

文章编号：1671-1505(2026)00-0000-17 DOI:10.7605/gdxb.2026.060

寒武纪澄江生物群及关山生物群 遗迹歧异度及分异度初探*

丁 奕^{1,2} 陈飞飞² 刘建妮³

1 渭南师范学院环境与生命科学学院, 陕西渭南 714099

2 大陆演化与早期生命全国重点实验室, 陕西省早期生命与环境重点实验室,
西安市古生物信息学重点实验室, 西北大学地质学系, 陕西西安 710069

3 中国石油大学(北京)地球科学学院, 北京 102249

摘 要 澄江生物群与关山生物群不仅是研究“寒武纪生命大爆发”的重要窗口,也是解析寒武纪早期海洋生态系统演化的关键实例。然而,相较于丰富的实体化石研究,其遗迹化石所承载的生物行为和生态学信息并未引起足够重视。在系统整理与重新厘定滇东地区澄江生物群(寒武系第二统第三阶)与关山生物群(寒武系第二统第四阶)遗迹化石资料的基础上,首次将遗迹歧异度与分异度引入寒武纪特异埋藏生物群的研究,并结合生态空间利用与生态系统工程参数,综合探讨了两大生物群遗迹化石的形态结构设计类型、行为策略及生态系统功能的差异。研究结果显示,除粪化石外,澄江生物群共识别出 12 个遗迹属,涵盖 12 种形态结构设计类型,以水平浅层潜穴为主,形态较为简单,而关山生物群遗迹属增至 16 个,虽然形态结构类型同为 12 种,但出现了更多复杂三维潜穴,反映出造迹生物在居住、觅食与沉积物改造方面的显著演化。在生态空间利用方面,相较澄江生物群,关山生物群由 8 个增至 13 个,深阶层生态空间利用出现,显示其垂向扰动能力显著提升;在生态系统工程方面,关山生物群由 5 类增至 9 类,并首次出现“再造者”行为策略,表明造迹生物对沉积物的改造方式更趋多元化。综上,澄江生物群代表了寒武纪早期底栖生态系统以浅层活动为主、生态功能相对单一的阶段,而关山生物群则显示出多维度、功能多样化的底栖生态格局,标志着寒武纪早期海洋底栖生态系统在结构、功能和稳定性方面的显著深化。本研究不仅填补了这 2 个重要特异埋藏生物群遗迹化石之间系统性对比研究的空白,也为理解“寒武纪生命大爆发”背景下生物与环境的协同演化提供了新的遗迹学证据。

关键词 寒武纪 澄江生物群 关山生物群 遗迹歧异度 遗迹分异度

第一作者简介 丁奕,男,1989 年生,讲师,主要从事沉积学和遗迹学的研究工作。E-mail: dingyi@nwnu.edu.cn。

通讯作者简介 刘建妮,女,1978 年生,教授,主要从事早期生命起源及其与环境的协同演化研究。E-mail: liujianni@126.com。

中图分类号: Q911.28 文献标志码: A

A preliminary study on ichnodisparity and ichnodiversity of the Chengjiang and Guanshan biotas, Cambrian

* 国家自然科学基金(编号: 42002004)、陕西省科技厅一般项目(编号: 2025JC-YBQN-355)、陕西省教育厅一般专项项目(编号: 22JK0374)、渭南师范学院人才项目(编号: 2021RC28)共同资助。[Co-funded by the National Nature Science Foundation of China (No. 42002004), General Project of Shaanxi Provincial Department of Science and Technology (No. 2025JC-YBQN-355), Scientific Research Program Funded by Shaanxi Provincial Education Department (No. 22JK0374), and Talent Fund of Weinan Normal University (No. 2021RC28)]

收稿日期: 2025-08-31 改回日期: 2025-10-22

DING Yi^{1,2} CHEN Feifei² LIU Jianni³

1 College of Environment and Life Sciences, Weinan Normal University, Shaanxi Weinan 714099, China

2 State Laboratory of Continental Evolution and Early Life, Shaanxi Key Laboratory of Early Life and Environments, Xi'an Key Laboratory of Paleo-bioinformatics, Department of Geology, Northwest University, Xi'an 710069, China

3 College of Geosciences, China University of Petroleum (Beijing), Beijing 102249, China

Abstract The Chengjiang and Guanshan biotas provide crucial insights into the evolutionary dynamics of the Cambrian Explosion and are critical for understanding the structure and functional evolution of early Cambrian marine ecosystems. Although body fossils from these biotas are abundant, the behavioral and ecological information preserved in their trace fossils has received considerably less attention. This study presents the first systematic comparison of trace fossils from the Chengjiang Biota (Stage 3, Series 2) and the Guanshan Biota (Stage 4, Series 2) in eastern Yunnan, employing ichnodisparity and ichnodiversity as core metrics to analyze their architectural designs, behavioral strategies, and ecosystem functions. Our findings reveal a significant evolutionary shift. The Chengjiang Biota contains 12 ichnogenera, representing 12 distinct architectural designs dominated by simple, shallow, horizontal burrows. In contrast, the Guanshan Biota encompasses 16 ichnogenera within the same number of architectural categories, but exhibits a higher proportion of complex three-dimensional burrow systems. This indicates notable advancements in dwelling, feeding, and sediment-modification behaviors. Moreover, the Guanshan Biota shows a pronounced increase in ecospace utilization (from 8 to 13), particularly in deep-tier habitats, reflecting intensified vertical substrate disturbance. Ecosystem engineering types also increased from 5 to 9, with the emergence of “regenerators,” highlighting a more diversified sediment modification strategy. In summary, the Chengjiang Biota represents an early Cambrian benthic ecosystem characterized by shallow-tier activity and relatively simple functional attributes. In contrast, the Guanshan Biota reveals a multidimensional and functionally diversified benthic structure, signifying a substantial enhancement in ecosystem complexity, functionality, and stability. This study addresses a critical gap in the systematic ichnological analysis of two major Cambrian Konservat-Lagerstätten and provides new evidence for the co-evolution of organisms and their environments during the Cambrian Explosion.

Key words Cambrian, Chengjiang Biota, Guanshan Biota, ichnodisparity, ichnodiversity

About the first author DING Yi, born in 1989, is a lecturer of Weinan Normal University. His work focuses on sedimentology and ichnology. E-mail: dingyi@nwu.edu.cn.

About the corresponding author LIU Jianni, born in 1978, a professor, is mainly engaged in researches on the origin of early life and its co-evolution with the environment. E-mail: liujianni@126.com.

0 前言

浩瀚宇宙中，地球是目前已知唯一具有生命的星球，研究表明早在地球形成初期，生命便已出现 (Tashiro *et al.*, 2017)，经过近 40 亿年的漫长岁月，生命才逐步由原始的原核生物演化成如今生物圈多姿多彩的模样。在漫长的地质历史中，生命的演化过程一直非常缓慢，直到寒武纪早期，大量后生生物快速涌现并扩展其生态域，形成了地球上首

个完善的海洋生态系统 (Zhang and Shu, 2014, 2021; 朱茂炎等, 2019; Darroch and Casey, 2025)。这一史无前例、里程碑式的重大生命演化事件，被称作“寒武纪生命大爆发 (Cambrian Explosion)”。在探讨生命深时起源与演化时，化石记录无疑是最直接、最具说服力的证据。澄江生物群 (Chengjiang Biota) 与关山生物群 (Guanshan Biota) 是 20 世纪 80 年代以来在中国滇东地区发现的知名寒武纪早期布

尔吉斯页岩型特异埋藏生物群 (Burgess Shale-type Lagerstätten), 其中澄江生物群产自寒武系第二统第三阶玉案山组, 关山生物群时代稍晚, 产自寒武系第二统第四阶乌龙箐组。近 40 年来, 这 2 个特异埋藏生物群逐渐成为古生物学研究的前沿热点, 已发现化石门类近 20 个, 包括藻类、海绵动物、腔肠动物、腕足动物、叶足动物、节肢动物、古虫动物等 (Shu *et al.*, 1999, 2001, 2004; Li *et al.*, 2017; Liu *et al.*, 2018a; Wu and Liu, 2019; Zhao *et al.*, 2020; Zeng *et al.*, 2023), 这些栩栩如生的特异埋藏实体化石为揭示“寒武纪生命大爆发”的真相提供了确凿实证。除实体化石外, 澄江生物群与关山生物群还保存了数量丰富的遗迹化石, 但这些精美的遗迹化石在以往的研究中并没有引起足够重视。作为生物成因的沉积构造, 遗迹化石不仅能够直观反映造迹生物生命活动和行为习性的细节特征, 还可以作为特定沉积环境下生物行为的直接证据准确指示沉积环境 (龚一鸣等, 2009; 罗茂等, 2021; 丁奕和王巍, 2025), 在早期生命与环境的协同演化研究中具有十分重要的意义 (Jensen *et al.*, 2005; Mángano and Buatois, 2020; Gougeon *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2025a)。

滇东地区寒武纪早期遗迹化石研究目前多集中于埃迪卡拉纪—寒武纪之交 (如 Crimes and Jiang, 1986; Zhu, 1997; Weber *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2025a), 对标志“寒武纪生命大爆发”高潮阶段的寒武纪二世遗迹化石缺乏足够关注。本研究在详尽统计与厘定前人报道的遗迹化石基础上, 选取遗迹歧异度 (ichnodisparity) 与遗迹分异度 (ichnodiversity) 作为关键性指标, 结合生态利用 (ecospace utilization) 与生态系统工程 (ecosystem engineering) 这 2 个遗迹学和古生态学参数, 对澄江生物群与关山生物群中的遗迹化石进行了系统的对比分析。本研究旨在全面揭示这两大生物群中造迹生物群落结构与行为习性, 为深入理解“寒武纪生命大爆发”过程中的生物—环境协同演化补充关键的遗迹学证据。

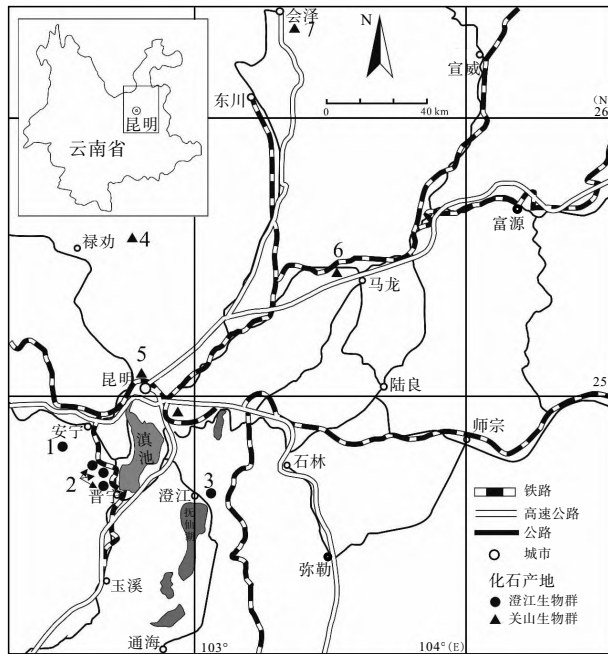
1 材料及方法

遗迹歧异度是指由于造迹生物身体结构、行为策略及生活习性差异所导致的遗迹化石形态的显著区别, 该参数能够直观反映遗迹化石形态结构设计

的种类 (Buatois and Mángano, 2013), 其中遗迹歧异度较高表示造迹生物在形态结构、行为策略和运动方式上具有较高多样性, 反之, 则表明造迹生物的形态结构、行为策略和运动方式较为单一。遗迹分异度通常用以反映遗迹化石属种的多少, 遗迹分异度越高表明遗迹化石属种越丰富, 较低则表明遗迹化石属种较为单调。目前, 遗迹分异度与歧异度作为重要的遗迹学参数, 已广泛应用于地质历史时期重大生物灭绝与辐射的研究中 (Mángano and Buatois, 2014; Zhang *et al.*, 2018; Luo *et al.*, 2020; Buatois *et al.*, 2023)。值得注意的是, 遗迹分异度是指遗迹化石种类在数量上的丰度, 通常以遗迹属的数量来表示 (Buatois and Mángano, 2013), 而遗迹歧异度则是用以衡量遗迹形态结构设计, 与遗迹分异度并无直接关系 (刘梦瑶和张立军, 2018)。综合考虑形态特征及不同底质条件的影响, 遗迹歧异度可系统划分为 79 种形态结构类型 (详见 Buatois *et al.*, 2017; 刘梦瑶和张立军, 2018)。本研究对滇东地区前人研究的多个剖面 (图 1) 所保存的澄江生物群及关山生物群遗迹化石 (如罗惠麟等, 1994, 1999; Weber *et al.*, 2012; Ding *et al.*, 2020) 进行了统计厘定; 在此基础上, 进一步对 2 个生物群遗迹化石群落的歧异度与分异度进行划分和统计。

