

遗迹化石 *Zoophycos* 中的微生物和分子化石

龚一鸣^{①②*} 徐 冉^① 谢树成^① 黄咸雨^① 胡 斌^② 齐永安^② 张国成^②

(① 中国地质大学生物地质与环境地质教育部重点实验室, 地质过程与矿产资源国家重点实验室, 武汉 430074;

② 河南理工大学资源环境学院, 生物遗迹与沉积矿产河南省重点实验室, 焦作 454003)

摘要 在广西来宾瓜德鲁普世(中二叠世)茅口组下部深灰色粒泥灰岩中发育丰富的遗迹化石 *Zoophycos*, 在 *Zoophycos* 的蹼层中发现丰富的螺旋菌状、球菌状微生物化石, 它们的大小在 0.4~3.0 μm 之间. 在富含 *Zoophycos* (复合遗迹组构指数为 4) 的粒泥灰岩样品中, 检测到的分子化石有: 正构烷烃(主峰碳为 C_{18} , 无明显的奇偶优势)、无环类异戊二烯烷烃(如姥鲛烷 Pr, 植烷 Ph 等)、长链三环萜烷、五环三萜烷(藿烷系列)、甾烷、长链烷基环己烷、二苯并噻吩、苯并萘并噻吩、苯并二苯并噻吩等. 姥植比(Pr/Ph)小于 1 和大量含硫有机化合物的存在(噻吩系列)显示出沉积物中存在较多的还原态的硫, 反映还原条件. 这些特征可能与硫酸盐类还原菌有关. *Zoophycos* 蹼层中高丰度微生物化石和分子化石的发现表明, 遗迹化石 *Zoophycos* 可能是其造迹者精心构筑的多功能花园, 在花园中, *Zoophycos* 的造迹者在不同的蹼层中培植不同的微生物, 这些微生物与 *Zoophycos* 的造迹者在其生活期间可能在食物链、氧化还原等方面为密切相关的互利共生群落.

关键词 遗迹化石 *Zoophycos* 微生物 分子化石 二叠纪 华南

地球微生物/地质微生物/地微生物(geomicrobe)是指能参与过去和/或现代地质过程的微生物^[1,2]. 由于微生物体积小($\leq 0.1\text{ mm}$)、繁殖快(如在常温下, 光合细菌, 代长仅 144 min, 每日分裂 10 次; 小球藻, 代长仅 7 h, 每日分裂 3.4 次)、种类多(细菌约 100 万种, 真菌约 150 万种, 原生物约 20 万种, 藻类约 40 万种^[3]), 在地球表层和深部生物圈中广泛发育. 现代海底沉积物中, 原核生物量约占地球原核生物总量的 55%~85%, 地球生物总量的 1/3^[4,5]. 从海洋表层沉积物到深达 800 m 的海底, 原核生物的细胞密度虽然呈对数形式减少, 但仍然维持在一定水平上, 即从($10^8\sim 10^9$)~($10^5\sim 10^6$)个/mL^[5]. 由于微生物广泛参与众多地质过程, 如陆上和水下风化、沉积、成岩和成矿等, 并深刻地影响着地球表层系

统生源要素循环, 如碳循环(0~100 m 表层大洋水体中的有机碳在浮游生物的作用下每 33 年更新一次^[6])、水循环(全球大洋中的水平平均每半年通过浮游生物过滤一次)、能量循环和宏体生物的兴衰、生态环境的变化^[7,8]. 近年来, 地球微生物学(geomicrobiology)的研究已引起地学和生命科学界的广泛关注, 成为地球生物学(geobiology)中最活跃和最具吸引力的研究领域之一^[1,4,9~13].

遗迹化石作为古环境、古生态、古生物和生物与环境相互作用的重要信息载体, 自 20 世纪 50 年代以来已取得了长足的进展. 在古环境和古生态研究中, 遗迹相和遗迹化石水深分带模式的建立^[14], 遗迹组构(ichnofabric)和遗迹阶层(ichno-tiering)概念的提出^[15]以及复杂遗迹化石(如 *Zoophycos*,

收稿日期: 2006-05-09; 接受日期: 2007-03-19

科学技术部重大基础研究前期研究专项(编号: 2005CCA05000)、国家自然科学基金(批准号: 40472020, 40621002, 40525008)和教育部高等学校博士学科点专项科研基金(批准号: 2004000127)资助

