

华南奥斯坦(Orsten)型保存化石的研究进展及展望

刘政

中国地质博物馆, 地层古生物研究室, 北京 100034

摘要: 奥斯坦(Orsten)型保存化石是一类个体微小却三维保存软躯体的、表皮次生磷酸盐化的以节肢动物为主的化石。和澄江生物群化石不同的是, 奥斯坦型保存化石无明显受垂向挤压变形, 是一种特殊的保存方式。奥斯坦型保存化石呈现出精美的生物活体时的形态特征, 对研究节肢动物的生长模式、系统分类及个体发育提供了重要的形态证据。二十多年来, 中国的古生物学家锲而不舍地在寒武纪地层里找寻这类化石。中国的南方是世界奥斯坦型化石重要的产地之一, 其潜在的化石资源有待深入研究, 研究前景具有挑战性。
关键词: 奥斯坦型化石库; 寒武纪; 节肢动物; 中国南方

中图分类号: Q915.819; Q915.4 文献标志码: A doi: 10.3975/cagsb.2017.02.09

Progress and Prospect of Research on Orsten-type Fossils from South China

LIU Zheng

Department of the Stratigraphy & Palaeontology, the Geological Museum of China, Beijing 100034

Abstract: Orsten-type fossils are mainly tiny arthropods whose soft-body is preserved by the impregnation of their cuticle with phosphate. The Orsten-type material is quite unusual because the imbedding animals are preserved in three dimensions instead of being flattened like those observed in the Chengjiang Fauna. These fossils look like living animals, and their detailed morphological characteristics provide convincing evidence of the body plan, evolution, systematics and ontogeny of Cambrian arthropods. Because of the great importance of Orsten-type fossils, many Chinese paleontologists have been working constantly to search for them in Cambrian strata all over China for more than 20 years. Southern China is well known as one of the most important regions in the world, and is expected to have great potential for yielding many Orsten-type fossils. The research on Orsten-type fossils is challenging and will surely attract more attention.

Key words: Orsten-type Lagerstätte; Cambrian; arthropoda; southern China

奥斯坦型保存化石指异乎寻常的, 三维保存的表皮次生磷酸盐化的软躯体以节肢动物为主的化石。它的外表皮次生磷酸化, 被磷酸盐交代或者是覆盖(Maas et al., 2006), 极少被后期成岩作用改造。由于其表皮被细腻地磷酸盐化, 它们可以栩栩如生地呈现生物活体时的形态特征。所保存的与表皮相关的结构具有极高的分辨率, 甚至是小于 0.5 μm 的结构(如刚毛、腺孔等)都可以精细地保存下来(Maas et al., 2003)。其化石门类主要是节肢动物的未成年个体(微体节肢动物), 不包括仅仅是动物硬体部分保存下来的动物化石, 如: 牙形石, 三叶虫, 小壳

化石等。化石的大小一般在 100~2 000 μm 。这些精美的化石特适宜用扫描电子显微镜观察检测。

奥斯坦型保存化石是德国的“寒武纪牙形石之父”Klaus J. Müller教授1975年在瑞典南部芙蓉统被称为Orsten的灰岩结核中发现并开始研究的(Müller, 1979, 1985)。从20世纪70年代开始, Müller教授在瑞典南部上寒武统(现在的寒武系第三统上部)的结核状石灰岩里寻找牙形石, 无意中发现了三维保存的软躯体节肢动物化石(Müller, 1979)。这种石灰岩结核在瑞典当地叫做“Orsten”, 该词源自于瑞典词“ornesten”。Orsten音译为“奥斯坦”, 意

本文由国家自然科学基金青年科学基金项目(编号: 41502021)资助。

收稿日期: 2016-11-09; 改回日期: 2016-12-15。责任编辑: 闫立娟。

第一作者简介: 刘政, 女, 1978年生。博士, 高级工程师。主要从事寒武纪微体古生物学研究和古生态学研究。通讯地址: 100034, 北京市西城区羊肉胡同15号。E-mail: amyln@163.com。

思是“臭灰岩”。这种石头敲击后闻起来有臭鸡蛋的味道，这是因为含有有机物质。这种叫做 Orsten 的石灰岩结核，通常呈透镜状，包埋在深灰或黑色页岩中。如今“奥斯坦”(Orsten)被用来表示一类非常特殊的化石的三维保存类型，并非指特殊的地理名称或者时间阶段。

在全球范围内的寒武纪地层中，陆续发现了保存有软躯体的化石库。最具代表的就是加拿大的布尔吉斯页岩化石库和我国云南的澄江生物群化石库。从保存类型上，澄江生物群化石也属于布尔吉斯页岩型特异保存。但是，奥斯坦型保存的软躯体化石库完全不同于布尔吉斯型特异保存的软躯体化石库。区别是：奥斯坦型保存化石是三维立体保存的、栩栩如生呈现出生物活体的结构特征；原来的拓扑(结构)和分辨率达到 $1\ \mu\text{m}$ 的微细构造也能够保存下来。而布尔吉斯型特异保存化石是二维保存了生物体压扁的结构特征，化石几乎都出现变形，和生物活体时的相貌大不相同，甚至面目全非。它们大多是身体受到极度压缩而呈薄膜状保存的结果(陈均远等, 1996)，需要古生物学家解剖复原出生物活体本来的面貌。这样保存下来的化石经历了成岩作用而原貌尽失，大部分是生物体的硬体部分，生物体的软体部分可能被压缩保存，但极罕见，难以呈现真实的特征。另外一个区别是：保存的化石个体大小有差别。奥斯坦型保存的化石的大小一般为 $100\sim 2\ 000\ \mu\text{m}$ ，属于微体化石，需要借助电子显微镜扫描观察；布尔吉斯型特异保存化石的大小几厘米到几十厘米，属于宏观化石，用双目实体显微镜便可直接进行观察。

