

底栖动物如何响应古生代植物陆地化进程： 遗迹化石的证据与启示^{*}

李飞洋 张立军 王宗延 柴海艳

河南理工大学资源环境学院, 河南省煤系非常规资源成藏与开发重点实验室, 河南焦作 454003

摘 要 古生代植物登陆是地球生命演化史上的重大事件, 不仅重塑了地球表层的地貌景观, 还对其他门类生物演化产生显著影响。截至目前, 不同沉积环境中底栖动物如何响应植物登陆过程, 以及对底栖生态系统构建方面的研究仍显薄弱。本研究在搜集和整理全球古生代底栖动物遗迹化石数据的基础上, 建立以时间-沉积环境为核心的研究框架, 系统对比在植物登陆演化过程中, 海陆过渡环境、河流环境和湖泊环境中的遗迹多样性、遗迹歧异度、遗迹阶层和底栖生态系统工程的演化方式, 评估底栖动物的行为演化对于植物登陆的响应。结果表明, 古生代底栖动物向陆地环境的殖居具有显著的阶段性和差异性, 奥陶纪海陆过渡环境中的底栖动物已开始对植物登陆做出初步反馈, 但在河流和湖泊环境中该响应却存在明显滞后, 这一差异与植物根系的发育和森林化过程密切相关。总体来看, 随着陆地植物对沉积环境中的底质稳定性和有机质等条件的改善, 底栖动物逐渐扩展其生态位, 生态空间利用和生态系统工程明显增强; 同时, 底栖动物通过改造沉积物底质和物质能量流动, 对植物陆地化过程产生正反馈作用。除陆地植物这一影响因素外, 气候变化、构造运动和海平面波动等环境因素也对底栖动物行为习性演化产生深刻影响。研究成果对理解古生代地球生态系统演化和生物-沉积物相互作用提供了新的遗迹学视角。

关键词 古生代 陆地化 遗迹化石 生态反馈 底栖生态系统

第一作者简介 李飞洋, 男, 1993 年生, 博士研究生, 从事遗迹学研究。E-mail: 1169006628@qq.com。

通讯作者简介 张立军, 男, 1982 年生, 教授, 主要从事古生物学和沉积学的教学和科研工作。E-mail: Ljzhanghpu@gmail.com。

中图分类号: P531; Q911.28 文献标志码: A

Benthic animal response to the Paleozoic plant terrestrialization: insights from trace fossils

LI Feiyang ZHANG Lijun WANG Zongyan CHAI Haiyan

School of Resources and Environment, Henan Key Laboratory of Coal Measure Unconventional Resources Accumulation and Exploitation, Henan Jiaozuo 454003, China

Abstract The Paleozoic plant terrestrialization (PPT) represents a pivotal point in the evolutionary history of life on Earth. This process not only reshaped surficial geomorphological landscapes but also exerted on others biotic evolution throughout the Phanerozoic. Until now, how benthic animals respond to

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: 42472037), 河南省自然科学基金项目(编号: 252300421289) 共同资助。[Co-funded by the National Natural Science Foundation of China (No. 42472037) and the Natural Science Foundation of Henan (No. 252300421289)]

收稿日期: 2026-04-10 改回日期: 2026-05-28

PPT across different depositional environments, as well as their roles in the construction of benthic ecosystems, have remained insufficiently understood. Based on the compilation and synthesis of a global trace fossil dataset, this study establishes a time-depositional environment analytical framework. Within this framework, we systematically compare the evolutionary patterns of ichnodiversity, ichnodisparity, ichnotiering, and benthic ecosystem engineering across transitional coastal, fluvial, and lacustrine settings during the process of PPT. Furthermore, we quantitatively assess the behavioral responses of benthic animals to PPT. The results show that from the Cambrian to the Permian, the behavioral evolution of benthic animals exhibits pronounced time-limited and heterogeneity. During the Ordovician, benthic animals in transitional coastal environments had already begun to show initial responses to PPT, whereas those in fluvial and lacustrine environments display a clear temporal lag. This discrepancy is closely associated with the development of plant root systems, the progression of PPT, and subsequent forest expansion. Overall, with the progressive improvement of substrate stability and organic matter availability in both continental and transitional settings driven by terrestrial plants, benthic animals gradually expanded their ecospace utilization, accompanied by increased behavioral complexity and enhanced ecosystem engineering. In turn, benthic animals exerted a positive feedback on PPT through sediment reworking and the modulation of matter and energy fluxes. In addition to the influence of terrestrial vegetation, environmental factors such as climate change and tectonic activity, and sea-level fluctuations also played significant roles in shaping benthic evolutionary trajectories. This study provides a novel ichnological perspective for understanding Paleozoic ecosystem evolution and biotic-sediment interactions.

Key words Paleozoic, terrestrialization, trace fossils, ecological feedback, benthic ecosystem

About the first author LI Feiyang, born in 1993, is a Ph.D. candidate. He is mainly engaged in research on ichnology. E-mail: 1169006628@qq.com.

About the corresponding author ZHANG Lijun, born in 1982, is a professor. He is mainly engaged in teaching and researches on paleobiology and sedimentology. E-mail: Ljzhanghpu@gmail.com.

0 引言

植物和动物向陆地及非海相环境（如河流、湖泊）的殖居，是地球生命演化史上的关键事件之一（Kenrick *et al.*, 2012; Shillito and Davies, 2021; Buatois *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2025a）。陆地植物的起源与早期演化（通常简称植物登陆），改变了地表侵蚀速率并促进古土壤形成，使陆地生态系统的分布范围向内陆体系扩展（Gensel, 2008; Toledo *et al.*, 2018; 薛进庄等, 2022）。陆地、内陆水体（河流、湖泊）和海岸带（河口和大陆架）生态系统通过水体相互联系，构成陆-海水生连续体或陆-海水文连续体（薛进庄等, 2023）。在这一连续体中，陆地生态过程可显著影响海洋生态系统。例如，陆地植物通过改变河口与近海区域的营养物质供给结构，影响海洋生态系统的群落组成和生态结构（薛进庄等, 2023）。

底栖动物是古生代陆地化的主要参与者。志留

纪—泥盆纪，以节肢动物、环节动物和软体动物为主的底栖动物在陆相和非海相（如海陆过渡环境）沉积体系中形成了稳定的生态群落，其行为习性和殖居空间受沉积环境中沉积底质、有机质含量和空间生态位等因素的影响（杨式溥, 1999; Davies and Gibling, 2013）。因此，探究植物陆地化进程中底栖动物的行为习性演化及生态空间迁移，是重建早期陆地生态系统多样化过程的重要窗口（Miller, 1984; Mángano and Buatois, 2004; Minter *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2025a）。

遗迹化石具有原地埋藏的特征，能够提供连续的生物学、生态学和环境学信息（Buatois and Mángano, 2013），可以反映底栖动物在不同底质环境中的行为方式（如觅食、居住、逃逸、停息）与生态功能，揭示陆地生态系统的结构和稳定性变化过程（Mángano and Buatois, 2004; Minter *et al.*, 2017）。例如，古生代中期河流环境中出现的遗迹

化石多为表—浅层爬行迹和觅食迹，指示淡水环境中的有机质缺乏和底质不稳定 (Mángano *et al.*, 2023)。

近年来，越来越多的研究认为动物陆地化和植物陆地化之间不仅存在时间上的高度耦合，而且两者通过营养物质循环、水文过程和沉积结构等途径相互影响 (Buatois *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2025a)。例如，陆地植物通过提高细粒沉积物的滞留来提升沉积环境的底质稳定性、氧含量和食物资源等，为底栖动物登陆提供营养物质和新的生态位，进而改变底栖动物的行为习性 (Gibling and Davies, 2012; Minter *et al.*, 2017)。

1 概念与研究框架

1.1 陆地化 (Terrestrialization) 概念

植物向陆地环境持续殖居是地球生态系统发生根本性转变的关键事件。在这一过程中，植物逐渐完成一系列关键性的生理与结构创新，包括菌根体系、维管组织、复杂根系及种子繁殖方式的形成等。根据目前已发现的植物化石证据：分散的隐孢子可追溯到中奥陶世 (Wellman *et al.*, 2023)；维管植物出现在志留纪温洛克世 (Kenrick *et al.*, 2012)；真正意义上的根系植物在志留纪与泥盆纪之交被发现 (Hao and Xue, 2013; Xue *et al.*, 2016)；中泥盆世出现了最早的森林，揭示出陆地生态系统的逐渐复杂化 (Stein *et al.*, 2012)；种子植物在晚泥盆世法门期被发现 (Davies and Gibling, 2013)。

动物陆地化是指以节肢动物、软体动物、环节动物和脊椎动物为主的动物类群，通过多生态途径向非海洋环境和陆地环境迁移殖居的过程 (Minter *et al.*, 2017; Buatois *et al.*, 2022)。这不是一个简单的“上岸”事件，而是在逐级拓展生态空间过程中，伴随着运动能力、觅食策略和生物改造沉积物方式等行为习性的适应性演化(图 1) (Mángano and Buatois, 2004)。

底栖动物指全部或部分时间生活于水体底部及沉积物内部的生物群体，其生命活动（如爬行、固着、摄食）能直接改变沉积物结构并产生多种遗迹化石 (杨式溥, 1999)。按照生物体与沉积底质的空间关系，底栖动物可分为 3 类：表栖型（生

活在沉积物或硬底质表面）、半内生底栖型（身体部分埋入沉积物，仅部分暴露于表面）、内生底栖型（完全生活在沉积物内部）。从系统分类学角度来看，底栖动物包括软体动物、环节动物、节肢动物、棘皮动物及腕足动物等 (杨式溥等, 2004)。

1.2 研究框架

准确界定海洋环境、海陆过渡环境与陆地环境，是理解动物对植物陆地化响应机制的前提 (图 1)。海陆过渡环境指位于海洋与陆地之间，同时受海洋动力（如潮汐、波浪作用）和陆地过程（如河流的输入和沉积作用）影响的沉积环境 (杨式溥, 1999)。这些生态区域的沉积底质不稳定，但仍允许部分生物短暂登陆、局部停息和季节性扩散。海陆过渡环境为动物登陆提供了主要生态通道，是理解早期动物生态扩张的重要窗口。

河流环境和湖泊环境是底栖动物陆地化的重要活动场所(图 1)。河道的稳定性、河漫滩的形成和湖泊有机质的增加都受到植物发育程度的直接影响，使这些环境成为研究底栖动物响应植物陆地化的重要场所。河流沉积体系包括河道亚相、点坝亚相以及泛滥平原亚相，古生代常见的遗迹类型多为底栖动物产生的爬行迹 (Davies and Gibling, 2011)。湖相沉积体系主要包括滨湖、浅湖和深湖亚相。