* E-mail: ymgong@cug.edu.cn

Chondrites, *Spirophyton*, *Palaeodictyon*等)的重新解释^[16,17]等里程碑性的遗迹学工作不断将遗迹化石的研究推向深入. 然而, 与遗迹化石在时间和空间上关系密切的地球微生物和分子化石则很少引起遗迹学者的关注. 我们知道, 造迹生物的行为习性不仅受其生存的物理环境(如水深、水动能条件、底质特征等)和宏体生物之间关系的制约, 而且与微生物群落及其生命过程息息相关. 地球微生物(如蓝细菌、硫酸盐还原菌、硫化物氧化菌、绿硫细菌和紫硫细菌等)的生命过程不仅能影响和改变造迹生物的生存环境, 而且也能与觅食迹、牧食迹、耕作迹和居住迹等的造迹生物形成食物链、特殊氧化还原和酸碱度上的互利共生, 初级合作, 偏害共生, 寄生等关系. 某些常见遗迹化石, 如*Zoophycos*, *Chondrites*, *Palaeodictyon*等被认为是宏体造迹生物与化能自养微生物的共栖构造^[18-22]. 另一方面, 地球微生物的类型、丰度和分异度本身也是古环境和古生态的良好示踪标志, 对精细阐明遗迹化石及其组合、遗迹阶层的环境和生态意义, 正确解释复杂遗迹化石的形态功能有其他特征、标志无法取代的功能.

现代微生物的分类鉴定强调经典特征(包括形态特征、生理和代谢特征、生态特征以及遗传特征)与分子特征(包括蛋白质的比较、核酸碱基组成和核酸测序)的结合^[23]. 化石微生物由于受本身客观条件的限制, 难以从中取得在现代微生物分类上广泛应用的重要鉴定特征参数, 形态特征通常是其最重要、甚至是唯一的分类鉴定参数. 然而, 微生物通常形态较为简单, 有些亲缘关系相距甚远的微生物可表现出相同或类似的形态. 因此, 将地球微生物化石与分子化石的研究相结合, 对确定地球微生物的生物分类单位和生态特征具有重要作用. 本文试图以遗迹化石*Zoophycos*为载体, 从地球微生物的形貌-结构分析与分子化石类型识别的结合上, 揭示*Zoophycos*中的微生物和分子化石特征, 为深刻认识*Zoophycos*的环境分布、形态功能和宏体造迹生物与微生物关系提供基础资料.

1 材料与方法

本文研究的*Zoophycos*遗迹化石材料采自广西来宾瓜德鲁普世(中二叠世)茅口组下部(图 1, 2). 茅口组主要由浅海缓坡背景下沉积的泥粒灰岩和粒泥灰岩以及硅质灰岩组成, 含丰富的实体化石: 蜓、非

蜓有孔虫、牙形石、四射珊瑚与横板珊瑚、腕足、海绵、苔藓虫、双壳、腹足类和介形虫等^[24]以及遗迹化石*Chondrites*, *Palaeophycus*, *Planolites*, *Rhizocorallium*, *Teichichnus*, *Thalassinoides*, *Zoophycos*^[24,25]. 这些遗迹化石可归并为 Seilacher 的 *Cruziana* 遗迹相. 本文研究的材料*Zoophycos*在茅口组下部的粒泥灰岩中呈层状密集产出^[25], 在*Zoophycos*的密集发育层中, 未见宏体实体化石. 需要指出的是, 前人曾将这里的*Zoophycos*描述为“大的片状碎屑, 波状层纹构造”^[24].

将采集的新鲜*Zoophycos*标本磨制成岩石光面、薄片, 并收集在磨片过程中含*Zoophycos*蹼层的岩石碎屑, 在光面、薄片研究的基础上, 细心用手工从光面含*Zoophycos*蹼层的岩石碎屑和薄片敲取所需的*Zoophycos*碎片, 用自来水和蒸馏水将收集的*Zoophycos*碎片清洗并烘干, 用镊子和白乳胶将选定的*Zoophycos*碎片固定在高 0.8 cm、直径为 1 cm 的圆柱状铜台上喷碳约 2 s(厚度约 5 nm)或喷金约 4 min(厚度约 40 nm), 然后在环境扫描电子显微镜(ESEM)下扫描.

分子化石的萃取富集方法是(图 3): 将野外采集的样品去除表层污染物, 粉碎至 80 目以下, 用预先抽提好的滤纸包 120 g 左右样品, 用氯仿作溶剂, 索氏抽提 72 h, 后减压旋转蒸发, 样品浓缩转移到细胞瓶中. 为检验样品分析过程中的污染程度, 每批样品加做一个空白样品. 整个实验过程中, 使用的都是美国 TEDIA 公司生产的高纯(农残级)试剂.

将旋干平衡重后的可溶有机质先用正己烷溶解 6 h, 分离出不溶的沥青质, 溶液中的可溶有机质经柱层析法(硅胶作为吸附剂, 粒度为 60~100 目, 在 150℃恒温条件下活化 4 h)分离, 依次用正己烷、苯和甲醇作洗脱剂从层析柱中洗脱出烷烃、芳烃和非烃组分.

