

DANUTA PERYT

Instytut Paleobiologii PAN
al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

WIELKIE WYMIERANIA WE FANEROZOIKU

WSTĘP

W ciągu ostatnich ponad 500 mln lat, określanych często nazwą fanerozoiku, miały miejsce epizodyczne zjawiska względnie szybkiego wymierania obejmujące znaczący procent świata organicznego w skali planetarnej. Epizody te są zwykle nazywane masowymi wymieraniami. Do gwałtownego wzrostu zainteresowania tym tematem wśród paleontologów doszło na początku lat osiemdziesiątych bieżącego stulecia. Przyczyniły się do tego przede wszystkim: hipoteza postawiona przez ALVAREZA i współautorów (1980), że przyczyną późnokredowego masowego wymierania był impakt meteorytu na Ziemię, hipoteza RAUPA i SEPKOSKIEGO (1984) o periodyczności masowych wymierań oraz teoria JABLONSKIEGO (1986a) mówiąca, że biotyczne skutki masowych wymierań są jakościowo różne od wszelkich innych zjawisk w historii życia na Ziemi. Wymienione wyżej koncepcje stały się przedmiotem gorących debat naukowych oraz były stymulatorem wielu prac badawczych. Spowodowały też zwrócenie uwagi oraz rozpoczęcie debaty nad możliwością masowego wymierania obecnie i w przyszłości, spowodowanego destrukcyjną dla biosfery działalnością człowieka.

Jednocześnie w literaturze naukowej zaczęto posługiwać się bardziej dramatycznym słownictwem do opisu wielkich epizodów wymierania („masowe zabijania”, „masowe morderstwa”, „katastroficzne zdarzenia”). Taka terminologia od razu podsuwa, w potocznym myśleniu, przypuszczenie o zaistnieniu jakiś nagłych kataklizmów, które uśmiercały w bardzo krótkim czasie znaczącą część świata zwierzęcego i roślinnego. W geologii za katastrofę uważa się każde znaczące zdarzenie, na przykład powódź czy trzęsienie Ziemi, które powoduje nagle zmiany w konfiguracji powierzchni Ziemi. Ważnym momentem jest tutaj interpretacja „nagłości” zmian. Impakt meteorytu jest niewątpliwie zdarzeniem nagłym, lecz czy kolizję Indii z kontynentem azjatyckim w czasie dryftu kontynentalnego też można tak zaklasyfikować? Zależy to od perspektywy spojrzenia. Kolizja dwóch kontynentów porównywana do długości ludzkiego życia może być uważana za zdarzenie długotrwałe; natomiast w skali czasu geologicznego jest zdarzeniem szybkim.

Dodatkowo termin katastrofa bardzo często ma też konotacje daleko odbiegające od geologicznej definicji. Dla wielu ludzi katastrofa jest niemal synonimem

nadprzyrodzonej interwencji i w związku z tym uważają, że posługiwanie się modelem opartym na katastrofach jest nienaukowe.

MASOWE WYMIERANIA — HISTORIA

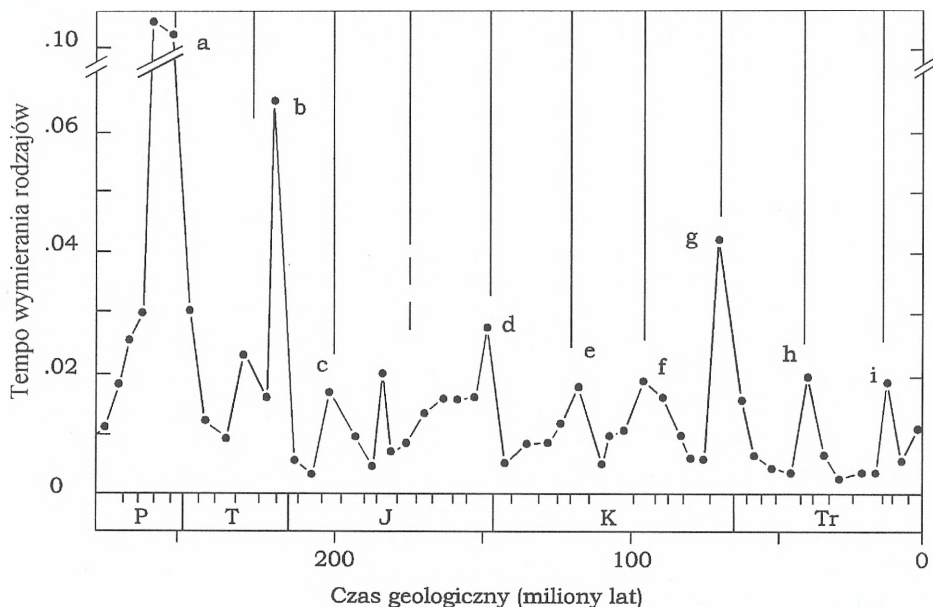
Zdaniem BRIGGSA (1995) współczesne nam czasy można określić mianem neokatastrofizmu. Jest to jakby powtórzenie epoki, która zaczęła się na początku XIX wieku i została zapomniana 30–40 lat później. Za twórcę idei katastrofizmu uważa się paleontologa francuskiego, Georges'a Cuviera. Jego badania skamieniałości z basenu paryskiego dały dowód na istnienie wymierań gatunków o nagłym charakterze, co z kolei przywiodło go do wniosku o katastroficznych lub rewolucyjnych zmianach zachodzących w przyrodzie ożywionej. Cuvier uważał, że Ziemia w swej historii przeszła szereg wielkich katastrof a ostatnią z nich był biblijny potop. Po każdej katastrofie była zasiedlana przez osobniki, którym jakoś udało się przeżyć kryzys środowiskowy. Nowe gatunki, które później się pojawiały, miały pochodzić z części świata poprzednio nieznanych. Zwolennikiem teorii głoszonych przez Cuviera był Alcide d'Orbigny, który osady basenu paryskiego zawierające skamieniałości podzielił na szereg jednostek — pięter geologicznych. Uważał, że każde piętro zawiera faunę, która powstała niezależnie w specjalnym akcie stworzenia.

