

KRZYSZTOF ROMAN BROM, MARIUSZ ANDRZEJ SALAMON

*Katedra Paleontologii i Stratygrafii
Wydział Nauk o Ziemi
Uniwersytet Śląski w Katowicach
Będzińska 60, 41-200 Sosnowiec
WNoZ UŚ – Centrum Studiów Polarnych KNOW (Krajowy Naukowy Ośrodek Wiodący)
Będzińska 60, 41-200 Sosnowiec
Email: kbrom@us.edu.pl
paleo.crinoids@poczta.fm*

EFEKT LILIPUCI – TYPY, PRZYCZYNY I ZNACZENIE DLA ORGANIZMÓW ZNAJDUJĄCYCH SIĘ POD DZIAŁANIEM NIEKORZYSTNYCH CZYNNIKÓW ŚRODOWISKA

WPROWADZENIE

Rozmiar ciała organizmu jest jedną z kluczowych cech, mającą decydujący wpływ na jego funkcjonowanie. Ujawnia się on pod postacią różnych efektów metabolicznych, fizjologicznych, rozrodczych, behawioralnych i ekologicznych (BLANCKENHORN 2000, HARRIES i KNORR 2009, HUANG i współaut. 2010). Dodatkowo, jest to parametr, który zazwyczaj z łatwością może zostać oszacowany, zarówno w przypadku organizmów współczesnych, jak i kopalnych. Daje to dobrą aproksymację do analiz trendów wielkościowych organizmów w czasie, dlatego też publikuje się liczne prace poświęcone zmianom wielkości ciała wielu grup zwierząt w różnych interwałach czasowych (HARRIES i KNORR 2009, WADE i TWITCHETT 2009, BORTHS i AUSICH 2011, BROM i współaut. 2015b). Znanych jest kilka ogólnych zasad, próbujących wyjaśnić zmiany kształtu i rozmiaru ciała u różnych zwierząt. Należy jednak pamiętać, że hipotezy te są jedynie uogólnieniami i nie sprawdzają się w każdym przypadku. Dodatkowo, znaczna część literatury odnosząca się do tego tematu dotyczy kręgowców, głównie ssaków i ptaków. Publikacje dotyczące bezkręgowców są stosunkowo rzadsze (HARRIES i KNORR 2009, WADE i TWITCHETT 2009, HEIM i współaut. 2015).

Wielkość organizmu jest kluczowym atrybutem mającym znaczący wpływ na jego

morfologię, funkcje życiowe i ekologię (TWITCHETT 2006, 2007; HARRIES i KNORR 2009; HUANG i współaut. 2010). Przykładami poznanych już efektów fizjologicznych jest ujemna korelacja masy ciała kręgowca z częstotliwością bicia jego serca lub ruchów oddechowych. Efekty ekologiczne objawiają się np. jako dodatnia korelacja masy ciała z wielkością zasięgu terytorialnego danego gatunku oraz negatywna korelacja wielkości z gęstością populacji, występującej na danym obszarze o danym czasie. Natomiast przykładem efektów rozrodczych jest dodatnia korelacja masy ciała z długością trwania ciąży i inkubacji. Warto też wspomnieć, że im większy rozmiar, tym zazwyczaj dłuższy czas życia organizmu (patrz fig. 1 w HARRIES i KNORR 2009).

Wielkość organizmu jest zdeterminowana przez dwie główne „składowe”. Pierwsza z nich to wypadkowa czynników genetycznych, natomiast druga to działanie czynników środowiskowych (zewnętrznych). Czynniki środowiskowe stale wpływają na organizm, dlatego każdy gatunek, poza zmiennością genetyczną, charakteryzuje się również zmiennością fluktuacyjną, czyli środowiskową. Czynniki środowiskowe mogą być zarówno abiotyczne, jak i biotyczne. W przypadku abiotycznych, czyli fizykochemicznych, wyróżnia się np. takie cechy środowiska jak: temperatura, zawartość tlenu czy zasolenie, a spośród biotycznych (pochodzących od

świata ożywionego) wyróżnić można m.in. obecność drapieżników, konkurentów czy pasażerów (CALDER 1996, KREBS 2011).

HIPOTEZY DOTYCZĄCE ZMIAN WIELKOŚCI

Jako reguły dotyczące zmian wielkości organizmu zazwyczaj wymienia się reguły: Copea, Fostera i Bergmanna; ta ostatnia ściśle związana z regułą Allena (BERGMANN 1847, ALLEN 1877, COPE 1896, FOSTER 1964, HARRIES i KNORR 2009).

Reguła Copea została sformułowana przez amerykańskiego paleontologa Edwarda Drinkera Copea w 1896 r. Jest to ogólna tendencja do zwiększania rozmiarów ciała przez przedstawicieli danej linii ewolucyjnej (COPE 1896). Przyczyną takiego zjawiska jest faworyzacja w doborze naturalnym zwierząt o rozmiarze większym, mimo tego, iż większy rozmiar ciała wiąże się między innymi z większym zapotrzebowaniem na pokarm, większym prawdopodobieństwem wykrycia przez drapieżniki, zwiększeniem kosztów energetycznych wzrostu, rozwoju i reprodukcji oraz opóźnieniem czasu osiągnięcia dojrzałości płciowej. Z drugiej strony, zwiększona masa ciała oznacza również wykształcenie odpowiednich adaptacji ochronnych przeciwko drapieżnikom, łatwiejsze upolowanie ofiarny w przypadku samych drapieżników, zwiększoną długość życia i zalety związane z wydajniejszą termoregulacją (COPE 1896, ALROY 1998, BLANCKENHORN 2000, TRAMMER 2002, HONE i BENTON 2005).

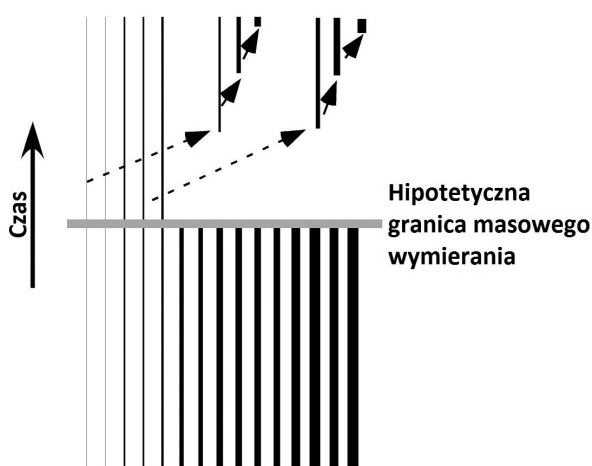
Reguła Fostera, zaprezentowana w 1965 r. przez J. Bristola Fostera i uzupełniona przez Leigha Van Valena w 1973 r., zwana również regułą wyspy lub efektem wyspy, wiąże się z dwoma różnymi, przeciwstawnymi zjawiskami (FOSTER 1964, VAN VALENA 1973, HARRIES i KNORR 2009). Pierwsze z nich, wyspowy gigantyzm (ang. island gigantism), dotyczy organizmów o stosunkowo małym rozmiarze ciała, które w wyniku pojawienia się bariery geograficznej, np. pasma górskiego lub morza pomiędzy kontynentem a mniejszym obszarem geograficznym, po pewnym czasie zwiększają swoją masę ciała. Dzieje się tak głównie ze względu na ograniczoną liczbę drapieżników i konkurentów w nowym środowisku. Z kolei wyspowa karłowatość (ang. insular dwarfism) oznacza zmniejszenie się organizmów stosunkowo dużych, które zostały oddzielone od kontynentu, głównie wskutek mniejszych zasobów środowiskowych oraz dostosowywania się gatunków do mniejszej pojemności środowiska. Przykładami organizmów, które doświadczyły wyspowego gigantyzmu są: wyspiarskie gryznie, zajęczaki, drobne ssaki owadożerne,

ptaki, gady i owady. Natomiast wyspowa karłowatość dotknęła takie grupy zwierząt jak: wyspiarskie trąbowce, hipopotamy, parzystokopytne i dinozaury wyspy Hańg paleoceanu Tetyda (RAIA i MEIRI 2006, KEPPEL i współaut. 2009, BENTON i współaut. 2010, YONG 2014). Również wzrost niektórych ras ludzi można wyjaśnić regułą wyspy, szczególnie ludów zamieszkujących wyspy Mikronezji i Palau (FITZPATRICK i współaut. 2008).

