

# 论元古宙有机壁微体化石 *Tappania* 的生物与地质意义\*

尹磊明<sup>1,2)</sup> 牛长泰<sup>1,4)</sup> 孔凡凡<sup>2,3)</sup>

1) 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008, lmyin@nigpas.ac.cn;

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

3) 中国矿业大学, 徐州 221116;

4) 中国科学技术大学, 合肥 230026

**摘要** 有机壁微体化石 *Tappania*, 最初发现和描述自我国山西永济地区约 17—14 亿年前古老的古元古代晚期—中元古代早期汝阳群北大尖组。随后, 该形态属标本相继从印度、澳大利亚、西伯利亚、美洲等地的同期地层被发现和报道。无疑, 它成为该地质时期生物地层对比的重要微体化石证据。由于它是自前寒武纪早期微体化石记录以来, 被认定为最初具有动态细胞支架和膜系统的复杂有机壁真核微体化石, 它成为干群真核生物在该古老地质时期演化趋异的见证。本文旨在认识 *Tappania* 的形态特征及其生物亲缘, 并探讨它的生活、繁衍生态环境和地质背景。结合已知古地理和地球化学研究资料, 可推测 *Tappania* 的出现与该地质时期的重大地质事件相关联。在古元古代晚期至新元古代早期的海水盆地中, 尽管占主导地位的仍然是蓝菌和单细胞藻类, 但是, 具有渗析营养功能的多细胞真核生物在适宜生态环境已繁衍。

**关键词** *Tappania* 真核生物 地质意义 中元古代

## 1 前言

1997 年, 国际重要学术杂志《Review of Palaeobotany and Palynology》收纳了来自 9 个国家不同作者的 12 篇文稿汇编专辑, 以“纪念文集”形式, 表彰国际著名微体古生物学家 Alfred R. Loeblich Jr. 和 Helen Tappan 在微体古生物学领域做出的重要贡献和杰出成就。其中包含本文作者(尹磊明)受邀提交题为“Acanthomorphic acritarchs from Mesoproterozoic shales of the Ruyang Group, Shanxi, China”的文章。为表彰 Helen Tappan, 该文作者将当时新发现自山西永济地区汝阳群北大尖组的一类具刺疑源类命名为“*Tappania*”属(塔潘球藻属), 并记述两个新种: *Tappania plana*, *T. tubata* (Yin, 1997)。此后, *Tappania* 及其相似标本陆续从世界各大洲多个地区的前寒武纪沉积地层被发现和报道 (Javaux *et al.*, 2001; Prasad and Asher,

2001; Prasad *et al.*, 2005; Nagovitsin, 2009; Adam, 2014; Adam *et al.*, 2017)。

早在上个世纪 80 年代, 一种具刺突有机壁微体化石——水幽球藻 (*Shuiyousphaeridium*) 相继从我国华北地台南缘(陕西、山西、河南三省交汇地区)中元古界高山河组和汝阳群发现和报道(关保德等, 1988; 胡云绪、付嘉媛, 1982)。而至今, 该形态属化石标本仍仅限于华北地台南缘地区 (Yin, 1997; Yin *et al.*, 2005; Yin and Yuan, 2007; Pang *et al.*, 2013; Agić *et al.*, 2015, 2017)。显然, 相对地方性分布的 *Shuiyousphaeridium* 而言, *Tappania* 作为几近全球分布的具刺突有机壁微体化石倍受国内外学术界关注。

近年来, 我国地质工作者从河南鲁山、驻马店和济源等地区出露的熊耳群火山岩中的岩浆锆石、汝阳群的碎屑锆石以及洛峪群洛峪口组的凝灰岩、三教堂组的自生磷钇矿中分别获得了精确的 U-Pb 同位素年龄数据(苏文博等, 2012; 李承东等, 2017; He

收稿日期: 2018-01-21

\* 现代古生物学和地层学国家重点实验室(中国科学院南京地质古生物研究所)(No. 173114)资助。

*et al.*, 2009; Hu *et al.*, 2014; Lan *et al.*, 2014), 这些数据将汝阳群的沉积年龄限定在  $1\ 744 \pm 22 - 1\ 411 \pm 27$  Ma 之间, 也是产出 *Tappania* 的北大尖组的沉积年龄。此年龄与目前从其它地域和大陆出现 *Tappania* 的地层的年龄几近同期。在印度, *Tappania* 出现于 Semri 群 Deonar 组至 Rampur 组 (Prasad *et al.*, 2005), 其年龄范围是  $1\ 631 \pm 1 - 1\ 599 \pm 8$  Ma (Rasmussen *et al.*, 2002; Ray *et al.*, 2002), 以及 Bahraich 群下部 (Prasad and Asher, 2001), 该群地层并没有可靠的年龄限定。在澳大利亚, *Tappania* 出现于 Roper 群的 Jalboi 组和 Corcoran 组 (Javaux *et al.*, 2001), 其年龄为  $1\ 492 \pm 4 - 1\ 417 \pm 29$  Ma (Jackson *et al.*, 1999; Kendall *et al.*, 2009)。在西伯利亚, *Tappania* 出现于 Kamo 群下部 (Nagovitsin, 2009), Nagovitsin 等 (2010) 认为 Kamo 群下部年龄范围为  $1\ 270 - 1\ 060$  Ma, 但该年龄并不是可靠的锆石 U-Pb 年龄, 这一年龄值有待商榷。在美国蒙大拿州, *Tappania* 出现于 Lower Belt 群 Greyson 组 (Adam, 2014; Adam *et al.*, 2017), 其年龄早先测试为  $1\ 576 \pm 13 - 1\ 454 \pm 9$  Ma (Evans and Fischer, 1986; Evans *et al.*, 2000), 最近获得的锆石年龄最大值为  $1\ 710$  Ma (Mueller *et al.*, 2016)。

本文在早先发现、记述的化石标本基础上, 结合新近涌现的资料, 旨在对 *Tappania* 的形态分类命名、生物地层分布、地质时空分布及其生物亲缘关系等做简要的讨论和阐述。

## 2 *Tappania* 的形态特征及其分类命名

依据最初发现于山西永济地区中元古界汝阳群北大尖组的标本, *Tappania* 的属征被记述为: “膜壳圆球形至亚球形, 有明显呈颈状、远端封闭的顶部延伸; 单层膜壳壁, 明显薄, 光滑或有微小雕饰; 附有中空、小的异形突起, 它们不规则分布, 其远端截短或分叉; 未见脱囊结构。” (参见插图 1), 当初据其顶部延伸结构物的形态特征和延伸物具有或没有远端鞭毛状外缘的区别, 确立了两形态种, 即平伸塔潘藻 (*Tappania plana*) 和管伸塔潘藻 (*Tappania tubata*) (Yin, 1997)。继后, 印度学者在印度北部恒河盆地 (Ganga Basin) 和中央邦 (Madhya Pradesh) 温迪亚盆地 (Vindhyan Basin) 的中元古代地层中也发现、描述并报道了 *Tappania plana* 和 *T. tubata*