Te wczesne teorie katastrofizmu ostatecznie nie oparły się koncepcji uniformitarianizmu wprowadzonej przez James'a Huttona, a rozwiniętej przez Charles'a Lyella i Karola Darwina. Według Lyella życie było stałą fluktuacją żyjących populacji, które albo ekspandowały albo zmniejszały swoje granice w zależności od tego, jak lokalna topografia i klimat zmieniały się pod wpływem czynników geologicznych. Darwin podkreślał niekompletność zapisu geologicznego i sugerował, że wrażenie raptowności pojawiania się lub wymierania gatunków jest spowodowane fragmentarycznością zapisu kopalnego.

Do początków XX wieku paleontolodzy rozpoznali dwa ważne okresy wielkich zmian biotycznych w historii Ziemi — z końca permu i końca kredy. Zmiany te jednak przez wiele lat nie były uważane za nagłe katastrofy. Jeszcze w 1960 Dunbar pisał o zmianach na granicy permu i triasu jako „uporządkowanych i stopniowych, a nie katastroficznych” (BRIGGS 1995). Niedługo później zaczął się zmieniać punkt widzenia na temat tempa wymierania, szczególnie w odniesieniu do zmian na granicy kredy i trzeciorzędu. W 1962 roku Otto Schindewolf ogłosił swoją koncepcję „neokatastrofizmu” w odniesieniu do niemal równoczesnego unicestwienia większości organizmów mezozoicznych. W następnych latach kilku autorów te zdarzenia opisało jako „masowe wymieranie” i „kredowo-trzeciorzędowy kryzys biotyczny”. Te bardziej dramatyczne zwroty, połączone z ciągle pojawiającymi się w prasie popularnej spekulacjami na temat przyczyn wymarcia dinozaurów, przyczyniły się do łatwiejszego zaakceptowania teorii neokatastrofizmu.

Nowa epoka spekulacji na temat masowych wymierań rozpoczęła się w 1979 roku, gdy Luis Alvarez ze współpracownikami odkryli w Gubbio (Italia), w ilach na granicy kredy i trzeciorzędu, poziom wzbogacony w iryd. Początkowo sądzili, że odpowiedzialna za to była gwiazda supernowa, ale w 1980 roku zmienili zdanie

i uznali, że to meteoryt uderzył w Ziemię około 65 mln lat temu. Impakt, niosąc masę pyłów, prawdopodobnie spowodował zimę trwającą kilkanaście lat, która doprowadziła do masowego wymierania. Nowym ważnym zdarzeniem było opublikowanie przez RAUPA i SEPKOSKIEGO w 1984 roku teorii periodyczności masowych wymierań. Przeanalizowali oni cały morski zapis kopalny i wykryli istnienie cyklu o długości 26 mln lat (rys. 1). Ich zdaniem potwierdzało to hipotezę, że większość historycznych wymierań była spowodowana przez impakty komet lub meteorytów. Dodatkowo wprowadzenie wulkanizmu jako alternatywnej teorii wysokoenergetycznego źródła (OFFICER i współaut. 1987) przyczyniło się do tego, że neokatastrofizm przez znaczną część paleontologów i geologów został zaakceptowany. Miał jednak wielu bardzo zdecydowanych oponentów i krytyków (np. HOFFMAN 1989a, b, BRIGGS 1995).



Rys. 1. Tempo wymierania rodzajów (na milion lat) obliczone na podstawie prawie 1000 rodzajów morskich zwierząt od permu do dzisiaj. Pionowe linie, narysowane w odstępach co 26 mln lat, potwierdzają periodyczność wymierań.

Objaśnienia: (a) późny perm, (b) późny noryk, (c) pliensbach, (d) późny tyton, (e) apt, (f) cenoman, (g) mastrycht, (h) późny eocen, (i) środkowy miocen. Za RAUPEM i SEPKOSKIM (1988).

PROBLEM MASOWYCH WYMIERAŃ

Węgług JABLONSKIEGO (1986a) o masowym wymieraniu można mówić dopiero wówczas, gdy spełnione są trzy kryteria:

1. Epizod wymierania musi być zdarzeniem krótkim w stosunku do średniego czasu trwania taksonu; dla rodzin morskich bezkręgowców tempo przyspieszonego wymierania powinno być nie dłuższe niż 1–10 mln lat.

2. Musi mieć znaczący zakres taksonomiczny (wymarcie wielu taksonów wyższej rangi) i geograficzny, na przykład masowe wymieranie z końca kredy dotknęło zarówno bentosowe mięczaki i planktoniczne otwornice, jak i nektoniczne amonity. Samo wymarcie amonitów nie mogłoby być zakwalifikowane jako masowe wymieranie. Podobnie, lokalne wymarcie nawet kilku taksonów wyższej rangi nie mogłoby być uznany za masowe wymieranie.

3. Musi mieć podwyższone w stosunku do tła tempo wymierania, przy czym bardzo trudno jest oszacować podwyższony poziom tempa wymierania.

Tak więc masowe wymieranie powinno być rozpoznawalne jako względnie szybkie i równoczesne podwyższenie tempa wymierania (przynajmniej dwukrotne) danego taksonu w stosunku do tła. Nie jest natomiast warunkiem koniecznym ogólny spadek różnicowania taksonomicznego. Nawet poważnym wymieraniem może towarzyszyć wystarczająco szybkie powstawanie nowych taksonów, aby zamaskować spadki różnicowania, przy dostępnym poziomie rozdzielczości stratygraficznej (JABLONSKI 1986a).

