arXiv:2601.00323v1 [nlin.PS] 1 Jan 2026

地质学中的自组装与生物模式形成

Julyan H. E. Cartwright[a, b, *], Charles S. Cockell[c], Julie G. Cosmidis[d], Silvia Holler[e], F. Javier Huertas[a], Sean F. Jordan[f], Pamela Knoll[c], Electra Kotopoulou[g], Corentin C. Loron[c], Sean McMahon[c], Anna Neubeck[h], Carlos Pimentel[i, *], C. IgnacioSainz-Díaz[a], Piotr Szymczak[j, *]

[a]安达卢西亚地球科学研究所，*CSIC*，西班牙格拉纳达省阿米利亚 *18100*，[b]卡洛斯一世理论与计算物理研究所，格拉纳达大学，西班牙格拉纳达 *18071*，[c]物理与天文学学院，爱丁堡大学，英国爱丁堡，[d]地球科学系，牛津大学，英国牛津 *OX1 3AN*，[e]细胞计算与生物学系，*CIBIO*，人工生物学实验室，特伦托大学，意大利波沃 *Via Sommarive 9* 号，邮编 *38123*，[f]生命科学研究所，化学科学学院，都柏林城市大学，爱尔兰，[g]生态学、系统学与进化实验室，巴黎-萨克雷大学，法国，[h]地球科学系，乌普萨拉大学，瑞典乌普萨拉，[i]矿物学与岩石学系，地质科学学院，马德里康普顿斯大学，西班牙马德里 *28040*，[j]理论物理研究所，物理学院，华沙大学，波兰，

摘要

非生物自组织和生物机制都曾被认为是许多地质模式的成因。理解这类结构的形成机制十分重要，既有助于认识地质自组织，也有助于将它们与地质系统中可见的生物模式——化石和受生物影响的结构——区分开来。能够区分生物活动的痕迹与地质自组织，对于理解地球生命起源以及寻找地外生命都至关重要。

*通讯作者：julyan.cartwright@csic.es（Julyan H. E. Cartwright）、cpimentelguerra@geo.ucm.es（Carlos Pimentel）、piotrek@fuw.edu.pl（Piotr Szymczak）

目录

1 引言 3

1.1 模式的概念.3 1.2 “生物形态”一词.4 1.3 本综述的重点.5

2 成因可能为非生物或生物的地质模式；非生物与生物图案共有的形态 6

2.1 丝状体与管状体.6 2.1.1 火成玻璃及其风化产物 . . . . . 10 2.1.2 黏土结构.13 2.1.3 环境包裹体轨迹与管状微腔 . . . 19 2.2 分支模式.19 2.2.1 树枝状结构与 Frutexites.22 2.2.2 Francevillien“生物群”.29 2.2.3 Brooksella.29 2.3 球状形态：球体、椭球体、球形壳与囊泡 32 2.3.1 深海多金属结核.33 2.3.2 洞穴珍珠.38 2.3.3 碳酸盐球粒.40 2.3.4 鲕粒.40 2.3.5 自生微晶灰岩.43 2.4 条带状图案.44 2.4.1 叠层石与叠层石样结构 . . . . . 47 2.4.2 条带状铁建造.50 2.4.3 沙漠漆或岩石漆.54 2.4.4 钙华与石灰华结构 . . . . . 57 2.4.5 喷气孔硅质岩构造 . . . . 60 2.4.6 Kinneyia 型皱纹构造 . . . . . 60 2.4.7 月乳 .62 2.5 螺旋与螺旋体.63 2.5.1 粪化石状菱铁矿团块.65

3 化学生物拟态：产生类生命形态的自组织非生物化学系统 67

3.1 化学花园.68 3.2 硅酸盐-碳酸盐仿生形态.69

3.3 碳硫生物形态体.71 3.4 有机生物形态体.72

4 非生物成因还是生物成因? 74

4.1 生物矿化的类型：受控／诱导／影响 . . 75 4.2 化石、遗迹化石和化石结构.76 4.3 微生物介导结构.76 4.4 矿物演化.77 4.5 地质学中更深入理解非生物模式形成机制的必要性.78 4.6 非生物与生物图案形成过程携手作用时.79 4.7 生物成因结构的成因与生命起源.79 4.8 同位素生物标志.80 4.9 人工智能／机器学习技术的潜力.81

4.10 生物的，还是非生物的？.82 4.11 结论.83

1. 引言

岩石和矿物中的模式在多大程度上是自组织的，是内部动力学而非外部因素的产物？我们能否进一步区分生物和非生物外部因素的产物？地质记录中包含一些物体和构造，其形态与模式因表现出明显的组织性、非随机性，或不遵循简单的晶体学规则等，而令人联想到生物；因此，我们必须探讨的问题之一是，是什么使我们觉得某种事物具有生命特征，或不具备生命特征。

1.1. 模式的概念

模式概念的核心，是某种我们能够感知到的规律性。这种规律性可能是空间或时间上的周期性规律，例如对称性——在平移、反射、旋转或缩放等变换下保持不变——也可能是更一般形式的规律性，例如相干性、相关性或明确的尺度。即使结构并不对称，只要彼此相关性良好，仍然可以形成模式；例如，一片表面上看似

杂乱无章、形状不规则的斑点，如果它们仍具有相同的特征尺寸和特征间距，人们依然会将其感知为一种模式。

模式是结构形态中使我们能够识别其属于某一类别的那一方面。也就是说，它是其形式的某个方面、某种规律性，使我们能够识别出——例如——数字2的许多不同写法，或字母“a”的许多不同写法，尽管形式各异，却都属于数字2和字母“a”。想想我们人类极其擅长的面孔识别：仅仅画出两个点，并在其下方画一条线，就能让我们联想到一张面孔。我们谈论生物学中的模式形成，例如胚胎发生、植被模式和生态学等。在计算机科学中，模式识别指的是为一个对象赋予标签，从而进行分类。同样，在本研究中，我们讨论地质模式和地质模式形成，并将其与可能导致相同结果的生物学途径进行对比。在这里，我们考察那些以可预测的方式形成结构的形成过程；这些结构具有某种形式特征，使我们能够将其归入特定类别。

在地质系统中观察到的这些模式，是生物作用的结果，还是它们表面上的组织结构其实是系统在特定物理化学环境中自组装形成的？讨论自组织和自组装时，我们如何定义*系统*至关重要。如果整个宇宙就是这个系统，那么一切都是自组织的。我们关注的则是这样一些情况：系统所包含的组成部分并不多，但其行为却比直觉所预期的更加复杂；我们通常会在这类情况下谈论自组织行为。

1.2. 生物形态一词

“生物形态”和“生物形态的”这两个术语是本讨论的基础，但不同的人对它们有不同的理解。因此，有必要花一点时间澄清它们的跨学科起源和当前用法。在19世纪生物学中，可以见到“生物形态科学”这一术语（von Mueller，1883）。在这里，“生物形态的”指的是同时考虑结构和功能。例如，“组织的生物形态分类以结构为基础，并将结构与功能结合起来，也就是将机制与其用途联系起来”（McAlpine 和 Remfry，1891）。“生物形态”这一名词本身或许是由上述形容词衍生而来，最早见于生物学家、人类学家和民族学家 Alfred Cort Haddon 于1895年出版的《艺术中的进化：设计的生命史图解》，当时它是艺术史研究中的一个术语：“生物形态是对任何生物的描绘，与之相对的是拟物形态……它描绘的是任何人造物；而物理形态则描绘物质世界中的物体或现象”（Haddon，1895）。

在许多文化的古代陶器装饰中，都能找到此类生物形态体的例子。进入20世纪，随着抽象艺术兴起，这一术语开始用于描述胡安·米罗、芭芭拉·赫普沃斯和亨利·摩尔等艺术家的作品。另一位这样的20世纪艺术家是超现实主义画家、动物学家和动物行为学家德斯蒙德·莫里斯。在《新科学家》杂志的一篇文章中（道金斯，1986），以及后来出版的《盲眼钟表匠》一书中，理查德·道金斯解释了自己如何将莫里斯的一幅生物形态画作《期待的山谷》（1972）用作其《自私的基因》（道金斯，1976）的封面。道金斯借用了“生物形态”这一名称，以及莫里斯关于生物形态体在头脑中演化的概念，并将其应用于计算机算法，以模拟达尔文进化并生成形似生物体的形态。他写道：“我漫游生物形态之地的偏僻角落时，遇见过仙女虾、阿兹特克神庙、哥特式教堂窗户、描绘袋鼠的原住民绘画；还有一次令人难忘、却再也无法重现的经历——我遇见了一幅相当传神的怀克姆逻辑学教授漫画”（道金斯，1996）。

由此，胡安·曼努埃尔·加西亚·鲁伊斯将自己在实验室实验中观察到的、非生物却形似生命的二氧化硅—碳酸盐结构命名为“生物形态”（García-Ruiz, 1994）（García-Ruiz, 1981）（第3.2节）。后来有人提出，如果在天然矿物环境中发现这些结构，很可能会被误认为是化石（García-Ruiz et al., 2002, 2003）。因此，“生物形态”一词进入了地质学领域，如今用来指称形似现存或灭绝生物的非生源形态或物体。

1.3. 本综述的重点

地质系统中有许多结构，其形成机制究竟是非生物过程还是生物过程，至今仍存在争议。这个问题本身十分重要，因为它有助于我们了解生物在多大程度上塑造了、并仍在塑造着地球地质。它对于判断在何种情况下，地质背景中发现的某种结构可以被视为生命证据也至关重要，无论是在地球上，还是在寻找其他天体上的生命时。

“化石”一词与古生物学相关，用来指称生物体本身的遗存，或其活动在地质记录中留下的结果（遗迹化石）。但“化石”一词并非始终以这种方式使用。这个词本身

源自拉丁语 *fossilis*，意为“挖出的”，而 *fodere* 意为“挖掘”。过去，地质学家用 化石 指称任何具有生物特征的物体（例如，形状使人联想到生物体），无论其生物成因性是否得到证实。如今，这些被认为可能具有生物成因的物体通常被称为假化石。因此，这篇综述可视为一项探究：如何通过比较物理自组织与生物过程所产生的模式，区分假化石与真正的化石。

与这个问题相关的是，地质学中不仅有些特征看起来是生物成因的，实际上却可能是非生物成因的；反过来也一样：有些特征看起来是非生物的，却可能是生物成因的。下文将通过两类实例说明这一问题。

2. 成因可能是非生物或生物的地质模式；非生物与生物模式共有的形态

一些过去被视为化石的结构其实是假化石，现在人们认为它们纯粹由物理和化学过程形成。一个著名的例子是*Eozoön canadense*，它在19世纪被描述为一种由方解石和蛇纹石带组成的巨型有孔虫。如今，人们认为 Eozoön 是变质岩中的一种非生物结构（Hahn，1876年；O’Brien，1970年；Adelman，2007）。然而，许多地质模式的成因目前仍存在争议，人们对其生物成因或非生物成因各执一词。

某些模式既存在于非生物环境中，也存在于生物系统中。地质环境中可见哪些典型形态？又有哪些非生物机制和生物机制会形成这些结构？

2.1. 丝状体和管状体

我们将丝状体（即具有实心核心的线状物或纤维）与管状体（即中空的圆柱体）归为一类，因为在地质背景下，尤其是在较小尺度上，两者往往难以区分——丝状体和堵塞的管状体看起来可能完全相同。

这些形状与球形和卵形（第2.3节）一样，是地球生命形成的最古老形态之一。事实上，最古老的推定且存在争议的实体化石组合——距今34.6亿年的阿佩克斯燧石生物群（Schopf, 1993; Schopf et al., 2007; Wacey et al., 2016）——主要由碳质、毛状体样丝状体构成，这些结构被解释为

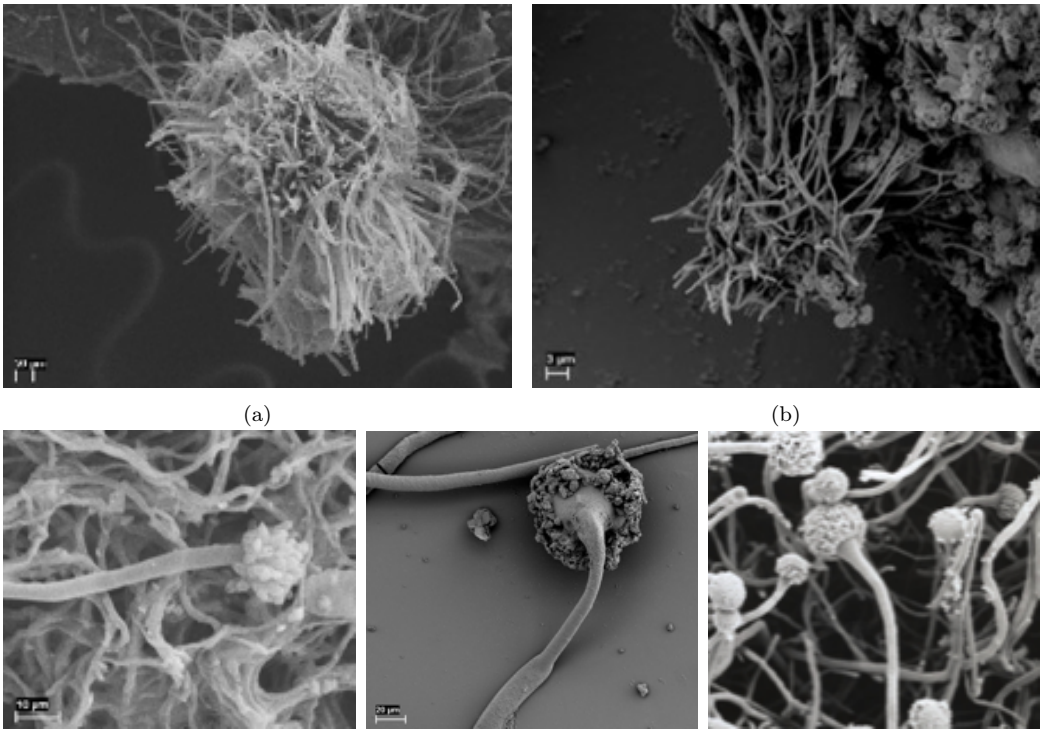


图 1：生物与非生物管状体。a）在秸秆上生长的黑曲霉管状菌落的扫描电子显微镜图像（图片：Anna Neubeck）和 b）锰氧化物化学花园的扫描电子显微镜图像（图片：Huld 等，2023）。黑曲霉管状体的直径为 2-5 μm，锰氧化物的尺寸范围为 1–20 μm。c）黑曲霉（图片：Anna Neubeck）、d）锰氧化物化学花园（图片：Anna Neubeck）和 e）黑曲霉特写（图片：D. Gregory 和 D. Marshall，知识共享署名 4.0 国际许可协议）的扫描电子显微镜图像。

多细胞蓝细菌和其他原核生物的遗骸。类似的毛状体样形态，以及更简单的碳质管状体（通常被解释为丝状蓝细菌的管状鞘），也是年代稍晚的推定生物群的一部分，见于西澳大利亚距今34亿年的斯特雷利池燧石（Schopf and Packer, 1987; Schopf, 1992）和南非距今33亿年的克龙伯格组（Walsh and Lowe, 1985; Walsh, 1992; Schopf et al., 2002）。类似的有机管状结构在其他元古宙生物群中也很常见，例如距今18.8亿年的Gunflint铁建造（Tyler and Barghoorn, 1954; Schopf et al., 1965）、澳大利亚中部托尼期（8.5亿年前）的Bitter Springs组（Schopf, 1968），以及许多埃迪卡拉纪组合中（Arvestål and Willman, 2020）。然而，也

早在太古宙，就出现了更新颖、更复杂且通常更大的形态，这促使人们将某些形态解释为后生动物（Butterfield，2015；Kazmierczak 等，2016）。随着寒武纪的开始，甚至更大的有机管状结构也进入了化石记录，例如笔石动物。

许多现生和化石单细胞真核生物，包括有孔虫、tintinnids、有壳变形虫、蝇类幼虫、鳃足类、帚虫和腹足类中的一些代表，通过胶结作用形成管状外被，即将外来物质（通常是矿物颗粒）结合在有机或有机—矿物胶结物中。与胶结作用不同的是受控生物矿化（第4.1节）。广泛存在的后生动物生物矿化，可以说是产生各种尺度、可形成化石的管状生物结构的最明显过程，始于埃迪卡拉纪晚期，并在早寒武世期间增强，这一时期通常被称为寒武纪大爆发。最古老的明确无疑的真核生物生物矿化硬体——磷酸盐鳞片状微化石——可追溯至成冰纪（Cohen 等，2011；Wood，2018），而较大的生物矿化结构则是在埃迪卡拉纪晚期首次出现的。相比之下，微生物诱导的生物矿化，包括钙化蓝细菌（如 Girvanella）、铁氧化细菌丝（如 Gallionella样扭曲柄）以及叠层石碳酸盐，记录了年代久远得多的生物介导矿物沉淀，其历史可沿元古宙一直追溯至太古宙（Astafieva，2020；Zhang 等，2024）。与最早的有机化石和胶结化石相似，管状结构也是这些最早生物矿化形态的一部分，例如广布全球的 Cloudina 以及形态相似的 Sinotubulites（参见 Yang 等，2021 年的最新综述）。新的管状形态，尤其是阿纳巴尔虫类，于早寒武世开始出现，此后迅速多样化。

在埃迪卡拉纪晚期至早寒武世这一时期，管状体十分普遍，这促使 Budd 和 Jackson（2016年）将后生动物进化的这一阶段称为管状生物世界。这些早期管状体大多由碳酸钙构成，但在早寒武世，磷酸钙管状体（例如 Hyolithellus）与阿纳巴尔虫类同时出现。Cloudina、阿纳巴尔虫类、Hyolithelminth类及其近缘形态的管状体发挥完整壳的作用，包裹整个生物体；许多后期演化出的管状壳分类群（例如掘足类、缨鳃虫类）也是如此。与此同时，生物矿化的管状元素也常作为较大骨骼的一部分出现在其他演化支中，包括节肢动物棘、腕足动物和双壳类的管状棘或突起、腕足动物肉茎孔的细长管状延伸结构，

以及海百合的中空茎。

显生宙中，形态各异的掘穴状管状遗迹化石十分普遍。随着后生动物开始探索环境，即钻入沉积物中，这类遗迹于埃迪卡拉纪晚期开始出现；已知最古老的简单遗迹——*Planolites* 属——也发现于埃迪卡拉纪晚期。

沉积物中的行迹通常可指示生物活动，但也可能由非生物过程形成。燧石和自生矿物中发现的环境包裹体轨迹（AITs）便是其中一例（第 2.1.3 节）。脱气管则是这类非生物构造的另一个显著例子。这些管状结构由沉积物或火山活动释放气体形成，尺寸差异很大，直径从数微米到数分米不等。如此宽泛的尺寸范围，使得将沉积构造解读为过去生命存在的证据变得复杂，因为脱气管可能与古代生物留下的掘穴和行迹相似。此外，流体逸出构造或地下水流动等其他地质过程，也能在沉积物中形成类似特征，进一步增加了识别生物成因遗迹的难度。（Stanulla 等，2017）

化学成因管状结构（第3.1节）往往形成于存在化学梯度的环境中，通常是不同溶液或气体相互作用的结果。当矿物沉淀发生在化学性质差异显著的区域时，例如碱性溶液与酸性溶液交汇处，便会形成这些结构。例如，在热液喷口，富含矿物质的水与周围海水混合，产生化学成因结构，并沉积出复杂的、有时呈管状的矿物。这些结构可能类似于生物管，但其本质完全是无机的。其形成受温度、流体动力学以及溶解矿物浓度等因素影响。实验室实验通过模拟这些自然条件来生成化学成因管状结构（Barge等，2015）。

非生物管状结构的其他例子包括沸石。这类天然矿物具有多孔结构，能够形成微米级的管状晶体。这些晶体是在特定地质环境中由铝硅酸盐化合物结晶形成的，例如火山灰层或热液系统（Halliwell等，2022）。沸石的管状结构通常呈六边形，但也有由多边形管构成的生物结构。不同类型的实验室人工自组装非生物结构，例如硅酸盐-碳酸盐仿生形态（第3.2节）和碳硫生物形态体（第3.3节），都可以呈现丝状形态。

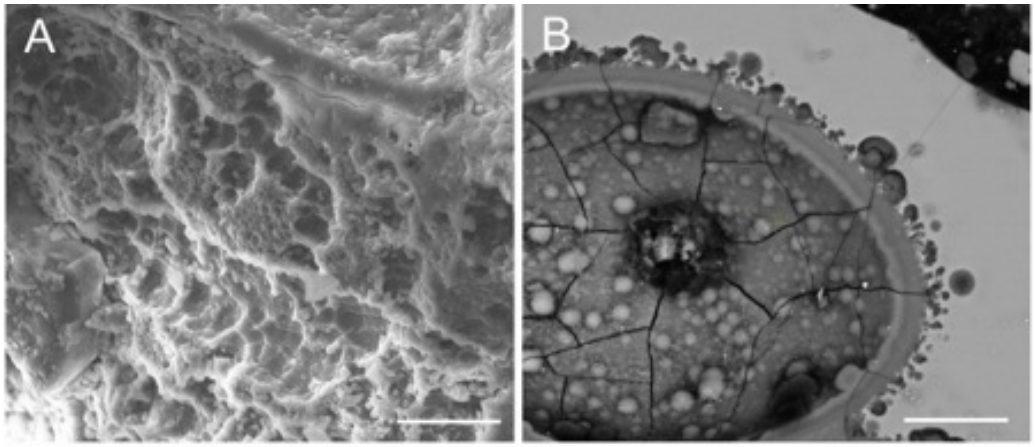


图2：玄武质玻璃中的蚀刻特征。A）Cockell等（2009a,b）通过二次电子扫描电子显微镜（SEM）观察到的玄武质玻璃中的蚀刻特征（比例尺 15 μm）；B）风化玄武质玻璃中，气泡边缘周围凹坑特征和管状蚀刻结构的背散射扫描电子显微镜图像；样品沿气泡切开并抛光（比例尺 15 μm）。气泡内的物质为棕玄武玻璃。

在许多情况下，非生物机制和生物机制都能形成相似的管状形态，因此需要仔细鉴别才能将二者区分开来。铁矿物管就是一例（Barge等，2016年；Podbielski等，2025年）。

2.1.1. 火成玻璃及其风化产物

玄武质玻璃和其他火山岩及其次生风化产物，是发现地球早期生命某些迹象的基底，也是我们搜寻火星生命的对象（Furnes等，2004年；Wacey等，2006；Fisk等，2006；McLoughlin等，2007）。然而，在这些材料中，我们发现了各种模式和自组织地质结构，它们与生命的关联并不明确（例如，Thorseth等（1992年、1995、2003）；Fisk等（1998年）；Torsvik等（1998年）；Furnes等（2005）；Storrie-Lombardi和Fisk（2004）；Staudigel等（1998年）；Banerjee等（2006））。

其中尤为显著的是玄武质玻璃内部发现的凹坑状和管状结构（图 2a、b）。前者是玻璃中彼此重叠的不规则凹陷，构成的凹坑直径通常与微生物相近（微米级），由此引发了它们是否与微生物有关这一问题（Thorseth等，1992年）。小管呈圆柱体，通常有数个

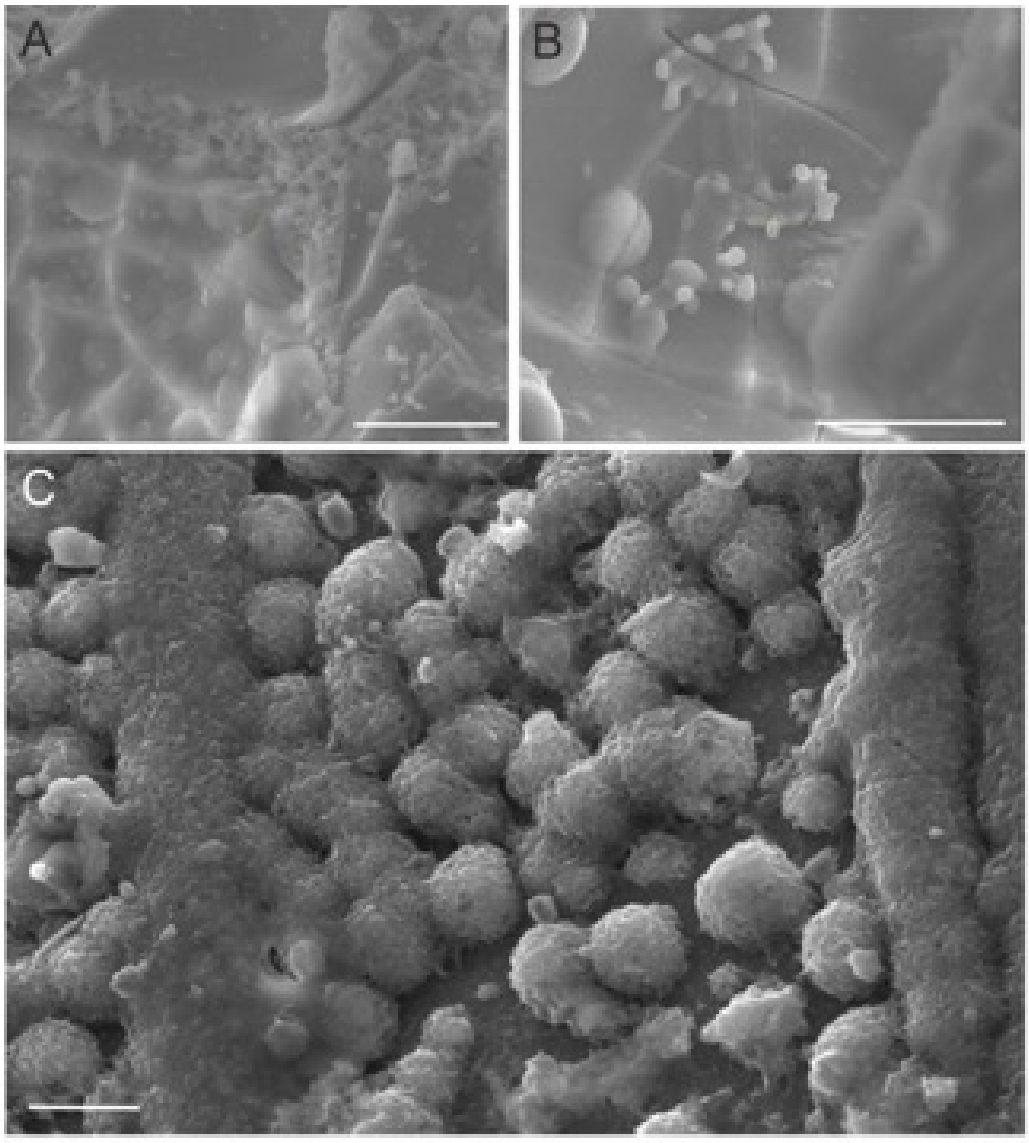


图 3：通过二次扫描电子显微镜观察到的玄武岩玻璃及其脱玻化蚀变产物中的仿生形态特征。A）冰岛陆地风化玄武质玻璃中棕玄武玻璃外壳上的半球形结构（引自 Cockell 等人（2009b））（比例尺 $20\ \mu$m）；B）与 (a) 相同的风化玻璃中的富锰仿生形态（比例尺 $20\ \mu$m）；C）大西洋中脊风化玄武质玻璃中的类生物膜球形集合体（引自 Cockell 等人（2010））（比例尺 $5\ \mu$m）。

长达微米，形成方向与裂隙或气泡表面垂直。由于这些结构内部存在微生物，有人认为它们是由微生物形成的；但也有可能是这些非生物形成的结构优先捕获了生物材料。尤其是，在古代岩石样品中发现这些特征，使其来源——也就是说，它们究竟源自生物过程还是非生物过程——成为评估早期生命证据时的重要问题。

凹坑纹理和小管结构都有合理的非生物解释。凹坑纹理可能是玻璃发生不均匀风化的结果，这种风化可能由玻璃本身或其表面流体中的不规则性引起。小管结构虽然细长而规则，却可能是沿着气泡边缘周围的应力裂隙发生淋滤和风化所形成的。除了玻璃被蚀刻成有序结构的特征外，玻璃表面还会出现具有正地形的自组织结构。例如，玄武岩玻璃的风化产物棕玄武玻璃外壳，表面常有膨起，形似球状微生物，大小为一至数微米（图3a）。半球状形态与下方棕玄武玻璃之间没有分界，这表明它们是外壳的一部分，而不是生长在其表面的微生物。其他特征则呈现出更不规则的形态。Cockell 等人（2009b）描述了棕玄武玻璃表面微米尺度的富锰沉积物（图3b）。这些特征呈触手状形态，彼此分离的样子令人联想到细胞分裂。不能排除这些特征由锰氧化细菌形成的可能性，但其不规则性使其生物来源存疑。在一项对年龄为 $< 200\,000$ 年的大西洋中洋脊玄武质玻璃的研究中，Cockell 等人（2010）观察到片状球状结构，与生物膜十分相似（图3c）。然而，沿横向剖面观察，这些片状结构逐渐过渡为不明显的形态，继而过渡为连续的绿脱石风化壳，这表明它们并非生物成因。这些球体直径为 $\sim 4\ \mu$m，比许多原核生物更大，而且纳米二次离子质谱未显示碳富集。要确定这类结构的来源并不容易，因为有确凿证据表明，硅藻及其他生物材料从海水中沉积在玻璃上。

这些发现表明，玄武质玻璃可以形成多种结构，其组织特征会干扰生命搜寻，因为它们的形态和大小与微生物相似。从广义上说，这些结构可分为两类：玻璃内部的凹坑和蚀刻结构，以及

沉积在玻璃表面的三维结构，尤其是与棕玄武玻璃等次生风化产物相关的结构。这些结构表明，在微米尺度上，玻璃、流体以及玻璃中淋滤出来并由流体带来的局部离子梯度之间的相互作用，能够形成多种复杂的地质结构，其复杂程度足以使它们跻身于我们会视为生命证据的结构之列。显然，我们仍需进一步研究玄武质玻璃–水相互作用的化学产物如何形成和自组织，以及它们与生物群之间的关系。

2.1.2. 黏土结构

黏土是一种天然材料，主要由细粒矿物组成；适量加水后通常具有可塑性，干燥或烧制后则会硬化。黏土矿物是水合层状硅酸盐，其颗粒大小约为几微米（Bergaya and Lagaly，2013年）。这些矿物见于土壤、大陆沉积物和海洋沉积物，以及热液蚀变带。在这些环境中，黏土矿物常与微生物和有机质共存，而后两者往往参与黏土矿物的形成。因此，可能长期稳定或随季节变化的物理化学条件——如温度、压力和流体组成（包括电解质和配体）——会导致形成过程受动力学而非热力学平衡控制。由此，黏土矿物的自形晶体较少见，低结晶度且粒径较小的颗粒则更为常见。地壳中的多种过程为微生物参与黏土矿物形成提供了证据（参见 Cuadros（2017）的综述）。微生物与黏土矿物之间的相互作用并不只限于控制晶体形状。对于某些结构和颗粒排列——如小管、纤维、球粒、蜂窝状结构或书页状集合体——是否可能具有生物成因，存在支持和反对两种观点。

黏土矿物最常见的形态是片状。然而，许多层状硅酸盐及相关矿物的典型形态是管状。四面体片层和八面体片层的平面结构具有不同的晶格常数，这些结构组装成层时便会产生结构应力。为减轻这些应力，顶部或底部片层中的四面体可能会略微旋转，以改善片层之间的耦合。或者，层也可以通过弯曲来缓解应力，如埃洛石、伊毛缟石和

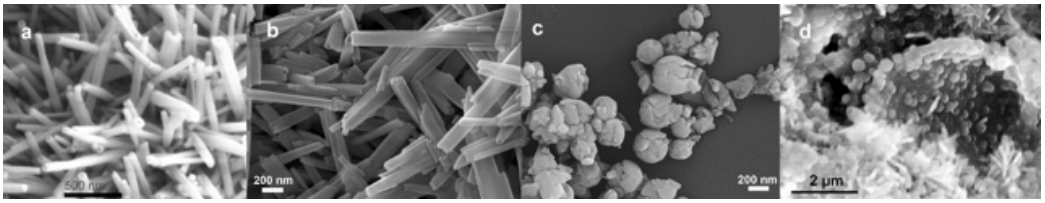


图 4：a）中空管状埃洛石（土耳其巴勒克埃西尔 Turplu 矿）；b）柱状埃洛石（苏格兰埃尔金 Hospital 采石场）；c）球状埃洛石（阿根廷内格罗河省 Pama 矿）；d）热液实验中形成于凝胶颗粒上的球状高岭石（Huertas 等，1993）。图 a、b、c 转载自大不列颠及爱尔兰矿物学会和黏土矿物学会的“黏土图像档案”（https://www.minersoc.org/images-of-clay.html）

温石棉，或通过类质同象置换来缓解应力。然而，目前尚无关于这些形态具有生物成因的报道。

埃洛石是高岭石族矿物，含水量较高，存在于各种地质环境中。它由火山岩和结晶岩经风化与热液蚀变形成，也可见于红土剖面以及由火山物质形成的土壤中（Joussein 等，2005）。埃洛石颗粒可呈管状体、圆柱体或螺旋体（图 4）。其结构由类似高岭石的卷曲 1:1 铝硅酸盐层构成，其中含有水分子和可交换阳离子（Bailey，1990）。这些层发生弯曲，以补偿四面体片与八面体片之间的不匹配，从而形成管状体（Guggenheim，2015；Gray-Wannell 等，2023）。进一步的不可逆脱水可能使管状颗粒转变为棱柱状形态（Kogure 等，2013）。埃洛石的另一种常见形态是椭球体，常见于风化的火山浮岩和火山灰中。在有利于受限空间内发生沉淀的高饱和条件下，椭球体得以形成（Cravero 和 Churchman，2016）。埃洛石结构如何适应这种球形形态，仍是一个悬而未决的问题。脱水过程中，球体可能会显现出多边形面（Bailey，1990）。埃洛石椭球体可能与 Tomura 等（1983年、1985年）鉴定出的具有放射状结构的球状高岭石有关。在高度过饱和的溶液中，凝胶或玻璃在热液条件下发生重排，降低表面能，形成亚稳态球形颗粒，随后这些颗粒演变为片状晶体（Fiore 等，1995；Huertas 等，2004）。相反，Tazaki（2005）根据实验提出了生物成因。中空球状埃洛石可能在室温下形成于细菌细胞表面，

