

GRZEGORZ RACKI

*Instytut Paleobiologii PAN
Twarda 51/55, 00-818 Warszawa
E-mail: racki@twarda.pan.pl*

WIELKIE WYMIERANIA I ICH PRZYCZYNY

WSTĘP

Fundamentalną kwestią współczesnych nauk biologicznych pozostaje odpowiedź na pytanie o pochodzenie obecnej bioróżnorodności: jak dzisiejsze co najmniej 10 milionów gatunków powstawało z jednego gatunku mikroba sprzed 3,5 miliarda lat. Równie ważne jest pytanie, jaką rolę w dziejach tej ekspandującej biosfery odegrały dramatyczne wydarzenia w postaci epizodów wymierań, nieraz o charakterze katastrof ekologicznych w skali globalnej. Szacuje się, iż ponad 99% gatunków żyjących na naszej planecie wymarło, a zatem zrozumienie procesów zastępowania zanikających grup gatunków przez te przeżywające ma niewątpliwie znaczenie, również w kontekście współczesnych zmian ekosystemowych i prognozowania niepewnych losów ziemskiego różnicowania świata organicznego. Ten katastroficzny wątek dziejów Ziemi można traktować jako uznany kanon wiedzy w podstawowych podręcznikach akademickich (w Polsce: STANLEY 2005, WEINER 2006).

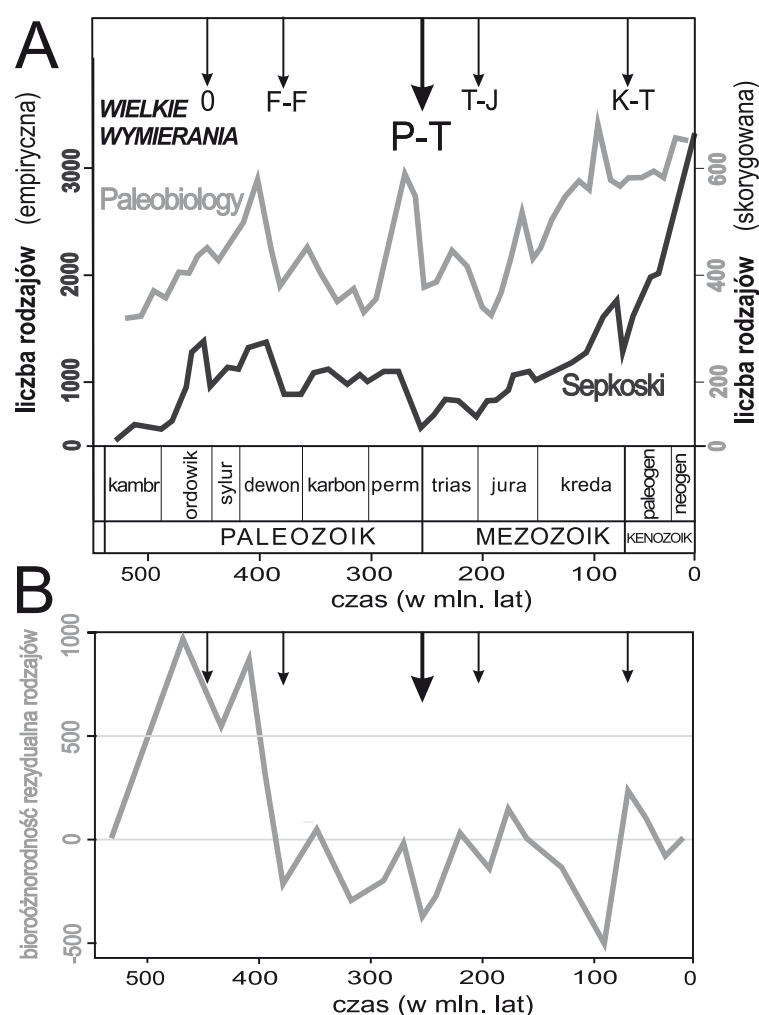
Z drugiej jednak strony, jest to przedmiot nieustających sporów w różnorodnych, nierzadko podstawowych kwestiach, toteż i nie brakuje wciąż badaczy sceptycznie zapatrujących się na realność zjawisk wielkich wymierań (ang. mass extinctions), przynajmniej w fanerozoicznej historii biosfery – w ciągu ostatnich 542 milionów lat (w Polsce: DZIK 2003). Debatę tę wyszła szeroko poza środowiska naukowe wraz z ogłoszeniem przez ALVAREZA i współaut. (1980) założeń teorii impaktu, głoszącej, iż dinozaury wyginęły 65 mln lat temu wskutek uderzenia w Ziemię planetoidy. Mimo blisko 30 lat intensywnych i coraz bardziej interdyscyplinarnych badań, rozbieżności w poglądach są wciąż bardzo duże, a dyskusje dotyczą ostatnio przede wszystkim samej natury danych paleontologicznych i aspektów metodycznych rozpoznawania gwałtownych zmian ekosystemowych w zapisie kopalnym.

WIELKIE WYMIERANIA: FAKT CZY ARTEFAKT?

Historię rozwoju różnicowania świata organicznego przedstawia krzywa Sepkoskiego¹ (Ryc. 1A), która od momentu opublikowania (SEPKOSKI i współaut. 1981) w tzw. pracy porozumienia (ang. „consensus paper”) stała się standardowym narzędziem w paleobiologii do analiz fanerozoicznego rozwoju

fauny morskiej – ta część biosfery najlepiej zachowuje się w stanie kopalnym. Wykres ten stanowi syntezę danych z literatury o pierwszych i ostatnich wystąpieniach taksonów (rodzin i rodzajów) – efekt wieloletniego ślęczenia w bibliotece, jak to opisywał twórca tego banku danych empirycznych

¹Jack John Sepkoski (1948-1999), paleontolog o polskich korzeniach z Uniwersytetu Chicago.

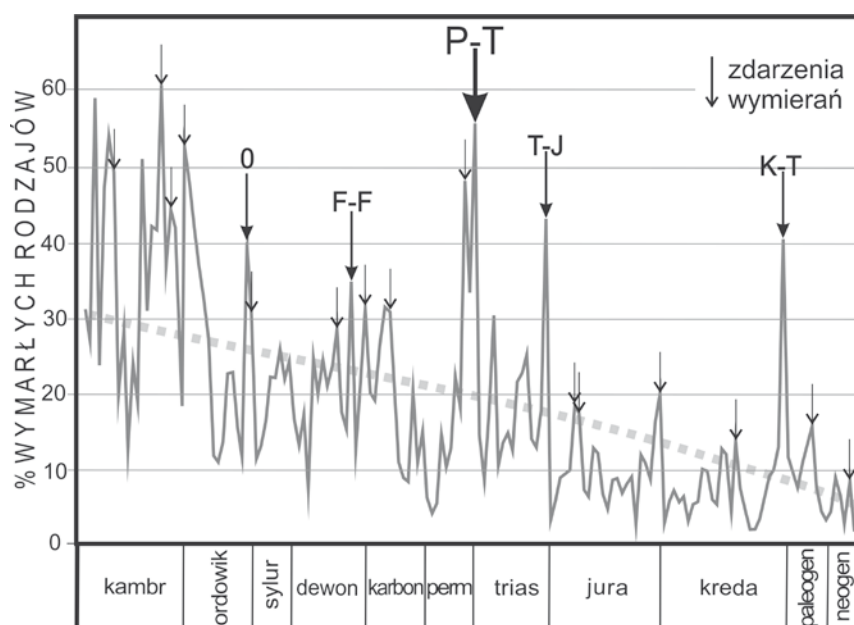


Ryc. 1. Rekonstruowane w różny sposób dzieje zróżnicowania fauny morskiej na poziomie rodzaju w ostatnich 530 milionach lat (fanerozoik), oraz zaznaczone strzałkami epizody globalnych katastrof, wyróżnione na podstawie analizy tempa wymierania (ze szczególnym uwypięceniem zapaści biosfery na granicy ery paleozoicznej i mezozoicznej; patrz Ryc. 2).

A – Krzywe globalnej bioróżnorodności pokazujące różny przebieg dywersyfikacji (1) na podstawie danych empirycznych z bazy danych Sepkoskiego (linia czarna) oraz (2) skorygowany ze względu na nierównomierne opróbowanie poszczególnych 48 przedziałów czasowych, na podstawie analizy danych z bazy Paleobiology (PDB) (linia szara). Krzywa empiryczna sugeruje plateau zróżnicowania w ciągu 200 mln lat paleozoiku, a następnie jego wykładniczy wzrost do dziś, zaś krzywa standaryzowana wskazuje na osiągnięcie wysokiego poziomu bioróżnorodności już na początku dewonu i, w konsekwencji, jego jedynie niewielki wzrost powyżej poziomu współczesnego, ograniczony do mezozoiku (Ryc. 2 w BENTON 2009b, na podstawie ALROY ze współaut. 2008). B – Względne zmiany różnorodności biologicznej na podstawie analizy bazy PDB po wyeliminowaniu błędu intensywności i zakresu opróbowania wynikającego zmiennego obszaru odsłoniętych skał. To najbardziej metodycznie zaawansowane przybliżenie rzeczywistych trendów biotycznych pokazuje, że po wczesnopaleozoicznym maksimum nie ma zauważalnej dywersyfikacji w mezozoiku i kenozoiku (według WALL i współaut. 2009, ryc. 10A). Szerokie i nierównomierne interwały czasowe (średnio 25 mln lat) użyte do konstrukcji wykresu zaciemniają jednak charakter wielkich wymierań, szczególnie na granicy K-T.

światowej paleontologii. Obecnie może być generowany na podstawie kompendium zasięgów czasowych 36 tys. rodzajów morskich zwierząt z ogólnie dostępnej w Internecie

Sepkoski's Online Genus Database (strata.geology.wisc.edu/jack/, Ryc. 1). Krzywa Sepkoskiego jest cały czas wykorzystywana w dziesiątkach prac do prób zrozumienia biolo-



Ryc. 2. Rozkład intensywności wymierania fauny morskiej w ciągu fanerozoiku, na podstawie procentowego udziału rodzajów zanikających w danym interwale czasowym (średnio 5 mln lat) wyliczonym z bazy Sepkoskiego (na podstawie ryc. 1 w BAMBACH 2006; por. Tabela 1).

