中国湖南中、晚寒武世的奥斯坦型保存化石： 三维保存的软躯体节肢动物化石

董熙平 Philip C. J. Donoghue 刘政 刘洁 彭凡

(北京大学地质学系, 北京 100871; 中国科学院南京地质古生物所现代古生物学和地层学开放研究实验室, 南京 210008;
Department of Earth Sciences, University of Bristol, Bristol BS8 1RJ, UK. E-mail: dongxp@pku.edu.cn)

摘要 在湖南西部中、晚寒武世地层发现了三维保存的精美的软躯体动物化石, 即典型的奥斯坦型保存化石(fossils of Orsten-type preservation). 描述了 *Hesslandona* sp.(节肢动物门甲壳纲 Phosphatocopida 目) 和 *Skara* sp.(节肢动物门甲壳纲 Skaracarida 目). 简要介绍了奥斯坦型保存化石的科学研究意义, 并展望了今后的工作.

关键词 奥斯坦型保存化石(fossils of Orsten-type preservation) 湖南 中、晚寒武世 Phosphatocopids Skaracarids 节肢动物门 甲壳纲

典型的奥斯坦型保存的(Orsten-type preservation)化石是寒武纪牙形石之父Klaus J. Müller^[1,2]于1975年在瑞典南部上寒武统发现的.“Orsten”的名称来源于(石灰岩)结核, 在这种结核中埋藏着异乎寻常的三维保存的动物软躯体化石. 在这些化石被首次发现的地区, 这种结核的名称是“orne sten”, 意思是pig stone, 即古人给猪治病的石头^[3]. 包括牙形石和小壳化石的各种各样的微体化石都能从这些结核中处理出来^[3]. 然而, 现在著名的化石却是多种多样的微小的(小于2 mm)三维保存的次生磷酸盐化的动物软躯体化石, 这是先由Müller领导, 后来由Dieter Walossek领导的研究小组坚持不懈努力的成果. 自从这类化石被首次发现近30年以来, 在世界各地类似的沉积物中已经发现有同样保存类型化石的国家有波兰^[4]、俄罗斯^[5]、澳大利亚^[6]、加拿大^[7]、英国^[8]和巴西^[9], 时代分布从早寒武世至早白垩世^[3]. 因而, “Orsten”这个术语是用来描述一种独特的化石保存类型, 这种化石保存类型甚至可以与帽天山页岩、布尔吉斯页岩以及热河生物群等化石库(Lagerstätten)相媲美, 给我们洞察早已绝灭的生物提供了无以伦比的生物学信息. 因为“Orsten”一词的来源和它的含义已众所周知, 我们认为“Orsten”的中译名应该音译, 即“奥斯坦”, 是这种化石保存类型的简称. 尽管化石胚胎曾被归属于奥斯坦型保存(例如文献[10]), 但是有人争论说胚胎的石化过程是依从不同的磷酸盐化模式^[11]. 这是因为正如布尔吉斯页岩型保存一样, 奥斯坦型保存是依据表皮层的存在, 因而奥斯坦型和布

尔吉斯页岩型沉积是以表皮层已形成的节肢动物为主^[11]. 因此, Xiao等人^[12]描述的化石胚胎类型应当不属于奥斯坦. 董熙平于2002年在湖南发现了以Phosphatocopids和Skaracarids为代表的典型的奥斯坦化石. 本文描述了*Hesslandona* sp.(节肢动物门甲壳纲Phosphatocopida目)^[13]和*Skara* sp.(节肢动物门甲壳纲Skaracarida目)^[14], 简要阐述奥斯坦化石材料研究的科学意义, 并展望了今后的工作.