除此之外, 为系统揭示澄江生物群与关山生物群中造迹生物的生态行为策略与改造沉积物方式, 本研究还引入了生态空间利用与生态系统工程 2 个遗迹生态学指标对 2 个生物群遗迹群落演化进行定量分析。生态空间利用通过 3 个维度进行表征: 阶层 (划分为表层、半内栖层、浅阶层、中阶层与深阶层)、运动能力 (自由运动型、间歇运动型与静止型) 和觅食策略 (悬浮取食型、非选择型食沉积物、选择型食沉积物、捕食型及其他特殊策略)。生态系统工程则从生物—沉积物相互作用方式 (挖掘、压实、回填与侵入) 和生物改造沉积物方式 (扩散型扰动者、运送者、再造者与巷道型运输者) 2 个核心维度着手, 结合阶层分布进行标定 (详见张立军等, 2021)。

2 澄江生物群与关山生物群遗迹化石特征



澄江生物群产地: 1. 安宁; 2. 晋宁梅树村、二街、老高山; 3. 澄江
关山生物群产地: 4. 武定; 5. 昆明; 6. 马龙; 7. 会泽

图1 澄江生物群与关山生物群遗迹化石主要产地
(据 Hu *et al.*, 2010; 有修改)

Fig. 1 Main fossil sites of the Chengjiang and Guanshan Biotas
(modified from Hu *et al.*, 2010)

2.1 遗迹化石类型

澄江生物群作为典型的布尔吉斯页岩型生物群, 产自寒武系第二统第三阶玉案山组, 除保存大量精美软躯体化石外, 也发育了丰富的遗迹化石。经统计与厘定, 澄江生物群共识别出遗迹化石 12 属及粪化石 4 属(表 1)。遗迹化石包括: *Arthropycus*, *Asterosoma*, *Bergauria*, *Bifungites*, *Cruziana*, *Gordia*, *Monomorphichnus*, *Monocraterion*, *Palaeophycus*, *Planolites*, *Psammichnites*, *Rusophycus*。粪化石包括: *Lumbricaria*, *Scolecocoprus* 及 2 类未鉴定粪化石。

关山生物群产自寒武系第二统第四阶乌龙箐组, 是继澄江生物群之后又一著名寒武纪特异埋藏生物群。关山生物群目前共发现遗迹化石 16 属及粪化石 4 属(表 2)。遗迹化石包括: *Cruziana*, *Didymaulichnus*, *Diplichnites*, *Gordia*, *Guanshanichnus*, *Merosotomichnites*, *Monomorphichnus*, *Palaeophycus*, *Phycodes*, *Planolites*, *Psammichnites*, *Rhizocorallium*, *Skolithos*, *Thalassinoides*, *Teichichnus*, *Treptichnus*。粪化石包括: *Aggregatella*, *Tomaculum* 和未鉴定粪

化石 2 类。除简单水平遗迹发育外, 关山生物群中还出现了众多复杂三维遗迹化石。

2.2 遗迹歧异度与分异度

依据刘梦瑶和张立军(2018)采用的遗迹歧异度划分标准, 基于遗迹化石形态特征, 本研究对澄江生物群和关山生物群中所有遗迹化石(粪化石除外)进行了系统识别与归类。结果表明, 2 个生物群共含遗迹结构类型 16 种, 其中澄江生物群 12 种, 关山生物群亦 12 种(表 3)。

1) 简单水平拖迹。此类遗迹结构简单, 在澄江生物群和关山生物群中仅发现 *Gordia* 一属。该属在层面上表现为不规则分布的细长遗迹体, 宽度一般保持不变, 通常认为是蠕虫类形成的觅食迹(杨式溥等, 2004; Wang *et al.*, 2009)。

2) 具成对凹槽的二叶型拖迹。该遗迹类型主要由水平二叶型爬痕和具成对沟槽状遗迹组成, 常分布于沉积物表层, 代表了食碎屑生物的运动轨迹。在 2 个生物群中都保存了典型的由三叶虫或三叶虫状节肢动物形成的二叶型爬痕 *Cruziana* (Keighley and Pickerill, 1996)。此外, *Didymaulichnus* 也在 2 个生物群中均有发育, 该属为简单水平沟槽状二分潜穴, 可能是软体动物或三叶虫形成的爬行迹 (Crimes and Herdman, 1970)。

3) 足辙迹和抓痕。该类遗迹为造迹生物运动时留下的一系列趾部痕迹, 反映其运动轨迹。该形态结构设计类型在澄江生物群及关山生物群中均有出现(图 2-a, 2-b)。其中 *Monomorphichnus* 在 2 个生物群都有报导, 而 *Diplichnites* 和 *Merostomichnites* 仅见于关山生物群。这 3 个属均被认为是节肢动物(主要为三叶虫)形成的爬行迹 (Draganits *et al.*, 2001; Sharma *et al.*, 2018)。

4) 两侧对称的短抓痕及潜穴。该类型仅在澄江生物群中发现 *Rusophycus* 一属, 遗迹为卵圆状水平潜穴, 中沟发育, 侧叶上可见横向抓痕。一般认为 *Rusophycus* 是三叶虫或三叶虫类节肢动物的停息迹 (Pratt, 2022)。

5) 被动充填水平潜穴。此类遗迹多表现为不分支、水平或略倾斜的简单柱状潜穴, 且潜穴与围岩成分相同。2 个生物群中均发育该类型遗迹 *Palaeophycus* (图 2-c)。*Palaeophycus* 发育衬里构造, 通常认为是食肉性无脊椎动物形成的开放性居

表 1 滇东地区澄江生物群遗迹化石

Table 1 Trace fossils of the Chengjiang Biota in eastern Yunnan, China

编号	遗迹属	原始命名及文献来源	产地/层位	讨论
1	<i>Arthropycus</i>	<i>Arthropycus</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 1, 图 4; 图版 3, 图 3	昆明筇竹寺剖面/玉案山组顶部	标本为水平、微弯曲柱形潜穴, 横断面呈圆形, 表面具有规则横脊, 可归入 <i>Arthropycus</i>
2	<i>Asterosoma</i>	<i>Asterosoma</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 1, 图 2	昆明筇竹寺剖面/玉案山组上部	标本呈星状放射排列, 具 8 个长卵形放射脊, 可归入 <i>Asterosoma</i>
3	<i>Bergaueria</i>	<i>Bergaueria</i> 。Saleh <i>et al.</i> , 2022, Supplementary Fig. 2-e	晋宁/玉案山组	标本垂直层面, 呈半球形或浅圆柱形, 底端浑圆, 归入 <i>Bergaueria</i>
4	<i>Bifungites</i>	<i>Bifungites</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 2, 图 4	昆阳磷矿北风湾剖面/玉案山组上部	标本呈水平哑铃状潜穴, 中部细长, 两端膨大成球形, 可归入 <i>Bifungites</i>
5	<i>Cruziana</i>	<i>Cruziana</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 1, 图 3	昆阳磷矿北风湾剖面/玉案山组上部	标本呈纵长二叶形爬痕, 中沟明显, 见清晰三叶虫附肢抓痕, 可归入 <i>Cruziana</i>
6	<i>Gordia</i>	<i>Gordia</i> 。罗惠麟等, 1999, 图版 29, 图 2	安宁山口村剖面/玉案山组	标本细长, 呈“6”字形弯曲, 可归为 <i>Gordia</i>
7	<i>Monomorphichnus</i>	<i>Monomorphichnus</i> 。李日辉等, 1997, 图版 1, 图 6	梅树村剖面/玉案山组	标本为一系列成组排列的略微弯曲的线状脊, 可归入 <i>Monomorphichnus</i>
8	<i>Monocraterion</i>	<i>Monocraterion</i> 。李日辉等, 1997, 表 2-1	梅树村剖面/玉案山组	原文未见图版, 暂遵照原文
9	<i>Palaeophycus</i>	<i>Palaeophycus</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 2, 图 2; <i>Palaeophycus</i> 。罗惠麟等, 1999, 图版 30, 图 3, 图 4, 图 5; <i>Stipellus</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 2, 图 7	昆阳磷矿北风湾剖面/玉案山组上部; 昆明筇竹寺剖面/玉案山组中部	标本为水平、微弯曲圆柱形潜穴, 成分与围岩一致, 归入 <i>Palaeophycus</i> 。部分标本表面发育横纹, 属于 <i>P. alternatus</i>
10	<i>Planolites</i>	<i>Climactichnites</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 2, 图 3; <i>Keckia</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 3, 图 1; <i>Planolites</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 3, 图 6; <i>Planolites</i> 。罗惠麟等, 1999, 图版 29, 图 5	昆明筇竹寺剖面/玉案山组顶部; 昆阳磷矿北风湾剖面/玉案山组上部; 海口耳材村与晋宁梅树村剖面/玉案山组	标本为体型较小的水平柱状潜穴, 表面光滑, 或偶有横纹发育, 可归入 <i>Planolites</i>
11	<i>Psammichnites</i>	<i>Scolicia</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 3, 图 4; <i>Subphyllochora</i> 。李日辉等, 1997, 图版 1, 图 1; <i>Scolicia</i> 。李日辉等, 1997, 图版 1, 图 2	晋宁梅树村剖面/玉案山组	标本为较粗大水平潜穴, 略微弯曲, 表面具明显横脊, 属于 <i>Psammichnites</i>
12	<i>Rusophycus</i>	<i>Rusophycus</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 2, 图 5	昆阳磷矿北风湾剖面/玉案山组上部	标本呈咖啡豆状, 具明显中沟, 两侧叶可见清晰抓痕, 归入 <i>Rusophycus</i>
13	粪化石 <i>Lumbricaria</i>	<i>Lumbricaria</i> 。罗惠麟等, 1999, 图版 30, 图 2	海口耳材村剖面/玉案山组	标本为盘卷状粪迹, 归入 <i>Lumbricaria</i>
14	粪化石 <i>Scolecocoprus</i>	<i>Scolecocoprus</i> 。罗惠麟等, 1999, 图版 30, 图 6	安宁山口村剖面/玉案山组	遗迹由一系列三角形内模组成, 可能为蠕虫类吞食大量泥沙在潜穴中排泄出来的粪便形成, 可归为粪化石 <i>Scolecocoprus</i>
15	未鉴定粪化石	<i>Anningichnus</i> 。罗惠麟等, 1999, 图版 29, 图 1	安宁山口村剖面/玉案山组	标本形似绳索, 整体扭曲, 水平层面分布, 应为粪化石
16	未鉴定粪化石	<i>Liujiangichnus</i> 。罗惠麟等, 1999, 图版 29, 图 3; 图版 30, 图 1	安宁山口村及晋宁梅树村剖面/玉案山组	标本细长, 略微弯曲, 充填有各个方向的细小粪粒, 属于粪化石

