

华南晚二叠世长兴期浅海相与深海相双壳类对比分析

赵俊杰, 朱梦佳, 王洋, 李婉冰, 李煜, 黄云飞*

长江大学地球科学学院, 湖北 武汉

Email: *didahyf@163.com

收稿日期: 2021年4月15日; 录用日期: 2021年5月11日; 发布日期: 2021年5月18日

摘要

二叠纪 - 三叠纪之交生物大灭绝事件促使海洋底栖生态系的主导者由腕足类转变为了双壳类等软体动物, 了解大灭绝前双壳类的生态分布有助于加深对双壳类的灭绝过程的认识。本研究统计了华南地区已发表文献中的双壳类化石属种名单, 对其生活环境、生活方式和摄食方式进行了统计分析, 将生活环境划分为浅海相区(包括滨岸和浅海)和深海相区, 共统计了54个属, 其中浅海相区40属, 深海相区24属, 浅海相区明显具有较高的生物多样性; 共识别出6种生活方式, 包括内栖浅掘穴类、内栖深掘穴类、表栖足丝固着类、半内栖类等, 浅海相区生活方式种类齐全, 而深海相区的生活方式种类较少。从生态功能群的角度来看, 深海相区的功能群数量明显低于浅海相区。因此, 晚二叠世长兴期双壳类的生物多样性、生态功能多样性与水深有密切的关系, 浅海相区较高。

关键词

双壳类, 晚二叠世, 生物多样性, 生活方式, 生态功能群

Comparison of Bivalves from Shallow Sea and Deep Sea during the Changhsingian, Late Permian in South China

Junjie Zhao, Mengjia Zhu, Yang Wang, Wanbing Li, Yu Li, Yunfei Huang*

School of Geosciences, Yangtze University, Wuhan Hubei

Email: *didahyf@163.com

Received: Apr. 15th, 2021; accepted: May 11th, 2021; published: May 18th, 2021

*通讯作者。

Abstract

The end-Permian mass extinction event resulted in the dramatic change of the dominant group of marine benthic ecosystem from brachiopods to mollusks (bivalves and gastropods). Understanding the ecological distribution of bivalves prior to the mass extinction would help to deepen the understanding of the extinction pattern of bivalves. This study has collected Late Permian bivalves genera from published literatures on South China, and analyzed their living environments, life-styles and feeding styles. The living environment has been divided into shallow sea facies (including shore and platform) and deep sea facies. In total, 54 genera are collected, including 40 genera in shallow sea facies, and 24 genera in deep sea facies, which indicates significantly higher biodiversity in shallow sea than deep sea. Six types of lifestyles were identified, including shallow infaunal burrowing, deep infaunal burrowing, epibenthic byssus-attached, and semi-infaunal. The number of lifestyles of bivalves showed a great difference between shallow sea and deep sea, with much lower in deep sea. From the perspective of ecological functional groups, the number of functional groups in deep-sea facies is significantly lower than that in shallow sea facies. Therefore, the biodiversity and ecological functional diversity of bivalves during the Late Permian Changhsingian are closely related to the water depth, and much higher in the shallow sea.

Keywords

Bivalves, Late Permian, Biodiversity, Life-Style, Functional Group

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

古 - 中生代之交(即二叠纪 - 三叠纪之交)的生物灭绝事件, 是显生宙最大规模的一次生物灭绝[1], 灭绝前的浅海底栖生物的优势分子腕足类遭受了极大的损失, 灾后取而代之的是双壳类、腹足类等软体动物, 这可能与软体动物的较优势的生理特征有关[2] [3]。双壳类在大灭绝之前的晚二叠世长兴期已较为繁盛, 华南地区已有较多的报道[4] [5] [6], 在二叠纪末的第一幕灭绝中遭受了中等程度的灭绝[7], 随后广泛分布于华南各个相区[8] [9]。然而, 当前对双壳类灭绝和复苏过程的认识多依据于生物物种多样性, 缺乏对生态特征及生态功能群的综合分析, 也未开展海水水深梯度的对比研究。本研究以晚二叠世长兴期为例, 初步探讨了双壳类的生态特征与水深的关系, 以期为探讨双壳类的灭绝与复苏过程提供更多证据。

