

当代生物多样性剧减与古—中生代之交生物绝灭的对比

何卫红, 殷鸿福, 盛桂莲, 周修高

中国地质大学地球科学学院, 湖北武汉 430074

摘要: 18 世纪以来人类活动对环境造成了强烈破坏, 给生物多样性带来了巨大损失. 为了了解生物多样性的变化趋势, 利用“绝灭物种统计法”、“种—区曲线法”和化石记录对 400 年以来的生物多样性和古—中生代之交的生物绝灭进行了分析. 当代生物多样性剧减表现为物种的快速绝灭(从 8×10^4 种/Ma 增大到 1.2×10^6 种/Ma), 而属的绝灭几乎为 0; 古—中生代之交生物绝灭的初始阶段也表现为物种的快速绝灭(从 40 种/Ma 增大到 150 种/Ma), 并且这个阶段的属的绝灭速率远低于绝灭高峰阶段的相应值(即 66 属/Ma 远小于 465 属/Ma), 可见当代生物多样性剧减相当于二叠—三叠系之交生物绝灭的初始阶段.

关键词: 生物多样性; 生物绝灭; 二叠—三叠系之交; 当代.

中图分类号: P53

文章编号: 1000-2383(2004)03-0263-06

收稿日期: 2003-10-17

Comparison of Modern Biodiversity Variation with Paleozoic-Mesozoic Biotic Crisis

HE Wei-hong, YIN Hong-fu, SHENG Gui-lian, ZHOU Xiu-gao

Faculty of Earth Sciences, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

Abstract: Since the 18th century the earth environment was extremely destroyed by anthropogenic activity, associated with the sharp decrease of biodiversity. In order to understand the trend of biodiversity variation, authors compare the biodiversity variation within recent 400 years with the biotic crisis occurring at the transitional period of Paleozoic-Mesozoic. Current biodiversity, evaluated by means of "statistic of extinction species" and "species-area curve", is characterized by a high species extinction rate ranging from 8×10^4 species to 1.2×10^6 species per million year, but nearly by zero of genus extinction. Similarly, the initial phase of the Paleozoic-Mesozoic mass extinction, calculated from the previously reported fossil records, was also distinguishable by a high species extinction rate ranging from 40 to 150 species per million year and a low extinction rate of genus, 66 genera per million year, which is far less than 465 genera per million year representative of the peak phase of Permian-Triassic mass extinction. Modern biodiversity variation is thus comparable with the initial phase of the Permian-Triassic mass extinction.

Key words: biodiversity; mass extinction; Permian-Triassic interval; present day.

末次冰期以来, 全球气候经历了由冷到暖的急剧变化, 导致大型哺乳动物的绝灭和生物多样性剧减(Paul and Steadman, 1999). 此外, 自 18 世纪以来, 人类活动对环境造成了强烈破坏, 给生物多样性带来了巨大损失, 使当代物种绝灭速率与其背景绝

灭的比值超出古—中生代之交生物绝灭事件的相应值. 该事实已经引起了社会各界的广泛关注. 本文将对当代生物多样性剧减和古—中生代之交的生物绝灭的过程进行对比, 并对未来生物多样性的变化趋势提出一些看法, 以引起社会更多的关注, 从而更有

效地保护生物多样性。

1 当代生物多样性剧减

据世界保护和监测中心(WCMC)统计:自 1600 年以来,脊椎动物的 229 个种已经绝灭,现在已知的脊椎动物种数为 3.7×10^4 个(Smith *et al.*, 1993). 化石记录表明一个物种的寿命为 1~10 Ma,一般脊椎动物种的寿命短于无脊椎动物种的寿命. 假设脊椎动物种的平均寿命为 5 Ma,那么当代脊椎动物的绝灭率是其背景绝灭率的 75 倍,甚至有些学者认为目前面临的绝灭是自然条件下的 1 000 倍(Heywood, 1995; 殷鸿福, 2000); 根据化石的已有发现,在二叠—三叠系之交的物种绝灭的高峰阶段,即从 251.45~251.2 Ma,物种总数为 160 个,绝灭种数为 98 个(Jin *et al.*, 2000),假设无脊椎动物种的平均寿命为 10 Ma,那么古—中生代之交的物种相对绝灭是其背景绝灭的 25 倍. 当然,仅凭化石记录和现有统计数据去估算物种绝灭是其背景绝灭的多少倍,所得结果与真实值会存在一定的差距,然而,如果采用同一种方法来估算、比较古、今生物多样性的剧减状况,虽然这种比较只是相对的,但是仍然能反应古、今生物多样性剧减程度的不同. 因此,根据古、今物种绝灭速率与其背景绝灭速率的比值的差异,即当代物种绝灭速率与背景绝灭速率的比值比二叠—三叠系之交的相应值大 2 倍,由此可以推断:当代生物种级绝灭的规模大于古—中生代之交的生物绝灭.

