

黔南地区晚石炭世 *Tubiphytes* 古生态学研究*杜宁峰¹ 巩恩普¹ 苑鼎成¹ 张永利¹ 赖冠明¹ 黄文韬²

1 东北大学资源与土木工程学院, 辽宁沈阳 110819

2 中国地质调查局发展研究中心, 北京 100037

摘要 *Tubiphytes* 是一类分布范围广、延续时间长的争议性生物类群, 被广泛记录于晚古生代至中生代的礁相地层中, 具有重要的古生态学价值。贵州省晚宾夕法尼亚世地层中 *Tubiphytes* 产出丰富, 黔南猴场地区格舍尔期地层中发育有 *Tubiphytes* 主导建造的生物礁, 为开展 *Tubiphytes* 的古生态研究提供了良好的研究对象。古生物学分析表明, 晚石炭世 *Tubiphytes obscurus obscurus* Maslov 为研究区生物的主要属种, 是粘结有孔虫和微生物的集合体。定量分析表明, 在研究区的 *Tubiphytes* 礁中, 单体状的 *Tubiphytes* 与 *Archaeolithoporella* 和群体珊瑚 *Ivanovia cf. manchurica* 存在共生关系, 团块状的 *Tubiphytes* 与群体珊瑚 *Ivanovia cf. manchurica* 及叶状藻类等生物存在竞争关系。*Tubiphytes* 与 *Archaeolithoporella* 组成微结壳群落, 而微结壳群落及其多期次胶结物共同构成了生物礁的微格架单元, 主导了研究区 *Tubiphytes* 礁体的建造, 而这种以 *Tubiphytes* 为主导的微结壳群落建造的礁体在缺乏后生动物的环境中反复出现, 是晚石炭世古特提斯洋生物礁系统的重要组成部分。

关键词 *Tubiphytes* 古生态学 生物礁 石炭纪 贵州

第一作者简介 杜宁峰, 男, 2001 年生, 博士研究生, 地质资源与地质工程专业。E-mail: ningfeng_du@163.com。

通讯作者简介 张永利, 男, 1980 年生, 副教授, 长期从事晚古生代生物礁研究。E-mail: zhangyongli@mail.neu.edu.cn。

中图分类号: P52; Q911.5 文献标志码: A

Palaeoecological study of *Tubiphytes* from the Late Carboniferous in southern Guizhou Province, ChinaDU Ningfeng¹ GONG Enpu¹ YUAN Dingcheng¹ ZHANG Yongli¹ LAI Guanming¹ HUANG Wentao²

1 NEU School of Resources and Civil Engineering, Shenyang 110819, China

2 CGS Development and Research Center, Beijing 100037, China

Abstract *Tubiphytes* is a taxonomically enigmatic organism with a broad geographic distribution and an extensive stratigraphic range, documented widely in reef facies from the Late Paleozoic to the Mesozoic, making its study of significant paleoecological importance. Abundant *Tubiphytes* fossils have been found in the Late Pennsylvanian strata of Guizhou Province, South China. Specifically, *Tubiphytes*-dominated bioherms are well-developed in the Gzhelian strata of the Houchang area, southern Guizhou,

谨以此文纪念冯增昭先生 100 周年诞辰。

* 国家自然科学基金项目(编号: 42272008)和国家自然科学基金青年科学基金项目(编号: 42202110)资助。[Co-funded by the National Natural Science Foundation of China (No. 42272008) and the Young Scientists Fund of the National Natural Science Foundation of China (No. 42202110)]

收稿日期: 2025-12-18 改回日期: 2026-01-27

providing an excellent research object for investigating the palaeoecology of this enigmatic taxon. Palaeontological analyses indicate that *Tubiphytes obscurus obscurus* Maslov is the dominant species in the study area, and its microstructure and paleobiological characteristics indicates that this taxon functioned as an aggregate binder and encruster, involving symbiotic associations among foraminifera and microbial communities. Quantitative analyses show that in the *Tubiphytes* reefs of the study area, solitary *Tubiphytes* exhibit a symbiotic relationship with *Archaeolithoporella* and the colonial coral *Ivanovia* cf. *manchurica*, while massive *Tubiphytes* compete with organisms such as the colonial coral *Ivanovia* cf. *manchurica* and phylloid algae. Furthermore, *Tubiphytes* forms micro-encrusting communities with *Archaeolithoporella*, and—combined with successive generations of marine cement—contributes critically to the development of the reef's microframework, thereby assuming a primary role in reef construction. These *Tubiphytes* - dominated micro-encrusting communities repeatedly formed reefs in environments lacking metazoans and constitute a key component of the expansive reef systems that flourished along the Paleo-Tethyan margin.

Key words *Tubiphytes*, palaeoecology, reef, Carboniferous, Guizhou Province

About the first author DU Ningfeng, born in 2001, a Ph.D. candidate, majors in geological resources and geological engineering. E-mail: ningfeng_du@163.com.

About the corresponding author ZHANG Yongli, born in 1980, an associate professor, is engaged in research on Late Paleozoic reef. E-mail: zhangyongli@mail.neu.edu.cn.

Tubiphytes 是一类尚未确定亲缘关系的生物, 广泛存在于石炭纪到白垩纪生物礁中 (Senowbari-Daryan, 2013)。在晚古生代, 其作为主要的造礁生物, 依附于生物礁内的骨架生物上, 通过结壳、粘结等活动来稳定礁格架 (Haig *et al.*, 2017)。在一些缺乏后生动物的环境中, 包含 *Tubiphytes* 在内的一些微结壳群落中的生物甚至承担起建造格架的功能 (Riding and Li, 1992)。自 1956 年发现 *Tubiphytes* 以来就一直对其亲缘关系进行研究, 建立了 Tubiphytidae 科, 系统分类基于形态学特征已初步确立 (Popa *et al.*, 2014), 但古生态学特征与生存环境仍有待深入探讨。除形态学外, 通过古生物特征、群落古生态及环境分析进一步验证 *Tubiphytes* 的亲缘关系, 是完善该类群研究的关键。

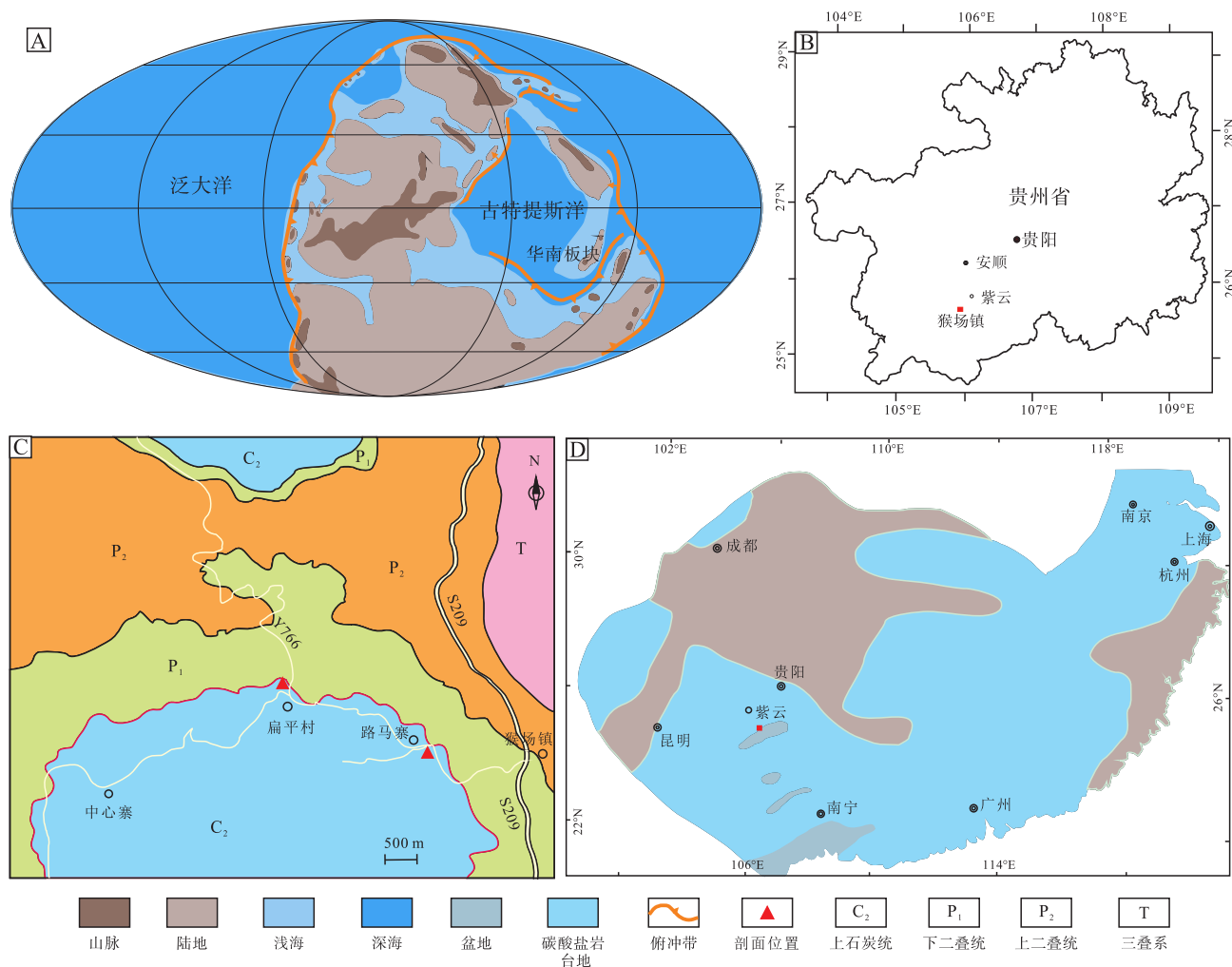
已有报道显示, *Tubiphytes* 在二叠纪出现的频率较多, 但参与建造礁体却并不常见 (Kuznetsov *et al.*, 2020)。仅有的研究表明, *Tubiphytes* 在二叠纪通常是以点礁或者生物丘的形式存在 (Wang *et al.*, 2013), 与钙质微生物的关系更为密切, 呈现出随着钙质微生物的繁盛而大量发育的特征 (Yao *et al.*, 2022)。

