

Carbonate build-ups are like Shakespeare; the plays go on – only the actors change (Robert N. Ginsburg, za: Flügel, 2004, s. 7).

Rzeczony raf kontrolowany jest przez czynniki biotyczne i abiotyczne. Za „aktorów” ekosystemów rafowych z cytowanego wyżej stwierdzenia R. N. Ginsburga należy uznać nie tylko konstruktorów, ale także organizmy innych gildii rafowych (organizmy wiążące (*binders*), *bafflers*, destruktorzy, mieszkańcy). Parametry fizykochemiczne uwarunkowane m.in. klimatem, poziomem i chemizmem oceanów wpływają na rozwój organizmów i charakter sedymentacji węglanowej, będąc tym samym „kierownikami planu” (*stage-managers*) jak to określił Flügel (2004) nawiązując do aforyzmu Ginsburga. Niniejszy referat przeglądowy koncentruje się na znaczeniu czynników biotycznych, takich jak rola organizmów szkieletowych i mikrobialitów, wpływ destrukcji biologicznej, wymagania troficzne konstruktorów oraz ich ewolucyjne innowacje umożliwiające zasiedlanie nowych środowisk. Szeroka definicja rafy, obecnie akceptowana przez wielu badaczy raf kopalnych (choć ich klasyfikacja jest przedmiotem dyskusji; Riding, 2002), pozwala na porównywanie biokonstrukcji różnego typu i wieku oraz śledzenie ich ewolucji (Wood, 1999; Stanley, 2001; Kiessling et al., 2002; Kiessling, 2009). Analizy te dostarczają również geologicznej perspektywy dla zrozumienia współczesnych raf i prognozowania ich przyszłości (Wood, 2007). Z drugiej strony zasada uniformitaryzmu w odniesieniu do wielu raf kopalnych jest ograniczona.

Przez większość czasu geologicznego (ok. 3.5 mld lat – najstarsze budowle stomatolitowe) rafy pozbawione były organizmów szkieletowych. Również w fanerozoiku mikrobiality *s.l.* (t.j. budowane przez automikryt będący produktem aktywności mikrobialnej lub organomineralizacji) odgrywały kluczową rolę konstrukcyjną w szczególności w budowie kopców mułowych (*mud-mounds*) w późnym dewonie i wczesnym karbonie (Webb, 2001). Mikrobiality zwykle tworzyły pierwsze biokonstrukcje jakie pojawiały się po kryzysach biotycznych (fran/famen, perm/trias). Do wczesnej kredy były one również ważnym komponentem raf budowanych przez koralowce i gąbki. Wyraźny spadek znaczenia mikrobialitów zaznacza się od późnej kredy (Riding, 2005). Zdaniem Neuweilera et al. (1999) wiele kopców mułowych jest efektem organomineralizacji związanej z rozkładem organizmów wielkomórkowych, przede wszystkim gąbek, a takie budowle mogą reprezentować ekosystemy rafowe istniejące już w neoproterozoiku.

Rafy paleozoiczne były budowane przede wszystkim przez mikrobiality i organizmy heterotroficzne (choć fotosymbioza jest rozpatrywana u tabulatów i stromatoporoidów) – koralowce Rugosa i Tabulata oraz, znacznie ważniejsze dla raf paleozoicznych, gąbki kalcyfikujące (stromatoporoidy). W mezozoiku gąbki kalcyfikujące odgrywały lokalnie ważną rolę, podczas gdy w kenozoiku stanowią one grupę reliktową. Spadek znaczenia gąbek, nie tylko kalcyfikujących, koreluje się ze stopniowym wzrostem znaczenia koralowców Scleractinia. Jeśli nie uwzględnimy raf kenozoicznych to zaledwie 16–26% raf fanerozoicznych stanowią rafy porównywalne skalą do współczesnych, a większość z nich to niewielkie bio-

konstrukcje budowane przez organizmy heterotroficzne i mikrobiality (Wood, 1999).

Trendy ewolucyjne, które zapewniły skleraktiniom sukces na rafach to symbioza z zooxantellami, zwiększanie integracji kolonii (trend obserwowany również u innych kolonijnych/modularnych organizmów), szybki wzrost szkieletu oraz duża zdolność do regeneracji. Morfologiczne, fizjologiczne i behawioralne adaptacje wielu organizmów rafowych, w tym koralowców i krasnorostów z grupy glonów koralinowych, były przypuszczalnie w dużym stopniu odpowiedzią ewolucyjną na wzrost intensywności destrukcyjnych procesów biologicznych – drapieżnictwa i bioerozji – w płytkowodnych środowiskach morskich, szczególnie od środkowego mezozoiku (tzw. mezozoiczna morska rewolucja) (Wood, 1999). W kredzie nastąpił spadek znaczenia koralowców faceloidalnych (gałązkowych, z biologicznego punktu widzenia pseudokolonijnych), natomiast od eocenu obserwuje się spektakularny rozwój gałązkowych form wieloseryjnych (np. *Acropora*, *Porites*) o silnej integracji polipów w kolonii, a w konsekwencji zdolności do szybkiej regeneracji (Coates & Oliver, 1973; Roniewicz, 1996; Wood, 1999). Formy faceloidalne, u których większość szkieletu nie jest pokryta ciałem miękkim, są podatne na bioerozję, co przypuszczalnie przyczyniło się do regresu koralowców o takiej formie wzrostu (Roniewicz & Stolarski, 1999).