1 材料和方法

本文典型的奥斯坦化石产自湘西永顺县王村剖面上寒武统. 其他奥斯坦材料发现于湘西永顺县王村剖面的中寒武统, 桃源县瓦尔岗剖面 and 花垣县排碧剖面的中寒武统和上寒武统(图1). 这些化石均是处理牙形石的副产品, 产奥斯坦化石的岩性是深灰色中层至中厚层泥晶灰岩, 含有机质和星散状黄铁矿, 可见潜穴和生物扰动构造. 由于差异压实作用, 泥晶灰岩常常呈结核状或肠状分布. 泥晶灰岩还产有化石胚胎^[15]、三叶虫、腕足类、小壳化石、海绵骨针和放射虫等. 实验室采用常规酸解技术, 工业冰醋酸的浓度为10%, 用容积为10000 cm³的塑料桶. 换酸和过筛周期为10至15天. (泥晶灰岩)样品(包括副样)完全溶解需要3至4个周期. 在处理过程中, 根据实验室的温度(冬天20左右, 7月和8月35左右)调解反应时间和pH值. 全部的样品均采用Müller^[12]1985年推荐的装有两层筛子的塑料桶处理. 全部残渣由实验员在双目显微镜下手工挑选. 奥斯坦化

图 1 中国湘西产奥斯坦的剖面位置(右)及王村剖面地层柱状略图(左)

箭头表示本文图示的标本的产出层位, 距花桥组底界之上 506 m. Sh 表示上覆地层沈家湾组; Ao 表示下伏地层敖溪组

石材料均由董熙平从实验室挑出的各种化石中辨认和挑选出来的. 本文的奥斯坦化石的图影由北京石油勘探开发研究院实验中心环境扫描电子显微镜 (ESEM) 摄制 (型号: LEO 435 VP, 英国制造).

2 系统描述

图示的标本保存在北京大学地质博物馆, 标本登记号: GMPKU2201-GMPKU2202.

节肢动物门 Arthropoda

甲壳纲 Crustacea, Brönnich, 1772

Phosphatocopina

Hesslandona Müller, 1964, emended Mass,
Waloszek and Müller, 2003

模式种 *Hesslandona necopina* Müller, 1964

Hesslandona sp.

(图 2; 图 3 (a), (b))

整体: 腹面观, 软躯体完全包裹在硬壳内. 软躯体至少分为 7 节, 其中前 6 节的背部和硬壳紧密相连. 6 对附肢完全发育, 第 7 对附肢缺失. 从第 1 颚后肢 (第 1 小颚) 开始为软躯体的躯干 (trunk) 部分. 一般认为, 和硬壳紧密相连的前 6 节 (至少为 6 节) 为软躯体

的头胸部. 软躯体的纵轴和硬壳的纵轴一致, 其最宽位置在大颚部分.

第 1 触角 (小触角) 从上唇的前侧面伸出, 第 2 触角 (大触角) 从上唇的后侧面伸出. 第 2 触角之后为软躯体的第 3 对附肢, 称为大颚. 从下唇的后端到第 1 颚后肢 (第 1 小颚) 所在体节的后端, 一对大颚和一对第 1 颚后肢 (第 1 小颚) 基部之间的软躯体腹表面, 形成一个骨化区域, 称为胸板. 胸板呈舌状, 往后逐渐倾斜, 稍微有点突起, 其两侧附肢即为大颚和第 1 颚后肢 (第 1 小颚). 在胸板的后端, 又形成了一个独立的类似于方型的骨化区域, 称为第 2 胸板. 它和第 1 胸板以很窄的膜质区分开. 第 2 胸板两侧附肢为第 2 颚后肢 (第 2 小颚). 第 3 和第 4 颚后肢所在的体节没有明显的胸板, 这些区域是膜质的且较窄. 由于化石保存不完整, 第 4 颚后肢断裂, 但所在的体节可能游离于硬壳, 并向腹面弯曲.

第 1 触角: 第 1 触角在上唇前侧面, 为棒状结构.

第 2 触角: 第 2 触角的位置在上唇侧面的靠后端, 胸板侧面的前端. 所在的位置是在一个斜面上, 其形

图2 *Hesslandona* sp.环境扫描图像(ESEM)

整体腹面观, 比例尺 30 μm ; 标本登记号: GMPKU2201. 1. 第1触角(小触角); 2. 第2触角(大触角); 3. 大颚; 4. 上唇; 5. 硬壳; 6. 第1小颚(第1颚后肢); 7. 胸板; 8. 第2胸板; 9. 第2小颚(第2颚后肢); 10. 第3颚后肢(第1胸足)

