

早寒武世曳鳃形目化石分类问题的讨论

黄迪颖 陈均远 J. Vannier

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008; Université Claude Bernard Lyon 1, UFR Sciences de la Terre, UMR 5125 PEPS, Paléoenvironnements & Paléobiosphère, 69622 Villeurbanne, France. E-mail: huangdiyong@163.com)

曳鳃动物(priapulid)代表了现代动物界一个小门, 仅描述了 18 个现生种, 但它们却是寒武纪海洋中最重要的底内生动动物, 主要化石记录以中国下寒武统帽天山页岩^[1~3]及加拿大寒武统布尔吉斯页岩^[4]为代表. 5.3 亿年前帽天山页岩中曳鳃动物被划分为 6 个基本类群: 管状蠕虫类(selkirkiid)、棒形虫类(corynetid)、安宁虫类(anningid)、古蠕虫类(palaeoscolecidan)、瘤节虫类(tylotitid)、曳鳃虫类(priapulid)^[5]. 另外, 寒武纪早期另一个重要的底内生蠕形动物类群星虫动物门最近也已报道^[6].

中国下寒武统帽天山页岩中曳鳃动物的研究近期取得了一系列研究进展, 一些既有属种得到形态修正与深入研究, 一些新类型及分类群被描述或建立. 其中韩健等研究了帽天山页岩中一类新的古蠕虫化石 *Tabelliscolex*^[7]; Huang等修正了帽天山页岩中的 *Xiaoheiqingella* 并发表了 *Yunnanpriapulid*, 将它们归入曳鳃动物现生科 Priapulidae^[8]; Huang等修正了帽天山页岩中曳鳃动物 *Corynetis*, 并描述了一个新的类型 *Anningvermis*, 分别进行了形态功能学解释, 并建立两个绝灭新科 Corynetidae 和 Anningidae^[9]; Dong等报道了湖南中晚寒武世直接发育型蠕虫胚胎化石 *Makuelia hunanensis*^[10], 可能代表了曳鳃动物门古蠕虫类的胚胎发育阶段. 韩健等在最近论文中论述了曳鳃形目 (Priapulomorpha 包括 Priapulidae 和 Tubiluchidae) 在早寒武世的祖先 *Xiaoheiqingella* 和 *Paratubiluchus*^[11].

本文通过对早寒武世 Priapulidae 科蠕虫化石的重新分析比较, 结合现代曳鳃动物的形态学、行为学研究以及新的化石材料, 进一步论证 Priapulidae 科在早寒武世形态多样性及演化特征. 同时认为 *Paratubiluchus bicaudatus* Han J 等, 2004 应为 Priapulidae 科的早期双尾型代表, 而与 Tubiluchidae 科无太大联系.

1 *Xiaoheiqingella* 及其相近类型的形态比较

Xiaoheiqingella peculiaris Hu, 2002 最初被归入

依据该化石种建立的绝灭曳鳃动物科 *Xiaoheiqingellidae*^[12, 13]. Huang等通过对 *X. peculiaris* 的形态修正以及相近类型 *Yunnanpriapulid halteroformis* 的研究, 将它们归入现生最重要的曳鳃动物科 Priapulidae, 并认为该科的祖先类型在寒武纪早期已经存在, 并保持了形态演化的稳定性^[8].

韩健等根据发现于昆明市海口镇附近帽天山页岩中大量化石新材料对 *X. peculiaris* 与 *Y. halteroformis* 的形态及分类进行了讨论, 认为 *X. peculiaris* 具有两条尾附器(caudal appendage)^[11]. 韩健等所描述的化石(图 1(e); 图 2(a), (b))显示两根相对宽大并向后变细且表面光滑的叶片状尾附器. 而以前认知的 *X. peculiaris* 仅见单尾, 尾附器较细长^[8, 12, 13](图 1(f)). 韩健等将 *X. peculiaris* 模式种及相关材料的单尾解释为保存现象^[11]. 但是, 即使一条尾附器在保存中被叠覆, 其单肢特征与双尾型“*X. peculiaris*”的尾单肢宽大(接近躯干宽度)呈叶片状的特征明显不同. 双尾型“*X. peculiaris*”躯干后部略膨大且具环状刺突的特征也区别于末端仅有环纹的 *X. peculiaris*. 另外, *X. peculiaris* 和 *Y. halteroformis* 都发现了围口吻刺^[8], 而这个重要特征在韩等描述的标本中未见表述^[11]. 因而两者可能并非同一类型. 曳鳃动物单尾及双尾的区别在现代 Priapulidae 科是属级差异, 其中 *Priapulid* 和 *Acanthopriapulid* 为单尾, 而 *Priapulopsis* 为双尾. 韩等列举的双尾型曳鳃动物 *Priapulid atlantisi* 实际为 *Priapulopsis bicaudatus* 的同异名^[14]. 双尾型“*X. peculiaris*”一般特征与现代 Priapulidae 科相符, 代表了该科早期双尾类型. 其较宽而光滑的尾附器与现代双尾类型 *Priapulopsis* 区别较大^[14], 推测它叶片状的尾附器为长圆锥状, 形态功能学特征尚待论证.

