

高家山生物群中的非矿化微生物假形化石： 埃迪卡拉纪末期生物软躯体保存方式的新认识

闵筱¹，华洪²，孙勃³，陈瑜¹，崔再航²，代乔坤²

(1. 中国地质调查局成都地质调查中心，四川 成都 610081；2. 早期生命与环境陕西省重点实验室，西北大学地质学系，陕西 西安 710069；3. 陕西煤田地质勘查研究院有限公司，陕西 西安 710021)

摘要：陕西南部宁强地区的李家沟剖面灯影组高家山生物群产有大量磷酸盐化实体化石，包括各类管状化石、瓶状化石、疑难化石以及钙化蓝细菌等，类型丰富。近年来，随着研究的深入，微生物假形化石在该生物群中也被不断发现。由于微生物假形化石是生物死亡后腐解埋藏过程中生物体被微生物（球状和丝状蓝细菌）直接取代，因而原始生物体的结构形态得以完好保存。微生物可以通过改变环境中的物理化学条件使磷酸盐富集和快速堆积，对生物的非矿物组织包括软躯体的保存起到了很重要的作用。根据替代程度不同可以划分为完全替代类型和未完全替代类型。这一发现提供了高家山生物群中生物非矿化组织的另一种保存方式。微生物通过铸型完整复制了生物软躯体以及可能的胚胎形态特征，提供了对此时期软躯体保存的新认识。

关键词：微生物假形化石；球状和丝状蓝细菌；非矿化组织；铸型；高家山生物群

中图分类号：P52

文献标识码：A

动物化石的磷酸盐化在化石保存中较为常见，早期磷酸盐化作用可以精细复制和保存动物的三维宏观形态和微细结构，动物软躯体和微生物磷酸盐化主要的两种模式是包壳(encrustment)和浸渍(impregnation)(Allison P A, 1988; Martill D. M and Wilby P. R, 1994; Xiao S and Knoll A H, 2010)，微生物被认为是促进自生磷灰石沉淀的重要参与者(Hua et al., 2003)。磷酸盐化微生物的丝状体，即微生物假形细胞已经在磷酸盐沉积(O'Brien et al., 1981; Soudry D and Champetier Y, 2010; Soudry D and Lewy Z, 1988; Abed A M and Fakhouri K, 1990; Lamboy M, 1990; Soudry D, 1992, 2000)、磷酸盐化动物软躯体化石(Wilby P R and Briggs D E G, 1997; Wilby P R and Whyte M A, 1995)和磷酸盐化实验(Briggs D E G and Kear A J, 1994)中得到报道。尤其是微生物在动物软躯体保存方面的作用被逐渐

重视，关于微生物与软躯体磷酸盐化之间的关系的研究也日益增多。早期的研究认为快速埋藏、滞留缺氧环境、微生物膜的封闭作用以及尸体陷入无菌环境，即所谓的保存陷阱是软躯体保存的主要原因(Seilacher A, 1970)。微生物对生物的腐烂作用相对快速，在缺氧条件和埋葬之后仍可继续进行，因此早期成岩作用中自生矿物对软躯体的矿化交代在软躯体的保存方面起到了非常重要的作用(张兴亮和舒德干, 1996; Allison P A, 1988)。微生物活动是导致尸体腐烂分解的主要原因，但其又促进了软躯体的矿化和保存(张兴亮和舒德干, 1996)。

研究表明，各种类型的微生物活动和微生物膜、微生物席，能够改变环境并使磷酸盐快速沉积富集，从而使生物体的软躯体组织结构得以保存(杨晓光, 2018)。微生物表面是磷酸盐矿物晶体成核和生长的理想基质(O'Brien et al., 1981)。法国侏罗

收稿日期：2020-06-14；改回日期：2020-09-04

作者简介：闵筱，女，博士，工程师，从事古生物学与地层学研究。E-mail: 360446872@qq.com

通讯作者：华洪，教授，从事古生物学与地层学研究。E-mail: huahong@nwnu.edu.cn

资助项目：国家自然科学基金项目(Nos. 41672025, 41621003, 41890844)和中国地质调查局项目(DD20190054, 1212010610211)联合资助

纪 Cerin 化石中微生物席中磷的含量是周围沉积物的 2.5 倍,对软躯体的磷酸盐化极为关键(Wilby et al.,1996)。更为重要的是,微生物活体(主要是蓝细菌的空心或丝状的胶鞘或者细胞壁)可充当独特的微环境,可以进一步富集磷元素,导致磷酸盐矿物快速沉积(Soudry D,2000)。此类丝状或者球状蓝细菌在高家山生物群中磷酸盐化软躯体化石同样扮演着极其重要的角色。

