

贵州新元古代瓮安生物群中动物胚胎化石研究进展

殷宗军, 朱茂炎

中国科学院南京地质古生物研究所; 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008

摘要 瓮安生物群指产出于贵州瓮安磷矿地区新元古代埃迪卡拉纪陡山沱组 (635~551Ma) 上磷矿段的一个特殊磷酸盐化微体化石组合, 主要由多细胞藻类、大型带刺疑源类和处于不同发育阶段的多种后生动物胚胎组成, 并包括少量可能的后生动物幼虫和成体化石。瓮安生物群作为迄今为止世界上最古老的前寒武纪后生动物化石群, 为探索后生动物的起源和早期演化历程提供了独一无二的实证记录。10 余年来, 瓮安生物群中动物胚胎化石的研究取得多项突破性进展, 已确认至少 5 种不同卵裂方式的动物胚胎化石, 胚胎化石分类从单纯的形态学分类向生物学分类转变, 为揭示瓮安生物群中动物多样性提供了更多线索。同时, 相关研究更新了繁盛于埃迪卡拉纪大型带刺疑源类生物属性的传统认识, 并将之与有表面装饰的动物休眠卵 (滞育胚胎) 化石相联系。同步辐射 X 射线显微 CT 技术的应用成功解决了胚胎化石三维无损成像难题, 为古胚胎学的发展带来了新的机遇。

关键词 瓮安生物群; 胚胎化石; 陡山沱组; 同步辐射; 显微 CT

中图分类号 Q911.2

文献标识码 A

文章编号 1000-7857(2010)06-0103-08

The Embryo Fossils from the Neoproterozoic Weng'an Biota in Guizhou Province (South China)

YIN Zongjun, ZHU Maoyan

State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy; Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing, 210008

Abstract The Ediacaran Weng'an biota from the phosphorite of the upper Doushantuo Formation (635~551Ma) at Weng'an, Guizhou Province (South China) consists of cyanobacteria, acritarchs, multicellular algae, and abundant metazoan eggs and embryos, together with few animal larvae and adults. These putative phosphatized animal embryo fossils with cellular structures preserved in three-dimensional structures have shed unprecedented paleontological light on the origin and early evolution of metazoans. Present paper reviews significant progresses of researches on the embryo fossils of the Weng'an Biota during the past decade. Up to date, there are five types of embryos with different cleavage patterns that have been identified through various advanced techniques, especially the application of nondestructive 3D imaging by synchrotron radiation X-ray phase contrast microtomography (SRX-PC- μ CT). As a most challenging field in the frontier of paleontology, more significant discoveries and information about these early embryo fossils are expected through the investigations on new materials and applications of new techniques such as SRX-PC- μ CT. Recent hypothesis that the large acanthomorphic acritarchs thieved during the same time of the Weng'an Biota are the diapause embryos is an example.

Keywords Weng'an Biota; embryo fossil; doushantuo formation; synchrotron radiation; micro-CT

0 引言

瓮安生物群是典型的 Orsten 型特异埋藏化石群 (Orsten-

type Lagerstätten)^[1], 它将生物的软体组织和结构磷酸盐化后以三维立体的形态保存于贵州瓮安新元古代埃迪卡拉纪陡

收稿日期: 2009-12-04

基金项目: 中国科学院创新项目 (KZCX2-YW-Q08); 国家自然科学基金项目 (40725005); 国家重点基础研究发展计划 (973 计划) 项目 (2006CB806401)

作者简介: 殷宗军, 博士研究生, 研究方向为早期胚胎化石生物学, 电子信箱: zongjuny@126.com; 朱茂炎 (通信作者, 中国科协所属全国学会个人会员登记号: S090800395M, S130010185S), 研究员, 研究方向为早期生命演化过程及其环境背景, 电子信箱: myzhu@nigpas.ac.cn

山沱组地层中,距今约 5.8 亿年^[2]。瓮安生物群中大多数化石成球形,粒径一般不超过 1mm。这些微小的远古生命主要由多细胞藻类、大型带刺疑源类和后生动物的胚胎组成,其中胚胎化石占化石总量的 90%以上,具有惊人的丰度(数以吨计)和分异度^[3]。

1998 年 2 月, *Science* 和 *Nature* 分别报道了瓮安生物群中“具细胞结构的海绵动物化石”和“后生动物胚胎化石”的发现^[4,5],将多细胞动物出现的化石记录从寒武纪向前推进了 40~55 万年^[6,7]。随后,瓮安生物群作为迄今为止世界上最古老的后生动物化石群,迅速成为国际古生物学领域的前沿热点之一。10 余年来,国内外共发表关于瓮安生物群的研究论文 80 篇(不包括专著和相关地层和环境背景等方面的文章),其中 SCI 论文占 50%(22% 的文章刊登在影响因子 3.0 以上的杂志上,其中 14 篇刊登在 *Nature*、*Science* 和 *PNAS* 杂志上),研究力度和影响力之大显而易见。图 1 统计了以瓮安生物群中不同类群化石为主题的论文数量。从数量变化趋势可看出,关于胚胎等动物化石的文章数量明显成上升趋势,而研究藻类等非动物化石的文章和综述类文章数量略有下降,表明动物胚胎化石受关注程度远远超过其他化石。因此,在瓮安化石库中,动物胚胎化石不仅是产出量最多的化石,更是瓮安生物群研究的重心所在。

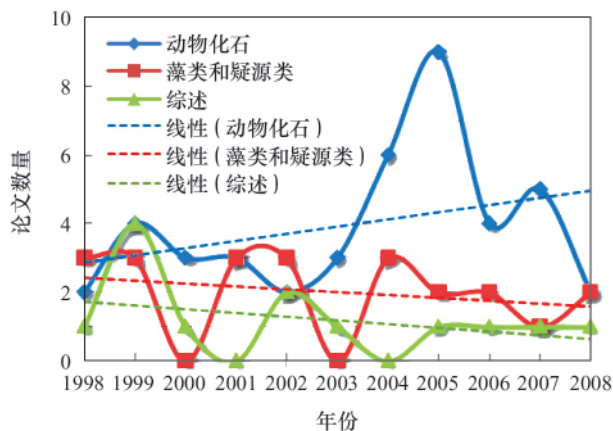


图 1 过去 10 年国内外有关瓮安生物群的论文发表情况
Fig. 1 Articles about the Ediacaran Weng'an Biota published in the past ten years

瓮安生物群中立体保存的动物胚胎化石不仅赢得了古生物学界的高度关注,同时也倍受现代生物学(发育和演化生物学)界的青睐,掀起了研究古老地层中动物胚胎化石的热潮,一门新的交叉学科——古胚胎学(Palaeoembryology,又称化石胚胎学)应运而生^[1,8]。

近年来,笔者通过化学溶蚀方法获得了数千颗保存精美的动物胚胎化石。基于这些化石材料,并结合前人研究成果,对瓮安生物群中胚胎化石的研究简史、科研进展及存在的问题做简要评述。

1 瓮安生物群中胚胎化石研究简史

1986 年,陈孟莪^[9]等报道了瓮安磷矿陡山沱组磷块岩中的带刺疑源类化石。此后,瓮安地区陡山沱组中大量磷酸盐化微体化石被发现。1993 年,袁训来等^[10]将该地区产出的这一特殊化石组合命名为“瓮安生物群”。目前为止,瓮安生物群中发现的化石包括蓝细菌、地衣、多细胞藻类、大型带刺疑源类及丰富的后生动物胚胎化石等^[11-24],还发现了少量可疑的后生动物幼虫和成体化石^[4,25-31]。1998 年瓮安生物群中动物胚胎化石报道后,胚胎化石的属性解释很快就被学术界所接受,但在很长的一段时间里,有关这些球状微体化石归属的争议也一直存在。20 世纪末的“动、植物之争”和 2007 年的“硫细菌假说”就是这场争论的两个缩影。

