

黔北上奥陶统宝塔组头足类的聚爆 深度分析及其地质学意义

彭庭祖, 杨宇宁, 王冬梅, 池祥日

贵州大学资源与环境工程学院, 喀斯特地质资源与环境教育部重点实验室, 贵阳, 550025



www.
geojournals.cn/georev

内容提要: 上奥陶统宝塔组是扬子板块分布广泛的标志性地层单元, 因富含类型多样的头足类化石及发育特殊的网纹状构造而闻名。目前, 有关宝塔组沉积时期水体深度的分析都是基于沉积学和古生物学特征的定性推测, 而且争议较大。笔者等在黔北尧龙山地区宝塔组采集到大量原域埋藏的头足类化石, 根据它们的隔壁强度系数 (Septal Strength Index, SSI) 与聚爆深度的耦合关系, 首次对这些头足类生活时的古海水深度进行量化分析。通过选取符合 SSI 分析条件的 16 块 *Sinoceras* 和 12 块 *Michelinoceras* 标本, 系统分析了 SSI 分别与外部特征和内部构造的相关性。结果显示, SSI 随壳体长度及隔壁间距的增大而增加, 随顶角角度的增加而减小, 但与内部构造单一参数的相关性不大, 可能受到多个内部构造参数的共同制约。量化分析结果显示, 尧龙山地区宝塔组中共理出现的 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的 SSI 分别为 5.564 ~ 10.829 和 11.432 ~ 19.532, 对应的生态深度大约分别为 128 ~ 169 m 和 228 ~ 280 m, 表明两属头足动物生活时可能已经出现明显的生态分层现象, 古生物地理区系也出现一定的差异。不过, 两个属内部不同种的生态深度没有明显差别。头足类的生态深度分析结果表明, 研究区宝塔组沉积时期的水体深度可能大于 280 m, 远比前人分析的结果深得多。

关键词: 头足类; *Sinoceras*; *Michelinoceras*; 隔壁强度系数; 生态深度; 上奥陶统宝塔组

奥陶纪温和的气候及广布的浅海为海洋无脊椎动物的繁盛和演替提供了良好的条件 (詹仁斌等, 2013), 包括处于食物链顶端的头足类在内的大量海洋生物都在这一时期实现快速的生态扩张。奥陶纪时期的头足类多样性极高、演化速率快、生态类型多样并且出现在各个生态分层空间 (Crick, 1980, 1993; Kröger and Zhang Yunbai, 2009; 张元动等, 2009), 大幅增加了海洋生态系统营养结构的复杂性 (Teichert et al., 1964; Zhang Yuandong et al., 2010; Kröger et al., 2011; Fang Xiang et al., 2019)。奥陶纪大辐射时期, 全球头足类的多样性分别在弗洛早期、达瑞威尔末期和桑比期—凯迪期之交出现 3 次峰值, 并且总体呈增长趋势, 直至凯迪中晚期后多样性急剧减少 (Kröger and Zhang Yunbai, 2009; 詹仁斌等, 2013)。相比之下, 扬子台地奥陶纪的头足类先后则经历了达瑞威尔期的扩张、凯迪期的复苏以及凯迪晚期至赫南特期的衰落

(Fang Xiang et al., 2019)。

中国奥陶纪的头足类广泛分布在西藏 (赖才根, 1982; 陈挺恩, 1984; 程立人等, 2005; 罗凯等, 2012)、甘肃 (张日东, 1962)、湖北 (方翔等, 2015a)、吉林 (彭玉鲸, 1991)、江苏 (潘正勤, 1986)、辽宁 (王敏成, 1986)、湖南 (赖才根和齐敦伦, 1977)、安徽 (应中镠, 1989)、陕西 (赖才根, 1981) 等地的奥陶纪地层中。其中, 扬子板块保存在碳酸盐岩地层单元中的头足类最为丰富, 比如下奥陶统红花园组 (徐光洪和徐安武, 1988) 和本研究的目标地层上奥陶统宝塔组 (彭庭祖等, 2021) 都发现大量的头足类化石。

头足类在海水中主要是通过体内气室排吸水形成的反作用力调节沉浮和运动 (Flower and Teichert, 1957), 因此其壳壁厚度、壳型、壳体大小、壳面纹饰和内部结构在一定程度上反映头足类的生活方式、游泳能力及生存环境 (赵金科等, 1965; 徐

注: 本文为国家自然科学基金资助项目 (编号: 41890845, 42162003, 41702022, 41772021), 贵州省科技计划 (编号: 黔科合基础 2018-1053, 黔科合平台人才 2017-5788), 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开放课题 (编号: 173130), 贵州省人才基地项目 (编号: RCJD2018-21) 和贵州省研究生科研基金 (黔教教 YJSKYJJ[2021]077) 的成果。

收稿日期: 2022-05-22; 改回日期: 2022-07-29 网络首发: 2022-08-20; 责任编辑: 刘志强。Doi: 10.16509/j.georeview.2022.08.041

作者简介: 彭庭祖, 女, 1997 年生, 硕士研究生, 地质学专业; Email: tzpeng0527@163.com。通讯作者: 杨宇宁, 男, 1985 年生, 博士, 副教授, 主要从事古生物学与地层学研究与教学工作; Email: ynyang333@163.com。

光洪和徐安武, 1988; 张永轲等, 1988; 肖传桃等, 2006)。例如, 壳壁厚度越大表明能承受静水压力的强度越大, 生活时的水体较深; 直壳形的头足类相较于平旋壳型更适应深水区域, 且扩大缓慢的直锥形壳能减小对水的阻力从而快速运动; 气室排列稀疏且壳体细小的体管能增大气室体积比率从而更利于运动; 壳面纹饰清晰的化石表明当时应处于低能环境(张永轲等, 1988; 肖传桃等, 2006)。此外, 头足类在奥陶纪海洋生态系统中处于中心位置(Kröger and Zhang Yunbai, 2009), 分析这一时期头足类的生活水深有助于了解当时它们的生态分层结构、空间分异以及古水深信息。

现生鸚鵡螺类头足动物的壳体实验结果表明, 当内部气压小于 1 bar (压强单位, 10 bar = 1 MPa) 时壳体所能承受的静水压力约为 70 ~ 90 bar, 对应的水深约在 700 ~ 900 m (Bidder, 1962; Mutvei, 1964; Denton and Gilpin, 1966)。相比之下, Westermann (1973) 通过对 7 个目 47 个头足动物化石属进行实验分析, 认为直角石目 (Orthocerida) 头足类所能承受的极限深度为 150 ~ 500 m。Chen Junyuan 和 Teichert (1987) 对近 3000 块头足类化石标本的古生态学研究表明, 头足动物在奥陶纪不同时期逐渐适应不同水深, 且最深可达 500 m。上奥陶统宝塔组作为扬子台地的标志性沉积单元之一, 以发育奇特的网纹状灰岩和产出大量头足类动物化石为特征(戎嘉余和陈旭, 1987; Zhan Renbin et al., 2016), 而宝塔组的成因机制及水体深度长期以来都是学术界争议的焦点(姬再良, 1985; Chen Junyuan et al., 1991; Lindström et al., 1991; 陈旭等, 1993; Rong Jiayu et al., 1999; 周传明和薛耀松, 2000; Zhan Renbin et al., 2016)。然而, 这些研究绝大部分都是基于沉积学、地球化学或岩相古地理的定性化分析, 却忽视了宝塔组中大量极具特征的头足类化石及其所能揭示的水深条件信息。据此, 笔者等根据在黔北尧龙山地区宝塔组中采集到大量保存完整、分异度和丰度较高以及内部结构清晰的头足类化石, 重点分析了外部形态、内部构造与头足类动物的聚爆深度(头足类因静水压力过大而发生内爆时, 其下潜所处的临界深度被称为聚爆深度; Denton and Brown, 1973) 和生态深度(常规生活所处的水体深度; 陈均远, 1988) 的耦合关系, 为探讨华南晚奥陶世头足类的生态分层结构以及宝塔组沉积时期的海水深度提供新信息。

1 地质背景

晚奥陶世时期, 贵州沉积区由于受到因都匀运动抬升的黔中隆起的影响(崔金栋, 2013; 陈超等, 2014), 仅在黔北、黔东和黔南局部区域发育有完整的奥陶纪地层(周名魁等, 1993; 周明辉, 2005; 尹琼, 2013; 牟传龙等, 2014)。这一时期海平面的相对上升致使水体自黔中向北逐渐加深, 在黔北地区形成了宽缓的碳酸盐岩沉积环境(谢尚克等, 2011; 牟传龙等, 2014)。研究区位于贵州省遵义市桐梓县尧龙山镇(图 1a), 该区出露的上奥陶统地层主要为宝塔组、涧草沟组及五峰组。其中, 宝塔组是扬子台地岩性最稳定、分布最广的碳酸盐岩地层单元之一(周传明和薛耀松, 2000; 许效松等, 2001), 与上覆地层涧草沟组为整合接触、与下伏地层十字铺组可能为不整合接触(Munnecke et al., 2011; 樊茹等, 2013)。宝塔组岩性为一套灰色、深灰色中一厚层具网纹状构造的泥晶灰岩或生物碎屑泥晶灰岩, 层理极为发育(图 1b), 以产出大量特征性的中华震旦角石 *Sinoceras chinense* 而得名。此外, 三叶虫、腕足类、腹足类、牙形石和棘皮类等生物也比较常见, 但缺乏内栖生物化石, 可能是深水环境的营养物质匮乏(陈旭和丘金玉, 1986; 江茂生, 1998)、沉积环境处于底栖生物生活的透光带之下(戎嘉余和陈旭, 1987) 或底部氧气不足(Zhan Renbin and Jin Jisuo, 2007) 等原因所致。牙形石生物地层研究表明, 宝塔组自下而上可识别出 2 个牙形石带: *Hamarodus europaeus* 带和 *Protopanderodus insculptus* 带(王钢, 1986; 安太庠, 1987; 曾庆奎等, 1987; 王钢, 1990), 其地质时代为晚奥陶世桑比中期—凯迪早期(Chen Xu et al., 1995; Zhan Renbin et al., 2016)。

扬子台地内宝塔组的沉积厚度变化较大, 厚度通常介于 20 ~ 35 m 之间(嵯喜准等, 2017), 一般西部和南部近岸浅水环境区域的厚度较大, 而靠近台地边缘的远岸区域其厚度较小(Zhan Renbin et al., 2016)。黔北尧龙山地区酒店垭剖面的宝塔组发育有 101 层网纹灰岩, 总厚 25.68 m (图 1d)。笔者从研究区天域极地、酒店垭和集镇采坑 3 个剖面的宝塔组采集到近千余件原域埋藏的头足类化石(营游泳或底栖—游泳的头足类在死亡后由于气室大量充气致使其沉降在同一生态域的海底并被掩埋石化, 未经历异地搬运; 图 1c), 共有 8 属 11 种及少量属种未定类型(彭庭祖等, 2021), 以震旦角石

