

第30届国际地质大会论文集



第12卷

古生物学 地史学

项礼文 主编



地质出版社

第 30 届国际地质大会论文集

第 12 卷

古生物学 地史学

项礼文 主编

地 质 出 版 社

· 北 京 ·

内 容 简 介

本卷文集由“古生物学和地史学”讨论会概述及 12 篇论文组成。论文反映了二叠纪古地理演化,生物的沉积作用和相关的环境问题,以及微生物沉积作用与矿产、能源的形成关系这些热点问题;并且涌现出了不少新观点和新资料,代表了当今该领域的研究水平,显示了该学科的发展方向,具有较高的参考价值。

本书可供从事古生物学、历史地质学、生态学研究的有关人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

古生物学 地史学 /项礼文主编. -北京:地质出版社,1999.11
(第 30 届国际地质大会论文集;第 12 卷)
ISBN 7-116-02908-7

I. 古… II. 项… III. ①古生物学-国际学术会议-文集②地史学-国际学术会议-文集 IV.
①Q91-53②P53-53

中国版本图书馆 CIP 数据核字(1999)第 61700 号

地质出版社出版发行

(100083 北京海淀区学院路 29 号)

责任编辑:薛子俭 周继荣

责任校对:李 攻

*

北京印刷学院实习工厂印刷 新华书店总店科技发行所经销

开本:787×1092 1/16 印张:8.25 字数:192000

1999 年 11 月北京第一版 • 1999 年 11 月北京第一次印刷

印数:1—500 册 定价:20.00 元

ISBN 7-116-02908-7
P • 2058

(凡购买地质出版社的图书,如有缺页、倒页、脱页者,本社发行处负责调换)

第 30 届国际地质大会论文集英文版共 26 卷,已由荷兰国际科学出版社(VSP)于 1997 年全部出版。中文版由第 30 届国际地质大会组织委员会编辑,地质出版社出版。

第 30 届国际地质大会论文集卷目

- 第 1 卷: 地球的起源和历史
- 第 2 卷: 地学与人类生存、环境、自然灾害
- 第 3 卷: 全球变化
- 第 4 卷: 岩石圈构造和深部作用
- 第 5 卷: 现代岩石圈运动 地震地质
- 第 6 卷: 全球构造带 超大陆的形成与裂解
- 第 7 卷: 造山带 地质填图
- 第 8 卷: 盆地分析 全球沉积地质学 沉积学
- 第 9 卷: 21 世纪能源矿产和矿产资源 矿床地质 矿产经济学
- 第 10 卷: 地学新技术方法
- 第 11 卷: 地层学
- 第 12 卷: 古生物学 地史学
- 第 13 卷: 海洋地质学 古海洋学
- 第 14 卷: 构造地质学 地质力学
- 第 15 卷: 火成岩岩石学
- 第 16 卷: 矿物学
- 第 17 卷: 前寒武纪地质学和变质岩石学
- 第 18 卷: 化石燃料地质——石油、天然气和煤
- 第 19 卷: 地球化学
- 第 20 卷: 地球物理
- 第 21 卷: 第四纪地质
- 第 22 卷: 水文地质
- 第 23 卷: 工程地质
- 第 24 卷: 环境地质
- 第 25 卷: 数学地质和地质信息
- 第 26 卷: 比较行星学 地质教育 地质学史

目 录

- “古生物学和地史学”讨论会概述 金玉玕(1)
- 二叠纪全球海生生物地理学的等级体系构架 T. A. Grunt, 石光荣(2)
- 二叠纪至三叠纪北上高地南部古陆菊石古生物地理和东亚古地理 ... Masayuki Ehiro(15)
- 二叠纪腕足动物地理区系定量研究 金玉玕, 尚庆华(26)
- 突尼斯西北部埃尔克夫白垩系-第三系界线附近的事件序列 P. Donze, H. Méon, E. Robin, R. Rocchia, O. Ben Abdelkader, H. Ben Salem, A.-L. Maamouri(48)
- 桂林国际泥盆系-石炭系界线副层型剖面附近小孢子的研究 杨伟平, R. Neves(58)
- 晚更新世古东京湾浅海底栖古生态学——一个具障壁岛适度遮蔽的海湾
..... Yasuo Kondo, Yasunori Masaki, Takanobu Kamataki(69)
- 尼泊尔中新统一上新统朱里亚群(西瓦利克群)淡水软体动物群及其古生态意义
..... Gurung, Katsumi Takayasu, Keiji Matsuoka(75)
- 尼泊尔与喜马拉雅隆起区朱里亚群(西瓦利克群)淡水软体动物群的意义
..... Katsumi Takayasu, Damayanti Gurung, Keiji Matsuoka(84)
- 日本海东缘晚新生代海生大型动物群的变化 ... Iwao Kobayashi, Tetsuro Ueda, Hideaki Nagamori, Tatsuya Sakumoto, Hideo Yabe, Makoto Miyawaki, Masakazu Hayashi(91)
- 贵州青岩中三叠统安尼阶上部群落的综合古生态分析——一个初步总结
..... F. Stiller(100)
- 塔里木盆地第三纪真骨鱼化石的首次发现 张江永(111)
- 东太平洋锰质叠层石中的超微生物化石
..... 边立曾, 林承毅, 张富生, 杜德安, 陈建林, 沈华悌, 韩喜球(119)

“古生物学和地史学”讨论会概述

金 玉 环

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

在这一学科领域共举行了 6 个讨论会。其中“古生物地理和古大陆再造”讨论会(主席: 金玉环、A. M. Ziegler)的报告涵盖自奥陶纪至中新世的范围广泛的论题。不过, 二叠纪世界是讨论会的中心话题。在 21 个报告中有 12 个报告阐述了新近建立的二叠纪大陆再造、气候和生物地理格局, 以及二叠纪末期生物大绝灭的模式, 为了解泛大陆演化之谜提供了有益的基础资料。

“地史时期全球性生物大绝灭及随后的复苏”讨论会(主席: Douglas H. Erwin、A. Hallam、郝诒纯)是与国际地质对比计划 335 项共同组织的。关于成煤空缺期、珊瑚空缺期以及地质记录保存的可能偏差的报告为二叠纪末期大绝灭后迟缓的复苏提出新的见解。

