

显生宙腹足类多样性演变与类群演替

孙鑫^{1,2}, 田力^{1*}, 宋海军¹, 童金南¹

1. 中国地质大学(武汉), 地质微生物与环境国家重点实验室, 武汉 430074

2. 中国科学院南海海洋研究所, 热带海洋生物资源与生态重点实验室, 广州 510301

* 联系人, E-mail: tianlibgeg@cug.edu.cn

2025-08-05 收稿, 2025-11-10 修回, 2026-01-23 接受, 2026-02-10 网络版发表

国家自然科学基金(42030513, 42272361)资助

摘要 腹足动物是现代海洋中最繁盛的底栖动物类群之一, 在显生宙古海洋生态系里占据着重要地位. 现代型腹足类壳体形态与地质历史时期的腹足类有明显区别, 曾被作为“中生代海洋革命”与“晚古生代海洋生产力变革”的化石证据, 但是长久以来显生宙尺度的腹足类化石类群划分与演替时间一直缺乏数据支撑与定量分析. 本文整理了显生宙超过十三万条的腹足类化石记录, 统计结果显示腹足类化石的多样性(属级)在过去五亿多年持续波动增加, 从晚白垩世开始爆发式增长. 通过计算Bray-Curtis相似性进行聚类, 识别出寒武纪型、古生代型和中-新生代型(现代型)三个腹足类化石类群, 类群的演替分别在寒武纪晚期到奥陶纪初和中三叠世, 与灭绝事件并不完全对应, 也早于“中生代海洋革命”的发生. 与显生宙古海洋理化环境条件的比对显示, 两次类群演替前后海水氧含量和酸碱度条件相对稳定, 但古海水温度较高, 说明温度可能是影响腹足类演化的重要环境条件. 中三叠世是腹足类化石类群现代化关键时期, 与大灭绝后海洋新质生产力的出现和贝类捕食者的多样化耦合, 暗示生态因素可能在现代型腹足类群起源中扮演了重要角色.

关键词 软体动物, 现代型生态系统, 中生代海洋革命, 生物大灭绝, 温室气候

现生腹足动物超过三万种, 是软体动物门中多样性最高、种数最多的类群/纲, 通常有螺旋状硬质碳酸钙外壳, 生态范围极广, 涵盖肉食、滤食、外寄生等多种食性类型^[1]. 腹足类从寒武纪出现直至延续至今, 化石记录丰富多样, 分布广泛, 经历了显生宙以来海洋生态系统的演变^[2]. 早期分类通常将腹足纲划分为前鳃亚纲、后鳃亚纲和肺螺亚纲, 并将起源最早, 多样性最高的前鳃亚纲进一步划分为古腹足目、中腹足目、新腹足目^[3]. 随着分子系统发育学研究手段的发展, 这一分类方案已逐步弃用, 替换为一套包含多个亚纲的复杂分类方案^[4]. 很多腹足亚纲在地质历史时期的延续时间长, 主要类别都有化石记录和现生物种存活, 便于进行“将今论古”的比较研究, 因而在古环境与古生态方

面扮演了重要角色.

腹足类化石在古生代和中生代早期, 形态和生态都相对简单, 与现生类群有明显的不同^[5]. 早期研究认为, 从侏罗纪晚期到白垩纪, 随着中腹足类(mesogastropods)、新腹足类(neogastropods)的崛起, 壳饰复杂的腹足类群才成为中-新生代和现代腹足动物的主导^[6]. 后来有研究提出早三叠世晚期腹足类化石复苏标志着中生代型类群就已经替代古生代类群^[7,8], 但是体型尺寸分布模型研究结果显示, 腹足类体型分布和个体代谢率在晚三叠世至早侏罗世才开始发生明显变化^[9]. 综上可知, 腹足类的类群演替时间还存在明显的争议, 为了定量恢复腹足类的演替过程, 本文对显生宙的腹足类化石进行了多样性组成统计计算定量分析, 从而探

引用格式: 孙鑫, 田力, 宋海军, 等. 显生宙腹足类多样性演变与类群演替. 科学通报, 2026, 71: 2498–2510

Sun X, Tian L, Song H, et al. Phanerozoic diversity and faunal evolution of gastropods (in Chinese). Chin Sci Bull, 2026, 71: 2498–2510, doi: [10.1360/CSB-2025-5332](https://doi.org/10.1360/CSB-2025-5332)

究现代型腹足类群的起源模式及其驱动因素。

1 材料与方法

本研究系统清理了显生宙(以期为最小地质时代单元)全球所有腹足类化石纪录(PBDB, 2024.06.21), 统计过程中排除了未鉴定到属或未归属于明确某期的化石记录, 最后得到的腹足类化石数据集共134037条, 包含34目475科4008属。在清洗和核查数据过程中, 我们发现数据集中Pyramidellidae、Siphonariidae和Limaciniidae等科的归属与World Register of Marine Species (WoRMS)中的并不一致, 但是考虑到这些物种在数据集中相对比例很小, 而且WoRMS对化石分类系统的厘定也存在一定争议, 所以本文沿用了PBDB中的现有的系统分方案和信息。本文对所收集到的全部腹足类化石目在每一个纪(图1)和期中的多样性(属级)进行了统计分析(地质时代名称参考国际标准年代地层表2023中文版)。需要说明的是数据集中主要是海相物种, 同时包含有37科222属的陆相化石。陆相腹足类在泥盆纪和石炭纪各有两条记录, 中晚三叠世之后开始有相对连续的化石报道。此外, 虽然Helcionellida(太阳女神螺纲)是否属于腹足动物还存在一定的争议, PBDB中的相关数据有77个属, 均由贝类化石专家Peter Wagner上传并标注为腹足类。我们沿用了该方案, 并对Helcionellida的分类学属性问题在后文的讨论章节进行了详细介绍。

对统计结果进行均值标准差归一化处理后, 通过聚类分析的方法对腹足类化石进行了定量类群划分。均值标准差归一化公式为

$$x' = \frac{X - \mu}{\sigma}, \quad (1)$$

其中 X 是原始数据值, μ 是均值, σ 是标准差。聚类分析计算在PAST 4.02软件中进行, 采用未加权对组平均算法(unweighted pair-group average algorithm, UPGMA), Bray-Curtis相似性距离指标。该距离指标用于量化样本间物种组成差异性, 广泛应用于群落分析, 其值范围在0~1之间, 数值为0时代表样本的物种组成完全相同, 数值为1时代表物种组成完全不同^[10]。

2 结果与讨论

2.1 腹足类化石的多样性演化

显生宙尺度的统计结果显示, 腹足类化石的属级多样性整体上呈现出波动上升趋势。寒武纪时期腹足

类化石在幸运期已有25属, 在第三期有48属, 随后多样性持续降低, 至鼓山期剩余7属, 古丈期至第十期目前无腹足类化石记录(可能是研究程度不足所致)。这一时期的腹足类在分类上只包含Helcionellida, 小壳化石群中以Latouchella等为代表的部分软体动物化石被归于此类。奥陶纪腹足类化石迅速辐射, 在特马豆克期即有41属, 随后多样性波动上升, 奥陶纪晚期开始迅速降低, 志留纪埃隆期仅剩22属。从特列奇期开始, 腹足类化石多样性缓慢波动上升, 直至中泥盆世吉维特期到达古生代时期的巅峰。弗拉期至谢尔普霍夫期腹足类化石多样性持续波动下降, 到谢尔普霍夫期到达多样性低谷。从宾夕法尼亚世巴什基尔期至乐平世吴家坪期, 腹足类多样性缓慢波动上升, 吴家坪期多样性恢复至67属。二叠纪末期到三叠纪初腹足类多样性再次下降, 长兴期报道化石记录53属, 而印度期仅剩22属。奥伦尼克至卡尼期多样性逐步恢复, 卡尼期多样性再次达到高峰。诺利期至赫塘期, 腹足类多样性断崖式下降, 赫塘期仅有13属腹足类化石报道, 从辛涅缪尔期开始恢复, 至牛津期增加到111属, 巴雷姆期又一次降至22属, 阿尔布期恢复至157属并保持较长时间的小幅度波动稳定。从晚白垩世坎潘期开始, 腹足类化石多样性再一次爆发式增长, 增加到295属, 多样性远超中生代时期。始新世晚期至全新世, 腹足类化石多样性表现出多次大幅度的快速震荡, 其中多样性最高的为中新世波尔多期, 有腹足类化石记录825属, 最低的为更新世杰拉期, 有172属, 但整体上几乎每个时期的多样性都远高于古-中生代(图2(a))。

