

二叠纪腕足动物地理区系演化特征

尚庆华 金玉

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

提要 建立系统、完善的二叠纪腕足动物地层、地理信息资料库, 选用聚类分析方法, 进行古生物地理区系的定量研究, 从时空两方面探讨了二叠纪腕足动物地理区系的划分和演变, 分4个世详细论述了二叠纪腕足动物的世界分区及其与泛大陆演化的关系。

关键词 二叠纪 腕足动物 古生物地理 定量分析 泛大陆

1 前言

古生物地理学研究一直以经验的定性分析为主, 研究者一般是根据少量地方性属的存在与否、不同地区的生物组合特征等来划分生物地理区系。虽然也利用一些数学公式进行定量分析, 但由于古生物地理分析涉及大量数据, 需要全面地、综合地来考虑多种因素, 信息量庞大, 用传统的手工方法来收集和统计古生物地理分布资料很难实施, 更容易造成诸如资料收集不全、工作程度差异难以恰当表达等等人为的偏差。丰富的信息资源和落后的研究手段相矛盾, 影响了古生物地理学的发展。因此古生物地理学必须依靠新的管理手段来处理纷繁复杂的信息, 并充分利用一些数学方法进行定量分析, 才能使古生物地理分区更趋合理、而且更确切地反映地质历史时期的真实面貌。近些年来, 计算机和数据库技术的应用, 为地质信息的科学管理和自动化处理创造了极有利的条件, 也为古生物地理学定量研究开辟了更新的途径。

鉴于计算机在古生物地理学应用的广阔前景和研究泛大陆时期全球变化的需要, 笔者试以定量分析方法研究二叠纪腕足动物区系划分和演变。其目的在于考察和探索古生物地理定量研究的新方法, 并为二叠纪泛大陆古地理的重建, 尤其是论证泛大陆东缘小板块的位置提供一个新思路。二叠纪腕足动物研究历史久远, 至今已积累了相当丰富的资料, 涉及的论著已近2 000种之多。同时, 腕足动物分布广泛, 遍及全球, 是浅海底栖固着生物, 与浮游生物相比, 其扩散能力较弱, 经常保持着较强的地方性特征。所以, 腕足动物化石是进行古生物地理研究比较理想的化石门类。

2 二叠纪腕足动物地理区系研究状况

较早分期讨论二叠纪各个阶腕足动物群演化的是 Ustritsky (1962)。基于现代地理格局, 他将亚洲大陆二叠纪腕足动物地理区系划分为热带特提斯区(Tethyan region)和温带北极区(Arctic region), 绘制出 Sakmarian 阶、Artinskian 阶及 Kazanian 阶的生物地理分区图。

指出地球两极有过移动,二叠纪时旋转极可能位于大西洋北部。

1971年,Stehli参考现代双壳类的分布特点,使用聚类分析方法分析了20个地点出现的腕足动物科的数据,将二叠纪腕足动物划分为由温度带控制的北方动物区系(Boreal fauna)和特提斯动物区系(Tethyan fauna)。1973年,他将腕足动物科的分布地点标在现代世界地图上,并认为可以用当前的大陆分布模式来解释二叠纪的生物地理。他认为“低级分类单元虽可能仍然有用,但看起来缺乏足够的完整性来进行定量处理”,他还依据指示温度差异的北方区(Boreal)或特提斯区(Tethyan)的腕足动物科,确定了冷水型和暖水型生物群的大致界线。该界线与传统的北方区(Boreal Province)与特提斯区(Tethyan Province)的分界基本相同。

1973年,Grant和Cooper选择了14个地点晚二叠世的腕足动物属进行二态聚类分析,分别使用了Otsuka和Phi相似系数,将其划分为3个主要的群(Group),即亚洲群(Asian Group)、北极群(Arctic Group)和德克萨斯群(Texas Group)。该文虽仅选择了少量产地,但却是较早试用定量分析方法研究腕足动物地理分布的成果。

1975年,Waterhouse和Bonham-Carter讨论了以腕足动物组合为基础的二叠纪生物群全球分布特征,应用Q型聚类分析的结果和腕足动物群分异度特征,将二叠纪腕足动物分为3个群(Group):A群以低分异度为特征,主要出现在澳大利亚、新西兰和西伯利亚地区,明显缺少珊瑚和 类,常伴有冰川沉积;B群的分异度居中,有时伴生有珊瑚和 类,常出现在北美北部、俄罗斯的一部分和南美洲;C群以高分异度为特征,常伴生有 类和珊瑚,从未出现冰川沉积,主要分布在大致与现代北纬30°平行的地带。他们将各群的范围标在Dietz- Holden绘制的二叠纪古地理复原图上。因其使用的是科一级的分类单元,地方性不很明显,仅能分出3个生物区,而在二叠纪早、中、晚期,腕足动物区系划分一致,仅范围有所增大或缩小而已。

近十余年来,人们着重于更详细的世界范围生物区(Province)的划分。除温度外,还强调地理阻碍及洋流、生态环境的控制作用;同时开展了生物分布的经向差异研究以及论证二叠纪泛大陆的演化与全球变化的频率和幅度等。在方法上,则利用计算机建立各门类生物地理分布数据库和自动绘制古地理图(Ziegler, 1990; Scotese, 1990; Golonka, Ross and Scotese, 1994)。

在近几年提出的二叠纪腕足动物古地理区系划分方案中,Bambach(1990)根据8个化石门类的分布及其各地区存在的30%或更多的地方性属的比例为依据,将早二叠世的海洋动物群划分了4个大区及17个区,晚二叠世划分为4个大区15个区,4个大区为西伯利亚大区(Siberian)、美洲大区(America)、特提斯大区(Tethyan)、澳大利亚大区(Austral)。同时强调了大区形成是受温度控制的,生物区则是由地理阻隔决定。由于其区系划分仅依据地方性属的比率,而该比率却受到采样的完整性和温度带等因素的影响,因此其划分的准确性并不理想。

史光荣等(1993a)研究了早二叠世环太平洋地区腕足动物群分布,用聚类分析和非度量多维定标法等多元方法,识别了5个海洋动物区系,每一区系以特殊的属的组合为特征。这5个区系是:德克萨斯区(Texas Province)、北方区(Boreal Province)、华夏区(Cathaysian Province)、巴拉那区(Paratinan Province)和喜马拉雅区(Himalayan Province)。他们将多元

分析较好地应用到生物地理区系分析中。他们(1993b)还应用经修改的 Schopf (1976) 的模型来推测与纬向温度梯度相关的理论生物地理区。推想从早二叠世至晚二叠世, 各有 15 个浅海底栖海洋动物区。该模型强调温度带和环流的控制作用, 是一个很好的尝试。但是二叠纪各个时期温度带和洋流形式随着联合大陆的聚合而发生重大变化, 仅使用一种模式来分析并不妥当。

