

Nowe stanowisko unikatowej fauny z dolnego ordowiku Chin

Andrzej Baliński¹



New locality with unique Early Ordovician fauna from China. *Prz. Geol.*, 65: 437–442.

Abstract. Majority of the palaeontological data are collected from skeletonized specimens. As a result, our perception of biodiversity in the geological past is very incomplete since most organisms did not have a mineralized skeleton, and therefore had no chance to be preserved in rock. But fortunately, there are also sporadic unusual findings (known as taphonomic windows or Konservat-Lagerstätten) with exceptional preservation of fossils material, sometimes with preserved soft tissues. Such exceptional fauna was recently discovered in the Lower Ordovician Fenxiang Formation in Xingshan county of Hubei province in China. This important fauna is represented by linguloid brachiopods with remarkably preserved pedicle, the oldest traces of nematode life activities, the oldest reliable record of hydroids, the first fossil antipatharian corals, an enigmatic clonal organism probably of pterobranch affinity and conulariid *Sphenothallus* revealing serially arranged sets of septa-like structures. Our discovery support claim that famous Cambrian soft-bodied faunas of Burgess- or Chengjiantype did not vanish from the fossil record in post-Cambrian strata.

Keywords: Ordovician, soft-bodied fauna, taphonomic window, China

W 2008 r. podczas krótkiej wizyty w odslonięciu dolno-ordowickiej formacji Fenxiang w okolicach wioski Tianjialing (powiat Xingshan w prowincji Hubei, południowe Chiny) prof. Yuanlin Sun z Uniwersytetu Pekieńskiego znalazł kilka okazów bezzawiasowych ramienionogów z zachowanymi częściami miękkimi. Odslonięcie to wydawało się na tyle obiecujące, że autor niniejszego artykułu, od lat utrzymujący współpracę naukową z prof. Sunem, wystąpił do MNiSW z projektem badawczym. Wyniki tego projektu, zakończonego w 2012 r. okazały się interesujące i dzięki kolejnemu projektowi zakończonemu w 2016 r. stało się możliwe kontynuowanie prac poszukiwawczych i badawczych. W niniejszej pracy przedstawiono najciekawsze odkrycia skamieniałości z formacji Fenxiang dokonane w trakcie tych badań.

Rozpoznanie bioróżnorodności w przeszłości geologicznej jest dalece niekompletne, gdyż większość organizmów, podobnie jak dziś, nie miała szkieletu, a w związku z tym nie miała też szans na zachowanie w postaci skamieniałości. Co więcej, nawet organizmy posiadające szkielet częstokroć również nie zachowują się ze względu na niekorzystne warunki sedymentacji i tafonomii. Na szczęście są również i takie sporadyczne znaleziska (tzw. okna tafonomiczne, Konservat-Lagerstätten), które charakteryzują się wyjątkowo dobrym stanem zachowania, nawet z uwzględnieniem tkanek miękkich (patrz Śliwiński & Żylińska, 2013). Dzięki tym „oknom” zyskujemy unikatową możliwość pełniejszego wglądu w bioróżnorodność w przeszłości geologicznej Ziemi. Dostarczają one niezmiernie ważnych z paleobiologicznego punktu widzenia informacji o wymarłych organizmach, anatomii ich ciała miękkiego, rozwoju embryonalnym i larwalnym, powiązaniach filogenetycznych, sposobie życia, zróżnicowaniu biocenoz itp.

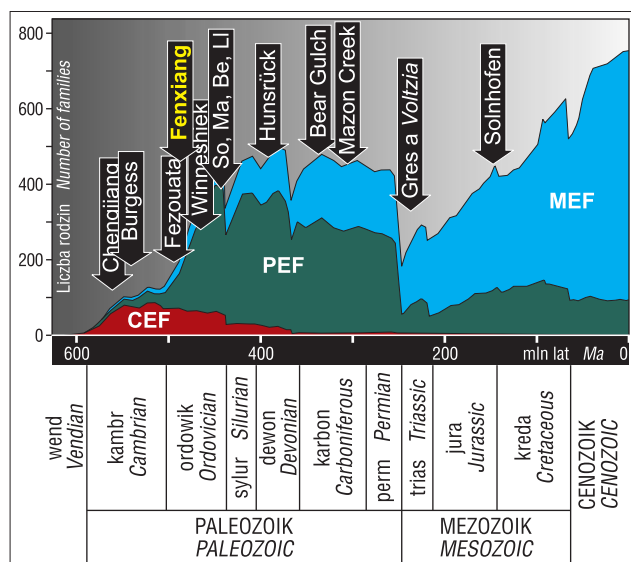
Głównym celem niniejszej pracy jest przedstawienie wyników badań polsko-chińskiej grupy badawczej nad unikatową wczesnoordowicką fauną z formacji Fenxiang odsłaniającej się w prowincji Hubei w Chinach. W trakcie tych badań dokonano bardzo ważnych odkryć rzucających nowe światło na wczesne etapy ewolucji szeregu grup bezkręgowców.

