

八臂仙母虫(*Eoandromeda octobrachiata*)与 早期动物演化

唐 烽

中国地质科学院地质研究所, 北京 100037;
国土资源部地层古生物学重点实验室, 北京 100034

摘 要: 独特的八辐射动物化石——八臂仙母虫(*Eoandromeda octobrachiata*)新记录被推断为原始的栉水母动物, 在华南震旦系陡山沱组 and 南澳大利亚伊迪卡拉生物群产地均有发现, 不仅为相关地层的国际对比架起了桥梁, 而且将栉水母动物的最早化石记录推前了大约 30 Ma, 并可能重塑动物系统树, 原始的性状特征(如: 栉板、栉板带、管状辐射臂、中央环带和八辐射螺旋对称性等)可以把栉水母动物定位在动物系统树更为原始的位置上, 使我国后生动物起源和早期演化研究再次获得突破性进展, 为破解早期动物演化之谜提供了化石方面的新证据, 也与分子生物学研究的最新成果基本吻合。

关键词: 八臂仙母虫; 栉水母动物; 系统演化; 早期动物

中图分类号: P534.31; P915.813.2 文献标志码: A doi: 10.3975/cagsb.2012.05.02

Eoandromeda Octobrachiata and the Evolution of Early Animals

TANG Feng

*Institute of Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Beijing 100037;
Key Laboratory of Stratigraphy and Paleontology, Ministry of Land and Resources, Beijing 100034*

Abstract: Recent records of the eight-armed Ediacaran fossil *Eoandromeda octobrachiata*, preserved in contrasting taphonomic windows from the southern China and Australia, have led to its interpretation as an early ctenophore (comb jelly). These early macrofossil records have not only presented a link between the Sinian Doushantuo Formation and the relevant strata of the classic Ediacara biota in Australia, but also extended the appearance date of Ctenophora backwards by approximately thirty millions years. Moreover, newly discoveries would reorder the earliest branches in the animal tree. The diagnostic features (i.e.: ctenes/comb plates, comb rows, tubular arms, central ring and spiral octo-radial symmetry, etc.) suggest that *Eoandromeda* belongs to the stem lineage of the clade that includes modern ocean dwellers known as comb jellies. The recent paleontological study is consistent with a recently published molecular phylogenomic hypothesis. It advances the research of metazoan origin and early evolution, and helps solve the puzzle of early animal evolution by using the new fossil evidence.

Key words: *Eoandromeda octobrachiata*; ctenophore; evolution; early animals

自从达尔文的《物种起源》发表以后, 推断出生命之树的“真实”的构架——确定古老物种在演化树上的位置及其间的亲缘关系, 即利用现存物种

以及化石物种之间的相似性, 追溯它们的演化历史, 已经成为生物学研究中的一项大工程。这项工程在分子生物学领域的最新研究成果之

本文由国家自然科学基金项目(编号: 41172002; 41162003)、中国科学院现代地层学和古生物学国家重点实验室项目(编号: 103104)和中国地质调查局专项(编号: 1212011120140-1)联合资助。与其它二项古生物研究成果共同获中国地质科学院 2011 年度十大科技进展第六名。

收稿日期: 2012-04-23; 改回日期: 2012-05-14。责任编辑: 魏乐军。

第一作者简介: 唐烽, 男, 1965 年生。博士, 研究员。主要从事古生物学及地层学研究。电话: 010-68999699。E-mail: tangf65@263.net。

一来自布朗大学(位于罗得岛)的 Casey Dunn 和他的同事们,他们使用一系列 DNA 测序和计算工具证实了一个关于动物生命树的新看法(Dunn et al., 2008)。就是“将栉水母类(Ctenophore /Comb jelly)确定为现存的最早分支的多细胞动物,并可能发展了其独自の演化途径”。这一看法挑战了有关动物演化树底部结构的传统观点。也表明演化不一定是从简单向复杂逐步演变的一个过程,事实上,栉水母类在形态上确实比海绵和水母(栉水母以前归在其中)等更复杂。不过,分子数据分析可以帮助理解生物演化历史,但是要真正还原演化的顺序,最好同时有化石作为证据。

震旦纪/伊迪卡拉纪(635 ~ 541 Ma)是全球大规模末次冰期(Marinoan)结束后至寒武纪“生命大爆发”之前一段重要而特殊的地质时期。古大陆裂解、全球性冰期后的古环境、古气候剧变使之成为后生生物演化明显提速的时期,多细胞的宏观后生动物、植物,普遍出现了组织分化、器官形成和发育创新,生物的形态结构和功能复杂多样化。生物多样性的发生和创新,使地表“生物圈”正式形成。该时期多细胞生物特别是后生动物起源与演化的研究是最令人瞩目的热点之一,追溯和复原多细胞后生动物各大类群的演化阶段及途径,推测其系统发生的过程,是国际演化生物学者一直积极关注的重要课题。