PORÓWNIANIA MIĘDZY MASOWYMI WYMIERANAMI

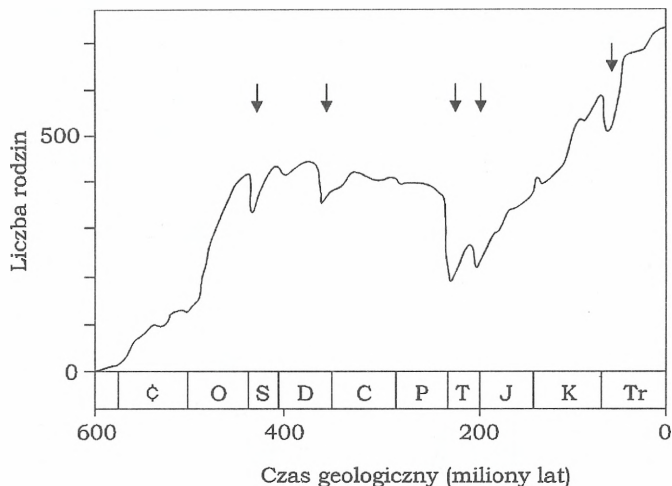
Według HALLAMA (1988) masowe wymierania są skutkiem rozpadu struktury zespołu wskutek katastroficznego zdarzenia, gdzie pod pojęciem katastrofa należy rozumieć zakłócenia w biosferze, które wydają się równowiekowe na poziomie rozdzielczości, jaki można uzyskać z zapisu geologicznego.

KAUFFMAN (1986) dzieli masowe wymierania na katastroficzne czyli takie, kiedy większość taksonów wymiera równocześnie (w skali rozdzielczości geologicznej) oraz na wymierania zachodzące w ciągu pewnego, choć krótkiego w skali geologicznej, czasu. Wśród tych ostatnich wyróżnia 2 typy wymierań: gradualne — gdy wymierające taksony znikają stopniowo — jeden po drugim oraz schodkowe (stepwise) — gdy wymierające taksony znikają w kilku etapach, po kilka lub kilkanaście w każdym, co na wykresach daje obraz schodów.

NEWELL (1967) w oparciu o zmiany w liczbie rodzin w czasie fanerozoiku stwierdził masowe wymierania pod koniec kambru, ordowiku, dewonu, permu, triasu i kredy.

RAUP i SEPKOSKI (1982) analizując cały morski zapis kopalny obliczyli tempo wymierania (liczba rodzin na milion lat) morskich bezkręgowców we fanerozoiku (rys. 2). Ich rezultaty potwierdziły w większości odkrycie Newella. Rozpoznanych przez Newella 5 spośród 6 masowych wymierań znalazło się na ich diagramie — późny ordowik (aszgil), późny dewon (fran), koniec permu, późny trias (noryk) i koniec kredy. Zostały one powszechnie zaakceptowane jako tak zwana „wielka piątka”. Jeśli natomiast oprzeć się na tempie wymierania w skali rodzaju (RAUP i SEPKOSKI 1986) (rys. 3) to zauważa się dziewięć epizodów we fanerozoicznej historii dziejów Ziemi, w czasie których tempo wymierania było nadzwyczaj wysokie. Zaliczają się do nich, oprócz „wielkiej piątki” następujące okresy: wczesna jura (pliensbach), późna jura (tyton), środkowa kreda (cenoman) i późny eocen (priabon). Jeśli z tej grupy wyeliminuje się wymierania z pliensbachu i tytonu, ze względu na ich regionalny zasięg terytorialny, to pozostaje 7 zna-

czących, globalnych epizodów wymierań, które mogą być uznane za masowe wymierania (BRIGGS 1995).

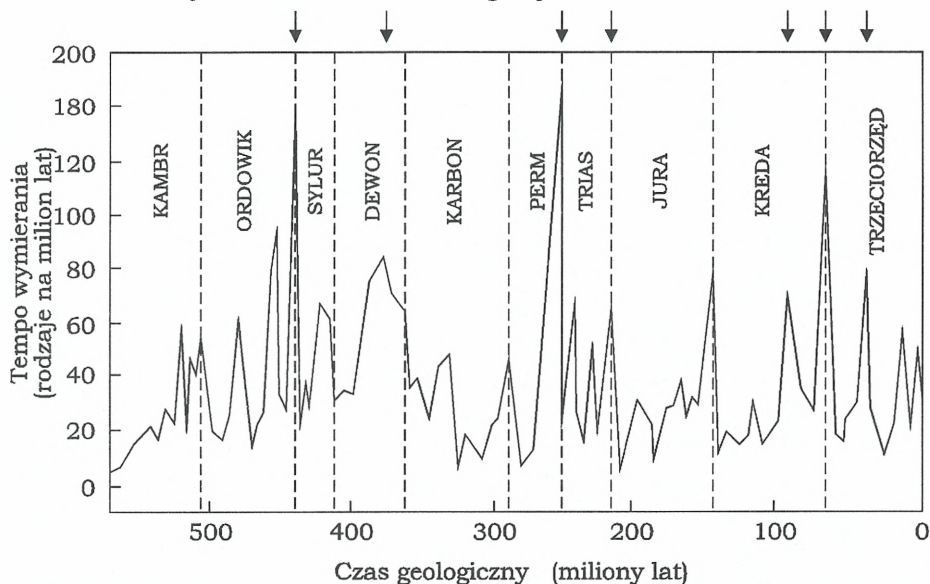


Rys. 2. Krzywa zróżnicowania rodzin morskich zwierząt w czasie fanerozoiku, z „wielką piątką” epizodów masowych wymierań, zaznaczających się na diagramie jako gwałtowne spadki zróżnicowania. Za RAUPEM i SEPKOSKIM (1982).