W przypadku reguły Bergmanna i Allena, organizmy żyjące w klimatach chłodniejszych charakteryzują się większą masą niż blisko spokrewnione z nimi zwierzęta klimatów cieplejszych (BERGMANN 1847). Dodatkowo, te żyjące w klimatach chłodnych posiadają krótsze, bardziej krępe i masywniejsze peryferyjne części ciała, takie jak kończyny czy uszy (ALLEN 1877). W przypadku kręgowców, zależności te zostały stwierdzone między innymi u zajęczków, gryzoni, ssaków drapieżnych (niedźwiedzie, lisy, foki) i u ludzi (FRECKLETON i współaut. 2003), zaś spośród bezkręgowców u owadów (SHELOMI 2012) i głębokowodnych skorupiaków (TIMOFEEV 2001). Dla skorupiaków głębokomorskich wykazano również dodatkową zależność, którą nazwano gigantyzmem głębinowym (ang. deep-water gigantism). Polega ona na dodatniej korelacji pomiędzy rozmiarem komórek ciała i długością życia a temperaturą, która obniża się wraz ze wzrostem głębokości (TIMOFEEV 2001). U owadów często mówi się o tak zwanej odwróconej regule Bergmanna, ponieważ udokumentowano wiele przypadków, w których owady na wyższych szerokościach geograficznych zmniejszały swoją masę ciała (MOUSSEAU 1997, BLANCKENHORN i DEMONT 2004, SHELOMI 2012). Reguła Bergmanna została opracowana przez niemieckiego biologa Carla Bergmanna w 1847 r. (BERGMANN 1847, TIMOFEEV 2001), zaś reguła Allena przez amerykańskiego zoologa Joela Asapha Allena w 1877 r. (ALLEN 1877).

EFEKT LILIPUCI ORAZ JEGO TYPY

Kolejnym zjawiskiem opisującym zmiany wielkości organizmów jest efekt lilipuci (ang. Lilliput effect), nazywany czasem odwróconą regułą Copea. Pojęcie to wprowadził profesor Urbanek w publikacji dotyczącej górnosylurskich graptolitów (URBANEK 1993). Opisał on cechy reliktowych zespołów graptolitowych po serii późnosylurskich kryzysów biotycznych. Jedną z nich, poza niską bioróżnorodnością i dużą liczebnością, był nienaturalnie mniejszy rozmiar graptolitów, który został zinterpretowany jako zahamowanie wzrostu pod wpływem negatywnych czynników środowiskowych. Autor opisał to zjawisko jako „efekt lilipuci”. Słowo „liliput” pochodzi z po-



Ryc. 1. Schematyczne przedstawienie preferencyjnego przetrwania taksonów o mniejszym rozmiarze ciała.

Pionowe linie reprezentują zasięg stratygraficzny, natomiast ich grubość jest proporcjonalna do rozmiaru danego taksonu (grubsza linia oznacza gatunek większy) (wg HARRIES i KNORR 2009, zmodyfikowana).

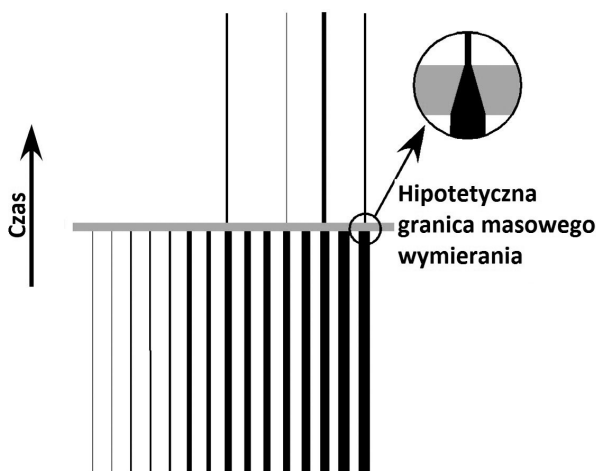
wieści Jonathana Swifta *Podróże Guliwera*, wydanej w 1726 r., w której tytułowy bohater podróżuje do krainy Liliputów, czyli ludzików o małym wzroście (HUANG i współaut. 2010). Efekt ten *sensu stricto* definiuje się jako odpowiedź adaptacyjną organizmu na pogorszenie się warunków środowiskowych, polegającą na pozdarzeniowym zmniejszeniu rozmiarów ciała osobników składających się na daną populację (URBANEK 1993). Obecnie, znaczenie tego pojęcia zostało rozszerzone, a z czasem wyróżniono typy efektu lilipuciego, natomiast efekt lilipuci w swej pierwotnej definicji (według Urbanka) uznano za jeden z rodzajów tego fenomenu (HARRIES i KNORR 2009, WADE i TWITCHETT 2009, BROM i współaut. 2015b).

Obecnie wyróżnia się trzy, aczkolwiek niektórzy autorzy wymieniają cztery, główne modele efektu lilipuciego, określające w jaki sposób populacje danych grup taksonomicznych odpowiadają na negatywny wpływ środowiska (HARRIES i KNORR 2009, WADE i TWITCHETT 2009, BORTHS i AUSICH 2011, BROM i współaut. 2015b, SALAMON i współaut. 2016).

Pierwszy z nich, to preferencyjne przetrwanie taksonów o stosunkowo mniejszym rozmiarze ciała, określane czasem w literaturze jako wymieranie dużych taksonów (ang. survival of small taxa, extinction of large taxa) (TWITCHETT 2006, HARRIES i KNORR 2009, BORTHS i AUSICH 2011). Ma ono miejsce wówczas, kiedy w trakcie trwania masowego wymierania w wyniku działania globalnych, niekorzystnie czynników środowiskowych, wymarciu podlegają gatun-

