

doi:10.3799/dqkx.2012.096

# 早寒武世宽川铺生物群中 *Punctatus* 卵裂胚胎化石的发现及其意义

李 勇, 郑亚娟, 刘云焕, 郭俊峰, 郑 曦, 刘联群  
长安大学资源学院, 陕西西安 710054

**摘要:** 陕南早寒武世宽川铺生物群中保存了大量磷酸盐化动物胚胎化石和小壳化石. 在已报道的这些胚胎化石中, 主要是囊胚期之后不同发育阶段的胚胎化石标本, 缺少卵裂期胚胎化石材料. 报道了从宽川铺生物群中新发现的多枚从 4 分细胞、64 分细胞、128 分细胞、512 分细胞到千分级细胞的卵裂期胚胎化石, 以及大量囊胚期、原肠胚期和不同孵化幼体阶段的化石标本, 他们共同构成了从单个细胞(*Olivoides*)经卵裂到囊胚、原肠胚, 再到孵化的锥形幼体(*Punctatus*)的完整胚胎发育序列. 从卵裂子细胞数量的变化、形态的变化、排列方式及囊胚腔形态等特征, 基本上可与贵州瓮安生物群(地质时代为伊迪卡拉纪 Ediacaran)中卵裂细胞化石对比. 同时也可与一些现生的低等动物卵裂胚胎对比. 新化石材料的发现, 不仅填补了宽川铺生物群中卵裂期胚胎化石的空白, 而且对揭示 *Olivoides* 胚胎的卵裂过程和特点, 探讨其亲缘关系, 以及后生动物的早期演化都具有十分重要的科学意义.

**关键词:** 早寒武世; 卵裂期; 胚胎化石; 生物群.

**中图分类号:** Q911.6; P534.41      **文章编号:** 1000-2383(2012)05-0869-09      **收稿日期:** 2011-09-15

## Discovery of Cleavage *Punctatus* Embryos Fossils from Early Cambrian Kuanchuanpu Biota

LI Yong, ZHENG Ya-juan, LIU Yun-huan, GUO Jun-feng, ZHENG Xi, LIU Lian-qun  
College of Earth Science and Resources, Chang'an University, Xi'an 710054, China

**Abstract:** The rich phosphatized embryo fossils and a large number of small shelly fossils were found from Early Cambrian Kuanchuanpu biota in the southern Shaanxi Province. So far, only embryonic fossils of the different development stages after blastosphere have been found in the embryo fossils previously reported, with the absence of fossils of transgene embryo. This paper presents many new specimens of cleavage embryos fossils in Kuanchuanpu biota, ranging from four cells, 64 cells, 128 cells, 512 cells to classification of cells without embryo fossils of cells, as well as a number of fossil specimens developed during blastosphere period, the original embryo stage and different bowel hatch larval stage, which constituted the integrated developmental sequence of embryo from single cells (*Olivoides*) to blastocysts, the original embryo, and then to bowel hatch larval cone (*Punctatus*). The variations of these cell fossils in numbers, forms, arrangement and blastocysts cavity can be compared to those in the Wen'an biota of Guizhou belonging to Ediacaran. In addition, they can also be compared to the cleavage embryos of living Cnidaria. Here, the fossils found for the first time complement specimens of embryo fossils in Kuanchuanpu biota and reveal developmental process of *Olivoides* embryos. Moreover, new specimens can also provide evidences to reveal genetic relationship and early evolution of the metazoan.

**Key words:** the Early Cambrian; cleavage stage; embryo fossils; biota.

宽川铺生物群由丁莲芳等(1992)命名, 是对产于扬子地台北缘陕南一川北地区早寒武世梅树村阶地层中所有动植物化石的总称, 命名地为宁强宽川铺, 代表性剖面是宁强宽川铺的石钟沟、大河子沟和

李家沟剖面. 在宁强宽川铺地区的梅树村阶地层主要为—套厚约 50~65 m 的深灰色、灰黑色中薄层细晶灰岩夹硅质条带、薄层硅质岩及含磷灰岩、磷块岩、中厚层白云岩组合. 与上覆寒武系郭家坝组为平行不整合接触, 与下伏灯影组上白云岩段为平行不整合或整合接触. 在岩石地层单位划分中, 丁连芳等将其划归灯影组“宽川铺段”, 时代归属早寒武世梅树村期. 其他文献中也有人将其称为“宽川铺组”. 但全国地层清理时, 陕西省地层清理仍沿用“宽川铺段”(陕西省地质矿产局, 1996).

关于宽川铺生物群的研究最早始于 20 世纪 70 年代初. 1970 年四川石油管理局首次在陕西南宁强宽川铺灯影组顶部的含磷岩系中发现软舌螺化石, 并将这套含磷地层划归寒武系, 从而揭开了宽川铺生物群的研究序幕. 随后有陈孟莪 (1979)、钱逸 (1977)、丁莲芳等 (1992)、邢裕盛和段承华 (1985) 和岳昭 (1988) 分别对陕南震旦系—寒武系界线及其边界地层的小壳化石进行了系统研究, 描述有软舌螺类、单板类、腹足类、原牙形类、钉形壳类、开腔骨类、棱管壳类、海绵骨针等多个门类. 在这些小壳化石中, 就有大量个体大小 0.3~1 mm, 外观呈球形、椭球形的微球状化石, 被置于分类位置不明的球壳类. 钱逸 (1977) 先后描述并建立了 *Archaeooides*、*Pseudoooides*、*Olivoooides* 和 *Nephrooides* 4 个属. 岳昭 (1986) 从宽川铺生物群的球壳类中发现和报道了海绵芽球等动物胚胎化石, 从而拉开了宽川铺生物群中胚胎化石研究的序幕. Zhang and Pratt (1994) 首次在《Science》上报道了贵州中寒武世的节肢动物胚胎化石, 引起了国内外古生物学界对动物胚胎化石研究的高度关注. Xiao *et al.* (1998) 在《Nature》上报道了贵州瓮安陡山沱组磷矿层中经磷酸盐化保存的卵裂期动物胚胎化石后, 尹崇玉等 (2001) 在贵州瓮安陡山沱组发现了具囊胚内陷向原肠胚过渡特征的磷酸盐化原肠胚化石. 特别是近 10 年来, 一些地质学家分别对陕南宽川铺下寒武统含磷地层中的后生动物胚胎化石进行了深入系统的研究, 把宽川铺生物群中胚胎化石的研究推向了高潮. Bengtson and Yue (1997)、Yue and Bengtson (1999) 将内部表层具放射状微刺的球形化石 *Olivoooides* 解释为刺细胞动物的胚胎化石, 并建立了 *Olivoooides* 胚胎与 *Punctatus* 锥体之间的发育联系, 提出 *Punctatus* 可能与腔肠动物的钵水母类或锥石类有关. Steiner *et al.* (2004) 认为将球形化石 *Olivoooides* 解释为动物的卵或胚胎是正确的, 但这些球形化石