ZNACZENIE FAUNY Z FORMACJI FENXIANG

Klasycznymi przykładami okien tafonomicznych, mających fundamentalne znaczenie dla rozpoznania wczesno-paleozocnej bioróżnorodności i różnicowania się poszczególnych grup tkankowców, są wczesnokambryjska fauna z Chengjiang w prowincji Yunnan w Chinach (Hou & Bergström, 2003) i środkowokambryjska fauna z łupków z Burgess z Gór Skalistych w Kanadzie (Gould, 1989; Briggs i in., 1995). Obie te lokalizacje dostarczyły dziesiątki tysięcy skamieniałości rzucających nowe światło na kambryjskie różnicowanie się wielu grup bezkręgowców. Do niedawna sądzono, że te niezwykle kambryjskie fauny miękkociałe z łupków z Burgess i z Chengjiang zniknęły z zapisu kopalnego przed końcem kambru. Jednak w ostatnich latach pojawiły się odkrycia podobnie zachowanej fauny również w utworach młodszych. I chociaż ordowickie fauny miękkociałe są nadal ewenementem na skalę światową, to jednak dowodzą one, że tego typu warunki tafonomiczne jak w kambrze Kanady czy Chin mogły występować sporadycznie również po kambrze (Gaines i in., 2012). Przykładem takiego wyjątkowego stanu zachowania w ordowiku jest miękkociała lub słabo zesklerytyzowana fauna z tremadockiej formacji Fezouata z Maroka (Van Roy i in., 2010; Lefebvre i in., 2016), środkowoordowickiej formacji St. Peter z hrabstwa Winneshiek w stanie Iowa (Liu i in., 2006) oraz późnoordowickie fauny z trylobitowej warstwy Beechera (*Beecher's Trilobite Bed*), Grupy Lorraine ze stanu Nowy Jork (Farrell i in., 2009), z Manitoby (Young i in., 2012), z mułowców Llanfawr Walii (Botting i in., 2011) i łupków Soom z Południowej Afryki (Bassett i in., 2009) (ryc. 1).

Przykładem analogicznego, choć na nieco mniejszą skalę, okna tafonomicznego jest odkryta ostatnio, dzięki współpracy polskich i chińskich paleontologów, skamieniała fauna bezkręgowców sprzed ok. 470 mln lat z dolno-ordowickiej formacji Fenxiang, odsłaniającej się m.in. w okolicy wioski Tianjialing i Huanghua w prowincji Hubei (rejon Trzech Przełomów Jangcy, południowe Chiny;

¹ Instytut Paleobiologii PAN, Polska Akademia Nauk, ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa; balinski@twarda.pan.pl.



Ryc. 1. Występowanie fauny z formacji Fenxiang i innych najważniejszych kopalnych faun miękkociałych na tle zróżnicowania liczby rodzin zwierząt morskich w fanerozoiku i trzech wielkich tzw. faun ewolucyjnych (EF – *evolutionary faunas*) wyróżnionych przez Sepkoskiego (1997). CEF – kambryjska EF; PEF – paleozoiczna EF; MEF – współczesna EF; So – Soom Shale, Ma – Manitoba, Be – Beecher’s Trilobite Beds, LI – Llanfawr Mudstone **Fig. 1.** Occurrence of the fauna from the Fenxiang Formation and other most important soft bodied faunas on the background of the family-level diversity of marine animals through the Phanerozoic and three great evolutionary faunas (EF) of Sepkoski (1997). CEF – Cambrian EF, PEF – Palaeozoic EF, MEF – Modern EF; So – Soom Shale, Ma – Manitoba, Be – Beecher’s Trilobite Beds, LI – Llanfawr Mudstone

Baliński & Sun, 2015; ryc. 2). Ta wyjątkowa, unikatowo zachowana fauna obejmuje m.in. ramienionogi (lingulidy) z zachowaną w szczegółach nóżką (Baliński & Sun, 2013), najstarsze znane ślady działalności życiowej nicieni (Baliński i in., 2013), najstarsze pewne znalezisko stułbiopławów (Hydrozoa) (Baliński i in., 2014), zagadkowy kolonijny organizm przypuszczalnie reprezentujący pióroskrzelne (Pterobranchia) (Dzik i in., 2016) oraz pierwsze znalezisko skamieniałych czarnych koralów, dotąd nieznanymi w stanie kopalnym (Baliński i in., 2012). Fosylizacja tkanek miękkich w osadach formacji Fenxiang była możliwa dzięki wczesnej i szybkiej pirytyzacji szczątków organicznych pogrzebanych przez osad. W redukcyjnym mikrośrodkowisku substancje organiczne były rozkładane przez anaerobowe bakterie do siarkowodoru, który wchodził w reakcję z roztworami żelaza, tworząc piryty bądź monosiarceczki żelaza szybko przekształcający się również w piryty.

