Ekologia pojednania a przyszłość różnorodności gatunkowej

Michael L. Rosenzweig

Wydział Ekologii i Biologii Ewolucyjnej (Department of Ecology & Evolutionary Biology), University of Arizona, Tucson, AZ, 85721–0088, USA. E-mail: scarab@u.arizona.edu

Wpłynęło: 14 sierpnia 2002 r. · Prośba o rewizję: 9 stycznia 2003 r. · Zaakceptowano: 10 lutego 2003 r. · DOI: 10.1017/S0030605303000371

Streszczenie: Zależności liczba gatunków–powierzchnia (ang. *species-area relationships*, SPAR) wymuszają fundamentalną zmianę w strategiach ochrony różnorodności biologicznej. Zależności SPAR występują w trzech skalach ekologicznych: SPAR powierzchni próbkowania (większy obszar w obrębie prowincji biogeograficznej obejmuje zazwyczaj więcej typów siedlisk, a tym samym więcej gatunków niż obszar mniejszy), SPAR archipelagowych (wyspy archipelagu wykazują zależności SPAR łączące proces próbkowania siedlisk z problemem dyspersji na wyspę) oraz SPAR międzyprowincjonalnych (przy zachowaniu pozostałych warunków na niezmienionym poziomie, tempo specjacji w większych prowincjach biogeograficznych jest wyższe, a tempo wymierania niższe, co prowadzi do różnorodności proporcjonalnej do powierzchni prowincji). Zależności SPAR są wynikiem dynamiki stanu równowagi (stanu ustalonego) w różnorodności, a dynamika taka zdaje się charakteryzować Ziemię przez większość ostatnich 500 milionów lat. W miarę jak ludzie zmniejszają powierzchnię dostępną dla dzikich gatunków, narzucają liniową redukcję ziemskiej różnorodności gatunkowej, która będzie przebiegać zgodnie z największą z tych skal — tj. każdy 1% redukcji powierzchni naturalnej będzie kosztować około 1% różnorodności stanu ustalonego. Rezerwowanie niewielkich połaci dzikich siedlisk może jedynie opóźnić te straty. Możemy jednak powstrzymać większość z nich, przeprojektowując siedliska antropogeniczne tak, aby ich użytkowanie przez człowieka było zgodne z wykorzystaniem przez szerokie spektrum innych gatunków. Tym właśnie zajmuje się ekologia pojednania (ang. *reconciliation ecology*). Wiele projektów pilotażowych — niezależnie od tego, czy świadomie, czy nieumyślnie wpisują się w ekologię pojednania — dowodzi, że cel ten jest osiągalny.

Słowa kluczowe: biogeografia krajobrazu rolniczego (*countryside biogeography*), masowe wymieranie, ekologia pojednania (*reconciliation ecology*), krzywa gatunki–powierzchnia, różnorodność gatunkowa, stan ustalony (równowaga dynamiczna).

Wprowadzenie

Alexander von Humboldt (1807) dostarczył pierwszej wskazówki dotyczącej jednej z najbardziej powszechnych reguł ekologii: większe obszary mieszczą więcej gatunków niż obszary małe. Wielu ekologów postrzega tę regułę — zależność gatunki–powierzchnia — jako jedno z bardzo nielicznych ogólnych praw ekologii (np. Lawton, 1999; Rosenzweig i Ziv, 1999).

W ciągu ostatnich dwóch stuleci ekolodzy dowiedzieli się bardzo wiele o zależnościach gatunki–powierzchnia. Nasza wiedza na ich temat okazuje się mieć kluczowe znaczenie dla ochrony przyrody. Jak czytelnik wkrótce zauważy, ostrzega nas ona, że współczesne teorie konserwatorskie rażąco niedoszacowują odsetka zagrożonej różnorodności. Jednocześnie jednak kieruje nas ku nowej strategii biologii konserwatorskiej, którą nazywam *ekologią pojednania* (ang. *reconciliation ecology*). Zamiast nalegać wyłącznie na ochronę siedlisk przed użytkowaniem przez człowieka, ekologia pojednania działa wewnątrz siedlisk zdominowanych przez ludzi — które pokrywają większość lądowej powierzchni Ziemi — oraz we współpracy z nimi. Ekologia pojednania daje nam realistyczną nadzieję, że zdołamy zapobiec większości strat gatunkowych.

Ponieważ ekologia pojednania wyrasta z dogłębnego zrozumienia zależności gatunki–powierzchnia (SPAR), pierwsze dwie trzecie niniejszego artykułu poświęcę omówieniu ich podstaw teoretycznych. Dysponując tą wiedzą, czytelnik doceni, w jaki sposób nauka o różnorodności gatunkowej prowadzi nieuchronnie do wykorzystania ekologii pojednania w ochronie gatunków. Biologia konserwatorska może odnieść sukces w minimalizowaniu strat wynikających z wymierania, ale aby tego dokonać, musi sprawić, by pojednanie stało się jednym z głównych narzędzi w jej arsenale.

Równania gatunki–powierzchnia

Ekolodzy rozpoczęli badania od ilościowego opisu wzorca gatunki–powierzchnia. Dwaj botanicy, Alphonse de Candolle oraz Hewett C. Watson, dostrzegli matematyczną regularność w sposobie, w jaki różnorodność roślin zależy od powierzchni. Duński ekolog Olaf Arrhenius (1921) oraz Amerykanin Frank Preston (1960) sformalizowali tę zależność, dopasowując do niej równanie potęgowe:

$$S = C A^z \quad (1)$$

gdzie S oznacza liczbę gatunków, A to powierzchnia, natomiast C oraz z są stałymi. Dla wygody ekolodzy zazwyczaj posługują się logarytmiczną postacią tego równania:

$$\log S = c + z \log A \quad (2)$$

gdzie $c = \log C$ (zwracam uwagę, że nie używam żargonowego terminu „bogactwo gatunkowe” [ang. *species richness*]; wyjaśnienie przyczyn znajduje się w pracy Rosenzweig i in., 2003). Równanie potęgowe gatunki–powierzchnia (SPAR) można dopasować do ogromnej liczby danych empirycznych (Rosenzweig, 1995). Pasuje ono do różnorodności roślin i zwierząt, do wysp i kontynentów, do powierzchni próbkowania wewnątrz kontynentów, a nawet do danych z zapisu kopalnego.

Ekolodzy nie mają pewności, dlaczego równanie potęgowe tak dobrze opisuje wyspy lub kontynenty, ale dysponujemy już udaną teorią matematyczną dla obszarów wewnątrz prowincji biogeograficznej. McGill i Collins (2003) wyprowadzili krzywą gatunki–powierzchnia wewnątrz prowincji z czterech założeń:

- Zasięg geograficzny każdego gatunku jest rozmieszczony niezależnie od wszystkich pozostałych gatunków.
- Gatunki różnią się między sobą liczebnością.
- Gatunki charakteryzują się określoną liczebnością minimalną.
- Liczebność każdego gatunku zmienia się istotnie w obrębie jego własnego zasięgu, przy czym gatunek jest relatywnie rzadki częściej niż relatywnie pospolity („relatywnie” oznacza tu w odniesieniu do jego własnej średniej liczebności).