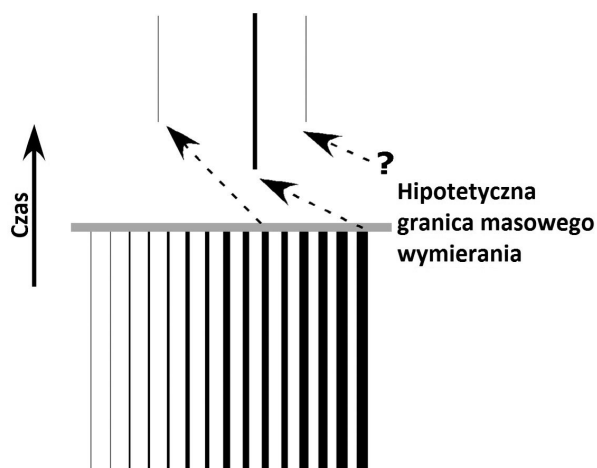
ki zwierząt o rozmiarach większych (Ryc. 1), często wręcz olbrzymich, określanymi w literaturze jako tak zwana megafauna. W takim przypadku średni rozmiar ciała biocenozy ulega zmniejszeniu nie poprzez zmniejszenie się poszczególnych jego elementów, ale przez zachowanie tych gatunków, które już przed samym zdarzeniem charakteryzowały się rozmiarem stosunkowo niedużym. Nie można w tym przypadku mówić o karłowaceniu populacji lub o zahamowaniu wzrostu jej poszczególnych osobników (HARRIES i KNORR 2009). Dodatkowo, w modelu tym faworyzowane są gatunki charakteryzujące się strategią rozrodczą typu *r*, podczas gdy prawdopodobieństwo wymarcia gatunków reprezentujących strategię typu *K* wzrasta (TWITCHETT 2006). Strategię typu *r* cechuje duża rozrodczość populacji, przy czym tylko kilka procent osobników młodocianych osiąga dojrzałość płciową. Natomiast strategię typu *K* charakteryzuje mała liczba potomstwa, ale troskliwa opieka nad nim, dlatego też gatunki posiadające tę strategię życiową cechują się mniejszą plastycznością i zdolnościami adaptacyjnymi do nowych, niekorzystnych warunków środowiskowych (KREBS 2011).

Drugi typ efektu lilipuciego określany jest jako karłowacenie taksonów o stosunkowo dużym rozmiarze ciała (ang. dwarfing of larger lineages), i w przeciwieństwie do wyżej omawianego wymierania taksonów dużych, poszczególne elementy składające się na daną biocenozę ulegają zmniejszeniu (Ryc. 2). Dzieje się tak najprawdopodobniej wskutek faworyzowania w procesie rozmnażania mniejszych osobników danego gatunku. Osobniki mniejsze są w stanie szybciej osiągnąć dojrzałość seksualną, wymaga-



Ryc. 2. Schematyczne przedstawienie karłowacenia taksonów większych.

Objaśnienia patrz Ryc. 1 (wg HARRIES i KNORR 2009, zmodyfikowana).



Ryc. 3. Schematyczne przedstawienie miniaturyzacji taksonów większych.

? – przodek nowopowstałego taksonu o zmniejszonym rozmiarze ciała. Objasnienia patrz Ryc. 1 (wg HARRIES i KNORR 2009, zmodyfikowana).

ją mniej kalorii do wzrostu i rozwoju oraz, pomimo mniejszej rozrodczości w przypadku niestabilnego środowiska, mają większą szansę na przeżycie i wydanie potomstwa. W przypadku, kiedy dobór taki działa przez dłuższy czas, cała populacja danego gatunku ulega zmniejszeniu, co można zaobserwować w materiale kopalnym (TWITCHETT 2006, HARRIES i KNORR 2009, WADE i TWITCHETT 2009, BROM i współaut. 2015b, SALAMON i współaut. 2016). Karłowacenie jest określane również jako zmniejszenie rozmiaru w obrębie danej linii rozwojowej (TWITCHETT 2006, BORTHS i AUSICH 2011).

Kolejnym typem efektu lilipuciego jest miniaturyzacja (ang. miniaturization). Miniaturyzacja, podobnie jak karłowacenie, odnosi się do pozdarzeniowego zmniejszenia ciała populacji w skutek działania negatywnych czynników środowiskowych. Dodatkowo, fauna pozdarzeniowa, poza zmniejszoną masą ciała, charakteryzuje się także modyfikacjami morfologicznymi (Ryc. 3), co odróżnia model miniaturyzacji od wyżej omawianego modelu karłowacenia (HARRIES i KNORR 2009, WADE i TWITCHETT 2009, BROM i współaut. 2015b).

Niektórzy autorzy wydzielają czwarty, ostatni typ efektu lilipuciego, który połączony jest z efektem Łazarza (TWITCHETT 2006, MUTTER i NEUMAN 2009, BORTHS i AUSICH 2011, BROM i współaut. 2016). Efekt Łazarza definiuje się jako czasowe zniknięcie danego gatunku z zapisu kopalnego, określane jako „takson Łazarza” (FARA 2001). Nazwa ta nawiązuje do wskrzeszenia Łazarza opisanego w Nowym Testamencie.

Efekt lilipuci może być rozpatrywany w znaczeniu wąskim oraz szerokim. W pierwszym przypadku dotyczyć będzie jednego lub

kilku gatunków należących do tego samego rodzaju (ang. specific type Lilliput effect), natomiast w znaczeniu szerokim będzie dotyczyć wyższych jednostek taksonomicznych, takich jak typ lub gromada (ang. general type Lilliput effect) (HUANG i współaut. 2010). Zjawisko to może mieć kontekst globalny lub lokalny (TWITCHETT 2006).

PRZYKŁADY EFEKTU LILIPUCIEGO

Efekt lilipuci, w przeciwieństwie do innych teorii wyjaśniających zmiany wielkości ciała zwierząt w czasie, opisany został również na wielu bezkręgowcach (TWITCHETT 2006, HUANG i współaut. 2010, BORTHS i AUSICH 2011, SALAMON i współaut. 2016). Istnieją również doniesienia dotyczące tego zjawiska wśród roślin, aczkolwiek autorzy często nie używają określenia „efekt lilipuci”. Niedawno została opublikowana praca dotycząca kilku gatunków paproci nasiennej z rodzaju *Glossopteris*, które w trakcie późnopermskiego masowego wymierania (ang. end-Permian Mass Extinction Event, EPME) zmniejszyły powierzchnię swoich blaszek liściowych, co określono mianem efektu lilipuciego – model karłowacenia (CHATTERJEE i współaut. 2014).

W przypadku kręgowców efekt lilipuci stwierdzony został m.in. dla grup takich jak: konodonty, ryby chrzęstnoszkieletowe, ryby kostnoszkieletowe, gady i ssaki (np. BROOK i BOWMAN 2002, BUFFETAUT 2006, CHEN i współaut. 2013, HUTTENLOCKER 2014, SALLAN i GALIMBERTI 2015). Publikacje dotyczą zarówno okresów wielkich wymierań (dewońskiego i permskiego), jak i pomniejszych zdarzeń (wymieranie megafauny plejstocenkiej, globalny efekt cieplarniany w oleneku na granicy Smithian-Spathian) (Tabela 1). Doniesień na temat efektu lilipuciego w grupie bezkręgowców jest jednak znacznie więcej i dotyczą one takich typów zwierząt jak: parzydełkowce (koralowce), stawonogi (trylobity, małżoraczki, dziesięcionogi), ramienionogi, mięczaki (małże, brzuchonogi, głowonogi), mszywioly czy też szkarłupnie (liliowce, wężowidła, jeżowce) i półstrunowce (graptolity) (TWITCHETT 2006, HARRIES i KNORR 2009, WADE i TWITCHETT 2009, METCALFE i współaut. 2011, BROM i współaut. 2015b, SALAMON i współaut. 2016). Opracowania omawiają wszystkie fanerozoiczne masowe wymierania (poza wymieraniem triasowym) oraz mniejsze zdarzenia, takie jak np. zdarzenie Kamura związane z ochłodzeniem klimatu (ISOZAKI i ALJINOVIC 2009), czy wymieranie na granicy pliensbach-toark (dolna jura), związane z warunkami anoksyicznymi (MORTEN i TWITCHETT 2009) (Tabela 2). W przypadku królestwa Protista, efekt lilipuci

Tabela 1. Przykłady efektu lilipuciego udokumentowanego na poszczególnych grupach kręgowców.

