二叠纪末生物礁生态系绝灭的方式

吴亚生[①] 范嘉松[①] 姜红霞[①] Yang Wan[②]

(① 中国科学院地质与地球物理研究所, 北京 100029; ② Department of Geology, Wichita State University, 1845 Fairmount, Wichita, KS 67260. E-mail: wys@mail.igcas.ac.cn)

摘要 二叠纪末生物礁生态系的绝灭是怎样发生的? 一蹴而就, 还是分几步发生的? 对贵州紫云长兴期生物礁顶二个二叠纪-三叠纪界线地层(PTB)剖面的研究表明: 礁生态系的绝灭是分二幕进行的. 第一幕是钙质海绵、蜓等狭适性生物的完全绝灭, 发生在 *Clarkina yini* 带内. 此后的生物群是由小腹足类、一些介形虫以及某些小型钻孔生物组成的简单生物群, 或仅由藻席组成. 在 *Hindeodus parvus* 带开始的时候, 生物礁顶部变成缺氧环境. 原来以小腹足类或藻席为主的简单生物群发生绝灭(此为第二个绝灭幕), 代之以小球状的疑源类微生物为主的特化生物群. 以后在环境变成有氧时, 这个特化生物群又被微小腹足类为主的简单生物群取代, 代表海洋生态系的初步复苏. 此后随着海洋环境的进一步改善, 这个生物群被正常大小的菊石、双壳类、腹足类组成的较为多样性的生物群取代, 代表海洋生态系的进一步恢复. 谈陆寨剖面是目前所知的唯一的生物礁发育到二叠纪最晚期并遭受大绝灭事件影响的剖面. 与煤山金钉子剖面和意大利 Dolomites 的 Tesero 剖面的对比表明, 非礁生态系有一个和礁生态系相同的第一幕绝灭事件. 发生缺氧事件的非礁生态系, 有一个和礁生态系相似的第二幕绝灭事件.

关键词 二叠纪末 生物礁 集群绝灭 贵州 二叠纪-三叠纪界线地层

二叠纪末发生了显生宙最大的生物集群绝灭事件[1], 它使 90%的海洋生物物种[2,3]和 70%的陆生脊椎动物属[4]以及大多数的陆上植物灭绝了[5,6]. 许多学者认为生物礁也绝灭了[7,8].

对绝灭过程的详细研究是从非礁海洋生物和陆生生物开始的. 早期的研究是在地层单位阶的尺度上进行的[9], 通过对比上二叠统长兴阶和下三叠统格柔斯巴赫阶的物种差异来探讨生物群的演化. 20 世纪 90 年代, 由于牙形刺生物地层研究的进展, 人们对界线地层的研究有了更高的精度. 在PTB金钉子剖面煤山剖面上, 长兴阶顶部至格柔斯巴赫阶底部厚约 0.5 m的地层被划分成 4 个牙形刺化石带[10], 自下而上它们依次是*Clarkina yini*带, *C. meishanensis*带, *Hindeodus typicalis*带, *H. parvus*带). 这样人们就有可能在高分辨率的牙形刺生物地层格架内对界线地层内的生物群更替情况做更细致的研究.

煤山剖面的研究是这种研究的典范. 在高分辨率牙形刺生物地层格架下, Jin等[11]对煤山剖面和其附近的剖面作了种和属一级的详细统计, 发现绝灭事件是由 251.4 Ma的一个突然事件和其后 1 个Ma内少数属种的减少组成的. 一些学者对煤山剖面生物标志化合物的研究[12]也得出了绝灭是多幕的结论. 王春江等[13]的研究表明, 由某些浮游动物或特殊类型的海洋动物富集的姥鲛烷有一个明显的富集层. 一些学者在重庆、湖北、贵州、广西等地长兴期生物礁顶部的界线地层中相继发现了微生物岩[14~18], 表明礁绝灭后环境的特殊性.

当人们对非礁生态系绝灭方式的研究频频取得进展的时候, 不禁要问: 二叠纪末生物礁生态系的绝灭是如何发生的: 是一蹴而就, 还是多幕发生的? 礁生态系的绝灭与非礁生态系是同时的还是先于后者? 为了回答这两个问题, 笔者对长兴期生物礁的典型代表-贵州紫云县城(图 1)附近长兴期生物礁顶的二个界线地层剖面, 亘旦剖面和谈陆寨剖面的生物群演化作了系统研究.

1 贵州紫云亘旦剖面二叠纪末礁生态系的绝灭方式

1.1 剖面的岩石特征

亘旦剖面位于贵州紫云县城以南 2 km 处的亘旦

2006-06-09 收稿, 2006-10-18 接受

国家自然科学基金(批准号: 40472015)、现代古生物学和地层学国家重点实验室开放课题基金(批准号: 053102)和中国科学院矿产资源研究重点实验室资助项目

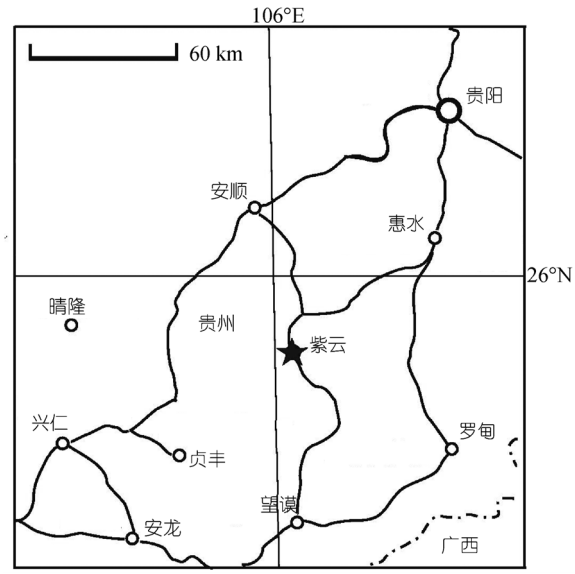


图 1 紫云礁 PTB 剖面的地理位置

村. 根据岩性将该剖面自下而上分为五层(图 2(a)). 第 1 层是礁岩, 含有丰富多样的化石, 包括钙质海绵、苔藓虫、棘皮类、蜓、腕足类、双壳类、腹足类、有孔虫、藻类等(图 3(a)). 此层的顶上有干裂缝构造[19].