Dodatkowo pokazano trend długofalowego spadku tempa wymierania, który odpowiada tłu ewolucyjnemu (jasno szara przerywana linia; wzorowana na ROHDE, en.wikipedia.org/wiki/File:Extinction_Intensity.png), oraz kryzysy bioróżnorodności (różna długość strzałki oddaje rangę zdarzenia; por. Ryc. 1A). Wielkie zmiany w kambrze są niejednoznaczne wskutek względnego ubóstwa skamieniałości z tego okresu i wciąż nie są zaliczane do kategorii globalnych katastrof.

gicznych aspektów dywersyfikacji za pomocą coraz bardziej statystycznie wyrafinowanych testów, ale podstawowe wskaźniki kryzyso- wych zmian biotycznych są dwa:

- tempo wymierania: liczba taksonów wymarłych w danym interwale czasowym;
- wielkość lub intensywność wymierania: procentowa proporcja taksonów wymarłych w danym interwale czasowym.

Analogiczne wskaźniki opisują zjawiska dywersyfikacji (liczba lub procentowa proporcja taksonów powstających w danym interwale czasowym). Wzajemne stosunki obu procesów kształtują globalną krzywą bioróżnorodności, a zatem i wielkość strat zróżnicowania [lub tempo jego zmiany (ang. turnover rate)] (ALROY 2008). Odcinki czasowe scharakteryzowane dużym tempem wymierania, ale i podobnym tempem specjacji, mogą być przedstawiane jako okresy względnej równowagi ewolucyjnej.

Z ilościowych analiz banku danych Sepkoskiego wynika, iż w fanerozoiku wielokrotnie dochodziło do istotnych załamania morskiej biosfery, daleko odbiegających od średniego tempa zubożenia różnorodności (tzw. tła

ewolucyjnego, ang. evolutionary background) (Ryc. 2). Stąd też wielkie (masowe) wymierania są definiowane jako stosunkowo krótkie interwały czasu geologicznego, wyróżniające się zanikiem wielu szeroko geograficznie rozprzestrzenionych wyższych taksonów i całych linii ewolucyjnych różnych grup systematycznych. Prowadziło to właśnie do dramatycznie nagłego, mierzonego jednak z powodu rozdzielczości czasowej, zapisu kopalnego w setkach tysięcy lat, spadku liczby gatunków w stosunku do okresów poprzedzających i następujących, choć na tym poziomie wielkość zmian jest bardzo trudna do określenia – wymieranie P-T mogło przeżyć jedynie 5% gatunków! Z ostatniego wszechstronnego przeglądu bazy Sepkoskiego na poziomie rodzajów przez BAMBACHA (2006) wynika, iż aż 18 fanerozoicznych interwałów spełnia tego typu wymagania (Ryc. 2). Są one jednak bardzo zróżnicowane pod względem długotrwałości kryzysu i jego następstw ewolucyjnych, ale wyłącznie w wyniku „rewolucji” w końcu permu i kredy nastąpiła zasadnicza przebudowa ekosystemów morskich (JABLONSKI 2005). Tym niemniej, od czasu publikacji RAUPA i

Tabela 1. Porównanie rankingowe największych wymierań w fanerozoiku na podstawie skutków taksonomicznych i ekologicznych.

Ranking na podstawie wielkości wymierania (BAMBACH 2006)*	Ranking na podstawie straty bioróżnorodności (wielkość wymierania – wielkość powstawania) (ALROY, e-mail inf., 2009)**	Ranking na podstawie skutków ekologicznych (MCGHEE i współaut. 2004)***
P-T - 56 (pre - 48)	P-T - 40 (78)	P-T (m-I, l-I)
T-J - 43	K-T - 39 (56)	K-T (m-IIa, l-I)
O - 40 (post - 31)	T-J - 38 (63)	T-J (m-IIa, l - I lub IIa)
K-T - 40	O - 26 (61)	F-F (m-IIa, l-IIb)
F-F - 35 (pre - 29; post - 31)	F-F - 11 (36); pre - 21 (50) post - 8 (57)	O (m-IIb, l - brak możliwości oceny)

*Liczby oznaczają procentową wielkość wymierania rodzajów na podstawie analizy bazy Sepkoskiego – dla pełniejszego obrazu podano w nawiasie też skutki zdarzeń bezpośrednio poprzedzających (pre) i następujących (post) w interwale krótszym niż 15 mln lat. W przypadku wymierania T-J, szacunki obejmują przypuszczalnie kilka epizodów kryzysowych w ciągu ostatnich 8 mln lat okresu triasowego. **Dane w procentach dla rodzajów na podstawie PDB, w nawiasie podano wielkość wymierania (por. ALROY 2008) – zauważ, że relatywnie szerokie interwały 11 mln lat, w porównaniu z średnio 5 mln w bazie Sepkoskiego, zacierają szczegóły zdarzeń, szczególnie w późnym permie, gdy szybkie tempo specjacji statystycznie skompensowało efekt końcowej katastrofy ewolucyjnej. ***Na podstawie trzy stopniowej skali przemodelowania ekosystemu morskiego (m) i lądowego (l): totalnego zastąpienia przez nowy ekosystem (I), lub odrodzenia po totalnej reorganizacji (IIa) lub tylko z podrzędnymi zmianami (IIb).

SEPKOSKIEGO (1982), pięć z nich (Wielka Piątka, ang. Big Five) jest uznawanych za podręcznikowe przykłady wielkich wymierań (w porządku chronologicznym, Ryc. 1A i 2): w późnym ordowiku (w piętrze aszgilskim; 445 mln lat temu), w późnym dewonie (na granicy pięter franu z famenem; F-F, 375 mln lat temu), w końcu permu (P-T, 251 mln lat temu), w końcu triasu (T-J, 200 mln lat temu) oraz, to najbardziej nagłośnione medialnie, w końcu kredy (K-T; 65 mln lat temu). W szczegółach szacunki wielkości tych zaburzeń rozwoju morskiej biosfery wciąż się zmieniają, gdyż np. niełatwo jest ustalić sposoby zliczania taksonów nieregularnie występujących w formacjach geologicznych. Kłopoty pogłębiają się przy szukaniu korelacji ze zmianami w ekosystemach lądowych (Tabela 1), czy między światem zwierzęcym a roślinnym, zwykle traktowanym jako bardziej odporny na stres (patrz MCELWAIN i PUNYASENA 2007). Tylko status największego z nich (P-T) nie budzi wątpliwości, gdyż jedynie wówczas doszło do ogromnego spustoszenia tak w morzach, jak i na lądach. W szerszej skali czasowej, wielkie wymierania występują często w parze z niewiele mniejszymi kryzysami (Ryc. 2 i Tabela 1). Trwa dyskusja na temat skali współczesnego wymierania gatunków, związanego z działalnością człowieka, kandydującego do miana szóstej katastrofy. Porównanie tempa

wymierania w biocenozach dzisiejszych i kopalnych jest jednak utrudnione.

Przedstawione powyżej, już tradycyjne opisanie problematyki wielkich kryzysów ewolucyjnych, wyznaczających wielkie globalne zdarzenia (ang. global events) (WALLISER 1996) i podstawowy podział dziejów geologicznych Ziemi na ery (Ryc. 1A), są od pewnego czasu podważane z różnych punktów widzenia (HALLAM i WIGNALL 1997, BAMBACH 2006, HALLAM 2006, ALROY 2008).

1. Istnieje ciągłe przejście od wielkich do średnich i małych wymierań, toteż nie powinno się arbitralnie wyróżniać oddzielnej klasy „wielkiej piątki”, zwłaszcza w kontekście niedocenianej rangi zdarzeń biotycznych w kambrze czy też w końcu dewonu i permu środkowego.

2. Nie wszystkie epizody redukcji zróżnicowania są spowodowane zwielokrotnioną intensywnością zanikania gatunków. Obniżone tempo dywersyfikacji (ang. origination deficit) mogło mieć zasadniczy udział w katastrofach ewolucyjnych, szczególnie tych ciągniętych w czasie w późnym dewonie i w końcu triasu. Nazwano je – dla odróżnienia od niewątpliwych wielkich wymierań – zaburzeniami różnorodności (ang. diversity depletions).

3. W mniejszej skali czasowej wykazano długotrwałe i kroczące, a nie raptownie ka-

tastrofalny przebieg zdarzeń biotycznych w kluczowych interwałach granic geologicznych. Nie do końca wciąż wiadomo, w jakim stopniu jest to artefakt opróbowania paleontologicznego: rzadko spotykane taksony nie mają szans na znalezienie w poziomach katastrof globalnych. W ogóle, odkrywanie ostatnich wystąpień taksonów w realiach odsłoneń geologicznych jest na ogół sprawą złożoną, jak dowodzi tego historia określania zasięgów ostatnich amonitów opisana przez WARDA (2007) (patrz dalej).

4. Proste zliczenie zanikających taksonów wcale nie musi oznaczać zakończenia ich historii ewolucyjnej. W wyniku katastrofy K-T, w przeciwieństwie do wielu innych grup organizmów od pierwotniaków po kręgowce, według wielu badaczy wcale nie wymarły dinozaury, a wyłącznie ich najbardziej spektakularna, nie-ptasia część. Tylko precyzyjne ustalenie filogenetycznych relacji typu przodek-potomek pozwoli wyeliminować ze statystyk makroewolucyjnych tego rodzaju „pseudo-wymierania” (PURVIS 2008; BENTON 2009a, b).

5. Datowania większości granic systemów geologicznych są wciąż na tyle niedokładne, iż można mówić o tylko przybliżonym wyznaczaniu ilościowych wskaźników zmian biosfery czy korelacji czasowych kryzysów ze zdarzeniami wulkanicznymi i impaktami. Ta niepewność rzędu 1 mln lat dotyczy nawet granicy P-T. Szczególnie utrudnia to weryfikowanie hipotez o okresowości wymierań oraz ich ziemskich i astrofizycznych uwarunkowań. Brak jest jednak wiarygodnych podstaw do takich wnioskowań i są one przeważnie traktowane ostatnio jako statystyczne artefakty wynikające z ułomności danych i/lub metod (ALROY 2008, BAILER-JONES 2009)².

Na dodatek, w ostatniej dekadzie ożywiły się dyskusje na temat ułomnego charakteru zapisu kopalnego. W szczególności chodzi o dwa kluczowe aspekty, zarówno jakościowy, jak i ilościowy:

1. W jakim stopniu luki czasowe w zapisie kopalnym determinują katastroficzny obraz zmian biosfery? Każda linia ewolucyjna zmienia pozornie swój charakter, gdy nie po-

trafimy udokumentować istotnych fragmentów jej zapisu. Ten dylemat dostrzegał już Darwin, tłumacząc pospolitość brakujących ogniów (*nota bene*: jeden rozdział w jego podstawowym dziele z 1859 r. nosi tytuł *O niedoskonałości zapisu kopalnego*) (DARWIN 2009). Podobne wątpliwości pojawiły się po opublikowaniu pierwszych wyników z zakresu filogenetyki molekularnej.

