

二叠纪-三叠纪之交环境的不稳定性和生物危机的多阶段性: 浙江长兴微生物分子化石记录

黄咸雨^① 焦丹^① 鲁立强^② 谢树成^{①*} 黄俊华^① 王永标^① 殷鸿福^①
王红梅^③ 张克信^① 赖旭龙^①

① 中国地质大学(武汉)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, 武汉 430074;

② 中国地质大学(武汉)材料科学与化学工程学院, 武汉 430074; ③ 中国地质大学(武汉)环境学院, 武汉 430074)

摘要 从生态系统的底层——蓝细菌和绿硫细菌出发, 从分子化石角度分析浙江长兴煤山剖面的环境变化和生物危机的特点. 系列 2-甲基藿烷(C₂₈-C₃₂)指数揭示了二叠纪-三叠纪之交蓝细菌的剧烈变化, 蓝细菌在动物灭绝期间和期后出现多次(至少两次)繁盛, 反映了生态系统和水体营养条件的不稳定性. 2-烷基-1,3,4-三甲基苯系列化合物(C₁₂-C₂₃)指标与姥鲛烷/植烷比值(Pr/Ph)共同揭示了沉积环境快速多变的氧化-还原条件. 这些分子化石参数记录了二叠纪-三叠纪之交处于一种极度不稳定的环境. 这种环境条件长期的极度不稳定状态与生物危机的多阶段性、生物复苏的长期性相吻合. 因此, 生物危机的多阶段性与生物复苏的长期性是统一的, 它们都是对环境条件不稳定性的响应.

关键词 蓝细菌 绿硫细菌 分子化石 二叠纪-三叠纪之交 环境

作为全球显生宙最大的生物灭绝事件, 二叠纪-三叠纪(Tr/P)之交的生物危机倍受学者们的关注, 目前有关这次生物灭绝的型式还存在争论^[1-5], 即生物到底是一次性灭绝还是多次分阶段灭绝的, 而在这一认识上的分歧又直接影响对生物灭绝原因的认识. 但不管是哪种观点, 前人主要是从生态系统上层——无脊椎动物开展工作的. 对于生态系统底层的微生物, 由于受到研究手段和生物体本身保存的限制, 研究工作显得不足. 随着一些重要微生物特征类脂物分子(生物标志化合物)的发现, 从分子化石角度来研究地质历史时期的微生物显示出巨大的潜力^[6]. 要对全球这一重大生物危机及其原因有一个比较全面的认识, 有必要从生态系统的不同组成进行全面

的分析, 特别是其中的微生物生态系这一薄弱环节.

本文将报道从浙江煤山剖面检测出的分别来源于蓝细菌的 2-甲基藿烷系列和来源于绿硫细菌的 2-烷基-1,3,4-三甲基苯系列, 以及它们对认识生物危机(蓝细菌)和与之相伴的环境条件(绿硫细菌)所能提供的信息. Grice等^[7]报道了浙江煤山剖面来源于绿硫细菌的 2-烷基-1,3,4-三甲基苯系列化合物, 从中得出透光带的H₂S污染可能是生物灭绝的主要原因, 但其记录的分辨率较低. 本文的研究则是基于一个高分辨率绿硫细菌分子化石记录, 这一记录表现出明显剧烈变化的不稳定趋势, 反映了环境条件的极度不稳定性特征. Xie等^[8]从C₃₁ 2-甲基藿烷这一个指标出发讨论了蓝细菌的多阶段变化特点, 但由于其他生物

收稿日期: 2006-05-17; 接受日期: 2006-09-04

国家杰出青年科学基金(批准号: 40525008)、国家自然科学基金重点项目(批准号: 40232025)、教育部新世纪优秀人才支持计划(批准号: NCET-04-0729)和霍英东教育基金资助

* 联系人, E-mail: xiecug@163.com

也可能提供 2-甲基藿烷, 而目前比较确定的与蓝细菌有关的主要是 C_{32} 及其以上碳数的 2-甲基藿烷^[9], 因此有必要对不同碳数的 2-甲基藿烷进行对照分析. 本文则将综合更多的指标(C_{28} , C_{30} , C_{31} 和 C_{32}), 来深入阐述蓝细菌的变化和生物危机的特点. 这些 2-甲基藿烷的综合指标一方面确证了Xie等^[8]报道的蓝细菌两个繁盛期与动物灭绝的对应关系, 而且还进一步揭示了可能还存在次一级的繁盛期, 它可能与生物复苏期的环境条件有关, 从而有助于探讨生物复苏的长期性问题.

1 样品与方法

样品采自煤山 Tr/P 界线 B 剖面, 紧邻全球 Tr/P 界线层型与点(即金钉子)剖面. 共分析了 37 件样品, 采集于第 23 层至第 34 层底部. 所研究地层的岩性包括灰岩(第 23 和 24 层)、灰白色火山黏土岩(第 25, 28, 31, 33 层)、纹层状富含有机质的钙质黏土岩(第 26 层)、泥灰岩(第 27 层)、灰色富含有机质的页岩和泥灰岩(第 29, 30, 32, 34 层).