生物多样性包括物种、基因和生态系统的多样性 3 个层次. 本文从物种多样性的角度探讨当代生物多样性剧减. 有关物种绝灭率的研究方法多种多样,如“Extrapolation of past exponentially increasing trend”,“Extrapolating current recorded extinction rates and the dynamics of threatened status”和“Fitting of exponential extinction functions based on IUCN categories of threat”等(Cracraft and Grifo, 1999). 本文将采用另外 2 种更加简便的方法:“绝灭物种统计法”和“种—区曲线(species-area curve)法”.

1.1 “绝灭物种统计法”与当代生物多样性变化

野生生物濒危物种贸易协约(CITES)规定:一个物种在野外连续 50 年没有被发现,则认为这个物种已经绝灭(Groombridge, 1992). 采用该标准,世界保护监测中心(WCMC)对 1600 年以来的物种进

行了监测、描述和统计,描述的内容包括:物种的名称、物种最后一次在野外出现的时间和地点等(Groombridge, 1992). 所谓“绝灭物种统计法”就是根据 WCMC 的监测结果,统计出不同时间物种的绝灭数,并将这些数据表示成曲线的形式. 采用“绝灭物种统计法”探讨生物多样性变化,一方面给出了不同时间物种绝灭的具体数据;另外,可以了解自 1600 年以来物种数量的变化趋势(图 1).

图 1 展示了自 1600 年以来动物物种绝灭数量的变化:从 1600—1850 年,动物绝灭的速率较稳定;从 1850—1950 年,该绝灭速率急剧上升,这和当时欧洲人的扩张以及相应的技术革命有关(Groombridge, 1992; Smith *et al.*, 1993); 1950 年以来,该绝灭速率突然下降,有人认为这种下降是由于各国政府采取了许多保护生物的措施,从而抑制了生物多样性的减少(Smith *et al.*, 1993). 但笔者认为这种解释值得商榷,更可能是“绝灭物种”的定义(由野生生物濒危物种贸易协约所规定(Groombridge, 1992)),本身导致了 1950 年以来绝灭种数统计的不全面. 假设某些物种绝灭于 1950—1990 年,其中只经历了 40 a,那么在此期间绝灭的这些物种因为没有经历 50 a 的观察,将不会包含在 1990 年的绝灭物种的数据中,这样人为地降低了 1990 年的绝灭种数. 此外,“绝灭物种统计法”的统计结果中缺乏 1600 年以前物种绝灭的数据,并且自 1600 年以来所统计的物种只包括了生物界的极小部分,所以有必要引入其他方法来描述当代生物多样性变化的趋势.

1.2 “种—区曲线”与当代生物多样性变化

1.2.1 “种—区曲线法”的起源及其应用条件 “种—区曲线(species-area curve)”一词最初由 Robert

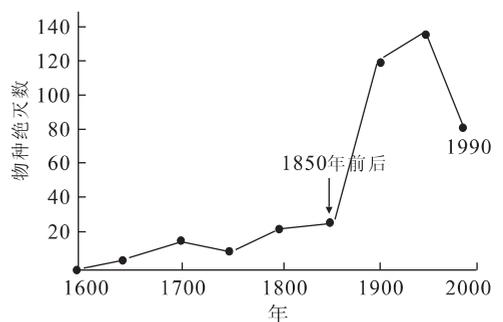


图 1 1600—1990 年动物绝灭种数的变化(数据来源: Groombridge, 1992)