SZKIC GEOLOGICZNY

Formacja Fenxiang w badanym stanowisku osiąga miąższość ok. 10 m. Obejmuje ona ciemnoszare i szare wapienie organodetrytyczne przeławiczone szarozielonkawymi łupkami (ryc. 2). Miejscami występują również wapienie rafowe będące najstarszymi znanymi utworami tego typu utworzonymi przez mszywiolę, gąbki litistidowe, stromatoporoidy, szkarłupnie osiadłe i mikroorganizmy (Adachi i in., 2012, 2013). Sekwencja osadów formacji charakteryzuje się rytmicznymi zmianami warunków sedymentacji od niskoenergetycznych, głębszych facji basenowych do bardziej

energetycznych, płytszych stref platformowych. Niektóre skamieniałości występujące w łupkach wskazują na ich allochtoniczne pochodzenie ze stref płytszych, przyraflowych. Szczątki tych organizmów zostały przetransportowane do głębszych partii basenu i pogrzebane w osadach ilastych o podwyższonej zawartości materii organicznej. Te specyficzne warunki tafonomiczne umożliwiły pirytyzację tkanek miękkich, a także pirytyzację wypełnienia sinusoidalnych, mikroskopijnych norek nicieni (Baliński i in., 2013).

Do niedawna wiek formacji oceniano na tremadok, lecz ostatnie dane konodontowe wskazują, że przynajmniej jej górna część reprezentuje już flo (Baliński i in., 2012). Spośród skamieniałości występujących w formacji i posiadających szkielet najbardziej charakterystyczne są mszywiolę, trylobity, bentosowe graptolity, konularidy oraz czarne koralce. Spirytyzowane skamieniałości organizmów miękkociałych, nie posiadających mineralnego szkieletu są reprezentowane przez kolonijne hydroidy i pióroskrzelne. Na uwagę zasługują też bezzawiasowe ramienionogi ze świetnie zachowaną robakowatą nóżką. Poniżej omówiono najważniejsze znaleziska z formacji Fenxiang.

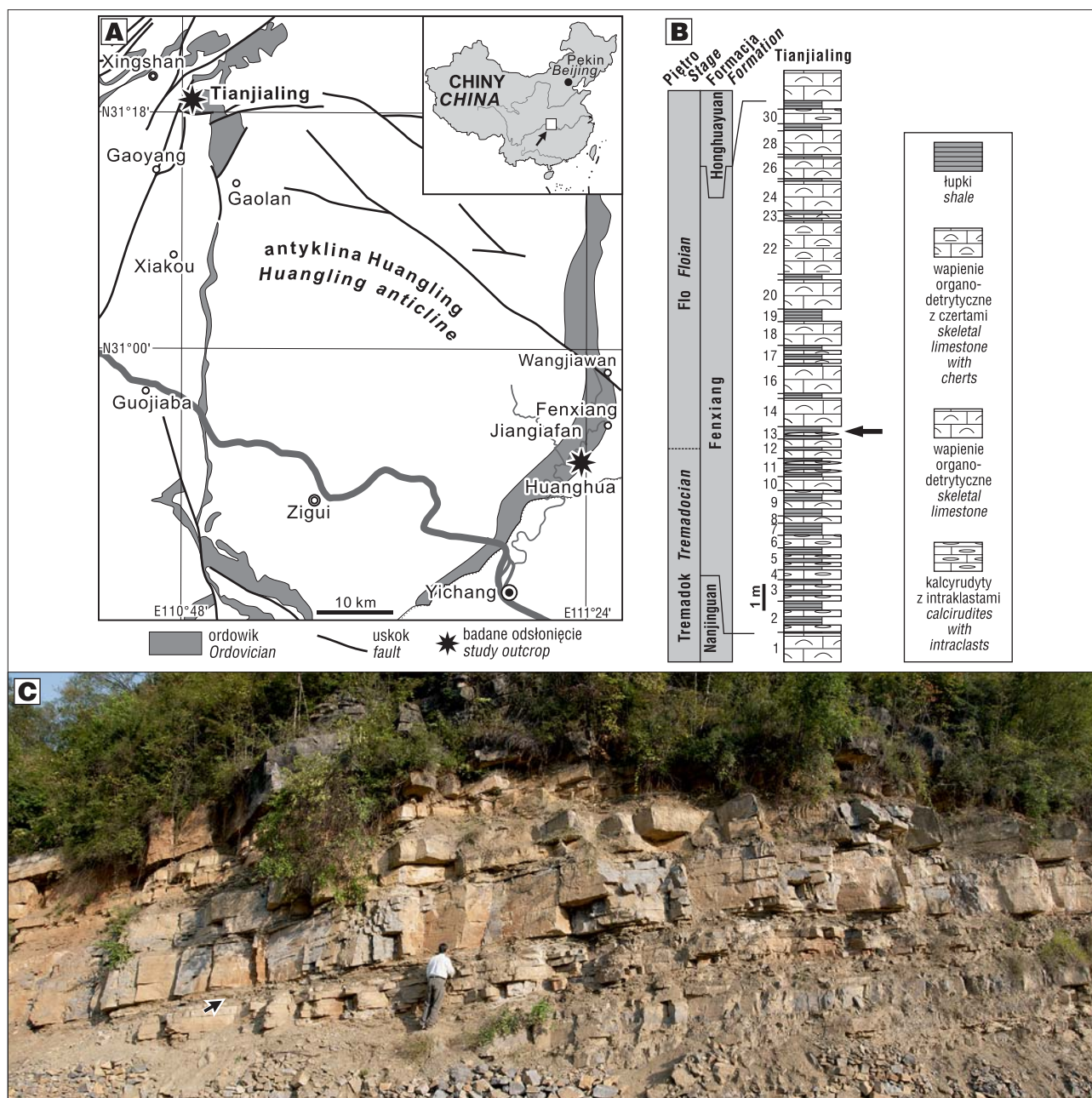
NAJWAŻNIEJSZE ELEMENTY FAUNY Z FORMACJI FENXIANG

