中国科学: 地球科学 2014 年 第 44 卷 第 3 期: 377 ~ 404
www.scichina.com earth.scichina.com
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

评 述

生物大灭绝研究三十年

戎嘉余*, 黄冰

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
* E-mail: jyrong@nigpas.ac.cn

收稿日期: 2013-04-30; 接受日期: 2013-09-25; 网络版发表日期: 2014-01-26
国家自然科学基金创新群体项目(批准号: 41221001)和国家自然科学基金重大项目(批准号: 41690260)资助

摘要 历次生物大灭绝除具有若干共同特征外, 各自更存在许多特点, 重视和阐释产生各大灭绝的环境差异与不同板块、相区、剖面中不同门类、类群和属种应对大灭绝的适应差异, 是深化理解大灭绝的重要内容. 化石采集、系统分类和精时地层研究是探索生物大灭绝的根基和关键; 从生物多样性的丧失和生态系的变革这两方面来揭示大灭绝后的生物世界; 从地球系统学的视角来探索大灭绝发生的复杂机制, 重视多种外因(包括古气候, 如古温度)的剧变对生命演化的影响. 气候变化既可导致生物大灭绝, 也可能有利于生物大辐射, 笼统地说"由全球变暖或变冷引发大灭绝"是不合适的. 就古温度而言, 聚焦研究大灾变前的温度, 温度剧变的幅度、历程和频率等四方面尤为重要. 与其他学科的交叉研究是探索同期环境背景和生物演变的综合途径. 大灭绝带给物种的选择压力是通过其自身适应和应对策略体现的, 所以, 在探索生物与环境的协同演化的同时, 也要探讨生物门类之间和物种本身对环境剧变的适应演化.

关键词
生物大灭绝
系统和演化古生物学
精时地层学
大灾变环境
温度剧变

演化古生物学研究有三大永恒的主题, 其中之一是生物界演变的动力(Gould, 1977). 地球生命史中, 发生过多次由全球大灾变所引发的生物集群灭绝(mass extinction), 简称大灭绝, 它破坏了全球原有的生态系统, 改变了生物群组成、群落结构和生物地理区系, 是生命演化过程中最重要的事件之一(Jablonski, 1986). 继居维叶(Cuvier, 1812)提出灾变论、菲利普斯(Phillips, 1860)发现生物多样性三次大危机之后, 生物的多样性剧变和大灭绝成为许多学者探索的焦点, 大灭绝被视为生物演化史中的革命性事件(Newell, 1962, 1967).

20 世纪 70~80 年代之交, 国际著名学术刊物前后发表了两批轰动整个科学界的成果. 一是物理学家 Alvarez 父子及其团队(Alvarez 等, 1980)提出一颗直径 10 km 的"天外来客"撞击墨西哥湾、导致海洋大气环境迅速恶化、最终引发白垩纪末生物大灭绝新假说. 这篇 20 世纪最重要的科学论文之一(Benton 和 Harper, 2009)犹如一石激起千层浪, 使许多领域的学者纷纷撰文, 对这场大灾难展开深入研讨. 二是古生物学家 Raup 和 Sepkoski 在各门类古生物论丛(Treatise on Paleontology)的基础上, 以阶或统为单位, 统计目、科、属数, 绘制成不同阶元多样性曲线(Sepkoski, 1979, 1984; Raup 和 Sepkoski, 1982), 发现 5 亿多年来发生过 5 次最大的生物多样性下跌事件, 下跌幅度远超出正常背景值, 分别发生在奥陶纪末、泥盆纪晚期、二叠纪末、三叠纪末和白垩纪末, 俗称

中文引用格式: 戎嘉余, 黄冰. 2014. 生物大灭绝研究三十年. 中国科学: 地球科学, 44: 377–404
英文引用格式: Rong J Y, Huang B. 2014. Study of Mass Extinction over the past thirty years: A synopsis (in Chinese). Scientia Sinica Terrae, 44: 377–404

“五大灭绝”(‘Big Five’ mass extinctions). 它们的共同特点是: (1) 2/3 以上物种消亡, (2) 时间短(百万年内), (3) 全球性, (4) 影响多数门类, (5) 重创群落结构, (6) 改变生物地理格局. 30 余年来, 大灭绝研究被广泛关注(Brenchley, 1984; 殷鸿福等, 1988; Donovan, 1989; Hallam 和 Wignall, 1997; Koeberl 和 MacLeod, 2002), 特别是进入 21 世纪后, 探索生物宏演化的研究日趋深入, 呈现出以下五大特点:

(1) 相关研究在全球普遍开花, 美欧先行, 亚洲急起直追, 我国的成果毫不逊色; 论文如雪花纷飞, 实例解析不断涌现, 模式假说层出不穷.

(2) 研究程度越来越深, 古生物、地层及其全球对比的精度大幅提高.

(3) 研究领域越加广泛, 交叉综合成为特色; 团队合作参与, 新生力量不断涌现; 从碳、氧等同位素和从微生物、细菌、生物标志物的角度切入, 分别成为大灭绝研究常见的和全新的内容.

(4) 新技术和新方法的使用越发频繁, 实验数据(如古温度和绝对年龄值)的测定趋于准确.

(5) 科学家的聚焦欲望越来越强, 学术观点莫衷一是, 争论(如对历次大灭绝触发机制的探索、突变与渐变、对大灭绝持续历程的长短)越来越激烈.

总之, 大灭绝研究已成为当前全球自然科学界中涉及领域最广、参与学者最多、研究最活跃、讨论最热烈、经久不衰的主题之一; 公众与传媒既对它产生浓厚的兴趣并给予强力关注, 也为人类生存环境的恶化深感忧虑.

早年大灭绝研究未见全球性大项目支撑. 当视角转移到灭绝后的复苏时, 情况发生了较大的变化. 由 Erwin 与 Kauffman 倡导的 IGCP 335 项目(1993~1998)“大灭绝后的生物复苏”产生了广泛的国际影响. 这些年来, 全球科学家用地层古生物资料分析灾变前后的生物群更替过程、用数理统计方法识别短期生物多样性危机、用地球化学方法揭示灾变环境和用地质年代学方法测定环境恶化的精确时间, 取得了长足的进步; 在探索气、水和岩石三圈的变化给生物界造成大灾难的过程中, 科学家“以史鉴今”, 对生物圈的现状向人类提出了警示.

在科学技术部、国家自然科学基金委员会等强力支持下, 我国学者的相关研究也颇有建树. 在华南确立的全球界线层型, 为深化大灭绝研究创造了很好的条件. 中国学者对古生代三大灭绝事件的研究认识, 使华南成为相关研究的关键地区之一. 除大量文献外, 读者还可参考对华南古生代三大灭绝的集体总结性成果(戎嘉余和方宗杰, 2004c). 本文即在其基础上, 对大灭绝 30 年的探索进行简略的回顾和评述, 希望对未来的研究能起到抛砖引玉的作用.

1 回顾: 认知与理解

1.1 造成白垩纪末大灭绝的真正原因是什么?

在五大灭绝中, 白垩纪末事件因其性质和意义独特, 研究成果一直是最受关注的. 这次大事件导致了海洋中浮游有孔虫、菊石和箭石等生物灭绝; 最引人注目的是统治地球长约 1.5 亿年的恐龙的霸主时代一去不复返, 为哺乳动物的生存发展提供了绝好的新的演化契机, 生物界从此迎来了一个全新的纪元——新生代. 是什么引起这次大灭绝的呢? 20 世纪 80 年代前, 假说林立, 争论不已. Alvarez 等(1980)发现白垩系—第三系界线层粘土岩中有铱元素(含量比背景值高出约 60 倍)、冲击石英和玻璃微球粒等, 遂提出: 65 Ma 前有一颗直径 10 km 的巨大陨石撞击地球、砸出直径 100~150 km、深 900 m、位于墨西哥尤卡坦半岛的 Chicxulub 撞击坑, 迸发的碎屑形成陨石尘, 产生类似核冬天的效应, 导致生物大消亡. 此说一经发表, 犹如一石激起千层浪, 引起全球科学家的极大兴趣. 最近, 由 30 余位作者署名的论文坚持此说(Schulte 等, 2010).

然而, 这幅灾难的画面似乎过于简单化或戏剧化, 因为这场大劫难虽说造成恐龙灭绝、约 50%的属消亡, 但仍有 75%的海、陆生物科级分类单元幸存到了古近纪, 它的灭绝量值低于其他各大事件. 最近有数十位学者分别发文(Keller 等, 2009; Archibald 等, 2010; Courtillot 和 Fluteau, 2010), 在分析地层学、沉积学、地球化学和古生物学等多方面资料后指出, 这场大灭绝并非发生在瞬间, 或不仅由这次天体撞击所引发; 白垩纪最晚期发生的大规模火山喷发(Chenet 等, 2007, 2008), 印度 Deccan 大型、多幕溢出玄武岩(其主幕与这次事件一致), 才是大灭绝的主因(Wignall, 2001; Courtillot 和 Fluteau, 2013; Gibson, 2013). 在白垩系顶界还识别出一次中等规模的碳同位素负偏移事件(Jarvis 等, 2006; Molina 等, 2006). 撞

击产生的尘埃遮天蔽日而破坏生物新陈代谢的假说也被认为不确凿(Pope, 2002). 另外, 全球气候曾先冷后热, 海平面下跌范围广等因素也很重要; 有人甚至认为"天外来客"犹如给早已不堪重负、行将毙命的骆驼身上压上了最后一根稻草(Zinsmeister, 1998)而已.

上述表明, 小行星或彗星撞击地球(地外)和玄武岩溢出地表(地内)两大活动导致当时的大气、海洋和陆地环境都发生了巨大的变化, 这是引发白垩纪末生物大灭绝的根本原因. 随着研究的深入, 许多问题被接二连三地提了出来, 例如: (1) 白垩系-古近系界线处的铱异常与那次致命的撞击是否同期? 最近 Mateo 等(2013)认为 Chicxulub 撞击的玻璃球粒在界线层中有好几层都已发现, 高的层位在第三系底部(界线之后 15~20 万年)属于再沉积产物, 最低层位比 K-T 界线处早了 13~15 万年. (2) 铱异常与撞击喷出物微球粒是否同期? (3) 事件前后大规模的地外撞击究竟只有一次还是多次? (4) 始新世(Eocene)晚期发生过地外星体撞击地球事件, 最大陨石坑直径达 100 km(Farley 等, 1998), 却未找到同期生物灭绝的证据, 这是为什么? 尽管问题还不少, 但外星撞击和大型岩浆活动综合导致白垩纪末大灭绝已成为较多学者的一种认识(Keller 等, 2012; Keller, 2012). 另需指出, 最新测定的白垩纪和古近纪交界的绝对年龄是 65.95 Ma(Kuiper 等, 2008), 与以往广泛使用的 65 Ma 的绝对年龄值几乎相差 1 百万年.

中国学者对新疆、广东和黑龙江等地的白垩纪和古近纪之交的海相和陆相岩石、生物和年代地层及相关环境方面, 付出了许多心力, 提出了自己的认识(郝诒纯等, 2001; 赵资奎等, 2009; Sun 等, 2011; Wang 等, 2013). 殷切期望继续深化这两系海相、陆相和海陆交互相连续地层剖面的生物与地化等精时、交叉研究, 为探索这次大灭绝做出更多让世人瞩目的成果.

1.2 三叠纪末大灭绝研究的关键问题是什么?

三叠纪末的大灭绝在五大事件中所留存的谜团最多. 尽管它重创了菊石、双壳类、腹足类和脊椎动物等, 并使二叠纪末大灭绝幸存下来的古生代动物群残余分子(如牙形类和腕足动物石燕类)最终消亡(Hallam 和 Wignall, 1997; Pálfy 等, 2000, 2001; Hesselbo 等, 2002; Hallam, 2002), 但由于研究程度较弱, 对其灭绝的认识争论颇多. 关键问题包括建立 T-J 界线海、陆相地层的高分辨率框架及其精确对比, 主导门类的遴选和深入研究, 各相区、各类群穿越界线地层的演变及相互对比等. 为此, 21 世纪初 IGCP458 项目组织地层古生物、沉积、地化、年龄、古地磁和岩矿等专家, 加强分类系统学和古生物地理学, 生物地层与地质年代结合, 用地化方法辨识环境扰动, 用统一的地球系统观来重建这次大灭绝的过程.

这次灭绝是有选择性的, 那些适合于近岸、低纬度和生物礁内的底栖生物比其他生物更易灭绝(Kiessling 等, 2007). 总体上, 三叠纪晚期多样性是逐渐减少的(Tannaer 等, 2004). 瑞替期内, 一些生物灭绝速率较高, 陆生爬行类更替速率较高. 就植物而言, 尽管北美地区有灭绝事件, 其他则仅显示渐变的特点. 有关这场大灭绝的型式, 或认为不是突发性事件(Hallam 和 Wignall, 1997; Hallam, 2002; Bambach, 2006), 或主张既是灾变性、又是多幕阶段性的(Benton, 1993; Tanner 等, 2004).

对这次大灭绝的起因主要有以下几种看法: (1) 海平面升降: 三叠纪末的海退、侏罗纪初的海进(Hallam 和 Wignall, 1997, 2004)和气候变化导致底域缺氧沉积(黑色页岩)(Bonis 等, 2010)与这次大灭绝相关联, 但由于地层对比不够精确, 对海平面升降证据的解释似未获得更多学者的支持. (2) 中大西洋岩浆区(Central Atlantic Magmatic Province: CAMP; 250 万平方公里): 持续亿年之久的 Pangea 超大陆于晚三叠世开始解体, 岩浆活动导致全球气候大扰动(Cleveland 等, 2008; Nützel 等, 2010), 这一假说很吸引人(McElwain 等, 1999; Beerling, 2002). 最近, Blackburn 等(2013)测定距今 201.56 Ma(之前生态系统正常)约在 1.2 万年里发生过规模很大的火山爆发, 喷出的岩浆超过 100 万立方公里, 相当于美国本土岩浆覆盖厚达百余米; 后又有多次小的岩浆活动, 说明这次大灭绝与溢流玄武岩有关联. (3) 奥地利经典界线剖面展示了碳同位素曲线先突然负偏移, 接着是曾被忽视的正偏移(与侏罗系底界标志 *Cerebropollenites thiergartii* 最低层位一致), 又在典型三叠系最高孢粉层之上 1~2 m 处(最高牙形类带)变成了负偏移, 并伴随放射虫类的转变和绿藻爆发(Hesselbo 等, 2004; Kurschner 等, 2007), 由此表明这期间的环境发生了重要变化, 但这一变化是否在其他地区存在? 如何对比?

均不清楚. 另外, 陆地和海洋受这次扰动各自有何表现? 是否有先、有后, 也不清楚(Pálfy 等, 2000).

我国也发育穿越 T-J 界线的地层剖面. 对西藏南部海相地层的研究揭示了该区拥有不同于欧美的特殊性(Hallam 等, 2000; Hautmann 等, 2008), 这究竟表明它的与众不同之处, 还是代表另一种类型, 值得深究. 对新疆准噶尔盆地陆相地层及其所赋存的生物事件的研究正在或将要开展(Sha 等, 2011). 相关工作难度较大, 今后宜加强生物和年代地层学以及与化学、旋回等地层学的精时、交叉研究, 不断精确海、陆相 T-J 界线地层的划分与全球的对比, 为探索这次事件的奥秘做出更多的贡献.

1.3 二叠纪末大灭绝是显生宙最大的一场灾难

发生在距今约 252.28 Ma 的大灭绝是地质历史中最大的一次生物灭绝事件. 它使海洋里约 90%和陆地上约 75%的物种灭绝, 独特的植物群和成煤沼泽消亡, 后生动物礁和层状硅质岩消失, 旧的海陆生态系统几乎崩溃, 全球生物组成和生态结构发生了永久性的变化, 持续 2 亿多年的"古生代演化动物群"被"现代演化动物群"取代(杨遵仪等, 1991; Erwin, 1993, 2006; Yin 和 Zhang, 1996; Jin 等, 2000; Bambach 等, 2002; 方宗杰, 2004a; Yin 等, 2007, 2012; Shen 等, 2011; Payne 和 Clapham, 2012).

自 20 世纪 90 年代起, 这场最大灾难吸引了无数学者的目光, 近年来相关论文数在各大灭绝研究中居于首位. 学者们从多学科角度出发, 对这场灾难的严酷性有了基本共识, 并综合思考众多触发和致命原因, 包括西伯利亚岩浆喷溢(Renne 等, 1995; Wignall, 2001; Kamo 等, 2003; Reichow 等, 2009; Black 等, 2012), 火山活动(殷鸿福等, 1989), 甲烷释放(Korte 和 Kozur, 2010; Ogden 和 Sleep, 2012), CO_2 浓度大增(Jin 等, 2000; de Wit 等, 2002; 曹长群等, 2002; 王玥和曹长群, 2004; Krull 等, 2004; Payne 等, 2004; Kaiho 等, 2009; Cao 等, 2010), 全球温度飙升(Joachimski 等, 2012; Chen 等, 2013), 臭氧层遭破坏(Svensen 等, 2009), 海洋缺氧、毒化或酸化(Wignall, 1996; Wignall 和 Twitchett, 2002; Grice 等, 2005; Cao 等, 2009; Bond 和 Wignall, 2010; Kiessling 和 Simpson, 2011); 陆地干旱, 土壤溃毁, 森林野火频发(Shen 等, 2011; Yin 等, 2012; 沈文杰等, 2012). 外星撞击说因证据问题而未获公认(Becker 等, 2001, 2004; Kaiho 等, 2001, 2002; Farley 等, 2001). 这次史上最大灭绝事件是在多种因素耦合或先后迸发、全球生态系统几乎崩溃时发生的. 至于各因素间的关联性, 尚在探索之中.

