

# 华南晚古生代 *Zoophycos* 时空分布及其控制因素

张立军, 龚一鸣

中国地质大学生物地质与环境地质国家重点实验室, 武汉 430074

**摘要** 基于对华南晚古生代 3 条剖面 *Zoophycos* 的精细解剖和前人资料分析, 识别了螺旋形和舌形 *Zoophycos* 两种形态, 揭示了华南晚古生代 *Zoophycos* 时空分布具有 3 个方面的特征: (1) 在时间上, *Zoophycos* 广泛分布于早-中泥盆世(埃姆斯期-艾菲尔期)、密西西比亚纪(维宪期)及中二叠世(沃德期); (2) 在空间上, *Zoophycos* 主要发育于黔东南、湘中南、桂东北一带; (3) 临滨至浅海下部是 *Zoophycos* 的主要产出环境。研究表明, 华南晚古生代 *Zoophycos* 的时空分布与大气含氧量(17%—24%), 气候和温度(20—25°C), 海水地球化学成分(方解石海  $Mg/Ca < 2$ ) 以及生物灭绝事件等具有耦合关系。

**关键词** 动藻迹; 晚古生代; 华南; 时空分布; 控制因素

**中图分类号** Q911.28

**文献标识码** A

**doi** 10.3981/j.issn.1000-7857.2011.31.002

## Spatiotemporal Distribution and Controlling Factor of the Late Paleozoic *Zoophycos* in South China

ZHANG Lijun, GONG Yiming

State Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

**Abstract** Through studying on *Zoophycos* from three Late Paleozoic sections (the Dahekou Devonian section, the Ercengpu Carboniferous section, and the Dongpan Permian section) and summarizing the previous related literatures on the Late Paleozoic *Zoophycos* in South China, the *Zoophycos* from these regions represent the complex spreiten with well-preserved major and minor lamellae, and consist of marginal tube and cylindrical tunnel. A systematic investigation of morphology and palaeoenvironment of *Zoophycos* is carried out. The study indicates that (1) both the spiral-like and tongue-like *Zoophycos* are identified. (2) *Zoophycos* are mainly distributed in the Early-Middle Devonian (Emsian-Eifelian), Mississippian (Visean), and Guadalupian (Wordian); and mainly occur in the southeast of Guizhou Province, central-southern of Hunan Province, and northeastern of Guangxi Province, and are abundant in a condition with a lower energy and soft substrate from shoreface to subtidal shelf. It seems that the spatiotemporal distributions of the Late Paleozoic *Zoophycos* in South China are coupled with the Late Paleozoic evolution of atmosphere oxygen (17%—24%), climate and temperature (20—25°C), seawater geochemical compositions (calcite seas,  $Mg/Ca < 2$ ), and mass biological extinction events.

**Keywords** *Zoophycos*; Late Paleozoic; South China; spatiotemporal distribution; controlling factor

### 0 引言

动藻迹 (*Zoophycos*) 自 1855 年首次由 Abramo Massalongo 报道, 至今已有一百五十多年的历史。*Zoophycos* 最先并不是作为遗迹化石, 而被认为是大型的藻类化石 (macroalgae); 在 Massalongo 所描述的标本中有两个被证明是遗迹化石, 此后

*Zoophycos* 就作为一个遗迹属保留至今<sup>[1]</sup>。随着研究的深入, 对 *Zoophycos* 系统分类学的研究成为了第 1 个热点, Häntzschel<sup>[2-3]</sup> 将前人描述命名的遗迹化石 *Fucoides circinnatus* Brongniart, 1828, *Fucoides brianteus* Villa, 1844, *Umbellularia longimana* Fischer de Waldheim, 1811, *Chondrites scoparis* Thiollière, 1858,

收稿日期: 2011-04-28; 修回日期: 2011-08-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(40872001, 41072252, 40921062); 《科技导报》博士生创新研究资助计划项目(kjdb200902-8); 河南省生物遗迹与成矿过程重点实验室开放基金项目(OTMP1001)和高等学校学科创新引智计划项目(B08030)

作者简介: 张立军, 博士研究生, 研究方向为遗迹化石与地球生物学, 电子信箱: Ljzhanghp@gmail.com; 龚一鸣 (通信作者), 教授, 研究方向为遗迹化石、泥盆系及地球生物学, 电子信箱: ymgong@cug.edu.cn

*Taonurus* Von Fischer—Ooster, 1858, *Sagminaria* Trautschold, 1867, *Alectorurus* Schimper, 1869, *Zoophycos* Schimper, 1869, *Physophycus* Schimper, 1869, *Cancellophycus* De Saporta, 1872, *Glossophycus* De Saporta & Marion, 1883, *Flabellophycus* Squinabol, 1890, *Zoophycos* Vassoevich, 1953, *Palaeospira* Plička, 1965, *Spirographis carpatica* Plička, 1968, *Palaeospirographis* Plička, 1962 等视为同属, 归入 *Zoophycos* Massalongo, 1855, 这一研究成果最终得到了遗迹学家的认可。详实的分类学研究, 为此后遗迹学家对 *Zoophycos* 形态和功能研究打下了坚实的基础。

*Zoophycos* 形态学及其功能分析成了第 2 个研究热点。*Zoophycos* 分布时间之长(寒武纪—现在)<sup>[4-7]</sup>、范围之广(从陆源碎屑岩至碳酸盐岩及火山碎屑)<sup>[8-13]</sup>、环境之多(滨岸至深海)<sup>[12, 14-21]</sup>、形态之复杂精美, 使得众多遗迹学家根据各自研究材料的特点提出众多造迹模型: 食沉积物模式<sup>[10, 15, 18, 22-24]</sup>、食海底表面碎屑物模式<sup>[25-27]</sup>、垃圾处理模式<sup>[28]</sup>、贮藏室模式<sup>[28, 29]</sup>、花园模式<sup>[19, 20, 28-33]</sup>。由于从未在沉积物及化石中发现与 *Zoophycos* 一起保存的造迹生物, 部分学者根据 *Zoophycos* 的形态学特征及上述功能学模型假想了能构建如此复杂结构遗迹的生物, 如环节动物多毛类 (polychaetes)<sup>[3-4]</sup>、环节动物星虫类 (sipunculans)<sup>[15, 25]</sup>、环节动物蠕虫类 (echiurans)<sup>[27]</sup>。其中星虫类 (sipunculans) 得到了众多学者的共识<sup>[15, 18, 25, 35]</sup>。

*Zoophycos* 的古生态学研究成了第 3 个研究热点。Seilacher<sup>[22]</sup>最先定义了 *Zoophycos* 遗迹相, 认为 *Zoophycos* 分布在指示缺氧相的斜坡环境中。Bottjer 等<sup>[5]</sup>通过统计分析发现, *Zoophycos* 在古生代主要分布于近海到半深海的沉积环境, 中生代至新生代仅分布于深海环境。此外, *Zoophycos* 的分布环境与古氧相及水动能之间的相互关系也较受关注<sup>[36-40]</sup>。

华南晚古生代地层出露广泛, 沉积环境及岩石类型丰富多样, 宏体化石及遗迹化石保存良好。*Zoophycos* 的研究取得的成果, 主要集中在遗迹属种的描述及其古环境、古生态学意义<sup>[21, 35, 41-53]</sup>, 仅有部分学者针对泥盆纪碎屑岩中的 *Zoophycos* 其生态习性及其造迹过程进行过深入探讨<sup>[5]</sup>, 同时对二叠纪碳酸盐岩中 *Zoophycos* 的深色小蹼纹、浅色小蹼纹中发现的不同类型的微生物集群进行过研究, 并认为 *Zoophycos* 造迹者可能与微生物在食物链、氧化还原等方面存在密切关系<sup>[19-21]</sup>, 这一认识引起了国内外同行的广泛关注。而对于整个华南地区晚古生代 *Zoophycos* 的形态及生态特征与演化的研究还未见报道。

本文利用实测和采集的华南晚古生代 3 条剖面的 *Zoophycos* 的翔实材料, 结合大量前人相关文献资料, 运用地球生物学的观点, 将 *Zoophycos* 的时间及空间分布相结合, 以探讨华南晚古生代 *Zoophycos* 的形态学、古生态学特征及其控制因素。

## 1 材料

贵州独山大河口泥盆纪剖面属于独山泥盆纪—石炭纪

标准地质剖面的下段, 位于贵州省独山县大河口地质公园一带, 即 N25°49'50.9", E107°30'51.8" (图 1)。*Zoophycos* 主要分布于大河口剖面宋家桥组的深灰色、灰色的中薄层细粒石英砂岩、泥质粉砂岩以及深灰色泥岩中, 未见实体化石。在 *Zoophycos* 分布层面相邻的上下层位可见遗迹化石 *Rhizocorallium*, *Thalassinoides*, *Chondrites*。

贵州独山二层坡石炭纪剖面位于独山县城西南 10km 处的独山—平塘县省道 312 路旁 (图 1)。*Zoophycos* 主要分布于二层坡剖面上司组灰色厚层生屑泥晶石灰岩中, 与遗迹化石 *Chondrites* 共生, 在上下层位可见珊瑚、腕足、棘皮类化石。