奥斯坦型保存化石保存下来的多数是节肢动物的个体发育不同阶段的幼虫标本，主要是微型的节肢动物化石。这类微型动物死后迅速被埋藏，尸体被包埋在碳酸钙质围岩中并在页岩里形成了结核(Seilacher, 2001)，这样就阻止了成岩变形作用。但也会有缩水或者收缩引起的变形，其表皮被磷酸盐次生覆盖或者是交代。所以奥斯坦型保存化石是三维立体保存了体表分辨率达到 $1\ \mu\text{m}$ 的微细结构。虽然陡山沱化石也是三维立体保存的。但是在这类化石中，矿化作用发生在细胞内部易变物质发生降解之前，可以将整个细胞，包括细胞内部易变的物质如细胞质等保存下来。其化石多为胚胎、藻类(Xiao et al., 1998)和少量的后生动物软体，其保存原因与生物表皮无关，并以此区别于已知的寒武纪胚胎(Zhang and Pratt, 1994; Bengtson and Yue, 1997; Dong et al., 2004)。而奥斯坦型保存类型中，保存的是与表皮有关的结构(Butterfield, 2003)。所以，奥斯坦

型保存化石就凸现了三维保存的软躯体化石的优势，是研究节肢动物起源和演化的非常宝贵的化石材料。

1 奥斯坦型保存化石的研究历史

自从这类化石在瑞典被首次发现以后的 30 多年来，国外研究学者主要是 Klaus J. Müller, Dieter Waloszek (=Walossek), Andreas Maas 和 Andreas Braun(Müller, 1979; Waloszek and Szaniawshki, 1991; Waloszek et al., 1993; Waloszek, 2003; Braun et al., 2004)。

根据已有的文献资料，大致将其研究历史分为三个阶段。

1.1 初步研究阶段

在 1964 年，寒武纪牙形石之父德国的 Klaus J. Müller 教授在研究斯堪的纳维亚(半岛)(瑞典、挪威、丹麦、冰岛的泛称)牙形石时，从瑞典南部芙蓉统透镜状灰岩中发现了磷酸盐化的双壳节肢动物，当时他命名为 *Hesslandona necopina* Müller, 1964 (这个名字的意思：没有预见的、出乎想像的)。当时，Müller 只发现了具磷酸钙质的硬壳，就把这些小于 $1\ \text{mm}$ 化石建立为一个新的分类单元磷足虫(Phosphatocopina)(Müller, 1964)，这些化石的附肢或表皮等软躯体结构并没有发现。

11 年以后，于 1975 年 Müller 教授从同一批酸蚀标本中，发现了大小在 $0.1\sim 1\ \text{mm}$ 的磷足虫(Phosphatocopina)化石，并完美保存了附肢和腹部表皮等软躯体部分。Müller 教授于 1979 年将相关的研究结果发表出来(Müller, 1979)。对于磷足虫(Phosphatocopina)的分类位置，学术界一直沿用 Müller 教授的观点，认为它是高肌虫(节肢动物门甲壳纲介形虫亚纲)，被归属为早古生代的介形虫。但因缺乏更多的形态结构的特征证据，磷足虫(Phosphatocopina)和其它介形虫之间的亲缘关系、磷足虫(Phosphatocopina)在甲壳动物中和节肢动物中的系统演化位置还没有解决。但是，澄江生物群带软躯体的小昆明虫表明：高肌虫不是真甲壳动物，可能是演化水平未达到甲壳纲水平的真节肢动物(Hou et al., 1996)，因而高肌虫的单系性和系统位置需要重新考虑。1982 年，Müller 教授详细描述了磷足虫(Phosphatocopina)的三维保存有软躯体的新种 *Hesslandona unisulcata* Müller, 1982(Müller, 1982)，并建立了此种较为完整的个体发育阶段。

此阶段，磷足虫(Phosphatocopina)的研究主要集中在物种的分类和描述。1982 年以后，在瑞典发现的奥斯坦型保存的磷足虫(Phosphatocopina)的描述工作就暂时停止了。

1.2 系统学研究阶段

继 Müller 教授之后, 他的学生 Dieter Waloszek 于 1981 年加入 Müller 教授的实验室, 开始研究奥斯坦。1983 年, 正式成为 Müller 实验室中的一员, 和 Müller 教授合作。1997 年, Andreas Maas 加入, 从事磷足虫(Phosphatocopina)的研究。Andreas Maas 等人描述了奥斯坦型保存的磷足虫(Phosphatocopina)的形态特征。随后, Müller 教授和 Waloszek 教授对磷足虫(Phosphatocopina)的亲缘关系进行研究, 指出奥斯坦型保存的磷足虫(Phosphatocopina)既不是介形虫, 也不是真甲壳动物(Eucrystacea), 而是甲壳动物内部的一个独立的单系群, 具有自己独有的自有衍征, 并且是真甲壳动物(Eucrystacea)的姐妹群(Waloszek and Müller, 1991)。之后, 在 Waloszek 的建议下, Siveter 等依据上唇(Labrum)的特征建立了一个高级的分类单元 Labrophora, 将磷足虫(Phosphatocopina)和真甲壳动物(Eucrystacea)包含其中。2003 年, Andreas Maas 等详细描述了在瑞典发现的上寒武统的奥斯坦型保存的磷足虫 Phosphatocopina 亚目下的 6 属 14 种, 首次进行了基于计算机的分支系统分析, 把磷足虫(Phosphatocopina)在节肢动物里的亲缘关系归属为真甲壳动物的姐妹群, 并首次讨论了磷足虫(Phosphatocopina)内部的演化关系(Maas et al., 2003)。

由于保存下来的化石大部分是其外壳, 极少有软躯体, 所以此阶段的系统分析依据的特征主要依据硬壳特征。虽然有一些软躯体特征被包括在分支分析的特征数据库中, 但是由于掌握的信息不够充分而可信度不高; 就所依据的硬壳特征来说, 也并不完整。这是因为某些化石保存的不够完整或者是文献描述的不够详尽等, 以至于 Andreas Maas 等人作的系统分析研究所依据的化石物种是有所取舍的, 只有那些特征足够用来做系统分析的物种才被检测, 某些因保存特征不完全的物种被舍弃, 这在很大程度上就影响了系统分析结果的可靠性。

