



论文

华南上扬子区晚奥陶世赫南特贝动物群的时空演变

詹仁斌^{①*}, 刘建波^②, Ian G. PERCIVAL^③, 靳吉锁^④, 李贵鹏^①^① 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008;^② 北京大学地球与空间科学学院, 北京 100871;^③ Geological Survey of New South Wales, NSW Department of Primary Industries, 947-953 Londonderry Road, Londonderry, NSW 2753, Australia;^④ Department of Earth Sciences, University of Western Ontario, London ON N6A 5B7, Canada

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

收稿日期: 2010-03-16; 接受日期: 2010-07-06

中国科学院知识创新工程方向性项目(编号: KZCX2-YW-Q05-01)、国家杰出青年科学基金(批准号: 40825006)、国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2006CB806402)和科技部基础性工作专项(编号: 2006FY120300-5)资助

摘要 赫南特贝动物群是奥陶纪末大灭绝事件第一幕发生之后, 在全世界中、低纬度地区正常浅海底域广泛兴起的一个典型的凉水腕足动物群, 已知在全世界除澳洲以外的各大洲数十个国家和地区见诸报道. 华南上扬子区是赫南特贝动物群最为发育、分布最广泛、地质延限最长、生态分异最复杂的地区. 定性分析与定量分析显示, 赫南特贝动物群在扬子区从近岸至远岸的一系列产地, 首现层位逐渐升高, 动物群延续时限越来越短, 而多样性却越来越高. 纵向考察表明, 近岸产地的赫南特贝动物群多样性由高向低演变, 而远岸较深水产地的多样性演变则由低而高. 随地点和层位而发生的环境因子变化(如水深、底质等), 赫南特贝动物群应对以不同的群落、亚群落或群集.

关键词赫南特期
观音桥组
赫南特贝动物群
华南扬子区

赫南特贝动物群(*Hirnantia* Fauna)是奥陶纪末发育在世界许多正常浅海底域的一个腕足动物群, 它以命名属*Hirnantia*为代表、伴以一些其他独特分子(如*Kinnella*, *Draborthis*, *Leptaenopoma*, *Paromalomena*)和广布型分子(如*Dalmanella*, *Cliftonia*, *Eostropheodonta*, *Fardenia*, *Hindella*)^[1], 因其在全世界的广布性以及在地质历史中所处的特殊时段而备受国际地学界关注. 经常与之共同产出的三叶虫动物群是小达尔曼虫动物群(*Dalmanitina* Fauna), 二者常被联合称为赫南特贝-小达尔曼虫动物群(*Hirnantia-Dal-*

manitina Fauna).

赫南特贝动物群最早是在苏格兰南部小镇赫南特(*Hirnant*)被识别出来的, 当时被称作赫南特动物群(*Hirnant* Fauna)^[2], 包括一些典型组分, 如*Hirnantia sagittifera*, *Dalmanella testudinaria*, *Eostropheodonta hirnantensis*, *Plectothyrella fissicostata*等. 之后, 类似的化石组合在欧洲, 特别是北欧多个地点陆续被发现. 经过多年研究, Temple^[3]发现该动物群具有特征的组合面貌、时代延限以及广泛的地理分布, 故将其正式命名为赫南特贝动物群. 无独有偶, 从 20 世纪

60年代初开始,中国就有学者关注并着手研究奥陶纪末的这一特殊腕足动物群,几乎与国际同行同步,这是一种没有约定的“默契”(戎嘉余,2009,个人交流).但是,由于某些原因,中国学者的研究成果一直到上世纪70年代末才得以发表^[4].

经过半个多世纪的研究,赫南特贝动物群在全世界的分布规律、地层及生物宏演化方面的意义已经得到充分揭示^[5,6].现已知,赫南特贝动物群在全世界近30个国家100多个地点有报道^[4,6].根据各产地的动物群组成及分布规律,可进一步识别为典型赫南特贝动物群(*typical Hirnantia Fauna*)(Kosov生物地理区)和非典型赫南特贝动物群(*atypical Hirnantia Fauna*)(Bani生物地理区),与之同期的还有沿当时赤道地区分布的、不含*Hirnantia*的中大陆动物群(*Mid-continent Fauna*)(Edgewood生物地理区)^[5].

赫南特贝动物群的地质延限短暂,在世界范围内的绝大部分产地都局限于晚奥陶世晚期的赫南特期,仅极少数产地稍早或稍晚于赫南特期,如英格兰北部的Yewdale Beck就报道有迄今所知最年轻的赫南特贝动物群(产在志留纪初*Parakidograptus acuminatus*带的地层中^[7]).华南贵州桐梓红花园的观音桥组及其中的赫南特贝动物群过去曾被认为可上延至志留纪初期^[6,8],但这一认识最近已被修正,认为这里的观音桥组顶界仍在*Normalograptus persculptus*带中部(即奥陶系顶部,戎嘉余,2009,个人交流).在已报道的100多个产地中,赫南特贝动物群通常限于笔石*Normalograptus extraordinarius*-*N. ojsuensis*带或*Normalograptus persculptus*带内,或在两个笔石带中各占一部分(即前者的上部或中上部,及后者的下部或近底部),只有华南上扬子区个别产地的赫南特贝动物群延续两个笔石带的时限^[6].赫南特贝动物群的深入研究已经为讨论相关地区奥陶系-志留系的分界、奥陶纪-志留纪之交的生物宏演化,特别是奥陶纪末生物大灭绝事件的实质做出了重要贡献.

华南,特别是上扬子区,是迄今所知赫南特贝动物群分布最广(产地最多)、地质延限最长、分类单元多样性最高、生态分异最显著的古板块.加拿大东部安第斯群岛(Anticosti Island,属于劳伦古板块的边缘)的赫南特期晚期地层中(爱丽斯湾组上部,upper Ellis Bay Formation)所发现的壳相动物群,经系统古生物学研究,被认为有可能是赫南特贝动物群的一

个非典型代表^[9],其动物群的分类单元多样性和群落生态多样性均较高^[10],深入研究目前仍在进行中.

经过数十年的广泛采集和室内深入研究,赫南特贝动物群已经成为中国奥陶系研究最深入的壳相动物群之一,而华南也成了世界范围内赫南特贝动物群研究最为深入的地区^[11].本文的主要目的就是対华南上扬子区赫南特贝动物群的分布规律、横向生态分异和纵向群落演替进行总结,探索赫南特贝动物群的时空演变规律.