与以前数届地质大会一样, 本届大会也组织了“地质时期古群落”的讨论会(主席: A. J. Boucot、D. L. Bruton、陈源仁)。此讨论会共收到 53 份摘要并安排了 24 个报告。报告的内容新颖、多样, 说明对化石的综合古生态分析和多种地质应用保持着强烈的兴趣。

在“埋藏学、遗迹化石和特异保存化石类群”讨论会上(主席: P. Crimes、C. G. Maples、吴贤涛)共报告了 18 篇论文, 其中大部分论述遗迹化石和保存极好的化石。

由张弥曼主持的“海生脊椎动物的演化”讨论会共有 4 个报告。讨论会颇为成功, 相对较小的会议规模促进与会者发表了许多重要的评论。

“钙藻、叠层石和泥丘的演化及环境意义”讨论会(主席: R. Riding、朱士兴)的召开得到了国际地质对比计划 380 项的支持。该讨论会的报告反映出日益增长的研究原地正微晶灰岩和微生物沉积的兴趣。

最后, 编者深深感谢评审本卷论文的专家, 包括 A. J. Boucot、P. Crimes、B. Glenister、R. Riding 和 J. Utting 博士等。

二叠纪全球海生生物地理学的等级体系构架

T. A. Grunt

(Palaeontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia)

石 光 荣

(School of Aquatic Science and Natural Resources Management, Deakin University,
Rusden Campus, 662 Blackburn Road, Clayton, Victoria 3168, Australia)

摘要 本文就二叠纪全球海生生物地理学提出包括3个生物大区、8个生物域和31个生物区的等级体系构架。3个生物大区，即冈瓦纳大区（“反北方大区”）、古赤道大区及北方大区，大致分别相当于南极至亚南极气候带、古赤道气候带和北极至北温气候带。生物大区内的生物域主要是根据有意义的古地理障碍——洋障和陆障——来确认的。古赤道生物大区由华夏生物域（位于东特提斯）、地中海生物域（位于西特提斯）、北美生物域和启莫里生物域（位于南特提斯）所组成。启莫里域在二叠纪时生物区方面很接近于冈瓦纳大区和古赤道大区，它在阿赛尔期—塔斯土布期（Tastubian）属于冈瓦纳大区，以后经历了中二叠世的过渡阶段而最后在晚二叠世（朱尔法期到长兴期）进入古赤道生物大区，因此它显示了很高的动力特性。北方生物大区分为两个生物域，即：欧洲-加拿大生物域与泰米尔（Taimyr）-科雷马生物域，大致分别对应于古亚北极带（或古北温带）与古高纬北极带。相似地，在冈瓦纳生物大区内也划分出两个生物域，即澳大利亚生物域与非洲-南美洲生物域。本文重点讨论生物大区与生物域，在适当的地方也涉及到一些生物区。

关键词 二叠纪 海生生物地理学 等级体系

1 引言

在地质历史中，二叠纪在很多方面都占有独特位置。在此期气候变化与大陆重组经常发生，而且有时又很突然。被广泛接受的二叠纪超大陆即泛大陆的概念使一些人相信（或许在某种程度上是错误地相信）二叠纪的世界与我们今天所看到的世界很不相同。虽然从大陆的几何形状和数量来看，这个概念可能是真的，但二叠纪和现在的世界确是共同具有很多其他物理参数。例如，正像大多数二叠纪古地理再造所描绘的那样，二叠纪陆块从南极几乎延伸到了北极，其径向的轮廓与今天的很相似。根据可觉察到的、理想化的二叠纪超大陆而作出的几个现代数字气候模型，也预示出可与当今世界相对比的、纬向平行的气候分带性之明显差异^[7,17]。

这样，如果见到古生物地理学家们也承认二叠纪海生生物圈与现代的生物地理分区性

大概可对比就不足为怪了,因为在二叠纪时也存在3个明显的、大致与纬度平行的生物地理大区,正如它们今天的情况一样。二叠纪的这3个一级生物地理单元(或生物分布区)到目前为止,广泛地被称为北方区、特提斯区(或赤道区)和冈瓦纳区,这是早已确认了的,但是,它们相互间界线的时空位置以及它们生物分布地理区的数量与性质,还有待确定。在过去20年间,已有50多个生物地理区的一整套名称被提出来以待确认。在大多数情况下,这些名称都仅仅是相对局部性的和地方性的生物区域生物以及种、属或科的数量各不相同的特有海生动物群而言的。这些名称的激增引起了命名学上的混乱,有时甚至产生误解。一些生物区的名称显然是另一名称的同义名,二叠纪生物地理单元的等级划分还前后矛盾,这些情况已越来越明显。

因此,本文的目的就在于修订现存的二叠纪生物地理图,即试图确定出一个统一的、按我们的观点是前后一致的二叠纪全球海生生物地理构架。在提出这个新的统一方案过程中,我们主要引用来自腕足动物的古生物学资料,因为这个动物类群无疑具有最广泛的古地理分布和最大的生态耐受力,并且,本文作者们也拥有关于这个类群系统分类、生物地层学和古生物地理学的第一手资料。但是,在讨论中适当的地方也用上其他门类化石的资料。在提出这一构架过程中,我们把重点放在生物大区和生物域的分布和特征上,较少注意生物区,因为后者需要更加冗长的文章。在本文讨论中回避了关于二叠纪年代表的使用。我们采用“传统的”特提斯年代表是出于这样一种考虑,选择使用某一年代表,对于本文所确认的二叠纪海相动物群的整个分区结构不会有重大改变。但是,我们承认,近年来在把二叠纪年代表统一于国际二叠纪地层分会之下是有很大进展的,并且,取得这样一个年代表的问题还存在着广泛的争论(见文献[35]所列出的文章)。

2 生物地理学中等级体系的概念

因为区划等级体系的处理方法在生物地理学中也像在分类学中同样广泛地使用,所以,在这里必须简单叙述关于这个处理方法在我们对二叠纪全球海洋区划进行分析和分类中的逻辑推理和意义。