自 2005 年以来,笔者和瑞典国家自然历史博物馆的 Stefan Bengtson 院士合作组成的科研小组,在贵州铜仁江口地区震旦纪/伊迪卡拉纪地层中发现了大量保存精美的藻类、海绵类和疑似后生动物化石。继 2008 年初命名发表了最原始的八辐射后生动物——八臂仙母虫化石以后,该团队在当地又进行了细致的考察和挖掘,发现了更多的化石新证据,深入的研究推断八臂仙母虫是类似现代海洋中的栉水母动物的远古祖先。同时,在华南的震旦系呈有机碳膜保存,和在南澳大利亚的伊迪卡拉系呈印痕保存的八辐射型宏体化石——八臂仙母虫(*Eoandromeda octobrachiata*),是目前唯一确认的多细胞动物实体化石的最早记录(Tang et al., 2008; Zhu et al., 2008)。这一独特的八辐射动物化石记录不仅为相关地层的国际对比架起了桥梁,而且将栉水母动物的最早化石记录从“澄江生物群”的寒武纪早期推前了大约 30 Ma,并可能重塑动物系统树,使我国后生动物起源和早期演化研究再次获得突破性进展,为破解早期动物演化之谜提供了化石方面的新证据。

1 简介

1.1 八臂仙母虫碳质压膜化石和印痕化石

八臂仙母虫的碳质压膜化石最早报道发现于湖北三峡地区秭归县庙河村的“庙河生物群”,因后期风化仅保存膜状的八个模糊的旋臂构造,曾作为遗迹化石描述(丁莲芳等, 1996),一直未引起广泛的关注,原始命名因不规范而被废弃。2004 年底保存更好的该类化石又陆续发现于贵州江口的“翁会生物群”中,且被重新命名为八臂仙母虫(*Eoandromeda octobrachiata*, Tang et al., 2008),并被认为是与贵州“瓮安生物群”中螺旋状动物胚胎化石相关的原始多细胞动物(Tang et al., 2008)。随后报道在南澳大利亚伊迪卡拉化石产地的石英砂岩中也保存有八臂仙母虫的印痕化石,还被推测是在动物演化早期阶段出现的大量双胚层动物类型中的一类,类似现代海洋中的珊瑚、水母和海葵等动物(Zhu et al., 2008)。依据翁会生物群及伊迪卡拉生物群中的八臂仙母虫化石材料已经否定了遗迹化石的归属,并推测其可能与栉水母动物相关(Tang et al., 2008; Zhu et al., 2008; 唐烽等, 2009a, b),近年来在华南陡山沱组发现的 *Eoandromeda* 新材料的形态特征进一步强化了其栉水母动物(Ctenophora)属性的推断(Tang et al., 2011; 唐烽等, 2011)。

1.2 含化石剖面、层位及沉积古环境、古地理位置

八臂仙母虫碳膜化石产自华南贵州省江口县桃映乡翁会村的震旦(伊迪卡拉)系剖面陡山沱组中、上部的黑色含钙质、碳质和泥质页岩地层中(图 1)。桃映剖面的陡山沱组出露良好(图 2),下伏为南沱组冰碛砾岩,上覆为老堡组/留茶坡组薄层状硅质岩。陡山沱组总厚约 54 m。下部(1 ~ 6 层)以碳酸盐岩为主,为具硅栉壳的厚层白云岩和水平纹层状中-厚层状白云质灰岩(帽碳酸盐岩),夹黑色碳质泥岩、页岩,第 6 层顶界面凹凸不平,疑似剥蚀面,可能与贵州瓮安陡山沱组中部的侵蚀面可以对比;中部(7 ~ 12 层)为黑色碳质、钙质页岩过渡为薄层泥质灰岩、中厚层白云质灰岩和白云岩,页岩中可见少量宏体碳膜化石,最早的八臂仙母虫出露于第 8 层,应与湖北峡东秭归县九龙湾剖面陡山沱组中部黑色页岩中产出的宏体藻类化石和遗迹化石层位相当(唐烽等, 2005);上部(13 ~ 15 层)为含有机质丰富的黑色钙质页岩和硅质、碳质泥岩,水平微纹层极为发育,产丰富的以藻类为主的宏体生物群(刘鹏举等, 2011)。八臂仙母虫化石在第 8、13 和 14 层都有产出,尤以第