华南是三叠系底界(Yin 等, 2001)和二叠系长兴阶底界(Jin 等, 2006)全球层型所在地, 穿越 P-T 界线的海、陆相地层和生物群发育完好, 是研究本次事件最理想的地区. 武汉和南京两个团队为探索事件中的多门类生物(既有宏体化石, 也有微生物、细菌和生物标志物, 如 Xie 等, 2005)演化, 精细研究, 成果丰硕. 由于各类群祖先不同、生活方式有异, 应对恶化环境的情况不同, 且各剖面所处沉积环境有别, 故所揭示的灭绝过程纷繁复杂, 对灭绝型式看法多有差异(图 1). 单幕式强调在二叠纪末发生了一次同时突发的大灾变(Shen 等, 2011); 两幕式主张大灭绝延时较长, 主幕发生在二叠纪末, 另一幕在三叠纪初. 有学者强调不同门类呈现了不同的灭绝型式(方宗杰, 2004b); 还在稍高层位中识别出更强烈、频繁的碳同位素异常(相当于 *I. isacica* 带)(Xie 等, 2007). 上述观点都持有大量材料, 独立证伪, 各抒己见, 为探索地内因素对全球环境和生物界的影响而不断迈上研究的新台阶.

通过深入研究, 产生了一系列饶有兴趣并吸引更多学者去探索的新问题. 例如, 二叠纪末陆、海生态系的剧变是同时还是先后发生的(方宗杰, 2004b; Yu 等, 2008; Shen 等, 2011)? 华南大事件中的火山灰来自于哪里? 西伯利亚玄武岩大喷溢是略早于(Twitchett 等, 2001; Brand 等, 2012)、晚于(Xie 等, 2010)这次大事件还是同时的(Mundil 等, 2004)? 这次大灭绝与大规模主升温事件是同时(Joachimski 等, 2012; Sun 等, 2012)还是稍晚的(Xu 等, 2013)? 二叠纪末与奥陶纪末的大灭绝在型式上有什么异同? 在大事件过程中, 生物群的变化是最鲜活和关键的, 现代演化动物群中占重要位置的双壳纲和头足纲呈现出与众不同的特征(如新生率高, 含危机先驱型), 与古生代占优势的腕足动物等(如缺失复活型, 只剩少量死支漫步型)惨遭衰落的特点反差很大(Rong 和 Shen, 2002; 方宗杰, 2004a, 2004b). 深入研究数量少、不起眼、却在演化转折过程中起关键作用的新生类群, 加强研究不同沉积相区 P-T 界线层中生物群、环境并作精时对比, 尤为重要.

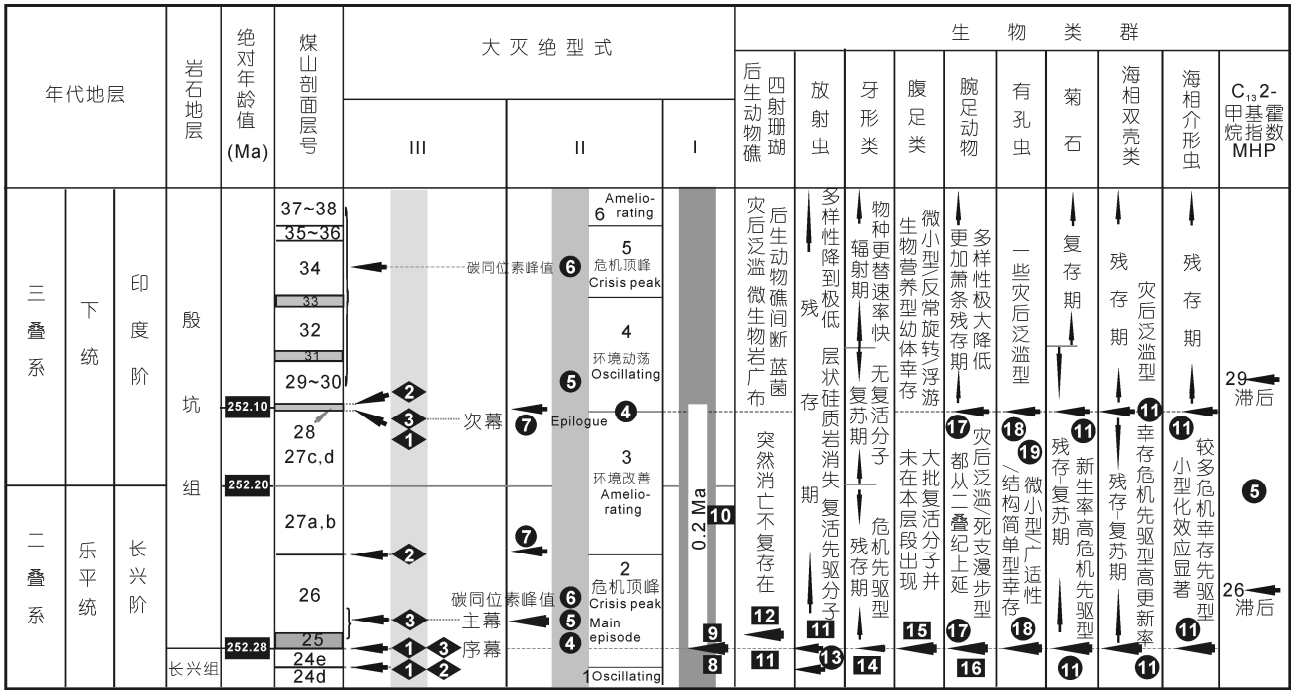

图 1　图示不同学者根据浙江煤山二叠系-三叠系交界地层所识别的二叠纪末生物大灭绝的型式与生物类群的选择性

这次大灭绝的主幕位置得到众多学者的基本认同, 至于是否存在第二幕及其具体位置, 各家、各门类有明显差异. 白色数字代表以下参考文献: 1. 吴顺宝等, 1988; 杨遵仪等, 1991; Yang 等, 1993; Wignall 和 Hallam, 1993; 2. Yin 和 Zhang, 1996; 3. Yin 等, 2007; 4. Yin 等, 2012; 5, 6. Xie 等, 2005, 2007; 7. Wu, 2005; 8. 徐桂荣, 1989; 徐桂荣和童金南, 1991; 9. Jin 等, 2000; Rampino 等, 2000; 10. Shen 等, 2011; 11. 方宗杰, 2004b; 12. Wang 和 Sugiyama, 2000; 13. Feng 等, 2007; 14. 王成源, 2004; 15. 潘华璋, 2004; 16. 孙东立和沈树忠, 2004; 17. Chen Z Q 等, 2005, 2010; 18. Song 等, 2009, 2013; 19. Korchagin, 2011. 绝对年龄值根据 Shen 等 (2011)

1.4　晚泥盆世的生物灭绝率不高, 生态创伤却较剧烈

这次大灭绝发生在晚泥盆世弗拉期与法门期交界, 简称 F-F 大灭绝. 华南的情况基本上反映了全球的大事件(侯鸿飞和王士涛, 1985; Wang 和 Bai, 1988; 季强, 1991). 其主要特点是: (1) 海洋生物明显受创, 陆地生物不明; (2) 多样性大幅度下跌, 约 20%科、50%属和 70%种灭绝; (3) 灭绝选择性强, 腕足类和介形类灭绝率较高(陈秀琴和马学平, 2004; 王尚启, 2004), 几丁虫只剩 1 属(Grahn 和 Paris, 2011), 而放射虫到法门期反而有更大的发展(王玉净和罗辉, 2004); 牙形类灭绝得最晚(Wang 和 Ziegler, 2002; 王成源和 Ziegler, 2004); (4) 浅水生物比深水的受创更重, 珊瑚-层孔海绵成了牺牲品(廖卫华, 2004), 史上规模最大的礁生态系基本毁灭(Copper, 1994; 王向东和沈建伟, 2004); (5) 穿过事件层的碳同位素研究(正负偏移)差别较大(马学平, 2004), 顾兆炎等(2004)的工作支持全球模式(两次正偏移: Joachimski 和 Buggisch, 2002), 反映了全球有机碳埋葬量增加-碳循环变化. 最近 Xu 等(2012)在桂林地区弗拉阶顶部发现碳同位素先正偏移、后负偏移、到法门初期 *Palmatolepis triangularis* 带底界达到最负值.

探索这次大灭绝起因的假说很多, 争论激烈. (1) 气候变化说, Copper(1977, 1986, 1994)认为全球变冷, 热带生态系崩溃是起因, 赞同者不少(Stanley, 1988; McGhee, 1989, 1996); Brand(1989)根据氧同位素测得弗拉期末海水温度高达 40℃(Brand, 1989), 遭到质疑(Hallam 和 Wignall, 1997); Joachimski 和 Buggisch (2002)提出: 热带海水温度从弗拉早期 25℃到晚期升至 32℃, 后碳同位素两次正偏移, 气候变冷, 与大灭绝事件有关(Joachimski 等, 2004, 2009). (2) 海洋变化说, Johnson 等(1985)认为弗拉期末全球海平面上升, 但也有学者认为是相反并导致栖息地丧失、多样性下降; McGhee(1996)证明海退发生在大灭绝之后; 据痕量元素、黄铁矿和有机生物示踪研究, 有学者提出透光带水体缺氧(黑色页岩广布)或贫氧、有毒、咸化

(Wilde 和 Berry, 1984; Walliser, 1985; Buggisch, 1991), 遭 Copper (1986)和 McGhee(1996)质疑; 或被认为是大陆风化使大量富营养物注入海洋所致. (3) 火山或裂谷热液活动说, 如华南(白顺良, 1998; Chen D Z 等, 2005)、东欧(Wilson 和 Lyashkevich, 1996)、德国(Veizer 等, 1997)及哈萨克斯坦、北乌拉尔(Racki, 1998; Racki, 2003; Yudina 等, 2002; 马学平, 2004), 由此带来的硫化物及缺氧事件造成营养限制, 引起大气-水-生物圈重大变化和海洋生态崩溃(Chen D Z 等, 2005). 最近研究表明, 东西伯利亚 Viluy Traps 岩浆活动时代距今 370 Ma, 晚于这次灭绝期(Courtillot 等, 2010). (4) 天体撞击说(McLaren, 1970), 曾广受关注(Wang 等, 1991), 后被质疑(Mcghee 等, 1984); 其中, 瑞典 Siljan Ring 撞击坑, 体量较小, 且其时代(377~378 Ma)与 F-F 界线不吻合(Jourdan 等, 2009); 中国太湖的撞击证据近也被否定(黄志诚和刘冠邦, 2012). (5) 菌藻繁盛说, 认为是引发环境恶化、导致造礁珊瑚-层孔虫灭绝的直接生物杀手(龚一鸣等, 2002; 吴义布等, 2013); 也有不赞同此说的(Shen 等, 2008). 至于各种因素如何关联? 仍不明朗.

总之, F-F 事件是一次突发性的大灾变还是由一系列环境灾变所引发, 还会长期争论(Schindler, 1993; Bambach, 2006). 加强实例研究, 改变陆地生物群和生态系统研究滞后、区域生物地层对比精度, 特别是与化学地层和环境变化的结合精度不足的现状, 尤为重要.

1.5 奥陶纪末生物灭绝率较高, 生态创伤则较弱

作为奥陶系赫南特阶底界全球层型所在地(Chen 等, 2006), 华南拥有穿越奥陶纪末大灭绝完整的生物地层序列和近岸到远岸的沉积相带, 相关成果基本上反映了这个事件的过程与实质, 颇具全球意义(Rong 和 Harper, 1999; 戎嘉余等, 2004; 陈旭等, 2004; Chen X 等, 2005; Rong 等, 2006). 这次大灭绝造成了海洋中约 50%属和 80%种消亡, 灭绝量位居第二; 海洋动物群发生重要变化, "古生代演化动物群"经过"奥陶纪生物大分化"后, 虽在奥陶纪末遭受重创, 但到志留纪仍占统治地位; 生态创伤明显不如白垩纪末和泥盆纪晚期的, 更远比二叠纪末逊色(Droser 等, 1997; McGhee 等, 2004).

奥陶纪末大灭绝由两幕组成几乎没有争议(图 2). 第一幕与冈瓦那大陆冰盖高峰期(Le Heron 等, 2007)同时, 起始于凯迪末期(*Diceratograptus mirus* 带)到赫南特早期(*Normalogratus extraordinarius* 带)(陈旭等, 2004), 新的凉水动物群占领全球许多海区, 先在浅水域、后在深水域栖息. 本幕特点是: (1) 气候变凉, 热带海水表层温度大幅下降(Brenchley, 1984; Brenchley 等, 1994; Trotter 等, 2008; Finnegan 等, 2011,

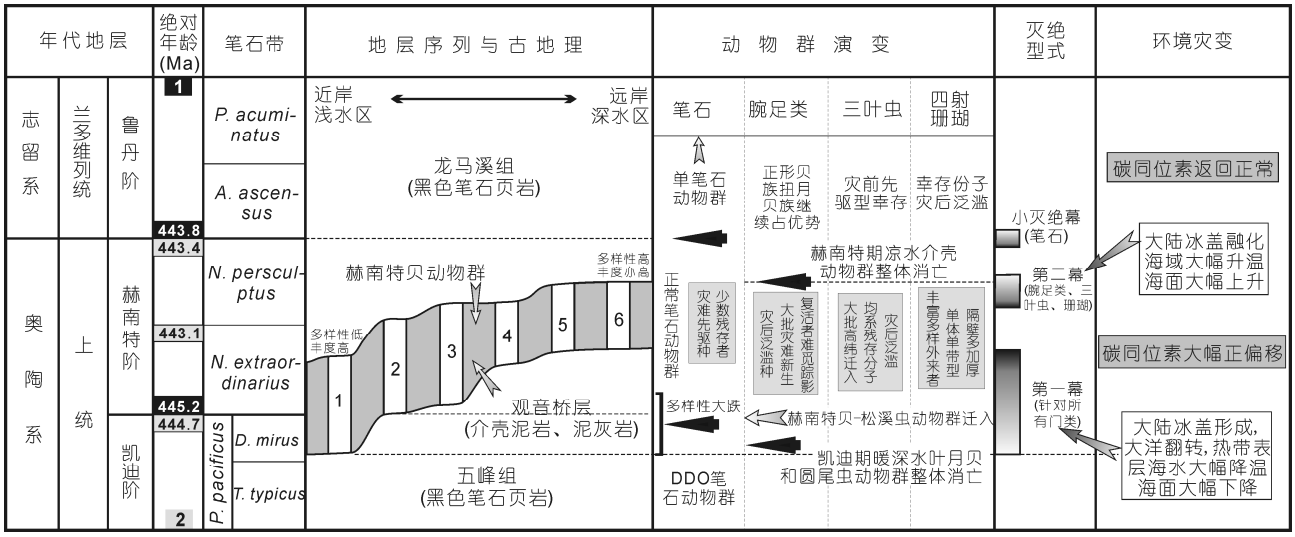

图 2 奥陶纪末生物大灭绝的型式、穿时性、动物群更替和环境灾变的基本特征

资料来自戎嘉余等(2004), 戎嘉余和詹仁斌(2004), 陈旭等(2004), 周志毅等(2004), 何心一和陈建强(2004). 绝对年龄值根据 Gradstein 等(2012)(1)和 Sadler 等(2009)(2), 从中亦可看出奥陶纪和志留纪交界时期的年龄值还不精确、且有争议

2012); 温度速降的时间短, 若依据 Sadler 等(2009)时间值推算, 短于 0.5 Ma. (2) 海平面大幅下降, 陆表海大面积退缩, 栖息地严重丧失(Sheehan, 2001; Herrmann 等, 2004; Sheehan 和 Harris, 2004); 海域深处洋流活跃, 充氧并携带有毒物质的较暖水上涌到大洋表层. (3) 多门类暖水生物遭受重创, 而崭新的凉水赫南特贝动物群(Rong 和 Harper, 1988, 1999; Harper 和 Rong, 1995; 戎嘉余和詹仁斌, 2004)、正常笔石动物群(陈旭等, 2004; Chen X 等, 2005)和三叶虫组合(周志毅等, 2004)广布. (4) 碳、氧同位素曲线均大幅正偏(Brenchley 等, 2003; Chen 等, 2006; Yan 等, 2009).

大灭绝第二幕发生于赫南特晚期之初(*N. extraordinarius* 带上部到 *N. persculptus* 带中部)(陈旭等, 2004), 起因于冰川消融, 回暖快速, 海平面大幅上升, 洋流循环几乎停滞, 浅水海底多严重缺氧, 凉水腕足动物群整体消亡(Rong 和 Harper, 1988; Harper 和 Rong, 1995; Sheehan, 2001; Rasmussen 和 Harper, 2011); 残存的浅水分子成为志留纪三叶虫动物群的基础(周志毅等, 2004); 观音桥层所产丰富的四射珊瑚动物群大部消亡(何心一和陈建强, 2004). 赫南特期末, 单笔石动物群替代了正常笔石动物群(陈旭等, 2004; Chen X 等, 2005, 2006).