笔者从遗迹学视角出发，系统搜集和整理了全球古生代陆地环境和海陆过渡环境中的遗迹化石资料，构建以“时间—沉积环境”为核心的框架，并以植物演化的重要革新事件为节点，将古生代划分出 5 个阶段，重点分析在植物陆地化进程中底栖动物对陆地生态环境的殖居和改造作用。

2 底栖动物对陆地化进程的响应

2.1 中奥陶世之前

寒武纪—早奥陶世，陆地生态系统中缺少真正意义上的高等植物，微生物席、藻类和类地衣型原始生物膜是河流和湖泊环境中常见的生物，它们对沉积体系和水文过程产生的影响可能较小 (Wilmet *et al.*, 2019; Zhao *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2023)。

中国云南省寒武系红井哨组、阿根廷西北部寒武系莫霍托罗组 (Mojotoro) 及南极洲布莱克洛克

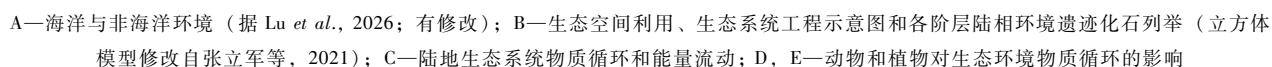


Fig. 1 A research framework on the impact of benthic animals on terrestrial ecological environments during plant terrestrialization

冰川群下奥陶统保存有潮坪、河口、潮间沙坝和潮下砂坝遗迹化石组合(图 2)。该遗迹组合包括 *Bergaueria*、*Cruziana*、*Diplichnites*、*Merostomichnites*、*Monomorphichnus*、*Palaeophycus*、*Planolites*、*Psammichnites*、*Rusophycus*、*Skolithos* (Weber and Brady, 2003; Ding *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2025b), 生态空间利用有 10 个立方体数, 生态系统工程有 10 个立方体数。

总之, 寒武纪一早奥陶世, 海陆过渡环境中的遗迹化石以半内栖—浅层觅食迹为主。其中, 表层爬行迹的造迹者可能与当时广泛分布的节肢动物有关, 例如始莱德利基虫属 (*Eoredlichia*) 等三叶虫类, 而半内栖层觅食迹则可能由马房蠕虫属 (*Mafangsclex*) 等蠕虫状底栖动物形成。深阶层 *Skolithos* 的造迹生物可能与具有掘穴习性的环节动物有关, 例如以关山刚毛虫属 (*Guanshanchaeta*) 为代表的多毛纲 (*Polychaeta*) 动物。在河流沉积环境中, 该时期仍缺少底栖动物活动记录。

2.2 中奥陶世—志留纪兰多维列世

中一晚奥陶世, 早期植物主导了陆地生态系统。该时期陆地植被群落由隐孢子、原始维管植物、地衣及绿藻等组成 (Wellman *et al.*, 2023), 其中隐孢子和原始维管植物群体具有小型、无根、贴地生长的特征, 能适应不同的生态环境并在全球范围表现出相似的组合面貌 (Gensel, 1986; 薛进庄等, 2022)。

该时期阿根廷西北盆地潮汐主导的河口沉积地层中保存的 *Cruziana* 丰度很高, 结合当时实体化石推测, 其可能是造迹生物三叶虫 (如斜视虫属 (*Illaeus*)) 在沿边缘海环境向河口中部区域殖民过程中形成的 (Mángano *et al.*, 2021a)。在中国塔里木盆地、上扬子和下扬子板块的下泥盆统地层中记录有受淡水影响的三角洲前缘、河口以及潮坪环境中的遗迹化石记录 (齐永安和胡斌, 2001; 纵瑞文等, 2011; 张小乐等, 2023): *Arenicolites*、*Cochlichnus*、*Diplocraterion*、*Diplichnites*、*Gyrochorte*、*Lockeia*、*Monocraterion*、*Nereites*、*Ophiomorpha*、*Palaeophycus*、*Planolites*、*Polykladichnus*、*Rhizocorallium*、*Skolithos*、*Taenidium*、*Thalassinoides*、*Treptichnus*。结合同时期的实体化石记录推断, 除节肢动物和蠕虫动物外, 双壳类和甲壳类也适应了海陆过渡环境。海陆过渡环境常见生物有月盾蜆属

(*Lunataspis*)、雷多尼贝属 (*Redonia*) 和拟雷多尼贝 (*Pseudoredonia*)、小厚壳介属 (*Leperditella*)。另外, *Treptichnus* 和 *Thalassinoides* 的出现, 说明底栖动物具有三维定向觅食认知能力, 指示底栖动物行为的复杂性进一步提高。

总之, 中奥陶世—志留纪兰多维列世, 海陆过渡环境中出现了更多中阶层复杂潜穴, 例如 *Polykladichnus* 和 *Thalassinoides*, 表明海陆过渡环境中的底栖动物活动进一步增强。生态空间利用有 15 个立方体数, 生态系统工程有 10 个立方体数。部分节肢动物活动反复出现在河口中部环境, 但是陆相沉积体系中仍缺少底栖动物活动记录。

2.3 志留纪温洛克世—早泥盆世

这一阶段, 陆地植被结构重组, 草本维管植物逐渐占据陆地植被群落的主导地位 (Gensel, 2008)。例如, 库克逊蕨 (*Cooksonia*) 是最具有代表性的植物之一, 其茎轴 1 mm 左右, 植株高度不超过 10 cm, 无根、无叶、具有 Y 形分叉的茎和顶生的孢子囊, 广泛分布于欧洲、南美及北美等地区 (Banks, 1975; Gensel, 2008; 薛进庄等, 2022, 2026)。至早泥盆世, 维管植物经历首次大辐射, 演化出大型叶和规则的叶序等众多关键形态结构 (Kenrick and Crane, 1997; Davies and Gibling, 2010; Hao and Xue, 2013)。

随着植物的演化, 河流环境中细粒沉积物逐渐增多, 洪泛平原出现, 河流形态从早期的席状—辫状河演化为河道—辫状河, 到志留纪晚期出现了早期具单一河道的曲流河 (Davies and Gibling, 2010; Corenblit *et al.*, 2024)。

该时期的潮汐环境和河口沉积体系中发育有丰富的遗迹化石组合(图 2), 其中河口环境中表现出更高的遗迹歧异度。遗迹群落包括: *Arenicolites*、*Bergaueria*、*Catenarichnus*、*Chondrites*、*Cruziana*、*Cylindrichnus*、*Didymaulichnus*、*Diplocraterion*、*Diplichnites*、*Gordia*、*Haplotichnus*、*Helminthopsis*、*Lockeia*、*Monomorphichnus*、*Palaeophycus*、*Planolites*、*Protichnites*、*Protovirgularia*、*Psammichnites*、*Rhizocorallium*、*Rosselia*、*Rusophycus*、*Skolithos*、*Spongiomorpha*、*Taenidium*、*Teichichnus*、*Thalassinoides*、*Treptichnus* (张立军等, 2011; Morrissey *et al.*, 2012b; Gouramanis and McLoughlin, 2016; Wang *et al.*, 2024)。部分地层同时保存有植物根系



A—中国云南寒武系红井哨组海陆过渡环境中的 *Psammichnites*; B, C—华南下泥盆统独山剖面海陆过渡环境中的 *Rhizocorallium* (B) 和 *Palaeophycus* (C); D—华南中泥盆统信都组海陆过渡环境中的 *Planolites*; E, F—澳大利亚二叠纪海陆过渡环境中的 *Zoophycos* (E) 和 *Hondrites* (F) (Feng *et al.*, 2021); G—塔里木盆地志留系塔塔埃尔塔格组海陆过渡环境中的 *Treptichnus* (张小乐等, 2023); H, I, J—英国安格鲁—威尔士盆地上泥盆纪河流环境中的 *Beaconites* (H)、*Diplichnites* (I) 和 *Cruziana* (J) (Morrissey *et al.*, 2012b); K—华南曲靖下泥盆统桂家屯组滩涂中的 *Arenicolites*、*Palaeophycus* 和 *Skolithos*

图 2 寒武纪—二叠纪海陆过渡环境和河流环境中的典型遗迹化石

Fig. 2 Typical trace fossils from transitional coastal and fluvial environments during the Cambrian-Permian

(Zhang and Zhao, 2015)。结合同时期实体化石记录分析推测,其潜在造迹生物有节肢动物、软体动物和甲壳动物等。生态空间利用有 15 个立方体数,生态系统工程有 13 个立方体数。

志留纪罗德洛世,底栖动物活动扩展至河流环境中(图 2;图 3)。英国志留纪晚期至泥盆纪早期的老红砂岩(Old Red Sandstone)——河流沉积物中保存有大量节肢动物、鱼类和蠕虫动物等孑居的记录(Marriott *et al.*, 2009; Morrissey *et al.*, 2012a; Shillito and Davies, 2017)。遗迹群落包括:*Arenicolites*、*Beaconites*、*Cochlichnus*、*Cruziana*、*Cylindrichnus*、*Didymaulichnus*、*Diplichnites*、*Helminthopsis*、*Merostomichnites*、*Palaeophycus*、*Palmichnium*、*Planolites*、*Protichnites*、*Rusophycus*、*Scoyenia*、*Senelichnites*、*Skolithos*、*Striatichnium*、*Taenidium*、*Treptichnus*。其中,暂时性河流和河漫滩环境中记录了遗迹化石最多样化。结合同时期的实体化石和生态类比分析推测,可能的造迹生物以节肢动物和蠕虫动物为主,其中节肢动物可能包括古蜘蛛属(*Palaeotarbus*)、刺尾鲎属(*Stylonurus*)和阿尔肯翼鲎属(*Alkenopterus*)。生态空间利用有 11 个立方体数,生态系统工程有 12 个立方体数。

该时期底栖动物活动同样扩展至暂时性湖泊环境中。英国志留纪晚期至泥盆纪早期的老红砂岩地层中保存有大量湖相遗迹化石记录(Morrissey and Braddy, 2004; Marriott *et al.*, 2009; Morrissey *et al.*, 2012b)。遗迹化石组合包括:*Cochlichnus*、*Cruziana*、*Danstairia*、*Diplichnites*、*Helminthopsis*、*Keircalia*、*Merostomichnites*、*Mermia*、*Palaeophycus*、*Palmichnium*、*Planolites*、*Rusophycus*、*Siskemia*、*Stiaria*和广泛分布的植物根系。生态空间利用有 7 个立方体数,生态系统工程有 5 个立方体数。

总之,志留纪温洛克世—早泥盆世,海陆过渡环境中的深层居住迹与复杂式巷道潜穴数量显著提升。同时,底栖动物活动扩展至河流和湖泊环境中,遗迹类型以节肢动物产生的表—浅阶层爬行迹和觅食迹为主。在这一阶段,底栖动物对植物的陆地化进入快速响应阶段。

