中国科学 D 辑:地球科学 2008 年 第 38 卷 第 12 期: 1521 ~ 1532
www.scichina.com earth.scichina.com
《中国科学》杂志社
SCIENCE IN CHINA PRESS

华南二叠纪腕足长身贝类的形态演化规律

张阳[①], 何卫红[①②*]

① 中国地质大学地球科学学院, 武汉 430074;
② 生物地质与环境地质教育部重点实验室, 武汉 430074
* 联系人, E-mail: whzhang@cug.edu.cn

收稿日期: 2008-06-06; 接受日期: 2008-09-11
国家自然科学创新研究群体基金(批准号: 40621002)、教育部创新团队发展计划(编号: IRT0546)、国家自然科学基金(批准号: 40502001, 40872008)和“111”项目(编号: B08030)资助

摘要 通过对华南二叠纪腕足类壳饰的研究和个体大小的统计分析表明, 长身贝类的形态演化呈现以下几个方面的规律: 从乌拉尔世(早二叠世)到晚二叠世吴家坪期, 同心饰或放射饰较强的种(类型 3)所占的百分比呈现先减小再增大的变化趋势; 与此同时, 同心饰或放射饰较弱的种(类型 2)所占的百分比呈现先增大再减小的趋势. 从晚二叠世吴家坪期到长兴期, 同心饰或放射饰较强以及较弱的种所占的百分比均呈增加的趋势. 从乌拉尔世到晚二叠世长兴期, 壳刺发育的种(类型 4)所占的百分比一直保持减小的趋势. 从吴家坪期到长兴期(包括过渡层), 部分种表现出壳体小型化的趋势. 二叠纪长身贝类壳饰和个体大小的演化规律与二叠纪末生物大绝灭前以及绝灭过程中的贫氧、食物短缺、海平面变化以及底质的变化相关.

关键词
腕足类
长身贝类
壳饰
大小
二叠纪
华南

动物的外部形态和内部结构与其生活习性、生态密切相关[1], 并且随着生活环境的改变而呈现出一定的变化规律. 壳饰和壳体的大小是表征腕足类形态及其变化规律的重要参数, 同时也具有重要的环境指示意义.

对于腕足类壳饰的研究主要集中在泥盆纪、石炭纪和现代[2~15], 而对于二叠纪腕足类壳饰的研究却很少报道[16~20]. 此外, 关于腕足类小型化的研究也主要是集中在早三叠世早期生物大绝灭以后, 对于绝灭前的研究很少报道[20,21]. 腕足类壳饰和壳体大小演化规律的研究是非常重要的, 这些规律不仅可以揭示腕足类在二叠纪末生物大绝灭之前和大绝灭期间如何发生变化与如何适应环境压力, 而且可以从不同的角度解释生物大绝灭的机制及其可能的原因.

本文研究了华南地区长身贝类壳饰和壳体大小在二叠纪的演化规律, 初步探讨了该时期长身贝类壳饰和大小变化的原因以及绝灭的原因.

1 材料与方法

长身贝类是壳体小到巨大, 背壳明显小于腹壳, 侧视凹凸型-平凸型, 腹壳或背壳布满壳刺, 或者壳刺仅分布在铰合线附近, 放射饰或同心饰发育的腕足类[22,23].

华南二叠纪, 长身贝类在腕足类中所占比例最大, 大约占 45%~70%(在种级分异度上)[24,25]. 另外, 长身贝类的分异度从早二叠世到晚二叠世是增加的[24,25].

本文收集了华南地区乌拉尔世(Cisuralian)到早三叠世早期(Induan, 印度期)有关长身贝类的文献[26~55](图 1), 选取文献中附有图版的化石进行了壳饰的统计, 并选取延限相对较长(至少跨越 2 个期)的种进行了壳体大小的统计.