此阶段, 依据已发现的软躯体特征, 利用分支系统学的方法, 澄清了磷足虫(Phosphatocopina)的系统分类学位置, 解决了其与甲壳动物的亲缘关系(Maas et al., 2003)。但是, 由于保存有软躯体的标本的稀缺, 很多软躯体特征无法深入研究。虽然是利用软躯体的特征解决了 Phosphatocopina 的系统学位置, 但是其物种的鉴定特征和分类仍是依据外壳的特征。这就形成了外壳的研究和软躯体的研究相互分割的局面。研究中, 依据软躯体的特征解决了 Phosphatocopina 在甲壳动物的系统演化位置, 以及与节肢动物的系统发育关系。然而长期以来却一直

只能利用其外壳特征作为磷足虫(Phosphatocopina)的物种鉴定特征。这种状况不尽合理, 至少是不完美的。所有磷足虫(Phosphatocopina)各物种之间的系统演化关系是依据外壳特征和少量的软躯体特征而做的分支分析。但是, 这些软躯体特征不能够量化, 也不能适用到所有的物种上。有些物种因保存原因, 某些软躯体的特征无从得知。所以, 有关 Phosphatocopina 的软躯体特征还有待继续研究。

1.3 国内研究阶段

瑞典奥斯坦型保存化石的研究有 30 多年的历史, 然而在中国, 直到 2005 年北京大学董熙平教授等人才首次报道了产自中国湘西王村剖面芙蓉统的以磷足虫(Phosphatocopina)和真甲壳动物 Skaracarida 目为代表的奥斯坦型化石(Dong et al., 2005)。从 2002 年起, 董熙平教授的团队通过采样和酸蚀处理(Dong et al., 2004a), 陆续获得了大量的磷足虫(Phosphatocopina)标本, 在湘西发现的标本数量仅次于瑞典的标本材料, 但是保存的精美程度完全可以和瑞典的标本相媲美。迄今为止, 取得以下进展:

(1) 湘西上寒武统奥斯坦型保存的 Phosphatocopida 已经描述了 6 个种和 1 个未定名的标本, 它们是 *Hesslandona angustata*, *Hesslandona longispinosa* (Kozur, 1974), *Hesslandona necopina*, *Hesslandona* sp. sensu Dong et al., 2005, *Vestrogothia anterispinata*, *Vestrogothia bispinata* 和 *Vestrogothia spinata*, 讨论了它们的分类学和个体发育(Dong et al., 2005; Liu and Dong, 2009; Zhang and Dong, 2009; 张华侨等, 2010; Zhang et al., 2011a, b, 2012)(图版 I-1, 2, 3; 图版 II-1, 2, 3, 4, 5, 6);

(2) 描述了湘西芙蓉统与 Phosphatocopida 同层位保存的真甲壳动物 *Skara hunanensis* Dong in Liu and Dong, 2007(图版 II-7, 8), 这是 *Skara* 全球报道的第三个种(Dong et al., 2005; Liu and Dong, 2007);

(3) 初步研究了 Phosphatocopida 的软躯体的发育情况, 特别是上唇、中眼和内膜的发育进行了尝试性的研究, 描述了内膜的几种异常保存情况, 将鼓起的内膜解释成为埋藏学的原因(Liu and Dong, 2010);

(4) 修订了 Maas 等(2003)的性状列表, 将华南的材料包括进来, 进行了基于计算机的分支系统学研究, 重建了 Phosphatocopida 的系统演化史, 讨论了 Phosphatocopida 的内部关系(Zhang et al., 2011a, b, 2012, 2013);

(5) 研究了甲壳动物附肢模式的早期演化。Phosphatocopida 的大触角和大颚的原肢最初由分开的基节和底节构成, 而演化到 Euphosphatocopida, 其大触角基节与底节最初便已融合(裔征), 许多种

在最初的发育阶段其大颚还保留着分开的基节和底节这一祖征,到较大的发育阶段基节与底节才融合(裔征)(Zhang et al., 2011a, b, 2012);

(6)发现了1枚 Type-A 幼虫标本(Zhang et al., 2016),它与化石胚胎 *Markueliahunanensis* 共存(Dong et al., 2004)。它长约 100 μm , 具有简单的外形,整个身体大部分是头部,躯干部尚未开始发育(图版 II-9);

(7)发现具尾刺的古蠕虫(图版 I-4, 5, 6, 7, 8, 9, 10),按照尾刺的数量建立了2个生物属、种(Duan et al., 2012; Harvey et al., 2010);

(8)已经在瑞士光源完成了12枚 *Phosphatocopida* 标本和1枚 *Skara* 标本的 SRXTM 扫描分析,目前正在利用 Amira 软件进行三维复原,旨在发现诸如肌肉组织、血液循环系统、神经系统等内脏器官。

特别需要指出的是,云南大学张喜光教授在云南下寒武统黑色页岩夹层的瘤状灰岩中发现了保存有上肢的冠群甲壳动物彝虾(图 III-2, 3),还有奥斯坦型保存的其它类群化石(图 III-1, 4),其中一些已在 Nature 等高档刊物发表,这是真甲壳动物最古老的记录(Zhang et al., 2007, 2010; Zhang and Pratt, 2012)。最近,张喜光教授等在寒武系第三阶,三维保存的叶足动物中发现了肌肉组织,这是一个突破(Zhang et al., 2016)。

自首次报道以来,以云南大学张喜光教授和北京大学董熙平教授领导的团队陆续紧密地开展各自的研究工作,并且取得了可喜的研究成果(Dong et al., 2004b)。在中国,奥斯坦型保存化石的发现和集中研究仅有十年的历史。从发现迄今,国内学者把注意力集中到软躯体特征的定性描述和系统演化学上面。奥斯坦型保存的化石一般只保存幼体标本,没有发现胚胎,也没有发现成年个体标本。

发现于云南和湖南的奥斯坦型保存化石,蕴含的生物信息与澄江生物群的互为补充,为研究后生动物早期演化提供了形态学和系统发育学的证据,具有重要的学术价值。所以,在中国发现的奥斯坦型保存化石的新材料开启一个新的研究阶段。这些新化石材料的形态特征和个体发育的特征对研究磷足虫(*Phosphatocopina*)内部的系统演化及亲缘关系提供可靠的证据,对研究寒武纪节肢动物的早期辐射演化具有重要的作用。