目前讨论最多、分歧较大者却在于特提斯洋的范围和各小板块的碎裂和拼合历史的认识上。在我国学者中, 黄汲清等(1987)认为古特提斯是出现在冈瓦纳大陆与欧亚大陆之间, 呈剪刀型、具有大洋特点的巨大海域, 以二叠纪初最宽。杨遵仪等(1984)赞同小特提斯的观点, “印度古陆和欧亚古陆之间, 只有一个广阔的特提斯浅海区, 石炭、二叠纪时它们之间并未发生大规模的相对位移”。王鸿祯等(1990)描绘的古特提斯则由两大构造域边缘的复杂微板块群和众多小洋盆组成, 形成半封闭状态, 即不是向东开口的简单“楔形大洋”, 也不是陆内或陆间狭窄海槽。至于国外学者, 意见分歧更为纷杂。其中最为突出者有二。地球膨胀论者(Carey, 1983)认为二叠纪以来地球直径增长 20%, 二叠纪时并不存在广阔的古太平洋和特提斯洋。罗斯夫妇(Ross and Ross, 1987)则不仅设想二叠纪存在古太平洋, 而且小板块群遍布大洋各处。他们认为原始的沉积通过地体的筏运被增生到太平洋边缘的大陆上, 或后来在消减带消失。来自北美 Cordillera 西部、日本和东西伯利亚的大量的生物群和古地磁证据指出这些地体曾运移过相当大的纬度和经度距离, 使大不相同的热带海相层和温带海相层并置。为什么对于二叠纪的特提斯古地理模式含有如此不同的判断呢? 主要原因是这些小板块与大陆板块不同, 它们难以根据大洋磁场异常条带进行古地理复原, 二叠纪地层保存的古地磁的可信度差, 所以只能按其生物群的地理特征, 而很难利用多项依据印证。

近年来, 田泽纯一等(1991, 1992)对二叠纪蒙古—日本之间存在的特提斯大区与北方大区的“过渡带”进行了详细的研究。“过渡带”既存在北方型的属, 又存在特提斯型的属。他们提出了内蒙古—日本过渡带, 并将其划分为南亚带和北亚带。不过, 对过渡带他们没有任何成因上的解释。

滇缅马地块(Sibumasu block)曾被许多学者归入边缘冈瓦纳范围(张守信和金玉, 1976; Archbold *et al.*, 1982; Nakamura *et al.*, 1985; Shi and Archbold, 1993), 也有认为应归为华南型(詹立培等, 1982)。方宗杰(1991)将其作为一个独立的区系归入特提斯生物大区。还有的认为此区在早二叠世属冈瓦纳区系, 晚二叠世属热带特提斯区系(黄汲清, 1987; 殷鸿福, 1988)。与此对应的秘鲁-玻利维亚盆地(Peru-Bolivian)的腕足动物群也曾先后被归属于冈瓦纳区(Archbold, 1983)和北美特提斯区(Shi and Waterhouse, 1991)。

腕足动物群当然不是随机的或以完全均一的方式分布。从二叠纪腕足动物区系的定量分析结果来看, 温度和地理障碍的作用在不同地质时期显示不同的影响强度和控制范围。船山世处在晚古生代冰川高峰期, 温度控制的动物区系纬向分布带特别显著。栖霞世开始集结的泛大陆使海洋动物区系面貌发生重大变化, 形成泛大陆边缘和远岸岛状陆棚海两种区系类型。乐平世出现的显生宙海平面最低海退期, 更加强了地理隔离的控制作用。换言之, 对于二叠纪腕足动物区系来说, 传统所指的反映动物群纬度分布基本特征的大区, 如冈瓦纳大区、特提斯大区、北方大区和反映大洋阻隔的北美大区等的地理范围虽基本不变, 但大区的内涵颇为不同, 不仅在定义各大区的动物地理区系特征方面, 而且大区之下的进一步划分也不一样。

3 二叠纪腕足动物地理区系信息资料库

与有些现代科学分支学科不同,古生物学的基本资料永远具有参考价值,经过不断的修订、补充,可为各种新的科学目的服务,而成为新思想、新观点的源泉。

3.1 腕足动物地层、地理信息资料库的结构

当前的二叠纪腕足动物地层、地理信息资料库是将二叠纪所有腕足动物分类位置、地理分布、地质年代、地层层位及文献出处等信息,通过设定字段、编辑记录、生成文件及表格等方式组织到一起,进行系统的管理。我们选用了 Microsoft Access 数据库管理系统,在 Windows 窗口界面环境下运行。

插图 1 数据库原型结构框图

Diagramatic of
the Data base hierarchy

依据提高效率、避免空间浪费的标准化原则和最大限度满足各种查询、组合需要的实用性原则,经反复试验,建立了 4 个基本表组成的三级结构的数据库结构原型(插图 1),表间可以相互连接。

每一基本表所含字段如下:

I、总分类表

属名代码、属名、属的命名者、年代、科名、描述者、描述年代、地质历程、地理分布、著作代码、可信度级、分类备注、总的地质历程、数据采集者、数据输入者、输入时间。

其中,二叠系分为 8 个阶,分别用数 1 至 8 表示。可信度分 5 级:A、有属的描述;B、无属的描述;有种的描述;C、仅列名单;D、分类、归属有问题;E、归属已做修改。

II、种名表

种名代码、属名代码、种名、种的命名者、产地代码、可信度级。

III、地层/地理分布表

产地代码、经度、纬度、省、县、地方名、组名、段名(上、中、下)、系、统、阶、岩性、岩相、共生化石种类、古气候指示物、生物区、板块(地体)、生态群落、埋藏特征、产出可信度。

IV、参考文献表

文献代码、文章名称、第一作者姓、第一作者名、第二作者姓、第二作者名、其他作者(全名)、发表年代、杂志或书名称、卷号、期号、使用语言、出版社名、出版地、文献类型、备注。

依据 4 个基本表可根据需要建立为各种目的服务的大量的查询、表单和报表。

目前已收集的腕足动物种的分布记录 10 118 条;属、科的记录 4 211 条;国外腕足动物化石产出为 107 个地点(插图 2)的 271 个化石层位;国内为 124 个地点的 229 个化石层位。腕足动物属种资料文献共 295 篇。总的字段(不包含重复信息)为 546 432 个。这一资料库具备查询、检索功能,可实现根据作者、科、属、种、地质时代、层位、产地等的各种查询和检索,也可实现多项混合查询。同时具备信息的可修改性、简单的统计、图形嵌入等功能。

3.2 材料选择的依据和标准

古生物地理研究的基础是化石资料,因此首先要求化石资料可靠。如果化石资料内容充实、分布面广、研究程度高,生物地理区的划分自然更臻真实。尽可能充分地积累资料,是古生物地理研究的基础工作。