Pierwszym, powszechnie uznawanym za masowe wymieranie zdarzeniem we fanerozoiku był epizod w aszgilu (w końcu ordowiku). Tempo tego wymierania oszacowano na 1–2 mln lat (BRECHLEY 1984) lub kilkanaście milionów lat (BOUCOT 1990). Przyspieszone tempo wymierania odnotowano właściwie we wszystkich dobrze poznanych grupach organizmów z tamtego okresu. Stwierdzono, że wymieranie miało charakter etapowy. Wymieranie to jest związane powszechnie ze zlodowaceniem w północnej Afryce i niskim poziomem morza (BARNES i współaut. 1996). McLAREN i GOODFELLOW (1990) sugerowali również impakt meteorytu, ale dokładne badania geochemiczne nie stwierdziły anomalii irydowej (WANG i współaut. 1991). Również w czasie frańsko-fameńskiego epizodu wymierania w poważnym stopniu ucierpiała większość dewońskich grup organizmów, a zwłaszcza: fitoplankton, korale, małżoraczki, trylobity, ramienionogi, mszywioly, tentakulity, amonity i konodonty (WALLISER 1996). Według MCGHEE (1989) w grupie morskich bezkręgowców na granicy fran-famen miało miejsce podwyższone tempo wymierania w ciągu 3–4 mln lat; zdaniem SCHINDLERA (1990) epizod ten trwał tylko nieco powyżej 1 mln lat. Jako przyczynę wymierania z pogranicza franu i famenu wskazywano: impakt asteroidu, ocieplenie bądź ochłodzenie klimatu, zmiany poziomu morza, regresję morską, szerokie rozprzestrzenienie warstwy beztlenowej w oceanie oraz czasami kombinację kilku przyczyn (WALLISER 1996).

Kryzys biotyczny z późnego permu jest bezdyskusyjnie uważany za najdotkliwszy we fanerozoicznej historii dziejów Ziemi. Wysokie tempo wymierania trwało przez trzy ostatnie piętra w permie to jest przez okres 3–8 mln lat (ERWIN 1990, 1996). Jego skutkiem było wymarcie 49% morskich rodzin i 78% do 84% morskich rodzajów, 75% rodzin lądowych czworonogów, 75% rzędów owadów

i znaczny spadek zróżnicowania we florze typu paleozoicznego (ERWIN 1990, 1996). Zdaniem ERWINA (1996) wielkie wymieranie z końca permu odbyło się w kilku etapach. Regresja w końcu dżulfu spowodowała zniszczenie znaczącej liczby ekosystemów oraz poddanie dużej powierzchni Pangei klimatycznej niestabilności. Późnopermskie erupcje wulkaniczne i prawdopodobny wzrost zawartości CO₂ w atmosferze pogłębiły niestabilność klimatyczną i spowodowały znaczną degradację środowiska. W końcu, tuż przed granicą permu i triasu, w wyniku transgresji szeroko rozprzestrzeniły się wody zubożone w tlen, które były dodatkowym czynnikiem przyczyniającym się do wymierań. Większość lądowych wymierań mogła nastąpić w tym czasie, gdy płytkowodne przybrzeżne środowiska zostały zalane w czasie transgresji.



Rys. 3. Tempo wymierania rodzajów na milion lat dla ostatnich ponad 550 mln lat. Za RAUPEM i SEPKOSKIM (1988).

Późny trias jest również uznawany za jeden z największych kryzysów biotycznych. W skali wymierania wprowadzonej przez RAUPA i SEPKOSKIEGO (1982) późnotriasowy epizod wymierania plasuje się na 4 miejscu za wymieraniami z końca permu, ordowiku i kredy; jeśli natomiast oprzeć się na skali kalkulowanej w oparciu o tempo wymierania rodzajów/mln lat to wyprzedza ono nawet wymieranie z końca kredy (HALLAM 1995). W czasie tego epizodu wymierania wyginęły co najmniej 3 grupy, które przeżyły wielki kryzys biotyczny w późnym permie, to jest ostatnie konodonty, niektóre grupy ślimaków i ramienionogów. Nastąpiło znaczne zmniejszenie zróżnicowania taksonomicznego małżoraczków, wymarło kilka rodzin lądowych czworonogów. Rośliny raczej niewiele ucierpiały w tym okresie. Późnotriasowe wymieranie miało zasięg globalny i było w znacznym stopniu katastroficzne (HALLAM 1996). Koreluje się ono z eustatycznymi zmianami poziomu morza: znacznym obniżeniem poziomu morza w końcu triasu, po którym nastąpiła transgresja z równoczesnym szerokim rozprzestrze-

nieniem strefy minimum tlenowego, powodującym warunki dysaerobowe do anoksycznych na znacznych obszarach (HALLAM 1996).

Epizod podwyższonego tempa wymierania z pogranicza cenomanu i turonu, rozpoznany jako seria następujących po sobie w krótkim czasie wymierań wśród różnych grup organizmów, trwał około 1–1,4 mln lat (KAUFFMAN 1988, KAUFFMAN i HARRIES 1996). Chociaż poziom zniszczeń w biosferze w czasie tego kryzysu biotycznego był mniejszy niż w czasie innych fanerozoicznych masowych wymierań, to jednak znacznie przewyższał on poziom „normalnych” wymierań. Wymarło wówczas ponad 30% gatunków wśród organizmów planktonicznych do 90% wśród amonitów (HARRIES i KAUFFMAN 1993).

Przypada ono na okres wysokiego poziomu morza (300 m powyżej obecnego poziomu morza), któremu towarzyszyło szerokie rozprzestrzenienie strefy minimum tlenowego oraz gwałtowne ochłodzenie klimatu we wczesnym turonie (KAUFFMAN i HART 1996).

