

# 晚二叠世长兴期—三叠纪腕足动物 类群组成和纬度分布及演变\*

柯妍<sup>1)</sup> 张华<sup>2)</sup> 侯旭东<sup>3)</sup> 曾勇<sup>1)</sup>

1) 中国矿业大学资源与地球科学学院, 江苏徐州 221116, jojokkk\_19@163.com;

2) 中国科学院南京地质古生物研究所, 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008;

3) 中国科学院南京地质古生物研究所, 资源地层学与古地理学重点实验室, 南京 210008

**摘要** 文中通过对晚二叠世长兴期(Changhsingian)至晚三叠世瑞替期(Rhaetian)全球 1 421 个化石点采集到的 9 934 条腕足动物化石数据分成九个期进行统计分析, 总结出腕足动物随时空分布变化的基本模式。从腕足动物类群的构成上来看, 晚二叠世长兴期长身贝目分子占全球总属数 44%, 占据绝对的主导地位, 其次为占 14% 的石燕目, 另外 7 目均不超过 10%。经过二叠纪末生物大灭绝事件, 长身贝目、直形贝目和正形贝目到早三叠世蒂纳尔亚期(Dienerian)完全消失, 而小嘴贝目、准石燕目、穿孔贝目和无窗贝目在早三叠世奥伦尼克期(Olenekian)之后开始逐渐恢复, 共同成为三叠纪中后期腕足动物的主要组成分子。从纬度分布上来看, 晚二叠世长兴期, 腕足动物主要分布于北纬 40°到南纬 80°之间, 而科级分异度最高的区域则主要位于北纬 0—40°和南纬 3°—60°; 二叠纪末大灭绝事件后, 早三叠世格里斯巴赫亚期(Griesbachian)的腕足动物残存于北纬 0—40°和南纬 50°—60°区间内, 到蒂纳尔亚期仅在北纬 0—40°范围内有极少量腕足动物记录, 奥伦尼克期腕足动物开始恢复也是从北纬 0—40°和南纬 50°—60°逐渐向两侧扩大, 到晚三叠世几乎遍布全球。

**关键词** 晚二叠世长兴期 三叠纪 腕足动物 纬度分布

## 1 前言

晚二叠世长兴期(Changhsingian)至晚三叠世瑞替期(Rhaetian), 地球发生了一系列重大事件, 全球的地质、地理和生态环境以及生物群面貌都发生了巨大的改变: 泛大陆从聚合状态转入裂解阶段(Blakey, 2008; Boucot *et al.*, 2009; Muttoni *et al.*, 2009; Veevers, 2013); 而生物界在二叠纪—三叠纪之交, 遭受了地质历史时期最大的生物灭绝事件后的萧条期后, 进入了长期的生物复苏和辐射时期(Erwin, 1996, 2006; Erwin *et al.*, 2002; Shen *et al.*, 2011; Song *et al.*, 2011; Chen and Benton, 2012); 古气候方面, 石炭纪—早二叠世的冰室效应阶段结束后逐渐进入温室效应阶段, 而三叠纪则进入了一个前所未有的高温期(Joachimski *et al.*, 2012; Sun *et al.*, 2012; Chen *et al.*, 2013; Romano *et al.*,

2013; Chen *et al.*, 2016), 受此影响, 海洋底栖腕足动物在此期间发生了明显的属种更替(Shen and Shi, 1996, 2002; Chen *et al.*, 2005, 2006; Shen *et al.*, 2006; Clapham *et al.*, 2009)。晚二叠世长兴期, 腕足动物的属种多样性达到了二叠纪的巅峰, 共计 214 属。以长身贝目(Productida)分子为主, 另外还有石燕目(Spiriferida)、直形贝目(Orthotetida)、小嘴贝目(Rhynchonellida)、穿孔贝目(Terebratulida)、准石燕目(Spiriferinida)、无窗贝目(Athyridida)、正形贝目(Orthida)和舌形贝目(Lingulida), 共计 9 目。在二叠纪末的大灭绝事件后, 三叠纪腕足动物则以小嘴贝目、准石燕目、穿孔贝目和无窗贝目分子为主, 还包括新出现的分类单元鞘壳贝目(Thecideida)。探寻腕足动物群面貌及其纬度分布的演化正是本文的主要研究内容。

收稿日期: 2018-01-18

\* 国家自然科学基金(41290260, 41273081, 41202004)和中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDB18000000)联合资助。

2 研究区和研究范围

本文研究的范围包括晚二叠世长兴期至晚三叠

世瑞替期,共跨越 8 个期,5 千 3 百万年(插图 1)。本文已记录的晚二叠世长兴期和三叠纪地层及腕足动物化石主要分布在中国华南和新西兰、中亚、东欧、西欧、西伯利亚、北美西部以及阿拉斯加等地。