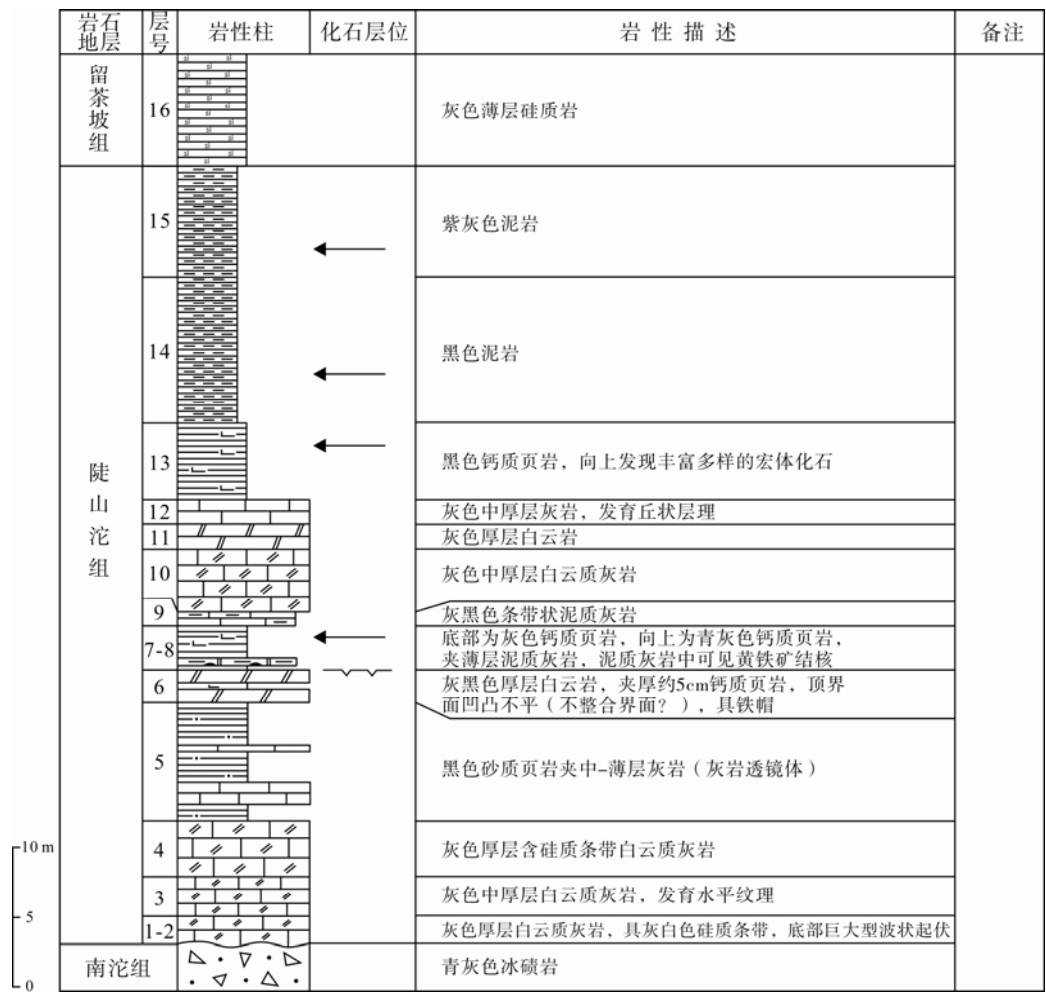


图 1 贵州江口翁会剖面柱状图及岩性描述(引自刘鹏举等, 2011)

Fig. 1 Column and lithology of the Wenghui Sinian/Ediacaran section in Jiangkou of Guizhou Province (after LIU Peng-ju et al., 2011)

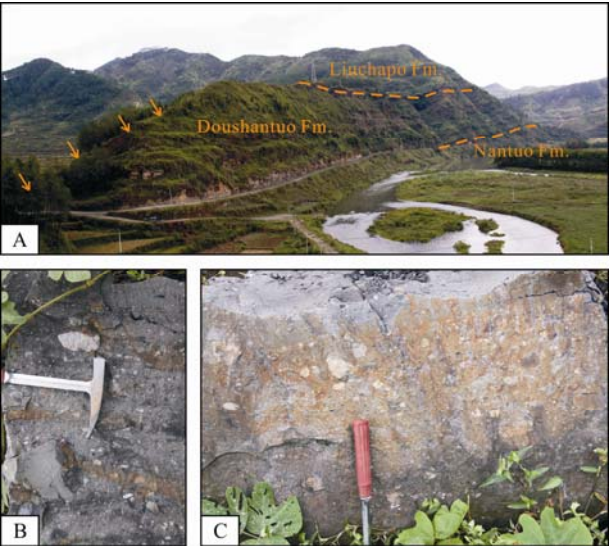


图 2 江口翁会剖面及南沱冰碛岩

Fig. 2 Profile of Wenghui section and Nantuo tillite

A.-翁会剖面及化石层位(箭头); B, C-南沱组冰碛砾岩

A-profile and macrofossil horizons (arrows) of Wenghui section; B, C-Nantuo tillite

13 层黑色钙质页岩中保存最多。

华南震旦纪/伊迪卡拉纪的江口地区位于上扬子台地东南缘的台缘斜坡相区(喻美艺等, 2005; 王约等, 2005; 何明华等, 2006; 唐烽等, 2008, 2009a; 朱茂炎, 2010), 陡山沱期的水体向上逐渐变深, 宏体化石群产于陡山沱期第二次海平面开始上升之后形成的较深水沉积中(喻美艺等, 2005), 化石层位上直接覆盖灯影峡期厚层的深水相硅质页岩(图 1)(梅冥相等, 2006)。包括八臂仙母虫等后生动物在内的宏体生物群生活于透光性较好、具有一定水动力条件和一定含氧量的相对静水贫氧的浅海环境(王约等, 2005)。

1.3 翁会生物群

贵州江口地区的翁会生物群是近年发掘并研究的又一个华南震旦(伊迪卡拉)纪陡山沱期保存完好、丰富多样的宏体碳质压膜化石库。2003 年由杨爱华等首先发现, 并由赵元龙等简要报道(赵元龙等,

2004), 随后王约等(2005, 2006, 2007)讨论了其中的宏体藻类化石底栖固着器官的保存方式和沉积环境, 记述了该生物群中的大部分类别, 并重点探讨了疑似两侧对称动物的蠕虫类化石(Wang et al., 2008)和多细胞动物海绵类化石 *Cucullus*(Wang et al., 2011); 唐烽(2007)和唐烽等(2008, 2009a, b, 2011)分别图示介绍了翁会生物群部分宏体藻类化石的组合特征、古地理位置, 命名了可以确认为最早的后生动物成年实体化石——典型的伊迪卡拉型辐射动物“八臂仙母虫”, 并深入探讨了其生物学归属, 修订了动物系统树的演化顺序(Tang et al., 2008, 2011); 此外, 翁会生物群中八辐射动物化石的发现和重点研究早在 2006 年北京召开的国际古生物学大会上就得到了交流和关注, 其后, 报道了南澳大利亚伊迪卡拉生物群中也保存有同样类别的印痕化石, 认为是当前全球唯一发现的同一种伊迪卡拉化石以截然不同的方式保存在两种不同环境中, 将八臂仙母虫归属栉水母动物的新认识撼动了传统的动物演化树, 引发了国内、外学者的极大瞩目(Zhu et al., 2008; Xiao et al., 2008; Maxmen, 2011)。目前的研究表明, 翁会生物群包含大量具明显底栖固着构造和叉状分枝、大型叶状体的宏体藻类化石, 并确认发现了如 *Eoandromeda* 和 *Cucullus* 等早期多细胞动物的宏体化石证据; 华南陡山沱期的庙河生物群及蓝田生物群典型的化石类别在翁会生物群都可见到, 但由于沉积古环境、古地理位置的差异, 其化石组合面貌与前两者有所区别, 有一定的特殊性(唐烽等, 2009a; 王约, 2009)。

