

湖北峡东地区灯影组石板滩段宏体藻类化石新发现

杨凡* 秦树健* 丁伟铭 徐祎贺 沈冰†

造山带与地壳演化教育部重点实验室, 北京大学地球与空间科学学院, 北京 100871;

* 同等贡献作者; † 通信作者, E-mail: bingshen@pku.edu.cn

摘要 通过连续显微拍摄, 对来自湖北峡东地区泗溪剖面灯影组石板滩段薄层泥质沥青灰岩中的宏体藻类化石开展详细研究, 鉴定出 1 属 3 种(包括 2 个新种)和一种首次发现的具有单轴分枝特征的宏体藻类化石(未定属种)。以 Monopodial-branching 型化石和 *Vendotaenia pavementpes* 为代表的具单轴分枝性状和固着装置的藻类化石在华南灯影组地层中的首次发现, 说明灯影期宏体藻类分枝、固着器等重要性状并没有消失。研究结果丰富了峡东地区埃迪卡拉纪末期后生藻类的多样性, 对探讨多细胞藻类的演化具有重要的意义。

关键词 宏体藻类; 单轴分枝; 灯影组; 埃迪卡拉纪

中图分类号 P52

New Discovery of Macroscopic Algae Fossils from Shibantan Bituminous Limestone of Dengying Formation in the Yangtze Gorges Area, South China

YANG Fan*, QIN Shujian*, DING Weiming, XU Yihe, SHEN Bing†

The Key Laboratory of Orogenic Belts and Crustal Evolution (MOE), School of Earth and Space Sciences, Peking University, Beijing 100871; * These authors contributed equally to this work; † Corresponding author, E-mail: bingshen@pku.edu.cn

Abstract The macroscopic algae fossils from Shibantan bituminous limestone of Dengying Formation in the Xiadong area, Hubei province were studied. There are one genus and three species (including two new species) and one new macroscopic algae fossils with monopodial branching character (genus and species are unidentified) from the Sixi section. Monopodial-branching type fossil represents the first macro-algae fossil with the monopodial branching discovered in the terminal Ediacaran Dengying and equivalent formations in South China. *Vendotaenia sixiense* new species and *Vendotaenia pavementpes* new species are the algae fossils with branching and holdfast, respectively. The new discovery suggests that the morphology of macroscopic algae fossils might be more complex than previous think, and has the great significance to the evolution research of the early multicellular macroalgae.

Key words macroscopic algae; monopodial branching; Dengying Formation; Ediacaran

埃迪卡拉纪是宏体多细胞藻类辐射演化的一个重要时期。在新元古代雪球地球结束之后, “蓝田生物群”、“庙河生物群”和“翁会生物群”等宏体生物群的出现拉开了真核生物(特别是多细胞藻类)辐射演化的序曲。最近的研究表明, 最早的后生动物在埃迪卡拉纪早期可能已经出现^[1-4], 但对其是否属

于真正的动物存在争议。相比之下, 多细胞藻类在埃迪卡拉纪的辐射演化已得到我国华南埃迪卡拉纪地层中大量化石记录的支持。朱为庆等^[5]在峡东地区陡山沱组首次发现宏体藻类化石, 并定名为中华拟浒苔 *Enteromorpha siniansis* Zhu et Chen, 1984, 归为绿藻类。1991 年, 陈孟莪等^[6]在 Gnilovskaya^[7]

建立的文德带生物类基础上,对湖北峡东庙河剖面陡山沱组的宏体藻类和蠕虫类化石进行详细的描述,建议依其产地称为“庙河生物群”。随后,有多位研究者相继对该地区的化石生物群进行系统的研究^[8-11]。1985年,邢裕盛^[12]在安徽休宁蓝田组发现红藻以及少量褐藻化石,该地区的宏体化石后来被一些研究者命名为“蓝田生物群”^[4,9,13-17],代表雪球地球事件结束之后最早的多细胞藻类生物群落。之后在贵州发现的瓮会生物群的化石组合与庙河生物群类似,应该与庙河生物群属于同一个时期^[18-23]。上述研究成果描绘了中国华南埃迪卡拉纪早期陡山沱组中的生物组合和面貌,庙河生物群(瓮会生物群)和蓝田植物群的发现标志着陡山沱期(635~551 Ma)宏体多细胞藻类演化史上的首次分化辐射事件^[10,17,24-25],其中蓝田生物群的时代应属于埃迪卡拉纪早期,庙河生物群则发现于陡山沱组末期的地层中(陡山沱组四段)。

在峡东地区陡山沱组之上的灯影组(551~541 Ma)地层中,宏体藻类化石的分异度显著地降低,特别体现为分枝、固着器等一些重要性状的消失。1973年,三峡地层研究队在峡东地区黄陵背斜东西两翼的灯影组石板滩段地层中发现丰富的带状藻类化石,经赵自强等^[26]鉴定为文德带藻属 *Vendotaenia* 和基拉索带藻属 *Tyrasotaenia* 两类。曹瑞骥等^[27]描述和研究了西南地区灯影组宏体藻类化石的形态和分类,其中包括采自湖北宜昌莲沱灯影组的文德带藻属 *Vendotaenia*。与陡山沱组中发现的庙河生物群和蓝田生物群化石相比,在灯影组发现的这两种化石的形态结构明显简单,普遍缺乏分枝和固着装置等。汪啸风等^[28]认为,伴随着陡山沱期末期的海退,生态环境突变是灯影组宏体藻类出现严重衰退的主要原因。郭俊峰等^[29]在峡东地区寒武纪组芬兰统岩家河组地层中发现的具有分枝、固着器的宏体藻类化石,具有庙河生物群的特征,可能代表宏体藻类在寒武纪早期又一次的多样化发展。那么,宏观藻类在埃迪卡拉纪晚期的灯影组地层中物种分异度(diversity)和形态分异度(disparity)均显著下降的原因是什么?作为多细胞藻类演化过程中的关键形态特征——分枝和固着器是否在灯影组里真正地消失了?要回答这些问题,需要对灯影组的宏体藻类化石进行详细的研究。

