

重庆北碚老龙洞二叠 - 三叠系界线层中的全脐螺 侏儒化: 环境突变中的机会群落?

姜红霞¹⁾, 吴亚生¹⁾, 刁建波²⁾, 陈建阳³⁾

1)中国科学院地质与地球物理研究所, 油气综合地球物理实验室, 北京 100029;

2)青岛海洋地质研究所, 山东青岛 266071;

3)中国石油 石油勘探开发科学研究院, 北京 100083

摘要: 本文首次报道重庆北碚老龙洞剖面二叠 - 三叠系界线附近的全脐螺科的微型腹足类动物群。全脐螺科个体微小, 多为盘形、圆锥形, 具明显的脐, 方解石质的壳壁。区分出研究层内的两类全脐螺, 一类是碗形, 脐宽而大, 脐部深凹; 壳壁厚度变化很大, 螺环可能上有棱、角或瘤等装饰。另一类是胎壳呈平旋状, 呈开放式旋绕; 壳壁厚度均匀, 未见装饰特征显示。全脐螺类为优势分子的群落在二叠纪末大灭绝事件后盛极一时, 如此异常现象可能与浅海区在缺氧之后暂时改善为有氧环境有关, 此后随着早三叠世腹足类的全面复苏, 它们只能退居为极次要的角色。

关键词: 全脐螺; 侏儒化; 灾变环境; 二叠 - 三叠系界线; 重庆北碚

中图分类号: Q913.85; Q915.817.2; P53 文献标志码: A 文章编号: 1006-3021(2010)02-163-07

A Dwarf Euomphalid Fauna from the Permian-Triassic Boundary in Laolongdong, Beibei, Chongqing: Opportunity Taxa Surviving the Disaster Event?

JIANG Hong-xia¹⁾, WU Ya-sheng¹⁾, DIAO Jian-bo²⁾, CHEN Jian-yang³⁾

1) Key Laboratory of Petroleum Geophysics, Institute of Geology and Geophysics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100029;

2) Qingdao Institute of Marine Geology, Qingdao, Shandong 266071;

3) Research Institute of Petroleum Exploration & Development, PetroChina, Beijing 100083

Abstract: This paper has reported for the first time an euomphalid microgastropod fauna from the Permian-Triassic boundary section at Laolongdong, Chongqing. The euomphalids are characterized by planispiral or trochiform shell, obvious umbilicus, and calcite composition of the shell. The euomphalid fauna flourished for a short period after the mass extinction, and its blooming might have been related to the resuming of aerobic environments after an anoxic period. However, in the following time, the abundance of euomphalids kept low and failed to play an important role in the recovery of gastropods in the Early Triassic.

Key words: euomphalidae; microgastropod; disastrous environment; Permian-Triassic boundary; Beibei, Chongqing

小型腹足类群落的异常扩增现象多指示诸如贫
氧或缺氧(Kammer et al., 1986; Fraiser and Bottjer,
2004)、超盐度(Gerdes and Krumbein, 1984)、酷热潮

湿(Bouchet et al., 2002)等非正常的生态环境。二叠
- 三叠纪之交, 即灾变事件开始 - 持续 - 复苏之前
的时段, 海洋环境极端恶劣, 基于此所造成的灾难

本文由青年科学基金(编号: 40802001)、中国博士后科学基金(编号: 20070420523)和现代古生物学和地层学国家重点实验室开放基金
(编号: 083113)项目联合资助。

收稿日期: 2010-01-05; 改回日期: 2010-04-08。

第一作者简介: 姜红霞, 女, 1976 年生。博士。研究方向为沉积地层学与古生物学。通信地址: 100029, 北京市 9825 信箱。电话:
010-82998342。E-mail: jianghx@mail.igcas.ac.cn。

性后果就是古生代生物群门类的大灭绝和生态群落的大规模摧毁(Isozaki, 1997; Prus et al., 2006; Yin et al., 2007; Wu et al., 2007a, 2007b)。生物灭绝事件在造成生物界多样性萧条的同时,却给某些正常生态环境下处于生存抑制状态的生物门类迅速占据空缺的生态位提供了机遇,并在种间竞争减弱时能一支独秀并异常繁盛,而且通过缩短生命周期,即通过种群小型化的方式达到与环境的协同演化。重庆北碚老龙洞二叠-三叠系界线层的生物、环境信息保存完整,成为研究事件在浅海相地区发生过程的经典剖面(范嘉松等, 1996; Crasquin-Soleau et al., 2005; 吴亚生等, 2006; 姜红霞等, 2007),其中的腹足类材料为研究灾变期底栖动物的生存策略提供了特例。本文首次系统报道该剖面赋存的微小全脐螺腹足类动物群,它们以其个体小型化和数量上的绝对优势成为灾变环境下名符其实的机会主义者之一(Nützel et al., 2002; Krystyn et al., 2003; Fraiser et al., 2005)。

