



计算流体力学途径揭示寒武纪乌溜期吐卓虫(*Tuzoia*) 种间游动能力分化图景*

耿新宇 兰天**

贵州大学资源与环境工程学院, 贵阳 550025

摘要 吐卓虫(*Tuzoia*)是寒武纪出现且广泛分布于全球海洋中的一类具双瓣壳节肢动物, 其软躯体性状不完备, 并不能直观判断吐卓虫是否是一种擅长游泳的生物, 因此其生态位长期存在争议。计算流体力学(Computational Fluid Dynamics, CFD)可以基于保存较好的生物骨骼化石, 直观、量化地分析深时生物运动模式, 为还原古生态提供了依据。本文采用计算流体力学模拟了加拿大布尔吉斯页岩生物群中的两种吐卓虫(*T. retifera*, *T. canadensis*)在底栖和远洋环境下的多种运动状态, 对比分析了两种吐卓虫运动流体性能、垂向灵活性的差异。流体模拟结果表明, 相同速度下*T. retifera*相比*T. canadensis*受到更小的阻力和更大的浮力。所以*T. retifera*具有更高游泳速度的潜力, 同时垂向移动能力更好。计算结果暗示*T. canadensis*营底栖游泳生活, 而*T. retifera*的栖息范围可以更广, 营远洋游泳生活。这表明可能早在寒武纪乌溜期吐卓虫属级分类单元内就出现了生态位的分化。

关键词 计算流体力学 寒武纪 乌溜期 吐卓虫 生态位分化

中文引用 耿新宇, 兰天, 2024. 计算流体力学途径揭示寒武纪乌溜期吐卓虫(*Tuzoia*)种间游动能力分化图景. 古生物学报, 63(2): 273–282. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2023034

英文引用 Geng Xin-yu, Lan Tian, 2024. Differentiation landscape of swimming ability of *Tuzoia* species from the Wuliuan, Cambrian revealed by computational fluid dynamics. Acta Palaeontologica Sinica, 63(2): 273–282. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2023034

Differentiation landscape of swimming ability of *Tuzoia* species from Wuliuan, Cambrian revealed by computational fluid dynamics

GENG Xin-yu, LAN Tian

College of Resources and Environmental Engineering, Guizhou University, Guiyang 550025, China

Abstract *Tuzoia* is one of the most common and globally distributed Cambrian bivalved arthropods. However, the morphology of their rarely and incompletely preserved soft-parts can hardly be utilized to evaluate their swimming and migration abilities. Computational fluid dynamics (CFD) offers quantitative data for inferring the movement patterns of fossilized animals based on the morphology of their often well-preserved exoskeletons. In this paper, *Tuzoia retifera* and *T. canadensis* from the Burgess shale are simulated using CFD in benthic and pelagic environments. The differences in fluid performance and vertical flexibility of these two species are compared. Fluid simulation results indicate that *T. retifera* is subject to less drag force and greater lift force than *T. canadensis* under

收稿日期: 2023-09-15; 改回日期: 2024-05-07; 录用日期: 2024-05-08

* 国家自然科学基金(41902003)、贵州省科技计划项目(黔科合支撑[2022]一般257号, [2023]一般167号)基金联合资助。

** 通讯作者: 兰天, 教授, e-mail: lantianing@sina.com

the same speed. The results indicate that *T. retifera* potentially has a faster swimming speed and better vertical migration ability than *T. canadensis* does. *Tuzoia canadensis* is probably a benthic species, while *T. retifera* may occupy wider habitat and has a pelagic swimming lifestyle. We suggest that niche partitioning within a genus occurred as early as the Wuliuan, Cambrian.

Key words Computational fluid dynamics, Cambrian, Wuliuan stage, *Tuzoia*, niche partitioning

1 前 言

五亿年前的寒武纪海洋已经初步形成了现代海洋生物群落格架(Pates *et al.*, 2021), 这个时期出现了爆发式的动物门类增长, 物种多样性大幅提高, 以动物为主导的海洋生态系统初次形成(张兴亮和舒德干, 2014; 朱茂炎等, 2019; Erwin and Tweedt, 2012), 生物的形态结构与其生态位之间的对应关系却并不清晰。吐卓虫(*Tuzoia* Walcott, 1912)是寒武纪海洋中广泛分布的一类大型双瓣壳节肢动物, 在加拿大、美国、澳大利亚和中国的台地浅水相区及大陆斜坡深水地区均有发现(潘江, 1957; 舒德干, 1990; 罗惠麟等, 1999; 袁金良和赵元龙, 1999; Resser, 1929; Resser and Howell, 1938; Glaessner, 1979; Robison and Richard, 1981; Chlupáč and Korduel, 2002; Lieberman *et al.*, 2002)。吐卓虫的外壳由两块左右对称的壳瓣组成, 壳瓣近半椭圆形、一般较厚, 向外侧拱起, 呈凸状, 壳面多见网状壳饰, 中腹侧具侧脊, 壳背部可见绞合线, 背缘前后有较凸起, 侧脊、背缘及前、后腹边缘具刺, 刺的多寡及大小因不同种及个体发育阶段有差异。吐卓虫广泛分布的特点和形态特征支持了该类生物具游泳能力的观点(Conway Morris, 1985)。保存有软躯体结构的吐卓虫化石极为罕见, 先前发现的吐卓虫软体仅保存有柄状眼和不清的器官(Vannier *et al.*, 2007)。软体部分的缺失导致其系统分类位置一直以来存在较大争议(彭进, 2007): Simonetta和Delle (1975)以及侯先光(1997)将其设定为Tuzoiida目和Tuzoiidae科; 而陈均远(1996)、姚路(2009)等人认为其软体状况不明, 将其指定到科级及以上分类单位并无实际意义, 因此统称为甲壳类(Briggs *et al.*, 1994)。最近, Alejandro Izquierdo- López和Caron (2022)在加拿大布尔吉斯页岩生物群新发现了保存有完好软组织的吐卓虫(*Tuzoia burgessensis*), 化石证据表明吐卓

虫的头部有触角和形态分化的附肢, 身体分为头胸部、具十对双肢型附肢的躯干, 以及具尾扇的尾部。该化石还原了吐卓虫的躯干和附肢细节, 为建立解剖学结构提供了证据, 并将吐卓虫归类于Hymenocarina的最基干类群。最新构建的系统发育树表明Hymenocarina为并系类群。该类群被认为是早期有颚类的一员, 有颚类是一个高度多样化的节肢动物类群, 包括泛甲壳动物和多足动物, 其起源可以追溯到寒武纪(Rota-Stabelli *et al.*, 2011; Wolfe *et al.*, 2016; Wolfe, 2017)。总之, 前人对吐卓虫生活方式的研究基于其埋藏环境和形态特征(Vannier *et al.*, 2007)。甲壳在兼顾防御功能的同时承担了重要的流体动力学功能(Sardà *et al.*, 2005), 较大的眼睛表明视野范围广, 可以接受更多的光线, 适合远洋生活模式方式(Vannier *et al.*, 2009), 其地域的广泛分布也表明了吐卓虫可能营远洋生活方式(Vannier *et al.*, 2000)。仍尚未有量化数据论证不同吐卓虫种形态差异对游泳性能的影响, 也缺乏吐卓虫在远洋和近海底不同情况下的模拟。计算流体力学(Computational fluid dynamics, CFD)模拟可以直观、量化的分析流场对模型的影响, 通过流体模拟还有助于还原深时游泳生物的生态位(Ferrón *et al.*, 2020; Gai *et al.*, 2022)。

