

华南地区寒武系早期放射虫起源研究现状及讨论

黄 腾

桂林理工大学地球科学学院, 广西 桂林

收稿日期: 2024年3月11日; 录用日期: 2024年4月20日; 发布日期: 2024年4月29日

摘 要

放射虫是确定沉积环境的生物标志之一, 为终生浮游的单细胞原生生物, 其起源和早期演化一直是热点问题, 通过研究, 本文综述了寒武系早期放射虫化石的研究历程, 总结了在寒武系时期各位前人研究学者对于放射虫起源与演化的研究, 并对其多方面可能性的推测进行综述。总结出在华南地区寒武系早期地层中确切报道的放射虫化石类型共有8种, 其中已报道的放射虫化石多数属于泡沫虫目, 为球形多囊虫类放射虫。随着寒武系早期放射虫不断发现, 寒武系放射虫多样性的不断提高, 本文推测在寒武系早期地层中, 放射虫演化的方向并不是单一的, 球形放射虫与Archaeospicularia放射虫很有可能分别为放射虫演化过程中两只单独的演化谱系。由于寒武系早期不同深-浅水地层产出的放射虫整体的形态大小不一, 推测放射虫化石的演化也很有可能与水体氧气的含量有一定的联系, 但由于放射虫生物起源的复杂性, 有关放射虫形态及大小的原始形态特征的研究仍需持续下去。

关键词

华南, 寒武系早期, 放射虫起源

Research Status and Discussion on the Origin of Early Cambrian Radiolarian in South China

Teng Huang

College of Earth Sciences, Guilin University of Technology, Guilin Guangxi

Received: Mar. 11th, 2024; accepted: Apr. 20th, 2024; published: Apr. 29th, 2024

Abstract

Radiolarian is one of the biological markers to determine the sedimentary environment. It is a

single-celled protist that is floating all its life and its origin and early evolution have always been a hot issue. Through the research, this paper reviews the research process of early Cambrian radiolarian fossils and summarizes the studies on the origin and evolution of radiolarian in the Cambrian period, and it also summarizes the conjectures of various researchers on the possibility of its multi-faceted origin structure. A total of 8 radiolarian fossil types have been reported from the early Cambrian strata in South China. Most of the reported radiolarian fossils belong to the order Spumellaria and are spherical polycysticercs. With the continuous discovery of early Cambrian radiolarians and the increasing diversity of them, this paper suggests that the direction of the evolution of radiolarians in the early Cambrian strata is not a single one, and that the radiolarians of the spheroid and the radiolarians of the Archaeospicularia may be two separate evolutionary lineages during the evolution of radiolarians, respectively. Since the overall shape and size of radiolarian produced in different deep-shallow strata in the early Cambrian are different, it is speculated that the evolution of radiolarian fossils is also likely to be related to the content of oxygen in the water body to a certain extent. However, due to the complexity of the biological origin of radiolarian, the study on the original morphological characteristics of radiolarian morphology and size needs to continue.

Keywords

South China, Early Cambrian, Origin of Radiolaria

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

早寒武纪时期各动物门类的快速出现, 被称为寒武纪大爆发[1], 对于寒武系时期, 国际上总共划分为四统, 纽芬兰统、第二统、苗岭统、芙蓉统[2], 并建立了幸运阶作为纽芬兰统第一阶, 也就是作为寒武系底界, 目前寒武系的第二阶、第三阶、第四阶尚未定义。放射虫被认为确定沉积环境的生物标志之一, 为终生浮游的单细胞原生物, 常见于远洋环境。它们的起源和早期历史早已被广泛研究, 分子数据和化石记录显示他们早已在寒武系时期广泛存在[3] [4]。由于寒武系早期地层较古老、以及多起的地质构造运动等原因, 早期放射虫的精美硅质骨骼难以得到完整保存, 容易与其他类化石混淆, 而如此较差的保存条件使得关于寒武系放射虫的研究始终难以取得更进一步。因此关于早古生代放射虫的研究, 寒武系早期放射虫的起源结构与演化过程一直是研究的热点与难点问题。

而由于我国华南地区在寒武系地层方面具有得天独厚的优势, 保存了在寒武系早期较完整的地层以及良好的露头。中国华南地区寒武系广泛分布在扬子地台、江南斜坡和盆地不同沉积相区[5], 包括扬子地台区的纽芬兰统地层和华夏地台的部分地层。因此, 近十几年来众多学者选取我国华南地区作为各研究区开展实验研究[6] [7] [8], 并逐步取得了令人欣喜的研究成果, 充实了在寒武系早期稀少的放射虫化石记录。但总体来说, 目前寒武系早期的放射虫化石记录还不足以支撑构建起完整的放射虫化石带, 但根据近年来对于早古生代时期动物群以及放射虫正处于上升阶段的研究, 已逐步能够分辨出众多放射虫动物群组合。放射虫作为确定沉积环境的生物标志之一, 对于早古生代生物地层的研究起着重要的标志作用。因此, 本研究通过了解华南地区近十几年关于放射虫的研究资料, 进一步综合了华南地区寒武系早期放射虫起源与演化的研究历程, 并对其多方面可能性的推测进行综述, 总结出在华南地区寒武系早期地层中确切报道的放射虫化石类型。

2. 区域地质概况

华南地区地处中国最南部，北与华中、华东地区相接，南面包括辽阔的南海和南海诸岛，与菲律宾、马来西亚等国相望。在寒武纪早期，华南板块可分为扬子板块和华夏板块[9]。扬子板块位于西北部，华夏板块位于东南部(图 1)。