湖北峡东地区位于上扬子地台北缘,是埃迪卡

拉纪灯影组地层出露最连续、化石最丰富、顶/底界线清楚的地区,特别是在灯影组中部石板滩段的黑色沥青质灰岩中保存大量的宏体生物化石,其中包括至少7个类型的埃迪卡拉化石以及以碳质膜形式保存的宏体藻类化石^[30-33]。对这些宏体藻类化石进行系统的研究,可以为探寻埃迪卡拉纪末期宏体藻类的演化提供关键证据。为此,我们对峡东地区泗溪剖面灯影组石板滩段沥青灰岩中的宏体藻类化石进行采集,通过详细的观察研究,鉴定出1属3种(包括2个新种)和一种首次发现的具有单轴分枝特征的宏体藻类化石(未定属种)。

1 化石产地及层位

泗溪剖面(110.94°E, 30.76°N)位于湖北省宜昌市秭归县茅坪镇三峡竹海泗溪生态区内的石灰石矿场旁(图1)^[34]。泗溪剖面地层出露较为连续,受风化影响较小。根据岩性特征,湖北峡东地区新元古代地层可以分成4个组,从下往上依次为莲沱组、南沱组、陡山沱组和灯影组。底部的莲沱组主要由砂岩-粉砂岩组成;南沱组主要由冰碛砾岩构成,代表 Marinoan 全球冰期的沉积^[35];陡山沱组和灯影组地层为埃迪卡拉纪沉积。陡山沱组可以分为4个岩性段,顶部的黑色页岩(陡山沱组四段)中产出庙河生物群。灯影组可以分为3个岩性段,底部的蛤蟆井段为灰色至灰白色块状白云岩;中部的石板滩段为深灰色至灰黑色薄层状泥晶至亮晶灰岩,富含有机质,敲击时发出浓烈的臭鸡蛋味,亦称为沥青灰岩,部分层位可能含少量燧石结核或夹层;上部的白马沱段为灰白色厚层亮晶白云岩^[34]。灯影组顶部含燧石团块和燧石结核,与早寒武世岩家河组交界的地层也称为天柱山段,该段地层跨越前寒武纪-寒武纪界线,含小壳化石,主要岩性为灰白色白云岩、灰黑色微晶灰岩与黑色粉砂质页岩互层^[29]。本文主要研究层位为灯影组石板滩段的黑色泥晶沥青灰岩(图2)^[36],该段地层露头整体厚度约为30 m。

2 化石描述

文德带藻属 *Vendotaenia* Gnilevskaya, 1971

属型种 *Vendotaenia antiqua* Gnilevskaya, 1971。

属征 薄膜条带状,藻体细而长,直或折叠弯曲成各种形态,分枝或不分枝;藻体为扁平带状,表面具纵纹结构^[37]。

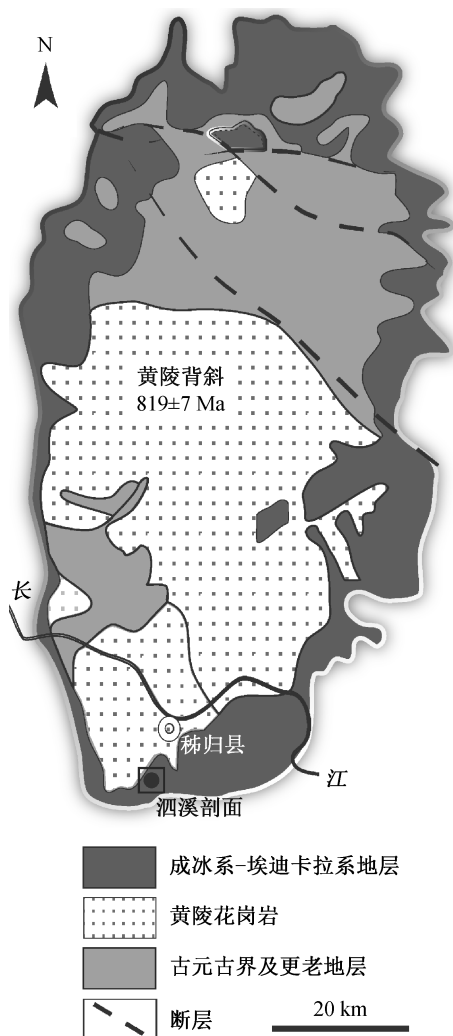


图1 化石采集地区地质简图

Fig. 1 Geographic map of the position of fossils' collection

古文德带藻 *Vendotaenia antiqua* Gnilevskaya, 1971

(图 3(a)~(e), 图 4(c)和(d))

1971, *Vendotaenia antiqua* Gnilevskaya^[37], Палеонтологический журнал, № 3, 101–107.1978, *Vendotaenia antiqua* 曹瑞骥等^[27], 中国科学院南京地质古生物研究所集刊, 第 10 期, 第 17 页, 图版 2, 图 1~4.