1 上扬子区赫南特贝动物群的时空分布

早在20世纪50年代,就有学者开始关注上扬子区奥陶系-志留系界线附近的一套介壳相地层,将其命名为“观音桥层(Kuanyinchiao Bed)”(命名地点在重庆市綦江县观音桥^[12]),因其中产著名的三叶虫小达尔曼虫,又有学者将其称为小达尔曼虫层(*Dalmanitina Bed*)^[13,14].后来,类似地层及动物群在整个扬子区乃至云南西部(掸泰古板块)和西藏都有报道,产地近百个,主要仍集中在上扬子区的贵州、四川(包括后来分出的重庆市)、湖北三省.观音桥层在命名之后,关于它作为一个岩石地层单位的有效性及其地位(即观音桥层、观音桥段还是观音桥组?)以及与下伏五峰组 and 上覆龙马溪组的关系长期存有争议,直至今日,有些相关问题仍无定论^[15].这些争议有效促进了古生物学家对于其中所产壳相动物群的研究.也正因此,华南赫南特贝动物群特殊的地层学和生物宏演化意义才逐渐被揭示出来,并被国际同行所了解和认同.

在上扬子区近百个赫南特贝动物群的产地中,贵州省松桃县陆地坪所产者是迄今所知该动物群起始层位最低的,为*Normalograptus extraordinarius*-*N. ojsuensis*带之底^[6,8](图1).该剖面中的观音桥组1.52 m厚,岩性以钙质泥岩和泥灰岩为主,已经确认的腕足化石包括10属10种:*Dalmanella testudinaria*, *Hirnantia sagittifera*, *Kinnella kielanae*, *Leptaena trifidum*, *Paromalomena polonica*, *Eostropheodonta parvicostellata*, *Fardenia* cf. *modica*, *Cliftonia* sp., *Plectothyrella crassicosta*, *Hindella crassa incipiens*.根据Rong和Harper^[5]的划分,这是赫南特贝动物群的一个典型代表,其顶界为*N. extraordinarius*-*N. ojsuensis*带之顶^[6].

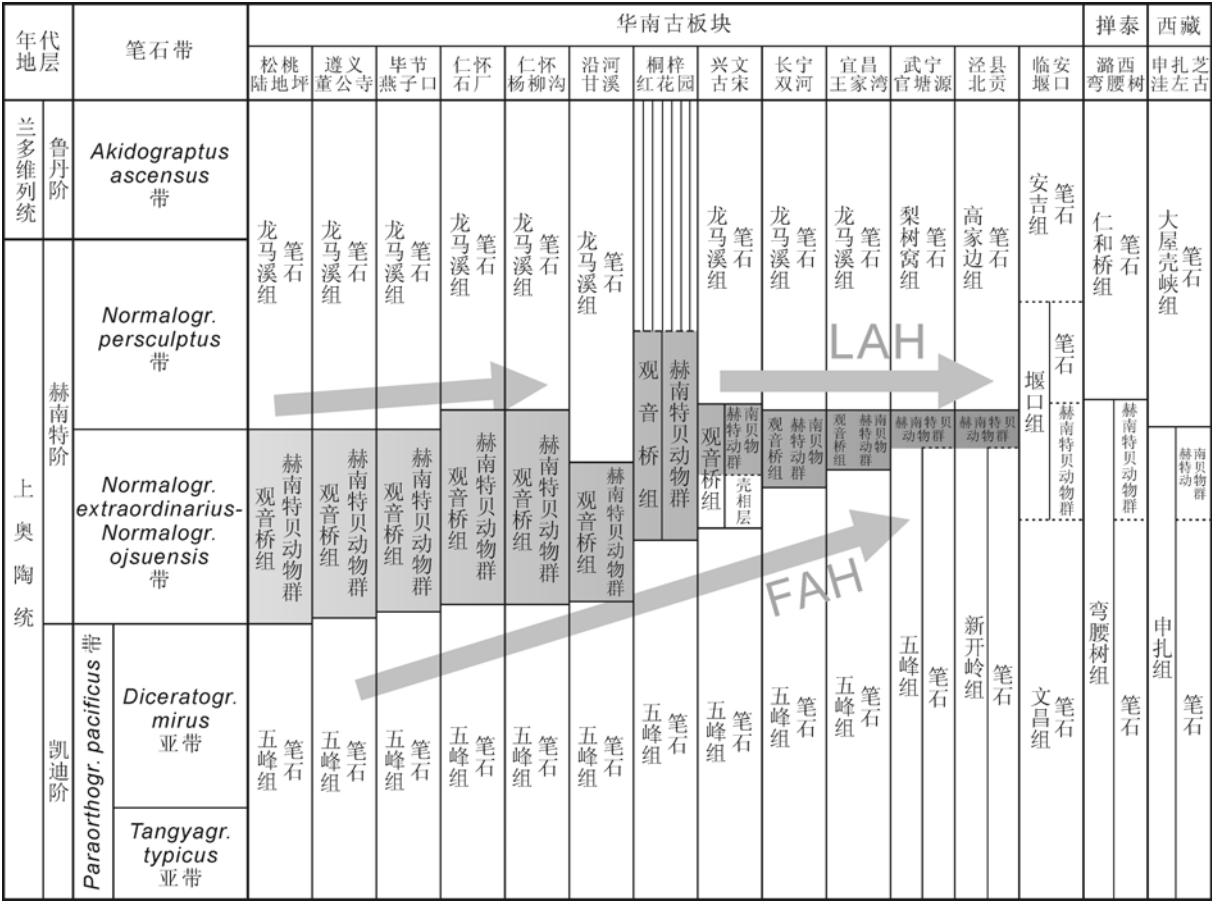


图1 华南古板块具代表性的产有赫南特贝动物群的奥陶-志留系界线剖面及掸泰、西藏等块体的相应剖面的精确对比
阴影区域显示赫南特贝动物群在华南扬子区不同地点的首现、末现层位及空间分布规律. FAH (First Appearance Horizon), 首现层位; LAH (Last Appearance Horizon), 末现层位

贵州遵义董公寺的观音桥组, 厚度较薄(0.35 m), 以钙质泥岩为主^[16,17], 所产赫南特贝动物群分异度较小, 但个体总体偏大, 包括*Dalmanella testudinaria*, *Hirnantia sagittifera*, *Kinnella kielanae*, *Eostrophodonta ultrix*, *Plectothyrella crassicosta*等. 其下伏和上覆地层分别是五峰组和龙马溪组, 根据从二者与观音桥组接触的层位中所采集的笔石化石, 确认该地赫南特贝动物群的时代相当于*N. extraordinarius*-*N. ojsuensis*带近底部至上部^[4,18].