等级体系几乎存在于一切自然系统之中,这些自然系统内的单元或实体由等级划分和等级而彼此相关。在生物学和古生物学中,确认了等级体系的两个一般类型,即组成等级体系与集合等级体系^[36]。在这里,后者是特别有意义的,因为它能容纳生物地理单元,即生物大区、生物域及生物区的等级体系。在这个集合的生态学等级体系中,生物区是基本单元,相同等级的生物区组合形成一个生物域,相同等级的生物域又合并成一个生物大区。

在生物地理学中等级体系的确认不仅对于总结和简化生物群空间分布的复杂性是便当和有用的处理方法,而且更重要的还在于,它揭示了自然等级体系在生物地理系统(生态系统)中的存在。McLaughlin^[20]利用植物群的资料,对于自然等级体系在植物区域分布中的存在进行过统计测试。石光荣和 Archbold^[28]在他们关于早二叠世早期环太平洋腕足类生物地理学的研究中也得到相似的结果。

与生物学中很多等级体系相似,生物地理学等级体系的形成被认为是与环境内部的平行结构相关的。环境系统的空间不均一性,在各种各样的空间尺度上,都是呈函数关系的,并显示出是呈等级体系化结构的^[1,22]。这可以用太平洋那样的大型海洋盆地内部的生态系统

作为例证。对太阳能的差异性接收和相应的差异性大气环流模式把盆地分成几个清楚可见的、大范围的、大约与纬度平行的气候带。在每一个带中，带状风在盆地里产生环流模式，这种环流模式把盆地分成不同的水文地理区。在每一个全球范围内可视为比较均一的这种生物区内部，较小范围的环境不均一性，如上涌海流、前锋流、涡流、季节性及大陆棚，可以由潮汐的和区域性的风力驱动、潮水和其他形式的水体运动与局限性的海底地形及大陆边缘的相互作用而产生。正是这个我们认为的具有等级体系构造特征的环境系统，使得很多大洋盆地内部生物群的分布都具有相似的等级体系型式。

3 气候带、地理障碍与生物分布区分异

正如上节所讨论的，生物地理单元的等级体系不仅对复杂生物圈系统的分析和分类是便当的、有用的方法，而且或许是为环境参数等级体系所影响和最终决定的生态系统真实构造的更自然的显示。根据这个原则，我们提议，在自下而上为生物区、生物域和生物大区的等级体系构架里对二叠纪海生生物群的空间分布型式进行分类。次一级的单元是可能存在的，但是在这里不宜采用，因为它们一般较难确定和证明，特别是关系到生物地理学等级体系中的相邻单元时更是如此。

这样，生物大区被看作是在全球范围内，根据地方性的目、超科以及（或者）科的存在（或缺失）而区分出来的第一级生物地理单元。虽然，在理论上，生物大区的确认并不是根据大尺度的气候分带性，但是，现代生物地理学（例如文献[8, 23, 25]）和古生物地理学（Hallam 的文章^[13]和 Mckerrow 和 Scotese 的文章^[19]）的研究都显示出古代的或现代的主要大区与（古）气候分带性型式有鲜明的可对比性。这就可推断出，与纬度相关的气候及由此而产生的温度梯度，对于生物之大尺度全球性分布型式是起主要控制作用的。一些沉积建造物，如生物礁和生物丘的分布，也可用来确定古时的气候带的。

在每一个生物大区内部，地方性的或特征性的科、亚科和属可以用来确认生物地理等级体系中的第二级生物分布区。生物地理域可以被确定为生物大区或纬向气候带范围内被局限的广大水域，它与其他水域之间被环境障碍所分隔。在这些可以是生物的或非生物的环境障碍之中，地理分隔在生物大区内部生物群的区划中似乎是起主要作用的。在一些情况下，地理障碍在影响海洋分区性当中，甚至与气候带一样意义重大，这决定于此障碍的大小和方向性。对于浅海底栖动物来说，大的陆块和深的洋盆可能是影响力很大的生物地理决定因素，并且通常形成生物域及生物区的界线。

动物群在持续时间很长的地质时代中，在一个大区域（或一个单一的海盆地）的继续发展，也可以促进以大量属种独立的、发展历史相继承为特征的生物地理域的形成。例如，北美生物地理域可以用来作为这类生物地理发展的一个很好的例子。这个生物地理域发育在古赤道带内部一个地台型海盆地中，从奥陶纪至晚二叠世早期，一直连续表现为清楚的属于域这一级别的生物分布区。

生物域可以划分成更低等级的生物分布区，广泛使用为生物区。与生物分类学上种的概念很相似，我们把生物区看成是基本的生物地理学实体，并把它定义为“生物域内部空间上相邻近的区域，其中居住着种的特征组合，在一些情况下，又居住着地方性的属”。理想的情况下，生物区应当根据种来确定，最好是将它确定为种的分异中心。这种处理方法为现代生

物地理学家广泛采用,但是它在古生物地理学上的意义还是不确定的。在属或种之间选择作为生物地理学研究的分类学操作单元(OTUs)或许是应用中空间范围的事,这点尚有争论。在很多过去的研究中,属被证明在大陆之间或全球古生物地理研究中是有效的分类学操作单元,特别在以统计为基础的分析中更是如此(见文献[6,28]),正如在检测区域和大陆的区划型式中种也被证明是有效的一样(例如文献[11])。一般说来,以种为基础的古生物地理研究比采用属要确定出更多的生物区。为了避免对某一地质时期分区性潜在的过高估计和过低估计,可以采用折衷的方法,将属和种二者联合起来,或者选出一套特征的属和种(例如文献[2])。

总之,生物地理等级体系不是孤立存在的,它可以密切相关,并因而可以被推测为与分类学的等级体系及环境等级体系是相关联的。这些相互关系可以用表1显示出来。

表1 生物地理学等级体系与分类学等级体系及环境等级体系之间的对比

分类学等级体系	生物地理学等级体系	环境等级体系
目、超科和(或)科	生物大区	气候带
科、亚科和(或)属	生物域	地理障碍
种和(或)属	生物区	局部性温度梯度、洋流、盐度、地理隔离等等