W środkowym paleozoiku występowali już przedstawiciele większości mikro- i makroorganizmów biorących udział w bioerozji. Znaczna radiacja ważnych organizmów drążących: małży, gąbek oraz zeskrobujących jeżowców i ślimaków miała miejsce w mezozoiku. W miocenie pojawiły się papugoryby oraz pokolcowate, które obecnie należą do najbardziej efektywnych organizmów zeskrobujących i odgryzających na rafach. Od oligocenu–miocenu charakter bioerozji wykazuje charakter zbliżony do współczesnego: dominacja drążących gąbek oraz zeskrobujących i odgryzających twarde węglanowe podłoże jeżowców i ryb (Vogel, 1993; Wood, 1999, 2011; Perry & Bertling, 2000).

Wieloseryjne, gałązkowe koralowce są łatwo kruszone przez fale oraz bioerozję. Jednak wysoki potencjał regeneracyjny, efektywna symbioza z zooxantellami oraz wysokie tempo wzrostu szkieletu umożliwiły im zasiedlenie środowisk oligotroficznych o wysokim poziomie destrukcji mechanicznej i biologicznej. Adaptacje ewolucyjne glonów koralinowych (szybki wzrost, przystosowanie się do silnego rozwoju zeskrobujących roślinożerców) sprawiły, że są one bardziej efektywnymi niż maty mikrobialne organizmami wiążącymi (Steneck, 1983; Wood, 1999).

Niektóre roślinożerne organizmy zamieszkujące rafy (szereg ryb, niektóre jeżowce) w poszukiwaniu pożywienia (glonów epi- i endolitycznych) biorą udział w kruszeniu koralowców. Ich obecność jest jednak istotna dla utrzymania równowagi ekologicznej na współczesnych i zapewne innych kenozoicznych rafach budowanych przez organizmy autotroficzne (kalcyfikujące krasnorosty) oraz mikсотroficzne (koralowce). Zredukowanie organizmów roślinożernych oraz wzrost substancji organicznych (nutrientów) powoduje zastąpienie zespółów koralowcowo-krasnorostowych przez glony niekalcyfikujące oraz filtratorów, w tym organizmy drążące, co może doprowadzić do spadku produkcji węglanowej, a w

konsekwencji zaniku raf i platform węglanowych (Hallock & Schlager, 1986).

Współczesne zespoły rafowe często tworzą struktury wysokiego reliefu (*superstratal growth fabric*; Insalaco, 1998) stwarzając szereg mikrośrodków (w części uwarunkowanych bioerozją) zwiększając zróżnicowanie taksonomiczne i biomasę rafowych biocenoz. W takich rafach pierwotny „szkielet” (*framework*) rafy może ulec zniszczeniu, a jak wykazują wiercenia na współczesnych rafach, większość objętości takich subfosalnych struktur może stanowić rumosz rafowy, pusty i osad wewnętrzny (40–90%; Hubbard et al., 1990). Rafy niskiego reliefu (*constratal growth fabric*), w tym biostromy rudystowe (często nie traktowane z tego powodu za rafy) czy budowle tworzone przez koralowce faceloidalne (przystosowane do większego tempa sedymentacji), posiadają konstruktorów zachowanych często w pozycji wzrostu.

W ewolucji Scleractinia zaznaczają się dwa trendy ewolucyjne. Pierwszy – wzrost efektywności fotosymbiozy oraz trendy morfogenetyczne – umożliwił koralowcom zasiedlanie wysokoenergetycznych środowisk oligotroficznych. Drugi trend to przystosowanie się niektórych zespołów koralowców (znaczny wzrost, z pewnymi fluktuacjami, w późnej kredzie i kenozoiku) do zasiedlania środowisk marginalnych o dużej dostawie materiału silikoklastycznego (Kiessling, 2002; Sanders & Baron-Szabo, 2005; Browne et al., 2012). Zespoły takie, często pomijane w analizach współczesnych środowisk rafowych, przystosowały się w toku ewolucji do parametrów środowiskowych niekorzystnych dla rozwoju koralowców ze środowisk oligotroficznych, dla których wzrost dostawy silikoklastyków i nutrientów stanowi istotny czynnik stresowy ograniczający rozwój rafy. Wśród największych zagrożeń dla raf wymienia się także dużą śmiertelność koralowców w związku z procesem blaknięcia (*coral bleaching*), eutrofizację raf i nadmierny rozwój bezszkieletowych glonów oraz zmniejszoną kalcyfikację szkieletu koralowców w związku z zakwaszeniem oceanów. Dyskutowana jest kwestia w jakim stopniu zachodzące na rafach zmiany są częścią długoterminowych cykli, a w jakim związane są z przyczynami antropogenicznymi (Wood, 2007). Ostatnie lata to wzrost zainteresowania zespołami koralowców ze środowisk mezofotycznych (30–150 m), rozpatrywanymi jako potencjalne refugia dla ryb oraz innych organizmów z zagrożonych płytkomorskich raf (Lesser et al., 2009). Znanie są również kopalne odpowiedniki takich raf, zdominowane przez skleraktinie o pokroju płytowym (Rosen et al., 2002).