韩健等对 *X. peculiaris* 与 *Y. halteroformis* 形态差异进行了分析^[11], 但回避了原先认定的二者最大差异, 即躯干末端是否具有环形排列刺突且膨大^[8]. 而韩健等引用的第一点区别在原文比较中并未提及^[8, 11]. 韩健等

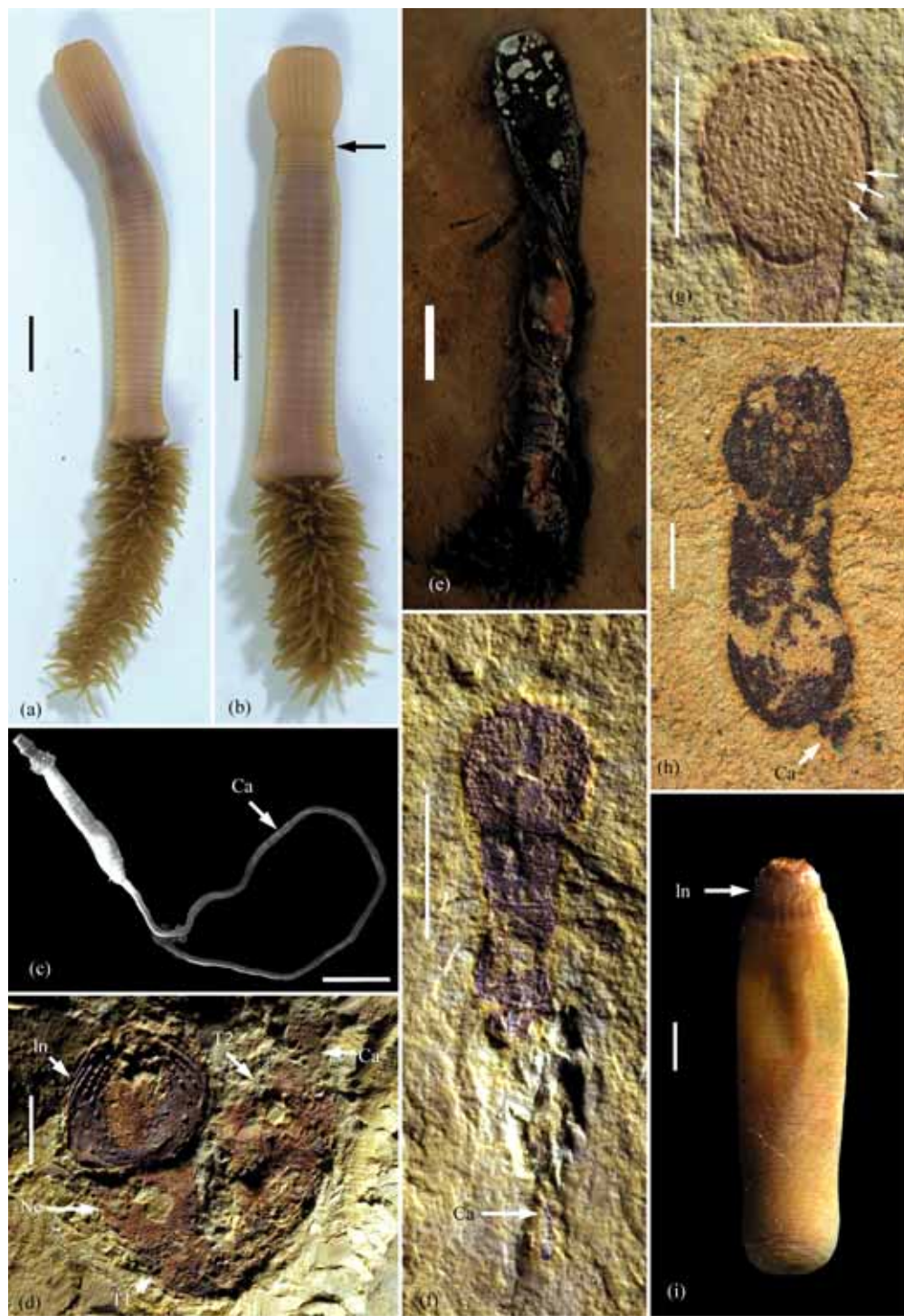


图 1

早寒武世及现代曳鳃动物. (a), (b), (e) 比例尺为 1 cm; (d), (f), (g), (i) 比例尺为 2 mm; (c), (h) 比例尺为 500 μm . (a) 现代曳鳃虫科代表 *Priapulus caudatus*, 显示正常状况身体外形; (b) *P. caudatus* 运动过程中躯干变化, 显示躯干前部收缩身体变短; (c) 现代曳鳃动物 Tubiluchidae 科代表 *Tubiluchus troglodytes*, 显示身体外形及一条很长的尾 (引自 Todaro M A, Shirley T C, 2003); (d) *Yunnanpriapulus halteroformis* (EC 60382) 显示身体分区; (e) *P. caudatus* 死亡后约一周的腐烂情况, 显示表皮及消化道的保存, 表皮看不到环纹; (f) *Xioaheiqingella peculiaris* (EC 60302 b) 显示细长的尾附器及在末端略变宽的特征; (g) *Y. halteroformis* 模式标本反面对面 (EC 60381 b) 翻吻的放大, 显示后部吻刺; (h) *Y. halteroformis* 的幼年期标本 (EC 69500), 显示一条很短的尾附器; (i) 现代曳鳃动物 *Halicryptus spinulosus*, 显示收缩的翻吻及无颈的特征. Ca, 尾附器; In, 翻吻; Ne, 颈; T1, 躯干前区; T2, 躯干后区

从保存原因上分析了这类曳鳃动物躯干的变形, 但 *Y. halteroformis* 部分标本躯干前部加宽, 不同于双尾型 “*X. peculiaris*”^[8,11](图 1(d)). *Y. halteroformis* 尾附器很短, 在我们新发现的其幼体标本中得到进一步证实(图 1(h)). 这枚标本躯干末端略呈轴向压缩, 显示仅具一条短尾(详细描述另文发表). 另外, 韩健等认为 *Y. halteroformis* 模式标本翻吻后部无吻刺^[11], 但实际存在(图 1(g)).