第 2 层为 2.4 m 厚的黄色的、白云石化的、纹层状的泥晶灰岩. 有藻纹层构造和发育的泥裂构造(图 3(b)). 未见其他化石.

第 3 层是 0.2 m 厚的灰黑色的、白云石化的泥晶灰岩. 水平纹层构造发育. 对样品进行扫描电镜检查发现, 该层含有分散的、细小的(<5 μm)草莓状黄铁矿. 该层顶部 2 mm 完全为黄铁矿的不规则集合体. 由该层顶面向下, 黄铁矿集合体的含量减少. 该层含有丰富的、微小的(<15 μm)小球状的疑源类化石(图 3(c), 箭头指处), 还有少数介形虫, 以及一些较大的(cm 级的)、扁平的、薄壳的双壳类. 疑源类一般是球形的, 也有少数呈拉长的形状, 大小不一, 直径一般小于 0.25 mm. 内部一般被细亮晶充填. 介形虫化石保存很好, 并且往本层上部含量增加(图 3(d)).

第 4 层是厚 3 mm 的生物颗粒泥粒岩(图 3(e)). 生物颗粒是小腹足类. 腹足类一般呈高锥状, 大小一般在 1 mm 左右, 壁较厚. 该层不含黄铁矿, 岩石也呈浅色.

第 5 层是厚 0.4 m 的生物颗粒岩. 生物颗粒为正常大小(1~2 cm)的菊石壳和双壳类. 岩石一般呈灰红色或灰黄色.

1.2 剖面的生物地层

在距第 1 层顶部 1 m处发现牙形刺化石*Clarkina parasubcarinata* Mei等(图 4(a)). 该牙形刺种的正模(图 4(b))化石产自煤山P/T金钉子剖面的 24d~24e层[20], 是*Clarkina yini*带的重要分子. Mei等[20]建立的*C. changxingensis yini*(=*C. yini*)产自其 21 层的最顶部(样品号: Mc-41, Mc-43). 而根据Yin等[10], *C. yini*分布在煤山剖面(即P-T金钉子剖面)的 24d~24e层. 所以, Mei等的 21 层顶部就相当于Yin等之煤山分层(即通用的煤山剖面分层)的 24d~24e层. Mei等描述的*C. parasubcarinata*有两个层位的标本有照片, 一个是其 14 层的, 另一个是其 21 层顶部的. 其 21 层顶部的标本是该种的模式标本, 但其 14 层的标本根据特征不能归入该种. 在其 21 层顶部, *C. parasubcarinata*与*C. yini*共生. 我们的剖面的第 1 层产*C. parasubcarinata*, 故应与煤山P-T金钉子剖面的 24d~24e层对比. 在第 3 层发现了牙形刺*Hindeodus parvus*(图 4(c)). 这是一个世界性分布的种, 已经被作为三叠系底界的标志性化石. 所以, 本剖面二叠系-三叠系的界线在第 2 和 3 层之间. 本剖面的第 3 层相当于煤山剖面的 27c~27d 层. 根据层位关系, 本剖面的第 2 层自然相当于煤山剖面的 25~27b层.

1.3 剖面的沉积环境演化

本剖面的第 1 层是生物礁环境. 第 2 层有藻纹层和泥裂构造, 所以是潮坪沉积环境. 第 3 层水平纹层的发育说明生物扰动作用和水动力作用的双重缺失, 说明泥食性底栖生物、钻孔生物的缺失. 电镜下检查发现, 本层含有大量散布的细小草莓状黄铁矿. 细小(<8 μm)草莓状黄铁矿的发育, 被看作沉积水体缺氧的有效标志[21]. 本层的颜色在整个剖面上呈独一无二的深色, 表明富含有机质. 这两个标志说明本层是缺氧环境的沉积. 本层的特殊的生物群支持这种解释. 第 4 层的岩石呈浅色, 并且不含草莓状黄铁矿, 说明沉积环境不再是缺氧的或含氧量有显著的提高. 第 5 层的岩石呈灰黄色或红色, 说明沉积环境也是有氧的.

1.4 生物群演化

第 1 层内的生物群是多样性的, 具有较高的物种分异度. 钙质海绵、蜓等狭适性生物的存在, 说明这是大绝灭前的生物群. 第 2 层的生物群很简单, 仅由藻席组成. 钙质海绵、蜓等狭适性生物从第 2 层以及

