

菌藻类繁盛：晚泥盆世大灭绝的疑凶？

徐 冉¹, 龚一鸣^{1,2}, 汤中道³

1. 中国地质大学生物地质与环境地质教育部重点实验室, 地质过程与矿产资源国家重点实验室, 湖北武汉 430074

2. 河南理工大学资源环境学院, 河南焦作 454003

3. 中国地质大学材料科学与化学工程学院, 湖北武汉 430074

摘要: 广西桂林杨堤剖面的地球化学数据显示晚泥盆世弗拉期末—法门期海平面波折上升、水体从富氧变为贫氧, 同时无机、有机碳同位素($\delta^{13}C_{carb}$ 和 $\delta^{13}C_{kerogen}$) 分别从 +0.43(‰V-PDB) → +3.54(‰V-PDB) 和 -29.38(‰V-PDB) → -24.14(‰V-PDB), 可以与北美、欧洲等地进行对比。通过对海平面变化、缺氧程度分析, 并结合岩石薄片, 我们认为这种快速正向波动是由以菌藻类生物为主要生产者的海洋生产力迅速增加引起的。镜下观察发现, F-F 大灭绝中菌藻类不但未受影响反而更加繁盛。与之相对应, 对营养盐 P 及菌藻类生长刺激元素 Fe、Zn 的研究也发现在晚弗拉期出现几次含量突增。更值得注意的是其来源主要由陆地输入, 这就印证了晚泥盆世陆生植物大规模繁盛使得生物化学风化盛行, 导致地表径流向陆表海输送的营养物质增加改变了海洋化学环境, 富营养化的海水使菌藻类繁盛并造成其他生物灭绝的假说。

关键词: 大灭绝; 泥盆纪; $\delta^{13}C_{carb}$; 菌藻类; 富营养化; 广西。

中图分类号: P534.44; Q911.6

文章编号: 1000-2383(2006)06-0787-11

收稿日期: 2006-06-01

Blooming of Bacteria and Algae: Possible Killer of Devonian Frasnian-Famennian Mass Extinction?

XU Ran¹, GONG Yi-ming^{1,2}, TANG Zhong-dao³

1. Key Laboratory of Geobiology and Environmental Geology of Ministry of Education, State Key Laboratory of Geological Processes and Mineral Resources, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

2. School of Resources & Environment, Henan Polytechnic University, Jiaozuo 454003, China

3. Faculty of Material Science & Chemistry Engineering, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

Abstract: Geochemical data from the Yangdi Section of Guilin, Guangxi, showed an oxygen-rich to dysaerobic environment with the vibrating rise in sea-level in the Late Frasnian Stage, Devonian. At the same time, $\delta^{13}C_{carb}$ and $\delta^{13}C_{kerogen}$ increased from +0.43 (‰V-PDB) to +3.54 (‰V-PDB), from -29.38 (‰V-PDB) to -24.14 (‰V-PDB), respectively, which could be related with the data from Europe, North America and Australia. These positive fluctuations were caused by the rapid increase in the so-called green algae and cyanobacteria (mostly <0.1 mm). These bacteria and algae, as was observed through microscope, did not seem to have been influenced by the mass extinction event of Late Frasnian, but grew more rapidly. Correspondingly, the research into nutritious salt P and algae growth-stimulating elements such as Fe and Zn revealed several blooms of geomicrobes in the Frasnian. In particular, the land supply of these elements indicated that a large-scale growth of the terrigenous plants in the Late Devonian stimulated the prevalence of biochemical weathering, leading to the conclusion that the increase in nutritious elements imported from the surface runoff to the continental shelf changed the ocean chemical environment. Since these nutritious elements are closely associated with land supply, it may be true that the shallow sea eutrophication caused by land nutrient influx may have destroyed the surface-water ecosystem.

Key words: mass extinction; Devonian; $\delta^{13}C_{carb}$; bacteria and algae; eutrophication; Guangxi.

0 引言

晚泥盆世弗拉阶—法门阶(F-F)之交的大灭绝(又称 Kellwasser 事件,分别位于晚弗拉阶上 *rhenana* 带底部和 *linguiformis* 带顶部)(Buggisch, 1991)是显生宙 5 次重大生物集群灭绝事件之一。低纬度礁生态系、浅水海相生物受到沉重打击,而高纬度生态系、深水动物群和陆生动植物受影响较轻微(Buggisch, 1991; 龚一鸣等, 2002a; 廖卫华, 2004)。这次事件的另一个特点是生物灭绝的渐进性和分阶段性(白顺良, 1998; 马学平, 2004)。导致此次灭绝事件的原因仍然没有定论。加拿大学者 McLaren(1970)首先提出天体撞击导致了灭绝事件的发生。华南泥盆系发现铀元素异常似乎支持这一观点(Wang *et al.*, 1991, 1996),但仍存在很多疑问(Nicoll and Playford, 1988)。而另一些学者倾向于环境的改变——缺氧、海平面波动和气候剧烈变化才是灭绝的主因(Buggisch, 1991; Joachimski and Buggisch, 1993, 2002b)。

对地质历史时期的生物灭绝研究总是与 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化联系在一起。Joachimski 等在对欧洲、北美及澳大利亚等地的剖面进行研究后发现 $\delta^{13}\text{C}$ 在上泥盆统弗拉阶上 *rhenana* 带顶部和 F-F 之交的 *linguiformis-triangularis* 带界线处出现了两次大幅度正偏移,增幅最高达到 3‰ 左右,并认为这种现象反映了当时海洋具有极高的生产力和严重缺氧(Joachimski, 1997; Joachimski *et al.*, 2002a)。类似现象在中国广西泥盆纪剖面上也被发现(Chen *et al.*, 2002, 2005; 许冰等, 2003, 2004; 顾兆炎等, 2004)。这里就产生了一个问题,究竟什么才能代表海洋生产力?传统观念一直把海洋生产力消退与大灭绝中后生动物的消亡联系在一起,但是珊瑚、腕足等后生动物并不是古海洋的主要生产者。目前已经有一些学者将目光转向菌藻类微生物,但主要是通过间接手段例如生物标志化合物来获取菌藻类生物的信息(龚一鸣等, 2002b, 2005; Chen *et al.*, 2005)。我们认为这些处于浅海生态系的最低层,即能量金字塔基底的菌藻类微生物在地质历史转折期海洋中必定会扮演一个复杂而又十分重要的角色。能量基底的稍许变化定然会影响整个生态系,正所谓牵一发而动全身。本文试图从这一角度,以镜下发现的菌藻类生物实体为主,辅助于化学地层方法,对 F-F 之交的大灭绝做一些探讨。