Czarne koralce

Dzisiejsze czarne koralce (Antipatharia) są wyłącznie morskimi organizmami kolonijnymi reprezentowanymi przez ponad 235 gatunków i 43 rodzajów. Żyją przeważnie w głębokich, tropikalnych i subtropikalnych morzach choć są spotykane również w strefach płytkich i polarnych. Różnią się od innych koralów wytwarzaniem chitynowego gałęzowego szkieletu pokrytego kolcami (Brugler i in., 2013). Ich szkielet jest zbudowany z lamelarniej chityny powiązanej ze specyficznym białkiem zwanym antyparyną (Williams i in., 2006). Kolonie czarnych koralów są przytwierdzone do podłoża płytką bazalną bądź zakotwiczone w miękkim osadzie za pomocą hakowatego zakończenia głównego pnia kolonii. Są to organizmy bardzo wolno rosnące, ale też należą do najbardziej długowiecznych tkankowców na Ziemi: wiek osobnika *Leiopathes* wyłowionego z okolic Oahu (Hawaje) oceniono na 4265 lat (Roark i in., 2009). Pomimo tego, że czarne koralce odgrywają ważną rolę we współczesnych morskich ekosystemach, w stanie kopalnym pozostawały zupełnie nieznanymi. Obecne odkrycie licznych, świetnie zachowanych sfosforyzowanych fragmentów szkieletów czarnych koralów sprzed 470 mln lat (ryc. 3D, L) dowodzi, że zasadnicze różnicowanie się koralów sześciopromiennych (Hexacorallia), do których zaliczamy czarne koralce, odbyło się przed wczesnym ordowikiem (Baliński i in., 2012). Kolonie tych koralów z formacji Fenxiang, zwane *Sinopathes reptans* Baliński, Sun et Dzik, 2012, składały się z płytki bazalnej przyrastającej do podłoża i krzaczkowatej części wzniesionej; obie części były pokryte kolcami (ryc. 3D, L).

Stułbiopław

Wśród ważnych znalezisk z formacji Fenxiang są też spirytyzowane kolonie stułbiopławów (Hydrozoa) *Sino-*