1.1 动、植物之争

1995 年,薛耀松等^[14]从瓮安陡山沱组上磷矿段获得了大量球状微体化石,根据化石中保存的多分体结构,将之鉴定为大型真核绿藻,认为可与绿藻门下的团藻类对比,并描述了 7 属 13 种。1998 年, Xiao 等^[5]将这些已鉴定为绿藻的球状化石解释为动物胚胎,引发了一场关于这类球状化石生物属性的争论,即所谓的“动、植物之争”。

Xiao 等^[5]认为,这些球状微体化石无论是体积、细胞分裂的几何形态还是包壳表面装饰都和团藻有十分显著的差异,因此不能将其与藻类做比较。而这些球状体内含一个或多个紧密聚集的分裂球,它们的分裂方式(按 2 的指数形式增长,即细胞个数从 2^0 到 2^1 到 2^2 ...,直到成百上千个细胞)和几何排列形态非常有规律,而且处于不同分裂阶段的标本大小基本一致,表明生物体在发育过程中几乎没有净增长,而是随着分裂球数目的增多,单个细胞的体积逐渐变小。这些特征正是后生动物胚胎早期卵裂的特征, Xiao 等^[5]据此将内含多个细胞的化石解释为处于卵裂阶段的动物胚胎,将单个细胞且有表面装饰包壳的球状微体化石解释为处于休眠状态的合子,并与现代鳃足动物休眠卵进行形态学上的对比。

1999 年,薛耀松等^[32]对 Xiao 等的观点提出质疑,坚持绿藻化石的结论,认为:① 球状化石保存有明显的“细胞壁”结构,故不可能为动物化石;② 单细胞及多细胞定形球状化石个体大小明显变化,否定化石粒径基本一致的观点;③ 早期卵裂阶段的胚胎化石多,而后囊胚期阶段及成体化石少的客观事实与动物胚胎的解释存在矛盾。肖书海等^[33]对薛耀松等的质疑逐条进行了阐述和反驳,着重从球状化石的体积和丰度、磷酸盐化“细胞壁”和生物软体的磷酸盐化过程、团藻的生理和生殖特点等方面,论证了陡山沱组磷酸盐化球状化石与藻类的差异,认为动物胚胎才是对该类化石的最佳解释。

进入 21 世纪,随着更多可靠的动物胚胎化石和一些可能的幼、成体化石的发现^[19-21,24-31],绿藻说逐渐匿迹,动物胚胎的解释得到普遍认同。直到 2007 年, Bailey 等^[34]提出“硫细菌假说”,再一次引发学术界对瓮安陡山沱组球状微体化石属性的讨论。

1.2 硫细菌假说

2007年, Bailey等^[34]将瓮安生物群中的动物胚胎化石与非洲纳米比亚海湾发现的一种巨大的氧化硫细菌 *Thiomargarita* sp. 进行比较, 认为陡山沱组保存的含有单个或多个分裂球的球形化石可能是硫细菌, 而非动物胚胎。该结论的主要依据是: ① 裂殖的 *Thiomargarita* sp. 在形态、体积等方面和瓮安陡山沱组某些球状化石有一定相似性; ② *Thiomargarita* sp. 细胞裂解速度较动物胚胎早期卵裂速度要慢, 故可使处于不同分裂阶段的生物体有充足的时间被磷酸盐化而保存, 能更好地解释陡山沱组磷块岩中保存了不同分裂阶段化石的现象; ③ *Thiomargarita* sp. 在现代沉积物中非常丰富, 因此“硫细菌假说”更有助于理解陡山沱组微体化石极大的丰度。

针对“硫细菌假说”, Xiao等^[35]进行了针对性评论, 从化石的表面装饰、内部结构、磷酸盐化机制等方面将陡山沱组球状化石和大型氧化硫细菌进行对比, 认为: ① 陡山沱组球状化石外包壳具有各种表面装饰, 与硫细菌光滑的外胶鞘差异显著; ② 硫细菌 *Thiomargarita* sp. 的细胞数量一般不超过8个, 而陡山沱组球状化石内含细胞个数超过8个者占相当大的比例; ③ 胚胎化石磷酸盐化过程并非发生在细胞分裂阶段, 而是在生物体死亡之后, 因此陡山沱组胚胎化石能否保存与细胞分裂速度无关; ④ 从沉积岩石学和埋藏学角度看, 化石在盆地内搬运和重新富集是造成瓮安陡山沱组动物胚胎极大丰富的真正原因。

Xiao等^[35]的论证否定了“硫细菌假说”的合理性。与此同时, Yin等^[36]报道了中国三峡地区陡山沱组硅质结核中滞留动物胚胎 *Tianzhushania* 的发现, 这种特殊的滞留胚胎化石保存了2个或多个分裂球及具刺状突起的休眠囊胞。这一发现不仅将动物起源的化石记录较瓮安生物群向前推进了5000万年, 而且, 其特殊形态和保存方式彻底终结了“硫细菌假说”对陡山沱组动物胚胎化石的错误解释^[36,37]。

目前, 关于瓮安生物群的研究重点已经不再是讨论其中的球形化石是否是动物胚胎这个问题, 而是探索这些动物胚胎化石的生物学属性及其对后生动物起源和早期演化研究可能带来的重要信息。

2 瓮安生物群动物胚胎化石研究进展

2.1 动物胚胎化石卵裂方式的多样性

瓮安生物群中的动物胚胎化石多数处于早期卵裂阶段(图2), 即从合子到囊胚期。囊胚期之后的胚胎鲜见^[38,39], 迄今为止只有极少量原肠胚化石和一些可能的或亲缘关系未定的幼、成体化石的报道^[4, 21, 25-31, 39-40]。所以, 解读早期卵裂胚胎化石成为探讨瓮安生物群中多细胞动物演化水平的关键。目前, 瓮安生物群中已报道的相对可靠的卵裂胚胎化石的类群共有5种, 分别是: 辐射卵裂胚胎、旋转卵裂胚胎、具极叶的螺旋卵裂胚胎、“Big D”型螺旋卵裂胚胎、二重螺旋卵裂胚胎等^[20, 24, 39-41](图2)。

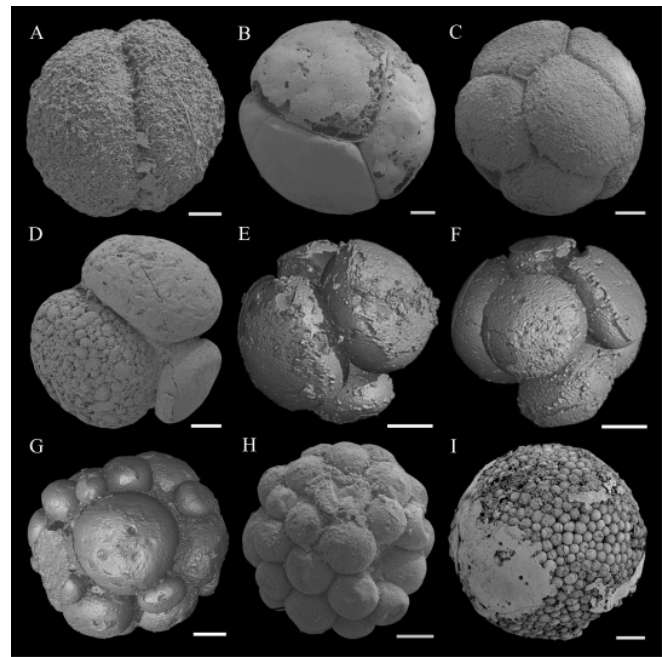


图2 瓮安生物群中不同卵裂类型的动物胚胎化石
Fig. 2 Embryo fossils with various cleavage patterns from the Ediacaran Weng'an Biota

