

# 湖北三峡地区埃迪卡拉系灯影组“蝌蚪状”遗迹化石\*

陈翔<sup>1,2)</sup> 袁训来<sup>1,2,3)</sup> 周传明<sup>3,4)</sup> 陈哲<sup>1,3)</sup>\*\*

1)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, zhechen@nigpas.ac.cn;

2)中国科学院大学,北京 100049;

3)中国科学院生物演化与环境卓越创新中心,南京 210008;

4)中国科学院资源地层学与古地理学重点实验室,中国科学院南京地质古生物研究所,南京 210008

**提要** 遗迹化石是埃迪卡拉纪存在两侧对称动物最有力的证据。但多数埃迪卡拉纪遗迹化石为简单、水平的表面爬迹或潜穴。在湖北三峡地区灯影组石板滩段含典型埃迪卡拉软躯体化石的地层中新发现一类形态特别的化石,呈蝌蚪状,一端膨大,一端细管状。通过对化石形态、同位素分析以及沉积学特征的研究,说明该化石为遗迹化石,而不是实体化石。蝌蚪状化石为一种复合迹,垂向活动形成球状的膨大端,平行藻席层活动形成近于水平的潜穴,反映了造迹生物垂向切穿藻席层并沿藻席层进行觅食的行为。该发现说明了在埃迪卡拉纪晚期已有两侧对称动物开始形成较为复杂的潜穴。

**关键词** 蝌蚪状化石 复合迹 觅食迹 灯影组 湖北

## 1 前言

遗迹化石是生物活动留下的痕迹,与实体化石不同,它更多的反映了生物的行为学特征(Ekdale *et al.*, 1984; Bromley, 1996)。在埃迪卡拉纪-寒武纪过渡时期,生物在个体大小、属种分异度和形态复杂性方面有了显著的增加,遗迹化石也显示了生物在沉积物中更深和更强烈的扰动(如 Carbone and Narbonne, 2014; Mángano and Buatois, 2014; Erwin, 2015)。在埃迪卡拉纪,很早就报道了大量的遗迹化石与埃迪卡拉实体化石共生(Crimes, 1987),如:白海地区(Fedonkin, 1977),纳米比亚(Germis, 1972)和南澳大利亚(Glaessner, 1969)。近年来,埃迪卡拉纪遗迹化石得到了广泛的关注和研究。这些遗迹化石成为两侧对称后生动物在埃迪卡拉纪存在的最可信的证据(Valentine *et al.*, 1999; Jensen *et al.*, 2005; Seilacher *et al.*, 2005; Erwin *et al.*, 2011; Budd and Jensen, 2017),也为某些埃迪卡拉生物群化石[如 *Kimberella* (Gehling *et al.*, 2014;

Ivantsov, 2009; Seilacher and Hagadorn, 2010)和 *Dickinsonia* (Sperling and Vinther, 2010)]的生物学归属提供了佐证。

中国埃迪卡拉纪的遗迹化石主要报道于鄂西三峡地区和陕南宁强地区的灯影组中(赵自强等, 1988; 丁莲芳等, 1992; Weber *et al.*, 2007)。遗迹化石主要为次蠕形迹 *Helminthoidichnites*、托洛万迹 *Torrowangea*、古藻迹 *Palaeophycus* 和漫游迹 *Planolites* 等简单的遗迹化石。近年来在三峡地区与埃迪卡拉生物群共生的地层中也发现了行为方式较为复杂的遗迹化石,三峡多山迹 *Lamonte trevallis* (Chen *et al.*, 2013; Meyer *et al.*, 2014),由分别反映藻席层之下觅食、沉积物表面移动及临时性停息的三种不同类型:水平潜穴、表面爬行迹和垂直潜穴组成。

虽然在埃迪卡拉纪也有较为复杂的遗迹化石出现(Jensen and Runnegar, 2005; Chen *et al.*, 2013),但总体而言,埃迪卡拉纪的遗迹个体较小,形态简单,以水平、亚水平的二维空间的爬行迹、觅食迹和停息迹为主。直到寒武纪初,动物才开始三维空间

收稿日期: 2017-11-22

\* 国家自然科学基金(41372009)、中国科学院前沿项目(QYZDJ-SSW-DQC009)和中国科学院战略先导科技专项(XDPB05, XDB18000000)联合资助。

\*\* 通讯作者:陈哲,研究员,主要从事埃迪卡拉纪古生物学与地层学研究。

活动,较为复杂的表面遗迹或潜穴系统才开始大量出现。

本文报道的遗迹化石产出于湖北省宜昌三斗坪镇雾河村埃迪卡拉系灯影组石板滩段灰岩中,它是一种新的遗迹化石类型,形态为“蝌蚪状”,反映了遗迹生物较为复杂的行为,也说明在埃迪卡拉纪晚期,生物已经开始尝试在沉积物中进行三维空间活动。

## 2 地质背景

湖北峡东地区埃迪卡拉纪地层出露广泛,层序清楚,一直都是我国埃迪卡拉系的代表地区。埃迪卡拉系自下而上可以分为陡山沱组和灯影组。陡山沱组主要为微晶白云岩和泥质页岩,含燧石结核或条带。灯影组主要为白云岩和白云质灰岩。在整个峡东地区,灯影组是一套以碳酸盐岩沉积为主的地层,分段性明显,自下而上可分为蛤蟆井段、石板滩段和白马沱段。蛤蟆井段为浅灰色中厚层状白云岩,下部夹少量燧石结核或条带,与上覆石板滩段整合接触;石板滩段为灰黑色中、薄层状白云质灰岩,敲击有沥青臭味,夹燧石结核与厚薄不定的燧石条带,岩石水平层理发育,与上覆白马沱段整合接触;白马沱段为乳白色至灰白色块状白云岩,偶含燧石结核或条带。该组地层因其颜色特征被简称为“两