4 二叠纪全球海生生物地理构架

我们采用上面所讨论的等级体系概念,把全球二叠纪海洋盆地划分成3个生物大区、8个生物域和31个生物区(图1)。在这个方案里,我们适当地保留了大多数现存的生物区名称。由于篇幅所限,这些生物区名称来源的参考文献,除了从作者处可得到的之外,都省略了。

这个构架是对近年我们提出的两个现存方案的总结与修订的记述^[12,27],并且代表对Bambach(文献[6])的方案一个选择性的解释。后者的研究主要根据二分法(存在或缺失)相似性分析,对早二叠世确认出4个生物大区、4个生物域和17个生物区,对晚二叠世确认出同样4个生物大区、4个生物域,但生物区却是15个。我们与Bambach之间在生物大区这一级上的差异是表面上的,并且可以看作是由于等级划分产生的错觉。Bambach的生物大区中的两个,即特提斯生物大区与美洲生物大区,在这里降级为“古赤道生物大区”内的生物域,因为它们被认为是位于古赤道上或古赤道附近相同或相似的古纬度带(因而也是相同或相近的古气候带)。所以,像以往所确定的那样,把它们一起归到一个广阔的古热带生物大区,是完全正当的。

对二叠纪生物区时间分布的考查(图1~3),揭示出两个特别有趣的特征。第一,一些生物区只存在于二叠纪一个相当短的时期。例如,明显的印澳生物区在阿赛尔—塔斯土布期冈瓦纳冰川作用高峰期是最突出的。这个生物区在塔斯土布期之后崩解成很多个生物区,是与冈瓦纳的冰川减退相吻合的,这反映了气候条件对生物区划的密切控制作用。等级体系构架的另一个有趣特征是生物区、生物域和生物大区之间界限的动态性质。图1清楚地表明,一些生物区和生物域在二叠纪改变了它们自身特性。例如,地中海生物域的乌拉尔生物区(Cisuralian Province)在早二叠世属于古赤道生物大区,以后经过中二叠世的过渡阶段,最