包括了不同生物的卵或胚胎, 至少有腔肠动物锥石类、节肢动物和栉水母类三种类型的胚胎标本. 西北大学华洪等 (2004)、李朋等 (2007) 在陕南早寒武世宽川铺组发现了大量保存精美的原肠胚期和囊胚期动物胚胎化石, 补充了早期胚胎发育演化的环节, 新建了 *Quadrapyrgites* 属. 刘云焕等 (2006c, 2009a) 长期对陕南宽川铺组小壳化石和动物胚胎化石进行研究, 发现了大量动物胚胎和孵化幼体化石标本, 特别是带有完整口部特征的 *Punctatus* 不同发育阶段幼体标本, 完善了从 *Olivoooides* 到 *Punctatus* 的个体发育序列. 陈方和董熙平 (2009)、Donoghue *et al.* (2006) 用同步加速器 X 射线层析扫描显微技术对早寒武世胚胎化石 *Olivoooides* 的内部结构进行了观察. 到目前为止, 关于宽川铺生物群中胚胎化石的研究, 主要是涉及原肠胚期及少量幼锥体发育的标本.

最近, 笔者在宽川铺生物群胚胎化石中发现了一系列卵裂期到囊胚期的胚胎化石标本以及保留有完整口部的幼体标本. 这些标本不仅填补了从 *Olivoooides* 动物卵到原肠胚之间, 以及孵化幼体到锥体之间的空白, 而且对了解 *Punctatus* 的早期胚胎发育过程以及探讨其亲缘归属提供了重要的化石证据.

## 1 化石产地、层位及地质时代

本文研究所采微体化石样品位于宁强县宽川铺的石钟沟剖面 (图 1), 属于灯影组宽川铺段. 该段与下伏地层碑湾段为假整合或平行不整合接触, 与上覆郭家坝组为平行不整合接触, 属一套含磷含硅的浅海碳酸盐岩沉积建造. 岩性以深灰色—灰黑色中层状含沥青质薄层灰岩、含胶磷矿砂屑砾屑灰岩为主, 夹黑色薄层燧石、磷块岩及中厚层白云岩, 厚 65 m. 所产化石层位介于含软躯体动物化石及少量微骨骼化石为代表的高家山生物群 (张录易, 1986; 林世敏等, 1986; 华洪等, 2002) 地层之上, 含三叶虫、高肌虫等节肢动物为代表的郭家坝组之下.

由于这套地层不含三叶虫、高肌虫等节肢动物化石, 而含极丰富的小壳化石 *Anabrites trisulcatus*、*Paleosulcachites irregularis*、*Carinachites spinatus*、*Circotheca* sp. 以及大量的微骨片化石, 其小壳化石组合面貌可与传统的早寒武世梅树村阶第一和第二小壳化石带对比, 时代归属早寒武世梅树村期. 区域上可与中谊村段、麦地坪段、杨家沟段、天柱山段、岩家河段对比.

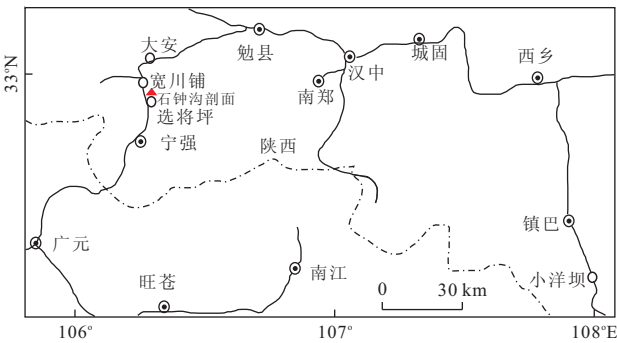


图 1 化石采样位置及剖面位置

Fig. 1 Location of studied section and stratigraphic column bearing the microfossils

2 材料与方法

在宁强县宽川铺乡的石钟沟剖面上,宽川铺段地层厚度为 65 m. 实测剖面时共分了 10 层,从第 1 层到第 10 层都分别采了样. 除 2~4 层外,其他各层都获得了小壳化石,特别是中部 30~40 m 含胶磷矿的第 5 层小壳化石最丰富. 本次研究专门对第 5 层厚约 10 m 的含胶磷矿地层按 0.2~0.3 m 间距取样,每个样品 5 kg 左右. 样品经碎至 5~10 cm 大小,置于浓度为 7%~10% 冰醋酸中浸解处理,每隔一天换酸一次,经 20 天左右反应完毕. 对样品中的不溶残渣经清洗、干燥处理获得碎样. 在双目显微镜下对处理碎样进行人工挑选,共获得数万枚小壳化石及其伴生的胚胎化石,然后对挑选的胚胎化石进行电镜观察并扫描成像. 在所有样品中都获得了比较丰富的小壳化石及其伴生的胚胎化石,而保存较好的胚胎化石主要在含胶磷矿的层位中,这可能与磷酸盐对胚胎的快速交代有关.