2. Jak bardzo nierównomierna dostępność skał różnego wieku, a zatem niejednakowa możliwość ich opróbowania, wypacza obraz makroewolucji dedukowany z krzywej Sepkoskiego? Nigdy nie budziło wątpliwości, iż rosnąca objętość i brak lityfikacji młodszych skał, będących źródłem wyjątkowo bogatych kolekcji skamieniałości, rzutują na raptowny wzrost odtwarzanej bezkrytycznie dywersyfikacji w kenozoiku (Ryc. 1), obok kalek taksonomii paleontologicznej odwołującej się często do gatunków żyjących (efekt Pull of the Recent). Dowiedziano też, iż stopień dostępności skał bezpośrednio wpływa na stopień udokumentowania liczebności taksonów, gdyż rzutuje na liczbę publikacji o tematyce paleontologicznej z poszczególnych okresów geologicznych. Obecnie, na drodze ilościowej analizy rozprzestrzenienia formacji geologicznych skrajni sceptycy lansują szeroko pogląd, iż szacunki globalnego zróżnicowania są jedynie wypadkową sygnałów geologicznych, gdyż odzwierciedlają charakter zapisu kopalnego kształtowany przez zmiany poziomu oceanu światowego. Epizody rzekomych wymierań, być może poza tym największym na przełomie permu i triasu, to jedynie odzwierciedlenie ubóstwa skał – a więc i skamieniałości – z okresów skrajnie niskiego stanu mórz³ (SMITH 2007).

Po 150 latach poszukiwań od czasu Darwina coraz więcej wiemy o formach przejściowych, ale i o ogólnej niekompletności i innych wadach zapisu kopalnego, co z pewnością pozbawia sensu wszelkie próby jego literalnego odczytywania. Głosi się więc *requiem* dla krzywej Sepkoskiego, jako odzwierciedlenia dwóch wielkich cykli geologicznych w fanerozoiku. Nowy, metodologicznie udoskonalony bank da-

²Pierwszym krytykiem koncepcji cykliczności wymierań z takiego punktu widzenia był polski paleontolog Antoni Hoffman (HOFFMAN 1997).

³Cykliczne zmiany poziomu oceanu światowego, tzw. eustatyczne, związane z jego opadaniem i wycofywaniem się mórz z lądów to regresje, a procesy odwrotne, to transgresje (por. Tabela 3). Dla szacunków kopalnego zróżnicowania taksonomicznego kluczowe znaczenie mają osady rozległych płytkich i ciepłych mórz (tzw. epikontynentalnych), szczególnie obfitujących w skamieniałości wapieni, które podlegały intensywnemu niszczeniu w trakcie kolejnych regresji.

nych Paleobiology Database Project (PDB; www.paleodb.org) oferuje możliwości przynajmniej częściowego ograniczenia wyżej wymienionych artefaktów, dzięki zastosowaniu nowoczesnych metod statystycznych do analiz starannie dobieranego zbioru obejmującego aktualnie 91526 kolekcji i 155879 taksonów. Chodzi przede wszystkim o standaryzację opróbowania, usuwającą efekt jej zmiennej intensywności i wykorzystywania osadów niezłityfikowanych (ALROY 2008, ALROY i współaut. 2008). Ta dojrzała krzywa bioróżnorodności ma inny kształt, wynikający z wąskiego przedziału zmienności i powtarzających się stanów dynamicznej równowagi (Ryc. 1A). Szokuje fakt, iż po likwidacji efektu fałszywej, kenozoicznej dywersyfikacji maksimum zróżnicowania jest notowane 100 mln lat temu! Z drugiej strony, potwierdziło się wiele obserwacji z krzywej Sepkoskiego, łącznie ze statusem masowych wymierań, poza „rozmytym” kryzysem w późnym dewonie (Tabela 1). ALROY (2008) widzi w procesach makroewolucyjnych, tzw. zależność gęstościową (ang. density dependence): wielkość wymierania zależała od poprzednio osiągniętego poziomu różnorodności, a dywersyfikacja było najszybsza w trakcie odradzania się biosfery po wielkich kryzysach, gdy tempo wymierania gwałtownie spadało. Istniejące w dalszym ciągu korelacje tej poprawionej różnorodności z obszarem odsłonięcia formacji geologicznych wskazują na niedostatecznie opróbowanie wielu kopalnych środowisk i prowincji biogeograficznych (ang. diversity-area effect), przynajmniej

pod kątem szerokości geograficznej (WALL i współaut. 2009). Jednocześnie, tak zrekonstruowany rozwój biosfery morskiej nie potwierdza wspomnianego wyżej poglądu, iż zapis kopalny bioróżnorodności to proste odzwierciedlenie uwarunkowań geologicznych kontrolowanych przez fluktuacje zasięgu zalewów morskich. Przy dokładniejszej analizie można też wykazać, że nie ma wcale prostej korelacji między stanem poziomu oceanu a skalą wymierania i tylko nieliczne kryzysy korelują bezpośrednio z często przecież mającymi miejsce epizodami spłyceń zbiorników morskich (HALLAM i WIGNALL 1999, patrz Tabela 3). Największe w fanerozoiku spłycenie mórz nie przypada wcale na przełom permu i triasu, ale 9 mln lat wcześniej.

Kolejne próby korygowania krzywych zróżnicowania, w celu odtworzenia pierwotnego sygnału biotycznego, prowadzą na razie do niejednorodnych i nieraz zaskakujących wniosków odnośnie relacji czynników geologicznych i biologicznych, tym bardziej, iż mamy do czynienia z jedynie 1–2% całego zróżnicowania biosfery w fanerozoiku i tyleż samo zapisu skalnego. Sugerowany ostatnio ogólny brak wzrostu bioróżnorodności (Ryc. 1B) wydaje się stać w sprzeczności z argumentami paleoekologii ewolucyjnej, takimi jak rosnące z czasem zróżnicowanie taksonomiczne i strukturalne biocenoz morskich z tych samych środowisk (BAMBACH i współaut. 2007, ALROY i współaut. 2008).

Podjęcie statystyczno-taksonomiczne do rekonstrukcji historii ewolucyjnej od dawna było krytykowane, a zamiast zliczania taksonów sugerowano, między inny-

Tabela 2. Efekt zastosowania różnych dodatkowych miar zróżnicowania morskich organizmów dla scharakteryzowania największych kryzysów bioróżnorodności taksonomicznej w fanerozoiku (por. uzupełniona Tabela 1 z ERWINA 2008; Ryc. 2 i Tabela 1).

Wskaźnik różnorodności (skala redukcji)	O	F-F	P-T	T-J	K-T
Filogenetyczny*	?	?	Wysoka	?	?Średnia
Morfologiczny**	Wysoka	Średnia	Wysoka	?	?Średnia
Funkcjonalny***	Średnia	Wysoka	Wysoka	Niska	Średnia
Architektura raf****	Średnia	Wysoka	Wysoka	Średnia	Niska
Behawioralny*****	?	?Wysoka	Wysoka	Średnia	Średnia
Strategie rozwojowe	Niska	?	Średnia	?	?

*Wymieranie głównych kładów udokumentowane analizą filogenetyczną. **Redukcja zakresu zmienności morfologicznej (ang. morphologic disparity) w obrębie poszczególnych kładów, jak i wyniku ich wymarcia. ***Zmiany w kategoriach ekologicznych: spadek różnorodności funkcjonalnej i troficznej oraz uproszczenie struktury łańcucha pokarmowego. ****Spadek objętości raf i ich bioróżnorodności. *****Obniżenie zróżnicowania zespołów fauny bezszkieletowej zapisanych w skamieniałościach śladowych (ang. trace fossils).

mi, konieczność opierania się na zmianach globalnej biomasy. Ten aspekt nie został dalej rozwinięty z powodu braku ściślejszej metodyki, choć np. są przesłanki przemawiające za redukcją zwierzęcej biomasy morskiego bentosu w efekcie zagłady P-T (PAYNE i FINNEGAN 2006). W tym kierunku zmierzają również ilościowe analizy rozprzestrzenienia biogenicznych skał węglanowych. Szczególnie dobrym wskaźnikiem są wrażliwe ekosystemy rafowe i właśnie ich załamania dostarczają wyrazistych przykładów epizodów globalnego stresu. Nawet po standaryzacji opróbowania szczególnie dobitnie manifestuje się wymieranie F-F, tak dwuznacznie zapisane w zmianach globalnej bioróżnorodności (KIESSLING 2008). Tę zmianę ekosystemów można znakomicie prześledzić w odsłonięciach dewonu Gór Świętokrzyskich.

W podobnym duchu krytyka ta została ujęta w proponowanym przez MCGHEE i współaut. (2004) rankingu wielkości zmian ekosystemowych na podstawie stopnia przebudowy dominujących typów biocenoz, z naciskiem na zakres zmian w rafach (Tabela 1). Różnorodność taksonomiczna nie musi mieć prostego przełożenia na zróżnicowanie ekologiczne biosfery. W istocie, negatywny efekt ekologiczny (ang. ecological severity), a więc ekosystemowa restrukturyzacja widoczna w zróżnicowaniu troficznym i rozmieszczeniu biomasy, nie są wcale skorelowane z wielkością kryzysu bioróżnorodności. Dobitym tego przykładem jest wymieranie późnoordowickie, o dużym znaczeniu w ujęciu czysto taksonomicznym, a niewielkim w kategoriach ekosystemowych. A zatem tylko selektywne eliminowanie dominujących i/lub kluczowych (an. keystone) taksonów ma istotnie demolujący wpływ, także w obecnych ekosystemach poddanych antropopresji. ERWIN (2008) również proponuje odejście od zawodnych szacunków globalnego zróżnicowania i uwzględnianie szeregu innych informacji filogenetycznych odzwierciedlających utratę historii ewolucyjnej (ang. loss

of evolutionary history) (Tabela 2). Podobne wyróżniki powinny być analizowane przy pokryzysowym odradzaniu się biocenoz, w celu oddania dynamiki słabo poznanych procesów selektywnego przeżywania i ponownego wypełniania opuszczonych nisz (ALROY 2008, JABLONSKI 2008)⁴. Co więcej, przeżycie katastrofy też może skończyć się rychłą zagładą (ang. survival without recovery) (JABLONSKI 2002) – taki pechowy przypadek miał zwieńczyć niezwykle bogate dzieje amonitów⁵.