优势生物的灭绝型式与冰盖形成与消融、气候先变凉后变暖、海平面大幅先降后升等密切相关; 或更强调缺氧与多硫(Hammarlund 等, 2012). 但这些因素究竟是先后还是同时出现? 是偶然巧合还是有必然联系? 尚不得而知. 对无机碳同位素的研究还有争议. 对奥陶纪末全球温度升降的看法比较一致, 但具体幅度观点不一(Trotter 等, 2008; Finnegan 等, 2011). 尽管认识有差异, 气候变凉则是共识. 温度的速变对漂浮和底栖生物都是致命的. 至于赫南特期内海平面变化的细节还研究得不够(Munnecke 等, 2010). 这次大灭绝与火山活动存在什么关系? 以华南为例, 当华夏与扬子块体再次陆陆碰撞时(戎嘉余等, 2010), 大量火山喷发活动是在凯迪(Katian)晚期才显现出来的, 证据是华南五峰组中发育很多火山灰层(苏文博等, 2006). 从国际上看, 晚奥陶世大火成岩区似也发生在赫南特期之前(Lefebvre 等, 2010). 根据中国的材料, 以下四方面的工作亟待开展: (1) 大灭绝两幕的地质年龄; (2) 大灭绝前后和期间的海水温度; (3) 微生物、细菌和生物标志物; (4) 碳氧氮锶硫等同位素, 以揭示大灭绝的时间值和古海洋物理化学环境的特点.

1.6 大灭绝的生物学意义

显生宙五大生物灭绝的主要特征、型式和可能的触发和致命因素见图 3 所示.

大灭绝淘汰的不仅是一个个物种, 更重要的是杀灭了这些有可能演化出新种及其后裔的整个支系. 与背景灭绝的机制不同, 大灭绝使生物圈原先的生态平衡被基本或彻底打破, 使原有的优势类群(如以恐龙为主的爬行动物)衰落消亡和新的优势类群(如哺乳动物)蓬勃发展, 大大加快了固有的演化(包括消亡甚至成种)、古老的演化生物群消亡和新的演化生物群辐射的速率, 使生命演化的过程和轨迹发生重大变更, 演化趋势出现重大转向, 对地球上的生命演化产生了深远的影响. 假如大灭绝未曾发生, 某些类群便不可能得到发展乃至辐射的机会, 漫长地史和今日的生物群貌会面目全非.

对于大灭绝在生物宏演化过程中的意义的争论, 多是围绕大灭绝的威力而展开的. 两种对立的观点始终贯穿于争论的全过程中. Briggs(1998)认为大灭绝不能重新设定多样性演化的总趋势, 在控制生物多样性时只起着次要作用. Gould 和 Calloway(1980)强调, 大灭绝事件驾驭着生物演化的整个过程和总体型式, 控制着全球显生宙生物多样性演变的长期趋势. 两者似乎体现了渐变论与灾变论之争.

与大灭绝相关、甚至与演化核心理论相关的问题, 在国际上多有争论. 如大灭绝后生物之所以能幸存究竟是运气好还是基因好(Raup, 1991)? 是自然选择还是意外选择(McGhee, 1996)? 对生物特征的选择是有规律可循、还是随机的(Jablonski, 2005)? 是历史偶遇的反映(Gould, 1989)还是更替竞争的产物(Hallam, 1990)? 是采用演化停滞模式还是红皇后假说(生存竞争成功者)(Valentine, 1973)等. 针对上述学术争论, 不妨用中国传统的中庸之道予以解释(戎嘉余, 2006). 生物演化过程精彩纷呈、复杂之极, 任何单一模式都无法包罗万象地去给出合理的解释, 往往是两种对立或多种可能同时存在于自然界中. 例如, 演化的必然与偶然, 宏观与微观, 外因(环境、变化和自然选择)与内因(基因、遗传、变异和适应), 共存与竞争, 群体与个体(甚至分子水平), 遗传与变异, 渐变与突变, 停滞(稳定、慢速)与剧变(灾变), 成种与消亡等. 辐射

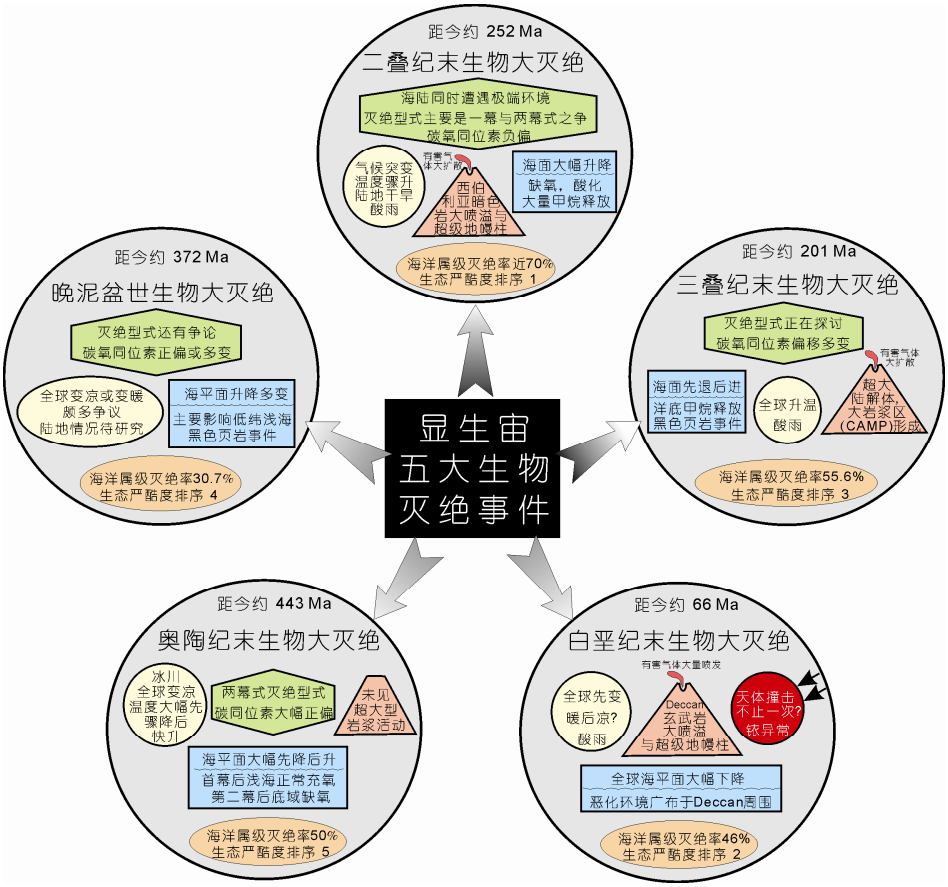

图 3　显生宙五大灭绝事件的起因、海洋属级灭绝率(资料来自 Stanley, 2007)及生态损失量级排序(McGhee 等, 2013)

与灭绝的对立也是如此. 在大灭绝过程中, 生命世界的受挫首先起因于环境的恶化, 其次是生命应对恶化环境的能力; 而在大辐射过程中, 物种多样性的大增源自生物的内因, 关键是具有适宜的环境条件.

环境与生命如同一对矛盾体, 在各种因素的交织中, 双方不断地此消彼涨. 各类矛盾的双方, 大都你中有我, 我中有你, 并非水火不容. 难怪, 连著名的美国演化生物学家 Gould(1977)也说过: 在演化理论中, 大部分伟大的争辩, 最后都得用中庸之道这条金科玉律来解决.

2　思考: 问题与建议

总体上看, 全球生物大灭绝研究领域取得了很多成果, 但也存在着诸多不足, 诸如海相地层的研究明显强于陆相地层, 宏体生物研究远多于微体生物, 环境背景的研讨远强于生物内因的探索, 碳同位素的研究远多于氧等其他同位素方面. 就历次大灭绝事件本身而言, 探讨的深入程度差别也很大. 上述不足, 究其原因, 主要可归纳为以下四个方面.

(1) 基础性: 古生物学, 特别是系统古生物学研究, 有被边缘化的趋势; 化石生物学(Paleobiology)的研究与化石材料的联系有被淡化或忽视的趋势. 这些对于大灭绝的深化研究都是不利的.

(2) 精时性: 年代和化学地层学的合作与精度, 以及与同位素地质年代学的结合, 有些大灭绝研究得较好, 有些还有很多提升的空间.

(3) 综合性: 就生命与环境过程的研究而言, 古生物学、地层学、岩石矿物学、沉积学、地球化学、地质年代学及生物学、生理学、天文学等的综合、交叉与碰撞仍显不足.

(4) 前瞻性: 从生物学和生态学的角度出发, 生物群体对环境恶化的应对策略和适应失败等问题的研究普遍涉足极少; 刚起步的古生理学(Palaeo-

physiology)的研究需要开始关注.

上述诸点中, 有不少也是地球生物学(Geobiology)正在从事的工作. 在地球漫长的演化过程中, 微生物(含细菌、古菌及绝大部分真核生物)起了不可或缺的作用, 却常被遗忘. 了解穿越各灭绝事件的微生物特征和演变对于探讨生物与环境相互作用有重要意义, 关键是思路创新和方法突破(谢树成等, 2006, 2011; 殷鸿福等, 2008, 2009; Luo 等, 2010).

历次大灭绝虽有不少共同特征, 但都是独一无二且不可复制的(戎嘉余和方宗杰, 2004a). 加强对历次大灭绝事件的多类地层学、古生物学及其相关学科的综合研究, 揭示它们独有的特征是我们的任务. 现就如何深化研究拟从以下方面提出看法.

2.1 加强大灭绝研究的基础工作

2.1.1 化石采集与分类研究是根本

生物大灭绝的研究最关键的是化石记录. 化石的大量采集和科学分类则是其中最根本的两项工作. 如果涉及大灭绝研究的数据库缺少专家的认真厘定, 是会令人担忧的. 当前这两项工作有被弱化、甚至忽视的趋势, 实非好现象. 如采集化石的时间不足; 稀有的和不易保存的门类(如奥陶纪的棘皮动物: Jaanusson, 1984)常无人问津; 如何用不同采集和处理方式对待不同保存状况下的化石(如三叠纪的硅化腹足类: Erwin, 2006)? 怎样用谱系发生与分子系统概念和方法进行科学分类(旨在尽量减少误定)? 如何避免真灭绝与假灭绝的混淆? 在重视优势门类的系统古生物学的同时, 如何加大被忽视门类及正常和极端环境下的微生物(如古细菌、真细菌)的研究力度? 均需关注和重视.

2.1.2 精时地层研究是关键

大灭绝研究涉及空间和时间的延伸, 其最重要的途径是对相关地层的仔细划分和精时研究, 如金钉子(GSSP)式的工作和放射性同位素绝对年龄的测定. 生物大灭绝时间的把握甚为重要, 掌握灭绝持续时间的精度, 能对灭绝量值做较客观的评价, 否则会将不同时间段中发生的事情混为一谈. 二叠纪-三叠纪交界期的时间值最近被测定为(252.28±0.08) Ma, 灭绝持续时间少于 20 万年(Shen 等, 2011); 也有学者认为主灭绝发生在煤山剖面 25 层, 即相当于 *Clarkina meishanensis* 带(张克信等, 2009). 白垩纪末大灭绝的研究, 在时间精度上遇到了瓶颈, 许多相关事件的同时性与异时性问题目前还悬在学者的脑海里(Adatte 和 Keller, 2013). 其他如奥陶纪末大灭绝的研究, 也缺乏精确的系列测年数字. 可见, 五大灭绝的发生和延续时间、灭绝速率和频率的工作大有可为. 此外, 区域和全球生物与年代地层研究亟待深化, 需要重视如陆、海相的生物界在环境大灾变时如何关联? 大灾变前后近、远岸和浅、深水的群落如何对比? 环境恶化中碳酸盐岩相与碎屑岩相的地层如何对比? 等问题. 旧的关键信息一旦被可靠地修正后, 就能避免对宏演化事件的误识.

2.1.3 提高化石记录的质量

个别热衷于做乌托邦式演化研究的物理学家曾嘲讽过演化古生物学家, 说他们似乎像集邮者试图发现邮票间的秘密一样在寻找生物演化的规律. 然而, 化石记录因受多种因素的干扰(如沉积、露头、保存、采样和研究程度等)是不完整的(Rong 等, 2006); 有些学者虽认为这对于宏演化研究影响不大(Hannisdal 和 Peters, 2011), 但它仍是使古生物学家处于头疼或尴尬境地的原因之一, 故让化石记录尽可能接近真实乃是古生物学家的职责所在. 以下三方面的工作值得注意.

(1) 大量采集. 当无法获得足够材料时, 不宜直接对获得的多样性数据进行比较分析, 而应采用稀疏化 (rarefaction) 等方法来校正不完备的数据(Rampino 和 Adler, 1998; Rong 等, 2005; Harper 和 Rong, 2008; 黄冰, 2012), 以使多样性相关研究的结果更为客观.

(2) 由于存在模糊效应(Signor-Lipps), 多数情况下化石的真实末现晚于学者观察到的末现值, 需通过统计学上的方法(Strauss 和 Sadler, 1989; Marshall, 1998), 对相关化石的末现值进行评估, 尽量减少模糊效应, 以使其更加接近真实情况.

(3) 全球化石数据库不断诞生, 其成果常涉及宏大的结论; 同时, 生物多样性变化曲线应建立在相对可靠的化石记录上, 创建理论模型固然重要, 但模式是认识事物的方式或工具, 并非研究的目的和意义本身, 对相关信息的有效厘定出现日益淡化的趋势需要重视.

2.2 深化大灭绝事件的研究

2.2.1 多样性丧失程度与生态系统变革匹配吗?

探查生物多样性丧失是大灭绝研究的第一步, 其量值能预测生态冲击的程度; 然而由于生态系十分复杂, 因此多样性丧失常与灭绝事件带来的生态变革不匹配. 如早石炭世晚期(Serpukhovian)的生态冲击大于奥陶纪末的, 但多样性丧失程度却相反(McGhee 等, 2012), 故要关注生态系的重大变革(Droser 等, 1997, 2000; McGhee 等, 2004). 为此, 国外学者识别了由高到低 4 个生态冲击层次: (1) 生态系之间的变化: 旧的彻底崩溃和新的更迭取代; (2) 生态系内部的变化: 尽管遭受破坏, 但缺失新生态系的更迭; (3) 群落型之间或内部的变化: 优势成员永久丧失, 内部结构会被调整; (4) 群落内部的变化: 如新支系的建立. 现将各大灭绝生态冲击度与大灭绝多样性丧失排位如下(Sepkoski, 1996; Stanley, 2007; McGhee 等, 2012, 2013)(表 1).

二叠纪末大灭绝毫无争议地在上述两方面均居首位; 白垩纪末大灭绝的排序差异最大. 事实上, 物种的生态意义至少与维持生态系的物种多样性同样重要, 在三大演化动物群的演替上意义更大. 分类统计不是确定大灭绝严酷性的唯一标准, 还需考虑大灭绝造成的生态危机程度及物种是如何应对恶化环境的? 新的生态系是怎样与新的演化动物群协同演化并使整个生物界得以改变的?

2.2.2 深究大灭绝后的生物世界

大灭绝后的残存与复苏史实既能提供大灭绝规模的证据, 也能提供其后再辐射的源头信息(Larwood, 1988; 戎嘉余等, 1996, 2001; 童金南, 1997; 殷鸿福和童金南, 1997; 戎嘉余和方宗杰, 2004b; Jablonski, 2005; Tong 等, 2007; Chen Z Q 等, 2010; Chen 和 Benton, 2012). Ward(1992)说: “在生物演化历史中, 一个伟大的策略在于从大灭绝事件中幸存下来, 然后面临一个几乎没有竞争的世界”. 现在看来, 这句话对地史中最惨重的二叠纪末巨大灾难而言是最合适的.

(1) 危机先驱型(crisis progenitor)生物. 在大灭绝期间, 抗灾变能力(生理、免疫和代谢等适应性能很强)很强的生物, 顽强地适应了环境恶化的选择压力, 成为灭绝期甚至残存和复苏阶段的重要分子.

(2) 复活生物(Lazarus taxa). 复活分子是通过缩小居群、减少数量和减缩分布的一种极端形式穿越奥陶纪末大灭绝的(Rong 等, 2006), 却在二叠纪末腕足类中完全不见(Rong 和 Shen, 2002). Rickards 和 Wright(2002)认为复活种的概念毫无意义. Rong 等(2006)认为复活分子是为缓解物种在灭绝前后都有记录、残存期间未被发现这一矛盾而存在的, 是残存生物的一部分, 此名有一定的实用意义, 但其作用不宜夸大.

(3) 避难所(refugia). 围绕这个问题有很多争论(Jablonski 和 Flessa, 1986; Vermeij, 1986; Kauffman 和 Harries, 1996), 一个关键是如何识别它. 若个别海域残存某类分子就被定名为避难所, 会很不合适. 奥陶-志留纪交界期腕足类的研究表明, 避难所在残存期的重要性比通常认为的要小(Rong 等, 2006; 戎嘉余和詹仁斌, 2006). 了解幸存种在灭绝后如何减缩其分布, 似比探寻避难所本身更有意义.

(4) 小型化(Liliput effect)(Twitchett, 2007). 这一现象在二叠纪末大灭绝后的海洋底栖生物中似普遍存在(He 等, 2007, 2010), 却未在奥陶纪末第一幕后见及(Huang 等, 2010), 这既反映了这两次环境剧变强度不同, 还反映小型化现象可能与温度显著增高

表 1 显生宙若干次重要灭绝事件在属的多样性危机与生态危机的排序

排序	Sepkoski, 1996		Stanley, 2007		McGhee 等, 2013
1	二叠纪末期	58%	二叠纪末期	68.3%	二叠纪末期
2	奥陶纪末期	49%	三叠纪末期	55.6%	白垩纪末期
3	二叠纪瓜达鲁普期	47%	二叠纪瓜达鲁普期	53.9%	三叠纪末期
4	三叠纪末期	40%	奥陶纪末期	49.1%	晚泥盆世 F/F
5	白垩纪末期	39%	白垩纪末期	45.9%	石炭纪谢尔普霍夫期
6	晚泥盆世 F/F	35%	志留纪罗德洛世	36.4%	奥陶纪末期
7	石炭纪谢尔普霍夫期	24%	晚泥盆世 F/F	30.7%	–
8	志留纪罗德洛世	23%	石炭纪谢尔普霍夫期	26.5%	–
	生物分类多样性危机				生态危机

多有关联.