住潜穴, 后期被动充填 (Osgood, 1970; Keighley and Pickerill, 1995)。

6) 简单主动充填的水平或微倾潜穴。此类型遗迹虽然也多为不分支、水平或略微倾斜的简单管状潜穴, 但充填物成分与围岩不一致, 以此与被动充填潜穴相区别。在 2 个生物群中仅发育该类型遗迹 *Planolites* 一属 (图 2-d)。*Planolites* 不发育衬里,

成分与围岩不同, 一般认为是食沉积物动物的觅食构造 (Pemberton and Frey, 1982)。

7) 复杂主动充填水平潜穴。相较于其他主动充填潜穴, 该类型充填物内部可见复杂结构。2 个生物群中均发育该类型遗迹 *Psammichnites*。*Psammichnites* 内部发育紧密排列的横纹, 可能是一类具有虹吸器官的食沉积生物的机会主义觅食策略所形

表 2 滇东地区关山生物群遗迹化石

Table 2 Trace fossils of the Guanshan Biota in eastern Yunnan, China

编号	遗迹属	原始命名及文献来源	产地/层位	讨论
1	<i>Cruziana</i>	<i>Cruziana</i> 。Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 6-a	昆明龙宝山剖面/乌龙箐组	标本为典型的纵长形二叶型移迹,中沟明显,两侧发育细小抓痕,为 <i>Cruziana</i>
2	<i>Didymaulichnus</i>	<i>Didymaulichnus</i> 。Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 3-a, 3-b	昆明龙宝山剖面及禄劝兴隆村剖面/乌龙箐组	标本为简单的二分移迹,见明显中沟,归为 <i>Didymaulichnus</i>
3	<i>Diplichnites</i>	<i>Diplichnites</i> 。Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 10-A; <i>Diplichnites</i> 。胡世学等, 2013, 图 242, 图 243; <i>Diplichnites</i> 。Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 6-b, 6-c	乌龙箐组	标本为 2 列平行的节肢动物足迹,为 <i>Diplichnites</i>
4	<i>Gordia</i>	<i>Gordia</i> 。Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 4-A; <i>Gordia</i> 。胡世学等, 2013, 图 230	昆明高楼房剖面/乌龙箐组	标本为细长的蠕虫状潜穴,宽度均匀,不分支,呈不规则弯曲,相互交切,属于 <i>Gordia</i>
5	<i>Guanshanichnus</i>	<i>Guanshanichnus</i> 。Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 7-A 至 7-E; <i>Guanshanichnus</i> 。胡世学等, 2013, 图 235 至图 239; <i>Guanshanichnus</i> 。Chen <i>et al.</i> , 2019, Fig. 12-C, 12-D; <i>Guanshanichnus</i> 。Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 5-f, 5-g	昆明高楼房剖面/乌龙箐组中下部	标本垂直层面,中间发育 1 个柱形中央管,向外辐射出放射状分支,与 <i>Glock-erichnus</i> 相比,标本具中央管,且分支末端三分状,属于 <i>Guanshanichnus</i>
6	<i>Merostomichnites</i>	<i>Merostomichnites</i> 。胡世学等, 2013, 图 244; <i>Merostomichnites</i> 。Chen <i>et al.</i> , 2019, Fig. 12-F	乌龙箐组	标本为 2 列平行的纺锤形或弓形爪痕,归为 <i>Merostomichnites</i>
7	<i>Monomorphichnus</i>	<i>Monomorphichnus</i> 。Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 6-d, 6-e	昆明龙宝山剖面/乌龙箐组	标本为 1 列相互平行的短脊状爪痕,为 <i>Monomorphichnus</i>
8	<i>Palaeophycus</i>	<i>Archaeichnium</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 1, 图 1; 图版 3, 图 2; <i>Stipellus</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 2, 图 6; <i>Palaeophycus</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 2, 图 1; <i>Palaeophycus</i> 。Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 3-E <i>Palaeophycus</i> 。胡世学等, 2013, 图 227; <i>Palaeophycus</i> 。Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 3-c 至 3-e	乌龙箐组	标本为水平、略微弯曲的柱状潜穴,不分支,成分与围岩相同,表面光滑或偶有纵纹发育,归为 <i>Palaeophycus</i> 。部分标本表面发育横纹,属于 <i>P. alternatus</i>
9	<i>Phycodes</i>	<i>Phycodes</i> 。Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 4-C; <i>Phycodes</i> 。胡世学等, 2013, 图 231, 图 232; <i>Phycodes</i> 。Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 4-g, 4-h	乌龙箐组	标本为水平束状潜穴系统,整体呈束状或掌状,属于 <i>Phycodes</i>
10	<i>Planolites</i>	<i>Planolites</i> 。Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 3-B, 3-D; <i>Olenichnid</i> 。Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 3-H; <i>Planolites</i> 。胡世学等, 2013, 图 225, 图 226 <i>Olenichnid</i> 。胡世学等, 2013, 图 229; <i>Planolites</i> 。Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 3-g, 3-h, 4-a, 4-b; Unidentified。Chen <i>et al.</i> , 2020, Fig. 3-f	乌龙箐组	标本为直或略微弯曲的管状潜穴,长度较短,体壁通常光滑,充填物与围岩不一致,属于 <i>Planolites</i>
11	<i>Psammichnites</i>	<i>Qipanshanichnus</i> 。罗惠麟等, 1994, 图版 3, 图 5; <i>Psammichnites</i> 。Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 3-F; <i>Plagiogmus</i> 。Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 3-G; <i>Psammichnites</i> 。胡世学等, 2013, 图 228; <i>Psammichnites</i> 。Chen <i>et al.</i> , 2019, Fig. 12-H; <i>Psammichnites</i> 。Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 4-c, 4-d	昆明高楼房剖面/乌龙箐组	标本为管状或带状潜穴,表面见清晰横纹或横脊,中沟发育,归入 <i>Psammichnites</i> 。少数标本由螺旋状排列的环圈组成,可能为造迹生物在沉积物表面的虹吸作用形成,亦归入 <i>Psammichnites</i> (Zhang <i>et al.</i> , 2025a)
12	<i>Rhizocorallium</i>	<i>Rhizocorallium</i> 。唐烽等, 2020, 图 5-1-40	昆明高楼房剖面/乌龙箐组底部	标本呈 U 形管状,与层面水平, U 形管间虽未见明显蹼状构造,仍可归入 <i>Rhizocorallium</i>
13	<i>Skolithos</i>	<i>Skolithos</i> 。Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 5-c, 5-e	昆明高楼房剖面/乌龙箐组下部	标本为简单管状,垂直层面,归入 <i>Skolithos</i>
14	<i>Thalassinoides</i>	<i>Thalassinoides</i> 。Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 40-B; <i>Thalassinoides</i> 。胡世学等, 2013, 图 231, 图 232; <i>Thalassinoides</i> 。Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 4-e, 4-f	昆明高楼房剖面, 武定石将军剖面/乌龙箐组中部	标本为三维网状潜穴,可见典型“T”字型分支,连接处膨大,可归入 <i>Thalassinoides</i>

续表 2

编号	遗迹属	原始命名及文献来源	产地/层位	讨论
15	<i>Teichichnus</i>	<i>Teichichnus</i> . Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 4-F, 4-G	昆明石塘山剖面/乌龙箐组	标本纵向可见具蹠状构造的一系列直形管状潜穴, 归入 <i>Teichichnus</i>
16	<i>Treptichnus</i>	<i>Treptichnus</i> . Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 4-D, 4-E; <i>Treptichnus</i> . 胡世学等, 2013, 图 234; <i>Treptichnus</i> . Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 5-a, 5-b	乌龙箐组下部	标本在层面上可见左右交替出现的分支或近圆形潜穴开口, 为 <i>Treptichnus</i>
17	粪化石 <i>Aggregatella</i>	<i>Aggregatella</i> . Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 6-f	昆明龙宝山剖面/乌龙箐组	标本整体为长条状粪粒集合体, 单个小粪粒呈椭圆形, 可归入 <i>Aggregatella</i>
18	粪化石 <i>Tomaculum</i>	<i>Tomaculum</i> . Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 10-F; <i>Tomaculum</i> . 胡世学等, 2013, 图 245	乌龙箐组	标本长条形, 平行层面, 内部见大量香肠形粪粒, 为粪化石 <i>Tomaculum</i>
19	未鉴定 粪化石 A	Coprolite. 胡世学等, 2013, 图 246, 图 247; Coprolite. Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 7-a	乌龙箐组	标本呈螺旋状延伸, 可能为食沉积造迹生物的粪便
20	未鉴定 粪化石 B	Coprolite. Weber <i>et al.</i> , 2012, Fig. 10-D, 10-E; Coprolite. Ding <i>et al.</i> , 2020, Fig. 7-b 至 7-d	昆明龙宝山剖面/乌龙箐组	标本整体呈棒状或带状, 内含大量生物碎屑

表 3 滇东地区澄江生物群与关山生物群形态结构设计类型

Table 3 Classification of architectural designs of the Chengjiang and Guanshan Biotas in eastern Yunnan, China

编号	形态结构设计类型	遗迹属
1	简单水平拖迹	<i>Gordia</i> ^{1,2}
2	具成对凹槽的二叶型拖迹	<i>Cruziana</i> ^{1,2} , <i>Didymaulichnus</i> ²
3	足辙迹和抓痕	<i>Diplichnites</i> ² , <i>Merostomichnites</i> ² , <i>Monomorphichnus</i> ^{1,2}
4	两侧对称的短抓痕和潜穴	<i>Rusophycus</i> ¹
5	被动充填水平潜穴	<i>Palaeophycus</i> ^{1,2}
6	简单主动充填的水平或微倾潜穴	<i>Planolites</i> ^{1,2}
7	复杂主动充填水平潜穴	<i>Psammichnites</i> ^{1,2}
8	水平到垂直分支的水平潜穴	<i>Arthropycus</i> ¹ , <i>Phycodes</i> ² , <i>Treptichnus</i> ²
9	放射状到莲座状潜穴	<i>Monocraterion</i> ¹ , <i>Guanshanichnus</i> ²
10	具垂向蹠纹的简单水平潜穴	<i>Teichichnus</i> ²
11	水平蹠状构造潜穴	<i>Rhizocorallium</i> ²
12	哑铃状和箭头状潜穴	<i>Bifungites</i> ¹
13	无分支垂直潜穴	<i>Skolithos</i> ²
14	垂直塞状潜穴	<i>Bergauria</i> ¹
15	水平分支同心充填潜穴	<i>Asterosoma</i> ¹
16	迷网格状构造潜穴	<i>Thalassinoides</i> ²