描述 长而直的不分枝条的带状藻体, 常呈现明显的扭曲弯折状态, 偶见藻体相互叠覆的现象(图 3(e)). 藻体宽度为 0.5~1.5 mm, 长度为 15~30 mm。由于两端皆有断裂痕迹, 故无法估计整株藻体的长度。现有标本中尚未发现固着器一类的器官, 少数藻体表面可观察到与带状体延伸方向平行的纵纹结构(图 3(b1)和(c1))。保存形式多为薄层碳质压模或碳质印痕, 部分标本已破碎, 呈无规则碎

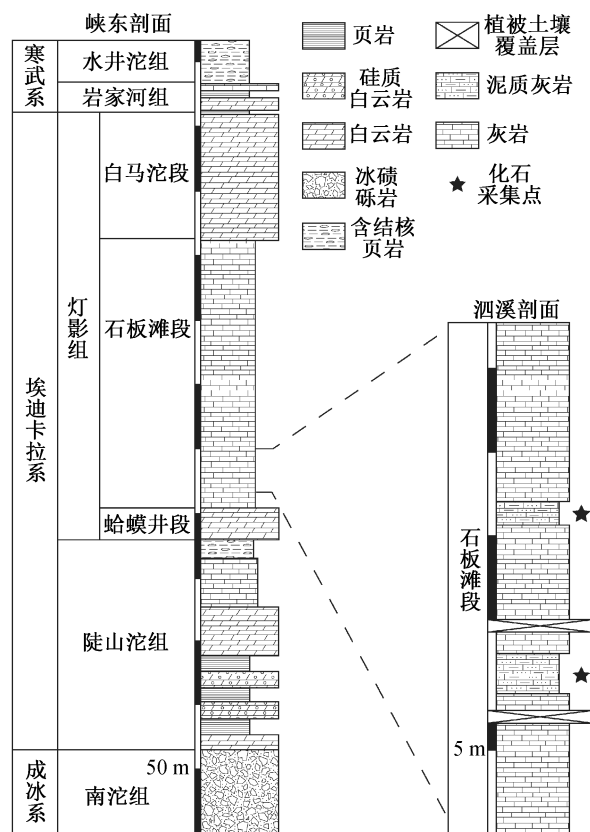


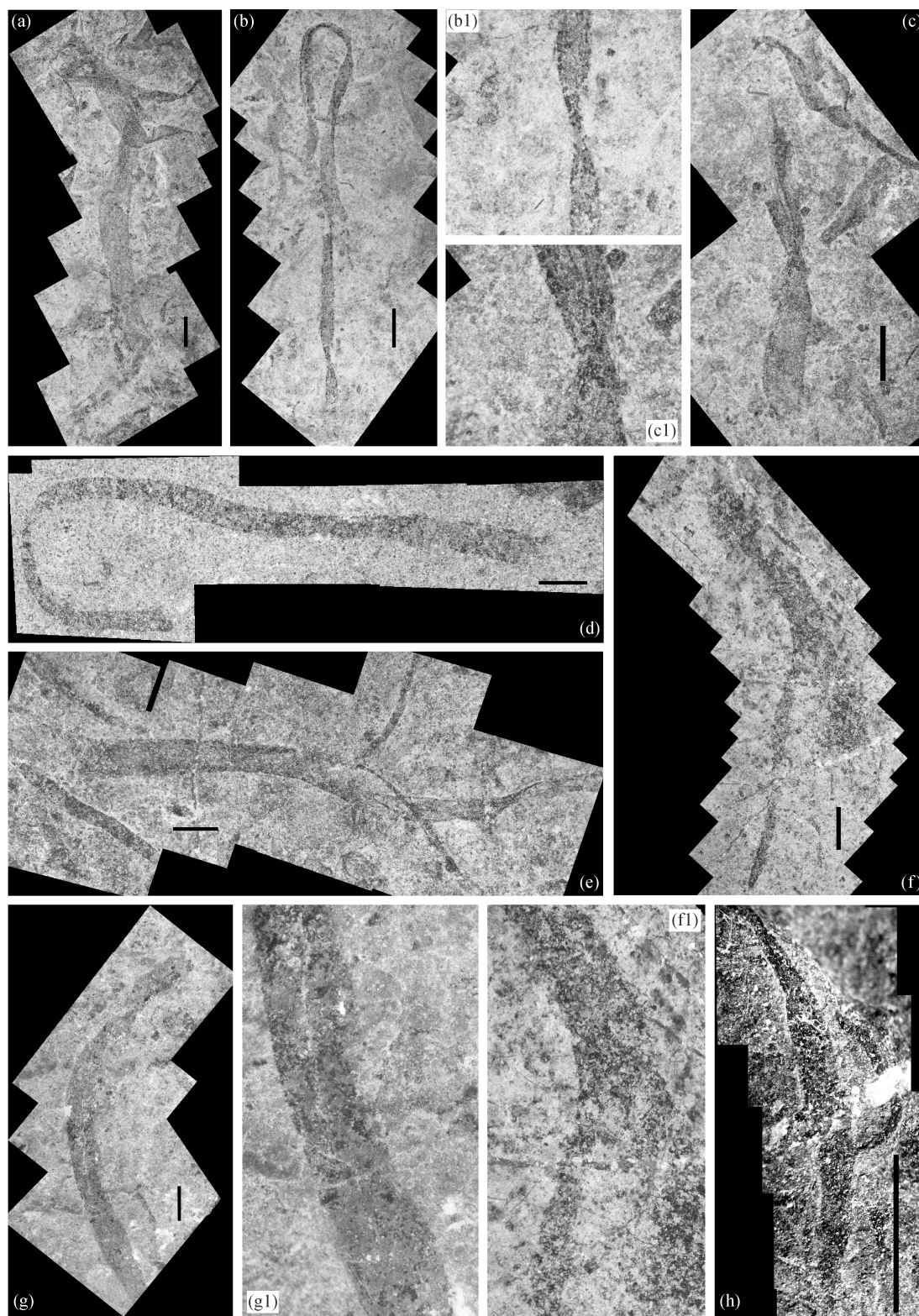
图2 湖北峡东地区灯影组石板滩段宏体藻类化石采集地区岩性柱状图及峡东剖面埃迪卡拉系标准岩性柱状图