广西东攀派萇二叠纪剖面位于桂西南扶绥县境内柳桥镇东约 5km 处, 紧邻南宁—凭祥国道 (图 1)。*Zoophycos* 主要分布于派萇剖面大隆组深黑色、黑色泥质硅质岩中, 与放射虫共生, 可见遗迹化石 *Chondrites*, *Helminthopsis*, *Phycodes*, *Taenidium*, *Palaeophycus*, *Neonereites*, *Phycosiphon*, *Planolites*, *Thalassinoides*, *Spirorhaphis*。

搜集的华南晚古生代 *Zoophycos* 研究剖面地理布置、时代分布以及 *Zoophycos* 形态特征详见表 1。

## 2 结果

### 2.1 *Zoophycos* 形态结构要素

之前的学者对保存在碎屑岩和碳酸盐岩中的 *Zoophycos* 形态结构要素术语使用并不统一, 如 major lamellae 在碎屑岩中描述为大肋板<sup>[44, 50]</sup>, 在碳酸盐岩中则描述为蹼层<sup>[53-54]</sup>。为了统一规范碎屑岩、碳酸盐岩、硅质岩和凝灰岩中 *Zoophycos* 的形态结构要素术语, 本文通过对代表性的 *Zoophycos* 的形态解析, 提出一套具有普适性的 *Zoophycos* 形态结构要素术语, 包括必备的、使用频率最高的要素 (柱形管 (cylindrical tunnel, CT)、大蹼纹 (major lamellae, ML)、小蹼纹 (minor lamellae, NL)、边缘管 (marginal tube, MT)、蹼层 (spreiten, SP)) 以及相对次要的要素 (浅色小蹼纹 (light minor lamellae, LNL)、深色小蹼纹 (dark minor lamellae, DNL)、虚拟中轴 (virtual central axis, VCA)、叶片形蹼层束 (lobe spreiten bundle, LS)) (图 2)。

各形态结构要素代号对应的英文名称为: 柱形管 (CT), 边缘管 (MT), 大蹼纹 (ML), 小蹼纹 (NL), 虚拟中轴 (VCA), 浅色小蹼纹 (LNL), 深色小蹼纹 (DNL), 板状蹼层长 (length of the planar spreiten, L), 板状蹼层宽 (width of the planar spreiten, W), 小蹼纹厚 (thickness of the minor lamellae, H), 叶片形蹼层束 (LS), 叶片形蹼层束长 (length of the lobe spreiten, Ll), 叶片形蹼层束宽 (width of the lobe spreiten, Lw), 蹼层束 (spreiten bundle, SB), 蹼层 (SP), 板状蹼层 (planar spreiten, PS)。

依据上述形态结构要素术语, *Zoophycos* 可以描述为整体轮廓呈螺旋形、舌形蹼层 (图 2(a)—2(d)) 或水平分布的板状蹼层 (图 2(g)), 具柱形管 (CT), 大蹼纹 (ML), 小蹼纹 (NL) 或浅色小蹼纹 (LNL)、深色小蹼纹 (DNL), 边缘管 (MT) 及虚拟中

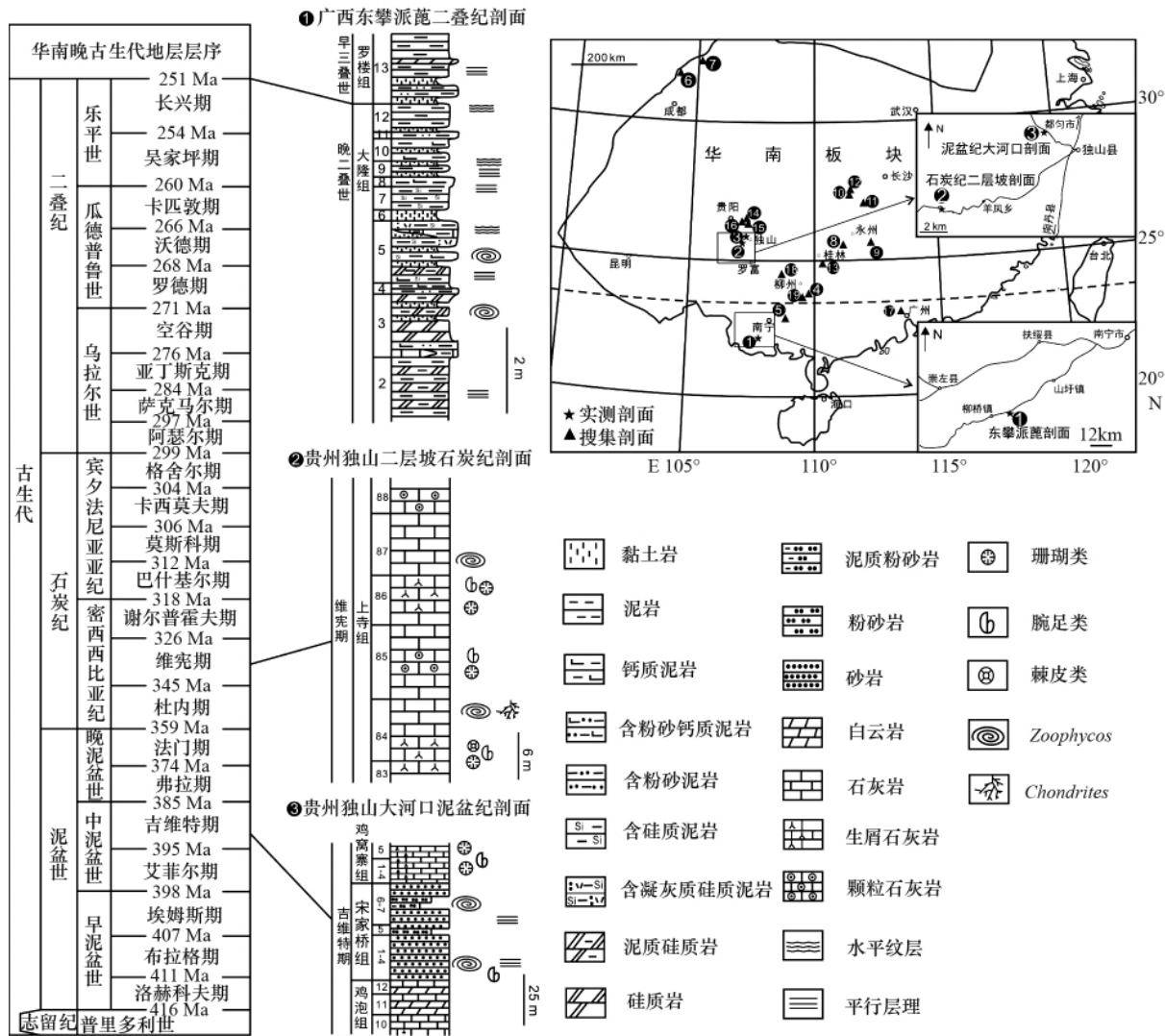


Fig. 1 Locality and stratohorizon of the Late Paleozoic Zoophycos occurrence in South China

注: 实测剖面, ① 广西东攀派范二叠纪剖面, ② 贵州独山二层坡石炭纪剖面, ③ 贵州独山大河口泥盆纪剖面; 搜集剖面, ④ 广西来宾铁桥二叠纪剖面, ⑤ 广西横县六景泥盆纪剖面, ⑥ 四川北川甘溪泥盆纪剖面, ⑦ 四川广元后高坪泥盆纪剖面, ⑧ 广西灌阳吴家泥盆纪剖面, ⑨ 湖南临武通天水库泥盆纪剖面, ⑩ 湖南新化炉观泥盆纪剖面, ⑪ 湖南新邵马栏边水库石炭纪剖面, ⑫ 湖南新化炉观贺家垄石炭纪剖面, ⑬ 广西桂林大圩石炭纪剖面, ⑭ 贵州龙里中排乡石炭纪剖面, ⑮ 贵州龙里民丰乡石门石炭纪剖面, ⑯ 贵州龙里水场堡乡石炭纪剖面, ⑰ 广东花县赤坭飞鼠岩石炭纪剖面, ⑱ 广西罗城石炭纪剖面, ⑲ 广西来宾合山马滩二叠纪剖面。

Notes: Study sections, ① The Dongpan Pailu Permian section, ② The Dushan Ercengpuo Carboniferous section, ③ The Dushan Dahekou Devonian section; Collected sections, ④ The Laibin Teiqiao Permian section, ⑤ The Hengxian Liuqing Devonian section, ⑥ The Beichuan Ganxi Devonian section, ⑦ The Guangyuan Hougaoping Devonian section, ⑧ The Guanyang Wujia Devonian section, ⑨ The Linwu Tongtian Devonian section, ⑩ The Xinhua Luguan Devonian section, ⑪ The Xinshao Malanbian Carboniferous section, ⑫ The Xinhua Luguan Hejalong Carboniferous section, ⑬ The Guiling Dayu Carboniferous section, ⑭ The Longli Zhongpai Carboniferous section, ⑮ The Longli Minzhu Shimeng Carboniferous section, ⑯ The Longli Shuichangpu Carboniferous section, ⑰ The Huaxian Chini Feishuyan Carboniferous section, ⑱ The Luocheng Carboniferous section, ⑲ The Laibin Heshan Matan Permian section.

