古生物学报, 65(1): 1−12 (2026年3月)
Acta Palaeontologica Sinica, 65(1): 1−12 (March 2026)

·研究论文·

DOI: 10.3724/aps.2025043

# 寒武纪澄江生物群鳃曳动物*Selkirkia*尾肢结构及其生态模式新认识*

朱乙璇[1]　欧强[1**]　韩健[2**]

1 中国地质大学(北京), 早期生命演化实验室, 北京 100083;
2 西北大学, 陕西省早期生命与环境重点实验室, 西安 710069

**提要**　蜕皮类群鳃曳动物(Priapulida)化石记录出现于寒武纪早期, 在寒武纪具有非常高的形态差异度和个体丰度, 是当时海洋中底内优势生物类群。产自云南晋宁玉案山组的塞尔扣克虫属(*Selkirkia*)因具有一刚性的锥形栖管而区别于其他鳃曳动物, 其管末端卵圆形结构的性质长期存在争议。本研究基于*Selkirkia*化石标本, 结合光学显微观察、高性能微区X射线荧光及激光拉曼光谱分析, 对该结构进行系统研究。本文推测, 位于*Selkirkia*躯干末端、可伸出栖管外的卵圆形结构为不等大的双瓣形尾肢结构, 而部分栖管末端的卵圆形结构则是由尾肢分泌而成。尾肢在伸出时或可产生推进力, 并在转向时扰动沉积物, 部分标本保存的规则锥状拖曳痕迹为其运动功能提供了直接证据。此外, 本文认为*Selkirkia*蜕皮时并不会抛弃已有栖管而重新分泌新栖管, 而是通过管口末端增生来适应生长需求。本文推测*Selkirkia*的栖管是翻吻下部的腺体分泌形成, 由虫体在栖管内分泌。栖管的存在能够有效防御天敌攻击, 降低被捕食的风险, 也体现了其独特的节能策略。综合尾肢形态、运动方式与蜕皮模式, *Selkirkia*可能采用非固着的表栖与内栖相结合的生活方式, 管体为其提供防御, 尾肢和发达的吻部赋予其底栖活动能力。本研究不仅揭示了*Selkirkia*的生活方式与运动策略, 也为理解寒武纪鳃曳动物的生态多样性提供了新的证据。

**关键词**　塞尔扣克虫属　尾肢　拖曳痕迹　栖管　蜕皮　生态模式

**中文引用**　朱乙璇, 欧强, 韩健, 2026. 寒武纪澄江生物群鳃曳动物*Selkirkia*尾肢结构及其生态模式新认识. 古生物学报, 65(1): 1−12. DOI: 10.3724/aps.2025043

**英文引用**　Zhu Yi-xuan, Ou Qiang, Han Jian, 2026. New insights into the caudal appendages and ecology of the priapulid *Selkirkia* from the Cambrian Chengjiang Biota. Acta Palaeontologica Sinica, 65(1): 1−12. DOI: 10.3724/aps.2025043

# New insights into the caudal appendages and ecology of the priapulid *Selkirkia* from the Cambrian Chengjiang Biota

ZHU Yi-xuan[1], OU Qiang[1], HAN Jian[2]

1 *Early Life Evolution Laboratory*, *China University of Geosciences*, *Beijing* 100083, *China*;
2 *Shaanxi Key Laboratory of Early Life and Environments*, *Department of Geology*, *Northwest University*, *Xi'an* 710069, *China*

收稿日期: 2025-09-30; 改回日期: 2026-01-04; 录用日期: 2026-01-08
* 国家自然科学基金项目(42372027、42372012)联合资助。
** 通讯作者: 欧强, 教授, e-mail: ouqiang@cugb.edu.cn; 韩健, 教授, e-mail: elihanj@nwu.edu.cn

**Abstract** Priapulids are ecdysozoans with a well-documented fossil record dating back to the Early Cambrian. During this period, they were highly abundant and morphologically diverse, representing dominant members of benthic marine ecosystems. *Selkirkia*, from the Yu'anshan Formation in Jinning, Yunnan, is distinguished from other priapulids by its rigid, conical tube. The nature of the ovoid structure at the tube terminus has long been a subject of controversy. This study systematically investigates fossil specimens using optical microscopy, high-performance micro-area X-ray fluorescence, and laser Raman spectroscopy. We infer that the ovoid structure at the posterior end of the *Selkirkia* trunk—which could extend beyond the tube—is a bilobed caudal appendage consisting of two unequal lobes. Furthermore, the ovoid structures preserved at the termini of some tubes are likely secreted by the caudal appendages. These appendages may have generated propulsion when extended and disturbed the sediments during turning; the regular conical drag traces preserved in some specimens provide direct evidence for this locomotive function. Additionally, we propose that *Selkirkia* do not secrete a new tube during ecdysis to replace the old one, but instead adapted to incremental growth at the tube's anterior opening. The tube is likely secreted by a gland at the posterior section of the proboscis. The tube provides a defense against predators, reducing predation risk and reflecting an energy-efficient survival strategy. Based on the morphology of the caudal appendages, locomotion mode, and molting patterns, *Selkirkia* likely adopted a non-sessile lifestyle that combined epifaunal and infaunal habits. The tube provides defense while the caudal appendage and the well-developed proboscis enabled benthic locomotion. This study not only reveals the lifestyle and locomotion strategy of *Selkirkia* but also provides new insights into the ecological diversity of the Cambrian priapulids.

**Key words** *Selkirkia*, caudal appendages, drag mark, tube, molt, ecology

**SYSTEMATIC PALEONTOLOGY**

**Phylum Priapulida Delage and Hérouard, 1897**

**Order Selkirkiimorpha Adrianov & Malakhov, 1995**

**Family Selkirkiidae Conway Morris, 1977**

**Genus *Selkirkia* Walcott, 1911**

**Type species *Selkirkia columbia* Conway Morris, 1977**

**Diagnosis** Tubicolous worm. Tube long and conical, 5–75 mm long, opening at both ends. Tube surface with fine, closely spaced transverse striations. Body divided into a proboscis and a trunk. Proboscis with circlets of spines, differentiated into three zones from bottom to top: Zone I (comprising three subzones: Ia, tubercular; Ib, smooth; and Ic, spiny), Zone II (with smooth surface), and Zone III (with pharyngeal teeth). Trunk gradually tapering from top to bottom. Gut is slender and straight, or spirally coiled.

***Selkirkia sinica* Luo and Hu, 1999**

**Emended diagnosis** Small tubicolous worm. Conical tube 5–15 mm long. Posterior end with an ovoid, bilobed, retractable caudal appendage.

**Locality and horizon** Erjie, Jinning, Kunming, Yunnan Province, China; Yu'anshan Formation, lower Cambrian (Stage 3).

## 1 前 言

鳃曳动物(Priapulida)是原口动物亚界蜕皮大类中的一门。其最早的化石记录出现于寒武纪早期, 在寒武纪大量繁盛, 具有非常高的形态差异度和个体丰度, 是寒武纪海洋中底内优势生物群落。目前已经报道的化石鳃曳动物主要分为始鳃曳类(Archaeopriapulida)和古蠕虫类(Palaeoscolecida)两大类, 主营底栖、潜穴生活。现生鳃曳动物整体呈圆柱形, 分为吻部和躯干两部分, 部分种类具有颈部(neck)和尾肢(caudal appendage)。咽部具有咽齿, 能完全或部分外翻出来, 外翻时位于身体最前端。消化道自咽部起延伸至躯干末端的肛门。吻部能内翻, 有纵列的吻刺或吻棘(scalid)。躯干不分节, 表面有环纹。肌肉系统主要由体壁中的环肌和纵肌以及位于假体腔中的连接前后体壁的伸缩肌组成, 通过伸缩肌的收缩吻部可以完全内翻进躯干中(Van der Land *et al*., 1970; Schmidt-Rhaesa *et al*., 2013)。

澄江生物群中的化石鳃曳动物主要分为蠕虫状、囊状、哑铃状和管状四种形态(Maas *et al*.,

2007), 许多属种同时保存了完整的软躯体和矿化的外表皮构造, 是研究鳃曳动物的绝佳窗口。寒武纪地层中已经发现并报道的管状化石记录有2属, 北美和华南地区的塞尔扣克虫属(*Selkirkia*), 华南地区的似管虫属(*Paraselkirkia*)是*Selkirkia*的晚出同物异名(Walcott, 1911), 以及分布在格陵兰岛北部的*Sullulika* (Peel and Willman, 2018)。管状化石鳃曳动物整体呈锥管状, 两端开口, 管上具细密环纹, 躯干部分隐藏在管体内, 部分完全伸出管外, 吻部和外翻的咽部位于虫体前端, 躯干可以在管内上下活动(王邓, 2021)。

