

奥陶系/志留系界线之交生物的绝灭与复苏^{*}

王传尚 汪啸风 陈孝红

(中国地质调查局地层古生物研究中心, 宜昌 443003)

摘 要 探讨了奥陶系/志留系界线之交三类代表性生物(笔石、腕足和牙形石)的绝灭与复苏事件, 认为 *persculptus* 笔石带的底界是一条显著的生物演替界面, 从而以宜昌王家湾剖面 and *persculptus* 带的底界作为厘定后的全球 O/S 界线层型剖面 and 点(GSSP)是符合生物演化规律的。

关键词 奥陶系/志留系界线 绝灭与复苏 *persculptus* 笔石带

自从英国的 Dob's Linn 剖面为指定的国际奥陶系/志留系界线层型剖面以来, 对其争论和批评就一直没有停止^[1~3], 鉴于此, 最近国际志留系分会已正式提出要对国际奥陶系/志留系界线层型剖面 and 点进行重新厘定, 重新厘定的界线层型剖面选在何处、界线点的标志是什么就成为当前地学界十分关注的问题。本文通过对扬子地台, 尤其是宜昌王家湾剖面 and 远安苟家垭剖面奥陶系/志留系界线之交生物绝灭与复苏事件的研究, 旨在使该界线的厘定更加符合自然界变化的规律。

地史时期的集群绝灭(mass extinction)和复苏(Lazarus)是生物进化历程中的点断和飞跃, 这两种事件是紧密相连的。奥陶纪末期, 发生了一次巨大的生物集群绝灭事件, 其规模之大仅次于二叠系/三叠系界线附近的集群绝灭事件^[4,5], 集群绝灭是多幕式的, 而非一次完成的, 陈旭等^[5]曾将穿越奥陶系/志留系界线的多幕式绝灭分为 Caradoc 期末的预幕、Rawtheyan 末的高潮和 Hirnantian 末的尾幕, 戎嘉余等^[6]将集群绝灭归纳为四个阶段, 即辐射期、绝灭期、复苏-残存期和新一轮的生物辐射期。观察奥陶系/志留系界线附近的生物演化, 大多可以与这四个阶段相吻合, 但绝灭和复苏的过程中, 尚因生态类型的不同而存在较大的差异, 这种差异在浮游类型和底栖类型中表现得尤为明显。

1 笔石动物的绝灭与复苏

在全球范围内, 扬子区五峰组笔石, 无论其丰富度还是分异度均是首屈一指的, 据陈旭等^[7,8]最新资料统计: *Dicellograptus complexus* 带为 15 属 34 种, *Paraorthograptus pacificus* 带的 *P. sinensis* 亚带为 16 属 35 种; *Tangyagraptus typicus* 亚带为 18 属 52 种, *Diceratograptus mirus* 亚带为 17 属 38 种, *N. extraordinarius*-*N. ojsuensis* 带为 11 属 32 种, *N. persculptus* 带为 10 属 29 种, *Akidograptus ascensus* 带为 6 属 22 种, *Parakidograptus*

2001 年 4 月 12 日收稿。

^{*} 中国地质调查局“中国震旦纪及显生宙年代地层的划分及其时限研究”项目(J1.2.6)部分成果。

万方数据

acuminatus 带为 12 属 42 种,其分异度见图 1。

根据奥陶系/志留系界线之交笔石动物的演化历程,大致可以分为以下几个阶段(表 1):

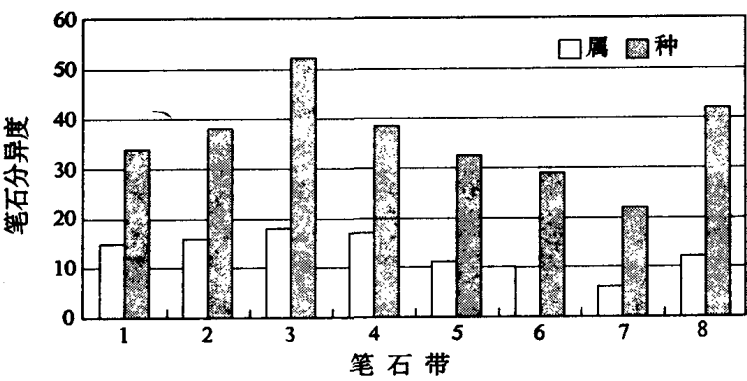


图 1 扬子区奥陶系/志留系界线附近笔石动物的多样性事件

Fig. 1 The graptolite diversity events at the O/S boundary interval in Yangtze platform