Fig. 1 Extinction number of animal species from 1600 to 1990

MacArthur 提出(Dobson, 1996),通过总结岛屿上物种数量随岛屿面积的变化而改变的规律,将该规律绘制成曲线,然后用数学方法对曲线进行描述,所得函数表达式为“ $S=cA^z$ ”。后来采用类似的方法继续对大陆的物种数随生境面积的变化而改变的规律进行研究,也得出了相同的结果(Dobson, 1996)。所以该函数刻画了陆地上物种数量与陆地面积之间的关系,即随着陆地生境面积的缩小,物种数将按指数函数递减。

在公式 $S=cA^z$ 中, S 代表物种数(species number); A 代表陆地面积(area); c 和 z 为常数。对岛屿来说, $\log c=1.4, z=0.35$; 对大陆而言, $\log c=0.6, z=0.15$ 。因为本文关于生物多样性的研究既包括大陆又涉及到岛屿上的生物,故 z 值取 0.25。但是,当生境碎化到一定程度,剩下的生境面积不足以维持某些种群的生存时,这些种群将发生整体绝灭,“ $S=cA^z$ ”这一公式将不能用来描述物种数和生境面积变化之间的规律,所以采用“种—区曲线(species-area curve)法”研究生物多样性变化时,常常会低估物种绝灭率。

作为维持生物多样性的生态系统之一,森林容纳了全球生物多样性的一半。因此本文将以生物多样性热点地区的森林为研究对象,进一步探讨生物多样性的丧失规律。随着森林覆盖的萎缩,物种多样性将按照“ $S=cA^z$ ”这一规律减少。

1.2.2 森林清除率与物种减少的速率 表 1 列出了亚洲、非洲和拉丁美洲在 1980 年和 1990 年的森

林覆盖面积以及从 1650 年以前到 1980 年前后森林的清除速率(Groombridge, 1992)。

根据“种—区曲线”方程“ $S=cA^z$ ”,推导出 $S_{01}=cA_1^z, S_{02}=cA_2^z, S_{03}=cA_3^z$ (A_1, A_2 和 A_3 分别代表 1650 年亚洲、非洲和拉丁美洲的森林覆盖面积的大小; S_{01}, S_{02} 和 S_{03} 分别表示面积 A_1, A_2 和 A_3 所容纳的物种数)。此外还可以推导出 $\Delta S=S_{0i}-S_{0i}'=[1-(A_i'/A_i)^{0.25}]S_{0i}$, 其中 $i=1, 2, 3$; A_i' 表示不同时间内不同地区森林的覆盖面积; S_{0i}' 表示 A_i' 所支持的物种数; ΔS 表示当森林覆盖面积从 A_i 到 A_i' 时所对应的物种数的改变量。

将表 1 中的数据代入上述公式 $\Delta S=S_{0i}-S_{0i}'=[1-(A_i'/A_i)^{0.25}]S_{0i}$, 从而计算出不同时间内丧失的物种数以及物种减少的速率(表 2)。为了直观起见,将计算结果表示如图 2。

从 1650 年以前至今,亚洲平均每年森林的减少量远大于非洲和拉丁美洲的减少量之和(表 1),所以亚洲的物种减少速率更具有代表性和典型性(图 2a)。

由图 2a 可知,在 1650 年以前,亚洲物种减少速率相对稳定,从 1650—1850 年,物种减少速率有所增大,1850 年以后,减少速率急剧升高。这种物种数量的变化趋势与采用“绝灭物种统计法”研究物种绝灭所得出的结论相似。不同的是,采用这两种方法估计 1950—1990 年的生物多样性的变化趋势所形成的认识完全相反(图 1, 2)。作者认为图 1 中的 1950 年以来物种减少速率的下降主要来源于“绝灭物种

表 1 亚洲—非洲—拉丁美洲森林的覆盖面积及其清除率的变化(Groombridge, 1992)

Table 1 Preliminary estimation of forest area and forest cleared situation in Asia, Africa and Latin America

地区	森林面积/km ²		森林清除面积/km ²			
	1980	1990	Pre-1650	1650—1749	1750—1849	1850—1978
拉丁美洲	9 229 000	8 399 000	15	100	170	637
亚洲	3 108 000	2 748 000	807	196	601	1 220
非洲	6 504 000	6 001 000	161	52	13	469