岩石样品除去表面污染物, 干燥, 粉碎至 100 目以下, 用三氯甲烷作溶剂在索氏抽提器中抽提 72 h, 减压旋转蒸发浓缩至 1 mL, 可溶组分经硅胶柱层析, 用正己烷和苯作洗脱剂依次分离出饱和烃组分和芳烃组分, 进行气相色谱-质谱(GC-MS)分析.

GC-MS 分析采用 HP6890 型气相色谱与 HP5973 型质谱联用仪, 烷烃和芳烃样品分析采用 HP-5MS 石英毛细管柱(30 m \times 0.25 mm \times 0.25 μ m). 色谱条件: 以 3 $^{\circ}$ C/min 的速率从 70 $^{\circ}$ C 升至 280 $^{\circ}$ C, 终温恒温 20 min, 氦气为载气. 质谱条件: 电子轰击源, 电离能量 70 eV, 四级杆质量分析器, 50~550 amu 质量范围全扫描. 根据参考文献及化合物质谱特征鉴定化合物, 利用特征离子提取相应的质量色谱图. 本文采用的各种参数均是根据特征离子的积分面积进行计算. 为尽量克服人为因素造成的误差, 在实际数据处理时, 取多次(3 次以上)积分结果的平均值. 此外, 对部分样品进行了多次分析(3 次以上), 各种参数相对标准偏差小于 10%.

芳烃类异戊二烯母体化合物的检测使用 ZB-1MS 毛细管柱(60 m \times 0.25 mm \times 0.25 μ m), 升温程序: 以 3 $^{\circ}$ C/min 的速率从 70 $^{\circ}$ C 升至 280 $^{\circ}$ C, 再以 2 $^{\circ}$ C/min 升至 320 $^{\circ}$ C, 终温保持 30 min. 质量扫描范围为 50~600 amu. 其他条件同上.

2 结果与讨论

2.1 2-甲基藿烷分布和蓝细菌的变化特征

同常规 $\alpha\beta$ 藿烷相比, 当A环被甲基所取代形成甲基藿烷时, 如 2-甲基藿烷, 在 70 eV 电子能量轰击下会产生明显的 m/z 205 特征碎片. 通常, 同系列化合物保留时间的自然对数与相应的化合物碳数成良好的线性关系^[10]. 据此, 结合质谱特征, 并参考文献资料^[11,12], 在煤山样品中鉴定出了系列 2-甲基藿烷(保留时间对数与碳数的相关系数为 0.99), 碳数分布范围为 C_{28} ~ C_{32} , 缺少 C_{29} (图 1).

2-甲基藿烷及 2-甲基藿多醇被广泛地检出于古老地层、现代微生物席及细菌培养物中^[9]. 2-甲基藿多醇在蓝细菌中很常见^[13,14]. 但是, 值得注意的是, 在一些其他种类的细菌中, 如品红兼性细菌甲基营养菌(PPFMs) *Methylobacterium organophilum*^[15]、固氮菌 *Beijerinckia* 属^[16]和 *Methylobacterium organophilum*^[17], 也检出了 2-甲基里白醇、2-甲基里白烯等 2-甲基藿类化合物.

2-甲基藿多醇或 2-甲基里白醇、2-甲基里白烯等进入沉积物中, 经成岩作用可以转化为 2-甲基藿烷, 与之同时, 2 位甲基由 β 构型转变为更为稳定的 α 构型. 这样, 地质体中检测到的 2-甲基藿烷可能存在两种(或更多种)前身物: 2-甲基藿多醇或 2-甲基里白醇. 前者可以为碳数 36 以下的 2-甲基藿烷提供来源, 而后者可能是 C_{32} 以下的 2-甲基藿烷的前身物. 只是 2-甲基里白醇不稳定, 容易脱水转变为里白烯, 而且由于极性的差异, 里白烯不能有效地与干酪根结合, 使其不易保存^[9]. 因而, Summons等^[9]认为, 从保存方面考虑, 蓝细菌是目前唯一可知的 2-甲基藿烷化合物来源, 尤其是碳数超过 31 的化合物.

从目前研究情况来看, 地质体中 C_{32} 及以上的 2-甲基藿烷主要来源于蓝细菌, 而碳数低于 C_{32} 的 2-甲基藿烷的来源需要具体分析. 为了讨论地质体中蓝细菌的相对丰度, 研究者通常构建 2-甲基藿烷指数(2-甲基藿烷 m/z 205 相对丰度与 $C_{30}\alpha\beta$ 规则藿烷 m/z 191 相对丰度的比值). 煤山剖面不同碳数的 2-甲基藿烷指数总的变化趋势有一定的相似性(图 2): 分别在第 26 层和第 29 层上部表现出两个明显的高峰值. 因此, 从总体上来说, 煤山剖面这些不同碳数的 2-甲基藿烷主要来源于蓝细菌. 尽管 C_{32} 2-甲基藿烷是蓝细菌比较可靠的指标, 但在通常情况下, C_{32} 2-甲基藿烷