将分离出的烷烃、芳烃组分, 用 HP6890 型气相色谱-HP5973 型质谱联用仪(GC-MS)分析. 色谱条件: HP-5MS 石英毛细管柱(30 m×0.25 mm×0.25 μm). 升温程序: 以 3℃/min 的速率从 70℃升温至 280℃, 终温恒温 15 min(分析芳烃组分时恒温 20 min). 进样口温度 300℃, 载气为氦气(1 mL/min). 质谱条件: 电子轰击源(EI), 电离能量 70 eV. 四级杆质量分离器, 采用全扫描模式, 分析质量范围为 50~550 amu. GC 与 MS 接口温度为 280℃. 根据系统自带的 NIST

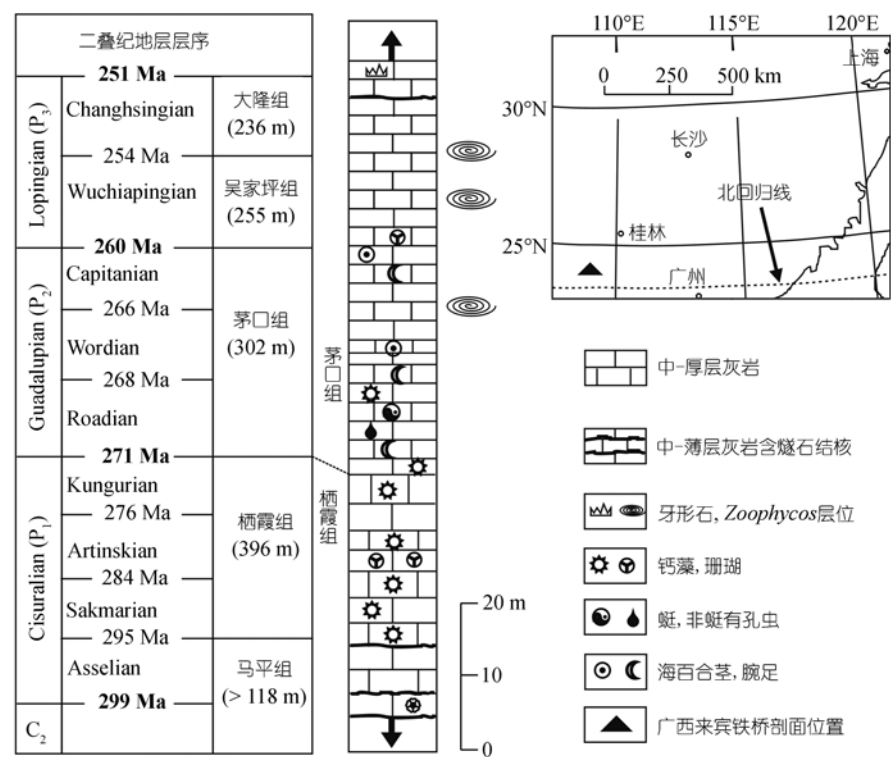


图 1 广西来宾剖面层序、位置及二叠纪遗迹化石 *Zoophycos* 的产出层位
据文献 [24, 26~28] 编制

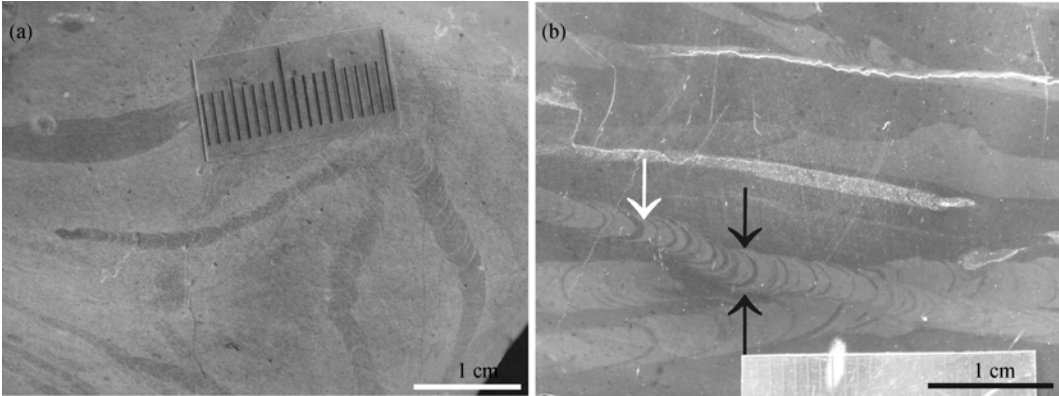


图 2 广西来宾二叠纪茅口组底部泥灰岩中的 *Zoophycos*
(a) 露头标本, 斜交层面; (b) 抛光面, 垂直层面; 白色箭头指示 *Zoophycos* 中的浅灰色蹼纹层; 两个黑色箭头指示蹼层的厚度