在早寒武世期，华南地区扬子台地基本为碎屑岩台地[10]。在寒武系早期华南地区经历了海进-海退的过程，梅树村阶时期海平面迅速上升，形成早期扬子地台中湘西、湘中、赣东北和浙西北黑色岩系中夹序层煤和薄层碳质硅质岩的深水盆地相区。筑竹寺晚期海水变浅，海平面下降，沉积物相对变粗。沧浪铺早中期开始，扬子陆架海向东扩展细碎屑岩，沉积体系转化为以碳酸盐岩为主的碳酸盐岩台地沉积体系。扬子板块由于寒武纪初期华南经历了海退，导致部分浅水地区沉积水体较浅，而深水地区则有相对更完整的沉积。寒武纪二期到三期，华南发生大规模海侵，海平面上升使得扬子地区各种岩性被含碳较高的黑色页岩为主的沉积覆盖，并且在其下经常出现磷结核或含磷较高的岩层，形成华南甚至全球大量磷酸盐的广泛沉积[10]。

扬子板块与华夏造山带沿江绍-郴州-钦防一带统为“华南陆块”[11]，之间被江南造山带连接[9][12]。虽然对于扬子板块与华夏板块的拼合时间未有定论，但目前多数学者认为，碰撞发生于新元古代，即年龄在 980 Ma 到 810 Ma 之间，形成了华南板块[13][14][15]。华夏也同样经历过多次的构造运动。虽然有太古宙年龄报道，但缺乏太古宇岩石暴露的前寒武基底，对于华夏板块内部，不同学者提出了有不同的划分方案，因此对于该时期的华夏板块是否由独立的板块组成仍没有统一的意见[16]。以新元古代晚期为界，在埃迪卡拉纪到奥陶纪期间发育泥沙质夹碳质页岩、硅质岩沉积为特征[17]。

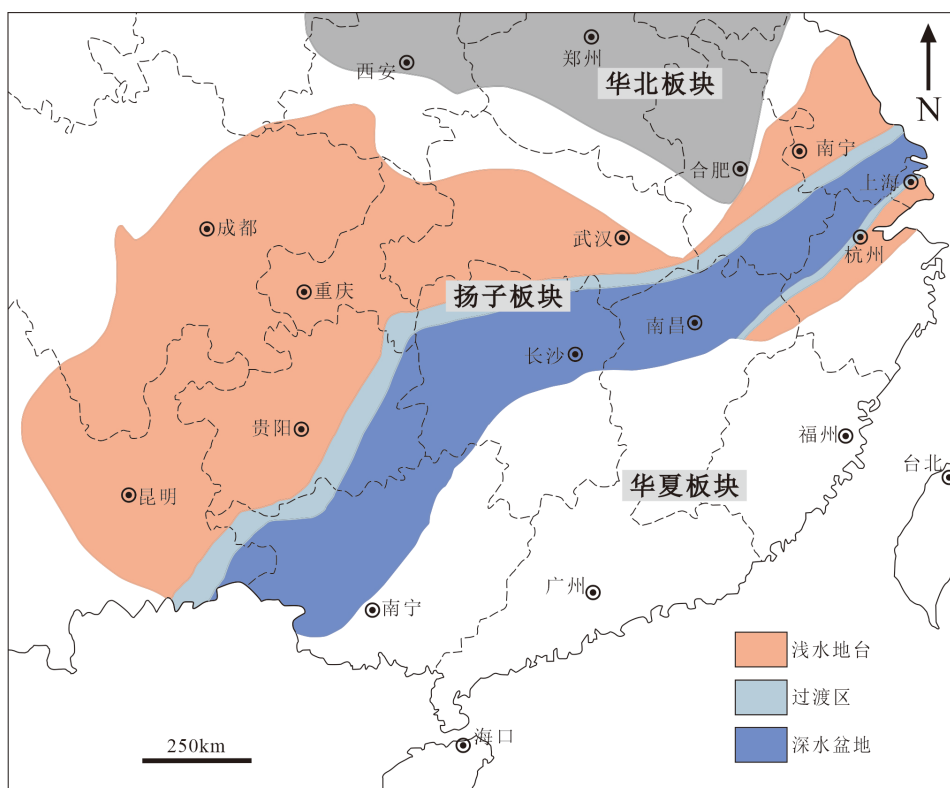


Figure 1. Paleogeographic map of South China in the early Cambrian period, modified according to Zhang and Feng, 2021 [18]

图 1. 早寒武系时期华南古地理图，据 Zhang and Feng, 2021 [18]改

3. 华南寒武系早期放射虫研究进展

3.1. 样品处理方法演变

关于放射虫最早的实验研究记录是源于 19 世纪初, 处于当时所获得的大部分放射虫化石的实验材料是通过岩石切片进行鉴定[19] [20] [21], 进行实验处理的放射虫化石样品也多为现生或海洋沉积物中较现代的化石, 这些实验方法以及样品的选取过程都比较粗糙, 因此其取得的实验结果也相对模糊。直至 20 世纪 70 年代时, 由于氢氟酸浸泡法的偶然提出, 进而奠定了硅质岩中放射虫研究方法的基础, 也就是现在常被采用的酸处理方法再结合电子扫描拍照技术, 得以获得化石样品的形貌、壳饰特征。此外, 资料显示近十几年来, 部分学者又加以 Micro-CT、能谱测试分析[8] [22]等辅助手段分别来获得化石内部结构特征、测试化石样品的成分, 以期获得更丰富的化石样品数据。最后, 综合“多位一体”多种方法, 从而得出更细致准确的鉴定。