状略似三角形, 具有尖的顶角; 和身体纵轴的夹角为 45° . 第2触角左右对称, 由一个主肢和两个分肢组成. 主肢就是附肢的底节和基节融合而成. 两个分肢包括一个二分的内肢和一个多环节的外肢. 内肢从主肢顶端(远轴端)伸出, 指向大颚的方向. 它的位置正好在上唇的侧面凹陷部分. 它由两部分组成, 近轴端部分类似纺锤形, 其顶端延伸成喇叭形的长刺. 长刺的末端上有两个(或者多个)小刺. 远轴部分类似水滴形, 中端延伸成长刺, 在长刺的下侧面具有3个小刺, 上侧面有一个小刺. 外肢从主肢外侧的一个斜面向外伸出. 外肢有部分断裂, 余下部分有14个环节组成. 形状类似长棒状. 其基部的前三节没有刚毛(刺), 之后的每个环节上都有刚毛.

大颚: 大颚的位置在胸板前部的侧面, 纺锤形, 左右对称. 它是由一个主肢和两个分肢组成. 从前面看, 主肢呈亚梯形, 侧面具有刚毛, 呈尖的突起. 主肢的前侧面和后侧面都有凹陷, 后侧面的凹陷比前侧面更明显. 主肢中部延伸成一个楔形的, 从近轴端-远轴端压扁的颚基(gnathobase). 颚基的内边缘具有一系列的刺, 刺基本上成对排列. 从主肢的内侧边缘

图3

(a) 与图2为同一标本的头部结构, 比例尺 20 μm ; (b) 与图2为同一标本的胸板及其附肢, 比例尺 16 μm . 4. 上唇; 6. 第1小颚(第1颚后肢); 7. 胸板; 8. 第2胸板; 9. 第2小颚(第2颚后肢); 10. 第3颚后肢(第1胸足); 11. 内肢节; 12. 刚毛; 13. 环节; 14. 近端内肢叶; 15. 外肢节

观察, 可以看到3个部分, 它们分别是基节, 内肢的两个肢叶. 在主肢的最底端为底节(coxa). 颚基(基节)纵面观类似纺锤形, 内边缘有3个比较粗壮的刚毛, 其余的4个刚毛比较细弱. 内肢在主肢顶端的侧面向外伸出, 分为两个内肢叶, 形状类似纺锤形. 内肢叶的顶端延伸成较为尖锐的顶角, 延伸成为刺. 这些刺比基节内边缘的刺较大, 粗壮. 外肢和第2触角的外肢相似, 大概有14个环节组成. 除了基部的两个环节外, 每环节的内侧都有刚毛伸出. 外肢的顶端比较尖锐.

第1颚后肢(第1小颚): 所在位置在胸板的后部. 它包括基节(basipod), 近端内肢叶(the proximal endite), 内肢和外肢. 近端内肢叶在基节的近轴端的中部, 类似水滴状, 在其顶部有六根刚毛排列. 基节从侧面观类似亚梯形, 前后紧缩, 基节的中部具有7~8根刚毛, 成两排排列. 内肢从基节远轴端的中部伸出,

但化石保存并不完整. 外肢从基节近轴端的侧面伸出, 但其他部分的化石保存不完整.

第 2 颚后肢(第 2 小颚): 第 2 颚后肢和第 1 颚后肢比较相似, 近端内肢叶上有 3 个刚毛. 基节亚梯形, 中部有 3 个刚毛. 内肢已经断裂, 外肢没有保存.

第 3 颚后肢(第 1 胸足): 化石保存不完整, 但是已经发育完全, 而且能够看到有刚毛的存在.

第 4 颚后肢(第 2 胸足): 化石保存不完整.

比较 我们认为当前的标本与 Maas 等人^[13]厘定的 *Hesslandona unisulcata* 的(可能的)三龄幼虫有以下相似特征: (1) 体节数一致, 同为 7 节; (2) 具有 2 个胸板(sternum), 第 2 胸板就是第 2 颚后肢所在的体节; (3) 第 2 颚后肢发育完全; (4) 第 3 颚后肢也发育完全; (5) 第 4 颚后肢没有发育完全, 只是一个芽基. 但是, 由于化石材料有限, 暂时给予保留命名.

产地和层位 中国湖南省永顺县王村剖面上寒武统比条组.