谱库及文献 [29] 的资料进行化合物鉴定, 根据色谱峰积分面积进行相对定量计算。

2 结果

2.1 *Zoophycos* 的形态特征

在与层面垂直和斜交的切面上, *Zoophycos* 表现为一系列蹼纹层和由此构成的呈带状、板状、层状展布的蹼层。蹼纹层呈新月状或 V 字形。在同一蹼

层中, 蹼纹层的弯曲方向相同。蹼层由深灰色和浅灰色、同向弯曲的蹼纹层交替构成, 在同一蹼层内, 深色和浅色蹼纹层的厚度一般不等。蹼层的厚度变化于 0.2~1.0 cm 之间, 形态不规则。不同世代/阶层的蹼层其清楚程度、与围岩的反差明显不同, 并表现出交切和被交切的特点(图 2)。在露头上, *Zoophycos* 三维整体形态出露欠佳, 未见 *Zoophycos* 的边管, 本文研究的 *Zoophycos* 仅初步定名为遗迹种 *Zoophycos* cf. *caudagalli* Vanuxem, 1842。

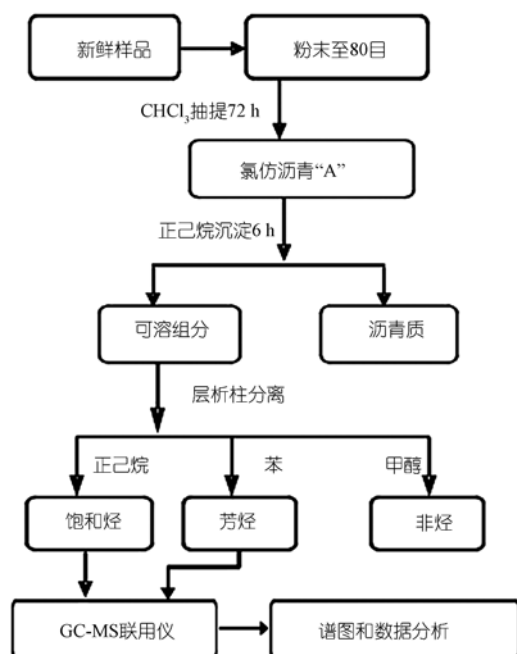


图 3 分子化石分析流程

2.2 微生物化石

在 *Zoophycos* 深灰色和浅灰色蹼纹层中分别发现螺旋菌状和球菌状微生物化石(图 4), 他们的成分

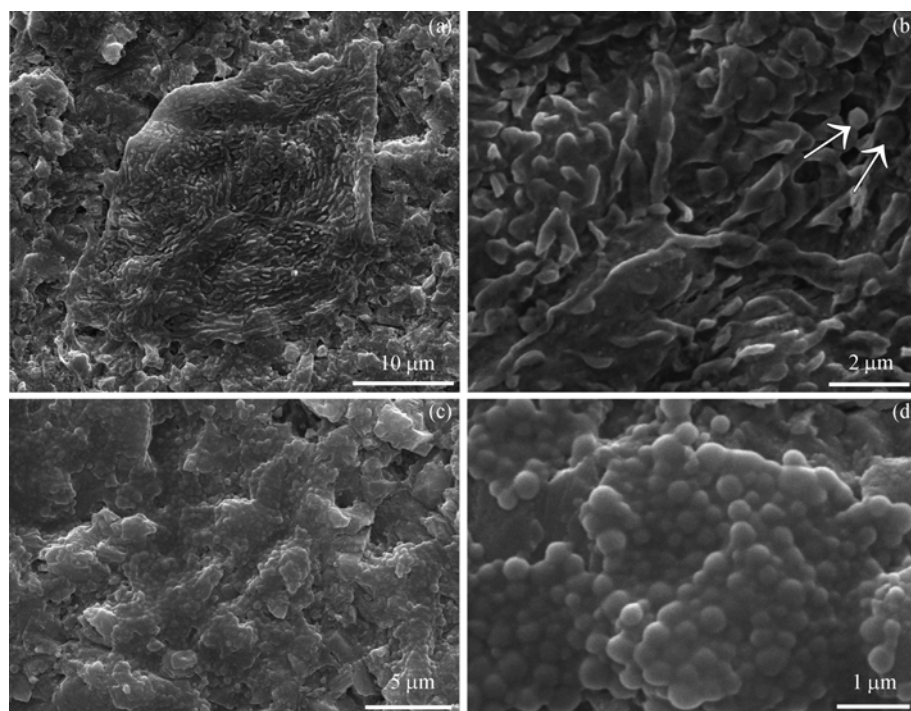
均为碳酸钙。

螺旋菌状微生物化石 (图 4(a), (b)): 单个或多个略具扭曲的个体呈首尾相连、大体等直径、等长度的藕节, 连续分节数最多可达 6 节, 大多为 1~2 节; 单节最大直径 0.3~0.5 μm , 单节长 0.8 μm 左右; 不分叉, 偶见异形细胞, 直径 0.5 μm . 螺旋菌状微生物群体附着于一块膜或培养基上, 菌体分布均匀、有序, 略具方向性。