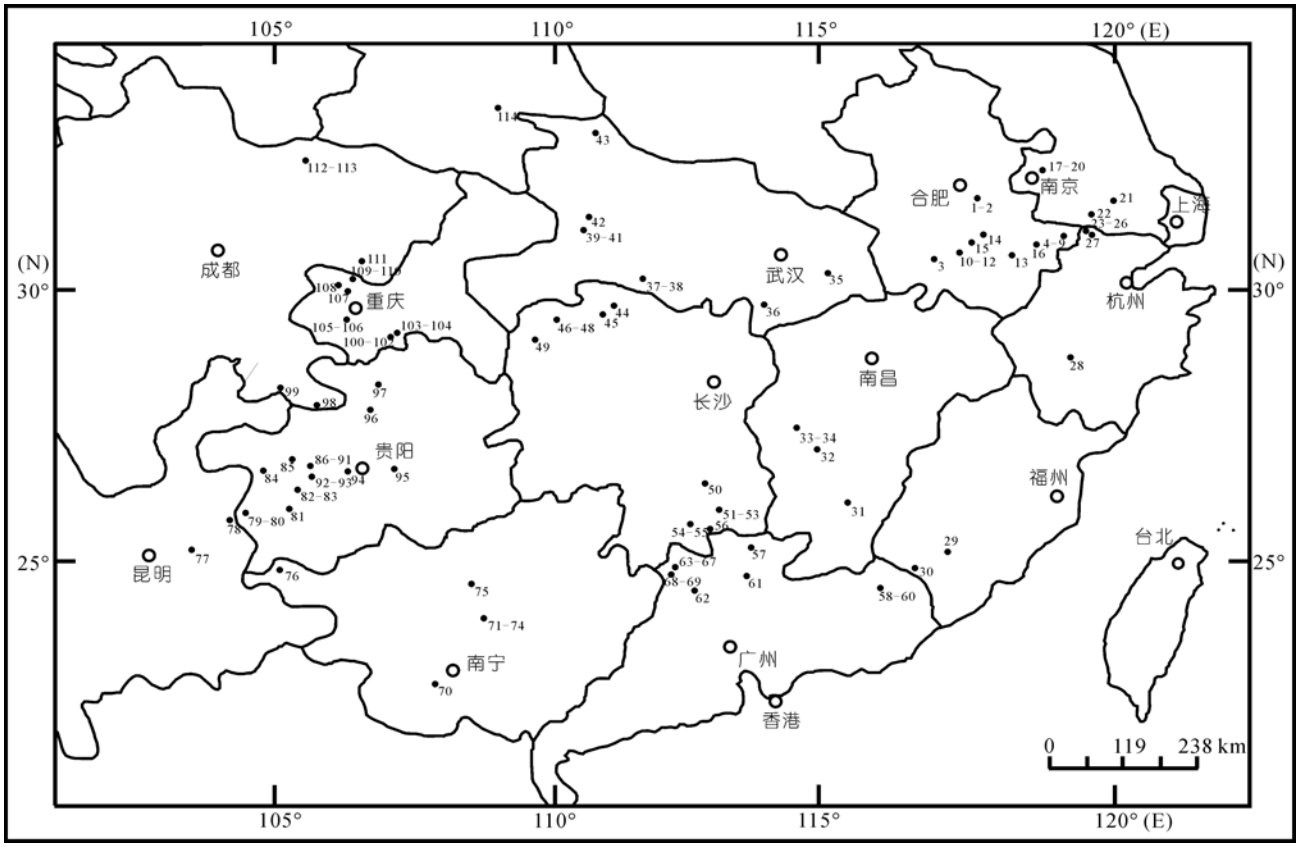

图 1　华南地区二叠纪长身贝腕足类产出的剖面分布示意图

1. 安徽省巢县平顶山剖面; 2. 安徽省巢县马家山剖面; 3. 安徽省安庆市白鹿尖剖面; 4. 安徽省广德县独山剖面; 5. 安徽省广德县龙山洼剖面; 6. 安徽省广德县小独山剖面; 7. 安徽省广德县牛头山剖面; 8. 安徽省广德县查扉村剖面; 9. 安徽省广德县王村井剖面; 10. 安徽省贵池市水竹塘剖面; 11. 安徽省贵池市人形山剖面; 12. 安徽省贵池市唐田剖面; 13. 安徽省泾县求儿岭剖面; 14. 安徽省铜陵市牛形山剖面; 15. 安徽省铜陵市碎石岭剖面; 16. 安徽省宣城市水东剖面; 17. 江苏省南京市正盘山剖面; 18. 江苏省南京市观山剖面; 19. 江苏省南京市丫山剖面; 20. 江苏省南京市湖山剖面; 21. 江苏省无锡市新安剖面; 22. 江苏省宜兴市白洋塘剖面; 23. 浙江省长兴县葆青剖面; 24. 浙江省长兴县煤山剖面; 25. 浙江省长兴县风井剖面; 26. 浙江省长兴县新槐剖面; 27. 浙江省吴兴县黄芝山剖面; 28. 浙江省江山市何家山剖面; 29. 福建省龙岩市雁石镇剖面; 30. 福建省永定县永定剖面; 31. 江西省于都县车头段屋剖面; 32. 江西省吉安县吉安剖面; 33. 江西省安福县下坊剖面; 34. 江西省安福县狮形上剖面; 35. 湖北省黄石市沙田剖面; 36. 湖北省蒲圻县观音山剖面; 37. 湖北省松滋县猫儿山剖面; 38. 湖北省松滋县三溪口剖面; 39. 湖北省秭归县贾兴沟剖面; 40. 湖北省秭归县新滩剖面; 41. 湖北省秭归县广家岩剖面; 42. 湖北省兴山县大峡口剖面; 43. 湖北省郧西县小行川剖面; 44. 湖南省石门县三圣剖面; 45. 湖南省慈利县木鱼堡剖面; 46. 湖南省桑植县仁村坪剖面; 47. 湖南省桑植县南斗溪剖面; 48. 湖南省桑植县鱼南溪剖面; 49. 湖南省永顺县桃子溪剖面; 50. 湖南省耒阳县耒阳剖面; 51. 湖南省郴县桐木桥剖面; 52. 湖南省郴县三合剖面; 53. 湖南省郴县大排冲剖面; 54. 湖南省嘉禾县袁家剖面; 55. 湖南省嘉禾县小元冲剖面; 56. 湖南省宜章县梅田剖面; 57. 广东省仁化县格顶寨剖面; 58. 广东省梅县梅岗剖面; 59. 广东省梅县文甫剖面; 60. 广东省梅县宝坑剖面; 61. 广东省曲江县茶山剖面; 62. 广东省阳山县双山剖面; 63. 广东省连县鲤鱼田剖面; 64. 广东省连县三口江剖面; 65. 广东省连县水竹塘剖面; 66. 广东省连县大麦崆剖面; 67. 广东省连县保安剖面; 68. 广东省连南县亚田剖面; 69. 广东省连南县马安剖面; 70. 广西省南宁市东攀剖面; 71. 广西来宾市马滩剖面; 72. 广西来宾市泡水剖面; 73. 广西来宾市蓬莱滩剖面; 74. 广西来宾市合山剖面; 75. 广西来宾市乌龟岭剖面; 76. 广西隆林县隆林剖面; 77. 云南省陆良县小百户剖面; 78. 云南省富源县庆云剖面; 79. 贵州省盘县羊场剖面; 80. 贵州省盘县火烧铺剖面; 81. 贵州省晴隆县中营剖面; 82. 贵州省六枝县郎岱剖面; 83. 贵州省六枝县纸厂剖面; 84. 贵州省水城县滥坝剖面; 85. 贵州省纳雍县中岭剖面; 86. 贵州省织金县大猫场剖面; 87. 贵州省织金县平桥剖面; 88. 贵州省织金县岩背后剖面; 89. 贵州省织金县阿弓剖面; 90. 贵州省织金县珠藏剖面; 91. 贵州省织金县牛场剖面; 92. 贵州省普定县布郎剖面; 93. 贵州省普定县轿子山剖面; 94. 贵州省清镇流长剖面; 95. 贵州省贵定县闻江寺剖面; 96. 贵州省遵义市十字铺剖面; 97. 贵州省桐梓县桐梓剖面; 98. 四川省泸州市代家沟剖面; 99. 四川省泸州市川盐剖面; 100. 重庆市聂江县鱼塘角剖面; 101. 重庆市聂江县纪江剖面; 102. 重庆市聂江县板竹园剖面; 103. 重庆市太平剖面; 104. 重庆市鱼田堡剖面; 105. 重庆市北风井剖面; 106. 重庆市凉风垭剖面; 107. 重庆市北培剖面; 108. 重庆市合川县盐井溪剖面; 109. 重庆市李子垭剖面; 110. 重庆市木龙洞剖面; 111. 四川省广安市广安剖面; 112. 四川省广元市上寺剖面; 113. 四川省广元市新店子剖面; 114. 陕西省镇安县西口剖面

为了研究华南二叠纪长身贝类壳饰的变化规律, 我们参考了前人的分类方案[56], 把长身贝类的壳饰分成 4 种类型: 类型 1, 弱壳饰(无壳饰或仅有细弱的生长线或生长纹); 类型 2, 具有细的放射线或同心纹; 类型 3, 发育粗强的放射线或同心线, 放射褶或同心皱; 类型 4, 壳刺布满壳面. 需要指出的是, 由于Chonetidines只在腹壳的铰合线附近发育一排壳刺, 壳面上壳刺并不发育, 所以类型 4 没有包含Chonetidines类. 另外, 为了研究华南地区二叠纪长身贝类壳体大小的变化规律, 我们根据文献中的图版和文字描述测量了化石的长度和宽度[26~55](图 2).

统计工作中涉及到化石的年代地层的归属, 主要参考了前人对二叠纪生物地层和年代地层的研究结果(表 1). 此外, 因为缺少生物地层资料, 部分文献[28,43,44]中腕足类属种的年代归属主要根据华南二叠纪岩石地层与年代地层的大致对应关系确定, 将其中的长兴组、大隆组、雁石组、王潘里组归入长兴期, 将吴家坪组、水竹塘组、熨斗滩组归入吴家坪期. 对于统计工作的时间坐标, 本文选取乌拉尔世(早二叠世)、瓜德鲁普世(中二叠世)、吴家坪期、长兴期和印度期作为时间尺度进行统计. 之所以选取不同的时间尺度来进行统计, 原因在于: 从乌拉尔世和瓜德

表 1 二叠纪年代地层划分对比[63~67]

华南		国际标准		年龄/Ma
世	期	世	期	
				249.7
早三叠世	印度期	早三叠世	印度期	
				251.0
乐平世	长兴期	乐平世	长兴期	
				253.8
	吴家坪期		吴家坪期	
				260.4
阳新世 茅口亚世	冷坞期	瓜德鲁普世	卡匹敦期	
				265.8
	孤峰期		沃德期	
				268.0
阳新世 栖霞亚世	祥播期		罗德期	
				270.6
	罗甸期	乌拉尔世	孔谷期	
				275.6
船山世	隆林期		亚丁斯克期	
				284.4
	紫松期		萨克马尔期	
				294.6
			阿瑟尔期	