白一黑”(上、下段色白,中段色黑)。白马沱段之上是岩家河组,岩性为薄层状泥质白云岩,上部夹燧石层,为早寒武世梅树村期的沉积。

根据 Condon 等(2005)的研究,灯影组底界和陡山沱组底界的年龄可分别定为 551 Ma 和 635 Ma,而埃迪卡拉纪与寒武纪界线的年龄约为 541 Ma,因此,灯影组的年龄可以限定为 551—541 Ma。同时灯影组石板滩段产出极为丰富的藻类、遗迹化石(Chen *et al.*, 2013; Meyer *et al.*, 2014)、埃迪卡拉型化石(丁启秀、陈亿元, 1981; Sun, 1986; Xiao *et al.*, 2005; Chen *et al.*, 2014)以及石板滩段与白马沱段过渡层位出现最早的骨骼化石 *Cloudina* 和 *Sinotubulites*(陈孟莪、王义昭, 1977; 陈哲、孙卫国, 2001; Chen *et al.*, 2008)。这些化石组合也反映了灯影组为晚埃迪卡拉纪沉积,时代与埃迪卡拉生物群纳玛组合和澳大利亚组合时代大致相当。

灯影组代表了浅水碳酸盐岩台地沉积(Zhou and Xiao, 2007)。其中石板滩段水体相对较深些,石板滩段灰岩中广泛发育藻席层,可见到丘状交错层理、透镜状层理、叠层状构造和风暴角砾等,表明沉积环境处于正常浪基面和风暴浪基面之间(Duda *et al.*, 2014; Meyer *et al.*, 2014)。

本文研究剖面位于扬子地台黄陵背斜南缘的雾河村附近(插图 1-A),所描述的遗迹化石(插图 1-B)

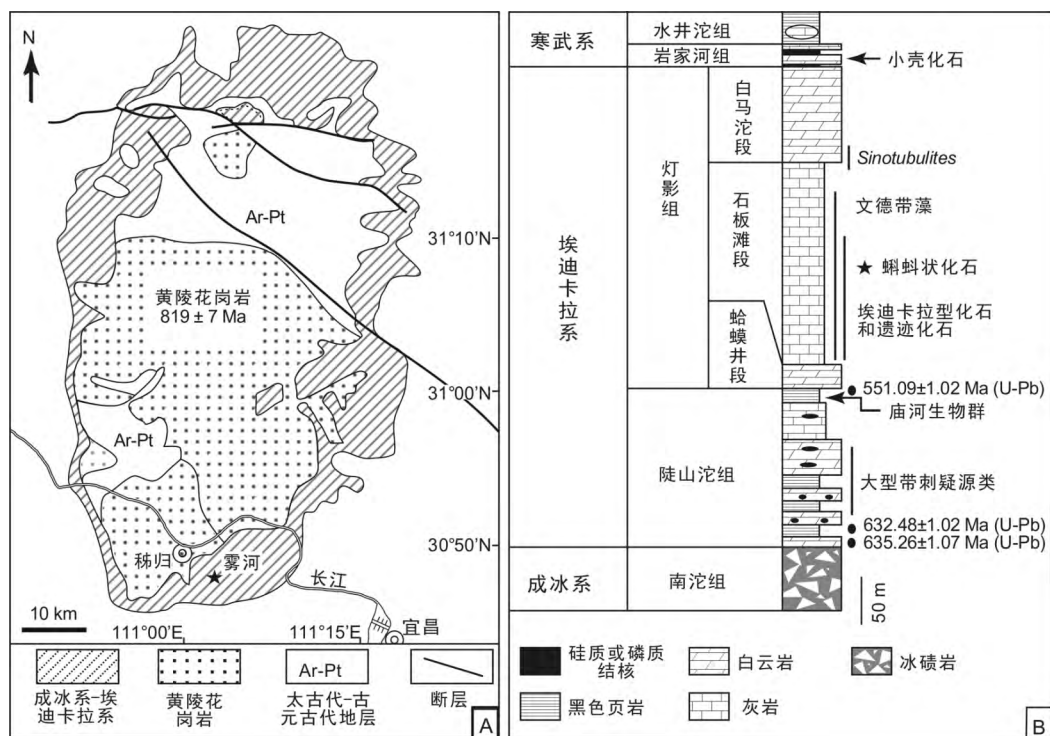


插图 1 三峡地区区域地质简图(A)和雾河剖面埃迪卡拉系综合柱状图(B)

Generalized geologic map of the Yangtze Gorges area (A) and stratigraphic column of the Ediacaran at Wuhe (B).

产自灯影组石板滩段中部的黑色薄层灰岩中,与遗迹化石共同产出的还有丰富的文德带藻和埃迪卡拉生物群化石 *Rangea*, *Pteridinium*, *Hiemalora* 和 *Aspidella* (Chen *et al.*, 2014)。

### 3 材料和方法

标本采自于雾河村附近灯影组石板滩中段,距石板滩段/蛤蟆井段界线约 70 m 处,野外共采集标本 4 块,其中最大的标本长约 1.2 m,宽约 0.8 m,室内制作薄片 30 片,碳氧同位素样分析样品 24 件。本研究运用显微镜观察、岩石薄片和碳氧同位素分析等手段对化石进行综合分析,并结合野外沉积特征,获取化石生态学及埋藏学信息。同位素分析时,使用牙钻分别对标本板面上的化石和围岩进行取样,采集的样品进行碳酸盐稳定碳、氧同位素分析。以上分析过程均在中国科学院南京地质古生物研究所进行,使用的仪器为 Thermo-Flash MAT 253 同位素质谱分析仪。分析精度如下: $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$  (VPDB) 偏差小于  $\pm 0.03\%$ ,  $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$  (VPDB) 偏差小于  $\pm 0.2\%$ ,  $\delta^{18}\text{O}$  (VPDB) 偏差小于  $\pm 0.08\%$ 。

### 4 化石形态特征

所描述化石(见插图 2-B—F, H)一端膨大,一端细长,形态整体呈蝌蚪状。可分为两个部分:球状膨大端和细长的管状体。膨大端近于圆球形,直径约为 5—12 mm;管状体与球状膨大端紧密相连,管状体向末端逐渐缩小,管状体最大直径约为 3—7 mm;管状体部分较直或弯曲,部分化石的管状体保存不完整,只残留下管体的印痕,管体最大的保存长度约为 26 mm。化石表面较为光滑,未见纹饰。

