycznych zmian w prostych ekosystemach jest znane od dawna. Klasycznym przykładem są oscylacje w populacjach drapieżników i ich ofiar. Eleganckie uzasadnienie tych oscylacji podali prawie sto lat temu Lotka i Volterra, tworząc tym samym podwaliny matematyczne dla współczesnej dynamiki populacji (MURRAY 1989). W przybliżeniu zachowanie się układu drapieżników i ofiar można opisać następująco. Załóżmy, że w pewnym momencie istnieje w układzie dość dużo ofiar i mało drapieżników. Stwarza to bardzo korzystną sytuację dla tych ostatnich, których liczebność w związku z tym szybko wzrasta. Powoduje to z kolei szybki spadek liczby ofiar, a to wpływa na populację



Fragmenty skamieniałego lasu karbońskiego z przed ok. 300mln. lat (zbiory Muzeum Mineralogicznego w Szklarskiej Porębie).

drapieżników. Przy małej ilości pożywienia (ofiary) populacja drapieżników maleje, co z kolei wpływa na wzrost liczby ofiar. Układ znów osiąga stan o dużej liczbie ofiar i małej liczbie drapieżników i w ten sposób cykl Lotka-Volterra się zamyka. Zwróćmy jednak uwagę na to, że w układach Lotka-Volterra okres oscylacji wynosi zwykle kilka lat, a ponadto liczba współistniejących gatunków jest stała (w najprostszym przypadku wynosi ona dwa, ale rozpatruje się również układy drapieżników i ofiar o większej liczbie gatunków). Za oscylacje liczby gatunków ziemskiego ekosystemu o okresie rzędu kilkudziesięciu milionów lat musi więc być odpowiedzialny zupełnie inny mechanizm.

Celem niniejszej pracy jest przedstawienie wielogatunkowego modelu ekosystemu, który wykazuje długookresowe oscylacje liczby gatunków. Oscylacje te są efektem koewolucji gatunków. Rywalizacja o skończone (lecz odnawialne) zasoby powoduje, że gatunki zmuszone są do stopniowego zwiększania swoich rozmiarów pomimo wiążącego się z

tym zwiększonego zapotrzebowania energetycznego. Gatunki o znacznych rozmiarach, które w pewnym momencie zaczynają dominować w ekosystemie, nie są jednak w stanie zaspokoić swoich zapotrzebowań energetycznych i są skazane na wyginięcie. Układ staje się wówczas zdominowany przez gatunki o niewielkich rozmiarach, które jednak ewolucja znów zmusza do zwiększania rozmiarów – i cykl się powtarza. W zgodzie z pewnymi danymi paleontologicznymi (MILLER i FOOTE 2003) nasz model pokazuje, że średni czas trwania danego gatunku zależy od tego, w jakiej fazie ewolucyjnego cyklu gatunek ten powstał. Ponadto stopniowe zwiększanie się rozmiarów osobników, które ma miejsce w znacznej części ewolucyjnego cyklu, być może można uważać za potwierdzenie ciągle dość kontrowersyjnej reguły Cope'a (COPE 1887, ALROY 1998). Bardziej szczegółowy opis modelu i jego własności można znaleźć w pracach LIPOWSKIEGO (2005) oraz LIPOWSKIEGO i LIPOWSKIEJ (2006).

WIELOGATUNKOWY MODEL EKOSYSTEMU

Ziemski ekosystem, składający się z olbrzymiej liczby różnorodnych organizmów uwikłanych w złożone oddziaływania wewnętrzne i międzygatunkowe, i poddanych licznym czynnikom zewnętrznym, takim jak na przykład efekty klimatyczne, czy bariery geograficzne, jest układem niezmiernie skomplikowanym. Tym nie mniej, nie ustają próby jego opisu przy pomocy różnych modeli matematycznych. Aby opisać globalne i długofalowe własności ekosystemu, użyty model musi siłą rzeczy być jego drastycznym uproszczeniem. Często w modelach takich formułujemy reguły ewolucji ekosystemu na poziomie całych gatunków, zaniebując wszelkie szczegóły dotyczące liczebności populacji bądź jej rozmieszczenia (NEWMAN i PALMER 2003). Modele takie mają jednak bardzo ograniczony zakres zastosowań, lecz dzięki swej prostocie w poglądowy sposób ilustrują pewne trendy ewolucyjne. Ostatnio, znaczny wzrost mocy obliczeniowej komputerów sprawia, że możliwe staje się badanie coraz bardziej realistycznych modeli ekosystemu, z dynamiką sformułowaną na poziomie osobników (CALDARELLI i współaut. 1998, CHOWDHURY i współaut. 2003, COPPEX i współaut. 2004). Zaletą prezentowanego w dalszej części pracy modelu jest to, że uwzględnia on również

niejednorodności w przestrzennym rozmieszczeniu osobników. Niejednorodności takie są oczywiście obecne w rzeczywistym ekosystemie i jak się wydaje, mogą one odgrywać istotną rolę w jego ewolucji.