3 化石描述

3.1 卵裂期和囊胚期胚胎化石

宽川铺生物群中新发现的卵裂期和囊胚期胚胎化石,直径范围在 350~600  $\mu\text{m}$  之间,大多数直径为 400~500  $\mu\text{m}$  大小,立体形态呈球状;卵壁较薄,表面光滑;其完整的标本在大小、形态和表面特征方面都与钱逸教授曾描述的 *Olivoides* (也就是现在理解的 *Punctatus* 的卵)特征一致(图 2,A). 通过大量卵壁破裂的胚胎标本可观察到 *Punctatu* 卵的内部细胞分裂过程(图 2,A-G). 虽然图 2 中还缺失 2 细胞期,以及 8 至 32 细胞期等过渡标本,但从目前发

现的 4 细胞期(图 2,B)、64 细胞期(图 2,C、D)、128 细胞期(图 2,E)、512 细胞期(图 2,F)和千分细胞期(图 2,G-I)的胚胎标本看,已经清楚地反映了 *Punctatu* 早期卵裂的过程和特点:(1)具有一般动物胚胎早期卵裂从 1 个细胞分裂为 2,再分裂为 4、8、16、32、64、128、256、512 细胞,直到上千个细胞的共性;(2)在 4 细胞、64 细胞阶段,分裂子细胞按球体空间紧密排列保持一定的轮廓形态,如 4 分球形(图 2,B)和内小外大的梯形(图 2,C-D);(3)从 128 细胞阶段开始,分裂子细胞形态变为球形,并随分裂级次的增加而变小;(4)从 64 细胞阶段开始在卵裂胚胎的中心发育一个圆形空腔,可能为囊胚腔的早期阶段,但相对较小(图 2,C). 128 细胞阶段,卵裂胚胎的中心仍保留和 64 细胞阶段一样的圆形空腔,但子细胞的形态已从内小外大的梯形变为球形(图 2,E). 到 512 细胞阶段,胚胎中心的囊胚腔变大,约占整个胚胎体积的 80%,分裂子细胞成单层小球围绕囊胚腔排列(图 2,F);从 512 细胞阶段后,随分裂级次的增加,子细胞进一步分化变小,成一层紧贴卵膜呈球面排列. 而且子细胞已有球形变为长条形,其长轴垂直卵膜球面. 在每一个子细胞紧贴卵膜的一端演变成刺状(图 2,G-I),基本进入囊胚期. 这一卵裂过程,不仅与伊迪卡拉期瓮安生物群中的胚胎卵裂特征(袁训来,2007)一致(图 5,C);而且可以与现生某些腔肠动物的卵裂过程对比(图 5,A).

3.2 原肠胚及幼体标本

宽川铺生物群中发现的原肠胚及孵化幼体标本较多,前人已有较多的描述. 本文仅据一些新的标本略作补充. 当 *Punctatus* 胚胎经多次卵裂,子细胞数达到上千细胞后形成囊胚,囊胚进一步发育成早期原肠胚. 早期原肠胚仍包在薄而光滑的母细胞膜内,大小无变化,子细胞成单层围绕囊胚腔排列. 随后每个子细胞从胚胎外表发育出一短刺,整体形成刺球状(图 2,H). 刺球状原肠胚进一步分化出口端和反口端两极,以刺球状胚胎的“赤道”为界. 口端半球面上刺较细长,刺尖统一指向口端;反口端半球面上刺较粗短,刺尖统一指向反口端(图 2,I). 刺球状原肠胚进一步发育,先在口端内凹(图 3,A),并出现五辐分裂沟(图 3,B-D),进而形成五辐对称的脊、褶(图 3,E-H),最后发育成由 10 个放射排列褶形成的“花冠状”口部(图 3,G-H);在反口端则形成 5 条呈五辐排列的隆脊(图 4,A-C),进而发育成五辐锥顶(图 4,D-E);同时在“赤道”部位发育 3~4 条与“赤道”平行的环脊(图 3,B-C 和 F),这就是后来孵化发育

