古生物学报, 65(1): 79−98 (2026年3月)
Acta Palaeontologica Sinica, 65(1): 79−98 (March 2026)

·研究综述·

DOI: 10.3724/aps.2025052

寒武纪棘皮动物研究现状与展望*

郑位育[1, 2]　孙海静[1, 2**]　王德智[3]　赵方臣[1, 2**]

1 中国科学院南京地质古生物研究所, 古生物学与油气地层应用全国重点实验室, 南京 210008;
2 中国科学院大学, 地球与行星科学学院, 北京 100049;
3 临沂大学, 土木工程与建筑学院, 山东临沂 276000

提要　棘皮动物作为后口动物最早分化出的分支之一, 因其具有矿化骨骼, 化石记录非常丰富, 是研究后口动物起源、宏演化模式和过程的理想类群。棘皮动物在寒武纪已呈现出显著的形态分异度和多样性, 为研究该类群的起源与早期辐射、五辐射对称的演化路径, 以及早期动物生态位的分异和古群落的重建提供了关键材料。然而, 早期棘皮动物保存受埋藏学偏差制约, 化石记录的不完整性限制了对核心科学问题的解析。中国寒武系发育连续且完整, 保存了多种特异埋藏化石库, 为棘皮动物的起源与早期演化研究提供了不可替代的关键材料。近年来, 随着更多更好标本的发现以及新方法的应用, 棘皮动物研究不断深入并取得了瞩目的成果。本文旨在系统梳理寒武纪该领域研究进展, 聚焦于棘皮动物的起源与演化、分类与形态多样性、古生态学与古地理分布, 以及中国材料的积极贡献, 并提出未来值得关注的科学问题。

关键词　寒武纪　棘皮动物　起源与演化　多样性　古生态　古地理

中文引用　郑位育, 孙海静, 王德智, 赵方臣, 2026. 寒武纪棘皮动物研究现状与展望. 古生物学报, 65(1): 79−98. DOI: 10.3724/aps.2025052

英文引用　Zheng Wei-yu, Sun Hai-jing, Wang De-zhi, Zhao Fang-chen, 2026. Cambrian echinoderms: current research and future perspectives. Acta Palaeontologica Sinica, 65(1): 79−98. DOI: 10.3724/aps.2025052

Cambrian echinoderms: current research and future perspectives

ZHENG Wei-yu[1, 2], SUN Hai-jing[1, 2], WANG De-zhi[3], ZHAO Fang-chen[1, 2]

1 *State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy*, *Nanjing Institute of Geology and Palaeontology*, *Chinese Academy of Sciences*, *Nanjing* 210008, *Jiangsu*, *China*;
2 *College of Earth and Planetary Sciences*, *University of Chinese Academy of Sciences*, *Beijing* 100049, *China*;
3 *College of Civil Engineering and Architecture*, *Linyi University*, *Linyi* 276000, *Shandong*, *China*

Abstract　As one of the earliest diverging lineages among deuterostomes, echinoderms possess a mineralized skeleton that has yielded an exceptionally rich fossil record. This makes the echinoderms an ideal group for investigating the origin, macroevolutionary patterns, and macroevolutionary processes of deuterostomes. Echinoderms exhibited remarkable morphological disparity and diversity as early as the Cambrian, providing critical material for studying the origin and early radiation of the group, the evolutionary pathway of pentaradial symmetry, the differentiation of early animal niches, and the reconstruction of ancient communities. However, the preservation of early echinoderms is constrained by taphonomic biases, limiting the resolution of core scientific questions. In China, the Cambrian strata are continuous and complete, containing a variety of exceptionally preserved fossil Lagerstätten. These Lagerstätten provide irreplaceable and essential ma-

收稿日期: 2025-12-15; 改回日期: 2026-03-02; 录用日期: 2026-03-04
* 国家自然科学基金重点项目(42330209)、中国科学院战略性先导科技专项B类(XDB0850000)联合资助。
** 通讯作者: 赵方臣, 研究员, e-mail: fczhao@nigpas.ac.cn; 孙海静, 副研究员, e-mail: hjsun@nigpas.ac.cn

terial for research on the early origin and evolution of the echinoderms. In recent years, driven by the discovery of more and better-preserved fossils and the application of new methodologies, echinoderm research has progressed steadily. This review systematically synthesize the research progress in this field, focusing on Cambrian echinoderm research, with an emphasis on their origin, evolution, taxonomy, morphological diversity, paleoecology, and paleobiogeography, while highlighting the contributions of research based on Chinese fossil records. Furthermore, this review proposes future scientific questions worthy of attention.

Key words Cambrian, echinoderms, origin and evolution, diversity, paleoecology, paleogeography

1 前 言

寒武纪大爆发是地质历史上最为重大的生命演化事件之一, 几乎所有已知动物门在埃迪卡拉纪晚期至寒武纪早期较短的地质时限内(~20 Ma)快速出现, 动物树主要分支迅速形成(朱茂炎, 2019)。其中, 后口动物作为两侧对称动物两大主要类群之一, 在形态—发育—基因层面高度异质, 被认为是动物界最为复杂的演化类群。

棘皮动物(Echinodermata)作为后口动物最早分化出的分支之一, 以五辐射对称、体表突出棘刺、中胚层起源的内骨骼、特有的水管系统为特征。其中, 具立体网格状(stereom)微结构的方解石内骨骼(通常为高镁方解石)是所有已知棘皮动物的唯一共有衍征(Zamora and Rahman, 2014; Zamora *et al*., 2020; Gorzelak, 2021; Nanglu *et al*., 2022)。现生棘皮动物有五个纲: 海星纲、海百合纲、海胆纲、海参纲和蛇尾纲。其中海百合纲与其余四纲(即游离棘皮动物Eleutherozoa)互为姊妹群(Smith *et al*., 2004); 在游离棘皮动物内部, 分子证据普遍支持“海星+蛇尾”(Asterozoa)与“海胆+海参”(Echinozoa)互为姊妹支系(Cannon *et al*., 2014; Arnone *et al*., 2015)。

地质历史时期, 棘皮动物的物种多样性非常高, 目前已有15000余个已命名化石种(Mooi, 2016), 是研究后口动物起源、宏演化模式和过程的重要类群之一(Rahman and Zamora, 2024)。棘皮动物的化石标本, 不仅包含大量可作为有效指相标志以用于地层对比的孤立骨板, 这些骨板的形态差异是探讨类群内形态分异与演化趋势的直接证据; 也涵盖了一些保存了关键形态学特征的(部分)铰合标本(Deline *et al*., 2020)。寒武纪特异埋藏化石群中产出的特异保存化石不仅能揭示常规化石无法保存的精细解剖结构, 为厘清棘皮动物身体构型的演化历程提供直接证据, 还可通过化石保存状态与伴生生物组合, 解析其关键演化特征(如对称性转变、骨骼发育模式), 重建古生态, 并为探讨埋藏机制、恢复古沉积环境提供重要信息, 是深入揭示寒武纪生命大爆发背景下棘皮动物演化研究的核心材料。

棘皮动物在寒武纪完成了起源与早期演化的关键过程, 呈现出多样的对称性类型、独特的骨骼发育模式等与现代类群显著不同的原始形态特征, 其化石记录成为追溯该类群演化源头的稀缺且关键实证。棘皮动物非辐射对称(不对称、两侧对称)和辐射对称的身体构型在寒武纪第二世近乎同时出现, 揭示了该门类早期快速分异的演化模式(Smith *et al*., 2013; Deline *et al*., 2020), 对研究棘皮动物起源与早期辐射、五辐射对称演化路径以及早期动物生态位的分异等具有重要意义。然而, 受埋藏学偏差等因素影响, 早期记录并不完整, 限制了对这些问题的深入理解。中国寒武系出露广泛、地层发育连续, 保存有小壳化石和布尔吉斯页岩型生物群等多种类型特异埋藏化石库, 是棘皮动物早期研究不可或缺的材料宝库。不仅如此, 由于棘皮动物发育有矿化的内骨骼, 在其他沉积环境下也能保存清晰、完整的外部形态特征, 能够有效弥补特异埋藏化石在化石标本数量和结构完整性上的局限性, 最终为解析、推进棘皮动物演化相关科学问题提供了材料支持。本文据此综述寒武纪棘皮动物研究现状, 聚焦于起源时间与最早化石记录、分类多样性与形态分异度、系统发育研究的理论基础及假说、古生态与古地理, 以及中国材料的研究进展与贡献, 并提出未来值得关注的科学问题。

2 棘皮动物起源

在棘皮动物研究的150余年历史中, 其起源与早期演化始终是核心议题之一(Novack-Gottshall *et*

al., 2024)。分子钟分析推断其起源于埃迪卡拉纪晚期(约5.9亿—5.6亿年前) (Erwin *et al*., 2011; Simakov *et al*., 2015; Dohrmann and Wörheide, 2017), 然而确切的化石直至寒武纪早期才被发现 (Erwin *et al*., 2011; Pisani *et al*., 2012; Simakov *et al*., 2015), 二者间存在显著的时间差。早期化石的鉴别特征常因标本保存较差而模糊不清, 导致“最早棘皮动物”的界定及其早期演化路径长期存在争议。

埃迪卡拉纪晚期白海化石组合中具辐射对称的*Tribrachidium heraldicum*和*Arkarua adami*曾被解释为最古老的棘皮动物(Gehling, 1987; Mooi and David, 1998), 但因缺乏棘皮动物特有的具立体网格状微结构的骨板及水管系统(Water vascular system), 现已被普遍排除在该门类之外(Rahman and Zamora, 2024)。进入寒武纪, 幸运期的岩家河组中产出的小岩家河虫(*Yanjiahella*)虽具两侧对称和板状骨片结构(Guo *et al*., 2012; Topper *et al*., 2019), 但同样缺乏立体网格状微结构等关键衍征, 其棘皮动物干群属性仍然存疑(Zamora *et al*., 2020)。

突破性进展来自寒武纪第三期的澄江动物群。该动物群是最早的布尔吉斯页岩型化石库代表之一, 保存了精美的多门类软躯体动物化石。Shu等(2004)曾报道了澄江动物群步带类群中的始祖古囊动物(*Vetulocystis catenata*)和尖山滇池古囊虫(*Dianchicystis jianshanensis*), 但由于以上属种难以观察到棘皮动物的关键鉴定特征, 其系统发育位置仍有待商榷(Clausen *et al*., 2010; Wang *et al*., 2024)。Zhao等(2022)报道了具放射步带与双列底板和覆盖板的海座星纲化石*Sprinkleoglobus extenuatus*, 是澄江动物群中目前最可靠的棘皮动物化石记录。结合澄江动物群的高精度年代学框架(约518 Ma) (Yang *et al*., 2018), 该化石为棘皮动物的最早出现提供了可靠的化石证据及年龄约束。

与此同时, 全球同期地层中的化石记录进一步印证了棘皮动物的早期辐射特征。在美国西部Poleta组(Durham and Caster, 1963; Durham, 1967; Sprinkle and Wilbur, 2005)、西班牙Alanís组 (Ubaghs and Vizcaïno, 1990)及摩洛哥Issafen组 (Smith *et al*., 2013)等地层, 均发现了与*Sprinkleoglobus extenuatus*时代相近或略晚的海旋板、海座星及可能的始海百合类化石。这些类群的近乎同时出现, 表明棘皮动物在寒武纪第三期已实现身体基础构型的形成和多支系的快速分化。

3 分类多样性与形态分异度

3.1 寒武纪棘皮动物分类多样性

寒武纪至奥陶纪是棘皮动物分类多样化的关键时期(Deline *et al*., 2020; Novack-Gottshall *et al*., 2022)。自寒武纪第三期首次出现后, 其多样性在乌溜期至鼓山期迅速增加, 于古丈期急剧衰减, 并在江山期至第十期有所恢复(图1-A)。据统计, 寒武纪已建立了96属134种, 属种未定类群76个, 除*Ctenoimbricata*和*Helicocystis*尚未确定分类位置外, 其余类群分属于八个大类(Cincta、Ctenocystoidea、Soluta、Stylophora、Helicoplacoidea、Edrioasteroidea、Eocrinoids和Rhombifera) (Rahman and Zamora, 2024)。这些化石记录了200余种不同的形态构型, 从不对称、两侧对称到五辐对称均有体现(Smith, 2005), 展现了较大的早期形态分异度, 为其后的进一步多样性辐射及演化发展奠定了重要基础(Deline *et al*., 2020; Dornbos, 2006)。

3.2 非辐射对称的寒武纪棘皮动物

非辐射对称类群主要包括海果亚门(Carpozoa)的海笔纲(Cincta)、栉海林檎纲(Ctenocystoidea)、海箭纲(Soluta)、海桩纲(Stylophora)以及分类位置未定的*Ctenoimbricata* (Rahman, 2009)。非辐射对称体构的棘皮动物形态差异度大, 物种丰富。

海笔纲(Cincta)具扁平的萼和由增厚骨板构成的边缘框架(Rahman and Zamora, 2009)。萼前端中央具有一块大型骨板(operculum), 口部位于骨板的右侧。萼末端具有一短小的茎状延伸结构(homostele), 其前缘的沟槽被认为是用于摄食的腕肢或食物沟(David *et al*., 2000; Smith, 2005)。在寒武纪共发现17属26种, 时间延限较短, 仅见于苗岭世, 在乌溜期达到多样性峰值并成为该时期的主导类群(图1-A)。