球菌状微生物化石 (图 4(c), (d)): 单体呈球状, 直径 0.2~0.8 μm , 多数直径 0.5 μm 左右, 菌体密集紧邻, 分布均匀有序, 群体呈葡萄状、串珠状集合体。

2.3 分子化石

在富含 *Zoophycos* (复合遗迹组构指数为 4) 和上述微生物化石的粒泥灰岩样品中, 检测到的烷烃分子化石有: 正构烷烃(主峰碳为 C_{18} , 无明显的奇偶优势)、无环类异戊二烯烷烃(如姥鲛烷 Pr、植烷 Ph 等)、长链三环萜烷、五环三萜烷(藿烷系列)、甾烷和长链烷基环己烷; 检测到的芳烃分子化石主要有: 二苯并噻吩、苯并萘并噻吩、苯并二苯并噻吩及菲等, Pr/Ph 小于 1(图 5)。

图 4 广西来宾二叠纪茅口组底部遗迹化石 *Zoophycos* 蹼层中的微生物化石

(a), (b) 螺旋菌状微生物化石, 产于深色 *Zoophycos* 蹼纹层中, 白色箭头指示异形细胞, (b)是(a)的局部放大. (c), (d) 球菌状微生物化石, 产于浅色 *Zoophycos* 蹼纹层中; (d)是(c)的局部放大

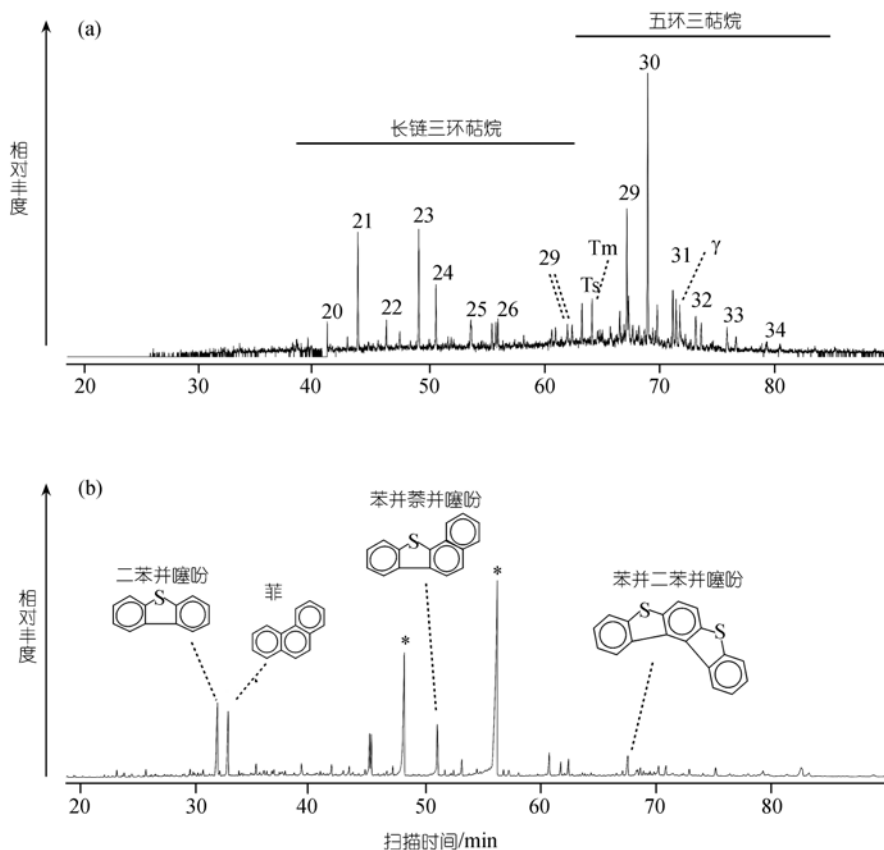


图5 广西来宾二叠纪茅口组底部(106b)富含 *Zoophycos* 灰岩的 GC-MS 图
(a) $m/z191$ 质量色谱图(谱峰上的数字为化合物的碳数); (b) 芳烃总离子图 (*为污染物)