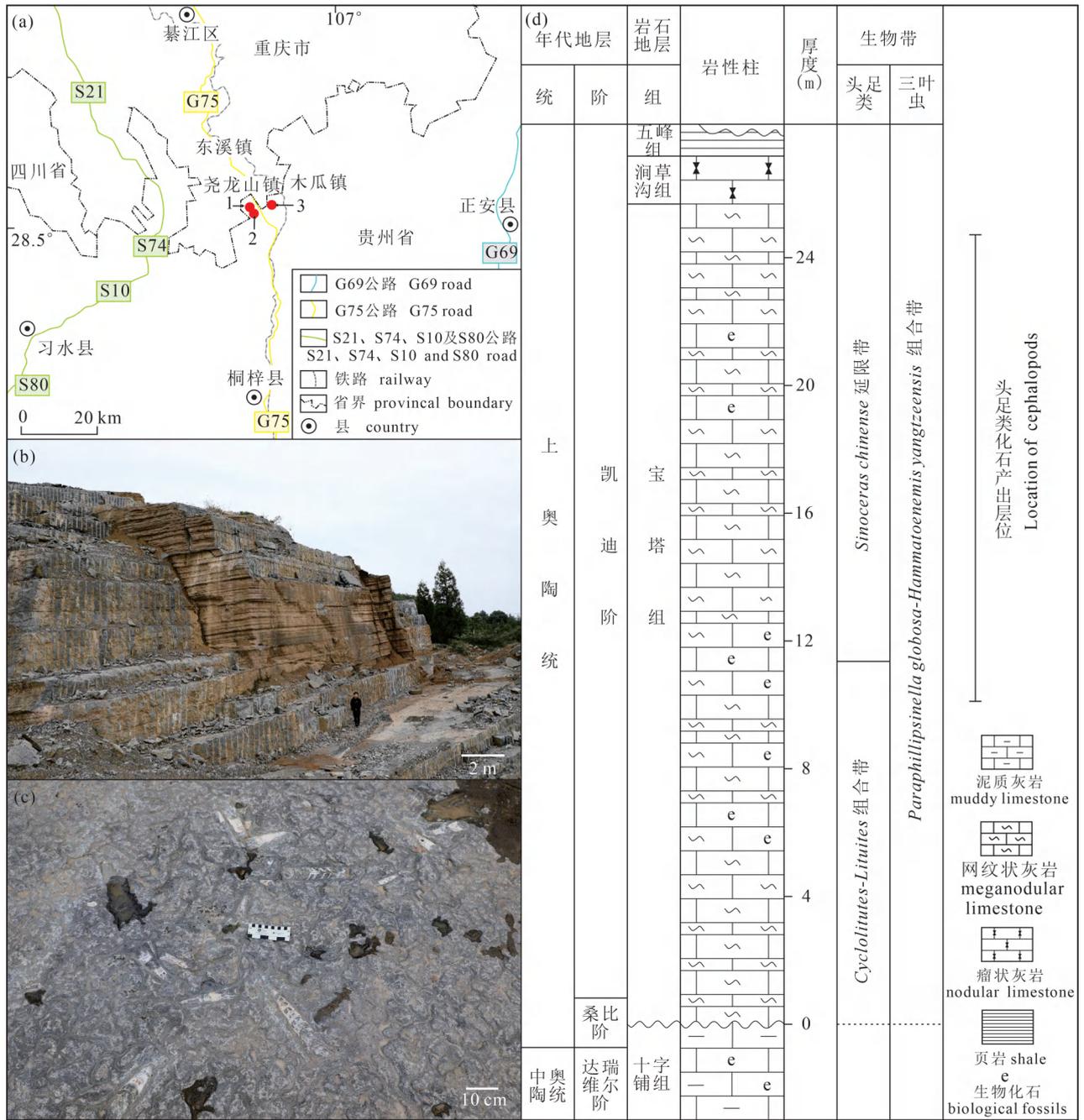


图 1 黔北尧龙山地区交通位置图 (a); 酒店垭剖面宝塔组地层呈水平状产出(b); 宝塔组内原域埋藏的头足类化石(c) 以及酒店垭剖面宝塔组的岩石地层和生物地层柱状图(d)

Fig. 1 Location map of the Yaolongshan area (a); subhorizontal layers of the Baota (Pagoda) Formation crop out at the Jiudianya section (b); the cephalopod fossils of the Baota Formation are in situ (c); lithologic and biological column of the Baota Formation at the Jiudianya section (d)

属 *Sinoceras* 和米契林角石属 *Michelinoceras* 为优势分子, 盘角石属 *Discoceras* 为常见的特征性分子。尧龙山宝塔组头足类的组合特征与宜昌三峡地区宝塔组的头足类 (Chen Tingen and Zou Xiping, 1984; 徐光洪和徐安武, 1988) 比较相似, 总体上符合深

水陆棚 *Sinoceras—Michelinoceras—Discoceras* 生物相 (肖传桃等, 2006) 的特征, 不过三峡地区头足类的化石产出层位可能略高于尧龙山地区 (彭庭祖等, 2021)。

2 研究材料

黔北桐梓尧龙山地区的上奥陶统宝塔组中产出丰度和分异度都很高的长锥型头足类化石(彭庭祖等, 2021), 是进行隔壁强度系数分析的理想材料。本研究在尧龙山地区的酒店垭、天域极地和集镇采

坑等3个剖面采集到原域埋藏的近千块头足类化石, 并从中遴选出28件符合SSI分析要求的长锥型标本。其中, 喇叭角石目喇叭角石科震旦角石属 *Sinoceras* 标本16块(图2a—f), 直角石目直角石科米契林角石属 *Michelinoceras* 标本12块(图2g—k)。研究标本均为立体保存, 从平行于壳体的长轴

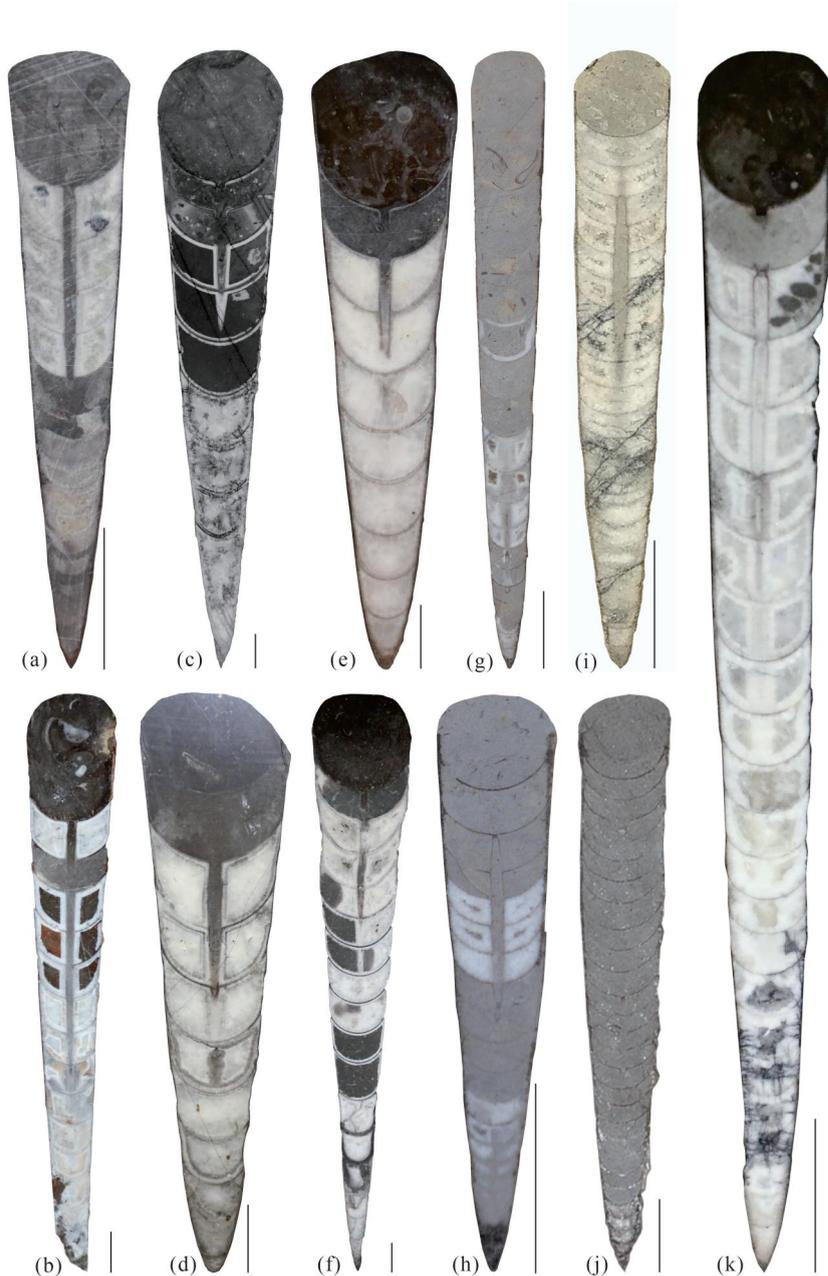


图2 黔北尧龙山地区宝塔组的头足类 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras*
Fig. 2 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* from the Pagoda Formation in the Yaolongshan area, Tongzi, northern Guizhou

(a)—(f) 震旦角石属 *Sinoceras*: (a) YLS-19T-400, (b) YLS-19T-514, (c) YLS-19T-489, (d) YLS-19T-554, (e) YLS-19T-430, (f) YLS-19T-509; (g)—(k) 米契林角石属 *Michelinoceras*: (g) YLS-19T-322, (h) YLS-19T-349, (i) YLS-19T-48, (j) YLS-19T-308, (k) YLS-19T-516。比例尺为2 cm; Scale bars = 2 cm

方向切割揭示纵切面。根据SSI的分析要求, 所有研究标本度量或测算9个特征参数, 分别为最小隔壁厚度(σ)、隔壁半径(R)、壳长(L)、顶角大小(α)、隔壁间距(Δ)、体管直径/壳体直径(g/r_2)、隔壁颈长/气室高(n/d)、隔壁下凹度(s/d)和气室高/壳径(d/r_1), 并计算出每个个体的聚爆深度和生态深度(表1)。由于外壳型头足类至少有14种不同的体管结构, 在静水压力下所承受的机械强度也各不相同, 有学者提出现生鸚鵡螺类隔壁强度系数的推导公式不适用于化石类型(Mutvei, 2017)。据此, 笔者等只选取具有相同体管结构的 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 化石标本作为研究对象, 并从中选择隔壁的保存状态符合SSI分析要求的个体进行分析。需要提及的是, Westermann (1973) 的实验数据不包括生长阶段个体的信息, 为避免测量数据影响隔壁强度的分析结果, 本研究的所有测量参数全部来自成年个体的化石标本(成年个体都发育有一个基本完整的住室; Hewitt and Westermann, 1996)。

3 研究方法

3.1 隔壁强度分析

头足类作为海生软体动物, 最大栖息深度主要由壳体的力学性能决定(Ward and Boletzky, 1984)。头足类壳体在水中受到四周静水压力的作用且壳体内部压力通常小于101.325 kPa (1 atm), 当外部静水压力超过生物体所能承受的极限而发生内爆时, 其下潜所处的临界深

度被称为聚爆深度(又称极限深度)(Denton and Brown, 1973; 陈均远, 1988)。头足类的内爆现象主要与生物体抗压强度最弱的部分有关(Westermann, 1973; 陈均远, 1988), 而承受海水静水压力的构造主要是壳壁、隔壁和体管壁。

对于外壳型头足类而言, 钙质壳壁(calcareous shell wall)包裹所有内部软体组织, 可抵抗四周的静水压力、支撑身体弯曲和抵抗其他生物的意外攻击, 因而是整个身体中最坚硬的部分(Denton and Brown, 1973; Westermann and Hamilton, 1985)。体管壁(siphuncle wall)除了承受周围的静水压力之外, 还是气室内部和体管之间物质交换的场所, 并能固定软体组织, 因此其机械强度往往大于产生内爆现象时的临界强度(陈均远, 1988)。因此, 体管壁强度可能只对生存环境起到粗略的限制(Hewitt and Westermann, 2010)。相比于壳壁和体管壁, 隔

壁(septum)是头足类壳体中最脆弱的部分(Hewitt and Westermann, 2010), 因为大多数浅水生活的头足类的隔壁都比较薄, 当下潜接近最大生态深度时容易受到局部张力而发生内爆现象(Hewitt and Westermann, 1996)。据此, 隔壁是头足类最适合开展聚爆深度分析的内部结构, 其强度系数由隔壁厚度和曲率半径的函数关系所决定(Westermann, 1973; 陈均远, 1988)。

头足类隔壁的成分为珍珠质, 向口前方凹陷形成半球形。这种弯曲方式可以较大程度上增加住室的空间, 但也会降低隔壁在水中的抗压强度(陈均远, 1988; Hewitt and Westermann, 1996)。珍珠层的抗张强度无法直接确定, 但在薄壳力学原理中, 半球形隔壁所受到的机械强度与隔壁厚度成正比, 与曲率半径成反比(陈均远, 1988)。因此, 根据现生乌贼和鹦鹉螺的仿生实验数据, Westermann