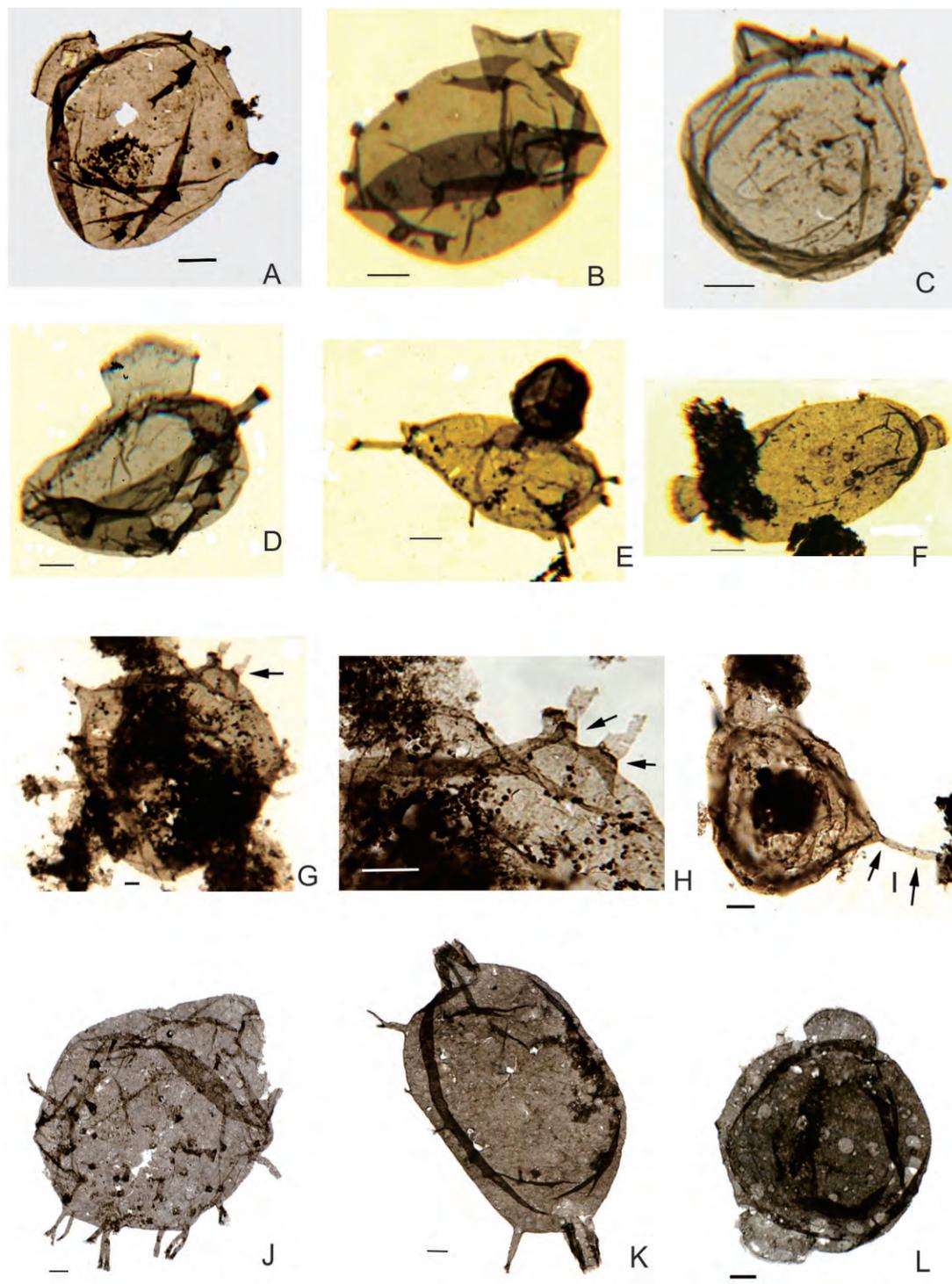
(Prasad and Asher, 2001; Prasad *et al.*, 2005); 同时将显示球根状突出物的标本, 描述为另一新种 *Tappania gangaei* (Prasad and Asher, 2001)。而在澳大利亚北部中元古界 Roper 群产出的 *Tappania* 标本中, 管状或球根状突出物在显示“梯形”突出物的 *Tappania plana* 的单一标本中同样出现, 故此, Javaux 和 Knoll (2016) 认为 *T. tubata* Yin, 1997 和 *T. gangaei* Prasad and Asher, 2001 皆是 *T. plana* Yin, 1997 的同义名。本文作者认可以上分类命名意见 (Yin Lei-ming in Agić *et al.*, 2017)。

发现自西伯利亚地台中元古界 Kamo 群下部 Dzhelindukon 组 (Nagovitsin, 2009) 和澳大利亚中元古界 Roper 群 Corcoran 组 (Javaux and Knoll, 2016) 以及美国蒙大拿州中元古界 Lower Belt 群 Greyson 组 (Adam *et al.*, 2017) 的 *Tappania plana* 标本, 皆记述了附生突起 (或丝状体) 显示“隔膜”构造这一特征 (参见插图 1)。大部分隔膜位于突起基部, Roper 群 Corcoran 组 (Fig. 6-4 in Javaux and Knoll, 2016) 与 Kamo 群下部 Dzhelindukon 组 (Fig. 2-b in Nagovitsin, 2009) 的标本在丝状体内部具有隔膜。因此, *Tappania plana* 作为形态分类属、种, 其颈状、远端封闭的顶部延伸和表面不均匀分布的突起的保存形态, 随着不同地域环境的差异有所变化。