已有许多现代埋藏学实验探讨了微生物与软躯体磷酸盐化的关系。现代胚胎埋藏学实验首次提出微生物膜的假形(pseudomorphs)概念(Raff et al.,2008)。现代胚胎的实验埋藏学发现,通常在数小时或数日内就会解体的海洋无脊椎动物胚胎组织,由于微生物的入侵可以得以稳定保存,通过产生细菌假形,即一种三维的生物膜,既取代胚胎组织又精细复制胚胎的外部形态。一旦形成,细菌假形就会稳定一年以上,并且能有效地抵抗其它细菌、蛋白酶及溶解酶的攻击和破坏。实验验证了微生物在胚胎组织石化过程中的保护作用、细菌生物膜在死亡的海洋胚胎上迅速聚集成明显的假形、在假形中细胞组织和结构被细菌精美取代等基本事实。这一实验结果与寒武纪早期宽川铺组的部分磷酸盐化胚胎化石相对应,表明在当时的环境下,微生物假形这种保存模式确实存在(Wilby et al.,1996;Raff et al.,2008)。更多的实验揭示,胚胎化石是否得以通过假形保存,不仅取决于微生物群落组合情况,还和外界环境因素如 pH 值、盐度、营养物质供给情况等有关(Raff E C et al.,2008;Raff R A et al.,2014)。进一步的实验表明,细菌取代组织的生物膜并不局限于胚胎,而且还可以保存小型多细胞生物(Raff et al.,2013;Eagan et al.,2017)。除了胚胎之外,其它动物体的微生物假形化石也存在于地质记录中(杨晓光,2018),假形微生物群落会借助水体扩散迁移,在一定范围内,这种扩散会为各种动物提供与胚胎假形化相似的微生物环境,即相近的微生物假形保存模式(张兴亮和舒德干,2001)。非矿化组织的微生物假形的化石记录也不罕见(Wilby et al.,1996;Raff et al.,2008;张兴亮和舒德干,2001)。牛津页岩中鱼龙软躯体的外形轮廓由矿化的杆状和卵形微生物组成,始新世 Messel 页岩中青蛙和蝙蝠的外形也是由菱铁矿化了的细菌构成(张兴亮和舒德干,2001)。

寒武纪早期磷酸盐化微生物假形化石在宽川

铺生物群中已有发现(杨晓光,2018),而前寒武纪末期的高家山生物群中还没有关于非矿化动物体假形的报道。

陕西南部宁强地区李家沟剖面产出的高家山生物群化石为三维立体保存的磷酸盐化的生物类型。前人在研究高家山生物群中微生物的磷酸盐化作用过程中,在 *Sinotubulites levis* 壳壁之上发现了较为丰富的蓝细菌丝状体和球状体形成的三种不同类型的微生物组合,第一种是丝状体相互缠绕形成的藻席状组构;第二种是表面颗粒感强烈的中空球状体堆积形成的组构;第三种是光滑的球状体堆积形成的类型(Hua et al.,2003)。微生物在 *Sinotubulites levis* 壳壁的磷酸盐化作用中扮演着非常重要的角色。作为前寒武纪—寒武纪过渡期的典型代表,位于前寒武纪—寒武纪界限之下的埃迪卡拉纪末期的灯影组高家山生物群,产出有极为多样化的生物类群,除以往报道的大量的管状化石、瓶状化石、疑难化石和遗迹化石等(张录易等,1992;华洪等,2001,2010)外,随着研究的深入,大量繁盛的钙化蓝细菌、钙化藻类化石在该生物群中被发现(Min et al.,2019),极大地丰富了高家山生物群的微生物多样性。而高家山生物群中除了生物化石被磷酸盐化直接交代保存的方式,还有通过微生物替代生物结构、复制生物形态的保存方式,不仅保存了可能的胚胎的形态类型,甚至保存了可能的动物软躯体的形态特征。在研究中不仅发现了能够复制保存非矿化生物整体外形轮廓的微生物假形,而且微生物的形式和被替代的原始动物遗体的种类呈现多样性。微生物假形是高家山生物群中的生物非矿化组织的一种重要的保存方式,结合现代埋藏学实验中的微生物假形的形成机制,探索此类动物体非矿化组织的磷酸盐化的模式有启示意义。

1 地质背景

研究区位于陕西南部宁强地区,大地构造上属于扬子地台西北部边缘,北临秦岭造山带,为稳定地台边缘凹陷盆地(孙勃,2012)。埃迪卡拉系地层由陡山沱组和灯影组组成。陡山沱组主要分布于宁强及镇巴一带,下部以碎屑岩沉积为主,向上部过渡为碳酸盐岩沉积,主要为白云岩及一些夹有锰、磷的沉积。灯影组为典型的碳酸盐台地沉积,主体由白云岩组成(陕西省地质矿产局,陕西省区域

