中国的寒武纪大爆发研究: 进展与展望

朱茂炎^{1,2,3*}, 赵方臣^{1,2}, 殷宗军^{1,2}, 曾晗^{1,2}, 李国祥^{1,2}

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

2. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 南京 210008;

3. 中国科学院大学地球与行星科学学院, 北京 100049

* E-mail: myzhu@nigpas.ac.cn

收稿日期: 2019-08-20; 收修改稿日期: 2019-09-19; 接受日期: 2019-09-20; 网络版发表日期: 2019-10-16

中国科学院战略性先导科技专项B类项目(编号: XDB18000000、XDB26000000)和国家自然科学基金项目(批准号: 41672029、41661134048)资助

摘要 寒武纪大爆发研究是改革开放以来中国地球科学领域取得重大成就和享有国际盛誉的代表性研究方向之一。文章首先简要回顾中国在寒武纪大爆发研究领域的发展历程, 认为可将其划分为三个阶段。新中国成立后的前30年是研究积累阶段。改革开放初期, 通过参与全球前寒武系-寒武系界线“金钉子”的竞争快速进入该领域国际前沿。紧接着以澄江动物群为代表, 一系列寒武纪特异埋藏化石群的发现和研究掀起了全球寒武纪大爆发研究的新一轮热潮。21世纪以来进入快速发展阶段。以瓮安生物群等为代表, 埃迪卡拉纪多种保存方式动物化石的发现填补了动物在寒武纪大爆发之前的演化空白。与此同时, 通过多学科交叉和广泛的国际合作, 在寒武大爆发过程和环境背景方面获得一系列新认识, 对全球该领域的快速发展起到推动作用。文章重点总结了中国在该领域的主要学术贡献, 如澄江动物群中节肢动物、后口动物特别是脊索动物的起源和早期演化研究, 以及瓮安生物群中动物胚胎化石和微型成体化石的研究等。在此基础上, 结合全球研究进展, 对中国学者提出的寒武纪大爆发多幕式演化模型进行了新的解读。另外, 文章还概述了中国在寒武纪大爆发领域生物与环境协同演化方面的主要研究进展, 包括雪球事件和地球第二次大氧化事件的研究等。最后简要分析了寒武纪大爆发研究领域当前存在的关键科学问题, 并对该领域未来的研究发展提出建议。

关键词 埃迪卡拉纪, 澄江动物群, 瓮安生物群, 动物演化, 地球系统演化, 特异埋藏化石, 华南

1 引言

寒武纪大爆发(Cambrian explosion)是指几乎所有已知动物门(包括脊索动物)在寒武纪早期(距今大约5.4~5.2亿年前后)快速出现的重大生命演化事件。以寒武纪大爆发为标志, 地球漫长的历史可以划分为两个

截然不同的阶段, 即隐生宙和显生宙。隐生宙以单细胞微生物为主体构成了一个非常稳定而简单的地球-生命系统(Earth-Life System), 而显生宙则以宏体多细胞动植物作为主体构成了多变而复杂的地球-生命系统。

寒武纪大爆发这一重大科学问题最早源自达尔文

中文引用格式: 朱茂炎, 赵方臣, 殷宗军, 曾晗, 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: 1455–1490, doi: 10.1360/SSTe-2019-0183

英文引用格式: Zhu M, Zhao F, Yin Z, Zeng H, Li G. 2019. The Cambrian explosion: Advances and perspectives from China. Science China Earth Sciences, <https://doi.org/10.1007/s11430-019-9508-4>

在他的进化论代表作《物种起源》(第六版第十章)中提到的一个困惑:“无可置疑,寒武纪和志留纪三叶虫是从某种生活在寒武纪以前很长一段时间内的甲壳类动物演化而来……如果我的学说是正确的话,那么在寒武纪之前应当有一段相当长的时间存在,这段时间可能与寒武纪到现代的时间一样长,甚至更长……但是,为什么在寒武纪之前没有发现富含化石的地层呢?我不能给出满意的答案……目前这种现象令人费解,可能会真正成为反对本学说的有力证据”(Darwin, 1872).自达尔文提出这个疑惑以来,即使在20世纪初期加拿大落基山脉寒武纪地层中发现更多门类的复杂动物化石(布尔吉斯页岩化石群)(Walcott, 1910),这一现象并没有作为生物的快速演化事件来对待,而被认为是寒武纪之前地质记录缺失和化石记录不完整造成的假象(Darwin, 1872),也就是说在寒武纪之前生命的演化是未知的,即存在一个所谓的“达尔文的缺失的世界(Darwin's lost world)”(Brasier, 2009).由于这种认识,自达尔文之后百余年内,这一科学问题一直被认为是演化生物领域最具挑战性的古生物学谜题(Levinton, 2001),而寻找前寒武纪化石记录则成为破解这一谜题的关键.但自20世纪中叶以来,随着前寒武纪地层学和古生物学资料的积累,所谓的寒武纪之前地质记录缺失和化石记录不完整的假设是不成立的,寒武纪大爆发作为真实存在的一次生物快速演化事件的假说被正式提出来(Cloud, 1948, 1968).

由于寒武纪大爆发假说突出了生命演化的快速性、偶然性和保守性(Gould, 1989),与进化论的渐变思想具有明显的冲突,因而成为演化生物学和古生物学领域研究和争论的热点,促使了20世纪后期寒武纪大爆发研究的快速发展.在此期间,一系列前寒武纪末期和寒武纪化石群的发现和研究获得突破,如埃迪卡拉生物群(Glaessner, 1984; Seilacher, 1992)、寒武纪早期动物矿化骨骼化石(“小壳化石”)(Qian, 1989; Bengtson和Conway Morris, 1992)和加拿大寒武纪中期布尔吉斯页岩动物群(Conway Morris, 1989; Briggs等, 1994).特别20世纪80年代以来,中国华南前寒武纪末期和寒武纪一系列特异埋藏化石群的发现和研究(见朱茂炎(2010)及其中参考文献),为寒武纪大爆发研究做出了重大贡献.著名演化生物学家、美国科学促进会前主席Stephen J. Gould教授在他主编的《生命之书》再版的序言中,重点推荐了20世纪90年代4项最具

理论价值的古生物化石发现,其中3项是来自中国华南,即贵州瓮安埃迪卡拉系陡山沱组中的动物胚胎化石、云南寒武纪早期澄江动物群,以及其中有关脊索动物化石的发现和研究(Gould, 2001).20世纪后期,这些化石群的深入研究充分证实了寒武纪大爆发是一次真实的生物快速演化事件(陈均远, 2004; Conway Morris, 2006).

进入21世纪以来,在寒武纪大爆发的真实性成为学界共识的情况下,寒武纪大爆发的具体过程和幕后原因成为重点研究的科学问题.为什么生命在大约38亿年前在地球出现之后,一直要到5.4亿年前的寒武纪早期才发生复杂动物的快速爆发呢?这不仅仅是一个古生物学谜题,业已成为演化生物学和地球科学共同关注和发展最快的多学科交叉研究的基础科学前沿领域之一(Erwin等, 2011).而华南无疑就是这个领域全球最受关注的关键地区.究其原因,主要是因为华南古地块长期位于冈瓦纳古大陆的边缘,构造稳定.在扬子地台内部,以及扬子地台与华夏地块之间的江南深水盆地内,新元古代晚期和寒武纪沉积地层发育完整、未遭受明显的后期地质作用改造,很好地保存了从浅水到深水不同沉积环境背景下的生物化石群(图1).迄今为止,华南埃迪卡拉纪-寒武纪早期地层中发现了30多个特色各异的化石群,包括著名的瓮安生物群、梅树村动物群和澄江生物群等(见朱茂炎(2010)及其中参考文献).而且发现新化石的潜力巨大,如近期在宜昌地区发现并引起广泛关注的前寒武纪末期西陵峡生物群中的埃迪卡拉化石和寒武纪清江动物群等(Chen等, 2014; Fu等, 2019).这些特异埋藏生物群构成了全球独一无二的早期动物化石连续记录(图1),为揭示寒武纪大爆发的过程提供了宝贵的化石材料.另一个重要原因是,相较于全球其他地区,华南新元古代晚期和寒武纪早期不同沉积相区地层层序不仅发育连续,而且出露广泛,为构建该时期高分辨率地层框架和开展各种古环境因子变化的研究提供了得天独厚的条件.

借新中国成立70周年的机会,本文简要回顾中国寒武纪大爆发研究领域的发展历程,重点总结中国在该领域的主要学术贡献.最后对该领域存在的关键科学问题进行分析,并对该领域未来研究发展提出建议.鉴于篇幅有限,一些具体研究细节和文献不能全面涉及,如有不妥和遗漏之处,敬请读者批评指正.

图 1 华南埃迪卡拉纪-寒武纪早期地层框架、化石群分布与沉积环境背景

(a)~(b) 华南埃迪卡拉纪和寒武纪早期地层框架和特异埋藏化石群的分布图, 修改自Zhu和Li(2017)的图1, 增加清江生物群(傅东静提供照片); (c) 华南埃迪卡拉纪和寒武纪早期上扬子地区主要时段沉积相简化示意图。图例说明: 1, 硅质岩; 2, 黑色页岩; 3, 黑色粉砂岩; 4, 粉砂岩; 5, 砂岩; 6, 厚层白云岩; 7, 中薄层白云岩; 8, 灰岩; 9, 磷块岩; 10, 硅质结核; 11, 古陆; 12, 粗碎屑岩相; 13, 细碎屑岩相; 14, 深水黑色粉砂岩与页岩相; 15, 碳酸盐岩滩相; 16, 台内碳酸盐岩局限盆地相; 17, 碳酸盐岩台地; 18, 台内深水灰岩盆地相; 19, 台内含磷沉积局限盆地相; 20, 滑塌沉积

2 新中国成立以来的研究概况

尽管中国寒武纪的研究历史可以追溯到19世纪晚期, 但将寒武纪大爆发作为科学问题进行研究是在新中国成立以后才开始的。梳理新中国成立以来中国寒武纪大爆发的研究历史, 基本上与中国社会发展的进程相符, 可以划分为以下3个阶段。

2.1 新中国成立后的研究积累阶段(1949~1978)

寒武纪大爆发假说提出之初, 正值新中国成立初

期。鉴于基础地质研究薄弱, 为满足国家对矿产资源的急需, 新中国成立以来的前30年中国古生物学的工作重点是开展化石分类学和生物地层学研究, 服务于全国的区域地质矿产调查和填图任务。这期间, 尽管中国没有专门关注寒武纪大爆发的研究, 但相关区域地质矿产调查工作为寒武纪大爆发研究在改革开放以后与国际前沿迅速接轨奠定了坚实的基础。

首先, 通过区域地质矿产调查工作, 基本摸清了中国主要构造区块上寒武纪地层的基本情况, 积累了大量古生物化石材料。《中国的寒武系》(卢衍豪, 1962;

项礼文等, 1981), 以及张文堂先生对中国寒武系研究的全面总结(Chang, 1980)都是在这个基础上完成的。特别是, 在华南含最早三叶虫化石地层之下普遍发育一套含磷地层, 其中发现有多种多样的非三叶虫动物骨骼化石(小壳化石), 而这个磷酸盐化的小壳化石群被称为“梅树村阶动物群”(钱逸, 1977), 后来被修改为“梅树村动物群”(蒋志文, 1980), 并将这个动物群的出现作为寒武纪开始的标志。这些基础研究工作引起了由剑桥大学John W. Cowie教授领导的IGCP 29项目“前寒武系-寒武系界线”工作组的关注, 1978年10~11月该工作组对中国滇东晋宁、四川峨眉和宜昌峡东三个地区发育较好的剖面进行了现场考察(Cowie, 1981)。中国学者也借此机会参加了IGCP 29项目, 揭开了中国寒武纪大爆发研究的序幕。

同时, 这个阶段在前寒武纪地层中发现一些宏体生物化石, 包括一些疑似的动物化石材料, 如陕西南部埃迪卡拉系灯影组中的蠕虫状化石(陈孟莪等, 1975), 以及鄂西峡东灯影组管状动物化石(陈孟莪和王义昭, 1977)。

2.2 改革开放后的起步到突破阶段(1979~1999)

2.2.1 梅树村动物群与前寒武系-寒武系界线研究

前寒武系-寒武系界线问题, 实际上就是如何区分达尔文最初提出的具有三叶虫化石的寒武纪时代与没有动物化石的前寒武纪时代的问题, 这是地球历史上最重要的一条界线, 将地球历史划分为寒武纪以来生机勃勃的时代(显生宙)和寒武纪之前荒芜的时代(隐生宙)。换句话说, 前寒武系-寒武系界线问题就是确定寒武纪大爆发是什么时候开始的问题。以动物骨骼化石为特征的梅树村动物群从发现开始, 就被认为是寒武纪起始的标志, 也就是寒武纪大爆发开始的标志。所以, 改革开放伊始, 随着中国积极参与IGCP 29项目, 在全国掀起了梅树村动物群和前寒武系-寒武系界线的研究热潮(Xing等, 1982; 邢裕盛等, 1984), 特别是云南东部的剖面得到全面系统研究(罗惠麟等, 1980, 1982)。

1982年10~11月, IGCP 29项目工作组再次对华南剖面进行了现场考察, 确定了云南晋宁梅树村剖面为中国的候选层型剖面参与全球竞争。1983年5月在英国布里斯托召开的前寒武系-寒武系界线研讨会被称为是一次规模空前的有关寒武纪大爆发的会议(Bra-

sier, 2009), 以邢裕盛、罗惠麟和蒋志文等为代表的中国代表团参加了这次会议, 全面介绍了云南晋宁梅树村剖面的研究进展, 梅树村剖面也在这次会议上成功入选3条全球界线层型候选剖面之一。随后, 针对梅树村剖面综合研究的一系列成果得到发表(如罗惠麟等, 1984; Jiang, 1984; Xing和Luo, 1984; Xue, 1984), 以该剖面上多门类小壳化石出现的最低层位(China B)作为前寒武系-寒武系界线层型点位, 得到国际同行的广泛认可。1983年12月梅树村剖面得到界线工作组近80%的选票支持, 成为前寒武系-寒武系界线“金钉子”全球唯一候选层型剖面(Cowie, 1985), 标志中国开始进入寒武纪大爆发研究的前沿。

由于部分学者的反对, 1984年6月工作组提交给国际地层委员会的梅树村剖面提案在1984年8月莫斯科召开的27届国际地质大会上被推迟表决。主要原因除了梅树村剖面地层可能存在沉积间断和化石混生外, 小壳化石的分类问题争议较大(Cowie, 1985)。实际上, 关于小壳化石的分类问题本身就是寒武纪大爆发研究的难题之一, 不仅仅是这些动物早期骨骼化石类型多、个体小和分散保存所造成的分类困难, 重要的是寒武纪大爆发时期出现了大量灭绝的动物门类, 这些门类不定的化石被称为疑难化石(Bengtson, 1986)。截止1985年, 中国学者共描述了小壳化石200多个属和500多个种, 其中包含了大量无效的属种(钱逸, 1999)。为此, 以钱逸等为代表的中国学者对全国各地梅树村动物群进行了详细的生物分类研究(如Qian, 1989; Qian和Bengtson, 1989; Conway Morris和Chen, 1989, 1992), 大量的分类问题得到修订, 不仅确认了梅树村剖面具有连续的小壳化石演化序列, 也为多门类(含大量灭绝类群)动物在寒武纪大爆发第一幕快速出现提供了重要化石证据。同时, 除小壳化石演化序列发育完整外, 梅树村剖面的遗迹化石丰富, 充分记录了前寒武纪-寒武纪转折期动物的快速起源和演化过程。尽管最终梅树村剖面没有成为全球前寒武系-寒武系界线“金钉子”剖面, 但迄今仍然是全球最好的前寒武系-寒武系界线地层剖面之一。1989年3月, 梅树村剖面成为“中国前寒武系(震旦系)-寒武系界线层型剖面”省级自然保护区, 在当地政府和昆阳矿务局昆阳磷矿的支持下得到有效保护。1978年以来, 梅树村剖面一直是全球各地相关学者考察研究的经典剖面, 成为改革开放以后第一个十年中国地学界最具代表性的国际前沿研

究范例之一。

2.2.2 澄江动物群的发现与寒武纪大爆发研究高潮

随着以梅树村剖面为代表的前寒武系-寒武系界线研究热潮,滇东地区作为中国寒武系下部地层古生物研究的经典地区得到全面研究。1984年,侯先光在澄江县帽天山“筇竹寺组”地层中(现今的玉案山组帽天山页岩段,见陈均远等, 1996)发现了澄江动物群(张文堂和侯先光, 1985)。澄江动物群的发现是古生物学历史上最重大的发现之一,澄江动物群主要由多门类非三叶虫软躯体动物化石组成(图2),与加拿大寒武纪布尔吉斯页岩动物群具有相似的化石保存特征,由此揭开了中国寒武纪大爆发研究新的篇章。

在澄江动物群发现和研究的早期,即20世纪80年代和90年代早期,是全球寒武纪大爆发研究的快速发展阶段,研究主要聚焦于前寒武期末期的埃迪卡拉生物群、寒武纪早期的小壳动物群(如梅树村动物群和托莫特动物群)和寒武纪中期布尔吉斯页岩动物群的研究。在那个年代,埃迪卡拉生物群最早被认为是寒武纪之前的各种门类的软躯体动物祖先(Glaessner, 1984),但系统研究后被认为与寒武纪之后的动物在演化上不相关(Seilacher, 1992);小壳动物群代表了多门类动物的大爆发(Qian, 1989; Bengtson和Conway Morris, 1992);而布尔吉斯页岩动物群是寒武纪大爆发最具代表性的化石群,它的再研究将寒武纪大爆发研究推向了高潮,寒武纪大爆发思想也得到学界的广泛接受(Conway Morris, 1989; Gould, 1989)。在这种背景下,尽管一开始澄江动物群中就有大量重要化石的发现,并在《古生物学报》(1987~1989)上做了系列报道(见陈均远等(1996)及其中参考文献),但直到1989年的两次国际会议之后才引起国际同行的关注,即1989年3月意大利卡梅里诺召开的“后生动物早期演化和疑难化石的意义”学术研讨会(Chen和Erdtmann, 1991; Hou和Bergström, 1991a; Sun, 1991)和1989年7月在华盛顿召开的第28届国际地质大会(Chen等, 1989)。特别是在1991年《Nature》和美国国家地理等文章的发表之后(Chen等, 1991; Hou等, 1991; Ramsköld和Hou, 1991),澄江动物群的发现才真正得到国际学术界和社会的普遍关注和高度评价,不仅是因为澄江动物群化石保存精美,更加重要的是时代比布尔吉斯页岩动物群要早至少1千万年,更加凸显了寒武纪大爆发的快速性。

在20世纪90年代,即使在国内地质行业全面萎缩的情况下,澄江动物群的研究有幸得到国内外不同渠道基金的大力支持,先后发现了近20个门一级动物类群(陈均远等, 1996),包括脊索动物和原始的脊椎动物(如Chen等, 1995a, 1999; Shu等, 1996a, 1999a)(详见后文),并在1995年4月(南京)和1999年6月(云南澄江)两次组织召开寒武纪大爆发国际学术研讨会,在国际上掀起了新一轮寒武纪大爆发研究高潮,引起社会和媒体的持续关注,大量成果入选教科书和科普读物,为完善生物进化理论做出了重要贡献(Gould, 2001),成为中国这个时期活跃在国际基础科学研究前沿的一面旗帜。为此,澄江动物群研究获得2003年度国家自然科学一等奖。1997年5月原始产地帽天山及其周边的18km²范围被列为云南省级自然保护区,2001年入选首批国家地质公园,2012年7月被联合国教科文组织批准列入世界自然遗产名录。

2.2.3 寒武纪其他重要动物群和化石的发现

在澄江动物群研究取得重大突破的同期,在贵州凯里地区寒武系凯里组发现了类似的特异埋藏化石群,即凯里生物群(赵元龙等, 1994)。凯里动物群具有大量与澄江动物群和布尔吉斯页岩动物群共有的生物分子,但时代更加接近于布尔吉斯页岩动物群。因而,凯里动物群的发现与研究为这个时期中国的寒武纪大爆发研究添加了宝贵的化石材料。化石产地2001年被批准成为贵州省第一个省级地质自然保护区,2008年成为黔东南苗岭国家地质公园的核心区之一。

寒武系动物胚胎化石的发现是中国在20世纪90年代中期另一个重要的化石发现。最早发现的是贵州都匀地区寒武系中部高台组中的动物胚胎化石(Zhang和Pratt, 1994)。随后,在陕西南部寒武系底部宽川铺组又发现了磷酸盐化、具有完整发育系列的动物胚胎到成体化石(Bengtson和Yue, 1997)。这些“奥斯坦型”(Örsten)保存的化石首次揭示了早期动物的直接发育方式,为从发育演化生物角度揭示寒武纪大爆发奥秘打开了一个新的窗口。

2.2.4 前寒武纪末期动物化石的发现

改革开放以来,随着前寒武系-寒武系界线和寒武纪大爆发研究的热潮,中国学者在前寒武纪末期地层中也先后发现了一系列可能的动物化石(图1)。华南地

图2 云南寒武纪澄江动物群代表性化石

(a) 高足杯状疑难动物 *Dinomischus venustus* (奇妙高足杯虫); (b) 触手动物 *Yuganotheca elegans* (优美玉矸囊形贝); (c) 头足类软体动物 *Petalilium latus* (宽叶形虫); (d) 水母状疑难动物 *Stellostomites eumorphus* (真形星口水母钵); (e) 曳鳃动物 *Cricocosmia jinningensis* (晋宁环饰蠕虫); (f) 叶足动物 *Microdictyon sinicum* (中华微网虫); (g) 节肢动物 *Misszhouia longicaudata* (长尾周小姐虫); (h) 脊椎动物 *Haikouella lanceolata* (梭状海口虫); (i) 脊椎动物 *Haikouichthys ercaicunensis* (耳材村海口鱼)

