

What caused mass extinctions?

什么引起五次生物大灭绝?

沈树忠*, 张华

中国科学院南京地质古生物研究所, 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008

* 联系人, E-mail: szshen@nigpas.ac.cn

2017-01-06 收稿, 2017-02-13 修回, 2017-02-13 接受, 2017-03-30 网络版发表

国家自然科学基金(41290260)和中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDB18000000)资助

摘要 尽管多数生物学家认为当今地球正处于一次前所未有的生物大灭绝之中, 然而由于人类拥有的直接观察记录非常短暂, 难于正确判断当今地球将来的发展趋势和潜在的危机. 地质历史时期曾经发生了五次重大生物灭绝事件, 这些事件造成当时海洋中至少75%的物种在短时间内灭绝, 陆地生态系统形成以后, 也同样遭到重创. 这些生物大灭绝事件发生的原因成为评估当今地球生态系统危机的重要依据. 根据对5亿多年以来发生的五次生物大灭绝(分别发生在奥陶纪末、泥盆纪晚期F/F、二叠纪末、三叠纪末和白垩纪末)生物的种类、灭绝模式以及环境背景分析表明, 地球上显生宙以来还没有发生过造成整个地球生物圈彻底毁灭的灾变事件, 地质历史时期发生的五次生物大灭绝均伴随有剧烈的环境变化, 大气CO₂、温度(包括冰室效应和温室效应)、海洋酸化、海平面变化和海水缺氧等全球性的气候、环境剧变是造成生物大灭绝的主要原因. 导致这种环境灾变最为常见的触发机制是超大规模的火山活动, 火山活动不但喷出大量CO₂等温室气体, 同时可以触发大量蕴藏在内陆盆地和大陆架上的甲烷气体等快速释放. 地外体撞击、超新星爆发、太阳耀斑爆发等事件可能会瞬间毁灭地球, 但并不是地质历史时期已经发生的生物大灭绝的主因.

关键词 生物大灭绝, 火山喷发, 温室效应, 冰室效应, 环境恶化

生物大灭绝是指在相对较短的时间内地球生物大量消亡甚至毁灭的一种灾变事件. 由于事关地球整个生物圈的存亡, 因而, 备受各国科学家和广大民众的高度关注. 早在20世纪90年代, 世界各国的400多位生物学家中大多数已经认为目前地球正经历着一次前所未有的生物大灭绝. 最近, Barnosky等人^[1]对当今地球上生活的两栖类、鸟类、哺乳类等主要脊椎动物门类进行统计后认为“最近一个世纪陆生主要脊椎动物濒危物种的灭绝率如果持续下去, 现生脊椎动物达到地质历史时期五次生物大灭绝的水平仅仅需要240~540年”. 根据国际自然保护联盟2012年提供的报告, Ceballos等人^[2]统计分析后认为即使以最保守的方式估计当今地球主要脊椎动物门

类的灭绝率也是全球平均正常灭绝率的50倍以上, 而且这种灭绝率随着第一次工业革命以来人类活动的加剧而快速上升, 人类活动是造成地球当今生物大量消亡的原因.

世界各国的科学家们对造成当今地球物种加速消亡的原因也是众说纷纭, 其中非常流行的一种观点就是人类活动造成大规模碳排放, 导致温室效应是促使当前生物灭绝率快速增加的主要原因. 近期的联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)的多个报告(AR5)指出, 地球正经历着前所未有的气候变暖^[3], 在人类高排放的情景下, 到2100年人类可能无法实现升温不超过2℃的目标^[4]. 与此相反, 也有相关研究表明地球近4百万年以来大部分时间处于一种

引用格式: 沈树忠, 张华. 什么引起五次生物大灭绝? 科学通报, 2017, 62: 1119–1135

Shen S Z, Zhang H. What caused the five mass extinctions (in Chinese)? Chin Sci Bull, 2017, 62: 1119–1135, doi: 10.1360/N972017-00013

逐渐变冷的趋势之中^[5]。当今地球究竟是在变暖还是变冷？对地球生物圈是否产生致命影响？仍然处于不断的争论之中。然而，由于人类历史相对于地球历史非常短暂，要阐明这样一个事关地球生物圈发展趋势的关键问题，仅仅依据人类观察所获得的几百至上千年的数据，是不可能给出明确的答案的，人类历史时期生物多样性的发展趋势必须纳入到地质历史中去分析和研究^[6]。

早在20世纪80年代开始，科学家们已经认识到地质历史时期的生物多样性并不是一帆风顺地呈逐渐增加的趋势。在寒武纪早期和奥陶纪分别发生了寒武纪大爆发和奥陶纪生物辐射事件，导致当时地球生物多样性快速增加，嗣后，在整个显生宙的历史中发生了至少五次生物大灭绝事件^[7]，这些事件曾经导致当时的地球生物多样性明显减少，对整个生物圈产生重大影响。从此，有关生物大灭绝及其原因的研究成为地学领域最为热点的研究之一^[6,8]。经过近30多年的研究，那么地质历史时期发生的五次生物大灭绝的原因究竟是什么呢？

1 奥陶纪末生物大灭绝

这是五次生物大灭绝中发生最早的一次。根据Sepkoski^[7]的统计，奥陶纪末生物大灭绝在属一级水平上是地质历史时期第二大生物灭绝事件，造成当时约三分之一的腕足动物和苔藓动物科灭绝，牙形

类、三叶虫和笔石类等几乎所有门类都受到影响，生物多样性锐减，种一级的灭绝率达到85%^[9]。这次生物大灭绝出现在445.2~443.8百万年以前，可以分为两幕，其中第一幕发生在从Katian阶的*Diceratograptus mirus*亚带顶部至Hirnantian阶*Normalograptus extraordinarius*笔石带中部^[10,11]，同时影响底栖型、游泳型、浮游型以及生活在大陆架浅部和深水区的生物，其中Ashgill期的腕足动物属灭绝率达到80%以上^[12,13]，笔石中中-晚Ashgill期辐射的许多土著分子以及该期绝大多数的全球性广布分子，奥陶纪的Dicranograptid-Diplograptid-Orthograptid (DDO)笔石动物群中的绝大多数种在这一期灭绝，被正常笔石动物群替代。这幕生物遭受重创以后，以一个喜冷的*Hirnantia*腕足动物群在世界各地广泛分布为特色；嗣后，在Hirnantian阶上部的*N. persculptus*带内全球广泛分布的*Hirnantia*动物群灭亡，并影响到不同深度的其他各门类生物^[14](图1)。

值得注意的是对奥陶纪大灭绝前后不同生态类型腕足动物的个体大小研究表明，各主要类群的腕足动物其大小变化各不相同，这一点与二叠纪末几乎所有腕足类的个体大小均变小很不相同，说明奥陶纪末生物大灭绝其强度和幅度均远不如二叠纪末生物大灭绝^[18]。

奥陶纪末生物大灭绝的原因解释比较一致，第一幕Katian阶顶部至Hirnantian阶底部的生物灭绝普

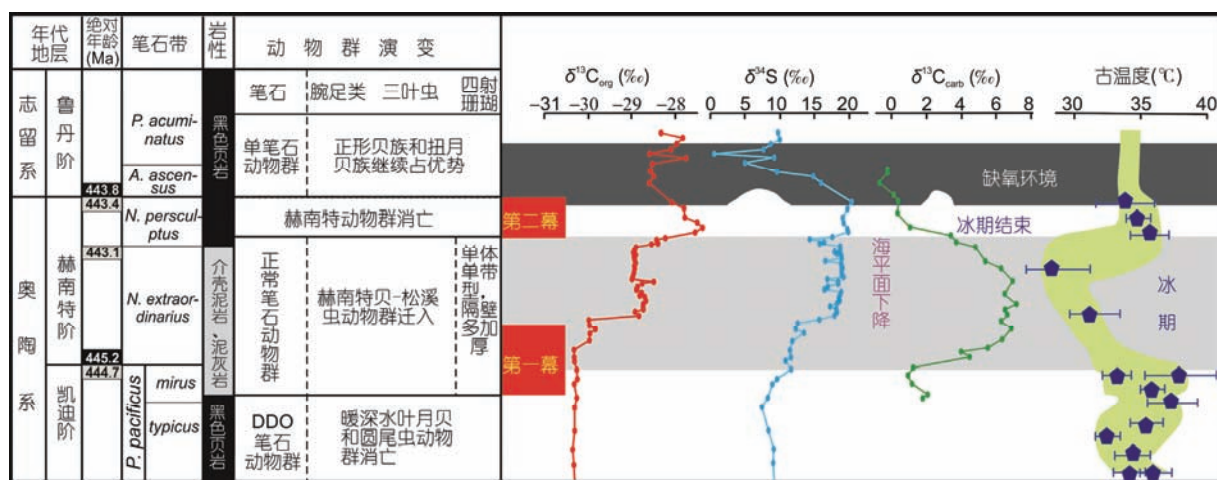


图1 奥陶纪末生物大灭绝模式与环境变化。生物群变化据戎嘉余和黄冰^[6]， $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 据Finney等人^[15]， $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 和 $\delta^{34}\text{S}$ 据Zhang等人^[16]，古温度变化据Finnegan等人^[17]

Figure 1 The end-Ordovician extinction pattern and associated environmental changes. Biotic turnover pattern follows Rong and Huang^[6], $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ profile is from Finney et al.^[15], $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ and $\delta^{34}\text{S}$ are from Zhang et al.^[16], paleotemperature profile is from Finnegan et al.^[17]

普遍认为与当时全球气候突然变冷, 南极冰川发育, 导致全球海平面下降, 造成栖息地大规模减少^[19~21], 从而导致大量生物灭绝. 主要证据包括: (1) 这次气候变冷事件导致全球范围内发育了冷水动物群——*Hirnantia*动物群; (2) 牙形类氧同位素研究表明在Katian阶的晚期到Hirnantian阶的早期海水表面温度有6~8℃的降低^[20,21]; (3) $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 同位素从Katian期最晚期或Hirnantian期最早期开始均出现明显的正漂移, 幅度分别达到~6‰和~3‰^[15,22], 相伴随的 $\delta^{34}\text{S}$ 同位素也存在明显的正漂移^[16](图1). 最新的统计还表明Katian期晚期第一幕灭绝的腕足动物主要是一些深水相, 纬度分布比较窄的类群, 同时营漂浮生物的笔石类也受到重创, 表明当时海洋水体环境(例如: 含氧量、营养循环等)发生变化可能是导致这次生物灭绝的原因^[23,24], 然而, 气候从温室效应向冰室效应转变导致海洋水体性质发生改变的机理目前还不清楚, 火山活动是否与气候剧变有关有待于深入研究, 但华南等地的地质记录表明在奥陶-志留系之交确实存在大量的火山灰层.