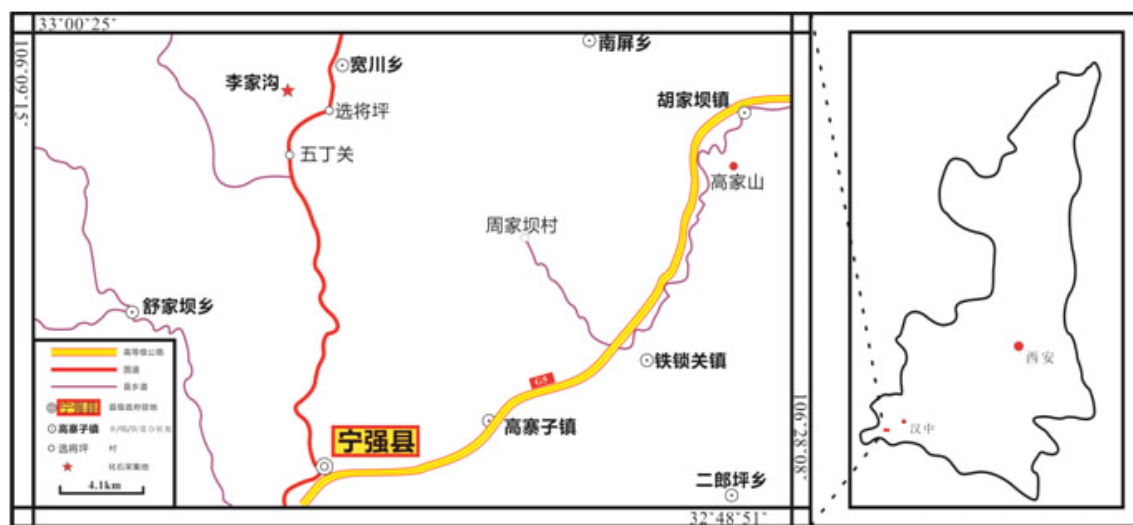


图1 李家沟剖面地理位置图
(左图红星处为李家沟剖面,实心红点处为高家山剖面)

Fig. 1 The location of the Lijiagou profile

地质志,1989)。

高家山生物群主要产于陕西南宁高家山剖面和李家沟剖面(地理位置见图1)。高家山剖面陡山沱组出露较少,主要为灯影组且化石丰富。灯影组分为三段,分别是下部的藻白云岩段,中部的高家山段和上部的碑湾段。藻白云岩段岩性主要为中到厚层的灰白色白云岩,厚层状藻白云岩有明显的葡萄状构造。高家山段主要以碎屑岩为主,下部是灰绿色、紫红色粉砂质泥岩,化石组合主要为蠕形动物爬迹如 *Shaanxilithes*,目前有观点认为是实体化石而非遗迹化石。中部为黄绿色泥质粉砂岩夹薄层灰岩,化石组合主要是管状化石 *Conotubus*、*Gaojiashania*,瓶状化石 *Protolagena*。上部为灰黑色硅质灰岩,主要产管状化石 *Cloudina* 及遗迹化石(华洪等,2001)。

本文所描述的化石均产自于李家沟剖面(图1),位于高家山剖面以西约20km。李家沟剖面处于陕西南部宁强地区,距离宁强县城39km。埃迪卡拉系地层在该剖面出露不全,陡山沱组未出露,灯影组缺失碑湾段,因此仅为藻白云岩段和高家山段,藻白云岩段也出露不全,岩性为灰白色中-厚层白云岩。高家山段与寒武纪早期宽川铺组平行不整合接触(图2)。高家山段主要由下部的薄层碎屑岩和上部的厚层含碎屑白云岩组成。碎屑白云岩中含有大量的管状化石,如 *Cloudina* 和 *Sinotubulites* 等,以及大量的蓝细菌化石和疑难化石。本研究的化石均来自于高家山段的碎屑白云岩中(图2)。

2 材料与方法

野外采集富含化石的内碎屑白云岩共计3000kg。在实验室把约5kg一桶的样品碎成8cm×8cm×8cm的小样放置在容积为18升的大塑料桶中用8%~12%的冰醋酸浸泡处理,每隔24小时换酸一次,经40天左右样品反应完毕。浸泡之后的样品用100目的筛子筛选,将得到的不溶残渣装入一次性纸杯中用微波炉烘干。烘干后的残渣拿到双目光学显微镜下进行化石和不溶残渣的人工分离,共挑选出保存较好的微生物假形化石50余枚,同时发现的共生化石还包括大量管状化石如 *Cloudina*, *Sinotubulites*,钙化蓝细菌化石如 *Epiphyton* (华洪等,2010)等。挑选出的化石在双目显微镜下观察并选择代表性的化石粘在3cm×5cm的铁板上,优选标本的扫描电镜(SEM)观察,通过西北大学大陆动力学国家重点实验室的FEI Quanta 450场发射扫描电子显微镜完成二次电子成像照相,最后筛选成像完好易于观察的化石照片。所有化石标本均保存于西北大学地质学系。

3 化石描述

3.1 球状微生物与球状假形化石类型

球状假形化石类型主要是胚胎的保存,发生卵裂期之前的胚胎在腐解过程中,微生物迅速聚集在死亡的胚胎之上,从外向内发生替代,形成完全替代类型。胚胎整体大小为400~700μm,均由球形微