3.2.1 分类系统

主要采用《古无脊椎动物学专论(H)·腕足动物》(Treatise on Invertebrate Paleontology Part H Brachiopoda)(1965)及其重编工作采用的分类系统。最后的统计结果显示:本数据库共包括二叠纪 686 个腕足动物属的全部信息,其中船山世 390 属、栖霞世 340 属、茅口世 401 属、乐平世 237 属。

二叠纪腕足动物化石经过近 200 年的研究,分类命名系统的沿革历史非常复杂。在所收集到的近 10 118 条属种记录中,包含着大量同义名。要将这些属种名理清绝非易事。我们在沈树忠帮助下对各个化石群的名单进行审核,对有疑问的化石的归属做了订正。尤其是早年描述发表的化石群的名单,在科、属一级的归属大都需要重新厘定。对于在同一地区腕足动物群的描述,一般采用后期发表的成果。

3.2.2 地层格架

采用国际地科联二叠纪地层分会提出的二叠纪国际年代地层划分系统,将二叠系划分为 4 个统 8 个阶(Jin *et al.*, 1994)。阶是全球统一的、最基本的年代地层单元,为此我们使用的时间间隔段是与阶相当的期为单位。国内含腕足动物化石地层的时代参照盛金章和金玉 (1994)所编的中国二叠系地层对比表;国外部分除依据原文对产出层位的描述和分析,还参考了有关区域和全球二叠纪地层划分和对比的文献作了修订。目前收集到的国外含腕足动物化石的层位共包括 41 个国家和地区的 107 个地点,271 个含腕足动物化石层位。

3.2.3 板块系统

全球板块系统的划分采用 A·M·Ziegler 等和 Scotese 等(1994)最近为再造全球二叠纪古地理图而提出的方案。其中前一方案还在完善过程中,尚未公开发表,两者基本格局互相吻合。共同的缺陷是没有标出环太平洋分布的一系列在古生物地理上很有意义的地体。亚洲和中国的板块系统参照聂上游(1990)以及盛金章、金玉 (1994)的划分方案,并作了少许调整。

3.2.4 化石产出状况

二叠纪腕足动物化石产地遍布全世界各大洲,仅非洲在二叠纪大部分隆起为古陆,化石点较少。除重点描述了腕足动物化石分布的地理位置和地层层位(系、统、阶、群、组、段)外,对每个含化石层位的岩相、岩性、伴生生物、化石埋藏等信息也作了收集整理、归纳录入。化石产出状况均具相应的可信度级。选用的化石点分为两种类型:一种是以小区域为单位,将某一地理范围内许多分散的,时期相同或层位一致的腕足动物化石群归纳为一个点。如将格陵兰东部许多地点产出的某一时期的腕足动物化石群归纳为一点,以反映其总体特征。二为某一地点、某一层位的腕足动物化石。虽然其属种有时很少,分异度相当低,但却真实地代表一个化石组合,或者某一地区的地方性动物群。如阿根廷的 Buenos Aires 地区 Bonete 组,虽然只有 1 个点,由于南美广大地区二叠纪腕足动物十分稀少,其古生物地理意义非同一般。

3.2.5 选用的标准

为了尽量反映出各地区二叠纪腕足动物群的面貌,除经系统描述的化石群外,对缺乏腕足动物群系统分类研究的地区或目前尚无法查到详细分类研究资料的地区,也采用一些权威学者录用的化石名单。具备形态描述和图版等系统研究资料的腕足动物群,都作为最好

的、可信的资料。虽然完整的生物群名单也同样被接受,但并非专家研究发表的化石群名单或最早期发表的化石记录则予以排除。有疑问的腕足动物化石产地,如 V. G. Gupta 等描述的喜马拉雅地区二叠纪腕足动物化石则一概剔除。

3.2.6 文献的来源

用于采集腕足动物属种分布数据的文献共计 295 种。据美国 Smithsonian 博物研究院建立的关于腕足动物文献的数据软件包“SIBIC”,查出二叠纪世界各地所有涉及腕足动物属种的文献出处,据其所记录的属、产出地区、层位等基本内容,使我们有可能初步选出需要的文献。这一数据库以及南京地质古生物研究所收藏的大量古生物专业文献使本数据库集中了绝大部分二叠纪腕足动物在全世界的分布资料,达到比较丰富、完善和可信的程度。

3.2.7 定量分析程序

使用定量分析方法的目的在于识别原始属种分布数据中潜在的各种关系类型,减少人为因素的影响,建立一些合理的假设和模式。我们选取相关分析、聚类分析、趋势面分析等方法,揭示二叠纪腕足动物区系的数量关系,并结合大地构造格局、层序地层位置和古生态环境,比较和评估其古生物地理意义,提取所建腕足动物数据库有关数值,从时空两方面来探讨腕足动物区的分布和演化。

首先利用 Access 软件将所有记录按“世”分别检索,建立 4 个文件。每个文件中包括产地代码、具体地点、属名等字段。然后统计出每个世每一地点的属的数目、科的数目、世界性科的数目和取样指数。取样指数是用来说明某地区采样程度的数值。Stehli 和 Grant (1971)提出的二叠纪腕足动物化石取样指数所依据的假设为在一个经过详尽采集的区域应当发现极大部分世界性的代表,他们设计的指数就是取样点所发现的腕足动物的世界性科数除以全部世界性科的数目。其中二叠纪世界性分布的科采用 Stehli (1973)所提出的 20 个腕足动物科的名单。根据属数大于 3、取样指数大于 0.3 的原则,排除取样不完全的点(不包括少数具有特殊意义的点),最后选用了船山世的 96 个腕足动物化石群分布地点、栖霞世的 57 个腕足动物化石群分布地点、茅口世的 72 个腕足动物化石群分布点、乐平世的 40 个腕足动物化石群分布点。

由于统计的数值非常庞大,我们编写了 Foxpro 运算程序,求出每两个分布点之间相似的属的数目,得到公有矩阵。再使用 Jacard、Otsuka、DC 等相似性系数经验公式逐个求出各世的相似性矩阵。其结果是对角线为 100 的上(或下)三角矩阵。最后,利用多元分析的软件 MVSP,进行聚类分析,分别处理公有矩阵和相似性矩阵的数据。聚类分析中采用的是无加权平均对聚法,由此得出所有点相似性级别的排序。将其结果用枝状图表示,以便直观地反映出聚类的程序和级别。我们使用各种相似系数进行了聚类分析,比较其结果后发现以 Otsuka 相似系数最能反映出实际的分区状况。使用 Jecard 相似系数和 DC 相似系数所得到的分枝图十分接近,说明这两种系数性质是一致的,仅相似程度略有差别。