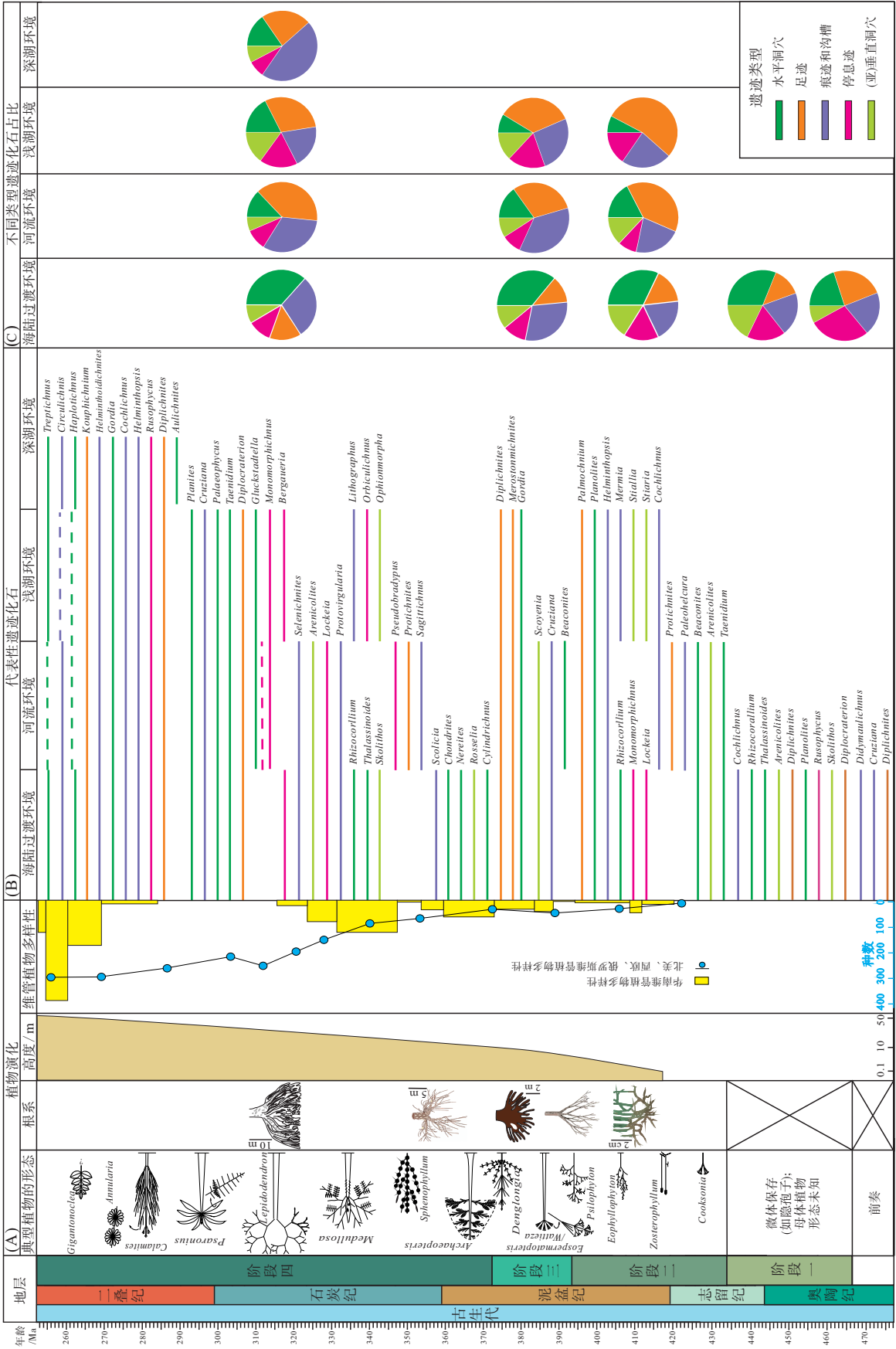
2.4 中泥盆世—晚泥盆世弗拉期

中泥盆世—晚泥盆世弗拉期,维管植物树木化全面出现,植物维管组织和支撑系统均显著增强

(例如古羊齿属(*Archaeopteris*)高度可达 10 m,根系最大深度可达 1.6 m,多个一级根系横向延伸可达 11 m)。植物分布扩展至开阔、排水较好的环境(如冲积扇、河漫滩和湖岸平原)中(Wang *et al.*, 2014; 薛进庄等, 2022)。随着根系演化,河流出现分叉辫状、蜿蜒等更复杂的形态(Davies and Gibling, 2010; Corenblit *et al.*, 2024)。

中国华南和塔里木板块、美国中阿巴拉契亚、俄罗斯等地的多个剖面该时期均记录有丰富的河口环境、潮坪环境和潟湖环境的遗迹化石组合(Bjerstedt, 1987; 王约, 2004; 张立军等, 2011)。遗迹群落包括:*Arenicolites*、*Arenituba*、*Chondrites*、*Cochlichnus*、*Cruziana*、*Dimorphichnus*、*Diplocraterion*、*Glockerichnus*、*Gordia*、*Halopoa*、*Helminthoidichnites*、*Lockeia*、*Megagraption*、*Merostomichnites*、*Monocraterion*、*Palaeophycus*、*Phycodes*、*Planolites*、*Rhizocorallium*、*Rusophycus*、*Siskemia*、*Skolithos*、*Spirophyton*、*Taenidium*、*Teichichnus*、*Thalassinoides*、*Zoophycos*。遗迹化石组合表明遗迹多样性和生物扰动强度提高,反映出底栖动物对沉积物利用方式趋于复杂化。结合同时期实体化石及生态类比分析推测,其可能造迹生物有:节肢动物,包括艾氏镜眼虫属(*Eldredgeops*)、镜眼虫属(*Phacops*)、鲎类莱茵翅鲎属(*Rhenopterus*)、始节胸足虫属(*Eoarthropleura*);软体动物,包括瓢形蛤属(*Modiomorpha*)、射翼蛤属(*Actinopteria*);甲壳类,可能包括土菱介属(*Bairdia*)等。生态空间利用有 18 个立方体数,生态系统工程有 14 个立方体数。

英国西南部老红砂岩汉曼(Hangman)砂岩组、爱尔兰丁格尔半岛卡赫布拉(Caherbla)组、纽约东南部卡特里科巨砾岩相中记录了河道环境、洪积平原环境及点坝环境中的遗迹化石组合,部分层位伴有实体化石和植物残骸化石(Morrissey *et al.*, 2012b; Davies *et al.*, 2023)。遗迹化石群落包括:*Archaeonassa*、*Arenicolites*、*Beaconites*、*Bifungites*、*Circulichnis*、*Cruziana*、*Diplichnites*、*Planolites*、*Polarichnus*、*Protichnites*、*Rusophycus*、*Scoyenia*、*Siskemia*、*Spirophyton*、*Taenidium*。其中,在英国西南部泥盆系老红砂岩汉曼砂岩组发现的 *Polarichnus*,是目前已知最年轻的节肢动物避难所型遗迹(Davies *et al.*, 2023)。生态空间利用有 10 个立方



A—古生代植物演化过程（据薛进庄等，2022；Lu *et al.*, 2026；有修改）；B—古生代各类环境中出现的典型遗迹化石；C—各类环境中不同类型遗迹化石占比

图 3 古生代植物登陆背景下底栖动物遗迹化石时间—环境矩阵

Fig. 3 Time-environment matrix of benthic animal trace fossils under background of the Paleozoic plant terrestrialization

体数，生态系统工程有 10 个立方体数。

在这一时期的湖泊环境中，底栖动物活动主要集中在滨浅湖。在特伦蒂肖（Trentishoe）组发现了丰富的湖泊环境遗迹群记录。遗迹化石组合包括：*Arenicolites*、*Beaconites*、*Cochlichnus*、*Cruziana*、*Diplichnites*、*Gluckstadella*、*Gordia*、*Helminthoidichnites*、*Lockeia*、*Merostomichnites*、*Palaeophycus*、*Palmichnium*、*Planolites*、*Siskemia*、*Skolithos*、*Spirophyton*、*Steinsfordichnus*、*Taenidium*。遗迹化石组合表明，滨浅湖环境中底栖动物活动范围继续扩展至中—深阶层。*Lockeia* 的出现，表明软体动物（一般认为是双壳类）已进入陆地环境，结合同期实体化石记录推测，造迹生物可能有古无齿蚌属（*Archanodon*）等。生态空间利用有 7 个立方体数，生态系统工程有 9 个立方体数。

另外，苏格兰奥卡迪盆地阿坎纳拉斯（Achanarras）采石场中泥盆世深湖环境中发现疑似节肢动物遗迹化石（*Diplichnites/Cruziana*）。但是，这些遗迹化石记录并非典型的底栖动物活动，更可能是随着浊流事件从浅水生态系统输送至深湖底的“漂入”生物活动记录（Flannery-Sutherland, 2021）。

总之，中泥盆世—晚泥盆世弗拉期，陆相环境中底栖动物的活动更加稳定，河流和浅湖环境中的遗迹化石多样性持续增加。潜穴结构复杂度提高，生物扰动强度增强，分层结构更加清晰。底栖动物对陆地生态环境的利用方式由早期的短暂探索逐渐转变为长期、稳定利用。

2.5 晚泥盆世法门期—二叠纪末

法门期种子植物出现，广泛分布于欧洲、北美和中国华南地区，标志着植物繁殖过程摆脱水体控制、打破水体环境对植物陆地化的限制（Davies and Gibling, 2010）。至石炭纪，陆地植物结构和生态功能全面扩张，维管植物的根、茎和叶系统全面增强（如鳞木高超过 30 m），种子植物和蕨类植物迅速多样化，形成分层的湿地森林（DiMichele et al., 2001; Kenrick et al., 2012; Chen et al., 2021; 薛进庄等, 2022）。同时，石炭纪首次出现了低能量、有机质丰富、多河道系统沉积体系（Davies and Gibling, 2011）。

在潮坪—潟湖环境（张欣平和卿上康, 1988; 聂莎莎, 2023）、滨岸浅水环境（Falcon-Lang

et al., 2015）、三角洲前缘及周期性暴露的过渡环境中（Buatois et al., 1998; 牛永斌等, 2008; Feng et al., 2021; El-Refaiy et al., 2023）。该时期保存有大量遗迹群落记录，常见的中—深层遗迹群落包括 *Arenicolites*、*Chondrites*、*Circulichnis*、*Cochlichnus*、*Conichnus*、*Diplocraterion*、*Gordia*、*Helminthoidichnites*、*Helminthopsis*、*Mermia*、*Palaeophycus*、*Phycodes*、*Rhizocorallium*、*Rosselia*、*Skolithos*、*Taenidium*、*Teichichnus*、*Thalassinoides*、*Treptichnus*、*Zoophycos*，反映海陆过渡环境中底栖动物已具备长期占用、主动回填的能力，生态系统工程能力显著增强。生态空间利用有 19 个立方体数，生态系统工程有 18 个立方体数。