Grupa kręgowców	Wydarzenie/wymieranie	Czas	Literatura
Konodonty (Conodonta)	Wymieranie późnodewońskie (zdarzenie Kellwasser)	~372 mln lat temu	GIRARD i RENAUD 1996, RENAUD i GIRARD 1999
	Wymieranie późnopermskie	~252 mln lat temu	LUO i współaut. 2006, 2008; YIN i współaut. 2007
Ryby chrzęstnoszkieletowe (Chondrichthyes)	Globalny efekt cieplarniany na granicy Smithian–Spathian	~246 mln lat temu	CHEN i współaut. 2013
	Wymieranie późnodewońskie (zdarzenie Hangenberg)	~358 mln lat temu	SALLAN i GALIMBERTI 2015
Ryby kostnoszkieletowe (Osteichthyes)	Wymieranie późnopermskie	~252 mln lat temu	MUTTER i NEUMAN 2009
	Wymieranie późnodewońskie (zdarzenie Hangenberg)	~358 mln lat temu	SALLAN i GALIMBERTI 2015
Czworonożne (Tetrapoda)	Wymieranie późnopermskie	~252 mln lat temu	ROMANO i współaut. 2016
	Wymieranie późnodewońskie (zdarzenie Hangenberg)	~358 mln lat temu	SALLAN i GALIMBERTI 2015
Gady ssakokształtne (Therapsida)	Wymieranie późnopermskie	~252 mln lat temu	HUTTENLOCKER 2014
Kręgowce lądowe (Vertebrata)	Wymieranie na granicy kreda-paleogen	~66 mln lat temu	BUFFETAUT 2006
Ssaki (Mammalia)	Wymieranie na granicy plienbach-toark	~182 mln lat temu	BROOK i BOWMAN 2002

ci został stwierdzony u otwornic i dotyczył takich zdarzeń jak wymieranie późnopermskie (SONG i współaut. 2011), wymieranie na granicy kreda-paleogen (SCHMIDT i współaut. 2004, KELLER i ABRAMOVICH 2009) oraz gwałtowne zmiany klimatu w pliocenie i eocenie (WADE i OLSSON 2009).

PRZYCZYNY EFEKTU LILIPUCIEGO

Bezpośrednią przyczyną wywołującą odpowiedź populacji pod postacią efektu lilipuciego jest działanie niekorzystnych czynników środowiska, zarówno biotycznych, jak i abiotycznych. Jedną z możliwości jest wymarcie taksonów o dużych rozmiarach ciała. Te, którym udało się przetrwać, są poddane siłom selekcji powodującej karłowacenie, co wywołuje szybką adaptację organizmów do nowych warunków środowiska zewnętrznego. W przypadku czynników pochodzących ze świata nieożywionego, najczęściej wymienia się zmiany warunków fizykochemicznych środowiska, np.: temperatury (ocieplenie lub ochłodzenie klimatu), poziomu zasolenia mórz, zakwaszenia, stężenia tlenu w środowisku (zjawiska anoksyczne oraz hipoksyczne) czy też zmiany poziomu mórz, które zazwyczaj związane są

z epizodami globalnego ocieplenia. W przypadku czynników powiązanych ze światem ożywionym wymienia się najczęściej: utratę organizmów symbiotycznych, załamanie produkcji pierwotnej i załamanie sieci pokarmowych (LOCKWOOD 2005, TWITCHETT 2006, WADE i PETERSON 2008, HARRIES i KNORR 2009, WADE i TWITCHETT 2009, BORTHS i AUSICH 2011). Należy jednak pamiętać, że większość z wyżej wymienionych elementów jest ze sobą ściśle powiązana i działają razem na organizmy żywe, dlatego też efekt lilipuci najczęściej nie jest wywołany przez jeden, konkretny czynnik, ale przez wypadkową działania kilku czynników (TWITCHETT 2006, HARRIES i KNORR 2009, BORTHS i AUSICH 2011). Zazwyczaj pojawienie się danego czynnika powoduje pojawienie się kolejnych, składających się później na mniejsze bądź większe epizody wymierania organizmów. Na przykład zwiększenie zawartości dwutlenku węgla (CO_2) w atmosferze (w wyniku wzmożonego wulkanizmu), powoduje wzrost stężenia jonów HCO_3^- w morzach i oceanach. W tym przypadku dochodzi do zakwaszenia oceanów, w wyniku czego wbudowywanie jonów HCO_3^{2-} przez faunę oskorupioną staje się utrudnione, kosztowne energetycznie, a czasem wręcz niemożliwe (CALDEIRA i AKAI

Tabela 2. Przykłady efektu lilipuciego udokumentowanego na poszczególnych grupach bezkręgowców.

Grupa bezkręgowców	Wydarzenie/wymieranie	Czas	Literatura
Stawonogi (Arthropoda)	Wymieranie późnoordowickie	~443 mln lat temu	SIGURDSEN 2012, SIGURDSEN i HAMMER 2016
	Wymieranie późnopermskie	~252 mln lat temu	CHU i współaut. 2015, FOREL i współaut. 2015
	Wymieranie na granicy kreda-paleogen	~66 mln lat temu	MARTÍNEZ-DÍAZ i współaut. 2016
Ramienionogi (Brachio-poda)	Wymieranie późnoordowickie	~443 mln lat temu	HUANG i współaut. 2010
	Wymieranie późnodewońskie	~358 mln lat temu	BALIŃSKI i RACKI 1999
	Wymieranie późnopermskie	~252 mln lat temu	CHEN i współaut. 2005; HE i współaut. 2007, 2010; LEIGHTON i SCHNEIDER 2008; METCALFE i współaut. 2011
Mszywioly (Bryozoa)	Wymieranie na granicy kreda-paleogen	~66 mln lat temu	SOGOT i współaut. 2014
Parzydelkowce (Cnidaria)	Wymieranie późnoordowickie	~443 mln lat temu	KALJO 1996
	Zdarzenie Kačák (eifel)	~387 mln lat temu	BOSETTI i współaut. 2011
Szkarłupnie (Echinoder-mata)	Wymieranie późnoordowickie	~443 mln lat temu	BORTHS i AUSICH 2011, AUSICH i WILSON 2016
	Wymieranie późnopermskie	~252 mln lat temu	TWITCHETT 1999, 2007; TWITCHETT i współaut. 2005; TWITCHETT i OJI 2005
	Granica cenoman-turon	~93 mln lat temu	BROM i współaut. 2015b
	Granica kampan-mastrycht	~72 mln lat temu	SALAMON i współaut. 2016
	Wymieranie na granicy kreda-paleogen	~66 mln lat temu	JEFFERY 2001
Graptolity (Graptolithi-na)	Wymieranie późnoordowickie	~443 mln lat temu	URBANEK 1993
	Zdarzenie Kamura (gwadalup)	~259 mln lat temu	ISOZAKI i ALJINOVIĆ 2009
Mięczaki (Mollusca)	Wymieranie późnopermskie	~252 mln lat temu	HAUTMANN i NÜTZEL 2005, PAYNE 2005, TWITCHETT 2007, HAUTMANN i współaut. 2011, METCALFE i współaut. 2011, YATES i współaut. 2012
	Zmiany poziomu mórz (środkowy trias, wapień muszlowy)	~245 mln lat temu	BROM i współaut. 2016
	Wymieranie na granicy pliensbach-toark	~182 mln lat temu	MORTEN i TWITCHETT 2009