1 地质背景

杨堤剖面位于广西壮族自治区桂林至阳朔公路的杨堤路口边,属于碳酸盐台地边缘的斜坡相(吴诒等, 1997)(图 1),岩性为灰—黑色灰岩,内部多泥灰岩与灰岩互层,韵律清晰。在牙形石研究工作(季强, 1994; Wang and Ziegler, 2002)基础上,龚一鸣等(2004)利用米兰科维奇旋回标定弗拉阶上 *rhenana* 带到法门阶中 *triangularis* 带的时间为 2 Ma。该剖面 and 邻近垌村剖面的上泥盆统碳同位素的研究比较详细(顾兆炎等, 2004; 许冰等, 2004),可以与欧美等地进行对比。

2 样品采集与测试

本文所取样品主要分布在弗拉阶上 *rhenana* 带→法门阶中 *triangularis* 带,样品均采自致密灰岩中部,以避免污染。样品测试全部由中国地质大学地质过程与矿产资源国家重点实验室完成。其中 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 与 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 均采用 MAT251 气相质谱仪测定,分析误差 $< 0.2\%$; TOC 在 CS848 型微机碳硫分析仪上分析,误差 $< 0.03\%$; 微量元素采用 POEMS III 等离子光谱仪测试; 主量元素采用西门子 SRS-303X 射线荧光光谱仪测试。

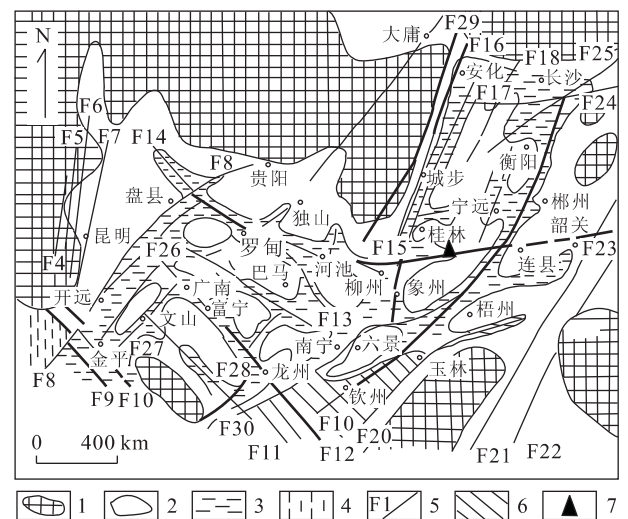


图 1 华南中、晚泥盆世古地理图(吴诒等, 1997)

Fig. 1 Paleogeography of the Middle-Late Devonian in South China

1. 古陆; 2. 浅海沉积区; 3. 半深海沉积区; 4. 深海沉积区; 5. 断层构造; 6. 钦防海槽; 7. 剖面位置

3 实验结果与数据可靠性分析

成岩过程中挤压等因素极少影响海相碳酸盐岩内的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 值,且碳酸盐沉积过程中碳同位素分馏的温度常数 ($0.035\text{‰}/\text{°C}$) 相对要小于氧同位素 ($0.22\text{‰}/\text{°C}$)。在没有明显的外来物质渗入以及大量孔隙水导致的重碳酸盐重结晶作用的情况下,碳酸盐岩的碳同位素组成不会发生改变 (Holser *et al.*, 1996)。此外,一般认为 $\text{Mn}/\text{Sr} < 10$ 的低镁碳酸盐,其测出的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 值是真实可靠、未受后期成岩作用改变的 (Kaufman and Knoll, 1995; 许冰等, 2003)。本文所测的相关数据完全符合这一点。

$\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 则是利用从岩石中抽提出的基本不受后期成岩和外来有机质干扰的干酪根测试 (吴明清等, 1998)。因此实验获得的数据可以真实反映古海洋原始信息。

$\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 在整个剖面上呈持续变重趋势 (正偏)。表现为 3 次明显的正向波动 (图 2)。前两次分别出现在上 *rhenana* 带中部和顶部,第三次波动从 *linguiformis* 带中上部到 F-F 界线下, $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 突增到 2.93‰。法门阶 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 仍然维持了继续增大的趋势,到中 *triangularis* 带基本保持在 3‰ 以上。 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kerogen}}$ 与 TOC 均表现出与 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 类似的趋势,并在 F-F 界线处达到极值。详细数据见表 1。

4 对 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 正偏移的控制因素探讨

$\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 的变化主要是由有机碳的埋藏量改变引起的。但是我们从图 2 中可以发现除了 *linguiformis* 带中上部 \rightarrow F-F 之交 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 与反映有机碳埋藏量的 TOC 有微弱联系外,其余两次正向波动与 TOC 基本不吻合。因此上 *rhenana* 带 \rightarrow F-F 之交的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 波动可能与有机碳埋藏量变化关联不大,而是由于缺氧、海平面变化以及海洋生产力改变而导致的 (Holser, 1997)。因此,下文中将一一进行讨论。为了避免传统的投点作图法可能带来的虚假信息 (章邦桐等, 2003),我们先对参数进行 R 型聚类,然后再对归类后的参数在该类内部进行主因子分析,提取出占权重大、可作为代表性的参数,与对所要反映的问题进行相关性分析和实际验证,来分析它们之间的联系。

4.1 海平面变化分析

利用 Mn/Fe 、 Zr/Y (南君亚等, 1998), Al_2O_3 、

Sr/Ba (刘英俊和曹励民, 1985; Bai *et al.*, 1994), Th/La (Girard and Albarède, 1996) 作为海平面变化示踪参数。归类后 (图 3) 发现 Zr/Y 、 Al_2O_3 、 Th/La 和 Sr/Ba 可以归为一类 (第一级), Mn/Fe 作为另一类与前一类组成一个大类 (第二级)。然后对由 Zr/Y 、 Al_2O_3 、 Th/La 和 Sr/Ba 组成的前一类参数进行主因子分析,提取出 Sr/Ba 作为最具有代表性的指标,与 Mn/Fe 并列。最后通过与 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 的相关性分析筛选出 Mn/Fe 作为杨堤剖面海平面变化的评价指标 ($\text{Mn}/\text{Fe}-\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$, $r=0.453$)。

