



寒武纪早期宽川铺生物群中圆管螺化石 显微结构及显微谱学分析*

苗雨霏^{1,2,3} 殷宗军^{1,2,3**} 吴若琳^{1,2,3} 李国祥^{1,2} 朱茂炎^{1,2,4}

1 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008;

2 中国科学院生命演化与环境卓越创新中心, 南京 210008;

3 中国科学技术大学, 合肥 230026;

4 中国科学院大学地球与行星科学学院, 北京 100043

摘要 陕南寒武系底部宽川铺组不仅保存了大量的壳化石, 还以磷酸盐化的方式立体保存了多种软躯体动物的胚胎和成体化石, 为研究早期动物矿化模式、个体发育方式以及动物躯体构型的早期辐射过程提供了非常关键的信息。然而宽川铺生物群的研究大多聚焦于化石系统分类及亲缘关系探索, 对生物群的沉积背景、埋藏过程和保存模式的分析甚少。本文以宽川铺生物群的核心产出层位——陕西省西乡县大河镇宽川铺组下部磷质碎屑灰岩为研究对象, 对其中的一类管状化石圆管螺及其围岩进行了显微结构学和显微谱学综合分析, 获得了化石显微结构和关键结构对应的元素、矿物成分等信息, 讨论了管状化石圆管螺的埋藏过程和保存模式, 并在此基础上对其生物学特征进行了初步探讨。该研究对理解宽川铺生物群的埋藏机制提供了新的线索。

关键词 宽川铺生物群 寒武纪 磷酸盐化 埋藏学 管状化石 圆管螺属

中文引用 苗雨霏, 殷宗军, 吴若琳, 李国祥, 朱茂炎, 2021. 寒武纪早期宽川铺生物群中圆管螺化石显微结构及显微谱学分析. 古生物学报, 60(1): 108–123. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2020031

英文引用 Miao Yu-fei, Yin Zong-jun, Wu Ruo-lin, Li Guo-xiang, Zhu Mao-yan, 2021. Microstructures and in-situ spectroscopic analyses of *Conotheca* (Orthothecidae) from the early Cambrian Kuanchuanpu Biota. Acta Palaeontologica Sinica, 60(1): 108–123. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2020031

Microstructures and in-situ spectroscopic analyses of *Conotheca* (Orthothecidae) from the early Cambrian Kuanchuanpu Biota

MIAO Yu-fei^{1,2,3}, YIN Zong-jun^{1,2,3}, WU Ruo-lin^{1,2,3}, LI Guo-xiang^{1,2} and ZHU Mao-yan^{1,2,4}

1 State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;

2 Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;

收稿日期: 2020-06-07; 改回日期: 2020-10-23; 录用日期: 2021-01-08

* 中国科学院战略先导专项(B类)(XDB26000000)、国家自然科学基金(42022010)、中国科学院创新交叉团队项目(JCTD-2020-18)、中国科学院青年创新促进会(2017360)和现代古生物学和地层学国家重点实验室新技术项目联合资助。

** 通讯作者: 殷宗军, 研究员; e-mail: zjyin@nigpas.ac.cn

3 University of Science and Technology of China, Hefei 230026, China;

4 College of Earth and Planetary Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100043, China

Abstract The early Cambrian Kuanchuanpu Formation in south Shaanxi Province yields not only abundant phosphatized small shelly fossils, but also various soft-bodied animals at embryonic and adult stages with three-dimensional preservation, providing a crucial taphonomic window to explore the diversity of biomineralization of early metazoans, the early evolution of development of metazoans, as well as the early evolutionary radiation process of metazoan body plans. However, the majority of previous investigations on the Kuanchuanpu Biota have been focusing on phylogenetic affinities of animal fossils, detailed taphonomic analyses of post-mortem and diagenetic processes are relatively rare. In this study, we targeted the host rocks of the Kuanchuanpu biota, phosphatic limestones from the Kuanchuanpu Formation in Dahe Town, Xixiang County, Shaanxi Province, and conducted comprehensive microscopic and spectroscopic analyses on the microtubular fossils *Conotheca* and the rock matrix. The results including information of spatial distribution of elements and minerals within microtubular fossils and rock matrix, spatial distribution of microtubular fossils within the rock, as well as microstructures of the microtubular fossils, provide new insights not only into the biology of these microtubular fossils, but also the preservation mechanism of the Kuanchuanpu Biota.

Key words Kuanchuanpu Biota, Cambrian, phosphatization, taphonomy, microtubular fossils, *Conotheca*

1 前言

宽川铺生物群是产自于陕南-川北地区寒武系底部宽川铺组磷质碎屑灰岩中的微体化石组合,化石个体较小(尺寸通常不超过 2 mm),均以磷酸盐化的方式三维立体保存,除丰富的多门类小壳化石外,还有大量呈软躯体矿化保存的后生动物及其胚胎化石。根据小壳化石组合面貌特征,宽川铺生物群属于 *Anabarites trisulcatus*-*Protohertzina anabarica* 组合带,时代属于寒武纪纽芬兰世幸运期,距今 537-532 Ma (Sawaki *et al.*, 2008; Steiner *et al.*, 2014),因此宽川铺生物群是寒武纪时期全球最早的 Örsten 型特异埋藏化石群(张喜光, 2009),是寒武纪大爆发第一幕的见证,不仅记录了早期动物矿化机制的多样性,更为重要的是,大量磷酸盐化的动物软躯体和胚胎化石为探索寒武纪大爆发初期动物形体构型(body plan)及其发育方式的起源提供了全球独一无二的埋藏窗口,使得古生物学实证检验关于动物早期演化的理论模型成为可能。

宽川铺生物群中最令人关注的动物胚胎化石首次报道于 20 世纪 70 年代(钱逸, 1977),然而它们最初被认为是几种分类位置不明的小壳化石疑难类群,直到 1997 年, Bengtson 和 Yue 将它们解释为后生动物胚胎后方才引起国际广泛关注。此后国内外众多学者对宽川铺生物群进行了大规模

的发掘和持续的研究(例如: 陈均远, 2004; Dong *et al.*, 2013, 2016; Han *et al.*, 2013, 2016; Liu *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2015; Yin *et al.*, 2018),但主要工作都集中在小壳化石系统分类学、新化石的发现和胚胎化石发育生物学探索方面,对整个生物群的沉积环境和埋藏过程的探究十分有限(王欣等, 2010)。然而前人对同样是磷酸盐化特异埋藏微体化石库——埃迪卡拉纪瓮安生物群的研究表明,磷酸盐化的微体化石生物学研究必须建立在合理剔除埋藏和成岩作用产生的非生物学结构的基础之上(Cunningham *et al.*, 2012)。这意味着若未能鉴别和区分化石中的生物学特征和埋藏假象,一些非生物学结构则可能会被误解为生物学结构,进而干扰生物学解释,导致很难对化石的亲缘关系做出合理的判断。一定程度上,这正是瓮安生物群和宽川铺生物群中许多关键化石的生物学解释长期存在争论的原因(Xiao *et al.*, 2014; Cunningham *et al.*, 2017)。

埋藏过程和成岩作用对软躯体动物结构的影响在最近几年的研究中逐步得到了更多的关注和认识(Cunningham *et al.*, 2012; Yin *et al.*, 2014, 2017; Sun *et al.*, 2020),但对本身具有生物矿化骨骼的小壳化石的保存的影响则关注度较少。实际上小壳生物死后经历的埋藏和成岩过程同样对其原生成分和结构都有着巨大的影响。例如朱茂炎等(1996)系统总结了寒武纪小壳化石的保存类型和埋藏模式,认为磷质小壳化石的原始成分多为

钙质(碳酸钙), 多层壳壁结构多是成岩次生构造, 少见原生的壳壁显微结构。因此宽川铺生物群微体化石的沉积环境背景、埋藏过程和保存模式的重建对研究整个生物群化石生物学有非常重要的意义。

本文围绕宽川铺生物群化石埋藏学这一主题, 以常见的管状小壳化石为例, 联用了包括常规光学显微成像、激光共聚焦显微成像、X 射线荧光光谱分析和共聚焦显微拉曼光谱分析等一系列显微学和显微谱学分析技术, 对富含化石的薄片和抛光面以及三维立体化石标本进行了显微结构和原位元素、矿物成分等综合分析, 并结合定量统计分析结果, 对宽川铺生物群的沉积-埋藏过程和保存特征进行了初步探讨, 研究结果将对宽川铺生物群化石生物学研究提供线索。

2 材料来源和研究方法

本文研究的化石材料采自陕西省西乡县大河镇窝坝河村张家沟剖面寒武系底部宽川铺组。在此剖面, 宽川铺组与下伏埃迪卡拉系灯影组整合接触, 与上覆郭家坝组平行不整合接触, 自下而上分别是灰白色细晶灰岩、磷质生物碎屑灰岩、灰白色细晶灰岩和细晶含磷白云岩(Steiner *et al.*, 2014; Yin *et al.*, 2018)。其中磷质生物碎屑灰岩层产出有大量微体骨骼化石, 是宽川铺生物群的核心层位。

2.1 标本实验室预处理

野外采集的岩石样品在室内进行了包括酸泡、切片和磨制手标本光面等一系列预处理。为了获得三维立体的实体化石标本, 笔者遵循常规的小壳化石酸泡流程对富含磷质碎屑的灰岩进行处理: 将岩石样品破碎成 6 cm 左右的小块, 用尼龙网兜悬挂在浓度为~5%的醋酸溶液中进行化学反应。每隔 48 小时更换醋酸溶液, 并清洗取出不溶砂样。砂样自然晾干后在双目显微镜下进行人工挑选, 获得的化石标本采用扫描电子显微镜观察成像。为统计管状化石在岩层中分布的定向性, 随机挑选一块富含化石的岩石手标本, 在平行于

层面方向切割后将顶底两个切面抛光, 获得了 $>10\text{ cm}\times 10\text{ cm}$ 的光面, 用于化石定向统计和化石显微结构与原位谱学分析。除抛光面外, 随机选择了富含化石的手标本在不同方向磨制了若干薄片, 薄片厚约 $30\text{ }\mu\text{m}$, 为不干扰原位谱学分析, 薄片表面抛光且不封片。本文所有的预处理工作和后续的显微结构成像以及原位显微谱学分析工作均在中国科学院南京地质古生物研究所实验技术中心完成。