2 奥斯坦型保存化石在世界的分布

磷足虫(*Phosphatocopina*)是奥斯坦型保存化石的标本数和分异度最为丰富的类群。其中磷足虫(*Phosphatocopina*)和真甲壳动物 *Skaracarida* 目是奥

万方数据

斯坦型保存化石中最重要的两个类群。时间跨度从早寒武世到早白垩世都有分布(Waloszek, 2003)。磷足虫(*Phosphatocopina*)的空壳或者是外壳碎片(不含软躯体)在许多地方都有报道,如, 斯堪的纳维亚半岛(Müller, 1964), 北美(Siveter and Williams, 1997), 英国(Williams and Siveter, 1998)和西伯利亚(Müller et al., 1995)。但是有软躯体保存的标本却非常稀少,主要来自于瑞典(Müller, 1979, 1982; Maas et al., 2003)和中国华南(Dong et al., 2005; Zhang et al., 2007, 2010)。在其它地区如澳大利亚(Waloszek et al., 1993)、英国(Siveter et al., 2001)和波兰(Waloszek et al., 1991)只有零星发现,且多半是化石的片段。真甲壳动物 *Skaracarida* 目在全世界报道仅有3个物种,在中国湘西发现1个新种,其保存程度和瑞典材料的相似(Liu and Dong, 2007); 瑞典报道有2个物种(Müller and Waloszek, 1985)。近年来的研究工作表明,奥斯坦型保存化石在湘西王村剖面芙蓉统比条组中发现的甲壳动物至少包括磷足虫(*Phosphatocopina*), 真甲壳动物 *Skaracarida* 目和 Type-A 幼虫(larva)。

3 奥斯坦型保存化石的研究意义

奥斯坦型保存化石作为一种化石保存类型在中国首次被发现后(Dong et al., 2005), 引起了中国古生物学家的重视。但是,此类化石保存的随机性和不确定性,让人望而却步;所以此类研究虽前景诱人却未遍地开花(张喜光等, 2009)。即便如此,此类化石的科学研究价值几乎可与澄江动物群相媲美。其研究意义如下:

(1)奥斯坦型保存化石的研究属于古生物学全新的研究方向。奥斯坦型化石的形态特征可以直接和现代生物的形态特征进行对比研究,是联系化石和现代生物之间的桥梁。需要利用比较生物学,功能形态学,生态学和个体发育学等多方面的知识,不仅要立足现代生物学领域,更需要古生物学广阔的背景知识,是古生物学和现代生物学的交叉学科。

(2)奥斯坦型化石提供了研究古代微型节肢动物的最直接的形态证据。奥斯坦型化石的优势在于,这些化石都保存了外表皮的某些精细结构,这些保存完好的化石大小多数在 100 μm 到 1 000 μm 之间。例如:附肢或其它部位上的刚毛、刺、感觉毛、小洞等。这些精细结构都不超过 1 μm 。一直以来,这些古代微型节肢动物的化石证据极其难得,尤其是三维保存有软躯体的化石。这些三维保存的奥斯坦型化石提供给我们其形态、发育和生态等方面的信息。可以和宏观节肢动物的形态、发育和生态等方

面进行更广泛的对比,从而可以推测出寒武纪的海洋生物进化历程中最有可能的进化途径。

(3)奥斯坦型化石提供了古代节肢动物复杂的个体发育史。奥斯坦型化石中多数都是某个幼虫的个体发育阶段,有的是代表一系列的幼虫阶段。例如 *Hesslandona unisulcata* Müller, 1982, 具有八个幼龄期(Maas et al., 2003)。随着中国湖南的保存精美的大批量软躯体标本的发现,磷足虫(Phosphatocopina)的研究会更加深入。迄今,我们已经建立了 *Vestrogothia spinata* 个体发育的第一发育阶段的完整的形态特征信息。弥补了瑞典材料在此方面的不足。奥斯坦型化石保存了甲壳动物的无节幼体形态特征,无节幼体祖先的形态特征;甚至也保存了缓步类动物、五口动物、Cambrogeorginida、蠕虫动物 Palaeoscolecida 和其它节肢动物幼虫的形态特征(Maas et al., 2006)。这些幼虫化石和成虫化石使我们能够推测重建古代节肢动物的个体发育历史。

(4)奥斯坦型化石保存有生物活体时的真实特征,以及保存了生物的各个发育阶段,可以解决令人困扰的节肢动物进化和亲缘关系的问题。它们是极其珍贵的化石资源。奥斯坦型化石提供给我们的是直观的证据。这些逼真的三维保存的形态学证据比任何所谓可靠的理论假设推测都真实。因此,对现代生物学中提出的关于甲壳动物和节肢动物进化的假设理论可以通过奥斯坦化石来佐证,对某些特征或特征组合的进化也可以通过奥斯坦化石来证明。在节肢动物的系统演化学研究中,现代生物学家离不开古生物学家提供的化石证据,分子生物学的试验结果也期望得到古生物学家和现代生物学家的认可。所以,在对古代节肢动物的形态特征、系统发育、某些特征组合(例如,体区的分节模式和取食系统)早期演化研究中,奥斯坦型化石提供了解决这些问题的关键信息。

(5)奥斯坦型化石在研究海洋的古环境和古生态上也有重要的意义。此类化石提供了微型节肢动物的生活信息。这些生活在松软的海洋底部的小型生物,可能在海洋底四处游移、取食或者交配(Waloszek, 2003)。这些小型生物的成虫没有被化石保存下来,只有它们的幼虫保存下来。某些学者对这种现象的解释是:这些生物在其生活周期的某个阶段离开了它们原先生活的区域,进入到洋流中,开始了浮游生活。有的只有成虫保存下来,这可能说明了其幼虫是浮游生活。因此,奥斯坦型化石给研究节肢动物的生活模式提供了可靠的证据。