表 2 亚洲—非洲—拉丁美洲的物种丧失量和物种减少的速率

Table 2 Number and rate of erosional species in Asia, Africa and Latin America

地区	物种丧失量					物种丧失速率/a ⁻¹				
	pre-1650	1650—1750	1650—1850	1650—1980	1650—1990	pre-1650	1650—1750	1750—1850	1850—1980	1980—1990
拉丁美洲	0.001S ₀₁	0.003S ₀₁	0.01S ₀₁	0.023S ₀₁	0.05S ₀₁	<1×10 ⁻⁶ S ₀₁	3×10 ⁻⁵ S ₀₁	7×10 ⁻⁵ S ₀₁	1×10 ⁻⁴ S ₀₁	2.7×10 ⁻³ S ₀₁
非洲	0.008S ₀₂	0.002S ₀₂	0.003S ₀₂	0.02S ₀₂	0.04S ₀₂	<5×10 ⁻⁶ S ₀₂	2×10 ⁻⁵ S ₀₂	1×10 ⁻⁵ S ₀₂	1×10 ⁻⁴ S ₀₂	2×10 ⁻³ S ₀₂
亚洲	0.005S ₀₃	0.01S ₀₃	0.04S ₀₃	0.12S ₀₃	0.14S ₀₃	<4×10 ⁻⁶ S ₀₃	1×10 ⁻⁴ S ₀₃	3×10 ⁻⁴ S ₀₃	6×10 ⁻⁴ S ₀₃	2×10 ⁻³ S ₀₃

统计法”自身的局限性,所以从这个角度来看,“种—区曲线”方法纠正了“绝灭物种统计法”产生的错误,并且认为从 1950 年以来物种减少速率仍在继续增大.此外,“种—区曲线法”提供了 1600 年以前的生物多样性变化的信息,克服了“绝灭物种统计法”由于缺乏 1600 年以前的观察数据所产生的不足之处.当然“种—区曲线法”也有其自身的不足:对森林覆盖面积的估计不完全准确;生境碎化以后某些物种通过迁移能得到幸存,而这一点在该方法中没有体现出来;缺乏物种分布的详细信息;不同类型的生物所对应的种—区关系不完全一致.所有这些因素不同程度地影响了“种—区曲线”估计生物多样性剧减的精确性.

尽管以上 2 种方法在评价生物多样性剧减时都有其局限性,但研究结果基本一致,并能相互补充和验证,共同反映了当代生物多样性剧减的过程:在 1650 年以前,生物多样性减少的速率(丧失的物种数与所经历的时间的比值)较小,且相对稳定;从 1650—1850 年,多样性减少的速率缓慢增大;从 1850—1990 年,物种绝灭率急剧上升.值得强调的是,在这个过程中没有发生明显的属级绝灭(Groombridge, 1992).

2 古—中生代之交的生物多样性剧减

根据化石的已有发现(Jin *et al.*, 2000;王玥等,2001),表 3 列出了从 253.4~250.4 Ma 绝灭的种和属的数目,在此基础上估算不同时间间隔种和属的相对绝灭率,并表示如图 3a.另外,根据杨遵仪等(1991)关于华南长兴期至早三叠世化石统计结果,二叠—三叠系界线附近生物绝灭过程与上述结论基本一致(图 3b):在绝灭高峰到来之前,即从 252.3~251.45 Ma,种的绝灭速率由低并且比较稳定到缓慢上升,然后快速增大到最大绝灭时期相应值的 1/3,同时属的绝灭速率一直很低,此阶段定义为这次生物绝灭的初始阶段;从 251.45~251.2 Ma,随着种级绝灭速率的继续增大,属级绝灭速率也在增大,并呈快速上升趋势.有孔虫、瓣、珊瑚、腕足、双壳和菊石的属级相对绝灭率(绝灭的属的数量与属的总数量之比)分别为 0.95, 1.00, 1.00, 0.71, 0.60 和 0.84(杨遵仪等,1987),遭受绝灭的门类多,如瓣、四射珊瑚和床板珊瑚整体绝灭,有孔虫、腕足类和菊石等也发生了一定程度的绝灭(杨遵仪等,1987).属和种级绝灭速率同时增大到最大值,随后,属种绝灭率开始变小,这个阶段定义为此次绝灭的高峰阶段;随着绝灭继续发生,属种均