栉海林檎纲(Ctenocystoidea)是棘皮动物中最稀有的类群之一。该类群以栉板(ctenidium)为核心鉴别特征, 其身体呈弱不对称至两侧对称, 由环边缘板包围。栉板位于萼壳前部, 由小型刀片状栉板环

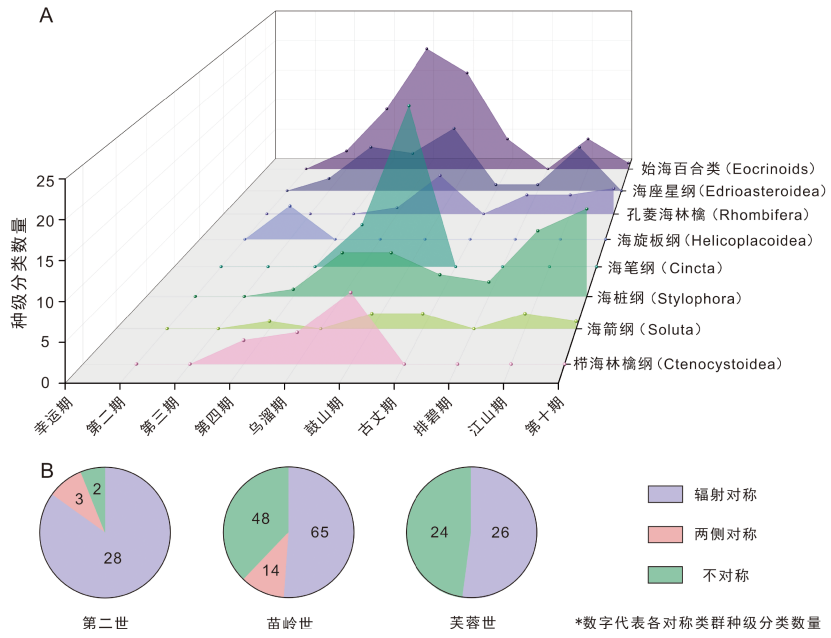


图1 寒武纪八大类棘皮动物的多样性

Fig. 1 Diversity of the Cambrian echinoderms

A. 寒武纪各期八大类棘皮动物种级物种多样性; **B**. 辐射对称、两侧对称、不对称类群分别在寒武纪第二世、苗岭世、芙蓉世的种级数量。数据来自附件1。

A. The diversity of eight major echinoderm groups at the species level across each Cambrian age. **B**. The number of species of radially symmetric, bilaterally symmetric, and asymmetric groups in the Cambrian Epoch 2, Miaolingian and Furongian, respectively. Data from supplementary 1.

与中央亚口板(suboral plate)构成(Zamora, 2010)。传统观点认为栉板为一对平卧腕肢(David *et al*., 2000)或摄食器官(Rahman and Clausen, 2009), 近年研究支持其为向中央口部汇聚的平卧步带(Woodgate *et al*., 2025)。寒武纪该类群已命名6属9种, 存在于第四期至鼓山期, 鼓山期后未发现有栉海林檎的化石记录(图1-A)。

海箭纲(Soluta)棘皮动物萼壳呈球形或稍扁平, 其上具有两条功能分异的附肢: 较短的前附肢多被认为是一个直立的步带, 而较长的后附肢(homoiostele)呈茎状, 为附着与运动器官。口部推测位于步带基部(Smith, 2005), 肛门由骨板呈环状排列组成, 位于后附肢基部。寒武纪该类群已命名4属4种, 整体多样性较低(图1-A)。

海桩纲(Stylophora)具两部分结构, 核心鉴别特征为自扁平至球形萼延伸出的特化附肢, 该结构被认为是运动器官(Clausen and Smith, 2005; Rozhnov and Parsley, 2017)或摄食附肢(Lefebvre, 2003)。寒武纪该类群已命名14属17种, 在芙蓉世达到多样性的峰值(图1-A), 成为该时期最具代表性的棘皮动物类群之一(图1-A)。

*Ctenoimbricata*仅含单一物种 *Ctenoimbricata spinosa*, 产自西班牙北部乌溜阶Murero组。该类群具扁平、两侧对称的萼部结构, 形态介于海笔类与栉海林檎类之间, 为二者骨骼结构的同源性研究提供了关键证据(Zamora *et al*., 2012), 但具体的系统分类位置尚不明确。

3.3 辐射对称的寒武纪棘皮动物

辐射对称类群涵盖了更为人熟知的棘皮动物形态, 如三辐对称、旋对称和五辐对称, 是后续演化的主体。

3.3.1 三辐对称

海旋板类(Helicoplacoidea)的萼呈纺锤形至梨形, 步带沿表面呈逆时针螺旋排列, 口部推测位于步带汇聚的萼侧面(Sprinkle and Wilbur, 2005)或顶端(Durham, 1993)。海旋板类独特的形态与发育模式为理解棘皮动物早期演化提供了重要线索, 目前仅现于寒武纪第三期(图1), 包括3个正式命名属种。

3.3.2　旋对称

三辐射海旋板类与五辐射棘皮动物间曾存在显著的形态与演化鸿沟, 直至西冈瓦纳大陆摩洛哥发现*Helicocystis moroccoensis* (Smith and Zamora, 2013)才填补此空白。该类群萼呈纺锤形, 骨骼由螺旋状排列的骨板区域(spiral-plated)、五条沿身体表面顺时针螺旋排列的平卧步带、基底盘以及短柄构成。形态学对比显示, *Helicocystis*兼具海旋板动物与早期五辐射棘皮动物的关键性状, 推测其为二者间的重要过渡类群。

3.3.3　五辐对称

海座星纲(Edrioasteroidea)动物萼壳呈圆盘状至球形, 发育五条由覆盖板与底板构成的平卧步带, 呈2-1-2模式发育(图2) (Kammer *et al*., 2013), 即3条初始步带(BC、A、DE)向口部汇聚, 随后BC和DE步带在远端发生分叉, 分别形成独立的B、C步带与D、E步带, 最终构成5条成熟步带(图2-A)。这里A步带对应肛门, 顺时针依次为B步带、C步带、D步带和E步带, 五条步带围绕口部分布, 其上发育的管足及附属摄食结构共同承担摄食等功能。围肛板(periproct)位于口面的远侧CD间步带区域(interambulacrum, C、D步带区之间的非孔状骨板区域), 水孔(hydropore)与生殖孔(gonopore)则位于口面的近侧CD间步带区域(图2-B) (Sumrall and Wray, 2007; Kammer *et al*., 2013)。寒武纪海座星纲包含15属21种, 多样性呈波动式发展, 在第四期、鼓山期、江山期分别达到多样性高峰, 随后下降(图1-A)。

始海百合类(eocrinoids)的萼呈球形至圆锥形, 核心特征为具有多条用于摄食的腕肢。腕肢由底板与覆盖板构成, 围肛板、水孔及生殖孔均位于CD间步带区域(图2-B) (Sprinkle, 1973; Kammer *et al*., 2013)。其化石记录在寒武纪尤为丰富, 自第三期出现后, 除排碧期外均有化石记录(图1-A), 目前已被正式命名的类群有29属45种。过去, 始海百合被视作独立的纲级分类单元; 然而, 该单元实则为一个并系或多系类群, 主要收容了难以归入海蕾类等其他类群的物种。其宽泛的定义缺乏明确的系统发育依据, 故不符合现代分类学标准(Paul and Smith, 1984; Parsley and Zhao, 2006; Naidin *et al*., 2017)。而后始海百合被厘定为科级分类单元, 主要包括*Lyracystis*、*Akadocrinus*、*Gogia*、*Sinoeocrinus*、*Ubaghsicystis* (Nardin *et al*., 2017)。始海百合类自寒武纪第三期起呈现先升后降趋势, 在乌溜期达到峰值(图1-A)。然而, 这一趋势存在分类学偏差:早期"始海百合类"一旦获得明确类群(或支系)的特有衍征, 便不再归入该类群。因此, 乌溜期后的多样性下降可视为原始形态被衍生形态逐步取代(Wang *et al*., 2024)。

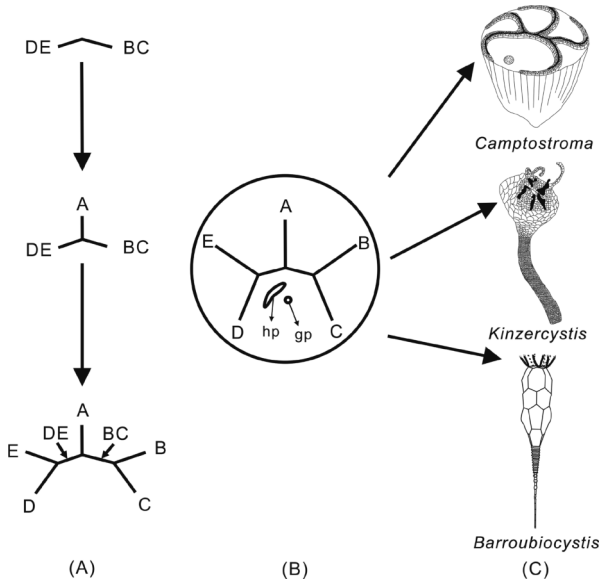


图2　棘皮动物步带2-1-2发育模式

Fig. 2　Ambulacral 2-1-2 developmental pattern in echinoderms

A. 步带发育的三个阶段; **B**. 步带2-1-2对称模式示意图; **C**. 步带2-1-2对称模式的化石代表: 海座星纲*Camptostroma*, 始海百合类*Kinzercystis*以及孔菱海林檎*Barroubiocystis*。缩写释义: hp, 水孔; gp, 生殖孔。A和B引自Sumrall和Wray (2007), C中*Camptostroma*、*Kinzercystis*、*Barroubiocystis*复原图分别参考Paul和Smith (1984), Nardin等(2017), Ubaghs (1998)。

A. Three stages of ambulacral ontogeny. **B**. Schematic diagram of the 2-1-2 ambulacral symmetry pattern. **C**. Fossil representatives exhibiting the 2-1-2 ambulacral symmetry pattern: *Camptostroma* (Edrioasteroidea), *Kinzercystis* (eocrinoids), and *Barroubiocystis* (Rhombifera). Abbreviations: hp, hydropore; gp, gonopore. A and B are modified from Sumrall and Wray (2007); The reconstructions of *Camptostroma*, *Kinzercystis*, and *Barroubiocystis* in C are based on Paul and Smith (1984), Nardin *et al*. (2017), and Ubaghs (1998), respectively.

孔菱海林檎(Rhombifera)的萼呈球形, 具直立摄食腕肢及长而远端渐细的柄部。与海座星纲和始海百合类相同, 其口部通常发育五条2-1-2模式排列的步带, 围肛板位于口面CD间步带区域(图2) (Sprinkle, 1973; Sumrall and Wray, 2007; Kammer *et al*., 2013)。寒武纪已正式命名8属9种, 相较于其他

棘皮动物, 孔菱海林檎出现时间较晚(图1-A), 在寒武纪末期多样化明显。

3.4 寒武纪棘皮动物形态分异度

形态分异度(Disparity)与分类多样性(Diversity)刻画了生物演化的不同维度: 前者衡量形态空间的分散与占用范围, 后者统计给定时空单元内分类单元的数量。定量研究显示, 寒武纪棘皮动物的形态分异度与分类多样性在演化时间上并不同步(Foote, 1992)。离散性状分析表明, 相对分异度(相对于多样性的分异度)在寒武纪尤为突出, 即在低分类多样性下出现高分异度, 而绝对分异度(形态特征本身总丰富度或差异程度的直接、独立量化指标, 不与分类多样性绑定)则在奥陶纪达到峰值并维持稳定(Foote, 1992)。这揭示了一个宏演化格局: 寒武纪率先实现了主体身体构型的快速分异, “拉开”了形态距离; 而奥陶纪则在此基础上进行细化与充填。

基于Deline等(2020)建立的寒武纪棘皮动物形态特征数据集, 本研究在二进制矩阵的基础上, 利用PAST 5.3软件(Hammer *et al*., 2001), 对数据采用非度量性多维标度变换(Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS)方法进行多元统计分析, 构建寒武纪棘皮动物的形态空间(morphospace) (图3)。研究采用RC (Raup-Crick)作为应力值(stress, 偏离完善匹配的程度)测度进行分析, 寒武纪、第二世、苗岭世、芙蓉世分析所得应力值分别为0.2242、0.1702、0.1924、0.1565, 均小于0.3, 能较好地满足古生物地理学等研究要求(黄冰, 2011; 黄冰等, 2013)。数据分析显示寒武纪棘皮动物的形态主要占据三个区域: 非辐射对称类群(海果亚门以及*Ctenoimbricata*)、不具柄的辐射对称类群(海旋板纲、海座星纲以及*Helicocystis*)、具柄的辐射对称类群(始海百合类和孔菱海林檎) (图3-A)。从整体上看, 具柄的辐射对称类群在寒武纪始终占据主要的形态空间(图3)。在物种多样性较低的第二世各类群就已经具有较大的形态分异度(图3-B), 印证棘皮动物在“低分类多样性下出现高分异度”(Foote, 1992), 在苗岭世主要身体构型(体制簇)已逐步分化并迅速扩张, 占据了形态空间的主要区域(图3-C), 芙蓉世非辐射对称类型所占空间缩小, 辐射对称类群成为演化主体(图3-D)。

