

生 物 复 苏
——大绝灭后生物演化历史的第一幕^{*}

戎嘉余 方宗杰 陈 旭 陈金华 廖卫华

孙东立 詹仁斌 沈建伟

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

童 金 南

(中国地质大学, 武汉 430074)

内 容 提 要

生命史是一部生物界短期、快速剧变与长期、慢速稳定相互交替的历史。大绝灭(即集群绝灭)事件反映了全球环境的大突变,点断了地质历史中的生命记录及其发展历程,预示着生物界的演化出现了最有意义的飞跃。近年来尝试研究大绝灭后全球生物界的残存-复苏及其基本型式,并探索复苏的控制因素,标志着地质科学中一个重心的转移(即从大绝灭转向其后的生物残存与复苏的研究)。生物复苏揭示了大绝灭后生物演化历史的第一幕,其研究的重要意义远远超过人们的预想。这一热门的前沿领域需要进行高分辨率的年代地层学和科学的系统分类学研究,并从分析各种级别的分类单元入手,在深入研究居群生物学、群落生态学与生物地理学3个层次的基础上,阐明大绝灭后新生态系建立的背景、过程与特点。笔者强调以显生宙各大绝灭后复苏研究为依据,纵向对比历次大绝灭后生物残存与复苏的时限、型式、环境及其控制因素,是复苏研究中最重要课题之一。以古生代3次大绝灭为例,初步探讨其后生物残存-复苏-辐射的基本特征。华南是全球古生代3次大绝灭后复苏研究最理想的地区之一;深入研讨华南的材料,将提供涉及全球范围的关键性的研究成果。

关键词 大绝灭 生物复苏 生物演化 残存期 复苏期 辐射期

1 引言

80年代初, Alvarez 等(1980)率先提出证据,确信意大利 Gubbio 镇海边的白垩-第三纪界线地层中过量的铱是来自一个直径约 10km 的地外星体撞击地球后喷射出的碎落物。这一有关白垩纪末期大绝灭(即集群绝灭—mass extinction)地外机制的新假说如同“石破天惊”,引起科学界的强烈反响;与此同时,由于 50—70 年代对各门类古生物学的全球总结成果的陆续出版,积累了大量的属、科级分类单元的时限资料,并随着 80 年代电脑开始被应用于基础学科的研究领域, Raup 和 Sepkoski(1982)等肯定了显生宙至少存在 5 次大规模的绝灭事件[即奥陶纪晚期、泥盆纪晚期、二叠纪晚期、三叠纪晚期和白垩纪末期;这是相对于正

常或背景绝灭(background extinction)而言的],这就吸引了地质学(尤其是地球化学)、古、今生物学、海洋学、天文学、天体物理学、气象学、化学等学者,集中探讨大绝灭的过程、起因和型式。据统计,在 80 年代,全世界几乎每个星期都有这方面的论文发表;一直到今天,对大绝灭的讨论也没有冷下来。一些新的假说和新的理论,在改善古生物学家理论思维的同时,正在并将继续影响到公众的科学观。对各种机制的探讨和争论,使大绝灭事件的研究不仅成为地质学的前沿,而且也是当代科学争论最激烈的研究领域之一。

大绝灭指示了全球环境的大突变,点断了地质历史中的生命历程;紧接着大绝灭事件,出现了生物发展的最有意义的飞跃。80 年代以来,地质学、古生物学、地球化学界集中探讨了 5 次大绝灭事件,却常常忽视了紧跟在大绝灭后的数十万至数百万年期间贫乏的古生物记录。事实上,这段短暂的地质历史时期内所隐含着的内容,在生命发展进程中是非常重要的且不可缺少的。1993 年,美国学者 Erwin 和 Kauffman 在 IGCP-216(由德国 H. Walliser 教授领导的国际地质对比计划 216 项目:地质历史中的生物事件)基础上,向国际地质对比计划提出了一个新项目,称“大绝灭后的生物复苏”(Biotic Recovery from Mass Extinction);该项目在获得批准(IGCP-335)后,开始了为期 5 年的广泛的国际合作研究。目前该项目组织得力,活动频繁,初步的研讨成果给地质、古生物学家展示了令人鼓舞的前景(Kauffman and Erwin, 1995b)。这项工作的开展是大绝灭研究的继续,标志着地质科学中一个重心的转移,即从大绝灭转向其后生物复苏的研究,也标志着这方面已经成为当今古生物学界一个重大而热门的前沿领域。

大绝灭过程使大多数地区的生态系遭到了大规模的恶化与破坏。这种大绝灭在实质上是灾变性的,且具有全球效应。每一次大绝灭事件,不仅使大量生物分类单元从地球上消亡[如二叠纪末,全球超过 90%的海洋无脊椎动物物种和约 70%的陆生脊椎动物科都告绝灭(Erwin, 1994)],同时也促使大量的生物因环境险恶(如变冷、缺氧)而被迫离开原来的生活场所,迁移到某个或某些“角落”,即避难所(refugium),以逃脱绝灭的厄运。结果,曾被大绝灭前优势生物占领的广大生存空间出现了空缺。只有那些具有强抗灾变能力和躲避了险恶环境的分子幸存下来,成为残存期的主角。可以说,残存期揭开了大绝灭后生物演化的序幕。

紧跟在残存期之后的是复苏期。有着强抗灾变能力和躲避了巨大灾难的幸存者(包括复活者和先驱者)是生态系演替的连环,是大灾难事件的“见证者”,是生物复苏的主要源泉。正是这些生物,开创了生物演化历史的新阶段。因此,生物复苏揭开了大绝灭后生物演化新阶段的第一幕。研究地质历史时期生物残存与复苏,探索历次大绝灭后生物复苏的基本特征、性质与历程,识别复苏生态系建立的控制因素及复苏的基本型式,比较历次生物复苏的异同,找出统一的与特殊的复苏规律,无疑对深入揭示生物进化的宏观过程、规律和模式,具有重要的学术价值。

笔者认为,生物复苏事件至少包括大、小两种级别,1) 小的级别是指正常状态下的背景复苏(background recovery),表现为一个支系或类别、在较大范围或局部地区、在遭受某种原因、较小规模的绝灭重创之后出现的复苏现象;这种现象经常发生在生物演化的长期、停滞阶段。2) 大的级别是指大绝灭之后、全球性、普遍的生物复苏事件,它只发生在生物演化的短期、突变阶段之后。应该指出的是,可能还存在一些介于两者中间的复苏事件,这是因为有些绝灭事件似乎属于这种过渡性质,或其是否归于大绝灭还有不同意见(Benton, 1995)。当