另外, 值得提及的是在印度恒河盆地的 Avadh 组和 Ujhani 组下部记述的 *Gangasphaera bulbosus* (Prasad and Asher, 2001) 标本, 虽与 *Tappania* 一样具有“颈状”凸出, 但膜壁表面未见不均匀分布的突起。最近, Baludikay 等 (2016) 从刚果中部地区的中—新元古界 Mbuji-Mayi 超群中发现并报道了名为“cf. *Tappania* sp.”的标本, 由于作者没有给出文字描述, 依据出示的图像 Fig. 6-R (Baludikay *et al.*, 2016) 似有为数很少、不甚清楚的突起, 当前只能存疑作为“cf. *Tappania* sp.”。但是, 在 Fig. 7-A, B (Baludikay *et al.*, 2016) 出示的两粒标本图像, 膜壳表面微粗糙, 未见突起, 据形态特征似应归属 *Gangasphaera bulbosus* Prasad and Asher, 2001。

## 3 *Tappania* 的已知地质时空分布

有机壁微体化石 *Tappania* 最先发现和记述自我国山西永济地区水幽剖面出露的中元古界汝阳群北大尖组, 出现地层是距离北大尖组底部往上约 60 m 的薄层灰色页岩 (Yin, 1997)。北大尖组下部主要为石英砂岩, 夹少量页岩, 代表了一种陆棚近岸

插图 1 平伸塔潘藻 (*Tappania plana* Yin, 1997)*Tappania plana* Yin, 1997

A—F. 标本产自山西永济地区水幽沟剖面中元古界汝阳群北大尖组: A. 模式标本 (Yin, 1997), 薄片号: SYS-1 (见 Yin, 1997; Yin and Yuan, 2007); B. 薄片号: SYS-8; C. 薄片号: SYS-7 (见 Yin *et al.*, 2005); D. 薄片号: SYS-5; E. 薄片号: SYS-11; F. 薄片号: SYS-15 (见 Yin *et al.*, 2005)。G—I. 引自 Figure 6. 2—4 (Javaux and Knoll, 2016), 显示管状突起近底部或中间有“隔膜”(箭头所示), 图像 H 是标本图 G 的局部放大。J—L. N. Butterfield 博士提供图像 (参见 Adam *et al.*, 2017), 显示多样分叉的管状突起。所有图像线段比列尺等于 10  $\mu\text{m}$ 。

A—F. The specimens are from the Beidajian Formation, Ruyang Group, Shuiyougou Section, Yongji, Shanxi Province, China: A. Holotype Specimen (Yin, 1997), slide SYS-1 (see Yin, 1997; Yin and Yuan, 2007); B. slide SYS-8; C. slide SYS-7 (see Yin *et al.*, 2005); D. slide SYS-5; E. slide SYS-11; F. slide SYS-15 (see Yin *et al.*, 2005). G—I. Showing “septa” in the tube-like processes (cited from Javaux and Knoll, 2016). J—L. Showing variable morphological processes (see Adam *et al.*, 2017). Scale bars = 10  $\mu\text{m}$ .

边缘的沉积环境(关保德等,1988, Hu *et al.*, 2014);近年来陆续从汝阳群和上覆洛峪群获得的锆石年龄,表明汝阳群沉积年龄应介于  $1\ 744 \pm 22$ — $1\ 411 \pm 27$  Ma(Hu *et al.*, 2014; Lan *et al.*, 2014)。

在印度北部的恒河盆地, *Tappania* 出现在中元古界 Bagraich 群下部(Prasad and Asher, 2001), 该地层没有同位素年龄限制。Bagraich 群下部地层序列与汝阳群相似, 同样由石英砂岩和页岩组成, 代表了陆棚沉积环境。

在印度中部的 Vindhyan 盆地, *Tappania* 出现在中元古界 Semri 群 Deonar 组至 Rampur 组(Prasad *et al.*, 2005), 这段地层年龄为  $1\ 631 \pm 1$ — $1\ 599 \pm 8$  Ma(Rasmussen *et al.*, 2002; Ray *et al.*, 2002)。这段地层包括 Deonar 组、Koldaha 页岩、Salkhan 灰岩与 Rampur 组。Deonar 组主要为流纹质的凝灰岩, 内含燧石与含火山碎屑的硅质页岩, Koldaha 页岩为灰色至橄榄绿色页岩, Salkhan 灰岩内夹页岩, Rampur 组为含海绿石砂岩夹粉砂岩与页岩, Koldaha 页岩与 Rampur 组的细碎屑岩内部 *Tappania* 较为丰富, Deonar 组与 Salkhan 灰岩内页岩中的 *Tappania* 则较为稀少。 *Tappania* 主要出现在该盆地的陆棚环境中, 即 Koldaha 页岩与 Rampur 组的粉砂岩与页岩。

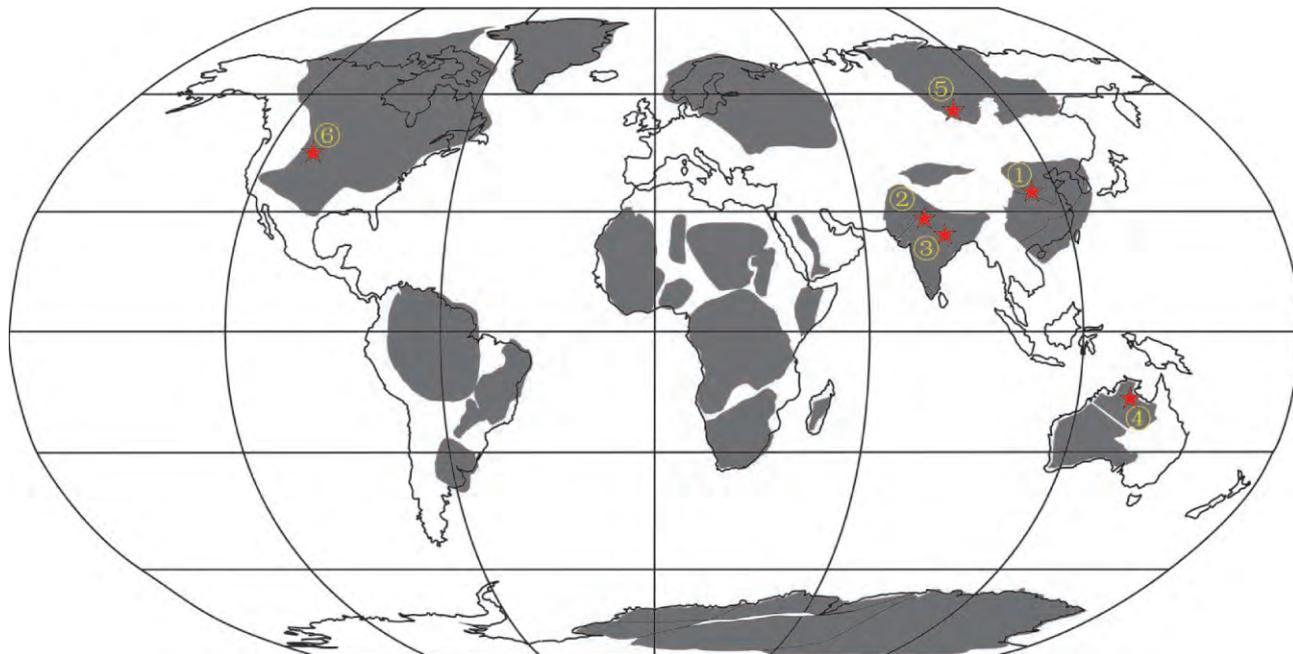
在澳大利亚北部, *Tappania* 出现在中元古界 Roper 群下部的 Jalboi 组顶部和 Corcoran 组下部, 这两个组年龄为  $1\ 492 \pm 4$ — $1\ 417 \pm 29$  Ma(Jackson *et al.*, 1999; Kendall *et al.*, 2009)。Jalboi 组顶部岩性以砂岩为主, 夹细砂岩、粉砂岩与泥岩, 代表了陆棚近端与远端之间过渡的沉积环境。Corcoran 组下部为薄层粉砂岩与页岩, 代表了陆棚远端沉积环境(Abbott and Sweet, 2000)。

