

Mass Extinction and Recovery  
Evidences from the Palaeozoic and Triassic of South China

# 生物大灭绝与复苏

来自华南古生代和三叠纪的证据

|| 下卷 ||

VOLUME TWO

主编 戎嘉余 方宗杰

Edited by *Rong Jiayu* and *Fang Zongjie*

中国科学技术大学出版社

*University of Science and Technology of China Press*

# Mass Extinction and Recovery

Evidences from the Palaeozoic and Triassic of South China

## 生物大灭绝与复苏

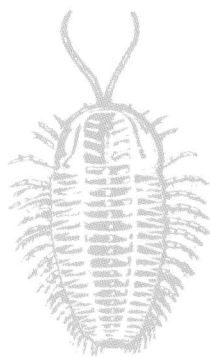
来自华南古生代和三叠纪的证据

|| 下卷 ||

VOLUME TWO

主编 戎嘉余 方宗杰

Edited by *Rong Jiayu* and *Fang Zongjie*



中国科学技术大学出版社

*University of Science and Technology of China Press*

图书在版编目(CIP)数据

生物大灭绝与复苏：来自华南古生代和三叠纪的证据 / 戎嘉余，方宗杰 主编. —合肥：中国科学技术大学出版社，2004.11

ISBN 7-312-01616-2

(国家十五重点图书)

I . 生… II . ①戎… ②方… III . 古生代 - 中生代 - 地层古生物学 - 研究 - 华南地区 IV . Q911.72

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2004)第 132753 号

责任编辑 高哲峰

特约编审 王俊庚

封面设计  敬人书籍设计工作室

吕敬人 + 张朋

© 中国科学技术大学出版社 2004

本书的任何部分不得以图表、声像、电子、影印、缩拍、录音或其他任何手段进行复制和转载。违者必究。

© University of Science and Technology of China Press 2004

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced in any form or by any means without permission in writing from the publishers.

出版发行 中国科学技术大学出版社  
(安徽省合肥市金寨路 96 号, 230026)

印 刷 合肥远东印务有限责任公司

经 销 全国新华书店

开 本 889 × 1194/16

印 张 69.25

插 页 3

字 数 1358 千

版 次 2004 年 11 月第 1 版

印 次 2004 年 11 月第 1 次印刷

印 数 1 ~ 3000 册

定 价 220.00 元 (上下卷)

## 上 卷

序 .....	戎嘉余 方宗杰	
第一章 概论 .....		1
戎嘉余 方宗杰		
第二章 奥陶纪末大灭绝与复苏 .....		7
第一节 华南奥陶纪末笔石灭绝及幸存的进程与机制		9
陈旭 樊隽轩 麦尔钦 米切尔		
第二节 华南奥陶纪末大灭绝前后笔石分异度、新生率与灭绝率的数值分析		55
樊隽轩 陈旭 麦尔钦 希茨 米切尔		
第三节 华南晚奥陶世腕足动物的大灭绝		71
戎嘉余 詹仁斌		
第四节 华南志留纪早期腕足动物的残存与复苏		97
戎嘉余 詹仁斌		
第五节 扬子陆块奥陶纪末期—志留纪早期三叶虫的灭绝和复苏		127
周志毅 袁文伟 韩乃仁 周志强		
第六节 扬子区奥陶纪晚期四射珊瑚的大灭绝		153
何心一 陈建强		
第七节 上扬子区早志留世四射珊瑚的复苏与辐射		169
陈建强 何心一		
第八节 华南晚奥陶世至早志留世生物礁的演化历程		187
李越		
第九节 奥陶纪—志留纪之交陆生植物的演变		223
王怿		
第十节 华南奥陶纪—志留纪之交常见生物类群如何应对灾变环境		235
戎嘉余 陈旭 周志毅 陈建强		
第三章 晚泥盆世大灭绝与复苏 .....		257
第一节 华南晚泥盆世弗拉期—法门期之交大灭绝后珊瑚群的复苏		259
廖卫华		
第二节 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		281
王成源 齐格勒		
第三节 华南晚泥盆世腕足动物的灭绝和复苏		317
陈秀琴 马学平		
第四节 晚泥盆世介形类豆石目的大灭绝		357
王尚启		
第五节 华南晚泥盆世—早石炭世生物礁的灭绝和复苏		367
王向东 沈建伟		
第六节 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		381
王玉净 罗辉		

第七节	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 马学平	409
第八节	华南晚泥盆世弗拉期-法门期之交的生物大灭绝及其后的残存 和复苏 廖卫华	437
第九节	华南泥盆纪弗拉期-法门期之交碳酸盐沉积物同位素记录 顾兆炎 许冰 刘强 王成源 李镇梁	457

## 下 卷

<b>第四章</b>	<b>二叠纪-三叠纪之交大灭绝与复苏 .....</b>	<b>473</b>
第一节	从华南二叠纪—三叠纪礁生态系的演变探讨与灭绝—残存—复苏相 关的几个问题 方宗杰	475
第二节	华南二叠纪—三叠纪腕足动物多样性模式 孙东立 沈树忠	543
第三节	华南二叠纪双壳类动物群灭绝型式的探讨 方宗杰	571
第四节	华南二叠纪末大灭绝后双壳类的宏演化阶段 陈金华	647
第五节	华南古生代-中生代之交有孔虫的类群演替 童金南	701
第六节	二叠纪至中三叠世腹足类灭绝与复苏的评述 潘华璋	719
第七节	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 王成源	731
第八节	华南古生代-中生代之交生物大灭绝研究述评 王玥 曹长群	749
第九节	华南海相二叠系-三叠系界线附近碳同位素异常 曹长群 王伟 金玉玕	773
第十节	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 方宗杰	785
<b>第五章</b>	<b>分析与讨论 .....</b>	<b>929</b>
第一节	华南古生代三次大灭绝及其后残存与复苏的分析对比 戎嘉余 方宗杰	931
第二节	论大灭绝的内涵和“将古论今”的思维方式 戎嘉余 方宗杰	1019
<b>英文部分</b>	<b>.....</b>	<b>1027</b>