目前认为*Selkirkia*可能采用两种不同的生活模式, 一是垂直插入沉积物管栖生活, 仅留前端的吻部在水中便于取食(Conway Morris *et al*., 1986; Hou *et al*., 2003; Huang, 2005; Dormbos *et al*., 2008)。二是底栖管居(Maas *et al*., 2007; Wang *et al*., 2021), 依据部分*Selkirkia*栖管末端或体侧附着了腕足动物推断*Selkirkia*不可能是营底内生活的, 是一种半定居的表栖动物, 有能力进入海底浅层沉积物中寻找食物或者自我保护(Wang *et al*., 2021)。*Selkirkia*栖管末端的卵圆形结构有学者曾将该结构解释为垂板, 一种管自身的结构(Lan *et al*., 2015), 这种硬性结构, 可能具有一定的防御功能, 起到保护虫体免受外界威胁的作用, 以适应环境的变化。部分研究人员认为这些附着在其管末端的卵形结构上有同心生长纹、铰合面和壳中线等是典型的腕足动物特征(Zhang *et al*., 2010; Holmer *et al*., 2018), 可能是舌形贝或者顾托贝类腕足的幼体(王邓, 2021; 杨小宇, 2022)。由于腕足动物的壳体也富含几丁质(Smith *et al*., 2024), 其矿物成分与*Selkirkia*虫体的结构具有一定的相似性, 因此很可能在化石中被误认为是尾肢的一部分。*Selkirkia*与腕足动物之间可能存在某种共生或依附关系, 通过附着这些壳体, *Selkirkia*能够增强其在沉积物中的防护性, 减少暴露在外的风险, 从而获得更多的生存机会, 这种共生关系可能帮助*Selkirkia*适应寒武纪海洋环境中复杂的生态交互。

关于*Selkirkia*栖管末端的卵圆形结构和生态功能仍停留在推测阶段, 且蜕皮方式尚未取得一致解释, 这些疑问阻碍了对其生长策略与环境适应的进一步理解。上述争议凸显了*Selkirkia*生态适应性与生活方式演化问题的复杂性, 也为后续通过精细的形态结构与功能分析研究其生态模式提供了方向与必要性。

## 2　材料与方法

本论文所描述的*Selkirkia*化石材料全部采自滇东地区寒武系第二统第三阶玉案山组, 目前保存在中国地质大学(北京)早期生命演化实验室(Early Life Evolution Laboratory, ELEL)和西北大学早期生命与环境重点实验室(Key Laboratory of Early Life and Environment, ELI)。玉案山组地层出露面积大, 所产化石品种丰富, 品质良好, 化石围岩呈黄绿色。大部分标本保留了良好的软躯体信息, 为*Selkirkia*的形态功能学研究提供了珍贵材料。

选取保存较为完整的3枚标本(SJ120019、SJ120038、SJ120086)进行高性能微区X射线荧光分析(XRF)实验, 观察分析栖管末端结构元素成分。仪器型号为M4 TORNADO PLUS超轻元素微区X射线荧光光谱仪, 实验在北京市铂悦仪器实验室完成。在*Selkirkia*标本(SJ120042)栖管末端位置进行原位拉曼光谱分析(Ranman), 仪器型号LabRAM HR Evolution, 实验参数包括: 绿色激光线(532 nm)、50倍显微镜物镜、20 μm共焦孔径以及600 $mm^{-1}$光栅, 分辨率为2—4 $cm^{-1}$, 实验数据使用Lab Spec 6软件处理。拉曼光谱实验在西北大学大陆动力实验室完成。

## 3　系统古生物学

**鳃曳动物门 Phylum Priapulida Delage and Hérouard, 1897**

**塞尔扣克虫目 Order Selkirkiimorpha Adrianov & Malakhov, 1995**

**塞尔扣克虫科 Family Selkirkiidae Conway Morris, 1977**

**塞尔扣克虫属 Genus *Selkirkia* Walcott, 1911**

**模式种**　*Selkirkia columbia* Conway Morris, 1977

**属征**　管栖小型蠕虫, 整体长度为5—75 mm。栖管长锥状, 两端开口, 管表面具细密环纹。整体可划分为吻部和躯干两部分。吻部具有吻刺, 从下至上分带I到带III, 带I分为3个亚带(带吻疣的亚带Ia和光滑无饰的亚带Ib以及带吻刺的亚带Ic), 带II光

滑无饰, 带III具有咽齿(图1-B)。躯干从上至下逐渐变细。肠道呈细直或螺旋弯曲状。

**中华塞尔扣克虫 *Selkirkia sinica* Luo and Hu, 1999**

1999 *Selkirkia sinica*, 罗慧麟等, 81−82页, 图版20, 图4−6; 插图30。
1999 *Paraselkirkia jinningensis*, Hou *et al*., p. 63−64, figs. 73−76.
2001 *Paraselkirkia sinica*, 胡世学, 47−52页, 图版6, 图1−4, 图版7, 图1−2, 插图9。
2002 *Selkirkia sinica*, 陈良忠等, 195页, 图版18, 图4−5。
2003 *Paraselkirkia jinningensis*, Hou *et al*., p. 71, fig. 12.4−12.5.
2004 *Paraselkirkia sinica*, 陈均远, 180−181页, 图271−272。
2015 *Selkirkia sinica*, Lan *et al*., p. 125−132, fig. 1−5.
2017 *Paraselkirkia sinica*, Hou *et al*., p. 120−121, fig. 17.5.
2021 *Selkirkia sinica*, 王邓, 93页, 图6. 2。
2022 *Paraselkirkia sinica*, 杨小宇, 57页, 图4−5。

**种征修订** 虫体较小, 5—15 mm, 该属体型最小的一种。整体形态与属征相似, 虫体末端有一可伸缩的尾肢(图1-A), 尾肢形态各异但大致呈二分叉卵圆形结构, 具不定向性。

**产地层位** 云南省昆明市晋宁区二街镇三街子村, 寒武系第二统第三阶玉案山组上部。

## 4 鳃曳动物躯干末端表面装饰及结构概述

不同鳃曳动物的躯干末端形态有不同之处, 其末端装饰可以分为尾钩、尾突和尾肢。现代鳃曳动物马加比虫属(*Maccabeus*)躯干末端具有一圈围肛钩(perianal hooks)、腺棘(glandular spines)和一对管状突起(Wills, 1998; Por, 1974), 这些结构可能与分泌黏性物质、构建虫管以及增强防御功能相关。现生小曳鳃虫属(*Meiopriapulus*)以及奥托虫属化石(*Ottoia*)躯干末端也具一圈尾钩(Por, 1983; Conway Morris, 1977)。而以古蠕虫类为代表的化石, 大都具有一对尾钩(Hou *et al*., 2003; Huang, 2005; Han *et al*., 2007; Harvey *et al*., 2010; Wills *et al*., 2012; Ma *et al*., 2014)。现代鳃曳动物Halicryptidae科尾肢具有分叉或钩状结构, 可以帮助动物在泥沙中埋藏, 避免天敌的侵害, 也可能在蜕皮过程中起到一定的支撑作用(Storch, 1989; Wills, 1998)。寒武纪的鳃曳动物化石有些类别躯干末端具有一个尾突, 如短棒形虫(*Corynetis brevis*) (Huang *et al*., 2004)、多刺安宁虫(*Anningvermis multispinosus*) (Huang *et al*., 2005)以及多产奥托虫(*Ottoia prolifica*) (Walcott, 1911)等, 其尾端均有一尾突, 且尾突均位于身体的中轴线上, *O. prolifica* 的尾突与肠道相连, 有时可见肠道内容物(Conway Morris, 1977)。