3 讨论

遗迹化石 *Zoophycos* 是显生宙海相地层中常见的遗迹化石, 由于它从早寒武世 Atdabanian 早期 [30] 至今 [14,31], 从陆源碎屑岩到碳酸盐岩乃至火山碎屑岩, 从滨岸至深海 [32] 分布广泛, 产出频率高, 形态精美、特征和易于鉴别, 自 Massalongo 首次发表 *Zoophycos caputmedusae* Massalongo, 1855 以来 [33], *Zoophycos* 就一直吸引了众多遗迹学家为之探索, 对有关 *Zoophycos* 的造迹过程、形成机理、形态功能、生物学目的以及造迹者是谁等问题, 不同的研究者根据各自研究材料的特点, 提出了许多认识和模式 [16~22,34~38]。根据 *Zoophycos* 的整体和局部形态特征、构成 *Zoophycos* 蹼层的成分和年龄与寄主沉积层之间的差别(组成 *Zoophycos* 蹼层的沉积物较其寄主沉积层的年龄年轻数千年 [31], 甚至 10000 年 [39]), 众多的遗迹学家认为, 至少在一部分 *Zoophycos* 中, 组成 *Zoophycos* 蹼层的沉积物, 不是源自同层位的寄主

沉积层, 而是源自上覆沉积层, 甚至源自海底表面 [15,19~22,35~39], 因此, 造迹者是一种逆向搬运动物, 即造迹者将海底表层富含营养或有用组分的沉积物向下搬运、处理、以可控方式再堆积。

已经提出了多种模式解释 *Zoophycos* 的功能和生物学目的 [22,40]: 如食沉积物模式 [14,34] (造迹生物在沉积物内部系统采掘沉积物以获取食物); 食海底表面碎屑物模式 [35,36,40] (在海底表面进食, 在沉积物内部排泄); 垃圾处理模式 [35] (在海底表面排泄, 在海底以下沉积物中进食); 地窖储藏模式 [22,40] (在海底表面富食物期, 造迹生物将搜寻的食物以高度有序的方式储存在沉积物内部, 在海底表面贫食物期, 造迹生物进食储存的食物); 微生物培植园模式和化能共生模式 [19,20] (造迹生物在可控底质条件下, 培养微生物用作食物和/或新陈代谢所需的要素)。食海底表面碎屑物模式不能解释具有高度组织和复杂的 *Zoophycos* 只能由造迹者的排泄物组成; 为什么有些 *Zoophycos* 蹼层伸展进遗迹化石 *Thalassinoides* 中和

菊石的房室中^[22]。构成 *Zoophycos* 蹼层中总有机碳总是高于其寄主沉积层^[22]的事实不支持垃圾处理模式、地窖储藏模式、微生物培植园模式和化能共生模式均不同程度地与微生物的生长和繁殖密切相关。

由于 *Zoophycos* 总是产于贫氧环境, 构成 *Zoophycos* 蹼层中总有机碳通常高于其寄主沉积层^[40], 组成 *Zoophycos* 蹼层的沉积物的年龄通常较其寄主沉积层的年龄年轻的事实以及 *Zoophycos* 蹼层中高丰度微生物化石和分子化石的发现表明, *Zoophycos* 不太可能是一个简单的觅食迹或食物储藏所, 它很可能是 *Zoophycos* 的造迹者精心构筑的多功能“花园”, 在这个“花园”中, *Zoophycos* 的造迹者通过中央管或边管周期性地从海底表层采集富含有机质或其他对自身和异养菌类生长所需的沉积物, 同时通过中央管或边管将自身的代谢产物转运出 *Zoophycos* 花园系统。在这个花园系统中, *Zoophycos* 的造迹者既是该花园的设计、建造者, 也是其维护和受益者。在 *Zoophycos* 系统的蹼层中, 不同颜色和宽度蹼纹层的韵律型交替以及其中不同微生物(螺旋菌和球菌)化石的有序间列表明, 在 *Zoophycos* 花园中, *Zoophycos* 的造迹者与至少 2 类异养菌群(如这里发现的螺旋状菌和球状菌)共同构成一个在食物链、氧化还原等方面密切相关的互利共生关系(图 6), 类似现象也见于澳大利亚东南悉尼盆地瓜德鲁普世(中二叠世)冰海沉积相的 *Zoophycos* 中¹⁾。