从图 2 可以看出 Mn/Fe 显示的晚弗拉期海平面变化是一个波折上升的过程,尤其 *linguiformis* 带海平面起伏的频率明显变快,幅度也逐渐加大。伴随着 F-F 之交的是一次短时间的海平面起伏。但是这并不是一个很紧密的联系,且前两次的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 波动与海平面变化也不相吻合,因此 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 波动的主要因素并不是海平面变化。

4.2 水体缺氧分析

对缺氧分析采用 Ceanom (NASC) (Girard and Lécuyer, 2002), V/Cr 、 Ni/Co 、 U/Th 、 Ce/La (王成善等, 1999) 和 $\text{V}/(\text{V}+\text{Ni})$ (Hatch and Leventhal, 1992) 来进行评价,其中 Ceanom 采用计算式: $\text{Ceanom} = \lg[3 \times \text{Ce}/(2\text{La} + \text{Nd})]$, 稀土元素采用北美页岩 (NASC) 标准化。先采用 R 型聚类分析 (图 3), 得出结果: U/Th 、 $\text{V}/(\text{V} + \text{Ni})$ 、Ceanom (NASC) 和 Ce/La 这几个参数归为一类 (第一级), 然后与 Ni/Co 并列组成一类 (第二级), 最后与 V/Cr 并列 (第三级)。主因子分析简化参数后筛选出 U/Th 作为第一级的代表性参数。由于另外两级中除去作为第一级代表的 U/Th 都只有一个参数,因此可以直接将这 3 个参数与 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 进行相关性分析,最后提取出 U/Th 作为整个剖面缺氧情况分析指标 ($\text{U}/\text{Th}-\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$, $r=0.313$)。

U/Th 显示,上 *rhenana* 带 \rightarrow *linguiformis* 带中部都处于富氧状态 ($\text{U}/\text{Th} < 0.75$) (图 2)。弗拉期末水体逐渐贫氧, F-F 之交开始出现缺氧 ($\text{U}/\text{Th} > 1.25$)。但是这与 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 波动也不是很强烈的相关,不但表现在前两次 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 波动的层位是处于富氧状态的浅灰色的灰岩,而不像欧美、澳大利亚等地同样层位出现的作为 Kellwasser 事件标志的沥青质灰岩或者黑色页岩 (Joachimski *et al.*, 2002a), 并且在 27、28 层以及邻近层位上分布着密集的生物潜穴,未发现黄铁矿晶体,薄片中可以观察

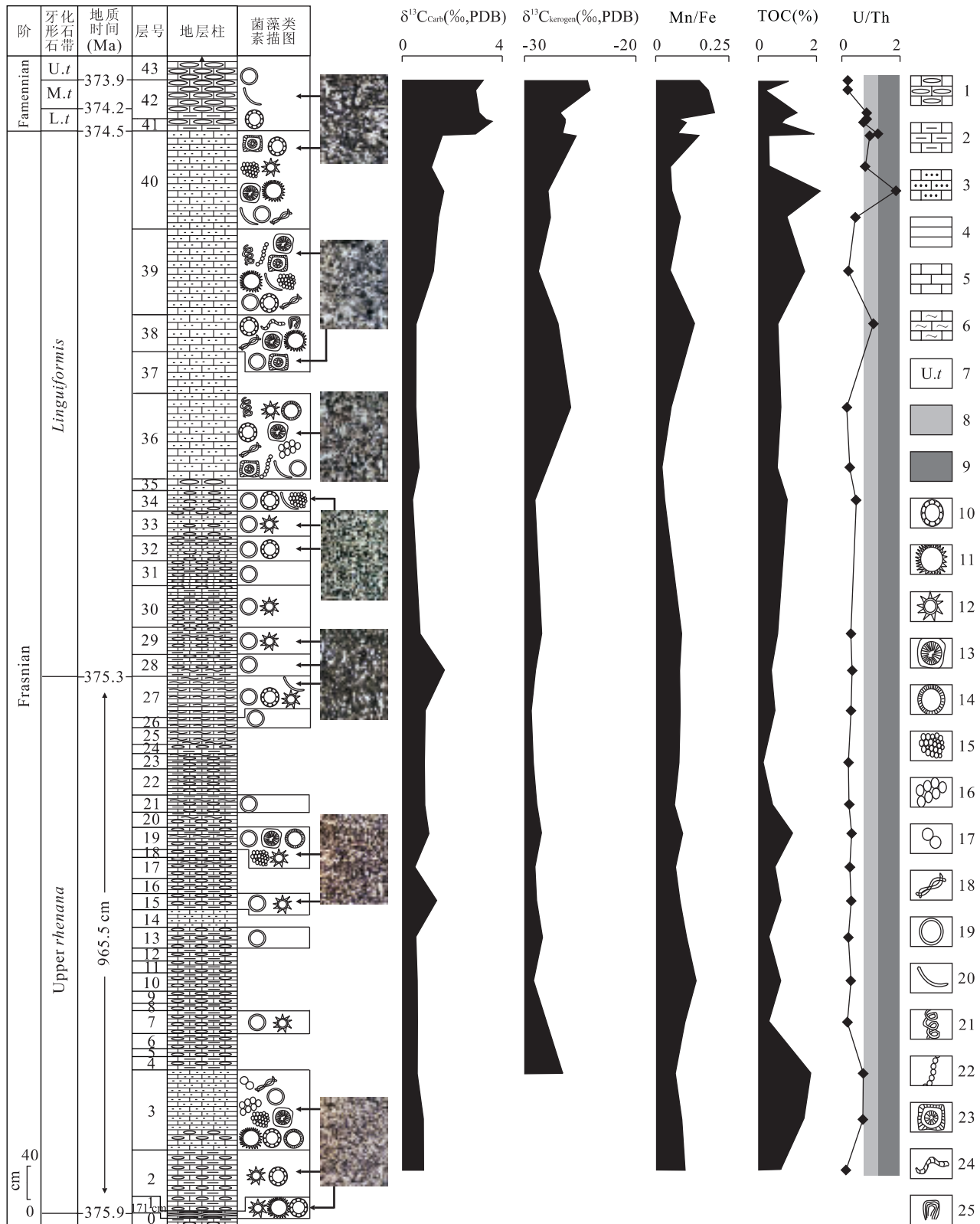


图 2 杨堤剖面上泥盆统 F-F 之交化学地层与菌藻类生物分布综合柱状图

Fig. 2 Chemostratigraphic profiles and bacterium-alga distributions of the Late Devonian F-F transition from the Yangdi Section
1. 扁豆灰岩; 2. 泥灰岩; 3. 钙质浊积岩; 4. 钙质页岩; 5. 灰岩; 6. 含潜穴灰岩; 7. 上 *triangularis* 带; 8. 贫氧; 9. 缺氧; 10, 11, 12. 粗枝藻; 13, 14. 不明藻类; 15, 16, 17. 不明蓝细菌; 18. 葛万藻; 19. 钙球; 20. 直管藻; 21. 疑似螺旋藻; 22. 疑似念珠藻; 23. 努亚藻; 24. 疑似直管藻; 25. 肾形藻