在西伯利亚, *Tappania* 发现于 Kamo 群下部, 在 Baikit 地区的 Yurubchen 组与 Katanga 地区的 Dzhelindukon 组都有发现, Nagovitsin 等(2010)认为 Kamo 群下部年龄为  $1\ 270$ — $1\ 060$  Ma, 但该年龄并不是可靠的锆石 U-Pb 年龄, 年龄获得方法为误差较大的 Rb-Sr 定年法与 K-Ar 定年法, 可信度较小。Yurubchen 组主要为颗粒白云岩与叠层石白云岩, 在上部与灰绿色泥岩互层, 泥岩中产出 *Tappania* 化石, Dzhelindukon 组主要为砂岩与粉砂岩, 在中部的泥岩中产出 *Tappania* 化石(Nagavitsin, 2009; Nagovitsin *et al.*, 2010), 产出 *Tappania* 化石的沉积环境均为陆棚环境。

在美国蒙大拿州, *Tappania* 发现于 Lower Belt 群 Greyson 组(Adam *et al.*, 2017), Greyson 组的年龄为  $1\ 576 \pm 13$ — $1\ 454 \pm 9$  Ma(Evans and Fischer, 1986; Evans *et al.*, 2000)。Greyson 组分为粉砂岩段、页岩段与粉砂岩-砂岩段, *Tappania* 出现在其中的页岩段中, 该段的沉积环境可能为浅海陆棚至潮下带(Adam *et al.*, 2017)。

以上资料表明, *Tappania* 出现时限大致介于  $1\ 700$ — $1\ 400$  Ma, 即古元古代晚期至中元古代早期。它的已知古地理分布涉及我国华北地块(North China Craton)的熊耳裂谷(Xiong'er Rift), 印度北部恒河盆地(Ganga Basin), 中部的 Vindhyan 盆地(Vindhyan Basin), 澳大利亚澳北地块(North Australian Craton)的 Roper 超级盆地(Roper Superbasin), 俄罗斯西伯利亚地块(Siberia Craton)的中安加拉盆地(Mid-Angara Basin), 美国北美地块(North American Craton)的 Belt 盆地(Belt Basin)(插图 2)。保存 *Tappania* 的沉积地层几乎均为未变质的细碎屑岩, 即粉砂岩、泥岩与页岩, 沉积环境为浅海陆棚环境。

在古元古代晚期(约 17 亿年前), 伴随哥伦比亚超大陆(Columbia Supercontinent)最初的解体, 华北地块在 17 亿年前后很快出现多条裂谷, 在其南缘的熊耳裂谷中产出汝阳群硅质碎屑岩, 另据微量元素分析研究, 汝阳群沉积形成于被动大陆边缘环境(Hu *et al.*, 2014)。下伏于汝阳群的熊耳群火山岩形成于安第斯山型陆缘弧环境, 其形成与哥伦比亚超大陆的聚合有关(He *et al.*, 2009)。在印度, Vindhyan 盆地的形成与 16.3 亿年前本德坎地地块(Craton)向北与班达拉地块(Bhandara Craton)碰撞并俯冲有关, 该盆地属于两个地块之间的前陆盆地, Deonar 组的流纹质凝灰岩也形成于安第斯山型陆缘弧环境(Chakrabarti *et al.*, 2007)。恒河盆地被认为与印度板块北部的被动边缘开裂形成的半地堑有关(Khar and Ram, 1994)。在澳大利亚, 沉积了 Roper 群的 Roper 超级盆地是地块内盆地, 该地块内盆地的形成与  $1\ 500$ — $1\ 400$  Ma 东澳大利亚岩石圈的冷却与剥蚀有关, 冷却与剥蚀造成了地块内部的区域裂谷环境, 并在其中沉积了斜坡状的地层, 该地区在之前的古元古代晚期发生了 Isan 造山运动(Betts and Gilles, 2006; de Vries *et al.*, 2008)。在美国, 沉积形成 Lower Belt 群的 Belt 盆地也为地块内部盆地, 其代表了一种局限海洋的沉积环境(Horodyski, 1993; Lyons *et al.*, 2000)。在俄罗斯

插图 2 *Tappania* 的世界分布简图(改编自 Merdith *et al.*, 2017)Global distribution of *Tappania* (modified from Merdith *et al.*, 2017)

①中国华北地块熊耳裂谷,②印度恒河盆地,③印度 Vindhyan 盆地,④澳大利亚澳北地块 Roper 超级盆地,⑤俄罗斯西伯利亚地块中安加拉盆地,⑥美国北美地块 Belt 盆地(参考文献见正文)。

①North China Craton Xiong'er Rift, China, ②Ganga Basin, India, ③Vindhyan Basin, India, ④North Australian Craton Roper Superbasin, Australia, ⑤Siberia Craton Mid-Angara Basin, Russia, ⑥North American Craton Belt Basin, America (Relative references shown in the text).