Dane empiryczne potwierdzają wszystkie cztery założenia. Na ich podstawie McGill wykazuje, że istnieje krzywa gatunki–powierzchnia oraz że przybliża ona równanie potęgowe, którego wartość z mieści się w przedziale od 0,05 do 0,25 ze średnią około 0,15. Teoria McGilla ulepsza teorię Leitnera, która wymagała znajomości zależności między liczebnością a wielkością zasięgu (Leitner i Rosenzweig, 1997); teoria McGilla potrafi tę zależność przewidzieć. Z kolei teoria Leitnera zastąpiła model Prestona (1962; rozwinięty przez Maya, 1975), w którego dowodach Leitner odkrył dwa ukryte błędy unieważniające wywód. Zarówno teoria McGilla, jak i Leitnera pokazują, że równanie potęgowe jest jedynie dobrym dopasowaniem, a nie ścisłym opisem krzywej SPAR — co nie dziwi, zważywszy na plastyczność funkcji potęgowych przy opisie zależności monotonicznych.

Istnieją inne pomysłowe próby stworzenia teorii SPAR (Wissel i Maier, 1992; Durrett i Levin, 1996; Harte i in., 1999; Hubbell, 2001), lecz wszystkie borykają się z problemami wykraczającymi poza ramy tej pracy. Muszę jednak wspomnieć o jednym częstym błędzie: założeniu istnienia jednego typu siedliska dla wszystkich miejsc. Żaden model nie może wyjaśnić wzorca wywołanego zmienną, której sam nie uwzględnia — a wiemy z całą pewnością, że zależność SPAR wewnątrz prowincji zależy od włączania większej liczby siedlisk wraz ze wzrostem obszaru (Williams, 1964). Teoria McGilla uwzględnia zmienność siedliskową w założeniu, że liczebność gatunku zmienia się istotnie w obrębie jego zasięgu.

Skale krzywej gatunki–powierzchnia

Zależność SPAR to w rzeczywistości cztery odrębne układanki, których elementy wymieszano ze sobą tak, jakby należały do jednej całości. Pierwszym krokiem musiało być ich rozdzielenie (Rosenzweig, 1995). Kluczem okazało się zrozumienie, że różne procesy determinują S jako funkcję powierzchni. Każdy z nich generuje krzywe SPAR o wartościach z w ograniczonym przedziale, a przedziały te przylegają do siebie, pokrywając niemal cały przedział jednostkowy. Trzy z tych układanek pasują do siebie niczym tryptyk.

Skala / Typ zależności SPAR	Zakres wykładnika z	Główny mechanizm kształtujący zależność

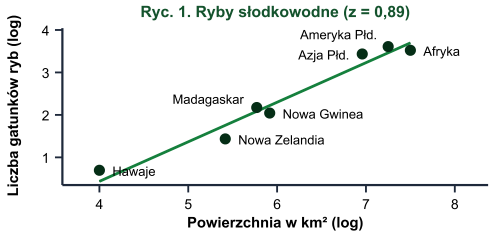
Szczegółowa charakterystyka czterech skal SPAR

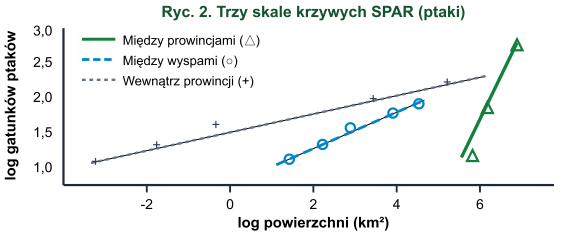
SPAR wielkości próby (*Sample-size SPARs*). Określenie liczby gatunków na danym obszarze wymaga pobierania prób, co wiąże się z obciążeniem statystycznym: im więcej osobników zostanie zidentyfikowanych, tym większa będzie liczba gatunków w próbie. Zazwyczaj z większego obszaru identyfikuje się więcej osobników niż z mniejszego. Zależność SPAR wygenerowana przez artefakty próbkowania nie ma znaczenia biologicznego, jednak trzeba umieć ją rozpoznać i wyeliminować z dalszych rozważań. Fisher i in. (1943) wskazali potężne narzędzie służące temu celowi, opracowując statystykę zwaną α Fishera, która jest niemal niewrażliwa na wielkość próby, ale zmienia się wraz z S. Burnham i Overton (1979) oraz Lee i Chao (1994) wprowadzili inne skuteczne statystyki redukujące to obciążenie, które można obliczyć za pomocą bezpłatnych pakietów oprogramowania (*WS2M* pod adresem http://eebweb.arizona.edu/diversity oraz *EstimateS* pod adresem http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS). Zależności SPAR wielkości próby przyjmują najmniejsze wartości z — wszystkie, z którymi się zetknąłem, mają $z \leq 0{,}12$ (Rosenzweig, 1995).

SPAR powierzchni próbkowania (*Sample-area SPARs*). Wszystkie gatunki mają określone wymagania siedliskowe, które ograniczają je w przestrzeni. Większy obszar obejmuje zazwyczaj więcej typów siedlisk niż obszar mniejszy (Williams, 1943). W rezultacie zależności SPAR wyłaniają się z prób o różnej powierzchni pobieranych w obrębie tego samego regionu biologicznego. Zazwyczaj przyjmują one wartości z w przedziale 0,1–0,2 (Rosenzweig, 1995).

SPAR archipelagowe (*Archipelagic SPARs*). Wyspy archipelagu łączą proces próbkowania siedlisk z innym procesem, który omawiam poniżej. Ich krzywe SPAR charakteryzują się wartościami z z przedziału 0,25–0,55 (Rosenzweig, 1995).

SPAR międzyprowincjonalne (*Interprovincial SPARs*). Prowincje biogeograficzne o podobnym środowisku, takie jak wilgotne lasy równikowe, wykazują różnorodność proporcjonalną do swojej powierzchni. Prowincja biogeograficzna to region, którego gatunki wyewoluowały w jego obrębie, zamiast imigrować z zewnątrz. Choć pojęcie to jest pewnym ideałem — w każdym miejscu występuje przynajmniej kilka gatunków będących imigrantami — jest ono bliskie prawdy w wielu przypadkach, takich jak oddzielne kontynenty lub dobrze odseparowane okresy w historii życia. Międzyprowincjonalne zależności SPAR są znacznie rzadziej opisywane niż te dla archipelagów, ale prawo, któremu podlegają, jest jednoznaczne. Wartości z międzyprowincjonalnych SPAR zaczynają się od 0,6 i rosną, przy czym większość wynosi od około 0,9 do 1 (Rosenzweig, 1995, 2001). Ryc. 1 przedstawia niedawno uzyskany przykład. Różnorodność w prowincjach zdaje się podlegać temu prawu od setek milionów lat (Rosenzweig i Ziv, 1999) i nie mamy żadnych dowodów sugerujących, by uległo ono zmianie. Przeciwnie — ponieważ międzyprowincjonalne wartości z okazują się tak niezawodne i pozwalają przewidywać różnorodność daleko w przyszłość, będą one najbardziej użyteczne dla biologów konserwatorskich.





