

晚泥盆世F-F之交菌藻微生物繁荣与集群绝灭的关系：来自碳同位素和分子化石的启示*

龚一鸣 ** 徐冉 汤中道 司远兰 李保华

(中国地质大学地球科学学院, 武汉 430074; 中南民族大学计算机科学学院, 武汉 430074;
同济大学海洋地质教育部重点实验室, 上海 200092)

摘要 广西桂林杨堤斜坡相碳酸盐岩的无机、有机碳同位素, 分子化石和相关地球化学资料显示, 从上泥盆统弗拉阶上*rhenana*带至*linguiformis*带顶部, $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 正偏, 其值分别从+0.43 (‰ V-PDB) +3.54 (‰ V-PDB)和从-29.38 (‰ V-PDB) -24.14 (‰ V-PDB), B^* ($Ba^* = Ba/(Al_2O_3 \times 15\%)$)从0.015上升至0.144, TOC从0.02%上升至0.21%, V/Cr从0.3上升至2.0, Sr/Ba从3.20上升至49.50, 表明晚泥盆世弗拉阶-法门阶(F-F)之交生物量和生物产率以及有机碳的埋藏量是增加的, 水与沉积物界面附近由富氧到少氧, 沉积环境的含盐度增高。上泥盆统弗拉阶顶部至法门阶下部, 分子化石丰度有所增加, 分子化石类型主要由正构烷烃、类异戊二烯烃、萜烷、甾烷构成, 其特征表明, 分子化石的母体生物主要为海洋浮游植物、浮游动物和底栖非光合作用的菌类。因此文中认为, F-F之交生物集群绝灭的多期性、选择性、全球性和地质学意义上的同时性是菌藻微生物繁荣、中-低纬度浅水海洋生态环境不断恶化、积累的结果, 是陆地生态系与海洋生态系遥相关的具体体现。简化的因果链是: 晚泥盆世裸子植物、高大乔木、多重结构森林出现→化学和生物化学风化盛行→真正意义土壤广为发育→地表径流向滨-浅海输送的有机物和营养物质增多→陆表海由超寡营养到富营养化→浮游植物和浮游动物等低等菌藻微生物繁荣、频繁的赤潮、海洋水团缺氧→中、低纬度浅水海相生物集群绝灭。陆表海富营养化、缺氧使得有机碳埋藏量增加导致大气CO₂浓度降低致使气候变冷和海平面下降可能也是中、低纬度浅水海相生物集群绝灭值得关注的因素。

关键词 集群绝灭 菌藻 碳同位素 分子化石 生物分异度 晚泥盆世 广西

2003-09-16 收稿, 2004-08-30 收修改稿

* 国家自然科学基金(批准号: 40472020, 40072041)和高等学校博士学科点专项科研基金(批准号: 20040491506)联合资助项目
** E-mail: [y whole sentence is cut off at the end of the line, so I'll assume it's a continuation of the previous sentence.](mailto:ymgong@cug.edu.cn)

生物集群绝灭是显生宙地球环境和生命过程中最引人瞩目的现象。通常认为, 显生宙生物集群绝灭有5次, 分别发生于奥陶纪-志留纪之交(443.7 Ma), 晚泥盆世弗拉阶-法门阶(F-F)之交(374.5 Ma), 二叠纪-三叠纪之交(251.0 Ma), 三叠纪-侏罗纪之交(199.6 Ma)和白垩纪-古近纪之交(65.5 Ma)这5次重大地史转折期^[1], 它们所对应的海相无脊椎动物在属-科级水平上的绝灭率分别为60% (属)~26% (科), 57%~22%, 82%~51%, 53%~22%和47%~16%^[2]。有资料显示, 生物集群绝灭的直接后果是, 生物圈中生物分异度锐减, 生物量和生物产率显著降低, 在海洋环境形成死劫难海洋, 无机碳同位素和有机碳同位素明显负偏^[3,4]。然而, 在广西上泥盆统F-F集群绝灭期无机和有机碳同位素, 分子化石和相关资料及其全球对比显示, 上泥盆统F-F之交无机和有机碳同位素明显正偏, 海洋浮游植物和浮游动物类菌藻微生物繁盛, 生物圈的生物量和生物产率不仅没有降低, 反而升高了; 晚泥盆世F-F之交的古海洋不是死劫难海洋, 而是菌藻微生物的伊甸园, 在F-F之交菌藻微生物的繁荣与海相无脊椎动物的集群绝灭形成鲜明的对比。

与海相无脊椎动物相比, 科学家对菌藻类微生物在F-F之交, 甚至在显生宙的5次生物集群绝灭过程中的行为和特征知之甚少。由于菌藻微生物数量巨大, 处于生态系的底层, 是控制生物地球化学循环和生物圈宏观特征的基础因素。因此, 从地球化学, 特别是生物地球化学与分子尺度上查明菌藻微生物的特征与集群绝灭的关系, 对深刻认识地球环境和生命过程具有重大意义。

1 无机和有机碳同位素($\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$)

光自养生物的固碳方式不论是Calvin-Benson (C_3)途径还是Hatch-Slack (C_4)途径或是介于二者之间的Crassulacean-Acid-Metabolism (CAM)途径, 它们的共同特征是, 生物体中的固碳酶在光合作用过程中总是优先吸收环境中的轻碳 $^{12}\text{CO}_2$ (由于 ^{12}C 之间的键力较 ^{13}C 之间的键力弱)。在海洋透光带, 浮游植物的光合作用也是优先吸收表层海水中溶解的无机碳(DIC)中的轻碳 $^{12}\text{CO}_2$, 浮游植物越繁盛(由于食物链的原因, 浮游植物的繁盛将导致以浮游植物为食的浮游动物

