

## 生物大滅絕與大復甦

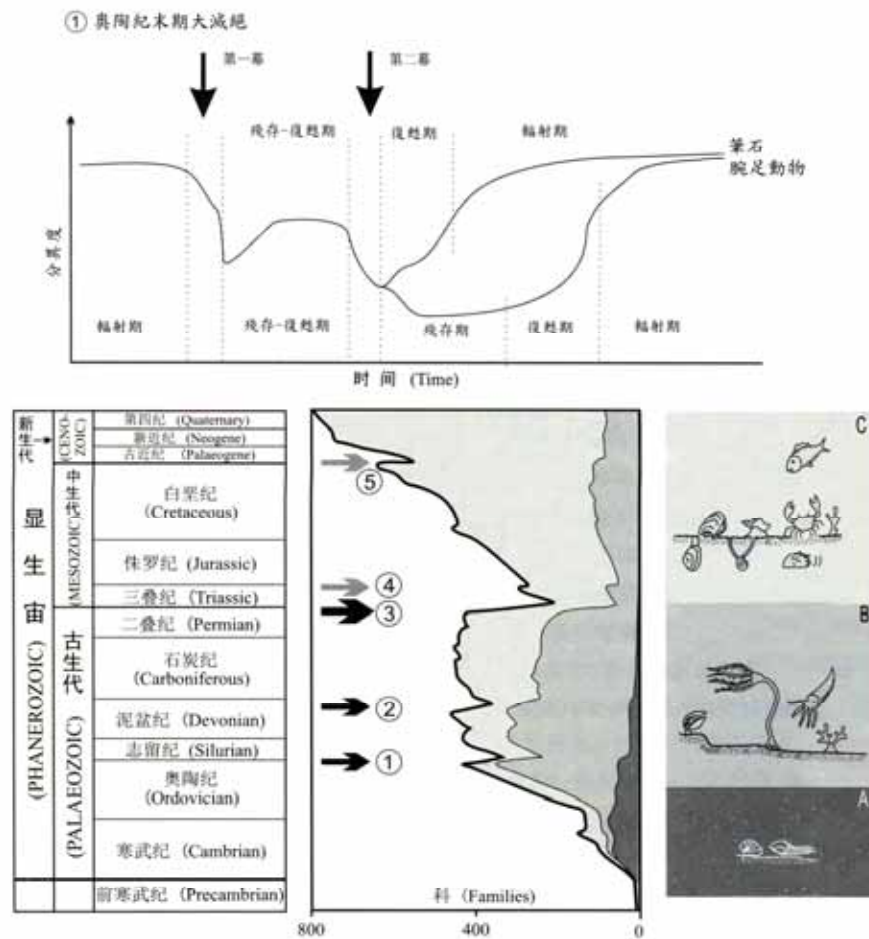
文 • 圖 / 程延年

### 摘要

地質學起源於歐陸，受到先賢大師思維模式的影響所及，「以今論古」又稱為「古今同一律」或者「均變律」一聲稱：The present is the key to the past。回到東方的一個古老傳言：以古為鏡可以知興替—「以古論今」，這是與古老西方思維模式的「以今論古」不同，居於同一抹光譜之兩極。前者，有著深沉信奉「現實主義」的原理、原則，我們卻不能以「一葉而障目」。後者，以史為鑑，有著東方的哲理，卻亟待開發更嚴謹而落實的科學方法論。這裡面涉及在回溯幽冥地質史／演化史的時候，時間「尺度」的問題—即，我們日常經驗所及、熟悉的「生態時間」尺標，與超越印象、難以捉摸的「地質時間」尺標；以及在過往歷史進程中，生命所留下化石紀錄的殘缺不完整。當今，有著兩種主流的假說，相互抗衡：（一）生命演化的軌跡，主要受制於大滅絕事件，重創甚或摧毀／崩解了生態系與生物界（Gould, 1980, 1985）。因而外在環境的變遷至關緊要，這裡有著濃郁的災變說意涵；（二）大滅絕事件在生命演化的軌跡中，僅僅次要的影響著生物分異（多樣性）的變化，誠然無法重新設定生物多樣性演變的大趨勢。而主要的影響依然是受制於達爾文式的競爭、選擇、適應與存活的機制（Sepkoski, 1984; Briggs, 1998）。這裡嗅得出漸變論的古典氣味。

關鍵詞：大滅絕、大復甦、華南生物群

好友戎嘉余院士從南京郵寄給我三大冊論文彙編，我近日才得空細讀，為之驚艷。第一冊是由科學出版社發行（2006年9月），962頁計41篇論文，總題為「生物的起源、輻射與多樣性演變—華夏化石記錄的啟示」。適逢達爾文200歲冥誕，「物種源始」150週年盛會前夕，這個題目很大，牽連議題很廣，容後專文討論。第二、三冊是同一題綱的上、下卷，由中國科學技術大學出版社發行（2004年11月），1087頁計32篇論文，總題為「生物大滅絕與復甦—來自華南古生代和三疊紀的證據」。這個源自1995年在香山科學討論會定調之後，2000年所稱國家重點基礎研究發展規劃，「九七三」項目，大力支助的研究成果，令人刮目相看。



中國華南的大滅絕事件及其伴生的演化序列

美國哈佛大學已逝古生物學／演化生物學大師古爾德（Stephen Jay Gould, 1977）提到，在生命演化的亙古奧秘中，有三項恆久的議題：（1）生命演化歷史是否有著特定的方向性？（2）生命世界變遷的驅動力是甚麼？（3）生命演化進程中，是由外部環境及其變化所制約？還是由生物本體獨立內部的驅動力所制約？這裡面隱然涉及幾個世紀以來災變論（catastrophism）與均變論（uniformitarianism）之辯；或者更往前溯源自柏拉圖、亞里斯多德以降，對地球起源於火成論與水成論（Neptunism）兩大學派的迥異思維模式。