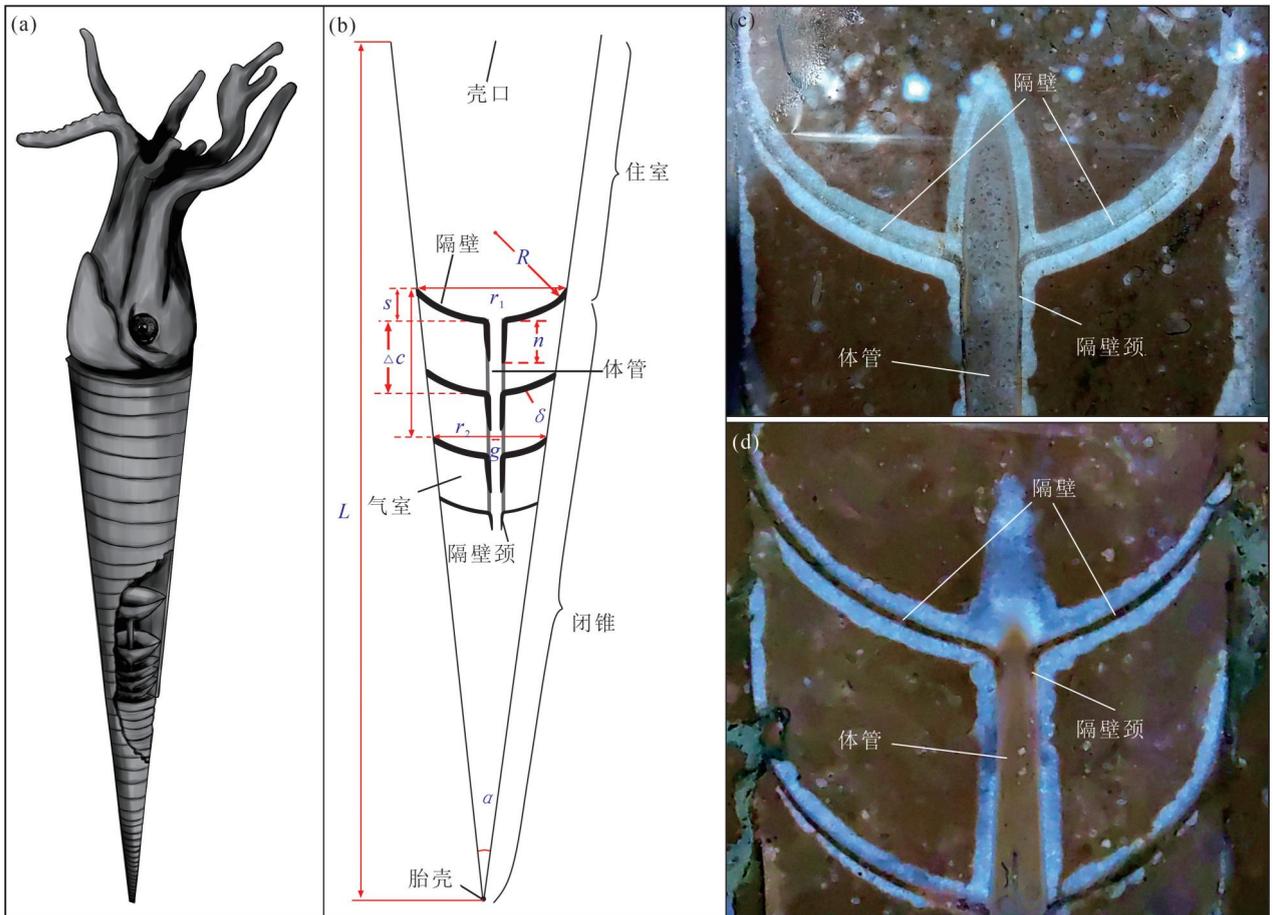


图 3 直角石类形态复原图(a); 直角石内部结构参数解析图(b) (改自 Westermann and Hamilton, 1985; Fang Xiang et al., 2017); 宝塔组 *Michelinoceras* 的隔壁放大图(c)、(d), 周围强烈方解石化, 但隔壁的形态和厚度稳定
Fig. 3 The reconstruction of cephalopods with orthocone(a); the parameter map of internal structure of cephalopods with orthocone (b) (after Westermann and Hamilton, 1985; Fang Xiang et al., 2017); Enlarged view of the septa of *Michelinoceras* from the Baota Formation with stable outline and thickness(c), (d), although strong calcification occurs in the surrounding area

表 1 黔北尧龙山地区宝塔组中应用于 SSI 分析的 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的特征参数度量

Table 1 Structural parameters of cephalopods from the Upper Ordovician Baota Formation in the Yaolongshan area, Tongzi County, northern Guizhou

属种名	样品号	σ (cm)	R (cm)	L (cm)	α ($^{\circ}$)	Δ (cm)	g/r_2	n/d	s/d	d/r_1	聚爆深度 (m)	生态深度 (m)
<i>M. huangnigangense</i>	YLS-19T-35	0.016	1.252	21.863	4.967	0.823	0.101	0.090	0.724	0.442	343	228
<i>M. huangnigangense</i>	YLS-19T-36	0.016	1.137	16.037	5.098	0.812	0.119	0.100	0.720	0.450	377	251
<i>M. huangnigangense</i>	YLS-19T-39	0.012	0.799	17.285	5.284	0.655	0.116	0.102	0.710	0.365	391	261
<i>M. huangnigangense</i>	YLS-19T-308	0.017	1.269	15.778	5.059	0.705	0.117	0.168	0.740	0.334	343	229
<i>M. huangnigangense</i>	YLS-19T-322	0.015	0.974	15.973	5.504	0.747	0.113	0.136	0.715	0.436	412	275
<i>M. huangnigangense</i>	YLS-19T-349	0.007	0.643	6.038	7.262	0.464	0.121	0.181	0.779	0.362	300	200
<i>M. huangnigangense</i>	YLS-19T-386	0.007	0.532	9.977	6.482	0.526	0.126	0.136	0.687	0.402	349	232
<i>M. huangnigangense</i>	YLS-19T-507	0.016	0.833	19.597	5.095	0.708	0.113	0.124	0.716	0.431	512	341
<i>M. huangnigangense</i>	YLS-19T-516	0.014	0.851	16.092	5.154	0.833	0.123	0.103	0.677	0.433	419	280
<i>M. xuanxianense</i>	YLS-19T-48	0.012	0.807	9.720	6.606	0.505	0.122	0.111	0.772	0.323	393	262
<i>M. xuanxianense</i>	YLS-19T-307	0.015	1.009	19.670	5.279	0.650	0.121	0.098	0.650	0.335	385	257
<i>M. xuanxianense</i>	YLS-19T-315	0.019	1.216	22.380	5.045	0.764	0.110	0.158	0.782	0.396	415	276
<i>S. chinense</i>	YLS-19T-67	0.020	2.090	26.761	8.929	2.181	0.097	0.391	0.584	0.478	253	169
<i>S. chinense</i>	YLS-19T-81	0.025	3.267	38.204	7.988	2.253	0.097	0.353	0.500	0.435	198	132
<i>S. chinense</i>	YLS-19T-152	0.021	2.297	18.871	10.030	1.617	0.086	0.528	0.627	0.396	234	156
<i>S. chinense</i>	YLS-19T-368	0.010	1.268	16.069	10.266	1.508	0.108	0.475	0.556	0.464	207	138
<i>S. chinense</i>	YLS-19T-400	0.006	0.885	8.728	11.731	1.051	0.115	0.352	0.607	0.436	174	116
<i>S. chinense</i>	YLS-19T-423	0.014	1.471	25.041	9.252	1.896	0.094	0.424	0.631	0.449	249	166
<i>S. chinense</i>	YLS-19T-474	0.017	2.310	31.708	8.362	1.814	0.086	0.466	0.625	0.471	191	128
<i>S. chinense</i>	YLS-19T-489	0.038	4.115	37.062	8.690	2.295	0.101	0.347	0.597	0.483	241	161
<i>S. chinense</i>	YLS-19T-514	0.021	1.977	28.538	8.342	1.908	0.106	0.287	0.505	0.462	284	189
<i>S. chinense</i>	YLS-19T-554	0.020	2.387	17.939	10.035	2.004	0.100	0.523	0.587	0.494	217	145
<i>S. eccentrica</i>	YLS-19T-80	0.021	2.726	23.040	9.031	2.090	0.095	0.392	0.625	0.445	204	136
<i>S. eccentrica</i>	YLS-19T-89	0.017	2.010	18.134	9.955	1.572	0.095	0.343	0.731	0.411	228	152
<i>S. eccentrica</i>	YLS-19T-430	0.014	2.427	19.510	10.463	1.683	0.103	0.377	0.606	0.447	146	97
<i>S. eccentrica</i>	YLS-19T-451	0.022	2.284	37.151	7.896	1.670	0.091	0.428	0.590	0.482	257	171
<i>S. eccentrica</i>	YLS-19T-509	0.032	3.562	39.161	7.807	2.061	0.085	0.343	0.594	0.485	237	158
<i>S. eccentrica</i>	YLS-19T-528	0.015	1.756	16.628	10.044	1.683	0.110	0.386	0.642	0.443	217	145

(1973) 将头足类的抗张强度与聚爆深度相结合, 推导出隔壁强度系数 (Septal Strength Index, SSI) 的函数公式; $SSI = \sigma/R \times 1000$, 其中 σ 表示最小隔壁厚度, R 表示相应的曲率半径。现生头足类的仿生试验和数值模拟分析显示, 1 个单位 SSI 所代表的聚爆深度为 30 m, 对应的生态深度约为聚爆深度的 2/3 或 3/4 (Westermann and Hamilton, 1985)。头足类为了保持隔壁强度的稳定, 曲率半径需随最小隔壁厚度的增加而成比例增加 (Westermann, 1973)。另外, 由于头足类的隔壁通常不是一个标准的半球形, 微小差异的累积会导致抗张强度有所减小。为此, Hewitt (1993) 细化并改进了头足类的隔壁强度指数, 提出当内部气压为 1 atm 时, 1 个单位的 SSI 对应的水体深度为 26.2 m。

对直壳型头足类 (图 3a) 而言, 理想的隔壁是一个标准的圆弧型 (图 3b), 但有些成年个体的隔

壁并不接近这种理想形状 (Westermann, 1977), 进而会降低曲率半径的测量精度。因此, 隔壁强度系数公式不能适用于所有头足类材料, 而且参数的测量精度对分析结果往往有重要影响。因此, 开展 SSI 分析的先决条件是, 尽量选择隔壁接近标准圆弧且隔壁厚度无异常变化的长锥型壳体, 也不宜选择隔壁因浮力而容易变形的短锥型壳体 (Westermann, 1977)。此外, 成年头足类个体的隔壁厚度有时会出现异常变化, 导致隔壁强度系数存在一定误差 (Hewitt and Westermann, 2010)。为了提高隔壁厚度的测量精度, 本研究选取很少受重结晶或泥晶化作用影响的隔壁 (图 3c, d) 进行多位点测量, 最后采纳 SSI 计算值最小的数值。

3.2 数理分析

笔者等选取符合 SSI 分析条件的头足类化石进行研究, 综合利用标尺实测、Image J 和 Origin 等软

件对化石标本进行形态测量和数理计算统计,数据精度保留至千分位。为了判断这些特征参数与隔壁强度系数 SSI 的相关程度,笔者等采用 person 相关系数(常用于表征两个变量之间的线性相关性; Stigler and Stephen, 1989)进行研究。当相关系数值越接近 1 或 -1 时,表明相关性越强;相关系数越接近于 0,相关性越弱。相关系数的正、负值分别表示两变量之间的正相关和负相关性。

4 宝塔组头足类的聚爆深度分析

4.1 隔壁强度系数 (SSI) 的影响因素

从头足类隔壁强度系数的函数关系 ($SSI = \sigma/R \times 1000$) 可知, SSI 的数值取决于最小隔壁厚度 (σ) 和曲率半径 (R) 的变化。现有研究表明,现生鸚鵡螺的外壳形状与始新世鸚鵡螺类群的外壳形状相似,但隔壁强度系数却大大降低 (Hewitt and Westermann, 2010),说明 SSI 可能与内部结构相关。