Fig. 2 Lithological column of the position of fossils' collection and Ediacaran standard lithological column of Xiadong profile

片状或细丝状。

讨论 Gnilevskaya^[38]在俄罗斯文德系地层中发现两种带状藻类, 分别命名为 *Vendotaenia antiqua* 和 *Tyrasotaenia podolica*。文德带藻类广泛分布于欧洲、北美、中国等地区前寒武纪末及早寒武世地层中, 并占据优势地位。*Vendotaenia* 与 *Tyrasotaenia* 形态相似。前者表面可见纵纹(图 3(b)红色箭头指示部位较为明显), 个体较大; 后者表面光滑, 个体较小。由于缺失维管系统, 表面多见纵向纹饰, 表明可能已具有纵向生长的异丝体或假膜体, *Vendotaenia* 应归入褐藻门^[6,38-39]。本文研究的标本与 *Vendotaenia antiqua* Gnilevskaya, 1971^[37]的形态基本上一致, 保存长度较小, 宽度不一, 在 0.5~1.5 mm 之间。多数标本保存状态不佳, 表面模糊; 少数标本保存状态较好, 表面可见纵纹。

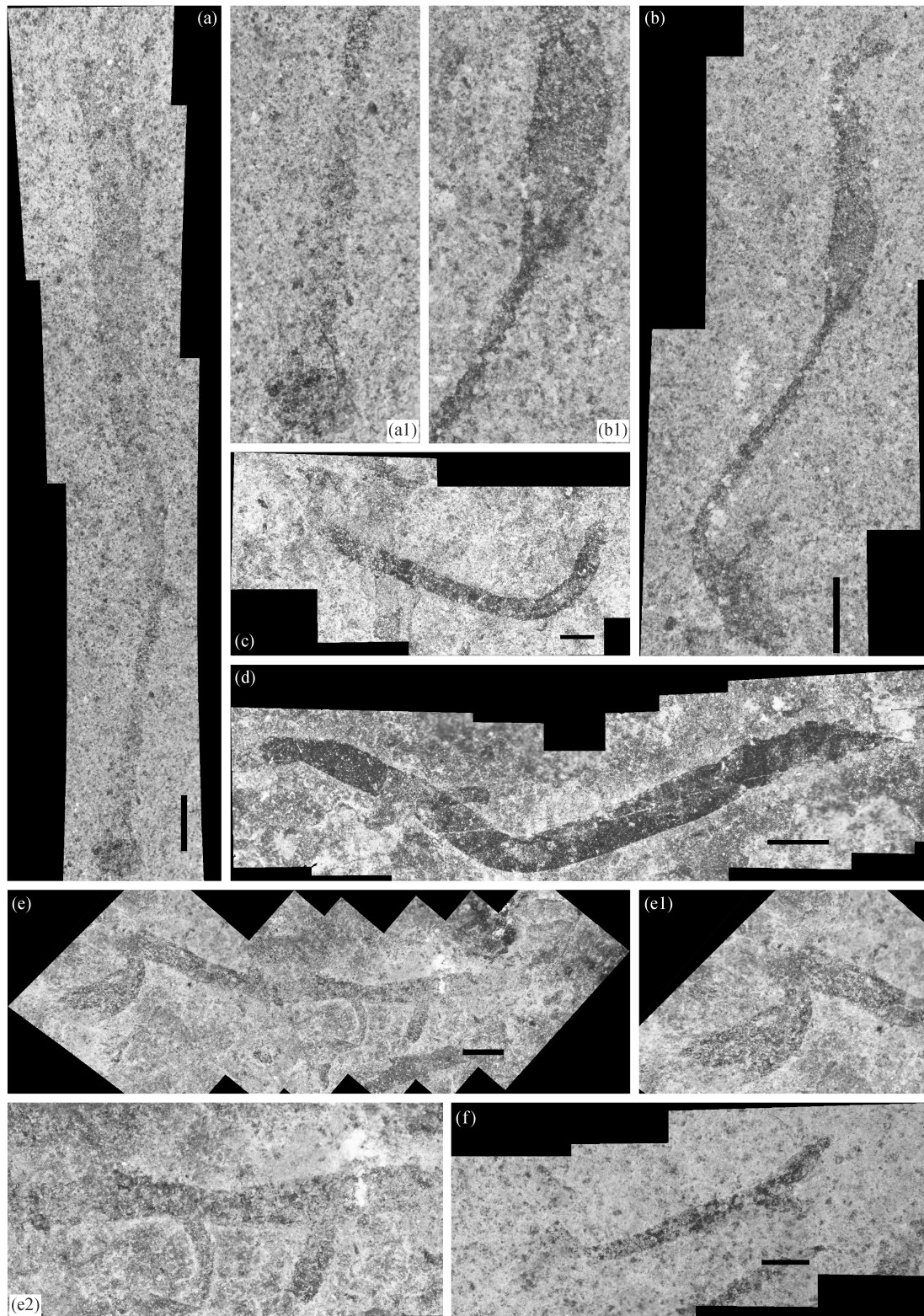
产地层位 湖北宜昌峡东地区埃迪卡拉系灯影组石板滩段薄层状沥青灰岩。



(a)~(e) 古文德带藻 *Vendotaenia antiqua* Gnilovskaya, 1971, 标本号分别为 SX12-27-9, SX12-27-7, SX12-27-8, SX3-2-4-4 和 SX1-7-1-2, (b1)和(c1)分别为(b)和(c)中局部放大, 明显可见文德带藻标志性纵纹; (f)~(h)泗溪文德带藻(新种) *Vendotaenia sixiense* Yang et Qin sp. nov., 标本号分别为 SX1-5-1, SX4-4-1 和 SX4-1-1, (f1)和(g1)分别为(f)和(g)中局部放大, 可见明显分枝, 与(e)中藻体叠覆现象相区别。比例尺均代表 1 mm

图 3 石板滩段宏体藻类 *V. antiqua* 和 *V. sixiense* 显微镜下照片

Fig. 3 Microscopic photographs of macroscopic algae *V. antiqua* and *V. sixiense* from Shibantan bituminous limestone



(a)~(b) 驻足文德带藻(新种) *Vendotaenia pavimentpes* Yang et Qin sp. nov., 标本号分别为 SX4-4-2 和 SX1-2-1, (a1)和 (b1)分别为(a)和(b)中局部放大, 分别可见球状膨大固着器与叶状体纵向纹饰; (c)和(d)古文德带藻 *Vendotaenia antique* Gnilovskaya, 1971, 标本号分别为 SX3-2-4-1-1 和 SX12-29-1-10; (e)和(f) Monopodial-branching 型化石, 标本号分别为 SX4-5-1 和 SX12-27-12; (e1)和(e2)为(e)中局部放大, 可见单侧单轴多次分枝特点。比例尺均代表 1 mm

