



论文

寒武纪-奥陶纪管状岩的盛衰及其与环境演变的协同

房亮^①, 刘建波^{①②③*}, 詹仁斌^③^① 北京大学地球与空间科学学院, 北京 100871;^② 造山带与地壳演化教育部重点实验室(北京大学), 北京 100871;^③ 中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008

* 联系人, E-mail: jbliu@pku.edu.cn

收稿日期: 2011-05-04; 接受日期: 2011-09-21

国家自然科学基金(批准号:40972020)、国家自然科学基金杰出青年基金(批准号: 40825006)和现代古生物学和地层学国家重点实验室资助

摘要 管状岩是古生代地层中最易识别的遗迹组构之一, 它在地质历程中的盛衰受生物演化事件和环境变迁的共同控制, 有研究表明管状岩在古生代呈现出逐渐减少的趋势. 本文对云南巧家大包厂剖面下奥陶统红石崖组发育良好的 *Skolithos* 管状岩进行遗迹学和沉积学分析, 发现其形成和保存主要受控于海水中营养物质、氧气含量等环境因素, 而且与造迹生物的生存和竞争压力、内栖食泥生物的扰动程度以及水动力条件相对动荡、时有侵蚀或加积的背景条件密切相关. 通过总结全球寒武纪-奥陶纪管状岩例证, 发现这类遗迹组构整体上呈现出逐步衰退的趋势, 即在早寒武世较为繁盛, 中、晚寒武世相对匮乏, 而奥陶纪最终走向衰亡, 但这个过程并非是匀速的, 中、晚寒武世陆缘浅海地区碎屑沉积的减少及高温气候、高海平面以及缺氧和贫营养环境在浅海区域广布的特点是造成管状岩发育低谷期的重要控制因素.

关键词
管状岩
Skolithos
寒武纪
奥陶纪
云南巧家

管状岩(piperock)是指具密集分布直立管穴的沉积岩^[1]. 这些直立管穴通常为遗迹化石 *Skolithos* 等; “密集分布”具有一个定量的指标, 即当垂直管穴对沉积岩层的扰动程度大于 10%(或生物扰动指数 ≥ 3)^[2]. 管状岩分布于整个古生代且存在丰度上的规律性变化. Droser^[3]统计全球古生代各纪的管状岩产出地点, 发现其分布峰值在寒武纪, 之后逐渐减少直至衰亡, 并认为这一过程主要受到生物演化事件及沉积相分布的控制^[3,4]. 这些结论得到了许多学者的认同^[5-7].

寒武纪生命大爆发和奥陶纪生物大辐射两次显生

宙以来重要的生物宏演化事件之间的关系尚存争论^[8]. 在早寒武世(相当于“幸运阶”和“第二阶”)末期的生物灭绝事件之后, 三叶虫和其他寒武纪动物群在中、晚寒武世(分别对应于“第三阶”和“芙蓉阶”)可能经历了一系列动物群的更替^[9], 海洋后生动物的分异度一直维持在一个较低的水平^[10,11], 此时的微生物岩却达到了全球广布^[12], 海洋沉积物特征与奥陶纪生物大辐射后相比也有较大的差异^[13]. 中、晚寒武世具有高洋壳新生速率^[14]、高大气二氧化碳分压^[15]和高海平面^[16]等特殊环境背景, 全球可能处于“超暖期”(supergreenhouse)

英文引用格式: Fang L, Liu J B, Zhan R B. Temporal distribution of piperocks in Cambrian and Ordovician: A coevolutionary process with changes of paleoenvironment. Sci China Earth Sci, 2012, 55: 26-38, doi: 10.1007/s11430-011-4353-4

的气候条件^[17]。因此寒武纪生命大爆发和奥陶纪生物大辐射并非一次生物辐射事件的不同阶段^[18]。然而 Droser^[3]提出的管状岩时代分布规律并没有反映出寒武纪生命大爆发和奥陶纪生物大辐射之间的非连续性, 相反呈现出逐渐减少的趋势。这让人不得不质疑管状岩的发育是否的确是受控于生物演化事件。

有关管状岩的研究自 Droser^[3]之后又有不少进展^[7,19,20]。近年来, 中国学者也关注这个论题^[21,22]。笔者近年来通过实地考察在华南板块发现了多个寒武-奥陶系管状岩产地。本文藉此聚焦于云南巧家地区下奥陶统红石崖组的 *Skolithos* 管状岩, 从形态结构、遗迹组构、沉积环境等方面分析其形成和保存的控制因素, 并在 Droser^[3]统计数据的基础上, 引证相关文献重新增添了国内外寒武-奥陶纪管状岩产地数据, 进而以统为单位探讨寒武-奥陶纪期间中国和全球管状岩丰度的变化趋势及其与生物-环境协同演化的过程。

1 研究区地质背景及地层

本文所描述的管状岩取材于云南巧家大包厂剖面下奥陶统红石崖组上部, 研究区在早奥陶世位于康滇古陆东缘(图 1)。康滇古陆是华南板块寒武-奥陶纪最为主要的剥蚀区之一, 分布于川西滇中一带。早寒武世早、中期, 古陆暴露面积较小且分散, 与其邻近的扬子台地以细碎屑岩沉积为主; 早寒武世晚期以碳酸盐岩沉积为主; 晚寒武世末期联合成整体, 成为早奥陶世早期扬子台地西缘一带汤池组和红石崖组碎屑岩沉积的物源区, 中奥陶世近岸巧家组陆源碎屑堆积进一步东扩, 晚奥陶世碳酸盐岩沉积又重新占据主导地位^[23]。

红石崖组稳定分布于滇东、川西南等地, 主要岩性为紫红、灰绿及灰白色砂岩及页岩, 但厚度变化较

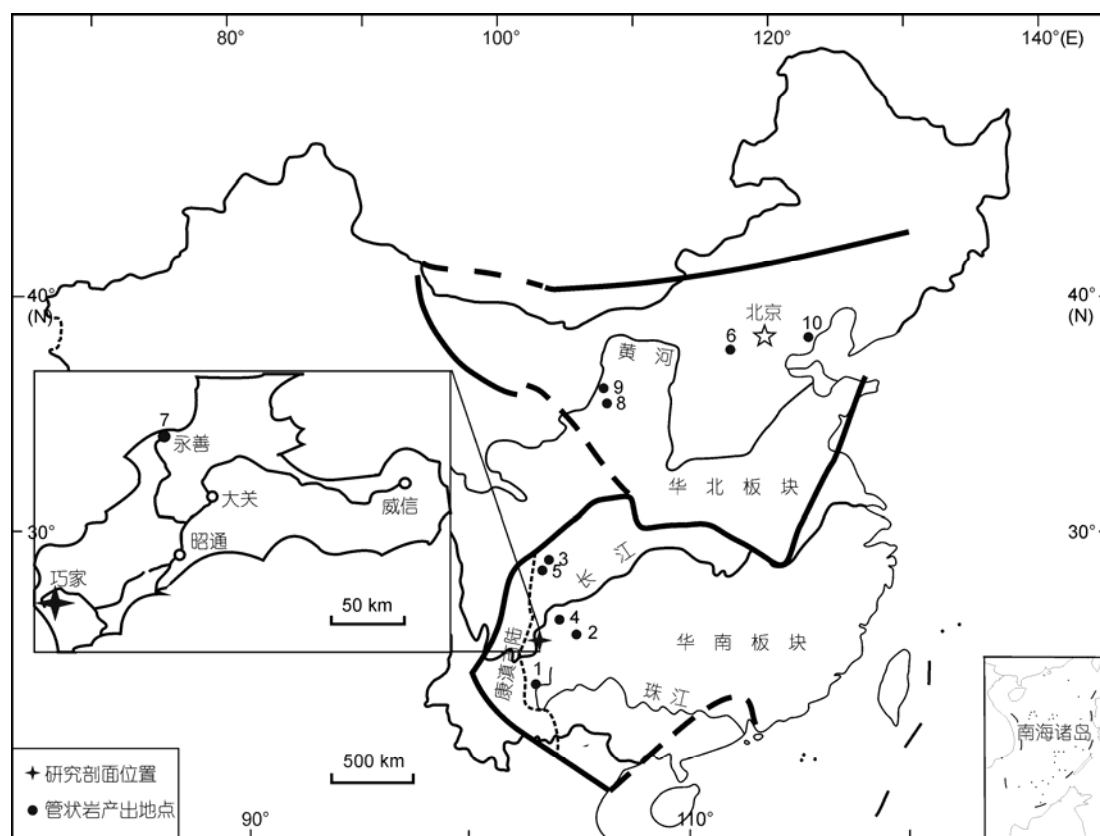


图 1 云南巧家大包厂剖面地理位置及中国寒武纪-奥陶纪管状岩空间分布

1. 云南马龙; 2. 贵州赫章杉树林; 3. 四川峨眉山; 4. 云南盐津; 5. 四川峨边; 6. 山西灵丘; 7. 云南永善; 8. 宁夏青龙山; 9. 宁夏贺兰山; 10. 河北抚宁