嗣后, 由于全球气候变暖, 冰川融化, 海平面上升, 海洋深层缺氧水体大范围上涌至浅水地区, 形成与龙马溪组相当的黑色页岩广泛分布, 导致全球范围内广泛发育的喜欢暖水的*Hirnantia*动物群快速灭亡(第二幕)的主要原因(图1), 但这次灭绝幅度和规模均远不如第一幕^[10], 而且在缺氧水体未到达的少数地区, 大量腕足动物延过奥陶系-志留系界线, 灭绝以后动物群很快复苏^[25].

因此, 古温度变化造成的温室-冰室-温室效应的反复转换是造成奥陶纪末两次生物灭绝的主要原因.

2 泥盆纪晚期F/F灭绝事件

泥盆纪晚期生物灭绝事件与其他几次大灭绝有所不同, 主要表现在持续时间长, 达~20百万年, 由多期组成^[26], 包括Givetian中部的Taghanic事件、Frasnian早期的Frasnes事件、Frasnian与Famennian之交的Kellwasser事件以及泥盆纪-石炭纪之交的Hangenberg事件等. 其中Kellwasser事件又称为F/F生物大灭绝事件, 被列为显生宙五次生物大灭绝之一, 造成约82%海洋动物物种灭绝^[7,9], 影响范围波及海洋和陆地各个门类的生物群. 这次事件造成低纬度地区广泛发育的珊瑚-层孔虫礁以及与之共生的大量其他生物灭绝, 同时, 许多远洋生物也受到很大打

击^[26,27]. 更进一步的精细划分表明Kellwasser事件又被分为上下两期, 其中下Kellwasser事件位于*Palmatolepis rhenana*带上部, 导致腕足类中无洞贝类开始明显减少, 在西欧地区有广泛的珊瑚和层孔虫礁消亡^[27,28]. 上Kellwasser事件位于Frasnian顶部的*Palmatolepis linguiformis*带顶部, 是F/F灭绝事件中最严重的一幕, 与下Kellwasser事件相隔约1百万年. 这次事件重创底栖生物, 腕足类中无洞贝目、五房贝目两个主要的类群彻底灭绝, 直形贝目和扭月贝目也大幅减少, 整个腕足动物门损失了近75%的属^[29]; 营浮游生活的竹节石类在Famennian早期彻底灭绝; 菊石类、横板珊瑚和四射珊瑚明显减少, 其中横板珊瑚有80%的属灭绝, 并从此一蹶不振; 有将近一半的层孔虫属灭绝; 菊石类在Frasnian晚期遭受重创, 只有少数几个属幸存下来^[30]; 泥盆纪早-中期以及Frasnian期牙形类以*Palmatolepis*和*Polygnathus*这两个属为主, 只有个别种在F/F事件中幸存下来, 而*Icriodus*逐渐增加; 此外, 泥盆纪早中期繁盛的无颌类(鱼类)在晚泥盆世灭绝事件中基本消失^[31], 随后, 大量淡水鱼类开始出现并繁盛(图2).

造成泥盆纪晚期生物大灭绝的原因是所有五次生物大灭绝中最难解的一个问题, 至今没有非常明确的结论. 火山活动是一种可能^[33], 但西伯利亚岩浆活动与F/F事件的时间关系有待于进一步卡定. 由于F/F事件造成大量生活在低纬度地区的珊瑚和层孔虫礁灭绝, 最为流行的解释是泥盆纪晚期气候变冷, 温度降低, 导致喜欢温暖水域生活的大量生物礁消亡. 牙形类化石氧同位素($\delta^{18}\text{O}_{\text{apatite}}$)的研究表明, 在Frasnian期*Palmatolepis rhenana*带上部和Famennian期的*Pa. triangularis*带有两次气候变冷事件, 温度降幅达到5~7℃^[32](图2). 有人提出泥盆纪Frasnian期大量植物开始登陆, 植物的大量繁盛导致大量有机碳埋藏, 维管束植物的根系加速硅酸盐岩的风化等均造成大气中的 CO_2 降低和 O_2 增加^[34], 从而导致冰室效应.

海水缺氧是导致泥盆纪晚期生物大灭绝的第二种较为流行的解释. 繁盛于低纬度地区的大量喜暖生物同样也是喜欢富氧的正常海环境, 如果深部缺氧水体上涌至陆表海就可能造成这些生物快速灭亡^[35,36]. 欧洲、北非、北美等地Kellwasser事件上、下的地层都有沥青质灰岩和黑色页岩的存在. 这些高有机质沉积岩中以含有非常丰富的漂浮或假漂浮

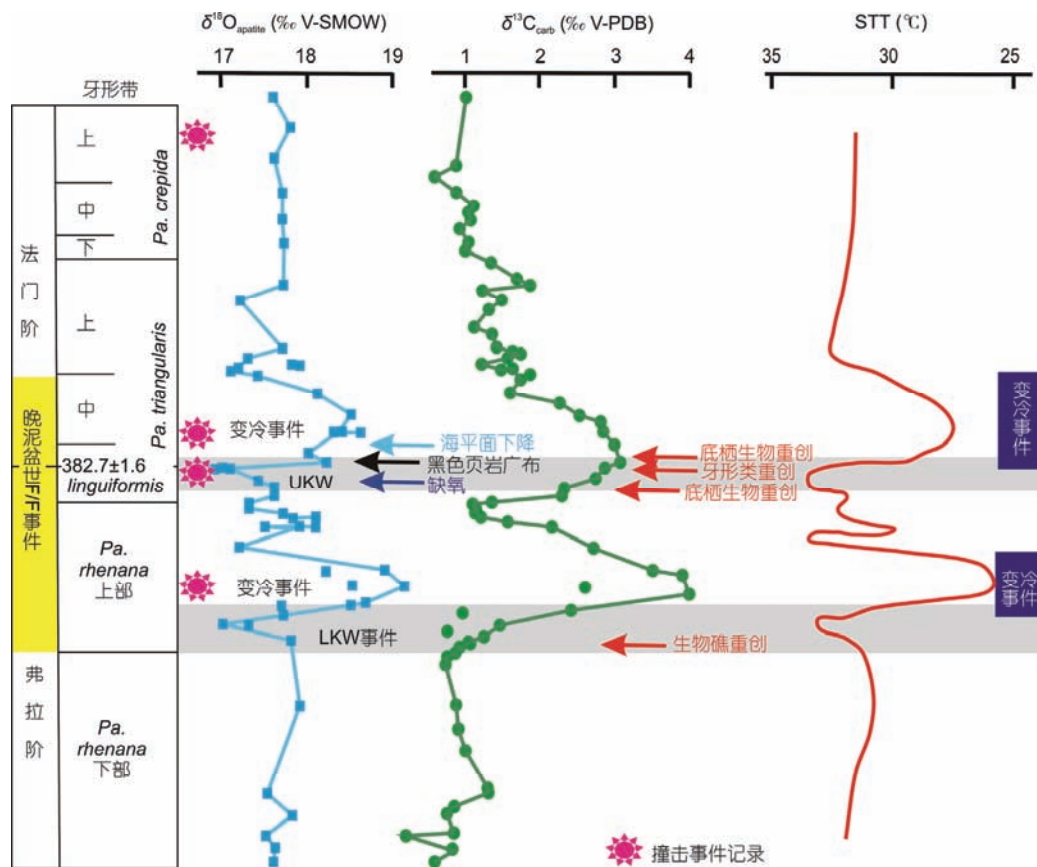


图 2 泥盆纪晚期F/F生物灭绝事件和环境变化。 $\delta^{18}\text{O}_{\text{apatite}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和海洋表层温度(SST)据Joachimski和Buggisch^[32], 生物事件据Ma等人^[26]。LKW, 下Kellwasser事件; UKW, 上Kellwasser事件

Figure 2 The Late Devonian Frasnian/Famennian mass extinction and associated environmental changes. $\delta^{18}\text{O}_{\text{apatite}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ and SST are from Joachimski and Buggisch^[32], biotic events are after Ma et al.^[26]. LKW, Lower Kellwasser event; UKW, Upper Kellwasser event

生物, 缺乏底栖生物为特征, 表明当时全球大范围海水缺氧环境的存在, 这与当时的快速海侵过程一致^[37,38](图2)。然而, 如何使得全球海洋系统, 特别是深部缺氧水体翻转上涌与浅部水体混合形成缺氧环境的机制至今没有很好的解释。即使全球海洋分层水体翻转发生, 也难于解释在F/F事件附近陆地生态系统同样受到严重影响的现象。有人在美国内华达和德国等地发现晚泥盆世有天体撞击事件的证据(图2), 包括铱(Ir)元素的异常、微球粒和冲击石英的发现等^[39,40], 这些撞击事件不但可以直接造成生物大规模毁灭, 同时也可以触发其他环境剧变, 包括大规模火山喷发、剧烈的海平面变化和海洋分层水体翻转等。由于泥盆纪晚期F/F事件由多次事件组成, 而且持续时间较长, 需要多次撞击事件发生才能解释(图2)。总之, 目前还很难解释F/F事件持续相对比较长的多次生物灭绝事件^[27]。但与温度变化相关的海平

面变化造成的缺氧环境是泥盆纪F/F事件最有可能的原因.