根据壳壁的成分大致可将古生代和三叠纪螺旋形腹足类分为文石质和方解石质两类。文石质壳壁因成岩改造而皆以粒状方解石晶形结构保存,如翁绒螺科、轮线螺科、拟蜒螺科、蝶螺科、马蹄螺科、胀口螺科等;而方解石质壳壁的原始叶片状结构则很少受成岩作用影响而以原始晶形保存,如全脐螺科、蜒螺科、轮线螺科。蜒螺科和轮线螺科的分子无脐(Moore, 1960; 戴永定, 1994),惟有全脐螺科的分子有脐。

全脐螺在早二叠世地层中较为常见(王惠基, 2001; Pan et al., 1993),在晚二叠世地层中则很零星(王惠基等, 1980; Pan, 1998; 朱相水, 1999),有关早三叠世腹足类的文献中也鲜见全脐螺的报道(Pan et al., 2002; Nützel, 2002; Nützel and Pan, 2005)。老龙洞二叠-三叠系界线剖面上全脐螺动物群的发现,不仅填补了全脐螺时空分布的空白,也为解析该科的演化历程以及生存策略提供了新证据。

1 界线地层序列中全脐螺的形态学特征

重庆北碚老龙洞煤矿附近的二叠-三叠系界线剖面(图 1)之长兴阶的长兴组以钙质海绵障积形成的礁灰岩为主。采样始于长兴组含钙质海绵的块状灰岩层近顶部,止于下三叠统飞仙关组薄板状泥灰岩底部。剖面分为 7 个层,岩性划分及化石特征见图 2。

本文沿用 Kershaw et al.(2002)在第 6 层顶部发现三叠系底部标志性牙形刺 *Hindeodus parvus* 定位

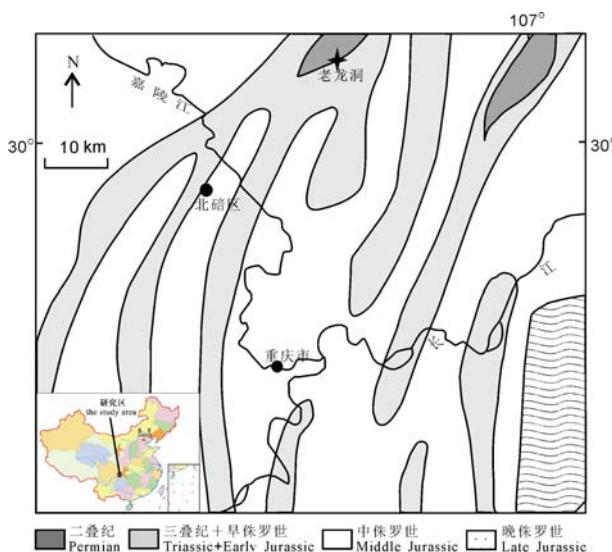


图 1 重庆老龙洞二叠-三叠系界线剖面位置
Fig. 1 Location of the Permian-Triassic boundary section at Laolongdong, Chongqing

二叠-三叠系界线。

全脐螺科的一般特征:(1)外观呈盘形、碗形;(2)明显的脐;(3)保存了原始的微细结构,壳壁为方解石质。

岩石薄片中显示第 4 层含有丰富的方解石质壳的小型腹足类化石,可识别出两类:

1) 碗形(图 3A), 脐宽而大, 脐部深凹;壳壁结构为叶片状方解石,厚度变化很大,推测可能是因为螺环上有棱、角或瘤等装饰造成的。测得一个个体壳高约 0.8 mm,至少具 3 个螺环,脐宽约 0.3 mm。螺腔内部为粒状方解石,可能是充填物的重结晶。这些特征与全脐螺属(*Euomphalus*)(Moore, 1960, p. 193, fig. 108-1)很相似。

2) 胎壳呈平旋状(图 3B),与第 1 螺环不接触,是开放式旋绕;第 2 螺环与第 1 螺环也是开放式环绕,螺环在生长中逐渐增宽,先是向上旋绕式生长,然后有向下旋绕的趋势。这一特性与 *Serpulospira serpula* (Koninck, 1842) (Bandel and Frýda, 1998, p.128, Plate 4, Figs. 44-48)极为相似。但由于切片方向的限制,目前无法推测完整的螺环数;壳壁为叶片状方解石结构,厚度均匀,未见装饰特征显示。薄片中有若干螺环的横切面和侧纵切面(图 3C, D)。横切面为圆形,直径不等,最宽的有 0.4 mm,最窄的有 0.2 mm;侧纵切面有舌状,元宝状,哑铃状等。所显示螺环的壳壁上有不均匀分布的尖棱状装饰,使壳壁表面结构呈现凹凸不平,厚度也相应变化。这些个体的壳壁组织和螺环包旋方式都显示全脐螺