大. 大包厂剖面红石崖组与下伏上寒武统二道水组不整合接触, 中、下部约有 100 m 的覆盖, 出露部分的主要岩性为粉砂质泥岩、泥质粉砂岩, 生物潜穴局部发育, 产腕足类, 但笔石稀少; 上部(18 m)岩性为紫红色、灰绿色砂岩、粉砂岩夹少量泥质粉砂岩, 为管状岩产出的主要层位, 遗迹化石丰富, 如 *Skolithos*, *Cruziana*, *Planolites*, *Monomorphichnus*, *Rosophycus*^[22,24]. 据巧家牛角场剖面红石崖组上部发现的笔石 *Didymograptus abnormis*, *D. nichorsoni*, *D. bifidus*^[25]和在巧家地区红石崖组内发现的笔石 *Corymbograptus deflexus*^[25]推断, 大包厂剖面红石崖组管状岩产出层位可能属于 *Corymbograptus deflexus* 笔石带(图 2), 大致可与贵州桐梓湄潭组中部、湖北宜昌大湾组下部相对比, 为早奥陶世弗洛晚期(late Floian)的 TS.2b~2c 时间段的沉积^[27]. 向上过渡为巧家组灰白色薄-中层石英砂岩夹颗粒泥晶灰岩.

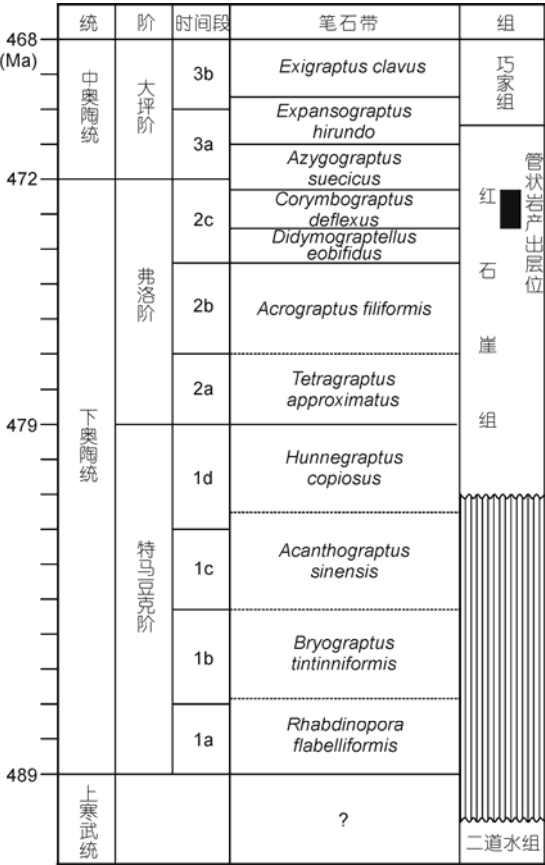


图 2 云南巧家大包厂剖面生物地层序列
笔石带据张元动等^[26]修改

2 岩相和沉积环境分析

据岩性、沉积结构、沉积构造等特征及管状岩产出的位置, 红石崖组上部含管状岩地层可识别出 3 种岩相类型(图 3), 即: (1) 含交错层理砂岩相, (2) 石英砂岩-粉砂岩互层相, (3) 粉砂岩相.

(1) 含交错层理砂岩相. 单层厚度为 30~120 cm, 以灰白色中厚层-粗粒石英砂岩为主, 不含生屑, 低角度交错层理及羽状交错层理发育(图 4(a)~(b)), 层系平直, 具波痕等沉积构造(图 4(b)), 石