2005, HOEGH-GULDBERG i współaut. 2007, GOFFREDO i współaut. 2014, GARILLI i współaut. 2015). Wzrost zawartości CO₂ w atmosferze pociąga za sobą również wzrost temperatury, w związku z czym, w wyniku topnienia lodowców, dochodzi do podniesienia się poziomu mórz i zanikania siedlisk poszcze-

gólnych populacji. Następstwem tego może być wymieranie gatunków, co dalej pociąga za sobą załamanie sieci pokarmowych. W przypadku gwałtownego wymierania różnych organizmów, w zbiorniku wodnym zachodzą również intensywne procesy gnilne, które przyczyniają się do zwiększenia w nim za-

wartości siarkowodoru, martwej materii organicznej oraz pojawienia się warunków hipoksyicznych, a czasem wręcz anoksyicznych, co również intensyfikuje procesy wymierania (SCHLANGER i JENKYNs 1976, HOTINSKI i współaut. 2001). Przy tak niestabilnych i niekorzystnych warunkach środowiskowych, organizmy zmniejszające masę ciała, zyskują dużą przewagę nad organizmami większymi (BORTHS i AUSICH 2011, BROM i współaut. 2015b, SALAMON i współaut. 2016).

Należy także pamiętać, że istnieje wiele doniesień na temat innych przyczyn karłowacenia organizmów niż niekorzystny wpływ środowiska, np. jako dostosowanie do mniejszych przestrzeni w spękaniach lub jaskiniach (troglomorficzny tryb życia; np. BROM i współaut. 2015a) lub przystosowanie do specjalnej diety (owadożerne dinozaury; np. NOVAS i współaut. 2013). Nie jest to jednak efekt lilipuci, ponieważ zmiana rozmiaru ciała nie jest spowodowana oddziaływaniem negatywnych czynników środowiska, a adaptacją do konkretnego stylu życia (HARRIES i KNORR 2009).

ZALETY EFEKTU LILIPUCIEGO

Mniejszy rozmiar organizmu zazwyczaj pociąga za sobą kilka negatywnych konsekwencji, dlatego dobór naturalny faworyzuje osobniki o masie większej (HARRIES i KNORR 2009). Większy rozmiar ciała wiąże się jednak z większym zapotrzebowaniem na poszczególne zasoby środowiskowe. W przypadku środowiska niestabilnego, np. takiego, jaki ma miejsce podczas okresów wymierań, organizmy o większym rozmiarze ciała nie są w stanie zaspokoić w pełni swoich potrzeb, co często skutkuje ich śmiercią (HARRIES i KNORR 2009, BORTHS i AUSICH 2011, BROM i współaut. 2015b). Dodatkowo, wpływ czynników fizykochemicznych, takich jak: podwyższona lub obniżona temperatura czy zmiana poziomu zasolenia, powoduje, że organizm nie znajduje się w swoim optimum ekologicznym, przez co nie zużywa energii na rozmnażanie się. Organizmy poddane działaniu skrajnych czynników giną, jeśli ich wartości przekroczą zakres tolerancji danego gatunku (KREBS 2011).

Organizmy mniejsze cechują się niższym zapotrzebowaniem na pokarm i inne zasoby środowiska. Rozmiar również jest bezpośrednio skorelowany z objętością narządów, w tym z objętością gonad, dlatego mniejsze osobniki cechują się mniejszą rozrodczością, co powszechnie uważane jest za wadę, ale jednocześnie szybciej osiągają dojrzałość płciową. W niestabilnym ekosystemie szybsze uzyskiwanie zdolności do rozmnażania jest przewagą, ponieważ więcej pokoleń po-

jawia się w danej jednostce czasu, faworyzując te osobniki, które są lepiej dostosowane do środowiska. W przypadku środowiska niestabilnego często będą to właśnie osobniki karłowacie (HARRIES i KNORR 2009, BORTHS i AUSICH 2011, BROM i współaut. 2015b, SALAMON i współaut. 2016).

EFEKT LILIPUCI A ORGANIZMY WSPÓŁCZESNIE ŻYJĄCE

Efekt lilipuci odnosi się do materiału kopalnego (URBANEK 1993), aczkolwiek znane są przypadki, gdzie rozmiar organizmów współcześnie żyjących, składających się na daną populację, w wyniku działania niekorzystnego czynnika środowiskowego uległ zmniejszeniu. Przykładem takiego doniesienia są badania GARILLI i współaut. (2015), które wykazały, że populacje morskich ślimaków *Cyclope neritea* i *Nassarius corniculatus* w środowisku o obniżonej wartości pH dostosowały swoją fizjologię do niekorzystnych warunków otoczenia. Zapotrzebowanie na energię metaboliczną u tych mięczaków było mniejsze, aczkolwiek zapotrzebowanie na tlen wzrosło. Najprawdopodobniej wzrost stężenia CO₂ w środowisku spowodował spadek wydajności metabolicznej i konieczność zużycia większej ilości energii na procesy związane z kalcyfikacją muszli. Muszle tych ślimaków były mniejsze i nosiły ślady rozpuszczania, które były tylko częściowo zregenerowane. Z drugiej strony, redukcja masy kompensowała spadek wydajności metabolicznej, dzięki czemu mogły one przeżyć w takim środowisku.

W przypadku pewnych doniesień na temat karłowacenia gatunków można wyróżnić często udział dodatkowego czynnika stresogennego, jakim jest czynnik antropogeniczny, czyli działalność człowieka. Przykładem tego jest karłowacenie nadmiernie odławianych gatunków ryb i innych zwierząt morskich o znaczeniu kulinarnym. Spada wtedy nie tylko liczebność populacji tych zwierząt, ale również wielkość składających się na nią organizmów. Odławianie i pozyskiwanie większych zdobyczy jest po prostu dużo bardziej opłacalne dla rybaków, podczas gdy zwierzęta mniejsze nadal pozostają w środowisku, dzięki czemu mają możliwość przekazania swoich genów potomstwu, które również będzie charakteryzował rozmiar mniejszy, odziedziczony po osobnikach rodzicielskich. Dodatkowo, obecnie stosowane reguły dotyczące odławiania i wprowadzenie wymiaru ochronnego poszczególnych gatunków ryb (rozmiar, poniżej którego odłowiona ryba powinna zostać wpuszczona do wody) również nasilają ten efekt. Dlatego też ważnym jest sukcesywne wprowadzanie zasad zrównowa-

żonego rybołówstwa (KOZŁOWSKI 1992, 2006; WADE i TWITCHETT 2009; BAILLIE-PENN 2015).

PODSUMOWANIE

Efekt lilipuci odnosi się do zmian wielkościowych organizmów w przeszłości geologicznej Ziemi. Pokazuje, w jaki sposób organizmy zagrożone wyginięciem dostosowują się do zmienionego środowiska w celu przeżycia, dalszej reprodukcji i ewolucji. Niezbędne są badania samego efektu oraz wywołujących go przyczyn, jak również badania nad wielkimi wymieraniami i pomniejszych zdarzeniami, które prowadzą do wymarcia różnych gatunków. Kluczem do poznania przyszłości jest poznanie przeszłości tak, aby móc przewidzieć w jaki sposób w przyszłości poszczególne biocenozy odpowiedzą na zmieniające się warunki klimatyczne oraz, często, na destrukcyjną dla przyrody działalność człowieka.