然,根本问题还是对大绝灭事件的度量没有一致首肯的精确数值。不管怎样,由于认识难度太大的缘故,目前国际上对背景复苏尚未引起足够的重视。我们推测,这方面的研究将有助于加深理解大绝灭后的生物复苏事件的内涵。本文所涉及的主要内容是指大绝灭后的生物残存与复苏,并以华南古生代的3次大绝灭为对象,初步探讨大绝灭后残存、复苏的特点及其相关的问题。

2 残存与复苏

残存与复苏的研究,既是地质科学又是化石生物学(palaeobiology)的一个热门的前沿领域,需要进行两个最根本的基础性工作,即高分辨率的年代地层学和科学的系统分类研究,并从分析各种级别的分类单元的类型入手,在深入研究化石居群生物学(fossil population biology)、古群落生态学(palaeosynecology)与古生物地理学(palaeobiogeography) 3个层次的基础上,阐明大绝灭后新生态系建立的背景、过程与特征。

2.1 特征

1) 残存期(survival interval):当大绝灭毁坏了旧有的生态系统时,地球表面的生态系大都处于“贫瘠”状态,生态抑制较后来的复苏期强烈,故生物分异度(diversity,又称多样性)很低,只有那些具有先进结构和机制,或者生态忍耐度很强的属种才能幸存下来。这时,幸存者(survivors)占主导地位,但在总体上通常数量有限,唯灾后泛滥种(disaster taxa)(Schubert and Bottjer, 1992)(插图1)的个体数量可达到鼎盛,如早志留世初期的*Hindella*腕足动物群落,早三叠世初期的*Unionites-Lingula*群落,古新世最早期的3种颗石藻的繁盛组合(bloom assemblage)都属于这种类型。一般来说,这个时期的绝灭速率和成种速率等于或趋于零,几乎很少出现土著分子。此外,群落的类型和结构相对简单,全球的生物地理区系相对单调,也是这个时期的特点。

2) 复苏期(recovery interval):继残存期之后为复苏期,以成种速率大大高于绝灭速率、新进化类型占据优势、生物分异度与残存期相比明显增高为特点。这个时期环境开始好转,生物分异度开始增高,生态类型增多;部分幸存种继续存活,但数量有限;灾后泛滥种消失或数量大减;复活类型纷纷返回家园,新的广布和土著分子开始出现,成为复苏期与残存期区别的一个重要标志;复苏期的群落类型和数量明显增多,群落结构趋于复杂;生物地理区系开始分异,土著分子增多,土著性增强。复苏期既是残存期的延续,又是生物辐射期的前夜。

3) 辐射期(radiation interval):辐射期是大绝灭后生物演化的高潮幕,由于新的生态系已经建立并不断完善,各种环境已变得大大有利于各类生物的生存和分异,成种速率与规模均大大超过复苏阶段,它们爆发式地、成功地占领新的生态领域,使分异度大大增高,群落类型大量增多,群落结构变得相当复杂,导致生物丰富度和分异度都达到了顶峰。生物礁总是出现得较晚,它的存在经常是辐射期及其以后时期海洋生物发育的一个特征。这个时期中,较高级别的分类单元大量产生,演化新质(指新的形态构造、器官)普遍出现。因此,无论从生物演化阶段还是成种作用的规模而言,复苏与辐射是两个完全不同的概念。复苏期向辐射期变化的过程、背景及机制是生物复苏研究中的一个重要环节。

2.2 历程

在地质历史时期中,历次大绝灭后残存期和复苏期时限的长短并不相同。就古生代 3 次大绝灭后的复苏历程而言,志留纪初期的复苏时间最短,尤其表现在营漂浮生活方式的笔石动物中,仅约 2—3Ma;泥盆纪法门期的复苏时间很长,约 9.5Ma,其中早期可能仍为绝灭期 (MaGhee, 1994);早三叠世的复苏历程最长,大致为 10Ma,经历了晚二叠世两幕大绝灭(金玉, 1991; Jin, 1993; Stanley and Yang, 1994) 后,正常的海洋动物群到中三叠世才出现,被认为是属于“长期滞后”(Hallam, 1991) 的现象。复苏历程的长短与什么因素相关很值得研究(见下述)。

应该特别指出的是,各种类别的生物,其残存期与复苏期的长短是各不相同的。最突出的例子是生物礁,据目前了解的情况看,以气候为控制因素的大绝灭事件总是先影响到热带地区(Stanley, 1984),而处于热带海域的生物礁又因气候变凉而无处藏身,总是最早遭到绝灭(Kauffman and Erwin, 1995a);大绝灭后,它又总是比其他海洋底栖生物的复苏要晚得多,如晚奥陶世大绝灭后的志留纪早期(即 Rhuddanian 晚期和 Aeronian 早期),腕足类、腹足类等先后进入复苏期,而生物礁在扬子地台一直到 Llandovery 世最晚期,即 Telychian 晚期(如川北、陕南的宁强组上部)才大量出现。究其原因主要与气候转暖的早、晚有关,晚奥陶世晚期的冰川活动导致全球水温的大幅度下降(约 10°C),这不仅影响到广范围的温带和亚热带,而且还影响到赤道浅水域。待扬子区陆表海域的水温及其它造礁条件完全恢复时,已经到 Llandovery 世最晚期了。

2.3 分类单元类型

从插图 1 可以看出,在大绝灭期间绝灭的物种称为绝灭者(victims);经历了大绝灭时期并残存到新时期的,称为幸存者(survivors);在幸存者中,有些属于灾后泛滥分类单元(disaster taxa),如早志留世初期,在经历了晚奥陶世大绝灭后,双列攀合笔石中幸存的 *Normalograptus* (包括不少以往归于 *Climacograptus* 属的某些种),由于它从 Caradocian 早期产生后就具有先进的始端发育型式,因而不断冲过大绝灭幕,并在灾后广布全球(Chen and Zhang, 1995);又如腕足动物无窗贝类的 *Hindella* 或 *Cryptothyrella*,广布于世界各地早志留世早期地层中。