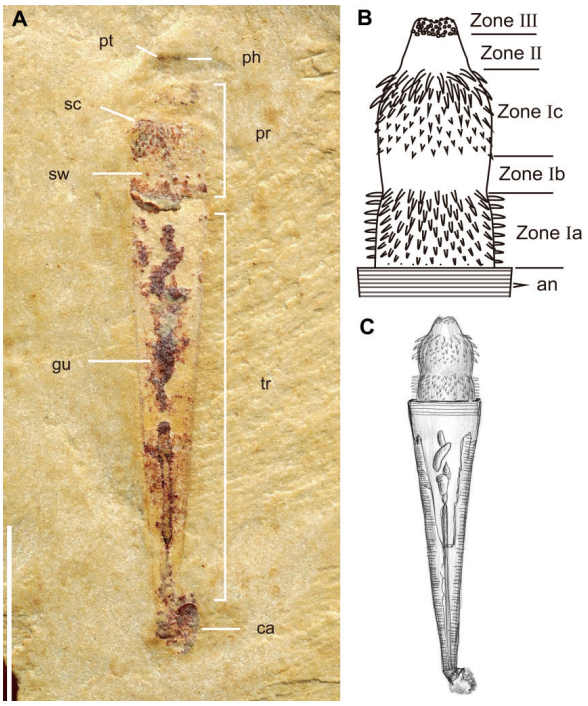



图1 *Selkirkia sinica* 形态与结构

Fig. 1 Morphology and structures of *Selkirkia sinica*

**A**. ELEL-SJ120388; **B**. 吻部划分方案示意图; **C**. ELEL-SJ120388素描图。缩写: ph, 咽部; pt, 咽齿; pr, 翻吻; sc, 吻刺; sw, 吻疣; tr, 躯干; gu, 肠道; ca, 尾肢; an, 环纹。比例尺4 mm。

**A**. ELEL-SJ120388; **B**. Diagram showing division of the proboscis; **C**. Sketch of ELEL-SJ120388. Abbreviations: ph, pharynx; pt, pharynx teeth; pr, proboscis; sc, scalids; sw, scalid wart; tr, trunk; gu, gut; ca, caudal appendage; an, annulation. Scale bar: 4 mm.

鳃曳动物在形态上呈现兼有辐射对称与两侧对称的格局, 前部翻吻等区域具有显著的辐射对称, 而在躯干上保留了基本的两侧对称性(Adriano *et al*., 2001), 例如具有一条腹侧纵行神经索以及位于体后部的尾肢。现代鳃曳动物中, 携管虫属(*Tubiluchus*)拥有单一且纤长的尾肢, 肛门位于尾肢前端、侧面身体中央(Kirsteur *et al*., 1976), 瘤刺鳃曳虫(*Priapulus tuberculatospinosus*)具有一个细长的带瘤突的尾肢(Storch *et al*., 1989)等。Priapulidae科中的双尾曳鳃虫(*Priapulopsis bicaudatus*)幼体阶段完全没有尾肢, 后幼体早期开始出现单侧尾肢, 另一侧仅为小突起。随着虫体发育, 第二个尾肢逐渐形成, 尾肢长度开始接近, 但仍不对称。进入中后期, 尾肢逐步增长并出现分节环纹, 尾肢基部开始形成环状突起。后幼体晚期, 尾肢变得接近等长,

具明显分节和“囊泡结构”(vesicles), 囊泡顶端长出刺突状感受器(spinulets), 每个末端带有感知小管。肛门位于双尾肢之间(Schmidt-Rhaesa and Raeker, 2023)。从个体发育来看, 难以支持单尾肢和双尾肢哪一种更为原始。但是所有的幼虫都没有尾肢, 因此没有任何附肢的类型应该更为原始。

本文认为, Priapulidae科的某些物种只有一个尾肢(Van der Land *et al*., 1970; Adrianov *et al*., 2001), 但其躯干末端的肌肉和生殖管道却呈现出成对的布局, 因此这两个尾肢中其中一个尾肢可能在演化过程中为适应海底沉积环境而退化或彻底丢弃(Kirsteure *et al*., 1976; Han *et al*., 2004)。比如现生大曳鳃虫(*Priapulus caudatus*)只有一个尾肢, 尾肢表面具有大量的囊泡, 这种单一尾肢通过增大表面积就能补偿原本由两个尾肢承担的呼吸和感觉功能(Han *et al*., 2004)。澄江动物群中的化石鳃曳动物, 奇特小黑箐虫(*Xiaoheiqingella peculiaris*)和双肢拟携管虫(*Paratubiluchus bicaudatus*)具有一对等大的尾肢(Han *et al*., 2004), 但是表面没有任何囊泡状结构, 表面积非常小, 代表尾肢原始的形态。

无论是现生还是化石的鳃曳动物, 其尾肢无论单一还是成对, 均紧密连接于躯干的末端肛门的一侧, 尾肢末端远在肛门之后。但尾突一般只有一个, 末端即为肛门。尾突和尾肢在发育起源和神经支配上存在差异, 说明这些尾突与尾肢, 以及围肛钩都并非同源结构。对鳃曳动物尾肢形态结构情况的统计见表 1 (Wills *et al*., 2012; Zhang *et al*., 2015; Wang *et al*., 2021)。

## 5　讨　论

### 5. 1　*Selkirkia*尾肢结构分析

实验室保存的具有尾肢结构的标本中, 尾肢结构总体呈卵圆状(图2-A、2-H、2-E、2-I), 选取其中3块进行XRF元素分析, 结果显示, 元素主要集中分布在吻部、肠道和管末端结构处, 其中主要包括铁(Fe)、锰(Mn)和铜(Cu)元素, 部分标本含有磷(P)元素(图2-B–2-D、2-F–2-G)。管末端卵圆形结构和肠道及吻部的元素分布相似, 主要富集有Fe、Mn和Cu等金属元素。澄江生物群化石的初始保存主要以有机碳形式为主, 但也有一些研究认为, 化石中的Fe元素在很大程度上来源于成岩及后期风化过程中的次生迁移与富集, 而非壳体或软组织的原始化学成分(Forchielli *et al*., 2014)。因此, Fe元素的局部富集虽然常与有机质残留及其成岩改造过程相伴出现, 但在某种程度上也能反映有机质降解、成岩重分配和后期氧化风化等保存机制的影响。*Selkirkia*尾肢所见的Fe、Mn和Cu等元素富集, 很可能是有机质与沉积物相互作用后, 在成岩及风化过程中促成了这些元素的次生聚集。通常尾肢的前端连接着消化道(图2-A, 2-E), 随着身体在管内上下移动(Wang *et al*., 2021), 由于尾肢具有一定的伸缩性, 尾肢的位置常缩在管内(图2-I), 这也是在化石中不易观察到尾肢的关键原因。

综合形态学观察、与消化道的连接关系以及元素分布的相似性, 证据总体倾向于认为栖管末端的卵圆形结构应为*Selkirkia*的尾肢。但也不排除该结构为尾肢分泌的硬体结构, 或为附着于栖管末端的腕足动物壳体。上述解释仍需结合更精细的形态连续性证据与埋藏学特征进一步鉴别。

### 5. 2　*Selkirkia*尾肢功能分析

寒武纪鳃曳动物的运动方式反映出多样化的生态模式, 蠕虫型依“双锚”固定策略在沉积物表面与内部间切换, 既能底栖爬行又能潜穴构筑管状巢穴, 适应沉积物—水界面的生活(Huang *et al*., 2014)。鳃曳型则多为潜穴掘行者, 如*Sicyophorus*在沉积物中拖曳推进(Lewis *et al*., 2014), 能改变掘穴角度以利用不同深度资源(成娟丽, 2019)。球状尾特异曳鳃虫(*Eximipriapulus globocaudatus*)则进行水平钻孔, 兼食沉积物与捕食, 显示出主动觅食与工程化改造底质的双重生态角色(Ma *et al*., 2014), 这些运动与栖息策略共同塑造了寒武纪底栖生态系统的结构与沉积环境。

本次研究的化石材料*Selkirkia* (ELEL-SJ120042)与前人所述其他化石鳃曳动物的运动痕迹有明显不同, 团簇状痕迹呈倾斜状分布在沉积物表层, 在栖管末端左侧与虫体呈15°—140°夹角保存, 长度为3—5 mm, 呈规则锥状, 与围岩有截然的边界(图3-A), 且不同于沿单一方向持续延伸的筑穴遗迹。团簇状痕迹在化石材料表面呈现出一系列小而规则的孔洞, 孔洞的排列呈现出近乎平行的线性结构, 从