2 化石新材料、新证据及新成果

尽管尚无确凿的锆石同位素年龄证据, 在贵州江口陡山沱组中、上部页岩和泥岩里发现的八臂仙母虫化石, 其保存层位可以与邻近的贵州“瓮安生物群”相对比, 其沉积年代可以大致推定为距今 580 ~ 551 Ma, 属于寒武纪之前的伊迪卡拉生物群繁盛时期。这类化石呈现出罕见的螺旋或盘旋辐射的特征, 还曾被推测可能是与同时代的瓮安生物群中螺旋状动物胚胎化石相关的成年实体化石(Tang et al., 2008)。2008 年底也报道在南澳大利亚伊迪卡拉生物群经典产地(565 ~ 551 Ma)发现有形态相同的印痕化石(Zhu et al., 2008), 因而, 这个独特的八辐射对称动物化石首先为相关地层的国际对比架起了桥梁。

最初采自中国和澳大利亚南方的八臂仙母虫化石几乎均是螺旋八辐射对称的压扁的盘状标本, 化

石保存的形态特征信息很少, 研究者只能初步推测这类化石是“一类由八个表面可能具有横向构造的管状螺旋臂组成的生命体”, 属于原始后生动物的辐射对称类群, 与栉水母动物或刺胞动物可能都有关系, 但是确切的系统归属问题仍然没有解决(Tang et al., 2008; Zhu et al., 2008)。经过最近在同一产地的系统发掘, 又采集到形态解剖学特征保存更加明显、完整的八臂仙母虫化石。新发现的化石材料, 显示了八臂仙母虫化石完整的构造特征, 如: 八条幅射的栉板带、管状旋臂和规则排列的栉板、中央环带等, 可以直接帮助将八臂仙母虫与现生的和化石的栉水母动物相比较(见图 3)。然而, 它缺乏在现代栉水母类体表常见的触手和触手鞘, 以及口极和反口极的极区分化特征, 没有呈现冠群栉水母动物两辐射对称的特性; 也没有证据表明它具有现代栉水母体内比较复杂的两辐射对称的胃环流腔系统和平衡囊、平衡石等感官构造(唐烽等, 2009b, 2011)。因而, 依据新材料可以推断这类化石代表一个原始类群的栉水母动物, 这就意味着栉水母类应该是除了海绵动物以外(海绵动物因具有不同于其它多细胞动物的特殊的胚胎发育过程, 又叫侧生动物), 后生动物谱系中最早出现的类群之一。由此, 将栉水母动物的最早化石记录从“澄江生物群”的寒武纪早期推前了大约 30 Ma, 表明浮游的掠食者在前寒武纪伊迪卡拉生物群全盛期的生态系统中已经占据一席之地, 以往所谓的伊迪卡拉“生命伊甸园”的说法面临挑战。

3 讨论

3.1 八臂仙母虫(*Eoandromeda octobrachiata*)重建图

最早发现的碳膜化石材料(包括模式标本)显示, 华南震旦纪的“八臂仙母虫”虽然形态构造简单, 但是软躯体的个体呈盘状及近圆形的轮廓, 直径为 1.0 ~ 4.0 cm, 规则的向外右旋辐射的八条碳质旋臂明显是被封闭在一个盘状的包膜内。显然这是一类多细胞有机体, 一定厚度的碳膜保存及与围岩显著的差别, 首先排除了归属遗迹化石的可能, 规则的螺旋八辐射形态也无法解释为多细胞高级藻类的藻体或固着器官, 八辐射旋臂的远端几乎均被约束在囊状的包膜内, 所以至少可以推断它是属于最原始的真后生动物——双胚层动物/辐射动物(Tang et al., 2008; 唐烽等, 2009b), 而且可以说, 它是迄今为止全球发现的后生动物成年实体化石的最早记录。双胚层动物包含栉水母动物和刺胞动物。由于还发现



图 3 华南陡山沱组的八臂仙母虫化石

Fig. 3 Carbonaceous macrofossils of *Eoandromeda octobrachiata* from Doushantuo Formation, South China

1-八臂仙母虫模式标本(Tang et al., 2008); 2~32-其它标本(11~14 标本引自 Wang et al., 2008);

33-庙河生物群中原定为遗迹化石的标本(引自丁莲芳等, 1996)

1-holotype (after Tang et al., 2008); 2~32-other specimens(11~14 after Wang et al., 2008);

33-first published specimen of Miaohu Biota (after DING Lian-fang et al., 1996)