此外,体管形态、连接环形状和隔壁颈类型等内部结构是头足类的主要鉴定特征 (赵金科等, 1965; 徐光洪和徐安武, 1988; 张永轲等, 1988; 童金南和殷鸿福, 2007; 方翔等, 2015b)。为了揭示黔北宝塔组中影响头足类化石 SSI 的潜在因素,在形态度量统计的基础上,本研究分别对外部特征和内部构造与 SSI 的相关性进行了分析。其中,外部形态参数包括壳长 (L)、隔壁间距 (Δ) 和顶角大小 (α),内部构造包括体管/壳径 (g/r_2)、隔壁颈/气室高 (n/d)、隔壁下凹度 (s/d) 和气室高/壳径 (d/r_1) 等。

4.2 外部特征 (壳长、隔壁间距和顶角大小) 与 SSI 的相关性

黔北宝塔组中 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的壳长 (L)、隔壁厚度 (σ) 和顶角大小 (α) 分别对于 SSI 的相关性分析 (图 4) 显示, *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的壳长 (L) 与 SSI 均具有一定正相关性 (图 4a)。壳体越长则 SSI 值越大,说明壳体大小可能是影响聚爆深度的关键性因素之一。对于死亡后未经受强烈变化、完整保存生长记录的头足类化石而言,壳长 (L) 在一定程度上反映了个体的纵向发育情况 (方翔, 2015),因此大个体的隔壁厚度 (σ) 越大,可以承受更深的聚爆深度所带来的静水压力。这与现代头足类的仿生实验结果相似,即大型或成年头足类的聚爆深度远大于小型或未成熟的个体 (Ward, 1982; Westermann and Hamilton,

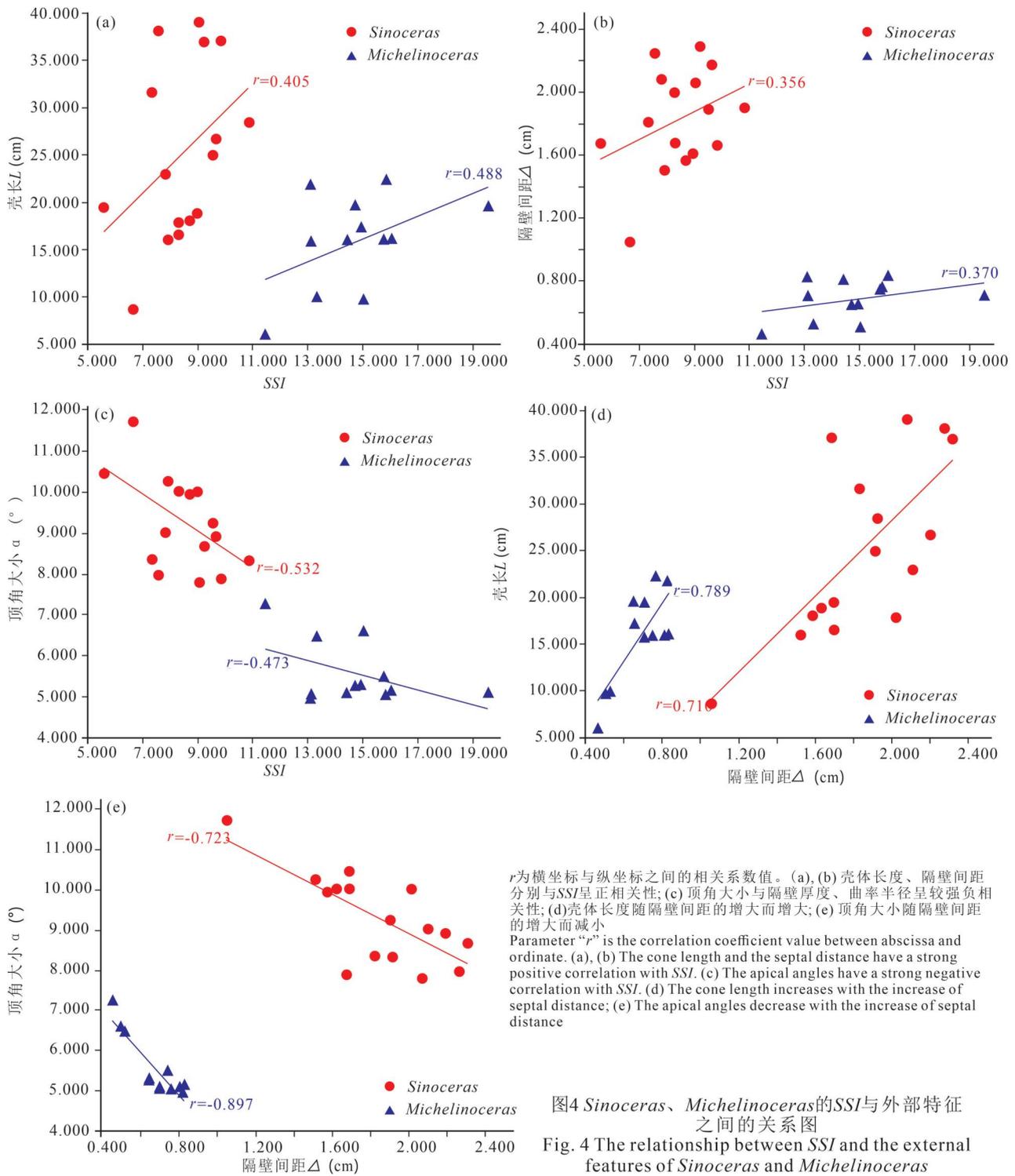
1985)。相应地,当壳体长度增加时,隔壁厚度也随之增加,而且需要更宽的隔壁间距 (Δ) 来减少相应的累积重量,所以 SSI 值常常随隔壁间距的增大而增大 (图 4b)。此外,在直壳型头足类中,顶角大小 (α) 与壳体扩大率都反映头足类的生长速率,当顶角角度越大说明壳体发育越快,在水中运动时受到的阻力也越大 (徐光洪和徐安武, 1988; 肖传桃等, 2006),因此 SSI 值与顶角角度呈明显的负相关 (图 4c)。当头足类的气室容量总体积、体积增量、隔壁强度保持不变时,顶角大小 (α) 常与隔壁间距 (Δ) 和壳体长度 (L) 呈负相关关系 (Westermann, 1973; 图 4d~e)。

综上,黔北宝塔组头足类 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的外部形态要素中, SSI 值均与壳体长度 (L) 和隔壁间距 (Δ) 为正相关,与顶角大小 (α) 呈负相关。这一结果与前人关于现生头足类及头足类化石的聚爆深度模拟实验 (Westermann, 1973; Westermann and Hamilton, 1985) 所观测到的现象相同。

4.3 内部结构 (体管/壳径、颈长/气室高、隔壁下凹度和气室高/壳径) 与 SSI 的相关性

头足类的内部结构显示,细小的体管、较短的隔壁颈、较小的隔壁下凹度及较大的气室高/壳径既能减轻生物体的累积重量,也能增加气室容积比率,从而提升躯体的游泳能力 (Westermann, 1977)。*Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的体管都位于壳体中央,直径均占壳径的 1/10 左右;其中 *Sinoceras* 隔壁颈长约为气室高的 1/2。相比之下 *Michelinoceras* 存在更短的隔壁颈长,仅为气室高的 1/10 ~ 1/5。*Sinoceras* 作为游泳能力较强的长直锥形类型,隔壁下凹度基本为标准的半圆形,但 *Michelinoceras* 的隔壁下凹度稍大一些。气室高/壳径 (d/r_1) 小于 0.3 表示头足类具有密集的隔壁 (Westermann and Hamilton, 1985), *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的气室高/壳径 (d/r_1) 均大于 0.3,表明两者气室都比较稀疏,游泳能力较强。

Sinoceras 和 *Michelinoceras* 的内部结构与 SSI 的相关性分析结果 (图 5) 显示, SSI 与气室高/壳径呈弱正相关 ($0.2 < r < 0.4$; 图 5d), 但与体管/壳径、隔壁下凹度、隔壁颈长/气室高都是极弱负相关性 (图 5a—c)。这一结果表明, *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的 SSI 与气室高/壳径、体管/壳径等内部结构参数具有弱相关性,可能表现为对最小隔壁厚度和曲率半径的发育影响很小。这进一步说



明,单一内部结构要素的变化对于 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的隔壁厚度和曲率半径的影响都不大,这两个属的隔壁强度系数 (SSI) 可能同时受到多个内部结构要素的共同制约。

5 讨论和结论

5.1 宝塔组头足类聚爆深度分析的古生态学意义

头足类作为奥陶纪时期的一类营游泳,部分营底栖或漂游方式生活(戎嘉余和陈旭,1987;陈均远,1988;徐光洪和徐安武,1988;张永轲等,1988;肖传桃等,2006)的海生无脊椎动物,常具有分布范围广泛和演化速度快的特点。海生的头足

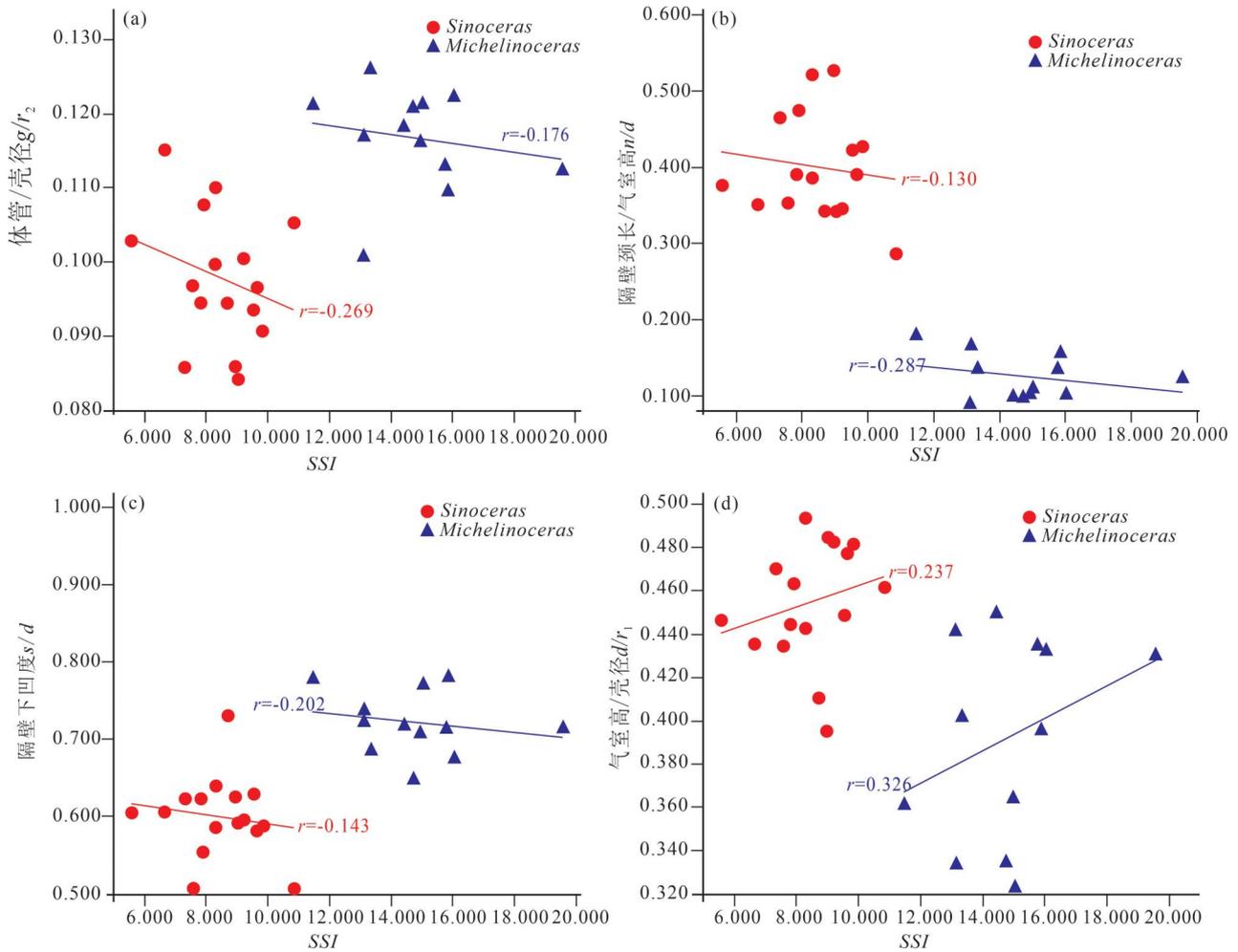


图 5 *Sinoceras*、*Michelinoceras* 的 SSI 与内部结构参数之间的关系图

Fig. 5 The relationship between SSI and the internal structural parameters of *Sinoceras* and *Michelinoceras*

r 为横坐标与纵坐标之间的相关系数值, 实线表示 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 与内部结构参数的相关系数直线。(a) — (c) 体管/壳径、颈长/气室高、隔壁下凹度与 SSI 呈极弱负相关; (d) 气室高/壳径与 SSI 呈弱正相关