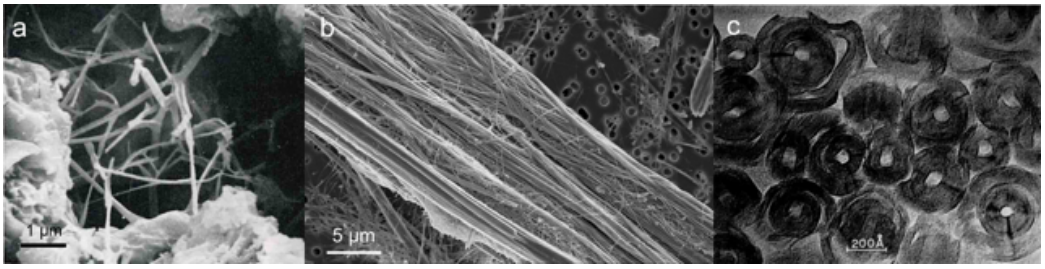


图5：a）伊毛缟石纤维的扫描电子显微镜图像（日本九州；Eswaran（1972年））和 b）温石棉纤维的扫描电子显微镜图像（西班牙马拉加奥亨山脉）；温石棉小管横截面的透射电子显微镜图像（塔斯马尼亚；Yada（1971））。

温度。H_2S 脱气可能产生“黏土气泡”，并促成过渡性的“球形生物埃洛石”形成。

伊毛缟石的形态特征是显微尺度的线状结构，长度可达数微米，由单壁铝硅酸盐纳米管束组成（图5a）。Yoshinaga 和青峰（1962年）首次在日本的火山土壤中发现了它。它是火山灰风化作用形成的典型低结晶度产物。其单层结构由三水铝石片层构成，片层卷曲后可在内表面容纳分离的硅氧四面体（Cradwick 等，1972年；D’Angelo 等，2023）。

温石棉是蛇纹石族矿物的一种多形，具有卷曲结构，形成纤维状形态（图5b）。水镁石片层的尺寸略大于硅质片层的晶格尺寸，导致层片卷曲成卷曲结构或管状形态（Guggenheim，2015）。电子显微镜显示，弯曲的层壁形成圆柱体、螺旋体和锥套锥形态（Yada，1967）。单个管状体或原纤维彼此束集，形成纤维（图5c）。

海泡石和坡缕石是具有独特结构排列的纤维状层状硅酸盐。它们的骨架由连续的基底氧平面构成，但四面体链会周期性反转——坡缕石中每两个单元反转一次，海泡石中则每三个单元反转一次；此外还具有不连续的八面体片层（Bailey，1980）。这种结构形成了辉石状带或多聚体，其排列方式决定了它们的纤维状形态（图6a、b）。硅氧四面体的反转有助于调节四面体片层与八面体片层之间的结构失配。根据Guggenheim和Krekeler（2011）的研究，八面体

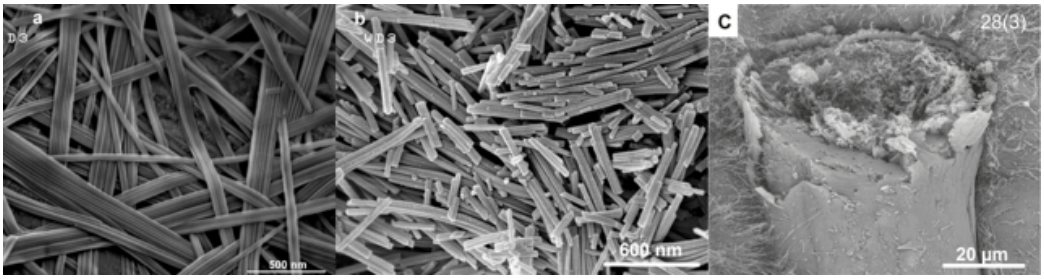


图 6：a）海泡石（美国加利福尼亚州圣贝纳迪诺县）和 b）坡缕石（哈萨克斯坦吉兹达）的扫描电子显微镜图像。c）海泡石-白云石生物形态体，外部有白云石壳（西班牙马德里盆地；Leguey 等（2010））。图像 a、b 经大不列颠及爱尔兰矿物学会和黏土矿物学会的“黏土图像档案”（https://www.minersoc.org/images-of-clay.html）转载。

这些矿物中的条带可容纳大量水，水既以羟基OH-的形式存在，也以分子水的形式存在，这与它们常在湖相环境中形成相吻合。这些环境通常受蒸发作用影响而呈碱性条件，有利于此类矿物的沉淀（Galán和Pozo，2011）。

此外，Leguey 等（2010）提出，马德里盆地（西班牙）的一些高品位海泡石矿床可能源于生物矿化过程。在这些情况下，白云石生物形态体充当了海泡石形成的前体（图 6c）。营养物质耗竭以及矿物-有机质界面的还原条件等其他生物标志，表明存在支持矿物成因过程中微生物活动的黏土-有机质生物膜。

蒙皂石是常见的层状硅酸盐矿物，存在于大气降水和热液蚀变环境中，通常与火山玻璃及其他铝硅酸盐的转化有关。在扫描电子显微镜（SEM）下，一个常见特征是蜂窝状结构，其特征为黏土片层呈多孔的蜂窝状排列，并以边-边或边-面接触（图7a）相连。大量研究表明，蜂窝状结构可以通过纯粹的物理化学过程形成，而不涉及生物作用。主要机制包括：1）火山玻璃的不 congruent 溶解：这一过程释放可溶组分（Si、Al、Na、钙、Mg），导致过饱和并促进蒙皂石新生（Jongmans等人，1998年；Çelik等人，1999年）；2）以片层凝胶形式沉淀：

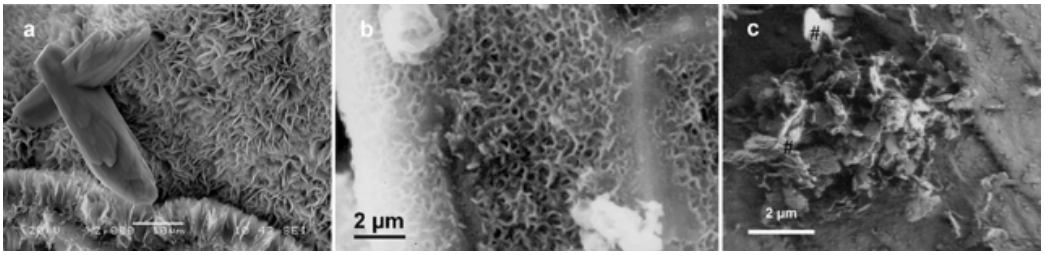


图 7：蜂窝状蒙脱石颗粒排列的扫描电子显微镜图像。a）南极洲维多利亚地盆地（转载自大不列颠及爱尔兰矿物学会和黏土矿物学会的“黏土图像档案”（https://www.minersoc.org/images-of-clay.html））；b）黑曜石的热液蚀变（Fiore 等，2001）；c）“黏土小屋”（Lünsdorf等人，2000）。

蒙皂石常以有序度较低的层状聚集体形成，这些聚集体往往会在水环境中形成开放、多孔的结构（Lagaly，2006）；3）干燥过程中的结构坍塌：自然干燥或扫描电子显微镜分析过程中的干燥可能导致片层部分坍塌，从而形成空腔和蜂窝状形貌（Deirieh等人，2018）；4）在空间受限环境中生长：蒙脱石在基底现有孔隙或空腔内沉淀，可以形成网状或泡状结构（Christidis等人，1995年；Arslan等人，2010）。

这些过程已在严格的非生物条件下于实验室中成功复现，证实了它们的非生物成因。发生蚀变的材料包括火山玻璃（图 7b）（Fiore 等，2001）、非晶态铝镁硅酸盐（Huertas 等，2000）和长石（Haile等人，2015）。许多其他实例也进一步支持这一结论。相比之下，Lünsdorf 等人（2000）将土壤加入灭菌水中，并置于经灭菌的玻璃载玻片上。14天后，形成了生物膜，其中尤为值得注意的是含有一些纸牌屋状结构（蜂窝状结构；这些作者称之为黏土小屋，图 7c）。按照他们的解释，细菌离开原有栖息地并散布到水中后，形成了这些结构。某些微生物能够促进火山玻璃蚀变和黏土矿物形成，例如通过分泌有机酸或形成生物膜；但它们的活动并非形成蜂窝状结构的必要条件。在自然环境中，微生物活动的存在及此类形态可能仅表明有利条件同时出现，而非存在直接的因果关系。

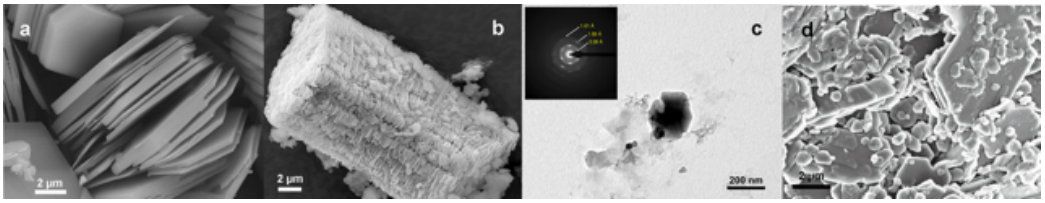


图 8：高岭石自形晶体。a）高岭石书册状集合体（近景）（英国北海）和 b）大型高岭石堆叠体（美国佐治亚州）的扫描电子显微镜图像。室温下在含水硅铝溶液中生长的高岭石晶体，其中 c）含有来自泥炭藓土壤的微生物（透射电子显微镜图像和选区电子衍射图样，摘自 Fiore 等（2011））；d）膨胀拟青霉 真菌（扫描电子显微镜图像，摘自 Pasquale 等（2024））。图像 a 和 b 经大不列颠及爱尔兰矿物学会与黏土矿物学会的“黏土图像档案”（https://www.minersoc.org/images-of-clay.html）授权转载。

高岭石是最简单的黏土矿物之一。高度结晶的高岭石具有一种独特结构，即小册子状结构——片状晶体层层叠置，排列得像一本打开的小书的书页（图 8a、b）。这些结构通常只有微米大小，由薄片层或薄片组成；它们可以从共同中心略微发散，看起来像一本小册子。它们通过纯粹的无机地球化学过程形成，例如酸性条件下长石的水解、富铝岩石的风化，或火山玻璃或长石的热液蚀变。虽然微生物活动可以影响矿物风化，例如通过产生有机酸，但高岭石本身的形成并不需要生物过程。因此，即便生物因素能够加速或影响其形成条件，高岭石仍被认为是非生物成因。

Linares 和 Huertas（1971）首次观察到高岭石的实验室沉淀：在近中性铝硅溶液中进行沉淀，其中水溶性铝由从泥炭土中提取的富里酸稳定。四十年后，Fiore 等（2011）将来自 Linares 和 Huertas（1971）所用同一泥炭土的异养土壤细菌接种到溶液中，成功重复了这一实验，但只形成了极少量自形高岭石晶体（图 8c）。此外，将真菌（膨胀拟青霉）接种到硅铝溶液中后，形成了大量生长良好的自形高岭石晶体（图 8d）（Pasquale 等，2024年）。在这两项研究中，微生物均催化了由溶液中沉淀出的铝硅酸盐凝胶向高岭石的变换。如果没有微生物，这些实验将无法形成任何产物。然而，尽管微生物似乎起着关键作用，却不能

明确断定这些矿物具有生物成因。在许多自然环境中，非生物的与生物过程会相互作用；微生物席可能先形成一种结构，随后该结构又被无机沉淀改造。某些形态，例如球体或管状体，既可在生物环境中形成，也可在无机环境中形成，因此若无详细分析，很难确定其成因。

2.1.3. 环境包裹体轨迹与管状微腔

在燧石和自生矿物中发现的环境包裹体轨迹（AITs；图9），可因定向流体流动和/或岩石内部矿物的局部溶解，在矿物和岩石中形成管状隧道。AITs 的特征是具有纵向条纹、恒定直径和多边形横截面。AITs 的成因尚不确定，但推测是由晶体或有机包裹体在封闭基质中的迁移所致。Mcloughlin 等人（2010）认为，例如枕状熔岩中的 AITs 不太可能存在，因为他们指出，驱动这一过程所必需的局部化学溶解剂和升高的流体压力并不存在。然而，他们将燧石和自生矿物中的环境包裹体轨迹与生物管状微腔（TMC）进行了对比。据称，这类生物管状微腔可根据其形状、分布以及缺乏交叉点，与非生物过程形成的微腔区分开来（Finlay等人，2020）。

2.2. 分支模式

分支模式是自然界中最普遍的生长模式之一。来自生物学领域的例子——树木、肺、珊瑚等——以及来自非生物系统的例子——如闪电、流体流动等——凸显了其在尺度和介质方面惊人的广泛性。尽管分支现象出现在如此多样的情境中，其潜在动力学往往表现出令人惊讶的相似性，这表明可能存在支配其形成的一般原理。从历史上看，分支结构一直在植物学、地质学和物理学等学科中被分别研究。这限制了人们将分支视为一种统一的形态发生过程的认识。然而，跨学科方法已开始揭示不同系统之间的共同机制，而这些系统曾一度被认为彼此无关（Fleury等人，2001）。现代理论与计算模型表明，许多分支结构，无论是生物的还是非生物的，可能都属于由

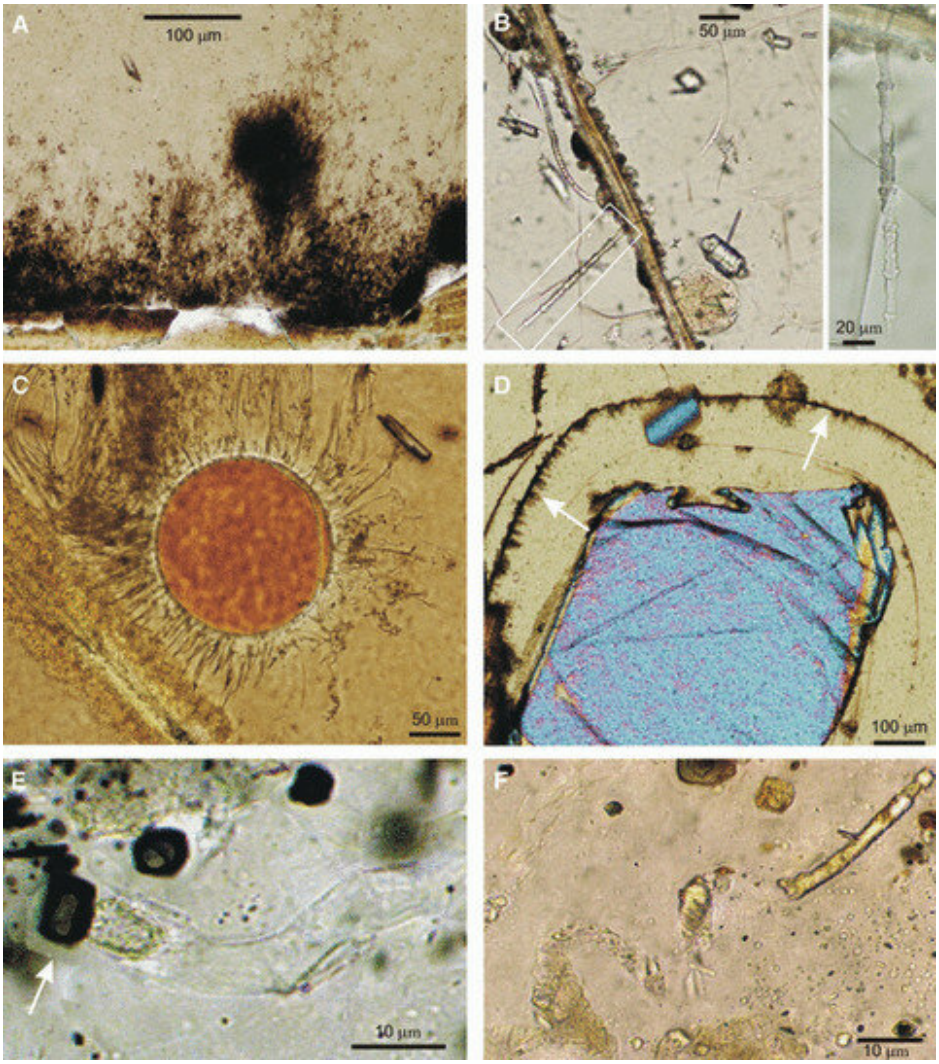


图 9：管状微腔（TMCs）和环境包裹体轨迹（AITs）的光学显微照片。图中展示了两种不同的 TMC：*Tubulohyalichnus simplus*（A、C 和 D，以箭头标示）和 *Tubulohyalichnus annularis*（B）。E 和 F 是两种不同的环境包裹体轨迹。引自 Mcloughlin 等人（2010）。



(a) (b)

图10：地质分枝模式。（a）千米尺度的树枝状水系：从太空观测到的西藏雅鲁藏布江：河谷水系中的积雪已经融化（美国国家航空航天局，公有领域）。（b）厘米尺度的地质树枝晶，南澳大利亚布拉溪（David Clarke，CC BY-NC-ND 2.0）。

共同的数学规律和物理约束，例如扩散、竞争、生长抑制和力学不稳定性（Fleury等人，2001；Kenkel和Walker，1996年；Hou等人，2023；Saito和Ueta，1989；Heim et al., 2017）。在生物学中，分枝通常受到严格调控并呈现层级结构，发挥着资源输送（例如植物和动物的维管系统）、生长与繁殖（例如真菌、珊瑚）或环境感知与探索（例如根系、神经网络）等重要作用。相比之下，非生物分枝通常由流体动力学、放电或化学扩散等物理原理形成，因此其形态往往具有更强的随机性或分形特征（Liu等人，2023）。

在不同的空间尺度上，分支结构呈现出多样且有时趋同的形态。在较大尺度上，地貌学中的河流网络体现了地质分枝模式（图10a）。在米级至分米级尺度上，雷击玻璃是分支地质结构的一个极为醒目的例子，它是由闪电作用形成的岩石（Cartwright 等，2024b）。

生物学和非生物系统中都存在管状体的分枝网络。我们在第 2.1 节中指出，地质背景中普遍存在由这两种来源形成的管状体，而且在许多情况下都能观察到管状体分枝。微生物活动可通过丝状生长、鞘体或微生物岩中的隧道行为形成管状体。气体逸出、热液喷流或完全矿化等非生物过程同样可以形成

管状特征。在许多情况下，这些管状体会发生分枝，从而增加形态复杂性。

其他无处不在的地质分枝模式是所谓的树枝晶，即“树状”结构（图10b）。树枝晶可能通过多种机制形成。晶体学树枝状结构，如雪花或金属合金中的树枝晶，是快速且非平衡晶体生长的结果（Nakamura 和 Cartwright，2017）。矿物树枝晶，尤其是由锰或铁氧化物组成的树枝晶，通过在岩石表面或裂隙中的扩散限制聚集而形成（García-Ruiz，1994；Neubeck 等，2025；Hou 等，2025）。流体流动树枝状结构可通过多孔或沉积环境中的不稳定反应—扩散过程形成。生物成因树枝状结构可能受到微生物介导，其形成过程通常涉及胞外聚合物引导矿物沉淀，形成丝状或网状排列（Turner 和 Jones，2005）。目前尚不清楚所有地质树枝晶是否都完全属于非生物的，或者其中一些是否受到生物因素的影响。

2.2.1. 树枝状结构与 *Frutexites*

矿物树枝晶通常呈黑色至红色的分枝状模式，常以二维结构的形式出现在岩石表面，例如层面、节理和断裂面上（Potter and Rossman, 1979b; Chopard et al., 1991; García-Ruiz et al., 1994）；较少见的是，它们也会以三维结构的形式存在于围岩内部（Van Straaten, 1978; Potter and Rossman, 1979b; Hou et al., 2023）。它们由非晶质或结晶度较低的金属氧化物矿物组成（例如锰或铁的氧化物）。树枝晶类似有机物的形态使一些博物学家确信它们是植物化石（d’Argenville, 1755; Knorr, 1755），然而，早在18世纪中叶，人们就日益认识到，这些模式是物理过程的产物。例如，Mendes da Costa（1757）提到，在两块砂岩板之间注入油，再将两块板分开，就能形成类似的模式；这是已知最早的黏性指进实验（Cartwright et al., 2024b）。

经典模型将树枝晶解释为纯粹的非生物沉淀物：富含锰的水渗入裂缝，在接触空气/含氧水时发生氧化，导致锰氧化物矿物以分形图案结晶（Chopard 等，1991；García-Ruiz 等，1994年；Hou 等，2025年）。然而，已知微生物会显著影响自然界中的锰和铁氧化，因此研究人员开始探索树枝状结构形成可能的生物成因途径。

溶解的 O_2 对二价锰的氧化在中性 pH 下动力学缓慢，

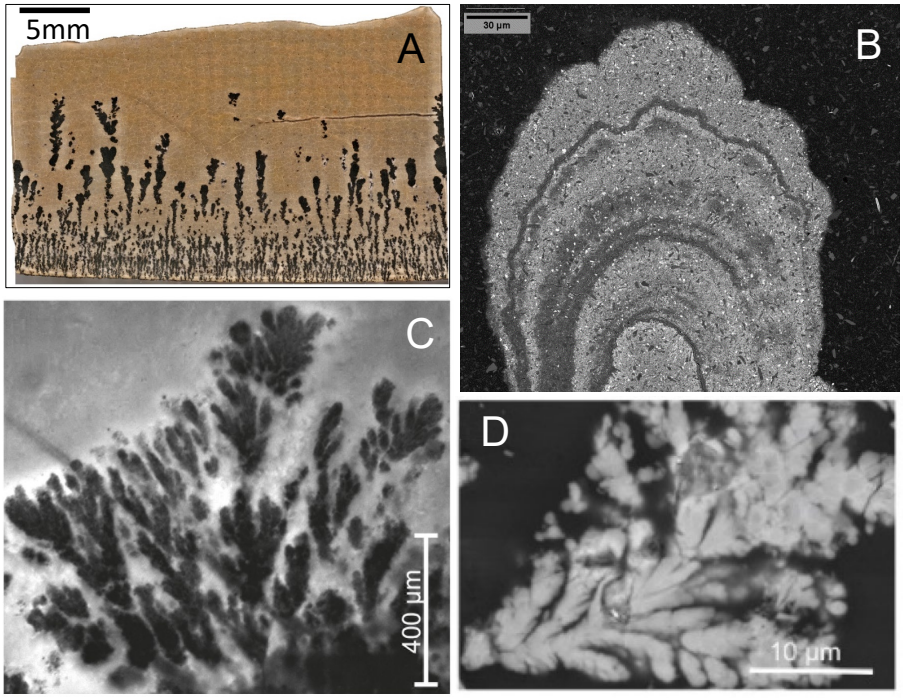


图 11：（A）沸石中三维氧化锰树枝状晶体的横截面；（B）扫描电子显微镜背散射图像，显示其中一根树枝晶的结构及其内部条带（Hou et al., 2023）；（C）瑞典 Äspö 硬岩实验室隧道中的类 Frutexite 结构（Heim et al., 2017）；（D）瑞典 Ytterby 矿锰岩壁沉积物中的树枝状结构（Sjöberg et al., 2021）。

但某些细菌和真菌能够催化这一反应，使其速度提高几个数量级（Emerson 等，1982；Learman 等，2011）。同样，在纯化学氧化受到限制的条件下，微需氧铁氧化细菌能够迅速将亚铁氧化为 Fe(III)矿物（Kappler 等，2005；Maisch 等，2019）。这引出了这样一种假设：某些树枝状锰/铁氧化物沉积可能是微生物介导矿化的产物，而非单纯由无机沉淀形成。研究人员已开始探究：在树枝体生长过程中，锰氧化或铁氧化微生物的存在及其代谢，是否会在矿物纹样的形态、化学组成或同位素组成中留下可识别的信号。

微生物参与作用的野外证据来自锰氧化物正在形成的环境。Shiraishi 等（2019）研究了一处正在沉积锰氧化物的日本温泉，并量化了生物与非生物锰(II)氧化各自的相对贡献。他们在所有地点都发现了锰氧化细菌，并确定微生物介导的氧化作用远强于纯化学过程，优势达 2 至 24 倍。尽管 Shiraishi 的研究聚焦于叠层石状结壳，而非典型的树枝状纹样，但该研究表明，在自然系统中，微生物锰氧化的速度可能远超非生物途径。这意味着，若古代树枝状锰沉积形成于类似条件下，那么它们很可能具有生物成因。

将微生物与锰树枝晶联系起来的直接形态学证据来自 Sjöberg 等（2021）。他们研究了瑞典 Yt- terby 矿山的一处地下锰矿床，其中含有树枝状/葡萄状锰铁氧化物。通过电子显微镜，他们观察到有机微生物痕迹，包括包裹在锰氧化物中的丝状和类细胞形态，这些痕迹与最早期的矿物聚集体紧密伴生。锰沉淀物似乎先以球状或泥状 纳米颗粒的形式成核，并与有机丝状体交织在一起，随后聚合、增生为更大的树枝状或葡萄状形态。研究者发现，“有机痕迹与早期锰氧化物颗粒的混杂组合”上方覆盖着层状锰氧化物层，这表明生长过程是迭代进行的：微生物启动锰氧化物沉积（在其细胞/胞外聚合物上形成纳米结构），随后非生物沉淀形成层状后生加积。这种生物—非生物迭代生长或可解释某些树枝晶的内部条带或纹层。Sjöberg 的矿物分析显示，样品由锰(III/IV)氧化物与残余锰(II)组成，且钙含量较高，这与含有阳离子取代的生物成因水钠锰矿相符。他们提出，微生物活动是种子 ，可促使锰树枝晶发生非经典结晶，并提供引导后续化学加积的模板。

一类相关结构称为 Frutexites，在许多形态和成分特征上与树枝晶相似，但通常与生物过程有关。Frutexites 是微小的灌木状微叠层石结构，通常富含铁和/或锰氧化物，并含少量碳酸盐（方解石）。Maslov 于 1960 年首次将其描述为成因存疑的微化石，意即其生物成因尚不明确。Frutexites 呈亚毫米至毫米尺度的树枝状灌木 形态，由分叉的枝条组成（Rodríguez-Martínez 等，2011）。这些微柱体通常具有精细纹层和定向生长模式，通常从某个表面向外或向上生长（Neubeck 等，2021）。在横截面上，Frutexites 呈现铁/锰氧化物与碳酸盐矿物交替形成的精细层带，构成带状或层状的内部结构。

Frutexites 的时间跨度很长，从元古宙到显生宙的地质记录中均有报道（Rodríguez-Martínez 等，2011）。它们尤其常见于黑暗、低能、缺氧的古环境背景中，通常是正常生物难以生存的地方（Jakubowicz 等，2014）。它们常附着于或嵌入海洋碳酸盐岩中，例如叠层石、礁体和硬底（Walter 和 Awramik，1979；Böhm 和 Brachert，1993；Guido 等，2016）。它们见于叠层石的空腔、微生物灰岩内部、海洋硬底表面，以及早期成岩孔洞中，如空腔、裂缝、脉体和海底泥裂岩脉（充填有沉积物的裂隙）（Gischler，1996；Reolid 和 Molina，2010；Cavalazzi 等，2007；Mamet 和 Préat，2006）。主要化石产地通常与碳酸盐台地中的岩石空腔或裂隙有关。值得注意的是，它们往往附着在表面生长，沿空腔壁垂直向上或呈放射状向外生长。Frutexites 出现在古老的深海贫氧盆地和沉积速率极低的隐蔽环境中。它们已见于深海海底（Cho 等，2018）以及浅水礁体的隐蔽生态位中，例如光线极少的小型空腔内部或同沉积裂缝中（Jakubowicz 等，2014；Myrow 和 Coniglio，1991；Walter 和 Awramik，1979）。在这些产地中，普遍存在的条件是光照弱、氧含量低且贫营养（营养物质匮乏），这表明 Frutexites 繁盛于光合生物无法生存之处。它们很少与丰富的底栖动物群共存；若与生物同时出现，通常是在生物死亡后附着于其骨骼残骸上，这意味着 Frutexites 在恶劣环境中或早期埋藏期间定殖于表面（Jakubowicz 等，2014；Reolid 和 Molina，2010）。尽管它们在化石记录中十分丰富，海洋 Frutexites 的现代类似物却十分罕见，这

长期以来令研究人员困惑不已（Jakubowicz 等，2014）。不过，人们已在多种现代极端环境或非海洋环境中观察到类似结构（Kazmierczak 和 Kempe，2006；Heim et al., 2017；Rodríguez-Martínez 等，2011）。

自首次被描述以来，Frutexites 的成因究竟是生物成因还是非生物成因，一直备受争论。它们与无机树枝状结构相似，因此早期一些研究者提出其成因可能是非生物的。例如，Wendt（1970年）认为，Frutexites 可能不过是化学沉淀形成的构造，是仅仅模仿生物形态的矿物假化石。这种怀疑源于一个事实：Frutexites 内部通常缺乏明显的微生物化石，因此很难证明其成因与生物有关。因此，过去有时有人将 Frutexites 视为成岩矿物树枝状结构，而非真正的微化石，并予以否定。

然而，古生物学、沉积学和地质微生物学领域不断积累的证据，如今支持大多数情况下 Frutexites 具有生物成因或由生物诱导形成。首先，一些含 Frutexites 的岩石中，在其附近发现了实际的微化石或微生物构造。在一个元古宙实例中，Horodyski（1975年）报告称，在类似 Frutexites 的叠层石周围嵌有显微化石细胞和丝状体，这表明这些灌丛与微生物席交织生长。同样，Chafetz 等人（1998年）研究的现代石灰华灌丛中发现了被包埋的细菌丝状体和纳米级类细胞结构，直接将灌丛结构与微生物的存在联系起来。这些研究将 Frutexites 解释为生物诱导形成的矿物沉淀物，而非非生物矿物，因为微生物被完整保存在这些构造内部或邻近部位。在较年轻的实例中，扫描电子显微镜成像偶尔揭示出丝状微观结构或生物膜纹理，它们为 Frutexites 的铁氧化物提供了模板。

另一个重要的进展是发现了现代的类 Frutexites 系统。在洞穴、温泉和 Äspö地下隧道（瑞典）中，活的微生物群落正积极地将铁锰氧化物沉淀为树枝状、灌木状形态（Guido et al., 2016; Heim et al., 2017）。例如，在西西里海底洞穴（意大利）中，研究人员观察到嗜中温铁锰氧化细菌在微孔洞中繁盛，并诱导 Frutexites 沉淀（Guido et al., 2016）。在 Äspö隧道中，铁质生物膜的结构“与化石 Frutexites 的树枝状模式极为相似”，显然是生物膜中微生物代谢的产物（Heim et al., 2017）。这些活体实例提供了直接的类比：它们表明微生物能够形成完全相同的结构，因此古代 Frutexites

很可能是化石微生物岩。现代类似物还有助于解释 Frutexites 偏好的形成环境；例如，铁氧化细菌在低氧、富铁水体中繁盛，而这正是许多化石 Frutexites 产状所推断的条件。

沉积学家指出，Frutexites 常见于实际上需要生物触发因素的环境中。Frutexites灌丛 通常生长在富含有机质或正处于有机质分解过程中的表面上，例如正在经历微生物分解的珊瑚骨骼表面（Jakubowicz 等，2014年）。一项针对中泥盆世覆盖于四射珊瑚上的 Frutexites 的详细研究表明，这些灌丛形成于珊瑚早期埋藏期间，与分解有机质的微生物过程同步。当地的 Frutexites 呈现赤铁矿与方解石纹层交替排列的特征，这很难用简单的无机沉淀来解释。作者提出了一种由微生物活动驱动的波动氧化还原条件模型：在某些阶段，异养微生物（硫酸盐还原细菌）消耗有机质，提高碱度并促使微晶方解石沉淀；在交替阶段，化能自养微生物（铁氧化／硝酸盐还原细菌）大量繁殖，将 Fe^{2+} 氧化为 Fe^{3+} 并沉淀出铁氧化物层。本质上，Frutexites 的纹层记录了由微生物介导的化学振荡；在纯非生物情景下，不应出现这种生物印记 。方解石质层和富铁层都是原生的（最初形成的），并与微生物生物膜有关，这表明整个结构是在环境条件变化时，通过微生物矿化作用形成的。

最后，地球化学分析为 Frutexites 的生物成因提供了更直接的证据。近期一项研究考察了充填海底以下超镁铁质岩脉体的 Frutexites，并发现了明确的地球化学生物标志。Frutexites 物质中含有可检测到的大分子有机碳，其 $^{13}C/^{12}C$ 比值为 ≈ 35 ‰，相较周围碳酸盐显著偏低（Neubeck et al., 2021）。如此显著的轻碳同位素特征是生物合成有机质（例如微生物生物量）的典型特征，而无机碳酸盐的 ^{13}C 含量通常低得多。这一同位素证据与 Frutexites 的生物成因相符，表明微生物参与了其形成，并留下了自身的碳。在现代类似 Frutexites 的生物膜中也检测到了有机生物标志物：例如，Äspö 生物膜的铁氧化物基质中含有藻类/真菌成因的甾醇（Heim et al., 2017），表明其中掺入了来自生物体的有机化合物。此外，有研究指出，生物成因铁/锰氧化物可能具有独特的矿物学或化学特征——例如特定的晶形或杂质——从而区别于纯无机氧化物（Huld et al., 2023）；若在古老的 Frutexites 中发现这些特征，便可据此推断生物参与了其形成。

鉴于证据如此广泛，目前地质微生物学和沉积地质学界的共识是，Frutexites 很可能是微生物诱导形成的沉积构造，其中微生物生物膜催化了矿物沉淀（Myrow 和 Coniglio，1991；Böhm 和 Brachert，1993；Reolid 和 Molina，2010）。

然而，参与其中的具体微生物类型仍是持续讨论的话题（Jakubowicz 等，2014）。早期研究者推测，形成 Frutexites 的生物可能是蓝细菌或其他光合生物（Maslov，1960；Walter 和 Awramik，1979）。但由于它们普遍出现在无光环境中，后来的作者倾向于认为，化能无机营养细菌，尤其是铁氧化菌或锰氧化菌，才是其主要构建者（Chafetz 等，1998）。现代类似物已证实，铁氧化细菌（如 Gallionella 和 Leptothrix）确实能在黑暗中构建此类结构。不过，Frutexites 很可能由微生物联合体形成：其中包括铁氧化菌，以及能够改变局部化学条件的异养细菌，甚至可能还有古菌或真菌（Heim et al., 2017）。其中的具体相互作用十分复杂；例如，硝酸盐还原细菌可能使缺氧条件下的铁氧化成为可能，而硫酸盐还原菌则会创造有利于碳酸盐层形成的微环境。相关研究仍在继续，以揭示这些相互作用；但生命过程似乎确实是 Frutexites 形成过程中不可或缺的一环。尽管如此，仍需保持谨慎。由于 Frutexites 缺乏确凿的细胞化石，而且在某些实验室或野外条件下也能以无机方式形成，因此每一处发现都要经过仔细审查。在某些情况下，非生物过程可能形成类似 Frutexites 的形态；例如，在没有微生物的情况下，快速化学沉淀有时会形成层状铁锰氧化物结壳，模仿生物成因结构。

Frutexites 在形态上与矿物树枝晶相似，二者都可能呈现分枝的植物状轮廓（图 11）；其树状形态使 Frutexites 获得了铁灌木 这一昵称（Rodríguez-Martínez 等，2011；Jakubowicz 等，2014）。文献所强调的这两种结构之间的差异，主要在于 Frutexites 的生物成因与树枝晶的化学成因不同，以及 Frutexites 始终是具有内部层理的三维柱状结构。此外，研究还关注 Frutexites 的内部结构，其中可能包括团块状或鲕粒状结构，以及与微生物沉淀作用相符的微球粒——