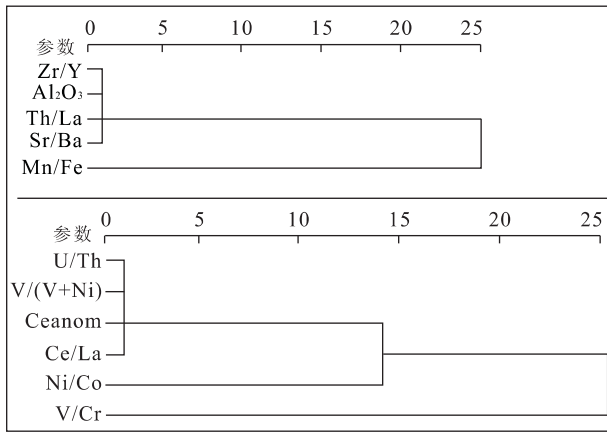


图 3 海平面变化和缺氧参数 R 型聚类分析

Fig. 3 R-classification of sea-level and anoxic-level parameters

到较多生物,说明此时溶解氧的含量应该比较充足。因此缺氧并不是 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 波动的主要原因。

4.3 晚弗拉期的海洋生产力

现代海洋学认为,海洋里的菌藻类是最主要的初级生产者,提供大于 75% 的海洋表层生产力(高亚辉,2001)。它们利用海水中的营养盐通过光合作用将溶解于表层海水中的 CO_2 吸收固定,然后在被浮游动物摄食的过程中将碳向食物链顶端逐渐传递,菌藻类的残留碎屑在沉降时又将 CO_2 固定在海洋底部,这就是生物泵原理。

中晚泥盆世浅海中菌藻类十分繁盛(Joachimski *et al.*, 2002a; 龚一鸣等,2002b; Chen *et al.*, 2005)。通过镜下岩石薄片观察,上 *rhenana* 带→上 *tirangularis* 带占绝对多数的生物是浮游细菌和藻类(图 2 中照片),这与分子化石资料吻合(龚一鸣等,2005)。其中浮游细菌主要是蓝细菌门的葛万藻(图 4a,4b)和肾形藻(图 4c),并有较多的疑似为念珠藻的球状蓝细菌(图 4d,4e,4f)、菌团(图 4g,4h)和杆状蓝细菌(图 4i,4j),均为光合自养细菌。藻类主要为绿藻门的粗枝藻类(图 4k),兼有少量分类位置不明的努亚藻(图 4m)。大量被认为属于藻类生殖孢子的“钙球”(Stanton, 1963)也广泛分布在杨堤剖面(图 4l)。除此之外,也极少量存在一些腕足类、竹节石、介形类。生物泵运转过程中,生物优先吸收的是 ^{12}C ,造成海水中 ^{13}C 富余,在这样一种海水化学条件下沉淀的碳酸盐和形成的有机质必定富集 ^{13}C 。当海洋生产力增高时, $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kero}}$ 也随之正偏(龚一鸣等,2005)。因此我们认为菌藻类微生物的生产活动构成了本地区晚弗拉期表层海水的生产力, $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和

$\delta^{13}\text{C}_{\text{kero}}$ 的波动应是对这种生产力变化的反馈。

4.4 菌藻类繁盛的物质基础

晚泥盆世海洋的营养条件奠定了菌藻类繁盛的基础。此时具有真正根系的陆生植物已经开始覆盖陆地,生物化学风化发育,由地表径流输入海洋的营养盐以及有机质大大增加。这一时期海洋化学条件发生重大变化,从超寡营养海水转变为富营养海水(Martin, 1996)。除了 N、P 等非金属营养盐之外,海水中的 Fe、Zn 作为生物酶的重要组成部分是菌藻类生物的生长刺激元素,通过被氧化还原在新陈代谢中起能量载体的作用(曹勇等,2002;李瑞香和朱明远,2004),其中 Fe 尤为重要。弗拉期末 Fe 和 P 含量都出现大幅激增(图 5),且都与代表陆源输入的 Al_2O_3 相关性较好(r 分别为 0.595,0.508)。另外 Fe 与 $\text{Ca} + \text{Mg}$ 呈负相关(李双应等,1995)($r = -0.646$)也从另一个侧面证明了陆源输入是 Fe 的主要来源,这与现代海洋基本一致(秦延文等,1998;曹勇等,2002)。施铁试验表明,海水中铁浓度的增加对菌藻类生物具有极大的刺激作用,可以在极短时间内促使爆发性生长,甚至诱发赤潮(曹勇等,2002;李瑞香和朱明远,2004)。除此之外,华南泥盆纪存在的裂谷热液带来的金属微量元素(白顺良,1998;Chen *et al.*, 2006),也可能为菌藻类繁盛提供了一定的物质支持。因此,在这种营养条件下,晚弗拉期菌藻类繁盛不仅是个必然现象,甚至出现爆发性生长也是极有可能的。镜下薄片观察,在上 *rhenana* 带底部和 *linguiformis* 带确实出现了数层只含有菌藻类、不见其他任何生物的沉积层(图 2 中第 1—3 层、19 层、27—29 层、34—40 层)。这种菌藻类繁盛的现象必定会使海洋表层生产力在短时间内快速上升,造成 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kero}}$ 正向波动。