Parameter “ r ” is the correlation coefficient value between abscissa and ordinate, and the solid line represents the correlation coefficient straight line between *Sinoceras*, *Michelinoceras* and the internal structural parameters. (a) — (c) The ratio of siphuncular to conch diameter, the ratio of septal neck length to camera length, and the concavity of septa in camera have a very weak negative correlation with SSI. (d) The ratio of camera length to conch diameter has a weak positive correlation with SSI

类在死亡后数小时内, 内部气室会被快速充满海水而沉落于海底, 因此基本属于原域埋藏 (Collins and Minton, 1967; Hewitt and Westermann, 1996; Kröger, 2013; Fang Xiang et al., 2017, 2019)。头足类作为奥陶纪处于食物链顶端的重要标准化石, 它的生态空间和在地层中的分布不仅受到环境条件、生活方式和埋藏条件的影响 (萧传桃和潘云唐, 1997; 肖传桃等, 2006), 也会受到自身壳体所能承受聚爆深度的大小所控制 (Westermann, 1973; Sanders and Landman, 1987; 陈均远, 1988)。

图 6 显示, 黔北尧龙山地区 *Sinoceras* 的 SSI 值

为 5.564 ~ 10.829, 中位数为 8.985, *Michelinoceras* 的 SSI 值可达 11.432 ~ 19.532, 中位数为 14.96, 表明后者的抗聚爆强度明显高于前者。根据头足类 1 个单位的 SSI 值约等于 26.2 m 的聚爆深度 (Hewitt, 1993), 而生态深度大约为聚爆深度的 2/3 (Westermann and Hamilton, 1985), 测算出 *Sinoceras* 的聚爆深度为 146 ~ 284 m, 对应的生态深度约为 97 ~ 189 m; *Michelinoceras* 的聚爆深度为 300 ~ 512 m, 对应的生态深度约为 200 ~ 341 m (表 1)。这一结果充分说明, 尽管扬子地区宝塔组中的 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 经常共埋于同一个层面之

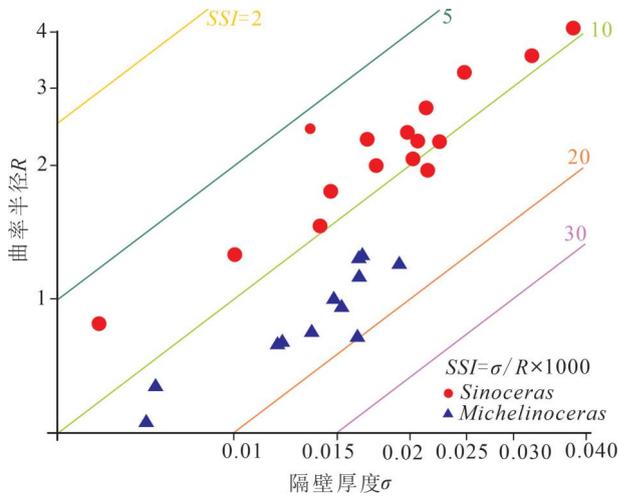


图6 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的最小隔壁厚度 (σ) 与曲率半径 (R) 的双对数函数 (据 Westermann, 1973) 关系图, 两个属的 SSI 区间值分别为 5.564 ~ 10.829 和 11.432 ~ 19.532

Fig. 6 Double-logarithmic plot of curvature radius of septum (R) against septal thickness (σ) of *Sinoceras* and *Michelinoceras* (by Westermann, 1973), with SSI interval value of 5.564 to 10.829 and 11.432 to 19.532, respectively

上, 但二者活着时具有明显不同的生态分层空间, 即大多数 *Michelinoceras* 可能为了降低生存竞争压力, 在 *Sinoceras* 生活水域之下更深的水体中生活。需要提及的是, 研究区宝塔组的 *S. chinense* 和 *S. eccentrica* 具有相似的生态深度, *Michelinoceras* 的两个种 (*M. huangnigangense*, *M. xuanxianense*) 也没有显示出生态分层差异 (表 1)。此外, Chen Junyuan (1988) 对湖北宜昌地区宝塔组中 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的聚爆深度分析显示, 两个属的 SSI 值都在 15 以上, 平均值为 18.2, 明显高于黔北尧龙山地区相同属的 SSI 值。据此, 尽管有学者提出在相同地形条件下头足类 SSI 值与属种因素和采样地点无关 (陈均远, 1988; Chen Junyuan, 1988), 但本研究结果显示, 华南上奥陶统宝塔组中的 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 存在明显的生态分层现象, 而且在不同海域中其生活的水深可能有所不同, 不过属内不同种之间的生态深度没有明显差异。

研究区与湖北宜昌地区宝塔组中的头足类同属于扬子台地晚奥陶世深水陆棚 *Sinoceras*—*Michelinoceras*—*Disoceras* 生物相区 (彭庭祖等, 2021)。该生物相区分布范围极广, *Sinoceras* 和

Michelinoceras 作为其中的代表性分子, 具有扩大相对缓慢、体管细小且近于壳体中央、横截面为圆形且气室稀疏等深水游泳型生态特征 (肖传桃等, 2006)。化石记录显示, *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 作为宝塔组沉积时期头足动物的优势类群, 二者在扬子板块内部的陆棚环境和东南缘的深水陆棚—半深水环境中经常呈共生状态出现 (图 7)。此外, 一些 *Sinoceras* 会分布在南缘的陆棚环境中, 而少数 *Michelinoceras* 则单独出现在东南缘的前陆盆地西缘 (图 7)。这表明, 在生态竞争压力下, 华南宝塔组中外形比较相似的 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 虽然生活时经常共享相同的陆棚海域, 但二者已经出现明显的生态分层, 而且 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 开始分别零星向台地南缘和东南缘的前陆盆地迁移扩张 (图 7)。

5.2 对于分析宝塔组沉积时期古水深的启示

奥陶纪时期是显生宙以来全球海平面最高的时期之一 (Nielsen, 2004; Miller et al., 2005; Munnecke et al., 2010), 而宝塔组沉积于扬子台地水深最大的时期 (奥陶纪桑比中期—凯迪早期; 陈均远, 1988; 江茂生, 1998)。然而迄今为止, 学术界关于宝塔组沉积时的水体深度基本都是定性推测而且争议较大。比如, 戎嘉余和陈旭 (1987) 根据宝塔组富含浮游型三叶虫 Cyclopygidae 游泳型头足类 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 以及推测营假漂浮生活的腕足类等化石, 认为宝塔组的沉积水体深度可能超过浪基面 (约 100 m)。Fortey (1997) 根据宝塔组中产出的底栖三叶虫眼睛较大的特征, 判断沉积环境位于透光带内, 深度可能不足 200 m。陈均远等 (1991) 和 Lindström 等 (1991) 根据宝塔组的沉积特征和生物化石, 认为水体深度可能大于 200 m。Rong Jiayu 等 (1999) 认为宝塔组中的 *Leangella*—*Foliomena* 腕足动物组合常居住在 150 ~ 200 m 之间。Zhan Renbin 等 (2016) 认为华南上奥陶统宝塔组沉积于赤道附近没有显著构造活动的环境中, 宝塔组大型瘤状灰岩沉积时的海水深度不会超过 120 m。需要提及的是, 李志明等 (1997) 等曾测算出湘西北地区宝塔组中 *Sinoceras* 的 SSI 值为 29 ~ 45, 并判断水体深度在 100 ~ 200 m 之间。但是, 即使李志明等 (1997) 关于 *Sinoceras* 的 SSI 值的测算结果无误, 那么对应的生态深度至少为 600 m, 而不是其所推测的小于 200 m。

本研究通过对研究区宝塔组中 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的聚爆深度和生态深度进行量化分

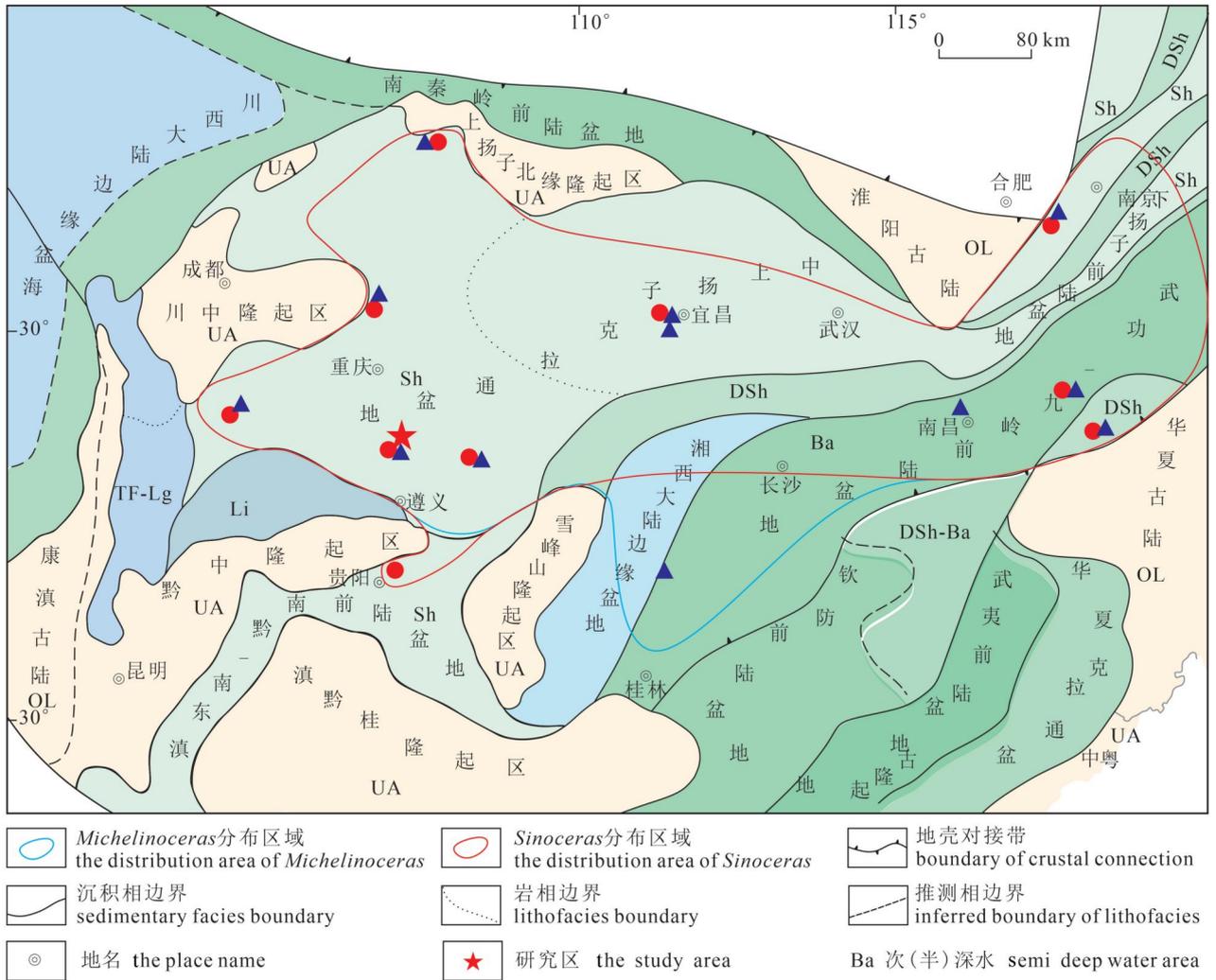


图 7 华中中奥陶世—晚奥陶世早期岩相古地理图 (改自马永生等, 2009) 及 *Sinoceras* 与 *Michelinoceras* 的生物地理区系图 (仅限宝塔组沉积期; 化石记录来源于张日东, 1964; 赖才根, 1965, 1980; 赖才根和齐敦伦, 1977; Chen Tingen and Zou Xiping, 1984; 齐敦伦, 1984; 沈建伟, 1988; 应中锸, 1989; 萧传桃和潘云唐, 1997; 方翔等, 2015a)