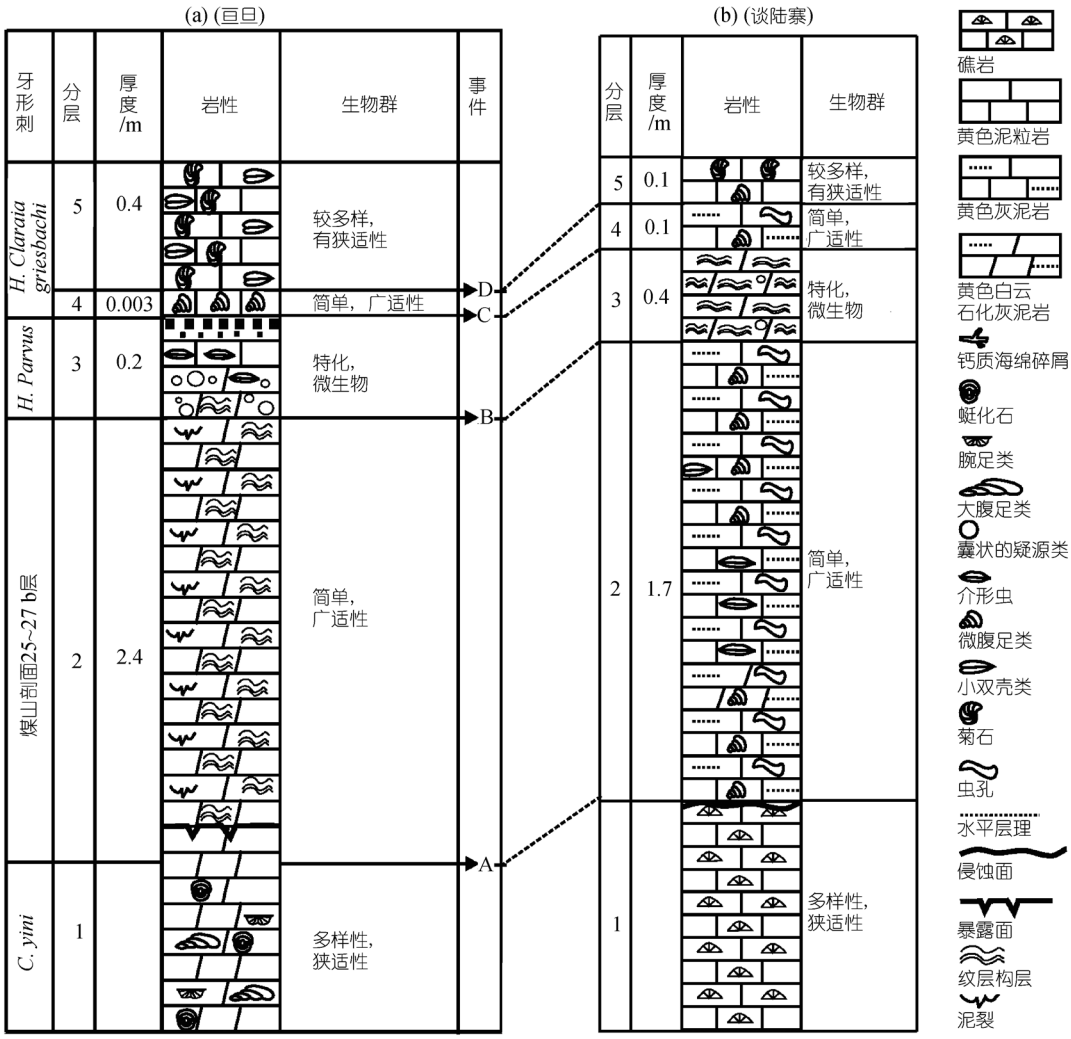


图 2　贵州紫云亘旦(a)和谈陆寨(b)PTB 剖面的岩性和生物群演化

A 示狭适性生物大绝灭，即大绝灭第一幕发生处; B 示广适性生物群绝灭处，即大绝灭第二幕发生处; C 示特化生物群被简单生物群取代处; D 示简单生物群被正常生物群取代处

以上地层中永远消失了，说明大绝灭的第一幕在第 1 和 2 层之间发生了. 以藻席为主的简单生物群在第 3 层沉积物形成之前消失了，这是本剖面发生的第 2 个绝灭事件. 第 3 层的生物群十分简单，主要由小球状的疑源类微生物组成，含有一些介形虫和个别较大、扁平、壳薄的双壳类. 推测小球状微生物可能是某种适应缺氧环境的单细胞菌类. 薄壳的双壳类可能是营漂浮生活的. 根据学者研究[22]，有的介形虫是适应缺氧环境的. 所以，该层的介形虫可能是适应缺氧的类型. 第 4 层是简单的生物群，主要由微小腹足类组成. 这种简单生物群应该是对有氧环境的适应. 与缺氧恶劣环境的特化生物群相比，是一种恢复初期的生物群. 第 5 层的生物群是正常大小的海洋生物，代表在海洋环境已经恢复正常的情况下生物群的进一步复苏.

2　贵州紫云谈陆寨剖面二叠纪末礁生态系的绝灭方式

谈陆寨剖面位于紫云县城以东 2 km处的谈陆寨附近. 根据岩性将该剖面自下而上分为 5 层(图 2(b)). 第 1 层是灰色、块状的生物礁岩，为障积岩、骨架岩(图 3(f))，顶部的骨架岩有栉壳状亮晶胶结物. 含有丰富的生物化石，包括钙质海绵、水螅、苔藓虫、棘皮类、腕足类、有孔虫、蜓、双壳类、腹足类、藻类、古石孔藻、管壳石等. 钙质海绵很丰富，有至少 8 个种的纤维海绵、至少 2 个种的硬海绵(*Bauneia*, *Reticulocoelia*)[23].