Euomphalina、Murchisoniina、Bellerophontida、Neogastropoda和Sorbeoconcha是腹足类化石中多样性最高的五个目, 占总体多样性的70%以上。Bellerophontida, Euomphalina和Murchisoniina起源于早奥陶世, 其中Bellerophontida迅速分化, 其多样性在晚奥陶世凯迪期到达顶峰, 占总多样性的40%; 志留纪开始波动下降, 在中三叠世彻底灭绝(图2(b))。Euomphalina多样性在奥陶纪后波动上升, 在中泥盆世吉维特期到达最高点, 占总多样性的40%以上; 在泥盆纪晚期灭绝事件中略微下降, 随后长期保持相对稳定, 直至二叠纪-三叠纪之交大灭绝再次严重受创, 侏罗纪后占比不足总体多样性的5%; 延续至中新世塞拉瓦莱期灭绝(图2(d))。Murchisoniina在整个古生代保持了较高的多样性, 占总体多样性的30%~40%; 在三叠纪时期多样性持续衰减, 到侏罗纪降低至不足总体多样性的5%, 残余类群

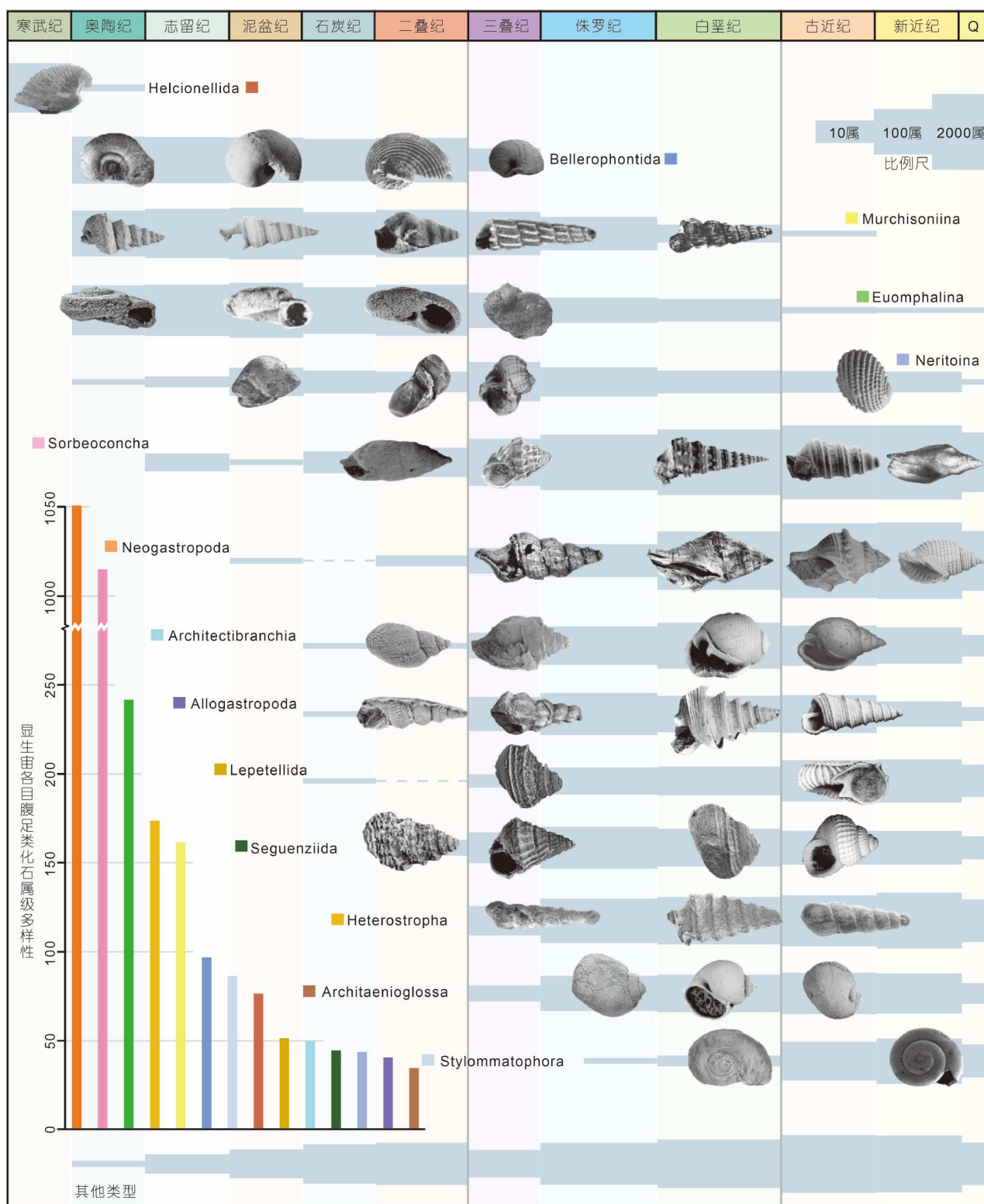


图 1 显生宙主要腹足类化石目时代延限与属级多样性统计. 数据来源于古生物学数据库(Paleobiology Database, PBDB), 化石目后对应的灰色条柱宽度代表属级多样性, 比例尺在图表右上角. Q, 第四纪

Figure 1 Stratigraphic ranges and genus-level diversity of major gastropod orders in the Phanerozoic. Data were obtained from the Paleobiology Database (PBDB); the genus-level diversity of each order are shown with the widths of grey bars; scales are in the upper right corner. Q, Quaternary

