二叠纪-三叠纪之交深水海洋环境生态系统工程

张立军^{1,2*}, 党志英¹, 李飞洋¹, 杨琦琦¹

1. 河南理工大学资源环境学院, 河南省生物遗迹与成矿过程重点实验室, 焦作 454003;

2. 中原经济区煤层(页岩)气河南省协同创新中心, 焦作 454003

* 联系人, E-mail: lijun.zhang@hpu.edu.cn

2021-01-26 收稿, 2021-05-11 修回, 2021-05-14 接受, 2021-05-17 网络版发表

国家自然科学基金(41602112)、河南省自然科学基金(212300410349)和河南省高校基本科研业务费专项(NSFRF200340)资助

摘要 发生在距今约252.28 Ma的二叠纪末生物大灭绝事件是显生宙中最大的生物危机, 导致了陆地和海洋约3/4的物种灭绝。旧的海陆生态系统几乎崩溃, 但生物群体对环境恶化的应对策略和海洋生态系统工程仍不确定。本研究从生物学和生态学的角度出发, 以深水海洋环境遗迹化石为研究对象, 通过实际资料和文献调研建立了二叠纪-三叠纪深水海洋环境遗迹化石和生物扰动数据库。依据遗迹化石反映的生物运动能力、觅食策略、生物与沉积物相互作用的方式、生物改造沉积物的方式, 构建出二叠纪-三叠纪之交深水海洋环境生态空间利用和生态系统工程的三维空间模型。研究结果发现深水海洋环境遗迹多样性、遗迹歧异度、生态空间利用立方体和生态系统工程立方体并未有显著的丢失现象。乐平世至中三叠世深水海洋环境生态系统仍处于一个相对稳定的状态, 其中非选择型食沉积物(觅食策略)、自由型(运动能力)、巷道型运输者(生物改造沉积物的方式)和压实作用(生物与沉积物相互作用方式)是二叠纪-三叠纪之交最为常见的深水海洋环境生态工程建造者, 代表着生态级次较高的生态工程建造者, 控制着深水海洋环境生态系统中的资源流动和物理化学环境的变化。

关键词 二叠纪-三叠纪之交, 深水海洋环境, 生态空间利用, 生态系统工程, 遗迹化石

二叠纪末生物大灭绝事件是显生宙最重大的一次生物灭绝事件, 导致近81%的海洋生物灭绝并经历了长达4~8 Ma的生物复苏期^[1-3]。二叠纪-三叠纪之交海洋生物多样性的丢失可能与持续动荡、恶劣的环境条件密切相关, 如长期的温室效应^[4]、多期次的海洋缺氧事件^[5]以及海水富硫化氢(H₂S)事件^[6]。上述环境条件的变化导致了早三叠世生物经历了长时间的生物复苏期^[2,7,8]。二叠纪末生物大灭绝事件, 改变了后生生物的分类组成和生态结构, 这与其他显生宙大灭绝事件不同^[9,10]。“现代演化动物群”取代“古生代演化动物群”, 与这次灭绝事件紧密相关^[9,11]。

遗迹化石作为生物与环境相互作用的载体, 不仅记录了那些不容易保存为化石的软躯体动物对于大灭

绝事件的响应, 而且记录了大量涉及生态系统建造的复杂生物行为习性, 见证了二叠纪-三叠纪之交海洋生态系统倒塌和复苏的全过程^[12-18]。从全球尺度看, 二叠纪末生物大灭绝不仅重创了生物圈, 而且对于浅水海洋环境生态系统影响更为深远^[19]。

生态系统建造涉及生物改变、创造和维持宜居环境的行为习性。生态系建造者可分为自生和他生两种类型。自生生态系建造者通过其他生物(如造礁珊瑚)提供的物理结构来改变环境, 而他生生态系建造者通过创造新的栖息地来改变环境, 并在环境中重新分配物质资源^[20]。在海洋环境中, 扰动生物是最主要的他生生态系建造者, 主要是由于它们对底质的改造^[21]、营养物质和沉积物的混合和再分配^[22]、沉积物中氧化还原

引用格式: 张立军, 党志英, 李飞洋, 等. 二叠纪-三叠纪之交深水海洋环境生态系统工程. 科学通报, 2021, 66: 4295-4306

Zhang L J, Dang Z Y, Li F Y, et al. Quantifying deep-water marine ecospace utilization and ecosystem engineering from late Permian to Middle Triassic (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 4295-4306, doi: [10.1360/TB-2021-0110](https://doi.org/10.1360/TB-2021-0110)

界面的迁移^[23]、新的生境型^[22]和新生态空间的构建^[24]。这些影响程度强的生态系统建造者是了解二叠纪末生物大灭绝事件之后海洋生态系统重建过程的关键。

本文通过实际材料和文献调研,构建了全球二叠纪-三叠纪深水海洋环境遗迹化石和生物扰动数据库(深水海洋环境,即水深200 m以下、大陆架坡折带之下至深水盆地的环境区域)。从遗迹化石记录的生物与环境的相互作用、生物对于沉积物的改造方式,建立了全球二叠纪-三叠纪之交深水海洋环境遗迹多样性、遗迹歧异度、生态空间利用和生态系统工程变化曲线及模型。试图从生态学角度来探求二叠纪末生物大灭绝事件对于深水海洋环境生态系统工程的影响机制和生物对于深水海洋环境的适应和改造机理。