**表 1 鳃曳动物尾肢结构统计表**

**Table 1 Caudal appendage morphology of the Priapulids**

| 编号 | 拉丁文名称 | 有无尾肢 | 尾肢分节 | 尾肢数量 | 尾肢位置 | 尾肢表面结构 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | *Acanthopriapulus horridus* | (+) | (1) | (1) | (1) | (1) |
| 2 | *Halicryptus higginsi* | (-) | (-) | (-) | (-) | (-) |
| 3 | *Halicryptus spinulosus* | (-) | (-) | (-) | (-) | (-) |
| 4 | *Maccabeus cirratus* | (-) | (-) | (-) | (-) | (-) |
| 5 | *Maccabeus tentaculatust* | (-) | (-) | (-) | (-) | (-) |
| 6 | †*Maotianshania cylindrica* | (-) | (-) | (-) | (-) | (-) |
| 7 | *Meiopriapulus fijiensis* | (-) | (-) | (-) | (-) | (-) |
| 8 | †*Ottoia prolifica* | (-) | (-) | (-) | (-) | (-) |
| 9 | *Palaeopriapulites parvust* | (-) | (-) | (-) | (-) | (-) |
| 10 | †*Selkirkia sinica* | (+) | (0) | (2) | (1) | (0) |
| 11 | †*Selkirkia columbia* | (-) | (-) | (-) | (-) | (-) |
| 12 | †*Selkirkia transita* | (-) | (-) | (-) | (-) | (-) |
| 13 | †*Paratubiluchus bicaudatus* | (+) | (0) | (2) | (1) | (0) |
| 14 | †*Priapulites konecniorum* | (+) | (0) | (1) | (1) | (0) |
| 15 | *Priapulopsis australis* | (+) | (0) | (1) | (0) | (1) |
| 16 | *Priapulopsis bicaudatus* | (+) | (0) | (2) | (1) | (1) |
| 17 | *Priapulopsis cnidephorus* | (+) | (-) | (-) | (-) | (-) |
| 18 | *Priapulus abyssorum* | (+) | (1) | (1) | (1) | (1) |
| 19 | *Priapulus caudatus* | (+) | (1) | (1) | (1) | (1) |
| 20 | *Priapulus tuberculatospinosus* | (+) | (1) | (1) | (1) | (2) |
| 21 | †*Sicyophorus rarus* | (-) | (-) | (-) | (-) | (-) |
| 22 | *Tubiluchus areticus* | (+) | (0) | (1) | (0) | (0) |
| 23 | *Tubiluchus australensis* | (+) | (0) | (1) | (0) | (0) |
| 24 | *Tubiluchus corallicola* | (+) | (0) | (1) | (0) | (0) |
| 25 | *Tubiluchus philippinensis* | (+) | (0) | (1) | (0) | (0) |
| 26 | *Tubiluchus remanei* | (+) | (0) | (1) | (0) | (0) |
| 27 | *Tubiluchus troglodytes* | (+) | (0) | (1) | (0) | (0) |
| 28 | *Tubiluchus vanuatensis* | (+) | (0) | (1) | (0) | (0) |
| 29 | †*Xiaoheiqingella peculiaris* | (+) | (0) | (2) | (1) | (0) |
| 30 | †*Yunnanpriapulus halteroformis* | (+) | (0) | (1) | (0) | (0) |

**注**: “†”符号表示已灭绝的生物。本表重点描述鳃曳动物的尾肢结构,用(+)、(-)分别表示尾肢体的有无; 尾肢分节情况用(-)、(0)和(1)分别表示性状缺失、分节和不分节; 尾肢数量用(-)、(1)和(2)分别表示性状缺失、单一和成对; 尾肢位置用(-)、(0)和(1)分别表示性状缺失、位于身体末端和位于背侧中部; 尾肢表面结构用(-)、(0)、(1)和(2)分别表示性状缺失、光滑、具囊泡和大疣。

**Note**: The “†” symbol indicates extinct species. This table focuses on the caudal appendage structure of priapulid animals. Denotations: caudal appendage—present (+) and absent (-); segmentation of appendage—absence of traits (-), segmented (0), and unsegmented (1); number of appendages—absence of traits (-), a single appendage (1), and a pair of appendages (2); position of appendages—absence of traits (-), at the posterior end of the body (0), and at the dorsal midsection (1); surface structure of caudal appendage—absence of traits (-), smooth (0), with vesicles (1), and with large tubercles (2).

一个点开始, 孔洞沿着一个方向延伸, 可能与化石表面的沉积层方向一致(图4-B)。此外, 孔洞在某些区域的密度略有增加, 形成了局部群集。本文推测*Selkirkia*的尾肢可能通过细小的表皮突起与沉积物发生作用, 这些突起在运动过程中压入并扰动沉积物, 最终在化石中表现为串珠状和团簇状的小孔。因而, 痕迹中的微孔结构可以被视为*Selkirkia*尾肢表面微观解剖特征的间接印记, 为尾肢具有抓握与锚定功能提供了具体的形态学支持。

在*Selkirkia*栖管末端经常观察到伴生的一些颗粒物质, XRF元素分析显示团簇状物质呈主要含有Fe、Mn、K和Si元素, 并含有少量Al元素(图3)。继续对团簇状痕迹进行原位拉曼光谱分析(图4-A, 4-B), 结果显示为绿泥石波段(~140 $cm^{-1}$ 和~364 $cm^{-1}$)、多硅白云母波段(262—264 $cm^{-1}$)和石英波段(464—467 $cm^{-1}$)。XRF元素分析显示该区域含有的Si、K和Al等元素(图3-D, 3-E), 是构成多硅白云母($K(Al,Mg)_2(OH)_2(Si,Al)_4O_{10}$)、绿泥石($Y_3[Z_4O_{10}](OH)_2\cdot Y_3(OH)_6\cdot$(其中Y代表$Mg^{2+}$、$Fe^{2+}$、$Al^{3+}$、$Fe^{3+}$等阳离子, Z主要代表Si和Al)和石英($SiO_2$)的主要元素, 两个实验分析结果一致。黑林铺组玉案山段的岩性为黄绿色页岩夹中厚层细粒石英砂岩及粉砂岩, 石英砂岩中除了主要矿物石英外还含有云母、长石等次要矿物。综合分析认为,

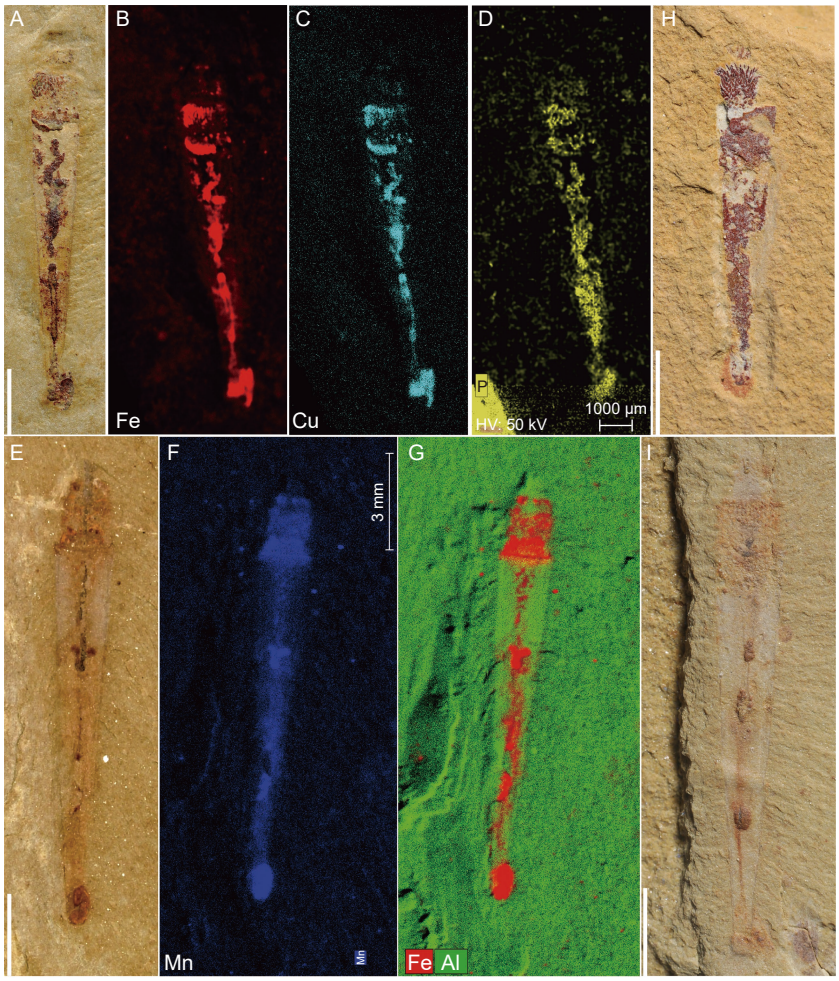



图2 *Selkirkia sinica* 栖管末端的特殊结构及XRF分析

Fig. 2 XRF analysis of specimens of *Selkirkia sinica* with a special structure at the tube end

**A**. ELEL-SJ120388; **B–D**. Fe、Cu、P元素分布图; **E**. ELEL-SJ120386; **F–G**. Mn、Fe、Al元素分布图; **H**. ELEL-SJ120019; **I**. ELEL-SJ120390, 尾肢可能隐藏于栖管中(白色方框内)。比例尺2 mm (**A**); 1 mm (**B–D**); 3 mm (**E–I**)。

**A**. ELEL-SJ120388; **B–D**. Distribution maps of Fe, Cu, and P elements; **E**. ELEL-SJ120386; **F–G**. Distribution maps of Mn, Fe, and Al elements; **H**. ELEL-SJ120019; **I**. ELEL-SJ120390, showing caudal appendage concealed within the tube (within the white box). Scale bars: 2 mm (**A**); 1 mm (**B–D**); 3 mm (**E–I**).