目前, 最基础的氢氟酸处理实验[23] [24]方法如下: 首先, 将所有的硅质岩样品碎至 2 cm³ 大小, 再将氢氟酸(HF)用洁净的水稀释至 4% 左右浓度, 对这些的硅质岩样品进行分组溶蚀, 在室温条件下对每组样品每间隔 8 h~12 h 进行冲洗、换酸, 重复步骤半个月左右以获得足够沉淀; 然后将每组所获沉淀用 0.038 mm 和 0.083 mm 的筛子洗净筛选后转移至自然晾干; 然后在双目显微镜下精心选择保存较好的放射虫标本, 将精选标本粘到小铜台上, 最后借助扫描电子显微镜进行拍照等工作。

3.2. 早期放射虫研究进展

放射虫作为一种原生浮游单细胞生物[25], 具有复杂形态的硅质骨骼, 是现代海洋中重要的浮游动物类群之一, 其起源和演化问题一直深受各大学者关注[26]。放射虫广泛分布于海水表层到大洋深海, 并且可以在缺氧海域的表层仍然很好的生存, 被认为是具有很长的地质时间跨度的微小浮游有机体的一个重要类群, 同时也是划分地层最重要的依据[27] [28]。资料显示, 关于早期放射虫的研究记录起源于 19 世纪切片研究[19] [20] [21], 但这些通过岩石切片进行鉴定的结果始终被质疑[29] [30]。虽然分子生物学表明了放射虫很可能在前寒武系时期就已存在[3] [31] [32], 但目前公认的早期放射虫化石存在于寒武系时期, 并且广泛分布于世界各地。众多学者在澳大利亚乔治纳盆地[1]、俄罗斯戈尔诺阿尔泰[33] [34]、加拿大纽芬兰岛[35]等国家和地区都有关于对早期化石演化推测的报道。如 Won and Below [1]在乔治纳盆地发现了 Beetle Creek 组动物群, 报道了丰富的中 - 晚寒武系的放射虫化石, 报道了包括 6 个新属和 18 个新种, 报道的放射虫外壳呈球形, 多数化石外壳多个骨针的骨架组成, 壳体内部均存在初始骨针, 初始骨针位于壳体中心的, 通常为六辐射状, 相似于 *Palaeoscendium* 放射虫特征[36], 但是骨针的数量是可变化的。Dumitrica [37]还据此建立了 Archaeospicularia 目, 并在当时被认为是最早期放射虫的祖先。以及 Obut and Iwata [33]在俄罗斯戈尔诺阿尔泰两个新属和三个新种, 值得探究的是这些新描述的放射虫均无初始骨针, 为球形多囊虫类放射虫。Pouille et al. [35]在加拿大纽芬兰岛对寒武系 - 奥陶系界线进行研究, 报道了寒武系末期 5 科 8 属 12 种类型放射虫, 并结合该界线附近的化石记录[38]表明晚寒武系放射虫已高达 9 属, 且几乎所有的球形放射虫的骨骼都是由针状体紧密相接组成, 形成针状体相互交叉的网格状结构。由于这些在中 - 晚寒武系时期发现的放射虫几乎都有骨针, 并且骨针的长短、数目不固定, Maletz [30]通过总结众多资料[34], 进而提出的早期放射虫祖先为 Archaeospicularia 目, 放射虫演化就是通过改变其骨针的长短、数目、变相融合以及分支形态形成初始外壳, 进而发生不同的演化。综上所述, 众多学者的研究侧面印证了寒武系时期的放射虫就已开始呈现多样性的趋势。

结合众多资料可以看出, 国外所发现的放射虫地层多属于中 - 晚寒武系时期, 关于寒武系最早期的放射虫的报道, 几乎均来自于我国华南地区。如在我国陕西宁强、湖北宜昌、浙江新塘坞、贵州东部

以及江西南部等[6] [7] [8] [18] [39] [40]地区, 都有关于最早期寒武系放射虫的研究。但由于寒武系早期地层的特殊性, 放射虫化石保存困难, 故而在无法判断内部结构时, 导致了放射虫鉴定的不确定性。如广西老堡组[41]、江西萍乡牛角河组[42]、安徽休宁皮园村组[43] [44]、浙江江山荷塘组[39]、贵州瓮安牛蹄塘组[45]等在这些地区的硅质岩或页岩地层中均有可能是放射虫的报道, 但由于化石内部结构的缺失、较严重的重结晶等保存较差的原因, 各学者无法令人信服的将这些化石判断为放射虫化石。因此, 虽然 Conway and Chen [46]早在湖北秭归地区寒武系第二统地层中报道过球形多囊虫类放射虫 *Blastulospongia polytreta*, 是目前寒武系最早报道的球形放射虫化石记录, 但由于当时化石数量稀少, 部分学者对其存在质疑[30]。现在公认最早令人信服的放射虫化石记录[1]是首次报道于澳大利亚中寒武系地层的 *Archaeospicularia* 放射虫目, 该化石具有较复杂的不规则的针状形态结构。结合前文中许多报道于寒武系中-晚期的放射虫化石[1]的壳体形态是以骨针相互交错、融合为特征, 因此放射虫的祖先最先被推断为以骨针相互交错为主体形态的 *Archaeospicularia* [37]。