贵州省南部晚宾西法尼亚亚纪发育由 *Tubiphytes* 为主要建造生物的生物礁, 代表了晚石炭世一种特殊的生态系统 (Zhang *et al.*, 2024)。该生

物礁的造礁组分主要由群体四射珊瑚 *Ivanovia* cf. *manchurica*、钙质微生物、*Tubiphytes* 和大量的胶结物组成。钙质微生物与 *Tubiphytes* 关系密切, 共同组成了礁内的微结壳群落并在礁体中大量发育。微结壳群落与大量的胶结物一起形成了微格架, 这种微格架在礁体生长过程中具有重要的作用, 在石炭纪—侏罗纪与 *Tubiphytes* 有关的生物建造中频繁出现。本研究在将黔南地区晚石炭世礁相微结壳群落中的 *Tubiphytes* 与研究区以独立个体存在的 *Tubiphytes* 进行对比的基础上, 结合全球石炭纪—侏罗纪与 *Tubiphytes* 有关礁体的礁格架特征及古生态学特征, 分析 *Tubiphytes* 的古生态学特征。

1 地质背景

新元古代早期, 扬子板块与华夏板块拼合形成华南板块。泥盆纪中期至三叠纪中期, 华南板块大部分区域为浅海环境 (冯增昭等, 1999; Wang *et al.*, 2019)。特别是在石炭纪和二叠纪早期, 华南板块位于古特提斯洋的赤道区域 (图 1-A) (冯增昭等, 1999; Huang *et al.*, 2019), 在扬子块体大陆边缘的滇黔桂盆地内发育多个小型浅水碳酸盐岩台地, 包括西南台地、中南台地、扬子台地、龙门山台地和西部的云南台地 (贵州地质调查局, 1987; 常洪伦等, 2009)。



A—华南板块晚石炭世古地理位置 (据 Kiessling *et al.*, 1999; 有修改); B—贵州紫云猴场镇地理位置; C—贵州紫云猴场镇地质图 (据贵州地质调查局, 1987; 有修改); D—华南板块晚石炭世岩相古地理 (据冯增昭等, 1999; 有修改)

图 1 黔南地区晚石炭世地质背景

Fig. 1 Geologic background of the Late Carboniferous in southern Guizhou Province

研究区位于贵州省紫云苗族布依族自治县猴场镇, 其中生物碎屑沉积中的 *Tubiphytes* 取自于猴场镇以西 2 km 处的路马寨岩石露头, 礁相环境中的 *Tubiphytes* 取自于路马寨以西 2 km 处的 *Tubiphytes* 礁(图 1-B, 1-C)。石炭纪一二叠纪, 研究区位于西南台地边缘的罗甸盆地边缘, 地层中碳酸盐岩出露较多, 多为浅灰色中厚层—厚层灰岩, 代表一套陆表浅海相沉积(图 1-D) (冯增昭等, 1999; 巩恩普等, 2003)。在该时期, 猴场地区发育有大量的微生物礁、叶状藻礁和珊瑚礁, 表明该地区在晚石炭世为高生物多样性的浅海环境 (巩恩普等, 2003, 2007; 张永利等, 2007; 关长庆等, 2010; Zhang *et al.*, 2024; Du *et al.*, 2026)。 *Triticites* 和

Quasifusulina 是研究区 *Tubiphytes* 礁基底及覆盖层中的常见蠕类有孔虫, 可对应 *Triticites* 带, 表明其形成时代为格舍尔期 (Zhang *et al.*, 2024)。

2 定义、样品及研究方法

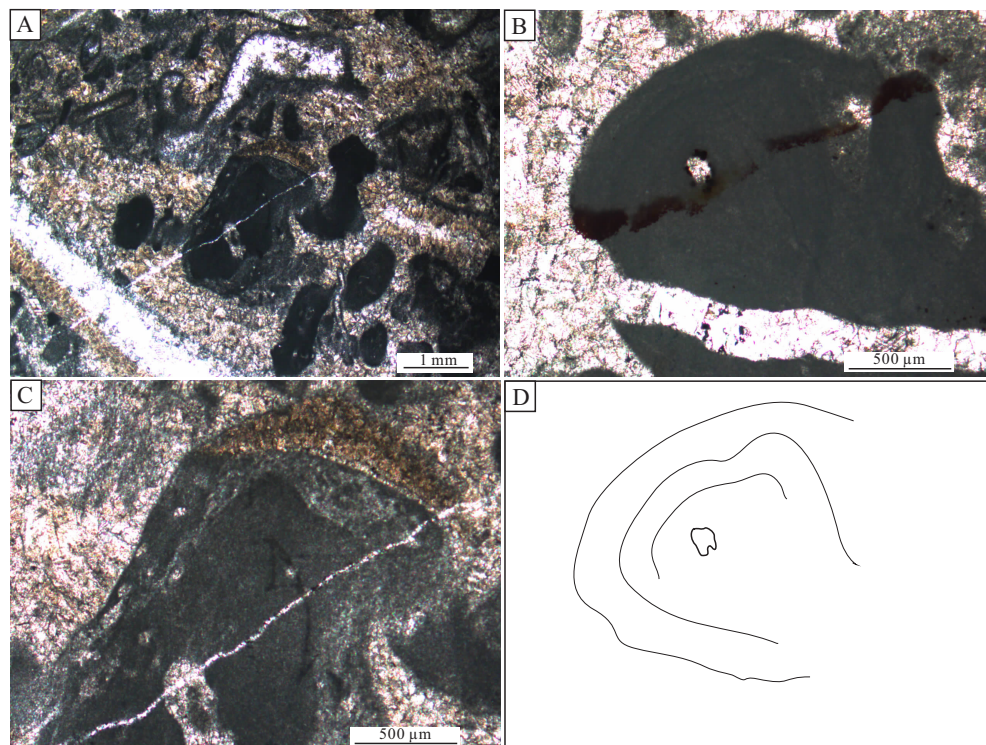
Tubiphytes 曾被归类为多种生物类型, 如蓝细菌、有孔虫、水螅、海绵、红藻。其中, Riding (1993) 认为其更有可能为一种海绵; Flügel 和 Senowbari-Daryan (2001) 则认为其更可能是一类聚合体, 并通过扫描电镜分析了 *Tubiphytes* 的矿物组成及其矿物颗粒粒度变化; Kuznetsov 等 (2020) 通过扫描电镜和电子探针数据分析认为组成 *Tubiphytes* 的某些矿物颗粒可能是微生物诱导的结果;

关长庆等(2010)对研究区 *Tubiphytes* 的形态及造礁功能进行研究后认为,其可能是一类蓝细菌和黏结有孔虫的聚合体。一直以来, *Tubiphytes* 的亲缘性是其研究的重点,以往的研究侧重于依据形态和结构特征来划分其物种(Flügel, 1981); *Tubiphytes* 最开始被描述为一种藻类; Rauser-Chernousova (1950)将其命名为 *Shamovella*; Maslov (1956)提出了现今的命名 *Tubiphytes*, 并认为其是一种附生藻类。鉴于有关 *Tubiphytes* 的报道记录得更为清晰,且被更为广泛地使用,笔者在文本研究中使用“*Tubiphytes*”一词。

Tubiphytes 在研究区分布较广泛,形态各异,露头上常呈小型白色的弯曲细管,光面呈白色类似瓷质的细管,镜下则显示其是由一个或几个被亮晶胶结物充填的内腔和外部呈纹层状或似网状包裹内腔的泥晶纹层组成的不规则体。研究区的 *Tubiphytes* 具有 2 种形态特征:一种个体较小,内腔通常单独出现,很少具有较长的延伸,且每个 *Tubiphytes* 常只出现 1 个内腔;纹层呈粗糙的网格状(图 2-A, 2-B),值得注意的是,分层的原因似乎是每当出现一个新的个体时,新层就会覆盖在前一

个或几个旧的分层上,并且新层的内腔也会增多(图 2-C, 2-D)。另一种则个体较大,内腔拥有较长的延伸,有些内腔长度达 1 cm,但并不是呈现一条直线,而是具有多个分段(图 3);泥晶纹层与叠层石的纹层明显类似,称为微细钙质层(Senowbari-Daryan, 2013);纹层完全包绕内腔,且随着纹层分布的密集程度增加, *Tubiphytes* 通常显示出内部颜色较深、外部颜色较浅的特征。后一种 *Tubiphytes* 似乎不是单一的个体,而是多个个体形成的集合体,每个浅色部分通常包含多个深色部分,纹层也形成了类似叠层石的分叉结构。Senowbari-Daryan (2013)对 *Tubiphytes* 及其类似生物的系统分类进行了详细的总结,在 *Tubiphytidae* 中共划分出 9 个属,并将 *Tubiphytes* 分为 10 个形态种。本研究中所介绍的第 1 种 *Tubiphytes* 具有 *Tubiphytes obscurus obscurus* Maslov 的明显特征,第 2 种与 Rigby 记录的 *Nigriporellidae* 更为相似,被 Senowbari-Daryan (2013)划归为 *Tubiphytes* Maslov。