1 材料与方法

我们前期在华南和秦岭地区二叠纪-三叠纪之交的海相深水地层中识别出了丰富的遗迹化石和生物扰动^[25,26]。此外,通过查阅搜集全球二叠纪-三叠纪之交深水海洋环境遗迹化石和生物扰动相关的80余篇文献,对每个遗迹化石数据点进行了审核和修订,最终整理出62个有效数据点,构建了全球的二叠纪-三叠纪之交深水海洋环境数据库(表S1)。数据库由遗迹化石属种、地质年代、产地、阶层、运动能力、觅食策略、生物与沉积物相互作用的方式和生物改造沉积物的方式组成。最后,对遗迹多样性、遗迹歧异度、生物的生态级次等参数进行了各阶段的梳理分析,并以生态空间利用和生态系统工程建造的三维空间立方体定量分析深水海洋环境生态系统的变化特征(图1)。

遗迹多样性是表示遗迹群落丰度的一种度量。遗迹群落是生物形成的沉积结构,是由生物与其居住的底质之间的行为相互作用产生的。生物扰动的影响程度依赖于生物扰动者的数量、活动性、大小和扰动时间^[27]。遗迹歧异度用来表征生物成因构造中形态轮廓的变化,它揭示出生物个体轮廓、运动系统和行为过程等,其中也可能有不同的遗迹群落代表的变化^[28]。内生生物生态级次(阶层)由遗迹化石潜入沉积底质的深度所控制,可以用于生物扰动和生物侵蚀结构层位的估算。其中,0 cm,表层;0~0.5 cm,半内栖层;0.5~6 cm,浅阶层。前3种类型均代表初级生态级次;6~12 cm,中阶层,指示中等生态水平;>12 cm,深阶层,代表较高等级的生态水平^[29,30]。

生态空间利用的主要参数:阶层、运动能力和觅

食策略。(1)阶层,同上所述。(2)运动能力:自由型、间歇型和静止型。通常大多数产生遗迹化石的生物都有一定程度的运动能力,不活动的动物也会留下附着结构。活动着的生物可划分自由型和间歇型。间歇型生物通常是静止,但具有移动的能力。(3)觅食策略:悬浮型、非选择型食沉积物、选择型食沉积物、捕食型和其他。悬浮型代表的是从水柱中获取和过滤小颗粒食物的生物。食沉积物包括那些积极地沉积物中摄取食物颗粒的生物,包括沉积物内的和表面的颗粒。根据遗迹化石形态可将食沉积物划分为无图案和交叉轨迹的非选择型食沉积物,以及有规律地反复掘穴和无交叉轨迹的选择型食沉积物。捕食者是那些能够捕获猎物的造迹者。其他型包括化学共生现象(如Chondrites的造迹者)和以雕画迹为代表的觅食策略^[29,30]。

生态系统工程的主要参数:阶层、生物与沉积物相互作用的方式和生物改造沉积物的方式。(1)阶层,同上所述。(2)生物与沉积物相互作用的方式:挖掘、压实、回填和侵入。挖掘是指底栖生物主动潜穴和搬运沉积物的过程,通常将沉积颗粒从潜穴内部搬运到沉积-水界面附近;压实是指底栖生物由自身运动将周围的沉积物挤压密实,形成通道或居住场所;回填是指底栖生物向后搬运沉积颗粒在其周围或身后沉积;侵入是指随着底栖生物移动导致沉积物的位移,沉积颗粒在其身体后面封闭。(3)生物改造沉积物的方式:扩散型扰动者、运送者、再造者和巷道型运输者。扩散型扰动者是将沉积物颗粒在短时间内运动的底栖生物,能够将氧气与营养物质向沉积底质更深处运移;巷道型运输者是指底栖生物在运动过程中快速运移和再分配沉积物颗粒,通常会建造潜穴系统;运送者一般能够主动在层内或层间运送沉积颗粒,类似传送带的作用;再造者将沉积颗粒从沉积物-水界面的下部移到地表,一般会建造半永久性潜穴^[29~31]。

生态系统工程影响值基于生物改造沉积物的方式、阶层和生物灌溉的赋值(表S2)。生物改造沉积物的方式赋值为:扩散型扰动者、运送者、再造者、巷道型运输者。阶层赋值为:表层、半内栖层、浅阶层、中阶层、深阶层。生物灌溉潜力可赋值为:不具备(表层移迹或牧食迹)、可具备(浅,简单的潜穴,可能是居住结构,至少需要短期灌溉)、具备(较深或复杂的潜穴系统,可能是居住结构,长期居住需要灌溉)。其中,掘穴生物对沉积环境的影响较为强烈,大多数掘穴生物都利用生物灌溉来氧化潜穴,起到食物运输和排出代谢产

图1 生态空间利用、生态系统工程分析框架和各阶层深水海洋环境遗迹化石列举。立方体模型据文献[33]修改

Figure 1 Ecospace utilization, ecosystem engineering framework and typical deep-water marine trace fossils in each tiering. Cube model was modified from Ref. [33]

物等作用^[32]，生态系统工程影响值越大则表明影响越大。

2 结果

2.1 遗迹多样性

乐平世吴家坪期和长兴期分别有14和28个遗迹属；早三叠世印度期和奥伦尼克期分别有30和22个遗迹属；中三叠世安尼期和拉丁期分别有28和17个遗迹属。遗迹多样性自吴家坪期开始逐渐增加，在奥伦尼克期和拉丁期略微下降，特别是拉丁期遗迹多样性和生物扰动指数下降颇为明显(图2)。

