

## Wielkie wymierania, strategie przżycia i odradzania się biocenoz z globalnych kryzysów — aktualny stan poznania

Danuta Peryt\*

*W fanerozoicznej historii Ziemi miało miejsce 7 epizodów wielkich wymierań. Typową sekwencję zdarzeń w procesie masowego wymierania zapoczątkowuje faza wymierania, po której następuje faza przetrwania, a następnie przychodzi faza odrodzenia. W oparciu o szczegółowe dane stratygraficzne, geochemiczne i paleontologiczne z wielu wielkich wymierań sporządzono model przetrwania, odradzania się i radiacji biocenoz z tych kryzysów (Harries & Kauffman, 1980, 1996). Taksony, które przetrwały kryzys środowiskowy, reprezentowane są przez gatunki, które stosowały różne strategie ekologiczne i biologiczne. Stwierdzono 16 potencjalnych mechanizmów lub strategii przetrwania; większość z nich jest powszechnie stosowana przez organizmy w normalnych warunkach środowiskowych. Można je zaliczyć do 6 szerszych grup obejmujących mechanizmy ewolucyjne, środowiskowe, związane z przystosowaniami żywieniowymi i życiowymi, dynamikę populacyjną, fizjologiczne i reprodukcyjne (Harries et al., 1996).*

**Słowa kluczowe:** wielkie wymierania, model masowego wymierania i odrodzenia biocenoz, mechanizmy przetrwania masowych wymierań

Danuta Peryt — Mass extinctions and mechanism of survival and recovery from global crises: an overview. *Prz. Geol.*, 47: 338–342.

*S u m m a r y. Seven major episodes of biological extinction in Phanerozoic history have been identified as times of mass extinctions. The typical sequence of events in a mass extinction is initiated by an extinction phase, during which diversity falls rapidly, followed by a survival phase of minimal diversity and then a recovery phase of rapid diversity increase. High-resolution stratigraphic, geochemical and paleontological data of several mass extinction intervals gave rise to a model for survival and recovery from mass extinctions in which the successful survival mechanisms are grouped into a series of characteristic stratigraphic patterns (Harries & Kauffman, 1980, 1996). It also turned out that the repopulation of the global ecosystem took place among ecologically and genetically diverse and complex taxa.*

*There are a number of potential adaptative traits by which some populations survived the rapid, large-scale environmental and ecological perturbations commonly associated with mass extinction intervals. Many of these are common traits operative during background conditions. These mechanisms can be subdivided into six primary groups: evolutionary, habitat, trophic/life habit, population dynamics, physiological and reproductive (Harries et al., 1996).*

**Key words:** mass extinctions, model of survival and recovery from mass extinction, survival mechanisms

W fanerozoicznej historii Ziemi czyli w ciągu ostatnich ponad 540 mln lat, miały miejsce epizody intensywnego wymierania, obejmujące znaczący procent świata organicznego w skali planetarnej. Zdarzenia te są zwykle nazywane masowymi lub wielkimi wymieraniami. Newell (1967) na podstawie zmian liczby rodzin w czasie fanerozoiku zidentyfikował masowe wymierania, które miały miejsce pod koniec kambru, ordowiku, dewonu, permu, triasu i kredy. Raup i Sepkoski (1982), analizując cały morski zapis kopalny, przedstawili zmiany w tempie wymierania (liczba wymarłych rodzin na milion lat) morskich bezkręgowców. Rezultaty ich wyliczeń potwierdziły większość wskazań Newella (1967). Pięć spośród sześciu wielkich wymierań rozpoznanych przez niego znalazło się na diagramie Raupa i Sepkoskiego (1982): w późnym ordowiku (aszgil), późnym dewonie (fran), w końcu permu, późnym triasie (noryk) i w końcu kredy (ryc. 1). Zostały one powszechnie zaakceptowane jako tzw. wielka piątka. Cztery lata później Raup i Sepkoski (1986), opierając się na tempie wymierania liczonym na poziomie rodzaju, wyróżnili dziewięć epizodów wielkich wymierań w fanerozoicznej historii Ziemi, dodając do wcześniejszej listy, wczesną jurę (pliensbach), późną jurę (tyton), środkową kredę (cenoman) i późny eocen (priabon) (ryc. 2). Jeśli pominąć wymierania z pliensbachu i tytonu, o regionalnym

zasięgu terytorialnym, to pozostanie siedem znaczących, globalnych epizodów wymierań, które bezdyskusyjnie mogą być uznane za masowe wymierania (Briggs, 1995).