(5) 微生物岩(Microbialite). 普遍发育微生物岩已成为识别大灭绝的重要标志之一(刘建波等, 2007; Jia 等, 2012). 但区域性的微生物岩是局部环境恶化的产物, 如华南石炭系底部马栏边组(侯鸿飞等, 2011)和北欧上志留统(Calner, 2005; Lehnert 等, 2010).

(6) 灭绝与复苏的选择性. 现代和史前的生物资料展现"弱者"幸存、"强者"灭绝的实例(Myers 和 Knoll, 2001; 戎嘉余和方宗杰, 2004b)值得重视. 不同的灭绝事件和生物本身的特征是似不相关、也非严格随机的(Jablonski, 2005). 残存复苏的情况差异与环境恶化程度密切相关. 不同类群的复苏更是差异很大, 以二叠纪末大灭绝后为例, 菊石、牙形类等先行复苏(方宗杰, 2004a; 王成源, 2004), 而腕足类等(孙东立和沈树忠, 2004)则晚得多. 这是个值得深入探讨的复杂而有趣的问题(Tong 等, 2007; Chen Z 等, 2010; Romano 等, 2013).

(7) 古生态. 大灭绝前后, 海洋生态系的巨变在生物群落中都会有所反映. 华南资料揭示, 二叠纪末前后的腕足类(底栖固着)与双壳类(生态类型多样)的群落在丰度和优势度上的变化; 后者只经历 20 万年率先在较浅水台地和斜坡上、随后在较深水盆地里完成了有重大宏演化意义的生态更替(Chen Z 等, 2010).

(8) 古生物地理. 大灭绝后发生的生物地理区系的格局变化, 与大灭绝的严酷度相关. 研究表明, 奥陶纪末大灭绝后残存复苏期里的腕足类地理分布主要似受控于古纬度, 灭绝前的广布分子在残存期里只见于单一板块或产地(Huang 等, 2012). 二叠纪末大灭绝后呈现世界统一的生物地理区系, 反映了这次环境严酷灾变的极端特征.

2.2.3　大、中、小灭绝有清晰分界吗?

自然界普遍存在着连续系统. 五大灭绝是按多样性丧失程度提出的(Sepkoski 等, 1981; Raup 和 Sepkoski, 1982). 实际上, 还有很多次灭绝程度较低的事件, 如发生在泥盆纪末期、中二叠世末期、早侏罗世末期等事件, 它们与五大灭绝共同组成一个连续系统(图 4). 大、中、小灭绝间的量值差异是渐变的(MacLeod, 2002; Bambach 等, 2004), 且各事件的排序还会随着研究不断深入而发生变化.

应当强调, 中小灭绝同样蕴含着无尽的知识, 对它们的探索会有意想不到的收获. 若仅拘泥于大灭绝研究, 会误以为除此之外的地史是风平浪静的, 让演化功过全由五大灭绝承担是不符合生命过程的. 不同灭绝及其后残存复苏的环境扰动强度、型式和结局都不相同, 如多样性变化, 演化阶段, 优势类群, 各门类、同门类各类群、同类群各分类单元的灭绝与成种速率, 以及海/陆、浅水/深水、暖水/凉水、低纬度/高纬度、土著/广布分子等的差异. 不同灭绝事件就像地史宝库外墙上的一扇扇窗户, 虽大小形状不

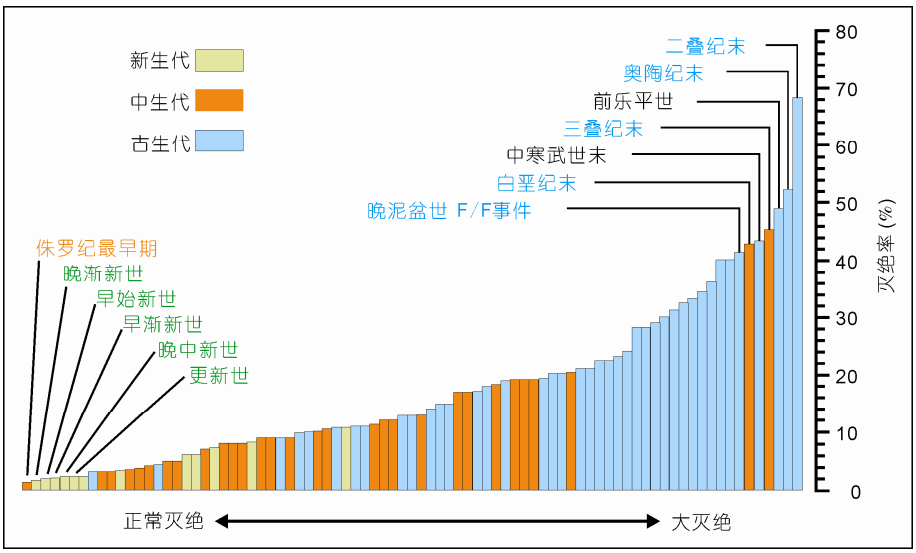

图 4　显生宙海洋无脊椎动物灭绝率排列柱状图

修改自(Macleod, 2002), 表明大、中、小灭绝之间的灭绝量值差异存在渐变性

同, 但透过它们都能看到里面的不同画面. 林林总总的差异的存在正是大灭绝研究的魅力所在, 全面研究一个大事件固然很好, 但是从一个地区、一个门类甚至类群角度研究灭绝, 也会很精彩.

2.3 大灭绝事件原因的解释与启示

2.3.1 如何进一步探索大灭绝的起因

地球是一个极度复杂、非线性、多重的耦合系统, 是一个整体, 牵一发足以动全身(汪品先, 2003). 对复杂系统的行为的解释远比我们想象的要难得多. 虽然, 过分夸大复杂系统对初始条件的敏感性是不妥的(Cilliers, 1998), 但蝴蝶效应(Lorenz, 1972)毕竟客观存在, 不能回避. 正如 10 年前全球变化科学会议上的宣言所说: "全球变化不能简单地用因果关系来理解, 地球系统动力学往往以临界状态和突变来描述"(陈宜瑜等, 2002).

生物大灭绝是由地球系统的多种因素所引起的, 情况异常复杂, 既有触发(triggering)机制, 又有杀灭(killing)机制, 两者经常不易分开. 在各因素中, 聚焦点是: (1) 小行星撞击地球(如白垩纪末); (2) 超大型岩浆喷溢(大火成岩区,可能与超级地幔柱有关, 除奥陶纪末外, 其他大灭绝事件都有一定证据显示); (3) 气候变化(如奥陶纪末的冰期和温度骤降, 二叠纪末的无冰期和温度飙升); (4) 海洋变化(如全球海平面升降、大洋翻转、甲烷释放、海水缺氧、酸化和毒化). 此外, 还有磁极扰动、臭氧层破坏及天外杀手(如彗星雨、宇宙暗物质和宇宙辐射线等)(Abbas 和 Abbas, 1998; Royer 等, 2004). 最近, 在英国伦敦召开的《火山-撞击与大灭绝: 起因和效应》会议(2013)上, 赞成大规模火山活动-小行星撞击和白垩纪末等生物大灭绝之间有密切关系的学者, 或被这个观点所吸引的学者呈现明显增多的趋势.

Erwin(1993)分析二叠纪末大灭绝时, 提出"东方快车谋杀案"的隐喻, 意在表明尽管每个因素都有引起大灭绝的理由, 但许多因素联合起来才最终导致大灾变. 以白垩纪末为例, 除外星撞击外, 还有长期全球气候变化、大规模火山喷发和海洋变化等(Keller 等, 2012). 各种因素均非独立存在. 观点争论之所以那么激烈, 是因为这些因素有复杂的先后或因果关系, 每个触发原因背后都隐伏着更深层的机制, 各种机制(如全球变冷与冰期, 全球变暖与海洋酸化)大多存在着互为关联、牵制、因果的相互正负反馈的系统关系, 加上学者研究的深度和聚焦的角度亦不相同, 各家解释还难使众人信服.

"一个后现代主义者的谋杀"的隐喻或许更适宜于表达这种观点. 该隐喻中被称为后现代主义之父的美国大学教授在自家餐厅里被不同的人同时用 4 种方式谋杀了; 而侦探的结论是谁都没有杀他. 就大灭绝原因讨论而言, 借其表达的含义是我们或许不应该再以寻找某个终极原因或触发机制的视角来审视复杂系统, 而需用系统学或更具体的视角来探讨. 灭绝给予物种的是因地理、气候(尤其温度)和生态等多种因素决定的压力梯度, 经由物种自身的特殊性所反(适)应, 从而产生灭绝的选择性. 我们需要谨慎地分析相关因素及其之间的协同关系, 这比寻找所谓的终极原因更有意义. 但是分析协同关系时, 考虑它们对生物体作用的权重, 探查对生物影响最为直接的因素也是有必要的.

2.3.2 来自化学地层学的证据

碳、氧、锶、硫和氮等同位素的变化与生物大灭绝的关系已成为新世纪相关研究的热门课题之一. 资料表明, 地史时期碳同位素发生过多次大规模偏移事件(图 5), 正偏移的有奥陶纪末(Brenchley 等, 1994, 2003; Wang 等, 1995)、志留纪温洛克世与罗德洛世(Calner 和 Eriksson, 2006; Kaljo 和 Martma, 2006; Calner 等, 2008; Cramer 等, 2011)、晚泥盆世 F-F 交界期(Joachimski 等, 2004)、二叠纪瓜达鲁普世末(Chen B 等, 2011)等; 负偏移的有石炭纪中期(Serpkhovian)(Mii 等, 1999, 2001; Saltzman, 2005; Grossman 等, 2008)、二叠纪末(Cao 等, 2010; Shen 等, 2011; Joachimski 等, 2012)、古近纪古新世和始新世之交(Zachos 等, 2006; Jardine, 2011)等. 在这些事件中, 有些与大灭绝相关, 有些则无关; 有些正偏移时与大灭绝吻合, 如奥陶纪末期; 有些正偏移时却未发生大灭绝, 如罗德洛世(似与南美冰川沉积有关, 见 Diaz-Martinez 和 Grahn, 2007). 可以想见, 这里还有许多奥秘没有揭开.

强烈的碳同位素正、负偏移事件是否与气候变化有关? 隐生宙埃迪卡拉纪晚期(在华南相当于陡山沱组上部)大型带刺疑源类的群体灭绝, 可能与当时的

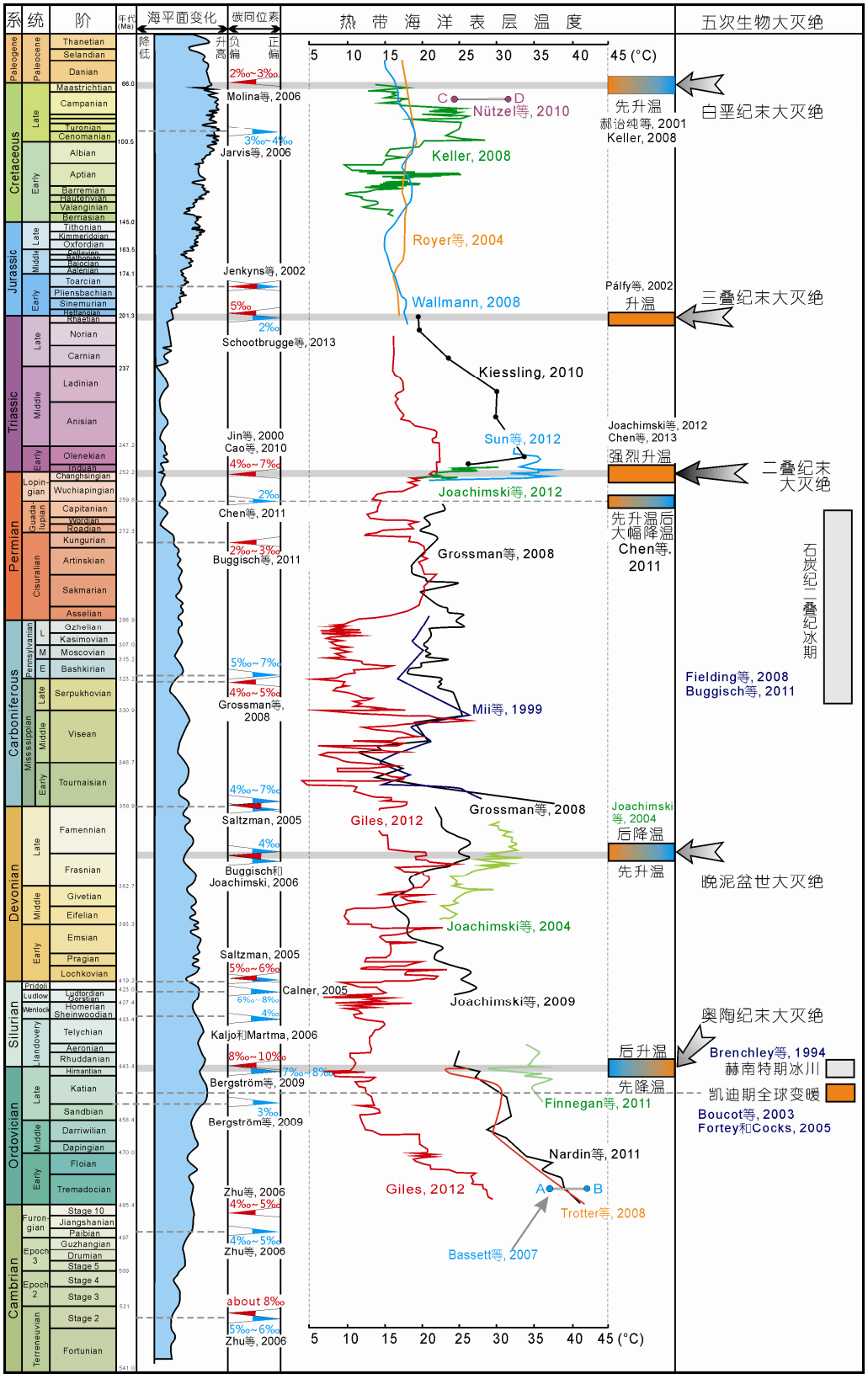

图 5　显生宙五次生物大灭绝事件、全球热带海洋表层温度变化曲线、海平面升降曲线、部分时期碳同位素偏移和冰期位置

Giles(2012)的氧同位素数据来源于腕足动物壳体，其他多来自牙形类化石. 除侏罗纪到古近纪(时间值压缩到 1/3)外，其余各纪地质年代按持续时间比例绘制(Gradstein 等, 2012). 碳同位素(多为无机碳)正、负偏移似分别与温度的降、升一致(如奥陶纪末与二叠纪末的大灭绝)，但其幅度与温度升降幅度多有不同，有些偏移较大的，温度变化却不大，更未引发生物大灭绝，如志留纪温洛克世早期和罗德洛世晚期. 本图所示的显生宙热带海水表层温度均介于 5~45℃

冰期有关, 而同期却发生了史前最大的一次碳同位素负偏移事件(Zhu 等, 2007), 这与二叠纪末的负偏移(无冰期, 全球气温骤升)的情况截然相反. 奥陶纪末大陆冰盖形成, 全球变冷, 但碳同位素却呈现强烈正偏移, 与埃迪卡拉纪的情况相悖. 这是否意味着显生宙与隐生宙大气和海洋背景有着重大差异? 作为古生物学者, 很想知道产生碳同位素大幅正负偏移的原因是什么? 是气候变化, 大规模火山喷发, 深海氧化, 甲烷释放, 成岩作用, 还是其他什么所引发? 其正负偏移及幅度大小与生物多样性、其他同位素指标的变化又有什么关联?

2.3.3 史前全球气候变化的启示

单一因素难以承担引发大灭绝的全部责任, 已成为许多学者的共识. 但在诸多因素中, 古气候的变化不可忽视(Veizer 等, 2000; Berner 和 Kothavala, 2001; Berner, 2002; Stanley 和 Powell, 2003; Giles, 2012). 本文之所以重视古温度, 一方面是强调由多种因素触发的温度剧变是引发生物大灭绝的重要因素之一, 因为许多资料显示史前温度剧变确实重创了生物群, 诚然, 它是通过生态系统的重大变化直至崩溃而导致许多生物难以适应的结果; 另一方面还考虑到: (1) 国际上用氧同位素测定古温度的工作, 尤其与碳同位素相比, 显得滞后且薄弱; (2) 近年发表的相关成果, 绝大多数系外国学者所为, 鼓励中国年轻学者根据中国材料做出世界水平的成果, 刻不容缓.

测定古温度的方法很多, 如用全岩(碳酸盐岩、磷酸盐岩)、石盐中的气泡、或钙质壳化石来测定氧同位素, 有些做得较好, 有些被怀疑过. 实际情况是, 不同块体、相区、剖面及不同门类、类群、属种, 甚至同一批样品、不同优秀实验室, 做出的结果都会不一样, 关键在于要多做和精做. 近年来由于技术方法的革新产生了新的效果, 如基于牙形类化石测定古温度的方法(Joachimski 等, 2004, 2006, 2012; Chen 等, 2011).