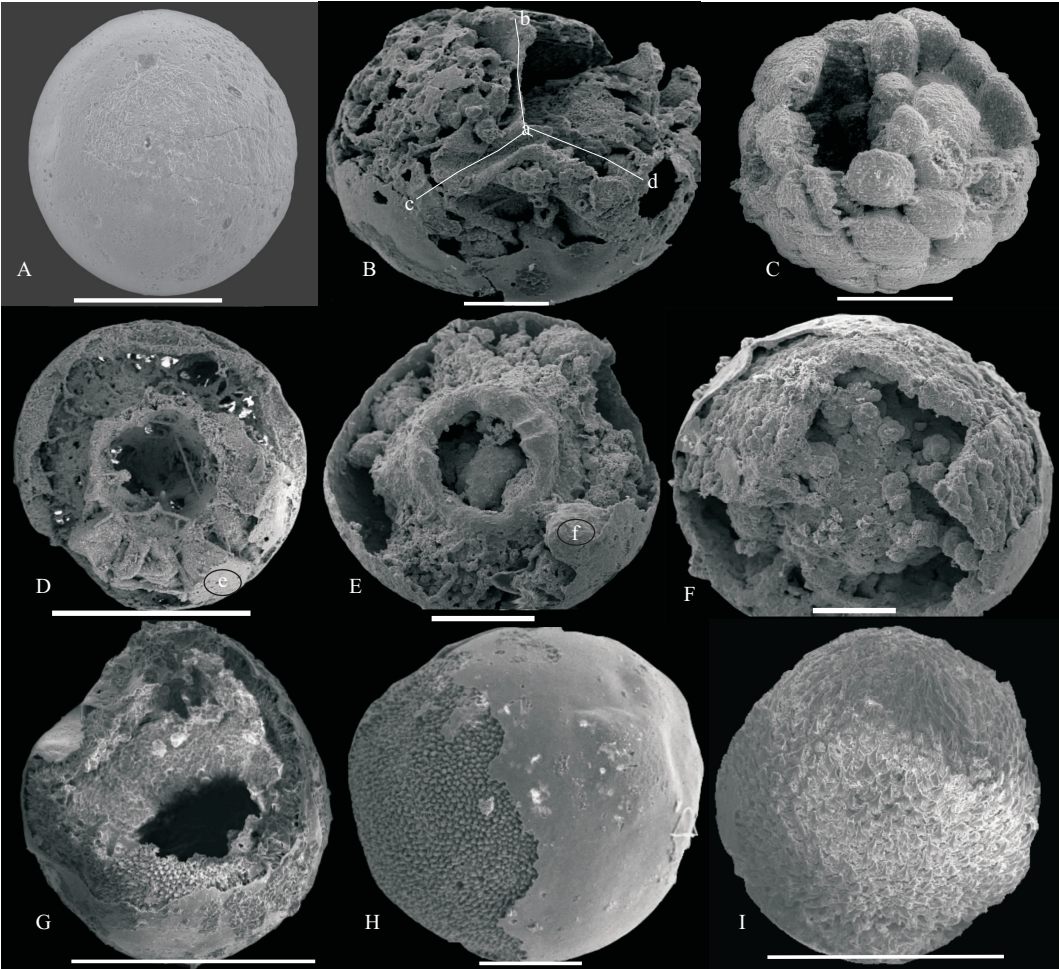


图 2 *Punctatus* 从卵到囊胚期的卵裂过程

Fig. 2 Cleaving process of *Punctatus* from the egg to blastula stage

A. 卵细胞(*Olivovoides*), 示表面光滑的球形, 编号 kp15-001, 标尺长 0.4 mm; B. 4 分细胞, a 为 3 个子细胞的三分点, b、c、d 为分隔子细胞的三个隔膜, 呈 120°均匀分布, 编号 LW48-1-ff, 标尺长 0.2 mm; C. 64 细胞期, 编号 sn022-k32-66, 标尺长 0.2 mm; D. 64 细胞期胚胎, 中心有一圆形空腔, e 为子细胞, 形态呈梯形, 编号 kp16, 标尺长 0.5 mm; E. 128 细胞期胚胎, 中心有一圆形空腔(可能为中空囊胚腔), f 为子细胞, 形态由梯形变为球形, 编号 LW17-1-ff, 标尺长 0.2 mm; F. 512 细胞期胚胎, 囊胚腔变大, 子细胞进一步分化为小球, 编号 LW3-1, 标尺长 0.2 mm; G. 千分细胞级囊胚, 囊胚腔大而中空, 示子细胞进一步变小, 并在囊胚表面出现小刺, 编号 kp9-120, 标尺长 0.5 mm; H. 卵膜内的具刺原肠胚, 外表卵膜光滑, 其内的原肠胚表面具小刺, 编号 kp31-140, 标尺长 0.2 mm; I. 卵膜被破坏掉的具刺原肠胚, 显示其表面的小刺已有两极分化的特点, 编号 kp23-120, 标尺长 0.5 mm. 产地层位: 陕南宽川铺石钟沟早寒武世宽川铺段磷矿层

成锥体后, 锥体上自锥顶开始最初的 3 个或 4 个保留有萎缩刺的环脊(可称为原生环脊). 在原肠胚孵化发育到幼体的过程中, 胚胎在口与锥顶的轴线(垂直胚胎赤道面)上逐渐生长加长, 发育成长锥体. 锥体呈细颈口粗中空圆锥体, 顶端封闭, 具 5 条辐对称的棱脊(图 4, D-H), 锥体上具有多个环脊. 锥体口部的形成是由原肠胚口部的五辐射褶由内向外翻长而成, 新翻长的五辐射褶上不再有刺, 而具有细的平行条纹(图 3, G-H), 表明口部肌肉发育的特点. 当口部肌肉褶收缩, 口可紧闭(图 3, G; 图 4, F), 当口部肌肉放松, 口可松开(图 3, H). 从不同发育阶

段的幼体观察, 锥体上最早的几个(3 个或 4 个)原生环脊是有原肠胚期平行球形胚胎赤道的环脊继承发育而来, 它们和锥顶一样表面保留有萎缩的刺(图 4, D-H); 而后来的环脊(可称为次生环脊)则是由口部肌褶外翻长成. 其表面不具有刺, 但保留了口部肌褶表面细的平行条纹, 在锥体表面形成纵向细纹(图 4, F-H). 在宽川铺生物群中前人已将口部不完整, 但具有上述特征的锥体化石归为 *Punctatus emeiensis* He, 1980(殷继成等, 1980), 本次发现具口部的完整标本可作为 *Punctatus emeiensis* He, 1980 的近模标本.