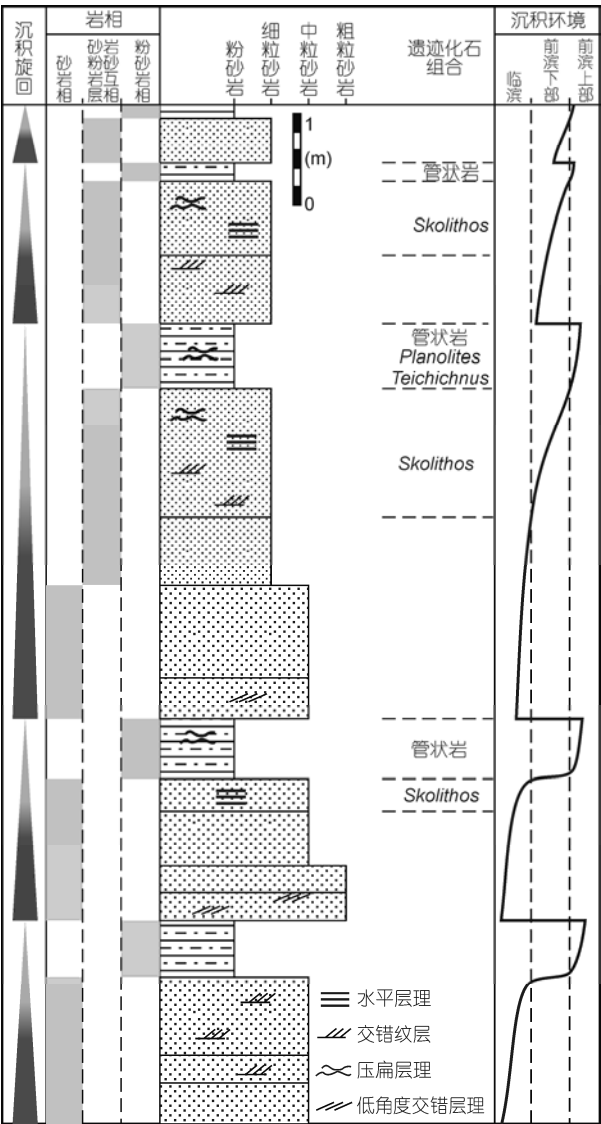


图 3 大包厂剖面下奥陶统红石崖组含管状岩段的岩相、沉积环境和遗迹化石组合

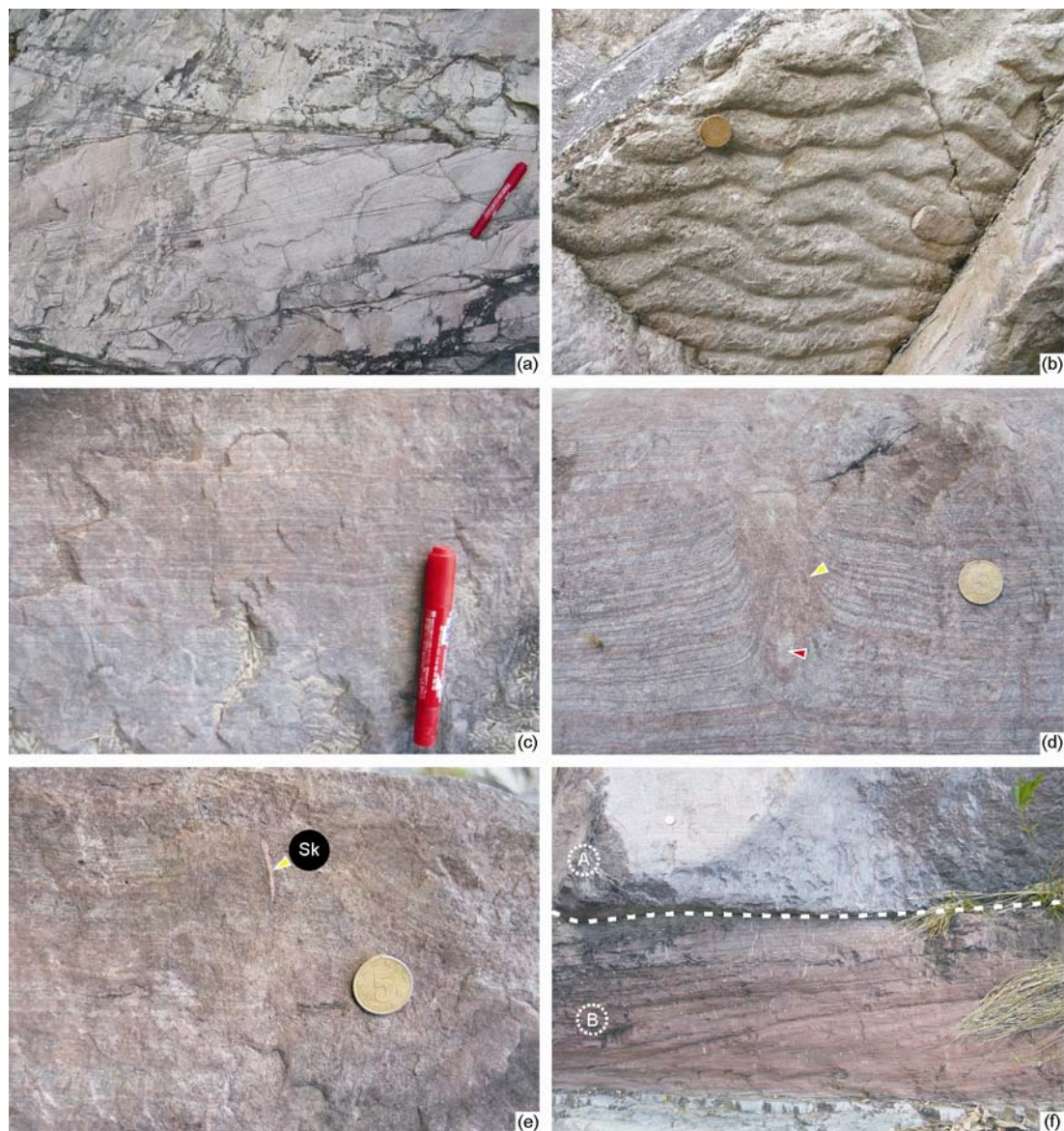


图 4 大包厂剖面红石崖组沉积特征照片

(a) 含交错层理砂岩相中发育的低角度交错层理; (b) 含交错层理砂岩层面发育的不对称曲脊波痕; (c) 石英砂岩-粉砂岩互层相中的水平层理; (d) 石英砂岩-粉砂岩互层相中生物的逃逸构造, 逃逸构造下部可见潜穴断面(红色三角所指)和人字形叠覆构造(黄色三角所指); (e) 石英砂岩-粉砂岩互层相中单独发育的 *Skolithos* 个体(Sk); (f) 水平层理发育的粉砂岩相, 白色虚线表示其与石英砂岩-粉砂岩互层相的大致界线, 其中 A 代表石英砂岩-粉砂岩互层相, B 代表粉砂岩相。比例尺: (a), (c) 中记号笔长度为 14 cm; (b), (d)~(f) 中硬币直径 2.0 cm

英颗粒磨圆及分选均较好, 粒度在 0.1~0.2 mm 之间。未发现任何遗迹化石。

含交错层理砂岩相形成于平均低潮线与正常浪基面之间。低角度板状交错层理是由波浪和潮汐波痕迁移形成的, 羽状交错层理指示双向性沉积介质(如潮汐水流)的作用; 粒度较粗、分选和磨圆较好、缺乏内栖动物活动等诸多特征, 指示浅海临滨-前滨的持

续高能环境。

(2) 石英砂岩-粉砂岩互层岩相。单层厚度约 30~60 cm, 灰绿色、紫红色中、细粒石英砂岩与紫红色粉砂岩互层, 水平层理、透镜状层理及韵律层理发育(图 4(c)), 常见具有潜穴断面和人字形叠覆构造的逃逸迹, 这些生物扰动对纹层造成的破坏(图 4(d)). 粒度在 0.05~0.1 mm 之间, 分选及磨圆均较差。有少

量 *Skolithos* 个体产出(图 4(e)).

石英砂岩-粉砂岩互层岩相指示前滨下部, 位于潮间带向海一侧. 波浪、潮汐作用导致透镜状层理及韵律层理的发育, 使活动的砂质沉积与憩流的粉砂质沉积交替出现. 沉积物颗粒分选和磨圆均较差, 也反映出近岸且水动力条件的频繁变化.

(3) 粉砂岩相. 单层厚度 15~70 cm, 中-薄层紫

红色、灰白色粉砂岩或泥质粉砂岩, 透镜状层理、水平层理发育(图 4(f)), 未发现大化石; 分选较好的石英颗粒呈 0.02~0.05 mm 的次棱角状, 含大量铁质矿物, 排列具定向性(图 5(e)), 为管状岩的主产层.

粉砂岩相中沉积颗粒粒度较细、水平层理发育等沉积特征均指示水动力条件相对较低; 透镜状层理源于间歇性高水动力水流的影响; 强氧化环境导

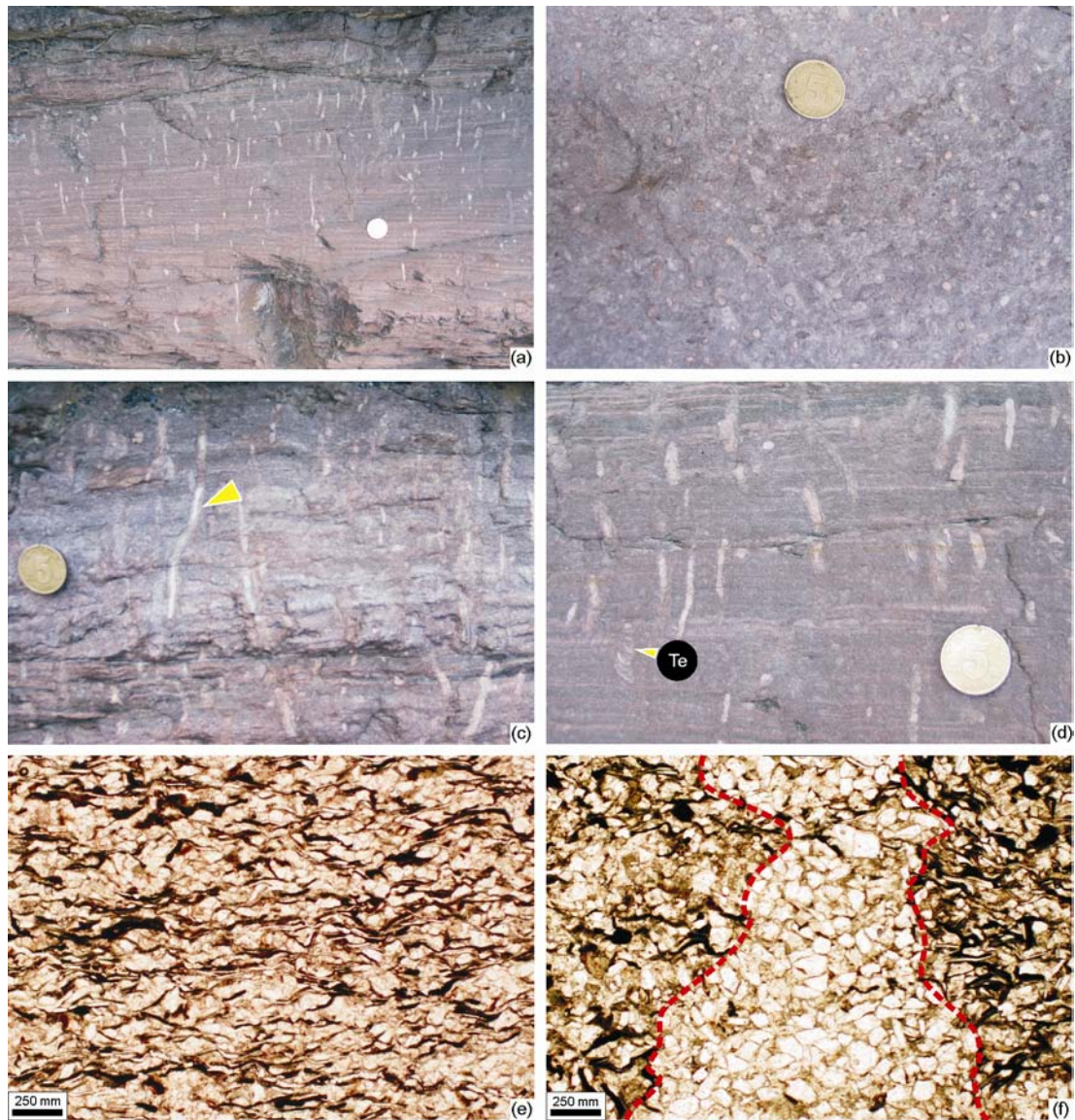


图 5 大包厂剖面红石崖组管状岩露头 and 微相特征

(a) 粉砂岩相中管状岩的野外露头, *Skolithos* 在岩层顶部富集, 向下丰度降低; (b) 沉积层面上密集分布的 *Skolithos* 潜穴; (c) *Skolithos* 潜穴的成岩晕(黄色箭头所指); (d) 紫红色具水平层理粉砂岩中发育的 *Skolithos* 和伴生遗迹化石 *Teichichnus* (Te)(黄色箭头所指); (e) 颗粒排列具定向性的围岩; (f) *Skolithos* 潜穴垂直切片, 潜穴充填物(红色虚线内部)为细粒石英砂岩, 铁质矿物极少, 且颗粒无定向排列. 比例尺: (a)~(d) 中硬币直径 2.0 cm