的繁盛), 表层海水DIC中富集的重碳 $^{13}\text{CO}_2$ 就越多, 在这种环境中沉淀的碳酸盐和形成的有机碳将富集重碳 ^{13}C , 致使碳酸盐的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 或 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 正偏(升高)。因此, 高生物量和高产率环境中的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 将正偏, 集群绝灭期或死劫难海洋中的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 将负偏, 如二叠纪-三叠纪之交和白垩纪-古近纪之交这2次重大地史转折期^[2-4]。

广西桂林杨堤斜坡相碳酸盐岩(图1)的无机、有机碳同位素和相关地球化学资料显示, 从上泥盆统弗拉阶上*rhenana*带至*linguiformis*带顶部, $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 正偏, 其值分别从+0.43(‰ V-PDB)+3.54 (‰ V-PDB)和从-29.38 (‰ V-PDB)-24.14 (‰ V-PDB), B^* ($\text{Ba}^* = \text{Ba}/(\text{Al}_2\text{O}_3 \times 15\%)$)从0.015上升至0.144, TOC从0.02%上升至0.21%, V/Cr从0.3上升至2.0, Sr/Ba从3.20上升至49.50, 增幅最大的层段位于F-F界线附近(表1, 图2; 同位素和分子化石的分析方法参见文献[5]), 表明F-F之交生物量, 生物产率和/或有机碳的埋藏量增加, 水与沉积物界面附近由富氧到少氧, 沉积环境的含盐度增高。

2 分子化石

分子化石, 又称化学化石或生物标志化合物, 是以弥散状保存在地层中的有机分子。由于它分布广(能保存在从2700 Ma年前^[6]至今的所有沉积物和沉积岩中)、含量丰富(在沉积地层中的平均含量为2%, 相当于现今世界生物总量的1000倍^[7])、种类多且具有较高的抗生物和非生物分解蚀变性以及某些分子化石的特殊结构与某种生物分类单位的专属联系等特征^[8], 使得分子化石在探索生命的起源和演化, 生物与环境关系等方面有着广泛的应用。

在广西桂林杨堤剖面F-F之交斜坡相碳酸盐岩中, 检出了正构烷烃、类异戊二烯烃、萜烷、甾烷等分子化石, 正构烷烃的碳数分布在 C_{16} ~ C_{33} 之间, 主峰碳数均为 C_{18} , 奇偶优势EOP值在0.09~0.56之间, 低碳数正构烷烃/高碳数正构烷烃、藿烷/甾烷的比值>>1(表2), 杨堤剖面F-F之交分子化石的这些特征表明, 海洋浮游植物, 浮游动物和底栖非光合作用的菌类是其分子化石的母体生物^[9-15]。在F-F之交, 分子

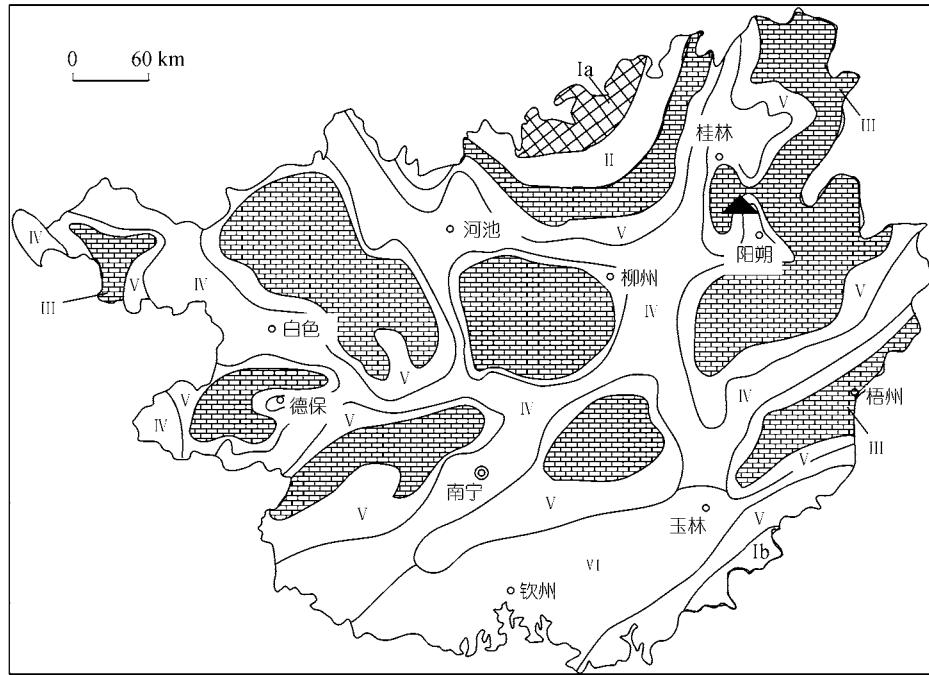


图 1 广西晚泥盆世弗拉期-法门期之交岩相古地理及研究剖面位置(据文献[5]改编)

Ia, Ib, 水上和水下隆起; , 局限台地相; , 半局限台地相; , 台间海槽相; , 台地前缘斜坡相; , 海槽相; 杨堤剖面位置

化石的类型无明显变化, 丰度从弗拉阶顶部至法门阶底部总体上略有增加(表 2), 表明在杨堤剖面上, F-F 集群绝灭事件对海洋浮游植物、浮游动物和底栖非光合作用的菌类在分异度和丰度上没有产生负面影响。从区域和全球尺度上看, 尽管在 F-F 之交, 层孔虫、造礁珊瑚、部分腕足类(五房贝类、无洞贝类和石燕贝类)和竹节石等有不同程度的衰减或绝灭, 但以菌类 *Renalcis*, *Epiphyton*, *Prasinophytes* 和丝状钙藻, 球状钙藻为代表的菌藻微生物类群反而更为繁盛^[16~18]。在F-F之交, 菌藻微生物的繁盛和层孔虫、造礁珊瑚等正常海相宏体生物的衰退/绝灭形成鲜明的对比。