西伯利亚, Komo 群沉积于中安加拉盆地(Nagavitsin, 2009), 该盆地属于地块内部盆地。

不难看出, 以上出现 *Tappania* 的沉积地层, 其形成的地质背景似乎与古元古代晚期—中元古代早期发生的地质事件相关, 当时正是哥伦比亚超大陆聚合的末期与裂解的初期(Zhao *et al.*, 2004; Bogdanova *et al.*, 2009)。这一全球性的地质事件在区域上也有所反应, 而这些区域地质事件可能会对该地的海水化学性质造成影响, 包括氧化还原环境的变化与营养成分的变化, 这种特殊的环境可能导致了 *Tappania* 及其他古元古代晚期—中元古代早期的具刺突疑源类的繁盛。尽管在约 23 亿年前地球上就发生了重大的氧化事件, 但是直至新元古代末, 在深海方有稳定的氧气流通(Kump *et al.*, 2011; Gilleaudeau and Kah, 2015; Kendall *et al.*, 2015)。在古元古代晚期—中元古代早期, 尽管大气氧含量增加缓慢, 仅达到现今大气氧含量的 0.1% (Planavsky *et al.*, 2014), 但在近岸浅水环境已经开始有不稳定和 non-uniform 的氧化、还原环境发生, 此为早期真核生物的演化和多样化提供了断续的环境(Xiao *et al.*, 1997; Javaux *et al.*, 2003; Sperling *et*

*al.*, 2014; Gilleaudeau and Kah, 2015)。有机壁微体化石 *Tappania* 正是在如此地质背景下和适宜的物理、化学条件下生成和选择性分布。当初作者从山西永济水幽沟剖面中元古界北大尖组最初发现 *Tappania* 时(Yin, 1997), 便注意到 *Tappania* 仅在厚约 20 cm 的页岩地层中保存, 往上的地层再没有出现, 而另一类具刺突疑源类—*Shuiyou-sphaeridium* 则在地层中宽泛分布, 此可能表明 *Tappania* 对小生境有更严苛要求, 而从另一方面反映该地质时期海水化学性质的不稳定性。

#### 4 *Tappania* 的生物亲缘及其生物演化意义

通常情况, 人们会将显生宙具有均匀分布刺突装饰的疑源类, 解释为藻类处于新陈代谢滞育阶段的“囊胞”(Tappan, 1980; Martin, 1993; Strother *et al.*, 1996)。而古元古代晚期—中元古代早期出现的 *Tappania* 具有不均匀分布的刺突和“颈状”延伸结构物, 它的出现表明复杂真核细胞具有的动态细胞支架和膜系统在该地质时期便已铸就(Javaux *et*

al., 2001; Knoll et al., 2006)。它是冠群真核生物的确切微体化石证据 (Javaux et al., 2001; Knoll, 2014; Butterfield, 2015)。早先对前寒武纪地层常见的光面(即化石表面无明显装饰)疑源类(通常归入 leiosphaerids) 标本的研究和解释, 通常将细胞(或膜壳)大小差别作为判别该类群中原核( $<60 \mu\text{m}$ )与真核( $>60 \mu\text{m}$ )微体生物化石的依据 (Schopf and Klein, 1992), 此无疑是无奈之举。因为, 一般球形光面疑源类保存和显示的壁结构及形态特征过于简单, 不易甄别它们的生物属性。况且在现生生物中, 少数原核微生物细胞(如一种硫细菌 *Thiomargarita*) 远大于一般真核生物细胞 (Schulz and Schulz, 2005)。而 *Tappania*, *Shuiyousphaeridium* 等具有刺突装饰的复杂形态疑源类的出现, 提供了真核生物确实可信的微体化石证据 (Yin, 1997; Javaux et al., 2004; Douzery et al., 2004; Yin et al., 2005; Butterfield, 2005, 2015; Rasmussen et al., 2008; Javaux and Knoll, 2016)。据此, Butterfield (2015) 提出凡大于 5—10  $\mu\text{m}$ , 复杂形态的微体化石应视为冠群真核生物。

作为已知冠群真核生物最古老化石证据, 关于 *Tappania* 的生物亲缘及其在生物演化树上的分类位置也随之成为学术界引用和讨论的热点。最初, *Tappania* 被记述为具刺突装饰的复杂疑源类 (Yin, 1997)。Javaux 等 (2001) 根据其不均匀分布的刺突, 认为 *Tappania* 有别于常见均匀分布的疑源类, 可能是一种活跃的细胞, 或是发芽的囊胞。而 Butterfield (2005, 2009) 将发现自加拿大极地新元古界中部 Wynnatt 组的一些呈现末端分叉或相互连接、且有“隔膜”突起的标本, 亦归放 *Tappania* 类型, 并讨论认为 *Tappania* 及其它一些形态属(如 *Shuiyousphaeridium*, *Dictyosphaera* 等) 皆与多细胞底栖生活的真菌具有亲缘关系, 且可能代表古元古代晚期至中元古代早期已存在的双核霉菌 (Dikaryomycotina) 干群生物。对此认识, 当前尚有不同意见。基于分子钟概数估测, 冠群真菌的最初趋异发生在 800—1 050 Ma 前 (Berney and Pawlowski, 2006; Parfrey et al., 2011)。据此, Javaux 等 (2016) 认为 *Tappania* 作为中元古代早期干群真核生物的化石记录, 无需去与现代行渗析营养的异养生物进行对比。确实, *Tappania* 的形态特征与加拿大极地新元古界中部 Wynnatt 组记述的标本 (Butterfield, 2005) 有形态区别, 如后者虽具有不均匀分布的突起, 但末端分叉, 且相互连接呈现网

状; 另外, 后者不具有 *Tappania* 显著的“颈状”延伸凸起。从形态命名分类而言, 加拿大极地新元古界中部 Wynnatt 组的标本不宜归放 *Tappania* (Yin et al., 2005; Javaux and Knoll, 2016)。但耐人寻味的是, 当前从古元古代晚期至新元古代早期已知具刺突有机壁微体化石, 如 *Tappania*, *Trachyhystri-chosphaera* 等, 它们的刺状突起多呈现近等宽的管状, 且在一些地区记述的标本显示管状突起内有“隔膜” (Nagovitsin, 2009; Javaux and Knoll, 2016; Adam et al., 2017) 和分叉 (Javaux and Knoll, 2016; Adam et al., 2017), 加之它们皆是在膜壳表面不均匀分布, 如此刺状突起的形态特征及其分布形式明显区别于显生宙“沟鞭藻状”的疑源类, 乃至新元古代晚期埃迪卡拉纪的“大型复杂疑源类”。最近据分子钟分析, 并结合元古宙、显生宙化石记录的校对, 支持认为叶绿体世系的共同祖先和早期分歧可回溯至 19 亿年前的古元古代晚期 (Sánchez-Baracaldo et al., 2017)。最近, 在南非 Griquatown West 盆地, 24 亿年古老的 Ongeluk 组的绿泥石蚀变的多孔玄武岩样品中发现、报道了真菌状菌丝化石 (Bengtson et al., 2017)。以上表明真核生物的起源和演化较前认识提前了许多。