从目前资料看 *X. peculiaris*, *Y. halteroformis* 与双尾型 “*X. peculiaris*” 存在形态差异, 可能代表早寒武世 Priapulidae 科的不同类型. 根据三者翻吻(introvert)形态较难区分, 而主要区别表现在躯干后部及尾附器. Huang 等曾置于 *X. peculiaris* 的一块标本(EC 60303; Figs. 2d, 3b)与双尾型 “*X. peculiaris*” 形态相近.

另外, 韩健等描述的 “*X. peculiaris*” 可能的生殖管构造^[11], 但从保存或形态上这种解释并不能得到支持^[14]. Huang 等认为 *Y. halteroformis* 存在相对独立的颈, 可能是躯干前部的特化^[8], 韩健等误读了文章原意^[11], 但这种构造也可能为运动过程中躯干的变形. 双尾型 “*X. peculiaris*” 尾附器特征类似美国宾西法尼亚下寒武统疑难蠕虫化石 *Kinzeria crinita* 身体末端的分叉构造^[15], 因而也为解决其分类位置提供了线索.

2 *Paratubiluchus bicaudatus* 分类位置的讨论

韩健等根据一块完整标本建立 *Paratubiluchus*, 归入现生的 Tubiluchidae 科^[11]. Tubiluchidae 代表曳鳃动物门一类重要构型, 仅含一属 *Tubiluchus*, 包括 7 个种, 是该门分异度最大的属^[16~18]. Wills 认为 Tubiluchidae 具有寒武纪及现代曳鳃动物的中间型特征, 但否认了 Tubiluchidae 与 Priapulidae 的形态联系^[19]. Tubiluchidae 科主要形态特征为: 翻吻具 20~25 列吻刺, 颈部独立, 躯干具小刺突而无环纹, 尾光滑而十分延长, 栉状的咽齿呈五点形排列^[16,18,20,21]. 韩健等对 *Paratubiluchus bicaudatus* 的基本特征描述为: 翻吻具 25 列吻刺, 颈区宽, 卵圆形躯干无环纹, 具较短的双尾^[11]. *P. bicaudatus* 被认为处于兜甲幼虫型和成虫型曳鳃动物的中间环节^[11].

