

从集群绝灭到集群替换

——兼论进化的时空层次与系统地质学

刘第墉

(中国科学院南京地质古生物研究所)

一、关于新灾变论

恐龙,这一盛极于中生代的庞然大物,一进入新生代,就迅速绝灭了。生物界于是进入由哺乳动物一直到人所统治的新生代。对于这一剧变,从1980年 Alvarez 父子等发现中、新生代间的界线粘土层含铱异常丰富以后,天外降临的灾难对地球生物的演进起着决定作用的新灾变论于是盛行起来。这一简单直截的灾变论又特别吸引那些并不从事生物或古生物研究的局外专家。为此,现从生物界容易为人明瞭的衰退类群在量方面的异常变化,进而再审视当时以生物界为主体的地质史中新生因素在基本性质方面有哪些变化,它们将对生物进化过程以及地质史整体发展说明了些什么问题。

自达尔文进化论形成以来,相当时间内,均渐变论占了统治地位。直到1972年才由 Eldredge 和 Gould 提出了一种较为完整的新观点——间断平衡论。这主要基于一种统计原则,也是种群遗传学在哈代-温伯格原理中已表达的一个基本意义,即一个种群越大,它的特征中值就越稳定,涨落(fluctuation)是在中值邻近发生而使中值稳定以维持已具有的中心。这也相当于一种平衡态热力学系统。因此,种群能在相当长一段时间内保持稳定。但当某种偶然机会,种群的少数分子从稳定的大群体隔离出来,形成小的种群,从而变得不稳定而发生迅速的变异,这相当于背景显著缩小,涨落相应放大的非平衡热力学的巨涨落。这也表现了从原

来的对称中心分出来一个新中心的对称性破缺性质。

由于新灾变论的潮流冲击, Gould 于1985年又进一步提出三个不同演变过程的时间层次。其第一层次称生态时刻,即生物适应一定环境的生存和繁衍过程;第二层次称地质时间,间断平衡演变是其典型过程;以集群绝灭所标志的时期作为第三层次的时间。这几个层次具有不同的发展规律,高层次对低层次所表现的则是反向的或破坏的作用。

新灾变论解释集群绝灭这一高层次的生物演变,可以说是十足的外因论。分子生物学则完全相反,它认为在生物演进中内因是根本的,因为生物是以本身遗传信息在传递中发生的偶然差错和由扩散所导致的随机飘失而不断演变。在强调生物演变偶然性方面,这两种理论虽然是共同的,但分子生物学的偶然性仅限于在正常信息传递中占很小比例的突变、重组、飘变等方面发生的变化。新灾变论则不然,它已将生物演变的偶然性推向了普遍化和绝对化的程度,以致新历史阶段的开拓任务都不得不落在“飞来横祸”劫掠后的那些幸存者身上。

然而,生物的微观分子演变和宏观的间断平衡演变之间倒是表现了很自然的联系。由前者之信息传递中偶然差错进而涉及到的基因库扩散隔离过程中等位基因的随机飘变,已自然联系到了由少数变异之积累到偶然隔离的边缘成种模式这一 Gould 所述第二层次的间断平衡演变过程。二者的差别则可视为,一个突出的是

基因库内等位基因的随机发生和消失,一个则着重于表述种群所具表现型的统计中值的稳定性和由有环境隔离因素参与的突变过程。

下面将叙述的作为“灾变”核心过程的生物本身演化历史,可进一步看出 Gould 所述第三层次仍然表现出与第二层次之间的自然联系,其差别,就第二层次的演变而言,主要基于细微变异至隔离机遇;就第三层次而言,则是生物明显分化并受到不断强化的高层次因素所引发的选择,这已表现出一系列内、外作用的强耦合。

在阐明这一问题方面,我国是拥有优势的,并且是在这方面公认为最重要但所知又极少的关键问题上拥有优势。

二、两次重大的生物集群替换

新灾变论主要针对中、新生代界限上发生的生物集群绝灭,并已发表了各种相互矛盾的臆测。随着古生物资料的积累,已清楚地揭示出这样大规模的生物事件共有 5 至 6 次,而介于隐生宙、显生宙之间一次最大的生物事件,则由于所知极少而未能包括在内。中国正好在这空白点上拥有公认的、完美的、丰富的地层和化石资料。

中国云南晋宁县梅树村前寒武系-寒武系界线附近,即隐生宙-显生宙界线附近,产有极丰富的各类小壳化石。这是世界上的第一批有壳化石。它们所产层位的绝对年龄为 $5.5 \pm$ 亿年,紧接在 6~5.5 亿年的 Ediacaran 动物群之上。后者的层位和我国震旦系灯影组相当。在峡区灯影组也已见有 Ediacaran 动物群的分子。

过去一直将 Ediacaran 动物群的组成分子分别与寒武纪以后的蠕虫、水母、海笔以至节肢动物等相类比。

然而,Ediacaran 动物群具有一系列很特别的形态特征,如躯体很大,直径常达半米以上,其长可超过 1m,并以向非常扁薄(扁得象条带、薄煎饼和胶片)的方向演变来增大躯体。这些特别的形态,不能不引起人们对其呼吸、营养、生殖等的经营方式和进化途径提出问题和

发表看法(Cloud, 1976; Runnegar, 1982; Sokolov and Fedonkin, 1984; Seilacher, 1984, etc.)。Jenkins (1985) 仔细研究了 *Rangia* 及有关化石,描述了它们具有的与珊瑚虫体类似的构造,从而把它们关联于现在活着的四射珊瑚。但鉴于时代的古远和分明不同的形态结构,他仍将之归于 Pflug (1972) 为有关 Ediacaran 动物群建立的独特的目、纲以至门内。

从所述 Ediacaran 动物群独特的形态看来,它们的呼吸以至摄食不得不在相当大的程度上有赖于其充分扩大了躯体表面,同时也大大减低了其内部器官发展的速率和程度,从而导致与发展内部器官另一种不同的演化方向,以能更好地适应于当时具有很稀薄游离氧的气圈等特殊的生活环境。