近十几年来, 随着早期放射虫形态的不断研究, 在寒武系纽芬兰统-第二统时期, 华南地区寒武系早期的化石记录不断被丰富。首先, 对于寒武系纽芬兰统, Braun 等[6]在陕西地区纽芬兰统宽川铺组地层中最先报道了具格子状外壳特征的球形放射虫, 这是首次在寒武系早期地层关于格子状外壳放射虫化石的报道, 但由于保存及数量少的原因未进行定名; Chang 等[7]前几年在湖北地区纽芬兰统岩家河组也报道了同样的六边形格子状外壳特征的放射虫化石 *Blastulospongia* sp.以及直径仅为 100 μm 的硅质球形化石; 而后 Zhang 等[18]也在贵州地区纽芬兰统留茶坡组地层观察到了保存较好的球形放射虫化石, 并依据形态将其大致划分成了六类, 而这六类化石在古生代化石中都有其相似属种。其次在寒武系第二统时期, Cao 等[47]在湖北地区第二统水井沱组的地层中报道了两类球形形态的放射虫化石 *Kalimnaspharea* sp.和球形放射虫, 在此前所有关于 *Kalimnaspharea* 属的报道都来自美国和澳大利亚的中-晚奥陶时期, 这类化石也是首次在寒武纪地层中被发现; 而 Ma 等(2019) [8]则在湖北水井沱组放射虫动物群的多个剖面研究并报道了 4 种类型的球形多囊虫类放射虫化石: *Tetrasphaera?* sp.、*Paraantygopora porosa*、*Spherical radiolaria*、*Braunosphaera sinensis*, 并总结了该地区报道的放射虫动物群壳壁结构特征, 其绷带状外壳结构, 如前文 3.2 所述均相似于奥陶系早期 *Antygopora ordovicica* Maletz and Bruton 和 *Beothuka stoogei* Won and Iams 等属种特征; 此外, 对于与水井沱组为同期异相地层的牛角河组来说, 郑宁等[42] [48]最先在江西萍乡牛角河组硅质岩切片中报道了无结构的球形放射虫, 该研究发现放射虫产于炭质含量较高浅变质泥板岩中, 形态近似椭球体, 且大部分仍保留放射刺特征, 但由于化石具有严重的重结晶, 无法鉴定种属; 而后 Zhang and Feng (2019) [22]在与其同期异相的江西地区牛角河组地层中报道了具有相似球形形态的 *Paraantygopora porosa*、*Spherical radiolaria*; 继 Zhang and Feng (2019) [22]报道之后, Zhang et al. (2021) [18] [49]也在该剖面寒武系牛角河组地层另外报道了 *Paraantygopora* sp.。

结合前人资料, 张晏[49]根据当时已报道的寒武系放射虫在科级别上对比了早期放射虫结构和分类特征。发现多数放射虫发育了同心壳, 区别在于同心壳发育完整性不一。如在放射虫 *Braunosphaera sinensis*、*Tetrasphaera?* sp.和 *Paraantygopora porosa* 中可观察到完整的壳圈, 但部分未定属种的球形放射虫壳圈发育不完整。另外, 在寒武系早期地层报道的放射虫 *Paraantygopora porosa* 和 *Paraantygopora* sp.从同心壳圈、壳体结构来看, 都可以初步对比于 *Beothuka Aitchison*、Flood and Malpas (1998) [50]、*Antygopora* Maletz and Bruton、(2005) [51]、以及 *Parabeothuka* Won and Iams、(2015b) [52]。可以发现放射虫 *Paraantygopora* 区别于放射虫 *Antygopora* 的同心壳, 间隔更密集, 壳圈数量明显多于这三个属, 同时也没有表现出典型放射虫 *Beothuka* 中的外部杆状刺[50] [53], 但毋庸置疑的是它们都是早古生代重要的属, 在形态上形成演化过渡的结构, 甚至 Won and Iams [54]依据当时的定义建立了新属 *Parabeothuka* 称为后两属的过渡属。因此我们不难看出寒武系早期放射虫确实存在多种类型结构, 早古生代放射虫重要的属其结构也多有联

系, 显示了早期放射虫演化确实是一个连续的过程, 而非截断式演化。

综上, 目前在华南地区寒武系早期地层中确切报道的放射虫化石类型共有 8 种(图 2), 包括 *Kalimnaspheera* sp.、*Tetrasphaera*? sp.、*Paraantygopora porosa*、*Paraantygopora* sp.、Spherical Radiolaria、*Blastulospongia polytreta*、*Blastulospongia* sp.、*Braunosphaera sinensis* [6] [7] [8] [22] [46] [47] [49]。这些放射虫化石多属于球形多囊虫类放射虫, 整体形态以球形为主, 部分放射虫化石具备多壳圈的结构, 具有着较高的多样性特征。这些球形放射虫产出于不同的深浅水环境中的地层, 很可能是由于其具有更易保存的原生质骨骼从而能够适应更多样的环境[55], 因而在早期能够出现在不同的深浅水地区。