在古元古代晚期至中元古代早期全球分布的 *Tappania* 提供了形态相对复杂, 已明显具有动态细胞支架和膜系统的干群真核生物化石证据。它与一起出现的复杂形态疑源类化石组合表明该地质时期, 真核生物已有较高类型分异和全球辐射分布 (Yin et al., 2005; Javaux and Knoll, 2016; Agić et al., 2017)。尽管它们并不是中元古代海洋的主要生产者, 但是 *Tappania* 等化石证据表明以摄取有机分子为生的渗析营养型或吞噬营养型的真核生物在古元古代晚期至中元古代早期业已出现 (Javaux and Knoll, 2016)。

## 5 结 论

综上所述, 目前已知在古元古代晚期至中元古代早期几乎全球分布的具刺突复杂疑源类——*Tappania*, 其形态特征有别于其它已知微体生物化石, 且不能在现存原生物中找到相对应形态的物种。但它无疑是具有动态细胞支架和膜系统的干群真核生物化石。*Tappania* 在距今 1 700—1 400 Ma 前地质时期的特定环境沉积地层的保存, 无疑是该地质时期, 在区域、乃至洲际生物地层对比的重要微

体化石证据;同时为探讨该地质时期大气、海洋、生物和岩石圈的演化、演变,及古元古代早期—中元古代早期的古环境,古地理的恢复提供了有重要意义的生物化石依据。

致谢 英国剑桥大学地球科学系 N. Butterfield 博士热情提供相关化石标本图像;庞科博士审稿过程中,给予中肯的意见和建议,学报匿名审稿人也提出有益的修改意见,在此一并致以谢忱。

## 参 考 文 献 (References)

- Abbott S T, Sweet I P, 2000. Tectonic control on third-order sequences in a siliciclastic ramp-style basin: an example from the Roper Superbasin (Mesoproterozoic), northern Australia. *Australian Journal of Earth Sciences*, **47**: 637—657.
- Adam Z R, 2014. Microfossil Paleontology and Biostratigraphy of the Early Mesoproterozoic Belt Supergroup, Montana. Bozeman: Montana State University, ProQuest Dissertations Publishing. 1—192.
- Adam Z R, Skidmore M L, Mogk D W, Butterfield N J, 2017. A Laurentian record of the earliest fossil eukaryotes. *Geology*, **45** (5): 387—390.
- Agić H, Moczyłowska M, Yin Lei-ming, 2015. Affinity, life cycle, and intracellular complexity of organic-walled microfossils from the Mesoproterozoic of Shanxi, China. *Journal of Paleontology*, **89** (1): 28—50.
- Agić H, Moczyłowska M, Yin Lei-ming, 2017. Diversity of organic-walled microfossils from the early Mesoproterozoic Ruyang Group, North China Craton—A window into the early eukaryote evolution. *Precambrian Research*, **297**: 101—130.
- Baludikay B K, Storme J Y, François C, Baudet D, Javaux E J, 2016. A diverse and exquisitely preserved organic-walled microfossil assemblage from the Meso-Neoproterozoic Mbuji-Mayi Supergroup (Democratic Republic of Congo) and implications for Proterozoic biostratigraphy. *Precambrian Research*, **281**: 166—184.
- Bengtson S, Rasmussen B, Ivarsson M, Muhling J, Broman C, Marone F, Stampanoni M, Bekkeret A, 2017. Fungus-like mycelial fossils in 2.4-billion-year-old vesicular basalt. *Nature Ecology & Evolution*, **1**: 141.
- Berney C, Pawłowski J, 2006. A molecular timescale for eukaryote evolution recalibrated with the continuous microfossil record. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273** (1596): 1867—1872.
- Betts P G, Gilles D, 2006. The 1800—1100 Ma tectonic evolution of Australia. *Precambrian Research*, **144** (1-2): 92—125.
- Bogdanova S V, Pisarevsky S A, Li Zheng-xiang, 2009. Assembly and breakup of Rodinia (Some Results of IGCP Project 440). *Stratigraphy and Geological Correlation*, **17** (3): 259—274.
- Butterfield N J, 2005. Probable Proterozoic fungi. *Paleobiology*, **31** (1): 165—182.
- Butterfield N J, 2009. Modes of pre-Ediacaran multicellularity. *Precambrian Research*, **173** (1): 201—211.
- Butterfield N J, 2015. Early evolution of the eukaryota. *Palaeontology*, **58** (1): 5—17.
- Chakrabarti R, Basu A R, Chakrabarti A, 2007. Trace element and Nd-isotopic evidence for sediment sources in the mid-Proterozoic Vindhyan Basin, central India. *Precambrian Research*, **159** (3-4): 260—274.
- de Vries S T, Pryer L L, Fry N, 2008. Evolution of Neoproterozoic and Proterozoic basins of Australia. *Precambrian Research*, **166** (1-4): 39—53.
- Douzery E J P, Snell E A, Baptiste E, Delsuc F, Philippe H, 2004. The timing of eukaryotic evolution: Does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**(43): 15386—15391.
- Evans K V, Aleinikoff J N, Obradovich J D, Fanning C M, 2000. SHRIMP U-Pb geochronology of volcanic rocks, Belt Supergroup, western Montana; Evidence for rapid deposition of sedimentary strata. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **37** (9): 1287—1300.
- Evans K V, Fischer L B, 1986. U-Pb geochronology of two augen gneiss terranes, Idaho—New data and tectonic implications. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **23**(12): 1919—1927.
- Gilleaudeau G J, Kah L C, 2015. Heterogeneous redox conditions and a shallow chemocline in the Mesoproterozoic ocean: Evidence from carbon-sulfur-iron relationships. *Precambrian Research*, **257**: 94—108.
- Guan Bao-de (关保德), Geng Wu-chen (耿午辰), Rong Zhi-quan (戎治权), Du Hui-ying (杜慧英), 1988. The Middle and Upper Proterozoic in the Northern Slope of the Eastern Qinling Ranges, Henan, China. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press. 1—210 (in Chinese with English abstract).
- He Yan-hong, Zhao Guo-chun, Sun Min, Xia Xiao-ping, 2009. SHRIMP and LA-ICP-MS zircon geochronology of the Xiong'er volcanic rocks; Implications for the Paleo-Mesoproterozoic evolution of the southern margin of the North China Craton. *Precambrian Research*, **168**(3-4): 213—222.
- Horodyski R J, 1993. Paleontology of Proterozoic shales and mudstones: Examples from the Belt Supergroup, Chuar Group and Pahump Group, western USA. *Precambrian Research*, **61** (3-4): 241—278.
- Hu Guo-hui, Zhao Tai-ping, Zhou Yan-yan, 2014. Depositional age, provenance and tectonic setting of the Proterozoic Ruyang Group, southern margin of the North China Craton. *Precambrian Research*, **246**: 296—318.
- Hu Yun-xu (胡云绪), Fu Jia-yuan (付嘉媛), 1982. Micropalaeoflora from the Gaoshanhe Formation of late Precambrian of Luonan, Shanxi and its stratigraphic significance. *Bulletin of Xi'an Institute of Geology and Mineral Resources, Chinese Academy*