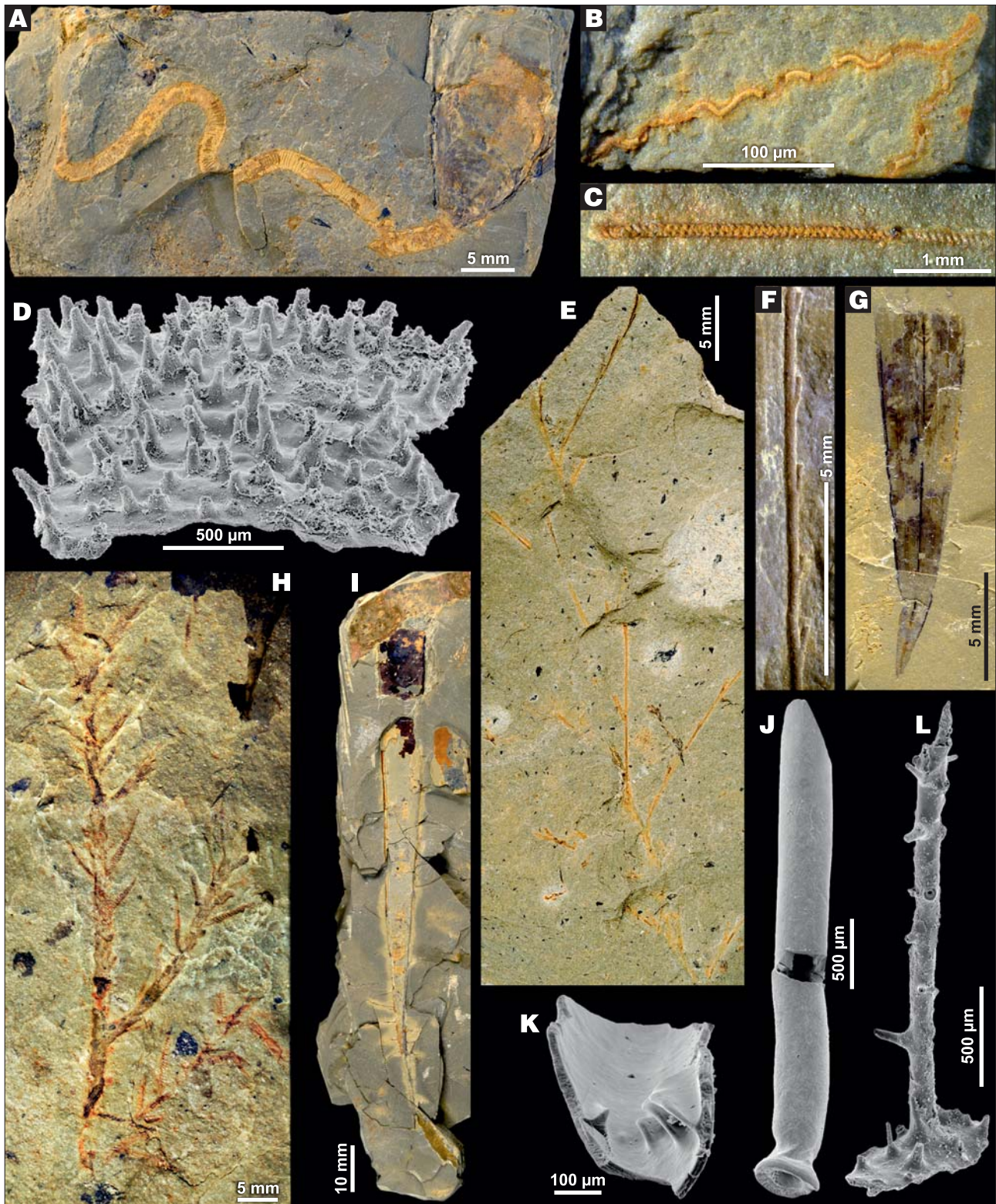


Ryc. 2. A – położenie odsłoneń dolnoordowickiej formacji Fenxiang w powiecie Xingshan (prowincja Hubei, południowe Chiny); B, C – profil i zdjęcie odsłonecia formacji Fenxiang w okolicy wioski Tianjialing z zaznaczeniem warstwy, z której pochodzi główna część opracowanej fauny

Fig. 2. A – location of outcrops of the lower Ordovician Fenxiang Formation in the Xingshan county (Hubei province, southern China); B, C – stratigraphic log and photograph of the outcrop of the Fenxiang Formation near the village of Tianjialing with denoted layer from which the major part of the fauna studied here was collected

bryon elongatum Baliński, Sun et Dzik, 2014 (Baliński i in., 2014) (ryc. 3E, F). Kolonie te są zbudowane z prawie prostej części osiowej i kilkunastu prostych, helikoidalnie rozmieszczonych bocznych odgałęzień, na których górnej powierzchni rozmieszczone są wydłużone, cylindryczne zooidy (ryc. 3E, F). W stanie kopalnym znaleziska klasyfikowane jako Hydrozoa są znane już od prekambriu. Przez dziesięciolecia okrągławe odciski powszechnie interpretowano jako skamieniałości meduz. Jednak krytyczna analiza tych materiałów wskazuje, że reprezentowały one raczej dyski bazalne ediakarskich *Petalonamae* (pióra morskie) (Dzik, 2002), struktury mikrobialne (Ivantsov i in., 2014)

lub nieznanie bliżej organizmy (Luo i in., 2016). Natomiast meduzokształtne skamieniałości opisane z kambriu (np. *Eldonia*, *Yunnanomedusa*, *Vellumbrella*, *Dinomischus*) zinterpretowano jako dyskoidalne szkielety reprezentujące lofoporowce (Lophophorata) (Dzik, 1991). Z kolei dość liczne uwęglone szczątki z ordowiku i syluru, interpretowane jako teki stułbiopławów, reprezentują raczej graptolity (Mierzejewski & Kulicki, 2001; Muscente i in., 2016). Ponieważ najstarsze pewne hydroidy pochodzą z późnego karbonu i wczesnego permu, okazy *Sinobryon elongatum* Baliński, Sun et Dzik, 2014 z Chin reprezentują najprawdopodobniej najstarszego znanego przedstawiciela tej grupy



Ryc. 3. Najważniejsze skamieniałości z formacji Fenxiang. **A** – ramienionóg *Leontiella* sp. ze świetnie zachowaną, spirytyzowaną, robakowatą nóżką; **B** – mikroskopijne sinusoidalne ślady żerowania nicieni; **C**, **H** – boczna gałązka oraz fragment młodocianej kolonii *Crinisdendrum sinicum*, prawdopodobnie reprezentujące pióroskrzelne; **D**, **L** – fragment płytki bazalnej oraz kolonii (widoczna płytka bazalna i pień główny) czarnych koralii *Sinopathes reptans* (zdjęcia SEM); **E**, **F** – kolonia stulbiopława *Sinobryon elongatum* i powiększony fragment bocznego odgałęzienia z widocznymi zoidami; **G** – konularia; **I–K** – *Sphenothallus ruedemanni*, niemal kompletny, spłaszczony okaz na powierzchni łupku, część bazalna z przyłąką oraz fragment wnętrza z widocznymi przegrodami; część bazalna okazu **I** porośnięta przez czarne koralie (**J** i **K**, zdjęcia SEM)