4 讨论及展望

到现在为止,奥斯坦型化石的埋藏学和沉积学研究几乎是空白。此类化石的外表皮次生磷酸化,被磷酸盐置换,这样使得化石表皮的各种细节保存下来。奥斯坦化石是三维保存的、栩栩如生的。但是某些化石也会呈现缩水或者收缩引起的变形。在以后的研究中,尝试调查不同产地(如瑞典、中国华南)的奥斯坦型化石和围岩反映的沉积相,并结合野外的岩层和沉积学的调查,有望在奥斯坦型化石的埋藏学和与之相关的古生态环境的研究中有所突破。

多数情况下,奥斯坦型化石的内部是空的或者被不规则的磷酸盐物质所充填。同时,奥斯坦型化石材料比较稀少,几乎没有内脏器官如血管、神经系统等保存,仅仅发现肌肉组织(Andres, 1989; Zhang et al., 2016)。最近,张喜光教授等在寒武系第三阶,三维保存的叶足动物中发现了肌肉组织,这是一个突破(Zhang et al., 2016)。Eriksson 运用同步加速器 X-射线层析显微技术(SRXTM)在几个保存不完整的 Skracarids 和磷足虫(Phosphatocopina)发现了肌肉组织,消化道等(Eriksson et al., 2012)。Eriksson 和 Terfelt 在一个多节类三叶虫中发现消化器官等软组织(Eriksson and Terfelt, 2012)。SRXTM 技术是利用高能电子加速器辐射产生的优质 X 射线光源进行显微成像的技术,具有分辨率高,操作便捷,无破坏性优势。所以,尝试运用此技术于奥斯坦型化石的研究中,是今后研究的一发展方向。

5 结论

奥斯坦型保存的磷足虫(Phosphatocopina)和真甲壳动物的 Skaracarida 在中国湘西王村的寒武纪地层被发现,说明了华南蕴含了极其重要的奥斯坦型化石库。这里有潜在的丰富化石资源可供研究的开展,且研究前景具挑战性。即使如此,中国的古生物学家仍孜孜不倦地开展奥斯坦型化石的研究工作。奥斯坦型化石在节肢动物系统进化研究、附肢躯体分节研究、古海洋古气候的环境生态研究以及古生物学基础理论研究等方面都具有重要的意义。奥斯坦生物群已成为展示寒武纪生命的一个美丽窗口,含有非常丰富的早期生命演化的科学信息和重要线索。该生物群与澄江生物群相辅相成一道构建了寒武纪时期地球后生动物的各种各样的形态,它提供给我们更为直接更为细节的生物的三维结构,是对澄江生物群种种发现很重要的补充。

致谢: 感谢两位匿名专家的批评和建设性意见。感谢中国地质博物馆的卢立伍老师、靳悦高老师和中国地质科学院勘探技术研究所郭伟协助野外采样工作。

Acknowledgements:

This study was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 41502021).

参考文献:

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[M]. 台北: 国立自然科学博物馆.

张华桥, 刘政, 董熙平. 2010. 华南湘西上寒武统的 Phosphatocopida 目(甲壳纲)的四个种[J]. 中国科技论文在线精品论文, 3(9): 887-896.

张喜光, 陈雷, WITUCKE M K. 2009. Orsten 型特异保存化石研究概述[J]. 古生物学报, 48(3): 428-436.

References:

- ANDRES D. 1989. Phosphatisierte fossilien aus dem unteren Ordoviz von Südschweden[J]. Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A), 106: 9-19.
- BENGTSON S, YUE Z. 1997. Fossilized metazoan embryos from the earliest Cambrian[J]. Science, 227: 1645-1648.
- BRAUN A, CHEN J Y, MAAS A, WALOSZEK D. 2004. Plankton from Early Cambrian black shale series on the Yangtze Platform, and its influence on lithologies[J]. Progress in Natural Science(Special Issue), (10): 7-12.
- BUTTERFIELD N J. 2003. Exceptional fossil preservation and the Cambrian explosion[J]. Integrative and Comparative Biology, 43: 166-177.
- CHEN Jun-yuan, ZHOU Gui-qin, ZHU Mao-yan, YE Gui-yu. 1996. Chengjiang Biota: Proof of the Cambrian Explosion[M]. Taipei: National Museum of Natural Science(in Chinese).
- DONG X P, BERGSTROM S M, REPETSKI J E. 2004a. Conodont biostratigraphy of the Middle Cambrian through Lowermost Ordovician in Hunan, South China[J]. Acta Geologica Sinica, 78(6): 1185-1206.
- DONG X P, DONOGHUE P C J, CHENG H, LIU J B. 2004b. Fossil embryos from the Middle and Late Cambrian period of Hunan, south China[J]. Nature, 427(6971): 237-240.
- DONG X P, DONOGHUE P C J, LIU Z H, LIU J, PENG F. 2005. The fossils of Orsten-type preservation from Middle and Upper Cambrian in Hunan, China—three-dimensionally preserved soft-bodied fossils (Arthropods)[J]. Chinese Science Bulletin, (50): 1352-1357.
- DUAN B C, DONG X P, DONOGHUE P C J. 2012. New Palaeoscolecoid worms from the furongian (upper Cambrian) of Hunan, South China: is Markuella an embryonic Palaeoscolecoid?[J]. Palaeontology, 55(3): 613-622.
- ERIKSSON M E, TERFELT F, ELOFSSON R, MARONE F. 2012. Internal soft-tissue anatomy of Cambrian 'Orsten' arthropods as revealed by Synchrotron X-ray tomographic microscopy[J]. PLoS ONE, 7(8): e42582.
- ERIKSSON M E, TERFELT F. 2012. Exceptionally preserved Cambrian trilobite digestive system revealed in 3D by Synchrotron-Radiation X-ray tomographic Microscopy[J]. PLoS ONE, 7(4): e35625.
- HARVEY T H P, DONG X P, DONOGHUE P C J. 2010. Are Palaeoscolecids ancestral ecdysozoans?[J]. Evolution & Development, 12(2): 177-200.
- HOU X G, SIVETER D J, WILLIAMS M, WALOSSEK D, BERGSTRÖM J. 1996. Appendages of the arthropod Kunmingella from the early Cambrian of China: its bearing on the systematic position of the Bradoriida and the fossil record of Ostracoda[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences, 351(1344): 1131-1145.
- KOZUR H. 1974. Die Bedeutung der Bradoriida als Vorläufer der postkambrischen Ostracoden[J]. Zeitschrift der Geologischen Wissenschaft Berlin, 2: 823-830.
- LIU J, DONG X P. 2007. *Skara hunanensis* a new species of Skaracarida (Crustacea) from Upper Cambrian (Furongian) of Hunan, south China Progress[J]. Natural Science, 17(8): 934-942.
- LIU Z, DONG X P. 2009. *Vestrogothia spinata* (Phosphatocopina, Crustacea), Fossils of Orsten-type Preservation from the Upper Cambrian of Western Hunan, South China[J]. Acta Geologica Sinica (English Edition), 83(3): 471-478.
- LIU Z, DONG X P. 2010. The developmental trend of labrum and median eyes of Orsten-type preserved Phosphatocopina (Crustacea)[J]. Science China Earth Sciences, 53(1): 18-26.
- MAAS A, BRAUN A, DONG X P, DONOGHUE P C J, MÜLLER K J, OLEMPKA E, REPETSKI J E, SIVETER D J, STEIN M, WALOSZEK D. 2006. The 'Orsten'—More than a Cambrian Konservat-Lagerstätte yielding exceptional preservation[J]. Palaeoworld, 15: 266-282.
- MAAS A, WALOSZEK D, MÜLLER K J. 2003. Morphology, Ontogeny and Phylogeny of the Phosphatocopina (Crustacea) from the Upper Cambrian "Orsten" of Sweden[J]. Fossils & Strata, 49: 1-238.
- MÜLLER K J, WALOSSEK D, ZAKHAROV A. 1995. 'Orsten' type phosphatized soft-integument preservation and a new record from the Middle Cambrian Kuonamka Formation in Siberia[J]. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie (Abh.), 191(1): 101-118.
- MÜLLER K J, WALOSSEK D. 1985. Skaracarida, a new order of Crustacea from the Upper Cambrian of Västergötland, Sweden[J]. Fossils & Strata, 17: 1-65.
- MÜLLER K J. 1964. Ostracoda (Bradoriina) mit phosphatischen Gehäuseausdem Oberkambrium von Schweden[J]. Neues Jahrbuch der Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 121(1): 1-49.
- MÜLLER K J. 1979. Phosphatocopineostracodes with preserved appendages from the Upper Cambrian of Sweden[J]. Lethaia, 12(1): 1-27.
- MÜLLER K J. 1982. *Hesslandona unisulcata* sp. nov. with phosphatised appendages from Upper Cambrian "Orsten" of Sweden[J]. Fossils and Recent Ostracods: 276-304.
- MÜLLER K J. 1985. Exceptional preservation in calcareous nodules[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, 311(1148): 67-73.
- SEILACHER A. 2001. Concretion morphologies reflecting diage-