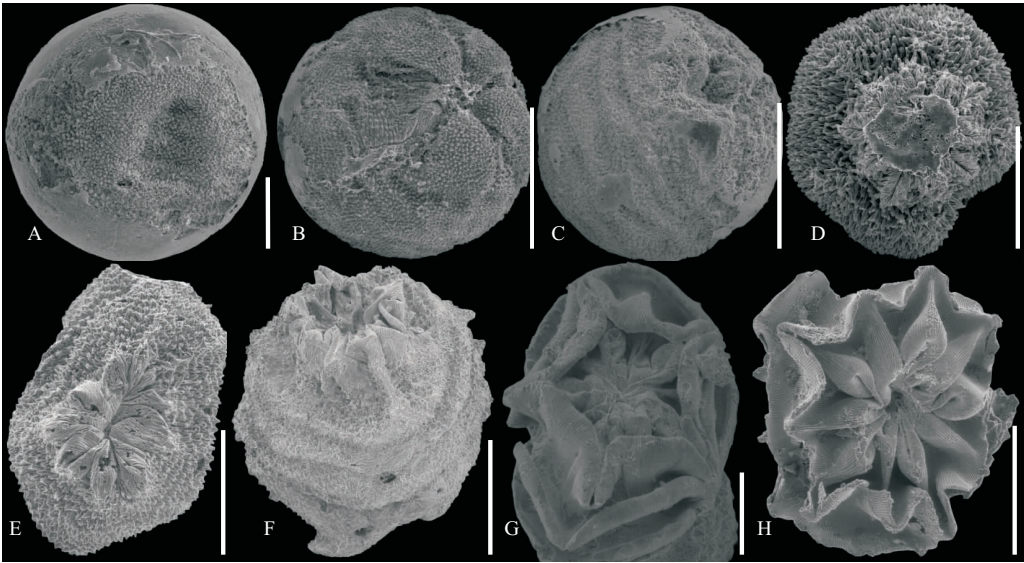


图 3 *Punctatus* 胚胎口部发育过程及口部特征

Fig. 3 Oral developmental series and mouth features of *Punctatus*

A. 具口部凹陷的原肠胚,编号 kp21-130,比例尺线段长 0.2 mm;B. 早期口部的五辐射裂沟,编号 kp3-16,比例尺线段长 0.5 mm;C. 口部五辐射裂沟加深,赤道部位开始出现环脊,编号 kp01-003,比例尺线段长 0.4 mm;D-E. 孵化幼体的脊褶口部,编号 kp02-006 和 kp01-074,比例尺线段长分别为 0.3 mm 和 0.4 mm;F-H. 孵化后不同幼体阶段的花冠状口部特征,编号依次为 kp08-001、kp55、kp02-10-001;比例尺线段长分别为 0.5 mm、0.3 mm 和 0.5 mm. 产地层位:陕南宽川铺石钟沟剖面早寒武世宽川铺段下部磷矿层

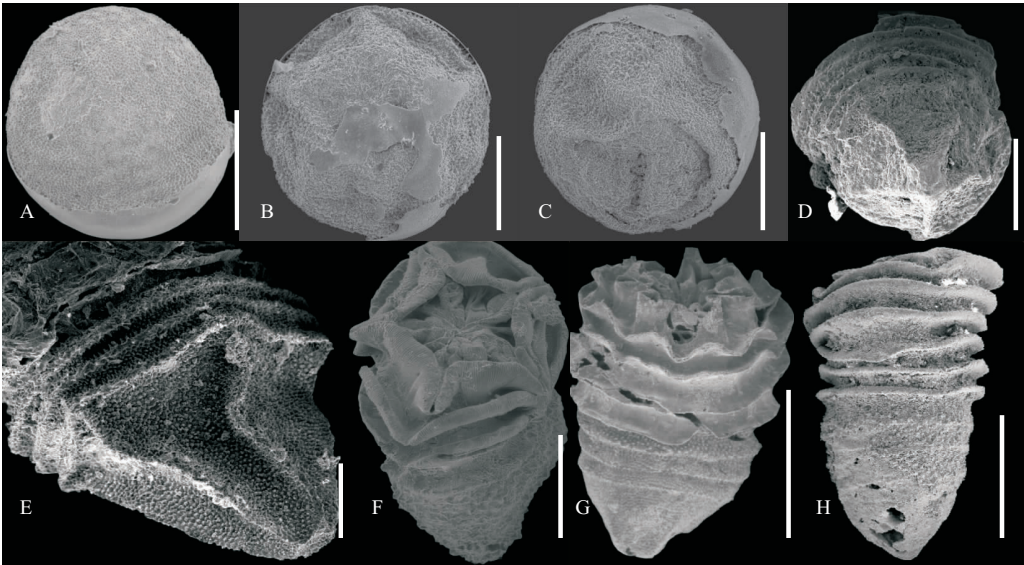


图 4 *Punctatus* 从原肠胚到孵化幼体的锥体发育过程及锥体特征

Fig. 4 Pyramid of conical developmental series of *Punctatus* from gastrula stage to hatching individuals

A-C. 原肠胚的反口面有五条脊逐渐发育成五辐对称的锥顶,锥顶和最初的 3~4 个环脊上布满萎缩的小刺. 编号为 A, kp02-002; B, kp20-001; C, kp16-001;D-E. 局部放大表示锥体的锥顶和最初具刺的环脊,编号为 D, kp9; E, LW46-1;F-G. 孵化后的完整锥形幼体,编号为 F, Kp13-5;G, kp8;H. 口部残缺的锥体,编号为 kp1-40x. 比例尺线段长分别 A 为 0.4 mm, B 和 C 为 0.3 mm, D 和 F 为 0.5 mm, E 为 0.2 mm, G 和 H 为 1 mm. 产地层位:陕南宽川铺石钟沟剖面早寒武世宽川铺段下部磷矿层

4 讨论

(1)宽川铺生物群中的球形微体化石前人曾描

述了 4 个属(钱逸,1977),均属于形态属. 从目前大量胚胎化石标本的观察看,其中的 *Archaeooides* 实际上可能属于表面光滑细胞膜壁脱落的囊胚期胚胎标本,应归入到 *Olivoooides* 属. 球体表面具有横纹或