（Neubeck 等，2021）。因此，情况并非泾渭分明。一方面，如前所述，生物因素是否也可能参与典型矿物树枝晶的形成，仍不清楚。此外，许多矿物树枝晶是三维的（Potter 和 Rossman，1979b），并可能具有内部纹层（Hou 等，2023）。另一方面，尽管 Frutexites 很可能由微生物形成，但在许多情况下，尚缺乏其与微生物前体之间的明确联系（Heim et al., 2017）。据观察，热液环境中的微生物叠层石状沉淀物在形态和结构上呈现连续谱，从明显由细菌介导的灌木状形态，到与纯非生物树枝晶无法区分的模式（Chafetz 和 Guidry，1999）。因此，将非生物树枝晶与生物成因的 Frutexites 视为一个连续过渡谱，或许最为准确。

2.2.2. Francevillien“生物群”

加蓬约21亿年前的 Francevillien B 组黑色页岩中发现了厘米尺度的结构（图12）。根据这些结构的巨大尺寸、复杂形态、同位素组成和地球化学特征，人们将其解释为经黄铁矿化保存下来的软体多细胞真核生物化石（Albani等人，2010；El Albani等人，2014）。然而，这些结构缺乏任何真核生物的诊断性特征（Miao等人，2019；Porter和Riedman，2023），其出现时间也与真核生物起源的分子钟估算和化石证据大相径庭（Porter，2020）。其生物成因本身仍存在争议（例如，Porter和Riedman（2023）；Knoll（2011）；Anderson等人（2016）；Javaux和Lepot（2018））。从形态上看，Francevillien结构类似于黄铁矿结核（如黄铁矿花；见Seilacher（2001）图11）及其他自生结核（Anderson等人，2016），并可提出类似过程来解释Francevillien组合中这些结构的形成。这些结构的叶状边缘也令人联想到黏性指进模式（Saffman–Taylor不稳定性；García-Ruiz（1993）；Cartwright等人（2024b））。

2.2.3. Brooksella

Brooksella（图 13）曾被分别归因于藻类、摄食迹、气泡和六放海绵。它们没有内部结构，形态奇特，且主要由二氧化硅和碳酸盐组成，因此长期以来一直被争论究竟是生物成因还是非生物成因（Nolan 等，2023）。一张衍射图（Nolan 等，2023）显示，它们是石英而非蛋白石，碳酸盐则是方解石而非白云石。我们推测，

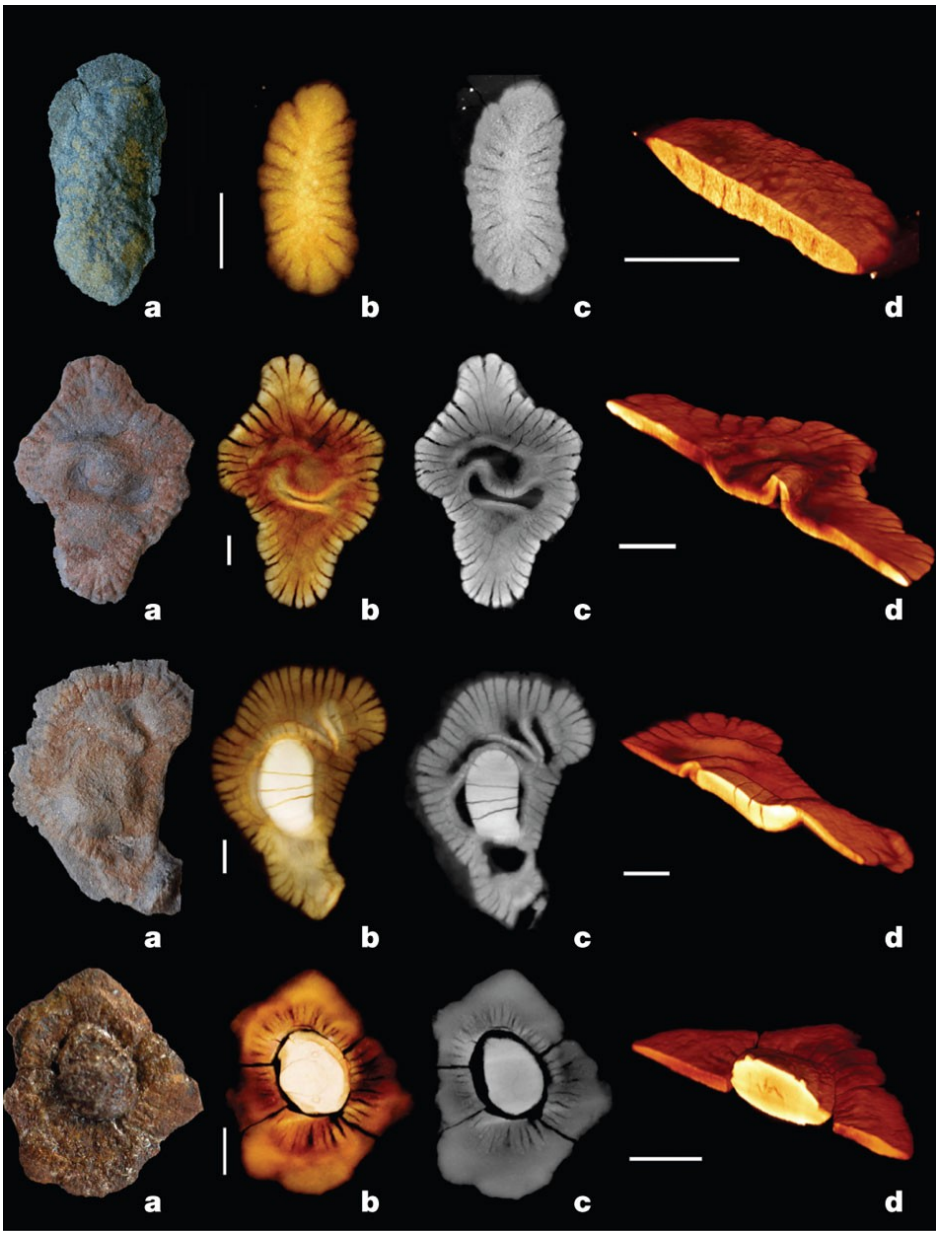


图12：Francevillien“生物群”的样品：光学图像（a）、基于微型CT的重建（b、c）和虚拟切片。（图片：Albani等（2010））



图 13：韦斯湖产地的 Brooksella alternata 与结核的形态多样性。Brooksella 的形状各异：典型的 Brooksella 约有六个叶状突起（A、B）；也可能出现成对的 Brooksella（C）；其他个体则可能有多个不明显的叶状突起（D），或叶状突起完全嵌在结核中（E）。结核（F–K）的形状也各不相同，但大多呈圆形至长圆形，许多结核中嵌有化石碎片或完整的三叶虫。比例尺为 1 厘米。（Nolan 等，2023）。



(a) (b)

图14：地质气孔：（a）气孔玄武岩（Randy Korotev 惠赠图片）；（b）美国犹他州水晶间歇泉石灰华表面的矿化气泡（图片：Julie Cosmidis）。

它们可能是非生物成因的，是黏性指进和渗透效应的结果（Cartwright 等，2024b）。

2.3. 球状形态：球体、椭球体、球形壳和囊泡

球体是内在上较为简单的形状，由任何以单一点为中心的径向生长或均匀膨胀／收缩过程形成。地质学中球形物体的种类（从行星本身开始）过于多样，无法一一列举。然而，球形壳或囊泡只有在特定条件下才会形成。

在地质学中，气泡（图 14）是大致呈球形的小型区室。不过，有些岩石中的区室也可能不是球形，这种情况下称为晶洞。最常见的是存在于多种火山岩中的气泡，它们是在岩浆冷却并固化时由气泡被困形成的。火山灰中的火山砾也呈球状，有时内部中空。气孔玄武岩和浮石是特别常见的例子，外观如同布满孔洞的奶酪（图 14a）。富含矿物质的流体渗入这些空腔后，发生沉淀并结晶，可形成晶洞。此外，在热液喷口烟囱中也能发现气泡，其中矿物膜包裹着小孔隙。在低温沉积环境中，矿化气泡也能形成空心球状气泡

，此类环境中矿物会迅速沉淀（图 14b），例如石灰华系统（Cosmidis 等，2021年）。当气体是微生物代谢的副产物时，这些结构也可能具有生物成因（例如叠层石中的氧气气泡，Bosak 等（2009年））。

生物学中的囊泡同样是球形或近球形区室，由两亲性分子在水溶液中自发排列并使能量最小化而形成。构成生物囊泡的两亲性分子性质各异，从较简单的脂肪酸到更复杂的磷脂都有，例如所有细胞膜中都含有的磷脂。囊泡中膜的存在，与需要一道边界将特定物质封闭在区室内密切相关。这一特性直接将生物囊泡与细胞联系起来，并凸显了它们在生命起源情景中的重要性。这些有机囊泡可见于微生物席和生物膜、富有机质页岩、生物礁及生物层等地质环境中。

生物囊泡和地质气孔都源于气泡的物理学，因此具有共同特征：由于膜的能量最小化特性，它们呈球形或近球形。此类形态是均匀收缩至一点的实例；引力正是以这种方式形成行星，而表面张力则以这种方式作用于气泡，形成生物囊泡和地质气孔。

2.3.1. 深海多金属结核

深海多金属结核是形成于深海深海平原沉积物表面或其下方的结核（Hein，2016年；Kuhn 等人，2017；Hein 等人，2020）。其尺寸通常为 1–12 cm（图 15），但范围可从毫米级或微米级（微结核）延伸至 20 cm，形状也各不相同（例如球状、圆盘状或葡萄状）。它们主要由铁和锰组成，因此文献中通常称为锰结核、铁锰结核或铁锰结核。这些结核由铁羟基氧化物和锰氧化物缓慢沉淀并围绕核心形成，核心可以是鲨鱼牙齿、鲸类耳骨、岩石碎片或其他结核的碎片（Glasby，2006；Hein 和 Koschinsky，2014年）。结核通常见于水深 3 500 至 6 500 m、被沉积物覆盖的深海平原，这些区域的沉积速率极低，不到 1 cm/ky（Glasby，2006；Hein 和 Koschinsky，2014年；Hein 等人，2020）。在太平洋和印度洋的某些区域，

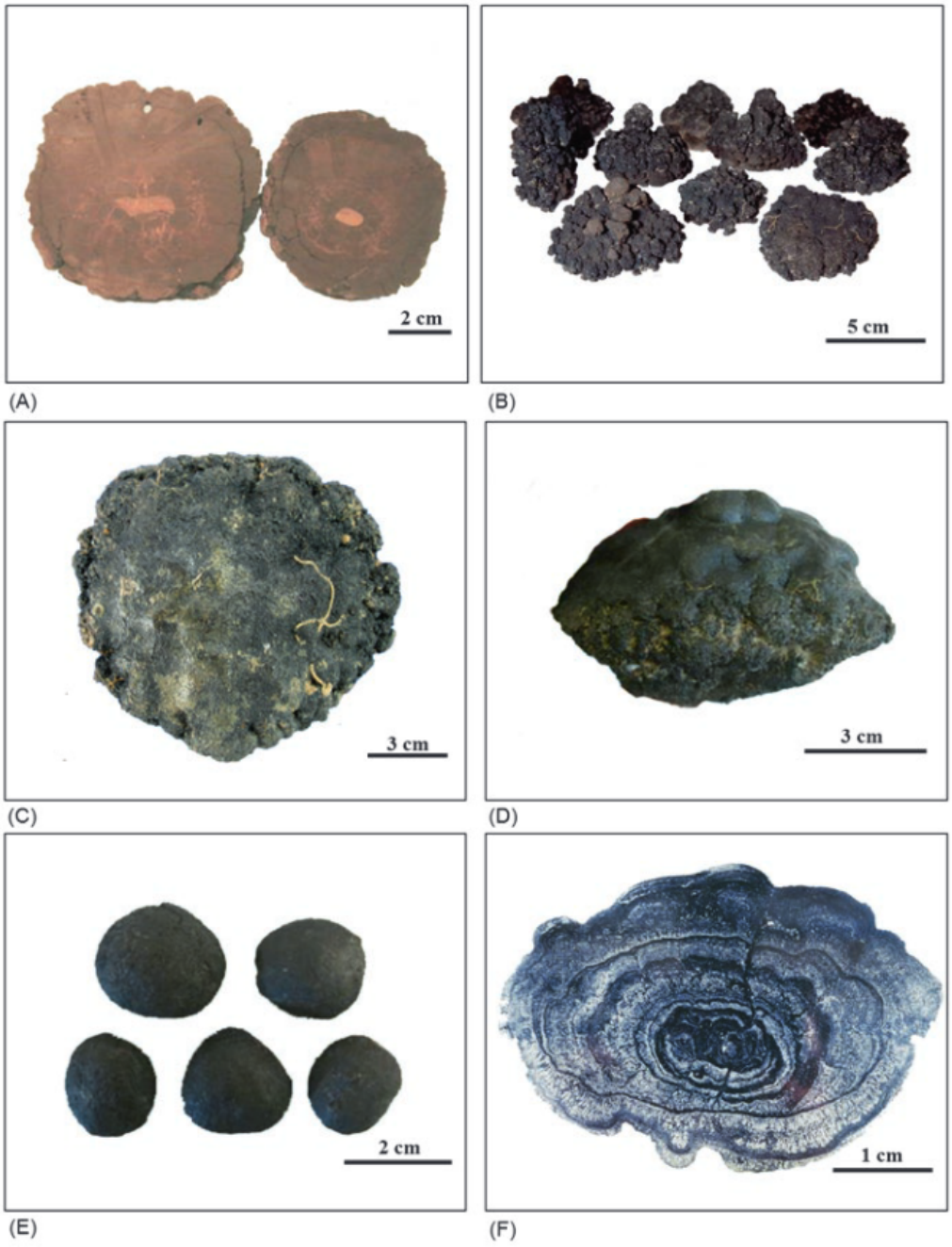


图 15：深海多金属结核。不同大小和形状的示例（引自 Kuhn 等人（2017））。

结核可覆盖超过 50% 的海床。在大西洋和极地海洋中也曾发现结核，不过目前对其在这些区域的分布了解较少。

1872–1876年，HMS Challenger 号的航行期间首次发现了多金属结核；这次航行也首次对深海进行了研究（Thomson 和 Murray，1885年）。此后，人们从不同角度研究结核，包括地质学、地球化学、环境科学和海洋学。多金属结核也因其经济价值而受到关注，人们希望将其作为矿石开采，以获取多种被视为关键金属的元素（例如镍、锰、钴、锂和稀土元素；Hein 等人（2020））。多金属结核生长过程中对这些关键金属的封存，得益于其高孔隙度（平均为 60%）、较大的比表面积（约 150 m^2/g）、锰相的层状和隧道状结构，以及沉淀相具有不同的表面电荷：锰相带负电，铁相带正电；Hein 等人（2020）；Hein 和 Koschinsky（2014年）。

最近，有人提出这些多金属结核能够在深海海底产生所谓的暗氧，也就是说，在那里只有深海生物的耗氧作用，以及厌氧分解产生的还原性无机化合物的氧化作用（Sweetman 等人，2024年）。据提出，这种氧的产生是由结核表面高达 0.95 V 的电势所致，这可能导致水电解，从而提高海水中的氧含量（Sweetman 等人，2024年）。然而，这些结果目前仍在讨论之中（Downes 等人，2024年）。尽管如此，虽然人们已对这些结核进行了详细研究，但其成因仍存在争议，目前尚不清楚它们是非生物的还是生物成因的（Hein 和 Koschinsky，2014年；Kuhn 等人，2017；Hein 等人，2020）。

非生物成因理论为这些结核提供了三种可能的情景（Bau 等人，2014年；Hein 和 Koschinsky，2014年；Hein，2016年；Kuhn 等人，2017；Hein 等人，2020）：氢成、成岩作用和混合模型（图 16）。在氢成模型的情况下（图 16），结核通过 Mn^{2+} 和 Fe^{2+} 的氧化形成，二者会形成 Mn^{4+} 和 Fe^{3+} 氧化物胶体，并围绕一个核心沉淀。这一生长过程非常缓慢；每百万年仅生长几毫米，沉积速率必须几乎可以忽略不计。在成岩模型中（图 16），结核围绕深海沉积物孔隙空间中的一个核心形成。在这些沉积物中，有机质的氧化会溶解锰氧化物，并将其还原为 Mn^{2+}，同时还原其他伴生金属。这些金属向上扩散，穿过

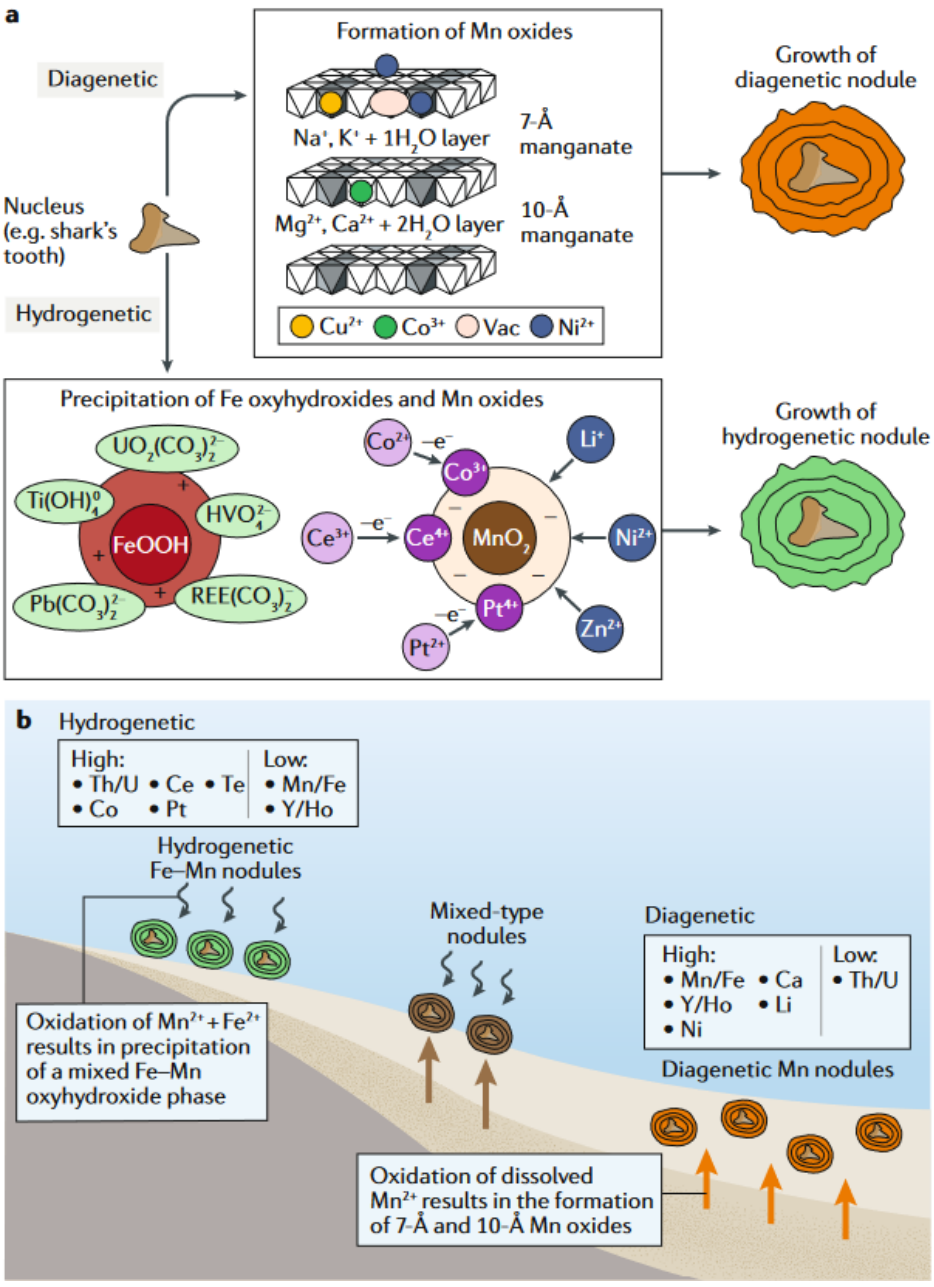


图 16：深海多金属结核。铁锰结核可能的非生物形成机制（a）及环境（b）（引自 Hein 等人，2020）。

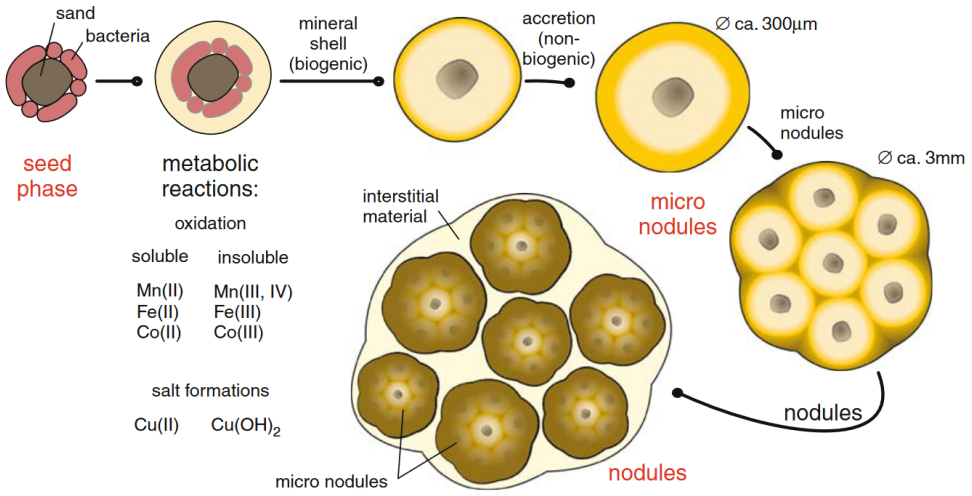


图 17：深海多金属结核。微生物介导的氢成结核形成过程（引自 Wang 等人（2009a））。

沉积物，直至到达氧浓度更高的海水中，使锰重新氧化并以各种氧化物的形式沉淀。在这一模型中，结核生长较快，每百万年可达数十毫米。此外，沉积速率也可能高于氢成模型中的沉积速率，不过始终低于 1 cm/ky。值得注意的是，这些结核出现在沉积表面上，尽管其生长速率低于沉积速率。为解释这一悖论，人们提出了多种理论，例如认为结核因生物活动或地震活动而被抬升，但这一问题仍未解决（Glasby，2006；Hein 等人，2020）。

支持这些结核具有生物成因的研究者，将其假说建立在结核内部发现的生物群落之上，即细菌和真菌（Kuhn 等人，2017；Zheng 等人，2025年）。在这些结核中，已有研究描述了能够还原锰$^{4+}$ 的细菌群落，以及能够氧化锰$^{2+}$ 的细菌群落（Ehrlich，2000年；Blöthe 等人，2015）。锰$^{2+}$ 的氧化可为生活在结核中的细菌提供能量来源（Kuhn 等人，2017）。此外，研究人员还开展了实验室实验，试图通过细菌和真菌的生物活动生成锰氧化物。这些实验获得的矿物相与天然结核中检测到的矿物相相似，尽管由细菌活动诱导形成这些矿物相的生长速率

比天然结核形成过程所测得的生长速率高出数个数量级（Kuhn 等人，2017）。对结核内部微生物分布方式的研究，也使一些作者提出了生物成因的观点（Wang 等人，2009a；Wang 和 Müller，2009年；Wang 等人，2009b）。这些作者发现，微生物仅位于微结核中，而不在微结核之间的间隙区中。因此，他们提出，铁锰微结核的形成是由细菌活动诱导的。这些微结核通过（非生物成因的）增生继续生长，最终与其他微结核组装在一起，形成厘米级结核（图17；Wang 等人（2009a）；Wang 和 Müller（2009年））。

这些结核的生物成因或非生物成因仍存在争议。虽然深海多金属结核并不呈现本综述所述其他一些对象那样的生物形态，但关于其生物成因性的争论焦点在于，微生物是否参与了金属氧化过程，以及构成这些结核的矿物是否由此沉淀形成。要解决这一问题，还需要运用现代高分辨率技术对结核进行进一步分析（Hein 和 Koschinsky，2014年）。

2.3.2. 洞穴珍珠

洞穴珍珠（图18）是包覆着碳酸盐的颗粒，形成于洞穴中的水池内；滴水或小股流入水流使颗粒间歇性地运动。经典描述强调其形态与鲕粒和豆粒相似，并通常认为它们是在湍动水池中经纯粹的物理化学沉淀形成的，滚动和碰撞则促使其形成近乎球形的形状（Baker 和 Frostick，1951；Mackin 和 Coombs，1945；Thrailkill，1963；Hill 和 Forti，1997年）。在这种非生物成因的极端情形中，关键控制参数包括过饱和程度、水动力能，以及未胶结在基底上的游离晶核的可用性。

近期研究表明，许多洞穴珍珠实际上可能是混合结构，其中微生物活动与物理化学自组装紧密耦合。详细的岩相学和《微生物学》研究记录了珍珠表面的生物膜、钙化的微生物丝状体和细胞，以及最适合用微生物诱导的方解石沉淀而非纯无机晶体生长来解释的组构（Gradziński，2001；Northup和Lavoie，2001；Jones，2010）。在某些系统中，珍珠内部及其表面生物膜中的细菌是过饱和的主要来源，例如通过化能无机自养消耗 CO_2，；与此同时，水动力环



图18：肯塔基州帕克城 Diamond Caverns 中的洞穴珍珠；照片由 Gary Berdeaux 提供，CC-BY-SA-4.0。石笋旁的洞穴珍珠；Bcerrato1，CC-BY-SA- 4.0。

境仍决定哪些颗粒会保持运动，从而能够生长成珍珠（Gradziński，2001）。

Jones（2009）对大开曼岛洞穴珍珠的描述，为这种“综合”观点提供了很好的例证。他认为，洞穴珍珠应被视为非生物成因过程与生物成因过程共同作用的产物。黎巴嫩 Kanaan Cave 的研究也得出了类似结论：同心内部组构、稳定同位素和微量元素均表明生长条件不断波动，纹层中记录了流体化学和微生物活动（Nader，2007）。在伊利诺伊州的一座地下石灰岩矿，以及近期研究的矿井水池中，研究人员观察到洞穴珍珠在人类时间尺度上生长并再结晶，纹理迅速叠加改造，生长类型也表现出显著的空间变异性（Melim 和 Spilde，2011、2018、2021）。这些系统表明，洞穴珍珠是高度动态、远离平衡态的对象；自组织滚动、撞击动力学、化学驱动和微生物过程都对其形成有所贡献。

因此，从本综述的视角来看，洞穴珍珠在纯粹的非生物成因自组装模式与受到强烈生物控制的生物矿物之间，处于一个中间位置。它们的几何形态和内部组构既记录了流体动力学约束（搅动、水池

形态、停留时间），也记录了是否存在能够维持局部过饱和并稳定特定晶体组构的微生物辅助者（Jones，2010；Northup 和 Lavoie，2001）。因此，它们为在单一且约束条件明确的系统中比较非生物与受生物影响的模式形成提供了一个有用的天然实验。

2.3.3. 碳酸盐球粒

地质球粒是由放射状排列的针状晶体构成的小型圆形团块（图 19）。球粒常见于玻璃质火成岩中，例如黑曜石（Gardner 等，2012）、沥青黑曜岩（Kshirsagar 等，2012）和流纹岩（Hanson，2020）。它们通常通过一种称为脱玻化的过程形成，即玻璃态的非晶物质重新构组成晶体形态。球粒的形成涉及在玻璃质、富硅熔岩中快速成核，形成高温结晶域。这种快速成核会形成特征性的放射状针状晶体结构。此类球粒似乎完全是自组装形成的。然而，球粒也见于碳酸盐岩中（Kirkham 和 Tucker，2018）。关于它们是非生物成因还是生物成因，目前仍有争议。有证据表明，球粒晶核是由微生物代谢形成的（Verrecchia 等，1995）。之后的生长可能是无机过程，也可能受微生物胞外聚合物（EPS）控制；这些聚合物以包裹体的形式相对丰富地存在于球粒晶体中。这表明，碳酸盐球粒至少可能部分受到微生物／生物作用的影响（Kirkham 和 Tucker，2018；Chafetz 等，2018）。

2.3.4. 鲕粒

鲕粒是小型的球形至椭球形颗粒，通常由碳酸钙构成，成分为方解石或文石，有时也由其他矿物构成，形成于浅海环境（图20）。其特征是围绕核心形成同心层，核心通常是砂粒或软体动物壳的小碎片。胶结在一起后，它们便形成鲕粒岩。对于鲕粒（Simone，1980）而言，问题并不在于是否存在看起来具有生物特征的模式或结构，而在于矿物沉淀是否由微生物活动引起。尽管经过数十年的研究，其形成过程仍未得到解决；目前假设的机制既包括非生物的机制（Lin 等，2022），也包括生物的机制（Pei 等，2024）。从这个意义上说，鲕粒是我们在此讨论的其他系统的一个有趣反例

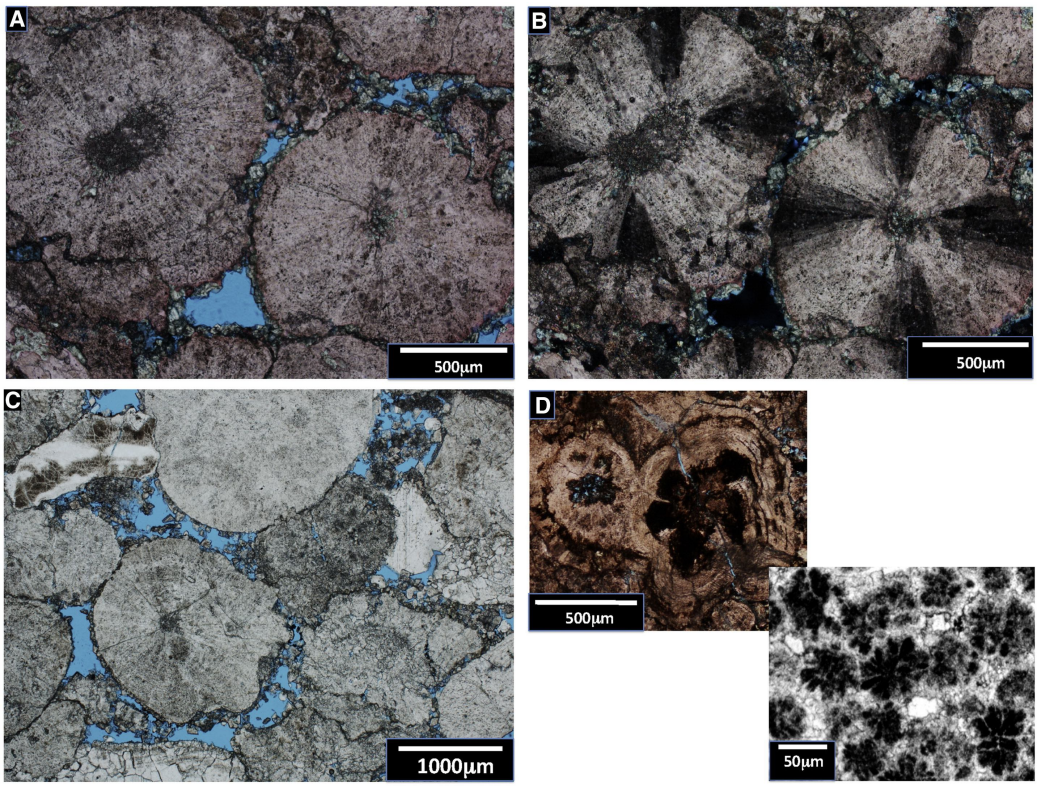


图19：碳酸盐球粒。盐下层球粒（A–C 及 D 左上部）以及黄石国家公园猛犸温泉（D 右下部）的显微照片。（A）普通光下的图像和（B）交叉偏光下的图像展示了同一视野，显示出盐下层球粒中常见的、围绕微晶质且部分溶解的核心发育良好的放射状皮层结构。注意球粒之间沉积物的稀少、这些异化颗粒的压实，以及由压力溶解造成的相关溶解作用。（C）球粒具有共同的微晶质核心；球粒之间还存在大量开放孔隙空间、球粒间压实，以及少量成岩白云石胶结物。（D）左上中央的盐下层球粒具有三叶草状微晶核心，类似于黄石国家公园猛犸温泉温泉石灰华沉积物中构成团粒层的细菌体三叶草状聚集体；右下显微照片展示了这种结构（Chafetz 等，2018）。



(a) (b)

(c)

图20：鲕粒：（a）来自巴哈马乔尔特礁岛一处海滩的现代鲕粒（图片：Mark A. Wilson，公有领域）。（b）美国印第安纳州密西西比纪的鲕粒灰岩（图片：James St. John，CC-BY-SA-4.0）。（c）宾夕法尼亚州志留纪米夫林敦组中的鲕粒（图片：Michael C. Rygel，CC-BY-SA-4.0）。

这些被认为“看起来”更具生物特征，但实际上可能具有非生物成因。

2.3.5. 自生微晶灰岩

自生微晶灰岩是原位沉淀的碳酸盐泥，也就是说，它基本上形成于其现今所在之处，而不是作为碎屑被传输而来。从结构上看，它由微晶方解石或文石组成，并在许多石灰岩中充当泥级基质。相比之下，异生微晶灰泥指沉积前经过传输的石灰泥（Tucker和Wright，1990年）。这一区别对我们讨论的问题很重要，因为自生微晶灰岩是泥丘碳酸盐工厂的关键组成部分；在此，细粒碳酸盐由非生物沉淀和微生物诱导反应共同作用，直接在海底生成（Schlager，2003；Reijmer，2021年）。

现代和古代实例表明，自生微晶灰岩通常形成于沉积物–水界面处或其下方；有机质降解和氧化还原反应驱动的 pH 值及碱度微小变化，会使孔隙水达到碳酸盐过饱和状态（Munnecke 等，2023）。在低能环境中，这会导致颗粒上广泛形成微晶灰泥包壳、孔隙充填胶结物和微晶泥岩。在泥丘和微生物岩系统中，自生微晶灰岩常与微生物席或生物膜密切伴生：胞外聚合物和腐解的有机组织会局部改变碳酸盐化学性质和成核势垒，使沉淀受到生物成因诱导或影响，而非纯粹由非生物过程造成（Schlager，2003；Reijmer，2021年）。由此形成的组构包括叠层石纹层以及结块状或粪粒状微晶灰泥（凝块石）；在露头尺度上，它们呈现为带状或结核状构造。