可视化对于古生物流体模拟的重要性不言而喻。早在计算机产生之前, 数值方法已然产生, 但实际问题的流动控制方程较复杂, 解析解难以获得, 随着计算机算力的提高, 使用计算机可以求得流体运动的动量守恒方程数值解, 通过CFD模拟软件的再处理后可生成反映流场特征的流场图及升力、曳力值(Cunningham, 2014; Lautenschlager, 2016)。流体模拟在古生物领域有着广阔的前景, 近年来古生物流体模拟聚焦于对古生代无脊椎动物的研究, 比如对毫米级底栖固着动物的流体动力学模拟(Liu *et al.*, 2022), 以及通过计算流体力学探究不同形态的棘皮动物在演化过程中对摄食能力和稳定能力的权衡

(Rahman, 2017), 以上生物共同的特点是运动能力极为有限, 相较而言游泳动物的流体模拟更为复杂。使用COMSOL Multiphysics 6.1进行吐卓虫的建模和计算流体力学模拟工作, 该软件可独立完成模型的建立和多物理场的模拟。在COMSOL中进行古生物的计算流体力学仿真, 不仅可以直观地观察模型在流场中受压产生的形变和位移情况, 甚至能通过瞬态分析生成动画(栗聪等, 2022)。同时模拟得出的阻力、升力和攻角等数据也可以量化吐卓虫的游泳能力, 作为对比分析研究的依据。

2 操作方法

本文之所以选择布尔吉斯页岩生物群中的两种吐卓虫(*Tuzoia retifera*, *T. canadensis*)进行流体模拟, 主要原因是该两种吐卓虫生活在同一相区且形态差异较大(Resser, 1929), *T. retifera*壳体呈流线型且少刺, *T. canadensis*壳体四周布满尖刺, 有助于进行对比分析。化石图片数据来源于前人文章(Walcott, 1912), 依据化石图片使用COMSOL Multiphysics 6.1建等比例模型(图1), 相同大小的模型可以减轻化石体型差异对流体模拟的影响。大部分吐卓虫的附肢保存不完整, 因此模型仅包含了吐卓虫的壳瓣、眼睛和体节。由预实验得出最优壳瓣张角区间(另文发表), 考虑到自然选择作用, 两个模型的壳瓣张开角度均设定为最优张角60°。

在COMSOL Multiphysics 6.1中建模并进行CFD模拟。*Tuzoia retifera*和*T. canadensis*在游泳速度为0.02 m/s到0.2 m/s时对应的雷诺数分别为639.6—6396和380—3800, 因此采用了湍流-SST模型, 并利用稳态求解器计算流场的稳态流动参数。SST模型可以解析近壁面流动, 这意味着该模型适合仿真吐卓虫的底栖运动。两种吐卓虫在同样的计算域进行模拟, 前人对于古生物的流体力学研究(Shiino *et al.*, 2009, 2012, 2014)通常将模型的迎水面一侧计算域长度为化石体长的3倍, 背水面一侧为化石体长的10倍, 其他方向为化石体长的5倍。本文为吐卓虫模型构建了长300 mm×150 mm×150 mm的长方体计算域(图2), 模型的左右侧和上方边界设定为滑移, 模型及下方边界设定为无

滑移, 模型与入口距离为3倍体长, 与出口距离为6倍体长, 和左右壁均为3倍体长, 所有模型的网格密度均为常规。

流场入口速度设定为从0.02 m/s到0.2 m/s之间间隔0.02的10个速度, 通过改变模型距底部无滑移边界距离模拟了吐卓虫底栖和远洋等情况, 同时模拟了吐卓虫0°、±10°、±20°的五个攻角, 覆盖了吐卓虫的大部分生态范围。计算流体力学模拟的结果有两类: 1) 可视化的流速图和压力图; 2) 与模型有关的量化数据, 如阻力 F_d (相对于流体运动方向受到的力)和升力 F_l (垂直于流体运动方向受到的力), 通过公式计算可获得与之对应的阻力系数和升力系数, 阻力系数是流体力学中的无量纲量, 可以消除不同模型表面积差距的影响来表示其受到的阻力, 较小的阻力系数表示物体受到的阻力较小。受力系数便于对比不同表面积的吐卓虫模型, 受力系数的表达式(Alvar and Brian, 2020)为

$$C_x = \frac{2D}{\rho U^2 S}$$

其中, x 代表力的方向(平行于流动方向的受力为阻力、垂直于流动方向的受力为升力), D 是以N为单位的阻力, ρ 是水的密度($1.0 \times 10^3 \text{ kg/m}^3$); U 是m/s的运动速度, S 是模型以 m^2 为单位的模型表面积。我们把不同速度不同攻角的吐卓虫模型流场图制成图版, 方便对比分析, 同时强调显示壳体表面流体流速和水流运动方向。通过CFD模拟得到的模型受力数据计算后制成图表。

3 结果

图1可见*T. retifera*壳体更高、呈后摆, 边缘刺较少; *T. canadensis*壳体相对狭长、前后缘较为对称、较合边缘和自由边缘刺均较多。图3为两种吐卓虫模型在受到水平方向运动水流时受力情况, 对两种吐卓虫流体模拟的结果可见: 当水平游泳时, 吐卓虫受力随游泳速度加快而增加, 吐卓虫受到的阻力总小于受到的升力, 其中*T. canadensis*所受的阻力和升力均略小于*T. retifera*。这是由于*T. retifera*表面积较大导致的(*T. retifera*表面积为