必须指出,利用各种相似系数分析结果再进行聚类分析所列出的分枝图并非简单地直接反映出腕足动物群的地理区系从属关系。实际上,分枝图显示的相似程度包含着各种因素。在我们即将分析的二叠纪各世的腕足动物聚类分析分枝图中,动物群的两极分布、群落分异和时代的差别的影响显得比较突出。

首先,分别生活在北半球和南半球高纬度地区的腕足动物群,虽然两者之间被宽阔的热

带和温带动物区系隔开。但是两者不仅共有一些特殊的属种,而且分异度也都很低。这两个生物群组成的特点足以把它带到相近的聚类分枝中。不过,结合化石产地的板块位置,这种相似性所显示的实际生物地理意义便非常清楚了。

其次,二叠纪的腕足动物地理区系比较复杂,各个地理区系的群落格架差别较大,很难归纳出全球适用的模式。目前似乎也还没有一个广泛适用的二叠纪腕足动物群落的格架可资参考。另一方面,二叠纪腕足动物不仅分类单元多,而且许多分类单元的适应性很强,对于一种生境的某一生态位置,可以被多个不同科的属占据。因此,反映某一生境的腕足动物群落的优势分子和特征分子可以因地点不同、层位差异而全然不同。例如特提斯区近岸泥砂底质先驱群落的优势分子可以是戟贝类、扭月贝类和长身贝类的属,它们都是非常成功的机会分子。尽管如此,群落的一些基本特征仍然在分枝图中反映出来。礁相和近礁相腕足动物群落的分异度很高,包括丰富的以肉茎固着生活的类群。它们往往会在相近的分枝中出现,虽然这些动物群所处的地区相距甚远。至于其它地区的腕足动物化石群如取样系数较高,一般都包含了从滨岸至潮下的几个化石群落的代表,是反映某种平均值的区域动物群。

再次,我们检索的时间范围为世,跨度为 8Ma 至 12Ma。由于世内各期的腕足动物群的组成有相当的差别,所以,当某个生物地理区内不同期的动物群在分布范围、组成上呈现一定的特殊性,那么,这些动物群就自然而然地被分配到相近的枝系中。例如船山世包括 2 个期,而目前已报道的特提斯区隆林期晚期的腕足动物群,都代表潮下钙质软泥基底群落,而明显不同于船山世紫松期的腕足动物化石群,它们自然而然地都出现在一个枝系中。

还有,区域动物群的研究史,往往也反映出强烈的地域特征。北美二叠纪腕足动物群的分类系统的独立性较强,较少沿用欧、亚的属种名,至 Cooper 和 Grant 描述的 West Texas 二叠纪腕足动物群达到巅峰,大量可以归入已有欧亚的属种却被另定为新名。北美的腕足动物群在分枝图中始终形成一个特殊的组,与这种“专著效应”很有关系。

4 二叠纪腕足动物地理区系

4.1 船山世大冰期的腕足动物区系

由于气候分带明显,船山世腕足动物可分出冈瓦纳大区、特提斯大区、北方大区和美洲大区,其中,特提斯大区与北方大区的联系明显大于冈瓦纳大区。最突出的特点是沿冈瓦纳古陆边缘发育了以 *Stepanoviella*, *Bandopproductus* 等线纹长身贝类占优势的腕足动物群。其次,船山世特提斯大区的范围特别宽,生物区之间的差别不大。华北、华南、塔里木、康滇、东南亚地块的腕足动物群之间的分异尤其不明显。同时在分枝图中,代表低纬度地区的高分异度群落的腕足动物化石明显被归为一组(G 组),包括广西隆林(12)、山西太原(14)、内蒙古达茂旗(36)、贵州晴隆、紫云(9、10)、新疆阿合奇(33)和吉林龙井(40)等,其相似率大于 35%。华北各地的滨岸低分异度群落则被归为另一个组(F 组),包括河南博爱(17)、河北磁县(19)、山东博山(18)、辽宁本溪(38)等地。另一方面,不同时期腕足动物群之间的区别也在分枝图中反映出来。隆林期的潮下碳酸盐岩软底质高分异度群落均被聚为一组(D 组),包括四川绵竹(8)、云南陆良(11)、广西宜山(13)和西藏芒康(1)。以上这些因素虽对聚类的结果产生影响,但影响所及局限于大区内或区与区之间的界线。

插图 3 船山世腕足动物群聚类分析分枝图

Dendrograph of Cluster analysisi on Chuanshanian brachiopods

4.1.1 冈瓦纳大区

在分枝图上均落在 B 组,与其它大区间相似率为 8.17%。该大区除包括了澳大利亚与新西兰的全部分布点外还包括有阿富汗 Wardak (64)、帕米尔(87)、伊朗厄尔布士山(62)、西藏日土(2)、中印边界的 Arunachal(61)、帝汶岛(12)等地区。基本上分布于二叠纪南半球高纬度地区。仅伊朗 Elburz 的化石群因分类鉴定有误,以致古动物区系的归属颇成问题。本大区明显地分为 2 个区。澳新区(Austrazean Province),分布在 B 组的一侧,由澳大利亚东部 Yarrol 盆地(66)、波温盆地(67, 70, 71)、昆士兰(68)、塔斯马尼亚岛(76)和新西兰(77)组成。澳大利亚西部的化石群,分布在 B 组轴部,由澳大利亚 Canning 盆地(73、75)、Perth 盆地(74)和 Canarvon 盆地(72)组成。分布在 B 组另一侧的有伊朗厄尔布士山(62)、阿富汗 Wardak (64)、帕米尔(87)、西藏日土(2)、中印边界的 Arunachal (61)和帝汶岛(52)等地,与澳大利亚西部十分接近,形成冈瓦纳古陆北部边缘区(Perigondwana Province)的不同小区:西澳小区和西启莫里小区。还有如西藏定日(5)、林周(4)和泰国 Komuk 岛(54)处在 A 组的外侧,实际上也属于冈瓦纳北部边缘区的一个小区——东启莫里区。

船山世的冰碛岩和冰海相沉积广布于非洲、澳大利亚、印度和南美洲等地。在该区外围发育了冷水型动物群。特征属有 *Stepanoviella*, *Bandoproductus*, *Arctitreta*, *Strophalosia*, *Trigonotreta* 和 *Tomiopsis* 等。其中,澳新区仅包括澳大利亚东部和新西兰。Archbold (1983)称之为澳新区(Austrazean Province),并指出东澳大利亚与新西兰的相似程度很高,并反映在种一级上。

冈瓦纳北部边缘区(Perigondwana Province)包括澳大利亚西部、印度北部、喜马拉雅、拉萨地块、帕米尔、滇缅马地块、伊利安、以及南美的西部,范围较广,大体与纬度带平行。Archbold (1983)曾主张将南美西部独立划分为一区。由于该区研究成果少,已报道的腕足动物属种单调,仅在阿根廷产 3 个科 3 个属的腕足动物化石,因此难以详细划分,以暂归为冈瓦纳边缘区的一个小区——南美小区为宜。