来自海底洞穴结壳的高分辨率岩相学研究，为这种受微生物影响的自生微晶提供了清晰实例。在爱琴海海洋洞穴中，由海绵、珊瑚、苔藓虫和缨鳃虫类构筑的生物成因结壳含有两种微晶组分：一种是源自外来泥的碎屑微晶灰泥，另一种则是在骨架微孔洞内直接沉淀的原地微晶灰泥（Guido 等，2019）。原地微晶灰泥形成薄层粪粒状充填物和胶结物，与微生物生物膜及硫酸盐还原细菌相关；后者发挥局部碳酸盐泵的作用。在其他隐蔽、低能的海洋环境中，也发现了类似的有机矿化自生微晶。这表明，细晶泥可由微生物强烈介导的过程形成，同时在结构上仍与纯粹非生物成因的海底胶结物无法区分。

在更大尺度上，自生微晶通过碳酸盐泥的早期成岩再分配，参与形成自组织条带和层理。在浅埋藏带内，亚稳态文石和高镁方解石的溶解以及低镁方解石的再沉淀，可使微晶集中形成单层或韵律层（灰岩—泥灰岩互层）、硬底和次生碳酸盐泥岩（Munnecke 等，2023）。矿物不稳定性、微生物代谢与渗透性的这些成岩反馈，会形成从厘米到米级的模式，仿似原生沉积条带。与此同时，近期关于热带台地非骨骼文石泥生成的研究表明，相当一部分碳酸盐泥可由海水直接沉淀形成（乳白水），生物影响较弱；这凸显了从非生物成因到生物诱导自生微晶的连续谱（Geyman 等，2022）。

因此，微晶灰岩和泥丘处于一个模糊的中间地带。其细粒组构容易发生再结晶和叠加改造，而相同的富微晶条带或结核状几何形态，可能源于（i）过饱和水体中的大部分非生物沉淀，（ii）微生物生境中的有机矿化，或（iii）原本的骨骼沉积物发生早期成岩再搬运。要区分这些端元，需要将微观结构判据（波状纹层、粪粒状团块、钙化丝状体、地向充填物）与地球化学和地层背景结合起来，而不是仅凭微晶的存在将其视为生物标志。

2.4. 条带状图案

岩石中的条带状构造（图 21）是由矿物组成、结构、孔隙度或颜色不同的准周期性层构成的。其尺度从单个晶体中米级的振荡环带，到结核、石灰华和叠层石中的毫米至厘米级条带，再到典型条带状铁建造（BIFs）中的米级条带。一个核心问题是，这些条带究竟是反应介质中由内部驱动的自组织所产生的内在产物，主要记录外部施加的环境周期，还是两者兼有。

从非生物成因的角度来看，地球化学自组织理论预测，当溶解/沉淀、孔隙度与传输之间的反馈越过失稳阈值后，耦合的反应—传输系统能够自发形成空间上周期性的条带（Cartwright 等，2024b）。这一由 Ortoleva 及其合作者详细发展的骨架，统一解释了李塞冈条带、振荡晶体环带以及

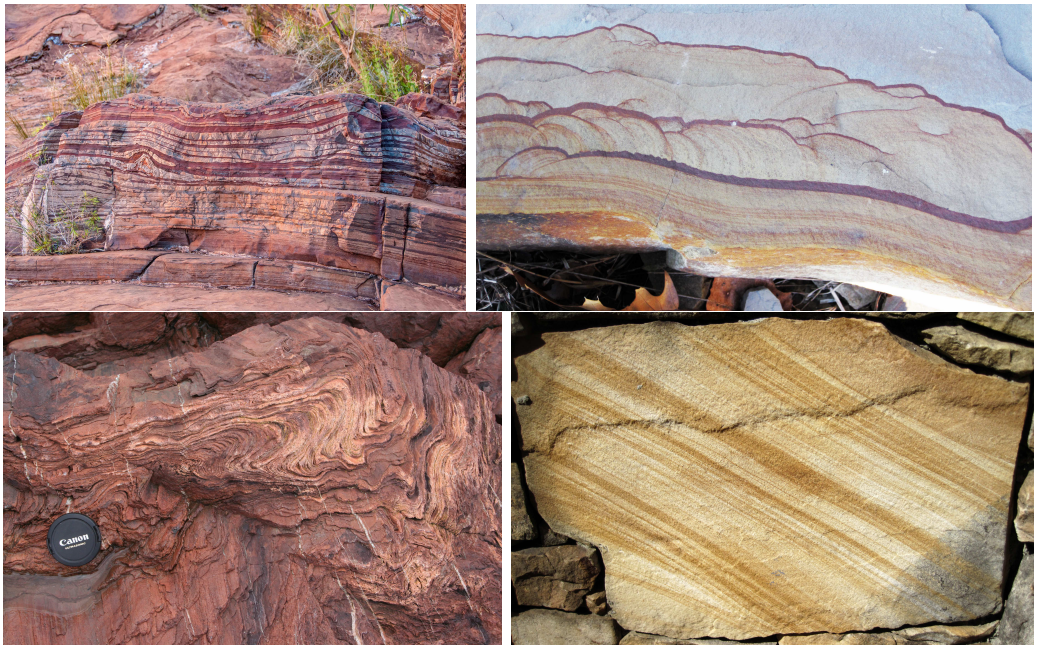


图21：岩石中条带状构造的示例。A）西澳大利亚 Fortescue Falls 的条带状铁建造（图片：Graeme Churchard，CC BY 2.0）。B）美国俄亥俄州密西西比纪的石英质砂岩（图片：James St. John，CC BY 2.0）。C）新斯科舍省 Arisaig 附近出露的 Dunn Point组（奥陶纪）中的流纹构造流纹岩（图片：Michael C. Rygel，CC-BY-SA-3.0）。D）美国田纳西州上古生代的砂岩（图片：James St. John，CC BY 2.0）。

沉积盆地中的节律性溶解–沉淀前缘等现象（Ortoleva，1994）。实验室沉淀实验进一步表明，即使外部边界条件保持稳定，纯粹的非生物反应–扩散–平流系统也能在狭窄几何空间中稳定地产生带状和层状图案（Nakouzi and Steinbock，2016）。在地质尺度上，条带状铁建造中的小尺度条带如今被广泛解释为这类内部地球化学动力学的表现：热力学和动力学模型显示，富铁–硅热液流体与海水混合后，能够通过非线性物种分布反馈发生铁、硅富集层的振荡沉淀，而无需外部周期性驱动（Wang 等人，2009c）。类似地，红层和砂岩中的自组织氧化铁胶结几何形态与条带——包括结核、外壳和扇贝状前缘——也可以通过反应性渗透模型加以重现，并且

在自然界中可观察到其作为古地下水流动路径的指示性记录（Wang，2015）。

相比之下，许多碳酸盐条带结构清晰地记录了外部环境强迫。例如，河流和湖泊叠层石表现出微晶质、鲕粒状和亮晶纹层交替出现的现象，其厚度和结构与监测到的温度、流量及生物生产力的季节性变化相关。对西班牙 Piedra 河现代河流叠层石的详细研究表明，微纹层与水文和气候变率之间存在系统性联系，时间尺度从季节性到亚季节性不等，因此能够依据较古老的叠层石序列重建古水流体制和气候（Arenas 和 Jones，2017）。石灰华和钙华系统则是另一个典型例子：温泉和河流环境中的层状石灰华常呈现韵律层，反映致密晶质层与多孔富有机质层之间的日变化或季节性交替；这种交替与昼夜光合作用周期、流量波动和温度变化相关（Okumura 等，2012；Fouke，2011；Pentecost，2005）。在这些环境中，可根据直接测量的环境时间序列对条带厚度和内部结构进行校准，使其成为记录外部强迫的高分辨率地质磁带记录仪 。

岩漆在这类分类中处于一个有趣的中间位置。这种覆盖在沙漠岩石表面、厚约毫米且富锰铁的涂层，通常由微米尺度的微纹层（岩漆微纹层）构成，可作为高分辨率的古环境档案加以解读。早期研究证实，这些微纹层在化学组成上各不相同，在广大区域内具有可重复性，并且可能对有效湿度或尘通量的变化敏感（Dorn，1984；Broecker 和 Liu，2001）。近期的微生物学和地球化学研究记录了栖居于岩漆中的多种微生物群落，并证明涂层中的锰和铁循环受到微生物的强烈介导（Kuhlman 等，2008）。因此，这些条带最好被视为微生物代谢、氧化还原化学、尘埃沉积和罕见润湿事件之间强烈非线性耦合作用所产生的涌现结果；换言之，它是内在的生物地球化学自组织与外在气候节律控制的混合产物。

这些例子表明，条带状地质结构处于一个连续谱上，其两端分别是纯粹自生的、由内部产生的模式，以及纯粹异生的、由外部驱动的层理。在某些系统中，例如厘米尺度的条带状铁建造条带，其间距和规则性主要由反应—传输空间中的内部反馈所控制（Ortoleva，1994年；Wang 等人，2009年c）。

在另一些系统中——例如某些叠层石和石灰华——条带主要记录水文、温度或光照的周期性，但其表现形式会受到微生物席和沉淀动力学的过滤与重塑（Arenas 和 Jones，2017；Okumura 等人，2012）。岩漆 exemplifies 一种情形：其中内生形成的生物地球化学微层理受到间歇性环境事件的定时控制和调节（Broecker 和 Liu，2001；Kuhlman 等人，2008）。在将某种条带状结构用作定量古环境档案，或将其作为生物的与非生物的模式形成的证据之前，确定它位于这一谱系中的何处至关重要。

2.4.1. 叠层石和叠层石样结构

关于其究竟是非生物成因还是包含生物成分，存在争议的地质结构往往体型较小，例如各种微观生物形态、树枝晶、囊泡等；而叠层石（图 22）与这些结构相比体型较大，其形成机制既有生物成因的解释（Bosak 等，2013年），也有非生物的解释（Grotzinger 和 Rothman，1996）。微生物岩是异质的有机沉积物，由系统发育关系各异的底栖微生物与外部物理化学参数相互作用而形成；这些参数包括风型、沉积物供给、蒸发速率、水流动力学、pH 等（Dupraz 等，2009a；Chagas 等，2016a年；Suarez-Gonzalez 等，2019年）。由于这种形成机制，微生物岩记录了生态和环境信息，并可包含不同类型的生物标志。层状微生物岩有时向上凸起，形成锥体、穹丘、脊和柱体，这类结构称为叠层石；这一术语源自希腊语“stromae”（层）和“lithos”（岩石）。叠层石在地球的化石记录中留下了重要印记。它们是地球上年代最古老、广受认可的宏观生命化石证据，发现于西澳大利亚的皮尔巴拉，距今约34.5亿年（Allwood 等，2006）。此外，自太古宙以来，叠层石持续出现在岩石记录中，并在元古宙时期尤为广泛。

叠层石分布于多种水生环境，例如海洋环境、淡水生境、超盐湖、温泉和火山口湖。尽管现代叠层石绝大多数形成于湖泊中，如今海洋叠层石则形成于澳大利亚鲨鱼湾的哈梅林池、巴哈马的埃克苏马群岛以及红海的谢巴拉岛（Logan，1961；Dravis，1983年；Vahrenkamp 等，2024年）。这些纹层状沉积体是

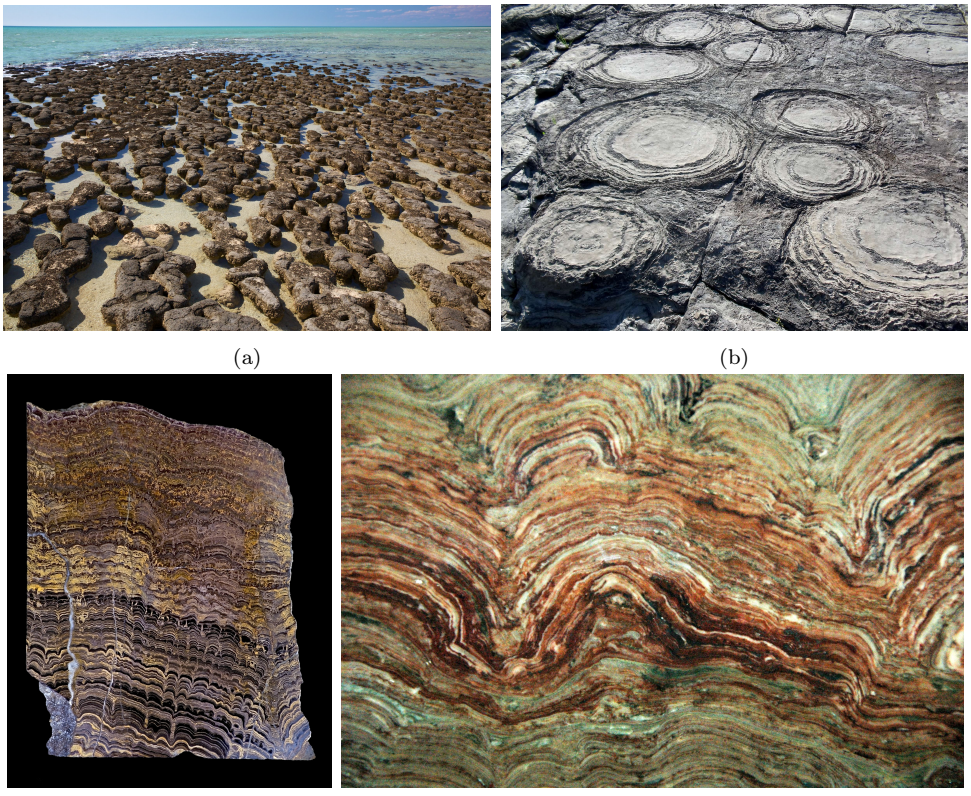


图22：叠层石：（a）现代叠层石，位于西澳大利亚哈默林的鲨鱼湾（图片：Julie Burgher，CC BY-NC 2.0）；（b）古代叠层石，位于加拿大渥太华（图片：Mike Beauregard，CC BY 2.0）；（c）玻利维亚科恰班巴以南的东安第斯山脉（图片：Didier Descouens，CC-BY-SA-4.0）；（d）美国蒙大拿州西北部的冰川国家公园（图片：James St. John，CC BY 2.0）。

通常以碳酸盐基矿物为主（例如文石、白云石、低镁方解石、高镁方解石、单水方解石），但也可发现硅酸盐矿物（例如斯蒂文石、柯绿泥石、无定形镁硅酸盐、黏土和无定形二氧化硅）以及蒸发岩矿物（例如石膏、石盐和芒硝）（Chagas 等，2016b）。就其微生物多样性和结构而言，它们栖息着各种分类群，这些分类群执行不同的代谢功能，如产氧和不产氧光合作用、异养作用、细菌硫酸盐还原、硝化作用等（Iniesto 等，2021）。其中，蓝细菌，即进行产氧光合作用的细菌，是碳酸盐叠层石中的关键居民，能够通过光合作用促进钙/镁碳酸盐矿物沉淀（Dupraz 等，2009b）。

随着时间推移，*叠层石* 这一术语经历了多种定义。有些定义侧重于形态发生，例如纹层、规则间距和锥形；另一些则强调生物学在叠层石形成中的作用（参见 Riding（1999）及其中的参考文献）。重新定义这一术语主要有三个原因。首先，叠层石沉积体内部及不同沉积体之间的纹层程度和质量各不相同。事实上，常见的情况是，纹层从细密到粗糙不等，最终过渡为凝块状或树枝状结构。因此，有些叠层石沉积体可能并不具有预期的纹层。其次，仅靠非生物过程也能形成纹层状沉积物和蒸发岩。例如，与结晶有关的自组织过程、沉积期间能量或沉积物供给速率的变化、高表面张力下的扩散限制聚集、胶体的弹道沉积、成岩作用、构造作用和变质作用，以及风力活动和化学风化，都是已知能够形成纹层状沉积体、穹丘和脊的机制（Ortoleva，1994；Grotzinger 和 Rothman，1996；Antcliffe 和 McLoughlin，2008；Mcloughlin 等，2008；Duarte-Neto 等，2014；Brasier 等，2019；Allwood 等，2018；McMahon 和 Cosmidis，2022）。Grotzinger 和 Rothman（1996）提出了一种完全非生物的表面生长动力学模型，用于解释某些前寒武纪叠层石；该模型基于化学沉淀、沉积物沉降、悬浮沉积物的扩散重排以及非相关随机噪声。近期，Gong 等（2022）指出，智利埃尔塔蒂奥间歇泉飞溅带的一些叠层石状硅华沉积物，其形成受风力动力学、热驱动蒸发和再润湿循环控制，而生物活动可能也有一定影响，但作用较小。第三，微生物群落在叠层石形成中的确切作用尚未得到充分理解。尽管微生



图23：条带状铁建造。褶皱状碧玉铁矿岩条带状铁建造，由红色燧石（碧玉）与灰色/黑色赤铁矿或磁铁矿条带组成。(A) 和 (C) 为来自西澳大利亚哈默斯利山脉的条带状铁建造，具有典型的虎眼石 碧玉条带；照片由 James St. John 拍摄，依据知识共享许可协议发布。(B) 为来自美国明尼苏达州的条带状铁建造；照片由史密森学会提供，属于公有领域。

物能够通过以下方式影响微生物岩形成：i）捕获并黏结沉积颗粒或盐类，从而形成层状沉积；ii）充当矿物成核与生长的成核位点；iii）改变其（微）环境的化学条件（例如 pH、离子浓度），这源于其代谢活动（例如产氧和不产氧光合作用、硫酸盐还原），进而影响矿物沉淀（Riding，2000；Visscher 等，2000；Dupraz 等，2009b）；然而，微生物与非生物因素对叠层石形成的控制程度仍未得到充分理解。

2.4.2. 条带状铁建造

条带状铁建造（BIF）是层状沉积岩，由富铁矿物（主要是赤铁矿或磁铁矿）与二氧化硅（通常为石英）交替形成的层组成，如图23所示。它们形成于38亿至18亿年前的前寒武纪，现今已不再形成，因此属于已灭绝岩石类型。条带状铁建造十分重要，因为它们记录了早期地球的氧化事件，尤其是大氧化事件。

由于年代久远，大多数条带状铁建造经历过一次或多次造山（造山脉）事件。因此，

如图23所示，大多数条带状铁建造都发生了褶皱和/或不同程度的变质作用。世界各地均有条带状铁建造，它们是铁矿石的主要来源，对现代工业至关重要。一些最著名、规模最大的条带状铁建造矿床，分布在北美洲苏必利尔湖盆地附近、西澳大利亚、中国北部和巴西。

条带状铁建造的形成可能同时涉及生物和非生物机制。在古代海洋中，铁沉积得以发生，这要归功于富含亚铁的海水；而低氧大气、极低的硫酸盐浓度以及大量热液铁输入，则为其提供了有利条件。虽然已有研究表明，某些太古宙铁建造的原生矿物是富含Fe(II)的黏土（Johnson等人，2018；Rasmussen等人，2021），Fe(III)矿物则是后来形成的变质交代产物，但有关条带状铁建造沉积机制的研究，普遍聚焦于将溶解态Fe(II)转化为固态铁（氧羟）化物的氧化过程。

经典的铁沉积模型（Cloud，1973年）认为，三价铁$Fe(OH)_3$，沉淀于含氧浅水与上升流带来的富铁还原性水体之间的交界处

$$2Fe^{2+} + 0.5O_2 + 5H_2O \rightarrow 2Fe(OH)_3 + 4H^+.$$

在这一模型中，氧被认为是由浮游产氧光合生物产生的。蓝细菌普遍被认为是太古宙海洋中氧的主要来源，因为它们能够进行产氧光合作用，而约19亿年前的地层中尚无真核生物化石的证据。尽管有些研究认为产氧光合作用在新太古代出现，但这一时期蓝细菌的直接化石证据仍然缺乏。

另一种可能是，不产氧光合作用在太古宙典型的更强还原条件下占据主导地位，在没有大气氧的情况下氧化亚铁。这一途径的重要性一个多世纪以来一直为人们所认识（Harder，1919年），但近年来，随着微生物铁氧化研究的激增，人们对这一过程的兴趣大幅提升，使这一模型日益普遍。

微生物代谢铁氧化主要有三种途径：微需氧型、不产氧光合型和硝酸盐依赖型。微需氧型亚铁氧化在现代铁泉和热液喷口系统中发挥着重要作用，涉及*Gallionella ferrug-inea*、*Leptothrix ochracea*和*Mariprofundus ferrooxydans*等细菌。这些细菌

以亚铁为电子供体、氧为电子受体，并吸收二氧化碳，通过化能自养将其还原为有机碳

$$6Fe^{2+} + 0.5O_2 + CO_2 + 16H_2O \rightarrow CH_2O + 6Fe(OH)_3 + 12H^+.$$

微需氧亚铁氧化菌广泛存在于海洋系统中，包括富铁热液喷口，例如Loihi海山的热液喷口（Emerson 和 Moyer, 2002; McAllister et al., 2011）。在低氧条件下，这些微生物亚铁氧化者能够主导铁循环，因为其氧化速率可比非生物速率快 50 倍以上（Søgaard et al., 2000）。它们也存在于含铁湖泊的化学跃层中，例如法国的帕万湖，并有助于富三价铁沉积物沉积（Lehours et al., 2007）。

无氧光合氧化，又称光合铁营养，是另一种代谢性亚铁氧化途径；人们认为这种途径在早期地球上十分普遍，且可能与条带状铁建造沉积有关（Hartman, 1984）。这一过程利用亚铁作为二氧化碳固定的还原剂

$$4Fe^{2+} + 11H_2O + CO_2 \rightarrow CH_2O + 4Fe(OH)_3 + 8H^+.$$

早在 20 世纪 90 年代初首次培养出这类生物之前，人们就已预测存在能够进行光合铁营养的生物（Widdel et al., 1993）；此后，人们鉴定出了多种不产氧亚铁氧化光养菌菌株，包括紫色硫细菌、紫色非硫细菌和绿色硫细菌。

最后，微生物代谢铁氧化的第三条途径涉及硝酸盐依赖型亚铁氧化，这一过程可由微生物介导（Edwards et al., 2003; Straub et al., 1996）。在这条途径中，亚铁通过与硝酸盐还原相偶联的代谢过程被氧化

$$10\,Fe^{2+} + 2\,NO_3^- + 24\,H_2O \rightarrow 10\,Fe(OH)_3 + N_2 + 18\,H^+.$$

然而，实验室实验表明，硝酸盐还原型铁氧化菌的纯培养物很难培养，这说明完成这一过程可能需要微生物联合体（Blöthe and Roden, 2009）。

总的来说，有大量证据表明，代谢性亚铁氧化对铁建造沉积作出了重要贡献。模型显示，即使是少量的微需氧或光合铁

氧化者也能促进铁建造沉积（Chan 等人，2016年）。此外，在海洋混合与环流较弱的条件下，光合亚铁氧化几乎可以耗尽上升流带来的亚铁（Kappler 和 Straub，2005）。现代实例，如马塔诺湖富铁沉积物的累积以及洛伊希热液区的类铁建造矿床，展现了当今代谢性铁氧化在富铁水生系统中的作用（Crowe 等人，2008；Emerson 和 Moyer，2002）。这表明，古代富铁水体中很可能也发生过类似过程。

尽管元古宙及更年轻地层中的富铁氧化物岩石常见微生物化石，但太古宙条带状铁建造中却没有发现这类化石。微需氧亚铁氧化者形成的构造直到古元古代之后才出现，这可能是因为氧含量升高促进了氧化物包覆构造的形成（Planavsky 等人，2009年）。太古宙中缺少此类化石，可能是大气氧含量较低所致；这限制了氧化物构造的形成，但并未排除微生物活动（Hallbeck 和 Pedersen，1990）。稀土元素特征等地球化学证据支持这样一种观点：离散的氧化还原跃层可能直到24亿年前才形成，这表明早期条带状铁建造沉积过程中可能有无氧或微需氧氧化者参与（Edwards 等人，2003；Straub 等人，1996年）。

非生物的、非生物成因机制也可能驱动条带状铁建造形成，使铁即使在前生物条件下也能沉淀。Cairns-Smith（1978年）提出，亚铁可能是被紫外光子氧化的；在大气氧和臭氧形成之前，紫外光子就可能到达地球表面。这种发生于含紫外波长（200–300 nm）光线的酸性水体中的光化学反应，可表示为

$$2\mathrm{Fe}^{2+} + 2\mathrm{H}^{+} + h\nu \rightarrow 2\mathrm{Fe}^{3+} + \mathrm{H}_2.$$

随后，这一模型被扩展至中性 pH 条件（Braterman 等人，1983年；Anbar 和 Holland，1992年）：在这些条件下，$\mathrm{Fe(OH)}^{+}$ 物种可被紫外波长（300–450 nm）的光氧化，生成三价铁羟基氧化物沉淀。估算得出的这一过程氧化速率为每年 0.5 至 2.3×10^{13} 摩尔亚铁，或可解释铁沉积。

或者，Foustoukos 和 Bekker（2008）提出，与火山块状硫化物（VMS）矿床相关的火山成因条带状铁建造可能由地下相分离形成，并在喷发时产生氧化的富盐水溶液。尽管这一假说尚未得到充分证实，但它或可解释太古宙碧玉岩与深水环境中的富铜火山块状硫化物矿床之间的联系。

条带状铁建造的节律结构由介观尺度（毫米至厘米）上铁质条带与富硅条带交替组成。富硅介观条带主要由致密的微晶石英镶嵌体构成，通常还含有少量细粒铁碳酸盐、硅酸盐或氧化物。尽管成分如此，富硅条带仍含有相当比例的铁（5–25%）。

条带状铁建造条带的成因尚存争议。在其开创性论文中，Cloud（1973）提出，条带的形成源于蓝细菌种群的波动：蓝细菌因氧气而自我中毒。由于当时蓝细菌尚未进化出超氧化物歧化酶等酶类，无法在含氧环境中生存，因此容易受到氧气造成的自由基损伤。这形成了一个容易发生内在振荡的耦合动力系统：细菌种群增多会提高氧含量，继而导致细菌种群减少，如此循环往复。

Trendall 和 Blockley（1970年）提出了另一种观点，认为这些条带是次生特征，由地层埋藏和压实过程中二氧化硅的溶解与再沉淀形成，并伴随脱水作用。最后，Morris（1993）提出，这些条带与洋中脊（MOR）或热点热液活动的脉冲式输出有关。在热液活动较弱的时期，条带状铁建造沉积环境中的水含铁量相对较低，因而形成富二氧化硅沉淀；相反，在洋中脊或热点活动较强的时期，则沉积形成富铁条带。

2.4.3. 沙漠漆或岩石漆

岩漆，又称沙漠漆，图24，是一种形成于裸露岩石表面的薄而深色的涂层，主要分布在干旱和半干旱环境中，厚度范围为5至600 μm。它以每千年几微米至几十微米的速率累积，是形成最为缓慢的沉积矿床之一。岩漆由最多70%的黏土矿物、约30%的锰和铁氧化物，以及包括稀土元素（REEs）在内的微量元素组成，其中锰显著富集；其含量通常比周围土壤、尘埃或下伏岩石高50至100倍（Potter and Rossman，1977，1979a）。其金属光泽源于锰和铁氧羟化物，使其成为引人注目的特征，常被用作岩画的画布（图24B），也可作为古气候研究的替代指标。尽管经过了广泛研究，且尽管这一领域始于19世纪的洪堡和达尔文时期（Dorn et al.，2012），岩漆的形成仍然是一个地球化学之谜；人们提出了若干假说来



图24：（A）美国国会礁国家公园中覆有沙漠漆的渗血岩；（B）美国恐龙国家纪念地岩漆上的犹他州岩画。（A）图由 Rosa（lorea2006）拍摄，发布于 Flickr，采用知识共享署名-禁止演绎 2.0 许可协议。（B）图由 Jay Gannett 拍摄，采用知识共享署名-相同方式共享 2.0 许可协议。

解释其形成过程，尤其是极端锰富集现象。

非生物假说认为，岩漆是通过纯粹的物理化学过程形成的，主要是在降雨或雾等润湿事件期间，大气尘埃中的锰和微量元素经淋滤后沉淀。pH（约为5.7–8）和氧化还原条件（Eh ~ 0.8）的微小变化会使锰$^{2+}$迁移，随后锰氧化为不溶性锰$^{4+}$，并以锰氧羟化物的形式沉淀，从而将黏土矿物胶结到岩石表面。尘埃积聚在岩石上的微洼地中，锰、钡、铅和稀土元素会在此处发生淋滤，并被黏土吸附（Engel 和 Sharp，1958年；Perry 和 Adams，1978年；Thi- agarajan 和 Lee，2004）。包括 Goldsmith 等人（2014年）的研究表明，与当地尘埃相比，岩漆中的锰、钴、镍、铅和稀土元素高度富集，这与铁锰氧羟化物在水环境中的清除作用相符。在内盖夫沙漠中，相对于沉降尘埃，锰、钡和铅均有所富集 $\sim 100\times$，锰在 pH ~ 8条件下迁移。另一方面，Lu 等人（2019年）和 Xu 等人（2019年）提出，光催化可能是岩漆形成的一种机制，即太阳辐射驱动尘埃中的锰氧化。然而，若没有生物催化剂，这些非生物模型难以解释极端锰富集，因为在典型的沙漠环境中，锰氧化的动力学过程十分缓慢；而且，这些模型也无法充分解释岩漆中的有机化合物或微生物特征。

Perry等人（2006）提出的二氧化硅凝胶化假说认为，存在一种非生物过程：二氧化硅从矿物中溶解出来，在岩石表面由溶胶转变为凝胶状态，随后硬化并包裹锰、铁和有机物质。一些岩漆中二氧化硅含量较高且含有无定形二氧化硅相（蛋白石-A），加之其中存在有机化合物和水，这些现象都支持该观点（Perry等人，2006）。然而，包括 Dorn（2007）在内的批评者认为，该假说无法解释极端锰富集、黏土矿物占主导地位的现象，也无法解释贫铁岩石上的岩漆为何含有高浓度的铁；此外，它也不能解释在热量和阳光有限的寒冷环境中形成的岩漆。

相比之下，生物假说认为，细菌和真菌等微生物会主动将 Mn^{2+} 氧化为 Mn^{4+}，使锰和铁富集并形成岩漆。岩漆中常见蓝细菌、放线菌、变形菌以及暗色丝孢菌等微菌落真菌；它们可能利用锰氧化进行代谢，也可能将其作为一种抗氧化策略，以抵御紫外线辐射和干燥（Dorn和Oberlander，1981年；Taylor-George等人，1983年）。Lingappa等人（2021年）提出，蓝细菌会将锰隔离起来作为催化性抗氧化剂，死亡后留下富锰残留物，这些残留物经过千年氧化，形成岩漆胶结物。宏基因组学研究揭示，岩漆中的微生物群落具有独特组成，其中放线菌、变形菌和蓝细菌的丰度高于周围土壤。在实验室条件下培养的细菌，如 *Geodermatophilus* 和芽孢杆菌属，会氧化锰，Hungate等人（1987）对此有所记述。Perry等人（2003）以及Kuhlman等人（2008）报告在岩漆中发现了氨基酸（如D-丙氨酸、谷氨酸）和DNA，这进一步表明存在微生物活动。然而，部分岩漆样本中锰氧化酶含量较低，加之岩漆生长速率缓慢（每千年仅数微米），都使微生物主动参与的程度受到质疑。

最后，多成因假说将生物过程与非生物过程结合起来，提出了这样一个过程序列：尘埃沉积提供黏土矿物，微生物富集锰和铁，微生物分解在纳米尺度上使这些元素迁移，而物理化学过程则将氧化物胶结到黏土中。Dorn（2024）支持这一模型，并指出高分辨率电子显微术显示，锰和铁集中在细菌鞘上，随后迁移到黏土矿物中（Krinsley等人，2017）。索诺兰沙漠的研究表明，变形菌 和放线菌 会迁移锰/铁；放射性碳测年则表明，较老的岩漆层中仍有近期微生物活动（Martínez- Pabello等人，2021年）。这一模型既能解释微生物产生的有机化合物，也能解释尘埃淋滤带来的无机富集，因此相当通



(a) (b)

图25：钙华与石灰华。(a) 加利福尼亚州莫诺湖（图片：David P. Fulmer，CC-BY-2.0）(b) 纽约萨拉托加温泉城 Orenda矿泉的钙华沉积（图片：Ryan Hodnett，CC-BY-SA-4.0）

用。然而，生物贡献与非生物贡献的确切比例仍不清楚，而且不同环境中的岩漆组成存在差异，使这一模型难以普遍适用。

由于生长缓慢、极端锰富集以及成分复杂，岩漆的形成机制至今仍未得到厘清。非生物假说难以解释锰氧化动力学，而生物假说则受限于原位活跃锰氧化的证据稀少。尽管目前更倾向于采用整合微生物启动与非生物胶结的多成因模型，因为它能够调和有机与无机特征（Chad-dha et al., 2024；Dorn, 2024），但仍需开展更多研究，以量化微生物的作用、了解纳米尺度过程，并解释岩漆在多种环境中的形成机制。岩漆可用作古气候代用指标、测年工具（例如阳离子比值测年法、放射性碳测年），也可作为火星类比物，凸显了其重要意义；不过，由于环境差异，相关测年方法仍存在争议。宏基因组学、显微镜技术和微量元素分析的进步，可能会深化我们对这种多面向生物地球化学涂层的认识，阐明微生物、化学和环境过程各自如何促成岩漆形成。

2.4.4. 钙华和石灰华结构

泉华（Pedley等，2009年）和石灰华（Zhijun等，2019年）是其成因在非生物机制与生物机制之间存在争议的淡水碳酸盐沉积物。这些术语通常可以互换使用，但有些

人使用术语 泉华 来描述所有环境温度下的淡水碳酸盐沉积物，并将 石灰华 专用于热液淡水碳酸盐沉积物（Pedley，2009年）。仅非生物过程中的 CO_2 脱气、温度变化和蒸发，就会导致碳酸钙过饱和，随后发生沉淀。另一方面，光合微生物和细菌的活动等生物过程，可以通过改变局部化学环境并提供成核位点，显著增强并影响碳酸盐沉积，例如影响 $CaCO_3$ 微结构和多型性。

许多石灰华系统中都已记录到微生物对钙碳酸盐矿化的影响（Shiraishi 等，2008；Perri 等，2012；Okumura 等，2013年；Kano 等，2019年；Della Porta 等，2021年），并形成了可识别的沉积组构和结构（Guo 和 Riding，1992年；Kano 等，2019年）。例如，石灰华中钙碳酸盐多型性的微尺度变化，被解释为生长中的石灰华表面微环境内发生的局部物理化学变化所致，而这些变化很可能受到微生物及其胞外聚合物的影响。Peng 和 Jones（2013年）描述了温泉沉积物中方解石、文石和无定形碳酸钙在几微米距离内的共沉淀，并提出，生长在碳酸盐上的微生物生物膜形成了微区；由于微生物活动，微区内形成了特定的物理化学条件，进而影响钙碳酸盐的沉淀和多型性。生物膜含有丰富的胞外聚合物，其主要由于存在带负电荷、可结合钙的有机官能团而影响碳酸钙沉淀（Dupraz 等，2009b）；实验室实验已表明，生物膜能够控制钙碳酸盐的多型性（Tourney 和 Ngwenya，2008，2009年）。日本温泉泉华中由文石和方解石交替层形成的微细纹层，被解释为影响微生物胞外聚合物的昼夜周期所致（Okumura 等，2013年）：白天，光合生物生成的胞外聚合物会结合钙，降低过饱和度并促进方解石形成；夜间，异养生物分解胞外聚合物，释放钙并导致文石沉淀。类似地，意大利温泉石灰华沉积物中的钙碳酸盐多型性，也被解释为反映微生物昼夜调控（Guo 和 Riding，1992年），但当时认为文石是在白天生长的。