### Charakterystyka masowych wymierań

Zdaniem Jabłońskiego (1986a) o masowym wymieraniu można mówić dopiero wtedy, gdy spełnione są trzy kryteria:

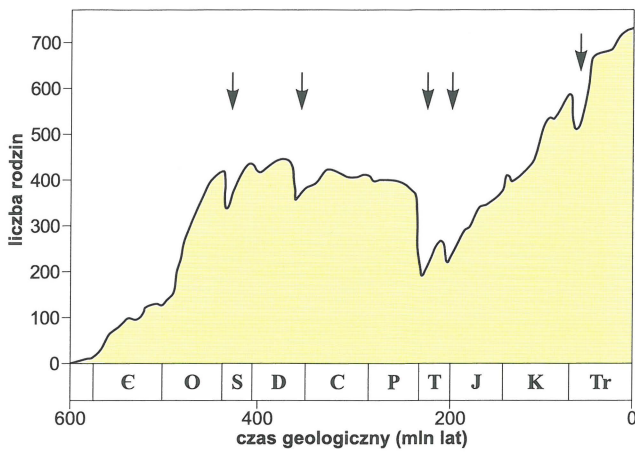
□ epizod wymierania musi być zdarzeniem krótkim w stosunku do średniego czasu trwania taksonu; dla rodzin morskich bezkręgowców okres przyspieszonego wymierania powinien być nie dłuższy niż 1–10 mln lat;

□ musi mieć znaczący zakres taksonomiczny (wymarcie wielu taksonów wyższej rangi) i geograficzny, np. masowe wymieranie z końca kredy dotknęło zarówno bentosowe mięczaki, 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 uznane za masowe wymieranie.

□ tempo wymierania musi być podwyższone, w stosunku do tła. Należy jednak zaznaczyć, że bardzo trudno jest to oszacować.

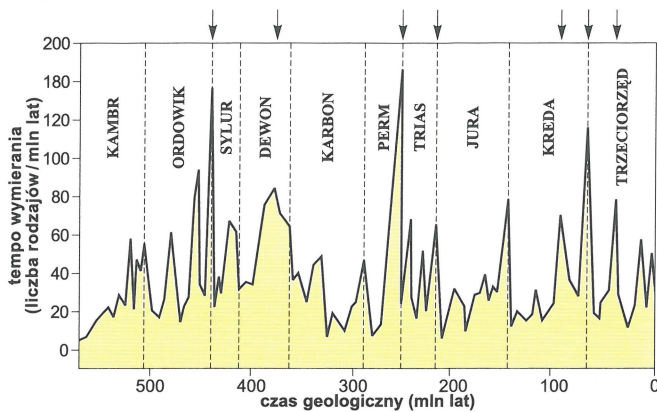
Tak więc masowe wymieranie powinno być rozpoznawalne jako względnie szybkie, równoczesne, i istotne (przynajmniej dwukrotne) podwyższenie tempa wymierania w stosunku do tła. Nie jest natomiast warunkiem koniecznym ogólny spadek zróżnicowania taksonomicznego. Nawet poważnym wymieraniem może towarzyszyć

\*Instytut Paleobiologii PAN, ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa, e-mail d.peryt@twarda.pan.pl



Ryc. 1. Krzywa zróżnicowania morskich bezkręgowców w czasie fanerozoiku. Za Raupem i Sepkoskim (1982)

Fig. 1. Marine family diversity during the Phanerozoic. After Raup and Sepkoski (1982)



Ryc. 2. Tempo wymierania w czasie fanerozoiku. Za Raupem i Sepkoskim (1986)

Fig. 2. Per-genus extinction rate during the Phanerozoic. After Raup and Sepkoski (1986)