至奥陶纪, 形态空间的占用趋于稳定, 演化转为在已有体构内部的变异。后续的趋同演化和过渡类型的灭绝, 使得这些主要体构簇在化石记录中区分更为明显。这种“差异度先行, 多样性后至”的不同步格局, 是解密棘皮动物早期辐射节律与身体构型分化机制的关键(Deline *et al*., 2020; Novack-Gottshall *et al*., 2022)。

4 同源判定与系统发育假说

4.1 棘皮动物骨骼的同源性理论框架

棘皮动物现生与化石类群形态差异巨大, 单靠直观对比往往难以建立可检验的同源假说, 准确识别形态结构的同源性是系统重建的关键难点。为此, 研究者提出两套不同的理论框架: 轴外—轴向理论(Extraxial-Axial Theory, EAT)与普遍骨板单元同源性模型(Universal Element Homology, UEH)。

EAT提出将成体体壁划分为轴区与轴外区两大系统, 通过追踪幼体发育过程理解棘皮动物的身体构型和形态发育(Mooi and David, 1997, 2008)。轴区骨骼来源于原基(rudiment), 与水管系统(water vascular system)/左侧水管腔(hydrocoel)协同发育, 并形成与步带系统(ambulacral system)、口和管足(tube feet)相关的骨板基础(David and Mooi, 1996; Mooi and David, 1997, 1998)。轴区所有骨骼单元生长遵循眼板规则(Ocular Plate Rule), 以终端添加(terminal addition)方式生成, 形成成对的步带板列及其相关覆盖结构。轴区骨骼这种生长规则是棘皮动物沿辐射序列“末端添加”生长的经典规律之一(Mooi *et al*., 2005)。轴外区源于非原基的幼虫身体部分, 对应体腔系统(somatocoels)的体壁部分, 并据是否具有与外界连通的孔道系统(如肛门、生殖孔等)进一步区分为有孔轴外区(perforate extraxial)与无孔轴外区(imperforate extraxial) (David and Mooi, 1996; Mooi and David, 1997, 1998)。EAT从现生类群推广至所有化石类群, 强调棘皮动物具有五个生长区, 每一生长区内的轴向板列遵循共同的发生规律(Mooi *et al*., 2005; Mooi and David, 2008)。因此, 棘皮动物主要谱系间的演化差异可以通过发

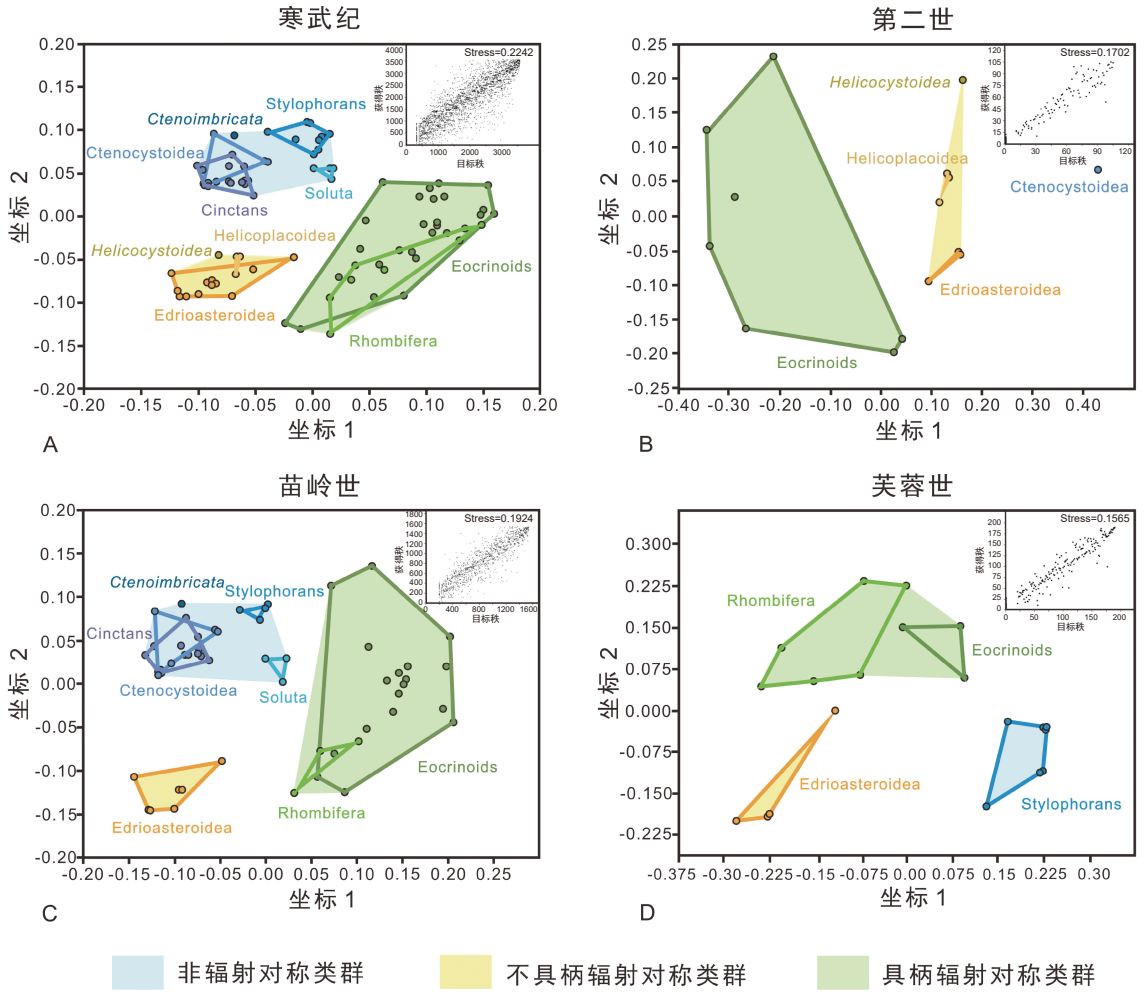


图3 寒武纪棘皮动物形态空间

Fig. 3 Morphospaces of the Cambrian echinoderms

A. 棘皮动物在寒武纪所占形态空间; **B**–**D**. 棘皮动物分别在寒武纪第二世、苗岭世、芙蓉世所占形态空间。数据源自Deline等(2020)。

A. Overall morphospace of echinoderms during the Cambrian. **B**–**D**. Morphospaces of echinoderms in the Cambrian Epoch 2, Miaolingian, and Furongian, respectively. Data from Deline *et al*. (2020).

育过程中不同骨骼区域的保留、生长或增生的变化来解释(Nanglu *et al*., 2022)。

与EAT强调轴区与轴外骨骼区域的发育不同, UEH是一套用于识别围口区与步带系统骨板同源性的比较解剖框架(Sumrall, 2010, 2015, 2017; Sumrall and Waters, 2012; Kammer *et al*., 2013)。该模型基于对化石对称性、骨板接触关系, 以口区与步带的板片序列做统一命名与对应, 建立可检验的同源假说, 为跨谱系形态矩阵构建和系统发育分析提供统一“坐标”(Patterson, 1988; Sumrall and Waters, 2012)。因此, UEH极大地促进了对许多化石棘皮动物谱系解剖学和系统发育的理解(Nanglu *et al*., 2022)。

4.2　系统发育

4.2.1　海果类的位置与五辐射对称起源

上述理论分歧导致了棘皮动物基部系统关系重建的长期争论, 其核心在于: 非辐射对称的海果类(Carpozoans)是代表了祖先状态的干群(Ubaghs, 1975; Mooi and David, 1998; David *et al*., 2000)还是冠群内次生演化的支系(Smith, 2005; Zamora *et al*., 2012; Smith and Zamora, 2013)? 由此衍生出关于五辐射对称是祖征还是衍征的根本性争议。尽管前人研究通过整合比较解剖学、系统发育学、胚胎

学、分子生物学及古生物学等多学科证据, 提出了多种关于海果类系统发育位置的理论模型(Lefebvre *et al*., 2024; Mooi *et al*., 2024), 但现有研究可归纳为四类核心范式。

(1) 概念模型: 该范式主要依据总体形态相似性, 将海果类(如海笔纲、海桩纲)的两侧对称或不对称性解释为原始后口动物祖先特征的保留, 认为其代表干群棘皮动物(Smith, 2005)。核心证据包括将海笔纲的萼前部的开口解释为与半索动物鳃裂同源的原始结构(Smith, 2005), 将海果类的整体构型视为介于后口动物祖先与辐射对称棘皮动物之间的过渡形态。此模型认为五辐对称是冠群棘皮动物的衍征。

(2) 经验模型: 该范式主要基于轴外—轴向(EAT)对同源性的严格判断, 对上述观点提出系统性反驳, 认为海果类的形态是其对附着生活方式特化适应的结果, 其非辐射对称性为次生特征(Mooi *et al*., 2024)。例如, 运用EAT分析, 海笔纲的“鳃裂”被重新解释为与摄食相关的特化结构(口触手孔), 其附着茎(homostele)被解释为轴外区的次生延伸(Mooi and David, 1998)。因此, 该模型将海果类视为冠群内部的一个演化支, 并主张五辐射对称是冠群棘皮动物的祖征。

(3) 干群模型: 该范式将辐射对称的阿卡鲁虫(*Arkarua*)作为最早的棘皮动物干群(Mooi and David, 1998; David *et al*., 2000; Mooi *et al*., 2024)。其后发展的棘皮动物类群呈现三分支格局, 具体包括三辐射对称海旋板、五辐射对称海座星以及一个涵盖海蕾类和冠群棘皮动物的分支(David *et al*. 2000; Rahman and Zamora, 2024)。

(4) 海果类异时发育模型: 该范式认为两侧对称或不对称的海果类的发育存在先后顺序, *Ctenoimbricata*与栉海林檎位于系统发育树的基部(Zamora *et al*., 2012; Smith and Zamora, 2013; Rahman and Zamora, 2024)。其后的演化分支依次为海笔纲、海桩纲和海箭纲, 随后分化出海旋板纲, *Helicocystis*为所有其他五辐射对称棘皮动物的姊妹群(Rahman and Zamora, 2024)。

4.2.2 系统发育假说

基于上述不同模型, 以五辐射对称是祖征还是衍征为核心, 棘皮动物的早期演化路径可归纳出两种竞争性假说(图4):

假说一(图4-A, 冠群模型): 主张棘皮动物对称性逐步辐射化(Smith, 2005; Zamora *et al*., 2012; Smith and Zamora, 2013; Rahman and Zamora, 2024)。该系统树将不对称或两侧对称的海果类作为基干类群, 支持五辐射对称为衍征。随着辐射排列的分支步带的出现, 海旋板类(Helicoplacoidea)被视为早期探索旋对称的旁支。海座星类(Edrioasteroidea)和海蕾类(Blastozoa)代表了辐射对称的进一步发展。真正的五辐射对称性, 即步带围绕口部放射排列, 被认为是在通向游离亚门的分支中演化形成的特征(Rahman and Zamora, 2024)。

假说二(图4-B, 干群模型): 主张原始五辐对称与次生退化。该系统树以海座星类和海旋板类等具辐射对称的类群为基干, 认为五辐射对称是冠群棘皮动物的祖征。海果类和海蕾类被视为冠群内部分支(Mooi and David, 1998; David *et al*., 2000; Lefebvre *et al*., 2024), 现生棘皮动物各纲则从不同的古生代类群中演化而来。

由于化石记录的不完整性, 以及研究方法论上的根本差异, 上述争议短期内难以彻底解决, 也体现了古生物学中依据总体形态相似性(概念模型)与依据发育同源性标准(实证模型)重建演化历史的深层方法论冲突。未来研究需结合更丰富的化石新材料(特别是具有保存发育信息的特异埋藏化石)、发育生物学以及谱系发育基因组学证据, 为检验这两种演化发育假说提供独立的判断依据, 从而更准确地揭示棘皮动物的起源与早期演化路径。

4.2.3 海蕾类内部的系统发育与演化趋势

与海果类的系统位置争议不同, 学界对海蕾亚门(Blastozoa)内部主要类群的系统发育关系认识相对一致, 其化石记录揭示了一个清晰的形态功能演化序列, 为理解棘皮动物冠群的早期分化提供了关键依据。海蕾亚门在寒武纪主要包含Lepidocystoidae、Felbabkacystidae、Eocrinidae、Lichenoidae以及以孔菱海林檎(Rhombifera)为代表的衍生海蕾类群(Derived Blastozoa) (Nardin *et al*., 2017)。