1. *Dicellogr. complexus* 带 2. *Pararetiogr. sinensis* 亚带 3. *T. typicus* 亚带 4. *Diceratogr. mirus* 亚带
5. *N. extraordinarius*-*N. ojsuensis* 带 6. *N. persculptus* 带 7. *A. ascensus* 带 8. *Parakidogr. acuminatus* 带

表 1 峡东地区奥陶系/志留系界线之交笔石动物的演化阶段

Table 1 Graptolite evolutionary stages across the O/S boundary in Yangtze platform

年代地层			化石带	阶段	生物类型		
志留系	兰多维列统	埃隆阶	<i>gregarias</i> 带	辐射期	灭绝型 大绝灭第二幕 ↓ <i>Diceratograptus</i>	幸存型 <i>Normalograptus</i> <i>Akidograptus</i> <i>Parakidograptus</i>	先驱型
		鲁丹阶	<i>C. cyphus</i> 带	残存—复苏期			
			<i>O. veculosus</i> 带				
			<i>P. acuminatus</i> 带				
			<i>A. ascensus</i> 带				
			<i>N. persculptus</i> 带				
奥陶系	上统	钱塘江阶	<i>Hinantia-Kinnella</i> 动物群	灭绝期	<i>Tangyagraptus</i> <i>D. complexus</i> <i>Paraorthograptus</i>	<i>Orthograptus</i> <i>Climacograptus</i>	大绝灭第一幕 ↑
			<i>N. extraordinarius-N. ojsuensis</i> 带				
			<i>D. mirus</i> 亚带				
		赫南特亚阶	<i>P. pacificus</i> 带	辐射期			
			<i>T. typicus</i> 亚带				
		赫南特亚阶	<i>P. sinensis</i> 亚带				
			<i>D. complexus</i> 带				

1.1 辐射期

笔石动物辐射期从 *Dicellograptus complexus* 带开始至 *Paraorthograptus pacificus* 带的 *Tangyagraptus typicus* 亚带之顶结束,笔石的分异度稳步增加,尤其是种一级的分异更为明显。从总体上看,由于新物种的不断增加和物种扩散速度的不相适应及地理阻障的存在,土著分子占有很大的比重,显示出浓厚的地方性色彩。有关资料统计显示,在这一时期土著物种和广布种大致保持均势,即各占约 50%^[8]。

1.2 灭绝期

至 *Diceratograptus mirus* 亚带,种级的分异度显著下降,同时笔石的丰富度也显著降低,表明奥陶纪末笔石动物群集群绝灭首幕的发生。

N. extraordinarius-N. ojsuensis 带笔石动物群的总貌与下伏地层所产的笔石群相比有显著的变化, *Normalograptus* 成为主导分子,属级的分异度显著降低,较下伏的 *D. mirus* 亚带下降了 35%,是一个低分异度的正常笔石动物群。出于恶劣环境的压力,早期适应类型,如笔石体复杂化的类型(*Tangyagraptus*)、体壁网格化的类型(*Yinograptus*)及附连物发育的类型(*C. venustus*)基本上消失^[9],同时,由于大量土著物种的绝灭,使广布种的相对比率上升,体现了灭绝期的特点。在 *N. extraordinarius-N. ojsuensis* 带末期,所有的笔石除 *Normalograptus* 属中个别种及个别 *Paraorthograptus* 的子遗分子外,基本上均已绝迹,此为奥陶纪末笔石动物群集群绝灭第二幕。