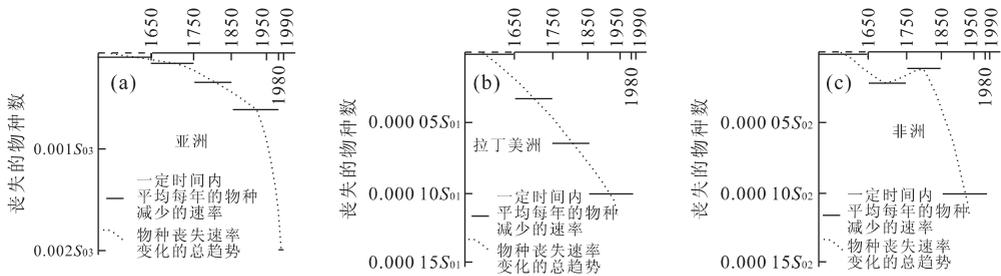


图 2 当代物种丧失速率的变化趋势(Groombridge, 1992)

Fig. 2 Change tendency of species erosional rate in Asia (a), Latin America (b) and Africa (c)

表 3 华南二叠—三叠系之交物种绝灭数及其相对绝灭率(根据化石的已有发现)

Table 3 Extinction species number and its relative extinction rate in Permian-Triassic interval in South China (based on present data)

地质年龄/Ma	253.4~ 253.0	253.0~ 252.3	252.3~ 252.0	252.0~ 251.4	251.4~ 251.2	251.2~ 251.0	251.0~ 250.6	250.6~ 250.4
绝灭种数/个	33	73	12	43	98	11	27	5
种的相对绝灭率/(种·Ma ⁻¹)	83	104	40	72	490	55	68	25
绝灭属数/个	131	131	131	131	93	38	38	
属的相对绝灭率/(属·Ma ⁻¹)	66	66	66	66	465	63	63	

资源来源据 Jin *et al.*, 2000;王玥等, 2001.

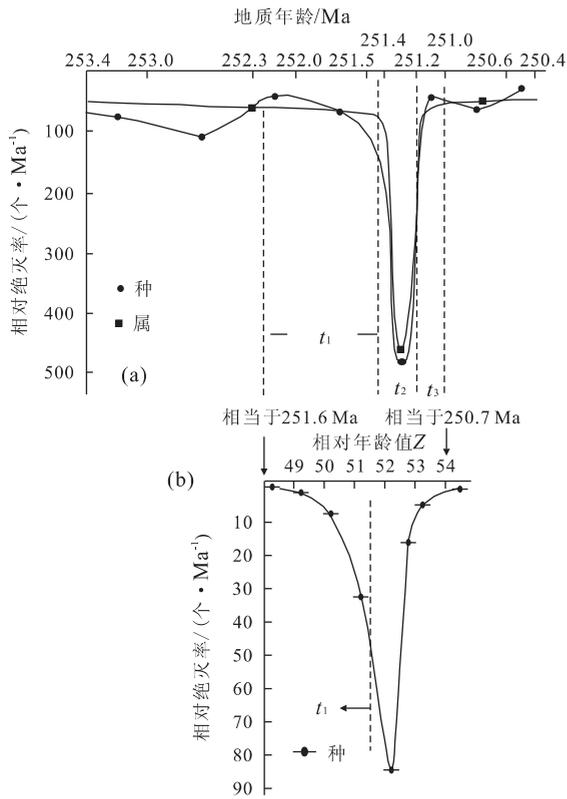


图 3 二叠—三叠系之交属和种的相对绝灭率(根据化石的已有发现)

Fig. 3 Relative extinction rate of genus and species in the Permian-Triassic interval (based on present data)

a. 根据 Jin *et al.* (2000) 和王玥等(2001) 绘制成的属种绝灭率曲线(从大约 253.4 Ma 到 250.4 Ma 的物种分布统计结果); b. 根据杨遵仪等(1991) 绘制成的种绝灭率曲线(从大约 251.6 Ma 到 250.7 Ma 的物种分布统计结果); t₁, 绝灭的初始阶段; t₂, 绝灭高峰阶段; t₃, 绝灭后期