4.5 F-F 之交的 $\delta^{13}\text{C}$ 波动

杨堤剖面上的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 和 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kero}}$ 正向波动主要是由菌藻类生物繁盛造成海洋生产力增高造成的。这种波动与上、下 Kellwasser 事件基本吻合,尤其在上 Kellwasser 事件处具有全球一致性。从图 2 可以看出 *linguiformis* 带顶部→F-F 之交的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{kero}}$ 、TOC、Mn/Fe 和 U/Th 均增大,同时野外观察发现 *linguiformis* 带灰岩颜色明显变深,到了顶部 F-F 界线处已经接近黑色,出现细小的黄铁矿晶群,但是并没有出现类似欧洲、北美等地的有机质含量极高的黑色沥青质灰岩或者黑色页岩。这一现象说明杨堤剖面 F-F 之交海平面上升,水体氧含量

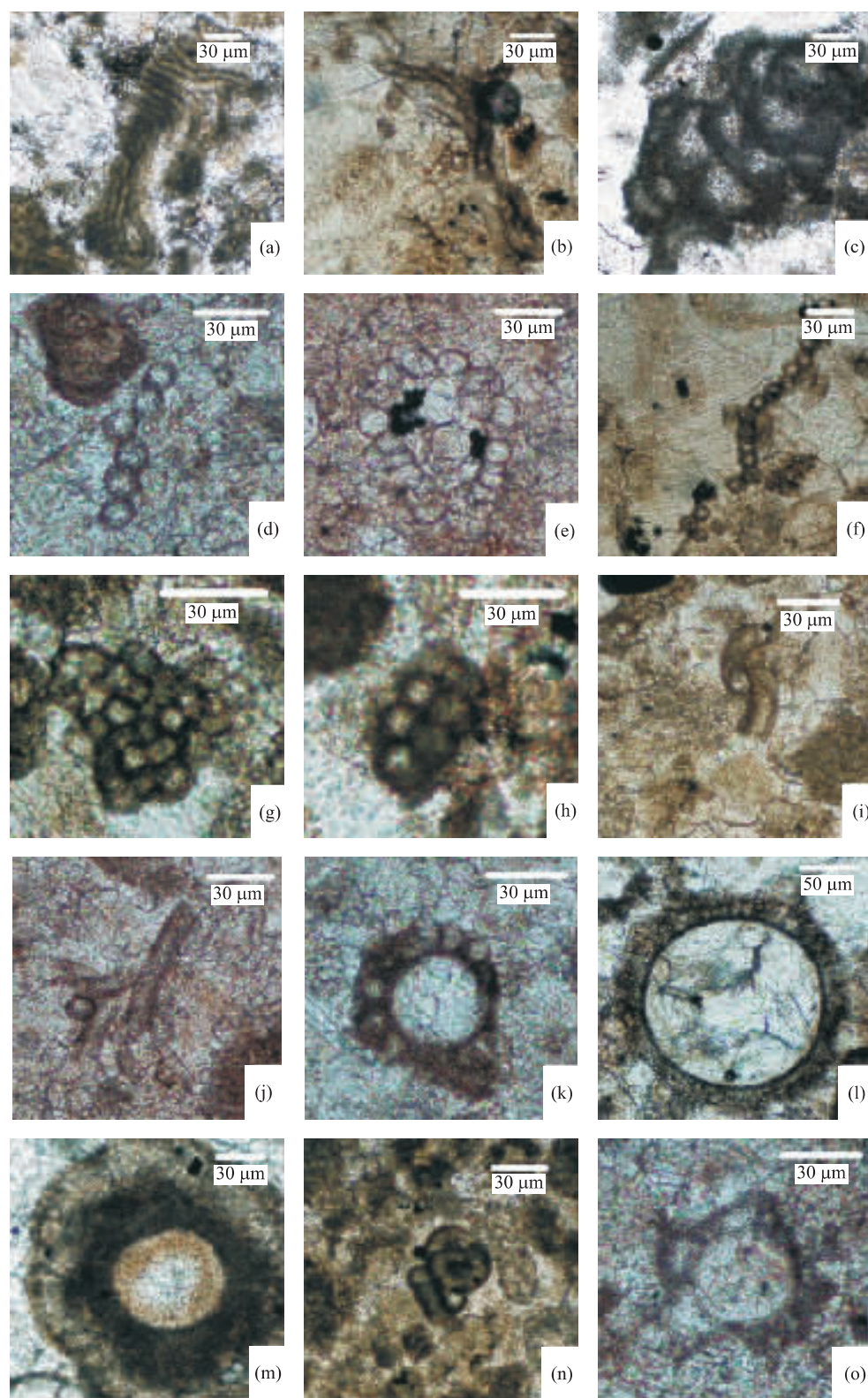


图 4 杨堤剖面 F-F 之交的菌藻类微生物

Fig. 4 Bacteria and algae in the Late Devonian F-F transition in Yangdi Section, Guangxi, South China

a-b. 葛万藻(3, 38, 39, 40 层); c. 肾形藻(38 层); d-f. 疑似念珠藻(36, 39 层); g-h. 菌团(3, 19, 34, 36, 39, 40 层); i-j. 管状蓝细菌(27, 34, 36, 39, 40-43 层); k. 粗枝藻(整个剖面); l. 钙球(整个剖面); m. 努亚藻(36, 38, 39, 40 层); n-o. 不明菌藻类(36, 38, 38, 40 层)

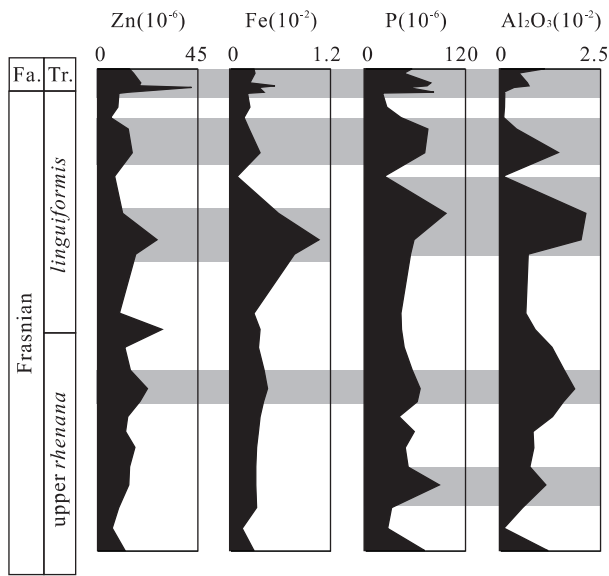


图 5 P、Zn、Fe 与 Al_2O_3 含量变化相关很好,表明主要由陆源输入

Fig. 5 Well correlation between P, Zn, Fe and Al_2O_3 indicating land-input control of these nutrient and activating elements needed by bacteria and algae