基干类群以鳞海林檎类(lepidocystoids)为代表, 保留了多项祖征, 包括体壁呈二分结构(口面与反

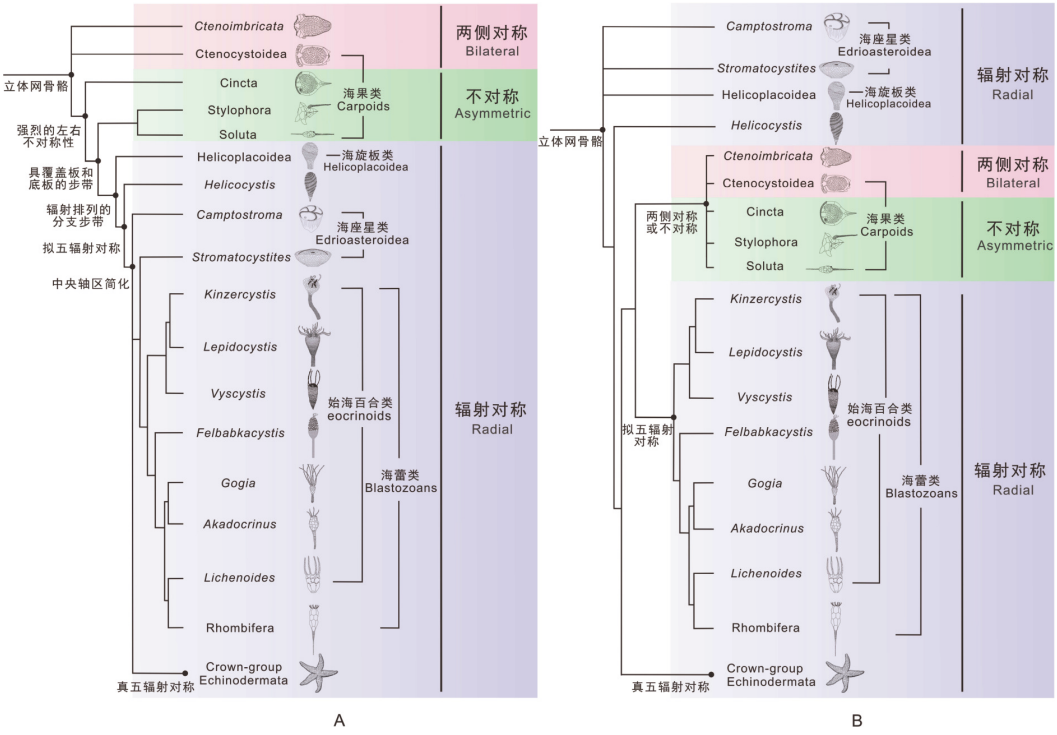


图4 寒武纪棘皮动物系统发育树

Fig. 4 Phylogenetic tree of Cambrian echinoderms

A. 冠群模型: 海果类谱系关系综合参考Smith (2005)、Zamora等(2012)、Smith和Zamora (2013)、Rahman和Zamora (2024), 海座星类谱系关系参考Zamora等(2013), 海蕾类谱系关系参考Nardin等(2017)、Nohejlová等(2019); **B**. 干群模型: 海果类谱系关系综合参考Mooi和David (1998)、David等(2000)、Mooi等(2024), 海座星类谱系关系参考Zamora等(2013), 海蕾类谱系关系参考Nardin等(2017)、Nohejlová等(2019)。

A. Phylogenetic relationships of carpoids are compiled from Smith (2005), Zamora *et al.* (2012), Smith and Zamora (2013), and Rahman and Zamora (2024); Those of edrioasteroidea are based on Zamora *et al.* (2013); Those of blastozoans are according to Nardin *et al.* (2017) and Nohejlová *et al*. (2019). **B**. Phylogenetic relationships of carpoids are compiled from Mooi and David (1998), David *et al*. (2000), and Mooi *et al.* (2024); Those of edrioasteroidea are after Zamora *et al.* (2013); Those of blastozoans are based on Nardin *et al.* (2017) and Nohejlová *et al.* (2019).

口面)、弯曲的步带及螺旋状腕肢。关键过渡类群以*Felbabkacysts*为代表, 其体壁呈现双分区结构, 既保留了由叠瓦状排列的骨板构成的反口面(祖征), 又演化出扩大的拱形嵌合式骨板区域、拉长的缝孔和侧向肛锥等, 这种形态组合可能代表其对深海低能环境的特殊适应(Nardin *et al*., 2017)。随后演化的始海百合科(Eocrinidae)作为衍生类群, 体壁叠瓦状排列的骨板组合基本被嵌合式排列的骨板组合替代, 反口杯为囊状, 步带缩短并聚集于口面顶端(如*Gogia*)。寒武纪晚期孔菱海林檎(Rhombifera)则分化出高度规则的骨板及特化水管系统(Nardin *et al*., 2017; Nohejlová *et al*., 2019)。

综上所述, 海蕾类内部总体演化趋势为体壁骨板由原始的覆瓦状排列向镶嵌式排列发展; 步带与腕肢逐渐缩短、聚集于口面; 整体形态向更特化、更稳定的固着滤食生活方式适应。该类群具有从形态可塑性强、保留较多原始特征的基干类群, 向结构标准化、功能特化的衍生类群演进的清晰脉络。

5　古生态学

当前, 寒武纪棘皮动物的古生态学研究主要围绕两个方面, 一是早期棘皮动物的固着机制对寒武纪底质革命(Cambrian Substrate Revolution, CSR)的响应(Dornbos, 2006; Bottjer, 2010), 二是棘皮动物生态与形态特征之间的宏演化关系。

5.1　寒武纪底质革命与附着机制演化

相较于埃迪卡拉纪, 寒武纪生物扰动在深度和强度上的不断增加, 破坏了微生物赖以生长的环境, 导致海底底质由微生物覆盖的稳定基底转变为高生物扰动的松散沉积软底(Dornbos, 2006), 这种

底质的转变对固着底栖生物构成了巨大的选择压力。传统观点认为, 早期棘皮动物(如海旋板类和某些海座星类)先适应于微生物席基底, 如“浅层插入”(shallow sediment sticker)或“沉积物固着”(sediment attacher) (Dornbos and Bottjer, 2000); 随着生物扰动加剧, 松软的基底无法提供稳定支撑, 导致这些适应策略逐渐失效(Dornbos and Bottjer, 2000; Dornbos, 2006)。因此, 从寒武纪晚期开始, 棘皮动物明显转向附着于硬质基底(如碳酸盐岩硬底、生物碎屑), 始海百合类则发展出更长、更复杂的柄状结构以抬升身体, 远离不稳定的沉积物—水界面(Dornbos, 2006)。海旋板纲的灭绝被归因于它们未能成功适应这种底质的转变(Dornbos and Bottjer, 2000)。

然而, 近年通过对化石附着结构的精细分析, 对CSR假说的普适性提出了质疑(Zamora *et al*., 2010, 2017)。研究表明, 绝大多数寒武纪滤食性棘皮动物从一开始就具备了附着于硬质基底(尤其是生物碎屑)的能力, 而非传统认为的“浅层固着者”(Zamora *et al*., 2017), 真正的“沉积物固着”者可能仅限于少数早期海座星类(如*Stromatocystites*); 说明早期棘皮动物是“预适应者”, 早已具备利用散布的硬质碎屑附着的能力, 而非被动地响应底质变化(Novack-Gottshall *et al*., 2024)。因此, CSR可能并非驱动棘皮动物附着策略演化的主因, 也无法完全解释海旋板类的灭绝。同时, 寒武纪底质环境本身也比CSR假说所描述的更为复杂和异质化, 稳固的元古宙式底质在许多地区存续至寒武纪中晚期(Kloss *et al*., 2015)。但不可否认的是, 生物扰动的加剧无疑对其生态分布产生了深远的影响(Bottjer, 2010)。

5.2 形态演化与生态演化的时序关系

棘皮动物的早期辐射既体现了形态创新, 也包含了生态创新(Deline *et al*., 2020; Novack-Gottshall *et al*., 2022; Novack-Gottshall *et al*., 2024), 但二者演化并不同步, 存在显著的“形态先导, 生态滞后”现象(Novack-Gottshall *et al*., 2022)。这意味着解剖结构的创新早于生态功能的分异, 身体构型的快速变革为后续的生态多样化提供了基本条件, 但生态位的实际占据是一个相对缓慢的过程。

这一模式首先体现在演化速率的显著差异上。形态分异度在寒武纪早期便迅速达到峰值, 表明各大类群的身体构型在短时间内已基本确立(Deline *et al*., 2020)。相比之下, 生态多样性的积累则更为缓慢和保守。尽管最早的棘皮动物已经展现出多种生活习性, 但生态策略主要体现为三种基本模式: (1)附着于硬底质、具有柄或高耸体态的滤食者; (2)附着于硬底质、体型较小、贴近海底的滤食者; (3)生活在软底质上、可移动或自由生活的滤食者。整个寒武纪的生态演化主要表现为对这三种策略的微调与组合, 而非根本性的创新(Novack-Gottshall *et al*., 2024)。直至寒武纪最末期和奥陶纪初期, 随着海星亚门(Asterozoa)的出现, 才产生了捕食、食腐等全新的生态策略。

“生态滞后”的深层原因在于: 形态创新所创造的生态潜力, 需要经过漫长的生态机遇窗口和选择压力的筛选, 才能转化为成功的生态策略。从一项生态创新的首次出现, 到拥有该策略的类群在生态上占据重要地位, 通常存在1000万到2000万年的时间滞后(Novack-Gottshall *et al*., 2024)。因此, 奥陶纪生物大辐射事件对于棘皮动物而言, 更像是寒武纪已出现的生态策略的拓展, 而非新策略的集中爆发(Novack-Gottshall *et al*., 2024)。这一模式揭示, 在门类起源的初期, 演化可能更多地受内在发育机制的驱动, 导致形态的快速突破。而生态空间的充分占领则是一个受多种因素制约的、缓慢的生态过程。不同生态功能性状演化速率的差异表明, 早期棘皮动物的生态创新并非均匀发生, 而是集中于关键功能性特征的快速分化, 这为理解棘皮动物在古生代早期的多样化及环境适应提供了新的视角。最近, 研究者在澳大利亚昆士兰州乌溜阶磷酸盐化的棘皮动物骨板上发现了宿主对表生共生生物的响应证据, 具体表现为组织增生、生长抑制等现象, 提供了迄今最古老的后口动物寄生现象的化石证据, 揭示了寒武纪海洋生态系统中已存在复杂的宿主—寄生协同演化关系(Goñi *et al*., 2025) 。

6 古地理分布

寒武纪棘皮动物的古生物地理分布呈现显著的区域异质性(图5), 在劳伦西亚、波罗的海、西冈

瓦纳、东冈瓦纳、西伯利亚等地区均发现有棘皮动物完整标本或孤立骨板, 为揭示该类群的早期扩散与适应提供了关键证据。

寒武纪第二世棘皮动物化石记录较少、对称类型相对单一(图1-B, 5-G–5-I), 此阶段辐射对称类在数量与比例上均占据绝对主导, 以始海百合类、海座星类和海旋板类为主(图1-B, 5-I), 此外还有少量不对称的海箭纲和海桩类(图5-G)以及两侧对称的栉海林檎类(图5-H)。劳伦西亚大陆和西冈瓦纳大陆在此阶段类群分异度较高, 前者的主要产地是北美地区, 以寒武纪第三期的海旋板类*Polyplacus kilmeri*、*Waucobella nelsoni*、*Helicoplacus gilberti*为特征(Durham and Caster, 1963; Durham, 1967)。西冈瓦纳大陆的主要化石产地包括西班牙和摩洛哥, 其中西班牙发现了最早的戈氏始海百合*Alanisicystis andalusiae* (Ubaghs and Vizcaïno, 1990), 而摩洛哥则产有旋对称与五辐射对称的过渡类群*Helicocystis moroccoensis* (Smith and Zamora, 2013), 以及栉海林檎、海座星和海桩的未定类群和疑似的鳞海林檎类。东冈瓦纳大陆则以始海百合类(*Protogloboeocrinusyini*、*Guizhoueocrinusyui*、*Kunmingeocrinus cupuliformis*、*Guizhoueocrinus yui*、*Vyscystis? spinosa*、*Wudingeocrinus rarus*)和海座星(*Edriodiscus primoticus*、*Sprinkleoglobus extenuatus*、*Stromatocystites reduncus*)为主, 其中华南地区的澄江动物群产有最早的海座星纲化石代表(*Sprinkleoglobus extenuatus*) (Zhao *et al*., 2022)。

在苗岭世时期棘皮动物的多样性达到寒武纪的峰值(图1-B), 辐射对称类群的主导地位有所弱化, 两侧对称与不对称类群的数量及比例均显著提升(图1-B)。西冈瓦纳成为多样性中心, 不对称、两侧对称以及辐射对称类型均有大量化石记录。欧洲以棘皮动物海笔类的辐射为主要特征(图5-D), 其次为海蕾(图5-F)、栉海林檎(图5-E)和海桩类(图5-D); 而摩洛哥地区则以较为复杂的海蕾为主(图5-F)。劳伦大陆和东冈瓦纳大陆的类群相似性较高, 除了海箭类仅存在于劳伦大陆外, 两者均包含海座星、海桩、栉海林檎和始海百合类。波罗的海(波兰和瑞典)见芙蓉世孔菱海林檎的最早记录(*Cambrocrinus regularis*, Dzik and Orłowski,1993)。西伯利亚产海笔类的*Nelegerocystis ivantzovi*、*Rozanovicystis triangularis* (Rozhnov, 2006), 始海百合类的*Pareocrinus ljubzovi*以及孔菱海林檎和海桩的未定种化石(Jell *et al*., 1985; Smith and Jell, 1999)。