Fig. 3. Most important fossils from the Fenxiang Formation. **A** – brachiopod *Leontiella* sp. showing well preserved, worm-like and pyritized pedicle; **B** – microscopic sinusoidal feeding traces of nematode; **C**, **H** – lateral branch and fragment of sub-adult colony of *Crinisdendrum sinicum*, a probable pterobranch; **D**, **L** – fragment of basal plate and colony (basal plate and stem) of black coral *Sinopathes reptans* (SEM micrographs); **E**, **F** – hydroid *Sinobryon elongatum*, colony and enlargement of lateral branch showing zooids; **G** – conulariid; **I–K** – *Sphenothallus ruedemanni*, almost complete and flattened specimen on the shale surface, proximal part with attachment and broken fragment showing internal septa; basal part of specimen **I** overgrown by black corals (**J** and **K**, SEM micrographs)

parzydełkowców (Baliński i in., 2013). Znaleździśko zaawansowanego ewolucyjnie hydroida w osadach liczących 470 mln lat wskazuje ponadto, że zasadnicze różnicowanie tej grupy odbyło się przed wczesnym ordowikiem.

Krażkopławy

Na powierzchni łupków, a także w rezyduach prób z wapiennych przeławień z formacji Fenxiang poddanych maceracji w kwasach, występują dość licznie fosforanowe rurki z rodzaju *Sphenothallus ruedamanni* (Kobayashi, 1934) (ryc. 3I-K). Rurki te, znane z wielu stanowisk od kambru do karbonu, są interpretowane jako szkielet zewnętrzny polipów krażkopławów (Scyphozoa). Niespodziewanie, materiał z formacji Fenxiang ujawnił nieznanne, ale bardzo istotne cechy budowy wewnętrznej tych skamieniałości. Okazało się bowiem, że bazalne części *Sphenothallus* są wewnątrz podzielone osmioma podłużnymi, skośnie rozmieszczonymi przegrodami (ryc. 3K). Odkrycie struktur świadczących o dwubocznej symetrii ciała u *Sphenothallus*, uważanego za najstarszego przedstawiciela krażkopławów, przemawia za tym, że przodkowie parzydełkowców (Cnidaria) miały nie promienistą, jak powszechnie uważano, a dwuboczną symetrię ciała. To podważa też panujące do niedawna przekonanie, że przodków wszystkich zwierząt zaliczanych do Bilateria należy szukać wśród Cnidaria o promienistej budowie (dyskusja u Finnerty, 2003).

Oprócz *Sphenothallus* krażkopławy są reprezentowane w badanym materiale przez jeden okaz konularii (ryc. 3G).

Nicienie

W materiale z formacji Fenxiang występują również mikroskopijne, cylindryczne, regularnie sinusoidalne drażenia w osadzie o średnicy 20–60 µm (ryc. 3B). Są one ciasno wypełnione zwierzętym pirytem wytrąconym w rezultacie bakteryjnego rozkładu substancji organicznej. Geometria i rozmiary tych drażeń wykazują uderzające podobieństwo do nerek wytworzonych przez dzisiejsze, swobodnie żyjące nicienie. Okazy z Chin są o ok. 230 mln lat wcześniejsze od najstarszych (triasowych) znanych dotąd skamieniałości śladowych przypisywanych nicieniom. Są one także o 70 mln lat starsze od najstarszych (dewońskich) znalezisk przedstawiających same nicienie. Skamieniałości przypuszczalnie dużych rozmiarów nicieni opisano niedawno również z dolnordowickiej formacji Tonggao z prowincji Guizhou w Chinach (Muir in., 2014).

Ramienionogi

Przykładem wyjątkowego stanu zachowania skamieniałości z formacji Fenxiang są okazy lingulida (Brachiopoda) *Leontiella* z perfekcyjnie zachowaną, spirytyzowaną, długą, robakowato poskręcaną nóżką (ryc. 3A). Długa umięśniona nóżka oraz wysmukła muszla u tego ramienionoga wskazują, że ten lingulid był zapewne najstarszym przedstawicielem grupy reprezentującym infaunalny tryb życia (drażyły norki w osadzie) – charakterystyczny dla dzisiejszych lingul. Ponieważ kambryjskie lingulidy prowadziły epifaunalny lub co najwyżej semi-infaunalny tryb życia, obecne znaleździśko pozwoliło na wysunięcie hipotezy, że w

pełni infaunalny tryb życia u lingulidów ukształtował się po wczesnym kambrze, ale jeszcze przed wczesnym ordowikiem (Baliński & Sun, 2013).