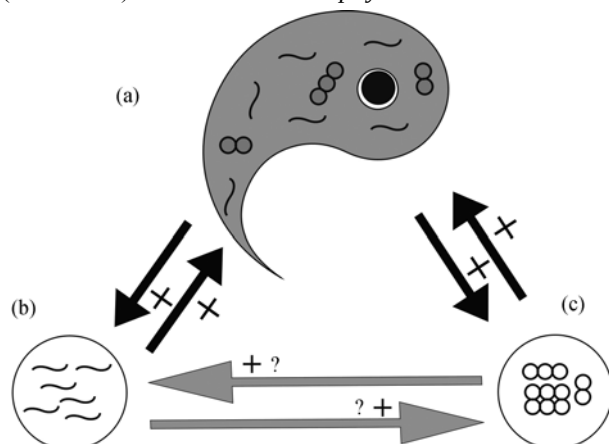


图 6 *Zoophycos* 的造迹生物(a)与其蹼层中两类微生物集群(b)和(c)之间可能的互利共生关系

(a)为异养微生物集群(b)和(c)提供必要的底质和有机物等条件; (b)和(c)为内共生寄主提供必要的食物、功能型食物佐料等。+表示正面相互作用, ?表示存疑。图中宏体造迹生物与微生物大小未按比例表示

尽管在 *Zoophycos* 的蹼层中仅见有螺旋菌状和球菌状两类微生物, 但丰富的分子化石暗示, 在 *Zoophycos* 的蹼层和寄主地层中存在多种菌藻类微生物。主峰碳为 C_{18} 、无明显的奇偶优势的正构烷烃, 长链三环萜烷、藿烷系列的五环三萜烷(图 5(a)和(b))主要源自菌藻类微生物^[41,42]。Pr/Ph 小于 1, 反映还原条件。特别是, 在芳烃组分中, 以噻吩系列化合物占绝对优势, 这些含硫的有机化合物, 如, 二苯并噻吩、苯并萘并噻吩、苯并二苯并噻吩(图 5(b))主要形成于成岩早期, 是由 *Zoophycos* 蹼层中和/或寄主地层中的 HS^- 等还原态的硫进入有机化合物中形成的。分子化石反映的还原性条件以及 HS^- 的存在等特征可能与硫酸盐类还原菌有关。因此, 结合形态学和分子化石资料, *Zoophycos* 蹼层中的微生物(图 4)可能为硫酸盐类还原菌。

致谢 野外和室内工作分别得到颜佳新教授和张伟同学的帮助。谨此致谢。

参 考 文 献

- 1 Ehrlich H L. Geomicrobiology. New York: Marcel Dekker, 2002. 1—6
- 2 Burton S K, Ippin-Scott H M. Geomicrobiology, the hidden depth of the biosphere. Trends Microbiol, 2005, 13(9): 401 [DOI]
- 3 Staley J T, Castenholz R W, Colwell R R, et al. The Microbial World. Washington D C: American Society for Microbiology, 1997. 1—32
- 4 D'Hondt S, Jorgensen B B, Miller D J, et al. Distributions of microbial activities in deep subseafloor sediments. Science, 2004, 306: 2216—2221 [DOI]
- 5 Teske A P. The deep subsurface biosphere is alive and well. Trends Microbiol, 2005, 13(9): 402—404 [DOI]
- 6 Holser W T, Magaritz M, Ripperdan R L. Global isotopic events. In: Walliser O H, ed. Global Events and Event Stratigraphy. Berlin: Springer-Verlag, 1996. 63—87
- 7 龚一鸣, 徐冉, 汤中道, 等. 晚泥盆世 F-F 之交菌藻微生物繁荣与集群绝灭的关系: 来自碳同位素和分子化石的启示. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2005, 35 (2): 140—148
- 8 Xie S C, Pancost R D, Yin H F, et al. Two Episodes of microbial change coupled with Permo/Triassic faunal mass extinction. Nature, 2005, 434: 494—497 [DOI]
- 9 Macalady J, Banfield J F. Molecular geomicrobiology: genes and geochemical cycling. Earth Planet Sci Lett, 2003, 209: 1—17 [DOI]
- 10 Noffke N. Geobiology—a holistic scientific discipline. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2005, 219: 1—3 [DOI]

1) Gong Y M, Shi G R, Weldon E A, et al. Pyrite framboids interpreted as microbial colonies within the Permian *Zoophycos* spreiten from the southern Sydney Basin, southeastern Australia. Geological Magazine, 2007 (In press)