注: A: 等大全裂型 2-细胞期胚胎; B~C: 旋转卵裂胚胎, 其中 B 处于 4 细胞期, 显示卵裂球成四面体构型排列, C 为 8 细胞期; D: 具极叶的螺旋卵裂胚胎, 处于三叶期, 右下角的呈扁平状的小分裂球为极叶; E~F: 一个处于 6 细胞期的二重螺旋卵裂胚胎不同角度的图像; G: “Big D”型螺旋卵裂胚胎, 一群小卵裂球像帽子一样扣在一个大卵裂球之上; H~I: 处于 32 细胞期之后的卵裂胚胎。比例尺均为 100μm。E~G 参见文献[40]

Notes: A: An equivalent complete cleavage embryo at 2-cell stage; B~C: Rotational cleavage embryos, specimen B is at 4-cell stage, and specimen C is at 8-cell stage; D: Spiral cleavage embryo with polar lobe; E~F: Different views of a 6-cell duet spiral cleavage embryo; G: A spiral embryo with a big “D” blastomere, showing a group of micromeres covering the giant D macromere; H~I: Two embryos at post-32-cell stage. Scale bar is 100μm for all. E~G cited [40]

由于早期卵裂阶段的动物胚胎基因组尚无转录活性(中囊胚转换作用发生之后合子基因组才被激活), 故卵裂过程的早期阶段主要受母源基因产物(各种 RNA 和功能蛋白)的调控^[42]。合子从卵细胞中继承的母源基因产物通过控制细胞周期以决定卵裂速度, 控制有丝分裂纺锤体的位置以决定卵裂球(囊胚细胞)的空间排列和相对大小。此外, 卵黄的含量及其在卵细胞中的分布对卵裂的速度和囊胚细胞大小也有一定影响, 而卵细胞中卵黄的发生也是母体基因表达的结果。因此, 同一类群的早期卵裂过程因基因的特异性而与其他类群相区别, 即不同种类动物采取的卵裂方式不同, 卵裂方式作为胚胎发育策略的重要组成部分, 与动物基因组有特殊的映射关系^[42-43]。故在没有发现可靠的幼虫和成体的情况下, 从胚胎化石卵裂方式的多样性来揭示瓮安生物群中后

生动物的分异度和多样性,是最为现实的研究思路之一。

现生螺旋动物(具有螺旋卵裂发育过程的动物类群统称)中,具极叶的类型只在环节动物和软体动物中出现^[24,42];二重螺旋卵裂是三胚层无体腔的原始螺旋动物类群,如扁虫等所特有的发育方式^[39,42];"Big D"型卵裂是某些环节动物胚胎发育的特征^[42]。瓮安生物群中螺旋卵裂胚胎的多样性不仅表明两侧对称动物在 5.8 亿年前已经出现,而且已有相当程度的分化:原口动物和后口动物已经分歧,其中原口动物的一支——真螺旋动物也已出现。除螺旋卵裂之外,旋转卵裂和辐射卵裂的出现,表明了瓮安生物群中采用这两类卵裂方式的原始类群如线虫动物和海绵动物等已经存在。

2.2 动物休眠卵化石的多样性

瓮安生物群中很多尚未分裂的合子和卵裂胚胎保存了一层或多层外包壳,最外层包壳表面往往具有精致的装饰,装饰类型丰富多样,如“脑纹状”、“多边形状”、“瘤状”等(图 3)。Xiao 等^[5]曾将这类化石的表面装饰与现生鳃足类甲壳动物休眠卵的表面纹饰进行对比研究,并根据两者形态上的相似性,将前者解释为动物休眠卵。虽然多数人对这种解释不置可否^[8,44-45],但也有学者认为休眠卵因为处于休眠期而不能分裂,而某些囊胞中能观察到明显的裂球构造(图 3F),故这些外壳只是普通卵壳,并非休眠囊胞^[39,46]。

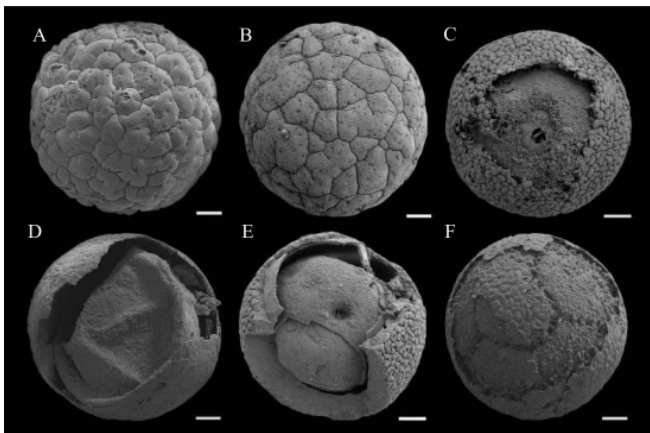


图 3 有表面装饰的滞育胚胎(休眠卵)

Fig. 3 Diapause embryo fossils showing various surface ornaments from the Ediacaran Weng'an Biota

注:A:具“脑纹状”装饰的休眠卵;B:具不规则多边形状装饰的休眠卵;C~E:具瘤状装饰的休眠卵(滞育胚胎),显示休眠囊胞的复杂结构,其中 C 具三层壳体,与现生轮虫、卤虫等动物休眠囊胞结构可以对比,E 可能具四层壳体,与现生桡足类休眠囊胞结构类似;F:处于 8 细胞期的滞育胚胎。比例尺均为 100μm

Notes: A: A resting egg with anastomosing ridges on envelope; B: A resting egg with irregular polygonal envelope ornamentation, displaying fractal branching of some polygons; C~E: Resting eggs with tubercular envelope ornamentation, structures of diapause cysts; F: A diapause embryo at 8-cell stage, showing ornamented cyst. Scale bar is 100μm in this figure

休眠是一些生物为克服不利的环境条件而出现的新陈代谢活动减弱甚至暂停的生命状态^[47]。休眠现象在现生无脊椎动物中非常普遍,通常发生在生物个体生命周期中的某些特定阶段,如胚胎发育期、幼虫期甚至成体阶段。很多水生无脊椎动物(如轮虫类、桡足类、鳃足类、缓步类等)遭遇不良环境时可在胚胎发育期休眠,产生滞育胚胎,即通常所称的休眠卵^[48-54]。休眠卵往往包裹加厚的卵壳,即休眠囊胞。休眠囊胞结构复杂,比如现生轮虫和卤虫的休眠卵囊胞由 3 层膜结构组成^[53-55],桡足类休眠囊胞甚至有 4 层膜结构^[51]。囊胞表面往往有各式各样的装饰,如卤虫休眠囊胞具有瘤状、圆丘状、棘刺等突起^[53,54],轮虫休眠囊胞具有不规则褶皱状、乳突状等突起或波浪状纹饰等^[55]。瓮安生物群中保存了加厚卵壳和表面装饰的球状化石,在形态和结构上与现生无脊椎动物休眠卵囊胞一致,部分此类化石中还发现了卵裂结构(图 3F),这不仅不能否定休眠卵假说,反而支持了 Xiao 等^[5]的观点。

但到目前为止,尚未对这些动物胚胎化石的外包壳做过系统的研究。胚胎化石外包壳的生物学属性及其表面装饰的生物学意义的研究还处于起步阶段。化石的各层包壳到底是动物胚胎(或受精卵)的哪些结构磷酸盐化后的产物?包壳表面装饰产生的原因是什么?有哪些形态功能学意义?表面装饰的多样性和动物胚胎化石分异度之间有何关系?这些问题依然是未解之谜。