Rozwój raf mógł być także kontrolowany przez chemizm oceanów sprzyjający organizmom wytwarzającym szkielet z kalcytu niskomagnezowego (większość paleozoiku, kreda) lub organizmom budującym szkielet z aragonitu lub kalcytu wysokomagnezowego, jak ma to miejsce obecnie (Stanley & Hardie, 1998).

Czynniki kontrolujące rozwój raf są złożone i brak jest pojedynczego czynnika, który kontrolowałby globalne rozmieszczenie raf w konkretnych interwałach czasowych.

Zmieniająca się w czasie geologicznym ekologia organizmów rafowych, ich trendy morfogenetyczne i wymagania troficzne, wzrost bioerozji i drapieżnictwa, zmniejszające się znaczenie mikrobialitów i cementów synsedymentacyjnych, muszą być uwzględniane w analizach raf kopalnych (paleoekologii, sedymentologii, tafonomii) i towarzyszących im środowisk sedymentacyjnych oraz przy porównywaniu ich z rafami współczesnymi.

BIBLIOGRAFIA:

- Browne, N.K. et al., 2012. *Earth-Science Reviews*, 115: 1–20.
Coates, A.G. & Oliver, W.A., Jr., 1973. W: Boardman, R.S. et al. (eds). *Animal Colonies Development and Function Through Time*, 3–27. Hutchinson & Ross.
Flügel, E., 2004. *Microfacies of Carbonate Rocks: Analysis, Interpretation and Application*. Springer.
Hallock, P. & Schlager, W., 1986. *Palaios*, 1: 389–398.
Hubbard, D.K. et al., 1990. *Journal of Sedimentary Petrology*, 60: 335–360.
Insalaco, E., 1998. *Sedimentary Geology*, 118: 159–186.
Kiessling, W., 2009. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 173–192.
Kiessling, W. et al. (eds), 2002. W: Kiessling, W. et al. (eds). *Society of Economic Paleontology and Mineralogy Special Publications*, 72: 77–92.
Kiessling, W. et al. (eds), 2002. *Society of Economic Paleontology and Mineralogy Special Publications*, 72.
Lesser, M.P. et al., 2009. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 375: 1–8.
Perry, C.T. & Bertling, M., 2000. W: Insalaco, E. et al. (eds). *Geological Society, London, Special Publications*, 178: 33–50.
Riding, R., 2002. *Earth-Science Reviews*, 58: 163–231.
Riding, R., 2005. *Revista Española de Micropaleontología*, 37: 23–39.
Roniewicz, E., 1996. *Kosmos*, 45: 687–700.
Roniewicz, E. & Stolarski, J., 1999. *Acta Palaeontologica Polonica*, 44: 131–166.
Rosen et al., 2002. W: *Proceedings 9th International Coral Reef Symposium, Bali, 2000*, vol. 1: 255–264.
Sanders, D. & Baron-Szabo, R.C., 2005. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 216: 139–181.
Steneck, R.S., 1983. *Paleobiology*, 9: 44–61.
Stanley, G.D., Jr., (ed.), 2001. *The History and Sedimentology of Reef Systems*. Kluwer Academic/Plenum Publishers.
Stanley, S.M., & Hardie, L.A., 1998. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology*, 144: 3–19.
Vogel, K., 1993. *Facies*, 28: 109–114.
Webb, G. E., 2001. W: Stanley, G.D. Jr. (ed.). *The History and Sedimentology of Ancient Reef Systems*, 159–203. Kluwer Academic/Plenum Publishers.
Wood, R., 1999. *Reef Evolution*. Oxford University Press.
Wood, R., 2007. W: Aronson, R.B. (ed.). *Geological Approaches to Coral Reef Ecology*, 3–27. Springer.
Wood, R., 2011. W: Allison, P.A. & Bottjer, D.J. (eds). *Taphonomy: Process and Bias Through Time*, 376–409. Springer.