地球温度, 如其他诸多因素一样, 极大地影响着生物的诞生、消亡和演化. 就隐生宙的海水温度而言, 存在着两种观点: (1) 总体在不断下降, 32 亿年前的大洋温度高达 55~85℃(Knauth 和 Lowe, 2003), 到 8 亿年前, 明显下跌(Knauth, 2005); (2) 表层水温都在 10~33℃游走(Jaffrés 等, 2007). 一项新的研究表明, 34.2 亿年前南非海水温度并未超过 40℃(Hren 等, 2009). 来自中国学者的一项新的实验测定, 四川埃迪卡拉系灯影组沉积时海洋表面的水温约 39.4℃(Meng 等, 2011). 隐生宙占地史总长度的 88%, 认识这个漫长时期的气候演变还需做更多的基础工作.

显生宙的情况受到更多学者的关注. 图 5 展示显生宙热带海洋表层水温的变化曲线, 其中温度剧变和极端温度两个数值应引起关注. 从笔者掌握的资料分析, 海水表层温度最多骤升 10℃以上(如二叠纪末)、骤降 5~8℃左右(奥陶纪末), 届时都发生了生物大灭绝(图 5). 早古生代, 尤其是奥陶纪的情况很有意思: 寒武纪末期热带海水表层温度约 42℃, 早奥陶世晚期约 37℃, 中奥陶世早期降至 32~34℃, 一直持续到晚奥陶世, 前后约 20 Ma, 正处于生物大辐射期, 多门类无脊椎动物遇到了最适宜于繁衍的温度条件(Bassett 等, 2007; Trotter 等, 2008; Nardin 等, 2011). 到奥陶纪末, 水温骤降, 发生了显生宙最早的生物大灭绝.

又如, 古新世与始新世之交发生过极热事件(PETM), 全球表均温度增高 5~6℃, 高、低纬区间温度梯度减小, 增温初始时间少于千年甚至只有 200 年(Kennett 和 Stott, 1991; Zachos 等, 2001). 在温度飙升过程中, 不同海、陆生物类群的差异适应明显, 如灭绝(如底栖有孔虫, Kennett 和 Stott, 1991; Kaiho 等, 1996)、辐射(哺乳动物奇蹄类、偶蹄类、啮齿类、灵长类新属种大爆发, Gingerich, 2003)、大迁徙(陆生脊椎动物, Smith 和 Botha, 2005)和小型化(Gingerich, 2003), 甚至未发生重大变化(如浮游有孔虫)(陈祚伶和丁仲礼, 2011).

上述情况表明, 温度变化是生物时空分布的关键控制因素之一. 笼统地说"由全球气候变暖或变冷引发生物大灭绝"是不合适的(表 2). 笔者的意思在于说明气候变化未必一定引发生物的大灭绝, 关键是围绕温度变化的 4 个方面(图 6): (1) 事件之前的温度是高是低? (2) 温度剧变的幅度是大是小? (3) 温度剧变的时间历程是长是短? (4) 温度剧变的频率是高是低? 至于全球温度的剧烈变化是否与地外(如地球公转轨道偏心率改变, 小行星撞击)、地内(如陆块位移、大火成岩区)和冰期(Caputo 和 Crowell, 1985)相关, 尚无定论.

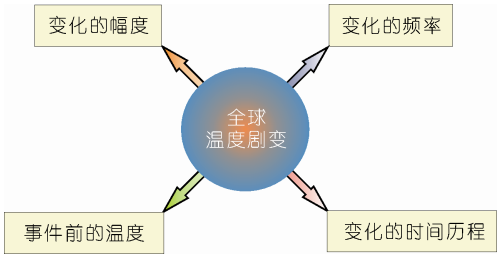

图 6　图示是否引发生物界大变化(大灭绝或大辐射)的全球温度剧变的四要素

2.3.4　现代生物对温度的需求

现代生物学研究表明, 生物适宜于在一定温度环境下生存. 例如, 现代海洋中的珊瑚常分布在 34°N 内(Kiessling 等, 2007), 当夏温增高 1℃时, 珊瑚会因白化(似与共栖的虫黄藻实质性地减少有关)而死亡(Hughes 等, 2003). 多细胞生物在超过 50℃时很难存活; 真核和原核微生物的温度上限在 65~105℃; 适应温度最高的是原核生物. 液态生命温度的上界尚未确定, 有些可达 110~200℃. 尽管氨基酸和核酸超过 200℃时即遭破坏(Brock 和 Freeze, 1969; Reysenbach 等, 2001), 但个别的竟可到 350℃(Corliss 等, 1979). 宏体生物中绝大多数都适宜于零度与 50℃之间存活.

2.3.5　小结

在 40 多亿年里, 地球上发生过无数次规模不同、性质各异的灾变事件和级别不同、影响不一的生物事件. 生物灭绝的关键在于环境变化的范围是否在生物的生态、生理、生殖和生化等的阈值内. 当多种因素耦合、环境恶化至超出多数物种生存承载能力时, 哪怕它们的居群规模再大、数量再多、抗灾变能力再强, 都难逃厄运. 与此同时, 各种因素再怎样多变、再怎样折腾, 都没有让地球上的生命全部消亡, 使地球成为一个死寂的星球(图 7).

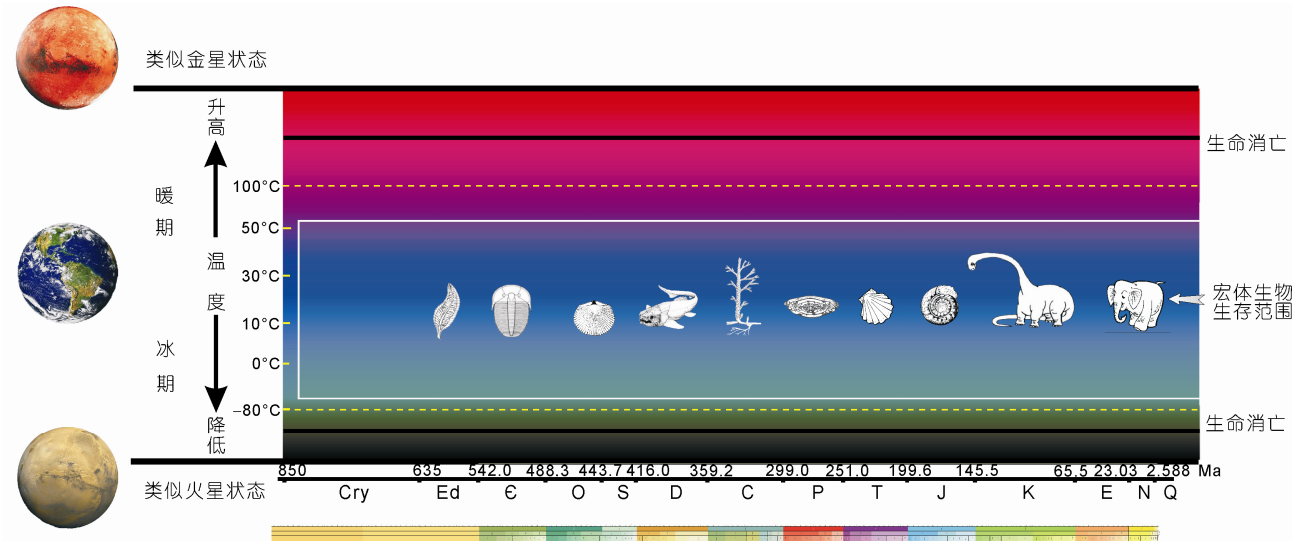

图 7　显生宙以来全球气候(特别是温度)变化均未突破地球生命存活的阈值

表 2　显生宙若干次生物大事件与温度变化幅度及持续时间的关系

温度变化	原先温度	变化幅度	变化延续时间	生物大事件	参考文献
↑	约 23℃	8~12℃	少于 20 万年	二叠纪大灭绝	Joachimski 等, 2012
↓	约 10℃	5~6℃	约 5~6 千年	PETM 极热事件	Zachos 等, 2001
↑	约 28℃	5~8℃	数十万年	奥陶纪末大灭绝	Finnegan 等, 2012
↓	约 42℃	10~16℃	约 2000 万年	奥陶纪生物大辐射	Trotter 等, 2008

2.4 重视生物应对灾变环境的研究

物种面临的最大生存挑战是如何全身总动员, 完美适应变化的环境. 在恶化环境有害因素的刺激下, 如何保持自身适应的稳定状态. 在适应各种环境变化中, 涉及的因素很多, 包括温度的剧变. 物种有适应温度变化的能力, 如自身改变生物钟、变换体型形态(如小型化)和栖息地, 提前或推迟开花(如芥末植株)或产卵时间(如鲑鱼)以增强后代的适应环境变化的能力. 一旦跟不上步伐, 就会导致数量减少、竞争优势锐减, 甚至于衰亡. 所以, 气候变化是否在物种承受阈值之内是值得加强研究的.

环境恶化带给物种的选择压力是通过物种的生理解剖结构及其功能、生态适应性、繁殖、免疫等能力而体现的. 环境正常时, 普适性、高存活率、生存机遇多的类型具有生存优势; 这些特征在遭遇灾变环境时是否还起作用, 关键是对恶化环境的忍耐度(tolerance)和适应度(fitness)(戎嘉余等, 2004). 探索它们的表现和作用, 古生物学家开始用新的视野、向新的方向拓展了(Jablonski, 2005). 然而, 大灭绝是如此之复杂, 如下重要问题靠单一学科的研究已显得力不从心了.

(1) 分类单元: 有些学者已将视角转移到"系统发生大灭绝"的研究中(Heard 和 Mooers, 2002), 将归于相同较高分类单元(如科级)的属种, 结合分支系统学(cladistic systematics)进行灭绝系统学研究, 旨在揭示灾变环境对物种在系统学上的影响.

(2) 居群(population): 不断应用的居群生态学方法(Hallam, 1972; Valentine, 1973; Dodd 和 Stanton, 1990; 王雪, 1995; 李荣玉, 1996; Servais 等, 2004; Tomasovych, 2004; Huang等, 2010, 2013; 黄浩, 2011)已成为古生态学理论和实践的重要组成部分. 如居群结构常能反映物种的健康状况, 为其生存环境提供间接证据. 由于物种的灭绝是以居群为单位被施加作用的, 居群结构及分布会发生重要变化(Vermeij, 1986). 若从优势种居群结构及其伴生的其他居群多样性入手, 可以得到它所归属的群落生态信息, 进一步了解大灭绝中或稍后的生物应对灾变环境的细节.

(3) 古生理学: 解剖与生理特征虽已在古脊椎动物研究中得到应用, 但就大灭绝而言, 主要门类的生理变化却鲜为人知. 若能得到灭绝前、后其新陈代谢、摄食、营养和呼吸等是否经历过窒息或硫化物毒素等受创过程的证据(Clarke, 1993; Huey 和 Ward, 2005; Knoll 等, 2007), 会把大灭绝研究推向新的高度.

(4) 异时发育(Heterochrony): 识别物种在幼型形成(paedomorphosis)、过型形成(peramorphosis)和幼态持续(neoteny)之间的差异颇为重要. 三叶虫的异时发育已有许多实例研究(McNamara 等, 2003, 2006, 2009), 但涉及大灭绝的尚未见及. 对优势种或稀有种进行这方面研究将加深对物种在大灭绝过程中演变的理解.

(5) 无脊椎动物的幼虫对温度的反应过程复杂, 知之甚少. 幼体的新陈代谢往往对温度极为敏感, 如在凉水中的发育速度远比在暖水中慢. 海水温度对幼虫扩散起着至关重要的作用, 当水温上升 1℃, 暖水中的幼虫迁移的距离会缩短, 这在 15℃以下时更明显.

3 结语: 总结与展望

地球系统中许多固有的条件(如阳光、水和氧气)孕育了生物界诞生并进而演化. 历次大灭绝及其后的残存与复苏, 除共性外, 各自起因、过程、型式、结局均复杂多变, 特色显著, 差异很大.

环境剧变使生物不得不动员全身力量(如遗传、免疫、生理、生殖和生态等)来应对, 当这种变化超过大批物种的生存临界值时, 大灭绝便不可避免. 温度剧变重创生态系统或使之崩溃, 严重破坏生物的生理机能对恶化环境的适应和居群生殖的延续, 是大灭绝互有牵连的诸多因素中关键的控制因素之一.

史前大灾变导致大灭绝的史实给人类敲响了警钟. 保护环境是地球上每个人的责任.

我国拥有丰富的地层、古生物材料. 为深化大灭绝研究, 地层古生物学家需要与沉积学、地质年代学、地球化学、现代生物学和天文学等不同学科领域的专家合作, 探索环境剧变的起因与过程及生物应对灾变环境时的忍耐度和适应度. 与外因的探索相比较, 生物内因的研究远欠火候. 与海相研究相比较, 穿越陆相地层序列的后四大灭绝事件研究也欠火候. 期盼中国学者今后在相关研究中做出优秀成绩.

选准和集中研究目标, 应用新技术、新方法, 探索发生在同一时期的生物多样性危机事件, 避免把不同时期的生物与环境变化"混为一谈". 期盼大灭

绝研究的时间精度越来越高、空间范围越来越广、学科交叉越来越宽、研究程度越来越深. 生物大灭绝研究已取得了丰硕的成果, 但还有许多问题需要探索. 任重而道远!

致谢 殷鸿福院士和沈树忠研究员提出了宝贵的审稿意见. 殷鸿福、方宗杰、沙金庚、沈树忠、谢树成、王向东、邓涛、朱茂炎、李建国、孟凡巍和吴荣昌等老师热情提供文献资料或讨论有关问题, 使笔者受益匪浅. 王光旭绘制部分插图.

参考文献

白顺良. 1998. 泥盆纪弗拉阶-法门阶事件的化学－生物地层学研究. 北京大学学报(自然科学版), 34: 363–369
曹长群, 王伟, 金玉玕. 2002. 浙江煤山二叠-三叠系界线附近碳同位素变化. 科学通报, 47: 302–306
陈秀琴, 马学平. 2004.华南晚泥盆世腕足动物的灭绝和复苏. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 317–356
陈旭, 樊隽轩, Melchin M J, 等. 2004.华南奥陶纪末笔石灭绝及幸存的进程及机制. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 9–54
陈宜瑜, 陈泮勤, 葛全胜, 等. 2002. 全球变化研究进展与展望. 地学前缘, 9: 11–18
陈祚伶, 丁仲礼. 2011. 古新世-始新世极热事件研究进展. 第四纪研究, 31: 937–950
方宗杰. 2004a.华南二叠纪末大灭绝后双壳类的宏演化阶段. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 647–700
方宗杰. 2004b.二叠纪-三叠纪之交生物大灭绝的型式、全球生态系统的巨变及其起因. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 785–928
顾兆炎, 许冰, 刘强, 等. 2004. 华南泥盆纪弗拉期-法门期之交碳酸盐沉积物同位素记录. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 457–472
郝诒纯, 郭宪璞, 叶留生, 等. 2001. 塔里木盆地西南地区海相白垩系-第三系界线. 北京: 地质出版社. 108
何心一, 陈建强. 2004. 扬子区奥陶纪晚期四射珊瑚的大灭绝. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 153–168
侯鸿飞, 王士涛. 1985. 中国泥盆纪古地理. 古生物学报, 24: 186–197
侯鸿飞, 周怀玲, 刘建波. 2011. 湖南台地泥盆纪末绝灭事件后的微生物沉积. 地质学报, (1): 145–156
黄冰. 2012. 浅谈稀疏标准化方法(Rarefaction)及其在群落多样性研究中的应用. 古生物学报, 51: 56–64
黄浩. 2011. 基于居群变异的(鲛)种鉴定——以 *Eopolydiexodina* 为例. 中国科学: 地球科学, 41: 1416–1423
黄志诚, 刘冠邦. 2012. 论"太湖冲击坑溅射物"——来自太湖现代沉积物中铁质结核的证据. 高校地质学报, 18: 379–389
季强. 1991. 华南弗拉斯阶-法门阶界限层牙形刺生物地层研究——兼论弗拉斯-法门期生物灭绝事件. 中国地质科学院院报, 23: 115–127
龚一鸣, 李保华, 司远兰, 等. 2002. 晚泥盆世赤潮与生物集群绝灭. 科学通报, 47: 554–560
李荣玉. 1996. 黔西北晚奥陶世 *Dalmanella testudinaria* 及 *Dorytreta longicrura*(腕足类)居群动态学研究. 古生物学报, 35: 752–765
廖卫华. 2004.华南晚泥盆世弗拉期-法门期之交大灭绝后珊瑚群的复苏. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 259–280
刘建波, 江琦洋一, 杨守仁, 等. 2007. 贵州罗甸二叠纪末生物大灭绝事件后沉积的微生物岩的时代和沉积学特征. 古地理学报, 9: 473–486
马学平. 2004.华南泥盆纪弗拉期-法门期之交的生物灭绝及相关沉积-地化事件. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 409–436
潘华璋. 2004. 二叠纪至中三叠世腹足类灭绝与复苏评述. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 719–729
戎嘉余. 2006.前言. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等, 主编. 生物的起源、辐射与多样性演变–华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社. 824–826
戎嘉余, 陈旭, 周志毅, 等. 2004.华南奥陶纪－志留纪之交常见生物类群如何应对灾变环境. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 235–256
戎嘉余, 方宗杰. 2004a.华南古生代三次大灭绝及其后残存与复苏的分析对比. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 931–1019