该痕迹为原地形成, 并非外来结构, 与背景沉积物的颜色不同是由于部分有机物或早期成岩矿物的填充。这些团簇状痕迹显示出特定的元素组成特征, 例如硅、铁、锰和铝等元素的富集, 硅元素的集中分布可能与沉积物中丰富的硅酸盐矿物有关。尾肢在推挤和扰动沉积物时表皮可能会分泌少量黏液或其他有机质, 这类有机物一方面有助于细粒沉积物的黏结与压实, 形成与背景层略有差异的微环境, 另一方面在早期成岩过程中可作为金属离子的吸附或富集载体, Fe、Mn等元素在拖曳痕迹附近更易集中沉淀并被后期成岩作用选择性地保留。

尽管未发现直接保存的肌肉或软组织结构以证实*Selkirkia*尾肢的运动机制, 但基于其双瓣状、不等大和可伸缩的形态特征, 以及与肠道直接相连的解剖关系, 本文推测该结构具备一定的主动运动能力, 并可能在收缩过程中产生推进力。尾肢呈卵圆形、双瓣状、不等大, 这种结构在收缩时可能像“鳍”或“桨”一样, 对周围水体或沉积物产生反作用力。尾肢与肠道直接相连, 通过肌肉牵引实现周期性收缩与伸展, 借助对周围水体或沉积物的向后推挤, 产生反作用力推动虫体前进。如果尾肢在收缩时能向后推挤沉积物, 就可能在沉积物表面形成方向性拖痕, 拖曳痕迹与虫体呈15°—140°夹角, 说明尾肢可能不仅用于推进, 还用于转向或姿态微调,

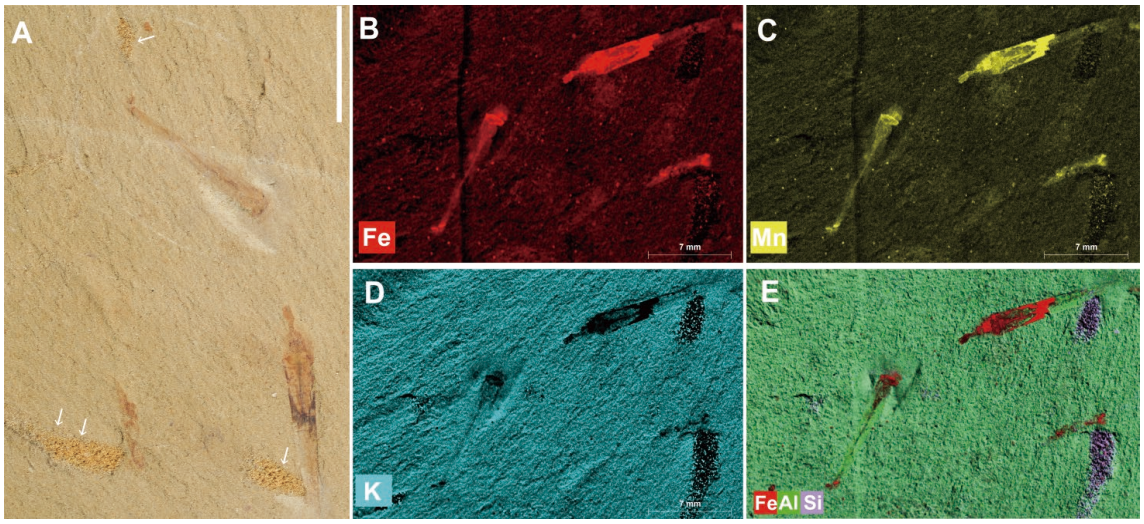



图3 *Selkirkia* 拖曳痕迹XRF分析

Fig. 3 XRF analysis of drag traces of *Selkirkia*

**A**. ELEL-SJ120042 *Selkirkia*拖曳痕迹(白箭头所指); **B**–**D**. 拖曳痕迹中Fe、Mn和K元素富集; **E**. 拖曳痕迹中元素分布差异。比例尺4 mm (**A**); 7 mm (**B**–**E**)。

**A**. ELEL-SJ120042, *Selkirkia* drag trace (indicated by the white arrow); **B**–**D**. Fe, Mn and K enrichment within the drag trace; **E**. Elemental distribution differences within the drag trace. Scale bars: 4 mm (**A**); 7 mm (**B**–**E**).

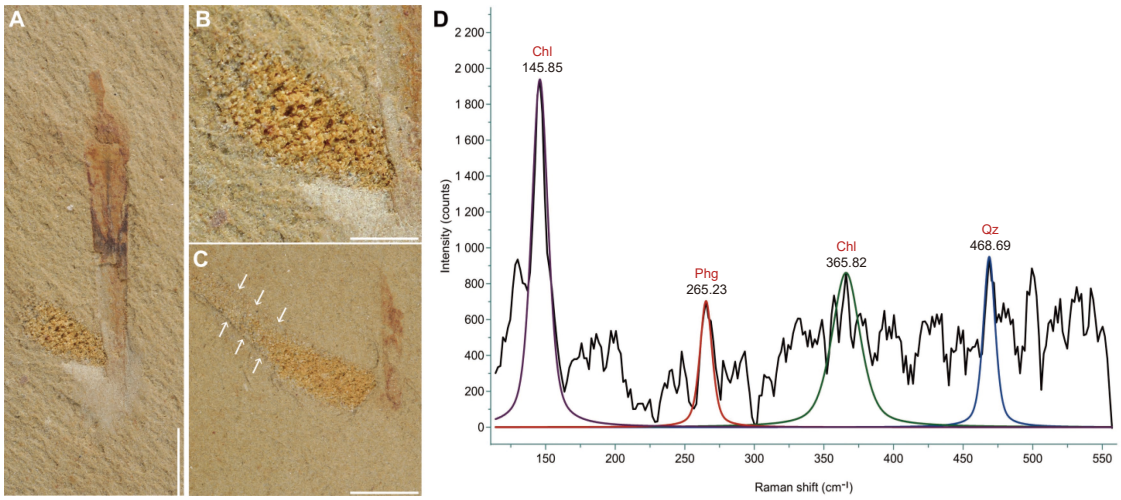



图4 *Selkirkia* 拖曳痕迹拉曼分析

Fig. 4 Raman analysis of drag traces of *Selkirkia*

**A**. SJ120042的单个栖管和拖曳痕迹光学照片; **B**. SJ120042拖曳痕迹局部放大; **C**. SJ120042部分保存的栖管及伴生的拖曳痕迹(白箭头所指); **D**. SJ120042拖曳痕迹拉曼光谱分析显示*Selkirkia*爬行迹中含有绿泥石(Chl)、多硅白云母(Phg)和石英(Qz)。比例尺为3 mm。

**A**. Photograph of a single tube and associated drag trace of specimen SJ120042; **B**. Enlargement of the drag trace A; **C**. Partially preserved tube of specimen SJ120042 associated with elongated drag trace (indicated by the white arrows); **D**. Raman spectral analysis of the drag trace in specimen SJ120042 showing the presence of chlorite (Chl), phengite (Phg), and quartz (Qz) within the *Selkirkia* crawling trace. Scale bars: 3 mm.