系 System	统 Series	阶 Stage (Ma)	特提斯菊石 / 牙形石 Tethyan Ammonoites / Conodonts	西欧 West Europe (Fest-Burkhardt et al., 2015)	俄罗斯地台 Russia Platform (Zakharov et al., 2009)	北美地台 North America Platform (Embry, 1997)	中国 China (Lehrmann et al., 2015)	新西兰 New Zealand (Ogg, 2012)			
三叠系 Triassic	上三叠统 Upper Triassic	Jurassic	<i>Palaeoceras spela</i>	Hettangian	Shitukhe Fm	Hettangian	Badaowanian	Aratauran			
		201.3	<i>Choristoceras marsh</i> "Choristoceras" hauer <i>Cochloceras suessi</i>	Rhaetian	Rhaetian Khodz Fm	Rhaetian Modin Fm	Derilong Fm	Otapirian			
		208.5	<i>Metasibirites spinescens</i>	Sevatian	Perevozn Fm	Gabbs Fm	Tulongian	Qulong-gongba Fm	Warepan		
			<i>Sagenites quinquepunctatus</i>						Alaunian	Amba Fm	Otamitan
			<i>Halorites mace</i>								Lacinian
			<i>Mesohimavatites columbianu</i>								
			<i>Cyrtopurites bicrenatus</i>								
			<i>Juvavites magnus</i>								
		<i>Malayites paulkei</i>									
		<i>Guembelites jandianus</i>									
		227.0	<i>Anatropites spinosus</i>	Tuvalian	Safgorod Fm	Cane Spring Fm	Yazhiliangian	Zhamure Fm	Kaihikuan		
			<i>Tropites subbullatus</i>								
	<i>Tro. dilleri</i>										
	<i>Austrotrochyceras austriacum</i>		Julian	Kiparisovka Fm							
	<i>Trachyceras aonoides</i>										
	<i>Tra. aon</i>										
	<i>Daxatina canadensis</i>	Cordevolian									
	237.0	<i>Frankites regoledanus</i>	Longobardian	Traktornyj Fm	Smelser pass Mb	Ladinian	Falang Fm	Etalian			
		" <i>Protachyoceras</i> " <i>neimoyi</i>									
		<i>Pro. longobardicum</i>									
		" <i>Eoprotachyoceras</i> " <i>graeke</i>	Fassanian	Sputnik Fm			Home Station Mb				
		<i>Pro. margaritosu</i>									
		<i>Eoprotachyoceras curioni</i>									
	<i>Nevadites saecundensis</i>										
242.0	<i>Reitziites reitzi</i>	Illyrian	Karazin Fm	Fossil Hill Mb	Qingyuanian	Leikoupo Fm	Malakovian				
	<i>K. feiseoersensis</i>										
	<i>Paraceratites trinodosus</i>										
	<i>Schre. binodosus</i>	Peisonian									
	<i>Bajaf. balafonicus</i>										
	<i>Acro. imbricatus</i>										
<i>Nicomatites palmanti</i>	Bithyrian										
<i>Lendropites curasi</i>											
<i>Siberitropites mulleri</i>											
<i>Pseud. avari</i>	Aegean										
<i>Chiosella timorensis</i>											
247.2		<i>Neopopanoceras haugi-Flemingites Flemingianus</i> (8 zones)	Spathian	Zhitkov Fm	Virgin Mb	Cautuan	Jialingjiang Fm	Nelsonian			
	<i>Rohillites rohilli-Cioceras fissisellatum</i> (8 zones)	Schmidt Fm		Sinbad Mb							
	<i>Hindoceras parvus</i>	Tobizin Fm									
251.2	Induan	Dienerian	Lazurnaya Fm	Dinwoody Fm	Changlinglingian	Feixianguan Fm	Waititian				
								Griesbachian			
251.9	Changhsingian	Lopingian	Kapreevka Fm	Lopingian	Wuchihia pingian	Meishanian	Puruahuan				
								Bundandstein			
									Lopingian		
										Lopingian	
254.1	Wuchiaopingian	Lopingian	Lyudyanza Fm	Lopingian	Wuchiaopingian	Baoqingian					
							Lopingian				

插图 1 晚二叠世和三叠纪标准年代地层划分及区域年代地层对比,二叠纪地层主要参考 Shen 等(2013), 三叠纪地层参考 Balini 等(2010), Lucas(2010), Ogg(2012)和 Lehrmann 等(2015)。

Correlation of Upper Permian and Triassic stages and subdivision in different continental regions. Permian timescale is after Shen *et al.* (2013) and Triassic after Balini *et al.* (2010), Lucas (2010), Ogg (2012) and Lehrmann *et al.* (2015).

### 3 研究数据和方法

本文采用的数据,主要来自于图书馆以及在线电子资源中查找和下载的已公开发表的文献,并使用中国科学院南京地质古生物研究所张华所设计建立的腕足动物数据库(Brachiopod Database 1.1)作为数据录入及管理的平台,将具有清晰地层记录和分类描述的资料,以种出现为单条记录,逐一手动录入,建立了包括腕足动物分类、产地、层位、系统分类信息、地理位置和参考文献在内的腕足动物数据库。这一数据库包括全球晚二叠世长兴期和三叠纪 1 421 个化石点的腕足动物资料,共计 9 934 条出现记录,分属 2 458 种、482 属、105 科、11 目(柯妍、曾勇,2016)。

将这些数据按照产出层位和年代,划分为 9 个时期:晚二叠世长兴期(Changhsingian),早三叠世格里斯巴赫亚期(Griesbachian)、蒂纳尔亚期(Dienerian)和奥伦尼克期(Olenekian),中三叠世安尼期(Anisian)和拉丁期(Ladinian),晚三叠世卡尼期(Carnian)、诺利期(Norian)和瑞替期(Rhaetian);并将每个期的数据按照古纬度位置从南到北平均分为

18 个纬度带,以期了解晚二叠世长兴期到三叠纪末腕足动物随时空演变的规律。

### 4 晚二叠世长兴期和三叠纪腕足动物构成演变

由于无法获得全球所有甚至多数产地具体的标本数量信息,因此使用属级分类单元进行二元数据统计分析。统计结果表明,腕足动物在晚二叠世长兴期到三叠纪末经历了一个灭绝、残存、萧条、复苏-辐射、灭绝的过程,而与此同时,全球腕足动物的系统构成也在不断变化着(插图 2)。

晚二叠世长兴期腕足动物共计 214 属 57 科 9 目,其中长身贝目分子分异度最高占属数的 44%,其次是石燕目占 14%,直形贝目占 9%,这 3 目腕足动物将近占到全球总数的三分之二,小嘴贝目和穿孔贝目各占 8%,无窗贝目和准石燕目各占 6%,正形贝目和舌形贝目属种多样性较低,分别占 4%和 2%。在长兴期末期,这些腕足动物绝大多数灭绝了,仅有少数分子残存到早三叠世,直形贝目则全部没能越过二叠纪-三叠纪界线。

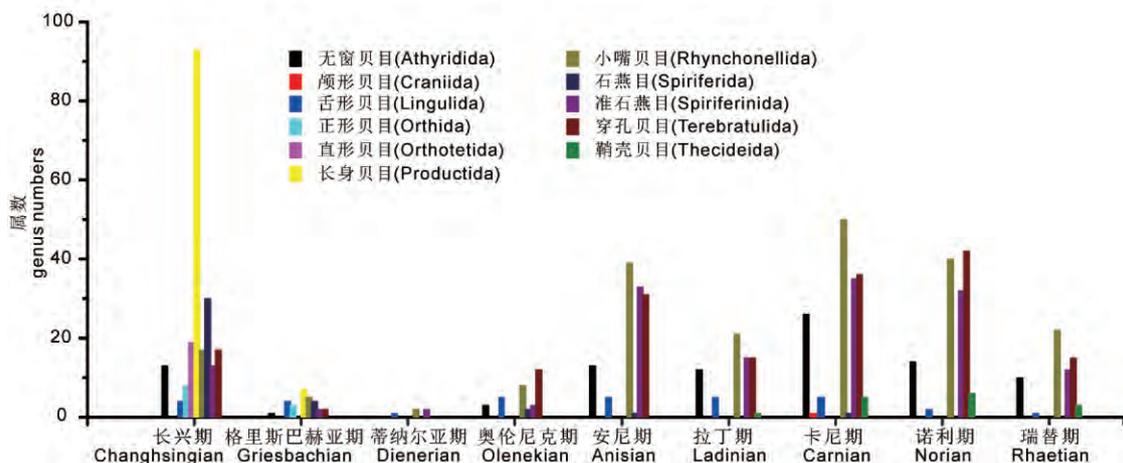


插图 2 晚二叠世长兴期和三叠纪各时期腕足动物记录的各个目的数量

Generic diversity pattern of all brachiopod orders from Changhsingian to Rhaetian.