从插图 1 还可以看出,那些在大绝灭期间“失踪”(隐伏在避难所内),但在新时期重又出现的物种,称为复活者(Lazarus taxa)(Jablonski, 1986);在大绝灭前夕或大绝灭期间新生、并延续至大绝灭之后的复苏期和辐射期的,称为先驱者(progenitor taxa);复活者和先驱者常常是生物复苏的主要源泉。腕足动物中的始石燕(*Eospirifer*),是典型的先驱者(Rong et al., 1994; 戎嘉余,詹仁斌, 1995b),也是复活者,它始见于 Ashgillian 中期,在晚奥陶世大绝灭期(Hirnantian 期)消失,在志留纪初期重又出现,并演化成拥有许多后裔、在以后的地质历史中极度繁盛的石燕目。在残存期(少数)或复苏期(大多数)首次出现的,称为新生者(debutantes taxa);在复苏期之后的辐射期内广泛占领并适应不同生境的过程中产生的各类新种,均称为辐射种(radiation taxa)(插图 1)。

穿越大绝灭期到复苏期的各种生物分类单元类型,在概念上或互相独立,或可以重叠,如某些复活分类单元也是先驱分类单元,幸存者可以包含灾后泛滥者,至于辐射分类单元包括的含义更广。此外,还可分出其他一些类型,如同形种(elvis taxa),是指那些在大绝灭期后产生的新种,与绝灭期之前或之中生存的物种在形态上非常相像,易被视为那些酷似种的

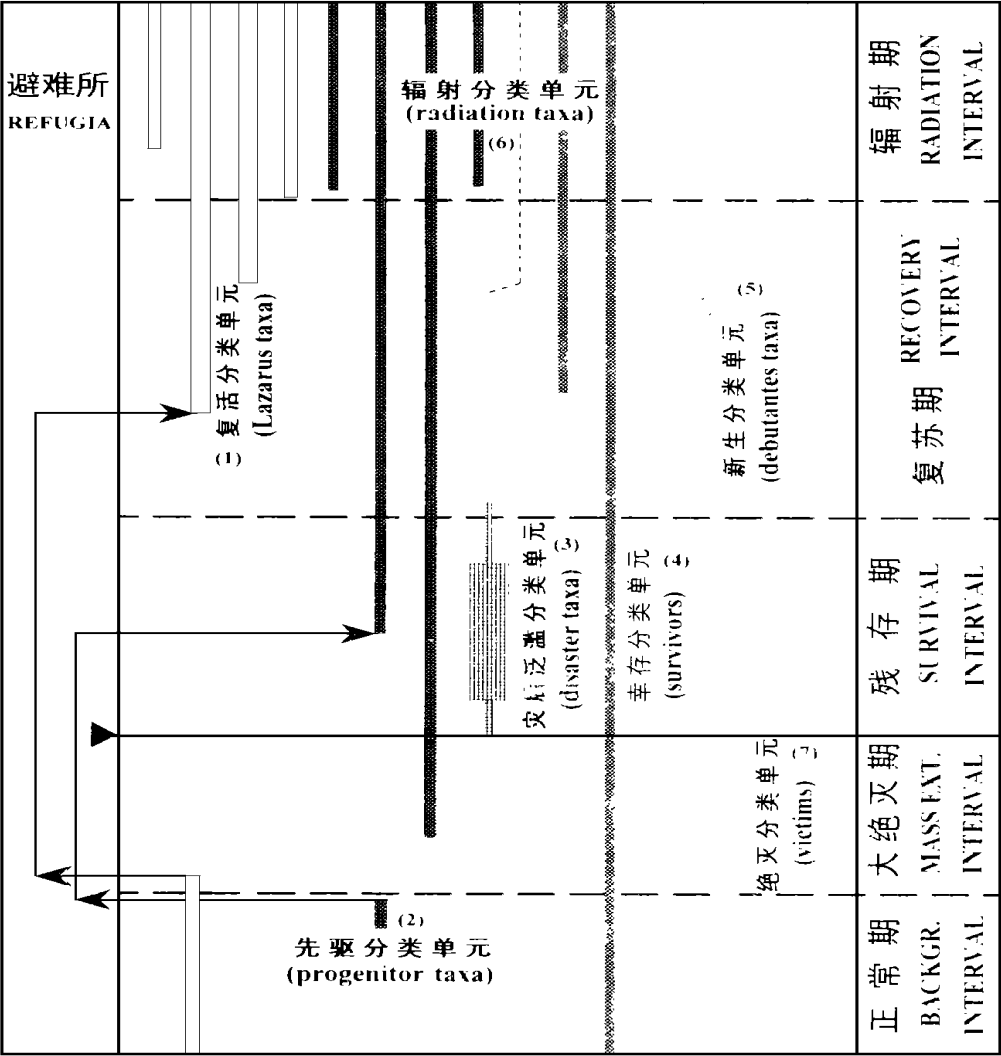


插图 1 示各种分类单元穿过大绝灭期、残存期、复苏期和辐射期的分布型式

根据国际地质对比计划 335 项目第一期通函 (Erwin and Kauffman 制作) 和 Kauffman and Erwin (1995b) 修改

Generalized patterns of stratigraphical occurrence for various taxa which survive mass extinction interval.

Revised on the basis of the first circular of IGCP 335 and Kauffman and Erwin (1995b)

taxa 指各种分类单元 (包括种、属及其以上的阶元)

同种 (Erwin and Droser, 1993)。插图 1 所显示的是一般的基本分布型式, 客观上还能根据积累越来越多的实例作出更复杂、更多样的图案来。

根据对华南 3 次大绝灭后的生物分类单元资料分析, 幸存者和复活者又包括多种类别的分类单元, 它们似乎以全球广布的分子占大多数。这些类型的分类单元表现形式不尽相同, 大致有 3 种情况, 第一, 大绝灭前后的情况大体类似, 分类单元和个体数量均有限, 在动物群中似无足轻重; 第二, 大绝灭后失去往日的繁盛, 日趋衰弱, 最终成为演化历程中的被淘汰者; 第三, 成种迅速, 分异快捷, 占领多种生境, 导致辐射甚至爆发, 成为演化历史中的胜利