进一步说明*Selkirkia*的尾肢具备力学功能。

现生鳃曳动物*Priapulus caudatus*通过吻部外翻锚定、躯干收缩、身体前移的周期性动作, 在沉积物表面形成具有明显分段特征的轨迹。轨迹中存在频繁的方向变化, 通常表现为直线段、弯曲段和环形段交替出现, 且伴随刺状吻突留下横向条纹。这一机制体现了“前端锚定—后端前移”的运动策略, 主要用于探索、捕食和短距离位移(Vannier *et al*., 2010)。*P. caudatus*和*Selkirkia*在沉积物中的响应方式具有可比性, *P. caudatus*的痕迹表现为表面划痕、横向裂口和方向性偏移, 反映其吻部锚定与躯干收缩的协同作用。*Selkirkia*则留下局部扰动,

Fe、Mn和Si等元素的富集暗示尾肢在推挤过程中分泌黏液, 促进痕迹矿化保存, 这种元素富集与痕迹形态共同指向一种主动的、方向性的生物扰动行为。尽管*Selkirkia*与*P. caudatus*用于产生痕迹的解剖结构不同, 一个用前端吻部, 一个用尾肢, 但两者均通过“一端固定或推挤, 另一端实现位移”的机制完成运动。*Selkirkia*的尾肢可视为一种“后端推进器”, 可能在表栖或半内栖生活中承担转向、微推进与姿态调整的功能。与*P. caudatus*的运动痕迹相比, *Selkirkia*尾肢产生的拖曳痕迹在行为逻辑和形态特征上展现出显著的功能趋同性。这种功能趋同不仅支持 *Selkirkia*尾肢具备有限但主动的推进能力, 也为理解早期鳃曳动物在复杂底栖环境中的运动适应提供了重要参考。

### 5.3　*Selkirkia*蜕皮与栖管分泌机制解耦

鳃曳动物的表皮主要由几丁质构成, 是一种坚韧多糖, 表皮中含有的一些蛋白质、色素和其他有机物质共同构成了鳃曳动物表皮的复杂结构, 这种表皮结构具有极强的抗拉和抗压性, 能够提高其身体的机械强度。先前的研究推测, *Selkirkia* 每次蜕皮时都会丢弃一次栖管(Wang *et al*., 2021)。然而, 本研究认为, 蜕皮与栖管的形成是两个相互独立的过程, 栖管并非蜕皮的产物, 原因如下: (1) *Selkirkia*蜕皮后应产生一个与虫体近乎等长、等大且或多或少带有揉皱的遗蜕(鱼驰洋等, 2022), 而*Selkirkia*栖管又直又硬, 从未有柔软变形的痕迹。(2) 在*Selkirkia*运动过程中, 躯干环纹会出现收缩和扩张的变化。若栖管是由整个躯干表面的上皮细胞分泌的, 那么栖管环纹的间距应当表现出紧密和松散的交替变化。(3) *Selkirkia*的躯干在生活状态下通常呈现出较大的弯曲度(图5-E, 5-F), 因此, *Selkirkia*并不会保持长时间的直立和膨胀状态来分泌直的锥管。(4) *Selkirkia*栖管显然比澄江动物群中的其他鳃曳动物的角质皮层厚很多, 如果栖管是由整个躯干表面分泌产生的, 并且不同阶段从外向内逐渐增厚, 那么栖管的厚度应该由下至上逐渐变薄, 那么管口的部分会是最薄的。然而, 从化石证据来看, 栖管的厚度在两端几乎保持一致(图5-D)。(5) *Selkirkia*暴露出的躯干表面光滑(图5-C), 而栖管的表面则具有规则的细密环纹, 这两者之间存在显著差异, 并且栖管本身长度远远小于虫体出管的长度(图5-F)。

本文支持前人观点: *Selkirkia*和*Sullulika*的栖管很可能都是由躯干前部的腺体分泌而连续生长的(Conway Morris, 1977; Peel and Willman, 2018)。原因在于: (1) 锥形栖管整体呈直管状, 类似于缨鳃虫科(Sabellidae)的虫管形态。多毛类的栖管是由虫体近口部腺体分泌以末端增生的方式产生的(Weedon, 1994), 可直可弯, 并且栖管形态通常与腺体分泌过程有关(Vinn *et al*., 2008)。对于*Selkirkia*的栖管而言, 栖管的直管状形态并不能直接证明它是由腺体分泌的, 但它的结构与通过腺体分泌物质形成的栖管相似, 这为本文推测它可能采用类似的分泌方式提供了线索。然而, 直管状形态并不是唯一的证据。关键证据在于栖管表面上的规则横向生长纹, 除了管体具有规则或者细密的生长环纹以外, 不同类型的管体厚度可以有很大变化(Seilacher *et al*., 2008), 这些生长纹通常是由腺体分泌物质逐渐硬化、积累而形成的。同时, 直管更有利于吻部和虫体在捕食和躲避敌害时快速收缩。(2) 现代鳃曳动物躯体表皮主要起保护作用, 此外, 表皮特化的吻突(scalid)、瘤突(tumuli)、小花(flosculi)具有感觉功能, 而小管结构(tubulu)还具有分泌功能(Storch *et al*., 1989)。小管与吻突都是锥管状, 所以在化石中很难区分开来。部分吻突状结构可能为腺体, 分泌形成栖管。*Selkirkia*躯干前端直径最大(图5-A), 最适合分泌管子顶端部位, 亚带Ia表面具有很多吻突, 其中可能就有分泌黏液的小管结构(图1-A, 1-B)。躯干前端呈喇叭形而非锥状, 这一形态差异也是一个直接证据(图5-A, 5-B, 5-C)。(3) 分泌一个全新的厚硬栖管是一个相当耗能的过程, 没有必要每次蜕皮后重新构建一个硬管。相比之下, *Selkirkia*只需通过吻部腺体稍微分泌几圈, 使栖管变长和变宽即可满足身体的生长需求, 这是最节省能量的方式。(4) 一般在澄江化石中, 节肢动物、鳃曳动物体表几丁质的结构都是主要以黄铁矿的形式保存(Zhu *et al*., 2005), 而*Selkirkia*栖管的成分保存为硅铝酸盐, 与围岩成分一致。可能在管体形成过程中, 除了分泌物以外, 栖管中黏结了沉积颗粒。*Maccabeus*的吻部下方的腺棘能够分泌黏性物质, 帮助

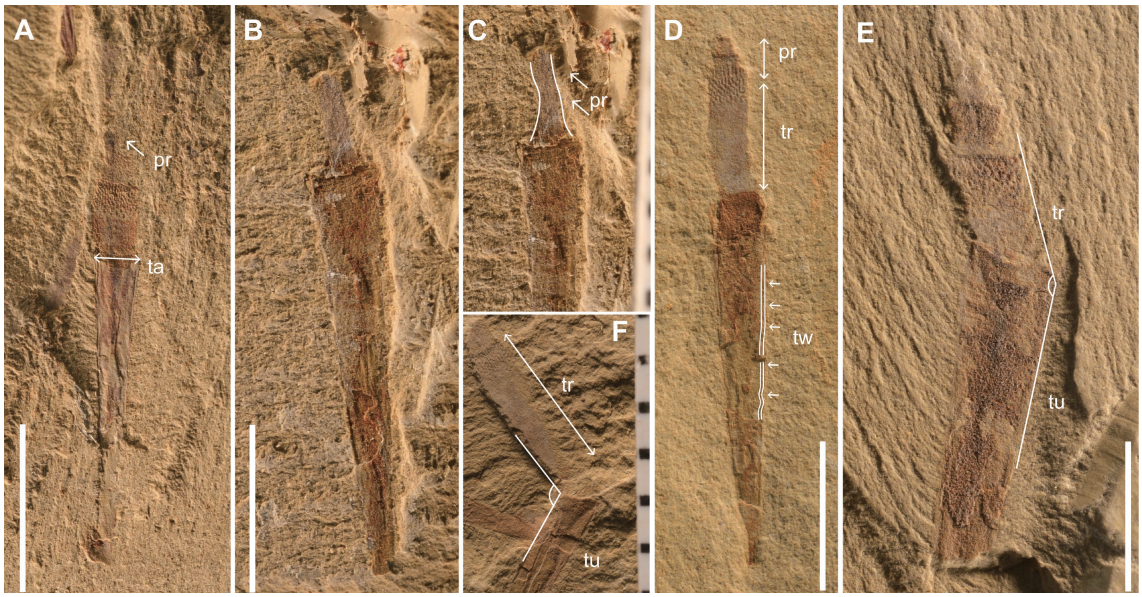



图5 澄江生物群中的*Selkirkia*翻吻、躯干与栖管

Fig. 5 Morphology of the proboscis, trunk, and tube of *Selkirkia* specimens from the Chengjiang biota

**A**. ELI-194A躯干前端直径最大, 吻部呈喇叭状; **B**. ELI-124A吻部呈喇叭状; **C**. ELI-124A的吻部局部放大图; **D**. ELI-0003003躯干伸出管外约3 mm, 伸出的躯干部位光滑, 管壁厚度上下一致; **E**. ELI-0012A; **F**. ELI-0003006栖管与伸出管外的躯干呈较大弯曲度。缩写: pr, 翻吻; tr, 躯干; ta, 躯干前端; tu, 栖管; tw, 管壁。比例尺: 5 mm (**A**–**B**, **D**–**E**); 1 mm (**C**和**F**)。

**A**. ELI-194A, anterior trunk with the largest diameter and funnel-shaped proboscis; **B**. ELI-124A, funnel-shaped proboscis; **C**. ELI-124A, close-up of proboscis; **D**. ELI-0003003, trunk protruding ~3 mm outside the tube; exposed trunk with smooth surface; tube wall thickness consistent along its length; E. ELI- 0012A; **F**. ELI-0003006, tube and trunk extending out of the tube showing a significant curvature. Abbreviations: pr, proboscis; tr, trunk; ta, trunk anterior; tu, tube; tw, tube wall. Scale bars: 5 mm (**A**–**B**, **D**–**E**); 1 mm (**C** and **F**).