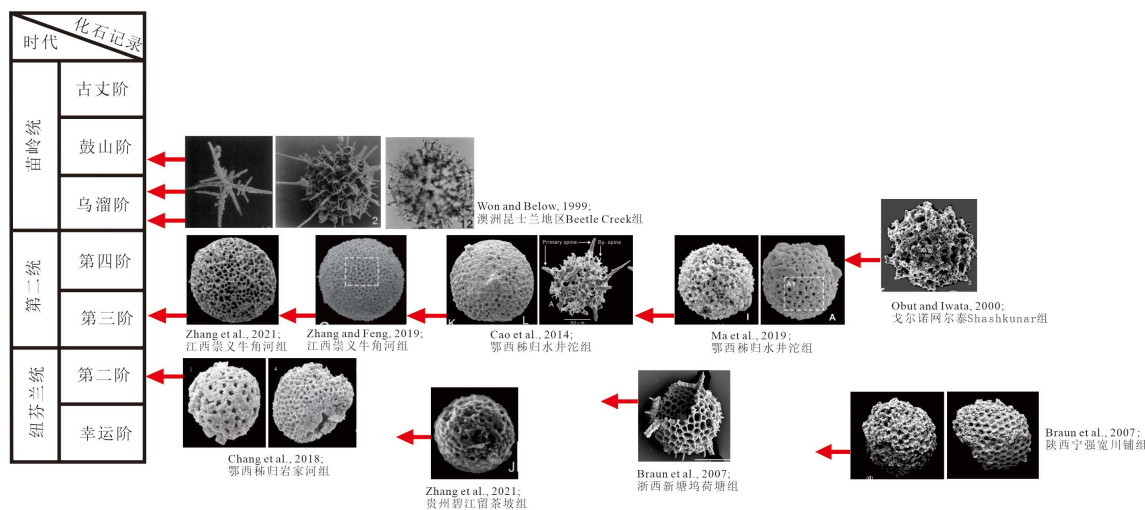


Figure 2. Stratigraphic distribution of radiolarian fossils in the early to middle Cambrian, modified according to Ma et al., 2019 [8]

图 2. 寒武系早 - 中期放射虫化石地层分布, 据 Ma et al., 2019 [8] 改

4. 讨论

综上所述, 近十几年来, 华南寒武系早期发现的放射虫化石具有诸多相似之处。如 Cao et al. [47] 和 Chang et al. [7] 在湖北秭归地区分别报道的球形放射虫和 *Blastulospongia* sp. 放射虫, 就与 Braun 等 [6] 最先在陕西地区报道的球形放射虫十分相似, 其都具有六边形格子状外壳的明显特征; Zhang and Feng [22] 以及张晏 [49] 在崇义地区华山剖面报道的 *Paraantygopora porosa*、*Paraantygopora* sp. 放射虫化石, 其外壳具多个薄层状的多孔板壳以及板壳上有边缘凸起的致密孔隙的特征, 与湖北秭归水井沱组 (Ma et al., 2019) [8] 的 *Paraantygopora porosa* 相似。但与秭归水井沱组的放射虫动物群相比, 目前关于崇义牛角河组的放射虫研究仅报道了两个确定种。到现在为止, 在华南地区寒武系早期报道的放射虫大多产出于湖北水井沱组地层, 仅在该地区放射虫动物群报道放射虫类型就有 6 种, 包括 *Kalimnaspheera* sp. [47]、*Blastulospongia polytreta* [46]、*Tetrasphaera*? sp. [8]、*Paraantygopora porosa* [8]、Spherical radiolarian [8]、*Braunosphaera sinensis* [8]。这些放射虫化石多数属于泡沫虫目, 为球形多囊虫类放射虫。

虽然 Maletz [30] 早就通过总结进而提出的早期放射虫可能是以针状形态为代表的 *Archaeospicularia* 目放射虫, 放射虫的起源结构与演化方向 [30] [37] 则可能是通过改变其骨针的演化方向逐步形成初始骨架的演化模式, 但这种演化模式不能解释目前已报道的寒武系早期多种复杂结构球形放射虫的出现。结合前人研究资料, 在寒武系中晚期地层中常见的 *Archaeospicularia* 目放射虫化石, 在现有的关于寒武系早期放射虫化石的报道中并未发现, 也没有发现中间类型来解释各类球形放射虫与 *Archaeospicularia* 目的联系。因此, 在寒武系早期存在地层中, 球形放射虫很可能已普遍存在, 而 *Archaeospicularia* 放射虫可

能仅代表了放射虫的演化方向之一，球形放射虫与 *Archaeospicularia* 放射虫分别为放射虫演化过程中两只单独的演化谱系。因此我们推测在寒武系早期的放射虫很有可能具有较高的多样性，存在多种演化方向。

此外，经研究，经对比可以看到寒武系早期不同深-浅水地层产出的放射虫整体的直径大小不一。如 Obut and Iwata [33] 先在西伯利亚阿尔泰山的博托阶道的可能的放射虫化石，直径在 80~100 μm 之间，平均直径约为 91 μm ；Braun [6] 在陕西地区纽芬兰统宽川铺组报道的放射虫平均直径约为 125 μm ，在浙江地区纽芬兰统新塘坞组地层报道的球形放射虫化石平均直径约为 118 μm ；Chang 等 [7] 在湖北第二统岩家河组所获硅质化石均较小，平均直径约为 100 μm ；Zhang and Feng [18] 和张晏 [49] 在江西地区第二统牛角河组所获取大多数球形放射虫直径跨度较大，但多数直径也在约在 105 μm 左右。而众多学者经过多实验处理研究结果分析，已经将生物形态大小与环境的氧有效性联系在了一起，并进行了广泛的讨论。已有大量数据表明，氧水平的增加是生物形态进化的催化剂 [56] [57] [58]。有地球化学研究表明，这一时期华南地区的氧有效性仍然很低 [59] [60]，结合各个已报道的放射虫化石地区地层状况，可以发现多数地层广泛分布的黑色页岩地层和硅质岩地层，也侧面反映了寒武系早期华南下部层序的氧化还原条件相对较差 [61] [62]。因此，在低氧环境条件下球形放射虫化石的体积小可能是其原始特征，但由于放射虫生物起源的复杂性，有关放射虫形态及大小的原始形态特征的研究仍需持续下去。