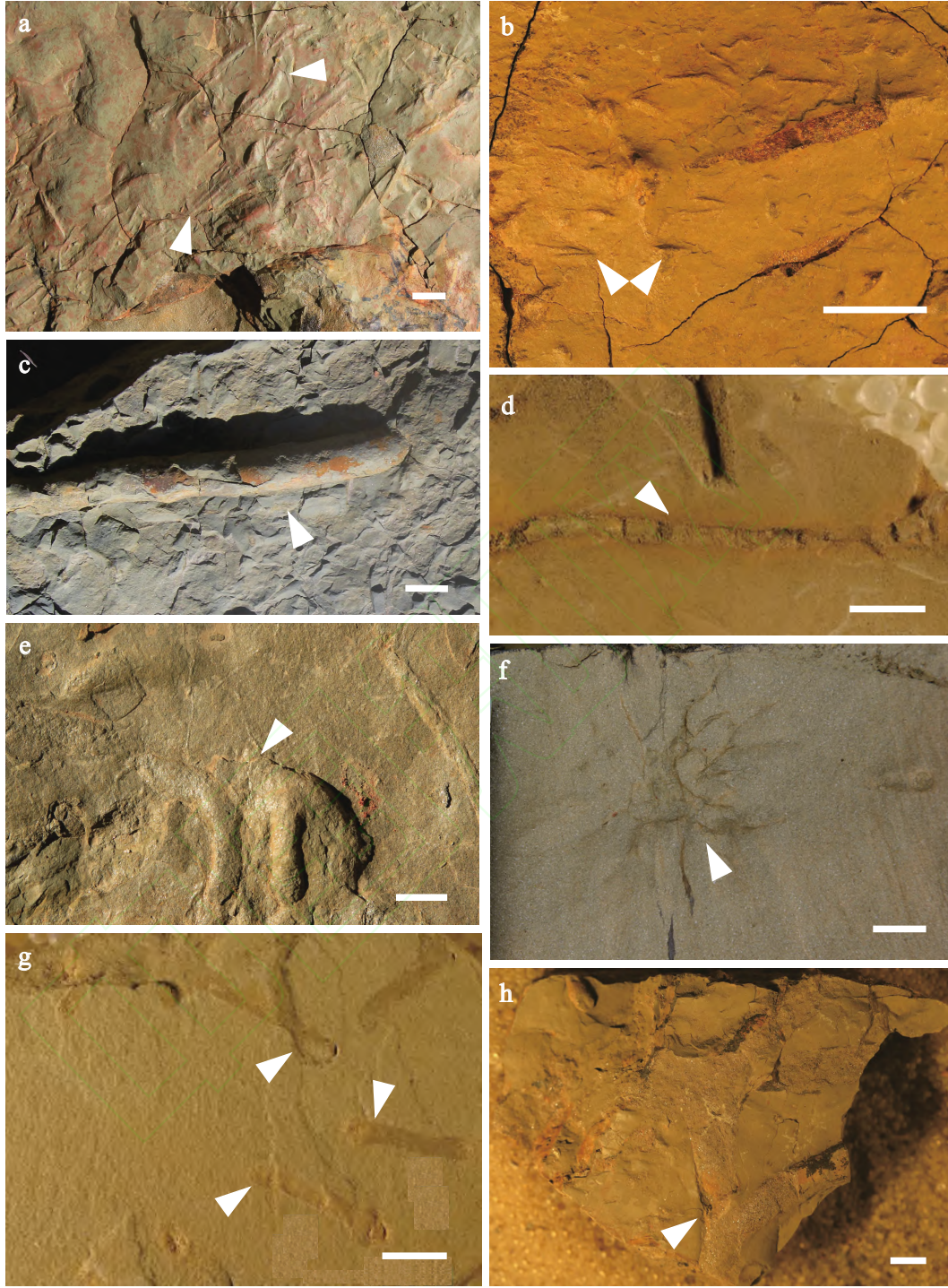
注：表中上标 1 为澄江生物群中遗迹属，2 为关山生物群中遗迹属，1, 2 为澄江生物群和关山生物群中共有遗迹属。

成的潜穴 (Zhang *et al.*, 2005b; 张立军等, 2023)。

8) 水平到垂直分支的水平潜穴。该类型潜穴一般具有单个水平轴, 并由水平轴发育斜向或垂直分支, 整体构成三维潜穴系统。在澄江生物群中仅发育一属 *Arthropycus*, 该属通常认为是蠕虫类或节肢动物形成的觅食构造 (Belaustegui *et al.*, 2016)。在关山生物群中发育 *Phycodes* 和 *Treptichnus* 共 2 个属。*Phycodes* 多为呈帚形或扇形的簇状潜穴 (图 2-e), 通常认为是食沉积生物从永久居住潜穴中反复挖掘通道以获取沉积物中的营养物质

而形成的潜穴 (Zhang and Zhao, 2015)。*Treptichnus* 常在层面形成“之”字形排列的锯齿状, 一般认为是蠕虫类形成的觅食构造 (Buatois and Mángano, 1993)。

9) 放射状到莲座状潜穴。该类型包括各种放射状、莲座状潜穴。澄江生物群中发育的漏斗形潜穴 *Monocraterion*, 可归入该类型, 该属被认为是滤食性生物形成的居住迹 (Bradshaw, 2010)。关山生物群中具有典型的该类型潜穴 *Guanshanichnus* (图 2-f), 其在层面上呈放射状, 可能为底栖生物



a—*Monomorphichnus* (关山生物群); b—*Diplichnites* (关山生物群); c—*Palaeophycus* (澄江生物群); d—*Planolites* (澄江生物群); e—*Phycodes* (关山生物群); f—*Guanshanichnus* (澄江生物群); g—*Bifungites* (澄江生物群); h—*Thalassinoides* (关山生物群)。比例尺长度为 1 cm

图 2 澄江生物群与关山生物群特征遗迹化石 (关山生物群遗迹化石修改自 Ding *et al.*, 2020)

Fig. 2 Typical trace fossils in the Chengjiang and Guanshan biotas (trace fossils in Guanshan Biota is modified from Ding *et al.*, 2020)

形成的兼具居住与觅食功能的潜穴 (Weber *et al.*, 2012; Ding *et al.*, 2020)。

10) 具垂向蹼状纹饰的简单水平潜穴。该类

型特征显著, 潜穴在垂向上发育典型蹼状构造。仅在关山生物群中发育 *Teichichnus* 一属, 该属垂向上由一系列向下或向上凸起的蹼状构造重叠而成, 整

体呈墙状，一般认为是食沉积的蠕虫或节肢动物形成的觅食构造，但也有证据显示 *Teichichnus* 可能兼具居住功能 (Knaust, 2018)。

11) 水平蹼状构造潜穴。该形态结构类型仅在关山生物群发育 *Rhizocorallium* 一属。*Rhizocorallium* 为平行层面的 U 形管状潜穴，2 个翼管之间具蹼状构造，最新研究表明其可能为造迹生物联合共生的微生物形成的多功能潜穴系统 (Zhao *et al.*, 2020)。

12) 哑铃状或箭头状潜穴。该类型主要由一些保存在层面上的哑铃状或箭头状遗迹组成。仅在澄江生物群发现 *Bifungites* 一属，遗迹体呈哑铃状，多保存为层面凸起 (图 2-g)。一般认为哑铃状构造是由不具蹼状构造的 U 形潜穴两端膨大而形成，该属可能是软躯体滤食性动物或食细小沉积物动物的居住潜穴 (杨式溥等, 2004; Sedorko *et al.*, 2024)。

13) 无分支垂直潜穴。该类型主要包括一些简单的垂向发育潜穴类型。仅在关山生物群发育 *Skolithos* 一属，为简单无分支垂直管状潜穴，通常为滤食性生物建造的居住潜穴 (Knaust *et al.*, 2018)。

14) 垂直塞状潜穴。该类别遗迹主要由塞状垂直潜穴构成，仅在澄江生物群发育 *Bergaueria* 一属。该属为半球形或口袋型简单潜穴，垂直层面，一般认为是海葵类的居住迹或停息迹 (Paczeńska, 2010)。

15) 水平分支同心充填潜穴。该类型主要由具同心分支潜穴组成，仅在澄江生物群中发育 *Asterosoma* 一属。*Asterosoma* 在层面呈星状展布，由 1 个中心高点和周围多条放射脊组成，放射脊长度不等，一般认为是食沉积动物的觅食迹 (Yang *et al.*, 2025)。

16) 迷网格状构造潜穴。该类型遗迹主要包括具复杂分支系统的潜穴，在层面上呈网格状分布。仅关山生物群可见复杂分支潜穴 *Thalassinoides*。该属在沉积物中三维展布，常见 Y 或 T 字形分支 (图 2-h)，一般认为是甲壳类或其他造迹生物 (如三叶虫、蠕虫) 形成的居住兼觅食潜穴 (Ekdale and Bromley, 2003; Yanin and Baraboshkin, 2013)。

2.3 遗迹生态空间占据和生态系统工程参数

近年来，将遗迹化石与古生态系统分析相结合并纳入底栖生态系统框架的研究方法，已成为当前

遗迹学领域的研究热点 (Cribb and Bottjer, 2020; 冯学谦等, 2025; Zhang *et al.*, 2025c)。生态空间占据与生态系统工程作为 2 个关键性遗迹学参数，已成为探索寒武纪早期海洋生态系统演化过程的重要途径 (Buatois *et al.*, 2020; Mángano *et al.*, 2024)。本研究依据张立军等 (2021) 所建立的生态空间利用、生态系统工程分析框架，对澄江生物群与关山生物群共 22 个遗迹属的生态空间占据与生态系统工程进行了详细统计 (表 4)，在澄江生物群共识别出生态空间利用 8 个，生态系统工程 5 类；关山生物群共识别出生态空间利用 13 个，生态系统工程 9 类。

3 讨论

遗迹化石作为生物成因的沉积构造，为研究生物演化和环境变迁提供了新的思路 (张立军等, 2015; Mángano and Buatois, 2017; 许晴旻等, 2023)。通过对澄江生物群以及关山生物群中遗迹歧异度、分异度、生态空间利用及生态系统工程的统计分析，为早期生命与环境的协同演化补充了新的遗迹学证据。

3.1 环境演化与埋藏方式差异

环境中的物理化学因素 (如盐度、水动力条件等) 对生物的行为习性有着极其重要的影响 (Buatois and Mángano, 2011; Hammarlund *et al.*, 2017); 因此在探讨澄江生物群与关山生物群遗迹化石分布与演化关系时，认真评估环境因素的影响至关重要 (Gougeon *et al.*, 2023, 2025)。澄江生物群与关山生物群均发育节肢动物爬行迹 *Cruziana* 和 *Monomorphichnus*，并且在 2 个生物群中也保存有 *Phycodes*、*Rhizocorallium*、*Rusophycos* 等 *Cruziana* 遗迹相典型分子，因此，2 个生物群遗迹化石组合同属于 *Cruziana* 遗迹相，代表受潮控或浪控的浅海环境 (MacEachern *et al.*, 1999; Pandey *et al.*, 2014)，沉积环境基本一致。值得注意的是，这 2 个生物群在沉积环境及埋藏模式方面依然存在一定差异。

近年来，沉积学家在玉案山组岩心中识别出震荡流 (oscillatory flow)、超重流 (hyperpycnal flow) 等多种事件沉积 (Saleh *et al.*, 2022)，据此推测澄江生物群形成于远滨/外滨下部至大陆坡环境，氧

表 4 滇东地区澄江生物群与关山生物群遗迹生态空间利用与生态系统工程参数

Table 4 Parameters of ecospace utilization and ecosystem engineering of Chengjiang and Guanshan biotas in eastern Yunnan, China