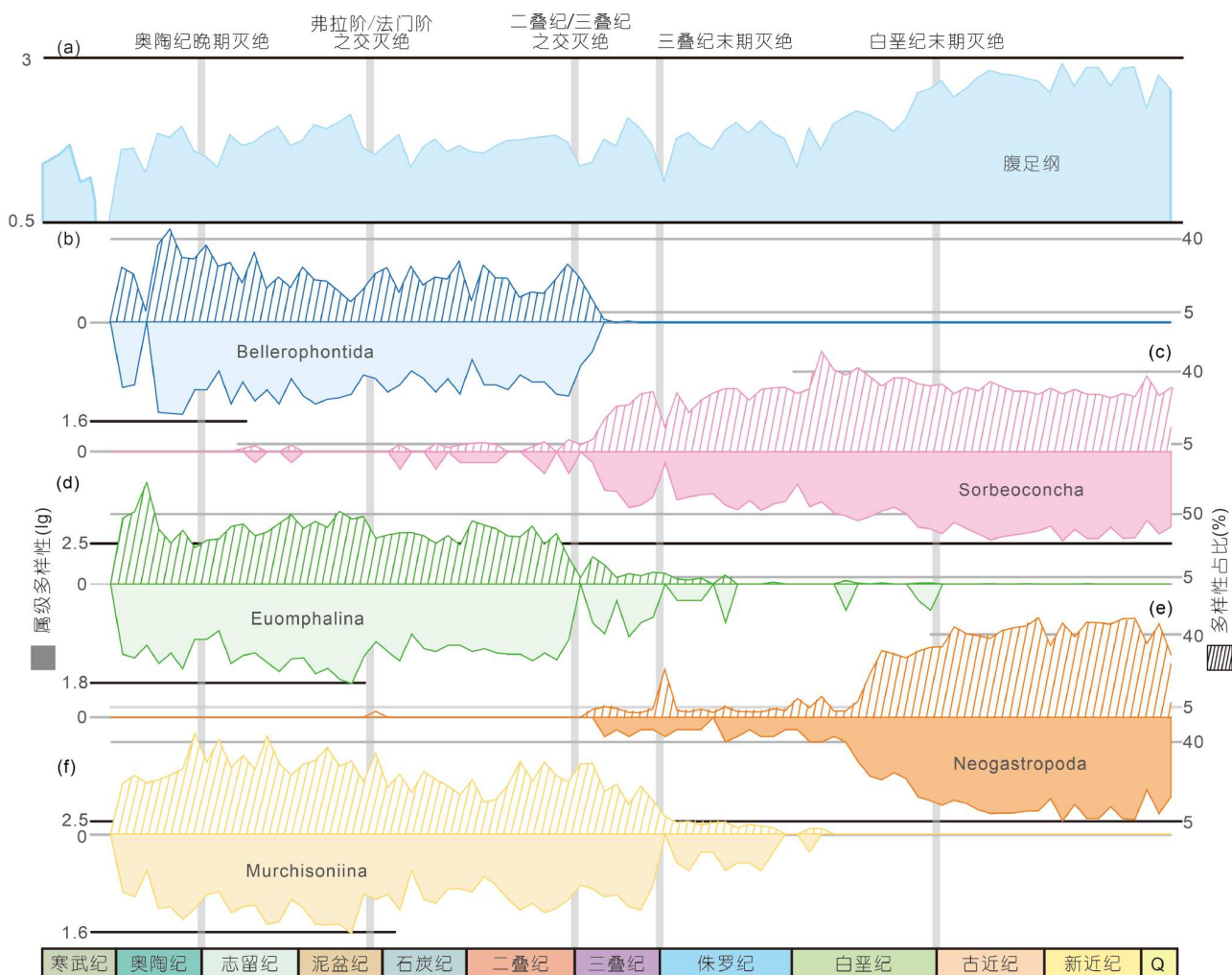


图 2 五个主要腹足类化石目的属级多样性及占总体多样性比例变化曲线。五次大灭绝事件参考文献[11~13]；寒武纪晚期(鼓山期到第十期)可能受研究程度影响，目前没有腹足类化石报道。(a) 腹足纲总属级多样性变化曲线。Bellerophontida (b)、Sorbeoconcha (c)、Euomphalina (d)、Neogastropoda (e)、Murchisoniina (f)属级多样性及占总体多样性比例变化曲线。左侧属级多样性值为对数，多样性曲线统计单元为期
Figure 2 Genus-level diversity and relative proportion to total diversity of five major fossil gastropod orders. Five mass extinctions are referring Refs. [11–13]. There are no gastropod fossils documented in late Cambrian, for the poor paleontological investigation of these stages potentially. (a) Total genus-level diversity of Gastropoda. Genus-level diversity and relative proportion to total diversity of (b) Bellerophontida, (c) Sorbeoconcha, (d) Euomphalina, (e) Neogastropoda, and (f) Murchisoniina. The diversity scales were logged and the curves were binned by Age

延续至始新世灭绝(图2(f))。Sorbeoconcha起源于志留纪文洛克世申伍德期，其多样性在古生代时期始终较低，每期少于5属；从中三叠世安尼期至今多样性持续波动上升，多样性占比最高时超过50%(图2(c))。Neogastropoda起源于晚泥盆世法门期，三叠纪前只有不连续的零星化石记录，晚白垩世内迅速上升至总多样性的40%以上，并延续至今，成为最多样化的类群(图2(e))。

2.2 腹足类化石的类群演替

以0.5的聚类距离为标准，显生宙腹足类化石可以

识别出三个类群(图3)：(1) 寒武纪幸运期到鼓山期腹足类化石面貌与显生宙其他时代差别较大，仅由Helcionellida这1目的67个属组成(图3)，可将其称为寒武纪型腹足类化石类群；(2) 奥陶纪特马豆克期到三叠纪奥伦尼克期化石组合面貌相似，主要由Euomphalina、Murchisoniina和Bellerophontida构成，其余各目占比均小于5%(图3)，由于主要分布在古生代，我们将其称为古生代型；(3) 三叠纪安尼期至今化石组合相似度高，主要以Neogastropoda、Sorbeoconcha和Heterostrophina为优势，其余目占比均小于5%(图3)，我们将其称为中-

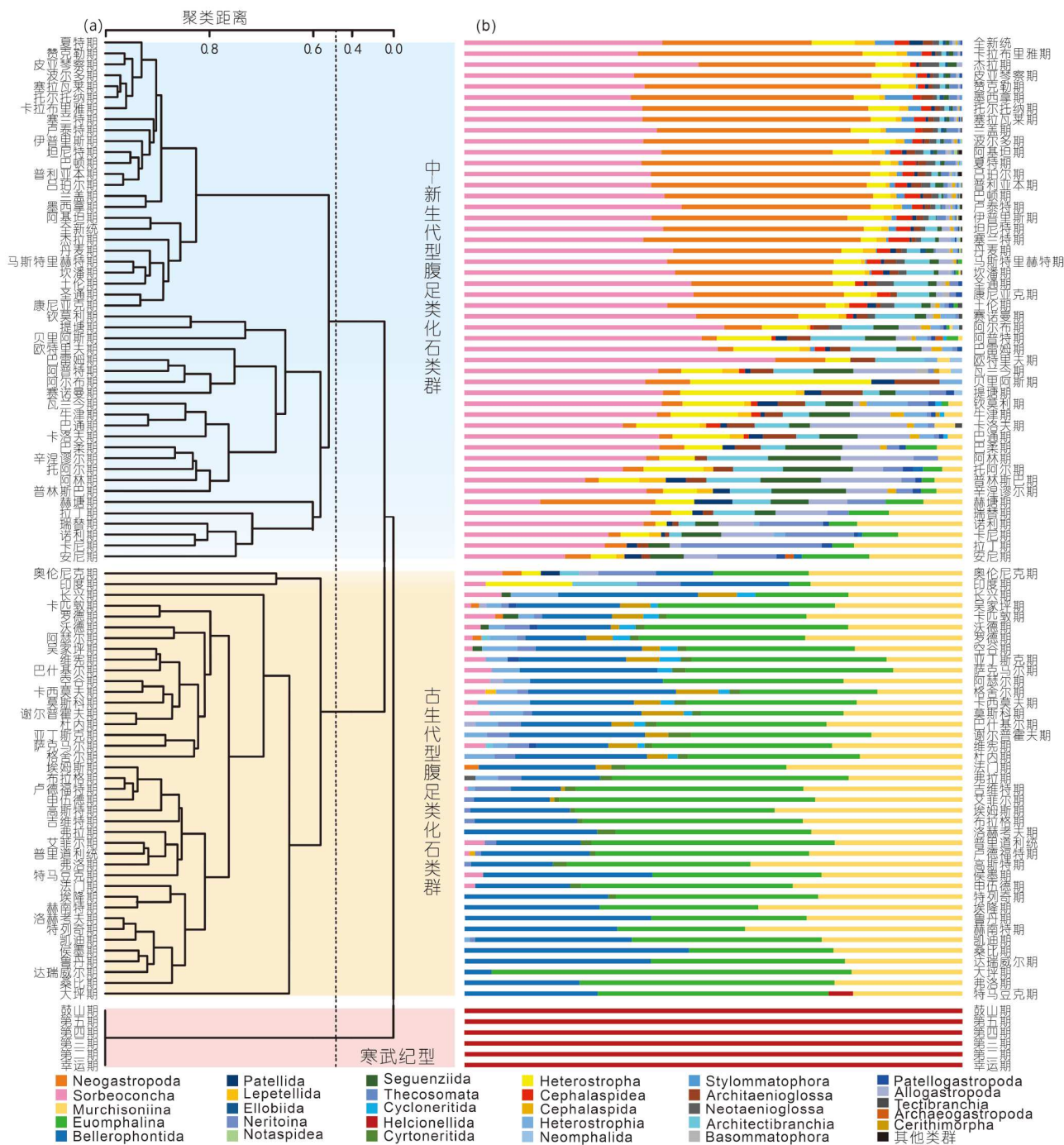


图 3 显生宙腹足类化石的聚类分析与相对多样性占比演化。(a) 对各期腹足类化石聚类分析结果, 虚线代表聚类距离 0.5。(b) 各门类腹足类化石在各期中的多样性相对占比

Figure 3 Cluster analyses and relative proportion changes of Phanerozoic gastropods by ages. (a) Cluster analysis results of gastropod fossils at each age, with the dashed line indicating a clustering distance of 0.5. (b) Relative proportional bars of major gastropod orders during each age

新生代型。三叠纪安尼期至白垩纪赛诺曼期的腹足类化石和现生腹足动物类群基本一致, 均以Sorbeoconcha目物种为主, 虽然与土伦期至今以Neogastropoda和Sor-

beoconcha并列占据主导的多样性组成面貌略有不同, 但是以0.5为聚类标准, 他们都属于同一类群, 因此中-新生代型也可以被称为现代型类群。

综上所述我们可以发现,地史时期腹足类发生过两次重要的类群演替,分别发生于寒武纪/奥陶纪之交和中三叠世。寒武纪型类群从幸运期起源,到鼓山期结束,延续时间约40个百万年;古生代型类群起始于奥陶纪,延续至早三叠世奥伦尼克期结束,共约240个百万年;中-新生代型(现代型)类群起始于中三叠世,延续约240个百万年至今。