科所特有的关键特征, 但由于切面的限制, 难以恢复其三维立体形态, 故不能鉴定到属或种级。

由于古腹足目中全脐螺(Euomphalidae)和宽角螺(Platyceratidae)两个科的分子都具有方解石质的壳壁(Batten, 1984; Yochelson et al., 1967), 仅根据壳

壁的晶形结构尚不能鉴定到科一级(Batten, 1984; Nützel, 2002)。Bandel and Frýda (1998)、Nützel(2002)研究了全脐螺与其它4个亚纲的腹足类不同的胎壳特征。Nützel(2002)特别强调全脐螺胎壳的开放式平旋形态是与其它腹足类相区分的最显著标志, 薄片

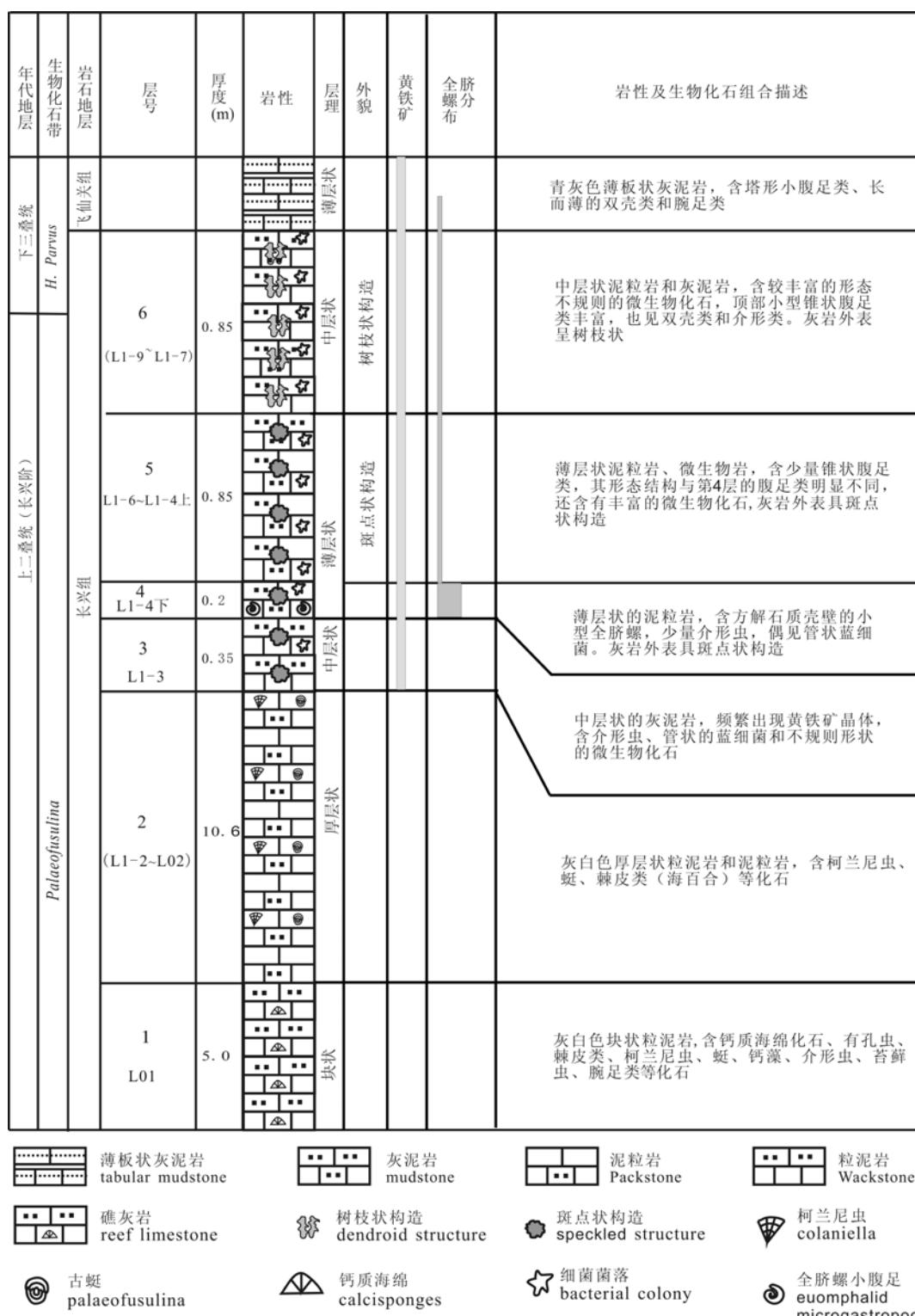


图2 重庆北碚老龙洞二叠-三叠系界线层地层剖面岩性和主要生物化石柱状图

Fig. 2 Column of lithology and main fossils along the Permian-Triassic boundary section at Laolongdong, Chongqing