区, 在三峡地区埃迪卡拉系陡山沱组顶部发现富含宏体多细胞藻类的庙河生物群, 其中含有少量可疑的动物化石(陈孟莪和肖宗正, 1991; 丁莲芳等, 1996); 在三峡地区埃迪卡拉系灯影组石板滩段西陵峡生物群中, 除管状化石 *Sinotubulites* 外(陈孟莪等, 1981; 丁启秀等, 1993), 还发现典型埃迪卡拉化石 *Paracharnia* (丁启秀和陈亿元, 1981; Sun, 1986); 在陕西南部灯影组高家山段发现高家山生物群, 含有多种蠕形动物、管状动物和遗迹化石等(张录易, 1986; 丁莲芳等, 1992)。

特别具有历史意义的是1998年初, 两个独立的研究小组同时间在《Nature》和《Science》上分别报道了瓮安生物群两侧对称动物胚胎化石和海绵动物胚胎及幼体化石的发现(Li等, 1998; Xiao等, 1998), 在国际上引起了巨大反响, 被认为“开辟了在前寒武纪古老地

层中寻找动物化石的新纪元”(Bengtson, 1998)。这是继澄江动物群发现之后, 中国在寒武纪大爆发领域引起国际反响的又一重大古生物发现(Gould, 2001)。澄江动物群研究达到高峰后引起的困惑是瓮安生物群中胚胎化石发现的关键驱动因素, 因为澄江动物群中包括原始脊椎动物在内的各种动物门类化石发现更加凸显了寒武纪大爆发的快速性, 能否找到寒武纪之前的动物化石是破解这个谜题的关键。另一个导致瓮安生物群中胚胎化石发现的重要因素是受到寒武纪磷酸盐化动物胚胎化石发现的启发, 因为陡山沱组发育大量与寒武系底部相似沉积特征和富含生物化石的磷块岩。总之, 华南埃迪卡拉纪一系列可能的动物化石发现, 特别是陡山沱组中动物胚胎化石的发现为揭示寒武纪大爆发之前动物的演化提供了重要线索, 为中国寒武纪

大爆发研究在21世纪获得突破奠定了基础。

同时期的华北地区, 在辽宁南部新元古代早期南关岭组(邢裕盛和刘桂芝, 1979)和新民村组(洪作民等, 1988)中先后发现水母状化石, 被认为与埃迪卡拉化石群中水母状化石可以对比。后来的研究表明这些化石与埃迪卡拉化石群中和其他已知的水母状化石均明显不同, 其动物的属性基本可以排除(Zhang等, 2006; Luo等, 2016); 另外, 安徽淮南地区新元古代早期老碑组和九里桥组中相继发现大量碳质压膜保存的宏体生物化石, 被称为淮南生物群(郑文武, 1979), 这些化石一度被解释为蠕形动物(Sun等, 1986; Chen, 1988), 受到广泛关注。近年来的重新研究表明这些化石属于藻类而非动物(Dong等, 2008)。

2.3 21世纪以来的快速发展阶段(2000~)

进入21世纪以来, 随着国力增强和科研经费投入不断增加, 中国寒武纪大爆发研究队伍规模不断壮大, 寒武纪大爆发研究进入快速发展阶段。具体来说, 与之前的研究相比较, 主要表现为以下几个特点: (1) 在不断发现新化石的同时, 研究的重点从过去以描述新的化石类型为主, 转向开展主要动物类群的起源和早期演化的系统学研究, 以及动物生活方式和群落生态学的研究; (2) 更加关注寒武纪大爆发的过程研究, 特别是寒武纪大爆发之前动物的早期演化历史研究, 以回答寒武纪大爆发是如何开始的这一关键科学问题。目前, 全球有关动物在埃迪卡拉纪早期的演化研究进展基本都来自中国华南。在此基础上, 中国学者提出了寒武纪大爆发多幕式演化新模型(详见后文); (3) 通过多学科交叉和国际合作, 积极推动全球寒武纪大爆发时期生物与环境协同演化的研究。21世纪以来, 华南已经成为全球研究中心之一, 为促进寒武纪大爆发研究领域的发展做出了重要贡献。

2.3.1 寒武纪特异埋藏动物群的研究和新发现

通过不断的野外化石发掘, 特别是在昆明海口地区的持续大规模化石发掘, 澄江动物群多样性不断增加, 达到20多个门类280多种(如Hou等, 2004; 赵方臣等, 2010)(图3)。通过定量的化石发掘(Zhao等, 2009), 揭示了澄江动物群在空间上的埋藏和生态差异, 以及与现代海洋相似的底栖动物群落结构和复杂食物链(Zhao等, 2012, 2014)。在一些主要动物类群的起源和

早期演化方面获得新的突破, 如节肢动物和后口动物特别是脊索动物等, 并提出了新的演化模型(如Chen, 2009; Shu等, 2010)(详见下文)。

21世纪以来, 在云南昆明附近寒武纪地层中又发现了一些新的特异埋藏化石群, 如在昆明小石坝和下庄的红井哨组下部发现类似澄江动物群的新化石组合, 以保存精美附肢的节肢动物化石为特色(Yang等, 2013; Zeng等, 2014); 最近, 在湖北宜昌长阳地区水井沱组中部发现的清江动物群, 以大量浮游动物为特色(Fu等, 2019)。这些新的发现为揭示寒武纪大爆发高峰期动物多样性和爆发规模提供非常重要的化石材料。

这一时期还在寒武系第四阶(都匀阶)发现了新的特异埋藏化石群, 如关山生物群(胡世学等, 2010)和杷榔动物群(Peng等, 2005)。其中, 关山生物群中的化石保存质量和方式与澄江动物群相似, 目前发现有10个门类60多个属种(胡世学等, 2014)。关山生物群和杷榔动物群时代上相当于寒武纪第四世早期, 正好处于以古杯动物和三叶虫类为代表寒武动物群大灭绝后的早期(如Zhu等, 2006; He等, 2019), 因而关山生物群和杷榔动物群的研究为揭示寒武纪动物群在发生首次大灭绝之后的面貌和演化途径提供了宝贵证据。

与此同时, 贵州凯里动物群的研究也获得一些新的发现和突破, 其中发现了多达10个门类120多种动物化石(赵元龙等, 2011)。随着研究的深入, 凯里动物群原产地凯里组乌溜-曾家岩剖面2018年被地科联批准为寒武系苗岭统和乌溜阶“金钉子”层型剖面(Zhao等, 2019), 充分显示了中国在寒武纪大爆发研究领域的综合实力。

特别值得提及的是在扬子地台寒武纪早期贫氧的深水相区和斜坡相区发现了以完整海绵动物化石为特色的特异埋藏动物群, 如湖南张家界三岔和贵州遵义的牛蹄塘组(Steiner等, 1993; 杨兴莲等, 2005)、皖南的荷塘组和黄柏岭组(Yuan等, 2002; Wu等, 2005, 2014)。这些深水动物群表明, 寒武纪大爆发不仅是动物造型的大爆发, 还发生了生态空间的大扩张(朱茂炎, 2010)。

2.3.2 埃迪卡拉纪化石群的研究和新发现

如前文所述, 21世纪以来寒武纪大爆发研究更加关注动物在寒武纪之前的演化过程。自1998年埃迪卡拉纪早期瓮安生物群中发现动物胚胎和微型成体化石

【例 1】已知函数 $f(x) = \frac{1}{x}$ ，求 $f'(x)$ 。

1462

华南埃迪卡拉系下部陡山沱组不仅产有磷酸盐化三维立体化石的瓮安生物群, 还在硅质结核中发现大量保存三维立体结构的“大型具刺疑原类”化石, 其中特征性分子“*Tianzhushania*”等可能是动物的休眠卵 (Yin等, 2007). 不仅如此, 华南独特的碳质压膜保存的、以多细胞藻类为特色的宏体生物群(蓝田生物群

等)中发现了疑似的动物化石(如Yuan等, 2011); 并在贵州新发现瓮会生物群(Zhao等, 2004), 其中具有碳质压膜保存的典型埃迪卡拉化石(如Zhu等, 2008). 华南陡山沱组这些化石发现为探索寒武纪之前动物早期演化过程提供了独一无二的材料.

华南埃迪卡拉系上部灯影组也获得新的动物化石发现. 首先是陕西南部灯影组高家山生物群中管状动物化石研究获得重要进展(如Cai等, 2010, 2019). 特别令学界关注的是三峡灯影组西陵峡生物群研究获得突破, 距第一枚典型埃迪卡拉化石发现的30多年之后(丁启秀和陈忆元, 1981), 在石板滩段灰岩中发现丰富多样的典型埃迪卡拉化石(Chen等, 2014). 更加重要的是在该化石群中还发现了行为复杂的遗迹化石和三叶形两侧对称动物化石, 揭示复杂的两侧对称动物在埃迪卡拉末期已经存在(Chen等, 2013, 2018, 2019).

2.3.3 寒武纪爆发时期生物与环境协同演化研究

鉴于华南寒武纪和埃迪卡拉纪化石群的独特优势, 随着古生物学和演化发育生物学研究的深入, 进入21世纪以来中国学者更加关注寒武纪大爆发过程的研究, 并将其与前寒武纪-寒武纪转折时期的地球环境演变联系起来, 开始从地球-生物系统演化的角度对寒武纪大爆发进行探讨(Zhang等, 2014). 因为伴随动物的起源和寒武纪大爆发, 地球岩石圈、大气圈和水圈也发生了一系列重大事件. 首先是剧烈岩石圈板块运动, 包括新元古代早期形成的罗迪尼亚超大陆(Rodinia)的裂解和冈瓦纳大陆(Gondwana)的重组等(Li等, 2008); 随后发生了新元古代晚期极端气候变化“雪球事件”(Snowball Earth)(Kirschvink, 1992; Hoffman等, 1998)和地球的第二次大氧化事件(NOE). 这一时期地球各圈层剧烈变化和相互作用可能导致了多细胞生物特别是动物的快速起源和寒武纪大爆发. 21世纪开始, 在雪球事件假说的带动下, 从地球表层圈层相互作用角度进行寒武纪大爆发的研究逐渐成为地球科学交叉研究前沿(Hoffman等, 2017).

21世纪之初, 中国学者抓住机遇, 通过国际合作迅速进入这个学科的前沿. 最早开展这种多学科合作研究的是2000年启动的、中德双边基金会共同资助的中德合作项目(Zhu, 2004; Zhu等, 2007a), 这个合作项目长达15年, 吸引了来自国内10多个研究单位的广泛参与, 涉及了固体地球科学的主要分支学科. 随后,

国内不同课题组又以不同形式开展了中日、中英和中美等国际合作研究. 通过20年来的合作, 中国在这个基础前沿研究领域获得一系列重要进展, 在国际学术期刊上出版有关“华南前寒武纪-寒武纪转折时期生物与环境演化”综合研究论文专辑多达8部(Zhu, 2004; Zhu等, 2007a; Fatka等, 2012; Shields-Zhou和Zhu, 2013; Isozaki等, 2014; Maletz等, 2014; Li等, 2016; Zhu和Li, 2017), 使得华南成为该领域全球研究的焦点. 在一些重大科学问题上提出了新的认识, 比如华南陡山沱组底部盖帽白云岩的研究, 为论证雪球假说提供了关键证据(Jiang等, 2003; Bao等, 2008); 通过多种地球化学方法揭示了地球第二次大氧化的过程和规模, 认为海水的氧化还原状态控制了动物的早期演化和随后的寒武纪大爆发过程(如Li等, 2010, 2018; Chen等, 2015). 近期, 中国学者开始将研究拓展到国外, 在寒武纪大爆发起始于埃迪卡拉纪和如何受氧气控制方面获得重要进展(Zhu等, 2017; He等, 2019). 以上方方面面充分显示了中国在该研究领域中的国际地位和作用.

2.3.4 前寒武纪-寒武纪转折期年代地层学和时间框架研究

时间是揭示演化过程的关键. 但是, 新元古代-寒武纪早期全球年代地层标准缺失(参见2019版国际地层年代表), 导致发生在不同地区的生物和环境事件在时间坐标上的先后关系不清, 严重影响了这段时间内生物与环境相互作用关系的解析和地球-生命系统模型的验证.

新元古代成冰纪-寒武纪早期地层序列在华南地区连续发育, 为这个时期建立高分辨的年代地层标准和全球对比提供了研究条件. 中国学者在这个领域非常活跃, 在大量野外剖面的基础上, 通过综合地层学方法建立了华南埃迪卡拉纪和寒武纪早期的年代地层框架和不同相区地层序列的对比方案, 在此基础上提出了该时期全球年代地层划分和对比新方案(如Zhu等, 2003, 2006, 2007a, 2007b; 朱茂炎等, 2019; Steiner等, 2007; Zhou和Xiao, 2007; 周传明等, 2019; Liu P J等, 2014). 特别是获得了该时期多个关键层位的高分辨率锆石U-Pb同位素年龄(Zhou等, 2004, 2019; Condon等, 2005; 朱日祥等, 2009; Lan等, 2014; Yang C等, 2018), 不仅论证了雪球假说, 也限定了一些重要生物

群的时限。目前国际年代地层表中成冰系和埃迪卡拉系底界的年龄(720、635Ma)就是依据华南获得的年龄而确定的。

正因为华南前寒武纪-寒武纪转折期地层序列和化石记录完整, 综合研究程度高, 使得华南成为全球该领域未来研究的关键地区之一(Condon等, 2015)。目前, 华南成冰纪、埃迪卡拉纪和寒武纪早期地层剖面均已被国际地层委员会相关地层分会列为建立年代地层层型的关键剖面, 有潜力成为该时期一些重要地质年代单位的“金钉子”剖面。

3 主要研究进展

3.1 澄江动物群研究

35年来, 澄江动物群中已经描述报道了281种物种, 可以归属于20多个门一级(包括门类未定类群)的生物分类单元(图3)(网络版附表1, <http://earthcn.scichina.com>)。总体表现为动物造型悬殊度(disparity)高, 而物种多样性(diversity)低的特征, 281个物种多数为单属种。按各类物种所占比例, 不同门类在动物群中的顺序依次是节肢动物(113种, 占37%)、海绵动物(31, 11%)、曳鳃动物(21, 7.5%)、叶足类动物(17, 6.0%)、栉水母动物(12, 4.3%)、腕足动物(10, 3.6%)、脊索动物(10, 3.6%)、软舌螺动物(9, 3.2%)、刺细胞动物(8, 2.8%)、古虫动物(7, 2.5%)、开腔骨类(4, 1.4%)、环节动物(4, 1.4%)、步带类动物(3, 1.1%)、半索动物(2, 0.7%)、毛颚类动物(2, 0.7%)、星虫动物(2, 0.7%)、古囊动物(2, 0.7%)、帚虫动物(1, 0.4%)、软体动物(1, 0.4%)和内肛动物(1, 0.4%)。另外, 澄江动物群中还有大量疑难化石类别(21, 7.5%)。澄江动物群的多样性充分证实了动物门类的大爆发在这个时期基本完成。

生态学分析表明, 澄江动物群以表栖动物为主(188物种, 66.9%), 中层水游泳物种(36, 12.8%)和底内动物(30, 10.7%)次之, 具浮游物种数量较少(18, 6.4%)(图3a)。中层水游泳和浮游生物所占的比例少可能受到埋藏偏差的影响, 因为它们生活在远离洋底的海水层上部或顶部, 被风暴远基泥质絮状事件沉积物有效捕获的几率比较小。进一步分析显示澄江动物群具有23个生态功能群(图3b), 以表栖活动型(EV, 113, 40.2%)和表栖固着型(ES, 75, 26.7%)生物为主。生活

在沉积物内的内栖物种多数为活动型(IV, 26, 12%), 固着生活方式较少(IS, 1, 0.4%)。多数动物以滤食型捕食(HS, 38%)和食腐(SU, 32%)为取食方式, 其中以表栖活动捕食或食腐类为主(EVHS, 59, 21%), 表栖固着滤食类次之(ESSU, 50, 18%)。结果表明, 澄江动物群已经占据从沉积物内部到水体不同深度的广大生态空间; 营养结构非常复杂, 大多数物种都采取了捕食或食腐取食策略(HS, 38%)和滤食(SU, 32%), 表明具有多层次营养级结构的金字塔式食物网在寒武纪早期已经形成(Zhao等, 2012, 2014)。

3.1.1 澄江动物群与节肢动物起源和早期演化

节肢动物是演化和生态上最为成功的动物类群之一, 在现代动物界中多样性最高, 因而从古生物学角度探索节肢动物的起源和早期演化是当今演化生物学热门研究之一(Giribet和Edgecombe, 2019)。澄江动物群的动物多样性基本展示了与现代动物界相似的基本特征, 以节肢动物的个体丰度和属种多样性为最高(Zhao等, 2014)(图3)。近30年来, 中国学者对澄江动物群中的叶足类、奇虾类、大附肢类、双瓣壳类、抚仙湖虫类和全足类等节肢动物化石的解剖学和系统学开展了系统研究, 为解决节肢动物起源和早期演化中的核心科学问题提供了大量关键证据, 如节肢动物头化(cephalization)、节肢化(arthropodization)和节肢动物主要类群的起源问题等。其中, 以叶足动物、奇虾类和抚仙湖虫类为代表的研究成果最突出(图4)。

(1) 叶足类动物——蠕虫状泛节肢动物。叶足动物是寒武纪早期出现的一类具有同律分节躯干和多对叶状腿肢的蠕虫状动物总称(图4)。澄江动物群中叶足动物的研究开始于“微网虫”(Microdictyon)(陈均远等, 1989)(图2f)和“啰哩山虫”(Luolishania)的发现(侯先光和陈均远, 1989)。其中, 微网虫化石最早是以离散网状骨片的保存方式被发现, 由于其形态古怪, 被认为是分类位置不明的疑难化石(Bengtson等, 1986)。澄江动物群中微网虫完整个体的发现彻底改变了其分类属性问题。随后, 《Nature》杂志刊登了以中华微网虫为封面的研究论文(Ramsköld和Hou, 1991), 引起了学术界极大兴趣。这类蠕虫状动物具有能够行走的叶足, 显示了与节肢动物具有亲缘关系的有爪类和缓步类相似的特征, 为揭示节肢动物的起源提供了重要线索(Hou和Bergström, 1991b; Ramsköld和Hou, 1991; Chen等,

图 4 澄江动物群节肢动物标志性化石与节肢动物早期演化模型

加引号及双线表示可能属于复系类群

1995b)(图4).

尽管作为寒武纪大爆发时期出现的一类灭绝类群, 叶足动物多样性在澄江动物群中已经达到很高水平(Liu和Dunlop, 2014). 但其系统演化位置尚未得到很好的解析. 其中, 罗哩山虫具有分化的头部, 并有眼睛和成对的触角状构造, 为叶足动物与节肢动物的亲缘关系提供了重要的依据(Ma等, 2009). 曾以封面论文发表于《Nature》杂志的“滇虫”(Diania)具有明显分节的叶足, 与真节肢动物分节的腿肢相似, 因而被认为位于节肢动物起源的关键位置(Liu等, 2011). 尽管滇虫的形态特征和系统演化位置还存在争议(Legg等, 2011; Mounce和Wills, 2011; Ma等, 2014a), 但这一发现无疑促进了节肢化创新事件起源的新思考.

目前的谱系发生分析结果普遍将叶足动物解析为一个复系类群, 不同种类的叶足动物被归属于泛节肢动物、有爪动物、缓步动物或者真节肢动物的干群(stem group)等(如Legg等, 2013; Aria和Caron, 2017). 这种结果是否正确仍有待商榷. 可以肯定的是叶足动物的研究和新发现将继续为节肢动物起源中的头化和节肢化等关键演化问题提供重要线索(Liu等, 2011; Ou等, 2012).

(2) 奇虾类动物——巨型捕食动物. 奇虾类是寒武纪大爆发时期出现的具有节肢动物分节特征的大型海洋捕食动物, 其体长可达2m. 奇虾类造型奇特, 身体由爪状分节前附肢、辐射状口锥和多对桨状叶等部分组

成. 奇虾类最早发现于加拿大布尔吉斯页岩动物群(Whiteaves, 1892), 模式标本是仅为分散保存的前附肢化石, 因其具有奇怪的虾形而得名. 1994年《Science》杂志报道澄江动物群中完整奇虾类化石发现时, 在学界曾引起一时轰动, 因为奇虾类不仅为节肢动物的起源提供了关键证据, 作为大型捕食动物在寒武纪早期的出现表明复杂的海洋生态系统在寒武纪大爆发阶段已经建立起来(Chen等, 1994).

随后的系统研究发现, 澄江化石群中奇虾类的造型和食性多样性均达到惊人的高度(Cong等, 2018; Zeng等, 2018). 近年来, 澄江动物群中奇虾类的研究迎来了一个新的高潮, 如奇虾类脑神经组织和颚基状构造的新发现为真节肢动物头部的起源打开了新视角(Cong等, 2014, 2017); 奇虾类幼体化石的发现丰富了对奇虾类捕食起源的认识(Liu等, 2018a). 通过谱系发生分析, 目前奇虾类位于真节肢动物系统演化树最基部的位置也已经基本达成共识(Giribet和Edgecombe, 2019)(图4). 尽管系统演化位置基本明确, 但奇虾类与叶足动物和其他真节肢动物之间还存在着很大演化上的间隔, 而这些演化间隔难以根据已知的解剖学信息和演化模型做出合理解释. 因此, 奇虾类的演化发育生物学过程有待进一步探索.

(3) 抚仙湖虫类——寒武纪模式节肢动物. 抚仙湖虫类是中国华南寒武系特有的真节肢动物化石类群, 以澄江生物群中的抚仙湖虫(Fuxianhuia)为典型代表

(侯先光等, 1989). 抚仙湖虫类的头部体节未愈合, 腿肢与叶足动物的叶足相似, 分节超过十节且硬化程度较弱, 与躯干背甲分节不一一对应. 抚仙湖虫类的这些性状最初被认为是原始节肢动物的特征, 为节肢动物的头化和节肢化起源提供了关键证据(Chen等, 1995c; 陈均远, 2004; Chen, 2009), 所以一直是澄江动物群中研究节肢动物起源和早期演化最具代表性的化石之一.