3 讨论与结论

3.1 数据质量分析与对比

地球化学, 特别是生物地球化学数据质量受样品的新鲜程度、样品的代表性、前处理和分析过程中的污染以及仪器误差和成岩等因素的影响。我们在采样和前处理过程中, 精选新鲜、微晶、泥晶、高碳

酸钙含量和低有机碳含量(表 1, 图 1)的碳酸盐岩样品, 在岩石薄片和光面研究指导下碎样和选样, $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 的重复分析误差 $< 0.1\text{\textperthousand}$ 。为了避免采样和前处理过程中有机质的污染, 有机碳同位素分析样品我们没有运用全岩有机碳(TOC)为直接分析对象, 而是选用从全岩样品中萃取的高纯度干酪根。成岩作用对地层原始地球化学和生物地球化学信息的影响程度评价, 主要通过岩石薄片和光面研究, 干酪根中镜质体反射率(由于研究剖面的干酪根为腐泥型干酪根, 未发现可供镜质体反射率研究用的镜质体)和 Mn/Sr 比值(表 1; 图 2) 判别(均 $<< 10$ 的判别阈值^[19])。另外, 对桂林垌村和横县六景弗拉阶上部牙形石和磷质微球粒的显微激光拉曼光谱微区分析^[20]显示: 牙形石和磷质微球粒中的碳仍是无定型碳或微晶碳, 表明仅受较低埋藏温度的影响, 地层的热历史对其原始的生物地球化学特征没有产生明显影响和歪曲。上述研究表明, 杨堤剖面F-F之交斜坡相碳酸盐岩基本保存了原始沉积时的生物地球化学信息。

华南 F-F 之交的碳酸盐碳同位素数据在多条剖

表1 广西杨堤剖面上泥盆统地球化学分析数据^{a)}

样品号	$\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$	$\Delta\delta^{13}\text{C}$	TOC (W%)	V/Cr	Ti/Al	Ba [*]	Sr/Ba	Mn/Sr
42d	3.19	-5.55	-24.38	27.57	0.10	0.81	0.054	0.029	5.29	1.7
42c	2.94	-5.49	-24.14	27.08	0.03	0.59	0.065	0.050	7.46	2.0
42b	3.54	-5.36	-25.69	29.23	0.04	0.76	0.068	0.062	7.91	1.5
42a	3.09	-5.22	-26.77	29.86	0.13	0.43	0.055	0.036	9.22	1.4
41b	3.36	-5.32	-26.34	29.70	0.09	1.16	0.057	0.059	4.39	1.5
41a	3.52	-5.62	-26.34	29.86	0.08	0.41	0.074	0.048	11.33	1.2
40f	2.93	-4.83	-26.63	29.56	0.19	0.69	0.038	0.113	20.76	0.8
40e	1.60	-5.78	-25.39	26.99	0.04	0.74	0.073	0.144	9.78	1.1
40d	1.12	-4.44			0.04	2.00	0.092	0.122	18.16	0.3
40b	1.69	-4.02	-27.90	29.59	0.21	0.77	0.030	0.067	49.50	0.2
40a	1.44	-4.51	-27.64	29.08	0.10	0.32	0.067	0.043	11.43	0.6
39b	1.23	-5.61	-28.80	30.03	0.16	0.73	0.061	0.025	6.50	0.5
38	0.52	-6.06	-27.02	27.54	0.07	0.49	0.078	0.083	39.80	0.3
36b	0.55	-5.86	-25.88	26.43	0.08	0.94	0.047	0.027	3.20	1.1
36a	0.65	-5.74			0.07	1.37	0.051	0.020	5.61	0.6
34	0.43	-6.52	-29.08	29.51	0.10	0.44	0.065	0.031	11.70	0.6
30	0.82	-5.63								
29	0.75	-5.93	-28.49	29.24	0.07	0.43	0.062	0.031	11.46	0.7
28	1.65	-3.92	-29.06	30.71	0.05	2.04	0.057	0.015	18.79	0.8
27a	0.93	-5.62	-29.38	30.31	0.06	1.29	0.046	0.022	8.51	0.8
23	0.89	-6.14	-29.19	30.08	0.02	0.70	0.055	0.022	5.70	1.0
21	0.92	-5.85	-28.93	29.85	0.05	0.50	0.042	0.018	6.79	0.8
19	1.08	-5.82	-28.49	29.57	0.12	1.26	0.049	0.020	7.88	1.0
17	0.56	-6.13	-29.10	29.66	0.06	1.17	0.048	0.018	11.19	0.6
15	1.38	-1.96	-29.00	30.38	0.08	1.42	0.058	0.018	15.90	0.8
13	0.53	-6.54	-28.44	28.97	0.04	0.30	0.057	0.020	10.04	1.3
10	0.62	-6.01	-29.23	29.85	0.08	0.42	0.053	0.023	13.13	1.2
7	0.63	-6.01			0.04	1.53	0.058	0.020	8.52	1.1
3c	0.66	-6.03	-26.56	27.22	0.18	0.38	0.058	0.027	19.52	0.5
3b	0.85	-5.97			0.16	0.36	0.068	0.061	42.10	0.3
2a	0.88	-6.72	-27.61	28.49	0.08	0.75	0.052	0.029	5.03	1.1
Σ	31	31	26	26	30	30	30	30	30	30

a) $\text{Ba}^* = \text{Ba}/(\text{Al}_2\text{O}_3 \times 15\%)$; $\Delta\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{\text{carb}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$; $\Delta\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 的单位为‰(V-PDB)

面上已有报道, 从弗拉阶上部至法门阶下部, 华南地区已报道的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 部分为负值或负偏(如-3.5%^[4]; -7.6‰^[21], ~ +0.7‰和 ~ -2.3‰^[22,23]), 类似的负值也报道于波兰的Kowala剖面^[14]. 在上述剖面F-F之交, $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 负值或负偏的出现主要与所测碳酸盐岩样品