若干倾斜的侧面保存的核桃状、伞状的八臂仙母虫化石,其碳质条带呈子午线状或伞状排列,以及碳质旋臂上呈现出疑似栉板的横向构造,因而该类化石在命名伊始就被倾向于归属为最古老的栉水母动物(Tang et al., 2008; Wang et al., 2008; Zhu et al., 2008; 唐烽等, 2009)。不过,其化石复原图仍然被谨慎地展示为一个透明盘状的包囊包裹着八束螺旋状辐射的致密的有机质旋臂(Tang et al., 2008; Xiao et al., 2008)。

近年来采获的八臂仙母虫新材料的形态解剖学特征,包括:栉板、栉板带、管状辐射臂、中央环带和八辐射螺旋对称性等原始性状,但缺乏寒武纪以后化石记录保存的明显的触手、平衡囊(石)、极区构造和两辐射对称性等进化特征(见图 3),表明应该是已知最早的栉水母类动物化石。依据新发现的性状特征和个别标本呈伞状侧面保存,以及碳膜和印痕化石都具有相当一致的右旋辐射对称的特性,八臂仙母虫最新的重建图显然更为生动,它被复原为一个较高的圆锥状的生命体(见 Tang et al., 2011, Fig. 2; 唐烽等, 2011, 图 1B)。也就是说,八臂仙母虫可能具有圆锥形的体型,体侧向下、向外螺旋状伸展八条附着栉板带的辐射臂。它可能具备远洋浮游生活的能力,通过八条栉板带上栉板的运动在水体中推进身体游动。这种最早的栉水母动物可能在外形上同今天被视作一种常见生物的栉水母类具有天壤之别。新发现的原始性状特征也让我们可以重新认识栉水母动物起源和早期演化的模式和过程。

3.2 早期动物系统演化树的修正

2011 年 9 月 7 日,《Nature》杂志刊登了一篇名为“远古的海洋‘水母’撼动了动物进化树——化石修改了演化的顺序”的评论文章,提前介绍了以中国地质科学院的古生物学家唐烽研究员为首的学术团队的研究成果。文章认为,华南贵州一类 5.8 亿年前的化石新发现让我们开始怀疑已知的后生动物系统树,这类被命名为“八臂仙母虫”的化石生物,将重新排序生命系统树的最早期分支(Maxmen, 2011)。这一成果题为“八臂仙母虫与栉水母动物的起源”,在 9 月 21 日出版的《Evolution & Development》杂志以封面文章形式发表(Tang et al., 2011),并被评选为中国地质科学院 2011 年重大科技进展之一。

后生动物(Animals)是包括人类在内的所有多细胞动物的总称。自达尔文时代开始,多细胞动物的辐射起源和早期演化常常是最困扰人们的一个谜题

之一。但是通过现代生物学的研究却很难解决。这是由于依据不同学科的信息,比如分子生物学信息、解剖学信息、形态学信息往往会得出彼此不一样的结论。但最可靠的信息必须从古生物学的一些化石实证去推演出来,去追溯出来。

针对多细胞动物的起源,当前最经典及最流行的假说是:后生动物是由某些现已灭绝的、具有群体结构、自由游泳、辐射对称的浮浪幼虫状的祖先动物进化而来。从这个观点出发,原始的辐射对称的腔肠动物(包括刺胞动物水母类和栉水母动物)可能是直接由浮浪幼虫祖先进化而来,而两侧对称的扁形动物是以后经过了对称方式的改变,并形成了三胚层发展起来的。

后生动物已知有 30 多个门类,依据体制形态的对称情况,后生动物可分为不对称动物(多孔动物门,如海绵动物)、辐射对称动物(刺胞动物门,如水母、水螅和珊瑚等;栉水母动物门;和棘皮动物门,如海胆、海星和海参等)及两侧对称动物(其他所有门类)。其中刺胞动物和中寒武世以后的栉水母动物均为两辐射对称,而栉水母现生种类目前已报道的还不到 100 种,化石的报道更少,以往只有在泥盆纪和寒武纪有若千的代表。栉水母(Ctenophora)这类果冻状体态的生物与水母相似,但更加浑圆,身体透明;通常在体侧辐射排列有八条发光的桨叶状栉板带;栉板带是由成行排列规则的栉板组成;栉板又是由横行排列、基部愈合的纤毛组成,形态类似眼睫毛。栉水母动物就是借助栉板上纤毛的摆动及栉板下肌纤维的收缩推动身体以反口端向前运动。靠近反口极的两侧表皮内陷形成一对触手鞘,从中伸出一对细长触手,栉水母动物用触手上大量粘细胞分泌的粘液捕获食物。现代或是泥盆纪化石记录的栉水母类都存在特有的触手鞘,使栉水母动物的身体呈两辐射对称,成为在近海或远洋营浮游掠食生活的一类动物。

但是,在早期后生动物谱系中栉水母动物的位置迄今尚不确定,形态解剖学(见下文 A 和 B)和分子生物学(见下文 C 和 D)的研究结果一直存在分歧(见 Tang et al., 2011, Fig. 3; 唐烽等, 2011, 图 1A)。

早期后生动物演化目前主要存在 4 种假说(Wallberg et al., 2004; Dunn et al., 2008; Philippe et al., 2009; Hejnol et al., 2009): (A) Coelenterata 假说(Ctenophora 是 Cnidaria 的姐妹群), (B) Acrosomata 假说(Ctenophora 是 Bilateria 的姐妹群), (C) Planulozoa 假说(Ctenophora 是 Cnidaria + Bilateria 的姐