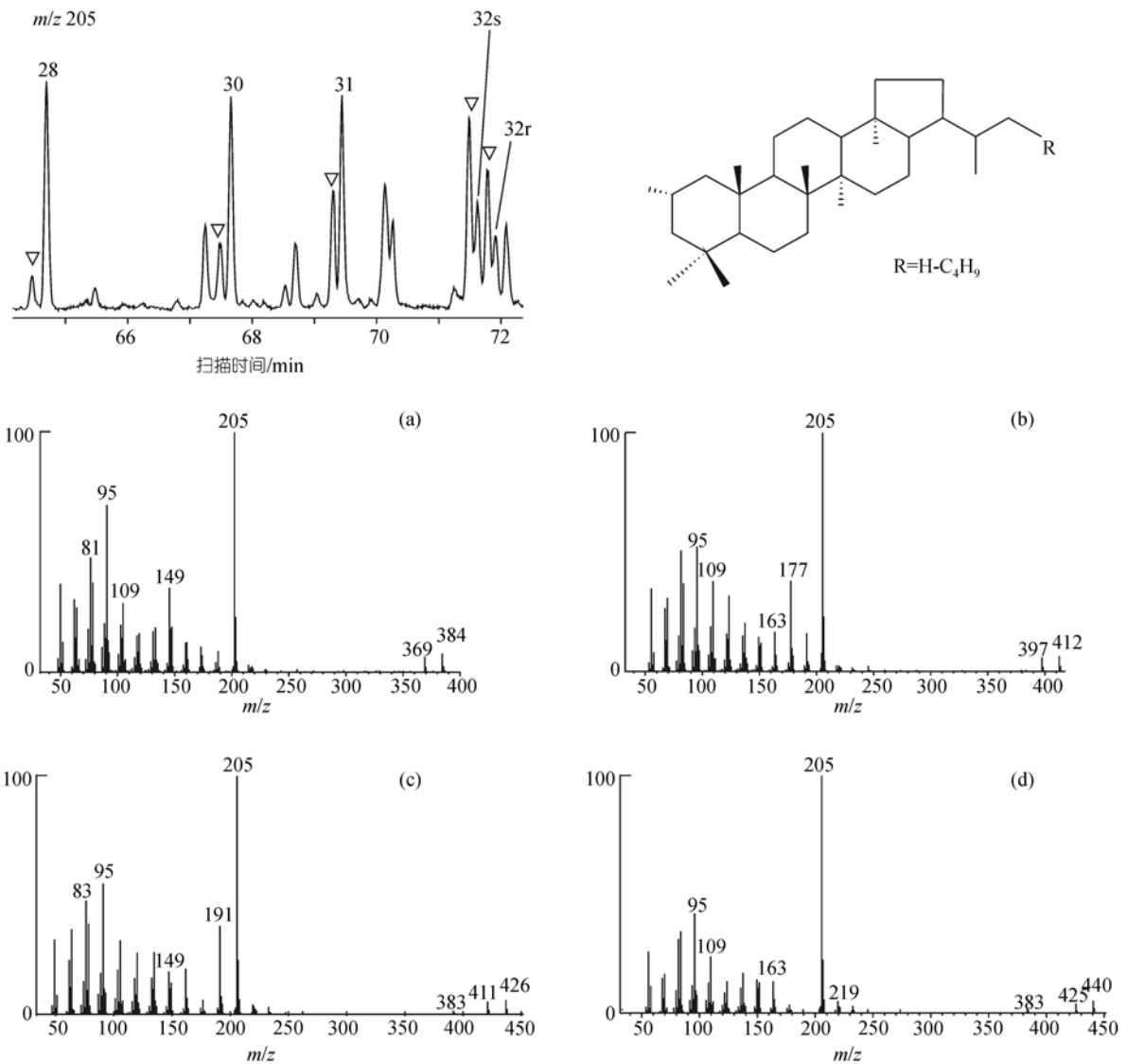


图 1 2-甲基藿烷 m/z 205 质量色谱图和系列化合物质谱图

质量色谱图谱峰上的数字为相应碳数的 2-甲基藿烷, 倒三角表示相差一个碳数的 $\alpha\beta$ 藿烷. (a)~(d) 分别为 C_{28} , C_{30} , C_{31} 和 C_{32} 2-甲基藿烷质谱图

含量较低, 且在聚硅氧烷固定相上与少一个碳数的 $\alpha\beta$ -藿烷的分离程度不如 C_{31} 2-甲基藿烷, 因此一些学者采用 C_{31} 2-甲基藿烷指数来反映蓝细菌的繁盛情况 [9~11]. 蓝细菌作为一种产氧光合细菌, 在现代环境中分布十分广泛, 从水生到陆生生态系统, 从热带到南极都有分布. 它在地球上已经存在了约 27 亿年, 是海洋生态系统重要的初始生产者, 处于食物链的底层. 生态危机时期, 作为生态系统重要初始生产者的蓝细菌是如何变化的, 这对从生态系统食物链角度来全面反映重大地质转折期生态环境的变化有重要

意义.