2.2 显微结构成像

为了获得手标本抛光面上微体管状化石分定向分布的信息, 笔者直接采用单反相机(机身为 Nikon D800, 镜头为 Nikkor 105 mm 定焦镜)数码照相的方式, 获得了高分辨率图像后在软件 CorelDRAW (Version 2017)中绘制素描图, 用于管状化石的空间分布统计分析。针对光面上保存有关键结构的管状化石, 我们采用常规反射光学显微成像和激光共聚焦显微成像两种技术, 拍摄显微结构。针对化石薄片中保存的关键化石结构, 我们采用了常规透射光学显微成像和激光共聚焦显微成像技术进行显微结构成像。针对酸解获得的三维立体标本, 我们采用了扫描电子显微成像技术观察化石整体形貌和局部细节特征。

常规反射光学成像采用的是体视显微镜 Carl Zeiss Discovery V20, 目镜为 10 \times , 物镜变倍比是 0.75–15, 光源为常规的卤素灯。常规透射光学显微成像采用的是生物显微镜 Nikon Ni-U, 目镜为 10 \times , 针对不同标本, 采用了 10 \times 、20 \times 和 40 \times 物镜, 它们的数值孔径分别为 0.3、0.5 和 0.75。

由于磷酸盐化的微体化石在激光激发下会产生非常强烈的荧光(吴若琳等, 2019), 非常适合采用激光共聚焦显微成像技术进行观察。和常规透射或反射光学成像技术相比, 激光共聚焦成像有高空间分辨率和高衬度优势, 同时自发荧光的强弱也能一定程度上反映不同结构磷酸盐化程度的差异。本文中的激光共聚焦显微图像使用 Carl Zeiss CLSM710 拍摄, 采用的激光波长为 488 nm, 为获得较好的光学切面, 针孔直径设定为 1 AU (Airy Unit), 物镜放大倍数为 20 倍, 数值孔径为

0.5。

扫描电子显微成像使用的是场发射扫描电子显微镜 TESCAN MAIA3。图像采集是在二次电子成像模式下进行, 主要观察化石表面形貌, 电子镜筒工作电压为 3 kV, 成像工作距离 10 mm, 单张图像的扫描时间为 32–96 s 不等。

2.3 显微谱学分析

为了获得抛光面上碎屑和围岩的空间分布信息, 笔者采用了 X 射线荧光光谱分析进行了大面积元素扫描, 以区分碎屑和胶结物。X 射线荧光光谱分析是一种利用 X 射线作为激发源, 激发目标样品中的原子, 使其产生指纹性的荧光辐射信号, 从而检测样品中元素分布和含量的技术 (Shackley, 2011)。本文 X 射线荧光光谱分析采用的设备是 Horiba XGT-7200, X 射线管工作电压 50 kV, 面扫描过程中采用了 X 射线大光斑(直径 1.2 mm)大面积扫描和小光斑(10 μm 直径)高分辨率扫描相结合的方式。

针对光面和薄片中关键的化石结构, 笔者采用了共聚焦显微拉曼光谱进行了原位矿物和有机质分析。与 X 射线荧光光谱分析探测元素分布不同, 共聚焦显微拉曼光谱技术是利用激光作为激发光源, 通过探测分子键的拉曼散射信号来识别不同的矿物和有机质。拉曼散射波长的改变是由被测试样品的分子结构所决定, 不同的分子都有其独特的拉曼光谱, 被称为化学指纹, 因此拉曼光谱对物质化学成分的探测具有显著指向性。本研究使用的拉曼光谱仪为 Horiba LabRAM HR Evolution, 点分析与面扫描采用的激光器激发波长均为 532 nm, 物镜为长工作距 50 倍镜, 激光光斑大小约为 2 μm , 不同分析中根据拉曼信号强度的不同, 采用的激光功率在 25–100 mW 之间, 采集拉曼信号的位移区间为 100–1850 cm^{-1} 。拉曼光谱数据通过软件 LabSpec (Version 6)处理, 为降低荧光信号对拉曼特征峰的干扰, 对光谱进行了荧光基底扣除。矿物和有机质的拉曼标准谱对比查询采用的是美国亚利桑那州立大学 RRUFF 数据库(具体查询域名为 <https://www.rruff.info>)。

3 管状化石与围岩原位谱学分析

宽川铺组磷质生物碎屑灰岩主要有三种组分, 灰白色的微体化石和碎屑、深灰色胶结物和不均一分布的黑色物质(图 1-A–1-C)。从磷质生物碎屑灰岩抛光面 A 的元素空间分布情况可以看出, 灰白色化石富集带的 P 元素信号最强, 显示丰度较高(图 1-B₁), 在更高分辨率的精细元素面扫描分析中可以看到灰白色的微体化石与 P 元素信号富集区呈一一对应关系(图 1-C, 1-C₁)。与 P 元素的面分布模式不同, 整个抛光面上 Ca 元素的面分布相对更均质, 如图 1-B₂ 和图 1-C₂ 显示, Ca 元素信号强度的面分布模式与深灰色的围岩胶结物的分布更为一致, 意味着围岩中 Ca 元素丰度很高, 不过在化石富集带中 Ca 的信号强度尽管有所下降但并没有完全消失, 因此围岩胶结物以钙质为主并且不含磷质成分, 而化石为磷质(图 1-C, 1-C₁), 同时也存在丰富的钙。这一结果与化石为磷酸钙化保存而围岩为碳酸钙胶结的预期相一致。图 1-B 和图 1-C 区域中的黑色细脉部分从 P 和 Ca 元素分布看并无特殊富集或缺损。笔者推测这些黑色物质可能是残留的有机质, 但由于 X 射线荧光光谱仪无法检测原子序数在 11–92 以外的元素, 因此没有探测到预期中的 C 元素。

为了进一步在更高的空间分辨率下原位探测化石结构和围岩对应的具体矿物成分, 并检测是否存在沥青侵染残留的有机质, 我们对抛光面中的管状化石进行了拉曼光谱点分析和面扫描分析(图 2, 3)。图 2-A 是一个管状化石的斜切面, 显示了管壁呈多层状结构, 除深灰色的围岩外, 化石主体呈灰白色, 但管壁间填充了黑色物质, 和抛光面上观察到的黑色侵染物质同源。拉曼光谱分析结果显示, 化石结构中亮白色和灰白色部分的矿物具有位于 965 cm^{-1} 附近的高强度拉曼特征峰, 表明是磷灰石, 磷灰石在激光共聚焦显微镜下发强烈的荧光(图 2-A₁, 2-B₁)。而化石外围深灰色较为均质的围岩胶结物则是以 155 cm^{-1} 、282 cm^{-1} 、713 cm^{-1} 和 1086 cm^{-1} 四个稳定的组合峰为特征的

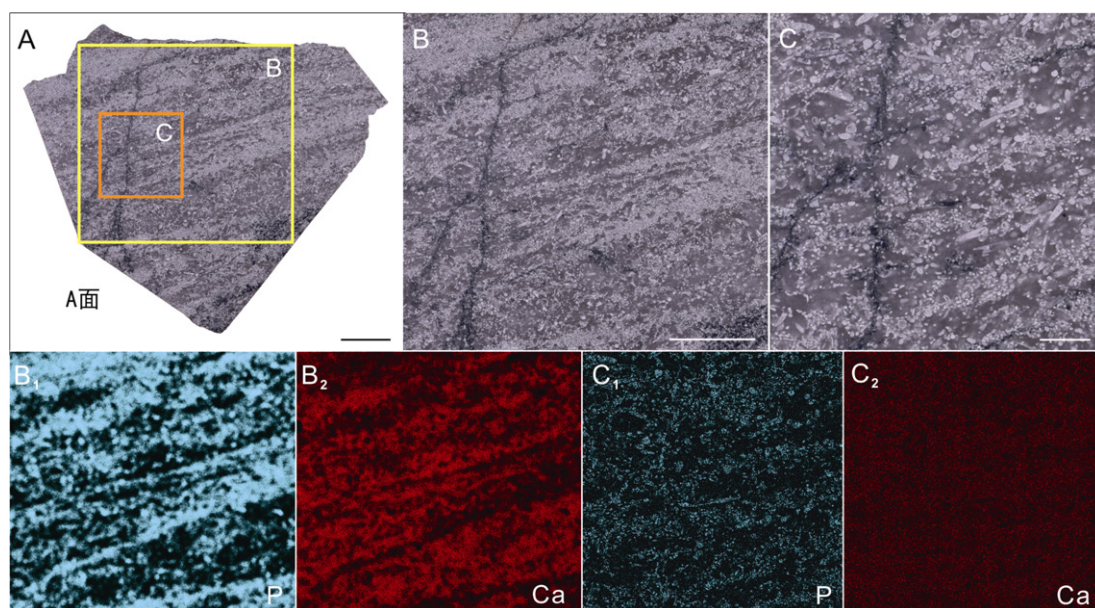


图 1 陕西西乡寒武系宽川铺组磷质碎屑灰岩抛光面 X 射线荧光光谱分析

Fig. 1 X-ray fluorescence spectroscopic analysis on the polished surface of a piece of phosphatic limestone from the Cambrian Kuanchuanpu Formation, Xixiang, Shaanxi

A. 为抛光面全景像; B、C. 分别是 A 中标记区域的局部放大图像, 显示灰白色碎屑, 深灰色围岩以及细脉状黑色物质。B₁、B₂. 分别是 B 区域的 P、Ca 元素分布特征图; C₁、C₂. 分别是 C 区域的 P、Ca 元素分布特征图。比例尺: A、B 为 2 cm, C 为 0.5 cm。

A. Polished slab; B, C. Close-up views of the framed areas in A, displaying grey and white xx and dark grey matrix; B₁, B₂. The element mapping showing the distribution of P and Ca of B area; C₁, C₂. Element mapping showing the distribution of P, Ca of C area. Scale bars: A, B=2 cm; C=0.5 cm.