2.3 腹足类多样性演变的驱动机制

腹足类化石总体多样性在寒武纪后有两次显著增长,分别发生在早奥陶世和晚白垩世。寒武纪腹足类化石多样性较低,仅存在Helcionellida一目(图1和3)。Helcionellida常见于小壳化石群,早期研究通常认为其是一类与单板纲接近的原始软体动物,对古生代腹足类化石胎壳的演化研究结果支持这种观点^[5,14]。另一部分研究则根据其螺旋状的壳体结构和壳体化石上与现代腹足动物相似的肌痕位置将其认定为原始腹足动物^[15]。现行的腹足类化石分类体系采纳这种观点,将Helcionellida作为腹足类的干群类型^[4],本次研究与现行分类体系保持一致。低多样性状态贯穿寒武纪,芙蓉世化石记录缺失,直至早奥陶世特马豆克期腹足类化石多样性迅速增加至4目41属,古生代型类群的代表Euomphalina、Murchisoniina和Bellerophonitida出现并开始辐射演化(图3,表S1)。这一时期全球温度较高,海洋整体处于缺氧硫化状态,同时海洋浮游生物获得极大发展^[16-18]。古生代至中生代晚期,腹足类化石多样性长期维持在每期低于100属的水平,到晚白垩世坎潘期,爆发式增加到接近300属。这次多样性爆发主要表现为Sorbeoconcha和Neogastropoda的迅速多样化,Sorbeoconcha由圣通期的53属增加至125属,Neogastropoda由53属增加至93属,其余门类多样性增加并不明显(图3,表S1)。这一时期海洋环境整体稳定,全球温度略有下降但仍保持温暖气候,海洋中浮游沟鞭藻的多样性达到高峰^[16,18]。

从统计结果来看,腹足类化石的多样性变化与五次大灭绝事件在时间上并不完全对应。奥陶纪晚期大灭绝由两幕组成,第一幕由凯迪期末期至赫南特期早期,第二幕发生于赫南特期中期^[19]。本次研究的统计结果则显示,腹足类化石在凯迪期达到多样性高峰后大幅灭绝,低多样性一直持续到志留纪兰多维列世埃隆期(图2(a),表S1)。本次腹足类化石灭绝事件在起始时间上与奥陶纪末期大灭绝一致,但延续时间长达约7个

百万年,远超奥陶纪末期大灭绝的1.5个百万年^[20]。这次灭绝事件中并没有造成目一级的腹足类化石灭绝,只有Heterostrophia和Neritoina短暂成为Lazarus类群(复活物种:大灭绝期间或其后的一段时间在原生活区消失,随着环境的重新改善复又出现的物种)。晚泥盆世大灭绝发生于弗拉期与法门期之交,被认为对低纬度浅海生态系统中的底栖生物群落影响较大^[21]。腹足类化石多样性的显著降低发生于此次大灭绝之前,在中晚泥盆世之交,总体多样性由139属降低至44属,比晚泥盆世大灭绝的发生早约10个百万年。而晚泥盆世弗拉期与法门期之交总多样性由44属降低至34属,灭绝并不显著(图2(a),表S1)。二叠纪-三叠纪之交大灭绝(PTME)是地史时期最大的一次灭绝事件^[11,22],腹足类在此次灭绝事件中受到严重打击,约40%~50%的属在灭绝事件中消失^[7]。本次研究统计结果显示,在乐平世吴家坪期到长兴期,伴随着Neogastropoda、Allogastropoda和Neritoina等目的消失,腹足类化石多样性就已经开始下降(图2(a),表S1),比PTME的时间提前了约3百万年。三叠纪末大灭绝对腹足类群产生了重大影响^[23],这次灭绝被认为是逐步发生的,从诺利期延续到赫塘期^[21]。前人研究认为这次灭绝中腹足类主要在诺利期受影响,有7个科在诺利期结束后消失了,瑞替期主要的35个科没有任何一个在三叠纪末期灭绝^[24]。我们的统计结果则显示,从卡尼期到诺利期,虽然没有目一级的灭绝,但属级多样性已经有约30%的严重下降,并且这一快速下降过程持续到赫塘期(图2(a),表S1)。白垩纪末大灭绝对海洋浮游有孔虫、头足类和腕足类等造成了重要影响,但对腹足类影响较小,没有重要的科或目在此事件中灭绝^[12]。统计结果显示,由晚白垩世马斯特里赫特期到古新世丹麦期,腹足类化石多样性反而略有上升(图2(a),表S1)。

2.4 腹足类化石类群演变的驱动机制

大灭绝事件没有直接改变腹足类化石组合面貌,明显的类群更替均在事件前后逐渐发生。前人研究以二叠纪-三叠纪之交的生物大灭绝事件(PTME)作为划分古生代海洋动物群与现代海洋动物群的节点^[13],也是腹足类转变的节点。前人研究认为在二叠纪-三叠纪之交,开放型松旋胎壳被紧密盘旋的胎壳取代^[2]。同时腹足类化石类群发生改变,新进腹足类(Caenogastropoda)逐步取代古腹足类(Vetigastropoda)成为主要类群^[7]。而本文的统计显示,在PTME之后, Euomphalina多样性

占比下降, Murchisoniina和Bellerophontida占比上升(图2), 最优势类群由长兴期的Bellerophontida(28%)转变为印度期的Murchisoniina(30%), 整体上这三目始终占据多样性的50%以上, 保持显著的优势地位. Sorbeoconcha多样性在印度期虽然略有上升, 但仍较低, 占比不足5%. 早三叠世奥伦尼克期Murchisoniina依旧保持显著优势地位, 占比31%; Euomphalina多样性占比上升至19%, Bellerophontida占比下降至12%; 三者依旧占据优势地位, 占总体的50%以上, 仍符合古生代型腹足类化石组合面貌, 同时新的类群占比开始增加. 虽然Sorbeoconcha作为中-新生代类群的典型代表, 在奥伦尼克期多样性占比增加到8%, 但是尚未成为优势类群.

此外, 其他几次灭绝事件对腹足类化石组合面貌同样没有直接影响. 奥陶纪晚期大灭绝前后均只有Euomphalina, Murchisoniina和Bellerophontida三目腹足类化石(图3). 泥盆纪晚期大灭绝前后Euomphalina、Murchisoniina和Bellerophontida的绝对优势地位没有变化, 总体多样性占比维持在90%左右(图2和3(b)). 本文的聚类分析结果中, 跨越三叠纪末大灭绝的腹足类化石组合有高度的相似性, 赫塘期化石组合面貌更接近中晚三叠世(图3(a)). Neogastropoda在白垩纪的崛起一定程度上可以代表腹足类进入一个新的演化阶段, 但是其快速辐射在时间上与大灭绝事件没有出现耦合. 跨越白垩纪末大灭绝的特里赫特期和丹麦期腹足类化石组合面貌也极为相似, 在聚类分析结果中距离较近(图2(a)和3(a)).

从本文对腹足类化石的统计分析结果来看, 中三叠世腹足类化石开始由古生代型向中-新生代型(现代型)转化, 经过三叠纪末的灭绝事件后逐渐更替过渡到白垩纪和新生代以来的现代型腹足动物群. 安尼期的腹足类化石是最早的中-新生代型类群(图3). 安尼期很多海洋生物门类的多样性已经基本恢复到灭绝前水平^[25], 腹足类在Pelsonian亚期是当时古海洋中最多样化的软体动物^[26], 在青岩和德国/波兰盆地都发现了多达上百种的腹足类化石群落^[7,27~31]. 尽管这一时期Murchisoniina和Euomphalina的多样性也有增加, 但多样性占比下降, Murchisoniina、Euomphalina和Bellerophontida总体占比降低至34%(图2和3). Sorbeoconcha多样性迅速增加, 占比达到20%, 成为最优势类群(图3). Sorbeoconcha的辐射使安尼期腹足类化石组合面貌与古生代类群产生了显著差异, 此后Sorbeoconcha多样性占比进一步增加, 在晚三叠世达到整体的30%以上

(图3).