Reasumując, wypada zgodzić się z najnowszymi opiniami takich badaczy jak JABLONSKI (2005, 2008), BAMBACH (2006), HALLAM (2006), ALROY (2008), ERWIN (2008) czy BENTON (2009a, b), iż choć słabości zapisu paleontologicznego mogą w istotny sposób zaciemniać obraz rozwoju biosfery, szczególnie w jej kryzysowych momentach, to wciąż oddaje on wiarygodnie historię rozwoju życia na naszej planecie. Nie należy ograniczać się jednak do niepewnych statystyk zmian zróżnicowania, będących potencjalnie w dużym stopniu artefaktem opróbowania, a poszukiwać innych testów empirycznych owego resetu historii ewolucyjnej wolnych od tych słabości. Chodzi zarówno o lepsze poznanie skali zmian biotycznych, jak i pośrednich przesłanek katastrof ekologicznych widocznych w wielkoskalowych perturbacjach cykli geochemicznych. Najważniejsze załamania bioróżnorodności fauny morskiej są bowiem nieprzypadkowo powiązane z anomaliami w zapisie geologicznym: nie tylko z lukami czasowymi, ale i unikatowymi odmianami skał, np. powracającymi typami osadów z dawnych epok⁶, oraz z zaburzeniami cyklu węglowego. Były to więc epizody drastycznych zmian ekosystemowych w skali globalnej rzutujących na tak ostatnio eksponowaną specyfikę dokumentów paleontologicznych, ale nie odwrotnie – nie są to statystyczne artefakty wynikające jedynie z bezkrytycznej interpretacji zapisu kopalnego.

⁴Okres pokryzysowy dzieli się na fazę przetrwania (ang. survival), z zubożonymi biocenozami, i fazę odradzania (ang. recovery), gdy pojawiają się już nowe zróżnicowane linie rozwojowe (tzw. radiacja adaptatywna; por. PERYT 1999).

⁵Coraz więcej dowodów wskazuje na występowanie niedobitków amonitów w najstarszym paleogenie (MACHALSKI i współaut. 2009).

⁶Do tzw. osadów anachronicznych należą znane z prekambriu wapienie powstające przy udziale sinic i innych mikrobów (np. stromatolity), masowo pojawiające się w wielu okresach pokryzysowych fanerozoiku, w szczególności na początku triasu.

KONTROWERSJE WOKÓŁ PRZYCZYN WYMIERAŃ

Wewnętrzna dynamika systemów biologicznych, w kontekście ich potencjalnej niestabilności po osiągnięciu stanu krytycznego (ang. self-organized criticality), bywa czasem podnoszoną kwestią przy interpretowaniu procesów wymierań, ale ALROY (2008) w zasadzie odrzucił taką możliwość po analizie nowej krzywej bioróżnorodności (por. HALLAM 2006). Generalnie, relacje między procesami biotycznymi i abiotycznymi w dziejach zróżnicowania biologicznego były i są przedmiotem znacznych różnic poglądów (patrz HOFFMAN 1997). Często formułowany jest obecnie pogląd, że dominującą rolę w ewolucyjnej skali czasu odgrywają ponadregionalne czynniki abiotyczne, pomijając nawet nieprzewidywalne kataklizmy (ERWIN 2008, BENTON 2009b; por. VERMEIJ 2004, ALROY 2009). Nie zawsze jest możliwe jednoznaczne rozdzielanie obu grup bodźców w tej ewolucyjnej „grze” o byt, nawet w przypadku wyginięcia wielkich ssaków w końcu ostatniej epoki lodowej⁷. O sukcesie ewolucyjnym dinozaurów w późnym triasie, między 230 a 200 mln lat, miał jednak przesądzić historyczny przypadek (ang. historical contingency): wymarcie konkurujących z nimi krokodylo-podobnych archozaurów (BRUSATTE i współaut. 2008), a nie ich przewaga adaptacyjna w trakcie konkurencyjnego zastępowania. A więc szczęśliwy traf, a nie lepsze geny, parafrazując tytuł znanej książki RAUPA (1992) *Bad Genes or Bad Luck?*. Akurat nowe śląskie odkrycia wielkich drapieżnych dinozaurów w postaci „smoka” z Lisowic mogą zmienić ten pogląd⁸.

Po zarzuceniu idei katastrofizmu, między innymi pod wpływem gradualistycznych koncepcji Darwina, dopiero pod koniec XX w. zaczęto dostrzegać rolę rzadkich, nieznanych w czasach historycznych zdarzeń i procesów (neo-katastrofizm lub katastrofizm aktualistyczny w ujęciu AGERA 1993). Przełomem było odkrycie warstewki wzbogaconej w iryd i ogłoszenie hipotezy kataklizmu planetarnego w wyniku upadku wielkiej planetoidy

przez grupę L. W. Alvareza. Pozostałością po uderzeniu zabójczej planetoidy jest podwodny krater Chixculub u wybrzeży Jukatana, o średnicy 180 km. Okazało się, że obiekt kosmiczny o średnicy blisko 10 km uderzył pod kątem skośnym w głębokie morze o dnie złożonym ze skał bogatych w węglany i siarczany, co spowodowało drastyczne zmiany klimatu, krótkotrwałe wychłodzenie atmosfery i powstanie kwaśnych deszczy, a następnie efekt cieplarniany.

Należy jednak podkreślić, że od 1980 r. istotne modyfikacje koncepcji miały miejsce nie tylko w obozie zwolenników koncepcji dominacji wpływów pozaziemskich (ang. impactors – lobby Jowisza, AGER 1993), ale też i wśród grupy badaczy konsekwentnie lansujących decydującą rolę mechanizmów ziemskich, przede wszystkim wulkanizmu (ang. volcanists – lobby Plutona; patrz bardziej szczegółowo dyskusja w RACKI 1999).

Modyfikacje paradygmatu impaktu obejmowały przede wszystkim:

1. Szczegółowo udokumentowany kroczący (ang. stepwise) charakter redukcji bioróżnorodności w pobliżu kluczowych granic geologicznych wykluczył szersze zastosowanie hipotezy „piekła dantejskiego”, jaką oryginalnie proponowali ALVAREZ i współaut. (1980). Reakcją była przejściowa popularność modeli wielokrotnego impaktu (typu comet shower) lub o skośnym kącie uderzenia w powierzchnię Ziemi.

2. Nie ma prostej zależności między energią kolizji a wielkością wymierania. Duży wpływ na skutki katastrofy miały też takie czynniki jak rodzaj ciała uderzającego oraz charakter skalnego podłoża miejsca upadku, a zwłaszcza jego geograficzna lokalizacja – w strefie tropikalnej czy podbiegunowej.

3. Wciąż próbuje się łączyć aktywizację magmatyzmu z impaktem⁹, ale model wiążący te zjawiska jest do dziś przedmiotem zasadniczych kontrowersji mimo zastosowania coraz bardziej doskonałych symulacji komputerowych. Tym niemniej, kombinacje impakt/

⁷Uważa się na ogół, iż decydujące znaczenie miały łowiectwo lub inne zagrożenia związane z ekspansją człowieka (zaraza?), a nie zmiana klimatu czy impakt (HALLAM 2006).

⁸Stwierdzono występowanie najstarszych przedstawicieli grupy teropodów (Tetanurae) znanych dotąd tylko z jury (DZIK i współaut. 2008), co w znacznym stopniu może zmienić obraz drzewa rodowego tych gadów w triasie.

⁹Odpowiednio wielkie impakty miały tak głęboko ingerować w skorupę ziemską, iż mogło to inicjować procesy związane z tworzeniem się i przemieszczaniem magmy w płaszczu Ziemi, manifestujące się na jej powierzchni aktywnością wulkaniczną. Można sobie wyobrazić mechanizm podobny, jak wybijanie korka poprzez uderzanie w dno butelki.

wulkanizm w różnych wariantach propaguje wciąż wielu autorów (ALVAREZ 2003, VERMEIJ 2004, BAILER-JONES 2009).

Po prawie 40 latach poszukiwań jest pewne, iż poza granicą K-T nie ma przekonujących dowodów (wielki krater, rozpowszechniony kwarc szokowy, mikrotektyty, anomalie geochemiczne, osady tsunami) na dominujący udział impaktu w kreowaniu stresu środowiskowego podczas wielkich kryzysów biotycznych (HALLAM 2006, WARD 2007). Nie można jednak wykluczyć dewastatorskiej roli impaktów w skali regionalnej, dobrze znanej z kenozoiku. Z obecności kraterów wynika, iż takie epizody na pewno miały miejsce przede wszystkim w trakcie stopniowego załamywania się globalnego ekosystemu w późnym dewonie i w późnym triasie. Z drugiej strony, chęć znalezienia dowodów na impaktową genezę największego wymierania na granicy permu z triasem doprowadziła do serii pomyłek w analizach geochemicznych (izotopy helu w fullerenach¹⁰) i błędnych interpretacji struktur geologicznych jako kraterów (nawet w publikacjach w *Science* – patrz WARD 2007). Tego typu „syndrom oczekiwania”, skutkujący rozumowaniem na zasadzie błędnego koła, powtarza się w przypadku prawie wszystkich epizodów większych zaburzeń biosfery – korelowany niegdyś z granicą T-J krater Manicouagan o średnicy 100 km we wschodniej Kanadzie okazał się kilkanaście milionów lat starszy. W skrajnym przypadku, doprowadziło to nawet do kreowania nieistniejących wymierań przy iluzorycznych przesłankach na upadek bolidu, a niektóre zmiennie datowane kratery (np. australijski Woodleigh) wiązano po kolei z kilkoma zdarzeniami biotycznymi.

W tej frustrującej sytuacji nawet ALVAREZ (2003) w podsumowaniu konkluduje, iż jedynie pogranicze K-T miało dostateczny potencjał fosylizacyjny do jednoznacznego zachowania zapisu kolizji z obiektem kosmicznym. Wyłączając z rozważań wciąż pełen tajemnic początkowy okres rozwoju naszej planety, obecnie szala wyraźnie się przechyliła w stronę lobby Plutona i scenariuszy ogólnoświatowego kryzysu spowodowanego kataklizmem wulkanicznym. Przedstawiane one były od początku debaty jako wyłącznie ziemski paradigmat dla wieloetapowych katastrof eko-