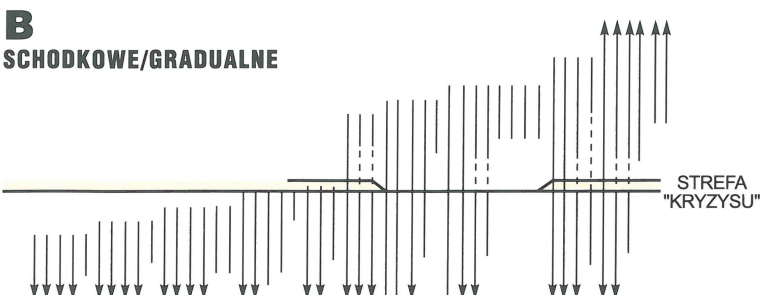
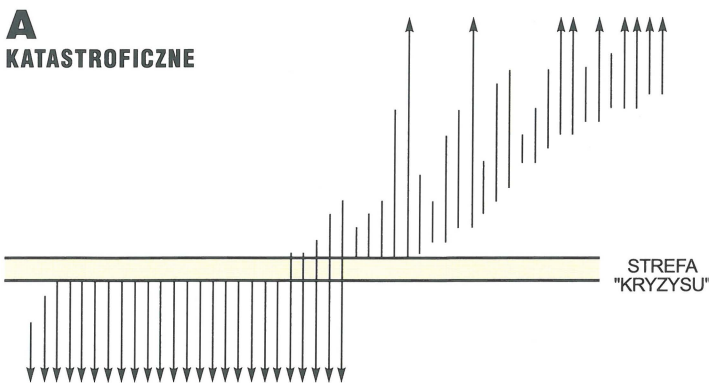
wystarczająco szybkie powstawanie nowych taksonów, aby zamaskować spadki zróżnicowania, przy dostępnym poziomie rozdzielczości stratygraficznej.

Według Hallama (1988) masowe wymierania są skutkiem rozpadu struktury ekosystemu wskutek katastroficznego zdarzenia, gdzie pod pojęciem katastrofa należy rozumieć zakłócenia biosfery, które wydają się równoważne na poziomie rozdzielczości, jaki można uzyskać z zapisu geologicznego.

Masowe wymierania bywały katastroficzne, kiedy większość taksonów wymierała równocześnie (w skali rozdzielczości geologicznej) albo też zachodziły w ciągu pewnego, choć krótkiego w skali geologicznej, czasu (Kauffman, 1986; Harries i in., 1996). Wśród tych ostatnich są dwa typy: (1) ciągłe — gdy wymierające taksony znikają stopniowo — jeden po drugim oraz (2) schodkowe (*step-wise*) — gdy wymierające taksony znikają w kilku etapach (ryc. 3).

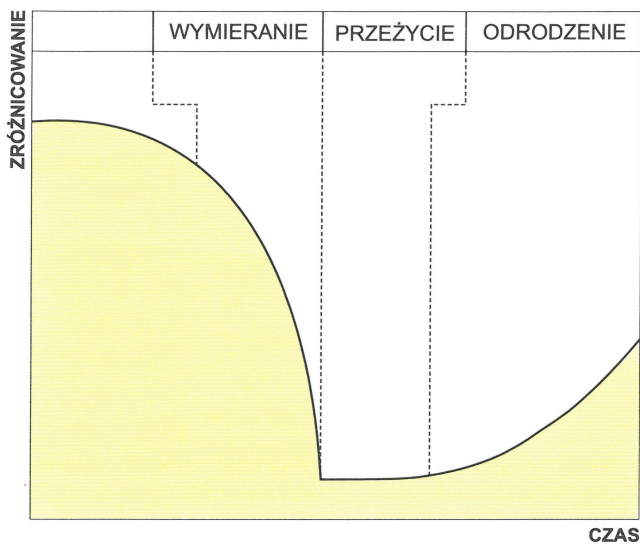
Typową sekwencję zdarzeń w procesie masowego wymierania zapoczątkowuje faza wymierania, w której zróżnicowanie taksonomiczne gwałtownie spada. Po niej następuje faza przetrwania — minimalnej bioróżnorodności, a potem faza odrodzenia, gdzie zróżnicowanie szybko rośnie (Kauffman, 1986) (ryc. 4). Postawienie granicy między fazą wymierania i przetrwania jest w praktyce często zabiegiem arbitralnym, gdyż wymierania mogą postępować jeszcze w fazie przetrwania. Przykładem może być wymarcie większości brachiopodów zawiasowych w późnym permie, przy czym kilkanaście rodzajów przeżyło jeszcze do wczesnego triasu, by wymrzeć w fazie przetrwania.