河流环境以 *Scoyenia* 和 *Mermia* 遗迹相为主，其中受周期性洪水影响的环境以 *Scoyenia* 遗迹相为主，常年性水下环境以 *Mermia* 遗迹相为主。遗迹群落包括：*Archaeonassa*、*Arenicolites*、*Circulichnis*、*Cruziana*、*Ctenopholeus*、*Didymaulichnus*、*Diplichnites*、*Diplopodichnus*、*Gluckstadella*、*Gordia*、*Helminthoidichnites*、*Helminthopsis*、*Hexapodichnus*、*Lockeia*、*Margaritichnus*、*Monomorphichnus*、*Palaeophycus*、*Paleohelecura*、*Palmichnium*、*Paradidymaulichnus*、*Planolites*、*Protichnites*、*Protovirgularia*、*Psammichnites*、*Rusophycus*、*Selenichnites*、*Skolithos*、*Spongiomorpha*、*Sphaerapus*、*Stiaria*、*Taenidium*，以及四足动物脚印（*Baropezia*、*Batrachichnus*、*Pseudobradypus*）和植物根迹（Pickerill, 1992; Keighley and Pickerill, 2003; Garvey and Hasiotis, 2008; Fillmore et al., 2010; Falcon-Lang et al., 2015; Zouicha et al., 2021; 郭文伟, 2022; El-Refaiy et al., 2023）。这一时期多种遗迹化石（如 *Gordia*、*Helminthoidichnites*、*Kouphichnium*、*Lockeia*、*Protovirgularia*、*Monomorphichnus* 等）在河流环境中首次出现（图 3），指示河流环境中的遗迹多样性呈爆发式增长。遗迹化石证据表明，当时河流环境中主要的可能造迹生物有节肢动物节胸属（*Arthropleura*）、软体动物古无齿蚌属（*Palaeomutella*）、甲壳类达尔文介属（*Darwinula*）。生态空间利用有 19 个立方体，生态系统工程有 15 个立方体。

至石炭纪宾夕法尼亚亚纪，底栖动物活动扩展至永久性湖泊环境（Buatois et al., 2022）。阿根廷

西部帕甘索盆地、加拿大新不伦瑞克省泰恩茅斯溪组 (Tynemouth Creek Formation) 的永久性湖泊环境中保存有底栖动物遗迹化石记录, 部分层位还保存有原地生长的鳞木化石 (Briggs *et al.*, 2010; Bashforth *et al.*, 2014; Falcon-Lang *et al.*, 2015)。遗迹化石组合包括: *Aulichnites*、*Circulichnis*、*Cochlichnus*、*Diplichnites*、*Gordia*、*Helminthoidichnites*、*Kouphichnium*、*Lockeia*、*Mermia*、*Rusophycus* 和游泳迹 (*Undichna*)。表层爬行迹较丰富, 但真正的“潜穴”极其稀少。生态空间利用有 6 个立方体数, 生态系统工程有 6 个立方体数。

在低一中能量滨浅湖环境中, 遗迹化石群落包括: *Aulichnites*、*Cochlichnus*、*Cruziana*、*Diplichnites*、*Diplopodichnus*、*Glaciichnium*、*Gluckstadtella*、*Gordia*、*Helminthoidichnites*、*Helminthopsis*、*Kouphichnium*、*Lockeia*、*Merostomichnites*、*Mermia*、*Monomorphichnus*、*Ophiomorpha*、*Palaeophycus*、*Paradidymaulichnus*、*Planolites*、*Rusophycus*、*Taenidium*、*Thalassinoides*、*Trep-tichnus* (Pickerill, 1992; Buatois and Mangano, 1995; 崔智林, 1998; Keighley and Pickerill, 2003; Pollard *et al.*, 2008; Netto *et al.*, 2009; Falcon-Lang *et al.*, 2015)。遗迹化石组合反映出浅湖环境动物群落主要由环节动物、节肢动物、甲壳动物和鱼类组成。结合同时期实体化石和生态类比推测, 环节动物可能包括微锥虫属 (*Microconchus*), 节肢动物可能包括希伯特蜉属 (*Hibbertopterus*)、阿德尔曼蜉属 (*Adelophthalmus*) 等, 甲壳动物可能包括达尔文介属 (*Darwinula*)。另外, 滨浅湖环境中的遗迹化石常伴生有 *Rhizoliths* 和四足动物脚印化石 (Keighley and Pickerill, 2003; Pollard *et al.*, 2008; Falcon-Lang *et al.*, 2015)。生态空间利用有 13 个立方体数, 生态系统工程有 11 个立方体数。

总之, 晚泥盆世法门期—二叠纪末, 底栖动物行为习性和多样性进入创新性进化阶段, 生物生态系统工程显著提高, 部分底栖动物能够在不同的沉积环境中维持相同的行为活动, 表明陆相沉积环境稳定性增强, 标志着底栖动物陆地化进程进入前所未有的阶段。

3 讨论

3.1 动物登陆路径

综合前人研究成果和本研究收集数据, 认为古

生代动物登陆路径主要有 3 条 (图 1; 图 3): (1) 通过边缘海、半咸水环境 (如河口、潟湖、三角洲分流河道等) 向陆地上的河流和湖泊环境殖居 (Minter *et al.*, 2017; Buatois *et al.*, 2022), 这也是底栖动物广泛采取的路线; (2) 沿海岸沙丘、潮坪环境进入陆地; (3) 中一晚古生代脊椎动物向河流和湖泊殖居。这一行为的驱动因素主要有觅食、减少竞争、躲避捕食者以及繁衍 (Minter *et al.*, 2017; Buatois *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2025a)。

寒武纪, 海陆过渡环境中 *Cruziana*、*Rusophycus*、*Diplichnites*、*Planolites* 等遗迹化石的出现, 表明节肢动物和蠕虫动物已进入海陆过渡环境 (图 3)。特别是 *Cruziana* 和 *Rusophycus*, 其可能造迹者三叶虫 (如始莱德利基虫属 (*Eoredlichia*)、云南头虫属 (*Yunnanocephalus*)) 早已在寒武纪就适应了海陆过渡环境 (Mángano *et al.*, 2021a; Buatois *et al.*, 2022)。奥陶纪, 在河口外部和河口中部区域发现了 *Cruziana* 遗迹化石, 表明可能造迹者三叶虫沿河口向上游扩展。志留纪—泥盆纪, 河流和临时性湖泊环境中广泛出现 *Palmichnium*、*Diplichnites*、*Cochlichnus* 等遗迹化石, 其可能的造迹生物主要为节肢动物和蠕虫动物。泥盆纪的风成环境中记录到动物活动痕迹 (Morrissey *et al.*, 2012b), 深湖环境直至石炭纪宾夕法尼亚亚纪才被殖居 (图 3)。这些数据支持底栖动物通过海陆过渡环境到河流环境和临时性湖泊环境, 再到风成环境和湖岸环境, 最后进入永久性湖泊环境的登陆路线 (Minter *et al.*, 2017; Buatois *et al.*, 2022)。

在加拿大安大略省苗岭世—芙蓉世的风成沉积地层中记录有 *Diplichnites* 和 *Protichnites*, 其造迹生物可能是一种已灭绝的节肢动物 (*Euthycarcinoids*), 虽然未在陆地形成生态系统, 但是指示两栖动物对陆地环境存在短暂探索行为 (Buatois *et al.*, 2022; MacNaughton *et al.*, 2002)。这表明其造迹者已具备在干旱环境存活的能力, 暗示在陆地化初期阶段可能存在一条直接进入陆地的路径 (Buatois *et al.*, 2022)。另外, 寒武纪的潮滩环境中常保存有 *Cruziana*、*Rusophycus*、*Planolites* 等遗迹化石 (图 3), 反映出节肢动物和蠕虫动物已经能在间歇性暴露环境中生存 (Buatois and Mángano, 2004)。

脊椎动物尤其是四足动物可能沿着淡水环境进

入陆地(图 1)。早期研究通常认为四足动物的起源与滨海潮坪环境有关,然而近年来的化石证据表明其早期活动更可能在内陆淡水环境。志留纪—早泥盆纪,肉鳍鱼频繁入侵淡水环境(Zhu and Fan, 1995)。晚泥盆世,在格陵兰岛发现的棘螈和鱼石螈化石也多产于湖泊—河漫滩沉积环境中,进一步表明早期四足动物主要活动于内陆淡水环境,而非滨浅海环境(Daeschler *et al.*, 2006; Lucas, 2021)。在中国华北板块门头沟地区下二叠统记录的四足动物活动的足迹,也产自河流—泛滥平原沉积环境中(Chen and Liu, 2024)。

3.2 植物陆地化背景下底栖动物对陆地生态系统的殖居与改造作用

遗迹化石为重建底栖动物陆地化过程提供了重要证据。遗迹化石证据表明,古生代动物登陆不是一个简单的空间迁移过程,而是植物陆地化进程为底栖动物向陆地殖居提供了物质基础,各个门类的动物分别不同时期针对不同环境进行逐步地适应,最后完成对于陆地环境的殖居。

3.2.1 底栖动物向陆地环境殖居的时空演化格局

寒武纪—早奥陶世,即植物登陆之前,底栖动物活动局限于海陆过渡环境(图 3)。该阶段的陆地环境缺乏有机质输入,导致底栖动物无法持续殖居,而海陆过渡环境既能提供来自于海洋的营养补给,又能躲避来自捕食者的威胁(Buatois *et al.*, 2005)。但是,由于有机质输入不稳定且空间分布不均匀,遗迹化石多以节肢动物和蠕虫动物形成的表—浅阶层的停息迹和爬行迹为主,表现为快速殖居与短期觅食的行为,反映出早期海陆过渡环境中的底栖动物采用机会主义的快速殖居觅食策略。

中奥陶世,底栖动物活动向河流上游扩展。随着陆生植物(苔藓植物)的首次出现,早期非维管植物通过自身生理作用或生物化学作用提高了化学风化和沉积速率,加速岩石溶解,释放营养元素(如磷和钾)以及细粒碎屑沉积物(Gensel, 2008)。通过陆—海水文连续体向海陆过渡环境输入有机碎屑,为底栖动物活动提供了更适宜的生存空间。遗迹化石证据显示,部分三叶虫沿河口向上游殖居到中河口区域(Mángano *et al.*, 2021b)。

志留纪晚期—早泥盆世,底栖动物殖居至河流和暂时性湖泊环境中。在这一时期,维管植物演化

出根状物组织(图 3),通过克隆形成庞大的根状茎网系统,增强了陆地细粒沉积物的滞留能力和沉积环境底质的稳定性,将高扰动、低稳定的河流和湖泊环境转变为可供底栖动物持续活动的生态空间(Davies and Gibling, 2010; Capel *et al.*, 2021)。但是,早期维管植物体型微小,根系、茎和叶片缺少明显分化,对陆地环境的改造相对有限(Gensel, 2008; Hao and Xue, 2013)。底栖动物活动多分布在洪水事件后的暂时性河流环境和河漫滩环境中。