贵州毕节燕子口中沟的观音桥组, 厚 1.35 m, 以泥质含量较低的生屑微晶灰岩为主^[19], 腕足动物产在该组顶部近 40 cm厚的地层中, 全部为硅化标本, 经酸释处理, 发现有*Dalmanella testudinaria*, *Eostrophodonta* sp., *Fardenia modica*, *Dorytreta longicrura*, *Hindella crassa incipiens*, *Plectothyrella crassicosta*等,

尽管没有*Hirnantia*属产出, 仍属于典型赫南特贝动物群的代表^[19]. 经研究其下伏(五峰组)和上覆(龙马溪组)地层中的笔石, 确认这一套壳相动物群的时代仍相当于*N. extraordinarius*-*N. ojsuensis*带近底部至顶部^[19].

贵州仁怀县也有观音桥组和赫南特贝动物群的多个产地, 已经详细采集的有杨柳沟和石厂两条剖面. 观音桥组的厚度在 2.4~2.6 m 之间, 下部为钙质泥岩夹灰岩瘤, 上部为泥质含量较少的生屑灰岩, 赫南特贝动物群主要产出在下部, 分异度中等, 主要属种有: *Pseudopholidops partibilis*, *Dalmanella testudinaria*, *Hirnantia sagittifera*, *Kinnella kielanae*, *Aegiromena*? sp., *Leptaena trifidum*, *Paromalomena polonica*, *Eostrophodonta parvicostellata*, *Fardenia* cf. *modica*, *Dorytreta longicrura*, *Hindella crassa inci-*

piens. 根据下伏(五峰组)和上覆(龙马溪组)地层中的笔石, 确认该产地的赫南特贝动物群时代相当于 *N. extraordinarius-N. ojsuensis* 带近底部至 *Normalograptus persculptus* 带下部^[6].

贵州沿河甘溪石场坳的观音桥组厚不足 1 m, 主要是泥质含量低的生屑灰岩, 化石较少, 仅在近顶部有 10~30 cm 厚(横向上不稳定)的钙质泥岩, 其中产有较多的腕足化石, 目前已经确认的有: *Dalmanella testudinaria*, *Hirnantia* cf. *sagittifera*, *Leptaena trifidum*, *Paromalomena polonica*, *Eostropheodonta parvicostellata*, *Cliftonia* sp., *Plectothyrella crassicosta*, *Hindella crassa incipiens* 等. 根据其下伏(五峰组)和上覆(龙马溪组)地层中的笔石确定其时代局限于 *N. extraordinarius-N. ojsuensis* 带内, 确切层位为该带近底部至中上部^[6].

贵州桐梓红花园的观音桥组是上扬子区相对较厚的, 为 5.76 m, 以钙质泥岩为主, 间夹数层透镜状的泥灰岩和生屑灰岩, 下部钙质泥岩中还产有较丰富的笔石化石. 壳相化石贯穿整个观音桥组, 且比较丰富, 以腕足类为主, 分异度中等, 目前已经确认的有: *Pseudopholidops partibilis*, *Orbiculoidea* sp., *Dalmanella testudinaria*, *Mirorthis* sp., *Hirnantia sagittifera*, *Leptaena trifidum*, *Paromalomena polonica*, *Eostropheodonta parvicostellata*, *Fardenia* sp., *Cliftonia* sp., *Plectothyrella* cf. *crassicosta*, *Hyattidina*? sp., *Hindella crassa incipiens*, *Eospirifer* sp. 等. 根据上覆和下伏地层中所产出的笔石, 确认该产地的赫南特贝动物群从 *N. extraordinarius-N. ojsuensis* 带中偏下部延续到 *N. persculptus* 带中部(戎嘉余, 2009, 个人交流).

四川南部兴文县古宋也有观音桥组的较好出露, 虽然只是 38 cm 厚的泥灰岩, 但壳相化石非常丰富, 分异度较高, 仅腕足动物就有 *Philhedra* sp., *Deliella* sp., *Pseudopholidops* sp., *Dalmanella testudinaria*, *Trucizetina* sp., *Dysprosorthis* sp., *Draborthis caelebs*, *Hirnantia sagittifera*, *Kinnella kielanae*, *Triplesia* sp., *Cliftonia* cf. *oxoplectioides*, *Leptaena trifidum*, *Eostropheodonta parvicostellata*, *Fardenia* sp., *Dorytreta* cf. *longicrura*, *Plectothyrella crassicosta*, *Sphenotreta* sp., *Hindella crassa incipiens* 等. 根据其下伏(五峰组)和上覆(龙马溪组)地层中的笔石, 确定其时代相当于 *N. extraordinarius-N. ojsuensis* 带上部至 *N. persculptus* 带底部^[6].

四川长宁县双河镇附近的观音桥组已有多人进行过报道(如文献[4~6, 8]), 本文作者也于近 10 年数次考察该剖面, 并对 65 cm 厚的观音桥组进行了详细的分层采集. 这里的观音桥组主要岩性是灰黑色钙质泥岩, 产有极丰富的壳相化石, 以腕足类为主, 经初步鉴定, 有 *Aegiromena* sp., *Cliftonia* cf. *oxoplectioides*, *Dalmanella testudinaria*, *Deliella* sp., *Dolerorthis* sp., *Drabovia* sp., *Eostropheodonta parvicostellata*, *Epitomyonia* sp., *Hirnantia sagittifera*, *Kinnella kielanae*, *Mirorthis mira*, *Onniella* sp., *Paracraniops* sp., *Paromalomena polonica*, *Plectothyrella* sp., *Rostricellula* sp., *Strophomena* sp., *Thebesia* sp., *Triplesia* sp. 等(更为深入的系统古生物学研究正在进行). 其下伏(五峰组)和上覆(龙马溪组)地层中丰富的笔石化石, 清楚地显示该产地的赫南特贝动物群从 *N. extraordinarius-N. ojsuensis* 带上部延续至 *N. persculptus* 带底部^[4,6].

湖北宜昌以北的观音桥组只有 10~30 cm 厚, 岩性为泥灰岩或钙质泥岩, 风化后常呈黄绿色, 腕足类化石极其丰富, 分异度高, 另有少量三叶虫、苔藓虫、海百合茎等. 经过数十年、许多地层古生物学家的大批次、反复采集和研究, 确认的腕足化石有 *Pseudopholidops partibilis*, *Philhedra* sp., *Deliella* sp., *Dalmanella testudinaria*, *Onniella*? *yichangensis*, *Mirorthis mira*, *Dysprosorthis sinensis*, *Draborthis caelebs*, *Hirnantia sagittifera*, *Kinnella kielanae*, *Triplesia yichangensis*, *Cliftonia obovata*, *Aegiromena* sp., *Leptaena trifidum*, *Paromalomena polonica*, *Eostropheodonta parvicostellata*, *Fardenia* sp., *Dorytreta* cf. *longicrura*, *Sphenotreta* sp., *Plectothyrella crassicosta*, *Hindella crassa incipiens* 等(见文献[8, 20]及其中的相关文献)(图 2). 其下伏(五峰组)和上覆(龙马溪组)地层中笔石化石也相当丰富, 准确界定了该地区赫南特贝动物群的时代相当于 *N. extraordinarius-N. ojsuensis* 带近顶部至 *N. persculptus* 带底部^[1,4,8,20].