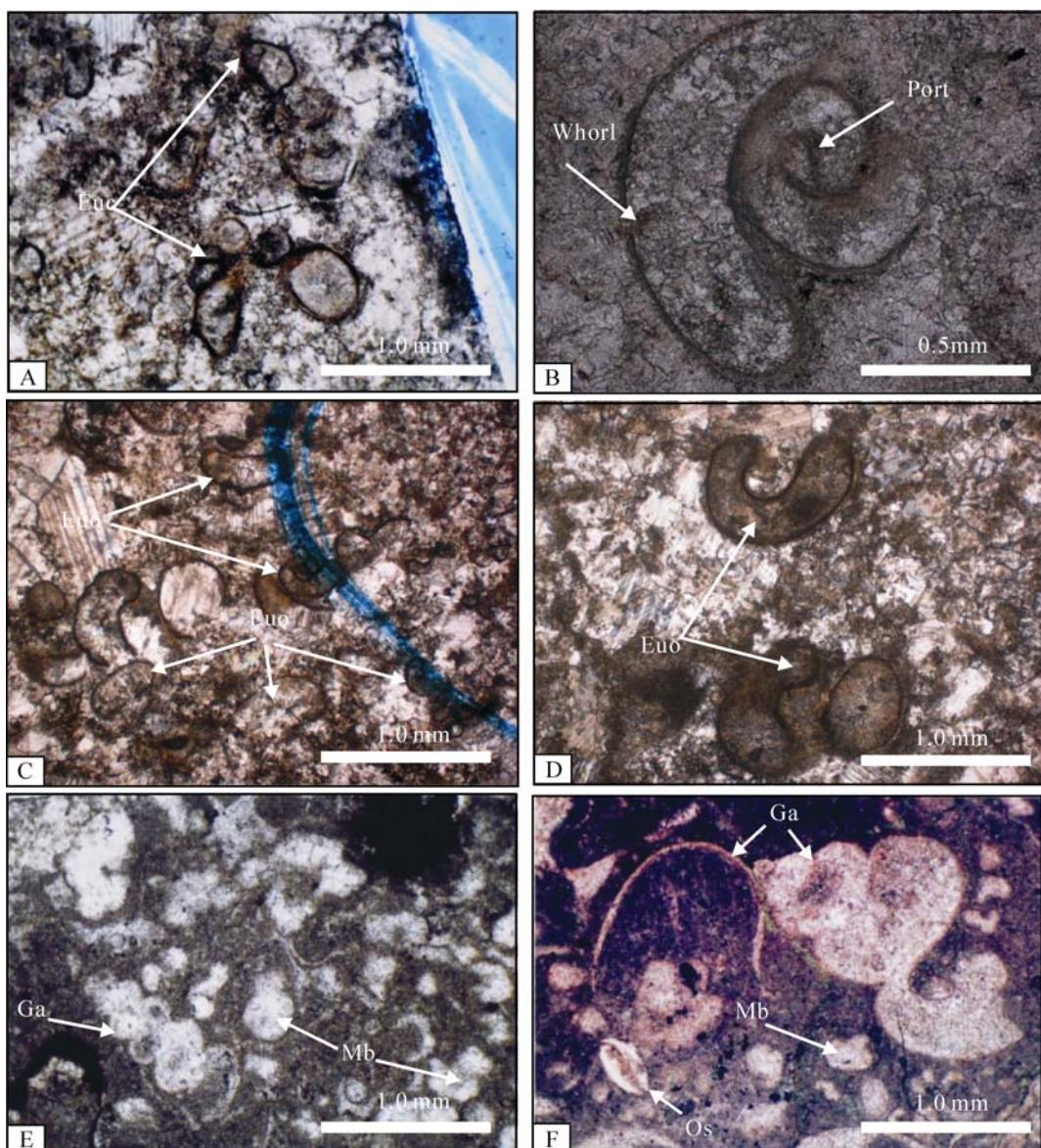


图 3 重庆老龙洞二叠系—三叠系界线地层中的小腹足类化石显微照片。

Fig. 3 Microphotos of microgastropod fossils in the Permian-Triassic boundary section at Laolongdong, Chongqing