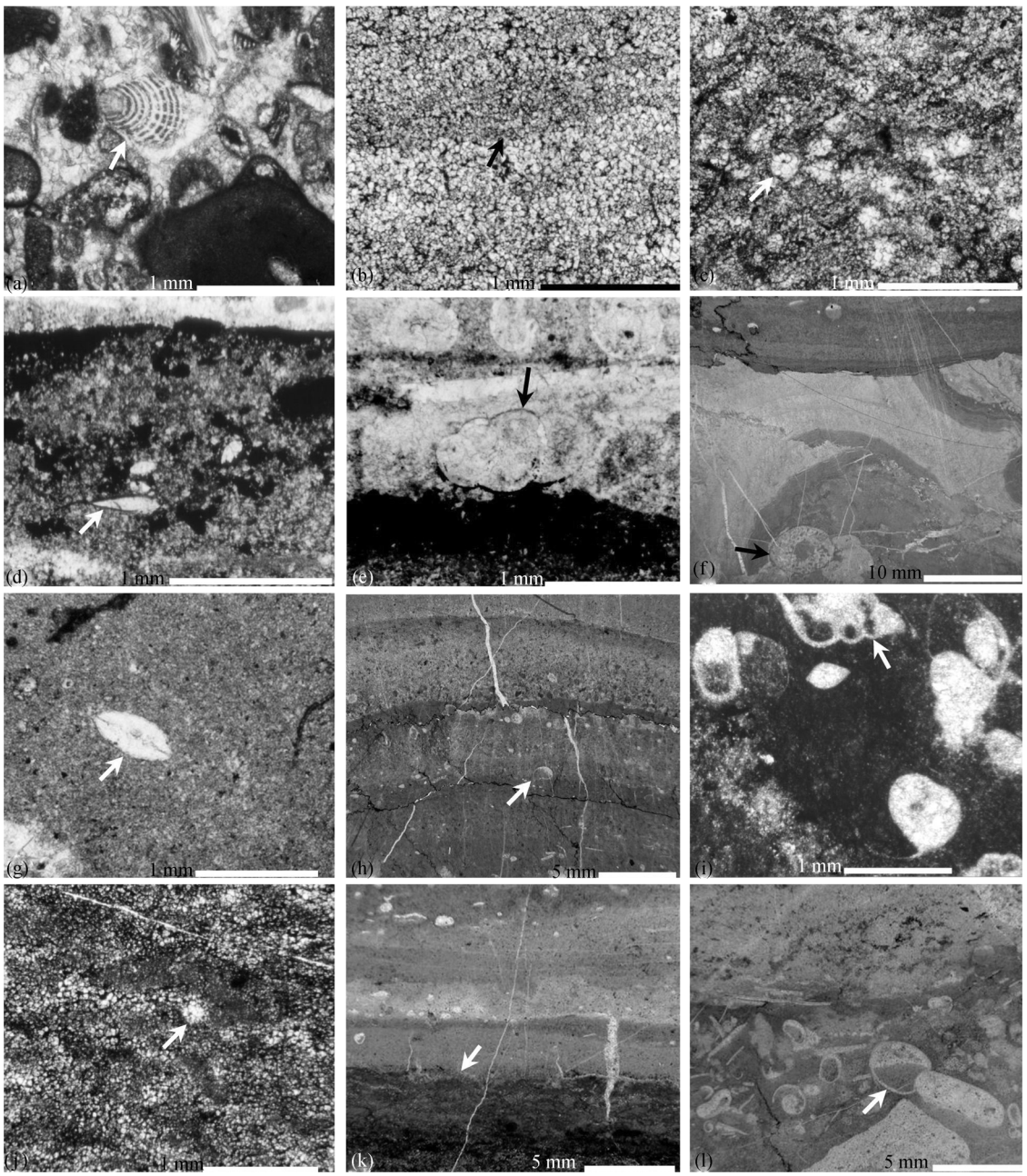


图 3 亘旦剖面((a)~(e))和谈陆寨剖面((f), (g))的薄片显微照片, 反映从多样性生物群((a), (f)的下部) 到简单生物群((b), (g), (h), (i)), 到特化生物群((c), (d), (j), (k)的底部), 再到简单生物群((k)的上部), 然后到正常生物群(l)的演化历程

(a) 层 1, 箭头指 *Colaniella*. (b) 自 2 层, 示藻纹层构造. (c) 自 3 层, 示小球状疑源类微生物. (d) 自 3 层顶部, 见介形虫. (e) 3 层顶部的黄铁矿和 4 层的微小腹足类. (f) 自层 1, 示礁岩顶部的一个侵蚀面, 以及礁岩中的钙质海绵化石. (g) 自 2 层, 示一个介形虫. (h) 自 2 层, 示潮坪沉积和小腹足类. (i) 自 2 层, 示小腹足类的放大. (j) 自 3 层, 示小球状疑源类微生物. (k) 下部为层 3, 上部为层 4 的潮坪相灰泥岩, 见小腹足类和虫孔. (l) 自 5 层, 示菊石

该层顶面是一个明显的侵蚀面, 代表该地层形成后曾经出露地表受到侵蚀.

第 2 层是厚度 1.7 m 的灰黄色泥晶灰岩, 含有小腹足类、介形虫(图 3(g)~(i))以及丰富的虫孔化石. 该层的沉积物组构, 沉积构造和遗迹化石的类型说明沉积环境是潮坪环境.

第 3 层是厚度 0.4 m 的灰黑色、白云石化的泥晶灰岩, 具有发育的水平纹层构造(图 3(j)), 代表生物扰动和水动力作用的双重缺失. 扫描电镜检查发现此层含有细小的草莓状黄铁矿(<7 μm), 由八面体或立方体的

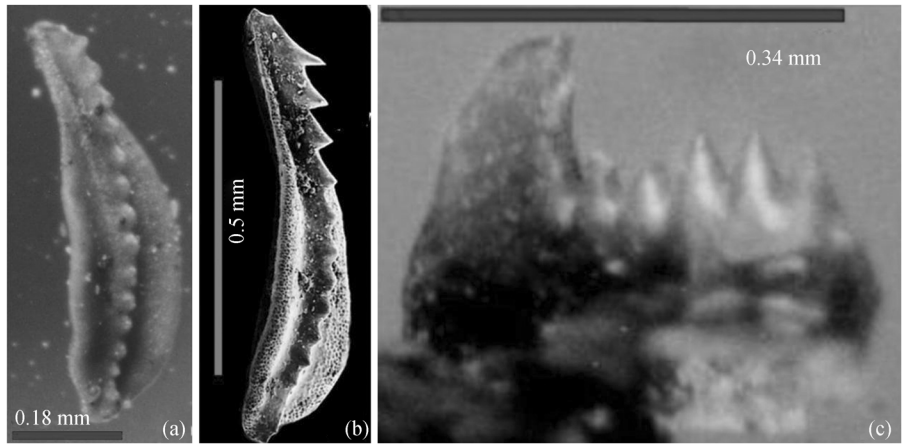


图 4 亘旦剖面的关键牙形刺化石

(a) 为*Clarkina parasubcarinata*, 自亘旦剖面 1 层, 距该层顶面约 1 m处; (b) 为*Clarkina parasubcarinata* (Mei等[20])的正模, 自煤山金钉子剖面的 24d, 24e层; (c) 为*Hindeodus parvus*, 自亘旦剖面第 3 层

细小黄铁矿晶体组成, 代表本层的沉积环境是缺氧的[21]. 本层只含有极小的球状疑源类化石, 其形态和大小与亘旦剖面第 3 层的相似. 此外有少数介形虫.