VOLUME ONE

<b>Preface</b> .....	<i>Rong Jiayu and Fang Zongjie</i>	
<b>Chapter 1 Introduction</b> .....		1
	<i>Rong Jiayu and Fang Zongjie</i>	
<b>Chapter 2 Latest Ordovician Mass Extinction and Its Subsequent Recovery</b> .....		7
<b>2.1 Patterns and Processes of Latest Ordovician Graptolite Extinction         and Survival in South China</b> .....		9
	<i>Chen Xu, Fan Junxuan, M. J. Melchin, and C. E. Mitchell</i>	
<b>2.2 Biodiversity, Extinction and Origination Rates During the Latest         Ordovician Graptolite Extinction Based on the Data from South         China</b> .....		55
	<i>Fan Junxuan, Chen Xu, M. J. Melchin, H. D. Sheets, and C. E. Mitchell</i>	
<b>2.3 Late Ordovician Brachiopod Mass Extinction of South China</b> .....		71
	<i>Rong Jiayu and Zhan Renbin</i>	
<b>2.4 Survival and Recovery of Brachiopods in Early Silurian of         South China</b> .....		97
	<i>Rong Jiayu and Zhan Renbin</i>	
<b>2.5 Trilobite Faunas Across the Late Ordovician Mass Extinction         Event in the Yangtze Block</b> .....		127
	<i>Zhou Zhiyi, Yuan Wenwei, Han Nairen, and Zhou Zhiqiang</i>	
<b>2.6 Late Ordovician Mass Extinction of Rugose Corals in the Yangtze         Region</b> .....		153
	<i>He Xinyi and Chen Jianqiang</i>	
<b>2.7 Recovery and Radiation of Early Silurian (Llandovery) Rugose         Corals in the Upper Yangtze Region</b> .....		169
	<i>Chen Jianqiang and He Xinyi</i>	
<b>2.8 Late Ordovician to Early Silurian Reef Evolution in South China</b> .....		187
	<i>Li Yue</i>	
<b>2.9 The Evolution of Land Plants Through the Ordovician and Silurian         Transition</b> .....		223
	<i>Wang Yi</i>	
<b>2.10 Response of Major Organism Groups to Global Environmental         Perturbations Through the Ordovician-Silurian Transition in         South China</b> .....		235
	<i>Rong Jiayu, Chen Xu, Zhou Zhiyi, and Chen Jianqiang</i>	



<b>Chapter 3</b>	<b>Late Devonian Mass Extinction and Its Subsequent Recovery .....</b>	<b>257</b>
3.1	Coral Recovery from the Frasnian-Famennian Mass Extinction Event in South China <i>Liao Weihua</i>	259
3.2	The Frasnian-Famennian Conodont Mass Extinction and Recovery in the Guilin Area of South China <i>Wang Chengyuan and Willi Ziegler</i>	281
3.3	Late Devonian Brachiopod Mass Extinction of South China <i>Chen Xiuqin and Ma Xueping</i>	317
3.4	Mass Extinction of Late Devonian Leperditicopids(Ostracoda) <i>Wang Shangqi</i>	357
3.5	Extinction and Recovery of Reefs During the Late Devonian and Early Carboniferous in South China <i>Wang Xiangdong and Shen Jianwei</i>	367
3.6	Impact of the Frasnian-Famennian Extinction Event on Radiolarian Faunas in South China <i>Wang Yujing and Luo Hui</i>	381
3.7	The Frasnian-Famennian Mass Extinction and Related Sedimentological-Geochemical Events—Evidences from South China <i>Ma Xueping</i>	409
3.8	Biotic Recoveries from the Frasnian-Famennian Mass Extinction Event in South China <i>Liao Weihua</i>	437
3.9	Carbon Isotope Records from the Upper Devonian in Guilin, South China for Perturbations in the Global Carbon Cycle <i>Gu Zhaoyan, Xu Bing, Liu Qiang, Wang Chengyuan, and Li Zhenliang</i>	457

## VOLUME TWO

<b>Chapter 4</b>	<b>Mass Extinction Through the Permian-Triassic Transition and Its Subsequent Recovery .....</b>	<b>473</b>
4.1	Major Bio-events in Permian-Triassic Reef Ecosystems of South China and Their Bearing on Extinction-Survival-Recovery Problems <i>Fang Zongjie</i>	475
4.2	Permian-Triassic Brachiopod Diversity Pattern in South China <i>Sun Dongli and Shen Shuzhong</i>	543