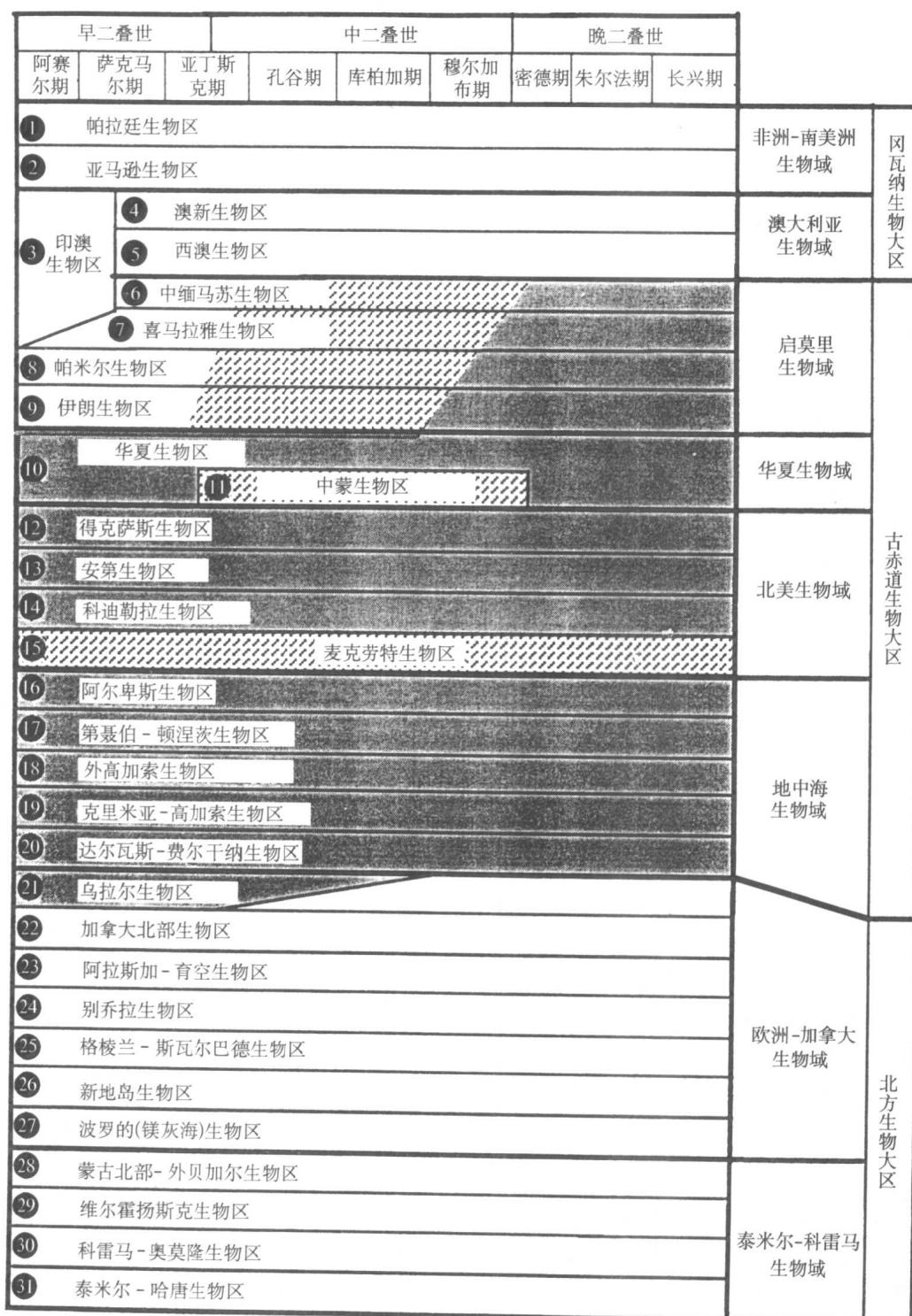


图 1 二叠纪全球海洋生物大区、生物域和生物区
阴影区表示古赤道大区的范围,条带区是混合海生生物群的过渡生物区

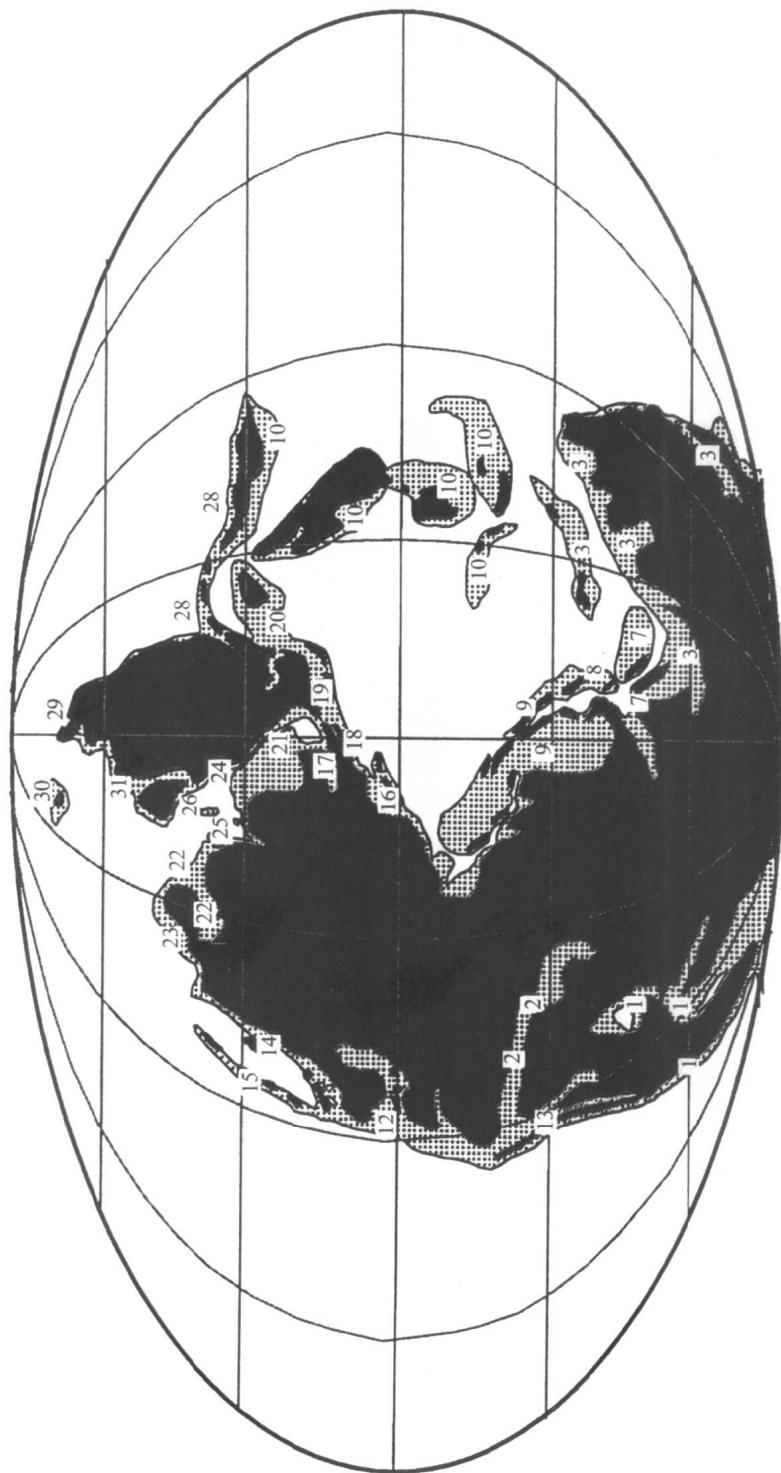


图 2 阿赛尔—塔斯土布期(早二叠世早期)全球海生生物区
描绘在 Ziegler 等人的“萨克马尔期全球复原图”(文献[39])上面,华夏大陆的古位置作了校正(图中数目字对应于图 1 生物区的标定数字)