2. 地质背景与研究数据

晚二叠世长兴期, 华南地区的岩相古地理格局继承了龙潭期的岩相古地理格局, 同时延伸至早三叠世。华南地区西部的康滇古陆和东部的华夏古陆为主要的隆起剥蚀区, 周缘为陆相及海陆过渡相沉积[10], 华南主体为大范围的海洋, 碎屑岩台地 - 碳酸盐岩台地 - 斜坡 - 深海盆地的沉积体系显著。为了研究的可对比性, 本研究将滨岸相、浅水碳酸盐台地相、浅水碎屑岩台地相等相区划分为浅海相区, 将台地前缘斜坡相、深海盆地相等划分为深海相区。

本研究统计了华南地区已报到的双壳类属种名单[11]-[22], 共 54 属, 其中浅海 40 属、深海 24 属,

浅海相区明显具有较高的生物多样性。此外,部分双壳类为广适性分子,浅海和深海都有,包括 *Nuculopsis*, *Palaeoneilo*, *Pernopecten*, *Palaeolima*, *Guizhoupecten*, *Tambanella*, *Euchondria*, *Girtypecten*, *Parallelodon*, *Etheripecten* 等 10 个属(表 1)。本研究统计的双壳类化石来源于以下剖面:四川南部筠连金鸡塝、贵州紫云猴场大营、贵州紫云四大寨、贵州紫云甘桥、江苏南京湖山、浙江长兴煤山、湖南郴县华塘、广西扶绥董攀、广西扶绥东罗、广东连州、福建漳平岬顶、福建永安等。本研究将双壳类的生活方式划分为表栖游泳型、表栖足丝固着型、半内栖型、内栖浅掘穴型和内栖深掘穴型;将摄食方式划分为食悬浮物质者、食沉积物质者和兼食类。生活方式和摄食方式组合即可构成多类生态功能群,代表着双壳类对生态空间的占据和利用情况。

Table 1. Late Permian bivalve genera and their ecological feature in South China
表 1. 华南地区晚二叠世双壳类属及其生态特征

属名	水深		摄食方 式		生活方式				属名	水深		摄食方 式		生活方式				
					内栖型		表栖型							内栖型		表栖型		
	深 水	浅 水	食 沉 积 物 质	食 悬 浮 物 质	浅 水	深 水	足 丝 固 着 类	游 泳 类		深 水	浅 水	食 沉 积 物 质	食 悬 浮 物 质	浅 水	深 水	足 丝 固 着 类	游 泳 类	
<i>Pernopecten</i>	✓	✓					✓		<i>Claraia</i>	✓				✓		✓		
<i>Palaeolima</i>	✓	✓					✓		<i>Hunanopecten</i>	✓				✓		✓		
<i>Guizhoupecten</i>	✓	✓					✓		<i>Paradoxipecten</i>	✓				✓		✓		
<i>Actinopteria</i>	✓	✓					✓		<i>Palaeonucula</i>	✓				✓		✓		
<i>Aviculopecten</i>	✓	✓					✓		<i>Schizodus</i>	✓				✓		✓		
<i>Palaeoneilo</i>	✓	✓					✓		<i>Crenipecten</i>	✓				✓		✓		
<i>Taimyria</i>	✓	✓					✓		<i>Entolium</i>	✓				✓		✓		
<i>Phestia</i>	✓	✓	✓				✓		<i>Leptochondria</i>	✓				✓		✓		
<i>Astartella</i>	✓	✓					✓		<i>Streblopteria</i>	✓				✓		✓		
<i>Schizodus</i>	✓	✓	✓						<i>Solemya</i>	✓				✓		✓		
<i>Nuculopsis</i>	✓	✓	✓				✓		<i>Myonia</i>	✓				✓		✓		
<i>Opisthocoelus</i>	✓	✓					✓		<i>fasciculiconcha</i>	✓				✓		✓		
<i>Wilkingia</i>	✓	✓		✓					<i>Hayasakapecten</i>	✓				✓		✓		
<i>Neoschizodus</i>	✓	✓	✓						<i>Pseudomonotis</i>	✓				✓		✓		
<i>Eumorphotis</i>	✓	✓					✓		<i>Pernopecten</i>	✓				✓		✓		
<i>Modiolus</i>	✓	✓						✓	<i>Palaeolima</i>	✓				✓		✓		
<i>Liebea</i>	✓	✓					✓		<i>Guizhoupecten</i>	✓				✓		✓		
<i>Promyalina</i>	✓	✓					✓		<i>Palaeoneilo</i>	✓				✓		✓		
<i>Leptodesma</i>	✓	✓					✓		<i>Nuculopsis</i>	✓				✓		✓		
<i>Ensipteria</i>	✓	✓					✓		<i>Tambanella</i>	✓				✓		✓		
<i>Bakevellia</i>	✓	✓						✓	<i>Euchondria</i>	✓				✓		✓		
<i>Tambanella</i>	✓	✓					✓		<i>Girtypecten</i>	✓				✓		✓		

