论文

华南上扬子区早奥陶世-晚奥陶世初期几丁虫多样性演变

梁艳*, 唐鹏

中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008

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

收稿日期: 2015-11-28; 接受日期: 2016-02-26; 网络版发表日期: 2016-05-23

国家自然科学基金项目(批准号: 41521061, 41290260, Y250200003)资助

摘要 通过对华南上扬子区 5 条出露完好的剖面(下奥陶统-上奥陶统底部)进行几丁虫样品的系统采集、分析与研究, 鉴定几丁虫 24 属 128 种. 对 5 条剖面的几丁虫资料进行复合, 综合分析几丁虫多样性及其演变, 对华南上扬子区早奥陶世至晚奥陶世初期几丁虫的多样性事件提出新的认识: 早期几丁虫出现(特马豆克中期), *Euconochitina symmetrica* 的出现及几丁虫的初次辐射(特马豆克晚期), 几丁虫再辐射及复杂多样化纹饰构造特征的出现(弗洛晚期)以及几丁虫分异度的高峰期(桑比初期). 将研究区早奥陶世至晚奥陶世初期几丁虫的多样性演变与区内三叶虫、笔石、腕足类、牙形类、疑源类以及区外波罗的板块、冈瓦纳板块北部、劳伦板块及全球的几丁虫多样性曲线进行比较分析, 可以看到: (1) 华南奥陶纪各海洋生物门类多样性演变呈“幕式”发生, 一般可识别出比较显著的 2~3 次多样性峰值, 但各门类的辐射型式与规模各具特色; (2) 华南与冈瓦纳北部的奥陶纪几丁虫辐射轨迹更为相似, 二者的关系相较于其他板块更为紧密; (3) 奥陶纪几丁虫演化可划分为 4 阶段, 即特马豆克期起源、弗洛期至大坪期稳步辐射、达瑞威尔晚期至凯迪初期辐射高潮以及凯迪晚期的分异度急剧下降.

关键词 几丁虫, 多样性演变, 奥陶纪, 华南, 上扬子区

1 引言

奥陶纪生物大辐射是地球生命演化过程中一次重要的多样性事件, 是当今国际奥陶系研究的前沿和热点. 近年来, 中国学者聚焦华南, 充分利用得天独厚的地层古生物优势, 积极开展多学科、多门类联合攻关, 在笔石、腕足类、三叶虫等不同生态类型海

洋生物的辐射演化研究中取得了一系列为国内外同行所认可的成果(詹仁斌等, 2005; Chen等, 2006; 陈旭等, 2006; 詹仁斌、戎嘉余, 2006; 周志毅等, 2006; Zhang等, 2007; Zhou等, 2007; 张元动、陈旭, 2008; 张元动等, 2010), 疑源类、牙形类等类群的相关工作也取得了部分阶段性成果(李军等, 2008; Wu等, 2010, 2012; Yan等, 2011; 等). 作为联系笔石相与壳相地层

中文引用格式: 梁艳, 唐鹏. 2016. 华南上扬子区早奥陶世-晚奥陶世初期几丁虫多样性演变. 中国科学: 地球科学, 46: 809-823, doi: 10.1360/N072015-00456
英文引用格式: Liang Y, Tang P. 2016. Early Ordovician to early Late Ordovician Chitinozoan biodiversity of the Upper Yangtze Region, South China (in Chinese). Scientia Sinica Terrae, 46: 809-823, doi: 10.1360/N072015-00456

的关键化石类群, 几丁虫多样性演变在国内也有了初步研究. 汪啸风、陈孝红(2003)基于相关文献资料的综合分析, 首次在我国识别出5次奥陶纪几丁虫多样性事件. 陈孝红等(2009)对华南不同相区的奥陶系典型剖面进行了重点采样、分析与研究, 进一步厘定与完善了华南奥陶纪几丁虫的多样性曲线. 但与国际同行对其他板块的研究相比(Paris等, 2004; Achab和Paris, 2007; 等), 华南的几丁虫多样性曲线趋势简单, 多样性值也远低于同时期其他板块的数值, 可能难以反映华南的真实情况.

本文选择华南上扬子区下奥陶统-上奥陶统底部发育连续、出露较好的5条剖面作为研究对象, 在8个岩石地层单元中系统采集几丁虫样品256个. 经过精细的系统古生物学研究, 以高精度的笔石和牙形类生物地层为框架, 对研究区几丁虫的多样性及其演变进行分析, 并将分析结果与区内其他主要化石类群(如笔石、腕足类、三叶虫、牙形类、疑源类等)的多样性以及区外其他主要板块(如波罗的、劳伦、冈瓦纳北部等)几丁虫的多样性演变进行比较, 阐述奥陶纪几丁虫的辐射演化.

2 研究材料

华南板块是数十年来早古生代地层研究的一个经典区域. 扬子区的奥陶系以浅水台地型沉积为特征, 位于华南板块的西北部, 是华南奥陶纪海相地层的主要分布区. 在扬子台地内部, 以江西九江为界, 可划为上扬子区与下扬子区. 下扬子区的沉积类型虽与上扬子区大体一致, 但受到后期构造运动的影响, 奥陶纪地层和生物序列均不如上扬子区完好, 两区生物地层的研究程度也不可同日而语. 鉴于奥陶纪几丁虫的研究比较薄弱, 本文暂聚焦华南上扬子区.

根据前人的研究及本课题组近年来的野外实地考察, 本文在上扬子台地选择5条剖面(图1): 即习水吼滩剖面(下奥陶统桐梓组-红花园组)、桐梓红花园剖面(下奥陶统桐梓组上部到中奥陶统十字铺组顶部)、遵义大角寺剖面(中奥陶统十字铺组)、松滋响水洞剖面(下奥陶统南津关至中奥陶统紫台组)及宜昌界岭剖面(中-上奥陶统庙坡组). 在系统古生物学研究的基础上, 对几丁虫的多样性及其演变进行深入分析.