- diagenetic and epigenetic pathways[J]. *Sedimentary Geology*, 143: 41-57.
- SIVETER D J, WILLIAMS M, WALOSZEK D. 2001. A phosphatocopid crustacean with appendages from the lower Cambrian[J]. *Science*, 293: 479-481.
- SIVETER D J, WILLIAMS M. 1997. Cambrian bradoriid and Phosphatocopid arthropods of North America[J]. *Special Papers in Palaeontology*, 57: 1-69.
- WALOSZEK D, HINZ I, SHERGOLD J H, MÜLLER K J. 1993. Three-dimensional preservation of arthropod soft integument from the Middle Cambrian of Australia[J]. *Lethaia*, 26(1): 7-15.
- WALOSZEK D, SZANIAWSKI H. 1991. *Cambrocaris baltican*. gen. n. sp., a possible stem-lineage crustacean from the Upper Cambrian of Poland[J]. *Lethaia*, 24(4): 363-378.
- WALOSZEK D. 2003. The 'Orsten' Window—Three-dimensionally preserved Upper Cambrian Meiofauna and its Contribution to our Understanding of the Evolution of Arthropoda[J]. *Palaeontological Research*, 7(1): 71-88.
- WILLIAMS M, SIVETER D J. 1998. *British Cambrian and Tremadoc Bradoriid and Phosphatocopid Arthropods*[M]. London: The Palaeontological Society.
- XIAO S, ZHANG Y, KNOLL A H. 1998. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite[J]. *Nature*, 391: 553-558.
- ZHANG H Q, DONG X P. 2009. Two new species of Vestrogothia (Phosphatocopina, Crustacea) of Orsten-type preservation from the Upper Cambrian in western Hunan, South China[J]. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 52: 784-796.
- ZHANG H Q, DONG X P, MAAS A. 2011b. *Hesslandona angustata* (Phosphatocopida, Crustacea) from the Upper Cambrian of western Hunan, South China, with comments on phosphatocopid phylogeny[J]. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 259: 157-175.
- ZHANG H Q, DONG X P, WALOSZEK D, MAAS A. 2016. An orthonauplius of 'Orsten'-type preservation from the Upper Cambrian (Furongian) of South China[J]. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 279: 175-183.
- ZHANG H Q, DONG X P, XIAO S. 2011a. Two species of *Hesslandona* (Phosphatocopida, Crustacea) from the upper Cambrian of western Hunan, South China and the phylogeny of Phosphatocopida[J]. *Journal of Paleontology*, 85: 770-788.
- ZHANG H Q, DONG X P, XIAO S. 2012. Three head-larvae of *Hesslandona angustata* (Phosphatocopida, Crustacea) from the Upper Cambrian of western Hunan, South China and the phylogeny of Crustacea[J]. *Gondwana Research*, 21: 1115-1127.
- ZHANG H Q, DONG X P, XIAO S. 2013. Reply to "Comment on 'Three head-larvae of *Hesslandona angustata*'"[J]. *Gondwana Research*, 21(4): 1115-1127.
- ZHANG Hua-qiao, LIU Zheng, DONG Xi-ping. 2010. Four species of Phosphatocopida (Crustacea) from the Upper Cambrian in western Hunan, South China[J]. *Highlights of Sciencepaper Online*, 3(9): 887-896(in Chinese with English abstract).
- ZHANG X G, MAAS A, HAUG J T, SIVETER D J, WALOSZEK D. 2010. A eucrustacean metanauplius from the Lower Cambrian[J]. *Current Biology*, 20: 1075-1079.
- ZHANG X G, PRATT B R. 1994. Middle Cambrian arthropod embryos with blastomeres[J]. *Science*, 266: 637-639.
- ZHANG X G, PRATT B R. 2012. The first stalk-eyed phosphatocopine crustacean from the lower Cambrian of China[J]. *Current Biology*, 22: 2149-2154.
- ZHANG X G, SIVETER D J, WALOSZEK D, MAAS A. 2007. An epipodite-bearing crown-group crustacean from the Lower Cambrian[J]. *Nature*, 449(4): 595-598.
- ZHANG X G, SMITH M R, YANG J, HOU J B. 2016. Onychophoran-like musculature in a phosphatized Cambrian lobopodian[J]. *Biology Letters*, 12: 20160492.
- ZHANG Xi-guang, CHEN Lei, WITUCKE M K. 2009. Studies on Orsten-type Fossil Lagerstätte[J]. *Acta Palaeontologica Sinica*, 48(3): 428-436(in Chinese with English abstract).