Continued

<i>Heteropecten</i>	√	√	√	<i>Parallelododon</i>	√	√	√
<i>Orientepecten</i>	√	√	√	<i>Etheripecten</i>	√	√	√
<i>Euchondria</i>	√	√	√	<i>Permophorus</i>	√	√	√
<i>Stutchburia</i>	√	√	√	<i>Girtypecten</i>	√	√	√
<i>Edmondia</i>	√	√	√	<i>Parallelododon</i>	√	√	√
<i>Vacunella</i>	√	√	√	<i>Etheripecten</i>	√	√	√
<i>Promytilus</i>	√	√	√	<i>Eocampstonectes</i>	√	√	√
<i>Towapteria</i>	√	√	√	<i>Acanthopecten</i>	√	√	√
<i>Streblochondria</i>	√	√	√	<i>Gallowayinella</i>	√	√	√
<i>Myalina</i>	√	√	√	<i>Nanlingella</i>	√	√	√

3. 晚二叠世双壳类生态特征的浅海、深海对比

晚二叠世华南地区沉积序列完整，且古地理分异较为明显，伴随着古地理分异的是双壳类生物种属及其生活方式的巨大差异。

3.1. 摄食方式

在浅海相区的 40 个属中，35 属为食悬浮物质类，占比 87.5%，4 属为兼食性类，占比 10%，食沉积物质类仅有 1 属，为 *Palaeoneilo* (图 1)。深海相区 24 属中，19 属为食悬浮物质者，占比 79%，3 属为食沉积物质者，占比 8%，兼食性则仅有 2 属(图 2)。深海相区与浅海相区相似，但是食悬浮物质类比例更大，食沉积物质者则占比较小。此外，广适性的双壳类属的摄食方式多样化，食悬浮物质者占比 80%。

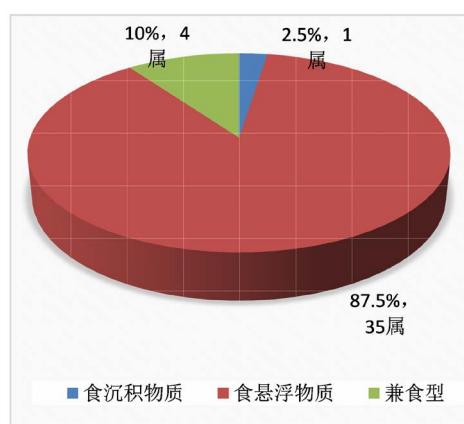


Figure 1. Feeding modes of bivalves in shallow sea
图 1. 浅海地区双壳类生物的摄食方式

3.2. 生活方式

在浅海相区的 40 个属中，表栖足丝固着类有 30 属，数量最多，占比达 75%，内栖浅掘穴类 5 属，占比 13%，内栖深掘穴类 2 属，分别是 *Wilkingia* 和 *Vacunella*，仅占 5%，未见有表栖游泳类。剩余 3 属为半内栖型，占比 7% (图 3)。24 个深水相双壳类属中，没有内栖浅掘穴类和半内栖型，表栖足丝固着类有 22 属，占 92%；内栖深掘穴类有 2 属，分别是 *Solemya* 和 *Myonia*，占 8%，也未见有表栖游泳类(图