## RODZAJE WYMIERAŃ



Ryc. 3. Rodzaje masowych wymierania. Za Harriesem i in. (1996) (uproszczone)

Fig. 3. Patterns of mass extinctions. After Harries *et al.* (1996)



Ryc. 4. Krzywa zmian zróżnicowania taksonomicznego w czasie fazy wymierania, przetrwania i odrodzenia. Za Kauffmanem (1986) i Hallamem i Wignallem (1997)

Fig. 4. Phases of a mass extinction crisis. After Kauffman (1986) and Hallam & Wignall (1997)

**Strategia przetrwania i odradzania się gatunków z wielkich kryzysów**

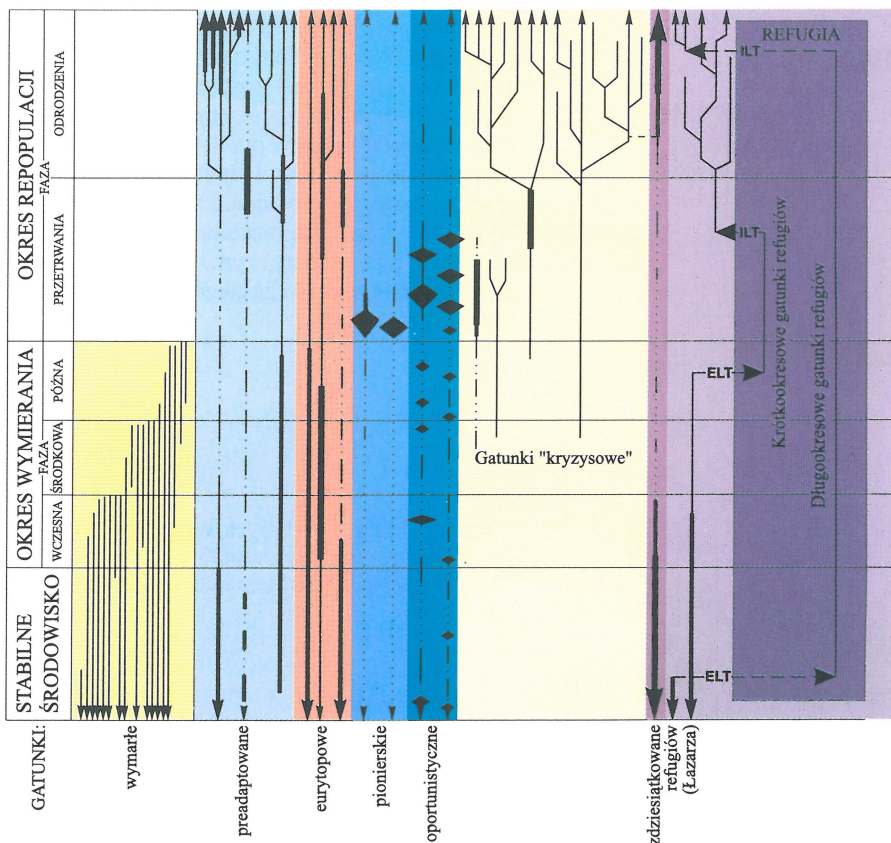
Przegląd szczegółowych danych stratygraficznych z wielu wielkich wymierań umożliwił sporządzenie modelu przetrwania, odradzania się i radiacji biocenoz z tych kryzysów (Harries i Kauffman, 1990, 1996; Harries, 1993) (ryc. 5).

Taksony, które przetrwały kryzys środowiskowy, są reprezentowane przez gatunki, które stosowały różne stra-

tegie ekologiczne i biologiczne. Są wśród nich nie tylko taksony eurytopowe czy oportunistyczne.

**Gatunki eurytopowe** (*eurytopic species*) charakteryzują się szerokim zakresem przystosowań (czyli dużymi niszami) i mogą tolerować wielkoskalowe zmiany jednego lub kilku wskaźników środowiskowych, jak np. zasolenie (euryhalinowe), temperatura (eurytermalne) czy warunki pokarmowe (euryfagowe). Ekologiczni generaliści występują epizodycznie lub stale, choć w niewielkich ilościach, w stabilnych biocenozach, które są głównie regulowane przez wewnętrzne czynniki biologiczne (konkurencję, symbiozę, złożone stosunki żywieniowe, itp.). Gatunki eurytopowe mogą natomiast dominować lub współdominować w biocenozach niestabilnych, na które działa stress biologiczny i dominują abiotyczne czynniki regulacji. Ekologicznych generalistów cechują zwykle pierwotność ewolucyjna i prostota morfologiczna. Stratygraficznie występują zwarcie, choć rzadko w dużych ilościach, w różnych facjach i na dużych obszarach geograficznych; mogą być też składnikiem więcej niż jednego zespołu. Są członkami pospolitych taksonów, które wychodzą zwycięsko z kryzysów biologicznych i mogą wykazywać względny wzrost udziału zarówno w czasie zdarzeń, jak i po nich.