甲壳纲 Crustacea, Brönnich, 1772

目 Skaracarida Müller et Walossek, 1985

科 Skaracidae Müller et Walossek, 1985

Skara Müller, 1983

模式种 *Skara anulata* Müller, 1983

Skara sp.

(图 4; 图 5(a), (b))

头部(cephalon): 长度大约是躯体的 1/5, 上面似乎没有任何的缘饰, 侧面边缘蜕变为前额. 横截面看似一个倒置的“U”形, 末端并没有显著向躯干方向延

图 4 *Skara* sp. 环境扫描图像(ESEM)

完整化石的侧视图, 比例尺为 30 μm ; 标本登记号: GMPKU2202,

1. 上唇; 2. 额; 3. 第 1 触角(小触角); 4. 头; 5. 大颚; 6. 第 1 小颚;

7. 第 2 小颚; 8. 连接点; 9. 关节膜; 10. 尾节

图 5

(a), (b) 与图 4 为同一标本的部分附肢. 图(a)比例尺为 10 μm , 图(b)比例尺为 13 μm . 1. 上唇; 5. 大颚; 6. 第 1 小颚; 7. 第 2 小颚

伸, 头甲与第 1 体节背面末端的缘饰并没有发育. 从头甲到第 3 体节有一处破损, 右侧的附肢几乎完全缺失.

额与上唇: 额从头甲前方延伸出来, 长度大约是头甲的 1/4~1/5, 与头甲并没有明显的分界处, 前端的突起保存十分完整. 上唇异常显著, 上端有两条明显内陷的浅的横向沟. 在上唇凹进去的初始位置下端, 侧面有明显的膨胀凸出. 上唇的末梢像大鼻子一样十分圆滑的膨胀, 稍微内嵌的顶端盖住的应该是口的位置.

附肢: 发育有 6 对附肢, 5 对位于头部和一对位于第 1 体节上的颚足. 其中第 1 附肢为单肢型, 其余的附肢都为双肢型, 即分为内肢和外肢, 但是标本上只有右边小触角的基部和左边的大颚、第 1 小颚、第 2 小颚的基部和内肢有部分保存. 所有的刚毛都没有保存下来, 仅留下基部.

小触角: 仅有右边的小触角的基部被保存下来, 这支单肢型的触角在规模上是最小的. 基部似乎被

划分成一个个环形小圈。

大颚：位于上唇的后部，是最大的附肢。底节上有一个倾斜的颚基(铲状的内叶)指向上唇末端的后方，基节上有 8~10 根刚毛。内肢仅保存下来的第 1 肢节明显宽大于长，基节和肢节的中部都膨胀凸起一个多刚毛的部分。内肢由 3 个肢节组成，末端的两个没有保存下来。

第 1, 2 小颚：除了大小规模的递减，一些小的形态上的差别和刚毛的数量及分布，两个小颚几乎有同样的构造。外肢都缺失，第 1 小颚只有原肢部分保存，第 2 小颚内肢及原肢节保存较完整。原肢节为卵圆形。所有的附肢都倾向于朝向口的方向轴向分布，加上侧面凸出的内叶、底节中间的膨胀多刚毛部分和所有的刚毛基部指向都一致，向口的方向伸展，推测这些共同组成一个食物过滤器。底节的规模明显大于其下端的基节及内肢，并且前后部的构造有所不同，后部明显从中间分开为上下两部分，可能作为下面整体部分的一个连接点。各内叶上有 3~7 根刚毛，并且所有内叶中央都有一个很粗大的刚毛基部，推测这根刚毛应该较为粗长。基节应划分为内外两部分，从底节的前部分出来，外肢就从基节的外三角部分延伸出来，不过外肢都未有保存并且基节的表面保存不好，上面的刚毛数量及细节无法观察。内肢为管状与大颚的内肢形状相似，由 3 节肢节组成，每节肢节都是宽度大于长度，3 节肢节的大小依次递减。

颚足：标本没有保存。

躯干：细长的躯干由 11 节环形体节组成，1~3 节有明显破损，圆柱形的石核模从破损处显露出来。破损处的洞内充填了粗糙的磷酸盐物质颗粒，使得很多细节无法观察。尾节后部分断掉，尾叉没有保存。