4)。因此,浅海相区和深海相区双壳类的生活方式具有较为显著的差异,浅海相区的生活方式种类更多。此外,广适性的双壳类属的生活方式单一化,都是表栖足丝固着类。



Figure 2. Feeding modes of bivalves in deep sea
图 2. 深海地区双壳类生物的摄食方式

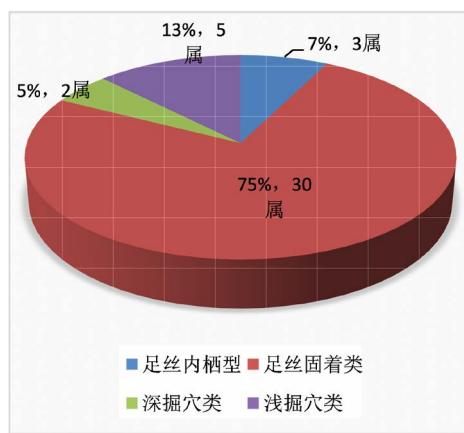


Figure 3. Life-styles of bivalves in shallow sea
图 3. 浅海地区双壳类生物的生活方式



Figure 4. Life-styles of bivalves in deep sea
图 4. 深海地区双壳类生物的生活方式

3.3. 生态功能群

双壳类生物来自不同沉积环境和不同水深，因此在摄食方式与生活方式上有着各种各样的组合形式，即生态功能群。本研究共识别出 6 种生态功能群，以食悬浮物质表栖足丝固着类数量最多，一共 34 属，其中仅生活在深海环境中的有 9 属，仅生活在浅海环境中的有 17 属，另有 8 属为广适性分子。食悬浮物质半内栖类共计 3 属，食悬浮物质内栖浅掘穴类共计 5 属，仅分布于浅海环境中。食悬浮物质内栖深掘穴类分布于深海环境有 2 属，分布于浅海环境中的也是 2 属，没有广适性分子。兼食型表栖足丝固着类这生态功能群共 6 属，深海环境 2 属，浅海环境 3 属，广适性分子 1 属。食沉积物质表栖足丝固着类只有 2 属，1 属仅分布于深海环境，1 属为广适性分子(表 2)。

Table 2. Comparison of functional group of late permian bivalves from South China

表 2. 华南晚二叠世浅海与深海双壳类生态功能群对比

生态功能群	仅深海	仅浅海	广适性	共计
食沉积物质表栖足丝固着类	1 属	0 属	1 属	2 属
食悬浮物质内栖浅掘穴类	0 属	5 属	0 属	5 属
食悬浮物质内栖深掘穴类	2 属	2 属	0 属	4 属
食悬浮物质表栖足丝固着类	9 属	17 属	8 属	34 属
食悬浮物质半内栖类	0 属	3 属	0 属	3 属
兼食型表栖足丝固着类	2 属	3 属	1 属	6 属

4. 结论

通过对华南地区晚二叠世长兴期双壳类的统计和分析，得出以下结论：

- 1) 浅海相区的双壳类约 40 属，深海相区只有 24 属，从属的数量上来看，浅海相区明显具有较高的生物多样性。
- 2) 深海环境中的双壳类生物缺乏食悬浮物质足丝内栖类和食悬浮物质浅掘穴类两种生态功能群，生态功能群数量上与浅海环境存在明显差异。
- 3) 生态功能群中的食悬浮物质足丝固着类数量最多，占整体的 63%，是晚二叠世双壳类生物最主要的生态功能群。
- 4) 从生态特征上看，浅海比深海具有更高的生物多样性，在晚二叠世末期生物大灭绝中的表现是否相同则需要进一步的探讨。