一些作者将曳鳃类幼虫状动物 *Sicyophorus* 作为

与现代类型极相似的曳鳃动物^[22]或与现生幼虫形态接近的曳鳃动物^[11]. 但 *Sicyophorus* 具有一个表皮加厚且具纵脊的卵圆型躯干(兜甲), 这种特征与现代曳鳃动物幼虫相似, 尤其是 Tubiluchidae 科的幼虫(躯干横切面近圆形)^[17, 23, 24]. *Sicyophorus* 成年个体通常接近 1 cm 甚至可达 2.5 cm^[12,13], 明显超越了现代曳鳃动物幼虫的大小(最长可达 2 mm)^[14,24], 因而 *Sicyophorus* 不是曳鳃动物幼虫. *Sicyophorus* 与任何曳鳃动物成体都有很大形态区别, 显然将 *Sicyophorus* 作为曳鳃动物存在疑问. 现代海洋中存在一个小门叫兜甲动物(Loricifera)^[25~27], 其身体构型与曳鳃动物幼虫非常相似, 以至有的作者认为它可能是幼态持续的曳鳃动物^[28](成体兜甲动物长度 50~485 微米^[29]), 但大多数作者将其作为不同于曳鳃动物的高级分类群^[25~27, 29~31]. 现代兜甲动物可能是通过早期曳鳃动物幼虫的幼态持续而产生, *Sicyophorus* 类可能是早期兜甲动物的代表. 现代兜甲动物是 *Sicyophorus* 类在寒武纪以后适应微型动物群的生活方式发展而来的¹⁾.

本文对 *P. bicaudatus* 与 Tubiluchidae 科形态特征做如下比较分析:

体型 Tubiluchidae 科成员是微型底栖类群, 生活在相对温暖的浅海富氧海域沉积物间隙内, 身体部分(不包括尾)最长只有 2 毫米, 而它们却具有一条长度可达身体几倍的光滑管状尾附器^[18,32](图 1(c)). *P. bicaudatus* 不含尾接近 1 cm, 与早寒武世 Priapulidae 类型相比属正常大小^[8], 应和其他寒武纪曳鳃动物一样为穴居类群. 曳鳃动物个体大小区别(属于 Meiofauna 还是 Macrofauna)是划分科的依据之一^[16,17], 微型曳鳃动物的生活方式决定了和掘穴生活较大类型的形态差异. 从原文的图版看(图 3(a), (c)), *P. bicaudatus* 躯干末端可能为矮锥状, 类似一些现代 Priapulidae 科的类型, 如 *Priapulid caudatus*(图 3(d)). 另外, Tubiluchidae 科的躯干相对延长, 而 *P. bicaudatus* 则较短(有可能含保存因素), 但描述为卵形不妥.

颈 *P. bicaudatus* 的“颈部”较窄(而不是原文所说的较宽), 呈一个明显收缩区域, 颈部作为原作者将 *P. bicaudatus* 归入 Tubiluchidae 科的一个重要特征^[11]. 通过对现代曳鳃动物 *P. caudatus* 的行为学研

1) Huang D. Early Cambrian worms from SW China: morphology, systematics, lifestyles and evolutionary significance. University of Lyon 1: Ph. D thesis, 2005: 1~247

究,发现其翻吻内翻及躯干伸缩是主要运动方式,此循环的一个阶段即躯干前端收缩(变窄且环纹加密)而躯干缩短(图 1(a), (b)). 这种特征十分类似*P. bicaudatus*的保存形式(图 2(c); 图 3(d)). *P. bicaudatus*的“颈部”具横向折痕及小瘤点^[11],这些横纹很可能由于运动过程中躯干前部的强烈收缩褶皱形成,具瘤点的特征也与躯干吻合. 现代*P. caudatus*运动过程中原先看不到环纹或环纹不明显的区域会因收缩而产生不甚规则的环形褶皱(图 2(a), (b)),非常类似韩等描述的特征. 因而推测*P. bicaudatus*的模式标本很可能是运动过程中的活埋个体,所谓的独立“颈部”是运动过程中收缩的躯干前端.