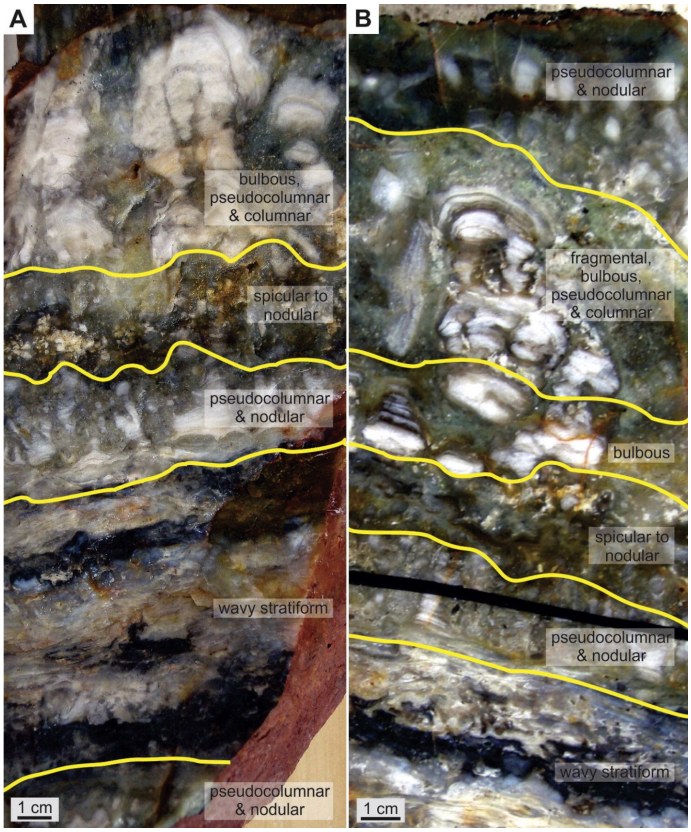


图26：阿根廷德塞阿多山地火山省的侏罗纪间歇泉岩（引自 Campbell 等（2015））。A 和 B 均为抛光岩石切片，展示了间歇泉岩中可观察到的若干不同结构（已标注）。

2.4.5. 喷气孔硅质岩构造

喷气孔硅质岩是在间歇泉附近形成的岩石，因此无论在当今还是地质记录中都十分罕见。这类岩石几乎完全由二氧化硅组成，尤其是具有不同水合程度的非晶质蛋白石（蛋白石-A）；在成岩过程中，它们可重结晶为石英，较少情况下也可转变为玉髓（Jones 和 Renaut，2004；Campbell 等，2015）。Walter（1972年，1976年）概述了在地质记录中识别这类岩石的判据。在露头上，可依据其中的针状、球状、（假）柱状、串珠状和／或层状结构来识别喷气孔硅质岩；这些结构出现在葡萄状（厘米级）或带状（米级）沉积物中（图26）。尽管成岩重结晶过程可能会掩盖或抹去较小尺度的结构，但在微观尺度上，这类岩石可能呈现极细的纹层，偶见交错层理、桥状构造和檐状构造。这类岩石清楚地表明，陆地火山环境中存在高温地热活动（Campbell 等，2015）。虽然人们曾认为这类地质环境中不存在微生物活动，但近期研究已在水温高于75°C的环境中发现细菌和古菌（Blank 等，2002）。然而，生物活动在喷气孔硅质岩形成过程中的作用仍不明确（Campbell 等，2015）。大量研究支持这类岩石由非生物成因形成（Walter，1976；Mcloughlin 等人，2008；Braunstein 和 Lowe，2001；Lowe 和 Braunstein，2003）；另一些研究则表明，微生物的存在可提供非均质二氧化硅成核位点（Jones 和 Renaut，1997；Handley 等，2005，2008），从而促进其形成。

*2.4.6. Kinneyia*型皱纹构造

Kinneyia（图27）最初由（Walcott，1914年）依据来自Belt超群的前寒武纪材料建立为化石藻类的一个属，但如今普遍被视为微生物诱导沉积构造（MISS），而非独立的实体化石。在现代用法中，“Kinneyia”指一类皱纹构造（Porada和Bouougri，2007；Porada等，2008）：呈波纹状、毫米尺度的脊，脊顶平坦或略呈圆形，侧翼陡峭，通常排列成蜂窝状或网状纹样。它们出现在细粒砂岩和粉砂岩层的上表面，通常形成于浅潮下带至潮间带的硅质碎屑环境中，并与其他微生物诱导沉积构造以及能稳定沉积物表面的黏性微生物席证据密切相关（Porada和Bouougri，2007；Davies等，2016）。

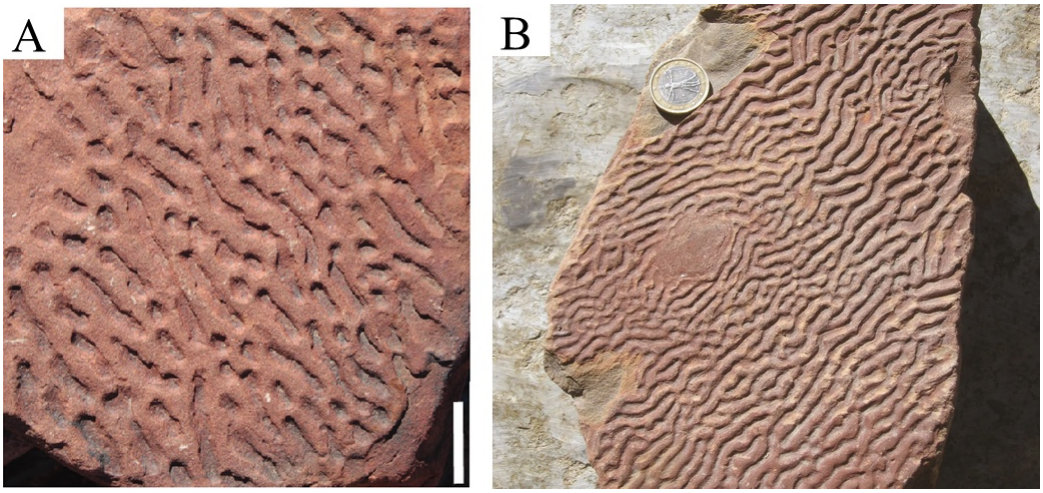


图27：纳米比亚 Arimas 农场（A，Turk 等（2022））和 Neuras 农场（B，Herminghaus 等（2016））的元古宙 Kinneyia 结构

从遗迹分类学角度看，Kinneyia通常被视为一种与微生物席有关的遗迹化石，记录的是微生物席—沉积物组合的变形，而不是微生物席本身的遗迹（Porada等，2008；Stimson等，2017）。在德国文献中，*Runzelmarken* 一词常用于指代类似的皱纹构造，如今通常认为其中包括 Kinneyia 型形态（Porada和Bouougri，2007；Peterffy等，2016）。因此，这些构造完全属于微生物诱导沉积构造的范畴：它们的形成需要具有黏弹性的微生物席，但其几何形态反映的是物理流动和沉积物载荷造成的变形，而非纯粹的生物生长特征（Davies等，2016）。

目前已提出数种形成机制。早期模型强调，气体在退化的席体下方形成穹隆并脱气、席体收缩，或埋藏后发生软沉积物变形（Porada and Bouougri, 2007; Porada et al., 2008）。近期研究结合水槽实验与线性稳定性分析表明，在上覆流作用下，黏弹性薄膜中由剪切诱发的开尔文–亥姆霍兹型不稳定性，能够再现 Kinneyia 的特征波长和波峰几何形态（Thomas et al., 2013; Herminghaus et al., 2016）。这些模型将微生物席视为软黏弹性层，其厚度决定主导波长，而上覆水流则提供剪切力，使初始扰



图28：月乳：南达科他州风洞国家公园的月乳沉积物。美国国家公园管理局照片，公共领域。奥地利 Bergmilchkammer 的月乳。Doronenko，CC BY-SA 3.0。

动得以增强。砂或粉砂优先滞留在波谷中，随后会进一步增强地形起伏并改善保存效果（Thomas et al., 2013）。

从本文综述的角度来看，Kinneyia 型构造清楚地展示了微生物席与水动力学之间强烈的非线性耦合：凝聚性生物膜的存在至关重要，但具体模式是由软物质层中的物理流动不稳定性决定的，而不是由基因编码的生物模板决定。因此，它们与其他微生物诱导沉积构造（MISS）一起，在我们的谱系中处于中间位置；在这些构造中，生物稳定作用与物理自组织密不可分。

2.4.7. 月乳

月乳（图28）指一种洞穴矿物形成物。它是一个通用术语，用来指成分各异、但具有非常特殊结构的次生矿物沉积物。月乳是一种白色、柔软、多孔、可塑且湿润的洞穴沉积物，由极细小的纤维状晶体构成（Borsato 等，2000；Cañaveras 等，2006；Miller 等，2018）。其主要成分是碳酸盐，包括方解石、水菱镁矿、文石、球霰石和水菱镁矿石（Borsato 等，2000）。不过，也有文献描述了主要由石膏或三水铝石构成的月乳（Gázquez 等，2012）。

关于月乳可能具有生物成因或非生物成因的讨论由来已久。关于月乳可能具有生物成因的理论大致可分为两类：一类认为这种结构的形成是由于细菌发挥间接作用；另一类则认为

细菌发挥了直接作用。前一类理论认为，细菌仅在溶解围岩方面发挥作用，使钙和碳酸根离子释放到洞穴水中，从而促进月乳随后沉淀。然而，这一假说正逐渐失去支持，取而代之的是细菌直接参与碳酸钙沉淀的观点（Cirigliano 等，2018；Ronca 等，2023）。关于生物成因的理论始于对月乳沉积物中细菌、藻类和真菌的观察。然而，迄今尚未发现细菌促使月乳中的碳酸盐晶体沉淀的直接证据（Ronca 等，2023）。

另一方面，提出月乳具有非生物成因的理论也承认细菌的存在，但指出细菌并非无处不在，而且在许多情况下甚至无法检测到，例如由碳酸镁组成的月乳（Northup 等，1997）。关于月乳非生物成因的理论认为，这种结构可能是由水蒸气饱和的大气中发生沉淀形成的，也可能是由碳酸盐饱和的毛细流形成的（Borsato 等，2000）。这两种结晶途径都能形成纤维状晶体。

这场尚无定论的争论甚至留下了这样的可能性：同一地点形成的月乳，可能分别由这两种形成机制所解释，例如葡萄牙波尔图的一条泉水隧道（Miller 等，2018）。

2.5. 螺旋与螺旋体

螺旋模式在生物学中十分常见。我们可以想到攀援植物在生长时呈螺旋状缠绕，脊椎动物的肠道，当然还有 DNA 本身的结构。有些细菌会呈现螺旋形态（例如螺旋藻属属的蓝细菌）。另一些细菌则会产生称为扭曲柄的胞外螺旋状矿化结构。这些由微需氧铁氧化细菌形成的螺旋体由多糖和氧化铁矿物构成，并能以化石形式保存在地质记录中（Chan 等，2010；Picard 等，2015）。因此，在地质环境中发现二维的螺旋和三维的螺旋体时，人们往往会认为它们是化石，这并不奇怪。事实上，情况往往确实如此。具有螺旋壳的腹足类软体动物，以及具有螺旋壳的菊石等头足类和现生鹦鹉螺，都会留下丰富的化石记录（Cartwright 等，2024a）。同样，螺旋状有孔虫壳体也极为常见（Berger，1969；Thomsen 和 Rasmussen，2008）。螺旋形粪化石（Williams，1972；McAllister，1985）则是另一例证。

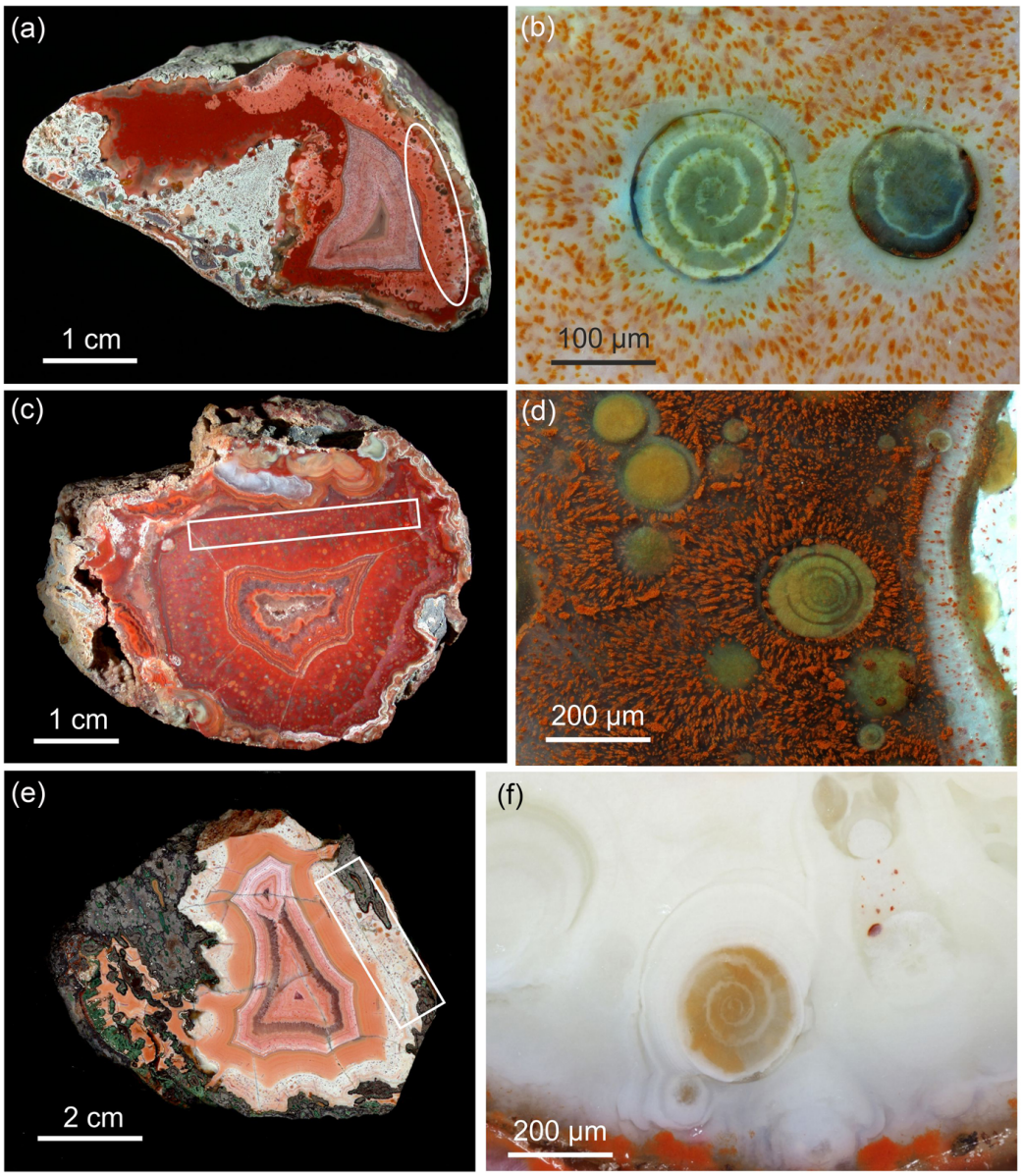


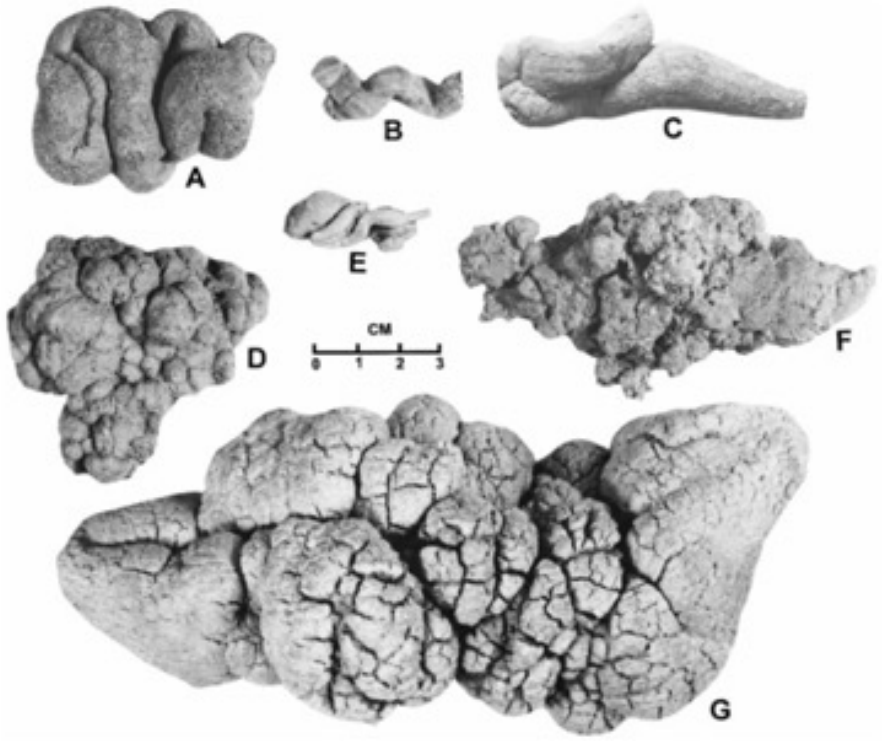
图29：德国萨尔-纳赫地区不同地点样品的抛光玛瑙半片，以及相关区域的放大显微照片，其中可见螺旋生长（见 a、c、e 中标出的方框）（Götze 等，2019）。

然而，地质螺旋和螺旋体的成因未必一定是生物的，因为它们也可以由非生物的物理化学过程产生。硅酸盐-碳酸盐仿生形态（第3.2节）和碳硫生物形态体（第3.3节）能够形成螺旋体，李斯冈图样和贝洛索夫–扎博廷斯基反应等物理和化学模式形成过程也能形成螺旋体（Cartwright 等，2024b）。洞穴中的石幔，尽管名称如此，通常并非螺旋状，但有时确实如此（Davis，2019）。玛瑙和玉髓中发现了微米级螺旋体，它们存在于地质环境中（Götze 等，2019）；见图29。其形成机制尚不明确。它们似乎是三维螺旋体，而非二维螺旋。它们显然是非生物的，由二氧化硅和微量铁组成。石英微晶的排列方式颇像第3.2节所述硅酸盐-碳酸盐仿生形态中的碳酸盐纳米棒。酸性条件是否可能浸出了碳酸盐，只留下二氧化硅？与硅酸盐-碳酸盐仿生形态类似，纳米棒微晶的初始形成或许也是此处形成机制的一部分。如果这些并非硅酸盐-碳酸盐仿生形态，那么它们究竟如何形成仍是一个悬而未决的问题。

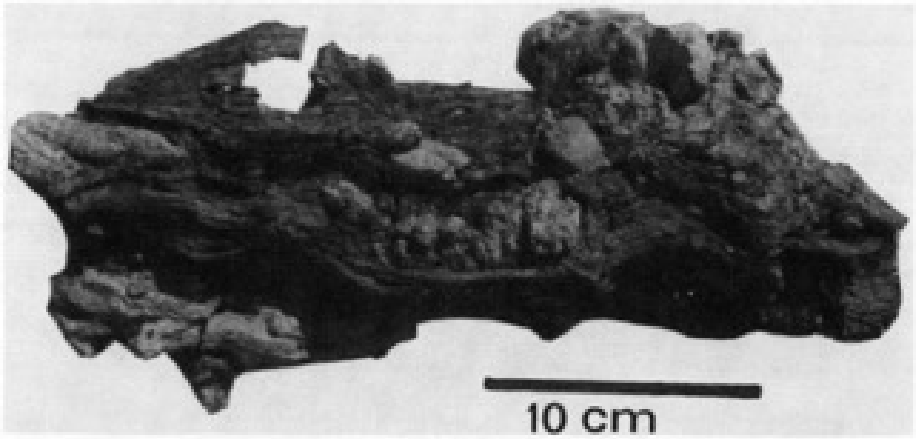
2.5.1. 粪化石状菱铁矿团块

粪化石是动物（无脊椎动物、哺乳动物、恐龙、鱼类等）粪便形成的化石（Häntzschel 等，1968；Hunt 等，2012；Knaust，2020）。这些化石具有非常鲜明的形态，通常很难将其与其他类型的岩石混淆。其中一个典型例子是所谓螺旋形粪化石的螺旋结构（Williams，1972；McAllister，1985）。然而，20世纪初，美国华盛顿州发现了一些形态与粪化石相似的岩石（图30a），其成因一直存在争议（Spencer，1993；Yancey 等，2013）。关于其成因的两种主要理论是：i）它们可能是真正的化石；ii）它们可能是假化石，由塑性沉积物变形形成。

支持第一种理论的研究人员认为，这些残留物可能是粪便化石，即粪化石（Roberts，1958年；Amstutz，1958年），或保存在肠道中的粪便，即肠内粪石（Seilacher 等，2001）。支持这些样品具有非生物成因的研究人员则认为，它们的形成源于富含有机质的黏土沉积物经历的多次流化作用（Roberts，1958年；Spencer，1993；Mustoe，2001）。这种流化作用可能由高沉积速率、同震事件或产甲烷过程引起。这些样品的形态可能是流体物质挤出到中空原木（图30b）或上覆沉积物中形成的。大多数作者



(a)



(b)

图30：粪化石状菱铁矿团块。(a) 取自 Mustoe（2001）的不同样品。(b) 包裹在碳化木片中的粪化石状菱铁矿团块（Spencer，1993）。

一致认为，原始物质（无论是生物成因的还是黏土质的）随后已转变为菱铁矿（Postma, 1982）

$$4FeOOH + CH_2O + 3H_2CO_3 \rightarrow 4FeCO_3 + 6H_2O$$

在美国以外的其他地点也发现了具有粪化石状形态的菱铁矿块（Seilacher et al., 2001; Brachaniec et al., 2022），包括加拿大、马达加斯加、中国和波兰。尽管这些案例一向被归类为粪化石/肠道化石，但一些研究者并未排除非生物过程的可能性（Brachaniec et al., 2022）。一些作者认为，要明确证明这些遗骸与生物活动有关，应当在其中发现食物证据——例如种子、组织或骨骼残骸——或者证明它们与化石遗骸有关（Spencer, 1993; Yancey et al., 2013）。某些磷酸盐粪化石中保存异常完好的微生物细胞也可作为其具有生物成因的依据，但鉴定这些细胞需要使用纳米尺度分析方法（Cosmidis et al., 2013）。

3. 化学生物拟态：产生类生命形态的自组织非生物化学系统

地质学中存在完全非生物的自组织化学系统，它们能够形成仿生结构，可能会被误认为具有生物成因。在本节中，我们将概述其中的一些实例。必须指出，实验室实验与许多地质模式之间必然存在时间尺度上的差异。这给在实验室中复现地质模式带来了问题，因为这些模式的形成时间可能远远超过学生资助项目的期限；事实上，甚至远远超过人的一生。目前也尚不清楚，下面介绍的所有这些化学模式形成系统是否都会出现在地质环境中。我们讨论的第一个实验室系统——化学花园——在热液喷口中有地质学上的对应物，并且可能存在于某些玛瑙中。第二个系统，即硅酸盐-碳酸盐仿生形态，或许也能在玛瑙中看到，正如我们在第 2.5 节中提到的。我们讨论的其他系统目前尚不知道会出现在地质环境中。它们被提出作为自组织化学系统：这些系统已被发现在实验室实验中能够产生自组装结构，并且据推测，在地质条件下也可能形成。

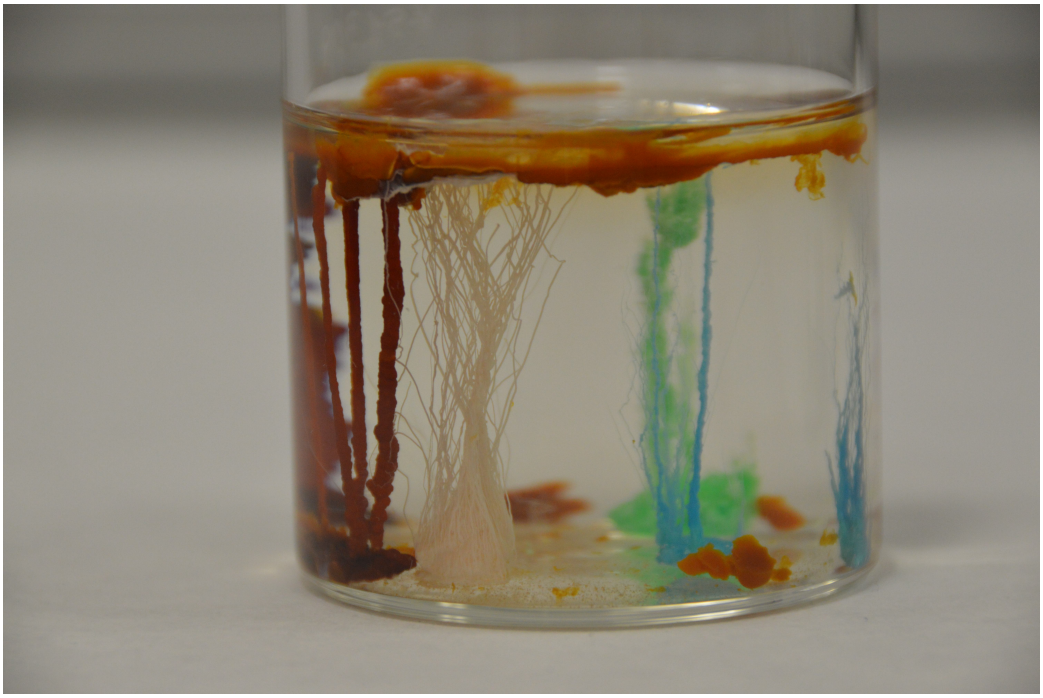


图31：化学花园（图片：Julyan Cartwright）

3.1. 化学花园

化学花园是形成管状固体的非生物仿生结构，这些管状固体可以扭曲成多种形态，模仿植物（图 31）。这些无机中空管已经被研究了数个世纪。它们的形成通常始于将金属盐的固体晶种置于硅酸盐、磷酸盐、碳酸盐溶液中，或置于含有多种阴离子之一的溶液中，而这些阴离子的金属盐相对难溶。液相开始溶解晶种表面，化学反应形成难溶盐产物，并在晶种周围沉淀。固体产物形成覆盖晶种的薄层，但具有一定程度的孔隙度，从而形成半透膜。外部溶剂通过渗透进入这层膜的内部。外部溶剂的进入导致体积增加，使膜承受压力，直至破裂。随后，内部溶液在压力和浮力作用下流出。当该溶液的内部成分与外部溶液接触时，会进一步发生沉淀，形成管壁。这些渗透和浮力作用以及沉淀过程不断变化，从而引发生长速率、方向和形态的蚀变。

学，形成了模仿生物花园的结构。这种现象是一种在平流流体动力学作用下进行的化学反应自组织非平衡过程。

从Glauber（1646年）到现在，几个世纪以来，这一过程一直令许多研究者着迷。这种现象自炼金术和原始化学兴起之初，便与当时研究者对生命过程的理解相关联，例如Boyle（约1650年）和Newton（约1675年）的观点。将化学花园与生命联系起来的思想贯穿了整个19世纪，包括Traube（1867年）关于人工细胞的研究；到19世纪末和20世纪初，这类研究达到顶峰，其中包括Herrera（1903年）的质体发生 研究，以及Leduc（1911年）的合成生物学研究。

随着物理学、化学和仪器技术的发展，人们引入了渗透、浮力、流体动力学等概念，用以解释这一现象的形成机制（Barge等，2015年）。近年来，人们对这些系统的兴趣日益浓厚，因为它们清晰展现了自组织图案，也具有教育用途。许多关于这一现象的研究都在实验室尺度上开展（Pimentel等，2023年）。然而，这些结构也能在自然界中以地质样品的形式发现，只是时间尺度显然不同。自然界中存在相同的组成要素和驱动力，例如半透膜、渗透压、浓度梯度、pH梯度、浮力、压力、流体动力学和沉淀。一些地质化学花园的例子包括海底热液喷口（Russell等，1989；Russell，2019年）、海水中的冰指（Cartwright等，2013年）、腐蚀过程（Brau等人，2018年）、无机囊泡（Holler等人，2023年），以及两种矿物相之间的嵌入图案，例如玛瑙中可能存在的化学花园（Knoll等人，2022年）。

3.2. 硅酸盐-碳酸盐仿生形态

硅酸盐-碳酸盐仿生形态是具有平滑弯曲仿生形状的晶体微观结构。它们由数千根金属碳酸盐纳米棒组成，这些纳米棒自组织成众多类似生命形态的形状，如片状结构、螺旋体、漏斗状结构和珊瑚（图32）。硅酸盐-碳酸盐仿生形态最初是通过金属盐溶液（钙盐、钡盐和锶盐）扩散进入硅胶介质中合成的；它们也会在溶液中形成，方法是将偏硅酸钠与上述金属盐制成均匀混合物。在这两种方法中，空气中的CO_2 会进入碱性凝胶（pH $\sim$10.5）或溶液（pH 10–12）中，并

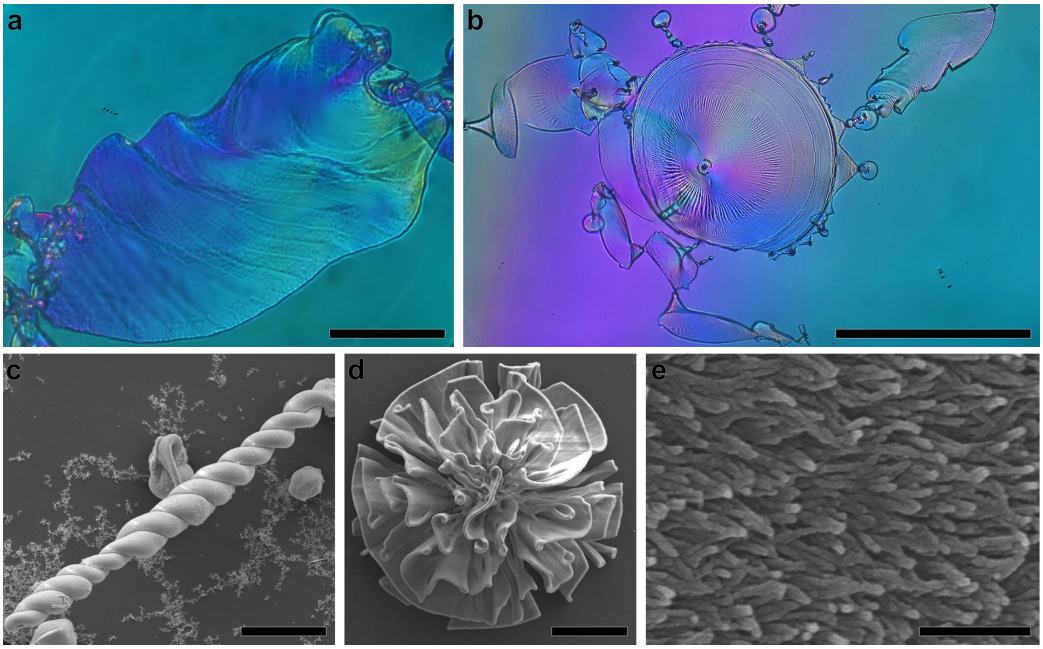


图 32：硅酸盐-碳酸盐仿生形态。薄片 (a) 和互连漏斗 (b) 的偏振光显微图像。双螺旋 (c) 和珊瑚状二氧化硅-碳酸盐生物形态体 (d) 的扫描电子显微镜图像。每种微观结构均由纳米棒 (e) 构成，这些纳米棒沿着结构生长的方向排列。比例尺：a) 100 μm，b) 500 μm，c,d) 20 μm，e) 300 nm。（图像：Pamela Knoll）。

与金属离子反应，结晶形成文石型金属碳酸盐，不过，近来研究者也在较高温度下制备出了由单水方解石组成的生物形态体。在生长的第一阶段，随着聚合二氧化硅沿着生长面抑制最初呈假六方形的晶体棒沿c轴生长，球状体随之形成。这会引发连续的分形分枝，形成球形结构，所有生物形态体都由此成核。随后，球形纳米颗粒（纳米点）附着在活性生长前沿——一个pH低于主体溶液的狭窄区域——使生物形态体从球状体中生长出来。这些纳米点聚结形成特征性的纳米棒（图32e）；在纳米点向纳米棒转变的过渡区中，活性边缘与微观结构的较老区域之间存在差异。尽管微尺度结构背后的机制尚未完全阐明，但采用非线性反应-扩散模型进行的模拟已成功再现了实验中观察到的形状。例如，扁平片状结构的边缘可由对数螺线很好地描述，并形成其叶片状

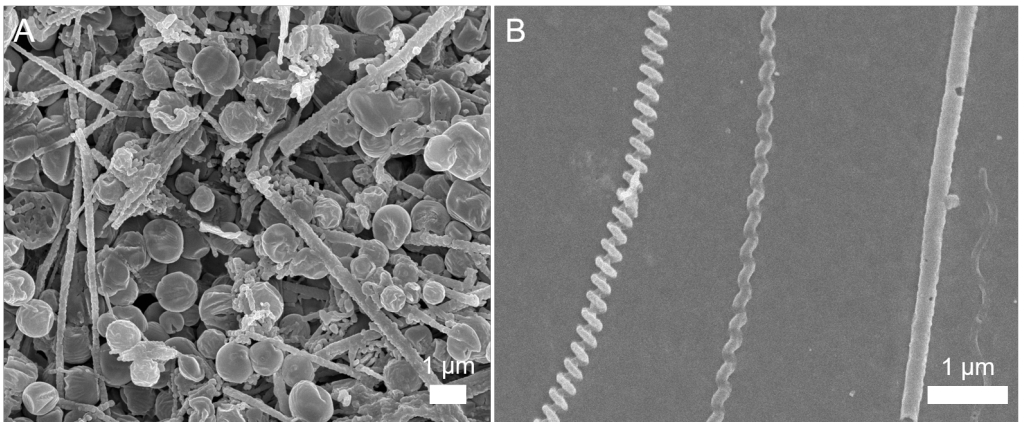


图33：碳硫生物形态体（扫描电子显微镜图像）。（A）球形和丝状生物形态体。请注意，球体表面呈皱褶状，这是扫描电子显微镜腔室真空环境中有机包膜变形所致。（B）扭曲和笔直的丝状生物形态体。（图像：Chrissie Nims（A）和Julie Cosmidis（B））