PODZIĘKOWANIA

Autorzy tekstu dziękują prof. dr hab. Janu Kozłowskiemu (Instytut Nauk o Środowisku, Uniwersytet Jagielloński) za recenzje, sugestie oraz polecenie ciekawej literatury uzupełniającej. Dodatkowo, pragną serdecznie podziękować za dofinansowanie swoich badań ze środków jakościowych Krajowego Naukowego Ośrodka Wiodącego (KNOW) otrzymanych przez Centrum Studiów Polarnych na lata 2014-2018. Krzysztof R. Brom dziękuje za finansowanie badań ze środków finansowych przyznanych w ramach konkursu Preludium (UMO-2015/17/N/ST10/03069) organizowanego przez Narodowe Centrum Nauki. Autorzy dziękują również za możliwość wykorzystania rycin głównemu edytorowi czasopisma *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (Elsevier) Thomasowi Algeo oraz autorom rycin: Peterowi Harriesowi i Paulowi Knorrowskiemu.

Streszczenie

Efekt lilipuci (lub efekt Liliputa) w swojej pierwotnej wersji definiuje się jako odpowiedź adaptacyjną organizmu na pogorszenie się warunków środowiskowych, polegającą na pozdarzeniowym zmniejszeniu rozmiarów ciała osobników składających się na daną populację. Obecnie wyróżniamy cztery jego typy: preferencyjne przetrwanie taksonów o mniejszym rozmiarze ciała (wymieranie taksonów o dużych rozmiarach), karłowacenie taksonów o dużych rozmiarach, miniaturyzacja połączona z dodatkowymi zmianami morfologicznymi oraz efekt lilipuci połączony z efektem Łazarza. Jako główne przyczyny tego zjawiska wymienia się drastyczne zmiany temperatury (ocieplenie lub ochłodzenie klimatu), zmiany stopnia zasolenia mórz, zakwaszenie mórz, zubożenie środowiska w tlen (zjawiska anoksyczne oraz hipoksyczne), fluktuacje poziomu morza, utratę organizmów symbiotycznych, załamanie w produkcji pierwotnej oraz załamanie sieci troficznych. Efekt lilipuci rozpatrywany jest jednak jako

skuteczna adaptacja do tego typu niekorzystnych warunków, ponieważ organizmy skarłowaciałe cechują się mniejszym zapotrzebowaniem na określone zasoby środowiska oraz szybciej osiągają dojrzałość płciową. Został on opisany u takich grupach organizmów jak kręgowce, bezkręgowce, protisty oraz rośliny.

LITERATURA

- ALLEN J. A., 1877. *The influence of Physical conditions in the genesis of species*. *Radic. Rev.* 1, 108-140.
- ALROY J., 1998. *Cope's rule and the dynamics of body mass evolution in North American fossil mammals*. *Science* 280, 731-734.
- AUSICH W. I., WILSON M. A., 2016. *Llandovery (early Silurian) crinoids from Hiiumaa Island, western Estonia*. *J. Paleontol.* 90, 1138-1147.
- BAILLIE-PENN K. U., 2015. *Mass extinction let tiny fish rule the seas*. www.futurity.org/fish-liliput-effect-mass-extinction-1049212/.
- BALIŃSKI A., RACKI G., 1999. *Wymieranie i odradzanie się faun ramienionogowych a kryzys na granicy fran-famen*. *Przeegl. Geolog.* 47, 373-378.
- BENTON M. J., CSIKI Z., GRIGORESCU D., REDELSTORFF R., SANDER P. M., STEIN K., WEISHAMPPEL D. B., 2010. *Dinosaurs and the island rule: The dwarfed dinosaurs from Hätteg Island*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 293, 438-454.
- BERGMANN C., 1847. *Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe*. *Göttinger Studien* 3, 595-708.
- BLANCKENHORN W. U., 2000. *The evolution of body size: What keeps organisms small?* *Quart. Rev. Biol.* 75, 385-407.
- BLANCKENHORN W. U., DEMONT M., 2004. *Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in Arthropods: Two Ends of a Continuum?* *Integr. Compar. Biol.* 44, 413-424.
- BORTHS M. R., AUSICH W. I., 2011. *Ordovician-Silurian Lilliput crinoids during the end-Ordovician biotic crisis*. *Swiss J. Paleontol.* 130, 7-18.
- BOSETTI E. P., GRAHN Y., HORODYSKI R. S., MENDLOWICZ-MAULLER P., BREUER P., ZABINI C., 2011. *An earliest Givetian "Lilliput Effect" in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna*. *Paläontologische Zeitschrift* 85, 49-65.
- BROM K. R., BRACHANIEC T., SALAMON M. A., 2015a. *Troglomorphism in the Middle Triassic crinoids from Poland*. *Sci. Nat. (Naturwissenschaften)* 102, 60.
- BROM K. R., SALAMON M. A., FERRÉ B., BRACHANIEC T., SZOPA K., 2015b. *The Lilliput effect in crinoids at the end of the Oceanic Anoxic Event 2: A case study from Poland*. *J. Paleontol.* 89, 1076-1081.
- BROM K. R., NIEDZWIEDZKI R., BRACHANIEC T., FERRÉ B., SALAMON M. A., 2016. *Environmental control on shell size of Middle Triassic bivalve *Plagiostoma**. *Notebooks Geol.* 16, 297-305.
- BROOK B. W., BOWMAN D. M. J. S., 2002. *Explaining the Pleistocene megafaunal extinctions: Models, chronologies, and assumptions*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99, 14624-14627.
- BUFFETAUT E., 2006. *Continental Vertebrate extinctions at the Triassic-Jurassic and Cretaceous-Tertiary boundaries: a comparison*. [W:] *Biological processes associated with impact events*. COCKELL C., GILMOUR I., KOEBERL C. (red.) Springer Berlin Heidelberg, Berlin, 245-256.