1.3 残存-复苏期

度过了奥陶纪末冰期的困境后,随着冈瓦纳冰川的消融和志留纪初期的海侵,扬子半封闭海盆底部再度缺氧,使赫南特动物群迅速消失,笔石动物进入了残存期,其生态位扩展全球,形成了全球可资对比的 *persculptus* 笔石带。在三峡地区, *persculptus* 笔石带一个显著的特点就是 *persculptus* 笔石异常丰富,从其聚集式埋藏的特征来看,在奥陶纪末的冰期大绝灭之后, *persculptus* 率先出现并占领了缺少生存竞争的生态域而得以大量繁殖,有着机会种的特点。同时,在这一时期 *persculptus* 对新物种的出现有一定的抑制作用。

Akidograptus ascensus 的出现,标志着笔石复苏期的开始,新物种不断涌现,至 *P. acuminatus* 带,新旧物种之间已大致形成均势,该笔石带所发现的 12 属 42 种中,24 种为新生种,6 属为新生属^[8]。笔石的复苏期可能上延至 *O. vesiculosus* 带之顶,至 *C. cyphus* 带,随着单笔石的大量涌现,笔石动物群的面貌发生了巨大变化,属种分异度大为增加,笔石动物进入了其辐射演化的全新时期。

最近, T. N. Koren, R. F. Sobolevskaya 在对西伯利亚地台边缘穿越奥陶系/志留系界线的笔石生物的多样性研究中也得出了类似的结论,在 *supernus* 带(在 Kazakhstan 为 *pacificus* 带)笔石动物的分异度最大(11 属,16 种),并且大多为广布性属种,然后,笔石动物逐渐消亡,在 *extraordinarius* 带仅存 1 属 3~6 种,在 *persculptus* 带笔石的分异度开始上升,为 3 属 8 种, *ascensus-acuminatus* 带分异度达到一个高峰,为 9 属 11~16 种,最多可达到 26 种,显示了复苏期—辐射期的特点。

一般来讲,底栖生物的生存与发展主要受控于水体深度和底域的类型,而浮游生物则主要受控于水体温度,志留纪初期,全球气候变暖对笔石动物的复苏无疑起着至关重要的作用。根据笔石的演化阶段分析,其灭绝期过后的复苏与辐射发展早于底栖的腕足类,表现出底栖生物和浮游生物在演化过程中对环境变化响应的差异性和复杂性(表 1,表 2)。