状。采用一组用于亚兴奋介质的双变量反应扩散方程，对相同的实验形状进行了模拟。此外，还将模拟扩展到三维空间，并使用三反应步骤模型再现了一系列类珊瑚结构。

3.3. 碳硫生物形态体

碳硫生物形态体是具有核壳结构的微观物体，由有机包膜（壳）包裹单质硫矿物（核）构成；图 33。它们会在含有溶解有机物的溶液中，随着硫化物缓慢氧化而自发形成（Cosmidis 和 Templeton，2016年）。尽管其形成机制尚未完全阐明，但人们认为这一过程包括 3 个步骤：(1) 硫化物氧化为单质硫，单质硫进一步与硫化物反应可形成多硫化物；(2) 硫化物和多硫化物与溶解有机物发生反应，通过硫化作用形成包括两亲分子在内的大分子；(3) 长链两亲分子在单质硫矿物的疏水表面自组装，形成有机外壳（Cosmidis 等，2019年）。这些微观结构可呈现多种形态，包括球体、柔性丝状体、以 45 度和 90 度角分枝的刚性丝状体、“螺旋体”、“试管刷状体”或“串珠状体”（Cosmidis 和

Templeton，2016年；Cosmidis 等，2019年）。实验室中已使用多种有机化合物制备出碳硫生物形态体，所用物质从复杂混合物（如酵母提取物、蛋白胨）到简单分子（如葡萄糖）不等，也包括前生物有机物（如甘氨酸）。制备时通常采用与天然水环境相关的地球化学条件（pH、温度、盐度），因此预计只要溶液中存在硫化物和溶解有机物，它们就可能在自然环境中形成（Cosmidis 等，2019年）。在硫氧化菌的微生物培养物以及硫化物洞穴中形成的天然生物膜内，都观察到了具有核壳结构的碳硫颗粒；有人据此提出，碳硫生物形态体的成因所涉及的自组装过程，可能被细菌用于稳定其细胞外环境中的单质硫矿物（一种能源）（Cosmidis 和 Benzerara，2022；Cron 等，2019年、2021年）。目前尚不清楚碳硫生物形态体形成后能否保存在地质记录中。单质硫在成岩条件下并不稳定，但近期的实验室化石化实验表明，在特定条件下，生物形态体的有机外壳可通过硅化作用保存下来，其形态和化学保存潜力优于微生物细胞；后者常见于古代燧石中的化石（Nims 等，2021年）。

3.4. 有机生物形态体

有机生物形态体是由非生物成因有机分子组成、外观类似生物形态的结构。有关有机生物形态体的大多数数据，是在前生物化学与生命起源研究中无意间获得的；这些研究涉及早期地球上可能存在的有机分子。前生物化学实验的许多产物都可能符合目前采用的生物成因判据，其中最值得注意的或许是有关前生物细胞膜和原始细胞形成的研究（McMahon 和 Cosmidis，2022；McMahon 和 Jordan，2022）。由于实验室实验和真实样品分析不断取得新成果，可用于原始细胞形成的、在前生物化学上合理的有机物清单也在持续扩大（McCollom，2013）。前生物合成实验已证明能够形成羧酸、氨基酸、糖和核苷酸（McCollom，2013）。例如，在热液条件下进行的费托型（FTT）合成可产生多种含有6至40个碳原子的脂肪酸、醇和烷烃（McCollom 等，1999），它们都适合作为膜形成组分。羧酸和

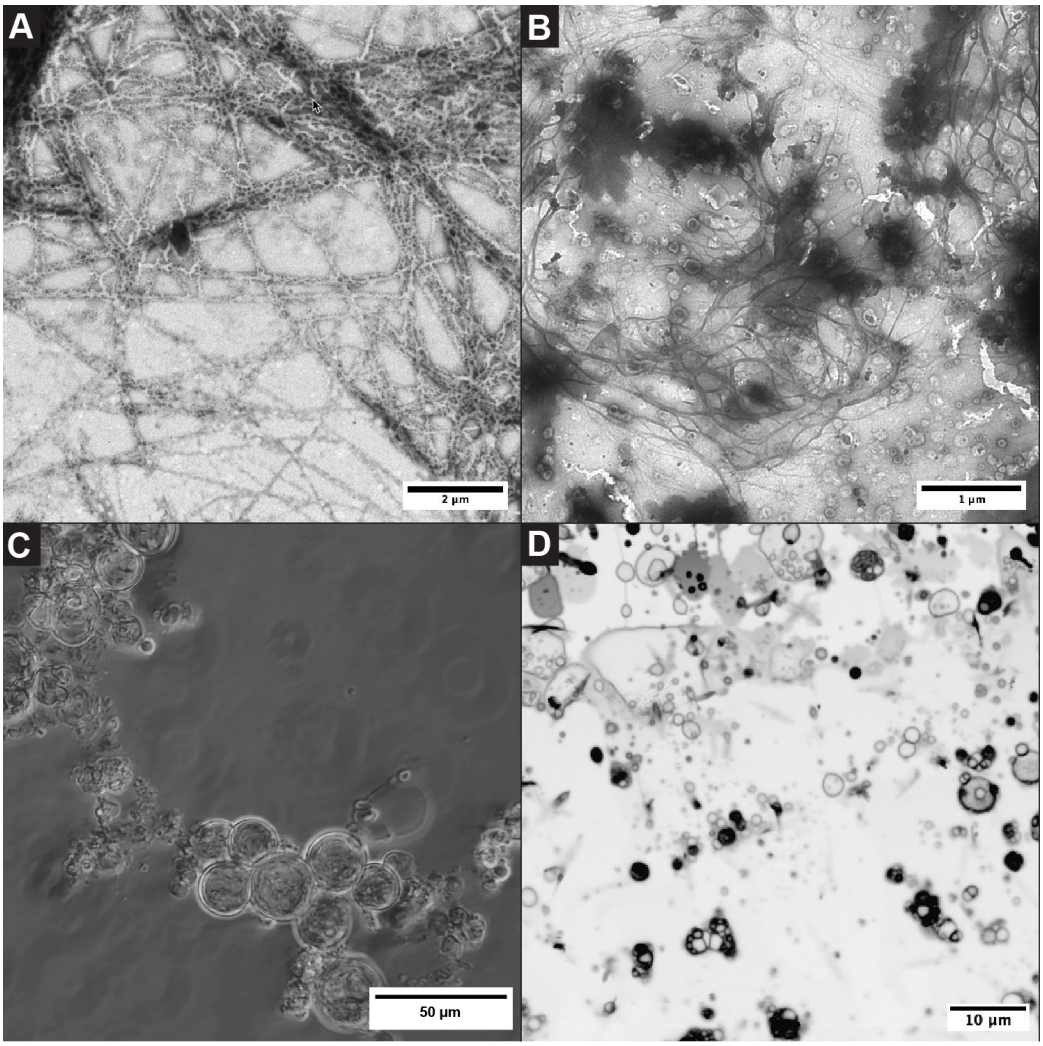


图 34：有机生物形态体。由单链两亲分子形成的有机生物形态体的透射电子显微镜（A、B）、相差显微镜（C）和共聚焦显微镜（D）显微照片。A，丝状链；B，单个原细胞膜及其相关的树枝状结构；C，原细胞膜簇；D，单个及成簇的原细胞膜（图片：Sean Jordan）。

在地球的岩石样品中检测到了非生物成因的氨基酸（例如，McCollom and Seewald（2007）；Ménez et al.（2018））；而在陨石中检测到了多种有机分子，包括脂肪族和多环芳烃（PAHs）、羟基酸、多元醇及氨基酸（例如，Elsila et al.（2021）；Furukawa et al.（2019）；Martins et al.（2007, 2008）；Sephton（2002））。原细胞膜已由陨石样品中所含的有机物直接形成（Deamer，1985）。冥古宙期间，地球受到的陨石通量远高于今天，并且在约41亿至38亿年前的晚期重轰炸期可能曾大幅增加（Hopkins and Mojzsis，2015）。这一时期输送到早期地球的大量有机物，是有机分子的重要来源。结合早期地球上原位形成的有机物，当时很可能存在多种化合物，可用于膜形成。在研究原细胞膜组装及稳定性的实验中，观察到了多种独特结构集合体的形成（Jordan et al., 2019b,a, 2024）。这些形态包括小型（10–20 μm）至大型（$>$ 100 μm）的原细胞簇、由原细胞线性连接而成的丝状体、矿物／原细胞复合结构，以及由可能的有机线连接的原细胞簇（图34）。这些结构的出现似乎受环境条件影响，但尚未进行系统研究。许多这类有机生物形态体令人联想到生物体和古代微体化石。还需进一步研究，以确定有机生物形态体的保存潜力，并表征其经历成岩作用后的形态和化学特征。

4. 非生物的还是生物的?

我们在这篇综述中强调，形态往往并不是判断生物成因性的可靠指标，因为物理和化学自组织可能产生生物系统和非生物系统中都常见的形态。实验室培育的化学花园和生物形态体如今已是这一事实的众所周知的例证。幸运的是，人们很少单凭形态就断定地质记录中发现的结构或物体具有生物成因。关于太古宙岩石 Apex燧石中疑似微化石（Schopf, 1993; Wacey 等，2016）或火星陨石 ALH84001（McKay 等，1996; Bradley 等，1997）成因的广泛争论，都涉及对化学（例如有机、无机和同位素）信号及矿物学信号的讨论（MYu and

Shock, 2000; Golden 等，2001; Martel 等，2012），尽管在公众看来，故事的核心是对分节丝状体的解读——它们在电子显微照片中看起来像微生物。古老岩石或地外物体的现代生命探测方案，例如生命探测阶梯 Neveu 等（2018），正确地强调，要严谨地探测微生物生命，必须结合不同类型、证据力度逐渐增强的证据，包括纹理与构造、表明存在代谢的同位素分馏、具有大对映体过量等性质的复杂有机物，或生长和达尔文进化的证据。然而，有人指出，对于当今采用的许多生物成因判据，非生物结构要么已被证明也符合这些判据，要么目前尚无相关数据（McMahon 和 Jordan（2022））。在所有潜在的生物标志中，形态学生物组构 被认为是最不可靠的，尽管遗憾的是，它们也是最容易探测到的（Neveu 等，2018）。

4.1. 生物矿化的类型：受控型／诱导型／影响型

在这篇综述中，我们描述了形成可识别模式、且其是否有生命参与仍存有争议的地质构造。在这些案例中，形态常常是讨论的一部分，但讨论往往围绕微生物活动在构成相关地质结构的矿物形成过程中所起的作用展开。已知微生物可通过不同机制促使矿物沉淀，这一过程通常称为微生物生物矿化（Cosmidis and Benzerara，2022）。在某些情况下，这种生物矿化被称为生物控制的，意思是矿物的成核和生长受到细胞分子机制的严格引导，而这些机制由基因组编码；由此形成的矿物具有明确且可识别的特征，例如尺寸和形状的范围狭窄、近乎完美的晶体结构，或独特的元素和同位素组成（Amor et al.，2020；Mathon et al.，2024）。当这类受控生物矿物能够在岩石中被识别出来时，原则上，它们就是确凿的生命证据，与通常被视为化石的真核生物矿物（如壳和骨骼）一样；但它们尺寸小得多，也更难检测，并且可能更容易受到成岩转变的影响，这仍是一个挑战。当矿化机制被称为生物诱导的 或生物影响的时，矿物的生物成因性就更难确定。在前一种情况下，矿物沉淀是由细胞附近发生的化学变化引起的，而这些变化是其代谢活动所致，例如pH升高。后一种过程则更为被动，细胞

及其胞外聚合物材料会形成带电表面，矿物可在这些表面上发生异相成核。这两种机制生成的矿物可能缺乏显著特征，也就是说，其矿物学性质（如形态、结构或组成）可能与在类似地球化学条件下非生物形成的矿物相差不大。

4.2. 化石、遗迹化石和化石结构

前文的讨论在某些方面反映了狭义的化石与遗迹化石之间的区别。化石是保存在岩石中的生物遗骸；“遗迹化石”一词自20世纪50年代以来一直在使用，可定义为“动物在沉积物堆积时于其表面或内部活动所形成的沉积构造”（Simpson，1956年）。遗迹化石也称为遗迹化石。此类沉积构造的例子包括足迹、行迹、掘穴、钻孔和粪粒，它们由生物对当地沉积物的物理作用或其代谢活动产生的废弃物形成。与实际化石一样，受控生物矿物是保存下来的身体部位或微生物，且相对容易识别；而生物诱导和影响形成的矿物则像遗迹化石一样，是生物活动的间接证据，也更难识别。当我们考察那些会改变环境的单细胞生物时，情况就变得更复杂了。如果叠层石是生物成因的，那么它应被称为化石还是遗迹化石？有人将叠层石称为第三类，化石结构；它们很少保存任何实际的化石细胞。

4.3. 微生物介导结构

可以认为，由于微生物生命广泛存在于地球表层环境中，微生物仅凭其存在以及改变化学性质的代谢活动，就会影响——至少在一定程度上影响——所有沉积作用和低级成岩过程。事实上，尽管很难确认其他天体上是否存在生命，但要证明地球上的某一特定环境中不存在生命，也几乎同样困难（Belilla et al., 2022）。微生物生命已进化出在我们星球上几乎所有可用生态位中繁衍生息的能力（Merino et al., 2019），使得真正非生物的低温（$\lesssim 120$°C）系统几乎不存在。正因如此，我们需要在实验室中借助受控的无菌条件开展实验，以研究纯粹的非生物化学自组织过程。此外，也可能

正因如此，对于我们所描述的地质结构，人们同时提出了生物机制和非生物机制：在这颗星球上，自然界中的物理化学过程与生物过程始终同步发生，两者各自的影响难以区分。生物过程与物理化学过程在模式形成中的相对重要性，也可能随着某一地质构造的沉积和成岩历史而变化；例如，矿物成核和初始生长可能受到生物影响或由生物诱发，但矿物的沉积累积，以及随后的再搬运和成岩作用，之后可能由非生物过程驱动，从而部分叠加改造原始生物信号。因此，即使构成宏观尺度模式的矿物具有生物成因，该模式仍可能是由非生物过程形成的。在这些情况下，可能需要进行微米至纳米尺度分析，才能确定其生物成因性。

4.4. 矿物演化

虽然过去人们认为，矿物的多样性和分布在地球的整个历史进程中都没有变化，但自20世纪下半叶以来，人们已知道事实并非如此。Zhabin（1981年）提出了矿物在地质历史过程中发生变化的观点。Yushkin（1982）指出，自地球形成以来，地球上的矿物数量一直在增加。然而，直到21世纪初，这一理论才得到更广泛的认可。Hazen等人（2008）提出，除了新矿物的出现之外，地球自形成以来发生的物理化学变化还促成了新的矿物族群出现。粗略来说，这一演化可分为三个阶段。第一阶段发生在行星吸积之后，形成了硫化物、磷化物、铁镍合金、氧化物和硅酸盐。据估计，第一阶段形成了约250种不同的矿物。第二阶段与板块构造的出现有关，促成了花岗岩和变质岩的形成。在这一阶段，大量硫化物和硅酸盐形成，进而产生了约1 250种新矿物。第三个也是最后一个阶段，则与光合作用的出现及大气层中氧含量的增加有关。这使行星的大气层从还原性转变为氧化性，增加了氧化物族矿物的数量，并使碳酸盐、硫酸盐和磷酸盐等新矿物族群得以出现。其中许多矿物与生命直接相关。最后这一阶段使地球上的矿物数量增至如今已知的6 000多种。这一理论

矿物演化理论使我们能够推断，与地球演化历史不同的行星或卫星，其矿物组成也会有所不同；矿物组成取决于它们与所绕行恒星的距离、大小、是否具有板块构造，以及是否孕育生命（Hazen等人，2015；Hazen，2019年）。

4.5. 加深对地质学中非生物模式形成机制的理解之必要性

除了需要更深入地了解生物矿物与模式形成机制之外，我们还主张，应更全面地认识能够在地质系统中促成复杂模式形成的非生物过程；相关内容已在一篇配套论文中综述（Cartwright 等，2024b）。事实上，早期地球或地外语境中的大多数生命探测策略，都包括排除潜在假阳性这一环节；例如美国国家航空航天局的生命探测阶梯（Neveu等人，2018）以及生命探测置信度尺度（Green等人，2021）。例如，后者将以下要求列为评估某种假定生物标志有效性的关键步骤：“已证明，在该环境中，所有已知的非生物来源都不太可能产生 [所评估的] 信号 [。”这一概念也是近期提出的生物标志定义的核心，例如Gillen等人（2023）提出的定义，称生物标志是“任何一种现象，只要生物过程是其已知的一种可能解释，且其潜在的非生物成因已得到充分探究并被排除”。这自然引出了未曾设想的替代解释问题（Vickers等人，2023）——也就是未知的未知的一种形式：如果我们并未意识到，在所关注的环境中可能发生的所有非生物过程，而这些过程可能形成生物标志模拟物，例如生物形态体，该怎么办？这一领域研究匮乏的一个例证是，大多数生物形态体仅依据形态加以描述，而其化学特征以及能否与真正的生物标志区分开来，却鲜为人知。因此，研究人员呼吁更深入地了解地质学上的非生物基线，以便据此明确识别生物信号（McMahon和Cockell，2024）。在早期地球环境中，要建立这一非生物基线并非易事；而在其他天体上，关键的地球化学参数仅受到宽泛约束，建立基线就更加困难。

4.6. 当非生物与生物的图案形成过程相辅相成

正如我们所讨论的，非生物与生物成因之间的区分并非绝对分明。有些结构确实由生物作用引发，但其后续形成过程却是非生物成因的。对于这样一种情况，我们该如何描述：原材料源自生物成因，但它们形成特定结构的过程完全由物理和化学过程控制？地球上的许多矿物，其形成部分或全部依赖于生物过程。如果这类矿物随后构成某些结构的一部分，且此后不再受到生物作用，我们又该如何对最终形成的结构分类?

非生物机制和生物机制可能都曾参与其中的例子包括：条带状铁建造（非生物机制：铁通过化学过程从古代海洋中沉淀出来，可能与氧含量有关；生物机制：早期微生物生命（如光合蓝细菌）对铁的氧化及其沉积的促进作用）；微晶灰岩（非生物机制：碳酸钙细颗粒直接从海水中沉淀出来；生物机制：微生物介导，以及钙藻和其他生物的分解，促进微晶形成）；磷块岩（非生物机制：由于水柱中的化学变化，磷酸盐矿物从海水中沉淀出来；生物机制：有机质的积累和微生物活动使磷酸盐富集，并促进其沉淀）；以及燧石（非生物机制：二氧化硅从过饱和水体中沉淀出来，通常与热液活动有关；生物机制：二氧化硅的沉积受到微生物（如硅藻和放射虫）硅质骨骼溶解的影响）。我们应将这些情况与此前讨论过的其他一些生物或非生物图案形成案例区分开来。在那些情况下，特定图案要么是非生物成因，要么是生物成因；而在这些情况下，自然界中矿物的存在（即其原子尺度的构成）可能归因于生物活动，但其分子尺度以上的结构并非如此；我们将这种结构称为其图案。

4.7. 生物成因结构的成因与生命起源

非生物模式形成与生物模式形成之间关系的一个方面是，前者很可能孕育了后者。也就是说，生命可能起源于由

非生物模式形成过程形成的孵育器中。由此，我们在此讨论的一些地质模式，最初可能是非生物结构，后来被生命接管并转变为生物结构，从而影响了生命演化。例如，早期细胞可能开始进行生物矿化，以操控构成其区室的矿物膜，从而控制自身的代谢。

黏土参与生命起源的假说已有数十年历史。较新近的一个假说认为，海底的热液喷口——作为一种称为化学花园的自组织化学系统的地质实例——可能曾是生命涌现的环境。将这两种观点结合起来，便是富绿锈矿（绿锈）在热液喷口中形成，并可能成为生命起源催化剂的设想。虽然富绿锈矿并非黏土，但它是一种层状双氢氧化物，其层间空间带负电，而黏土中的层间空间则带正电。

另一个例子是许多原核细胞呈球形。人们认为，称为脂质囊泡的超分子双层结构很可能是最初原细胞膜的候选者（Lai 和 Chen，2020）。它们通常呈球形，但在特定条件下也能形成丝状和杆状形态（Jordan 等，2024）；所有这些形状都源于两亲性有机分子的自发自组装，而这一过程由热力学驱动。原核细胞随后呈现的球形（球菌）、杆状（杆菌）或丝状形态，或许是一种进化包袱——也就是 Gould 和 Lewontin（1979）所称的拱肩——并非因相较于其他形态具有优势而最初受到选择，而只是由于在特定环境条件下不可避免，才在从化学到生物学的过渡过程中得以保留。

4.8. 同位素生物标志

同位素生物标志是指特定的同位素比值，即能够表明生命存在的同位素指纹，因为生物体在代谢过程中会优先利用某些同位素（Eroglu 等人，2023；Des Marais 等人，2025年）。这些标志体现在碳（$^{13}C/^{12}C$）、氮（$^{15}N/^{14}N$）、硫（$^{34}S/^{32}S$）和铁（$^{56}Fe/^{54}Fe$）等稳定同位素的比值中。通过比较生物来源与非生物过程产生的同位素模式，可以利用这些比值研究过去和现在的生命。

可以说，同位素特征是非生物基线尤其缺乏充分表征的一个方面。目前严重缺乏

与无机和有机生物形态体相关的同位素数据，这很可能既是因为所用技术具有专业性，也因为这一研究领域尚处于起步阶段。

4.9. 人工智能 / 机器学习技术的潜力

矿物生物标志识别领域一项令人关注的新进展，是利用机器学习方法对模式进行分类；在此案例中，分类对象是矿物中的同位素和化学模式（Figueroa 等，2024），分类依据则是它们属于生物成因还是非生物成因。未来，可以利用地质结构图像提供的视觉信息，训练分类算法识别具有生物成因的模式。一个显而易见的局限是，这类算法需要用规模足够大的带标签数据集进行训练，而这首先要求人们就相关地质模式的生物成因性达成一致。另一个局限是，这类机器学习模型的可解释性可能较低，也就是说，人们可能无法理解模型如何作出分类决策，从而限制其泛化能力和鲁棒性。

在我们完成本文写作之际，朝这一方向迈出的第一步刚刚出现（Wong 等，2025年）。在这篇论文中，作者使用热解–气相色谱–质谱仪，对大量含有化石遗骸的岩石样品和完全非生物的材料进行了化学分析。他们利用包含272个样品的数据集训练了一种机器学习算法（随机森林）。该数据集被划分为9个二元类别，并进一步分为交叉验证训练集（使用数据集中75%的数据）和测试集（25%），每个单独模型的准确率均超过90%。利用这种方法，模型将至少起源于25.2亿年前的样品识别为源自光合生物的样品。同时，在可追溯至33.3亿年前的受测岩石样品中，也发现了被模型识别为与生命相容的特征。结果令人鼓舞，但考虑到数据集的维度极高（降维后仍有8,189个特征），而每项二元测试所对应的样品数量相对较少，这表明即使采用交叉验证，仍有可能存在一定程度的过拟合。如果能够确认这些模型的泛化能力，该方法或许有助于解决本综述中提出的一些科学争议。

4.10. 生物成因，还是非生物成因？

贯穿这项工作的理念，是考察那些可能受到生物影响、也可能不受生物影响的结构。以叠层石为例：几年前，人们还曾广泛讨论其可能的非生物形成机制；如今，叠层石通常被视为微生物介导的矿物沉淀的实例。这一过程可以被动发生：细菌通过其胞外聚合物（EPS）为矿物提供成核位点，而这些胞外聚合物具有Ca^{2+}结合亲和力；或者，细菌也可以通过代谢过程诱导矿物过饱和。然而，非生物过程很容易形成层状结构，其形态与生物形成的结构相似。在这种情况下，我们称之为叠层石样结构。这些结构也可能被细菌定殖，但这些细菌并不参与微生物岩形成。由此，叠层石又成为一个问题的例子：究竟应根据结构的形态，还是根据其形成机制来定义结构？在这方面，叠层石与地质学中的许多其他实例相似，在这些实例中，人们同样围绕这一问题展开争论。

化学过程与生物过程之间存在协同效应。在现代微生物岩中，我们可以观察其中的微生物及其基因，并发现它们会执行某些代谢功能，从而促进矿物沉淀和叠层石增生。我们还可以通过使用微生物和欠饱和溶液进行实验来证实这一点。对于缺乏DNA数据、几乎从未发现无可争议的微生物痕迹的古代微生物岩，问题就出现了：成岩作用、副变质作用、变质作用等会改变岩石的初始特征。根据同位素得出的结果并不总是明确，因此生物成因与非生物成因之争仍未有定论。

因此，很可能今天地球上的所有叠层石都是由微生物介导形成的，但在非生物环境中，也可能通过非生物自组织形成叠层石，或“叠层石样”结构。这个问题对于生命出现之前的早期地球十分重要；倘若有一天，行星探测车在火星或太阳系其他地方发现了某种看起来像叠层石的东西，这个问题也同样重要。逻辑上，这两种情况并不相互矛盾：如今，在我们这个充满微生物的星球上，所有叠层石都可以由微生物介导形成；但在没有生物体的情况下，叠层石或叠层石样结构也可能以非生物方式形成。我们在这里讨论的许多系统也是如此。

不难设想，在早期地球上，当微生物刚开始 colonize 各种环境时，某个微生物偶然遇到了一种非生物成因的叠层石状结构。它发现结构表面是个适宜栖居之处，因为该结构的非生物生长机制在它停留于矿物生长前沿时为它提供了营养物质。反过来，它进化出了矿化这些营养物质的能力，使如今由微生物介导形成的叠层石比早期的非生物叠层石堆积得更快。就这样，陆地叠层石成为由微生物介导形成的矿物结构。

4.11. 结论

如何区分由非生物形成机制产生的地质模式与起源于生物的其他地质模式，这一问题仍未解决。对于研究地球生命起源以及搜寻其他天体上的生命而言，这个问题或许至关重要。仅凭形态就将火星上的结构称为生命证据，显然有问题。但同样值得关注的是，某些地质构造可能由生物成因过程产生，而如果它们看起来并无明显的生物成因特征，人们或许就不会将其视为生命证据。

致谢

这篇综述论文源自2022年由 Sean McMahon 在爱丁堡大学组织的研讨会“地球化学花园学：地质系统中的自组织”。该研讨会由欧洲科学与技术合作（COST）计划资助，行动编号为 CA17120（化学花园学）。JC 感谢欧盟“地平线2020”欧洲研究委员会启动基金计划的支持（BioFacts，资助协议编号 101076666）。JHEC 和 CISD 感谢西班牙科学、创新与大学部通过资助项目 PID2024-160443NB-I00 提供支持。FJH 感谢资助项目 PID2020-114355GB-I00 和 PID2023-146856NB-I00 的支持，该项目由西班牙科学、创新与大学部/西班牙国家研究署/10.13039/501100011033 及欧盟欧洲区域发展基金“建设欧洲的一种方式”资助。EK 感谢欧盟“地平线2020”研究与创新计划通过玛丽·斯克沃多夫斯卡-居里资助协议（编号 101031812）“NanoBioS”提供资助。PS 感谢波兰国家科学中心通过研究资助项目 2022/47/B/ST3/03395 提供支持。

参考文献

Adelman, J., 2007. Eozoön：揭穿黎明动物之谜。Endeavour 31, 94–98。Albani, A.E., Bengtson, S., Canfield, D.E., Bekker, A., Macchiarelli, R., Mazurier, A., Hammarlund, E.U., Boulvais, P., Dupuy, J.J., Fontaine, C., 等，2010。21亿年前含氧环境中具有协同生长特征的大型群体生物。《自然》466, 100–104。Allwood, A.C., Rosing, M.T., Flannery, D.T., Hurowitz, J.A., Heirwegh, C.M., 2018。重新评估格陵兰37亿年前岩石中的生命证据。《自然》563, 241–244。Allwood, A.C., Walter, M.R., Kamber, B.S., Marshall, C.P., Burch, I.W., 2006。澳大利亚早太古代的叠层石礁。《自然》441, 714–718。Amor, M., Mathon, F.P., Monteil, C.L., Busigny, V., Lefevre, C.T., 2020。趋磁细菌中的铁生物矿化细胞器：功能、合成及其在古代岩石样品中的保存。《环境微生物学》22, 3611–3632。Amstutz, G.C., 1958年。粪化石：文献综述及华盛顿州南部标本研究。《沉积学研究杂志》28, 498–508。Anbar, A.D., Holland, H.D., 1992年。锰的光化学与条带状铁建造的成因。《地球化学与宇宙化学学报》56, 409–421。Anderson, R.P., Tarhan, L.G., Cummings, K.E., Planavsky, N.J., Bjørnerud, M., 2016年。11亿年前大陆铜港组中的宏观结构：结核还是化石？《古生物学》31, 327–338。Antcliffe, J., McLoughlin, N., 2008。解读生命起源和动物起源的化石证据：不同世界中的共同挑战。《从化石到天体生物学：地球生命记录与地外生物标志物探索》，211–229。

Arenas, C., Jones, B., 2017. 微生物层理的时间与环境意义：来自西班牙Piedra河近期河流叠层石的启示。《沉积学》64, 1597–1629.

Arslan, M., Abdioğlu, E., Kadir, S., 2010. 土耳其东北部吉雷松Tirebolu地区上白垩统火山碎屑岩单元中膨润土的矿物学、地球化学与成因。《黏土与黏土矿物》58, 120–141.

Arvestål, E.H., Willman, S., 2020. 爱沙尼亚埃迪卡拉纪的有机壁微体化石：东欧地台上的生物多样性。前寒武纪研究 341, 105626.

Astafieva, M.M., 2020. 印度太古宙的铁细菌Gallionella。《古生物学杂志》54, 215–219. doi:10.1134/S0031030120030028.