化石为全浮雕(full relief),绝大多数在灰岩岩层的底面保存为正凸起,相应的在岩层顶面保存为凹痕。化石散布于岩层表面,未见明显定向,很少叠覆和交切。在同一层面也产出 *Helminthoidichnites*-type 遗迹化石(Jensen *et al.*, 2006),直径与蝌蚪状化石管状体直径相近,现有材料未发现两者直接连接。

化石薄片显示,化石及围岩主要成分均为团粒灰岩,其中化石部分相对围岩部分较为明亮,亮晶胶结物较多。化石位于藻席层之间,主体平行于藻席层。化石体与围岩及藻席层分界不明显,未见衬里结构,未见生物主动充填构造,如新月构造等。在膨

大端可见化石截断原始藻席层(插图 2-G),且化石膨大端部分的藻席层明显薄于其他位置。

## 5 讨论

### 5.1 遗迹化石还是实体化石?

在前寒武纪地层中出现的一些形态较为简单的化石,由于缺乏足够的判断特征,是遗迹化石或是实体化石很难区分。关于遗迹化石或是实体化石的区别,许多学者都进行过详细的论述(Ekdale *et al.*, 1984; Droser *et al.*, 2005; Jensen *et al.*, 2005; Mángano and Buatois, 2016)。本文描述的化石呈蝌蚪状,一端膨大,一端缩小,而简单的遗迹化石,如表面爬迹(trail)和潜穴(burrow),一般具有相对固定的宽度。这似乎说明这些蝌蚪状化石是实体化石,膨大端可能是头部,而窄缩端可能代表尾部;也可能类似于埃迪卡拉生物群中只保存了固着器和茎部的叶状体化石,如 *Aspidella* 或 *Charniodiscus* (Burzynski and Narbonne, 2015; Tarhan *et al.*, 2015)。但是,实体化石具有规律、严格的体型和比例,如体长和体宽、身体不同部位的比例,而蝌蚪状化石,通过对膨大端直径、管状体直径及管状体长度进行统计,它们并不具有明显的相关性(插图 3-A—C)。其中化石球状膨大端部分的宽度(H)范围为 5.04—11.72 mm,管状体的最大宽度(h)范围为 2.90—7.12 mm,管状体的长度(L)范围为 4.27—25.97 mm。将三组数据中两两进行相关分析,得出 H-h, H-L, h-L 之间相关系数分别为 0.76, 0.20, 0.17。从已测数据上可知,其中膨大端直径(H)与管状体直径(h)两者之间有着较好的相关性,而管体的长度(L)与前面两者之间没有相关性。另外,蝌蚪状化石个体间形态差异也非常大,这也更类似于遗迹化石。

从化石与藻席层的关系来看,在实体化石的保存过程中,当生物死亡后,实体是覆压在沉积物表面。在埋藏压实过程中,只会导致下伏的藻席层沿生物体变形,对于下伏藻席层,一般为向下弯曲;而对于上覆的藻席层,后期沉积物覆盖于化石之上,一般向上弯曲,很少会出现化石截切藻席层的现象。如果是具有固着器的生物,由于固着器在生物生活时可以位于沉积物中,因此可以出现茎部伸出沉积物,形成切断藻席层的现象。但是值得注意的是,茎部在倒伏埋藏过程中,是位于切断的藻席层之上,而非像蝌蚪状化石那样,管状体和膨大端都位于切穿

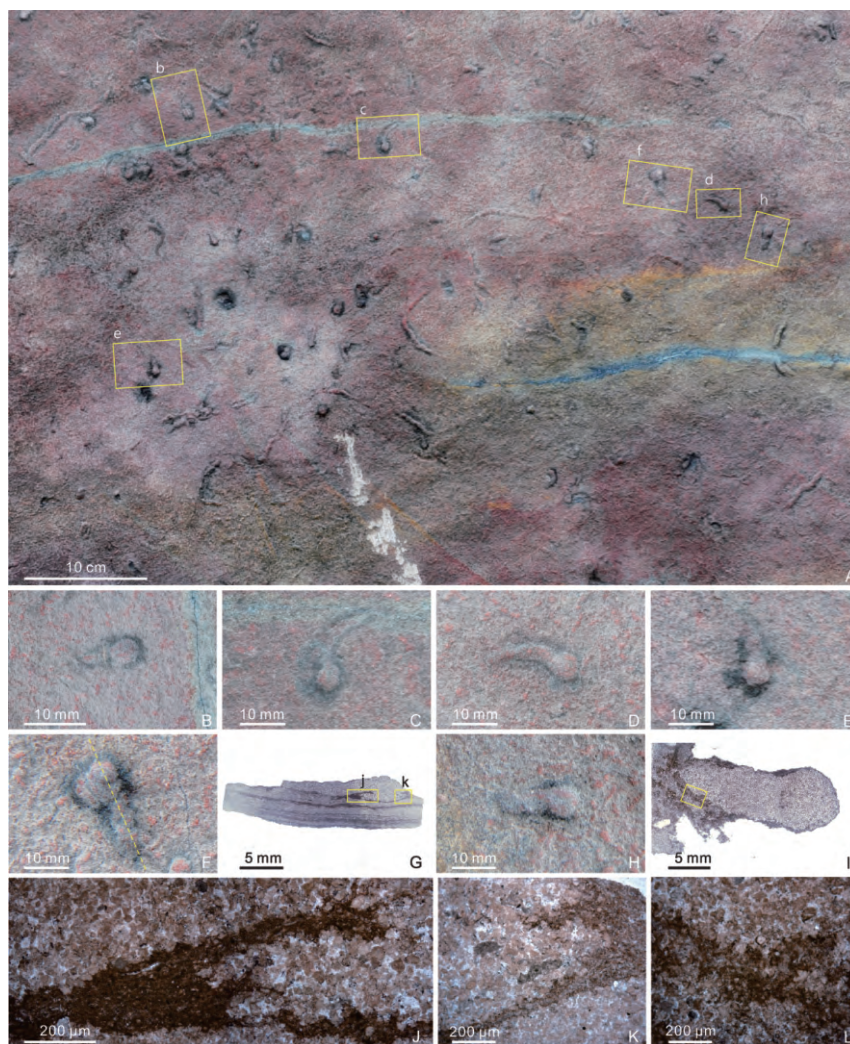


插图 2 蝌蚪状化石及切片

Tadpole-like trace fossils.