2.1 习水吼滩剖面

习水吼滩剖面位于贵州省习水县良村镇至吼滩村的乡道边(GPS: 28°21'33.56"N, 106°24'20.87"E), 连续完整出露了寒武系上部至上奥陶统观音桥组. 刘治成等(2012)及Fan等(2013)分别对该剖面奥陶系层序地层及寒武系-奥陶系之交的牙形类进行研究报道. 2014年2月, 笔者及课题组其他成员对该剖面下奥陶统桐梓组及红花园组厚115.4m的地层进行了几丁虫样品的野外采集, 共计33个. 经过两次共计50个样品的实验室预处理, 在10个样品中发现了保存较好的几丁虫, 含8属23种, 包括*Eremochitina brevis*、*Lagenochitina esthonica typica*、*Euconochitina symmetrica*、*Euconochitina fenxiangensis*、*Lagenochitina obeligi*等早奥陶世常见的特征分子. 桐梓组顶部至红花园组下部几丁虫多样性明显增高(图2).

除桐梓组顶部及红花园组下部, 该剖面其他层位的几丁虫丰度较低, 不足0.1粒/g. 在红花园组底部(GXL-32)与中下部(GXL-35), 几丁虫的丰度超过588和370粒/g. 样品GXL-32以*E. fenxiangensis*与*L. esthonica typica*为主, *E. symmetrica*的丰度也较大: 样品GXL-35中*E. fenxiangensis*约占化石总量的95%, 仅见个别*L. esthonica typica*和其他分子.

2.2 桐梓红花园剖面

桐梓红花园剖面位于贵州北部桐梓县城东南7km的红花园村后山(GPS: 28°4'31"N, 106°51'45"E), 连续出露寒武系娄山关组到志留系龙马溪组. 该剖面为华南上扬子区奥陶纪生物地层研究的一条经典基干剖面, 许多学者对该剖面的地层序列、生物面貌及沉积环境进行了研究(张鸣韶、盛莘夫, 1958; 张文堂等, 1964; 穆恩之等, 1979; Rong等, 1999; 戎嘉余等, 2000; 李军、王怿, 2000; Chen等, 2000; 燕夔、李军, 2005; 詹仁斌等, 2005; 甄勇毅等, 2007; Munnecke等, 2011). Grahn和耿良玉(1990)在该剖面桐梓组-湄潭组采集5个几丁虫样品并进行了报道. 2013年9月, 笔者等对该剖面桐梓组顶部至十字铺组进行了连续的几丁虫样品采集, 在298.7m地层中采集几丁虫样品91个, 实验室初次分析65个, 二次补样分析25个. 鉴定几丁虫14属67种(图3), 识别出较为显著的3次多样性峰值, 分别为特马豆克阶上部至弗洛阶底部(桐梓组顶部至红花园组顶部)、弗洛阶中上

图1 研究区古地理及交通位置示意图

(a) 研究区古地理位置及沉积相带图(以早-中奥陶世为代表); (b) 图(a)中虚线框的放大。I: 近岸砂质沉积带; II: 近岸砂质、泥质沉积带; III: 内陆棚泥质夹碳酸盐沉积带; IV: 浅外陆棚碳酸盐夹泥质条带沉积带; V: 浅外陆棚泥质碳酸盐岩沉积带; VI: 浅外陆棚外陆架边缘碳酸盐岩沉积带; VII: 深外陆棚斜坡泥质夹砂质、碳酸盐岩沉积带; VIII: 深外陆棚斜坡泥岩、砂岩沉积带; IX: 深外陆棚斜坡泥岩沉积带; X: 台地北缘浅外陆棚粉砂岩、泥岩、碳酸盐沉积带; XI: 台地北缘浅外陆棚边缘碳酸盐沉积带。五角星代表研究剖面位置

部 *Azygograptus suecicus* 笔石带下部(湄潭组中灰岩上下)、大坪阶上部至达瑞威尔阶底部(湄潭组顶部, *Expansograptus hirundo* 带顶部至 *Undulograptus austrodentatus* 带下部)。

在桐梓组近顶部(样品号13GTH-12, 桐梓组顶部之下1.1m)的黄褐色泥岩中, 几丁虫“爆发式”出现, 丰度高达56.07粒/g, 共4属7种。包括早奥陶世全球广泛分布的特征分子 *Euconochitina symmetrica*, 以及早-中奥陶世的常见分子 *Lagenochitina obelgis*、*Euconochitina fenxiangensis*、*Lagenochitina brevicollis*、*Euconochitina brevis* 等。该层位之下的两个样品未见几丁虫。

红花园组以亮晶生屑灰岩为主, 25m厚地层中共获得4个几丁虫样品。其中, 最顶部的两个样品(*Acrograptus filiformis* 带底部)产出大量保存精美的几

丁虫标本, 丰度分别为11.48粒/g(AFI-996)和6.64粒/g(AFI-998)。鉴定几丁虫6属11种, 包括从桐梓组顶部延续上来的 *E. brevis*, 以及 *Lagenochitina esthonica typica*、*Eremochitina brevis*、*Conochitina decipiens* 等早奥陶世常见分子。几丁虫的分异度在该层位首次达到一个比较显著的峰值。

相对红花园组顶部, 湄潭组底部3个样品(AFI-1000、AFI-1001、AFI-1002)的几丁虫丰度骤减, 仅0.09~0.72粒/g, 且标本破损, 多为 *Conochitina* 与 *Desmochitina* 属的分子。在湄潭组下部(*A. filiformis* 带-*D. deflexus* 带底部) 80余米厚地层中采集的22个样品(AFI-1004至AFI-1030a)经过两次实验室分析均未获得任何几丁虫标本。

值得注意的是, 在黔北其他地点的湄潭组下部亦有相似的现象。如陈孝红等(2009)在遵义松林湄潭

图2 习水吼滩下奥陶统几丁虫生物地层延限、生物带和分类单元多样性、丰度变化曲线

曲线 A 代表各层位实际产出的几丁虫分异度; 曲线 B 为根据该剖面各几丁虫种的首现与末现层位推出的理想多样性曲线; 曲线 C 为各层位的几丁虫丰度值。牙形类分带据 Fan 等(2013)及刘建波未发表资料。a: *A. pseudoplanus* 带; b: *C. angulatus* 带; c: *S. diversus* 带; LF: 娄山关组