图版说明

图版 I 和图版 II 的标本均保存于北京大学。图例缩写说明如下: at1-第一触角(小触角); ant-第二触角(大触角); a1-第一触角(小触角); me-中眼; lbr-上唇; mdb-大颚; mx1-第一小颚; mx2-第二小颚; pgn-副颚; 1-第一颚后肢; 2-第二颚后肢; ste-胸板; en-内肢; en1-内肢 1; en2-内肢 2; ex-外肢; il-内膜; dbl-腹边缘; am-关节膜; bas-底节; cox-基节; sh-外壳; hyp-唇前板; 1st-肢干; 1bas-第一颚后肢的底节; 1pe-第一颚后肢的近端内叶。图版 III 图示的标本均保存在云南大学古生物研究重点实验室(YKLP)。

All specimens illustrated in Plate I and Plate II are deposited at Peking University (GMPKU). The following abbreviations are used: at1-antennula (first antenna); ant-antenna (second antenna); a1-antennula(=at1); me-median eyes; lbr-labrum; mdb-mandible; mx1-maxillula; mx2-maxillae; pgn-paragnath; 1-the first post-mandible limbs; 2-the second post-mandible limbs; ste-sternum; en-endopod; en1-endopod1; en2-endopod2; ex-exopod; il-inner lamella; dbl-doublure; am-arthrodial membrane; bas-basipod; cox-coxa; sh-shield; hyp-hypostome; 1st-limb stem; 1bas-basipod of the first post-mandible limbs; 1pe-proximal endite of the first post-mandible limbs. All specimens in Plate III illustrated here are deposited at the Key Laboratory for Palaeobiology, Yunnan University (YKLP).

图版 I Plate I

- 1-Orsten 型保存的干群甲壳动物 Phosphatocopida 的代表种 *Hesslandona* sp. Sensu Dong et al., 2005, 标本号 GMPKU2201, 软躯体腹面图, 软躯体具 7 节, 被包裹在硬壳中, 标本长度 380 μm; 引自 Dong et al., 2005;
- 2-Orsten 型保存的干群甲壳动物 Phosphatocopida 的代表种 *Hesslandona angustata* Maas et al., 2003, 标本号 GMPKU2333, 软躯体腹面图, 具 4 对附肢, 标本长度 224 μm; 引自 Zhang et al., 2011a;