现代海洋低等无脊椎动物在胚胎发育期的休眠现象研究已相当成熟^[49,52-53],为厘定瓮安生物群中的休眠卵(滞育胚胎)化石提供了大量的对比资料。相关研究表明,动物休眠卵的表面装饰具有种的特异性,种以上的分类单元间差异更加显著,为动物的系统分类提供了一定的形态学依据^[56-58]。这对了解瓮安生物群中后生动物多样性有重要指导意义,即休眠卵化石包壳表面装饰的种类与当时后生动物类群的分化水平有关。目前虽然难以根据装饰的特征鉴定化石的具体属种,但无疑提供了除胚胎卵裂方式之外又一条了解瓮安生物群中后生动物多样性的途径。此外,表面装饰的特异性还为建立胚胎化石发育序列提供了重要线索^[46]。

2.3 大型带刺疑源类化石的亲缘关系

大型带刺疑源类(large acanthomorphic acritarchs)是埃迪卡拉纪所特有的化石,在地层中有较高的丰度和分异度,且分布广泛,除瓮安外,三峡地区、东欧地台、澳大利亚及西伯利亚等地均有报道,因此在生物地层划分和对比研究中有十分重要的意义。大型带刺疑源类也是瓮安生物群中的常见化石类型之一。然而,它们的生物学分类位置一直是个谜。传统观点倾向认为它们是沟鞭藻囊胞(故中文译名常以“藻”结尾),但该观点因无确凿的形态学证据做支撑而未能一锤定音。

2001 年,尹崇玉等^[59]首次将刺疑源类 *Tianzhushania* 与瓮安生物群中某些动物休眠卵化石(*Megasphaera ornata*)进行形态学上的对比,并根据两者壳体结构和表面装饰的一致性初步断定 *Tianzhushania* 可能是动物休眠卵化石。2004 年,C. Yin 等^[60-61]认为 *Tianzhushania tuberifera* 和 *Megasphaera ornata* 是

同义名关系,后者是前者的保存变异类型,并将两属种名归并为 *Tianzhushania ornata*。尽管属种厘定有失偏颇^[37],但为解释瓮安生物群中带刺疑源类的亲缘关系打开了新的思路。2007年,L. Yin等^[36]在宜昌陡山沱组硅质结核中发现了保存有完好卵裂结构的 *Tianzhushania*,证实其是动物滞育胚胎。

除 *Tianzhushania* 属外,瓮安陡山沱组其他大型带刺疑源类的亲缘关系如何?近10年来很多学者从化石形态结构特征(大小、外观形态、壳壁超微结构等)和分子地球化学这两方面将它们与现代可能与之有亲缘关系的微体生物进行对比研究,给出了不少解释,归结起来有3种,即沟鞭藻说、绿藻说、后生动物休眠卵囊胞说^[62-68]。

Arouri等^[62]使用扫描电镜(SEM)和透射电镜(TEM),研究了澳大利亚埃迪卡拉纪大型带刺疑源类化石 *Multifronsphaeridium pelorium* 和另外一个未定种的壳壁超微结构,并分析了从化石标本中提取的有机大分子,认为这些疑源类可能来源于绿藻。2000年该研究小组分析了从几种大型带刺疑源类化石 (*Tanarium* Sp., *Hocosphaeridium scaberfacium*, *Alicesphaeridium medusoidum*, *Chuaria circularis*, *Leiosphaeridia* Sp., *Tasmanites* Sp.)中提取的多芳烃等生物大分子,结果显示这些复杂疑源类可能与沟鞭藻囊胞有亲缘关系^[63]。这2个截然不同的结论似乎说明埃迪卡拉纪大型复杂疑源类是一个多源性类群。Marshall等^[64]的研究也得出了类似结论。

Willman等^[65]研究了来自澳大利亚 Officer Basin 的大型带刺疑源类 *Gyalosphaeridium pulchrum*,发现其壳壁由四层膜结构组成,可与某些现生绿藻类进行对比;由于多数埃迪卡拉纪大型带刺疑源类具有同 *G. pulchrum* 类似的壳壁超微结构,这一特点及外观形态特征表明它们和绿藻而非沟鞭藻的亲缘关系更近。Moczyłowska等^[66]研究了具有三层膜结构的带刺疑源类化石的壳壁超微结构后也得出类似结论,即尚无直接证据表明具有复杂壳壁结构的带刺疑源类与沟鞭藻具有亲缘性。

然而,Willman^[67]在2009年又提出了新的看法,认为 *G. pulchrum* 的壳壁结构与某些现代甲壳动物休眠卵囊胞也能进行形态学上的对比,而且 *G. pulchrum* 的突起装饰和已被确认为动物滞育胚胎的 *Tianzhushania* 的装饰类似。因此 *G. pulchrum* 很可能是动物滞育胚胎的囊胞而非绿藻。

Cohen等^[68]从化石大小、内含物、形态特征及分子地球化学等方面对大型带刺疑源类3种可能的亲缘关系做了详细探讨,支持了它们是动物休眠卵的推测,否定了其藻类起源的可能。主要论据是:①大型带刺疑源类的直径与现生沟鞭藻直径不一致,前者比后者要大很多;②在大型带刺疑源类及其地层中尚无甲藻甾烷等沟鞭藻特征性有机分子的发现;③具有棘刺状结构的绿藻类体积与大型带刺疑源类差距很大,而体积相差不大的绿藻类如草绿藻均无棘刺结构;④部分大型带刺疑源类中发现过卵裂球,表明它们是动物滞育胚胎;⑤大型带刺疑源类与现生甲壳动物休眠卵在形态学上(表面装饰和壳壁超微结构)可以很好对比;⑥将大型带刺疑

源类解释为动物休眠卵囊胞与当时的海洋环境背景相吻合,而且能很好解释它们在埃迪卡拉纪末发生集群灭绝的现象。

虽然越来越多的迹象表明瓮安陡山沱组大型带刺疑源类绝大多数可能是后生动物,但在更多确凿的化石记录被发现之前尚不能断然下此结论。因为与瓮安陡山沱组类似的带刺疑源类在中元古代就已经出现^[69],如果它们都是动物休眠卵化石,那么后生动物起源的时间将推至10亿年前,然而基于目前掌握的证据,得出这样的结论还为时尚早^[67]。Cohen等^[68]认为,并不是所有的大型带刺疑源类都必须是动物休眠卵化石,目前能确定为动物属性的复杂疑源类只有11属。

3 存在的关键问题探讨

3.1 瓮安生物群“多胚胎而少成体”之谜

瓮安动物胚胎化石组合和华南地区寒武纪动物胚胎化石组合相比有明显的差异。寒武纪早期的动物胚胎化石主要保存了从囊胚期到幼虫阶段的连续化石序列,而瓮安生物群的动物胚胎却多数处于卵裂早期阶段,囊胚期后的胚胎、幼虫和成体化石十分罕见。目前只有少量可疑的原肠胚和幼虫化石的报道^[21,28,30,39-40]。成体化石除可能为刺细胞动物的微管化石外^[25,29,31,70],尚无其它可靠的化石记录。已经报道的成体海绵化石^[4]、古水螅虫化石^[26]和贵州小春虫化石^[27]还需要更多的证据来澄清存在的疑问^[70-73]。