生物固定植物碎片来构建或加固栖管(Por and Bromley, 1974)。腺棘的分布位置与*Selkirkia*的小管结构相似, 表明它们可能在进化上具有相同的功能。(5) 与蜕皮动物周期性蜕皮不同之处在于, 管体的分泌在生活中可以持续进行, 因此管体从后向前没有直径的显著跳跃性变化。

## 6 结 论

本研究通过对寒武纪澄江生物群中*Selkirkia*化石栖管末端卵圆形结构的形态观察与实验分析, 证实该结构大概率为一对不等大的可伸缩尾肢, 推翻了其仅为栖管附属结构或附着腕足壳体的单一解释。多数情况下尾肢展现出与有机软组织特征一致的元素分布特征, 具有明确的生物结构属性。推测尾肢不仅具备呼吸功能, 还在收缩和转动中对沉积物产生扰动, 形成锥状拖曳痕迹, 表明其在运动中具备主动性和方向控制能力。这些证据支持尾肢在*Selkirkia*的生态适应和运动行为中扮演了关键角色, 为其兼具表栖与内栖特性的生活方式提供了功能基础。

先前的研究表明, *Selkirkia*每次蜕皮时会丢弃栖管。但本研究提出, 蜕皮与栖管的形成是两个独立的过程。栖管并非典型的蜕皮产物, 而是由躯干前部的腺体分泌形成, 栖管通过末端增生来适应生长需求, 而不需完全重新构建。通过吻部腺体的增生分泌, 栖管得以逐渐扩展, 避免了重新分泌硬管所带来的高能耗, 反映出生物为适应寒武纪复杂环境的节能生存策略。

综上所述, 尾肢结构的动力学功能与管居生活方式相适应的运动方式, 以及节能的栖管分泌模式, 共同揭示了*Selkirkia*在寒武纪底栖生态系统中的生存策略。这一认识不仅深化了对*Selkirkia*生活史的理解, 也为揭示寒武纪鳃曳动物的生态多样性提供了新的证据。

**致谢** 中国地质调查局成都地质调查中心胡世学研究员与另一位匿名审稿专家的修改意见和宝贵建议。西北大学的程美蓉老师和孙洁老师在实

验分析过程中提供的耐心协助, 西北大学的雍媛媛和鱼驰洋同学在样品处理中细致帮助, 中国地质大学(北京)的赵晨同学在数据分析中的竭诚相助。此外, 北京市铂悦仪器实验室罗瑞老师在测试与分析过程中提供了专业支持, 在实验过程中给予了极大的便利与帮助。

## 参考文献 (References)

陈良忠, 罗惠麟, 胡世学, 尹济云, 蒋志文, 吴志亮, 李峰, 陈爱林, 2003. 云南东部早寒武世澄江动物群. 昆明: 云南科技出版社. 195–195.

陈均远, 2004. 动物世界的黎明. 南京: 江苏科学技术出版社. 271–272.

成娟丽, 2019. 寒武纪澄江生物群葫芦形鳃曳动物的校订及其系统发育. 昆明: 云南大学(硕士学位论文). 1–88.

侯先光, 杨·伯格斯琼, 王海峰, 冯向红, 陈爱林, 1999. 澄江动物群: 5.3亿年前的海洋动物. 昆明: 云南科技出版社. 73–76.

胡世学, 2001. 云南早寒武世澄江生物群鳃曳动物研究. 南京: 中国科学院南京地质古生物研究所(硕士学位论文). 47–52.

罗惠麟, 胡世学, 陈良忠, 张世山, 陶永和, 1999. 昆明地区早寒武世澄江动物群. 昆明: 云南科技出版社. 81–82.

王邓, 2021. 寒武纪早期华南宽川铺生物群、澄江生物群有吻突动物的演化. 西安: 西北大学(博士学位论文). 1–185.

杨小宇, 2022. 昆明寒武系第二统蜕皮类蠕虫的形态学与古生态学. 昆明: 云南大学(博士学位论文). 1–125.

鱼驰洋, 王邓, 雍媛媛, 唐清钦, 郝文静, 孙洁, 杨晓光, 何凯悦, 岳宁, 韩健, 2022. 寒武纪初期宽川铺生物群 *Eopriapulites sphinx*的蜕皮行为. 微体古生物学报, 39: 285−291.

Adrianov A V, Malakhov V V, 1995. Comparative-morphological analysis of the organization of cephalorhynch worms, the phylogeny and the system of the phylum Cephalorhyncha. 5. Phylogeny and system. Zoologicheskii Zhurnal, 74: 19−27.

Adrianov A V, Malakhov V V, 2001. Symmetry of priapulids (Priapulida). 1. Symmetry of adults. Journal of Morphology, 247: 99−110. DOI: 10.1002/1097-4687(200102)247:2<99::AID-JMOR1005>3.0.CO;2-0

Chen Liang-zhong, Luo Hui-lin, Hu Shi-xue, Yin Ji-yun, Jiang Zhi-wen, Wu Zhi-liang, Li Feng, Chen Ai-lin, 2002. Early Cambrian Chengjiang Fauna in East Yunnan, China. Kunming: Yunnan Science and Technology Press. 195–195 (in Chinese with English abstract).

Cheng Juan-li, 2019. Restudy of the Gourd-shaped Priapulids from the Cambrian and their Chengjiang Biota Phylogeny. Kunming: Yunnan University, Masrer's degree thesis. 1−88 (in Chinese with English abstract).

Chen Jun-yuan, 2004. Dawn of Animal Life. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Press. 271–272 (in Chinese with English abstract).

Conway Morris S, 1977. Fossil priapulid worms. Special Papers in Palaeontology, 20: 1−95.

Conway Morris S, Robison R A, 1986. Middle Cambrian Priapulids and other soft-bodied fossils from Utah and Spain. The University of Kansas Paleontological Contributions, 177: 1−22.

Delage Y, Hérouard E, 1897. Traité de Zoologie Concrète, 5: les Vermidien. Paris: Schleicher.

Dormbos S Q, Chen Jun-yuan, 2008 Community palaeoecology of the early Cambrian Maotianshan Shale biota: Ecological dominance of priapulid worms. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 258: 200–212. DOI: 10.1016/j.palaeo.2007.05.022

Forchielli A, Steiner M, Kasbohm J, Hu Shi-xue, Keupp H, 2014. Taphonomic traits of clay-hosted early Cambrian Burgess Shale-type fossil Lagerstätten in South China. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 398: 59–85. DOI: 10.1016/j.palaeo.2013.08.001

Han Jian, Liu Jian-ni, Zhang Zhi-fei, Zhang Xing-liang, Shu De-gan, 2007. Trunk ornament on the palaeoscolecid worms *Cricocosmia* and *Tabellis- colex* from the Early Cambrian Chengjiang deposits of China. Acta Palaeontologica Polonica, 52: 423−431.

Han Jian, Shu De-gan, Zhang Zhi-fei, Liu Jian-ni, 2004. The earliest-known ancestors of recent Priapulomorpha from the early Cambrian Chengjiang Lagerstätte. Chinese Science Bulletin, 49: 1860−1868. DOI: 10.1007/bf03183414

Harvey T H P, Dong Xi-ping, Donghue P C J, 2010. Are palaeoscolecids ancestral ecdysozoans? Evolution & Developement, 12: 177–200. DOI: 10.1111/j.1525-142X.2010.00403.x

Holmer L E, Zhang Zhi-fei, Topper T P, Popov L, Claybourn T M, 2018. The attachment strategies of Cambrian kutorginate brachiopods: the curious case of two pedicle openings and their phylogenetic significance. Journal of Paleontology, 92: 33−39. DOI: 10.1017/jpa.2017.76

Hou Xian-guang, Aldridge R J, Bergström J, Siveter D J, Siveter D J, Feng Xiang-hong, 2003. The Cambrian Fossils of Chengjiang, China: The Flowering of Early Animal Life. Wiley, DOI: 10.1002/9780470999950

Hou Xian-guang, Bergström J, Wang Hai-feng, Feng Xiang-hong,Chen Ai-lin, 1999. The Chengjiang fauna: exceptionally well-preserved fauna from 530 million years ago. Kunming: Yunnan Science and Technology Press. 73–76 (in Chinese with English abstract).