Fig. 7 The lithofacies paleogeographic map (after Ma Yongsheng et al., 2009#) and biogeography of *Sinoceras* and *Michelinoceras* from the Middle to early Late Ordovician in south China (fossil records of the Baota Formation based on Zhang Ridong, 1964&; Lai Caigen, 1965&, 1980&; Lai Caigen and Qi Dunlun, 1977&; Chen Tingen and Zou Xiping, 1984; Qi Dunlun, 1984&; Shen Jianwei, 1988&; Ying Zhonghe, 1989&; Xiao Chuantao and Pan Yuntang, 1997&; Fang Xiang et al., 2015a&)

析。研究结果显示, *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的生态深度分别为 97 ~ 189 m (中位数为 148.5 m) 和 200 ~ 341 m (中位数为 259 m)。这一结果大致处于前人关于直角石类化石古水深分析的合理区间 (150 ~ 500 m; Westermann, 1973; Chen Junyuan and Teichert, 1987)。为了消除由于取样偏差导致的极端值, 分别去除 2 个属生态深度的最小值和最大值之后, 则 *Sinoceras* 和 *Michelinoceras* 的生态深度范围分别为 128 ~ 169 m 和 228 ~ 280 m。据此, 尽管同一种头足类在不同海域的生活水深可能不尽相

同, 鉴于沉积水深一般不小于游泳生物的最大生态深度, 表明黔北尧龙山地区宝塔组沉积时期的海水深度可能比之前大多数学者预想的更深 (≥ 280 m), 支持陈均远等 (1991) 和 Lindström 等 (1991) 关于宝塔组沉积水深大于 200 m 的推测结果。

宝塔组缺乏任何指示动荡水体的沉积构造、风暴岩或生物遗迹 (Zhan Renbin et al., 2016), 无眼的圆尾虫类三叶虫 (*Cyclopyge*) 和叶月贝腕足类 (*Foliomena*) 的出现 (Rong Jiayu et al., 1999) 也指示一个相对稳定的深水环境。不过, 从岩性组合来

看,整个扬子台地的宝塔组都是一套大型瘤状灰岩,其下伏和上覆的岩组均为正常陆棚环境沉积的碳酸盐岩。因此,Zhan Renbin等(2016)认为宝塔组是稳定碳酸盐沉积盆地的产物,沉积水深总体应该位于浪基面之上(小于120 m),远小于本文的分析结果。可见,由于分析角度、研究材料和证据的差异,在缺乏量化数据的前提下,有关宝塔组沉积水深的争议一直很大。此外,扬子台地内不同区域宝塔组的沉积厚度、沉积特征和生物组合面貌都有所不同(Zhan Renbin et al., 2016; 嵇喜准等, 2017),黔北尧龙山地区宝塔组的沉积水深大于280 m的量化分析结果,可能指示研究区位于靠近黔中古陆北缘一个比较特殊的深水环境。

致谢: 审稿人提出非常重要的修改意见,编辑帮助提升论文的写作水平;贵州大学硕士研究生罗雪绘制了直角石形态复原图,在此一并表示衷心感谢!

参 考 文 献 / References

(The literature whose publishing year followed by a “&” is in Chinese with English abstract; The literature whose publishing year followed by a “#” is in Chinese without English abstract)

安太庠. 1987. 中国南部早古生代牙形石. 北京: 北京大学出版社: 1 ~ 238.

陈超, 牟传龙, 梁薇, 徐鹏辉. 2014. 川南—黔北地区晚奥陶世凯迪期早期与凯迪期晚期岩相古地理. 古地理学报, 16(5): 641 ~ 654.

陈均远. 1988. 奥陶纪头足类壳体的水深学信息及海平面位置年代学的初探. 古生物学报, 27(3): 331 ~ 345.

陈均远, 林德斯冲, 张俊明. 1991. 宝塔组: “时尚”于奥陶纪的一种生物沉积作用类型. *Palaeoworld*, (1): 28 ~ 29.

陈挺恩. 1984. 西藏南部奥陶纪头足类动物群特征及奥陶系再划分. 古生物学报, 23(4): 452 ~ 471, 537.

陈旭, 丘金玉. 1986. 宜昌奥陶纪的古环境演变. 地层学杂志, 10(1): 1 ~ 15, 79.

陈旭, 戎嘉余, 汪啸风, 周志毅, 王志浩, 陈挺恩, 耿良玉, 邓占球, 胡兆珩, 董得源, 李军, 张元动, 詹仁斌. 1993. 中国奥陶纪生物地层学研究的新进展. 地层学杂志, 17(2): 89 ~ 99.

程立人, 张以春, 张予杰. 2005. 藏北申扎地区奥陶纪鸚鵡螺类—新属 (*variabioceras*). 地质通报, 24(4): 363 ~ 368.

崔金栋. 2013. 黔中隆起及周缘构造演化的沉积响应. 导师: 郭建华. 中南大学博士学位论文: 1 ~ 203.

樊茹, 卢远征, 张学磊, 张师本, 段文哲, 李鑫, 邓胜徽. 2013. 四川盆地奥陶系十字铺组与宝塔组接触关系新认识. 地质学报, 87(3): 321 ~ 329.

方翔, 陈挺恩, 宋妍妍, 马讓. 2015a. 湖北远安上奥陶统庙坡组鸚鵡螺动物群. 地层学杂志, 39(2): 135 ~ 141.

方翔, 张允白, 陈挺恩, 张元劫. 2015b. 论中华震旦角石 (*Sinoceras chinense*) 的鉴别特征. 古生物学报, 54(1): 84 ~ 92.

方翔. 2015. 湘鄂地区中—晚奥陶世喇叭角石科(头足纲)关键属种的古生物学和古生物地理学研究. 导师: 张元动, 张允白. 中国科学院大学硕士学位论文: 1 ~ 27.

姬再良. 1985. 华中、西南地区上奥陶统宝塔组的沉积环境初探. 地层古生物论文集, 12: 87 ~ 96.

江茂生. 1998. 湘黔地区中奥陶世海平面上升的沉积响应. 地质科学, 33(1): 94 ~ 101.

赖才根. 1965. 陕西汉中宁强奥陶志留纪的头足类. 古生物学报, 4(2): 308 ~ 342.

赖才根, 齐敦伦. 1977. 湘西北奥陶纪头足类. 地层古生物论文集, 3: 1 ~ 61.

赖才根. 1980. 浙赣地区中晚奥陶世的头足类. 中国地质科学院地质研究所文集, 1(1): 67 ~ 99.

赖才根. 1981. 陕西耀县地区上奥陶统的头足类. 中国地质科学院院报, 3: 85 ~ 99.

赖才根. 1982. 西藏申扎奥陶纪头足类. 古生物学报, 21(5): 553 ~ 559, 625.

李志明, 陈建强, 龚淑云, 苏文博. 1997. 湘西北奥陶纪碳酸盐台缘的变迁与海平面升降. 地球科学: 中国地质大学学报, 22(5): 479 ~ 483.

罗凯, 李祥辉, 王成善, 李亚林, 葛玉魁, 张宝森, 李龙. 2012. 西藏仲巴地区早古生代鸚鵡螺化石的发现及其地质意义. 地质通报, 31(4): 528 ~ 531.

马永生, 陈洪德, 王国力, 郭彤楼, 田景春, 刘文均, 许效松, 郑荣才, 牟传龙, 侯明才. 2009. 中国南方层序地层与古地理. 北京: 科学出版社: 254 ~ 286.

牟传龙, 葛祥英, 许效松, 周慧慧, 梁薇, 王秀平. 2014. 中上扬子地区晚奥陶世岩相古地理及其油气地质意义. 古地理学报, 16(4): 427 ~ 440.

潘正勤. 1986. 江苏宁镇山脉早奥陶世晚期头足类. 古生物学报, 25(3): 312 ~ 327, 371.

彭庭祖, 杨宇宁, 王冬梅, 池祥日. 2021. 黔北上奥陶统宝塔组头足类多样性初探. 古生物学报, 60(4): 499 ~ 519.

彭玉鲸. 1991. 吉林省南部早奥陶世头足类生物地层—兼论有关地体的飘移. 吉林地质, 10(2): 12 ~ 22.

齐敦伦. 1984. 安徽、浙江中奥陶世头足类新材料. 古生物学报, 23(3): 271 ~ 276.

戎嘉余, 陈旭. 1987. 华南晚奥陶世的动物群分异及生物相、岩相分布模式. 古生物学报, 26(5): 507 ~ 535.

沈建伟. 1988. 贵阳乌当中奥陶世的古环境. 贵州地质, 5(1): 49 ~ 58.

童金南, 殷鸿福. 2007. 古生物学. 北京: 高等教育出版社: 90 ~ 100.

王钢. 1986. 贵州奥陶纪年代地层探讨. 贵州地质, 3(4): 385 ~ 409.

王钢. 1990. 贵州奥陶系牙形石序列. 贵州地质, 7(4): 352 ~ 360.

王敏成. 1986. 辽宁西部奥陶纪鸚鵡螺新材料. 古生物学报, 25(2): 188 ~ 193.

萧传桃, 潘云唐. 1997. 江汉盆地西原奥陶纪头足类生物相. 大自然探索, 16(3): 83 ~ 85.

肖传桃, 龚文平, 罗顺社, 何幼斌, 李艺斌. 2006. 华南地区奥陶纪头足类生物相及其分区. 沉积学报, 24(2): 242 ~ 250.

谢尚克, 汪正江, 王剑. 2011. 黔东北地区晚奥陶世岩相古地理. 古地理学报, 13(5): 539 ~ 549.

徐光洪, 徐安武. 1988. 论长江三峡东部地区奥陶系红花园组和宝塔组—临湘组中下部头足类的生态与环境. 地质论评, 34(2): 97 ~ 106.

许效松, 万方, 尹福光, 陈明. 2001. 奥陶系宝塔组灰岩的环境相、生态相与成岩相. 矿物岩石, 21(3): 64 ~ 68.

尹琼. 2013. 黔中隆起及其周缘奥陶系沉积相研究. 导师: 郭建华. 湖南: 中南大学硕士学位论文: 5 ~ 12.