- 11 Bottjer D J. Geobiology and fossil record: eukaryotes, microbes, and their interactions. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2005, 219: 5—21 [DOI]
- 12 陈骏, 姚素平. 地质微生物学及其发展方向. *高校地质学报*, 2005, 11(2): 154—166
- 13 王红梅, 谢树成, 赖旭龙, 等. 分子地质微生物学研究方法述评. *地球科学进展*, 2005, 20 (6): 664—670
- 14 Seilacher A. Bathymetry of trace fossils. *Mar Geol*, 1967, 5: 413—428
- 15 Ekdale A A, Bromley R G. Trace fossils and ichnofabric in the Kjolby Gaard Marl, Upper Cretaceous, Denmark. *Bull Geol Soc Den*, 1983, 31: 107—119
- 16 Miller-III W. Paleobiology of complex trace fossils. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2003, 192 (1-4): 3—14 [DOI]
- 17 Miller M F. Styles of behavioral complexity recorded by selected trace fossils. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2003, 192(1-4): 33—43 [DOI]
- 18 Fu S. Funktion, Verhalten und Einteilung fucoider und lophoceniider Lebensspuren. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 1991, 135: 1—79
- 19 Fu S, Werner F. Is *Zoophycos* a feeding trace? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 1995, 195: 37—47
- 20 Bromley R G. *Zoophycos*: strip mine, refuse dump, cache or sewage farm? *Lethaia*, 1991, 24: 460—462
- 21 Bromley R G. *Trace Fossils, Biology and Taphonomy*. London: Unwin Hyman, 1996. 1—361
- 22 Bromley R G, Hanken N M. Structure and function of large, lobed *Zoophycos*, Pliocene of Rhodes, Greece. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2003, 192: 79—100 [DOI]
- 23 Prescott M L, Harley J P, Klein D A. 微生物学. 沈萍, 彭珍荣, 译. 北京: 高等教育出版社, 2003. 1—1042
- 24 沙庆安, 吴望始, 傅家谟. 黔桂地区二叠系综合研究. 北京: 科学出版社, 1990. 1—215
- 25 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. *地质科学*, 1986, (2): 143—149
- 26 史晓颖, 梅仕龙, 孙岩, 等. 黔南斜坡相区二叠系层序地层序列及其年代地层对比. *现代地质*, 1999, 13(1): 1—10
- 27 梅仕龙, 朱自力, 史晓颖, 等. 广西中部二叠系乐平统层序地层研究. *现代地质*, 1999, 13(1): 11—18
- 28 Gradstein F M, Ogg J G, Smith A G, et al. A new geologic time scale, with special reference to Precambrian and Neogene. *Episodes*, 2004, 27(2): 83—100
- 29 王培荣. 生物标志物. 北京: 石油工业出版社, 1993. 61—64
- 30 Crimes T P. Trace fossils and correlation of late Precambrian and early Cambrian strata. *Geol Mag*, 1987, 124(2): 97—119
- 31 Löwemark L, Schäfer P. Ethological implications from a detailed X-ray radiograph and ^{14}C study of the modern deep-sea *Zoophycos*. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2003, 192: 101—121 [DOI]
- 32 Ekdale A A, Lewis D W. The New Zealand *Zoophycos* revisited: morphology, ethology and paleoecology. *Ichnos*, 1991, 1: 183—194
- 33 Hantzschel W. Trace fossils and problematica. In: Teichert C, ed. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W, Miscellaneous, Supplement 1*. Kansas: Geological Society of America and University of Kansas Press, 1975. W1—W269
- 34 Simpson S. Notes on *Zoophycos* and *Spirophyton*. In: Crimes T P, Harper J C, eds. *Trace Fossils*. *Geol J*, 1970, 3(Special Issue): 505—514
- 35 Kotake N. Paleocology of the *Zoophycos* producers. *Lethaia*, 1989, 22: 327—341
- 36 Kotake N. Non-selective surface deposit feeding by the *Zoophycos* producers. *Lethaia*, 1991, 24: 379—385
- 37 Wetzel A. Ecologic interpretation of deep-sea trace fossil communities. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 1991, 85: 47—69 [DOI]
- 38 Ekdale A A. Muckraking and mudslinging: the joys of deposit-feeding. In: Maples C G, West R R, eds. *Trace Fossils, Short Courses in Paleontology, Number 5*. Knoxville: Paleontological Society, 1992. 143—171
- 39 Leuschner D C, Sirocko F, Grootes P M, et al. Possible influence of *Zoophycos* bioturbation on radiocarbon dating and environmental interpretation. *Mar Micropaleontol*, 2002, 46: 111—126 [DOI]
- 40 Löwemark L, Lin I T, Wang C H, et al. Ethology of the *Zoophycos*-producer: arguments against the gardening model from $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ evidences of the spreiten Material. *Terr Atmos Ocean Sci*, 2004, 15(4): 713—725
- 41 Brassell S C, Eglinton G, Maxwell J R, et al. Natural background of alkanes in the aquatic environment. In: Hutzinger O, van Lelyveld I H, Zoeteman B C J, eds. *Aquatic Pollutants*. Oxford: Pergamon Press, 1978. 69—86
- 42 殷鸿福, 杨逢清, 谢树成, 等. 生物地质学. 武汉: 湖北科学技术出版社, 2004. 1—264