3 二叠纪末生物大灭绝

二叠纪末生物大灭绝毫无争议地被公认为地质历史时期最严重的一次灭绝事件, 由于过去统计尺度较粗, 曾经认为约95%的海洋生物物种和约75%的陆地生物物种在很长的时间(大约1000万年)内灭绝^[7], 后经进一步研究表明, 这一灭绝过程实际上是由两个完全不同的事件所组成, 一次发生在瓜达鲁普世末(~260 Ma), 可能与当时的峨眉山玄武岩大规模喷发有关; 另一次发生在二叠纪末期(~252 Ma)^[41]。目前的二叠纪末生物大灭绝是指发生在二叠纪-三叠纪之交的生物灭绝事件。这次生物大灭绝造成古生代非常繁盛的动物群中许多主要门类灭绝或者大幅减少, 蜓、三叶虫、棘皮动物的海蕾类、四射珊瑚、

横板珊瑚等均遭受灭顶之灾,从此销声匿迹^[42,43]。古生代晚期腕足动物在大灭绝层位明显小型化^[44],曾经最繁盛的长身贝目、扭月贝目、石燕目和直形贝目等均灭绝^[45,46]。双壳类中二叠纪的大部分分子灭绝,灭绝率高达90%以上,此后被以 *Claraia*, *Eumorphotis*, *Unionites* 等为代表的三叠纪双壳动物群所替代^[47],这些双壳类动物群往往保存数量特别丰富,但分异度又特别低,是大灭绝期间及其以后的灾后泛滥种。牙形类则由以 *Clarkina* 占绝对优势的居群特征转入以 *Hindeodus* 占优势的居群为特征。

陆地生态系统几乎在同时遭受重大打击^[48],在华南地区以大羽羊齿(*Gigantopteris*)为代表的热带雨林植物群基本完全消失^[49,50],冈瓦纳大陆与之相当的 *Glossopteris* 植物群消亡,大灭绝期间出现一些能适应干旱环境的少量石松类和松柏类植物(如 *Annalepis*, *Pleuromeia* 等)^[51]。在陆生脊椎动物中,二叠纪晚期占主导地位的 *Dicynodon* 动物群被以大量 *Lystrosaurus* 出现为特征的脊椎动物群替代^[52,53]。

近年来,围绕着二叠系-三叠系界线附近的大量研究表明二叠纪末生物大灭绝发生的时间越来越短,从大约1000万年^[7]、大约70万年^[54]到约20万年^[50],而最新的研究只有6.1万年左右^[55],越来越多的研究表明二叠纪末生物大灭绝是一次在全球范围内发生的突发性灾变事件,在浙江长兴煤山剖面主要表现在25层火山灰层的上下^[50,54],这种突发性的模式在浅水台地相的剖面表现尤为截然,但也有一些剖面少部分二叠纪分子可以不同程度地再延续一段时间,进入三叠纪,在煤山剖面可以到达第28层,有人解释为二叠纪末生物大灭绝的第二幕^[56]。但二叠纪分子不同门类上延的层位在各种不同剖面均不同,而且相当于煤山剖面28层左右没有地球化学指标指示环境突变的存在,由于化石记录的不完整性、采集程度的不同以及岩相变化等原因,化石在不同层面集中消失的现象是一种普遍的阶梯式假象,需要进行统计分析才能去伪存真^[57,58],根据统计分析,二叠纪末生物大灭绝的第二幕实际上解释为不同生物由于对环境恶化忍耐度不同而造成的少量化石在不同剖面上的残存现象可能更为合理^[59]。

已有研究表明二叠纪末生物大灭绝层位存在大量地球化学指标异常,指示全球环境快速恶化,其中碳同位素($\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$)从大灭绝前大约60万年开始逐渐降低2‰~3‰,在大灭绝开始层位有一个约5‰的快

速降低。有学者报道煤山剖面碳同位素有两次降低^[60],但第二次降低位于煤山剖面的34层,这次降低位于大灭绝层位之后约44.6万年,因此,与生物大灭绝无关,可能是抑制大灭绝以后生物复苏的原因。有机碳同位素($\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$)在海陆相剖面均相应地也有一次明显的降低(约5‰),时间可能略晚于 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 的降低(在煤山剖面相当于26层)^[55,61,62],在华南地区陆相剖面位于卡以头组的中上部^[49],在海相地层中大灭绝层位还存在硫同位素($\delta^{34}\text{S}$)的异常^[63]、指示大量绿硫细菌存在的生物标志化合物的异常^[62,64]、微生物岩的大规模出现^[65]、大量蓝细菌的出现^[66]以及频繁野火事件的发生^[49,50,67]。与此同时,牙形类和腕足类壳古温度的研究表明二叠纪末或者在大灭绝的层位存在有6~8℃的快速升高^[68~71]以及海洋酸化等现象^[72,73],但 $\delta^{11}\text{B}$ 变化表明海洋酸化主要发生在三叠纪早期(*Isarcicella isarcica*带中上部)^[74](图3)。

二叠纪末生物大灭绝已经公认为是由于全球性环境突变造成的,因此,在没有统计的前提下,所有根据化石记录所获得的灭绝模式均需要纳入全球变化中去考虑,需要不同剖面不同化石门类的结果检验。有关二叠纪末生物大灭绝的原因解释也是多种多样。其中早期被认为是二叠纪晚期大海退造成海洋生物栖息地减少所致^[7],二叠纪末确实有一次全球范围内的海退^[76],但这次海退规模远不如瓜达鲁普世末的海退规模。而且海退很难解释所有出现的环境恶化标志。二叠纪末生物大灭绝的突发性模式也很容易使人联想到地外体撞击造成的可能^[54,77],但至今没有任何可靠的证据表明在二叠纪末生物大灭绝的层位有撞击事件发生^[78,79]。越来越多的证据表明二叠纪末生物大灭绝与当时大规模火山作用造成的环境剧变关系密切,西伯利亚大规模玄武岩喷发很可能是导致这次最大灭绝的主因^[80,81]。这种解释以往最大的问题是根据过去的年代学研究,西伯利亚大火成岩省形成的时间要晚于生物大灭绝的时间^[82],但最新的同位素测年表明西伯利亚大火成岩省的形成时间与华南地区的大规模生物灭绝的时间是完全重叠的,并且早在大灭绝前已经开始^[55,81](图3),火山喷发导致大量埋藏在内陆盆地和大陆架沉积物中的甲烷等温室气体释放,造成当时温度快速升高^[70]、海洋酸化^[72,73]以及缺氧环境^[62,63]的发生。与此同时,陆地环境气候明显趋于干旱化,造成野火频发^[49,50,67],导致大规模森林快速消亡,森林植被的消

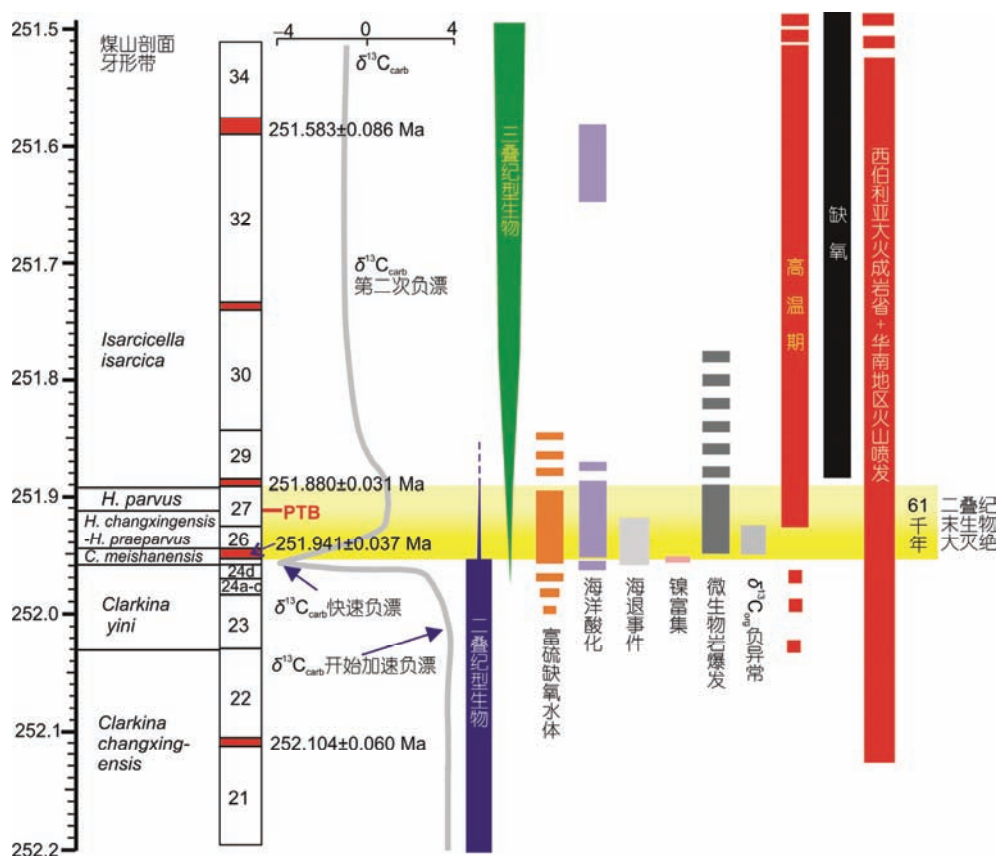


图3 二叠纪末生物大灭绝与环境变化的关系. 据Shen和Bowring^[75]修改

Figure 3 Temporal relationship between the end-Permian mass extinction and environmental changes. Revised from Shen and Bowring^[75]

失导致地表土壤失去保护,造成土壤崩溃^[83],大量陆源物质随河流进入海洋。然而这种解释仍然存在一系列问题。首先,虽然西伯利亚大火成岩省的形成时间与生物大灭绝时间相互重叠,但火山作用持续时间有1百万年以上^[81],远远长于大灭绝所持续的时间(6.1万年)^[55],那么究竟哪一期火山作用与大灭绝直接相关?还是长期作用的结果?根据华南地区的研究,大灭绝的最主要层位发生在相当于煤山剖面24e~25层, $\delta^{66}\text{Zn}$ 同位素研究表明当时地球上曾经发生过一次大规模火山喷发,大约从大灭绝前3.5 ka开始直至最大的生物灭绝层位^[80],时间顺序可以表明大规模火山作用与生物大灭绝的因果关系。但25层火山灰锆石的 $\epsilon_{\text{Hf}(t)}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 研究表明主要来源于岩浆弧,与西伯利亚玄武岩有本质区别^[84],而华南地区的岩浆弧的喷发规模可能远远小于西伯利亚大火成岩省的规模,难于用来解释全球性生物灭绝和环境恶化的主因。其次,根据牙形类氧同位素的研究,古温度的快速升高从时间上看要明显晚于生物大灭绝

的开始时间^[69]，比碳同位素开始逐渐负漂和 $\delta^{66}\text{Zn}$ 同位素开始负漂更是要晚3.5~6万年以上，难于用来解释与生物大灭绝的直接关系，但根据腕足动物壳质结构变化的最新研究表明海洋酸化现象和温度升高明显要早于生物大规模灭绝开始的时间^[68,72]。要完全解释二叠纪末生物大灭绝的原因还有待于更多深入的研究，最有可能的一种方式二叠纪晚期全球范围内大规模火山活动导致全球生态系统的稳定性降低，但生态系统不一定立即崩溃，直到环境恶化超出生态系统的忍受能力，生态系统在最后一刻突然崩溃。

4 三叠纪末生物大灭绝

三叠纪末的生物大灭绝同样使得海、陆生态系统同时遭到严重打击,导致海洋生态系统中约52%的属和76%的种灭绝,被列为五大生物灭绝事件之一^[7,9]。陆地生态系统由于四足动物,尤其是两栖类和部分爬行类,受到沉重打击而消亡,从此进入一个