A. 化石总体面貌。B—F, H. 分别为 A 图中矩形 b—f, h 放大图, 显示化石一端膨大, 一端细长, 呈蝌蚪状。G. 为 F 图中化石沿黄线垂直层面切面, 显示藻席层被化石切穿。J, K. 分别为 G 图中矩形 j, k 放大。L. 为 H 图中化石平行层面切片。L. 为 I 图中矩形部分放大。

A. General view of tadpole-like fossils distributed on the bed surface. B—F, H. Enlargement of rectangles labelled b—f, h in A respectively. G. Longitude section perpendicular to the bed surface along the yellow line in F, showing the tadpole-like fossils cross cut the microbial mat. J, K. Enlargement of rectangles j and k in G. I. Section of tadpole-like fossil parallel to the bed surface. L. Enlargement of rectangle in I.

的藻席层之下。因此, 由于蝌蚪状化石切穿了藻席层, 这种现象在遗迹化石中非常普遍, 所以也说明了蝌蚪状化石更可能是遗迹化石, 而不是实体化石。

实体化石与遗迹化石另一个重要区别是, 遗迹化石在埋藏过程中, 一般为原地埋藏, 极少会出现被搬运的现象, 也很少出现单一的方向分布, 除了一些特殊的遗迹化石, 如粪化石等 (Ekdale *et al.*, 1984; Bromley, 1996; Mángano and Buatois, 2016)。而实体化石在生物死亡后, 在水流的作用下, 往往形成与水流方向一致定向排列。通过对位于同一层面上的蝌蚪状化石的延伸方向进行统计, 可以看出, 蝌蚪状化石在层面上没有单一的定向 (插图 3-D), 而在相

邻的地层中出现的埃迪卡拉生物群实体化石 *Wutubus* 则明显沿单一的方向分布 (Chen *et al.*, 2014)。实体化石和遗迹化石定向性上的差异 (Tacker *et al.*, 2010; Sappenfield *et al.*, 2011), 也可以说明蝌蚪状化石更可能是遗迹化石。

对同一层面的蝌蚪状化石、*Helminthoidichnites* 和围岩进行碳、氧同位素分析 (插图 4) 的结果表明: 蝌蚪状化石与围岩的  $\delta^{13}\text{C}$  值以及  $\delta^{18}\text{O}$  值并没有显著区别, 而同样与该化石共生的遗迹化石 *Helminthoidichnites* 与其围岩的  $\delta^{13}\text{C}$  值以及  $\delta^{18}\text{O}$  值也没有显著区别。遗迹化石一般形成于开放的沉积环境, 在沉积成岩时与围岩间没有隔离, 因而遗迹



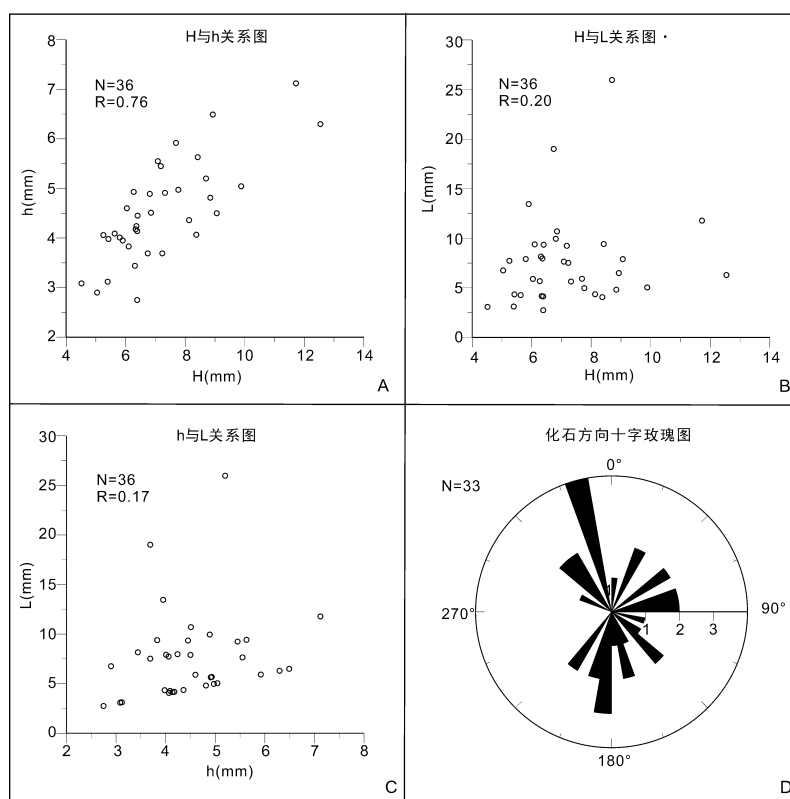


插图 3 化石分析数据图

Diagram of fossil data analysis.

A. 化石球状膨大端部分的宽度(H)与管状体的最大宽度(h)关系图; B. 化石球状膨大端部分的宽度(H)与管状体的长度(L)关系图; C. 管状体的最大宽度(h)与管状体的长度(L)关系图; D. 化石方向玫瑰图。

A. Correlation diagram between the width of expanding spherical part (H) and the maximum width of tubular part (h); B. Correlation diagram between the width of expanding spherical part (H) and the length of tubular part (L); C. Correlation diagram between the maximum width (h) and the length of tubular part (L); D. Rose diagram of the direction of fossils.