轴(VCA)大蹼纹宽, 边缘管宽, 板状蹼层长(L), 板状蹼层宽(W), 小蹼纹厚(H), 大蹼纹与浅色及深色小蹼纹(ML+LNL+DNL)聚集成板状蹼层(PS)。较特殊的、大型的裙带状 Zoophycos, 通常是由多个由小蹼纹聚集而成的, 似叶片形凸起, 可称之为叶片形蹼层束(LS), 叶片形蹼层束长(LI), 叶片

形蹼层束宽(Lw), 非凸起大蹼纹间的小蹼纹集合体称之为蹼层束(SB), 所有的蹼层束(SB+LS)聚集构成蹼层(SP)(图 2(e) — 2(f))。

2.2 Zoophycos 的形态结构解析

泥盆纪独山大河口剖面宋家桥组细粒石英砂岩 (图 3

表 1 华南晚古生代 *Zoophycos* 特征一览表  
 Table 1 Locality, stratohorizon, morphology, and palaeoenvironment characteristics of the Late Paleozoic *Zoophycos* in South China

时代	剖面	层位	岩性	属或种	形态	大小	丰度	伴生的相标志	沉积环境	资料来源
二叠纪	P <sub>3</sub>	广西东攀派崮	大隆组 硅质岩	<i>Zoophycos</i> isp.	水平及面状分布板状蹼层	蹼层宽 2—3mm, 长度不等, 一般在 3—5cm	高	<i>Chondrites</i> , 镜下在蹼层内见大量完好的放射虫及火山碎屑物	下斜坡	冯庆来提供
	P <sub>2</sub>	广西来宾铁桥	茅口组 泥粒石灰岩	<i>Zoophycos</i> isp.	水平及面状分布板状蹼层	蹼层宽 4—6mm, 长度不等, 一般在 10cm 以上	高	可见至少 3 个 <i>Zoophycos</i> 阶层	浅海缓坡	Gong et al., 2010 <sup>[21]</sup> ; 实测
	P <sub>2</sub>	广西来宾合山马滩	茅口组 石灰岩	<i>Zoophycos</i> isp.	水平及面状分布板状蹼层	蹼层宽 1—4mm, 长度凡到几十厘米	高	<i>Planolites</i> , <i>Phycodes</i>	潮下带	李菊英等, 1986 <sup>[41]</sup>
	P <sub>1</sub>	广西来宾铁桥	栖霞组 粒泥石灰岩	<i>Zoophycos</i> cf. <i>caudagalli</i>	水平及面状分布板状蹼层	蹼层宽 5—10mm, 长度不等, 一般在 1cm 以上	高	<i>Rhizocorallium</i> , <i>Chondrites</i> , 蹼层中见较多有孔虫类及介形类化石	浅海缓坡	龚一鸣等, 2007 <sup>[53]</sup> ; 实测
石炭纪	C <sub>1</sub>	贵州独山二层坡剖面	上寺组 石灰岩	<i>Zoophycos</i> isp.	水平分布的板状蹼层	蹼层宽 5—6mm, 长度不等, 一般在 10cm 以上	中	<i>Chondrites</i> , 镜下在蹼层内见有孔虫类和介形类化石	台地边缘斜坡	实测
	C <sub>1</sub>	广西罗城	大塘阶早期 黑色薄层石灰岩	<i>Zoophycos</i> isp.	椭圆形蹼层, 大蹼纹成弓形旋转	大蹼纹宽 2—4mm, 蹼层轮廓约 20cm × (14—15)cm	中	密集成层, 上下可见珊瑚类和腕足类化石	浅海上部	杨式溥, 1984 <sup>[44]</sup>
	C <sub>1</sub>	广东花县赤坭飞鼠岩	测水组 粉砂质页岩	<i>Zoophycos</i> isp.	同心形蹼层, 大小蹼纹明显	大蹼纹宽 3—5mm, 蹼层轮廓约 (13—15)cm × (8—10)cm	低	上部层位见腕足类、棘皮类、苔藓类及珊瑚类化石	浅海上部	杨式溥, 1989 <sup>[45]</sup>
	C <sub>1</sub>	湖南新邵马栏边水库	梓门桥组 生屑泥晶石灰岩	<i>Zoophycos</i> <i>circinnatus</i>	椭圆-圆形蹼层, 小蹼纹不明显	蹼层轮廓约 70—200mm, 大蹼纹 15—20 个, 大蹼纹宽 1—3mm, 大蹼纹间距 1—3mm	中	<i>Chondrites</i> , <i>Planolites</i> , <i>Thalassinoides</i> , 见珊瑚及腕足类化石	浅海上部	张欣平和卿上康, 1988 <sup>[50]</sup>
	C <sub>1</sub>	湖南新邵马栏边水库	邵东组 泥晶石灰岩	<i>Zoophycos</i> isp.	螺旋形蹼层, 柱形管与边缘管可见, 小蹼纹不明显	大蹼纹 19—20 个, 蹼层轮廓约 150mm × 84mm	低	<i>Chondrites</i> , <i>Planolites</i> , 见珊瑚类化石	潮汐灰泥坪	张欣平和卿上康, 1988 <sup>[50]</sup>
	C <sub>1</sub>	湖南新化炉观贺家垄	梓门桥组 内碎屑泥晶石灰岩	<i>Zoophycos</i> <i>circinnatus</i>	近圆-椭圆形蹼层	蹼层轮廓约 160mm × 110mm	中	见竹叶状构造、硅质结核与白云质条带, 见腕足类和珊瑚类化石	潮下带	张欣平和卿上康, 1992 <sup>[51]</sup>
	C <sub>1</sub>	贵州龙里中排乡	祥摆组 粉砂岩	<i>Zoophycos</i> isp. 1	近长方形或螺旋形蹼层, 大小蹼纹可见	蹼层轮廓约 35cm × 10cm	高	双脊干涉波痕	临滨带	王尚彦, 1989 <sup>[47]</sup>
	C <sub>1</sub>	贵州龙里民主乡石门	祥摆组 粉砂岩	<i>Zoophycos</i> isp. 2	椭圆形或螺旋形蹼层, 大小蹼纹可见	整体轮廓约 45cm × 30cm	高		浅海上部	王尚彦, 1989 <sup>[47]</sup>
	C <sub>1</sub>	贵州龙里水场堡乡	旧司组 深灰色泥晶灰岩	<i>Zoophycos</i> isp. 3	弓形, 舌形或喇叭形蹼层, 大蹼纹粗短	整体轮廓约 15cm × 10cm	中		浅海上部	王尚彦, 1989 <sup>[47]</sup>
C <sub>1</sub>	广西桂林大圩	大塘阶早期 生物碎屑泥晶灰岩	<i>Zoophycos</i> isp.	舌形或圆形蹼层, 螺旋盘绕, 见大小蹼纹及边缘管	大蹼纹宽 2—3mm, 整体轮廓约 20cm × (12—16)cm	高	<i>Chondrites</i> , 水平层理, 见腕足类, 珊瑚类, 棘皮类, 腹足类化石	浅海上部	林刚, 1987 <sup>[42]</sup>	

表 1 华南晚古生代 *Zoophycos* 特征一览表(续)Table 1 Locality, strathorizon, morphology and palaeoenvironment characteristics of the Late Paleozoic *Zoophycos* in South China (continued)

D <sub>3</sub>	四川广元后高坪	土桥子组	泥质粉砂岩	<i>Zoophycos cirinnatus</i> , <i>Z. brianteus</i>	圆形或螺旋形蹼层,见边缘管	大蹼纹宽 1—2 mm, 整体轮廓约 (6—7)cm × (3—4)cm	高	<i>Chondrites</i>	浅海上部	张立军和龚一鸣, 2009 <sup>[32]</sup> ; 实测	
D <sub>2</sub>	贵州独山大河口	宋家桥组	细砂岩	<i>Zoophycos</i> isp. 1, <i>Z.</i> isp.2, <i>Z.</i> isp.3	花瓣形,椭圆形蹼层,见柱形管与边缘管	边缘管直径 4—12mm, 长 15—30cm, 宽 5—17cm	高	<i>Thalassinoides</i>	滨浅海	实测;王约, 2004 <sup>[31]</sup>	
D <sub>2</sub>	广西灌阳吴家剖面	跳马涧组	泥质粉砂岩	<i>Zoophycos caudagalli</i> , <i>Z.</i> isp.	椭圆形或圆形蹼层,大蹼纹在上层面与柱形管形成 U 形回旋	蹼层厚 1—3 mm, 蹼层轮廓约 (18—20)cm × (13—15)cm	高	<i>Planolites</i> , <i>Cochlichnus</i>	浅海上部	龚一鸣, 1987 <sup>[46]</sup>	
泥盆纪	D <sub>2</sub>	湖南临武通天水库	跳马涧组	细砂岩	<i>Zoophycos</i> aff. <i>crassus</i>	螺旋形蹼层,见柱形管,大小蹼纹不明显	蹼层轮廓约 60mm×70mm	中	<i>Skolithos</i>	浅海上部	张欣平, 1991, 1992 <sup>[48-49]</sup>
	D <sub>2</sub>	湖南新化炉观	跳马涧组	细砂岩	<i>Zoophycos</i> isp.	螺旋形或半圆形蹼层,边缘管粗大	蹼层轮廓约 144mm×(60—70)mm	中	<i>Skolithos</i>	浅海上部	张欣平, 1991, 1992 <sup>[48-49]</sup>
	D <sub>1</sub>	四川北川甘溪剖面	养马坝组	细砂岩	<i>Zoophycos</i> isp.	花瓣形或椭圆形蹼层,见柱形管	柱形管宽 1—2 mm, 整体轮廓约 10cm×25cm	高	<i>Chondrites</i> , <i>Thalassinoides</i>	浅海上部	实测
D <sub>1</sub>	四川北川甘溪剖面	甘溪组	泥质粉砂岩	<i>Zoophycos</i> isp.	整体呈 U 形或舌形蹼层,在尾端向外辐射	边缘管宽 2—3mm, 整体轮廓约 12cm×14 cm	高	<i>Rhizocorallium</i> , <i>Chondrites</i> , <i>Planolites</i> , <i>Arenicolites</i> , <i>Phycodes</i> , 见腕足类, 三叶虫类化石	临滨下部	实测	
D <sub>1</sub>	广西横县六景	莲花山组	泥质粉砂岩	<i>Zoophycos</i> isp.	椭圆形蹼层,见柱形管	大蹼纹宽 1—2mm, 蹼层轮廓约 10cm×7cm	低	<i>Chondrites</i> , <i>Cruziana</i> , <i>Lumbricaria</i> , <i>Palaeophycus</i>	亚滨海区潮下带	杨式溥, 1983 <sup>[43]</sup> ; 实测	