组下部采集的7个样品以及贵州仁怀盐津河相当层位采集的3个样品中均未获得任何几丁虫。据陈孝红等(2009), 扬子区其他地点大致同期地层中的情况不尽相同: 重庆黑水磨石坳紫台组下部10个样品以及酉阳王家寨紫台组下部15个样品中亦没有几丁虫产出; 重庆城口营盘组在*A. filiformis*带上部没有几丁虫产出, 在*D. eobifidus*带下部见有少量几丁虫产出; 宜昌陈家河及兴山峡口建阳坪大湾组下部各层位均有几丁虫产出; 宜昌黄花场大湾组下部出现了几丁虫分异度的一个峰值。上述剖面的采样密度均比较大, 排除了采样或研究程度不够带来的人为误差, 剖面点

虽不算密集, 但已表现出一定的规律性: 黔北地区(遵义、仁怀、桐梓)湄潭组及与渝东南地区(酉阳、黑水)紫台组在早奥陶世弗洛中期(*A. filiformis*带到*D. deflexus*带底部)几丁虫丰度大大降低甚至消失, 鄂西南(宜昌)大湾组同期地层中几丁虫的丰度较为可观, 分异度亦较高, 渝东北地区(城口)的营盘组则表现为二者的过渡。此外, 桐梓红花园剖面湄潭组在*D. eobifidus*带疑源类的属种相对单调, 丰度亦不高, 某些薄片里只见几粒标本(燕夔、李军, 2005)。而腕足类在*A. filiformis*带上部到*D. eobifidus*带下部表现为一次多样性峰值, 并在*D. eobifidus*带达到辐射的

图3 桐梓红花园下、中奥陶统几丁虫生物地层延限、生物带和分类单元多样性、丰度变化曲线

曲线 A 代表各层位实际产出的几丁虫分异度; 曲线 B 为根据几丁虫种的首现与末现层位推出的理想多样性曲线; 曲线 C 为各层位几丁虫的丰度值。笔石带划分据詹仁斌等(2005)。Gra.: 笔石带; Chi.: 几丁虫带。I: *Gymnograptus linnarssoni* 带; II: *Didymograptus murchisoni* 带; III: *Didymograptus artus* 带; IV: *Undulograptus intersitus* 带; V: *Undulograptus austroretentatus* 带; VI: *Exigraptus clavus* 带; VII: *Acrograptus filiformis* 带; VIII: *Tetragraptus approximatus* 带。a: *Cyathochitina* sp.3 亚带; b: *Lagenochitina esthonica elongata* 带

第一个高潮(詹仁斌等, 2005). 综合考虑, 笔者认为湄潭组及紫台组底部几丁虫的局部缺失, 一方面可能是由于这两套地层所在区域(黔北与渝东南)当时的环境不适于几丁虫的生存或保存, 另一方面, 也可能与腕足类的繁盛有关.

在湄潭组上段下部(中灰岩附近, *Azygograptus suecicus*带中下部), 几丁虫的多样性显著增加. 中灰岩之上的AFI-1057至AFI-1060, 几丁虫的分异度达到该剖面的最高值, 含9属20种, 包括上扬子区早-中奥陶世非常典型的*Desmochitina maotaiensis*以及中奥陶世的特色土著分子*Sagenachitina dapingensis*. 随后, 几丁虫的分异度稍有下降.

湄潭组近顶部(*E. hirundo*带顶部至*U. austrodentatus*带下部), 几丁虫分异度呈现“震荡式”增加, 共6属21种. 标本的个体多偏大, 如*Rhabdochitina magna*、*Conochitina grandicula*、*Conochitina raymondii*、*Conochitina poumoti*以及*Lagenochitina esthonica elongata*等, 且占有较高的比例.*Cyathochitina*属始现并在上覆十字铺组得到较大发展. 此外还产出*Conochitina lepida*、*S. dapingensis*等特征分子.

该剖面十字铺组(达瑞威尔阶)厚度仅12.3m, 几丁虫的丰度较小, 除底部两个样品(AFA-263: 7.65粒/g; AFA-264: 1.53粒/g)外, 其余样品的丰度均不足0.4粒/g. 几丁虫的分异度适中, 各样品均维持在5~10种.

2.3 遵义大角寺剖面

遵义大角寺剖面位于贵州省遵义市高桥镇十字村大角寺附近(GPS: 27°44'00.69"N, 106°53'15.64"E), 连续出露下奥陶统桐梓组至上奥陶统宝塔组. 张元动等(2007)以及Zhan和Jin(2008)对该剖面湄潭组的笔石和腕足类进行了系统古生物报道与多样性研究. 2014年2月, 笔者等在该剖面中奥陶统十字铺组(31m)采集几丁虫样品25个, 鉴定几丁虫7属10种(图4). 十字铺组几丁虫面貌较为简单、稳定, 主要为一些地域分布广泛、地层延限较长的分子, 如*Cyathochitina campanulaeformis*、*Rhabdochitina magna*、*Desmochitina minor*等, 缺乏特征化石. 该组以*C. campanulaeformis*占绝对主导. 部分层位, 如GZS-21、GZS-22几乎全为该种. 此外, 土著分子*Belonechitina gaoqiaoensis*的产出频率及丰度亦较为可观.

图4 遵义大角寺十字铺组几丁虫生物地层延限和分类单元多样性、丰度变化曲线

曲线A代表各层位实际产出的几丁虫分异度; 曲线B为根据该剖面各几丁虫种的首现与末现层位推出的理想多样性曲线; 曲线C为各层位的几丁虫丰度值

2.4 松滋响水洞剖面

松滋响水洞剖面位于湖北省松滋市澧水镇响水洞村澧水水库边的县道旁(GPS: 29°59'19.14"N, 111°27'29.76"E), 连续出露寒武系上部至上奥陶统临湘组. 2013年10月, 笔者等对该剖面的奥陶系进行实测并完成多门类、多学科样品的野外采集. 在下、中奥陶统南津关组至紫台组460m厚地层中采集几丁虫样品95个. 经过实验室多次分析, 仅在25个样品中分析出几丁虫, 南津关组采集的21个样品均未见几丁虫. 由于保存状态不佳, 多数分子未能鉴定到种, 共8属15种(图5). 部分特征分子如*Euconochitina fenxiangensis*、*Eremochitina brevis*、*Sagenachitina dapingensis*在其他剖面的相当层位亦有产出. 紫台组底部与中部可识别出两个不太显著的多样性峰值, 这一趋势可与桐梓红花园剖面对比, 尽管两地的辐射规模相差很大. 该剖面几丁虫的丰度小, 除个别样品(AGO-305、AGO-309、AGO-320、AGO-365)的丰