- CALDEIRA K., AKAI M., 2005. *Ocean storage*. [W:] *IPCC Special Report on Carbon Dioxide Capture and Storage*. METZ B., DAVIDSON O., DE CONINCK H., LOOS M., MEYER L. (red.). Cambridge University Press, New York, 277-318.
- CALDER W. A., 1996. *Life history and body size*. [W:] *Size, function, and life history*. CALDER W. A. (red.). Dover Publications, INC., Mineola, New York, 285-331.
- CHATTERJEE R., GHOSH A. K., KAR R., RAO G. M. N., 2014. *Dwarfism and Lilliput effect: a study on the Glossopteris from the late Permian and early Triassic of India*. *Curr. Sci.* 107, 1735-1744.
- CHEN Z. Q., KAIHO K., GEORGE A. D., 2005. *Survival strategies of brachiopod faunas from the end-Permian mass extinction*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 224, 232-269.
- CHEN Y., TWITCHETT R. J., JIANG H., RICHOSZ S., LAI X., YAN C., SUN Y., LIU X., WANG L., 2013. *Size variation of conodonts during the Smithian-Spathian (Early Triassic) global warming event*. *Geology* 41, 823-826.
- CHU D., TONG J., SONG H., BENTON M. J., SONG H., YU J., QIU X., HUANG Y., TIAN L., 2015. *Lilliput effect in freshwater ostracods during the Permian-Triassic extinction*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 435, 38-52.
- COPE E. D., 1896. *The primary factors of organic evolution*. Open Court Publishing Company, Chicago.
- FARA E., 2001. *What are Lazarus taxa?* *Geol. J.* 36, 291-303.
- FITZPATRICK S. M., NELSON G. C., CLARK G., 2008. *Small scattered fragments do not a dwarf make: Biological and archaeological data indicate that prehistoric inhabitants of Palau were normal sized*. *PLoS One* 3, e3015.
- FOREL M. B., CRASQUIN S., CHITNARIN A., ANGIOLINI L., GAETANI M., 2015. *Precocious sexual dimorphism and the Lilliput effect in Neo-Tethyan Ostracoda (Crustacea) through the Permian-Triassic boundary*. *Palaeontology* 58, 409-454.
- FOSTER J. B., 1964. *The evolution of mammals on islands*. *Nature* 202, 234-235.
- FRECKLETON R. P., HARVEY P. H., PAGEL M., 2003. *Bergmann's rule and body size in mammals*. *Am. Natural.* 161, 821-825.
- GARILLI V., RODOLFO-METALPA R., SCUDERI D., BRUSCA L., PARRINELLO D., RASTRICK S. P. S., FOGGO A., TWITCHETT R. J., HALL-SPENCER J. M., MILAZZO M., 2015. *Physiological advantages of dwarfing in surviving extinctions in high-CO2 oceans*. *Nat. Clim. Change* 5, 678-682.
- GIRARD C., RENAUD S., 1996. *Size variation in conodonts in response to the upper Kellwasser crisis (Upper Devonian of the Montagne Noire, France)*. *Compt. Rend. l'Acad. Sci. Ser. IIA, Earth Planet. Sci.* 323, 435-442.
- GOFFREDO S., PRADA F., CAROSELLI E., CAPACCIONI B., ZACCANTI F., PASQUINI L., FANTAZZINI P., FERMANI S., REGGI M., LEVY O., FABRICIUS K. E., DUBINSKY Z., FALINI G., 2014. *Biom mineralization control related to population density under ocean acidification*. *Nat. Clim. Change* 4, 593-597.
- HAUTMANN M., NÜTZEL A., 2005. *First record of a heterodont Bivalvia (Mollusca) from the Early Triassic: Palaeoecological significance and implications for the "Lazarus problem"*. *Palaeontology* 48, 1131-1138.
- HAUTMANN M., BUCHER H., BRÜHWILER T., GOUDEMAND N., KAIM A., NÜTZEL A., 2011. *An unusually diverse mollusc fauna from the earliest Triassic of South China and its implications for benthic recovery after the end-Permian biotic crisis*. *Geobios* 44, 71-85.
- HARRIES P. J., KNORR P. O., 2009. *What does the 'Lilliput Effect' mean?* *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 284, 4-10.
- HE W., SHI G. R., FENG Q., CAMPI M. J., GU S., BU J., PENG Y., MENG Y., 2007. *Brachiopod miniaturization and its possible causes during the Permian-Triassic crisis in deep water environments, South China*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 252, 145-163.
- HE W. H., TWITCHETT R. J., ZHANG Y., SHI G. R., FENG Q. L., YU J. X., WU S. B., PENG X. F., 2010. *Controls on body size during the Late Permian mass extinction event*. *Geobiology* 8, 391-402.
- HEIM N. A., KNOPE M. L., SCHAAL E. K., WANG S. C., PAYNE J. L., 2015. *Cope's rule in the evolution of marine animals*. *Science* 347, 867-870.
- HOEGH-GULDBERG O., MUMBY P. J., HOOTEN A. J., STENECK R. S., GREENFIELD P., GOMEZ E., HARVELL C. D., SALE P. F., EDWARDS A. J., CALDEIRA K., KNOWLTON N., EAKIN C. M., IGLIASIAS-PRieto R., MUTHIGA N., BRADBURY R. H., DUBI A., HATZIOLOS M. E., 2007. *Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification*. *Science* 318, 1737-1742.
- HONE D. W., BENTON M. J., 2005. *The evolution of large size: how does Cope's Rule work?* *Trends Ecol. Evol.* 20, 4-6.
- HOTINSKI R. M., BICE K. L., KUMP L. R., NAJJAR R. G., ARTHUR M. A., 2001. *Ocean stagnation and end-Permian anoxia*. *Geology* 29, 7-10.
- HUANG B., HARPER D. A. T., ZHAN R., RONG J., 2010. *Can the Lilliput Effect be detected in the brachiopod faunas of South China following the terminal Ordovician mass extinction?* *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 285, 277-286.
- HUTTENLOCKER A. K., 2014. *Body Size Reductions in Nonmammalian Eutheriodont Therapsids (Synapsida) during the End-Permian Mass Extinction*. *PLoS One* 9, e87553.
- ISOZAKI Y., ALJINOVIC D., 2009. *End-Guadalupian extinction of the Permian gigantic bivalve Alatoconchidae: End of gigantism in tropical seas by cooling*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 284, 11-21.
- JEFFERY C. H., 2001. *Heart urchins at the Cretaceous-Tertiary boundary: a tale of two clades*. *Paleobiology* 27, 140-158.
- KALJO D., 1996. *Diachronous recovery patterns in Early Silurian corals, graptolites and acritarchs*. *Geol. Soc. London Spec. Publ.* 102, 127-133.
- KELLER G., ABRAMOVICH S., 2009. *Lilliput effect in late Maastrichtian planktic foraminifera: Response to environmental stress*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 284, 47-62.
- KEPPEL G., LOWE A. J., POSSINGHAM H. P., 2009. *Changing perspectives on the biogeography of the tropical South Pacific: influences of dispersal, vicariance and extinction*. *J. Biogeogr.* 36, 1035-1054.
- KOZŁOWSKI J., 1992. *Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity*. *Trends Ecol. Evol.* 7, 15-19.
- KOZŁOWSKI J., 2006. *Why life histories are diverse*. *Pol. J. Ecol.* 54, 585-605.
- KREBS C. J., 2011. *Ekologia - eksperymentalna analiza rozmieszczenia liczebności*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