Nasz model, sformułowany w pracach (LIPOWSKIEGO (2005) oraz LIPOWSKIEGO i LIPOWSKIEJ (2006)) jest wielogatunkowym uogólnieniem sieciowego modelu drapieżników i ofiar, który był uprzednio przedstawiony w pracach LIPOWSKIEGO (1999) oraz LIPOWSKIEGO i LIPOWSKIEJ (2000). W modelu tym osobniki rozmieszczone są w węzłach sieci kwadratowej o wymiarze N . Każdy węzeł może być w jednym z czterech stanów, tj. może być obsadzony przez drapieżnika, ofiarę, drapieżnika i ofiarę lub pozostawać pusty. Ponadto każdy drapieżnik jest charakteryzowany przez pewną wielkość m ($0 < m < 1$), którą umownie nazwiemy wielkością lub rozmiarem drapieżnika. Wielkość ta określa gatunek, do którego należy dany drapieżnik, a ponadto jego zapotrzebowanie energetyczne oraz jego siłę w rywalizacji z innymi drapieżnikami. Reguły dynamiczne tego modelu są typowe dla układów drapieżników i ofiar, a mianowicie, drapieżnik, aby przeżyć, musi zjeść ofiarę znajdującą się na tym samym węźle, a jeżeli takiej nie ma, to drapieżnik ten ginie (z

głodu). Drapieżniki i ofiary mogą się rozmnażać i umieszczać potomstwo na sąsiednich węzłach, przy założeniu, że na węzłach tych jest wolne miejsce. Ponadto, rozmnażający się drapieżnik o większym rozmiarze może wyeliminować drapieżnika o mniejszym rozmiarze, o ile ten ostatni zajmuje węzeł, na którym ma zostać umieszczone potomstwo. Potomstwo dziedziczy rozmiar po swoim przodku, jednak z pewnym niewielkim prawdopodobieństwem zachodzą mutacje i wówczas rozmiar tak powstałego nowego gatunku wyznaczany jest losowo. Bardziej precyzyjne sformułowanie reguł tego modelu można znaleźć w pracach LIPOWSKIEGO (2005) oraz LIPOWSKIEGO i LIPOWSKIEJ (2006).

Początkowo może się wydawać, że nasz model opisuje ekosystem z dwoma poziomami troficznymi: ofiary i drapieżniki, przy czym tylko te ostatnie podlegają mutacjom, a więc i ewolucji. Taki model byłby bardzo nierealistyczny, ponieważ, jak wiemy, w przyrodzie ofiary również posiadają możliwości ewolucyjne, dzięki czemu „wyścig zbrojeń” ma miejsce po obu stronach. Zauważmy jednak, że drapieżniki między sobą uwikłane są w różnego rodzaju oddziaływania, które przypominają oddziaływania typu drapieżnik-ofiara (drapieżnik o większym rozmiarze może, rozmnażając się, wyeliminować drapieżnika

o mniejszym rozmiarze). Oznacza to, że ofiary w naszym modelu należy raczej uważać za odnawialne z pewną prędkością źródło niebiologicznych zasobów energetycznych (lub pokarmowych). Organizmom biologicznym odpowiadają w naszym modelu tylko drapieżniki – podlegają one mutacjom oraz rywalizują z innymi osobnikami o zasoby pokarmowe i przestrzeń.