2 腕足类的绝灭与复苏

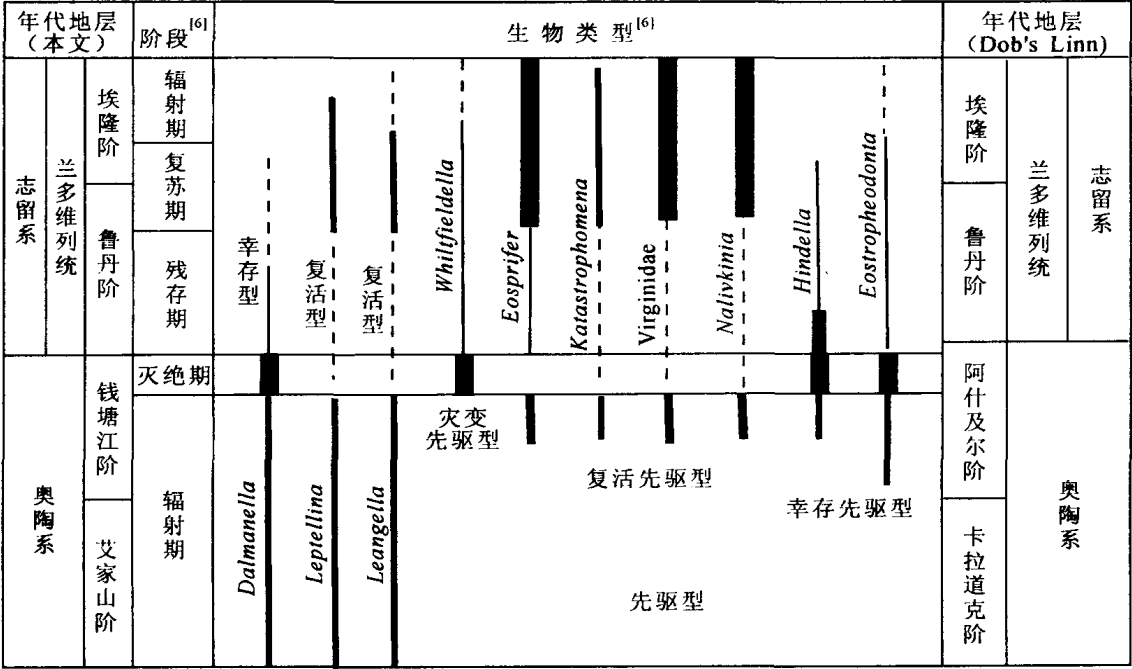
扬子海在奥陶纪末为底域严重缺氧的滞留环境^[10,11],而表层水由于陆表水的注入和风浪的作用却是富氧的。腕足类的产生,总是和海平面下降相吻合,换言之,与氧化还原界面密切相关,当最低含氧层下限降低至海盆底部,即海盆底部亦为含氧水体时,底栖生物才得以生存。戎嘉余等^[6]对华南地区晚奥陶世至早志留世腕足动物的宏演化进行了归纳和总结,其中在“卡拉道克阶”和“阿什极尔阶”中下部(大致相当于三峡地区的艾家山阶和钱塘江阶的中下部)为腕足动物的辐射发展时期。海平面下降初期,在相当于 *Diceratograptus mirus* 亚带的层位出现了 *Manosia* 腕足动物群,随着冈瓦纳冰川的不断扩大,海平面进一步下降,这时发育了赫南特动物群, *Whitfieldella* 即是其中的代表。在黔北地区,该种数量极为丰富,但在三峡地区,由于水体较深,未见该种踪迹。至 *persculptus* 带底部, *Hirnantia-Kinnella* 和 *Dalmanitina* 动物群绝灭,该动物群的消失在不同的地方有不同的反映。大致有两种原因使该动物群在某一区域销声匿迹:(1)持续的海退,(2)快速的海侵。

所谓“持续的海退”是指海平面的下降,水体深度变浅,使 *Hirnantia-Kinnella* 和 *Dalmanitina* 动物群难以在该生态域继续生存而转移它处,从这个意义上讲,该动物群在这一区域的消失并不意味着绝灭,如贵州桐梓红花园剖面即是这种情况。值得指出的是, *Eospirifer* sp. 是在桐梓红花园剖面 *Akidograptus ascensus* 带发现的,并认为其所在层位紧覆于 *Hirnantia* 动物群之上^[6],值得注意的是,由于该剖面中 *persculptus* 笔石带地层的缺失, *Eospirifer* sp. 和 *Akidograptus ascensus* 的首现位置在该剖面便不能确定。况且, *Eospirifer* 为复活先驱型生物,该属的 *E. praecursor* 始现于奥陶纪(表2),因此,该属在考察奥陶系/志留系界线时的意义不能估价太高。但在奥陶纪末期的绝灭之后,以该属为代表的复活-先驱型生物在度过其残存期后,步入复苏、辐射演化阶段的这一演化事件,对奥陶系/志留系界线的确定仍具有重要的参考价值。所谓“快速的海侵”是指在相对水体较深的地方,如三峡地区,海退的影响并未使 *Hirnantia-Kinnella* 和 *Dalmanitina* 动物群丧失栖居之地,更未出现暴露或剥蚀,该动物群一直繁衍至海侵的来临。随着冈瓦纳冰川的消融,海平面迅速升高,扬子海盆底域再度缺氧,赫南特动物群便丧失了生存的基本条件,这是该动物群真正意义上的绝灭。资料统计显示奥陶纪末腕足类属级的绝灭达 54.87%,科级绝灭为 23.5%,超科级绝灭为 4.76%^[5],显示了在 O/S 界线附近,腕足类绝灭的强度非常之大。

与上述研究结果相类似, Paul Copper 在对加拿大 Anticosti 岛腕足类在晚奥陶世期间和其后的集群绝灭的研究中,发现绝灭的第一幕发生在 Rawtheyan 之末(按汪啸风等^[2]所厘定的 Hirnantian 定义,该次绝灭事件发生于赫南特亚阶的内部),因在该剖面没有笔石带作参照,腕足类绝灭的第二幕推测发生于 *persculptus* 带之底,而其复苏和生态系的重建则迟至艾隆阶。