Masowe wymieranie na granicy kredy i trzeciorzędu jest jednym z najwcześniej rozpoznanych (obok późnopermskiego), powszechnie znanym i najbardziej katastroficznym w swej naturze (KAUFFMAN i HART 1996). Nastąpiło wówczas masowe wymieranie morskiego planktonu wapiennego, mezozoicznych mięczaków (rudysty, inoceramysy, belemnity, ostrzygi, ślimaki i inne), jeżowców, koralów, morskich i lądowych gadów oraz roślin. Ostatnie wystąpienia wielu grup są notowane z granicy kredy i trzeciorzędu a ostatnie znalezisko dinozaura pochodzi z warstwy 0,5 m poniżej granicy. Te zdarzenia definiują czas trwania masowego wymierania z granicy kredy i trzeciorzędu. Zbiega się ono ze zderzeniem prawdopodobnie komety z Ziemią 65,5 mln lat temu, udokumentowanym kraterem Chicxulub w Meksyku (HILDEBRAND i współaut. 1991). Impaktowi towarzyszy anomalie irydowe i pierwiastków śladowych, izotopów trwałych, mikrotektyty, kwarc zszokowany oraz koncentracje rzadkich pierwiastków. Dotychczas znaleziono 11 kraterów związanych z granicą kredy i trzeciorzędu oraz dwie anomalie irydowe mogące sugerować spadek na Ziemię deszczu komet (KAUFFMAN i HART 1995). Również anomalie izotopów trwałych węgla i tlenu stwierdzono na granicy kredy i trzeciorzędu. Natomiast na wykresie cyklicznych zmian poziomu morza granica kredy i trzeciorzędu znajduje się tuż poniżej maksymalnego spadku poziomu morza mezozoicznego cyklu pierwszego rzędu, a na małym wzroście trzeciego rzędu (KAUFFMAN i HART 1996).

W trzeciorzędzie większe wymieranie miało miejsce w eocenie w priabonie i trwało do połowy oligocenu, razem około 14 mln lat. W czasie tego epizodu podwyższone tempo wymierania obserwuje się wśród mięczaków, w planktonie wapiennym i wśród ssaków. Przyczyną była regresja morska połączona z ochłodzeniem klimatu (WALLISER 1995).

Zdaniem niektórych paleontologów największe i zachodzące w tempie nie spotykanym poprzednio — to współczesne wymieranie spowodowane działalnością człowieka w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat, prowadzące do drastycznego spadku różnicowania taksonomicznego, eliminacji wielu siedlisk, zanieczyszczenia ziemi, wody i powietrza, rosnącego efektu cieplarnianego i zniszczenia warstwy ozonowej (BRIGGS 1995, WALLISER 1995).

PRZYCZYNY MASOWYCH WYMIERAŃ

Chociaż niewątpliwie duża liczba czynników mogła spowodować wymarcie poszczególnych gatunków, to tylko kilka z nich mogło być przyczyną mniej lub bardziej równoczesnych masowych wymierań różnych grup organizmów w skali planetarnej.

Najprawdopodobniej nie ma jednego mechanizmu odpowiedzialnego za doprowadzenie do wszystkich masowych wymierań, nawet gdy procesy niszczenia biosfery są podobne. Jest prawdopodobne, że świat organiczny w podobny sposób reaguje na perturbacje środowiskowe, gdy zostanie przekroczony pewien próg możliwości adaptacji do zmieniającego się parametry ekosystemu; również podobna przyczyna prowadząca do kryzysu biotycznego może pochodzić z różnych źródeł, na przykład wymieranie z powodu zakłóceń klimatycznych może być spowodowane albo skutkiem zmian w konfiguracji mórz i lądów, w wyniku zmniejszenia promieniowania słonecznego, impaktów obiektów pozaziemskich, wulkanicznej aktywności lub zmniejszenia w atmosferze ilości CO₂ pochodzenia biogenicznego.

1. Impakt meteorytu — aby brać pod uwagę możliwość, że impakt ciała pozaziemskiego spowodował masowe wymieranie, muszą być spełnione dwa warunki:

— powinny to być masowe wymierania o spektakularnie szerokim zasięgu i jednocześnie stosunkowo krótkotrwałe (McLAREN 1983), z doskonałą dokumentacją stratygraficzną;

— muszą być z nimi skorelowane niezależne dowody fizyczne i chemiczne, takie jak obecność tektytów, kwarcu zszokowanego czy anomalii metali z grupy platynowców.

Poza granicą kredy i trzeciorzędu dla większości masowych wymierań nie udało się znaleźć przekonujących dowodów wiążących impakt meteorytu z masowymi wymieraniami (ORTH i ATTREP 1988, ORTH 1989).

2. Klimat — może mieć pośredni wpływ na zakres masowych wymierań poprzez zmiany poziomu morza w okresach rozwoju znaczących czap lodowych wokół biegunów.

Bardziej bezpośredni wpływ klimatu jako przyczyny masowych wymierań we fanerozoiku był proponowany przez STANLEYA (1984). Jego teza, że raczej epizody ochłodzeń niż obniżenie poziomu morza powodowały masowe wymierania w środowisku morskim, są dobrze udokumentowane dla zachodniego i północnego Atlantyku w plio-plejstocenie, i być może jeszcze dla nieco starszego trzeciorzędu. Dla wymierań przedtrzeciorzędowych dowody na to, że ochłodzenie klimatu powodowało masowe wymierania są słabe, jeśli w ogóle istnieją (BRIGGS 1995). Tak więc największe wymieranie z końca permu przypada na okres niestabilności/poprawy warunków klimatycznych po ustąpieniu zlodowacenia Gondwany (ERWIN 1990, 1996). Wymierania z późnego wczesnego karbonu i ordowiku mogły być związane z powstawaniem zlodowaceń, lecz w tych wypadkach decydującym czynnikiem były raczej regresje morskie, niż ochłodzenie (BRENCHLEY 1984). Główny argument Stanleya w przedkładaniu hipotezy o decydującej roli klimatu

nad innymi czynnikami w procesie masowych wymierań, iż organizmy ze stref tropikalnych były zawsze bardziej poszkodowane w czasie epizodów wielkich wymierań niż te z wyższych szerokości geograficznych, nie jest przekonujący, ponieważ organizmy tropikalne są ogólnie stenotopowe i w związku z tym stosunkowo podatne na różne zmiany środowiskowe (JABLONSKI 1986b).