Bailey, S.W., 1980. 层状硅酸盐的结构，载于：Brindley, G.W., Brown, G.（编），《黏土矿物的晶体结构及其X射线鉴定》。大不列颠及爱尔兰矿物学会，第1–124页。

Bailey, S.W., 1990年。埃洛石——一项批判性评估，载于：1989年斯特拉斯堡举行的第九届国际黏土会议论文集。第二卷：表面化学、黏土结构与混层。《地质科学：通报与回忆录》。

Baker, G., Frostick, A.C., 1951. 澳大利亚维多利亚州坎贝尔港石灰岩洞穴中的豆石、鲕粒及钙质生长物。《沉积岩石学杂志》21，85–104。doi:10.1306/D426942C-2B26-11D7-8648-000102C1865D。

Banerjee, N.R., Furnes, H., Muehlenbachs, K., Staudigel, H., de Wit, M., 2006. 南非巴伯顿绿岩带枕状熔岩和玻屑岩中3.4–3.5 Ga微生物生物标志物的保存。《地球与行星科学快报》241, 707–722. Barge, L.M., Cardoso, S.S., Cartwright, J.H., Cooper, G.J., Cronin, L., De Wit, A., Doloboff, I.J., Escribano, B., Goldstein, R.E., Haudin, F., et al., 2015. 从化学花园到化学花园学。《化学评论》115, 8652–8703. Barge, L.M., Cardoso, S.S., Cartwright, J.H., Doloboff, I.J., Flores, E., Macías-Sánchez, E., Sainz-Díaz, C.I., Sobrón, P., 2016. 自组装

羟基氧化铁/氧化铁管状结构：来自里奥廷托的实验室培育与野外实例。《英国皇家学会会刊A辑：数学、物理与工程科学》472, 20160466。

Bau, M., Schmidt, K., Koschinsky, A., Hein, J., Kuhn, T., Usui, A., 2014年。基于稀土元素和钇，区分不同成因类型的海洋铁锰结壳和结核。《化学地质学》381，1–9。

Belilla, J., Iniesto, M., Moreira, D., Benzerara, K., Gérard, E., López-García, J.M., Kotopoulou, E., López-García, P., 2022。活跃的微生物空中传播和生物形态体，是在多极端达洛尔地热区的细胞降解卤水中探测生命时的干扰因素。《MBio》13，e0030722。

Bergaya, F., Lagaly, G., 2013. 总论：黏土、黏土矿物与黏土科学，载于：Bergaya, F., Lagaly, G.（编），《黏土科学进展》。爱思唯尔，第1–19页。Berger, W.H., 1969年。浮游有孔虫：基本形态及其生态学意义。《古生物学杂志》，1369–1383。Blank, C.E., Cady, S.L., Pace, N.R., 2002。黄石国家公园各处近沸腾的沉硅温泉中的微生物组成。《应用与环境微生物学》68，5123–5135。Blöthe, M., Wegorzewski, A., Müller, C., Simon, F., Kuhn, T., Schippers, A., 2015。深海锰结核内部的锰循环微生物群落。《环境科学与技术》49，7692–7700。Blöthe, M., Roden, E.E., 2009年。自养型亚铁氧化、硝酸盐还原富集培养物的组成与活性。《应用与环境微生物学》75，6937–6940。Böhm, F., Brachert, T.C., 1993。德国南部和奥地利早侏罗世和中侏罗世的深水叠层石与马斯洛夫树枝状化石。《沉积相》28，145–168。Borsato, A., Frisia, S., Jones, B., Van Der Borg, K., 2000年。方解石月乳：意大利阿尔卑斯山洞穴中的晶体形态与形成环境。《沉积学研究杂志》70，1171–1182。

Bosak, T., Knoll, A.H., Petroff, A.P., 2013。叠层石的意义。《地球与行星科学年度评论》41，21–44。

Bosak, T., Liang, B., Sim, M.S., Petroff, A.P., 2009年。锥形叠层石中产氧光合作用的形态记录。《美国国家科学院院刊》106, 10939–10943。

Boyle, R., 约1650年。《自然之书》研究。《著作集》第13卷。

Brachaniec, T., Środek, D., Surmik, D., Niedźwiedzki, R., Georgalis, G.L., Płachno, B.J., Duda, P., Lukeneder, A., Gorzelak, P., Salamon, M.A., 2022。比较性现代类比研究提示了波兰所谓中新世粪化石的成因。PeerJ 10, e13652。

Bradley, J.P., Harvey, R.P., McSween, Jr, H.Y., 1997年。火星陨石中不存在“纳米化石”。《自然》390，454–456。Brasier, A.T., Dennis, P., Still, J., Parnell, J., Culwick, T., Brasier, M.D., Wacey, D., Bowden, S.A., Crook, S., Boyce, A.J., 等，2019年。探测远古生命：考察可能的叠层石及其伴生方解石的性质与成因，它们来自一个十亿年前的湖泊。《前寒武纪研究》328，309–320。Braterman, P.S., Cairns-Smith, A.G., Sloper, R.W., 1983年。水合Fe^{2+}的光氧化——对条带状铁建造的意义。《自然》303，163–164。Brau, F., Haudin, F., Thouvenel-Romans, S., De Wit, A., Steinbock, O., Cardoso, S.S., Cartwright, J.H., 2018。受限化学花园中的丝状体动力学及丝状腐蚀。《物理化学化学物理》20，784–793。Braunstein, D., Lowe, D.R., 2001。泉与间歇泉活动同高温（73 °C）硅华的沉积和形态之间的关系：美国怀俄明州黄石国家公园。《沉积学研究杂志》71，747–763。Broecker, W.S., Liu, T., 2001。岩漆：沙漠湿润度的记录者？《GSA今日》11，4–10。

Budd, G.E., Jackson, I.S.C., 2016。寒武纪的生态创新与冠群门类的起源。《皇家学会哲学汇刊B辑：生物科学》371，20150287。Butterfield, N.J., 2015。真核生物的早期进化。《古生物学》58，5–17。Cairns-Smith, A.G., 1978年。前寒武纪溶液光化学、逆向分异与条带状铁建造。《自然》276，807–808。Campbell, K.A., Guido, D.M., Gautret, P., Foucher, F., Ramboz, C., Westall, F., 2015。温泉硅质烧结物中的间歇泉岩：窥见地球上最热的陆地（古）环境及其极端生命。《地球科学评论》148，44–64。Cañaveras, J.C., Cuezva, S., Sanchez-Moral, S., Lario, J., Laiz, L., Gonzalez, J.M., Saiz-Jimenez, C., 2006。月乳沉积物中纤维状方解石晶体的成因。《自然科学》93，27–32。Cartwright, J.H.E., Checa, A.G., Vendrasco, M.J., 2024a。腕与软体动物：进化军备竞赛造就了以软体动物生物矿化为基础的盔甲。《MRS公报》49，71–79。Cartwright, J.H.E., Cockell, C.S., Goehring, L., Holler, S., Jordan, S.F., Knoll, P., Kotopoulou, E., Loron, C.C., McMahon, S., Morris, S.W., Neubeck, A., Pimentel, C., Sainz-Díaz, C.I., Shahidzadeh, N., Szymczak, P., 2024b。《地质软物质中的自组织图案形成》。Cartwright, J.H.E., Escribano, B., González, D.L., Sainz-Díaz, C.I., Tuval, I., 2013。冰指作为逆向化学花园的一个实例。《朗缪尔》29，7655–7660。Cavalazzi, B., Barbieri, R., Ori, G.G., 2007。安蒂阿特拉斯山脉摩洛哥Hamar Laghdad泥盆纪碳酸盐丘中的化能合成微生物岩。《沉积地质学》200，73–88。Çelik, M., Karakaya, N., Temel, A., 1999。土耳其东庞蒂德山脉热液蚀变火山岩中的黏土矿物。《黏土与黏土矿物》47，708–717。

Chaddha, A.S., Sharma, A., Singh, N.K., Shamsad, A., Banerjee, M., 2024年. 岩漆形成中的生物-非生物混合：一种新视角。《化学地质学》 648, 121961. Chafetz, H., Barth, J., Cook, M., Guo, X., Zhou, J., 2018. 碳酸盐球粒的成因：对巴西阿普特阶盐下储层的启示。《沉积地质学》 365, 21–33. Chafetz, H.S., Akdim, B., Julia, R., Reid, A., 1998年. 富锰铁黑色石灰华枝晶；由细菌（及纳米细菌）诱导形成的沉淀物。《沉积学研究杂志》68, 404–412. Chafetz, H.S., Guidry, S.A., 1999年. 细菌枝晶、晶体枝晶和放射状晶体枝晶：细菌沉淀与非生物沉淀。《沉积地质学》 126, 57–74. Chagas, A.A., Webb, G.E., Burne, R.V., Southam, G., 2016a年. 现代湖泊微生物岩：综合认识水相与碳酸盐地球化学及矿物学。《地球科学评论》162, 338–363. Chagas, A.A., Webb, G.E., Burne, R.V., Southam, G., 2016b年. 现代湖泊微生物岩：综合认识水相与碳酸盐地球化学及矿物学。《地球科学评论》162, 338–363. Chan, C., Emerson, D., Luther III, G., 2016. 微需氧铁氧化微生物在形成条带状铁建造中的作用。《地球生物学》14, 509–528. Chan, C.S., Fakra, S.C., Emerson, D., Fleming, E.J., Edwards, K.J., 2010. 岩石营养型铁氧化细菌产生有机柄以控制矿物生长：对生物标志形成的启示。《ISME杂志》5, 717–727. Cho, H., Kim, K.H., Son, S.K., Hyun, J.H., 2018. 东北赤道太平洋韩国深海研究区深海沉积物中与锰结核相关的精细尺度微生物群落。《海洋科学杂志》53, 337–353. Chopard, B., Herrmann, H., Vicsek, T., 1991. 矿物树枝晶的结构与生长机制。《自然》353, 409–412。

Christidis, G.E., Scott, P.W., Marcopoulos, T., 1995. 希腊爱琴海东米洛斯膨润土矿床的成因：地质学、矿物学和地球化学证据。《黏土与黏土矿物》43, 63–77. Cirigliano, A., Tomassetti, M.C., Di Pietro, M., Mura, F., Maneschi, M.L., Gentili, M.D., Cardazzo, B., Arrighi, C., Mazzoni, C., Negri, R., et al., 2018. 意大利塔奎尼亚伊特鲁里亚盾牌墓中微生物起源的方解石月乳。《科学报告》8, 15839. Cloud, P., 1973. 条带状铁建造的古生态学意义。《经济地质学》68, 1135–1143. Cockell, C., van Calsteren, P., Mosselmans, J.F.W., Franchi, I.A., Gilmour, I., Kelly, L., Olsson-Francis, K., Johnson, D., et al., 2010. 年轻海底玄武岩中的微生物内岩定殖及其地球化学环境。《化学地质学》279, 17–30. Cockell, C., Olsson-Francis, K., Herrera, A., Meunier, A., 2009a. 陆地火山玻璃中的蚀变结构及相关细菌群落。《地球生物学》7, 50–65. Cockell, C.S., Olsson, K., Knowles, F., Kelly, L., Herrera, A., Thorsteinsson, T., Marteinsson, V., 2009b. 冰岛风化玄武质玻璃中的细菌。《地质微生物学杂志》26, 491–507. Cohen, P.A., Schopf, J.W., Butterfield, N.J., Kudryavtsev, A.B., Macdonald, F.A., 2011. 中新元古代原生生物中的磷酸盐生物矿化。《地质学》39, 539–542. Cosmidis, J., Benzerara, K., 2022. 微生物为何形成矿物？《科学院院报：地球科学》354, 1–39. Cosmidis, J., Benzerara, K., Gheerbrant, E., Estève, I., Bouya, B., Am- aghzaz, M., 2013. 摩洛哥Ouled Abdoun古新世磷块岩中保存异常完好的细菌化石的纳米尺度表征。《地球生物学》11, 139–153. Cos midis, J., Nims, C.W., Diercks, D., Templeton, A.S., 2019. 通过有机矿化形成并稳定单质硫。《地球化学与宇宙化学学报》247, 59–82。

Cosmidis, J., O’Reilly, S., Ellison, E., Crispin, K., Diercks, D., Templeton, A., 2021. 天然 CO_2 泄漏点（水晶间歇泉，犹他州）的碳酸盐多型性受微生物铁氧化还原动态控制。Cosmidis, J., Templeton, A.S., 2016. 硫化物环境中生物形态碳/硫微观结构的自组装。《自然·通讯》7, 12812. Cradwick, P.D.G., Farmer, V.C., Russell, J.D., Masson, C.R., Wada, K., Yoshinaga, N., 1972. 伊毛缟石：一种具有管状结构的含水硅酸铝。《自然·物理科学》240, 187–189. Cravero, F., Churchman, G.J., 2016. 球状埃洛石的成因：文献综述。《黏土矿物》51, 417–427. Cron, B., Henri, P., Chan, C.S., Macalady, J.L., Cosmidis, J., 2019. 久慈硫曲菌介导的单质硫形成由胞外有机化合物促成。《微生物学前沿》10, 2710. Cron, B., Macalady, J.L., Cosmidis, J., 2021. 富含*Sulfurovum*的生物膜中胞外单质硫的有机稳定作用：胞外聚合物的新作用？《微生物学前沿》12, 720101. Crowe, S.A., Jones, C., Katsev, S., Magen, C., O’Neill, A.H., Sturm, A., Canfield, D.E., Haffner, G.D., Mucci, A., Sundby, B., Fowle, D.A., 2008. 光合铁氧化菌在太古宙海洋类比环境中繁盛。《美国国家科学院院刊》105, 15938–15943. Cuadros, J., 2017. 黏土矿物与微生物的相互作用：综述。《黏土矿物》52, 235–261. D’Angelo, A., Paineau, E., Rouzière, S., Elkaim, É., Goldmann, C., To- quer, D., Rols, S., Launois, P., 2023. 伊毛缟石纳米管的原子结构：通过 X 射线散射实验和分子动力学模拟重新探究一项已有50年历史的课题。《应用黏土科学》242, 107043. d’Argenville, A.J.D., 1755. 《自然史阐释：主要部分之一，矿物学》。De Bure l’aîné，巴黎。

Davies, N.S., Liu, A.G., Gibling, M.R., Miller, R.F., 2016. 澄清错误观念与误解：从地质学角度探讨微生物过程和非生物过程形成的沉积表面纹理。《地球科学评论》154, 210–246. doi:10.1016/j.earscirev.2016.01.005. Davis, D.G., 2019. 石幔及相关洞穴沉积物，载于：《洞穴百科全书》。爱思唯尔，第514–520页。Dawkins, R., 1976. 《自私的基因》。牛津大学出版社。Dawkins, R., 1986. 创造与自然选择。《新科学家》111, 34–38. Dawkins, R., 1996. 《盲眼钟表匠：进化的证据为何揭示了一个没有设计的宇宙》。W. W. 诺顿公司。Deamer, D.W., 1985. 默奇森碳质球粒陨石的有机组分形成了边界结构。《自然》317, 792–794. Deirieh, A., Chang, I.Y., Whittaker, M.L., Weigand, S., Keane, D., Rix, J., Germaine, J.T., Joester, D., Flemings, P.B., 2018. 黏土浆料中的颗粒排列：反对蜂窝结构的论据。《应用黏土科学》152, 166–172. Della Porta, G., Hoppert, M., Hallmann, C., Schneider, D., Reitner, J., 2021. 微生物席对活跃热液系统中石灰华沉淀的影响（意大利中部）。《沉积记录》8, 165–209. Des Marais, D.J., Caro, T., Dhingra, R., Fox, A.C., Galloway, T., Mackey, T.J., Osterhout, J., Pasterski, M.J., Theiling, B.P., 2025. 稳定同位素丰度模式作为潜在生物标志。《天体生物学》25, 537–549. doi:10.1177/15311074251360977. Dorn, R.I., 1984. 岩漆微化学纹层的成因及其意义。《自然》310, 767–770. Dorn, R.I., 2007. 对“沙漠阳光下烘烤黑欧泊：二氧化硅在沙漠漆中的重要性”的评论。《地质学》35, e122–e123. Dorn, R.I., 2024. 岩漆再探。《自然地理学进展：地球与环境》48, 389–419。

Dorn, R.I., Krinsley, D.H., Ditto, J., 2012. 重新审视 Alexander von Humboldt 开创岩石涂层研究的历程。《地质学杂志》120, 1–14。Dorn, R.I., Oberlander, T.M., 1981. 沙漠漆的微生物起源。《科学》213, 1245–1247。Downes, P., Marsh, L., Bento, J., Webber, A., Clarke, M., 2024. 关于深海海底暗氧产生新检测方法的讨论之贡献。Dravis, J.J., 1983. 巴哈马的硬化潮下带叠层石。《科学》219, 385–386。Duarte-Neto, P., Stošić, T., Stošić, B., Lessa, R., Milošević, M., 2014. 影响扩散限制聚集体形状可塑性的模型要素之间的相互作用。《物理评论E》90, 012312。Dupraz, C., Reid, R.P., Braissant, O., Decho, A.W., Norman, R.S., Visscher, P.T., 2009a. 现代微生物席中的碳酸盐沉淀过程。《地球科学评论》96, 141–162。Dupraz, C., Reid, R.P., Braissant, O., Decho, A.W., Norman, R.S., Visscher, P.T., 2009b. 现代微生物席中的碳酸盐沉淀过程。《地球科学评论》96, 141–162。Edwards, K., Rogers, D., Wirsen, C., McCollom, T., 2003. 从深海分离并鉴定新型嗜冷、中性、氧化铁、化能无机自养的 α-和 γ-变形菌。《应用与环境微生物学》69, 2906–2913。Ehrlich, H.L., 2000. 海洋锰结核：生物成因与生物浸出的可能性。《采矿、冶金与勘探》17, 121–128。El Albani, A., Bengtson, S., Canfield, D.E., Riboulleau, A., Rollion Bard, C., Macchiarelli, R., Ngombi Pemba, L., Hammarlund, E., Meunier, A., Moubiya Mouele, I., et al., 2014. 21亿年前的弗朗斯维尔生物群：生物成因性、埋藏学与生物多样性。PLoS One 9, e99438。Elsila, J.E., Johnson, N.M., Glavin, D.P., Aponte, J.C., Dworkin, J.P., 2021. 铁陨石和石铁陨石中的氨基酸丰度与组成。《陨石学与行星科学》56, 586–600。

Emerson, D., Moyer, C.L., 2002. 中性氧化铁细菌在 Loihi海山热液喷口处数量丰富，并在铁氧化物沉积中发挥重要作用。《应用与环境微生物学》68, 3085–3093。

Emerson, S., Kalhorn, S., Jacobs, L., Tebo, B.M., Nealson, K.H., Rosson, R.A., 1982。二价锰的环境氧化速率：细菌催化。《地球化学与宇宙化学学报》46, 1073–1079。

Engel, C.G., Sharp, R.P., 1958年。沙漠漆的化学数据。《美国地质学会公报》69，487–518。

Eroglu, S., Thomazo, C., Strauss, H., 2023. 同位素生物标志。Springer Berlin Heidelberg，柏林，海德堡。第 1544–1550 页。网址：https://doi.org/10.1007/978-3-662-65093-6_182, doi:10.1007/978-3-662-65093-6_182。Eswaran, H., 1972. 水铝英石、伊毛缟石和埃洛石的形态。《黏土矿物》9，281–285。Figueroa, M.C., Gregory, D.D., Williford, K.H., Fike, D.J., Lyons, T.W., 2024. 利用黄铁矿中的硫同位素和微量元素数据，采用机器学习方法探索早期地球和火星上的生物标志。《天体生物学》24，1110–1127。Finlay, R.D., Mahmood, S., Rosenstock, N., Bolou-Bi, E.B., Köhler, S.J., Fahad, Z., Rosling, A., Wallander, H., Belyazid, S., Bishop, K., 等，2020. 综述与综合：不同空间尺度上的生物风化及其后果——从纳米尺度到全球尺度。《生物地球科学》17，1507–1533。Fiore, S., Dumontet, S., Huertas, F.J., Pasquale, V., 2011. 细菌诱导高岭石结晶。《应用黏土科学》53, 566–571。Fiore, S., Huertas, F.J., Huertas, F., Linares, J., 1995. 热液条件下合成的高岭石晶体形态。《黏土与黏土矿物》43，353–360。Fiore, S., Huertas, F.J., Huertas, F., Linares, J., 2001. 根据显微镜（SEM-TEM-AEM）研究推断流纹质黑曜岩中的蒙脱石形成。《黏土矿物》36，489–500。

Fisk, M., Popa, R., Mason, O., Storrie-Lombardi, M., Vicenzi, E.P., 2006. 地球（及火星？）上的铁镁硅酸盐生物风化。《天体生物学》6, 48–68。Fisk, M.R., Giovannoni, S.J., Thorseth, I.H., 1998. 海洋火山玻璃的蚀变：微生物活动的结构证据。《科学》281，978–980。Fleury, V., Gouyet, J.F., Léonetti, M.（编），2001.《自然界中的分枝》。Springer Berlin Heidelberg。Fouke, B.W., 2011. 温泉系统地球生物学：黄石国家公园猛犸温泉石灰华形成中的非生物与生物影响。《沉积学》58，170–219。Foustoukos, D., Bekker, A., 2008. 相分离过程中的热液亚铁氧化：与Algoma型条带状铁建造成因的相关性。《地球化学与宇宙化学学报》增刊72，A280。Furnes, H., Banerjee, N.R., Muehlenbachs, K., Kontinen, A., 2005. 芬兰Jormua蛇绿岩杂岩变质玻璃质火山岩中生物标志的保存。《前寒武纪研究》136，125–137。Furnes, H., Banerjee, N.R., Muehlenbachs, K., Staudigel, H., de Wit, M., 2004. 太古宙枕状熔岩记录的早期生命。《科学》304，578–581。Furukawa, Y., Chikaraishi, Y., Ohkouchi, N., Ogawa, N.O., Glavin, D.P., Dworkin, J.P., Abe, C., Nakamura, T., 2019. 原始陨石中的地外核糖及其他糖。《美国国家科学院院刊》116，24440–24445。Galán, E., Pozo, M., 2011. 大陆环境中的坡缕石和海泡石矿床：描述、成因模式与沉积环境，载于：Galán, E., Singer, A.（编），《黏土科学进展》。爱思唯尔，第125–173页。García-Ruiz, J.M., 1981.《凝胶中晶体生长理论：多晶型沉淀及诱导形态的晶体聚集体》。博士学位论文。马德里康普顿斯大学（西班牙）。

García-Ruiz, J.M., 1993. 自然黏性指进，载于：《物理科学与生物学中的生长模式》。Springer US，马萨诸塞州波士顿，第183–189页。García-Ruiz, J.M., 1994. 前寒武纪燧石中的无机自组织。《生命起源与生物圈演化》24，451–467。García-Ruiz, J.M., Carnerup, A., Christy, A.G., Welham, N.J., Hyde, S.T., 2002. 形态：生物成因性的模糊指标。《天体生物学》2，353–369。García-Ruiz, J.M., Hyde, S.T., Carnerup, A., Christy, A., Van Kranendonk, M., Welham, N., 2003. 自组装硅酸盐-碳酸盐结构与古代微体化石的检测。《科学》302，1194–1197。García-Ruiz, J.M., Otálora, F., Sanchez-Navas, A., Higes-Rolando, F.J., 1994. 锰树枝晶的形成：作为流动结构的矿物记录。《地球科学中的分形与动力系统》，307–318。Gardner, J.E., Befus, K.S., Watkins, J., Hesse, M., Miller, N., 2012. 黑曜石球粒周围的成分梯度及其与球粒生长和熔岩冷却的关系。《火山学通报》74，1865–1879。Gázquez, F., Calaforra, J., Sanna, L., 2012. 月乳沉淀——洞穴中的一种自然过程：综述及西班牙洞穴的新案例研究，第47–60页。Geyman, E.C., Maloof, A.C., Bergmann, K.D., 等，2022. 碳酸盐泥的成因及其对全球碳循环动力学的影响。《美国国家科学院院刊》119，e2210617119。doi:10.1073/pnas.2210617119。Gillen, C., Jeancolas, C., McMahon, S., Vickers, P., 2023. 呼吁重新定义生物标志。《天体生物学》23，1228–1237。Gischler, E., 1996. 晚泥盆世—早石炭世深水珊瑚组合及泥盆纪海山上的沉积作用：伊贝格礁，德国哈尔茨山脉。《古地理学、古气候学、古生态学》123，297–322。

Glasby, G.P., 2006. 锰：结核与结壳的主要作用，载于：Schulz, H.D., Zabel, M.（编），《海洋地球化学》。施普林格，柏林、海德堡，第371–427页。Glauber, J.R., 1646. Furni Novi Philosophici。阿姆斯特丹。Christopher Packe 于1689年译成英文，伦敦。Golden, D.C., Ming, D.W., Schwandt, C.S., Lauer, Jr, H.V., Socki, R.A., Morris, R.V., Lofgren, G.E., McKay, G.A., 2001. 火星陨石 ALH84001 中碳酸盐、磁铁矿和硫化物形成的一种简单无机过程。《美国矿物学家》86，370–375。Goldsmith, Y., Stein, M., Enzel, Y., 2014. 从尘埃到岩漆：以色列内盖夫沙漠岩漆形成的地球化学制约。《地球化学与宇宙化学学报》126，97–111。Gong, J., Munoz-Saez, C., Wilmeth, D.T., Myers, K.D., Homann, M., Arp, G., Skok, J.R., van Zuilen, M.A., 2022. 智利埃尔塔蒂奥地热田温泉硅质烧结体中指状结构的形态发生。《地球生物学》20，137–155。Götze, J., Berek, H., Schäfer, K., 2019. 玛瑙/玉髓中的微观结构现象：螺旋生长。《矿物学杂志》83，281–291。Gould, S.J., Lewontin, R.C., 1979. 圣马可教堂的拱肩与庞格洛斯范式：对适应主义纲领的批判。《伦敦皇家学会会刊B辑：生物科学》205，581–598。doi:10.1098/rspb.1979.0086。Gradziński, M., 2001. 细菌在洞穴珍珠生长中的作用，载于：《第13届国际洞穴学大会论文集》，巴西利亚，巴西，第257–262页。Gray-Wannell, N., Cubillas, P., Aslam, Z., Holliman, P.J., Greenwell, H.C., Brydson, R., Delbos, E., Strachan, L.J., Fuller, M., Hillier, S., 2023. 多种显微技术揭示的埃洛石纳米管形态特征。《黏土矿物》58，395–407。Green, J., Hoehler, T., Neveu, M., Domagal-Goldman, S., Scalice, D., Voytek, M., 2021. 呼吁建立报告地外生命证据的框架。《自然》598，575–579。

Grotzinger, J.P., Rothman, D.H., 1996. 叠层石形态发生的非生物模型。《自然》383, 423–425. Guggenheim, S., 2015. 层状硅酸盐在工程材料中用作纳米管基底：结构、化学性质与结构特征，载于：Pasbakhsh, P., Churchman, G.J. (编)，《天然矿物纳米管》。Apple Academic Press. 第1章，第3–48页。Guggenheim, S., Krekeler, M.P., 2011. 坡缕石–海泡石族矿物的结构与微观结构，载于：《黏土科学进展》。爱思唯尔，第3–32页。Guido, A., Gerovasileiou, V., Russo, F., Rosso, A., Sanfilippo, R., Voultsiadou, E., Mastandrea, A., 2019. 爱琴海（东地中海）海底洞穴中富含海绵的生物成因结壳的组成与生物埋藏学。《古地理学、古气候学、古生态学》534, 109338. doi:10.1016/j.palaeo.2019.109338. Guido, A., Rosso, A., Sanfilippo, R., Russo, F., Mastandrea, A., 2016. 西西里岛（意大利）现今及更新世海洋洞穴微生物/后生动物生物建造中的 Frutexites。《古地理学、古气候学、古生态学》453, 127–138. Guo, L., Riding, R., 1992. 意大利 Rapolano Terme 热水石灰华结壳中的文石纹层。《沉积学》39, 1067–1079. Haddon, A.C., 1895. 《艺术中的演化：设计的演化史图解》。W. Scott, Limited. Hahn, O., 1876. 是否存在加拿大始祖虫？一项微观地质学研究。《自然史杂志》17, 265–282. Haile, B.G., Hellevang, H., Aagaard, P., Jahren, J., 2015. 蒙脱石和绿泥石在洁净长石及石英颗粒表面的包壳成核与生长实验。《海洋与石油地质学》68, 664–674. Hallbeck, L., Pedersen, K., 1990. 调控*Gallionella ferruginea*柄形成与生长速率的培养参数。《微生物学》136, 1675–1680.

Halliwell, C.A., Dann, S.E., Ferrando-Soria, J., Plasser, F., Yendall, K., Ramos-Fernandez, E.V., Vladisavljević, G.T., Elsegood, M.R.J., Fernandez, A., 2022. 具有定制单晶尺寸的微孔与大孔氢键有机骨架的层级组装。《德国应用化学》国际版61. Handley, K., Campbell, K., Mountain, B., Browne, P., 2005. 针状烧结体成因与发育的非生物—生物控制因素：新西兰怀奥塔普香槟池的原位生长实验。《地球生物学》3, 93–114. Handley, K.M., Turner, S.J., Campbell, K.A., Mountain, B.W., 2008. 温泉微型叠层石中硅化的生物膜胞外聚合物：纳米厚薄层的模板作用。《天体生物学》8, 747–770. Hanson, S.L., 2020. 给明智者的忠告：球粒与岩泡。《岩石与矿物》95, 183–187. Häntzschel, W., El-Baz, F., Amstutz, G.C., 1968. 粪化石：一份注释书目。第108卷。美国地质学会。Harder, E.C., 1919. 沉铁细菌及其地质关系。113，美国政府印刷局。Hartman, H., 1984. 光合作用与微生物席的进化：关于条带状铁建造的推测，载于：Halvorson（编），《微生物席；叠层石》。Alan Liss Inc.，第449–460页。Hazen, R.M., 2019. 矿物学演化体系：基于自然类聚类对行星物质进行分类的提案。《美国矿物学家》104, 810–816. doi:10.2138/am-2019-6709CCBYNCND. Hazen, R.M., Grew, E.S., Downs, R.T., Golden, J., Hystad, G., 2015. 矿物生态学：类地行星矿物多样性中的偶然性与必然性。《加拿大矿物学家》53, 295–324. doi:10.3749/canmin.1400086. Hazen, R.M., Papineau, D., Bleeker, W., Downs, R.T., Ferry, J.M., McCoy, T.J., Sverjensky, D.A., Yang, H., 2008. 矿物演化。《美国矿物学家》93, 1693–1720.

Heim, C., Quéric, N.V., Ionescu, D., Schäfer, N., Reitner, J., 2017。大陆地下环境中由铁氧化生物膜形成的类 Frutexites 结构（Äspö 硬岩实验室，瑞典）。《PLoS One》12，e0177542。Hein, J.R., 2016。锰结核，载于：Harff, J., Meschede, M., Petersen, S., Thiede, J.（编），《海洋地球科学百科全书》。施普林格·荷兰，地球科学百科全书系列，第408–412页。Hein, J.R., Koschinsky, A., 2014。深海铁锰结壳和结核，载于：Holland, H.D., Turekian, K.K.（编），《地球化学论》（第二版）。爱思唯尔，第273–291页。Hein, J.R., Koschinsky, A., Kuhn, T., 2020。作为关键材料资源的深海多金属结核。《自然评论：地球与环境》1，158–169。Herminghaus, S., Thomas, K.R., Aliaskarisohi, S., Porada, H., Goehring, L., 2016。Kinneyia：一种源自古代微生物席的流动诱导的各向异性化石纹理。《材料前沿》3，30。doi:10.3389/fmats.2016. 00030。Herrera, A.L., 1903。《生物学概论》。Imprenta de la Secretaria de Fomento，墨西哥。传真版，普埃布拉自治大学，墨西哥，1992年。Hill, C.A., Forti, P., 1997。《世界洞穴矿物》。第2版，美国国家洞穴学会，亨茨维尔，阿拉巴马州。Holler, S., Bartlett, S., Löffler, R.J., Casiraghi, F., Diaz, C.I.S., Cartwright, J.H., Hanczyc, M.M., 2023。有机–无机杂化结构触发原始细胞样隔室的形成。《美国国家科学院院刊》120，e2300491120。Hopkins, M., Mojzsis, S.J., 2015。来自矿物化学、钛温度计法和阿波罗14号熔融角砾岩锆石铀–铅年代学的月球轰击延长时间线。《矿物学与岩石学贡献》169，1–18。

Horodyski, R.J., 1975。冰川国家公园蒙大拿州Belt超群中部元古宙下部米苏拉群的叠层石。《前寒武纪研究》2，215–254。Hou, Z., Woś, D., Qiu, K.f., Rogowitz, A., Tschegg, C., Rice, A.H.N., Grasemann, B., Yu, H.c., Szymczak, P., 2025。矿物树枝晶：地质水环境的指示物。《地球科学评论》，105231。Hou, Z., Woś, D., Tschegg, C., Rogowitz, A., Rice, A.H.N., Nasdala, L., Fusseis, F., Szymczak, P., Grasemann, B., 2023。三维矿物树枝晶揭示非经典结晶路径。《地质学》51，626–630。Huertas, F.J., Cuadros, J., Linares, J., 2000。贝得石-皂石系列中蒙脱石热液形成的实验研究。《美国科学杂志》300，504–527。Huertas, F.J., Fiore, S., Linares, J., 2004。原位将无定形凝胶转变为高岭石球形聚集体：一项高分辨透射电子显微镜研究。《黏土矿物》39，423–431。Huertas, F.J., Huertas, F., Linares, J., 1993。高岭石的热液合成：合成材料的方法与表征。《应用黏土科学》7，345–356。Huld, S., McMahon, S., Sjöberg, S., Huang, P., Neubeck, A., 2023。化学花园模拟生物成因锰氧化物的电子顺磁共振谱和形态。《天体生物学》23，24–32。Hungate, B., Danin, A., Pellerin, N., Stemmler, J., Kjellander, P., Adams, J., Staley, J., 1987。内盖夫沙漠岩漆中锰氧化细菌（MnII→MnIV）的表征：对沙漠岩漆形成的启示。《加拿大微生物学杂志》33，939–943。Hunt, A.P., Milàn, J., Lucas, S.G., Spielmann, J.A., 2012。脊椎动物粪化石。第57卷。新墨西哥自然历史与科学博物馆。Iniesto, M., Moreira, D., Reboul, G., Deschamps, P., Benzerara, K., Bertolino, P., Saghaï, A., Tavera, R., López-García, P., 2021。沿碱度梯度采样的湖相微生物岩核心微生物群落。《环境微生物学》23，51–68。

Jakubowicz, M.、Belka, Z.、Berkowski, B.，2014年。四射珊瑚上的 Frutexites 结壳（中泥盆世，摩洛哥南部）：微生物微叠层石的复杂生长。《沉积相》60，631–650。Javaux, E.J.、Lepot, K.，2018。古元古代化石记录：对地球中年时期生物圈演化的意义。《地球科学评论》176，68–86。Johnson, J.E.、Muhling, J.R.、Cosmidis, J.、Rasmussen, B.、Templeton, A.S.，2018。低铁（III）绿泥石是新太古代海洋中的一种原生矿物。《地球物理研究快报》45，3182–3192。Jones, B.，2009。洞穴珍珠——非生物成因与生物成因过程的综合产物。《沉积学研究杂志》79，689–710。doi:10.2110/jsr.2009.071。Jones, B.，2010。洞穴中的微生物：方解石腐蚀与沉淀的作用者，载于：Pedley, H.M.、Rogerson, M.（编），《钙华与洞穴沉积物：揭示微生物与物理控制因素》。伦敦地质学会，伦敦。伦敦地质学会特别出版物第336卷，第7–30页。doi:10.1144/SP336.2。Jones, B.、Renaut, R.W.，1997。新西兰北岛间歇泉和温泉喷口周围二氧化硅沉淀的生物成因性。《SEPM沉积学研究杂志》67。Jones, B.、Renaut, R.W.，2004。蛋白石-A的含水量：对间歇泉岩和硅华中纹层成因的意义。《沉积学研究杂志》74，117–128。Jongmans, A.G.、Denaix, L.、van Oort, F.，1998。温带气候下全新世火山沉积物中的各向同性蒙脱石包膜与椭球体，法国。《美国土壤科学学会杂志》62，287–295。Jordan, S.F.、Nee, E.、Lane, N.，2019a。类异戊二烯增强脂肪酸膜在生命出现时的稳定性，可能促成早期脂质分界。《界面焦点》9，20190067。Jordan, S.F.、Rammu, H.、Zheludev, I.N.、Hartley, A.M.、Maréchal, A.、Lane, N.，2019b。混合两亲分子促进原始细胞自组装与生命起源。《自然·生态与进化》3，1705–1714。

Jordan, S.F.、Van Zuilen, M.A.、Rouillard, J.、Martins, Z.、Lane, N.，2024年。前生物膜结构模拟地球上所谓早期生命痕迹的形态。《通讯·地球与环境》5，234。Joussein, E.、Petit, S.、Churchman, G.J.、Theng, B.、Righi, D.、Delvaux, B.，2005。埃洛石黏土矿物——综述。《黏土矿物》40，383–426。Kano, A.、Okumura, T.、Takashima, C.、Shiraishi, F.，2019。石灰华沉积学，载于：《石灰华的地球微生物学性质与过程》。新加坡施普林格，第43–66页。Kappler, A.、Pasquero, S.、Konhauser, K.O.、Newman, D.K.，2005。缺氧光合亚铁氧化细菌沉积条带状铁建造。《地质学》33，865–868。Kappler, A.、Straub, K.L.，2005。铁的地球微生物循环。《矿物学与地球化学评论》59，85–108。Kazmierczak, J.、Kempe, S.，2006。汤加 Niuafo’ou岛破火山口湖中的前寒武纪叠层石的真实现代类似物。《自然科学》93，119–126。Kazmierczak, K.M.、Rabine, S.、Hackel, M.、McLaughlin, R.E.、Biedenbach, D.J.、Bouchillon, S.K.、Sahm, D.F.、Bradford, P.A.，2016。产金属-β-内酰胺酶的肠杆菌科 和铜绿假单胞菌的发生率及全球分布多年期多国调查。《抗微生物药物与化疗》60，1067–1078。Kenkel, N.C.、Walker, D.J.，1996。生物科学中的分形。《群落》11，77–100。Kirkham, A.、Tucker, M.E.，2018。凝块石、球粒和纤维状结壳（霍尔克期、珀贝克期、阿普第期）：背景、组构与成因。《沉积地质学》374，69–84。Knaust, D.，2020。无脊椎动物粪化石与肠道化石再考。《古生物学论文集》6，385–423。Knoll, A.H.，2011。复杂多细胞性的多重起源。《地球与行星科学年度评论》39，217–239。

Knoll, P., Batista, B.C., McMahon, S., Steinbock, O., 2022. 石化化学花园。ACS地球与空间化学 6, 2644–2650. Knorr, G.W., 1755. 《自然奇观与地层古物集》，其中收录了石化物体。A. Bieling, 纽伦堡。Kogure, T., Mori, K., Drits, V.A., Takai, Y., 2013年. 柱状埃洛石的结构。《美国矿物学家》98, 1008–1016. Krinsley, D.H., DiGregorio, B., Dorn, R.I., Razink, J., Fisher, R., 2017. 纽约伊利驳船运河百年历史的岩漆中富集锰和铁的出芽细菌。《地质学杂志》125, 317–336. Kshirsagar, P.V., Sheth, H.C., Seaman, S.J., Shaikh, B., Mohite, P., Gurav, T., Chandrasekharam, D., 2012. 德干暗色岩黑曜岩中的球粒与雷蛋：地质学、岩石化学及就位环境。《火山学通报》74, 559–577. Kuhlman, K.R., Venkat, P., La Duc, M.T., Kuhlman, G.M., McKay, C.P., 2008. 智利阿塔卡马沙漠云盖岩漆相关微生物群落的证据。《地球物理研究杂志：生物地球科学》113. Kuhn, T., Wegorzewski, A., Rühlemann, C., Vink, A., 2017. 多金属结核的组成、形成与赋存，载于：Sharma, R.（编），《深海采矿：资源潜力、技术与环境考量》。施普林格国际出版，页码 23–63. Lagaly, G., 2006. 胶体黏土科学，载于：Bergaya, F., Theng, B.K.G., Lagaly, G.（编），《黏土科学进展》。爱思唯尔，页码 141–245. Lai, Y.C., Chen, I.A., 2020. 原始细胞。《当代生物学》30, R482–R485. Learman, D.R., Wankel, S.D., Webb, S.M., Martinez, N., Madden, A.S., Hansel, C.M., 2011. 生物与非生物耦合的 Mn（II）氧化途径介导了生物成因锰氧化物的形成和结构演化。《地球化学与宇宙化学学报》75, 6048–6063. Leduc, S., 1911. 《生命的机制》。Rebman.