在芙蓉世时期棘皮动物多样性骤降(图1-B), 以海桩类的辐射为主要特征(图5-A–5-C)。劳伦西亚大陆多样性达到峰值(Zamora *et al*., 2013), 主要包括海桩、始海百合类、海座星和海箭(图5-A, 5-C)。西、东冈瓦纳大陆均见海桩、海座星和孔菱海林檎的化石记录。波罗的海地区亦有孔菱海林檎的化石记录。值得注意的是, 该时期不对称和辐射对称棘皮动物数量基本相同, 尚未有两侧对称棘皮动物化石记录(图1-B, 5-B)。

由此可见, 劳伦西亚大陆保存了最完整的寒武纪棘皮动物演化序列, 其化石记录贯穿整个寒武纪, 是重要的多样性中心之一。西冈瓦纳展现了最高的类群分异度, 除海旋板类以外, 其他7大类在该区域均有报道, 尤以苗岭世海笔类的辐射为特征。东冈瓦纳地区的棘皮动物化石记录呈现区域分化: 中国和韩国以始海百合、海桩以及海座星(*Kailidiscus*)为主导(Zhao *et al*., 2007, 2010), 在芙蓉世海桩出现显著的多样性辐射; 澳大利亚则以海座星(*Cambraster tastudorum*)为主要类群。在寒武纪早期, 该地区与西冈瓦纳在棘皮动物的物种组成面貌上存在显著差异, 随着时间推移, 物种组成相似性逐渐增加。波罗的海和西伯利亚因采样有限, 化石记录较少, 难以和其他板块开展有效对比。

除宏体化石记录外, 棘皮动物的离散骨板为早古生代古地理重建补充了关键信息(Berg-Madsen, 1986; Clausen and Smith, 2005, 2008; Yang *et al*., 2015; Sun *et al*., 2020)。尽管多数骨板无法精准鉴定至属种级别, 但栉海林檎的栉板、海桩的茎冠骨板、海笔和部分海座星的边缘框骨板等具有稳定形态学特征, 可用于类群鉴定与首现时间判定。Zamora等(2013)对骨板首现记录系统梳理表明, 棘皮动物约在寒武系第三阶底界同期首次出现于劳伦大陆、西伯利亚和冈瓦纳古陆。在澳大利亚、华南和华北古陆骨板记录早于完整标本, 如澳大利亚始海百合类的骨板记录(第四期)远早于栉海林檎的完整标本(江山期, *Ridersia watsonae*, Jell *et al*., 1985)。

综上, 劳伦板块与西冈瓦纳板块在寒武纪早期已发展为棘皮动物多样性演化的核心区, 而东冈瓦

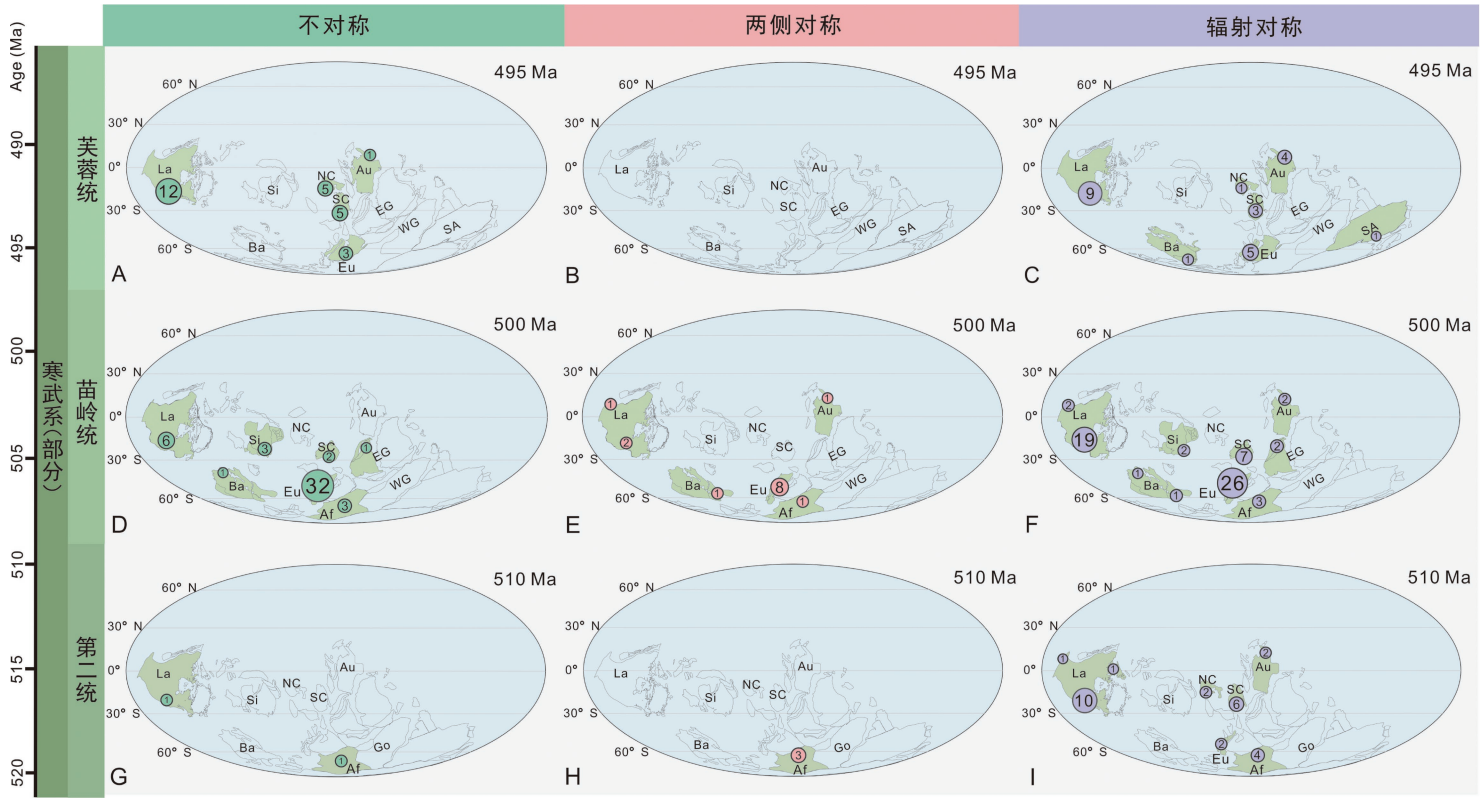


图5 寒武纪各对称类型棘皮动物化石古地理分布

Fig. 5 Paleogeographic distribution of Cambrian echinoderms with different symmetry types

A–C. 寒武纪芙蓉世棘皮动物古地理分布; **D–F**. 寒武纪苗岭世棘皮动物古地理分布; **G–I**. 寒武纪第二世棘皮动物古地理分布; **A–C**、**G–I**古地理图修改自Torsvik和Cocks (2017); **D–F**修改自Torsvik和Cocks (2013)。缩写释义(Abbreviations): Au, Australia; Af, Africa; Ba, Baltica; EG, East Gondwana; Eu, Europe; Go, Gondwana; La, Laurentia; NC, North China; SA, South China; SC, South America; Si, Siberia; WG, West Gondwana。棘皮动物在各时期分布数据来自附件1。

A–C. Paleogeographic distribution of echinoderms during the Cambrian Furongian; **D–F**. Paleogeographic distribution of echinoderms during the Cambrian Miaolingian. **G–I**. Paleogeographic distribution of echinoderms during the Cambrian Epoch 2. Paleogeographic maps in **A–C** and **G–I** are modified from Torsvik and Cocks (2017); Maps in **D–F** are modified from Torsvik and Cocks (2013). The distribution data of echinoderms in different periods of the Cambrian are from Appendix 1.

纳、波罗的海及西伯利亚的棘皮动物则于寒武纪中晚期逐渐与之趋同。该格局不仅反映了不同环境对生物群落的塑造作用, 也揭示了棘皮动物早期扩散的可能路径与生态适应策略。

7　中国寒武纪棘皮动物研究进展及贡献

华南寒武系发育、地层连续、出露广泛, 产有澄江动物群、杷榔动物群、关山生物群、凯里生物群、福禄生物群和果乐生物群等一系列布尔吉斯页岩型特异埋藏化石库, 为研究棘皮动物的起源、早期形态分异和生态适应提供了全球独一无二的窗口。近年来, 来自中国的棘皮动物化石证据在解决一系列关键科学问题上取得了突破性进展, 已成为全球早期后口动物演化研究的重要参照。

7.1　演化框架的修订

寒武纪第三期澄江动物群是研究寒武纪大爆发的标志性化石库, 但长期以来缺乏棘皮动物宏体化石记录, 直至海座星纲*Sprinkleoglobus extenuates* (图6-A)的发现才得以突破, 是华南目前已知最古老的棘皮动物记录(Zhao *et al*., 2022)。其短的附着结构和含有覆盖板和底板的直步带, 与同时代或稍晚的其他早期海座星(如具有弯曲步带或边缘环的*Kailidiscus*, *Camptostroma*, *Walcottidiscus*)形态差异显著。*Sprinkleglobus*的附着结构表明早期棘皮动物在寒武纪第三期已适应硬底质生活。

除早期化石记录外, 中国化石库还保存了破解大类群演化关系的过渡形态。凯里生物群中的中国凯里盘(*Kailidiscus chinensis*) (图6-F)是其中最重要的代表之一, 其步带系统融合了始海百合类(多层覆盖板与足孔)、海座星类(宽曲步带与暴露底板)和海旋板类(原始覆盖板排列模式)的混合特征(Zhao *et al*., 2010)。这一独特的形态组合表明, 其可能是一个处于关键分支节点上的过渡类型, 为了解五辐射对称棘皮动物的原始身体构型以及步带系统的早期同源关系提供了宝贵的解剖学信息。

7.2　附着策略的早期分异

寒武纪第四期关山生物群中的始海百合类化石*Kunmingeocrinus cupuliformis* (图 6-B)和 *Wudingeocrinus rarus*揭示了截然不同的附着策略(罗惠麟等, 2008; Zhao *et al*., 2021)。前者具短柄和发达的附着盘, 适于沉积物或硬质基底表面附着; 后者具细长柄且无附着盘, 植入沉积物内部以实现稳定支撑。这表明寒武纪第四期始海百合类已演化出多样化的固着策略以应对不同水动力环境。同样, 凯里生物群中的始海百合类也展示了两种显著不同的固着策略以适应不同的底质和水动力环境: *Sinoeocrinus*采取“长柄小附着盘”模式, 主要附着于泥沙质基底环境; 而*Globoeocrinus*则演化出“短柄大附着盘”模式, 吸附在腕足或三叶虫碎片等硬质基底上, 这种利用生物碎屑“抛锚”的机制使其能在海底紊流的环境中保持稳固, 反映了当时棘皮动物为应对环境压力, 在固着基底选择和固着器官形态功能上已发生明显的生态分化(闫旭等, 2010)。

此外, 与关山生物群同期的杷榔动物群中也发现了丰富的始海百合标本, 为寒武纪早期始海百合类的多样化固着策略提供了化石证据。该生物群中的殷氏原始球状始海百合(*Protogloboeocrinus yini*) (图6-C)和俞氏贵州始海百合(*Guizhoueocrinus yui*)分别表现出对硬底质和软底质的适应(图6-D) (赵元龙等, 2015; Zhao *et al*., 2007)。尤为重要的是, 部分殷氏原始球状始海百合被发现直接附着于三叶虫或软舌螺的硬体碎屑之上(Yang *et al*., 2015; Liu *et al*., 2023), 为寒武纪棘皮动物利用生物碎屑作为基底提供了确凿的实证。

7.3　个体发育与演化机制

个体发育研究是破解形态演化之谜的关键。杷榔动物群和凯里生物群为研究早期棘皮动物的发育生物学提供了重要窗口, 其中对个体发育序列的重建以及对关键过渡形态的发现, 极大地增进了对演化发育机制的理解。

在杷榔动物群中, 对*Protogloboeocrinus* (图6-C)的个体发育研究表明, 其从幼年期至成年期, 茎部扩大、萼部趋近球形、腕肢数量增多且长度显著增长, 构成腕羽的双列腕羽板与小型盖板的排列更趋紧密、规则; 随着个体成熟, 反口杯骨板尺寸增大, 缝孔数量增多且发育更完善(Yang *et al*., 2015)。固着盘作为固着结构, 在生长过程中始终保持粗壮、扩大的盘状形态, 由尺寸极小的叠瓦状小板构成,