曲线 A 代表各层位实际产出的几丁虫分异度; 曲线 B 为根据该剖面各几丁虫种的首现与末现层位推出的理想多样性曲线; 曲线 C 为各层位的几丁虫丰度值. PF: 宝塔组; NF: 南津关组

总体来说, 庙坡组每一个样品均产有丰富的几

图6 宜昌界岭庙坡组几丁虫生物地层延限、生物带和分类单元多样性、丰度变化曲线

曲线 A 代表各层位实际产出的几丁虫分异度; 曲线 B 为根据该剖面各几丁虫种的首现与末现层位推出的理想多样性曲线; 曲线 C 为各层位的几丁虫丰度值

丁虫, 但纵向上仍可观测到较大幅度的波动, 可识别出两个明显的低值 (AFI-5035: 0.74 粒/g; AFI-5038: 1.76 粒/g) 和一次峰值 (AFI-5040: 大于 40 粒/g)。其余样品中几丁虫丰度值在 9.6~15 粒/g 之间。值得指出的是, 该剖面几丁虫的丰度曲线与多样性曲线并不呈明显的正相关。如 AFI-5032 至 AFI-5033, 几丁虫的丰度值呈下降趋势, 而其分异度却有所上升; 几丁虫丰度值在 AFI-5040 达到最大, 但分异度没有显著的变化; AFI-5042 至 AFI-5043, 丰度值显著降低, 而分异

度却明显增加, 呈现为一种“翘尾”之势。这一现象说明该剖面的采样量及研究材料已较为充足, 获得的多样性曲线具有较高的真实性与可靠性。

Paris 等 (2004) 曾对全球奥陶纪各主要板块的几丁虫多样性进行统计。在上奥陶统底部 *N. gracilis* 带, 来自中国的数据约 15 种, 远低于其他主要块体同期的多样性值: 阿凡隆尼亚块体 39 种, 劳伦板块 30 种, 波罗的板块 35 种 (不含未定种), 冈瓦纳板块北部 19 种 (不含未定种), 全球合计约 75 种 (不含未定种)。本文

研究表明,界岭剖面*N. gracilis*带含几丁虫21种(除未定种、相似种及亲缘种),加上Hennissen等(2010)在新疆塔里木(萨尔干组上部)、陈孝红等(2004)以及张淼和陈孝红(2005)在重庆城口及湖北宜昌(庙坡组)同层位报道的几丁虫,合计已超过30种. 如果考虑未定种与相似种,分异度则超过55种,远远高于前期的认识. 这亦从一个侧面反映出,我国几丁虫的系统古生物学研究亟待加强.

3 上扬子区早、中奥陶世几丁虫多样性

为了更清晰地剖析上扬子区早奥陶世至晚奥陶世初期几丁虫的多样性及其演变,笔者将从5条剖面中获得的24属128种几丁虫以笔石带为单元进行复合. 由于各剖面笔石及牙形类的研究程度不同,本文在已有的研究基础上针对不同情况,对部分缺失笔石带的层位以及几丁虫的复合意见说明如下.

桐梓红花园及习水吼滩剖面桐梓组的笔石、牙形类研究程度不足以精准分带,暂将特马豆克阶粗略划分为下部、中部及上部. 桐梓红花园及遵义大角寺剖面十字铺组的笔石研究也未能精确分带,暂将达瑞威尔阶中上部*Gymnograptus linnarssoni*、*Didymograptus murchisoni*、*Didymograptus artus*三个带作为一个单元进行统计.

Fan等(2013)将习水吼滩桐梓组底部5.5m划归*Cordylodus angulatus*带,其上8m(GXL-08)归入*Glyptodonus quadraplicatus*带. 刘建波(个人交流, 2014)的初步分带意见也将底部5.5m地层单独划出(未命名),其上至桐梓组中部识别为*G. quadraplicatus*-*P. paucicostatus*组合带,桐梓组中上部至红花园组底部划归*Paltodus deltifer*带,红花园组中部(特马豆克顶部)划归*T. bifidus*带. 本项研究在GXL-08号样品中发现了几丁虫记录,与汪啸风和陈孝红(1994)在湖北长阳花桥南津关组下部报道的*Lagenochitina destombesi*等早期几丁虫基本同期. 汪啸风和陈孝红(2003)指出同期的牙形类相当于*G. quadraplicatus*带,为特马豆克阶中部. 综合上述,笔者将桐梓组下部GXL-08至GXL-19产出的几丁虫划归特马豆克阶中部,桐梓组顶部至红花园组下部(GXL-29至GXL-35)归为特马豆克阶上部.

遵义大角寺剖面十字铺组的几丁虫面貌较为简

单. 下部的几丁虫在桐梓红花园剖面涓潭组及十字铺组底部亦有发现,中上部的*Laufeldochitina* sp. 2、*Angochitina* sp. 3以及*Lagenochitina* sp. 11暂归入达瑞威尔阶中上部.

目前,松滋响水洞剖面早-中奥陶世笔石及牙形类研究仍在进行中,暂未给出分带意见. 由于该剖面几丁虫产出少,且产出层位与桐梓红花园剖面及习水吼滩剖面可进行粗略对比,本文暂结合岩石地层对比及几丁虫生物面貌将该剖面的几丁虫投到相应的笔石带中进行统计. 分乡组中上部AGO-273至红花园组底部AGO-333暂归入特马豆克阶上部;红花园组上部AGO-349暂归入*T. approximatus*带;紫台组底部AGO-365与AGO-366暂划入*A. filiformis*带;紫台组中灰岩之上(AGO-398)归入*A. suecicus*带;紫台组顶部AGO-427归入*E. hirundo*带.