第 4 层是厚度 0.1 m 的灰黄色的泥晶灰岩, 含小腹足类化石和小虫孔化石. 没有黄铁矿, 说明该层形成时, 水体已经恢复为有氧状态. 该层在岩性和生物群特征上都与第 2 层十分相似(图 3(k)).

第 5 层是灰黄色到灰红色的泥粒岩-颗粒岩, 含有比较丰富的、正常大小的菊石和腹足类化石(图 3(l)).

由于本剖面与亘旦剖面相隔不到 3 km, 特别是都有一层特征一样的深色缺氧沉积, 所以这两个剖面完全可以对比. 本剖面的 P-T 界线也应该在第 2, 3 层之间. 本层的 1, 2, 3, 4, 5 层分别与亘旦剖面的 1~5 层对比.

本剖面的第 1 层含有丰富多样性的生物群. 钙质海绵等狭适性生物的存在, 说明这是大绝灭前的生物群. 但钙质海绵等狭适性生物在第 2 层及其以上地层中永远消失了, 说明大绝灭的第一幕在第 1, 2 层之间发生了. 第 2 层的生物群, 只由小腹足类、介形虫、以及某些小型钻孔生物组成, 是一个简单群落. 这个简单群落, 在第 3 层形成之前绝灭了, 构成本剖面的第二个绝灭事件. 第 3 层的生物群更为简单, 只由小球状的疑源类微生物组成, 是一种能够适应缺氧环境的特化生物群. 第 4 层的沉积环境恢复到有氧状态, 生物群也相应恢复到缺氧发生前的简单生物群, 即由小腹足类、介形虫、小型钻孔生物组成. 第 5 层的生物群是正常海洋的正常生物群, 代表海洋环境已经恢复正常.

3 讨论

3.1 二叠纪末紫云生物礁生态系的绝灭方式

从紫云的 2 个剖面看出, 二叠纪末生物礁生态系的绝灭由二幕事件组成. 第一幕是钙质海绵、蜓等狭适性生物的绝灭, 绝灭率就狭适生物而言是 100%. 此后的生物群组成单调, 主要由小腹足类组成, 还有介形虫, 以及一些小的、分类位置未知的钻孔生物, 或者为潮坪的藻席. 后来, 由于海洋缺氧事件的发生, 生物群发生又一次绝灭事件, 小腹足类为主或藻席为主的简单生物群绝灭了, 代之以一个适应缺氧环境的极简单的、由小球状菌类、介形虫、个别营漂浮生活的双壳类组成的特化生物群. 在亘旦剖面上, 由第 2 层到第 3 层, 岩性没有变化, 但是岩石的颜色变深. 在谈陆寨剖面上, 由第 2 层到第 3 层, 岩性由灰岩变成了白云岩. 我们知道, 白云岩都是准同生或成岩阶段形成的. 所以, 这两个剖面上由第 2 层到第 3 层, 岩相没有显著变化, 但是沉积环境变成缺氧的了. 在缺氧的环境下, 小腹足类等底栖生物是无法生存的, 所以生物群的更替是必然的.

藻席是一种局限环境, 通常是潮坪环境的生物群, 代表了不稳定的环境. 但是藻席环境通常是有氧环境. 缺氧环境是更加恶劣的环境, 只有某些特化的生物才能生存. 从已有的研究资料看, 缺氧环境的生物主要是微生物以及某些有孔虫. 在Wignall和Hallam[24]研究的剖面上, 贫氧环境的生物是*Lingula*和*Claraia*. 从非缺氧环境到缺氧环境, 藻席、小腹足类这些非缺氧环境的生物的绝灭是必然的事情. 根据现有的资料, PTB之交

的缺氧事件具有相当广的分布范围[25~29]. 所以, 可以将这次与缺氧事件有关的绝灭当做二叠系-三叠系之交大绝灭事件的一个较小的幕来看待.

环境变成有氧时, 生物群也恢复为缺氧发生前的以小腹足类、介形虫、小型钻孔生物为主的简单生物群. 以后海洋环境逐渐恢复正常, 生物群也恢复为正常大小的、由丰富的菊石、双壳类、腹足类组成的较为多样性的生物群.

这二个剖面说明: (ⅰ) 二叠纪末礁生态系的绝灭是多幕的; (ⅱ) 三叠纪初生态系的复苏也是多步骤的; (ⅲ) 礁生态系绝灭的首幕在二叠纪末, 距离 P-T 界线有一段距离; (ⅳ) 礁生态系绝灭的第二幕的发生与海洋缺氧事件有关; (ⅴ) 三叠纪初的生态系恢复并未需要很长的时间.

3.2 紫云 PTB 剖面的代表性

在中国, 生物礁的研究从 20 世纪 60 年代就已经开始. 人们在对长兴阶生物礁研究的时候不可避免地要涉及到 P-T 界线. 但是由于界线问题不是研究的主要目标, 所以一般对界线地层未作专门研究, 研究精度也就达不到界线地层研究的要求.

对界线地层的研究也取决于P-T界线地层牙形刺化石的研究进展. 20 世纪 90 年代中后期, 人们对浙江长兴煤山、四川广元上寺、西藏色龙等PTB金钉子候选剖面的牙形刺化石研究取得重大进展[20,30~33], 建立了金钉子剖面界线地层的高分辨率牙形刺生物地层标准[8,34], 从而使界线地层的研究有了高分辨率的时间参照系.