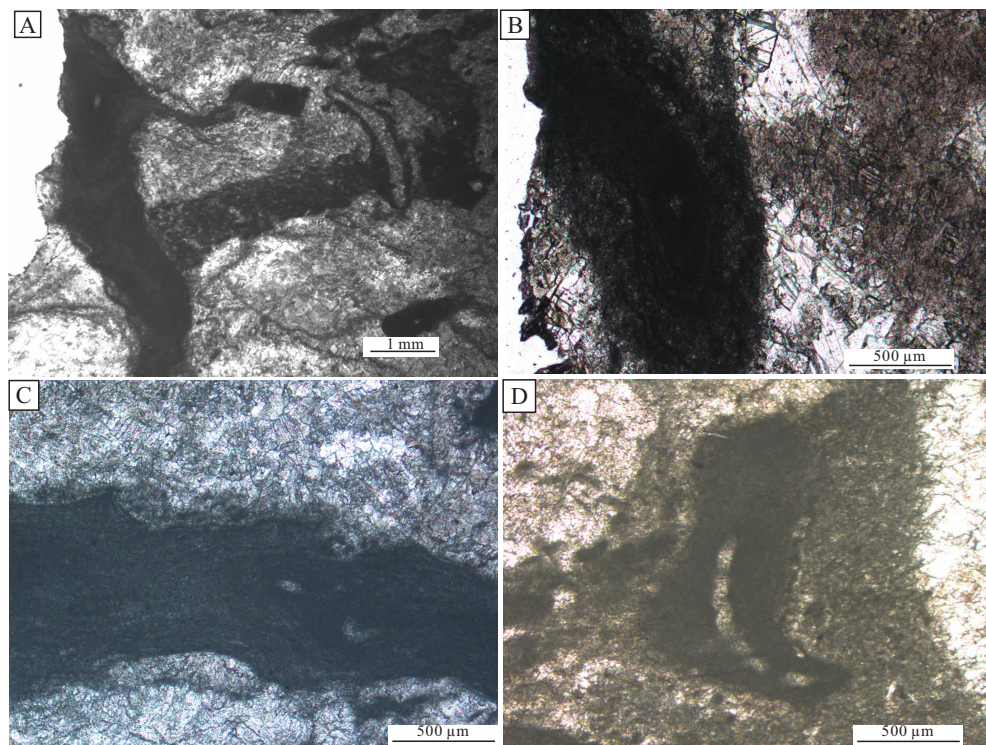
本研究选取了扁平村附近以 *Tubiphytes* 搭建格架的典型生物礁和同时期路马寨附近生物碎屑沉积物中的 *Tubiphytes* 进行分析。为了对比礁相环境和



A—呈层状生长的 *Tubiphytes*; B—具有内部结构的 *Tubiphytes*; C—纹层; D—*Tubiphytes* 生长示意图

图 2 黔南地区晚石炭世第 1 类 *Tubiphytes* 特征

Fig. 2 Characteristics of the first type of *Tubiphytes* of the Late Carboniferous in southern Guizhou Province



A—呈层状生长的 *Tubiphytes*；B—没有内部结构的 *Tubiphytes*；C—纹层；D—连续的内部管

图 3 黔南地区晚石炭世第 2 类 *Tubiphytes* 特征

Fig. 3 Characteristics of the second type of *Tubiphytes* of the Late Carboniferous in southern Guizhou Province

正常海洋沉积中的 *Tubiphytes* 差异，笔者对礁剖面和路马寨剖面进行了详细的测量，详细记录了其岩石学特征、沉积构造、层厚和组成。共收集了约 80 个代表性样品制备抛光板和薄片，根据 Aretz 和 Herbig (2003) 的定量分析方法，依据丰度大小对薄片中的颗粒进行定量分析，并对基质进行半定量分析。

3 结果

3.1 生物碎屑沉积中 *Tubiphytes* 特征

路马寨剖面是一个连续的露头，厚约 272 m，涵盖了从莫斯科期到格舍尔期的一套浅海相沉积。*Tubiphytes* 最早出现于莫斯科期早期，在卡西莫夫期晚期到格舍尔期早期出现频率更高。路马寨剖面的中段大致对应卡西莫夫期晚期，产出厚约 35 m 的生物碎屑层，而生物碎屑层可进一步划分为以腕足类为主的粗粒碎屑层以及以叶状藻为主的障积岩层。*Tubiphytes* 多分布在粗粒碎屑岩的周围，呈单体或者多个单体聚集的形式，通常依附于大个体腕足类的外壁上。粗粒碎屑层内 *Tubiphytes* 通常表现

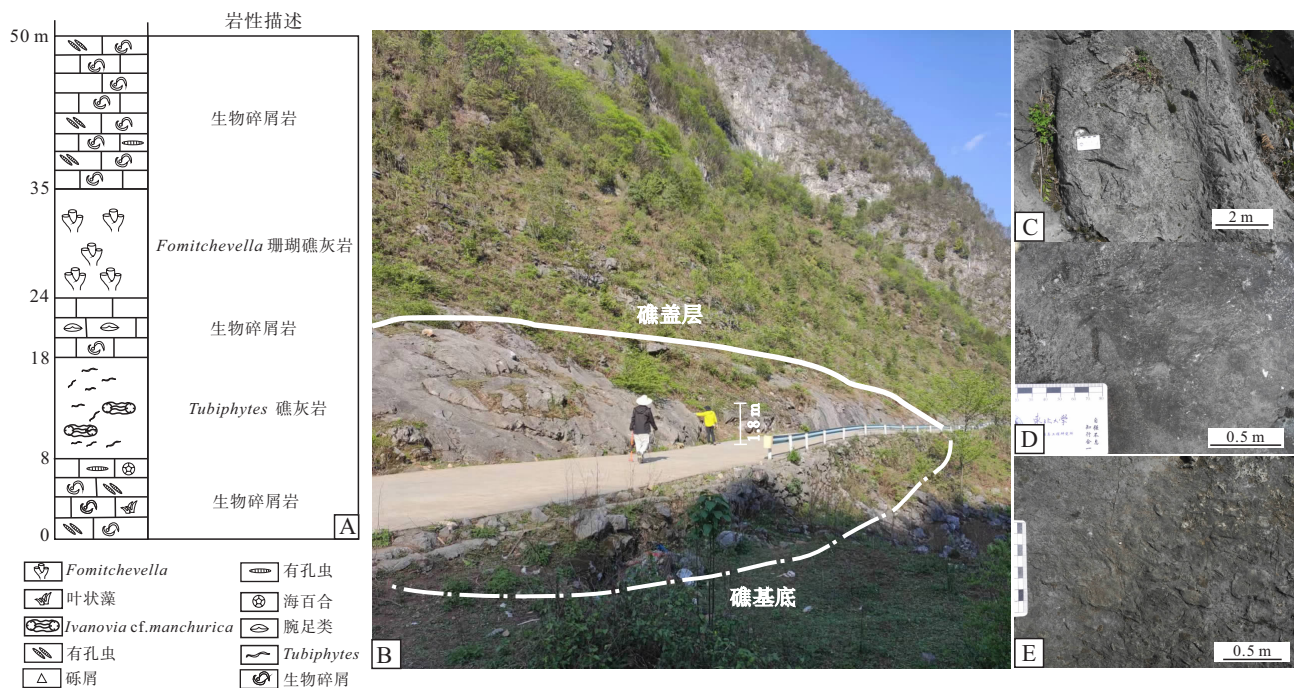
为：在大颗粒生物碎屑周围较为富集，个体较大；在小颗粒个体周围较少，化石更为细小。随着生物碎屑含量增加和泥晶颗粒增多，*Tubiphytes* 含量增加，与海百合数量呈正相关，与保存完好的叶状藻和灰泥含量呈负相关。大个体的 *Tubiphytes* 之间具有一定的空间充填胶结物，而小个体或 *Tubiphytes* 碎块间胶结物含量较少。在以叶状藻为主的障积岩层中，*Tubiphytes* 几乎不会出现。

3.2 *Tubiphytes* 礁特征

本研究涉及的 *Tubiphytes* 礁厚 5 m，横向延伸约 20 m，呈透镜状(图 4-A, 4-B)。主要造礁生物为 *Tubiphytes* 和群体四射珊瑚 *Ivanovia* cf. *manchurica*，附礁生物以钙质微生物和苔藓虫为主。生物礁内的空隙被大量同沉积海洋胶结物充填。

3.2.1 礁基底

礁基底主要由生物碎屑岩组成，富含蠕类、有孔虫、棘皮动物以及藻类生物碎片。腕足类、*Tubiphytes*、苔藓虫、腹足动物和叶状藻碎片为次要生物组分。此外，礁基底常见似球粒、包粒、泥晶球粒以及颗粒集合体。颗粒间空隙被纤维状、晶簇状



A—*Tubiphytes* 礁地层图；B—*Tubiphytes* 礁；C—礁基底；D—礁核；E—礁盖层

图 4 黔南地区晚石炭世 *Tubiphytes* 礁特征

Fig. 4 Characteristics of the *Tubiphytes* reef of the Late Carboniferous in southern Guizhou Province

和板粒状胶结物所充填。基底中的 *Tubiphytes* 分布特征与路马寨剖面相似，大个体的 *Tubiphytes* 分布在大颗粒生物碎屑的周围，而小个体更多地存在于小颗粒生物碎屑中(图 4-C)。

3.2.2 礁核

礁核部分的生物组分主要由群体四射珊瑚 *Ivanovia cf. manchurica*、*Tubiphytes* 和 *Archaeolithoporella* 组成。依据生物成分可以分为上、下 2 个部分，其中下部多以群体四射珊瑚 *Ivanovia cf. manchurica* 为主，上部则以聚集分布的 *Tubiphytes* 团块为主。Zhang 等 (2024) 依据生物组分和矿物成分将其划分为珊瑚格架岩、*Tubiphytes* 粘结岩、*Tubiphytes*-微生物胶结物岩、微生物粘结岩和胶结岩。详细的野外观察表明，珊瑚格架岩、*Tubiphytes* 粘结岩是礁核下部的重要成分，而 *Tubiphytes*-微生物胶结物岩、微生物粘结岩和胶结岩是礁核上部的重要成分(图 4-D)。