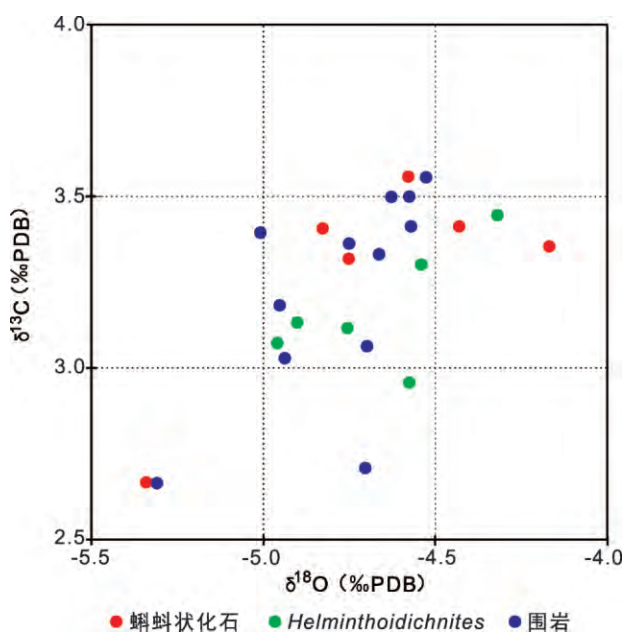


插图 4 蝌蚪状化石、*Helminthoidichnites* 和围岩的碳、氧同位素  
 $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  of the tadpole-like fossil, *Helminthoidichnites*  
 and their surrounding rocks.

化石和围岩间没有显著的成分差异,相应地二者在碳、氧同位素方面也不会有明显的差别。而实体化石往往形成于比较封闭的环境,与围岩会有一定的成分差异,如果是后期再充填化石实体部分,则差异会更大。另外,实体化石一般与围岩有明显的界线,且有清晰的轮廓,而从研究切片中可以看出,蝌蚪状化石与围岩没有明显的界线,我们只能通过相邻的藻席层才能确定化石的轮廓。

综上所述,现有证据表明蝌蚪状化石更可能是遗迹化石,而不是实体化石。化石一端膨大一端窄缩的现象,可能反映了生物的不同活动方式。

## 5.2 遗迹化石对比

蝌蚪状化石形态特别,很难归入已知的遗迹属种,有一些遗迹化石与蝌蚪状化石有些类似或部分显示相似的形态,如 *Arthraria*, *Bifungites* 和 *Monofungites*,这些遗迹产于岩层表面,两端膨大,中部由柱状体相连,类似于“哑铃”(Buatois *et*

al., 2017)。 *Arthraria* 和 *Bifungites* 膨大端形态多样,有球形、箭头形、心形及骨节形等,它们很可能与 U 型管或  $\pi$  型管有关,造迹生物很可能是蠕虫类生物 (Fillion and Pickerili, 1984)。 *Arthraria* 和 *Bifungites* 时间和空间分布较广,而 *Monofungites* 的分布很局限。蝌蚪状化石只是在一端膨大,明显与上述三种遗迹不同。

蝌蚪状化石由两部分组成,类似于复合迹 (compound traces),是由于同一生物的不同行为方式形成相连的多种形态的遗迹组合。蝌蚪状化石管状部分类似于 *Planolites*,柱形或亚柱形无衬里的潜穴,水平或近于水平分布在层面。膨大端部分为半球状突起于岩层底面,表壁光滑,类似于一些垂直潜穴或停栖迹 *Bergauria*, *lockeia* 等。 *Planolites* 可以与多种其它遗迹形成复合迹 (Pickerill and Narbonne, 1995), *Lockeia* 也与表面爬迹 *Protovirgularia* 形成复合迹 (Fernández et al., 2010)。这些复合迹与蝌蚪状化石有类似的结构,在遗迹的方向、形态、纹饰和宽度上发生变化。这让我们很容易联想到在灯影组中发现的较为复杂的遗迹 *Lamonte*, 具有垂直潜穴与水平潜穴或表面爬迹相连 (Chen et al., 2013; Meyer et al., 2014), 垂直潜穴直径略大于水平潜穴。 *Lamonte* 的构造与蝌蚪状化石相似,不同的是 *Lamonte* 的水平潜穴具有明显的两分性,而蝌蚪状化石为圆柱状。可以推测,这两类遗迹可能是由不同的造迹生物形成,但这两种生物可能拥有类似的造迹方式。

### 5.3 遗迹解释

综上分析,蝌蚪状遗迹具有明显的两部分,近球形的膨大端和水平的管状体,可能反映了造迹生物不同活动方式,同时也伴随有运动方向的改变。

生物的造迹过程可以分为两个阶段 (插图 5-A—F),生物先向下钻入沉积物 (插图 5-B, C),然后在藻席层间水平前进 (插图 5-D—F)。位于海洋底部沉积物表面的造迹生物向下掘开藻席层,并向下挖掘,当到达藻席层间,转而沿着藻席层水平行进。在潜穴挖掘的过程中,不断将沉积物搬运出洞口,并在洞口形成环形的堆积,这种方式与现代很多无脊椎动物的钻洞技巧相似 (Patel and Desai, 2009),最后钻出藻席层,重新回到沉积物表面。这种开放的潜穴很容易快速的被海底的沉积物充填,并被新生长的藻席层覆盖 (插图 5-G, H)。由于蝌蚪状遗迹表面光滑,也未见明显的内部构造,缺少可以判定造

迹生物的特殊结构,因此,确定造迹生物的种类还需要进一步的研究。造迹生物钻入藻席层,在沉积物中行进的距离较短,并使藻席层减薄,就钻出藻席层,反映了这种行为可能是为了觅食,而不是在藻席间行进。因此,蝌蚪状遗迹为觅食迹。