致沉积物呈紫红色,属前滨上部、潮间带向陆一侧的环境。

频繁海侵-海退形成了上述 3 种沉积相,并共同构成了浅海近岸临滨-前滨下部-前滨上部的沉积旋回(图 3),旋回内部向上陆源碎屑粒度逐渐变细,两旋回之间的侵蚀面上下沉积物粒度、颜色及沉积构造等有突变,如由前滨上部沉积环境的粉砂岩直接变为临滨沉积环境的含交错层理砂岩(图 4(f)).向上变细沉积旋回代表从早期近岸临滨沉积为主变化为以前滨沉积为主,指示在该时期海平面逐渐降低的趋势。

3 *Skolithos* 遗迹化石和管状岩特征

红石崖组上部遗迹化石分异度较低,识别出 *Skolithos*, *Planolites* 和 *Teichichnus* 3 个遗迹属。其中以 *Skolithos* 为主,粉砂岩相中除了有大量的 *Skolithos* 外,仅有 *Planolites* 和 *Teichichnus* 等少数伴生遗迹化石(图 5(d)). *Skolithos* 显示的扰动程度有明显的差异,生物扰动指数(ichnofabric index)平均为 4(图 5(b)).

Skolithos 不分枝,垂直或微斜于层理,潜穴直径 2~5 mm,最大可视长度可达 8 mm,上下粗细基本相同;潜穴局部弯曲,表面光滑,切穿水平层理,但潜穴之间无相互切穿现象(图 5(a)).潜穴内充填浅灰色细粒石英砂岩,石英颗粒呈次棱角状,粒径为 0.1~0.2 mm,铁质矿物极少,且颗粒无定向排列(图 5(f)),与其上覆沉积相中的颗粒粒度一致。有的潜穴周围具成岩晕(图 5(c)),其岩性以紫红色、灰白色粉砂岩或泥质粉砂岩为主,颜色与围岩相比较浅。

管状岩宏观成层状分布,厚度 25~60 cm,主要

由遗迹化石 *Skolithos* 构成,可伴生有 *Teichichnus* 等遗迹属(图 5(d)). *Skolithos* 在岩层中密集分布,在面积约为 0.035 m² 的层面上,共有 *Skolithos* 潜穴约 120 个(图 5(b)),由此推算其密度可达 3500 个/m²。生物扰动指数平均为 4,局部可达 5。

在巧家地区红石崖组,共识别出 3 个管状岩层位(图 3),均出现在向上变细沉积旋回的顶部, *Skolithos* 自旋回顶面向下丰度逐渐减小;而在临滨环境中形成的砂岩几乎不含遗迹化石,更无管状岩分布(图 4(a), 5(a)).

4 寒武-奥陶纪管状岩的时代分布

就目前所知,仅 Droser^[3]对管状岩的时代分布进行过全球总结。在世界范围内,她确认了从古生代地层中的 66 个管状岩产地,其中寒武-奥陶系占 51 个,并以纪为单位对原始数据进行标准化处理,认为寒武纪管状岩最多,之后逐渐减少。

Droser^[3]总结之后的近 20 年间,世界各地又相继报道和描述了更多的寒武-奥陶纪管状岩。国内朱士兴等^[21]对山西灵丘地区下寒武统下部的管状岩的描述;杨式溥等^[22]描述了 4 个寒武-奥陶纪管状岩产地(表 1)。笔者在云南巧家地区下奥陶统红石崖组和云南永善上奥陶统临湘组识别出 2 个层位的管状岩;根据单卫国^[30]和曾羽^[28]分别在云南马龙母山下寒武统沧浪铺组和贵州赫章杉树林、长冲等地湄潭组上段(中奥陶统)识别出 2 个管状岩产地;据宁夏国土资源厅郑昭昌高级工程师提供的图片和文字资料,判断华北地台西缘寒武-奥陶系有 2 个管状岩层位(表 1)。

表 1 中国寒武-奥陶纪管状岩产出情况统计

时代	地层	产地	产出地层主要岩性	文献描述特征	文献
晚奥陶世	临湘组	云南永善	灰色泥晶灰岩	管状岩	刘建波(未发表资料)
早奥陶世	下巧家组	四川峨边	紫红色中-厚层细粒石英砂岩夹紫红色、黄绿色石英粉砂岩、粉砂质泥岩	<i>Skolithos</i> 遗迹相	[22]
	红石崖组	云南盐津	含海绿石中层细粒石英砂岩	<i>Skolithos</i> 遗迹相	[22]
	湄潭组	贵州赫章杉树林、长冲	紫红色石英粉砂岩	大量 <i>Skolithos</i>	[28]
	红石崖组	云南巧家	紫红色石英粉砂岩	管状岩	本文
	下岭南沟组	宁夏贺兰山	浅灰色白云岩	大量 <i>Skolithos</i>	刘建波(未发表资料)
中寒武世	徐庄组	河北抚宁	灰褐色云母质粉砂质页岩	大量垂直潜穴	[29]
	徐庄组	宁夏青龙山	灰色灰岩	大量 <i>Skolithos</i>	刘建波(未发表资料)
早寒武世	云彩岭组	山西灵丘	浅红色石英砂岩,中细粒,偶含砾	管状岩	[21]
	沧浪铺组	云南马龙	紫红色、褐黄色、灰黄色粉砂岩与泥岩互层	大量直立虫管	[30]
	九老洞组	四川峨眉山	灰色、薄至中层石英粉砂岩	大量垂直潜穴	[31]

与此同时, 笔者汇总出世界其他地区该时期管状岩的新产地 9 个(表 2). 如此一来, 全球寒武-奥陶纪管状岩产地数量总计达到了 71 个, 比 Droser^[3]的数据增加了 45%.

在增加国内外 20 个寒武-奥陶系管状岩产地的基础上, 对 Droser^[3]的相关数据进行重新厘定, 将其中 48 个管状岩产出层位厘定到统, 还有 3 个产地没有精确的年代地层信息, 暂不列入统计当中. 由此, 全球总共有寒武-奥陶纪管状岩产地 68 个, 从早寒武世到晚奥陶世 6 个时段管状岩产地数量分别为 31, 7, 3, 15, 6 和 6 个(表 3). 结果显示早寒武世和早奥陶世的管状岩分布较多、较广, 而在中、晚寒武世及中、晚奥陶世管状岩较少.

为了排除各时段因时限、海洋沉积物出露面积等的不同对数据造成的影响, 笔者采用 Droser^[3]的计算方法对管状岩时代分布数据进行标准化. 根据最新正式出版的国际地层对比表^[41]计算出各时段的地质年代时限(Ma), 结合各时期海洋沉积物出露面积^[42], 将早寒武世的相关数据(管状岩产地数、时段地质年代时限、海洋沉积物出露面积)作为标准值, 分别对其他 5 个时段的数据进行标准化. 标准化公式为: 标准化丰度 = 实际产地数×(时段时限/早寒武世时限)×(时段海洋沉积物出露面积/早寒武世海洋沉积物出露

面积).

中国寒武-奥陶纪尚没有海洋沉积物出露面积的相关统计. 笔者根据冯增昭等^[23]重建的中国各主要板块寒武-奥陶纪的岩相古地理图, 测算中国各时段华北和华南板块海相面积之和以代表海洋沉积物出露面积(表 3). 根据以上公式和数据, 计算获得中国和全球寒武-奥陶纪 6 个时段管状岩的标准化丰度, 同时对厘定后的 Droser^[3]的全球数据进行了标准化计算(表 3).

笔者计算获得的寒武-奥陶纪管状岩时代分布结果显现出与 Droser^[3]的模式不同(图 6). 整体上呈现出早寒武世最为繁盛, 之后开始走向衰亡, 但并不是 Droser^[3]所示的逐渐减少的过程, 期间存在较大波动. 从早寒武世的最高峰逐渐降低至晚寒武世低谷期, 在早奥陶世出现短期再繁盛的现象之后, 中、晚奥陶世迅速衰退(图 6, 实线). 中国管状岩的发育虽然在早奥陶世出现丰度峰值, 但总体上还是可以识别出晚寒武世的低谷(图 6, 虚线). 而经过处理后的 Droser^[3]的数据也大致出现早奥陶世管状岩丰度轻微上升的特点(图 6, 点横线).