4.3	Approach to the Extinction Pattern of Permian Bivalvia of South China <i>Fang Zongjie</i>	571
4.4	Macroevolution of Bivalvia after the End-Permian Mass Extinction in South China <i>Chen Jinhua</i>	647
4.5	Evolution of Foraminiferid Groups Through the Palaeozoic-Mesozoic Transition in South China <i>Tong Jinnan</i>	701
4.6	Remarks on Permian Extinction and Triassic Recovery of Gastropods <i>Pan Huazhang</i>	719
4.7	A Comparative Study of Conodont Mass Extinction and Recovery from the Permian-Triassic and Frasnian-Famennian Boundary Beds in South China <i>Wang Chengyuan</i>	731
4.8	A Review of the End-Permian Mass Extinction in South China <i>Wang Yue and Cao Changqun</i>	749
4.9	Abnormality of Carbon Isotopes near the Permian-Triassic Boundary in South China <i>Cao Changqun, Wang Wei, and Jin Yugan</i>	773
4.10	The Permian-Triassic Boundary Crisis: Patterns of Extinction, Collapse of Various Ecosystems, and Their Causes <i>Fang Zongjie</i>	785
<b>Chapter 5 Summary and Discussion</b> .....		929
5.1	Comparative Analysis of the Three Major Palaeozoic Mass Extinctions and Their Subsequent Recoveries in South China <i>Rong Jiayu and Fang Zongjie</i>	931
5.2	On the Implications of Mass Extinction <i>Rong Jiayu and Fang Zongjie</i>	1019
<b>English Part</b> .....		1027



——叠-三叠纪是礁生态系发生剧变的时期,由于遭受一系列灾变事件的打击,造礁生物群落经历了艰难的复苏和重组,才逐步完成由古生代向中生代的转变。

生物礁是海洋中十分独特的自组织(self-organized)生态系统。它的生长涉及许多物理、化学和生物作用,但主要受生物控制,是一个由多种底栖生物(以底表固着生物为主)在生态上紧密聚居,并共同协作而成的复杂的自组织系统。随着礁体的形成和发展,生物对礁生态系的控制程度逐渐升高。一般说来,礁的生长除需一定的古地理和气候条件外,还要求相对稳定,较少受到干扰,或较有规律的环境,要求相对稳定的合适底质。礁的形成和生长需要一些特定的环境条件,对海平面、气候和海水物理化学等因素的变化颇为敏感。

生物礁是一种主要受生物的控制和影响而原地生长的特殊的碳酸盐沉积建造,胶结作用(cementation)在其中起着关键的作用。它以碳酸盐的高生产力为特征,地史上礁的繁盛期通常与台地碳酸盐生产的高峰期一致(Bosscher and Schlager, 1993)。礁的格架主要由两类碳酸盐组成,一类是直接由专性钙化生物分泌形成的酶控碳酸盐(enzymatically controlled carbonate),如六射珊瑚;另一类是以微生物岩(microbialite)和同沉积海底胶结物(synsedimentary submarine cement)为代表的非酶控碳酸盐,后者在显生宙礁生态系中的作用直到最近才开始得到重视,有时它们对礁格架的贡献甚至还超出了具骨骼的后生动物(Webb, 1996; Wood, 2001a)。由于礁格架构成的上述特点,迄今尚未找到任何单一的全球因素,可以满意地解释礁生态系在地史时期时空分布上所发生的种种重大变化。正确区分这两类碳酸盐将有助于探索和诠释礁生态系在二叠纪和三叠纪的演变历史。

生物礁的发育是一个历史的过程,它保存有礁体生长期间所形成的生态序列,由此可排除模糊效应(Signor-Lipps effect)的干扰。相比之下,以壳体化石的末次出现来判断灭绝事件在地质剖面中的位置,较难排除模糊效应的影响。因此,在二叠-三叠系界线事件的研究中,礁生态系有着独特的优越性,这也是对它的研究尤其受到重视的原因之一。

礁生态系充分记录了它与环境协同演变的历史。礁生态系的繁荣需要正常而稳定的环境,每当环境发生突变事件,必定会影响到礁生态系,不同性质、不同强度的环境突变事件在礁生态系的历史记录上留下的印记也各不相同。

目前对礁的定义并无一致意见,大都以广义的礁作为讨论的基础,即将地层礁包括在内,本节也不例外。微生物岩礁(microbialite reef)具有原地向上生长和正向地貌隆起的特征,自应包括在广义的礁范畴之内,而那些非原地生长的生物滩(bank)和无地貌隆起特征的生物层(biostrome)则被排除在礁的范畴之外。据

Webb(2001)研究,微生物岩礁同样可以出现于高能环境。由于受到现代珊瑚礁模式的影响,以往在地史时期生物礁的研究中,往往过于强调具骨骼生物在礁格架形成中的作用,而礁格架中的“基质”部分,即同沉积胶结物和微生物岩,却往往得不到应有的重视。实际上,两者的地位同样重要,在侏罗纪以前,非酶控碳酸盐的作用常常比具骨骼生物的贡献更为重要(Webb,1996)。微晶灰岩在叠层石和礁相环境均十分常见。原地微晶灰岩(automicrite)在浅水高能和坡度达 $50^{\circ}$ 的斜坡等不同的环境中都有发现,如果缺乏稳定的生物因素的控制,它们要在这些环境都保持原地向上生长,似乎不大可能。越来越多的资料证实,原地微晶灰岩不仅是许多地史时期浅水生态礁的重要组分,而且也在现代珊瑚礁格架的形成和稳固方面发挥着重要作用。Wood(2001a)对采用组构特征来区分生态礁和泥丘的做法提出了质疑,认为两者之间并无实质上的不同,她尤其强调,泥丘同样可以出现于浅水高能环境。

碳酸盐岩隆(carbonate buildups)的存在已经有35亿年的历史,广义的礁实质上就是对这一形态上趋同的地质现象的概括,它显然是与生物演化密切相关的产物。35亿年以来,造礁群落的组成、生态结构及其生活环境,包括海水的物理化学条件等,都经历了极其复杂而深刻的变化。正因为如此,笔者认为,没有必要过多地纠缠于礁的严格定义。礁的形成和保存都离不开两个基本要素,一是造礁群落的形成,另一是同沉积海底胶结作用(cementation),后者是造礁群落能够不断原地向上生长(继续保持和扩大栖居地)并得以保存的关键因素。