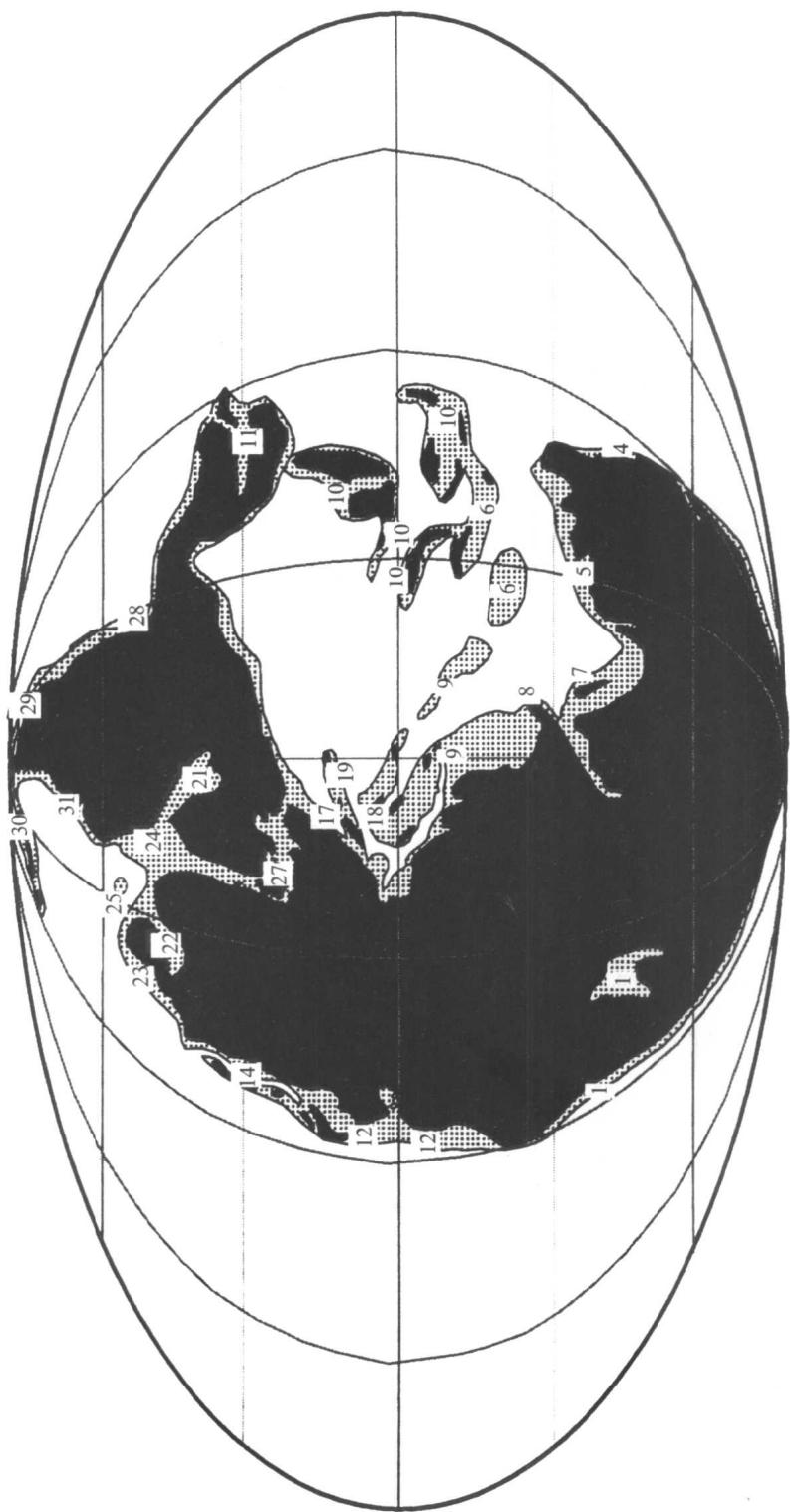


图 3 中二叠世—晚二叠世(亚丁斯克期至长兴期)全球海生生物省
投绘在 Ziegler 等人的“航期全球复原图”[文献 39]上面。华夏及拉萨微大陆的古代位置作了重要的校正，并补充了通入中国东北的海道
(图中数字对应该图 1 生物区的标定数字)

终在晚二叠世移入北方生物大区。相似的生物地理信号对于启莫里生物域(Cimmerian Region)来说也可鉴别出。在早二叠世早期,该域位于冈瓦纳生物大区中,后来经过以冈瓦纳型和华夏型的混合动物群为特征的过渡阶段,最终在晚二叠世晚期加入到古赤道生物大区之中。

4.1 古赤道生物大区

对于古赤道生物大区系或多或少相同的地理范围,曾经提出过各种各样的名称。它们当中,用得最广泛的就是“特提斯生物大区”(例如文献[10,30])。在这里不宜照用“特提斯”这一术语,因为它很早就提出来了,并且从一开始就是广泛用以指一个楔入北边欧亚大陆和南方冈瓦纳大陆之间的古地理实体(海盆地)。正如后面将要见到的那样,这个大的海盆地实际上在二叠纪时跨越了所有这3个生物大区。

在现代地图上,这个生物大区所覆盖的区域处于低纬度及中纬度地带,从中欧和南欧开始,向东经过中东、中亚及南亚,到达东亚及东南亚;向西,它占据了美国西南部、美洲中部和南美洲北部的大部分地区。此外,也有一些在二叠纪时属于这个生物大区,后来因裂散而作为外来地体拼贴到较高纬度地区^[14]。有3个系列的关键证据来支持将这个生物大区解释为古赤道(因而也就是古热带)起源。第一,由此生物大区的不同部分二叠纪岩石得来的古地磁数据,表明低的古纬度位置,一般在南纬或北纬0°~20°之间(见文献[13,37]中的古地磁数据编录表)。第二,与古地磁数据的支持相关联,由所假设的古赤道地区二叠纪岩石所得来的沉积学及古生物学证据也可推断出低纬度的古热带条件。这些证据包括高的生物分异度、生物礁建造物的广泛分布,红层及其他蒸发沉积物(岩盐、石膏),所有这些都表明温水条件或干旱条件。第三,也是更直接的系列证据,来自“古赤道地带”很多部分生物介壳的同位素研究,它也指出在整个二叠纪时期这一生物大区是温暖的热带条件占优势^[38]。

就生物地理学而论,这个生物大区因为有温度上适应于暖水条件的几个较高等级分类单元而具有典型意义,这些分类单元包括瓣的 verbeekinid 类、珊瑚的 waagenophyllid 类,以及腕足动物的 richthofeniid 类和 oldhaminoid 类。除了 fusulinids 类在北极地区零星出现及在一些移植地体里孤立存在以外,瓣类几乎只局限在古赤道生物大区。对于复体皱纹珊瑚来说,情况也是如此。生物礁建造在这个生物大区内也广泛分布,而在冈瓦纳生物群和北方区生物群则缺失或很少发现。尽管有这些共同的特征,古赤道生物大区内部还是不一样的,这就有可能对它作更进一步的生物地理上的划分。因此,在这里也就确认出3个生物域,即华夏生物域、北美生物域及地中海生物域。附带有一个域,即启莫里生物域,它继中二叠世的过渡阶段之后,至晚二叠世也成为古赤道生物大区系的一部分(图1)。

在古赤道生物大区内部,华夏生物域、北美生物域及地中海生物域的分异,最好是用地理分隔和足够长时间的独立发展来解释^[10]。正如已经讨论过的,在二叠纪这3个生物域大致位于古赤道带上或接近于古赤道带,因此,它们局限于同一个古热带气候带内。但是,它们又被两个后来成为最大的洋盆地(特提斯和泛大洋)和一个大陆块(泛大陆)所分隔。泛大洋把华夏生物域与北美生物域分隔开,而特提斯把华夏生物域与地中海生物域分隔开,超级大陆——泛大陆又把地中海生物域与北美生物域分隔开。

北美与欧亚暖水动物群之间的差异是久已认识到的。Bambach^[6]把这个差异看得很大,并因此而把它们划分到两个不同的生物大区里去。我们与这个观点不同。我们认为,作为第一级生物分布区的生物大区主要是由大范围的气候分带性所控制的。因此,同一生物大区内