世界上的长兴期生物礁主要分布在中国, 其他国家真正的、时代可靠的长兴期生物礁仅从希腊的Skyros岛有报道[35]. 在中国, 最早获得系统研究的长兴期生物礁是湖北利川的[36]. 但对该礁剖面的界线地层未作详细研究. 而且这个礁在长兴期后期为泻湖相沉积物覆盖[19], 生物礁未长到长兴期末. 此后获得系统、深入研究的是四川重庆北碚土地垭的长兴期生物礁[37,38]. Reinhardt[37]对该礁剖面界线附近的地层做了较为详细的沉积学研究, 并在这段地层中发现了潮坪环境的沉积相标志. 然而, 在他的剖面上, 长兴阶的上部, 生物礁为泻湖相沉积物覆盖, 而且其研究没有牙形刺生物地层作时间控制. 后来, 范嘉松等[39]对该礁邻近(仅500 m之隔)的另一个剖面作了系统研究. 但在这个剖面上, 长兴期生物礁也没有发育到二叠纪末: 其上部还有 26.3 m厚的台地相粒泥岩-泥粒岩沉积. 后来许多学者都对这个礁剖面的界线地层部分作了专门研究[40~42]. 在Kershaw等[14,15]研究的老龙洞剖面和百竹园剖面上, 长兴期生物礁与界线地层之间都隔有一段海百合灰岩, 生物礁没有发育到长兴期末大绝灭的发生. 他们研究的重要成果是在界线地层中发现了微生物岩, 一种神秘的树枝状结构. 其究竟为何种成因至今没有定论. 希腊Skyros岛的长兴期生物礁与界线地层之间有一段页岩沉积[35], 也没有发育到长兴期末.

Wang和Rigby[41]在研究紫云生物礁时, 把P-T界线定在下三叠统罗楼组砾岩与上二叠统石头寨组礁灰岩之间. 实际上, P-T界线远在罗楼组砾岩之下; 长兴期礁灰岩与P-T界线之间也隔着一段地层. 华蓥山涧水沟的长兴期生物礁[42]缺乏详细的生物地层工作, 不能确定界线的位置和生物礁发育到何时. Lehrmann等[43]对南盘江盆地的若干碳酸盐台地相PTB剖面作了系统研究, 但没有典型的生物礁相剖面.

所以, 到目前为止, 本文描述的紫云的剖面是迄今所知的生物礁发育到二叠纪末期、并遭受大绝灭事件影响的唯一剖面.

3.3 与二叠纪末非礁相生态系绝灭方式的比较

在中国, 研究程度最高的非礁相PTB剖面是煤山剖面. Jin等[11]的研究认为, 煤山剖面有一个显著的绝灭事件, 发生在 251.4 Ma[44], 即发生在 25~26 层之内, 一些残余的属种在其后的一个百万年内也逐渐绝灭. 换言之, 煤山剖面的大绝灭由一个显著的绝灭事件构成. Xie等[12]的研究发现, 煤山剖面上蓝细菌的标志化合物 2-甲基藿烷的含量有 2 个高值区, 分别在 25~26 层、28~29 层. 蓝细菌的繁盛可能与大绝灭后的特殊环境有关, 所以该研究可能表明有二个绝灭幕, 分别在 25 层之下(即 24e层)和 28 层之下(即 27 层之内).

杨遵仪等[45]对华南 14 条非礁相PTB剖面的研究表明, 在离界线几十厘米到数米的距离之下存在一条显著的生物绝灭线, 在这里, 大量正常的底栖生物绝灭了. 在这条绝灭线与界线之间的地层内, 生物属种数很少, 而且以小个体的腕足类为主. 毫无疑问, 这个绝灭线即代表了这些剖面上的第一次绝灭事件, 而且是最显著的一次. 可惜的是, 杨遵仪等发现的这条绝灭线没有牙形刺生物地层的控制.

从煤山剖面看[46], 蜓这种标志性的狭适性生物直到 24e层中部才绝灭. 所以笔者认为, 煤山剖面上, 大绝灭的第一幕, 也就是最显著的一幕发生在 24e层

的中部, 也就是*Clarkina yini*带内. 煤山的 26 层还有一些腕足类和菊石[46], 应该是第一幕绝灭后残留的生物. 由于剖面条件的限制, 绝灭的第二幕是否存在及其精确位置尚难确定.

紫云剖面的生物礁生态系只存在二个绝灭幕, 第一幕在*C. yini*带内部, 是所有狭适性生物的绝灭, 就绝灭类型和发生的时间而言, 都与煤山剖面相似. 有学者推测礁生态系的绝灭先于非礁生态系[47]. 本文的研究不支持这一看法. 紫云剖面的第二幕绝灭发生在*H. parvus*带之下, 与缺氧事件的发生有关. 可能由于煤山剖面缺氧事件发生的位置和程度不一样, 紫云剖面的第二幕绝灭在煤山剖面难以找到对应的事件.

意大利Dolomites的Tesero剖面也是一个研究PTB的经典剖面. 根据Noé[48]和Wignall等[49]的研究, 该剖面上大绝灭前的生物群是台地相的, 丰富多样, 至少包括 36 个物种. 它们中的大部分(72%的物种)、尤其是蜓化石, 在界线之下 2.2 m处绝灭了, 这应该是绝灭的第一幕. 剩下的生物群是低分异度的, 只有少数有孔虫和藻类. 第二个绝灭幕发生在*Hindeodus parvus*带的底部. 在那里, 大多数的广适性物种也绝灭了. 剩下的生物群简单, 主要由介形虫组成. 就绝灭的幕数、第二幕发生的时间、以及每幕绝灭的生物类型而言, 紫云剖面的绝灭方式与Tesero剖面的是一致的. Tesero剖面缺氧事件的发生也开始于*H. parvus*带底部, 所以Tesero剖面第二幕绝灭的时间和绝灭生物类型似乎也是由缺氧事件控制的.

加拿大British Columbia的Ursula Creek剖面[50]上, 晚二叠世长兴期为深水相沉积. 该剖面上第一幕绝灭发生在P-T界线之下 1.6 m处, 是狭适性放射虫的绝灭. 底栖硅质海绵的绝灭发生在界线之下 0.8 m处, 可能代表绝灭的第二幕. 缺氧事件的发生也始于界线之下 0.8 m处. 在东格陵兰Jameson Land的PTB剖面[51]上, 狭适性生物的大绝灭发生在界线之下数米处, 残存的生物是小腹足类等广适性的小型生物. 所以, 我们认为, 生物礁生态系在二叠纪末的绝灭方式与有缺氧事件的非礁生态系是一样的. 但对没有缺氧事件的非礁生态系而言, 绝灭的第二幕似乎不明显.

