

Biotické krize a globální ekosystémy v historii Země – část IV.

Ordovík

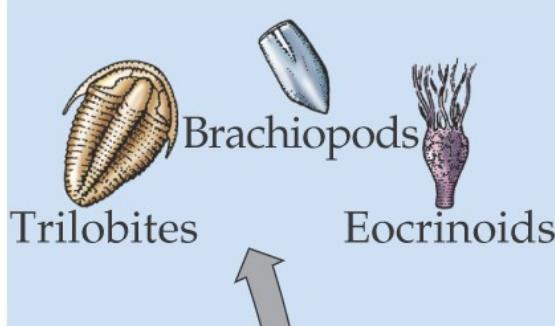
Rostislav Brzobohatý

výběrovka 19

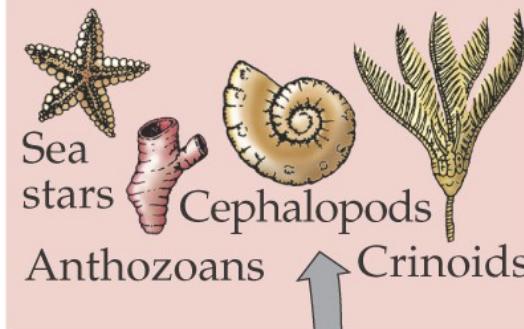
3 faunistické skupiny ve fanerozoiku podle Sepkoskiho a jejich vrcholy:

1. - kambrická (modrá), 2. - paleozoická (červená) a 3. - moderní (zelená)

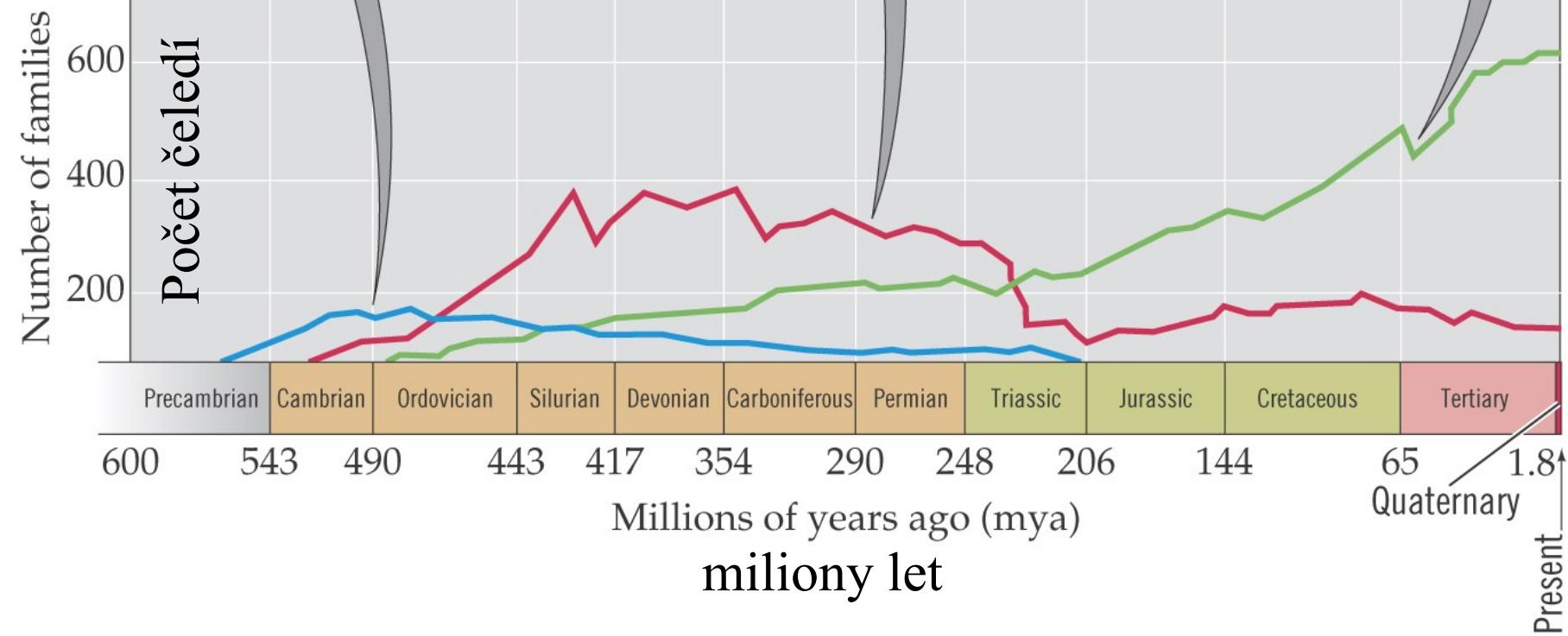
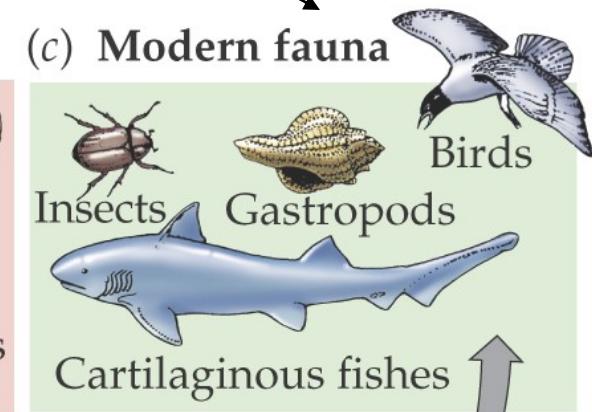
(a) Cambrian fauna

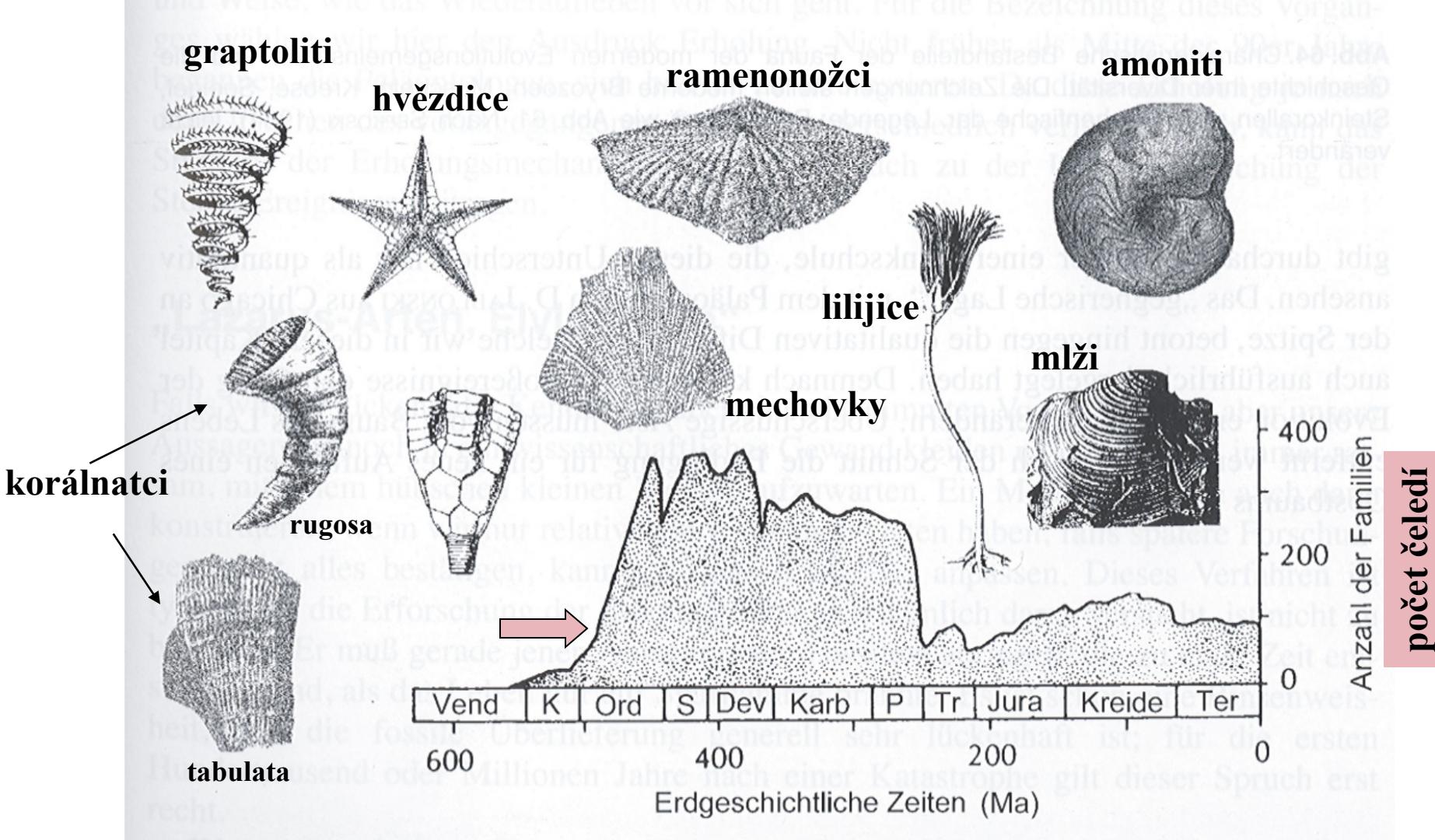


(b) Paleozoic fauna

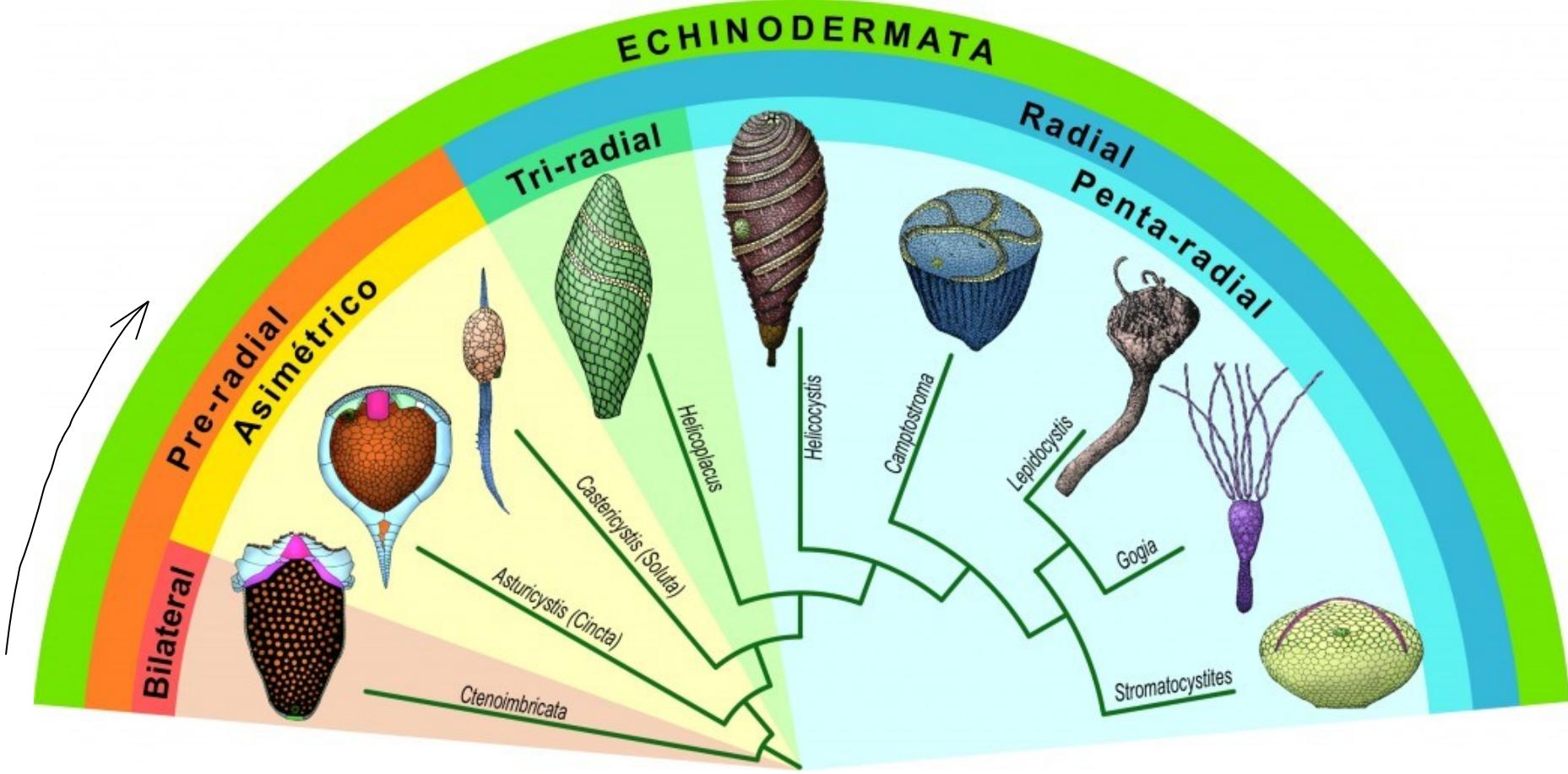


(c) Modern fauna



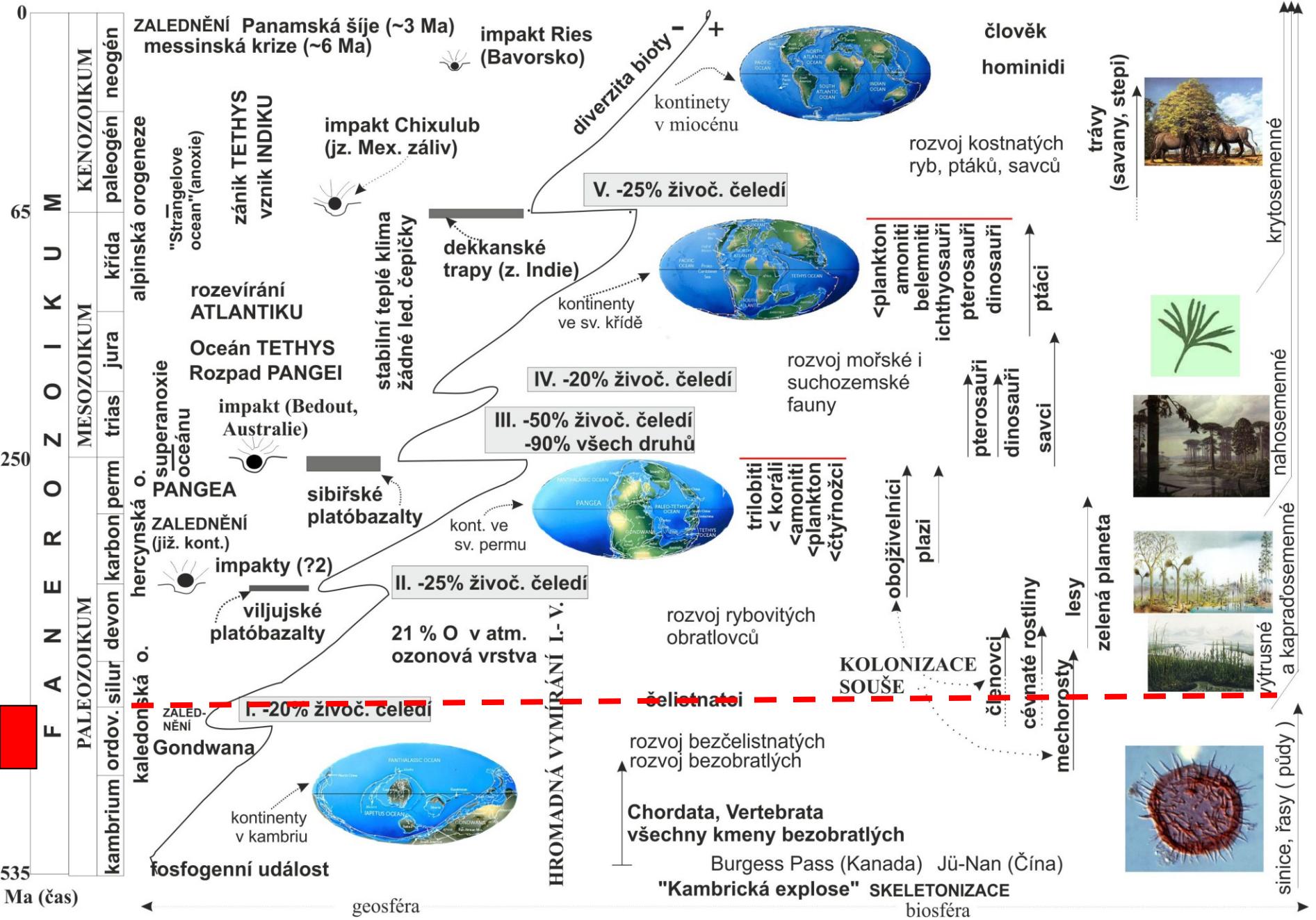


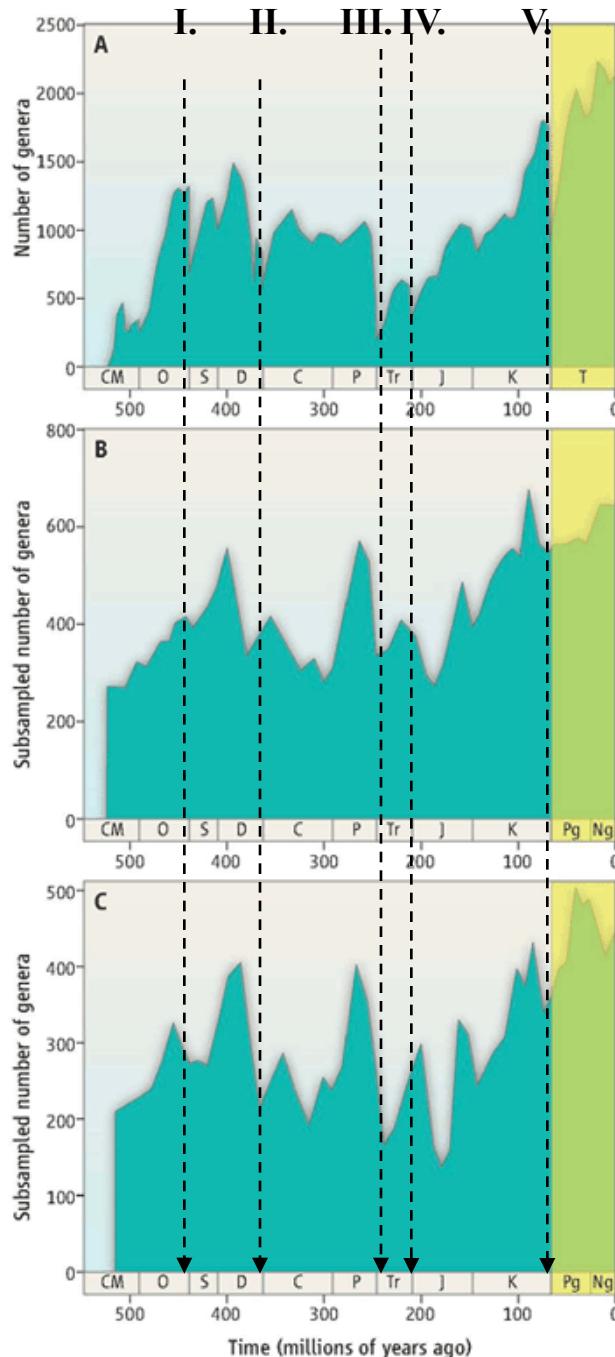
2. (paleozoická, bezobr.) mořská fauna a její diverzita



Fosilní ostnokožci dokládají evoluci od ancestrální bilaterální symetrie k pětičetné

(Zamora)





Diversita podle Sepkoskiho (1997)

Současná křivka diverzity podle Paleobiology Database

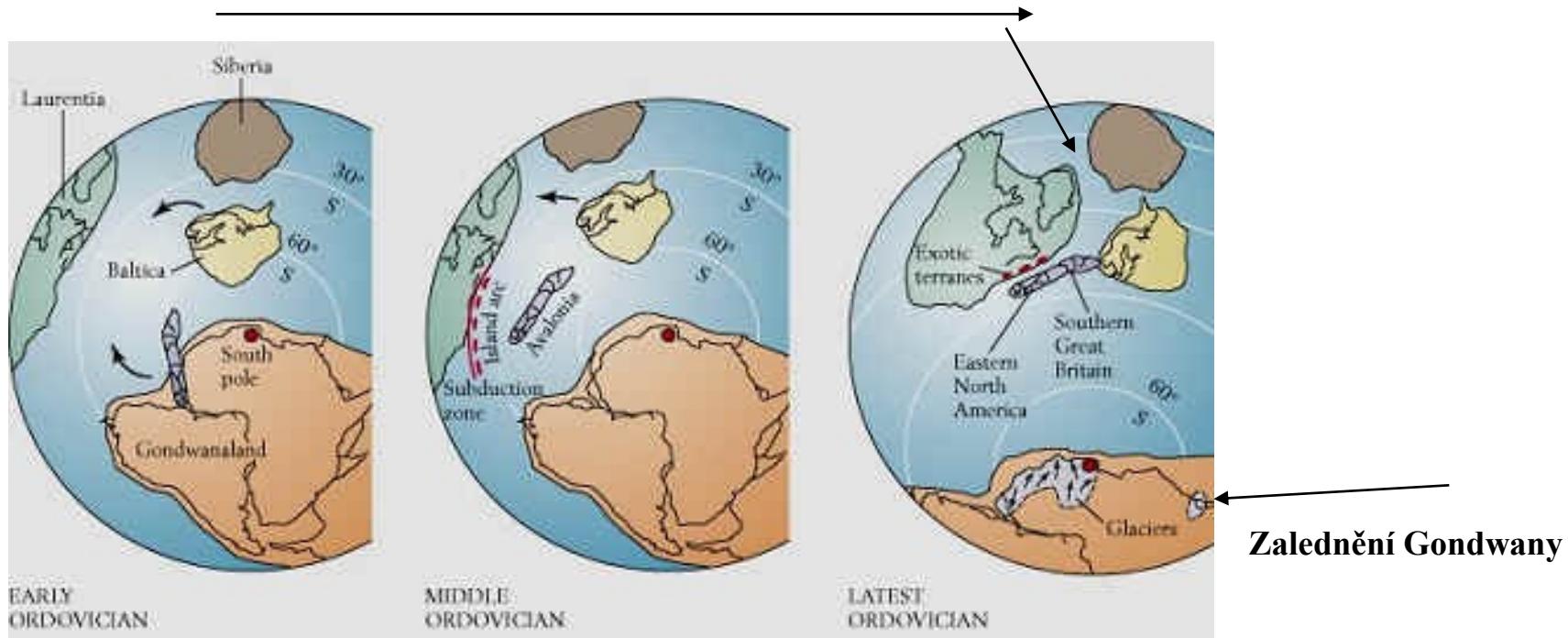
Nejnovější křivka diverzity podle PBDB (2012) s použitím nové metody pro korekci nerovnoměrného vzorkování – pro kenozoikum (žlutá barva) je shodná s ad A)

ORDOVIK

(488 - 444 Ma)