从头部来看, 抚仙湖虫类头部触角之后存在一对亚螯肢状的特化附肢(Chen等, 1995c; Yang等, 2013). 在腿肢方面, 抚仙湖虫类标本腿肢具有颧基状原节(gnathobasic protopodite), 为真节肢动物的腿肢分节的起源提供了重要线索(Yang J等, 2018). 另外, Fu等(2018)发现抚仙湖虫类增节的变态发育过程, 还提出抚仙湖虫类具有延长的亲代哺育行为, 进一步揭示了抚仙湖虫类在早期节肢动物演化中的重要性. 与此同时, 借助新的显微成像技术, 抚仙湖虫类的软组织解剖学方面获得重要进展. 继大脑和视神经在抚仙湖虫类化石中发现后(Ma等, 2012), 抚仙湖虫类中陆续报道了心血管系统、腹神经索和消化系统等组织的发现(Ma等, 2014b; Yang J等, 2016; Ortega-Hernández等, 2018a). 尽管对这些软组织的解释尚存在争议(Ma等, 2015; Liu等, 2018b), 这些新的研究无疑为早期节肢动物的研究提供了新的视角, 促进了化石软组织解剖学这一学科方向的发展.

由此可见, 随着一系列高影响力研究成果的陆续发表, 在演化生物学界掀起了抚仙湖虫类研究热潮, 成为当今节肢动物起源和早期演化领域最受关注的热点, 抚仙湖虫类也当之无愧成为“寒武纪模式节肢动物”(Ortega-Hernández等, 2018b). 尽管如此, 抚仙湖虫类在节肢动物树上的演化位置目前仍然存在分歧. 近年来的谱系发生分析将抚仙湖虫类置于与双瓣壳类节肢动物较接近的位置, 但抚仙湖虫类属于真节肢动物干群还是有颧类干群的问题仍有待进一步探讨(Aria和Caron, 2017; Edgecombe, 2017; Yang J等, 2018)(图4).

3.1.2 澄江动物群与后口起源和早期演化

现代后口动物包括步带动物和脊索动物的5大类群, 即棘皮动物、半索动物、头索动物、尾索类动物和脊椎动物. 我们人类在系统树上就位于后口动物中,

因而被认为是动物界最复杂的进化类群, 所以后口动物各类群的起源和早期演化, 特别是脊椎动物的起源和早期演化是演化生物学领域最引人关注的研究前沿(Janvier, 2015; Lowe等, 2015). 自澄江动物群发现至今, 除棘皮动物外, 后口动物中其他4大类群的祖先化石都已经发现(图5). 正是由于后口动物几乎所有类群在澄江动物群都有发现, 标志了寒武纪大爆发在5.18亿年前已经完成, 从而更加凸显了澄江动物群的科学价值.

在澄江动物群中, 目前报道的半索动物包括马龙管(*Malongitubus*)(Hu等, 2018)和*Galeaplumosus*(Hou等, 2011). 其中, 马龙管具有分叉的胞管, 与灭绝的树型笔石动物非常接近(Maletz, 2019); 而*Galeaplumosus*作为半索动物还有待确认, 因为不排除是刺细胞动物的离散保存的附肢(Ou等, 2017). 澄江动物群可能的头索动物包括两个属, 华夏鳗(*Cathaymyrus*)(Shu等, 1996a)和中新鱼(*Zhongxiniscus*)(Luo等, 2001). 这两类化石标本少, 保存不够完整, 除了“V”字形肌节外, 其他性状特征不够清晰, 置于脊索动物门问题不大, 但是否是头索动物还需更多的标本研究加以确认(Hou等, 2017). 澄江动物群最早报道的尾索动物是长江海鞘(*Cheungkongella*)(Shu等, 2001a), 由于只有一块标本, 经过比较研究被认为是保存不完整的火炬虫(*Phlogites*), 火炬虫被认为是步带动物中的疑难类群, 不属于脊索动物(罗惠麟等, 1999; Chen J Y等, 2003; Hou等, 2006; Caron等, 2010). 目前澄江动物群中代表性尾索动物是山口被囊虫(*Shankouclava*), 具有很大的咽腔和内柱构造, 与现代简鳃被囊动物相似(Chen J Y等, 2003; Swalla和Smith, 2008).

澄江动物群中原始脊椎动物标本相对较多, 共描述了3属, 包括昆明鱼(*Mylokunmingia*)、海口鱼(*Hai-kouichthys*)和钟健鱼(*Zhongjianichthys*), 统一归属为昆明鱼目(*Mylokunmingiida*)(Shu等, 1999a, 2003a; Shu, 2003). 这几种化石身体的背部具有成对的眼睛和嗅觉器官, 发育5~7节鳃弓, 保存“原始软骨脊椎”和“V”字形肌节, 以及背腹鳍等构造. 昆明鱼类作为可靠的原始脊椎动物最早化石被学界广泛接受, 它们具备的形态和解剖学特征为揭示脊椎动物起源提供宝贵的线索(Swalla和Smith, 2008; Donoghue等, 2014; Janvier, 2015).

除了上述后口动物化石外, 澄江动物群中还发现了一些造型奇特、分类位置难以确定的化石类型(图

图5 澄江动物后口动物代表性化石与后口动物早期演化模型

*Saccorhytus*和*Dianchicystis*照片由韩健提供

5), 包括可能位于后口动物系统树底部的古囊类(vetulocystids)(Shu等, 2004)和古虫类(vetulicolians)(Shu等, 2001b; Shu, 2005), 步带动物类的干群火炬虫(*Phlogites*)(Chen J Y等, 2003; Hou等, 2006), 以及脊索动物云南虫类(yunnanozoons)(Chen等, 1995a, 1999; Shu等, 1996b, 2003b). 其中, 由于化石标本数量大, 保存方式多样, 古虫类和云南虫类动物是澄江动物群中化石解剖学研究最详细的代表性化石, 但是由于这两类生物造型都非常奇特, 因而也是系统分类位置争议较大的类群。

(1) 奇特造型的古虫类. 古虫类明显可以分为前后两个不同部分: 身体前部为融合的瓣壳状, 口位于前端, 两侧具有成对的“鳃囊构造”; 身体后部分节明显, 具有消化道. 由于最早发现的古虫身体表层硬化明显, 身体后部具有节肢动物一样的分节特征, 因而被认为是双瓣壳节肢动物(侯先光, 1987). 澄江动物中古虫类动物先后共描述6个属: 古虫(*Vetulicolia*)(侯先光, 1987)、异形虫(*Heteromorphus*)(罗惠麟等, 1999)、圆口虫(*Pomatrum*)(=西大动物*Xidazoon*)(罗惠麟等, 1999; Shu等, 1999b)、地大动物(*Didazoon*)(Shu等, 2001b)、俞元虫(*Yuyuanozoon*)(Chen A L等, 2003)和北大动物(*Beidazoon*)(Shu, 2005).

由于一直没有发现节肢动物特有的附肢构造, 古

虫类作为节肢动物的系统位置难以确定. 随着前部两侧“鳃囊构造”被认为与后口动物的鳃裂具有同源性, 因而古虫类被作为一支灭绝的动物门, 即古虫动物门, 置于后口动物树的基部(Shu等, 2001b, 2010; Shu, 2005, 2008). 但是不同学者对古虫类的认识存在差异, 所谓“鳃囊构造”可以有不同的解释, 置于后口动物仍然存在不确定性(Aldridge等, 2007; Swalla和Smith, 2008; Chen, 2009; Hou等, 2017). 即使它们的“鳃囊构造”与后口动物同源, 它们在后口动物树中的系统位置也很难确定(Smith, 2012; García-Bellido等, 2014).

(2) 令人入迷的云南虫类. 云南虫(*Yunanozoon*)最早发现于澄江帽天山附近, 被作为分类位置不明的疑难生物报道(Hou等, 1991). 随后的研究发现, 云南虫具有脊索、咽腔、7对鳃弓和内柱、13对生殖腺和22~24个肌节等器官和构造, 因而被认为是脊索动物(Chen等, 1995a). 这在当时是全球最早的脊索动物化石发现, 因而受到学界广泛关注. 但是有学者对云南虫脊索构造的解释提出疑问, 将云南虫看作是半索动物(Shu等, 1996b).

随着昆明海口地区大量海口虫(*Haikouella*)标本的发现, 云南虫类作为脊索动物的各种特征得到进一步揭示, 包括头部有扩大的脑、背神经索、成对的侧向眼睛、鼻孔, 口部有口须, 还发育了上唇, 保存了颚

动脉和鳃耙等构造, 从而被认为是具有头类脊椎动物的姊妹群, 称为原有头类(图5)(Chen等, 1999; Mallatt和Chen, 2003; 陈均远, 2004; Chen, 2008, 2009). 同样依据海口地区海口虫标本的研究, Shu等(2003b)认为云南虫类的鳃是“外鳃”, 同时其他有头类的典型特征也没有得到确认, 从而将云南虫类解释为原始的后口动物. 云南虫类的标本数量大, 不同地点的埋藏差异也非常明显, 不同学者对保存各异的软体组织和构造细节的解释存在较大差异, 特别是有关脊索和肌节构造的解释差异导致其分类位置存在疑问(Shu, 2008; Hou等, 2017). 特异埋藏化石保存的软体组织和结构的解释难以达成共识是古生物学研究所遇到的普遍难题(Swalla和Smith, 2008). 尽管如此, 云南虫类化石所揭示的形态和解剖学细节为验证后口动物特别是脊椎动物的起源和早期演化中的关键科学问题提供了非常有价值的信息和思考(如Donoghue等, 2014; Janvier, 2015).

3.2 瓮安生物群中动物胚胎和微型成体化石研究

前文历史回顾中已经指出, 瓮安生物群的发现得益于寒武纪磷酸盐化特异埋藏化石发现的启发. 例如, 陕西南部寒武系底部宽川铺组中一系列磷酸盐化动物胚胎化石及其发育成成虫的完整发育系列化石的发现(图6), 包括各种动物休眠卵(Yin等, 2018)、刺细胞动物(Bengtson和Yue, 1997; Dong等, 2013; Han等, 2013)、栉水母动物(Chen等, 2007)和蜕皮动物(Steiner等, 2004; Liu Y H等, 2014; Zhang等, 2015), 以及疑似的后口动物干群化石(Han等, 2017b)(图5). 这些化石不仅为重建寒武纪大爆发第一幕的过程提供了全新的证据, 更重要的是为瓮安生物群中的胚胎和可能的成虫化石的研究提供了可比较的研究实例, 为揭示早期动物的演化发育理论模型打开了一个独一无二的窗口.

瓮安生物群是一个磷酸盐化的特异埋藏微体化石库, 产出于贵州瓮安北斗山磷矿埃迪卡拉系陡山沱组中上部, 距今大约6.09亿年(Zhou等, 2017). 经过20年来的研究, 除多细胞藻类和大型带刺疑源外, 瓮安生物群发现了不同卵裂方式的动物胚胎化石和多种微型成体化石, 以及大量疑难化石类型(图7), 充分揭示了埃迪卡拉纪早期动物胚胎发育和成体化石的多样性, 为了解寒武纪大爆发之前动物的起源和早期演化提供独一无二的实证材料.

瓮安生物群中化石一般通过岩石切片和酸泡处理获得. 由于岩石切片只能提供化石标本一个断面的二维结构, 酸泡处理获得立体标本通过电子显微镜观察也只能获得表面形貌特征, 无法揭示化石的三维立体结构. 因而, 瓮安生物群中早期报道的动物胚胎化石和微型成体化石的生物学解释(Li等, 1998; Xiao等, 1998; Xiao和Knoll, 2000; Chen等, 2000, 2002, 2004)均受到国内外同行不同程度的怀疑(如Bengtson和Budd, 2004; Bailey等, 2007). 为解决这些争议, 陈均远研究组与物理学家合作, 在国际率先尝试采用同步辐射X射线三维断层成像技术开展磷酸盐化胚胎化石的研究, 以期获得胚胎内部的三维立体结构, 从而揭示胚胎的分裂方式, 进而探讨胚胎化石的生物属性. 通过多年与国际不同同步辐射光源的合作和成像技术创新, 2006年终于获得重要进展, 发现了只有现代两侧对称动物(软体动物和环节动物)才出现的极叶胚胎化石(Chen等, 2006). 高分辨率同步辐射X射线三维断层成像技术的发展和运用, 不仅可以清晰揭示化石的细胞层级结构, 还发现了通常无法保存的亚细胞结构, 比如卵黄颗粒、脂肪粒、细胞核等(Hagadorn等, 2006; Yin等, 2013, 2017), 导致瓮安生物群中多项新发现的诞生.

3.2.1 瓮安生物群中胚胎化石多样性

目前为止, 瓮安生物群中已经发现的胚胎化石包括如下类型(图7): 均等同步卵裂胚胎(Xiao等, 1998)、不同步卵裂胚胎(Hagadorn等, 2006)、具有极叶结构的两侧对称动物胚胎(Chen等, 2006; Yin等, 2013)、不均等卵裂胚胎(Chen等, 2009a)、盘状卵裂胚胎(Yin等, 2016)和具有胚层分化趋势的两侧对称胚胎(Chen等, 2009b). 这些胚胎化石充分展现了埃迪卡拉纪胚胎发育方式的多样性和复杂性, 可与已知动物胚胎的卵裂方式进行比较, 其中极叶胚胎和盘状卵裂胚胎都只在两侧对称动物的发育中出现.

此外, 瓮安生物群中还发现大量形态怪异的疑似胚胎化石(图7), 如*Helicoforamina*、*Spiralcellular*和*Caveasphaera*等(Xiao和Knoll, 2000; Xiao等, 2014). 这些形态结构奇特的化石在瓮安生物群中具有很高的丰度, 但研究程度相对薄弱, 其内部结构和发育过程并不清楚. 特别是一类具有“套娃结构”的胚胎状球形化石, 展示了生殖细胞和体细胞分化, 推测其发育过程中曾

图6 中国寒武纪代表性动物胚胎化石和幼虫化石

(a)~(b) 似古球蛋(*Archaeooides*), 均为显微CT成像重构的三维模型, (b)是(a)的透明渲染模式, 显示厚囊壁和内部的多细胞集合体(引自Yin等, 2018); (c)~(i) 均为扫描电镜图像; (c)~(d) 卵裂晚期动物胚胎; (e) 假球蛋(*Pseudoooides*); (f)~(g) 橄榄蛋及其孵化的成体(*Olivoooides mirabilis*)(引自Steiner等, 2014); (h)~(i) 四方塔形壳(*Quadrapyrgites quadratacris*)及其胚胎

发生程序性细胞凋亡, 因而不排除是动物的干群分子(Chen等, 2014). 正是由于瓮安生物群包含了多细胞藻类、动物胚胎和大量疑难类型的化石, 因而不排除一些化石属于与后生动物的单细胞近亲相似的原生生物(Hultgren等, 2011), 但是不能因为有大量非动物球形疑难化石的存在, 而否认瓮安生物群中动物胚胎化石的可能性.

3.2.2 瓮安生物群中的微型动物成体化石

瓮安生物群中先后报道微型动物成体化石包括海绵动物、刺细胞动物和两侧对称动物等. 其中, 海绵动物在1998年就进行了报道, 最早在岩石切片中发现(Li等, 1998). 但有学者认为它们可能是变形保存的大型带刺疑源类(Zhang等, 1998). 2015年, Yin等(2015)发现了一枚保存有细胞结构的立体海绵动物实体标本——“贵州始杯海绵”(*Eocyathispongia qiania*)(图7q、7r和7s), 该标本直径在1.2mm左右, 具有十分发育的中央腔和出水口, 体表由扁平细胞覆盖, 且细胞之间具有明显的间隙, 并未形成类似多细胞藻类的网状结构或者真后生动物特有的表皮结构. 贵州始杯海绵被认为是迄今为止前寒武纪海绵动物存在的最好证据(Butterfield, 2015), 有学者认为它也可能代表了海绵动物起源之前的原海绵祖先, 具有动物共同祖先的特征(Cavalier-Smith, 2017).

除海绵动物外, 瓮安生物群中还报道了一些可能的真后生动物化石, 主要包括一类被解释为原始刺细胞动物的管状化石(共4属6种)(图7t、7u、7v)(Xiao等, 2000; Chen等, 2002; Liu等, 2008)和古水螅虫(Chen等, 2002; 陈均远, 2004). 最近研究表明, 瓮安生物群中管状化石并非动物, 也非一种类型, 其中不分叉的标本可能是古老蓝细菌(刘鹏举等, 2010; Sun等, 2019), 分叉的标本更可能是灭绝的多细胞藻类(Cunningham等, 2015; Sun等, 2019).

瓮安生物群中最著名的成体化石是两侧对称动物化石“贵州小春虫”(*Vernanimalcula guizhouena*)(图7w)(Chen等, 2004). 贵州小春虫呈圆卵状, 不同深度的切面上可以观察到分化的胚层、贯通的肠道(包括口、消化腔和肛门)、体表规则排列的感觉器官等. 其中最重要的特征是保存了三个胚层, 以及中胚层围绕的真体腔. 但小春虫化石的动物属性受到一些学者的质疑, 如Bengtson等人认为小春虫磷酸盐化胚层的细胞构造被认为是早期成岩磷灰石晶体(Bengtson和Budd, 2004; Bengtson等, 2012). Petryshyn等(2014)通过包埋切片的方式处理了大量酸处理获得的三维立体标本, 发现了更多的类似小春虫化石的标本, 支持了小春虫化石作为两侧对称动物的结论. 但是, 瓮安生物群中目前还没有其他两侧对称动物化石的发现. 在没有更多的证据之前, 关于两侧对称动物化石是否在瓮安生物群中真实存在的怀疑一时不会停止.

图7 瓮安生物群中胚胎化石多样性与可能的微型动物代表性化石

(a)大型带刺疑源类网格大刺球(*Mengeosphaera reticulata*); (b)~(l)瓮安动物胚胎。(b)~(c)展示胚胎外包膜表面的装饰特征;(d)显示带装饰外膜包被的分裂球;(e)~(g)显示不同分裂阶段的均等同步分裂胚胎;(h)为典型的不均等分裂胚胎;(i)~(k)不同发育阶段的具极叶胚胎化石。其中,(i)属于极叶结构膨出的单细胞期。(j)为三叶型的二细胞期,极叶结构与其中一个细胞连通。(k)为L型二细胞期,极叶结构开始回缩至连通的细胞;(l)盘状卵裂胚胎,细胞分裂发生在动物极,植物极是不分裂的富含卵黄的大细胞;(m)~(p)瓮安生物群中的疑难球形化石,m=*Spirallicellula bulbifera*,n=*Helicoformina wenganica*,o=*Caveasphaera costata*,p=*Sporosphaera guizhouensis* (Landon等, 2019); (q)~(s) 贵州始杯海绵(*Eocyathispongia qiania*), (q)为侧视图, (r)为顶视图, (s)为其出水口放大细节; (t)~(v) 管状化石; (w) 贵州小春虫(*Veranimalcula guizhouena*, 引自Chen等, 2004), (x)为贵州小春虫复原图(David J Bottjer教授提供)

3.3 寒武纪大爆发多幕式演化模型的提出与发展

自寒武纪大爆发假说提出以来,基本上都是作为一幕式快速演化事件来看待的。即使在前寒武纪末期(埃迪卡拉纪晚期)发现大量形态复杂的宏体化石,学术界也没有改变这种基本认识,因为典型埃迪卡拉化石都不具备寒武纪之后动物的基本特征,如运动、捕食、消化系统等器官,被认为是独立于动物界的一个灭绝支系,曾被称为“文德生物界”(Vendobionta)(Seilacher, 1992),在寒武纪大爆发之前就基本已经灭绝。2011年,Erwin等对寒武纪大爆发研究进行了系统总结,认为是一次持续性的动物造型(门及亚门一级动物

分类级别)大爆发。

3.3.1 中国学者提出的寒武纪大爆发多幕式演化模型

然而,随着华南埃迪卡拉纪和寒武纪大量特异埋藏化石群的发现和研究,中国学者创新性地提出了寒武纪大爆发的多幕式演化模型,从理论上丰富和发展了寒武纪大爆发假说的内涵。首先,陈均远(2004)提出了由4次大辐射和1次大灭绝构成的寒武纪大爆发多幕式演化模型,并将其称之为“点断辐射演化”模型(图8a)。该模型认为动物起源于雪球冰期结束之后的一段时间内,以瓮安生物群为代表(“瓮安大辐射”),这些动

物祖先个体非常小、具有不同动物造型的发育基础;随后在埃迪卡拉纪晚期发生以大型腔肠动物为特征的埃迪卡拉生物群大辐射(“埃迪卡拉大辐射”),埃迪卡拉生物群在埃迪卡拉纪末发生大规模灭绝,之后才发生寒武纪大爆发。据此,陈均远(2004)认为发生于前寒武纪的“瓮安大辐射”和“埃迪卡拉大辐射”展示了动物世界的黎明和一次失败的辐射演化。而寒武纪大爆发经历了以动物骨骼化为特征的“梅树村大辐射”序幕期和动物各种造型(门或亚门)快速出现的“帽天山大辐射”主幕期,两次大辐射分别以中国寒武纪早期的梅树村动物群和澄江动物群为代表。寒武纪早期的两幕大辐射奠定了此后5亿多年来动物演化的基本框架。