方解石(图 2-D)。化石管壁之间充填的黑色物质在 1350 cm^{-1} 和 1600 cm^{-1} 附近有两个主要的宽带(图 3-C), 分别称之为 D 峰(D-band)和 G 峰(G-band), 是典型的无定形碳物质(Disordered Carbonaceous Material, DCM)信号, 表明黑色物质富含干酪根(一种遭受了热变质作用后的有机碳物质)。尽管有机碳物质在黑色区域含量最高, 但磷酸盐化的管壁(图 2-A, 2-A₁, E 点位置)和管壁内部充填物(图 2-A, 2-A₁, F 点位置)也检测出微弱的有机碳信号(图 2-E, 2-F)。从激光共聚焦显微成像结果看, 以方解石为主要成分的围岩以及干酪根物质均不发荧光, 这使得磷酸盐化的化石显微结构在激光共聚焦显微镜下图像衬度更高, 可以十分清晰地识别出多期次后期成岩作用形成的内衬结构(linings), 这种成岩作用形成的次生结构往往是以原生管壁为模板, 反复沉积磷灰石晶体形成同心环状的玛瑙纹(图 2-B, 2-B₁), 在常规光学成像中不易识别(图 2-B), 但在激光共聚焦显微镜下则十分清晰(图 2-B₁)。这些次生成岩结构往往改变了原生壁的厚度和显微结构。

为了检验点分析结果在面上是否具有 consistency, 笔者选取了光面上两个管状化石和薄片中的一个管状化石进行了高分辨率拉曼光谱面扫描分析, 获得了更为直观的矿物和有机质面分布信息。如图 3 显示, 磷灰石(Apa)信号主要分布在管状化石的管壁部分及管壁内部充填的颗粒物上(图 3-A₁-3-C₁), 这些结构在体视镜成像中呈灰白色至亮白色(图 3-A, 3-B), 其灰度值与磷灰石信号强度基本上呈正相关, 即越白的区域磷灰石拉曼光谱信号强度越高(图 3-A, 3-B, 3-A₁, 3-B₁), 而岩石切片中磷灰石信号强的管壁和充填物在透射光学显微镜下呈现为深褐色(图 3-C, 3-C₁)。方解石信号集中在围岩胶结物中, 在化石管壁部分也有相对微弱的信号(图 3-A₂-3-C₂), 空间分布模式恰好和磷灰石相反。有机碳主要分布于在光学显微镜下呈黑色的区域(图 3-A-3-C, A₃-C₃), 磷酸盐化的管壁也探测到了较强的有机碳信号, 说明管壁并非由单纯的磷灰石组成(图 3-A₃-3-C₃)。因此分布模式上, 管状化石中观察到的有机碳和磷灰石的分布比较一致。为显示三种主要物质分布的

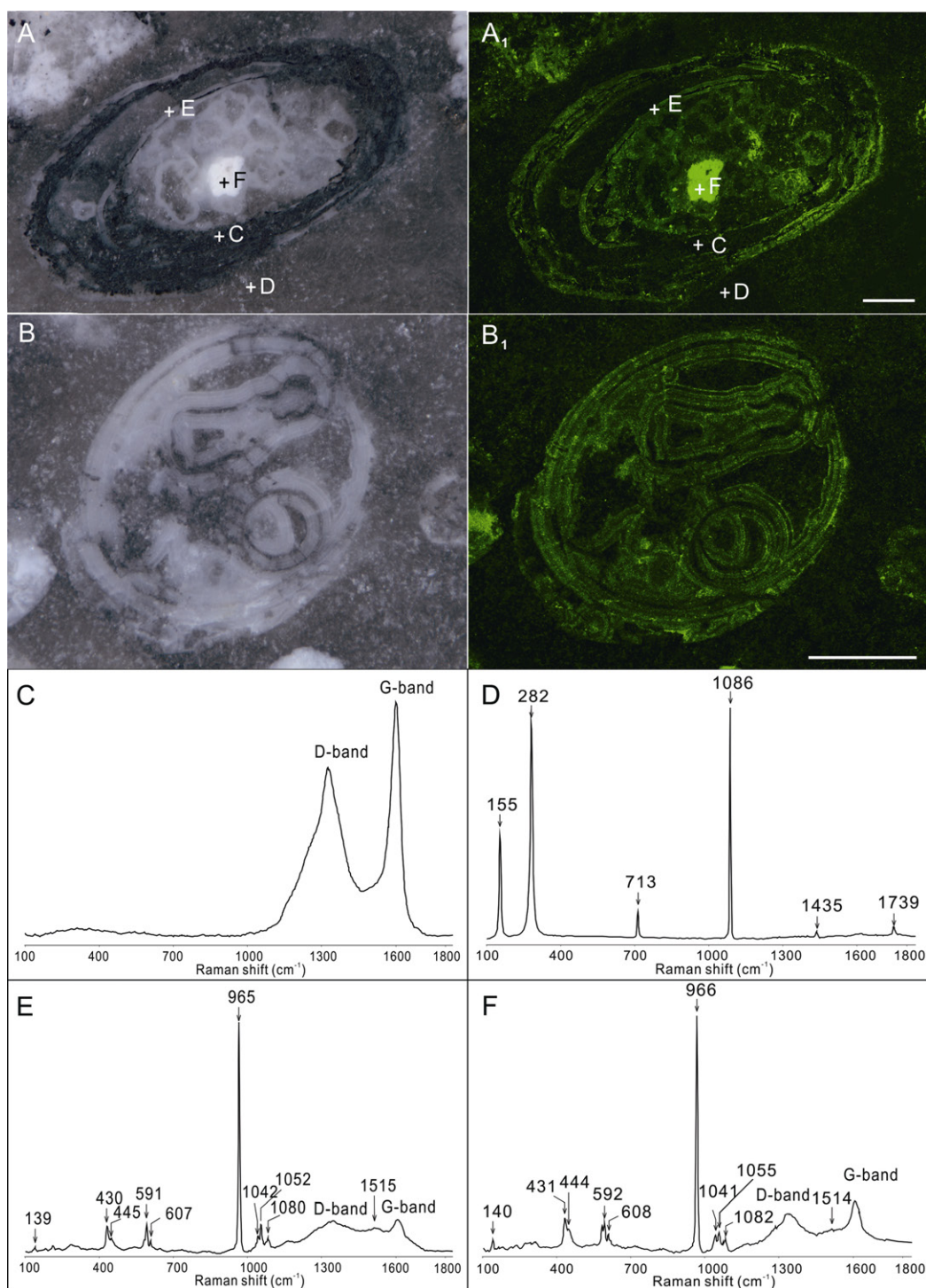


图2 陕西西乡寒武系底部宽川铺组磷质灰岩中管状化石横切面显微结构, 原位拉曼光谱分析

Fig. 2 Microscopic and Raman spectroscopic analyses of tubular fossils on a polished slab from Cambrian Kuanchuanpu Formation, Xixiang, Shaanxi
A, B. 体视显微镜成像; **A₁, B₁.** 激光共聚焦显微成像; **C–F.** 不同位置 Raman 光谱原位点分析; **C.** 无定型有机碳(DCM)特征峰; **D.** 方解石特征组合峰 (155, 282, 713 and 1086 cm^{-1}); **E, F.** 显示磷灰石特征峰($\sim 965 \text{ cm}^{-1}$)和有机碳特征峰(D-band, G-band), 比例尺为 200 μm 。
A, B. Stereomicroscopic images; **A₁, B₁.** Confocal laser scanning microscopic images; **C–F.** Raman microspectroscopic point analysis results; **C.** Indicates disordered carbonaceous material (DCM); **D.** Indicates calcite (155, 282, 713 and 1086 cm^{-1}); **E, F.** apatite ($\sim 965 \text{ cm}^{-1}$) and DCM (D-band and G-band). Scale bars=200 μm .

相对强度,笔者将拉曼信号强度拟合后显示在图 3-A₄-3-C₄ 中,可见化石本身主要是磷灰石,含有少量有机碳,围岩胶结物主要是方解石,也含有少量有机碳。有机碳富集区为薄片和抛光面的黑色不透明区域,可能是沥青侵染残留的产物,在面上分布并无规律可循,与化石结构不存在显著的对应关系。

值得注意的是,磷质碎屑灰岩磨制的抛光面具有一定的透光度,体视镜下可以隐约观察到抛光面之下一定深度内的结构,而不仅仅局限在抛光面上,而共聚焦技术采用的针孔过滤,得到的

信号严格来自焦平面,因此共聚焦拉曼光谱分析和激光共聚焦成像均只能对抛光面上的结构进行分析与成像,使得某些管状化石在光学显微镜下观察到的抛光面之下浅层深度的结构无法在共聚焦拉曼及激光共聚焦显微镜中呈现出来。例如图 3-B 中双尾箭头所示区域为黑色物质,预期应该是有机碳,但拉曼分析显示方解石信号较强(图 3-B₂),而有机碳信号较弱,这是因为图 3-B 中观察到的黑色物质并不是在抛光面的外表面,而是

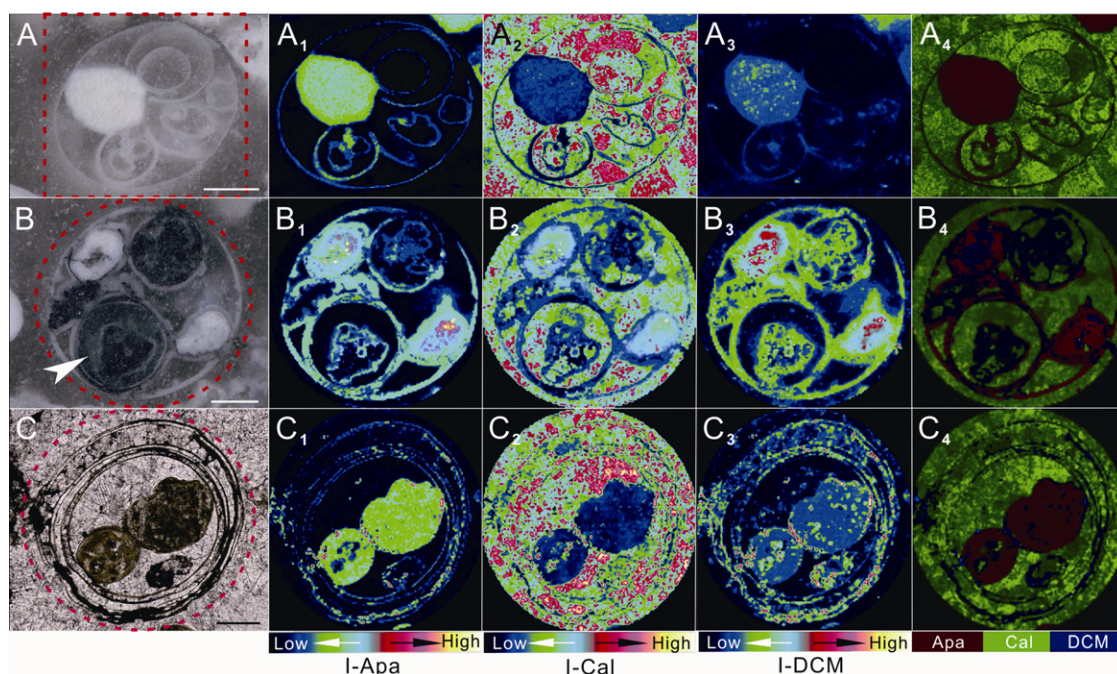


图 3 陕西西乡寒武系底部宽川铺组管状化石原位拉曼光谱面扫描分析

Fig. 3 Raman microspectroscopic mapping of tubular fossils on a polished slab from Cambrian Kuanchuanpu Formation, Xixiang, Shaanxi