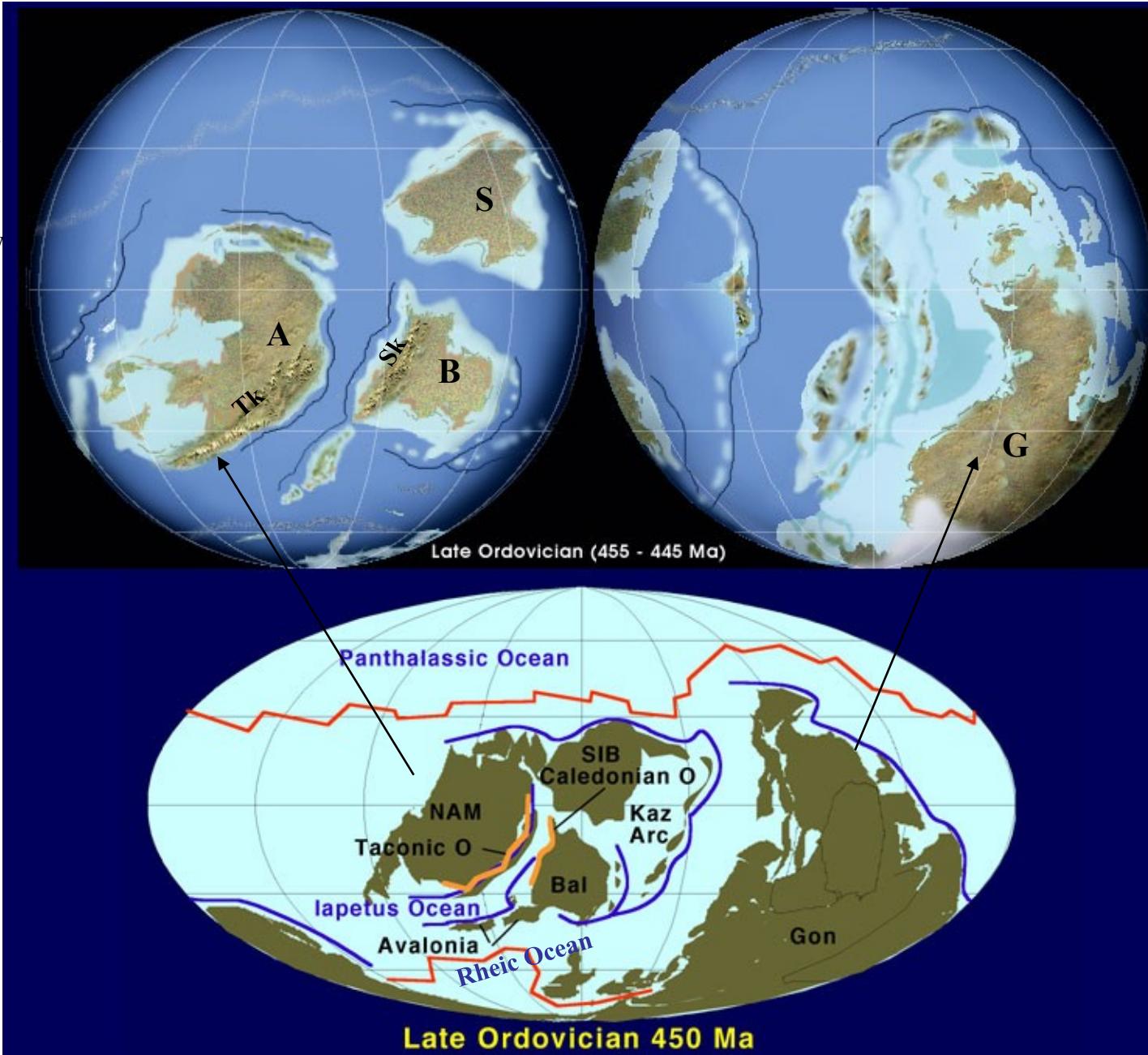
ORDOVÍK- paleogeografie

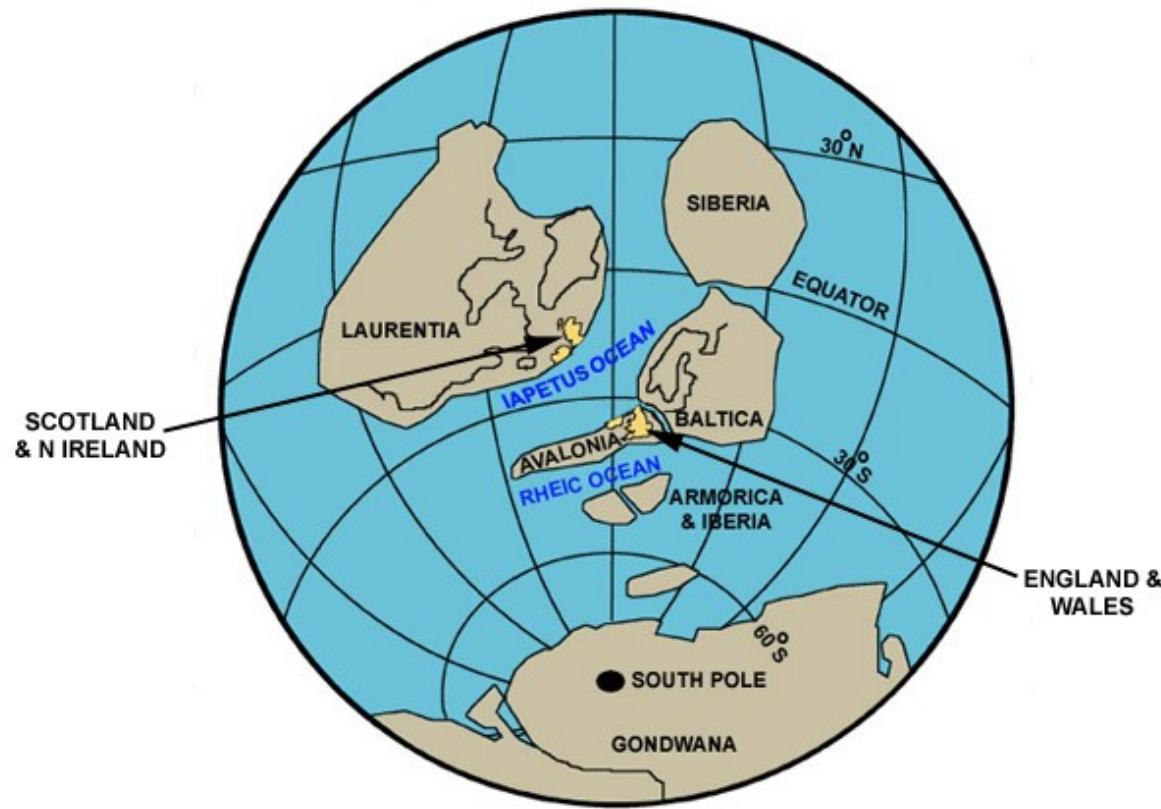
Tendence ke sbližování sev. kont.



Svrchní ordovik - paleogeografie

- S. Amerika(A) na rovníku
- Gondwana (G) okolo J. pólu (zalednění, vazba vody)
- Baltika(B)-Sibiř(S) odděleny
- kaledonská orogeneze =
Takonské p. (Tk)
+ Skandinávie (Sk)
- výraznější klimatická
zonálnost





Totéž s detailem pozice částí britských ostrovů

ŽIVOT

Úvod:

Fauna burgesských břidlic mizí ve stř. kambriu a začíná dominovat 1. paleozoická fauna (Sepkoski). Toto „zmizení“ může být ovlivněno tafonomicky. Pro tuto možnost mluví v poslední době odkrytá fauna svrchního fezouatského souvrství (**Fezouata Fm.**) v nejspodnějším ordoviku Maroka. Ta zahrnuje některé významné kmenové morfologie charakteristické zatím pouze pro kambrium. Zdá se, že burgesský typ fauny přežíval ještě během svrchního kambria až do ordoviku v adekvátních faciích. **Fezouatský typ fauny tak propojuje společenstva burgesská s časnými stupni velkého ordovického diversifikačního eventu,** v němž už nastupuje ordovický faunistický obraz.

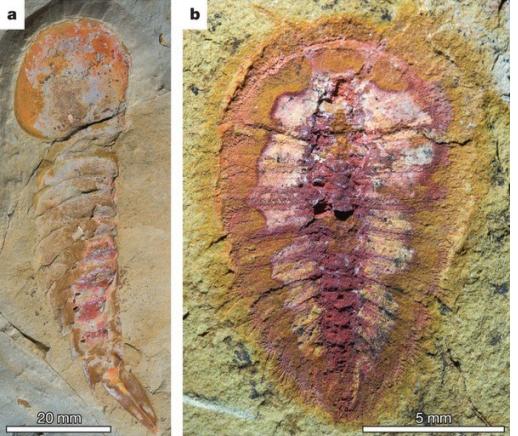


- a, Demosponge *Pirania auraeum*,
- b, Choiiid demosponge,
- c, Annelid worm
- d, Organism showing possible similarities to halkieriids,
- e, Possible armoured lobopod,
- f, *Thelxiopoe*-like arthropod,
- g, Marrellomorph arthropod, probably genus *Furca*,
- h, Skaniid arthropod,
- i, Spinose arthropod appendage apparatus consisting of six overlapping elements,

Fezouata Fm.

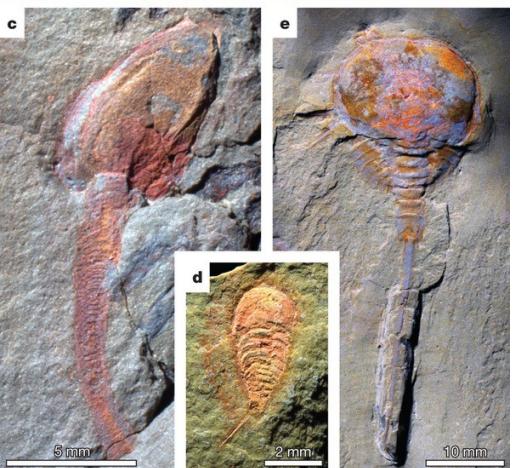


Plumulites bengsoni, *Machaeridia cervi*, Fezouata Fm.



a, Aglaspidid arthr., *Tremaglaspis*,
Upper Fezouata Fm.

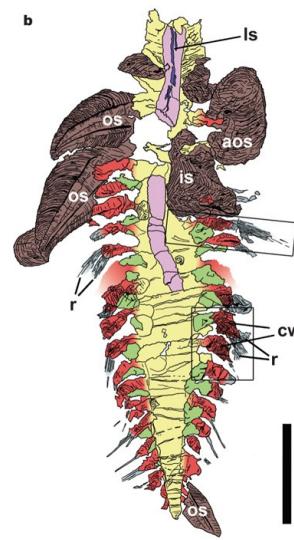
b, Cheloniellid arthropod,
Upper Fezouata Fm.



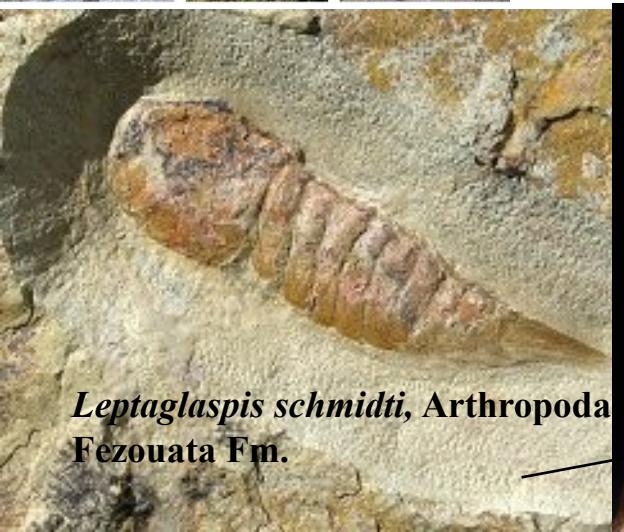
c, Possible stalked barnacle,
Upper Fezouata Fm.

d, Xiphosuran with fully
segmented opisthosoma,
top of Lower Fezouata Formation

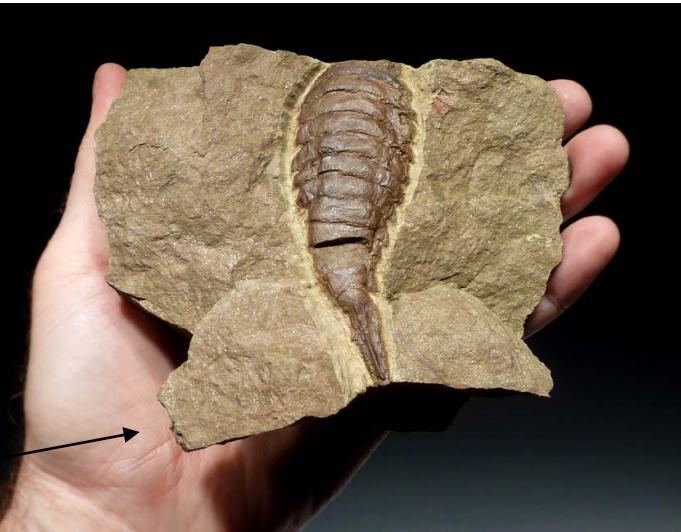
e, Xiphosurid with fused preabdomen,
Upper Fezouata Fm.



Carpoida indet., Fezouata



Leptaglaspis schmidti, Arthropoda
Fezouata Fm.



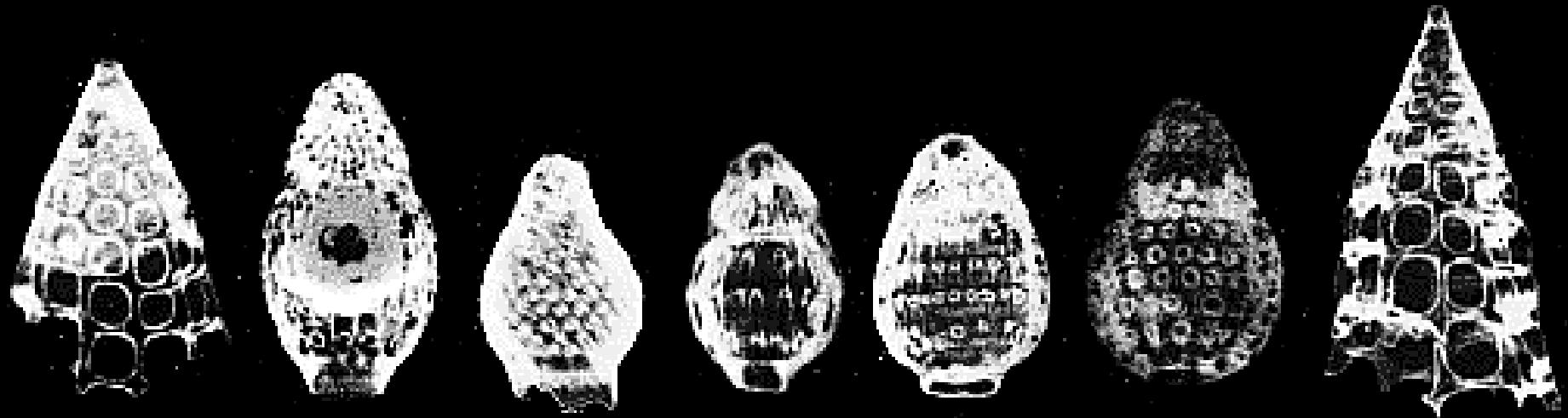
Asaphelus sp.
Fezouata Fm.

Časný ordovik – revitalizace některých postižených kambrických skupin (trilobiti, loděnkovití) a adaptivní radiace skupin 2. fauny.

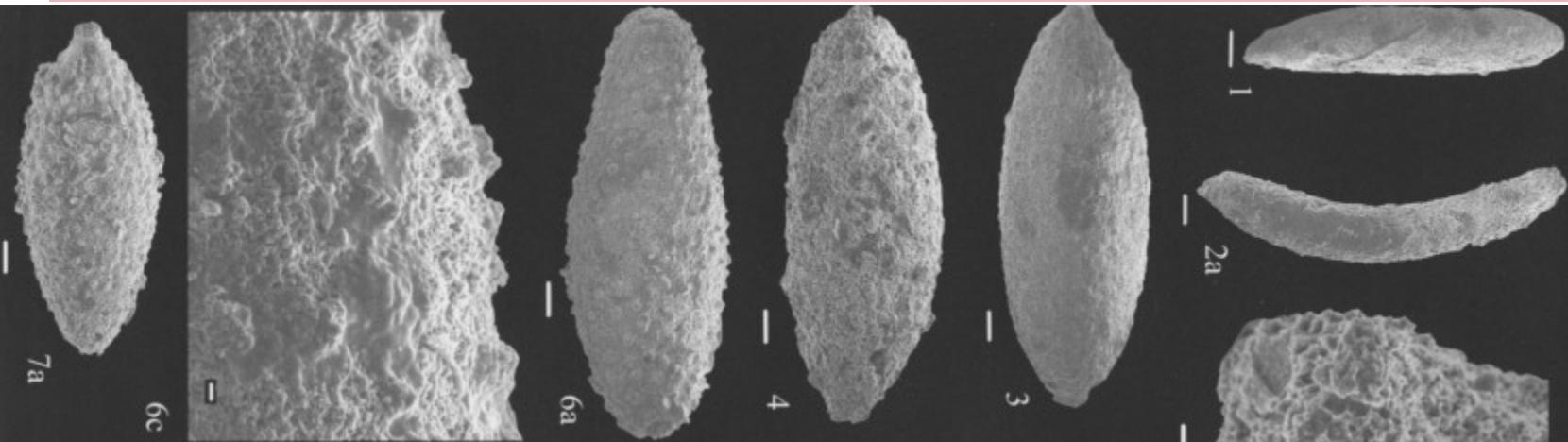
Diverzita čeledí vzrostla ze 150 na ~ 400. Život stále jen v mořích, nové typy útesů (mechovky, korálnatci)

Rozvíjejí se především:

- **Porifera** – živočišné houby
- **Cnidaria** – Koráli (Rugosa a Tabulata)
- **Bryozoa** – Mechovky
- **Brachiopoda** – ramenonožci (Articulata i Inarticulata)
- **Arthropoda** – Trilobita, Crustacea
- **Mollusca** – Gastropoda, Bivalvia, Cephalopoda
- **Echinodermata** – Crinoidea a Blastoidea
- **Hemichordata** – Graptolithina
- z chordat Agnatha - především Conodonta

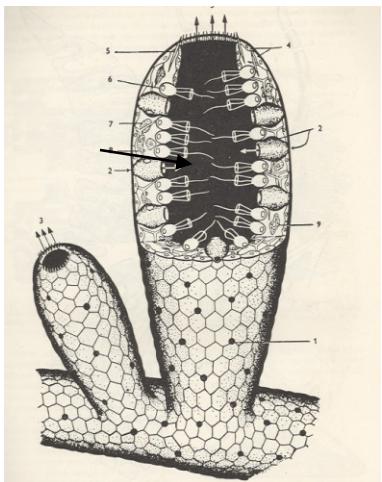


Radiolaria (mřížovci) – v paleozoiku jen Nasselaria. V devonu mají i horninotvornou roli – radiolarity (např. ponikevské souvrství)



Foraminifera – stř. ordovik, Argentina, St. Juan Fm., 1-2: *Lakites* sp., 3,4,7: *Amphitremoida* sp., 6: *Lavella* sp.

PORIFERA



idealizovaná stavba



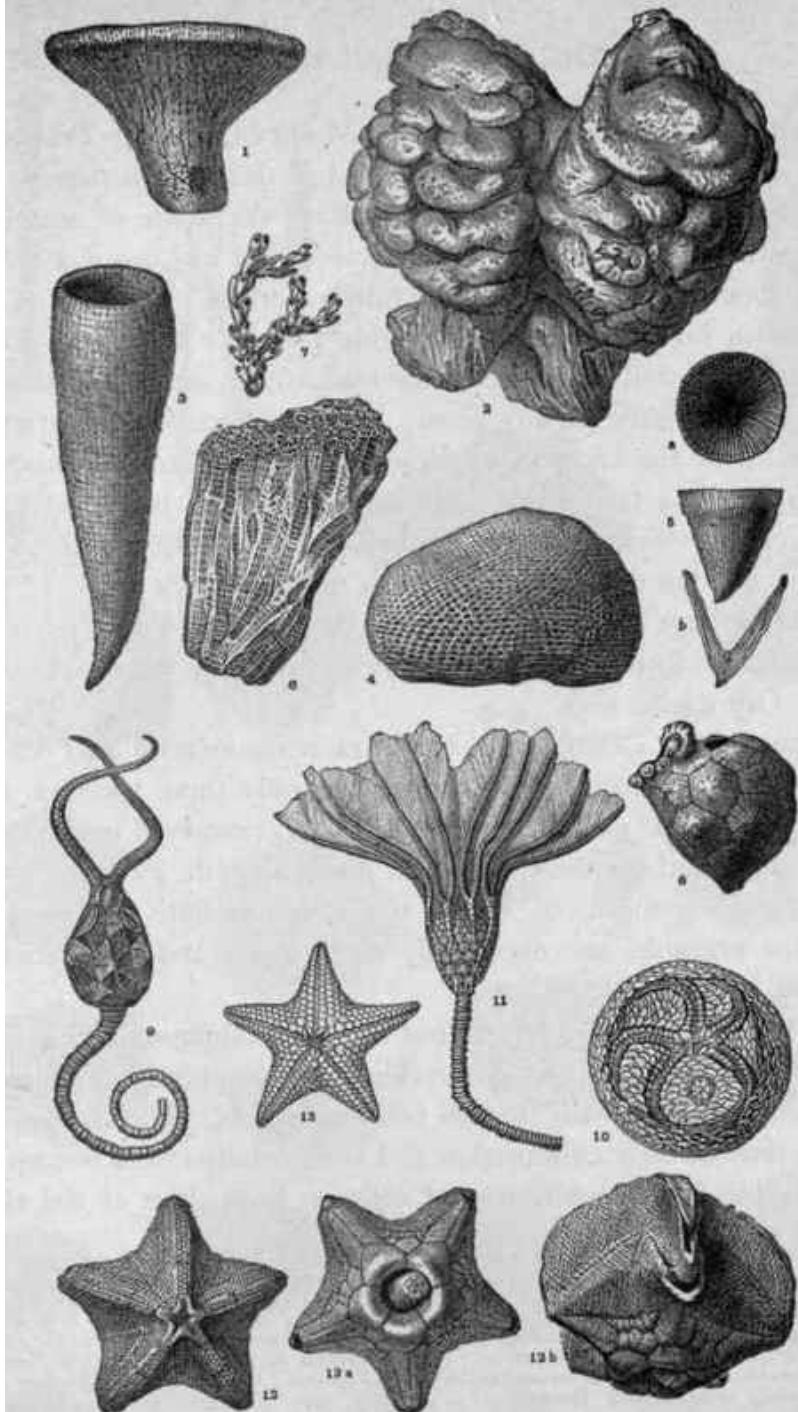
Poterion neptuni, Pacifik
Recent, ~ 2 m



Brachiospongia, ordovik, USA (45 cm, cca největší
známý exemplář ordovických hub)

Plate IV. - Ordovician Sponges, Corals, etc.

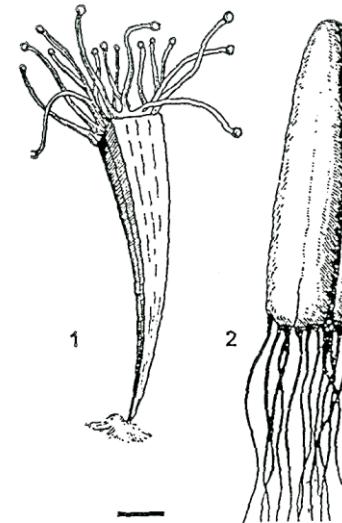
- Fig. i, *Zitterella typicalts* Ulrich and Everett, x 1/2, Trenton.
 2, *Strobilospongia tuber. osa* Beecher, x 1/2, Trenton.
 3, *Cyathophycus reticulatus* Wale, x 1/2, Utica.
 4, *Receptaculites fungosus* Hall, x 1/2, Trenton.
 5, *Petraia profunda* Conrad, x 1/2 , Trenton.
 5a, The same, top view. 5b, The same, vertical section.
 6, *Columnaria stellata* Hall, x 1/2, Trenton.
 7, *Romingeria trentonensis* Weller, x 1/2, Trenton.
 8, *Malocystites emmonsi* Hudson, x 2, Chazy.
 9, *Pleurocystites filitextus* Bill., x 1, Trenton.
 10, *Lepidodiscus cincinnatensis* Hall, x 1/2, Richmond.
 11, *Glyptocrinus dyeri* Meek, x 1/2, Richmond.
 12, *Blastoidocrinus carcharicedens*, Bill , x 3/4, Chazy.
 12 a, The same, basal view. 12 b, The same, side view.
 13, *Palceasterina stellata* Bill., x 1/2, Trenton.