生物群	遗迹属	阶层	运动能力	觅食策略	作用方式	改造方式
澄江生物群	<i>Arthropycus</i>	浅阶层	自由	非选择/捕食	回填	运送者
	<i>Asterosoma</i>	浅阶层	自由	非选择	回填	运送者
	<i>Bergauria</i>	浅阶层	间歇	悬浮型/捕食	压实	巷道型运输者
	<i>Bifungites</i>	浅阶层	间歇	悬浮型/非选择	压实	巷道型运输者
	<i>Cruziana</i>	表层	自由	非选择/捕食	压实	扩散型扰动者
	<i>Gordia</i>	半内栖	自由	非选择	回填	运送者
	<i>Monocraterion</i>	浅阶层	间歇	悬浮型	压实	巷道型运输者
	<i>Monomorphichnus</i>	表层	自由	非选择/捕食	压实	扩散型扰动者
	<i>Palaeophycus</i>	浅阶层	间歇	悬浮型/捕食	压实	巷道型运输者
	<i>Planolites</i>	浅阶层	自由	非选择	回填	运送者
	<i>Psammichnites</i>	半内栖	自由	非选择	回填	运送者
	<i>Rusophycus</i>	表层	自由	非选择/捕食	压实	扩散型扰动者
	关山生物群	<i>Cruziana</i>	表层	自由	非选择/捕食	压实
<i>Didymaulichnus</i>		表层	自由	非选择/捕食	压实	扩散型扰动者
<i>Diplichnites</i>		表层	自由	非选择/捕食	压实	扩散型扰动者
<i>Gordia</i>		半内栖	自由	非选择	回填	运送者
<i>Guanshanichnus</i>		中阶层	自由	非选择	压实	巷道型运输者
<i>Merostomichnites</i>		表层	自由	非选择/捕食	压实	扩散型扰动者
<i>Monomorphichnus</i>		表层	自由	非选择/捕食	压实	扩散型扰动者
<i>Palaeophycus</i>		浅阶层	间歇	悬浮型/捕食	压实	巷道型运输者
<i>Phycodes</i>		半内栖	自由	选择	回填	运送者
<i>Planolites</i>		浅阶层	自由	非选择	回填	运送者
<i>Psammichnites</i>		半内栖	自由	非选择	回填	运送者
<i>Rhizocorallium</i>		中阶层	间歇	非选择	挖掘	巷道型运输者
<i>Skolitho</i>		深阶层	间歇	悬浮型/捕食	压实	巷道型运输者
<i>Thalassinoides</i>		深阶层	自由	非选择/捕食	挖掘	再造者
<i>Teichichnus</i>		中阶层	自由	非选择	压实	巷道型运输者
<i>Treptichnus</i>	半内栖	自由	选择	压实	巷道型运输者	

注：非选择指代非选择食沉积物；选择指代选择食沉积物。

含量充足、营养物质丰富，适宜生物生存，但同时受到风暴、洪水的影响（Zhu *et al.*, 2001, 2006; Saleh *et al.*, 2022）。基于这一特殊沉积环境，澄江生物群的化石埋藏模式也与其他特异埋藏化石群存在不同，可区分出差异显著的事件层沉积与背景层沉积（Zhao *et al.*, 2009）。澄江生物群中大量软躯体化石都出自于事件层泥岩，洪水与风暴携带大量泥沙，使得生物被迅速埋藏于缺氧环境中，抑制了软躯体的腐解（赵方臣和朱茂炎，2007；Liu *et al.*, 2018b），也正是由于事件层处于缺氧环境，因此生物扰动十分微弱，遗迹化石缺乏（Gaines *et al.*, 2012；Qi *et al.*, 2018）。背景层保存的实体

化石多为不易腐烂的生物外壳和骨骼化石，遗迹化石也主要分布于背景层中，扰动较弱，生物扰动指数（BI, bioturbation index）仅为 0~3（Saleh *et al.*, 2022）。

关山生物群遗迹化石除发育 *Cruziana*、*Teichichnus*、*Rhizocorallium* 等典型 *Cruziana* 遗迹相分子外，还含有 *Skolithos* 遗迹相典型分子 *Skolithos*。同时在乌龙箐组中还可见波痕、皱饰构造、脱水收缩裂隙、波状或透镜状层理等沉积构造（Chen *et al.*, 2020；Ding *et al.*, 2020）。基于遗迹化石组合与沉积构造综合分析，关山生物群可能形成于更浅水的潮间带砂坪及砂/泥混合坪环境，水深小于

50 m (Hu *et al.*, 2010; Ding *et al.*, 2020)。关山生物群中软躯体化石的埋藏环境相较澄江生物群也存在差异，关山生物群埋藏环境为富氧环境，软躯体化石的保存可能与富黏土矿物沉积物的快速堆积有关 (Forchielli *et al.*, 2014)。关山生物群遗迹化石主要保存在快速沉积形成的粉砂—泥质粒序层中 (胡世学等, 2013)，并且难以区分出明显的事件层与背景层，造迹生物能够在沉积物中更好的进行垂向扰动 (Chen *et al.*, 2019)，在部分粉砂岩层中生物扰动强烈，生物扰动指数可达 4~5 (Chen *et al.*, 2020)。

3.2 遗迹化石及其形态结构设计类型发展

澄江生物群共识别出 12 种遗迹形态结构设计类型，涵盖 12 个遗迹属；而关山生物群虽同样具有 12 种形态结构设计类型，却包含 16 个遗迹属，遗迹分异度有所提高 (图 3)。研究表明，2 个生物群中的遗迹化石均以水平遗迹为主导，代表类型包括 *Gordia*、*Palaeophycus*、*Planolites* 等。在遗迹形态方面，澄江生物群的 12 个遗迹属中，水平遗迹占 10 属，垂直遗迹仅 *Bergauria* 与 *Monocraterion*；关山生物群 16 个遗迹属中，水平遗迹 11 属，垂直或三维潜穴类型增加至 5 属，包括 *Guanshanichnus*、

Skolithos、*Teichichnus*、*Thalassinoides* 及 *Treptichnus*。在行为习性方面，澄江生物群包含爬行迹 2 属：*Cruziana*、*Monomorphichnus*；觅食迹 5 属：*Arthropycus*、*Asterosoma*、*Gordia*、*Planolites*、*Psammichnites*；停息迹 2 属：*Bergauria*、*Rusophycus*；居住迹 3 属：*Bifungites*、*Monocraterion*、*Palaeophycus*。关山生物群包含爬行迹 5 属：*Cruziana*、*Didymaulichnus*、*Diplichnites*、*Merostomichnites*、*Monomorphichnus*；觅食迹 7 属：*Gordia*、*Phycodes*、*Planolites*、*Psammichnites*、*Rhizocorallium*、*Teichichnus*、*Treptichnus*；居住迹 4 属：*Guanshanichnus*、*Palaeophycus*、*Skolithos*、*Thalassinoides*。

由于水平遗迹在 2 个生物群均占据主要位置，因此 2 个生物群的形态结构设计类型也较为相似，均包括简单水平拖迹、具成对凹槽的二叶型拖迹、足辙迹和抓痕、被动充填水平潜穴、简单主动充填水平到倾斜潜穴、复杂主动充填水平潜穴、水平到垂直分支的水平潜穴、放射状到莲座状潜穴共 8 种形态结构设计类型。两侧对称的短抓痕和潜穴、哑铃状和箭头状潜穴、垂直塞状潜穴及水平分支同心充填潜穴这 4 种形态结构设计类型为澄江生物群独有，在关山生物群中消失；而简单垂向蹼纹的水平潜穴、水平蹼状构造的潜穴、垂直无分支潜穴与迷

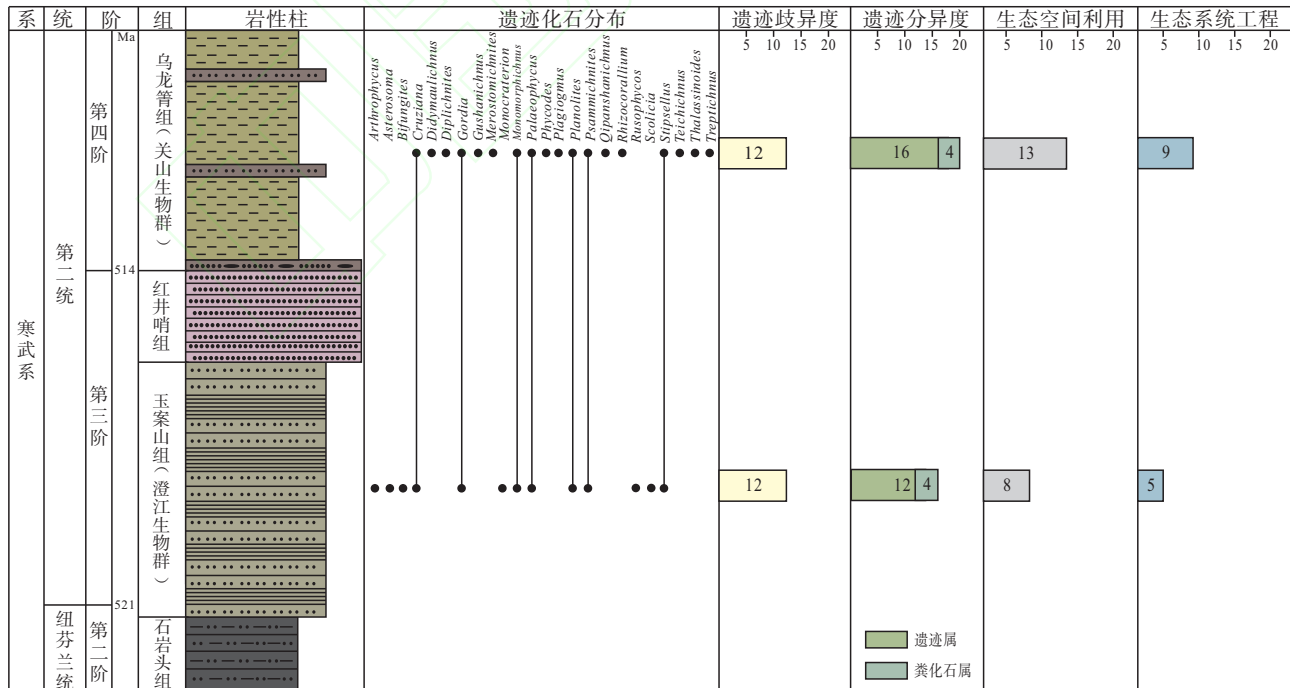


图 3 滇东地区澄江生物群与关山生物群遗迹歧异度、分异度、生态空间利用及生态系统工程变化示意图
 Fig. 3 Summary diagram of ichnodisparity, ichnodiversity, ecospace utilization and ecosystem engineering changes of the Chengjiang and Guanshan biotas in eastern Yunnan, China

网格状构造潜穴这 4 种形态结构设计类型仅在关山生物群出现。

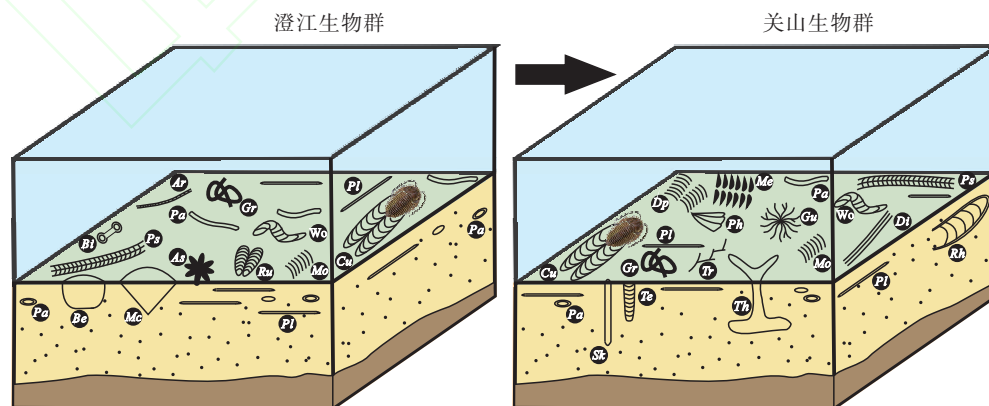
尽管澄江生物群与关山生物群在遗迹形态结构设计类型数量上保持一致 (均为 12 种), 但关山生物群在遗迹分异度上的提高及具体形态结构设计类型的更替, 清晰地揭示了寒武纪早期海洋底栖生态系统在演化过程中的明显转变 (图 4)。首先, 澄江生物群存在典型的停息迹 (*Bergauria*、*Rusophycus*), 表明澄江生物群背景层环境存在相对宁静的时期, 允许造迹生物停留在沉积物表面, 而关山生物群停息迹缺乏, 可能指示其所处的潮坪环境具有较高的环境压力, 造迹生物无法长时间在沉积物表面停留休憩。同时, 关山生物群中爬行迹与觅食迹的显著增多, 反映该时期底栖生物的活动模式更趋多样化, 并发展出更为复杂的觅食策略。在觅食行为方面, 澄江生物群中的觅食迹均为水平潜穴, 表明其造迹生物主要倾向于在沉积物表层或浅层进行取食活动, 并以简单觅食策略为主 (如 *Gordia*、*Planolites*)。而关山生物群中, 不仅出现了 *Treptichnus* 与 *Teichichnus* 类深入沉积物内部进行觅食的复杂三维遗迹, 甚至出现了 *Rhizocorallium* 这类拥有更加复杂生存策略的 U 形蹼状潜穴。在居住行为方面, 澄江生物群居住迹较少, 且以浅居为主; 而关山生物群则出现了大型三维复杂居住迹 *Guanshanichnus* 与 *Thalassinoides*, 表明此时造迹生物已可在更为浅水的潮坪环境成功定居并构建永久性栖居所 (Ding *et al.*, 2020)。综上所述, 关山生物群的遗迹化石组合展示出更深层、更复杂的生物扰动与