体节：11 节体节长度依次递减，宽度以第 6 节为界，1~6 节先依次增大，然后再从 7~11 节依次递减，使得躯干看起来更似纺锤形。各体节为环形，体节与体节之间以关节膜连接起来，由于躯体向腹面弯曲，4~11 体节之间的关节膜显露出来。侧面关节膜与相连两个体节的交汇处称为连接点。7~11 体节的腹面末端向下一体节延伸拉长。7~9 体节的腹面末端有 3 个牙状的向外升高突起的刺，两端的刺比中间的略大。随着体节规模的递减刺也依次变小，最外端两刺的距离也递减。

比较 *Skara* 是一类较为原始的软躯体甲壳纲动物，主要发现于瑞典的黑色石灰岩中。迄今该属有两个种

的化石报道，分别是 *Skara anulata* 和 *Skara minuta*。采集自湖南当前的标本与 *Skara* 有部分的特征相似，分别如下：身体由两部分组成，头部有附肢，躯干由 11 节环状圆锥形体节和后部分断掉的尾节组成，头部弯曲，前额有显著突起，上唇显著，附肢规模从大颚到第 2 小颚依次变小，内肢多节，躯干由 11 节环状体节组成，其中的第 7~9 节有显著的刺状突起，体节长度依次变小。现有标本的独有的特征为：上唇末端异常膨胀，侧面有突起；头甲和第 1 体节的背甲末端没有缘饰；体节的长度依次递减，宽度以第 6 节为界先增后减；内肢的各节宽度大于长度；附肢上的刚毛数目较多。但是，由于化石材料有限，我们暂不定新种，而给予保留命名。

产地和层位 中国湖南省永顺县王村剖面上寒武统比条组。

3 奥斯坦型保存化石的科学研究意义

同著名的澄江动物群的化石一样，奥斯坦型保存化石也是赋存了重要的生物学信息的软躯体动物化石。同澄江动物群压扁的化石材料相比，奥斯坦型化石材料比较稀少，另外几乎没有内脏器官如血管、神经系统等保存，仅仅发现肌肉组织^[16]。但是，奥斯坦型化石是三维保存的，栩栩如生的，保存着原来的拓扑(结构)和分辨率达到 1 μm 的微细构造。并且还能保存个体发育不同阶段的标本。总之研究节肢动物的起源和演化，在中国发现的奥斯坦和澄江动物群同样重要。

湘西中寒武统上部至奥陶系最下部以石灰岩为主。产奥斯坦的深灰色中厚层晶灰岩或结核状灰岩很常见。我们已经处理了超过 14000 kg 的石灰岩，在 3 个基干剖面的不少层位(horizons)发现奥斯坦，时限是牙形石 *Shandongodus priscus*-*Hunanognathus tricuspidatus* 带至 *Cordylodus proavus* 带^[17]。推测不久将发现更多产奥斯坦的层位。实际上，我们从 2004 年初以来一直在处理重新采集的 6000 kg 的石灰岩，可望发现更多的令人振奋的奥斯坦化石。因而，发现于中国的奥斯坦的研究工作虽然刚刚起步，却很可能是富有成效的。本文是在湖南发现的奥斯坦化石的第一次报道。我们将陆续发表已经发现的和将要发现的奥斯坦化石的其他文章。

4 结论

() 湖南发现的奥斯坦型保存化石填补了奥斯坦化石地理分布在中国的空白。已发现的奥斯坦化

石保存的精美程度与瑞典上寒武统典型的奥斯坦化石相当。

() 从湖南晚寒武世地层中发现的奥斯坦化石材料来看, 其动物群面貌与瑞典上寒武统的典型的奥斯坦化石相似。此外, 在湘西中寒武世地层中还发现了奥斯坦化石以及世界其他各地尚未报道过的幼虫。

() 同瑞典上寒武统典型的奥斯坦化石材料一样, 湖南的奥斯坦化石材料为节肢动物的起源和演化开拓了一个新的窗口, 其研究成果是澄江动物群的研究成果的重要补充。

() 把湖南的奥斯坦化石材料与湖南业已发现的化石胚胎^[15]以及前人尚未报道过的幼虫标本(尚未发表)结合起来进行研究, 采用MicroCT等技术, 有可能在节肢动物以及其他类群的早期演化上做出新的贡献。