同样以中国化石记录为主要依据,舒德干等(Shu, 2008; Shu等, 2014)对寒武纪大爆发的幕式演化过程提出全新的解释(图8b)。他们认为,前寒武纪埃迪卡拉动物群、寒武纪早期的小壳化石群和澄江动物群分别代表了寒武纪大爆发的前奏、第一幕和第二幕;特别从动物系统树构建的角度强调了寒武纪大爆发的三幕式演化分别代表了动物的三个谱系(基础动物、原口动物和后口动物)的构建成型。同时,舒德干等还认为寒武纪爆发与其前奏之间并无实质性演化上的间断,至第二幕基本完成了动物树框架的构建成型,表明寒武纪大爆发基本完成。

差不多同一时期,朱茂炎与他的合作者提出了寒武纪大爆发幕式演化模型是由多幕大辐射和大灭绝构成的观点(Zhu等, 2007a; 朱茂炎, 2010)(图8c)。与陈均远和舒德干等的幕式模型基本一致,朱茂炎等同样认为寒武纪大爆发在前寒武纪末期就已经启动,在寒武纪第二世已经完成。最明显的区别在于,朱茂炎等不仅强调了动物在埃迪卡拉纪早期经历了隐形的早期演化阶段,还特别强调了寒武纪大爆发的每一幕大辐射之间均存在大灭绝事件(图8c),并指出生物幕式演化与海水碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)为指标的环境变化具有显著的耦合关系。

3.3.2 中国化石纪录与寒武纪大爆发多幕式演化模型新解

寒武纪大爆发的基本特征是动物基本造型(门及亚门一级生物分类级别)在寒武纪早期快速地构建完成。从澄江动物群的化石记录来看(图3),寒武纪大爆发时期高级别类群(门、亚门、纲)仅由少量的属种所

代表,有的类群仅由单属种组成,表现出动物造型悬殊度(disparity)高,而物种多样性(diversity)低的特点。不仅如此,新的门及亚门一级动物在寒武纪之后基本没有出现(Valentine, 2004)。这种高级别类群出现早、低级别类群出现晚的“自上而下”的演化模型,换句话说就是生物造型悬殊度在演化早期达到最大的模型,得到显生宙各类动物化石记录所证实,包括节肢动物门、腕足动物门、苔藓动物门和棘皮动物门等目和科一级类群的演化(Hughes等, 2013; Valentine和Marshall (2015)及其文献)。

随着演化发育生物学的快速发展,寒武纪大爆发“自上而下”的快速演化模型得到演化发育生物学和基因组学构建的动物谱系树的支持。演化发育生物学研究表明,构建已知动物关键形态和结构的蛋白编码基因大约是20000个,在演化上具有明显的保守性(Erwin, 2009)。因为这些控制动物主要性状发育的基因或者基因工具包大多都在海绵动物中存在,甚至很多在单细胞的原生生物中就已出现,证明动物的主要基因工具包是在动物演化的初期就已经获得(Erwin等, 2011)。由基因组学和分子钟构建的动物谱系树和谱系年表表明,动物的超门和门一级谱系在新元古代晚期,主要在埃迪卡拉纪就已经起源(图9)(Erwin等, 2011; Dos Reis等, 2015);节肢动物的谱系树研究表明,寒武纪大爆发时期节肢动物的演化速率在基因层次上(genotype)与表型层次上(phenotype)的演化速率分别比显生宙高出4倍和5.5倍(Lee等, 2013)。这些研究从演化发育生物学角度为动物早期的快速演化和寒武纪大爆发的真实性提供了强有力的支持。

但在年代谱系树中,动物主要谱系起源的时间与化石记录之间存在明显的时间差。Erwin等(2011)认为这种宏演化上的时间差是生态方面的原因造成的,包括海水的氧化状态。因为基因水平上的起源需要合适的生态机会才能达到表型演化上的成功,也就是说只要有合适的生态机会,动物主要造型可以在很短的时间内出现。实际上,除分子钟自身的计算误差之外(Cunningham等, 2017; Bromham等, 2018),如果将华南埃迪卡拉纪早期瓮安生物群和遍布全球的埃迪卡拉纪晚期埃迪卡拉生物群中的特征性化石作为动物树根部已经灭绝了的祖先类群和中间型灭绝类群的话,这个时间差可能并不存在,或者没有这么明显(图9)。灭绝了的祖先支系(干群、“幽灵祖先ghost ancestors”或

图 8 中国学者提出的寒武纪大爆发多幕式演化模型

(a) 陈均远的四幕式模型(陈均远, 2004); (b) 舒德干等的三幕式模型(Shu, 2008; Shu等, 2014); (c) 朱茂炎等的多幕式大辐射与大灭绝模型(Zhu等, 2007a; 朱茂炎, 2010)

图 9 动物门类年代谱系树和最早化石记录

分子钟估算动物门类的分歧时间节点综合参考了Erwin等(2011)和Dos Reis等(2015)的估算结果; 动物门类之间的谱系关系综合参考了Laumer等(2015)、Simakov等(2015)、Giribet(2016)、Cannon等(2016)和Marlétaz等(2019)的结果。浅颜色动物门类没有化石记录, 主要是动物界一些稀有类群

“幽灵支系ghost lineages”)和中间型类群代表了生物系统树上的关键演化节点或者创新, 从而对揭示演化历史具有特别重要的价值(图10)。由于这些祖先支系具

有特别的性状组合特征, 与已知冠群(crown group)动物门的特征有显著差异, 导致它们代表的物种很难与已知冠群的特征性状对比, 所以难以识别。结果造成

图 10 寒武纪大爆发多幕式演化模型图

(a) 四幕式寒武纪大爆发模型示意图; (b) 图示寒武纪大爆发早期动物树基部可能出现过的大量灭绝支系; (c) 图示寒武纪大爆发时期两侧对称动物起源过程, 以及可能出现的干群和冠群支系

了这些化石在亲缘关系厘定和分类上的难题, 也很难按照林奈分类法则将其在已知动物谱系中找到位置. 特别是, 祖先支系是演化发育上的创新, 但并不一定是生态意义上演化成功的类群, 因而通常生存时间短、造型奇特但多样性少, 保存为化石的潜力非常低. 动物树的根部可能存在大量这样难以识别的祖先支系(图10)(Erwin等, 2011; Valentine和Marshall, 2015), 特别是门或超门谱系之间的灭绝支系的识别更加困难, 这也就是早期动物化石的系统位置普遍受到争议的原因所在. 按照动物谱系年表推算, 它们主要出现在寒武纪之前, 与埃迪卡拉纪早期的瓮安生物群和埃迪卡拉纪早期的埃迪卡拉生物群在时间上基本吻合(图9).

在结合全球研究进展的基础上, 依据中国化石记录, 我们可以从演化发育生物学角度重新解读寒武纪大爆发多幕式模型的本质(图9, 10):

(1) 隐形阶段(约780~565Ma). 是后生动物起源和早期演化的关键阶段, 伴随真核多细胞生物的快速大辐射. 这一阶段后生动物、多孔动物和刺细胞动物等干群支系大量出现, 可能包括一些真后生动物(eumetazoans)干群支系. 由于这些动物祖先支系可能没有有效的

水沟循环系统和体腔, 个体都比较小. 华南埃迪卡拉纪早期瓮安生物群就是这个阶段迄今全球最好的化石记录(详见上文). 特别需要说明的是, 埃迪卡拉纪早期大量繁盛的所谓“大型具刺疑源类”中的一部分也可能是早期后生动物的休眠卵(Yin等, 2007; Cohen等, 2009).

(2) 序幕阶段(570~539Ma). 以大型化动物的出现为特征, 除了之前出现的微型后生动物和海绵动物干群分子的大型化, 首次出现了大量两胚层动物和两侧对称动物的干群支系, 以及部分可能的原口动物和后口动物的干群支系. 全球广布的埃迪卡拉纪晚期埃迪卡拉生物群是这个阶段的代表性化石群. 另外, 这个阶段还有少量具有矿化骨骼的动物开始出现.

尽管典型埃迪卡拉化石与寒武纪之后的动物化石在形态上区别明显, 学界对它们的生物属性认识存在很大差异. 但越来越多的研究表明, 它们并不是曾经认为的那样代表了动物谱系外或者动物谱系内的一个独立支系(Seilacher, 1992; Buss和Seilacher, 1994), 而是属于动物系统树底部不同位置上的干群支系(Erwin和Valentine, 2013; Dunn和Liu, 2019), 表明埃迪卡拉纪晚期出现了大量存活时间很短的动物祖先分子. 例如, 典型的叶状化石(包括树形arboreomorphs和多叶状ran-

geomorphs)可能代表了真后生动物干群支系的分子(Dunn等, 2019); 特征性化石*Dickinsonia*标本上发现的动物证据也越来越多, 包括肌肉收缩运动和动物标志化合物等, 被认为属于真后生动物, 可能与扁盘动物(Placozoa)相似(Sperling和Vinther, 2010; Hoekzema等, 2017; Bobrovskiy等, 2018); 同时, 一些化石可能是可以运动的两侧对称动物, 如*Kimberella*(Seilacher等, 2003; Ivantsov, 2013; Gehling等, 2014; Gold等, 2015), 以及*Parvancarina*(Darroch等, 2017; Paterson等, 2017)等。

近年来, 在中国华南埃迪卡拉纪晚期发现不同保存方式的典型埃迪卡拉化石。首先是在陡山沱组顶部黑色页岩中发现以碳质膜保存的“八臂仙母虫(*Eoandromeda octobrachiata*)”, 与澳大利亚南部典型埃迪卡拉化石产地石英砂岩中以印痕方式保存的化石属于同一种, 研究表明这是一种双胚层刺细胞动物, 并具有栉水母动物相似的特征(Tang等, 2008, 2011; Zhu等, 2008)。在湖北三峡地区灯影组石板滩段灰岩中发现的复杂两侧对称动物实体化石和遗迹化石, 包括三叶形蠕形动物实体与其运动痕迹一起保存的化石和具有成对附肢动物的爬行觅食迹化石等, 为埃迪卡拉纪晚期两侧对称动物干群的存在提供了可靠的化石证据(Chen等, 2013, 2018, 2019)。

特别值得关注的是, 在全球各地埃迪卡拉纪末期广泛出现一些特征的管状化石, 以前认为它们在埃迪卡拉纪末期与典型埃迪卡拉化石群一起灭绝。我们最近在华南、哈萨克斯坦、西伯利亚等的研究发现, 埃迪卡拉纪-寒武纪的管状动物化石出现连续演化的现象, 不仅典型的埃迪卡拉纪末期管状化石(如克劳德管类)延续至寒武纪早期, 典型的寒武纪早期管状化石(如阿纳巴管类)在埃迪卡拉纪末期开始出现, 表明动物的寒武纪大爆发在前寒武纪末期已经开始(Yang B等, 2016; Han等, 2017b; Zhu等, 2017)。近期陕西南部灯影组高家山生物群研究表明, 埃迪卡拉纪晚期的管状化石与寒武纪早期的小壳化石具有密切的演化联系(Cai等, 2019), 为寒武纪大爆发的连续演化过程提供了有力支持。

(3) 大爆发第一幕(539~521Ma)。是多孔动物、刺细胞动物和两侧对称动物的首次快速大辐射时期, 以动物骨骼化的快速大爆发为标志, 以全球分布的寒武纪小壳化石群为代表, 如中国华南的“梅树村动物群”和西伯利亚的“托莫特动物群”。从目前小壳化石的系

统学研究来看, 这些具有各种外壳和骨片的动物以原口动物中的冠轮动物为主, 部分可以置于已知冠群动物门, 但大量疑难化石类群代表了已知动物超门或门一级的干群支系。另外, 作为多孔动物一个灭绝支系, 古杯动物是这个时期代表性大型动物, 群体可以形成典型的生物礁。

目前来看, 华南寒武系底部丰富的磷酸盐化小壳化石是全球记录最完整小壳化石群, 主要包括了海绵动物(骨针)和各种刺细胞动物管壳(阿纳巴管类、原始锥石类、小软舌螺类)、开腔骨类、原牙形类、软体动物类和软舌螺类; 以及各种骨片系化石, 包括棱管壳类、赫尔克壳类、近骨壳类、寒武钉类、托莫特壳类和织金钉类等(Qian, 1989; Qian和Bengtson, 1989; 钱逸, 1999)。其中大量形态各异的小壳化石很难归类已知冠群动物门中(Bengtson和Conway Morris, 1992; 钱逸, 1999)。

澄江动物群中的特异埋藏化石为其中的一些疑难小壳化石的亲缘关系带来了希望。例如, 完整开腔骨类的个体化石研究表明, 这是介于海绵动物和真后生动物之间的一个支系(Janussen等, 2002); 毛颚动物完整化石的发现(Chen和Huang, 2002), 可以将原牙形类化石作为毛颚动物口内刺状器官进行对比(Hu等, 2007; Vannier等, 2007); 大量完整叶足类化石在澄江动物群中发现表明, 织金钉类可能是叶足类的骨片(钱逸等, 2000); 澄江动物群中的软舌螺化石研究, 支持了其与触手冠类动物的亲缘关系, 可能是腕足动物的干群支系(Moysiuk等, 2017; Sun等, 2018)。但是, 即使有完整化石个体的发现, 如赫尔克壳类, 它们的亲缘关系仍然是个谜, 它们与棱管壳类一起被Bengtson (2005)解释为位置不定的两侧对称动物的干群支系, 或者冠轮类的干群支系(Conway Morris和Caron, 2007)。这样的疑难小壳化石还包括近骨壳类、寒武钉类和托莫特壳类, 其中大量的研究认为托莫特壳类是与腕足动物相近的干群支系(Li和Xiao, 2004; Larsson等, 2014)。

由此可见, 小壳化石记录证实了大爆发第一幕主要由多孔动物、刺细胞动物和两侧对称动物中冠轮动物的大辐射为特征(Li等, 2007; Kouchinsky等, 2012; Zhuravlev和Wood, 2018)。而除织金钉类表明叶足类已经出现外, 蜕皮动物化石在大爆发第一幕的化石记录不多, 但遗迹化石可以表明曳鳃动物和节肢动物可能在这一阶段已经出现(Zhu, 1997; Vannier等, 2010)。近

些年来, 陕南寒武系底部宽川铺组特异化石库中发现了一些蛻皮动物化石(Liu Y H等, 2014; Zhang等, 2015; Wang等, 2019)(见前文). 但即使在这样特异埋藏化石库中, 可能的节肢动物化石还是非常罕见(Steiner等, 2004), 说明以节肢动物为优势类群的蛻皮动物在第一幕没有出现大辐射. 近期在陕南宽川铺组 and 三峡地区岩家河组发现有疑似的后口动物干群化石(Han等, 2017a; Topper等, 2019), 但可靠后口动物化石记录基本上缺失.

(4) 大爆发第二幕(521~515Ma). 这是寒武纪大爆发高峰期, 以寒武纪动物群的大爆发为标志, 以澄江动物群为代表. 如前文所述, 澄江动物群出现了大量动物超门和门一级动物冠群和干群支系, 特别是后口动物的大爆发, 以泛节肢动物为优势类群(图3~5, 9). 至此, 以所有门一级动物造型为特征的寒武纪大爆发已经完成. 同时, 澄江动物的定量群落生态学研究表明, 食物链和底栖动物群落结构的复杂程度达到与显生宙以来相似的水平, 与现代浅海底栖生物群落基本相似(图3)(Zhao等, 2012, 2014). 因此, 复杂生态系的构建完成也是寒武纪大爆发已经完成的重要标志.

综上所述, 以动物基本造型(门或亚门一级)框架构建完成为标志的寒武纪大爆发经过了从新元古代晚期至寒武纪早期4个阶段, 早期阶段以干群动物门的大量出现为特征, 绝大多数冠群动物门主要在寒武纪大爆发第一幕和第二幕快速出现. 由于每个阶段都有大量新的门一级干群动物支系和中间型动物支系的大量出现, 代表造型创新的干群和中间型动物一般只具备较弱的生态应变能力, 导致在外部环境事件的干预下, 每个阶段的末期都发生了集群灭绝现象(Zhu等, 2006, 2007a; 朱茂炎, 2010; Li等, 2007), 从而形成了寒武纪大爆发多幕式辐射和灭绝的模式(图10).

值得关注的是, Erwin等(2011)认为寒武纪大爆发持续时间是从埃迪卡拉晚期一直到奥陶纪, 与我们的模型有明显差异. 但是, 从他们所依据的化石数据来看(见Erwin等, 2011, 图3), 寒武纪大爆发持续到奥陶纪的结论依据的纲一级动物化石的数据, 冠群和干群门一级动物大爆发结束的时间与我们的结论是一致的. 最近, Zhuravlev和Wood(2018)的研究与Erwin等(2011)的观点相似, 他们将寒武纪大爆发分为两幕, 第一幕从埃迪卡拉纪末期(~545Ma)到寒武纪早期(~513Ma), 是干群动物的大爆发; 第二幕从寒武纪中期

(~513Ma)开始一直持续到奥陶纪大辐射, 是冠群动物的大爆发. 问题在于Zhuravlev和Wood(2018)所依据的仅仅是冠轮动物为主的物种一级动物骨骼化石数据, 它们所强调的干群和冠群都是纲一级之下的低级别类群, 显然不能用来解释门一级动物的寒武纪大爆发本质. 由此可见, 华南的化石记录对揭示寒武纪大爆发的本质和模型至关重要, 忽视华南化石记录的模型和解释是不完整的. 最近, Paterson等(2019)通过寒武纪三叶虫化石数据库的定量分析, 支持了寒武纪大爆发在寒武纪第三阶已经结束的结论.

3.4 寒武纪大爆发时期生物与环境协同演化研究进展

尽管中国在这方面的研究自21世纪初才起步, 但在雪球事件、海水氧化还原状态及其与寒武纪大爆发的相关性方面均获得重大进展.

3.4.1 雪球事件研究

雪球假说模型推测雪球时期的冰期开始和结束在全球范围内快速发生, 特别是低纬度地区几乎是同时的, 而且冰期至少持续几百万年(>5Ma)(Hoffman和Schrag, 2002). 一般认为成冰纪至少发生两次冰期, 即斯图特(Sturtian)和马林诺(Marinoan)冰期. 但由于缺乏高精度同位素年龄的约束, 全球各地冰期地层的对比、冰期次数和持续时间均没有解决, 因而雪球假说亟待地质年代学的论证. 华南地块在成冰纪处于低纬度(Zhang等, 2013), 也记录了至少两次冰期沉积地层——江口冰期和南沱冰期(Zhang等, 2011), 成为论证雪球事件全球最好的地区之一.

21世纪以来, 特别近5年来, 华南成冰系及上下地层中发现大量火山灰和火山凝灰岩层, 获得了一系列高精度锆石U-Pb年龄数据: (1) 在广西北部丹洲群拱洞组顶部获得锆石SIMS U-Pb年龄(716±3)Ma, 限定了江口冰期的底界年龄(Lan等, 2014). 与加拿大西北部和阿曼斯图特冰期底部年龄(~713Ma, (716.5±0.2)Ma)在误差范围内一致(Bowring等, 2007; Macdonald等, 2010). 由于成冰纪加拿大西北部、阿曼和华南分别处于赤道、23°S和30°N位置, 江口冰期的底界年龄证明了斯图特冰期在全球的同时启动, 从而验证了雪球假说模型的推测. (2) 在大塘组底部和中上部获得多个年龄(Zhou等, 2004, 2019; Zhang等, 2008; Liu等,

2015). 其中, (658.80 ± 0.50) Ma 年龄为斯图特冰期结束提供了高精度的最小年龄数据约束, (654.2 ± 2.7) Ma 年龄为马林诺冰期起始提供了高精度的最大年龄数据约束. (3) 在南沱组冰碛杂砾岩顶部和之上盖帽白云岩顶部分别获得 (634.57 ± 0.88) 和 (635.23 ± 0.57) Ma (Condon 等, 2005; Zhou 等, 2019), 与不同纬度大陆上马林诺冰期结束年龄一致, 如纳米比亚 (Prave 等, 2016), 验证了马林诺冰期在 ~ 635 Ma 全球同时快速结束. 这些年龄不仅支持了雪球假说模型, 还揭示了斯图特冰期 (>55 Ma) 比马林诺冰期 (<20 Ma) 的延续时间要长的多, 为完善雪球假说模型提供了关键证据 (Hoffman 等, 2017).

马林诺冰期结束后全球范围内沉积一套特征明显的“盖帽碳酸盐岩”, 是支撑雪球假说的关键地质证据之一. 雪球假说认为盖帽碳酸盐岩是超级温室条件下的快速沉积, 长期冰盖致使海洋光合作用停止, 导致盖帽碳酸盐岩普遍具有低的 $\delta^{13}\text{C}$ 值. 华南南沱冰期之上发育典型的盖帽碳酸盐岩, 其中三峡地区盖帽碳酸盐岩发现了典型甲烷释放和氧化的证据, $\delta^{13}\text{C}$ 值可以低至 -40% , 为“甲烷水合物释放模型”提供了实证 (Jiang 等, 2003). 这一研究与雪球假说认为导致冰期结束的温室气体来自火山排气的模型不一致. 然而, 关于甲烷释放时间较晚的证据为盖帽碳酸盐岩之谜提供了新的思考 (Zhou 等, 2010). 另外, 通过盖帽碳酸盐岩中重晶石三氧同位素 ($\Delta^{17}\text{O}$) 研究, 证实了马林诺冰期结束时巨高的大气 CO_2 分压 (1200ppm) (Bao 等, 2008).

最近, 通过镁和黄铁矿硫同位素研究, 发现在盖帽碳酸盐岩沉积之前地球就已经发生强烈的大陆风化作用, 表明雪球冰期的结束发生在盖帽碳酸盐岩沉积之前; 同时, 由大陆风化带来的硫酸盐和营养物质含量的大幅上升, 致使盖帽碳酸盐岩沉积之前的古海水发生大规模硫化事件 (Huang 等, 2016; Lang 等, 2018a). 这些研究为重新认识雪球事件提供了新的证据.