在当时海域中还出现了另一类动物,它们作为随寒武纪开始而迅速发展的有壳动物的原始代表,已经具有内部器官,由于当时气圈中游离氧颇为稀薄,其仅以某特定器官吸取氧气的生活方式,不但发挥不出内部器官的优越性,反而比不上由全体外表面吸取氧气的 Ediacaran 动物群,因而只适于以需较少能源的小躯体形式生存。这和 Rhoads and Morse (1971) 在现在加利福尼亚海域的低氧区所观察到的事实是一致的。

在隐生宙末期的整个生物界,是由很不相同的两型动物类群所组成的统一体,并且是由其中进化程度相对低的一型作为主要的方面。这可视为在生物进化过程中蕴藏着明显矛盾的平衡态。随着地球系统各圈层的不断演变、发展,这一矛盾将在适当的新条件影响下急剧转变到新的平衡态。

在我国从 14 亿年前的蓟县群内已开始出现大量的白云岩沉积,一直延续到了陡山沱组 and 灯影组。于是海水中的 CO_3^{2-} 和 Mg^{++} 离子被大量沉淀。随 CO_3^{2-} 的沉淀,海水的 pH 值也逐渐上升; Mg^{++} 的沉淀减少,也促使在含 Mg^{++} 化学络合物水溶液中易于溶解的磷达到饱和以至进行沉淀 (Maisonneuve, 1982)。

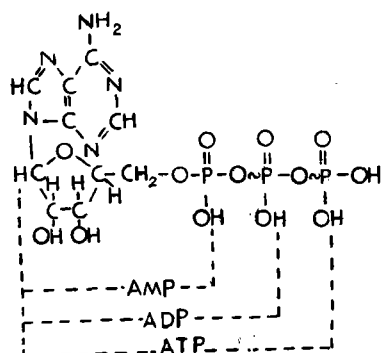


插图 1 AMP→ADP→ATP 的氧化磷酸化分子结构式
Molecular formula of ATP, showing oxidative
phosphorylation: AMP→ADP→ATP

此时,在隐生宙末期不断海退过程中形成的一些局限性海盆,诸如我国川滇古陆东侧,冈瓦纳大陆北缘等某些地带,相应地都沉积了如灯影组中谊村段的磷矿层。

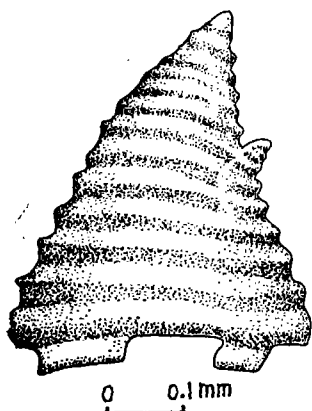
磷元素对生物的重要性是众所周知的。它在生物的起源、繁殖、发育、演化等方面都具有关键意义。在生命活动中参与繁殖、生长、营养、能量贮存和运转等的一系列基本生物化学过程。

据生物化学已有的知识,由于磷脂的磷脂酰碱基的很强极性和亲水性,而另一部分组分脂肪酸是非极性和疏水的,以此组成了两性磷脂分子和脂类双分子层,并构成如细胞等各种生物小分子和生物组织的外表围膜——生物膜,它以氧化磷酸化在细胞内形成的腺三磷(ATP,三磷酸腺苷)储存化学能(插图 1),从而形成主动运输的“泵”,即 $\text{Na}^+\cdot\text{K}^+\cdot\text{ATP}$ 酶的“钠泵”作用,它可以从细胞内渗出 Na^+ 离子而向细胞内渗入大量 K^+ 离子。 K^+ 的价电子层比 Na^+ 的离核远,因而活动性较大,产生非定域电子且与光的作用等性能也较好。 Ca^{2+} 原子的原子序数为 20,与原子序数为 19 的 K 紧邻。当外界的环境有足够的氧和磷补给时,则可形成大量 ATP,从而有可能把 K 以至 Ca 等原子大量渗入到生物膜内侧,而 ATP 水解释放能量时又分解出无机磷,即: $\text{ATP} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{ADP} + \text{H}_2\text{PO}_4^- + \text{h}$ (h : $\Delta F^\circ = -7$ 千卡)。这样大

量产生的 H_2PO_4^- 再与 Ca^{2+} 形成正磷酸盐和其它产物。由于当时海水中磷酸盐处于饱和状态,生物体内形成的磷酸盐因而不易溶解和流失于海水中,这就可能累积过剩而分泌于生物体表面。

另一个问题是当时气圈的演进有没有达到足够的游离氧的含量。在经历了 20 亿年前一段时期的铁质的大量沉积固定以后,就已为空气中游离氧的较快增长创造了有利的条件(Cloud, 1976; Maisonneuve, 1982)。从我国的情况看,至 14 亿年前,在四堡运动以后,结束了东北向巨大的古断槽,并形成了东西向的隆起带及其两侧平行分布的开阔陆棚浅海及海湾区环境(杨振开等, 1984),藻类相应出现一次明显的演进分化,真核细胞也从此登上了历史舞台。真核生物演变的可能后果是生物碳的大规模产生,大气中游离氧的增长,以及生物性别的出现(Cloud, 1976)。此后,在 7.5 亿年前出现莲沱组的红色碎屑岩,表明气圈中的氧的丰度进一步增加。随后达到了隐生宙和显生宙之间公认的地球气圈中游离氧的明显增长。以此,与水圈中达到含有饱和至过饱和的磷离子的同时,在气圈中也提供了在生物体内能合成大量 ATP 和在生物体表面分泌磷质壳所需的足够的游离氧。

此外,还应该看到,在所述这些环境条件背后,还存在一种实际上是贯穿整个地质进程和在上下层次关系中具有周期性制动的关键作用,这就是较大海进到逐渐稳定以至海退旋回。前寒武纪末是正当一个不断海退的时期,陆表海盆由稳定到不断缩小,隔离以至特化条件越来越明显。在趋于稳定的时期,生物的演变分化也随之不断进行,出现了如 Ediacaran 动物群那样非常薄而大的煎饼或条带状的畸形发展。且目前所见者只不过是能保存为化石的那些适应动态滨岸环境而发展了有如木质的坚韧表皮类别。当海退后期,又出现特化和不稳定条件,加上随后海侵所导致的海盆间的疏通、开放等不稳定的条件以及随海侵而出现的缺氧环

插图2 *Lapworthella schodackensis* (Lochman)