的动物群就受着相同或相似气候条件的影响。另一方面，生物域被认为是受地理障碍和相关联的生物隔离(生态隔离)的更强烈的控制。根据这一论点，我们把北美动物群和欧亚动物群之间的差异看作是区域分异性的表现。因为北美生物域和特提斯生物域两者位于可比较的古地磁位置，所以它们有着相似的特点，即：生物礁构造很丰富，分异度高，以及珊瑚动物 Waagenophyllid 类、罐 verbeekinid 类和腕足动物 lytoniid 类、richthofeniid 类共生在一起。另一方面，辽阔的泛大洋应当使得二叠纪大多数底栖的种和很多底栖的属在两大生物区之间迁徙成为不可能。例如，在美国西南部 Glass 山脉已知 30% 以上的二叠纪腕足动物属，在欧亚温暖水域中就没有发现过，据推断这反映了泛大洋隔离作用的影响。

二叠纪的特提斯被认为是一个大的海盆地。这个盆地的深度、宽度，以及由此而来的是洋壳性质还是陆壳性质，都还是一个争论的课题。从生物地理学上看，特提斯内部发育了 3 个不同的动物群，分别对应于华夏生物域、地中海生物域和启莫里生物域。华夏生物域位于二叠纪特提斯的东部，它由很多岛屿或微大陆组成，包括中朝地台、华南盆地、中南半岛盆地、塔里木盆地及羌塘地块北部。根据古生物学资料，这个生物域在二叠纪时在生物地理学上均是由微大陆汇聚成的动物群^[9]。这个动物群的特征是高的分异度及在种一级水平上估计超过 30% 是土著特有分布(根据腕足动物资料所作的估计)。

在二叠纪，华夏生物域的古地理范围变化很显著，这是与二叠纪气候、地理和构造的快速变化相对应的。总的说来，可确认出 3 个演化阶段^[10,30]。在早二叠世早期(阿赛尔期—塔斯土布期)，华夏生物域与特提斯海盆西南部的费尔干纳生物区、达尔瓦斯-特兰萨赖生物区相连，也与特提斯海盆西北的乌拉尔生物区相连(图 2)，两者都属于地中海生物域。这些连通，使得有很高百分比的种为华夏生物域与地中海生物域所共有。但是，在这个时期内，华夏生物域仍保持着很高的地方特有性。例如，在华南地块的贵州西部所发现的 120 个腕足动物种中，有 32%，或者 37% 的种是华夏生物域所特有的^[18]。

同时，华夏生物域与冈瓦纳生物大区中启莫里生物区之间的界限似乎是“明显的”，这两个生物域之间只有很少的动物群沟通。特提斯南部这个“明显的”分隔与晚古生代冈瓦纳冰川作用的极顶期相对应，因此，这冰川极顶期就被推测为是对这一生物地理区划起重大作用的因素。

华夏生物域演化的第二阶段大约相当于中二叠世(萨克马尔期晚期至可能的穆尔加布期—密德期)。在这个阶段，乌拉尔海路通道堵塞了，但另一海洋通道(或多通道)却在特提斯的东北部打开了，它使得北方生物大区的泰米尔-科雷马生物域通过外贝加尔和蒙古而与华夏生物域相连通。这一海道，伴随着中二叠世(孔谷期—乌菲姆期)全北极的海侵，把很多典型的北方大区分子带入蒙古北部、东南部，中国东北部，俄罗斯远东区和日本的一部分，与当时存在的华夏各类群混合，形成“中蒙生物域”高度特化的混合海生动物群^[30,32]。与中蒙混合(或过渡的)生物域的发展相平行，启莫里生物域也经历着区域性的转变，由典型的冈瓦纳动物群变成较暖水的类型。这一生物域转变阶段也有如下特征：即冈瓦纳分子与华夏分子在同一个生物域混生^[30]。

华夏生物域之生物区发展的第三阶段，其特点是这个区通过兼并两个中二叠世过渡性生物区而使其区域范围扩大。中蒙生物区(也包括俄罗斯远东区)，并入华夏生物域大约是由于在穆尔加布期之初，蒙古-外贝加尔与泰米尔-科雷马生物区的海路通道关闭，且全球气候转暖，后来也就排除了北方大区的分子在华夏生物域北部的存在。启莫里生物域在中二叠世

至晚二叠世前归并入古赤道生物大区具有特殊意义，并且可以用几种可能的机制来解释^[30]。这个过程最可能是由冰川作用之后全球逐渐变暖及启莫里微大陆快速向北漂移这两者的相互作用造成的。

地中海生物域位于特提斯洋盆的西岸，并且在地理位置上与北美地区相邻。在阿赛尔期，地中海生物域表现出与美国西南部动物群不同寻常的相似性^[10,12]。可以认为，在整个二叠纪，地中海生物域与北美生物域是完全隔离的。正如已经提到的，地中海生物域与华夏生物域之间动物群的沟通，在早二叠世早期是明显的，但是在中二叠世和晚二叠世又由于剧烈的造山运动和相关的海退而变得较为局限。广阔的特提斯洋盆在华夏动物群与地中海动物群的区域划分中，可能也起到了重大作用。

正如已经指出的，启莫里生物区在整个二叠纪的发展是高度运动性的，且与特提斯和冈瓦纳之间界面的变化性质有关联。最近把启莫里生物域的掸泰与喜马拉雅生物区之二叠纪腕足动物群与冈瓦纳生物大区的以及欧亚古赤道海盆的腕足动物群相关联起来作一个阶一个阶的统计分析，清楚地表明启莫里生物域分区性快速而渐次的变化轮廓（见文献[5]总结性文章）。

北美生物域盆地在整个二叠纪的特点是生物地理隔离程度很高、生物群高度地方化，其大多数动物类群（其中有腕足动物、瓣）均具特有的演化速率。在北美生物域内部，明显的过渡性生物区发现于麦克劳特（McCloud）带之中（图1、3）。这个生物分布区的特点是具有混合来源的动物群，该动物群兼有各种分子，推测与华夏生物域、北美生物域的格兰迪生物区、科迪勒拉生物区以及北方生物大区内欧洲-加拿大生物域的阿拉斯加-育空生物区都有亲缘关系^[26]。在大地构造上，麦克劳特生物区被归类到东克拉马斯地体。关于这个地体的起源尚有争论（见文献[21]、石光荣^[26]）。根据这个地体中发现的二叠纪海生动物群明显的混合性质，推测它可能位于古纬度30°~50°之间的古温带北部，在地理位置上它与东亚、东北亚及北美西部很接近。