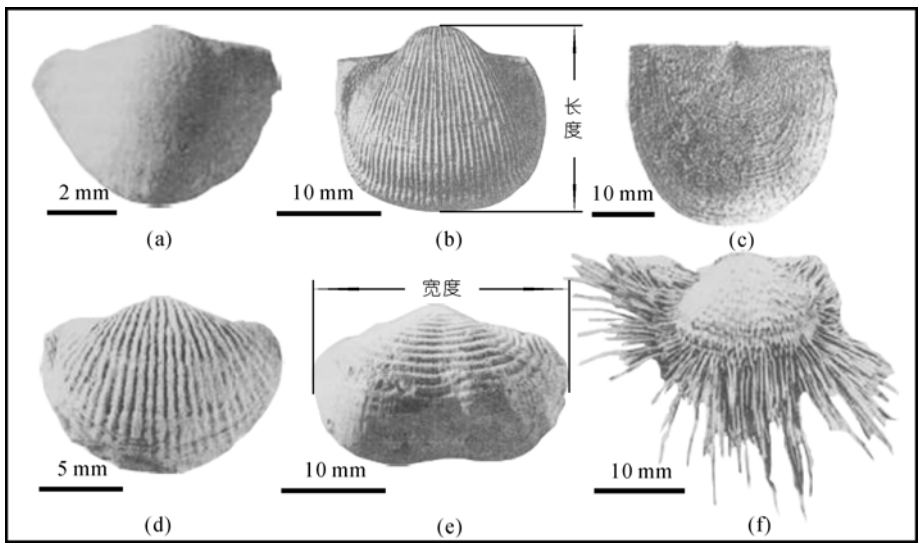

图 2 4 种壳饰类型示意图

类型 1, 弱壳饰(无壳饰或只有细弱的生长线或生长纹)(标本(a)[57]); 类型 2, 细的放射线或同心纹(标本 (b)[58]和(c)[59]); 类型 3, 粗的放射线或同心线, 放射褶或同心皱(标本(d)[60]和(e)[61]); 类型 4, 壳刺布满壳面(标本(f)[62]). 宽度=壳体的最大宽度, 长度=壳体的最大长度

鲁普世的地层中获得的化石数据相对较少, 不适宜于划分到期进行统计; 而从乐平世地层中获得的化石数据相对丰富, 可以进一步划分到期(包括吴家坪期和长兴期)进行统计. 另外, 一些文献[29,31,48,54,55]原来记录为长兴阶顶部至印度阶底部(即过渡层[68])的化石, 其具体时代不清楚, 本文统一将其时代暂时归于二叠-三叠系之交.

另外, 本文长身贝类的系统分类主要依据Williams等[23]的分类体系, 并按照该分类体系对文献中的一些化石的分类位置(属名)进行了修订.

2 统计结果

通过对华南二叠纪长身贝类壳饰的统计分析, 壳饰存在如下变化规律: 从乌拉尔世(早二叠世)到晚二叠世长兴期, 类型 1 没有表现出明显的变化规律, 并且类型 1 在整个动物群中所占的百分比很小(图 3). 类型 2 在整个动物群中所占的百分比, 从乌拉尔世到瓜德鲁普世显著增大, 到吴家坪期稍微减小, 在长兴期又明显增大(图 3). 类型 3 在整个动物群中所占的百分比, 从乌拉尔世到瓜德鲁普世明显减小, 从瓜德鲁普世到吴家坪期和长兴期持续增大(图 3). 类型 4 在整个动物群中所占的百分比, 从乌拉尔世到晚二叠世长兴期呈持续下降的趋势(图 3).

在腕足长身贝类个体大小变化规律的研究方面, 本文详细统计和分析了 15 个种的壳体大小(长度和宽度)的变化. 从吴家坪期到长兴期, 13 个种的大小呈明显变小的趋势, 即表现为小型化(图 4(b)~(k), (n), (o); 图 5(a)~(k), (n), (o)), 其中, 有 2 个种的小型化可能持续到了过渡层(图 4(i), (j); 图 5(i), (j)). 除此之外, 有 2 个种的壳长或壳宽并没有表现出小型化的规律, 从吴家坪期到印度期, 其壳体长度反而呈增大的趋势(图 4(l), (m)).

总之, 二叠纪长身贝类同心饰或放射饰的变化划分为 2 个阶段: (1) 从乌拉尔世(早二叠世)到晚二叠世吴家坪期, 同心饰或放射饰较强的种所占的百分比呈现先减小再增大的趋势; 同心饰或放射饰较弱的种所占的百分比呈现出与前者相反的变化趋势. (2) 从晚二叠世吴家坪期到长兴期, 同心饰或放射饰较强以及较弱的种所占的百分比均呈现增加的趋势. 二叠纪长身贝类壳体刺饰发育的规律表现为: 壳刺发育的种所占的百分比一直保持减小的趋势. 二叠纪长身贝类个体大小的变化规律表现为: 从吴家坪期到长兴期(包括过渡层), 经统计的属种绝大部分表现出小型化的规律, 个别种的壳长呈现增大的趋势.