者。就早志留世初期的腕足动物而言,在整个志留纪十分繁盛的五房贝族(*pentameroids*)、无洞贝族(*atrypoids*)和石燕族(*spiriferoids*)均属于第三类,而在奥陶纪占据优势的扭月贝族(*strophomenoids*)、正形贝族(*orthoids*)和德姆贝族(*dalmanelloids*)则属于第二类,自寒武纪开始出现的无铰纲中的许多类别属于第一类。早志留世初期营漂浮生活的双笔石类(*diplograptids*)属于第二类,它们最终在早志留世晚期全部消失,而在整个志留纪十分繁盛的单笔石类则属于第三类,它们在早志留世最初期出现后快速分异,经过约 3Ma 后爆发辐射,占领笔石所需的全部生活水层,在奥陶纪末大绝灭事件后的笔石中似不存在上述第一类的物种,也就是说不存在可以逃脱这次大绝灭厄运的一个高级别的笔石分类单元(如科级)。

幸存者不仅需要有很强的环境忍耐能力,而且在复苏适应过程中,还须具备加速分异、尽快产生新的分类单元去快捷地占领新生境的能力(Kerr, 1994),否则,即使逃脱了大绝灭的厄运,也会在后来的复苏适应竞争中被淘汰。二叠纪末,在古生代长期占据优势的那些无脊椎动物消失后,给叠层石(*stromatolites*)留下了广阔的生存空间;在早三叠世,它们散布于亚洲、北美和欧洲的正常海洋环境中,获得了新的生存机遇;但是,好景不常,随着其它正常海洋群落的不断复苏,适应能力、分异更强的类群(如某些海相腹足类)重又出现并繁盛起来,使那些自身保护能力较差、进化缓慢、变异平淡的叠层石,不得不“退避三舍”(Schubert and Bottjer, 1992)。

2.4 避难所与复活者

大绝灭期间“失踪”的复活分类单元在大绝灭后继而复出的事实说明,它们在大绝灭时期并没有真正绝灭。大量事实证实了历次大绝灭事件都没有毁灭世界上每一个地区的所有生物。复活者之所以能躲避大灾变的环境,从外因上看,可能是由于在远离大绝灭的“重灾区”存在着一些避难所,复活者正是迁移到了这样一个可以躲避灾害侵袭的地方而幸存下来,以等待环境好转后进一步发展。Erwin (1994)曾把华南视为晚二叠世大绝灭时期的一个避难所。然而,避难所还是个谜(Kauffman and Erwin, 1995a),围绕它的许多问题有待进一步探索。它可能包括大绝灭事件的“非或轻灾区”中的生态适应边缘或环境隐蔽处,通常是富氧、无硫化物、无毒素的水域;从已知的化石资料分析,岛屿的环境可能更适合于复活者的躲避(Stanley and Beauvis 1994)。但是,从内因上分析,复活者应该是那些能够广泛适应各类生活环境、能较强地躲避险恶条件、幼虫浮游能力很强的生物类群。在大绝灭之前或之中,它们在整个动物群内往往不占优势,有时甚至是很不起眼的,但正是这些类群,后来成为生物复苏的一个主要源泉。

由于化石记录本身的缺陷(如埋葬、保存差),关键的化石点未出露地表,物种的居群规模太小,以及采集过程中可能出现的偏差,这样的避难所并不容易发现,但确是存在的。泥盆纪晚期大绝灭后,原先占优势的浅海底栖无脊椎动物受到了重创(如腕足动物五房贝目、齿扭月贝族、无洞贝目等从此在地球上消失),它们在 Famennian 早期的分异度降到了极低点。可是,在新疆西准噶尔的洪古勒楞组(主要为 Famennian 早、中期),却产有大量的珊瑚(廖卫华、蔡土赐, 1987)及棘皮动物、腕足类、苔藓虫、头足类、三叶虫、牙形类、孢子和疑源类,拥有如此众多门类的化石材料在世界同期地层中可谓凤毛麟角,尽管某些属种可以在别的地区发现。这一证据表明,新疆西准噶尔似可视为晚泥盆世大绝灭期之后残存期的一个避难所。尽管大绝灭期间和其后的避难所是否存在着根本的差别尚待进一步认识,但毫无疑

问,寻找这样的地理单元是残存与复苏研究的一个不容忽视的内容。只有可靠的、高分辨率的地层对比,才能得出令人信服的结论。

2.5 假绝灭(pseudoextinction)

大绝灭期间,尽管大量的分类单元永远地消失了,但环境的剧变亦有可能触发新的成种事件,产生新的分类单元。虽说与绝灭量相比,新的成种量要小得多,但正是它们在随后生物界复苏过程中发挥着不可忽视的作用。在这里,祖先分子确实永远地消失了,但由它演变而来的后裔种却从劫难中幸存了下来。因此,就世系(lineage)本身而言,它并未绝灭,这种现象被称为假绝灭(Raup, 1984)。据方宗杰对双壳类克氏蛤类的研究结果,晚二叠世的类克氏蛤(*Claraioides*)以足丝栓营底栖附着生活,是二叠纪末绝灭事件的牺牲者。绝灭事件后在二叠-三叠纪过渡生物群中新出现的克氏蛤(*Claraia*),失去了以足丝凹湾为标志的足丝栓,从而演变为自由生活的底表附着类型。推测二叠纪末恶劣的海洋底栖环境是促使类克氏蛤演变为克氏蛤的主要外因(方宗杰, 1993)。克氏蛤广布于世界各地的下三叠统,是双壳类残存-复苏期中最为常见的分子,也是下三叠统最重要的标准化石之一。虽然少数克氏蛤发育固着痕(cicatrix),表明后来部分地恢复了底栖固着生活,但原足丝凹湾却未能恢复。

2.6 级别

生物界的演变特征大致可以从以下3个方面来识别:

1) 分类单元(包括不同阶元在复苏期的反应)与居群生物学:调查各门类各分类单元在残存期和复苏期的基本情况,对于分析残存和复苏型式是一项基础性的工作。这里要特别指出的是,冲破大绝灭幕的幸存者,往往是那些拥有大居群的物种,即大区域范围、甚或常常是全球广布的物种;因此,需要详细研究这些关键性的种级分类单元的居群规模、结构、动态,并将其结果与已绝灭的土著种、特化种等的小居群作深入分析对比。在晚泥盆世的 Famenian 早期,全世界只发现了很少量的四射珊瑚化石,如在华南近岸、浅水相的锡矿山组中,迄今为止,仅找到一个属(*Smithiphyllum*)的少量标本(王根贤、左自璧, 1983),这是典型的幸存者;深入探讨在华南浅水相中出现这唯一的幸存者的原因,并对比 Frasnian 和 Famenian 时期这个属各自的居群特点及两者的差别,对于阐述晚泥盆世大绝灭后残存期的基本特征,将具有潜在的重要意义。在晚奥陶世晚期的大绝灭后,早志留世初期的一批无洞贝族、五房贝族的科级分类单元的新生,是腕足动物复苏的主要表现型式之一,它们在新的、逐渐好转的环境中成为优势分子,并成为以后地史时期相关分类单元的演化源泉。其中五房贝族的一些属,在世界上许多地区的浅水(如 *Borealis*, *Virgiana*)和较深水(如 *Stricklandia*, *Clorinda*)的底栖动物组合中,成为最常见的代表之一;而且,许多后来的、新的分类单元也是源自这些分类单元的。

2) 群落生态学:研究大绝灭前、后生物群落的演变型式及其特征,是生物复苏研究的一个不可缺少的环节;通过这方面的研究,可以揭示由群落生态特征所反映的大绝灭前、后生态系统的变化。就晚泥盆世的大绝灭事件而言,它对浅海台地相的底栖无脊椎动物影响尤为强烈:它导致生物礁的消失和具有泥盆纪面貌的四射珊瑚动物群的绝灭(Oliver and Pedder, 1994);从全球来看, Frasnian 期浅海台地相的四射珊瑚共有 47 属,但经过 F/F 大绝灭之后,只有 3 属(包括上面提到的世界性分布的 *Smithiphyllum* 属)幸存下来,其余都绝灭

了;而生活在 Frasnian 期较深水盆地中的 12 属却全部存活下来(Sorauf and Pedder, 1986)。因此,在不同生活环境中的生物复苏型式是值得查明的。若以晚奥陶世大绝灭为例,无论是较深水的 *Foliomena* 动物群(主要为 BA⁴⁻⁶),还是较浅水的腕足动物群(主要为 BA²⁻³;包括 Ashgillian 中期的 *Proconchidium*-*H.olorhynchus*-*Tcherskidium* 动物群以及 Ashgillian 晚期的 *H.iranantia* 动物群)都遭到了绝灭(Rong and Harper, 1988)。因此,到了志留纪之初(即残存期),深水区的底域似乎成了“不毛之地”,只有在浅水区的底域上才发育了经过彻底重组、分异度很低的新的化石群落,如在全球范围内广泛分布的以 *Hindella*(或 *Cryptothyrella*)为特征的群落;到 Llandovery 世早期之末(即复苏早期),它们就被适应能力更强的五房贝族(如 *Borealis*、*Virgiana* 群落)所代替,这后一种群落类型遂成为志留纪浅海腕足动物群落的主要代表,但根据形态功能分析,其生活的基本特征还是从其祖先(如 Ashgillian 中期的 *Tcherskidium* 群落,可称为先驱群落)沿袭下来的。

3) 生物地理学:在深入分析群落生态的基础上,研究大绝灭前、后各自生物地理区系的特点与差异,将有助于探讨生物的残存与复苏的基本规律。根据全球的资料分析,与晚泥盆世的大绝灭结局不同,晚奥陶世的两幕大绝灭既严重影响到陆表海域(如北美地台、西伯利亚地台和华南准地台)的生物群,也重创了大陆边缘的广海区(如北美 Gaspe 和 Alaska, 苏格兰的 Girvan 等),包括较深水的底栖动物群(戎嘉余、詹仁斌, 1995a);在大绝灭过程中,许多土著属都消亡了,幸存者大都是始见于大绝灭期之前的世界性分子(如 *Dolerorthis*, *Epitomyonina*, *Leangella* 等);自大绝灭期后的残存期(志留纪初)开始,海洋底栖无脊椎动物一改奥陶纪纷繁复杂的生物地理区系格架(Rong and Harper, 1988),变为单调的、以浅水为主的、缺乏土著分子的、世界性分子广布的生物地理特征。这往往是大绝灭后海洋底栖无脊椎动物残存期内的一个最典型的特点。到了复苏期,生物地理区系开始发生新的变化,除大量的幸存者继续存活外,由于环境的好转,成种作用恢复,各地区出现了一批各具特色的土著分子,致使生物地理的区域性渐趋明朗。

3 难点与问题

由于目前对大绝灭后生物的残存与复苏的研究刚刚起步,许多认识仍较为表面化。因此,还存在着不少难点或问题,诸如大绝灭—复苏过程中动物和植物的衰弱(或衰亡)与新生,海洋生物与陆生生物的衰亡与新生,海洋底栖生物与浮游、漂浮生物的衰亡与新生,以及浅水与深水底栖无脊椎动物、平坦海底与生物礁相生物的衰亡与新生等是否同步?它们各自的表现形式是否相同?它们各自的背景差异对于揭示大绝灭—复苏环境有哪些意义?大灾变后,原有的生活环境是如何崩溃的?新的全球生态系又是如何建立起来的?应该在什么层次上来研究残存与复苏?是着重在居群层次上还是生态系的层次上,抑或其它?大绝灭后的复苏型式是怎样识别的?它与大绝灭型式之间有着怎样的联系?等等。考虑到目前的研究程度,笔者仅就以下 3 方面的问题作进一步的探讨。

1. 生物界的少数物种是怎样渡过巨大的灾难而幸存下来的?它们是否是一些特殊的生物类型?它们为何能幸存下来?幸存型式和幸存动态的研究是很关键的,对于残存期生物特点的研究也不可缺少。幸存者是一些在正常情况下进化比较缓慢的生物,却又分布较为广泛,经常是些世界性的分子,它们可能在竞争较为平静的地区占据优势,而那里的生活条件