Conulata - konulárie



rekonstrukce



Conularia formosa, ordovik, USA

Cnidaria – Rugosa (drsnatí koráli)



- Rugosa – vymřelá skupina korálů hojných ve stř. odoviku až sv. permu
- Rugosa jsou buď soliterní nebo koloniální (podíl na tvorbě útesů)
- Od recentních se liší symetrií sept (podle č. 4) a silnými přírůstkovými liniemi na povrchu kalichů.
- Vymírají na konci permu cca před 245 million

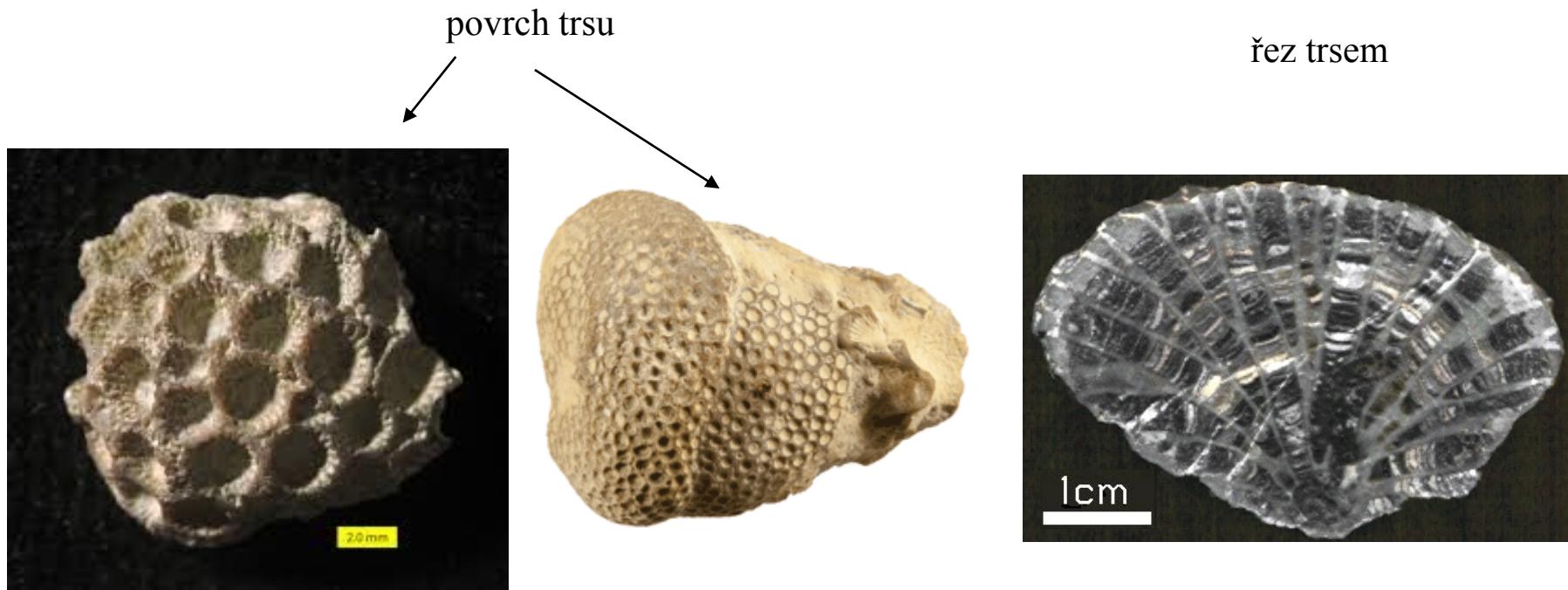


(InfoHubforum, 2007)

Lambeophyllum profundum, Rugosa, Ordovik, Oklahoma

Tabulata (tabulátní koráli)

- vymřelá skupina (? proterozoikum, kambrium-perm)
- nejvýznamnější strukturou v koralitech jsou dna (tabulae)
- žili jen koloniálně (=> **vysoký podíl na stavbě útesů**)



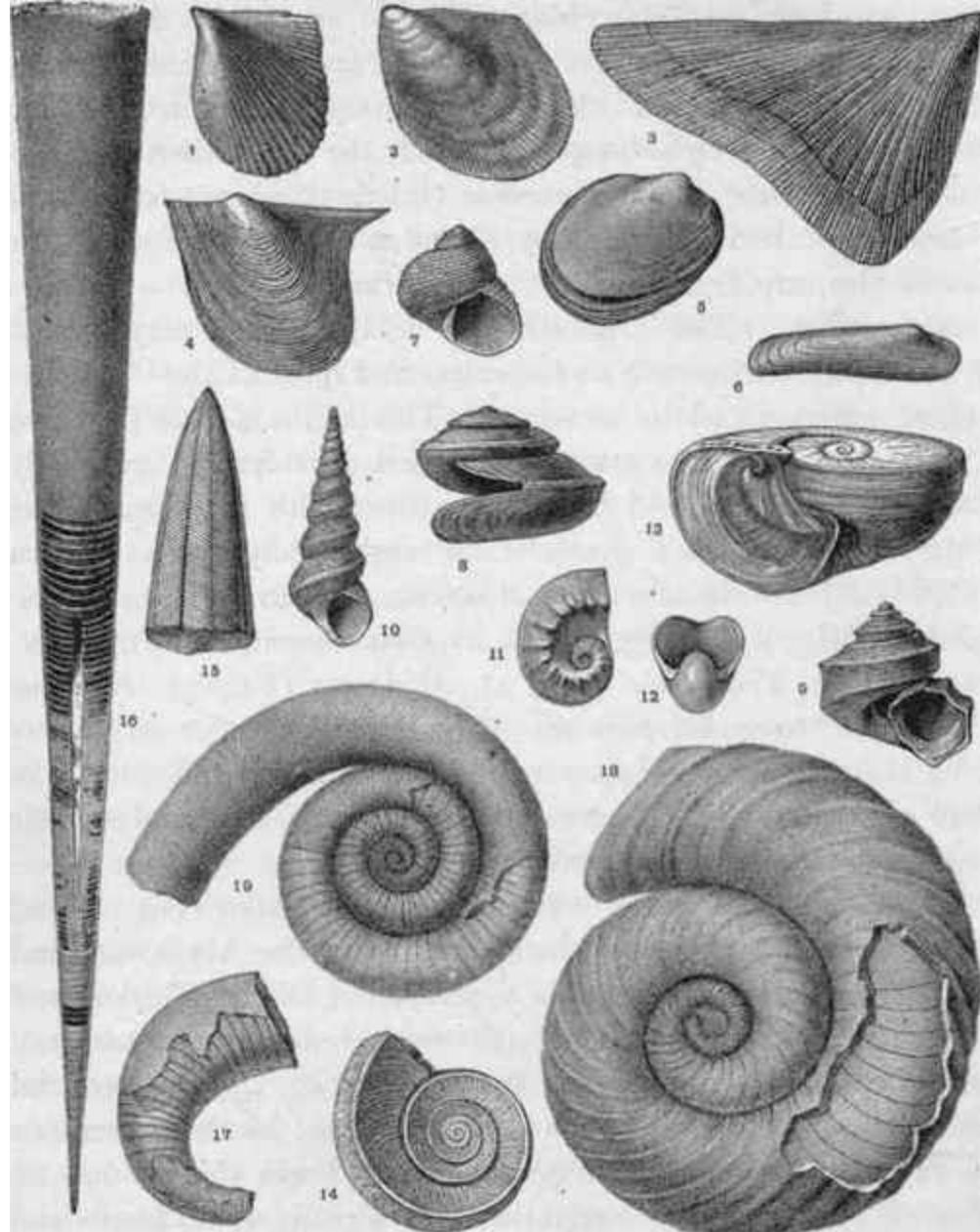
Calapoecia huronensis, ordovik, USA



***Gamascolex herodes*, dobrotivské souvr., barrandien
Priapulida**

Plate VI. - Ordovician Mollusca.

- Fig. i, *Byssonychia radiata* Hall. x 1/2, left valve, Trenton.
2, *Ambonychia planistriala* Hall, x 1/2, left valve.
3, *Opisthoptera fissicosta* Meek, x 1/2, right valve, Richmond.
4, *Pterinea demissa* Conrad, x 1/2, left valve, Trenton.
5, *Cyrtodonta huronensis* Bill., x 1/2, right valve, Lowville.
6, *Cymatonota attenuata* Ulrich, x 1/2, right valve, Richmond.
7, *Cyclonema humerosum* Ulrich, x 1/2, Lorraine.
8, *Eotomaria supracin-gulata* Bill., x 1/2
9, *Trochonema umbilicatum* Hall, x 1/2, Trenton.
10, *Hormotoma gracilis* Hall. x 1/2, Trenton
11, *Cyrtolites ornatus* Conrad, x 1/2, Lorraine.
12, *Protowarthia cancellata* Hall, x 1/2, Black [River](#).
13, *Maclurea logani* Salter, x 1/2, Trenton.
14, *Ophileta compacta* Salter, x 1/2, Beekmantown
15, *Conularia trentonensis* Hall, x 1/2, Trenton.
16, *Orthoceras multicameratum* Hall. x 1/8, Lowville.
17, *Cyrtoceras juverialis* Bill., x 1/2 Trenton.
18, *Eurystomites occidentalis* Hall, x 1/4.
19, *Schrchederoceras eatoni* Whitfield, x 1/2.



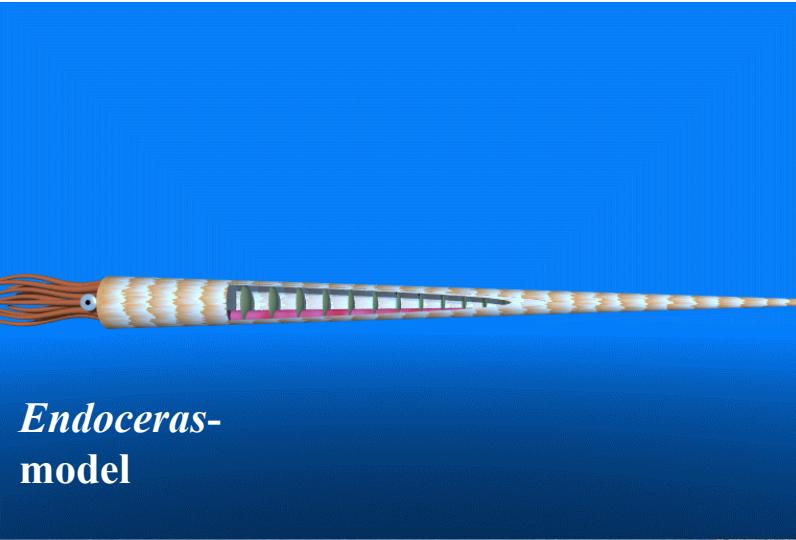
Gastropoda – v ordoviku výrazněji zastoupení než v kambriu, podobně jako mlži, zvětšují velikost



Salpingostoma richmondi, ordovik, USA

Nautiloidea

Po kambrické krizi opět diverzifikace,
tvoří největší dravce ordovických moří
(ordovik barrandienu - *Endoceras* ~ 3m)



Endoceras-
model



Endoceras proteiforme, ordovik,
Ontario

Endoceras sp., ordovik, Norsko

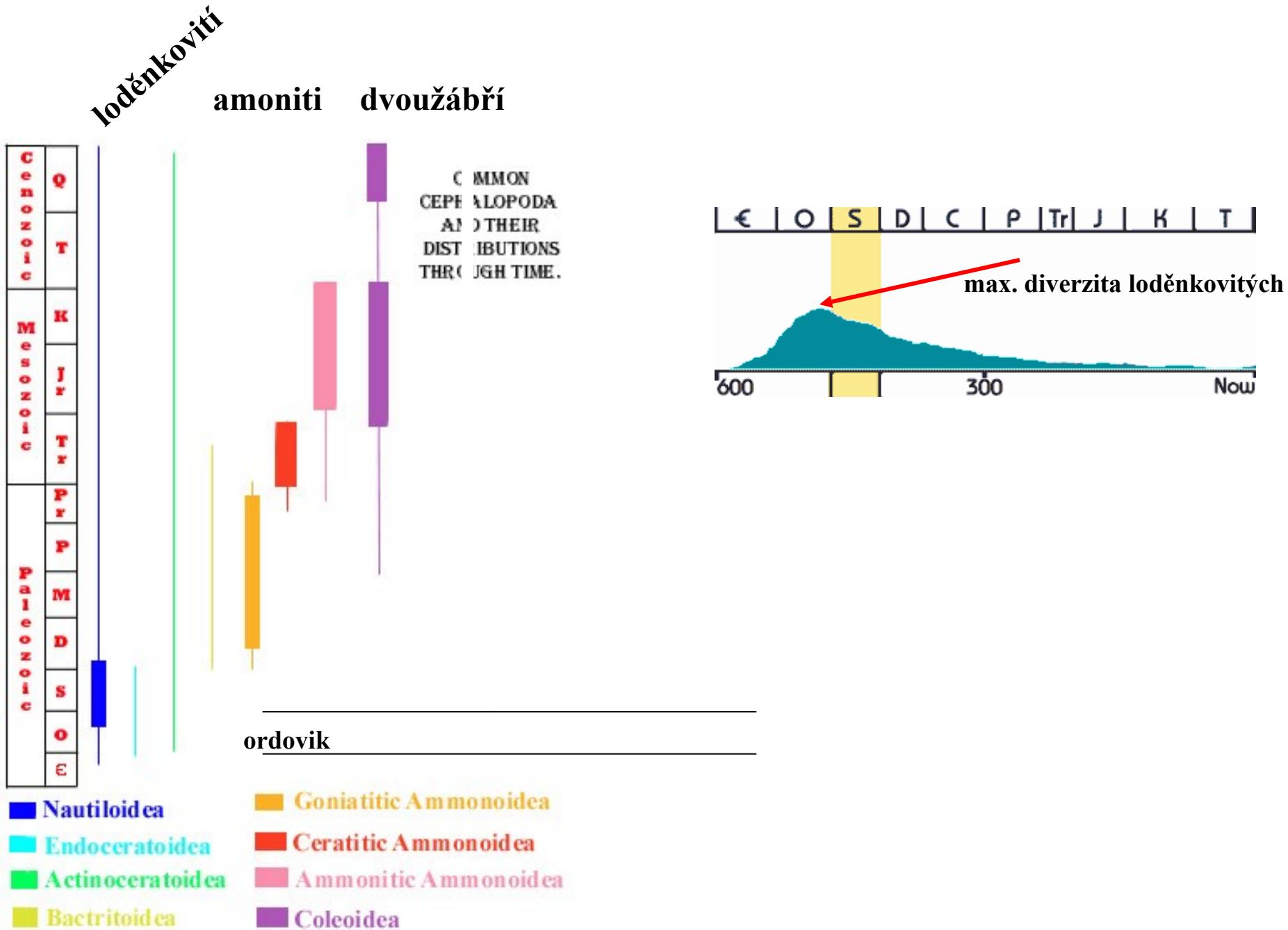
Další ukázky ordovických loděnkovitých



Lituites sp., ordovik, Winsconsin

Lituites lituus,
ordovik, Čína.

Rozšíření hlavonožců v historii Země



Tentakuliti

- drobné (x-xo mm), vápnité, trubičkovité schránky
- mořští
- nejisté systematické postavení (?měkkýši)
- O-De (vymírají v konci devonu)



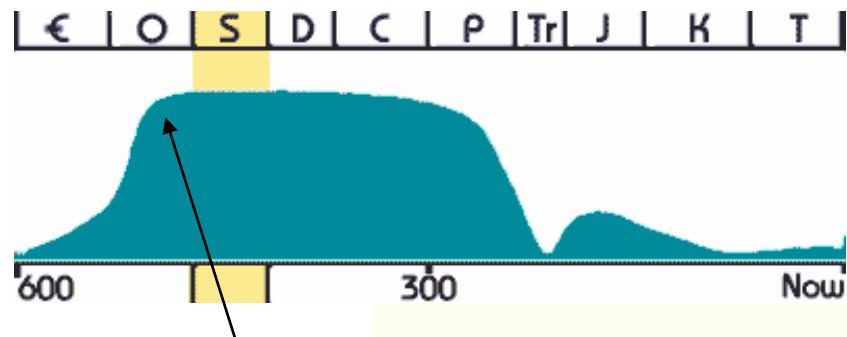
Tentaculites richmondensis, ordovik, USA



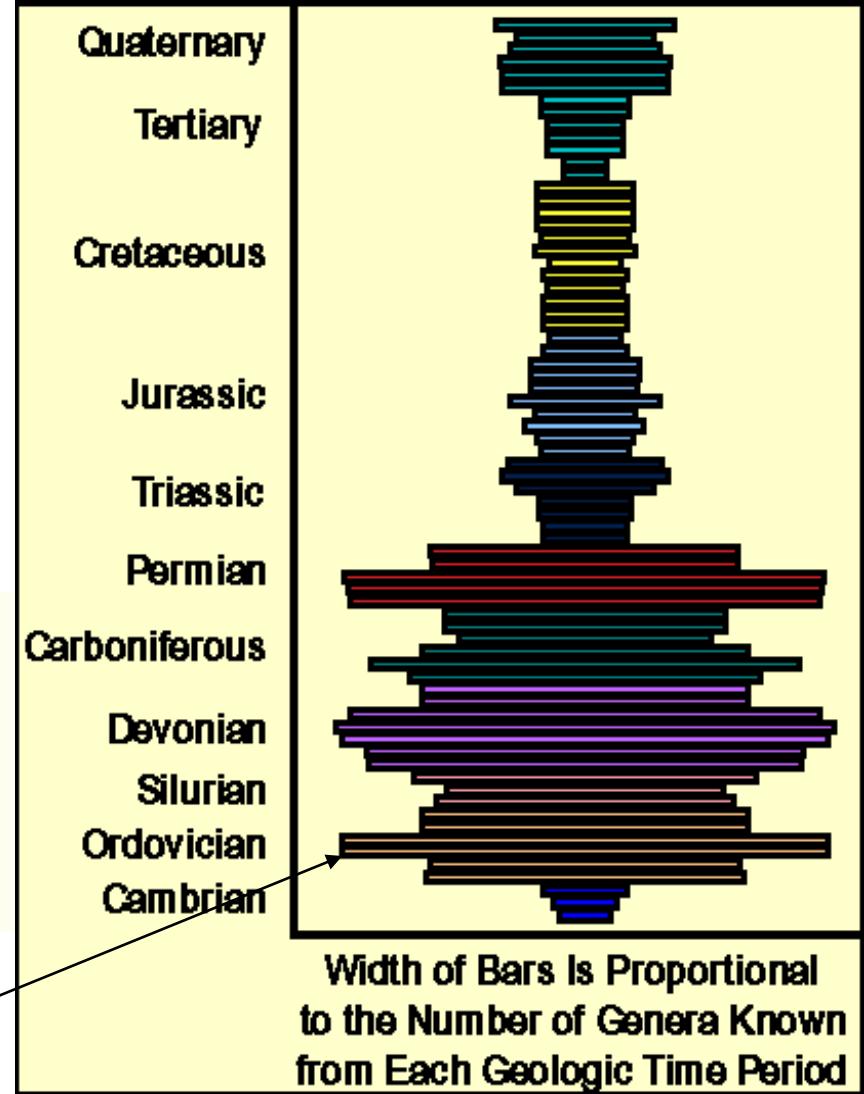
Nahloučení schránek tentakulitů
na vrstevní ploše

Brachiopoda

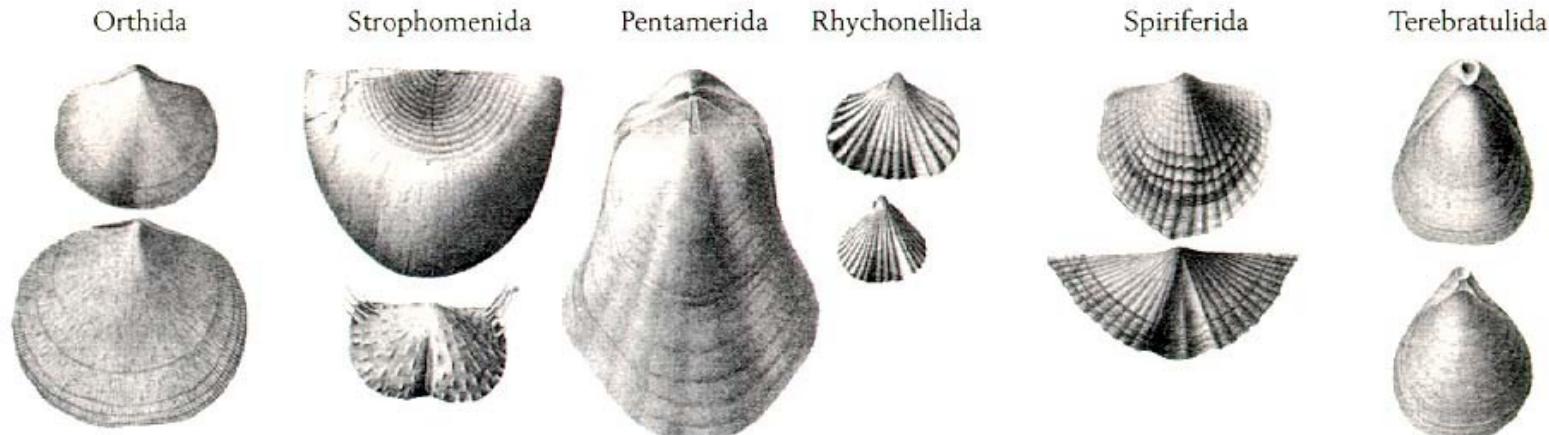
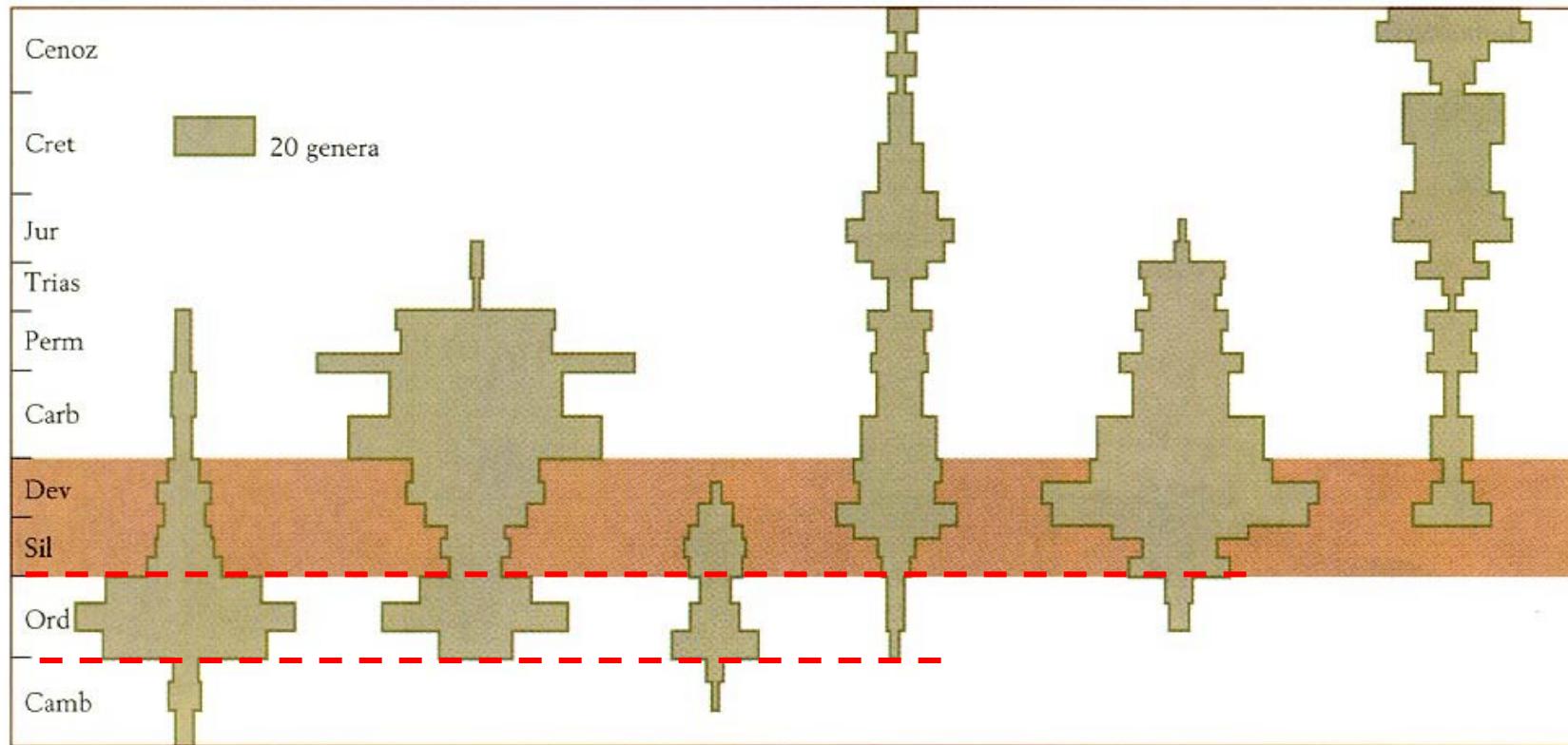
- převládají opornatí s vápnitou schránkou,



Ordovik, silur a devon – období enormní radiace ramenonožců



Diverzita jednotlivých řádů artikulátních brachiopodů v historii Země



reko



Fos.



Fos.