Xie 等 [8] 用 C_{31} 2-甲基藿烷指数来表征细菌群落中蓝细菌的相对变化情况, 揭示出了蓝细菌繁盛与宏体无脊椎动物灭绝的两次耦合. 实际上, 煤山 B 剖面检测到的 C_{28} ~ C_{32} 2-甲基藿烷指数在剖面纵向分布上具有良好的相似性(图 2), 均显示出了 2 次明显的蓝细菌繁盛, 分别对应于 26 层和 29 层上部, 刚好滞后于 2 次宏体无脊椎动物的灭绝高峰. 生物危机期间, 蓝细菌的繁盛一方面可能是动物灭绝后捕食压力降低造成的, 另一方面可能是陆地植物灭绝造成风化

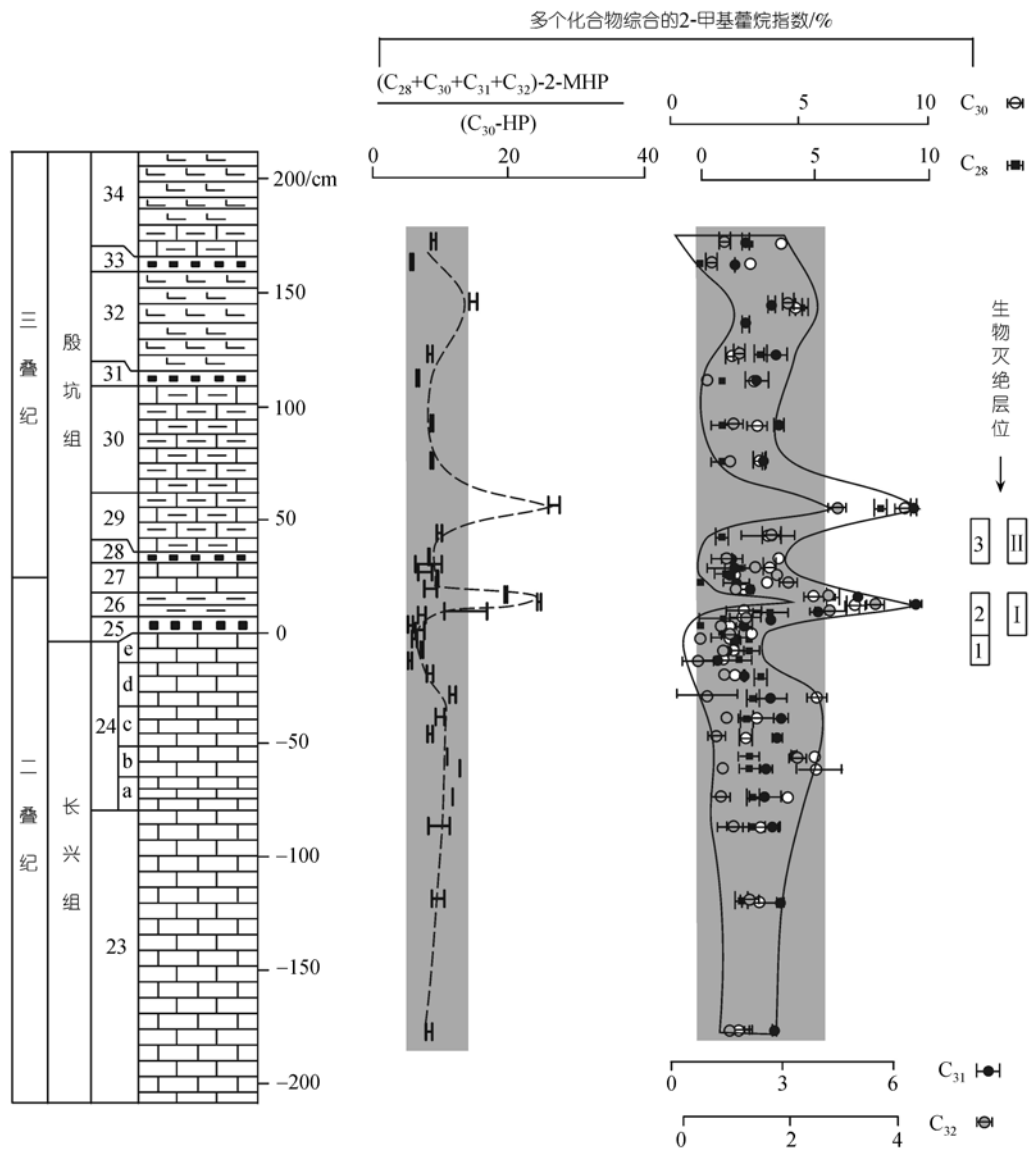


图 2 浙江长兴煤山二叠-三叠纪之交反映蓝细菌变化的各类 2-甲基藿烷指数综合图

2-甲基藿烷指数: 相应碳数的 2-甲基藿烷($C_{28}\sim C_{32}$)与 C_{30} $\alpha\beta$ -藿烷之比的百分数. 2-MHP: 2-甲基藿烷, HP: $\alpha\beta$ -藿烷. C_{31} 2-甲基藿烷指数数据 Xie 等^[18]. 图的最右边显示了生物危机的阶段性, 其中 1, 2, 3 是 Yang 等^[11]、Yin 和 Tong^[12]对整个华南的总结; I, II 是 Xie 等^[18]据 Jin 等^[14]的数据所计算的结果. 两者均反映了煤山剖面可能至少存在两个阶段的生物危机