5 讨论

不少学者认为地质历史中管状岩丰度的变化受

表 2 世界其他地区 1991 年后新发现的寒武-奥陶纪管状岩统计

时代	地层	产地	文献描述	文献
中奥陶世	Hawaz 组	Murzuq 盆地, 利比亚	管状岩	[32]
	Anazido 组	玻利维亚	管状岩	[33]
早奥陶世	Deadwood 组	Black Hills 北部, 南达科塔州, 美国	大量 <i>Skolithos</i>	[34]
	Santa Rosita 组	阿根廷西北部	大量垂直潜穴	[35]
早寒武世	Araba 组	埃及东北部	大量垂直潜穴	[36]
	Bolas 组	Whetstone 山, 亚利桑那州, 美国	管状岩	[37]
	Garbyang 组	Kumaun, 印度	大量垂直潜穴	[38]
	Kocayayla 群	Taurus Range, 土耳其	大量垂直潜穴	[39]
	Slottet 组	格陵兰东部	大量垂直潜穴	[40]

表 3 寒武-奥陶纪管状岩实际丰度及标准化丰度统计

时代	实际丰度			年限(Ma)	海洋沉积物出露面积 (10 ⁶ km ²)		标准化丰度		
	中国	全球 ^[3]	全球(本文)		中国	全球	中国	全球 ^[3]	全球(本文)
晚奥陶世	1	5	6	17.2	1.32	45.70	2	8	9
中奥陶世	0	4	6	10.9	1.35	48.09	0	9	14
早奥陶世	5	8	15	16.5	1.27	44.18	9	14	25
晚寒武世	0	3	3	10.7	1.30	40.96	0	8	8
中寒武世	2	5	7	11.0	1.33	41.15	5	14	19
早寒武世	3	23	31	32.0	1.21	38.66	3	23	31

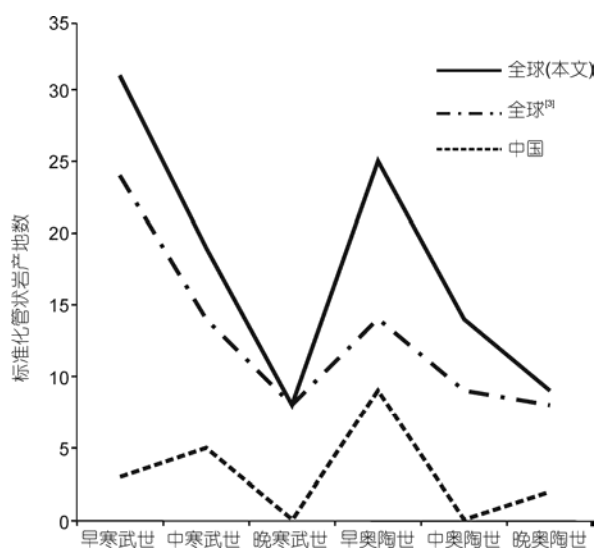


图6 寒武-奥陶纪中国和全球管状岩的丰度变化

多重因素控制, 主要包括: (1) 近岸地区陆源碎屑沉积物的发育和沉积速率^[3,40,43,44]; (2) 生物竞争(包括种间作用、捕食作用等)压力导致造迹动物的兴衰^[19,45]; (3) 生物扰动强度所控制的底质性质变化^[6,43]; (4) 古地理-古气候的影响^[45,46], 并据此解释管状岩在寒武纪的繁盛和之后的衰退现象^[3,4,6,44,45]。然而, 这些解释是基于 Droser^[3]模式的变化曲线。笔者首次识别出管状岩在晚寒武世的匮乏, 有助于将管状岩的发育与生物-环境演变的关系重新定位。

岩相和沉积环境控制着管状岩的形成。云南巧家下奥陶统红石崖组的临滨交错层理砂岩中少有 *Skolithos* 发育, 管状岩主要发育于前滨上部环境(图3)。这说明在较强的水动力条件下, 较快的沉积速率及较粗的沉积物粒度等因素可能限制了管状岩的形成和保存, 而前滨等水动力间歇动荡的陆源碎屑沉积环境则更适于产生管状岩。

红石崖组管状岩中遗迹化石分异度较低, 垂直潜穴仅见 *Skolithos* 一种, 且直径大都相似, 可能为同一种生物形成的潜穴; 未发现任何实体化石, 说明其造迹生物的捕食及竞争压力均较小。虽然管状岩中也伴生有 *Planolites* 和 *Teichichnus* 等内栖生物潜穴, 但其丰度较低, 与 *Skolithos* 潜穴之间没有相互的穿插, 说明其他生物扰动对管状岩的改造较小。管状岩因产于富氧环境, 大量 +3 价铁矿物呈现强氧化的紫红色。通常认为, 寒武-奥陶纪 *Skolithos* 的造迹生物可能是营内栖固着滤食的生活方式^[1,47], 红石崖组管状

岩中发育的 *Skolithos* 潜穴较长、不分枝、缺乏与垂直潜穴相连的深部构造等特点与之吻合。寒武-奥陶纪滤食生物的主要食物来源是海洋中的浮游植物、细菌等, 而该时期浮游植物的主要代表疑源类同样需要海水中有充足的氧气和营养元素供给^[48,49]。综上所述, 水动力条件相对动荡、时有侵蚀或加积的近岸浅海碎屑堆积、造迹生物的生存及竞争压力较小且缺少其他生物扰动破坏是最为适合形成管状岩的。

全球和中国的寒武-奥陶纪管状岩时代分布特征(图6)同样受到上述控制因素的影响。下面将按早寒武世, 中、晚寒武世, 早奥陶世和中、晚奥陶世这4个时段讨论之。

(1) 早寒武世。寒武纪生命大爆发不但使大量海洋后生带壳动物出现, 而且使具软体潜穴动物群在近岸环境繁盛^[50], 而后者是早寒武世管状岩繁盛的必要条件。与此同时陆缘浅海地区砂质基底海域广泛分布, 大量陆源碎屑注入近岸浅海环境^[3,4], 管状岩广泛发育于劳伦大陆、冈瓦纳大陆等以碎屑岩沉积为主的古陆周缘^[40,51]。中国该时期的管状岩主要分布在华北板块及华南板块川西滇中浅水近岸碎屑岩相区^[23]。中国的数据并未显示出与全球模式相同的最高峰, 这可能与研究程度有关, 也可归因于华南板块缺乏砂质基底^[23]。管状岩中遗迹化石分异度较低, 且均为结构较为简单的垂直潜穴^[45], 如山西灵丘云彩岭组管状岩中仅发育 *Skolithos* 一种遗迹化石^[21], 而在苏格兰 Eriboll 砂岩中的管状岩也仅发育 *Skolithos* 和 *Monocraterion* 2个遗迹属^[7], 或许反映种间的竞争压力较低; 管状岩中实体化石稀少, 内栖食泥生物形成的遗迹化石(如 *Teichichnus* 等)一般不发育, 生物分层(Tiering)处于一个较低的水平^[52,53], 说明少有其他生物扰动对管状岩的形成造成影响。上述因素均有利于管状岩在早寒武世大量发育^[44]。

(2) 中、晚寒武世。该时期为持续高海平面时期^[54], 各板块陆表海和边缘海陆源碎屑供给减少, 造成碳酸盐岩台地广布^[51]。管状岩相应的较为匮乏, 主要分布于劳伦大陆, 可能与该大陆在中寒武世存在一次大规模的海退有关^[55](图7)。华南板块中、晚寒武世以碳酸盐岩及白云岩沉积为主, 西部的康滇古陆虽然在晚寒武世已经联成整体, 但或许是处于夷平阶段, 古陆周边缺少陆源碎屑沉积。华北板块上的华北古陆一直是一个准平原化的地势低缓的陆地, 周缘以泥坪及云坪沉积为主^[23], 并不能为管状岩提供