觅食行为模式, 标志着寒武纪早期海洋底栖生物对沉积物的改造能力显著增强, 底栖生态系统的结构趋于稳定与复杂化, 从而为寒武纪中后期底栖生态系统的高度多样化奠定了重要的生态基础。

3.3 生态空间利用

生态空间利用值通过三维模型中的立方体数量 (图 5-a) 进行表征。结果显示, 澄江生物群的空间利用共计 8 个, 全部集中在表层至浅阶层。在该生物群中, 非选择型食沉积物行为是觅食策略中的优势类型, 分布于表层 (如 *Monomorphichnus*)、半内栖层 (如 *Gordia*) 和浅阶层 (如 *Planolites*); 捕食型策略次之, 见于表层和浅层; 而悬浮型取食策略仅出现于浅阶层, 同时选择型食沉积策略并未出现。以上分布特征表明, 澄江生物群在生态空间的利用上高度集中于表层至浅阶层, 生态位相对单一; 底栖生物的觅食策略也较为简单, 大多通过简单扰动沉积物表层以获取营养; 尽管捕食行为已经出现, 但其活动范围局限于表层和浅层, 且在早期生态系统中所占比例较低。总体而言, 澄江生物群的空间利用模式和策略分布反映出其生态系统结构以浅层为主导, 对沉积物内部缺乏有效开发, 生态分层与功能多样性相对较低。

相比之下, 关山生物群在生态空间利用方面的表现显著提升, 总数量达到 13 个 (图 3), 且广泛分布于从表层到深层的各个生态阶层。其中, 深阶层生态空间利用最为突出, 数量达到 4 个, 显示出关山生物群造迹生物对沉积物垂向扰动能力明显提



Ar-Arthropycus; As-Asterosoma; Bi-Bifungites; Be-Bergauria; Cu-Cruziana; Di-Didymaulichnus; Dp-Diplichnites; Gu-Guanshanichnus; Gr-Gordia; Mc-Monocraterion; Me-Merostomichnites; Mo-Monomorphichnus; Pa-Palaeophycus; Ph-Phycodes; Pl-Planolites; Ps-Psamichnites; Ru-Rusophycus; Rh-Rhizocorallium; Sk-Skolithos; Te-Teichichnus; Th-Thalassinoides; Tr-Treptichnus; Wo=Worm

图 4 滇东地区澄江生物群与关山生物群遗迹群落演替

Fig. 4 Evolutionary changes of ichnofauna between the Chengjiang and Guanshan biotas in eastern Yunnan, China

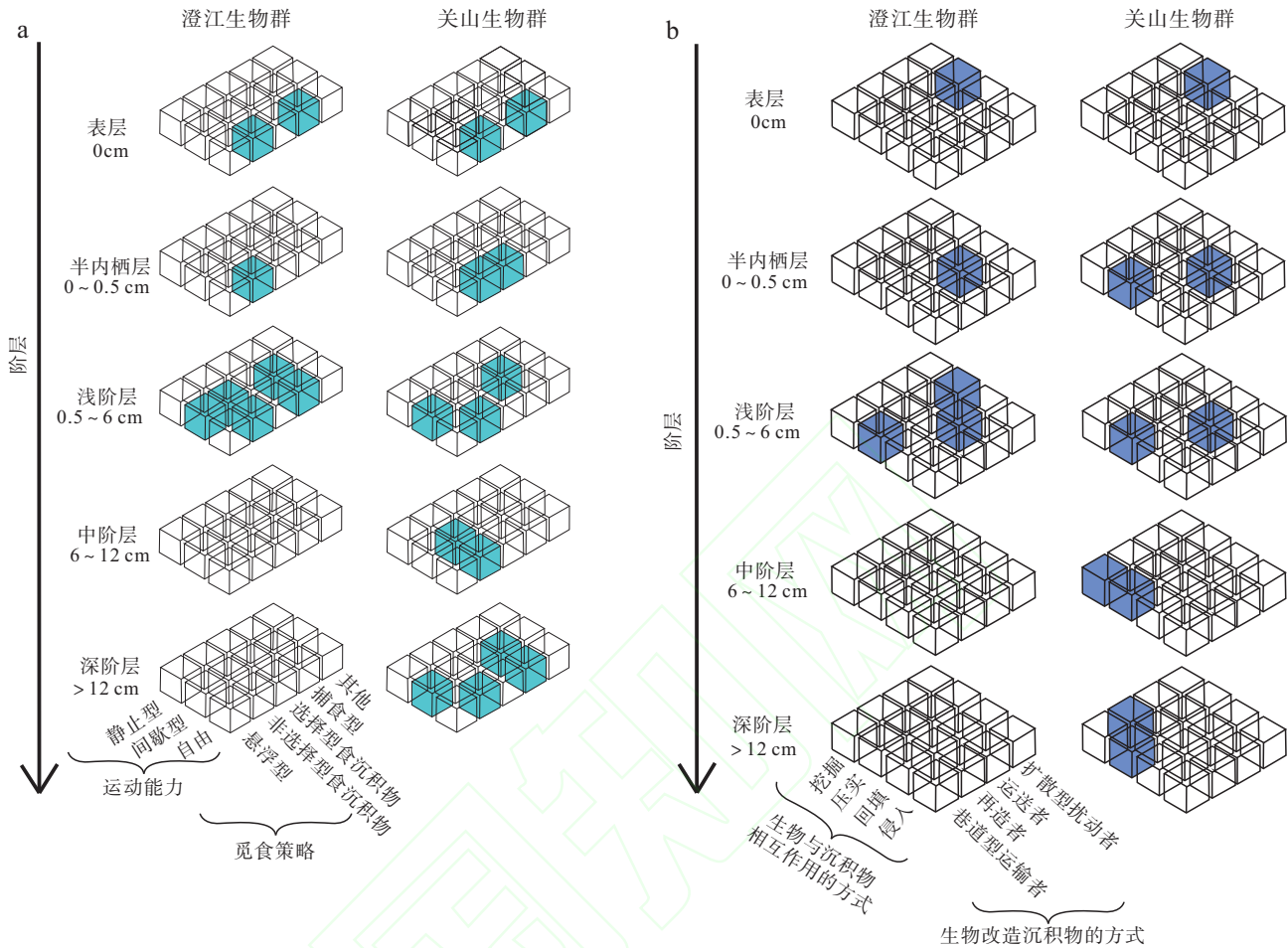


图 5 滇东地区澄江生物群与关山生物群生态空间利用 (a) 和生态系统工程 (b) 示意图

Fig. 5 Ecospace utilization (a) and ecosystem engineering (b) between Chengjiang and Guanshan biotas in eastern Yunnan, China

升。在觅食策略方面，非选择性食沉积物类型仍占据主导地位，并遍布所有生态阶层；捕食策略为次优势类型，在表层、浅阶层、深层均有分布；选择型食沉积物行为开始出现，但仅限于半内栖层发育（如 *Phycodes*）。这些特征表明，关山生物群在生态空间利用上不仅实现了纵向的显著扩展，特别是对深阶层环境的有效开发，也反映出生物对沉积物内部资源利用能力的显著增强，并且复杂觅食策略开始出现，标志着关山生物群具有更高的生态多样性以及更复杂的营养结构，可能代表了早期生态系统向更成熟、更分层化阶段演进的重要过渡。

3.4 生态系统工程

生态系统工程值通过三维模型中的立方体数量进行量化(图 5-b)。澄江生物群共识别出 5 种生态系统工程类型，其中表层和半内栖层各 1 种，浅内栖层占 3 种。在生物改造沉积物方式中，运送者

居于主导地位，约占 42%；巷道型运输者约占 33%；扩散型占 25%，占比较低；未出现再造者。关山生物群的生态系统工程类型显著增加，共发现 9 种(图 3)，其在各阶层均有分布，其中表层与澄江生物群一致，发育 1 种；半内栖层、浅阶层、中阶层以及深阶层各发育 2 种。在关山生物群中，遗迹生物改造沉积物的方式发生明显变化：运送者占比降至 25%；巷道型运输者占比上升至 38%，占据主导地位；扩散型约占 31%；而再造者仅占约 6%，占比最低。关山生物群生态系统工程类型的增加与演变，表明底栖生物的行为复杂性和对深层生态空间的开发利用能力均有所提升，尤其是再造者类型的出现，反映出生物对沉积物改造策略的多元化，并且巷道型运输者在整体类型中占比上升至 38%。作为一类高效的生态系统工程师，巷道型运输者在生态系统中发挥着关键作用，其通过强烈的挖掘与生物灌溉活动，不仅可以创造出大量新的生

态空间,还能够促进其他生物群落的发展 (Herringshaw *et al.*, 2013; 张立军等, 2021), 因此, 巷道型运输者的增加, 对寒武纪早期海洋底栖生态系统的形成与发展具有重要意义。总体而言, 关山生物群生态系统工程的发展, 体现了底栖生物对沉积环境改造与资源利用能力的跃进, 为后续复杂生态系统的建立奠定了坚实基础。

4 结论

本研究首次引入遗迹歧异度与分异度 2 个关键遗迹学指标, 并辅以生态空间利用与生态系统工程 2 个遗迹学参数, 对滇东地区寒武系 2 个重要特异埋藏化石群——澄江生物群 (寒武系第二统第三阶) 和关山生物群 (寒武系第二统第四阶) ——的遗迹化石进行了综合分析定量对比, 揭示了寒武纪早期海洋底栖生态系统在行为复杂性、空间利用以及沉积物改造能力方面的重要演化趋势。结果显示, 虽然两大生物群的遗迹形态结构设计类型数量相同, 均为 12 种, 但在遗迹分异度、垂向扰动能力及生态功能方面存在显著差异: 澄江生物群以浅层水平潜穴为主, 形态和功能类型相对单一; 关山生物群不仅遗迹分异度有所提高, 由 12 属增至 16 属, 还出现了多种三维复杂潜穴, 如放射状结构的 *Guanshanichnus*、具蹼状构造的 *Rhizocorallium* 及网格状 *Thalassinoides*, 反映出造迹生物在觅食方式、居住策略及沉积物改造能力方面的显著提升。在生态空间利用方面, 澄江生物群高度集中于表层至浅阶层, 底栖生物以表层食沉积为主, 生态位结构尚不完善, 中阶层与深阶层生态空间利用缺失; 而关山生物群在垂向扰动能力上大幅增强, 生态空间利用值由 8 个增至 13 个, 深阶层生态空间利用显著增加, 体现出造迹生物已能够在沉积物内部建立稳定且多样化的生态系统。与此同时, 关山生物群生态系统工程类型也由 5 类增至 9 类, 巷道型运输者占据主导地位, 并首次出现了再造者类型, 显示寒武纪早期底栖生物不仅在数量和种类上实现扩展, 更在功能与行为策略上趋于多元化和高效化。综上, 澄江生物群和关山生物群遗迹化石的系统对比不仅揭示了寒武纪早期造迹生物形态结构和生态功能的多样化发展, 也反映了海洋底栖生态系统由浅阶层向深阶层不断完善的重要进程, 为理解“寒武纪生命大爆发”背景下海洋底栖生态系统的

协同演化补充了不可替代的遗迹学证据。

致谢 审稿专家对本文提出宝贵意见, 在此致以衷心感谢!