2.2 遗迹歧异度

遗迹歧异度通过遗迹形态结构设计类型的数量来

进行度量^[28]。遗迹形态结构设计类型在乐平世吴家坪期和长兴期分别有14和20个，在早三叠世印度期和奥伦尼克期分别有19和16个，在中三叠世安尼期和拉丁期分别有16和13个。整体上看，自吴家坪期至拉丁期深水海洋环境中的遗迹歧异度呈现出逐渐下降的趋势(图2)。简单的水平拖迹形态设计类型仅有*Circulichnis*、*Cochlichnus*、*Gordia*、*Helminthopsis*、*Micatuba*，其中*Gordia*和*Helminthopsis*贯穿于乐平世至中三叠世；垂直、复杂网状形态设计类型较为相对丰富，如*Nereites*、*Protopaleodictyon*、*Scolicia*、*Zoophycos*等。

2.3 生态空间利用和生态系统工程

生态空间利用和生态系统工程值主要通过三维模型图中的立方体个数来表征(图3)。生态空间利用个数在乐平世吴家坪期和长兴期分别有15和19个，早三叠

乐平世-中三叠世深水海洋环境遗迹多样性和生态系统参数变化图 **Figure 2** Deep-water marine ichnologic variations and ecosystem parameters changes from the Lopingian to Middle Triassic

图3 乐平世-中三叠世之交深水海洋环境生态空间利用(a)和生态系统工程(b)示意图

Figure 3 Ecospace utilization (a) and ecosystem engineering (b) in the deep-water marine environment from the Lopingian to Middle Triassic

世印度期和奥伦尼克期分别有21和16个, 中三叠世安尼期和拉丁期分别有22和15个。生态系统工程值在乐

平世吴家坪期和长兴期分别有11和13个, 早三叠世印度期和奥伦尼克期分别有14和13个, 中三叠世安尼期

和拉丁期分别有14和8个。生态空间利用和生态系统工程建设的立方体个数变化具有趋同性,即自长长期至印度期有较为明显的上升趋势,在奥伦尼克期下降后,于安尼期再次上升。

我们发现在深水海洋环境中,不同时期生物改造沉积物方式和觅食策略之间呈现一对多的关系类型(图4(a)),例如:再造者与非选择型食沉积物、捕食型和悬浮型;非选择型食沉积物与再造者、运送者、巷道型运输者和扩散型扰动者。其中,再造者对应的觅食策略关系在印度期和拉丁期较为丰富;运送者则是长

期、奥伦尼克期和安尼期最丰富;巷道型运输型除了吴家坪期外都相对丰富,尤其是长长期、印度期和安尼期;扩散型扰动者在拉丁期对应关系最为复杂。

吴家坪期-拉丁期深水相遗迹群落在觅食策略和生物改造沉积物的方式类型变化趋势十分明显(图4)。基于遗迹属种的类型(图4(b)),在觅食策略中非选择型食沉积物约为31%,占据主导地位;捕食者和悬浮型均为20%;其他约为17%;选择型食沉积物约为12%,是比重相对较低的类型。基于遗迹属种的数量(图4(c)),可以发现每个时期觅食策略的变化差异剧烈,非选择型食沉

图4 乐平世-中三叠世深水海洋环境生态空间参数变化趋势图。(a)不同时期生物改造沉积物方式和觅食策略之间的对应关系;(b)生物改造沉积物的方式与觅食策略类型比重图(基于遗迹属种类型);(c)生物改造沉积物的方式和觅食策略的变化趋势(基于遗迹多样性)

Figure 4 Deep-water marine ecological from the Lopingian to Middle Triassic. (a) The relationship between the sediment modification mode and feeding mode in different periods; (b) proportion diagram of sediment modification modes; proportion diagram of feeding modes (based on ichnogenes); (c) trends in the sediment modification and feeding modes (based on ichnodiversity)

积物和其他类型的觅食策略丰度较大,而安尼期的觅食策略变化相对较小。

在生物改造沉积物的方式中,巷道型运输者约为38%,占据主导地位,运送者为33%,扩散型扰动者为23%,再造者为6%,相对较少。巷道型运输者在长兴期-拉丁期期间一直远远高于其余类型的生物改造沉积物的方式,尤其在早三叠世更加活跃,且运送者的起伏与巷道型运输者同步;而扩散型扰动者和再造者比重小,变化幅度较小,相对而言是比较稳定的。

深水海洋环境生态系统工程影响值,在吴家坪期-安尼期范围均在3~12,在拉丁期为4~12(表S2)。其中,生态系统工程影响值为5和7的遗迹属最丰富,拉丁期是整个二叠纪-三叠纪之交生态系统工程影响值(12)最高的时期。

2.4 遗迹生物的阶层分布

乐平世-中三叠世海相地层层面上以牧食迹和觅食迹为主。半内栖层占据优势,浅阶层和深阶层次之,并在整个二叠纪-三叠纪都相对稳定。从图5可以发现: (1) 表层的潜穴系统,呈十分明显的下降趋势,在拉丁期消失不见(吴家坪期13%、长兴期10%、印度期9%、奥伦尼克期8%、安尼期3%、拉丁期0%); (2) 半内栖层潜穴,所占比例一直都在50%上下,是相对丰度最大的阶层; (3) 浅阶层潜穴,变化并不明显(20%界限点上下波动),除了乐平世早期相对丰度变化较大(吴家坪期25%、长兴期16%),其余时期都很稳定; (4) 中阶层潜穴的变化更为有趣,在乐平世、早三叠世和中三叠世的变化具有相似性,均于末期出现最低值,而拉丁期下降现象更加严重,整个阶层消失了(吴家坪期12%、长兴期16%、印度期9%、奥伦尼克期8%、安尼期