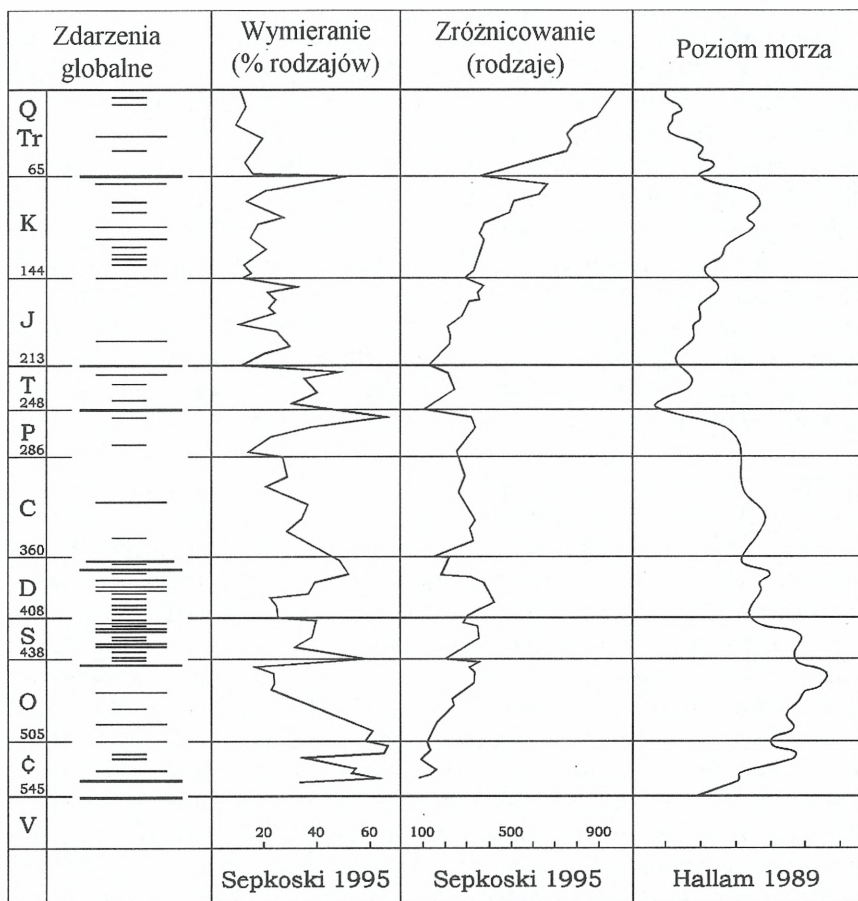
3. Wulkanizm — emisja wielkiej ilości gazów i pyłu do atmosfery i stratosfery powoduje obniżenie temperatury powietrza i może prowadzić do opadów kwaśnych deszczów, a to z kolei do zaburzeń środowiskowych (RAMPINO i współaut. 1988). Wulkanizm na dużą skalę i o wydłużonym okresie aktywności, który doprowadził do dramatycznego wymierania na granicy kredy i trzeciorzędu (OFFICER i współaut. 1987), był proponowany jako alternatywa dla impaktu meteorytu na kulę ziemską. Wydaje się jednak mało prawdopodobnym, by wulkanizm był czymś więcej niż tylko dodatkowym czynnikiem w tym kryzysie.

Jeśli zaś chodzi o inne epizody masowych wymierań to jest co najmniej jeden dobry powód do odrzucenia wulkanizmu jako głównej przyczyny: korelacja między okresami silnych i długookresowych erupcji wulkanicznych a epizodami wielkich wymierań jest słaba. Jeśli powstanie trapów lawowych na Syberii może być zbieżne w czasie z późnopermskim kryzysem biotycznym (HOLSER i MAGARITZ 1987), a pokrywy lawowe Dekanu wyraźnie korelują z masowym wymieraniem z granicy kredy i trzeciorzędu, to dla innych znaczniejszych epizodów masowych wymierań nie ma korelacji z erupcjami wulkanicznymi (HALLAM 1988).

4. Zmiany poziomu morza — istnieje wyraźna korelacja między poważniejszymi epizodami masowych wymierań w morzach i przypuszczalnymi zmianami w poziomie morza (rys. 4) jako najbardziej prawdopodobną przyczyną odpowiedzialną za masowe wymierania poprzez redukcję płytkomorskich ekosystemów albo wskutek regresji lub też poprzez spowodowanie szerokiego rozprzestrzenienia się wód beztlenowych w czasie następującej po niej transgresji (HALLAM 1988).

W czasie większych regresji klimat na kontynentach charakteryzował się większymi sezonowymi różnicami temperatur. Zjawisko to mogło być poważniejszą przyczyną w podniesieniu tempa wymierania, które wystąpiło wśród lądowych kręgowców w końcu permu, triasu i kredy. W poszukiwaniu adekwatnego modelu wyjaśniającego przyczyny masowych wymierań fanerozoicznych płytkowodnych, morskich bezkręgowców nie należy zbyt opierać się na raczej anormalnych warunkach w czwartorzędzie, gdyż dawne środowiska płytkomorskie znacznie się różniły od współczesnych (HALLAM 1981). W takich bardzo płytkich i rozległych morzach nawet umiarkowana zmiana poziomu morza mogła skutkować znaczącymi zmianami w środowisku. JOHNSON (1974) kładł nacisk na znaczenie możliwości adaptacji organizmów do zmieniającego się środowiska w zrozumieniu przyczyn wymarcia nerytycznych bezkręgowców. W czasie epizodów znacznego powiększenia powierzchni mórz epikontynentalnych, organizmy stawały się coraz bardziej stenotopowe i równowaga zostawała uzyskiwana. Wśród różnych propozycji JOHNSONA (1974) pokazujących zależności między regresjami a wymieraniami nie ma takiej, która bierze pod uwagę zdarzenia anoksyczne związane z transgresjami jako ewentualne przyczyny masowych wymierań. Takie zjawisko może, w pewnych przypadkach, być bardziej znaczące niż regresja. McLAREN (1983) dowodził, że gwałtowne rozprzestrzenienie się