**Gatunki pionierskie** (*disaster species*) mają specjalne przystosowania (np. stadium przetrwalnikowe lub zdolność do chemosymbiozy) do przezwyciężania czynników środowiskowych w ekstremalnych środowiskach. Biologiczne współzawodnictwo prawie całkowicie je eliminuje i mogą się rozwijać tylko wtedy, gdy konkurujące gatunki są zdziesiątkowane przez katastrofę ekologiczną. Rzadziej występują jako pojedyncze okazy wśród trwałych zespołów. W zapisie stratygraficznym gatunki pionierskie są zazwyczaj nieobecne i wykazują sporadyczne czasowe i przestrzenne występowanie. Pojawiają się zazwyczaj po poważnych perturbacjach środowiskowych — w facjach reprezentujących bardziej stabilne, choć wciąż stresowe,



Ryc. 5. Model stratygraficznego występowania gatunków w fazie wymierania, przetrwania i odrodzenia okresu wielkiego wymierania. Za Harriesem i Kauffmanem (1996)

Fig. 5. Generalized model showing typical stratigraphic patterns of occurrence for taxa which survive mass extinction. After Harries and Kauffman (1996)

warunki środowiskowe. Są elementem zubożonej biocenozy z późnych faz regionalnych lub globalnych kryzysów. Gatunki pionierskie przeżywają krótki, lecz na dużą skalę rozkwit populacji, następujący tuż po kryzysie, we wczesnym etapie fazy przetrwania.

**Ekologiczni oportuniści** (*ecological opportunists*) w normalnych czasach odgrywają podrzędną rolę w zespołach. Występują w małych populacjach w zróżnicowanych, stabilnych biocenozach, zdominowanych przez gatunki równowagi. Gatunki oportunistyczne gwałtownie osiągają krótkotrwały rozkwit w biocenozach niestabilnych. Oportuniści mogą również zamieszkiwać refugia na peryferiach ekosystemów. Należą do nich zazwyczaj gatunki długowieczne, o małych rozmiarach ciała osobników. Większość z nich jest strategami przystosowanymi do szybkiego wzrostu populacji, co umożliwia im zwiększona płodność i przyspieszone dojrzewanie. Tworzą duże populacje o krótkim cyklu życiowym. Stratygraficznie, taksony oportunistyczne mają nieciągłe występowanie, z małymi rozmiarami populacji w czasie stosunkowo długich okresów stabilnego środowiska. Zespoły zdominowane przez oportunistów są krótkowiekowe, lecz częste w zapisie geologicznym.

**Gatunki preadaptowane** (*preadapted survivors*) są przypadkowo przystosowane do zmiany w środowisku podczas wielkich wymierań. Ponieważ do tej grupy mogą należeć taksony z różnych środowisk i zespołów, ich stratygraficzny zapis jest różny w różnych epizodach wielkich wymierań. Mogą wykazywać zredukowaną liczebność oraz zasięg geograficzny i stratygraficzny w późnej fazie masowych wymierań, a powiększać rozmiar populacji, zasięg i wykorzystanie środowiska w czasie późnej fazy okresu przetrwania i w okresie odrodzenia.