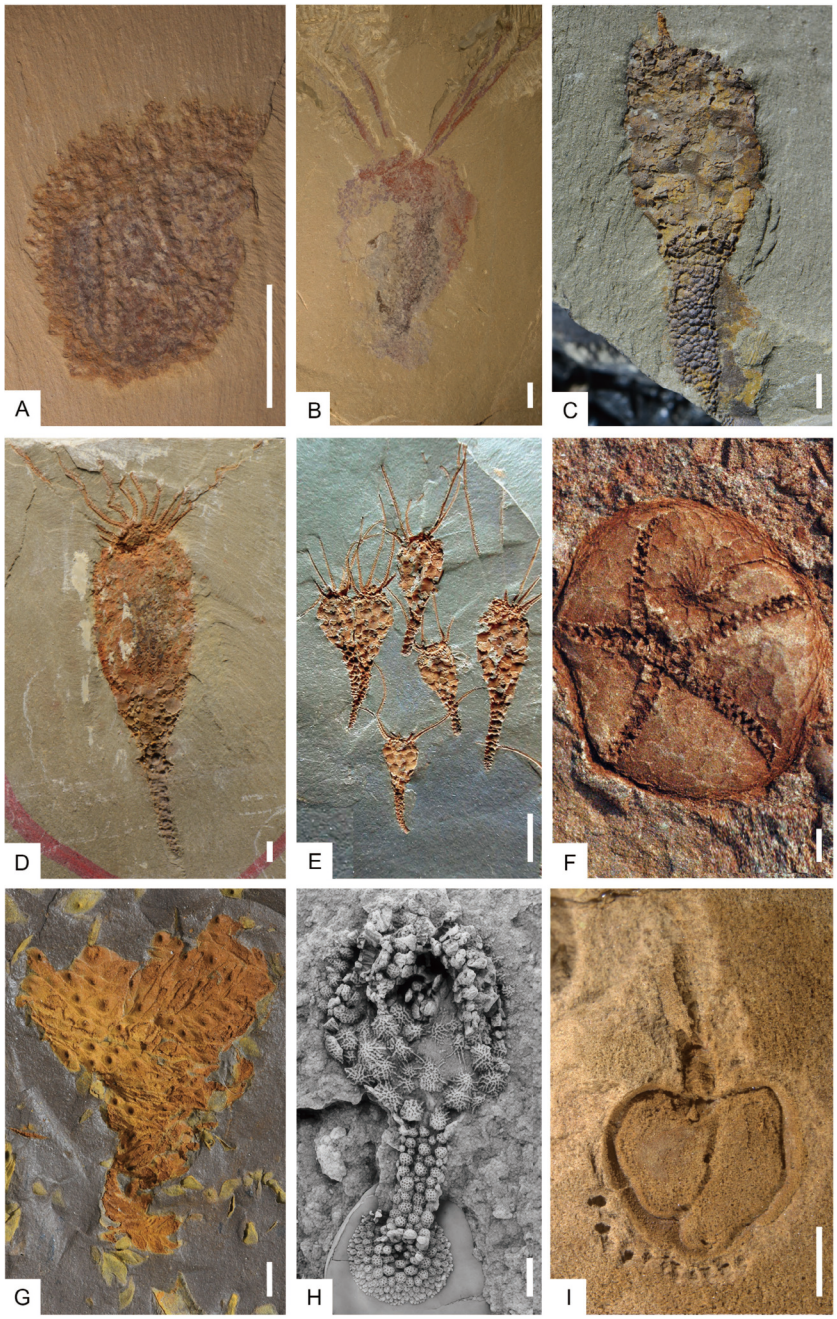


图6 中国寒武纪棘皮动物化石代表

Fig. 6 Representative fossils of the Cambrian echinoderms from China

A. 寒武纪第三期澄江动物群(玉案山组)海座星纲*Sprinkleoglobus extenuatus*; **B**. 第四期关山生物群(乌龙箐组)始海百合类*Kunmingeocrinus cupuliformis*; **C**, **D**分别为第四期杷榔动物群(杷榔组)始海百合类*Protogloboeocrinus yini*和*Guizhoueocrinus yui*; **E**, **F**分别为乌溜期凯里生物群(凯里组)始海百合类*Sinoeocrinus lui*和海座星纲*Kailidiscus chinensis*; **G**. 第四阶馒头组中的鳞海林檎类*Vyscystis* ? *Spinosa*; **H**, **I**分别为江山期果乐生物群(果乐组)海座星纲*Cambroblastus guolensis*和海桩纲 *Phyllocystis jingxiensis*; 比例尺均为2 mm。**E**, **F**由赵元龙生前提供, **H**由朱学剑提供。

A. *Sprinkleoglobus extenuates* (Edrioasteroidea) from the Chengjiang Biota (Yu'anshan Formation; Cambrian Stage 3). **B**. *Kunmingeocrinus cupuliformis* (Eocrinoids) from the Guanshan Biota (Wulongqing Formation; Cambrian Stage 4). **C**, **D**. *Protogloboeocrinus yini* and *Guizhoueocrinus yui* (Eocrinoids) from the Balang Biota (Balang Formation; Cambrian Stage 4). **E**, **F**. *Sinoeocrinus lui* and Edrioasteroidea *Kailidiscus chinensis* (Eocrinoids) from the Kaili Biota (Kaili Formation; Cambrian Wuliuan). **G**. Lepidocystoids *Vyscystis* ? *spinosa* from the Mantou Formation (Cambrian Stage 4); **H**, **I**. *Cambroblastus guolensis* (Edrioasteroidea) and *Phyllocystis jingxiensis* (Stylophora) from the Guole Biota (Guole Formation; Jiangshanian). All scale bars = 2 mm. Images of E and F are provided by Yuanlong Zhao and H is provided by Xuejian Zhu.

仅随整体生长同步扩大尺寸, 无形态上的显著改变(Yang *et al*., 2015)。

这一变化趋势呈明显的异时发育特征, 相对发育时序的改变可能是其形态演化的一个重要机制(赵元龙等, 2015)。乌溜期凯里生物群的*Sinoeocrinus*和*Globoeocrinus*研究为此提供了更为系统的证据(Parsley, 2009, 2012)。通过对超过1200块卢氏中国始海百合(*Sinoeocrinus lui*) (图6-E)标本的详细研究发现, 其个体发育过程远比此前认知的复杂(Parsley and Zhao, 2006)。*Sinoeocrinus lui*的个体发育以萼高为核心划分阶段, 从幼年期至成年期, 腕肢增多, 形态与功能同步完善; 萼高度增加并逐渐向棒状形态过渡, 缝合孔进一步扩大; 茎由简单多板、整体无明显功能分区逐步演化出“近端坚硬区”以支撑萼部和腕肢与“远端柔韧区”以适应水流波动; 吸盘面积扩大且更深入沉积物, 固着能力逐步增强, 实现“支撑稳定性”与“环境适应性”的功能平衡(Parsley and Zhao, 2006)。之前被认为是不同属种的化石(*Sinoeocrinus curtobrachiolus*、*Sinoeocrinus Lepidus*、*Sinoeocrinus longus*、*Sinoeocrinus minus*、*Paragogia globosa*、*Curtoeocrinus guizhouensis*) (赵元龙等, 1994), 实际上均是*Sinoeocrinus lui*在不同发育阶段的形态表现(Parsley and Zhao, 2006)。这项研究不仅厘清了分类学上的混乱, 更精确地描绘了一个早期棘皮动物物种完整的发育轨迹, 为理解早期棘皮动物的生长模式与演化潜力提供了直接证据。

7.4　芙蓉世高多样性棘皮动物生物群

江山期果乐生物群展示了寒武纪末期棘皮动物的高多样性, 是迄今全球芙蓉世最重要的化石库之一(Zhu *et al*., 2016)。其丰富的类群包括靖西叶果(*Phyllocystis jingxiensis*) (图 6-I) (Han and Chen, 2008)、果乐矮果(*Nanocarpus guoleensis*) (陈贵英、韩乃仁, 2013)、果乐靖西始海百合(*Jingxieocrinus guoleensis*) (陈贵英、韩乃仁, 2014)、海座星纲的*Cambroblastus guolensis* (图6-H) (Zhu *et al*., 2014)以及属种未定类群(Zhu *et al*., 2016), 为研究寒武纪—奥陶纪过渡期棘皮动物宏演化提供了关键证据。

7.5　华北板块棘皮动物的发现与古地理意义

在辽宁地区和江苏北部出露的寒武系第四阶馒头组中发现始海百合及鳞海林檎类(如*Vyscystis ? spinosa*) (图 6-G)化石 (Huang, 2012; Wang *et al*., 2024), 不仅丰富了其全球记录, 还表现出与西冈瓦纳、劳伦大陆在生物组成(如*Vyscystis ubaghsi*)上的相似性(Fatka and Kordule, 1990), 更指示了寒武纪华北板块与其他古陆之间存在潜在的古生物地理联系。

8　问题与展望

尽管近年来的研究深化了对寒武纪棘皮动物早期演化的认识, 其起源时间、系统发育关系、关键形态特征的出现时序以及宏演化驱动机制等核心问题仍存在争议。未来研究可在以下三个层面深入开展。

(1) 填补化石记录与精确地层框架。在关键区域开展化石发掘方面, 应重点聚焦东冈瓦纳、西冈瓦纳及劳伦古陆等关键地区寒武纪地层的化石挖掘和深入研究, 进一步揭示棘皮动物的演化历程。在化石类型方面, 除普通宏体化石外, 应重点关注微体化石(离散骨板)与特异埋藏化石标本。棘皮动物的方解石骨骼死亡后易散落, 通过酸蚀处理获得的离散微体骨板, 可极大丰富物种多样性数据, 补充无宏体化石保存的地质记录; 而保存有水管系统、消化道等软体结构的特异埋藏标本, 是解析功能形态的核心材料, 需结合Micro-CT、扫描电镜等技术, 揭示其内部精细解剖结构, 完善形态学和分类学信息。在年代地层框架构建上, 重点聚焦埃迪卡拉纪至寒武纪高精度地层框架的完善, 精准厘定棘皮动物各纲的首现, 为棘皮动物的起源和早期辐射提供更精确的时间标尺。

(2) 深化系统发育与化石形态分类整合。当前基于形态学与分子数据的棘皮动物系统发育研究仍存在显著分歧, 尤其是基部类群的分类位置争议极大。重新评估争议类群(如埃迪卡拉纪的*Tribrachidium*、*Arkarua*, 寒武纪的*Yanjiahella*和*Vetulocystids*)的系统位置, 需采用严格的分支系统学方法, 结合形态学、谱系发育学及功能形态学分析, 构建更全面的形态矩阵。为弥合分子钟与化石记录的“时间滞后”鸿沟, 一方面需优化分子钟模型, 整合

更多现生棘皮动物(如海胆、海星)及近亲类群(如半索动物)的分子生物学数据, 采用考虑谱系演化速率异质性的复杂模型, 并选取可靠化石校准点, 提高起源时间估算准确性; 另一方面寻找更古老的确凿的棘皮动物化石证据, 为分子钟估算结果提供直接实证支撑。

(3) 探索演化发育机制与宏演化规律。在关键特征演化路径重建方面, 需增强多学科交叉融合, 整合古生物学、分子生物学、发育生物学及生态学等。演化发育生物学研究可通过比较现生棘皮动物与半索动物的基因组, 识别调控身体对称性(如Hox基因簇、Pitx基因)、骨骼形成及水管系统发育的关键基因与信号通路, 为化石形态演化提供遗传学解释; 将化石形态演化序列, 即从两侧对称*Yanjiahella*到非辐射对称的“海果类”, 再到2-1-2模式辐射对称类群, 最终至五辐射对称类群, 与现生棘皮动物从两侧对称幼虫到辐射对称成体的变态发育过程对比, 可构建实证性演化发育模型, 检验五辐射对称起源假说。在古生态与宏演化定量分析方面, 需基于精确系统发育框架, 开展形态差异度定量分析, 明确寒武纪棘皮动物形态空间及其与分类学多样性的关系; 综合化石固着方式、摄食结构及生活基底等信息, 重建生态位分化过程; 加强生物相互作用研究, 分析早期棘皮动物演化的潜在驱动因素, 从而揭示寒武纪生命大爆发时期棘皮动物的宏演化过程与机制。

附录(Supplementary) 附件1. 寒武纪棘皮动物汇总.xlsx, 见电子版(DOI: 10.3724/aps.2025052)。

致谢 感谢两位评审专家提出的宝贵建议。

参考文献 (References)

陈贵英, 韩乃仁, 2013. 广西靖西寒武纪海桩化石新材料. 古生物学报, 52: 288−293. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2013.03.003

陈贵英, 韩乃仁, 2014. 广西靖西寒武系芙蓉统始海百合一新属. 古生物学报, 53: 290−301. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2014.03.003

黄冰, 2011. 简论相似性测度的选择——以奥陶纪末大灭绝后全球腕足动物古地理为例. 古生物学报, 50: 304−320. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2011.03.003

黄冰, Harper D A T, Hammer Ø, 2013. 定量古生物学软件past及其常用功能. 古生物学报, 52: 161−181. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2013.02.003

罗惠麟, 李勇, 胡世学, 傅晓平, 侯蜀光, 刘兴尧, 陈良忠, 李锋军, 庞纪院, 刘琦, 2008. 云南东部早寒武世马龙动物群和关山动物群. 昆明: 云南科技出版社. 1–183.

闫旭, 毛永琴, 赵元龙, 彭进, 伍孟银, 2010. 贵州寒武纪棘皮动物始海百合类的固着器. 古生物学报, 49: 380−388. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2010.03.010

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.