Tr. = Triangularis; Fa. = Famennian

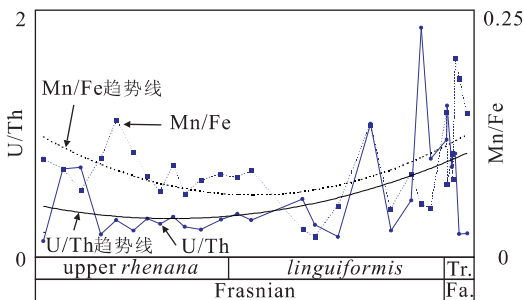


图 6 U/Th 显示水体缺氧程度随着海平面上升而加剧

Fig. 6 U/Th curve indicating gradually oxygen-deficient and sea-level rise

Tr. = Triangularis; Fa. = Famennian

下降,但是缺氧程度没有欧洲和北美等地的高.我们认为晚弗拉期海平面在保持上升趋势下呈现多次振荡是导致这一结果的原因.浮游菌藻类通过光合作用释放氧,因此海水表层是一个富氧层.但当海平面上升的时候,海水垂直混合作用减弱,容易导致水柱分层,加上沉降的有机质在腐烂分解过程中也需要消耗溶解氧,水柱底层必然会缺氧(Joachimski and Buggisch, 1993; 黄思静, 1997);而海平面下降的时候垂直混合作用加强,表层的富氧海水可以改善底层的缺氧状况.尽管如此,随着海平面总体上升,晚弗拉期的缺氧情况也进一步加剧(图 6),有机碳埋藏量也随之增

加.因此 F-F 之交的 $\delta^{13}C_{carb}$ 正偏远超下 Kellwasser 事件,是在生产力增加的基础上叠加了缺氧、海平面上升和有机埋藏量等多种因素共同导致的.

4.6 菌藻类繁盛带来的问题

首先,菌藻类繁盛会影响到其他生物生存.后生动物不像菌藻类微生物那样直接利用溶解在海水中的营养盐,而主要通过一级一级的摄食活动来获得营养物质.富营养化带来的菌藻类微生物繁盛可能也会使摄食它们的后生动物暂时获得好处,但长此以往,其生长时释放毒素和消耗溶解氧的总量将会变得巨大,导致海水环境恶化.尽管缺乏足够证据显示晚泥盆世存在频繁发生、规模大的赤潮,但是从薄片中确实发现很多层位上除了菌藻类微生物外看不到其他生物的情况来看,菌藻类微生物对其他生物的生存确实产生很大影响.此外,很多海洋动物都是体外受精,繁殖的时候直接将精子和卵子排放到海水中完成受精(李冠国和范振岗, 2004),富营养化、缺氧的海洋水化学条件也极有可能对这一过程产生影响.

其次,菌藻类繁盛对气候会产生影响:一方面加强了生物泵使更多的碳被固定在海洋中,促使水气交界的 CO_2 平衡向海水一侧转移,从而降低大气 CO_2 含量.另一方面海洋菌藻类生物释放的逆温室气体二甲硫醚(DMS)能散射、反射和吸收太阳辐射.海洋施铁试验证实(曹勇等, 2002),菌藻类繁盛可以通过减少温室气体、排放逆温室气体来有效降低全球温度.这一点倒是与晚弗拉期降温相吻合(Joachimski and Buggisch, 2002b).

5 结论

人们对 F-F 之交大灭绝的研究多着眼于珊瑚、竹节石、层孔虫等后生动物,而对处于生态系底层的菌藻类微生物所知甚少.本文研究发现,广西晚泥盆世弗拉期末,海平面振荡上升,陆地输入海洋的营养盐以及微量金属元素 Fe、Zn 等增加,造成海水富营养化、菌藻类繁盛,表层海洋生产力提高. $\delta^{13}C_{carb}$ 和 $\delta^{13}C_{kerogen}$ 的正向快速波动即是对此的反馈.同时,菌藻类微生物的繁盛改变海洋化学条件,海水中有毒物质、缺氧程度大幅增加,并可能改变全球气候,使气温下降.

此外,稳定条件下海洋生态系统能量分布通常都是金字塔形,每一能量级的生物都有一定的数量和生存空间,各级生物之间保持着动态的平衡.我们

认为,当外来物质或能量(如食物、温度等)发生改变,产生对某一级生物有利的条件时,该级生物量就会增加,需求的生存空间也要增大,必然对其他能量级的生物产生影响.如果将生态系统看做一个有机体,此时的生态系统将启动自我调整适应机制.通常表现为简化生态系统组织结构,抛弃已不能适应新环境的物种,以保持系统的活力(即通常所说的灭绝和复苏).这一过程会一直持续到一个新的稳定的生存环境产生.F-F 灭绝事件即可能是这一种类型.