按现行的国际奥陶系/志留系界线划分方案,腕足类绝灭的主幕(第二幕)位于该界线附近,但仍处于奥陶系内部(表2),就此而言,现行的界线划分方案多少对生物演化事件有所忽视,而界线层型的建立最重要的依据是选择那些具有全球对比意义的生物标志,而这个生物标志最好能与生物演化阶段相吻合,以避免在界线生物标志选择中的主观性和随意性。

表 2 华南奥陶系/志留系界线附近腕足类演化阶段及其与界线的关系
Table 2 Brachiopods evolutionary stages at the O/S boundary interval
and its significance in South China



3 牙形石的绝灭与复苏

在全球范围内,奥陶系/志留系界线附近的地层中,牙形石均较为稀少,扬子区仅在五峰组内发现 *Amorphognatus ordovicianus*, *Birksfeldia wufengensis*, *Protopanderodus liripipus*, *Drepanoistodus cf. venustus* 等几个属种^[12],这可能与沉积相及水体深度等有关。虽然,牙形石在“阿什极尔阶”初期的分异度是相当高的,但能够穿越奥陶系/志留系界线的毕竟是极少数,其绝灭情况和笔石动物群类似,为渐进的多幕式的绝灭。由于资料的贫乏,我们还无法对其多幕式的绝灭进行准确的评估,但牙形石灭绝的主幕位于 *persculptus* 带下部则为许多学者所共识。

在加拿大魁北克 Anticosti 岛奥陶系/志留系界线剖面 Ellis Bay 组最上部,发育了冈瓦纳冰期之后最早的志留纪 *Oulodus? nathani* 牙形石带的化石,共有 21 种,其中的 16 种为志留纪的新生分子,反映出伴随冈瓦纳冰期之后的海侵牙形石动物的复苏与辐射演化。

美国内华达中北部有两条重要的奥陶系/志留系界线剖面,一条是 Monitor Range 剖面,另一条是 Vinini Creek 剖面。后者笔石序列自上而下为 *persculptus* 带、*extraordinarius* 带、*pacificus* 带和 *ornatus* 带,其中前两个带和扬子区的同名带相当,*ornatus* 带和扬子区 *D. complexus* 带相当,*pacificus* 带并无扬子区笔石的高分异现象,也未出现 *Tangyagraptus* 和 *D. mirus*,但和扬子区的同名带可以对比。

在 Monitor Range 剖面, *persculptus* 带牙形石很发育,有 *Ozarkodina oldhamensis?*, *Wal-*
万方数据

liserodus curvatus, *Decoriconus fragilis* 等5属7种,均为志留纪的分子^[13]。在 *Vinini Creek* 剖面,牙形石也并未像笔石一样经历了奥陶纪末的大绝灭,奥陶纪的分子如: *Amorphognathus ordovicicus*, *Protopanderodus insculptus*, *Drepanostodus suberectus* 等均可上延至 *persculptus* 带下部^[13]。

上述研究,一方面说明了 *persculptus* 带与下伏 *N. extraordinarius*-*N. ojsuensis* 带之间曾发生过牙形石生物群演化上的重大变革;另一方面也说明了牙形石绝灭事件的发生与笔石、腕足类等的绝灭事件相比,存在一定的滞后性。倘若以新生分子作为界线划分的主要依据,那么,根据牙形石的研究,将 *persculptus* 带归属于志留系应该更为适当。