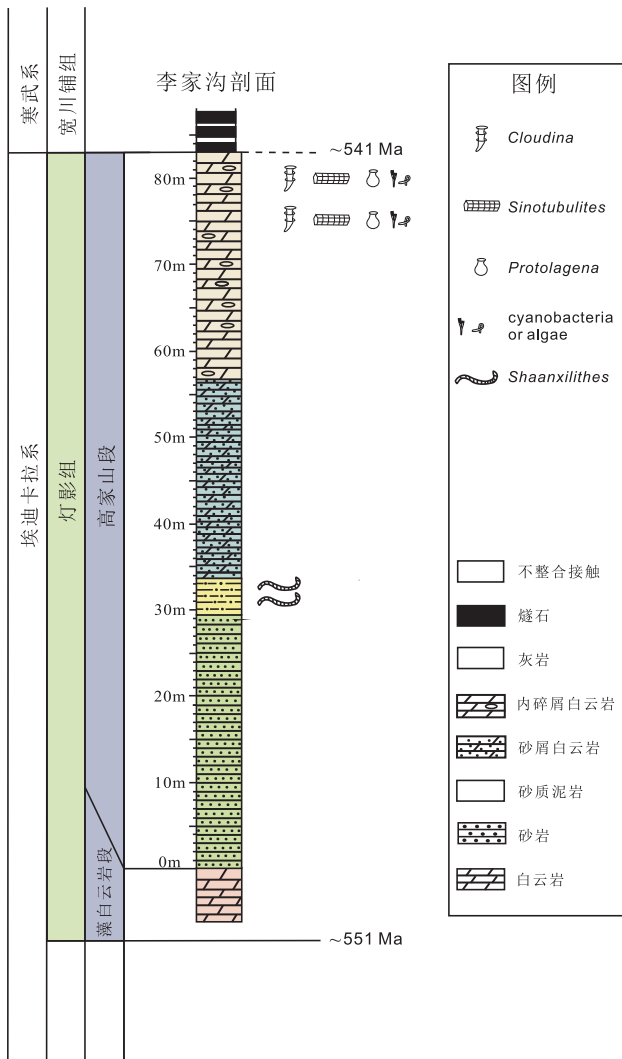


图2 李家沟剖面柱状图

(微生物假形化石与钙化藻类化石、管状化石共生,均产自高家山段顶部碎屑白云岩中。据本文作者文献 修改)

Fig. 2 The stratigraphic column of the Lijiagou profile

生物组成。球状微生物单个直径在 $10\mu\text{m}$ 左右,远小于大积球属的直径 $30\mu\text{m}$ 球状颗粒。单个球粒微生物代表一个细胞。局部细节放大图可见球状颗粒为空心结构,部分被磷酸盐充填,与积球属的球形实心颗粒也明显有别(图3)。

球粒基本均未受物理外力挤压变形或者搬运作用破损,球粒表面光滑,排列比较松散。化石整体从内到外均被球状微生物充填,因此我们称之为完全改造阶段(杨晓光,2018)。局部放大可见球形颗粒为空心球体,可能为球状蓝细菌的胶鞘(图3B)。球粒之间呈相切关系,球粒基本代表了原始微生物细胞体的大小,成岩作用并未对微生物细胞形态的改造产生明显的影响。此类球状假形化石

为胚胎化石的保存,微生物类型推测为球状蓝细菌。

3.2 球状微生物和非球状假形化石类型

除了胚胎化石可被微生物替代保存,动物的软躯体及其它非矿化组织也可以被微生物完整复制并替代。样品中有5种形态不同的动物化石被微生物替代复制,包括3种长条型,1种扭曲型和1种可能的分裂球型(图4A,B,C,G,H)。这5种类型被完全替代,称为完全改造阶段的微生物假形化石。同时还有1种不完全改造类型,球状微生物仅复制了生物体外部结构形态,但内部呈中空结构(图4K)。

长条型化石可见3种,第一种包括有完全微生物替代类型(图4A)及颗粒间被基质充填类型(图4C,G),前者整体长度为 2mm ,宽度为 $500\mu\text{m}$ 。球状颗粒排列紧密,颗粒之间无基质充填,小球粒直径在 $25\mu\text{m}$,大部分空心,小部分颗粒被磷酸盐充填,可见磷灰石矿物(图4D)。第一种化石呈长叶状(图4C),长 3.5mm ,宽 $700\mu\text{m}$ 。韧性弯曲状态,可能为动物软躯体的保存,球状颗粒和基质共存,球状微生物部分为实心,部分为空心(图4F),直径为 $15\sim 20\mu\text{m}$ 。第三种化石,整体相对直,长 4mm ,宽 $500\mu\text{m}$,球形微生物之间有基质充填,大部分球形微生物为空心,少部分为实心,直径为 $20\mu\text{m}$ (图4G)。

扭曲型化石整体弯曲发生韧性变形,可能为软躯体的复制保存(图4H)。颗粒之间有基质充填,并且颗粒富集并非整体,似乎生物体原始外层壳依然存在,颗粒富集的范围为内部软体部分。整体长 3mm ,可能发生蜷缩现象。颗粒直径 $20\mu\text{m}$ 左右。几乎均为实心。