Orthis

Strophomena

Ordovik – typické rody brachiopodů

Trilobita

- v ordoviku stále ještě hojní a stratigraficky významní,
- od svrchního devonu ustupují,
- v nejvyšším permu vymírají,
- během ordoviku ovládají svinování => predace (loděnky)



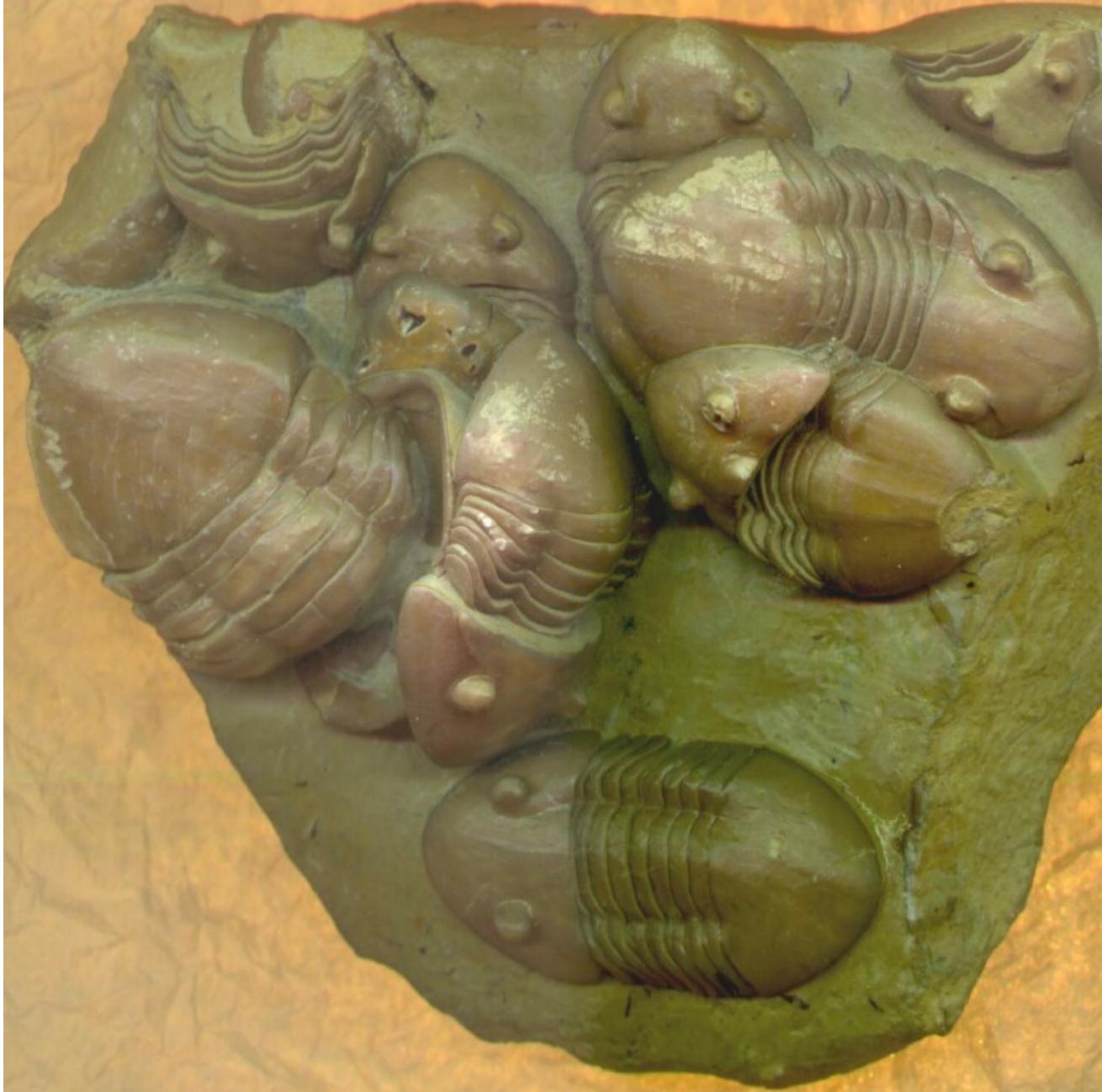
Flexicalymene (svinutý), ordovik, USA



Asaphus sp., ordovik, barrandien



Selenopeltis sp., ordovik, barrandien, plavec



***Homotelus bromodensis*, Ordovik, Oklahoma, (Carter, 2010)**

Další příklad ordovických trilobitů

Fig. i, 1a, *Triarthrus becki* Green, x 3/2, Utica. Restoration by Beecher of dorsal and ventral sides.

2, *Bumastus trentonevisis* Emmons, x 1/2, Trenton. 2a, The same, from the side, rolled up.

3. *Acidaspis crosotus* Locke, x 4, Richmond.

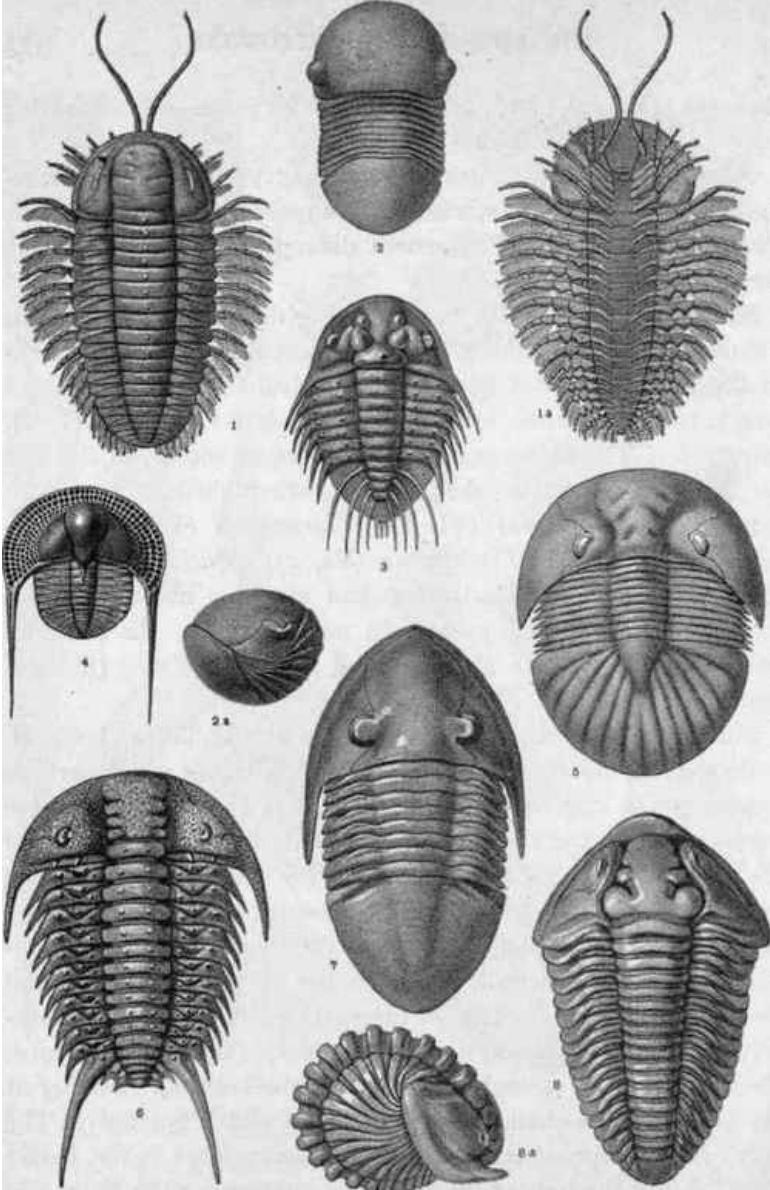
4, *Tri'nucleits concentricus* Eaton, x 1, Trenton.

5, *Bronteus lunatus* Bill., x 1, Trenton.

6, *Ceraurus pleu-rexanthmus* Green, x 1, Trenton.

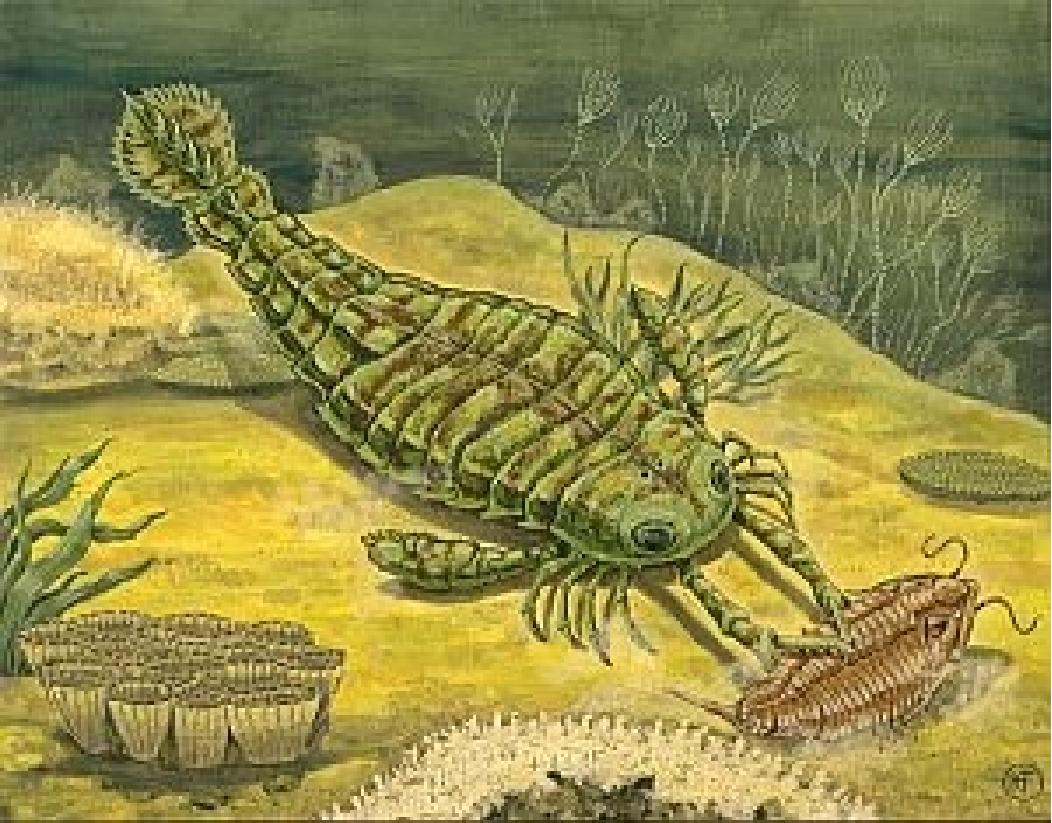
7, *Isotelus maximus* Locke, x 1, Trenton.

8, *Calynitoene calicephala* Green, x 1, Richmond. 8a, The same, rolled up, from the side.



Vedle trilobitů jsou členovci od ordoviku zastoupeni též skupinou **Eurypterida**:

- plavci
- predátoři
- až 3 m délka
- od ordoviku do permu
- největší rozvoj v siluru a devonu



rekonstrukce

Pterygotus, zástupce mořských klepítkatců

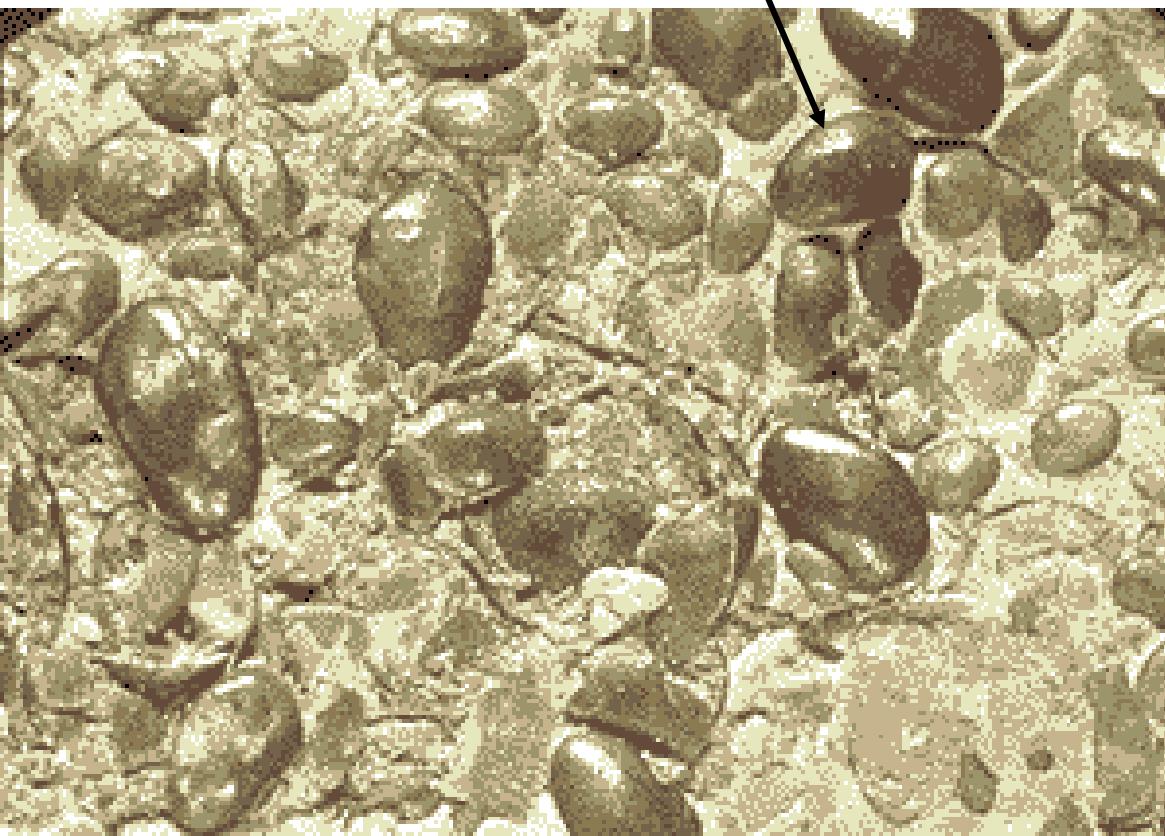


fosílie

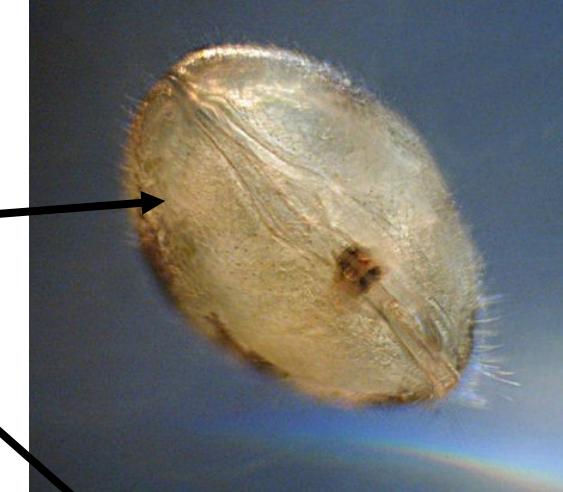
Eurypterus, zástupce sladkovodních klepítkaců

Další významná skupina členovců nabývající na významu od ordoviku jsou **Ostracoda** (skořepatci):

- tělo kryto v dvouchlopňovém krunýři ($\text{CaCO}_3 + \text{chitin}$)
- mořští i sladkovodní
- od sp. kambria do recentu



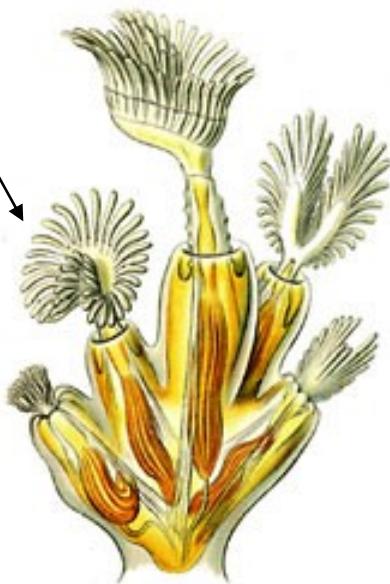
Eoleperditia fabulites, ordovik, Tennessee, cca 5 mm



recentní zástupci

Od ordoviku nastupují BRYOZOA (mechovky):

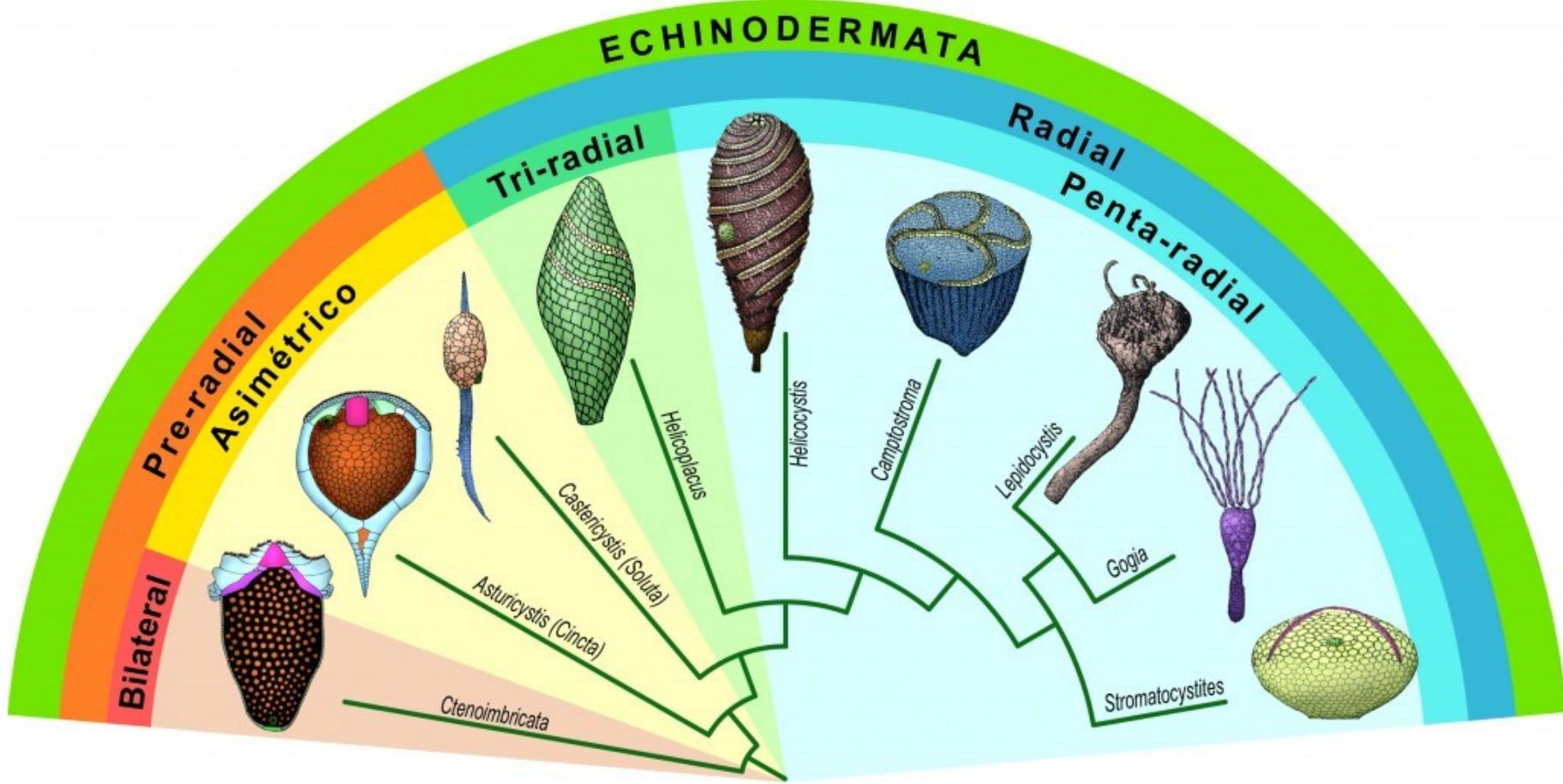
- koloniální, pevné části z CaCO₃, <mořské,
- povlékavé, bochníkovité, keříčkovité trsy (=> podíl na stavbě útesů)





Monotrypa sp., Cryptostomata, ordovik

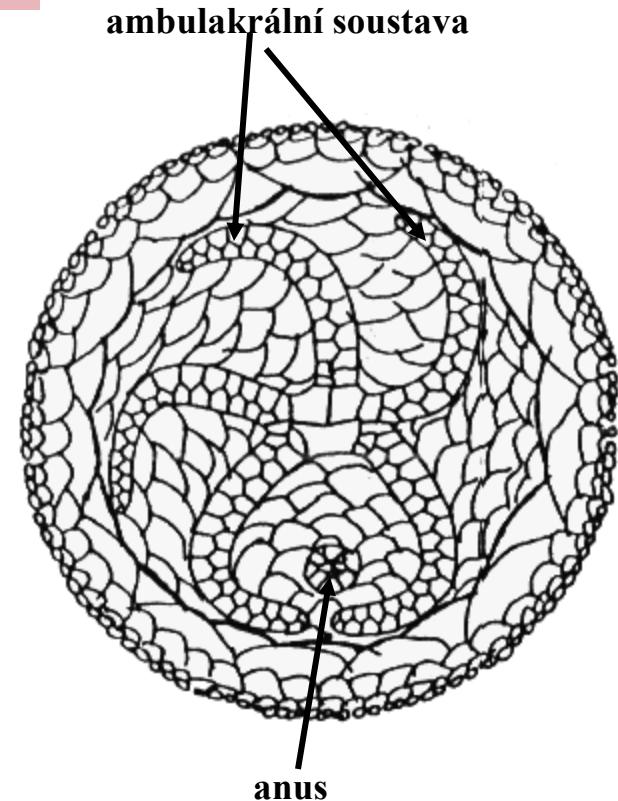
ECHINODERMATA



Echinodermata v ordoviku zastupují starobylé skupiny (např. Edrioasteroidea – terčovci), rozvíjejí se však lilijice, nově nastupují hvězdice a ježovky (viz dále)

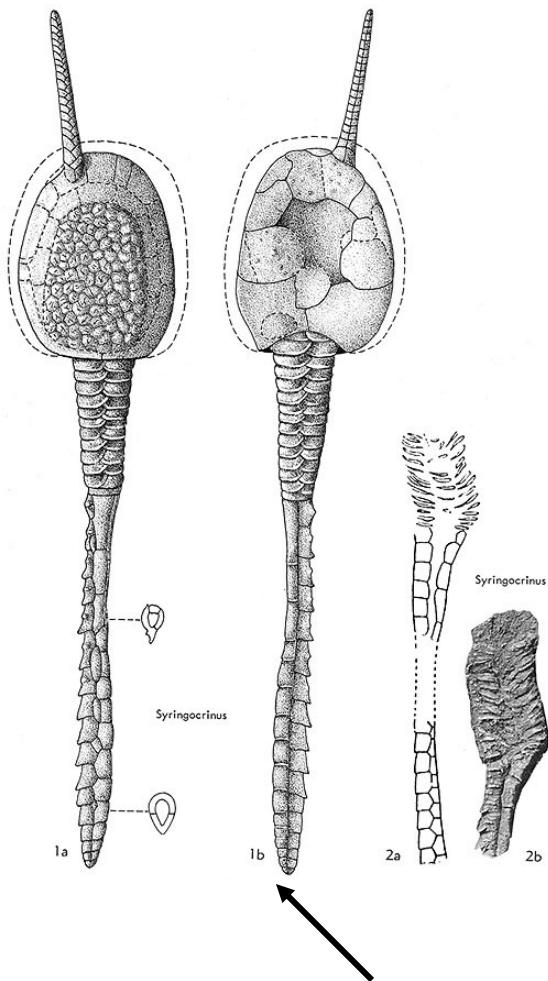


Carneyella (Edrioasteroidea), ordovik,
Mayville, USA



Idealizovaná kresba terčovců
rodu *Lebetodiscus* (devon)