伊朗北 Elburz 山脉 Geirud 组的腕足动物化石经 Sestini (1966)描述,有 *Taeniothaerus*, *Stepanoviella* 和 *Pseudosyringothyris* 等,按化石名单应与克什米尔地区 Agglomeratic 灰岩腕足动物群和澳大利亚西部早二叠世腕足动物群一致。而据金玉、朱自力于 1994 年在该地区重新采集的结果来看,它们应分别鉴定为 *Juressania*, *Linoproductus* 和 *Spirifer* 等特提斯区常见化石。

含砾泥岩在泰国南部早二叠世地层中广泛分布。泰国南部 Komuk 岛和 Kophiphi 岛产于含砾泥岩中的腕足动物化石群,包含一些常见于高纬度区的分子,因此 Waterhouse (1982)认为应与冈瓦纳大区 Asselian 阶冰海相中常见的动物群相近。特征属有 *Cancrinelloide*, *Arctitreta* 等,它们也常见于北极区二叠纪动物群中。

喜马拉雅地区早二叠世腕足动物群以 *Ambikella*, *Taeniothaerus*, *Cyrtella*, *Reticularia*, 和 *Wyndhamia* 等属为特征。印度半岛 Rajasthan 下二叠统 Asselian 阶 Bap 组的 6 种腕足动物化石被 Waterhouse 和 Rao (1989)描述过,其分异度很低,并与双壳类 *Eurydesma* 共生。西帝汶岛 Maubisse 组的腕足动物化石属于 Sakmarian 期(Archbold and Barkham, 1989),含 *Callytharra* 和 *Elivina* 等,与西澳大利亚 Carnarvon 盆地 Callytharra 组的生物群非常相似,自然也属于冈瓦纳边缘区。此外,在阿曼也曾发现 Sakmarian 阶的腕足动物化石,并与澳大

利亚西部的相似。

4.1.2 特提斯大区

在聚类分析的分枝图中,包括 D、F、G、H 组。这一类型的腕足动物分布在华南、华北、塔里木、东南亚、西欧、西北亚等位于中低纬度地区。特提斯大区与其他两大区界线明显,但其内部各生物区之间的界线却很难确定。从分枝图上仅见华北地块的腕足动物群相似性很高(F 组),因此将其划分为华北腕足动物区。该区还包括 G 组的山西太原(14)、内蒙古达茂旗(36)和吉林龙井(40)等地区。东特提斯区主要由 D 组和 G 组的一部分地点组成,包括华南和东南亚,还有四川绵竹(7)、云南陆良(11)、广西宜山(13)和西藏芒康(1)的隆林期腕足动物群。西特提斯区包括 H 组的意大利 Dolomites(78)、南斯拉夫 Julian Alps(79)、奥地利 Garnic Alps 和伊朗阿巴德(63)等地区。还包括塔里木南缘的且末(26)、皮山(27),北缘的柯坪(32)及西昆仑(65)等。值得注意的是玻利维亚和秘鲁的两个地点的化石群(94、95)与内蒙古阿拉善右旗(35)的相似率高达 42%;日本四国、广岛、泰国 Wangsaphung 的相似率达 35%。这些地区实际上都散布在特提斯大区南缘和北缘,分别形成特提斯大区与相邻大区之间的渐次过渡类型,但被聚类分析法勉强分配给不同的大区。

(1) 华北区(N· China Province)

华北区包括的范围有华北、吉林中部和内蒙古准格尔等地区,船山世紫松期腕足动物群以 *Choristites*, *Dictyoclostus*, *Echinoconchus*, *Buxtonia*, *Martinia* 和 *Punctospirifer* 等属最为常见。山西太原紫松期太原组腕足动物群共有 64 个属,分异度很高,其中 20 个属也是华南区的主要的分子,在聚类分析分枝图中与华南的紫云、普安、隆林等地的化石群一起被归到 G 组,说明华南区和华北区应当是十分接近的动物区系。此外,吉林龙井山秀岭组和内蒙古达茂旗紫松期的腕足动物群也与华北地区太原组高分异度的腕足动物群一致。而分布在河南博爱、安阳、山西太原、平定、山东博山、河北唐山、辽宁本溪、复县、内蒙古准格尔等地的低分异度化石群,主要反映了滨岸群落的特征。当然,华北本土以低分异度群落为主的腕足动物群,与内蒙古、吉林高分异度群落为主的腕足动物群,应进一步归纳为两个独立的小区。

(2) 东特提斯区(E· Tethyan Province)

包括华南、东南亚以及三江地区。华南船山世的腕足动物群主要分布在贵州晴隆、紫云、广西隆林、宜山、陕西镇安、四川绵竹和云南陆良等地,集中在西南部。西藏芒康早二叠世里查群的属种组成与广西宜山、云南陆良和四川绵竹梁山组的一致。泰国北部早二叠世生物群为 Yanagida(1967)所描述,并命名为 Thum Nam Maholan 生物群,其中的腕足动物如 *Chaoiella*, *Choristites* 和 *Reticulatia* 等均为典型的特提斯大区分子。Yanagida 还指出该生物群与 Mansuy(1908, 1912, 1916, 1919)描述的采于老挝的二叠纪腕足动物化石群的一致性。

(3) 西特提斯区(W· Tethyan Province)

西特提斯区的化石产地较少,主要包括意大利北部和斯洛文尼亚地区。意大利南阿尔卑斯早二叠世 Trogkfel 灰岩(Sakmarian—Artinskian 期)广泛发育生物层灰岩,含丰富的动物化石(Italian IGCP 203 Group, 1986)。腕足动物化石有 *Enteleles*, *Echinoconchus*, *Martinia* 等东特提斯区较常见的分子。西特提斯区腕足动物群的分异度不如东特提斯的高,并以世界性分子居多。

4.1.3 北方大区

北方大区位于二叠纪北半球的高纬度区,包括外贝加尔湖区、乌拉尔、俄罗斯地台以及北极海地区。腕足动物群的分异度均较低。此大区腕足动物化石群分布在C组和E组,与特提斯大区的相似性统计结果为11.54%。

北极区(C组)主要包括俄罗斯新地岛(82、83)、泰米尔西部(84)、泰米尔东部(85)、加拿大北极群岛(45)、育空地区(144)等环绕二叠纪北极圈的地区。史光荣等(1993b)认为“在Assellian阶西伯利亚东北和育空地区属于一个区,但育空地区所处的纬度可能低于克里木(Kolyma)和西伯利亚,其根据是育空地区有一类和产一些仅发育于德克萨斯西部的腕足动物属。另一方面,Ustritsuy(1961)和Bambach(1990)均认为育空-阿拉斯加的腕足动物群可以另立一个区。