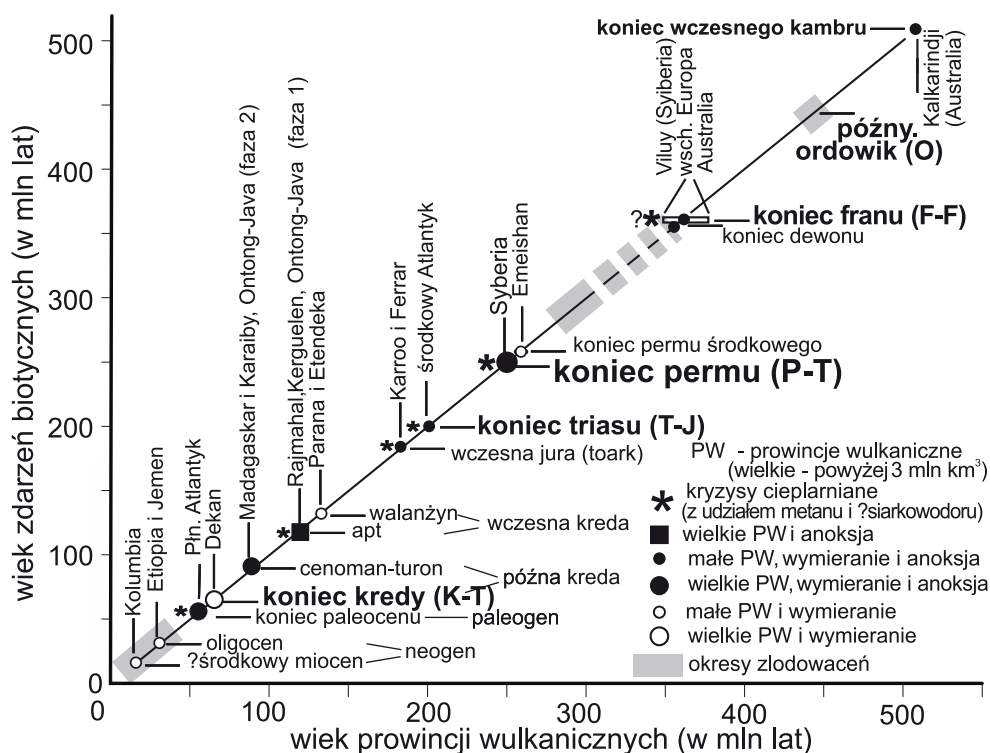
logicznych, uwarunkowanych dopływem potężnego strumienia rozgrzanej materii z jądra Ziemi, w strefach zwanych „plamami gorąca”. Są to okresowe procesy, istotne dla dynamiki wnętrza planety i odgazowania jej płaszcza, zgodnie z modelami erupcji superpióropusza płaszcza (ang. mantle superplume) i nieregularnie „bijącego serca” planety (COURTILLOT 1999).

Zmiany składu atmosfery prowadzące do ocieplenia klimatu (ang. greenhouse effect) są od dawna dobrze udowodnione dla środkowokredowego okresu aktywności superpióropusza południowego Pacyfiku. Zwracano również uwagę na dużo bardziej destrukcyjne skutki wielkoskalowych wylewnych erupcji typu bazaltowego na kontynentach (ang. continental flood basalt volcanism). Ogromne pokrywy zastygłej lawy o kilkukilometrowej łącznej grubości tworzą dziś wyżynne masywy w formie gigantycznych schodów, zwane trapami¹¹. Jest to geologiczny zapis wypływu z rozległych pęknięć w skorupie ziemskiej setek potoków lawowych o małej lepkości, z których każdy osiągał w ciągu 10 lat długość nawet 100 km i objętość rzędu setek i tysięcy km³. Pierwotny zasięg pokryw jest trudny do odtworzenia, gdyż obecnie są one w dużym stopniu zerodowane bądź przykryte osadami młodszymi. Erupcje, które spowodowały powstanie trapów syberyjskich, największych w fanerozoicznej historii Ziemi, mogły pokrywać ponad 4 mln km², a ich łączną objętość szacuje się nawet na 16 mln km³. Pulsacyjna aktywność wywołanażywieniem superpióropusza syberyjskiego trwała przypuszczalnie nie mniej niż 15 mln lat, ale z maksymalnym natężeniem u progu triasu w przedziale około 600 tys. lat. Dla porównania, największy w czasach historycznych wybuch wulkanu Eldgjá na Islandii w 934 roku spowodował wypływ zaledwie 19,6 km³ lawy w ciągu 3–8 lat, a obecne średnie tempo erupcji w skali globalnej wynosi 1,5 km³ na rok.

Spazmy aktywności wulkanicznej na tak wielką skalę, skumulowane w relatywnie krótkich okresach czasu geologicznego (poniżej 1 mln lat), musiały oznaczać uwalnianie potężnych ilości gazów, w tym związków chloru, fluoru, siarki oraz dwutlenku węgla. W połączeniu ze znaczną emisją pyłów docierających do górnych warstw atmosfery

¹⁰Cząsteczki składające się z parzystej liczby atomów węgla, tworzące zamkniętą, pustą w środku bryłę, np. kulista cząsteczka C₆₀.

¹¹Od szwedzkiego trappa, oznaczającego schody.



Ryc. 3. Korelacja czasowa między erupcjami prowincji wulkanicznych (PW) i globalnymi zdarzeniami biotycznymi (zmieniony Ryc. 1 z HOUGH i współaut. 2006, oparty na diagramach publikowanych uprzednio w COURTILOT 1999 oraz COURTILOT i RENNE 2003).

Wielkość symboli pokazuje objętość PW; oceaniczne zdarzenia beztlenowe (anoksyjne) są zaczernione. Zauważmy, że tylko jeden epizod wulkanizmu i anoksji nie zbiega się ze znaczącym kryzysem biotycznym, a większość erupcji koreluje z warunkami skrajnego niedotlenienia (por. WIGNALL 2005).

wpływało to na długofalowe pogorszenie klimatu. Rosnąca precyzja datowań radiometrycznych pokryw bazaltowych w wielkich prowincjach wulkanicznych (ang. large igneous provinces) wskazuje na coraz bardziej wiarygodną koincydencję tych kataklizmów z wielkimi i średnimi wymieraniami w całym fanerozoiku, poczynając od wczesnego kambru (Ryc. 3, Tabela 3).

Erupcje podmorskie, tworzące rozległe bazaltowe plateau dna oceanicznego, wydają się pełnić rolę generalnie stymulującą w ewolucji ekosystemów oceanicznych (por. VERMEIJ 2004), jako źródło ciepła i pierwiastków biofilnych (Fe, Si). Doprowadzały one jednak czasami, zwłaszcza w trakcie szeregu zdarzeń biotycznych kredy, do zmian cyrkulacji, rozległej eutrofizacji, wzrostu bioprodukcji i globalnych epizodów deficytu tlenu, połączonych z uwalnianiem podstawowego nutrientu, czyli fosforu z osadów dennych.

W przypadku zagłady kończącej okres kredy, decydujące znaczenie miał fakt, że wówczas doszło do nałożenia się skutków środowiskowych obu rodzajów kataklizmów o zasięgu globalnym: aktywnego miliony lat wulkanizmu lawowego (trapy Dekanu) z krótkotrwałym (miesiące i lata) i czynnikiem pozaziemskim¹². Coraz więcej przesłanek świadczy o decydującym znaczeniu gwałtownych zmian składu atmosfery wywołanych bezpośrednio i pośrednio kataklizmem wulkanicznym w trakcie wielu innych kryzysów biotycznych. Wciąż nie do końca jest jasne, jaką rolę w tym kontekście odgrywają różne rozkłady czasowe erupcji (długie okresy przerw sprzyjały odradzaniu ekosystemów) i skład chemiczny magmy. Ekspozowany cały czas jest lawowy wulkanizm zasadowy typu hawajskiego, ubogi w krzemionkę, gdy ma miejsce spokojny wypływ law bazaltowych. A przecież znane są różne wersje gwałtownych

¹²Niektórzy badacze ograniczają niszczycielską rolę impaktu Chixculub i dopatrują się dodatkowych zdarzeń tego typu.

Tabela 3. Podsumowanie proponowanych pierwotnych przyczyn (impakt *vs* wulkanizm), zmian klimatu (por. Ryc. 4) oraz wahań poziomu morza dla wybranych kryzysów biotycznych w fanerozoiku (na podstawie Tabeli 1 w RACKI 1999 i Ryc. 9.1. w HALLAM 2006).

Kryzys biotyczny	Ranga (WALLISER 1996)	Impakt	Wulkanizm	Ochłodzenie	Ocieplenie	Regresja	Anoksja/ transgresja
Późny wczesny kambr	III		?OT		?O		●
Późny ordowik	I		?OE	●	○	●	●
Fran-famen	I	?O	OT,?E	●	○	○	●
Dewon-karbon	II		?E	●			●
Perm-środkowy-górny	II		●T			●	
Perm-trias	I		●T		●	○	●
Trias-jura	I	?O	●T		●	●	○
Wczesna jura (toark)	IV		●T		●		●
Cenoman-turon	III		●O	○			●
Kreda-paleogen	I	●	●T	●		●	○
Paleocen-eocen	IV		●T		●		●
Eocen-oligocen	III	○	E	●			

● udokumentowany związek; ○ możliwy związek; prowincje wulkaniczne typu lawowego: kontynentalne (trapy, T) i oceaniczne (O); prowincje wulkaniczne typu eksplozywnego (E)

erupcji typu eksplozywnego, zapisanych grubymi do 700 m pokładami popiołów wulkanicznych. Jest to zjawisko typowe dla gęstych law kwaśnych, bogatszych w krzemionkę, co prowadziło do łatwego zasklepienia komina i krateru. W przypadku wielu prowincji wulkanicznych, zwłaszcza syberyjskiej, miało

zresztą miejsce współwystępowanie oba typów erupcji. Trzeba wspomnieć na koniec o zagadkowej super-eksplozywnej odmianie wulkanizmu kimberlitowego¹³, która też mogła się przyczynić do katastrof ekologicznych w późnym dewonie i w końcu permu.

NOWY PARADYGMAT?

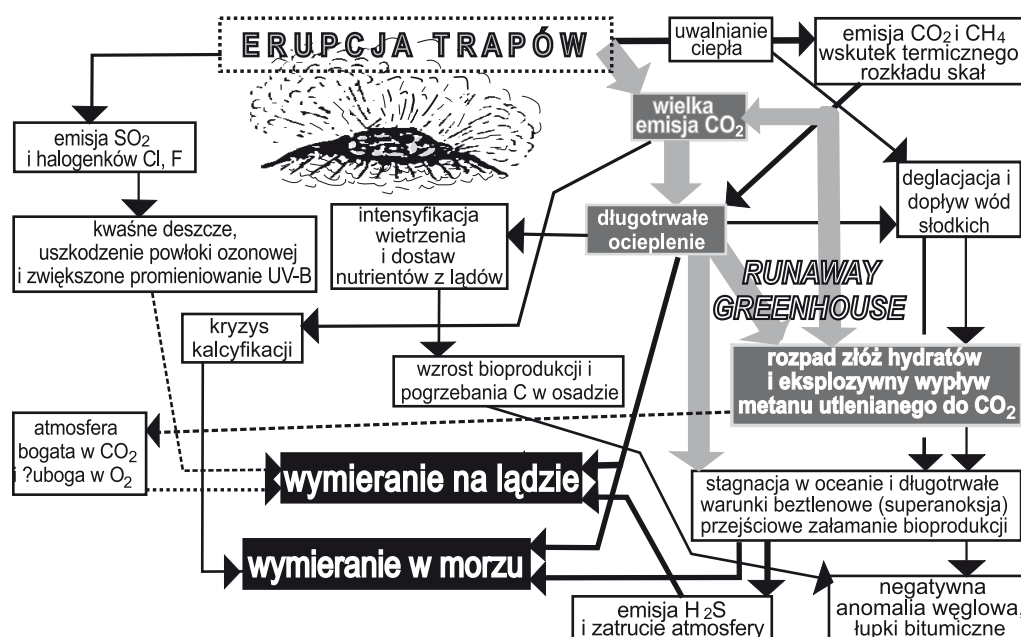
Ścisły związek różnorodności biologicznej z klimatem był oczywisty od czasu pracy von Humboldta z początku XIX w., choćby w postaci gradientu wynikającego z szerokości geograficznej. Wysoka temperatura tworzy energetyczną podstawę zwiększonego zróżnicowania przez rozwój większych populacji, bardziej odpornych na stres, o większej efektywności metabolicznej i eksploatujących węższe nisze ekologiczne. Zdaniem ERWINA (2009), analizującego standaryzowane trendy makroewolucyjne na podstawie PDP, największa morska bioróżnorodność w fanerozoiku przypada w głównej mierze na okresy ciepłe.