10%、拉丁期0%)。 (5) 深阶层的潜穴系统则呈现波动上升的趋势,出现两个峰值,分别在长兴期(23%)和拉丁期(30%)。

3 讨论

我们的研究结果表明,二叠纪末生物大灭绝事件前后的深水海洋环境遗迹群落相对稳定,尤其在长兴期和印度期遗迹多样性和歧异度丰富(图4)。遗迹化石形态结构设计类型中垂直、复杂网状形态设计类型比较丰富,相比于陆相、浅海相而言,似乎并未受到大灭绝事件的严重冲击。*Cosmorhapse*、*Helminthopsis*、*Megagraption*、*Nereites*和*Protopaleodictyon*在二叠纪-三叠纪之交深水海洋环境中非常丰富。在印度期还出现了生态级次较高的生态系统建造者,例如*Asteriacites*、*Gyrochorte*、*Huaxichunus*、*Mammillichnis*、*Micatuba*、*Pinnatpedus*。海洋扰动生物被认为是生态系统建造者,他们不仅直接影响沉积物的化学条件,而且能显著增强生态系统功能。因为它们控制着底栖生态景观的“粗糙度”、内生动物生态空间的可用性、营养物质的流出以及生产者^[34]。因此,生物的演化辐射强烈影响着底栖生物与沉积物之间的相互作用。

在吴家坪期-拉丁期期间深海遗迹化石记录中(图5)发现,深水相遗迹群落分布在各个阶层中(除了拉丁期),其中6 cm界限值可反映生物扰动产生的大致深度^[35,36],半内栖层和浅层一直保持着稳定的主体地位,垂直扰动较为微弱,反映了生物最初级的生态级次和生活环境的相对稳定。表层潜穴系统的缓慢波动下降趋势和深阶层潜穴系统的缓慢起伏上升,意味着深水相遗迹群落缓慢的生态辐射。自早三叠世以来,遗迹歧异度也呈下降趋势,暗示着并非所有物种灭绝都是由

图5 二叠纪-三叠纪之交深水海洋环境阶层变化图

Figure 5 Deep-water marine tiering variations in the transition of Permian-Triassic

于全球或区域环境灾变造成的。不利的生物相互作用也必定引起许多零星的灭绝。例如,一群高效的、新近进化的捕食者对易于捕食的猎物通常会造成灭绝性影响,但这些猎物的灭绝并不是集群灭绝,而是在数百万年里物种的损耗叠加所表现出的灭绝^[3]。对于拉丁期表层和中阶层潜穴系统的缺失,我们推测可能是由于中三叠世上升流的影响^[37],也有可能是遗迹化石保存不佳,缺少记录。浅水海洋环境遗迹阶层在二叠纪末生物大灭绝事件前后显著下降,尤其是浅层(表层、半内栖层和浅阶层),而深水海洋环境中遗迹阶层基本无明显变化。这极有可能与早三叠世浅水海洋环境中沉积混合底的丢失有关^[38,39],而深水海洋环境不存在沉积混合底的变化。

3.1 生态空间利用

深水海洋环境中生态空间利用的三维空间模型(图3(a))表明,二叠纪末生物大灭绝事件并没有导致海洋深水生态系统中生态系统工程行为的损失,深水相遗迹群落生活方式是相对稳定的。二叠纪晚期生物以自由型为主,在早、中三叠世间歇型遗迹群落明显增加,但自由型仍占据优势地位。说明三叠纪时期的遗迹群落不仅丰富且运动能力较强,而且深阶层的空间利用情况明显优于其他阶层,尤其是拉丁期和安尼期的空间利用最为充分,生活方式十分丰富。生物改造沉积物方式和觅食策略之间呈现一对多的关系,不同时期非选择型食沉积物、其他、悬浮型、选择型食沉积物和捕食者类型以不同的生物改造沉积物的方式出现,具有不同的生态功能。这些丰富的生态工程行为可以增强底栖生物对于地球化学循环作用的影响,刺激海洋生产力,进而维持或增加生物多样性^[40-43]。这代表了中生代海洋革命事件初期对底栖海洋生态系统功能格局的重要改变。

我们的研究发现,在深水海洋环境中与非选择型食沉积物相对应的遗迹属存在多种生态功能,散布各个阶层,是觅食策略中占据优势的类型,例如:*Asteriacites*(表层)、*Helminthopsis*(半内栖层)、*Rhizocorallium*(浅阶层-中阶层)、*Thalassinoides*(深阶层)。这极有可能表示非选择型食沉积物类型的生物对环境适应度较快,生存能力强。其他类型的觅食策略恰好与之相反,仅限于存在于半内栖层和深层的雕画迹和耕作迹,造成这些遗迹属的生物对生活环境的苛刻一些,例如*Cosmorhaphe*(半内栖层)和*Zoophycos*(深阶层)。*Cosmor-*