图 4 石板滩段具分枝和固着器的宏体藻类化石显微镜下照片

Fig. 4 Microscopic photographs of macroscopic algae fossils with branches and holdfast from Shibantan bituminous limestone

泗溪文德带藻(新种)*Vendotaenia sixiense*

Yang et Qin sp. nov.

(图 3(f)~(h))

种征 主体呈扁平带状原叶体。全株可见一次分枝,分枝呈现细而长的带状,宽度较稳定,约为主体宽度的 1/3 至 1/5。主体原叶体的形态和尺寸与文德带藻属征相符,以一次分枝的特征与属内其他种区分,据此特征建立新种。

模式标本 选定产自湖北宜昌峡东地区的 SX4-4-1 (图 3(g))为正型标本, SX4-1-1 (图 3(h))为副型标本。

描述 主体为较长的带状藻体,保存形式多为保存状态较差的薄层碳质压模,表面未观察到明显纹路。原叶体宽度一般比较均匀,部分标本短小,形态近似纺锤状(图 3(h))。藻体宽度为 0.3~1 mm,长度为 3~15 mm。主要鉴定特征为藻体主体上分出的细而长的分枝,分枝宽度较稳定,约 0.1 mm,全株标本均仅见一次分枝(图 3(f1)和(g1))。

讨论 新种与 *Vendotaenia* 属征的主要形态相似,故我们将其归入本属。与属内其他种相比,新种藻体折叠程度较弱,宽度较小,标本多保存较差,表面模糊,主体上有且仅有一条细而长的分枝,据此与本属其他种相区别。该分枝类似现生褐藻类黑顶藻属 *Sphacelariar* 的繁殖小枝,可能代表藻类植物的一种营养繁殖行为。

产地层位 湖北宜昌峡东地区三峡竹海泗溪剖面,埃迪卡拉系灯影组石板滩段薄层状沥青灰岩。

驻足文德带藻(新种) *Vendotaenia pavimentpes*

Yang et Qin sp. nov.

(图 4(a)和(b))

种征 藻体呈现无分枝的扁平带状,自上而下分为 3 个部分,上部为扁平叶状体,下部为较细的拟茎体,基部为膨大球状或椭球状固着器。叶状体与拟茎体长度比为 1:1 至 1:1.5,部分保存较好的标本叶状体表面可见纵向纹路。

模式标本 选定产自湖北宜昌峡东地区的 SX1-2-1 (图 4(b))为正型标本, SX4-4-2 (图 4(a))为副型标本。

描述 藻体无分枝,可区分为 3 个部分,上部为叶状体,下部为较细的拟茎体,基部可见膨大球状固着器(图 4(a1))。叶状体为扁平带状,常呈现扭

曲弯折状态,宽 1~1.5 mm,长 5~7 mm,部分保存较好的标本叶状体表面可见纵向纹路。拟茎体为纤细的条状,宽度均一,为 0.2~0.5 mm,长约 5 mm,有明显的结构强化,厚度略大于叶状体(图 4(b1))。球状固着器直径约 1 mm。叶状体与拟茎体的接合圆滑平缓,主要保存为具有一定厚度的碳质膜。