20世纪60年代中期以来,随着对现代环境海底胶结作用研究的不断深入,沉积学界对海底胶结物和微晶灰岩的认识,较之Folk和Dunham的时代有了很大的改变(Reid *et al.*,1990)。例如,胶结物以往被视为埋藏后成岩阶段的产物,而现在,同沉积胶结物得到了广泛的承认。再如,微晶胶结物的存在及其广泛分布已经成为不争的事实,虽然其含镁量与Folk的亮晶胶结物类似,但它还可广泛形成于水柱的不同位置或各类礁相环境中。由于受Folk-Dunham概念的影响,礁相环境中的微晶胶结物曾经被误解为低能环境的指示(Friedman,1985a,b; Milliman *et al.*,1985; Reid *et al.*,1990)。

海底胶结作用常见于海滩岩(beachrock)和礁岩(reef rock),这两类环境所产生的微晶胶结物的矿物组成(高镁方解石)和组构(微球状粒,peloid<sup>①</sup>)往往一致(Friedman *et al.*,1974)。对红海现代礁和正在建造叠层石的微生物席(microbial mat)的研究,证明这两者的微晶胶结物均发育微球状粒组构(Friedman,1993)。然

① Peloid曾一度未与“球粒”(pellet)明确分开,现已证明它们的成因是不同的(Macintyre,1985; Chafetz,1986; Reid,1987)。Peloid指微晶灰岩中由高镁方解石组成的似球状颗粒,粒径一般为 $10\sim 60\mu\text{m}$ ,常由暗色的致密亚微晶( $<4\mu\text{m}$ )方解石组成核心,自形微亮晶( $4\sim 30\mu\text{m}$ )方解石组成浅色的环边。此类微型组构在地史时期和现代的礁骨架岩中甚为常见,属同沉积海底碳酸盐胶结物的一种组构类型,常充填于礁体的各类孔隙空隙中,或在造架生物之间和表面形成包壳。这一组构名词尚无合适译名,笔者暂将它译作微球状粒,以与球粒区别。

而,对于这一组构的成因,即究竟是纯化学沉淀(Macintyre, 1977, 1984, 1985; Lighty, 1985; Aissaoui, 1988),还是受微生物活动刺激、诱发的沉淀(Friedman *et al.*, 1974; Marshall, 1983; Chafetz, 1986; Riding *et al.*, 1991b; Guo and Riding, 1992; Chafetz and Buczynski, 1992; Pickard, 1992, 1996; Friedman, 1993; Folk and Chafetz, 2000; Pedley, 2000),则一直存在着争论。

Friedman(1998)无意中在一年前丢弃于巴哈马潮坪上的一只空沙丁鱼罐头盒里发现了重达 382 g 已经石化了的碳酸盐沉积物,由此证明海底胶结作用极其迅速,称之为“同沉积”毫不过分。其中文石鲕粒未见溶解作用,碳酸盐胶结物完全是海相的。据此,他认为海底胶结作用不仅发生于低海平面时期,而且也见于高海平面时期。

无论如何,包括微晶胶结物在内的同沉积海底胶结作用在礁格架的形成、增生、石化和稳固方面所起的重要作用,得到了越来越多学者的认同(Macintyre, 1977; Harris *et al.*, 1985; Chafetz, 1986; Reid, 1987; Flugel, 1989, 1994; Riding, 1991a; Guo and Riding, 1992; Montaggioni and Camoin, 1993; Leinfelder *et al.*, 1993; Harris, 1993; Reitner, 1993; Camoin and Montaggioni, 1994; Hussner, 1994; Paul, 1995; Reitner and Neuweiler, 1995; 王生海、范嘉松, 1995; Pickard, 1996; Webb, 1996; Wood *et al.*, 1996; Webb *et al.*, 1998; Wood, 1999, 2001a; Pratt, 2000)。微生物岩和海底胶结作用在地层分布上的正相关性十分明显(Riding, 1992)。以微生物岩包壳和同沉积海底胶结物为主的“藻和胶结物礁”(“algal/cement reef”)被认为是二叠纪和三叠纪特有的礁类型(Flugel, 1989, 1994)。Kazmierczak 等(1996)通过对晚侏罗世和现代微晶灰岩的比较研究,认为地史时期微晶灰岩或微球状粒灰岩的形成与蓝菌等微生物的原地钙化密切相关。Webb 等(1998)相信,微生物和生物膜(biofilm)在同沉积胶结作用和石化作用中,尤其是在微晶胶结物的形成过程中起主要作用。Visscher 等(1998, 2000)进一步论证了微生物席中由细菌主导的硫循环在其中所发挥的重要作用。Wood(2001a)指出,原地微晶灰岩和微生物岩的形成条件基本上是相同的。

Camoin 和 Montaggioni(1994)总结了一系列相关证据,明确将礁生态系统中的层纹状、斑块状(clotted)和微球状粒微晶灰岩包壳归入微生物岩的范畴。Visscher 等(1998, 2000)指出,现代海相叠层石中微晶灰岩的形成与细菌活动相关。Castanier 等(1999, 2000)认为,除纯蒸发成因的和酶控成因的碳酸盐外,细菌对于碳酸盐的形成最为重要,并可区分为自养和异养两种途径,其中又以异养细菌的活动最为重要。他们相信,未保存任何生命痕迹的灰岩和早期碳酸盐胶结作用的成因最可能与之相关。然而,就目前的认识而言,要在实际工作中确切地区别无机和生物成因显然是困难的。例如,微球状粒的核心很可能是细菌成因,而环边也许属无机沉淀(Chafetz, 1986)。有学者指出,对于 10  $\mu\text{m}$  以上的颗粒,从颗粒形态或是