5. 结论

本研究进一步综合了寒武系早期放射虫化石的研究历程，总结了在寒武系时期各位前人研究学者对于放射虫起源与演化的研究，并对其多方面可能性的推测进行综述。

总结出在华南地区寒武系早期地层中确切报道的放射虫化石类型共有 8 种，但多数学者进行相关研究的剖面位于浅水台地，其中以湖北地区第二统水井沱组地层最为典型研究，仅在该地区放射虫动物群报道放射虫类型就有 6 种，且报道的放射虫化石多数属于泡沫虫目，为球形多囊虫类放射虫。随着寒武系早期放射虫不断发现，寒武系放射虫多样性的不断提高，本文推测在寒武系早期地层中，球形硅质骨骼的放射虫很可能已普遍存在，球形放射虫与 *Archaeospicularia* 放射虫很有可能分别为放射虫演化过程中两只单独的演化谱系，放射虫演化的方向并不是单一的。众所周知氧水平的增加是生物形态进化的催化剂，寒武系早期不同深-浅水地层产出的放射虫整体的形态大小不一，许多学者已经将生物形态大小与环境的氧有效性联系在了一起，推测放射虫化石的演化也很有可能与水体氧气的含量有一定的联系，但由于放射虫生物起源的复杂性，有关放射虫形态及大小的原始形态特征的研究仍需持续下去。

参考文献

- [1] Won, M. and Below, R. (1999) Cambrian Radiolaria from the Georgina Basin, Queensland, Australia. *Micropaleontology*, **45**, 325-363. <https://doi.org/10.2307/1486119>
- [2] 房吉闯, 吴怀春. 寒武系古文阶和江山阶全球界线层型剖面旋回地层学研究[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国地质大学, 2020.
- [3] Danelian, T. and Moreira, D. (2004) Palaeontological and Molecular Arguments for Theorigin of Silica-Secreting Marine Organisms. *Comptes Rendus Palevol*, **3**, 229-236. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2004.01.005>
- [4] Decelle, J., Suzuki, N., Mahé, F., et al. (2012) Molecular Phylogeny and Morphological Evolution of the Acantharia (Radiolaria). *Protist*, **163**, 435-450. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2011.10.002>
- [5] 冯增昭, 彭勇民, 金振奎, 等. 中国早寒武世岩相古地理[J]. 古地理学报, 2002, 4(1): 1-12.
- [6] Braun, A., Chen, J., Waloszek, D., et al. (2007) First Early Cambrian Radiolaria. *Geological Society, London, Special Publications*, **286**, 43-149. <https://doi.org/10.1144/SP286.10>
- [7] Chang, S., Feng, Q.L. and Zhang, L. (2018) New Siliceous Microfossils from the Terreneuvian Yanjiahe Formation, South China: The Possible Earliest Radiolarian Fossil Record. *Journal of Earth Science*, **29**, 912-919. <https://doi.org/10.1007/s12583-017-0960-0>