- of Geological Sciences (中国地质科学院西安地质矿产研究所所刊), **4**:102—113 (in Chinese with English abstract).
- Jackson M J, Sweet I P, Page R W, Bradshaw B E, 1999. The South Nicholson and Roper groups: evidence for the early Mesoproterozoic Roper Superbasin. *In*: Bradshaw B E, Scott D L (eds.), Integrated Basin Analysis of the Isa Superbasin Using Seismic, Well-log, and Geopotential Data: An Evaluation of the Economic Potential of the Northern Lawn Hill Platform. Canberra: Australian Geological Survey Organisation Record [unpaginated].
- Javaux E J, Knoll A H, 2016. Micropaleontology of the lower Mesoproterozoic Roper Group, Australia, and implications for early eukaryotic evolution. *Journal of Paleontology*, **91**(2): 199—229.
- Javaux E J, Knoll A H, Walter M R, 2001. Morphological and ecological complexity in early eukaryotic ecosystems. *Nature*, **412**: 66—69.
- Javaux E J, Knoll A H, Walter M R, 2003. Recognizing and interpreting the fossils of early eukaryotes. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, **33**(1):75—94.
- Javaux E J, Knoll A H, Walter M R, 2004. TEM evidence for eukaryotic diversity in mid-Proterozoic oceans. *Geobiology*, **2**(3):121—132.
- Kendall B, Creaser R A, Gordon G W, Anbar A D, 2009. Re-Os and Mo isotope systematics of black shales from the Middle Proterozoic Velkerri and Wollongorang formations, McArthur Basin, northern Australia. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **73**(9):2534—2558.
- Kendall B, Komiya T, Lyons T W, Bates S M, Gordon G W, Romaniello S J, Jiang Gan-qing, Creaser R A, Xiao Shu-hai, McFadden K, Sawaki Y, Tahata M, Shu De-gan, Han Jian, Li Yong, Chu Xue-lei, Anbar A D, 2015. Uranium and molybdenum isotope evidence for an episode of widespread ocean oxygenation during the late Ediacaran Period. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **156**:173—193.
- Khar B M, Ram J, 1994. Evolution of the northern margin of the Indian plate—Implication for hydrocarbon explorations. *In*: Biswas S K, Dave A, Garg P *et al.* (eds.), Proceedings 2nd Seminar on Petroliferous Basins of India. Dehradun: Indian Petroleum Publishers. 1—24.
- Knoll A H, 2014. Paleobiological perspective on early eukaryotic evolution. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, doi: 10.1101/cshperspect.a016121.
- Knoll A H, Javaux E J, Hewitt D, Cohen P, 2006. Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **361**(1470): 1023—1038.
- Kump L R, Junium C, Arthur M A, Brasier A, Fallick A, Melezhik V, Lepland A, Crne A E, Luo Gen-ming, 2011. Isotopic evidence for massive oxidation of organic matter following the Great Oxidation Event. *Science*, **334**(6063):1694—1696.
- Lan Zhong-wu, Li Xian-hua, Chen Zhong-qiang, Li Qiu-li, Hofmann A, Zhang Yan-bin, Yan Zhong, Yu Liu, Tang Guo-qiang, Ling Xiao-xiao, Li Jiao, 2014. Diagenetic xenotime age constraints on the Sanjiaotang Formation, Luoyu Group, southern margin of the North China Craton: Implications for regional stratigraphic correlation and early evolution of eukaryotes. *Precambrian Research*, **251**:21—32.
- Li Cheng-dong (李承东), Zhao Li-gang (赵利刚), Chang Qing-song (常青松), Xu Ya-wen (许雅雯), Wang Shi-yan (王世炎), Xu Teng (许腾), 2017. Zircon U-Pb dating of tuff bed from Luoyukou Formation in western Henan Province on the southern margin of the North China Craton and its stratigraphic attribution discussion. *Geology in China (中国地质)*, **44**(3): 511—525 (in Chinese with English abstract).
- Lyons T W, Luepke J J, Schreiber M E, Zieg G A, 2000. Sulfur geochemical constraints on Mesoproterozoic restricted marine deposition: Lower Belt Supergroup, northwestern United States. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **64**(3):427—437.
- Martin F, 1993. Acritarchs: a review. *Biological Reviews*, **68**(4): 475—537.
- Merdith A S, Collins A S, Williams S E, Pisarevsky S, Foden J D, Archibald D B, Blades M L, Alessio B L, Armistead S, Plavsa D, Clark C, Müller R D, 2017. A full-plate global reconstruction of the Neoproterozoic. *Gondwana Research*, **50**:84—134.
- Mueller P, Mogk D, Wooden J, Spake D, 2016. U-Pb ages of zircons from the Lower Belt Supergroup and proximal crystalline basement: Implications for the early evolution of the Belt Basin. *In*: MacLean J S, Sears J W (eds.), Belt Basin: Window to Mesoproterozoic Earth. Geological Society of America Special Paper, **522**:283—303.
- Nagovitsin K E, 2009. *Tappania*-bearing association of the Siberian platform: Biodiversity, stratigraphic position and geochronological constraints. *Precambrian Research*, **173**(1-4):137—145.
- Nagovitsin K E, Stanevich A M, Kornilova T A, 2010. Stratigraphic setting and age of the complex *Tappania*-bearing Proterozoic fossil biota of Siberia. *Russian Geology and Geophysics*, **51**(11):1192—1198.
- Pang Ke, Tang Qing, Schiffbauer J D, Yao Jin-xian, Yuan Xun-lai, Wan Bin, Chen Lei, Ou Zhi-ji, Xiao Shu-hai, 2013. The nature and origin of nucleus-like intracellular inclusions in Paleoproterozoic eukaryote microfossils. *Geobiology*, **11**(6):499—510.
- Parfrey L W, Lahr D J G, Knoll A H, Katz L A, 2011. Estimating the timing of early eukaryotic diversification with multigene molecular clocks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**(33):13624—13629.
- Planavsky N J, Reinhard C T, Wang Xiang-li, Thomson D, McGoldrick P, Rainbird R H, Johnson T, Fischer W W, Lyons T W, 2014. Low Mid-Proterozoic atmospheric oxygen levels and the delayed rise of animals. *Science*, **346**(6209):635—638.
- Prasad B, Asher R, 2001. Acritarch biostratigraphy and lithostratigraphic classification of Proterozoic and Lower Paleozoic sediments (Preunconformity sequence) of Ganga Basin, India; *Paleontographica Indica* Number-5. Geoscience Research Group,