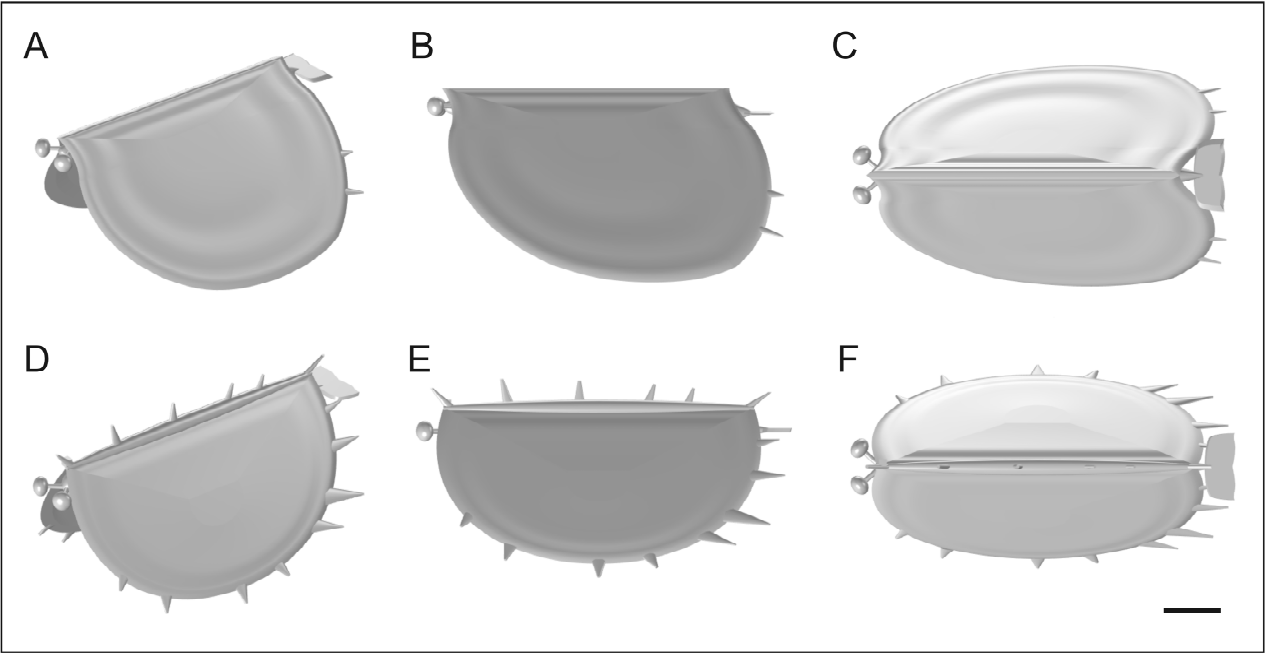


图 1 吐卓虫的复原模型
Fig. 1 Restoration models of *Tuzoia*
A, B, C. *T. retifera*模型图片; D, E, F. *T. canadensis*模型图片; 其中A, D为吐卓虫三维模型; B, E为侧视图; C, F为俯视图。比例尺均为5 mm。
A, B, C. Restoration models of *T. retifera*; D, E, F. Restoration models of *T. canadensis*; A, D, oblique views; B, E lateral views; C, F, dorsal views. Scale bar = 5 mm.

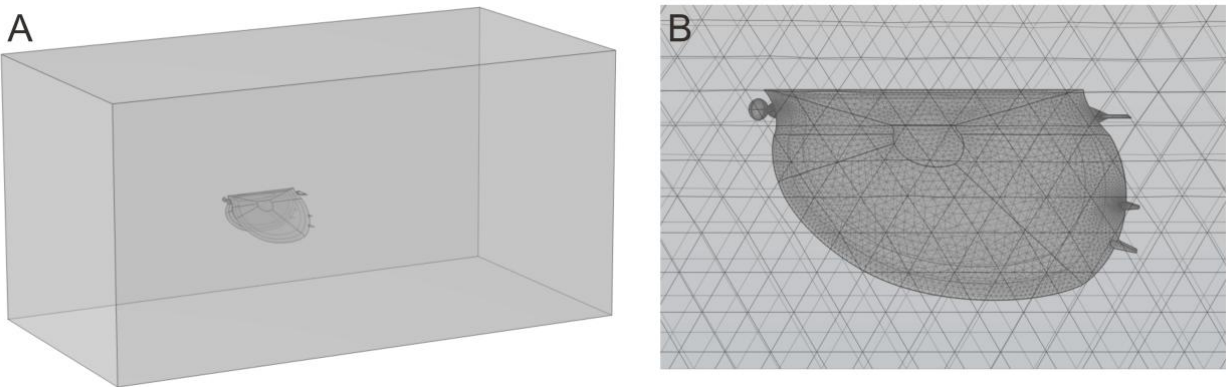


图 2 模型的边界条件及离散化
Fig. 2 Boundary conditions and discretization of the model
A. 模型及计算域; B. 对模型构建的常规网格。
A. The model and computed domain; B. Conventional mesh used in the simulations for the model.

51.734 cm², *T. canadensis*表面积为39.316 cm²)。因此下文主要对比两种吐卓虫的受力系数区别, 来直观地分析其流体力学性质差异, 受力系数相当于模型的比表面积所力, 因此较小的阻力系数表示物体受到的阻力较小(Barnes *et al.*, 1979)。

由图4-A可知, 当平游状态下, 吐卓虫的阻力系数远大于升力系数, 两种模型的受力系数均随着

速度的提高而降低, 其中阻力系数下降的幅度较大, 升力系数在速度大于0.05 m/s后趋于稳定, 表明当吐卓虫平游时受到升力影响较小。在所有情况下, *T. retifera*阻力系数均小于*T. canadensis*, *T. canadensis*升力系数均小于*T. retifera*。升力系数和阻力系数之间的比率升曳力比(Lift-to-drag ratio)被广泛认为是反映流体动力学效率的良好指标