- [8] Ma, Q.F., Feng, Q.L., Cao, W.C., *et al.* (2019) Radiolarian Fauna from the Chlungchussuan Shuijingtuo Formation (Cambrian Series 2) in Western Hubei Province, South China. *Science China Earth Sciences*, **62**, 1645-1658. <https://doi.org/10.1007/s11430-018-9335-0>
- [9] Wang, J. and Li, Z.X. (2003) History of Neoproterozoic Rift Basins in South China: Implications for Rodinia Break-Up. *Precambrian Research*, **122**, 141-158. [https://doi.org/10.1016/S0301-9268\(02\)00209-7](https://doi.org/10.1016/S0301-9268(02)00209-7)
- [10] 冯增昭, 彭勇民, 金振奎, 等. 中国南方寒武纪岩相古地理[J]. 古地理学报, 2001, 3(1): 1-14.
- [11] 张克信, 潘桂堂, 何卫红, 等. 中国构造-地层大区划分新方案[J]. 地球科学, 2015, 40(2): 206-233.
- [12] Jiang, G., Sohl, L.E. and Christie-Blick, N. (2003) Neoproterozoic Stratigraphic Comparison of the Lesser Himalaya (India) and Yangtze Block (South China): Paleogeographic Implications. *Geology*, **31**, 917-920. <https://doi.org/10.1130/G19790.1>
- [13] Cawood, P.A., Zhao, G., Yao, J., *et al.* (2018) Reconstructing South China in Phanerozoic and Precambrian Supercontinents. *Earth-Science Reviews*, **186**, 173-194. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.06.001>
- [14] Wang, W., Zhou, M., Yan, D. and Li, J. (2012) Depositional Age, Provenance, and Tectonic Setting of the Neoproterozoic Sibao Group, Southeastern Yangtze Block, South China. *Precambrian Research*, **192-195**, 107-124. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2011.10.010>
- [15] Zhao, G. (2015) Jiangnan Orogen in South China: Developing from Divergent Double Subduction. *Gondwana Research*, **27**, 1173-1180. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.09.004>
- [16] Zhao, G. and Cawood, P.A. (2012) Precambrian Geology of China. *Precambrian Research*, **222-223**, 13-54. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2012.09.017>
- [17] 舒良树, 于津海, 贾东, 等. 华南东段早古生代造山带研究[J]. 地质通报, 2008, 27(10): 1581-1593.
- [18] Zhang, Y., Feng, Q.L., Nakamura, Y. and Suzuki, N. (2021) Microfossils from the Liuchapo Formation: Possible Oldest Radiolarians from Deep-Water Chert and Phylogenetic Analysis. *Precambrian Research*, **362**, Article ID: 106312. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2021.106312>
- [19] Cayeux, L. (1894) Les Preuves De L'Existence D'Organismes dans le Terrain Pré-Cambrien, première note sur les Radiolaires Pré-Cambriens. *Société Géologique de France, Bulletin, Série 3*, **22**, 197-228.
- [20] David, T. and Howchin, W. (1896) Note on the Occurrence of Casts of Radiolaria in Pre-Cambrian (?) Rocks, South Australia. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, **21**, 571-583. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.8485>
- [21] Yi, H., Zeng, Y. and Xia, W. (1994) The Ultrastructure and Origin of Upper Sinian Cherts on the Southeast Continental Margin of the Yangtze Platform. *Acta Geologica Sinica*, **7**, 389-400. <https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.1994.mp7004003.x>
- [22] Zhang, K. and Feng, Q. (2019) Early Cambrian Radiolarians and Sponge Spicules from the Niujiaohe Formation in South China. *Palaeoworld*, **28**, 234-242. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2019.04.001>
- [23] Dumitrica, P. (1970) Cryptocephalic and Cryptothoracic Nassellaria in Some Mesozoic Deposits of Romania. *Revue Roumaine de Géologie, Géophysique et Géographie (Série Géologie)*, **14**, 45-124.
- [24] Pessagno, E.A. and Newport, R.L. (1972) A Technique for Extracting Radiolarian from Radiolarian Cherts. *Micro-paleontology*, **18**, 231-234. <https://doi.org/10.2307/1484997>
- [25] Campbell, A.S. (1954) Radiolaria. In: Moore, R.C., Eds., *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part D-Protista 3*, Geology Society of America and University of Kansas Press, New York, D11-D163.
- [26] Braun, A., Chen, J.Y., Waloszek, D., *et al.* (2007) Siliceous Microfossils and Biosiliceous Sedimentation in the Lowermost Cambrian of China. *Geological Society, London, Special Publications*, **286**, 423-424. <https://doi.org/10.1144/SP286.32>
- [27] 冯庆来. 放射虫古生态的初步研究[J]. 地质科技情报, 1992(2): 41-46.
- [28] 冯庆来, 吴俊, 张磊. 华南乐平统放射虫生物地层学研究进展[J]. 古生物学报, 2009, 48(3): 465-473.
- [29] De Wever, P., Dumitrica, P. and Caulet, J. (2001) Radiolarians in the Sedimentary Record. CRC Press, London. <https://doi.org/10.1201/9781482283181>
- [30] Maletz, J. (2011) Radiolarian Skeletal Structures and Biostratigraphy in the Early Palaeozoic (Cambrian-Ordovician). *Palaeoworld*, **20**, 116-133. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2010.12.007>
- [31] Erwin, D.H. and Tweedt, S. (2012) Ecological Drivers of the Ediacaran-Cambrian Diversification of Metazoa. *Evolutionary Ecology*, **26**, 417-433. <https://doi.org/10.1007/s10682-011-9505-7>
- [32] Sperling, E.A., Robinson, J.M., Pisani, D. and Peterson, K.J. (2010) Where's the Glass? Biomarkers, Molecularclocks, and Micro RNA Suggest a 200-Myrmissing Precambrian Fossil Record of Siliceous Sponge Spicules. *Geobiology*, **8**, 24-36. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2009.00225.x>