Ivanovia cf. manchurica 是四射珊瑚伊凡诺夫珊瑚属的一种，具有较强的定殖生长能力，能够定殖在由腕足类、海百合、蠕等生物组成的生物碎屑滩上(关长庆等，2006)。在 *Tubiphytes* 礁核部分，*Ivanovia cf. manchurica* 表现为覆盖蔓延的生长形

式，横向延展可达 0.5~1 m，厚度为 5~10 cm，多呈条带状覆盖于不规则基底之上，而该基底多为泥晶颗粒生物灰岩，通常是由 *Tubiphytes* 与其他生物碎屑组成。*Ivanovia cf. manchurica* 是礁核下部重要的生物组成部分，呈现出珊瑚格架岩-*Tubiphytes* 粘结岩的互层生长形式。*Tubiphytes* 粘结岩主要由 *Tubiphytes* 和一些生物泥粒组成，*Tubiphytes* 占比较大，其他生物化石含量较少，多出现在珊瑚格架岩的周围，或者形成硬质的基底以提供珊瑚生长的空间和依附地。

Archaeolithoporella 是一类重要的结壳生物，由暗色泥晶纹层与透明亮晶胶结物层交替生长而成(Flügel, 1981)。在本次研究中，*Archaeolithoporella* 与 *Tubiphytes* 的出现具有一定的同时性，主要分布在礁核的上部。在礁内 *Archaeolithoporella* 与 *Tubiphytes* 关系密切，形成 *Tubiphytes*-*Archaeolithoporella* 胶结岩，也能包覆 *Tubiphytes* 团块形成微生物粘结岩和胶结岩。*Tubiphytes* 与 *Archaeolithoporella* 既可以作为沉积物的粘结者和稳定者，也可以作为生物礁格架的建造者。

礁内 *Tubiphytes* 数量较多且保存较为完整，根据其分布形式分为 3 类：与珊瑚伴生的 *Tubiphytes*，

形成格架的 *Tubiphytes* 以及零散分布的 *Tubiphytes*。(1) 与珊瑚伴生的 *Tubiphytes*, 常以生物碎屑形式产出, 个体破碎且大小不一, 多附着或堆积于珊瑚骨架周缘; 该类群的生物结壳现象较少, 常以多个个体相互接触的集合体形式存在; 此外, 其颗粒边缘普遍发育纤维状胶结物(图 3-A, 3-B)。(2) 形成格架的 *Tubiphytes*, 表现为 *Tubiphyte* 个体互相接触、搭建形成团块, 而这些团块构成了礁体的基础格架; 镜下观察发现, *Tubiphytes* 个体间存在明显的纤维状和葡萄状胶结物, 互相搭建的 *Tubiphytes* 个体保存完整, 网格状构造清晰可见, 网格状丝状体内夹杂小型亮晶胶结物充填的小孔洞; *Tubiphytes* 个体间充填葡萄状胶结物, 间距大小相近, 纤维状胶结物垂直于 *Tubiphytes* 个体生长; 部分区域 *Tubiphytes* 与 *Archaeolithoporella* 常呈层状或穹隆泡状共同出现, 层间常被葡萄状胶结物充填, *Tubiphytes*-*Archaeolithoporella* 生物层与胶结物层常交替出现, 覆盖在 *Tubiphytes* 团块上。(3) 零散分布的 *Tubiphytes*, 个体较为完整, 形态复杂; 相较于聚集、互相搭建的 *Tubiphytes*, 该类 *Tubiphytes* 多表现出与其他生物共存的特征, 常被微生物丝状体附着、缠绕, 胶结物含量较少。

3.2.3 礁盖层

礁体盖层主要由生物碎屑和砾屑岩组成。生物碎屑种类多样, 分选性差, 大小不一, 包括蠕类、有孔虫类、腕足类、腹足类、棘皮类、叶状藻类和 *Tubiphytes*, 其中腕足类个体较大、数量丰富、最大直径可达 7 cm。砾屑岩出现在大个体的腕足类碎屑之间, 砾屑呈灰白色, 分选较差, 具有一定的棱角。生物碎屑岩中生物含量较高, 胶结物少, *Tubiphytes* 含量较低, 多以个体形式出现(图 4-E)。

3.3 黔南 *Tubiphytes* 礁的生物组成及生物关系

Tubiphytes 礁内生物属种较少, 仅发育 *Tubiphytes*、群体四射珊瑚 *Ivanovia* cf. *manchurica*、*Archaeolithoporella*、*Girvanella*、叶状藻、腕足类、有孔虫、蠕、苔藓虫、海百合(图 5)。群落内, *Tubiphytes* 与钙质微生物占据生物成分的大部分, 是该礁体的优势类群, 各占礁体生物成分的 30%。叶状藻以生物碎屑形式存在, 推测其由水流带入, 仅

占 5%。海百合主要生长于礁内空间较开阔处, 仅发育几处聚集体, 分布在礁体中下部, 其中茎部多由外源碎屑组成, 占 5%。苔藓虫具有原位生长的特征, 常被 *Tubiphytes* 包裹, 个体保存较完整, 占 5%。蠕与有孔虫在礁内普遍分布, 虽个体较小但形态完整, 呈现一定原位生长特征, 小型个体常被 *Tubiphytes* 和丝状体缠绕、粘结, 共占 5%。腕足类和腹足类也是礁内的生物成员, 受礁体营养条件限制, 腕足类个体较小, 两者分别占礁内生物成分的 3%。群体四射珊瑚 *Ivanovia* cf. *manchurica* 是礁内重要的生物组分, 分布于礁体中下部, 约占 14%。

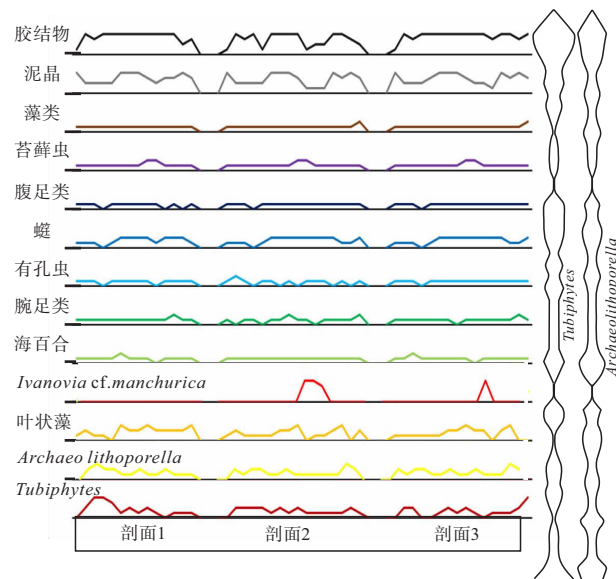


图 5 黔南地区晚石炭世 *Tubiphytes* 礁组分定量分析

Fig. 5 Components quantitative analysis of the Late Carboniferous *Tubiphytes* reef in southern Guizhou Province

3.4 沉积环境及礁体建造过程

Tubiphytes 礁基底存在较多的绿藻、叶状藻和 *Tubiphytes*, 指示礁基底为正常的开放海洋环境(巩恩普等, 2003, 2007)。苔藓虫、腕足类、腹足类和棘皮动物的存在, 说明水体氧气充足、盐度正常 (Senowbari-Daryan *et al.*, 2011)。礁基底中破碎的叶状藻和分选不好的腕足类碎屑表明, 该环境中水体动能较高。

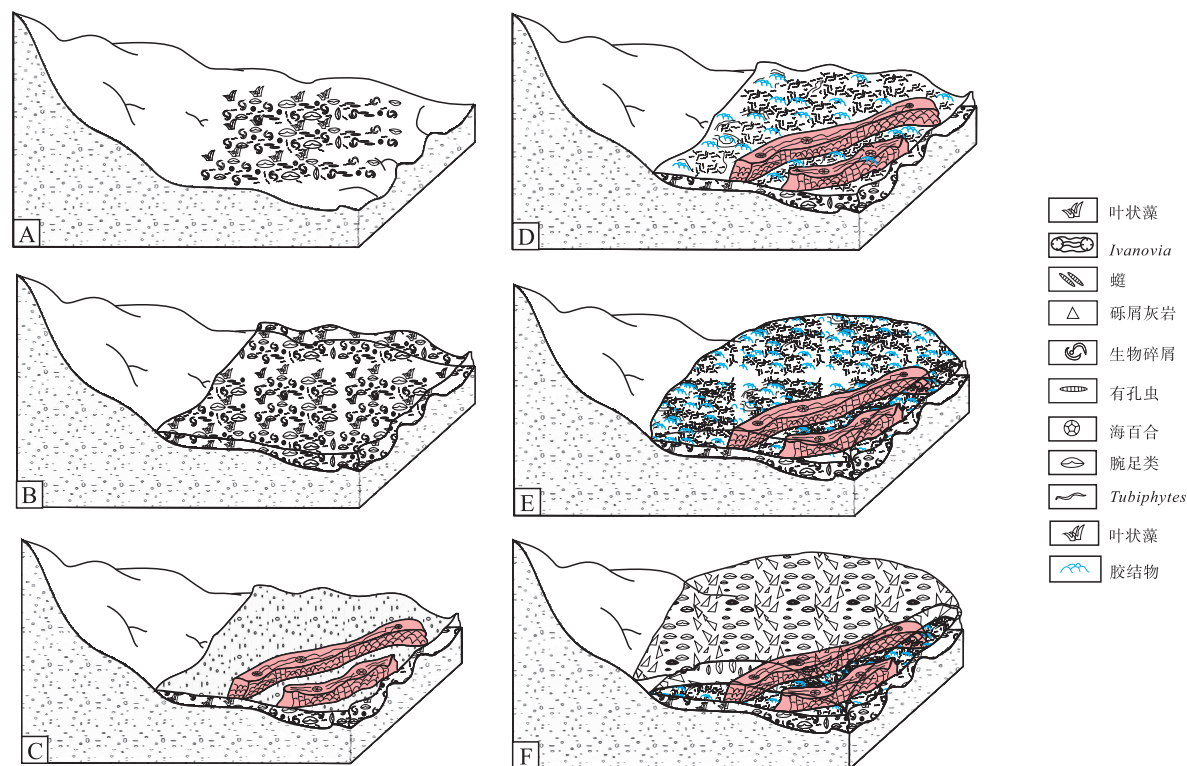
Tubiphytes 礁核中丰富的同沉积胶结物的存在, 说明水循环良好、水动力条件充足, 灰泥被水流带走, 并未与较大颗粒的生物碎屑共同沉积, 表明该时期的水体较为清澈。相较于研究区的其他类型生物礁生长区域, 更为清澈的水体环境和更少量的沉