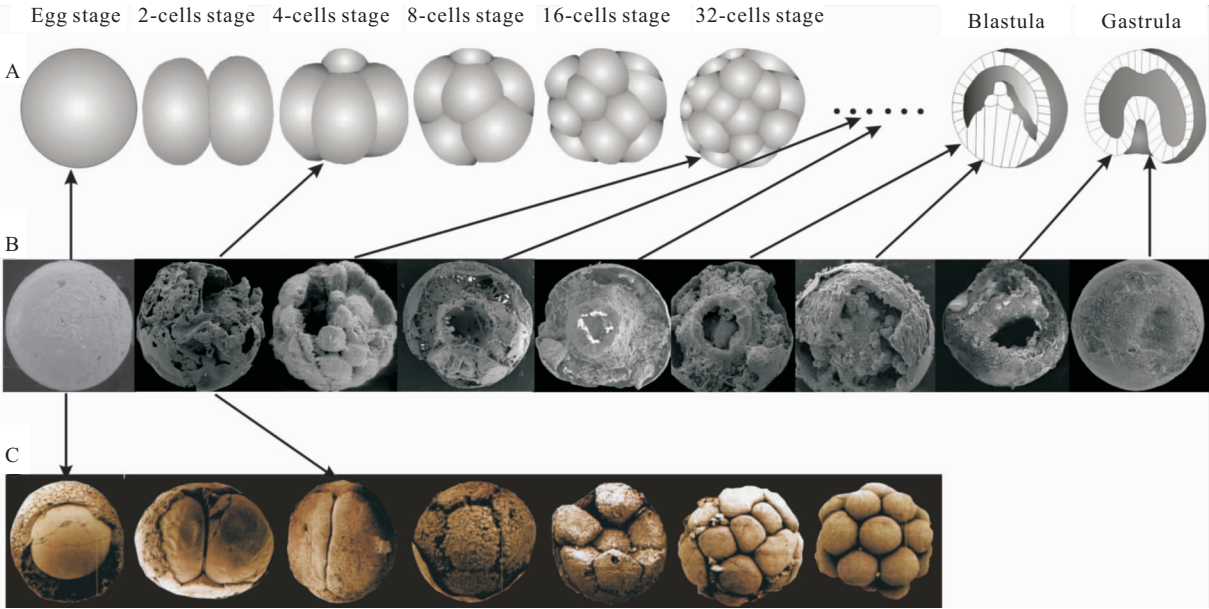


图 5 *Punctatus* 的胚胎卵裂特征与瓮安动物群中胚胎卵裂过程及现生某些腔肠动物胚胎卵裂过程的对比  
Fig. 5 Correlation of the cleaving process of *Punctatus* with the embryo fossil from Wengan biota and living Cnidaria  
A. 现生腔肠动物胚胎卵裂过程; B. *Punctatus* 胚胎卵裂过程; C. 瓮安生物群中胚胎的卵裂过程(袁训来, 2007)

多角形纹饰的 *Pseudoooides* 已被 Steiner *et al.* (2004) 和 Chen *et al.* (2004) 解释为节肢动物的胚胎。特别在 *Olivoooides* 属中, 过去曾根据球体表面的凹坑、皱、沟槽等特点描述了多个种, 如小坑橄榄蛋 (*Olivoooides alveus* Qian, 1977)、中沟橄榄蛋 (*Olivoooides intersulcatus* Qian, 1977)、多沟橄榄蛋 (*Olivoooides multisulcatus* Qian, 1977)、皱纹橄榄蛋 (*Olivoooides rugata* Li, 1992) 等。而这些球体表面的凹坑、皱纹、沟槽等特点实质上是 *Olivoooides* 韧性卵膜变形特征的保存, 不具有分类意义。但是 *Olivoooides* 的直径大小范围较宽, 从 0.2~1.4 mm 都有。而且目前发现的胚胎化石标本, 其直径范围在 0.4~0.9 mm 左右, 除大量五辐对称的 *Punctatus* 胚胎外, 还有四辐对称的 *Quadrapyrgites* 胚胎(李朋等, 2007; 刘云焕等, 2009b), 表明 *Olivoooides* 属包容较广泛, 不仅包括有不同种类的胚胎, 还可能涵盖有非胚胎的球形化石。因此, 尽管目前已发现了从 *Olivoooides* 卵到 *Punctatus* 锥体的完整胚胎发育序列, 我们也只能说部分 *Olivoooides* 球形化石是属于 *Punctatus* 的卵或胚胎, 而不能把所有的 *Olivoooides* 球形化石都笼统地认为是 *Punctatus* 的卵或胚胎。

(2) Steiner *et al.* (2004) 曾依据宽川铺生物群中胚胎化石的大小、表面纹饰和卵裂方式等特点, 分为瘤点壳型 (*Punctatus*-type)、盖帽型 (cap-type)、四辐对称型 (tetramerous-type) 和假球壳型

(*Pseudoooides*-type) 等多种胚胎类型, 并对其可能的大类属性给予了讨论。但由于这些胚胎类型缺少系列发育标本, 特别是后期发育阶段的标本, 得出这些胚胎属性的结论依据不足, 有待进一步深入研究。

(3) 本文新报道的卵裂胚胎化石标本在卵裂子细胞的形态变化、子细胞排列特点都与 Steiner *et al.* (2004)、Chen *et al.* (2004) 所报道的卵裂胚胎不一样, 而与 Xiao *et al.* (1998) 报道的瓮安生物群中的胚胎化石比较接近。在由这些卵裂胚胎发育而成的球状囊胚中, 有的表面具小刺, 而有的表面不具有小刺。其中有小刺的球状囊胚有比较完整的发育序列, 可证明他们直接发育成了 *Punctatus* 幼体(图 3, 图 4); 另一些表面无小刺的球型囊胚的发育序列还没有“发现全”(研究不够), 但已有一些过渡环节的标本, 表明他们与 *Punctatus* 完全不同: 表面无刺、口部分裂呈四辐对称。推测这一类胚胎可能为同层共生的四方锥形壳 (*Quadrapyrgites*) 的胚胎。

## 5 结论

(1) 宽川铺生物群中的胚胎化石就像宽川铺生物群中的微体动物化石一样复杂, 多样, 是目前研究寒武纪早期后生动物胚胎发育过程的重要窗口。但要查明所有这些胚胎化石的发育孵化序列及所对应的生物, 还需要大量深入研究。(2) 宽川铺早寒武世

含磷沉积的早期磷酸盐化作用为其胚胎化石的完美保存提供了重要条件. 从 *Olivoides* 卵到 *Punctatus* 锥体的完整胚胎发育序列告诉我们, 在宽川铺生物群中开展对其他各类胚胎化石完整发育序列的研究是可行的. (3) 本文所展示的卵裂期胚胎标本, 比较清楚地反映了光滑球形胚胎 (*Olivoides*) 的早期卵裂过程和特点, 当其与刺球状的囊胚发育阶段结合, 就完美展示了从 *Olivoides* 卵到 *Punctatus* 锥体的完整胚胎发育序列. 但这并不能说这些卵裂期的胚胎就一定是 *Punctatus* 生物的卵裂胚胎, 因为另一些和 *Punctatus* 非常相似的生物 (如 *Quadrapyrgites*) 也可能具有相同的早期卵裂过程和特点.