以恐龙为主导地位的世界。在海洋生态系统中,这次生物灭绝事件导致古生代和三叠纪生物地层对比中运用最为广泛的牙形类完全灭绝,以石珊瑚为主体格架的生物礁遭受重创^[85]。根据Benton^[86]的化石记录,12个石珊瑚科中有3个科灭绝。在属一级水平上灭绝率更加显著,大约50个石珊瑚属中,只有11个延续到早侏罗世;双壳类主要在属和种一级水平上灭绝,52个科中只有2个科灭绝,大型双壳类基本灭绝。菊石类也受到严重影响,菊石类中齿菊石目(Ceratitida)完全灭绝,有17个科在Rhaetian期已经灭绝,导致生物多样性明显下降,但菊石类实际上在Norian期末就已经开始明显减少。寻常海绵类(Demospongea)大部分种灭绝,16个科灭绝,只有2个科幸存下来^[86,87]。放射虫是被认为在三叠纪末遭受重创的类群之一,种一级多样性明显下降,遭受重大打击的主要是一些结构比较复杂的分子,而结构相对简单的分子幸存下来^[88]。腕足类的19个科有5个科灭绝,都是准石燕贝目(Spiriferinida)的分子,灭绝率不是很高,小嘴贝类基本没有影响;而在早侏罗世末反而有6个超科灭绝,比三叠纪末的事件影响更大^[89]。其他一些主要类群包括腹足类、介形类、有孔虫等在三叠纪末大灭绝中并没有受到太大影响,例如:35个科的腹足类没有任何科在三叠纪-侏罗纪之交灭绝^[87]。

陆生脊椎动物的更替主要表现在三叠纪类哺乳类爬行动物(mammal-like reptiles)和喙口龙类(rhynchosaurs)被恐龙类所取代,但更替可能经历了一个漫长的过程。根据Benton^[86]的统计,陆生脊椎动物中虽然有12个科延过三叠系/侏罗系界线,但也有10个科灭绝,Olsen等人^[90]根据美国新泽西州Newark盆地中Newark超群中的化石和足迹记录认为在三叠纪末有一次非常明显的灭绝事件,然而,最新的统计分析认为过去认识的三叠纪末脊椎动物大灭绝主要由于较粗的时间框架合并化石记录人为造成的,实际上脊椎动物中两栖类、古龙上类(archosaurs)、二齿兽类(dicynodonts)和下孔类(synapsids)在三叠纪末的灭绝是一个从Norian期到Hettangian期阶梯式的过程,在三叠系/侏罗系之交并不明显^[87,88,91]。根据格陵兰的剖面研究,有人声称在三叠纪末有非常明显的陆生植物更替事件,但越来越多的研究表明这是一个地方性现象以及在界线处可能存在间断所造成截切假象^[91]。因此,尽管三叠纪末灭绝事件被列为五大生物灭绝事件之一^[7,9,92],曾经被认为是一次突发性

的灭绝事件,是天体撞击造成的^[93],但最新的化石记录统计表明这可能是一次经历了1~2千万年的长期更替事件,其中还包含多期不同的灭绝事件,各门类灭绝的时间也不同,而且其灭绝率也不是以前所统计的那么大^[91](图4)。

三叠纪末生物大灭绝大约发生于 201.564 ± 0.015 Ma以前^[95]。在晚古生代逐渐形成的泛大陆达到了顶峰期并在三叠纪逐渐转入裂解阶段,泛大陆的裂解导致大规模火山喷发,与三叠纪末生物大灭绝事件相关的是中大西洋大火成岩省的形成(Central Atlantic Magmatic Province, CAMP),这次火山喷发在北美东部导致大约 2×10^6 km³的玄武岩喷发,被认为是显生宙以来最大的火山喷发事件之一,在北非和南美的巴西等地也有喷发,最新的高精度U-Pb定年表明CAMP开始喷发的时间与三叠纪末生物大灭绝的时间一致^[95],火山喷发导致大量CO₂和SO₂等气体释放,造成地表温度变化和海洋酸化,海洋古生产率崩溃是目前最为流行的解释^[96,97]。然而,尽管CAMP开始喷发的时间与三叠纪-侏罗纪界线一致,但根据生物化石更替的记录来看,这次灭绝事件是一次从Carnian期开始直至三叠纪末的一个长期过程,更多的可能是在Norian期末,到Rhaetian期已经只有很少的化石记录,之后的火山喷发难于解释^[87,88,94](图4),另外,CAMP的喷发为什么会导致当时的生物有选择性地灭绝也没有明确的解释。

5 白垩纪末生物大灭绝

白垩纪末生物大灭绝是五大生物灭绝事件中科和属一级的灭绝率最低的一次事件,只有16%的海洋动物科和47%的属灭绝^[7,9]。然而,自从Alvarez等人^[98]发表撞击假说可能在数日之内造成中生代占领海陆空各个领域的恐龙类灭绝以后,此次灭绝事件受到科学界、广大民众和媒体的高度关注。但以前的研究除了热衷于天体撞击假说以外,详细的各个门类在白垩纪/古近纪(K/Pg)之交的更替过程相对关注度较低,撞击假说是否成立还是取决于是否符合化石消亡的模式。

根据海相沉积记录,浮游有孔虫被认为是K/Pg之交生物大灭绝最有代表性的海洋生物类群,早期其更替过程被认为甚至短于二叠纪末生物大灭绝的时间^[99],然而自从撞击假说提出以后,更多精细的研究表明许多被认为在白垩纪末灭绝的浮游有孔虫

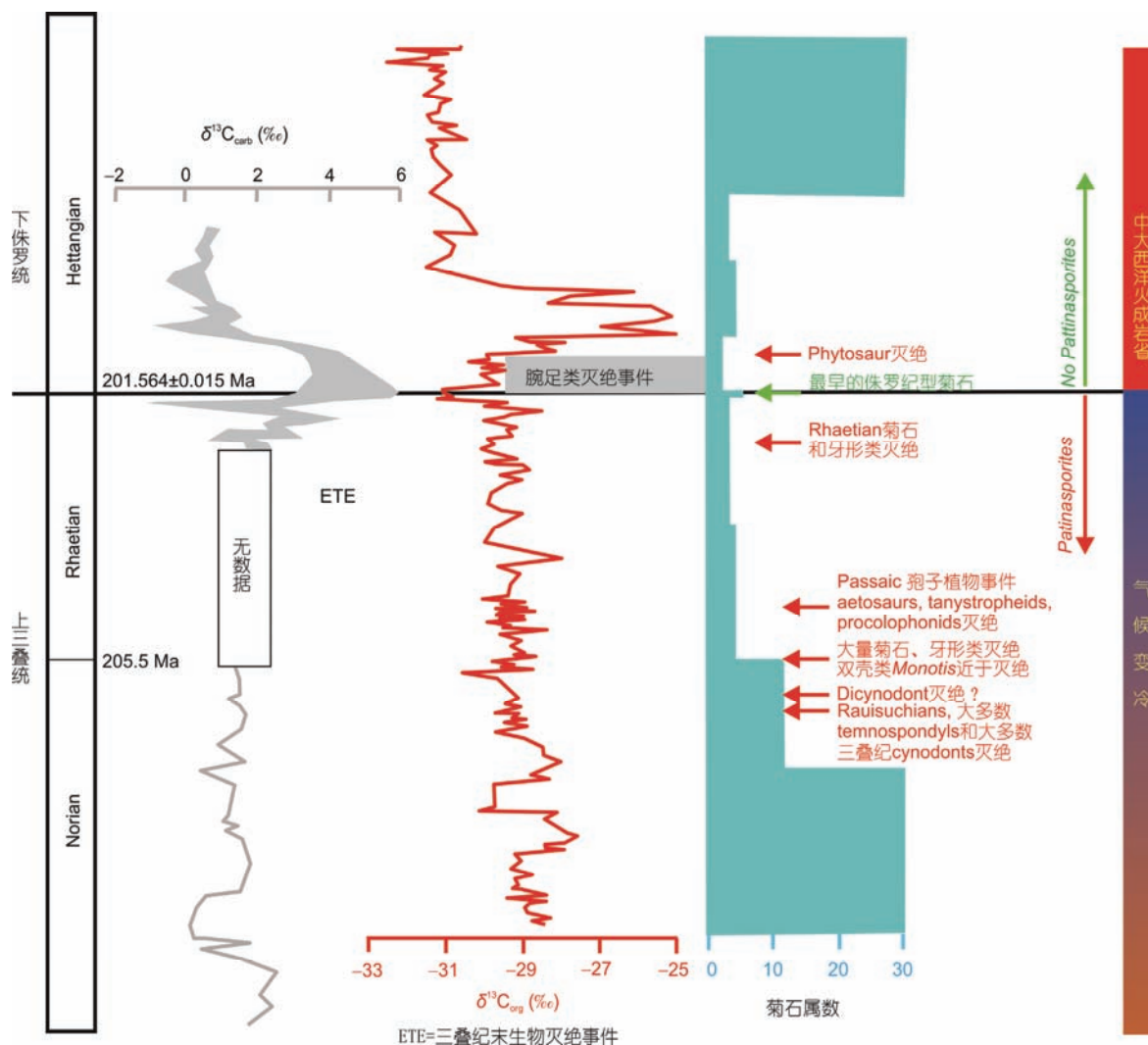


图4 三叠纪-侏罗纪之交碳同位素和主要生物类群更替与中大西洋火成岩省的时间关系。 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 和菊石分异度据Whiteside和Ward^[94]; 主要脊椎动物和海相无脊椎动物类群的灭绝事件据Lucas^[88]; U-Pb年龄据Blackburn等人^[95]

Figure 4 Temporal relationship between the carbon isotope profiles and the changeover of major fossil groups, and the Central Atlantic Igneous Province around the Triassic-Jurassic transition. $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ and ammonoid diversity are from Whiteside and Ward^[94]; extinction events of major vertebrate and marine invertebrate groups are from Lucas^[88]; U-Pb dates are from Blackburn et al^[95].