戎嘉余, 方宗杰. 2004b.论大灭绝的内涵和“将古论今”的思维方式. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 1019–1027
戎嘉余, 方宗杰. 2004c. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据(上、下卷). 合肥: 中国科学技术大学出版社. 1087
戎嘉余, 方宗杰, 陈旭, 等. 1996. 生物复苏——大灭绝后生物演化历史的第一幕. 古生物学报, 35: 259–271
戎嘉余, 方宗杰, 廖卫华. 2001. 华南史前海洋生物大灭绝与复苏之初探.台中: 国立自然历史博物馆, 459–474
戎嘉余, 詹仁斌. 2004.华南晚奥陶世腕足动物的大灭绝. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 71–96
戎嘉余, 詹仁斌. 2006. 论大灭绝后的幸存类型、复活效应与避难所. 地学前缘, 13: 187–198
戎嘉余, 詹仁斌, 许红根, 等. 2010. 华夏古陆于奥陶–志留纪之交的扩展证据和机制探索. 中国科学: 地球科学, 40: 1–17
沈文杰, 张华, 孙永革, 等. 2012. 二叠纪-三叠纪界线大火燃烧的地层记录: 研究进展回顾与评述. 地球科学进展, 27: 613–623
苏文博, 李志明, 史晓颖, 等. 2006. 华南五峰组–龙马溪组与华北下马岭组的钾质斑脱岩及黑色岩系——两个地史转折期板块构造运动的沉积响应. 地学前缘, 13: 82–95
孙东立, 沈树忠, 2004. 华南二叠纪-三叠纪腕足动物多样性模式. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 543–569
童金南. 1997. 华南古生代末大灭绝后的生态系复苏. 地球科学, 22: 373–376
汪品先. 2003. 我国的地球系统科学研究向何处去. 地球科学进展, 18: 837–851
王成源, Ziegler W. 2004.华南桂林地区泥盆纪弗拉期-法门期之交牙形刺的集群灭绝及其后的复苏. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 281–316
王成源. 2004. 华南二叠系-三叠系与泥盆系弗拉阶-法门阶界线层牙形刺的灭绝与复苏的对比研究. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 731–748
王尚启. 2004. 晚泥盆世介形类豆石目的大灭绝. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 357–366
王向东, 沈建伟. 2004.华南晚泥盆世-早石炭世生物礁的灭绝和复苏. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 367–380
王雪. 1995. 滇东曲靖上志留统关底组若干腕足动物居群的生态特征. 古生物学报, 34: 742–754
王玉净, 罗辉. 2004.华南晚泥盆世弗拉期-法门期大灭绝事件中放射虫动物群的兴衰. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 381–408
王玥, 曹长群. 2004. 华南古生代-中生代之交生物大灭绝评述. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 749–772
吴顺宝, 李庆, 王薇薇. 1988. 四川华蓥山二叠纪与三叠纪之交沉积特征及动物群变化. 现代地质, 2: 375–385
吴义布, 冯启, 龚一鸣. 2013. 菌藻类繁盛是泥盆纪珊瑚-层孔虫礁生态系消失的生物杀手. 中国科学: 地球科学, 43: 1156–1167
谢树成, 龚一鸣, 童金南, 等. 2006. 从古生物学到地球生物学的跨越. 科学通报, 51: 2327–2336
谢树成, 殷鸿福, 史晓颖, 等. 2011. 地球生物学: 生命与地球环境的相互作用和协同演化. 北京: 科学出版社. 345
徐桂荣. 1989. 二叠纪末类群绝灭的灾变性质. 中国科学技术协会学会工作部, 天地生综合研究进展—第三届全国天地生相互关系学术讨论会论文集. 北京: 中国科学技术出版社. 91–96
徐桂荣, 童金南. 1991. 时间对比与集群灭绝事件. 见: 杨遵仪, 吴顺宝, 殷鸿福, 主编. 华南二叠-三叠纪过渡期地质事件. 北京: 地质出版社. 127–138
杨遵仪, 吴顺宝, 殷鸿福. 1991. 华南二叠-三叠纪过渡期地质事件. 北京: 地质出版社. 190
殷鸿福, 黄思骥, 张克信, 等. 1989. 华南二叠-三叠纪之交的火山活动及其对生物灭绝的影响. 地质学报, 63: 169–181
殷鸿福, 童金南. 1997. 地史转折期的生态系. 地学前缘, 4: 111–116
殷鸿福, 谢树成, 秦建中, 等. 2008. 对地球生物学、生物地质学和地球生物相的一些探讨. 中国科学 D 辑: 地球科学, 38: 1473–1480
殷鸿福, 谢树成, 童金南, 等. 2009. 谈地球生物学的重要意义. 古生物学报, 48: 6–14
殷鸿福, 徐道一, 吴瑞堂. 1988. 地质演化突变观. 武汉: 地质大学出版社. 210
张克信, 赖旭龙, 童金南, 等. 2009. 全球界线层型华南浙江长兴煤山剖面牙形石序列研究进展. 古生物学报, 48: 474–486
赵资奎, 毛雪瑛, 柴之芳, 杨高创, 张福成, 严正. 2009. 广东省南雄盆地白垩纪-古近纪(K/T)过渡时期地球化学环境变化和恐龙灭绝: 恐龙蛋化石提供的证据. 科学通报, 54: 201–209
周志毅, 袁文伟, 韩乃仁, 等. 2004.扬子陆块奥陶纪末期–志留纪早期三叶虫的灭绝和复苏. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 127–152
Abbas S, Abbas A. 1998. Volcanogenic dark matter and mass extinctions. Astropart Phys, 8: 317–320

Adatte T, Keller G. 2013. Chicxulub impact and the KT breccia from North America to Brazil: Stratigraphy, age, nature and origin. London: Abstracts of Volcanism, Impacts and Mass Extinctions, 20

Alvarez L W, Alvarez W, Asaro F, et al. 1980. Extraterrestrial causes of the Cretaceous-Tertiary extinction. Science, 208: 1095–1108

Archibald J D, Clemens W A, Padian K, et al. 2010. Cretaceous Extinctions: Multiple Causes. Science, 328: 973–973

Bambach R K, 2006. Phanerozoic biodiversity mass extinctions. Annu Rev Earth Planet Sci, 34 : 127–155

Bambach R K, Knoll A H, Sepkoski J J. 2002. Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm. Proc Natl Acad Sci USA, 99: 6854–6859

Bambach R K, Knoll A H, Wang S C. 2004. Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity. Paleobiology, 30: 522–542

Bassett D, Macleod K G, Miller J E, et al. 2007. Oxygen isotope composition of biogenic phosphate and the temperature of Early Ordovician seawater. Palaios, 22: 98–103

Becker L, Poreda R J, Basu A R, et al. 2004. Bedout: A possible End-Permian impact crater offshore of Northwestern Australia. Science, 304: 1469–1476

Becker L, Poreda R J, Hunt A G, et al. 2001. Impact event at the Permian-Triassic boundary: Evidence from extraterrestrial noble gases in fullerenes. Science, 291: 1530–1533

Beerling D. 2002. Palaeoclimatology: CO_2 and the End-Triassic mass extinction. Nature, 415: 386–387

Benton M J. 1993. Reptilia. In: Benton M J, ed. The Fossil Record 2. London: Chapman and Hall. 681–715

Benton M J, Harper D A T. 2009. Introduction to Paleobiology and the Fossil Record. Oxford: Wiley-Blackwell. 592

Bergström S M, Chen X, Gutierrez-Marco J C, et al. 2009. The new chronostratigraphic classification of the Ordovician System and its relations to major regional series and stages and to delta C-13 chemostratigraphy. Lethaia, 42: 97–107

Berner R A. 2002. Examination of hypotheses for the Permo-Triassic boundary extinction by carbon cycle modeling. Proc Nat Acad Sci USA, 99: 4172–4177

Berner R A, Kothavala Z. 2001. GEOCARB III: A revised model of atmospheric CO_2 over phanerozoic time. Amer J Sci, 301: 182–204

Black B A, Elkins-Tanton L T, Rowe M C, et al. 2012. Magnitude and consequences of volatile release from the Siberian Traps. Earth Planet Sci Lett, 317: 363–373

Blackburn T J, Olsen P E, Bowring S A, et al. 2013. Zircon U-Pb geochronology links the End-Triassic extinction with the Central Atlantic Magmatic Province. Science, 340: 941–945

Bond D P G, Wignall P B. 2010. Pyrite framboid study of marine Permian-Triassic boundary sections: A complex anoxic event and its relationship to contemporaneous mass extinction. Geol Soc Am Bull, 122: 1265–1279

Bonis N R, Ruhl M, Kurschner W M. 2010. Climate change driven black shale deposition during the End-Triassic in the western Tethys. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 290: 151–159

Boucot A J, Rong J Y, Chen X et al. 2003. Pre-Hirnantian Ashgill climatically warm event in the Mediterranean region. Lethaia, 36: 119–132

Brand U. 1989. Global climatic changes during the Devonian-Mississippian-Stable isotope biogeochemistry of brachiopods. Glob Planet Change, 75: 311–329

Brand U, Posenato R, Came R et al. 2012. The End-Permian mass extinction: A rapid volcanic CO_2 and CH_4-climatic catastrophe. Chem Geol, 322-323: 121–144

Brenchley P J. 1984. Fossils and Climate. Wiley: Chichester. 368

Brenchley P J, Carden G A, Hints L, et al. 2003. 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, 115: 89–104

Brenchley P J, Marshall J D, Carden G A F, et al. 1994. Bathymetric and isotopic evidence for a short-lived Late Ordovician glaciation in a greenhouse period. Geology, 22: 295–298

Briggs J C. 1998. Thinking of biology: Biotic replacements-extinction or clade interaction? BioScience, 48: 389–395

Brock T D, Freeze H. 1969. *Thermus aquaticus* gen. n. and sp. n. a nonsporulating extreme thermophile. J Bacteriol, 98: 289–297

Buggisch W. 1991. The global Frasnian-Famennian "Kellwasser Event". Geol Rund, 80: 49–72

Buggisch W, Joachimski M M. 2006. Carbon isotope stratigraphy of the Devonian of Central and Southern Europe. Paleogeogr Paleoclimatol Plaeoecol, 240: 68–88

Buggisch W, Wang X D, Alekseev A S et al. 2011. Carboniferous-Permian carbon isotope stratigraphy of succesions from China (Yangtze platform), USA (Kansas) and Russia (Moscow Basin and Urals). Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 301: 18–38

Calner M. 2005. A Late Silurian extinction event and anachronistic period. Geology, 33: 305–308

Calner M, Eriksson M E, Clarkson E N K, et al. 2008. An atypical intra-platform environment and biota from the Silurian of Gotland, Sweden.

GFF, 130: 79–86
Calner M, Eriksson M J. 2006. Evidence for rapid environmental changes in low latitudes during the Late Silurian Lau Event: The Burgen-1 drillcore, Gotland, Sweden. Geol Mag, 143: 15–24
Cao C Q, Love G D, Hays L E, et al. 2009. Biogeochemical evidence for euxinic oceans and ecological disturbance presaging the end-Permian mass extinction event. Earth Planet Sci Lett, 281: 188–201
Cao C Q, Yang Y C, Shen S Z, et al. 2010. Pattern of $\delta^{13}C_{carb}$ and implications for geological events during the Permian-Triassic transition in South China. Geol J, 45: 186–194
Caputo M V, Crowell J C. 1985. Migration of glacial centers across Gondwana during Paleozoic Era. Geol Soc Am Bull, 96: 1020–1036
Chen B, Joachimski M M, Sun Y D, et al. 2011. Carbon and conodont apatite oxygen isotope records of Guadalupian-Lopingian boundary sections: Climatic or sea-level signal? Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 311: 145–153
Chen B, Joachimski M M, Shen S Z, et al. 2013. Permian ice volume and palaeoclimate history: Oxygen isotope proxies revisited. Gondwana Res, 24: 77–89
Chen D Z, Qing H R, Li R W. 2005. The Late Devonian Frasnian-Famennian (F/F) biotic crisis: Insights from $\delta^{13}C_{carb}$, $\delta^{13}C_{org}$ and $^{87}Sr/^{86}Sr$ isotopic systematics. Earth Planet Sci Lett, 235: 151–166
Chen X, Melchin M J, Sheets H D, et al. 2005. Patterns and processes of latest Ordovician graptolite extinction and recovery based on data from south China. J Paleontol, 79: 842–861
Chen X, Rong J Y, Fan J X, et al. 2006. The Global boundary Stratotype Section and Point (GSSP) for the base of the Hirnantian Stage (the uppermost of the Ordovician System). Episodes, 29: 183–196
Chen Z Q, Benton M J. 2012. The timing and pattern of biotic recovery following the End-Permian mass extinction. Nat Geosci, 5: 375–383
Chen Z Q, Kaiho K, George A D. 2005. Early Triassic recovery of the brachiopod faunas from the End-Permian mass extinction: A global review. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 224: 270–290
Chen Z Q, Tong J, Liao Z T, et al. 2010. Structural changes of marine communities over the Permian-Triassic transition: Ecologically assessing the End-Permian mass extinctiion and its aftermath. Glob Planet Change, 73: 123–140
Chenet A L, Fluteau F, Courtillot V, et al. 2008. Determination of rapid Deccan eruptions across the Cretaceous-Tertiary boundary using paleomagnetic secular variation: Results from a 1200-m-thick section in the Mahabaleshwar escarpment. J Geophys Res, 113, doi: 10.1029/2008JB005644
Chenet A L, Quidelleur X, Fluteau F, et al. 2007. ^{40}K-^{40}Ar dating of the Main Deccan large igneous province: Further evidence of KTB age and short duration. Earth Planet Sci Lett, 263: 1–15
Cilliers P. 1998. Complexity and Postmodernism: Understanding Complex Systems. London: Routledge. 168
Clarke A. 1993. Temperature and extinction in the sea: A physiologist's view. Paleobiology, 19: 499–518
Clark D L. 1983. Extinction of conodonts. J Paleontol, 57: 652–661
Cleveland D M, Nordt L C, Dworkin S I, et al. 2008. Pedogenic carbonate isotopes as evidence for extreme climatic events preceding the Triassic-Jurassic boundary: Implications for the biotic crisis? Geol Soc Am Bull, 120: 1408–1415
Copper P. 1977. Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian-Famennian mass extinction. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 21: 165–207
Copper P. 1986. Frasnian-Famennian mass extinction and cold-water oceans. Geology, 14: 835–839
Copper P. 1994. Ancient reef ecosystem expansion and collapse. Coral Reefs, 13: 3–11
Corliss J B, Dymond J, Gordon L I, et al. 1979. Submarine thermal springs on the Galapagos Rift. Science, 203: 1073–1083
Courtillot V, Fluteau F. 2010. Cretaceous extinctions: The volcanic hypothesis. Science, 328: 973–974
Courtillot V, Fluteau F. 2013. Flood basalt volcanism is the main cause of mass extinctions: Evidence and modelling. London: Abstracts of Volcanism, Impacts and Mass Extinctions. 31
Courtillot V, Kravchinsky V A, Quidelleur X, et al. 2010. Preliminary dating of the Viluy traps (Eastern Siberia): Eruption at the time of Late Devonian extinction events? Earth Planet Sci Lett, 300: 239–245
Cramer B D, Brett C E, Melchin M J, et al. 2011. Revised correlation of Silurian provincial series of North America with global and regional chronostratigraphic units and $\delta^{13}C_{carb}$ chemostratigraphy. Lethaia, 44: 185–202
Cuvier G. 1812. Recherches sur les ossements fossiles t.1: Discours préliminaire: Anatomie des catastrophes. 531
de Wit M J, Ghosh G J, de Villiers S, et al. 2002. Multiple organic carbon isotope reversals across the Permo-Triassic boundary of terrestrial Gondwana sequences: Clues to extinction patterns and delayed ecosystem recovery. J Geol, 110: 227–240
Diaz-Martinez E, Grahn Y. 2007. Early Silurian glaciation along the western margin of Gondwana (Peru, Bolivia and northern Argentina):