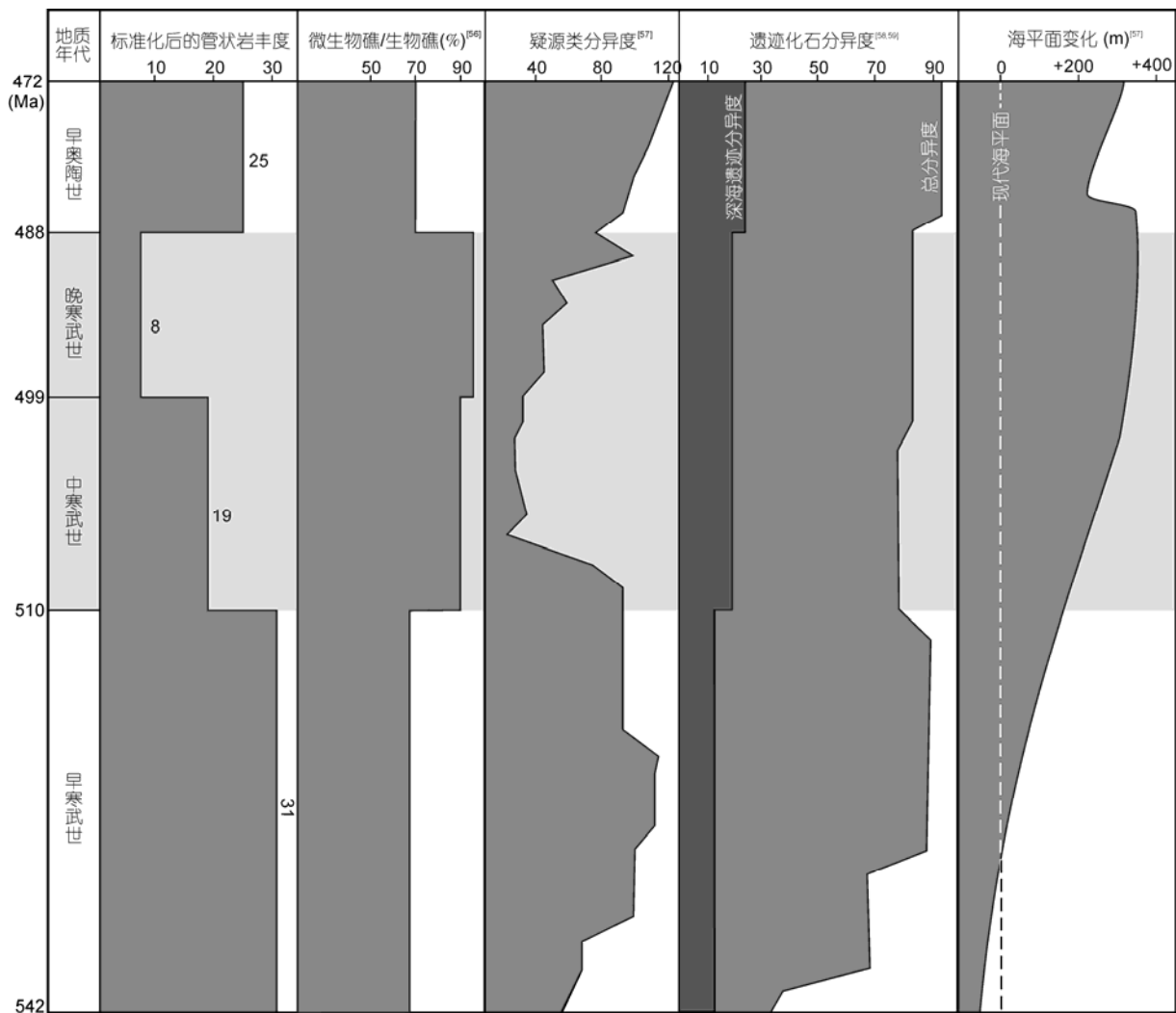


图 7 寒武纪及早奥陶世管状岩丰度分布与生物礁中微生物岩百分含量、疑源类分异度、遗迹化石分异度及海平面变化的对比关系

良好的发育环境。

中、晚寒武世古地理和沉积相的特殊性并不是该时期管状岩发育出现低谷的唯一原因。当时大气 CO_2 分压较高, 形成“超暖期”效应^[12,60,61], 可能是显生宙全球热带海洋表层水温最高的时期之一^[62]。该时期大气中氧气含量较低^[63], 而且较高的水温会导致氧气在海水中的溶解度下降^[64], 从而使缺氧环境在浅海地区迅速蔓延^[65,66,67]。海洋生物新陈代谢过程中对氧气的需求会随着温度的升高而增大^[68,69], 导致浅海生物存活率随着温度的升高而降低, 海洋底栖动物(如棘皮动物、无铰纲腕足动物)的分异度在该时期均有降低^[70,71,72], 如波罗的板块、劳伦板块及华南、华

北板块等地浅海区域极少见腕足类、棘皮动物等后生动物化石^[12,48,72], 鲕粒灰岩及微生物岩大量发育^[56,73,74,75](图 7)。该时期遗迹属种的总分异度与早寒武世相比略有降低^[58], 但较深水地区遗迹化石的分异度有所增加, 这说明浅海地区造迹动物的活动受到高温和缺氧环境的影响, 造成遗迹化石分异度的降低, 而后生动物开始向较深水域等原本空缺的生态位迁移^[59](图 7)。

疑源类等浮游生物作为管状岩造迹生物的主要食物来源, 往往在氧气和营养元素供给充足的环境中繁盛^[48,49], 而此时陆表海地区的贫氧环境可能抑制了疑源类的生长。高温使大洋环流变得较为缓慢,

不利于营养物质通过上升流进入浅层海水^[57], 相应的疑源类分异度和丰度大幅度下降^[76,77](图 7), 最终导致管状岩造迹生物等底栖滤食生物食物来源及氧气供给的匮乏。

(3) 早奥陶世. 受全球范围海平面降低和强烈构造运动的影响, 早奥陶世的波罗的、西伯利亚等板块广泛发育边缘相陆源碎屑沉积^[51], 管状岩也因时而盛. 仍以碳酸盐台地沉积为主的劳伦板块则较少有管状岩产出^[51,78]. 上扬子区西缘大量发育砂质陆源碎屑沉积物是导致扬子区的管状岩繁盛的最主要原因。

最新的地球化学研究表明, 晚寒武世末期开始大气中氧气含量迅速增多^[64], 这可能导致在中、晚寒武世受到抑制的疑源类等浮游生物分异度开始增高^[74](图 7), 使食悬底栖动物得以繁盛^[79], 管状岩的造迹动物也由此受益. 早奥陶世开始全球海洋表层水温开始降低^[73,80], 陆表海地区海水中的贫氧状态得以缓解, 这可能为管状岩在该时期的再次繁盛及奥陶纪生物大辐射的开始提供了先决条件。

(4) 中、晚奥陶世. 这一时段经历了一次全球范围的海侵, 各板块上陆源碎屑的沉积相应地减少^[81], 在中国表现为中奥陶世是康滇古陆面积最小的时期之一^[23]. 全球海洋动物的多样性发生巨量增大, 生态类型不断增多, 生态系统结构复杂化, 生态分层不断加剧^[8], 临滨砂质沉积环境中出现了更为先进的潜穴类型, 如美国科罗拉多州上奥陶统 Harding 砂岩中发育有大量的 *Thalassinoides*^[82], 开始替代原有管状岩的生态位^[3,7], 代表着种间竞争进一步加剧. 早奥陶世晚期开始海洋底质的生物扰动程度不断增大^[83,84], 不利于管状岩的形成和保存^[6,85]; 微生物岩迅速衰弱、遗迹化石分异度不断增加也都被认为是底栖动物强烈活动的结果^[6,13,83,84]。

综上所述, 从寒武纪早期到奥陶纪晚期管状岩的总体衰退现象显然受近岸地区陆源碎屑沉积物和生物宏演化事件两重因素的控制, 然而中、晚寒武

世管状岩发育的低谷期则控制因素更复杂, 可能还受控于全球“超暖期”效应及缺氧水体在浅海区的扩展. 而该管状岩发育低谷期从另外一个方面体现了寒武纪生命大爆发和奥陶纪生物大辐射之间的非连续性。

6 结论

通过对云南巧家地区奥陶纪管状岩沉积学和遗迹学的研究, 并重新统计、计算中国和全球的寒武-奥陶纪管状岩时空分布特征而得出如下结论:

(1) 云南巧家地区奥陶纪管状岩的形态结构、遗迹化石组合及沉积环境等特征表明, 水动力条件相对动荡, 时有侵蚀或加积的碎屑岩沉积环境最为适合管状岩的形成; 管状岩形成过程中, 造迹生物的生存及竞争压力较小, 且缺少其他生物扰动对管状岩的破坏; 海洋中营养元素、氧气等供给充足也是管状岩形成的必要条件。

(2) 统计中国寒武-奥陶纪 11 个管状岩产地, 管状岩时代分布在早奥陶世表现为高峰值, 这可能与上扬子区西缘大量发育砂质陆源碎屑沉积物有关, 但也不排除与研究程度的差异有关。

(3) 经过重新统计和计算全球寒武-奥陶纪各时段管状岩的时空分布, 发现管状岩虽然在寒武-奥陶纪整体上呈现出衰减的趋势, 但并非持续减少, 在中、晚寒武世相对匮乏, 早奥陶世出现过短暂的繁盛(反弹), 之后进一步衰亡。

(4) 中、晚寒武世管状岩发育的低谷期体现了寒武纪生命大爆发和奥陶纪生物大辐射之间的非连续性, 陆缘浅海地区碎屑岩沉积的减少及该时期高温气候、高海平面以及缺氧和贫营养的特殊环境背景是造成管状岩发育低谷期的重要控制因素; 管状岩在早奥陶世出现的反弹可能与晚寒武世末期大气中氧气含量的突然增多及早奥陶世全球海洋表层水温下降有关。