积物可能是 *Tubiphytes* 礁体建造的先决条件。此外,条带状群体珊瑚 *Ivanovia* cf. *manchurica* 在浅海区域的潮间带环境中较为常见,其生活在透光带内温暖清澈的海洋环境中(关长庆等,2006)。礁核缺少叶状藻,也说明了礁体的生长环境与叶状藻普遍生长的浪基面以下的环境不同,*Tubiphytes* 礁可能是在浪基面以上的浅水高能沉积环境中形成的。

Tubiphytes 礁盖层含有大量的大个体生物碎屑和砾屑颗粒,分选性差,棱角鲜明,表明碎屑成分基本是原位或者近原位沉积。苔藓虫、腕足类、有孔虫等含量较高,而其生存需要含氧量充足、盐度正常的水体条件,故指示了一个开放的海洋沉积环境。

根据基底、礁核、盖层的特征,推测黔南晚石炭世 *Tubiphytes* 礁的建造过程如下:大量的生物碎屑在原地沉积或者被水流携带而形成一定规模的生物碎屑滩;大个体生物碎屑间的空隙为微生物和 *Tubiphytes* 的定殖提供了空间,即由于环境的改变,*Tubiphytes* 在生物碎屑间开始大量生长且未被掩埋,

从而能够成长为较大个体(图 6-A)。较大的 *Tubiphytes* 在钙质微生物的帮助下,表面形成胶结物并形成硬质基底,为群体珊瑚 *Ivanovia* cf. *manchurica* 提供定殖空间。群体珊瑚 *Ivanovia* cf. *manchurica* 的发育使得礁体进一步具备抵抗水流的能力,造成水体流速整体减缓,从而促进了 *Tubiphytes* 的生长(图 6-B)。*Tubiphytes* 的生长范围进一步在礁的底部扩张,其生长密度开始增加,并形成了一些 *Tubiphytes* 聚集体(图 6-C)。*Tubiphytes* 在光照充足、水动力能较强、水质较为清澈的水体条件下繁盛并形成 *Tubiphytes* 团块,搭建礁体的微格架,而格架间的空隙被后期海水充填形成胶结物(图 6-D)。*Tubiphytes* 在光照充足、水动力能较强、水质较为清澈的水体条件下繁盛并形成 *Tubiphytes* 团块,搭建礁体的微格架,而格架间的空隙被后期海水充填形成胶结物(图 6-D)。格架被与钙质微生物、微生物形成的 *Tubiphytes*-钙质微生物层所覆盖,进一步稳定了礁的微格架(图 6-E)。之后 *Tubiphytes* 开始粘结、包裹其他生物碎屑,进一步稳定礁体。后期该生物礁经历了突发性风暴事件,风暴流携带生物碎屑对原地的礁体造成了一些损坏,并对礁体进行掩埋,礁体建造结束(图 6-F)。



A—生物碎屑堆积; B—基底固结成岩; C—*Ivanovia* cf. *manchurica* 定殖; D—*Tubiphytes* 与钙质微生物定殖; E—礁体形成; F—礁体被掩埋

图 6 黔南地区晚石炭世 *Tubiphytes* 礁体建造过程示意图

Fig. 6 Schematic diagram showing construction processes of the Late Carboniferous *Tubiphytes* reef in southern Guizhou Province

4 讨论

4.1 *Tubiphytes* 的古生物学研究

4.1.1 *Tubiphytes* 的亲缘关系

Tubiphytes 的系统分类仍存在争议，因为在不同时期保存下来的化石中其展示出不一样的古生物学与古生态学特征。就研究区已发现的晚石炭世 *Tubiphytes* 而言，其呈现为一种蓝细菌和粘结有孔虫的集合体，具有对光照的需求。

Tubiphytes 具有一定的随生物碎屑形状生长的特征。尤其是在生物礁中，*Tubiphytes* 紧贴在珊瑚和其他生物上，随生物碎屑外形变化而生长(图 7-A, 7-B)。Zhang 等 (2024) 在以往报道中发现，*Tubiphytes* 具有一定的向光性，能够附着在生物礁孔洞的上方。

Tubiphytes 是以纹层围绕中心管为特征的一种生物，个体内部纹层结构明显，同时这些“纹层”也可以包裹苔藓虫、有孔虫等。在有关二叠纪微生物结壳群落的研究中，结壳有孔虫与蓝藻类的生长具有强关联性(Reid *et al.*, 2010)。粘结有孔虫是石炭纪主要的造礁生物之一，其在研究区广泛发育，常被 *Tubiphytes* 纹层部分包绕(图 7-C 至 7-H)，与蓝细菌有一定的相似性。微观照片也显示，纹层内出现类似藻丝缠绕的结构(图 7-C 至 7-H)。

Tubiphytes 与 *Archaeolithoporella* 两者既可以单独存在，如在非礁相环境中，还可以在礁环境中或者适宜 *Tubiphytes* 大量生长的环境中同时存在，且具有相似的丰度曲线。研究区也能观察到 *Archaeolithoporella* 包绕 *Tubiphytes* 生长的特征，说明两者具有相似的古生物属性。然而，相较于 *Archaeolithoporella*，*Tubiphytes* 个体形态更为复杂，且需要有相应的附着物，例如有孔虫、苔藓虫等(图 7)。此外，有关三叠纪 *Tubiphytes* 的扫描电镜研究验证其外部具有蓝细菌的生长痕迹，为这一观点提供了重要证据 (Kuznetsov *et al.*, 2020)。

4.1.2 石炭纪—三叠纪 *Tubiphytes* 生境对比

Tubiphytes 因多样化的生长形态、极强的生物结壳与粘结能力以及广泛的古水深条件与温度耐受性特征 (Flügel, 1981; Kawamura and Machiyama, 1995; Forsythe, 2000; Nakazawa *et al.*, 2011; Senowbari-Daryan, 2013)，而具有较强的适应能力，在古特提斯洋沿岸均有分布。然而，在判断 *Tubiphytes* 与 *Archaeolithoporella* 作为主要生物组成的微

结壳群落的作用时，还需要进行较大时空范围的对比。因此，本研究选取全球石炭纪—三叠纪的 *Tubiphytes* 进行对比研究，以分析 *Tubiphytes* 的生物习性及其与 *Archaeolithoporella* 的古生态学关系(表 1)。