躯干环纹 *P. bicaudatus*的躯干没有发现环纹^[11]. 这个特征与帽天山页岩中一类新曳鳃动物极为相似,但经仔细辨认仍能找到极弱的环纹构造. 这个新类型基本形态为:翻吻膨大呈亚圆形,前端具一圈较长的围口吻刺,翻吻前部具 25 列吻刺,后部零散排列较大的吻刺;颈为一狭缩;躯干相对较短具微弱环纹,后部具有约 5 圈刺突;发育两条尾附器,细长而较光滑(图 3(a), (b)). 新类型无疑可置于Priapulidae科(有关详细描述将另文发表),其一般形态与*P. bicaudatus*十分相似,特别是躯干几乎看不到环纹的特征,但以翻吻后部具较大的零散吻刺,躯干末端具环状刺突,两条尾附器均细长的特征与后者区别. 颈部表现为一狭缩构造,但在躯干前部均匀变窄(图 3(b)). 本文作者通过对现生曳鳃动物*P. caudatus*表皮构造解剖及死亡后腐烂过程的研究,发现*P. caudatus*表皮环纹是由于相对应的环肌及伸缩作用而形成. *P. caudatus*死亡后在几天内肌肉组织即严重腐烂,而消化道及表皮则能保存很长时间,这时表皮看不到环纹(图 1(e)). 因而*P. bicaudatus*及新类型环纹不发育的特征可能表示它们肌肉系统不发达且运动能力相对较弱. 早寒武世曳鳃动物的翻吻在保存上并没有发现明显的内翻现象,因而Priapulidae科的寒武纪祖先类型蠕虫及掘穴可能以躯干的变形收缩为主. Tubiluchidae为微型曳鳃动物,它们的形态及生物学特征通常被认为适应潮下带砂粒或泥质间的缝隙生活所致^[33, 34]. 因而环纹不发育及咽齿不成排等特征可能与沉积物间隙生活的习性有关. 其他微型曳鳃动物*Meiopriapululus*和*Maccabeus*躯干也未发育典型环纹. 因而,躯干表面环纹的发育情况对生活方式相同的曳鳃动物并不是重要的分类依据.

尾附器 *P. bicaudatus*发育两条较短的尾附器^[11],Tubiluchidae科只具有一条特征性的极为延长的圆管状尾附器,甚至可达身体长度的数倍^[14,18,23,32]. 两者尾附器的特征显示出极大差异. 另外,*P. bicaudatus*模式标本尾附器中的灰白色条带被解释为可能的收缩肌^[11],但曳鳃动物的尾附器中并无收缩肌^[14],这种条带应代表尾附器的内腔.

从以上对*P. bicaudatus*形态特征的讨论来看,其个体大小,身体外形,特别是尾附器构造与Tubiluchidae科存在很大差异^[14, 16]. 因而,将*P. bicaudatus*归入Tubiluchidae科不合理,而与双尾型“*X. peculiaris*”,现代Priapulopsis,特别是本文介绍的新类型存在很大的形态可比性. 因此,*P. bicaudatus*是Priapulidae科的早期双尾型代表. 而即便将*P. bicaudatus*归入Tubiluchidae科,由于两者重大形态差异,因而认为*P. bicaudatus*的发现证明Tubiluchidae科在长期地史演化中并无多大改变的观点^[11]也不能成立.

韩健等还描述了一个未定种并与*Paratubiluchus*模式种作了比较,并认为这个未定种存在颈区^[11]. 从图版及解释图看所谓的颈区相当于躯干中部,这种蠕虫翻吻短而收缩并不存在颈部构造,因而与Priapulomorpha的类型并无可比之处. 在体型上该未定种类似另一类现代曳鳃动物*Halicryptus*(图 1(i)). 关于这类蠕虫我们收集到一些完整标本,将另文讨论.

3 早寒武世双尾型曳鳃动物的演化意义

中寒武统布尔吉斯页岩^[4,35]及凯里动物群^[36]中曳鳃动物并没有发现尾附器. 美国晚石炭世Mazon Creek动物群中Priapulidae科化石*Priapulites konecniorum*最初被描述为双尾类型^[37],后来认为只有一条尾附器^[4],或存在双尾型标本^[38]. 本文作者对*P. konecniorum*的模式标本及其他部分标本进行了重新观察,认为它十分类似Priapulidae科的现代类型,进一步的修订工作仍在进行中.