3.4.2 第二次大氧化事件研究

复杂的多细胞动物需要足够的氧气进行生命代谢过程, 同时当氧气达到现代大气氧含量 (PAL) 的 1% 时, 会在大气中形成一个臭氧层, 降低紫外线辐射对复杂的大个体动物生存的威胁. 动物生存需要大气氧含量的最低估计是 $5\sim 10\%$ PAL (Knoll 和 Carroll, 1999), 而且复杂程度不同的动物类群对氧的最低需求量有明显的

差异 (Zhang 和 Cui, 2016). 因而, 发生在新元古代-古生代之交的大氧化事件被广泛用来解释动物的起源和快速辐射 (Och 和 Shields-Zhou, 2012; Lyons 等, 2014; Mills 等, 2014; Knoll 和 Sperling, 2014).

随着地球化学的研究方法和实验技术的不断发展, 海洋的氧化还原状态可以采用越来越多的地球化学参数来标定, 如 S、N、Mo、U、Fe、Cr 和 Se 同位素, Fe 组分、Ce 异常和 I/Ca 比值, U、V、Mo 含量等. 近 20 年来, 国内不同研究组通过多种地球化学方法对华南埃迪卡拉纪-寒武纪早期不同沉积相区几十条剖面开展了研究, 揭示了这个时期海洋氧化程度逐渐增高, 但是不同水深沉积盆地的氧化还原状态在时间上出现明显的差异, 并存在动态变化的硫化海水楔 (如 McFadden 等, 2008; Shen 等, 2008; Li 等, 2010, 2015, 2017a; Ling 等, 2013; Guan 等, 2014; Jin 等, 2016; Cheng 等, 2017; Fan 等, 2018; Shi 等, 2018; Wei 等, 2018). 总体结果表明, 尽管埃迪卡拉纪-寒武纪早期发生过多次短暂的深水氧化事件, 但 ~ 520 Ma 之前的海洋氧化程度总体不高, 深水氧化直到 ~ 520 Ma 才接近现代海洋水平 (Chen 等, 2015), 这与寒武纪大爆发的高峰期在时间上完全吻合. 同时, 大量的研究还揭示动物早期演化的阶段性受控于海洋氧化还原状态动态变化, 海水氧化程度高的阶段与生物大辐射阶段对应, 而大规模浅水缺氧事件与生物的大灭绝时间相吻合 (Jin 等, 2016; Li 等, 2017b, 2018; Wang 等, 2018; Zhang 等, 2019). 例如, 最近我们通过对西伯利亚寒武纪早期碳酸盐岩地层的碳、硫同位素研究, 发现该地区海水碳、硫同位素在寒武纪早期距今 5.24 亿年至 5.14 亿年期间发生了五次同步变化, 反映了海水氧气含量的变化幅度; 而海水含氧量的变化次数和幅度与动物化石多样性变化的次数和幅度在时间上高度吻合 (He 等, 2019). 这一系列研究均为大气和海洋的氧气含量控制着寒武纪大爆发过程提供了直接证据.

3.4.3 生物与环境协同演化研究

新元古代-寒武纪时期是地质史上全球海水 $\delta^{13}\text{C}$ 变化最频繁和最强烈的时期 (Shields 和 Veizer, 2002; Bartley 和 Kah, 2004). 其中, $\delta^{13}\text{C}$ 负异常值通常达到 $-6\sim -14\%$, 是地球历史上最低的时期, 与冰期具有时间上的相关性 (Halverson 等, 2005). 这种低的 $\delta^{13}\text{C}$ 负异常在显生宙再也没有出现过 ($\delta^{13}\text{C}$ 值均 $> -5\%$, 一般不

低于-2‰)(Saltzman, 2005). 除此之外, 海水 $\delta^{13}\text{C}$ 负异常与有机碳同位素($\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$)变化不具有耦合关系(Swanson-Hysell等, 2010), 与显生宙以来海洋有机碳和无机碳同位素的耦合变化相矛盾(Kump和Arthur, 1999), 违背了传统同位素质量守恒箱式模型原理(Bjerrum和Canfield, 2011; Grotzinger等, 2011). Rothman等(2003)提出这是由于前寒武纪大洋存在一个巨大的溶解有机碳库(DOC)造成, 其阶段性氧化会导致海水 $\delta^{13}\text{C}$ 的巨大负异常. 显然海水 $\delta^{13}\text{C}$ 演化是一个令人困惑的科学问题.

通过华南埃迪卡拉纪-寒武纪海水 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的系统研究, 结合全球数据, 我们发现这一时期海水 $\delta^{13}\text{C}$ 的主要异常变化事件具有全球等时性, 且与生物的阶段性和大灭绝事件具有明显的对应关系, 因而可用于全球地层对比和划分(Zhu等, 2006, 2007a). 由此可见, 这个时期海水 $\delta^{13}\text{C}$ 的异常变化是地球表层系统整体剧烈变化的反映. 但是, 部分学者认为新元古代-寒武纪转换时期 $\delta^{13}\text{C}$ 的异常变化是后期成岩作用或淡水交代造成, 因而不能反映当时地球的碳循环特征(Knauth和Kennedy, 2009; Derry, 2010; Swart和Kennedy, 2012). 华南埃迪卡拉系陡山沱组的系统研究表明, 该时期至少出现4次可以用于广泛对比的 $\delta^{13}\text{C}$ 负异常事件(Zhu等, 2013). 其中, 陡山沱组顶部的DOUNCE负异常($\delta^{13}\text{C}$ 最低值达到-10‰)在浅水和深水相区都有记录, 岩相学和成岩作用分析充分证实了 $\delta^{13}\text{C}$ 代表原始海水的信息. 对比研究认为, DOUNCE负异常时间与全球不同大陆埃迪卡拉纪中期的Shuram/Wonoka $\delta^{13}\text{C}$ 负异常事件是等时的, 可能代表了一次全球海洋氧化事件(Lu等, 2013; Shi等, 2018). 最近, 通过合作研究, 我们认为5.6亿年前后大规模造山运动(泛非运动)将大量蒸发岩输入海洋, 蒸发岩作为大洋的氧化剂, 使得寒武纪大爆发之前普遍缺氧的深部大洋得以氧化, 结果海洋出现DOUNCE这样的长时间 $\delta^{13}\text{C}$ 负异常事件, 大气和海洋中氧气含量快速增加, 为地球大型复杂多细胞生命的快速演化奠定了基本条件(Shields等, 2019). 这些研究充分地球-生命系统整体演变的重要性.

伴随着大气和海洋氧气的增加和动物的寒武纪大爆发, 海洋中的重要生物营养元素, 如C、N、P等的生物地球化学循环也发生了革命性转变. 综合中国华南多年来的研究和全球资料, 我们提出了动物扰动作用

的出现是地球生物地球化学循环发生革命性转变的关键因素(Shields-Zhou和Zhu, 2013). 相对于生物环境协同演化对氧气增加产生的正反馈作用(Lenton等, 2014), 动物的扰动作用则带来一系列负反馈作用(Shields-Zhou和Zhu, 2013). 首先, 动物对海底沉积的扰动作用增加了磷的沉积埋藏, 海水中磷含量直接降低了海洋的原始生产率和有机碳埋藏量, 从而导致海洋和大气氧含量的降低, 进而发生海洋缺氧事件和海洋生态危机, 结果生物扰动作用减弱. 生物扰动作用的负反馈作用使得显生宙大气氧含量保持在一个较低的水平(20~22%左右), 维持了显生宙以来地球-生命系统的平衡. 生物扰动作用对生态系统的这种负反馈作用机制和影响得到数学模型的论证(Boyle等, 2014). 因而, 寒武纪动物的大爆发标志着现代地球-生命系统的诞生(Shields-Zhou和Zhu, 2013).

4 问题与展望

4.1 古生物学研究

尽管华南埃迪卡拉纪-寒武纪一系列特异埋藏生物群为破解寒武纪大爆发之谜提供大量的关键证据, 但从古生物学研究的角度来看还有很多问题没有解决. 首先, 现生35个门一级动物类群在寒武纪目前才发现20多个. 尽管没有发现化石记录的动物门主要是一些动物界稀有类群, 它们个体小、非矿化和生境特殊(图9), 如寄生的动物; 但是寒武纪之后海洋中常见的苔藓动物的缺失, 一直是困扰古生物学家的难题; 第二, 许多动物门类的起源与早期谱系演化的关键过程没有被揭示. 比如节肢动物、后口动物和脊椎动物的起源和早期演化问题方面, 尽管已经取得一些重要进展, 就如前文所述, 在许多关键问题上的认识还存在很大分歧和争议.

更加突出的问题是关于寒武纪之前的动物起源和早期演化方面的研究. 无论从埋藏方式还是化石保存的数量来看, 华南埃迪卡拉纪的一系列特异埋藏化石群在全球范围内都是独一无二的, 目前学界有关寒武纪之前的动物早期演化方面的新认识也主要来自这些化石群的研究. 但是, 有关动物化石的生物学属性方面的争议从没有停止(见前文所述). 例如, 有关瓮安生物群中磷酸盐化的动物胚胎化石和微型成体化石、蓝田生物群中碳质膜保存的疑似动物化石等的生物学属性

问题. 究其原因主要有如下几点: (1) 现代演化生物学界对动物起源和早期演化没有公认的模式; (2) 动物的祖先可能没有矿化的骨骼、个体也可能很小, 因而难以保存为化石; (3) 即使如瓮安生物群那样, 化石可以保存微米级以下细胞和亚细胞结构, 但动物早期演化阶段可能出现大量生存时间短的灭绝干群支系(图10), 它们无法与现代动物类群直接进行对比, 造成分类学和系统学上的困惑.

以上这些问题都是今后急需解决的古生物学重要科学问题. 除了保持持续的野外化石发掘之外, 在研究手段和思路上都都需要创新. 方法上, 对于不同类型的特异埋藏化石需要改进化石处理和成像技术, 以便更多地获取化石形态和解剖学信息; 在此基础上构建不同类群的形态解剖学数据库, 开展系统学分析. 思路, 需要吸收现代生态演化发育生物学(evo-devo)的思想(Gilbert等, 2015), 紧密结合基因组学有关分子谱系树的研究进展, 开展动物起源和寒武纪大爆发过程的研究.

4.2 古环境研究

新元古代中期至寒武纪早期的岩石圈、大气圈和海洋均发生剧烈的演变, 它们与动物起源和寒武纪大爆发紧密相关. 从中国研究现状来看, 以下几个方面的研究需要加强:

(1) 岩石圈构造运动: 新元古代中期至寒武纪早期发生了罗迪尼亚超大陆裂解和冈瓦纳超大陆聚合等剧烈的岩石圈和地幔深部构造运动(Li等, 2008), 可能是导致这一时期生物与环境发生重大演变的根本驱动因素之一(Grenholm和Scherstén, 2015; McKenzie等, 2016; Brune等, 2017). 然而, 有关岩石圈运动和全球古大陆再造还缺少可靠证据, 全球构造运动的地球动力学背景不清(Li和Zhang, 2009), 从而影响了生物和环境事件驱动机制的认识. 与国外相比较, 我们过去在这方面的研究相对欠缺.

(2) 极端气候事件: 近20年来, 在雪球假说带动下的新元古代极端气候变化和地球系统演变成为最活跃的地球科学前沿. 但是, 相关气候模型和冰期地质记录方面还有大量问题需要解决(Hoffman等, 2017). 例如, 两期大冰期和间冰期的时限还没有完全厘定; 而两大冰期的地质记录和气候模型有何差异? 是否还可能出现过更多次的冰期(Spence等, 2016; Le Heron等, 2017;

Lang等, 2018b)? 更多类似的问题都对雪球假说提出挑战, 需要更深入的研究加以完善和修订.

(3) 地球第二次大氧化事件: 如前文所述, 已有的研究表明大气和海水的演化控制着动物起源和寒武纪大爆发过程. 然而, 不同地球化学参数反映大气和海水的增氧过程是含糊的, 给出的氧化还原结果难以分辨是局部海洋还是全球大洋的状态(Li等, 2018). 因而, 需要更多研究方法的开发应用和对全球范围内不同海洋环境的沉积地层开展比较研究. 特别是深海氧化的具体时间, 海洋中层水体的硫化楔发育时间、范围和机制, 以及海洋和大气的增氧程度是否同步等这样的问题亟需更多研究加以论证.

4.3 地球-生命系统演化

地球系统各层圈之间复杂的相互作用可能是这一时期系统发生革命性转折的本质. 如真核浮游生物和动物的出现对海洋氧化产生的正反馈作用(Lenton等, 2014), 以及底栖动物出现对沉积物的扰动作用对海洋氧化负反馈作用机理的提出(Shields-Zhou和Zhu, 2013), 均表明生物与环境协同演化是现代地球-生命系统平衡反馈机制的关键所在.

然而, 这一时期复杂的系统演变过程与机制尚未被充分揭示. 如前文所述, 该时期频繁和强烈的全球性 $\delta^{13}\text{C}$ 负异常事件产生机制仍然不明, 既有可能是该时期巨大溶解有机碳库的演化造成的(Rothman等, 2003; Shields, 2018), 也有可能受到长周期岩石圈构造和岩浆运动的控制(Shields和Mills, 2016; Paulsen等, 2017). 另外, GEOCARB和改进的COPSE模型通常是依据海水C-S同位素值对6亿年来大气 O_2 和 CO_2 含量进行模拟计算, $\delta^{13}\text{C}$ 异常变化机制的不确定性是造成模拟结果出现明显差异的原因(Lenton等, 2018; Mills等, 2018; Krause等, 2018).

由此可见, 揭示地球这一关键转折期地球系统演变机理, 需要结合该时期系统各层圈不同的变化参数, 构建更加合理的地球-生命系统综合模型, 但相关研究目前还处于初级阶段. 因而, 未来需要构建全球高分辨率的构造古地理、不同生物地球化学和古生物化石数据, 在统一的高精度年代框架下构建适用全球地球-生命系统演化的综合模型. 因而高精度年代框架的建立无疑是解决这些问题的关键, 需要优先加强研究.

致谢 借此机会,衷心感谢所有参加中国新元古代-寒武纪转折期地层学、古生物学和古环境研究的国内外同行和研究生多年来的倾情付出和贡献,各化石产地地方政府和管理部门的大力支持. 本文的完成得益于作者课题组与国内外同行多年来长期合作和广泛的讨论,两位评审人对论文的修改提出了宝贵意见,部分同行提供化石照片,本课题组其他成员对本文的完成也提供了方方面面的帮助,在此一并感谢.

参考文献

- 陈均远. 2004. 动物的黎明. 南京: 江苏科学技术出版社. 366
- 陈均远, 侯先光, 路浩之. 1989. 早寒武世带网状鳞片的蠕形海生动物. 古生物学报, 28: 1-16
- 陈均远, 周桂琴, 朱茂炎, 叶贵玉. 1996. 澄江生物群——寒武纪大爆发的见证. 台中: 自然科学博物馆出版社. 222
- 陈孟莪, 王义昭. 1977. 峡东区上震旦统灯影组中段的管状动物化石. 科学通报, 4-5: 219-221
- 陈孟莪, 肖宗正. 1991. 峡东区上震旦统陡山沱组发现宏体化石. 地质科学, 4: 317-324
- 陈孟莪, 陈祥高, 劳秋元. 1975. 陕南震旦系上部地层中的后生动物化石及其地层意义. 地质科学, 2: 181-190
- 陈孟莪, 陈忆元, 钱逸. 1981. 峡东震旦系-寒武系底部的管状化石. 中国地质科学院天津地质矿产研究所所刊, 3: 117-124
- 丁启秀, 陈忆元. 1981. 湖北峡东地区震旦纪软躯体后生动物化石的发现及其意义. 地球科学, 14: 53-57
- 丁启秀, 邢裕盛, 王自强, 尹崇玉, 高林志. 1993. 湖北庙河-莲沱地区灯影组管状化石及遗迹化石. 地质评论, 39: 118-125
- 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. 156
- 丁莲芳, 李勇, 胡夏嵩, 肖娅萍, 苏春乾, 黄建成. 1996. 震旦纪庙河生物群. 北京: 地质出版社. 221
- 洪作民, 黄征福, 杨欣德, 兰晶, 咸炳才, 杨雅君, 刘效良. 1988. 辽南震旦系兴民村组类水母化石. 地质学报, 62: 191-209
- 侯先光. 1987. 云南澄江早寒武世大型双瓣壳节肢动物. 古生物学报, 26: 286-297
- 侯先光, 陈均远. 1989. 云南澄江早寒武世节肢类与环节类中间性生物——*Luolishania* gen. nov.. 古生物学报, 28: 207-113
- 侯先光, 陈均远, 路浩之. 1989. 云南澄江早寒武世节肢动物. 古生物学报, 28: 42-57
- 胡世学, 朱茂炎, Steiner M, 罗惠麟, 赵方臣, 刘琦. 2010. 关山生物群构成及埋藏学研究进展. 中国科学: 地球科学, 40: 1115-1124
- 胡世学, 朱茂炎, 罗惠麟, Steiner M, 赵方臣, 李国祥, 刘琦, 张志飞. 2014. 关山生物群. 昆明: 云南科技出版社. 204
- 蒋志文. 1980. 云南晋宁梅树村阶及梅树村动物群. 中国地质科学院院报, 2: 75-92
- 刘鹏举, 尹崇玉, 陈寿铭, 唐烽, 高林志. 2010. 华南埃迪卡拉纪陡山沱期管状微体化石分布、生物属性及其地层学意义. 古生物学报, 49: 308-324
- 卢衍豪. 1962. 中国的寒武系. 全国地层会议学术报告汇编. 北京: 科学出版社. 133
- 罗惠麟, 蒋志文, 徐重九, 宋学良, 薛啸峰. 1980. 云南晋宁梅树村-王家湾震旦系-寒武系界线研究. 地质学报, 2: 95-111
- 罗惠麟, 蒋志文, 武希彻, 宋学良, 欧阳麟. 1982. 云南东部震旦系-寒武系界限. 昆明: 云南人民出版社. 263
- 罗惠麟, 蒋志文, 武希彻, 宋学良, 欧阳麟, 邢裕盛, 刘桂芝, 张世山, 陶永和. 1984. 中国云南晋宁梅树村震旦系-寒武系界限层型剖面. 昆明: 云南人民出版社. 154
- 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. 129
- 钱逸. 1977. 华中西南区早寒武世梅树村阶的软石螺纲及其他化石. 古生物学报, 16: 255-278
- 钱逸. 1999. 中国小壳化石分类学与生物地层学. 北京: 科学出版社. 247
- 钱逸, 朱茂炎, 李国祥, 陈孟莪. 2000. 再论织金壳类(Zhijinitids)的亲缘关系. 微体古生物学报, 17: 307-316
- 项礼文, 李善姬, 南润善, 郭振明, 杨家骥, 周志强, 安泰痒, 袁克兴, 钱逸. 1981. 中国的寒武系. 中国地层(4). 北京: 地质出版社. 210
- 邢裕盛, 刘桂芝. 1979. 辽宁南部震旦系腔肠动物化石及其地层意义. 地质学报, 3: 167-172
- 邢裕盛, 丁启秀, 罗惠麟, 何廷贵, 王砚耕. 1984. 中国震旦系-寒武系界限. 中国地质科学院地质研究所所刊, 第10号. 北京: 地质出版社. 262
- 杨兴莲, 赵元龙, 朱茂炎. 2005. 贵州下寒武统牛蹄塘生物群海绵新材料. 古生物学报, 44: 454-463
- 张文堂, 侯先光. 1985. *Naraoia*在亚洲在大陆的发现. 古生物学报, 24: 591-595
- 张录易. 1986. 陕西宁强晚震旦世晚期高家山生物群的发现和初步研究. 中国地质科学院西安地质矿产研究所所刊. 13: 67-88
- 赵方臣, 朱茂炎, 胡世学. 2010. 云南寒武纪早期澄江动物群古群落分析. 中国科学: 地球科学, 40: 1135-1153
- 赵元龙, 袁金良, 黄友庄, 毛家仁, 钱逸, 张正华, 龚显英. 1994. 贵州台江中寒武世凯里生物群. 古生物学报, 33: 263-271
- 赵元龙, 朱茂炎, Babcock L E, 彭进. 2011. 凯里生物群——5.08亿年前的海洋生物. 贵阳: 贵州科技出版社. 251
- 郑文武. 1979. “淮南生物群”的主要特征及其在地层研究中的意义. 合肥工业大学学报, 2: 97-108
- 周传明, 袁训来, 肖书海, 陈哲, 华洪. 2019. 中国埃迪卡拉纪综合地层和时间框架. 中国科学: 地球科学, 49: 7-25
- 朱茂炎. 2010. 动物的起源和寒武纪大爆发: 来自中国的化石证据. 古生物学报, 49: 269-287