讨论 新种上部的扁平带状叶状体形态与 *Vendotaenia* 相似,常呈扭曲弯折状态,带状体表面普遍保存较差,部分保存较好的标本可见纵向纤维状结构,故将其归入本属。新种藻体已有明显的形态分化,拟茎体比叶状体有更明显的强化,因此该藻类类似现代具有固着器的多细胞藻类,适于在高能水体中利用末端球状固着器固着在发育微生物席的泥质基底上,直立于海底表面生长(图 5)。与维管植物不同,拟茎体无输导能力,主要起机械支持的作用。

产地层位 湖北宜昌峡东地区三峡竹海泗溪剖面,埃迪卡拉系灯影组石板滩段薄层状沥青灰岩。



图 5 驻足文德带藻(*Vendotaenia pavimentpes* Yang et Qin)复原示意图

Fig. 5 Restored picture of *Vendotaenia pavimentpes* Yang et Qin

未定属种化石标本
Monopodial-branching 型化石体
(图 4(e)和(f))

描述 带状藻体多次分枝, 且具有单侧单轴分枝的特点, 表面无纹饰, 可以清楚地分辨主、侧枝(图 4(e1)和(e2))。主枝带宽 0.5~1 mm, 宽度相对稳定; 侧枝宽 0.2~0.6 mm, 枝体下宽上窄, 末端收缩。标本全长 15~20 mm, 两端均有断裂痕迹, 推测为完整藻体上部叉状分枝体中的一枝。以具有一定厚度的碳质压膜方式保存, 碳质局部发生脱落。

讨论 本类藻枝体与发现于湖北秭归埃迪卡拉系陡山沱组的不规则拟叉枝藻 *Gymnogongrusoides-irregularis* Hu, 1996 (丁莲芳等^[8], 1996, 第 76 页, 图版 14, 图 6)形态和大小有些相似, 但新种枝体宽度略大, 未见固着装置, 并以单侧单轴分枝的特点与该属区别开来。由于本段地层尚未发现具有多次分枝性状的藻类化石, 目前尚无法找到本化石标本的分类位置, 并且, 现有的标本材料不足以建立新属, 故暂将本类化石命名为 Monopodial-branching 型化石。

产出层位 湖北宜昌峡东地区三峡竹海泗溪剖面, 埃迪卡拉系灯影组石板滩段薄层状沥青灰岩。

3 意义

在华南扬子地区, 南沱纪冰期(Marinoan)之后的陡山沱期发生过多细胞藻类的一次大辐射^[10,16,40], 以湖北峡东埃迪卡拉系陡山沱组发现的“庙河生物群”为代表^[8-10], 包括皖南休宁的“蓝田生物群”^[4,9,16]以及贵州江口的“瓮会生物群”^[20-23], 产出的多细胞藻类化石形态多样, 呈现扇形、棒状、圆盘状、带状和丝状等多种形状, 多具有分枝的叶状体和固着装置, 显示高度的组织分化和形态分异^[24]。然而, 在其层位之上的灯影组, 藻类化石组合以 *Vendotaenia* 和 *Tyrasotaenia* 为主, 结构简单, 文献中未报道分枝、固着器等特征, 与陡山沱期相比, 物种分异度和形态分异度均显著下降^[12,29,38]。在之后沉积的岩家河组地层中保存的宏体藻类化石中却发现具有分枝和固着装置的类型, 同时具有庙河生物群的特点, 说明宏体藻类伴随着小壳化石的出现进入又一个快速发展期^[29]。

作为植物体最古老和最基本的特性之一, 分枝和固着装置具有重要的演化意义。形成分枝能够迅

速增加整个植物体的同化和吸收表面, 具有充分利用环境中物质的能力, 继而提高光合作用的效率。藻类植物的固着器虽然没有吸收功能, 只起到固着作用, 但能帮助藻类直立生长, 打破微生物席对海洋底栖生态位的统治。从蓝田生物群出现最早的分枝藻类, 并且绝大部分保存完好的固着器, 到庙河生物群藻类分枝的方式与数量达到顶峰, 出现多种类型的固着器, 再到岩家河组重新出现具有分枝特征和固着装置的藻类, 分枝和固着器是否在灯影组真的消失了? 我们研究的峡东地区灯影组石板滩段薄层状沥青灰岩中的宏体藻类化石, 恰好填补了其空白。

在灯影组新发现的 Monopodial-branching 型化石继承并保留了庙河生物群中出现的相对进化的单轴分枝方式, *Vendotaenia pavimentipes* 表明该时期的藻类也存在底栖固着的类型。与华南埃迪卡拉纪不同生物群的宏体藻类相比(表 1), 峡东灯影组石板滩段内的宏体藻类属种单调, 叶状体、固着器的形态简单, 但其中一些具有固着器、拟茎和单轴式分枝, 显示高度形态分异的高级分类单元从庙河生物群等更古老的宏体生物群中继承并保留下来, 并没有真的消失。根据新化石的发现, 我们推测由于受到埋藏沉积相的控制和影响, 一些高级藻类可能无法保存下来, 因此产生灯影组内宏体藻类物种分异度和形态分异度均显著下降的现象。

近年来, 与石板滩段沉积时代相当的滇东震旦系灯影组旧城段产出的宏体藻类化石形态主要呈现为带状、圆形、椭圆形和纺锤形, 可见明显的不分枝叶状体、茎状物和固着构造的分化, 具有不同类型的固着器, 除独有的披针状或梭状固着构造外, 还发现具有圆盘状、爪状、团块状固着器的底栖藻类化石^[40]。与之相比, 峡东灯影组石板滩段发现的藻类化石组合存在显著差异。虽然二者均保存丰富的 *Vendotaenia* 和 *Tyrasotaenia* 类化石, 但滇东属种较多, Longfengshaniaceae 科中具固着构造的底栖藻类和形体巨大的不分枝叶状体藻类占据优势^[40], 叶状体和固着器形态多样, 而峡东属种单一, 以文德带藻类为主, 仅见球状固着装置, 并存在单轴分枝的化石类型。