瓮安生物群保存了极高丰度的卵裂胚胎而鲜见其成体化石的客观事实,一度成为部分学者质疑胚胎化石属性的依据^[32,34]。这种“多胚胎而少成体”的现象长期以来也让支持胚胎说的古生物学家困惑不已^[1,8,39,70]。分子生物学的证据表明,原口动物和后口动物在670Ma就已经分异^[74]。后口动物的主要类群在新元古代冰期事件之前就已经有了初步分化^[75]。三胚层两侧对称动物的所有基干类群至少在615Ma就已经出现,而两侧对称动物冠支类群的快速分化也不晚于570Ma^[76]。瓮安动物辐射时期(580Ma)恰好是后生动物早期演化的重要阶段。因此从理论上讲,瓮安生物群中应该有相应的化石记录。不同的学者分别从进化生物学、发育生物学和化石埋藏学等角度和理论出发,对该现象做了尝试性的解释,主要观点有:

1) 根据德国胚胎学家 Haeckel 在 1874 年提出的假说,最早的后生动物成体在形态上可能是类似于现生动物的胚胎或幼虫一样微小的生命,即所谓的囊胚动物或幼虫动物,囊胚期或幼虫期就是它们个体发育的最终阶段。而瓮安生物群恰好出现在后生动物的起源时期,因此理所当然不可能发现大批的成体化石。但该假说难以解释化石记录与分子生物学预测之间的矛盾。

2) 虽然分子生物学数据预测了后生动物的主要类群在瓮安动物辐射时期就已经出现,但这并不排斥瓮安生物群中鲜有成体化石发现的事实。分子钟的预测与瓮安动物化石记录的出入并不难解释,因为分子和基因层次上的隐型演化事件与动物形体的显型演化事件可能是不同步的,两者之间在时间上可能有较大的间距^[9]。Davidson 等的研究支持了这种推

断,认为当早期后生动物还处于浮浪动物(即 Haeckel 提出的分化程度很低的,在形态、功能和发育模式上很类似于今日的无脊椎动物幼虫的微型早期后生动物)时就已经经历了重要的谱系分化^[77]。也就是说,多细胞动物系统发生过程中,基因机制的创新要早于动物表型的分化(即基因机制的演化速度比表型分化的速度要快)。当早期后生动物还处于表型分化程度很低的浮浪动物演化阶段时,就已经具备了形成各种宏体动物形态造型(body plan)的基因机制。因此,恰好处在后生动物演化的“史前阶段”的瓮安生物群,没有成体化石记录是可以理解的现象。

3)瓮安生物群中理应有幼虫和成体的出现,只是由于幼虫和成体的体格脆弱(既没有卵壳保护,也没有硬体骨骼),加上其尺寸可能超过了磷酸盐化的最佳尺寸范围(最佳尺寸<1mm),故很难被保存下来^[39,70]。早期卵裂胚胎和幼虫抗腐能力的差异可能是导致化石记录出现偏差的主要原因^[78],现代无脊椎动物胚胎和幼虫的埋藏学模拟实验证实了类似的观点。胚胎化石的埋藏学研究也表明,瓮安磷矿富含化石的层位是再沉积的内碎屑磷块岩,即使有幼虫或成体被磷酸盐化,在再沉积的过程中也会破碎成不到1mm的碎屑,导致化石无法辨认^[70]。

尽管对胚胎化石成吨产出而鲜有幼、成体发现的现象有不少解释,但仍然无法消除这一奇特事实带来的困惑。欲拨开这一现象背后的重重迷雾,化石材料的大规模发掘可能是最终的解决途径。

3.2 瓮安生物群中后生动物演化水平之谜

尽管分子钟对后生动物在寒武纪早期辐射式演化之前的历史给出了不少推测^[74-76],但寻找相应的化石记录仍然是学术界十分关注,同时也是不得不做的工作。自达尔文时代以来,古生物学家对前寒武纪地层中化石记录贫乏的现象就懊恼不已,直到20世纪埃迪卡拉动物群和瓮安动物群的发现才使局势有所改观。但埃迪卡拉动物很可能与今天生活在地球上的动物没有直接的亲缘关系^[79]。因此,瓮安生物群就成为寻找早期动物化石记录独一无二的窗口。虽然10余年来,瓮安生物群的研究取得了多项重大进展,填补了前寒武纪动物化石记录的多项空缺,但是瓮安动物群中后生动物的演化水平,即5.8亿年前究竟有哪些后生动物的类群已经出现,至今尚无确切的答案。

目前,不少陡山沱组胚胎化石的生物学属性已露端倪^[20,24,26,39-41],但这些动物胚胎化石仍只是按照几个简单的形态特征(外包壳有无装饰、卵裂球数量等)建立了形态学属种,导致异物同名和同物异名的现象十分严重,很容易将同一种生物处于不同发育阶段的化石划归为不同的属种(如把某种动物的休眠卵划归为 *Megasphaera ornata*,早期卵裂阶段的胚胎划归为 *Parapandorina raphospissa*,晚期卵裂阶段的胚胎划归为 *Megaclonophycus onustus*),或将亲缘关系相距甚远的生物归为同一类(比如保存了休眠囊胞的来自不同物种的滞育胚胎都被划归于 *Megasphaera ornata*,不同物种的早期卵

裂胚胎都被划归于 *Parapandorina raphospissa*)。显然,这种忽视化石生物学属性的形态学分类很难揭示各类别之间的亲缘关系,不利于厘清瓮安生物群中胚胎化石的生物多样性。

近期有学者认为,陡山沱期的动物胚胎可以重新划分为2个属,分别以保存有瘤状装饰和多角形板状装饰的卵囊包为特征,并建议将原有的3个形态属 *Megasphaera*、*Parapandorina*、*Tianzhushania* 归入同一属^[70]。这种归并方案避免了将同一物种不同发育阶段的化石划入不同分类群,标志着胚胎化石分类开始从形态学分类向生物学分类转变。不过该方案并没有考虑到胚胎卵裂方式的不同可能代表不同种类动物这一事实,而把具不同卵裂方式的胚胎归入同一个属(它们本可能分属不同的门甚至是超门),故依然无法回答“瓮安生物群中究竟有多少动物已经出现”这一问题。

由于来自卵裂胚胎化石的生物学信息有限,从生物学角度对胚胎化石进行分类命名困难重重,导致胚胎化石分类命名工作陷入两难选择的境地。显然,选择生物学分类缺乏可操作性,而选择纯粹的形态学分类则不利于厘清生物多样性。因此,在胚胎化石中获得足够的生物学信息之前,该问题将一直存在。不过人们还是可以根据已经获得的化石记录了解瓮安生物群中动物胚胎的生物多样性。目前来看,深入研究滞育胚胎囊胞形态和胚胎化石的卵裂方式是揭开瓮安生物群中后生动物多样性最可取的途径。未来对瓮安生物群中胚胎化石进行生物学意义上的重新分类可以考虑将化石大小、囊胞显微结构和表面装饰、卵裂方式等生物学特征作为分类依据。

4 同步辐射三维无损成像技术的应用与胚胎化石研究展望

以上问题之所以存在,一方面是因为缺少幼虫和成体化石的发现,另一方面则是对现有胚胎化石内部结构解析得不够深入。解决前一难题只能寄望于大规模的化石发掘工作,而对于后者则需要利用先进的化石三维无损成像技术。目前胚胎化石三维无损成像领域已取得较大进展^[24,80-81],尤其是同步辐射X射线相衬显微断层成像技术(SRX-PC-μCT)的应用,给古胚胎研究带来了新的机遇^[40-41]。

SRX-PC-μCT是目前公认的可用于胚胎化石无损三维显微成像的最佳技术^[82-83]。它的空间分辨率可以达到亚微米级,断层扫描的虚拟切面间隔可小至不到1μm,借助相关计算机图像三维重构软件,可以获得空间分辨率极高的化石图像,而且能实现化石内部结构的三维可视化。SRX-PC-μCT实际上是一种以X射线相位衬度成像为基础的显微CT。与普通工业CT使用X射线机不同,它是借助第三代同步辐射装置提供的硬X光进行成像。同步辐射是高能带电粒子在磁场中沿弧形轨道做回旋运动时沿切线方向放出的电磁波,它覆盖了从远红外到硬X射线范围的宽广波段。可以通过特殊的光路系统可将同步辐射光中的硬X射线提取出来,用于各种研究工作,胚胎化石的显微CT成像就是其中之一。利用同