- Keshava Deva Malaviya Institute of Petroleum Exploration, Oil and Natural Gas Corporation. 1—151.
- Prasad B, Unlyal S N, Asher R, 2005. Organic-walled microfossils from the Proterozoic Vindhyan Supergroup of Son Valley, Madhya Pradesh, India. *Palaeobotanist*, **54**:13—60.
- Rasmussen B, Bose P K, Sarkar S, Banerjee S, Fletcher I R, McNaughton N J, 2002. 1.6 Ga U-Pb zircon age for the Chorhat Sandstone, lower Vindhyan, India: Possible implications for early evolution of animals. *Geology*, **30**(2):103—106.
- Rasmussen B, Fletcher I R, Brocks J J, Kilburn M R, 2008. Reassessing the first appearance of eukaryotes and cyanobacteria. *Nature*, **455**:1101—1104.
- Ray J S, Martin M W, Veizer J, Bowring S A, 2002. U-Pb zircon dating and Sr isotope systematics of the Vindhyan Supergroup, India. *Geology*, **30**(2):131—134.
- Schopf J W, Klein C, 1992. *The Proterozoic Biosphere: A Multidisciplinary Study*. Cambridge: Cambridge University Press. 1—1348.
- Schulz H N, Schulz H D, 2005. Large sulfur bacteria and the formation of phosphorite. *Science*, **307**(5708):416—418.
- Sperling E A, Rooney A D, Hays L, Sergeev V N, Vorob'eva N G, Sergeeva N D, Selby D, Johnston D T, Knoll A H, 2014. Redox heterogeneity of subsurface waters in the Mesoproterozoic ocean. *Geobiology*, **12**(5):373—386.
- Strother P K, Al-Hajri S, Traverse A, 1996. New evidence for land plants from the lower Middle Ordovician of Saudi Arabia. *Geology*, **24**(1):55—58.
- Su Wen-bo (苏文博), Li Huai-kun (李怀坤), Xu Li (徐莉), Jia Song-hai (贾松海), Geng Jian-zhen (耿建珍), Zhou Hong-ying (周红英), Wang Zhi-hong (王志宏), Pu Han-yong (蒲含勇), 2012. Luoyu and Ruyang groups at the south margin of the North China Craton (NCC) should belong in the Mesoproterozoic Changchengian System: direct constraints from the LAMC-ICPMS U-Pb age of the tuffite in the Luoyukou Formation, Ruzhou, Henan, China. *Geological Survey and Research (地质调查与研究)*, **35**:96—108 (in Chinese with English abstract).
- Tappan H, 1980. *The Paleobiology of Plant Protists*. San Francisco: Freeman and Company, WH. 1—1028.
- Xiao Shu-hai, Knoll A H, Kaufman A J, Yin Lei-ming, Zhang Yun, 1997. Neoproterozoic fossils in Mesoproterozoic rocks? Chemostratigraphic resolution of a biostratigraphic conundrum from the North China Platform. *Precambrian Research*, **84**(3-4):197—220.
- Yin Lei-ming, 1997. Acanthomorphic acritarchs from Meso-Neoproterozoic shales of the Ruyang Group, Shanxi, China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **98**(1-2):15—25.
- Yin Lei-ming, Yuan Xun-lai, 2007. Radiation of Meso-Neoproterozoic and Early Cambrian protists inferred from the microfossil record of China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **254**(1-2):350—361.
- Yin Lei-ming, Yuan Xun-lai, Meng Fan-wei, Hu Jie, 2005. Protists of the Upper Mesoproterozoic Ruyang Group in Shanxi Province, China. *Precambrian Research*, **141**(1-2):49—66.
- Zhao Guo-chun, Sun Min, Wilde S A, Li San-zhong, 2004. A Paleo-Mesoproterozoic supercontinent: assembly, growth and breakup. *Earth-Science Reviews*, **67**(1-2):91—123.

## A REVIEW OF PROTEROZOIC ORGANIC-WALLED MICROFOSSILS- *TAPPANIA* AND ITS BIOLOGIC AND GEOLOGIC IMPLICATIONS

YIN Lei-ming<sup>1, 2)</sup>, NIU Chang-tai<sup>1, 4)</sup> and KONG Fan-fan<sup>2, 3)</sup>

1) *Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China, lmyin@nigpas.ac.cn;*

2) *Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Key Laboratory of Economic Stratigraphic and Palaeogeography, Nanjing 210008, China;*

3) *China University of Mining and Technology, Xuzhou 221116, China;*

4) *University of Science and Technology of China, Hefei 230026, China*

**Key words** *Tappania*, eukaryotic organisms, geologic implication, Mesoproterozoic

### Abstract

Organic-walled microfossil-*Tappania* was firstly described and reported from the Beidajian Formation of the Ruyang Group in the Yongji area, Shanxi Province, North China, which was

deposited during the period of late Paleoproterozoic-early Mesoproterozoic in the period from about 1 700—1 400 Ma. So far, *Tappania* has been widely found in roughly coeval sediments distributed in India, Australia, Siberia, America, etc. Certainly, it becomes significant microfossil evidence of stratigraphic correlation in

the geological time. Furthermore, it is recognized as a complex eukaryotic microfossil by possessing features like dynamic cytoskeleton and membrane system, and forms the evidence of indicating the divergence of stem group eukaryotes during the geological period. The paper is aimed to understand morphological features and biological affinity of *Tappania* and to discuss its ecological environment and relative geological background. In combination with paleogeographic and geochemical

research data, it could be suggested that the appearance of *Tappania* was relevant with important geological events that happened in the geological interval. Though cyanobacteria and unicellular algae dominated in late Paleoproterozoic-early Neoproterozoic marine basins, some multicellular organisms with function of osmotrophy were already actively reproductive in the suitable ecological niche.