中富含有机物^[14]和/或所测碳酸盐岩样品遭后生改造(淡水淋滤)作用有关. 在富有机碳的沉积序列中, 游离氧易于耗尽, 并在沉积物中产生适合于硫酸盐细菌生存的厌氧环境, 硫酸盐细菌的还原作用将使有机物分解, 并释放出富轻碳的 $^{12}\text{CO}_2$, 形成硫铁矿

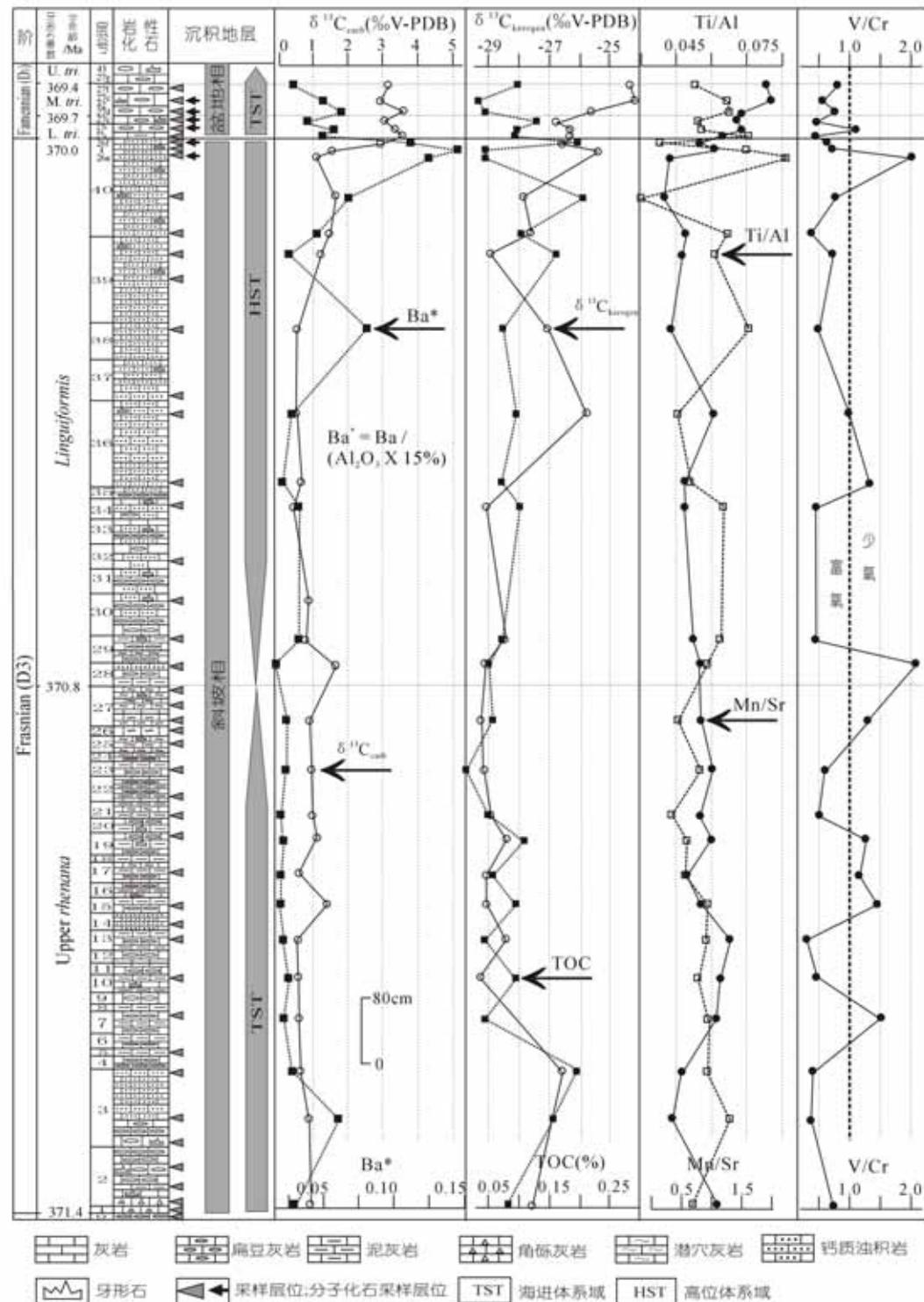


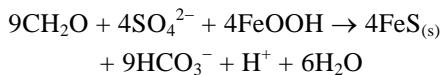
图 2 广西杨堤上泥盆统弗拉阶-法门阶之交年代地层、沉积地层和化学地层剖面

表2 广西杨堤上泥盆统弗拉阶-法门阶之交分子化石特征^{a)}

阶	样品编号	正构烷烃				Pr/C ₁₇	Ph/C ₁₈	Pr/Ph	甾烷			$C_{30}\alpha/\beta$ 藿烷/ ΣC_{29} 甾烷
		nC	nC _{max}	nC ₂₁ /nC ₂₂₊	OEP				C ₂₇ /T	C ₂₈ /T	C ₂₉ /T	
法 门 阶	Y42Bf2	C ₁₆ ~C ₂₆	C ₁₈	9.94	0.56	0.66	0.75	0.37	0.29	0.24	0.47	4.16
	Y42Bf1	C ₁₇ ~C ₂₀	C ₁₈	—	0.16	3.05	1.56	0.18	0.24	0.38	0.38	3.04
	Y42Af	C ₁₆ ~C ₂₂	C ₁₈	—	0.10	0.97	0.80	0.62	0.34	0.31	0.35	4.89
	Y41f	C ₁₆ ~C ₂₀	C ₁₈	—	0.09	1.52	1.07	0.78	0.28	0.37	0.34	6.28
弗 拉 阶	Y40f2	C ₁₇ ~C ₃₃	C ₁₈	2.65	0.31	0.66	0.35	0.55	0.30	0.28	0.42	3.08
	Y40f1	C ₁₆ ~C ₂₀	C ₁₈	—	0.44	1.58	2.10	0.42	0.27	0.38	0.35	1.69

a) nC: 碳数分布范围; nC_{max}: 碳数分布中的主峰碳; nC₂₁/nC₂₂₊: Σ碳数 C₂₁/Σ碳数 C₂₂₊; OEP = [(C_i+6C_{i+2}+C_{i+4})/(4C_{i+1}+4C_{i+3})], i=19; Pr: 姥
鲛烷; Ph: 植烷; T: 碳数为C₂₇, C₂₈, C₂₉的总甾烷; “—”表示分母物质未检测出或相对含量极少