anoksycznych wód dennych na początku famenu mogło być konsekwencją impaktu bolidu. Jednakże czas potrzebny do zrealizowania tego scenariusza wydaje się zbyt krótki. Grubość czarnych łupków, z którymi są związane poziomy wymierania, wskazuje na okres ich powstawania rzędu co najmniej tysięcy do setek tysięcy lat. Z drugiej strony to rozprzestrzenianie się warstwy beztlenowej musiało zachodzić stosunkowo szybko, gdyż poziomy wymarcia w czarnych łupkach są jakby nożem ucięte. Kombinacja regresji i następującej wkrótce transgresji z równoczesnym rozprzestrzenieniem wód beztlenowych mogła w wielu wypadkach w znaczący sposób podnosić tempo wymierania wśród grup zwierzęcych zamieszkujących płytkie morza epikontynentalne (HALLAM 1988). Dotyczy to zwłaszcza kryzysu biotycznego z granicy cenoman-turon, fran-famen i z końca permu (KAUFFMAN i HART 1996, WALLISER 1996, ERWIN 1996).



Rys. 4. Korelacja zdarzeń globalnych ze zmianami w biosferze oraz zmianami poziomu morza we fanerozoiku. Za MORROWEM i współaut. (1995).

Nie ma oczywistej prostej zależności między wielkością zmiany poziomu morza i zakresem wymierania. Może to wskazywać, że prawdopodobnie decydu-

jącym czynnikiem jest redukcja powierzchni dostępnej do zasiedlenia, a to zależy od konfiguracji kontynentów i ich topografii.

PODSUMOWANIE

Wydaje się, że dyskusja wśród paleontologów na temat czy masowe wymierania miały charakter katastroficzny czy odbywały się w czasie ewolucyjnym długo nie zostanie rozstrzygnięta. Wynika to z faktu innej oceny szybkości przebiegu procesu masowego wymierania przez obydwie dyskutujące strony.

Zdaniem przeciwników neokatastrofizmu (BRIGGS 1995) obecna debata opiera się na fałszywym założeniu, że masowe wymierania miały rzeczywiście miejsce. Uważają oni, że szacowane na 1 do 10 mln lat lub więcej, tempo wymierania było w rzeczywistości antytezą katastrofy a zakres większości wymierań był mniejszy niż zazwyczaj przedstawiano. Tylko późnopermskie wymieranie było bezspornie zdarzeniem globalnym. Natomiast jedyne wymieranie w czasie fanerozoiku, które zasługuje na miano masowego wymierania, zachodzi obecnie. W ciągu najbliższych 30 lat świat straci 2 z 10 milionów zwierzęcych gatunków i około 65 000 z 300 000 gatunków roślin naczyniowych (RAVEN 1990). Te straty spowodowane destrukcją środowiska przez człowieka występują z szybkością bezprecedensową we fanerozoiku. Historyczne wymierania były na tyle powolne, że wiele linii zdążyło się akomodować w ewolucyjnym i ekologicznym sensie. Tempo obecnego wymierania wyklucza takie przystosowania.

PHANEROZOIC MASS EXTINCTIONS

Summary

Both the data and ideas concerning the mass extinctions of organisms in the geological past have been debated in palaeontology for many decades. However, in the 1980s these discussions became focused on the hypothesis advanced by Alvarez and others (1980) and suggesting that the Cretaceous-Tertiary boundary mass extinction was caused by the impact of a very large meteorite, on Raup and Sepkoski's concept (1986), postulating a periodic pattern of mass extinctions through the Phanerozoic time, as well as on the ideas of Jablonsky (1986) concerning the biotic consequences of mass extinctions as qualitatively different from the standard evolutionary change.

These ideas had a profound effect on the way of thinking about the causes of extinction. The ongoing debate whether mass extinctions had an abrupt character or proceeded in evolutionary time will probably continue for many years to come. However, the most recent findings have strengthened the neocatastrophic approach which was first defined by Schindewolf in 1962. Many palaeontologists and geologists see extinctions as sudden events driven by severe environmental stress. But the record available seems to suggest also a different pattern of extinction, composed of a number of episodes stretched over relatively long periods of time and producing a cumulative effect.

LITERATURA

- ALVAREZ W., ALVAREZ L., ASARO F., MICHEL H. W., 1980. *Extra-terrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary mass extinction*. Science 208, 1095–1108.
- BARNES C. R., FORTREY R. A., WILLIAMS H., 1996. *The Pattern of Global Bio-events during the Ordovician Period*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 139–172.