Modele sieciowe, takie jak rozpatrywany w niniejszej pracy, na pozór istotnie różnią się od tradycyjnie używanych w dynamice populacji i opartych na równaniach różniczkowych zwyczajnych wywodzących się od Lotka i Volterra (MURRAY 1989). Różnica nie jest jednak aż tak zasadnicza. Dynamika modeli sieciowych okazuje się być równoważna podejściu Lotka i Volterra w przypadku, gdy sieć, na której zdefiniowany jest model, jest wielowymiarowa (zwykle cztero- lub więcej wymiarowa). W przypadku najbardziej nas interesującym, czyli w dwóch i trzech wymiarach, podejścia te mogą prowadzić do różniących się przewidywań. Jednak podejście bazujące na równaniach różniczkowych zwykle zaniedbuje niejednorodności w przestrzennym rozmieszczeniu osobników i z tego powodu modelowanie sieciowe wydaje się być bardziej realistyczne¹.

WŁASNOŚCI MODELU

PERIODYCZNA EWOLUCJA EKOSYSTEMU

Celem zbadania własności tak zdefiniowanego modelu wykonane zostały symulacje numeryczne (LIPOWSKI 2005, LIPOWSKI i LIPOWSKA 2006). Obliczenia te pokazują, że ewolucja modelu charakteryzuje się długookresowymi nieregularnymi oscylacjami zarówno liczby gatunków, jak i średniego rozmiaru drapieżników. Bardziej wnikliwa analiza dystrybucji rozmiaru drapieżników w systemie pokazuje, że zachowanie się modelu można w przybliżeniu opisać następująco². Gdy układ zdominowany jest przez drapieżniki o niewielkim rozmiarze, to stosunkowo duża ich liczba powoduje, że w

układzie liczba ofiar jest dość mała. Oznacza to, że gatunek o dużym rozmiarze, nawet gdyby powstał w wyniku mutacji, miałby raczej małe szanse na przeżycie (duży rozmiar oznacza duże tempo konsumpcji ofiar, a tych jest w tej fazie mało). Ale gatunek, który ma rozmiar tylko trochę większy od typowego rozmiaru drapieżników, w tej fazie okazuje się mieć przewagę: jego zapotrzebowanie energetyczne jest tylko nieznacznie większe od reszty, ale za to może eliminować mniejszych od siebie rywali. Efektem tego „wyścigu zbrojeń” jest stopniowy wzrost rozmiaru drapieżników połączony ze zmniejszaniem się ich liczebności. W wyniku tego procesu

¹Opis bazujący na równaniach różniczkowych również może uwzględniać niejednorodności przestrzenne. Należy w tym celu równania różniczkowe zwyczajne zastąpić równaniami cząstkowymi. Jednakże nawet dla kilku nieliniowych równań ich rozwiązanie jest bardzo wymagające numerycznie. Dla problemów wielogatunkowych, takich jak ten analizowany w niniejszej pracy, podejście takie byłoby niezmiernie skomplikowane. Podejście sieciowe wydaje się być w tym przypadku dużo łatwiejsze z obliczeniowego punktu widzenia.

²Dynamikę modelu można prześledzić korzystając z apletu napisanego w Javie i dostępnego pod adresem: http://spin.amu.edu.pl/~lipowski/prey_pred.html

spada również liczba gatunków w tym modelowym ekosystemie. W pewnym momencie proces zwiększania rozmiarów napotyka jednak na nieprzekraczalną barierę. Drapieżniki o dużych rozmiarach mają duże zapotrzebowanie energetyczne i za szybko konsumują ofiary, których wkrótce zaczyna brakować w układzie. W efekcie drapieżniki o dużych rozmiarach zaczynają masowo wymierać i pojawia się miejsce dla rozwoju drapieżników o małych rozmiarach. Szybko opanowują one ekosystem i... „wyścig zbrojeń” rozpoczyna się od nowa.

Z tego opisu nietrudno wydedukować, że istotnym parametrem, który wpływa na okres ewolucyjnego cyklu jest prawdopodobieństwo mutacji. Im mniejsza jest to wielkość, tym dłuższy będzie okres cyklu, co potwierdzają obliczenia numeryczne (LIPOWSKI 2005). Może się więc wydawać, że nietrudno będzie przetestować słuszność wprowadzonych w naszym modelu założeń. Wystarczy wziąć wartość prawdopodobieństwa mutacji typową dla organizmów żywych i sprawdzić, czy przewidywany okres oscylacji wynosi kilkadziesiąt milionów lat. Niestety nie jest to takie proste. Prawdopodobieństwo mutacji pojawiające się w modelu powinno być raczej interpretowane jako prawdopodobieństwo pojawienia się nowego gatunku, czyli jako prawdopodobieństwo specjacji. W przyrodzie specjacja to złożony proces, na który składa się cały ciąg niewielkich zmian jednostkowych i dlatego nawet oszacowanie prawdopodobieństwa mutacji w analizowanym modelu jest bardzo trudne. Zauważyliśmy jednak, że rzeczywiste procesy ewolucyjne, mierzone na przykład tempem pewnych zmian morfologicznych, są zwykle bardzo wolne i często wymagają milionów lat (GINGERICH 1983). Sugeruje to, że wartość prawdopodobieństwa mutacji w naszym modelu powinna być bardzo mała, a to oznacza bardzo długi okres cyklu ewolucyjnego. Jednakże jak na razie bardzo trudnym wydaje się być otrzymanie bardziej precyzyjnego oszacowania jego długości.