A 两个低锥旋壳的全脐螺的侧纵切面, 第4层, 单偏光。下部螺壳宽约1.0 mm, 至少3个螺环, 脐部深凹。同一壳壁厚度差别很大, 推测可能是因为螺环上有棱或角等装饰造成的。壳壁厚达25 μm, 向顶部逐渐减薄。螺腔内部为粒状方解石。上部的螺壳由于重结晶厉害, 另一半侧纵切面无法辨认。但是从右侧的切面可以推测螺壳至少有3个螺环, 螺环之间间距较大, 推测螺环为开放式旋绕; B 一个穿过全脐螺胎壳的斜切面, 直径1.0 mm, 第4层, 单偏光。胎壳平旋下凹, 开放式旋绕。螺腔内充填粒状方解石; C 全脐螺的各种切面, 第4层, 单偏光。螺环横切面为圆形, 侧纵切面有舌状、哑铃状等。螺环横切面的直径不等, 壳壁厚度不均, 似有装饰; D 两个全脐螺的切面, 第4层, 单偏光。上部为一个横切面, 呈元宝状, 下部是两个螺环的侧纵切面。壳壁都是叶片状方解石, 内部是粒状方解石; E 一个塔形的螺化石和很多不规则形状的不明微生物化石, 第5层, 单偏光。螺的壳壁原始成分是文石质的; F 一个塔形的螺化石和一个螺的体螺环的切面, 第6层, 单偏光。这两个螺的壳壁原始成分都是文石质的。还有介形虫和不规则的不明微生物化石。Euo: Euomphalids, 全脐螺; Prot: protoconch, 胎壳; Whorl: 螺环; Ga: other microgastropod, 非全脐螺科的小腹足; Mb: microbe, 微生物; Os: ostrocod, 介形虫。

中所观察到的腹足类具有上述壳壁结构和胎壳特征, 据此可断定它们皆属于全脐螺科(Euomphalidae)碎片(Moore, 1960; 戴永定, 1994)。

全脐螺多数为比较松散地开放式旋绕结构, 在沉积过程中, 外部的螺环易被压断, 导致薄片中螺环碎片非常多, 但无立体标本能可靠地鉴定到属或

种级; 在亮晶胶结、强烈重结晶区域以及残余灰泥基质中, 全脐螺出现的丰度都很高, 与之共生的其它化石很少, 仅局部视域可发现少量介形虫、不规则形状的微生物岩和管状的蓝细菌, 由此可知全脐螺是第4层化石组合的优势分子, 形成了一个独特的动物群。

2 灭绝事件进行时的全脐螺生存策略

化石类型的急剧衰减所指示的生物大灭绝事件始于本剖面第3层之底, 第4层所获得的全脐螺的大小多在1.0 mm左右, 属于小型腹足的范畴(Fraiser and Bottjer, 2004), 下伏层位中绝大部分生物到此不再上延, 造成生物分异度的急剧降低, 而蓝细菌类微生物岩和丰富黄铁矿的出现有可能说明此层的环境为贫氧环境(Wignall and Hallam, 1996; Kershaw et al., 1999), 据此可推知生物大灭绝事件的高潮幕发生于第4层。与第3层相比, 第4层的介形类和蓝细菌类急剧减少, 全脐螺突然繁盛, 可能代表了大灭绝后局部灾变环境在某种程度上适宜小型腹足类动物群定殖。这种变化有两种解释: 1) 蓝细菌类不能与全脐螺共生, 全脐螺丰富时对蓝细菌类群落有啃食压力; 2) 介形类属于厌氧型生物(Crasquin-Soleau, 2004), 管状的蓝细菌可能也是厌氧型生物, 而此时的环境进入了有氧期, 生态环境的改变导致生物群落的更替。由于全脐螺仅见于正常盐度的海水中, 第2种偏于含氧量变化的解释似乎更加合理。当然, 此时该浅水区的环境究竟是否仍然缺氧还有待其它方面的证据。目前本文的解释是: 由海平面变化(Yin et al., 2007; 吴亚生等, 2006)和缺氧事件(Isozaki, 1997)导致晚二叠世生物大灭绝发生, 绝大多数物种的延限在第3层终止, 仅有的一些厌氧型的生物得以幸存。之后, 局部环境的含氧量有所增加, 但也仅能维持小型化全脐螺的生长, 于是出现了剖面第4层中所记录的低分异度、但高丰度全脐螺在生态系统结构遭至重创、大量生态位空缺的特殊时期迅速成为主导分子。灾变大背景下, 第4层的全脐螺居群个体迅速增殖, 尽管个体丰富, 但产出层位厚度如此之薄(0.2 m), 显示全脐螺只是昙花一现的机会类群。

自剖面第5层开始以不规则形状的微生物占主导地位, 全脐螺化石极少, 而塔形的非叶片状方解石质壳壁的腹足类、介形类增多(图3E), 特别是第6层以宏观上分叉状、微观上不规则凝块状的微生物岩占主导地位(图3F), 被解释为灾变期缺氧环境的多次浮现(Ezaki et al., 2003), 因而点断了第4层全脐螺继续以机会分类单元大居群繁衍的方式上延。老龙洞剖面的第6层顶部吻合于三叠系底界(图2), 在第5层和二叠 - 三叠系界线之上, 全脐螺几乎销声匿迹, 说明在三叠纪之后该机会主义类群开始了真正的衰亡期, 在早三叠世腹足类的复苏中不具备优势的演化新潜质, 因此再也没有成为中生代底栖