- BOUCOTA J., 1990. *Phanerozoic extinctions: how similar are they to each other?* [W:] *extinction events in Earth history*. E. G. KAUFFMAN, H. O. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 5–30.
- BRIGGS, J. C., 1995. *Global Biogeography*. Elsevier. Amsterdam, New York, Oxford, Shannon, Tokyo, 1–452.
- BRENCHLEY P. J., 1984. *Late Ordovician extinctions and their relationships to the Gondwana glaciations*. [W:] *Fossils and Climate*. P. J. BRENCHLEY (red.) Wiley, New York, 291–316.
- ERWIN D. H. 1990. *The end-Permian mass extinction*. *Ann. Review of Ecology and Systematics* 21, 69–91.
- ERWIN D. H., 1996. *Permian Global Bio-Events*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 251–264.
- HALLAM A., 1981. *The end-Triassic bivalve extinction event*. *Palaeogeog., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 35, 1–44.
- HALLAM A., 1988. *Catastrophism in geology*. [W:] *Catastrophes and Evolution*. S. V. M. CLUBE (red.) Cambridge University Press, Cambridge, 25–55
- HALLAM A., 1996. *Major Bio-Events in the Triassic and Jurassic*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 265–283.
- HARRIES P. J., KAUFFMAN E. G., 1993. *Patterns of survival and recovery: examples from macroinvertebrates across the Cenomanian-Turonian (mid-Cretaceous) mass extinction*. Abstracts of an Interdisciplinary Conference „Global Boundary Events” Kielce, Polish Geological Institute, Warszawa, 20.
- HILDEBRAND A. R., PENFIELD G. T., KRING D. A., PILKINGTON M., CAMARGO Z. A., JACOBSEN S. B., BOYNTON W. V., 1991. *Chicxulub Crater: A possible Cretaceous-Tertiary boundary impact crater on the Yucatan Peninsula, Mexico*. *Geology* 19, 867–871.
- HOFFMAN A., 1989a. *Mass extinctions: the view of a sceptic*. *Journal of the Geological Society of London* 146, 21–35.
- HOFFMAN A., 1989b. *What, if anything, are mass extinctions?* *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 325, 253–261.
- HOLSER W. T., MAGARITZ M., 1987. *Events near the Permian-Triassic boundary*. *Mod. Geol.* 11, 155–180.
- JABLONSKI D. 1986a. *Causes and Consequences of Mass Extinctions: A Comparative Approach*. [W:] *Dynamics of Extinction*. D. K. ELLIOT (red). 183–230.
- JABLONSKI D., 1986b. *Background and Mass Extinctions: The Alternation of Macroevolutionary Regimes*. *Science*, 231, 129–133.
- JOHNSON J. G., 1974. *Extinction of perched fauna*. *Geology* 2, 479–482.
- KAUFFMAN E. G., 1986. *High-resolution event stratigraphy: Regional and global bioevents*. [W:] *Global Bioevents*. O. H. WALLISER (red.) *Lecture Notes in Earth Sciences* 8, 279–335.
- KAUFFMAN E. G. 1988. *The dynamics of marine stepwise mass extinction*. [W:] *Paleontology and Evolution: Extinction Events*. *Rev. Espan. de Paleont.* M. A. LAMOLDA, E. G. KAUFFMAN, H. O. WALLISER (red.) num. extraord., 57–71.
- KAUFFMAN E. G., HART M. B. 1996. *Cretaceous Bio-Events*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 285–312.
- KAUFFMAN E. G., HARRIES P. J., 1996. *The importance for crisis progenitors in recovery from mass extinction*. [W:] *Biotic Recovery from Mass Extinction Events*. M. B. HART (red.) *Geolog. Soc. Spec. Publ.* No. 102, 15–40.
- MCGHEE G. R., 1989. *The Frasnian-Famennian extinction event*. [W:] *Mass extinctions: Processes and evidence*. S. K. DONOVAN (red.) Columbia University Press, New York, 133–151.
- MCLAREN D. J., 1983. *Bolides and biostratigraphy*. *Bull. geol. Soc. Am.* 94, 313–324.
- MCLAREN D. J., GOODFELLOW W. D., 1990. *Geological and biological consequences of giant impacts*. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 18, 123–171.
- MORROW J. R., SCHINDLER E., O. H. WALLISER., 1996. *Phanerozoic Development of Selected Global Environmental Features*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 5361.
- NEWELL N. D., 1967. *Revolution in the history of life*. *Geol. Soc. Am. Spec. Paper* 89, 6391.
- OFFICER C. B., HALLAM A., DRAKE C. L., DEVINE J. D., 1987. *Nature* 326, 143–149.
- ORTH C. J., 1989. *Geochemistry of the bio-event horizons*. [W:] *Mass Extinctions: Processes and Evidence*. S. K. DONOVAN (red). Belhaven. London. 37–72.
- ORTH C. J., ATTREP M. 1988. *Iridium abundance measurements across the bio-event horizons in the geologic record*. *Lunar Planet. Inst. Contr.* 673, 139–140.

- RAMPINO M. R., SELF S., STROTHERS R. B., 1988. *Volcanic winter*. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 16, 73–100.
- RAUP D. M., SEPKOSKI J. J., 1982. *Mass extinctions in the marine fossil record*. *Science*. 215, 1501–1503.
- RAUP D. M., SEPKOSKI J. J., 1984. *Periodicity of extinctions in the geologic past*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 219, 1240–1241.
- RAUP D. M., SEPKOSKI J. J., 1986. *Periodic extinction of families and genera*. *Science* 231, 833–836.
- RAUP D. M., SEPKOSKI J. J., 1988. *Testing the periodicity of extinction*. *Science* 241, 94–96.
- RAVEN P. H., 1990. *The politics of preserving biodiversity*. *BioSciences* 40, 769–774.
- SCHINDLER E., 1990. *Die Kellwaser-Krise (hohe Frasn-Stufe, Ober-Devon)*. *Göttinger Arb. Geol. Palaeont.* 67, 1–108.
- SEPKOSKI J. J., 1996. *Patterns of Phanerozoic Extinction: a Perspective from Global Data Bases*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 35–51.
- STANLEY S. M., 1984. *Marine mass extinction: a dominant role of temperature*. [W:] *Extinctions*. M. NITECKI (red). Univ. Chicago Press, Chicago Press, Chicago, 69–117.
- WALLISER O. H., 1996. *Global Events in the Devonian and Carboniferous*. [W:] *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. O. H. WALLISER (red.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 225–250.
- WANG K., ORTH C. J., ATTREP M. J., CHATTERON B. D. E., HOU H., GELDSETZER H. H. J., 1991. *Geochemical evidence for a catastrophic biotic event at the Frasnian/Famennian boundary in south China*. *Geology* 19, 776–779.