A、B. 抛光面上管状化石体视显微镜成像; C. 薄片中间管状化石透射光学显微镜成像。A₁-A₃. 是化石 A 的拉曼信号强度分布图, 分别代表磷灰石 (Apa), 方解石 (Cal) 和不定型有机碳 (DCM); B₁-B₃. 化石 B 的拉曼信号强度分布图, 分别代表磷灰石 (Apa), 方解石 (Cal) 和不定型有机碳 (DCM); C₁-C₃. 化石 C 的拉曼信号强度分布图, 分别代表磷灰石 (Apa), 方解石 (Cal) 和不定型有机碳 (DCM); A₄-C₄. 分别是化石 A-C 面上拟合的磷灰石 (Apa, 红色)、方解石 (Cal, 绿色)、有机碳 (DCM, 蓝色) 拉曼信号相对强度分布图。比例尺为 200 μm。

A, B. Stereomicroscopic images of two tubular fossils on the polished slab; C. Transmitted microscopic image of a tubular fossil within thin section. A₁-A₃. Raman spectroscopic mapping of A, showing apatite, calcite and DCM distribution, respectively; B₁-B₃. Raman spectroscopic mapping of B, showing apatite, calcite and DCM distribution, respectively; C₁-C₃. Raman spectroscopic mapping of C, showing apatite, calcite and DCM distribution, respectively; A₄-C₄. Relatively Raman signal density of apatite (Apa, in red), calcite (Cal, in green) and DCM (in blue) on the surface of A to C, respectively. Scale bars=200 μm.

4 管状化石埋藏方向统计

为了探明化石在胶结成岩之前的沉积过程和沉积环境的水动力条件,我们统计了抛光面上管状化石的埋藏方向。以管状化石长轴方向为基准,在抛光面上可以观察到平行、斜交和垂直于抛光

面的三种保存方式,化石切面呈现的形态分别为近长梯形、长椭圆形和近圆形(图 5, 6)。由于抛光面具有一定透光度,因此区分斜交、垂直、平行于抛光面的依据不仅是化石截面的形状,还可以根据体视显微镜下观察到的更深部的管壁来判别。依照这种方法分别绘制了三类管状化石在抛

光面上分布的素描图(图 4-B-4-E), 抛光面上一共识别了 4933 枚管状化石, 在垂直、平行和斜交于抛光面的三种埋藏方向上均有大量分布(图 4-C-4-E), 数量分别为 1379 枚、1390 枚和 2164 枚, 三个方向并无明显的偏好, 且化石颗粒大小混杂, 分选性较差。这些特征表明化石并未经过长距离的搬运, 而应该是在浅水盆地内短距离搬运的结果。为了解平行于层面的抛光面上管状化石的定向是否有偏好, 笔者在建立的坐标体系中统计了平行和斜交于抛

光面的管状化石的埋藏方向, 测量时, 以管状化石长轴在抛光面上的投影为轴, 将锥管直径较大的一端定义为角度指向端, 将统计结果绘制成玫瑰图(图 4-F)。从玫瑰图可以看出, 尽管各个方向上均有化石分布, 但仍然可以发现 60° – 90° 、 240° – 300° 方向上数量最多, 说明水动力作用在这两个相对的方向上稍强, 很可能指示了波浪反复进退的方向。化石正是在波浪频繁进退过程中在盆地内被反复改造后再沉积后被胶结成岩的。

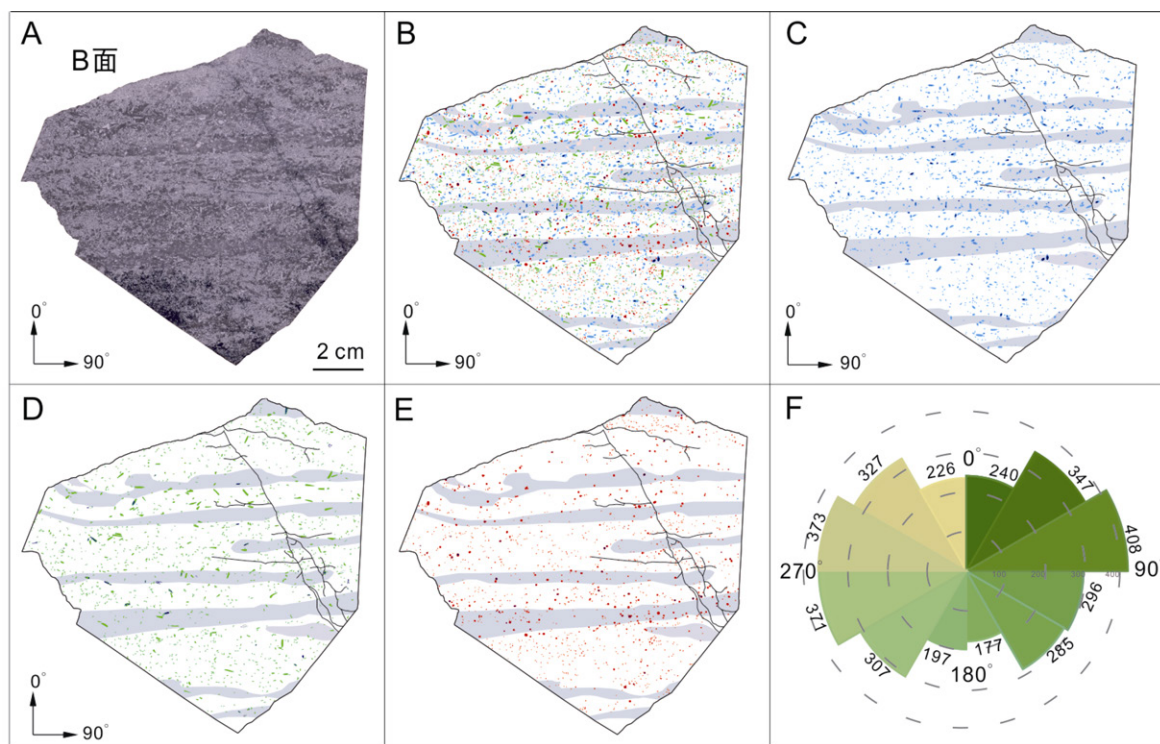


图 4 陕西西乡寒武系宽川铺组含磷灰岩抛光面中管状化石埋藏方向统计

Fig. 4 Statistics of long-axis directions of tubular fossils in a polished slab of phosphatic limestone from Cambrian Kuanchuanpu Formation, Xixiang, Shaanxi

A. 抛光石板; B-E. 管状化石素描图, 灰色阴影区代表生物碎屑较少的围岩区, 黑色细线表示细脉状黑色有机碳富集区; B. 石板中所有管状化石的轮廓素描图; C-E. 分别为长轴方向平行(蓝色)、斜交(绿色)、垂直(红色)于抛光面保存的管状化石轮廓素描图; F. 抛光面上出露的管状化石埋藏方向统计玫瑰图, 以 A-D 中所示坐标方向为基准以每 30° 为一组, 统计对象包括生长方向平行(C), 斜交(D)于抛光面的管状化石。

A. Polished slab of phosphatic limestone from Cambrian Kuanchuanpu Formation; B-E. Sketch graphs of tubular fossils on the surface, the grey shaded area showing the less bioclastic surrounding rock, black thin line showing the vein-like black DMC enrichment area; C-E. Sketch graphs displaying the tubular fossils with long-axis paralleling to (blue), oblique crossing (green) and perpendicular to (red) the polished surface, respectively; F. Rose chart showing long-axis directions of tubular fossils paralleling (C) and oblique crossing (D) to the polished surface.

综合以上分析, 笔者尝试性重建了宽川铺生物群的埋藏过程。底栖生物为主导地位的宽川铺生物群西乡群落应该生活在浅水陆棚区, 水动力条件较高, 整个生物群在风暴浪基面以上, 间歇性的特殊沉积事件比如含磷缺氧海水上涌到陆棚区后导致生物集群死亡, 这正是不同发育阶段的

动物化石均能保存的原因。生物体死亡后沉积在表层沉积物中, 含磷水体沉积磷块岩的同时将生物迅速磷酸盐化, 很多软躯体动物尚未彻底降解就被矿化而得以保存。磷酸盐化的生物和沉积的磷块岩组成了磷质硬底, 之后在波浪和风暴浪的作用下打碎, 并在盆地内短距离搬运, 搬运过程

中往返波浪的反复改造导致磷质碎屑尺寸越来越小,壳体破损程度也出现了较大的离散度。随着沉积物的加积,化石逐渐埋藏到沉积物中,经受孔隙水中磷酸盐的次生沉积,在已有的结构上形成多期次的次生成岩结构。最终沉积的磷质碎屑被方解石为主的碳酸盐矿物胶结,形成了含磷碎屑灰岩。而化石和围岩中检测到的有机碳物质可能有两个来源,一种是生物体腐烂降解过程中残留的有机质经受成岩作用干酪根化保存下来的有机质,另一种来源是后期从其他层位通过岩石裂隙、孔隙等通道运移到该层位的比如沥青等有机质,类似的情况在陕南宁强宽川铺组表现的更为典型,沥青质含量高到一定程度后形成了臭灰岩。这种情况下,有机质并不来源于生物群本身,而可能来自其他地质年代,宽川铺组灰岩并非其源岩而只是其储库。