4 结论

(1) 在二叠纪末, 生物礁生态系的绝灭分二幕进行: 第一幕是钙质海绵、蜓等狭适性生物的全部绝灭, 发生在*Clarkina yini*带内. 第一幕绝灭后残留的是一个低分异度的简单生物群, 由小腹足类、某种小型钻孔生物、以及介形虫组成, 或仅仅是藻席. 这个简单生物群在*Hindeodus parvus*带开始的时候发生完全绝灭, 这是绝灭事件的第二幕. 第二幕绝灭事件是由海洋缺氧引起的. 其后的生物群是一个更为简单的、特化的生物群, 适应缺氧环境, 主要由小球状的疑源类微生物、一些介形虫、以及某种可能营漂浮生活的双壳类组成. 在环境变成有氧以后, 这个群落又被小型腹足类为主的简单生物群取代, 是海洋生态系恢复的开始. 此后, 随着海洋物理化学条件的进一步改善, 这个生物群被正常大小的菊石、双壳类、腹足类组成的、较为多样性的生物群取代, 代表海洋生态系的进一步恢复.

(2) 二叠纪末, 礁生态系的第一幕绝灭事件发生的时间和绝灭生物的类型与非礁生态系是一致的: 都发生在*C. yini*带内, 都是狭适性生物的绝灭. 礁生态系还存在一个与缺氧事件有关的第二幕绝灭. 至少在发生缺氧事件的非礁生态系剖面上, 有一个与礁生态系一样的第二幕绝灭事件.

参 考 文 献

1 Erwin D H. The Permo-Triassic extinction. Nature, 1994, 367: 231—236[DOI]
2 Raup D M. Size of the Permian-Triassic bottleneck and its evolutionary implications. Science, 1979, 206: 217—218
3 Erwin D H. The Great Paleozoic Crisis: Life and Death in the Permian. New York: Columbia University Press, 1993. 1—327
4 Smith R M H, Ward P D. Pattern of vertebrate extinctions across an event bed at the Permian-Triassic boundary in the Karoo Basin of South Africa. Geology, 2001, 29: 1147—1150[DOI]
5 Retallack G J. Permian-Triassic life crisis on land. Science, 1995, 267: 77—80[DOI]
6 Eshet Y, Rampino M R, Visscher H. Fungal event and palynological record of ecological crisis and recovery across the Permian-Triassic boundary. Geology, 1995, 23: 967—970[DOI]
7 Weidlich O, Kiessling W, Flugel E. Permian-Triassic boundary interval as a model for forcing marine ecosystem collapse by long-term atmospheric oxygen drop. Geology, 2003, 31(11): 961—964[DOI]
8 Wu Y S. Conodonts, reef evolution and mass extinction across the Permian-Triassic boundary. Beijing: Geological Publishing House, 2005. 1—90
9 杨遵仪, 殷鸿福, 吴顺宝, 等. 华南二叠系- 三叠系界线地层及动物群. 北京: 地质出版社, 1987. 147—359
10 Yin H F, Zhang K X, Tong J N, et al. The global stratotype section and point (GSSP) of the Permian-Triassic boundary. Episodes, 2001, 24(2): 102—114
11 Jin Y G, Wang Y, Wang W, et al. Pattern of marine mass extinction near the Permian-Triassic boundary in South China. Science, 2000, 289: 432—436[DOI]
12 Xie S C, Pancost R D, Yin H F, et al. Two episodes of microbial change coupled with Permo/Triassic faunal mass extinction. Nature, 2005, 434: 494—497[DOI]
13 王春江, 刘义梅, 刘虹秀, 等. 煤山二叠-三叠界线地层姥鲛烷相对富集及其碳同位素负偏的地球化学意义. 科学通报, 2005, 50(21): 2380—2391

14 Kershaw S, Zhang T S, Lan G Z. A microbialite carbonate crust at the Permian-Triassic boundary in South China, and its palaeoenvironmental significance. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 1999, 146(1-4): 1—18[DOI]

15 Kershaw S, Guo L, Swift A, et al. Microbialites in the Permian-Triassic boundary interval in Central China: Structure, age and distribution. Facies, 2002, 47: 83—89

16 Ezaki Y, Liu J B, Adachi N. Earliest Triassic microbialite micro- to megastructures in the Huaying area of Sichuan Province,South China: implications for the nature of oceanic conditions after the end-Permian extinction. Palaios, 2003, 18: 388—402

17 王永标, 童金南, 王家生, 等. 华南二叠纪末大绝灭后的钙质微生物岩及古环境意义. 科学通报, 2005, 50(6): 552—558

18 Lehrmann D J. Early Triassic calcimicrobial mounds and biostromes of the Nanpanjiang Basin, south China. Geology, 1999, 27: 359—362[DOI]

19 Wu Y S, Fan J S. Quantitative evaluation of the sea-level drop at the end-Permian: based on reefs. Acta Geol Sin, 2003, 77(1): 95—102

20 Mei S L, Zhang K X, Wardlaw B R. A refined succession of Changhsingian and Griesbachian neogondolellid conodonts from the Meishan section, candidate of the global stratotype section and point of the Permian-Triassic boundary. Palaeogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 1998, 143: 213—226[DOI]

21 Wilkin R T, Arthur M A, Dean W E. History of water-column anoxia in the Black Sea indicated by pyrite framboid size distributions. Earth Planet Sci Lett, 1997, 148: 517—525[DOI]

22 Crasquin-Soleau S, Kershaw S. Ostracod fauna from the Permian-Triassic boundary interval of South China (Huaying Mountains, eastern Sichuan Province): palaeoenvironmental significance. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2005, 217 (1-2): 131—141[DOI]