境, 于是对生物界形成明显的高层次动力选择作用, 生态系统的更替和生物的阶段性的演进等都与此相互关联, 从而组成统一的地质发展过程(刘第壖, 1984, 1985; Liu, 1987)。

由隐生宙跨入显生宙, 在上述地质系统各圈层也相应达到了一定的相关发展阶段后, 才促进了生物界以形成具有磷盐壳质为根本转折点的一次巨大的生物集群替换。

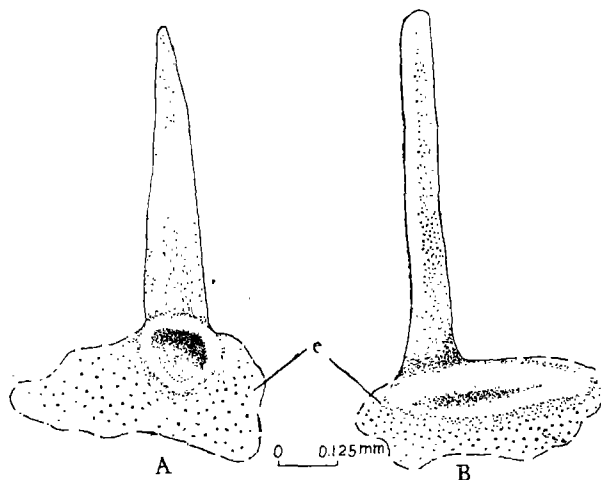
由于动物体外表由壳体掩蔽, 对当时两个不同类型的动物产生了完全相反的效果。就已具有营养、代谢等内部器官的类群来说, 生长壳体将有利于抵御外来的侵扰, 并由于躯体获得

壳体的支撑而提高了生物本身系统的自立性, 增强其开拓、建立新生活方式和新生态类型的能力。

然而, 对于 Ediacaran 动物类群而言, 其赖以取得生活物质和能源的外表面为磷质分泌物与生活环境隔开, 必将不利于其继续生存。好在如地史记录所表明的, 当时自然所选择的这类动物的磷质分泌物, 是那些散布生长于表面的瘤刺状等壳片(插图2)。即使如此, 它们仍部分阻挡了表面和环境之间的直接接触, 并且, 硬刺生长在软的膜体上, 也不利于其稳定固着。有的种类则以扩大刺基作为一种适应方式(插图3), 但这又带来了缩小表膜的负作用。有关这些方面的较详资料, 作者将另文详细论述。

同样的发展趋势, 导致了上述这样两种正好相反的效果, 这不能不说是寒武纪有壳动物类群迅速替换 Ediacaran 动物群的根本原因。

生物大类群间的相互替换是异常显著的, 但被替换的生物并不像灾变论者所描述的那样短时期内一扫而光。相反, 它们像所有历史前进中的没落者一样, 在最后还是作了一段时期的挣扎。在 Ediacaran 动物的后裔的躯体表面上的刺瘤状壳片, 包括一些过去认为分类不明的刺瘤状壳片, 如 Tommotiida, 它们在下寒武统, 特别其下部仍较常见到, 中、上寒武统则逐渐稀

插图3 A. *Parazhiptites quizhouensis* Qian; B. *Zhiptinites triangularis* Qian. (e: epithelium, 膜)

少,至寒武纪末期看来才最后消失。

以上把地球各圈层联系起来作一整体系统考虑,所作出的关于生物集群替换的分析和认识,是和新灾变论的论断完全不同的。循着同样的思路,还可以再审视一下有关恐龙绝灭的某些历史事实。恐龙于三叠纪由拟鳄亚目分演出来。此后不久,于晚三叠世,另一类比它高级的动物——哺乳动物也已出现。它们的出现都仍然是由某种偶然的机会以间断平衡方式逐次达到的。并以此进而构成了中生代包括两类很不相同的生物界,这样的分化类似于隐生宙末期生物界的情况,并也以较低级的爬行类占据当时生物界的优势。

我们知道,绝大多数类型的恐龙属冷血动物,它的体温是随外界的温度而定的,不需要花费食物来转化能量以维持体温,因而,它从食物吸取的营养大量聚积在身体内,使其发展成横行于中生代海、陆、空的躯体巨大的各种恐龙。这也使人想起了著称于隐生宙末期具大躯体的 Ediacaran 动物群。

哺乳动物虽然较爬行类优越,并为不受环境影响的恒温动物。可是,它在这方面的优越性当时却表现出某种反面的消极效果。由于其食物将大量消耗于维持其体温,故导致了与隐生宙具有内部器官的动物相似的情况,即在其长身体方面,较之爬行动物处于了劣势地位。加以白垩纪以前能生长出储存营养素的根茎和胚乳的被子植物尚未出现,这对于耗能高的哺乳动物的发展也必然受到相当的限制。以此,中生代生物界也是一种已蕴藏明显矛盾的暂时平衡态。

随着中生代向新生代过渡,生物圈、气圈和水圈都出现了一系列相关的转变。

在侏罗纪末期,陆壳上已进入一个显著的海退阶段。据 Krassilov (1981) 研究,蕨类沼泽在蒙古等一些地区随海退而显著减少,短叶杉林和苏铁灌木则扩大了范围。这样一些食料和生态环境的变化,导致了一些大型恐龙的衰落。

至白垩纪末期,随着更大的全球性海退和沼泽的缩小,沼泽中的水生蕨类及短茎大叶苏铁类灌木相应最后绝灭。原来以恐龙为主体的生态系统,由于其栖息地和主要食料的最终破坏以至消失而不能不彻底重组。当此之时,植物界还出现一种新的情况,除杉类等一些造林植物仍然保存并有所扩大以外,生长肥厚果肉的被子植物则成了在当时变动的和不良的环境下能较好生存和延续的植被。它们从白垩纪开始出现,逐渐地繁荣,至新生代则发展成为中生代裸子植物的替换者。作为“生产者”的植物界的这一替换过程,实际上也是作为“消费者”的动物的食物结构的变革过程。这一过程对于躯体较小需要高营养高能量的温血动物的发展当然是有利的,因之哺乳动物也自然成了对躯体笨大的冷血恐龙类的优胜者。再加上白垩纪末气候普遍转冷,这对冷血动物恐龙类和温血动物哺乳类分别产生了明显不同的效果。笨大的恐龙因体温相应降低越显迟钝。其庞大躯体这时则突出了其消极的一面,加重其生活活动方面的负担。可是温血的哺乳类仍基本维持正常的活动,并因其竞争对手恐龙类的活动迟钝性增加,而相对扩大了活动的自由性,能较自由地扩大生活范围和开拓新生态区。因此,在白垩纪后期,小体哺乳动物在数量上已大大超过恐龙动物 (Van Valen *et al.*, 1977)。