群落的重要角色(Pan, 1998; Nützel, 2005)。

3 对全脐螺侏儒化原因的解释

正常浅海环境下的全脐螺个体长度至少在数厘米以上(Pan and Yu, 1993; Bandel and Frýda, 1998; 王惠基, 2001), 中国晚二叠世地层中发现的全脐螺化石多数大于1.0 mm(王惠基和席与华, 1980), Pan and Erwin (2002)所报道的长兴阶合山组上部(靠近二叠系顶部)发现的圆脐螺也能达到0.5 mm左右, 而本文材料中的全脐螺的大小均仅在1.0 mm左右, 造成如此全脐螺种群个体整体呈现侏儒化的现象, 其环境绝非正常浅海的生态域, 应该有特殊的生态因素控制。Kammer(1985)认为, 腹足类个体的小型化是适应恶劣外界环境的机会主义生存策略, 老龙洞剖面的侏儒型全脐螺出现在大灭绝高潮幕的第4层, 并且突然繁盛, 也正符合这种解释。

究竟是何种恶劣环境因素导致了全脐螺种群的侏儒化? 潘云唐(1994)提及靠近康滇古陆东缘上二叠统宣威组上段的侏儒化腹足类动物群, 认为侏儒化的原因是淡水注入导致海水盐度降低, 影响了腹足类的正常发育。老龙洞地区在灭绝事件发生期海水淡化的可能性也是存在的, 吴亚生等(2006)发现该剖面在二叠 - 三叠纪之交发生了两次海退造成的暴露水面(灰泥干裂)现象, 第1次海平面下降就正好发生在第4层(侏儒化全脐螺密集层)之顶。海平下降过程中会造成残余的局限水洼环境, 淡水的注入会导致海水淡化; 而强烈的蒸发作用则会造成盐度异常增高, 这两种情况都可能导致全脐螺的个体异常变小。

除本文实例外, 作者在江西修水和贵州紫云的二叠 - 三叠系界线剖面上也发现了小型全脐螺化石层, 说明全脐螺具有迅速填补灾变极端期空缺生态位的普适效应。腹足类能够在营养物质丰富的早二叠世演化出巨型分子(潘云唐, 1994), 也能够在晚二叠世末期特化出侏儒种群, 说明生态因素的变化对腹足类的生存方式具有渠道作用, 用此理念反演二叠 - 三叠纪过渡时期的环境变化, 不失为生物 - 环境协同演化理论提供了一个很好的例证。

4 结语

二叠纪末大灭绝发生之后不久, 研究地区的小型全脐螺群落以机会主义类群的方式突然繁盛, 其原因可能与有氧环境的短暂出现有关, 这个大小在1.0 mm以下的腹足类动物群侏儒化的原因可能是海平面下降的过程中, 局限小环境后因淡水注入而淡

化, 或因强蒸发而变成高盐度。灾变环境中的生存策略并不意味着能必然产生出未来宏演化中所必备的新潜质, 当灾变环境向正常环境复苏之后, 所面临的是与更具演化新潜质和更高成种速率类型崛起的生存竞争, 二叠-三叠系界线之上全脐螺类稀少, 说明在早三叠世腹足类全面复苏过程中, 全脐螺并没有成为重要角色, 不是“中生代动物群”中的优势分子。

致谢: 美国威斯康星大学的 Fraiser ML 博士、德国埃朗根大学的 Nützel A 博士、中国科学院研究生院潘云唐教授、中国科学院南京古生物研究所的潘华璋研究员提供资料上的帮助。在此向他们表示衷心感谢。

参考文献:

- 戴永定. 1994. 生物矿物学 [M]. 北京: 石油工业出版社, 216-256.
- 范嘉松, 杨万容, 闻传芬, 芮琳, 陆麟黄, 王克良, 穆西南. 1996. 四川重庆北碚老龙洞二叠纪生物礁 [M]. 范嘉松, 主编. 中国生物礁与油气 [M]. 北京: 海洋出版社, 170-244.
- 姜红霞, 吴亚生. 2007. 重庆老龙洞二叠系-三叠系界线地层微生物岩新认识 [J]. 岩石学报, 23(5): 1189-1196.
- 南京大学地质系古生物地史学教研室编. 1980. 古生物学 [M]. 北京: 地质出版社, 306.
- 潘云唐. 1994. 上扬子区二叠纪腹足动物特殊类群的指向功能和找矿意义 [J]. 科学通报, 39(11): 1023-1025.
- 王惠基, 席与华. 1980. 贵州西部、黔西滇东晚二叠世含煤地层和古生物群 [M]. 中国科学院南京地质与古生物研究所编, 北京: 科学出版社, 195-232.
- 王惠基. 2001. 江西江苏句容下二叠统腹足类新种 [J]. 古生物学报, 24(6): 688-689.
- 吴亚生, 姜红霞, 廖太平. 2006. 重庆老龙洞二叠系-三叠系界线地层的海平面下降事件 [J]. 岩石学报, 22(9): 2405-2412.
- 朱相水. 1999. 腹足类在赣东北沿沟剖面 P\T 界线层中的发现 [J]. 江西师范大学学报(自然科学版), 23(4): 0363-0366.
- References:**
- BANDEL K, Frýda J. 1998. The systematic position of the Euomphalidae (Gastropoda) [J]. *Senckenbergiana lethaea*, 78(1/2): 103-131.
- BATTEN, R L. 1984. The calcitic wall in the Paleozoic families euomphalidae and playceratidae (archeogastropoda) [J]. *Journal of Paleontology*, 58(5): 1186-1192.
- BOUCHET P, LOZOUET P, MAESTRATI P, HEROS V. 2002. Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site: Biological [J]. *Journal of the Linnean Society*, 75: 421-436.
- CRASQUIN-SOLEAU S, MARCOUX J, ANGIOLINI L, RICHOZ S, NICORA A, BAUD A, BERTHO Y. 2004. A new ostracode fauna from the Permian-Triassic boundary in Turkey (Taurus, Antalya Nappes) [J]. *Micropaleontology*, 50(3): 281-295.
- CRASQUIN-SOLEAU S, KERSHAW S. 2005. Ostracod fauna from the Permian-Triassic boundary interval of South China (Huaying Mountains, eastern Sichuan Province): palaeoenvironmental significance [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 217: 131-141.
- DAI Yong-ding. (Ed). 1994. Bio-mineralogy [M]. Beijing: Petroleum Industry Press, 216-256 (in Chinese).
- EZAKI Y, LIU Jian-bo, ADACHI N. 2003. Earliest Triassic microbialite macro- to megastructures in the Huaying area of Sichuan Province, South China: implications for the nature of oceanic conditions after the end-Permian extinction [J]. *Palaios*, 18: 388-402.
- FAN Jia-song, YANG Wan-rong, WEN Chuan-fen, RUI Lin, LU Lin-huang, WANG Ke-liang, MU Xi-nan. 1996. The Permian reefs in the Laolongdong locality, northeast of Beibei, Chongqing, eastern Sichuan. In: Fan, J. (Ed.), *The Ancient Organic Reefs of China and their Relations to Oil and Gas* [M]. Beijing: Ocean Publishing House, 170-244 (in Chinese).
- FRAISER M L, BOTTJER D J. 2004. The non-actualistic Early Triassic gastropod fauna: A case study of the Lower Triassic Sinbad Limestone Member [J]. *Palaios*, 19: 259-275.
- FRAISER M L, TWITCHETT R J, BOTTJER D J. 2005. Unique microgastropod biofacies in the Early Triassic: Indicator of long-term biotic stress and the pattern of biotic recovery after the end-Permian mass extinction [J]. *General Palaeontology (Palaeoecology)*, C. R. Palevol 4: 543-552.
- GERDES G, KRUMBEIN W E. 1984. Animal communities in recent potential stromatolites of hypersaline origin: in Cohen Y, Castenholz RW, Halvorson HO. eds. *Microbial Mats: Stromatolites* [M]: Alan R. Liss, Inc., New York, 59-83.
- ISOZAKI Y. 1997. Permo-Triassic boundary superanoxia and stratified superocean: Records from lost deep sea [J]. *Science*, 276: 235-8.
- JIANG Hong-xia, WU Ya-sheng, CAI Chun-fang. 2008. Filamentous cyanobacteria fossils and their significance in the Permian-Triassic boundary section at Laolongdong, Chongqing [J]. *Chinese Science Bulletin*, 53(12): 1871-879.
- JIANG Hong-xia, WU Ya-sheng. 2007. Restudy of the microbialite from the Permian-Triassic boundary section. Chongqing [J]. *Acta Petrologica Sinica*, 23(5): 1189-1196 (in Chinese).
- KAMMER T W, BRETT C E, BOARDMAN D R, MAPES R H. 1986. Ecological stability of the dysaerobic biofacies during the Late Paleozoic [J]. *Lethaia*, 19(1): 109-121.
- KAMMER T W. 1985. Basinal and prodeltaic communities of the early Carboniferous Borden Formation in northern Kentucky and southern Indiana (U.S.A.) [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 49(1): 79-121.
- KERSHAW S, GUO Li, SWIFT A, FAN Jia-song. 2002. Microbial-