References

- Bai, S. L., 1998. Chemo-biostratigraphic study on the Devonian Frasnian-Famennian event. *Acta Scientiarum Naturalium, Universitatis Pekinensis*, 34(2-3): 363-369 (in Chinese with English abstract).
- Bai, S. L., Bai, Z. Q., Ma, X. P., et al., 1994. Devonian events and biostratigraphy of South China. Conodont zonation and correlation, bio-event and chemo-event, Milankovitch cycles and nickel-episode. Peking University Press, Beijing.
- Buggisch, W., 1991. The global Frasnian-Famennian Kellwasser event. *Gelologische Rundschau*, 80(1): 49-72.
- Cao, Y., Li, D. J., Zhang, J., 2002. Progress in the research of iron limitation to marine phytoplankton. *Marine Science Bulletin*, 21(6): 83-90 (in Chinese with English abstract).
- Chen, D. Z., Qing, H. R., Li, R. W., 2005. The Late Devonian Frasnian-Famennian (F/F) biotic crisis: Insights from $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ and $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ isotopic systematics. *Earth and Planetary Science Letters*, 235: 151-166.
- Chen, D. Z., Qing, H. R., Yan, X., et al., 2006. Hydrothermal venting and basin evolution (Devonian, South China): Constraints from rare earth element geochemistry of chert. *Sedimentary Geology*, 183: 203-216.
- Chen, D. Z., Tucker, M., Shen, Y. A., et al., 2002. Carbon isotope excursions and sea-level change: Implications for the Frasnian-Famennian biotic crisis. *Journal of the Geological Society*, 159: 623-626.
- Gao, Y. H., 2001. Studies on taxonomy, ecology and bioactive products of marine microalgae. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 40(2): 566-573 (in Chinese with English abstract).
- Girard, C., Albarède, F., 1996. Trace elements in conodont phosphates from the Frasnian/Famennian boundary. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 126: 195-209.
- Girard, C., Lécuyer, C., 2002. Variations in Ce anomalies of conodonts through the Frasnian/Famennian boundary of Poland (Kowala-Holy Cross Mountains): Implications for the redox state of sea water and biodiversity. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 181: 299-311.
- Gong, Y. M., Li, B. H., Si, Y. L., et al., 2002b. Late Devonian red tide and mass extinction. *Chinese Science Bulletin*, 47(13): 1138-1144.
- Gong, Y. M., Xu, R., Tang, Z. D., et al., 2005. The Upper Devonian orbital cyclostratigraphy and numerical dating conodont zones from Guangxi, South China. *Science in China (Series D)*, 48(1): 32-41.
- Gong, Y. M., Xu, R., Tang, Z. D., et al., 2005. Relationships between bacterial-algal proliferating and mass extinction in the Late Devonian Frasnian-Famennian Transition: Enlightening from carbon isotopes and molecular fossils. *Science in China (Series D)*, 48(10): 1656-1665.
- Gong, Y. M., Li, B. H., Wu, Y., 2002a. Molecule-stratigraphic research in Devonian Frasnian-Famennian transition. *Progress in Natural Science*, 12(3): 292-297 (in Chinese).
- Gu, Z. Y., Xu, B., Liu, Q., et al., 2004. Carbon isotope records from the Upper Devonian in Guilin, South China for perturbations in the global carbon cycle. In: Jie, J. Y., Fang, Z. J., eds., *Mass extinction and recovery, evidence from the Palaeozoic and Triassic of South China*. University of Science and Technology of China Press, Hefei, 457-472 (in Chinese).
- Hatch, J. R., Leventhal, J. S., 1992. Relationship between inferred redox potential of the depositional environment and geochemistry of the Upper Pennsylvanian (Missourian) Stark shale member of the Dennis limestone, Wabaunsee County, Kansas, U. S. A. *Chemical Geology*, 99: 65-82.
- Holser, W. T., 1997. Geochemical events documented in inorganic carbon isotopes. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 132: 173-182.
- Holser, W. T., Magaritz, M., Phipperdan, R. L., 1996. Global isotope events. In: Walliser, O. H., ed., *Global events and event stratigraphy*. Springer Verlag, Berlin, 63-87.
- Huang, S. J., 1997. A study on carbon and strontium isotopes of Late Paleozoic carbonate rocks in the Upper Yangtze platform. *Acta Geologica Sinica*, 71: 45-53 (in Chinese with English abstract).
- Ji, Q., 1994. On the Frasnian-Famennian extinction event in South China as viewed in the light of conodont study.

- In: Professional papers of stratigraphy and palaeontology (No. 24). Geological Publishing House, Beijing, 79—107 (in Chinese).
- Joachimski, M. M., 1997. Comparison of organic and inorganic carbon isotope patterns across the Frasnian-Famennian boundary. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 132: 133—145.
- Joachimski, M. M., Buggisch, W., 1993. Anoxic events in the late Frasnian—Cause of the Frasnian-Famennian faunal crisis? *Geology*, 21: 675—678.
- Joachimski, M. M., Buggisch, W., 2002b. Conodont apatite $\delta^{18}\text{O}$ signatures indicate climatic cooling as a trigger of the Late Devonian mass extinction. *Geology*, 3(8): 711—714.
- Joachimski, M. M., Pancost, R. D., Freeman, K. H., et al., 2002a. Carbon isotope geochemistry of the Frasnian-Famennian transition. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 181: 91—109.
- Kaufman, A. J., Knoll, A. H., 1995. Neoproterozoic variations in the C-isotopic composition of seawater: Stratigraphic and biogeochemical implications. *Precambrian Research*, 73: 27—49.
- Li, G. G., Fan, Z. G., 2004. Marine ecology. High Education Press, Beijing, 37 (in Chinese).
- Li, R. X., Zhu, M. Y., 2004. Impact of iron on the growth of natural phytoplankton community. *Advances in Marine Science*, 22(1): 50—54 (in Chinese with English abstract).
- Li, S. Y., Jin, F. Q., Wang D. X., 1995. Geochemical characteristics of carbonate rock diagenesis. *Experimental Petroleum Geology*, 17(1): 55—62 (in Chinese with English abstract).
- Liao, W. H., 2004. Biotic recoveries from the Frasnian-Famennian mass extinction event in South China. In: Mass extinction and recovery, evidence from the Palaeozoic and Triassic of South China. University of Science and Technology of China Press, Hefei, 437—456 (in Chinese).
- Liu, Y. J., Cao, L. M., 1985. The isotope geochemistry. Geological Publishing House, Beijing (in Chinese).
- Ma, X. P., 2004. The Frasnian-Famennian mass extinction and related sedimentological-geochemical events—Evidences from South China. In: Rong, J. Y., Fang, Z. J., eds., Mass extinction and recovery, evidence from the Palaeozoic and Triassic of South China. University of Science and Technology of China Press, Hefei, 409—436 (in Chinese).
- Martin, R., 1996. Secular increase in nutrient level through the Phanerozoic: Implications for the productivity, biomass, and diversity of the marine biosphere. *Palaios*, 11: 209—219.
- Mclaren, D. J., 1970. Presidential address, time life and boundary. *Journal of Paleontology*, 48: 801—815.
- Nan, J. Y., Zhou, D. Q., Ye, J. L., et al., 1998. Geochemistry of paleoclimate and paleo-ocean environment during Permian-Triassic in Guizhou Province. *Acta Mineralogica Sinica*, 18(2): 239—249 (in Chinese with English abstract).
- Nicoll, R. S., Playford, P. E., 1988. Upper Devonian Iridium anomaly and the Frasnian-Famennian boundary in the Canning basin, Western Australia. *Geological Society of Australia Abstracts*, 291: 296.
- Qin, Y. W., Zhang, M. P., Zhou, G. F., 1998. Iron sources, existing forms and their limiting action on the primary productivity of phytoplankton in seawater. *Journal of Oceanography of Huanghai & Bohai*, 16(3): 67—75 (in Chinese with English abstract).
- Stanton, R. J., 1963. Upper Devonian calcispheres from Redwater and south Sturgeon Lake reefs, Alberta, Canada. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, 4(11): 410—418.
- Wang, C. S., Hu, X. M., Li, X. H., 1999. Dissolved oxygen in palaeo-ocean: Anoxic events and high-oxic problems. *Marine Geology & Quaternary Geology*, 19(3): 39—47 (in Chinese with English abstract).
- Wang, C. Y., Ziegler, W., 2002. The Frasnian-Famennian conodont mass extinction and recovery in South China. *Senckenbergiana Lethaea*, 82(2): 463—493.
- Wang, K., Geldsetzer, H. H. J., Goodfellow, W. D., et al., 1996. Carbon and sulfur isotope anomalies across the Frasnian-Famennian extinction boundary, Alberta, Canada. *Geology*, 24: 187—191.
- Wang, K., Orth, C. J., Attrep, M., et al., 1991. Geochemical evidence for a catastrophic biotic event at the Frasnian/Famennian boundary in South China. *Geology*, 19: 776—779.
- Wu, M. Q., Goodfellow, W. D., Wang, K., et al., 1998. Anomalies of organic carbon isotopes across the P/T boundary at the Lekang Section, Guizhou, South China, and their significance. *Acta Mineralogica Sinica*, 18(1): 17—21 (in Chinese with English abstract).
- Wu, Y., Gong, Y. M., Du, Y. S., 1997. Devonian sequence stratigraphy and sea level change of South China. China University of Geosciences Press, Wuhan (in Chinese).
- Xu, B., Gu, Z. Y., Hu, B., et al., 2004. The pattern of variations in carbon isotope of the Frasnian-Famennian limestone sequences in Guangxi, southern China. *Acta Sedimentologica Sinica*, 22(4): 603—608 (in Chinese with