**Gatunki powstałe w czasie kryzysu środowiskowego** (*crisis progenitor species*) powstają w wyniku przyspieszenia ewolucji w późnej fazie okresu wymierania (w odróżnieniu od gatunków dających początek nowym, powstającym w stabilnych warunkach środowiskowych). Podczas schodkowego i ciągłego masowego wymierania ich pierwsze pojawienie się ma miejsce po pierwszym etapie wymierań, w odpowiedzi na krótkotrwałą normalizację warunków środowiska. Mogą się one jednak też pojawiać w czasie silnego stresu, gdy inne gatunki wymierają. Są one od początku przystosowane do trudnych warunków okresu wielkiego wymierania, z łatwością przeżywają ten okres, i należą do jednej z pierwszych grup, które mogą dać początek nowym gatunkom w opustoszałej ekoprzestrzeni w czasie fazy przetrwania i odrodzenia. Są one z reguły zastępowane albo przez inne taksony (same wymierają), albo są wypierane do refugium lub innych obszarów, przez gatunki powstałe w wyniku radiacji. To wypieranie bądź zastępowanie może być bardzo szybkie, szczególnie w ekosystemach stref klimatu umiarkowanego lub polarnych, gdzie poprawa warunków następuje bardzo szybko.

**Populacje zredukowane (zdziiesiątkowane)** (*stranded populations*) to gatunki szeroko rozprzestrzenione, których populacje uległy silnej redukcji w czasie fazy wymierania i wczesnym okresie fazy przetrwania. Potem szybko odbudowują wielkość swoich populacji, aby wypełnić odtworzony lub zmodyfikowany biotop w czasie pokryzysowej normalizacji warunków środowiskowych. Długotrwała izolacja takich populacji może spowodować specjację lub ich wymarcie. Stratygraficznie takie taksony mają dobry zapis kopalny przed i w czasie wczesnej fazy perturbacji środowiskowych, ale ich liczebność i zasięg paleobiogeograficzny zmniejszają się, a występowanie jest epizo-

dyczne w czasie fazy wymierania i na początku fazy przetrwania. Potem populacja wraca do poprzedniej wielkości. Stratygraficzny zapis rozwoju takich populacji różni się od zapisu długotrwałych gatunków Łazarza. Populacje zredukowane — gdy sporadycznie znajdowane między głównymi okresami występowania — zawsze występują w facjach reprezentujących ich oryginalne środowisko, podczas gdy gatunki Łazarza znajdowane są w innych facjach, reprezentujących wtórne środowisko, do którego przeniosły się by przetrwać kryzys.

**Gatunki refugium** (*refugia species*) zajmują bardzo ograniczone przestrzenie (np. jaskinie w rafach, gorące źródła) lub nawet rozległe (np. głębie oceaniczne) środowiska, które ominęły katastrofalne zawirowania. Są w nich one albo stale izolowane, albo imigrowały ze swoich pierwotnych środowisk i znalazły się poza zasięgiem zabójczych długookresowych zmian środowiskowych (np. wycofywanie się lodowców). Refugia są miejscami, które chronią gatunki ze środowisk bardziej eksponowanych na działanie tych czynników. Większość gatunków zachowuje zdolność do ponownego zajęcia miejsca w ich pierwotnej niszy jako taksony imigranckie, po ustabilizowaniu się warunków. Wśród gatunków refugium mogą znajdować się również gatunki Łazarza. Ich zdolność do powrotu do poprzednio zajmowanej niszy zmniejsza się wraz z wydłużaniem się czasu ekologicznego.

**Krótkookresowe gatunki refugium** (*short-term refugia species*) są zmuszone do krótkotrwałego przesiedlenia się do środowiska, którego przedtem nie zajmowały lub zajmowały je jako skrajne populacje. Gdy po ustaniu stresu środowisko się normalizuje, wracają do swoich pierwotnych środowisk. Stratygraficznie mają zazwyczaj ciągłe zasięgi, chociaż ze zmniejszeniem liczebności i zasięgu biogeograficznego we wczesnym etapie fazy wymierania. Właściwie znikają z zapisu kopalnego lub znajdowane są rzadko w czasie maksimum kryzysu środowiskowego. Po krótkiej nieobecności w zapisie geologicznym powracają licznie jako imigranci Łazarza w fazie przetrwania i odrodzenia.