赵元龙, 黄友庄, 龚显英, 1994. 贵州台江凯里动物群中的棘皮动物. 古生物学报, 33: 305–324, 397–401. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.1994.03.005

赵元龙, 彭进, 伍孟银, 罗绣春, 文荣琴, 刘玉娟, 2015. 贵州麻江下司寒武系杷榔组棘皮动物始海百合新类型化石. 地球科学——中国地质大学学报, 40: 249−260. DOI: 10.3799/dqkx.2015.018

Arnone M I, Byrne M, Martinez P, 2015. Echinodermata. *In*: Wanninger A (ed.), Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates (6). Vienna: Springer. 1–58. DOI: 10.1007/978-3-7091-1856-6_1

Berg-Madsen V, 1986. Middle Cambrian cystoid (*sensu lato*) stem columnals from Bornholm, Denmark. Lethaia, 19: 67−80. DOI: 10.1111/j.1502-3931.1986.tb01902.x

Bottjer D J, 2010. The Cambrian Substrate Revolution and Early Evolution of the Phyla. Journal of Earth Science, 21: 21−24. DOI: 10.1007/s12583-010-0160-7

Cannon J T, Kocot K M, Waits D S, Weese D A, Swalla B J, Santos S R, Halanych K M, 2014. Phylogenomic Resolution of the Hemichordate and Echinoderm Clade. Current Biology, 24: 2827−2832. DOI: 10.1016/j.cub.2014.10.016

Chen Gui-ying, Han Nai-ren, 2013. New materials of stylophora from the Upper Cambrian of the Jingxia Area, Guangxi, South China. Acta Palaeontologica Sinica, 52: 288−293 (in Chinese with English abstract). DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2013.03.003

Chen Gui-ying, Han Nai-ren, 2014. A new eocrinoid genus from the upper Cambrian of Guangxi, South China. Acta Palaeontologica Sinica, 53: 290−301 (in Chinese with English summary). DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2014.03.003

Clausen S, Hou Xian-guang, Bergström J, Franzén C, 2010. The absence of echinoderms from the Lower Cambrian Chengjiang fauna of China: Palaeoecological and palaeogeographical implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 294: 133–141. DOI: 10.1016/j.palaeo.2010.01.001

Clausen S, Smith A B, 2005. Palaeoanatomy and biological affinities of a Cambrian deuterostome (Stylophora). Nature, 438: 351−354. DOI: 10.1038/nature04109

Clausen S, Smith A B, 2008. Stem Structure and Evolution in the Earliest Pelmatozoan Echinoderms. Journal of Paleontology, 82: 737−748. DOI: 10.1666/06-067.1

David B, Lefebvre B, Mooi R, Parsley R, 2000. Are homalozoans echinoderms? An answer from the extraxial-axial theory. Paleobiology, 26: 529−555. DOI: 10.1666/0094-8373(2000)026<0529:aheaaf>2.0.co;2

David B, Mooi R, 1996. Embryology supports a new theory of skeletal homologies for the phylum Echinodermata. Comptes Rendus de l’

Académie des Sciences de Paris, 319: 577−584.

Deline B, Thompson J R, Smith N S, Zamora S, Rahman I A, Sheffield S L, Ausich W I, Kammer T W, Sumrall C D, 2020. Evolution and Development at the Origin of a Phylum. Current Biology, 30: 1672−1679. DOI: 10.1016/j.cub.2020.02.054

Dohrmann M, Wörheide G, 2017. Dating early animal evolution using phylogenomic data. Scientific Reports, 7: 3599. DOI: 10.1038/s41598-017-03791-w

Dornbos S Q, 2006. Evolutionary palaeoecology of early epifaunal echinoderms: Response to increasing bioturbation levels during the Cambrian radiation. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 237: 225–239. DOI: 10.1016/j.palaeo.2005.11.021

Dornbos S Q, Bottjer D J, 2000. Evolutionary paleoecology of the earliest echinoderms: Helicoplacoids and the Cambrian substrate revolution. Geology, 28: 839−842. DOI: 10.1130/0091-7613(2000)28<839:EPOTEE>2.0.CO;2

Durham J W, 1967. Notes on the Helicoplacoidea and early echinoderms. Journal of Paleontology, 41: 97−102.

Durham J W, 1993. Observations on the Early Cambrian helicoplacoid echinoderms. Journal of Paleontology, 67: 590−604. DOI: 10.1017/S0022336000024938

Durham J W, Caster K E, 1963. Helicoplacoidea: a new class of echinoderms. Science, 140: 820−822. DOI: 10.1126/science.140.3568.820

Dzik J, Orłowski S, 1993. The Late Cambrian eocrinoid *Cambrocrinus*. Acta Palaeontologica Polonica, 38: 21−34.

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. DOI: 10.1126/science.1206375

Fatka O, Vratislav Kordule, 1990. Vyscystis ubaghsi gen. et sp. nov., imbricate eocrinoid from Czechoslovakia (Echinodermata, Middle Cambrian). Věstník Ústředního ústavu geologického, 65: 315–320.

Foote M, 1992. Paleozoic record of morphologica diversity in blastozoan echinoderms. Proceedings of the National Academy of Sciences, 89: 7325−7329. DOI: 10.1073/pnas.89.16.7325

Gehling J G, 1987. Earliest known echinoderm — a new Ediacaran fossil from the Pound Subgroup of South Australia. Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology, 11: 337−345. DOI: 10.1080/03115518708619143

Goñi I, Monnet C, De Baets K, Topper T P, Régnier S, Schröer L, Cnudde V, Jell P A, Clausen S, 2025. Symbiotic interactions on middle Cambrian echinoderms reveal the oldest parasitism on deuterostomes. Scientific Reports, 15: 14257. DOI: 10.1038/s41598-025-97932-1

Gorzelak P, 2021. Functional Micromorphology of the Echinoderm Skeleton. Cambridge: Cambridge University Press. DOI: 10.1017/9781108893886

Guo Jun-feng, Li Yong, Han Hui-ping, Ou Qiang, Zhou Jian-ren, Zheng Ya-juan, 2012. New macroscopic problematic fossil from the early Cambrian Yanjiahe Biota, Yichang, Hubei, China. Acta Geologica Sinica—English Edition, 86: 791−798. DOI: 10.1111/j.1755-6724.2012.00706.x

Hammer Ø, Harper D A T, Ryan P D, 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica, 4: 1−9.

Han Nai-ren, Chen Gui-ying, 2008. New stylophorans (Echinodermata) from the Upper Cambrian of Guangxi, South China. Science in China, Series D: Earth Sciences, 51: 181–186. DOI: 10.1007/s11430-008-0003-x

Huang Bing, 2011. Preliminary discussion on similarity measures with an example of Rhuddanian global brachiopod palaeobiogeography. Acta Palaeontologica Sinica, 50: 304−320(in Chinese with English summary). DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2011.03.003

Huang Bing, Harper D A T, Hammer Ø, 2013. Introduction to PAST, a comprehensive statistics software package for paleontological data analysis. Acta Palaeontologica Sinica, 52: 161−181(in Chinese with English summary). DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2013.02.003

Huang Di-ying, 2012. Eocrinoids from the Cambrian Mantou Formation of Dalian, Liaoning. Chinese Science Bulletin, 57: 3855−3857. DOI: 10.1007/s11434-012-5433-3

Jell P A, Burrett C F, Banks M R, 1985. Cambrian and Ordovician echinoderms from eastern Australia. Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology, 9: 183−208. DOI: 10.1080/03115518508618967

Kammer T W, Sumrall C D, Zamora S, Ausich W I, Deline B, 2013. Oral Region Homologies in Paleozoic Crinoids and Other Plesiomorphic Pentaradial Echinoderms. PLoS One, 8: e77989. DOI: 10.1371/journal.pone.0077989

Kloss T J, Dornbos S Q, Chen Jun-yuan, 2015. Substrate adaptations of sessile benthic metazoans during the Cambrian radiation. Paleobiology, 41: 342−352. DOI: 10.1017/pab.2014.22

Lefebvre B, 2003. Functional Morphology of Stylophoran Echinoderms. Palaeontology, 46: 511−555. DOI: 10.1111/1475-4983.00309

Lefebvre B, Mooi R, Guensburg T E, Dupichaud C, Nohejlová M, 2024. Approaches to understanding echinoderm origins. Part 1: Conceptual and empirical models. Cahiers de Biologie Marine, 65: 437−462. DOI: 10.21411/CBM.A.77CFBE72

Liu Xiong, Zhao Yuan-long, Yang Xing-lian, Chen Zheng-peng, Chen Sheng-guang, Luo Xue, 2023. Stalked eocrinoids attached onto hyolithids with helens from Cambrian Kaili Formation in Jianhe, Guizhou, South China. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 610: 111330. DOI: 10.1016/j.palaeo.2022.111330

Luo Hui-lin, Li Yong, Hu Shi-xue, Fu Xiao-ping, Hou Shu-guang, Liu Xing-yao, Chen Liang-zhong, Li Feng-jun, Pang Ji-yuan, Liu Qi, 2008. Early Cambrian Malong fauna and Guanshan fauna from eastern Yunnan, China. Kunming: Yunnan Science and Technology Press. 1–134 (in Chinese with English abstract).

Mooi R, 2016. Phylum Echinodermata. *In*: Brusca R C, Moore W, Shuster S M (eds.), Invertebrates. Sunderland: Sinauer Associates. 968–1005.

Mooi R, David B, Wray G A, 2005. Arrays in rays: terminal addition in echinoderms and its correlation with gene expression. Evolution & Development, 7: 542−555. DOI: 10.1111/j.1525-142x.2005.05058.x

Mooi R, David B, 1997. Skeletal homologies of echinoderms. The Paleontological Society Papers, 3: 305−335. DOI: 10.1017/S1089332600000310

Mooi R, David B, 1998. Evolution Within a Bizarre Phylum: Homologies of the First Echinoderms. American Zoologist, 38: 965−974. DOI: 10.1093/icb/38.6.965

Mooi R, David B, 2008. Radial symmetry, the Anterior/Posterior Axis, and Echinoderm Hox Genes. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 39: 43–62. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173521

Mooi R, Lefebvre B, Guensburg T E, Nohejlová M, Dupichaud C, 2024. Approaches to understanding echinoderm origins. Part 2: Questioning conceptual models. Cahiers de Biologie Marine, 65: 463−490. DOI: 10.21411/CBM.A.604F2876

Nanglu K, Cole S R, Wright D F, Souto C, 2022. Worms and gills, plates and spines: the evolutionary origins and incredible disparity of deuterostomes revealed by fossils, genes, and development. Biological Reviews, 98: 316−351. DOI: 10.1111/brv.12908

Nardin E, Lefebvre B, Fatka O, Nohejlová M, Kašička L, Šinágl M, Szabad M, 2017. Evolutionary implications of a new transitional blastozoan echinoderm from the middle Cambrian of the Czech Republic. Journal of Paleontology, 91: 672–684. DOI: 10.1017/jpa.2016.157

Nohejlová M, Nardin E, Fatka O, Kašička L, Szabad M, 2019. Morphology, palaeoecology and phylogenetic interpretation of the Cambrian echinoderm *Vyscystis* (Barrandian area, Czech Republic). Journal of Systematic Palaeontology, 17: 1619−1634. DOI: 10.1080/14772019.2018.1541485

Novack-Gottshall P M, Purcell J, Sultan A, Ranjha I, Deline B, Sumrall C D, 2024. Ecological novelty at the start of the Cambrian and Ordovician radiations of echinoderms. Palaeontology, 67: 1−34. DOI: 10.1111/pala.12688

Novack-Gottshall P M, Sultan A, Smith N S, Purcell J, Hanson K E, Lively R, Ranjha I, Collins C, Parker R, Sumrall C D, Deline B, 2022. Morphological volatility precedes ecological innovation in early echinoderms. Nature Ecology & Evolution, 6: 263−272. DOI: 10.1038/s41559-021-01656-0

Parsley R L, 2009. Morphology, Ontogeny, and Heterochrony in Lower and Middle Cambrian Gogiids (Eocrinoidea, Echinodermata) from Guizhou Province, China. Paleontological Journal, 43: 1406−1414. DOI: 10.1134/S0031030109110057

Parsley R L, Zhao Yuan-long, 2006. Long stalked eocrinoids in the basal middle Cambrian Kaili Biota, Taijiang County, Guizhou Province, China. Journal of Paleontology, 80: 1058−1071. DOI: 10.1666/0022-3360(2006)80[1058:LSEITB]2.0.CO;2

Parsley R L, 2012. Ontogeny, functional morphology, and comparative morphology of lower (Stage 4) and basal middle (Stage 5) Cambrian gogiids, Guizhou Province, China. Journal of Paleontology, 86: 569−583. DOI: 10.1666/10-153R2.1

Patterson C, 1988. Homology in classical and molecular biology. Molecular Biology and Evolution, 5: 603–625. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040523

Paul C R C, Smith A B, 1984. The early radiation and phylogeny of echinoderms. Biological Reviews, 59: 443−481. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1984.tb00411.x

Pisani D, Feuda R, Peterson K J, Smith A B, 2012. Resolving phylogenetic signal from noise when divergence is rapid: A new look at the old problem of echinoderm class relationships. Molecular Phylogenetics and Evolution, 62: 27−34. DOI: 10.1016/j.ympev.2011.08.028

Rahman I A, 2009. Making sense of carpoids. Geology Today, 25: 34−38. DOI: 10.1111/j.1365-2451.2009.00703.x