在可与灯影组对比的湘西地区留茶坡组中段粉砂质页岩中保存的宏体碳质压膜藻类化石(武陵山生物群)形态类型多样, 有直立不分枝的管状化石、具固着结构的长带状化石、具分叉的叉枝状或

表 1 华南埃迪卡拉纪不同生物群宏体藻类形态对比
Table 1 Morphology comparison of Ediacaran macroscopic algae fossils among biotas in South China

特征	蓝田生物群	庙河生物群	瓮会生物群	滇东旧城段	峡东石板滩段	峡东岩家河组
带状		√	√	√	√	√
棒状	√	√	√			
圆形	√	√	√	√		
叶状体/原叶体形态						
扇形	√	√	√			
管状		√				
丝状体	√	√	√			
椭圆形/球囊形			√	√		
纺锤形/梭形	√			√		√
梭状				√		
圆形/球状	√		√		√	√
固着器形态						
圆盘状	√	√	√	√		
爪状				√		
团块状	√	√	√	√		
须根状		√	√	√		
二歧	√	√	√			√
分枝形式						
单轴		√			√	
假单轴		√				
拟茎	?	√	√	√	√	√
其他特征						
丛生/簇生	√	√	√			√
形态属	8	12	15	7	3	4

说明:“√”表示存在,“?”表示可能存在。

丝束状化石以及圆盘状化石等^[41-42], 其中, 直立不分枝的管状化石丰度最高, 同时保存大量的带状化石, 与文德带藻类十分相似, 叶状体、拟茎、固着器等器官和组织分化更明显, 可以发现二歧分枝的现象。

与湘西武陵山生物群相比, 峡东灯影组石板滩段藻类化石形态简单, 几乎全部为带状化石, 但是同样具有一定程度的拟茎、固着器的组织分化, 结构并不复杂, 却出现具有单轴分枝的高级藻类。峡东灯影组石板滩段宏体藻类与上述两个生物群的差异, 可能与各自所处的生态环境和埋藏条件等因素有关。

综上所述, 峡东地区灯影组石板滩段产出的由 *Vendotaenia* 和 *Monopodial-branching* 型化石组成的宏体藻类化石组合, 丰富了前寒武纪末期后生植物的多样性, 填补了华南地区灯影峡期藻类分枝、固

着器演化历史的空白, 对研究多细胞藻类的演化、发育以及埃迪卡拉纪地层的划分和对比具有重要的意义。

参考文献

- [1] Yin L, Zhu M, Knoll A H, et al. Doushantuo embryos preserved inside diapause egg cysts. *Nature*, 2007, 446: 661-663
- [2] Chen Z, Zhou C, Meyer M, et al. Trace fossil evidence for Ediacaran bilaterian animals with complex behaviors. *Precambrian Research*, 2013, 224: 690-701
- [3] Yin Z, Zhu M, Davidson E H, et al. Sponge grade body fossil with cellular resolution dating 60 Myr before the Cambrian. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112(12): 1453-1460
- [4] Wan B, Yuan X, Chen Z, et al. Systematic description