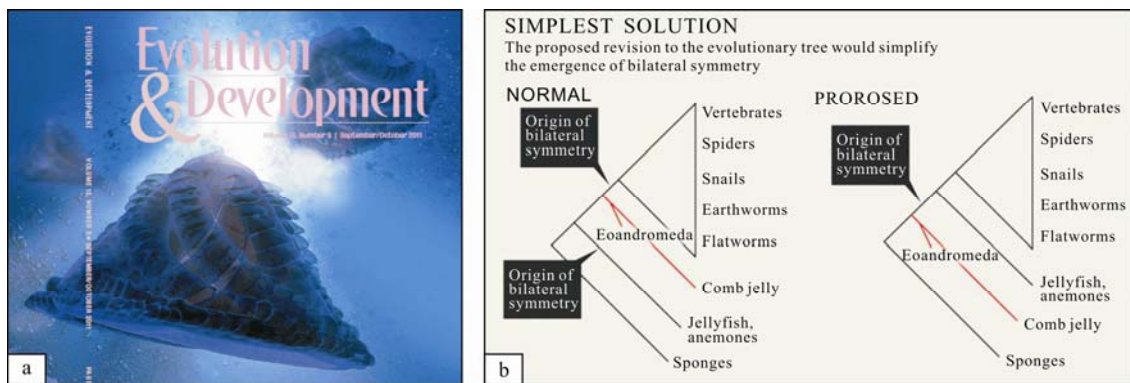


图 4 八臂仙母虫复原图(a; Tang et al., 2011)及动物早期演化的简约解释(b; Maxmen, 2011)

Fig. 4 Reconstruction of *Eoandromeda* (a; after Tang et al., 2011) and the simplest resolution of the earliest branches in the animal tree including *Eoandromeda* (b; after Maxmen, 2011)

妹群)和(D) Metazoa 假说(栉水母动物是包括海绵在内的所有其它后生动物的姐妹群)。

从上述假说可以看出,在动物系统树的基部,栉水母动物与其他两大类群相邻,但它们演化出现的先后位置一直存在争议。通常海绵被认为首先分化出来,其次是刺胞动物——水母动物,比如现代的海葵及其家族,然后才是栉水母,“八臂仙母虫显然为栉水母处于更为原始位置的观点加重了砝码”(Maxmen, 2011)。

化石形态表明八臂仙母虫是八辐射对称的,可以被划分为八个对等的部分,这与现代栉水母完全类似;就像人类、苍蝇和海葵,是两侧或两辐射对称的,他们的身体可以被划分为两个对等部分。

如果八臂仙母虫是在刺胞动物之后出现的话,那么两侧对称体制就会演化两次,一次是出现在刺胞动物上,一次出现在八臂仙母虫之后的所有两侧动物上。“显然最简单的解释就是八臂仙母虫(栉水母动物)是最早起源的后生动物,这样才能合理解释两侧对称体制的起源,目前的化石证据也支持这一看法”(Maxmen, 2011; 见图 4)。换句话说,原始的栉水母类缺乏两侧对称或两辐射对称的特性,显然不支持任何将栉水母纳入刺胞动物和两侧动物之间的种系划分的传统方案。

早期及近年的 DNA 分子生物学研究也把栉水母置于动物演化树的根部,迄今的结果推测海绵与栉水母出现早于刺胞动物(Maxmen, 2011)。可以说,在伊迪卡拉纪早期化石记录中出现八辐射的栉水母类化石——八臂仙母虫,与后生动物种系发生的假说——“栉水母动物是刺胞动物和两侧对称动物共同的姐妹群”最为一致(唐烽等, 2011)。

4 结语

新的化石证据可以将八臂仙母虫归属于原始的

栉水母类,原始的性状特征进而把栉水母动物定位在动物系统树更为原始的位置上,这是当前生物演化研究的重大进展之一。不过,中、瑞科学家仍然认为,对贵州省江口地区以八臂仙母虫为代表的陡山沱期多细胞生物化石群的现有研究仅仅是个开始,有许多问题尚需要进一步解读。比如当前对与八臂仙母虫共生的整个生物群的面貌,尤其对其中疑似后动物的其他化石材料和丰富多样的多细胞底栖藻类还没有全面了解,对这一生物群所赖以生存的古环境和集群埋藏的原因也有待深入研究。

参考文献:

- 丁莲芳, 李勇, 胡夏嵩, 肖娅萍, 苏春乾, 黄建成. 1996. 震旦纪庙河生物群[M]. 北京: 地质出版社.
- 何明华, 喻美艺, 王约, 袁良军, 赵元龙, 黄隆辉. 2006. 黔东南及邻区新元古代陡山沱期岩相古地理特征[J]. 沉积与特提斯地质, 26(1): 41-46.
- 刘鹏举, 高林志. 2011. 中国中新元古代地层年代学标定及埃迪卡拉系分统建阶的全球界线层型研究[R]. 北京: 中国地质科学院.
- 梅冥相, 周鹏, 张海, 陈永红, 聂瑞贞. 2006. 上扬子区震旦系层序地层格架及其形成的古地理背景[J]. 古地理学报, (2): 219-231.
- 唐烽, BENGTON S, 尹崇玉, 高林志. 2011. 八臂仙母虫(*Eoandromeda octobrachiata*)新材料及其意义[J]. 地球学报, 32(6): 641-651.
- 唐烽, 高林志, 王自强. 2009a. 华南伊迪卡拉纪宏体生物群的古地理分布及意义[J]. 古地理学报, 11(5): 524-533.
- 唐烽, 尹崇玉, BENGTON S, 刘鹏举, 王自强, 陈寿铭, 高林志. 2009b. 最早的栉水母动物化石——华南伊迪卡拉纪的“八臂仙母虫”[J]. 地球学报, 30(4): 543-553.