Ryc. 1 (po lewej): Międzyprowincjonalna zależność gatunki–powierzchnia dla tropikalnych ryb słodkowodnych ($z = 0{,}89$; dane dzięki uprzejmości Petera Reinthala; z pracy Rosenzweig, 2003, za zgodą). **Ryc. 2 (po prawej):** Trzy skale krzywych gatunki–powierzchnia uzyskane z cenzusów ptaków. Najbardziej stroma krzywa łączy punkty z różnych prowincji biogeograficznych (dane dla owocożerców z wilgotnych lasów równikowych: Fleming i in., 1987; Rosenzweig, 1995). Najłagodniejsza krzywa łączy próby różnej wielkości z tej samej prowincji (matorral chilijski: Cody, 1975). Krzywa archipelagowa leży pomiędzy nimi (Karaiby: Wright, 1981).

Co sprawia, że wartości *z* się różnią?

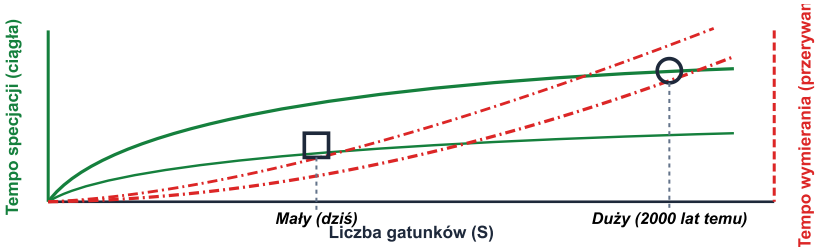
Aby zrozumieć trzy zależności SPAR z Ryc. 2 (oraz różnice między nimi), musimy powiązać zmienną stanu, którą nazywamy różnorodnością gatunkową, z jej pochodnymi. Dostrzeżenie tej konieczności i zapoczątkowanie badań w tym kierunku było jednym z największych osiągnięć MacArthura i Wilsona (1967), którzy zastosowali analizę dynamiczną do problemu różnorodności na wyspach. Starannie zdefiniowali oni dwie pochodne o największym znaczeniu: tempo, w jakim gatunki nieobecne na wyspie docierają na nią (imigracja), oraz tempo, w jakim gatunki

Uzyskany przez nich wynik był doniosły i odporny na założenia szczegółowe: wyspa pozbawiona gatunków nie może doświadczać wymierań, natomiast wyspa mieszcząca wszystkie gatunki ze swojej lądowej puli źródłowej nie może doświadczać dalszych imigracji. Z kolei na wyspę pozbawioną gatunków imigranci muszą docierać z pewnym dodatnim tempem, a wyspa mająca maksymalnie wiele gatunków musi doświadczać wymierań z pewnym dodatnim tempem. Musi zatem istnieć przynajmniej jedna pośrednia wartość różnorodności, przy której oba te tempa wzajemnie się równoważą — tj. musi istnieć przynajmniej jedna różnorodność stanu ustalonego (równowagi dynamicznej).

MacArthur i Wilson wykroczyli jednak poza wykazanie samoregulacji różnorodności na wyspach. Ich teoria przewiduje również istnienie archipelagowych zależności SPAR: większe wyspy powinny mieścić więcej siedlisk oraz, przy dowolnym danym *S*, większe populacje poszczególnych gatunków. Czynniki te obniżają krzywą tempa wymierania na dużej wyspie w porównaniu z wyspą mniejszą, dlatego stan ustalony powinien rosnąć wraz z wielkością wyspy. Teoria biogeografii wysp nie przewiduje dokładnego kształtu ani wartości *z* dla archipelagowych SPAR, ale przewiduje, że ich wartości *z* powinny się zmieniać. Przy dowolnej danej różnorodności wyspy położone dalej od źródła kolonizacji powinny przyjmować imigrantów w tempie niższym niż wyspy bliższe. Dwie wyspy o tej samej powierzchni, lecz położone w różnej odległości, będą miały różne stany ustalone — dalsza wyspa będzie miała niższe *S*. Połączenie punktu gatunki–powierzchnia tej dalszej wyspy z punktem obszaru źródłowego daje linię bardziej stromą niż połączenie punktu wyspy bliższej (o wyższym *S*). Ponieważ zaś nachylenie linii to wartość *z*, wyspa o tej samej powierzchni, ale mniejszej liczbie gatunków, charakteryzuje się wyższą wartością *z* niż jej bliższy odpowiednik.

Teoria przewidująca międzyprowincjonalne zależności SPAR również opiera się na dynamice (Rosenzweig, 1975). Co więcej, jej krzywe wymierania mają ten sam kształt co krzywe w biogeografii wysp. Inaczej jest jednak z krzywymi opisującymi tempo pojawiania się nowych gatunków, które różnią się zasadniczo od krzywych wyspowych. Przypomnijmy definicję prowincji: są to obszary, których gatunki powstają w wyniku specjacji od wewnątrz. Dynamika prowincjonalna zależy zatem od tempa specjacji i tempa wymierania, a nie od tempa imigracji i wymierania. Skumulowana różnica między twórczym procesem specjacji a niszczycielskim procesem wymierania decyduje o liczbie gatunków żyjących w prowincji biologicznej.

Istniejące gatunki stanowią jednak kolebkę nowych gatunków; te drugie zawsze rozwijają się z tych pierwszych. W rezultacie tempo specjacji powinno rosnąć wraz ze wzrostem różnorodności. Nachylenie krzywej tempa specjacji dla prowincji powinno być zatem dodatnie, podczas gdy dla wyspy nachylenie krzywej imigracji jest ujemne. Krzywe tempa specjacji o dodatnim nachyleniu nie uniemożliwiają jednak osiągnięcia stanów ustalonych w prowincjach — prowincjonalne stany ustalone wyłaniają się, gdy uwzględnimy zasięgi biogeograficzne gatunków oraz to, jak zasięgi te reagują na wzrost różnorodności. W miarę wzrostu różnorodności w prowincji konkurencja i drapieżnictwo ograniczają poszczególne gatunki do mniejszych zasięgów geograficznych, co obniża tempo specjacji (m.in. dlatego, że mniejsze zasięgi rzadziej generują izolaty geograficzne niż zasięgi duże). Tak więc wraz ze wzrostem różnorodności tempo specjacji przeciętnego gatunku spada, co narzuca ujemną drugą pochodną na krzywą całkowitego tempa specjacji. Jednocześnie ze wzrostem różnorodności całkowite tempo wymierania przyspiesza. Obie krzywe przecinają się, wyznaczając prowincjonalną różnorodność stanu ustalonego (zob. Ryc. 3).



Ryc. 3. Ponieważ świat przyrody sprzed 2000 lat był znacznie większy niż obecny, charakteryzował się zarówno wyższą krzywą tempa specjacji, jak i niższą krzywą tempa wymierania, co dawało wyższy stan ustalony (kółko – *Duży*). Nowe krzywe przewidują stan ustalony dzisiejszego, mniejszego świata przyrody (kwadrat – *Mały*). Zostanie on osiągnięty dopiero wtedy, gdy nadmiarowe wymieranie zredukuje różnorodność do punktu, w którym całkowite tempo wymierania ponownie zrówna się z całkowitym tempem specjacji.