- 应中铨. 1989. 安徽贵池早奥陶世晚期及中奥陶世的头足类. 古生物学报, 28(5): 617 ~ 633, 700.
- 曾庆奎, 赖才根, 徐光洪, 倪世钊, 周天梅, 项礼文, 汪啸风, 李志宏. 1987. 奥陶系. 见: 地质矿产部宜昌地质矿产研究所(主编). 长江三峡地区生物地层学(2)早古生代分册. 北京: 地质出版社: 43 ~ 142.
- 詹仁斌, 靳吉锁, 刘建波. 2013. 奥陶纪生物大辐射研究: 回顾与展望. 科学通报, 58(33): 3357 ~ 3371.
- 张日东. 1962. 甘肃环县中奥陶统几种头足类化石. 古生物学报, 1(4): 514 ~ 523.
- 张日东. 1964. 砚瓦山石灰岩及宝塔石灰岩中头足类的新材料. 古生物学报, 3(1): 129 ~ 138.
- 张永铭, 刘冠邦, 边立曾. 1988. 古生物学(上). 北京: 地质出版社: 245 ~ 270.
- 张元动, 詹仁斌, 隗轩, 成俊峰, 刘晓. 2009. 奥陶纪生物大辐射研究的关键科学问题. 中国科学(D辑: 地球科学), 39(2): 129 ~ 143.
- 赵金科, 梁希洛, 邹西平, 赖才根, 张日东. 1965. 中国头足类化石. 北京: 科学出版社: 2 ~ 103.
- 周传明, 薛耀松. 2000. 湘鄂西奥陶纪宝塔组灰岩网纹构造成因及沉积环境探讨. 地层学杂志, 24(4): 307 ~ 311.
- 周名魁, 王汝植, 李志明. 1993. 中国南方奥陶—志留纪岩相古地理与成矿作用. 北京: 地质出版社: 1 ~ 96.
- 周明辉. 2005. 论“黔中隆起”的形成与演化. 南方油气, 18(2): 6 ~ 9.
- 褚喜淮, 陈骁帅, 张林炎, 崔建军, 熊辉. 2017. 中国南方宝塔组灰岩的岩石学特征及其对“龟裂纹”成因的指示—以贵州桐梓县红花园乡宝塔组灰岩为例. 地球学报, 38(6): 872 ~ 882.
- An Taixiang. 1987&. Early Paleozoic conodonts from southern China. Beijing: Peking University Press; 1 ~ 238 .
- Bidder A M. 1962. Use of tentacles, swimming, and buoyancy control in the pearly Nautilus. Nature, 196: 451 ~ 454.
- Chen Chao, Mou Chuanlong, Liang Wei, Xu Penghui. 2014&. Lithofacies palaeogeography of the early Katian and late Katian of Late Ordovician in southern Sichuan—northern Guizhou Provinces. Journal of Palaeogeography, 16(5): 641 ~ 654.
- Chen Junyuan, Teichert C. 1987. The Ordovician cephalopod suborder Cyrtocer inina (order Ellesmerocerida). Palaeontologica Cathayana, 3: 145 ~ 230.
- Chen Junyuan. 1988&. Ordovician cephalopod bathymetric signals and chronology of sea level change. Acta Palaeontologica Sinica, 27(3): 331 ~ 345.
- Chen Junyuan. 1988. Ordovician changes of sea level. New Mexico Bureau Mineral Resources Mem, 387 ~ 415.
- Chen Junyuan, Lindström M, Zhang Junming. 1991. The Pagoda facies—a fashionable biological sedimentation of Ordovician. Palaeoworld, 1: 28 ~ 29.
- Chen Tingen. 1984&. The Ordovician cephalopod fauna and the subdivision of Ordovician from southern Xizang (Tibet). Acta Palaeontologica Sinica, 23(4): 452 ~ 471, 537.
- Chen Tingen, Zou Xiping. 1984. On the Baota (Pagoda) Formation. Stratigraphy and palaeontology of systematic boundaries in China, Ordovician—Silurian Boundary, (1): 469 ~ 478.
- Chen Xu, Qiu Jinyu. 1986&. Palaeoenvironmental evolution of Ordovician in Yichang. Journal of Stratigraphy, 10(1): 1 ~ 15.
- Chen Xu, Rong Jiayu, Wang Xiaofeng, Zhou Zhiyi, Wang Zhihao, Chen Tingen, Geng Liangyu, Deng zhanqiu, Hu Zhaoxuan, Dong Deyuan, Li Jun, Zhang Yuandong, Zhan Renbin. 1993#. New progress in the study of Ordovician biostratigraphy in China. Journal of Stratigraphy, 17(2): 89 ~ 99.
- Chen Xu, Rong Jiayu, Wang Xiaofeng, Wang Zhihao, Zhang Yuandong, Zhan Renbin. 1995. Correlation of Ordovician rocks of China. International Union of Geological Sciences Publication; 31: 1 ~ 104.
- Cheng Liren, Zhang Yichun, Zhang Yujie. 2005&. A new Ordovician nautiloid genus (*Variabioceras*) in the Xainza area, northern Tibet. Geological Bulletin of China, 24(4): 363 ~ 368.
- Collins D H, Minton P. 1967. Siphuncular tube in Nautilus. Nature, 216(5118): 916 ~ 917.
- Crick R E. 1980. Integration of paleobiogeography and paleogeography: evidence from Arenigian nautiloid biogeography. Journal of Paleontology, 54: 1218 ~ 1236.
- Crick R E. 1993. Biogeography of Early and Middle Paleozoic nautiloid cephalopods: evidence for barriers to dispersal and evolution. Geobios, 26: 91 ~ 105.
- Cui Jindong. 2013&. Sedimentary response to tectonic evolution of the Central Guizhou Uplift and its adjacent areas. Master's dissertation of Central South University; 1 ~ 203.
- Denton E J, Gilpin B J B. 1966. On the buoyancy of the pearly Nautilus. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 46: 723 ~ 759.
- Denton E J, Gilpin B J B. 1973. Floatation mechanism in modern and fossil cephalopods. Advances in Marine Biology, 11: 197 ~ 268.
- Fan Ru, Lu Yuanzheng, Zhang Xuelei, Zhang Shibei, Duan Wenzhe, Li Xin, Deng Shenghui. 2013&. New understanding of the contact relationship between Shituzupu Formation and Pagoda Formation in Sichuan basin. Acta Geologica Sinica, 87(3): 321 ~ 329.
- Fang Xiang, Chen Tingen, Song Yanyan, Ma Xuan. 2015a&. A nautiloid fauna from the Miaopo Formation (Darriwilian to Sandbian, Ordovician) at Zhenjin, Yuan'an County, Hubei Province. Journal of Stratigraphy, 39(2): 135 ~ 141.
- Fang Xiang, Zhang Yunbai, Chen Tingen, Zhang Yuanjie. 2015b&. Morphological variation on the identification of *Sinoceras chinense*. Acta Palaeontologica Sinica, 54(1): 84 ~ 92.
- Fang Xiang. 2015&. Palaeontology and palaeobiogeography of key genera and species of Lituitidae (Cephalopoda, Middle to Late Ordovician) from Hunan and Hubei provinces, South China. Tutor: Zhang Yuandong, Zhang Yunbai. Master's dissertation of Chinese Academy of Sciences; 1 ~ 27.
- Fang Xiang, Zhang Yunbai, Chen Tingen, Zhang Yuandong. 2017. A quantitative study of the Ordovician cephalopod species *Sinoceras chinense* (Foord) and its palaeobiogeographic implications. Alcheringa: an Australasian Journal of Palaeontology, 41(3): 321 ~ 334.
- Fang Xiang, Li Wenjie, Zhang Yuandong, Zhang Yunbai, Chen Tingen. 2019. Replacements of major cephalopod faunas in late Cambrian and Ordovician in South China. Acta Geologica Sinica (English Edition), 93(3): 102 ~ 105.
- Flower R H, Teichert C. 1957. The cephalopod order Discosorida. Univ. Kansas Paleontological Contrib, Mollusca, 6: 1 ~ 144.
- Fortey R A. 1997. Late Ordovician trilobites from southern Thailand. Palaeontology, 40(2): 397 ~ 449.
- Hewitt R A. 1993. Relation of shell strength to evolution in the Ammonoidea. In: House, M. R. (ed.) The Ammonoidea: Environment, Ecology and Evolutionary Change. Systematics Association Special; 35 ~ 56.

- Hewitt R A, Westermann G. 1996. Post-mortem behaviour of Early Paleozoic nautiloids and paleobathymetry. *Paläontologische Zeitschrift*, 405 ~ 424.
- Hewitt R A, Westermann G. 2010. *Nautilus Shell Architecture*. Springer Netherlands; 435 ~ 461.
- Ji Zailing. 1985. On the depositional environment of the Pagoda Formation in central and southwest China. *Proceedings of Stratigraphy and Paleontology*, 12: 87 ~ 96.
- Jiang Maosheng. 1998. Sedimentary response to sea level rise during Middle Ordovician in the Guizhou and Huanan regions. *Geological Science*, 33(1): 94 ~ 101.
- Kröger B, Zhang Yunbai. 2009. Pulsed cephalopod diversification during the Ordovician. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 273: 174 ~ 183.
- Kröger B, Vinther J, Fuchs D. 2011. Cephalopod origin and evolution: A congruent picture emerging from fossils, development and molecules. *BioEssays*, 33(8): 602 ~ 613.
- Kröger B. 2013. Cambrian—Ordovician cephalopod palaeogeography and diversity. *In: Harper D A T, Servais T (eds.)*, *Early Palaeozoic Biogeography and Palaeogeography*. Geological Society London; 429 ~ 448.
- Lai Caigen. 1965. Ordovician and Silurian cephalopods from Hanzhong and Ningkiang of Shensi. *Acta Palaeontologica Sinica*, 4(2): 308 ~ 342.
- Lai Caigen, Qi Dunlun. 1977. Ordovician cephalopods in northwestern Hunan. *Proceedings of Stratigraphy and Paleontology*, 3: 1 ~ 61.
- Lai Caigen. 1980. Middle and upper Ordovician cephalopods from Jiangxi and Zhejiang. *Anthology of Institute of Geology, Chinese Academy of Geological Sciences*, 1(1): 67 ~ 99.
- Lai Caigen. 1981. The upper Ordovician cephalopods of Yaoxian area, Shaanxi Province. *Bulletin of the Chinese of Academy Geological Sciences*, 3(1): 85 ~ 99.
- Lai Caigen. 1982. Ordovician cephalopods from Xainza, Xizang (Tibet). *Acta Palaeontologica Sinica*, 21(5): 553 ~ 559.
- Li Zhiming, Chen Jianqiang, Gong Shuyun, Su Wenbo. 1997. Migrate of carbonate platform margin and sea level changes of Ordovician in the northwestern Huanan. *Journal of China University of Geosciences*, 22(5): 479 ~ 483.
- Lindström M, Chen Junyuan, Zhang Junming. 1991. Section at Daping reveals Sino—Balto—Scandian parallelism of facies in the Ordovician. *Geologiska Föreningens I Stockholm Forhandlingar*, 113: 189 ~ 205.
- Luo Kai, Li Xianghui, Wang Chengshan, Li Yalin, Ge Yukui, Zhang Baosen, Li Long. 2012. The discovery of Early Paleozoic nautiloid fossils in Zhongba area of Tibet and its geological significances. *Geological Bulletin of China*, 31(4): 528 ~ 531.
- Ma Yongsheng, Chen Hongde, Wang Guoli, Guo tonglou, Tian Jingchun, Liu Wenjun, Xu Xiaosong, Zheng Rongcai, Mou Chuanlong, Hou Mingcai. 2009. *Sequence stratigraphy and paleogeography in southern China* Beijing; Science Press; 254 ~ 286.
- Miller K G, Komins M A, Browning J V, Wright J D, Mountain G S, Katz M E, Sugarman P J, Cramer B S, Christieblick N, Pekar S F. 2005. The Phanerozoic record of global sea-level change. *Science*, 310: 1293 ~ 1298.
- Mou Chuanlong, Ge Xiangying, Xu Xiaosong, Zhou Kenken, Liang Wei, Wang Xiuping. 2014. Lithofacies palaeogeography of the Late Ordovician and its petroleum geological significance in Middle—Upper Yangtze region. *Journal of Palaeogeography*, 16(4): 427 ~ 440.
- Munnecke A, Calner M, Harper D A T, Servais T. 2010. Ordovician and Silurian sea-water chemistry, sea level, and climate: A synopsis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 296(3~4): 389 ~ 413.
- Munnecke A, Zhang Yuandong, Liu Xiao, Chen Junfeng. 2011. Stable carbon isotope stratigraphy in the Ordovician of South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 307: 17 ~ 43.
- Mutvei H. 1964. On the shells of Nautilus and Spirula with notes on the shell secretion in non-cephalopod molluscs. *Arkiv*. 14, 221 ~ 278.
- Mutvei H. 2017. The new order Mixosiphonata (Cephalopoda: Nautiloidea) and related taxa; estimations of habitat depth based on shell structure. *Geologiska Föreningens I Stockholm Forhandlingar*, 2 ~ 14.
- Nielsen A T. 2004. Ordovician sea level changes: A Baltoscandian perspective. *In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al.*, eds. *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York; Columbia University Press: 84 ~ 93.
- Pan Zhengqin. 1986. Late early Ordovician cephalopods From Nanjing Hills, Jiangsu. *Acta Palaeontologica Sinica*, 25(3): 312 ~ 327, 371.
- Peng Tingzu, Yang Yuning, Wang Dongmei, Chi Xiangri. 2021. Biodiversity of Late Ordovician cephalopods from the Pagoda Formation in Northern Guizhou. *Acta Palaeontologica Sinica*, 60(4): 499 ~ 519.
- Peng Yujing. 1991. Early Ordovician biostratigraphy with cephalopoda in southern Jinlin—A discussion on dirt of the related terranes. *Jilin Geology*, 010(2): 12 ~ 22.
- Qi Dunlun. 1984. Middle Ordovician cephalopods from Anhui and Zhejiang. *Acta Palaeontologica Sinica*, 23(3): 271 ~ 276.
- Rong Jiayu, Chen Xu. 1987. Faunal differentiation, biofacies and lithofacies pattern of late Ordovician (ashgillian) in south China. *Journal of paleontology*, 26(5): 507 ~ 535.
- Rong Jiayu, Zhan Renbin, Harper D A T. 1999. Late Ordovician (Caradoc—Ashgill) brachiopod faunas with *Foliomena* based on data from China. *Palaios*, 14: 412 ~ 431.
- Sanders W B, Landman N H. 1987. *Nautilus—The biology and paleobiology of a living fossil*. Springer, 632.
- Sheng Jianwei. 1988. The Middle Ordovician Palaeoenvironment of Wudang, Guiyang. *Geology of Guizhou*, 5(1): 49 ~ 58.
- Stigler, Stephen M. 1989. Francis Galton's account of the invention of correlation. *Statistical Science*, 4(2): 73 ~ 79.
- Teichert C, Kummel B, Sweet W C, Stenzel H B, Furnish W M, Glenister B F, Erten H K, Moore R C, Zeller D E. 1964. *Treatise on invertebrate paleontology*. Part K, Mollusca 3. The Geological Society of America and The University of Kansas Press; 1 ~ 466.
- Tong Jinnan, Yin Hongfu. 2007. *Paleontology*. Beijing; Higher Education Press; 90 ~ 100.
- Wang Gang. 1986. A discussion on chronostratigraphy of Ordovician in Guizhou province. *Geology of Guizhou*, 3(4): 385 ~ 409.
- Wang Gang. 1990. Ordovician conodont succession in Guizhou, China. *Geology of Guizhou*, 7(4): 352 ~ 360.
- Wang Mincheng. 1986. New finds of Ordovician nautiloids from western Liaoning. *Acta Palaeontologica Sinica*, 25(2): 188 ~ 193, 246.
- Ward P. 1982. The relationship of siphuncle size to emptying rates in chambered cephalopods; implications for cephalopod paleobiology.