Pióroskrzelne

Niezwykle interesujące jest znaleździśko zagadkowego, kolonijnego organizmu, którego duże fragmenty spirytyzowanych kolonii znaleździśko w górnej części formacji Fenxiang. Kolonia tego zwierzęcia, nazwanego *Crinis dendrum sinicum* Dzik, Baliński et Sun, 2016, składa się z prostego, masywnego pnia głównego oraz licznych i długich bocznych odgałęzień (ryc. 3H). Odgałęzienia składają się z serii pierścieni przypominających literę C, których zakończenia stykają się, tworząc charakterystyczny zygzakowaty szew (ryc. 3C) i przypominając tym samym tzw. fuzellusy – tkankę swoistą dla pióroskrzelnych (Pterobranchia). Choć filogenetyczne powiązania *C. sinicum* pozostają nie w pełni wyjaśnione to jednak wydaje się, że przynależność do pióroskrzelnych jest najbardziej prawdopodobna (Dzik i in., 2016).

PODSUMOWANIE

Przegląd aktualnie opracowywanej przez polsko-chiński zespół badaczy wczesnoordowickiej fauny z prowincji Hubei wskazuje, że mamy do czynienia z wyjątkowym znaleździśkiem, zmieniającym w sposób istotny naszą wiedzę o filogenetycznym różnicowaniu się szeregu grup organizmów. Fauna z formacji Fenxiang to swoiste preludium do największej w dziejach Ziemi tak zwanej wielkiej ordowickiej biodywersyfikacji (Great Ordovician Biodiversification Event). Pierwsze rafy zbudowane przez organizmy tkankowe, występujące w formacji Fenxiang, stworzyły nowe nisze ekologiczne umożliwiające szybkie różnicowanie się różnych grup bezkręgowców. Fauna z formacji Fenxiang składa się z różnorodnie zaawansowanych ewolucyjnie form reprezentujących tzw. fauny ewolucyjne (Sepkoski, 1997). I tak np. lingulidy reprezentują stopniowo tracącą na znaczeniu kambryjską faunę ewolucyjną, podczas gdy współwystępujące konodonty, mszywioly, *Sphenothallus*, konularie i pióroskrzelne należą do paleozoicznej fauny ewolucyjnej, które w ordowiku zyskały dominującą pozycję w paleozoicznych ekosystemach morskich. Natomiast krażkopławy, czarne korale i ślady działalności nicieni z badanej formacji reprezentują początkowe zręby współczesnej fauny ewolucyjnej (ryc. 1).

Autor pragnie podziękować Pani prof. Teresie Pohałańskiej za recenzję i cenne uwagi do artykułu. Niniejsze badania były sfinansowane ze środków Narodowego Centrum Nauki przyznanych na podstawie decyzji numer DEC-2012/07B/NZ8/02701.

LITERATURA

- ADACHI N., EZAKI Y. & LIU J. 2012 – The oldest bryozoan reefs: a unique Early Ordovician skeletal framework construction. *Lethaia*, 45: 14–23.
ADACHI N., LIU J. & EZAKI Y. 2013 – Early Ordovician reefs in South China (Chenjiashan section, Hubei Province): deciphering the early evolution of skeletal-dominated reefs. *Facies*, 59: 451–466.
BALIŃSKI A. & SUN Y. 2013 – Preservation of soft tissues in an Ordovician linguloid brachiopod from China. *Acta Palaeontol. Pol.*, 58: 115–120.