Podsumowując: nawet przy braku błędu wynikającego z wielkości próby ekolog oczekuje trzech typów zależności SPAR. Dlaczego jednak wykazują one odmienne wartości *z*? Dlaczego próby wewnątrz jednej prowincji mają najłagodniejsze nachylenie, krzywe międzyprowincjonalne są najbardziej strome, a archipelagowe leżą pośrodku? Odpowiedzi znów dostarczają tempa procesów. Fragment prowincji mieści gatunki, które mogą utrzymać się samodzielnie w jego siedliskach, ale zawiera również inne gatunki, utrzymujące się tam wyłącznie dzięki ciągłej

Zainspirowani roślinami pustynnymi, Shmida i Ellner (1984) rozpoznali i nadali specjalną nazwę populacjom gatunków, które wymagają dopływu osobników (dyspersji) z innych miejsc: nazwali je *populacjami ujściowymi* (ang. *sink populations*). Z kolei populacje samowystarczalne nazwali *populacjami źródłowymi* (ang. *source populations*). Wycinek prowincji zawiera zarówno populacje źródłowe, jak i ujściowe, które — rozszerzając tę metaforę — nazywam „gatunkami źródłowymi i ujściowymi". Shmida i Ellner określili dodatkowe gatunki wnoszone przez populacje ujściowe mianem „efektu masy" (ang. *mass effect*).

Rozważmy teraz wyspy. Bierzemy wielkie, wyimaginowane ostrze, odcinamy kawałek lądu od jego prowincjonalnego zaplecza i wypuszczamy go w morze. Jego gatunki źródłowe pozostaną, ale gatunki ujściowe znikną — wysokie, regularne tempo dyspersji niezbędne do ich utrzymania zostanie zastąpione znacznie niższym tempem rzadkich epizodów kolonizacji. Wyspa będzie miała zatem mniej gatunków niż identyczny wycinek prowincji lądowej, a linia łącząca ją z punktem całej prowincji będzie bardziej stroma (wyższe z). Z biegiem czasu gatunki źródłowe na wyspie będą doświadczać sporadycznych wymierań wskutek katastrof losowych (stochastycznych), równoważonych przez imigrację, aż wyspa osiągnie swój stan ustalony S. Jeśli odsuniemy naszą wyimaginowaną wyspę dalej od lądu, imigracje staną się rzadsze, stan ustalony spadnie, a wartość z wzrośnie. Gdy odsuniemy ją wystarczająco daleko, imigracje staną się tak rzadkie, że dorówna im tempo specjacji — nasza wyspa przekształci się w nową, małą prowincję o bardzo stromym z.

> **SYNTEZA TEORETYCZNA CZTERECH SKAL SPAR**
>
> Teoria z dużym powodzeniem przewiduje istnienie czterech odrębnych zależności SPAR i identyfikuje procesy sterujące każdą z nich. Wskazuje, że zależności SPAR wewnątrz prowincji przybliżają równania potęgowe o wykładniku oscylującym wokół *0,15*, nachylenia krzywych wyspowych (z = *0,25–0,55*) przewyższają wewnątrzprowincjonalne, a nachylenia międzyprowincjonalne (z = *0,60–1,00*) są wyższe od wyspowych — co w pełni wystarcza do zastosowań praktycznych w ochronie przyrody.

Różnorodność stanu ustalonego w zapisie kopalnym

Benton (1995) oraz niektórzy inni badacze twierdzą, że teorie stanu ustalonego nie mają zastosowania do różnorodności, ponieważ różnorodność rosła dość systematycznie przez cały fanerozoik, czyli ostatnie 550 milionów lat (mln lat). Benton dopasowuje jedno wybuchowe równanie wykładnicze do różnorodności zwierząt w całym fanerozoiku, jednak coraz liczniejsze dowody wskazują, że przez większość tego czasu różnorodność znajdowała się blisko stanu ustalonego.

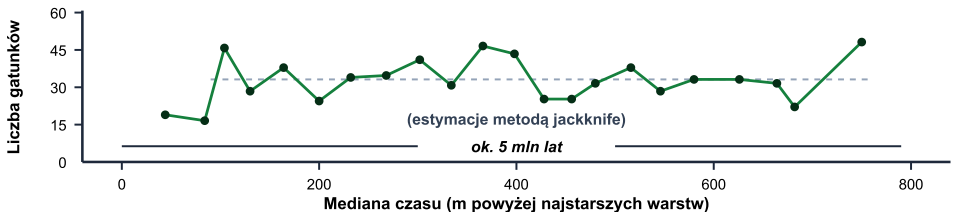
Po pierwsze, odchylenia od równania Bentona są olbrzymie. Co więcej, same dane budzą wątpliwości z dwóch powodów: opisują różnorodność rodzajów lub rodzin, a nie gatunków (a niewiele wiemy o procesach powstawania i wymierania wyższych taksonów i nie mamy podstaw sądzić, że zachowują się one jak gatunki), a ponadto wszystkie zbiory danych prowadzące do wniosku o stale rosnącej różnorodności są nieskorygowane pod kątem błędu wielkości próby.

Raup (1976) ostrzegał, że starsze skamieniałości są na ogół rzadsze niż młodsze, co skłania nas do błędnego wniosku, iż dawniejsze epoki miały mniej gatunków. Największe zniekształcenie pochodzi ze skał kenozoicznych (tj. trzeciorzędowych) z ostatnich 65 mln lat. Są one 10-krotnie bardziej rozpowszechnione niż skały sprzed 200–400 mln lat, pokrywają większą część Ziemi i znacznie łatwiej się z nimi pracuje. Często są to osady nieskonsolidowane (nieprzekształcone w litą skałę), dzięki czemu skamieniałości można z nich wydobyć po prostu przez wypłukanie matrycy skalnej wodą. Przy znacznie mniejszym nakładzie pracy dostarczają one o wiele więcej skamieniałości lepszej jakości niż skały zwięzłe. Moim zdaniem nie jest przypadkiem, że wybuchowy charakter równania Bentona wynika głównie z pozornego ogromnego wzrostu różnorodności w kenozoiku.

Nawet surowy zapis różnorodności rodzin czy rodzajów w fanerozoiku słabo wspiera pojedyncze równanie wykładnicze. Na podstawie surowych danych Sepkoski (1978) wyróżnił trzy ery różnorodności: pierwszą w kambrze (500 mln lat temu) o najuboższej różnorodności, która osiągnęła stan ustalony; drugą, bogatszą, która również osiągnęła stan ustalony i trwała do ok. 100 mln lat temu; oraz trzecią, rozpoczętą w kredzie, w której żyjemy obecnie. Surowe dane dla ostatniej ery zdają się wskazywać na gwałtowny wzrost bez oznak wypłaszczenia, lecz ostatnie 100 mln lat to okres maksymalnego błędu próbkowania, a najnowsze szczegółowe analizy sugerują, że błąd ten może być głównym lub nawet jedynym źródłem pozornego wzrostu różnorodności w kredzie i trzeciorzędzie.