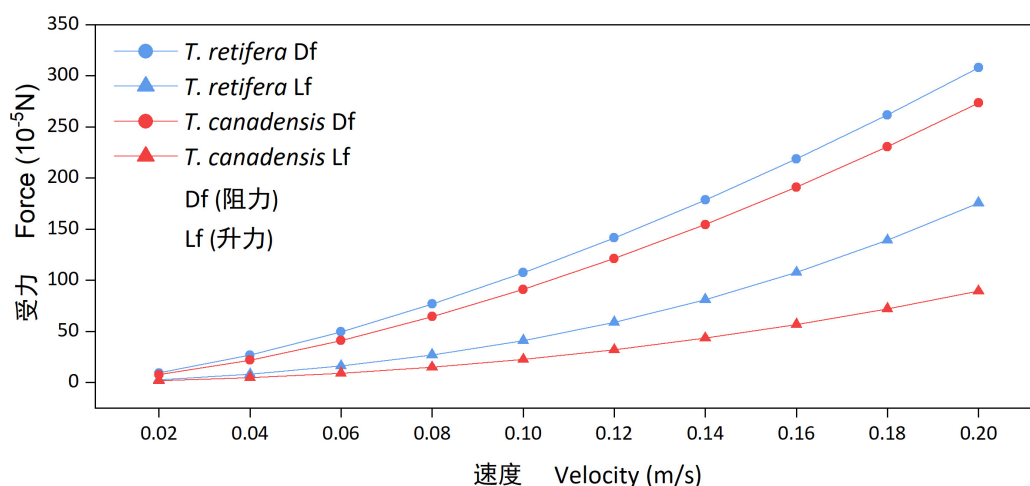
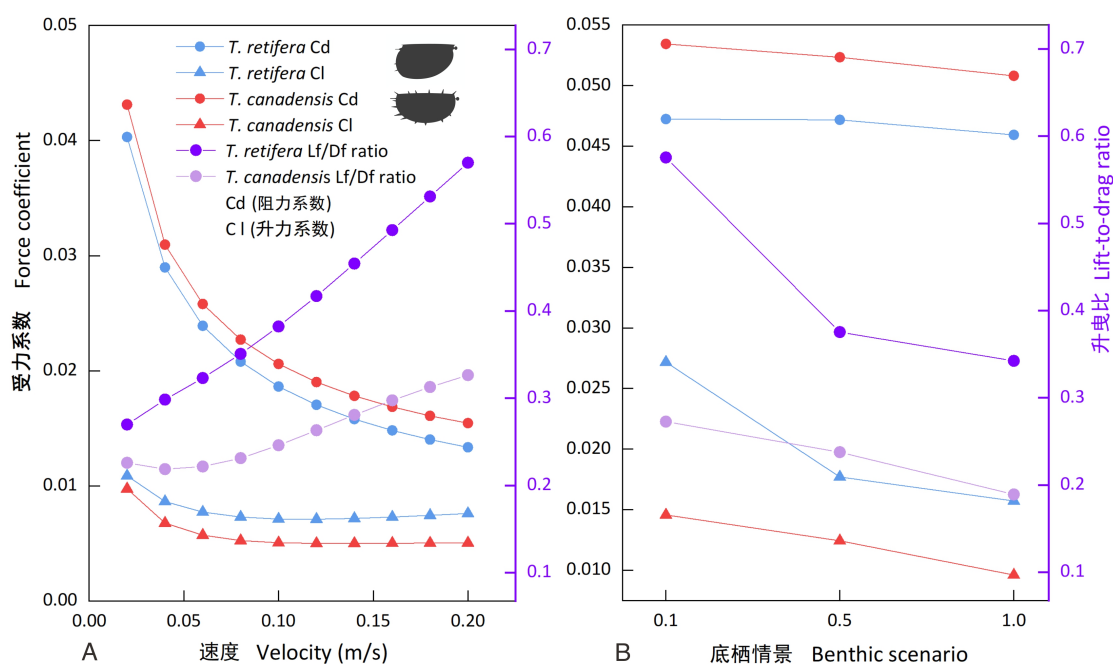
图3 *T. retifera* 和 *T. canadensis* 在流速为 0.02—0.2 m/s 时受到的阻力和升力的统计表Fig. 3 Statistical table of drag force and lift force for *T. retifera* and *T. canadensis* at a stream velocity of 0.02 to 0.2 m/s

图4 不同种吐卓虫受力系数和升曳比对比图

Fig. 4 Comparison of force coefficient and lift to drag force ratio in different species of *Tuzoia* during swimming

A. *T. retifera* 和 *T. canadensis* 在流速为 0.02—0.2 m/s 时受到的阻力系数和升力系数; B. 当流速为 0.02 m/s 时 *T. retifera* 和 *T. canadensis* 分别距离海底 0.1、0.5 和 1 倍体长时受到的阻力系数和升力系数

A. Drag force coefficient and lift force coefficient of *T. retifera* and *T. canadensis* at a stream velocity of 0.02 to 0.2 m/s; B. Drag force coefficient and lift force coefficient of *T. retifera* and *T. canadensis* at a stream velocity of 0.02 m/s at 0.1, 0.5 and one body length from benthos.

(Humberto *et al.*, 2020), 较高的 L/R 值代表该模型具备较大升力的同时受到更小的阻力。数据表明 *T. retifera* 的升曳力比在所有速度均大于 *T. canadensis*, 随着速度的提高, 该值快速增长, 说明 *T. retifera* 的升力增长速度远大于阻力, 与之相对 *T. canadensis*

的数值变化不大, 这表明水平游泳状态下 *T. retifera* 相比 *T. canadensis* 具备更高的运动效率, 也说明 *T. retifera* 在游泳时拥有更宽广的游泳速率空间。

将吐卓虫距离海底较近时与流体相对位移视为底栖游泳情形。由该图 4-B 可知, 相比在水柱上

层,靠近海底时吐卓虫具有更大的阻力系数和升力系数,这表明吐卓虫在底栖情况下受到更大的阻力和升力,同时受到的升力远小于受到的阻力,随着高度的增加,阻力和升力均减小。通过升曳力比可知吐卓虫在靠近海底时拥有更好的运动性能,这说明吐卓虫可能营底栖或近海底表面游泳的栖息方式。通过对比可知在所有的高度*T. canadensis*均比*T. retifera*受到更大的阻力,且更难获得升力,然而*T. canadensis*最高的升曳力比也低于*T. retifera*,这表明不论在海底或者远洋环境下,*T. retifera*都比*T. canadensis*具备更好的游泳性能,因此推测*T. canadensis*营底栖游泳生活,而*T. retifera*则同时适应底栖及远洋环境。

图5表明了不同攻角时吐卓虫模型的受力情况,首先可以直观地看出,吐卓虫的两个模型随着速度增大,阻力和升力均增大,阻力系数和升力系数均减小,而升曳力比增加(见图5-A, 5-B, 5-C),这说明阻力增加的幅度远小于升力的增加幅度。阻力系数、升力系数均减少,且降低幅度逐渐变缓,在不同的攻角也是如此。攻角为负时,模型也受到向下的升力。同一模型,攻角越大,受到的阻力和升力均增大,但阻力增加的幅度小于升力。同时正攻角会比负攻角受到更大的阻力和升力,以及更高的升曳力比(见图5-A, 5-C)。当攻角大于 10° 时,速度大于 0.04 m/s 时,升力系数均大于阻力系数(见图5-C, 5-E)。当攻角为负时且速度小于 0.04 m/s 时,升力系数均小于阻力系数(见图5-A, 5-D)。

在所计算的攻角下,*T. canadensis*受到的阻力总大于*T. retifera*,当攻角为正时,*T. canadensis*受到的升力总小于*T. retifera*,当攻角为负,*T. canadensis*受到的升力略微大于*T. retifera*,仅攻角为 -10° ,速度为 0.01 m/s 除外(见图5-A)。在各种情况下,*T. retifera*的升曳力比均大于*T. canadensis*。

模型的流体模拟结果表明,平游状态下,水流滑过模型不会造成大幅扰动(图6-B, 6-E)。当攻角为 -20° 时,两种吐卓虫模型的尾部均出现涡流,*T. retifera*模型的涡流更为明显(见图A, D);当攻角为 $+20^{\circ}$ 时,两种吐卓虫模型周围均出现不稳定水流扰动(见图6-C, 6-F),然而*T. retifera*模型的背侧