非常单调, 绝灭率很低, 称为此次生物绝灭的绝灭后期(图 3a)。

3 当代生物多样性剧减与古—中生代之交生物绝灭的比较

如前所述(1.2), 当代生物多样性剧减过程的特点如下: (1) 从 1600—1850 年, 物种绝灭速率由比较稳定到缓慢上升, 属和种的绝灭率均很低; (2) 自 1850 年以来, 物种绝灭率急剧上升, 达到物种绝灭的背景绝灭率的 75 倍, 比二叠—三叠系之交的相应值大 2 倍, 但属级绝灭仍然不明显。

二叠—三叠系之交的生物绝灭特点如下: 在绝灭初始阶段, 属级绝灭率相当低, 种级绝灭率由低并且比较稳定到缓慢上升, 然后开始急剧上升; 在绝灭

高峰阶段, 属级绝灭率急剧上升, 并很快达到峰值, 同时种级绝灭率也达到最大值, 随后属种绝灭率开始下降; 在绝灭后期, 属种绝灭率继续下降, 属种单调, 绝灭率相当低。

当代生物多样性剧减与二叠—三叠系之交生物绝灭的根源不同, 前者来源于人类活动, 后者来源于自然因素, 尽管如此, 两者发生的直接原因却存在很大的相似性。当代生物多样性剧减的直接原因包括生境破坏和其他因素的联合作用(占有所有原因中的 49%), 生物入侵(14%), 猎捕与其他因素的综合(24%), 天敌破坏(5%) 以及污染等其他原因(8%), 其中最重要的是生境破坏以及由此而产生的物理和化学环境的改变(Groombridge, 1992), 比如热带雨林的大面积清除以及与之相关的“边缘效用”(指森林消失后, 在森林的边缘地区, 其光照、温度、湿度等物理因素和一些影响生物生活的化学因素会发生改变, 使原来生活于该区域的一些生物无法在此继续生存而死亡或发生迁移)。对二叠—三叠系之交生物绝灭的原因尚无统一的认识, 其主要观点涉及到海平面大幅度下降、火山活动、缺氧事件、盐度波动事件、温度波动事件、海水酸化事件、毒物污染事件、天然气溢出和撞击事件等(Erwin, 1994; 杨遵仪等, 1991; Jin *et al.*, 2000; Sheldon and Retallack, 2002), 其中海退和火山事件在二叠—三叠系生物绝灭事件中占有相当重要的地位。泛大陆形成导致海退, 海退进而导致浅海陆架大面积露出地表, 造成全球很多地区二叠—三叠系之交地层缺失(Erwin, 1994), 浅海生境相应地大大减少, 同时也给深水生境带来重大影响, 比如关于中国浙江长兴煤山剖面和广西东攀剖面放射虫的研究发现: 在二叠纪末, 扬子海盆海平面下降 50~150 m(He *et al.*, 2004), 如此大幅度的海退使浅海放射虫的面貌发生了明显的变化, 即从以 *Entactinaria* 类为主更替为球形、无刺、个体极少的泡沫虫类; 同时深水放射虫也发生了巨大改变, 即从 *Albaillellaria* 类大量发育更替为球形、无刺、个体极少的泡沫虫类(He *et al.*, 2004)。火山喷发使二叠纪末海洋物理和化学环境发生重大改变, 比如火山物质 H₂S, SO₂, CO₂ 以及重金属元素的大量涌入导致海水酸化, 同时对生物也有明显的毒化作用(杨遵仪等, 1991)。此外, 缺氧、盐度和温度的波动、天然气溢出和天体撞击等事件的发生也可以改变海洋生物生存的物理和化学环境, 不同程度地导致生物绝灭。可见, 当代生物多样性剧减和