也许与大绝灭之后的有些环境比较相似;更有甚者,从理论上说,这些幸存者可能具有比绝灭者大得多的生态与基因幅度,因而它们拥有更多、且更多样化的生态范围与基因库(Harries, 1995),才能够在大绝灭的灾难环境中幸存下来。但是,就具体的生物类别而言,这方面的工作难度还很大,已知的研究成果还几乎没有。笔者认为,对残存期的相关类群的分类和关键的构造(如笔石的始端发育形式)分别做深入精细的研究和功能形态分析,从化石生物学的角度探查它们幸存下来的优化构造组合特点,分析其相对的先进性、适应度和/或忍耐力,是解决这些问题的前提。

2. 残存期与复苏期的分界该如何划定? 由于 1) 复苏期与残存期是连续过渡的; 2) 具有不同生态方式的不同生物类型(如浮游、漂浮的,底栖固着、游移的等等),它们的残存期与复苏期的延限可能并不完全一致; 3) 同一门类、同一类群、甚至到同一科或属级分类单元内所含的物种,其残存期与复苏期可能也不相同; 4) 在空间上,不同海域包括不同板块上同类群的分类单元,其残存期与复苏期的分界也可能不一样,因此,要截然地划分出这两个时期的界线常常是很困难的。如志留纪 Llandovery 世早期、晚泥盆世早、中法门期和早三叠世均为残存-复苏期,这两者的界线在精细的研究之前可能难以划定。本文提倡:首先在高分辨率的地层研究的基础上,根据每一个门类、甚至每一类别的化石的延限,来划分出某一门类、甚至某一类别的这两个时期的分界,然后探讨产生这种分界差异的原因,这样做可能会为生物复苏的深入探讨揭示出更多的、实质性的内涵。

3. 地质历史时期中历次大绝灭-残存-复苏事件是否存在着统一的、普遍的模式? 这个过程是随机的、无序的、抑或是周期性的? 若是后者,那么与天文演化周期有甚么关系? 要解决这些问题还需做许多工作。详细研究自大绝灭期经残存期到复苏期各种生物的系统分类,是这方面工作的基石。笔者认为,在此基础上,纵向对比各次大绝灭与生物复苏的延续的过程、时限、型式、环境条件以及控制因素,是复苏研究中最重要、最重要的研究课题之一。

首先应该比较各类生物在大绝灭-复苏阶段中的型式,以找出这些阶段发展的共同规律和根本差异。比较的方法宜以同一门类、同一生态类型的生物为主线,作纵向对比分析。就海洋底栖固着的无脊椎动物而言,在大绝灭中,土著分子、特化分子、衰败类群和地理分布狭窄的类群,几乎无例外地先行绝灭,而广泛的生态适应者却能躲避大灾难的环境,在其后的复苏期重又露面。如晚三叠世大绝灭后,海洋中幸存下来的主要是些自游泳生物、营假漂浮生活方式的生物以及能适应低氧生活环境的底栖生物,这种情况与晚泥盆世的有明显差异。

在此基础上,就可以进一步引伸到对比历次大绝灭-复苏过程中生物群和生态系的变化特点与规律。这样做将有助于揭示不同时期大绝灭的诱发因素的异同,不同时期大复苏的环境的异同,以及残存-复苏期长短的控制因素。前已述及,在历次大绝灭后的残存-复苏事件中,数早三叠世的复苏期最长,约 10Ma,这可能至少与以下 3 种因素有关: 1) 大绝灭的幅度、环境恶劣的程度及对生物界的影响强弱,与复苏期的长短成正相关。晚二叠世时全球环境曾多次恶化,且延续时间很长,对生态系破坏的程度最大,使得多种类型的生物灭绝; 2) 大量繁盛于奥陶纪到二叠纪的生物,如四射珊瑚、层孔虫、腕足动物中的正形贝目、长身贝亚目等、大部分的苔藓虫和海百合等在晚二叠世大绝灭过程中纷纷消亡,这些被 Sepkoski (1990, 1991) 称为“古生代演化动物群”(Palaeozoic Evolutionary Fauna) 的生物受到重创,从而出现大量的生态空位,整个生物界出现空前的大萧条,许多生物需要相当长的时间才能

恢复到新的繁盛水平; 3) 晚二叠世大灾难环境后的那些生物被 Sepkoski (1990, 1991) 称为“现代动物群”(Modern Fauna) (如双壳类、腹足类及其他软体动物等), 它们在古生代长达数亿年的时间里, 总是处于相对劣势, 其普遍的生活适应能力和占领新生态空间的能力较弱, 它们需要用相当长的时间来适应并扩占其生态位。若以早三叠世的生物复苏期与晚奥陶世后的复苏期时限(除生物礁外, 一般仅约 3Ma) 对比, 后者的大绝灭只是重创了“寒武纪动物群”(Cambrian Fauna) (以三叶虫为主、无铰纲腕足动物为辅), 新生的“古生代演化动物群”却具有强大的生命力, 不仅在奥陶纪爆发辐射, 而且能在大灾难环境后继续繁衍生息。

除了上述两方面外, 还需对历次大绝灭-复苏过程的地球化学地层学进行纵向的分析对比研究。碳、氧同位素的研究已逐步显示其特有的科学意义(徐道一, 1993)。Brenchley 等 (1994) 研究同位素在晚奥陶世“温室时期”(greenhouse period) 的变化特点, 取得了很有价值的成果。可以肯定, 尤其是碳-13 的值在穿越历次大绝灭-残存-复苏时期的连续地层变化规律, 对于阐明各时期环境的变化, 揭示控制历次大绝灭的总量、残存与复苏期的长短, 有着重要的、潜在的指示意义

4 结语

平稳、渐变的生物演化, 长期以来被视为地质历史时期生命发展交响乐的主旋律和几乎唯一的模式。然而, 近年来的研究表明, 生物史是一个短期、快速变化与长期、相对停滞这两个时期相互交替的历史; 前者较为短暂(数十万至数百万年), 后者则延续很长(数千万至数亿年)。

长期、相对的停滞并不意味着一成不变。这个时期的陆地与海洋环境仍在不断变化, 成种事件不断发生, 演化新质经常出现, 生物演化并未停止, 特别是在复苏期之后, 爆发辐射导致整个生物界的发展达到顶峰。此后, 占优势的较高级别生物类群在相当长的地质历史时期内, 保持着同步停滞状态, 其总体格局不会大变; 宏观的生态格架与群落的大结构基本稳定, 故长期处于生态闭锁 (Morris, 1995) 的态势中, 尽管大量的群落演替仍然正常发生。在这一长期、相对稳定的地质历史时期内, 由于次一级的环境变迁和生物在适应环境过程中的自身演进, 小规模、背景条件下的绝灭事件是经常发生的, 但它们与大绝灭相比, 无论在规模、幅度、范围及影响上都是明显较小的。