Błąd wielkości próby przenika badania nad różnorodnością. Najskuteczniejsze narzędzia statystyczne redukujące ten problem należą do rodziny metod *jackknife* (Burnham i Overton, 1979; Chao i Lee, 1992; Chao i in., 1992; Lee i Chao, 1994), po które paleobiolodzy zaczynają obecnie sięgać (wcześniej stosowano m.in. analize rarefakcji, np. Miller i

Bardziej precyzyjne analizy różnorodności kopalnej nie pozostawiają wątpliwości, że życie często oscylowało wokół stanu ustalonego. Boucot (1975) wykazał to dla długich okresów nazwanych jednostkami ekologiczno-ewolucyjnymi (EEU), trwających dziesiątki milionów lat, a Brett i in. (1996) udowodnili istnienie jeszcze stabilniejszych podjednostek czasowych wewnątrz EEU. Koncentrując się na dynamice, wraz ze studentami przeanalizowałem wyjątkowo dobrze ustrukturyzowany zbiór prób z doliny rzeki Nicolet w Quebecu (Bretsky i Bretsky, 1976). Warstwy te reprezentują okres około 5 mln lat pod koniec ordowiku (440 mln lat temu); przynajmniej przez ostatnie 3,5 mln lat tego okresu różnorodność gatunkowa oscylowała wokół stanu ustalonego (Ryc. 4; Rosenzweig, 1995). Później inni badacze zaobserwowali stany ustalone w samym kenozoiku (Nichols i Pollock, 1983; Allmon i in., 1993; Van Valkenburgh i Janis, 1993; Alroy, 1998; Alroy i in., 2001), co szczególnie silnie podważa interpretację Bentona.



Ryc. 4. Przykład stanu ustalonego różnorodności gatunkowej z zapisu kopalnego. Gatunki pochodzą z mulistego bentosu najpóźniejszego górnego ordowiku w dolinie rzeki Nicolet w Quebecu w Kanadzie (ok. 440 mln lat temu). Czas wyrażono w metrach powyżej najstarszych warstw. Estymator *jackknife* zredukował błąd wielkości próby surowych danych (zaadaptowano z pracy Rosenzweig, 1995).

Jak wpływ człowieka wpłynie na różnorodność

Od miliona lat człowiek — gatunek o największej zdolności adaptacji ekologicznej — realizuje swój potencjał konkurowania z niemal wszystkimi innymi zwierzętami w prawie wszystkich środowiskach abiotycznych. Od tysiąca lat, w coraz szybszym tempie, człowiek zmniejsza powierzchnię dostępną dla większości pozostałych gatunków. Nauka i społeczeństwo muszą zmierzyć się z konsekwencjami tej redukcji, ponieważ liczba gatunków w stanie ustalonym zależy od dostępnej powierzchni. Istnieje szereg oszacowań skali tej utraty siedlisk (Vitousek i in., 1997; Myers, 1999; Myers i in., 2000; Huston, 1993; Jackson, 2001):

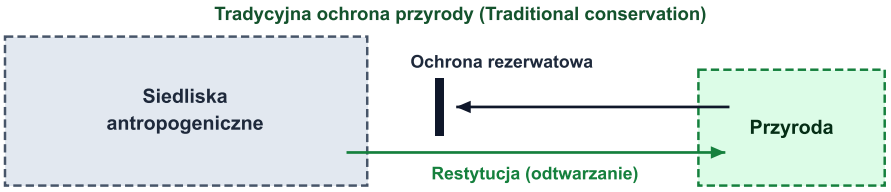
40–50%	75–88%	~100%	95%
Lądów wolnych od lodu zdegradowanych (Vitousek i in., 1997)	Utrata lasów (75%) oraz najbogatszych siedlisk (88%; Myers, 2000)	Utrata trawiastych formacji strefy umiarkowanej dla dzikiej fauny	Średnia utrata powierzchni lądowej dla przyrody (Huston, 1993)

W obliczu postępującej utraty i degradacji siedlisk naturalnych społeczeństwo walczy o ocalenie różnorodności, wydzielając obszary chronione. Ponieważ wymieranie jest procesem wymagającym często wielu pokoleń, strategia ta dotychczas pomagała, lecz nie wystarczy na długo. Powierzchnia stanowi podstawową, wewnętrzną właściwość każdego biomu, kluczową dla dynamicznego funkcjonowania jego składowych. Oksymoronem jest więc wyobrażanie sobie dziewiczego biomu, który zachował zaledwie 2%, 5% czy nawet 10% swojego pierwotnego rozmiaru. Z powodu dotkliwej utraty siedlisk ekolodzy przewidują nowe masowe wymieranie na skalę niewidzianą na Ziemi od 65 mln lat. Optymiści opierają swoje prognozy ilościowe na archipelagowej wartości z (np. Pimm i in., 1995), zakładając, że skurczona naturalna część Ziemi stała się wyspą i utrzyma gatunki zgodnie z równaniem (gdzie S i A to ułamki pozostałej różnorodności i powierzchni, więc $C = 1$):

$$S = A^{0,3} \quad \textit{(według równania 3 zachowanie 5\% powierzchni utrzymałoby ok. 41\% gatunków)} \qquad (3)$$

W miarę jak różnorodność ulega relaksacji (spadkowi), aby spełnić równanie wyspowe, jako pierwsze znikną endemity — gatunki, których siedliska zostały całkowicie wywłaszczone (Harte i Kinzig, 1997). Wymierania te będą deterministyczne i niemal natychmiastowe. Po nich nastąpi wymieranie gatunków ujściowych, ograniczonych do siedlisk marginalnych (tj. takich, w których śmiertelność przewyższa rozrodczość). Te wymierania również będą deterministyczne w tym sensie, że potrafimy jednoznacznie wskazać przyszłe ofiary, oddzielając gatunki ujściowe od źródłowych (Patterson, 1990; Patterson i Atmar, 2000).

Dwie tradycyjne strategie ochrony przyrody — ochrona rezerwatowa (*reservation*) i restytucja (*restoration*) — powstrzymywały dotąd pełne uderzenie równania wyspowego, a być może nawet złagodziły jego dotkliwość (Ryc. 5). Zamiast chronić obszary losowo, zróżnicowaliśmy to, co ocalamy, celowo skupiając się na zachowaniu lub odtwarzaniu siedlisk najbardziej zagrożonych całkowitym zanikiem. Znacznie zmniejszyliśmy w ten sposób prawdopodobieństwo, że jakikolwiek gatunek straci wszystko, łącznie ze swoimi siedliskami ujściowymi. Przeniosło to część wymierań endemitów do kategorii wymierań gatunków ujściowych, spowalniając przebieg masowego wymierania, ponieważ osobniki gatunków ujściowych nie tylko przeżywają, ale także się rozmnażają.



Ryc. 5. Dwie dominujące strategie ochrony przyrody — ochrona rezerwatowa (*reservation*) i restytucja (*restoration*) — postrzegają świat jako podzielony na dwa rodzaje obszarów: naturalne enklawy chronione oraz miejsca zrujnowane działalnością człowieka. Ochrona rezerwatowa zapobiega degradacji kolejnych terenów, natomiast restytucja przywraca zdegradowane obszary do puli siedlisk wysokiej jakości.