5 管状化石显微结构和生物学特征

宽川铺生物群中的微体管状化石丰富,它们多呈一端粗而另一端细的锥管状(图 5-7),以直管螺类的 *Conotheca subcurvata* 及阿纳巴管类的 *Anabarites trisulcatus* 等为主,其中前者丰度更高。虽然宽川铺生物群中有似软舌螺 *Hyolithellus*,但它为等直径的圆管,与本文所研究的具有生成角的锥管状化石不同。本文研究的管状化石主要为 *Conotheca subcurvata*,其壳体表面无装饰(内核标本居多)或发育有程度不等的横纹和纵纹(图 7-D),X 射线荧光光谱和拉曼光谱分析表明,管体被次生磷酸盐化,组成矿物为磷灰石,此外有一定含量的有机碳物质赋存在管壁上(图 3)。这类管状化石是寒武纪早期矿化后生动物中十分常见的化石类型,单纯从个体丰度看,在宽川铺生物群西乡组合中占主导地位,是优势种(图 1, 4)。整体上看,这类管状化石形态结构简单,缺少生物软组织信息,用于系统分类鉴别的特征较少,再加上受埋藏过程和成岩作用影响,壳壁的原始结构往往发生次生变化。本研究旨在聚焦埋藏过程对管状化石管壁结构的影响,识别和区分化石的原生结构与埋藏假象,为恢复这类化石的生物学特征提供新证据。

5.1 管壁矿化程度

埃迪卡拉纪末期至寒武纪早期(~550–520 Ma)是后生动物骨骼多样化迅速发展的时期(Wood and Zhuravlev, 2012)。最早的动物矿化记录出现在埃迪卡拉纪末期,例如 *Cloudina*、*Sinotubulites*、*Namacalathus* 等被认为是最早的动物矿化骨骼化石(Schiffbauer *et al.*, 2016; Cai *et al.*, 2015; Zhuravlev *et al.*, 2012)。进入寒武纪后由于捕食者出现带来的生存压力,拥有矿化外骨骼的后生动物发生了适应性辐射,在生态系统中占据越来越多的生态位。

宽川铺生物群中的管状化石属于动物矿化的骨骼化石,这一点并无争议,但笔者在部分标本中发现管壁存在变形现象,这种变形并不是脆性断裂,而是软变形或塑性变形(图 5-B, 7-C, 7-D, 7-H)。这种变形无规律、随机出现,表明变形是外部压力作用于管壁造成的而非生物自身调控,据此笔者认为这类生物分泌的外骨骼尽管是矿化的,但具有一定的韧性,很可能类似现生腕足动物舌形贝的外壳,虽然其主要成分是碳酸钙(经成岩作用现为磷酸钙),但同时具有部分有机质(Steiner *et al.*, 1999),因此在外力的作用下,外壳往往不会发生典型的脆性断裂,而是发生显著的塑性变形,这种塑性变形通常发生在壳体次生磷酸盐交代之前。

5.2 壳壁显微结构

由于成岩作用的影响,绝大多数管状化石标本的壳体看似由多层管壁构成(图 5),横切面上多层管壁往往呈近似同心环状或偏心环状(图 A, B),单层管壁厚度在 2–10 μm ,但笔者注意到一个十分有趣的形象——多层管壁之间并非都是相互独立的分离状态,部分管壁之间发生了明显重叠甚至愈合在一起,导致管壁在局部表现为分层现象,即由一层厚管壁分裂为两层甚至多层薄的管壁,在切面上呈分叉状(图 5-A–A₂, 5-B–5-B₂)。观察管壁厚度可以发现,单层管壁厚度较为稳定,在不同区域也不会发生太大的变化(图 5-C₁, 5-C₂),但两层管壁愈合或重叠部分的厚度基本上是单层管壁厚度的两倍(图 5-C₃, 5-C₄),这种现象表明发生局部融合的两层或多层管壁可能与生物体原生结

构相关(原壳体被磷酸盐交代),而非后期成岩作用形成的内衬伪像,因为内衬伪像结构总是次生沉积在已有的结构模板上,每层内衬结构都严格贴合在一起,呈同心玛瑙纹状(图 2-B₁),不会产生局部或者整体分离的现象(图 5-A-5-C)。尽管多

层管壁可能为生物学信息,但有一个疑问是,管状化石多层管壁的分层状态是原始壳壁特征还是埋藏过程中被改造的结果?笔者推测有两种可能:(1)原始管壁是由多个亚层紧密贴合组成单一厚管壁,后期埋藏过程中单个亚层之间发生完全或

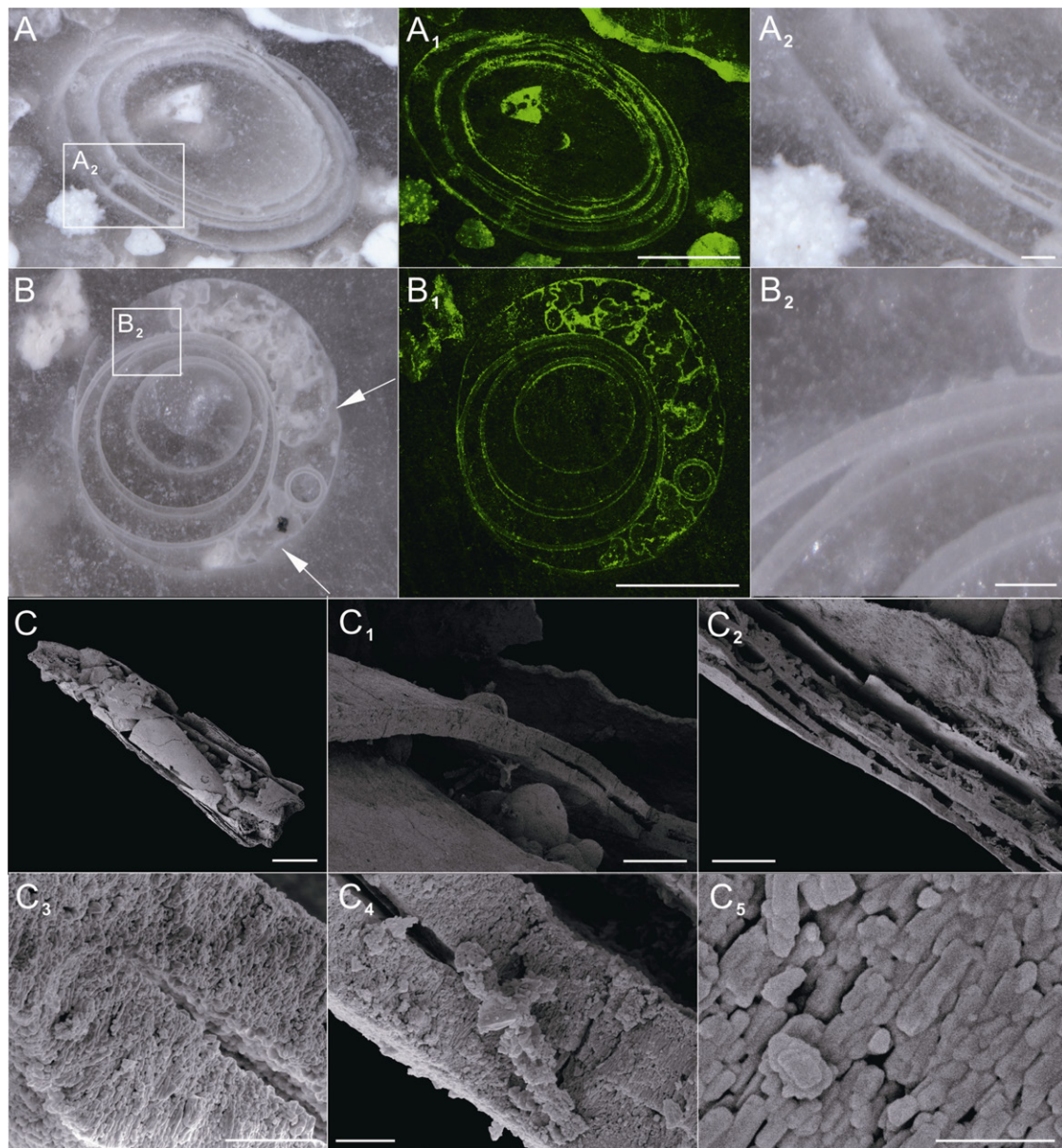


图 5 陕西西乡寒武系宽川铺组管状化石壳壁显微结构

Fig. 5 Microstructures of tubular fossils from Cambrian Kuanchuanpu Formation, Xixiang, Shaanxi

A, B. 管状化石体视显微镜成像; **A₁, B₁.** A、B 的激光共聚焦显微镜成像; **A₂, B₂.** A、B 的局部放大, 显示多层管壁特征。**C.** 立体标本的扫描电子显微镜成像; **C₁-C₅.** 管壁不同区域局部放大, 显示管壁显微结构细节, 其中 **C₃** 是 **C₁** 方框所示区域的局部放大, **C₄** 是 **C₂** 中方框所示区域的局部放大, **C₅** 是 **C₄** 中方框所示区域的局部放大。**B.** 箭头指示管壁塑性变形。比例尺: **A₁, B₁, C** 为 500 μm, **C₁, A₂-C₂** 为 50 μm, **C₃, C₄** 为 5 μm, **C₅** 为 2 μm。
A, B. Stereomicroscopic images; **A₁, B₁.** CLSM images of A and B, respectively; **A₂, B₂.** Close-up views of A and B, respectively, showing multilayered tube walls. **C.** SEM image; **C₁-C₅,** close-up views of C, showing microstructures of the tube wall. **C₃-C₅.** Close-up views of the framed areas in **C₁, C₂** and **C₄,** respectively. Arrows in B indicate soft deformation of tube wall. Scar bars: **A₁, B₁, C**=500 μm; **C₁, A₂-C₂**=50 μm; **C₃, C₄**=5 μm; **C₅**=2 μm.