此外,在多样性统计中,为了增加其可靠性,暂排除同层位已有种的相似种、亲缘种. 包括桐梓红花园涓潭组与*Euconochitina symmetrica*同层位产出的*E. ex. gr. symmetrica*,与*Desmochitina maotaiensis*同层位产出的*Ollachitina* sp. 2 aff. *D. maotaiensis*,与*Sagenachitina dapingensis*同层位产出的*S. cf. oblonga*;松滋响水洞分乡组与*Lagenochitina* sp. 2同层产出的*L. cf. sp. 2*;界岭庙坡组与*Spinachitina bulmani*同层位产出的*S. aff. bulmani*,以及与*Desmochitina* sp. 7同层位产出的*D. aff. sp. 7*等6种,对余下的24属122种进行地层复合与多样性分析(图7).

华南上扬子区早奥陶世至晚奥陶世初期几丁虫种级分类单元的多样性曲线(图7)显示出3次显著的峰值,分别发生在特马豆克晚期、弗洛晚期至大坪初期(*A. suecicus*带)以及晚奥陶世初期(*Nemagraptus gracilis*带). 结合汪啸风和陈孝红(2003)以及陈孝红等(2009)的研究成果,笔者对华南上扬子区早奥陶世至晚奥陶世初期几丁虫的多样性事件进行梳理,对前人提出的多样性事件进行重新认识,并对各事件的始末及主要特征总结如下.

(1) 早期几丁虫始见于习水吼滩剖面桐梓组中下部. 在距桐梓组底部12m处(*G. quadreplicatus*带)获得1粒*Conochitina*破损分子,往上50m至桐梓组中下部(特马豆克阶中部)产出特征分子*Lagenochitina pestovoensis*. 该事件与汪啸风和陈孝红(2003)识别的中国奥陶纪几丁虫多样性演变第1次事件一致,但

图7 研究区下奥陶统至上奥陶统下部几丁虫生物地层延限及分类单元多样性曲线

曲线 A 为基于各层位实际产出的几丁虫分异度所绘制的多样性曲线; 曲线 B 为根据几丁虫种的首现与未现层位绘制的理想多样性曲线; 曲线 C 为基于实际产出情况且排除未定种的多样性曲线; 曲线 D 为不含未定种的理想多样性曲线

是本文的产出层位更低。我们未获得波罗的板块与冈瓦纳板块北部特马豆克中期的典型分子 *Lagenochitina destombesi*, 对前人(汪啸风、陈孝红, 1994; Geng等, 2000; Chen等, 2008; Wang等, 2013; 等)在华南报道的该种亦有存疑, 此部分将另文探讨。

(2) 本项研究的数据显示, 几丁虫的初次辐射与 *E. symmetrica* 的出现具有同步性, 发生在特马豆克阶上部(桐梓组顶部/分乡组至红花园组下部)。该事件将汪啸风和陈孝红(2003)识别的中国奥陶纪几丁虫第2、3次事件合二为一, 但是发生的时间更早, 辐射更迅速。该时期几丁虫分子以无刺饰刺突、无裙边、无联柄、壳体光滑的 *Lagenochitina* (11种)、*Desmochitina* (5种)、*Conochitina* 及 *Euconochitina* 属(合计5种)为主, 占分异度的84%。此外, 锥几丁虫科和长颈瓶几丁虫科具袖套的 *Velatachitina* (2种)和 *Pellichitina* (1种)占总分异度的12%。

(3) 几丁虫再辐射及复杂多样化纹饰构造特征

出现, 始于弗洛阶上部A. *suecicus*带, 与汪啸风和陈孝红(2003)识别的第3次事件发生时间相当。本研究表明, 在A. *suecicus*带, 几丁虫分异度上升至11属30种。具光滑壳室分子的比重降低至67.7%, 但仍为主要贡献者。其中 *Desmochitina* (8种)与 *Conochitina* (8种)占总分异度的51.6%, 第1次峰值中的优势类群 *Lagenochitina* 仅贡献2种(6.7%)。此外, 从该时期起, 几丁虫的形态构造特征开始复杂化。具刺饰的几丁虫自A. *filiformis* 笔石带首现后, 在A. *suecicus*带得到较大发展, 达4属8种(*Ordochitina*: 1, *Belonechitina*: 4, *Fungochitina*: 2, *Angochitina*: 1), 成为几丁虫多样性演变第2次峰值的第二大优势类群。与此同时, 裙边构造始现, 以 *Sagenachitina dapingensis* 为代表, 该种的丰度亦较大, 并上延至十字铺组下部的 *Undulograptus intersitus* 带。

(4) 几丁虫分异度高高峰期, 发生在上奥陶统桑比阶下部N. *gracilis*带, 对应汪啸风和陈孝红(2003)识

别的第5次事件的初期. 该次事件几丁虫分异度的规模明显高于前两次, 达15属39种(含13个未定种). 链几丁虫科(5属8种, 20.5%)、锥几丁虫科(7属15种, 38.5%)以及长颈瓶几丁虫科(3属16种, 41.0%)所占比例相当. 在属级分类单元上, *Expansograptus hirundo*带首次出现的*Cyathochitina*(*C. dispar*)经过达瑞威尔阶发展为8种, 连同其他具刺饰(*Ordochitina*、*Orbichitina*、*Belonechitina*、*Hercochitina*、*Spinachitina*、*Angochitina*、*Ramochitina*)及裙边(*Laufeldochitina*)构造的分子共11属24种, 是此次辐射高潮的主要贡献者. *Lagenochitina*经过较长时期的“沉寂”后(自弗洛阶下部*A. filiformis*带至达瑞威尔阶*U. intersitus*带, 每个带仅含3种, 甚或缺失), 在此次辐射事件中亦得以发展, 含6种(15.4%).

奥陶纪期间全球最大的一次海侵事件始于晚奥陶世, 华南也沉积了相对深水的碳酸盐岩相地层, 如扬子区上奥陶统广布的宝塔组、临湘组. 这类深水相地层中几丁虫的分异度很低, 为汪啸风和陈孝红(2003)识别的第5次事件. 但是上奥陶统底部庙坡组的几丁虫应该排除在该次事件之外. 原因有二: 其一, 经过腕足类的群落生态研究(Liang等, 2014b), 庙坡组的生态环境为BA3-BA4, 浅于宝塔组的沉积环境; 其二, 汪啸风和陈孝红(2003)识别的深水相几丁虫的特点是丰度大而分异度低, 与庙坡组极高的分异度并不相符. 本文研究暂未涉及晚奥陶世几丁虫的研究, 对汪啸风和陈孝红(2003)识别的第5次事件——深水相几丁虫的发育暂持保留意见.