Niemniej jednak spadek różnorodności nie zatrzyma się, gdy nasz mały, nowy świat przyrody osiągnie poziom różnorodności wyspowej. Świat rezerwatów przyrody nie jest bowiem wyspą, lecz *skurczoną prowincją*. Jego pulą źródłową jest przeszłość. Gatunki, które w nim wymrą, nie mogą wyemigrować z przeszłości, by ponownie skolonizować świat przyszłości. Tak więc, podobnie jak każda niezależna ewolucyjnie prowincja, nasz zminiaturyzowany świat przyrody musi dążyć do swojego przyszłego stanu ustalonego wzdłuż międzyprowincjonalnej krzywej SPAR, a nie krzywej wyspowej. Ponieważ wartość *z* dla międzyprowincjonalnych SPAR wynosi w przybliżeniu jedność, równanie rządzące tym procesem ma postać:

$$S = A \quad \textit{(liniowa utrata gatunków: utrata 95\% powierzchni oznacza zachowanie tylko 5\% gatunków)} \quad (4)$$

Gdy nasz mini-świat skurczy się już do różnorodności typu wyspowego, wszystkie pozostałe przy życiu gatunki będą dysponowały przynajmniej jedną populacją źródłową. W jaki sposób może więc dojść do dalszego pogorszenia? Częścią odpowiedzi są wypadki losowe — gatunki źródłowe mogą zniknąć po prostu wskutek serii niekorzystnych lat. Ponadto globalne ocieplenie może przekształcić je w gatunki ujściowe, wypychając ich pozostałe siedliska poza granice rezerwatów, na pola kukurydzy lub do morza (Peters i Darling, 1985). Pojawią się także nowe pasożyty i choroby. Relaksacja poniżej wyspowego stanu ustalonego będzie zatem napędzana zawyżonym tempem wymierania.

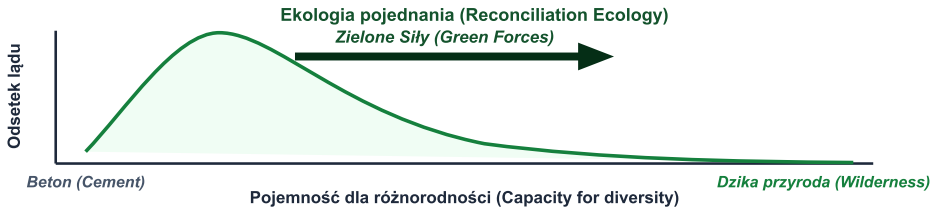
Katastrofy losowe unicestwiające dobrze przystosowane gatunki towarzyszyły życiu od zawsze, a w zwykłych czasach straty te były uzupełniane przez specjację. Tym razem jednak, ponieważ okrojone zasięgi geograficzne generują mniej izolatów, utrata powierzchni obniży również krzywą tempa specjacji (masowa antropogeniczna fragmentacja zasięgów tworzy fragmenty zbyt małe i nietrwałe, by pomóc, a wiele gatunków ograniczonych do jednego rezerwatu nie ma żadnych szans na specjację allopatryczną; Rosenzweig, 2001). Utrata teatru ekologicznego zmienia sztukę ewolucyjną — specjacja nie nadąży za stratami.

Poprzednie masowe wymierania były gwałtownym zaburzeniem stanów ustalonych, po którym warunki tła wracały do normy, a życie stopniowo odzyskiwało równowagę przy niemal niezmienionych krzywych specjacji. Obecne masowe wymieranie to stopniowa relaksacja do nowego, zubożonego stanu ustalonego, podyktowanego skurczoną powierzchnią i obniżonym tempem specjacji (Ryc. 3). Co więcej, presja człowieka przyspiesza ten proces: mieszamy oddzielne bioty prowincjonalne, tworząc „Nową Pangeę" i wprowadzając gatunki obce (Mooney i Cleland, 2001; National Research Council, 1995, s. 37–38, 105), upraszczamy reżimy zaburzeń (np. pożarów) i ocieplamy klimat, uniemożliwiając gatunkom wędrówkę za przesuwającymi się siedliskami (Davis, 1983; Coope, 1987; Brett, 1998). Stoimy nad krawędzią otchłani równie głębokiej jak wymieranie permskie sprzed ok. 225 mln lat (które pochłonęło

Współczesna biologia konserwatorska walczy o ocalenie gatunków za pomocą dwóch dominujących taktyk: ekologii rezerwatowej i ekologii restytucyjnej. Niestety, z uwagi na potęgę czynnika powierzchni, te dwie strategie same w sobie niewiele zdziałają. Żaden przyrodnik nie wierzy poważnie, że zdołamy objąć ochroną rezerwatową znacznie więcej niż obecne 5% lub 10% lądów, a populacja ludzka będzie nadal rosła. Jeśli ograniczymy się wyłącznie do rezerwatów i restytucji, jesteśmy skazani na utratę niemal wszystkich żyjących dziś gatunków. Jak zauważył Western (2001): „Filozofia, nauka i praktyka ochrony przyrody muszą zostać ujęte w ramy rzeczywistości ekosystemów zdominowanych przez człowieka, a nie oddzielenia ludzkości od natury leżącego u podstaw współczesnego ruchu ochroniarskiego".

Ekologia pojednania (*Reconciliation ecology*)

Obecnie konserwatorzy przyrody i ekolodzy przecierają szlaki nowego obszaru badań, który umożliwi długofalową ochronę różnorodności. Nazywam go *ekologią pojednania*. Ekologia pojednania odkrywa, w jaki sposób modyfikować i różnicować siedliska antropogeniczne, tak aby dawały one schronienie szerokiej gamie dzikich gatunków. W swej istocie poszukuje ona technik pozwalających zwrócić wielu gatunkom ich zasięgi geograficzne bez odbierania naszych własnych (Ryc. 6). Próbuje zatem „powiększyć Ziemię z powrotem", rozszerzając obszar dostępny dla przyrody, co ustanowi stan ustalony różnorodności znacznie wyższy niż ten osiągalny wyłącznie w granicach enklaw chronionych. Rosnąca liczba przykładów dowodzi, że ekologia pojednania działa w praktyce (Rosenzweig, 2003).



Ryc. 6. Pojemność lądu w zakresie podtrzymywania różnorodności. Ekologia pojednania traktuje tę właściwość jako zmienną ciągłą i poszukuje technik przesuwających grunty w prawo wzdłuż tego kontinuum („Zielone Siły"). Osiąga to poprzez przeprojektowywanie siedlisk ludzkich tak, aby zwrócić części gatunków ich zasięgi geograficzne bez odbierania nam naszych.

Pojednanie na obszarach rolniczych

Ponieważ rolnictwo dominuje na większości terenów zajętych przez ludzi, bodaj najważniejsze przypadki ekologii pojednania wiążą się właśnie z gospodarką rolną. Kierunek badawczy określany jako „biogeografia krajobrazu rolniczego" (ang. *Countryside Biogeography*), rozwijany przez Gretchen Daily (Daily i in., 2001), Johna Vandermeera i Yvette Perfecto (Vandermeer i Perfecto, 1995) oraz Russella Greenberga (Greenberg i in., 1997), dowodzi, że niektóre sposoby użytkowania ziemi — zwłaszcza w rolnictwie tradycyjnym — są już dziś zgodne z potrzebami wielu gatunków. Czasami zgodność ta powstaje przypadkowo, a czasami jest celowa; występuje na pastwiskach, polach uprawnych, plantacjach i w lasach gospodarczych, zarówno w krajach bogatych, jak i biednych.