- [33] Obut, O. and Iwata, K. (2000) Lower Cambrian Radiolaria from the Gorny Altai, (Southern West Siberia). *Novosti Paleontologii Stratigrafi*, **2-3**, 33-37.
- [34] Pouille, L., Obut, O., Danelian, T. and Sennikov, N. (2011) Lower Cambrian (Botomian) Polycystine Radiolaria from the Altai Mountains (Southern Siberia, Russia). *Comptes Rendus Palevol*, **10**, 627-633. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2011.05.004>
- [35] Pouille, L., Danelian, T. and Maletz, J. (2014) Radiolarian Diversity Changes during the Late Cambrian-Early Ordovician Transition as Recorded in the Cow Head Group of Newfoundland (Canada). *Marine Micropaleontology*, **110**, 25-41. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2013.05.002>
- [36] Deflandre, G. (1953) Radiolaires fossiles. *Traité de Zoologie*, **1**, 389-436.
- [37] Dumitrica, P., Caridroit, M. and De Wever, P. (2000) Archaeospicularia, ordre nouveau de radiolaires: Une nouvelle étape pour la classification des radiolaires du Paléozoïque inférieur. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences—Series IIA—Earth and Planetary Science*, **330**, 563-569. [https://doi.org/10.1016/S1251-8050\(00\)00168-3](https://doi.org/10.1016/S1251-8050(00)00168-3)
- [38] Won, M.Z. and Iams, W.J. (2002) Late Cambrian Radiolarian Faunas and Biostratigraphy of the Cow Head Group, Western Newfoundland. *Journal Information*, **76**, 1-33. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2002\)076<0001:LCRFAB>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2002)076<0001:LCRFAB>2.0.CO;2)
- [39] Zhang, L., Danelian, T., Feng, Q.L., *et al.* (2013) On the Lower Cambrian Biotic and Geochemical Record of the Hentang Formation (Yangtze Platform, South China): Evidence for Biogenic Silica and Possible Presence of Radiolaria. *Journal of Micropaleontology*, **32**, 207-217. <https://doi.org/10.1144/jmpaleo2013-003>
- [40] 郑宁. 湘赣南部及粤北部早古生代沉积-构造演化[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国地质科学院, 2012.
- [41] 胡杰. 桂东北较深水相前寒武纪-寒武纪之交的硅质微生物岩[J]. 微体古生物学报, 2008, 25(3): 291-305.
- [42] 郑宁, 宋天锐, 李廷栋, 等. 华南造山带下寒武统和中奥陶统发现放射虫[J]. 中国地质, 2012, 39(1): 260-265.
- [43] 何天辰, 凌洪飞, 陈永权, 等. 皖南休宁蓝田剖面埃迪卡拉系皮园村组硅质岩的地球化学特征及成因[J]. 高校地质学报, 2013(4): 620-633.
- [44] 赵国连. 生物作用在二氧化硅聚集沉淀过程中的意义-以皖南浙西的硅岩为例[J]. 沉积学报, 1999, 17(1): 30-37.
- [45] Liu, Z., Gao, B., Zhang, Y., *et al.* (2017) Types and Distribution of the Shale Sedimentary Facies of the Lower Cambrian in Upper Yangtze Area, South China. *Petroleum Exploration and Development*, **44**, 20-31. [https://doi.org/10.1016/S1876-3804\(17\)30004-6](https://doi.org/10.1016/S1876-3804(17)30004-6)
- [46] Conway Morris, S. and Chen, M. (1990) *Blastulospongia polytreta* N. Sp., an Enigmatic Organism from the Lower Cambrian of Hubei, China. *Journal of Paleontology*, **64**, 26-30. <https://doi.org/10.1017/S0022336000042207>
- [47] Cao, W.C., Feng, Q.L. and Feng, F. (2014) Radiolarian *Kalimnaspheera* from the Cambrian Shuijingtuo Formation in South China. *Marine Micropaleontology*, **110**, 3-7. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2013.06.005>
- [48] 郑宁, 李廷栋, 丁孝忠, 等. 湘赣中、南部寒武系纽芬兰统-第二统沉积环境[J]. 地球科学, 2020, 45(7): 2629-2649.
- [49] 张晏. 华南寒武纪早期硅质岩中放射虫及共生微体古生物群研究[D]: [博士学位论文]. 武汉: 中国地质大学, 2021.
- [50] Aitchison, J.C., Flood, P.G. and Malpas, J. (1998) Lowermost Ordovician (Basal Tremadoc) Radiolarians from the Little Port Complex, Western Newfoundland. *Geological Magazine*, **135**, 413-419. <https://doi.org/10.1017/S001675689800867X>
- [51] Maletz, J. and Bruton, D.L. (2005) The *Beothuka terranova* (Radiolaria) Assemblage and Its Importance for the Understanding of Early Ordovician Radiolarian Evolution. *Geological Magazine*, **142**, 711-721. <https://doi.org/10.1017/S0016756805001391>
- [52] Won, M.Z. and Iams, W.J. (2015b) Review of the *Beothuka terranova* Assemblage and Characteristics of the Middle Arenig (Ordovician, Latest Floian) Radiolarian Assemblage from the Cow Head Group, Newfoundland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, **278**, 1-21. <https://doi.org/10.1127/njgpa/2015/0513>
- [53] Won, M. and Iams, W.J. (2011) Earliest Arenig Radiolarians from the Cow Head Group, Western Newfoundland. *Journal of Paleontology*, **85**, 156-177. <https://doi.org/10.1666/10-102.1>
- [54] Won, M. and Iams, W.J. (2015) Early/Middle Arenig (Late Floian) Radiolarian Faunal Assemblages from Cow Head Group, Western Newfoundland. *Palaeontographica Abteilung A*, **304**, 1-63. <https://doi.org/10.1127/pala/304/2015/1>
- [55] Jacot Des Combes, H. and Abelmann, A. (2009) From Species Abundance to Opal Input: Simple Geometrical Models of Radiolarian Skeletons from the Atlantic Sector of the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **56**, 757-771. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2008.12.019>
- [56] Li, C., Jin, C., Planavsky, N., *et al.* (2017) Coupled Oceanic Oxygenation and Metazoan Diversification during the Early-Middle Cambrian? *Geology*, **45**, 743-746. <https://doi.org/10.1130/G39208.1>

-
- [57] Zhang, X. and Cui, L. (2016) Oxygen Requirements for the Cambrian Explosion. *Journal of Earth Science*, **27**, 187-195. <https://doi.org/10.1007/s12583-016-0690-8>
- [58] Zhang, X., Shu, D., Han, J., *et al.* (2014) Triggers for the Cambrian Explosion: Hypotheses and Problems. *Gondwana Research*, **25**, 896-909. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2013.06.001>
- [59] Liu, K., Feng, Q., Shen, J., *et al.* (2017) Increased Productivity as a Primary Driver of Marine Anoxia in the Lower Cambrian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **491**, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.11.007>
- [60] Jin, C., Li, C., Algeo, T., *et al.* (2016) Evidence for Marine Redox Control on Spatial Colonization of Early Animals during Cambrian Age 3 (C. 521-514 Ma) in South China. *Geological Magazine*, **154**, 1360-1370. <https://doi.org/10.1017/S0016756816001138>
- [61] Zhou, C. and Jiang, S. (2009) Palaeoceanographic Redox Environments for the Lower Cambrian Hetang Formation in South China: Evidence from Pyrite Framboids, Redox Sensitive Trace Elements, and Sponge Biota Occurrence. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **271**, 279-286. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.10.024>
- [62] Li, R., Lu, J., Zhang, S. and Lei, J.J. (1999) Organic Carbon Isotopes of the Sinian and Early Cambrian Black Shales on Yangtze Platform, China. *Science in China Series D: Earth Sciences*, **42**, 595-603. <https://doi.org/10.1007/BF02877787>