恐龙的衰亡,实际上从进入白垩纪即已开始,并据报道,一直到古新世早期仍残存有 11 种*。这也不像新灾变论者所说的那样,恐龙是在三、五万年,或者二百年,或者一、两年,甚至仅二十多天的灾变中,非常突然地绝灭。

由此可见,生物界发生集群替换是地球系统各个圈层相关发展到一定阶段所交汇形成的必然结果。隐生宙到显生宙的集群替换是随气圈增长游离氧和水圈中具有饱和的磷离子等新的营养代谢条件的出现,促成了磷质壳的形成,产生了对于当时躯体大小及营养代谢方式相当

* Science News, September 7, 1985

悬殊的两类主要动物类群完全相反的生存效果,从而导致这两类动物彼此替换。中生代到新生代则随海进到海退、气温降低等导致的生态系统全球性更替,营养结构的改变,对于当时在躯体大小而和营养性能等方面已显著分异的两大类群动物的生活功能产生了完全相反的效果,导致了彼此的替换。地史上这两次最大的生物集群替换,都是由全球各圈层的综合演变,促成了生物界的显著分化,并以此构成在高层次上的强力自然选择作用,迅速淘汰了低级的生物类群和建立起以高级类群为主体的新平衡态。因此,在高层次进行自然选择的意义和生物进化的必然性是明显的,在这高级层次上,也确有其特有的性质,那就是和前述低一层次的间断平衡演变过程相比,具有更加明确的动力选择等一系列明显分化而又强相互作用的内、外因素。

鉴于这些全球规模上的巨大生物事件表现出的是在高层次进行的强力的自然选择,而不是生物不能抗拒环境急剧变化的冲击所发生的“集群绝灭”导致了进化。因此,上述生物事件实质上是显著的生物分化和对其进行的高层次选择所导致的“集群替换”,是一种新旧间的更替,而不像通常所称的“集群绝灭”那样将“绝灭”孤立了出来,将“绝灭”与新类群的兴起在时间上分离出来,以致不能反映过程的全貌和本质。

在地质史中的巨大规模生物集群替换,除隐生宇-显生宇以及中生界-新生界这两条界线附近以外,还有介于古生代-中生代间的集群替换。其它还有一系列也基本上属于这一层次的替换事件,仍为全球性的,但规模或等级比较小,并且在地质史中较为经常地发生。作者在研究奥陶纪腕足类主基构造演变后,曾得出该纪三次这样阶段性或周期性演进。这是以腕足类超科级水平的替换为标志的,并正好与该纪三次较大的海进至海退旋回相对应(刘第塘,1982,1984)。奥陶纪延续时间约为7,700万年,其中的每一周期平均约为2,600万年,这和

Raup and Sepkoski (1984) 统计中、新生代各类海生动物的科的延续时间所得的生物绝灭事件的周期一致。在奥陶纪并进一步看出由急剧的动力选择来间断长期缓慢的随机分化以推进腕足类作新旧替换的阶段性跃进。作者还进而将腕足类这样小小贝体的开、闭构造的演化周期,联系到生态系统的开、闭更替,海盆岩相旋回,海侵、海退旋回,洋裂谷的开、闭交替,地球自转速度的慢、快演变,并可一直追溯到黄、赤道面交角的开、闭演变,太阳系绕银河中心运转的引力场的周期性变化。这样一系列开、闭更替,形成顺层次的连锁性相关演变和地质各方面全球性的统一阶段性发展。隐、显生宙之间以及中、新生代之间发生的巨大规模生物替换,也是在这样逐层次传递的全球周期性显著演变所产生的急剧的动力选择条件下形成的,只是当时的生物界已出现了如上述的两大类异常分化的动物,且有关环境的演变所产生的选择意义也显得更加突出和集中。

以上地质史实,清楚地表明与新灾变论有着根本的不同。

第一,地质史上全球层次的这样生物事件不是生物发展史上一种完全偶然的来自天外的灾变和绝灭,而是生物演化进程和分化趋势必然导致的高层次自然选择和集群替换。

第二,它也不是对较小层次生物演变过程简单地反转和破坏,而更主要是遵循着由正常时期的量变到非线性质变的途径,是基于较小层次演变的积累和不断分化。

第三,它同样不是以意外灾难同等消灭不同进化程度的生物类群,再由保存下来的所谓幸存者作为生物新发展阶段的开拓者,而是在顺层次作用下的地球各圈层相关演变达到了破坏已建立的生态系统平衡,形成了显著的高层次的选择,从而有力地推进生物的新旧更替和明显阶段性进化。

三、三个值得探讨的演变层次

生物演变过程就时空统一的尺度而言,看

来是可以基本上分为三个层次,但和 Gould (1985) 的认识不同,它们实际上表现出相互依存的发展关系。这三个层次为:

第一,分子层次。DNA 所载巨量分子信息,在复制过程中不断发生碱基对替换等偶然差错所导致的突变,再作为配子,遵循自由组合规律,进行基因重组,产生多种多样的基因型至表现型。但这种微小的并基本上是中性的偶然变异,要由原来的种形成一个新种,在自然界一般得遵循下一个较高层次中的演进规律。

第二,种群层次。就一种群而言,其巨量个体的形态特征的统计中值是稳定的,由遗传因子的变异等引起的小涨落只发生在中值附近,而不能使中值偏离。在这样基本匀称的平衡态中,通常主要是增长其基因库的变异量。但由于某种偶然机遇,其中的小部分被隔离开,独立成为另外的中心。于是,在这缩小的客观背景上,涨落扩大为巨涨落,由基因频率的迅速替换形成新种群和建立新平衡。在这样形成的新种群中,常可获得较优良的品种,但也可以是中性的。