石炭纪,底栖动物殖居至深湖环境。在石炭纪宾夕法尼亚亚纪之前,深湖环境稳定性差且有机质输入少,导致缺少底栖动物活动记录(Buatois *et al.*, 1998, 2022)。晚泥盆世种子植物兴起,植物繁殖过程摆脱对水源的依赖,使植物分布范围向高地扩展。密西西比亚纪晚期,裸子植物兴起使植物扩展至干旱的冲积平原(DiMichele *et al.*, 2001; Hao and Xue, 2013)。植物的演化促进了长期存在、相对稳定且具有有机质输入的深湖沉积环境的形成(Cohen, 2003; Buatois *et al.*, 2022)。多种移动的食碎屑底栖动物占据深湖环境表层一半内栖层,对沉积物的改造仅限于压实、扩散和局部运送(图 3)。直到中生代,永久性水下湖相沉积物中才记录到强烈的生物扰动和显著的层理破坏(Cohen, 2003; Buatois and Mángano, 2011; Buatois *et al.*, 2022)。

3.2.2 遗迹组合与造迹生物类型在陆地化过程中的阶段性更替

古生代遗迹化石证据表明,在底栖动物登陆的不同阶段,不同沉积环境中的动物群落组合存在明显更替。

寒武纪—奥陶纪,海陆过渡环境中遗迹化石以 *Skolithos* 相和 *Cruziana* 相为主,其可能造迹者主要包括三叶虫、螯形类及其他节肢动物,以及具有掘穴能力的蠕虫动物,其中奥伦虫(*Olenellus*)、云南头虫(*Yunnanoccephalus*)、板足螯(如月盾螯(*Lunataspis*))可能是当时海陆过渡环境中常见的节肢动物类群。节肢动物具有防止水分蒸发的外骨骼,使其可以快速适应盐度、沉积速率和浊度快速变化的环境,体现出动物自身生理演化对动物陆地化的促进作用(Buatois *et al.*, 2005)。至志留纪—石炭纪,海陆过渡环境中出现更多动物群落,如节肢动物、蠕虫动物和软体动物等,但节肢动物中三叶虫占比下降(Buatois *et al.*, 2005)。海陆过渡环

境中动物类群可能涉及三叶虫类的镜眼虫属 (*Phacops*)、蜃类的阿德尔曼蜃属 (*Adelophthalmus*)、广翅蜃属 (*Eurypterus*)、古怖蛛属 (*Palaeotarbus*)、凯氏颚虫属 (*Kettnerites*) 和双壳类瓢形蛤属 (*Modiomorpha*)、前核贝属 (*Praenucula*)。二叠纪, 甲壳类动物成为河口和海湾生态系统中重要的造迹生物 (Buatois *et al.*, 2005), 可能涉及的动物群落如蜃虫属 (*Triops*)。

在陆地环境中, 志留纪—泥盆纪河流和湖泊环境中的遗迹化石组合较为相似, 常见遗迹化石有 *Diplichnites*、*Palaeophycus*、*Cochlichnus*, 表明其造迹者主要有节肢动物和蠕虫动物, 推测当时的造迹者有古怖蛛 (*Palaeotarbus*)、希伯特蜃属 (*Hibbertopterus*)、刺尾蜃属 (*Stylonurus*)。石炭纪—二叠纪湖泊环境中, 深湖环境遗迹化石以 *Mermia* 相为核心, 常见遗迹化石以 *Cochlichnus*、*Gordia*、*Helminthoidichnites* 等细小的正弦波和随机蜿蜒为主; 浅湖环境中遗迹组合以 *Scoyenia* 相为主, 且多样性高于深湖环境, *Diplichnites* 和 *Kouphichnium* 常见于湖缘, 指示节肢动物短暂涉足湖盆边缘, 可能造迹动物如希伯特蜃属 (*Hibbertopterus*)、隐目蜃属 (*Adelophthalmus*)。 *Cruziana*、*Palaeophycus* 和 *Trepichnus* 表明节肢动物与蠕虫动物并存, *Gluckstadtella*、*Ophiomorpha* 及 *Thalassinoides* 的出现, 指示昆虫和甲壳类 (如达尔文介属 (*Darwinula*)) 动物已适应陆地淡水环境。

3.2.3 生态空间利用和生态系统过程的环境响应机制

生态空间利用和生态系统工程能够系统地反映出动物登陆过程。

在海陆过渡环境中, 寒武纪—奥陶纪, 生态空间利用主要集中在表—浅阶层, 生态系统工程以压实、扩散和局部运送为主, 整体对沉积物的改造作用较弱 (Minter *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2025a), 生态空间利用仅有 10 个立方体数, 生态系统工程有 10 个立方体数。石炭纪—二叠纪, 大量陆源木质素、腐殖质经河流输入到海陆过渡环境, 重塑了营养结构, 驱动底栖动物的觅食策略从机会主义性摄食和表层活动转向系统性的沉积取食, 自由活动、选择性食沉积物动物比例增加 (图 3)。另外, 复杂的根系网络提升了底质的抗侵蚀能力, 沉积物组成由不稳定的粗粒沙质沉积物向稳定的细粒沉积

物演化, 为底栖动物提供长期稳定的潜穴条件。底栖动物潜穴通过回填和运送的方式实现更加高效的沉积物再分配 (Buatois *et al.*, 1998; Minter *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2025a), 相应的生态空间利用增加至 19 个立方体, 生态系统工程增加至 18 个立方体。古生代海陆过渡环境中生物扰动程度和遗迹化石多样性呈持续增加的趋势, 表明海陆过渡环境经历了长期的殖民化过程 (Minter *et al.*, 2017)。

在河流和湖泊环境中, 志留纪—泥盆纪遗迹组合主要以非选择性食沉积物和捕食者产生的表—浅阶层的足迹和爬行迹为主 (图 3), 这些行为对沉积物的改造作用以扩散性扰动和表层轻微压实为主 (Buatois *et al.*, 1998; Minter *et al.*, 2017)。河流环境对应的生态空间利用有 11 个立方体数, 生态系统工程有 12 个立方体数; 浅湖环境对应的生态空间利用有 7 个立方体数, 生态系统工程有 5 个立方体数, 反映出低复杂度的生态系统。石炭纪—二叠纪, 随着高大乔木和森林的演化, 复杂的网状深根系和木质碎屑通过稳定河岸及输入有机质将辫状河转变为底质稳定、食物网完备的曲流河 (Davies and Gibling, 2011)。稳定的沉积底质使“深层底质”成为可利用的新生态位, 中—深阶层被自由运动和非选择型食沉积物动物广泛殖居。底栖动物由表层活动转向沉积物内部觅食, 形成简单、主动填充的水平至倾斜结构, 通过持续运送的方式对沉积底质改造 (Minter *et al.*, 2017)。相应地, 河流环境生态空间利用提升至 19 个立方体数, 生态系统工程提升至 15 个立方体数; 湖泊环境生态空间利用提升至 13 个立方体数, 生态系统工程提升至 11 个立方体数。生态空间利用和生态系统工程的提升, 表明底栖生物对陆地环境由被动响应转向主动改造。另外, 动物的活动可以加速枯叶分解, 释放营养盐促进植物生长; 动物潜穴可以改造底质, 改善植物的生长条件 (图 1)。两者协同演化使陆地生态系统具有自我扩张的特性, 动物陆地化逐渐进入自我强化的高级发展阶段。

此外, 石炭纪河流环境中出现大量脊椎动物足迹, 说明河流环境由简单的底栖动物活动场所转变为水—陆生物共同利用的场所。在这一场所内, 底栖动物对沉积物的改造不仅促进了能量流动和物质循环, 同时也为脊椎动物觅食和迁移提供稳定底质, 推动河流生态系统由简单的生物—沉积物相互

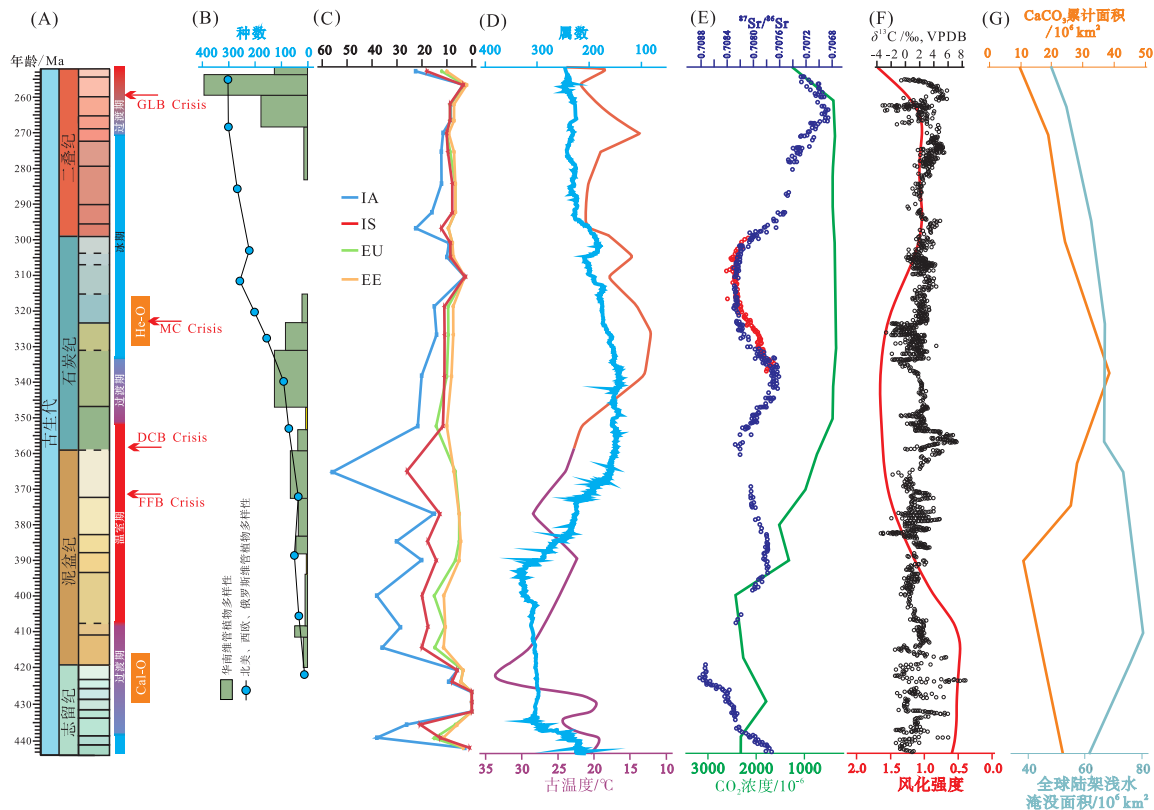
作用，演化成复杂的水-陆复合生态系统。

3.3 古生代陆地化进程的环境影响因素

从现有的数据初步可以看出，志留纪一二叠纪多种遗迹参数变化曲线与古温度曲线有显著相关性（图 4）。总体上，在中志留纪至密西西比纪的温室期，遗迹多样性和遗迹歧异度指标呈现升高趋势，而在晚古生代冰期（LPIA），遗迹多样性和遗迹歧异度则呈现下降趋势。这表明，温度对动物的分布和迁移具有重要的控制作用。这种气候变化受构造演化和植物陆地化的共同驱动。志留纪广西运动作为全球加里东运动的一部分，导致了古地形抬升和古陆面积扩大（Chen *et al.*, 2021; Scotese *et al.*, 2021）。随后，早泥盆世植物登陆增强了物理、化学及生物风化作用（图 4）（Algeo and Scheckler, 1998; Gibling and Davies, 2012）。增强的