步辐射 X 射线成像具有 3 方面的优点: ① 同步辐射 X 射线具有高亮度, 可以将 X 光单色化, 避免了工业 CT 使用普通 X 射线成像时, 化石标本对多色 X 光差异吸收后产生的硬化伪像; ② 同步辐射 X 射线具有的高束流强度不仅保证了无损成像时的高空间分辨率, 而且能大量缩短成像时间, 提高成像效率; ③ 低发射度同步辐射 X 射线是准相干光, 十分有利于胚胎化石的相位衬度断层成像(phase contrast tomography)。相位衬度成像是 20 世纪 90 年代才发展起来的一种新的成像方式, 它通过记录 X 射线穿透标本后的相位变化来反映标本内部电子密度分布情况, 从而得到标本内部结构的信息。这种成像方式可极大提高成像衬度, 使图像的反差效果更好, 打破了 X 射线成像研究百余年来吸收衬度成像一统天下的格局, 完美解决了低吸收衬度的胚胎化石的高分辨率图像三维重建难题。

新近发表的关于瓮安生物群中复杂动物胚胎化石的研究成果即运用了同步辐射 X 射线相衬显微断层成像技术^[40-41], 该技术可从化石标本中获得传统成像方法无法获得的生物信息, 为探索化石的生物学属性开辟了新天地。2009 年中国第三代同步辐射装置上海光源(SSRF)建成投入使用, 为该技术在国内外胚胎化石无损成像领域的推广提供了国际一流的硬件设施, 一批原创性重大研究成果值得期待。

多细胞动物的起源和早期演化一直是演化生物学领域悬而未决之谜。瓮安生物群为探索这一谜题提供了几近完美的化石材料, 它同时也是目前为止世界上唯一可能为此提供实证的化石宝库。分子生物学的研究表明多细胞动物在 5.8 亿年前就已经崛起, 并有了相当程度的谱系分化。因此, 尽管迄今为止瓮安生物群中鲜有成体化石的报道, 但不排除未来有发现的可能。同步辐射 X 射线相衬显微 CT 技术的引入和推广, 圆满解决了胚胎化石内部结构的三维重建难题, 使胚胎化石的研究进入了新阶段。可以预见, 多细胞动物隐藏在瓮安生物群中那段漫长的演化历史将逐渐被世人了解, 这段历史也将为揭开“寒武纪大爆发”之谜提供新的依据。

致谢 样品酸处理和砂样挑选工作得到孟渊英高级实验师的帮助, 化石的电镜扫描工作在南京地质古生物研究所国家重点实验室王春朝工程师的帮助下完成。

参考文献 (References)

- [1] 张喜光, 陈雷, Wituchi M K. Orsten 型特异保存化石研究概述[J]. 古生物学报, 2009, 48(3): 428-436.
Zhang Xiguang, Chen Lei, Wituchi M K. *Acta Palaeontologica Sinica*, 2009, 48(3): 428-436.
- [2] Condon D, Zhu M, Bowring S, et al. U-Pb ages from the Neoproterozoic Doushantuo Formation, China[J]. *Science*, 2005, 308: 95-98.
- [3] 殷宗军, 朱茂炎. 贵州埃迪卡拉纪瓮安生物群化石含量统计分析[J]. 古生物学报, 2008, 47(4): 477-487.
Yin Zongjun, Zhu Maoyan. *Acta Palaeontologica Sinica*, 2008, 47(4): 477-487.
- [4] Li C, Chen J, Tzuen H. Precambrian sponges with cellular structures[J]. *Science*, 1998, 279: 879-882.
- [5] Xiao S, Zhang Y, Knoll A H. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite [J]. *Nature*, 1998, 391: 553-558.
- [6] Kerr R A. Pushing back the origins of animals [J]. *Science*, 1998, 279: 803-804.
- [7] Gould S J. The book of life [M]. New York: W. W. Norton & Company, 2001: 1-256.
- [8] 李国祥, 钱逸. 磷酸盐球状化石研究述评[J]. 微体古生物学报, 1999, 16(3): 287-296.
Li Guoxiang, Qian Yi. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 1999, 16(3): 287-296.
- [9] 陈孟羲, 刘魁梧. 晚震旦世陡山沱期磷块岩中微体化石的发现及其地质意义[J]. 地质科学, 1986(1): 46-53.
Chen Meng'xi, Liu Kuiwu. *Chinese Journal of Geology*, 1986(1): 46-53.
- [10] 袁训来, 王启飞, 张昀. 贵州瓮安磷矿晚前寒武纪陡山沱期的藻类化石群[J]. 微体古生物学报, 1993, 10(4): 409-420.
Yuan Xunlai, Wang Qifei, Zhang Yun. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 1993, 10(4): 409-420.
- [11] Zhang Y. Multicellular thallophytes with differentiated tissues from Late Proterozoic phosphate rocks of South China[J]. *Lethaia*, 1989, 22: 113-132.
- [12] Zhang Y, Yuan X. New data on multicellular thallophytes and fragments of cellular tissues from Late Proterozoic phosphate rocks, South China [J]. *Lethaia*, 1992, 25: 1-18.
- [13] Yin L, Xue Y. An extraordinary microfossil assemblage from Terminal Proterozoic phosphate deposits in South China [J]. *Chinese Journal of Botany*, 1993, 5(2): 168-175.
- [14] 薛耀松, 唐天福, 俞从流, 等. 贵州瓮安-开阳地区陡山沱期含磷岩系的大型球形绿藻化石[J]. 古生物学报, 1995, 34(6): 688-706.
Xue Yaosong, Tang Tianfu, Yu Congliu et al. *Acta Palaeontologica Sinica*, 1995, 34(6): 688-706.
- [15] Zhang Yun, Yuan Xunlai. Sexual reproductive structures of latest Proterozoic multicellular rhodophytes (red algae) from South China[J]. *Science in China: Series C*, 1996, 39: 27-36.
- [16] Yuan X, Hofmann H J. New microfossils from the Neoproterozoic (Sinian) Doushantuo Formation, Weng'an, Guizhou Province, southwestern China[J]. *Alcheringa*, 1998, 22: 189-222.
- [17] Zhang Y, Yin L, Xiao S, et al. Permineralized fossils from the Terminal Proterozoic Doushantuo Formation, South China [J]. *Journal of Paleontology, The Paleontological Society Memoir*, 1998, 50: 1-52.
- [18] Xiao Shuhai, Knoll A H. Fossil preservation in the Neoproterozoic Doushantuo phosphorite Lagerstätte, South China [J]. *Lethaia*, 1999, 32: 219-240.
- [19] Xiao Shuhai, Knoll A H. Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation at Weng'an, Guizhou, South China[J]. *Journal of Paleontology*, 2000, 74(5): 767-788.
- [20] Chen J, Oliveri P, Li C, et al. Precambrian animal diversity: Putative phosphatized embryos from the Doushantuo Formation of China [J]. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97: 4457-4462.
- [21] 尹崇玉, 岳昭, 高林志. 磷酸盐化原肠胚化石在瓮安陡山沱组磷块岩中的发现[J]. 科学通报, 2001, 46(12): 1036-1039.
Yin Chongyu, Yue Zhao, Gao Linzhi. *Chinese Science Bulletin*, 2001, 46(12): 1036-1039.
- [22] Xiao S, Knoll A H, Yuan X, et al. Phosphatized multicellular algae in the Neoproterozoic Doushantuo Formation, China, and the early