Leguey, S., Ruiz De Leon, D., Ruiz, A.I., Cuevas, J., 2010. 生物矿化在海泡石和白云石成因中的作用。《美国科学杂志》310, 165–193. Lehours, A.C., Evans, P., Bardot, C., Joblin, K., Fonty, G., 2007. 永久分层湖（法国帕万湖）缺氧区古菌和细菌的系统发育多样性。《应用与环境微生物学》73, 2016–2019. Lin, Y., Power, I.M., Chen, W., 2022. 青藏高原柴达木盆地西部全新世湖相非生物文石鲕粒。《矿物》12, 1400. Linares, J., Huertas, F., 1971. 高岭石：室温合成。《科学》171, 896–897. Lingappa, U.F., Yeager, C.M., Sharma, A., Lanza, N.L., Morales, D.P., Xie, G., Atencio, A.D., Chadwick, G.L., Monteverde, D.R., Magyar, J. S., 等，2021年. 岩漆中锰富集的生态生理学解释。《美国国家科学院院刊》118, e2025188118. Liu, C., Calo, V.M., Regenauer-Lieb, K., Hu, M., 2023. 岩石中的树枝状生长模式：反演驱动机制与触发机制。《地球物理研究杂志：固体地球》128. Logan, B.W., 1961. 来自西澳大利亚鲨鱼湾现代沉积物的隐生藻及相关叠层石。《地质学杂志》69, 517–533. Lowe, D.R., Braunstein, D., 2003. 黄石国家公园温泉和间歇泉周围沉积的高温（73 °C）硅质烧结物的微观结构：生物过程与非生物过程在沉积中的作用。《加拿大地球科学杂志》40, 1611–1642. Lu, A., Li, Y., Ding, H., Xu, X., Li, Y., Ren, G., Liang, J., Liu, Y., Hong, H., Chen, N., 等，2019年. 地表广泛分布的铁锰矿物涂层实现光电转换。《美国国家科学院院刊》116, 9741–9746.

Lünsdorf, H., Erb, R.W., Abraham, W.R., Timmis, K., 2000. “黏土小屋”：细菌与黏土矿物之间一种新颖的相互作用。《环境微生物学》2, 161–168。Mackin, J.H., Coombs, H.A., 1945. 爱达荷州一座矿井中发现“洞穴珍珠”。《地质学杂志》53, 58–65。doi:10.1086/625245。Maisch, M., Lueder, U., Laufer, K., Scholze, C., Kappler, A., Schmidt, C., 2019年。微需氧亚铁氧化菌对三价铁矿物形成的贡献。《环境科学与技术》53, 8197–8204。Mamet, B., Préat, A., 2006. 显生宙红色石灰岩中的铁细菌介导作用：研究现状。《沉积地质学》185, 147–157。Martel, J., Young, D., Peng, H.H., Wu, C.Y., Young, J.D., 2012. 矿物的仿生特性与火星陨石 ALH84001 中生命的搜寻。《地球与行星科学年度评论》40, 167–193。Martins, Z., Alexander, C.O., Orzechowska, G., Fogel, M., Ehrenfreund, P., 2007. 原始 CR 型陨石中的本土氨基酸。《陨石学与行星科学》42, 2125–2136。Martins, Z., Botta, O., Fogel, M.L., Sephton, M.A., Glavin, D.P., Watson, J.S., Dworkin, J.P., Schwartz, A.W., Ehrenfreund, P., 2008. 默奇森陨石中的地外核碱基。《地球与行星科学快报》270, 130–136。Martínez-Pabello, P.U., Sedov, S., Solleiro-Rebolledo, E., Solé, J., Pi-Puig, T., Alcántara-Hernández, R.J., Lebedeva, M., Shishkov, V., Villalobos, C., 2021年。沙漠地质生物过程与景观演化背景下的索诺拉州 La Proveedora 岩漆。《南美地球科学杂志》105, 102959。Maslov, V.P., 1960. 叠层石。Trudy Instituta geologicheskikh nauk Akademiya nauk SSR 41, 188。Mathon, F.P., Amor, M., Guyot, F., Menguy, N., Lefevre, C.T., Busigny, V., 2024年。确定磁铁矿中微量和次要元素的含量，作为趋磁细菌的生物标志。《地球化学与宇宙化学学报》386, 127–138。

McAllister, J.A., 1985. 螺旋形粪化石形成过程的重新评估。《古生物学贡献》。McAllister, S.M., Davis, R.E., McBeth, J.M., Tebo, B.M., Emerson, D., Moyer, C.L., 2011. 中性环境铁氧化 ζ-变形菌的生物多样性及新兴生物地理学。《应用与环境微生物学》77, 5445–5457。McAlpine, D., Remfry, J., 1891. 桉树叶柄的横切面可用于物种鉴定。《维多利亚皇家学会会刊》2, 1–64。McCollom, T.M., 2013. 米勒-尤里实验及其后续研究：过去60年间，我们对前生物有机合成反应有何认识？《地球与行星科学年度评论》41, 207–229。McCollom, T.M., Ritter, G., Simoneit, B.R., 1999. 热液条件下通过费托型反应合成脂质。《生命起源与生物圈演化》29, 153–166。McCollom, T.M., Seewald, J.S., 2007. 深海热液环境中有机化合物的非生物合成。《化学评论》107, 382–401。McKay, D.S., Gibson, Jr, E.K., Thomas-Keprta, K.L., Vali, H., Romanek, C.S., Clemett, S.J., Chillier, X.D., Maechling, C.R., Zare, R.N., 1996. 火星生命搜寻：火星陨石 ALH84001 中可能存在的残留生物活动。《科学》273, 924–930。McLoughlin, N., Brasier, M.D., Wacey, D., Green, O.R., Perry, R.S., 2007. 关于早期地球及其他天体内生微钻孔的生物成因判据。《天体生物学》7, 10–26。Mcloughlin, N., Staudigel, H., Furnes, H., Eickmann, B., Ivarsson, M., 2010. 岩石基质中微隧道形成的机制：区分内生生物标志与非生物微隧道。《地球生物学》8, 245–255。Mcloughlin, N., Wilson, L.A., Brasier, M.D., 2008. 无微生物条件下合成叠层石与皱纹构造的生长——对早期化石记录的启示。《地球生物学》6, 95–105。

McMahon, S., Cockell, C., 2024年。《天体生物学》：生命探测与非生物基线。《天文学与地球物理学》65，1.23–1.27。McMahon, S., Cosmidis, J., 2022。火星上的虚假生物标志：预判歧义性。《地质学会杂志》179。McMahon, S., Jordan, S.F., 2022。寻找最古老化石的根本极限。《自然·生态与进化》6，832–834。Melim, L.A., Spilde, M.N., 2011。地下石灰岩矿中洞穴珍珠的快速生长与重结晶。《沉积学研究杂志》81，775–786。doi:10.2110/jsr.2011.65。Melim, L.A., Spilde, M.N., 2018。洞穴珍珠的新统一模型：来自新墨西哥州卡尔斯巴德洞窟洞穴珍珠的启示。《沉积学研究杂志》88，344–364。doi:10.2110/jsr.2018.21。Melim, L.A., Spilde, M.N., 2021。洞穴珍珠池的兴衰：某矿山珍珠产地高度变化的生长、重结晶与消亡。《沉积学》68，2165–2194。doi:10.1111/sed.12848。Mendes da Costa, E., 1757。《化石自然史》。L. Davis and C. Reymers。Ménez, B., Pisapia, C., Andreani, M., Jamme, F., Vanbellingen, Q.P., Brunelle, A., Richard, L., Dumas, P., Réfrégiers, M., 2018。洋壳岩石圈隐蔽处氨基酸的非生物合成。《自然》564，59–63。Merino, N., Aronson, H.S., Bojanova, D.P., Feyhl-Buska, J., Wong, M.L., Zhang, S., Giovannelli, D., 2019。在极端环境中生存：行星环境中的极端微生物与生命极限。《微生物学前沿》10，780。Miao, L., Moczydłowska, M., Zhu, S., Zhu, M., 2019。华北燕山山脉长城群古元古代晚期有机壁、形态独特微化石的新记录。《前寒武纪研究》321，172–198。Miller, A.Z., Garcia-Sanchez, A.M., Martin-Sanchez, P.M., Costa Pereira, M.F., Spangenberg, J.E., Jurado, V., Dionísio, A., Afonso, M.J., Iglé sias

Chaminé, H.I., Hermosin, B., Saiz-Jimenez, C., 2018。地下花岗岩环境中大量月乳沉积物的成因。《沉积学》65，1482–1503。Morris, R.C., 1993。西澳大利亚皮尔巴拉克拉通哈默斯利群条带状铁建造的成因建模。《前寒武纪研究》60，243–286。von Mueller, B., 1883。植物命名法。《植物学杂志：英国与外国》21，86。Munnecke, A., Wright, V.P., Nohl, T., 2023。早期海相埋藏成岩作用期间碳酸盐泥的成因与转化以及文石的归宿：地层沉积学视角。《地球科学评论》239，104366。doi:10.1016/j.earscirev.2023.104366。Mustoe, G.E., 2001。含铁“粪化石”的神秘成因：来自中新世威尔克斯组、华盛顿州西南部的证据。《美国地质学会公报》113，673–681。Myrow, P.M., Coniglio, M., 1991。加拿大纽芬兰东南部教堂岛组（文德纪至早寒武世）隐生型Frutexites的成因与成岩作用。《古生物学》6，572–585。MYu, Z., Shock, E.L., 2000。艾伦山84001火星陨石中烃类的非生物成因：岩浆气体和撞击产生气体的冷却作用。《陨石学与行星科学》35，629–638。Nader, F.H., 2007。黎巴嫩Kanaan Cave洞穴珍珠的岩相学与地球化学研究。《国际洞穴学杂志》36，39–50。doi:10.5038/1827-806X.36.1.4。Nakamura, H., Cartwright, J.H., 2017。为何东方雪花呈六边形，而西方雪花各不相同——冰雪史——第4部分。《天气》72，306–309。Nakouzi, M., Steinbock, O., 2016。远离平衡态的沉淀反应中的自组织。《科学进展》2，e1601144。Neubeck, A., Ivarsson, M., Broman, C., Lima-Zaloumis, J., Bach, W., Whitehouse, M., 2021。海底以下超镁铁质岩中Frutexites的碳同位素组成。《生物地球化学》154，525–536。

Neubeck, A., Szymczak, P., Cameron, V., Buczko, D., Ivarsson, M., 2025年。铁锰树枝晶形成中的混合流体过程及相关的碳和镍同位素分馏。《地球化学》85, 126303。Neveu, M., Hays, L.E., Voytek, M.A., New, M.H., Schulte, M.D., 2018。《生命探测阶梯》。《天体生物学》18, 1375–1402。艾萨克·牛顿，约1675年。《植被中显而易见的自然规律与过程》。Nims, C., Lafond, J., Alleon, J., Templeton, A.S., Cosmidis, J., 2021。有机生物形态体在早期地球沉积物中的保存状况可能优于微生物。《地质学》49, 629–634。Nolan, M.R., Walker, S.E., Selly, T., Schiffbauer, J., 2023。中寒武世的Brooksella究竟是六放海绵、遗迹化石还是假化石？PeerJ 11, e14796。Northup, D., Reysenbach, A., Pace, N., 1997。微生物与洞穴沉积物。《世界洞穴矿物》，261–266。Northup, D.E., Lavoie, K.H., 2001。洞穴地质微生物学：综述。《地质微生物学杂志》18, 199–222。doi:10.1080/01490450152467750。O’Brien, C.F., 1970。Eozoön canadense“加拿大的黎明动物”。《Isis》61, 206–223。Okumura, T., Takashima, C., Kano, A., 2013年。日本西南部妙见温泉中由单细胞蓝细菌形成的层状钙华的结构与过程。《岛弧》22, 410–426。Okumura, T., Takashima, C., Kano, A., Shiraishi, F., 2012。在印度尼西亚中爪哇Pancuran Pitu，不同流动条件下形成的霰石钙华的结构转变。《沉积地质学》265, 195–209。Okumura, T., Takashima, C., Shiraishi, F., Nishida, S., Kano, A., 2013年。在日本西南部长野汤温泉低流速条件下，富微生物钙华日纹层的形成过程。《地质微生物学杂志》30, 910–927。Ortoleva, P.J., 1994。《地球化学自组织》。牛津大学出版社。

Pasquale, V., Cuadros, J., Dumontet, S., Huertas, F.J., Lettino, A., Fiore, S., 2024年。地表条件下的高岭石生物形成：真菌和细菌的作用。《全环境科学》957, 177513。Pedley, M., 2009。地中海地区的泉华与石灰华：检验淡水碳酸盐概念及其发展的试验场。《沉积学》56, 221–246。Pedley, M., Rogerson, M., Middleton, R., 2009。体外中宇宙水槽实验中沉淀的淡水方解石：泉华生物介导形成的案例。《沉积学》56, 511–527。Pei, Y., Suarez-Gonzalez, P., Duda, J., J. Reitner, 2024。有机质对鲕粒形成的影响：经典案例的新见解（美国大盐湖；德国三叠纪日耳曼盆地）。《沉积学》。Peng, X., Jones, B., 2013。温泉沉积物中生物介导的$CaCO_3$晶体枝丛模式。《沉积地质学》294, 105–117。Pentecost, A., 2005。《石灰华》。施普林格，柏林。Perri, E., Manzo, E., Tucker, M.E., 2012。多尺度研究生物膜在钙质泉华矿物及组构形成中的作用。《沉积地质学》263–264, 16–29。Perry, R.S., Adams, J.B., 1978。沙漠漆：锰周期性沉积的证据。《自然》276, 489–491。Perry, R.S., Engel, M.H., Botta, O., Staley, J.T., 2003。索诺拉沙漠和莫哈韦沙漠沙漠漆的氨基酸分析。《地质微生物学杂志》20, 427–438。Perry, R.S., Lynne, B.Y., Sephton, M.A., Kolb, V.M., Perry, C.C., Staley, J.T., 2006。在沙漠阳光下烘烤黑欧泊：二氧化硅在沙漠漆中的重要性。《地质学》34, 537–540。Peterffy, O., Calner, M., Vajda, V., 2016。早侏罗世微生物席——三叠纪末大灭绝事件后生物成因活动减少的一种潜在响应。《古地理学、古气候学、古生态学》464, 76–85。doi:10.1016/j.palaeo.2015.12.024。

Picard, A., Kappler, A., Schmid, G., Quaroni, L., Obst, M., 2015. 微需氧亚铁氧化细菌形成的有机矿物结构的实验成岩作用。《自然·通讯》6。Pimentel, C., Zheng, M., Cartwright, J.H.E., Sainz-Díaz, C.I., 2023. 化学系统数据库：依据阴离子、阳离子性质及实验程序对化学花园进行分类**。《ChemSystemsChem》5, e202300002。Planavsky, N., Rouxel, O., Bekker, A., Shapiro, R., Fralick, P., Knudsen, A., 2009. 铁氧化微生物生态系统在古元古代晚期氧化还原分层海洋中繁盛。《地球与行星科学快报》286, 230–242。Podbielski, M., Knoll, P., Brown, G., Huld, S., Neubeck, A., Cartwright, J.H., Sainz-Díaz, C.I., Pimentel, C., McMahon, S., 2025. 小管之惑：铁矿物化学花园与铁氧化细菌的铁矿化鞘有何不同？《地球生物学》23, e70021。Porada, H., Bouougri, E.H., 2007. 皱纹构造——批判性综述，载于：Schieber, J., Bose, P.K., Eriksson, P.G., Banerjee, S., Sarkar, S., Altermann, W., Catuneanu, O.（编），《硅质碎屑岩记录中保存的微生物席特征图谱》。爱思唯尔，阿姆斯特丹，第135–144页。Porada, H., Ghergut, J., Bouougri, E.H., 2008. Kinneyia型皱纹构造——批判性综述及形成模型。《古生物学》23, 65–77。doi:10.2110/palo.2006.p06-095r。Porter, S.M., 2020. 从化石记录中探究真核生物发生。《界面焦点》10, 20190105。Porter, S. M., Riedman, L.A., 2023. 解读真核生物早期化石记录的框架。《微生物学年度评论》77, 173–191。Postma, D., 1982. 半咸水和淡水沼泽沉积物中的黄铁矿和菱铁矿形成。《美国科学杂志》282, 1151–1183。Potter, R.M., Rossman, G.R., 1977. 沙漠漆：黏土矿物的重要性。《科学》196, 1446–1448。

Potter, R.M., Rossman, G.R., 1979a. 沙漠漆中锰氧化物和铁氧化物的矿物学。《化学地质学》25, 79–94。Potter, R.M., Rossman, G.R., 1979b. 锰树枝状体和包壳的矿物学。《美国矿物学家》64, 1219–1226。Rasmussen, B., Muhling, J., Krapež, B., 2021. 绿泥石及其在早前寒武纪铁建造成因中的作用——综述。《地球科学评论》217, 103613。Reijmer, J.J.G., 2021. 海洋碳酸盐工厂：综述与更新。《沉积学》68, 1729–1796。doi:10.1111/sed.12878。Reolid, M., Molina, J.M., 2010. 侏罗纪贝蒂科山脉西班牙南部海洋洞穴隐蔽环境中的蛇管虫-Frutexites组合。《古生物学》25, 468–474。Riding, R., 1999. “叠层石”一词：迈向本质定义。《莱泰亚》32, 321–330。Riding, R., 2000. 微生物碳酸盐：钙化细菌-藻类席和生物膜的地质记录。《沉积学》47, 179–214。Roberts, A.E., 1958. 华盛顿州考利茨县和刘易斯县托莱多-卡斯尔罗克地区的地质与煤炭资源。美国政府印刷局。Rodríguez-Martínez, M., Heim, C., Quéric, N.V., Reitner, J., 2011. Frutexites，载于：Reitner, J., Thiel, V., Kappler, A., Konhauser, K., Núñez, A.E., Reid, R.P., Zhang, X.（编），《地球生物学百科全书》。施普林格，多德雷赫特。地球科学百科全书系列，第396–401页。Ronca, S., Mura, F., Brandano, M., Cirigliano, A., Benedetti, F., Grottoli, A., Reverberi, M., Maras, D.F., Negri, R., Di Mauro, E., 等，2023. 生物成因碳酸钙作为生命证据。《生物地球科学》20, 4135–4145。Russell, M.J., 2019. 探查生命。《界面焦点》9, 20190050。Russell, M.J., Hall, A.J., Turner, D., 1989. 硫化铁烟囱的体外生长：生命起源实验的潜在培养室。《新地球》1, 238–241。

Saito, Y., Ueta, T., 1989. 晶体平衡形状和生长形状的蒙特卡罗研究。《Physical Review A》40, 3408–3419。Schlager, W., 2003. 显生宙的底栖碳酸盐工厂。《International Journal of Earth Sciences》92, 445–464。doi:10.1007/ s00531-003-0327-x。Schopf, J.W., 1968. 澳大利亚中部前寒武纪晚期Bitter Springs组的微生物区系。《古生物学杂志》42, 651–688。Schopf, J.W., 1992. 最古老的化石及其意义，载于：《生命史上的重大事件》。Jones and Bartlett出版社，第29–63页。Schopf, J.W., 1993. 早太古代Apex燧石中的微化石：生命的古老性的新证据。《科学》260, 640–646。Schopf, J.W., Barghoorn, E.S., Maser, M.D., Gordon, R.O., 1965. 二十亿年前化石细菌的电子显微镜研究。《科学》149, 1365–1367。Schopf, J.W., Kudryavtsev, A.B., Agresti, D.G., Wdowiak, T.J., Czaja, A.D., 2002. 地球最古老的化石的激光拉曼成像。《自然》416, 73–76。Schopf, J.W., Kudryavtsev, A.B., Czaja, A.D., Tripathi, A.B., 2007. 太古宙生命的证据：叠层石和微化石。《Precambrian Research》158, 141–155。Schopf, J.W., Packer, B.M., 1987. 来自澳大利亚Warrawoona群的早太古代（33亿至35亿年前）微化石。《科学》237, 70–73。Seilacher, A., 2001. 反映成岩作用和表生作用途径的结核形态。《沉积地质学》143, 41–57。Seilacher, A., Marshall, C., Skinner, H.C.W., Tsuihiji, T., 2001. 重新审视菱铁矿“粪化石”。《Paleobiology》27, 7–13。Sephton，M.A., 2002. 碳质陨石中的有机化合物。《Natural product reports》19, 292–311。Shiraishi, F., Bissett, A., de Beer, D., Reimer, A., Arp, G., 2008. 生物膜钙化中的光合作用、呼吸作用和胞外聚合物钙结合（德国Westerhöfer溪和Deinschwanger溪）。《地质微生物学杂志》25, 83–94。

Shiraishi, F., Matsumura, Y., Chihara, R., Okumura, T., Itai, T., Kashi-wabara, T., Kano, A., Takahashi, Y., 2019年。日本三瓶温泉微生物定殖锰结壳的沉积过程。《Geochimica et Cosmochimica Acta》258, 1–18。

Simone, L., 1980年。《鲕粒：综述》。《地球科学评论》16，319–355 .

Simpson, S., 1956年。论遗迹化石链状遗迹。《地质学会季刊》112，475–499。

Sjöberg, S., Yu, C., Stairs, C.W., Allard, B., Hallberg, R., Henriksson, S., Åström, M., Dupraz, C., 2021年。微生物介导的锰氧化——一种矿物形成模型。Minerals 11, 1146. Spencer, P.K., 1993。“粪化石”并非粪化石：华盛顿州西南部中新世标本的真实情况。《遗迹：植物与动物国际期刊》2, 231–236. Stanulla, R., Pohl, T., Müller, C., Engel, J., Hoyer, M., Merkel, B., 2017. 帕纳雷阿岛（意大利）活动与非活动热液流体喷口的结构和矿物学研究。《环境地球科学》76. Staudigel, H., Yayanos, A., Chastain, R., Davies, G., Verdurmen, E.T., Schiffman, P., Bourcier, R., De Baar, H., 1998. 海水中火山玻璃的生物介导溶解。《地球与行星科学快报》164, 233–244. Stimson, M.R., 等，2017. 对微生物诱导的褶皱状沉积构造采用遗迹分类学方法。《遗迹》24, 223–241. doi:10.1080/ 10420940.2017.1294590. Storrie-Lombardi, M., Fisk, M.R., 2004. 海底玄武岩玻璃中的元素丰度分布：生物成因蚀变的证据。《地球化学、地球物理学、地球系统》5. Straub, K.L., Benz, M., Schink, B., Widdel, F., 1996年。厌氧硝酸盐依赖型微生物亚铁氧化。《应用与环境微生物学》62, 1458–1460. Suarez-Gonzalez, P., Benito, M.I., Quijada, I.E., Mas, R., Campos-Soto, S., 2019。“捕获与黏结”：控制化石胶结微生物岩形成及其时空分布因素的综述。

Sweetman, A.K., Smith, A.J., de Jonge, D.S.W., Hahn, T., Schroedl, P., Silverstein, M., Andrade, C., Edwards, R.L., Lough, A.J.M., Woulds, C., Homoky, W.B., Koschinsky, A., Fuchs, S., Kuhn, T., Geiger, F., Marlow, J.J., 2024年。深海海底暗氧产生的证据。《自然·地球科学》17, 737–739. Søgaard, E., Medenwaldt, R., Abraham-Peskir, J., 2000年。丹麦淡水植物中生物成因与非生物铁沉淀的条件和速率，以及沉淀物形态的显微分析。《水研究》34, 2675–2682. Taylor-George, S., Palmer, F., Staley, J.T., Borns, D., Curtiss, B., Adams, J., 1983年。参与沙漠岩漆形成的真菌和细菌。《微生物生态学》9, 227–245. Tazaki, K., 2005. 埃洛石类矿物的微生物形成。《黏土与黏土矿物》53, 224–233. Thiagarajan, N., Lee, C.T.A., 2004. 沙漠漆成因的氧化风化微量元素证据。《地球与行星科学快报》224, 131–146. Thomas, K.R., Herminghaus, S., Porada, H., Goehring, L., 2013. 微生物席中剪切诱发不稳定性形成 Kinneyia。《皇家学会哲学汇刊 A 辑》371, 20120362. doi:10.1098/rsta. 2012.0362. Thomsen, E., Rasmussen, T.L., 2008. 早白垩世的颗石藻聚集型有孔虫及其构建壳体的方式。《有孔虫研究杂志》38, 193–214. Thomson, C.W., Murray, J., 1885年。关于H.M.S. Challenger号1873至1876年航行科学成果的报告，航行由George S. Nares船长……及已故Frank Tourle Thomson海军上校指挥。Neill。

Thorseth, I., Furnes, H., Heldal, M., 1992. 微生物活动在天然玄武质玻璃蚀变中的重要性。《地球化学与宇宙化学学报》56, 845–850. Thorseth, I., Pedersen, R., Christie, D., 2003. 澳大利亚—南极不连续带0–30 Ma海底及海底下玄武质玻璃的微生物蚀变。《地球与行星科学快报》215, 237–247. Thorseth, I.H., Torsvik, T., Furnes, H., Muehlenbachs, K., 1995. 微生物在洋壳蚀变过程中发挥重要作用。《化学地质学》126, 137–146. Thrailkill, J.V., 1963. 富尔福德洞穴（科罗拉多州）的月乳、洞穴珍珠和池积物。《美国国家洞穴学会公报》25, 88–90. Tomura, S., Shibasaki, Y., Mizuta, H., Kitamura, M., 1983. 球形高岭石：合成及矿物学性质。《黏土与黏土矿物》31, 413–421. Tomura, S., Shibasaki, Y., Mizuta, H., Kitamura, M., 1985. 球形和片状高岭石的生长条件与成因。《黏土与黏土矿物》33, 200–206. Torsvik, T., Furnes, H., Muehlenbachs, K., Thorseth, I.H., Tumyr, O., 1998. 洋玄武岩玻璃蚀变界面存在微生物活动的证据。《地球与行星科学快报》162, 165–176. Tourney, J., Ngwenya, B.T., 2008. 细菌胞外聚合物作为碳酸钙形貌和多型性的调节介质。《矿物学杂志》72, 291–291. Tourney, J., Ngwenya, B.T., 2009. 细菌胞外聚合物（EPS）调节$CaCO_3$ 的形貌和多型性。《化学地质学》262, 138–146. Traube, M., 1867. 关于细胞形成与内渗理论的实验。Arch. Anat. Physiol. , 87–165. Trendall, A.F., Blockley, J.G., 1970. 前寒武纪哈默斯利群的铁建造，西澳大利亚：特别论述伴生的青石棉。West. Austr. Geol. Surv. Bull. 119, 366p.

Tucker, M.E., Wright, V.P., 1990. 《碳酸盐沉积学》。Blackwell Scientific Publications, 牛津。Turk, K.A., Maloney, K.M., Laflamme, M., Darroch, S.A., 2022. 纳马群纳塞普—洪斯过渡期（纳米比亚南部）埃迪卡拉纪晚期的古生物学与遗迹学。《古生物学杂志》96, 753–769. Turner, E.C., Jones, B., 2005. 冷水钙华中的微观方解石树枝晶：对微晶和胶结物成核的启示。《沉积学》52, 1043–1066. Tyler, S.A., Barghoorn, E.S., 1954. 加拿大地盾前寒武纪岩石中结构保存的植物。《科学》119, 606–608. Vahrenkamp, V., Chandra, V., Garuglieri, E., Marasco, R., Hachmann, K., Khanna, P., Daffonchio, D., Petrovic, A., 2024. 沙特阿拉伯红海谢巴拉岛现代活体潮间带叠层石的发现。《地质学》20. Van Straaten, L., 1978. 树枝晶。《地质学会杂志》135, 137–151. Verrecchia, E.P., Freytet, P., Verrecchia, K.E., Dumont, J.L., 1995. 钙结壳层状壳层中的球粒；生物成因的$CaCO_3$ 沉淀是壳层形成的重要贡献因素。《沉积学研究杂志》65, 690–700. Vickers, P., Cowie, C., Dick, S.J., Gillen, C., Jeancolas, C., Rothschild, L.J., McMahon, S., 2023. 生命探测可信度：未曾设想的替代解释问题。《天体生物学》23, 1202–1212. Visscher, P.T., Reid, R.P., Bebout, B.M., 2000. 硫酸盐还原的微尺度观测：现代海洋叠层石中微生物活动与固结的微晶层之间的相关性。《地质学》28, 919–922. Wacey, D., McLoughlin, N., Green, O.R., Parnell, J., Stoakes, C.A., Brasier, M.D., 2006. 这块 ~ 3.4亿年前的斯特雷利池砂岩：探索地球早期生命的新窗口。《国际天体生物学杂志》5, 333–342.

Wacey, D., Saunders, M., Kong, C., Brasier, A., Brasier, M., 2016. 将34.6亿年前Apex燧石中的“微化石”重新解释为层状硅酸盐剥离过程中产生的矿物伪迹。《冈瓦纳研究》36, 296–313. Walcott, C.D., 1914年. 《寒武纪地质学与古生物学》第三卷，第2号：前寒武纪阿尔冈昆藻类植物群。《史密森学会杂集》64, 77–156. Walsh, M.M., Lowe, D.R., 1985年. 南非巴伯顿山地3,500百万年前的Onverwacht群中的丝状微化石。《自然》314, 530–532. Walsh, M.W., 1992. 南非巴伯顿山地早太古代Onverwacht群中的微化石和可能的微化石。《前寒武纪研究》54, 271–293. Walter, M., 1976年. 第3.3章。黄石国家公园的间歇泉岩：非生物成因“叠层石”的一个实例，载于：《叠层石》。爱思唯尔，第87–112页. Walter, M.R., 1972年. 苏必利尔湖地区前寒武纪铁建造沉积环境的温泉类比体。《经济地质学》67, 965–972. Walter, M.R., Awramik, S.M., 1979年. 加拿大Gunflint铁建造叠层石中的Frutexites及其生物亲缘性。《前寒武纪研究》9, 23–33. Wang, X., Müller, W.E.G., 2009. 海洋生物矿物：多金属结核和结壳面临的前景与挑战。《生物技术趋势》27, 375–383. Wang, X., Schloßmacher, U., Wiens, M., Schröder, H.C., Müller, W.E.G., 2009a. 东太平洋克拉里昂-克利珀顿区多金属结核的生物成因：电子显微镜与能量色散X射线证据。《海洋生物技术》11, 99–108. Wang, X., Schröder, H.C., Schloßmacher, U., Müller, W.E.G., 2009b. 锰结核中的有序细菌集合体：S层在金属沉积中的作用证据。《海洋地球科学通讯》29, 85–91.

Wang, Y., 2015. 自组织氧化铁胶结几何结构作为古地下水流动的指示标志。《科学报告》5, 10792. Wang, Y., Xu, H., Merino, E., Konishi, H., 2009c. 内部动力学与洋壳淋滤作用形成条带状铁建造。《自然·地球科学》2, 781–784. doi:10.1038/ngeo652. Wendt, J., 1970. 特提斯洋三叠纪和侏罗纪头足类石灰岩中的地层凝缩。《地质学与古生物学新年鉴月刊》1970, 433–448. Widdel, F., Schnell, S., Heising, S., Ehrenreich, A., Assmus, B., Schink, B., 1993. 无氧光合细菌氧化亚铁。《自然》362, 834–836. Williams, M.E., 1972. “螺旋形粪化石”的成因。《堪萨斯大学古生物学文集》。Wong, M.L., Prabhu, A., Alexander, C.O., Cleaves, H.J., Cody, G.D., Hystad, G., Bermanec, M., Bleeker, W., Boyce, C.K., Corpolongo, A., Czaja, A.D., Das, S., Gaines, R.R., Gregory, D.D., Jaszczak, J.A., Javaux, E.J., Jodder, J., Knoll, A.H., Kranendonk, M.V., Maloney, K.M., Noffke, N., Rainbird, R., Slaughter, E., Stüeken, E.E., Summons, R.E., Westall, F., Wiemann, J., Xiao, S., Hazen, R.M., 2025年. 通过热解气相色谱-质谱和监督式机器学习，在太古宙岩石中发现生命的有机地球化学证据。《美国国家科学院院刊》122, e2514534122. doi:10.1073/pnas.2514534122. Wood, R., 2018. 探索早期生物矿化的驱动因素。《生命科学新兴主题》2, 201–212. Xu, X., Li, Y., Li, Y., Lu, A., Qiao, R., Liu, K., Ding, H., Wang, C., 2019年. 从纳米到微米尺度的沙漠漆特征：其形成的光氧化模型。《化学地质学》522, 55–70. Yada, K., 1967. 使用高分辨率电子显微镜研究温石棉。《晶体学报》23, 704–707. Yada, K., 1971. 采用高分辨率电子显微镜研究温石棉的微观结构。《晶体学报》A辑27, 659–664.

Yancey, T.E., Mustoe, G.E., Leopold, E.B., Heizler, M.T., 2013年。华盛顿州刘易斯县中新世晚期森林中的泥流扰动。《古生物学》28, 343–358。Yang, B., Warren, L.V., Steiner, M., Smith, E.F., Liu, P., 2021年。埃迪卡拉纪管状化石的分类修订：*Cloudina*、*Sinotubulites* 和*Cono-tubus*。《古生物学杂志》96, 256–273。Yoshinaga, N., 青峰, 1962年。某些安多土中的伊毛缟石。《土壤科学与植物营养》8, 22–29。Yushkin, N.P., 1982。现代矿物学中的演化思想。全苏矿物学会会刊116, 432–442。Zhabin, A.G., 1981年。地球上的矿物物种形成是否存在进化？《地球科学》分辑247, 142–144。Zhang, H.S., Dai, M.Y., Qi, Y.A., Han, L.L., Yin, Z.L., Chen, S.H., Lin, L.B., 2024年。显生宙Girvanella化石：分布、进化与控制因素。《古地理学杂志》13, 924–938。doi:10.1016/j.jop.2024.07.004。Zheng, R., Wang, C., Wang, H., Qi, H., Sun, C., 2025年。多种深海微生物驱动的硝酸盐暗氧产生。bioRxiv。Zhijun, W., Jianjun, Y., Junbing, P., Daoxian, Y., 2019年。生物过程在石灰华沉积中的作用：回顾与未来展望。《地球科学进展》34, 606。