English abstract).

- Xu, B., Gu, Z. Y., Liu, Q., et al., 2003. Carbon isotopic record from Upper Devonian carbonates at Dongcun in Guilin, southern China, supporting the worldwide pattern of carbon isotope excursions during Frasnian-Famennian transition. *Chinese Science Bulletin*, 48 (8): 856—862 (in Chinese).
- Zhang, B. T., Ling, H. F., Chen, P. R., 2003. Trace element geochemical comparison among multiple geological objects—problems and solutions. *Geology-Geochemistry*, 31 (4): 102—106 (in Chinese with English abstract).
- 附中文参考文献**
- 白顺良, 1998. 泥盆纪弗拉斯—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), 34(2~3): 363—369.
- 曹勇, 李道季, 张经, 2002. 海洋浮游生物铁限制的研究进展. 海洋通报, 21(6): 83—90.
- 高亚辉, 2001. 海洋微藻分类生态及生物活性物质研究. 厦门大学学报(自然科学版), 40(2): 566—573.
- 龚一鸣, 李保华, 吴诒, 2002a. 广西泥盆系弗拉阶—法门阶之交分子地层研究. 自然科学进展, 12(3): 292—297.
- 龚一鸣, 李保华, 司远兰, 等, 2002b. 晚泥盆世赤潮与生物集群灭绝. 科学通报, 47(7): 554—560.
- 龚一鸣, 徐冉, 汤中道, 等, 2004. 广西上泥盆统轨道旋回地层与牙形石带的数字定年. 中国科学(D辑), 34(7): 635—643.
- 龚一鸣, 徐冉, 汤中道, 等, 2005. 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. 中国科学(D辑), 48(2): 140—148.
- 顾兆炎, 许冰, 刘强, 等, 2004. 华南泥盆纪弗拉阶—法门期之交碳酸盐沉积物同位素记录. 见: 戎嘉余, 方宗杰. 生物大绝灭与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科技大学出版社, 457—472.
- 黄思静, 1997. 上扬子地区晚古生代海相碳酸盐的碳、锶同位素研究. 地质学报, 71: 45—53.
- 季强, 1994. 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. 地层古生物论文集(第24辑). 北京: 地质出版社, 79—104.
- 李冠国, 范振岗, 2004. 海洋生态学. 北京: 高等教育出版社, 37.
- 李瑞香, 朱明远, 2004. 铁对自然群落浮游植物生长的影响. 海洋科学进展, 22(1): 50—54.
- 李双应, 金福全, 王道轩, 1995. 碳酸盐岩成岩作用的微量元素地球化学特征. 石油实验地质, 17(1): 55—62.
- 廖卫华, 2004. 华南晚泥盆世弗拉期—法门期之交的生物大绝灭及其后的残存和复苏. 见: 戎嘉余, 方宗杰. 生物大绝灭与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科技大学出版社, 437—456.
- 刘英俊, 曹励明, 1985. 元素地球化学导论. 北京: 地质出版社.
- 马学平, 2004. 华南泥盆纪弗拉期—法门期之交的生物绝灭及相关沉积地化事件. 见: 戎嘉余, 方宗杰. 生物大绝灭与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科技大学出版社, 409—436.
- 南君亚, 周德全, 叶健疆, 等, 1998. 贵州二叠纪—三叠纪古气候和古海洋环境的地球化学研究. 矿物学报, 18(2): 239—249.
- 秦延文, 张曼平, 周革非, 1998. 海洋中铁的来源、形态和对初级生产力的限制作用. 黄渤海海洋, 16(3): 67—75.
- 王成善, 胡修棉, 李祥辉, 1999. 古海洋溶解氧与缺氧和富氧问题研究. 海洋地质与第四纪地质, 19(3): 39—47.
- 吴明清, Goodfellow, W. D., 王琨, 等, 1998. 贵州乐康二叠/三叠系界线剖面的有机碳同位素异常及其意义. 矿物学报, 18(1): 17—21.
- 吴诒, 龚一鸣, 杜远生, 1997. 华南泥盆纪层序地层及海平面变化. 武汉: 中国地质大学出版社.
- 许冰, 顾兆炎, 胡滨, 等, 2004. 广西上泥盆统 F-F 界线碳同位素的变化特征. 沉积学报, 22(4): 603—608.
- 许冰, 顾兆炎, 刘强, 等, 2003. 广西桂林桐村上泥盆统碳同位素正偏移于全球一致性的记录. 科学通报, 48(8): 856—862.
- 章邦桐, 凌洪飞, 陈培荣, 2003. 多体系微量元素地球化学对比中存在的问题及解决途径. 地质地球化学, 31(4): 102—106.