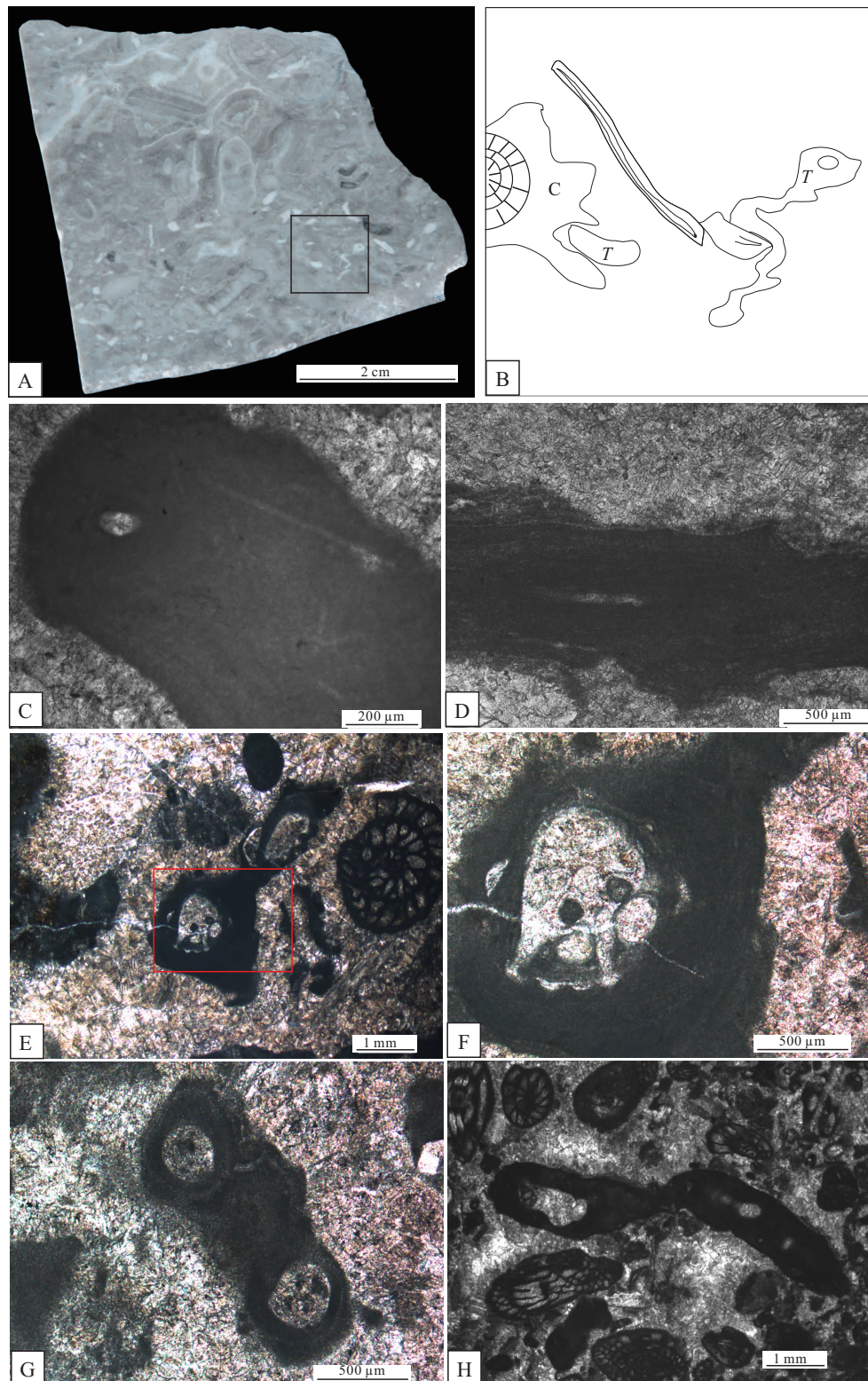
同是有 *Tubiphytes* 存在的微结壳群落，却具有不同的建礁表现。比如晚石炭世塔里木藻礁，礁核下部发育 *Tubiphytes*、*Archaeolithoporella* 粘结岩，但尚未形成微格架，仅存在结壳现象，且 *Tubiphytes* 多为小个体单体 (Chen *et al.*, 2003)。日本秋吉灰岩形成时的部分区域存在暖水带，水体流通好，在缺少后生动物的情况下 *Tubiphytes*、*Archaeolithoporella* 形成了微结壳 (Shiraishi and Kano, 2004)。在古特提斯洋沿岸的热带和亚热带地区，*Tubiphytes* 与 *Archaeolithoporella* 更容易搭建微格架，但在亚热带地区以及温带地区，即使存在相应的组合结构，通常也难以搭建起微格架(表 1)。不过已发现加拿大北部二叠纪中纬度的 *Tubiphytes*、*Archaeolithoporella* 形成微格架的特例 (Flügel, 1981)，这可能是由于当地特殊的沉积环境所造成的。热带地区有更大的个体建造的微格架——低纬度、温水、中等营养、低含氧量、水体流通性好、水体清澈，造就了 *Tubiphytes* 的繁盛和微生物结壳群落的发展。*Tubiphytes* 微结壳群落组合可以在缺少大型生物竞争者的时期出现，若大型生物存在，微生物群落则很难竞争成功，只能形成小的结壳生物去辅助生物礁稳定，尤其是在冷水水域，这种生长更受到限制。在古特提斯洋沿岸，微格架的形成相比泛大洋地区更为容易，可能与古特提斯洋的洋流带来的营养物质有关 (Sremac *et al.*, 2016)。

在三叠纪的生物复苏事件中，*Tubiphytes* 的复苏早于叶状藻、海绵等，说明其生态位置比蓝藻类高而低于复杂的生物体 (Chatalov, 2021)。在二叠纪生物礁的研究中，微结壳研究是重要的组成部分。在研究区的石炭纪地层中，分布着多个叶状藻礁以及大型珊瑚礁 (巩恩普等, 2003, 2007; 张永利等, 2007)，*Tubiphytes* 礁的出现说明在石炭纪晚期，微结壳群落就已经开始存在并能够承担起建造格架的功能。

4.2 *Tubiphytes* 的古生态学

4.2.1 *Tubiphytes* 礁群落生态分析

定量分析结果展示了本次研究的 *Tubiphytes* 礁



A—*Tubiphytes* 粘结岩抛光版; B—A 放大部分, *Tubiphytes* (T) 形状受到生物碎屑颗粒(C)形状影响; C—含有藻丝的 *Tubiphytes*; D—被 *Archaeolithoporella* 包裹的 *Tubiphytes*; E—包裹苔藓虫的 *Tubiphytes*; F—E 中的红框部分; G—包裹苔藓虫的 *Tubiphytes*; H—包裹有孔虫的 *Tubiphytes*

图 7 黔南地区晚石炭世 *Tubiphytes* 礁的岩相特征

Fig. 7 Lithofacies characteristics of *Tubiphytes* reef of the Late Carboniferous in southern Guizhou Province

表 1 全球 *Tubiphytes* 及其群落对比
Table 1 Comparison of global *Tubiphytes* and their communities

时代	位置	形成微格架	有无 <i>Archaeolithoporella</i>	参考文献
晚二叠世	日本	是	有	Kawamura and Machiyama, 1995
石炭纪一二叠纪	日本	是	有	Sano and Kanmera, 1996
早二叠世	俄罗斯乌拉尔	是	有	Vennin <i>et al.</i> , 1997
早二叠世	东昆仑	否	有	Wang <i>et al.</i> , 1998
早二叠世	印度尼西亚(温带)	无	无	Riding and Barkham, 1999
晚石炭世	得克萨斯	是	有	Forsythe, 2000
侏罗纪	摩洛哥	是	无(但有其他钙质微生物)	Ourribane <i>et al.</i> 2000
晚石炭世一早二叠世	日本秋吉	是	有	Igawa, 2003
早二叠世	新疆塔里木	是	有	Chen <i>et al.</i> , 2003
早侏罗世一晚白垩世	日本	否	无	Shiraishi and Kano, 2004
晚二叠世	广西南盘江	无	有	Lehrmann <i>et al.</i> , 2007
晚石炭世	意大利	是	有	Krainer, 2007
晚石炭世	日本秋吉	是	有	Nakazawa <i>et al.</i> , 2011
晚石炭世	新墨西哥州	是	有	Vachard <i>et al.</i> , 2012
三叠纪	意大利北部	无	有	Sánchez-Beristain and Reitner, 2012
晚三叠世	日本	否	无	Senowbari-Daryan, 2013
早二叠世	得克萨斯	否	有	Wahlman <i>et al.</i> , 2013
中三叠世	罗马尼亚	是	无(但有其他钙质微生物)	Popa <i>et al.</i> , 2014
中二叠世	日本秋吉	否	有	Nakazawa <i>et al.</i> , 2015
中三叠世	罗马尼亚	是	有	Forel and Grădinaru, 2018
中三叠世	意大利	否	无	Sánchez-Beristain and Reitner, 2018
中三叠世	罗马尼亚	是	无	Nützel <i>et al.</i> , 2018
晚侏罗世	克里米亚	是	无	Krajewski and Schlagintweit, 2018
侏罗纪	日本	否	有	Tominaga <i>et al.</i> , 2019
三叠纪	意大利	是	无	Sánchez-Beristain and Reitner, 2019
早二叠世	俄罗斯乌拉尔	否	无	Kuznetsov <i>et al.</i> , 2020
中三叠世	罗马尼亚	是	无	Friesenbichler <i>et al.</i> , 2021
晚石炭世	贵州猴场	是	有	Zhang <i>et al.</i> , 2024

系统内各种生物间的生态关系(图 5)。群体珊瑚 *Ivanovia* cf. *manchurica* 定殖在 *Tubiphytes* 和纤维状胶结物或 *Archaeolithoporella*-*Tubiphytes* 和葡萄状胶结物之上,说明在群体珊瑚生长之前, *Tubiphytes* 就已经占据了礁的底部,并通过结壳作用形成硬质基底。*Tubiphytes* 的生长促进了群体珊瑚的生长,同时群体珊瑚抗击水流和风浪的作用,为 *Tubiphytes* 的进一步生长和建礁提供了更为适宜的条件。然而,当 *Tubiphytes* 个体逐渐增大并形成团块状聚集时,其与珊瑚产生竞争,礁内群体珊瑚未能向上生长为此提供了证据。此外,在叶状藻繁盛的地方, *Tubiphytes* 数量就急剧减少,表明叶状藻和 *Tubiphytes* 亦存在一定的竞争关系。*Tubiphytes* 与其

他造礁微生物存在较强的关联,尤其是与 *Archaeolithoporella*, 两者丰度曲线变化具有较强的相似性,具备完整形态的 *Tubiphytes* 常被 *Archaeolithoporella* 所包绕, *Archaeolithoporella* 的藻丝可以粘结 *Tubiphytes* 和其他生物碎屑形成一定的空间结构或者团块。

4.2.2 由 *Tubiphytes* 与 *Archaeolithoporella* 构成的造礁微结壳群落

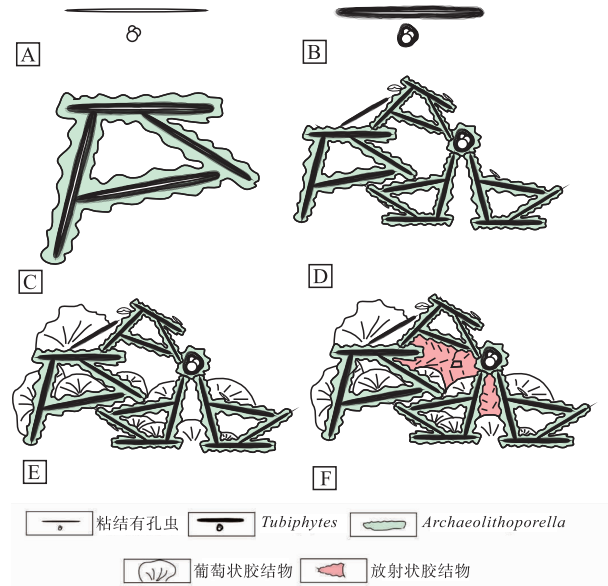
在二叠纪古特提斯洋沿岸的生物礁研究中,微结壳群落研究非常重要 (Igawa, 2003)。微结壳群落的功能表现为在骨架造礁生物发育的情况下,它们具有加固与稳定礁体格架的作用,而在缺乏大型骨架造礁生物的环境中,这些微生物群落则通过自