Kardamon. Plantatorzy utrzymują wiele gatunków drzew na plantacjach kardamonu (*Elettaria cardamomum*), aby zapewnić cień tej bylinie oraz stały dopływ nektaru dla jej zapylaczy, głównie pszczół miodnych. Pszczoły odwiedzają na plantacjach 37 gatunków drzew, z których 10 dostarcza zarówno nektaru, jak i pyłku, 3 wyłącznie nektaru, a pozostałe wyłącznie pyłku. Od maja do września kwiatów jest jednak niewiele, dlatego biolodzy pracują nad doborem kolejnych gatunków roślin, które wypełnią tę lukę czasową i zapewnią pszczołom stabilniejszy pożytek (Kuruvilla i in., 1995) — praktykując w ten sposób świadomą ekologię pojednania.

Zwalczanie szkodników i pastwiska. W Kalifornii plantatorzy winorośli polegają na parazytoidalnych błonkówkach w biologicznym zwalczaniu skoczków (*leafhoppers*) w winnicach (Doutt i Nataka, 1973). Błonkówki wymagają jednak żywicieli przez cały rok, podczas gdy skoczki winoroślowe zimą są nieaktywne. Plantatorzy obsadzili więc zacienione miejsca w pobliżu winnic kępami rodzimych jeżyn, co pozwala utrzymać populacje błonkówek oraz wszystkich rodzimych gatunków związanych z jeżynami. Z kolei w dolinie Ocosingo w stanie Chiapas w Meksyku hodowcy bydła usuwają z pastwisk kolczastą akację *Acacia pennatula*, ale utrzymują niewielkie, niemal jednogatunkowe zadrzewienia akacjowe ze względu na bogate w białko strąki (sezonowa pasza) oraz drewno na słupki ogrodzeniowe. Greenberg i in. (1997) wykazali, że zadrzewienia te stanowią ostoje dla zimujących ptaków śpiewających, mieszcząc więcej gatunków (18) i osobników niż jakiekolwiek inne z 18 badanych siedlisk, włącznie z „naturalnym" lasem nizinny — co stanowi znakomity przykład pojednania przez przypadek.

Pojednanie dla zanikających ekosystemów

Lasy sosny długoigielnej (*Longleaf pine forest*). Lasy gospodarcze pokrywają ogromne obszary lądów, a ich pojednanie z przyrodą ma kluczowe znaczenie. Ekscytujący przykład pochodzi z projektu realizowanego wspólnie przez Siły Powietrzne USA (US Air Force) oraz organizację The Nature Conservancy w bazie lotniczej Eglin na Florydzie (McWhite i in., 1993). Lasy sosny długoigielnej (*Pinus palustris*) pokrywały niegdyś ponad 36 mln ha wzdłuż wschodniej równiny przybrzeżnej USA (Biondo, 1997), lecz do 1992 r. przetrwało zaledwie 2000 ha (0,006%) starodrzewu. Baza Eglin (na wschód od Pensacoli) obejmuje 187 555 ha dawnych borów sosnowych, z których w 1992 r. zachowało się tylko 693 ha starodrzewu sosny długoigielnej, nieodnawiającego się z powodu silnego zagłuszenia podszytu przez różne gatunki dębów. W 1993 r. Siły Powietrzne rozpoczęły przebudowę lasu: usunięto inne gatunki sosen, posadzono ponad 3 miliony sadzonek sosny długoigielnej i wprowadzono coroczne kontrolowane wypalanie znacznych połaci podszytu. W rezultacie sosna długoigielna dominuje dziś na ponad 80 000 ha bazy Eglin. Załogi lotnictwa wiercą też sztuczne dziuple lęgowe w pniach zdrowych, młodych sosen dla zagrożonego dzięcioła krasnoucha (*Picoides borealis*, ang. *red-cockaded woodpecker*), który zasiedlił 30% otworów i zwiększa swoją liczebność. Jednocześnie baza testuje uzbrojenie, mieści 2380 domów mieszkalnych, sprzedaje tysiące pozwoleń na biwakowanie, wędkowanie i polowania, a pozyskanie drewna wzrosło i przynosi zyski. Nie jest to ekologia restytucyjna — nigdy wcześniej nie istniał taki las sosny długoigielnej.

Słone bagna w Ejlacie oraz Backyard Wildlife Habitat™. Pojednanie sprawdza się także w ekosystemach nieprzynoszących bezpośrednich korzyści gospodarczych. Przez lata naturalne słone bagno o powierzchni 12 km² w Ejlacie (Izrael) stanowiło kluczowy punkt żerowiskowy na trasie przelotu około jednej trzeciej wszystkich osobników ptaków z Europy i zachodniej Azji (257 gatunków), zanim zostało całkowicie zniszczone pod zabudowę turystyczną. Tuż przed jego unicestwieniem Ruven Yosef uformował i obsadził skrawek sztucznego słonego bagna na wysypisku śmieci, wykorzystując ziemię z wykopów pod hotele i nawadniając teren oczyszczonymi, bogatymi w biogeny ściekami (Cherrington, 1999). Siedlisko to ma czterokrotnie wyższą produktywność niż dawne bagno naturalne. Z kolei na terenach mieszkalnych amerykańska National Wildlife Federation od niemal trzech dekad prowadzi program *Backyard Wildlife Habitat™*, obejmujący już ponad 20 000 prywatnych przydomowych ostoi przyrody — od kilkuhektarowych działek po pojedyncze balkony (Tufts i Loewer, 1995) — a badacze wskazują, jak zastępować monotonne, niemal jałowe amerykańskie trawniki podmiejskie fragmentami kwitnącej prerii (Bormann i in., 2001).

Pojednanie dla zanikających gatunków

Błękitniki (*Bluebirds*), ropuchy paskówki (*Natterjack toads*) i dzierzby (*Shrikes*). Ekologia pojednania może koncentrować się także na ratowaniu pojedynczych rzadkich gatunków. W Ameryce Północnej błękitnik wschodni (*Sialia sialis*) był wypierany z dziupli przez dwa agresywne gatunki obce: wróbla domowego i szpaka zwyczajnego. Odkryto jednak, że budki lęgowe z otworem o średnicy 3,8 cm odpowiadają błękitnikom, ale wykluczają szpaki (Davis i Roca, 1995), natomiast wróble unikają skrzynek o głębokości zaledwie 10–13 cm; od 1979 r. North American Bluebird Society promuje takie budki, co doprowadziło do odbudowy populacji. W Wielkiej Brytanii 25-letni program ok. 50 badaczy uratował pionierską ropuchę paskówkę (*Bufo calamita*), która wymaga cieplejszych, otwartych wydm i wrzosowisk (żeruje nocą przy temperaturze ciała o 1,4°C wyższej niż konkurencyjna ropucha szara *Bufo bufo*): usunięto zacieniającą roślinność, przywrócono wypas, odkwaszano stawy wodorotlenkiem wapnia $Ca(OH)_2$ lub wybierano bogaty w siarczany muł oraz wybudowano ok. 200 nowych stawów w dawnych lejach po bombach i na czynnych polach golfowych, zwiększając populacje w dwóch trzecich stanowisk (Denton i in., 1997). Z kolei dla zagrożonych dzierzb (*Lanius ludovicianus* na Florydzie oraz gatunków europejskich; Yosef i Lohrer, 1995), które polują z zasiadki, Ruven Yosef wkopał tanie słupki ogrodzeniowe na czynnych pastwiskach bydła (Yosef i Grubb, 1994). Już pierwszej wiosny terytoria ze słupkami zmniejszyły się średnio o 77%, populacja wzrosła o 60%, a pary miały o 33% więcej udanych lęgów i odchowały o 29% więcej piskląt na lęg (podobne metody stosują Devereux, 1998; van Nieuwenhuyse, 1998; Schön, 1998).