二叠纪-三叠纪之交的大灭绝事件,给腕足动物带来了致命性的打击,二叠纪末腕足动物科灭绝率为 68%,属灭绝率达到 87%,具有灾变性质(柯妍、曾勇,2016)。早三叠世格里斯巴赫亚期腕足动物共计 28 属 18 科 8 目,其中有 21 属为从长兴期经历二叠末生物大灭绝事件延续下来的。这一时期腕足动物整体分异度较低,长身贝目分子分异度依然占全部属的 25%,小嘴贝目则上升到了 18%,石燕目的份额基本没有变化,和舌形贝目各占 14%,正形贝

目分子增加到了 11%,穿孔贝目和准石燕目各占 7%,无窗贝目则缩减到 4%。这些大灭绝后的残存分子很快灭绝,到蒂纳尔亚期时,腕足动物只有 5 属 4 科 3 目,分异度极低,仍处于二叠纪末大灭绝后的残存期,仅剩的小嘴贝目、准石燕目和舌形贝目所占份额分别为 40%、40%和 20%。根据华南地区的研究表明,相较于双壳类和腹足类,腕足动物在二叠纪末生物大灭绝事件后的萧条期更长,其复苏可能经过 5 百万年的时间(Erwin *et al.*, 2002; Lehrmann

et al., 2007)。奥伦尼克期时,腕足动物仍处于灾后萧条期,但腕足动物多样性却有了明显的回升,达到 33 属 18 科 6 目。其中已经不含二叠纪型的属种,腕足动物的整体面貌已与二叠纪截然不同,穿孔贝目跃升为分异度最高的分子,占到全部属的 36%,小嘴贝目也上升到了 24%,另外舌形贝目占 15%,仅这 3 目的分子,就占到奥伦尼克期腕足动物属数的四分之三,剩下的准石燕目和无窗贝目各占 9%,石燕目则仅有 6%。

来自中国华南地区的证据表明,晚二叠世长兴期到早三叠世印度期(Induan),腕足动物出现了显著的小型化趋势,腕足动物的个体变小,壳体变薄,壳饰弱化,使得腕足动物的比表面积增大,这是对当时水体深度增加、静水压力增大、水体含氧量减少和食物减少的不利环境的适应反馈。同时,腕足动物的壳宽变小、壳长增大、壳的长/宽比增大使得壳体变窄,减小水流带来的阻力从而增强活动性,这也有利于腕足动物在营养短缺的环境中获取食物。另外,伸展性强的纤毛环和具密集假疹的壳体,如折边贝(*Paryphella*)和特提斯戟贝(*Tethyochonetes*),都能增加腕足动物在不利环境中的捕食和呼吸(He et al., 2014, 2016)。一些无法适应环境转变的特化类型则被逐渐取代。

中三叠世安尼期(Anisian),腕足动物开始大量出现并很快得到复苏进入辐射期,全球腕足动物多样性显著上升,共有腕足类 122 属 43 科,分属于 6 目。小嘴贝目和准石燕目分子的多样性显著提高,分别占到总属数的 32%和 27%,这两目的分子即使在早三叠世蒂纳尔亚期腕足动物多样性极低时也占据较大比重,穿孔贝目则略有下降,占到 25%,它们占本期全部腕足动物的 85%,无窗贝目的份额变化不大,占到全部属的 11%,舌形贝目缩减到 4%,而石燕目分子则在这一时期急剧减少到不足 1%,且实际上只有单属单种的一个记录。拉丁期(Ladinian)全球腕足动物分类单元明显减少,共有腕足类 69 属 28 科 6 目,与安尼期相比科数减少超过了 1/3,属数减少了 43%(柯妍、曾勇, 2016)。但从整体上看,中三叠世全球并没有明显的灭绝事件,腕足动物处于相对稳定的复苏-辐射期,而造成拉丁期属种减少可能与建立过多安尼期地方性属种以及工作精度有关(孙东立、沈树忠, 2004)。拉丁期腕足动物中仍然是小嘴贝目、准石燕目和穿孔贝目占据主导地位,但所占份额均有所减少,无窗贝目和舌形贝目的份额均有所上升,分别占到本期总属数的 17%

和 7%。鞘壳贝目的分子虽然所占份额不多,仅 1%,但其为三叠纪首次出现。

晚三叠世期间,全球海域稳定扩大,世界广泛发育碳酸盐沉积,气候适宜,腕足动物进入稳定的发展辐射期,腕足动物的成种速率与规模显著增加。卡尼期共有腕足类 160 属 45 科 8 目,依然以小嘴贝目、准石燕目和穿孔贝目为主,且份额变化不大,分别占到全部属的 31%、22%和 23%。无窗贝目和舌形贝目所占份额继续缩小,分别为 16%和 3%。鞘壳贝目分子则较拉丁期有所增长,达到 3%。其余 3 目总共所占份额不足 2%,且多为仅有单属的单一未定种记录,仅在本期出现。诺利期共有腕足类 136 属 41 科 6 目,仍以小嘴贝目、准石燕目和穿孔贝目为主,小嘴贝目和准石燕目份额与卡尼期相差不大,分别为本期总属数的 29%和 24%,穿孔贝目则增长到了 31%。无窗贝目和舌形贝目仍然呈下降态势,各占 10%和 1%,鞘壳贝目分子则增长到了 4%。这一时期腕足动物的多样性达到了长兴期大灭绝以来的顶峰。经过了晚三叠世辐射高峰期,瑞替期腕足动物属种分异度明显下降,进入了三叠纪末的大灭绝期。瑞替期共有腕足类 63 属 31 科 6 目,腕足动物构成与诺利期大体上相同,小嘴贝目、准石燕目和穿孔贝目各占本期总属数的 35%、19%和 24%,小嘴贝目有所增加而其它两目减少。无窗贝目、鞘壳贝目和舌形贝目均有所增加,分别为 16%、5%和 2%。瑞替期可延至早侏罗世赫唐期的只有 14 属,灭绝率为 78%,总灭绝率为 9.8/Ma,仅次于晚二叠世长兴期末的大灭绝。三叠纪末的灭绝事件使得腕足动物群发生了实质性的变化,古生代类型强烈衰退和灭绝,退出了历史舞台。