上扬子区以外的华南, 赫南特贝动物群也有零星报道, 但通常分异度和丰度均很低, 只有 1~3 个腕足类属, 而且至今还没有 *Hirnantia* 属发现, 其对应的地层层位多为 *N. extraordinarius-N. ojsuensis* 带顶部至 *N. persculptus* 带底部^[6]. 如下扬子区江西武宁官塘源五峰组顶部(产出壳相化石的官塘源剖面第 35 层原称新开岭组, 后被统一归并为五峰组^[21,22])和安徽泾县北贡新开岭组就产出有数量很少、个体很小的

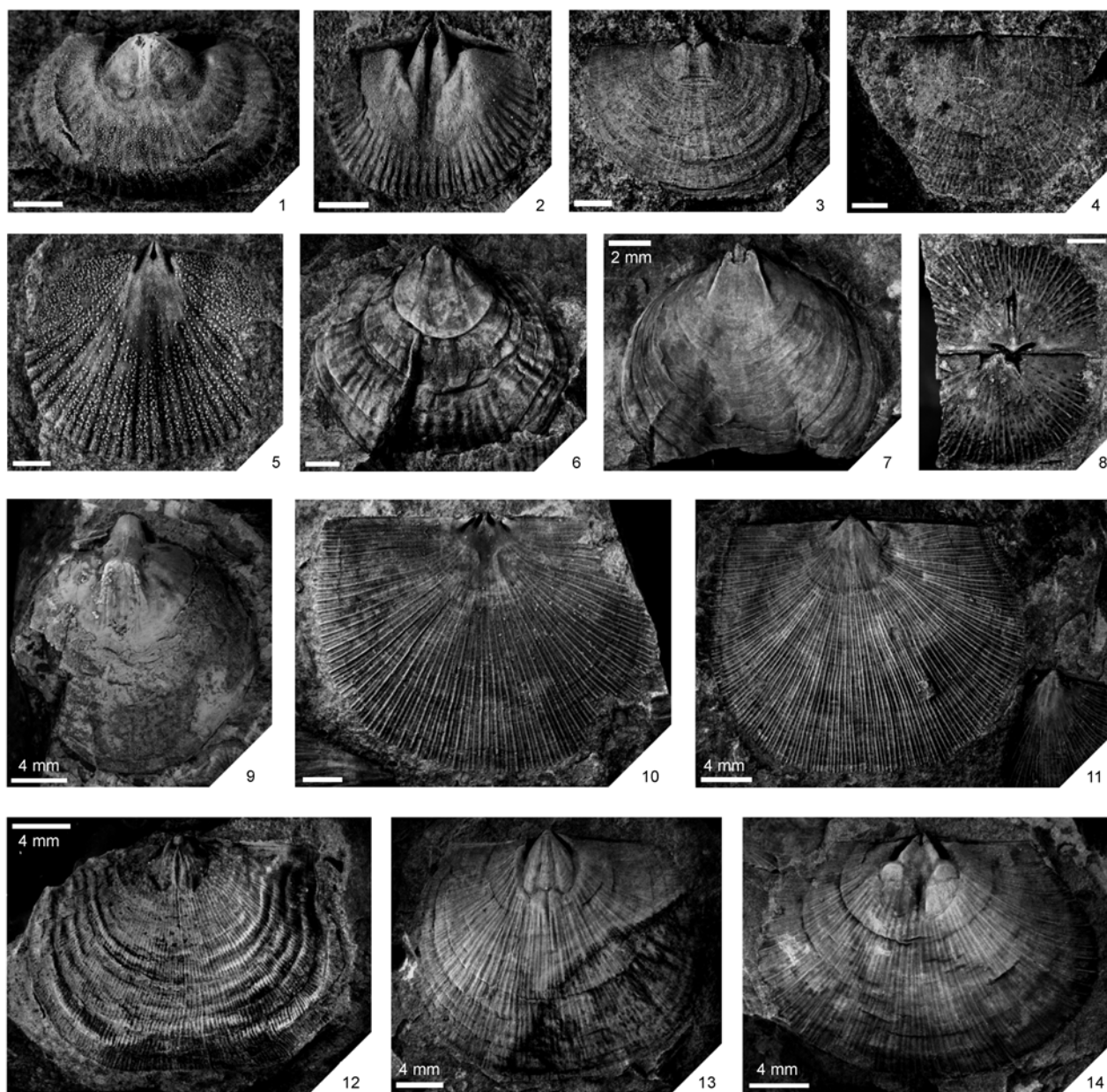


图2 赫南特贝动物群的典型分子

图示化石全部采自湖北宜昌王家湾上奥陶统赫南特阶观音桥组。这里是赫南特阶的国际界线层型剖面 and 点位(GSSP)(俗称“金钉子”)所在地。

1, 2, *Kinnella kielanae*, 腹内模, 背内模, NIGP136755, 136756. 3, 4, *Paromalomena polonica*, 腹内模, 背内模, NIGP136757, 136758. 5, *Dalmanella testudinaria*, 背内模, NIGP136765. 6, *Cliftonia oxoplectoides*, 腹内模, NIGP136767. 7, *Triplesia yichangensis*, 腹内模, NIGP136764. 8, *Aegiomena ultima*, 铰合保存的腹内模和背内模, NIGP136768. 9, *Hindella crassa incipiens*, 腹内模, NIGP136771. 10, 11, *Eostropheodonta parvicostellata*, 背内模, 腹内模, NIGP136769, 136770. 12, *Leptaena trifidum*, 腹内模, NIGP136772. 13, 14, *Hirnantia sagittifera*, 腹内模, 背内模, NIGP136774, 136775. 除注明者外, 线段比例尺代表 1 mm

Aegiomena ultima, *Paromalomena polonica*和*Fardenia* sp., 这些都是赫南特贝动物群的典型分子^[6]。在位处浙赣台地上的浙江临安堰口堰口组地层中发现有少

量个体很小的*Paromalomena* cf. *polonica*, 与之共生的有笔石和三叶虫, 初步确定其时代相当于*N. extraordinarius*-*N. ojsuensis*带中上部至*N. persculptus*带底部

^[6], 但没有发现 *Hirnantia* 及其他腕足类化石.