沉淀和增加富轻碳孔隙水碳酸钙的饱和度:



显然, 在这种厌氧环境和富轻碳过饱和碳酸钙孔隙水中沉淀的碳酸盐(石化胶结作用或重结晶作用), 其 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 将为负值或较低的值。另外, 由于大气降水或地表水中溶解的CO₂的 $\delta^{13}\text{C}$ 的值均为负值($-10\text{\textperthousand}$ ± [24])。因此, 遭后生改造作用强烈的碳酸盐其 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 也将为负值或较低的值。湖南老江冲剖面F-F之交全岩碳酸盐、后生方解石脉和保存完好的腕足壳的碳同位素的对比研究[25]证实了这一点。

近年来, 从弗拉阶上部至法门阶下部大量正偏的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 值广泛报道于广西的龙门剖面, 六景剖面[5], 白沙剖面[26], 堀村剖面[27]; 德国的Benner, Schmidt和Vogelsberg剖面[28,14]; 法国的Coumiac剖面, 奥地利的Carnic Alps剖面[28]; 加拿大的Clinquefoil山剖面[29]; 美国内华达州的Devil's Gate剖面, 摩洛哥的Bou Ounebdou剖面, 澳大利亚的Casey Fall's, McWhae Ridge剖面[14]和Oscar Range, Windjana Gorge剖面[30], 其正偏幅度大都在 $\sim +3.0\text{\textperthousand}$ 。因此, 从弗拉阶上部至法门阶下部杨堤剖面和其他剖面 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 的正偏趋势和 $\sim +3.0\text{\textperthousand}$ 的正偏幅度不是局部现象, 而是跨区域、跨板块的全球特征。

尽管F-F之交的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 或 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 的研究在国内文献中尚未见及, 但近年来, 国外已有多处报道, 如加拿大的Medicine Lake剖面[29], 美国纽约州的West Valley的1号岩心[13], 德国的Benner剖面, Grube

Christiane剖面[31], Budesheimer Bach剖面和波兰的Kowala剖面[14]。其共同特征是, 从弗拉阶的上rhenana带至上部至法门阶的中triangularis带, $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 或 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 总体均表现为正偏, 正偏幅度在 $+2.5\text{\textperthousand}$ ~ $+4.0\text{\textperthousand}$ 之间, Grube Christiane剖面, West Valley的1号岩心, 杨堤剖面和Budesheimer Bach剖面的正偏幅度均大于 $+3.5\text{\textperthousand}$ 。因此, 从弗拉阶上部至法门阶下部杨堤剖面和其他剖面 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 或 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 的正偏趋势和 $\sim +3.5\text{\textperthousand}$ 的正偏幅度也应是 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 或 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 全球特征的体现。杨堤剖面F-F之交的分子化石特征与报道于欧洲和北美的分子化石资料[13,14]也具有较好的一致性。因此, 在F-F之交, 由分子化石类型和特征所反映的菌藻微生物的繁盛也具有跨区域的可对比性。

我们知道, 海相环境中, 原生 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 的大小主要取决于原始生物产率(无机碳被还原成有机碳的量)和有机碳的埋藏量; 高产率和高有机碳埋藏量环境将导致 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 正偏[14,32,33], 快速沉积和缺氧环境有利于有机碳埋藏量的增加。为了评价和区分生物产率和有机碳埋藏量这两种因素以及地区因素和全球因素对 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 的贡献, 我们分别对氧化-还原条件、原始生物产率大小和沉积速率-陆源物供给量的示踪参数V/Cr (< 1.0, 富氧; 1.0~5.0, 少氧; > 5.0, 缺氧)、Ba^{*}(Ba^{*} = Ba / (Al₂O₃ × 15%); 与原始生物产率大小成正比[34])和Ti/Al(与沉积速率和陆源物的供给量呈正比[13])进行的系统研究表明(图2), 从弗拉阶的上rhenana带至linguiformis带顶部, $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 和Ba^{*}曲线总体趋势均表现为正偏, 但在细节上不相同, 这种细节上的差别

主要是因为 Ba^* 的大小受局部因素的影响较大所致。在时间上, $\delta^{13}C_{carb}$ 与 $\delta^{13}C_{kerogen}$ 和 Ba^* 的波动表现为滞后的正相关关系, 即 $\delta^{13}C_{carb}$ 的正偏晚于与 $\delta^{13}C_{kerogen}$ 和 Ba^* 的正偏, 滞后时间约为 10^5 年 [35]; $\delta^{13}C_{kerogen}$ 与 Ba^* 的波动表现为大体同步的正相关关系。 $\delta^{13}C_{carb}$ 与 $\delta^{13}C_{kerogen}$ 的滞后正相关关系也报道于德国东部 Benner 剖面和 Grube Christiane 剖面的 F-F 之交 [31]。在杨堤剖面 F-F 之交, $\delta^{13}C_{carb}$, $\delta^{13}C_{kerogen}$, TOC 和 Ba^* 的增加与 Ti/Al, V/Cr 和分子化石丰度的增加总体上是一致的(图 2, 表 1, 2)表明, $\delta^{13}C_{carb}$ 、 $\delta^{13}C_{kerogen}$ 的正偏受生物产率和有机碳埋藏量增加的双重影响, 前者应更为重要。