*haphe*主要产出于浊流沉积复理石相,*Zoophycos*主要分布于斜坡相和盆地相的富有机质细粒沉积物中。虽然其他类型的遗迹属种类类型是最少的,但是遗迹属的数量极为丰富,这使得“其他”行为功能的比重仅次于非选择型食沉积物。同时,我们也发现在全球范围内二叠纪-三叠纪之交的海洋深水遗迹群落,其遗迹多样性与生态空间利用的变化是同步的,遗迹多样性的增加伴随着深水海洋环境中物种生活方式的增加。其中,长兴期、印度期和安尼期是生态空间利用和遗迹多样性的高峰期,长兴期和印度期的非选择型食沉积物极为丰富,与其余几种觅食策略之间差异明显。在奥伦尼克期这种差异开始削弱,直至安尼期觅食策略渐趋多元化和均衡化,成为了生态空间利用最多和最稳定的时期。此外,Uchman^[44,45]对深海遗迹化石的研究表明,二叠纪末生物大灭绝事件似乎没有在减少深海遗迹化石多样性方面起主要的作用,古生代深海环境中的遗迹多样性表现出非线性变化。

3.2 生态系统工程

在生态系统工程中巷道型运输者占据绝对优势(图3(b)),早三叠世明显增加,表层和内栖层生态工程建造行为十分稳定,几乎无任何变化。除拉丁期表层出现生态位空白,而在浅阶层和中阶层中挖掘-巷道型运输者生活方式在三叠纪明显增多。

在海洋环境中,生物扰动对底栖生态系统的影响大致有两方面:(1)通过将二维沉积物-水界面改变为三维复杂界面,从而创造新的栖息地^[22],而且这种改变还会随时间变化^[46];(2)营养物和颗粒物的物理再分布^[47,48]。生物扰动对沉积物的物理化学变化具有重要意义。例如:改变孔隙水化学性质^[49]、增加水分含量^[50],以及对沉积物-水界面的地形和“粗糙度”的修改^[51]等。其中,巷道型运输者作为最有效的生态系统工程师之一,极大地增加了溶质交换和活性生物地球化学反应场所的表面积^[49,52,53]。巷道型运输者在沉积物中建立的复杂潜穴系统,将潜穴壁周围的短距离生物扩散颗粒运输与整个潜穴网络中的营养物质与沉积物快速、大规模流动结合在一起。这意味着造迹者有可能设计出大量新的生态空间^[54],这是深水海洋环境沉积物中生物扰动的典型表现。

一些高级生态级次的复杂遗迹化石,如*Fucusopsis*、*Dictyodora*、*Trichichnus*,虽然在印度期缺失,但是其他遗迹化石代表相同的生态系统工程行为继续存在,如

Palaeophycus、*Phycosiphon*、*Chondrites*。值得关注的是, 巷道型运输者*Chondrites*始终贯穿于整个吴家坪阶-拉丁阶, *Chondrites*被认为是食沉积物动物形成的觅食迹^[55,56], 一般指示缺氧/贫氧环境^[57]。在不同时期、不同环境里的岩石中, 某些遗迹化石组合(如*Nereites*、*Scolicia*、*Zoophycos*)的反复出现似乎表明, 在空旷或未充分利用的生态空间中进行殖居行为策略的类型是有限的。生态系统工程自乐平世-中三叠世早期的数值均在11~14之间变化, 反映了深水海洋环境中物种生活方式和生态系统工程方式的数量保持在一个相对稳定的状态。此外, 乐平世-中三叠世的生态系统工程影响值也揭示了, 生态系统工程建造者对生态系统工程产生的影响。吴家坪期-安尼期生态系统工程影响值范围均在3~12, 大多数为*Helminthopsis*、*Gordia*和*Protopaleodictyon*在表层面运动的牧食迹。而拉丁期数值范围缩小为4~12, 虽然表层生态位空白, 但生态系统工程数值范围为12的遗迹属增多, 出现了*Tisosa*和*Trusheimichmus*这种需要长期灌溉的潜穴系统。生态系统工程影响值不仅维持在稳定状态, 而且逐渐向高值增进。整体上, 底栖生物对生态系统工程的影响和对生态空间的开发利用处于相对中等层次的水平上。

尽管二叠纪末生物大灭绝的灭绝速率和选择性灭绝很高^[58,59], 但是深水海洋环境中的遗迹多样性似乎没有受到大灭绝事件的影响, 生态空间利用、生态系统工程以及生态系统工程建造影响值并没有显著降低, 而是维持在一个相对稳定的状态。不同于深水海洋环

境相对稳定的生态系统, 浅水海洋环境的遗迹群落受大灭绝事件的波及是严重的, 浅水海洋环境的遗迹多样性、遗迹歧义度和遗迹阶层在二叠纪末生物大灭绝事件前后的变化十分明显^[38]。其中, 遗迹多样性和遗迹歧义度的变化趋势大致相同, 均是在早三叠世急剧下降, 直至中三叠世早期逐步回升到灭绝前的水平, 这与全球生物多样性的变化基本一致^[2]。深水海洋环境的生态系统在二叠纪-三叠纪之交维持在相对稳定的状态, 可能与深水遗迹群落对于灾难环境强的耐受性有关。