局部脱离,形成多层分离管壁嵌套的假象。(2)管壁原始结构就是多层的,每层之间有一定间距且由有机质层充填,起到粘合矿化管壁的作用,埋藏过程中有机质降解殆尽后多层管壁相互脱离,部分管壁在后期发生局部贴合而被磷酸盐胶结在一起保存,造成分层的假象。尽管尚无证据排除以上任何一种可能,但从双壳和腕足动物外壳保存的常见情况看,第二种情况的可能性更大。现生双壳和腕足动物的贝壳的显微结构均是多层式结构,即单一的厚层贝壳由多个亚层组成,例如双壳纲典型的贝壳结构由三个亚层组成,由外向内依次为角质层、棱柱层以及珍珠层(陈道海、霍颖娴, 2015)。但在保存的化石标本中,双壳类贝壳的多层结构要么被次生交代过程破坏,最后只呈现出一层较厚的显微结构,要么在特异埋藏条件下三层显微结构仍然保存完好,但亚层之间不会发生显著的相互脱离。因此宽川铺生物群中的锥管状化石显示的多层管壁的相互分离的特征反映了管壁原始显微结构更大概率上属于上文中推测的第二种情况。

单层管壁的截面无论是通过光学显微镜还是扫描电镜观察,显微结构相对均一(图 5),扫描电镜高倍放大的图像上可见长柱状微米级别的磷灰石自形晶彼此平行并垂直于管壁曲面排列(图 5-C₅),这是磷酸盐化交代的典型特征(Xiao *et al.*, 1999),表明保存的管壁本身是次生磷酸盐化的结果,不过未见后期内衬等增生伪像结构(图 5-C₁-5-C₅),这进一步佐证了多层管壁的结构是生物学结构而非成岩作用伪像的判断,但管壁的原始矿物成分究竟是碳酸钙还是磷酸钙则难以判断。壳壁表面从扫描电镜图像中可以看出,滋生了大量丝状体的细菌(图 5-C₂),多层管壁之间往往充填了大量非生物成因的磷酸盐颗粒(图 5-C₁)。

5.3 管体嵌套结构

宽川铺生物群中管状化石的内部结构十分多样(王琪等, 2017),从横截面的拓扑结构看,可分为单一同心或偏心环嵌套(即所有管体均围绕一

个中心组成一套同心或偏心环,如图 6-A, 6-B)和多个同心或者偏心环嵌套(即不同的管体围绕多个中心组成多个尺寸显著不同的同心或偏心环,发生多级嵌套,如图 6-C-6-E)。单一同心或偏心环嵌套的管体结构相对简单,管体内部大多填充了非生物学成因的磷灰石颗粒,其他空间则为方解石胶结物充填(图 6-B, 6-F, 6-G),少数内部无任何磷灰石质碎屑,内部空间全部由方解石胶结物充填(图 6-A)。多个同心或偏心环嵌套的标本在截面上呈现的复杂结构往往无规律可循,为了描述方便,笔者将多级嵌套的管体由外至内称为第一级管体、第二级管体、第三级管体和第四级管体,以此类推。在截面素描图上分别对应红色、蓝色、橙色和绿色等四种颜色(图 6-A₁-6-J₁)。从图 6 展示的几种标本可以看出,一级管体直径最大,其内部可以嵌套单个或多个直径明显更小的二级管体,例如,图 6-B 一级管体内只嵌套了一个多层状的二级管体,而图 6-C 的一级管体内则嵌套了三个直径类似的二级管体,而较大的二级管体中又嵌套了一个更小的三级管体(图 6-C₁)。图 6-D 中一级管体内嵌套了四个直径相异的二级管体,其中三个二级管体直径类似,而第四个直径较大,其内部则嵌套了一个三级管体,该三级管体直径与另外三个二级管体直径相仿(图 6-D₁)。图 6-E 一级管体内有两个直径差异巨大的两个二级管体,而较大的二级管体中嵌套了三个尺寸有明显差异的三级管体,其中直径最大的三级管体内嵌套了一个四级管体,但该四级管体直径比较小的二级管体更大(图 6-E₁)。实际上,横切面上观察到的嵌套结构的多样性远远不只如此,并且无规律可循,这种无规律特性一定程度上与横切面随机截取的位置有关,在纵切面观察的结果也同样支持了这一论断。如图 6-F-6-J 显示了多个标本内部嵌套特征的纵切面,不难发现如果横切面在同一个标本管体上截取的位置不同则会出现完全不一样的嵌套结构,因此横截面上不同层级管体直径的相对大小并不反映管体之间真正的相对尺寸,而与第二至第四级管体在一级管体内部空间上相对位置和横截面位置有关。

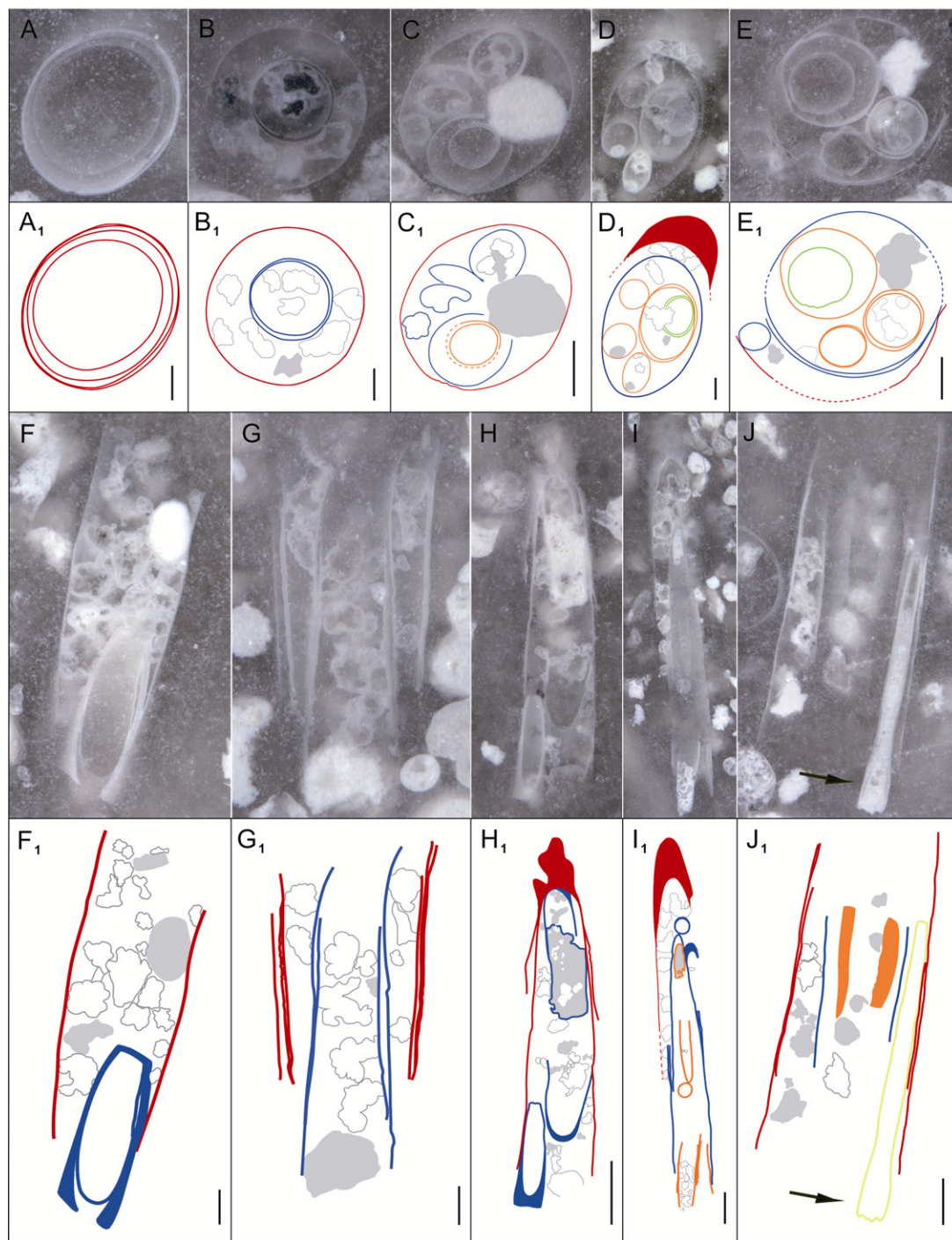


图6 宽川铺生物群管状化石嵌套模式

Fig. 6 Examples of nested structure of tubular fossils in Kuanchuanpu biota and their sketch

A-J. 为管状化石体视显微镜成像; A₁-J₁. 为管状化石 A-J 的轮廓素描图。单个个体中相同颜色线条表示同一管壁, 彩色填充代表其为该管状化石向抛光面下延伸的管壁, 虚线为缺失的、未保存下来的管壁部分, 灰色表示后期充填的颗粒。J、J₁ 中的箭头指示管状化石中嵌套的一枚 *Protohertzina* 标本。比例尺 A-G 为 200 μm, H-J 为 500 μm。

A-J. Stereomicroscopic images of tubular fossils. A₁-J₁. Sketch graphs for the tubular fossils of A-J. In each sketch, the same color indicates the same layer tube wall. The colorful shadows indicate tube wall underneath the polished surface while the dark ones indicate diagenetic infilling materials. The arrows in J and J₁ indicate a specimen of *Protohertzina* inside a tubular fossil. Scale bars: A-G=200 μm, H-J=500 μm

锥管状壳体的嵌套现象最早见于埃迪卡拉纪末期的 *Cloudina* 中, *Cloudina* 管壁是由一系列锥状体堆叠组成, 部分标本在母代漏斗状的管壁内部发育有二歧分支的子代壳体(Hua *et al.*, 2005), 这一系列特征都与现代龙介虫相似(Yang *et al.*, 2019), 因此这种嵌套方式被解释为无性生殖的结果(Germs, 1972; Hua *et al.*, 2005)。Han 等(2017)报道了来自陕西宁强石钟沟剖面宽川铺组的一种具有管体嵌套结构的管状化石 *Feiyanella manica*, 其初级壳体内部包含两个由多层管壁嵌套构成的次级壳体, 而次级壳体内部也同样包含两个由多层管壁嵌套构成的第三级壳体。从切面形态看, 本文中展示的多级嵌套结构与 *Feiyanella manica* 有一定的相似性。*Feiyanella manica* 多级嵌套管体的结构被解释为无性生殖结构(Han *et al.*, 2017), 那本文中展示的这些管状化石标本中多级嵌套的结构是否也是无性生殖的特征呢? 为此笔者结合切面和对立体标本的扫描电镜观察, 发现它们和埃迪卡拉纪克劳德管类无性生殖结构在三维空间上具有本质的区别。如图 7 中展示的三维立体标本可以发现, 二级管体在一级管体内部的空间分布和相对尺寸不仅缺乏规律, 而且出现了同向嵌套和反向嵌套的两种类型。同向嵌套如图 7-A、7-B 所示, 二级管体的指向(管体定向定义为在管体长轴上从较细一端指向较粗一端的方向)与一级管体指向一致, 而反向嵌套如图 7-C-7-F 所示, 二级管体的指向与一级管体恰恰相反。还有一些标本一级管体内同时存在同向和反向嵌套的二级管体(7-G, 7-H)。