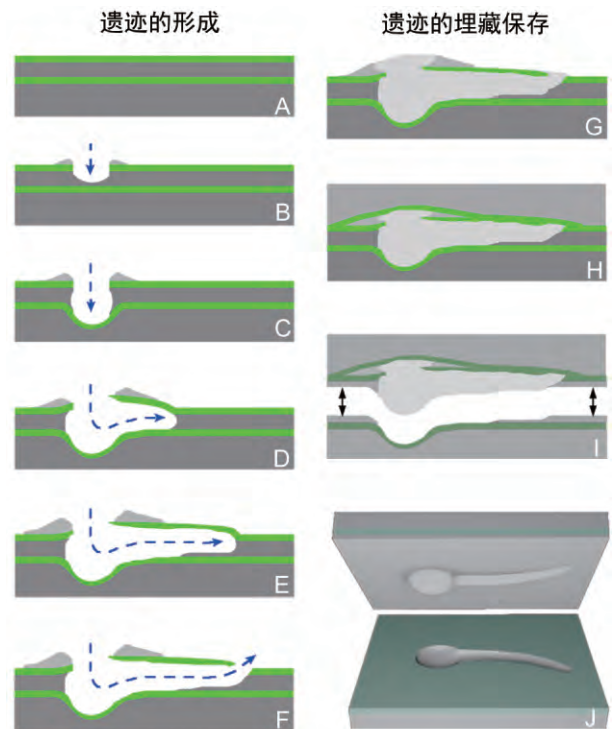


插图 5 遗迹化石的形成 (A—F) 及埋藏 (G—J) 示意图

Illustration of formation (A—F) and taphonomy (G—J) of the trace fossils.

### 5.4 遗迹与藻席层

造迹生物的生活与遗迹化石的保存都与灯影组广泛发育的藻席层有密切的联系。微生物藻席作为初级生产者,在前寒武纪末期—寒武纪早期,为底栖生物群落的生态环境起到至关重要的作用 (Buatois and Mángano, 2003)。藻席不仅为造迹生物提供食物来源,也为造迹生物提供其新陈代谢所需的氧气 (Seilacher, 1999; Gingras et al., 2011)。造迹生物钻入藻席层之下几毫米,可能因为这些造迹生物更偏爱于食用位于沉积物表层之下更易消化的腐烂或半腐烂的藻席,而不是沉积物表面新鲜的藻席。由于埃迪卡拉纪水体中的氧含量还较低 (Xiao, 2014; Sperling et al., 2015),藻席层下的遗迹距离很短,说明造迹生物可能只是在觅食过程中才钻入沉积物中,藻席层为造迹生物提供的更主要的是食物,而不是氧气,同时也说明了造迹生物对贫氧环境具有较高耐受力。

广泛发育的藻席层也利于遗迹化石的保存。遗

迹化石的保存需要充填和覆盖的介质与形成遗迹的原介质有所不同;或者如果是相同的介质,但必须有其它的薄膜将两者隔开,否则,充填或覆盖的介质与原介质将混为一体,遗迹化石就无法揭露。灯影组石板滩段均为灰岩沉积,多数情况下,藻席层就充当了分离遗迹与灰岩间的薄膜。在灯影组,也常有一些风暴事件,风暴过程可带来泥沙,形成极薄的粉砂层,也可以作为分隔的薄膜。在灰岩中,藻席层形成薄弱面,灰岩易于沿着藻席层劈开。蝌蚪状遗迹位于藻席层间,灰岩沿藻席层分开,从而使遗迹得以显现(插图 5-I,J)。

## 6 结 论

寒武纪大量三维展布的潜穴或潜穴系统的出现反映了后生动物的大型化和多样化,也说明了生态系统趋于复杂化(Mángano and Buatois, 2014; Erwin, 2015)。越来越多的证据表明,在前寒武纪也并非只有简单的二维分布的遗迹,实际上,埃迪卡拉纪晚期,已经开始出现具有较为复杂行为的后生动物。

蝌蚪状遗迹反映了埃迪卡拉纪造迹生物的觅食行为。造迹生物可以进行垂向和横向活动,并形成潜穴,这也是两侧对称动物的特性(Budd and Jensen, 2017)。造迹生物主动切穿藻席层,在藻席内取食。这种行为反映了生物已经具有了一定的运动和感觉能力(Erwin, 2015)。虽然本文所描述的蝌蚪状遗迹化石表现出只是较为简单的垂向运动能力,钻入沉积物的深度也只有区区几毫米,但它们已经开始了向三维空间活动的尝试。

致谢 中国科学院南京地质古生物研究所庞科博士、弗吉尼亚理工大学唐卿博士参与文章的讨论,欧阳晴博士对文章提供帮助,三位评审专家对本文提出诸多宝贵意见和建议,在此一并致谢。