- 朱茂炎, 杨爱华, 袁金良, 李国祥, 张俊明, 赵方臣, Ahn S Y, 苗兰云. 2019. 中国寒武纪综合地层和时间框架. *中国科学: 地球科学*, 49: 26–65
- 朱日祥, 李献华, 侯先光, 潘永信, 王非, 邓成龙, 贺怀宇. 2009. 梅树村剖面离子探针锆石U-Pb年代学: 对前寒武纪-寒武纪界线的年代制约. *中国科学D辑: 地球科学*, 39: 1105–1111
- Aldridge R J, Hou X G, Siveter D J, Siveter D J, Gabbott S E. 2007. The systematics and phylogenetic relationships of vetulicolians. *Palaeontology*, 50: 131–168
- Aria C, Caron J B. 2017. Burgess shale fossils illustrate the origin of the mandibulate body plan. *Nature*, 545: 89–92
- Bailey J V, Joye S B, Kalanetra K M, Flood B E, Corsetti F A. 2007. Evidence of giant sulphur bacteria in Neoproterozoic phosphorites. *Nature*, 445: 198–201
- Bao H M, Lyons J R, Zhou C M. 2008. Triple oxygen isotope evidence for elevated CO₂ levels after a Neoproterozoic glaciation. *Nature*, 453: 504–506
- Bartley J K, Kah L C. 2004. Marine carbon reservoir, C_{org}-C_{carb} coupling, and the evolution of the Proterozoic carbon cycle. *Geology*, 32: 129–132
- Bengtson S. 1986. Introduction: The problem of the problematica. In: Hoffman A, Nitecki M H, eds. *Problematic Fossil Taxa*. Oxford Monogr Geol Geophys, 5: 91–115
- Bengtson S. 1998. Animal embryos in deep time. *Nature*, 391: 529–530
- Bengtson S. 2005. Mineralized skeletons and early animal evolution. In: Briggs D E G, ed. *Evolving Form and Function: Fossils and Development*. New Haven: Yale University Press. 288
- Bengtson S, Conway Morris S. 1992. Early radiation of biomineralizing phyla. In: Lipps J H, Signor P W, eds. *Origin and Early Evolution of the Metazoa*. New York: Springer. 447–481
- Bengtson S, Matthes S C, Missarzhevsky V V. 1986. The Cambrian netlike fossil *Microdictyon*. In: Hoffman A, Nitecki M H, eds. *Problematic Fossil Taxa*. Oxford Monogr Geol Geophys, 5: 3–11
- Bengtson S, Yue Z. 1997. Fossilized metazoan embryos from the earliest Cambrian. *Science*, 277: 1645–1648
- Bengtson S, Budd G. 2004. Comment on “small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian”. *Science*, 306: 1291a
- Bengtson S, Cunningham J A, Yin C, Donoghue P C J. 2012. A merciful death for the “earliest bilaterian,” *Vernanimalcula*. *Evol Dev*, 14: 421–427
- Bjerrum C J, Canfield D E. 2011. Towards a quantitative understanding of the late Neoproterozoic carbon cycle. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108: 5542–5547
- Bobrovskiy I, Hope J M, Ivantsov A, Nettersheim B J, Hallmann C, Brocks J J. 2018. Ancient steroids establish the Ediacaran fossil *Dickinsonia* as one of the earliest animals. *Science*, 361: 1246–1249
- Bowring S A, Grotzinger J P, Condon D J, Ramezani J, Newall M J, Allen P A. 2007. Geochronologic constraints on the chronostratigraphic framework of the Neoproterozoic Huqf Supergroup, Sultanate of Oman. *Am J Sci*, 307: 1097–1145
- Boyle R A, Dahl T W, Dale A W, Shields-Zhou G A, Zhu M, Brasier M D, Canfield D E, Lenton T M. 2014. Stabilization of the coupled oxygen and phosphorus cycles by the evolution of bioturbation. *Nat Geosci*, 7: 671–676
- Brasier M D. 2009. *Darwin's Lost World: The Hidden History of Animal Life*. Oxford: Oxford University Press. 304
- Briggs D E G, Erwin D H, Collier F J. 1994. *Fossils of the Burgess Shale*. Washington: Smithsonian Institution Press. 238
- Bromham L, Duchêne S, Hua X, Ritchie A M, Duchêne D A, Ho S Y W. 2018. Bayesian molecular dating: Opening up the black box. *Biol Rev*, 93: 1165–1191
- Brune S, Williams S E, Müller R D. 2017. Potential links between continental rifting, CO₂ degassing and climate change through time. *Nat Geosci*, 10: 941–946
- Buss L W, Seilacher A. 1994. The Phylum Vendobionta: A sister group of the Eumetazoa? *Paleobiology*, 20: 1–4
- Butterfield N J. 2015. The Neoproterozoic. *Curr Biol*, 25: R845–R875
- Cai Y P, Hua H, Xiao S H, Schiffbauer J D, Li P. 2010. Biostratigraphy of the late Ediacaran pyritized Gaojiashan Lagerstätte from southern Shaanxi, South China: Importance of event deposits. *Palaio*, 25: 487–506
- Cai Y P, Xiao S H, Li G X, Hua H. 2019. Diverse biomineralizing animals in the terminal Ediacaran Period herald the Cambrian explosion. *Geology*, 47: 380–384
- Cannon J T, Vellutini B C, Smith J, Ronquist F, Jondelius U, Hejnol A. 2016. Xenacoelomorpha is the sister group to Nephrozoa. *Nature*, 530: 89–93
- Caron J B, Conway Morris S, Shu D, Soares D. 2010. Tentaculate fossils from the Cambrian of Canada (British Columbia) and China (Yunnan) interpreted as primitive deuterostomes. *PLoS ONE*, 5: e9586
- Cavalier-Smith T. 2017. Origin of animal multicellularity: Precursors, causes, consequences—The choanoflagellate/sponge transition, neurogenesis and the Cambrian explosion. *Phil Trans R Soc B*, 372: 20150476
- Chang W T. 1980. A review of the Cambrian of China. *J Geol Soc Australia*, 27: 137–150
- Chen A L, Feng H Z, Zhu M Y, Ma D S, Li M. 2003. A new vetulicolian from the Early Cambrian Chengjiang Fauna in Yunnan of China. *Acta Geol Sin-Engl Ed*, 77: 281–287
- Chen J Y. 1988. Precambrian metazoans of the Huai River drainage area (Anhui, E. China): Their taphonomic and ecological evidence.

- Senckenbergiana Lethaea, 69: 189–215
- Chen J Y. 2008. Early crest animals and the insight they provide into the evolutionary origin of craniates. *Genesis*, 46: 623–639
- Chen J Y. 2009. The sudden appearance of diverse animal body plans during the Cambrian explosion. *Int J Dev Biol*, 53: 733–751
- Chen J Y, Hou X G, Erdtmann B D. 1989. New soft-bodied fossil fauna near the base of the Cambrian System at Chengjiang, eastern Yunnan, China. Washington D C: Chinese Academy of Sciences, Developments in Geoscience, Contribution to 28th International Geological Congress. Beijing: Science Press. 265–278
- Chen J Y, Erdtmann B D. 1991. Lower Cambrian Lagerstätte from Chengjiang, Yunnan, China: Insight for reconstructing early metazoan life. In: Simonetta A M, Conway Morris S, eds. The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa. Cambridge: Cambridge University Press. 57–76
- Chen J Y, Huang D Y. 2002. A possible Lower Cambrian chaetognath (arrow worm). *Science*, 298: 187
- Chen J Y, Bergström J, Lindström M, Hou X G. 1991. Fossilized soft-bodied fauna. *Natl Geogr Res Explor*, 7: 8–19
- Chen J Y, Ramsköld L, Zhou G Q. 1994. Evidence for monophyly and arthropod affinity of Cambrian giant predators. *Science*, 264: 1304–1308
- Chen J Y, Dzik J, Edgecombe G D, Ramsköld L, Zhou G Q. 1995a. A possible Early Cambrian chordate. *Nature*, 377: 720–722
- Chen J Y, Zhou G Q, Ramsköld L. 1995b. The Cambrian lobopodian *Microdictyon sinicum*. *Bull Natl Mus Nat Sci*, 5: 1–93
- Chen J Y, Zhou G Q, Edgecombe G D, Ramsköld L. 1995c. Head segmentation in Early Cambrian *Fuxianhuia*: Implications for arthropod evolution. *Science*, 268: 1339–1343
- Chen J Y, Huang D Y, Li C W. 1999. An early Cambrian craniate-like chordate. *Nature*, 402: 518–522
- Chen J Y, Oliveri P, Li C W, Zhou G Q, Gao F, Hagadorn J W, Peterson K J, Davidson E H. 2000. Precambrian animal diversity: Putative phosphatized embryos from the Doushantuo Formation of China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97: 4457–4462
- Chen J Y, Oliveri P, Gao F, Dornbos S Q, Li C W, Bottjer D J, Davidson E H. 2002. Precambrian animal life: Probable developmental and adult cnidarian forms from Southwest China. *Dev Biol*, 248: 182–196
- Chen J Y, Huang D Y, Peng Q Q, Chi H M, Wang X Q, Feng M. 2003. The first tunicate from the early Cambrian of South China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 8314–8318
- Chen J Y, Bottjer D J, Oliveri P, Dornbos S Q, Gao F, Ruffins S, Chi H, Li C W, Davidson E H. 2004. Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian. *Science*, 305: 218–222
- Chen J Y, Bottjer D J, Davidson E H, Dornbos S Q, Gao X, Yang Y H, Li C W, Li G, Wang X Q, Xian D C, Wu H J, Hwu Y K, Tafforeau P. 2006. Phosphatized polar lobe-forming embryos from the Precambrian of Southwest China. *Science*, 312: 1644–1646
- Chen J Y, Schopf J W, Bottjer D J, Zhang C Y, Kudryavtsev A B, Tripathi A B, Wang X Q, Yang Y H, Gao X, Yang Y. 2007. Raman spectra of a Lower Cambrian ctenophore embryo from southwestern Shaanxi, China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 6289–6292
- Chen J Y, Bottjer D J, Davidson E H, Li G, Gao F, Cameron R A, Hadfield M G, Xian D C, Tafforeau P, Jia Q J. 2009a. Phase contrast synchrotron X-ray microtomography of Ediacaran (Doushantuo) metazoan microfossils: Phylogenetic diversity and evolutionary implications. *Precambrian Res*, 173: 191–200
- Chen J Y, Bottjer D J, Li G, Hadfield M G, Gao F, Cameron R A, Zhang C Y, Xian D C, Tafforeau P, Liao X, Yin Z J. 2009b. Complex embryos displaying bilaterian characters from Precambrian Doushantuo phosphate deposits, Weng'an, Guizhou, China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 19056–19060
- Chen L, Xiao S H, Pang K, Zhou C M, Yuan X L. 2014. Cell differentiation and germ-soma separation in Ediacaran animal embryo-like fossils. *Nature*, 516: 238–241
- Chen X, Ling H F, Vance D, Shields-Zhou G A, Zhu M Y, Poulton S W, Och L M, Jiang S Y, Li D, Cremonese L, Archer C. 2015. Rise to modern levels of ocean oxygenation coincided with the Cambrian radiation of animals. *Nat Commun*, 6: 7142
- Chen Z, Zhou C M, Meyer M, Xiang K, Schiffbauer J D, Yuan X L, Xiao S. 2013. Trace fossil evidence for Ediacaran bilaterian animals with complex behaviors. *Precambrian Res*, 224: 690–701
- Chen Z, Zhou C M, Xiao S H, Wang W, Guan C G, Hua H, Yuan X L. 2014. New Ediacara fossils preserved in marine limestone and their ecological implications. *Sci Rep*, 4: 4180
- Chen Z, Chen X, Zhou C M, Yuan X L, Xiao S H. 2018. Late Ediacaran trackways produced by bilaterian animals with paired appendages. *Sci Adv*, 4: eaao6691
- Chen Z, Zhou C M, Yuan X L, Xiao S H. 2019. Death march of a segmented and trilobate bilaterian elucidates early animal evolution. *Nature*, 573: 412–415
- Cheng M, Li C, Zhou L, Feng L J, Algeo T J, Zhang F F, Romaniello S, Jin C S, Ling H F, Jiang S Y. 2017. Transient deep-water oxygenation in the early Cambrian Nanhua Basin, South China. *Geochim Cosmochim Acta*, 210: 42–58
- Cloud Jr P E. 1948. Some problems and patterns of evolution exemplified by fossil invertebrates. *Evolution*, 2: 322–350
- Cloud P E. 1968. Pre-metazoan evolution and the origin of the metazoan. In: Drake E T, ed. Evolution and Environments. New Haven: Yale University Press. 1–72
- Condon D J, Zhu M Y, Bowring S A, Wang W, Yang A H, Jin Y G.

2005. U-Pb ages from the Neoproterozoic Doushantuo Formation, China. *Science*, 308: 95–98
- Condon D J, Boggiani P, Fike D, Halverson G P, Kasemann S, Knoll A H, Macdonald F A, Prave A R, Zhu M Y. 2015. Accelerating Neoproterozoic research through scientific drilling. *Sci Drill*, 19: 17–25
- Cohen P A, Knoll A H, Kodner R B. 2009. Large spinose microfossils in Ediacaran rocks as resting stages of early animals. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 6519–6524
- Cong P Y, Ma X Y, Hou X G, Edgecombe G D, Strausfeld N J. 2014. Brain structure resolves the segmental affinity of anomalocaridid appendages. *Nature*, 513: 538–542
- Cong P Y, Daley A C, Edgecombe G D, Hou X G. 2017. The functional head of the Cambrian radiodontan (stem-group Euarthropoda) *Amplectobelua symbrachiata*. *BMC Evol Biol*, 17: 208
- Cong P Y, Edgecombe G D, Daley A C, Guo J, Pates S, Hou X G. 2018. New radiodonts with gnathobase-like structures from the Cambrian Chengjiang biota and implications for the systematics of Radiodonta. *Pap Palaeontol*, 4: 605–621
- Conway Morris S. 1989. Burgess shale faunas and the Cambrian explosion. *Science*, 246: 339–346
- Conway Morris S. 2006. Darwin's dilemma: The realities of the Cambrian 'explosion'. *Phil Trans R Soc B*, 361: 1069–1083
- Conway Morris S, Caron J B. 2007. Halwaxiids and the early evolution of the lophotrochozoans. *Science*, 315: 1255–1258
- Conway Morris S, Menge C. 1989. Lower Cambrian anabaritids from South China. *Geol Mag*, 126: 615–632
- Conway Morris S, Menge C. 1992. Carinachitids, hexangulaconulariids, and *Punctatus*: Problematic metazoans from the Early Cambrian of South China. *J Paleontol*, 66: 384–406
- Cowie J W. 1981. The Proterozoic-Phanerozoic transition and the Precambrian-Cambrian boundary. *Precambrian Res*, 15: 199–206
- Cowie J W. 1985. Continuing work on the Precambrian-Cambrian boundary. *Episodes*, 8: 93–97
- Cunningham J A, Vargas K, Pengju L, Belivanova V, Marone F, Martínez-Pérez C, Guizar-Sicairos M, Holler M, Bengtson S, Donoghue P C J. 2015. Critical appraisal of tubular putative eumetazoans from the Ediacaran Weng'an Doushantuo biota. *Proc R Soc B*, 282: 158–166
- Cunningham J A, Liu A G, Bengtson S, Donoghue P C J. 2017. The origin of animals: Can molecular clocks and the fossil record be reconciled? *Bioessays*, 39: e201600120
- Darroch S A F, Rahman I A, Gibson B, Racicot R A, Laflamme M. 2017. Inference of facultative mobility in the enigmatic Ediacaran organism *Parvancorina*. *Biol Lett*, 13: 20170033
- Darwin C R. 1872. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Race in the Struggle for Life. 6th Ed. New York: Mentor. 495
- Derry L A. 2010. A burial diagenesis origin for the Ediacaran Shuram-Wonoka carbon isotope anomaly. *Earth Planet Sci Lett*, 294: 152–162
- Dong L, Xiao S H, Shen B, Yuan X L, Yan X Q, Peng Y B. 2008. Restudy of the worm-like carbonaceous compression fossils *Protoarenicola*, *Pararenicola*, and *Sinosabellidites* from early Neoproterozoic successions in North China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 258: 138–161
- Dong X P, Cunningham J A, Bengtson S, Thomas C W, Liu J, Stampanoni M, Donoghue P C J. 2013. Embryos, polyps and medusae of the Early Cambrian scyphozoan *Olivoooides*. *Proc R Soc B*, 280: 20130071
- Donoghue P C J, Keating J N, Smith A. 2014. Early vertebrate evolution. *Palaeontology*, 57: 879–893
- dos Reis M, Thawornwattana Y, Angelis K, Telford M J, Donoghue P C J, Yang Z. 2015. Uncertainty in the timing of origin of animals and the limits of precision in molecular timescales. *Curr Biol*, 25: 2939–2950
- Dunn F S, Liu A G. 2019. Viewing the Ediacaran biota as a failed experiment is unhelpful. *Nat Ecol Evol*, 3: 512–514
- Dunn F S, Liu A G, Gehling J G, Rahman I. 2019. Anatomical and ontogenetic reassessment of the Ediacaran frond *Arborea arborea* and its placement within total group Eumetazoa. *Palaeontology*, 62: 851–865
- Edgecombe G D. 2017. Palaeontology: The cause of jaws and claws. *Curr Biol*, 27: R807–R810
- Erwin D H. 2009. Early origin of the bilaterian developmental toolkit. *Phil Trans R Soc B*, 364: 2253–2261
- Erwin D H, Laflamme M, Tweedt S M, Sperling E A, Pisani D, Peterson K J. 2011. The Cambrian conundrum: Early divergence and later ecological success in the early history of animals. *Science*, 334: 1091–1097
- Erwin D H, Valentine J W. 2013. The Cambrian Explosion: The Construction of Animal Biodiversity. Greenwood Village: Roberts and Company. 406
- Fan H F, Wen H J, Han T, Zhu X K, Feng L J, Chang H J. 2018. Oceanic redox condition during the late Ediacaran (551–541 Ma), South China. *Geochim Cosmochim Acta*, 238: 343–356
- Fatka O, Steiner M, Weber B, Zhu M. 2012. The Precambrian-Cambrian biosphere (r)evolution: Insights from the Chinese Yangtze Platform. *Bull Geosci*, 87: 67–70
- Fu D J, Ortega-Hernández J, Daley A C, Zhang X, Shu D G. 2018. Anamorphic development and extended parental care in a 520 million-year-old stem-group euarthropod from China. *BMC Evol*

- Biol*, 18: 147
- Fu D J, Tong G H, Dai T, Liu W, Yang Y N, Zhang Y, Cui L H, Li L Y, Yun H, Wu Y, Sun A, Liu C, Pei W R, Gaines R R, Zhang X L. 2019. The Qingjiang biota—A Burgess Shale-type fossil Lagerstätte from the early Cambrian of South China. *Science*, 363: 1338–1342
- García-Bellido D C, Lee M S Y, Edgecombe G D, Jago J B, Gehling J G, Paterson J R. 2014. A new vetulicolian from Australia and its bearing on the chordate affinities of an enigmatic Cambrian group. *BMC Evol Biol*, 14: 214
- Gehling J G, Runnegar B N, Droser M L. 2014. Scratch traces of large Ediacara bilaterian animals. *J Paleontol*, 88: 284–298
- Giribet G. 2016. Genomics and the animal tree of life: Conflicts and future prospects. *Zool Scr*, 45: 14–21
- Gilbert S F, Bosch T C G, Ledón-Rettig C. 2015. Eco-Evo-Devo: Developmental symbiosis and developmental plasticity as evolutionary agents. *Nat Rev Genet*, 16: 611–622
- Giribet G, Edgecombe G D. 2019. The phylogeny and evolutionary history of arthropods. *Curr Biol*, 29: R592–R602
- Glaessner M F. 1984. *The Dawn of Animal Life: A Biohistorical Study*. Cambridge: Cambridge University Press. 244
- Gold D A, Runnegar B, Gehling J G, Jacobs D K. 2015. Ancestral state reconstruction of ontogeny supports a bilaterian affinity for *Dickinsonia*. *Evol Dev*, 17: 315–324
- Goodman C S, Coughlin B C. 2000. The evolution of evo-devo biology. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97: 4424–4425
- Gould S J. 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. New York: Norton. 347
- Gould S J. 2001. *The Book of Life*. New York: Norton. 256
- Grenholm M, Scherstén A. 2015. A hypothesis for Proterozoic-Phanerozoic supercontinent cyclicity, with implications for mantle convection, plate tectonics and Earth system evolution. *Tectonophysics*, 662: 434–453
- Grotzinger J P, Fike D A, Fischer W W. 2011. Enigmatic origin of the largest-known carbon isotope excursion in Earth's history. *Nat Geosci*, 4: 285–292
- Guan C G, Zhou C M, Wang W, Wan B, Yuan X L, Chen Z. 2014. Fluctuation of shelf basin redox conditions in the early Ediacaran: Evidence from Lantian Formation black shales in South China. *Precambrian Res*, 245: 1–12
- Hagadorn J W, Xiao S, Donoghue P C J, Bengtson S, Gostling N J, Pawlowska M, Raff E C, Raff R A, Turner F R, Chongyu Y, Zhou C, Yuan X, McFeely M B, Stampanoni M, Neilson K H. 2006. Cellular and subcellular structure of Neoproterozoic animal embryos. *Science*, 314: 291–294
- Halverson G P, Hoffman P F, Schrag D P, Maloof A C, Rice A H N. 2005. Toward a Neoproterozoic composite carbon-isotope record. *Geol Soc Am Bull*, 117: 1181–1207
- Han J, Kubota S, Li G, Yao X G, Yang X, Shu D G, Li Y, Kinoshita S, Sasaki O, Komiya T, Yan G. 2013. Early Cambrian pentamerous cubozoan embryos from South China. *PLoS ONE*, 8: e70741
- Han J, Cai Y, Schiffbauer J D, Hua H, Wang X, Yang X, Uesugi K, Komiya T, Sun J. 2017a. A *Cloudina*-like fossil with evidence of asexual reproduction from the lowest Cambrian, South China. *Geol Mag*, 154: 1294–1305
- Han J, Conway M S, Ou Q, Shu D G, Huang H. 2017b. Meiofaunal deuterostomes from the basal Cambrian of Shaanxi (China). *Nature*, 542: 228–231
- He T C, Zhu M Y, Mills B J W, Wynn P M, Zhuravlev A Y, Tostevin R, Pogge von Strandmann P A E, Yang A H, Poulton S W, Shields G A. 2019. Possible links between extreme oxygen perturbations and the Cambrian radiation of animals. *Nat Geosci*, 12: 468–474
- Hoekzema R S, Brasier M D, Dunn F S, Liu A G. 2017. Quantitative study of developmental biology confirms *Dickinsonia* as a metazoan. *Proc R Soc B*, 284: 20171348
- Hoffman P F, Schrag D P. 2002. The snowball Earth hypothesis: Testing the limits of global change. *Terra Nova*, 14: 129–155
- Hoffman P F, Kaufman A J, Halverson G P, Schrag D P. 1998. A Neoproterozoic snowball earth. *Science*, 281: 1342–1346
- Hoffman P F, Abbot D S, Ashkenazy Y, Benn D I, Brooks J J, Cohen P A, Cox G M, Creveling J R, Donnadieu Y, Erwin D H, Fairchild I J, Ferreira D, Goodman J C, Halverson G P, Jansen M F, Le Hir G, Love G D, Macdonald F A, Maloof A C, Partin C A, Ramstein G, Rose B E J, Rose C V, Sadler P M, Tziperman E, Voigt A, Warren S G. 2017. Snowball Earth climate dynamics and Cryogenian geology-geobiology. *Sci Adv*, 3: e1600983
- Hou X G, Bergström J. 1991a. The arthropods of the Lower Cambrian Chengjiang fauna, with relationships and evolutionary significance. In: Simonetta A M, Conway Morris S, eds. *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*. Cambridge: Cambridge University Press. 179–187
- Hou X, Bergström J. 1991b. Cambrian lobopodians—Ancestors of extant onychophorans? *Zool J Linn Soc*, 114: 3–19
- Hou X G, Ramsköld L, Bergström J. 1991. Composition and preservation of the Chengjiang fauna—A Lower Cambrian soft-bodied biota. *Zool Scr*, 20: 395–411
- Hou X G, Aldridge R J, Bergstrom J, Siveter D J, Siveter D J, Feng X H. 2004. *The Cambrian Fossils of Chengjiang, China: The Flowering of Early Animal Life*. Oxford: Blackwell. 233
- Hou X G, Bergström J, Ma X Y, Zhao J. 2006. The Lower Cambrian *Phlogites* Luo & Hu re-considered. *GFF*, 128: 47–51
- Hou X G, Aldridge R J, Siveter D J, Siveter D J, Williams M,