绞合线前缘产生了小区域涡流(见图6-C),一般情况模型运动对水流干扰而产生的涡流大部分位于身体后侧方,*T. retifera*头部前缘产生涡流的原因可能是攻角较大导致。而*T. canadensis*模型在同样的攻角没有出现涡流(见图6-F)。

图6中颜色代表了吐卓虫近表面水流速度(m/s)的快慢,CFD结果表明吐卓虫的眼睛、壳瓣和刺状结构对水流阻碍较大,这些区域表面流速普遍较低。由于两者壳体形状具有差异,*T. retifera*模型前端腹侧为流线型,大幅降低了流体造成的阻力,因此其腹侧部位周围的水流速度较快;相对而言,*T. canadensis*的前端腹侧弧度较大,且具较多刺,所以其模型前腹侧部位受到更高阻力,模型前端周围的水流速度较慢。

图7展示吐卓虫模型表面受压图,颜色差异代表不同的压力(Pa),模型的流体模拟结果表明:平游状态下,*T. retifera*和*T. canadensis*模型的前部均受到较大压力,但*T. canadensis*模型表面受到的压力更大,两种模型的壳体部分受压均匀,且压力较小,*T. canadensis*模型的前基刺、腹刺压力较大。当攻角为 -20° 时,*T. retifera*模型表面受到压力较大;当攻角为 $+20^{\circ}$ 时,*T. canadensis*模型表面受到的压力较大,高压区域集中于前边缘。

4 结 论

通过流体模拟结果可知吐卓虫营底栖或近海底游泳的生活方式,当低速度平游时,吐卓虫受到负浮力,这表明在实际游泳时吐卓虫可能保持较小的仰角,产生向上的升力以抵消负浮力的影响,在所有速度*T. retifera*均比*T. canadensis*具备较高的流体力学性能,即在游泳时,*T. retifera*受到更小的阻力和更大的升力,然而当游泳速度小于等于 0.04 m/s 时,*T. canadensis*升力系数大于*T. retifera*。这表明*T. canadensis*适合缓慢游泳,*T. retifera*游泳速度更快,在游泳时拥有更宽广的游泳速率空间。通过对吐卓虫不同攻角的模拟可知,吐卓虫向上移动时受到的阻力和升力均大于向下时受力,这表明了吐卓虫具备一定的垂向移动能力。在各种情况下,*T. retifera*的升曳力比均大于*T. canadensis*,这表明

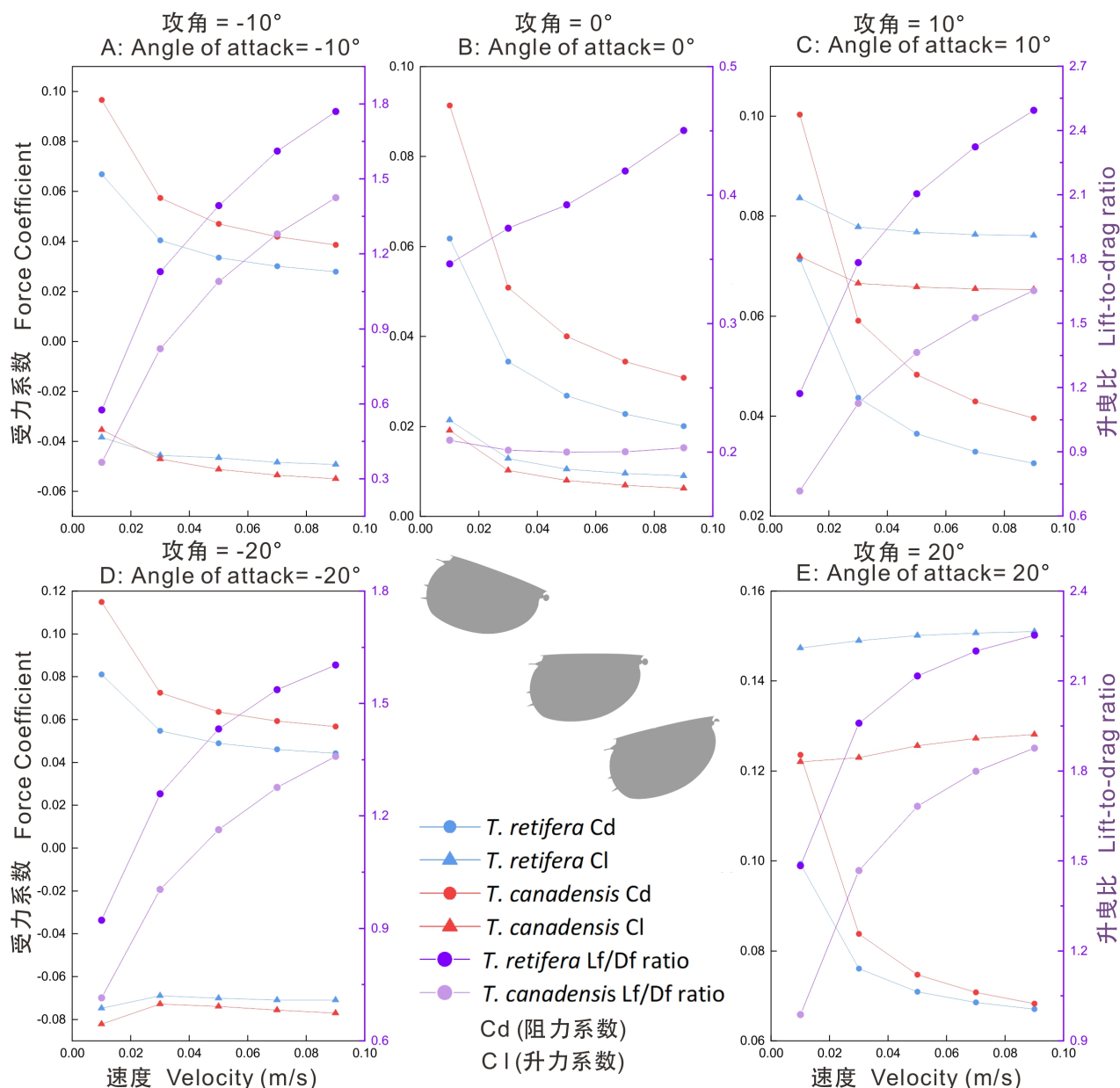


图5 *T. retifera* 和 *T. canadensis* 在流速为 0.01—0.1 m/s 时不同攻角的受力系数
Fig. 5 Force coefficients of *T. retifera* and *T. canadensis* at different angles of attacks at a stream velocity of 0.01 to 0.1 m/s

T. retifera 在垂向移动时也比 *T. canadensis* 更为灵活。总而言之, *T. retifera* 都比 *T. canadensis* 具备更好的游泳性能, 因此推测 *T. canadensis* 营底栖游泳生活, 而 *T. retifera* 则同时适应底栖及远洋环境。从表观形态结构来看, *T. retifera* 壳体前端呈流线型, *T. canadensis* 壳体较扁长且发育有较多刺, 前腹侧缘及顶端的刺均对水流造成了较大阻碍。