实际上在古近系下部仍然存在,其更替过程分别在白垩系的最上部、界线处以及古近系的下部的不同层位,可能经历了大约60万年以上,是一个比较长的过程,主要是分布低纬度地区的类群^[58,100]。钙质超微浮游生物在K/Pg之交的变化也很显著,根据MacLeod等人^[58]的统计,大约有80个种在Maastrichtian灭绝,10个种延过K/Pg界线,大约30个种在Danian期出现,灭绝率达到88%,但并没有证据表明灭绝仅仅发生在K/Pg之交,最令人关注的是有10个种延过K/Pg界线,但这10个种并不是古近纪超微浮游生物复苏的种群。沟鞭藻类(dinoflagellates)在K/Pg之交存在明显的更

替现象,但这种更替并不是在一个层位单独发生的,而是贯穿于从白垩纪最晚期到古近纪最早期的整个时间段,灭绝的层位几乎全部早于撞击事件的层位,更多地可能与当时的海平面变化有关^[58]。放射虫在K/Pg之交的更替研究相对较少,根据新西兰剖面的研究,放射虫除了从白垩纪晚期的以nassellarian类为主向以古近纪spumellarian类为主的转变以外,在K/Pg界线处的灭绝不明显,其更替更多的是在古近系的中部^[101]。古无脊椎动物中石珊瑚类大约有60%的晚白垩世物种灭绝,但其灭绝过程可能更多是一种逐渐加剧的过程^[102]。腕足类被认为在K/Pg之交与

浮游有孔虫和颗石藻类相似,有明显的灭绝。根据丹麦K/Pg界线剖面的研究,在35个腕足动物种中,白垩系上部Maastrichtian阶与古近系Danian阶的腕足类类群差别非常明显,只有6个种共有,Danian阶的腕足类都是一些个体小的类群^[103]。头足类在K/Pg几乎遭受灭顶之灾,但分异度在整个白垩纪晚期是一个逐渐减少的过程。而腹足类和双壳类则有明显不同的认识,MacLeod等人^[58]认为没有明显的灭绝,在大约100个腹足类的科中只有一个科在K/Pg灭绝,大约80多个双壳类中,只有10个科没有延过K/Pg界线。相反,Jablonski和Raup^[104]认为双壳类遭受重创,有70%~80%的物种在K/Pg之交无选择性的灭绝。

脊椎动物在K/Pg的更替更加引人关注。鱼类中软骨鱼类中有大约35个科延过K/Pg界线,7个科灭绝;硬骨鱼类43个科中只有4个科在Maastrichtian期灭绝,而有9个科在Danian期出现。两栖类无论是多样性统计还是具体剖面化石的实际延限分布均没有明显的

证据支持在K/Pg之交有一次灭绝事件。包括鳄类、翼龙类、恐龙类和鸟类在内的主龙类(archosaurs)的更替过程也相当复杂,并不是在K/Pg之交一刀切式那种更替模式。其中鸟类已经被公认为是恐龙类的后裔;鳄类中至少有5个科的代表在上白垩统和古近系下部均有化石记录;翼龙类在白垩纪灭绝,但其灭绝过程明显的是一个多样性逐渐下降的过程。恐龙类的灭绝过程尤其引人注目,但不同类型的恐龙经历的灭绝过程不同,大型食草类恐龙(例如:角龙类和鸭嘴龙类)在白垩纪最后两个阶中逐渐减少,而中等身材的食肉类恐龙在最后阶段突然消失。根据统计,恐龙类在白垩纪末期分异度还很高,但在白垩纪末突然非鸟类恐龙类快速灭绝^[105,106]。总之,详细的古生物化石记录表明无论是海洋无脊椎动物还是脊椎动物在K/Pg之交均发生了明显的变化,但化石记录的灭绝过程是由于化石记录不完整造成的,还是反映了真实的消亡过程,非常复杂(图5)。

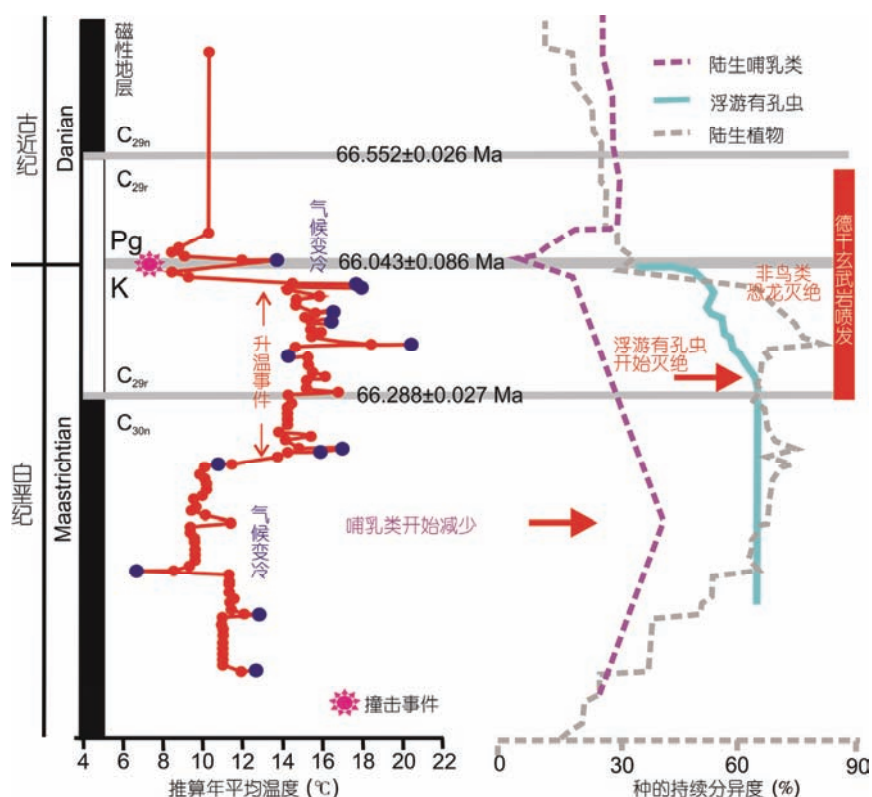


图5 白垩纪与古近纪之交古温度变化与植物、陆生哺乳类和浮游有孔虫多样性变化与德干玄武岩喷发和撞击事件之间的关系(据Wilf等人^[107]修改)。同位素U-Pb和Ar-Ar测年分别来自Schoene等人^[108]和Renne等人^[109], 陆生哺乳类多样性据Wilson^[110]

Figure 5 Temporal relationship between paleotemperature, diversity changes of terrestrial mammals and planktonic foraminifers, the volcanic eruption of Deccan Traps and the impact event (revised from Wilf et al.^[107]). U-Pb and Ar-Ar geochronology are respectively from Schoene et al.^[108] and Renne et al.^[109], diversity profile of terrestrial mammals is from Wilson^[110]

在K/Pg之交,伴随多门类生物演替,还有明显的地球化学指标变化,氧同位素研究指示在磁性带C_{29R}的中部有一次2~3℃的温度升高(图5),而在白垩纪末存在明显温度下降过程,幅度为2.1~1.4℃, $\delta^{13}\text{C}$ 在Maastrichtian也存在一次0.5‰~1‰的正偏,表明当时可能有大量CO₂进入大气^[111].

自从Alvarez等人^[98]在意大利Gubbio地区K/Pg界线发现铂族元素Ir异常以后,大量的实际证据包括微球粒、冲击石英和野火的证据等已经被广泛证实和报道^[112,113],天体撞击造成白垩纪末生物大灭绝长期以来成了最为公认的解释,墨西哥湾Chicxulub撞击坑的发现更是支持了这种撞击事件的发生^[114,115].然而,近年来更多的研究表明白垩纪末生物灭绝的过程实际可能是一个较长的更替过程,瞬间的撞击事件难于解释化石记录的变化模式^[100,108,110,116].虽然Marshall和Ward^[117]对K/Pg之交的海洋无脊椎动物的化石记录进行统计分析认为,化石的这种渐变式灭绝模式也有可能是由于化石记录的不完整性造成的Signor-Lipps效应,置信区间分析不能排除白垩纪末有一次突发式的灭绝事件,但这种统计局限于K/Pg之交.随着高精度测年技术的发展,越来越多的证据表明印度德干(Deccan)玄武岩大规模喷发造成的环境恶化可能是造成K/Pg之交的生物大灭绝的原因.最新的测年表明德干玄武岩喷发的主幕开始于K/Pg界线之前约25万年,在75万年内造成大约 $1.10 \times 10^6 \text{ km}^3$ 的玄武岩喷出地表,这种大规模的火山喷发造成地表环境剧变,使得K/Pg之交发生大规模生物更替^[108](图5).也有人提出德干大火成岩省的喷发就是由于Chicxulub撞击触发的^[118,119],但两者之间的精确时间关系受到后来研究的质疑^[120].另外,白垩纪晚期的升温事件要早于德干玄武岩的喷发,两者之间的关系也有待于进一步研究.

6 什么引起生物大灭绝?

什么会引起生物大灭绝?科学家们曾经列举了不下于20种可能造成整个生物圈毁灭的原因,世界各国科学家纷纷预测当今地球生物圈的发展趋势和结果.然而,生物大灭绝是个非常复杂的系统过程,不可能依靠短短的人类历史记录来正确判断当今地球生物圈是否正经历着一次前所未有的大灭绝之中.而太阳耀斑爆发、超新星爆发、超大小行星撞击地球等都有可能瞬间毁灭地球,地质历史时期所发生的

生物大灭绝研究给了我们启发和借鉴.除了上述五次生物大灭绝以外,最近,越来越多的研究表明中石炭世末、始新世/古新世之交(PETM)、新元古代/寒武纪之交等均发生了生物多样性锐减和环境剧变的现象.已有研究表明,大约6亿年以来生命在不断地演化,还没有任何天外事件曾经毁灭整个地球生物圈,所有这些生物大灭绝事件几乎都伴随有剧烈的全球性环境变化(图6).奥陶纪末、泥盆纪晚期F/F、三叠纪末、中石炭世事件都伴随有冰室效应/温室效应气候转变事件的发生;二叠纪末、PETM、白垩纪末等事件发生的前后都有温度剧烈变化、海洋酸化和缺氧、海洋微生物爆发等现象出现,所有这些都说明剧烈的气候环境变化是导致生物大灭绝发生的原因.其幕后黑手大多指向地球内部的活动造成的大规模火山喷发,即便是白垩纪末生物大灭绝事件,越来越多的研究表明德干玄武岩的喷发与大灭绝的密切时间联系.大规模火山喷发带来的CO₂等温室气体本身不足以造成地质记录所表现的碳同位素、温度等变化幅度,但火山作用可以触发蕴藏在各大陆和大陆架沉积物中的大量甲烷等温室气体在短时间内快速释放,这些温室气体大量进入大气,可造成地表环境剧烈变化,从而造成生物大灭绝,因此,触发全球气候和环境剧变的机制成为整个生物圈崩溃乃至毁灭的最大威胁.