**Długookresowe gatunki refugium** (*long-term refugia species*) są wypchnięte do ostoi przez biologiczną konkurencję na długo przed nadejściem katastrofy. Mogą więc one podlegać ewolucji i adaptować się do warunków refugium, zanim nastąpi zmiana ich pierwotnego środowiska. Jeśli czynniki ograniczające ich geograficzny zasięg przestają działać po okresie kryzysu długookresowe gatunki refugium mogą powrócić do swoich pierwotnych, lub zbliżonych, środowisk. Mogą wówczas reprezentować potomny gatunek (*chronospecies*) z podobnymi wymaganiami środowiskowymi. Długookresowe gatunki refugium mogą wytworzyć przystosowania, które pozwolą im zająć inne środowisko niż to, jakie zajmowały przed nadejściem perturbacji środowiskowych i okresem wielkiego wymierania. Stratygraficznie długookresowe gatunki refugium znikają z zapisu kopalnego długo przed nadejściem pierwszych oznak zaburzeń środowiskowych prowadzących do masowych wymierań. Po okresie niebytu pojawiają się one ponownie w zapisie kopalnym w czasie fazy odrodzenia jako imigranci lub długookresowe gatunki Łazarza.

### Mechanizmy przetrwania

Przez długi czas uważano, że wśród taksonów, które przetrwały wielkie kryzysy biotyczne dominują reprezentanci grup eurytopowych i oportunistycznych. Jablonski (1986b) uważał, że mechanizmy, które pozwalają na

ługowieczność w „normalnych” czasach, mogą być nieefektywne w czasie wielkich zakłóceń środowiska i przeżywają tylko rzadkie gatunki, które schroniły się w refugiach. Gould (1989) z kolei uznał, że przetrwanie wielkiego stresu środowiskowego było kwestią przypadku, szczęścia, a nie preadaptacji, i że poziom przeżycia był uwarunkowany liczebnością osobników i zróżnicowaniem taksonomicznym biocenoz sprzed okresu wymierania. Obydwie hipotezy zakładają niski poziom przeżywania i odnowienie zróżnicowania w wyniku szybkiej, skokowej radiacji ewolucyjnej tych gatunków, które przeżyły.

Nowe, szczegółowe analizy stratygraficzne i paleontologiczne wielu wielkich wymierań (Harries & Kauffman, 1990; Harries, 1993; Harries i in., 1996) doprowadziły do wniosku, że repopulacji biosfery dokonywały zróżnicowane ekologicznie i genetycznie wyspecjalizowane gatunki dużo szybciej, niż to możliwe w wyniku radiacji kilku taksonów o szerokim zakresie przystosowań.

Harries i in. (1996) wyliczyli 16 potencjalnych mechanizmów lub strategii przetrwania, które rozwijały różne taksony i które umożliwiły im przeżycie okresów wielkich wymierań; większość z nich jest powszechnie stosowana przez organizmy w normalnych warunkach środowiskowych. Do tych mechanizmów można zaliczyć: szybką ewolucję, preadaptację, neotenię/progenezę, osłonięte i/lub niezaburzone środowisko, przejście do refugium, przystosowania pionierskie, oportunistyczne, szerokie możliwości adaptacji, stałe źródła odżywiania, szybkość i o szerokim zasięgu ekspansję taksonu, stadium przetrwalnikowe, bakteryjną chemosymbiozę, wymagania mineralne organizmów do budowy szkieletów, mechanizmy reprodukcji, właściwości stadium larwalnego i przypadek.

Nakładanie się na siebie tych mechanizmów przetrwania może powodować, że repopulacja może być bardzo szybka i prowadzić do powstania genetycznie i ekologicznie dużo bardziej zróżnicowanych i zaawansowanych form niż wcześniej sądzono. Również sam charakter masowego wymierania w bardzo dużym stopniu determinuje efektywność różnych mechanizmów przetrwania. Wymierania o charakterze katastroficznym są zdarzeniami krótkotrwałymi, o dużej intensywności, które są dużo mniej selektywne i o większym zasięgu niż wymierania schodkowe lub ciągłe o podobnej skali. Spośród mechanizmów, które mogą odegrać decydującą rolę w przeżyciu krótkotrwałego katastroficznego zdarzenia na pierwszy plan wysuwają się te, które operują w ekologicznej skali czasu, jak np. występowanie stadium przetrwalnikowego, przypadek, oportunistyczne, strategie odżywiania, przystosowania pionierskie i szeroka ekspansja geograficzna. Szeroki zakres przystosowań, niektóre strategie w rozwoju larwalnym i chemosymbioza mogą odgrywać także pewną rolę w przetrwaniu niektórych taksonów; natomiast mechanizmy ewolucyjne nie mają większego znaczenia.