矿物组成上都难以将无机沉淀和细菌诱发的沉淀明确进行区分(Knorre and Krumbein, 2000)。总之,不同学者之间对此尚未形成共识,关键在于其中缺乏确凿无疑的微生物活动的痕迹。

Webb等(1998)认为,对于非生物成因的胶结作用在礁生态系统中的地位应予以重新评价。由于礁环境中生物膜的无所不在,Webb(1996)相信,礁生态系统中的同沉积海底胶结物大多系微生物成因,微生物岩和同沉积海底胶结物被一起归入非酶控碳酸盐的范畴。一般说来,礁生态系统中的酶控碳酸盐,即具骨骼生物的组成和丰度,明显受到生物宏演化(macroevolution)和集群灭绝事件的制约;非酶控碳酸盐则较多地受控于海水的物理化学条件,灭绝事件似乎未对它造成威胁,这两类格架碳酸盐的控制因素显然互不相同。充分认识到这一点,将有助于深入探讨二叠-三叠纪礁生态系的残存—灭绝—复苏问题。

微生物岩在二叠-三叠纪礁生态系的演化中扮演着十分重要的角色,因而是本节讨论的重点。鉴于国内文献对微生物岩缺乏系统的介绍,为便于讨论,有必要先简单介绍与微生物岩有关的基本概念和国际上相关研究的最新进展。本节认为,微生物岩的形成主要取决于微生物席基底能否形成和微生物席能否固结石化这两个全然不同的作用过程。此外,有必要将蓝菌等微生物的钙化保存与微生物席的石化保存加以区分,它们是两种互不相同的作用过程,控制因素也有所不同。根据对华南有关资料的总结,本节确认,微生物岩的形成环境在“长兴期”<sup>①</sup>末及早三叠世末至中三叠世初曾先后发生过两次重大的转变(竹叶状内碎屑灰岩的时错性再现和其后的再度消失也大致同时发生,详见下文),这显然与礁生态系统所经历的灭绝—残存—复苏进程密切相关。

## 一、微生物岩简介

微生物岩是微生物与环境相互作用的产物,它不仅是我们了解生物进化历程的一个重要窗口,而且还将有助于我们认识与生物进化密切相关的地球环境的演变状况。以蓝菌为主的底栖微生物群落(benthic microbial community, 以下简称BMC, 与漂浮的微生物群落相对应)在“长兴期”末大灭绝后残存期的活跃早就引起一些学者的注意,例如,Flügel(1982)曾将它视为先驱群落;Chuvashov和Riding(1984)发现蓝菌很少受灭绝事件的影响;Gaetani和Gorza(1989)则认为它在礁生态系中最先全面复苏。自从Schubert和Bottjer(1992)明确提出早三叠世

<sup>①</sup> 根据国际地层指南,本阶的顶界应与二叠系的顶界保持一致,故新的长兴阶定义已将原Griesbachian阶下部合并在内(Yin *et al.*, 2001)。由于大灭绝的主幕发生在新的长兴阶的内部,为了便于讨论与灭绝—残存—复苏型式相关的问题,笔者暂时沿用赵金科等(1981)传统的长兴阶定义,故冠以引号,以免混淆,详见本书第四章第三节的相关讨论。本节采用的“Griesbachian”阶以*H. parvus*带之底作为底界,其含义与传统的定义不同,特加引号以示区别。这一阶名尚有待于正式的厘定或代之以新的阶名。

叠层石系灾后泛滥现象以来,对早三叠世微生物岩的研究在国际学术界颇受重视,但在国内似乎尚未引起充分的注意。另一方面,对于这一灾后泛滥现象的起始和结束的时限,无论是国内还是国外,均无人论及。

竹叶状内碎屑灰岩在寒武纪和早奥陶世十分常见,它与微生物岩一样,在早奥陶世以后即甚为罕见。“长兴期”末大灭绝后,它又与微生物岩一起在早三叠世全面“复辟”,即所谓的时错相(anachronistic facies,时代上错位的相)(Sepkoski *et al.*, 1991; Schubert and Bottjer, 1995; Wignall and Twitchett, 1999),这是显生宙历史上一个十分奇特的地质现象。很可能以蓝菌为主的 BMC 主要与以叠层石为代表的微生物岩的形成相关,而异养型 BMC 除参与这一过程外,还可能与原地生长的微晶灰岩在成因上相关。