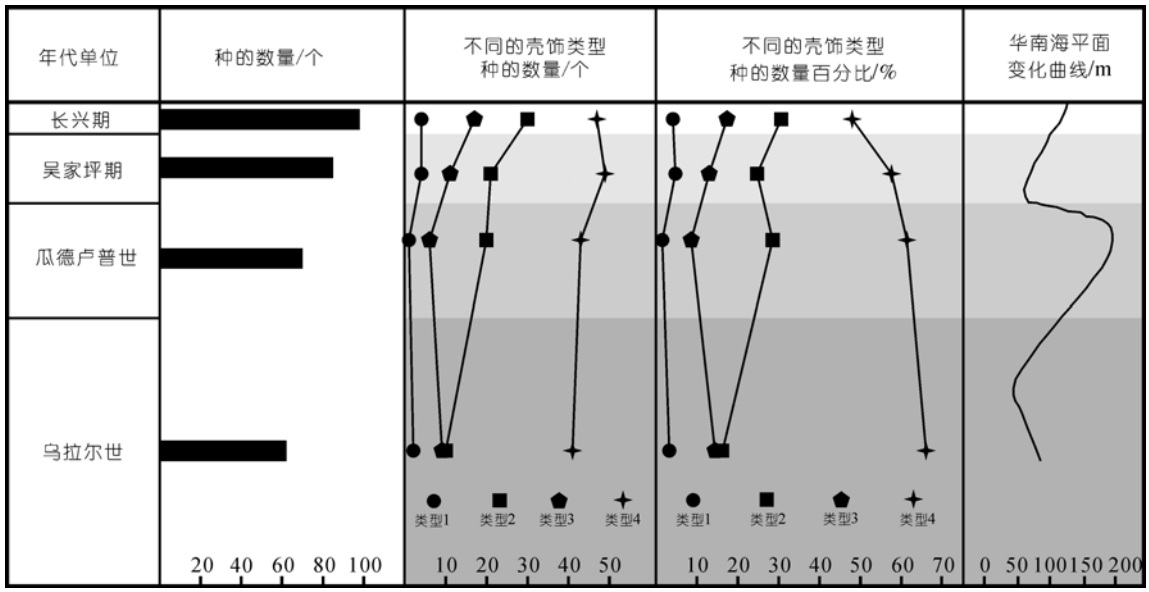

图 3 华南二叠纪长身贝类种的数量、不同壳饰类型的种的数量、不同壳饰类型的种占所测量的所有长身贝类的种的百分比和海平面变化曲线[69]之间的关系

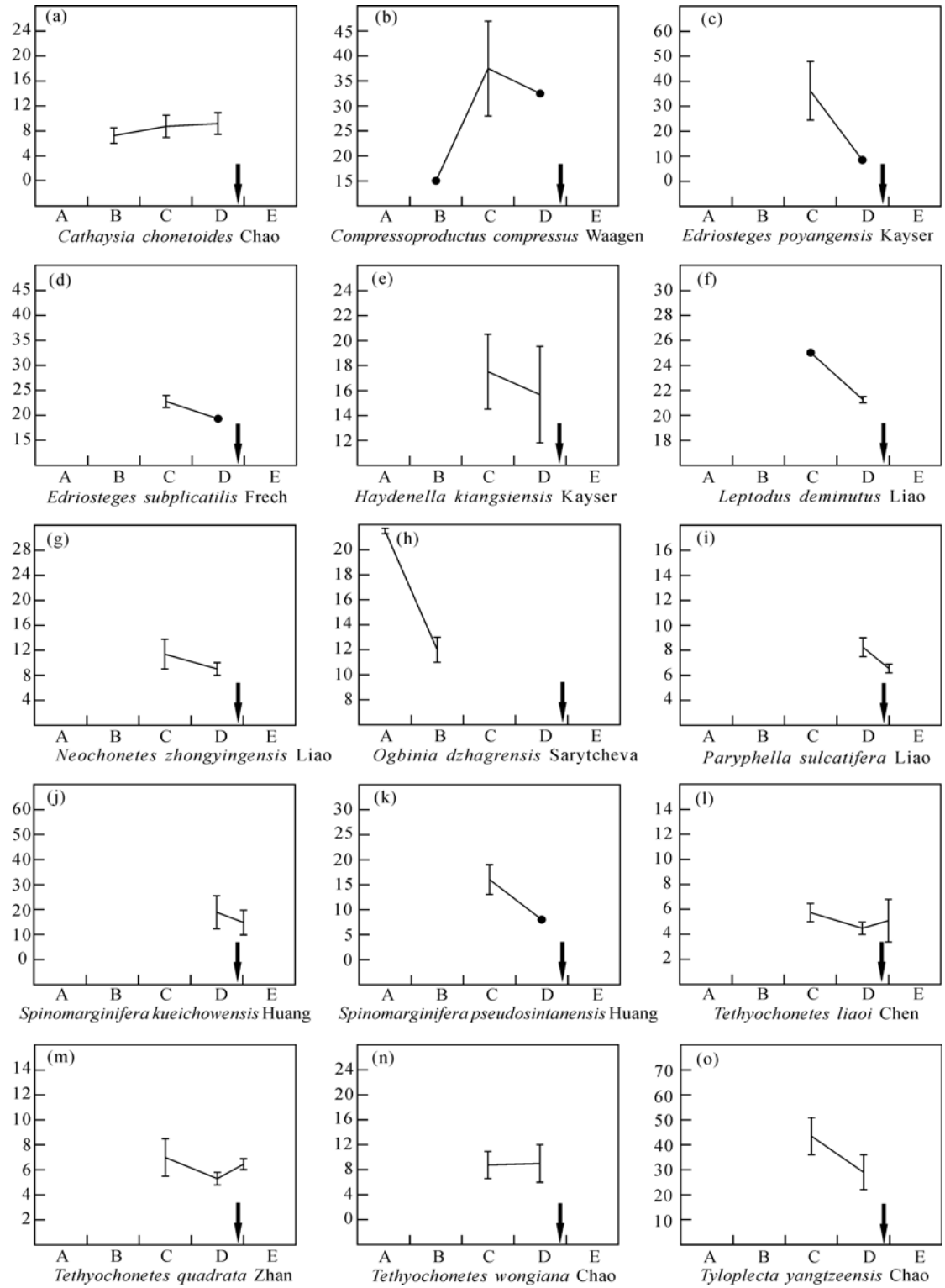

图 4　二叠纪华南地区长身贝类壳长变化统计

A, 乌拉尔世; B, 瓜德鲁普世; C, 吴家坪期; D, 长兴期; E, 印度期; D 点和 E 点之间表示长兴期末或者二叠-三叠纪之交, 其中二叠纪末生物大绝灭事件发生在长兴晚期, 即图上箭头所示的大致位置; 纵向的线段代表腕足类壳长的变化范围, 其中中点代表平均长度, 上端点和下端点分别代表最大长度值和最小长度值, 孤立的圆点表示只有一个数据