- BALIŃSKI A. & SUN Y. 2015 – Fenxiang biota: a new Early Ordovician shallow-water fauna with soft-part preservation from China. *Sci. Bull.*, 60: 812–818.
- BALIŃSKI A., SUN Y. & DZIK J. 2012 – 470-Million-year-old black corals from China. *Naturwissenschaften*, 99: 645–653.
- BALIŃSKI A., SUN Y. & DZIK J. 2013 – Traces of marine nematodes from 470 million years old Early Ordovician rocks in China. *Nematology*, 15: 567–574.
- BALIŃSKI A., SUN Y., & DZIK J. 2014 – An advanced hydroid from 470 million years old Early Ordovician strata of China. *Paläont. Z.*, 88: 1–10.
- BASSETT M.G., POPOV L.E., ALDRIDGE R.J., GABBOTT S.E. & THERON J.N. 2009 – Brachiopoda from the Soom Shale Lagerstätte (Upper Ordovician, South Africa). *J. Paleontol.*, 83: 614–623.
- BOTTING J.P., MUIR L.A., SUTTON M.D. & BARNIE T. 2011 – Welsh gold: A new exceptionally preserved pyritized Ordovician biota. *Geology*, 39: 879–882.
- BRIGGS D.E.G., ERWIN D.H., COLLIER F.J. 1995 – The Fossils of the Burgess Shale. Smithsonian Institution Press, Washington: 1–256.
- BRUGLER M.R., OPRESKO D.M. & FRANCE S.C. 2013 – The evolutionary history of the order Antipatharia (Cnidaria: Anthozoa: Hexacornalia) as inferred from mitochondrial and nuclear DNA: implications for black coral taxonomy and systematics. *Zool. J. Linn. Soc.-Lond.*, 169: 312–361.
- DZIK J. 1991 – Is fossil evidence consistent with traditional views of the early Metazoan phylogeny? [W:] Conway Morris S. & Simonetta A. (red.), *The Early Evolution of Metazoa and Significance of Problematic Taxa*. Cambridge University Press: 47–56.
- DZIK J. 2002 – Possible ctenophoran affinities of the Precambrian “sea-pen” *Rangia*. *J. Morphol.*, 252: 315–334.
- DZIK J., BALIŃSKI A. & SUN Y. 2016 – An Early Ordovician clonal organism from China with a zig-zagged suture on branches. *Bull. Geosci.*, 91: 319–329.
- FARRELL Ú.C., MARTIN M.J., HAGADORN J.W., WHITELEY T. & BRIGGS D.E.G. 2009 – Beyond Beecher’s Trilobite Bed: Widespread pyritization of soft tissues in the Late Ordovician Taconic foreland basin. *Geology*, 37: 907–910.
- FINNERTY J.R. 2003 – The origins of axial patterning in the Metazoa: How old is bilateral symmetry? *Int. J. Dev. Biol.*, 47: 523–529.
- GAINES R.R., DROSER M.L., ORR P.J., GARSON D., HAMMRLUND E., QI C. & CANFIELD D.E. 2012 – Burgess shale-type biotas were not entirely burrowed away. *Geology*, 40: 283–286.
- GOULD S.J. 1989 – *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. W.W. Norton and Company, New York: 1–352.
- HOU X. & BERGSTRÖM J. 2003 – The Chengjiang fauna – the oldest preserved animal community. *Paleontol. Res.*, 7: 55–70.
- IVANTSOV A.Y., GRITSENKO V.P., KONSTANTINENKO L.I. & ZAKREVSAYA M.A. 2014 – Revision of the problematic Vendian macrofossil *Beltanelliformis* (= *Beltanelloides*, *Nemiana*). *Paleontol. J.*, 48: 1–26.
- LEFEBVRE B., LEROSEY-AUBRIL R., SERVIS T., & VAN ROY P. 2016 – The Fezouata Biota: An exceptional window on the Cambro-Ordovician faunal transition. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 460: 1–6.
- LIU H.P., MCKAY R.M., YOUNG J.N., WITZKE B.J., MCVEY K.J. & LIU X. 2006 – A new Lagerstätte from the Middle Ordovician St. Peter Formation in northeast Iowa, USA. *Geology*, 34: 969–972.
- LUO C., ZHU M. & REITNER J. 2016 – The Jinxian Biota revisited: taphonomy and body plan of the Neoproterozoic discoid fossils from the southern Liaodong Peninsula, North China. *PalZ*, 90: 205–224.
- MIERZEJEWSKI P. & KULICKI C. 2001 – Graptolite-like fibril pattern in the fusellar tissue of Palaeozoic rhabdopleurid pterobranchs. *Acta Paleontol. Pol.*, 46: 349–366.
- MUIR L.A., NG T.-W., LI X.-F., ZHANG Y.-D. & LIN J.-P. 2014 – Palaeoscolecidan worms and a possible nematode from the Early Ordovician of South China. *Palaeoworld*, 23: 15–24.
- MUSCENTE A. D., ALLMON W.D. & XIAO S. 2016 – The hydroid fossil record and analytical techniques for assessing the affinities of putative hydrozoans and possible hemichordates. *Palaeontology*, 59 (1): 71–87.
- ROARK E.B., GUILDERSON T.P., DUNBAR R.B., FALLON S.J. & MUCCIARONE D.A. 2009 – Extreme longevity in proteinaceous deep-sea corals. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 106: 5204–5208.
- SEPKOSKI J.J. Jr. 1997 – Biodiversity: Past, present and future. *J. Paleontol.*, 71: 533–539.
- ŚLIWIŃSKI M.G. & ŻYLIŃSKA A. 2013 – Fenomen kambryjskich łupków z Burgess w Górach Skalistych (Kanada) – przegląd fauny, środowiska sedymentacji i zjawisk tafonomicznych. *Prz. Geol.*, 61 (12): 746–754.
- VAN ROY P., ORR P.J., BOTTING J.P., MUIR L.A., VINTHER J., LEFEBVRE B., EL HARIRI, K. & BRIGGS D.E.G. 2010 – Ordovician faunas of Burgess Shale type. *Nature*, 465: 215–218.
- WILLIAMS B., RISK M.J., ROSS S.W. & SULAK K.J. 2006 – Deep-water antipatharians: proxies of environmental change. *Geology*, 34: 773–776.
- YOUNG G.A., RUDKIN D.M., DOBRZANSKI E.P., ROBSON S.P., CUGGY M.B., DEMSKI M.W. & THOMPSON D.P. 2012 – Great Canadian Lagerstätten 3. Late Ordovician Konservat-Lagerstätten in Manitoba. *Geosci. Can.*, 39: 201–213.

Praca wpłynęła do redakcji 11.08.2016 r.
Akceptowano do druku 16.11.2016 r.