上述分析显示, 赫南特贝动物群在华南的分布具有这样一个总体规律: 即越是近岸的产地, 其首现层位越低; 从西南贵州、四川向东北方向至湖北、江西、安徽等地, 产出这套壳相动物群的观音桥组(或其相当地层)的底界越来越高, 地层厚度越来越小. 但是, 除个别地点外, 观音桥组(或其相当地层)以及赫南特贝动物群的顶界基本上都在 *Normalograptus persculptus* 带的下部或近底部(图 1). 在上扬子区, 沿滇黔古陆近岸至远岸的一系列产地(图 3), 也存在类似的时空分布规律, 如相对近岸的松桃陆地坪、遵义董公寺和毕节燕子口, 观音桥组和赫南特贝动物群的底界都正好是或接近 *N. extraordinarius-N. ojsuensis* 带的底; 稍远岸一点的仁怀和沿河的产地, 底界稍高, 但仍在 *N. extraordinarius-N. ojsuensis* 带的底部; 再至远岸的桐梓和四川长宁, 观音桥组和赫南特贝动物群的底界则分别上升到 *N. extraordinarius-N. ojsuensis* 带中部偏下和上部(图 1).

2 上扬子区赫南特贝动物群的多样性演变

尽管观音桥组的厚度经常只有 1 m 左右, 岩性也相对单一, 但在 20 世纪 80 年代初就有学者对它进行过详细的测量和分层采集^[1]. 结果发现, 赫南特贝动

物群在上扬子区任一个地点, 其多样性都是随层位而发生变化的, 而且还呈现出一定的规律性.

图 4 显示上扬子区赫南特贝动物群在每一个产地不同采集层位腕足动物属的数量的变化. 在几个近岸的产地, 赫南特贝动物群的总体分异度偏低, 而且在纵向上其多样性都呈逐渐变小的趋势. 在桐梓红花园的观音桥组, 赫南特贝动物群在近 6 m 厚的地层中多样性基本保持稳定, 始终维持在中等水平(9~11 个腕足类属). 在那些明显远岸的产地, 赫南特贝动物群的总体分异度较高, 纵向上多样性的演变从下至上有快速增加的趋势(图 4; 另见文献[1]的插图 3), 个别剖面(如宜昌黄花场剖面), 观音桥组顶部的腕足动物多样性比底部的高出 10 倍^[1]. 这种近岸和远岸地点表现出来的完全相反的多样性变化趋势, 很可能与所处不同生态环境以及华夏古陆不断向西北方向推进的区域地质背景有关. 赫南特贝动物群最适宜在正常浅海、灰泥底质的底域环境中生活, 那些相对近岸的地区, 原先还比较适宜赫南特贝动物群生存, 但随着古陆扩大, 这些地区逐渐变浅甚至局部露出水面而不适宜赫南特贝动物群生存, 其动物多样性自然就出现下降的趋势. 那些原先远岸较深水的地点, 开始并不十分适宜赫南特贝动物群生存, 但渐渐地变得越来越适合赫南特贝动物群生活、繁衍直至繁盛, 使其丰度和分异度都达到高潮. 这种演变

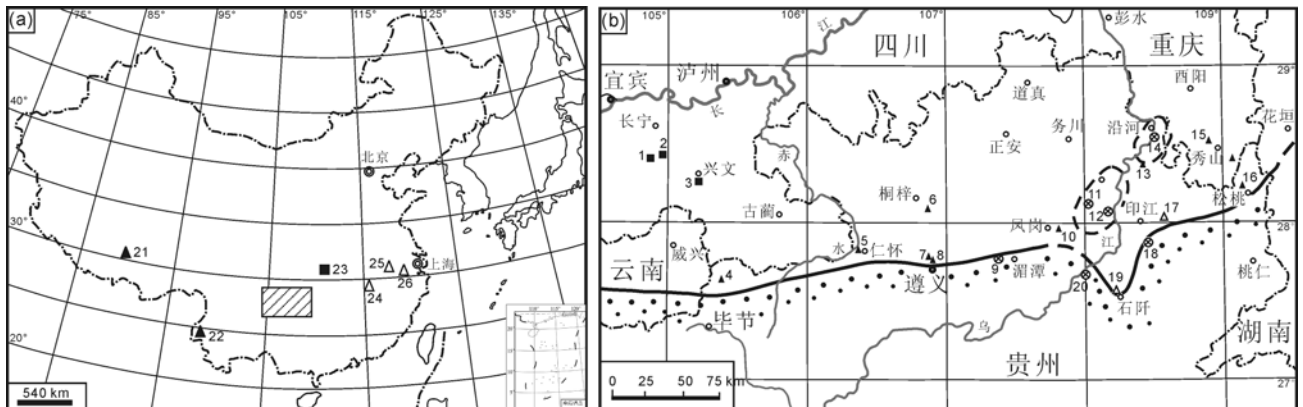


图 3 赫南特贝动物群在华南的一些主要产地

据文献[6]. 图(b)是图(a)中方框部分的放大, 显示华南上扬子区的赫南特贝动物群主要沿滇-黔-桂古陆相对近岸的地区分布. 1, 四川长宁双河铁门坎; 2, 四川长宁双河合龙; 3, 四川兴文古宋; 4, 贵州毕节燕子口; 5, 贵州仁怀张家坪的杨柳沟和石厂; 6, 贵州桐梓红花园; 7, 贵州遵义洞草河; 8, 贵州遵义朱家坡; 9, 贵州湄潭五里坡; 10, 贵州凤岗洞卡拉; 11, 贵州思南东华溪; 12, 贵州思南鸛鹑溪; 13, 贵州沿河甘溪石场坳; 14, 贵州沿河砂坨; 15, 重庆秀山大田坝; 16, 贵州松桃陆地坪; 17, 贵州印江合水; 18, 贵州印江单溪; 19, 贵州石阡雷家屯; 20, 贵州思南文家店; 21, 西藏申扎芝洼左古; 22, 云南路西弯腰树; 23, 湖北宜昌王家湾; 24, 江西武宁官塘源; 25, 安徽泾县北贡; 26, 浙江临安堰口. 黑方块, 高腕足类分异度的赫南特贝动物群; 实心三角, 低腕足类分异度的赫南特贝动物群; 空心三角, 不产赫南特贝动物群的观音桥组或其相当地层; 圆圈中有一个叉, 奥陶-志留系之间存在间断, 缺失观音桥组及其相当地层以及赫南特贝动物群