另一种分裂球型化石,整体呈现可能的分裂的状态,由一个大球体和一个小球体组成。颗粒直径有基质充填,可见颗粒掉落的痕迹,均为实心,直径 $40\mu\text{m}$ 。化石长度 1.8mm ,大球体直径 1mm ,小球体直径约 $500\mu\text{m}$ 。

除了完全替代类型,同时也有未完全改造的假形化石。化石整体呈水滴形(图4K),长 2mm ,宽 1mm 。球形微生物仅改造了生物体外部结构,并未充填内部。从破损部位看出内部中空结构。颗粒之间有基质充填(图4K,N),颗粒直径 $30\mu\text{m}$ 。

3.3 丝状微生物和非球状假形化石类型

非球形化石还可以被丝状微生物替代保存,丝状微生物复制了动物化石的外部轮廓。生物并非整

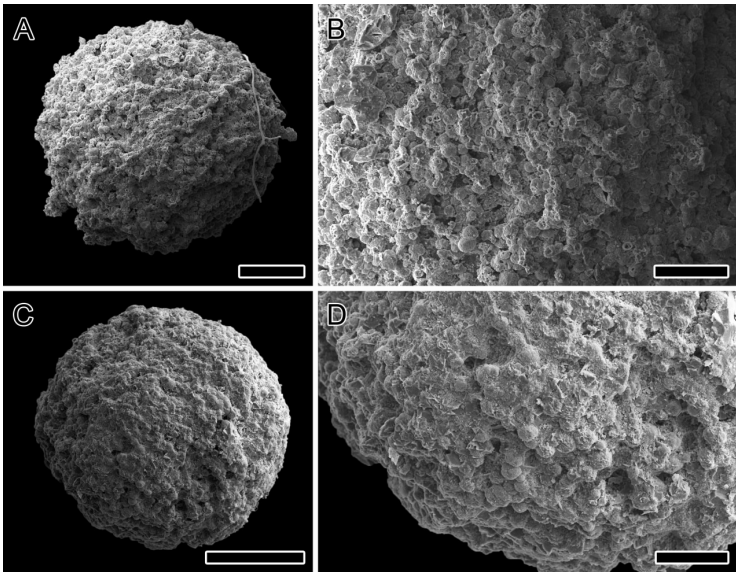


图3 球状蓝细菌假形化石 SEM 照片

A,C,化石整体图,完整球形胚胎;B,为A的局部放大图,可见空心球状蓝细菌颗粒;D,为C的局部放大图,显示部分颗粒内部被磷酸盐充填;比例尺:A,C: 250 μ m;B,D, 100 μ m。化石编号:A,B: LJC-084-110; C,D: LJC-090-033。

Fig. 3 SEM photographs of pseudo-shaped globular cyanobacteria fossils

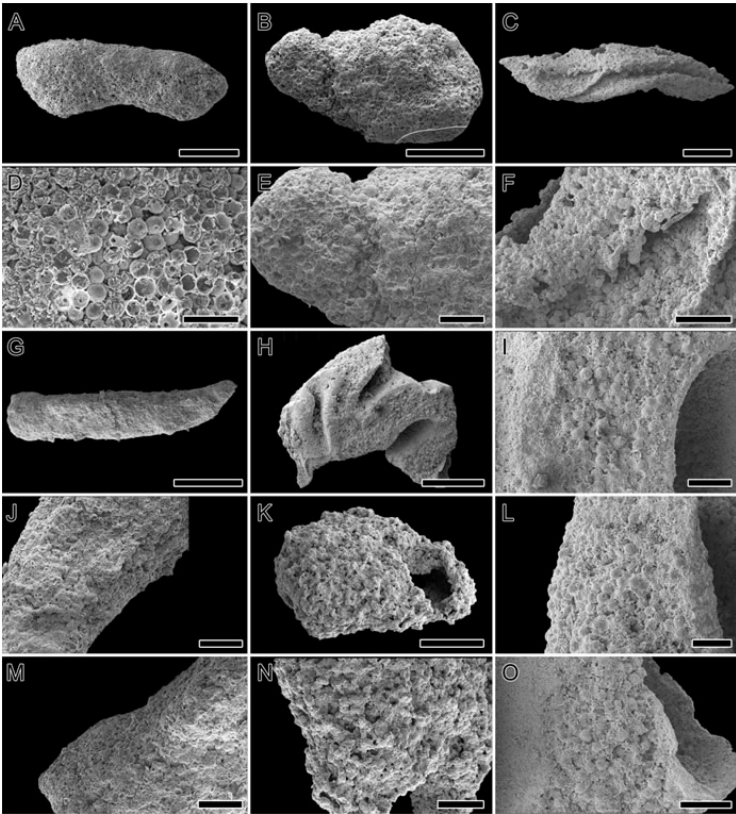


图4 非球状假形化石类型 SEM 照片

(A,B,C,G,H, 原始生物整体结构被球状蓝细菌完美复制,数以万计的球状蓝细菌密集分布。D,E,F,分别为A,B,C的局部放大图;J,M,为G的局部放大图;I,L,O,为H的局部放大图。K, 原始生物整体结构只有外部形态被球状蓝细菌复刻;N为K的局部放大图。比例尺:A,B,C, K,500 μ m; D,100 μ m; E,F,I,O,L,M,150 μ m; G,H,1000 μ m。化石编号:A, LJC-075-041; B, LJC-090-078; C, LJC-081-054; G, LJC-098-083; H, LJC-111-061; K,LJC-118-016)