## 5 晚二叠世长兴期和三叠纪腕足动物纬度分布和多样性演变

统计结果表明,晚二叠世长兴期,腕足动物主要分布于北纬 40°到南纬 80°之间,而科级分异度最高的区域则主要位于北纬 40°到南纬 60°之间;受二叠纪末生物大灭绝的影响,早三叠世腕足动物分布比较局限,中三叠世开始腕足动物分布区域逐渐扩散,到晚三叠世腕足动物分布则更为广泛,从北纬 90°到南纬 80°之间均有分布,而出现科最多的区域则主要位于北纬 60°与赤道之间(插图 3)。对不同纬度带的腕足动物科的多样性统计分析表明,晚二叠世长兴期和三叠纪的腕足动物丰度在不同古纬度

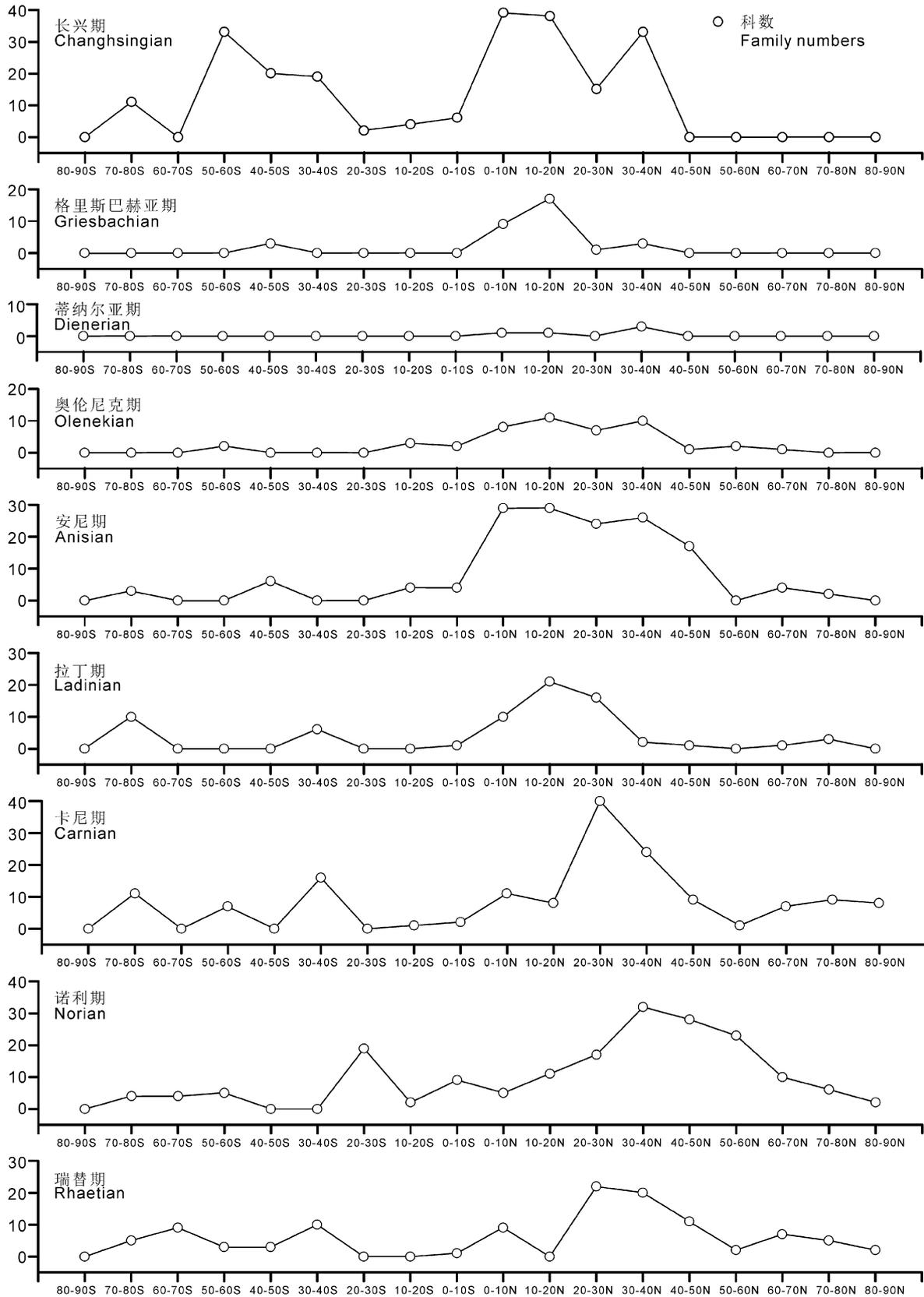


插图 3 晚二叠世长兴期和三叠纪腕足动物科纬度分布图

Palaeolatitude gradient of brachiopod families diversity during nine successive periods from Changhsingian to Rhaetian.

带之间有显著的差别,尤其多样性峰值的分布范围在研究期内发生了明显改变。

### 5.1 晚二叠世长兴期腕足动物纬度分布

晚二叠世长兴期腕足动物多样性的最高值位于北半球 0—20° 纬度带内,其次是南半球 50°—60° 和北半球 30°—40° 纬度带。晚二叠世长兴期腕足动物共计 57 科,在北纬 0—20° 纬度带内,腕足动物共 42 科(约占全球腕足动物的 74%);在南纬 50°—60° 和北纬 30°—40° 纬度带内,腕足动物各 33 科(约占全球腕足动物的 58%)。这三个纬度带内的腕足动物囊括了长兴期全球腕足动物所有的科。此阶段腕足动物多样性最高的地区主要包括中国华南地区和喜马拉雅地区。

### 5.2 早三叠世腕足动物纬度分布

受 P/T 灭绝事件的影响,早三叠世腕足动物的物种多样性降到了最低点。格里斯巴赫亚期腕足动物多样性的峰值位于北半球 10°—20° 纬度带内,其次是北纬 0—10° 区域,分别占到全球总科数的 94% 和 50%,同时南纬 40°—50° 纬度带内仍有 3 科腕足动物在此生存。此阶段腕足动物集中分布于中国华南地区。

蒂纳尔亚期全球仅有 9 个腕足动物数据记录,沿特提斯洋北岸分散于北半球 0—40° 区域内。

奥伦尼克期的腕足动物主要分布于南纬 20° 到北纬 70° 范围内,在南纬 50°—60° 纬度带内也有 2 科记录,而多样性较高的区域仍然位于北纬 0—40° 范围内,囊括了本期全球腕足动物所有的科,没有表现出特别明显的峰值,仅在北纬 10°—20° 和 30°—40° 纬度带内表现出稍高的丰度,分别占到全球总科数的 61% 和 56%。这一时期内腕足动物多样性最高的地区为北美地区和俄罗斯滨海边疆区。