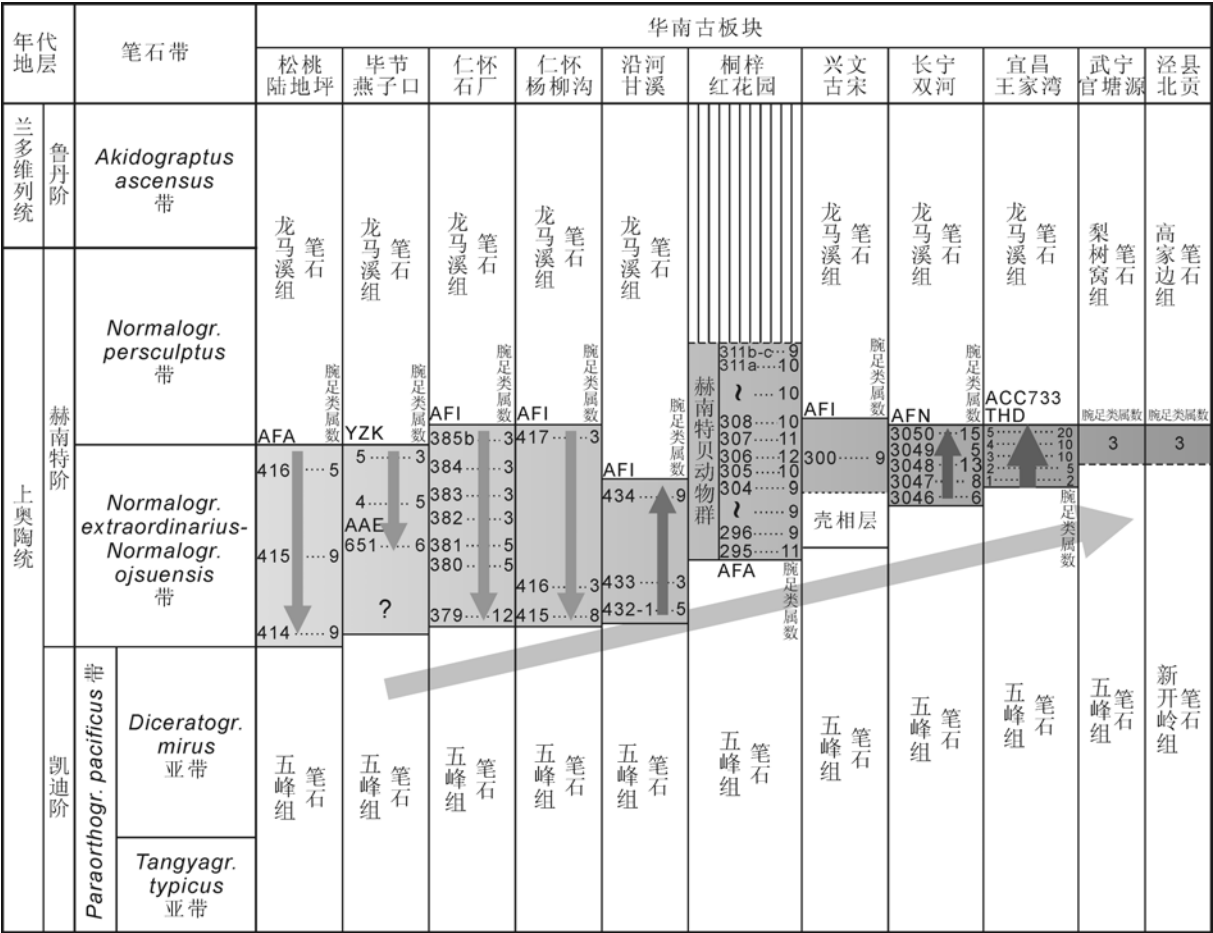


图 4 华南赫南特贝动物群系列产地的化石分层采集情况及腕足动物属级多样性的纵向和横向变化

规律同时还反映出赫南特贝动物群繁盛地区有从近岸向远岸方向迁移的趋势。

这种宏演化趋势还表现在赫南特贝动物群在华南上扬子区的横向分布规律上。重新分析戎嘉余^[23]所发表的黔北、渝南 7 个产出赫南特贝动物群的化石资料,发现腕足动物属的数量存在规律性的变化:遵义加担湾 3 属、遵义涧草河 5 属、桐梓红花园 8 属、桐梓凉风垭 8 属、桐梓铜鼓源 7 属、桐梓韩家店 9 属、綦江观音桥 7 属。尽管这些资料(如腕足动物属的数量)在后来进一步工作后有所变化,但是,总的规律已经显现出来:从近岸浅水地区向远岸正常浅海地区,腕足动物多样性是增加的;在正常浅海的较广范围内(红花园至观音桥),随离岸远近及底质的小幅度变化,动物群中各组分的相对比例也会发生变化,但总体多样性并没有本质变化(表 1)。

3 上扬子区赫南特贝动物群的生态分异

赫南特贝动物群在华南上扬子区的多点产出,使深入研究它的生态分异成为可能。根据戎嘉余^[23]文中的基础资料(参见文献[23]中的图 7),以 7 个产地作为案例、10 个代表性的腕足类属作为变量建立数据矩阵,再对该数据矩阵利用PAST软件包^[24]进行主成分分析和簇分析(图 5)。结果显示,戎嘉余^[23]将黔北、渝南的赫南特贝动物群识别为Whitfieldella和Hirnantia两个群落的结论与定量分析结果完全一致,而且簇分析显示两个群落之间几乎是“截然不同”,相似系数很低。Whitfieldella群落中命名属占到采集总量的近 97%,共生的腕足类也只有Coolinia和Hindella两属的少数个体,推测其生活底域为BA2 或 BA2 上部^[23]。Hirnantia群落可进一步识别为两个亚群落的现象在定量分析中也得到证实,即Hirnantia-

表 1 赫南特贝动物群在黔北、渝南七个产地的腕足动物组成情况^[23]

	加担湾	涧草河	山王庙	凉风垭	铜鼓源	韩家店	观音桥
<i>Dalmanella</i>	0	0	11.5%	33.5%	20%	8.5%	2.5%
<i>Hirnantia</i>	0	39.5%	4.5%	26.5%	20.5%	25%	42.5%
<i>Kinnella</i>	0	0	0	1.5%	31.5%	1%	0
<i>Cliftonia</i>	0	0	26.5%	1.2%	6%	8.5%	2%
<i>Eostropheodonta</i>	0	38%	26.5%	7.5%	6%	34.5%	21%
<i>Hindella</i>	2.9%	2%	4.5%	8%	15%	8.5%	17%
<i>Paromalomena</i>	0	0	5.5%	0	0	1.5%	1.5%
<i>Leptaenopoma</i>	0	12.5%	0	1.5%	0	0.8%	0
<i>Coolinia</i>	0.4%	4.5%	4.5%	0	0	0	0
<i>Whitfieldella</i>	96.7%	0	0	0	0	0	0
<i>Plectothyrella</i>	0	0	11.5%	18.5%	1%	1%	2%
多样性合计(属)	3	5	8	8	7	9	7