23 Wu Y S. Organisms and Communities of Permian Reefs, Xiangbo, China. Beijing: International Academic Publisher, 1991. 1—192

24 Wignall P B, Hallam A. Anoxia as a cause of the Permo-Triassic mass extinction: facies evidence from northern Italy and the western United States. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 1992, 93(1-2): 21—46[DOI]

25 Grice K, Cao C Q, Love G D, et al. Photic Zone Euxinia During the Permian-Triassic Superanoxic Event. Science, 2005, 307: 706—709[DOI]

26 Wignall P B, Newton R, Brookfield M E. Pyrite framboid evidence for oxygen-poor deposition during the Permian-Triassic crisis in Kashmir. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2005, 216(3-4): 183—188[DOI]

27 Isozaki Y. Permo-Triassic boundary superanoxia and stratified superocean: records from lost deep sea. Science, 1997, 276: 235—238[DOI]

28 Yin H F, Tong J N. Multidisciplinary high-resolution correlation of the Permian-Triassic boundary. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 1998, 143:199—212[DOI]

29 Twitchett R J, Krystyn L, Baud A, et al. Rapid marine recovery after the end-Permian mass-extinction event in the absence of marine anoxia. Geology, 2004, 32(9): 805—808[DOI]

30 Yao J X, Li Z S. Permo-Triassic conodonts and the Permian-Triassic boundary of Selong, Nielamu County, Tibet, China. Chin Sci Bull, 1987, 32 (1): 45—51

31 Mei S L. Restudy of conodonts from the Permian-Triassic boundary beds at Selong and Meishan and the natural Permian-Triassic boundary. In: Wang H, Wang X, eds. Centennial Memorial Volume of Prof Sun Yunshu: Palaeontology and Stratigraphy. Wuhan: China University of Geosciences Press, 1996. 141—148

32 王成源. 二叠系-三叠系界线层的牙形刺与生物地层界线. 古生物学报, 1995, 34(2): 129—151

33 张克信, 赖旭龙, 丁梅华, 等. 浙江长兴煤山二叠系-三叠系界线层牙形刺序列极其全球对比. 地球科学-中国地质大学学报, 1995, 20(6): 669—676

34 Yin H F, Zhang K X, Tong J N, et al. The Global Stratotype Section and Point (GSSP) of the Permian-Triassic Boundary. Episodes, 2001, 24 (2): 102—114

35 Flügel E, Reinhardt J. Uppermost Permian reefs in Skyros (Greece) and Sichuan (China): implications for the Late Permian extinction event. Palaios, 1989, 4: 502—518

36 范嘉松, 张维, 马行, 等. 鄂西二叠系生物礁的基本特征及其发育规律. 地质科学, 1982, (3): 274—282

37 Reinhardt J W. Uppermost Permian reefs and Permo-Triassic sedimentary facies from the southeastern margin of Sichuan Basin, China. Facies, 1988, 18: 231—288[DOI]

38 Reinhardt J W. Eastern Tethyan sponge buildups at the close of the Paleozoic (Uppermost Permian, Sichuan/China). In: Reitner J, Keupp H, eds. Fossil and Recent Sponges. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1991. 456—464

39 范嘉松, 杨万容, 闻传芬, 等. 四川重庆北碚老龙洞二叠纪生物礁. 见: 范嘉松, 主编. 中国生物礁与油气. 北京: 海洋出版社, 1996. 170—244

40 Wignall P B, Hallam A. Facies change and the end-Permian mass extinction in S.E. Sichuan, China. Palaios, 1996, 11: 587—596

41 Wang S H, Rigby J K. The Permian reefs in Ziyun County, southern Guizhou, China. Brigham Young University Geology Studies, 1994, 40: 155—183

42 王生海, 强子同. 四川华蓥山涧水沟上二叠统生物礁. 石油与天然气地质, 1992, 13(2): 147—154

43 Lehrmann D J, Payne J L, Felix S V, et al. Permian-Triassic boundary sections from shallow-marine carbonate platforms of the Nanpanjiang Basin, south China: Implications for oceanic conditions associated with the end-Permian extinction and its aftermath. Palaios, 2003, 18(2): 138—152

44 Bowring S A, Erwin D H, Jin Y G, et al. U/Pb zircon geochronology and tempo of the end-Permian mass extinction. Science, 1998, 280: 1039—1044[DOI]

45 杨遵仪, 吴顺宝, 殷鸿福, 等. 华南二叠-三叠纪过渡层地质事件. 北京: 地质出版社, 1991. 1—190

46 Yin H F, Wu X B, Ding M H, et al. The Meishan section, candidate of the Global Stratotype section and point of Permian-Triassic boundary. In: Yin H F, ed. The Palaeozoic-Mesozoic Boundary Candidates of the Global Stratotype Section and Point of the Permian-Triassic Boundary. Beijing: China University of Geosciences Press, 1996. 31—48

47 王玥, 曹长群, 金玉玕. 浙江长兴煤山二叠纪末大灭绝化石记录的置信区间分析. 古生物学报, 2001, 40(2): 244—251

48 Noé S U. Facies and paleogeography of the marine Upper Permian and of the Permian-Triassic boundary in the Southern Alps (Bellerophon Formation, Tesero Horizon). Facies, 1987, 16: 89—142[DOI]

49 Wignall P B, Hallam A. Anoxia as a cause of the Permian/Triassic extinction: facies evidence from northern Italy and the western United States. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 1992, 93: 21—46[DOI]

50 Wignall P B, Newton R. Contrasting deep-water records from the Upper Permian and Lower Triassic of South Tibet and British Columbia: Evidence for a diachronous mass extinction. Palaios, 2003, 18 (2): 153—167

51 Twitchett R J, Looy C V, Morante R, et al. Rapid and synchronous collapse of marine and terrestrial ecosystems during the end-Permian biotic crisis. Geology, 2001, 29(4): 351—354[DOI]