### 5.3 中三叠世腕足动物纬度分布

中三叠世安尼期腕足动物多样性明显增加,从南纬 80° 到北纬 80° 均有分布,但最高多样性区域则位于北半球 0—50° 之间,本期全部腕足动物在此范围内均有分布。峰值则出现在北纬 0—20° 区间内,此区间内含有腕足动物 34 科,占到这一时期全球腕足动物的 79%。其次则是北纬 30°—40° 纬度带,占到本期腕足动物总科数的 60%。此阶段腕足动物多样性最高的地区主要是中国华南华北以及阿尔卑

斯地区和德国,它们全都位于赤道以北特提斯洋东西两岸。

拉丁期腕足动物多样性较安尼期明显降低,但分布范围没有明显变化。多样性最高区域则位于北半球 0—30° 之间,仅有 2 科在区域内无分布。峰值出现在北纬 10°—20° 纬度带内,腕足动物共 21 科约占全球腕足动物的 75%。南纬 70°—80° 纬度带内腕足动物分布也较多,共 10 科,约占全球腕足动物的 36%。此阶段腕足动物多样性最高的地区是阿尔卑斯地区和中国华南华北。

### 5.4 晚三叠世腕足动物纬度分布

晚三叠世卡尼期全球腕足动物多样性明显增加,除南纬 80°—90° 没有数据外,北半球甚至在 80°—90° 的高纬度带内也有分布。多样性较高区域位于北半球 10°—50° 之间,这一区域仍然作为腕足动物多样性的核心区域,但明显有开始向北偏移的趋势。多样性最高的区域位于北半球 20°—30° 之间,含有腕足动物 40 科,占到全球腕足动物的 89%。同时注意到,南半球南纬 30°—40° 区域成为多样性第二峰值区域,这一区域含有腕足动物 16 科,占到全球腕足动物的 36%,而南纬 70°—80° 高纬度区多样性也有明显的增加。此阶段腕足动物多样性最高的地区仍然是阿尔卑斯地区和中国华南华北。

诺利期全球腕足动物分布范围与卡尼期相差不多,除南半球 80°—90° 高纬度带内全球均有分布。但是科多样性峰值却向北移动到了北纬 30°—40° 纬度带内,此区域内含有腕足动物 32 科,占到全球腕足动物科的 78%。南半球腕足动物属最高多样性区域也由卡尼期南纬 30°—40° 向北移动到了南纬 20°—30° 纬度带内,占到总科数的 46%。此阶段腕足动物多样性最高的地区为高加索地区和中国西北部地区。晚三叠世末瑞替期全球腕足动物多样性明显下降,腕足动物科多样性的核心区域位于北纬 20°—50° 之间,多样性峰值则出现在北纬 20°—30° 区间内,共计 22 科,占到全球总数的 71%。在北纬 30°—40° 纬度带内,腕足动物共 20 科,约占全球腕足动物的 65%。这两个纬度带内的科就占了瑞替期全球腕足动物的 87%。而南半球的腕足动物科级多样性最大值则出现在南纬 30°—40° 及 60°—70° 这两个纬度带内,分别占到总腕足动物的 32% 和 29%。此阶段腕足动物多样性最高的地区是阿尔卑斯地区。

### 5.5 晚二叠世长兴期和三叠纪腕足动物纬度多样性演变

从晚二叠世长兴期到三叠纪末瑞替期,受到二叠纪末生物大灭绝事件、板块运动以及温度变化的影响,腕足动物的古地理纬度分布在持续的变动着。

晚二叠世长兴期,腕足动物在赤道两侧从南纬 60°到北纬 40°范围内都有连续分布,南纬 60°—70°空缺后,又于 70°—80°纬度带内出现较小的富集。腕足动物在北纬 0—40°和南纬 30°—60°两个纬度带内多样性较高。

在三叠世早期,腕足动物分布总体呈现收缩的态势。经历了二叠纪末大灭绝事件,腕足动物的分布范围在三叠纪早期格里斯巴赫亚期缩小到北纬 0—40°区域内,多样性的峰值也向北迁移到了 10°—20°纬度带内。同时,在南纬 40°—50°区间内也有残存。而到蒂纳尔亚期,仅在北纬 0—20°和 30°—40°纬度带内有零星分布,整体分异度也降到极低的程度。

早三叠世奥伦尼克期,腕足动物开始在全球范围内复苏,可能比以往报道的要早,从南纬 20°到北纬 70°都有连续分布,同时在南半球中高纬度的 50°—60°纬度带内也开始有腕足动物分布。在这一时期内,北半球 0—40°纬度带内的腕足动物分异度更高。

中三叠世安尼期开始,腕足动物进入了复苏-辐射期,分布范围较早三叠世进一步扩大,在南纬 20°到北纬 50°之间连续分布,同时在南纬 70°—80°、40°—50°,北纬 60°—80°带内均有分布。腕足动物的分布范围不断向南北两极扩展的同时,其多样性也有了爆发式的增长,尤其在北半球 0—50°区间内分异度最高,向两极方向呈递减趋势。

拉丁期腕足动物的分布范围与安尼期大体相同但稍有变化。南纬 40°—50°区域内不再有分布,而是向北移动到了南纬 30°—40°区间内。南纬 10°—20°纬度带内也不再分布。南半球高纬 70°—80°带内的腕足动物分异度显著增加,北半球高纬度带内分异度峰值也有向北偏移的迹象。

晚三叠世卡尼期腕足动物分布范围进一步扩大,从南纬 20°到北纬 90°,均有腕足动物分布。南半球除 70°—80°、30°—40°腕足动物分异度较拉丁期显著增加,又新增了 50°—60°纬度带,全球仅有南纬 20°—30°、40°—50°、60°—70°和 80°—90°四个纬度带内没有腕足动物记录。腕足动物分异度峰值区域继续向北移动到了北纬 20°—30°区间内。

腕足动物在诺利期分布范围在继续扩展的同时显示出了整体北移的趋势,可能与当时泛大陆的整

体北移有关。南半球较卡尼期增加了 60°—70°纬度带,使得腕足动物在 50°—80°区间内形成连续分布。南半球的腕足动物分异度峰值也在向北偏移,由卡尼期的 30°—40°纬度带北移到了 20°—30°,北半球的分异度峰值继续向北移动到北纬 30°—40°纬度带内。从南纬 30°到北纬 90°区间内,都有腕足动物分布,仅有南纬 80°—90°和 30°—50°区间内没有记录。

瑞替期腕足动物分布范围和分异度均呈现下降态势,没有记录的区域仅比诺利期减少一个纬度带,但是大范围连续分布的趋势已经断开,分成三个区间,分别是南半球 30°—80°区间,赤道两侧南纬 10°到北纬 10°区间,以及北半球 20°—90°区间。南北半球分异度的峰值都向南移动一个纬度带,分别延至南纬 30°—40°和北纬 20°—30°区间内。