Szczególnie prace WIGNALLA (2005, 2007) doprowadziły do coraz szerszego

uznania scenariusza wulkanicznego efektu cieplarnianego (ang. volcanic greenhouse), z zastosowaniem do najstraszliwszego z kataklizmów u zarania ery mezozoicznej. Wzrost temperatury, potwierdzony w zapisie kopalnym danymi botanicznymi, geochemicznymi (izotopy tlenu) i charakterystyką paleogleb¹⁴, ma być inicjowany wzmożonym dopływem dwutlenku węgla w wyniku tworzenia się prowincji wulkanicznych. Przy koncentracji CO₂ w atmosferze wyższej kilkanaście razy niż dziś (patrz en.wikipedia.org/wiki/File:Phanerozoic_Carbon_Dioxide.png), po przekroczeniu pewnej wartości progowej temperatury, efekt cieplarniany był kaskadowo przyspieszany przez olbrzymie ilości metanu (scenariusz runaway gre-

¹³Erupcje tego typu są związane z gwałtownym wzrostem ciśnienia w czasie szybkiego wznoszenia się bogatej w gazy magmy, które prowadzi do niezwykle silnej eksplozji (por. model inicjowanych w płaszczu Ziemi „strzałów Verne’a” – PHIPPS MORGAN i współaut. 2004). Z tego typu skałami związane są pierwotne złoża diamentów.

¹⁴W klimacie gorącym i wilgotnym powstają czerwone, silnie odwapniane gleby (np. lateryty), bogate w wodorotlenki żelaza.



Ryc. 4. Schemat powiązań przyczynowo-skutkowych, prowadzących do kaskady zmian środowiskowych inicjowanych przez wielką kontynentalną erupcję bazaltową, widocznych w masowej zagładzie organizmów w skali światowej, na przykładzie erupcji syberyjskich i wymierania późno-permskiego (na podstawie Ryc. 6 w RACKI i WIGNALL 2005).

Grube szare strzałki pokazują podstawowy łańcuch sprzężeń odpowiedzialnych za „rozpędzony” efekt cieplarniany wskutek uwolnienia metanu (szczegółowa prezentacja katastrofy metanowej patrz www.killerinourmidst.com/), z zaznaczeniem roli zatrucia oceanu i atmosfery siarkowodorem oraz termicznych oddziaływań kontaktowych magmy powodujących znaczący wzrost dopływu gazów cieplarnianych. Bardziej spekulatywne procesy dotyczące wymierania lądowego zaznaczono linią przerywaną (WIGNALL 2005, 2007).

enhouse; Ryc. 4). Gaz ten uwalniał się z oceanicznych i polarnych złóż hydratów¹⁵ do atmosfery, gdzie był utleniony do dwutlenku węgla. Współczesne hydraty, trwałe tylko w niskich temperaturach, są silnie wzbogacone w lekki izotop węgla ^{12}C . I to właśnie zapis izotopowy węgla w postaci negatywnej anomalii naprowadził na ślad katastrofalnego w skutkach rozpadu hydratów i uwolnienia metanu. Podkreśla się też ostatnio, może nawet i ważniejszą, rolę produkcji metanu w wyniku termicznego oddziaływania intrudującej lawy na otaczające skały bogate w materię organiczną (np. pokłady węgla i złoża węglowodorów), podobnie jak potężnych emisji CO_2 i SO_2 w wyniku odgazowania z podgrzewanych ewaporatów i węglanów (GANINO i ARNDT 2009). Co ciekawe, takie same procesy zaszły w ekspresowym tempie w trakcie impaktu Chicxulub.

Na dodatek, raptowne ocieplenie skutkowałoubożeniem w tlen nie tylko atmosfery (w procesie utleniania metanu), ale i wody oceanicznej, gdzie deficyt tlenu objął kolumnę wody sięgającą strefy fotycznej. Wskazuje na to rozwój zielonych bakterii siarkowych (Chlorobiaceae), udokumentowany za pomocą skamieniałości molekularnych z grupy izoprenoidów. Jest to skumulowany efekt kilku procesów (Ryc. 4):

- malejącej rozpuszczalności tlenu w wodzie wraz ze wzrostem jej temperatury;
- osłabienia cyrkulacji oceanicznej w wyniku zmniejszenia gradientu temperatur między równikiem a biegunami – rozgrzane wody przypowierzchniowe przestały zatem służyć na dno i dostarczać tlen do stref głębszych;
- zwiększonej bioproduktywności wskutek użyźniania oceanu w wyniku dostaw nu-

¹⁵Hydraty (wodziany) metanu, to lodowa substancja krystaliczna złożona z cząsteczek i metanu uwięzionych między dipolami wody, powstająca w obecności odpowiedniej ilości metanu (gazu ziemnego), pochodzącej najczęściej z fermentacji beztlenowej, przy odpowiedniej kombinacji ciśnienia i temperatury.

trientów w trakcie procesów wulkanicznych oraz z intensywnie wietrzejących łądów w warunkach ciepłych i wilgotnych.

W ten sposób znaleziono wreszcie przyczynową więź między od dawna znanym zabójczym czynnikiem morskim w postaci braku życiodajnego tlenu, zapisanego w postaci czarnych osadów bitumicznych w interwałach wielu zdarzeń biotycznych, a dewastacją ekosystemów łądowych widoczną w całkowitym zaniku permskiej flory węglotwórczej (MCELWAIN i PUNYASENA 2007). Scenariusze katastrofalnego wulkanicznego lata obejmują zatem złożony ciąg współzależnych zmian klimatycznych i środowiskowych prowadzących do katastrofalnych skutków biotycznych (Ryc. 4).

Warto wymienić jeszcze dwa inne czynniki związane z erupcjami o wielkości prowincji wulkanicznych (WIGNALL 2005, 2007): (1) postępujące zakwaszenie oceanu w warunkach atmosfery bogatej w CO₂ powoduje kryzys kalcyfikacji, widoczny przede wszystkim w planktonie wapiennym i rafotwórczych koralowcach (jak to obserwujemy współcześnie; PÖRTNER 2008) oraz, w skrajnym przypadku, (2) możliwość uszkodzenia powłoki ozonowej w przypadku wzmożonej emisji halogenków (a być może i siarkowodoru): mutagenne efekty zostały opisane z flory łądowej przeżywającej wymieranie P-T. Zdaniem VERMEIJ'A (2004) należy jednak zawsze zakładać znaczne fluktuacje bioprodukcji, gdyż jedynie jej totalne załamanie – nawet krótkotrwałe – prowadzi do szczególnie głębokich, oddolnych perturbacji w skali biosfery (ang. bottom-up extinction). To wygłodzenie zapisane jest przede wszystkim w postaci skarłalej fauny przeżywającej (tzw. efekt lili-puci; TWITCHETT 2001; por. KNOLL i współaut. 2007), syndrom opisany po raz pierwszy z kryzysów sylurskich graptolitów przez URBANKA (1993). Z symulacji komputerowych cykli biogeochemicznych węgla i fosforu wynika, iż taki chwilowy krach piramidy troficznej mógł mieć miejsce w przypadku nagłego obniżenia tempa cyrkulacji oceanicznej i przejścia w stan oceanicznej stagnacji (HALLAM i WIGNALL 1997).

Niezbyt zrozumiała jest rola epizodów oziębienia (zimy wulkanicznej), spowodowanych zapyleniem i – przede wszystkim – tworzeniem się aerozoli dwutlenku siarki w atmosferze, eksponowana przez wulkano-

logów w ocenie skutków współczesnych wybuchów wulkanów. Z geologicznego punktu widzenia miałyby one krótkotrwały charakter i poprzedzały jedynie zasadniczą fazę kryzysu w czasie skrajnego przegrzania Ziemi, takiego jak supergreenhouse na początku triasu (WIGNALL 2005, 2007). Najnowsze analizy inkluzji gazowych w lawach trapów Dekanu wykazują jednak dużo wyższe niż się spodziewano zawartości SO₂ i HCl. Skutki zmian atmosfery w wyniku jednego pulsu wylewu law bazaltowych mogły wręcz dorównywać tym wywołanym impaktem Chicxulub. Z drugiej strony, wychodząc z przykładowego interwału zlodowacenia kenozoicznego, CATHER i współaut. (2009) proponują komplementarny scenariusz wiążący fale zimna z długotrwałym wulkanizmem eksplozywnym typu kwaśnego, z wielkimi erupcjami o objętości wyrzucanego materiału rzędu 10²–10⁴ km³. Inicjalną rolę miała pełnić jednak oceaniczna eutrofizacja żelazem przez wielkie masy krzemionkowego pyłu wulkanicznego¹⁶, powodujące gwałtowny wzrost bioprodukcji i w konsekwencji długotrwałą redukcję poziomu atmosferycznego CO₂ (efekt antycieplarniany). Niewykluczone, iż ten mechanizm funkcjonował w trakcie wymierania ordowickiego i w późnym dewonie, zwłaszcza blisko przełomu z karbonem. Dochodziło wówczas do fal raptownych ochłodzeń, rzędu nawet 10°C w obszarach tropikalnych, a nawet i przejściowych zlodowaceń w warunkach generalnie ciepłego klimatu. Szło to w parze ze zmianami cyrkulacji oceanicznej i obiegu nutrientów oraz znacznym obniżeniem poziomu mórz (HALLAM i WIGNALL 1997, ERWIN 2009). Właśnie ekstremalne oscylacje klimatu typu interrupted greenhouse mogły być szczególnie zabójcze (patrz PÖRTNER 2008), w pierwszej kolejności dla ekosystemów rafowych.