Fig. 4 SEM Photographs of non-spherical pseudo-shaped fossils

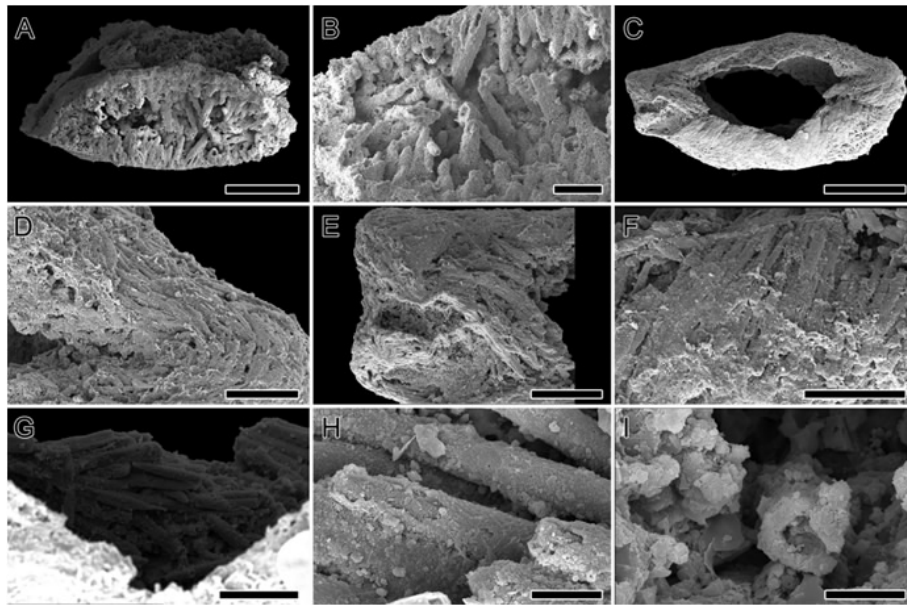


图5 丝状蓝细菌未完全改造阶段假形化石类型

A, C, 原始生物整体结构只有外部形态被丝状蓝细菌复制, 为未完全改造阶段; B, 为 A 的局部放大图; D, E, F, G, H, I, 为 C 的局部放大图。比例尺: A, C, 500 μ m; G, 50 μ m; I, 10 μ m; B, E, 150 μ m; D, F, 100 μ m; H, 10 μ m。化石编号: A: LJG-109-050; C: LJG-123-072。

Fig. 5 Pseudo-shaped fossils of filamentous cyanobacteria in incomplete transformation stage

体被丝状微生物全部替代, 纤维状丝体形成一层致密的网格, 复制了动物体的外部轮廓, 以生物体内表面为基底, 向内生长, 化石整体呈现原本的形态, 外形类似梭子 (图 5A), 长度为 2mm, 宽度为 700 μ m, 丝状体在内部富集, 为空心管体 (图 5B), 外直径约为 40 μ m。丝状体表面光滑无其它结构。另外一种形态是丝状微生物形成网络, 仅替代了生物的外形结构, 化石整体呈封口的类似于瓶状化石的形态, 内部中空且壁薄, 化石个体长度 2mm, 宽度 1mm (图 5C)。从微生物形成的网络可看出可能原始动物的外部形态如假形化石所示, 头部和尾部的外壁较中间的壁厚度大, 因此中间壁易出现破碎和不易替代现象 (图 5C, D, E, F, G)。从丝状体的生长方向和弯曲方向可以看出微生物的替代从厚壁处替代到薄壁处替代并最终汇聚到一起 (图 5C, D), 丝状蓝细菌的管状结构非常清晰, 一种管体呈现两层壁模式, 但是外层壁与内部藻丝体之间没有空隙, 紧密贴合, 在破碎部分可见这种紧密贴合状态, 显示胶鞘和藻丝体结构特征 (图 5H), 而且丝状体的放大图显示外层和内部藻丝体的矿物形成几乎同时 (图 5I), 丝状体外直径约为 10 μ m, 并无内外差异, 表明藻丝体腐解之前, 这种与蓝细菌的胶鞘加藻丝体组合为丝状体的结构一致的组构, 被磷酸盐同时交代形成。这两种类型均为不完全替代类

型, 也称为不完全改造阶段。

这两种非球状假形化石内部的丝状体并不密集, 在动物体的外轮廓即最外层最为丰富和密集, 而体腔内丝状体网格相对稀疏甚至没有, 存在的内部网格也没有刻画出内部原生软躯体的形态, 表明其原始内部结构可能在被微生物替代前已经完全破坏。

4 讨论

无论是球状微生物还是丝状微生物形成的球形胚胎化石和其它类型动物体化石, 其最终形态可分为完全改造阶段和未完全改造阶段。前者生物体内部外部均被微生物完全复制和替代, 而后者微生物仅替代了生物体外轮廓, 而内部体腔无保留且未被改造。