Studium przypadku	Siedlisko antropogeniczne	Zastosowany zabieg pojednania i uzyskany efekt ekologiczny
Plantacje kardamonu	Plantacje *E. cardamomum*	Utrzymanie 37 gatunków drzew cieniodajnych i miododajnych; dobór roślin kwitnących od V do IX.
Winnice i pastwiska	Kalifornia / Chiapas (Meksyk)	Kępy rodzimych jeżyn dla parazytoidów; zadrzewienia akacjowe (*A. pennatula*) dla 18 gat. ptaków.
Baza lotnicza	Poligon i las gospodarczy	Posadzenie >3 mln sosen długoigielnych (80 000 ha), wypalanie

Posłowie i Podziękowania

Droga prowadząca do pojednanych siedlisk ludzkich z pewnością nie jest wolna od przeszkód. Zmianie będą musiały ulec postawy społeczne, a instytucje publiczne i prywatne będą musiały się dostosować. Przed nami ogromna ilość badań, w miarę jak będziemy gromadzić bibliotekę wymagań siedliskowych niezliczonych gatunków i uczyć się ich łączenia (National Research Council, 2001). Będziemy musieli zmienić nawet sposób zarządzania naszymi rezerwatami. Dopóki nie wypróbujemy pojednania w szerokiej skali, nie możemy być pewni, jak bardzo ono pomoże — wiemy jedynie, że pomoże. Nasza znajomość praw gatunki–powierzchnia bezwzględnie tego wymaga: dowody wskazują, że nie da się zachować procesów wielkoskalowych w mikroskali. Ekologia pojednania zwraca się ku nowym, jałowym siedliskom, przywracając je do życia; jeśli strategia ta obejmie znaczną część powierzchni Ziemi, może powstrzymać obecne masowe wymieranie.

Podziękowania: Ron Pulliam uratował mnie przed rozpaczą — gdy obawiałem się, że międzyprowincjonalne SPAR oznaczają, iż nic nie da się zrobić dla ocalenia różnorodności, powiedział po prostu: „Głowa do góry, Mike. Nie jest aż tak źle". Cieszę się, że mu uwierzyłem. Arnie Miller uświadomił mi znaczenie faktu, że skamieniałości kenozoiczne bardzo często pochodzą z osadów nieskonsolidowanych. Martin Fisher, Andrew Balmford i dwaj anonimowi recenzenci pomogli w pracy nad manuskryptem. Gordon Orians, David Policansky, Margaret Mayfield i Caleb Gordon podsunęli niektóre przykłady pojednania. Wyrazy uznania dla śp. G. E. Hutchinsona za metaforę teatru ekologicznego i sztuki ewolucyjnej. Dziękuję Ruvenowi Yosefowi za informacje, inspirację i gościnność.

Bibliografia (References)

Allmon, W.D., Rosenberg, G., Portell, R.W. & Schindler, K.S. (1993) Diversity of Atlantic coastal plain mollusks since the Pliocene. *Science*, 260, 1626–1629.

Alroy, J. (1998) Equilibrial diversity dynamics in North American mammals. W: *Biodiversity Dynamics* (red. M.L. McKinney & J.A. Drake), s. 232–287. Columbia Univ. Press, New York.

Alroy, J., Marshall, C.R., Bambach, R.K. i in. (2001) Effects of sampling standardization on estimates of phanerozoic marine diversification. *PNAS*, 98, 6261–6266.

Arrhenius, O. (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, 9, 95–99.

Benton, M.J. (1995) Diversification and extinction in the history of life. *Science*, 268, 52–58.

Biondo, B. (1997) In defense of the longleaf pine. *Nature Conservancy*, 47(4), 10–17.

Bormann, F.H., Balmori, D. & Geballe, G.T. (2001) *Redesigning the American Lawn*. Wyd. 2. Yale Univ. Press, New Haven.

Boucot, A.J. (1975) *Evolution and Extinction Rate Controls*. Elsevier, Amsterdam.

Bretsky, P.W. & Bretsky, S.W. (1976) The maintenance of evolutionary equilibrium in Late Ordovician benthic marine invertebrate faunas. *Lethaia*, 9, 223–233.

Brett, C.E. (1998) Sequence stratigraphy, palaeoecology, and evolution. *Palaios*, 13, 241–262.

Brett, C.E., Ivany, L.C. & Schopf, K.M. (1996) Coordinated stasis: an overview. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 127, 1–20.

Burnham, K.P. & Overton, W.S. (1979) Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology*, 60, 927–936.

Chao, A. & Lee, S.-M. (1992) Estimating the number of classes via sample coverage. *J. Am. Stat. Assoc.*, 87, 210–217.

Chao, A., Lee, S.-M. & Jeng, S.-L. (1992) Estimating population size for capture-recapture data. *Biometrics*, 48, 201–216.

Chewington, M. (1999) *The falcon and the firebrand*

Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.

Huston, M. (1993) Biological diversity, soils, and economics. *Science*, 262, 1676–1680.

Jackson, J.B.C. (2001) What was natural in the coastal oceans? *PNAS*, 98, 5411–5418.

Kuruvilla, K.M., Radhakrishnan, V.V. & Madhusoodanan, K.J. (1995) Small cardamom plantations. *J. Environ. Res.*, 3, 32–33.

Lawton, J. (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84, 177–192.

Lee, S.-M. & Chao, A. (1994) Estimating population size via sample coverage. *Biometrics*, 50, 88–97.

Leitner, W.A. & Rosenzweig, M.L. (1997) Nested species-area curves and stochastic sampling. *Oikos*, 79, 503–512.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.

May, R.M. (1975) Patterns of species abundance and diversity. W: *Ecology and Evolution of Communities*, s. 81–120. Harvard Univ. Press.

McGill, B. & Collins, C. (2003) A unified theory for macroecology based on spatial patterns of abundance. *Evol. Ecol. Res.*, 5, 469–492.

McWhite, R.W., Green, D.R., Petrick, C.J. i in. (1993) *Natural Resources Management Plan, Eglin Air Force Base*. US Dept. of the Air Force, Florida.

Miller, A.I. & Foote, M. (1996) Calibrating the Ordovician radiation of marine life. *Paleobiology*, 22, 304–309.

Mooney, H.A. & Cleland, E.E. (2001) The evolutionary impact of invasive species. *PNAS*, 98, 5446–5451.

Myers, N. (1999) Everyday extinctions in embattled forests. *Nature*, 400, 231–232.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G. i in. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.

National Research Council (1995) *Science and the*