Palaeogeographic and geodynamic setting. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 245: 62–81
Dodd J R, Stanton R J J. 1990. Paleoecology, Concepts and Applications. 2nd ed. New York: John Wiley and Sons. 528
Donovan S K. 1989. Mass Extinctions: Processes and Evidence. New York: Columbia University Press. 266
Droser M L, Bottjer D J, Sheehan P M. 1997. Evaluating the ecological architecture of major events in the Phanerozoic history of marine invertebrate life. Geology, 25: 167–170
Droser M L, Bottjer D J, Sheehan P M, et al. 2000. Decoupling of taxonomic and ecological severity of Phanerozoic marine mass extinctions. Geology, 28: 675–678
Erwin D H. 1993. The Great Paleozoic Crisis: Life and Death in the Permian. New York: Columbia University Press. 327
Erwin D H. 2006. Extinction: How Life on Earth Nearly Ended 250 Million Years Ago. Princeton: Princeton University Press. 314
Farley K A, Montanari A, Shoemaker E M, et al. 1998. Geochemical evidence for a comet shower in the Late Eocene. Science, 280: 1250–1253
Farley K A, Mukhopahyay S, Isozaki Y, et al. 2001. An extraterrestrial impact at the Permian-Triassic boundary? Science, 293: 2343
Feng Q L, He W H, Gu S Z, et al. 2007. Radiolarian evolution during the latest Permian in South China. Glob Planet Change, 55: 177–192
Fielding C R, Frank T D, Bergenheier L P, et al. 2008. Stratigraphic imprint of the Late Paleozoic Ice Age in eastern Australia: A record of alternating glacial and nonglacial climate regime. J Geol Soc, 165: 129–140
Finnegan S, Bergmann K, Eiler J M, et al. 2011. The magnitude and duration of Late Ordovician-Early Silurian glaciation. Science, 331: 903–906
Finnegan S, Heim N A, Peters S E, et al. 2012. Climate change and the selective signature of the Late Ordovician mass extinction. Proc Nat Acad Sci USA, 109: 6829–6834
Fortey R A, Cocks L R M. 2005. Late Ordovician global warming—The Boda event. Geology, 44: 405–408
Gastaldo R A, Neveling J, Clark C K, et al. 2009. The terrestrial Permian-Triassic boundary event bed is a nonevent. Geology, 37: 199–202
Gibson S A. 2013. The role of mantle volatiles in the formation of large igneous provinces and associated mass extinction events. London: Abstracts of Volcanism, Impacts and Mass Extinctions. 39
Giles P S. 2012. Low-latitude Ordovician to Triassic brachiopod habitat temperatures (BHTs) determined from $\delta^{18}O_{[brachiopod\ calcite]}$: A cold hard look at ice-house tropical oceans. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 317-318: 134–152
Gingerich P D. 2003. Land-to-sea transition in early whales: Evolution of Eocene Archaeoceti (Cetacea) in relation to skeletal proportions and locomotion of living semiaquatic mammals. Paleobiology, 29: 429–454
Gould S J. 1977. Ever Since Darwin-Reflections in Natural History. New York: Norton. 285
Gould S J. 1989. Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History. New York: Norton. 352
Gould S J, Calloway C B. 1980. Clams and brachiopods-ships that pass in the night. Paleobiology, 6: 383–396
Gradstein F M, Ogg J G, Schmits M D, et al. 2012. The Geological Time Scale 2012. Amsterdan: Elsevier. 1144
Grahn Y, Paris F. 2011. Emergence, biodiversification and extinction of the chitinozoan group. Geol Magaz, 148: 226–236
Grice K, Cao C Q, Love G D, et al. 2005. Photic zone euxinia during the Permian-Triassic superanoxic event. Science, 307: 706–709
Grossman E L, Yancey T E, Jones T E, et al. 2008. Glaciation, aridification, and carbon sequestration in the Permo-Carboniferous: The isotopic record from low latitudes. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 268: 222–233
Hallam A. 1972. Models involving population dynamics. In: Schopf T J M, ed. Models in Paleobiology Chapter 4. San Francisco: Freeman Cooper. 62–80
Hallam A. 1990. Mass Extinction Process: Earth-bound causes. In: Briggs D E C, Crowther B R, eds. Palaeobiology. Oxford: Blackwell Sientific Publications. 160–164
Hallam A. 2002. How catastrophic was the End-Triassic mass extinction? Lethaia, 35: 147–157
Hallam A, Wignall P B. 1997. Mass Extinctions and Their Aftermath. Oxford: Oxford University Press. 320
Hallam A, Wignall P B. 2004. Discussion on sea-level change and facies development across potential Triassic-Jurassic boundary horizons, SW Britain. J Geol Soc, 161: 1053–1056
Hallam A, Wignall P B, Yin J R et al. 2000. An inverstigation into possible facies changes across the Triassic-Jurassic boundary in southern Tibet. Sediment Geol, 137: 101–106
Hammarlund E U, Dahl T W, Harper D A T, et al. 2012. A sulfidic driver for the End-Ordovician mass extinction. Earth Planet Sci Lett, 331: 128–139
Hannisdal B, Peters S E. 2011. Phanerozoic earth system evolution and marine biodiversity. Science, 334: 1121–1124
Harper D A T, Rong J Y. 1995. Patterns of change in the brachiopod faunas through the Ordovician-Silurian interface. Mod Geol, 20: 83–100
Harper D A T, Rong J Y. 2008. Completeness of the Hirnantian brachiopod record: Spatial heterogeneity through the End Ordovician extinction event. Lethaia, 41: 195–197

Hautmann M S, Cai H W, Sha J G. 2008. Extinction-recovery pattern of level-bottom faunas across the Triassic-Jurassic boundary in Tibet: Implications for potential killing mechanisms. Palaios, 23: 711-718

He W H, Shi G R, Feng Q L, et al. 2007. Brachiopod miniaturization and its possible causes during the Permian-Triassic crisis in deep water environments, South China. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 252: 145–163

He W H, Twitchett R J, Zhang Y, et al. 2010. Controls on body size during the Late Permian mass extinction event. Geobiology, 8: 391–402

Heard S B, Mooers A O. 2002. Signatures of random and selective mass extinctions in phylogenetic tree balance. Syst Biol, 51: 889–897

Herrmann A D, Haupt B J, Patzkowsky M E, et al. 2004. Response of Late Ordovician paleoceanography to changes in sea level, continental drift, and atmospheric pCO_2: Potential causes for long-term cooling and glaciation. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 210: 385–401

Hesselbo S P, Robinson S A, Surlyk F. 2004. Sea-level change and facies development across potential Triassic-Jurassic boundary horizons, SW Britain. J Geol Soc, 161: 365–379

Hesselbo S P, Robinson S A, Surlyk F, et al. 2002. Terrestrial and marine extinction at the Triassic-Jurassic boundary synchronized with major carbon-cycle perturbation: A link to initiation of massive volcanism? Geology, 30: 251–254

Hren M T, Tice M M, Chamberlain C P. 2009. Oxygen and hydrogen isotope evidence for a temperate climate 3.42 billion years ago. Nature, 462: 205–208

Huang B, Harper D A T, Zhan R B, et al. 2010. Can the Lilliput Effect be detected in the brachiopod faunas of South China following the terminal Ordovician mass extinction? Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 285: 277–286

Huang B, Rong J Y, Cocks L R M. 2012. Global palaeobiogeographical patterns in brachiopods from survival to recovery after the end-Ordovician mass extinction. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 317: 196–205

Huang B, Rong J Y, Harper D A T. 2013. A new survivor species of *Dicoelosia* (Brachiopoda) from Rhuddanian (Silurian) shallower-water biofacies in South China. J Paleontol, 87: 232–242

Huey R B, Ward P D. 2005. Hypoxia, global warming, and terrestrial Late Permian extinctions. Science, 308: 398–401

Hughes T P, Baird A H, Bellwood D R, et al. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. Science, 301: 929–933

Jaanusson V. 1984.Ordovician benthic macrofaunal association. In: Bruton D L, ed. Aspects of the Ordovician System. Oslo: Universitetsforlaget. 127–139

Jablonski D. 1986. Causes and consequences of mass extinctions. In: Elliott D K, ed. Dynamics of Extinction. New York: John Wiley and Sons. 183–229

Jablonski D. 2005. Mass extinctions and macroevolution. Paleobiology, 31: 192–210

Jablonski D, Flessa K W. 1986. The taxonomic structure of shallow-water marine faunas: Implications for Phanerozoic extinctions. Malacologia, 27: 43–66

Jaffrés J B D, Shields G A, Wallman K. 2007. The oxygen isotope evolution of seawater: A critical review of a long-standing controversy and an improved geological water cycle model for the past 3.4 billion years. Earth-Sci Rev, 83: 83–122

Jardine P. 2011. Paleocene-Eocene Thermal Maximum. Palaeont Online, 1: 1–7

Jia C, Huang J, Kershaw S, et al. 2012. Microbial response to limited nutrients in shallow water immediately after the End-Permian mass extinction. Geobiology, 10: 60–71

Jarvis I, Gale A S, Jenkyns H C, et al. 2006. Secular variation in Late Cretaceous carbon isotopes: A new $\delta^{13}C$ carbonate reference curve for the Cenomanian-Companian (99.6–70.6). Geol Mag, 143: 561–608

Jenkyns H C, Jones C E, Gröcke D R, et al. 2002. Chemostratigraphy of the Jurassic System: Applications, limitations and implications for palaeoceanography. J Geol Soc, 159: 351–378

Jin Y G, Shen S Z, Henderson C M, et al. 2006. The Global Stratotype Section and Point (GSSP) for the boundary between the Capitanian and Wuchiapingian stage (Permian). Episodes, 29: 253–262

Jin Y G, Wang Y, Wang W S, et al. 2000. Pattern of marine mass extinction near the Permian-Triassic boundary in South China. Science, 289: 432–436

Joachimski M M, Breisig S, Buggisch W, et al. 2009. Devonian climate and reef evolution: Insights from oxygen isotopes in apatite. Earth Planet Sci Lett, 284: 599–609

Joachimski M M, Buggisch W. 2002. Conodont apatite $\delta^{18}O$ signatures indicate climatic cooling as a trigger of the Late Devonian mass extinction. Geology, 30: 711–714

Joachimski M M, Lai X L, Shen S Z, et al. 2012. Climate warming in the latest Permian and the Permian-Triassic mass extinction. Geology, 40: 195–198

Joachimski M M, van Geldern R, Breisig S, et al. 2004. Oxygen isotope evolution of biogenic calcite and apatite during the Middle and Late

Devonian. Intern J Earth Sci, 93: 542–553
Joachimski M M, von Bitter P H, Buggisch W. 2006. Constraints on Pennsylvanian glacioeustatic sea-level changes using oxygen isotopes of conodont apatite. Geology, 34: 277–280
Johnson J G, Klapper G, Sandberg C A. 1985. Devonian eustatic fluctuations in Euramerica. Geol Soc Am Bull, 96: 567–587
Jourdan F, Renne P R, Reimold W U. 2009. An appraisal of the ages of terrestrial impact structures. Earth Planet Sci Lett, 286: 1–13
Kaiho K, Arinobu T, Ishiwatari R, et al. 1996. Latest paleocene benthic foraminiferal extinction and environmental changes at Tawanui, New Zealand. Paleoceanography, 11: 447–465
Kaiho K, Chen Z Q, Sawada K. 2009. Possible causes for a negative shift in the stable carbon isotope ratio before, during and after the End-Permian mass extinction in Meishan, South China. Aust J Earth Sci, 56: 799–808
Kaiho K, Kajiwara Y, Miura Y. 2002. End-Permian catastrophe by bolide impact: Evidence of a gigantic release of sulfur from the mantle: Reply. Geology, 30: 856–856
Kaiho K, Kajiwara Y, Nakano T, et al. 2001. End-Permian catastrophe by a bolide impact: Evidence of a gigantic release of sulfur from the mantle. Geology, 29: 815–818
Kaljo D, Martma T. 2006. Application of carbon isotope stratigraphy to dating the Baltic Silurian rocks. GFF, 128: 123–129
Kamo S L, Czamanske G K, Amelin Y, et al. 2003. 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, 214: 75–91
Kauffman E G, Harries P J. 1996. The important of crisis progenitors in recovery from mass extinction. Geol Soc, 102: 15–39
Keller G. 2008. Cretaceous climate, volcanism, impacts, and biotic effects. Cretac Res, 29: 754–771
Keller G. 2012. The Cretaceous-Tertiary mass extinction, Chicxulub impact and Deccan volcanism. In: Talent J A, ed. Earth and Live, International Year of Planet Earth. Berlin: Springer-Verlag. 759–793
Keller G, Adatte T, Bhowmick P K, et al. 2012. Nature and timing of extinctions in Cretaceous-Tertiary planktic foraminifera preserved in Deccan intertrappean sediments of the Krishna-Godavari Basin, India. Earth Planet Sci Lett, 341: 211–221
Keller G, Sahni A, Bajpai S. 2009. Deccan volcanism, the KT mass extinction and dinosaurs. J Biosci, 34: 709–728
Kennett J P, Stott L D. 1991. Abrupt deep-sea warming, palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Paleocene. Nature, 353: 225–229
Kiessling W, Aberhan M, Brenneis B, et al. 2007. Extinction trajectories of benthic organisms across the Triassic-Jurassic boundary. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 244: 201–222
Kiessling W. 2010. Reef expansion during the Triassic: Spread of photosymbiosis balancing climatic cooling. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 290: 11–19
Kiessling W, Simpson C. 2011. On the potential for ocean acidification to be a general cause of ancient reef crises. Glob Change Biol, 17: 56–67
Knauth L P, Lowe D R. 2003. High Archean climatic temperature inferred from oxygen isotope geochemistry of cherts in the 3.5 Ga Swaziland Supergroup, South Africa. Geol Soc Am Bull, 115: 566–580
Knauth L P. 2005. Temperature and salinity history of the Precambrian ocean: Implications for the course of microbial evolution. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 219: 53–69
Knoll A H, Barnbach R K, Payne J L, et al. 2007. Paleophysiology and End-Permian mass extinction. Earth Planet Sci Lett, 256: 295–313
Koeberl C, MacLeod K G. 2002. Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impacts and Beyond. Boulder: Geological Society of America. 1–746
Korchagin, O A. 2011. Foraminifers in the Global Stratotype (GSSP) of the Permian-Triassic Boundary (Bed 27, Meishan, South China). Stratigr Geol Correl, 19: 40–54
Korte C, Kozur H W. 2010. Carbon-isotope stratigraphy across the Permian-Triassic boundary: A review. J Asian Earth Sci, 39: 215–235
Krull E S, Lehrmann D J, Druke D, et al., 2004. Stable carbon isotope stratigraphy across the Permian-Triassic boundary in shallow marine carbonate platforms, Nanpanjiang Basin, south China. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 204: 297–315
Kuiper K F, Deino A, Hilgen F J, et al. 2008. Synchronizing rock clocks of Earth history. Science, 320: 500–504
Kurschner W M, Bonis N R, Krystyn L. 2007. Carbon-isotope stratigraphy and palynostratigraphy of the Triassic-Jurassic transition in the Tiefengraben section-Northern Calcareous Alps (Austria). Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 244: 257–280
Larwood G P. 1988. Extinction and Survival in the Fossil Record. New York: Oxford University Press. 365
Le Heron D P, Ghienne J F, El Houicha M, et al. 2007. Maximum extent of ice sheets in Morocco during the Late Ordovician glaciation. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 245: 200–226
Lefebvre V, Servais T, Francois L, et al. 2010. Did a Katian large igneous province trigger the Late Ordovician glaciation? A hypothesis tested

with a carbon cycle model. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 296: 310–319
Lehnert O, Mannik P, Joachimski M M, et al. 2010. Palaeoclimate perturbations before the Sheinwoodian glaciation: A trigger for extinctions during the 'Ireviken Event'. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 296: 320–331
Lorenz E. 1972. Does the flap of a butterfly's wings in Brazil set off a tornado in Texas? Boston: 139th Meeting of the American Association for the Advancement of Science. 1–3
Luo G M, Kump L R, Wang Y B, et al. 2010. Isotopic evidence for an anomalously low oceanic sulfate concentration following End-Permian mass extinction. Earth Planet Sci Lett, 300: 101–111
MacLeod N. 2002. The causes of Phanerozoic extinctions. In: Rothschild L, Lister A, eds. Evolution on Planet Earth. London: Academic Press. 235–259
Marshall C R. 1998. Determining stratigraphic ranges. In: Donovan S K, Paul C R C, eds. The Adequacy of the Fossil Record. Chichester: John Wiley and Sons. 23–54
Mateo P, Keller G, Khozyem H M, et al. 2013. Volcanism, impact, mass extinction and delayed recovery in the western North Atlantic and Caribbean. London: Abstracts of Volcanism, Impacts and Mass Extinctions. 56
McElwain J C, Beerling D J, Woodward F I. 1999. Fossil plants and global warming at the Triassic-Jurassic boundary. Science, 285: 1386–1390
McGhee G R. 1996. The Late Devonian Mass Extinction: The Frasnian/Famennian Crisis. New York: Columbia University Press. 303
McGhee G R, Clapham M E, Sheehan P M, et al. 2013. A new ecological-severity ranking of major Phanerozoic biodiversity crises. Palaeogeogr Palaeoclimat Palaeoecol, 370: 260–270
Mcghee G R, Gilmore J S, Orth C J, et al. 1984. No geochemical evidence for an asteroidal impact at Late Devonian Mass Extinction Horizon. Nature, 308: 629–631
McGhee G R, Sheehan P M, Bottjer D J, et al. 2004. Ecological ranking of Phanerozoic biodiversity crises: Ecological and taxonomic severities are decoupled. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 211: 289–297
McGhee G R, Sheehan P M, Bottjer D J, et al. 2012. Ecological ranking of Phanerozoic biodiversity crises: The Serpukhovian (Early Carboniferous) crisis had a greater ecological impact than the end-Ordovician. Geology, 40: 147–150
McGhee G R. 1989. The Frasnian-Famennian extinction event. In: Donovan S K, ed. Mass Extinctions: Processes and Evidence. New York: Columbia University Press. 133–151
McLaren D J. 1970. Time, life and boundaries. J Palaeont, 44: 801–805
McNamara K J, Feist R, Ebach M C. 2009. Patterns of evolution and extinction in the last Harpetid trilobites during the Late Devonian (Frasnian). Palaeontology, 52: 11–33
McNamara K J, Yu F, Zhou Z Y. 2003. Ontogeny and heterochrony in the oryctocephalid trilobite *Arthricocephalus* from the Early Cambrian of China. Spec Pap Palaeont, 70: 103–126
McNamara K J, Yu F, Zhou Z Y. 2006. Ontogeny and heterochrony in the Early Cambrian oryctocephalid trilobites Changaspis, Duyunaspis and Balangia from China. Palaeontology, 49: 1–19
Meng F W, Ni P, Schiffbsuer J D, et al. 2011. Ediacaran seawater temperature: Evidence from inclusions of Sinian halite. Precambrian Res, 184: 63–69
Mii H S, Grossman E L, Yancey T E. 1999. Carboniferous isotope stratigraphies of North America: Implications for Carboniferous paleoceanography and Mississippian glaciation. Geol Soc Am Bull, 111: 960–973
Mii H S, Grossman E L, Yancey T E, et al. 2001. Isotope records of brachiopod shells from the Russian Platform-evidence for the onset of mid-Carboniferous glaciation. Chem Geol, 175: 133–147
Molina E, Alegret L, Arenillas I, et al. 2006. The global boundary stratotype section and point for the base of the Danian Stage (Palaeocene, Palaeogene, "Tertiary", Cenozoic) at El Kef, Tunesia-Original definition and revision. Episodes, 29: 263–273
Mundil R, Ludwig K R, Metcalfe I, et al. 2004. Age and timing of the Permian mass extinctions: U/Pb dating of closed-system zircons. Science, 305: 1760–1763
Munnecke A, Calner M, Harper D A T, et al. 2010. Ordovician and Silurian sea-water chemistry, sea level, and climate: A synopsis. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 296: 389–413
Myers N, Knoll A H. 2001. The biotic crisis and the future of evolution. Proc Natl Acad Sci USA, 98: 5389–5392
Nardin E, Godderis Y, Donnadieu Y, et al. 2011. Modeling the early Paleozoic long-term climatic trend. Geol Soc Am Bull, 123: 1181–1192
Newell N D. 1962. Paleontological gaps and geochronology. J Paleontol, 36: 592–610
Newell N D. 1967. Revolutions in the history of life. Geol Soc Am Spec Pap, 89: 63–91
Nützel A, Joachimski M, Correa M L. 2010. Seasonal climatic fluctuations in the Late Triassic tropis—High-resolution oxygen isotope records