## 参 考 文 献 (References)

- Bromley R G, 1996. Trace Fossils: Biology, Taphonomy and Applications. London: Chapman and Hall. 1—359.
- Buatois L A, Mángano M G, 2003. Early colonization of the deep sea: Ichnologic evidence of deep-marine benthic ecology from the Early Cambrian of Northwest Argentina. *Palaaios*, **18**: 572—581.
- Buatois L A, Wisshak M, Wilson M A, Mángano M G, 2017. Categories of architectural designs in trace fossils: A measure of ichnodisparity. *Earth-Science Reviews*, **164**: 102—181.
- Budd G E, Jensen S, 2017. The origin of the animals and a ‘Savannah’ hypothesis for early bilaterian evolution. *Biological Reviews*, **92**: 446—473.
- Burzynski G, Narbonne G M, 2015. The discs of Avalon: Relating discoid fossils to frondose organisms in the Ediacaran of Newfoundland, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **434**: 34—45.
- Carbone C, Narbonne G M, 2014. When life got smart: The evolution of behavioral complexity through the Ediacaran and Early Cambrian of NW Canada. *Journal of Paleontology*, **88**: 309—330.
- Chen Meng-e (陈孟毅), Wang Yi-zhao (王义昭), 1977. Tubular animal fossils in the middle Dengying Formation, Upper Sinian, East Yangtze Gorge. *Chinese Science Bulletin (科学通报)*, **22** (4-5): 219—221 (in Chinese).
- Chen Zhe (陈哲), Sun Wei-guo (孙卫国), 2001. Late Sinian (Tubular) metazoan fossils: *Cloudina* and *Sinotubulites* from southern Shaanxi. *Acta Micropalaeontologica Sinica (微体古生物学报)*, **18**(2): 180—202 (in Chinese with English abstract).
- Chen Zhe, Bengtson S, Zhou Chuan-ming, Hua Hong, Yue Zhao, 2008. Tube structure and original composition of *Sinotubulites*: shelly fossils from the late Neoproterozoic in southern Shaanxi, China. *Lethaia*, **41**: 37—45.
- Chen Zhe, Zhou Chuan-ming, Meyer M, Xiang Ke, Schiffbauer J D, Yuan Xun-lai, Xiao Shu-hai, 2013. Trace fossil evidence for Ediacaran bilaterian animals with complex behaviors. *Precambrian Research*, **224**: 690—701.
- Chen Zhe, Zhou Chuan-ming, Xiao Shu-hai, Wang Wei, Guan Cheng-guo, Hua Hong, Yuan Xun-lai, 2014. New Ediacara fossils preserved in marine limestone and their ecological implications. *Scientific Reports*, **4**: 4180. <http://dx.doi.org/10.1038/srep04180>.
- Condon D, Zhu Mao-yan, Bowring S, Wang Wei, Yang Ai-hua, Jin Yu-gan, 2005. U-Pb Ages from the Neoproterozoic Doushantuo Formation, China. *Science*, **308**: 95—98.
- Crimes T P, 1987. Trace fossils and correlation of late Precambrian and early Cambrian strata. *Geological Magazine*, **124**: 97—119.
- Ding Lian-fang (丁莲芳), Zhang Lu-yi (张录易), Li Yong (李勇), Dong Jun-she (董军社), 1992. The Study of the Late Sinian-Early Cambrian Biotas from the Northern Margin of the Yangtze Platform. Beijing: Scientific and Technical Documents

- Publishing House, 1—135 (in Chinese).
- Ding Qi-xiu (丁启秀), Chen Yi-yuan (陈忆元), 1981. Discovery of soft metazoan from the Sinian System along eastern Yangtze Gorge, Hubei. *Journal of the Wuhan College of Geology, Earth Sciences (武汉地质学院学报, 地球科学)*, **2**: 53—57 (in Chinese with English abstract).
- Droser M L, Gehling J G, Jensen S, 2005. Ediacaran trace fossils: true and false. *In*: Briggs D E G (ed.), *Evolving Form and Function: Fossils and Development*. New Haven, CT: Yale Peabody Museum Publications, 125—138.
- Duda J P, Blumenberg M, Thiel V, Simon K, Zhu Mao-yan, Reitner J, 2014. Geobiology of a palaeoecosystem with Ediacara-type fossils: The Shibantan Member (Dengying Formation, South China). *Precambrian Research*, **255**(Part 1): 48—62.
- Ekdale A A, Bromley R G, Pemberton S G, 1984. Ichnology: The use of trace fossils in sedimentology and stratigraphy. *SEPM Short Course*, **15**: 1—317.
- Erwin D H, 2015. Early metazoan life: divergence, environment and ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **370**: 20150036. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0036>.
- Erwin D H, Laflamme M, Tweedt S M, Sperling E A, Pisani D, Peterson K J, 2011. The Cambrian conundrum: Early divergence and later ecological success in the early history of animals. *Science*, **334**: 1091—1097.
- Fedonkin M A, 1977. Precambrian-Cambrian ichnocoenoses of the east European platform. *In*: Crimes T P, Harper J C (eds.), *Trace Fossils 2*. Liverpool: Seel House Press, 183—194.
- Fernández D E, Pazos P J, Aguirre-Urreta M B, 2010. *Protovirgularia dichotoma*—*Protovirgularia rugosa*: An example of a compound trace fossil from the Lower Cretaceous (Agrio Formation) of the Neuquén Basin, Argentina. *Ichnos*, **17**: 40—47.
- Fillion D, Pickerill R K, 1984. On *Arthraria antiquata* Billings, 1872 and its relationship to *Diplocraterion* Torell, 1870 and *Bifungites* Desio, 1940. *Journal of Paleontology*, **58**: 683—696.
- Gehling J G, Runnegar B N, Droser M L, 2014. Scratch traces of large Ediacara bilaterian animals. *Journal of Paleontology*, **88**: 284—298.
- Germis G J B, 1972. Trace fossils from the Nama Group, South-West Africa. *Journal of Paleontology*, **46**: 864—870.
- Gingras M, Hagadorn J W, Seilacher A, Lalonde S V, Pecoits E, Petrash D, Konhauser K O, 2011. Possible evolution of mobile animals in association with microbial mats. *Nature Geoscience*, **4**: 372—375.
- Glaessner M F, 1969. Trace fossils from the Precambrian and basal Cambrian. *Lethaia*, **2**: 369—393.
- Ivantsov A, 2009. New reconstruction of *Kimberella*, problematic Vendian metazoan. *Paleontological Journal*, **43**: 601—611.
- Jensen S, Droser M L, Gehling J G, 2005. Trace fossil preservation and the early evolution of animals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **220**: 19—29.
- Jensen S, Droser M L, Gehling J G, 2006. A critical look at the Ediacaran trace fossil record. *In*: Xiao Shu-hai, Kaufman A J (eds.), *Neoproterozoic Geobiology*. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 115—157.
- Jensen S, Runnegar B N, 2005. A complex trace fossil from the Spitskop Member (terminal Ediacaran-? Lower Cambrian) of southern Namibia. *Geological Magazine*, **142**: 561—569.
- Mángano M G, Buatois L A, 2014. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran-Cambrian transition: Evolutionary and geobiological feedbacks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**: 20140038. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.0038>.
- Mángano M G, Buatois L A, 2016. *The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events: Volume 1: Precambrian and Paleozoic*. Netherlands: Springer, 1—358.
- Meyer M, Xiao Shu-hai, Gill B C, Schiffbauer J D, Chen Zhe, Zhou Chuan-ming, Yuan Xun-lai, 2014. Interactions between Ediacaran animals and microbial mats: Insights from *Lamonte trevallii*, a new trace fossil from the Dengying Formation of South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **396**: 62—74.
- Patel S J, Desai B G, 2009. Animal-sediment relationship of the crustaceans and polychaetes in the intertidal zone around Mandvi, Gulf of Kachchh, Western India. *Journal of the Geological Society of India*, **74**: 233—259.
- Pickerill R K, Narbonne G M, 1995. Composite and compound ichnotaxa: A case example from the Ordovician of Quebec, eastern Canada. *Ichnos*, **4**: 53—69.
- Sappenfield A, Droser M L, Gehling J G, 2011. Problematica, trace fossils, and tubes within the Ediacara Member (South Australia): Redefining the Ediacaran trace fossil record one tube at a time. *Journal of Paleontology*, **85**: 256—265.
- Seilacher A, 1999. Biomat-related lifestyles in the Precambrian. *Palaos*, **14**: 86—93.
- Seilacher A, Hagadorn J W, 2010. Early molluscan evolution: Evidence from the trace fossil record. *Palaos*, **25**: 565—575.