(a)、图 3(b))和泥质粉砂岩(图 3(c))中出露完好丰富的 *Zoophycos*, 表现为圆形(图 3(a))、椭圆形(图 3(c))、舌形(图 3(b))的蹼层, 见柱形管、边缘管、大蹼纹和小蹼纹, 其中柱形管、边缘管和大蹼纹清晰可见, 小蹼纹保存较差。其中有一半的大、小蹼纹中充填黑色泥质成分; 相邻的大蹼纹充填着不同的物质(图 3(a), 图 3(b), 图 3(d)), 一种是与围岩一致的成分, 另一种是与围岩差异很大的黑色泥质成分。*Zoophycos* 沿层面分布, 边缘管及大蹼纹的宽度约 2—4mm, 蹼层轮廓约 (14—16)cm×(15—18)cm。*Zoophycos* 多保存在上层面, 并且以柱形管为中心呈顺时针旋转。

石炭纪独山二层坡剖面上寺组深灰色、灰色中厚层泥晶生物碎屑石灰岩中出露丰富的 *Zoophycos*。在与层面垂直和平行的刨光面及自然面上, *Zoophycos* 表现为一系列呈带状、层状展布的板状蹼层(图 4)。在同一蹼层中, 可见同向弯曲交替出现的 DNL 和 LNL。在板状蹼层的末端可见 MT(图 4(d))。板状蹼层的长度为 3—5mm, 宽度为 6—8mm, 深色小蹼纹及浅色小蹼纹的厚度不等。不同阶层的蹼层其颜色与围岩

反差明显, 并表现出相互的交切关系(图 4(a)—4(d)), 由于后期的压实作用, 前两个阶层的 *Zoophycos* 表现为均一质的水平分布板状蹼层。板状蹼层的长度不等, 一般大于 50cm。*Chondrites* 常与 *Zoophycos* 共生在一起。显微镜下观察发现, 大量微体化石如有孔虫类保存在 *Zoophycos* 及 *Chondrites* 中, 而围岩中则相对较少。

二叠纪东攀派崑剖面大隆组深黑色—黑色硅质岩中出露大量面状展布的 *Zoophycos*。在垂直层面的抛光面上, *Zoophycos* 呈水平分布的板状蹼层, 可见边缘管(MT)(图 3(e)), 此外在抛光面上还可见较多火山成因的碎屑。显微镜下观察发现, 在 *Zoophycos* 蹼层中见较多形态保存完好的放射虫及玻屑(图 3(f)), 围岩中放射虫保存相对较差, 略有残缺, 数量略少。

通过对上述 3 条剖面 *Zoophycos* 的研究, 同时总结之前学者对华南晚古生代 *Zoophycos* 形态鉴定特征(表 1), 对比分析发现, 华南晚古生代 *Zoophycos* 主要具有 2 种基本的形态特征(图 2): 一种为螺旋形(图 2(a)), 另一种为舌形(图 2

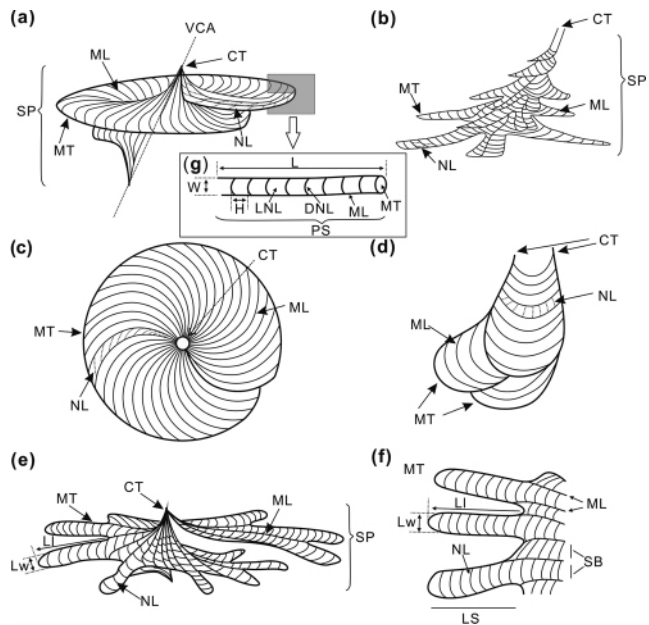


图 2 *Zoophycos* 主要形态结构要素  
Fig. 2 Diagram of *Zoophycos* representing the terminology used in this paper

注: (a)螺旋形 *Zoophycos* (据文献[18]修改), (b)舌形 *Zoophycos* (据文献[31]修改), (c)为(a)的俯视图,表现为平面分布的螺旋形蹼层, (d)为(b)的俯视图,表现为平面分布的舌形蹼层, (e)裙带形 *Zoophycos* (据文献[18]修改), (f)为(e)的俯视图,表现为面分布的裙带形蹼层 (据文献[33]修改), (g)为(a)的垂直切面示意图,表现为水平分布的板状蹼层。

Notes: (a) Spiral-like *Zoophycos* (Modified from literature<sup>[18]</sup>), (b) Tongue-like *Zoophycos* (Modified from literature<sup>[31]</sup>), (c) overlooked figure of (a), and it indicates spiral-like *Zoophycos* spreiten on the bedding surface, (d) overlooked figure of (b), and it indicates tongue-like *Zoophycos* spreiten on the bedding surface, (e) Skirt-like *Zoophycos* (Modified from literature<sup>[18]</sup>), (f) overlooked figure of (e), and it indicates skirt-like *Zoophycos* spreiten on the bedding surface, (g) vertical section of (a), indicates *Zoophycos* planar spreiten parallel to the bedding surface.

(b))。螺旋形 *Zoophycos* 主要具备以下特征:柱形管、边缘管、大蹼纹、小蹼纹以及虚拟中轴。在垂向上观察为圆形或椭圆形(图 2(b)),这种形态特征与在独山泥盆纪剖面宋家桥组发现的圆形及椭圆形 *Zoophycos* (图 3(a),图 3(d))、广西灌阳吴家泥盆纪剖面跳马涧组发现的 *Zoophycos* (文献[46]中的图 3-1a,1b,1c)。广东花县赤坭飞鼠岩下石炭统测水组发现的椭圆形 *Zoophycos* (文献[45]中图版 III-7)以及四川北川甘溪泥盆纪剖面养马坝组发现的圆形 *Zoophycos* (文献[54]中的图 4F)等匹配。在平行层面上观察为水平板状或面状蹼层(图 2(g)),可以与如在独山石炭纪上司组发现的新月形 *Zoophycos* (图 4)、广西来宾二叠纪栖霞组和茅口组发现的新月形蹼层状 *Zoophycos* (文献[21]的图 4 和图 5,文献[53]的图 2)、广西东攀派菡二叠纪剖面大隆组发现的 *Zoophycos* (图 3(e))相匹配。舌形 *Zoophycos* 同样具备柱形管、边缘管、大蹼纹及小蹼纹,

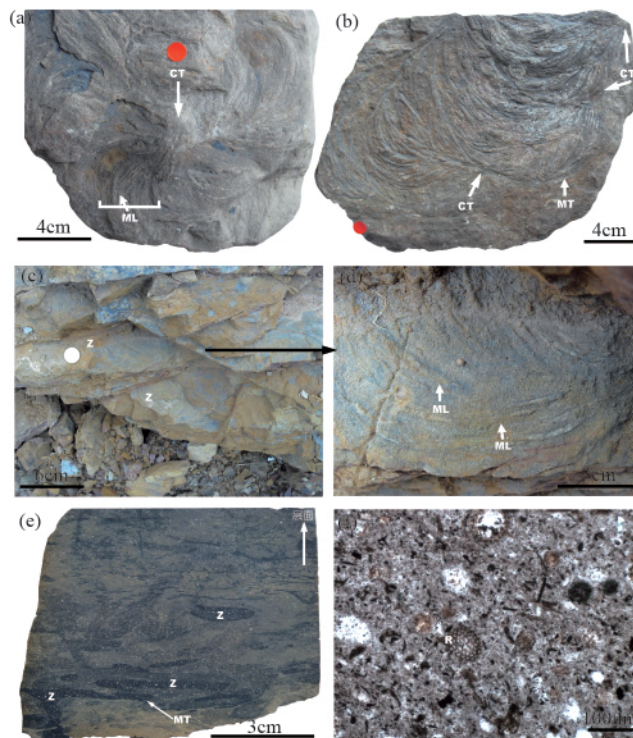


图 3 贵州独山大河口泥盆纪剖面宋家桥组与广西东攀派菡二叠纪剖面大隆组 *Zoophycos* 形态与结构

Fig. 3 Morphology and textures of *Zoophycos* in the Devonian Songjiaqiao Formation from the Dahekou section, Dushan, Guizhou Province and the Permian Dalong Formation from the Pailu section, Dongpan, Guangxi Province

注: (a)-(d) 中泥盆世宋家桥组 *Zoophycos* 形态,贵州独山大河口剖面, (e)-(f) 晚二叠世大隆组 *Zoophycos* 板状蹼层内部宏观形态及镜下特征,见较多保存完整的放射虫(Radiolarian,R),广西东攀派菡剖面。

Notes: (a)-(d) Morphology of *Zoophycos* in the Middle Devonian Songjiaqiao Formation from the Dahekou section, (e)-(f) Morphology and microscope characteristic of *Zoophycos* planar spreiten in the Late Permian Dalong Formation from the Dongpan Pailu section,with abundant radiolarian.