这些管状化石从较细端向较粗端的指向实际上被公认为是化石个体生长的极性, 这与推测中的软体组织在个体发育过程中不断生长需要更大的空间有关。因此从生殖和个体生长的角度看, 多级管体之间需要符合两个特征, 首先一级管体内的次级管体的指向应该是与一级管体同向。其次, 二级管体应该是一级管体发生二歧式或多歧分枝而产生, 因此多个二级管体必须在某一个位置上与一级管体联通, 即存在一个分枝点。同理, 三级和四级管体也应该具有类似的分枝点, 并在分枝点与上一级管体联通在一起。但不同切面和

三维立体标本中观察到的结构与之相左, 所有嵌套的管体在三维空间上相互独立, 并不联通。逆向嵌套且没有任何分枝现象的特征表明宽川铺生物群中的锥管状化石的多级嵌套管体并非生物学特征, 更非无性生殖的结构, 而更可能是不同生长阶段尺寸相异的个体死亡后管体腐烂成中空状, 在埋藏过程中经受波浪反复搬运、改造发生了随机的相互叠套, 形成了无规律可循的多级嵌套现象, 且产生了非生物学成因的反向嵌套。

6 结 论

微体锥管状化石是寒武纪早期宽川铺生物群中的优势类群, 化石个体丰度极高, 但因为保存的结构简单且缺乏生物软组织信息而使得分类位置不明。为理解宽川铺生物群的埋藏过程, 并重建这类管状化石的生物学特征, 本文联用多种显微结构成像和显微谱学分析等技术, 刻画了寒武系底部宽川铺组磷质生物碎屑灰岩中管状化石显微结构和原位元素、矿物组成, 并在手标本尺度上分析了管状化石沉积特征, 在此基础上讨论了宽川铺生物群西乡组合的沉积过程, 讨论了管状化石管壁显微结构和多级管体嵌套的特征, 取得了几点认识: (1)宽川铺生物群管状化石是次生磷酸盐化, 原始矿物成分未知, 保存的管体组成矿物为磷灰石, 围岩为方解石。(2)围岩和管体中有大量经受了成岩作用形成的有机质(干酪根), 但尚无确切证据追溯这些有机质来源。(3)管状化石在岩石中无分选, 各种大小不同的管体夹杂富集在一起, 表明化石未经过长距离搬运。管状化石指向在平行、斜交和垂直层面这三个方向上无明显偏好, 但统计数据可以在平行层面上识别出波浪往复运动的方向, 表明宽川铺生物群是在浅水盆地内被波浪等水流在小尺度范围内反复搬运、改造、富集再沉积的结果。(4)管状化石管体有多层结构, 埋藏过程中出现的塑性形变表明少数管体原始成分除矿物外, 有机质含量可能比较高。(5)管体内部多级嵌套的结构与埃迪卡拉纪克劳德管类的分枝结构具有明显差异, 而与同时代的管状化石 *Feiyanella* 的多级嵌套管体结构相似。但它

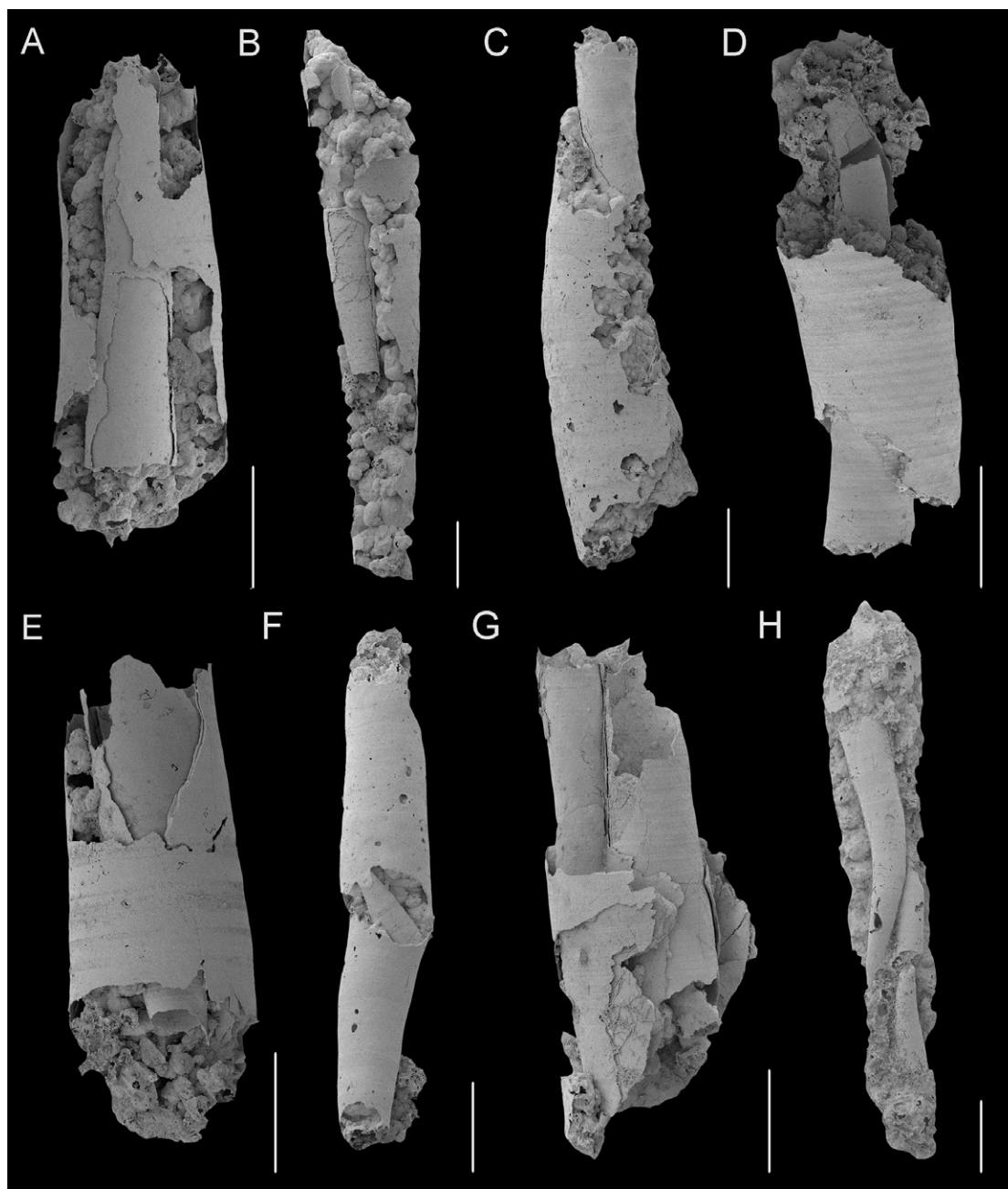


图 7 陕西西乡寒武系宽川铺组管状化石多级嵌套现象

Fig. 7 Scanning electron microscopic images of tubular fossils from Cambrian Kuanchuanpu Formation in Xixiang, Shaanxi

A、B. 同向嵌套的管状化石; C–F. 逆向嵌套的管状化石; G、H. 同向、逆向嵌套现象共存的管状化石。比例尺为 500 μm。

A, B. multiple tubular fossils with the same long-axis direction in each specimen; C–F. multiple tubular fossils with the opposite long-axis direction in each specimen; G, H. multiple tubular fossils with the same and opposite long-axis directions in each specimen. Scale bars=500 μm.

们无规律的嵌套组合、逆向嵌套与同向嵌套共存、嵌套的次级管体与初级管体不联通等特征表明嵌套结构与无性生殖无关,而是化石腐烂成中空后在沉积过程中被水流反复改造产生的随机嵌套现象。

致谢 项目组成员孙常俊和吴兆年协助野外化石采样和室内化石预处理,中国科学院南京地质古生物研究所实验技术中心方艳高级工程师的帮助扫描电镜成像和激光共聚焦成像,审稿专家提出宝贵建议,在此一并致谢!

参考文献 (References)