作用增加, 使陆地营养元素输入海洋而使蓝细菌繁盛起来^[18]. 当代水体环境中蓝细菌的繁盛也主要与捕食压力的变化和富营养化有关. 不管是哪种机制, 它们都显示出蓝细菌的繁盛与生物危机相关联. Xie 等^[18]由此提出的至少是两阶段的生物危机与最近报道的一些古生物学工作吻合^[5,18].

尽管不同碳数的 2-甲基藿烷指数在剖面上表现出两个明显的高峰值, 但它们在细节变化上也有一定差异. 例如, 在动物灭绝之前, C_{28} 和 C_{31} 比较平稳,

而 C_{30} 和 C_{32} 则存在一些相对高值(如第 24 层); 在第 32 层, C_{28} 和 C_{32} 出现了一定程度的高值, C_{30} 和 C_{31} 也有反映, 但没有前两者明显. 这些差异可能反映了同系物之间互相转化的结果, 或者不同蓝细菌属种具有不同的 2-甲基藿烷的含量. 因此, 综合多个 2-甲基藿烷指数来讨论蓝细菌的变化可能更加可靠. 图 2 就是综合所有 2-甲基藿烷所得出的反映蓝细菌变化情况的图. 从中可以明显地看出, 第 26 层和第 29 层上部的两个高峰值是明显的.

值得一提的是, 蓝细菌在两次繁盛之后, 在第32层, 2-甲基藿烷指数还出现了一个小峰值(尽管在第32层内部的不同样品中变化比较大). 这可能反映蓝细菌在第32层的某些部位也出现一定程度的繁盛, 也显示出研究生态系统底层——蓝细菌的重要意义, 它不仅对生物危机(灭绝)的阶段分析提供依据^[8], 而且可能对生物大灭绝之后的生物复苏提供证据. 早三叠世生物复苏十分缓慢, 经历了长达近10 Ma^[19-23], 生物界经历了如此之长的复苏期一直是人们关注的问题. 如果蓝细菌丰度在生物灭绝后还出现频繁的波动, 那说明环境条件不仅导致了生物灭绝, 而且还限制了生物灭绝后的缓慢复苏. 当然, 考虑到时间因素, 并不能排除第32层和第29层一样, 也属于生物灭绝期.

2.2 芳基类异戊二烯系列化合物和绿硫细菌变化特征

从芳烃组分中检测出基峰为 m/z 133 的 2-烷基-1,3,4-三甲基苯系列化合物(之前的许多文献将之命名为 1-烷基-2,3,6-三甲基苯. 根据 IUPAC 命名法, 应该为 2-烷基-1,3,4-三甲基苯. 因此文献中的两种不同的名字实际表示同一种化合物), 碳数分布范围为 C_{12} ~ C_{23} , 且随着碳数的增加 m/z 134 相对于 m/z 133 的丰度明显增大, 其中 C_{12} , C_{17} , C_{23} 等含量相对较低, 这符合类异戊二烯结构特征(图3).

Summons等^[24,25]根据结构特征及碳同位素信息, 认为 2-烷基-1,3,4-三甲基苯系列化合物是来源于绿

细菌的 isorenieratene 的降解产物. 随后, Koopmans等^[26]提出 2-烷基-1,3,4-三甲基苯存在两种不同的前身物, 即由 isorenieratene 转化来的 isorenieratane 和由 β -carotene 转化来的 β -isorenieratane, 而在绿硫细菌中只检出前者. 这两种来源的区分需要借助单体碳同位素的资料, 但由于在古老地质体中这些化合物含量极低, 要分析其单体同位素有一定难度. 因此, 在确证这类化合物的绿硫细菌来源时, 大多根据其前身物 isorenieratene 和 isorenieratane 的存在与否进行判断.

煤山剖面的 2-烷基-1,3,4-三甲基苯系列化合物已经被证实来源于绿硫细菌^[7]. 利用较高柱效的 ZB-1MS (60 m \times 0.25 mm \times 0.25 μ m) 毛细管柱, 我们从煤山样品中也检测到了分子量为 546, 基峰为 133 的 C_{40} -diaromatic carotenoid(图3), 可能来源于绿硫细菌. 绿硫细菌属于厌氧光合细菌, 生活于富含 H_2S 且分层的透光层底部, 以 H_2S 为电子供体, 靠细菌色素及少量类胡萝卜素捕获光能进行光合作用营生, 因此它的出现反映了透光带含 H_2S 的环境条件.