致谢: 在本文样品材料的处理和标本扫描中, 得到长安大学“西部地质资源与地质工程”教育部重点实验室和西北大学国家重点实验室工作人员的大力支持和帮助, 同时也得到西北大学地质系张兴亮、韩建的帮助, 在此一并表示感谢!

## References

- Bengtson, S., Yue, Z., 1997. Fossilized metazoan embryos from the earliest Cambrian. *Science*, 277(5332): 1645—1648. doi: 10.1126/science.277.5332.1645
- Bureau of geology and mineral resources of Shannxi Province, 1996. Stratigraphy of Shannxi Province. China University of Geosciences Press, Wuhan, 70—75 (in Chinese).
- Chen, F., Dong, X. P., 2009. The internal structure of Early Cambrian fossil embryo *Olivoides* revealed in the light of synchrotron X-ray tomographic microscopy. *Chinese Science Bulletin*, 54(1): 67—72 (in Chinese). doi: 10.1007/s11434-008-0452-9
- Chen, J. Y., Braun, A., Waloszek, D., et al., 2004. Lower Cambrian yolk-pyramid embryos from southern Shaanxi, China. *Progress in Natural Science*, 14(2): 167—172.
- Chen, M. E., 1979. Some skeletal fossils from the phosphatic sequence, Early Lower Cambrian, South China. *Scientia Geologica Sinica*, 22(2): 118—128 (in Chinese with English abstract).
- Chen, M. E., Chen, Y. Y., Zhang, S. S., 1981. The small shell fossil assemblage in the limestone of the uppermost part of Dengying Formation at Songlingpo, Yichang. *Earth Science—Journal of China University of Geosciences*, 14(1): 32—42 (in Chinese with English abstract).
- Ding, L. F., Zhang, L. Y., Li, Y., et al., 1992. The study of the Late Sinian-Early Cambrian biota from the northern margin of Yangze platform. Scientific and Technical Documents Publishing House, Beijing, 64—106 (in Chinese with English abstract).
- Donoghue, P. C. J., Bengtson, S., Dong, X. P., et al., 2006. Synchrotron X-ray tomographic microscopy of fossil embryos. *Nature*, 442: 680—693. doi: 10.1038/nature04890
- Hua, H., Cheng, Z., Zhang, L. Y., 2004. Phosphatized metazoan embryos fossils of blastulation and gastrulation from the earliest Cambrian in southern part of Shaanxi, China. *Chinese Science Bulletin*, 49(2): 177—180 (in Chinese).
- Hua, H., Zhang, L. Y., Xie, C. R., 2002. The new discovery of peculiar skeleton fossils from the uppermost Neoproterozoic strata in South Shaanxi and its significance. *Acta Geoscientia Sinica*, 23(5): 387—394 (in Chinese with English abstract).
- Li, P., Hua, H., Zhang, L. Y., et al., 2007. The developmental sequence of phosphatized *Punctatus* from the earliest Cambrian of South Shaanxi, China. *Chinese Science Bulletin*, 52(18): 2153—2160 (in Chinese).
- Li, Y., 1990. Biostratigraphy and fauna of Qiongzhusi stage in Zhenba, southern Shaanxi. *Journal of Chengdu College of Geology*, 17(1): 37—44 (in Chinese with English abstract).
- Lin, S. M., Zhang, Y. F., Zhang, L. Y., et al., 1986. Body and trace fossils of metazoa and algal macrofossils from the upper Sinian Gaojiaoshan Formation in southern Shaanxi. *Geology of Shaanxi*, 4(1): 9—17 (in Chinese with English abstract).
- Liu, Y. H., Li, Y., Shao, T. Q., et al., 2006a. New material of phosphatized *Punctatus* from Lower Cambrian in Ningqiang, South Shaanxi, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 45(1): 95—101 (in Chinese with English abstract).
- Liu, Y. H., Li, Y., Shao, T. Q., et al., 2006b. Phosphatized star-like oral disc of *Punctatus* and its functional morphology from early Cambrian of South Shaanxi, China. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 23(1): 62—69 (in Chinese with English abstract).
- Liu, Y. H., Li, Y., Shao, T. Q., et al., 2006c. Preliminary note on the phosphatized *Punctatus* with mouthparts and its embryos from Lower Cambrian in Ningqiang, South Shaanxi, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 45(2): 182—194 (in Chinese with English abstract).
- Liu, Y. H., Shao, T. Q., Han, J., et al., 2009a. Study on the developmental model of phosphatized *Punctatus* from