- 陈均远, 2004. 动物世界的黎明. 南京: 江苏科学技术出版社. 1-134.
- 丁莲芳, 张录易, 李勇, 董军社, 1992. 扬子地台北缘晚震旦世-早寒武世早期生物群研究. 北京: 科学技术文献出版社. 64-75.
- 何廷贵, 1987. 扬子地台区早寒武世锥石动物及其早期演化. 成都地质学院学报, 14: 7-20.
- 钱逸, 1977. 华中西南区早寒武世梅树村阶的软舌螺纲及其他化石. 古生物学报, 16: 225-227.
- 王琪, 刘云焕, 邵铁全, 张虎, 张亚楠, 唐汉华, 姜开拓, 王朝景, 庞国涛, 秦嘉琛, 2017. 陕南寒武纪梅树村期西乡生物群中的管状化石研究. 微体古生物学报, 34: 49-60.
- 王欣, 华洪, 李朋, 韩伟, 2010. 陕南早寒武世宽川铺生物群沉积环境及埋藏机制研究. 古生物学报, 49: 125-132.
- 张喜光, 陈雷, Witucki M K, 2009. Örsten 型特异保存化石研究概述. 古生物学报, 48: 428-436.
- 朱茂炎, 钱逸, 蒋志文, 何廷贵, 1996. 小壳化石保存, 壳壁成分和显微构造初探. 微体古生物学报, 13: 241-254.
- Bengtson S, Conway M S, Cooper B J, Jell P A, Runnegar B N, 1990. Early Cambrian Fossils from South Australia. Brisbane: Association of Australasian Palaeontologists, 9: 1-364.
- Bengtson S, Yue Zhao, 1997. Fossilized Metazoan Embryos from the Earliest Cambrian. Science, 277: 1645-1648.
- Butterfield N J, 2003. Exceptional Fossil Preservation and the Cambrian Explosion. Integrative and Comparative Biology, 43: 166-177.
- Cai Yao-ping, Xiao Shu-hai, Hua Hong, Yuan Xun-lai, 2015. New material of the biomineralizing tubular fossil *Sinotubulites* from the late Ediacaran Dengying Formation, South China. Precambrian Research, 261: 12-24.
- Chen Jun-yuan, 2004. The dawn of animal world. Nanjing: Phoenix Science Press. 1-134 (in Chinese).
- Cunningham J A, Thomas C-W, Bengtson S, Kearns S L, Xiao S, Marone F, Stamparoni M, Donoghue P C J, 2012. Distinguishing Geology from biology in the Ediacaran Doushantuo biota relaxes constraints on the timing of the origin of bilaterians. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 279: 2369-2376.
- Cunningham J A, Vargas K, Yin Zong-jun, Bengtson S, Donoghue P C J, 2017. The Weng'an biota (Doushantuo Formation): an Ediacaran window on soft-bodied and multicellular microorganisms. Journal of the Geological Society, 174: 793-802.
- Ding Lian-fang, Zhang Lu-yi, Li Yong, Dong Jun-she, 1992. The study of Late Sinian-Early Cambrian biota from the Northern Margin of Yangtze Platform. Beijing: Scientific and Technical Documents Publishing House. 64-75 (in Chinese).
- Dong Xi-ping, Cunningham J A, Bengtson S, Thomas C W, Liu Jian-bo, Stamparoni M, Donoghue P C J, 2013. Embryos, polyps and medusae of the Early Cambrian scyphozoan *Olivoooides*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280: 20130071.
- Dong Xi-ping, Donoghue P C J, Cheng Hong, Liu Jian-bo, 2004. Fossil embryos from the Middle and Late Cambrian period of Hunan, south China. Nature, 427: 237-240.
- Dong Xi-ping, Vargas K, Cunningham J A, Zhang Hua-qiao, Liu Teng, Chen Fang, Liu Jian-bo, Bengtson S, Donoghue P C J, 2016. Developmental biology of the early Cambrian cnidarian *Olivoooides*. Palaeontology, 59: 387-407.
- Donoghue P C J, Bengtson S, Dong Xi-ping, Gostling N J, Hultgren T, Cunningham J A, Yin Chong-yu, Yue Zhao, Peng Fan, Stamparoni M, 2006. Synchrotron X-ray tomographic microscopy of fossil embryos. Nature, 442: 680-683.
- Duan Bai-chuan, Dong Xi-ping, Porras L, Vargas K, Cunningham J A, Donoghue P C J, 2017. The early Cambrian fossil embryo *Pseudoooides* is a direct-developing cnidarian, not an early ecdysozoan. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 284: 20172188.
- Germis J G B, 1972. New shelly fossils from the Nama Group, South West Africa. American Journal of Science, 272: 752-761.
- Giribet G, Edgecombe G D, 2017. Current understanding of Ecdysozoa and its internal phylogenetic relationships. Integrative & Comparative Biology, 57: 455-466.
- Han Jian, Cai Yao-ping, Schiffbauer J D, Hua Hong, Wang Xing, Yang Xiao-guang, Uesugi K, Komiya T, Sun Jie, 2017. A *Cloudina*-like fossil with evidence of asexual reproduction from the lowest Cambrian, South China. Geological Magazine, 154: 1294-1305.
- Han Jian, Kubota S, Li Guo-xiang, Ou Qiang, Wang Xing, Yao Xiao-yong, Shu Degan, Li Yong, Uesugi K, Hoshino M, Sasaki O, Kano H, Komiya T, 2016. Divergent evolution of medusozoan symmetric patterns: evidence from the microanatomy of Cambrian tetramerous cubozoans from South China, Gondwana Research, 31: 150-163.
- Han Jian, Morris S C, Ou Qiang, Shu De-gan, Huang Hai, 2017. Meiofaunal deuterostomes from the basal Cambrian of Shaanxi (China). Nature, 542: 228-231.
- He Ting-gui, 1987. Early Cambrian Conuladiids from Yangze Platform and their early evolution. Journal of Chengdu College of Geology, 14: 7-20 (in Chinese with English abstract).
- Hua Hong, Chen Zhe, Yuan Xun-lai, Zhang Lu-yi, Xiao Shu-hai, 2005. Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal *Cloudina*. Geology, 33: 277-80.
- Kensuke N, Yoshiki C, 2001. Control of Crystal Nucleation and Growth of Calcium Carbonate by Synthetic Substrates. Chemistry of Materials, 13: 3245-3259.
- Kobayashi I, 2008. Scanning electron microscopic structure of the prismatic layer in the Bivalvia. Frontiers of Materials Science in China, 2: 246-252.
- Liu Yun-huan, Xiao Shu-hai, Shao Tie-quan, Broce J, Zhang Hua-qiao, 2014. The oldest known priapulid-like scalidophoran animal and its implications for the early evolution of cycloneurians and ecdysozoans. Evolution & Development, 16: 155-165.
- Qian Yi, 1977. Hyolitha and some Problematica from the Lower Cambrian Meishucun Stage in Central and S.W. China. Acta Palaeontologica Sinica, 16: 225-227 (in Chinese with English

- abstract).
- Qian Yi, Bengtson S, 1989. Palaeontology and biostratigraphy of the Early Cambrian Meishucunian Stage in Yunnan Province, South China. *Fossils and Strata*, 24: 1–156.
- Sawaki Y, Nishizawa M, Suo T, Komiya T, Hirata T, Takahata N, Sano Y, Han Jian, Kon Y, Maruyama S, 2008. Internal structures and U-Pb ages of zircons from a tuff layer in the Meishucunian Formation, Yunnan Province, South China. *Gondwana Research*, 14: 148–158.
- Schiffbauer J D, Huntley J W, O'Neil G R, Darroch S A F, Laflamme M, Cai Yao-ping, 2016. The latest Ediacaran Wormworld fauna: setting the ecological stage for the Cambrian Explosion. *GSA Today*, 26: 4–11.
- Shackley M S, 2011. X-Ray Fluorescence Spectrometry (XRF) in Geoarchaeology. New York: Springer, 7–16.
- Shao Tie-quan, Tang Han-hua, Liu Yun-huan, Waloszek D, Maas A, Zhang Hua-qiao, 2018. Diversity of cnidarians and cycloneurals in the Fortunian (early Cambrian) Kuanchuanpu Formation at Zhangjiagou, South China. *Journal of Paleontology*, 92: 115–129.
- Steiner M, Li Guo-xiang, Hu Shi-xue, 2010. Soft tissue preservation in small shelly faunas. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, 42: 359.
- Steiner M, Li Guo-xiang, Qian Yi, Zhu Mao-yan, 2004a. Lower Cambrian Small Shelly Fossils of northern Sichuan and southern Shaanxi (China), and their biostratigraphic importance. *Geobios*, 37: 259–275.
- Steiner M, Li Guo-xiang, Qian Yi, Zhu Mao-yan, Erdtmann B D, 2007. Neoproterozoic to Early Cambrian small shelly fossil assemblages and a revised biostratigraphic correlation of the Yangtze Platform (China). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254: 67–99.
- Steiner M, Qian Yi, Li Guo-xiang, Hagadorn J W, Zhu Mao-yan, 2014. The developmental cycles of early Cambrian Olivoidae fam. nov. (?Cycloneuralia) from the Yangtze Platform (China). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 398: 97–124.
- Steiner M, Zhu Mao-yan, Li Guo-xiang, Qian Yi, Erdtmann B D, 2004b. New Early Cambrian bilaterian embryos and larvae from China. *Geology*, 32: 833.
- Sun Wei-chen, Yin Zong-jun, Cunningham J A, Liu Peng-ju, Zhu Mao-yan, Donoghue P C J, 2020. Nucleus preservation in early Ediacaran Weng'an embryo-like fossils, experimental taphonomy of nuclei and implications for reading the eukaryote fossil record. *Interface Focus*, 10: 20200015.
- Wang Deng, Vannier J, Schumann I, Wang Xing, Yang Xiao-Guang, Komiya T, Uesugi K, Han Jian, 2019. Origin of ecdysis: fossil evidence from 535-million-year-old scalidophoran worms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286: 20190791.
- Wang Qi, Liu Yun-huan, Shao Tie-quan, Zhang Hu, Zhang Ya-nan, Tang Han-hua, Jiang Kai-tuo, Wang Zhao-jing, Pang Guo-tao, Qin Jia-chen, 2017. Research on the tubular fossils of the Early Cambrian Xixiang Biota in Southern Shaanxi Province, NW China. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 34: 49–60 (in Chinese with English abstract).
- Wang Xin, Hua Hong, Li Peng, Han Wei, 2010. Depositional environment and biostratigraphic model of the Early Cambrian Kuanchuanpu Biota from Southern China. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 49: 125–132 (in Chinese with English abstract).
- Wood R, Zhuravlev A Y, 2012. Escalation and ecological selectivity of mineralogy in the Cambrian Radiation of skeletons. *Earth-Science Reviews*, 115: 249–261.
- Xiao Shu-hai, Knoll A H, 1999. Fossil preservation in the Neoproterozoic Doushantuo phosphorite Lagerstätte, South China. *Lethaia*, 32: 119–240.
- Xiao S, Muscente A D, Chen Lei, Zhou Chuan-ming, Schiffbauer J D, Wood A D, Polys N F, Yuan Xun-lai, 2014. The Weng'an biota and the Ediacaran radiation of multicellular eukaryotes, *National Science Review*, 1: 498–520.
- Yang Xiao-guang, Han Jian, Wang Xing, Schiffbauer J D, Uesugi K, Sasaki O, Komiya T, 2017. Euendoliths versus ambient inclusion trails from Early Cambrian Kuanchuanpu Formation, South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 476: 147–157.
- Yin Zong-jun, Zhao Duo-duo, Pan Bing, Zhao Fang-chen, Zeng Han, Li Guo-xiang, Bottjer D J, Zhu Mao-yan, 2018. Early Cambrian animal diapause embryos revealed by X-ray tomography. *Geology*, 46(5): 387–390.
- Yue Zhao, Bengtson S, 1999. Embryonic and post-embryonic development of the Early Cambrian cnidarian Olivoides. *Lethaia*, 32: 181–195.
- Zhang Hua-qiao, Xiao Shu-hai, Liu Yun-huan, Yuan Xun-lai, Wan Bin, Muscente A D, Shao Tie-quan, Gong Hao, Cao Guo-hua, 2015. Armored kinorhynch-like scalidophoran animals from the early Cambrian. *Scientific Reports*, 5: 16521.
- Zhang Xi-guang, Chen Lei, Witucki M K, 2009. Studies on Orsten-type fossil Lagerstätte. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 48: 428–436 (in Chinese with English abstract).
- Zhu Mao-yan, Qian Yi, Jiang Zhi-wen, He Ting-gui, 1996. A preliminary study on the preservation, shell composition and microstructures of Cambrian Small Shelly Fossils. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 13: 241–254 (in Chinese with English summary).
- Zhuravlev A Y, Liñán E, Vintaned J A G, Debrenne F, Fedorov A B, 2012. New finds of skeletal fossils in the terminal Neoproterozoic of the Siberian Platform and Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*, 57: 205–24.

(责任客座主编: 赵方臣)