Jinou starobylou skupinou ostnokožců jsou plošáci Carpoidea



Syringocrinus paradoxicus, ordovik

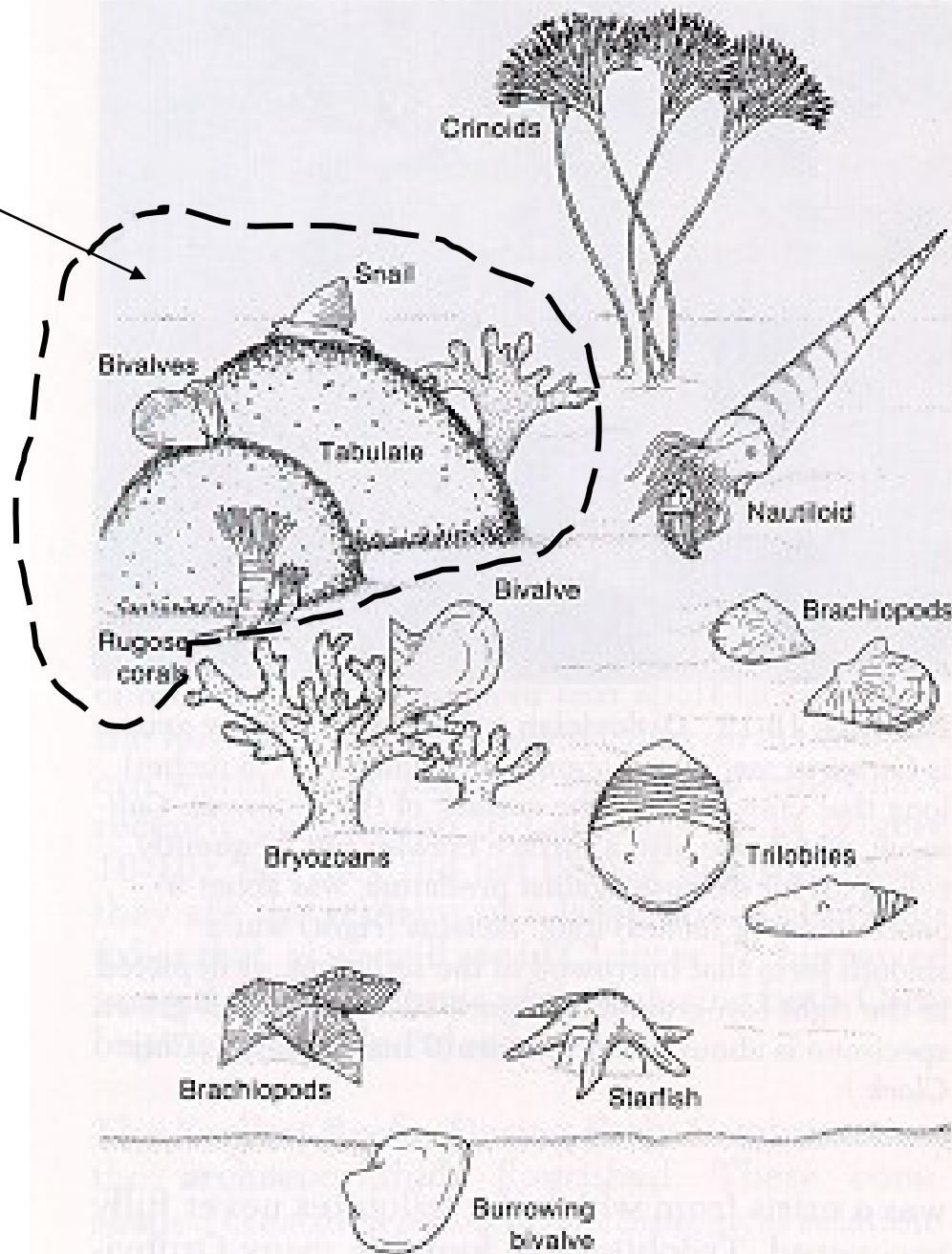


Dendrocystites sedgwicki,
ordovik



Iocrinus sp., lilijice, ordovik, USA

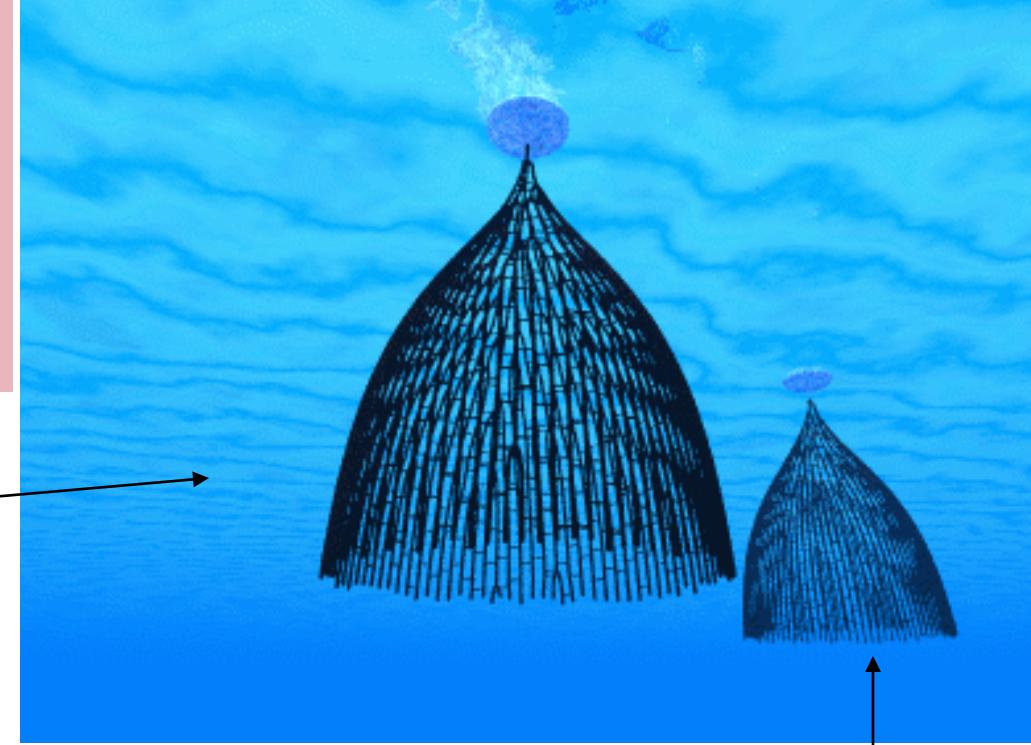
**Ordovické útesy byly ještě
relativně chudé:
složení – Rugosa, Tabulata,
Bryozoa, Porifera**



HEMICORDATA (polostrunatci):

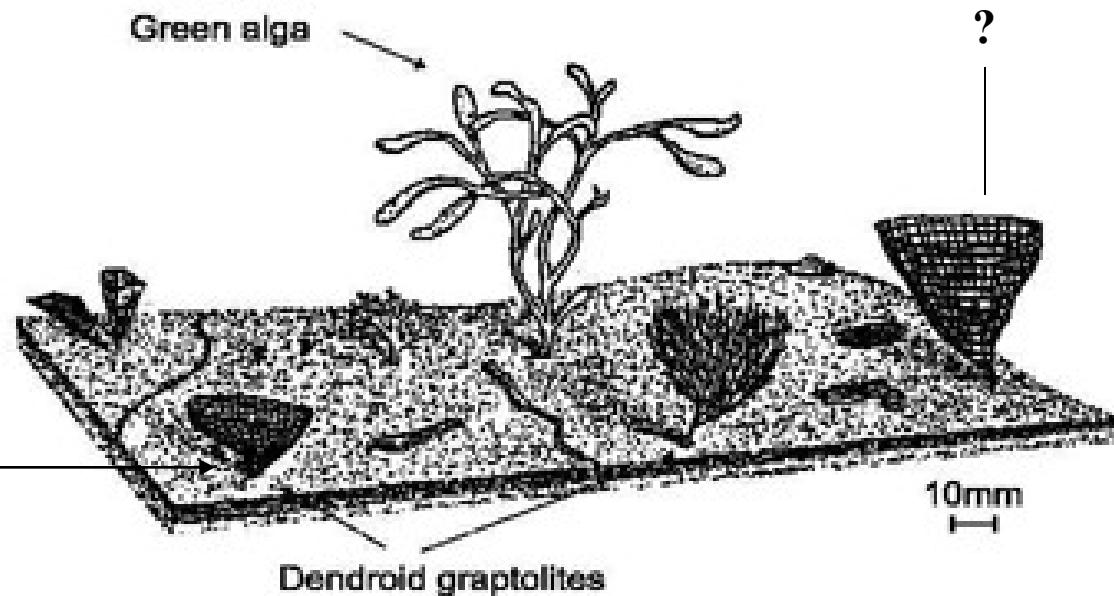
Vymřelá skupina Graptolithina:

- koloniální, trsy z pevné organické hmoty
- čistě mořští, sesilní bentos, plankton
- kambrium-spodní karbon
- od kambria Dendroidea
- skupina Graptoloidea jen ordovik-sp. devon



Dendroid *Rhabdinopora*, sp. Or, vznášel se bud
upevněný k řasám nebo bublinám plynů (?),
taková kolonie dosahovala až 30 cm.

sesilní



Graptoloidea:

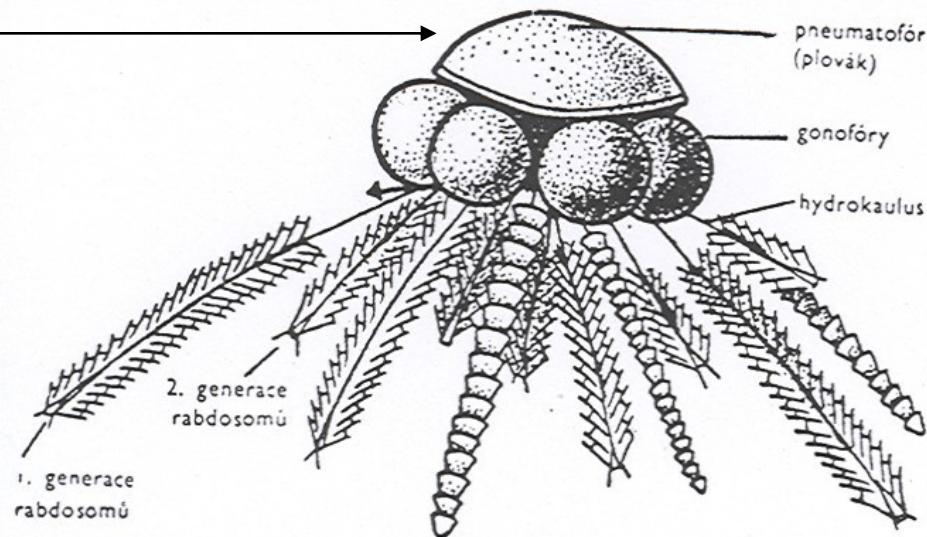
- někdy tvorba trsů opatřených plováky
- pouze plankton

Význam: planktonní způsob života, rychlý vývoj, velká množství kolonií => nejvýznamnější skupina pro stratigrafii Or, Si a sp. De. Často se hromadili na anoxicických dnech ordovických a především silurských moří a tvoří převládající fosílie „graptolitových“ břidlic.



FIGURE 8–21 Branches (stipes) of the graptolite *Diplograptus*. *Diplograptus* is also common in dark shales of Ordovician age in both Europe and North America.

Geological time scale (approximate boundaries):
Q: Quaternary
T: Tertiary
K: Cretaceous
J: Jurassic
Tr: Triassic
Pr: Permian
P: Paleozoic
M: Mississippian
D: Devonian
S: Silurian
O: Ordovician
E:寒武紀
Pre: Precambrian



Obr. XII – 30. Hemichordata – Graptolithina. – Rekonstrukce synrabdosomu (pohled z boku) druhu *Orthograptus quadrimucronatus* mut. *approximatus* Ruedemann. Upraveno podle R. Ruedemanna.



Didymograptus (Graptoloidea), sp. Or, Austrálie, v barrandienu častý v šáreckých vrstvách ordoviku

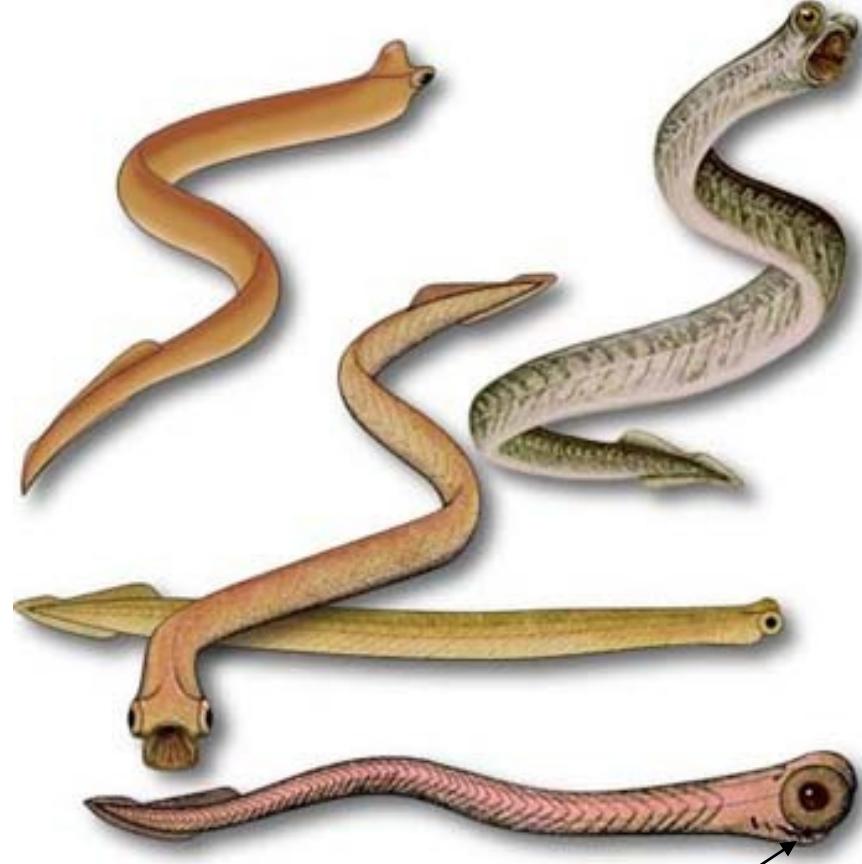
VERTEBRATA - AGNATHA

CONODONTA

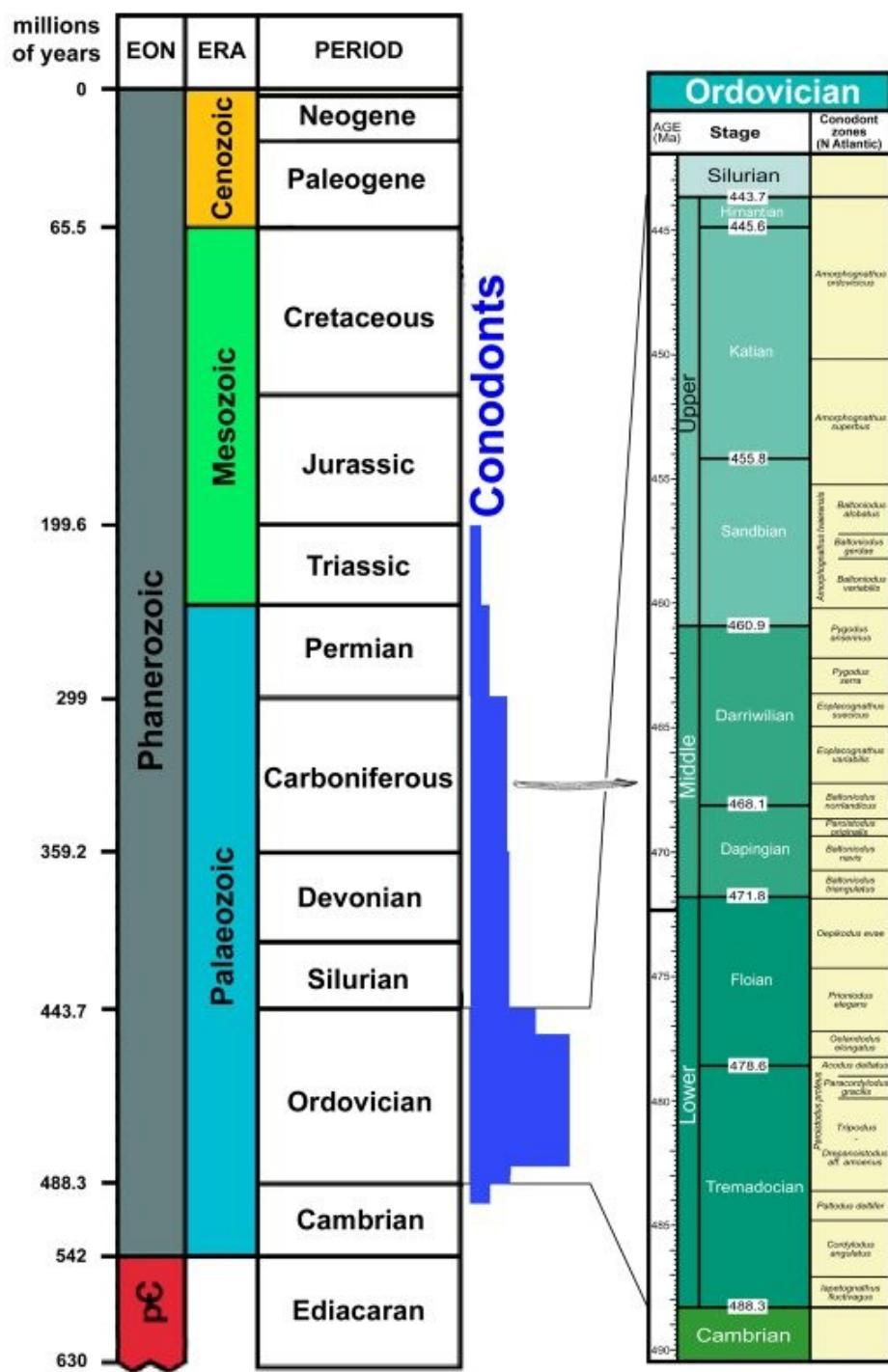
- drobné rybičkovité formy, nekton, (?dravci)
- ploténkovité, hřebíkovité elementy („zoubky“) z fosforečnanu vápenatého, histologie obratlovců,
- řazení k bezčelistným (Agnatha)
- od kambria až do triasu
- obrovský význam pro stratigrafii**



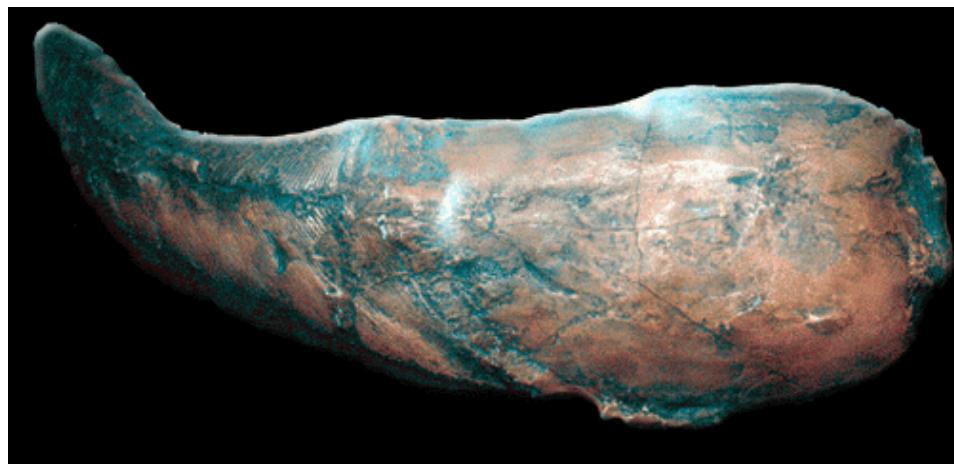
Manticoleptis subrecta – model rozmístění jednotlivých elementů v přirozené poloze v hlavě celého jedince



Rozpětí konodontů v historii Země s maximem diverzity v ordoviku



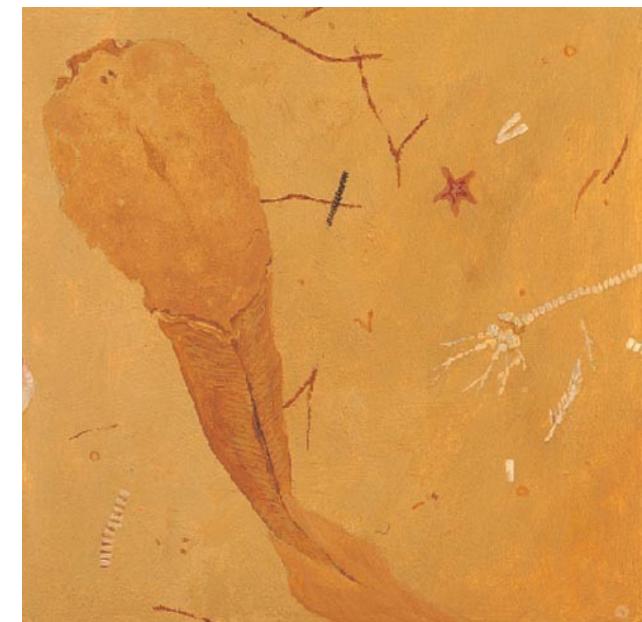
V ordoviku diverzifikují pancéřnatí bezčelistní (Agnatha) – rozvoj silur-devon

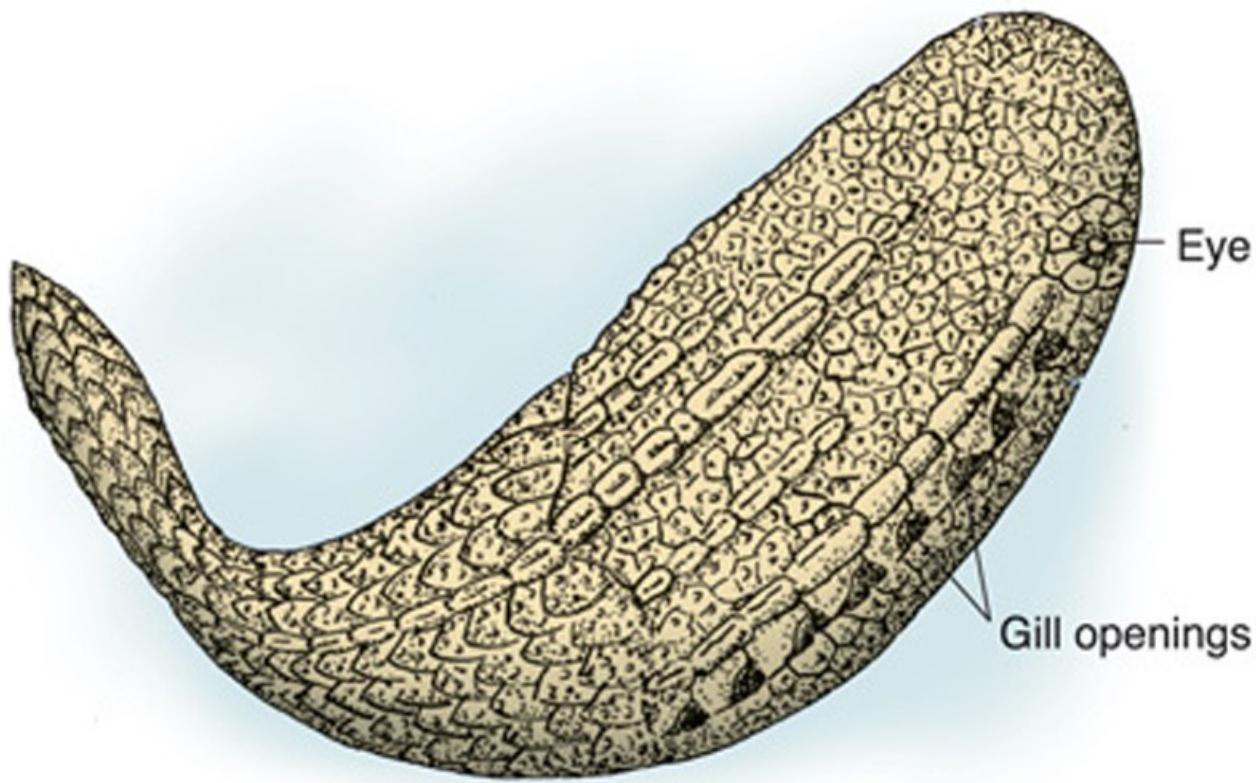


Sacabambaspis janvieri, ordovik, Bolivie



rekonstrukce



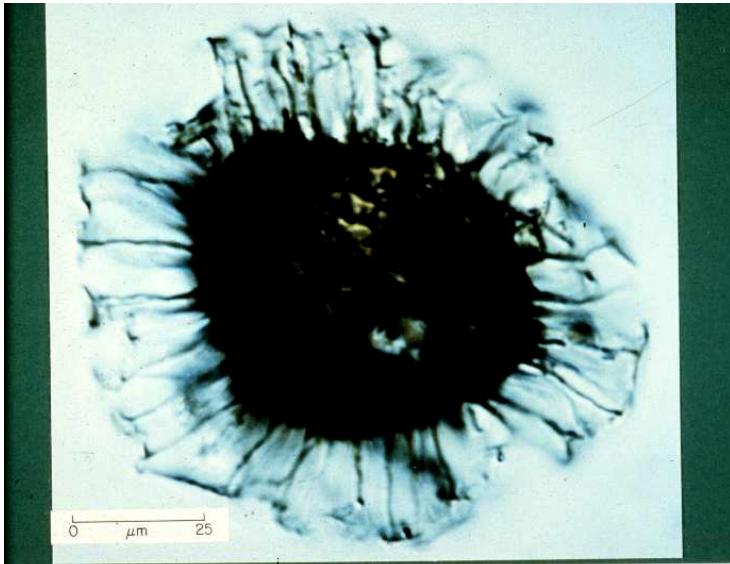


Astraspis sp. – reko, Or

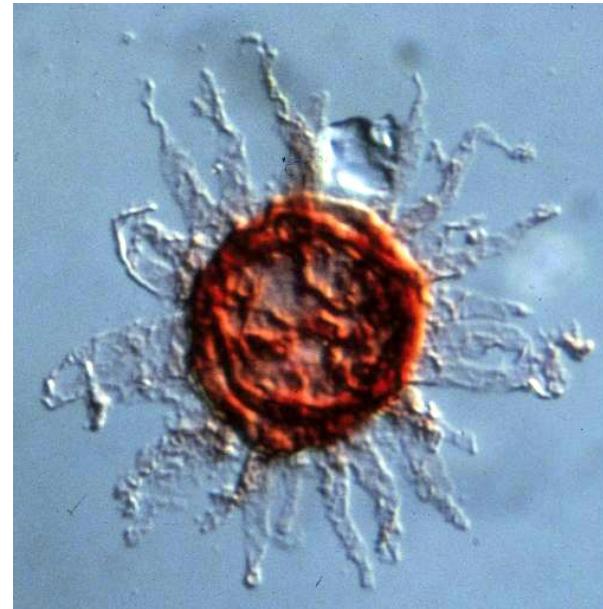
Pre-**E** **E** **O** **S** **D** **M** **P** **Pr** **Tr** **J** **K** **Pg** **Ng**