- 3-Orsten 型保存的干群甲壳动物 Phosphatocopida 的代表种 *Hesslandonaangustata* Maas et al., 2003, 标本号 GMPKU 2339, 上唇侧视图, 标本长度 216 μm ; 引自 Liu and Dong, 2010;
- 4-Orsten 型保存的古蠕虫 *Dispinoscolexdecorus* Duan et al., 2012, 标本号 GMPKU2393, 整体图; 引自 Duan et al., 2012;
- 5-Orsten 型保存的古蠕虫 *Dispinoscolexdecorus* Duan et al., 2012, 标本号 GMPKU2393, 一对尾刺; 引自 Duan et al., 2012;
- 6-Orsten 型保存的古蠕虫 *Dispinoscolexdecorus* Duan et al., 2012, 正模标本, 标本号 GMPKU2394, 整体图; 引自 Duan et al., 2012;
- 7-Orsten 型保存的古蠕虫 *Dispinoscolexdecorus* Duan et al., 2012, 正模标本, 标本号 GMPKU2394, 一对尾刺放大图; 引自 Duan et al., 2012;
- 8-Orsten 型保存的古蠕虫 *Dispinoscolexdecorus* Duan et al., 2012, 正模标本, 标本号 GMPKU2394, 表皮纹饰放大图; 引自 Duan et al., 2012;
- 9-Orsten 型保存的古蠕虫 *Schistoscolexhunanensis* Duan et al., 2012, 正模标本, 标本号 GMPKU2404, 整体图; 引自 Duan et al., 2012;
- 10-Orsten 型保存的古蠕虫 *Schistoscolexhunanensis* Duan et al., 2012, 正模标本, 标本号 GMPKU2404, 两对尾刺放大图; 引自 Duan et al., 2012
- 1-3-Orsten-type preserved Phosphatocopida (stem-group crustaceans):
- 1-*Hesslandona* sp. Sensu Dong et al., 2005; GMPKU2201, 380 μm long; reproduced from Dong et al., 2005;
- 2-*Hesslandonaangustata* Maas et al., 2003; GMPKU2333, 224 μm long; reproduced from Zhang et al., 2011a;
- 3-*Hesslandonaangustata* Maas et al., 2003; GMPKU 2339, 216 μm long; reproduced from Liu and Dong, 2010;
- 4-10-Orsten-type preserved Palaeoscolecoid:
- 4-*Dispinoscolexdecorus* Duan et al., 2012; GMPKU2393, reproduced from Duan et al., 2012;
- 5-*Dispinoscolexdecorus* Duan et al., 2012; GMPKU2393, ventral view, showing the two tail spines; reproduced from Duan et al., 2012;
- 6-*Dispinoscolexdecorus* Duan et al., 2012; GMPKU2394, Holotype, reproduced from Duan et al., 2012;
- 7-*Dispinoscolexdecorus* Duan et al., 2012; GMPKU2394, close-up of the two tail spines; reproduced from Duan et al., 2012;
- 8-*Dispinoscolexdecorus* Duan et al., 2012; GMPKU2394, close-up of cuticle ornamentation; reproduced from Duan et al., 2012;
- 9-*Schistoscolexhunanensis* Duan et al., 2012; Holotype, GMPKU2404, lateral view; reproduced from Duan et al., 2012;
- 10-*Schistoscolexhunanensis* Duan et al., 2012; GMPKU2404, close-up of two-pairs of aboral spines; reproduced from Duan et al., 2012
- 2-Orsten 型保存的干群甲壳动物 Phosphatocopida 的代表种 *Hesslandonaangustata*, 标本号 GMPKU2332, 软躯体腹面, 长度 298 μm ; 引自 Zhang et al., 2010;
- 3-Orsten 型保存的干群甲壳动物 Phosphatocopida 的代表种 *Hesslandonanecopina* 标本号 GMPKU2349, 长度 384 μm , 为个体发育的第三阶段; 引自 Zhang et al., 2011a;
- 4-Orsten 型保存的干群甲壳动物 Phosphatocopida 的代表种 *Hesslandonaangustata*Maas et al., 2003, 标本号 GMPKU2363, 长度 225 μm ; 腹面图, 引自 Zhang et al., 2012;
- 5-Orsten 型保存的干群甲壳动物 Phosphatocopida 的代表种 *Vestrogothiaspinata*Müller, 1964, 标本号 GMPKU2329, 长度 176 μm , 腹面图, 引自 Liu and Dong, 2009;
- 6-Orsten 型保存的干群甲壳动物 Phosphatocopida 的代表种 *Hesslandonanecopina*Müller 1964, 标本号 GMPKU2261, 长度 391 μm , 腹面图, 引自 Zhang et al., 2011b;
- 7-Orsten 型保存的真甲壳动物 *Skarahunanensis* Liu and Dong, 2007, 标本号 GMPKU2206, 腹面图, 引自 Liu and Dong , 2007;
- 8-Orsten 型保存的真甲壳动物 *Skarahunanensis* Liu and Dong, 2007, 标本号 GMPKU2202, 侧面图, 引自 Liu and Dong , 2007;
- 9-Orsten 型保存的 Type-A 幼虫, 标本号 GMPKU3079, 腹面图, 引自 Zhang et al., 2016
- 1-3-Orsten-type preserved Phosphatocopida: *Vestrogothiaspinata* Müller, 1964; GMPKU 2330, 247 μm long; reproduced from Liu and Dong, 2009;
- 1-ventral view, showing the soft-body and the hypostome/labrum complex;
- 2-the endopod and exopod of antennae;
- 3-the labrum and the spines;
- 4-Orsten-type preserved Phosphatocopida: *Hesslandonaangustata* Maas et al., 2003; GMPKU2363, 225 μm long; ventral view, reproduced from Zhang et al., 2012;
- 5-Orsten-type preserved Phosphatocopida: *Vestrogothiaspinata* Müller, 1964; GMPKU2329, 176 μm long; ventral view, reproduced from Liu and Dong, 2009;
- 6-Orsten-type preserved Phosphatocopida: *Hesslandonanecopina* Müller 1964, GMPKU2261; 391 μm long, ventral view; reproduced from Zhang et al., 2011b;
- 7-Orsten-type preserved Skaracarida (crown-group crustaceans): *Skarahunanensis* Dong, 2007; GMPKU2206, ventral view; reproduced from Liu and Dong, 2007;
- 8-*Skara hunanensis* Dong, 2007; GMPKU2206, lateral view, reproduced from Liu and Dong, 2007;
- 9-Orsten-type preserved Type-A larva, GMPKU3079, reproduced from Zhang et al., 2016

图版 II Plate II

- 1-Orsten 型保存的干群甲壳动物 Phosphatocopida 的代表种 *Vestrogothiaspinata*Müller, 1964, 标本号 GMPKU 2330, 软躯体腹面, 长度 247 μm , 为个体发育的第一阶段; 引自 Liu and Dong, 2009;

图版 III Plate III

- 1-Orsten 型保存的甲壳动物 *Dabashanella* sp. Zhang and Pratt, 2012. 标本号 YKLP 11955, 产自云南永善, 寒武系第三阶玉案山组, 保存有附肢的软躯体腹面观;
- 2-Orsten 型保存的真甲壳动物 *Yicarisdianensis* Zhang et al., 2007, 标本号 YKLP 10844, 产自云南永善, 寒武系第三阶玉案山组,

保存有软躯体的第二发育阶段的标本侧面观;

3-Orsten 型保存的真甲壳动物 *Yicarisdianensis* Zhang et al., 2007, 标本号 YKLP 10840, 标本长度 1800 μm , 产自云南永善, 寒武系第三阶玉案山组. 第六发育阶段的标本侧面观;

4-Orsten 型保存的胚胎, 产自贵州都匀, 寒武系第五阶高台组

1-Orsten-type preserved phosphatocopine Crustaceans: *Dabashanella* sp. Zhang and Pratt, 2012; YKLP11955; Yu'an-shan Formation, Stage 3 of Cambrian; Yongshan, Yunnan; Vento-lateral view with soft-body;

2-Orsten-type preserved crown-group crustacean (Eucrustacea) *Yicarisdianensis*; YKLP 10844; Yu'an-shan Formation, Stage 3 of Cambrian; Yongshan, Yunnan; lateral view with soft-body, representing the developmental stage 2;

3-Orsten-type preserved crown-group crustacean (Eucrustacea) *Yicarisdianensis*; YKLP 10840; about 1800 μm long; lateral view of trunk, representing the developmental stage 6;

4-Orsten-type preserved embryos; Gaotai Formation, Stage 5 of Cambrian; Duyun, Guizhou

图版 I Plate I