- evolution of florideophyte red algae [J]. *American Journal of Botany*, 2004, 91(2): 214–227.
- [23] Yuan X, Xiao S, Taylor T N. Lichen-like symbiosis 600 million years ago[J]. *Science*, 2005, 308: 1017–1019.
- [24] Chen J, Bottjer D J, Davidson E H, *et al.* Phosphatized polar lobe-forming embryos from the Precambrian of Southwest China [J]. *Science*, 2006, 312: 1644–1646.
- [25] Xiao S, Yuan X, Knoll A H. Eumetazoan fossils in terminal Proterozoic phosphorites [J]. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97: 13684–13689.
- [26] Chen J, Oliveri P, Gao F, *et al.* Precambrian animal life: Probable developmental and adult cnidarian forms from Southwest China [J]. *Developmental Biology*, 2002, 248: 182–196.
- [27] Chen J, Bottjer D J, Oliveri P, *et al.* Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian[J]. *Science*, 2004, 305: 218–222.
- [28] 陈均远, 迟慧梅. 贵州前寒武纪陡山沱组磷酸盐化胚胎和幼虫化石及其亲缘性[J]. 科学通报, 2005, 50(16): 1750–1757.
Chen Junyuan, Chi Huimei. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50(16): 1750–1757.
- [29] 刘鹏举, 尹崇玉, 唐烽. 瓮安生物群中多次分叉的微管状后生动物化石[J]. 科学通报, 2006, 51(4): 488–490.
Liu Pengju, Yin Chongyu, Tang Feng. *Chinese Science Bulletin*, 2006, 51(5): 630–632.
- [30] Xiao S, Hagadorn J W, Zhou C, *et al.* Rare helical spheroidal fossils from the Doushantuo Lagerstätte: Ediacaran animal embryos come of age[J]. *Geology*, 2007, 35(2): 115–118.
- [31] Liu P, Xiao S, Yin C, *et al.* Systematic description and phylogenetic affinity of tubular microfossils from the Ediacaran Doushantuo Formation at Wengqan, South China[J]. *Palaeontology*, 2008, 51(2): 339–366.
- [32] 薛耀松, 周传明, 唐天福. “动物胚胎”——对瓮安地区陡山沱组微体化石的错误解释[J]. 微体古生物学报, 1999, 16(1): 1–4.
Xue Yaosong, Zhou Chuanming, Tang Tianfu. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 1999, 16(1): 1–4.
- [33] 肖书海, 安德鲁·诺尔. 是胚胎还是藻类?——兼答薛耀松、周传明、唐天福先生[J]. 微体古生物学报, 1999, 16(3): 313–323.
Xiao Shuhai, Knoll A H. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 1999, 16(3): 313–323.
- [34] Bailey J V, Joye S B, Kalanetra K M, *et al.* Evidence of giant sulphur bacteria in Neoproterozoic phosphorites[J]. *Nature*, 2007, 445: 198–201.
- [35] Xiao S, Zhou C, Yuan X. Undressing and redressing Ediacaran embryos [J]. *Nature*, 2007, 446: E9.
- [36] Yin L, Zhu M, Knoll A H, *et al.* Doushantuo embryos preserved inside diapause egg cysts[J]. *Nature*, 2007, 446: 661–663.
- [37] 尹磊明, 周传明, 袁训来. 湖北宜昌埃迪卡拉系陡山沱组天柱山卵囊胞——Tianzhushania 的新认识[J]. 古生物学报, 2008, 47(2): 129–140.
Yin Leiming, Zhou Chuangming, Yuan Xunlai. *Acta Palaeontologica Sinica*, 2008, 47(2): 129–140.
- [38] 袁训来, 肖书海, 尹磊明, 等. 陡山沱期生物群——早期动物辐射前夕的生命[M]. 合肥: 中国科技大学出版社, 2002: 1–171.
Yuan Xunlai, Xiao Shuhai, Yin Leiming, *et al.* Doushantuo fossils: Life on the eve of animal radiation [M]. Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2002: 1–171.
- [39] 陈均远. 动物世界的黎明[M]. 南京: 江苏科技出版社, 2004: 1–104.
Chen Junyuan. The dawn of animal world[M]. Nanjing: Jiangsu Press of Science and Technology, 2004: 1–104.
- [40] Chen J, Bottjer D J, Li G, *et al.* Complex embryos displaying bilaterian characters from Precambrian Doushantuo phosphate deposits, Weng'an, Guizhou, China [J]. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106: 19056–19060.
- [41] Chen J, Bottjer D J, Davidson E H, *et al.* Phase contrast synchrotron X-ray microtomography of Ediacaran (Doushantuo) metazoan microfossils: Phylogenetic diversity and evolutionary implications [J]. *Precambrian Research*, 2009, 173: 191–200.
- [42] Gilbert S F. Developmental biology [M]. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. 2000: 1–228.
- [43] 桂建芳, 易梅生. 发育生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2002: 1–556.
Gui Jianfang, Yi Meisheng. Developmental biology[M]. Beijing: Science Press, 2002: 1–556.
- [44] 吴祥和. 晚新元古代瓮安生物群研究新进展 [J]. 贵州地质, 2002, 19(1): 1–5.
Wu Xianghe. *Guizhou Geology*, 2002, 19(1): 1–5.
- [45] 袁训来. 新元古代陡山沱期瓮安生物群研究概况 [J]. 古生物学报, 1999, 16(3): 281–286.
Yuan Xunlai. *Acta Palaeontologica Sinica*, 1999, 16(3): 281–286.
- [46] 迟慧梅, 陈均远, 李家维. 前寒武纪瓮安生物群具围卵腔结构的胚胎及其发育序列[J]. 古生物学报, 2003, 42(3): 448–451.
Chi Huimei, Chen Junyuan, Li Chawei. *Acta Palaeontologica Sinica*, 2003, 42(3): 448–451.
- [47] Kinchin I M. The Biology of Tardigrades [M]. London: Portland Press, 1994: 1–145.
- [48] 周利, 相建海. 关于轮虫休眠卵孵化的若干术语的探讨[J]. 海洋科学, 2001, 25(7): 47–51.
Zhou Li, Xiang Jianhai. *Marine Sciences*, 2001, 25(7): 47–51.
- [49] 吴荔生, 王桂忠, 李少菁. 海洋浮游桡足类滞育的研究进展 [J]. 生态学杂志, 2003, 22(4): 65–69.
Wu Lisheng, Wang Guizhong, Li Shaojing. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22(4): 65–69.
- [50] 苏丽娜, 李晓晨. 缓步动物休眠现象研究进展[J]. 四川动物, 2006, 25(1): 191–195.
Su Lina, Li Xiaochen. *Sichuan Journal of Zoology*, 2006, 25(1): 191–195.
- [51] 王桂忠, 吴荔生, 李少菁. 海洋浮游桡足类滞育及其生理生态学研究进展[J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 2006, 45(2): 46–53.
Wang Guizhong, Wu Lisheng, Li Shaojing. *Journal of Xiamen University: Natural Science Edition*, 2006, 45(2): 46–53.
- [52] 闫冬春, 董双林, 黄健. 轮虫休眠卵研究进展[J]. 海洋湖沼通报, 2005(3): 95–102.
Yan Dongchun, Dong Shuanglin, Huang Jie. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2005(3): 95–102.
- [53] 王素凤. 卤虫休眠卵的若干生物学特性研究进展 [J]. 中国海洋大学学报, 2009, 39(1): 47–52.
Wang Sufeng. *Periodical of Ocean University of China*, 2009, 39(1): 47–52.
- [54] 吴惠仙, 薛俊增. 南京丰年虫休眠卵的饰纹结构 [J]. 四川动物, 2009, 28(1): 77–78.
Wu Huixian, Xue Junzeng. *Sichuan Journal of Zoology*, 2009, 28(1): 77–78.
- [55] 张东升, 宋良国, 姜静颖. 轮虫休眠卵用不同浓度盐溶液处理后卵壳的扫描电镜观察[J]. 大连水产学院学报, 2001, 6(2): 106–111.
Zhang Dongsheng, Song Liangguo, Jiang Jingyin. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2001, 6(2): 106–111.
- [56] Gilbert J J. Species-specific morphology of resting eggs in the rotifer *Asplanchna* [J]. *Transactions of the American Microscopical Society*,