流体模拟结果表明吐卓虫具备较好的游泳能力, 其壳体形态是影响其游泳能力的重要因素。不

同的吐卓虫种间形态差异较大, 导致了其流体力学性能的差异。*T. retifera* 和 *T. canadensis* 均为加拿大布尔吉斯页岩生物群成员, 产出于同样的相区, 然而两者流体力学性能相差迥异, *T. retifera* 所适应的生态位更广, 流线型的壳体和少刺的构造使得其游泳速度更快, 垂直移动更灵活, *T. canadensis* 壳体扁长, 游泳能力较差, 密集分布于壳体表面的尖刺带来了出色的防御性能, 从而抵御来自上方大型掠食者的攻击。CFD 结果和形态学证据表明

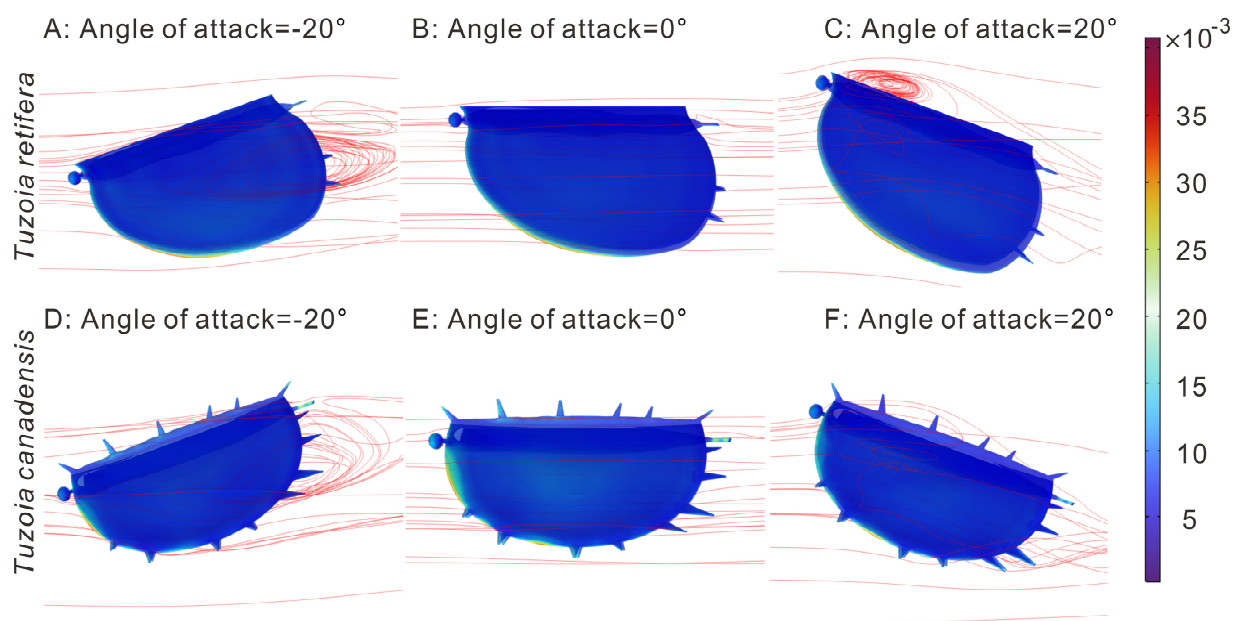


图 6 *Tuzoia* 模型在三个不同攻角时的流线三维图

Fig. 6 Three-dimensional plots with streamlines at three different angles of attacks for *Tuzoia* models

A, B, C 为 *T. retifera* 攻角 -20° 、 0° 、 $+20^\circ$ 时模型周围流线分布的三维视图; D, E, F 为 *T. canadensis* 攻角 -20° 、 0° 、 $+20^\circ$ 时模型周围流线分布的三维视图; 红线代表流线, 入口水流方向从左向右, 流速为 0.05 m/s, 流场模拟远洋环境。

A, B, C. Three-dimensional visualizations with streamlines at three different angles of attacks (-20° , 0° , $+20^\circ$) for *T. retifera*; D, E, F. Three-dimensional visualizations with streamlines at three different angles of attacks (-20° , 0° , $+20^\circ$) for *T. canadensis*. The red line represents streamline, the inlet flow direction is from left to right, the stream velocity is 0.05 m/s, and the stress field represents the pelagic environment.

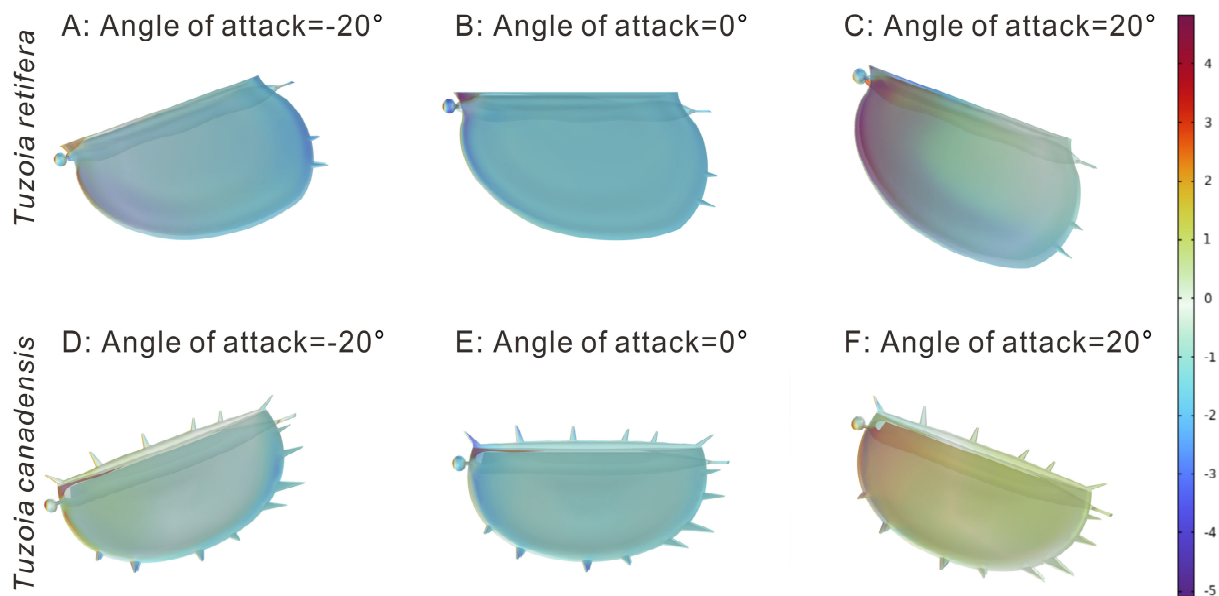


图 7 计算流体力学分析得到的模型表面压力图

Fig. 7 Surface pressure diagrams of the models obtained by CFD simulations

A, B, C 为 *T. retifera* 攻角 -20° 、 0° 、 $+20^\circ$ 时模型表面受压图; D, E, F 为 *T. canadensis* 攻角 -20° 、 0° 、 $+20^\circ$ 时模型表面受压图; 入口水流方向从左向右, 流速为 0.05 m/s, 流场为远洋环境。

A, B, C. Model surface pressure diagrams at three different angles of attacks (-20° , 0° , $+20^\circ$) for *T. retifera*; D, E, F. Model surface pressure diagrams at three different angles of attacks (-20° , 0° , $+20^\circ$) for *T. canadensis*. The inlet flow direction is from left to right, the flow rate is 0.05 m/s, and the stress field represents the pelagic environment.