Levin (2010)

Akritarcha – stále ještě hojná



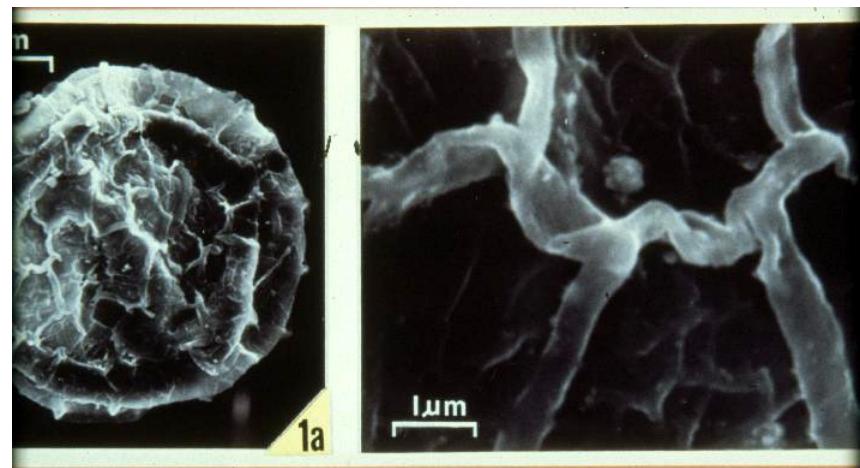
Skiagia -- GREENLAND -- EARLY CAMBRIAN



sv. ordovik



sv. ordovik



sv. ordovik- SEM foto

Souše v ordoviku:

- jsou od Prz kolonizovány pionýrskými skupinami prokaryot – sinicemi

- v ordovických horninách nacházíme spory skupiny

Glomerales = mykorhizní houby,

naznačující nástup přechodných typů k suchozemským skupinám (ancestor podobný na rec. Chytridiomycota + ztráta bičíku = roznášení spór pomocí větru)



- ještě během ordoviku zelené řasy (Chlorophyta)

pronikají do sladkých vod (cesta k cévnatým rostlinám)

Rostlinstvo muselo vyřešit problém:

slaná versus sladká voda = zpevnění buněk + obrana proti vysoušení + ÚV záření, schopnost přeckávat i sušší období = obal, stomata, odolné spory, vodivé pletivo



- rostlinstvo nastupuje nesmírně složitou cestu od řas k výstupu na suchou zemi, výstup se odehrával během siluru a završil ve spodním devonu

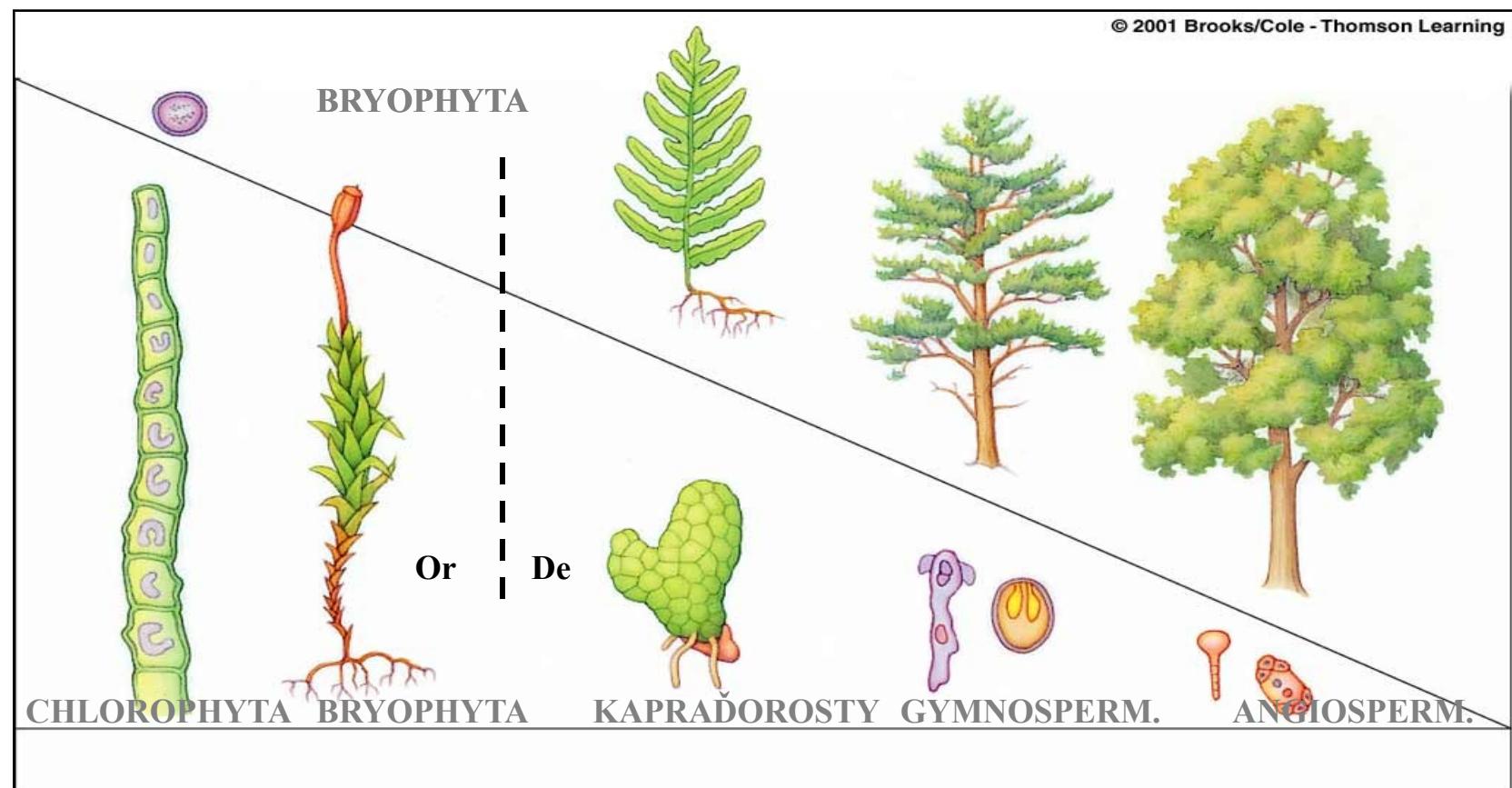
Glomerales, spóra, Or, Wisconsin

Úsvit rostlin

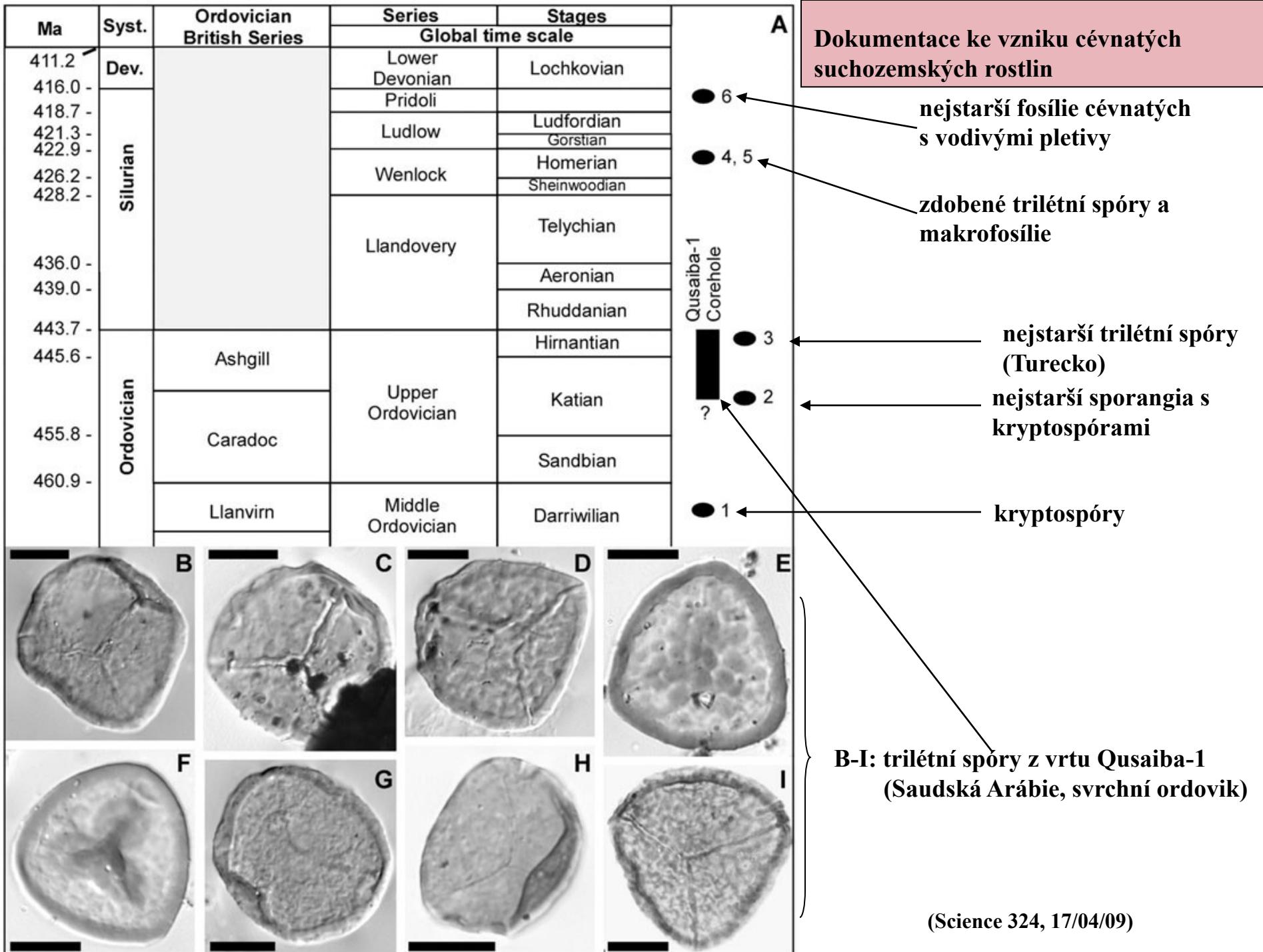
- **Rostliny představují monofyletickou skupinu**
 - Vývoj ze společného předka
 - Kdo jím byl ?
- **Mnohočetné doklady svědčí pro skupinu zelených řas CHAROPHYTA**
- **Řasy jako první ovládly pohlavní rozmnožování a střídání generací gametofyt/sporofyt**

2 základní strategie z pohledu rozmnožování

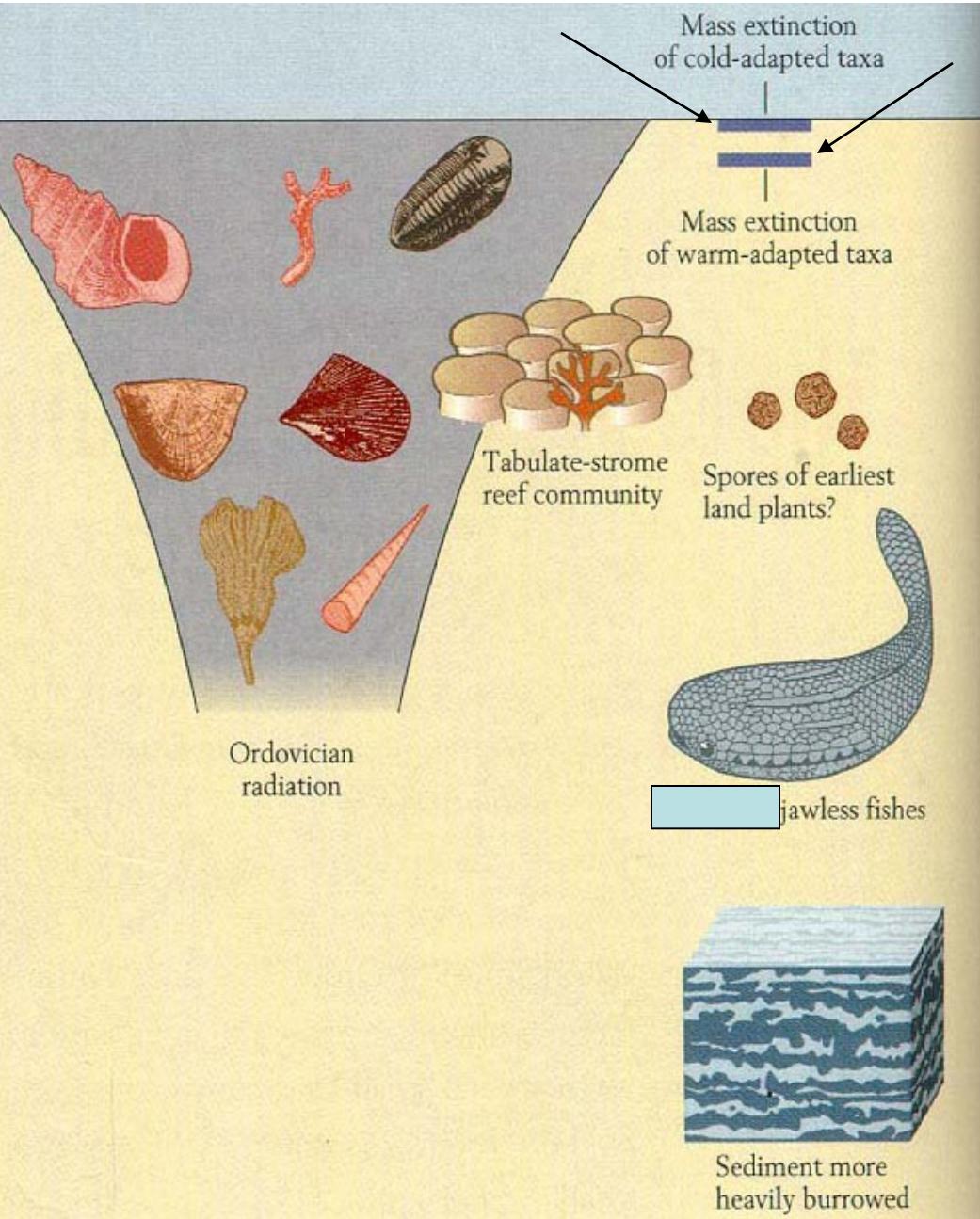
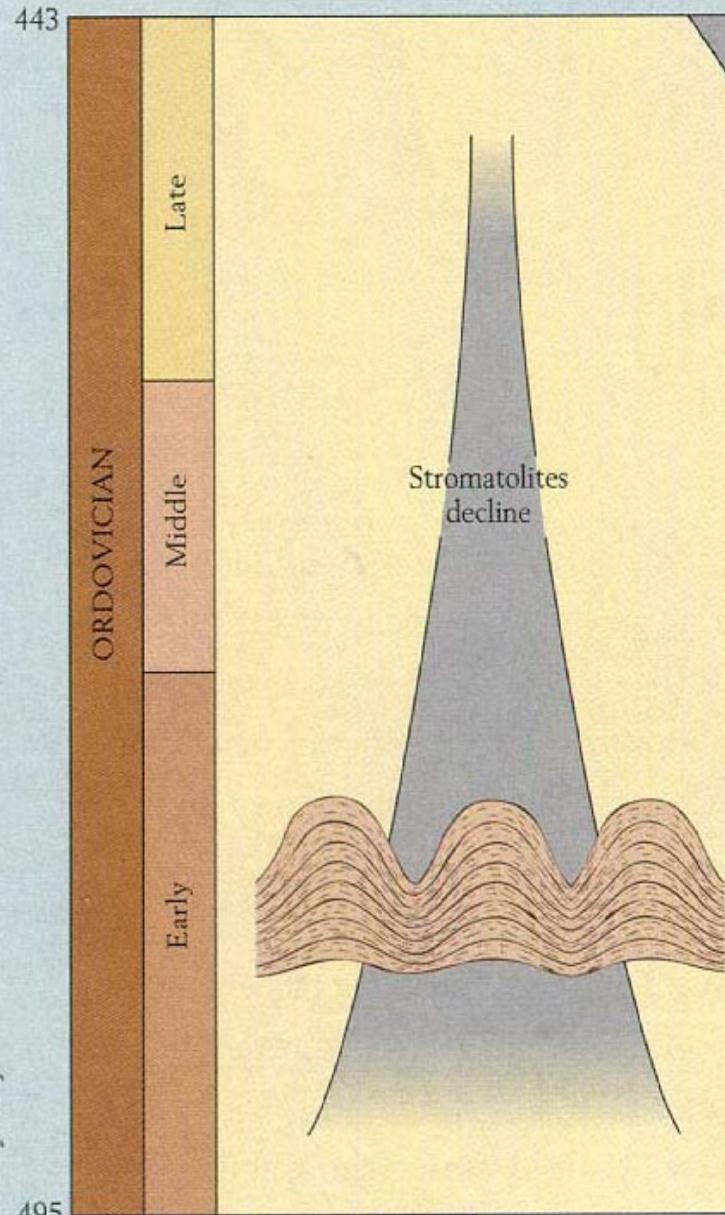
- mechorosty
- cévnaté rostliny



- Gametofytí generace - dominantní (dlouhodobá) v životním cyklu mechorostů, sporofyt = pouzdro s výtrusy
- **Mechorosty** se objevují v **ordoviku**, život v blízkosti vodní hladiny (reprodukce – gamety ve vodě či vlhku)
- Sporofytí generace - dlouhodobá u rostlin cévnatých (xylém, oběh vody, kořeny), gametofyt – drobný, uchycený na sporofytu, reprodukce bez účasti vody
- **Cévnaté rostliny** nastupují v **siluru** (*Cooksonia*), postupné oproštění od vodního prostředí → **devon**

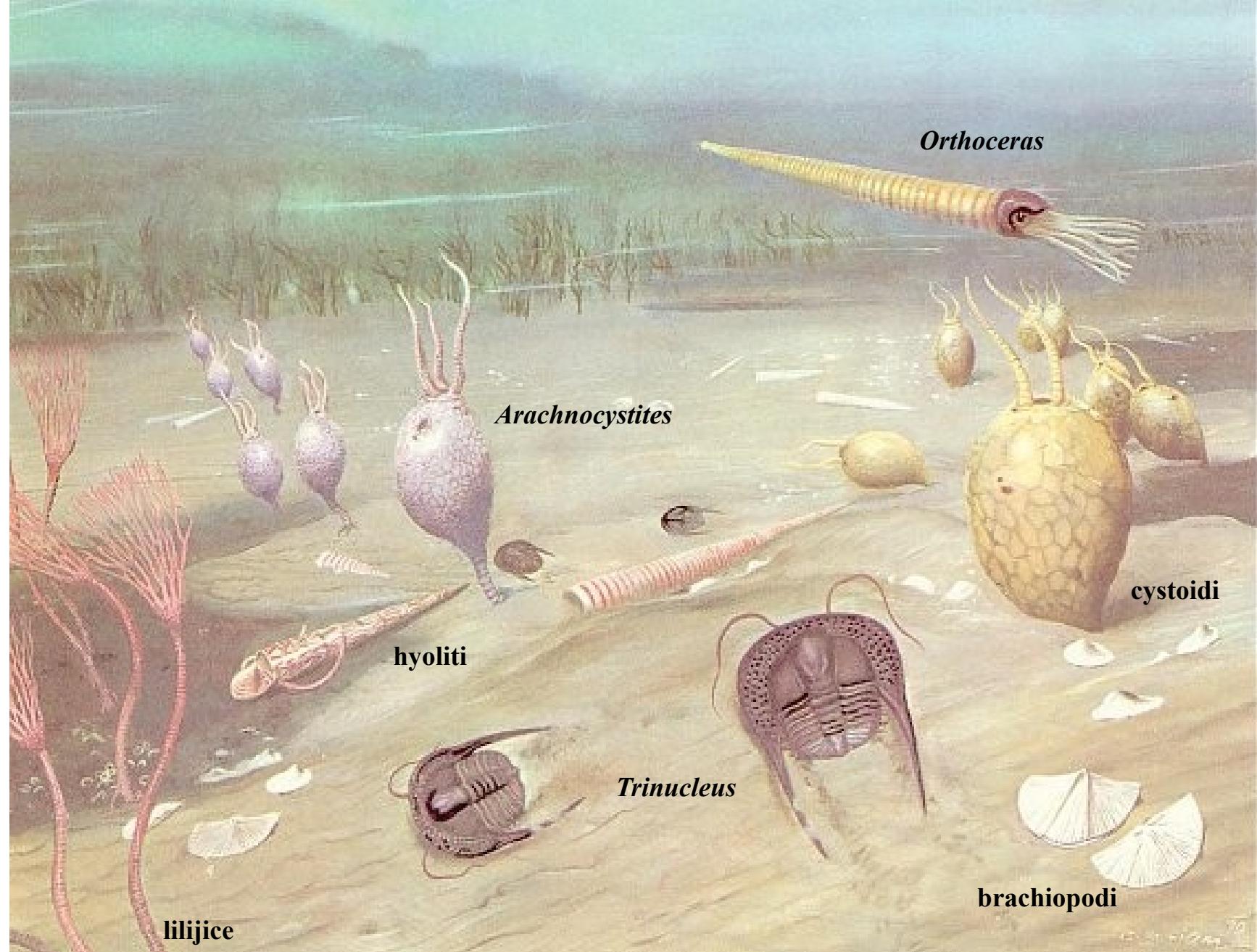


Život v ordoviku - souhrn





Možný pohled na dno ordovického moře



Ordovik

(Burian, 1970)



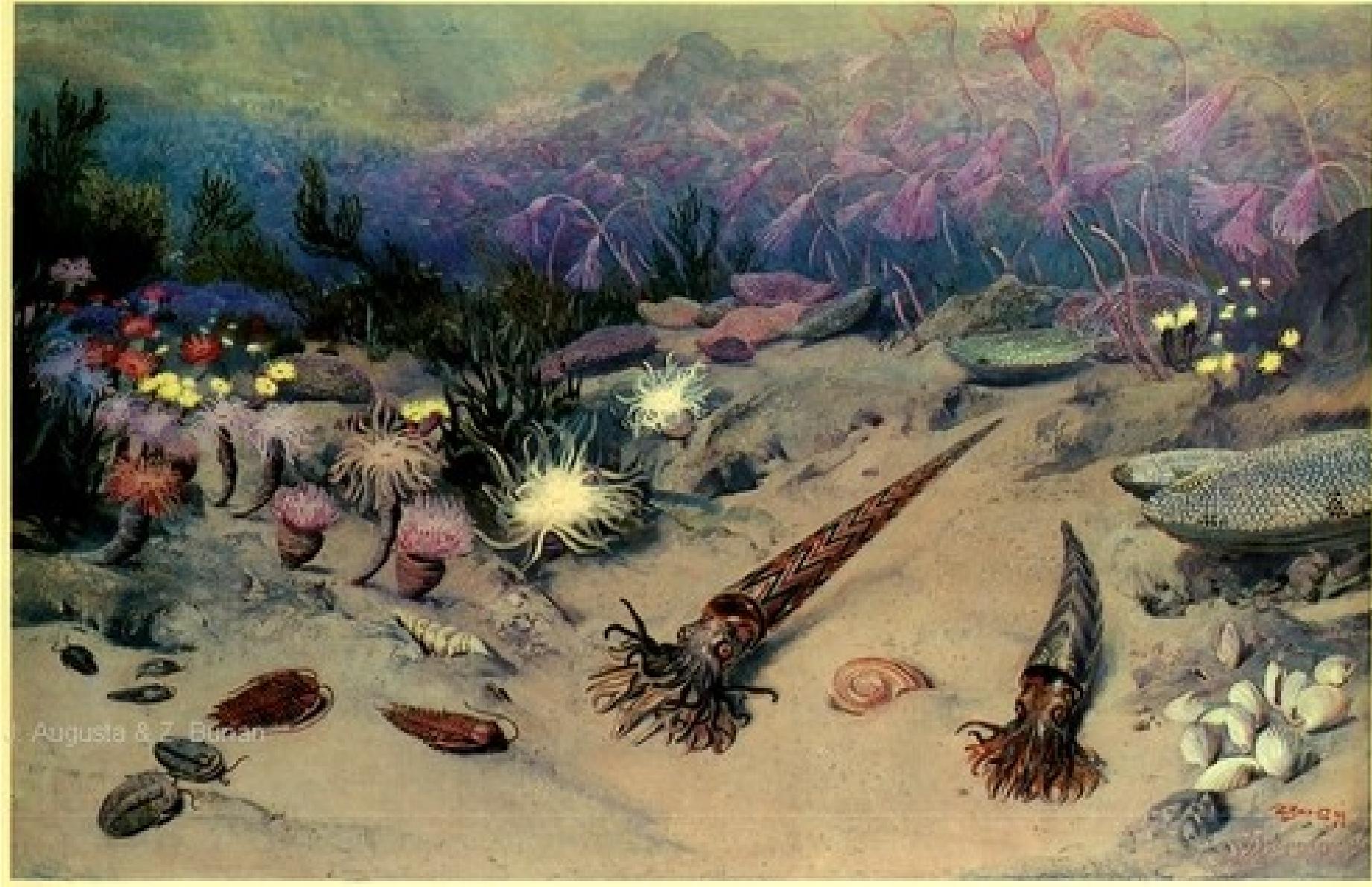
Ordovik

(Exhibit Museum, Uni Michigan, 2010)