### (一) 底栖微生物群落、微生物席与微生物岩

近年来的研究证明,无论是底栖还是漂浮生活,细菌在自然界通常出现于生物膜(biofilm)中,细菌居群和群落的存在总是与生物膜相联系(Costerton *et al.*, 1995; Davey and O'Toole, 2000)。当细菌在海底沉积物颗粒或其他生物或非生物的表面附着、繁殖、增生、聚集,随着细胞外聚合物(extracellular polymeric substances, 以下简称为 EPS)或胞外基质的生成和增生,菌丝和 EPS 相互缠绕编结,就逐渐形成以多糖(polysaccharide)为主要成分的细菌生物膜,一般厚几十至几百微米。生物膜在现代各类水生环境中分布极其广泛。生物膜的形成,改变了底质原先的物理化学性质,为细菌提供了更为稳定、更具保护性的微环境,以抵抗外界化学和物理的压力,从而有利于更多细菌的加入,不同生理类型的细菌在其中很快建立起相应的功能关系, BMC 随之形成,这是一个自组织的过程。EPS 和生物膜为 BMC 的形成和发展提供了必不可少的附着基质。只有当外界条件允许生物膜的稳定发育,并使之逐渐达到成熟状态, BMC 才有可能开始在底质(substrata)或海底沉积物的顶部(沉积物-水界面)进而形成微生物席。这是地球上最古老的生态系统(Awramik, 1984; Guerrero *et al.*, 2002),虽然非常原始,但结构却并非十分简单,其运行并不依赖于任何高等动植物。过去习惯上称之为藻席,但研究表明,微生物席主要由细菌组成,尤其是蓝菌(cyanobacteria, 系原核生物,属真细菌类),即以往文献中常见的蓝藻或蓝绿藻(blue-green algae)<sup>①</sup>,故有时也被称为蓝菌席。在现代热带的潮间带和浅海,海底普遍地覆盖着主要由丝状蓝菌构成的细菌生物膜(Noffke *et al.*, 2003);在此类高能环境中,因风浪侵蚀,或沉积物的大量输入,以及后生动物的啃食和扰动,生物膜不断地遭受破坏,这显然不利于微生物席的生长,使叠层石难以形成;但蓝菌的繁殖和更新极快,故生物膜总是能在动荡的环境中迅速地得到重建(Pratt, 2001)。缺乏蓝菌等自养生物的生物膜则由异养型 BMC 构成,其发育和生长主要依赖于外源的有机质。尽管生物膜的分布极其广

泛,由于它难以进一步发展成微生物席,故 BMC 一般很少对现代正常海相环境沉积物的组构产生重要影响。

据曹瑞骥、薛耀松(1985)对巴哈马安德罗斯岛现代叠层石的观察,其顶部为“活藻层”,主要由丝状蓝菌 *Scytonema* 组成,呈绿黑色,此层下部的蓝菌丝状体已遭受初步的降解作用。其下为初步钙化的“死藻层”,浅褐黄色,几乎完全由纯高镁方解石组成,较疏松,其中已看不到保存完好的蓝菌丝状体,它们几乎被降解殆尽,仅能观察到菌丝外的管状胶质包鞘。纹层主要由碳酸盐原地沉淀而成,他们认为可能与蓝菌的生长引起水体碱化相关。

BMC 和微生物席的含义有所不同。后者是能够保持稳定生长,从而达到了成熟状态的细菌生物膜的产物,一般包括 BMC 在一段时间内(几十年至上千年)积累的总和,微生物席具有分层性强,更新速率高,生态梯度和化学梯度陡的特点。叠层石实际上就是一种石化了的微生物席。Riding(2000)认为,蓝菌等微生物的细胞外聚合物,对于微生物席的形成甚为重要,它为 BMC 提供附着的基质,并由此形成微生物岩得以增生的基底,即所谓的席基底(matgrounds)。就正在建造叠层石的微生物席而言,BMC 的生命活动主要局限于仅几毫米厚的最顶层,即生物膜。

BMC 也可称为生物膜群落,在浅海海底,它通常由蓝菌和其他光合自养、非光合自养(化学自养)细菌、异养细菌组成,包括无色的硫细菌(化学自养)、紫色的硫细菌(厌氧光合自养)、硫酸盐还原菌等,有时也可有真核的单细胞藻类(如褐藻、红藻、硅藻等)及真菌等的参与;它们的生态位互不重叠,共同组成相当复杂而完整的营养网,包括初级生产者、消费者和分解者,而蓝菌等光合自养细菌正是这个营养金字塔的基础。此类 BMC 以蓝菌等的光合作用为驱动力,硫酸盐还原菌利用蓝菌的新陈代谢产物将硫酸盐还原成硫化物,而硫化物又被硫细菌重新氧化成硫酸盐(Golubic,1976,1991,2000; Awramik,1984; Simon,1984; Stolz,1984,2000; Bauld,1984; Krumbein,1986; Riding,1991a,2000; Gemerden,1993; Flugel *et al.*,1993; Leinfelder *et al.*,1993; Golubic *et al.*,2000);对于氮的利用也有类似的转换途径。总之,BMC 是由不同新陈代谢类型微生物构成的复杂组合。这是地球上最古老的

① 藻类(algae)长期以来一直被看作是一个自然的生物类群——以具有叶绿体为特征的水生低等植物,其中原核生物的蓝菌被归为单独的一类,即蓝绿藻或蓝藻,而真核藻类则被划分为绿藻、红藻、褐藻等,过去一般认为后者是由前者演化而来的。然而,分子生物学研究证明了叶绿体的内共生说,即藻类以及所有高等植物的释氧光合作用能力都是经由内共生事件从蓝菌获取的。事实上,绿藻和高等植物中的叶绿体都已被确认为内共生的蓝菌,推测是在前寒武纪或寒武纪初期通过内共生事件进入绿藻的祖先,并进而演化出今天如此绚丽多彩的高等植物界(McFadden,2001)。据信真核藻类的祖先是吞食营养的(phagotrophic)“原生动物的”(“Protozoa”)变形虫(amoebae)和鞭毛类(flagellates)之类。因此,藻类现已转变为一个方便的集合名称。目前将原生动物、单细胞藻类和低等单细胞真菌等真核生物一并归在原生生物(Protista)的名下(Gutierrez,2001)。鉴于蓝菌和真核藻类之间并不存在过去推想的系统发生(phylogenetic)关系,国际学术界目前普遍倾向于使用含义明确的名词“蓝菌”。自20世纪90年代以来,“蓝绿藻”或“蓝藻”之类的名词在国际学术刊物上的使用频率明显下降,并有逐渐销声匿迹之势。