第三,生物圈层次。由岩相同步旋回所标志的全球性周期海侵,对全球有关海盆的各生态系统起着明显的疏通、开放以至扰乱或缺氧等作用,这样强加的外来破坏动力,将以强力选择作用的形式,导致已显著分化的生物界进行全球规模的新旧替换,达到一种方向很明显的阶段性进化。其中并可以再分出大小不同的等级。当生物圈形成了两类显著分化的类群,同时以地球系统各圈层明显演进的综合效果作为选择动力,于是可出现与多方面地质过程相互耦合而明显变化以及与此相应的高层次选择和生物集群替换。

分子层次的中性突变对于种群层次形态特征的统计中值而言,是趋向平衡的,群体于是保持一种平衡稳定的体系,这类似于孤立热力学系统自发的不可逆热动平衡趋向,这即 Clausius (1850) 热力学第二定律所表述的内容。经典统计力学的创始人玻尔兹曼 (1872) 给第二定

律以统计解释,指出平衡态不是单一的组态,而是压倒多数的可能组态的集合。熵是一种统计概念,熵倾向于最大值意味着倾向于一个比较很可能的态。这些都对理解一个稳定的大种群提出了可资对比的意义。

进入 20 世纪,对熵产生的详细研究,确定了“流”和“力”与熵产生的关系,即 $P = d_i S / dt = \sum J_n X_i$ 。如果离开平衡不远,“流”与“力”是成比例的,比例系数是物质本身的一种宏观参数,称输运系数。1931 年 Onsager 又证明了输运系数对称原理,即 $J_K = \sum L_{iK} X_i$ 中 L_{iK} 这一线性输运系数的对称性,即 $L_{iK} = L_{Ki}$ 。据涨落耗散定理,输运系数是由相应物理量的涨落平均值决定,它虽出现于不可逆过程中,其对称原理却是微观运动可逆性的表现,这反映输运过程中的均衡现象。Prigogine (1947) 还证明了当系统处于定态时,熵产生 (P) 将取最小值。这些成果把热力学发展成表现一定动力学意义的线性不可逆热力学,研究方向从而逐渐转移到对外界环境开放的平衡系统。

当系统达到远离平衡的非线性区,它的熵产生在定态时不一定取最小值,最小熵产生定理不再适用。这时有推广的最小熵产生定律。由于在非线性区“力”随时间变化而引起熵随时间变化,即 $\partial_t P / dt$ 。当定态时,则 $d_t P / dt$ 达极小值,因而 $\partial_t = 0$ 及 $\partial_t P \geq 0$ 则可作远离平衡态的余熵产生判据。当把系统的熵看作是各局域平衡的子系统的熵的和时,Prigogine 又证明了非平衡态可以是稳定的。稳定的非平衡态由于涨落而失稳时,也未必趋向于熵最大的平衡态。并且,一个远离平衡的稳定系统,如果内部各元素之间存在着非线性因素,由于不稳定点附近的随机涨落,其中有的可能放大而形成巨涨落,由短程相关达到长程相关。那么,系统内各元素会自己组织起来,在几种可能发生的状态的分支点处,经突变撞入其中的一种,形成他所命名的耗散结构。这些过程和上述种群层次中由于迁移进入新的环境条件,导致出现远离平衡的状态以形成新种群的过程,

有着可比之处,因而“巨涨落”在那里也借用了。

Haken 鉴于局域熵等整个热力学方法,只是在各因子间相互作用很弱的统计独立性情况下才被允许,只适于解决化学、流体力学等领域的问题,而不能用来处理物理学中许多其子系统在远离平衡分布的条件下存在强耦合的系统,创立了协和学。其数学模型和处理方案并不受热热力学的限制,把确定的动力因与随机性的涨落因相结合,将内部子系统的非线性协同作用看作自组织的原因,以此建立包含随机因素的运动方程,对它们进行力学和统计学两方面的分析,用来阐明开放系统形成新的有序结构的原因和条件,揭示了协同和有序的因果关系。由于还运用了动力学的理论和方法,从而解决了转变的必然性和稳定性。并且,一切有序结构的产生,关键不在于热力学平衡还是不平衡,也不在于离开平衡多远,而在于系统序参量的合作与竞争,达到适应于一定外参量的相干性自组织,实现系统内外物、能的畅通交流,保持最低限度的最优内能。

序参量反映了子系统之间关联的强弱,它的变化实际上是指系统相应的统计平均值的变化。为了正确地找出描写系统有序状态的序参量,首先必须找出描写系统状态的各个状态参量。在临界过程中,有些参量受到阻尼较大,弛豫时间很短就衰减下去,因而是一种稳定变量,也叫快变量。但有些(往往是一个或很少几个)在变化时出现临界无阻尼现象,为一种不稳定性,也叫慢变量,这即主宰系统最终结构和功能的有序度的序参量。郎志万支配原理就是统计物理学中常用来消去快变量而留下慢变量。这也是系统处于阈值时,有序结构形成快了,外界对系统的影响可以忽略,在系统内部则可忽略相对衰减很快的快弛豫变量的变化。序参量之间存在的合作与竞争两个方面,可合作形成一种宏观结构,也可在竞争中最后导致只有一个模式的宏观结构。

Haken (1977) 在他的协和学中提出的序参量和序参量间的合作与竞争,这似乎更靠近

生物的演化性质。但由于他并不着重强调远离平衡的条件,所以他所叙述的演变过程只得与种群层次或生态系统等在处于外界环境较稳定状态下的演变相对应。

看来,指示时间方向的热力学的研究历史可分三个阶段并分别涉及到了三个级别的演化规律: 1) 熵自发增加或熵倾向一很可能的态所反映的孤立型内外平衡趋向; 2) 输运过程均衡和熵产生最小所指示的具有一定动力学意义的内外定势过程; 3) 远离平衡的开放系统由短程余熵涨落到长程系统性涨落所形成的耗散结构,或序参量间的合作和竞争所形成的自组织性协和系统。