综上所述,二叠纪末大灭绝事件后,腕足动物在经过了一个极为萧条的时期后,奥伦尼克期时在赤道附近及北半球中纬度开始复苏,同时在南半球 50°—60°的中纬度带也开始出现,之后北半球核心区不断向两极扩张,最终形成北纬 90°到南纬 30°的连续分布区。腕足动物在南半球的分布范围也不断扩大,安尼期又增加了 70°—80°纬度带,这一纬度带比较稳定并不断向北扩张,最终在瑞替期形成了南纬 30°—80°的连续区间。

结合腕足动物古地理分布图可以发现(插图 4),在晚二叠世长兴期到三叠纪这一段时期内,北半球联合大陆东侧腕足动物基本是环古特提斯洋分布的,随着古特提斯洋不断收缩,基墨里地块不断向北移动,使得腕足动物也不断向北移动,但这并没有使得北半球腕足动物分布区域缩小。这一方面是因为在联合大陆东侧新特提斯洋沿岸腕足动物分布的增加,另一方面则是由于受到当时温暖气候影响,在联合大陆西侧泛大洋东岸区域的腕足动物分布范围不断向南延伸的结果(Boucot *et al.*, 2016)。从早三叠世末期开始,南半球的腕足动物分布区域一直处于变化中。奥伦尼克期南纬 50°—60°的腕足动物分布带并没能持续到安尼期,安尼期时这一纬度带内并无腕足动物分布,反而是南纬 40°—50°纬度带出现腕足动物的大量记录,而到了拉丁期和卡尼期,这一分布带又变为南纬 30°—40°,而在诺利期则变为南纬 20°—30°,并和北半球的连续分布带连接起来。通过古地理图可以发现,这些腕足动物分布带大都与喜马拉雅地区在纬度上重合,随着板块运动,喜马拉雅地区不断北移,这一分布带也不断向北移动并最终在诺利期与泛大洋东岸分布的腕足动物在纬度上相接。

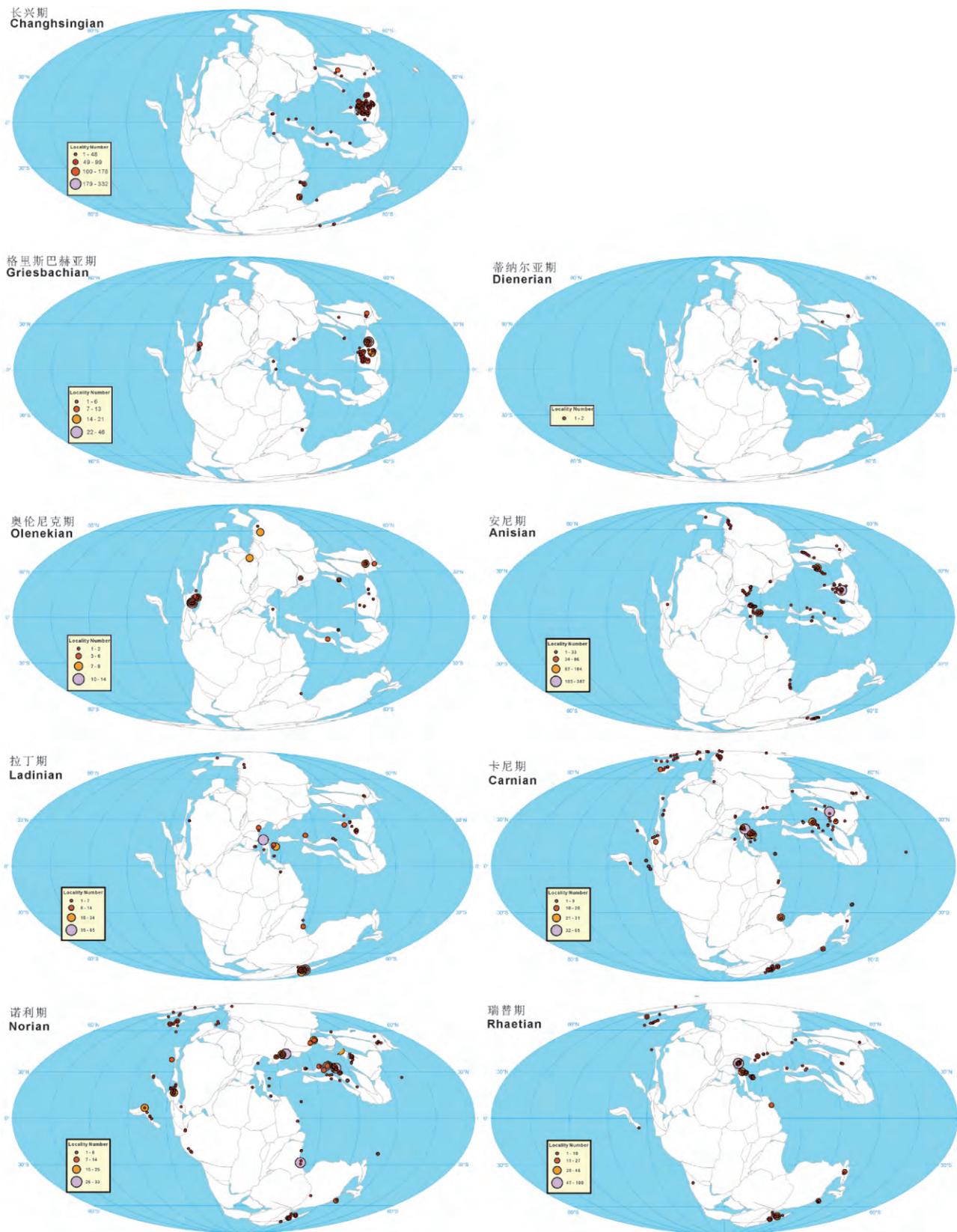


插图 4 晚二叠世长兴期—三叠纪全球腕足动物古地理分布图(Ke *et al.*, 2016)  
Global brachiopod palaeobiogeography from Changhsingian (Permian) and Triassic (Ke *et al.*, 2016).