Rahman I A, Clausen S, 2009. Re-evaluating the palaeobiology and affinities of the Ctenocystoidea (Echinodermata). Journal of Systematic Palaeontology, 7: 413−426. DOI: 10.1017/s1477201909990046

Rahman I A, Zamora S, 2009. The oldest cinctan carpoid (stem-group Echinodermata), and the evolution of the water vascular system. Zoological Journal of the Linnean Society, 157: 420−432. DOI: 10.1111/j.1096-3642.2008.00517.x

Rahman I A, Zamora S, 2024. Origin and Early Evolution of Echinoderms. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 52: 295−320. DOI: 10.1146/annurev-earth-031621-113343

Rozhnov S V, Parsley R L, 2017. A New Cornute (Homalozoa: Echinodermata) from the Uppermost Middle Cambrian (Stage 3, Furongian) from Northern Iran: Its Systematics and Functional Morphology. Paleontological Journal, 51: 500−509. DOI: 10.1134/S0031030117050100

Rozhnov S V, 2006. Carpozoan Echinoderms from the Middle Cambrian (Mayaktakh Formation) of Siberia (Lower Reaches of the Lena River). Paleontological Journal, 40: 266−275. DOI: 10.1134/S0031030106030063

Shu De-gan, Morris S C, Han Jian, Zhang Zhi-fei, Liu Jian-ni, 2004. Ancestral echinoderms from the Chengjiang deposits of China. Nature, 430: 422−428. DOI: 10.1038/nature02648

Simakov O, Kawashima T, Marlétaz F, Jenkins J, Koyanagi R, Mitros T, Hisata K, Bredeson J, Shoguchi E, Gyoja F, Yue Jia-xing, Chen Yi-chih, Freeman R M, Sasaki A, Hikosaka-Katayama T, Sato A, Fujie M, Baughman K W, Levine J, Gonzalez P, Cameron C, Fritzenwanker J H, Pani A M, Goto H, Kanda M, Arakaki N, Yamasaki S, Qu Jia-xin, Cree A, Ding Yan, Dinh H H, Dugan S, Holder M, Jhangiani S N, Kovar C L, Lee S L, Lewis L R, Morton D, Nazareth L V, Okwuonu G, Santibanez J, Chen Rui, Richards S, Muzny D M, Gillis A, Peshkin L, Wu M, Humphreys T, Su Yi-hsien, Putnam N H, Schmutz J, Fujiyama A, Yu Jr-kai, Tagawa K, Worley K C, Gibbs R A, Kirschner M W, Lowe C J, Satoh N, Rokhsar D S, Gerhart J, 2015. Hemichordate genomes and deuterostome origins. Nature, 527: 459−465. DOI: 10.1038/nature16150

Smith A B, 2005. The pre-radial history of echinoderms. Geological Journal, 40: 255−280. DOI: 10.1002/gj.1018

Smith A B, Jell P A, 1999. A new cornute carpoid from the Upper Cambrian (Idamean) of Queensland. Memoirs of the Queensland Museum, 43: 341−350.

Smith A B, Peterson K J, Wray G, Littlewood D T J, 2004. From bilateral symmetry to pentaradiality: The Phylogeny of Hemichordates and Echinoderms. *In*: Cracraft J, Donoghue M J (eds.), Assembling the Tree of Life (VIII). New York: Oxford University Press. 365–383. DOI: 10.1093/oso/9780195172348.003.0023

Smith A B, Zamora S, Álvaro J J, 2013. The oldest echinoderm faunas from Gondwana show that echinoderm body plan diversification

was rapid. Nature Communications, 4: 1385. DOI: 10.1038/ncomms2391

Smith A B, Zamora S, 2013. Cambrian spiral-plated echinoderms from Gondwana reveal the earliest pentaradial body plan. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280: 20131197. DOI: 10.1098/rspb.2013.1197

Sprinkle J, Wilbur B C, 2005. Deconstructing helicoplacoids: reinterpreting the most enigmatic Cambrian echinoderms. Geological Journal, 40: 281−293. DOI: 10.1002/gj.1015

Sprinkle J, 1973. Morphology and Evolution of Blastozoan Echinoderms. Cambridge: Harvard University Museum of Comparative Zoology. 1–283. DOI: 10.5962/bhl.title.66379

Sumrall C D, Wray G A, 2007. Ontogeny in the fossil record: diversification of body plans and the evolution of “aberrant” symmetry in Paleozoic echinoderms. Paleobiology, 33: 149−163. DOI: 10.1666/06053.1

Sumrall C D, 2010. A model for elemental homology for the peristome and ambulacra in blastozoan echinoderms. In: Harris L G, Böttger S A, Walker C W, Lesser M P (eds.), Echinoderms: Durham. London: CRC Press. 13: 269–276. DOI: 10.1201/9780203869543-c44

Sumrall C D, Waters J A, 2012. Universal Elemental Homology in Glyptocystitoids, Hemicosmitoids, Coronoids and Blastoids: Steps Toward Echinoderm Phylogenetic Reconstruction in Derived Blastozoa. Journal of Paleontology, 86: 956−972. DOI: 10.1666/12-029r.1

Sumrall C D, 2015. Understanding the oral area of derived stemmed echinoderms. In: Zamora S, Rábano I (eds.), Progress in Echinoderm Palaeobiology. Madrid: Instituto Geológico y Minero de España. 169–173.

Sumrall C D, 2017. New insights concerning homology of the oral region and ambulacral system plating of pentaradial echinoderms. Journal of Paleontology, 91: 604−617. DOI: 10.1017/jpa.2017.9

Sun Hai-jing, Zhao Fang-chen, Steiner M, Li Guo-xiang, Na Lin, Pan Bing, Yin Zong-jun, Zeng Han, Van Iten H, Zhu Mao-yan, 2020. Skeletal faunas of the Lower Cambrian Yu’anshan Formation, eastern Yunnan, China: Metazoan diversity and community structure during the Cambrian Age 3. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 542: 109580. DOI: 10.1016/j.palaeo.2019.109580

Topper T P, Guo Jun-feng, Clausen S, Skovsted C B, Zhang Zhi-fei, 2019. A stem group echinoderm from the basal Cambrian of China and the origins of Ambulacraria. Nature Communications, 10: 1366. DOI: 10.1038/s41467-019-09059-3

Torsvik T H, Cocks L R M, 2013. Chapter 2 New global palaeogeographical reconstructions for the Early Palaeozoic and their generation. Geological Society, London, Memoirs, 38: 5–24. DOI: 10.1144/M38.2

Torsvik T H, Cocks L R M, 2017. Earth history and palaeogeography. Cambridge: Cambridge University Press. 87. DOI: 10.1017/9781316225523

Ubaghs G, 1975. Early Paleozoic Echinoderms. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 3: 79−98. DOI: 10.1146/annurev.ea.03.050175.000455

Ubaghs G, Vizcaïno D, 1990. A new eocrinoid from the Lower Cambrian of Spain. Palaeontology, 33: 249−256.

Ubaghs G, 1998. Échinodermes nouveauxdu Cambrien supérieur de la Montagne Noire (France méridionale). Geobios, 31: 809−829. DOI: 10.1016/S0016-6995(98)80111-3

Wang De-zhi, Nohejlová M, Sun Zhi-xin, Zeng Han, Lefebvre B, Yang Xing-lian, Zhao Fang-chen, 2024. First report of lepidocystid echinoderm in the Cambrian of North China: Evolutionary and Palaeobiogeographic implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 644: 112194. DOI: 10.1016/j.palaeo.2024.112194

Woodgate S C, Dunn F S, Thompson J R, Formery L, Zamora S, Rahman I A, 2025. A new Cambrian stem-group echinoderm reveals the evolution of the anteroposterior axis. Current Biology, 35: 3488−3495. DOI: 10.1016/j.cub.2025.05.065

Yan Xu, Mao Yong-qin, Zhao Yuan-long, Peng Jin, Wu Meng-yin, 2010. The Holdfasts of Eocrinoids in Cambrian Guizhou Province. Acta Palaeontologica Sinica, 49: 380−388(in Chinese with English summary). DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2010.03.010

Yang Ben, Steiner M, Keupp H, 2015. Early Cambrian palaeobiogeography of the Zhenba-Fangxian Block (South China): Independent terrane or part of the Yangtze Platform? Gondwana Research, 28: 1543–1565. DOI: 10.1016/j.gr.2014.09.020

Yang Chuan, Li Xian-hua, Zhu Mao-yan, Condon D J, Chen Jun-yuan, 2018. Geochronological constraint on the Cambrian Chengjiang biota, South China. Journal of the Geological Society, 175: 659−666. DOI: 10.1144/jgs2017-103

Zamora S, 2010. Middle Cambrian echinoderms from North Spain show echinoderms diversified earlier in Gondwana. Geology, 38: 507−510. DOI: 10.1130/g30657.1

Zamora S, Clausen S, Alvaro J J, Smith A B, 2010. Pelmatozoan echinoderms as colonizers of carbonate firmgrounds in Mid-Cambrian high energy environments. Palaios, 25: 764−768. DOI: 10.2110/palo.2010.p10-052r

Zamora S, Deline B, Javier Álvaro J, Rahman I A, 2017. The Cambrian Substrate Revolution and the early evolution of attachment in suspension-feeding echinoderms. Earth-Science Reviews, 171: 478−491. DOI: 10.1016/j.earscirev.2017.06.018

Zamora S, Lefebvre B, Javier Álvaro J, Clausen S, Elicki O, Fatka O, Jell P, Kouchinsky A, Lin Jih-pai, Nardin E, Parsley R, Rozhnov S, Sprinkle J, Sumrall C D, Vizcaïno D, Smith A B, 2013. Chapter 13 Cambrian echinoderm diversity and palaeobiogeography. Geological Society, London, Memoirs, 38: 157–171. DOI: 10.1144/m38.13

Zamora S, Rahman I A, 2014. Deciphering the early evolution of echinoderms with Cambrian fossils. Palaeontology, 57: 1105−1119. DOI: 10.1111/pala.12138

Zamora S, Rahman I A, Smith A B, 2012. Plated Cambrian Bilaterians Reveal the Earliest Stages of Echinoderm Evolution. PLoS ONE, 7: e38296. DOI: 10.1371/journal.pone.0038296

Zamora S, Wright D F, Mooi R, Lefebvre B, Guensburg T E, Gorzelak P, David B, Sumrall C D, Cole S R, Hunter A W, Sprinkle J, Thompson J R, Ewin T A M, Fatka O, Nardin E, Reich M, Nohejlová M, Rahman I A, 2020. Re-evaluating the phylogenetic position of the enigmatic early Cambrian deuterostome *Yanjiahella*. Nature Communications, 11: 1286. DOI: 10.1038/s41467-020-14920-x

Zhao Jun, Guo Jin, Selden P A, Cong Pei-yun, Li Yu-jing, 2021. A new eocrinoid from the Guanshan Biota (Cambrian Series 2, Stage 4), with implication of the development of different attachment modes in early Cambrian. Palaeoworld, 31: 185−193. DOI: 10.1016/j.palwor.2021.08.001

Zhao Jun, Rahman I A, Zamora S, Chen Ai-lin, Cong Pei-yun, 2022. The first edrioasteroid echinoderm from the lower Cambrian Chengjiang biota of Yunnan Province, China. Papers in Palaeontology, 8: e1465. DOI: 10.1002/spp2.1465

Zhao Yuan-long, Huang You-zhuang, Gong Xian-ying, 1994. Echinoderm Fossils of Kaili Fauna from Taijiang, Guizhou. Acta Palaeontologica Sinica, 33: 305–324, 397–401 (in Chinese with English summary). DOI: 10.19800/j.cnki.aps.1994.03.005

Zhao Yuan-long, Parsley R L, Peng Jin, 2007. Early Cambrian eocrinoids from Guizhou Province, South China. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 254: 317–327. DOI: 10.1016/j.palaeo.2007.03.020

Zhao Yuan-long, Peng Jin, Wu Meng-yin, Luo Xiu-chun, Wen Rong-qin, Liu Yu-juan, 2015. A new type of eocrinoid echinoderms from the Balang Formation (Cambrian) at Xiasi Town, Majiang County, Guizhou Province, China. Earth Science—Journal of China University of Geosciences, 44: 389−400 (in Chinese with English abstract). DOI: 10.3799/dqkx.2015.018

Zhao Yuan-long, Sumrall C D, Parsley R L, Peng Jin, 2010. Kailidiscus, a new plesiomorphic edrioasteroid from the basal middle Cambrian Kaili biota of Guizhou Province, China. Journal of Paleontology, 84: 668−680. DOI: 10.1666/09-159.1

Zhu Mao-yan, Zhao Fang-chen, 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).

Zhu Xue-jian, Peng Shan-chi, Zamora S, Lefebvre B, Chen Gui-ying, 2016. Furongian (upper Cambrian) Guole Konservat-Lagerstätte from South China. Acta Geologica Sinica, 90: 30−37. DOI: 10.1111/1755-6724.12640

Zhu Xue-jian, Zamora S, Lefebvre B, 2014. Morphology and palaeoecology of a new edrioblastoid from the Furongian of China. Acta Palaeontologica Polonica, 59: 921−926. DOI: 10.4202/app.2012.0116

(责任副主编: 张志飞)