*T. canadensis*在海洋近底部生活, 或以底栖生物为食, 而*T. retifera*在海洋中上层游泳生活, 可能以浮游生物为食。寒武纪海洋同属的两种节肢动物实现了生态位显著分化。

致谢 评审专家提出宝贵修改建议, 特此致谢。

参考文献 (References)

- 侯先光, 1987. 云南澄江早寒武世大型双瓣壳节肢动物. 古生物学报, 26: 286–298, 383–388. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.1987.03.005
- 栗聪, 赵元龙, 兰天, 2022. 计算流体力学在古生物学中的应用——以寒武纪始海百合在COMSOL软件中的模拟为例. 古生物学报, 61: 269–279. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2021058
- 罗惠麟, 胡世学, 陈良忠, 张世山, 1999. 昆明地区早寒武世澄江动物群. 昆明: 云南科技出版社. 1–129.
- 潘江, 1957. 同足亚纲*Tuzoia*在华南的初次发现. 古生物学报, 523–526, 595. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.1957.04.004
- 彭进, 冯洪真, 赵元龙, 傅晓平, 王宇轩, 2007. 贵州东部下寒武统杷榔组吐卓虫(*Tuzoia*)的发现. 地质论评, 53: 397–402, 437. DOI: 10.16509/j.georeview.2007.03.013
- 舒德干, 1990. 浙西、湘西及陕南寒武纪至早奥陶世的高肌虫. 西安: 西北大学出版社. 1–95.
- 姚路, 彭进, 傅晓平, 赵元龙, 2009. 贵州中寒武世凯里生物群双刺吐卓虫(*Tuzoia bispinosa*)个体发育的研究. 古生物学报, 48: 56–64. DOI: 10.3969/j.issn.0001-6616.2009.01.007
- 袁金良, 赵元龙, 1999. 贵州台江凯里组的双瓣壳节肢动物*Tuzoia*. 古生物学报, 38: 88–94, 182–183. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.1999.s1.007
- 张兴亮, 舒德干, 2014. 寒武纪大爆发的因果关系. 中国科学: 地球科学, 44: 1155–1170. DOI: 10.1007/s11430-013-4751-x
- 朱茂炎, 赵方臣, 殷宗军, 曾晗, 李国祥, 2019. 中国的寒武纪大爆发研究: 进展与展望. 中国科学: 地球科学, 49: 1455–1490, DOI: 10.1360/SSTe-2019-0183
- Briggs D E G, Erwin D H, Collier F J, 1994. The Fossils of the Burgess Shale. Washington: Smithsonian Institution Press. 1–238.
- Chlupáč I, Kordul V, 2002. Arthropods of Burges Shale type from the Middle Cambrian of Bohemia (Czech Republic). Vestník Ceskeho Geologického Ustavu, 77: 167–182.
- Conway Morris S, 1985. Cambrian Lagerstätten: their distribution and significance. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences, 311: 49–65. DOI: 10.1098/rstb.1985.0138
- Cunningham J A, Rahman I A, Lautenschlager S, Rayfield E J, Donoghue P C J, 2014. A virtual world of paleontology. Trends in Ecology & Evolution, 29: 347–357. DOI: 10.1016/j.tree.2014.04.004
- Erwin D H, Tweedt S, 2012. Ecological drivers of the Ediacaran–Cambrian diversification of Metazoa. Evolutionary Ecology, 26: 417–433. DOI: 10.1007/s10682-011-9505-7
- Ferrón H G, Martínez-Pérez C, Rahman I A, Selles de Lucas V, Botella H, Donoghue P C J, 2020. Computational fluid dynamics suggests ecological diversification among stem-gnathostomes. Current Biology, 30: 4808–4813.e3. DOI: 10.1016/j.cub.2020.09.031
- Gai Zhi-kun, Li Qiang, Ferrón H G, Keating J N, Wang Jun-qing, Donoghue P C J, Zhu Min, 2022. Galeaspid anatomy and the origin of vertebrate paired appendages. Nature, 609: 959–963. DOI: 10.1038/s41586-022-04897-6
- Glaessner M F, 1979. Lower Cambrian Crustacea and annelid worms from Kangaroo Island, South Australia. Alcheringa: an Australasian Journal of Palaeontology, 3: 21–31. DOI: 10.1080/03115517908565437
- Hou Xian-guang, 1987. Early Cambrian large bivalved arthropods from Chengjiang, eastern Yunnan. Acta Palaeontologica Sinica, 26: 286–298, 383–388 (in Chinese with English abstract). DOI: 10.19800/j.cnki.aps.1987.03.005
- Izquierdo-López A, Caron J B, 2022. The problematic Cambrian arthropod *Tuzoia* and the origin of mandibulates revisited. Royal Society Open Science, 9: 9220933. DOI: 10.1098/rsos.220933
- Alvar M K, Brian H S, 2020. Dynamic response of complex systems. Structural Dynamics Fundamentals and Advanced Applications. Amsterdam: Elsevier: 655–748. DOI: 10.1016/b978-0-12-821615-6.00008-3
- Lautenschlager S, 2016. Reconstructing the past: methods and techniques for the digital restoration of fossils. Royal Society Open Science, 3: 160342. DOI: 10.1098/rsos.160342
- Li Cong, Zhao Yuan-long, Lan Tian, 2022. Application of computational fluid dynamics in paleontology — a case study of a simulation model of Cambrian eocrinoid using COMSOL software. Acta Palaeontologica Sinica, 61: 269–279. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2021058
- Liu Ping, Zhang Yi-heng, Yang Xiao-Guang, Wang Bin, Zhang Tao, Sun Jie, Tang Qing-qin, He Kai-yue, Hao Wen-jing, Yue Ning, He Xiao-wei, Han Jian, 2022. Hydrodynamic simulations of millimeter-scale Cambrian sedentary medusozoans. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 127, e2022JG006854. DOI: 10.1029/2022JG006854
- Luo Hui-lin, Hu Shi-xue, Chen Liang-zhong, Zhang Shi-shan, Tao Yong-he, 1999. Early Cambrian Chengjiang Fauna from Kunming region, China. Kunming: Yunnan Science and Technology Press. 1–129 (in Chinese with English abstract).
- Pan Kiang, 1957. On the discovery of Homopoda from South China. Acta Paleontologica Sinica, 5: 523–526, 595 (in Chinese with English abstract). DOI: 10.19800/j.cnki.aps.1957.04.004
- Pates S, Daley A C, Legg D A, Rahman I A, 2021. Vertically migrating *Isoxys* and the early Cambrian biological pump. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 288: 20210464. DOI: 10.1098/rspb.2021.0464
- Peng Jin, Feng Hong-zhen, Zhao Yuan-long, Fu Xiao-ping, Wang Yu-xuan, 2007. *Tuzoia* from the lower Cambrian Balang Formation, eastern Guizhou, China. Geological Review, 53: 397–402, 437 (in Chinese with English abstract). DOI: 10.16509/j.georeview.2007.03.013
- Rahman I A, 2017. Computational fluid dynamics as a tool for testing functional and ecological hypotheses in fossil taxa. Palaeontology, 60: 451–459. DOI: 10.1111/pala.12295