乌拉尔-蒙古区(E组及C组的一部分)由中国甘肃北山(21)、安西(23)、肃北(22)、酒泉(25)、内蒙古阿拉善(34)、新疆库鲁克塔克(31)、乌克兰(92)、中乌拉尔(88)、北乌拉尔(81)、凯宁(91)、加拿大温哥华(42)等地组成,位于二叠纪北半球高纬度地区。乌拉尔-蒙古区包括内蒙古北部、甘肃北部、蒙古以及俄罗斯乌拉尔。其南缘大致与纬度平行。显然,本区的化石群又可分为乌拉尔小区和北山小区。乌拉尔早二叠世礁灰岩中产有丰富的腕足类,包括 *Kochiprproductus porrectus*, *Waagengoncha irginae* 以及 *Dielasma elongothus*, *Yakovlevia* 等北方大区常见的分子,而与特提斯大区的礁相和近礁相腕足动物群颇为不同。值得注意的是加拿大温哥华岛的中部,产有典型北方大区腕足动物群,包括 *Kochiprproductus*, *Echinoconchus*, *Horridonia*, *Antiquitonia*, *Neospirifer*, *Laevicamera* 和 *Spiriferella* (Yole, 1963)等。与北极区比较,乌拉尔-蒙古区腕足动物群的分异度稍高。属于冈瓦纳边缘区的几个地点,包括克什米尔 Vihiplain(56)、缅甸禅邦地区(57)、泰国 Ko Yao Noi(55)和马来西亚 Perak(51)之所以出现在C组,主要是受两极分布的影响。

4.1.4 美洲大区北美格兰德地区(Grandian Province)和科迪勒拉区(Cordilleran Province)

北美大区出现在分歧图的A组,包括美国德克萨斯州西部(41)、内华达州的 Las Vegas(46)、Ely(42),以及危地马拉 Huehuetenango(93)等地区。这些化石群的组成很接近,在聚类分析中被首批划分出来。

4.2 栖霞世泛大陆形成时期腕足动物区系格局

泛大陆的形成使腕足动物区系格局发生显著变化,温度带的控制作用减弱,而地理的阻碍和沟通作用对动物区系的影响明显增强。在泛大陆周缘陆棚海区繁盛的腕足动物群与船山世的十分接近,呈现出明显的继承性。石燕贝类的 *Spiriferella*, *Neospirifer*, *Syringothyris* 及其亲近属,长身贝类波斯通贝科的 *Kochiprproductus* 和 *Taniiothaerus* 等大量出现。不仅发育遍布泛大陆边缘陆棚海的科属,而且共同拥有一系列共通的种和种群(speices groups)。Dunbar(1995)曾图示分别产于盐岭和格陵兰而形态一致的 *Neospirifer* 属的标本。此外,还可以从北美、澳大利亚、喜马拉雅、我国内蒙古、蒙古、西伯利亚、格陵兰等地腕足动物化石群中确定几乎完全一致的 *Spiriferella* 和管孔贝类标本。更有趣的是,这类石燕贝化石群的保存状况也一致,往往都保存饱经磨蚀的腹壳(Grant, 1976)。另一方面,在特提斯大区的远岸岛状陆棚海区,这些属种在船山世后即全部消失,而出现了全新的地方性类群,如群山贝类、正房贝类、二叠贝类、小戟贝类等等。这些都表明泛大陆边缘陆棚海的腕足动物群彼此沟通,而特提斯大区相对孤立和闭塞。

插图 5 栖霞世腕足动物群聚类分析分枝图

Dendrograph of cluster analysis of Chihstian brachiopods

4.2.1 冈瓦纳大区

冈瓦纳大区的腕足动物分配在 A、D、E 3 组。其中 A 组由新西兰 Takitimu 山(48)、纳尔逊西部(49)、澳大利亚新南威尔士(47)、波温盆地(47)、昆士兰雅罗尔盆地(44)等地组成,代表了南半球高纬度温凉气候带动物群,称其为澳新动物区系(Austrazean)。其边界与船山世的澳新区一致。

E 组包括澳大利亚 Carnarvon 盆地(45)、Canning 盆地(46)、巴基斯坦盐岭(36)、帝汶岛(42)、西藏定日(3)、以及智利 Comquimbo 等地,这些地点集中分布在二叠纪南半球高纬度地区,位于澳新腕足动物区系之北,仍为冈瓦纳北部边缘区。智利的另一产地 Comquimbo (57)并未包括在 F 组,而在 G 组出现。显然,这是受两极分布的影响所致。

D 组由泰国 Phangngan(35)、Rat Buri(36)、Komuk(34)、Bankao(37)、印度尼西亚 Iran Jaya(33)组成,主要分布在东南亚地区。此时的冈瓦纳北部边缘,似乎已开始裂解,形成启莫里区小板块群,这些海域的腕足动物群与冈瓦纳北缘区已有所不同。此区还应包括阿拉伯东南部(41),该地区也因为两极分布的影响而被分配到 E 组。

自阿丁斯克期之后,由于冈瓦纳北部边缘区的环境发生根本性变化,一方面是气候转暖,冰川融化,出现广泛的海侵,另一方面冈瓦纳北缘出现裂陷,形成迅速向北漂移的小板块群,使海洋动物区系进一步分化。

澳新区的范围与船山世相同。实际上本区的特征腕足动物属一直持续到茅口世末。从船山世延续到茅口世末,动物群总的面貌变化不大。

冈瓦纳边缘区二叠纪海相沉积主要集中在 Carnarvon 盆地、Canning 盆地和 Perth 盆地,腕足动物群以扭面贝类(stropholosiids)和线纹石燕贝类为主。与之相近的有帝汶岛和盐岭的同期腕足动物群。后者与东澳大利亚的腕足动物群明显不同(Coleman, 1957)。此区从栖霞世开始逐渐过渡为亚热带温暖气候(Dickins, 1978)。

启莫里区(Cimmerian Province)呈东西向伸展,包括新几内亚、拉萨地块、中南半岛西部。位于冈瓦纳边缘区之北,并约略与纬度线平行。Archbold(1983)在分析冈瓦纳区动物地理区系时划分出范围大致相同的启莫里区。本区在栖霞世已呈现较温暖的气候,由于 Artinskian 期后全球气候的转暖和本区所包括的地块迅速向北飘移。

对泰国南部 Rat Buri 灰岩的腕足动物群的古地理位置曾有多种不同的解释(Grant, 1976; Waterhouse, 1982; Archbold *et al.*, 1982)。Grant(1976)认为此区当时位于热带,其他学者认为中南半岛西部属于冈瓦纳大区的北缘,虽然其中并无典型的冈瓦纳区分子,如 *Taeniothaerus*, *Punctocyrtella* 等。