Jak już zostało wspomniane, przez znaczną część ewolucyjnego cyklu gatunki uczestniczą w specyficznym „wyścigu zbrojeń”, którego efektem jest stopniowe zwiększanie ich rozmiarów.

Takie zachowanie można uważać za potwierdzenie reguły zaproponowanej przez XIX-wiecznego paleontologa Edwarda Cope'a (COPE 1887). Zgodnie z tą regułą, ustanowioną na podstawie analizy skamieniałości fau-

ny Kenozoiku, średnia wielkość osobników danego gatunku stopniowo wzrasta. Mimo, że reguła Cope'a spotkała się początkowo ze znacznym sceptycyzmem (STANLEY 1973), bardziej współczesne badania wydają się ją potwierdzać (ALROY 1998, VAN VALKENBURGH i współaut. 2004). Być może prezentowany model mógłby być pomocny w znalezieniu teoretycznego uzasadnienia dla tej reguły.

CZAS TRWANIA GATUNKÓW

Istnieją jednak jeszcze inne dane paleontologiczne, z którymi można skonfrontować przewidywania naszego modelu. Badając czas trwania rodzajów stworzeń morskich w ciągu ostatnich kilkuset milionów lat, MILLER i FOOTE (2003) zauważyli, że wielkość ta zależy od tego w jakim okresie dany rodzaj powstał. Rodzaje, które powstały krótko po masowym wymieraniu (tzw. oportuniści) zastały lepsze warunki do rozwoju, co pozwoliło im przetrwać średnio rzecz biorąc dłużej niż rodzaje powstałe na krótko przed lub też w trakcie wielkiego wymierania. Wynik ten jest intuicyjnie zrozumiały przy założeniu, że wymierania mają katastroficzne pochodzenie. Interesującym jest jednak pytanie, czy dla opisywanego tutaj modelu otrzyma się podobny wynik. Ze względu na jego prostotę, w modelu tym nie można wprowadzić, przynajmniej w obecnej jego wersji, wyższych jednostek taksonomicznych niż gatunek, więc obliczenia zostały wykonane dla średniego czasu trwania gatunków. Nasze obliczenia (LIPOWSKI i LIPOWSKA 2006) pokazują, że nawet w tak uproszczonym modelowym ekosystemie okres po wielkim wymieraniu stwarza wyjątkowo korzystne warunki do rozwoju, co skutkuje dłuższym średnim czasem trwania gatunków wtedy powstałych. I odwrotnie, gatunki powstałe na krótko przed lub w trakcie wielkiego wymierania mają mniejsze szanse na dłuższą egzystencję, mimo że w okresie tym nasz modelowy ekosystem nie jest wystawiony na żadne zewnętrzne zaburzenia, które wzmagałyby śmiertelność gatunków. Wyniki te pozostają w jakościowej zgodności z wynikami badań paleontologicznych Millera i Foote'a.

Analiza wyników symulacji pozwoliła również na wyznaczenie pewnych charakterystyk, które, jak nam się wydaje, w chwili obecnej, można tylko w bardzo fragmentaryczny sposób skonfrontować z danymi paleontologicznymi (JABLONSKI i współaut. 2003). Na przykład wyznaczyliśmy rozkłady prawdopodobieństwa rozmiaru oraz czaso-

wą zmienność średniej liczebności gatunku o danym okresie trwania (LIPOWSKI i LIPOWSKA 2006). Obliczenia pokazują, że dla gatunków o czasie trwania mniejszym niż okres między wielkimi wymieraniami, średnie liczebności mają bardzo zbliżone zależności od czasu. Rozbieżności od tej „uniwersalności” obser-

wowaliśmy tylko dla gatunków o czasie trwania porównywalnym lub dłuższym niż okres między wielkimi wymieraniami. Być może bardziej szczegółowe dane paleontologiczne umożliwiłyby porównanie z przewidywaniami naszego modelu.