Schwark等^[27]构建了绿硫细菌指数 AIR(m/z 133 质量色谱图中短链同系物 C_{13} ~ C_{17} 与中等链长同系物 C_{18} ~ C_{22} 的峰面积之比)来表征沉积环境的氧化-还原条件, 高丰度的短链同系物 C_{13} ~ C_{17} 更利于在氧化条件下形成; 而且, AIR 比值与 Pr/Ph 比值的变化一致. 本文计算的 AIR 和 Pr/Ph 的变化趋势是一致的(图4). 值得注意的是, 我们高分辨率记录分析显示, 绿硫细菌 AIR 指标和 Pr/Ph 比值在剖面上呈现出幅度较大的

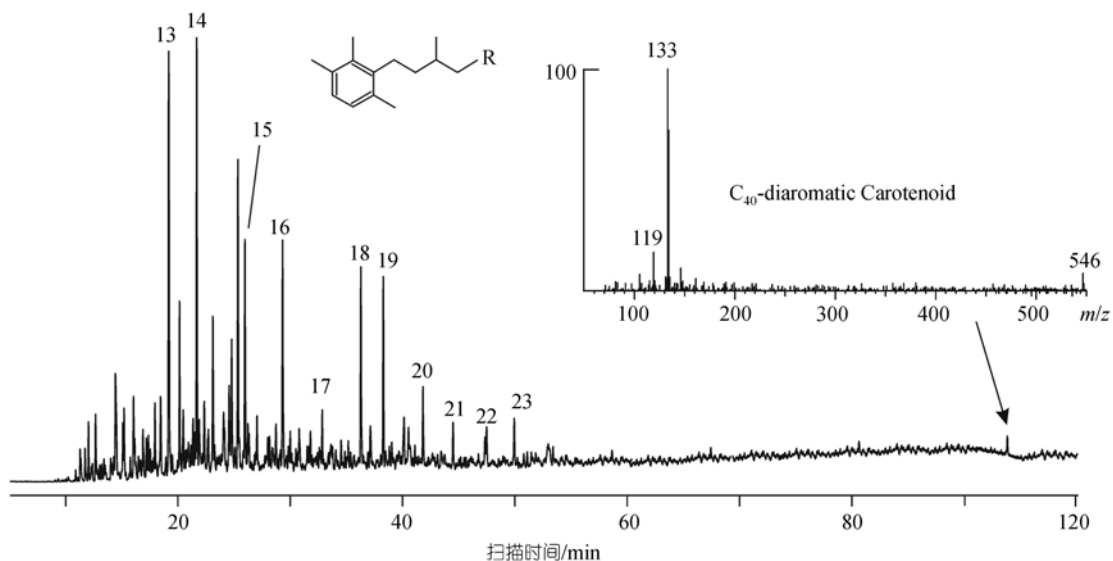


图3 绿硫细菌标志物的代表性 m/z 133 质量色谱图与检测到的 C_{40} -diaromatic carotenoid 母体化合物质谱图

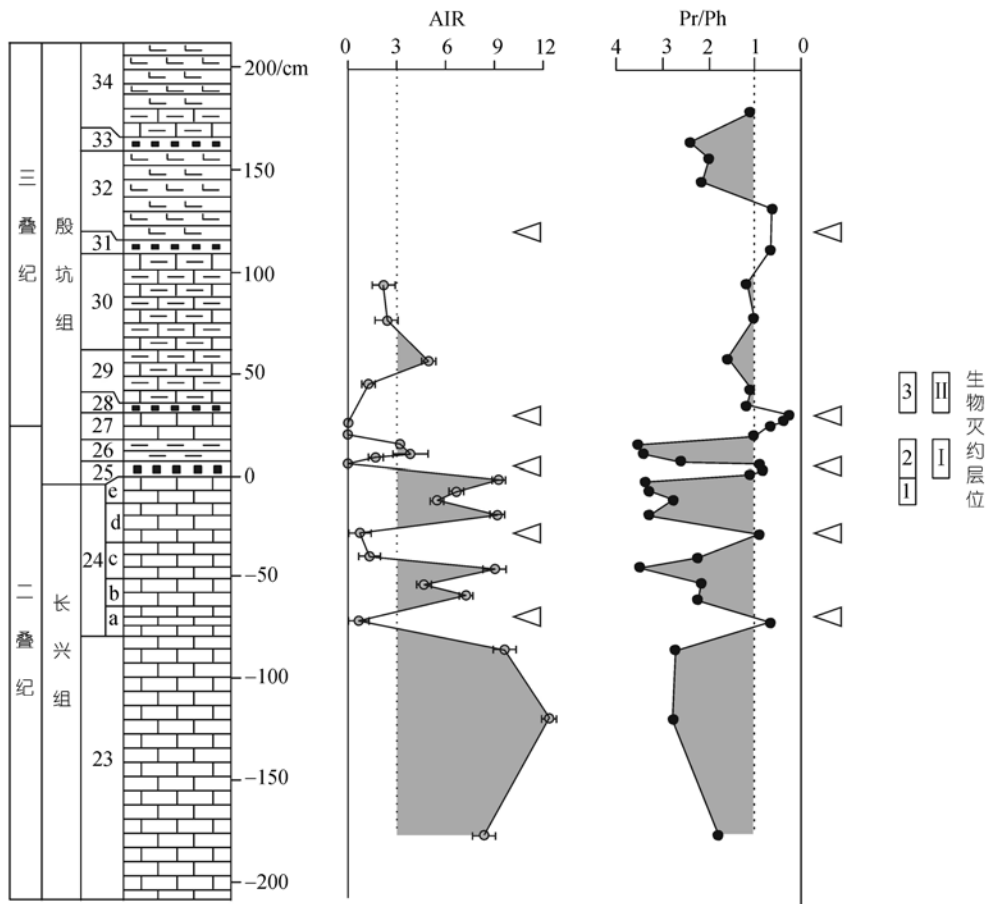


图 4 绿硫细菌 AIR 指数和 Pr/Ph 比值在剖面上的变化

三角形指示了透光带富 H_2S 的时期, 阴影部分则指示了水体充氧(或至少短暂充氧)时期. 某些层位因绿硫细菌标志化合物含量很低或难以检测到而无法得到 AIR 值. Pr/Ph 据 Xie 等^[28]. 生物灭绝层位标注 1, 2, 3 和 I, II 同图 2 说明

频繁波动(图 4), 而且 Pr/Ph 反映出多数还原条件表现为较窄的峰, 表明每次透光带富 H_2S 可能是短暂的. 这一高分辨率记录反映出当时的水体环境(透光带)并不是一直处于受 H_2S 毒害的环境条件, 而是不断被透光层充氧事件所打断, 呈现一个频繁波动的特点. 因此, Tr/P 界线附近的环境条件表现出一种频繁波动的特征.