- Seilacher A, Buatois L A, Mángano M G, 2005. Trace fossils in the Ediacaran-Cambrian transition: Behavioral diversification, ecological turnover and environmental shift. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **227**: 323—356.
- Sperling E A, Vinther J, 2010. A placozoan affinity for *Dickinsonia* and the evolution of late Proterozoic metazoan feeding modes. *Evolution & Development*, **12**: 201—209.
- Sperling E A, Wolock C J, Morgan A S, Gill B C, Kunzmann M, Halverson G P, Macdonald F A, Knoll A H, Johnston D T, 2015. Statistical analysis of iron geochemical data suggests limited late Proterozoic oxygenation. *Nature*, **523**: 451—454.
- Sun Wei-guo, 1986. Late Precambrian pennatulids (sea pens) from the eastern Yangtze Gorge, China: *Paracharnia* gen. nov. *Precambrian Research*, **31**: 361—375.
- Tacker R C, Martin A J, Weaver P G, Lawver D R, 2010. Trace fossils versus body fossils: *Oldhamia recta* revisited. *Precambrian Research*, **178**: 43—50.
- Tarhan L G, Droser M L, Gehling J G, Dzaugis M P, 2015. Taphonomy and morphology of the Ediacara form genus *Aspidella*. *Precambrian Research*, **257**: 124—136.
- Valentine J W, Jablonski D, Erwin D H, 1999. Fossils, molecules and embryos: New perspectives on the Cambrian explosion. *Development*, **126**: 851—859.
- Weber B, Steiner M, Zhu Mao-yan, 2007. Precambrian-Cambrian trace fossils from the Yangtze Platform (South China) and the early evolution of bilaterian lifestyles. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **254**: 328—349.
- Xiao Shu-hai, 2014. Oxygen and early animal evolution. In: Farquhar J (ed.), *Treatise on Geochemistry* (2nd Edition). Dordrecht: Elsevier. 231—250.
- Xiao Shu-hai, Shen Bing, Zhou Chuan-ming, Xie Gu-wei, Yuan Xun-lai, 2005. A uniquely preserved Ediacaran fossil with direct evidence for a quilted bodyplan. *Proceedings National Academy of Sciences, USA*, **102**: 10 227—10 232.
- Zhou Chuan-ming, Xiao Shu-hai, 2007. Ediacaran  $d^{13}C$  chemostratigraphy of South China. *Chemical Geology*, **237**: 107—126.
- Zhao Zi-qiang (赵自强), Xing Yu-sheng (邢裕盛), Ding Qi-xiu (丁启秀), Liu Gui-zhi (刘桂芝), Zhao Ya-xiu (赵雅秀), Zhang Shu-sen (张树森), Meng Xian-jun (孟宪鋈), Ning Bo-ru (宁伯儒), Han Pei-guang (韩培光), 1988. *The Sinian System of Hubei*. Wuhan: China University of Geosciences Press. 1—205 (in Chinese).

## EDIACARAN TADPOLE-LIKE TRACE FOSSILS FROM THE DENGying FORMATION IN THE YANGTZE GORGES AREA, HUBEI PROVINCE

CHEN Xiang<sup>1, 2)</sup>, YUAN Xun-lai<sup>1, 2, 3)</sup>, ZHOU Chuan-ming<sup>3, 4)</sup> and CHEN Zhe<sup>1, 3)</sup>

1) *State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Nanjing 210008, China, zhechen@nigpas.ac.cn;*

2) *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;*

3) *Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;*

4) *Key Laboratory of Economic Stratigraphy and Palaeogeography, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China*

**Key words** Tadpole-like fossil, compound trace, fodinichnia, Dengying Formation, Hubei Province

### Abstract

The definitive evidence for the presence of bilaterian animals in the Ediacaran comes from

trace fossils. However, most of them are limited to simple surface trails and relatively shallow burrows, representing simple behaviors of worm-like animals that lived close to the sediment surface. Here a new tadpole-like trace fossil was

described from the Shibantan dark grey thin-bedded laminated micritic limestone of the Dengying Formation in the Yangtze Gorges area, Hubei Province, and co-occurred with remarkably soft-bodied Ediacara-type fossils and simple trace fossils. The tadpole-like fossil consists of a narrow burrow and expanding bulb structure. Based on morphological characters, isotope analysis and sedimentary observations, the tadpole-like fossil is confirmed to be a kind of trace fossil rather than a body fossil. The tadpole-like trace fossils, closely associated

with microbial mats, represent a probing behavior of new feeding style. The tadpole-like fossils can be interpreted as compound traces that are made up of two types of traces in contact. Respectively, the expanding bulbous represents vertical probing and the narrow burrow represents horizontal behaviors of trace maker. Regardless of the precise taxonomic affinity of the producers, the tadpole-like trace fossil is made by a bilaterian. They can penetrate the microbial mat to exploit into deeper sediment, and form modest complex burrows during the latest Ediacaran Period.