基金项目

国家自然科学基金项目(编号：41502012)；长江大学大学生创新创业训练项目(编号：2019019)。

参考文献

- [1] Hallam, A. and Wignall, P.B. (1997) Mass Extinctions and Their Aftermath. Oxford University Press, New York, 320 p.
- [2] Fraiser, M.L. and Bottjer, D.J. (2007) When Bivalves Took over the World. *Paleobiology*, **33**, 397-413. <https://doi.org/10.1666/05072.1>
- [3] Chen, Z.Q., Tong, J.N., Liao, Z.T. and Chen, J. (2010) Structural Changes of Marine Communities over the Permian-Triassic Transitions: Ecologically Assessing the End-Permian Mass Extinction and Its Aftermath. *Global and Planetary Change*, **73**, 123-140. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2010.03.011>
- [4] Yang, F., Peng, Y. and Gao, Y. (2001) Study on the Late Permian *Claraia* in South China. *Science in China Series D:*

Earth Sciences, **44**, 797-807. <https://doi.org/10.1007/BF02907092>

- [5] He, W., Feng, Q., Weldon, E.A., et al. (2007) A Late Permian to Early Triassic Bivalve Fauna from the Dongpan Section, Southern Guangxi, South China. *Journal of Paleontology*, **81**, 1009-1019. <https://doi.org/10.1666/pleo05-158.1>
- [6] Yang, T., He, W., Zhang, K., et al. (2016) Palaeoecological Insights into the Changhsingian-Induan (Latest Permian-Earliest Triassic) Bivalve Fauna at Dongpan, Southern Guangxi, South China. *Alcheringa*, **40**, 199-117. <https://doi.org/10.1080/03115518.2015.1092283>
- [7] Huang, Y., Tong, J., Fraiser, M.L. and Chen, Z. (2014) Extinction Patterns among Bivalves in South China during the Permian-Triassic Crisis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **399**, 78-88. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.01.030>
- [8] 杨遵仪, 殷鸿福, 吴顺宝, 等. 华南二叠-三叠系界线地层及其动物群[M]. 北京: 北京地质出版社, 1987: 1-397.
- [9] 殷鸿福. 古生代/中生代之交的华南双壳类分带、对比与危机[J]. 地质论评, 1983, 29(4): 303-320.
- [10] 冯增昭, 杨玉卿, 金振奎, 等. 中国南方二叠纪岩相古地理[M]. 东营: 石油大学出版社, 1997: 17-22.
- [11] 陈楚震. 贵州紫云晚二迭世瓣鳃纲化石[J]. 古生物学报, 1962, 10(2): 191-205.
- [12] 张毓秀, 李正积. 四川筠连晚二迭世煤系及海生双壳类动物化石[J]. 煤田地质与勘探, 1981, 1981(5): 7-12.
- [13] 李正积, 朱家柟, 胡雨帆. 四川南部筠连地区晚二叠世含煤地层划分对比的新意见[J]. 地层学杂志, 1982, 6(3): 174-182.
- [14] 李正积, 王洪刚. 川南筠连煤田晚二叠世含煤地层的划分对比问题[J]. 四川地质学报, 1985(5): 56-68.
- [15] 殷鸿福. 论湖南海扇(Hunanopecten) [J]. 古生物学报, 1985, 24(6): 635-639.
- [16] 吴发明, 洪祖寅. 福建永安晚二叠世双壳类[J]. 福州大学学报(自然科学版), 1991, 19(3): 113-119.
- [17] 李玲. 华南长兴期至格里斯巴赫期双壳类的演替[J]. 古生物学, 1995, 34(3): 350-369.
- [18] 杨玉卿, 冯增昭. 中国南方二叠纪沉积体系[J]. 古地理学报, 2000, 2(1): 11-18.
- [19] 刘陆军, 姚兆奇. 广西扶绥东罗二叠纪长兴期海相层中的植物大化石[J]. 古生物学报, 2007, 46(2): 195-212.
- [20] 梁诗经. 福建漳平岬顶二叠纪 - 三叠纪界线划分[J]. 福建地质, 2007, 26(4): 235-247.
- [21] 姚兆奇, 陈楚震, 茹琳, 等. 广东连州长兴期含煤地层[J]. 地层学杂志, 2011, 35(1): 55-65.
- [22] 杨廷禄. 华南深水相二叠纪 - 三叠纪之交的双壳类动物群[D]: [博士学位论文]. 武汉: 中国地质大学, 2015.