本文的记录所揭示的这一环境不稳定性与动物化石记录并不矛盾, 因为煤山剖面的生物主灭绝从第 25 层开始, 而第 24 层(除 24e 外)则是动物比较繁盛的时期. 例如, 24d 中牙形石不仅丰度、分异度非常高, 而且个体相对较大^[29], 这与本文分子化石反映的环境条件吻合(图 4). 如果整个第 24 层透光带均充满 H_2S , 那就难以解释这些动物在第 24 层的繁盛现象. 我们的高分辨率记录反映出, 可能是这种频繁波动的环境导致了生态系统的失稳.

3 结论

以上高分辨率的分子化石记录清晰地反映出, 在动物集群灭绝前后, 绿硫细菌 AIR 指标和 Pr/Ph 比值出现快速频繁的波动; 在动物灭绝期间和期后, 蓝细菌丰度也出现了长期频繁波动. 它们均反映出 Tr/P 之交环境(氧化-还原、营养条件、生态条件等)的不稳定性. 这种环境条件的长期极度不稳定性很少讨论过.

环境条件的这种长期极度不稳定性可能与生物灭绝的多阶段性和生物复苏的长期性有一定的关联, 即环境条件影响了生物事件的两个重要特征: 灭绝的多阶段性和复苏的长期性. 从这一点上来说, 生物危机的多阶段性与生物复苏的长期性是统一的, 它们都是生物对环境条件不稳定性响应的结果. 生物与环境的这种耦合关系很难用单一的灾变事件解释.

因此,对更长时间段的蓝细菌、绿硫细菌等的深入研究,不仅可以揭示生物危机的特点和可能的原因,而且还可以帮助我们分析生物复苏的特点,从而更深入的揭示生物危机及生物复苏时期生物与环境的相互关系.浙江长兴煤山二叠纪-三叠纪之交微生物分子化石记录充分体现出重大地质转折期生物与环境的这种相互作用关系.

致谢 审稿专家和编委对本文提出了建设性意见,特此致谢.