Zmiany klimatu były postrzegane do niedawna jako niezależna grupa przyczyn wymierań, wiązanych ze zmianami paleogeograficznymi i oceanograficznymi, periodyczną zmiennością ziemskiej orbity, czy też zwiększonym tempem wietrzenia i tym samym pochłaniania CO₂ po wypiętrzeniu łańcuchów górskich. W tym nowym paradygmacie zostały one wplecione – na różne sposoby – w kaskadę ekosystemowych reakcji na wzmożoną aktywność wulkaniczną. Podobnie wtórnym echem dynamicznych procesów w górnym płaszczu Ziemi, inicjujących aktywizację

¹⁶Limitujące produkcję pierwotną żelazo, zawarte w pyłe wulkanicznym w reaktywnym szkliwie (do 3% Fe) i jako zaabsorbowane z aerozoli sole metalu, jest szybko uwalniane w reakcji z wodą morską w strefie fotycznej.

magmową, może się okazać już wkrótce inny czynnik stresu globalnego (model „geohiccup” HALLAMA i WIGNALLA 1999). Spekuluje się, iż zbliżanie się ognistego czoła pióropusza do skorupy kontynentalnej powoduje regionalne wybrzuszenie (ang. doming) płyt litosfery do wysokości 500–1000 m, a zatem regresję i zanik płytkich mórz szelfowych w tej części świata. Z erupcją wiąże się z kolei szybkie opadnięcie tego typu nabrzmięń i rozwój transgresji. Taki przebieg zdarzeń, niezależnie od szeregu innych czynników kontrolujących stan oceanu¹⁷, był pierwotnie proponowany dla wymierania T-J, ale mógł mieć miejsce i w trakcie szeregu innych kryzysów związanych z gwałtownymi wahaniami poziomu mórz (Tabela 3).

W tle wielkiej katastrofy późnopermskiej leży jednak splot szeregu nieszczęśliwych i bezprecedensowych okoliczności w sprzęgniętym systemie biosfera-hydrosfera-atmosfera, ujętych w trzy różne skale czasu (RACKI i WIGNALL 2005):

1. Unikatowy układ paleogeografii późnego karbonu i permu (jeden superkontynent Pangea rozciągający się od bieguna do bieguna i jeden superocean Pantalassa) prowadził w ciągu wielu dziesiątków milionów lat do narastającego stresu środowiskowego. Był to skutek coraz bardziej suchego i gorącego klimatu z powodu ograniczonego wiązania CO₂ w osłabionych procesach wietrzenia chemicznego, co rzutowało na zmiany oceanograficzne w kierunku osłabienia systemu cyrkulacji i oligotrofizmu.

2. Początki wielofazowego wulkanizmu syberyjskiego (w pobliżu bieguna północnego) i w południowych Chinach około 260 mln lat temu skutkowały dodatkowymi zmianami klimatu i gwałtownymi zaburzeniami cyrkulacji w oceanie w wyniku katastrofalnego dopływu wód słodkich w strefach subpolarnych blokujących wymianę wód powierzchniowych i przydennych. W efekcie doszło do pierwszej fali wymierań 9 mln lat przed końcem permu (Ryc. 2).

3. Główna faza syberyjskiego kataklizmu wulkanicznego około 251 mln lat temu stanowi tylko końcowe ogniwo w tym łańcuchu nieszczęść. Doprowadziła ona do ogromnej erupcji metanu i w konsekwencji do ekstremalnego ocieplenia o około 6°C. Zaburzeniom klimatu sprzyjała cieńsza warstwa atmosfery w strefie podbiegunowej, a skalę zniszczenia pogłębił przypuszczalnie dopływ zabójczego siarkowodoru, wytwarzanego masowo przez pewne grupy bakterii w warunkach beztlenowych w prawie martwym przez kilka milionów lat(!) oceanie (WARD 2007, WIGNALL 2007). Wszystkie te pozytywnie sprzężone mechanizmy dały w sumie w ciągu setek tysięcy lat efekt totalnej dewastacji biosfery morskiej i lądowej (Ryc. 4). Dobroćliwa matka Ziemia ostatecznie zatriumfowała, przywracając ostatecznie w triasie środkowym globalny ekosystem do życia – procesy wietrzenia i stopniowo odradzająca się biosfera doprowadziły do usunięcia nadmiaru gazów cieplarnianych, ochłodzenia klimatu i uruchomienia cyrkulacji oceanicznej.

UWAGI KOŃCOWE

1. Informacje, których dostarczają nam skały i skamieniałości, mimo wielu ograniczeń powodowanych ich fragmentarycznością i geologicznie uwarunkowanym nierównomiernym opróbowaniem, mogą służyć do odtwarzania sygnałów biologicznych kształtujących procesy dywersyfikacji, w tym wielkich wymierań i występujących po nich radiacji adaptatywnych. W tym sensie nie uległo dezaktualizacji przesłanie Darwina, iż zapis kopalny jest cennym źródłem informacji o dziejach życia. Dalsze próby ogranicze-

nia wpływu ww. zniekształceń, zwiększenie precyzji datowań granic geologicznych czy wreszcie wychodzenie poza euro-amerykańską domenę geograficzną, będą służyły kolejnym przybliżeniom do prawdziwego obrazu ewolucji.

2. Analizy taksonomiczne rozwoju różnicowania biologicznego, polegające na statystykach wystąpień taksonów jako samodzielnych całości, stają się powoli przeżytkiem. Należy dążyć, w miejsce podatnych na błędy przybliżeń globalnych, do konstruowania re-

¹⁷Raptowne zmiany poziomu wód oceanicznych są z reguły łączone ze zmianami klimatycznymi poprzez wiązanie wielkiej masy wody morskiej w czasach lądolodów podczas zlodowaceń i uwalnianie jej w trakcie deglacjacji. W fanerozoiku dominują jednak okresy ciepłe, bez zlodowaceń (Ryc. 3), i poszukiwanie innych mechanizmów, w pierwszej kolejności tych stymulowanych procesami zachodzącymi w skorupie ziemskiej (tzw. tektonicznymi), jest wciąż sprawą otwartą.

gionalnych baz danych, obejmujących możliwie szeroki zakres środowisk i stref klimatycznych oraz służących poznaniu dynamiki przestrzennej biosfery (JABLONSKI 2008). Filogenetyczne podejście do analiz bioróżnorodności – używanie kladogramów i danych molekularnych – jest koniecznym warunkiem dalszego uwiarygodnienia rekonstruowanych procesów makroewolucyjnych (BENTON 2009a, b).

3. Na podstawie nawet najbardziej wyszukanych analiz redukcji bioróżnorodności trudno precyzyjnie zdefiniować grupę wielkich kryzysów biotycznych, a na pewno nie można mówić o jednorodnej wielkiej piątce wymierań, ze względu na ich zmienną intensywność, selektywność i wymiar czasowy. Dlatego należy szukać innych wskaźników utraty historii ewolucyjnej niezależnych od tych wciąż niepewnych statystyk (ERWIN 2008).

4. Relacje między kryzysami różnorodności w ekosystemach morskich i lądowych wymagają dalszych wyjaśnień. Życie lądowe jest znacznie słabiej poznane w tych kategoriach, mimo iż jest dziś 25 razy bardziej różnorodne niż w morzu. Dlatego też być może zdarzenia biotyczne w kenozoiku nie wszystkie muszą być jedynie małymi wymieraniami.

5. Fizjologiczne podejście stwarza perspektywę pełniejszego zrozumienia selektywnego przeżywania w okresach globalnego stresu. Mogło ono trwać miliony lat i stwarzać unikatową okazję do powstania nowych ekspansywnych grup, jak dowodzi tego historia planktonu morskiego po wymieraniu P-T. Według badań KNOLLA i współaut. (2007), perturbacje wynikające z ekstremalnego ocieplenia klimatu (lub jego wielkich oscylacji?), anoksji i wzrostu koncentracji siarkowodoru oddziaływały synergistycznie na metabolizm organizmów, przyczyniając się do ich skrajnie podwyższonej śmiertelności. Dla procesów odradzania z grup skrajnie eurytopowych kluczowy wpływ miały z kolei warunki cieplarniane i podwyższone koncentracje CO₂, a więc bodźce funkcjonujące i w ekosystemach dzisiejszych (PÖRTNER 2008).

6. Związek przyczynowy kryzysów biotycznych z wulkanizmem staje się coraz bardziej oczywisty, a jednoznacznie udowodniona rola impaktu jako „kropki nad i” w dłuższym kryzysie – ograniczona do wymierania K-T (Ryc. 3–4 i Tabela 2). Ziemia doświadczyła w swej historii szereg

epizodów pogorszenia klimatu, mających swe pierwotne źródła w jej rozgrzanym wnętrzu, wpływających być może też i na zmiany poziomu mórz. Zdynamizowany erupcjami metanu z ogrzanego dna oceanu i topniejącej zmarzliny, ekstremalny efekt cieplarniany staje się atrakcyjnym scenariuszem, szczególnie dla apokaliptycznej zapasności życia w końcu permu. Raptowne przegrzanie, na szczęście sprzężone zwrotnie z procesami życia i wietrzenia, wyjaśnia nadto niespotykaną skalę deficytu tlenu w oceanie, a przede wszystkim jednoczesną hekatombę w morzach i na lądzie. Podstawowy ciąg zdarzeń w tym modelu obejmuje wulkanizm → globalne ocieplenie → warunki anoksji → kryzys biotyczny, i jest widziany przez wielu badaczy jako główny czynnik determinujący destabilizację systemu biosfera-hydrosfera-atmosfera. Innymi słowy, w poszukiwaniu przyczyn nie trzeba się wcale odrywać od macierzystej planety, gdyż to dwutlenek węgla staje się coraz bardziej uznanym niewidzialnym sprawcą seryjnych morderstw na biosferze. Nic dziwnego, że WARD (2007) propaguje już – w miejsce teorii impaktu – nowy paradygmat pod nazwą greenhouse extinction, a dziennikarze piszą o planecie ugotowanej na twardo i sprawnej biologicznej fabryce, która doprowadziła do tego, iż nad Ziemią unosił się zapach zgniłych jaj (HOŁDYS 2007).

7. Szeroka współpraca specjalistów z wielu dziedzin nauk przyrodniczych pozostaje niezbędna przy dalszym poznawaniu uwarunkowań katastrof ekologicznych w historii Ziemi. Poznanie przeszłości geologicznej jest warunkiem wstępnym do lepszego prognozowania zmian ekosystemowych w niedalekiej przyszłości naszej planety. Nawet jeśli czynnik sprawczy jest unikatowy w jej dziejach, a poziom CO₂ – relatywnie niski, to zmiany zaledwie rzędu 2°C będą skutkować globalnym spustoszeniem (WARD 2007). Dzieje życia obfitują w tak różnorakie przypadki losowe, że grzechem będzie nie skorzystać z tych lekcji pobranych przez naszych przodków na różnym etapie ewolucyjnego rozwoju.