- of putative animal fossils from the early Ediacaran Lantian Formation of South China. *Palaeontology*, 2016, 59(4): 515–532
- [5] 朱为庆, 陈孟莪. 峡东区上震旦统宏体化石藻类的发现. *植物学报*, 1984, 26(5): 558–560
- [6] 陈孟莪, 肖宗正. 峡东区上震旦统陡山沱组发现宏体化石. *地质科学*, 1991(4): 317–324
- [7] Gnilyovskaya M B. Vendotaenids — Vendian metaphytes // Sokolov B S, Iwanowski A B. The Vendian system. Berlin: Springer-Verlag, 1990: 138–147
- [8] 丁莲芳, 李勇, 胡夏嵩, 等. 震旦纪庙河生物群. 北京: 地质出版社, 1996
- [9] 袁训来, 肖书海, 尹磊明, 等. 陡山沱期生物群: 早期动物辐射前夕的生命. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2002
- [10] Xiao S, Yuan X, Steiner M, et al. Macroscopic carbonaceous compressions in a terminal Proterozoic shale: a systematic reassessment of the Miaohu biota, South China. *Journal of Paleontology*, 2002, 76(2): 347–376
- [11] Wang W, Guan C, Zhou C, et al. Exceptional preservation of macrofossils from the Ediacaran Lantian and Miaohu biotas, South China. *Palaios*, 2014, 29(3): 129–136
- [12] 邢裕盛. 云南昆明附近震旦纪宏观藻类化石的发现及其地层意义 // 中国地质科学院地质研究所文集. 北京: 地质出版社, 1985: 118
- [13] 毕治国, 王贤方, 朱鸿, 等. 皖南震旦系 // 中国地质科学院地层古生物论文集编委会. 地层古生物论文集. 北京: 地质出版社, 1988: 31–64
- [14] 唐烽, 尹崇玉, 高林志. 安徽休宁陡山沱期后生植物化石的新认识. *地质学报*, 1997, 71(4): 289–296
- [15] Zhou C, Xue Y, Yuan X. Possible green algal fossils from the Neoproterozoic Doushantuo phosphorites in Weng'an, Guizhou Province, SW China. *Journal of Bacteriology & Virology*, 1999, 43(3): 195–203
- [16] Yuan X, Chen Z, Xiao S, et al. An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes. *Nature*, 2011, 470: 390–393
- [17] Yuan X, Chen Z, Xiao S, et al. The Lantian biota: a new window onto the origin and early evolution of multicellular organisms. *Chinese Science Bulletin*, 2013, 58(7): 701–707
- [18] Zhao Y, Chen M E, Peng J, et al. Discovery of a Miaohu-type Biota from the Neoproterozoic Doushantuo formation in Jiangkou County, Guizhou Province, China. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49(20): 2224–2226
- [19] 王约, 王训练, 黄禹铭. 黔东南伊迪卡拉纪陡山沱组的宏体藻类. *地球科学——中国地质大学学报*, 2007, 32(6): 828–844
- [20] Zhu M, Gehling J G, Xiao S, et al. Eight-armed Ediacara fossil preserved in contrasting taphonomic windows from China and Australia. *Geology*, 2008, 36(11): 867–870
- [21] Wang Y, Wang Y, Du W, et al. The correlation between macroscopic algae and metazoans in the Ediacaran: a case study on the Wenghui biota in north-eastern Guizhou, South China. *Australian Journal of Earth Sciences*, 2014, 61(7): 967–977
- [22] Wang Y, Wang X, Huang Y. Megascopic symmetrical metazoans from the Ediacaran Doushantuo Formation in the northeastern Guizhou, South China. *Journal of China University of Geosciences*, 2008, 19(3): 200–206
- [23] Wang Y, Wang Y, Du W, et al. New data of Macrofossils in the Ediacaran Wenghui Biota from Guizhou, South China. *Acta Geologica Sinica*, 2016, 90(5): 1611–1628
- [24] 陈孟莪, 陈其英, 肖宗正. 试论宏体植物的早期演化. *地质科学*, 2000, 35(1): 1–15
- [25] Iten H V, Juliana De M L, Marques A C, et al. Alternative interpretations of some earliest ediacaran fossils from China. *Acta Palaeontologica Polonica*, 2013, 58(1): 111–113
- [26] 赵自强, 邢裕盛, 马国干, 等. 长江三峡地区生物地层学: 震旦纪分册. 北京: 地质出版社, 1985
- [27] 曹瑞骥, 赵文杰. 西南地区晚震旦世灯影组藻类植物群. *中国科学院南京地质古生物研究所集刊*, 1978(10): 1–40
- [28] 汪啸风, 陈孝红, 张仁杰. 长江三峡地区珍贵地质遗迹保护和太古宙: 中生代多重地层划分与海平面升降变化. 北京: 地质出版社, 2002
- [29] 郭俊锋, 李勇, 舒德干. 湖北三峡地区纽芬兰统岩家河组的宏体藻类化石. *古生物学报*, 2010, 49(3): 336–342
- [30] Sun W. Late Precambrian pennatulids (sea pens) from the eastern Yangtze Gorge, China: paracharnia gen. nov.. *Precambrian Research*, 1986, 31(4): 361–375
- [31] Xiao S, Shen B, Zhou C, et al. A uniquely preserved

- ediacaran fossil with direct evidence for a quilted bodyplan. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(29): 10227–10232
- [32] Shen B, Xiao S, Zhou C, et al. *Yangtziiramulus zhangii* new genus and species, a carbonate-hosted macro-fossil from the ediacaran dengying formation in the Yangtze gorges area, South China. *Journal of Paleontology*, 2009, 83(4): 575–587
- [33] Chen Z, Zhou C, Xiao S, et al. New Ediacara fossils preserved in marine limestone and their ecological implications. *Scientific Reports*, 2014, 4(8): 4180
- [34] 刘鹏举, 尹崇玉, 陈寿铭, 等. 华南峡东地区埃迪卡拉(震旦)纪年代地层划分初探. *地质学报*, 2012, 86(6): 849–866
- [35] Condon D, Zhu M, Bowring S, et al. U-Pb ages from the Neoproterozoic Doushantuo Formation, China. *Science*, 2005, 308: 95–98
- [36] Cui H, Xiao S, Zhou C, et al. Phosphogenesis associated with the Shuram Excursion: petrographic and geochemical observations from the Ediacaran Doushantuo Formation of South China. *Sedimentary Geology*, 2016, 341: 134–146
- [37] Гниловская М В. Древнейшие волновые растения венда русской платформы (Поздний докембрий). *Палеонтологический Журнал*, 1971(3): 101–103
- [38] Gnilovskaya M B. The oldest tissue differentiation in Precambrian (Vendian) algae. *Paleontological Journal*, 2003, 37(2): 196–204
- [39] 尹崇玉, 高林志. 湖北峡东地区灯影组石板滩段微化石. *地质评论*, 1995, 41(3): 197–204
- [40] 唐烽, 宋学良, 尹崇玉, 等. 华南滇东地区震旦(Ediacaran)系顶部 Longfengshaniaceae 藻类化石的发现及意义. *地质学报*, 2006, 80(11): 1643–1649
- [41] Steiner M, Erdtmann B D, Chen J. Preliminary assessment of new Late Sinian (Late Proterozoic) large siphonous and filamentous “Megaalgae” from eastern Wulingshan, North-central Hunan, China. *Berliner Geowiss Abh*, 1992, E(3): 305–319
- [42] 陈孝红, 汪啸风. 湘西震旦纪武陵山生物群的化石形态学特征和归属. *地质通报*, 2002, 21(10): 638–645