生态系统,Guerrero 等(2002)称之为最小的生态系(minimal ecosystem)。

蓝菌是最古老的能释放游离氧的光合自养生物,它在地球早期大气圈的演化中起着极为重要的作用(Kasting and Siefert,2002)。最近在澳大利亚西北部距今 27~25 亿年的地层中找到蓝菌的生物标志化合物(Brocks *et al.*,1999; Summons *et al.*,1999),这是有关蓝菌及其释氧光合活动存在的最直接证据之一。一些群体生活的蓝菌往往分化出可执行不同功能的细胞类型,包括正常的营养细胞,营光合作用的细胞,以及具有固氮酶的厚壁异形细胞(厚壁为保护固氮酶免受氧化破坏,维持厌氧环境使固氮酶得以发挥催化作用)。蓝菌可同时完成光合作用和异养呼吸这两种方向相反的新陈代谢过程,而且许多蓝菌还能采用不同方式成功地对释氧光合作用和固氮作用进行协调。以上这些独特之处使它们能适应种种不同的环境,占领其他微生物往往难以企及的生态位,从而成为地球上最为顽强持久、最为成功生命形式之一。蓝菌是当前地球上最大、最重要的细菌类群之一。以漂浮生活的颗粒状蓝菌 *Synechococcus* 为例,此属广布于全球从赤道至两极、从贫养到富营养的所有表层海水中。

BMC 具有以下特点:

(1) 具有极强的适应能力,能在各种不同的环境中建造微生物席。蓝菌在正常海水、淡水、高盐度水,以及土壤、洞穴、岩石表面等潮湿的陆上环境都有分布,既可见于热泉,也可分布于寒冷地区的湖泊和冰雪表面,例如,在南极冰盖下的湖泊底部发现有蓝菌席存在(Noffke *et al.*,2003a);甚至曾经在北极熊的皮毛上发现蓝菌生存,并使之呈现淡绿色的色调。还曾经有报道在沙漠地区的钙结壳中发现微生物席的踪迹,即沙漠叠层石(Krumbein and Giele,1979; Garcia-Pichel and Pringault,2001)。蓝菌具有高度的抗紫外线能力,在富氧的和厌氧的环境里都能生存,并具有一些特殊的适应,使之能适应微光甚至无光的环境。它们大多生活于 200 m 深以内的海洋环境,在 50~70 m 的清澈海水中最为繁盛(Saffo,1987,引自 Wood,1999),据报道即使在 1 000 m 深的海底也能繁茂生长(Monty,1977)。许多蓝菌具有固氮能力,是地球上为数不多的能够固氮的生物之一,因而对全球的氮循环发挥着十分重要的作用(Capone *et al.*,1997; Zehr *et al.*,2001; Herrero *et al.*,2001; Berman-Frank *et al.*,2001; Kasting and Siefert,2002)。有的蓝菌兼具释氧和非氧两种光合作用类型,能够在光合自养硫细菌(依靠  $H_2S$  进行光合作用)才能生存的环境里生长(Krumbein and Cohen,1977; Krumbein,1983; Cohen,1984);有些蓝菌甚至还可兼性异养生长(Krumbein,1983; Merz-Preiß,2000)。显生宙以来虽历经盛衰和劫难,蓝菌却在不断地开拓新的生境,它还很可能是淡水和陆地环境最早的拓居者之一(Prave,2002)。

(2) 对应于光照、氧气、水深、养分、盐度、水动力的波动等环境条件的变化,BMC 的物种组成、分异度等会发生相应的变化,组成不同的微生物组合,以适应不



同的环境。例如,以蓝菌为主的自养型 BMC 和以异养细菌为主的异养型 BMC 等。另一方面,在同一微生物席中,对应于光照、氧气、氧化还原电位(Eh)、pH 值、矿物浓度等由上往下的梯度变化,不同微生物居群在其中表现出明显的分层化现象(Golubic,1976,1991; Hartman,1984; Riding,2000)。以蓝菌为主的微生物席具有动态性甚强的多层结构,通常可分出 3 层,上层以蓝菌为主,即绿色层;中层通常偏紫色,以紫色和绿色的光合硫细菌为主;底层呈棕绿色,主要由硫酸盐还原菌组成。由于昼夜、季节等变化,微生物席内氧化还原界面和化学梯度的变动颇为频繁,微生物或通过垂直迁移,或通过生理调节,来顺应此类变动并保持 BMC 的动态平衡。碳酸盐沉淀通常发生于绿色层之下,与微生物席中由细菌主导的硫循环密切相关(Visscher *et al.*,1998,2000),蓝菌胶质鞘一般与微晶灰岩的形成无直接关系(Stolz *et al.*,2001)。