PODSUMOWANIE I WNIOSKI

Co kilkadziesiąt milionów lat wielkie wymierania dziesiątkują ziemski ekosystem. Zrozumienie przyczyn ich pojawiania się jest z pewnością wielkim wyzwaniem i wymagać będzie zjednoczenia wysiłków naukowców wielu dyscyplin. Ekosystem nasz był i jest wystawiony na działanie rozlicznych czynników zewnętrznych, takich jak aktywność wulkaniczna, zmiany klimatyczne, zderzenia z ciałami niebieskimi, a współcześnie również działalność człowieka. Czynniki te w istotny sposób wpływają na ewolucję ekosystemu i mogą prowadzić do wymierania wielu gatunków. Ale jak pokazała analiza modelu przedstawionego w niniejszej pracy, wymierania gatunków są również naturalną konsekwencją dynamiki ekosystemu, nie wymagając działania żadnego czynnika zewnętrznego. Co więcej, w zgodzie z hipotezą Raupa i Sepkoskiego, wymierania w naszym modelowym ekosystemie mają charakter cykliczny. Definitywne stwierdzenie, czy cykliczność wielkich wymierań jest indukowana z zewnątrz czy też jest immanentną cechą naszego ekosystemu, może okazać się bardzo trudne, ale na pewno warte jest dalszych badań.

Prezentowany model jest oczywiście wysoce uproszczony i zaniedbuje wiele aspek-

tów ogromnie złożonego ekosystemu. Mamy jednak nadzieję, że uwzględni on istotne jego elementy: replikację osobników, ich zmienność (mutacje) oraz rywalizację o zasoby (pożywienie, przestrzeń). Obliczenia pokazują, że taki model zwykle nie dąży do jakiegoś stanu stacjonarnego, ale zmienia się w cyklu ewolucyjnym. Cykl ten istotnie różni się od ekologicznych cykli typu Lotka-Volterra. W naszym modelu okres cyklu zależy od tempa zmian mutacyjnych bądź morfologicznych, a ponieważ procesy takie są zwykle bardzo wolne, spodziewamy się, że przewidywany przez nasz model cykl ewolucyjny jest również długookresowy. Byłoby pożądanym zbadanie czy przewidywania naszego modelu są w pewnym sensie ogólne i występują w pewnej szerszej klasie modeli. Na przykład można by wyrazić reguły naszego modelu w terminach równań różniczkowych i skorzystać z metodologii adaptatywnej dynamiki rozwiniętej przez DIECKMANN i współpracowników (1995). W dalszych pracach nad tymi zagadnieniami można by rozważać pewne modyfikacje tego modelu, które uwzględnić będą dodatkowe poziomy troficzne, rozmnażanie płciowe czy też implementować będą bardziej złożone mechanizmy specjacji.

PERIODICITY OF MASS EXTINCTIONS – COMPUTER MODELLING OF THE EVOLUTION OF ECOSYSTEM

Summary

Twenty years ago, after analysing palaeontological data, Raup and Sepkoski suggested that mass extinctions on Earth appear cyclically with a period of approximately 26 million years (My). To explain the 26My period, a number of proposals have been made involving, e.g., astronomical effects, increased volcanic activity, or the Earth's magnetic field reversal, none of which, however, has been confirmed. Here we describe computer simulations of a spatially extended discrete model of an ecosystem and

show that the periodicity of mass extinctions might be a natural feature of the ecosystem's dynamics and not the result of periodic external perturbations. In our model, periodic changes of the diversity of an ecosystem and some of its other characteristics are induced by the coevolution of species. In agreement with some palaeontological data, our results show that the longevity of a species depends on the evolutionary stage at which the species was created. Possible further tests of our model are also discussed.