但缺少虚拟中轴,在垂向上观察为舌形或花瓣形(图 2(d)),可以与在独山泥盆纪大河口剖面宋家桥组发现的舌形 *Zoophycos* (图 3(b),文献[35]中的图版 I-1(a)和图版 I-6)、广西罗城下石炭统黄金段的 *Zoophycos* (文献[44]中的图版 I-1和图版 I-2)、广西桂林大圩大塘阶发现的 *Zoophycos* (文献[42]中的图版 I-2)、贵州龙里下石炭统旧司组的 *Zoophycos* (文献[47]中的图版 I-2,4)等相匹配。

### 2.3 *Zoophycos* 时空分布

华南晚古生代 *Zoophycos* 不同层位、岩性和环境的广泛分布和之前学者丰富的资料积累为探索 *Zoophycos* 的时空分布规律及 *Zoophycos* 的造迹者与生物和环境的相互作用提供了良好的资料基础。研究表明(表 1,图 5,图 6),华南晚古生代 *Zoophycos* 的时空分布具有以下特征和规律:

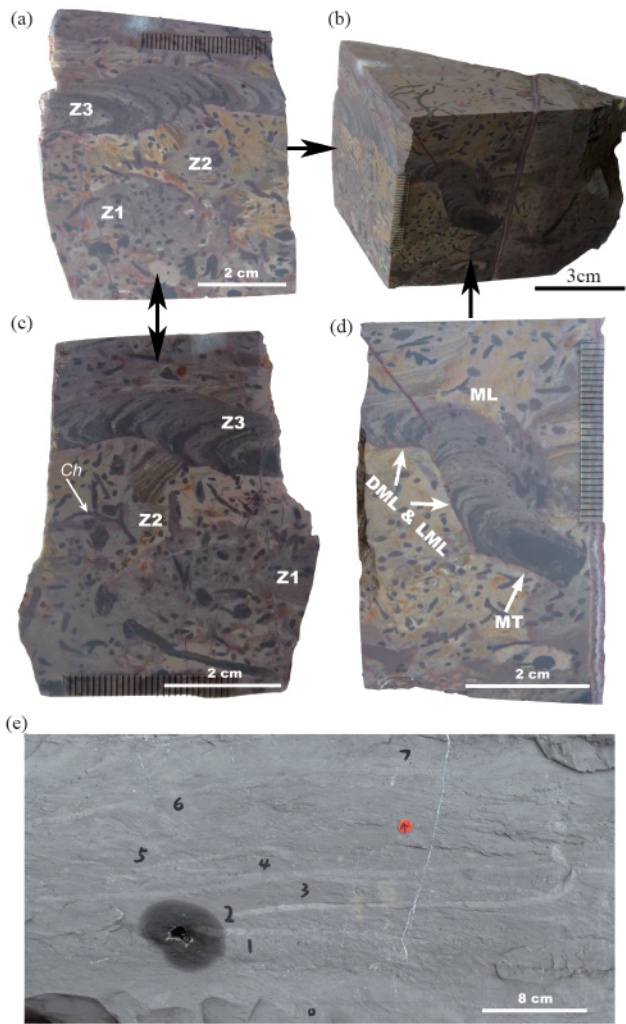


图4 贵州独山二层坡剖面密西西比亚纪上寺组 *Zoophycos* 与 *Chondrites* 的共生阶层关系

Fig. 4 Association and tiering relationships between *Zoophycos* and *Chondrites* based on the Carboniferous Shangsì Formation of the Ercengpuo section in Dushan, Guizhou Province

注: (a) — (d), 在不同切面方向抛光面上的 *Zoophycos*; (b), 三维手标本抛光面; (a)、(d) 分别是两个侧面, (c) 为 (a) 的相对应平面的抛光面; (e), 野外露头垂直层面; Z1、Z2、Z3 分别代表浅阶层、中阶层、深阶层; Ch=*Chondrites*。

Notes: (a) — (d) *Zoophycos* on different polished rock surfaces, (b) 3-D polished rock surfaces, (a) and (d) are two side aspects; (c) opposite polished surface of (a), (e) The natural vertical bedding surface. Z1, Z2 and Z3 represent shallow, middle, and deep tier *Zoophycos*, respectively. Ch=*Chondrites*.

(1) *Zoophycos* 主要分布于早—中泥盆世(埃姆斯期—艾菲尔期)、密西西比亚纪(维宪期)及中二叠世(沃德期),在泥盆纪法门期、密西西比亚纪杜内期以及宾夕法尼亚亚纪和早二叠世早期未有 *Zoophycos* 的相关报道;

(2) *Zoophycos* 主要分布于临滨带至浅海下部沉积环境,并自泥盆纪至二叠纪表现出由浅水至深水环境分布的趋势;

(3) *Zoophycos* 主要分布于华南黔东南、湘中南、桂东北一带;

(4) *Zoophycos* 主要沿层面展布且同一层内丰度很高,主要伴生 *Chondrites*、*Planolites* 等。

### 3 讨论

晚古生代时间跨度为 165Ma, 先后经历了晚泥盆世 F-F 生物灭绝事件和缺氧事件、石炭纪—二叠纪冰期事件,直到二叠纪—三叠纪之交(P-T)生物灭绝事件。这段时期生物界经历了繁盛期—灭绝期—复苏期—繁盛期,环境也经历了诸如大氧含氧量上升、海水地球化学成分更迭、气候及温度的巨变等。因此,晚古生代在研究生物与环境之间的协同演化方面具有重要地位。

遗迹化石是生物特征及生物行为习性与环境相互作用和协同演化的客观记录。因此,分别从生物与环境的角度来探讨控制华南晚古生代 *Zoophycos* 时空分布的主控因素,有利于揭示 *Zoophycos* 的地球生物学特征和规律。

#### 3.1 生物因素

由于 *Zoophycos* 的边缘管和柱形管管径相对较小(2—4mm),且在 *Zoophycos* 蹼层中先后发现了诸如排泄物以及共生的微生物<sup>[20,62]</sup>,此外有研究指出 *Zoophycos* 造迹生物的口处、肛门应位于同一侧<sup>[63]</sup>。基于上述特征,大多数遗迹学家认为星虫动物门(*Sipuncula*)是 *Zoophycos* 的造迹生物。

从华南晚古生代 *Zoophycos* 边缘管的管径宽度曲线及蹼层面积曲线(图 6(b))可以看出晚古生代 *Zoophycos* 边缘管由窄向宽的变化趋势及 *Zoophycos* 蹼层上层面的面积由小到大的变化趋势。形成上述变化趋势的原因可以归结为以下两个方面:(1) 生物自身大小及活动频率的增大。从边缘管管径宽度曲线可以看出管径宽的峰值主要位于环境稳定、富营养物质的生物富集时段内(腕足类为代表)。野外观察发现在上述生物富集时段内(中泥盆世吉维特期与密西西比亚纪维宪期、早中二叠世)腕足等生物个体普遍较大,说明当时环境稳定、营养物质充足。在上述环境中,*Zoophycos* 造迹生物的觅食活动频率也会大大增强,具体表现为多期次的沿边缘管往返于沉积物表面至沉积物内部螺旋潜穴来获取氧及食物等,导致了边缘管管径、蹼层面积要比贫营养区较宽、较大的趋势。(2) *Zoophycos* 在泥盆纪主要保存在软底质的碎屑岩中,而在石炭纪及二叠纪主要保存在软底质的碳酸盐岩中,由于碎屑岩和碳酸盐岩在成岩压实、压溶过程中的异同,亦会对 *Zoophycos* 管径的大小有一定的影响。

从华南晚古生代 *Zoophycos* 的丰度曲线(图 6(a))可以看出:*Zoophycos* 在泥盆纪埃姆斯期—吉维特期及密西西比亚纪维宪期丰度最大,在二叠纪丰度较小,*Zoophycos* 丰度的峰值又与腕足动物丰度峰值耦合。上文提到星虫动物门可能为 *Zoophycos* 的造迹生物<sup>[1,15,18,25]</sup>,星虫动物门与腕足类一样都为海相底栖生物<sup>[64]</sup>。早中泥盆世是底栖生物大繁盛的一个时期,晚泥盆世 F-F 生物灭绝事件重创低纬度地区礁生态系统、浅水