虽然安尼期腹足类化石全球整体面貌符合中-新生代类群特点, 但这一时期多样性最高的青岩剖面腹足类化石仍然具有明显的古生代型多样性组成特征. Yin和Yochelson^[28~30]报道的腹足类化石中, Murchisoniina为最优势目, 占比42%; Neritoina次之, 占比28%; Euomphalina为第三优势目, 占比17%; 其他目占比小于10%(图4). Stiller^[31]的报道中Murchisoniina和Neritoina为最优势目, 各占比28%; Euomphalina、Sorbeoconcha和Seguenziida次之, 各占比11%; 其他目占比小于10%. 针对乌拉尔世至早侏罗世各时期多样性最高的区域性腹足类化石群落的聚类分析显示, 青岩剖面腹足类化石群仍属于古生代型类群(图4), 暗示了这一时期腹足类化石类群转变并未在全球范围内彻底完成, 南盘江盆地可能是古生物物种的“保留地”.

腹足动物作为重要的海洋底栖软体动物, 其演化过程与海洋环境密切相关. 高温通常被认为是一种不利于生物生存的物理条件, 持续的海洋高温通常是灭绝事件的重要诱因^[32]. 但高温环境可能对腹足动物生长发育存在一定正面影响, 室内养殖实验证明, 升温条件有助于提高腹足动物的摄食率、呼吸率、生长速率和体重^[33~35]. 有研究显示出高温对壳体形态的显著影响, *Pomacea canaliculata*在高温下表现出形态空间占据扩张的结果^[36], *Pyrgophorus coronatus*和*Tarebia granifera*在高温下形态范围存在明显迁移^[37]. 现存最大的腹足动物是分布于热带地区澳大利亚北部和印度尼西亚-巴布亚新几内亚群岛的*Syrinx aruanus*^[38]. 整个地质历史时期最大的腹足类*Campanile giganteum*, 产出于法国巴黎盆地始新统卢泰特阶中, 壳高可达100 cm以上^[39], 这一时期对应地质历史上的始新世高温期, 对*C. giganteum*壳体的团簇同位素分析也显示, 其生长过程中海水温度高至32℃^[40]. 我们的统计结果显示, 腹足类化石类群演替时期(特马豆克期和安尼期)均为温暖气候背景(图5), 温室气候下腹足动物的生理代谢水平和变异速率较高, 扩展了形态发育范围, 有利于新物种类群的起源和辐射. 但值得注意的是, 高温极热并不是发生类群演替的必要充分条件, 例如, 志留纪晚期到泥盆纪早期、早白垩世和始新世同样存在极端高温, 腹足类化石面貌却并没有与相邻时代发生实质性差异(图5).

温度之外, 氧含量和酸碱度也被认为是能够影响生物生态和演化的重要环境条件. 虽然高CO₂会导致高

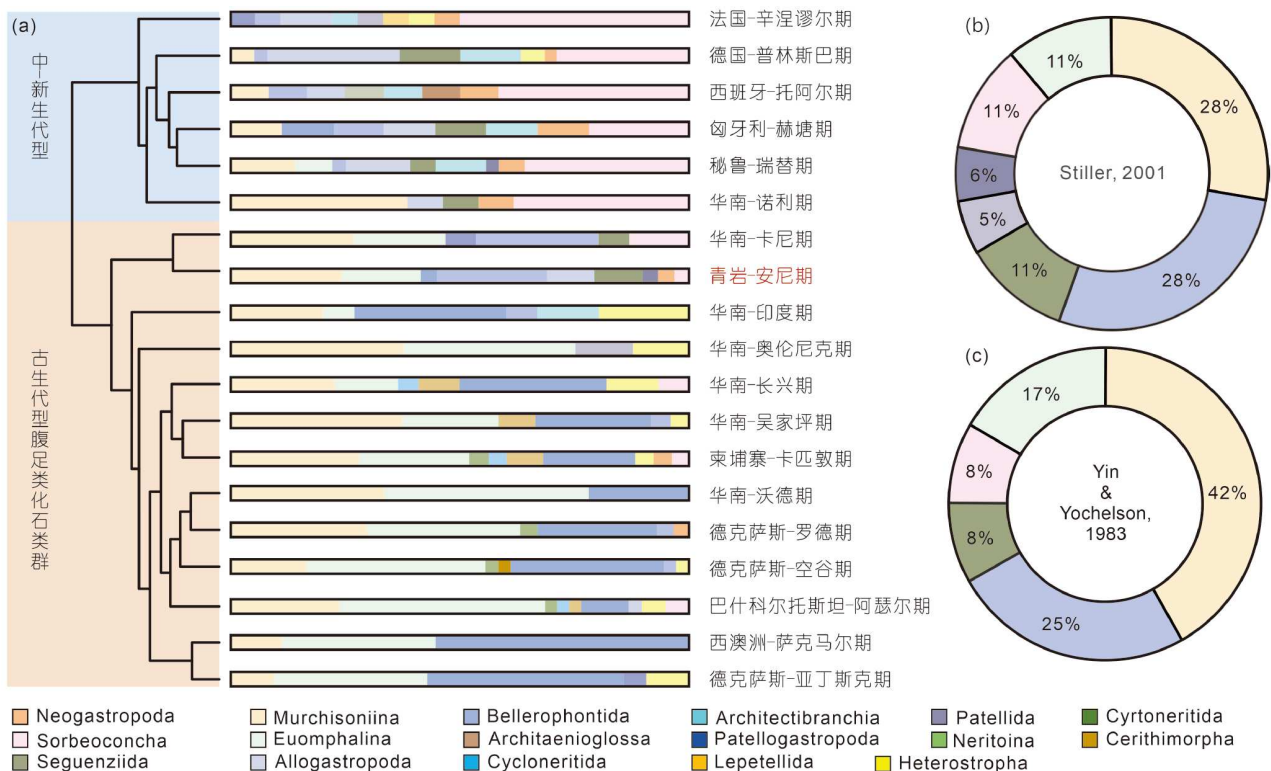


图4 代表性古生代型腹足类化石群落面貌聚类对比分析。(a) 二叠纪至早侏罗世区域腹足类化石群落演化阶段聚类分析。(b, c) 青岩剖面腹足类化石面貌组成, 修改自文献[28~31]

Figure 4 Analysis of Paleozoic gastropod fossil assemblages at the Qingyan section. (a) Cluster analysis of regional gastropod community evolution stages from Permian to Early Jurassic. (b, c) Compositional characteristics of gastropod assemblages at the Qingyan section (modified from Refs. [28~31])

温和酸化、水体溶氧能力和海洋垂向循环减弱从而低氧,但是在地质历史时期,这些环境恶化仅在个别时段耦合发生,长时间尺度上存在不同的演变模式(图5)。腹足动物具有高携氧能力的呼吸蛋白,对缺氧条件有较高的抗性^[43]。低氧条件下腹足动物摄入的总能量降低,但可以通过改变能量分配比例的方式维持自身生长^[44]。水体氧含量的增加有助于拓展腹足动物的形态范围,例如北大西洋深海腹足动物的最大尺寸随着溶解氧水平的增加而增加^[45],但并不会促进腹足动物的生长^[44]。在我们的统计结果中,群落演替事件与氧含量水平没有显示出直接关联,奥陶纪早期和中三叠世海洋氧含量水平相对较高也比较稳定(图5(c))。传统认为海洋酸化会不利于钙化动物的壳生长和生理活动^[1],但是近年的研究发现在酸化条件下腹足动物反而会产生增强的壳,生理活动方面受到的负面影响也不显著^[35,46,47]。重建的古海洋 $p\text{CO}_2$ 和pH也未在群落演替的节点处表现出明显的波动(图5(d)),可能暗示海水酸碱