指示热力学时间的热运动和耗能过程所导致的输运梯级结构至层次空间,是一种可简称耗变的过程。在已构成的层次内、外作用下发展各层次的系统,直到高层次能引发低层次实现重组内外平衡的可简称侵变的过程。耗变和侵变这两个概念,也分别对应于系统处于相对封闭状态的和由外动力引发的演变,共组成地质时、空发展的三条规律: 1) 自发耗能建稳,即单耗、传耗以至协耗能势而建立稳定结构的耗变,并和热力学时间箭头一致; 2) 环境侵旧兴优,即在随耗变所构成的顺层次的内、外作用下,形成并发展各层次的系统,直到高层次的作用能促成并引发低层次中的新因素突破其原存系统的平衡态,迅速实现重组内、外平衡的侵变; 3) 熵、序流组轮替,即在逐层系统趋向稳定的总过程中,各自有序形式也趋僵化,这对富于变化的能流起着阻滞作用,即阻滞趋稳增熵过程,从而导致各级耗变转化到侵变的周期演进。此外,小层次若干周期合成的间隔又可受到大层次周期的叠加而表现得更显著。

系统地质学即以这三条规律为基本原理,这是把地球视为以层次关系而协和演变的整体系统,由此追溯地质时空的发展历史,从而归纳出了这三条规律。上述生物不同层次的进化方式以及热力学在不同层次得到的不同演变规律,也可在这里找到对应关系,第一定律所述耗

变可对应于线性不可逆热力学过程, 第二定律所述侵变在低层次也表现为巨涨落或涉及若干强耦合子系统的自组织性突变等形式。

从一系列地质资料可以看出, 继地球在 46 亿~45 亿年前, 以 U^{235} 裂变而巨量耗能以后, 即形成了岩石圈、水圈、气圈, 它们之间的相互作用导致了复杂的有机化合; 到 40 亿年前左右又开始形成生物圈。这些标志趋向于稳定的圈层结构, 进而表现出密切的相关演变和同步的耗变、侵变发展周期。地球大层次的内外关系的变化, 充当各级小层次形成和演变的动力来源, 并因这种演变的不断累积, 可进而导致依层次破坏平衡以进行连锁的侵变。构成生物圈的各级小层次则扮演着地质周期演变的关键角色, 并相应地表现为上述三个层次各自的生物演变性质。

在突出空间运动和变换的物理学时空观演进中, 也有三个可以对应的层次: 1) 时空孤立观(牛顿力学); 2) 时空统一观(狭义相对论); 3) 时空对称和内部对称的统一观(广义相对论至超对称论)。这些可形象地比喻为三种几何图形: 1) 单一点已具运动所表现的线性; 2) 两点相互制约运动可由圆表示的简谐性; 3) 椭圆运动所呈现的双中心或偏心性, 因而不稳定的, 表现有返回圆形单中心的运动性质。大如行星椭圆轨道的岁差运动, 小如价电子轨道的圆形极限, 都是这样性质的具体表现。它们表明时间是衰减的, 趋向稳定和平衡是一总的趋势。在三个层次的进化过程中, 也以不同的规模和方式表现了这一点, 并且, 每一层次本身趋向平衡的过程一般都以其组成单元的不断分化来具体进行。热力学时间由有序向无序的退化和生物演变的由无序向有序的进化, 相当于大层次和小层次之间所存在的一种相互制约的发展关系。

世界是协调对应的, 各学科也在增长相互呼应的趋势, 在井然有序的层次关系中各得其所。新灾变论却无视一个最具代表性的生物界

作为代表一定层次的系统而存在的意义, 进化成了偶然凑合的纯机械行为。从这一角度说, 新灾变论也是令人费解的。

主要参考文献

- 刘第塘, 1982: 奥陶纪腕足类和海陆“抗建”——试论以破建轮替为周期, 以位动能转换为动力的地质系统。地质力学文集, 第六集, 114—138 页。
- , 1984: 从奥陶纪腕足类演化的阶段性看达尔文主义在当前的争论——论系统的耗变与侵变。成都地质学院学报, 1984(2), 88—98 页。
- , 1985: 从构造体系到全球构造系统——二论系统的耗变与侵变。成都地质学院学报, 1985(2), 98—108 页。
- , 1986: 牛顿三定律认识史与地质时空系统观。地质系统管理研究, 1986(1), 110—113 页。
- , 1986: 系统地质学——从物理时空观到生物进化论。地层学杂志, 10(3), 178—189 页。
- 杨振升、俞保祥, 1984: 中国东部晚寒武纪古构造及其演化。长春地质学院学报, 1984(2), 1—20 页。
- Alvarez, L., W. Alvarez, F. Asaro, and H. V. Michel, 1980: Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. -Science, 208, pp. 1095—1180.
- Cloud, P., 1976: Major features of crustal evolution. -Geol. Soc. of S. Afr. Annure to 79, pp. 33.
- Eldredge, N. and S. J. Gould, 1972: Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, T. J. M., ed. Models in Paleobiology, pp. 82—115.
- Gould, S. J., 1985: The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology. -Paleobiology, 11(1), pp. 2—12.
- Haken, H., 1977: Synergetics. -Physics Bulletin, 1977, 9.
- Krassilov, V. A., 1981: Changes of Mesozoic vegetation and the extinction of dinosaurs. -Palaeogeogr., Palaeoclimatol., 34(3—4), pp. 207—224.
- Liu Di-yong, 1987: Brachiopods and tomotiids near the Precambrian-Cambrian Boundary in SW China. -Stratigraphy and Palaeontology of Systemic Boundaries in China: Precambrian-Cambrian Boundary (1).
- Maisonneuve, J. 1982: The composition of Precambrian ocean waters. In: Sedimentation and Geochemistry (Labeyrie, L. D. editor). -Sedimentary Geol. 31(1), pp. 1—9.
- Prigogine, J., 1980: From being to becoming. 自然杂志, 3(1), 11—14 页。
- Raup, D. M. and J. J. Sepkoski, 1984: Periodicity of extinctions in the geologic past. -Proc. Nat. Acad. Sci., 81, pp. 801—805.
- Rhoads, D. C. and J. W. Morse, 1971: Evolutionary and ecologic significance of oxygen-deficient marine basins. -Lethaia, 4(4), pp. 413—428.
- Van Valen, I. and R. E. Sloan, 1977: Ecology and the extinction of the dinosaurs. -Evol. Theory, 2, pp. 37—64.