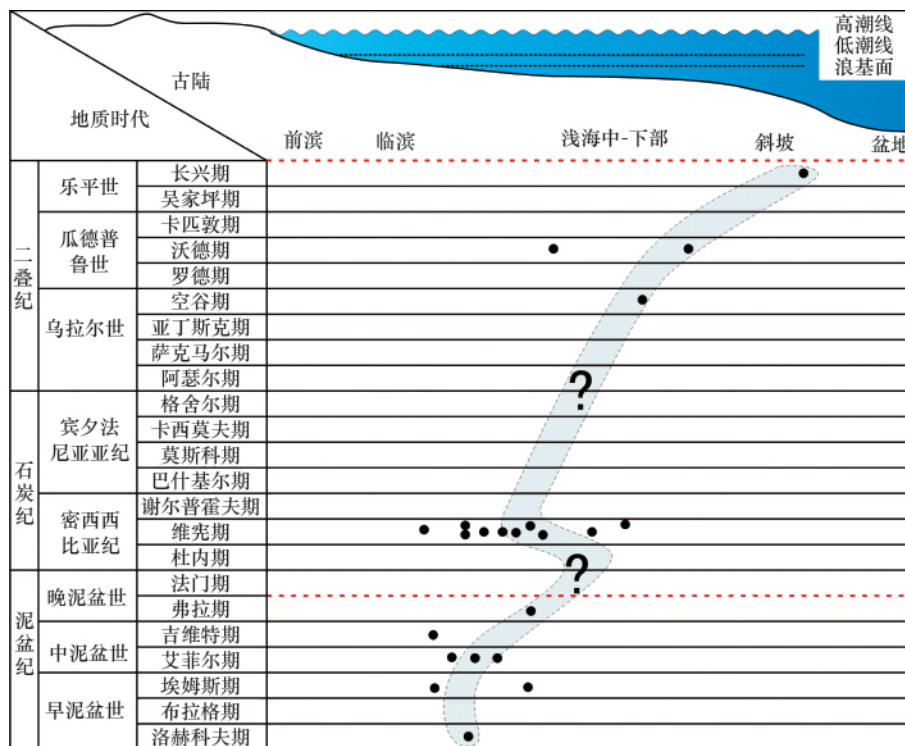


图 5 华南晚古生代 *Zoophycos* 时空分布

Fig. 5 Temporal and spatial distributions of the Late Paleozoic *Zoophycos* in South China

注:图中黑点代表 *Zoophycos* 分布点位、红色虚线分别代表 F-F(下)和 P-T(上)生物灭绝事件、? 代表未见 *Zoophycos* 分布

Notes: The black dot represents the occurrence of *Zoophycos*. The red dotted lines represent F-F (down) and P-T (up) biological extinction events, respectively. Question mark represents the absent of *Zoophycos*.

海相生物<sup>[65]</sup>,泥盆纪特征的珊瑚、层孔虫、苔藓虫受重创<sup>[66]</sup>,在晚泥盆世法门期及密西西比亚纪杜内期尚未见 *Zoophycos* 的相关报道。晚古生代 *Zoophycos* 的丰度特征从侧面反映了晚泥盆世 F-F 生物灭绝事件重创了 *Zoophycos* 造迹生物。后经过短暂的复苏,在密西西比亚纪维宪期 *Zoophycos* 丰度又达到最高。

### 3.2 环境因素

晚古生代华南板块主要分布于赤道附近,属于热带-亚热带。晚泥盆世至早二叠世之间的热带表层温度相对平均值低约 2℃<sup>[67]</sup>,而全球的气温变化也出现异常。早中泥盆世及晚三叠世全球的气温平均在 30℃左右,晚泥盆世至密西西比亚纪和中二叠世全球气温平均在 20℃左右,宾夕法尼亚亚纪至早二叠世全球气温平均在 10℃左右。从早泥盆世至晚二叠纪全球就形成了从温暖-温凉-温暖的气候变化趋势,而导致这一原因的正是全球性冰川事件<sup>[56,58]</sup>。与此同时,全球的洋流系统也发生着变化:寒流的最大值要早于冰期发生之前,这寓意着洋流可能作为冰期的先锋队。寒流的形成主要由于高纬度海域结冰,高纬度海水固结作用导致盐度及密度升高并向中低纬度运移,暖流则主要受控于低纬度地区蒸发作用导致盐度的升高并向中高纬度运移<sup>[58]</sup>。华南晚古生代 *Zoophycos* 在冰期中尚未有报道。在早中泥盆世及密西西比亚纪维宪期全球热带地区温度及盐度较为正常,未有太大波动;中二叠

世至晚二叠世全球热带地区温度及盐度同样恢复正常。上述二个阶段也恰恰是华南 *Zoophycos* 分布最广泛的两个时期。冰期中的温度、气候低于正常值,盐度高于正常值,在冰期之中 *Zoophycos* 极少被报道。从上述分析可以看出温度、气候、盐度是否正常对于 *Zoophycos* 的影响是显而易见的(图 6(a)~6(c))。

从华南晚古生代大气氧含量以及海水地球化学成分曲线(图 6(f)~6(h))发现:华南晚古生代 *Zoophycos* 主要分布于方解石海(Mg/Ca<2)以及大气氧含量在较低水平波动范围内(17%~24%)地区。上文提到,晚泥盆世 F-F 生物灭绝事件之前 *Zoophycos* 多与腕足类共生在一起。腕足类主要为低镁方解石质生物,而低镁方解石为稳定矿物,因此深阶层的 *Zoophycos* 能较好地保存。在宾夕法尼亚亚纪及二叠纪滨海至浅海上部 *Zoophycos* 数量锐减,与海水地球化学成分突变具有耦合关系(方解石海-文石海);有研究指出斜坡至盆地深层卤水均为 CaCl<sub>2</sub> 型<sup>[68]</sup>,这与 *Zoophycos* 在二叠纪末期向斜坡环境迁移是否具有内在的联系,还需要进一步的研究来证实。

泥盆纪至密西西比亚纪,大气含氧量在较低水平范围内(17%~24%),*Zoophycos* 主要分布于滨海至浅海上部环境,并与 *Chondrites* 等指示缺氧的遗迹化石共生。至宾夕法尼亚亚纪,*Zoophycos* 分布于较深水环境,在 *Zoophycos* 蹼层中见大量

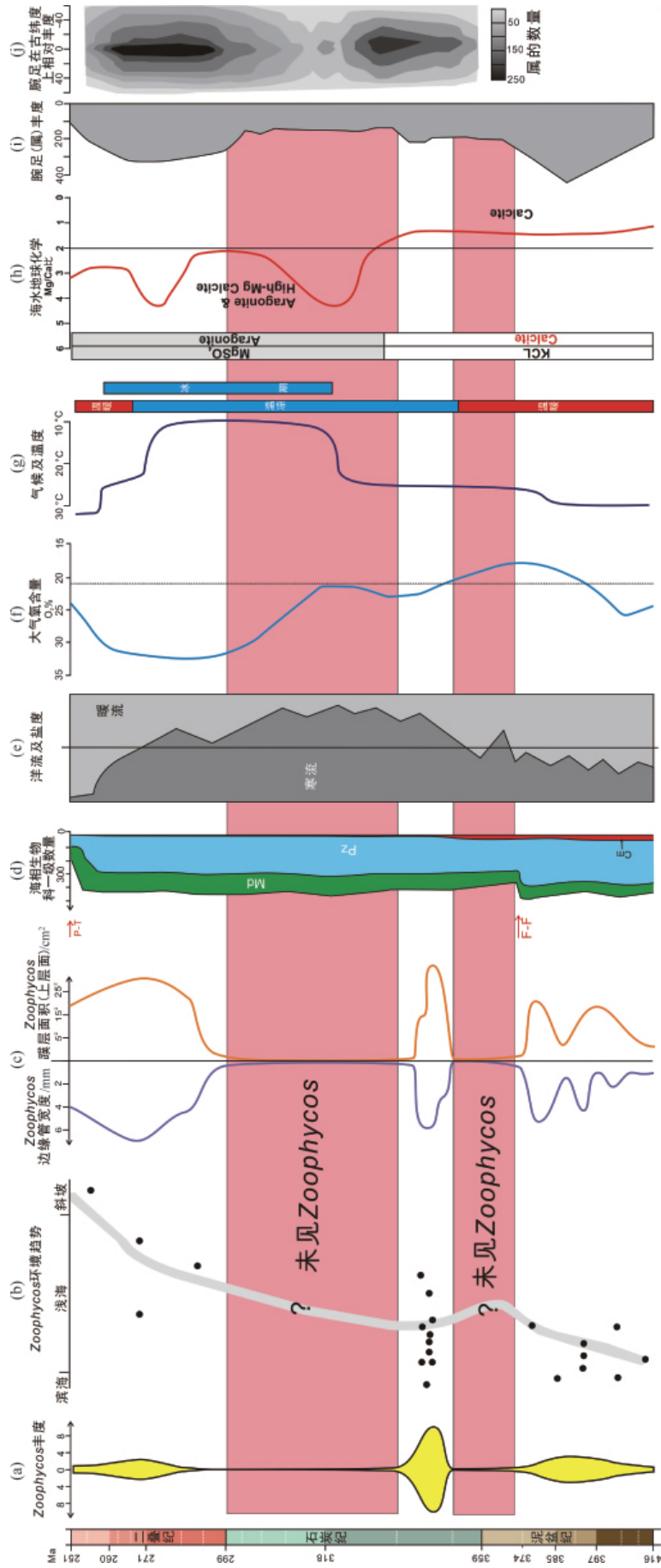


图 6 华南晚古生代 Zoophycos 特征及与生物-环境背景的关系

Fig. 6 Late Paleozoic Zoophycos characteristics and their relations to organic and environmental backgrounds in South China