## 6 总 结

本文通过对晚二叠世长兴期至晚三叠世瑞替期在全球 1 421 个化石点采集到的 9 934 条腕足动物化石数据分成九个期进行统计分析,发现腕足动物随时空分布变化的基本模式。从腕足动物的构成上来看,晚二叠世长兴期的长身贝目分子占总属数 44%,占据绝对的主导地位,其次为石燕目,占 14%,直形贝目、小嘴贝目、穿孔贝目、无窗贝目、准石燕目、正形贝目和舌形贝目则均不超过 10%。经过二叠纪末大灭绝事件,长身贝目、直形贝目和正形贝目在早三叠世蒂纳尔期完全消失,而小嘴贝目、准石燕目、穿孔贝目和无窗贝目则经受住了考验,在奥伦尼克期之后开始逐渐恢复,共同成为三叠纪中后期腕足动物的主要组成分子,但没有能像晚二叠世长兴期的长身贝目分子一样特别突出的。从纬度分布上来看,晚二叠世长兴期,腕足动物主要分布于北纬 40°到南纬 80°之间,而科出现最多的区域则主要位于北纬 0—40°和南纬 30°—60°之间,有两个明显的多样性峰值区域分别位于南北半球;经过二叠纪末大灭绝事件,早三叠世的腕足动物残存于北纬 0—40°和南纬 50°—60°区间内,到蒂纳尔期仅在北纬 0—40°度范围内有腕足动物记录,奥伦尼克期腕足动物开始恢复也是从北纬 0—40°和南纬 50°—60°逐渐扩大至两极,期间仅有单一多样性峰值出现。

致谢 评审专家提出宝贵意见,特此致谢。

## 参 考 文 献 (References)

- Balini M, Lucas S G, Jenks J F, Spielmann J A, 2010. Triassic ammonoid biostratigraphy: An overview. *In*: Lucas S G (ed.), *The Triassic Timescale*. London Geological Society, Special Publications, **334**: 221—262.
- Blakey R C, 2008. Gondwana paleogeography from assembly to breakup—A 500 m. y. odyssey. *Geological Society of America Special Papers*, **441**: 1—28.
- Boucot A J, Chen Xu (陈旭), Scotese C R, Fan Jun-xuan (樊隽轩), 2009. *Global Paleoclimate Reconstruction of Phanerozoic*. Beijing: Science Press. 1—173 (in Chinese).
- Chen Bo, Joachimski M M, Shen Shu-zhong, Lambert L L, Lai Xu-long, Wang Xiang-dong, Chen Jun, Yuan Dong-xun, 2013. Permian ice volume and palaeoclimate history: Oxygen isotope proxies revisited. *Gondwana Research*, **24**(1): 77—89.
- Chen Jun, Shen Shu-zhong, Li Xian-hua, Xu Yi-gang, Joachimski M M, Bowring S A, Erwin D H, Yuan Dong-xun, Chen Bo, Zhang Hua, Wang Yue, Cao Chang-qun, Zheng Quan-feng, Mu Lin, 2016. High-resolution SIMS oxygen isotope analysis on conodont apatite from South China and implications for the end-Permian mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **448**: 26—38.
- Chen Zhong-qiang, Benton M J, 2012. The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction. *Nature Geoscience*, **5**(6): 375—383.
- Chen Zhong-qiang, Campi M J, Shi Guang-rong, Kaiho K, 2005. Post-extinction brachiopod faunas from the Late Permian Wuchiapingian coal series of South China. *Acta Palaeontologica Polonica*, **50**(2): 343—363.
- Chen Zhong-qiang, Kaiho K, George A D, Tong Jin-nan, 2006. Survival brachiopod faunas of the end-Permian mass extinction from the southern Alps (Italy) and South China. *Geological Magazine*, **143**(3): 301—327.
- Clapham M E, Shen Shu-zhong, Bottjer D J, 2009. The double mass extinction revisited: Reassessing the severity, selectivity, and causes of the end-Guadalupian biotic crisis (Late Permian). *Paleobiology*, **35**(1): 32—50.
- Embry A F, 1997. Global sequence boundaries of the Triassic and their identification in the Western Canada Sedimentary Basin. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, **45**: 415—533.
- Erwin D H, 1996. Understanding biotic recoveries: Extinction, survival and preservation during the end-Permian mass extinction. *In*: Jablonski D, Erwin D H, Lipps J H (eds.), *Evolutionary Paleobiology*. Chicago and London: The University of Chicago Press. 398—418.
- Erwin D H, 2006. *Extinction: How Life on Earth Nearly Ended 250 Million Years Ago*. New Jersey: Princeton University Press. 1—296.
- Erwin D H, Bowring S A, Jin Yu-gan, 2002. The End-Permian Mass Extinctions. *In*: Koeberl C, MacLeod K G (eds.), *Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impacts and Beyond*. Geological Society of America Special Paper 356. Boulder: The Geological Society of America. 363—383.
- Feist-Burkhardt S, Götz A E, Szulc J, Borkhataria R, Geluk M, Haas J, Hornung J, Jordan P, Kempf O, Michalik J, Nawrocki J, Reinhardt L, Ricken W, Röhlhling H G, Rüffer T, Török A, Zühlke R, 2008. Triassic. *In*: McCann T (ed.), *The Geology of Central Europe 2: Mesozoic and Cenozoic*. London: The Geological Society. 749—821.
- Joachimski M M, Lai Xu-long, Shen Shu-zhong, Jiang Hai-shui, Luo Gen-ming, Chen Bo, Chen Jun, Sun Ya-dong, 2012. Climate warming in the latest Permian and the Permian-Triassic mass extinction. *Geology*, **40**(3): 195—198.
- He Wei-hong, Shi Guang-rong, Yang Ting-lu, Zhang Ke-xin, Yue Ming-liang, Xiao Yi-fan, Wu Hui-ting, Chen Bing, Wu Shun-bao, 2016. Patterns of brachiopod faunal and body-size changes across the Permian-Triassic boundary: Evidence from the Daoduishan section in Meishan area, South China. *Palaeogeog-*