3.2 菌藻微生物繁盛与宏体生物集群绝灭的关系

F-F 之交生物集群绝灭具有三方面的特征。其一, 多期性或阶梯式。珊瑚和牙形石的资料显示, F-F 之交生物集群绝灭具有 3 阶段 [23] 或 5 阶段 [36] 绝灭的特征。俞昌民的研究表明 [37], 早泥盆世至中泥盆世早期, 四射珊瑚属的发生数大于绝灭数, 中泥盆世晚期(吉维特期)至晚泥盆世早期(弗拉期)四射珊瑚属的发生数小于绝灭数。竹节石 [38]、腕足 [25]、牙形石 [23,39] 等生物类别也具有类似的分阶段绝灭的特点。其二, 选择性。众多的研究 [2,23,40~44] 表明, F-F 之交生物的集群绝灭在生物类群、地理纬度和生态环境上具有明显的选择性。受重创的是低纬度礁生态系、浅水海相生物, 而高纬度生态系、深水生物和陆生动、植物受影响甚小。在 F-F 事件后, 台地相和礁相的珊瑚几乎全部绝灭, 全球 151 种珊瑚全遭劫难, 47 个浅海相珊瑚属只有 2~3 个残存下来 [45], 但生活在透光带以下、温凉水域中、约 200~400 m 水深的小型、单体、不具附着构造的四射珊瑚却没有受到此事件的影响 [46]。低纬度区腕足的绝灭量是其高纬度区的 300%, 浅水区腕足的绝灭量是其深水区的 150% [41]。其三, 全球性和同时性。现有资料显示, F-F 之交的生物集群绝灭在亚洲、欧洲、北美和澳大利亚等地均广泛存在, 发生的时间集中于晚泥盆世弗拉阶 *linguiformis* 带的后期 [23,36]。

图 2 和表 1 显示, 从弗拉阶的上 *rhenana* 带至 *linguiformis* 带顶部, 特别是在 *linguiformis* 带上部,

$\delta^{13}C_{carb}$, $\delta^{13}C_{kerogen}$, TOC, Ba^* , Ti/Al 和 V/Cr 曲线和分子化石的丰度, 总体上均表现为正偏和正相关, 暗示这些环境参数受共同的机制制约。众所周知, 晚泥盆世不仅是海相生物的重要变革期和集群绝灭期, 也是裸子植物、高大乔木、多重结构森林出现和化学风化以及真正意义土壤的广为发育期, 这将使地表径流向滨-浅海输送的有机物和对生物产率起控制性的营养物质(如 P, Fe, N 等)增多 [47,48], 陆表海营养物质的丰富或富营养化, 将导致浮游植物和浮游动物等菌藻微生物的繁荣和频繁的赤潮 [15] 及海洋水团缺氧, 这种环境对海生无脊椎动物的生存极为不利。另一方面, 从寒武纪至泥盆纪, 海洋一直为超寡营养的(superoligotrophic)海洋 [49], 因此, 泥盆纪海洋环境的富营养化对海生无脊椎动物的毁灭性影响将比对泥盆纪以后的影响大得多。我们认为, F-F 之交生物集群绝灭的多期性、选择性、全球性和地质学意义上的同时性是菌藻微生物繁荣、中-低纬度浅水海洋生态环境不断恶化、积累的结果, 是陆地生态系与海洋生态系遥相关、地球环境与生命过程耦合的具体体现。其简化的因果链是: 晚泥盆世裸子植物、高大乔木、多重结构森林出现 → 化学和生物化学风化盛行 → 真正意义土壤的广为发育 → 地表径流向滨-浅海输送的有机物和营养物质增多 → 陆表海由超寡营养转变为富营养化 → 浮游植物和浮游动物等菌藻微生物繁荣和频繁的赤潮及海洋水团缺氧 → 中、低纬度浅水海相生物集群绝灭。陆表海富营养化、缺氧使得有机碳埋藏量增加导致大气 CO_2 浓度降低致使气候变冷和海平面下降可能也是中、低纬度浅水海相生物集群绝灭值得关注的因素。

需要指出的是, 建立在显生宙海相生物分异度统计基础上的 5 次集群绝灭现象的发现尽管是科学家在认识生命史上的重要进展, 但由于受资料积累和资料的代表性等因素的限制, 这种生物分异度的统计存在明显的先天不足。一方面, 构成古生物分异度统计基础的海相宏体无脊椎动物只占生物圈中 5 界生物分类单位(细菌界, 原生界, 真菌界, 动物界和植物界)的不足 1/5, 海相宏体无脊椎动物之外的其它生物, 特别是以菌藻微生物为代表的低等生物不论在现代, 还是在地史时期, 都是构成生物圈生物量和