- Zalasiewicz J, Ma X Y. 2011. An early Cambrian hemichordate zooid. *Curr Biol*, 21: 612–616
- Hou X G, Siveter D J, Siveter D J, Aldridge R J, Cong P Y, Gabbott S E, Ma X Y, Purnell M A, Williams M. 2017. The Cambrian Fossils of Chengjiang, China: The Flowering of Early Animal Life. 2nd ed. Oxford: Blackwell. 316
- Hu S X, Steiner M, Zhu M Y, Erdtmann B D, Luo H L, Chen L Z, Weber B. 2007. Diverse pelagic predators from the Chengjiang Lagerstätte and the establishment of modern-style pelagic ecosystems in the early Cambrian. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 254: 307–316
- Hu S X, Erdtmann B D, Steiner M, Zhang Y D, Zhao F C, Zhang Z L, Han J. 2018. *Malongitubus*: A possible pterobranch hemichordate from the early Cambrian of South China. *J Paleontol*, 92: 26–32
- Huang K J, Teng F Z, Shen B, Xiao S, Lang X, Ma H R, Fu Y, Peng Y. 2016. Episode of intense chemical weathering during the termination of the 635 Ma Marinoan glaciation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: 14904–14909
- Hughes M, Gerber S, Albion Wills M. 2013. Clades reach highest morphological disparity early in their evolution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110: 13875–13879
- Hultgren T, Cunningham J A, Yin C, Stampanoni M, Marone F, Donoghue P C J, Bengtson S. 2011. Fossilized nuclei and germination structures identify Ediacaran “animal embryos” as encysting protists. *Science*, 334: 1696–1699
- Ivantsov A Y. 2013. Trace fossils of precambrian metazoans “Vendobionta” and “Mollusks”. *Stratigr Geol Correl*, 21: 252–264
- Isozaki Y, Shu D, Maruyama S, Santosh M. 2014. Beyond the Cambrian explosion: From galaxy to genome. *Gondwana Res*, 25: 881–883
- Janussen D, Steiner M, Zhu M Y. 2002. New well-preserved scleritomes of Chancelloridae from the early Cambrian Yuanshan Formation (Chengjiang, China) and the middle Cambrian Wheeler Shale (Utah, USA) and paleobiological implications. *J Paleontol*, 76: 596–606
- Janvier P. 2015. Facts and fancies about early fossil chordates and vertebrates. *Nature*, 520: 483–489
- Jiang G Q, Kennedy M J, Christie-Blick N. 2003. Stable isotopic evidence for methane seeps in Neoproterozoic postglacial cap carbonates. *Nature*, 426: 822–826
- Jiang Z W. 1984. Global distribution of the earliest shelly metazoans. *Geol Mag*, 121: 185–188
- Jin C S, Li C, Algeo T J, Planavsky N J, Cui H, Yang X L, Zhao Y L, Zhang X L, Xie S C. 2016. A highly redox-heterogeneous ocean in South China during the early Cambrian (~529–514 Ma): Implications for biota-environment co-evolution. *Earth Planet Sci Lett*, 441: 38–51
- Kirschvink J L. 1992. Late Proterozoic low-latitude global glaciation: The snowball earth. In: Schopf J W, Klein C, eds. The Proterozoic Biosphere. Cambridge: Cambridge University Press. 51–52
- Knauth L P, Kennedy M J. 2009. The late Precambrian greening of the Earth. *Nature*, 460: 728–732
- Knoll A H, Carroll S B. 1999. Early animal evolution: Emerging views from comparative biology and geology. *Science*, 284: 2129–2137
- Knoll A H, Sperling E A. 2014. Oxygen and animals in Earth history. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 3907–3908
- Kouchinsky A, Bengtson S, Runnegar B, Skovsted C, Steiner M, Vendrasco M. 2012. Chronology of early Cambrian biomineralization. *Geol Mag*, 149: 221–251
- Krause A J, Mills B J W, Zhang S, Planavsky N J, Lenton T M, Poulton S W. 2018. Stepwise oxygenation of the Paleozoic atmosphere. *Nat Commun*, 9: 4081
- Kump L R, Arthur M A. 1999. Interpreting carbon-isotope excursions: Carbonates and organic matter. *Chem Geol*, 161: 181–198
- Lan Z W, Li X H, Zhu M Y, Chen Z Q, Zhang Q R, Li Q L, Lu D B, Liu Y, Tang G Q. 2014. A rapid and synchronous initiation of the wide spread Cryogenian glaciations. *Precambrian Res*, 255: 401–411
- Landon E N U, Liu P J, Yin Z J, Sun W C, Shang X D, Donoghue P C J. 2019. Cellular preservation of excysting developmental stages of new eukaryotes from the early Ediacaran Weng’an Biota. *Palaeo-world*, <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2019.05.005>
- Lang X G, Shen B, Peng Y, Xiao S H, Zhou C M, Bao H, Tang W. 2018a. Transient marine euxinia at the end of the terminal Cryogenian glaciation. *Nat Commun*, 9: 3019
- Lang X G, Chen J T, Cui H, Man L, Huang K J, Fu Y, Zhou C M, Shen B. 2018b. Cyclic cold climate during the Nantuo Glaciation: Evidence from the Cryogenian Nantuo Formation in the Yangtze Block, South China. *Precambrian Res*, 310: 243–255
- Larsson C M, Skovsted C B, Brock G A, Balthasar U, Topper T P, Holmer L E, Lane P. 2014. *Paterimitra pyramidalis* from South Australia: Scleritome, shell structure and evolution of a lower Cambrian stem group brachiopod. *Palaeontology*, 57: 417–446
- Laumer C E, Bekkouche N, Kerbl A, Goetz F, Neves R C, Sørensen M V, Kristensen R M, Hejnol A, Dunn C W, Giribet G, Worsaae K. 2015. Spiralian phylogeny informs the evolution of microscopic lineages. *Curr Biol*, 25: 2000–2006
- Lee M S Y, Soubrier J, Edgecombe G D. 2013. Rates of phenotypic and genomic evolution during the Cambrian explosion. *Curr Biol*, 23: 1889–1895
- Le Heron D P, Tofaif S, Vandyk T, Ali D O. 2017. A diamictite dichotomy: Glacial conveyor belts and olistostromes in the

- Neoproterozoic of Death Valley, California, USA. *Geology*, 45: 31–34
- Legg D A, Ma X Y, Wolfe J M, Ortega-Hernández J, Edgecombe G D, Sutton M D. 2011. Lobopodian phylogeny reanalysed. *Nature*, 476: E1
- Legg D A, Sutton M D, Edgecombe G D. 2013. Arthropod fossil data increase congruence of morphological and molecular phylogenies. *Nat Commun*, 4: 2485
- Lenton T M, Boyle R A, Poulton S W, Shields-Zhou G A, Butterfield N J. 2014. Co-evolution of eukaryotes and ocean oxygenation in the Neoproterozoic era. *Nat Geosci*, 7: 257–265
- Lenton T M, Daines S J, Mills B J W. 2018. COPSE reloaded: An improved model of biogeochemical cycling over Phanerozoic time. *Earth-Sci Rev*, 178: 1–28
- Levinton J S. 2001. Genetics, Paleontology, and Macroevolution. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press. 617
- Li C, Love G D, Lyons T W, Fike D A, Sessions A L, Chu X. 2010. A stratified redox model for the Ediacaran ocean. *Science*, 328: 80–83
- Li C, Planavsky N J, Shi W, Zhang Z H, Zhou C M, Cheng M, Tarhan L G, Luo G M, Xie S C. 2015. Ediacaran marine redox heterogeneity and early animal ecosystems. *Sci Rep*, 5: 17097
- Li C, Zhu M Y, Chu X L. 2016. Preface: Atmospheric and oceanic oxygenation and evolution of early life on Earth: New contributions from China. *J Earth Sci*, 27: 167–169
- Li C, Hardisty D S, Luo G, Huang J, Algeo T J, Cheng M, Shi W, An Z, Tong J N, Xie S C, Jiao N, Lyons T W. 2017a. Uncovering the spatial heterogeneity of Ediacaran carbon cycling. *Geobiology*, 15: 211–224
- Li C, Jin C, Planavsky N J, Algeo T J, Cheng M, Yang X L, Zhao Y L, Xie S C. 2017b. Coupled oceanic oxygenation and metazoan diversification during the early–middle Cambrian? *Geology*, 45: 743–746
- Li C, Cheng M, Zhu M Y, Lyon T W. 2018. Heterogeneous and dynamic marine shelf oxygenation and coupled early animal evolution. *Emerg Top Life Sci*, 2: 279–288
- Li C W, Chen J Y, Hua T E. 1998. Precambrian sponges with cellular structures. *Science*, 279: 879–882
- Li G X, Xiao S H. 2004. *Tannuolina* and *Micrina* (Tannuolinidae) from the Lower Cambrian of eastern Yunnan, South China, and their scleritome reconstruction. *J Paleontol*, 78: 900–913
- Li G X, Steiner M, Zhu X J, Yang A H, Wang H F, Erdtmann B D. 2007. Early Cambrian metazoan fossil record of South China: Generic diversity and radiation patterns. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 254: 229–249
- Li Z X, Zhang S H. 2009. Supercontinent-superplume coupling, true polar wander and plume mobility: Plate dominance in whole-mantle tectonics. *Phys Earth Planet Inter*, 176: 143–156
- Li Z X, Bogdanova S V, Collins A S, Davidson A, De Waele B, Ernst R E, Fitzsimons I C W, Fuck R A, Gladkochub D P, Jacobs J, Karlstrom K E, Lu S, Natapov L M, Pease V, Pisarevsky S A, Thrane K, Vernikovsky V. 2008. Assembly, configuration, and break-up history of Rodinia: A synthesis. *Precambrian Res*, 160: 179–210
- Ling H F, Chen X, Li D, Wang D, Shields-Zhou G A, Zhu M Y. 2013. Cerium anomaly variations in Ediacaran-earliest Cambrian carbonates from the Yangtze Gorges area, South China: Implications for oxygenation of coeval shallow seawater. *Precambrian Res*, 225: 110–127
- Liu J N, Steiner M, Dunlop J A, Keupp H, Shu D G, Ou Q, Han J, Zhang Z F, Zhang X L. 2011. An armoured Cambrian lobopodian from China with arthropod-like appendages. *Nature*, 470: 526–530
- Liu J N, Dunlop J A. 2014. Cambrian lobopodians: A review of recent progress in our understanding of their morphology and evolution. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 398: 4–15
- Liu J N, Leroosey-Aubril R, Steiner M, Dunlop J A, Shu D G, Paterson J R. 2018a. Origin of raptorial feeding in juvenile euarthropods revealed by a Cambrian radiodontan. *Natl Sci Rev*, 5: 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 fuxianhuiids. *Proc R Soc B*, 285: 20180051
- Liu P J, Xiao S H, Yin C Y, Zhou C M, Gao L Z, Tang F. 2008. Systematic description and phylogenetic affinity of tubular microfossils from the Ediacaran Doushantuo Formation at Weng'an, South China. *Palaeontology*, 51: 339–366
- Liu P J, Chen S M, Zhu M Y, Li M, Yin C Y, Shang X D. 2014. High-resolution biostratigraphic and chemostratigraphic data from the Chenjiayuanzi section of the Doushantuo Formation in the Yangtze Gorges area, South China: Implication for subdivision and global correlation of the Ediacaran System. *Precambrian Res*, 249: 199–214
- Liu P J, Li X H, Chen S M, Lan Z W, Yang B, Shang X D, Yin C Y. 2015. New SIMS U-Pb zircon age and its constraint on the beginning of the Nantuo glaciation. *Chin Sci Bull*, 60: 958–963
- Liu Y H, Xiao S H, Shao T Q, Broce J, Zhang H Q. 2014. The oldest known priapulid-like scalidophoran animal and its implications for the early evolution of cycloneuralians and ecdysozoans. *Evol Dev*, 16: 155–165
- Lowe C J, Clarke D N, Medeiros D M, Rokhsar D S, Gerhart J. 2015. The deuterostome context of chordate origins. *Nature*, 520: 456–465
- Lu M, Zhu M Y, Zhang J M, Shields G A, Li G X, Zhao F C, Zhao X, Zhao M J. 2013. The DOUNCE event at the top of the Ediacaran Doushantuo Formation, South China: Broad stratigraphic occur-

- rence and non-diagenetic origin. *Precambrian Res*, 225: 86–109
- Luo C, Zhu M Y, Reitner J. 2016. The Jinxian Biota revisited: Taphonomy and body plan of the Neoproterozoic discoid fossils from the southern Liaodong Peninsula, North China. *PalZ*, 90: 205–224
- Luo H L, Hu S X, Chen L Z. 2001. New Early Cambrian chordates from Haikou, Kunming. *Acta Geol Sin-Engl Ed*, 75: 345–348
- Lyons T W, Reinhard C T, Planavsky N J. 2014. The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere. *Nature*, 506: 307–315
- Ma X Y, Hou X G, Bergström J. 2009. Morphology of *Luolishania-longicruris* (Lower Cambrian, Chengjiang Lagerstätte, SW China) and the phylogenetic relationships within lobopodians. *Arthropod Struct Dev*, 38: 271–291
- Ma X Y, Hou X G, Edgecombe G D, Strausfeld N J. 2012. Complex brain and optic lobes in an early Cambrian arthropod. *Nature*, 490: 258–261
- Ma X Y, Edgecombe G D, Legg D A, Hou X G. 2014a. The morphology and phylogenetic position of the Cambrian lobopodian *Diania cactiformis*. *J Syst Palaeontol*, 12: 445–457
- Ma X Y, Cong P Y, Hou X G, Edgecombe G D, Strausfeld N J. 2014b. An exceptionally preserved arthropod cardiovascular system from the early Cambrian. *Nat Commun*, 5: 3560
- Ma X Y, Edgecombe G D, Hou X G, Goral T, Strausfeld N J. 2015. Preservation pathways of corresponding brains of a Cambrian euarthropod. *Curr Biol*, 25: 2969–2975
- Macdonald F A, Schmitz M D, Crowley J L, Roots C F, Jones D S, Maloof A C, Strauss J V, Cohen P A, Johnston D T, Schrag D P. 2010. Calibrating the Cryogenian. *Science*, 327: 1241–1243
- Maletz J. 2019. Tracing the evolutionary origins of the Hemichordata (Enteropneusta and Pterobranchia). *Palaeoworld*, 28: 58–72
- Maletz J, Steiner M, Weber B, Zhu M. 2014. The Cambrian bioradiation event: A Chinese perspective. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 398: 1–3
- Mallatt J, Chen J Y. 2003. Fossil sister group of craniates: Predicted and found. *J Morphol*, 258: 1–31
- Marlétaz F, Peijnenburg K T C A, Goto T, Satoh N, Rokhsar D S. 2019. A new spiralian phylogeny places the enigmatic arrow worms among gnathiferans. *Curr Biol*, 29: 312–318.e3
- McFadden K A, Huang J, Chu X, Jiang G, Kaufman A J, Zhou C, Yuan X, Xiao S. 2008. Pulsed oxidation and biological evolution in the Ediacaran Doushantuo Formation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105: 3197–3202
- McKenzie N R, Horton B K, Loomis S E, Stockli D F, Planavsky N J, Lee C T A. 2016. Continental arc volcanism as the principal driver of icehouse-greenhouse variability. *Science*, 352: 444–447
- Mills B J W, Krause A J, Scotese C R, Hill D J, Shields G A, Lenton T M. 2018. Modelling the long-term carbon cycle, atmospheric CO₂, and Earth surface temperature from late Neoproterozoic to present day. *Gondwana Res*, 67: 172–186
- Mills D B, Ward L M, Jones C, Sweeten B, Forth M, Treusch A H, Canfield D E. 2014. Oxygen requirements of the earliest animals. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 4168–4172
- Mounce R C P, Wills M A. 2011. Phylogenetic position of *Diania* challenged. *Nature*, 476: E1
- Moysiuk J, Smith M R, Caron J B. 2017. Hyoliths are Palaeozoic lophophorates. *Nature*, 541: 394–397
- Och L M, Shields-Zhou G A. 2012. The Neoproterozoic oxygenation event: Environmental perturbations and biogeochemical cycling. *Earth-Sci Rev*, 110: 26–57
- Ortega-Hernández J, Fu D J, Zhang X L, Shu D G. 2018a. Gut glands illuminate trunk segmentation in Cambrian fuxianhuiids. *Curr Biol*, 28: R146–R147
- Ortega-Hernández J, Yang J, Zhang X G. 2018b. Fuxianhuiids. *Curr Biol*, 28: R724–R725
- Ou Q, Shu D, Mayer G. 2012. Cambrian lobopodians and extant onychophorans provide new insights into early cephalization in Panarthropoda. *Nat Commun*, 3: 1261
- Ou Q, Han J, Zhang Z F, Shu D G, Sun G, Mayer G. 2017. Three Cambrian fossils assembled into an extinct body plan of cnidarian affinity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114: 8835–8840
- Paterson J R, Gehling J G, Droser M L, Bicknell R D C. 2017. Rheotaxis in the Ediacaran epibenthic organism *Parvancorina* from South Australia. *Sci Rep*, 7: 45539
- Paterson J R, Edgecombe G D, Lee M S Y. 2019. Trilobite evolutionary rates constrain the duration of the Cambrian explosion. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116: 4394–4399
- Paulsen T, Deering C, Sliwinski J, Bachmann O, Guillong M. 2017. Evidence for a spike in mantle carbon outgassing during the Ediacaran period. *Nat Geosci*, 10: 930–934
- Peng J, Zhao Y L, Wu Y S, Yuan J L, Tai T S. 2005. The Balang Fauna—A new early Cambrian Fauna from Kaili City, Guizhou Province. *Chin Sci Bull*, 50: 1159–1162
- Petryshyn V A, Bottjer D J, Chen J Y, Gao F. 2014. Petrographic analysis of new specimens of the putative microfossil *Vernanimalcula guizhouena* (Doushantuo Formation, South China). *Precambrian Res*, 225: 58–66
- Prave A R, Condon D J, Hoffmann K H, Tapster S, Fallick A E. 2016. Duration and nature of the end-Cryogenian (Marinoan) glaciation. *Geology*, 44: 631–634
- Qian Y. 1989. Early Cambrian small shelly fossils of China with special reference to the Precambrian-Cambrian boundary. In: Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica, ed. Stratigraphy and Palaeontology of Systematic Boundaries in China,