4.2 北方生物大区

正如Ganelin和Kotlyar的解释那样（文献[16]），在二叠纪最早期，这个生物大区包括北极、北亚、西欧和中欧的二叠纪盆地，也包括一些低纬度地区，如西欧的镁灰海盆、亚洲东部中蒙地区和俄罗斯远东地区。这个生物大区内的两个地区似乎在古生物学观点及沉积学方面都是不同的。泰米尔-科雷马生物域的特点是高度地方化的动物群，与之相配合的是有限的冰川沉积物或冰川成因沉积物^[34]，暗示它可能是高纬度极地的地理位置。除了在西伯利亚东北部移置入的华夏地体中发现孤立的瓣类外，泰米尔-科雷马生物域缺失瓣类或复体皱纹珊瑚的任何记录。泰米尔-科雷马动物群的分异度很低，并且是以腕足动物、双壳动物和苔藓动物为主。这个较高的分类群成分与冈瓦纳生物大区澳大利亚生物域的动物群很相似。它与澳大利亚生物域可对比的另一个明显特征是，这两个域都拥有很多在别的地方完全缺失或只有很稀少发现的属。这些类群的存在很早就已被确认，但又仍然是二叠纪一个存疑的生物地理现象^[31]。

与现代北极地区之地理区划相似，二叠纪的欧洲-加拿大生物地理域最好被看作是亚北极带或温带的等价物。这个地区现在包括阿拉斯加-育空地区、加拿大北极盆地、中欧与西欧、格陵兰、斯瓦尔巴德、俄罗斯地台和乌拉尔。从古地理学观点来看，中欧和乌拉尔的二叠纪盆地在二叠纪刚开始时可能位于亚热带，并与特提斯海相连，结果产生高度特提斯化的

(“Tethyanised”)早二叠世早期(乌拉尔期)动物群。但是,在中二叠世(亚丁斯克期),由于强烈的造山运动使海路通道不复存在。在造山运动之后及整个中二叠世,乌拉尔生物区从亚热带移动到较高纬度地带(可能是寒温带),导致从早二叠世早期温水型地中海动物群向冷水的欧洲-加拿大型动物群的转变(图 1)。从 Ziegler 等^[39]所提供的 4 个前后相继的二叠纪古地理再造的对比,证实了乌拉尔生物区从亚丁斯克期开始的构造迁移。

4.3 冈瓦纳生物大区

这个生物大区与惯常的冈瓦纳古陆的轮廓是对应的。Archbold^[2,3]和Runnegar^[24]对这个生物大区二叠纪海洋古生物地理作了评述,确定了很多生物区。一般说来,有两个生物地理域可以确认,这里称作澳大利亚生物域和非洲-南美生物域。前者包括澳大利亚大陆、新西兰动物群,还包括早二叠世早期(阿赛尔期—塔斯土布期)启莫里生物域的动物群。对这个广阔地区内阿赛尔期—塔斯土布期腕足动物的相似性分析揭示在本区占优势地位的单一生物地理动物群,即印澳生物区的普遍存在。印澳生物区的时代相当于冈瓦纳冰川作用的极顶期。从晚萨克马尔期(即斯特尔里塔马克期——Sterlitamakian Age)起,印澳生物区开始分异,这可能是对气候好转和暖水分子入侵作出的反应^[4]。后来,大量生物区出现了(见图 1)。整个中二叠世至晚二叠世,西澳生物区和澳新生物区两者都保持着高度的地方性。尤为特殊的是,澳新生物区以 Ingelarella 亚科动物群为其特征,此动物群包括约 7 个属、30 多个种,其中大多数是这个生物区的土著类型。这个高特化程度反映出它长期处在高的古纬度位置(高于南纬 60°),以及与其他生物区和生物域长期处于隔离状态。与此相反,西澳生物区可能由于相对较低的古纬度位置,以及与华夏生物域及启莫里生物域古地理位置较接近,所以发育出受到华夏生物域和启莫里生物域不同程度影响的、地方性色彩较少的动物群^[4]。在朱尔法期,典型的古热带暖水腕足动物属 *Leptodus* 到达这里^[33],这可能标志着古热带向南扩张,或许是整个冈瓦纳古陆向北漂移到了较低的古纬度。

非洲-南美生物域从它东边的对应物中分异出来,是地理隔离的自然表现。从 Ziegler 等^[39]和其他人提供的古地理再造图来看,在澳大利亚生物域与非洲-南美生物域之间,似乎不存在迁移通道。但是,这两个生物域却共同拥有很多冈瓦纳土著属和一些形态上密切相关的种(见文献[2]讨论部分)。如果这两个生物域之间没有海路连通(见文献[28]),则动物群的相关性就很难解释。与澳大利亚-新西兰二叠纪动物群相比,非洲-南美生物域的动物群还研究得很不够,有碍于对其地区性的特化现象进行详细再造,然而,在这里还是暂时确认了两个生物区,即帕拉廷生物区和亚马逊生物区,大致相应于两个分隔的沉积地区(图 2,3)。

5 结论

对二叠纪全球海生生物分区型式的研究必然是一项复杂的,并且在不断发展的任务,这任务需要根据可得到的新资料来对现存的方案作规范的现代化的改进。沿着这些线索,本文所提出的构架就决不是最终的,它并不代表关于这个问题的万全的观点。但是,这个方案的意义在于它代表了走向统一构架方案的一个重要步骤,以及把现存名词术语及生物区名称加以统一归并的一种尝试。在这里使用了等级体系的概念,但是它与古气候、古地理和构造相关联地来了解二叠纪全球海洋分区特点的潜在意义还需进一步研究。适当数量的详细情节已提供了关于生物大区与生物域不同点及其特征的讨论,但是,由于篇幅所限,关于生物