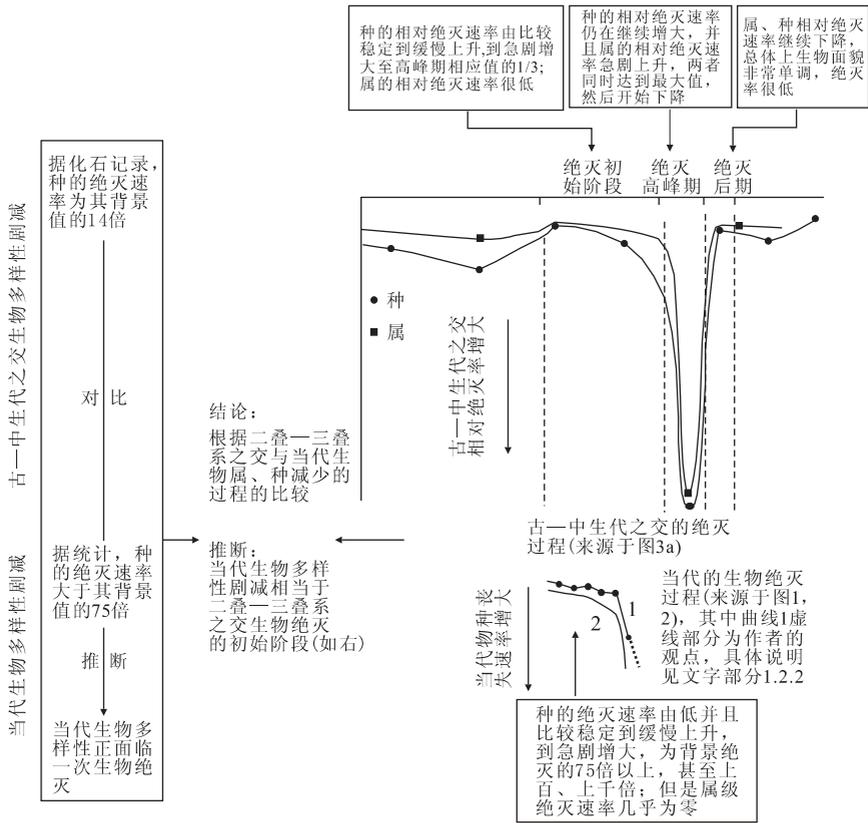


图 4 当代物种绝灭与二叠—三叠系之交生物绝灭过程的阶段对比

Fig. 4 Comparison of stage-subdivision of the Permian-Triassic mass extinction with stage-subdivision of current species extinction

二叠—三叠系之交的生物绝灭均与生境减少以及物理、化学环境的恶化直接相关。因此，虽然这两次生物多样性剧减发生的时间尺度相差很大，产生的根源不同，但其发生的直接原因相似，所以，两者的发生过程具有相似性和可比性，并且古—中生代之交的生物绝灭过程对研究当代生物多样性的变化具有重要的启示意义。

根据两次生物多样性剧减过程的特点，当代生物多样性剧减与二叠—三叠系之交生物绝灭的初始阶段具有相似性，即种的绝灭速率由相对稳定到缓慢上升，然后急剧增大并达到绝灭高峰阶段相应值的 1/3，并且属级绝灭率相当低(图 4)，当代物种绝灭与其背景绝灭的比值大于二叠—三叠系之交的生物绝灭的相应值。另外，值得注意的是，人类活动加速了当代的物种绝灭，虽然绝灭仅开始于最近 400 年，但其过程类似于古—中生代之交的生物绝灭。两者比较，当代的物种绝灭程度相当于古—中生代之交生物绝灭的初始阶段。如果生物多样性再如此快速减少，那么相当于长兴期末的集群绝灭必将到来

(图 4)！但是，古—中生代的生物绝灭和当代物种绝灭的原因存在着很大的差异，前者来源于自然因素，是无法避免的；相比之下，后者很大程度上与人类活动有关。如果未来人类活动能与环境协调发展，更有效地保护生物多样性，抑制物种的异常快速绝灭，那么一些学者所提出的“第六次大绝灭”将被扼杀于摇篮之中或者得到一定程度的延缓。

References

Cracraft, J., Grifo, F. T., 1999. The living planet in crisis-biodiversity science and policy. Columbia University Press, New York, 22—25.
 Dobson, A. P., 1996. Conservation and biodiversity. Scientific American Library, New York, 59—86.
 Erwin, D. H., 1994. The great Paleozoic crisis: Life and death in the Permian. Columbia University Press, New York, 134—258.
 Groombridge, B., 1992. Global biodiversity-status of the earth's living resources. A report compiled by the World Conserva-