- Paleobiology, 8: 426 ~ 433.
- Ward P D, Boletzky S V. 1984. Shell implosion depth and implosion morphologies in three species of *Sepia* (Cephalopoda) from the Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 64: 955 ~ 966.
- Westermann G E G. 1973. Strength of concave septa and depth limits of fossil cephalopods. *Lethais*, 6: 383 ~ 403.
- Westermann G E G. 1977. Form and function of orthoconic cephalopod shells with concave septa. *Paleobiology*, 3: 300 ~ 321.
- Westermann G E G, Hamilton. 1985. Post-mortem descent with septal implosion in Silurian nautiloids. *Paläontologische Zeitschrift*, 59: 79 ~ 97.
- Xiao Chuantao, Pan Yuntang. 1997&. Ordovician cephalopod biofacies in the western margin of the Jiangnan (Yangzi—Hanshui) Basin. *Exploration of Nature*, 16(3): 83 ~ 85.
- Xiao Chuantao, Gong Wenping, Luo Shunshu, He Youbin, Li Yibin. 2006&. Ordovician cephalopoda biofacies and their provincialization in South China. *Acta Sedimentologica Sinica*, 24(2): 242 ~ 250.
- Xie Shangke, Wang Zhengjiang, Wang Jian. 2011&. Lithofacies palaeogeography of the Late Ordovician in northeastern Guizhou Province. *Journal of Palaeogeography*, 13(5): 539 ~ 549.
- Xu Guanghong, Xu Anwu. 1988&. The ecology and environment of cephalopods from the Honghuayuan Formation and the Baota (Pagoda) —lower—middle Lingxiang Formation in the eastern Yangtze Gorges area, China. *Geological Review*, 34(2): 97 ~ 106.
- Xu Xiaosong, Wan Fang, Yin Fuguang, Chen Ming. 2001&. Environmental facies, ecological facies and diagenetic facies of Baota Formation of Late Ordovician. *Mineralogy and Petrology*, 21(3): 64 ~ 68.
- Yin Qiong. 2013&. Ordovician sedimentary facies of Central Guizhou Uplift and its adjacent area. Middle and Southern University: 5 ~ 12.
- Ying Zhonghe. 1989&. Late Early and Middle Ordovician Cephalopods from Guichi, Anhui. *Acta Palaeontologica Sinica*, 28(5): 617 ~ 633, 700.
- Zeng Qingluan, Lai Caigen, Xu Guanghong, Ni Shizhao, Zhou Tianmei, Xiang Liwen, Wang Xiaofeng, Li Zhihong. 1987&. Ordovician. *In: Yichang Institute of Geology and Mineral Resources, Ministry of Geology and Mineral Resources (eds.). Biostratigraphy of the three gorges area of the Yangtze River (2) early Paleozoic volume.* Beijing: Geological Publishing House: 43 ~ 142.
- Zhan Renbin, Jin Jisuo. 2007. Ordovician—Early Silurian (Llandovery) stratigraphy and palaeontology of the Upper Yangtze platform, South China. Beijing: Science Press: 169.
- Zhan Renbin, Jin Jisuo, Liu Jianbo. 2013&. Investigation on the great Ordovician biodiversification event (GOBE): review and prospect. *Science Bulletin*, 58(33): 3357 ~ 3371.
- Zhan Renbin, Jin Jisuo, Liu Jianbo, Corcoran P, Luan Xiangcong, Wei Xin. 2016. Meganodular limestone of the Pagoda Formation: A time-specific carbonate facies in the Upper Ordovician of South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 448: 349 ~ 362.
- Zhang Ridong. 1962#. Some middle Ordovician cephalopods from Huanxian, Gansu. *Acta Palaeontologica Sinica*, 1(4): 514 ~ 523.
- Zhang Ridong. 1964&. New materials of cephalopods from Yanwashan limestone and Pagoda limestone. *Acta Palaeontologica Sinica*, 3(1): 129 ~ 138.
- Zhang Yongfu, Liu Guanbang, Bian Lizeng. 1988&. Paleontology - I. Beijing: Geological Publishing House: 245 ~ 270.
- Zhang Yuandong, Zhan Renbin, Jun Xuan, Cheng Junfeng, Liu Xiao. 2009&. Key scientific issues in the study of Ordovician biological radiation. *Chinese Science: Series D: Earth Sciences*, 39(2): 129 ~ 143.
- Zhang Yuandong, Zhan Renbin, Fan Junxuan, Cheng Junfeng, Liu Xiao. 2010. Principal aspects of the Ordovician biotic radiation. *Science China Earth Science*, 53: 382 ~ 394.
- Zhao Jinke, Liang Xiluo, Zou Xiping, Lai Caigen, Zhang Ridong. 1965#. Cephalopods from China. Beijing: Science Press: 2 ~ 103.
- Zhou Chuanming, Xue Yaosong. 2000&. On polygonal reticulate structure of the Ordovician Pagoda Formation of the western Hunan—Hubei Area. *Journal of Stratigraphy*, 24(4): 307 ~ 311.
- Zhou Minghui. 2005&. On the formation and evolution of “Central Guizhou Uplift”. *Petroleum of South China*, 18(1): 6 ~ 9.
- Zhou Mingkui, Wang Ruzhi, Li Zhiming. 1993&. Ordovician—Silurian lithofacies paleogeography and mineralization in southern China. Beijing: Geological Publishing House: 1 ~ 96.
- Zhuo Xizhun, Chen Xiaoshuai, Zhang Linyan, Cui Jianjun, Xiong Hui. 2017&. Petrology of Limestone of Baota Formation in South China and Its Indication to the Genesis of “Turtle Crack”: A case study of Baota Formation limestone at Honghuayuan township in Tongzi County, Guizhou Province. *Acta Geoscientica Sinica*, 38(6): 872 ~ 882.

Implosion depth and its geological significance of Cephalopods from the Upper Ordovician Baota Formation in Northern Guizhou

PENG Tingzu, YANG Yuning, WANG Dongmei, CHI Xiangri

College of Resources and Environmental Engineering, Key Laboratory of Karst Georesources and Environment, Ministry of Education, Guizhou University, Guiyang, 550025

Abstract: The Upper Ordovician Baota (Pagoda) Formation, a stratigraphic unit widely distributed on the Yangtze platform of South China, is marked by its abundant cephalopods and unique network structures throughout the formation. The water depth for the deposition of the Baota Formation, based on sedimentary structure and paleoecological qualitative analysis, has been a controversial topic for decades. Here, with abundant *in situ* cephalopod fossils collected from the Baota Formation in the Yaolongshan area of northern Guizhou, a quantitative bathymetry of the epeiric sea where the formation deposited has been interpreted from the coupling relationship between the septal strength index (*SSI*) of the cephalopods and their implosion depth. A total of 16 *Sinoceras* and 12 *Michelinoceras* specimens are selected for the *SSI* analysis, along with how external characteristics and internal structures is correlated with *SSI*, respectively. The result indicates that *SSI* shows significant positive correlations with external cone length and septal distance, but negative with the apical angle. Furthermore, *SSI* has little relationship to single internal structure, it is likely influenced jointly by multiple internal parameters. Additionally, the *SSI* values of *Sinoceras* and *Michelinoceras* range from 5.564 to 10.829 and 11.432 to 19.532, respectively, approximately equate to 128 to 169 m and 228 to 280 m of the actual depths. Obviously, although *Sinoceras* and *Michelinoceras* were often buried on the same bedding surface of the Pagoda network limestone, these two taxa had different ecological stratification in the water column and even different paleobiogeographic environment. Whilst intraspecific ecological stratification are un conspicuous within these two genera. Moreover, quantitative bathymetry of the epeiric sea based on the actual depths of *Sinoceras* and *Michelinoceras* show a deep water benthic environment (≥ 280 m) corresponding to the Baota Formation, which is much deeper than most previous speculations.

Keywords: cephalopods; *Sinoceras*; *Michelinoceras*; septal strength index; actual depth; Upper Ordovician Baota (Pagoda) Formation

Acknowledgements: This work was supported in part by grants from the National Natural Science Foundation of China (Nos. 41890845, 42162003, 41702022, 41772021), the Guizhou Bureau of Science and Technology (Nos. Gui. Sci. Fun. [2018] 1053, Gui. Sci. Tal. [2017] 5788), State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy (Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, CAS) (No. 173130), Talent base project of Guizhou Province (No. RCJD2018-21) and the Guizhou Province Graduate Research Fund (No. YJSKYJJ [2021] 077)

First author: PENG Tingzu, female, both in 1997, master student, Research direction: paleontology and stratigraphy; Email: tzpeng0527@163.com

Corresponding author: YANG Yuning, male, both in 1985, associate professor, Research direction: paleontology and stratigraphy; Email: ynyang333@163.com

Manuscript received on: 2022-05-22; Accepted on: 2022-07-29; Network published on: 2022-08-20

Doi: 10. 16509/j. georeview. 2022. 08. 041

Edited by: LIU Zhiqiang