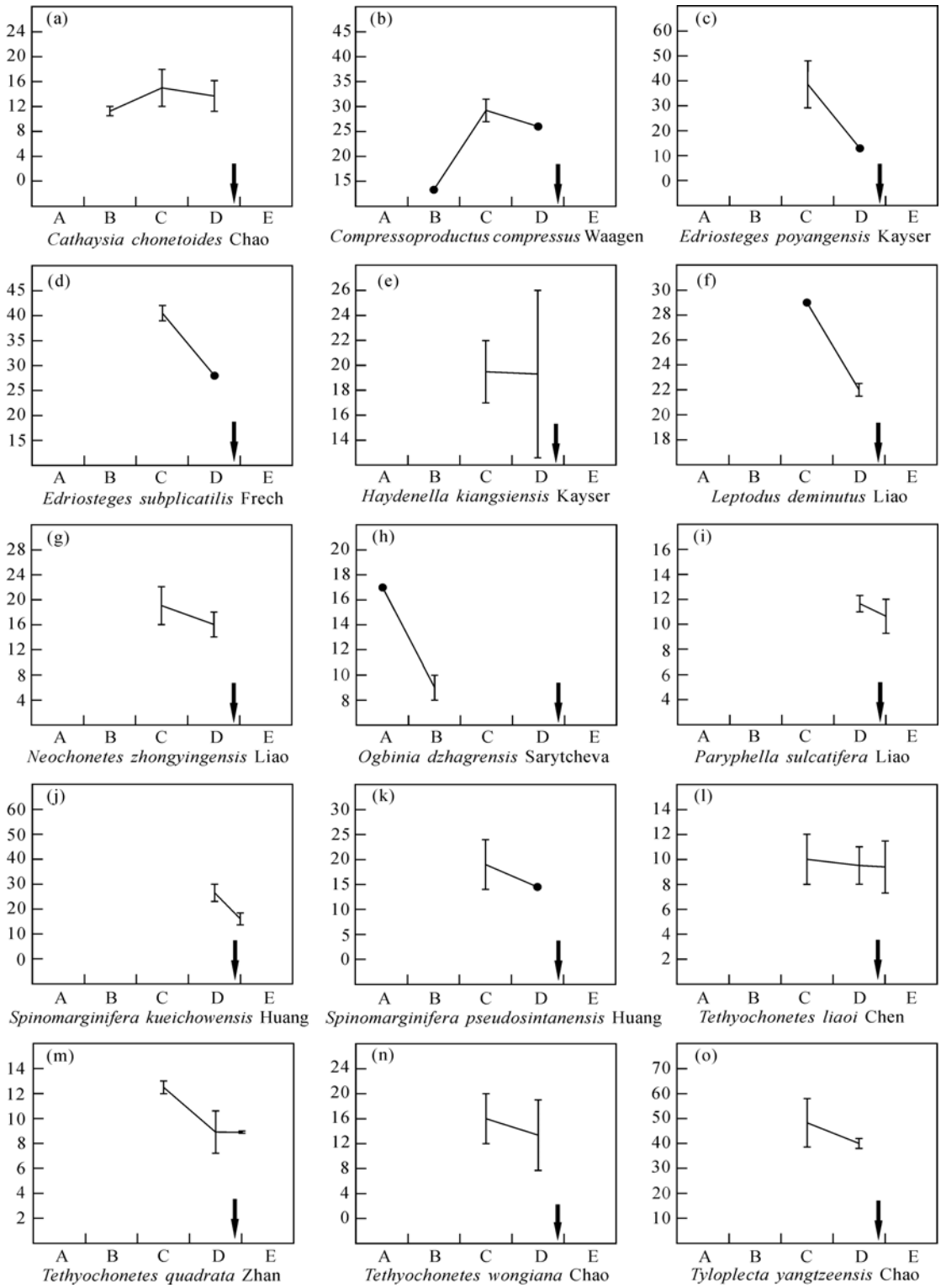

图 5　二叠纪华南地区长身贝类壳宽变化统计

A, 乌拉尔世; B, 瓜德鲁普世; C, 吴家坪期; D, 长兴期; E, 印度期; D 点和 E 点之间表示长兴期末或者二叠-三叠纪之交, 其中二叠纪末生物大绝灭事件发生在长兴晚期, 即图上箭头所示的大致位置; 纵向的线段代表腕足类壳体宽度的范围, 其中中点代表平均宽度, 上端点和下端点分别代表最大宽度值和最小宽度值, 孤立的圆点表示只有一个数据

3 讨论

3.1 壳饰

如上所述, 华南二叠纪长身贝类同心饰或放射饰的变化规律相对复杂, 从早二叠世到晚二叠世吴家坪期, 同心饰或放射饰较强的种所占的百分比呈现先减小再增大的趋势, 同心饰或放射饰较弱的种所占的百分比呈现出先增大再变小的趋势, 将这 2 种变化趋势综合起来即为: 从早二叠世到晚二叠世吴家坪期, 长身贝类同心饰或放射饰的发育先变弱再增强. 同心饰或放射饰的增强需要更丰富的营养物质(主要包括可用性食物和氧气). 长身贝类同心饰或放射饰的发育呈现出先变弱再增强的规律可能与海平面变化所导致的营养物质的波动有关, 这一推测得到了二叠纪层序地层和海平面变化研究结果的支持, 即从早二叠世到中二叠世, 华南海平面显著上升, 到晚二叠世吴家坪期, 海平面下降, 到晚二叠世长兴期, 又开始发生大规模的海侵事件[69~71](图 3). 海平面上升, 水体深度增加, 滤食性生物腕足类所获得的营养物质相对减少, 腕足类的壳体变薄, 壳饰相对变弱; 同时, 随着水深的增加, 静水压力增大, 壳体变薄和壳饰的弱化有利于腕足类两壳的开合与摄食. 这种假设与笔者所掌握的其他资料也是一致的: 华南长兴期浅海碳酸盐台地相的腕足类的壳饰相对发育, 深水盆地相的腕足类的壳饰相对较弱. 因此认为, 华南早二叠世到晚二叠世吴家坪期长身贝类同心饰或放射饰的变化规律与海平面变化密切相关.

从晚二叠世吴家坪期到长兴期, 同心饰或放射饰较强以及较弱的种所占的百分比均呈现增加的趋势, 并且腕足类的种级分异度也在增大(图 3). 经统计, 在吴家坪期和长兴期, 明显分异的属主要包括 *Leptodus*, *Oldhamina*, *Richthofenia*, *Edriosteges*, *Haydenella*, *Spinomarginifera*, *Cathaysia*, *Neochonetes*, *Paryphella*和*Tethyochonetes*, 因此, 同心饰或放射饰较强或较弱的种所占百分比的增加明显与以上属的分异有关. 在这些属中, *Leptodus*, *Oldhamina* 和 *Richthofenia*个体普遍较大, 壳刺发育, 常生活于碳酸盐基底或碳酸盐台地环境[30]; *Cathaysia*, *Neochonetes*, *Paryphella*和*Tethyochonetes*在硅质岩相较为常见[29,30], 并且, 这 4 个属的共同特点是, 假疹呈放射状密集排列(虽然长身贝类都是假疹壳, 但是这些类型的假疹相对更加发育), 后边缘壳刺发育, 壳体薄. 在营养相对短缺的情况下, 假疹的发育增加了腕足类壳体内部套膜的表面积, 套膜具有呼吸作用[4,72], 从而使这些腕足类能更有效地利用营养物质; 同时, 薄壳也有利于腕足类在维持新陈代谢的过程中节省营养物质; 另外, 后缘刺的发育使腕足类能利用这些刺拥抱在其他漂浮的物体上[18,72], 这样增加了这些分子的“活动”能力并竭力从环境中获取食物. 因此认为, *Cathaysia*, *Neochonetes*, *Paryphella*和*Tethyoch- onetes*的大量出现与食物和营养相对短缺有关. 以上研究表明, 从晚二叠世吴家坪期到长兴期, 同心饰或放射饰较强类型的增加与底质的变化有关, 即与碳酸盐台地和生物礁的广泛发育[73,74]有关, 同心饰或放射饰较弱类型的增加和硅质岩相营养物质的相对减少有关.

从乌拉尔世(早二叠世)到晚二叠世长兴期, 发育壳刺的种所占的百分比并没有表现出与海平面变化相一致的规律, 而是维持持续下降的趋势(图 3). 从乌拉尔世(早二叠世)到瓜德鲁普世(中二叠世), 发育刺饰的种相对减少可能与瓜德鲁普世海平面的相对上升[69~71]有关. 在水体相对较浅的环境中, 水动力较强, 腕足类为了稳定壳体, 壳刺大量发育; 随着海平面上升, 水动力相对变弱, 腕足类的刺饰也随之变弱. 从晚二叠世吴家坪期到长兴期, 发育刺饰的种的百分比降低与 *Cathaysia*, *Neochonetes*, *Paryphella* 和 *Tethyochonetes*的大量发育有关. 因为, 对长身贝类进行形态与壳饰分类时, 第 4 类(刺饰发育的类型)没有包含壳体后缘刺发育的以上类型(见“材料与方法”部分), 第 2, 3 类(包含了后缘刺发育的以上类型)百分比的增加必然导致第 4 类百分比的降低(第 4 类所含种的绝对数量在吴家坪期和长兴期并没有减少, 反而呈增加的趋势也支持了这一结论, 图 3). 所以, 从吴家坪期到长兴期, 发育壳刺的种所占百分比的降低也和 *Cathaysia*, *Neochonetes*, *Paryphella* 和 *Tethyochonetes*的繁盛有关, 或者与硅质岩相营养物质的相对减少有关.