致谢 感谢郭伟协助野外工作, 感谢与肖书海、Dieter Walossek, Andreas Braun, Andreas Maas, Klaus Müller, Loren Babcock, John Repetski, Stig Bergström, Andy Knoll, Peter von Bitter 的讨论和交流, 并感谢两位匿名评审专家宝贵的批评和建议。本工作受国家自然科学基金(批准号: 40372001, 40072007)、中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学及地层学开放实验室基金(021306)、高校博士点基金(2000000127)、北京大学基金、国家自然科学基金委员会国际合作项目、英国皇家学会、英国自然环境研究委员会(NER/M/S2002/00069; NE/C511256/1)资助。

参 考 文 献

- Müller K J. Phosphatocopine ostracodes with preserved appendages from the Upper Cambrian of Sweden. *Lethaia*, 1979, 12(1): 1~27
- Müller K J. Exceptional preservation in calcareous nodules. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 1985, 311: 67~73
- Waloszek D. The 'Orsten' Window-Three-dimensionally preserved Upper Cambrian Meiofauna and its Contribution to our Understanding of the Evolution of Arthropoda. *Paleontological Research*, 2003, 7(1): 71~88
- Walossek D, Szaniawski H. *Cambrocaris baltica* n. gen. n. sp., a possible stem-lineage crustacean from the Upper Cambrian of Poland. *Lethaia*, 1991, 24(4): 363~378
- Müller K J, Walossek D, Zakharov A. 'Orsten' type phosphatized soft-integument preservation and a new record from the Middle Cambrian Kuonamka Formation in Siberia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie (Abh.)* 1995, 191(1): 101~118
- Walossek D, Hinz I, Shergold J H, et al. Three-dimensional preservation of arthropod soft integument from the Middle Cambrian of Australia. *Lethaia* 1993; 26(1): 7~15
- Walossek D, Repetski J E, Müller K J. An exceptionally preserved parasitic arthropod, *Heymonsicambria taylori* n. sp. (Arthropoda incertae sedis: Pentastomida), from Cambrian-Ordovician boundary beds of Newfoundland, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 1994, 31(11): 1664~1671
- Siveter D J, Williams M, Waloszek D. A phosphatocopid crustacean with appendages from the lower Cambrian. *Science* 2001, 293: 479~481 [\[DOI\]](#)
- Bate R H. Phosphatized ostracodes with appendages from the Lower Cretaceous of Brazil. *Palaeontology*, 1972, 15(3): 379~393
- Bengtson S. Animal embryos in deep time. *Nature*, 1998, 391: 529~530 [\[DOI\]](#)
- Butterfield N J. Exceptional fossil preservation and the Cambrian Explosion. *Integrative and Comparative Biology*, 2003, 43: 166~177
- Xiao S, Zhang Y, Knoll A H. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphate. *Nature*, 1998, 391: 553~558 [\[DOI\]](#)
- Maas A, Waloszek D, Müller K J. Morphology, Ontogeny and Phylogeny of the Phosphatocopina (Crustacea) from the Upper Cambrian 'Orsten' of Sweden. *Fossils & Strata*, 2003, 49: 1~238
- Müller K J, Walossek D. Skaracarida a new order of Crustacea from the Upper Cambrian of Västergötland, Sweden. *Fossils & Strata*, 1985, 17: 1~65
- Dong X P, Donoghue P C J, Cheng H, et al. Fossil embryos from the Middle and Late Cambrian period of Hunan, south China. *Nature*, 2004, 427(6971): 237~240 [\[DOI\]](#)
- Andres D. Phosphatisierte Fossilien aus dem unteren Ordoviz von Sudschweden. *Berlinger geowissenschaftliche abhandlungen (A)*, 1989, 106: 9~19
- Dong X P, Bergstrom S M, Repetski J E. Conodont biostratigraphy of the Middle Cambrian through Lowermost Ordovician in Hunan, South china. *Acta Geologica Sinica*, 2004, 78(6): 1185~1206

(2005-05-20 收稿, 2005-06-06 收修改稿)