尽管对地质历史时期五次生物大灭绝的研究总体表明与大规模火山喷发相关的环境剧变是主要的原因(图6),但这五次生物大灭绝的模式、生态效应,火山喷发、环境恶化与生物大灭绝之间的时间关系等远还没有研究清楚,而要真正解答这些问题则需要精准的化石分类学基础、高精度的时间框架以及多种地球化学指标相结合的环境背景等综合研究才能得出比较合理的结论.

当今地球已经不同于任一地质历史时期,近期地球并没有观察到上千平方千米的大规模火山喷发的现象,然而人类这一物种几乎占领了地球表面海陆空的各个领域,对地球环境带来了前所未有的改变,造成大量CO₂进入大气^[121],这种变化是否会触发新一轮的地球生物大灭绝?造成当今地球进入一个前所未有的新的转折期?我们的地球目前似乎并没有明显感受到生物大灭绝的压力,这种情况究竟是由于目前统计时间尺度上的不足?是人类造成的碳排放总量还远远不如地质历史任何一次生物大

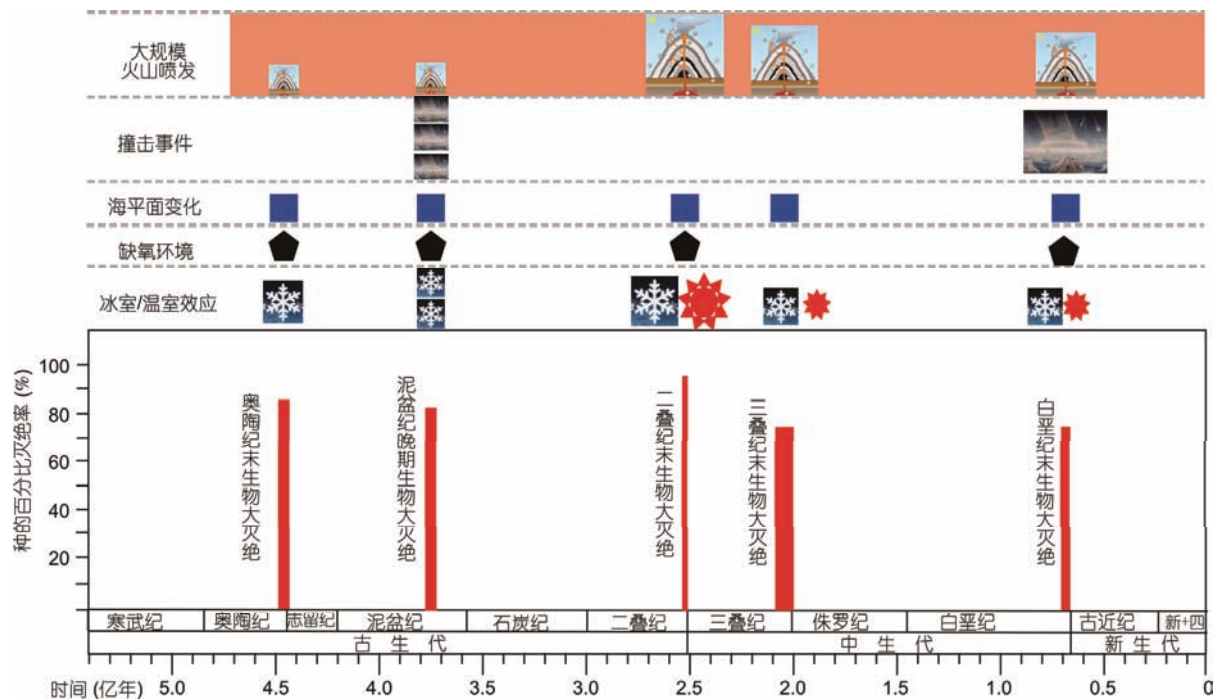


图6 地质历史中五次生物大灭绝与火山喷发、撞击事件和全球性环境变化的对应关系

Figure 6 Correlation between five mass extinctions and volcanism, extraterrestrial impacts and global environmental changes

灭绝时期？还是地球生态系统需要足够的时间才做出反应？目前还难于判断。如果将近几百年来生物多样性变化^[1,2]、地球表面温度变化和碳排放的趋

势^[3]等纳入到地质生命历史发展的总进程中，而且如果这种趋势长期保持下去，那么地球生物圈进入新一轮大灭绝应该在所难免。

参考文献

- 1 Barnosky A D, Matzke N, Tomiya S, et al. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 2011, 471: 51–57
- 2 Ceballos G, Ehrlich P R, Barnosky A D, et al. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci Adv*, 2015, 1: e1400253, doi: 10.1126/sciadv.1400253
- 3 Core Writing Team, Pachauri R K, Meyer L A. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Geneva, Switzerland: Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014. 151
- 4 Wang L, Zhou Z H, Dahe Qin: Time is limited to curb global warming. *Natl Sci Rev*, 2016, 3: 144–147
- 5 Ravelo A C, Andreasen D H, Lyle M, et al. Regional climate shifts caused by gradual global cooling in the Pliocene epoch. *Nature*, 2004, 429: 263–267
- 6 Rong J Y, Huang B. Study of Mass Extinction over the past thirty years: A synopsis (in Chinese). *Sci Sin Terr*, 2014, 44: 377–404 [戎嘉余, 黄冰. 生物大灭绝研究三十年. *中国科学: 地球科学*, 2014, 44: 377–404]
- 7 Sepkoski J J J. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity III. Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, 1984, 10: 246–267
- 8 Bond D P G, Grasby S E. On the causes of mass extinctions. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecon*, 2016, doi: 10.1016/j.palaeo.2016.11.005
- 9 Jablonski D. Extinctions: A paleontological perspective. *Science*, 1991, 253: 754–757
- 10 Fan J X, Chen X. Preliminary report on the Late Ordovician graptolite extinction in the Yangtze region. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecon*, 2007, 245: 82–94
- 11 Chen X, Fan J X, Melchin M J, et al. Patterns and processes of latest Ordovician graptolite extinction (in Chinese). In: Rong J Y, Fang Z J,

- eds. Mass Extinction and Recovery—Evidences from the Palaeozoic and Triassic of South China. Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2004. 9–54 [陈旭, 樊隽轩, Melchin M J, 等. 华南奥陶纪末笔石灭绝及幸存的进程和机制. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代的证据. 合肥: 中国科技大学出版社, 2004. 9–54]
- 12 Rong J Y, Zhan R B. Survival and recovery of brachiopods in early Silurian of South China (in Chinese). In: Rong J Y, Fang Z J, eds. Mass Extinction and Recovery—Evidences from the Palaeozoic and Triassic of South China. Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2004. 71–96 [戎嘉余, 詹仁斌. 华南晚奥陶世腕足动物的大灭绝. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代的证据. 合肥: 中国科技大学出版社, 2004. 71–96]
- 13 Rong J Y, Fan J X, Miller A I, et al. Dynamic patterns of latest Proterozoic-Palaeozoic-early Mesozoic marine biodiversity in South China. *Geol J*, 2007, 42: 431–454
- 14 Harper D A T, Hammarlund E U, Rasmussen C M Ø. End Ordovician extinctions: A coincidence of causes. *Gondwana Res*, 2014, 25: 1294–1307
- 15 Finney S C, Berry W B N, Cooper J D, et al. Late Ordovician mass extinction: A new perspective from stratigraphic sections in central Nevada. *Geology*, 1999, 27: 215–218
- 16 Zhang T G, Shen Y N, Zhan R B, et al. Large perturbations of the carbon and sulfur cycle associated with the Late Ordovician mass extinction in South China. *Geology*, 2009, 37: 299–302
- 17 Finnegan S, Bergmann K, Eiler J M, et al. The magnitude and duration of Late Ordovician-Early Silurian glaciation. *Science*, 2011, 331: 903–906
- 18 Huang B, Harper D A T, Zhan R, et al. Can the Lilliput Effect be detected in the brachiopod faunas of South China following the terminal Ordovician mass extinction? *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 2010, 285: 277–286
- 19 Crampton J S, Cooper R A, Sadler P M, et al. Greenhouse-icehouse transition in the Late Ordovician marks a step change in extinction regime in the marine plankton. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 1498–1503
- 20 Finnegan S, Heim N A, Peters S E, et al. Climate change and the selective signature of the Late Ordovician mass extinction. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 6829–6834
- 21 Trotter J A, Williams I S, Barnes C R, et al. Did cooling oceans trigger Ordovician biodiversification? Evidence from conodont thermometry. *Science*, 2008, 321: 550–554
- 22 Brenchley P J, Carden G A, Hints L, et al. High-resolution stable isotope stratigraphy of Upper Ordovician sequences: Constraints on the timing of bioevents and environmental changes associated with mass extinction and glaciation. *Geol Soc Am Bull*, 2003, 115: 89–104
- 23 Sheets H D, Mitchell C E, Melchin M J, et al. Graptolite community responses to global climate change and the Late Ordovician mass extinction. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 8380–8385
- 24 Finnegan S, Rasmussen C M Ø, Harper D A T. Biogeographic and bathymetric determinants of brachiopod extinction and survival during the Late Ordovician mass extinction. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2016, 283: 20160007
- 25 Rong J Y, Huang B, Zhan R B, et al. Latest Ordovician and earliest Silurian brachiopods succeeding the Hirnantia fauna in south-east China. *Spec Paper Paleontol*, 2013, 90: 5–142
- 26 Ma X, Gong Y, Chen D, et al. The Late Devonian Frasnian-Famennian Event in South China—Patterns and causes of extinctions, sea level changes, and isotope variations. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 2016, 448: 224–244
- 27 McGhee G R J. The Late Devonian mass extinction: The Frasnian/Famennian crisis. In: Bottjer D J, Bambach R K, eds. *Critical Moments in Paleobiology & Earth History*. New York: Columbia University Press, 1996
- 28 Sandberg C A, Ziegler W, Dreesen R, et al. Late Frasnian mass extinction: Conodont event stratigraphy, global changes, and possible causes. In: CFS 1st International Senckenberg Conference and 5th European Conodont Symposium (ECOS 5). Houston: Lunar and Planetary Institute, 1988, 102: 263–307
- 29 Boucot A J. *Evolution and Extinction Rate Controls*. New York: Elsevier Scientific Publishing Company, 1975. 427
- 30 Becker R T. Ammonoid evolution before, during and after the “Kellwasser-event” — Revien and preliminary new results. In: Walliser O H, ed. *Global Bio-Events: A Critical Approach Proceedings of the First International Meeting of the IGCP Project 216: “Global Biological Events in Earth History”*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1986. 181–188
- 31 Halstead L B. Extinction and survival of the jawless vertebrates, the Agnatha. In: Larwood G P, ed. *Extinction and Survival in the Fossil Record*. Systematics Association Special Volume. Oxford: Clarendon Press for the Systematics Association, 1988. 257–267
- 32 Joachimski M M, Buggisch W. Conodont apatite $\delta^{18}\text{O}$ signatures indicate climatic cooling as a trigger of the Late Devonian mass extinction. *Geology*, 2002, 30: 711–714
- 33 Kravchinsky V A, Konstantinov K M, Courtillot V, et al. Palaeomagnetism of East Siberian traps and kimberlites: Two new poles and palaeogeographic reconstructions at about 360 and 250 Ma. *Geophys J Int*, 2002, 148: 1–33
- 34 Berner R A. The rise of plants and their effect on weathering and atmospheric CO_2 . *Science*, 1997, 276: 544–546
- 35 Joachimski M M, Ostertag-Henning C, Pancost R D, et al. Water column anoxia, enhanced productivity and concomitant changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{34}\text{S}$ across the Frasnian-Famennian boundary (Kowala—Holy Cross Mountains/Poland). *Chem Geol*, 2001, 175: 109–131