LITERATURA

- ALROY J., 1998. *Cope's rule and the dynamics of body mass evolution in North American fossil mammals*. Science 280, 731-734.
- BECKER L., POREDA R. J., BASU A. R., POPE K. O., HARRISON T. M., NICHOLSON C., IASKY R., 2004. *Bed-out: a possible end-Permian impact crater off-shore of Northwestern Australia*. Science 304 1469-1476.
- CALDARELLI G., HIGGS P. G., MCKANE A. J., 1998. *Modelling coevolution in multispecies communities*. J. Theor. Biol. 193, 345-358.
- CHOWDHURY D., STAUFFER D., KUNWAR A., 2003. *Unification of small and large time scales for biological evolution: deviations from power law*. Phys. Rev. Lett. 90, 068101-068105.
- COPE E. D., 1887. *The Origin of the Fittest*. Appleton, New York.
- COPPEX F., DROZ M., LIPOWSKI A., 2004. *Extinction dynamics of Lotka-Volterra ecosystems on evolving networks*. Phys. Rev. E 69, 061901-061907.
- DAVIS M., HUT P., MULLER R. M., 1984. *Extinction of species by periodic comet showers*. Nature 308, 715-717.
- DIECKMANN U., MARROW P., LAW R., 1995. *Evolutionary cycling in predator-prey interactions: population dynamics and the Red Queen*. J. Theor. Biol. 176, 91-102.
- GINGERICH P. D., 1983. *Rates of evolution: effects of time and temporal scaling*. Science 222, 159-161.
- JABLONSKI D., ROY K., VALENTINE J. W., 2003. *Evolutionary macroecology and the fossil record*. [W:] *Macroecology: Concepts and Consequences*. BLACKBURN T. M., GASTON K. J. (red.). Oxford: Blackwell Science, 368-390.
- KELLER G., ADATTE T., STINNESBECK W., REBOLLEDO-VIEYRA M., FUCUGAUCHI J. U., KRAMAR U., STUBEN D., 2004. *Chicxulub impact predates the K-T boundary mass extinction*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 101, 3753-3758.
- LIPOWSKI A., 1999. *Oscillatory behaviour in a lattice prey-predator system*. Phys. Rev. E 60, 5179-5184.
- LIPOWSKI A., 2005. *Periodicity of mass extinctions without an extraterrestrial cause*. Phys. Rev. E 71, 052902-052905.
- LIPOWSKI A., LIPOWSKA D., 2000. *Nonequilibrium phase transition in a prey-predator system*. Physica A 276, 456-464.
- LIPOWSKI A., LIPOWSKA D., 2006. *Long-term evolution of an ecosystem with spontaneous periodicity of mass extinctions*. Theory Biosci. 125, 67-77.
- MILLER A. I., FOOTE M., 2003. *Increased longevity of Post-Paleozoic marine genera after mass extinctions*. Science 302, 1030-1032.
- MURRAY J. D., 1989. *Mathematical Biology*. Springer, Berlin.
- NEWMAN M. E. J., PALMER R. G., 2003. *Modelling Extinction*. Oxford University Press, New York.
- PROKOPH A., FOWLER A. D., PATTERSON R. T., 2000. *Evidence for periodicity and nonlinearity in a high-resolution fossil record of long-term evolution*. Geology 28, 867-870.
- RAMPINO M. R., STOTHERS R. B., 1984. *Terrestrial mass extinctions, cometary impacts and the Sun's motion perpendicular to the galactic plane*. Nature 308, 709-712.
- RAUP D. M., SEPKOSKI J. J., 1984. *Periodicities of extinctions in the geologic past*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 81, 801-805.
- RAUP D. M., STANLEY S. M., 1984. *Podstawy paleontologii*. PWN, Warszawa.
- ROHDE R. A., MULLER R. A., 2005. *Cycles in fossil diversity*. Nature 434, 208-210.
- SIMPSON G. G., 1999. *Kopalny zapis historii życia*. Prószyński i S-ka, Warszawa.
- STANLEY S. M., 1973. *An explanation for Cope's rule*. Evolution 27, 1-26.
- STOTHERS R. B., 1986. *Periodicity of the Earth's magnetic reversals*. Nature 322, 444-446.
- STOTHERS R. B., 1993. *Flood basalts and extinction events*. Geophys. Res. Lett. 20, 1399-1402.
- VAN VALKENBURGH B., WANG X., DAMUTH J., 2004. *Cope's Rule, Hypercarnivory, and extinction in North American Canids*. Science 306, 101-104.
- WARD P. D., BOTHA J., BUICK R., DE KOCK M. O., ERWIN D. H., GARRISON G. H., KIRSCHVINK J. L., SMITH L., 2005. *Abrupt and gradual extinction among Late Permian Land Vertebrates in the Karoo Basin, South Africa*. Science 307, 70-715.