- LEIGHTON L. R., SCHNEIDER C. L., 2008. *Taxon characteristics that promote survivorship through the Permian-Triassic interval: transition from the Paleozoic to the Mesozoic brachiopod fauna*. *Paleobiology* 34, 65-79.
- LOCKWOOD R., 2005. *Body size, extinction events, and the early cenozoic record of veneroid bivalves: A new role for recoveries?* *Paleobiology* 31, 578-590.
- LUO G., LAI X., JIANG H., ZHANG K., 2006. *Size variation of the end Permian conodont Neogondolella at Meishan Section, Changxing, Zhejiang and its significance*. *Sci. China Ser. D* 49, 337-347.
- LUO G., LAI X., SHI G. R., JIANG H., YIN H., XIE S., TONG J., ZHANG K., HE W., WIGNALL P. B., 2008. *Size variation of conodont elements of the Hindeodus-Isarcicella clade during the Permian-Triassic transition in South China and its implication for mass extinction*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 264, 176-187.
- MARTÍNEZ-DÍAZ J. L., PHILLIPS G. E., NYBORG T., ESPINOSA B., DE ARAÚJO TÁVORA V., CENTENO-GARCÍA E., VEGA F. J., 2016. *Lilliput effect in a retropilmid crab (Crustacea: Decapoda) across the K/Pg boundary*. *J. South Am. Earth Sci.* 69, 11-24.
- METCALFE B., TWITCHETT R. J., PRICE-LLOYD N., 2011. *Changes in size and growth rate of 'Lilliput' animals in the earliest Triassic*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 308, 171-180.
- MORTEN S. D., TWITCHETT R. J., 2009. *Fluctuations in the body size of marine invertebrates through the Pliensbachian-Toarcian extinction event*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 284, 29-38.
- MOUSSEAU T. A., 1997. *Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule*. *Evolution* 51, 630-632.
- MUTTER R. J., NEUMAN A. G., 2009. *Recovery from the end-Permian extinction event: Evidence from 'Lilliput Listracanthus'*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 284, 22-28.
- NOVAS F. E., AGNOLÍN F. L., EZCURRA M. D., PORFIRI J., CANALE J. I., 2013. *Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: The evidence from Patagonia*. *Cretaceous Res.* 45, 174-215.
- PAYNE J. L., 2005. *Evolutionary dynamics of gastropod size across the end-Permian extinction and through the Triassic recovery interval*. *Paleobiology* 31, 269-290.
- RAIA P., MEIRI S., 2006. *The island rule in large mammals: paleontology meets ecology*. *Evolution* 60, 1731-1742.
- RENAUD S., GIRARD C., 1999. *Strategies of survival during extreme environmental perturbations: evolution of conodonts in response to the Kellwasser crisis (Upper Devonian)*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 146, 19-32.
- ROMANO C., KOOT M. B., KOGAN I., BRAYARD A., MINIKH A. V., BRINKMANN W., BUCHER H., KRIEWET J., 2016. *Permian-Triassic Osteichthyes (bony fishes): diversity dynamics and body size evolution*. *Biol. Rev. Cambridge Philosop. Soc.* 91, 106-147.
- SALAMON M. A., BRACHANIEC T., BROM K. R., LACH R., TRZESIOK D., 2016. *Dwarfism of irregular echinoids (Echinocorys) from Poland during the Campanian-Maastrichtian Boundary Event*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 457, 323-329.
- SALLAN L., GALIMBERTI A. K., 2015. *Body-size reduction in vertebrates following the end-Devonian mass extinction*. *Science* 350, 812-815.
- SCHLANGER S. O., JENKYN H. C., 1976. *Cretaceous Oceanic Anoxic Event: causes and consequences*. *Geologie en Mijnbouw* 55, 179-184.
- SCHMIDT D. N., THIERSTEIN H. R., BOLLMANN J., 2004. *The evolutionary history of size variation of planktic foraminiferal assemblages in the Cenozoic*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 212, 159-180.
- SHELOMI M., 2012. *Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects*. *Am. Natural.* 180, 511-519.
- SIGURDSEN A., 2012. *Size change in brachiopods and trilobites of the Oslo Region during the Ordovician and during the Ordovician-Silurian transition. Evidence of Cope's Rule and the Lilliput Effect?* *Praca magisterska, Wydział Biologii Uniwersytetu w Oslo, Oslo*.
- SIGURDSEN A., HAMMER Ø., 2016. *Body size trends in the Ordovician to earliest Silurian of the Oslo Region*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 443, 49-56.
- SOGOT C. E., HARPER E. M., TAYLOR P. D., 2014. *The Lilliput Effect in Colonial Organisms: Cheilostome Bryozoans at the Cretaceous-Paleogene Mass Extinction*. *PLoS One* 9, e87048.
- SONG H., TONG J., CHEN Z. Q., 2011. *Evolutionary dynamics of the Permian-Triassic foraminifer size: Evidence for Lilliput effect in the end-Permian mass extinction and its aftermath*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 308, 98-110.
- TIMOFEEV S. F., 2001. *Bergmann's principle and deep-water gigantism in marine crustaceans*. *Biol. Bull. Russian Acad. Sci.* 28, 646-650.
- TRAMMER J., 2002. *Power formula for Cope's rule*. *Evol. Ecol. Res.* 4, 147-153.
- TWITCHETT R. J., 1999. *Palaeoenvironments and faunal recovery after the end-Permian mass extinction*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 154, 27-37.
- TWITCHETT R. J., 2006. *The palaeoclimatology, palaeoecology and palaeoenvironmental analysis of mass extinction events*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 232, 190-213.
- TWITCHETT R. J., 2007. *The Lilliput effect in the aftermath of the end-Permian extinction event*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 252, 132-144.
- TWITCHETT R. J., FEINBERG J. M., O'CONNOR D. D., ALVAREZ W., 2005. *Early Triassic ophiuroids: their paleoecology, taphonomy and distribution*. *Palaios* 20, 213-223.
- TWITCHETT R. J., OJI T., 2005. *Early Triassic recovery of echinoderms*. *Compt. Rend. Palevol.* 4, 531-542.
- URBANEK A., 1993. *Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: A Palaeobiological model*. *Int. J. Paleobiol.* 7, 29-50.
- VAN VALEN L. M., 1973. *Pattern and the balance of nature*. *Evol. Theory* 1, 31-49.
- WADE B. S., PETERSON P. N., 2008. *Planktonic foraminiferal turnover, diversity fluctuations and geochemical signals across the Eocene/Oligocene boundary in Tanzania*. *Marine Micropaleontol.* 68A, 244-255.
- WADE B. S., OLSSON R. K., 2009. *Investigation of pre-extinction dwarfing in Cenozoic planktonic foraminifera*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 284, 39-46.
- WADE B. S., TWITCHETT R. J., 2009. *Extinction, dwarfing and the Lilliput effect*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 284, 1-3.
- YATES A. M., NEUMANN F. H., HANCOX P. J., 2012. *The earliest Post-Paleozoic freshwater bivalves preserved in coprolites from the Karoo Basin, South Africa*. *PLoS One* 7, e30228.

- YIN H., FENG Q., LAI X., BAUD A, TONG J., 2007. *The protracted Permo-Triassic crisis and multi-episode extinction around the Permian-Triassic boundary*. Glob. Planet. Change 55, 1-20.
- YONG E., 2014. *Islands make animals tamer*. Nat. News, doi:10.1038/nature.2014.14462.

KOSMOS Vol. 67, 2, 263–273, 2018

KRZYSZTOF ROMAN BROM, MARIUSZ ANDRZEJ SALAMON

Department of Paleontology and Stratigraphy, Faculty of Earth Sciences, University of Silesia in Katowice, Będzińska 60, 41-200 Sosnowiec, WNoZ UŚ – Centre for Polar Studies KNOW (Leading National Research Centre), Będzińska 60, 41-200 Sosnowiec, Email: kbrom@us.edu.pl, paleo.crinoids@poczta.fm

LILLIPUT EFFECT – TYPES, CAUSES AND SIGNIFICANCE FOR ORGANISMS UNDER UNFAVOURABLE ENVIRONMENTAL CONDITIONS

Summary

In its original version, Lilliput effect (LE) is defined as adaptive response of an organism to the deterioration of environmental conditions, involving after-event reduction of individuals body size in a given population. Currently, four patterns of LE are considered – preferential survival of smaller taxa (extinction of large taxa), dwarfing of taxa, miniaturization combined with additional morphological changes, and LE combined with Lazarus effect. As the main reasons underlying this phenomenon are mentioned: drastic temperature changes (climate warming or cooling), changes in sea salinity, sea acidification, depletion in oxygen of environment (anoxic and hypoxic conditions), sea level fluctuations, loss of symbiotic organisms, collapse in primary production and of food webs. However, LE is considered as effective adaptation for this type of unfavorable conditions, because dwarfed organisms require lower demand for certain environmental resources and quickly reach sexual maturity. The Lilliput effect has been described for many groups of organisms such as vertebrates, invertebrates, protists and plants.

Key words: adaptation, dwarfing, Lilliput effect, miniaturization, mass extinctions