注: (a), (b), (c) 分别为华南晚古生代 Zoophycos 丰度, 边缘管宽度与厚度面积曲线和趋势; (d) 海相生物科一级数量变化曲线 (据文献[55]修改); (e) 洋流及盐度变化曲线 (据文献[56]修改); (f) 大气含氧量曲线 (据文献[57]修改); (g) 气候及温度变化曲线 (据文献[58]修改); (h) 海水地球化学变化曲线 (据文献[59]修改); (i) 腕足丰度变化曲线 (据文献[60]修改); (j) 腕足在古纬度上的相对丰度曲线 (据文献[61]修改)。

Notes: (a), (b), (c) represent the abundant, palaeoenvironment trend, width of marginal tube and spreiten area of the Late Paleozoic Zoophycos in South China, respectively; (d) Number of marine families (Modified from literature [55]), (e) Ocean current and salty (Modified from literature [56]), (f) Atmosphere oxygen (Modified from literature [57]), (g) Climate and average global temperature (Modified from literature [58]), (h) Curve of seawater geochemistry change (Modified from literature [59]), (i) Brachiopod abundance (Modified from literature [60]), (j) Relative Brachiopod abundance in palaeolatitude (Modified from literature [61]).

的放射虫、有孔虫等浮游生物,并与 *Chondrites* 等共生。尽管当时大气氧含量上升,但随着深度的增加,海水中含氧量随之降低并低于大气含氧量,因此可以看出晚古生代 *Zoophycos* 主要分布于贫氧(dysoxic)或缺氧(anoxic)环境,从侧面也说明大气含氧量对 *Zoophycos* 的分布有着明显的影响。

如果说 F-F 生物灭绝事件导致了华南晚古生代 *Zoophycos* 在晚泥盆世法门期和密西西比亚纪杜内期的缺失,那么华南晚古生代 *Zoophycos* 在宾夕法尼亚亚纪的缺失则主要是各种环境巨变累加的结果,包括大气含氧量的急剧上升、温度的急剧降低、海水地球化学成分由方解石海转变为文石海、冰期、洋流及盐度的叠加作用等。

通过上述分析可以看出,华南晚古生代 *Zoophycos* 的时空分布与大气含氧量、气候(温度)、海水地球化学成分以及生物灭绝事件等存在耦合关系,因此才出现了华南晚古生代 *Zoophycos* 由滨浅海向浅海下部环境过渡的趋势。

#### 4 结论

(1) 通过华南晚古生代 3 条剖面 *Zoophycos* 精细解剖和前人资料分析,识别出华南晚古生代分布的 2 种主要的 *Zoophycos* 形态(螺旋形和舌形),它们都具备以下形态要素:柱形管、边缘管、蹼层、大蹼纹及小蹼纹;

(2) 华南晚古生代 *Zoophycos* 主要分布在黔东南、湘中南、桂东北一带,早—中泥盆世(埃姆斯期—艾菲尔期)、密西西比亚纪(维宪期)及中二叠世(沃德期)的水动能较低、软底质的临滨至浅海下部环境;

(3) 华南晚古生代 *Zoophycos* 分布与大气含氧量(17%—24%),气候和温度(20—25℃),海水地球化学成分(方解石海  $Mg/Ca < 2$ )以及生物灭绝事件等在时空分布上具有耦合关系。

**致谢:**冯庆来教授提供东攀剖面的遗迹化石标本;王约教授、曾剑威、罗梅和付南等同学在野外工作中给予帮助;郑文昆同学在论文成文过程中给予宝贵意见和建议,谨此致谢!

#### 参考文献 (References)

- [1] Olivero D. *Zoophycos* and the role of type specimens in Ichnotaxonomy [C]//Miller W III, ed. Trace Fossils Concepts, Problems, Prospects. Amsterdam, Elsevier, 2007: 219–231.
- [2] Häntzschel W. Trace fossils and problematica [C]//Moore R C ed. Treatise on Invertebrate Paleontology, part W, Miscellaneous: Condonts, Conoidal shells of Uncertain Affinities, Worms, Trace fossils and Problematica. Lawrence and Kansas: University Kansas Press, 1962: 177–245.
- [3] Häntzschel W. Trace fossils and problematica [C]//Teichert G, ed. Treatise on Invertebrate Paleontology, part W, Miscellaneous, Supplement 1. Kansas: Geological society of America and University of Kansas Press, 1975: 1–269.
- [4] Alpert S P. Trace fossils and the basal Cambrian boundary [C]//Crimes T P, Harper J C, eds. Trace fossils 2. Liverpool: Seel House Press, 1977: 1–8.
- [5] Bottjer D J, Droser M L, Jablonski D. Palaeoenvironmental trends in the history of trace fossils [J]. *Nature*, 1988, 333: 252–255.
- [6] 杨式溥, 王勛昌. 华北地台南部中寒武世徐庄组遗迹化石及其沉积环境 [J]. 古生物学报, 1991, 30(1): 74–89.

- Yang Shipu, Wang Xunchang. *Acta Palaeontologica Sinica*, 1991, 30(1): 74–89.
- [7] Seilacher A. Trace fossil analysis [M]. Berlin: Springer, 2007: 1–236.
- [8] Cave M P. Occurrence of *Zoophycos* in Oretian rocks of the Murhiku Supergroup, South Otago, New Zealand [J]. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, 1982, 25: 367–369.
- [9] Bromley R G, Ekdale A A. Trace fossil preservation in flint in the European Chalk [J]. *Journal of Paleontology*, 1984, 58(2): 298–311.
- [10] Ekdale A A, Lewis D W. The New Zealand *Zoophycos* revisited: Morphology, ethology, and paleoecology [J]. *Ichnos*, 1991, 1(3): 183–194.
- [11] Olivero D, Atrops F. The Bathonian–Callovian *Zoophycos* series of the Castellane Arc (South-eastern France) in the platform–basin transition zone: stratigraphy and palaeotectonics [J]. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences–Séries IIA*, 1996, 323(1): 81–88.
- [12] Olivero D, Gaillard C. Paleocology of Jurassic *Zoophycos* from south-eastern France [J]. *Ichnos*, 1996, 4(4): 249–260.
- [13] Knaust D. The oldest Mesozoic nearshore *Zoophycos*: Evidence from the German Triassic [J]. *Lethaia*, 2004, 37(3): 297–306.
- [14] Crimes T P. From limestones to distal turbidites: A facies and trace fossil analysis in the Zumaya flysch (Paleocene–Eocene), North Spain [J]. *Sedimentology*, 1973, 20(1): 105–131.
- [15] Wetzel A, Werner F. Morphology and ecological significance of *Zoophycos* in deep-sea sediments off NW Africa [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1981, 32: 185–212.
- [16] Martino R L, Curran H A. Sedimentology, ichnology, and paleoenvironments of the Upper Cretaceous Wenonah and Mt. Laurel Formations, New Jersey [J]. *Journal of Sedimentary Petrology*, 1990, 60(1): 125–144.
- [17] Miller M F. Morphology and Palaeoenvironmental Distribution of Paleozoic *Spirophyton* and *Zoophycos*: Implications for the *Zoophycos* Ichnofacies [J]. *Palaïos*, 1991, 6(4): 410–425.
- [18] Olivero D. Early Jurassic to Late Cretaceous evolution of *Zoophycos* in the French Subalpine Basin (southeastern France) [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2003, 192(1–4): 59–78.
- [19] Gong Y M, Xu R, Xie S C, et al. Microbial and molecular fossils from the Permian *Zoophycos* in South China [J]. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2007, 50(8): 1121–1127.
- [20] Gong Y M, Shi G R, Weldon E A, et al. Pyrite framboids interpreted as microbial colonies within the Permian *Zoophycos* spreiten from southeastern Australia [J]. *Geological Magazine*, 2008, 145(1): 95–103.
- [21] Gong Y M, Shi G R, Zhang L J, et al. *Zoophycos* composite ichnofabrics and tiers from the Permian neritic facies in South China and south-eastern Australia [J]. *Lethaia*, 2010, 43(2): 182–196.
- [22] Seilacher A. Bathymetry of trace fossils [J]. *Marine Geology*, 1967, 5(5–6): 413–418.
- [23] Gaillard C, Olivero D. A new paleoecologic interpretation of *Zoophycos* Massalongo, 1855 [J]. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences – Séries IIA*, 1993, 316(2): 823–830.
- [24] Olivero D. *Zoophycos* distribution and sequence stratigraphy. Examples from the Jurassic and Cretaceous deposits of southeastern France [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1996, 123 (1–4): 273–287.
- [25] Kotake N. Paleocology of the *Zoophycos* producers [J]. *Lethaia*, 1989, 22(3): 327–341.
- [26] Kotake N. Non-selective surface deposit feeding by the *Zoophycos* producers [J]. *Lethaia*, 1991, 24(4): 379–385.
- [27] Kotake N. Deep-sea echiurans: Possible producers of *Zoophycos* [J]. *Lethaia*, 1992, 25(3): 311–316.
- [28] Bromley R G. *Zoophycos*: Strip mine, refuse dump, cache or sewage farm? [J]. *Lethaia*, 1991, 24(4): 460–462.
- [29] Löwemark L, Schäfer P. Ethological implications from a detailed X-ray radiograph and  $^{14}C$  study of the modern deep-sea *Zoophycos* [J].

- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2003, 192 (1-4): 101-121.
- [30] Fu S P, Werner F. Is *Zoophycos* a feeding trace? [J]. *Neus Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 1995, 195(1-3): 37-47.
- [31] Bromley R G, Ekdal A A, Asgaard U. *Zoophycos* in the Upper Cretaceous chalk of Denmark and Sweden. [J]. *Greifwalder Geowissenschaftliche Beiträge*, 1999, 6: 133-142.
- [32] Miller W III, D'Alberto L. Paleothologic implications of *Zoophycos* from Late Cretaceous and Paleocene limestones of the Venetian Prealps, northeastern Italy [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2001, 166(1-2): 237-247.
- [33] Bromley R G, Hanken N M. Structure and function of large, lobed *Zoophycos*, Pliocene of Rhodes, Greece [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2003, 192(1-4): 79-100.
- [34] Bischoff B. *Zoophycos*, a polychaete annelid, Eocene of Greece [J]. *Journal of Paleontology*, 1968, 42(6): 1439-1443.
- [35] 王约. 贵州独山中泥盆世动藻迹生态习性探讨[J]. 古生物学报, 2004, 43(4): 591-596.  
Wang Yue. *Acta Palaeontologica Sinica*, 2004, 43(4): 591-596.
- [36] Frey R W, Seilacher A. Uniformity in marine invertebrate ichnology [J]. *Lethaia*, 1980, 13(3): 183-207.
- [37] Ekdal A A. Pitfalls of paleobathymetric interpretations based on trace fossil assemblages[J]. *Palaios*, 1988, 3(5): 464-472.
- [38] Ekdal A A, Mason T R. Characteristic trace-fossil associations in oxygen-poor sedimentary environments[J]. *Geology*, 1988, 16(8): 720-723.
- [39] Frey R W, Pemberton S G, Saunders T D A. Ichnofacies and bathymetry: A passive relationship[J]. *Journal of Paleontology*, 1990, 64 (1): 155-158.
- [40] Bromley R G, Asgaard U. Ichnofacies: A mixture of taphofacies and biofacies [J]. *Lethaia*, 1991, 24(2): 153-163.
- [41] 李菊英, 晋慧娟, 李育慈. 广西来宾、合山地区二叠系地层中的遗迹化石及其环境意义[J]. 地质科学, 1986, 29(2): 143-150.  
Li Juying, Jin Huijuan, Li Yuci. *Scientia Geologica Sinica*, 1986, 29(2): 143-150.
- [42] 林刚. 桂林大圩下石炭统大塘阶下部的动藻迹及古环境 [J]. 桂林冶金地质学院学报, 1987, 7(3): 199-205.  
Lin Gang. *Journal of Guilin College of Geology*, 1987, 7(3): 199-205.
- [43] 杨式溥. 广西横县六景早泥盆世遗迹化石及其古生态学意义 [J]. 中国区域地质, 1983, 5(3): 11-20.  
Yang Shipu. *Geological Bulletin of China*, 1983, 5(3): 11-20.
- [44] 杨式溥. *Zoophycos* 在中国的发现及其环境意义 [J]. 石油与天然气地质, 1984, 5(3): 228-235.  
Yang Shipu. *Oil & Gas geology*, 1984, 5(3): 228-235.
- [45] 杨式溥. 广州花县晚泥盆世和早石炭世遗迹化石 [J]. 地球科学-中国地质大学学报, 1989, 32(6): 573-580.  
Yang Shipu. *Earth Science-Journal of China University of Geosciences*, 1989, 32(6): 573-580.
- [46] 龚一鸣. 湘西南早-中泥盆世碎屑岩地层遗迹化石与沉积环境的关系[C]. 刘宝珺, 曾允孚. 岩相古地理文集, 第四辑. 北京: 地质出版社, 1987: 98-116.  
Gong Yiming. Trace Fossils of Early-Middle Devonian clastic formations in Southwestern Hunan and their relation to sedimentary environments [C]/Liu Baojun, Zeng Yunfu, eds. *Lithofacies Palaeogeography Collection*, Vol. 4. Beijing: Geological Publishing Houses, 1987: 98-116
- [47] 王尚彦. *Zoophycos* 在贵州下石炭统发现 [J]. 贵州地质, 1989, 6(2): 117-122.  
Wang Shangyan. *Guizhou Geology*, 1989, 6(2): 117-122.
- [48] 张欣平. 新化、湘潭等地跳马涧组的遗迹化石[J]. 湖南地质, 1991, 10 (2): 97-104.  
Zhang Xinping. *Hunan Geology*, 1991, 10(2): 97-104.
- [49] 张欣平. 湖南新化、湘潭等地区跳马涧组的遗迹化石及其沉积环境 [J]. 岩相古地理, 1992, 12(6): 34-42.  
Zhang Xinping. *Lithofacies Palaeogeography*, 1992, 12(6): 34-42.
- [50] 张欣平, 卿上康. 湖南新化上泥盆统的遗迹化石及其沉积环境 [J]. 石油与天然气地质, 1988, 9(3): 252-260.  
Zhang Xinping, Qing Shang Kang. *Oil & Gas geology*, 1988, 9(3): 252-260.
- [51] 张欣平, 卿上康. 湖南新化下石炭统遗迹化石及其沉积环境[J]. 古生物学报, 1992, 31(5): 605-617.  
Zhang Xinping, Qing Shang Kang. *Acta Palaeontologica Sinica*, 1992, 31 (5): 605-617
- [52] 张立军, 龚一鸣. 四川后高坪地区晚泥盆世植物和遗迹化石的新发现 [J]. 地层学杂志, 2009, 33(2): 138-146.  
Zhang Lijun, Gong Yiming. *Journal of Stratigraphy*, 2009, 33(2): 138-146.
- [53] 龚一鸣, 徐冉, 谢树成, 等. 遗迹化石 *Zoophycos* 中的微生物和分子化石[J]. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2007, 37(6): 713-719.  
Gong Yiming, Xu Ran, Xie Shucheng, et al. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2007, 37(6): 713-719.
- [54] 张立军, 龚一鸣, 马会珍. 华南泥盆纪遗迹化石及遗迹相 [J]. 古地理学报, 2011, 13(4): 397-418.  
Zhang Lijun, Gong Yiming, Ma Huizheng. *Journal of Paleogeography*, 2011, 13(4): 397-418.
- [55] Sepkoski Jr J J, Bambach R K, Raup D M, et al. Phanerozoic marine diversity and the fossil record [J]. *Nature*, 1981, 293: 435-437.
- [56] Home D J. Ocean circulation modes of the Phanerozoic: Implications for the antiquity of deep-sea benthonic invertebrates[J]. *Crustaceana*, 1999, 72(8): 999-1018.
- [57] Berner R A, VandenBrooks J M, Ward P D. Oxygen and evolution[J]. *Science*, 2007, 316: 557-558.
- [58] Frakes L A, Francis J E, Syktus J I. Climatic modes of the Phanerozoic [M]. New York: Cambridge University Press, 1992.
- [59] Lowenstein T K, Timofeev M N, Brennan S T, et al. Oscillations in Phanerozoic seawater chemistry: Evidence from fluid inclusions [J]. *Science*, 2001, 294: 1086-1088.
- [60] Curry G B, Brunton C H. Stratigraphic distribution of Brachiopods [C]// Selden P A, ed. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H, Brachiopoda, Revised, vol. 6. Geological Society of America & Paleontological Institute. Boulder, Colorado, & Lawrence, Kansas. 2007: 2901-2965.
- [61] Powell M G. Latitudinal diversity gradients for brachiopod genera during late Palaeozoic time: Links between climate, biogeography and evolutionary rates [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2007, 16(4): 519-528.
- [62] Kotake N. Mode of ingestion and egestion of the *Chondrites* and *Zoophycos* producers [J]. *Journal of Geological Society of Japan*, 1990, 96(10): 859-868.
- [63] Cutler E B. The sipuncula: Their systematics, biology, and evolution[M]. New York: Comstock Publishing Association, Ithaca, 1994.
- [64] Shields M A, Kedra M. A deep burrowing sipunculan of ecological and geochemical importance [J]. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2009, 56(11): 2057-2064.
- [65] Droser M L, Botjter D J, Sheehan P M, et al. Decoupling of taxonomic and ecologic severity of Phanerozoic marine mass extinctions [J]. *Geology*, 2000, 28(8): 675-678.
- [66] 廖卫华. 中国晚泥盆世 F/F 生物集群绝灭事件及其后的生物复苏研究[J]. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2001, 31(8): 663-667.  
Liao Weihua. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2001, 31(8): 663-667.
- [67] Veizer J, Godderis Y, Francois L M. Evidence for decoupling of atmospheric CO<sub>2</sub> and global climate during the Phanerozoic eon [J]. *Nature*, 2000, 408: 698-701.
- [68] Lowenstein T K, Hardie L A, Timofeev M N, et al. Secular variation in seawater chemistry and the origin of calcium chloride basinal brines [J]. *Geology*, 2003, 31(10): 857-960.

(责任编辑 马骁骁)