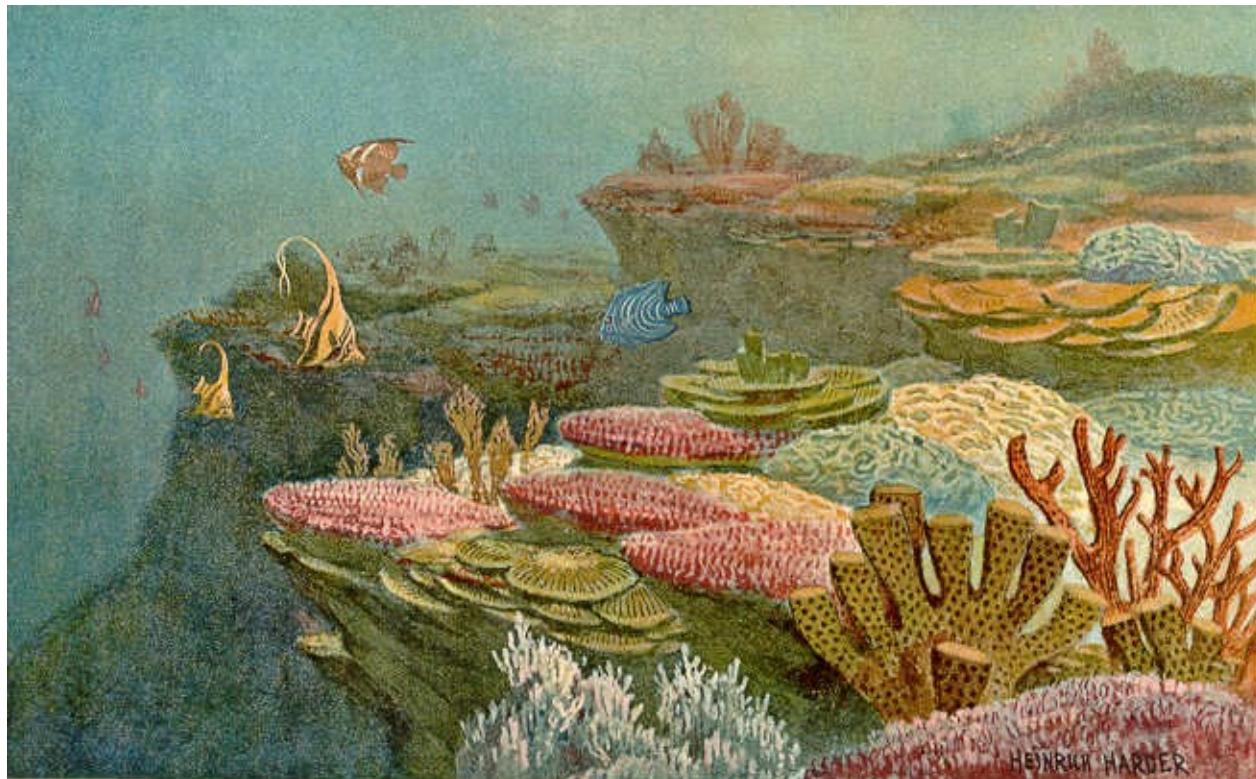


Ordovik

(Universum review, 2010)

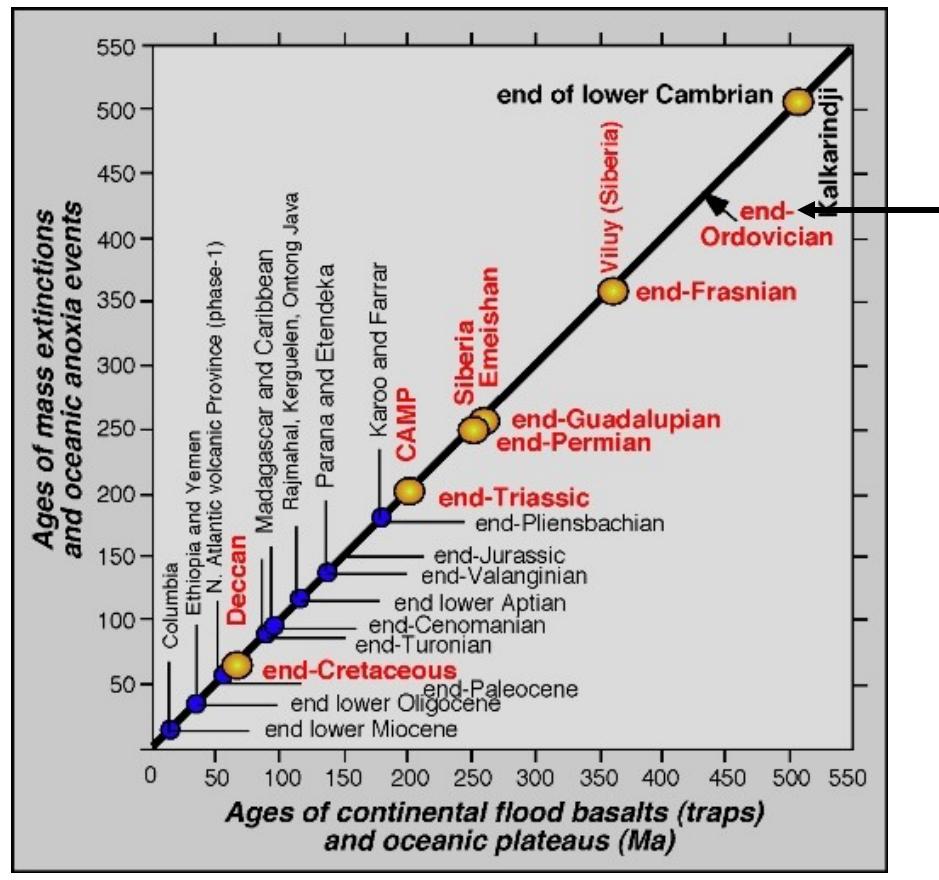


Ordovik (Augusta-Burian)



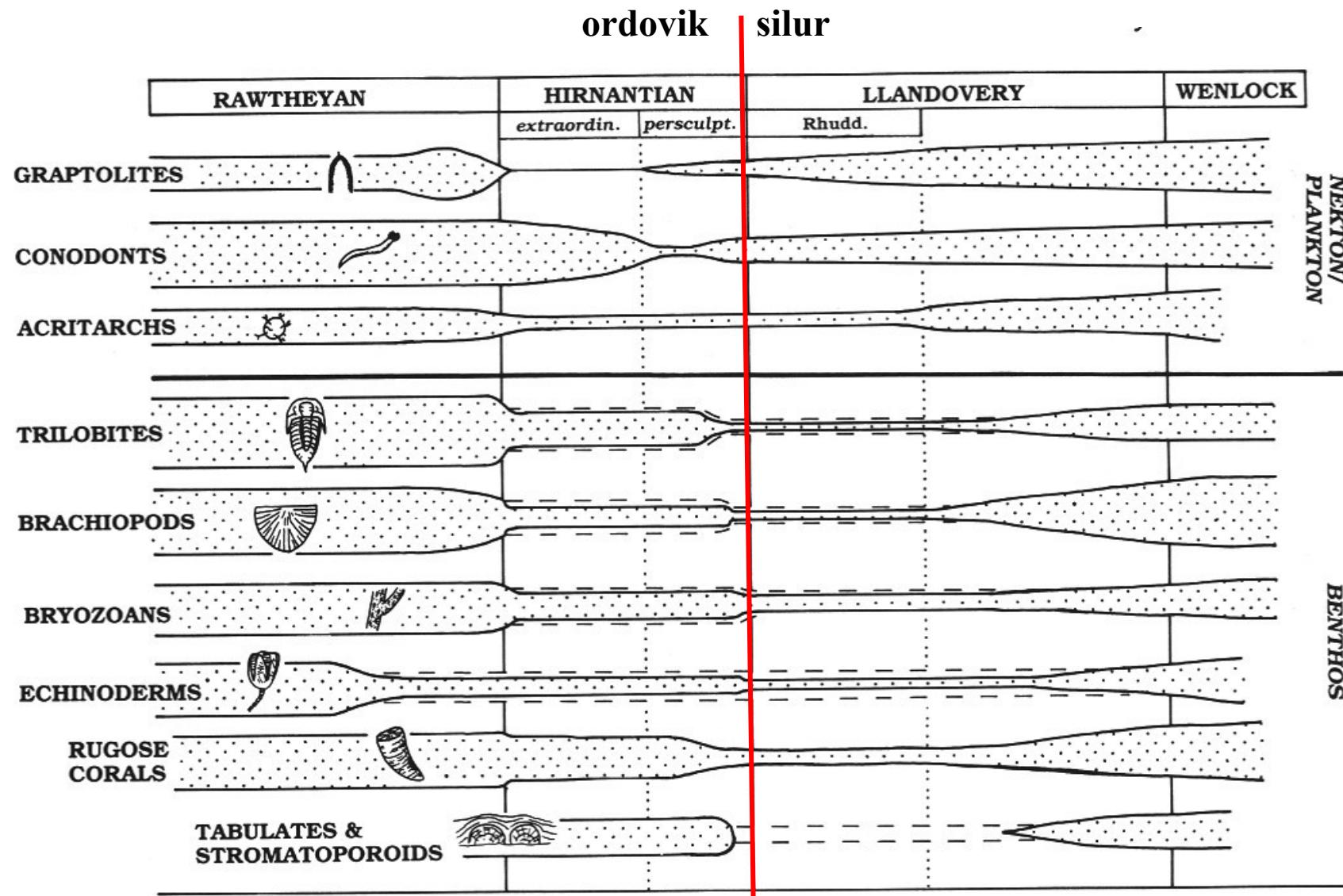
Schematický obraz ordovických rifů

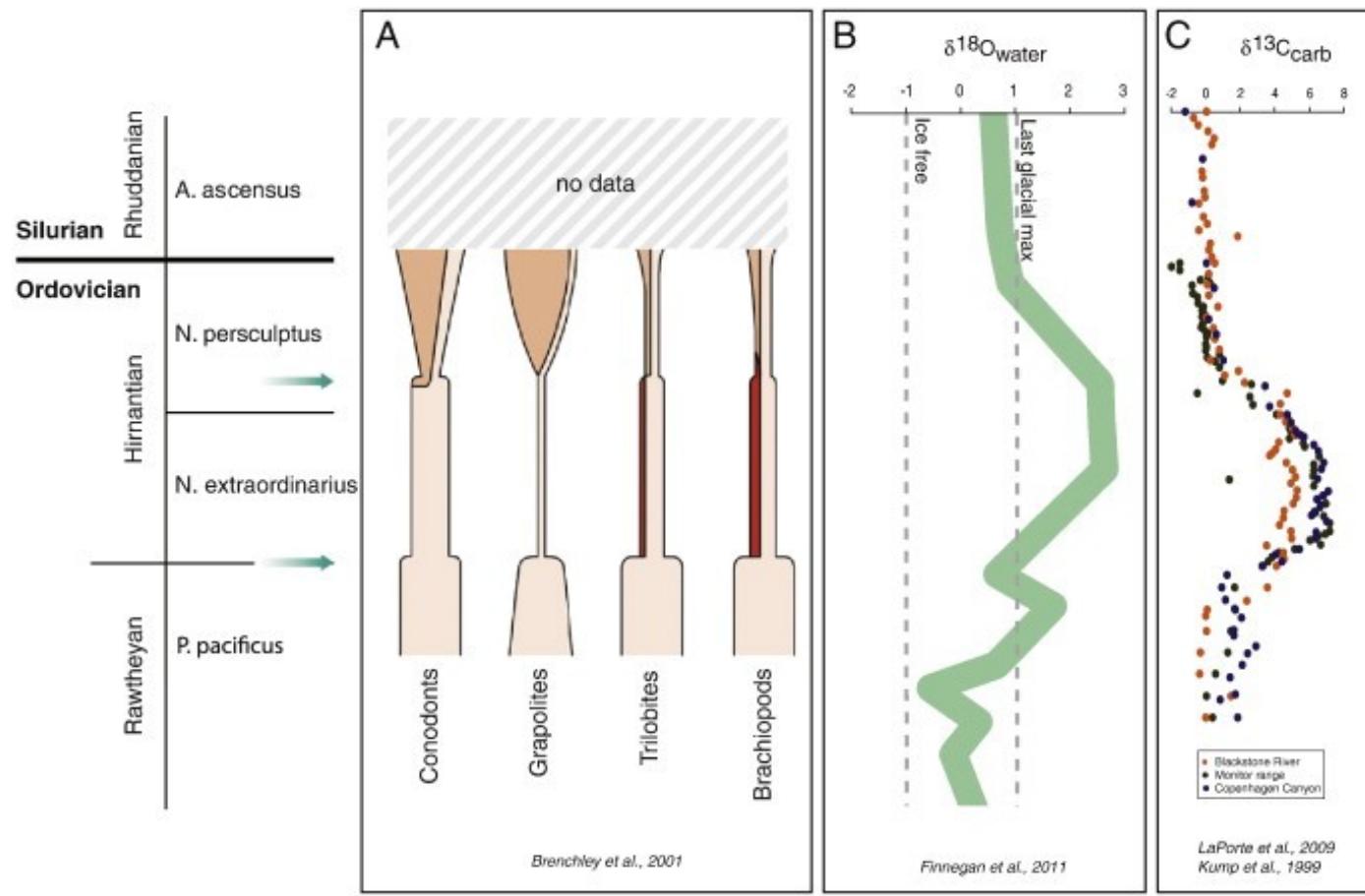
V závěru ordoviku dokládáme:



Ages of mass extinctions oceanic anoxia events and continental flood basalts. CAMP = Central Atlantic Magmatic Province). Note that only one (end-Ordovician) out of five mass extinctions is not associated with a major continental flood basalt province3.

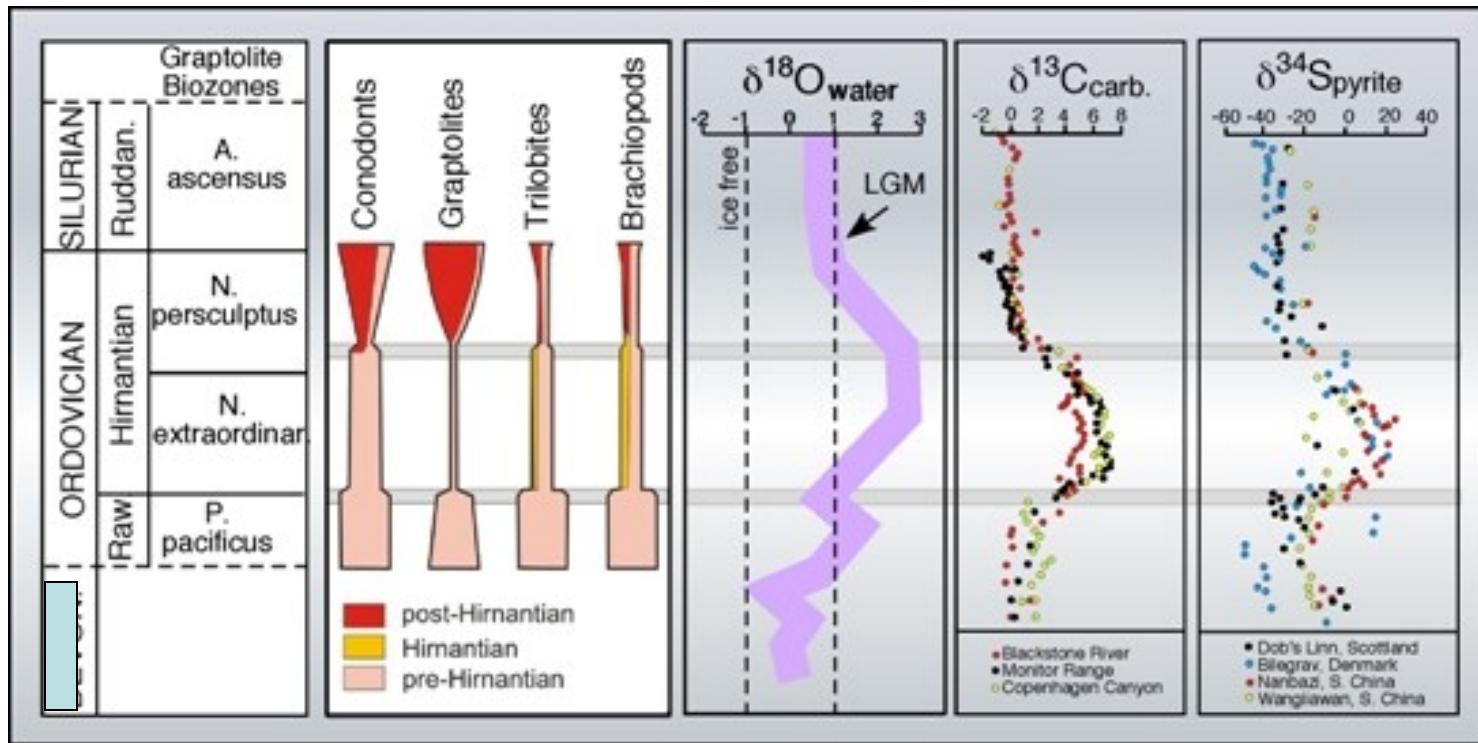
Grafické vyjádření změn diverzity ve sv. ordoviku (viz – snížení i revitalizace u různých skupin různé)



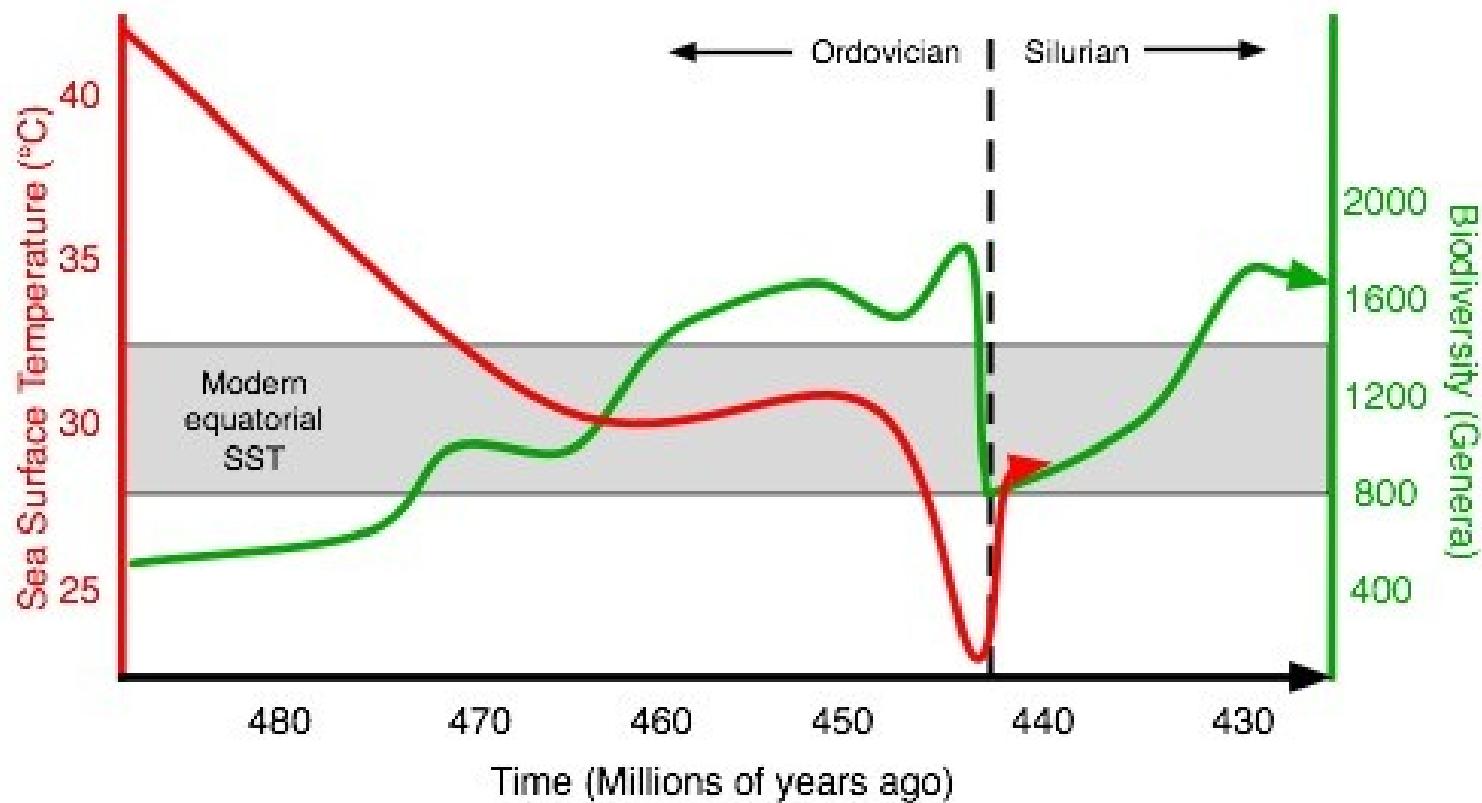


**Pokles diverzity (Conodota, Graptolita, Trilobita, Brachiopoda)
a křivky izotopů O18 a C13 (Hammarland et al. 2012)**

Novější údaje

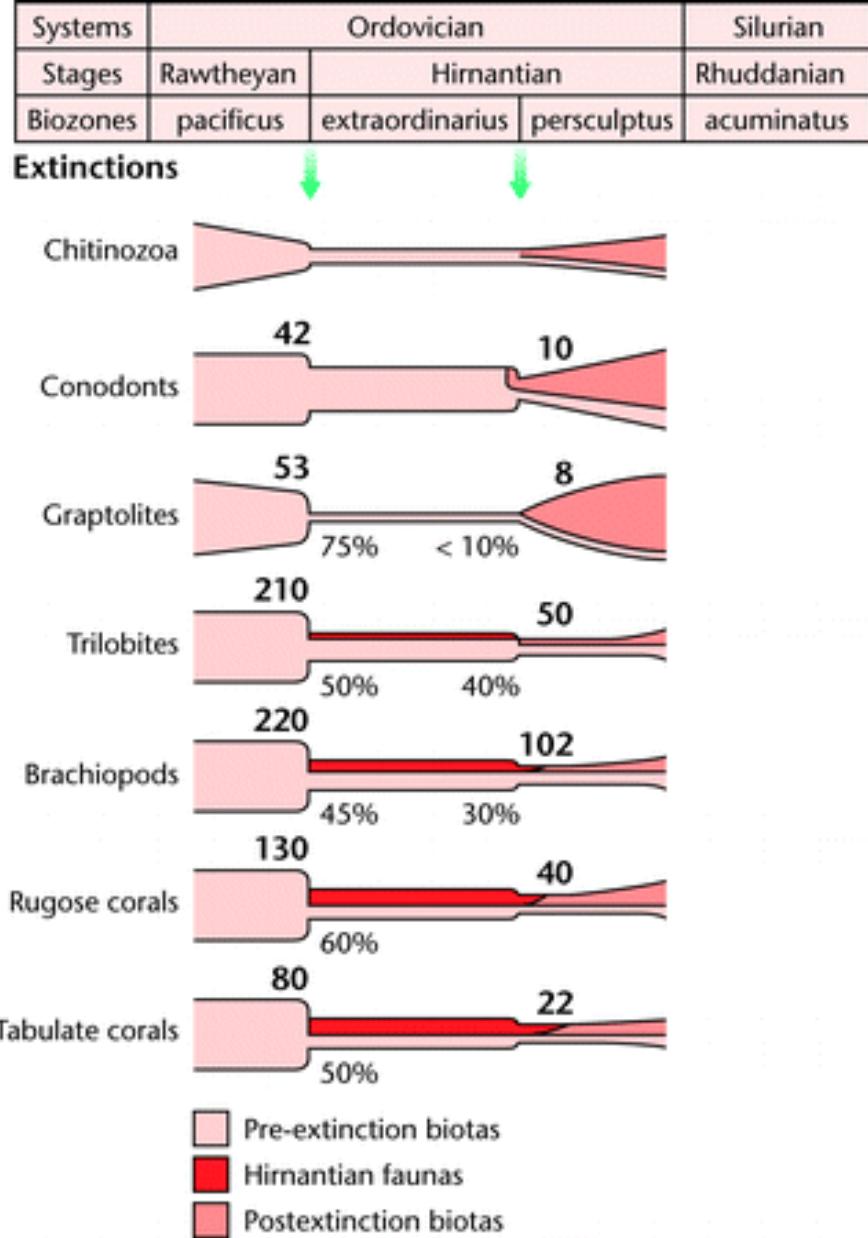


The two Late Ordovician (Hirnantian) mass extinction are associated with glaciation and geochemical proxies. These data support the relative **brevity** of the event, dramatic changes in ocean productivity and widespread cooling during the Hirnantian