生物多样性的主体, 由于它们数量巨大, 处于生态系的底层, 是控制生物地球化学循环、地球环境和生命过程的重要因素^[18], 来自桂林杨堤剖面F-F之交的碳同位素和分子化石资料也证明了这一点。因此, 海相无脊椎动物化石统计资料难以客观反映生物圈生物分异度的全貌和不同生物类群之间的相互关系, 也难以揭示生物圈的宏观特征与生物地球化学循环之间的作用机理。如F-F之交全球海相无脊椎动物的集群绝灭并没有导致海洋生物量、生物产率降低和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 与 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 的负偏或减少以及海洋浮游植物和浮游动物等菌藻微生物的衰退和萧条。恰恰相反, F-F之交由碳同位素、分子化石和露头地层古生物资料揭示的菌藻微生物的繁盛^[50,51]与 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 的正偏或增加非常吻合, 而与海相无脊椎动物的集群绝灭形成鲜明的对比。另一方面, 已建立的海相宏体无脊椎动物化石资料库不足31000个属, 仅占其理论计算值的3%~16%^[52]。这主要是因为只有1/3具有硬壳的海相宏体无脊椎动物有可能保存为化石; 在保存的化石中尚有众多的化石未被发现; 在发现的化石中尚有不少的化石物种未被命名; 在已建立的海相宏体无脊椎动物化石资料库中, 我们不知道在多少地区和多少时段采样了, 在多少地区和多少时段还未采样以及化石库中已有化石在地区、地层时代和鉴定上的质量; 已建立的海相宏体无脊椎动物化石资料库的化石主要来自北美和西欧^[52], 这些地区以外的化石研究尚显零星和不系统等。因此, 建立在显生宙海相生物分异度统计基础上的5次集群绝灭现象的发现只是我们认识生物圈演化的第一步。在不断丰富和完善现有地史时期生物分异度资料库的同时, 重视从菌藻微生物与生物地球化学、同位素地球化学的结合上揭示生物圈演化的特征和规律是深入认识地球环境与生命过程的关键所在。

致谢 在野外工作过程中得到广西桂林地调院的卢宏金高工的大力帮助, 谨此致谢。

参 考 文 献

- 龚一鸣. 重大地史事件, 节律及圈层耦合. 地学前沿, 1997, 4(3): 75~84
- Walliser O H. Global events in the Devonian and Carboniferous. In: Walliser O H ed. Global Events and Event Stratigraphy. Berlin: Springer-Verlag, 1996. 225~250
- Hsu K J, Oberhansli H, Gao J Y, et al. 'Strangelove ocean' before the Cambrian explosion. Nature, 1985, 315: 809~811
- Wang K, Orth C J, Attrep M, et al. Geochemical evidence for a catastrophic biotic event at the Frasnian/Famennian boundary in South China. Geology, 1991, 19: 776~779 [[DOI](#)]
- 龚一鸣, 李保华, 吴 谊. 广西弗拉阶-法门阶之交碳同位素与分子地层对比研究. 地学前缘, 2002, 9 (3): 151~160
- Summons R E, Jahnke L L, Hope J M, et al. 2-Methylhopanoids as biomarkers for cyanobacterial oxygenic photosynthesis. Nature, 1999, 400: 554~557 [[DOI](#)]
- 杨 群. 古生物学领域的新开辟园地——分子古生物研究. 古生物学报, 1995, 34 (5): 265~276
- Macalady J, Banfield J F. Molecular geomicrobiology: genes and geochemical cycling. Earth and Planetary Science Letters, 2003, 209: 1~17 [[DOI](#)]
- Brassell S G, Eglington G, Maxwell J R, et al. Natural background of alkanes in the aquatic environment. In: Hutzinger O, Van Lelyveld I H, Zoeteman B C J. eds. Aquatic Pollutants. Oxford: Pergamon Press, 1978. 69~86
- Mello M R, Telnaes N, Gaglianone M I, et al. Organic geochemical characterisation of depositional palaeoenvironments of source rocks and oils in Brazilian marginal basins. Organic Geochemistry, 1988, 13: 31~45 [[DOI](#)]
- Freeman K H, Hayes J M, Trendel J M, et al. Evidence from carbon isotope measurements for diverse origins of sedimentary hydrocarbons. Nature, 1990, 343: 254~256 [[DOI](#)]
- Sakata S, Hayes J M, McTaggart A R, et al. Carbon isotope fractionation associated with lipid biosynthesis by a cyanobacterium: relevance for interpretation of biomarker records. Geochim Cosmochim Acta, 1998, 61: 53~89
- Murphy A E, Sageman B B, Hollander D J, et al. Black shale deposition and faunal overturn in the Devonian Appalachian basin: Clastic starvation, seasonal water-column mixing, and efficient biolimiting nutrient recycling. Paleoceanography, 2000, 15 (3): 280~291 [[DOI](#)]
- Joachimski M M, Pancost R D, Freeman K H, et al. Carbon isotope geochemistry of the Frasnian-Famennian transition. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 2002, 181: 91~109 [[DOI](#)]
- Gong Yiming, Li Baohua, Si Yuanlan, et al. The Late Devonian red tide and mass extinction. Chinese Science Bulletin, 2002, 47 (13): 1138~1144
- Kerr R A. Mass extinctions face downsizing, extinction. Science, 2001, 293: 1037 [[DOI](#)]
- Copper P. Reef development at the Frasnian/Famennian mass extinction boundary. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 2002, 181: 27~65 [[DOI](#)]
- Chen D Z, Tucker M E. The Frasnian-Famennian mass extinction: insights from high-resolution sequence stratigraphy and cyclostratigraphy in South China. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 2002, 181: 67~95 [[DOI](#)]