4 结论

基于遗迹化石和生物扰动记录的生态空间利用和生态系统工程, 我们对二叠纪-三叠纪之交深水海洋环境生态系统建模发现, 二叠纪末生物大灭绝事件前后, 深水海洋环境遗迹多样性、遗迹歧异度、生态空间利用和生态系统工程没有显著的下降, 而是处于一个相对稳定的状态。其中, 非选择型食沉积物、自由型、巷道型运输者和压实的生活方式最为常见。在二叠纪-三叠纪深水海洋环境生态系统中, 巷道型运输者作为高影响力的生态系统建造者始终存在, 早、中三叠世物种的觅食策略趋于多元化, 浅阶层中回填-运送者占据优势, 进一步影响了三叠纪早期的沉积底质的生物地球化学循环, 为内生底栖生物进一步构建和开发深层生态空间奠定了基础。中三叠世之后, 具有高级生态灌溉能力的造迹者开始加大利用了深层生态空间。

致谢 感谢两位匿名评审者和编辑委员会提出的宝贵意见。

参考文献

- Shen S Z, Zhang H. What caused the five mass extinctions (in Chinese)? *Chin Sci Bull*, 2017, 62: 1119–1135 [沈树忠, 张华. 什么引起五次生物大灭绝? 科学通报, 2017, 62: 1119–1135]
- Chen Z Q, Benton M J. The timing and pattern of biotic recovery following the End-Permian mass extinction. *Nat Geosci*, 2012, 5: 375–383
- Stanley S M. Estimates of the magnitudes of major marine mass extinctions in earth history. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: E6325–E6334
- Sun Y, Joachimski M M, Wignall P B, et al. Lethally hot temperatures during the Early Triassic greenhouse. *Science*, 2012, 338: 366–370
- Song H, Wignall P B, Chu D, et al. Anoxia/high temperature double whammy during the Permian-Triassic marine crisis and its aftermath. *Sci Rep*, 2014, 4: 4132
- Zhang G, Zhang X, Hu D, et al. Redox chemistry changes in the Panthalassic Ocean linked to the end-Permian mass extinction and delayed Early Triassic biotic recovery. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 1806–1810
- Bottjer D J, Clapham M E, Fraiser M L, et al. Understanding mechanisms for the end-Permian mass extinction and the protracted Early Triassic aftermath and recovery. *GSA Today*, 2008, 18: 4–10
- Rong J Y, Huang B. Study of mass extinction over the past thirty years: A synopsis (in Chinese). *Sci Sin Terr*, 2014, 44: 377–404 [戎嘉余, 黄冰. 生物大灭绝研究三十年. 中国科学: 地球科学, 2014, 44: 377–404]

- 9 Sepkoski Jr J J, Bambach R K, Raup D M, et al. Phanerozoic marine diversity and the fossil record. *Nature*, 1981, 293: 435–437
- 10 Bambach R K, Knoll A H, Sepkoski Jr J J. Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 6854–6859
- 11 Fan J X, Shen S Z, Erwin D H, et al. A high-resolution summary of Cambrian to Early Triassic marine invertebrate biodiversity. *Science*, 2020, 367: 272–277
- 12 Erwin D H. The Great Paleozoic Crisis: Life and Death in the Permian. New York: Columbia University Press, 1993
- 13 Fraiser M L, Bottjer D J. Opportunistic behaviour of invertebrate marine tracemakers during the Early Triassic aftermath of the end-Permian mass extinction. *Aust J Earth Sci*, 2009, 56: 841–857
- 14 Buatois L A, Mángano M G. Ichnology-Organism-Substrate Interactions in Space and Time. London: Cambridge University Press, 2011. 1–358
- 15 Chen Z Q, Tong J, Fraiser M L. Trace fossil evidence for restoration of marine ecosystems following the end-Permian mass extinction in the Lower Yangtze region, South China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2011, 299: 449–474
- 16 Zhang L J, Buatois L A, Mángano M G, et al. Early Triassic trace fossils from South China marginal-marine settings: Implications for biotic recovery following the end-Permian mass extinction. *Geol Soc Am Bull*, 2019, 131: 235–251
- 17 Hofmann R, Goudemand N, Wasmer M, et al. New trace fossil evidence for an early recovery signal in the aftermath of the end-Permian mass extinction. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2011, 310: 216–226
- 18 Luo M, Shi G R, Buatois L A, et al. Trace fossils as proxy for biotic recovery after the end-Permian mass extinction: A critical review. *Earth-Sci Rev*, 2020, 203: 103059
- 19 Benton M J, Twitchett R J. How to kill (almost) all life: The end-Permian extinction event. *Trends Ecol Evol*, 2003, 18: 358–365
- 20 Jones C G, Lawton J H, Shachak M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 1994, 69: 373–386
- 21 de Deckere E M G T, Tolhurst T J, de Brouwer J F C. Destabilization of cohesive intertidal sediments by infauna. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2001, 53: 665–669
- 22 McIlroy D, Logan G A. The impact of bioturbation on infaunal ecology and evolution during the Proterozoic-Cambrian transition. *Palaaios*, 1999, 14: 58–72
- 23 Erwin D H, Tweedt S. Ecological drivers of the Ediacaran-Cambrian diversification of Metazoa. *Evol Ecol*, 2012, 26: 417–433
- 24 Erwin D H. Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity. *Trends Ecol Evol*, 2008, 23: 304–310
- 25 Zhang L J, Zhang X, Buatois L A, et al. Periodic fluctuations of marine oxygen content during the latest Permian. *Glob Planet Change*, 2020, 195: 103326
- 26 Zhang L J, Buatois L A, Mángano M G, et al. Uppermost Permian trace fossils along a shelf to slope transect in South China and their implications for oceanic redox evolution and extinction pattern. *Glob Planet Change*, 2018, 167: 74–86
- 27 Solan M, Cardinale B J, Downing A L, et al. Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science*, 2004, 306: 1177–1180
- 28 Buatois L A, Wisshak M, Wilson M A, et al. Categories of architectural designs in trace fossils: A measure of ichnodisparity. *Earth-Sci Rev*, 2017, 164: 102–181
- 29 Minter N J, Buatois L A, Mángano M G, et al. Early bursts of diversification defined the faunal colonization of land. *Nat Ecol Evol*, 2017, 1: 0175
- 30 Minter N J, Buatois L A, Mángano M G. The Conceptual and Methodological Tools of Ichnology. Berlin: Springer, 2016, 39. 1–26
- 31 McIlroy D, Brasier M D. Ichnological evidence for the Cambrian explosion in the Ediacaran to Cambrian succession of Tanafjord, Finnmark, northern Norway. *Geol Soc London Spec Publ*, 2016, 448: 351–368
- 32 Kristensen E, Kostka J E. Macrofaunal burrows and irrigation in marine sediment: Microbiological and biogeochemical interactions. In: Kristensen E, Haese R R, Kostka J E, eds. Interactions between Macro- and Micro-Organisms in Marine Sediments. Washington: Coastal and Estuarine Studies, 2005, 60. 125–157
- 33 Bambach R K, Bush A M, Erwin D H. Autecology and the filling of ecospace: Key metazoan radiations. *Palaeontology*, 2007, 50: 1–22
- 34 Caliman A, Leal J J F, Esteves F A, et al. Functional bioturbator diversity enhances benthic-pelagic processes and properties in experimental microcosms. *Freshw Sci*, 2007, 26: 450–459
- 35 Bottjer D J, Ausich W I. Phanerozoic development of tiering in soft substrata suspension-feeding communities. *Paleobiology*, 1986, 12: 400–420
- 36 Bush A M, Bambach R K, Daley G M. Changes in theoretical ecospace utilization in marine fossil assemblages between the mid-Paleozoic and late Cenozoic. *Paleobiology*, 2007, 33: 76–97
- 37 Rigo M, Trotter J A, Preto N, et al. Oxygen isotopic evidence for Late Triassic monsoonal upwelling in the northwestern Tethys. *Geology*, 2012, 40: 515–518
- 38 Luo M, Buatois L A, Shi G R, et al. Infaunal response during the end-Permian mass extinction. *GSA Bull*, 2021, 133: 91–99
- 39 Hofmann R, Buatois L A, MacNaughton R B, et al. Loss of the sedimentary mixed layer as a result of the end-Permian extinction. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2015, 428: 1–11
- 40 Nilsson H C, Rosenberg R. Benthic habitat quality assessment of an oxygen stressed fjord by surface sediment profile images. *J Mar Syst*, 1997, 11:

349–364

- 41 Gradstein F M, Ogg J G, van Kranendonk M. On the geologic time scale 2008. [Newsl Stratigr](#), 2008, 43: 5–13
- 42 Martin R E, Quigg A, Podkovyrov V. Marine biodiversification in response to evolving phytoplankton stoichiometry. [Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol](#), 2008, 258: 277–291
- 43 Bond D P G, Wignall P B. Pyrite framboid study of marine Permian-Triassic boundary sections: A complex anoxic event and its relationship to contemporaneous mass extinction. [Geol Soc Am Bull](#), 2010, 122: 1265–1279
- 44 Uchman A. Phanerozoic history of deep-sea trace fossils. [Geol Soc London Spec Publ](#), 2004, 228: 125–139
- 45 Uchman A. Trends in diversity, frequency and complexity of graphoglyptid trace fossils: Evolutionary and palaeoenvironmental aspects. [Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol](#), 2003, 192: 123–142
- 46 Solan M, Kennedy R. Observation and quantification of *in situ* animal-sediment relations using time-lapse sediment profile imagery (t-SPI). [Mar Ecol Prog Ser](#), 2002, 228: 179–191
- 47 Michaud E, Desrosiers G, Mermillod-Blondin F, et al. The functional group approach to bioturbation: The effects of biodiffusers and gallery-diffusers of the *Macoma balthica* community on sediment oxygen uptake. [J Exp Mar Biol Ecol](#), 2005, 326: 77–88
- 48 Michaud E, Desrosiers G, Mermillod-Blondin F, et al. The functional group approach to bioturbation: II. The effects of the *Macoma balthica* community on fluxes of nutrients and dissolved organic carbon across the sediment-water interface. [J Exp Mar Biol Ecol](#), 2006, 337: 178–189
- 49 Aller R C. The importance of the diffusive permeability of animal burrow linings in determining marine sediment chemistry. [J Mar Res](#), 1983, 41: 299–322
- 50 Rhoads D C. Mass properties, stability and ecology of marine muds related to burrowing activity. [Geol J](#), 1970, 3: 391–406
- 51 Orvain F. A model of sediment transport under the influence of surface bioturbation: Generalisation to the facultative suspension-feeder *Scrobicularia plana*. [Mar Ecol Prog Ser](#), 2005, 288: 43–56
- 52 Huettel M, Berg P, Kostka J E. Benthic exchange and biogeochemical cycling in permeable sediments. [Annu Rev Mar Sci](#), 2013, 6: 23–51
- 53 Lohrer A M, Thrush S F, Gibbs M M. Bioturbators enhance ecosystem function through complex biogeochemical interactions. [Nature](#), 2004, 431: 1092–1095
- 54 Herringshaw L G, Callow C H T, McIlroy N. Engineering the Cambrian explosion: The earliest bioturbators as ecosystem engineers. [Geol Soc Lond Spec Publ](#), 2017, 448: 369–382
- 55 Richter R. Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer. [Pal Zeitschr](#), 1927, 9: 193–240
- 56 Osgood R G. Trace fossils of the Cincinnati area. [Paleontogr Am](#), 1970, 6: 281–444
- 57 Ekdale A A, Mason T R. Characteristic trace-fossil associations in oxygen-poor sedimentary environments. [Geology](#), 1988, 16: 720–723
- 58 Foster W J, Twitchett R J. Functional diversity of marine ecosystems after the Late Permian mass extinction event. [Nat Geosci](#), 2014, 7: 233–238
- 59 Dineen A A, Roopnarine P D, Fraiser M L. Ecological continuity and transformation after the Permo-Triassic mass extinction in northeastern Panthalassa. [Biol Lett](#), 2019, 15: 20180902