风化作用不仅向浅海输入大量的陆源碎屑物之和营养物质，提高了海洋表层生产力，而且植物光合作用持续消耗大量的 CO_2 ，导致大气和海洋中的氧含量上升（图 4）。同时，低纬度海水温度下降和海洋环流加剧进一步加剧了海水氧化，为底栖动物扩散和功能分化提供了有利条件（Stacey *et al.*, 2024）。泥盆纪，陆地和海洋生态系统都表现出强烈的光合作用活动，进一步强化了这一过程（Algeo *et al.*, 2001; Raven and Edwards, 2013）。

石炭纪一二叠纪，全球构造运动和碳循环进一步推动气候向冰室状态演化。海西造山运动持续抬升古地形，使大陆面积进一步扩张、浅海陆架范围持续减少（图 4）（Scotese *et al.*, 2021）。与此同时，种子植物的繁盛和扩张强化了硅酸盐风化作用，特别是玄武质硅酸盐风化，从而向海洋输入了大量陆源营养物质（如磷），促进了有机碳的埋



A—全球气候条件（Montañez and Poulsen, 2013）；B—维管植物多样性（薛进庄等, 2022）；C—志留纪一石炭纪各类环境的遗迹多样性（IA）、遗迹歧异度（IS）、生态空间利用（EU）和生态系统工程（EE）（Zhang *et al.*, 2025a）；D—华南海洋无脊椎动物属数（Fan *et al.*, 2020）和古温度曲线（Judd *et al.*, 2024）；E—海水锶同位素记录（McArthur *et al.*, 2020）和大气 CO_2 浓度（Foster *et al.*, 2017）；F—碳酸盐 $\delta^{13}\text{C}$ 记录（Cramer and Jarvis, 2020）和风化强度（Lipp *et al.*, 2021）；G—碳酸钙积累面积（Walker *et al.*, 2002）和浅水淹没的全球陆架面积（Ridgwell and Zeebe, 2005）。图中字母缩写：FFB Crisis, 弗拉期—法门期之交生物大灭绝；DCB Crisis, 泥盆纪—石炭纪之交生物大灭绝；MC Crisis, 中石炭纪生态危机；GLB Crisis, 瓜德鲁普世—乐平世生物大灭绝

图 4 志留纪一二叠纪遗迹学指标与其他环境参数的相关性

Fig. 4 Ichnological metrics correlations with other parameters during the Silurian-Permian

藏,并进一步降低了大气中 CO_2 浓度 (Chen *et al.*, 2021; Judd *et al.*, 2024)。此外,泛大陆逐渐聚合削弱了泛大洋东西向洋流循环,并可能诱发了超级季风,改变大气环流和水循环格局,最终导致全球气候从“温室期”过渡到“冰室期”(Scotese *et al.*, 2021)。这种气候波动显著影响了造迹生物的分布和迁徙 (Zhang *et al.*, 2019, 2024)。例如,温暖的气候有利于动物活动,从而形成更多样化的遗迹化石,在早古生代华北、华南、劳伦古陆、西伯利亚大陆和波罗的大陆的较低古纬度热带—亚热带地区广泛分布着 *Thalassinoides* 潜穴系统 (Jin *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2017)。

4 结论和展望

古生代陆地植物通过重构陆-海物质循环和沉积底质性质,改变了底栖动物的生态行为和生态系统工程。遗迹化石证据表明,在这一过程中,底栖动物由早期以表层活动和机会主义快速殖居觅食策略为主的简单生态系统工程,逐步转向以系统性沉积取食和潜穴系统为特征的复杂生态系统工程,其演化过程体现出底栖动物生态空间利用和扰动方式的强化。这一系列的转变与陆地植物演化带来的风化作用增强、细粒沉积物增多及有机质稳定输入密切相关。

不同沉积环境对底栖动物响应植物陆地化过程存在显著不同。海陆过渡环境作为底栖动物登陆的关键场所,最早表现出对植物陆地化的响应;河流环境随着植物-沉积环境耦合增强,快速演化为复杂的生态系统,并记录了底栖动物改造沉积物方式的转变;湖泊环境,尤其是深湖环境由于缺乏有机质输入,其复杂生态系统的形成明显滞后。总体来看,底栖动物对陆地化的响应呈现阶段性和环境分异特征,遗迹化石在揭示植物陆地化过程中生物-沉积物相互作用提供关键作用。

未来,应该在全球高分辨率地层框架下,建立全球遗迹化石数据库,结合定量遗迹学方法对全球不同地区和不同环境中的数据进行对比研究,进一步阐明生物-沉积环境协同演化机制,为深化认识生命演化、生态系统重建及地球系统演化规律提供更加坚实的理论基础和科学依据。

致谢 感谢两位匿名审稿专家的宝贵修改意见和建议!

参考文献 (References)

- 崔智林. 1998. 新疆伊犁晚二叠世非海相 *Ophiomorpha*. 地层学杂志, 22(3): 211–215, T002. [Cui Z L. 1998. The Upper Permian non-marine *Ophiomorpha* of the Yili Basin, Xinjiang. Journal of Stratigraphy, 22(3): 211–215, T002]
- 郭文伟. 2022. 华北陆相晚二叠世—中三叠世磁性地层和遗迹化石演变. 中国地质大学博士学位论文. [Guo W W. 2022. Late Permian-Middle Triassic magnetostratigraphy and secular variation of terrestrial ichnofossils in North China. Doctoral dissertation of China University of Geosciences]
- 聂莎莎. 2023. 鄂尔多斯盆地东缘太原组遗迹化石及区域对比研究. 河南理工大学硕士学位论文. [Nie S S. 2023. Trace fossils of Taiyuan Formation in the eastern margin of Ordos Basin and their regional comparison. Masteral dissertation of Henan Polytechnic University]
- 牛永斌, 钟建华, 钟福平, 高玉飞, 嵯元杰. 2008. 柴达木盆地南缘石炭系 *Chondrites* 遗迹化石的发现及其地质意义. 古地理学报, 10(5): 529–535. [Niu Y B, Zhong J H, Zhong F P, Gao Y F, Zhuo Y J. 2008. Discovery of trace fossil *Chondrites* in the Carboniferous in south margin of Qaidam Basin and its geological significance. Journal of Palaeogeography (Chinese Edition), 10(5): 529–535]
- 齐永安, 胡斌. 2001. 塔里木盆地志留统遗迹组构及其环境解释. 古生物学报, 40(1): 116–126. [Qi Y A, Hu B. 2001. Lower Silurian ichnofabrics of Tarim Basin and their environmentary interpretation. Acta Palaeontologica Sinica, 40(1): 116–126]
- 王约. 2004. 贵州独山泥盆纪弗拉期—法门期生物灭绝后的生物遗迹. 古生物学报, 43(1): 131–141. [Wang Y. 2004. Some trace fossils after the Frasnian-Famennian extinct in Dushan area, southern Guizhou Province, China. Acta Palaeontologica Sinica, 43(1): 131–141]
- 薛进庄, 王嘉树, 李炳鑫, 黄璞, 刘乐. 2022. 陆地植物的起源、早期演化及地球环境效应. 地球科学, 47(10): 3648–3664. [Xue J Z, Wang J S, Li B X, Huang P, Liu L. 2022. Origin and early evolution of land plants and the effects on Earth's environments. Earth Science, 47(10): 3648–3664]
- 薛进庄, 李炳鑫, 王嘉树, 刘乐, 黄璞, 熊聪慧, 沈冰. 2023. 早期维管植物辐射演化与长时间尺度水循环的耦合关系. 科学通报, 68(12): 1459–1472. [Xue J Z, Li B X, Wang J S, Liu L, Huang P, Xiong C H, Shen B. 2023. Coupling relationship between radiation of early vascular plants and the long-term water cycle. Chinese Science Bulletin, 68(12): 1459–1472]
- 薛进庄, 钟涛, 王徽, 李炳鑫, 杨琦琦, 王嘉树. 2026. 志留纪—泥盆纪维管植物的辐射演化及对陆地碳库的潜在影响. 古地理学报, 28(2): 708–723. [Xue J Z, Zhong T, Wang H, Li B X, Yang Q Q, Wang J S. 2026. The Silurian-Devonian radiation of vascular plants and the potential effects on terrestrial carbon stocks. Journal of Palaeogeography (Chinese Edition), 28(2): 708–723]
- 杨式溥. 1999. 遗迹化石的古环境和古地理意义. 古地理学报, 1(1):