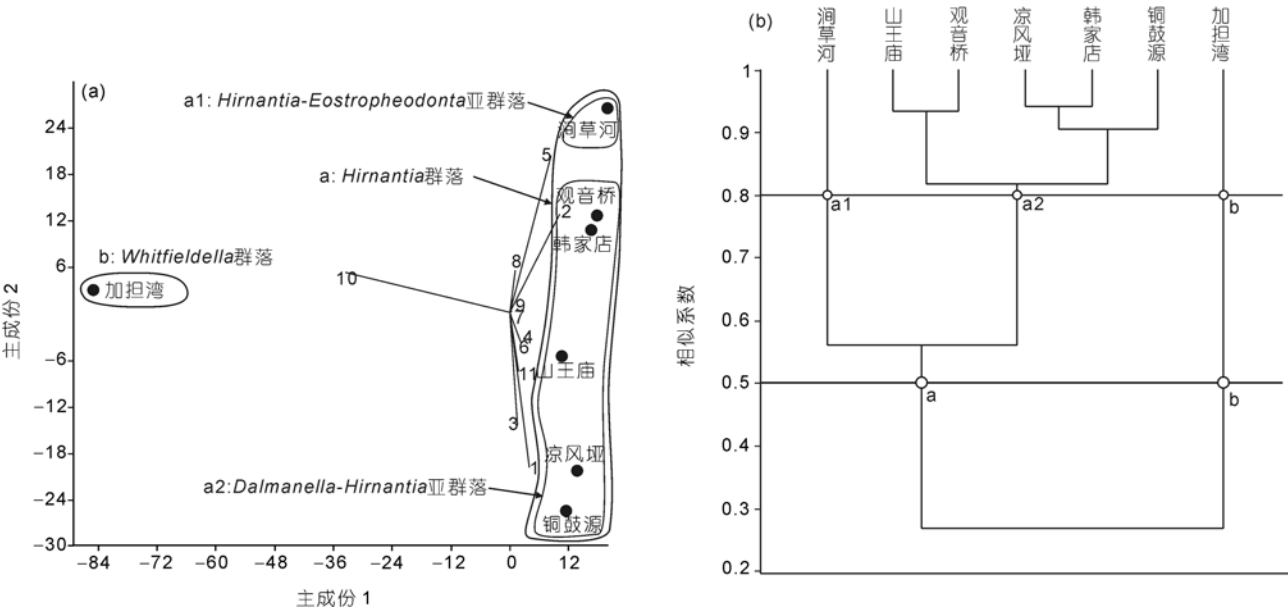


图 5 黔北、渝南七个赫南特贝动物群产地以腕足动物为主的多变量统计分析

(a) 主成分分析; (b) 簇分析. 图(a)中的主成分代码: 1, *Dalmanella*; 2, *Hirnantia*; 3, *Kinnella*; 4, *Cliftonia*; 5, *Eostropheodonta*; 6, *Hindella*; 7, *Paromalomena*; 8, *Leptaenopoma*; 9, *Coolinia*; 10, *Whitfieldella*; 11, *Plectothyrella*

*Eostropheodonta*亚群落和*Dalmanella- Hirnantia*亚群落, 前者的腕足动物分异度明显偏低, 以两个命名属占据绝对优势(大于采集总量的 80%)为特征, 后者虽也有优势分子, 但很少超过各采集点采集总量的 1/3, 这正是正常浅海地区底栖生态群落的一个基本特征, 即群落中不会出现极个别组分特别繁盛的局面. 推测两个亚群落的生活底域分别是BA2 下部和BA3, 为灰泥质海底^[23].

长宁双河镇铁门坎附近的上奥陶统观音桥组总厚 65 cm, 岩性以深灰色、灰黑色钙质泥岩为主, 腕足动物化石非常丰富, 在未进行定量统计分析的情况下, 曾先后被称为“*Paracraniopos*”-*Paromalomena*

群落^[25]和*Hirnantia-Draborthis*群落^[6], 分异度较高, 推测其生态底域大致相当于BA3 下部. 在 2002, 2006 和 2007 年的野外考察期间, 我们将这里的观音桥组分成 5 层进行详细采集, 获得化石标本 3000 余枚, 其中, 腕足动物化石超过采集总量的 90%. 经初步鉴定, 确认有腕足类近 20 属, 是赫南特贝动物群的一个典型产地. 定性与定量分析显示, 长宁双河一带的赫南特贝动物群至少可识别为两个各具特色的、以腕足动物占优势的群集: *Dalmanella-Kinnella* 群集和 *Mirorthis*群集, 分别代表BA3 和BA4 上部的生态底域(关于长宁双河赫南特贝动物群更加详细的分析和讨论将另文介绍).

上扬子区, 无论是更近岸还是更远岸的产地, 赫南特贝动物群的分类单元多样性在纵向上的变化都相对简单, 表现为单向变化。如接近滇黔古陆的那些地点, 动物群都是越来越单调, 而在湖北宜昌以北的多个地点动物群的多样性在纵向上表现为越来越高^[1]。

4 结语

赫南特贝动物群是奥陶纪末大规模集群灭绝事件第一幕发生之后, 在全世界中、低纬度地区正常浅海底域广泛兴起的一个腕足动物群, 这是一个典型的凉水壳相动物群, 其整个宏演化历程对应的正好是奥陶纪末全球冰川事件的高潮期。由于地处低纬度, 又具有适宜腕足动物生存和繁衍的灰泥底域环境, 加上其他一些至今还不是十分清楚的有利因素, 使得华南上扬子区成为世界上赫南特贝动物群最为发育、分布最广泛、地质延限最长、生态分异最复杂的地区^[11]。

华南实例分析显示, 赫南特贝动物群的组成、生态分异因地而异, 可以说, 动物群的每一个产地都有其独特的宏演化故事。总体规律是: 越是近岸浅水的地点, 赫南特贝动物群的首现层位越低, 多样性也低, 离岸越远其延续时限越短但多样性水平普遍较高; 离岸近的地点, 动物群的多样性在纵向上由高到低

变化, 相反, 那些离岸远的产地, 虽然地层相对更薄、时限更短, 但在纵向上多样性却是逐渐增大, 且总体多样性要远高于近岸地点。

定性与定量相结合的群落生态分析, 揭示出赫南特贝动物群在华南上扬子区从近岸至远岸分化出一系列各具特色的群落和亚群落(或群集)。在某些较远岸的产地, 动物群在纵向上也会随环境的小幅波动而表现为不同的群集(如长宁双河), 但相互间在群落的分类组成上关系密切。