(3) 微生物岩的形成与 BMC 的生命活动密切相关。它们新陈代谢活动的综合效应(涉及化学物质的吸收和释放),导致周围的微环境发生明显变化,从而使微生物席有可能成为发生钙化作用或启动碳酸盐沉淀的场所,或使之具有捕获、粘结碎屑颗粒的能力(Burne and Moore,1987,1993)。微生物本身的钙化保存也与新陈代谢活动密切相关,例如,光合作用要消耗水中溶解的二氧化碳,其浓度常不敷光合作用之需,当周围水体 pH 值较高时,蓝菌能借助光能吸收重碳酸盐,并在细胞体内将它转化为二氧化碳,使其细胞体内无机碳的浓度比周围水体高出 1 000 倍,即所谓的重碳酸盐泵(bicarbonate pump)(Merz,1992),Thompson 和 Ferris (1990)称之为光合碱化作用(photosynthetic alkalization process)。这一效应使细胞体周围产生碱度梯度,它显然有利于碳酸盐的沉淀和钙化作用的发生(Pentecost,1991)。异养细菌的新陈代谢活动也能够提高其周围水体的碳酸盐碱度,从而诱发碳酸盐的沉淀(Knorre and Krumbein,2000),Castanier 等(2000)尤其强调异养细菌活动在碳酸盐形成中的作用;Visscher 等(1998,2000)认为,微生物席中由细菌主导的硫循环在其中起着关键作用。Warthmann 等(2000)通过模拟实验证明,硫酸盐还原菌在现代超盐水潟湖的缺氧环境中确实诱发了白云石的沉淀。随着对微生物在白云岩形成中的作用(Mazzullo,2000)的不断了解,200 多年来一直困扰人们的“白云岩问题”终于得到了较为合理的解释,而硫酸盐还原菌正是解决问题的关键所在(Pope and Giles,2001; Van Lith *et al.*,2003; McKenzie,2003)。总之,BMC 能相当程度地改变其周围环境的物理化学参数,从而有可能成为碳酸盐沉积的一个十分重要的沉积动力。

(4) BMC 对周围环境发挥有力的影响,创造适于自身生存的环境,微生物岩即为它们与环境相互作用的产物。作为对其产物的回应,它们自身又在与环境的相互作用中不断生长,这种关系并未因为高等动植物的出现而发生多少改变,尽管后者的出现使微生物岩很少单独出现于除生物礁以外的正常浅海环境。据研究,

澳大利亚鲨鱼湾(Shark Bay)现代微生物席中的蓝菌 *Entophysalis* 与元古代常见的 *Eoentophysalis*, 在形态和细胞组织上看不出有多大差别, 不仅如此, 其生活环境也与加拿大 Hudson 湾 Belcher 群岛 20 亿年前的 *Eoentophysalis* 一致 (Golubic, 2000)。因此, *Entophysalis* 是典型的活化石, 虽然历经 20 亿年的变迁, 却一直维持着其基本的形态和功能。此外, 由不同物种组成, 但在功能上类似的 BMC 也可在不同地史时期, 在相似的环境中建造相似的结构。很多学者相信, 此类 BMC 早在前寒武纪即已出现, 并曾经是早期海洋的主宰。在晚元古代, 由 BMC 建造的席基底在浅海环境曾经繁盛一时, 是当时占据主导地位的底质类型。虽然微生物岩在地史时期曾经历 3 次大的衰退 (Riding, 1997), 但 BMC 却一直分布十分广泛。它们是否能形成微生物席并石化保存为微生物岩, 主要取决于缺乏生物扰动的、相对稳定的底质的存在, 以及以海水物理化学状况为主的环境条件。

(5) 构成微生物席的 BMC 极少有被保存为化石的可能性, 微生物岩的形成并不意味着 BMC 的保存 (参见下文的讨论)。虽然叠层石已知有 35 亿年的历史, 然而, 可以鉴定的蓝菌化石却并不多见, 绝大多数叠层石并未留下任何可识别的细菌化石。目前已知最古老的化石记录见于南非太古代 Campbellrand 亚群 (距今约 25 亿年) (Altermann and Schopf, 1995; Kazmierczak and Altermann, 2002), 其中的化石与现代蓝菌非常相似。奥陶纪大辐射前的海洋环境使 BMC 更容易形成微生物席并转化为微生物岩, 从而留下了十分壮观的沉积建造, 但这一过程却很少能将 BMC 保存为化石。人类从叠层石“看”到了 BMC 的存在, 并逐渐意识到它们在海洋生态系统和生物圈演化中的重要地位。BMC 是地球上可查的最古老的进生物群, 在寒武纪大爆发前一直主宰着海洋生态系统。

(6) 以蓝菌为主的 BMC 是具有 35 亿年历史的广义礁生态系的开山鼻祖。BMC 从未离开过礁生态系, 至今依然是其不可或缺的组成部分, 其奥秘就在于礁相环境不仅有利于各类 BMC 的生存, 同时也十分适宜于非酶控碳酸盐的形成; 礁体的形成、发展与 BMC 的发育相辅相成, 相得益彰。可以毫不夸张地说, 任何生物礁的形成都离不开 BMC 的贡献。最近在现代造礁的四射珊瑚中发现内共生的具有固氮功能的蓝菌 (Lesser *et al.*, 2004) 就是一个有力的证明。看来造礁珊瑚与真核和原核的微生物之间的共生协作关系远比过去想象的要复杂。前寒武纪礁的形成主要受微生物和物理这两大因素的控制, 显生宙的造礁活动则以后生动物和真核藻类的加入为特征, 这显然冲淡了 BMC 的作用, 使得非酶控碳酸盐在礁中的相对重要性下降, 同时也给礁的组构带来重大变化, 从而使人们容易忽略各类 BMC 在礁生态系中的存在。

微生物席在前寒武纪的海洋底栖生态系统中起着支配作用, 它们对海洋和大气的化学演化以及生物的演化发挥着极其深刻的影响 (Hoehler *et al.*, 2001)。奥陶纪大辐射以来, 后生动物和真核藻类的辐射、繁盛, 以及环境的种种变化, 使它们