- ites in the Permian-Triassic boundary interval in central China: structure, age and destruction[J]. *Facies*, 47: 83-90.
- KERSHAW S, ZHANG Ting-shan, LAN Guang-zhi.. 1999. A microbialite carbonate crust at the Permian-Triassic boundary in South China and its paleoenvironmental significance[J]. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 146: 1-18.
- KONINCK L. 1842. Description des animaux fossiles qui se trouvent dans le terrain Carbonifère de la Belgique[M]. Liège, 716.
- KRYSTYN L, RICHOZ S, BAUD A, TWITCHETT R J. 2003. A unique Permian-Triassic boundary section from the Neotethyan Hawasina Basin, central Oman Mountains[J]. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 191: 329-344.
- MOORE R C. 1960. Treatise on invertebrate paleontology[M]. Part I, Mollusca. Lawrence, Kansas: University of Kansas Press, 184-331.
- NÜTZEL A, ERWIN D H. 2002. Battenizyga, a new Early Triassic gastropod genus with a discussion of the caenogastropod evolution at the Permian/Triassic boundary[J]. *Paläontol. Z.* 76: 21-27.
- NÜTZEL A, PAN Hua-zhang. 2005. Late paleozoic evolution of the caenogastropoda: larval shell morphology and implications for the Permian/triassic mass extinction event[J]. *Journal of Paleontology*, 79(6): 1175-1188.
- NÜTZEL A. 2002. An evaluation of the recently proposed paleozoic gastropod subclass euomphalomorpha[J]. *Palaeontology*, 45(2): 259-266.
- PALAEONTOLOGY. 1980. Ed, Historical Paleontology Geology office of Geology Department of Nanjing University[M]. Beijing: Geological Publishing House, 306(in Chinese).
- PAN Hua-zhang, ERWIN D H. 2002. Gastropods from the Permian of Guangxi and Yunnan Provinces, South China[J]. *Journal of Paleontology*, 76(1, SI.): 49-101.
- PAN Yun-tang, YU Wen. 1993. Permian gastropoda of China[M]. Beijing: China Ocean Press, 35-36.
- PAN Yun-tang. 1998. Some features of the Permian-Triassic gastropod faunas in China[J]. *Scientia Geologica Sinica*, 7(1): 95-101.
- PRUS S B, BOTTJER D J, CORSETTI F A, BAUD A. 2006. A global marine sedimentary response to the end-Permian mass extinction: Examples from southern Turkey and the western United States[J]. *Earth-Science Reviews*, 78: 193-206.
- WANG Hui-ji, XI Yu-hua. 1980. Late Permian Coal-bearing Strata, Fauna and Flora of West Guizhou Province and East Yunnan Province[M] (ed. Nanjing Inst. Geol. Palaeont. Acad. Sinica). Beijing: Science Press, 195-232 (in Chinese).
- WANG Hui-ji. 1985. New gastropod species of Euomphalus gigantonodus sp. nov. in the Lower Permian in Jurong, Jiangsu[J]. *Acta Palaeontologica sinica*, 24(6): 688-689(in Chinese).
- WIGNALL P B, HALLAM A. 1996. Facies change and the end-Permian mass extinction in S.E. Sichuan, China[J]. *Palaios*, 11: 587-596.
- WU Ya-sheng, FAN Jia-song, JIANG Hong-xia, YANG Wan. 2007a. Extinction pattern of reef ecosystems in latest Permian[J]. *Chinese Science Bulletin*, 52(4): 512-520.
- WU Ya-sheng, JIANG Hong-xia, YANG Wan, FAN Jia-song. 2007b. Microbialite of anoxic condition from Permian-Triassic transition in Guizhou, China[J]. *Science in China, Series D*, 50(7): 1040-1051.
- WU Ya-sheng, JIANG Hong-xia, LIAO Tai-ping. 2006. Sea-level drops in the Permian-Triassic boundary section at Laolong-dong, Chongqing, Sichuan Province[J]. *Acta Petrol Sin*, 22(9): 2405-2412 (in Chinese).
- YIN Hong-fu, FENG Qing-lai, LAI Xu-long, BAUD A, TONG Jin-nan. 2007. The protracted Permo-Triassic crisis and multi-episode extinction around the Permian-Triassic boundary[J]. *Global and Planetary Change*, (55): 1-20.
- YOCHELSON E L, WHITE J S, GORDON M. 1967. Aragonite and calcite in mollusks from the Pennsylvanian Kendrick Shale (of Jillson) in Kentucky. U.S[J]. *Geological Survey Professional Paper*, 575(D): 76-78.
- ZHU Xiang-shui. 1999. Discoveries of the Gastropods from the Boundary Bed at Yangou Section in Northeastern Jiangxi[J]. *Journal of Jiangxi Normal University*, 23(4): 0363-0366(in Chinese).