最近, 戎嘉余等^[26]在杭州附近余杭上奥陶统堰口组上部黄绿色泥岩地层中发现了一套个体很小的壳相动物群, 以腕足类为主, 称为 *Leangella-Dalmanitina* 组合, 据某些关键组分分析(如腕足类 *Aegiromena planissima* 和三叶虫 *Dalmanitina* (*Songxites*) cf. *wuningensis*), 推测其时代相当于奥陶纪最末期的 *Normalograptus persculptus* 带上部; 因此, 这是迄今所知, 世界唯一的奥陶纪最末期的、介于赫南特贝动物群和志留纪最初的壳相动物群之间的一个海洋动物群。经综合群落生态分析, 戎嘉余等^[26]推测它生活在 BA5 甚至更深的生态底域, 泥质海底。

因此, 赫南特贝动物群从上扬子区至下扬子区、从近岸至远岸呈现出首现层位越来越高、生态底域越来越深的总体趋势, 或许, 正如戎嘉余等^[26]所推测的, “深水相环境是奥陶纪末大灭绝期间底栖生物群落幸存(‘避难’)的一个关键场所”。

致谢 吴荣昌协助部分野外工作, 董熙平、冯洪真对文稿进行认真审阅, 使稿件从文字到学术内容都有大的改进, 作者谨此致以诚挚的谢意。

参考文献

- 1 Rong J Y. Brachiopods of latest Ordovician in the Yichang district, western Hubei, central China. In: Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, ed. Stratigraphy and Palaeontology of Systemic Boundaries in China, Ordovician-Silurian Boundary (1). Hefei: Anhui Science and Technology Press, 1984. 111—176
- 2 Elles G L. The age of the Hirnant Beds. Geol Mag, 1922, 59: 409—414
- 3 Temple J T. Upper Ordovician brachiopods from Poland and Britain. Acta Palaeontol Polon, 1965, 10: 379—450
- 4 戎嘉余. 中国的赫南特贝动物群(*Hirnantia* Fauna)并论奥陶系与志留系的分界. 地层学杂志, 1979, 3: 1—28
- 5 Rong J Y, Harper D A T. A global synthesis of the latest Ordovician Hirnantian brachiopod faunas. Trans Royal Soc Edinburgh Earth Sci, 1988, 79: 384—402
- 6 Rong J Y, Chen X, Harper D A T. The latest Ordovician *Hirnantia* Fauna (Brachiopoda) in time and space. Lethaia, 2002, 35: 231—249
- 7 Harper D A T, Williams S H. A relict Ordovician brachiopod fauna from the *Parakidograptus acuminatus* Biozone (Lower Silurian) of the English Lake District. Lethaia, 2002, 35: 71—78
- 8 Chen X, Rong J Y, Mitchell C E, et al. Late Ordovician to earliest Silurian graptolite and brachiopod zonation from Yangtze Region, South China with a global correlation. Geol Mag, 2000, 137: 623—650

- 9 Jin J, Zhan R B. Late Ordovician Orthide and Billingsellide Brachiopods from Anticosti Island, Eastern Canada: Diversity Change Through Mass Extinction. Ottawa: NRC Research Press, 2008. 151
- 10 Jin J, Copper P. Response of brachiopod communities to environmental change during the Late Ordovician mass extinction interval, Anticosti Island, eastern Canada. *Fossils Strata*, 2008, 54: 41—51
- 11 Harper D A T, Rong J Y. Completeness of the Hirnantian brachiopod record: Spatial heterogeneity through the end Ordovician extinction event. *Lethaia*, 2008, 41: 195—197
- 12 卢衍豪. 中国南方奥陶系的划分与对比. 北京: 地质出版社, 1959. 113
- 13 盛莘夫. 川黔晚奥陶世三叶虫并讨论上奥陶统的上下界线问题. *古生物学报*, 1964, 12: 537—571
- 14 盛莘夫. 中国小达尔曼虫(*Dalmanitina*)层的时代. 见: 盛莘夫, 著. 中国奥陶系划分和对比. 北京: 地质出版社, 1974. 53—95
- 15 Zhan R B, Jin J. Ordovician-Early Silurian (Llandovery) Stratigraphy and Palaeontology of the Upper Yangtze Platform, South China. Beijing: Science Press, 2007. 169
- 16 张文堂, 许汉奎, 陈旭, 等. 贵州北部的奥陶系. 见: 中国科学院南京地质古生物研究所, 编. 贵州北部的古生代地层. 南京: 南京地质古生物所, 1964. 33—78
- 17 贵州省地矿局. 贵州省区域地质志. *地质专报*, 1987, 1: 1—698
- 18 Rong J Y, Harper D A T, Zhan R B, et al. *Kassinella-Christiania* Associations in the early Ashgill *Foliomena* brachiopod fauna of South China. *Lethaia*, 1994, 27: 19—28
- 19 Rong J Y, Li R Y. A silicified *Hirnantia* fauna (Latest Ordovician brachiopods) from Guizhou, southwest China. *J Paleontol*, 1999, 73: 831—849
- 20 Chen X, Rong J Y, Fan J X, et al. The Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP) for the base of the Hirnantian Stage (the uppermost of the Ordovician System). *Episodes*, 2006, 29: 183—196
- 21 方一亭, 梁诗经, 张大良, 等. 江西武宁梨树窝组及其笔石. 南京: 南京大学出版社, 1990. 155
- 22 曹奇原, 冯洪真, 方一亭, 等. 江西修水流域上奥陶统五峰组的笔石分带. *高校地质学报*, 1998, 4: 318—323
- 23 戎嘉余. 生态地层学的基础——群落生态的研究. 见: 中国古生物学会, 编. 中国古生物学会第十三、十四届学术年会论文集. 合肥: 安徽科学技术出版社, 1986. 1—24
- 24 Hammer Ø, Harper D A T. PAST—Palaeontological statistics, Ver. 1.85. <http://folk.uio.no/ohammer/past> (Denmark), 2008
- 25 Wang Y, Boucot A J, Rong J Y, et al. Community palaeoecology as a geologic tool—The Chinese Ashgillian-Eifelian (latest Ordovician through early Middle Devonian) as an example. *Spec Papers Geol Soc Amer*, 1987, 211: 1—100
- 26 戎嘉余, 詹仁斌, 黄冰, 等. 一个罕见的奥陶纪末期深水腕足动物群在浙江杭州余杭的发现. *科学通报*, 2007, 52: 2632—2637