- Precambrian-Cambrian Boundary (2). Nanjing: Nanjing University Press. 342
- Qian Y, Bengtson S. 1989. Palaeontology and biostratigraphy of the Early Cambrian Meishucunian Stage in Yunnan Province, South China. *Fossils Strata*, 24: 1–156
- Raff R A. 2000. Evo-devo: The evolution of a new discipline. *Nat Rev Genet*, 1: 74–79
- Ramsköld L, Hou X G. 1991. New early Cambrian animal and onychophoran affinities of enigmatic metazoans. *Nature*, 351: 225–228
- Rothman D H, Hayes J M, Summons R E. 2003. Dynamics of the Neoproterozoic carbon cycle. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 8124–8129
- Saltzman M R. 2005. Phosphorus, nitrogen, and the redox evolution of the Paleozoic oceans. *Geology*, 33: 573–576
- Seilacher A. 1992. *Vendobionta* and *Psammodorallia*: Lost constructions of Precambrian evolution. *J Geol Soc*, 149: 607–613
- Seilacher A, Grazhdankin D, Legouta A. 2003. Ediacaran biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Paleontol Res*, 7: 43–54
- Shen Y A, Zhang T G, Hoffman P F. 2008. On the coevolution of Ediacaran oceans and animals. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105: 7376–7381
- Shi W, Li C, Luo G M, Huang J H, Algeo T J, Jin C S, Zhang Z H, Cheng M. 2018. Sulfur isotope evidence for marine-shelf oxidation during Ediacaran Shuram Excursion. *Geology*, 46: 267–270
- Shields G A. 2018. Carbon and carbon isotope mass balance in the Neoproterozoic Earth system. *Emerg Top Life Sci*, 2: 257–265
- Shields G A, Mills B J W. 2016. Tectonic controls on the long-term carbon isotope mass balance. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114: 4318–4323
- Shields G, Veizer J. 2002. Precambrian marine carbonate isotope database: Version 1.1. *Geochem Geophys Geosyst*, 3: 10.1029/2001GC000266
- Shields-Zhou G, Zhu M Y. 2013. Biogeochemical changes across the Ediacaran-Cambrian transition in South China. *Precambrian Res*, 225: 1–6
- Shields G A, Mills B J W, Zhu M, Raub T D, Daines S J, Lenton T M. 2019. Unique Neoproterozoic carbon isotope excursions sustained by coupled evaporite dissolution and pyrite burial. *Nat Geosci*, 12: 823–827
- Shu D G. 2003. A paleontological perspective of vertebrate origin. *Chin Sci Bull*, 48: 725–735
- Shu D G. 2005. On the phylum Vetulicolia. *Chin Sci Bull*, 50: 2342–2354
- Shu D G. 2008. Cambrian explosion: Birth of tree of animals. *Gondwana Res*, 14: 219–240
- Shu D G, Morris S C, Zhang X L. 1996a. A *Pikaia*-like chordate from the Lower Cambrian of China. *Nature*, 384: 157–158
- Shu D, Zhang X, Chen L. 1996b. Reinterpretation of *Yunnanozoon* as the earliest known hemichordate. *Nature*, 380: 428–430
- Shu D G, Luo H L, Conway Morris S, Zhang X L, Hu S X, Chen L, Han J, Zhu M, Li Y, Chen L Z. 1999a. Lower Cambrian vertebrates from South China. *Nature*, 402: 42–46
- Shu D G, Conway M S, Zhang X L, Chen L, Li Y, Han J. 1999b. A pipiscid-like fossil from the Lower Cambrian of South China. *Nature*, 400: 746–749
- Shu D G, Chen L, Han J, Zhang X L. 2001a. An Early Cambrian tunicate from China. *Nature*, 411: 472–473
- Shu D G, Morris S C, Han J, Chen L, Zhang X L, Zhang Z F, Liu H Q, Li Y, Liu J N. 2001b. Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte (Lower Cambrian, China). *Nature*, 414: 419–424
- Shu D G, Morris S C, Han J, Zhang Z F, Yasui K, Janvier P, Chen L, Zhang X L, Liu J N, Li Y, Liu H Q. 2003a. Head and backbone of the Early Cambrian vertebrate *Haikouichthys*. *Nature*, 421: 526–529
- Shu D G, Conway M S, Zhang Z F, Liu J N, Han J, Chen L, Zhang X L, Yasui K, Li Y. 2003b. A new species of *Yunnanozoon* with implications for deuterostome evolution. *Science*, 299: 1380–1384
- 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: 422–428
- Shu D G, Conway Morris S, Zhang Z F, Han J. 2010. The earliest history of the deuterostomes: The importance of the Chengjiang Fossil-Lagerstätte. *Proc R Soc B*, 277: 165–174
- Shu D G, Isozaki Y, Zhang X L, Han J, Maruyama S. 2014. Birth and early evolution of metazoans. *Gondwana Res*, 25: 884–895
- Simakov O, Kawashima T, Marlétaz F, Jenkins J, Koyanagi R, Mitros T, Hisata K, Bredeson J, Shoguchi E, Gyoja F, Yue J X, Chen Y C, Freeman R M, Sasaki A, Hikosaka-Katayama T, Sato A, Fujie M, Baughman K W, Levine J, Gonzalez P, Cameron C, Fritzenwanker J H, Pani A M, Goto H, Kanda M, Arakaki N, Yamasaki S, Qu J, Cree A, Ding Y, Dinh H H, Dugan S, Holder M, Jhangiani S N, Kovar C L, Lee S L, Lewis L R, Morton D, Nazareth L V, Okwuonu G, Santibanez J, Chen R, Richards S, Muzny D M, Gillis A, Peshkin L, Wu M, Humphreys T, Su Y H, Putnam N H, Schmutz J, Fujiyama A, Yu J K, Tagawa K, Worley K C, Gibbs R A, Kirschner M W, Lowe C J, Satoh N, Rokhsar D S, Gerhart J. 2015. Hemichordate genomes and deuterostome origins. *Nature*, 527: 459–465
- Smith A B. 2012. Cambrian problematica and the diversification of deuterostomes. *BMC Biol*, 10: 79
- Spence G H, Le Heron D P, Fairchild I J. 2016. Sedimentological perspectives on climatic, atmospheric and environmental change in

- the Neoproterozoic Era. *Sedimentology*, 63: 253–306
- Sperling E A, Vinther J. 2010. A placozoan affinity for *Dickinsonia* and the evolution of late Proterozoic metazoan feeding modes. *Evol Dev*, 12: 201–209
- Steiner M, Mehl D, Reitner J, Erdtmann B D. 1993. Oldest entirely preserved sponges and other fossils from the lowermost Cambrian and a new facies reconstruction of the Yangtze Platform (China). *Berl Geowiss Abh*, E9: 293–329
- Steiner M, Zhu M, Li G, Qian Y, Erdtmann B D. 2004. New Early Cambrian bilaterian embryos and larvae from China. *Geology*, 32: 833–836
- Steiner M, Li G, Qian Y, Zhu M, Erdtmann B D. 2007. Neoproterozoic to Early Cambrian small shelly fossil assemblages and a revised biostratigraphic correlation of the Yangtze Platform (China). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 254: 67–99
- Steiner M, Qian Y, Li G, Hagadorn J W, Zhu M. 2014. The developmental cycles of early Cambrian Olivoidae fam. nov. (Cycloneuralia) from the Yangtze platform (China). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 398: 97–124
- Sun H J, Smith M R, Zeng H, Zhao F C, Li G X, Zhu M Y. 2018. Hyoliths with pedicles illuminate the origin of the brachiopod body plan. *Proc R Soc B*, 285: 20181780
- Sun W C, Yin Z J, Donoghue P, Liu P J, Shang X D, Zhu M Y. 2019. Tubular microfossils from the Ediacaran Weng'an Biota (Doushantuo Formation, South China) are not early animals. *Palaeoworld*, doi: 10.1016/j.palwor.2019.04.004
- Sun W G. 1986. Late Precambrian pennatulids (sea pens) from the eastern Yangtze Gorge, China: *Paracharnia* gen. nov. *Precambrian Res*, 31: 361–375
- Sun W G. 1991. Early Cambrian medusiform fossils from Chengjiang, Yunnan, China. In: Simonetta A M, Conway Morris S, eds. *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*. Cambridge: Cambridge University Press. 131
- Sun W G, Wang G X, Zhou B H. 1986. Macroscopic worm-like body fossils from the upper precambrian (900–700 Ma), huainan district, anhui, China and their stratigraphic and evolutionary significance. *Precambrian Res*, 31: 377–403
- Swalla B J, Smith A B. 2008. Deciphering deuterostome phylogeny: Molecular, morphological and palaeontological perspectives. *Phil Trans R Soc B*, 363: 1557–1568
- Swanson-Hysell N L, Rose C V, Calmet C C, Halverson G P, Hurtgen M T, Maloof A C. 2010. Cryogenian glaciation and the onset of carbon-isotope decoupling. *Science*, 328: 608–611
- Swart P K, Kennedy M J. 2012. Does the global stratigraphic reproducibility of $\delta^{13}\text{C}$ in Neoproterozoic carbonates require a marine origin? A Pliocene-Pleistocene comparison. *Geology*, 40: 87–90
- Tang F, Yin C Y, Bengtson S, Liu P J, Wang Z Q, Gao L Z. 2008. Octoradial spiral organisms in the Ediacaran of South China. *Acta Geol Sin-Engl Ed*, 82: 27–34
- Tang F, Bengtson S, Wang Y, Wang X L, Yin C Y. 2011. *Eoandromeda* and the origin of Ctenophora. *Evol Dev*, 13: 408–414
- Topper T P, Guo J F, Clausen S, Skovsted C B, Zhang Z F. 2019. A stem group echinoderm from the basal Cambrian of China and the origins of Ambulacraria. *Nat Commun*, 10: 1366
- Valentine J W. 2004. *On the Origin of Phyla*. Chicago: University of Chicago Press. 614
- Valentine J W, Marshall C R. 2015. Fossil and transcriptomic perspectives on the origins and success of metazoan multicellularity. In: Ruiz-Trillo I, Nedelcu A M, eds. *Evolutionary Transitions to Multicellular Life*. *Adv Mar Genom*, 2: 31–46
- Vannier J, Steiner M, Renvoisé E, Hu S X, Casanova J P. 2007. Early Cambrian origin of modern food webs: Evidence from predator arrow worms. *Proc R Soc B*, 274: 627–633
- Vannier J, Calandra I, Gaillard C, Zylinska A. 2010. Priapulid worms: Pioneer horizontal burrowers at the Precambrian-Cambrian boundary. *Geology*, 38: 711–714
- Walcott C D. 1910. Abrupt appearance of the Cambrian fauna on the North American continent. *Cambrian Geology and Paleontology*, II. *Smithson Misc Collect*, 57: 1–16
- Wang D, Ling H F, Struck U, Zhu X K, Zhu M, He T, Yang B, Gamper A, Shields G A. 2018. Coupling of ocean redox and animal evolution during the Ediacaran-Cambrian transition. *Nat Commun*, 9: 2575
- Wang D, Vannier J, Schumann I, Wang X, Yang X G, Komiya T, Uesugi K, Sun J, Han J. 2019. Origin of ecdysis: Fossil evidence from 535-million-year-old scalidophoran worms. *Proc R Soc B*, 286: 20190791
- Wei G Y, Planavsky N J, Tarhan L G, Chen X, Wei W, Li D, Ling H F. 2018. Marine redox fluctuation as a potential trigger for the Cambrian explosion. *Geology*, 46: 587–590
- Whiteaves J F. 1892. Description of a new genus and species of phyllocarid crustacea from the Middle Cambrian of Mount Stephen, B C. *Can Record Sci*, 5: 205–208
- Wu W, Yang A H, Janussen D, Steiner M, Zhu M Y. 2005. Hexactinellid sponges from the Early Cambrian black shale of South Anhui, China. *J Paleontol*, 79: 1043–1051
- Wu W, Zhu M Y, Steiner M. 2014. Composition and tiering of the Cambrian sponge communities. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 398: 86–96
- Xiao S H, Knoll A H. 2000. Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation at Weng'an, Guizhou, South

- China. *J Paleontol*, 74: 767–788
- Xiao S H, Zhang Y, Knoll A H. 1998. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. *Nature*, 391: 553–558
- Xiao S H, Yuan X L, Knoll A H. 2000. Eumetazoan fossils in terminal Proterozoic phosphorites? *Proc Natl Acad Sci USA*, 97: 13684–13689
- Xiao S H, Muscente A D, Chen L, Zhou C M, Schiffbauer J D, Wood A D, Polys N F, Yuan X L. 2014. The Weng'an biota and the Ediacaran radiation of multicellular eukaryotes. *Natl Sci Rev*, 1: 498–520
- Xing Y S, Luo H L. 1984. Precambrian-Cambrian boundary candidate, Meishucun, Jinning, Yunnan, China. *Geol Mag*, 121: 143–154
- Xing Y S, Ding Q X, Luo H L. 1982. Biotic characteristics of the Sinian-Cambrian boundary beds in China and the boundary problems. *Precambrian Res*, 17: 77–85
- Xue X F. 1984. Research on the isotopic age of the Sinian-Cambrian boundary at the Meishucun section in Jinning County, Yunnan Province, China. *Geol Mag*, 121: 171–173
- Yang B, Steiner M, Zhu M Y, Li G, Liu J, Liu P G. 2016. Transitional Ediacaran-Cambrian small skeletal fossil assemblages from South China and Kazakhstan: Implications for chronostratigraphy and metazoan evolution. *Precambrian Res*, 285: 202–215
- Yang C, Li X H, Zhu M Y, Condon D J, Chen J Y. 2018. Geochronological constraint on the Cambrian Chengjiang biota, South China. *J Geol Soc*, 175: 659–666
- Yang J, Ortega-Hernández J, Butterfield N J, Zhang X G. 2013. Specialized appendages in fuxianhuids and the head organization of early euarthropods. *Nature*, 494: 468–471
- Yang J, Ortega-Hernández J, Butterfield N J, Liu Y, Boyan G S, Hou J B, Lan T, Zhang X G. 2016. Fuxianhuid ventral nerve cord and early nervous system evolution in Panarthropoda. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: 2988–2993
- Yang J, Ortega-Hernández J, Legg D A, Lan T, Hou J B, Zhang X G. 2018. Early Cambrian fuxianhuids from China reveal origin of the gnathobasic protopodite in euarthropods. *Nat Commun*, 9: 470
- Yin L M, Zhu M Y, Knoll A H, Yuan X L, Zhang J M, Hu J. 2007. Doushantuo embryos preserved inside diapause egg cysts. *Nature*, 446: 661–663
- Yin Z J, Zhu M Y, Tafforeau P, Chen J Y, Liu P J, Li G. 2013. Early embryogenesis of potential bilaterian animals with polar lobe formation from the Ediacaran Weng'an Biota, South China. *Precambrian Res*, 225: 44–57
- Yin Z J, Zhu M Y, Davidson E H, Bottjer D J, Zhao F C, Tafforeau P. 2015. Sponge grade body fossil with cellular resolution dating 60 Myr before the Cambrian. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112: E1453–E1460
- Yin Z J, Zhu M Y, Bottjer D J, Zhao F C, Tafforeau P. 2016. Meroblastic cleavage identifies some Ediacaran Doushantuo (China) embryo-like fossils as metazoans. *Geology*, 44: 735–738
- Yin Z J, Cunningham J A, Vargas K, Bengtson S, Zhu M Y D P C J. 2017. Nuclei and nucleoli in embryo-like fossils from the Ediacaran Weng'an Biota. *Precambrian Res*, 301: 145–151
- Yin Z J, Zhao D D, Pan B, Zhao F C, Zeng H, Li G X, Bottjer D J, Zhu M Y. 2018. Early Cambrian animal diapause embryos revealed by X-ray tomography. *Geology*, 46: 387–390
- Yuan X L, Xiao S H, Parsley R L, Zhou C, Chen Z, Hu J. 2002. Towering sponges in an Early Cambrian Lagerstätte: Disparity between nonbilaterian and bilaterian epifaunal tierers at the Neoproterozoic-Cambrian transition. *Geology*, 30: 363–366
- Yuan X L, Chen Z, Xiao S H, Zhou C M, Hua H. 2011. An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes. *Nature*, 470: 390–393
- Zeng H, Zhao F C, Yin Z J, Li G X, Zhu M Y. 2014. A Chengjiang-type fossil assemblage from the Hongjingshao Formation (Cambrian Stage 3) at Chenggong, Kunming, Yunnan. *Chin Sci Bull*, 59: 3169–3175
- Zeng H, Zhao F C, Yin Z J, Zhu M Y. 2018. Morphology of diverse radiodontan head sclerites from the early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, south-west China. *J Syst Palaeontol*, 16: 1–37
- Zhao Y L, Chen M E, Peng J, Yu M Y, He M H, Wang Y, Yang R D, Wang P L, Zhang Z H. 2004. Discovery of a Miaohu-type Biota from the Neoproterozoic Doushantuo Formation in Jiangkou County, Guizhou Province, China. *Chin Sci Bull*, 49: 2224–2226
- Zhao Y L, Yuan J L, Babcock L E, Guo Q J, Peng J, Yin L M, Yang X L, Peng S C, Wang C J, Gaines R R, Esteve J, Tai T S, Yang R D, Wang Y, Sun H J, Yang Y N. 2019. Global Standard Stratotype-section and Point (GSSP) for the conterminous base of the Miaolingian Series and Wuliuan Stage (Cambrian) at Balang, Jianhe, Guizhou, China. *Episodes*, 42: 165–184
- Zhang F F, Xiao S H, Romaniello S J, Hardisty D, Li C, Melezhik V, Pokrovsky B, Cheng M, Shi W, Lenton T M, Anbar A D. 2019. Global marine redox changes drove the rise and fall of the Ediacara biota. *Geobiology*, 86: gbi.12359
- Zhang H Q, Xiao S H, Liu Y H, Yuan X L, Wan B, Muscente A D, Shao T Q, Gong H, Cao G. 2015. Armored kinorhynch-like scalidophoran animals from the early Cambrian. *Sci Rep*, 5: 16521
- Zhang Q R, Chu X L, Feng L J. 2011. Chapter 32 Neoproterozoic glacial records in the Yangtze Region, China. *Geol Soc Lond Memoirs*, 36: 357–366
- Zhang S H, Jiang G Q, Han Y. 2008. The age of the Nantuo Formation and Nantuo glaciation in South China. *Terra Nova*, 20: 289–294

- Zhang S H, Evans D A D, Li H Y, Wu H C, Jiang G Q, Dong J, Zhao Q L, Raub T D, Yang T S. 2013. Paleomagnetism of the late Cryogenian Nantuo Formation and paleogeographic implications for the South China Block. *J Asian Earth Sci*, 72: 164–177
- Zhang X G, Pratt B R. 1994. Middle Cambrian arthropod embryos with blastomeres. *Science*, 266: 637–639
- Zhang X L, Hua H, Reitner J. 2006. A new type of Precambrian megascopic fossils: The Jinxian biota from northeastern China. *Facies*, 52: 169–181
- Zhang X L, Shu D G, Han J, Zhang Z F, Liu J N, Fu D J. 2014. Triggers for the Cambrian explosion: Hypotheses and problems. *Gondwana Res*, 25: 896–909
- Zhang X L, Cui L H. 2016. Oxygen requirements for the Cambrian explosion. *J Earth Sci*, 27: 187–195
- Zhang Y, Yuan X L, Yin L M, Li C W, Chen J Y, Hua T E. 1998. Interpreting Late Precambrian microfossils. *Science*, 282: 1783a–1783
- Zhao F C, Caron J B, Hu S X, Zhu M Y. 2009. Quantitative analysis of taphofacies and paleocommunities in the early Cambrian Chengjiang Lagerstätte. *Palaios*, 24: 826–839
- Zhao F C, Hu S X, Caron J B, Zhu M Y, Yin Z J, Lu M. 2012. Spatial variation in the diversity and composition of the Lower Cambrian (Series 2, Stage 3) Chengjiang Biota, Southwest China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 346–347: 54–65
- Zhao F C, Caron J B, Bottjer D J, Hu S X, Yin Z J, Zhu M Y. 2014. Diversity and species abundance patterns of the early Cambrian (Series 2, Stage 3) Chengjiang Biota from China. *Paleobiology*, 40: 50–69
- Zhou C M, Xiao S H. 2007. Ediacaran $\delta^{13}\text{C}$ chemostratigraphy of South China. *Chem Geol*, 237: 89–108
- Zhou C M, Tucker R, Xiao S H, Peng Z X, Yuan X L, Chen Z. 2004. New constraints on the ages of Neoproterozoic glaciations in south China. *Geology*, 32: 437–440
- Zhou C M, Bao H M, Peng Y B, Yuan X L. 2010. Timing the deposition of ^{17}O -depleted barite at the aftermath of Nantuo glacial meltdown in South China. *Geology*, 38: 903–906
- Zhou C M, Li X H, Xiao S H, Lan Z W, Ouyang Q, Guan C G, Chen Z. 2017. A new SIMS zircon U-Pb date from the Ediacaran Doushantuo Formation: Age constraint on the Weng'an biota. *Geol Mag*, 154: 1193–1201
- Zhou C M, Huyskens M H, Lang X G, Xiao S H, Yin Q. 2019. Calibrating the terminations of Cryogenian global glaciations. *Geology*, 47: 251–254
- Zhu M Y. 1997. Precambrian-Cambrian trace fossils from eastern Yunnan, China: Implications for Cambrian explosion. *Bull Natl Mus Nat Sci*, 10: 275–312
- Zhu M Y. 2004. Biological and geological processes of the Cambrian explosion: Evidence from the Yangtze Platform of South China. Introduction. In: Zhu M, Steiner M, eds. Biological and Geological Processes of the Cambrian Explosion. *Prog Nat Sci, Special Issue: V–X*
- Zhu M Y, Li X H. 2017. Introduction: From snowball Earth to the Cambrian explosion-evidence from China. *Geol Mag*, 154: 1187–1192
- Zhu M Y, Zhang J M, Steiner M, Yang A H, Li G X, Erdtmann B D. 2003. Sinian-Cambrian stratigraphic framework for shallow- to deep-water environments of the Yangtze Platform: An integrated approach. *Prog Nat Sci*, 13: 951–960
- 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
- Zhu M Y, Strauss H, Shields G A. 2007a. From snowball earth to the Cambrian bioradiation: Calibration of Ediacaran-Cambrian earth history in South China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 254: 1–6
- Zhu M Y, Zhang J M, Yang A H. 2007b. Integrated Ediacaran (Sinian) chronostratigraphy of South China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 254: 7–61
- Zhu M Y, Gehling J G, Xiao S H, Zhao Y L, Droser M L. 2008. Eight-armed Ediacara fossil preserved in contrasting taphonomic windows from China and Australia. *Geology*, 36: 867–870
- Zhu M Y, Lu M, Zhang J M, Zhao F C, Li G X, Yang A H, Zhao X, Zhao M J. 2013. Carbon isotope chemostratigraphy and sedimentary facies evolution of the Ediacaran Doushantuo Formation in western Hubei, South China. *Precambrian Res*, 225: 7–28
- Zhu M Y, Zhuravlev A Y, Wood R A, Zhao F, Sukhov S S. 2017. A deep root for the Cambrian explosion: Implications of new bio- and chemostratigraphy from the Siberian Platform. *Geology*, 45: 459–462
- Zhuravlev A Y, Wood R A. 2018. The two phases of the Cambrian Explosion. *Sci Rep*, 8: 16656

(责任编辑: 郑永飞)