from aragonic bivalve shells (Cassia Formation, Northern Italy). Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 285: 194–204
Ogden D E, Sleep N H. 2012. Explosive eruption of coal and basalt and the End-Permian mass extinction. Proc Natl Acad Sci USA, 109: 59–62
Pálfy J, Demeny A, Haas J, et al. 2001. Carbon isotope anomaly and other geochemical changes at the Triassic-Jurassic boundary from a marine section in Hungary. Geology, 29: 1047–1050
Pálfy J, Mortensen J K, Carter E S, et al. 2000. Timing the End-Triassic mass extinction: First on land, then in the sea? Geology, 28: 39–42
Pálfy J, Smith P L, Mortensen J K. 2002. Dating the end-Triassic and Early Jurassic mass extinctions, correlative large igneous provinces, and isotopic events. In: Koeberl C, MacLeod K G, eds. Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impacts and Beyond. Boulder: Geological Society of America. 523–532
Payne J L, Clapham M E. 2012. End-Permian mass extinction in the oceans: An ancient analog for the Twenty-First Century? Annu Rev Earth Planet Sci, 40: 89–111
Payne J L, Lehrmann D J, Wei J Y, et al. 2004. Large perturbations if the carbon cycle during recovery from the end-Permian extinction. Science, 305: 506–509
Phillips J. 1860. Life on Earth—Its Origin and Succession. Cambridge: MacMillan. 224
Pope K. 2002. Impact dust not the cause of the Cretaceous-Tertiary mass extinction. Geology, 30: 99–102
Racki G. 1998. Frasnian-Famennian biotic crisis: Undervalued tectonic control? Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 141: 177–198
Racki G. 2003. End-Permian mass extinction: Oceanographic consequences of double catastrophic volcanism. Lethaia, 35: 171–173
Rampino M R, Adler A C. 1998. Evidence for abrupt latest Permian mass extinction of foraminifera: Results of tests for the Signor-Lipps effect. Geology, 26: 415–418
Rampino M R, Prokoph A, Adler A, 2000. Tempo of the End-Permian event: High-resolution cyclostratigraphy at the Permian-Triassic boundary. Geology, 28: 643–646
Rasmussen C M Ø, Harper D A T. 2011. Interrogation of distributional data for the End Ordovician crisis interval: Where did disaster strike? Geol J, 46: 478–500
Raup D M. 1991. Extinction: Bad Genes or Bad Luck? New York: Norton. 210
Raup D M, Sepkoski J J. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. Science, 215: 1501–1503
Reichow M K, Pringle M S, Al'Mukhamedov A I, et al. 2009. The timing and extent of the eruption of the Siberian Traps large igneous province: Implications for the end-Permian environmental crisis. Earth Planet Sci Lett, 277: 9–20
Renne P R, Zhang Z C, Richards M A, et al. 1995. Synchrony and causal relations between Permian-Triassic boundary crises and Siberian flood volcanism. Science, 269: 1413–1416
Reysenbach A L, Voytek M, Manicnelli R. 2001. Thermophiles: Biodiversity, Ecology, and Evolution. Berlin: Springer. 218
Rickards R B, Wright A J. 2002. Lazarus taxa, refugia and relict faunas: Evidence from graptolites. J Geol Soc, 159: 1–4
Romano C, Goudemand N, Vennemann T W, et al. 2013. Climatic and biotic upheavals following the End-Permian mass extinction. Nat Geosci, 6: 57–60
Rong J Y, Boucot A J, Harper D A T, et al. 2006. Global analyses of brachiopod faunas through the Ordovician and Silurian transition: Reducing the role of the Lazarus effect. Can J Earth Sci, 43: 23–39
Rong J Y, Harper D A T. 1988. A global synthesis of the latest Ordovician Hirnantian brachiopod faunas. Trans R Soc Edinb-Earth Sci, 79: 383–402
Rong J Y, Harper D A T. 1999. Brachiopod survival and recovery from the latest Ordovician mass extinctions in South China. Geol J, 34: 321–348
Rong J Y, Shen S Z. 2002. Comparative analysis of the End-Permian and End-Ordovician brachiopod mass extinctions and survivals in South China. Paleogeogr Palaeoclimatol Paleoecol, 188: 25–38
Rong J Y, Harper D A T, Zhan R B, et al. 2005. Silicified rhynchonelliform brachiopods from the Kuniutan Formation (Darriwilian: Middle Ordovician), Guiyang, South China. Palaeontology, 48: 1211–1240
Royer D L, Berner R A, Montanez I P, et al. 2004. CO_2 as a primary driver of Phanerozoic climate change. GSA Today, 14: 4–10
Sadler P M, Cooper R A, Melchin M. 2009. High-resolution, early Paleozoic (Ordovician-Silurian) time scales. Geol Soc Am Bull, 121: 887–906
Saltzman M R. 2005. Phosphorus, nitrogen, and the redox evolution of the Paleozoic oceans. Geology, 33: 573–576
Schindler E. 1993. Event-stratigraphic markers within the Kellwasser Crisis near the Frasnian Famennian Boundary (Upper Devonian) in Germany. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 104: 115–125
van de Schootbrugge B, Bachan A, Suan G, et al. 2013. Microbes, mud and methane: Cause and consequence of recurrent Early Jurassic anoxia following the End-Triassic mass extinction. Palaeontology, 56: 685–709

Schulte P, Alegret L, Arenillas I, et al. 2010. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. Science, 327: 1214–1218

Sepkoski J J. 1979. Kinetic-model of Phanerozoic taxonomic diversity. 2. Early Phanerozoic families and multiple equilibria. Paleobiology, 5: 222–251

Sepkoski J J. 1984. A Kinetic-model of Phanerozoic taxonomic diversity. 3. Post-Paleozoic families and mass extinctions. Paleobiology, 10: 246–267

Sepkoski J J, Bambach R K, Raup D M, et al. 1981. Phanerozoic marine diversity and the fossil record. Nature, 293: 435–437

Sepkoski J J. 1996. Patterns of Phanerozoic extinction: a perspective from global data bases. In: Walliser O H, ed. Global Events and Event Stratigraphy. Berlin: Springer. 35–51

Servais T, Stricanne L, Montenari M, et al. 2004. Population dynamics of galeate acritarchs at the Cambrian-Ordovician transition in the Algerian Sahara. Palaeontology, 47: 395–414

Sha J G, Vajda V, Pan Y H, et al. 2011. Stratigraphy of the Triassic-Jurassic boundary successions of the southern margin of the Junggar Basin, northwestern China. Acta Geol Sin, 85: 421–436

Sheehan P M. 2001. The Late Ordovician mass extinction. Annu Rev Earth Planet Sci, 29: 331–364

Sheehan P M, Harris M T. 2004. Microbialite resurgence after the Late Ordovician extinction. Nature, 430: 75–78

Shen J W, Webb G E, Jell J S. 2008. Platform margins, reef facies and microbial carbonates: A comparison of Devonian reef complexes in the Canian Basin, western Australia, and the Guilin Region, South China. Earth-Sci Rev, 88: 33–59

Shen S Z, Crowley J L, Wang Y, et al. 2011. Calibrating the End-Permian mass extinction. Science, 334: 1367–1372

Smith R, Botha J. 2005. The recovery of terrestrial vertebrate diversity in the South African Karoo Basin after the End-Permian extinction. C R Palevol, 4: 623–636

Song H J, Tong J N, Chen Z Q, et al. 2009. End-Permian mass extinction of foraminifers in the Nanpanjiang Basin, South China. J Paleontol, 83: 718–738

Song H J, Wignall P B, Tong J N, et al. 2013. Two pulses of extinction during the Permian-Triassic crisis. Nat Geosci, 6: 52–56

Stanley S M. 1988. Climatic cooling and mass extinction of Paleozoic reef communities. Palaios, 3: 228–232

Stanley S M. 2007. An analysis of the history of marine animal diversity. Paleobiology, 33: 1–55

Stanley S M, Powell M G. 2003. Depressed rates of origination and extinction during the late Paleozoic ice age: A new state for the global marine ecosystem. Geology, 31: 877–880

Strauss D, Sadler P M. 1989. Classical confidence-intervals and bayesian probability estimates for ends of local taxon ranges. Math Geol, 21: 411–421

Sun G, Akhmetiev M, Markevich V, et al. 2011. Late Cretaceous biota and the Cretaceous-Palaeogene (K-Pg) boundary in Jiayin of Heilongjiang, China. Glob Geol, 14: 115–143

Sun Y D, Joachimski M M, Wignall P B, et al. 2012. Lethally hot temperatures during the Early Triassic greenhouse. Science, 338: 366–370

Svensen H, Planke S, Polozov A G, et al. 2009. Siberian gas venting and the End-Permian environmental crisis. Earth Planet Sci Lett, 277: 490–500

Tanner L H, Lucas S G, Chapman M G, 2004. Assessing the record and causes of Late Triassic extinctions. Earth-Sci Rev, 65:103–139

Tomasovych A. 2004. Postmortem durability and population dynamics affecting the fidelity of brachiopod size-frequency distributions. Palaios, 19: 477–496

Tong J N, Zhang S X, Zuo J X, et al., 2007. Events during Early Triassic recovery from the End-Permian extinction. Glob Planet Change, 55: 66–80

Trotter J A, Williams I S, Barnes C R, et al. 2008. Did cooling oceans trigger Ordovician biodiversification? Evidence from conodont thermometry. Science, 321: 550–554

Twitchett R J. 2001. Incompleteness of the Permian-Triassic fossil record: A consequence of productivity decline? Geol J, 36: 341–353

Twitchett R J, Looy C V, Morante R et al. 2001. Rapid and synchronous collapse of marine and terrestrial ecosystems during the end-Permian biotic crisis. Geology, 29: 351–354

Twitchett R J. 2007. The Lilliput effect in the aftermath of the End-Permian extinction event. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 252: 132–144

Valentine J W. 1973. Evolutionary paleoecology of the marine biosphere. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall. 511

Veizer J, Buhl B, Diener A, et al. 1997. Strontium isotope stratigraphy: Potential resolution and event correlation. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 132 : 65–77

Veizer J, Godderis Y, Francois L M. 2000. Evidence for decoupling of atmospheric CO_2 and global climate during the Phanerozoic eon. Nature,

408: 698–701
Vermeij G J. 1986. Survival during biotic crises: The properties and evolutionary significance of refuges In: Elliott D K, ed. Dynamics of extinction. New York: John Wiley. 231–246
Walliser O H. 1985. Natural boundaries and Commission boundaries in the Devonian. Cour Forsch-Inst Senckenb, 75: 401–408
Wallmann K. 2008. Mesozoic climate-Liverworts and all. Nat Geosci, 1: 14–15
Wang C S, Feng Z G, Zhang L M, et al. 2013. Cretaceous paleogeography and paleoclimate and the setting of SKI borehole sites in Songliao Basin, northeast China. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 385: 17–30
Wang C Y, Ziegler W. 2002. Frasnian-Famennian conodont mass extinction and recovery in South China. Senckenb Lathaea, 82: 463–496
Wang K, Bai S. 1988. Faunal changes and events in the Upper Devonian of Hunnan, South China. In: McMillan N J, Embry A F, Glass D J, eds. Devonian of the World. Volume III. Can Soc Petrol Geol Memoir. 71–78
Wang K, Chatterton B D E, Orth C J, et al. 1995. Geochemical analysis through the transitional zone of conodont faunal turnover in the Ordovician-Silurian Boundary interval, Anticosti Island, Quebec. Can J Earth Sci, 32: 359–367
Wang K, Orth C J, Attrep M, et al. 1991. Geochemical evidence for a catastrophic biotic event at the Frasnian/Famennian boundary in South China. Geology, 19: 776–779
Wang X D. Sugiyama T. 2000. Diversity and extinction patterns of Permian coral faunas of China. Lethaia, 33: 285–294
Ward P D. 1992. On Methuselah's Trail: Living Fossils and the Great Extinctions. New York: W. H. Freeman and Company. 214
Wignall P. 1996. The End-Palaeozoic double whammy. In: Palaeontological Association Annual Conference. 40th Annual Meeting, Lapworth Museum. Birmingham. 20
Wignall P B. 2001. Large igneous provinces and mass extinctions. Earth-Sci Rev, 53: 1–33
Wignall P B, Hallam A. 1993. Gresbachian (earliest Triassic) palaeoenvironmental changes in the Salt Range, Pakistan and South China and their bearing on the Permo-Triassic mass extinction. Paleogeogr Paleoclimateol Paleoecol, 102: 215–237
Wignall P B, Twitchett R J. 2002. Extent, duration, and nature of the Permian-Triassic superanoxic event. In: Koeberl C, MacLeod K G, eds. Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impacts and Beyond. Boulder: Geological Society of America. 395–413
Wilde P, Berry W B N. 1984. Destabilization of the oceanic density structure and its significance to marine extinction events. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 48: 143–162
Wilson M, Lyashkevich Z M. 1996. Magmatism and geodynamics of rifting of the Pripyat-Dnieper-Donets rift, East European Platform. Tectonophysics, 268: 65–81
Wu Y S. 2005. Conodont evolution during Permian-Triassic transition in mid-low latitudes: A close-up view. Albertiana 33: 93–94
Xie S C, Pancost R D, Yin H F, et al. 2005. Two episodes of microbial change coupled with Permo/Triassic faunal mass extinction. Nature, 434: 494–497.
Xie S C, Pancost R D, Huang J H, et al. 2007. Changes in the global carbon cycle occurred as two episodes during the Permian-Triassic crisis. Geology, 35: 1083–1086
Xie S C, Pancost R D, Wang Y B, et al. 2010. Cyanobacterial blooms tied to volcanism during the 5 m.y. Permo-Triassic biotic crisis. Geology, 38: 447–450
Xu B, Gu Z Y, Wang C Y, et al. 2012. Carbon isotopic evidence for the associations of decreasing atmospheric CO_2 level with the Frasnian-Famennian mass extinction. J Geophys Res-Biogeo, 117: 1–12
Xu Y G, Chen J, Shen S Z, et al. 2013. Greenhouse effect of large igneous provinces: SIMS oxygen isotopes of conodonts from the Meishan and Penglaitan sections in South China. London: Abstracts of Volcanism, Impacts and Mass Extinctions. 87
Yan D T, Chen D Z, Wang Q C, et al. 2009. Carbon and sulfer isotopic anomalies across the Ordovician-Silurian boundry on the Yangtze Platform, South China. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 274: 32–39
Yang Z Y, Wu S B, Yin H F, et al. 1993. Permo-Triassic Events of South China. Beijing: Geological Publishing House
Yin H F, Feng Q L, Lai X L, et al. 2007. The protracted Permo-Triassic crisis and multi-episode extinction around the Permian-Triassic boundary. Glob Planet Change, 55: 1–20
Yin H F, Zhang K X, Tong J N, et al. 2001. The Global Stratotype Section and Point (GSSP) of the Permian-Triassic boundary. Episodes, 24: 102–114.
Yin H F, Xie S C, Luo G M, et al. 2012. Two episodes of environmental change at the Permian-Triassic boundary of the GSSP section Meishan. Earth-Sci Rev, 115: 163–172
Yin H F, Zhang K X. 1996. Eventostratigraphy of the Permian-Triassic boundary at Meishan Section, South China. In: Yin H F, ed. The Palaeozoic-Mesozoic Boundary candidates of Global Stratotype Section and Point on the Permian-Triassic Boundary. Wuhan: China

University of Geosciences Press. 84–94

Yu J X, Li H M, Zhang S X, et al. 2008. Timing of the terrestrial Permian-Triassic boundary biotic crisis: Implications from U-Pb dating of authigenic zircons. Sci China Ser D-Earth Sci, 51: 1633–1645

Yudina A B, Racki G, Savage N M, et al. 2002. The Frasnian-Famennian events in a deep-shelf succession, Subpolar Urals: Biotic, depositional, and geochemical records. Acta Palaeontol Pol, 47: 355–372

Zachos J, Pagani M, Sloan L, et al. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. Science, 292: 686–693

Zachos J C, Schouten S, Bohaty S, et al. 2006. Extreme warming of mid-latitude coastal ocean during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum: Inferences from TEX_{86} and isotope data. Geology, 34: 737–740

Zhu M Y, Zhang J M, Yang A H. 2007. Integrated Ediacaran (Sinian) chronostratigraphy of South China. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 254: 7–61

Zhu M Y, Babcock L E, Peng S C. 2006. Advances in Cambrian stratigraphy and palaeontology: Integrating correlation techniques, paleobiology, taphonomy and paleoenvironmental reconstruction. Palaeoworld, 15: 217–222

Zinsmeister W J. 1998. Discovery of fish mortality horizon at the K-T boundary on Seymour Island: Re-evaluation of events at the end of the Cretaceous. J Paleontol, 72: 556–571