新几内亚二叠纪腕足动物化石群由 Archbold(1981)作了重新鉴定。他认为在整个二叠纪,新几内亚的地理位置与泰国接近,生物群与泰国南部、帝汶岛、西澳大利亚 Upper Byro 组下部的腕足动物群很相似;澳大利亚和新几内亚与东南亚地区之间是广阔的特提斯海。

孙东立(1991)在讨论西藏革吉二叠纪栖霞世腕足动物群生物地理区系的意义时指出,该区二叠纪腕足动物群具有冈瓦纳型冷水动物群和特提斯型暖水动物群过渡性质。阿丁斯克期晚期的动物群既有特提斯区常见的 *Orthotichia jiangxiensis*, *O. morganiana*, *Juresania*, *Leptodus* 及北美热带生物区类型的 *Dasyaria*; 也有属于冈瓦纳相冷水型分子 *Cres-sispirifer*, *Neospirifer* 等。

4.2.2 特提斯大区

在分枝图中属于 C 组,与其它大区的相似率为 15%。此大区包括华南、柬埔寨西部(32)、西藏日土(1)、伊朗阿巴德(39)、新疆垺坪(18)、阿合奇(19)、甘肃肃北(14)、内蒙古扎赉特旗(24)。这些地区之间的相似性较高,均大于 35%。不过,考虑到一些特征属的分布,东、西特提斯区仍有一定差别。东特提斯占优势的地方性分子,如群山贝类等,并没有向西延伸至塔里木地块南缘及其以西地区。

西藏日土栖霞世曲地组的腕足动物群展示了冈瓦纳大区与特提斯大区的交错性。在该地的高能生物屑泥粒岩中保存以 *Costiferina* 等占优势的启莫里区腕足动物化石群,而厚层生物碎屑粒泥岩中则是以 *Orthotichia chekiangensis* 等占优势的西特提斯区腕足动物化石群(Jin, 1985)。在这里,区系之间的差别转化为群落的交替。类似的情形也出现北方大区边缘的扎赉特旗(24),北方型腕足动物群见于含钙质碎屑岩相中,而特提斯型腕足动物群出现在厚层生物碎屑灰岩中。

4.2.3 北方大区

F 组和 G 组的腕足动物群均属于此大区,分布在二叠纪北半球中、高纬度带。其中 F 组由加拿大北极群岛(27)、斯匹斯卑尔根(28)、内蒙古西乌旗(20)、东乌旗(21)、克什克腾旗(20)、中乌拉尔(54)组成。前两个地点以及 G 组的俄罗斯 Omolon 地区(52)处在原北极区范围内。其它地点以及 G 组的甘肃安西(15)、新疆库鲁克塔克(17)、蒙古东南(11),分布在北半球中纬度的古陆东缘海区,相当于乌拉尔-蒙古区。此外,日本的北上山(30)和锅山(31)虽然不包含在 F 组和 G 组,却与这两个组共处在同一大组,表现出明显的北方大区的亲缘性,因此也将其归入北方大区乌拉尔-蒙古区。至于 G 组的西藏吉隆(4)及新疆叶城(16)的取样指数仅为 0.3,不能反映其真实的区系特点。

我国北部边缘地区除北山地区外,均无罗甸期腕足动物化石群;但到了详播期,在内蒙古苏尼特右旗、哲斯地区、科尔沁右翼前旗、扎赉特旗均发育有北方型的腕足动物群。如前面所述,在内蒙古中、东北部也发现了北方型和特提斯型腕足动物群交替出现在不同沉积相中,这种交替地带似呈带状分布。李莉和谷峰(1984)认为中朝地块和西伯利亚地块之间的海相沉积层可划分为内蒙古-吉林亚区(或称南部亚区)、北山-内蒙古-兴安亚区(或称北部亚区)。南部亚区以特提斯型为主并混有北方型分子,北部亚区以北方型动物群为主体,其界线沿西拉木伦一带,向东延至吉林舒兰、黑龙江穆棱和苏联远东地区。

北极区船山世和栖霞世的腕足动物群的属种区别不大,说明该区的腕足动物演化速度很慢。育空地区的腕足动物群含有 *Kochiproductus*, *Waagenoconcha*, *Muirwoodia*, *Stenosisma*, *Rhynchopora*, *Spiriferella* 等,而与加拿大北极半岛的一致(Harker and Thorsteinsson, 1960)。

4.2.4 北美大区

此区的腕足动物被归为 B 组,包括美国德克萨斯西部(25)、内华达州(26)、危地马拉 Huehuetenanga(56)等,均分布在美洲西部低纬度地区。此区与其它大区的相似率仅为 0.9%,表现出很强的独立性。

4.3 茅口世的高水位期腕足动物区系

从隆林期开始的海侵,到茅口世上升至整个二叠纪旋回的高海平面期。全球海相沉积空

前发育,高水位时期的加积作用,使生物礁和生物滩遍及低纬度区,并使地形起伏加剧,环境复杂化。相应地海洋动物群进入最繁盛多样的时期,并出现一系列地方性类群。因此,茅口世的腕足动物区系分异更为显著。聚类分析的结果确切地反映出这种区分型式。同时,泛大陆和泛大洋的古地理分布格局基本未变,广布于泛大陆周缘陆棚海的腕足动物群与远岸群岛状陆棚海的特提斯型腕足动物群的分化更加显著。

4.3.1 冈瓦纳大区

茅口世聚类分析图中,A组由澳大利亚波温盆地(51)、新南威尔士(52、53)、塔斯马尼亚(54)以及新西兰 Takitimu 山、纳尔逊西部组成,属于澳新区。范围与船山世、栖霞世基本一致,为二叠纪南半球高纬度地区,此区与其它区的相似率仅为 5%,可见其组成相当独特。包括在 G 大组内的 F 组主要由西藏定日(2)、聂拉木(3)、吉隆(4)、锡金北部(46)组成,属于冈瓦纳大陆北部边缘区。D 组包括盐岭(44)、尼泊尔 Dolpo(45)、帕米尔(65)、意大利西西里(58)、突尼斯(57)等。除 Dolpo 外,均系位于冈瓦纳大陆北侧裂陷带或其边缘的动物群。

茅口世的海侵使冈瓦纳大陆北缘的陆棚浅海扩大,腕足动物化石遍布各地。在近岸区,如锡金北部,腕足动物群极单调,主要有 *Marginifera himalayensis*, *Neospirifer moosakhailensis* 和 *Spiriferella rajah* 等。这些属种在内陆棚区也很常见,但后者分异度增加。如在珠穆朗玛峰北坡,二叠纪腕足动物化石至少包括具有 *Costiferina* 和 *Taeniotaerus* 等的高能浅滩群落,含有 *Multispina*, *Calliomarginatia* 和 *Fusispirifer* 等属的低能泥底群落以及以 *Chonetella* 组合为代表的常见于生物层的高分异度生物层群落(Jin, 1985)。