就生物演化而言, 短期、快速的变化具有更重要的意义。在短暂的地史间隔(1 至数百万年) 内发生的巨大的生物类群及其分异度的变化(陈旭、戎嘉余, 1990), 大部分反映在全球的大绝灭中。无论是海洋浮游、底栖生物, 还是陆生动、植物的许多类群, 因各种地内、地外因素而遭绝灭(殷鸿福、张克信, 1993; 徐道一, 1993)。这些因素从根本上破坏了旧有的生态系统(尽管未将其彻底摧毁), 打破了原有的生物与生物之间、生物与环境之间的长期平衡状态, 极大地改观了全球生物群的基本面貌, 改变了生物分异度和生物地理分布型式, 重塑了生物演化的历程。可以设想, 如果地质历史时期没有这些大绝灭事件, 今日的生物界将会是完全不同的一幅景像, 恐怕也不可能呈现如此纷繁多样、千姿百态的图画。再进一步说, 如若没有二叠纪晚期的大绝灭, 爬行动物不会那么早地占领陆地, 软体动物也不会那么早地取代腕足动物等而在海洋底栖领域里占主导地位; 假如没有白垩纪末的大绝灭, 哺乳动物也不会那么早地替代爬行动物的霸主位置。可见, 这种短期、快速的变化改变了生物演化的趋势, 为新生

的分类单元提供了爆发辐射的绝好机会,对整个生物发展过程与结局起着决定性的作用。

大绝灭后的生物复苏是化石生物学研究主要内容之一,也同样需要像研究大绝灭那样对地层剖面作精细的测量,对所含化石作大量的采集,进行高分辨率的地层对比和精细、合理的分类学研究,并确定复苏时期各属种的类型。这里特别需要研究的是那些幸存者,因为冲破大绝灭幕和躲避巨大灾难的幸存者是生态系演替的连环,是大灾难事件的“见证者”,是生物复苏的主要源泉。正是这些生物,开创了生物演化历史的新阶段。在上述基础上,从居群生物学、群落生态学及生物地理学的分析入手,深入研究复苏时期生物界的特征,并结合地球化学方法,探讨海洋、陆地环境在复苏时期的变化及新生态系统建立的背景、过程和特点,也是复苏研究的必要内容。

华南是全球古生代3次大绝灭后复苏研究最理想的地区之一(Rong and Chen, 1986; Hou *et al.*, 1988; Chen and Rong, 1991; Yin *et al.*, 1992; Jin, 1993, Jin *et al.*, 1995; Stanley and Yang, 1994),深入研讨华南的资料,可以为全球提供不同寻常的、有价值的研究成果。目前,这3次大绝灭之末与系间年代地层界线的不一致性,也给界线地层学的深入研究提供了新的思路。对历次复苏的型式及其规律作纵向比较分析,从而寻找历次大绝灭-残存、复苏-辐射的共同型式和差异型式,是今后值得探索的课题。这些推测的生物演化型式可否用以识别和了解现代环境危机和生物分异度危机?可否给人类对付遥远的将来可能出现的各类绝灭事件以新的启迪?这将是一个会引起公众关注的、新的科学论题。

参 考 文 献

- 王根贤、左自璧,1983: 湖南法门期四射珊瑚的分布和时代依据。湖南地质,2(1):54-63。
- 方宗杰,1993: 论晚二叠世的“克氏蛤”。古生物学报,32(6):653-661。
- 戎嘉余、詹仁斌,1995a: 论奥陶纪叶月贝动物群。科学通报,40(10):928-931。
- 戎嘉余、詹仁斌,1995b: 石燕的起源与早期演化。科学通报,40(22):2068-2071。
- 陈旭、戎嘉余,1990: 集群绝灭的基本概念及奥陶纪晚期的实例剖析。见戎嘉余、方宗杰等(主编):理论古生物学文集,91-120页。南京大学出版社。
- 金玉,1991: 二叠纪末期生物集群绝灭的两个阶段。Palaeoworld,1:39。
- 徐道一,1993: 古生物集群绝灭与灾变事件。见穆西南(主编):古生物学研究的新理论新假说,81-108页。科学出版社。
- 殷鸿福、徐道一、吴瑞棠,1988: 地质演化突变观。中国地质大学出版社,武汉。
- 殷鸿福、张克信,1993: 新灾变论。见穆西南(主编):古生物学研究的新理论新假说,109-136页。科学出版社。
- 廖卫华、蔡土赐,1987: 新疆北部泥盆纪四射珊瑚组合序列。古生物学报,26(6):689-707。
- Alvarez, L. M., 1980: Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. Science, 208:1095-1098.
- Benton, M. J., 1995: Diversification and extinction in the history of life. Science, 268: 52-58.
- Brenchley, P. J., J. D. Marshall, G. A. F. Carden, D. B. R. Robertson, D. G. F. Long, T. Meidla, L. Hints, and T. F. Anderson, 1994: Bathymetric and isotopic evidence for a short-lived Late Ordovician glaciation in a greenhouse period. Geology, 22:295-298.
- Chen Xu and Rong Jia-yu, 1991: Concepts and analysis of mass extinction with the Late Ordovician event as an example. Historical Biology, 5:107-121.
- Chen Xu and Zhang Yuan-dong, 1995: The Late Ordovician graptolite extinction in China. Modern Geol., 20(1):1-10.
- Erwin, D. H., 1994: The Permian-Triassic extinction. Nature, 367:231-236.
- Erwin, D. H. and M. L. Droser, 1993: Elvis taxa. Palaios, 8:623-624.
- Hallam, A., 1991: Why was there a delayed radiation after the end-Palaeozoic extinction? Hist. Biol., 5: 257-262.