3.2 壳体大小

华南二叠纪长身贝类壳体大小变化的统计结果表明, 从吴家坪期到长兴期, 甚至可能到印度期, 长

身贝类出现了显著的小型化(图 4, 5). 已有的研究表明, 导致生物小型化的原因主要有海水缺氧、海水温度升高和食物减少等[75~77]. 本文更倾向于认为贫氧导致了腕足类的小型化. 海水中氧气含量的降低会直接影响腕足动物的新陈代谢速率, 减少其对钙的分泌, 进而减缓其生长速率[75~77]. “贫氧或缺氧导致晚二叠世腕足类小型化”的推测得到了华南地区黑色页岩在长兴期比吴家坪期发育更为广泛[78]这一现象的支持. 在华南长兴期深水硅质岩相地层中, 有机质和黄铁矿结核相当丰富, 指示了一种贫氧的环境. 贫氧环境一方面与华南地区长兴期的大规模海侵相关, 另一方面也可能和该时期全球大气圈氧气含量的下降[79,80]有关. 另外, 底质的变化与大部分腕足类小型化的关系并不明显, 仅对个别腕足类的小型化可能存在影响. 因为除了种*Tethyochonetes wongiana* Chao和*Tyloplecta yangtzeensis* Chao在吴家坪期常发现于灰岩相, 而到长兴期常发现于硅质岩相以外, 其他小型化的腕足类从吴家坪期到长兴期往往发现于同一种岩相或者在不同岩相中发现的机会近似(表 2). 基于以上考虑, 本文认为导致华南地区长身贝类从吴家坪期到长兴期出现小型化的主要原因是海平面上升、海水贫氧或缺氧. 导致长兴期晚期到印度期早期长身贝类小型化的原因可能更加复杂, 包括海退、腕足类可利用的食物量的减少和陆源物质输入的增加[21,70,81]. 这些影响因素与导致华南长兴晚期深水相腕足类小型化的原因相似[21].

与以上小型化规律不同的是, 从长兴晚期到与过渡层相对应的长兴期末或早三叠世早期, 腕足类*Cathaysia chonetoides* Chao, *Tethyochonetes quadrata* Zhan和*Tethyochonetes liaoi* Chen的壳宽变小、壳长增大, 壳的长/宽值增大. 这种变化可能和在高压环境下腕足类被迫改变它们的生活方式, 变为被迫利用后缘刺长期拥抱在其他漂浮物体上的假漂游的生活方式有关. 腕足类生活时壳长的方向趋向于与水流方向平行, 并且壳喙指向逆流方向[5], 壳的长/宽值增大使壳体变窄, 减小水流给壳体带来的阻力, 腕足类的活动性相对增强, 这样也有利于腕足类在营养短缺的环境中竭力获取食物.

3.3 腕足类形态的变化对生物绝灭的启示

如上所述, 华南二叠纪长身贝类形态的变化规律包括: 从早二叠世到晚二叠世, 同心饰由强到弱, 再到强; 刺饰持续变弱; 从晚二叠世吴家坪期到长兴期,

表 2 各种的测量频率(次数)及被测标本产出的岩相类型(仅包括图 4, 5 中出现的种)

种名	乌拉尔世	瓜德鲁普世	吴家坪期	长兴期	过渡层	岩相
Cathaysia chonetoides Chao		4				硅质岩
		2	8	32		灰岩
Compressoproductus compressus Waagen		1				硅质岩
			4	2		灰岩
Edriosteges poyangensis Kayser				1		硅质岩
			16	2		灰岩
Edriosteges subplicatilis Frech			5	1		灰岩
Haydenella kiangsiensis Kayser			7	12		灰岩
Leptodus deminutus Liao			2	4		灰岩
Neochonetes zhongyingensis Liao			2	21		灰岩
Ogbinia dzhagrensis Sarytcheva	4	3				灰岩
Paryphella sulcatifera Liao				1		硅质岩
				2	2	灰岩
Spinomarginifera kueichowensis Huang				2		硅质岩
				10	5	灰岩
Spinomarginifera pseudosintanensis Huang			8	1		灰岩
Tethyochonetes liaoi Chen			4	2	7	灰岩
Tethyochonetes quadrata Zhan				4		硅质岩
			4	6	3	灰岩
Tethyochonetes wongiana Chao				8		硅质岩
			2	3		灰岩
Tyloplecta yangtzeensis Chao				4		硅质岩
			18			灰岩

甚至到早三叠世早期, 壳体普遍小型化.

华南晚二叠世深水硅质沉积环境中, 腕足类可用性营养物质(包括食物和氧气)长期维持着较低水平, 主要是一些壳线相对较细、假疹相对发育、个体较小、壳体较薄的腕足类在此常见. 这种营养相对较低的环境, 一方面, 导致腕足动物群的分异度非常低, 分异度大小是衡量群落稳定性的重要指标之一, 低分异度使腕足类更易于绝灭; 另一方面, 营养相对较低使部分腕足类出现小型化. 随着二叠纪末腕足类可用性营养物质的进一步下降, 如碳同位素的负偏、有机质含量的明显减少、原生动物数量的急剧减少以及浅水相礁生态系的崩溃[21,73,82,83], 在低营养环境中生活的这些腕足类大部分发生绝灭.

华南晚二叠世浅水碳酸盐沉积环境中, 营养物质相对丰富, 一些个体较大、壳饰非常发育的特化类型(如*Leptodus*, *Oldhamina*和*Richthofenia*等)大量出现. 然而, 很有意思的是, 到二叠纪末, 这些类型普遍被壳线相对较细、假疹相对发育、个体较小、壳体较薄的腕足类取代[29]. 二叠纪末腕足类的这种更替现象与下列现象可以类比, 即晚二叠世浅水碳酸盐台地环境中食物和氧气相对丰富, 腕足类分异度较高、个体较大、壳饰较强; 相比之下, 深水硅质沉积环境中食物和氧气相对短缺, 腕足类属种单调、个体较小、壳饰较细. 因此推测, 华南二叠纪末浅水碳酸盐沉积环境中营养物质(包括可用性食物和氧气)的明显下降可能是腕足类绝灭的重要原因之一.

此外, 华南二叠纪发生了明显的海平面升降事件(包括明显海退和大规模海侵[21,70,71]). 海平面变化既是腕足类壳饰、壳体大小变化的原因, 可能也是腕足类绝灭的原因. 大规模海平面下降直接导致生物(包括腕足类)生态空间的失去[21,84], 随后的广泛海侵导致腕足类可用性营养物质的相对减少, 使大部分腕足类发生绝灭, 同时幸存的腕足类出现小型化.

底质的变化是影响吴家坪期到长兴期腕足类壳线变化的重要因素之一(见"3.1 壳饰"部分). 然而, 在腕足类分异度明显下降的层位(如安徽巢湖、湖南桑植、重庆凉风垭剖面), 底质并没有明显的变化, 因此, 该因素与腕足类绝灭的相关性可能并不显著.

综上所述, 导致腕足类形态变化的主要因素包括食物短缺、贫氧、大规模的海平面变化以及底质的变化, 其中食物短缺(或者贫氧)以及大规模的海平面变化与华南二叠纪末腕足类绝灭的关系更为密切.

致谢 评审专家石光荣教授和冯庆来教授对本文稿件的修改提出了宝贵意见, 特此致谢.