- Resser C E, 1929. New lower and middle Cambrian Crustacea. *Proceedings of the United States National Museum*, 76: 1–18. DOI: 10.5479/si.00963801.76-2806.1
- Resser C E, Howell B F, 1938. Lower Cambrian *Olenellus* zone of the Appalachians. *Geological Society of America Bulletin*, 49: 195–248. DOI: 10.1130/gsab-49-195
- Robison R, Richards B, 1981. Larger bivalve arthropods from the middle Cambrian of Utah. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, Paper 106: 1–19.
- Rota-Stabelli O, Campbell L, Brinkmann H, Edgecombe G D, Longhorn S J, Peterson K J, Pisani D, Philippe H, Telford M J, 2011. A congruent solution to arthropod phylogeny: phylogenomics, microRNAs and morphology support monophyletic Mandibulata. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278: 298–306. DOI: 10.1098/rspb.2010.0590
- Sardà F, Company J B, Costa C, 2005. A morphological approach for relating decapod crustacean cephalothorax shape with distribution in the water column. *Marine Biology*, 147: 611–618. DOI: 10.1007/s00227-005-1576-y
- Shiino Y, Kuwazuru O, Suzuki Y, Ono S, 2012. Swimming capability of the remopleurid trilobite *Hypodicranotus striatus*: Hydrodynamic functions of the exoskeleton and the long, forked hypostome. *Journal of Theoretical Biology*, 300: 29–38. DOI: 10.1016/j.jtbi.2012.01.012
- Shiino Y, Kuwazuru O, Suzuki Y, Ono S, Masuda C, 2014. Pelagic or benthic? Mode of life of the remopleurid trilobite *Hypodicranotus striatulus*. *Bulletin of Geosciences*, 89: 207–218. DOI: 10.3140/bull.geosci.1409
- Shiino Y, Kuwazuru O, Yoshikawa N, 2009. Computational fluid dynamics simulations on a Devonian spiriferid *Paraspirifer bownockeri* (Brachiopoda): Generating mechanism of passive feeding flows. *Journal of Theoretical Biology*, 259: 132–141. DOI: 10.1016/j.jtbi.2009.02.018
- Shu De-gan, 1990. Cambrian and Lower Ordovician Bradorida from Zhejiang, Hunan and Shanxi Province. Xi'an: Northwest University Press. 1–95 (in Chinese with English abstract).
- Simonetta A M, Cave L D, 1975. The Cambrian non trilobite arthropods from the Burgess Shale of British Columbia. A study of their comparative morphology, taxonomy and evolutionary significance. *Paleontographica Italica*, 69: 1–37. DOI: 10.1666/0022-3360(2003)077<0706:NAFTSP>2.0.CO;2
- Vannier J, Caron J B, Yuan Jin-liang, Briggs D E G, Collins D, Zhao Yuan-long, Zhu Mao-yan, 2007. *Tuzoia*: morphology and lifestyle of a large bivalved arthropod of the Cambrian Seas. *Journal of Paleontology*, 81: 445–471. DOI: 10.1666/pleo05070.1
- Vannier J, Chen Jun-yuan, 2000. The Early Cambrian colonization of pelagic niches exemplified by *Isoxys* (Arthropoda). *Lethaia*, 33: 295–311. DOI: 10.1080/002411600750053862
- Vannier J, Garcia-Bellido D C, Hu Shi-xue, Chen Ai-lin, 2009. Arthropod visual predators in the early pelagic ecosystem: evidence from the Burgess Shale and Chengjiang biotas. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276: 2567–2574. DOI: 10.1098/rspb.2009.0361
- Walcott C D, 1912. Cambrian Geology and Palaeontology. no. 6: Middle Cambrian Beanchiopoda, Malacostraca, Trilobita, and Merostomata. *Geological Magazine*, 9: 376–377. DOI: 10.1017/s0016756800115006
- Wolfe J M, 2017. Metamorphosis is ancestral for crown euarthropods, and evolved in the Cambrian or earlier. *Integrative and Comparative Biology*, 57: 499–509. DOI: 10.1093/icb/ixc039
- Wolfe J M, Daley A C, Legg D A, Edgecombe G D, 2016. Fossil calibrations for the arthropod Tree of Life. *Earth-Science Reviews*, 160: 43–110. DOI: 10.1016/j.earscirev.2016.06.008
- Yao Lu, Peng Jin, Fu Xiao-ping, Zhao Yuan-long, 2009. Ontogenesis of *Tuzoia bispinosa* (Arthropoda) from the middle Cambrian Kaili biota, Guizhou, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 48: 56–64 (in Chinese with English abstract). DOI: 10.3969/j.issn.0001-6616.2009.01.007
- Yuan Jin-liang, Zhao Yuan-long, 1999. *Tuzoia* (bivalved arthropods) from the Lower-Middle Cambrian Kaili Formation of Taijiang, Guizhou. *Acta Palaeontologica Sinica*, 38: 88–94, 182–183. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.1999.s1.007
- Zhang Xing-liang, Shu De-gan, 2014. Causes and consequences of the Cambrian explosion. *Science China: Earth Sciences*, 57: 930–942 (in Chinese). DOI: 10.1007/s11430-013-4751-x
- Zhu Mao-yan, Zhao Fang-cheng, Yin Zong-jun, Zeng Han, Li Guo-xiang, 2019. The Cambrian explosion: Advances and perspectives from China. *Science China Earth Sciences*, 49: 1455–1490 (in Chinese). DOI: 10.1360/SSTe-2019-0183

(责任客座主编: 殷宗军)