4 结论

笔石动物群的适应性变化,与海平面升降变化关系密切,这种变化是生物自身发展和环境变化共同作用的结果;而生物群的绝灭与复苏,与环境变化及生物自身对环境的适应程度密切相关,从宏观上讲是多幕式的,不是一蹴而就的。就各门类生物而言,在时间上也存在着差异,显示了自然界的复杂性和多样性,但不能因此抹杀了生物演化事件在地层划分对比中的作用。从上述对笔石、腕足类和牙形石三类代表性的生物群演化事件的分析来看, *persculptus* 带底界是令人瞩目的生物演化事件的界面,不但易于识别,而且在全球具有广泛的分布,相互间也易于对比,因此, *persculptus* 是理想的界线生物标志。峡东地区宜昌王家湾剖面 and 苏格兰 Dob's Linn 剖面相比,无论在剖面的连续性、岩石的变质程度(有机质成熟度为 1.3)、化石的丰富度和多样性均较后者优越。因此,以王家湾剖面为界线层型、以 *persculptus* 带的底界为标志来厘定全球界线层型剖面 and 点(GSSP)仍然是目前的最佳选择。

参 考 文 献

- [1] 戎嘉余、陈旭、Harper D A T 等. 关于奥陶系最上部赫南特(Hirnantian)亚阶全球层型的建议. 地层学杂志, 2000, 24(3): 176—181
- [2] 汪啸风、B-D Erdtmann、陈孝红. “赫南特阶”和奥陶系—志留系界线的厘定. 华南地质与矿产, 1999, (3): 12—18
- [3] Lesperance P J, Barnes C R, Berry W B N et al. The Ordovician-Silurian boundary stratotype: consequences of its approval by the IUGS. *Lethaia*, 1987, 20: 217—222
- [4] 汪啸风、柴之方. 奥陶系与志留系界线处生物灭绝事件及其与铍和碳氧同位素异常的关系. 地质学报, 1989, 60(3)
- [5] 陈旭、戎嘉余. 集群绝灭的基本概念及奥陶纪晚期的实例剖析. 见: 戎嘉余等主编: 理论古生物学文集. 南京: 南京大学出版社, 1990
- [6] 戎嘉余、詹仁斌. 奥陶纪末集群灭绝后腕足动物复苏的主要源泉——论先驱生物的分类. 中国科学(D辑), 1999, 29(3): 232—239
- [7] 陈旭、戎嘉余、樊隽轩等. 扬子区奥陶纪末赫南特亚阶的生物地层学研究. 地层学杂志, 2000a, 24(3): 169—175

- [8] 陈旭、戎嘉余、樊隽轩等. 奥陶-志留系界线地层生物带的全球对比. 古生物学报, 2000b, 39(1): 100—114
- [9] 王传尚、汪啸风、陈孝红. 奥陶纪笔石体的复杂化及其与海平面升降变化的关系. 华南地质与矿产, 2000, (1): 12—15
- [10] 陈旭、肖承协、陈洪治. 华南五峰期笔石动物群的分异及缺氧环境. 古生物学报, 1987, 26(3): 326—344
- [11] 戎嘉余、陈旭. 华南晚奥陶世的动物群分异及生物相、岩相分布模式. 古生物学报, 1987, 26(5): 507—535
- [12] 汪啸风、曾庆奎、周天梅等. 长江三峡东部地区奥陶纪晚期与志留纪初期的化石群兼论奥陶系与志留系的界线问题. 宜昌地质矿产研究所所刊, 1983, 第 6 号: 96—163
- [13] Finney S C, Berry W B N, Cooper J D et al. Late Ordovician mass extinction: A new perspective from stratigraphic sections in central Nevada. *Geology*, 1999, 27(3): 215—218

EXTINCTION AND LAZARUS OF THE FAUNAS ACROSS LATE ORDOVICIAN AND EARLY SILURIAN

Wang Chuanshang Wang Xiaofeng Chen Xiaohong

(Centre for Stratigraphy and Paleontology, China Geological Survey, Yichang 443003)

Abstract

The mass extinction and Lazarus events of three representative categories (graptolite, brachiopod, and conodont) within the strata across the late Ordovician and Silurian boundary was discussed recently. It is assured that the base of *persculptus* is a remarkable bio-evolutionary turnover surface. Consequently, to choose Wangjiawan Ordovician/Silurian section in Yichang as a stratotype with *persculptus* as the biomarker for the revised boundary is corresponding to the bio-evolutionary events.

Key words Ordovician/Silurian boundary extinction and Lazarus *persculptus*