身的生长与胶结,直接承担起建造礁体的功能(Dupraz and Strasser, 1999)。在 *Tubiphytes* 礁内,群体四射珊瑚 *Ivanovia* cf. *manchurica* 只在礁体建造早期承担起骨架生物的作用。在 *Tubiphytes* 生长的过程中,其逐渐被 *Tubiphytes* 与 *Archaeolithoporella* 构成的微结壳群落所取代。微格架是微结壳群落能够造礁的关键,其主要由 *Tubiphytes*、*Archaeolithoporella* 和多代胶结物构成。

研究区出露的 *Tubiphytes* 虽然外形不甚相同,但是通过对“纹层”的识别可以认为其都是同一种类的不同分布形式。大个体 *Tubiphytes* 与 *Archaeolithoporella* 具有较强的共生关系, *Archaeolithoporella* 数量常随 *Tubiphytes* 的数量波动而变化。具有完整形态的 *Tubiphytes* 常被 *Archaeolithoporella* 所包绕,二者之间或者二者聚合体的外围常形成葡萄状胶结物,而小个体破碎的 *Tubiphytes* 外侧仅被放射状胶结物所包围,其中葡萄状胶结物常作为同沉积期胶结物被保留,而放射状胶结物更多是后期形成于孔隙的填充过程中。*Tubiphytes* 作为一种疑似有孔虫和蓝细菌类的聚合体,通过类似丝状体的部分逐层对内含颗粒进行包绕。*Archaeolithoporella* 附着在互相搭建的 *Tubiphytes* 上,结壳在 *Tubiphytes* 柱状体的表面,同时也加强了 *Tubiphytes* 个体的稳固性及 *Tubiphytes* 和微结壳群落间的支撑(图 8)。化石中保留的微结壳群落间的同沉积胶结物说明 *Tubiphytes*、*Archaeolithoporella* 间孔隙的广泛存在,也证明了微结壳群落在构建的过程中具有一定的支撑性。*Tubiphytes*、*Archaeolithoporella* 和多期次海洋胶结物共同构建了 *Tubiphytes* 礁的微格架,在 *Tubiphytes*、*Archaeolithoporella* 的生长过程中,同沉积胶结物也通过连续地充填孔隙来不断加固微格架。这些微格架互相支撑叠加以建造 *Tubiphytes* 礁,从而在礁体的建造中具有主导作用。

5 结论

1) 黔南地区晚石炭世 *Tubiphytes* 具网格状的泥晶外壁和内部被亮晶胶结物充填的中空细管,为 *Tubiphytes obscurus obscurus* Maslov, 受环境影响具有 2 种不同的形态特征。石炭纪—白垩纪, *Tubiphytes* 也展现出不同的形态特征和对环境的适应能力,本研究认为 *Tubiphytes* 是蓝细菌和粘结有孔虫



A—有孔虫和其他生物碎屑; B—*Tubiphytes* 包绕有孔虫和其他生物碎屑; C—*Archaeolithoporella* 包绕互相接触的 *Tubiphytes*; D—微格架生物群落形成; E—同沉积的葡萄状胶结物充填孔隙; F—后期的放射状胶结物充填 *Tubiphytes*

图 8 黔南地区晚石炭世微格架建造过程示意图

Fig. 8 Construction processes sketch showing micro-framework of the Late Carboniferous in southern Guizhou Province

的集合体。

2) 黔南晚石炭世 *Tubiphytes* 礁建造于水体清澈、温暖、水动力较强的浅海环境中。在适宜的生长环境中, *Tubiphytes* 具有多种造礁功能,能粘结、结壳来固定生物碎屑颗粒以加固礁体,也能作为 *Ivanovia* cf. *manchurica* 的定殖基底。此外, *Tubiphytes* 能在粘结作用的基础上互相搭建形成礁体的微格架。

3) 在黔南晚石炭世的 *Tubiphytes* 礁中, *Tubiphytes*、*Archaeolithoporella* 组合承担了在没有大型后生动物情况下礁体微格架的建造,表明微结壳群落在石炭纪就具有一定的建礁能力。通过与全球不同地区、不同时期 *Tubiphytes* 的对比,认为 *Tubiphytes* 所在的微结壳群落的建造性能与水温、水体营养水平、后生动物的数量具有强关联性。

参考文献 (References)

- 常洪伦, 巩恩普, 关长庆, 杨丽丽. 2009. 黔南石炭纪珊瑚礁与南海现代珊瑚礁的对比研究. 东北大学学报(自然科学版), 30(11): 1666-1669. [Chang H L, Gong E P, Guan C Q, Yang L L. 2009. On the contrast research between Carboniferous coral reefs in southern Guizhou and modern coral reefs in South China Sea. Journal of

- Northeastern University(Natural Science),30(11): 1666-1669]
- 冯增昭,杨玉卿,鲍志东. 1999. 中国南方石炭纪岩相古地理. 古地理学报,1(1): 75-86. [Feng Z Z, Yang Y Q, Bao Z D. 1999. Lithofacies palaeogeography of the Carboniferous in South China. Journal of Palaeogeography (Chinese Edition), 1(1): 75-86]
- 巩恩普,关长庆,孙宝亮,姚玉增. 2003. 黔南地区石炭纪大型珊瑚礁研究. 中国科学(D辑: 地球科学), 33(7): 644-649. [Gong E P, Guan C Q, Sun B L, Yao Y Z. 2003. Study on Carboniferous large coral reefs in southern Guizhou. Science in China: Series D, 33(7): 644-649]
- 巩恩普,张永利,关长庆,孙宝亮. 2007. 黔南石炭纪生物礁造礁群落的基本特征. 地质学报, 81(9): 1183-1194. [Gong E P, Zhang Y L, Guan C Q, Sun B L. 2007. Primary features of reef-building communities of Carboniferous reef in south Guizhou Province. Acta Geologica Sinica, 81(9): 1183-1194]
- 关长庆,巩恩普,张永利,孙宝亮. 2006. 黔南晚石炭世造礁珊瑚 *Ivanovia* cf. *manchurica* 古生态特征及成礁机制探讨. 地质论评, 52(2): 178-183. [Guan C Q, Gong E P, Zhang Y L, Sun B L. 2006. Palaeoecological characteristic of *Ivanovia* cf. *manchurica* coral and the reef mechanism of the late-Carboniferous in the south of Guizhou Province. Geological Review, 52(2): 178-183]
- 关长庆,巩恩普,张永利,孙宝亮,常洪伦. 2010. 黔南晚石炭世礁相地层中造礁生物 *Tubiphytes* 研究. 沉积学报, 28(2): 219-226. [Guan C Q, Gong E P, Zhang Y L, Sun B L, Chang H L. 2010. *Tubiphytes* in reef strata of the Late Carboniferous in south Guizhou Province. Acta Sedimentologica Sinica, 28(2): 219-226]
- 贵州地质调查局. 1987. 贵州省区域地质志. 北京: 地质出版社, 1-702. [Guizhou Provincial Bureau of Geology and Mineral Resources. 1987. The Guizhou Regional Geology. Beijing: Geological Publishing House, 1-702]
- 张永利,巩恩普,关长庆, Elias Samankassou, 孙宝亮. 2007. 贵州紫云石炭纪叶状藻礁: 藻类繁盛的标志. 沉积学报, 25(2): 177-182. [Zhang Y L, Gong E P, Guan C Q, Samankassou E, Sun B L. 2007. Carboniferous phylloid algal reefs in Ziyun County, Guizhou (South China): evidence of algal blooms. Acta Sedimentologica Sinica, 25(2): 177-182]
- Aretz M, Herbig H G. 2003. Coral-rich bioconstructions in the Viséan (late Mississippian) of Southern Wales (Gower Peninsula, UK). Facies, 49: 221-242.
- Chatalov A. 2021. Automeritic boundstones/cementstones in the Upper Triassic tran Formation from the vicinity of Chukovets village, south-western Bulgaria. Comptes Rendus de l'Académie Bulgare des Sciences; Sciences Mathématiques et Naturelles; 74.
- Chen Z Q, Shi G R, Yang W R. 2003. Internal structure and paleoecology of the Lower Permian Uzunbulak reef complex of the Tarim Basin, Northwest China. Facies, 49: 119-134.
- Du N, Zhang Y, Gong E, Lai G, Chen D, Guo R, Li D, Sun M. 2026. Kasimovian (Late Pennsylvanian) phylloid algal-cement-microbial reef in Guizhou, South China: construction model and paleoenvironmental significance. Facies, 72: 12.
- Dupraz C, Strasser A. 1999. Microbialites and micro-encrusts in shallow coral bioherms (Middle to Late Oxfordian, Swiss Jura mountains). Facies, 40(1): 101-129.
- Flügel E. 1981. Lower Permian *Tubiphytes*/*Archaeolithoporella* Buildups in the Southern Alps (Austria and Italy). European Fossil Reef Models. SEPM (Society for Sedimentary Geology): 143-160.
- Flügel E, Senowbari-Daryan B. 2001. Triassic Reefs of the Tethys. In: Stanley G D (ed). The History and Sedimentology of Ancient Reef Systems. Boston, MA: Springer US, 217-249.
- Forel M B, Grădinaru E. 2018. First report of ostracods (Crustacea) associated with Bithynian (Anisian, Middle Triassic) *Tubiphytes*-microbial reef in the North Dobrogean Orogen (Romania). Papers in Palaeontology, 4(2): 211-244.
- Forsythe G T W. 2000. Construction and ecology of icehouse algal reefs. University of Cambridge.
- Friesenbichler E, Hautmann M, Grădinaru E, Bucher H. 2021. A highly diverse bivalve fauna from a Bithynian (Anisian, Middle Triassic) *Tubiphytes*-microbial buildup in North Dobrogea (Romania). Papers in Palaeontology, 7(1): 447-495.
- Haig D W, Mory A J, McCartain E, Backhouse J, Håkansson E, Ernst A, Nicoll R S, Shi G R, Bevan J C, Davydov V I, Hunter A W, Keep M, Martin S K, Peyrot D, Kossavaya O, Dos Santos Z. 2017. Late Artinskian-Early Kungurian (Early Permian) warming and maximum marine flooding in the East Gondwana interior rift, Timor and western Australia, and comparisons across East Gondwana. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 468: 88-121.
- Huang W T, Zhang Y L, Guan C Q, Miao Z W, Chen X H, Yang Z Y, Li X, Gong E P. 2019. Role of calcimicrobes and microbial carbonates in the Late Carboniferous (Moscovian) mounds in southern Guizhou, South China. Journal of Palaeogeography, 8(1): 26.
- Igawa T. 2003. Microbial contribution to deposition of upper Carboniferous and Lower Permian seamount-top carbonates, Akiyoshi, Japan. Facies, 48: 61-78.
- Kawamura T, Machiyama H. 1995. A Late Permian coral reef complex, South Kitakami Terrane, Japan. Sedimentary Geology, 99 (3-4): 135-150.
- Kiessling G, Flügel E, Golonka J. 1999. Paleoreef maps: evaluation of a comprehensive database on Phanerozoic reefs. AAPG Bulletin, 83(10): 1552-1587.
- Krainer K. 2007. Late Paleozoic reef mounds of the Carnic Alps (Austria/Italy). Geobios, 40(5): 625-643.
- Krajewski M, Schlagintweit F. 2018. *Crescentiella*-microbial-cement microframeworks in the Upper Jurassic reefs of the Crimean Peninsula. Facies, 64(3): 21.
- Kuznetsov V G, Zhegallo E A, Zhuravleva L M, Zaytseva L V. 2020. The ultramicrostructure of *Tubiphyte* walls. Paleontological Journal, 54(2): 205-213.
- Lehrmann D J, Payne J L, Pei D H, Enos P, Druke D, Steffen K, Zhang J N, Wei J Y, Orchard M J, Ellwood B. 2007. Record of the end-Permian extinction and Triassic biotic recovery in the Chongzuo-Pingguo platform, southern Nanpanjiang Basin, Guangxi, South China. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 252(1-2): 200-217.
- Maslov V P. 1956. Fossil calcareous algae of the USSR. Trudy Geol Inst SSSR, 160: 1-301.