- 唐烽, 尹崇玉, 刘鹏举, 段德麟, 高林志. 2008. 华南伊迪卡拉纪“庙河生物群”的属性分析[J]. 地质学报, 82(5): 601-611.
- 唐烽, 尹崇玉, 柳永清, 王自强, 刘鹏举, 高林志. 2005. 峡东震旦系陡山沱组宏体化石的新发现[J]. 科学通报, 50(23): 2632-2637.
- 唐烽. 2007. 早震旦世宏体碳质压膜化石[M]//尹崇玉, 柳永清, 高林志. 伊迪卡拉纪早期磷酸盐化生物群[M]. 北京: 地质出版社: 69-79.
- 王约. 2009. 黔-渝地区新元古代伊迪卡拉纪陡山沱组宏体生物群[D]. 北京: 中国地质大学(北京)博士学位论文: 1-193.
- 王约, 何明华, 喻美艺, 赵元龙, 彭进, 杨荣军, 张振含. 2005. 黔东北震旦纪陡山沱晚期庙河型生物群的生态特征及埋藏环境初探[J]. 古地理学报, 7(3): 327-335.
- 王约, 王训练, 黄禹铭. 2007a. 黔东北伊迪卡拉纪陡山沱组的宏体藻类[J]. 地球科学(中国地质大学学报), 32(6): 828-844.
- 王约, 王训练. 2006. 黔东北新元古代陡山沱组宏体藻类的固着器特征及其沉积环境意义[J]. 微体古生物学报, (2): 154-164.
- 喻美艺, 何明华, 王约, 赵元龙. 2005. 贵州江口震旦系陡山沱组沉积层序和沉积环境分析[J]. 地质科技情报, (3): 38-42.
- 赵元龙, 何明华, 陈孟裁, 彭进, 喻美艺, 王约, 杨荣军, 王平丽, 张振晗. 2004. 新元古代陡山沱组庙河生物群在贵州江口的发现[J]. 科学通报, 49(18): 1916-1918.
- 朱茂炎. 2010. 动物的起源和寒武纪大爆发: 来自中国的化石证据[J]. 古生物学报, 49(3): 269-287.
- References:**
- DING Lian-fang, LI Yong, HU Xia-chong, XIAO Ya-ping, SU Chun-qian, HUANG Jian-cheng. 1996. Miaohé biota of the Simian[M]. Beijing: Geological Publishing House(in Chinese).
- DUNN C W, HEJNOL A, MATUS D Q, PANG K, BROWNE W E, SMITH S A, SEAVER E, ROUSE G W, OBST M, EDGEcombe G D, SORESENSEN M V, HADDOCK S H D, SCHMIDT-RHAESA A, OKUSU A, KRISTENSEN R M, WHEELER W C, MARTINDALE M Q, GIRIBET G. 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life[J]. Nature, 452(7188): 745-749.
- HE Ming-hua, YU Mei-yi, WANG Yu, YUAN Liang-jun, ZHAO Yuan-long, HUANG long-hui. 2006. Sedimentary facies and palaeogeography of NE Guizhou and its adjacent areas during the Doushantuoan (Neoproterozoic)[J]. Sedimentary Geology and Tethyan Geology, 26(1): 41-46(in Chinese with English abstract).
- HEJNOL A, OBST M, STAMATAKIS A, OTT M, ROUSE G W, EDGEcombe G D, MARTINEZ P, BAGUÑA J, BAILLY X, JONDELIUS U, WIENS M, MÜLLER W E G, SEAVER E, WHEELER W C, MARTINDALE M Q, GIRIBET G, DUNN C W. 2009. Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 276(1677): 4261-4270.
- LIU Peng-ju, GAO Lin-zhi. 2011. Alibration of stratal chronology in middle-late proterozoic of china and establishment of the gssps of the chronostratigraphical classification of Ediacaran System[R]. Beijing: Chinese Academy of Geological Sciences(in Chinese).
- MAXMEN A. 2011. Ancient sea jelly makes tree of life wobble—Fossil suggests evolutionary order requires revision[OL/EB]. [2012-04-20]. <http://www.nature.com/news/2011/110907/full/news.2011.520.html>.
- MEI Ming-xiang, ZHOU Peng, ZHANG Hai, CHEN Yong-hong, NIE Rui-zhen. 2006. Sequence stratigraphic framework and its palaeogeographical background for the Sinian of Upper Yangtze Region[J]. Journal of Palaeogeography, (2): 219-231(in Chinese with English abstract).
- PHILIPPE H, DERELLE R, LOPEZ P, PICK K, BORCHIELLINI C, BOURY-ESNAULT N, VACELET J, RENARD E, HOULISTON E, QUÉINNEC E, Da SILVA C, WINCKER P, LE GUYADER H, LEYS S, JACKSON D J, SCHEIBER F, ERPENBECK D, MORGENSTERN B, WÖRHEIDE G, MANUEL M. 2009. Phylogenomics revives traditional views on deep animal relationships[J]. Current Biology, 19(8): 706-712.
- TANG Feng, BENGTON S, WANG Yue, WANG Xun-lian, YIN Chong-yu. 2011. Eoandromeda and the origin of Ctenophora[J]. Evolution and Development, 13(5): 408-414.
- TANG Feng, BENGTON S, YIN Chong-yu, GAO Lin-zhi. 2011. New Data of Eoandromeda Octobrachiata and Their Indications[J]. Acta Geoscientica Sinica, 32(6): 641-651(in Chinese with English abstract).
- TANG Feng, GAO Lin-zhi, WANG Zi-qiang. 2009a. Palaeogeography and palaeoecology of the Ediacaran(Sinian) macrofossil biota in South China[J]. Journal of Palaeogeography, 11(5): 524-533(in Chinese with English abstract).
- TANG Feng, YIN Chong-yu, BENGTON S, LIU Peng-ju, WANG Zi-qiang, CHEN Shou-ming, GAO Lin-zhi. 2009b. The Edia-