FROM MASS EXTINCTION TO MASS REPLACEMENT—A CONCURRENT DISCUSSION ON TIME-SPACE LEVELS OF EVOLUTION AND SYSTEMS GEOLOGY

Liu Di-yong

(*Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica*)

Summary

With regard to the problem about the extinction of dinosaurs, a neocatastrophism has been in vogue since the discovery of the extremely rich iridium from the boundary clay between Mesozoic and Cenozoic by the Alvarezes and others in 1980, and it holds that catastrophes brought to biota from extraterritorial events play a decisive role in the evolution of organisms on earth. Such a simple and blunt viewpoint of cataclysm particularly attracts those outsider specialists who are not engaged in palaeontological or biological researches. In view of this situation, taking a step forward from the extraordinary quantitative alteration of declining groups in biota, which can be easily understood by people, this paper makes a review on the changes in the basal features of newborn factors in then geological history with organisms as its principal part. After making careful analyses on the features, structures and functions of the relevant fossils and the evolutionary stage of the earth's different spheres, it has been discovered that there have been two correlative mass replacements, i.e., the replacement of the large poikilothermal dinosaurs by the small homoiothermal mammals at the time between Mesozoic and Cenozoic, and the replacement of the large Ediacaran animals with their body surface proceeding respiration up to feeding by the earliest emerging small shelly animals with interior organs.

The alternating moment of the Cryptozoic-Phanerozoic also represents the transitional time of free oxygen from thin to rapidly increasing. The Ediacaran fauna formed large and thin flat bodies while adapting itself to the condition with little oxygen to attain a large surface area as far as

possible for directly contacting to the environment to undergo the process of respiration and other metabolism. At that time there was another group of animals with rather developing interior organs to increase the area of their interior surface. Thus, these organisms were developing along two perfectly different roads. But the group developing interior organs survived in the condition of little oxygen, only with small bodies for requiring less energy source. According to geological record, by the beginning of Phanerozoic the oxygen in aerosphere and the phosphorus in hydrosphere were increasing remarkably, and the cell membrane would carry on full oxidative phosphorylation (Text-fig. 1) so as to form enough adenosine triphosphate (ATP) in the cell, from which enough inorganic phosphorus could be separated with the release of energy. Because of the saturated phosphorus in sea water the secreted phosphate over the organism surface could not be redissolved and the shells were thus constructed. The occurrence of these conditions was related to the stabilization and reduction of epicontinental sea-basins with the regression, and these just provided much more chances for isolating the organisms, and promoted biotic diversification up to somewhat specialization. The subsequent transgression and relevant anoxic environment further played the critical role in replacing the old by the new in the then biota.

After the shell took place and the body surface was sheltered thereof, as for the kind of animals with interior organs for nutrition and metabolism, the shell actually contributes to the resistance against external invasion and also to the support of

the body, thus enabling the animal to enhance the autonomy of its life system and to strengthen its ability to open up and set up the new life modes and new ecological types. However, as for the Ediacaran animals, due to the formation of sclerites on their body surface, even though in the form of spines or nodules (Text-fig. 2), they still partially obstructed their body surface from making direct contact with the environment, thus weakening the function of respiration and other metabolism. Furthermore, this is unfavourable to the firm attachment of harder spines growing on the soft membrane. It would still result in an evil effect to broaden the bases of spines (Text-fig. 3) because this would reduce the open area of the membrane surface. Both of the exactly opposite effects resulting from the same developmental trend should be taken as the radical causation for the rapid replacement of the Ediacaran fauna by the Cambrian shelly fauna.

In contrast with this the event of replacement of dinosaurs by mammals near the Mesozoic-Cenozoic Boundary also revealed a series of conditions and processes which can be correlated with the replacement event stated above. That is, in the biota were developed two major groups of animals, the poikilothermal group and the homoiothermal group, with one group also attaining a very large body size but the other one rather small; there was prominent alteration in nutritional structures following the replacement of gymnosperms by angiosperms (i.e., the replacement of the producers); in the same way the swamp basins were reduced because of increasing regressions; in addition, the climate turned cold. All of these displayed an eliminating effect on the poikilothermal and huge-bodied dinosaurs but acted as a positive selection to the homoiothermal and small-bodied mammals, and consequently evoked another extremely extensive mass replacement.

These two extremely great organic events in geological history were all caused by the great differentiation in biota and the powerful effect of natural selection resulting from the comprehensive changes in different spheres of the Earth, with the rapid elimination of rudimental organic groups

and the establishment of a new equilibrating state mainly dominated by advanced groups. Therefore, these events indicate the necessity of mass replacement resulting from strong organic differentiation and higher-level natural selection, but not from the contingently occurring catastrophe and extinction. It was not the survival of luckiest but the advanced organisms to open up a new historical stage and this also was a leap from quantitative change to nonlinear qualitative change, instead of just a simple catastrophic development regardless of normal quantitative change.

It is clear that these biotic events are the supersession or replacement between prominently differentiated animal groups under the strong and higher-level natural selection following global environmental changes, instead of such a simple mechanic behavior just like "mass extinction" resulting from organisms incapable of resistance to the impact of rapid changes in environments. Therefore, these biotic events are essentially higher-level selection and "mass replacement", the replacement of the old by the new, instead of what is commonly called "mass extinction" in which the "extinction" has been separated from the rise of new groups in time order and so can not reveal both the entirety and the essentials of the process.

In combination with the materials published by the writer in 1982, 1984, etc. concerning the periodical evolution averagely covering a period of about 26 million years revealed by the Ordovician brachiopods and also with other relevant geological data, the biotic evolutionary processes can be generally divided into 3 interrelative developmental levels on the time-space scale as follows:

- 1) Molecular level, i.e., the process from such contingent mutation caused by base-pairs replacement and then by the gene recombination.

- 2) Population level, i.e., the evolution from replacement of gene frequency taking the punctuated equilibrium as a typical pattern, with the occurrence of macrofluctuation caused by the reduced background of fluctuation, which results from an isolated small part of population.

- 3) Biospheric level, i.e., the strong coupling and globally synchronous alternation of transgres-

sion periodicity, lithofacies cycle, ecosystem replacement, higher-level selection and replacement of organic groups.

These three levels display their developments depending on each other. Their discrepancies can be recognized as: the first level emphasizes the stochastic occurrence and disappearance of alleles in gene pool; the second level mainly denoted by the stability of the statistic mean value of the phenotype and the saltatory process evoked by the migration and isolation; and the third level is further represented by the strong higher-level selection carried out from much higher-level alteration transmitted in order.