度在腹足类演化中没有扮演关键角色。

索尔森法则(Thorson's rule)指出,热带和亚热带地区软体动物都具有营浮游营养生活的幼体阶段,终身底栖的物种只在高纬度或深海等非常特殊的环境较为常见^[48],温度和表层生产力水平可能是产生这一现象的关键^[49]。现代海洋中,初级生产力很大程度上影响了以腹足动物为代表的软体动物的多样性,生产力较高的中低纬度地区多样性高^[50]。奥陶纪早期浮游生物大量出现,被称为“浮游生物革命”^[51],以疑源类为代表的浮游藻类迅速辐射演化,多样性三倍于寒武纪时期(图5)。同一时期腹足动物演化出多种形态的幼虫壳,大量出现营浮游生活以其他浮游生物为食的远洋幼虫^[52]。浮游幼虫的出现扩大了腹足动物地理分布范围,促进腹足动物的多样化进程^[2],可能是多样性单一的寒武纪型向多样性较高的古生代型类群转变的关键原因。三叠纪以沟鞭藻为代表的远洋浮游藻类兴起并成为中生代海洋的主要浮游生产力类型^[53](图5(e)),这一

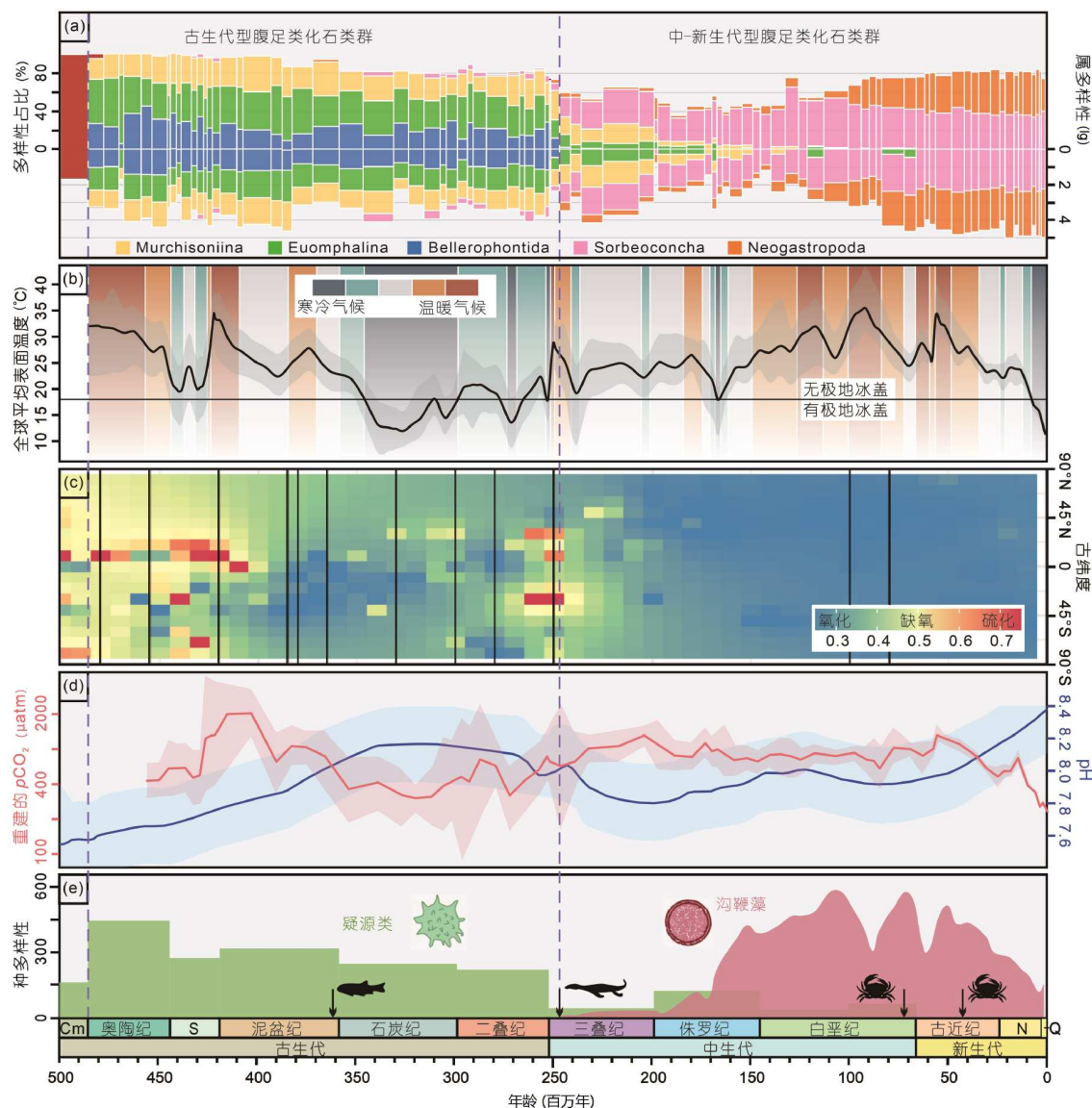


图 5 显生宙腹足动物演化和古海洋环境演变的时间序列. (a) 腹足动物三次演替事件时间与五个主要腹足类化石目多样性变化表现. (b) 显生宙全球平均表面温度曲线, 修改自Judd等人^[16]. (c) 古海洋氧化还原条件时空演变图, 引于Emmings等人^[17]. (d) 重建的古海洋 $p\text{CO}_2$ 和pH, $p\text{CO}_2$ 曲线修改自Judd等人^[16], pH曲线修改自Trower等人^[41]. (e) 显生宙疑源类和沟鞭藻种多样性变化, 疑源类数据引于Servais等人^[18], 沟鞭藻数据引于Stover等人^[42]. Cm, 寒武纪; S, 志留纪; N, 新近纪

Figure 5 Temporal sequences of gastropoda evolution and paleoceanographic environmental changes during the Phanerozoic. (a) Timing of three gastropod turnovers and diversity changes in five major gastropod orders. (b) Global mean surface temperature curve through the Phanerozoic, modified from Judd et al.^[16]. (c) Spatiotemporal evolution of paleocean redox conditions, after Emmings et al.^[17]. (d) Reconstructed paleocean $p\text{CO}_2$ and pH values ($p\text{CO}_2$ curve modified from Judd et al.^[16], pH curve modified from Trower et al.^[41]). (e) Species-level diversity changes in acritarchs and dinoflagellates during the Phanerozoic (acritarch data from Servais et al.^[18], dinoflagellate data from Stover et al.^[42]). Cm, Cambrian; S, Silurian; N, Neogene

时期大部分新生的腹足动物类群都有以浮游生物为食的浮游营养型幼虫阶段^[2,7]. 中生代海洋新质浮游生产力的起源与发展可能对腹足类演化产生了重要影响, 虽然目前发现最早的颗石藻和沟鞭藻化石都在晚三叠世^[54], 现代型腹足类化石类群在中三叠世的出现暗示

这些新质浮游生产者的起源要早于已知的化石记录 10~20 个百万年.

对腹足类化石胎壳的形态统计显示, 从泥盆纪开始, 容易被捕食的松旋型胎壳占比大幅下降, 至三叠纪完全消失^[55]. 防御性更强的紧旋且有强烈壳饰的胎壳

在古生代晚期出现,在三叠纪大量发展并成为主流^[2],具有该类型胎壳的腹足动物几乎全部属于新进腹足类(Caenogastropoda),Sorbeoconcha目是其中的典型代表(图5(c)).海洋中硬食性(食贝类)捕食者起源较早,泥盆纪晚期的盾皮鱼类已经具有硬食性齿^[56].中生代早期硬食性捕食者迅速多样化,早三叠世至中三叠世的鱼龙动物的多个支系独立演化出圆形破壳齿^[57],具有非常特化的扁平状破壳齿的楯齿龙类起源并迅速多样化^[58].

3 结论

本次研究根据整理的显生宙腹足类化石记录,通过Bray-Curtis相似性聚类分析,识别出腹足类化石在早

奥陶世和晚白垩世的两次多样性爆发以及寒武纪型、古生代型和中-新生代型(现代型)三个类群.两次类群演替事件分别发生于寒武纪/奥陶纪之交和中三叠世安尼期,分别以Euomphalina-Murchisoniina-Bellerophonitida组合和Neogastropoda-Sorbeoconcha组合在整体面貌中占据绝对优势地位为标志.在时间划分上与传统的寒武纪型,古生代型和现代型演化动物群一致.中三叠世南盘江盆地可能是古生代腹足类化石物种的保留地.两次演替时间均发生于海水氧含量和酸碱度条件稳定的温暖气候背景下,暗示高温环境可能对腹足类化石辐射演化有重要影响.海洋生产力与捕食压力的演化过程与腹足类类群演替过程耦合,可能是其重要的驱动因素.