由于本文的研究材料仅基于5条剖面, 且各个剖面的情况各具特色, 对部分细节反映的并不完备. 例如多条剖面湄潭组下部近两个笔石带中缺失几丁虫, 而同期紫台组和大湾组的几丁虫则有不同表现. 因此, *Didymograptus eobifidus*带(弗洛早中期)的分异度低值(实际产出记录为0种)可能仅代表上扬子区湄潭组所在的岩相古地理区, 并不能代表扬子区或华南的真实情况.

4 区内各门类多样性对比

根据最新研究进展, 本文对早奥陶世至晚奥陶世初期几丁虫的生物多样性进行再研究, 结合前人研究成果, 对同期各主要化石类群的多样性曲线进

行了比较(图8).

如图8所示, 自早奥陶世弗洛早期, 各主要化石类群(除了在奥陶纪逐渐被Whiterock三叶虫动物群替代的Ibex动物群)的辐射演化表现出“幕式”特征, 均可识别出2~3次比较显著的多样性峰值(即辐射高潮). 不同门类之间奥陶纪大辐射的起始时间、表现型式及规模皆有所差异, 各具特色, 没有完全同步者, 亦无完全相反者. 其中, 有几个现象值得特别指出: (1) 笔石和牙形类的初始辐射最早, 在特马豆克早中期其多样性表现为一次比较明显的增加; (2) 弗洛早中期(*A. filiformis*笔石带), 各门类生物的多样性均明显增加, 其中三叶虫、笔石及牙形类均达到一个显著的峰值, 腕足类及疑源类的多样性持续增加, 分别至*D. eobifidus*带及*A. suecicus*带达到各自多样性的最高值; (3) 大坪晚期(*E. clavus*带), 腕足类、牙形类及几丁虫的多样性均处于一个低值, 疑源类的多样性亦有所下降, 而笔石在种一级别上的多样性呈现出一个显著的高值, 异常醒目; (4) 达瑞威尔早中期(*U. austro-dentatus*带至*D. artus*带)笔石和几丁虫的多样性处于一个相对低值, 腕足类与牙形类的多样性处于一个相对高值, 疑源类的多样性呈显著下降的趋势; (5) 三叶虫的多样性在特马豆克期伴随着Ibex动物群的衰弱而显著下降, 至达瑞威尔晚期伴随着Whitrock动物群的繁盛而显著增加. 此期间完成了Ibex动物群向Whitrock动物群的演替, 但整体的多样性基本保持稳定, 与其他门类大的多样性变化明显有异, 独树一帜. 詹仁斌等(2007, 2013)对奥陶纪生物大辐射的差异性进行了较为详细的实例分析, 张元动等(2009)对大辐射的起因与控制因素进行了总结与探讨, 在此不再赘述.

几丁虫与疑源类同处食物链的下层, 保存方式与分析方法亦较相似, 但二者的多样性变化趋势却不尽相同, 值得探索. 华南早-中奥陶世几丁虫多样性曲线显示, 其分异度在特马豆克阶上部显著提高, 幅度与华南同时期疑源类的辐射规模相当. 不同之处在于, 华南地区疑源类从特马豆克中期到大坪初期多样性持续稳定升高, 达到峰值, 而后逐渐下降, 至桑比初期降至低谷. 几丁虫则表现为在“震荡”中逐渐攀升, 大坪初期达到第二次显著高值, 桑比初期达到第三次峰值. 疑源类在扬子台地上的情况与华南的整体变化趋势相差较大. 整个早奥陶世, 扬子台

图 8 华南早、中奥陶世主要化石类群多样性变化

笔石分带意见及多样性曲线改自张元动等(2010); 牙形类曲线改自 Wu 等(2012); 腕足类曲线来自 Zhan 等(2005); 三叶虫曲线改自 Zhou 等(2007); 疑源类曲线改自李军等(2008)

地上的疑源类仅在弗洛早期出现过一次小幅度的多样性高值,而后维持稳定,至大坪初期,呈明显的辐射之势,大坪中期(*E. hirundo*带)达到辐射峰值。几丁虫与疑源类在奥陶纪初期具有较为相似的辐射轨迹,而后各自发展,各具特色。尤其是大坪晚期以后,二者多样性变化趋势呈现出截然相反的现象,进一步说明了各门类生物多样性演化的特异性与复杂性。

5 区内外奥陶纪几丁虫多样性对比

前人对全球各主要板块奥陶纪几丁虫的多样性及其演变进行了总结,绘制了各板块几丁虫的多样性曲线,并初步探讨了其可能的控制机制(Paris等, 2004; Achab和Paris, 2007)。整体看来,各板块奥陶纪几丁虫多样性演变的最大峰值出现在达瑞威尔晚期

至凯迪初期,但各自的辐射历程又不尽相同(图9)。

波罗的板块自特马豆克早中期(Ts.1b)几丁虫首现到特马豆克晚期(Ts.1d),几丁虫多样性略有增加。在其后约8Ma中,其多样性维持在一个较低值,至达瑞威尔初期(Ts. 4a)出现显著辐射,达瑞威尔晚期(Ts. 4c)至桑比初期(Ts. 5a)达到峰值,随后逐渐下降。

相比其他板块,劳伦板块奥陶纪几丁虫的已知最低产出层位较高,为弗洛初期,并且一经出现,分异度就较高,在整个弗洛期基本稳定。达瑞威尔初期(Ts. 4a)出现明显辐射,达瑞威尔晚期达到辐射的小高潮。桑比晚期(Ts. 5c)至凯迪初期,劳伦板块几丁虫多样性“飙升”一倍,接近百种,为辐射的高潮。随后多样性显著回落,但仍远高于同时期其他板块的几丁虫多样性值。Achab和Paris(2007)指出,劳伦板块几丁虫多样性在晚奥陶世的峰值源于古板块的

图9 上扬子区及其他主要板块奥陶纪几丁虫多样性演变

改自 Achab 和 Paris(2007). Hi 代表赫南特阶; 波罗的板块、冈瓦纳板块北部及全球趋势的多样性不含未定种; 上扬子区的数据为本文最新资料; 扬子台地的曲线来自陈孝红等(2009)

漂移及洋流的改变, 使大量波罗的板块及冈瓦纳板块北部的分子涌入.