- raphy, *Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **448**: 72—84.
- He Wei-hong, Shi Guang-rong, Zhang Yang, Yang Ting-lu, Zhang Ke-xin, Wu Shun-bao, Niu Zhi-jun, Zhang Zong-yan, 2016. Changhsingian (Latest Permian) deep-water brachiopod fauna from South China. *Journal of Systematic Palaeontology*, **12**(8): 907—960.
- Ke Yan (柯妍), Zeng Yong (曾勇), 2016. Global brachiopod diversity analysis from Changhsingian (Late Permian) to Late Triassic. *Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报)*, **55**(4): 439—450 (in Chinese with English abstract).
- Ke Yan, Shen Shu-zhong, Shi Guang-rong, Fan Jun-xuan, Zhang Hua, Qiao Li, Zeng Yong, 2016. Global brachiopod palaeobiogeographical evolution from Changhsingian (Late Permian) to Rhaetian (Late Triassic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **448**: 4—25.
- Lehrmann D J, Payne J L, Pei Dong-hong, Enos P L, Druke D, Steffen K, Zhang Ji-nan, Wei Jia-yong, Orchard M J, Ellwood B, 2007. Record of the end-Permian extinction and Triassic biotic recovery in the Chongzuo-Pingguo platform, southern Nanpanjing basin, Guangxi, south China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **252**(1-2): 200—217.
- Lucas S G, 2010. The Triassic chronostratigraphy scale: History and status. *In*: Lucas S G (ed.), *The Triassic Timescale*. Geological Society, Special Publication. **334**: 447—500.
- Muttoni G, Gaetani M, Kent D V, Sciunnach D, Angiolini L, Berra F, Garzanti E, Mattei M, Zanchi A, 2009. Opening of the Neo-Tethys Ocean and the Pangea B to Pangea A transformation during the Permian. *GeoArabia*, **14**(4): 17—48.
- Ogg J G, 2012. Chapter 25—the Triassic Period. *In*: Gradstein F M, Ogg J G, Schmitz M D, Ogg G (eds.), *The Geologic Time Scale*. Boston: Elsevier, 681—742.
- Romano C, Goudemand N, Vennemann T W, Ware D, Schneebeli-Hermann E, Hochuli P A, Bruhwiler T, Brinkmann W, Bucher H, 2013. Climatic and biotic upheavals following the end-Permian mass extinction. *Nature, Geoscience*, **6**(1): 57—60.
- Shen Shu-zhong, Shi Guang-rong, 1996. Diversity and extinction patterns of Permian Brachiopoda of South China. *Historical Biology*, **12**: 93—110.
- Shen Shu-zhong, Shi Guang-rong, 2002. Paleobiogeographical extinction patterns of Permian brachiopods in the Asian-western Pacific region. *Paleobiology*, **28**(4): 449—463.
- Shen Shu-zhong, Crowley L L, Wang Yue, Bowring S A, Erwin D H, Sadler P M, Cao Chang-qun, Rothman D H, Henderson C M, Ramezani J, Zhang Hua, Shen Ya-nan, Wang Xiang-dong, Wang Wei, Mu Lin, Li Wen-zhong, Tang Yue-gang, Liu Xiaolei, Liu Lu-jun, Zeng Yong, Jiang Yao-fa, Jin Yu-gan, 2011. Calibrating the end-Permian mass extinction. *Science*, **334**(6061): 1367—1372.
- Shen Shu-zhong, Schneider J W, Angiolini L, Henderson C M, 2013. The international Permian timescale: March 2013 update. *In*: Lucas S G, DiMichele W A, Barrick J E, Schneider J W, Spielmann J A (eds.), *The Carboniferous-Permian Transition*. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin, **60**: 411—416.
- Shen Shu-zhong, Zhang Hua, Li Wen-zhong, Mu Lin, Xie Jun-fang, 2006. Brachiopod diversity patterns from Carboniferous to Triassic in South China. *Geological Journal*, **41**(3-4): 345—361.
- Song Hai-jun, Wignall P B, Chen Zhong-qiang, Tong Jin-nan, Bond D P G, Lai Xu-long, Zhao Xiao-ming, Jiang Hai-shui, Yan Chun-bo, Niu Zhi-jun, Chen Jing, Yang Hao, Wang Yong-biao, 2011. Recovery tempo and pattern of marine ecosystems after the end-Permian mass extinction. *Geology*, **9**(8): 739—742.
- Sun Dong-li (孙东立), Shen Shu-zhong (沈树忠), 2004. Permian-Triassic brachiopod diversity pattern in South China. *In*: Rong Jia-yu, Fang Zong-jie (eds.), *Mass Extinction and Recovery, Evidences from the Palaeozoic and Triassic of South China 2*. Hefei: University of Science and Technology of China Press, 543—569 (in Chinese).
- Sun Ya-dong, Joachimski M M, Wignall P B, Yan Chun-bo, Chen Yan-long, Jiang Hai-shui, Wang Li-na, Lai Xu-long, 2012. Lethally hot temperatures during the Early Triassic greenhouse. *Science*, **338**(6105): 366—370.
- Veevers J J, 2013. Pangea: Geochronological correlation of successive environmental and strati-tectonic phases in Europe and Australia. *Earth-Science Reviews*, **127**(2013): 48—95.
- Zakharov Y D, Sha Jin-geng, Popov A M, Safronov P P, Shorochova S A, Volynets E B, Biakov A S, Burago V I, Zimina V G, Konovalova I V, 2009. Permian to earliest Cretaceous climatic oscillations in the eastern Asian continental margin (Sikhotealin area), as indicated by fossils and isotope data. *GFF*, **131**(1-2): 25—47.

# GLOBAL BRACHIOPOD GROUP COMPOSITION, LATITUDE DISTRIBUTION AND EVOLUTION FROM CHANGHSINGIAN (LATE PERMIAN) TO LATE TRIASSIC

KE Yan<sup>1)</sup>, ZHANG Hua<sup>2)</sup>, HOU Xu-dong<sup>3)</sup> and ZENG Yong<sup>1)</sup>

1) School of Resource and Earth Science, China University of Mining and Technology, Xuzhou 221116, Jiangsu, China, [jojokkk19@163.com](mailto:jojokkk19@163.com);

2) State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;

3) Key Laboratory of Economic Stratigraphy and Palaeogeography, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

**Key words** Changhsingian, Triassic, brachiopods, latitude distribution

## Abstract

Based on the statistic analysis of 9 934 brachiopod fossil occurrences collected from 1 421 fossil sites all over the world from Changhsingian (Late Permian) to Rhaetian (Late Triassic), the basic diversity and spatial and temporal patterns of brachiopods are studied in this paper. From the composition of the brachiopods from Changhsingian, Productida accounted for 44% of the total genus number, and occupied an absolutely dominant position. The remaining eight orders, in addition to Spiriferida which accounted for 14%, are no more than 10%. Effected by the end-Permian mass extinction, the orders Productida, Orthotetida and Orthida completely disappeared after the Dienerian of Early Triassic, only the orders Rhynchonellida, Spiriferinida and Lingulida

continued in the Triassic. After the Olenekian (Early Triassic), Rhynchonellida, Spiriferinida, Terebratulida and Athyridida survived and began to recover gradually and became the main groups of the Late Triassic brachiopods. Statistic data of palaeolatitude distribution of brachiopods show that the Changhsingian brachiopods were mainly distributed between 40° north latitude to 80° south latitude, while the most prominent zones were respectively located in the 0—40° north latitude and 30°—60° south latitude. After the end-Permian mass extinction, the Early Triassic brachiopods survived in the latitude zones between 0—40° north and 50°—60° south during the Dienerian, only very small amount of brachiopods survived in the zone between 0—40° north, where brachiopods began to recover in the Olenekian and gradually expanded globally in the Middle and Late Triassic.