It appears that the development of thermodynamics marking the direction of time also may be subdivided into three stages respectively involved in three orders of evolutionary regularities: 1) the isolated-type of internal-external equilibrating tendency revealed by the spontaneous increase of entropy or the entropy tending toward a state of very high probability; 2) the process of internal-external steady potential with a certain dynamic significance indicated by the balance in the course of transportation and the minimum production of entropy; 3) the dissipative structure formed by short-range fluctuation of excess entropy up to long-range macro-fluctuation in an open system far from equilibrium, or the self-organized synergetic system formed by cooperation and competition between different order parameters.

The process of heat motion and energy dissipation indicating the thermodynamic time together with the transmission structure up to the level space thus formed, is a process that can be briefly called the "dissipative change". Subsequently, each level develops its own system under internal and external actions in order of the levels to approach the process of the named intrusive change in which the greater levels can initiate the smaller levels to carry out the reorganization of inside and outside equilibrium. The dissipative change and the intrusive change are also separately corresponding to the development of the system under a relatively closed state and an evolution initiated by external dynamic, jointly constituting the 3 rules of time-space deve-

lopment in geology: 1) construction of stability with spontaneous dissipating energy, i.e., the dissipative change through the solitary, transmissive up to synergetic dissipation of energy to establish a stable structure and to be identical with the time-arrow in thermodynamics; 2) inferior intruded and superior promoted by environment, i.e., under the internal and external actions in order of the levels which were constituted by the dissipative change, each level establishes and develops its own systems up to such a situation that the effect of the higher level can accelerate and initiate the new factors of lower levels to break through their equilibrating state originally existing, thus rapidly establishing the new system, and carrying out an intrusive change to reorganize the internal and external equilibrium; 3) flow-encumbrance alternation in entropy and order, implying that in the general process tending toward the stability of system at each level, their respective order form also get to ageing and rigidity, playing a resistant efficacy on the more changeable energy, i.e., resisting the process of approaching stability and increasing entropy, and then resulting in the periodical alternations of the various ranks of dissipative to intrusive changes; furthermore, the interval consisting of several periods at the lower level may be repeated with the periodicity at the higher level and thus manifests a more prominent larger periodicity.

Systems geology regards these 3 rules as the fundamental principle. Considering the earth as an integral system carrying on a coordinate evolution at the related levels, the developmental history of geological time and space can be traced and so the 3 rules are induced. Herein also may be found the corresponding relations with both of the above-mentioned modes of organic evolution at three levels and the different evolutionary regularities approached at different levels in the thermodynamics.

During the development in the time-space outlook of physics that lays outstanding stress on movement and transformation in space, there are three more basical levels, namely, 1) the isolated time-space viewpoint (Newtonian mechanics), 2) the unified time-space viewpoint (special theory of

relativity); 3) the unified viewpoint on time-space symmetry and intrinsic symmetry (general theory of relativity and gauge theory). All of these may be further given a vivid metaphor as 3 geometrical figures: 1) a linear figure represented by the inherent movement of a single point; 2) a harmonic figure of the movement of two points constrained by each other and shown by a circle; and 3) a bicentral or ecentral figure seen in an elliptic movement, thus possessing the tendency toward a one-centered equilibrating movement and returning to a circle.

The whole world is in harmonious correspondence, and there is also an increasing tendency in different kinds of sciences towards echoing with each other, and each is in its proper place with a well-ordered level inter-relationship. But neocatastrophism ignores the significance of the most representative biota in geological developmental history existing as a system; thus evolution would become something occasionally put together and just a simplex mechanical behaviour. Viewing from this angle, neocatastrophism is also very hard to understand.

安徽省古生物学会举办 1986 年学术报告会

安徽省古生物学会于 1986 年 12 月 3 日至 4 日在合肥举办了 1986 年学术报告会。会上除交流了本省会员近年来的部分成果外,还特邀中国科学院南京地质古生物研究所穆恩之教授和武汉地质学院殷鸿福教授分别作了“国际各纪地层界线工作进展”及“从古生物地理看中国各时代板块漂移”的学术演讲。两位教授

精辟的报告受到八十余名与会者的热烈欢迎和好评。江苏省古生物学会还特派林尧坤理事到会致词祝贺。山东省古生物学会也发来贺电。报告会后,在广泛听取会员对学会工作意见和要求的基础上,理事会就 1987 年改选及优秀论文评选等工作作了安排。

肖立功

青年古生物工作者学术讨论会在南京召开

中国古生物学会于 1987 年 1 月 9 日在南京地质古生物研究所召开了南京地区“青年古生物工作者学术讨论会”。参加会议的代表主要是青年古生物工作者,共有 74 名(签名的)。他们分别来自武汉地质学院、合肥工业大学、福州大学、南京地质矿产研究所、南京地质学校、南京大学、江苏区调队及南京地质古生物研究所。应邀参加会议的有中国古生物学会理事长卢衍豪、副理事长穆恩之及其他老一辈古生物学家。另外,会场上挂了 6 幅中国古生物学界先驱的画像,他们是葛利普、李四光、尹赞勋、斯行健、杨钟健、孙云铸。

会议共进行了一天,上午有 6 位同志做了学术报告,有侯先光的“寒武纪化石的新发现”,徐艳秋的“计算机在铀鉴定上的应用”,张克信的“二叠系-三叠系分界及其牙形石”,张晓栋的“层孔虫生态”等。他们的报

告都达到一定的水平,受到普遍的称赞。

下午是分组讨论,讨论的议题是“古生物学的前景”和“青年古生物工作者的作用”。与会代表普遍认为古生物学的发展方向是朝着各学科的综合发展,采用新技术,开拓新领域,发展边缘学科以及更加重视古生物学在国民经济中的应用。代表还一致同意起草一份成立“青年古生物学家协会”的倡议书,祈望“协会”能使每一位青年古生物工作者更加能动地开拓思维,能给大家提供一个更加开阔的交流天地,同时,也希望“协会”能成为大家广交学友、反映良策的桥梁。

此次会议的圆满成功必将推动青年古生物工作者积极地、深入地在古生物学领域耕耘。

会议筹备组