- 7-19. [Yang S P. 1999. Palaeoenvironmental and palaeogeographic significance of trace fossils. *Journal of Palaeogeography* (Chinese Edition), 1(1): 7-19]
- 杨式溥, 张建平, 杨美芳. 2004. 中国遗迹化石. 北京: 科学出版社. [Yang S P. 2004. *Trace Fossils of China*. Beijing: Science Press]
- 张立军, 龚一鸣, 马会珍. 2011. 华南泥盆纪遗迹化石及遗迹相. *古地理学报*, 13(4): 397-418. [Zhang L J, Gong Y M, Ma H Z. 2011. The Devonian trace fossils and ichnofacies from South China. *Journal of Palaeogeography* (Chinese Edition), 13(4): 397-418]
- 张立军, 党志英, 李飞洋, 杨琦琦. 2021. 二叠纪—三叠纪之交深水海洋环境生态系统工程. *科学通报*, 66(33): 4295-4306. [Zhang L J, Dang Z Y, Li F Y, Yang Q Q. 2021. Quantifying deep-water marine ecospace utilization and ecosystem engineering from Late Permian to Middle Triassic. *Chinese Science Bulletin*, 66: 4295-4306]
- 张小乐, 季兴开, 唐鹏, 王怿. 2023. 塔里木盆地西北缘志留系兰多维列统塔塔格组遗迹化石. *地层学杂志*, 47(4): 478-492. [Zhang X L, Ji X K, Tang P, Wang Y. 2023. Trace fossils from the Llandovery (Silurian) Tataaiertage Formation in the northwestern margin of Tarim Basin, Xinjiang. *Journal of Stratigraphy*, 47(4): 478-492]
- 张欣平, 卿上康. 1988. 新邵县马栏边下石炭统的遗迹化石及其沉积环境. *湖南地质*, 7(2): 53-61, 86-87. [Zhang X P, Qing S K. 1988. Trace fossils and their sedimentary environment of the Lower Carboniferous Malanbian, Xinshao County. *Hunan Geology*, 7(2): 53-61, 86-87]
- 纵瑞文, 刘琦, 龚一鸣. 2011. 湖北武汉下志留统坟头组化石组合及沉积环境. *古地理学报*, 13(3): 299-308. [Zong R W, Liu Q, Gong Y M. 2011. Fossil association and sedimentary environments of the Lower Silurian Fentou Formation in Wuhan, Hubei Province. *Journal of Palaeogeography* (Chinese Edition), 13(3): 299-308]
- Algeo T J, Scheckler S E, Scott A C. 1998. Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 353: 113-130.
- Algeo T J, Scheckler S E, Maynard J B. 2001. Effects of the Middle to Late Devonian Spread of Vascular Land Plants on Weathering Regimes, Marine Biotas, and Global Climate. In: Gensel P G, Edwards D (eds). *Plants Invade the Land*. Columbia University Press: 213-236.
- Banks H P. 1975. The oldest vascular land plants: a note of caution. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 20(1-2): 13-25.
- Bashforth A R, Cleal C J, Gibling M R, Falcon-Lang H J, Miller R F. 2014. Paleocology of Early Pennsylvanian vegetation on a seasonally dry tropical landscape (Tynemouth Creek Formation, New Brunswick, Canada). *Review of Palaeobotany & Palynology*, 200: 229-263.
- Bjerstedt T W. 1987. Trace fossils indicating estuarine deposystems for the Devonian-Mississippian Cloyd Conglomerate Member, Price Formation, Central Appalachians. *Palaos*, 2: 339-349.
- Briggs D E G, Miller M F, Isbell J L, Sidor C A. 2010. Permo-Triassic arthropod trace fossils from the Beardmore Glacier area, central Transantarctic Mountains, Antarctica. *Antarctic Science*, 22(2): 185-192.
- Buatois L A, Mángano M G. 1995. Post glacial lacustrine event sedimentation in an ancient mountain setting: Carboniferous Lake Malanzán (Western Argentina). *Journal of Paleolimnology*, 14: 1-22.
- Buatois L A, Mángano M G. 2004. Terminal Proterozoic-Early Cambrian ecosystems: Ichnology of the Puncoviscana Formation, Northwest Argentina. *Trace Fossils in Evolutionary Palaeoecology*. London: Taylor & Francis, 1-16.
- Buatois L A, Mángano M G. 2011. Ichnology: Organism-substrate Interactions in Space and Time. Cambridge: Cambridge University Press, 1-744.
- Buatois L A, Mángano M G. 2013. Ichnodiversity and ichnodisparity: significance and caveats. *Lethaia*, 46: 281-292.
- Buatois L A, Mángano M G, Maples C G, Lanier W P. 1998. Ichnology of an Upper Carboniferous fluvio-estuarine paleovalley: the tonganoxie sandstone, buildex quarry, eastern Kansas, USA. *Journal of Paleontology*, 72(1): 152-180.
- Buatois L A, Gingras M K, MacEachern J, Mángano M G, Zonneveld J P, Pemberton S G, Netto R G, Martin A. 2005. Colonization of brackish-water systems through time: evidence from the trace-fossil record. *Palaos*, 20(4): 321-347.
- Buatois L A, Davies N S, Gibling M R, Krapovickas V, Labandeira C C, MacNaughton R B, Mángano M G, Minter N J, Shillito A P. 2022. The invasion of the land in deep time: integrating Paleozoic records of paleobiology, ichnology, sedimentology, and geomorphology. *Integrative and Comparative Biology*, 62: 297-331.
- Capel E, Cleal C J, Gerienne P, Servais T, Cascales-Miñana B. 2021. A factor analysis approach to modelling the early diversification of terrestrial vegetation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 566: 110170.
- Chen B, Chen J T, Qie W K, Huang P, He T C, Joachimski M M, Regulous M, Pogge von Strandmann P A E, Liu J S, Wang X D, Montañez I P, Algeo T J. 2021. Was climatic cooling during the earliest Carboniferous driven by expansion of seed plants. *Earth and Planetary Science Letters*, 565: 116953.
- Chen J Y, Liu J. 2024. Journey to the east: the oldest tetrapod fauna of east Pangea in Early Permian. *National Science Review*, 11(10): nwae249.
- Cohen A S. 2003. *Paleolimnology: The History and Evolution of Lake Systems*. Oxford: Oxford University Press, 1-485.
- Corenblit D, Piégay H, Arrignon F, González-Sargas E, Bonis A, Davies N S, Ebengo D M, Garófano-Gómez V, Gurnell A M, Henry A L, Hortobágyi B, Martínez-Capel F, Steiger J, Tabacchi E, Tooth S, Vautier F, Walcker R. 2024. Interactions between vegetation and river morphodynamics. Part I: research clarifications and challenges. *Earth-Science Reviews*, 253: 104769.
- Cramer B D, Jarvis I. 2020. Carbon isotope stratigraphy. In: Gradstein F

- M *et al.* (eds). *Geologic Time Scale* 2020. Amsterdam: Elsevier, 309–343.
- Daeschler E B, Shubin N H, Jenkins F A. 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature*, 440: 757–763.
- Davies N S, Gibling M R. 2010. Cambrian to Devonian evolution of alluvial systems: the sedimentological impact of the earliest land plants. *Earth-Science Reviews*, 98: 171–200.
- Davies N S, Gibling M R. 2011. Evolution of fixed-channel alluvial plains in response to Carboniferous vegetation. *Nature Geoscience*, 4(9): 629–633.
- Davies N S, Gibling M R. 2013. The sedimentary record of Carboniferous rivers: continuing influence of land plant evolution on alluvial processes and Palaeozoic ecosystems. *Earth-Science Reviews*, 120: 40–79.
- Davies N S, McMahon W J, Shillito A P, Veenma Y P, Craig J A. 2023. Ichnology of a Middle Devonian regression: environment, terrestrialization and true substrate controls on trace fossils of the Hangman Sandstone Formation, SW England. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 625: 111671.
- DiMichele W A, Pfefferkorn H W, Gastaldo R A. 2001. Response of Late Carboniferous and Early Permian plant communities to climate change. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 29(1): 461–487.
- Ding Y, Liu J N, Liu Y, Chen F F. 2020. Trace fossils from Lower Cambrian Hongjingshao Formation, Yunnan, China: taxonomy, palaeoecology, palaeoenvironment. *Palaeoworld*, 29: 649–661.
- El-Refaey A A, El-Sabbagh A M, El Hedeny M M, Mansour A S, El-Barkooky A N. 2023. Stratigraphical, microfacies, and ichnological characteristics and depositional environments of the Permo–Carboniferous Aheimer Formation, western side of the Gulf of Suez, Egypt. *Facies*, 69: 8.
- Falcon-Lang H J, Minter N J, Bashforth A R, Gibling M R, Miller R F. 2015. Mid-Carboniferous diversification of continental ecosystems inferred from trace fossil suites in the Tynemouth Creek Formation of New Brunswick, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 440: 142–160.
- Fan R Y, Zong R W, Gong Y M. 2020. Fish swimming traces from the Upper Devonian of Wuhan, South China. *Journal of Earth Science*, 34: 1319–1322.
- Feng X Q, Chen Z Q, Zhao L S, Lan Z W. 2021. Middle Permian trace fossil assemblages from the Carnarvon Basin of Western Australia: implications for the evolution of ichnofaunas in wave-dominated siliciclastic shoreface settings across the Permian–Triassic boundary. *Global and Planetary Change*, 197: 103392.
- Fillmore D L, Lucas S G, Simpson E L. 2010. Invertebrate trace fossils in semi-arid to arid braided-ephemeral-river deposits of the Mississippian middle member of the Mauch Chunk Formation, eastern Pennsylvania, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292(1–2): 222–244.
- Flannery-Sutherland J T. 2021. Putative arthropod trace fossils from the Orcadian Basin at Achanarras Quarry (Middle Devonian of Scotland). *Journal of the Geological Society*, 178(4): jgs2020–jgs2233.
- Foster G L, Royer D L, Lunt D J. 2017. Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. *Nature Communications*, 8: 14845.
- Garvey J M, Hasiotis S T. 2008. An ichnofossil assemblage from the Lower Carboniferous Snowy Plains Formation, Mansfield Basin, Australia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 258: 257–276.
- Gensel P G. 1986. Diversification of land plants in the Early and Middle Devonian. *Notes for a Short Course: Studies in Geology*, 15: 64–80.
- Gensel P G. 2008. The earliest land plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1): 459–477.
- Gibling M R, Davies N S. 2012. Palaeozoic landscapes shaped by plant evolution. *Nature Geoscience*, 5(2): 99–105.
- Gouramanis C, McLoughlin S. 2016. Siluro-Devonian trace fossils from the Mereenie sandstone, Kings Canyon, Watarrka National Park, Amadeus Basin, northern Territory, Australia. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 40: 118–128.
- Hao S G, Xue J Z. 2013. The early Devonian Posongchong Flora of Yunnan: A Contribution to An Understanding of The Evolution and Early Diversification of Vascular Plants. Beijing: Science Press, 1–366.
- Jin J S, Harper D A T, Rasmussen J A, Sheehan P M. 2012. Late Ordovician massive-bedded *Thalassinoides* ichnofacies along the palaeoequator of Laurentia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 367: 73–88.
- Judd E J, Tierney J E, Lunt D J, Montañez I P, Huber B T, Wing S L, Valdes P J. 2024. A 485-million-year history of Earth's surface temperature. *Science*, 385: eadk3705.
- Keighley D G, Pickerill R K. 2003. Ichnocoenoses from the Carboniferous of eastern Canada and their implications for the recognition of ichnofacies in nonmarine strata. *Atlantic Geology*, 39(1): 1–22.
- Kenrick P, Crane P R. 1997. The origin and early evolution of plants on land. *Nature*, 389: 33–39.
- Kenrick P, Wellman C H, Schneider H, Edgecombe G D. 2012. A timeline for terrestrialization: consequences for the carbon cycle in the Palaeozoic. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 367(1588): 519–536.
- Lipp A G, Shorttle O, Sperling E A, Brocks J J, Cole D B, Crockford P W, Del Mouro L, Dewing K, Dornbos S Q, Emmings J F, Farrell U C, Jarrett A, Johnson B W, Kabanov P, Keller C B, Kunzmann M, Miller A J, Mills N T, O'Connell B, Peters S E, Planavsky N J, Ritzler S R, Schoepfer S D, Wilby P R, Yang J. 2021. The composition and weathering of the continents over geologic time. *Geochemical Perspectives Letters*, 17: 21–26.
- Lu J, Peng X, Yin L S, Ling Z Y, Yang M F, Zhang P X, Zhou K, Liu L, Dai S F, Shao L Y, Hilton J. 2026. Influence of plant terrestrialization on coal accumulation and deep time terrestrial carbon storage. *Earth-Science Reviews*, 274: 105390.
- Lucas S G. 2021. Tetrapod origins. In: Alderton D, Elias S A (eds). *En-*