致谢 衷心感谢评审专家对本文提出的宝贵意见和建议. 宁夏国土资源厅郑昭昌高级工程师提供了华北寒武-奥陶纪管状岩的相关资料; 中国科学院南京地质古生物研究所戎嘉余、张元动、王怿、黄冰、吴荣昌、李贵鹏、王光旭、梁艳、郭正福等在野外工作期间提供帮助; 北京大学地球与空间科学学院的袁鑫鹏、王海峰、廖翰卿、孙永超、丁娜等同学多次对本文提供宝贵意见, 在此一并衷心感谢. 本文是 IGCP591 项目“早-中古生代重大事件”的阶段成果。

参考文献

- 1 Pemberton S G, Frey R W. Quantitative methods in ichnology: Spatial distribution among populations. *Lethaia*, 1984, 17: 33–49
- 2 Droser M L, Bottjer D J. Ichnofabric of sandstones deposited in high-energy nearshore environments: Measurement and utilization. *Palaaios*, 1989, 4: 598–604
- 3 Droser M L. Ichnofabric of the Paleozoic *Skolithos* ichnofacies and the nature and distribution of *Skolithos* piperock. *Palaaios*, 1991, 6: 316–325
- 4 Droser M L, Bottjer D J. Trends and patterns of Phanerozoic ichnofabrics. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 1993, 21: 205–225
- 5 Valentine J W, Collins A G, Meyer C P. Morphological complexity increase in metazoans. *Paleobiology*, 1994, 20: 131–142
- 6 McIlroy D, Logan G A. The impact of bioturbation on infaunal ecology and evolution during the Proterozoic-Cambrian transition. *Palaaios*, 1999, 14: 58–72
- 7 Davies N S, Herringshaw L G, Raine R J. Controls on trace fossil diversity in an Early Cambrian epeiric sea: New perspectives from northwest Scotland. *Lethaia*, 2009, 42: 17–30
- 8 Harper D A T. The Ordovician biodiversification: Setting an agenda for marine life. *Palaeogeogr Palaeoclimat Palaeocol*, 2006, 232: 148–166
- 9 Palmer A R. The biomere problem: Evolution of an idea. *J Paleontol*, 1984, 58: 599–611
- 10 Sepkoski J J Jr, Miller A I. Evolutionary faunas and the distribution of Paleozoic benthic marine communities in space and time. In: Valentine J W, ed. *Phanerozoic Diversity Patterns: Profiles in Macroevolution*. Princeton and New York: Princeton University Press, 1985. 153–180
- 11 Sepkoski J J Jr. Ten years in the library: New data confirm paleontological patterns. *Paleobiology*, 1993, 19: 43–51
- 12 Rowland S M, Shapiro R S. Reef patterns and environmental influences in the Cambrian and earliest Ordovician. In: Kiessling W, Flügel E, Golonka J, eds. *Phanerozoic Reef Patterns*. SEPM Spe Publ, 2002, 72: 95–128
- 13 Liu J. Marine sedimentary response to the Great Ordovician Biodiversification Event: Examples from North China and South China. *Paleontol Res*, 2009, 13: 9–21
- 14 Gaffin S. Ridge volume dependence on seafloor generation rate and inversion using long term sea level change. *Am J Sci*, 1987, 287: 596–611
- 15 Berner R A. The rise of trees and how they changed Paleozoic atmospheric CO₂, climate and geology. In: Ehleringer J R, Cerling T E, Dearing M D, eds. *A History of Atmospheric CO₂ and Its Effects on Plants, Animals and Ecosystems*. New York: Springer, 2005. 1–7
- 16 Haq B U, Schutter S R. A chronology of Paleozoic sea-level changes. *Science*, 2008, 322: 64–68
- 17 Barnes C R. Ordovician oceans and climate. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York: Columbia University Press, 2004. 72–76
- 18 Miller A I. The Ordovician radiation: Toward a new global synthesis. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York: Columbia University Press, 2004. 380–388
- 19 Desjardins R P, Mangano M G, Buatois L A, et al. *Skolithos* piperock and associated ichnofabrics from the southern Rocky Mountains, Canada: Colonization trends and environmental controls in an early Cambrian sand-sheet complex. *Lethaia*, 2010, 43: 507–528
- 20 McIlroy D, Garton M. Realistic interpretation of ichnofabrics and palaeoecology of the pipe-rock biotope. *Lethaia*, 2010, 43: 420–426
- 21 朱士兴, 陈辉能, 高建平. 山西灵丘云彩岭组的时代归属——*Skolithos* 洞穴化石的研究和意义. 前寒武纪研究进展, 2001, 24: 164–174
- 22 杨式溥, 张建平, 杨美芳, 等. 中国遗迹化石. 北京: 科学出版社, 2004. 1–417
- 23 冯增昭, 彭勇民, 金震奎, 等. 中国寒武纪和奥陶纪岩相古地理. 北京: 石油工业出版社, 2004. 1–233
- 24 沈志达, 曾羽, 梅冥相, 等. 康滇古陆东侧早奥陶世遗迹化石及其指向意义. 沉积学报, 1990, 8: 110–120
- 25 胡荣民. 云南的奥陶系. 昆明: 云南省地质科学研究所, 1976. 1–266
- 26 张元动, 陈旭, Goldman D, 等. 华南早-中奥陶世主要环境下笔石动物的多样性与生物地理分布. 中国科学: 地球科学, 2010, 40: 1164–1180
- 27 Webby B D, Cooper R A, Bergstrom S M, et al. Stratigraphic framework and time slices. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. *The Great Ordovician Biodiversification Event. The Critical Moments and Perspectives in Earth History and Paleobiology*. New York: Columbia University Press, 2004. 41–47
- 28 曾羽. 贵州赫章早奥陶世湄潭期 *Skolithos* 遗迹相及其古环境. 贵州地质, 1988, 5: 66–72
- 29 初庆春. 河北抚宁柳江盆地中寒武统徐庄组遗迹化石及沉积环境. 北京大学学报(自然科学版), 1988, 21: 220–224
- 30 单卫国. 滇东下寒武统“沧浪铺组”解体为红井哨组和乌龙箐组. 地层学杂志, 1996, 20: 224–231