参考文献

1 Moore M, Folt C. Zooplankton body size and structure: effects of the thermal and toxicant stress. Trends Ecol Evol, 1993, 8(5): 178—183[DOI]

2 Armstrong J. Micro-ornaments of the spiriferid brachiopods *Notospirifer*, *Ingelarella*, and *Subansiria*. Lethaia, 1970, 3(3): 287—300[DOI]

3 Fürsich F T, Hurst J M. Environmental factors determining the distribution of brachiopods. Palaeontology, 1974, 17: 879—900

4 Thayer C W. Respiration and the function of brachiopod punctae. Lethaia, 1986, 19(1): 23—31[DOI]

5 Alexander R R. Comparative hydrodynamic stability of brachiopod shells on current-soured arenaceous substrates. Lethaia, 1984, 17(1): 17—32[DOI]

6 Alexander R R. Influence of valve geometry, ornamentation, and microstructure on fractures in Late Ordovician brachiopods. Lethaia, 1989, 22(2): 133—147[DOI]

7 Peck L S. Body volumes and internal space constraints in articulate brachiopods. Lethaia, 1992, 25(4): 383—390[DOI]

8 Aberhan M. Guild-structure and evolution of Mesozoic benthic shelf communities. Palaios, 1994, 9: 516—545[DOI]

9 Harper D A T, Moran R I N. Fossils explained 20: brachiopod life styles. Geol Today, 1997, 13(6): 235—238[DOI]

10 Leighton L R. Constraining functional hypotheses: controls on the morphology of the concavo-convex brachiopod *Rafinesquina*. Lethaia, 1998, 31(4): 293—307

11 Racheboeuf P R, Herrera Z A. Geometric shell growth and mode of life of a Devonian chonetoidean brachiopod. Lethaia, 1998, 31(2):

125—135
12 Stanton R J, Jeffery D L, Ahr W M. Early Mississippian climate based on oxygen isotope compositions of brachiopods, Alamogordo Member of the Lake Valley Formation, south-central New Mexico. GSA Bull, 2002, 114: 4—11
13 Tomaš ových A, Rothfus T A. Differential taphonomy of modern brachiopods (San Juan Islands, Washington State): effect of intrinsic factors on damage and community-level abundance. Lethaia, 2005, 38: 271—292[DOI]
14 Strathmann R R. Ciliary sieving and active ciliary response in capture of particles by suspension-feeding brachiopod larvae. Acta Zool Stockholm, 2005, 86(1): 41—54[DOI]
15 Hoel O A. Gementing strophomenide brachiopods from the Silurian of Gotland (Sweden): morphology and life habits. Geobios, 2007, 40(5): 589—608[DOI]
16 Grant R E. A Permian productoid brachiopod: life history. Science, 1966, 152: 660—662[DOI]
17 Grant R E. Structural adaptation in two Permian brachiopod genera, Salt Range, West Pakistan. J Paleontol, 1968, 42: 1—32
18 Grant R E. Permian brachiopods from southern Thailand. J Paleontol, 1976, 50(3): 1—269
19 Ciampaglio C N. Measuring changes in articulate brachiopod morphology before and after the Permian mass extinction event: do developmental constraints limit morphological innovation? Evol Dev, 2004, 6(4): 260—274[DOI]
20 Leighton L R, Schneider C L. Taxon characteristics that promote survivorship through the Permian-Triassic interval: transition from the Paleozoic to the Mesozoic brachiopod fauna. Paleobiology, 2008, 34(1): 65—79[DOI]
21 He W H, Shi G R, Feng Q L, et al. Brachiopod miniaturization and its possible causes during the Permian-Triassic crisis in deep water environments, South China. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2007, 252(1-2): 145—163[DOI]
22 Sarytcheva T G, Sokolskaya. O klassifikatsin lozhnoporistykh brachiopod [On the classification of pseudopunctate brachiopods]. Akad Nauk SSSR, Dokl (Moscow), 1959, 125(1): 181—184
23 Williams A, Brunton C H C, Carlson S J. Physiology. In: Kaesler R L, ed. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda (revised). The Geological Society of America, Inc. and the University of Kansas Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas, 2000. 2: 350—422; 3: 424—643
24 Shen S Z, Shi G R. Diversity and extinction patterns of Permian Brachiopoda of South China. Hist Biol, 1996, 12: 93—110
25 Shen S Z, Zhang H, Li W Z, et al. Brachiopod diversity patterns from Carboniferous to Triassic in South China. Geol J, 2006, 41: 345—361[DOI]
26 张研, 金玉玕. 安徽泾县晚二叠世腕足类化石. 古生物学报, 1961, 9(4): 401—417
27 金玉玕, 胡世忠. 安徽南部及宁镇山脉孤峰组腕足化石. 古生物学报, 1978, 17(2): 101—130
28 侯鸿飞, 詹立培, 陈炳蔚, 等. 广东晚二叠世含煤地层和生物群. 北京: 地质出版社, 1979. 61—100
29 廖卓庭. 中国南部长兴阶的腕足动物组合带及二叠、三叠纪混生动物群中的腕足动物. 地层学杂志, 1979, 3(3): 200—208
30 廖卓庭. 贵州西部上二叠统腕足化石. 见: 中国科学院南京地质古生物研究所, 编. 黔西滇东晚二叠世含煤地层和古生物群. 北京: 科学出版社, 1980. 241—277
31 廖卓庭. 苏、浙、皖三省邻近地区晚二叠世至早三叠世早期腕足类的新属种. 古生物学报, 1984, 23(3): 276—285
32 廖卓庭. 广西来宾合山晚二叠世硅化腕足类及其古生态特征. 见: 中国科学院南京地质古生物研究所, 编. 中国各系界线地层及古生物二叠系与三叠系界线(一). 南京: 南京大学出版社, 1987. 81—125
33 赵金科, 盛金章, 姚兆奇, 等. 中国南部的长兴阶和二叠系与三叠系之间的界线. 中国科学院南京地质古生物研究所丛刊, 1981, 2: 1—112
34 胡世忠. 赣南小江边灰岩的腕足类及其时代的讨论. 古生物学报, 1983, 22(3): 338—345
35 胡世忠. 龙潭组下部含煤段腕足类的发现及其意义——对龙潭组成煤环境的新认识. 古生物学报, 1989, 28(4): 474—479
36 赵汝旋, 谭正修. 湖南桑植下二叠统的腕足类化石. 古生物学报, 1984, 23(1): 20—31
37 赵汝旋, 谭正修. 湘西北地区早二叠世早期的腕足动物. 湖南地质, 1984, 3(2): 22—44
38 金玉玕, 方润森. 云南陆良下二叠统矿山组的腕足动物化石兼论梁山期古地理特征. 古生物学报, 1985, 24(2): 216—228
39 廖卓庭, 孟逢源. 湖南郴县华塘长兴期腕足动物. 中国科学院南京地质古生物研究所集刊, 1986, 22: 71—97
40 李莉, 杨德骊, 冯儒林. 广西隆林地区晚石炭-早二叠世的腕足类及其界线. 中国地质科学院宜昌地质矿产研究所所刊, 1986, 11: 216—258
41 常美丽. 安庆栖霞组的腕足类化石. 古生物学报, 1987, 26(6): 753—766
42 冯少南, 许寿永, 林甲兴, 等. 长江三峡地区生物地层学(3), 晚古生代分册. 北京: 地质出版社, 1987. 63—239
43 杨遵仪, 殷鸿福, 吴顺宝, 等. 华南二叠-三叠系界线地层及动物群. 北京: 地质出版社, 1987. 1—379

44 李子舜, 詹立培, 戴进业, 等. 川北陕南二叠-三叠纪生物地层及事件地层学研究. 中华人民共和国地质矿产部地质专报, (二) 地层古生物. 北京: 地质出版社, 1989. 205—253