- 1978, 97(3): 330–339.
- [57] Mura G. Morphological diversity of the resting eggs in the anostracan genus *Chirocephalus* (Crustacea, Branchiopoda)[J]. *Hydrobiologia*, 2001, 450(1–3): 173–185.
- [58] Dumont H J, Nandini S, Sarma S. Cystomamentation in aquatic invertebrates: A defence against egg-predation[J]. *Hydrobiologia*, 2002, 486 (1): 161–166.
- [59] 尹崇玉, 高林志, 邢欲盛. 贵州瓮安震旦纪陡山沱期磷酸盐球状化石的新观察[J]. 地质学报, 2001, 75(2): 145–152.
Yin Chongyu, Gao Linzhi, Xing Yusheng. *Acta Geologica Sinica*, 2001, 75(2): 145–152.
- [60] Yin C, Bengtson S, Yue Z. Silicified and phosphatized *Tianzhushania* from the Neoproterozoic Doushantuo phosphorites at Weng'an, Guizhou, South China[J]. *Acta Palaeontologica Polonica*, 2004, 49 (1): 1–12.
- [61] 尹崇玉, 本格森, 岳昭. 中国南方新元古代可能后生动物成因的硅化和磷酸盐球状微化石 *Tianzhushania*[J]. 地球学报, 2005, 26(1): 31–43.
Yin Chongyu, Bengtson S, Yue Zhao. *Acta Geoscientica Sinica*, 2005, 26(1): 31–43.
- [62] Arouri K, Greenwood P F, Walter M R. A possible chlorophycean affinity of some Neoproterozoic acritarchs [J]. *Organic Geochemistry*, 1999, 30: 1323–1337.
- [63] Arouri K, Greenwood P F, Walter M R. Biological affinities of Neoproterozoic acritarchs from Australia: Microscopic and chemical characterization[J]. *Organic Geochemistry*, 2000, 31: 75–89.
- [64] Marshall C P, Javaux E J, Knoll A H. Combined micro-Fourier transform infrared (FTIR) spectroscopy and micro-Raman spectroscopy of Proterozoic acritarchs: A new approach to Palaeobiology [J]. *Precambrian Research*, 2005, 138: 208–224.
- [65] Willman S, Moczyłowska M. Wall ultrastructure of an Ediacaran acritarch from the Officer Basin, Australia[J]. *Lethaia*, 2007, 40: 111–123.
- [66] Moczyłowska M, Willman S. Ultrastructure of cell walls in ancient microfossils as a proxy to their biological affinities [J]. *Precambrian Research*, 2009, 173: 27–38.
- [67] Willman S. Morphology and wall ultrastructure of leiosphaeric and acanthomorphic acritarchs from the Ediacaran of Australia [J]. *Geobiology*, 2009, 7: 8–20.
- [68] Cohen P A, Knoll A H, Kodner R B. Large spinose microfossils in Ediacaran rocks as resting stages of early animals [J]. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(16): 6519–6524.
- [69] Meng Fanwei, Zhou Chuanming, Yin Leiming, *et al.* The oldest known dinoflagellates: Morphological and molecular evidence from Mesoproterozoic rocks at Yongji, Shanxi Province [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50(12): 1230–1234.
- [70] 袁训来, 王丹, 肖书海. 新元古代陡山沱期的动物 [J]. 古生物学报, 2009, 48(3): 375–389.
Yuan Xunlai, Wang Dan, Xiao Shuhai. *Acta Palaeontologica Sinica*, 2009, 48(3): 375–389.
- [71] Zhang Y, Yuan X, Yin L. Interpreting late Precambrian microfossils[J]. *Science*, 1998, 282: 1783.
- [72] 尹磊明, 肖书海, 袁训来. 贵州瓮安陡山沱组磷块岩中针状结构新观察[J]. 科学通报, 2001, 46(21): 1828–1832.
Yin Leiming, Xiao Shuhai, Yuan Xunlai. *Chinese Science Bulletin*, 2001, 46(21): 1828–1832.
- [73] Bengtson S, Budd G. Comment on "Small Bilateral Fossils from 40 to 55 Million Years Before the Cambrian"[J]. *Science*, 2004, 306: 1291.
- [74] Doolittle R F, Feng D, Tsang S, *et al.* Determining divergence times of the major kingdoms of living organisms with a protein clock[J]. *Science*, 1996, 271: 470–477.
- [75] Blair J E, Hedges B. Molecular clocks do not support the Cambrian explosion[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2004, 22(3): 387–390.
- [76] Peterson K J, Lyons J B, Nowak K S, *et al.* Estimating metazoan divergence times with a molecular clock[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 2004, 101: 6536–6541.
- [77] Davidson E H, Peterson K J, Cameron R A. Origin of bilaterian body plans: Evolution of developmental regulatory mechanisms [J]. *Science*, 1995, 270: 1319–1325.
- [78] Gostling N J, Thomas C, Greenwood J M, *et al.* Deciphering the fossil record of early bilaterian embryonic development in light of experimental taphonomy [J]. *Evolution & Development*, 2008, 10(3): 339–349.
- [79] Seilacher A. Vendeczoa: Organismic construction in the Proterozoic biosphere[J]. *Lethaia*, 1989, 22: 229–239.
- [80] Hagadorn J W, Xiao S, Donoghue P C J, *et al.* Cellular and subcellular structure of Neoproterozoic animal embryos [J]. *Science*, 2006, 314: 291–294.
- [81] Donoghue P C J, Bengtson S, Dong X, *et al.* Synchrotron X-ray tomographic microscopy of fossil embryos[J]. *Nature*, 2006, 442: 682–683.
- [82] Tafforeau P, Boistel R, Boller E, *et al.* Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens[J]. *Applied Physics A*, 2006, 83: 195–202.
- [83] 殷宗军, 朱茂炎. 同步辐射 X 射线相衬显微 CT 在古生物学中的应用 [J]. 物理, 2009, 38(7): 504–410.
Yin Zongjun, Zhu Maoyan. *Physics*, 2009, 38(7): 504–410.

(责任编辑 陈广仁)

·学术动态·



“中国颗粒学会第七届 学术年会暨海峡两岸 颗粒技术研讨会”征文

由中国颗粒学会主办的“中国颗粒学会第七届学术年会暨海峡两岸颗粒技术研讨会”将于 2010 年 8 月 15–18 日在西安召开。

会议征文范围如下: 颗粒测试与应用; 气溶胶基本特性、监测与分析; 鼓泡床、快速床、循环床、喷动床, 以及流化床中的传热、传质和化学反应; 颗粒制备技术、表面改性处理技术; 制备、表征及应用方面的新进展, 特别是新思想、新材料、新技术在环境、能源、保健等领域的重要意义及其客观需求等方面。全文截稿日期: 2010 年 6 月 15 日。

会议网站: http://www.csp.org.cn/csp/csp_active/10nianhui.htm

联系方式: 北京中关村北二条 1 号 (100190), 韩秀芝。

电话: 010-62647647; 传真: 010-82629146; 电子邮箱: klxh@home.ipe.ac.cn。