致谢 感谢三位匿名审稿人和编辑的宝贵意见.

参考文献

- Torres A F, Wangenstein O S, Renema W, et al. Global species hotspots and COI barcoding cold spots of marine Gastropoda. *Biodivers Conserv*, 2024, 33: 2925–2947
- Nützel A, Smith A. Larval ecology and morphology in fossil gastropods. *Palaeontology*, 2014, 57: 479–503
- Thiele J. Handbuch der Systematischen Weichtierkunde. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1935, 1690
- Bouchet P, Rocroi J P, Hausdorf B, et al. Revised classification, nomenclator and typification of gastropod and Monoplacophoran families. *Malacologia*, 2017, 61: 1–526
- Frýda J, Nützel A, Wagner P. Paleozoic gastropoda. In: Ponder W, Lindberg D, eds. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. Berkeley: University of California Press, 2008. 239–270
- Vermeij G J. The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. *Paleobiology*, 1977, 3: 245–258
- Nützel A. Recovery of gastropods in the Early Triassic. *Comptes Rendus Palevol*, 2005, 4: 501–515
- Dominici S. The revolution of small snails and the early Modern Evolutionary Fauna. *Diversity*, 2025, 17: 120
- Finnegan S, McClain C M, Kosnik M A, et al. Escargots through time: an energetic comparison of marine gastropod assemblages before and after the Mesozoic Marine Revolution. *Paleobiology*, 2011, 37: 252–269
- Hammer Ø, Harper D A T, Ryan P D. *Paleontological Statistics*. Version 4.02. Oslo: Natural History Museum UiO, 2020. 139–145
- Rong J, Huang B. Study of mass extinction over the past thirty years: a synopsis (in Chinese). *Sci Sin-Terrae*, 2014, 44: 377–404 [戎嘉余, 黄冰. 生物大灭绝研究三十年. 中国科学: 地球科学, 2014, 44: 377–404]
- Shen S, Zhang H. What caused the five mass extinctions (in Chinese)? *Chin Sci Bull*, 2017, 62: 1119–1135 [沈树忠, 张华. 什么引起五次生物大灭绝? 科学通报, 2017, 62: 1119–1135]
- Sepkoski Jr. J J. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology*, 1981, 7: 36–53
- Parkhaev P Y, Demidenko Y E. Zooproblematica and Mollusca from the Lower Cambrian Meishucun section (Yunnan, China) and taxonomy and systematics of the Cambrian small shelly fossils of China. *Paleontol J*, 2010, 44: 883–1161
- Parkhaev P Y. The early Cambrian radiation of Mollusca. In: Ponder W, Lindberg D, eds. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. Berkeley: University of California Press, 2008. 33–69
- Judd E J, Tierney J E, Lunt D J, et al. A 485-million-year history of Earth's surface temperature. *Science*, 2024, 385: eadk3705
- Emmings J F, Poulton S W, Walsh J, et al. Pyrite mega-analysis reveals modes of anoxia through geological time. *Sci Adv*, 2022, 8: 1–5
- Servais T, Lehnert O, Li J, et al. The Ordovician Biodiversification: revolution in the oceanic trophic chain. *Lethaia*, 2008, 41: 99–109
- Ling M X, Zhan R B, Wang G X, et al. An extremely brief end Ordovician mass extinction linked to abrupt onset of glaciation. *Solid Earth Sci*, 2019, 4: 190–198

- 20 Rong J, Fang Z. Comparative analysis of the three major palaeozoic mass extinctions and their subsequent recoveries in South China. In: Rong J, Fang Z, eds. Mass Extinction and Recovery-Evidences from the Palaeozoic and Triassic of South China (in Chinese). Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2004. 931–1019 [戎嘉余, 方宗杰. 华南古生代三次大灭绝及其后残存与复苏的分析对比. 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: 中国科学技术大学出版社, 2004. 931–1019]
- 21 Liao W. Biotic recovery from the Late Devonian F-F mass extinction event in China. *Sci China Ser D*, 2002, 45: 380–384 [廖卫华. 中国晚泥盆世 F-F 生物集群灭绝事件及其后的生物复苏研究, 中国科学D辑, 2001, 31: 663–667]
- 22 Song H, Tong J. Mass extinction and survival during the Permian-Triassic Crisis (in Chinese). *J Earth Sci*, 2016, 41: 901–918 [宋海军, 童金南. 二叠纪-三叠纪之交生物大灭绝与残存. 地球科学, 2016, 41: 901–918]
- 23 Lucas S G, Tanner L H. End-Triassic nonmarine biotic events. *J Palaeogeogr*, 2015, 4: 331–348
- 24 Hallam A. How catastrophic was the end-Triassic mass extinction? *Lethaia*, 2002, 35: 147–157
- 25 Chen J, Tong J, Niu Z, et al. Lower-middle Triassic strata in Qingyan, Guizhou Province, South China (in Chinese). *J Earth Sci*, 2010, 35: 51–61 [陈晶, 童金南, 牛志军, 等. 贵州青岩地区早-中三叠世生物地层. 地球科学, 2010, 35: 51–61]
- 26 Friesenbichler E, Hautmann M, Bucher H. The main stage of recovery after the end-Permian mass extinction: taxonomic rediversification and ecologic reorganization of marine level-bottom communities during the Middle Triassic. *PeerJ*, 2021, 9: e11654
- 27 Chen J, Cao M, Stiller F. Preliminary palaeosynecological analyses on the upper Anisian (Middle Triassic) Qingyan fauna (in Chinese). *Acta Palaeontol Sin*, 2021, 40: 112–118 [陈金华, 曹美珍, Stiller F. 中三叠世青岩生物群的群体古生态学初步研究. 古生物学报, 2001, 40: 112–118]
- 28 Yin H, Yochelson E L. Middle Triassic Gastropoda from Qingyan, Guizhou Province, China: 1. Pleurotomariacea and Murchisoniacea. *J Paleontol*, 1983, 57: 162–187
- 29 Yin H, Yochelson E L. Middle Triassic Gastropoda from Qingyan, Guizhou Province, China: 2. Trochacea and Neritacea. *J Paleontol*, 1983, 57: 515–538
- 30 Yin H, Yochelson E L. Middle Triassic Gastropoda from Qingyan, Guizhou Province, China: 3. Euomphalacea and Loxonematacea. *J Paleontol*, 1983, 57: 1098–1127
- 31 Stiller F. Fossilvergesellschaftungen, Paläoökologie und paläosynökologische Entwicklung im Oberen Anisium (Mittlere Trias) von Qingyan, insbesondere Bangtoupou, Provinz Guizhou, Südwestchina. *Münstersche Forsch Geol Paläontol*, 2001. 523
- 32 Song H, Kemp D B, Tian L, et al. Thresholds of temperature change for mass extinctions. *Nat Commun*, 2021, 12: 4694
- 33 Chatzinikolaou E, Grigoriou P, Martini E, et al. Impact of ocean acidification and warming on the feeding behaviour of two gastropod species. *Medit Mar Sci*, 2019, 20: 669–679
- 34 Leung J Y S, Russell B D, Connell S D. Linking energy budget to physiological adaptation: how a calcifying gastropod adjusts or succumbs to ocean acidification and warming. *Sci Total Environ*, 2020, 715: 136939
- 35 Leung J Y S, Russell B D, Coleman M A, et al. Long-term thermal acclimation drives adaptive physiological adjustments of a marine gastropod to reduce sensitivity to climate change. *Sci Total Environ*, 2021, 771: 145208
- 36 Tamburi N E, Seuffert M E, Martín P R. Temperature-induced plasticity in morphology and relative shell weight in the invasive apple snail *Pomacea canaliculata*. *J Therm Biol*, 2018, 74: 331–336
- 37 Albarrán-Mélzer N C, Rangel Ruiz L J, Benítez H A, et al. Can temperature shift morphological changes of invasive species? A morphometric approach on the shells of two tropical freshwater snail species. *Hydrobiologia*, 2020, 847: 151–160
- 38 Taylor J D, Glover E A. Food of giants-field observations on the diet of *Syrinx aruanus* (Linnaeus, 1758) (Turbinellidae) the largest living gastropod. In: Wells F E, Walker D I, Jones D S, eds. The Marine Flora and Fauna of Dampier, Western Australia. Perth: Western Australian Museum, 2003. 217–224
- 39 Jung P. Giant gastropods of the genus *Campanile* from the Caribbean Eocene. *Eclogae Geol Helv*, 1987, 80: 889–896
- 40 de Winter N J, Vellekoop J, Clark A J, et al. The giant marine gastropod *Campanile giganteum* (Lamarck, 1804) as a high-resolution archive of seasonality in the Eocene greenhouse world. *Geochem Geophys Geosyst*, 2020, 21: e2019GC008794
- 41 Trower E J, Smith B P, Koeshidayatullah A I, et al. Marine ooid sizes record Phanerozoic seawater carbonate chemistry. *Geophys Res Lett*, 2022, 49: e2022GL100800
- 42 Stover L E, Brinkhuis H, Damassa S P, et al. Mesozoic-Tertiary dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes. *Palynol Princ Appl*, 1996, 2: 641–750
- 43 Song H, Wu Y, Dai X, et al. Respiratory protein-driven selectivity during the Permian-Triassic mass extinction. *Innovation*, 2024, 5: 100618
- 44 Hoefnagel K N, Verberk W C E P. Long-term and acute effects of temperature and oxygen on metabolism, food intake, growth and heat tolerance in a freshwater gastropod. *J Therm Biol*, 2017, 68: 27–38
- 45 C. M C, M. R. The relationship between dissolved oxygen concentration and maximum size in deep-sea turrid gastropods: an application of quantile regression. *Mar Biol*, 2001, 139: 681–685
- 46 Leung J Y S, Connell S D, Nagelkerken I, et al. Impacts of near-future ocean acidification and warming on the shell mechanical and geochemical