参 考 文 献

- 1 Yang Z, Wu S, Yin H, et al. Permo-Triassic Events of South China. Beijing: Geological Publishing House, 1993
- 2 Yin H, Tong J. Multidisciplinary high-resolution correlation of the Permo-Triassic boundary. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 1998, 143: 199—212[DOI]
- 3 Erwin D H, Bowring S A, Jin Y. End-Permian mass extinctions: a review. In: Koeberl C, MacLeod K G, eds. *Special paper 356, Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impacts and Beyond*. Boulder: Geological Society of America, 2002. 363—383
- 4 Jin Y, Wang Y, Wang W, et al. Pattern of marine mass extinction near the Permian-Triassic Boundary in South China. *Science*, 2000, 289: 432—436[DOI]
- 5 方宗杰. 二叠纪-三叠纪之交生物大灭绝的型式、全球生态系统的巨变及其起因. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. *生物大灭绝与复苏——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, 2004. 785—928
- 6 王红梅, 谢树成, 赖旭龙, 等. 分子地质微生物学研究方法述评. *地球科学进展*, 2005, 20(6): 664—670
- 7 Grice K, Cao C, Love G D, et al. Photic zone euxinia during the Permian-Triassic superanoxic event. *Science*, 2005, 307: 706—709[DOI]
- 8 Xie S, Pancost R D, Yin H, et al. Two episodes of microbial change coupled with Permo/Triassic faunal mass extinction. *Nature*, 2005, 434: 494—497[DOI]
- 9 Summons R E, Jahnke L L, Hope J M, et al. 2-methylhopanoids as biomarkers for cyanobacterial oxygenic photosynthesis. *Nature*, 1999, 400: 554—557[DOI]
- 10 Brocks J J, Buick R, Logan G A, et al. Composition and syngeneity of molecular fossils from the 2.78 to 2.45 billion-year-old Mount Bruce Supergroup, Pilbara Craton, western Australia. *Geochim Cosmochim Acta*, 2003, 67: 4289—4319[DOI]
- 11 Farrimond P, Talbot H M, Watson D F, et al. Methylhopanoids: molecular indicators of ancient bacteria and a petroleum correlation tool. *Geochim Cosmochim Acta*, 2004, 68: 3873—3882[DOI]
- 12 王培荣. *生物标志物质量色谱图集*. 北京: 石油工业出版社, 1993. 41
- 13 Rohmer M, Bouvier-Nave P, Ourisson G. Distribution of hopanoids triterpenes in prokaryotes. *J Gen Microb*, 1984, 130: 1137—1150
- 14 Simonin P, Jürgens U J, Rohmer M. Bacterial triterpenoids of the hopane series from the prochlorophyte *Prochlorothrix hollandica* and their intracellular location. *Eur J Biochem*, 1996, 241: 865—871[DOI]
- 15 Knani M, Corpe W A, Rohmer M. Bacterial hopanoids from pink-pigmented facultative methylotrophs and from green plant surfaces. *Microbiology*, 1994, 140: 2755—2759
- 16 Vilchère C, Llopiz P, Neunlist S, et al. Prokaryotic triterpenoids: new hopanoids from the nitrogen-fixing bacteria *Azotobacter vinelandii*, *Beijerinckia indica* and *Beijerinckia mobilis*. *Microbiology*, 1994, 140: 2749—2753
- 17 Renoux J M, Rohmer M M. Prokaryotic triterpenoids. New bacterial hopane tetrol cyclic ethers from methylotrophic bacteria *Methylobacterium organophilum*. *Eur J Biochem*, 1985, 151: 405—410[DOI]
- 18 Chen Z. Extinction-Survival-Recovery of brachiopod faunas during the Permian-Triassic transition. *Albertiana*, 2005, 33: 23—26
- 19 Woods A D, Bottjer D J, Mutti M, et al. Lower Triassic large sea floor carbonate cements: their origin and a mechanism for the prolonged biotic recovery from the end Permian mass extinction. *Geology*, 1999, 27(7): 645—648[DOI]
- 20 左景勋, 童金南, 邱海鸥, 等. 巢湖地区早三叠世碳氧同位素地层对比及其古生态环境意义. *地质地球化学*, 2003, 31(3): 26—33
- 21 左景勋, 童金南, 邱海鸥, 等. 巢湖平顶山北坡剖面早三叠世碳、氧同位素地层学研究. *地层学杂志*, 2004, 28(1): 35—41
- 22 Bowring S A, Erwin D H, Jin Y G, et al. U/Pb zircon geochronology and tempo of the end Permian mass extinction. *Science*, 1998, 280: 1039—1045[DOI]
- 23 Erwin D H. Life's downs and ups. *Nature*, 2000, 404: 129—131[DOI]
- 24 Summons R E, Powell T G. *Chlorobiaceae* in Palaeozoic sea revealed by biological markers, isotopes and geology. *Nature*, 1986, 319: 763—765[DOI]
- 25 Summons R E, Powell T G. Identification of aryl isoprenoids in source rock and crude oils: biological markers for the green sulphur bacteria. *Geochim Cosmochim Acta*, 1987, 51: 557—566[DOI]
- 26 Koopmans M P, Köster J, van Kaam-Peters H M E, et al. Diagenetic and catagenetic products of isorenieratene: molecular indicators for photic zone anoxia. *Geochim Cosmochim Acta*, 1996, 60: 4467—4496[DOI]
- 27 Schwark L, Frimmel A. Chemostratigraphy of the posidonia black shale, SW-Germany II. Assessment of extent and persistence of photic-zone anoxia using aryl isoprenoid distributions. *Chem Geol*, 2004, 206: 231—248[DOI]
- 28 Xie S, Pancost R D, Huang X, et al. Molecular and isotopic evidence for episodic environmental change across the Permo/Triassic boundary at Meishan in South China. *Glob Planet Change*, 2007, 55: 56—65[DOI]
- 29 罗根明, 赖旭龙, 江海水, 等. 浙江长兴煤山剖面二叠纪末牙形石 *Neogondolella* 大小变化及其意义. *中国科学D辑: 地球科学*, 2006, 36(4): 316—325