Dziękuję następującym wydawcom za wyrażenie zgody na wykorzystanie ilustracji w niniejszym artykule: The American Association for the Advancement of Science, The Paleontological Society, Elsevier Ltd, Elsevier Masson SAS, Wiley-Blackwell i Cambridge University Press.

MASS EXTINCTIONS AND THEIR CAUSES

Summary

Mass extinctions are relatively brief interval of geologic time distinguished by a distinctive increase in the extinction rate experienced by more than one geographically wide-spread higher taxon, resulting in a transient drop of the global biodiversity (and several other ecosystem perturbations, including carbon cycling). Macroevolutionary role of the catastrophic events has attracted an enormous attention, but this is involved in many highly controversial matters. The incompleteness and biases of the fossil record are comprehensively discussed recently for the global diversity statistics, but, as shown by sampling standardization and more reliable counting strategies, they do not essentially obscure recognizing peaks of extinction rate. On the other hand, other metrics of past loss of evolutionary history are requested, as well as more common application of phylogenetic

approaches. Information on biological selectivity must be combined with regional environmental and geographic patterns to indentify the actual complexity of extinction events and ways of the ecosystem recovery, also in the context of ongoing biodiversity crisis promoted by the anthropogenic greenhouse effect. Even the "big five" mass extinctions are certainly heterogeneous group in effect and in cause, and primary kill mechanisms are still conjectural. Volcanic greenhouse scenario, with a stimulating role for CO₂ emissions and release of methane from gas hydrate reservoirs due to the eruption of large igneous provinces, seems to be an emerging paradigm in place of so previously highlighted impact theory. Volcanism → global warming → oceanic anoxia → mass extinction model is therefore currently seen as a main determining factor in the biosphere history.

LITERATURA

- AGER D. 1993. *The New Catastrophism. The Importance of Rare Events in Geological History*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- ALROY J., 2008. *Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 105 (Suppl. 1), 11536-11542.
- ALROY J., ABERHAN M., BOTTJER D. J., FOOTE M., FÜRSTICH F. T., HARRIES P. J., HENDY A. J. W., HOLLAND S. M., IVANY L. C., KIESSLING W., KOSNIK M. A., MARSHALL C. R., MCGOWAN A. J., MILLER A. I., OLSZEWSKI T. D. i współaut., 2008. *Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates*. Science 321, 97-100.
- ALVAREZ L. W., ALVAREZ W., ASARO F., MICHEL H., 1980. *Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction*. Science 208, 1095-1108.
- ALVAREZ W., 2003. *Comparing the evidence relevant to impact and flood basalt at times of major mass extinctions*. Astrobiology 3, 153-161.
- BAILER-JONES C. A. L., 2009. *The evidence for and against astronomical impacts on climate change and mass extinctions: a review*. Int. J. Astrobiology 8, 213-219. <http://www.mpia-hd.mpg.de/~cal/astimpact.ija.pdf>
- BAMBACH R. K., 2006. *Phanerozoic biodiversity mass extinctions*. Annu. Rev. Earth Planet. Sci. 34, 127-155.
- BAMBACH R. K., BUSH A. M., ERWIN D. H., 2007. *Autecology and the filling of ecospace: key metazoan radiations*. Palaeontology 50, 1-22.
- BENTON M. J., 2009a. *The fossil record: biological or geological signal?* [W:] *The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology*. SEPKOSKI D., RUSE M. (red.). Univ. Chicago Press, Chicago, 43-59.
- BENTON M. J., 2009b. *The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time*. Science 323, 728-732.
- BRUSATTE S. L., BENTON M. J., RUTA M., LLOYD G. T., 2008. *Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs*. Science 321, 1485-1488.
- CATHER S. M., DUNBAR N. W., MCDOWELL F. W., MCINTOSH W. C., SCHOLLE P. A., 2009. *Climate forcing by iron fertilization from repeated ignimbrite eruptions: the icehouse-silicic large igneous province (SLIP) hypothesis*. Geosphere 5, 315-324.
- COURTILLOT V., 1999. *Evolutionary Catastrophes: The Science of Mass Extinction*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- COURTILLOT V. E., RENNE R., 2003. *On the ages of flood basalt events*. C.R. Geosci., 335, 113-140.
- DARWIN K., 2009. *O powstawaniu gatunków*. Wydawnictwo Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
- DZIK J., 2003. *Dzieje życia na Ziemi. Wprowadzenie do paleobiologii*. Wyd. III. PWN, Warszawa.
- DZIK J., NIEDŹWIEDZKI G., SULEJ T., 2008. *Zaskakujące uwieńczenie ery gadów ssakokształtnych*. Ewolucja, Biuletyn Muzeum Ewolucji Instytutu Paleobiologii PAN 3, 2-21.
- ERWIN D. H., 2008. *Extinction as the loss of evolutionary history*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 105, Supplement 1, 11520-11527.
- ERWIN D. H., 2009. *Climate as a driver of evolutionary change*. Current Biol. 19, R575-R583.
- GANINO C., ARNDT. N. T., 2009. *Climate changes caused by degassing of sediments during the emplacement of large igneous provinces*. Geology 37, 323-326.
- HALLAM A., WIGNALL P. B., 1997. *Mass Extinctions and their Aftermath*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- HALLAM A., WIGNALL P. B., 1999. *Mass extinctions and sea-level changes*. Earth-Sci. Rev. 48, 217-250.
- HALLAM T. 2006. *Ewolucja i zagłada. Wielkie wymieranie i jego przyczyny*. Prószyński i S-ka, Warszawa.
- HOFFMAN A. 1997. *Wokół ewolucji*. Wyd. II. PIW, Warszawa.
- HOŁDYS A. 2007. *Ziemia ugotowana na twardo*. Polityka 41, 114-116.
- HOUGH M. L., SHIELDS G. A., EVINS L. Z., STRAUSS H., HENDERSON R. A., MACKENZIE S., 2006. *A major sulphur isotope event at c. 510 Ma: a possible anoxia-extinction-volcanism connection during the Early-Middle Cambrian transition?* Terra Nova 18, 257-263.
- JABLONSKI D., 2002. *Survival without recovery after mass extinctions*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99, 8139-8144.
- JABLONSKI D., 2005. *Mass extinctions and macroevolution*. Paleobiology 31, 192-210.

- JABLONSKI D., 2008. *Extinction and the spatial dynamics of biodiversity* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 105 (Suppl. 1), 11528–11535.
- KIESSLING W., 2008. *Sampling-standardized expansion and collapse of reef building in the Phanerozoic*. Fossil Record 11, 7–18.
- KNOLL A. H., BAMBACH R. K., PAYNE J. L., PRUSS S., FISCHER W. W., 2007. *Paleophysiology and end-Permian mass extinction*. Earth Planet. Sci. Lett. 256, 295–313.
- MACHALSKI M., JAGT J. W. M., HEINBERG C., LANDMAN N. H., HÅKANSSON E., 2009. *Dańskie amonity - obecny stan wiedzy i perspektywy badań*. Przegl. Geol. 57, 486–493.
- MC ELWAIN J. C., PUNYASENA S. W., 2007. *Mass extinction events and the plant fossil record*. Trends Ecol. Evol. 22, 548–557.
- MCGHEE G. R., SHEEHAN P. M., BOTTJER D. J., DROSER M. L., 2004. *Ecological ranking of Phanerozoic biodiversity crises: ecological and taxonomic severities are decoupled*. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 211, 289–297.
- PAYNE J. L., FINNEGAN S., 2006. *Controls on marine animal biomass through geological time*. Geobiology 4, 1–10.
- PHIPPS MORGAN J., RESTON T. J., RANERO C. R., 2004. *Contemporaneous mass extinctions, continental flood basalts, and 'impact signals': are mantle plume-induced lithospheric gas explosions the causal link?* Earth Planet. Sci. Lett. 217, 263–284.
- PÖRTNER H. O., 2008. *Ecosystem effects of ocean acidification in times of ocean warming: a physiologist's view*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 373, 203–217.
- PURVIS A., 2008. *Phylogenetic approaches to the study of extinction*. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 39, 301–319.
- RACKI G., 1999. *Kontrowersje wokół przyczyn wielkich katastrof ekologicznych w historii Ziemi: podsumowanie debaty*. Przegl. Geol. 47, 343–348.
- RACKI G., WIGNALL P. B., 2005. *Late Permian double-phased mass extinction and volcanism: an oceanographic perspective*. [W:] *Understanding Late Devonian and Permian-Triassic Biotic and Climatic Events: Towards an Integrated Approach*. OVER J. MORROW J., WIGNALL P. B. (red.). *Developments in Paleontology and Stratigraphy* 20, Elsevier, Amsterdam, 263–297.
- RAUP D. M., 1992. *Extinction: Bad Genes or Bad Luck?* W. W. Norton & Co, Nowy Jork.
- RAUP D. M., SEPKOSKI J. J., 1982. *Mass extinctions in the marine fossil record*. Science 215, 1501–1503.
- SEPKOSKI J. J., BAMBACH R. K., RAUP D. M., VALENTINE J. W., 1981. *Phanerozoic marine diversity and the fossil record*. Nature 293, 435–437.
- STANLEY S. M., 2005. *Historia Ziemi*. Wyd. II. PWN, Warszawa.
- SMITH A. B., 2007. *Marine diversity through the Phanerozoic: problems and prospects*. J. Geol. Soc. Lond. 164, 731–745.
- TWITCHETT R. J., 2001. *Incompleteness of the Permian-Triassic fossil record: a consequence of productivity decline?* Geol. J. 36, 341–353.
- URBANEK A., 1993. *Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: a paleobiological model*. Hist. Biol. 7, 29–50.
- VERMEIJ G. J., 2004. *Nature: An Economic History*. Princeton Univ. Press., Princeton, NJ.
- WALL P. D., IVANY L. C., WILKINSON B. H., 2009. *Revisiting Raup: exploring the influence of outcrop area on diversity in light of modern sample-standardization techniques*. Paleobiology 35, 146–167.
- WALLISER O. H., 1996. *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. Springer-Verlag, Berlin.
- WARD P. D., 2007. *Under a Green Sky: Global Warming, the Mass Extinctions of the Past, and What They Can Tell Us About Our Future*. Harper Collins Publ., Nowy Jork.
- WEINER J., 2006. *Życie i ewolucja biosfery*. Wyd. II. PWN, Warszawa.
- WIGNALL P. B., 2005. *The link between large igneous province eruptions and mass extinctions*. Elements 1, 293–297.
- WIGNALL P. B., 2007. *The end-Permian mass extinction – how bad did it get?* Geobiology 5, 303–309.