- ogy Palaeoecology, 2003, 193: 87~111 [[DOI](#)]
- 19 Kaufman A J, Knoll A H. Neoproterozoic variations in the C-isotope composition of seawater: Stratigraphic and biogeochemical implications. *Precambrian Research*, 1995, 73: 27~49 [[DOI](#)]
- 20 龚一鸣, 司远兰, 李保华, 等. 泥盆纪磷质微球粒——可能的动物卵细胞. *地质学报*, 2001, 75 (4): 441~445
- 21 Yan Z, Hou H F, Ye L F. Carbon and oxygen isotope event markers near the Frasnian-Famennian boundary, Luoxiou section, South China. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 1993, 104: 97~104 [[DOI](#)]
- 22 Bai S L. High resolution correlation, Milankovitch cyclicity, and nickel event—evidence from the Devonian of South China. Beijing: Peking University Press, 1995. 1~62
- 23 白顺良. 泥盆纪弗拉阶-法门阶事件的化学-生物地层学研究. *北京大学学报(自然科学版)*, 1998, 34 (2~3): 363~369
- 24 郑永飞, 陈江峰. 稳定同位素地球化学. 北京: 科学出版社, 2000. 1~316
- 25 Hou H F, Muchez P, Swennen R, et al. The Frasnian-Famennian event in Hunan province, South China: Biostratigraphical, sedimentological and geochemical evidence. *Mem Inst Geol Univ Louvain*, 1996, 36: 209~229
- 26 Chen D Z, Tucker M E, Shen Y, et al. Carbon isotope excursions and sea-level change: Implications for the Frasnian-Famennian biotic crisis. *Journal of the Geological Society, London*, 2002, 159: 623~626
- 27 许冰, 顾兆炎, 刘强, 等. 广西桂林垌村上泥盆统碳同位素正偏移与全球一致性的记录. *科学通报*, 2003, 48: 856~862
- 28 Joachimski M M, Buggisch W. Anoxic event in the late Frasnian—cause of the Frasnian-Famennian faunal crisis? *Geology*, 1993, 21: 675~678 [[DOI](#)]
- 29 Wang K, Geldsetzer H H J, Goodfellow W D, et al. Carbon and sulfur isotope anomalies across the Frasnian-Famennian extinction boundary, Albert, Canada. *Geology*, 1996, 24: 187~191 [[DOI](#)]
- 30 Stephens N P, Sumner D Y. Late Devonian carbon isotope Stratigraphy and sea level fluctuations, Canning Basin, Western Australia. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 2003, 191: 203~219 [[DOI](#)]
- 31 Joachimski M M. Comparison of organic and inorganic carbon isotope patterns across the Frasnian-Famennian boundary. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 1997, 132: 133~145 [[DOI](#)]
- 32 Holser W T, Magaritz M, Ripperdan R L. Global isotopic events. In: Walliser O H, ed. *Global Events and Event Stratigraphy*. Berlin: Springer-Verlag, 1996. 63~87
- 33 Sephton M A, Amor K, Franchi I A, et al. Carbon and nitrogen isotope disturbances and an end-Norian (Late Triassic) extinction event. *Geology*, 2002, 30: 1119~1122 [[DOI](#)]
- 34 Racki G, Racka M, Matyja H, et al. The Frasnian-Famennian boundary interval in the South Polish-Moravian shelf basins: integrated event-stratigraphical approach. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 2002, 181: 251~297 [[DOI](#)]
- 35 龚一鸣, 徐冉, 汤中道, 等. 广西上泥盆统轨道旋回地层与牙形石带数字定年. *中国科学, D辑*, 2004, 34 (7): 635~643
[摘要] [[PDF](#)]
- 36 Wang Cheng-yuan, Ziegler W. Frasnian/Famennian conodont mass extinction and recovery in South China. *Senckenbergiana Lethaea*, 2002, 82 (2): 463~496
- 37 龚一鸣, 殷鸿福, 童金南. 地史重大转折期环境变化综述. *地质科技情报*, 1998, 17(4): 101~106
- 38 Li Y X. Famennian tentaculitids of China. *Journal of paleontology*, 2000, 74 (5): 969~975
- 39 季强. 从牙形类研究论华南弗拉斯阶-法门阶生物灭绝事件. 见: 中国地质科学院地层古生物论文集编辑委员会编. *地层古生物论文集*. 北京: 地质出版社, 1994. 79~107
- 40 Sepkoski J J. Phanerozoic overview of mass extinctions. In: Raup D M, Jablonski D, eds. *Patterns And Processes. The History Of Life*. Berlin: Spring-Verlag, 1986. 277~295
- 41 McGhee G R. The Late Devonian Mass Extinction: The Frasnian-Famennian Crisis. New York: Columbia University Press, 1996. 1~327
- 42 Droser M L, Bottjer D J, Sheehan P M, et al. Decoupling of taxonomic and ecologic severity of Phanerozoic marine mass extinctions. *Geology*, 2000, 28 (8): 675~678 [[DOI](#)]
- 43 Hallam A, Wignall P B. *Mass Extinctions And Their Aftermath*. Oxford: Oxford University Press, 1997. 1~320
- 44 Racki G. The Frasnian-Famennian biotic crisis: How many (if any) bolide impacts? *Geol Rundsch*, 1999, 87: 617~632 [[DOI](#)]
- 45 廖卫华. 中国晚泥盆世F/F生物集群灭绝事件及其后的生物复苏的研究. *中国科学, D辑*, 2001, 31(18): 663~667
[摘要] [[PDF](#)]
- 46 郭胜哲. 弗拉斯期-法门期生物事件与大兴安岭晚泥盆世珊瑚化石. *古生物学报*, 1990, 29 (4): 427~433
- 47 Algeo T J, Scheckler S E. Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: Link between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. *Philosophical Transactions of Royal Society of Lond*, 1998, B353: 113~130 [[DOI](#)]
- 48 Soreghan G S, Soreghan M J. Atmospheric dust and algal dominance in the Late Paleozoic: A hypothesis. *Journal of Sedimentary Research*, 2002, 72 (4): 457~461
- 49 Martin R. Secular increase in nutrient level through the Phanerozoic: Implications for the productivity, biomass, and diversity of the marine biosphere. *Palaios*, 1996, 11: 209~219
- 50 Stephens N P, Sumner D Y. Famennian microbial reef facies, Napier and Oscar Ranges, Canning Basin, western Australia. *Sedimentology*, 2003, 50 (6): 1283~1302 [[DOI](#)]
- 51 Shen J W, Webb G E. Famennian (Upper Devonian) calcimicrobial (*Renalcis*) reef at Miaomen, Guilin, Guangxi, South China. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 2004, 204 (3~4): 373~394 [[DOI](#)]
- 52 Jackson J B C, Johnson K G. Measuring past biodiversity. *Science*, 2001, 293: 2401~2404 [[DOI](#)]