地質學起源於歐陸，受到先賢大師思維模式的影響所及，「以今論古」又稱爲「古今同一律」或者「均變律」一聲稱：The present is the key to the past。針對以百萬年單位所算計的地質史／生命演化史中的序列事件，地質學家仔細觀察現今的地質作用與其結局，加以分析而回推到地層中過往的幽冥歷史。以今論古，成爲幾個世紀以來我們手中所握持最可靠的一把鑰匙。而古生物學家面對著是一群又一群已形消逝的生命型式—化石，以及化石群埋藏的共棲環境之烙印—地層。回到東方的一個古老傳言：以古爲鏡可以知興替—「以古論今」，這是與古老西方思維模式的「以今論古」不同，居於同一抹光譜之兩極。前者，有著深沉信奉「現實主義」的原理、原則，我們卻不能以「一葉而障目」。後者，以史爲鑑，有著東方的哲理，卻亟待開發更嚴謹而落實的科學方法論。這裡面涉及在回溯幽冥地質史／演化史時候，時間「尺度」的問題—即，我們日常經驗所及、熟悉的「生態時間」尺標，與超越印象、難以捉摸的「地質時間」尺標；以及在過往歷史進程中，生命所留下化石紀錄的殘缺不完整。當今，有著兩種主流的假說，相互抗衡：（一）生命演化的軌跡，主要受制於大滅絕事件，重創甚或摧毀／崩解了生態系與生物界。因而外在環境的變遷至關緊要，這裡有著濃郁的災變說意涵；（二）大滅絕事件在生命演化的軌跡中，僅僅次要的影響著生物分異（多樣性）的變化，誠然無法重新設定生物多樣性演變的大趨勢。而主要的影響依然是受制於達爾文式的競爭、選擇、適應與存活的機制。這裡嗅得出漸變論的古典氣味。

針對在中國華南古生代的三次大滅絕事件，即奧陶紀末期（大約距今  $443.7 \pm 1.5$  Ma）、泥盆紀晚期（大約距今  $374.5 \pm 2.6$  Ma）與二疊紀結束（大約距今  $251 \pm 0.4$  Ma），接續其後的殘存生物群與復甦群落，近年來受到格外的重視。在生命週期式的劇碼—生物起源、分異（多樣性）、輻射適應、大滅絕、殘存與復甦，進而再度百花齊放的輻射期，科學家總結出：每次大滅絕之後，毫無例外的總有著一批生物倖存，這批頑強份子或者具有高度的忍耐度（tolerance），或者具備良好的適應性（fitness），就像是野火燒不盡，春風吹又生；甚而成爲星星之火，有燎原之勢，成爲了後繼新生類群的祖先型式。另外，在大滅絕事件之後，純然「機會主義者」的受益系譜，卓然而成就爾後的優勢物種。像是筆石類（graptolites）化石群，受益於奧陶紀末期的大滅絕事件；雙殼類（bivalves）化石群與植物類群，受益於二疊紀結束、茅口期的大滅絕事件。在生命演化的巨輪中，大滅絕誠然揮起了雙刀劍的致命效應。

在大復甦與重新洗牌的演化劇碼中，華南印象烙印著三幕戲。奧陶紀末期，分布於三峽地區、貴州、四川的宜昌、桐梓與松桃剖面，筆石類群的興衰復甦與輻射適應；以及江南、浙贛交界與揚子區的地層序列中，腕足動物群（俗稱石燕化石類）的分布曲線，都成為經典的數據庫。而在泥盆紀末期，所稱 F/F 滅絕事件，分布於川北、甘肅迭部縣，以及廣西桂林地層中，珊瑚群礁的式微與更替蔚為奇觀，成為古生代晚期珊瑚礁群落最致命的打擊。而分布於廣西、貴州與雲南地區的微體化石，放射蟲（Radiolaria）的興衰起伏，亦沿著高高低低的曲線攀爬。當地質錘與放大鏡探進了華南二疊紀結束的大滅絕界線，腕足動物群、雙殼動物、有孔蟲類、腹足動物類群與牙形刺（conodonts）類群，都呈現了生命往上試圖跨越最細長瓶頸的艱困時期。黎明（中生代啓始）前最黑暗的時刻（古生代結束），徵顯著達爾文式演化機制的捉襟見肘。科學家紛紛另立假說，一探奧秘。

華南印象彙集了近 10 年來大量的資料庫，也引伸了最精彩的詮釋與定調，卻也同時誘發更多的謎題與迷思。大滅絕之後的殘存生物群，在近乎空敞的生態系中，邁向輻射適應的演化進程，生物系譜的「復甦期」經常是不可缺少的一環。這項研究也只不過歷經 10 年的歲月（Kauffman & Erwin, 1995, *Surviving Mass Extinctions*）。到底是復活效應的假說還是避難所的假說較具優勢？依然曖昧未明。在華南生物群所徵顯三大滅絕中，不同型式的多幕劇滅絕序列，不同殘存支系的特質，加上迥異復甦期的標誌，以及爾後速率不等的再次輻射大爆發現象，在在都挑逗著古生物學家孤芳自賞（或者暗自竊喜）的品味與愉悅。以古為鑑，可以知興替，瞻前顧後，華南印記格外讓人驚蟄。

### 參考文獻

- Gould, S.J., 1980. Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology*, 6 (1): 119-130.
- Gould, S.J., 1985. *The Flamingo's smile*. New York: W. W. Norton, 476 pp.
- Sepkoski, J.J., 1984. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. *Paleobiology*, 10:246-267.
- Briggs, J. C., 1998. Biotic replacements: extinction or clade interaction? *BioScience*, 48:389 – 395