补充材料

表S1 全球二叠纪-三叠纪之交深水海洋环境遗迹化石数据库

表S2 全球二叠纪-三叠纪之交生态系统工程影响值数据

本文以上补充材料见网络版csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “二叠纪-三叠纪之交深水海洋环境生态系统工程”

Quantifying deep-water marine ecospace utilization and ecosystem engineering from late Permian to Middle Triassic

Li-Jun Zhang^{1,2*}, Zhiying Dang¹, Feiyang Li¹ & Qiqi Yang¹¹ Key Laboratory of Biogenic Traces and Sedimentary Minerals of Henan Province, School of Resources and Environment, Henan Polytechnic University, Jiaozuo 454003, China;² Collaborative Innovation Center of Coalbed Methane and Shale Gas for Central Plains Economic Region, Jiaozuo 454003, China* Corresponding author, E-mail: lijun.zhang@hpu.edu.cn

With the loss of around three-fourths of marine and continental genera, the end-Permian mass extinction (EPME) event was the biggest biotic crisis in the Phanerozoic era. The shallow marine and continental ecosystem were almost collapsed due to continuous harsh and turbulent environment, e.g., global warming and anoxic event. However, the overall response strategies of biotic communities and function of marine ecosystem engineering are still uncertain. As a promising window for understanding organism-environmental interactions, trace fossils not only record the response of soft-bodied animals that are not easily preserved as fossils to the mass extinction event, but also record a large number of complex behaviors involving the construction of ecosystems, and document the entire process of the collapse and recovery of marine ecosystems during the Permian-Triassic transition.

A global Permian-Triassic deep-water marine database was compiled on the basis of literatures and personal data. The total number of invertebrate ichnogenera identified as valid is 62 from a survey of 146 Permian-Triassic stratigraphic unites. Ichnodiversity simply refers to the number of ichnotaxa present at ichnogenus level. Ichnodisparity is a measure of the variability of morphological plans in trace fossils, which reveals major innovations in body plan, locomotive system, and behavioral program. The multidimensional ecospace utilization and ecosystem engineering schemes based on body fossils have been adapted for trace fossils. Ecospace utilization is quantified on the basis of the number of modes of life, following three parameters: Tiering (subdivided into surficial, semi-infaunal, shallow, intermediate and deep tiers), motility (subdivided into motile, facultatively motile and non-motile types), and feeding mode (subdivided into suspension feeding, non-specialized deposit feeding, specialized deposit feeding, predation and others). Ecosystem engineering is categorized on the basis of three parameters: Tiering (as described above), mode of sediment interaction (intrusion, compression, backfilling and excavation), and mode of sediment modification (biodiffusion, conveyors, regenerators, and gallery biodiffusion). Ecosystem engineering impact (EEI) values and ranges on the basis of three parameters: (1) Tiering (surficial tier, semi-infaunal tier, shallow tier, intermediate tier, and deep tier); (2) bioirrigation potential (improbable, probable, and possible); and (3) potential functional group, describing how substrate is modified by burrowing organisms (biodiffusion, conveyors, regenerators, and gallery biodiffusion). This paper aims to understand the patterns of EPME on the marine deep-water ecospace utilization and ecosystem engineering, and the adaptation and modification mechanism of organisms in the Early Triassic deep-water ecosystem recovery from an ecological perspective.

Our results show that in the Permian-Triassic transition, ichnodiversity, ichnodisparity, bioturbation index, the ecospace utilization and ecosystem engineering cubes of deep-water marine were not significantly declined, indicating that the marine deep-water ecosystem was under relatively stable conditions during the EPME. Non-specialized deposit feeding, motile, gallery biodiffusion and compression were the most common ecosystem engineers. Notably, gallery biodiffusion, as the highest impact sediment modification functional group, is present through the transition of Permian-Triassic. Modes of life in the Early and Middle Triassic tend to be diversified and dominated by the backfilling-conveyors in the shallow tiering. Increased bioirrigation further affected the geochemical cycle of the substrate in the Early Triassic and laid the foundation the further construction and development of deep tiering ecospace utilization. In the Middle Triassic, the nutrient deep-tiering ecospace was inhabited by organisms with advanced bioirrigation capacities.

Permian-Triassic, deep-water marine, ecospace utilization, ecosystem engineering, trace fossilsdoi: [10.1360/TB-2021-0110](https://doi.org/10.1360/TB-2021-0110)