- Nakazawa T, Ueno K, Kawahata H, Fujikawa M. 2011. Gzhelian-Asselian *Palaeoaplysina*-microencruster reef community in the Taishaku and Akiyoshi limestones, SW Japan; implications for Late Paleozoic reef evolution on mid-Panthalassan atolls. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310(3-4): 378-392.
- Nakazawa T, Igawa T, Ueno K, Fujikawa M. 2015. Middle Permian sponge-microencruster reefal facies in the mid-Panthalassan Akiyoshi atoll carbonates; observations on a limestone slab. *Facies*, 61(3): 15.
- Nützel A, Kaim A, Grödinaru E. 2018. Middle Triassic (Anisian, Bithynian) gastropods from North Dobrogea (Romania) and their significance for gastropod recovery from the end-Permian mass extinction event. *Papers in Palaeontology*, 4(4): 477-512.
- Popa L, Panaiotu C E, Grödinaru E. 2014. An early Middle Anisian (Middle Triassic) *Tubiphytes* and cement crusts-dominated reef from North Dobrogea (Romania): facies, depositional environment and diagenesis. *Acta Geologica Polonica*, 64: 189-223.
- Reid R P, Foster J S, Radtke G, Golubic S. 2010. Modern Marine Stromatolites of Little Darby Island, Exuma Archipelago, Bahamas; environmental Setting, Accretion Mechanisms and Role of Euendoliths. *Advances in Stromatolite Geobiology*. Berlin, Heidelberg: Springer, 77-89.
- Riding R. 1993. *Shamovella obscura*: the correct name for *Tubiphytes obscurus* (Fossil). *Taxon*, 42(1): 71-73.
- Riding R, Li G. 1992. Affinity of *Tubiphytes*. *Palaeontology*, 35(1): 37-49.
- Riding R, Barkham S. 1999. Temperate water shamovella from the Lower Permian of west Timor, Indonesia. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 23(1): 21-29.
- Sánchez-Beristain F, Reitner J. 2012. Paleocology of microencrusters and encrusting "coralline" sponges in Cipit boulders from the Cassian formation (upper Ladinian-lower Carnian, Dolomites, northern Italy). *Paläontologische Zeitschrift*, 86(2): 113-133.
- Sánchez-Beristain F, Reitner J. 2018. Four new fossil associations identified in the Cipit boulders from the St. Cassian Formation (Ladinian-Carnian; Dolomites, NE Italy). *PalZ*, 92(3): 535-556.
- Sánchez-Beristain F, Reitner J. 2019. Numerical analyses of selected microencrusters from the Cipit boulders of the St Cassian Formation (Dolomites, NE Italy): palaeoecological implications. *Lethaia*, 52(2): 285-297.
- Sano H, Kanmera K. 1996. Microbial controls on Panthalassan Carboniferous-Permian oceanic buildups, Japan. *Facies*, 34: 239-255.
- Senowbari-Daryan B. 2013. *Tubiphytes* Maslov, 1956 and description of similar organisms from Triassic reefs of the Tethys. *Facies*, 59(1): 75-112.
- Senowbari-Daryan B, Rashidi K, Beitollah H. 2011. Hypercalcified sponges from a small reef within the Norian-Rhaetian Nayband Formation near Yazd, central Iran. *Rivista Italiana Di Paleontologia E Stratigrafia*, 117(2): 269-281.
- Shiraishi F, Kano A. 2004. Composition and spatial distribution of microencrusters and microbial crusts in Upper Jurassic-lowermost Cretaceous reef limestone (Torinosu Limestone, southwest Japan). *Facies*, 50(2): 217-227.
- Sremac J, Jurkovšek B, Aljinović D, Kolar-Jurkovšek T. 2016. Equatorial Palaeotethys as the last sanctuary for Late Permian metazoan reef-builders; new evidence from the *Bellerophon* Formation of Slovenia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 454: 91-100.
- Tominaga K, Ueno K, Hisada K I. 2019. *Anthracoporella-Palaeoaplysina* mound in Upper Carboniferous mid-Panthalassan atoll-type carbonates in a Jurassic accretionary complex, central Japan. *Facies*, 65(2): 11.
- Vachard D, Krainer K, Lucas S G. 2012. Pennsylvanian (late Carboniferous) calcareous microfossils from Cedro Peak (New Mexico, USA). part 1: algae and microporellata. *Annales de Paléontologie*, 98(4): 225-252.
- Wahlman G P, Orchard D M, Buijs G J. 2013. Calcsponge-microbialite reef facies, Middle Permian (lower Guadalupian), northwest shelf margin of Permian Basin, New Mexico. *AAPG Bulletin*, 97(11): 1895-1919.
- Wang X, Foster W J, Yan J, Li A, Mutti M. 2019. Delayed recovery of metazoan reefs on the Laibin-Heshan platform margin following the Middle Permian (Capitanian) mass extinction. *Global and Planetary Change*, 180: 1-15.
- Wang X D, Qie W K, Sheng Q Y, Qi Y P, Wang Y, Liao Z T, Shen S Z, Ueno K. 2013. Carboniferous and Lower Permian sedimentological cycles and biotic events of South China. *Geological Society, London, Special Publications*, 376(1): 33-46.
- Wang Y B, Zhang K X, Gong Y M, Zhang Z, Luo M S. 1998. The discovery of Early Permian reef belt in east Kunlun and its significance. *Chinese Science Bulletin*, 43(11): 947-950.
- Yao L, Jiang G Q, Mii H S, Lin Y F, Aretz M, Chen J T, Qi Y P, Lin W, Wang Q L, Wang X D. 2022. Global cooling initiated the Middle-Late Mississippian biodiversity crisis. *Global and Planetary Change*, 215: 103852.
- Zhang Y L, Lai G M, Gong E P, Wilson M A, Huang W T, Yuan D C, Li X, Wang J J, Li D P, Du N F. 2024. Late Pennsylvanian (Gzhelian) *Tubiphytes* reef in southern Guizhou Province, China; new insights into a peculiar reef-building association and paleoenvironment changes. *PalZ*, 98: 543-562.
- Ourribane M, Chellaï E H, Zaghib-Turki D. 2000. Rôle des microbialites et des « micro-encroûtants » dans la lithification récifale; exemples du Jurassique supérieur de l'Atlas maghrébin (Maroc et Tunisie). *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, 330: 407-414.
- Rauscher-Chernousova D M. 1950. Facies of upper Carboniferous and Artinskian deposits in the Sterlitamak-Ishimbaevo region of the Pre-Urals, base on a study of fusulinids. *Trudy Inst Geol Nauk Akad Nauk SSSR Trans*, 119(43): 1-108.
- Vennin E, Vachard D, Proust J N. 1997. Taphonomie et synécologie du "genre" *Tubiphytes* dans les bioconstructions de Tratau et de Nizhni-Irginsk (Permien inférieur de l'Oural, Russie). *Geobios*, 30: 635-649.

(责任编辑 张西娟)