45 杨德骊. 广西宜山早二叠世栖霞期早期腕足动物群及其意义. 中国地质科学院宜昌地质矿产研究所所刊, 1991, 17: 81—92

46 沈树忠, 何锡麟, 朱梅丽. 重庆中梁山地区长兴期腕足动物. 见: 中国油气区地层古生物编辑委员会, 编. 中国油气区地层古生物论文集. 北京: 石油工业出版社, 1992. 171—196

47 张志沛, 何锡麟, 朱梅丽, 等. 湖南郴县-嘉禾地区晚二叠世腕足动物组合特征. 中国矿业大学学报, 1993, 22(3): 36—46

48 Xu G R, Grant R E. Brachiopods near the Permian-Triassic boundary in South China. Smithsonian Contrib Paleobiol, 1994, 76: 1—68

49 曾勇, 何锡麟, 朱美丽. 华蓥山二叠纪腕足动物群与群落演替. 徐州: 中国矿业大学出版社, 1995. 1—187

50 Chen Z Q, Shi G R, Shen S Z, et al. *Tethyochonetes* gen. nov. (Chonetida, Brachiopoda) from the Lopingian (Late Permian) of China. Proc R Soc Victoria, 2000, 112(1): 1—15

51 Shen S Z, Archbold N W. Chonetoidea (Brachiopoda) from the Lopingian (Late Permian) of South China. Alcheringa, 2002, 25: 327—349

52 Campi M J, Shi G R. Neo Lopingian (Late Permian) rugosochonetid species from Sichuan, South China. Alcheringa, 2005, 29: 275—285[DOI]

53 He W H, Shen S Z, Feng Q L, et al. A late Changhsingian (Late Permian) deepwater brachiopod fauna from the Talung Formation at the Dongpan Section, Southern Guangxi, South China. J Paleontol, 2005, 79(5): 927—938[DOI]

54 Chen Z Q, Kaiho K, George A D, et al. Survival brachiopod faunas of the end-Permian mass extinction from the southern Alps (Italy) and South China. Geol Mag, 2006, 143(3): 301—327[DOI]

55 Shen S Z, Shi G R. Lopingian (Late Permian) brachiopods from South China, part 1: Orthotetida, Orthida and Rhynchonellida. Bull Tohoku Univ Mus, 2007, 6: 1—102

56 Leighton L R. Possible latitudinal predation gradient in middle Paleozoic oceans. Geology, 1999, 27(1): 47—50[DOI]

57 Carter J L. New genera and species of early Mississippian brachiopods from the Burlington Limestone. J Paleontol, 1968, 42: 1140—1152

58 Cooper G A, Muir-Wood H M. Brachiopod homonyms. J Wash Acad Sci, 1951, 41: 195—196

59 Muir-Wood H M, Cooper G A. Morphology, classification and life habits of the Productoidea (Brachiopoda). Geol Soc Am Mem, 1960, 81: 447

60 Biernat G. Middle Devonian brachiopods of the Bodzentyn syncline (Holy Cross Mountains, Poland). Palaeontol Pol, 1966, 17: 162

61 Chao Y T. Productidae of China, part 1: Producti. Palaeontol Sin-Ser B, 1927, 5(2): 192

62 Angiolini L. Permian brachiopods from Karakorum. Riv Ital Paleontol Stratigr, 1995, 101(2): 165—214

63 Jin Y G, Glenister B F, Kotlyar G V, et al. An operational scheme of Permian chronostratigraphy. Palaeoworld, 1994, 4: 1—13

64 Jin Y G, Zhu Z L, Mei S R. The Maokouan-Lopingian boundary sequences in South China. Palaeoworld, 1994, 4: 138—152

65 金玉玕, 尚庆华, 曹长群. 二叠纪地层研究述评. 地层学杂志, 2000, 24(2): 99—108

66 Gradstein F M, Ogg J M, Smith A G, et al. A new geological time scale, with special reference to Precambrian and Neogene. Episodes, 2004, 27: 83—100

67 Ogg J G, Lugowski A, Gradstein F M. Timescale creator visualization system of Earth history. Geol Soc Am, Abstracts with Programs, 2007, 39(6): 155

68 殷鸿福, 吴顺宝. 过渡层——华南三叠系的底界. 地球科学——武汉地质学院学报, 1985, 10: 163—173

69 Chen Z Q, Jin Y G, Shi G R. Permian transgression-regression sequences and sea-level changes of South China. In: Shi G R, Archbold N W, Grover M, eds. The Permian System: Stratigraphy, Palaeogeography & Resources. Melbourne: the Royal Society of Victoria, 1998. 1—365

70 Zhang K X, Tong J N, Yin H F, et al. Sequence stratigraphy of the Permian-Triassic boundary Section of Changxing, Zhejiang, southern China. Acta Geol Sin, 1997, 71(1): 90—104

71 张克信, 童金南, 侯光久, 等. 中华人民共和国区域地质调查报告(煤山镇幅 H50E006023, 长兴县幅 H50E0060024, 比例尺 1∶50000). 武汉: 中国地质大学出版社, 2005. 1—121

72 Alexander R R. Function of external skeletal characteristics of articulate brachiopods. In: Savazzi E, ed. Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton. Chichester, New York, Weinheim, Brisbane, Singapore, Toronto: John Wiley & Sons, 1999. 392—395

73 Tong J N, Shi G R, Lin Q X. Evolution of the Permian and Triassic reef ecosystems in South China. Proc R Soc Victoria, 1998,

110(1): 385—395
74 吴亚生, 范嘉松, 姜红霞, 等. 二叠纪末生物礁生态系绝灭的方式. 科学通报, 2007, 52(2): 207—214
75 Twitchett R J. The Lilliput effect in the aftermath of the end-Permian extinction event. Albertiana, 2005, 33: 79—81
76 Hallam A. Environmental causes of stunting in living and fossil marine benthonic invertebrates. Palaeontology, 1965, 8: 132—155
77 Price-Lloyd N, Twitchett R J. The Lilliput effect in the aftermath of the end-Permian mass extinction event. Geol Soc Am, Abstracts with Programs, 2002, 34(6): 355
78 杨遵仪, 吴顺宝, 殷鸿福, 等. 华南二叠-三叠纪过渡时期地质事件. 北京: 地质出版社, 1991. 1—190
79 Kidder D L, Worsley T R. Causes and consequences of extreme Permo-Triassic to globally equable climate and relation to the Permo-Triassic extinction and recovery. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2003, 203: 207—237
80 Kiehl J T, Shields C A. Climate simulation of the latest Permian: implications for mass extinction. Geology, 2005, 33: 757—760[DOI]
81 Sephton M A, Looy C V, Brinkhuis H, et al. Catastrophic soil erosion during the end-Permian biotic crisis. Geology, 2005, 33(12): 941—944[DOI]
82 曹长群, 王伟, 金玉玕. 浙江煤山二叠-三叠系界线附近碳同位素变化. 科学通报, 2002, 47(4): 302—306
83 Feng Q L, He W H, Gu S Z, et al. Radiolarian evolution during the latest Permian in South China. Glob Planet Change, 2007, 55: 177—192[DOI]
84 Aguirre J, Riding R. Dasycladalean algal biodiversity compared with global variation in temperature and sea level over the past 350 Myr. Palaios, 2005, 20: 581—588[DOI]