- 31 李日辉, 杨式溥, 李维群. 中国震旦系-寒武系界线过渡层遗迹化石研究. 现代地质, 1997, 2: 158–174
- 32 Emilio R, Mariano M, Jordi M G, et al. Stratigraphy and sedimentology of the Middle Ordovician Hawaz Formation (Murzuq Basin, Libya). AAPG Bull, 2006, 90: 1309–1336
- 33 Davies N S, Ivan J S, Guillermo L, et al. Ichnology, palaeoecology and taphonomy of a Gondwanan early vertebrate habitat: Insights from the Ordovician Anzaldo Formation, Bolivia. Palaeogeogr Palaeoclimat Palaeocol, 2007, 249: 18–35
- 34 William P. Sedimentology and ichnology of Late Cambrian to Early Ordovician *Skolithos* sandstone in the Deadwood Formation, northern Black Hills, South Dakota, and Southeastern bear lodge mountains, Wyoming. Master Thesis. University of Toledo, Toledo, OH, United States, 2005. 1–209
- 35 Buatois L A, Guillermo F A. Trace fossils and sedimentary facies from a Late Cambrian-Early Ordovician tide-dominated shelf (Santa Rosita Formation, northwest Argentina): Implications for ichnofacies models of shallow marine successions. Ichnos, 1996, 5: 53–88
- 36 Khalifa M A, Soliman H E, Wanas H A. The Cambrian Araba Formation in northeastern Egypt: Facies and depositional environments. J Asian Earth Sci, 2006, 27: 873–884
- 37 Tang C M. *Skolithos* piperock in the Bolsa Quartzite (Cambrian), Whetstone Mountains, Arizona (abstract). In: McCord R D, Boaz D, eds. Southwest Paleontological Symposium, Proceedings. Mesa Southwest Museum Bull, 1999, 6: 3
- 38 Sudan C S, Sharma U K. Trace fossil distribution and stratigraphic setting of Garbyang Formation in the Girithi-Ganga Section of Kumaun. J Geol Soc India, 2000, 55: 175–182
- 39 Burhan E, Alfred U, Talip G, et al. Lithostratigraphy of the Lower Cambrian metaclastics and their age based on trace fossils in the Sandıklı region, southwestern Turkey. Geobios, 2004, 37: 346–360
- 40 Smith M P, Rasmussen J A, Robertson S, et al. Lower Palaeozoic stratigraphy of the East Greenland Caledonides. Geol Sur Den Green Bull, 2004, 6: 5–28
- 41 Ogg J G, Ogg G, Gradstein F M. The Concise Geologic Time Scale. London: Cambridge University Press, 2008. 37–57
- 42 Ronov A B. Phanerozoic transgressions and regressions on the continents: A quantitative approach based on areas flooded by the sea and areas of marine and continental deposition. Am J Sci, 1994, 294: 777–801
- 43 Bottjer D J, Schubert J K, Droser M L. Comparative evolutionary palaeoecology: Assessing the changing ecology of the past. In: Hart M B, ed. Biotic Recovery from Mass Extinction Events. Geol Soc Spec Publ, 1996, 102: 1–13
- 44 Droser M L, Li X. The Cambrian radiation and the diversification of sedimentary fabrics. In: Zhuravlev A Y, Riding R, eds. Ecology of the Cambrian Radiation. New York: Columbia University Press, 2001. 137–169
- 45 McIlroy D, Garton M. A worm's eye view of the Early Palaeozoic sea floor. Geol Today, 2004, 20: 224–229
- 46 Seilacher A. Bathymetry of trace fossils. Mar Geol, 1967, 5: 413–428
- 47 Alpert S P. Systematic review of the genus *Skolithos*. J Paleontol, 1974, 48: 661–669
- 48 Debrenne F, Zhuravlev A Y. Cambrian food web: A brief review. Geobios, 1997, 30: 181–188
- 49 Moczydlowska M, Vidal G. Phytoplankton from the Lower Cambrian Laesa Formation on Bornholm, Denmark: Biostratigraphy and palaeoenvironmental constraints. Geol Mag, 1992, 129: 17–40
- 50 Zhuravlev A Y, Riding R. Ecology of the Cambrian Radiation. New York: Columbia University Press, 2001. 1–525
- 51 Seslavinsky K B, Maidanskaya I D. Global facies distributions from Late Vendian to Middle Ordovician. In: Zhuravlev A Yu, Riding R, eds. Ecology of the Cambrian Radiation. New York: Columbia University Press, 2001. 47–68
- 52 Bottjer D J, Hagadorn J W, Dornbos S Q. The Cambrian substrate revolution. GSA Today, 2000, 10: 1–7
- 53 Ausich W I, Bottjer D J. Tiering in suspension-feeding communities on soft substrata throughout the Phanerozoic. Science, 1982, 216: 173–174
- 54 Vail P R, Mitchum R M, Thompson S. Seismic stratigraphy and global changes of sea level. Part 4, Global cycles of relative changes of sea level. In: Payton C E, ed. Seismic Stratigraphy: Applications to Hydrocarbon Exploration. Am Ass Petrol Geol, 1977, 26: 83–97
- 55 Mount J E, Hunt D L, Greene L R, et al. Depositional systems, biostratigraphy and sequence stratigraphy of Lower Cambrian grand cycles, Southwestern Great Basin. In: Cooper J D, Stevens C H, eds. Paleozoic Paleogeography of the Western United States. Pacific Sect Soc Econ Paleontol Mineral, 1991, 67: 209–229
- 56 Flügel E, ed. Microfacies of Carbonate Rocks: Analysis, Interpretation and Application. Berlin Heidelberg New York: Springer, 2004. 1–976
- 57 Riding R. Calcified algae and bacteria. In: Zhuravlev A Y, Riding R, eds. Ecology of the Cambrian Radiation. New York: Columbia University Press, 2001. 445–473
- 58 Crimes T P. Changes in the trace fossil biota across the Proterozoic-Phanerozoic boundary. J Geol Soc Lond, 1992, 149: 637–646

- 59 Uchman A. Phanerozoic history of deep-sea trace fossils. In: McIlroy D, ed. *Application of Ichnology to Palaeoenvironment and Stratigraphic Analysis*. Geol Soc London Spec Pub, 2004, 228: 125–140
- 60 Berner R A. Atmospheric carbon dioxide levels over Phanerozoic time. *Science*, 1990, 249: 1382–1386
- 61 Berner R A. *The Phanerozoic Carbon Cycle: CO₂ and O₂*. Oxford: Oxford University Press, 2004. 1–158
- 62 Marsh G, ed. *A Global Warming Primer*. Washington DC: The National Center for Policy Analysis, 2007. 1–40
- 63 Saltzman M R, Young S A, Kump L R, et al. Pulse of atmospheric oxygen during the Late Cambrian. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 3876–3881
- 64 García H E, Gordon L I. Oxygen solubility in seawater: Better fitting equations. *Limnol Oceanogr*, 1992, 37: 1307–1312
- 65 Raquel V, Carlos M D. Temperature effects on oxygen thresholds for hypoxia in marine benthic organisms. *Global Change Biol*, 2011, 17: 1788–1797
- 66 Tyson R V, Pearson T H. Modern and ancient continental shelf anoxia: An overview. In: Tyson R V, Pearson T H, eds. *Modern and Ancient Continental Shelf Anoxia*. Geol Soc London Spec Publ, 1991, 58: 1–26
- 67 Allison P A, Wright V P. Switching off the carbonate factory: A-tidality, stratification and brackish wedges in epeiric seas. *Sediment Geol*, 2005, 179: 175–184
- 68 Jones R I. Importance of temperature conditioning to respiration of natural phytoplankton communities. *Brit Phycol J*, 1977, 12: 277–285
- 69 Enquist B J, Economo E P, Huxman T E, et al. Scaling metabolism from organisms to ecosystems. *Nature*, 2003, 423: 639–642
- 70 Ushatinskaya G T. Brachiopods. In: Zhuravlev A Y, Riding R, eds. *Ecology of the Cambrian Radiation*. New York: Columbia University Press, 2001. 350–369
- 71 Guensburg T E, Sprinkle J. Ecologic radiation of Cambro-Ordovician echinoderms. In: Zhuravlev A Y, Riding R, eds. *Ecology of the Cambrian Radiation*. New York: Columbia University Press, 2001. 428–444
- 72 Bassett M G, Popov L E, Holmer L E. Organophosphatic brachiopods: Patterns of biodiversification and extinction in the early Palaeozoic. *Geobios*, 1999, 32: 145–163
- 73 Liu J, Zhan R, Dai X, et al. Demise of Early Ordovician oolites in South China: Evidence for paleoceanographic changes before the GOBE. In: Gutiérrez-Marco J C, Rábano I, García-Bellido D, eds. *Ordovician of the World*. Cuadernos del Museo Geominero, 14. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 2011. 309–317
- 74 Riding R. Cyanobacterial calcification, carbon dioxide concentrating mechanisms, and Proterozoic-Cambrian changes in atmospheric composition. *Geobiology*, 2006, 4: 299–316
- 75 党皓文, 刘建波, 袁鑫鹏. 湖北兴山中寒武统覃家庙群微生物岩及其古环境意义. *北京大学学报(自然科学版)*, 2009, 45: 289–298
- 76 Tucker M. The Precambrian-Cambrian boundary: Seawater chemistry, ocean circulation and nutrient supply in metazoan evolution, extinction and mineralization. *J Geol Soc Lond*, 1992, 149: 655–668
- 77 李军, 燕夔. 华南早-中奥陶世疑源类的辐射. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等, 主编. *生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示*. 科学出版社, 2006. 317–334
- 78 Lochman-Balk C. The Cambrian of the craton of the United States. In: Holland C H, ed. *Cambrian of the New World*. London: John Wiley and Sons, 1971. 79–167
- 79 Servais T, Lehnert O, Li J, et al. The Ordovician Biodiversification: Revolution in the oceanic trophic chain. *Lethaia*, 2008, 41: 99–109
- 80 Trotter J A, William I S, Barnes C R, et al. Did cooling oceans trigger Ordovician biodiversification? Evidence from Conodont thermometry. *Science*, 2008, 321: 550–554
- 81 Nielsen A T. Ordovician sea level changes: A Baltoscandian perspective. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. *The Great Ordovician Biodiversification Event. The Critical Moments and Perspectives in Earth History and Paleobiology*. New York: Columbia University Press, 2004. 84–93
- 82 Allullee J L, Holland S M. The sequence stratigraphic and environmental context of primitive vertebrates: Harding Sandstone, Upper Ordovician, Colorado, USA. *Palaio*, 2005, 20: 518–533
- 83 Droser M L, Bottjer D J. Ordovician increase in extent and depth of bioturbation: Implications for understanding early Paleozoic ecospace utilization. *Geology*, 1989, 17: 850–852
- 84 Liu J, Zhan R. Temporal distribution of diagnostic biofabrics in the Lower and Middle Ordovician in North China: Clues to the geobiology of the Great Ordovician Biodiversification Event. *Acta Geol Sin*, 2009, 83: 801–811