参考文献 (References)

- 丁奕, 王巍. 2025. 中国遗迹化石研究创新阶段成就与展望. 地质论评, 71(1): 278–294. [Ding Y, Wang W. 2025. Achievements and frontiers of ichnological study during the innovating stage in China. *Geological Review*, 71(1): 278–294]
- 冯学谦, 陈中强, 赵来时, 黄元耕, 剡鹏兵. 2025. 西秦岭地区二叠纪—三叠纪之交深海遗迹化石演化特征. 地球科学, 50(3): 1000–1022. [Feng X Q, Chen Z Q, Zhao L S, Huang Y G, Yan P B. 2025. The evolution of trace fossils across the Permian–Triassic mass extinction in deep marine from the western Qinling. *Earth Science*, 50(3): 1000–1022]
- 龚一鸣, 胡斌, 卢宗盛, 齐永安, 张国成. 2009. 中国遗迹化石研究 80 年. 古生物学报, 48(03): 322–337. [Gong Y M, Hu B, Lu Z S, Qi Y A, Zhang G C. 2009. Study of trace fossils in the past eighty years in China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 48(3): 322–337]
- 胡世学, 朱茂炎, 罗惠麟, 米歇尔, 斯坦纳, 赵方臣, 李国祥, 刘琦, 张志飞. 2013. 关山生物群. 昆明: 云南科技出版社. [Hu S X, Zhu M Y, Luo H L, Steiner M, Zhao F C, Li G X, Liu Q, Zhang Z F. 2013. *The Guanshan Biota*. Kunming: Yunnan Science and Technology Press]
- 李日辉, 杨式溥, 李维群. 1997. 中国震旦系—寒武系界线过渡层遗迹化石研究. 北京: 地质出版社. [Li R H, Yang S P, Yang W Q. 1997. *Trace Fossils from Sinian–Cambrian Boundary Strata in China*. Beijing: Geological Publishing House]
- 刘梦瑶, 张立军. 2018. 遗迹歧异度 (ichnodisparity): 另眼看寒武纪生命大爆发. 古生物学报, 57(4): 415–423. [Liu M Y, Zhang L J. 2018. Ichnodisparity: another view of Cambrian explosion. *Acta Palaeontologica Sinica*, 57(4): 415–423]
- 罗惠麟, 陶永和, 高顺明. 1994. 昆明附近早寒武世遗迹化石. 古生物学报, 33(6): 676–685, 788–790. [Luo H L, Tao Y H, Gao S M. 1994. Early Cambrian trace fossils near Kunming, Yunnan. *Acta Palaeontologica Sinica*, 33(6): 676–685, 788–790]
- 罗惠麟, 胡世学, 陈良忠, 张世山, 陶永和. 1999. 昆明地区早寒武世澄江动物群. 昆明: 云南科技出版社. [Luo H L, Hu S X, Chen L Z, Zhang S S, Tao Y H. 1999. *Early Cambrian Chengjiang Fauna from Kunming region China*. Kunming: Yunnan Science and Technology Press]
- 罗茂, 龚一鸣, 张立军, 殷亚飞. 2021. 遗迹化石: 探索生物与环境相互作用的重要信息载体. 古生物学报, 60(3): 347–356. [Luo M, Gong Y M, Zhang L J, Yin Y F. 2021. Trace fossil: a significant agent for exploring organism–environment interactions. *Acta Palaeontologica Sinica*, 60(3): 347–356]
- 唐烽, 等. 2020. 动物世界的先驱: 中国第 1 个候选金钉子梅树村剖面实证记录及对比. 昆明: 云南科技出版社. [Tang F, *et al.*

2020. The Trailblazer of Animals: the Fossil Documents and Comparative Study of the First Candidate GSSP Meishucun Section in China. Kunming: Yunnan Science and Technology Press]
- 许晴晰, 范若颖, 龚一鸣. 2023. 海相遗迹化石对显生宙生物大辐射事件的响应. 古地理学报, 25(2): 431–450. [Xu Q Y, Fan R Y, Gong Y M. 2023. Marine ichnofossils as a record of major biodiversification events in the Phanerozoic. Journal of Palaeogeography (Chinese Edition), 25(2): 431–450]
- 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, Zhang J P, Yang M F. 2004. Trace Fossil in China. Beijing: Science Press]
- 赵方臣, 朱茂炎. 2007. 云南早寒武世澄江化石库中两种埋藏相的化石定量分析. 古生物学报, 46(1): 75–86. [Zhao F C, Zhu M Y. 2007. Quantitative comparison of the fossil assemblages between the event and background mudstones from the early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, Yunnan. Acta Palaeontologica Sinica, 46(1): 75–86]
- 张立军, 赵墨, 龚一鸣. 2015. 遗迹化石对显生宙 5 大生物—环境事件的响应. 地球科学, 40(2): 381–396. [Zhang L J, Zhao Z, Gong Y M. 2015. Trace fossils as a proxy of the big 5 biotic-and environmental events in the Phanerozoic. Earth Science, 40(2): 381–396]
- 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(33): 4295–4306]
- 张立军, 庞志超, 杨琦琦, 樊柳, 魏凡, 宋慧波, 牛永斌. 2023. 古生代 *psammichnitiids* (砂迹类) 的行为习性演化及其生物古地理迁移. 古地理学报, 25(2): 382–397. [Zhang L J, Pang Z C, Yang Q Q, Fan L, Wei F, Song H B, Niu Y B. 2023. Behaviour evolution pattern and biogeographical migration of the Paleozoic *psammichnitiids*. Journal of Palaeogeography (Chinese Edition), 25(2): 382–397]
- 朱茂炎, 赵方臣, 殷宗军, 曾哈, 李国祥. 2019. 中国的寒武纪大爆发研究: 进展与展望. 中国科学: 地球科学, 49(10): 1455–1490. [Zhu M Y, Zhao F C, Yin Z J, Zeng H, Li G X. 2019. The Cambrian explosion: advances and perspectives from China. Scientia Sinica (Terrae) 49(10): 1455–1490]
- Belaustegui Z, Puddu C, Casas J M. 2016. New ichnological data from the lower Paleozoic of the Central Pyrenees: presence of *Arthropycus bronniartii* (Harlan, 1832) in the Upper Ordovician Cava Formation. Geo-Temas, 16: 271–274.
- Bradshaw M A. 2010. Devonian trace fossils of the Horlick Formation, Ohio Range, Antarctica: systematic description and palaeoenvironmental interpretation. Ichnos, 17(2): 58–114.
- Buatois L A, Mángano M G. 1993. The ichnotaxonomic status of *Plangitichnus* and *Treptichnus*. Ichnos, 2(3): 217–224.
- Buatois L A, Mángano M G. 2011. Ichnology: Organism-substrate Interactions in Space and Time. Cambridge University Press, 1–358.
- Buatois L A, Mángano M G. 2013. Ichnodiversity and ichnodisparity: significance and caveats. Lethaia, 46(3): 281–292.
- Buatois L A, Wisshak M, Wilson M A, Mángano M G. 2017. Categories of architectural designs in trace fossils: a measure of ichnodisparity. Earth-Science Reviews, 164: 102–181.
- Buatois L A, Mángano M G, Minter N J, Zhou K, Wisshak M, Wilson M A, Olea R A. 2020. Quantifying ecospace utilization and ecosystem engineering during the early Phanerozoic: The role of bioturbation and bioerosion. Science Advances, 6(33): eabb0618.
- Buatois L A, Mángano M G, Paz M, Minter N J, Zhou K. 2023. The ichnologic signature of deep-sea colonization during the Ordovician radiation. Estonian Journal of Earth Sciences, 72(1): 122–122.
- Chen F Y, Zhang Z F, Betts M J, Zhang Z L, Liu F. 2019. First report on Guanshan biota (Cambrian Stage 4) at the stratotype area of Wulongqing Formation in Malong County, eastern Yunnan, China. Geoscience Frontiers, 10(4): 1459–1476.
- Chen F Y, Brock G A, Zhang Z L, Laing B, Ren X Y, Zhang Z F. 2020. Brachiopod-dominated communities and depositional environment of the Guanshan Konservat-Lagerstätte, eastern Yunnan, China. Journal of the Geological Society, 178(1): jgs2020–043.
- Cribb A T, Bottjer D J. 2020. Complex marine bioturbation ecosystem engineering behaviors persisted in the wake of the end-Permian mass extinction. Scientific Reports, 10(1): 203.
- Crimes T P, Herdman J. 1970. Trilobite tracks and other trace fossils from the Upper Cambrian of North Wales. Geological Journal, 7(1): 47–68.
- Crimes T P, Jiang Z W. 1986. Trace fossils from the Precambrian-Cambrian boundary candidate at Meishucun, Jinning, Yunnan, China. Geological Magazine, 123(6): 641–649.
- Darroch S A, Casey M C. 2025. Paleobiology: Drilling for the drivers of the Cambrian explosion. Current Biology, 35(6): R228–R230.
- Ding Y, Liu J N, Chen F F. 2020. Ichnology, palaeoenvironment, and ecosystem dynamics of the Early Cambrian (Stage 4, Series 2) Guanshan Biota, South China. Geological Journal, 55(1): 77–94.
- Draganits E, Braddy S J, Briggs D E. 2001. A Gondwanan coastal arthropod ichnofauna from the Muth Formation (Lower Devonian, Northern India): palaeoenvironment and tracemaker behavior. Palaios, 16(2): 126–147.
- Ekdale A A, Bromley R G. 2003. Paleontologic interpretation of complex *Thalassinoides* in shallow-marine limestones, Lower Ordovician, southern Sweden. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 192(1–4): 221–227.
- Forchielli A, Steiner M, Kasbohm J, Hu S X, Keupp H. 2014. Taphonomic traits of clay-hosted early Cambrian Burgess Shale-type fossil Lagerstätten in South China. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 398: 59–85.
- Gaines R R, Droser M L, Orr P J, Garson D, Hammarlund E, Qi C, Canfield D E. 2012. Burgess shale-type biotas were not entirely burrowed away. Geology, 40(3): 283–286.
- Gougeon R, Néraudeau D, Loi A, Poujol M. 2022. New insights into the early evolution of horizontal spiral trace fossils and the age of the Brioverian series (Ediacaran-Cambrian) in Brittany, NW France. Geo-