- the earliest Cambrian of South Shaanxi. *Acta Micro-palaeontologica Sinica*, 26(3): 243—248 (in Chinese with English abstract).
- Liu, Y. H., Li, Y., Gong, H. J., et al., 2009b. New data on Quadrdrapyrgites form the earliest Cambrian of South Shaanxi. *Acta Palaeontologica Sinica*, 48(4): 688—694 (in Chinese with English abstract).
- Qian, Y., 1977. Hyolitha and some problematica from the Lowe Cambrian Meishucun Stage in central and SW China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 16(2): 255—275 (in Chinese with English abstract).
- Steiner, M., Zhu, M. Y., Li, G. X., et al., 2004. New Early Cambrian bilaterian embryos and larvae from China. *Geology Boulder*, 32(10): 833—836. doi: 10.1130/G20567.1
- Tang, D. J., Shi, X. Y., Li, T., et al., 2011. Morphologic association of microbially induced sedimentary structures as paleoenvironment indicator: an example from Mesozoic to Neo-Proterozoic siliciclastics of southern North China platform. *Earth Science—Journal of China University of Geosciences*, 36(6): 1033—1043 (in Chinese with English abstract). doi:10.3799/dqkx.2011.109
- Xiao, S. H., Zhang, Y., Knoll, A. H., 1998. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. *Nature*, 391(6667): 553—558. doi:10.1038/35318
- Xing, Y. S., Duan C. H., 1985. Late Precambrian palaeontology of China. Geological Publishing House, Beijing (in Chinese).
- Yin, C. Y., Yue, Z., Gao, L. Z., 2001. Discovery of phosphatized gastrula fossils from the Doushantuo Formation, Weng'an, Guizhou Province, China. *Chinese Science Bulletin*, 46(12): 1063—1039 (in Chinese).
- Yin, J. C., Ding, L. F., He, T. G., et al., 1980. The palaeontology and sedimentary environment of the Sinina System in Emei-Ganluo area, Sichuan People Publishing House, Chengdu, 151—182 (in Chinese with English abstract).
- Yuan, X. L., 2007. The animal embryo before six hundred million years. *Evolution of Life*, 16—19 (in Chinese).
- Yue, Z., 1986. Microstructure and systematic position of *Olivooidea* (*Porifera*). *Bulletin of the Institute of Geology Chinese Academy of Geological Sciences*, 14: 147—162 (in Chinese with English abstract).
- Yue, Z., 1988. Evolutionary stages of the earliest skeletal fauna and subdivision and correlation of the Precambrian-Cambrian boundary strata. *Acta Geological Sinica*, 62(1): 1—15 (in Chinese with English abstract).
- Yue, Z., Bengtson, S., 1999. Embryonic and post-embryonic development of the Early Cambrian cnidarian *Olivooidea*. *Lethaia*, 32(2): 181—195.
- Zhang, L. Y., 1986. A discovery and preliminary study of the iate stage of Late Gaojiashan biota from Sinian in Ningqiang County, Shaanxi. *Bull. Xi'an Inst. Geol. Min. Res.*, 13: 67—88 (in Chinese with English abstract).
- Zhang, X. G., Pratt, B. R., 1994. Middle Cambrian arthropod embryos with blastomeres. *Science*, 266(5185): 637—639. doi:10.1126/science.266.5185.637

## 附中文参考文献

- 陈方,董熙平,2009.应用同步加速器 X 射线层析扫描显微(技术)揭示早寒武世化石胚胎 *Olivooidea* 的内部结构. *科学通报*, 54(1): 67—72.
- 陈孟莪,1979.我国寒武纪早期含磷岩系中的几种动物骨骼化石. *地质科学*, 22(2): 118—128.
- 陈孟莪,陈亿元,张树森,1981.宜昌松林坡灯影组顶部灰岩中的小壳化石. *地球科学——中国地质大学学报*, 14(1): 32—42.
- 丁莲芳,张路易,李勇,等,1992.扬子地台北缘晚震旦世一早寒武世早期生物群研究.北京:科学技术文献出版社, 64—106.
- 华洪,陈哲,张录易,2004.陕南早寒武世磷酸盐化囊胚期及原肠胚期动物化石. *科学通报*, 49(2): 177—180.
- 华洪,张录易,谢从瑞,2002.陕南新元古代末期奇异骨骼化石新发现及其意义. *地球学报*, 23(5): 387—394.
- 李朋,华洪,张录易,等,2007.陕南早寒武世磷酸盐化的 *Punctatus* 及其个体发育序列. *科学通报*, 52(18): 2153—2160.
- 李勇,1990.陕南镇巴筇竹寺阶生物地层及动物群. *成都地质学院学报*, 17(1): 37—44.
- 林世敏,张运芬,张录易,等,1986.陕南震旦系上统高家山组发现的后生动物、遗迹化石和宏观藻类化石. *陕西地质*, 4(1): 9—17.
- 刘云焕,李勇,邵铁全,等,2006a.陕西宁强地区早寒武世磷酸盐化 *Punctatus* 新材料. *古生物学报*, 45(1): 95—101.
- 刘云焕,李勇,邵铁全,等,2006b.陕西早寒武世早期磷酸盐化 *Punctatus* 奇异星状口盘的发现及其形态功能分析. *微体古生物学报*, 23(1): 62—69.
- 刘云焕,李勇,邵铁全,等,2006c.陕南早寒武世具口部的磷酸盐化 *Punctatus* 及其胚胎化石研究. *古生物学报*, 45(2): 182—194.
- 刘云焕,邵铁全,韩健,等,2009a.陕南早寒武世早期磷酸盐化 *Punctatus* 发育模式研究. *微体古生物学报*, 26(3): 243—248.

刘云焕,李勇,弓虎军,等,2009b. 陕南早寒武世早期 *Quadracypridites* 再研究. 古生物学报,48(4):688—694.

钱逸,1977. 华中西南区早寒武世梅树村阶的软舌螺纲及其他化石. 古生物学报,16(2):255—275.

陕西地质矿产局,1996. 陕西岩石地层. 武汉:中国地质大学出版社,70—75.

汤冬杰,史晓颖,李涛,等,2011. 微生物席成因构造形态组合的古环境意义:以华北南缘中—新元古代为例. 地球科学——中国地质大学学报,36(6):1033—1043.

邢裕盛,段承华,1985. 中国晚前寒武纪古生物. 北京:地质出版社.

尹崇玉,岳昭,高林志,2001. 磷酸盐化原肠胚化石在瓮安陡山沱组磷块岩中的发现. 科学通报,46(12):1036—1039.

殷继成,丁莲芳,何廷贵,等,1980. 四川峨眉—甘洛地区震旦纪地层古生物及沉积环境. 成都:四川人民出版社,151—182.

袁训来,2007. 话说六亿年前的动物胚胎. 生物进化,16—19.

岳昭,1986. *Olivoides* 属的微结构及其系统位置. 中国地质科学院地质研究所所刊,14:147—162.

岳昭,1988. 早期骨骼动物演化的阶段性及前寒武系—寒武系界线层的划分和对比. 地质学报,62(1):1—15.

张录易,1986. 陕西宁强晚震旦世晚期高家山生物群的发现和初步研究. 中国地质科学院西安地质矿产研究所所刊,13:67—88.