随着冈瓦纳北缘裂陷带的扩展,一系列近礁相腕足动物化石群陆续出现在自帝汶岛至突尼斯之间的狭长地带。它们或者是深海沉积和礁相化石群交替出现,如西西里的灰岩腕足动物化石群,不过绝大多数化石群见于外来体中,如西藏奇底宗灰岩、拉赛拉灰岩、希腊 Khios 岛等等,很可能是深海区古海山特有的沉积和动物群。

4.3.2 特提斯大区

与栖霞世不同,茅口世特提斯大区明显区分为东特提斯区和西特提斯区。东特提斯区的化石群很多,包括华南的许多地点以及青海天峻(19)、玛多(21)等地,形成 B 组的主体。西特提斯的化石群较少,只有伊朗 Abadeh 地区(48)和外高加索(67)两处。特提斯大区与其它区的相似率为 15%。

贝体巨大的隐石燕类 *Cryptospirifer* 在中国南方出现较早,见于茅口世早期的五十三梯组,在伊朗的中部、外高加索、土耳其中部和云南保山则出现在茅口世晚期,十分富集。在华南,隐石燕类的属种较多,而在其它地区仅有光面类型。*Cryptospirifer* 类和 *Vediproductus* 等仅在华南至土耳其一带出现,说明这些小地块有一定的联系,构成了一个独特的腕足动物区系,而与特提斯大区的北带之间则有广海隔离,因而在亚德利亚海、北高加索、帕米尔北带至祁连山一带并无隐石燕类。

4.3.3 北方大区

H 大组内除 F 组、G 组外均为划归北方大区的化石群,与其它区的相似率为 15%。加拿大阿克塞尔黑伯格岛(38)、俄罗斯提曼地区(68)、斯匹斯卑尔根(40)、格陵兰(39)组成的一个分支代表了北极区。其它地区包括内蒙古西乌珠穆沁旗(23)、东乌珠穆沁旗(24)、克什克腾旗(26)、达尔罕茂明安联合旗(22)、扎赉特旗(28)、科尔沁右翼前旗(27)、苏尼特旗(25)、吉林龙井(29)、永吉(30)、黑龙江五常(31)、阿城(32)、铁力(33)以及日本阿武隈山

(42)和蒙古东南部(64)都分布在二叠纪北半球中高纬度地区,被划分为乌拉尔-蒙古区。

C组包括英国 York⁽⁵⁹⁾、Durham⁽⁶⁰⁾、德国 Kassel⁽⁶¹⁾、俄罗斯波罗的海沿岸⁽⁶⁹⁾,为著名的镁灰海(Zechstein Sea)形成初期出现的独立腕足动物区系。英国 South York 主要是碳酸盐岩台地相、Durham 是浅海礁相(Pattison, Smith and Warrington, 1973),腕足动物属种分别为9科12属和15科19属。德国 Kassel 东部的腕足动物化石,伴生有苔藓虫、腹足类、双壳类和植物化石等,腕足动物共有12科12属,可能是一个经过搬运的埋藏群。虽然生态环境和埋藏条件各异,然而属种组成大体一致。*Horridonia* 等北方大区的典型类型的存在,说明镁灰海与北极海曾经沟通。

乌拉尔-蒙古区北部边缘地带腕足动物群混有大量特提斯型分子。田泽纯一(1991, 1992)将其归入内蒙古-日本过渡带。其地理位置分别与李莉等(1984)所指的内蒙-吉林亚区、北山-内蒙-兴安亚区相同。

北极区的范围没有发生变化,包括加拿大北极群岛、格陵兰东部、斯匹斯卑尔根以及俄罗斯 Omolon 地区,其特点是低分异度、地方性类型缺乏,极大部分是世界性科属。*Horridonia* 类十分发育和腕足动物的壳体特厚是本区的重要特征。

4.3.4 北美大区

美国俄勒冈⁽³⁵⁾、墨西哥 Sonora⁽³⁶⁾和加利福尼亚的一些地体中的腕足动物群均出现在G组,属于美洲西海岸的特提斯型动物群。这些腕足动物化石产地非常准确地被聚类在一起,说明该区的地方性特别显著。值得注意的是这些化石群在分枝图上,都表现与北方大区具有密切的关系。E组包括内华达州⁽³⁷⁾、德克萨斯州西部⁽³⁴⁾和委内瑞拉⁽⁷⁰⁾,继续保持着北美大区的特点。

4.4 乐平世残留陆棚海腕足动物区系

乐平世腕足动物化石群共40个,其取样指数均很低,超过0.3的仅有14个点。不过指数较低的主要原因并非由于采样不充分,而是由于世界性分子减少、地方性分子增多所致,多数地点难以采到足够数量的世界性分子。

乐平世分枝图的形态非常特殊,其间的相似性逐渐增高,以至达到50%以上的小组占一半以上。A组最为独立,与其它组的相似系数仅为9%,包括尼泊尔 Dolpo⁽³⁰⁾和 Manang⁽³¹⁾、帝汶岛⁽²⁶⁾、克什米尔 Vihiplain⁽²⁹⁾、澳大利亚 Canning 盆地⁽³⁴⁾、新西兰 Takitimu 山⁽³⁵⁾和纳尔逊⁽³⁶⁾等地,分别属于冈瓦纳边缘区和澳新区。

C组均为华南的腕足动物化石群,彼此间相似率非常高,总体水平大于30%,说明华南区内的腕足动物互相沟通,并无重要隔障。B组未聚集成独立的一组。此组与华夏区的相似性较高,实际上包括处在西特提斯区的南阿尔卑斯、外高加索⁽⁴²⁾、伊朗 Elburz⁽³²⁾和 Abadeh⁽³³⁾、匈牙利 Bukk 山⁽⁴⁰⁾、帕米尔⁽⁴¹⁾和我国格尔木⁽¹⁹⁾、天峻⁽¹⁸⁾、西藏芒康⁽¹⁾等地。其它属于东南亚的化石群,如泰国 Ban Pan Kho⁽²⁷⁰⁾、柬埔寨⁽²³⁾等地,与前者有相当密切的联系。

4.4.1 特提斯大区

乐平世腕足动物群以特提斯大区最发育,范围很广。乐平世海相层在华南非常发育,形成了一个较为适宜腕足动物生活的环境。华南区腕足动物群以 *Enteletes*, *Licharewiella*, *Perigeyerella*, *Waagenites*, *Edriosteges*, *Haydenella*, *Oldhamina*等较重要。廖卓庭和孟逢源