冈瓦纳板块北部早、中奥陶世几丁虫的辐射轨迹与上扬子区较为类似, 皆呈“震荡式”增加, 且都表现为三次明显的多样性峰值. 本项研究表明, 上扬子区的几次辐射较冈瓦纳板块北部的略晚, 但辐射规模略大(冈瓦纳板块北部的曲线未包含未定种的数据).

两个板块奥陶纪几丁虫的辐射演化很可能受到相似的环境背景的控制.

在华南, 相比陈孝红等(2009)在扬子台地上总结的多样性曲线, 本文在上扬子区早奥陶世至晚奥陶世初期识别的3次几丁虫多样性峰值更为显著. 与此同时, 前人在大坪晚期至达瑞威尔初期识别的多样性峰值在本项研究中处于一个相对低值. 原因之一

是本文的研究材料不包括对该时期高分异度值的部分贡献地区,如重庆地区紫台组顶部(陈孝红等, 2009);原因之二在于达瑞威尔初期较为可观的多样性(17种)被前后两次更为显著的峰值所掩盖。

综合各主要板块和华南上扬子区奥陶纪几丁虫多样性曲线的变化趋势,奥陶纪几丁虫演化可划分为4阶段:(1)特马豆克期的起源;(2)弗洛期至大坪期的稳步辐射;(3)达瑞威尔晚期至凯迪初期的辐射高潮(4)凯迪晚期分异度的急剧下降。对于各个块体或地区而言,辐射的具体时间和规模存在程度不同的“微调”。

6 结语

本文对上扬子区下奥陶统至上奥陶统底部5条连续地层的剖面进行了几丁虫系统古生物学研究,对鉴定的24属122个有效种以笔石带为单元进行复合,获得了华南上扬子区早奥陶世至晚奥陶世初期几丁虫多样性及其演变序列,在特马豆克阶上部、弗洛阶顶部至大坪阶底部及桑比阶下部识别出3次多样性峰值。在此基础上,结合前人的研究成果,对上扬子区早奥陶世至晚奥陶世初期几丁虫多样性事件提出了新的认识:特马豆克中期几丁虫的出现,特马豆克晚期*E. symmetrica*的出现及几丁虫的初次辐射,弗洛晚期几丁虫再辐射及复杂多样化纹饰构造特征出现以及桑比初期几丁虫分异度的高峰期,并对4次事件的始末及主要特征进行了阐述。

与此同时,将研究区早、中奥陶世几丁虫的多样性演变与区内三叶虫、笔石、腕足类、牙形类、疑源类等门类的进行比较分析,进一步证实了华南奥陶纪各海洋生物门类的多样性演变表现为“幕式”发生。通过将上扬子区几丁虫多样性曲线与区外波罗的板块、冈瓦纳板块北部、劳伦板块及全球的几丁虫多样性曲线进行对比发现,华南与冈瓦纳板块北部几丁虫的辐射轨迹较为相似,二者的关系相比其他板块更为紧密。根据华南与各主要板块奥陶纪几丁虫多样性曲线变化趋势,奥陶纪几丁虫演化可划分为4阶段,即特马豆克期起源,弗洛期至大坪期稳步辐射,达瑞威尔晚期至凯迪初期辐射高潮以及凯迪晚期分异度急剧下降。不同块体或地区之间,辐射的具体时间和规模存在程度不同的差别。

致谢 野外工作得到詹仁斌、王怿、刘建波、王光旭与孙永超等的大力协助,样品处理与图像采集得到张红勇、樊晓羿与茅永强的指导与帮助,詹仁斌研究员对文稿进行细致的修改,审稿专家提供宝贵意见。在此一并致以诚挚的感谢。本文是IGCP 591项目“The Early to Middle Paleozoic Revolution”的阶段成果。

参考文献

- Grahn Y, 耿良玉. 1990. 黔北桐梓红花园下奥陶统胞石. 微体古生物学报, 7: 219–229
- 陈孝红, 张森, 王传尚. 2009. 华南地区奥陶纪几丁虫. 北京: 地质出版社. 185
- 陈孝红, 王传尚, 张森. 2004. 重庆城口廖子口奥陶系庙坡组的几丁虫. 地层学杂志, 28: 230–234
- 陈旭, 张元动, 樊隽轩. 2006. 奥陶纪笔石的主要演化辐射进程. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 詹仁斌, 王向东, 袁训来, 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. 181–196
- 李军, Servais T, 燕夔, 苏文博. 2008. 中国奥陶纪疑源类多样性曲线. 微体古生物学报, 25: 215–224
- 李军, 王怿. 2000. 贵州桐梓奥陶系十字铺组疑源类. 微体古生物学报, 17: 30–38
- 梁艳, 唐鹏, 吴荣昌, 栾晓聪, 詹仁斌. 2015. 湖北宜昌中-上奥陶统庙坡组几丁虫生物地层. 地层学杂志, 39: 142–154
- 刘治成, 张廷山, 完颜琪琪, 杨扬, 杨巍. 2012. 贵州习水地区奥陶系露头层序地层研究. 西南石油大学学报(自然科学版), 34: 1–11
- 穆恩之, 朱兆玲, 陈均远, 戎嘉余. 1979. 西南地区的奥陶系. 见: 中国科学院南京地质古生物研究所, 编著. 西南地区碳酸盐生物地层. 北京: 科学出版社. 108–154
- 戎嘉余, 陈旭, Harper D A T, Mitchell C E. 2000. 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, 24: 176–181
- 汪啸风, 陈孝红. 1994. 上扬子地区早奥陶世几丁虫生物地层及生物古地理, 33: 720–738
- 汪啸风, 陈孝红. 2003. 中国奥陶纪几丁虫的多样性事件. 中国科学D辑: 地球科学, 33: 210–215
- 燕夔, 李军. 2005. 贵州桐梓红花园奥陶系湄潭组疑源类生物地层. 地层学杂志, 29: 236–256
- 詹仁斌, 靳吉锁, 刘建波. 2013. 奥陶纪生物大辐射研究: 回顾与展望. 科学通报, 58: 3357–3371
- 詹仁斌, 戎嘉余. 2006. 华南早、中奥陶世之交的腕足动物辐射. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 詹仁斌, 王向东, 袁训来, 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. 259–283
- 詹仁斌, 戎嘉余, 程金辉, 陈朋飞. 2005. 华南早、中奥陶世腕足类多样性初探. 中国科学D辑: 地球科学, 34: 896–907