Wymierania schodkowe lub ciągłe charakteryzuje przeważnie dłuższy czas trwania, większa selektywność i mniejsza skala w porównaniu z wymieraniami katastroficznymi. W czasie trwania takiego zdarzenia zachodzi częściowa normalizacja warunków środowiska, która może pozwolić nawet na powstanie nowych gatunków między kolejnymi etapami zakłóceń. Znacznie większa

różnorodność potencjalnych mechanizmów przetrwania, operujących zarówno w skali ekologicznej jak i ewolucyjnej, może być wykorzystana przez różne taksony do przeżycia wymierania schodkowego/ciągłego. Dominujące to oportunistyczne, zamieszkiwanie w refugiach i środowiskach, które ominęła katastrofa, zdolność do migracji, zdolność do przetrwania poważnego zmniejszenia wielkości populacji, szybkie tempo ewolucji, pedomorfizm, szeroki zakres przystosowań, szybkość i o dużym zasięgu geograficznym ekspansja taksonu, chemosymbioza, preadaptacja oraz mechanizmy larwalne i rozrodcze.

### Uwagi końcowe

Czy wiedza o naturze przyczyn, które powodowały wielkie wymierania i strategii przetrwania tych katastrof da się wykorzystać praktycznie? Zdaniem niektórych uczonych (np. Raven, 1990) największe wymieranie fanerozoiczne właśnie obecnie zachodzi. W ciągu najbliższych 30 lat świat straci 2 z 10 mln gatunków zwierzęcych i około 65 000 z 300 000 gatunków roślin naczyniowych. Te straty spowodowane destrukcją środowiska przez człowieka postępują z bezprecedensową szybkością. Poprzednie wymierania były na tyle powolne, że wiele linii zdążyło się akomodować w ewolucyjnym i ekologicznym sensie. Tempo obecnego wymierania wyklucza takie przystosowania. Jak długo przetrwa zatem życie na Ziemi i ile czasu zajmie jego rekonstrukcja?

### Literatura

- BRIGGS J. C. 1995 — Global biogeography. Elsevier. Amsterdam, New York, Oxford, Shannon, Tokyo: 1–452.
- GOULD S.J. 1989 — Wonderful life: The Burgess Shale and nature of history. Norton, New York.
- HALLAM A. 1988 — Catastrophism in geology. (W:) Catastrophes and Evolution. S.V.M. Clube (red.), Cambridge University Press, Cambridge: 25–55.
- HALLAM A. & WIGNALL P.B. 1997 — Mass Extinctions and Their Aftermath. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo: 1–309.
- HARRIES P. 1993 — Dynamics of survival following the Cenomanian–Turonian (Upper Cretaceous) mass extinction event. *Cretaceous Res.*, 8: 229–252.
- HARRIES P. & KAUFFMAN E. G. 1990 — Patterns of survival and recovery following the Cenomanian–Turonian (Late Cretaceous) mass extinction in the Western Interior Basin, United States. [W:] Extinction Events in Earth History, E.G. Kauffman, O. H. Walliser (eds), Springer, Berlin, Lecture Notes in Earth History, 30: 277–298.
- HARRIES P., KAUFFMAN E. G. & HANSEN T. A. 1996 — Models for biotic survival following mass extinction. [W:] Biotic Recovery from Mass Extinction Events, M. B. Hart (ed.), *Geol. Soc. Spec. Pub.*, 102: 41–60.
- 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.
- KAUFFMAN E. G. 1986 — High-resolution event stratigraphy: Regional and global bio-events. [W:] Global Bio-Events, O. H. Walliser (red.), Springer, Berlin, Lecture Notes in Earth History, 8: 279–335.
- KAUFFMAN E. G. & HARRIES P. 1996 — The importance of crisis progenitors in recovery from mass extinction. [W:] Biotic Recovery from Mass Extinction Events, M. B. Hart (red.), *Geol. Soc. Spec. Pub.*, 102: 15–39.
- NEWELL N. D. 1967 — Revolution in the history of life. *Geol. Soc. Am. Spec. Paper* 89: 6391.
- RAUP D. M. & SEPKOSKI J. J. Jr. 1982 — Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, 215: 1501–1503.
- RAUP D. M. & SEPKOSKI J. J. Jr. 1986 — Periodic extinction of families and genera. *Science*, 231: 833–836.
- RAVEN P.H. 1990 — The politics of preserving biodiversity. *Bio-Sciences*, 40: 769–774.