- caran ctenophore (*Eoandromeda octobrachiata*) from South China[J]. *Acta Geoscientica Sinica*, 30(4): 543-553(in Chinese with English abstract).
- TANG Feng, YIN Chong-yu, BENGTSON S, LIU Peng-ju, WANG Zi-qiang, GAO Lin-zhi. 2008. Octoradiate spiral organisms in the Ediacaran of South China[J]. *Acta Geologica Sinica*, 82(1): 27-34(in Chinese with English abstract).
- TANG Feng, YIN Chong-yu, LIU Peng-ju, DUAN De-lin, GAO Lin-zhi. 2008. Morphological Comparison of the Ediacaran Miaohu Biota from South China: Implications for Their Affinities and Ecology[J]. *Acta Geologica Sinica*, 82(5): 601-611(in Chinese with English abstract).
- TANG Feng, YIN Chong-yu, LIU Yong-qing, WANG Zi-qiang, LIU Peng-ju, GAO Lin-zhi. 2005. The foundation of macro body fossils in Gorge east of Sinian Doushantuo[J]. *Chinese Science Bulletin*, 50(23): 2632-2637(in Chinese).
- TANG Feng. 2007. The megascopic fossil assemblage of carbonaceous compressions[M].// YIN Chong-yu, LIU Yong-qing, GAO Lin-zhi. *Phosphate biological group in early Edie Cara*. Beijing: Geological Publishing House(in Chinese).
- WALLBERG A, THOLLESSON M, FARRIS J S, JONDELIUS U. 2004. The phylogenetic position of the comb jellies (Ctenophora) and the importance of taxonomic sampling[J]. *Cladistics*, 20(6): 558-578.
- WANG Yue, HE Ming-hua, YU Mei-yi, ZHAO Yuan-long, PENG Jin, YANG Rong-jun, ZHANG Zhen-han. 2005. Preliminary discussion on ecological characteristics and buried environments of Miaohu-type Biota during the Late Doushantuoian of Sinian in northeastern Guizhou Province[J]. *Journal of Palaeogeography*, 7(3): 327-335(in Chinese with English abstract).
- WANG Yue, WANG Xun-lian, HUANG Yu-ming. 2007a. Macroscopic Algae from the Ediacaran Doushantuo Formation in Northeast Guizhou, South China[J]. *Earth Science(Journal of China University of Geosciences)*, 32(6): 828-844(in Chinese with English abstract).
- WANG Yue, WANG Xun-lian, HUANG Yu-ming. 2008. Megascopic symmetrical metazoans from the Ediacaran Doushantuo Formation in the Northeastern Guizhou, South China[J]. *Journal of China University of Geosciences*, 19(3): 200-206.
- WANG Yue, WANG Xun-lian. 2006. The holdfasts of Macroalgae in the Neoproterozoic Doushantuo Formation in Northeastern Guizhou Province and Their Environmental Significance[J]. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, (2): 154-164(in Chinese with English abstract).
- WANG Yue, WANG Xun-lian. 2011. New observations on Cucullus Steiner from the Neoproterozoic Doushantuo Formation of Guizhou, South China[J]. *Lethaia*, 44(3): 275-286.
- WANG Yue. 2009. Megascopic Biota from the Doushantuoian of the Neoproterozoic (Ediacaran) in Guizhou and Zhongqing, South China[D]. Beijing: China University of Geosciences(Beijing): 1-93(in Chinese with English abstract).
- XIAO Shu-hai, LAFLAMME M. 2008. On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(1): 31-40.
- YU Mei-yi, HE Ming-hua, WANG Yue, ZHAO Yuan-long. 2005. Sedimentary Successions and Environment of the Sinian Doushantuo Formation in Jiangkou, Guizhou Province[J]. *Geological Science and Technology Information*, (3): 38-42(in Chinese with English abstract).
- ZHAO Yuan-long, HE Ming-hua, CHEN meng-e, PENG Jin, YU Mei-yi, WANG Yue, YANG Rong-jun, WANG Ping-li, ZHANG Zhen-han. 2004. The discovery of Temple River biota on Neoproterozoic Doushantuo period in Guizhou Jiangkou[J]. *Chinese Science Bulletin*, 49(18): 1916-1918(in Chinese).
- ZHU Mao-yan, GEHLING J G, XIAO Shu-hai, ZHAO Yuan-long, DROSER M L. 2008. Eight-armed Ediacara fossil preserved in contrasting taphonomic windows from China and Australia[J]. *Geology*, 36(11): 867-870(in Chinese with English abstract).
- ZHU Mao-yan. 2010. The Origin and Cambrian Explosion of Animals: Fossil Evidences from China[J]. *Acta Palaeontologica Sinica*, 49(3): 269- 287(in Chinese with English abstract).