- 张淼, 陈孝红. 2005. 上扬子区奥陶系 *Nemagraptus gracilis* 笔石带的几丁虫. 微体古生物学报, 22: 383–391
- 张鸣韶, 盛莘夫. 1958. 川黔边境的奥陶纪地层. 地质学报, 38: 326–335
- 张文堂, 陈旭, 许汉奎, 王俊庚, 林尧坤, 陈均远. 1964. 贵州北部的志留系. 黔北地层现场会议, 贵州北部的古生代地层. 中国科学院地质古生物研究所. 79–110
- 张元动, 陈旭, Goldman D, 张举, 成俊峰, 宋妍妍. 2010. 华南早-中奥陶世主要环境下笔石动物的多样性与生物地理分布. 中国科学: 地球科学, 40: 1164–1180
- 张元动, 陈旭. 2008. 奥陶纪笔石动物的多样性演变与环境背景. 中国科学D辑: 地球科学, 38: 10–21
- 张元动, 刘晓, 詹仁斌. 2007. 贵州遵义高桥奥陶系湄潭组下部的笔石. 古生物学报, 46: 145–166
- 张元动, 詹仁斌, 樊隽轩, 成俊峰, 刘晓. 2009. 奥陶纪生物大辐射有耐久的关键科学问题. 中国科学D辑: 地球科学, 39: 129–143
- 甄勇毅, Percival I G, Löfgren A, 刘建波. 2007. 华南贵州早奥陶世红花园组的镰箭类牙形刺. 微体古生物学报, 24: 125–148
- 周志毅, 袁文伟, 周志强. 2006. 华南陆块奥陶纪三叶虫的辐射. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 詹仁斌, 王向东, 袁训来, 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. 197–214
- Achab A, Paris F. 2007. The Ordovician chitinozoan biodiversification and its leading factors. *Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoclim*, 245: 5–19
- Chen X, Zhang Y D, Fan J X. 2006. Ordovician graptolite evolutionary radiation: A review. *Geol J*, 41: 289–301
- Chen X, Rong J Y, Mitchell C E, Harper D A T, Fan J X, Zhan R B, Zhang Y D, Li R Y, Wang Y. 2000. Late Ordovician to earliest Silurian graptolite and brachiopod zonation from Yangtze Region, South China with a global correlation. *Geol Mag*, 137: 623–650
- Chen X H, Paris F, Zhang M. 2008. Chitinozoans from the Fenxiang Formation (Early Ordovician) of Yichang, Hubei Province, China. *Acta Geol Sin*, 82: 287–294
- Fan R, Lu Y Z, Zhang X L, Zhang S B, Deng S H, Li X. 2013. Conodonts from the Cambrian-Ordovician boundary interval in the southeast margin of the Sichuan Basin, China. *J Asian Earth Sci*, 64: 115–124
- Geng L Y, Wang Y, Cai X Y, Tang P. 2000. Chitinozoan biostratigraphy in China. In: Song Z C, ed. *Palynofloras and Palynomorphs of China*. Hefei: Press of University of Science and Technology of China. 209–233
- Hennissen J, Vandenbroucke T R A, Chen X, Tang P, Verniers J. 2010. The Dawangou auxiliary GSSP (Xinjiang Autonomous Region, China) of the base of the Upper Ordovician Series: Putting global chitinozoan biostratigraphy to the test. *J Micropalaeontol*, 29: 93–113
- Liang Y, Tang P, Zhan R B, Wu R C. 2014a. New data of early Late Ordovician chitinozoans from the Miaopo Formation at Jieling, Yichang, Central China. *GFF*, 136: 162–166
- Liang Y, Zhan R B, Jin J S. 2014b. The oldest known occurrence of the *Foliomena* fauna in the uppermost Darriwilian (Middle Ordovician) of South China. *Lethaia*, 47: 432–436
- Munnecke A, Zhang Y D, Liu X, Cheng J F. 2011. Stable carbon isotope stratigraphy in the Ordovician of South China. *Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoclim*, 307: 17–43
- Paris F, Achab A, Asselin A, Chen X H, Grahn Y, Nölvak J, Obut O, Samuelsson J, Sennikov N, Vecoli M, Verniers J. 2004. Chitinozoans. In: Webby B D, Droser M L, Paris F, Percival I, eds. *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York: Columbia University Press. 294–311
- Rong J Y, Chen X, Harper D A T, Mitchell C E. 1999. Proposal of a GSSP candidate section in the Yangtze Platform region, S. China, for a new Hirnantian boundary stratotype. *Acta Univer Carolinae-Geol*, 43: 77–80
- Wang W H, Feng H Z, Vandenbroucke T R A, Li L X, Verniers J. 2013. Chitinozoans from the Tremadocian graptolite shales of the Jiangnan Slope in South China. *Rev Palaeobot Palyno*, 198: 45–61
- Wu R C, Stouge S, Li Z H, Wang Z H. 2010. Lower and Middle Ordovician conodont diversity of the Yichang Region, Hubei Province, Central China. *B Geosci*, 85: 631–644.
- Wu R C, Stouge S, Wang Z H. 2012. Conodontophorid biodiversification during the Ordovician in South China. *Lethaia*, 45: 432–442
- Yan K, Servais T, Li J, Wu R C, Tang P. 2011. Biodiversit patterns of Early-Middle Ordovician marine microphytoplankton in South China. *Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoclim*, 299: 318–334
- Zhan R B, Jin J S. 2008. Diversity analysis of the Early Ordovician *Sinorthis* Fauna (Brachiopoda) from the Meitan Formation of Zunyi, northern Guizhou, South China. *Earth Environ Sci T R Soc*, 98: 239–251
- Zhang Y D, Chen X, Goldman D. 2007. Diversification patterns of Early and Mid Ordovician graptolites in South China. *Geol J*, 42: 315–337
- Zhou Z Y, Yuan W W, Zhou Z Q. 2007. Patterns, processes and likely causes of the Ordovician trilobite radiation in South China. *Geol J*, 42: 297–313