- logical Magazine, 159(7): 1284–1294.
- Gougeon R, Mángano M G, Buatois L A, Narbonne G M, Laing B A, Paz M. 2023. The Ediacaran-Cambrian Chapel Island Formation of Newfoundland, Canada; evaluating the impact of outcrop quality on trace-fossil data sets at the Cambrian GSSP and less-explored sections. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 60(7): 897–911.
- Gougeon R, Buatois L A, Mángano M G, Narbonne G M, Laing B A, Paz M, Minter N J. 2025. Environmental and evolutionary controls in animal-sediment interactions at the onset of the Cambrian explosion. *Current Biology*, 35(2): 249–264.
- Hammarlund E U, Gaines R R, Prokopenko M G, Qi C S, Hou X G, Canfield D E. 2017. Early Cambrian oxygen minimum zone-like conditions at Chengjiang. *Earth and Planetary Science Letters*, 475: 160–168.
- Herringshaw L G, Callow R H, McIlroy D. 2017. Engineering the Cambrian explosion: the earliest bioturbators as ecosystem engineers. *Geological Society, London, Special Publications*, 448: 369–382.
- Hu S X, Zhu M Y, Steiner M, Luo H L, Zhao F C, Liu Q. 2010. Biodiversity and taphonomy of the Early Cambrian Guanshan biota, eastern Yunnan. *Science China Earth Sciences*, 53(12): 1765–1773.
- Jensen S, Droser M L, Gehling J G. 2005. Trace fossil preservation and the early evolution of animals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 220(1–2): 19–29.
- Keighley D G, Pickerill R K. 1995. Commentary: the ichnotaxa *Palaeophycus* and *Planolites*: historical perspectives and recommendations. *Ichnos*, 4(3): 301–309.
- Keighley D G, Pickerill R K. 1996. Small *Cruziana*, *Rusophycus*, and related ichnotaxa from eastern Canada: the nomenclatural debate and systematic ichnology. *Ichnos*, 4(4): 261–285.
- Knaust D. 2018. The ichnogenus *Teichichnus* seilacher, 1955. *Earth-Science Reviews*, 177: 386–403.
- Knaust D, Thomas R D, Curran H A. 2018. *Skolithos linearis* Haldeman, 1840 at its early Cambrian type locality, Chickies Rock, Pennsylvania; analysis and designation of a neotype. *Earth-Science Reviews*, 185: 15–31.
- Li J S, Liu J N, Ou Q. 2017. New observations on *Vetulicola longbaoshanensis* from the lower Cambrian Guanshan Biota (Series 2, Stage 4), South China. *Science China Earth Sciences*, 60: 1795–1804.
- Liu J N, Lerosey-Aubril R, Steiner M, Dunlop J A, Shu D, Paterson J R. 2018a. Origin of raptorial feeding in juvenile euarthropods revealed by a Cambrian radiodontan. *National Science Review*, 5(6): 863–869.
- Liu J N, Steiner M, Dunlop J A, Shu D G. 2018b. Microbial decay analysis challenges interpretation of putative organ systems in Cambrian fuxianhuidis. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1876): 20180051.
- Luo M, Shi G R, Buatois L A, Chen Z Q. 2020. Trace fossils as proxy for biotic recovery after the end-Permian mass extinction: a critical review. *Earth-Science Reviews*, 203: 103059.
- MacEachern J A, Zaitlin B A, Pemberton S G. 1999. A sharp-based sandstone of the Viking Formation, Joffre Field, Alberta, Canada; criteria for recognition of transgressively incised shoreface complexes. *Journal of Sedimentary Research*, 69(4): 876–892.
- Mángano M G, Buatois L A. 2014. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran-Cambrian transition: evolutionary and geobiological feedbacks. *Proceedings of The Royal Society B*, 281: 20140038.
- Mángano M G, Buatois L A. 2017. The Cambrian revolutions: trace-fossil record, timing, links and geobiological impact. *Earth-Science Reviews*, 173: 96–108.
- Mángano M G, Buatois L A. 2020. The rise and early evolution of animals: where do we stand from a trace-fossil perspective. *Interface Focus*, 10(4): 20190103.
- Mángano M G, Buatois L A, Minter N J, Gougeon R. 2024. Bioturbators as ecosystem engineers in space and time. *Palaeontology*, 67(6): e12732.
- Osgood R G. 1970. Trace fossils of the Cincinnati area. *Paleontographica Americana*, 6(41): 281–444.
- Paczeńska J. 2010. Ichnological record of the activity of Anthozoa in the early Cambrian succession of the Upper Silesian Block (southern Poland). *Acta Geologica Polonica*, 60(1): 93–103.
- Pandey D K, Uchman A, Kumar V, Shekhawat R S. 2014. Cambrian trace fossils of the *Cruziana* ichnofacies from the Bikaner–Nagaur Basin, north western Indian Craton. *Journal of Asian Earth Sciences*, 81: 129–141.
- Pemberton S G, Frey R W. 1982. Trace fossil nomenclature and the *Planolites-Palaeophycus* dilemma. *Journal of Paleontology*, 56(4): 843–881.
- Pratt B R. 2022. Lower Cambrian *Rusophycus* from Ellesmere Island, Arctic Canada: ichnofossil of a predatory, non-trilobite arthropod. *Palaio*, 37(5): 165–184.
- Qi C S, Li C, Gabbott S E, Ma X Y, Xie L H, Deng W F, Jin C S, Hou X G. 2018. Influence of redox conditions on animal distribution and soft-bodied fossil preservation of the Lower Cambrian Chengjiang Biota. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 507: 180–187.
- Saleh F, Qi C S, Buatois L A, Mángano M G, Paz M, Vaucher R, Zheng Q F, Hou X G, Gabbott S E, Ma X Y. 2022. The Chengjiang Biota inhabited a deltaic environment. *Nature Communications*, 13(1): 1569.
- Sedorko D, Rindsberg A K, Netto R G, de Barros G E, McDowell R R, Agostinho S, Fernandes A C. 2024. The trace fossil *Bifungites* and its tracemaker: A rare find!. *Earth History and Biodiversity*, 1: 100002.
- Sharma M, Pandey S K, Ahmad S, Kumar K, Ansari A H. 2018. Observations on the ichnospecies *Monomorphichnus multilineatus* from the Nagaur Sandstone (Cambrian Series 2–Stage 4), Marwar Supergroup, India. *Journal of Earth System Science*, 127(5): 75.
- Shu D G, Luo H L, Morris S C, Zhang X L, Hu S X, Chen L, Han J, Zhu M, Li Y, Chen L Z. 1999. Lower Cambrian vertebrates from South

- China. *Nature*, 402(6757): 42–46.
- Shu D G, Chen L, Han J, Zhang X L. 2001. An early Cambrian tunicate from China. *Nature*, 411(6836): 472–473.
- Shu D G, Morris S C, Han J, Zhang Z F, Liu J N. 2004. Ancestral echinoderms from the Chengjiang deposits of China. *Nature*, 430(6998): 422–428.
- Tashiro T, Ishida A, Hori M, Igisu M, Koike M, Méjean P, Takahata N, Sano Y, Komiya T. 2017. Early trace of life from 3.95 Ga sedimentary rocks in Labrador, Canada. *Nature*, 549(7673): 516–518.
- Wang Y, Lin J P, Zhao Y L, Orr P J. 2009. Palaeoecology of the trace fossil *Gordia* and its interaction with nonmineralizing taxa from the early Middle Cambrian Kaili Biota, Guizhou Province, South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 277(1–2): 141–148.
- Weber B, Steiner M, Zhu M Y. 2007. Precambrian-Cambrian trace fossils from the Yangtze Platform (South China) and the early evolution of bilaterian lifestyles. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254(1–2): 328–349.
- Weber B, Hu S X, Steiner M, Zhao F C. 2012. A diverse ichnofauna from the Cambrian stage 4 Wulongqing Formation near Kunming (Yunnan Province, South China). *Bulletin of Geosciences*, 87(1): 71–92.
- Wu Y C, Liu J N. 2019. Anatomy and relationships of the fuxianhuidi euarthropod *Guangueicaris* from the early Cambrian Guanshan Biota in Kunming, Yunnan, Southwest China revisited. *Acta Palaeontologica Polonica*, 64(3): 543–548.
- Yang L, Feng X Q, Zheng Z J, Zheng Z M, Chen H F, Chen Z Q. 2025. Exceptionally preserved burrows of ichnogenus *Astrosoma* from the lower Silurian of South China: systematic ichnology, palaeoecology and implications for ecosystem recovery following the late Ordovician mass extinction. *Journal of the Geological Society*, 182(2): jgs2023–jgs2202.
- Yanin B T, Baraboshkin E Y. 2013. *Thalassinoides* burrows (Decapoda dwelling structures) in Lower Cretaceous sections of southwestern and central Crimea. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 21(3): 280–290.
- Zeng H, Zhao F C, Zhu M Y. 2023. *Innovatiocaris*, a complete radiodont from the early Cambrian Chengjiang Lagerstätte and its implications for the phylogeny of Radiodonta. *Journal of the Geological Society*, 180(1): jgs2021–jgs2164.
- Zhang L J, Zhao Z. 2015. Lower Devonian trace fossils and their paleoenvironmental significance from the western Yangtze Plate, South China. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 24(4): 325–343.
- Zhang L J, Buatois L A, Mángano M G, Qi Y A, Tai C. 2018. Early Triassic trace fossils from South China marginal-marine settings: Implications for biotic recovery following the end-Permian mass extinction. *GSA Bulletin*, 131(1–2): 235–251.
- Zhang L J, Buatois L A, Mángano M G, Yang Q Q, Zhang S S, Wei F, Fan R Y, Zhao Z W, Wang Z, Ma X Y, Tang F. 2025a. Trace fossils from the Meishucun section of South China: revisiting ichnotaxonomy, behavioural diversification and ecosystem engineering from a key Ediacaran-Cambrian succession. *Papers in Palaeontology*, 11(2): e70009.
- 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*, <https://doi.org/10.1080/08912963.2025.2522773>.
- Zhang L J, Wang Z Y, Li Y, Chai H Y, Fan R Y, Wang J S, Wang Z. 2025c. How benthic animals responded to the Paleozoic plant terrestrialization: Evidence from trace fossils and their ecosystem engineering reconstruction. *Earth-Science Reviews*, 270: 105236.
- Zhang X L, Shu D G. 2014. Causes and consequences of the Cambrian explosion. *Science China Earth Sciences*, 57: 930–942.
- Zhang X L, Shu D G. 2021. Current understanding on the Cambrian Explosion: questions and answers. *PalZ*, 95(4): 641–660.
- Zhao F C, Caron J B, Hu S, Zhu M Y. 2009. Quantitative analysis of taphofacies and paleocommunities in the Early Cambrian Chengjiang lagerstätte. *Palaios*, 24(12): 826–839.
- Zhao W Y, Liu J N, Bicknell R D. 2020a. Geometric morphometric assessment of Guanshan trilobites (Yunnan Province, China) reveals a limited diversity of palaeolenid taxa. *Palaeontologia Electronica*, 23(2): a22.
- Zhao Z, Zhang L J, Gong Y M. 2020b. Morphology and ethology of the Late Devonian trace fossil *Rhizocorallium* from the Xichuan section of Central China. *Lethaia*, 53(2): 217–228.
- Zhu M Y. 1997. Precambrian-Cambrian trace fossils from eastern Yunnan, China: implications for Cambrian explosion. *Bulletin of National Museum of Natural Science*, 10: 275–312.
- Zhu M Y, Zhang J M, Li G X. 2001. Sedimentary environments of the Early Cambrian Chengjiang biota: sedimentology of the Yu'anshan Formation in Chengjiang County, Eastern Yunnan. *Acta Palaeontologica Sinica*, 40(Supplement): 80–105.
- Zhu M Y, Babcock L E, Peng S C. 2006. Advances in Cambrian stratigraphy and paleontology: Integrating correlation techniques, paleobiology, taphonomy and paleoenvironmental reconstruction. *Palaeoworld*, 15: 217–222.

(责任编辑 张西娟)