球状微生物形成的假形中球状颗粒基本代表了原始微生物的细胞体, 并且微生物体的外形大小决定了动物体外形的保存精度, 越小的细胞越能保存相对精细的动物体形态特征。现代埋藏学实验发现不同微生物对软躯体的保护和破坏作用不同, 细菌之间的影响力和控制力也不同, 微生物膜的形成和软躯体保存是多种微生物共同作用的结果 (Raff et al., 2013; 杨晓光, 2018)。胚胎化石假形和动物体假形的形成依赖的微生物来源和作用模式存在不同, 也是由于生物体个体差异, 所以存在完

全改造阶段和未完全改造阶段。完全改造阶段,球状细胞密集充填了胚胎和一些动物体内外腔,未完全改造阶段主要是动物体轮廓,内部呈空腔,其原因可能是动物体软组织已经被内源或者外源的细菌降解。但是假形的形成主要是由外来细菌活动造成的,此现象与宽川铺生物群中的假形化石形成原因一致(杨晓光,2018)。完全改造阶段的形成原因可能是外来的微生物细胞直接在胚胎或者动物体内部生长,将内部组织分解,相对坚韧的外表限制和固定了微生物群体的形态,之后的分解作用中外表结构被破坏,但是矿化作用也在同时发生,微生物细胞被磷酸盐交代,形成假形整体(杨晓光,2018)。而未完全改造阶段化石的形成原因可能是球状或者丝状微生物先附着在生物体外表面,形成微生物膜,之后向内部空腔生长,磷酸盐化作用发生,形成一个动物体外形轮廓的假形。

非矿化组织的微生物假形的化石记录在高家山生物群中属首次发现和报道,微生物作用不仅可以保存非矿化组织,还可以保存可能的软躯体,被替代的生物体种类呈现多样化。根据微生物的形态特征,推测这些替代生物体的球状和丝状微生物为蓝细菌,有些蓝细菌可自养也可异养,因此这些可能为可异养的蓝细菌。高家山生物群中的微生物以球状和丝状两种类型直接参与生物磷酸盐化过程。微生物假形化石是动物化石保存的一种方式,也是软躯体保存的一种方式,微生物通过铸型完整复制了生物软躯体以及可能的胚胎形态特征,提供了对于此时期软躯体保存方式的新认识。除此之外,胚胎化石和动物非矿化组织的假形结构,在现代埋藏学实验和化石记录中相互印证,化石记录提供了微生物形态、组合类型、作用方式方面的第一手资料。

致谢:感谢西北大学地质学系大陆动力实验室庞云龙老师提供扫描电子显微镜实验帮助,感谢审稿老师的意见。

参考文献(References):

- Abed A M and Fakhouri K, 1990. Role of microbial processes in the genesis of Jordanian Upper Cretaceous phosphorites[J]. Geological Society London Special Publications, 52(1):193–203.
- Allison P A, 1988. The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macro-fossils [J]. *Paleobiology*, 14:139–154.
- Allison P A, 1988. Konservat Lagerstätten: cause and classification [J]. *Paleobiology*, 14(4):331–344.
- Briggs D E G and KearAJ, 1994. Decay and mineralization of Shrimps [J]. *Palaio*, 9:431–456.
- Cai Y, Cortijo I, Schiffbauer J, et al., 2017. Taxonomy of the late Ediacaran index fossil Cloudina and a new similar taxon from South China[J]. *Precambrian Research*, 298,146–156.
- Eagan J L, Andrews M E, Pearson R L, et al., 2017. Identification and modes of action of endogenous bacteria in taphonomy of embryos and larvae [J]. *Palaio*, 32(4):206–217.
- Hua Hong, Zhang L Y, Chen Z, et al., 2003. Microbially mediated phosphatization in the late Sinian skeletal fossils, southern Shaanxi [J]. *Acta Palaeontologica Sinica*, 42(2):189–199.
- Lamboy M, 1990. Microbial mediation in phosphatogenesis: new data from the Cretaceous phosphatic chalks of northern France [J]. *Engineering Geology*, 110(1):51–65.
- Martill D M and Wilby P R, 1994. Lithified prokaryotes associated with fossil soft tissues from the Santana Formation (Cretaceous) of Brazil [J]. *Kaupia, darmstadter beiträger zur naturgeschichte*, 4:71–77.
- Min X, Hua H, Liu L, et al., 2019. Phosphatized Epiphyton from the terminal Neoproterozoic and its significance, *Precambrian Research*, doi: <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2019.105358>.
- O'Brien G W, Harris J R, Milnes A R, et al., 1981. Bacterial origin of East Australian continental margin phosphorites [J]. *Nature*, 294(5840):442–444.
- Raff E C, Andrews M E, Turner F R, et al., 2013. Contingent interactions among biofilm-forming bacteria determine preservation or decay in the first steps toward fossilization of marine embryos[J]. *Evolution & Development*, 15(4):243–256.
- Raff E C, Schollaert K L, Nelson D E, et al., 2008. Embryo fossilization is a biological process mediated by microbial biofilms [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49):19360–19365.
- Raff R A, Andrews M E, Pearson R L, et al., 2014. MICROBIAL ECOLOGY AND BIOFILMS IN THE TAPHONOMY OF SOFT TISSUES [J]. *Palaio*, 29(11):560–569.
- Seilacher A, 1970. Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten [J]. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 1970(1):34–39.
- Soudry D, 1992. Primary bedded phosphorites in the Campanian Mishash Formation, Negev, southern Israel [J]. *Sedimentary Geology*, 80(1–2):77–88.
- Soudry D, 2000. Carbonate-phosphate competition in the Negev phosphorites (southern Israel): a microstructural study [J]. *Glenn C R, Prévôt-Lucas L, Lucas J. Marine authigenesis: from Global to microbial [M]. SEPM special Publ. 66:415–426.*
- Soudry D and Champetier Y, 2010. Microbial processes in the Negev phosphorites (southern Israel) [J]. *Sedimentology*, 30(3):411–423.
- Soudry D and Lewy Z, 1988. Microbially influenced formation of phosphate nodules and megafossil moulds (Negev, Southern Israel)