- cyclopedia of Geology. Amsterdam: Elsevier, 138–146.
- MacNaughton R B, Cole J M, Dalrymple R W, Braddy S J, Briggs D E G, Lukie T D. 2002. First steps on land: Arthropod trackways in Cambrian-Ordovician eolian sandstone, southeastern Ontario, Canada. *Geology*, 30(5): 391–394.
- Mángano M G, Buatois L A. 2004. Reconstructing Early Phanerozoic intertidal ecosystems: ichnology of the Cambrian Campanario Formation in northwest Argentina. In: Webby B D, Mángano M G, Buatois L A (eds). *Fossils and Strata*. London: Taylor & Francis, 17–38.
- Mángano M G, Buatois L A, Moya M C. 2021a. Trazas fósiles de trilobites de la Formación Mojotoro (Ordovícico Inferior-Medio de Salta, Argentina): implicancias paleoecológicas, paleobiológicas y bioestratigráficas. *Spanish Journal of Palaeontology*, 16(1): 9–28.
- Mángano M G, Buatois L A, Waisfeld B G, Muñoz D F, Vaccari N E, Astini R A. 2021b. Were all trilobites fully marine Trilobite expansion into brackish water during the early Palaeozoic. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1944): 1–10.
- Mángano M G, Waisfeld B G, Buatois L A, Vaccari N E, Muñoz D F. 2023. Evolutionary and ecologic controls on benthos distribution from an upper Cambrian incised estuarine valley: implications for the early colonization of marginal-marine settings. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 626: 111692.
- Marriott S B, Morrissey L B, Hillier R D. 2009. Trace fossil assemblages in Upper Silurian tuff beds: evidence of biodiversity in the Old Red Sandstone of southwest Wales, UK. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 274(3–4): 160–172.
- McArthur J M, Howarth R J, Shields G A, Zhou Y. 2020. Strontium isotope stratigraphy. In: Gradstein F M *et al* (eds). *Geologic Time Scale 2020*. Amsterdam: Elsevier, 211–238.
- Miller M F. 1984. Distribution of biogenic structures in Paleozoic nonmarine and marine-margin sequences: an actualistic model. *Journal of Paleontology*, 58(2): 550–570.
- Minter N J, Buatois L A, Mángano M G, Davies N S, Gibling M R, MacNaughton R B, Labandeira C C. 2017. Early bursts of diversification defined the faunal colonization of land. *Nature Ecology & Evolution*, 1(7): 175.
- Montañez I P, Poulsen C J. 2013. The Late Paleozoic Ice Age: an evolving paradigm. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41(1): 629–656.
- Morrissey L B, Braddy S J. 2004. Terrestrial trace fossils from the Lower Old Red Sandstone, southwest Wales. *Geological Journal*, 39(3–4): 315–336.
- Morrissey L B, Braddy S J, Dodd C, Higgs K T, Williams B P J. 2012a. Trace fossils and palaeoenvironments of the Middle Devonian Caherbla Group, Dingle Peninsula, southwest Ireland. *Geological Journal*, 47(1): 1–29.
- Morrissey L B, Hillier R D, Marriott S B. 2012b. Late Silurian and Early Devonian terrestrialisation: ichnological insights from the Lower Old Red Sandstone of the Anglo-Welsh Basin, U.K. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 337: 194–215.
- Netto R G, Balistieri P R M N, Lavina E L C, Silveira D M. 2009. Ichnological signatures of shallow freshwater lakes in the glacial Itararé Group (Mafra Formation, Upper Carboniferous – Lower Permian of Paraná Basin, southern Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 272(3–4): 240–255.
- Pickerill R K. 1992. Carboniferous nonmarine invertebrate ichnocoenoses from southern New Brunswick, eastern Canada. *Ichnos: An International Journal of Plant & Animal*, 2(1): 21–35.
- Pollard J, Selden P A, Watts S. 2008. Trace fossils of the arthropod *Camptophyllia* from the Westphalian (Carboniferous) rocks of Lancashire, UK and their palaeoenvironmental context. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 270(3–4): 399–406.
- Raven J A, Edwards D. 2013. Photosynthesis in early land plants: adapting to the terrestrial environment. In: Hanson D T, Rice S K (eds). *Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants*. Dordrecht: Springer Netherlands, 29–58.
- Ridgwell A, Zeebe R E. 2005. The role of the global carbonate cycle in the regulation and evolution of the Earth system. *Earth and Planetary Science Letters*, 234(3–4): 299–315.
- Scotese C R, Song H J, Mills B J W, van der Meer D G. 2021. Phanerozoic paleotemperatures: the Earth's changing climate during the last 540 million years. *Earth-Science Reviews*, 215: 103503.
- Shillito A P, Davies N S. 2017. Archetypally Siluro-Devonian ichnofauna in the Cowie Formation, Scotland: implications for the myriapod fossil record and Highland Boundary Fault movement. *Proceedings of the Geologists' Association*, 128(5–6): 815–828.
- Shillito A P, Davies N S. 2021. The Silurian inception of inland desert ecosystems: trace fossil evidence from the Mereenie Sandstone, Northern Territory, Australia. *Journal of the Geological Society*, 178(4): jgs2020–jgs2243.
- Stacey J, Wallace M W, Hood A V S, Shuster A M, Corlett H, Reed C P, Moynihan C. 2024. Ocean oxygenation and ecological restructuring caused by the Late Paleozoic evolution of land plants. *Geology*, 52: 948–952.
- Stein W E, Berry C M, Hernick L V, Mannolini F. 2012. Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa. *Nature*, 483: 78–81.
- Toledo S, Bippus A C, Tomescu A M F. 2018. Buried deep beyond the veil of extinction: euphylllophyte relationships at the base of the spermatophyte clade. *American Journal of Botany*, 105(8): 1264–1285.
- Walker L J, Wilkinson B H, Ivany L C. 2002. Continental drift and Phanerozoic carbonate accumulation in shallow-shelf and deep-marine settings. *The Journal of Geology*, 110(1): 75–87.
- Wang D M, Liu L, Meng M C, Xue J Z, Liu T, Guo Y. 2014. *Cosmosperma polyloba* gen. et sp. nov., a seed plant from the Upper Devonian of South China. *Naturwissenschaften*, 101(8): 615–622.
- Wang J S, Zhang L J, Huang P, Liu L, Xue J Z. 2024. Sedimentology and ichnology of the Xiaishancun Formation of Qujing, Yunnan: earliest Devonian marginal-marine environments and ecosystems in South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 647:

- 112220.
- Weber B, Braddy S J. 2003. A marginal marine ichnofauna from the Blaiklock Glacier Group (Lower Ordovician) of the Shackleton Range, Antarctica. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 94(1): 1–20.
- Wellman C H, Cascales-Miñana B, Servais T. 2023. Terrestrialization in the Ordovician. *Geological Society, London, Special Publications*, 532: 171–190.
- Wilmeth D T, Corsetti F A, Beukes N J, Awramik S M, Petryshyn V, Spear J R, Celestian A J. 2019. Neoproterozoic (2.7 Ga) lacustrine stromatolite deposits in the Hartbeesfontein Basin, Ventersdorp Supergroup, South Africa: implications for oxygen oases. *Precambrian Research*, 320: 291–302.
- Xue J Z, Deng Z Z, Huang P, Huang K J, Benton M J, Cui Y, Wang D M, Liu J B, Shen B, Basinger J F, Hao S G. 2016. Belowground rhizomes in paleosols: The hidden half of an Early Devonian vascular plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113: 9451–9456.
- Zhang L J, Zhao Z. 2015. Lower Devonian trace fossils and their palaeo-environmental significance from the western Yangtze Plate, South China. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 24(4): 325–343.
- Zhang L J, Qi Y A, Buatois L A, Mángano M G, Meng Y, Li D. 2017. The impact of deep-tier burrow systems in sediment mixing and ecosystem engineering in Early Cambrian carbonate settings. *Scientific Reports*, 7(1): 45773.
- Zhang L J, Buatois L A, Mángano M G, Qi Y A, Tai C. 2019. Early Triassic trace fossils from South China marginal-marine settings: implications for biotic recovery following the end-Permian mass extinction. *GSA Bulletin*, 131: 235–251.
- Zhang L J, Buatois L A, Mángano M G, Fan R Y, Yang Q Q, Wei F, Wang Z, Ma X Y. 2024. Evolution and palaeoenvironmental migration of a Cambrian undermat miner. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 655: 112559.
- Zhang L J, Wang Z Y, Li Y, Chai H Y, Fan R Y, Wang J S, Wang Z. 2025a. How benthic animals responded to the Paleozoic plant terrestrialization: evidence from trace fossils and their ecosystem engineering reconstruction. *Earth-Science Reviews*, 270: 105236.
- Zhang L J, Li Y, Yang Q Q, Wang Z Y, Chai H Y, Qie W K. 2025b. Dense Early Cambrian Psammichnites gigas circularis from South China and its palaeoecological significance for the Cambrian Information Revolution. *Historical Biology*, 38: 907–922.
- Zhang Y L, Lai G M, Gong E P, Yuan D C, Wilson M A, Li Y. 2023. Characteristics of early Neoproterozoic stromatolites from southern Liaoning, North China: insights into the formation of stromatolites. *Journal of Marine Science and Engineering*, 11(9): 1709.
- Zhao C X, Shi M, Feng Q L, Ye Y, Zareen Khan M, Feng F B. 2020. New study of microbial mats from the Mesoproterozoic Jixian Group, North China: evidence for photosynthesis and oxygen release. *Precambrian Research*, 344: 105734.
- Zhu M, Fan J H. 1995. Youngolepis from the Xishancun Formation (early Lochkovian) of Qujing, China. *Geobios*, 28: 293–299.
- Zouicha A, Voigt S, Saber H, Marchetti L, Hminna A, El Attari A, Ronchi A, Schneider J W. 2021. First record of Permian continental trace fossils in the Jebilet Massif, Morocco. *Journal of African Earth Sciences*, 173: 104015.

(责任编辑 张西娟)