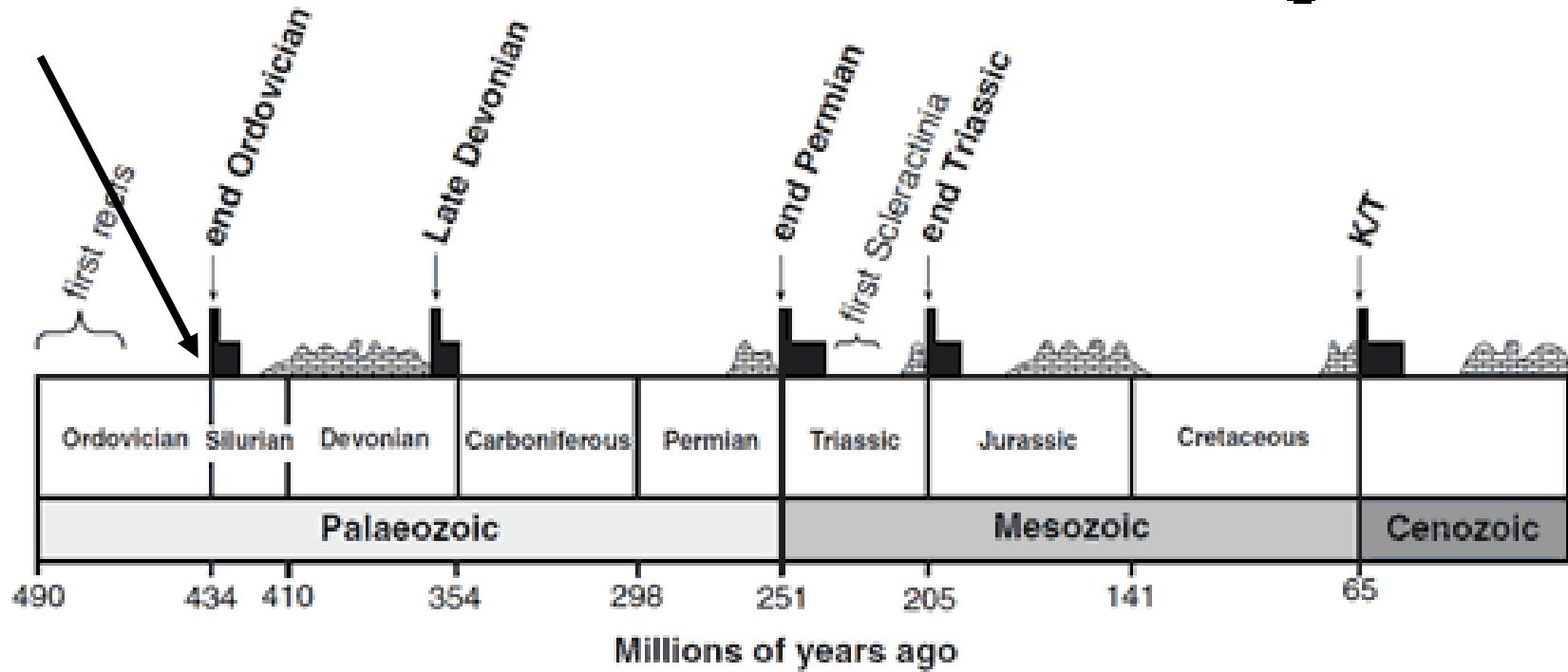


Křivky povrchové teploty oceánských vod (Or-Si)
a diverzity živočišných rodů (Gutmann, 2008)

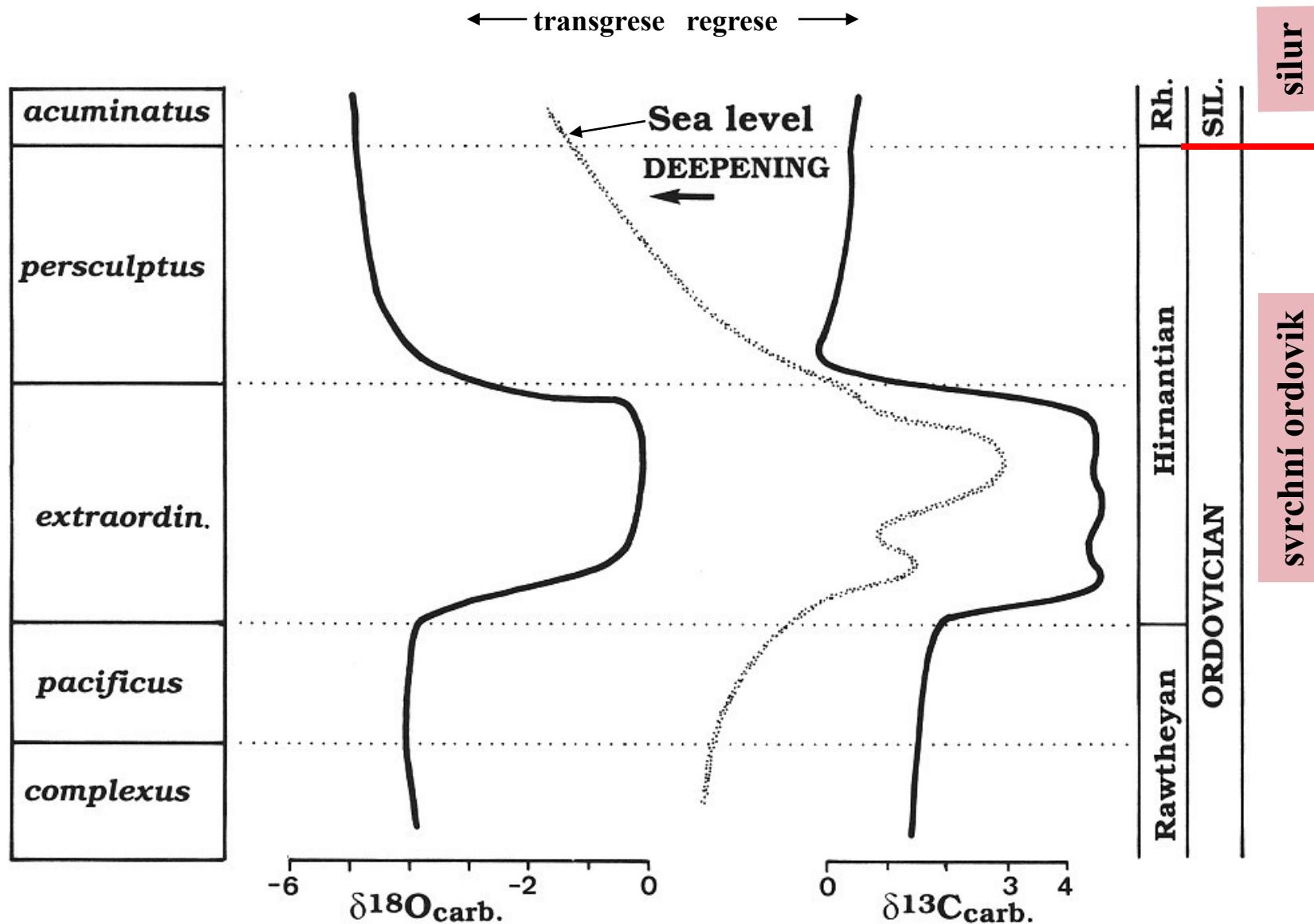
Kvantifikace redukcí (počet druhů) některých skupin ve sv. Or (Veron, 2008)

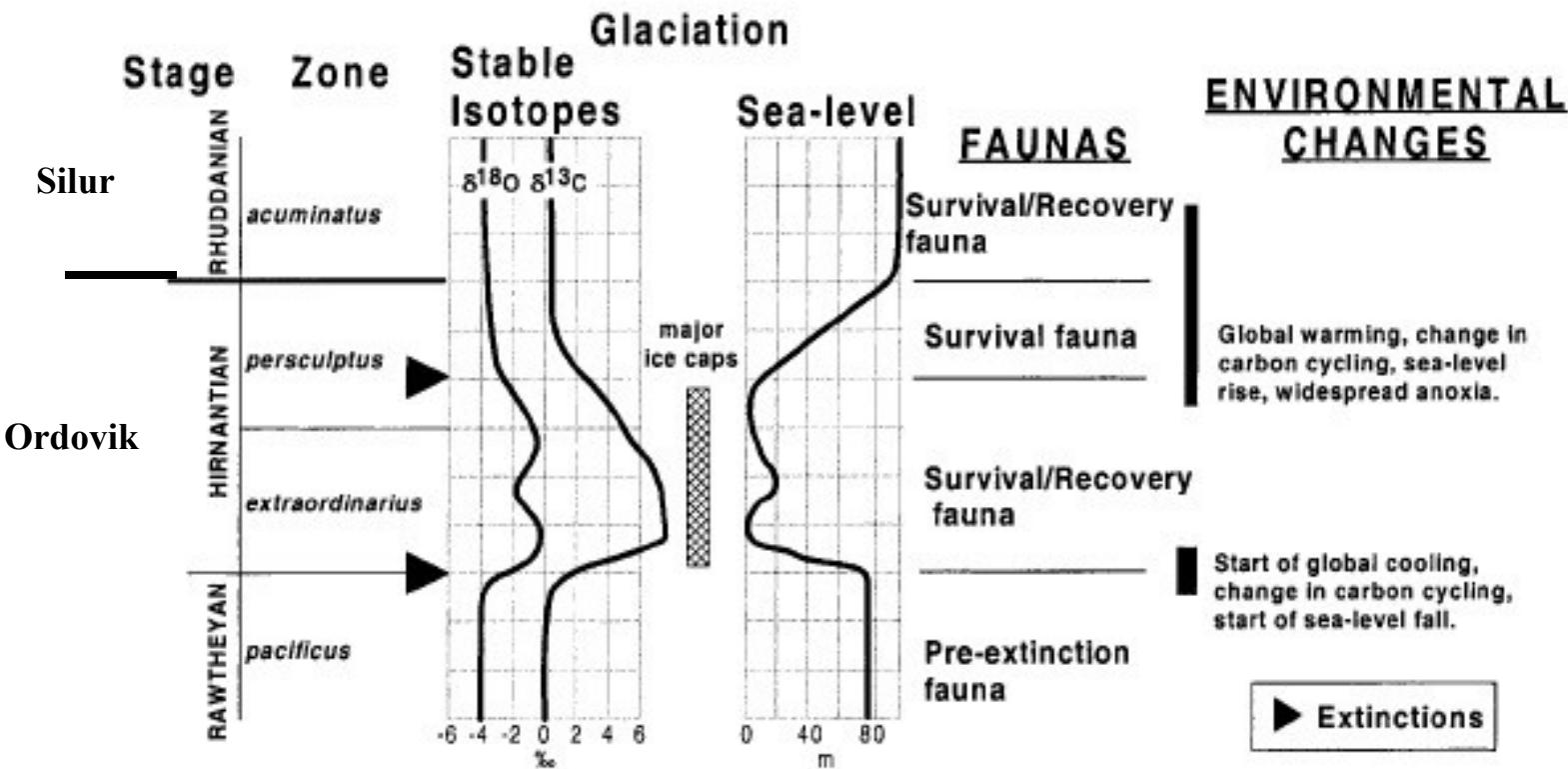


Mass Extinction Events and coral reef growth

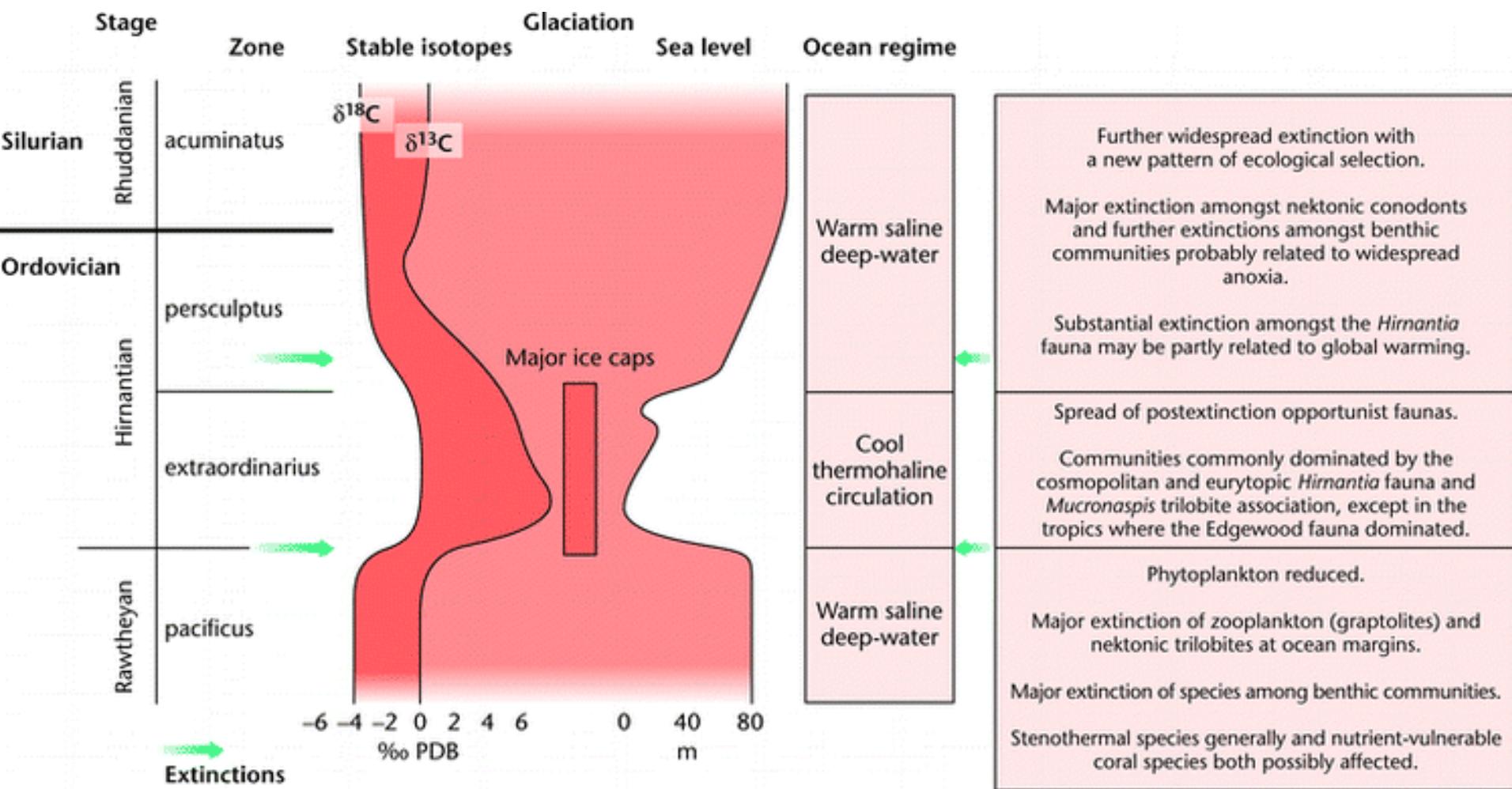


Změny křivky izotopů O a C a eustatické křivky mořské hladiny ve sv. ordoviku

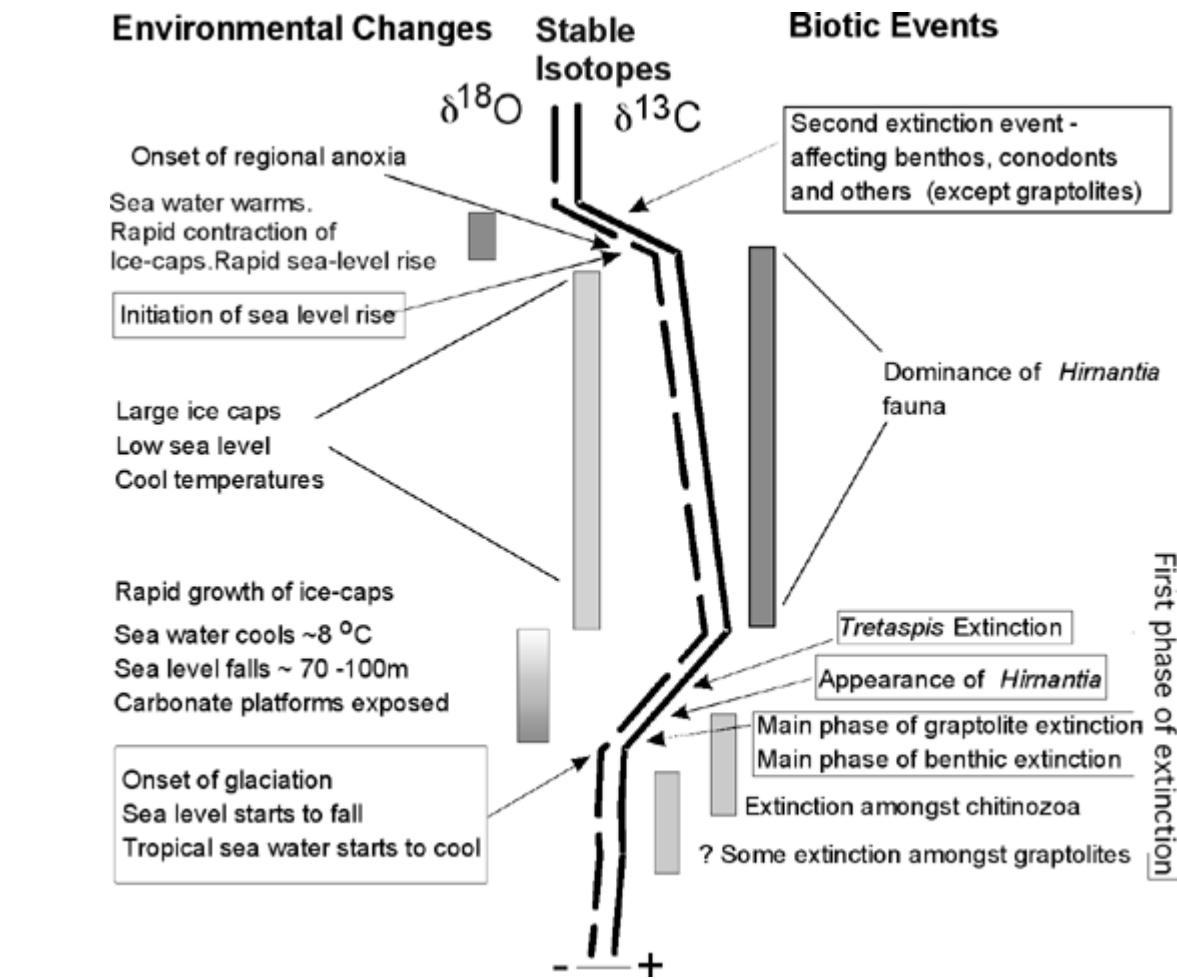




Globální křivky kolísání stabilních izotopů O18 a C13, mořské hladiny a jejich vztah k vymírání (fauny) a změnám prostředí



(Brenchley, 2001)



Souhrn změn v nejvyšším ordoviku (Marshall, 2004)

Vymírání ve svrchním ordoviku

Datace: ~ 444 Ma, ve 2 vlnách spojených s regresí a transgresí oddělených od sebe cca 1 milionem let (druhá vlna ~ 443.4 Ma = Or/Si hranice)

Současná čísla o ztrátách: - 28 % čeledí

- celkem 100 čeledí mořských bezobratlých (60 % všech invertebrat včetně 2/3 brachiopodů a bryozoí)
- 49 % živočišných rodů
- 85 % živočišných druhů

Postižené skupiny: Graptoloidea redukována na pouhé 4 druhy

Trilobita – největší redukce v jejich historii

Conodonta – silně postižena

Brachiopoda - „ „ (~ 1/3 čeledí)

Anthozoa - „ „

Bryozoa „ „ (~1/3 čeledí)

Echinodermata, Naučiloidea, Bivalvia – postižena významně

plankton, bentos
i nekton postiženy

výrazně

- Příčiny:**
- snížení obsahu atmosferického CO₂,
 - zalednění (Gondwana, pohyb k J pólu, ochlazení, 5 pulsů glaciálů, → posun chladnomilné fauny k rovníku, zánik tropické fauny, anoxie (černé břidlice))
 - regrese (voda vázaná v ledu, vyschnutí → decimace mělkov. společenstev vnitrokontinentálních pánev)
 - transgrese - opačný postup

V Jordánsku (Batra Formation) pozorována anoxie způsobená odtokem vod ze saharských oblastí po skončení zalednění => fotická zóna (shelf) měla euxinické podmínky pro život (Abbot et al. 2007)

Výkladové hypotézy:

1) Silná takonská fáze vrásnění – výzdvih Apalačí, vulkanismus, ten během **hirnantu** mizí – silné zvětrávání a prudké snížení CO₂, to koresponduje s krátkým a rychlým nástupem zalednění

2) Výbuch supernovy v blízkosti mléčné dráhy – vzrůst gama záření – zvýšená radiace – decimace ozonové vrstvy ?????



Toto vymírání – čistě terestrické (klimatické) příčiny, žádný impakt, žádný (?) zvýšený globální vulkanismus, období -+ rozptýlených kontinentů, orogeneze jen v Apalačích, přesto je druhé největší (relativně k tehdejšímu životu) ze všech pěti HV

Revitalizace ve spodním siluru (viz nové křivky), nástup diverzifikace útesových společenstev pokračující ještě v devonu (četné útesové vápence)

Použité prameny:

- Benton, M.J., 1997: Vertebrate Palaeontology. – Chapman & Hall, pp.452. London.
- Courtillot, V. , 1999: Evolutionary Catastrophes, The Science of Mass Extinction. – Cambridge University Presss, pp.173, Cambridge (UK).
- Gould, J.S. (ed.), 1998: Dějiny planety Země. – Knižní klub, Columbus, pp. 256, Praha.
- Hallam, A., Wignall, P.B., 1997: Mass Extinctions and their Aftermath. – Oxford Univ. Press, pp. 320. Oxford.
- Kalvoda, J., Bábek, O., Brzobohatý, R., 1998: Historická geologie. – UP Olomouc, pp. 199. Olomouc.
- Lovelock, J., 1994: Gaia, živoucí planeta. – MF, MŽP ČR, Kolumbus 129, pp. 221. Praha.
- Margulisová, L., 2004: Symbiotická planeta, nový pohled na evoluci. – Academia, pp. 150. Praha.
- Paturi, F. X., 1995: Kronika Země. - Fortuna Print, pp. 576. Praha.
- Pálfy, J., 2005: Katastrophen der Erdgeschichte – globales Aussterben ? – Schweizerbart. Ver. (Nägele u. Obermiller), pp. 245, Stuttgart.
- Pokorný, V. a kol., 1992: Všeobecná paleontologie. – UK Praha, pp. 296. Praha.
- Raup, D.M., 1995: O zániku druhů. – Nakl. LN, pp.187. Praha.

Internet – různé databáze (především obrazová dokumentace)