- [J]. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 64(1-2): 15-34.
- Wilby P R, Briggs D E G, Bernier P, et al., 1996. Role of microbial mats in the fossilization of soft tissues[J]. *Geology*, 24(9):787-790.
- Wilby P R and Briggs D E G, 1997. Taxonomic trends in the resolution of detail preserved in fossil phosphatized soft tissues[J]. *Geobios*, 30(S1):493-502.
- Wilby P R and Whyte M A, 1995. Phosphatized soft tissues in bivalves from the Portland Roach of Dorset (Upper Jurassic)[J]. *Geological Magazine*, 132(1):117-120.
- Xiao S and Knoll A H, 2010. Fossil preservation in the Neoproterozoic Doushantuo phosphorite Lagerstatte, South China. [J]. *Lethaia*, 32(3):219-238.
- 华洪,陈哲,袁训来,等,2010. 陕南伊迪卡拉纪末期的瓶状化石——可能最早的有孔虫化石[J]. *中国科学(D辑)*, 40(9): 1105-1114.
- 华洪,张录易,张子福,等,2001. 高家山生物群化石组合面貌及其特征[J]. *地层学杂志*, 25(1):13-17.
- 陕西省地质矿产局, 1989. 陕西省区域地质志[M]. 北京:地质出版社.
- 孙勃, 2012. 陕西宁强地区埃迪卡拉系顶部具矿化骨骼化石研究[D]. 西安:西北大学.
- 杨晓光, 2018. 寒武纪早期宽川铺生物群中微生物化石与相关显微结构[D]. 西安:西北大学.
- 张录易,董军社,田淑华,等,1992. 高家山生物群[C]//丁莲芳,等. 扬子地台北缘晚震旦世—早寒武世早期生物群研究[M]. 北京:科学技术文献出版社. 33-63,
- 张兴亮和舒德干, 1996. 澄江化石库中双节虫类的保存状态及其埋葬后的腐烂过程[J]. *西北大学学报*, 26(z):454-458.
- 张兴亮和舒德干, 2001. 试论动物非矿化组织的保存[J]. *沉积学报*, 19(1):13-19.

Non-mineralized microbial pseudofossils in Gaojiashan biota: A new understanding of the preservation of organisms soft bodies in the latest Ediacaran

MIN Xiao¹, HUA Hong^{2*}, SUN Bo³, CHEN Yu¹, CUI Zaihang², DAI Qiaokun²

(1. Chengdu Center, China Geological Survey, Chengdu 610081, China; 2. State Key Laboratory of Continental Dynamics, Department of Geology, Northwest University, Xi'an 710069, China; 3. Shaanxi Coalfield Geological Exploration Research Institute Co., Xi'an 710069, China)

Abstract: The Ediacaran Gaojiashan biota from the Dengying Formation in Lijiagou section in the southern Shaanxi Province contains a large number of phosphatized fossils, including abundant tubular fossils, vase-shaped fossils and calcified cyanobacteria. With the deepening of research, microbial pseudofossils are recovered in the biota. The structure and even the whole body were duplicated by aggregated spherical or filamentous cyanobacteria through direct replacement of microorganisms. Microorganisms can enrich and accumulate phosphate rapidly by changing the physical and chemical conditions in the environment, which plays an important role in the preservation of non-mineral tissues including soft bodies of organisms. According to the degree of substitution, they can be divided into complete substituting and incomplete substituting types. Soft bodies or possible embryonic morphological characteristics were completely duplicated by microorganisms through casting moulds. This discovery provides another way for the preservation of non-mineralized biological tissues in Gaojiashan biota and a new understanding of the preservation of organisms soft bodies in this period.

Key words: Microbial pseudofossils; Coccooid and filamentous cyanobacteria; Non-mineralized tissue; casting mould; Gaojiashan biota