- Harper, D. A. T. and Rong Jia-yu, 1995: Patterns of change in the brachiopod faunas through the Ordovician-Triassic interface. *Modern Geology*, **20**: 83-100.
- Harries, P., 1995: Recovery from mass extinction. *Palaios*, **10**(4): 1-2.
- Hou Hong-fei, Ji Qiang and Wang Kun, 1988: Preliminary report on Frasnian-Famennian events in South China. *In* McMillan, N. J., A. F. Embry and D. J. Glass, (eds.): *Devonian of the World, Vol. III*; Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir, **14**: 63-70.
- Jablonski, D., 1986: Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach. *In* Elliott, D. K. (ed.): *Dynamics of Extinction*. 183-229. Wiley, New York.
- Jin Yu-gan, 1993: Pre-Lopingian benthos crisis. *Comptes Rendus* **XII** ICC-P, **2**: 269-278.
- Jin Yu-gan, Zhang Jin and Shang Qing-hua, 1995: Two phases of the end-Permian mass extinction. *Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir*, **17**: 813-822.
- Kauffman, E. G. and D. H. Erwin, 1995a: Surviving mass extinctions. *Geotimes*, **40**(3): 14-17.
- Kauffman, E. G. and D. H. Erwin, 1995b: IGCP 335: Biotic recoveries from mass extinction: initial meetings. *Episodes*, **17**(3): 68-73.
- Kerr, R. A., 1994: Who profits from ecological disaster? *Science*, **266**: 28-30.
- McGhee, Jr. G. R., 1994: Comets, Asteroids, and the Late Devonian Mass Extinction. *Palaios*, **9**(6): 1-3.
- Morris, P. J., 1995: Coordinated stasis and ecological locking. *Palaios*, **10**(2): 1-2.
- Oliver, W. A. Jr. and A. E. H. Pedder, 1994: Crises in the Devonian history of the rugose corals. *Paleobiology*, **20**: 178-190.
- Raup, D. M., 1984: Evolutionary radiation and extinction. *In* Holland, H. D. and Trendall, A. F. (eds.): *Patterns of Change in Earth Evolution*. 5-14. Springer-Verlag, Berlin.
- Raup, D. M. and J. J. Jr. Sepkoski, 1982: Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, **215**: 1501-1503.
- Rong Jia-yu and Chen Xu, 1986: A big event of latest Ordovician in China. *In* Walliser, O. H. (ed.): *Global Bioevents*. Lecture Notes in Earth Sciences, **8**: 127-131.
- Rong Jia-yu and D. A. T. Harper, 1988: A global synthesis of the latest Ordovician Hirnantian brachiopod faunas. *Transaction of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, **79**: 383-402.
- Schubert, J. K. and D. J. Bottjer, 1992: Early Triassic stromatolites as post-mass extinction disaster forms. *Geology*, **20**: 883-886.
- Schubert, J. K. and D. J. Bottjer, 1995: Aftermath of the Permian-Triassic mass extinction event: paleoecology of Lower Triassic carbonates in the western USA. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **116**: 1-39.
- Sepkoski, J. J. Jr., 1990: Evolutionary faunas. 37-41. *In* Briggs, D. E. G. and P. R. Crowther (eds.): *Paleobiology: A Synthesis*. Blackwell; Oxford.
- Sepkoski, J. J. Jr., 1991: A model of onshore-offshore change in faunal diversity. *Palaeobiology*, **17**(1): 58-77.
- Sorauf, J. E. and A. E. H. Pedder, 1986: Late Devonian rugose corals and the Frasnian-Famennian crisis. *Can. J. Earth Sci.*, **23**(9): 1265-1287.
- Stanley, G. D. Jr. and L. Beauvis, 1994: Corals from an Early Jurassic coral reef in British Columbia: refuge on an oceanic island reef. *Lethaia*, **27**: 35-47.
- Stanley, S. M., 1984: Temperature and biotic crisis in the marine realm. *Geology*, **12**: 205-208.
- Stanley, S. M. and Yang Xiang-ning, 1994: A double mass extinction at the end of the Paleozoic Era. *Science*, **266**: 1340-1344.
- Yin Hong-fu, Huang Si-ji, Zhang Ke-xing, H. J. Hansen, Yang Feng-qing, Ding Mei-hua and Bie Xian-mei, 1992: The effects of volcanism on the Permian-Triassic mass extinction in South China. *In* Sweet, W. C., Yang Zun-yi *et al.*, (eds.): *Permian-Triassic Boundary Events in the Eastern Tethys*. 146-157. Cambridge, Univ. Press, UK.

[1995年6月27日收到]

BIOTIC RECOVERY — FIRST EPISODE OF EVOLUTION AFTER MASS EXTINCTION

Rong Jia-yu, Fang Zong-jie, Chen Xu, Chen Jin-hua,

Liao Wei-hua, Sun Dong-li, Zhan Ren-bin and Shen Jian-wei

(*Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica, Nanjing 210008*)

Tong Jin-nan

(*China Geology University, Wuhan 430074*)

Key words Mass extinction, biotic recovery, survival-recovery-radiation intervals

Abstract

Sudden faunal changes on large scale within a relatively short geologic period may have alternated with a long-term stasis during the biotic history. Mass extinction greatly changed global biotas, punctuated the life records, and played an extraordinary role in the history of evolution. Now, the penetration of mass extinction studies has been broadened to cover detailed investigations of biotic survival and recovery after mass extinction events, in particular under the auspices of IGCP 335 co-chaired by D. H. Erwin and E. G. Kauffman.

To illuminate the general patterns of the global biotic survival and recovery and to investigate environmental changes during the intervals, stratigraphic correlation of high resolution and fine taxonomic studies are basically necessary. Analyzing various types of taxonomic units, population biology, synecology, and biogeography through the mass extinction to survival-recovery intervals, may reveal characters and background of new ecosystems after mass extinction. Taking three Palaeozoic mass extinctions (Late Ordovician, Late Devonian, and Late Permian) as examples, the present authors have preliminarily studied general patterns and basic characters of the survival-recovery-radiation intervals. Comparing general patterns of the intervals after three mass extinction events in Palaeozoic may bring to light some important rules of evolutionary history.

South China is considered to be one of the best areas for the study of recovery after three Palaeozoic mass extinction events. Careful study of the examples from South China may afford some key results for global analysis. It is suggested that the boundaries between the survival and recovery intervals or between the recovery and radiation intervals using the data from various kinds of animals are significantly different, such as those data of earlier Llandovery graptolites (planktonic) and brachiopods (benthic). Therefore, these boundaries established based on various kinds of fossils possess differentiated definitions and examination of such a differentiation and its meaning is recommended.