-
- 36 Buggisch W. The Global Frasnian-Famennian Kellwasser Event. *Geol Rundsch*, 1991, 80: 49–72
- 37 Bingham-Kosłowski N, Tsujita C, Jin J, et al. Widespread Late Devonian marine anoxia in eastern North America: A case study of the Kettle Point Formation black shale, southwestern Ontario. *Can J Earth Sci*, 2016, 53: 837–855
- 38 Bond D, Wignall P B, Racki G. Extent and duration of marine anoxia during the Frasnian-Famennian (Late Devonian) mass extinction in Poland, Germany, Austria and France. *Geol Mag*, 2004, 141: 173–193
- 39 Claeys P, Casier J G, Margolis S V. Microtektites and mass extinctions—Evidence for a late Devonian asteroid impact. *Science*, 1992, 257: 1102–1104
- 40 Sandberg C A, Morrow J R, Ziegler W. Late Devonian sea-level changes, catastrophic events, and mass extinctions. *Geol Soc Am Spec Pap*, 2002, 356: 473–488
- 41 Jin Y G. Pre-Lopingian benthos crisis. *Comptes Rendus XII ICC-P*, 1993, 2: 269–278
- 42 Wang X D, Sugiyama T. Diversity and extinction patterns of Permian coral faunas of China. *Lethaia*, 2000, 33: 285–294
- 43 Stanley S M, Yang X. A double mass extinction at the end of the Paleozoic Era. *Science*, 1994, 266: 1340–1344
- 44 He W H, Shi G R, Twitchett R J, et al. Late Permian marine ecosystem collapse began in deeper waters: Evidence from brachiopod diversity and body size changes. *Geobiology*, 2015, 13: 123–138
- 45 Shen S Z, Zhang H, Li W Z, et al. Brachiopod diversity patterns from Carboniferous to Triassic in South China. *Geol J*, 2006, 41: 345–361
- 46 Shen S Z, Shi G R. Paleobiogeographical extinction patterns of Permian brachiopods in the Asian-western Pacific region. *Paleobiology*, 2002, 28: 449–463
- 47 Fang Z J. Approach to the wxtinction pattern of Permian bivalvia of South China (in Chinese). In: Rong J Y, Fang Z J, ed. *Mass Extinction and Recovery—Evidences from the Palaeozoic and Triassic of South China*. Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2004. 571–646 [方宗杰. 华南二叠纪双壳类动物群灭绝型式的探讨. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 编. 生物大灭绝与复苏. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2004. 571–646]
- 48 Retallack G J. Permian-Triassic life crisis on land. *Science*, 1995, 267: 77–80
- 49 Zhang H, Cao C Q, Liu X L, et al. The terrestrial end-Permian mass extinction in South China. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecon*, 2016, 448: 108–124
- 50 Shen S Z, Crowley J L, Wang Y, et al. Calibrating the end-Permian mass extinction. *Science*, 2011, 334: 1367–1372
- 51 Yu J X, Peng Y Q, Zhang S X, et al. Terrestrial events across the Permian-Triassic boundary along the Yunnan-Guizhou border, SW China. *Glob Planet Change*, 2007, 55: 193–208
- 52 Cao C Q, Wang W, Liu L J, et al. Two episodes of ^{13}C -depletion in organic carbon in the latest Permian: Evidence from the terrestrial sequences in northern Xinjiang, China. *Earth Planet Sci Lett*, 2008, 270: 251–257
- 53 Ward P D, Botha J, Buick R, et al. Abrupt and gradual extinction among Late Permian land vertebrates in the Karoo basin, South Africa. *Science*, 2005, 307: 709–714
- 54 Jin Y G, Wang Y, Wang W, et al. Pattern of marine mass extinction near the Permian-Triassic boundary in South China. *Science*, 2000, 289: 432–436
- 55 Burgess S D, Bowring S A, Shen S Z. High-precision timeline for Earth's most severe extinction. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 3316–3321
- 56 Song H J, Wignall P B, Tong J N, et al. Two pulses of extinction during the Permian-Triassic crisis. *Nat Geosci*, 2013, 6: 52–56
- 57 Marshall C R. Using confidence intervals to quantify the uncertainty in the end-points of stratigraphic ranges. *Paleontol Soc Papers*, 2010, 16: 291–316
- 58 MacLeod N, Rawson P F, Forey P L, et al. The Cretaceous-Tertiary biotic transition. *J Geol Soc London*, 1997, 154: 265–292
- 59 Wang Y, Sadler P M, Shen S Z, et al. Quantifying the process and abruptness of the end-Permian mass extinction. *Paleobiology*, 2014, 40: 113–129
- 60 Xie S C, Pancost R D, Huang J H, et al. Changes in the global carbon cycle occurred as two episodes during the Permian-Triassic crisis. *Geology*, 2007, 35: 1083–1086
- 61 Shen S Z, Cao C Q, Zhang H, et al. High-resolution $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ chemostratigraphy from latest Guadalupian through earliest Triassic in South China and Iran. *Earth Planet Sci Lett*, 2013, 375: 156–165
- 62 Cao C Q, Love G D, Hays L E, et al. Biogeochemical evidence for euxinic oceans and ecological disturbance presaging the end-Permian mass extinction event. *Earth Planet Sci Lett*, 2009, 281: 188–201
- 63 Shen Y, Farquhar J, Zhang H, et al. Multiple S-isotopic evidence for episodic shoaling of anoxic water during Late Permian mass extinction. *Nat Commun*, 2011, 2: 210–215
- 64 Grice K, Cao C Q, Love G D, et al. Photic zone euxinia during the Permian-Triassic superanoxic event. *Science*, 2005, 307: 706–709

- 65 Kershaw S, Crasquin S, Li Y, et al. Microbialites and global environmental change across the Permian-Triassic boundary: A synthesis. *Geobiology*, 2012, 10: 25–47
- 66 Xie S C, Pancost R D, Wang Y B, et al. Cyanobacterial blooms tied to volcanism during the 5 m.y. Permo-Triassic biotic crisis. *Geology*, 2010, 38: 447–450
- 67 Shen W J, Sun Y G, Lin Y T, et al. Evidence for wildfire in the Meishan section and implications for Permian-Triassic events. *Geochim Cosmochim Acta*, 2011, 75: 1992–2006
- 68 Garbelli C, Angiolini L, Brand U, et al. Neotethys seawater chemistry and temperature at the dawn of the end Permian mass extinction. *Gondwana Res*, 2016, 35: 272–285
- 69 Chen J, Shen S Z, Li X H, et al. High-resolution SIMS oxygen isotope analysis on conodont apatite from South China and implications for the end-Permian mass extinction. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 2016, 448: 26–38
- 70 Joachimski M M, Lai X L, Shen S Z, et al. Climate warming in the latest Permian and the Permian-Triassic mass extinction. *Geology*, 2012, 40: 195–198
- 71 Brand U, Posenato R, Came R, et al. The end-Permian mass extinction: A rapid volcanic CO₂ and CH₄-climatic catastrophe. *Chem Geol*, 2012, 322–323: 121–144
- 72 Garbelli C, Angiolini L, Shen S Z. Biomineralization and global change: A new perspective for understanding the end-Permian extinction. *Geology*, 2017, 45: 19–22
- 73 Hinojosa J L, Brown S T, Chen J, et al. Evidence for end-Permian ocean acidification from calcium isotopes in biogenic apatite. *Geology*, 2012, 40: 743–746
- 74 Clarkson M O, Kasemann S A, Wood R A, et al. Ocean acidification and the Permo-Triassic mass extinction. *Science*, 2015, 348: 229–232
- 75 Shen S Z, Bowring S A. The end-Permian mass extinction: A still unexplained catastrophe. *Natl Sci Rev*, 2014, 1: 492–495
- 76 Yin H F, Jiang H S, Xia W C, et al. The end-Permian regression in South China and its implication on mass extinction. *Earth-Sci Rev*, 2014, 137: 19–33
- 77 Becker L, Poreda R J, Hunt A G, et al. Impact event at the Permian-Triassic boundary: Evidence from extraterrestrial noble gases in fullerenes. *Science*, 2001, 291: 1530–1533
- 78 Zhang H, Shen S Z, Cao C Q, et al. Origins of microspherules from the Permian-Triassic boundary event layers in South China. *Lithos*, 2014, 204: 246–257
- 79 Koeberl C, Farley K A, Peucker-Ehrenbrink B, et al. Geochemistry of the end-Permian extinction event in Austria and Italy: No evidence for an extraterrestrial component. *Geology*, 2004, 32: 1053–1056
- 80 Liu S A, Wu H, Shen S Z, et al. Zinc isotope evidence for intensive magmatism immediately before the end-Permian mass extinction. *Geology*, 2017, 45, doi: 10.1130/G38644.1
- 81 Burgess S D, Bowring S A. High-precision geochronology confirms voluminous magmatism before, during, and after Earth's most severe extinction. *Sci Adv*, 2015, 1: e1500470, doi: 10.1126/sciadv.1500470
- 82 Kamo S L, Czamanske G K, Amelin Y, et al. Rapid eruption of Siberian flood-volcanic rocks and evidence for coincidence with the Permian-Triassic boundary and mass extinction at 251 Ma. *Earth Planet Sci Lett*, 2003, 214: 75–91
- 83 Sephton M A, Looy C V, Brinkhuis H, et al. Catastrophic soil erosion during the end-Permian biotic crisis. *Geology*, 2005, 33: 941–944
- 84 He B, Zhong Y T, Xu Y G, et al. Triggers of Permo-Triassic boundary mass extinction in South China: The Siberian Traps or Paleo-Tethys ignimbrite flare-up? *Lithos*, 2014, 204: 258–267
- 85 Martindale R C, Berelson W M, Corsetti F A, et al. Constraining carbonate chemistry at a potential ocean acidification event (the Triassic-Jurassic boundary) using the presence of corals and coral reefs in the fossil record. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 2012, 350–352: 114–123
- 86 Benton M J. *The Fossil Record 2*. London: Chapman & Hall, 1993. 845
- 87 Hallam A. How catastrophic was the end-Triassic mass extinction? *Lethaia*, 2002, 35: 147–157
- 88 Lucas S G. End-Triassic extinction. In: MacLeod N, ed. *Grzimek's Animal Life Encyclopedia: Extinction*. Detroit: Gale, 2013. 475–486
- 89 Ruban D A. Were Phanerozoic mass extinctions among brachiopod superfamilies selective by taxa longevity? *Palaeoworld*, 2012, 21: 1–10
- 90 Olsen P E, Shubin N H, Anders M H. New Early Jurassic tetrapod assemblages constrain Triassic-Jurassic tetrapod extinction event. *Science*, 1987, 238: 1025–1028
- 91 Lucas S G, Tanner L H. End-Triassic nonmarine biotic events. *J Palaeogeogr*, 2015, 4: 331–348
- 92 McGhee G R J, Clapham M E, Sheehan P M, et al. A new ecological-severity ranking of major Phanerozoic biodiversity crises. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 2013, 370: 260–270