Hou Xian-guang, Siveter D J, Aldridge R J, Bergström J, Siveter D J, Siveter D J, Feng Xiang-hong, 2017. The Cambrian Fossils of Chengjiang, China: The Flowering of Early Animal Life, Wiley Blackwell, 98–270. DOI: 10.1038/430405a

Hu Shi-xue, 2001. Research on Priapulids from the Early Cambrian Chengjiang Biota of Yunnan . Nanjing: Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Master's degree thesis. 47−52 (in Chinese with English abstract).

Huang Di-ying, 2005. Early Cambrian worms from SW China: Morphology, systematics, lifestyles and evolutionary significance. Lyon: Université claude Bernard Lyon 1, Ph.D. dissertation. 1−247.

Huang Di-ying, Chen Jun-yuan, Zhu Mao-yan, Zhao Fang-chen, 2014. The burrow dwelling behavior and locomotion of palaeoscolecidian worms: New fossil evidence from the Cambrian Chengjiang fauna. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 398: 154–164. DOI: 10.1016/j.palaeo.2013.11.004

Huang Di-ying, Vannier J, Chen Jun-yuan, 2004. Anatomy and lifestyles of Early Cambrian priapulid worms exemplified by *Corynetis* and *Anningvermis* from the Maotianshan Shale (SW China). Lethaia, 37: 21−33. DOI: 10.1080/00241160410005088

Kirsteuer E, 1976. Notes on adult morphology and larval development of *Tubiluchus corallicola* (Priapulida), based on in vivo and scanning electron microscopic examinations of specimens from Bermu-

da. Zoologica Scripta, 5: 239−255. DOI: 10.1111/j.1463-6409.1976.tb00706.x

Lan Tian, Yang Jie, Hou Jin-bo, Zhang Xi-guang, 2015. The feeding behaviour of the Cambrian tubiculous priapulid *Selkirkia*. Lethaia, 48: 125−132. DOI: 10.1111/let.12093

Lewis V M, Hong R L, 2014. Conserved behavioral and genetic mechanisms in the pre-hatching molt of the nematode *Pristionchus pacificus*. EvoDevo, 5: 31. DOI: 10.1186/2041-9139-5-31

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. 81–82 (in Chinese with English abstract).

Ma Xiao-ya, Aldridge R J, Siveter D J, Siveter D J, Hou Xian-guang, Edgecombe G D, 2014. A new exceptionally preserved Cambrian priapulid from the Chengjiang Lagerstätte. Journal of Paleontology, 88: 371−384. DOI: 10.1666/13-082

Maas A, Huang Di-ying, Chen Jun-yuan, Waloszek D, Braun A, 2007. Maotianshan-Shale nemathelminths—Morphology, biology, and the phylogeny of Nemathelminthes. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 254: 288−306. DOI: 10.1016/j.palaeo.2007.03.019

Peel J S, Willman S, 2018. The Buen Formation (Cambrian Series 2) biota of North Greenland. Papers in Palaeontology, 4: 381−432. DOI: 10.1002/spp2.1112

Por F D, 1983. Class Seticoronaria and phylogeny of the Phylum Priapulida. Zoologica Scripta, 12: 267−272. DOI: 10.1111/j.1463-6409.1983.tb00510.x

Por F D, Bromley H J, 1974. Morphology and anatomy of *Maccabeus tentaculatus* (Priapulida: Seticoronaria). Journal of Zoology, 173: 173−197. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1974.tb03125.x

Schmidt-Rhaesa A, Raeker J, 2023. Morphology of larval and postlarval stages of *Priapulopsis bicaudatus* (Danielssen, 1869) (Priapulida) from the north Atlantic ocean. Zoologischer Anzeiger, 302: 1−16. DOI: 10.1016/j.jcz.2022.11.006

Schmidt-Rhaesa A, Rothe B H, Martínez A G, 2013. *Tubiluchus lemburgi*, a new species of meiobenthic Priapulida. Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology, 253: 158−163. DOI: 10.1016/j.jcz.2013.08.004

Seilacher A, Olivero E B, Butts S H, Jäger M, 2008. Soft-bottom tube worms: from irregular to programmed shell growth. Lethaia, 41: 349−365. DOI: 10.1111/j.1502-3931.2008.00092.x

Smith A M, Freeman D F, Dixon-Anderson I S, Lee D E, 2024. Review of skeletal carbonate mineralogy of brachiopods with new material from New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 58: 498−529. DOI: 10.1080/00288330.2023.2267486

Storch V, Higgins R P, Morse M P, 1989. Internal anatomy of *Meiopriapulus fijiensis* (Priapulida). Transactions of the American Microscopical Society, 108: 245−261. DOI: 10.2307/3226343

Van der Land J, 1970. Systematics, zoogeography, and ecology of the Priapulida. Zoologische Verhandelingen, 112: 1−118.

Vannier J, Calandra I, Gaillard C, Żylińska A, 2010. Priapulid worms: Pioneer horizontal burrowers at the Precambrian-Cambrian boundary. Geology, 38: 711−714. DOI: 10.1130/g30829.1

Vinn O, Ten Hove H A, Mutvei H, Kirsimäe K, 2008. Ultrastructure and mineral composition of serpulid tubes(Polychaeta, Annelida). Zoological Journal of the Linnean Society, 154: 633−650. DOI: 10.1111/j.1096-3642.2008.00421.x

Walcott C D, 1911. Cambrian Geology and Paleontology II. Middle Cambrian Annelids. Smithsonian Miscellaneous Collections, 57: 109−144.

Wang Deng, 2021. Early steps in the evolution of Scalidophora:fossil evidence from the early Cambrian of South China. Xi'an: Southwest University, Ph.D. dissertation. 89–123 (in Chinese with English abstract). DOI: 10.27405/d.cnki.gxbdu.2021.000130

Wang Deng, Vannier J, Aria C, Sun Jie, Han Jian, 2021. Tube-dwelling in early animals exemplified by Cambrian scalidophoran worms. BMC Biology, 19: 243. DOI: 10.1186/s12915-021-01172-4

Weedon M J, 1994. Tube microstructure of recent and Jurassic serpulid polychaetes and the question of the Palaeozoic spirorbids. Acta Palaeontologica Polonica, 39: 1−15.

Wills M A, 1998. Cambrian and recent disparity: the picture from priapulids. Paleobiology, 24: 177−199. DOI: 10.1666/0094-8373(1998)024[0177:CARDTP]2.3.CO;2

Wills M A, Gerber S, Ruta M, Hughes M, 2012. The disparity of priapulid, archaeopriapulid and palaeoscolecid worms in the light of new data. Journal of Evolutionary Biology, 25: 2056−2076. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2012.02586.x

Yang Xiao-yu, 2022. Morphology and palaeoecology of the Cambrian (Series 2) ecdysozoan worms in Kunming. Kunming: Yunnan University, Ph.D. dissertation. 1−125 (in Chinese with English abstract). DOI: 10.27456/d.cnki.gyndu.2022.003657

Yu Chi-yang, Wang Deng, Yong Yuan-yuan, Tang Qing-qin, Sun Jie, Yang Xiao-guang, He Kai-yue, Yue Ning, Han Jian, 2022 Ecdysis of *Eopriapulites sphinx* from the early Cambrian Kuanchuanpu Biota (in Chinese with English abstract). Acta Micropalaeontologica Sinica, 39: 285–291. DOI: 10.16087/j.cnki.1000-0674.20221118.001

Zhang Hua-qiao, Xiao Shu-hai, Liu Yun-huan., Yuan Xun-lai, Wan Bin, Muscente A D, Shao Tie-quan. Gong Hao, Cao Guo-hua, 2015. Armored ki norhynch-like scalidophoran animals from the early Cambrian. Scientific Reports, 5: 16521. DOI: 10.1038/srep16521

Zhang Zhi-fei, Han Jian, Wang Yang, Emig C C, Shu De-gan, 2010. Epibionts on the lingulate brachiopod *Diandongia* from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 277: 175−181. DOI: 10.1098/rspb.2009.0618

Zhu Mao-yan, Babcock L E, Steiner M, 2005. Fossilization modes in the Chengjiang Lagerstätte (Cambrian of China): testing the roles of organic preservation and diagenetic alteration in exceptional preservation. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 220: 31−46. DOI: 10.1016/j.palaeo.2003.03.001

(责任客座主编: 胡世学)