- properties of gastropods from intertidal to subtidal zones. *Environ Sci Technol*, 2017, 51: 12097–12103
- 47 Leung J Y S, Russell B D, Connell S D. Mineralogical plasticity acts as a compensatory mechanism to the impacts of ocean acidification. *Environ Sci Technol*, 2017, 51: 2652–2659
- 48 Tian L, Benton M J. Predicting biotic responses to future climate warming with classic ecogeographic rules. *Curr Biol*, 2020, 30: R744–R749
- 49 Ibáñez C M, Rezende E L, Sepúlveda R D, et al. Thorson’s rule, life-history evolution, and diversification of benthic octopuses (Cephalopoda: octopodoidea). *Evolution*, 2018, 72: 1829–1839
- 50 Rex M A, Crame J A, Stuart C T, et al. Large-scale biogeographic patterns in marine mollusks: a confluence of history and productivity? *Ecology*, 2005, 86: 2288–2297
- 51 Servais T, Perrier V, Danelian T, et al. The onset of the ‘Ordovician Plankton Revolution’ in the late Cambrian. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2016, 458: 12–28
- 52 Nützel A, Lehnert O, Frýda J. Origin of planktotrophy—evidence from early molluscs. *Evol Dev*, 2006, 8: 325–330
- 53 Xie S, Jiao N, Luo G, et al. Evolution of biotic carbon pumps in Earth history: microbial roles as a carbon sink in oceans (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2022, 67: 1715–1726 [谢树成, 焦念志, 罗根明, 等. 海洋生物碳泵的地质演化: 微生物的碳汇作用. 科学通报, 2022, 67: 1715–1726]
- 54 Jia E, Song H, Lei Y, et al. Paleozoic-Mesozoic turnover of marine biological pump and Mesozoic plankton revolution (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2022, 67: 1660–1676 [贾恩豪, 宋海军, 雷勇, 等. 古生代-中生代之交海洋生物泵演变与浮游革命. 科学通报, 2022, 67: 1660–1676]
- 55 Nützel A, Frýda J. Paleozoic plankton revolution: evidence from early gastropod ontogeny. *Geology*, 2003, 31: 829
- 56 Darras L P G. The evolution and macroecological consequences of grazing and shell-crushing in fishes. Doctor Dissertation. Leicester: University of Leicester, 2012
- 57 Huang J, Motani R, Jiang D, et al. Repeated evolution of durophagy during ichthyosaur radiation after mass extinction indicated by hidden dentition. *Sci Rep*, 2020, 10: 7798
- 58 Crofts S B, Neenan J M, Scheyer T M, et al. Tooth occlusal morphology in the durophagous marine reptiles, Placodontia (Reptilia: Sauropterygia). *Paleobiology*, 2017, 43: 114–128

补充材料

表S1 显生宙34目腹足类化石属级多样性统计表

本文以上补充材料见网络版csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “显生宙腹足类多样性演变与类群演替”

Phanerozoic diversity and faunal evolution of gastropods

Xin Sun^{1,2}, Li Tian^{1*}, Haijun Song¹ & Jinnan Tong¹¹ State Key Laboratory of Geomicrobiology and Environmental Changes, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China² CAS Key Laboratory of Tropical Marine Bio-Resources and Ecology, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China* Corresponding author, E-mail: tianlibgeg@cug.edu.cn

Gastropods are one of the most thriving benthic groups in modern oceans and have played a central role in paleo-marine ecosystems of the Phanerozoic. The shell morphology of modern-type gastropods differs markedly from that of their geological predecessors, and has been used as core evidence for the “Mesozoic Marine Revolution” and the “Late Paleozoic Marine Productivity Transformation” scenarios. However, the classification and evolutionary timeline of Phanerozoic gastropod faunas have not yet quantitatively constrained with robust data support, and the timing and dynamic of the rise of modern-type fauna have been heavily debated in past decades. In this study we compiled a dataset with over 134,037 records of gastropod fossils (4,008 genera of 475 families, belonging to 34 orders). Following mean-standard deviation normalization of the basic genus-level diversity data, the unweighted pair group method with arithmetic mean based on Bray-Curtis similarity is employed to cluster gastropod fossil faunas while the time interval was binned by period and age. The results indicate that Phanerozoic gastropod genus-level diversity exhibits an overall trend of continuous increase, with two significant diversity expansion events occurring in the Early Ordovician and the Late Cretaceous. From the Late Cretaceous, diversity shows explosive growth, far exceeding levels of the Paleozoic to middle Mesozoic stages. All the gastropod assemblages can be clearly divided into three distinct fossil faunas, i.e. the Cambrian-type (67 genera of the possible stem gastropoda, Helcionellida), Paleozoic-type (characterized by the rise and dominances of Euomphalina, Murchisoniina and Bellerophonitida), and Meso-Cenozoic-type (Modern-type, featured by fast radiation of Sorbeoconcha and Neogastropoda) by using a clustering distance of 0.5 as a quantitative criterion. The transitions between these three faunas occurred at the Cambrian/Ordovician boundary (ca. 485 million years ago) and in the Middle Triassic (ca. 240 million years ago), respectively, not fully aligning with major mass extinction events (the so called “big-five” mass extinctions) and the rise of modern type fauna was significantly preceding the classic timings of “Mesozoic Marine Revolution” in Late Triassic to Early Jurassic. Comprehensive paleoenvironmental parameters such as temperature, oxygen levels, and pH of secular scale, as well as ecological data including marine productivity and the evolution of durophagy are correlated with the presented gastropod faunal changing pattern to figure out the abiotic and biotic dynamics of gastropod evolution. The results show that faunal turnovers occurred under warm climate with relatively stable oceanic oxygen levels and pH, while the modern analogues (tropical gigantism and Thorson’s rule) confirm that temperate water-mass with high productivity in tropical oceans elevated the size and ecological plasticity. The Middle Triassic emerges as a critical period for the evolution of gastropods towards modern-type forms, coinciding with the recovery of marine productivity after the Permo-Triassic mass extinction and the diversification of shell-crushing predators. Since the developments of new pelagic producers in the Mesozoic oceans accompanied with the rapid diversification of durophagy predators, co-occurred with the Paleozoic-Mesozoic (modern) faunal transition, highlighting the key role of ecological factors in the origin of Modern-type gastropod fauna. In addition, during the Middle Triassic, gastropods at the global scale had already evolved to be the Modern-type fauna, whilst the gastropod assemblage of Qingyan biota in the Nanpanjiang Basin retained a typical Paleozoic-type faunal composition feature, serving as an important refugium for relict Paleozoic gastropod species.

Mollusca, modern-type ecosystems, Mesozoic Marine Revolution, mass extinction, greenhouse climatedoi: [10.1360/CSB-2025-5332](https://doi.org/10.1360/CSB-2025-5332)