-
- 93 Olsen P E, Kent D V, Sues H D, et al. Ascent of dinosaurs linked to an iridium anomaly at the Triassic-Jurassic boundary. *Science*, 2002, 296: 1305–1307
- 94 Whiteside J H, Ward P D. Ammonoid diversity and disparity track episodes of chaotic carbon cycling during the early Mesozoic. *Geology*, 2011, 39: 99–102
- 95 Blackburn T J, Olsen P E, Bowring S A, et al. Zircon U-Pb geochronology links the end-Triassic extinction with the Central Atlantic Magmatic Province. *Science*, 2013, 340: 941–945
- 96 Hönisch B, Ridgwell A, Schmidt D N, et al. The geological record of ocean acidification. *Science*, 2012, 335: 1058–1063
- 97 Greene S E, Bottjer D J, Corsetti F A, et al. A subseafloor carbonate factory across the Triassic-Jurassic transition. *Geology*, 2012, 40: 1043–1046
- 98 Alvarez L W, Alvarez W, Asaro F, et al. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, 1980, 208: 1095–1108
- 99 Bramlette M N. Massive extinctions in biota at the end of Mesozoic time. *Science*, 1965, 148: 1696–1699
- 100 Keller G. The end-Cretaceous mass extinction in the marine realm: Year 2000 assessment. *Planet Space Sci*, 2001, 49: 817–830
- 101 Hollis C J. Latest Cretaceous to Late Paleocene radiolarian biostratigraphy: A new zonation from the New Zealand region. *Mar Micropaleontol*, 1993, 21: 295–327
- 102 Rosen B R, Turnsek D. Extinction patterns and biogeography of scleractinian corals across the Cretaceous/Tertiary boundary. *Mem Assoc Austr Paleontol*, 1989, 8: 355–370
- 103 Surlyk F, Johansen M B. End-Cretaceous brachiopod extinctions in the Chalk of Denmark. *Science*, 1984, 223: 1174–1177
- 104 Jablonski D, Raup D M. Selectivity of end-Cretaceous marine bivalve extinctions. *Science*, 1995, 268: 389–391
- 105 Brusatte S L, Butler R J, Prieto-Marquez A, et al. Dinosaur morphological diversity and the end-Cretaceous extinction. *Nat Commun*, 2012, 3: 804
- 106 Barrett P M, McGowan A J, Page V. Dinosaur diversity and the rock record. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2009, 276: 2667–2674
- 107 Wilf P, Johnson K R, Huber B T. Correlated terrestrial and marine evidence for global climate changes before mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 599–604
- 108 Schoene B, Samperton K M, Eddy M P, et al. U-Pb geochronology of the Deccan Traps and relation to the end-Cretaceous mass extinction. *Science*, 2015, 347: 182–184
- 109 Renne P R, Deino A L, Hilgen F J, et al. Time scales of critical events around the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science*, 2013, 339: 684–687
- 110 Wilson G P. Mammalian extinction, survival, and recovery dynamics across the Cretaceous-Paleogene boundary in northeastern Montana, USA. *Geol Soc Amer Spec Pap*, 2014, 503: 365–392
- 111 Li L Q, Keller G. Abrupt deep-sea warming at the end of the Cretaceous. *Geology*, 1998, 26: 995–998
- 112 Wolbach W S, Gilmore I, Anders E, et al. Global fire at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Nature*, 1988, 334: 665–669
- 113 Bohor B F, Modreski P J, Foord E E. Shocked quartz in the Cretaceous-Tertiary boundary clays: Evidence for a global distribution. *Science*, 1987, 236: 705–709
- 114 Schulte P, Alegret L, Arenillas I, et al. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science*, 2010, 327: 1214–1218
- 115 Morgan J, Warner M, Chicxulub Working Group, et al. Size and morphology of the Chicxulub impact crater. *Nature*, 1997, 390: 472–476
- 116 Mitchell J S, Roopnarine P D, Angielczyk K D. Late Cretaceous restructuring of terrestrial communities facilitated the end-Cretaceous mass extinction in North America. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 18857–18861
- 117 Marshall C R, Ward P D. Sudden and gradual molluscan extinctions in the latest Cretaceous of western European Tethys. *Science*, 1996, 274: 1360–1363
- 118 Richards M A, Alvarez W, Self S, et al. Triggering of the largest Deccan eruptions by the Chicxulub impact. *Geol Soc Am Bull*, 2015, 127: 1507–1520
- 119 Renne P R, Sprain C J, Richards M A, et al. State shift in Deccan volcanism at the Cretaceous-Paleogene boundary, possibly induced by impact. *Science*, 2015, 350: 76–78
- 120 Dole G, Pillai S P, Upasani D, et al. Triggering of the largest Deccan eruptions by the Chicxulub impact: Comment. *Geol Soc Am Bull*, 2017, 129: 253–255
- 121 Feely R A, Sabine C L, Lee K, et al. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, 2004, 305: 362–366

Summary for “什么引起五次生物大灭绝?”

What caused the five mass extinctions?

SHEN ShuZhong* & ZHANG Hua

State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

* Corresponding author, E-mail: szshen@nigpas.ac.cn

Although a majority of biologists are convinced that a mass extinction is underway on earth today, the human history with direct observatory data is too short to predict its future trends. At least five mass extinctions occurred during the Phanerozoic Eon, causing the rapid extinction of at least 75% of existing marine species; they also seriously affected species diversity on land once the terrestrial ecosystem developed. The causes and consequences of these mass extinctions have become the most useful analogs for understanding whether the current global ecosystem is experiencing an extinction event. Previous multidisciplinary studies of the extinction patterns of fossil groups and concurrent environmental changes of the five mass extinctions during the past 500 million years (occurring in the end-Ordovician, Late Devonian Frasnian-Famennian, end-Permian, end-Triassic, and end-Cretaceous) suggested that no catastrophic event wiped out all organisms on earth. However, all five mass extinctions were associated with serious environmental deterioration and major paleoclimatic changes.

The end-Ordovician mass extinction, occurring 445.2–443.8 million years ago, consists of two phases separated by an interval dominated by the cold *Hirnantia* fauna. The wax and wane of glaciation and associated widespread anoxia were the major causes of the two phases of the end-Ordovician mass extinctions. The Late Devonian mass extinction consists of a few different events from the Givetian to the Devonian-Carboniferous boundary, of which the most important is the Kellwasser event around the Frasnian-Famennian boundary. This extinction most seriously affected the coral and stromatoporoid reefs, and caused the extinction of two brachiopod orders (Pentamerida and Atrypida). As of yet, there is no consensus on the cause of this extinction event. Global cooling related to the widespread development of the terrestrial vegetation ecosystem and marine anoxia are the two most plausible scenarios. Although impact events were reported from a few horizons in the Late Devonian, they cannot account for the multiple phases of the Late Devonian mass extinctions. The end-Permian mass extinction about 252 million years ago has been universally documented as the most serious, which caused the disappearances of about 95% of all marine and 75% of all terrestrial species. Based on the latest high-precision geochronology data from South China, this extinction happened within an interval of less than 61 thousand years. This extinction was associated with a sharp negative excursion of $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$. A rapid temperature rise of 6–8 °C also occurred within the extinction interval. The Siberian Traps eruption and volcanism in South China, triggered by the dispersal of the supercontinent Pangea, is the most plausible explanation for the end-Permian mass extinction. The end-Triassic mass extinction at 201.564±0.015 Ma also seriously affected both marine and terrestrial ecosystems. Amphibians and reptiles both suffered a great loss during this extinction, and they were subsequently replaced by highly diverse dinosaurs. Marine conodonts and Ceratitida became extinct, and the sponge Demospongia and the brachiopod order Spiriferinida were also greatly affected. Recent studies suggest that the extinction stage may have extended over 10–20 million years, and the volcanism of the Central Atlantic Magmatic Province may be the cause. The end-Cretaceous mass extinction has been the best-known event among the general public because it caused the extinction of various dinosaurs that prevailed during the Mesozoic Era. The cause of this extinction has been documented as the extraterrestrial Chicxulub impact event. However, detailed paleontological studies suggested that the extinction is more likely to have been caused by another major volcanism event, the massive eruption of the Deccan Traps.

In summary, global changes in atmospheric CO₂ and paleotemperature (both icehouse and greenhouse), oceanic acidification, sea-level changes, and anoxia triggered by massive volcanic eruptions are the most plausible causes of the past extinctions. Massive volcanism not only ejected a huge amount of CO₂ and volcanic sulfates, but also caused a massive release of thermogenic CO₂ and methane stored in the deposits of inland basins and continental shelves. Extraterrestrial impact, supernova explosion, and solar flares could instantaneously wipe out all organisms on earth, but they are not the main causes of the five mass extinctions experienced in the history of the earth.

mass extinction, volcanism, greenhouse effect, icehouse effect, environmental deterioration

doi: 10.1360/N972017-00013



沈树忠

1961 年 10 月生。中国科学院南京地质古生物研究所研究员、博士生导师。主要从事腕足动物、牙形类化石系统古生物学、二叠纪地层学、二叠纪末生物大灭绝、全球生物古地理等研究并取得了系统性和创新性成果。现任“国际二叠纪地层分会”主席和国家自然科学基金委员会重大项目首席科学家。