以*P. bicaudatus*、双尾型“*X. peculiaris*”以及新类型为代表具有的较光滑并等长尾附器是双尾型曳鳃动物的原始特征. 寒武纪Priapulidae科双尾型及单尾型曳鳃动物并存,但结合绝灭及现存其他具尾曳鳃动物看,如绝灭科Anningidae^[9]及现存科Tubiluchidae^[14,16],单尾型曳鳃动物代表原始类型^[16]的推断是比较合理的. 另外,韩等认为双肢尾附器与*Macca-*

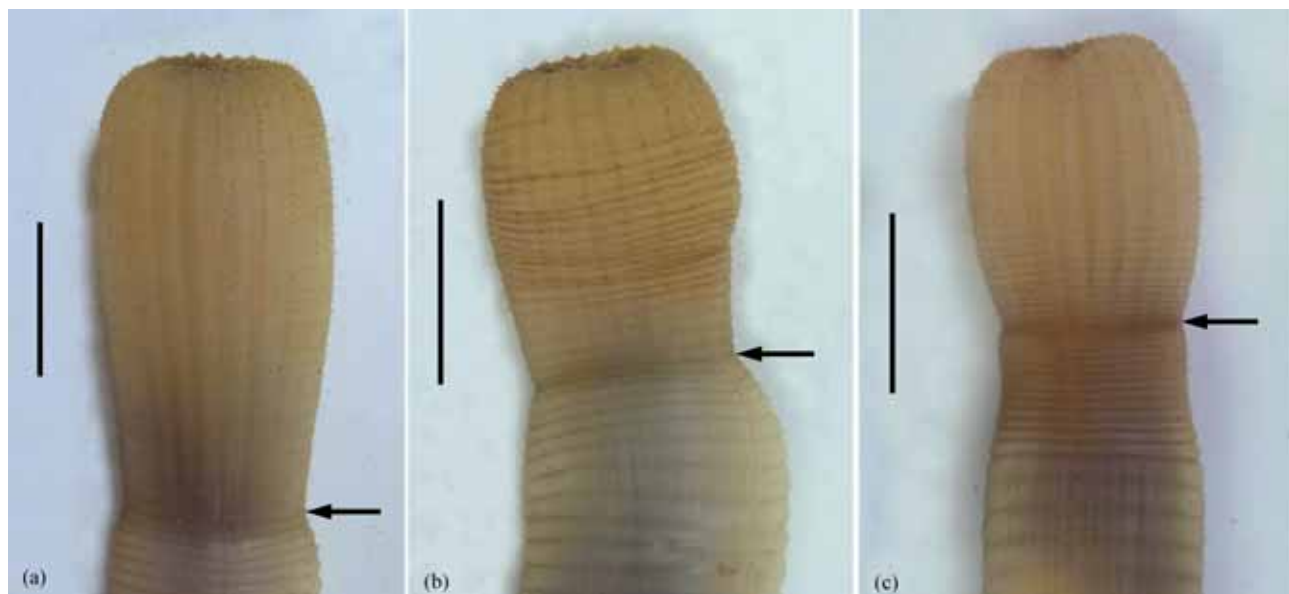


图 2

现代曳鳃虫科典型代表 *Priapulus caudatus* 的翻吻收缩过程及躯干前部收缩. 比例尺为 1 cm. (a) *P. caudatus* 正常状态下的翻吻; (b) 翻吻开始收缩, 显示收缩过程中原先看不到环纹的翻吻出现明显但不规则的环状褶皱构造; (c) 躯干前部开始收缩. 箭头指向颈, 仅为翻吻和躯干间的狭缩构造



图 3

早寒武世曳鳃虫科新类型、*Paratubiluchus bicaudatus* 以及现代典型曳鳃虫科分子 *Priapulus caudatus* 的外形比较. 比例尺为 5 mm. (a) 帽天山页岩中曳鳃虫科新类型, 显示两条尾附器 (箭头所指); (b) 新类型的一般特征, 箭头指向颈部, 显示仅为翻吻和躯干间狭缩构造及躯干前部逐渐收缩; (c) *P. bicaudatus* 模式标本, 显示异常收缩的躯干前部形成所谓的独立“颈区”(箭头所指) (引自韩健等 2004); (d) *P. caudatus* 的运动状态标本, 显示与 *P. bicaudatus* 模式标本类似的躯干前部收缩构造(箭头所指)

*beus*及*Halicryptus*躯干末端成对的刺状构造^[16, 39, 40]可能同源的论点缺乏依据。

中国云南下寒武统帽天山页岩中曳鳃动物分异度颇高, 目前报道的可靠种类已达 11 属 11 种^[5], 还有一些新类型将被陆续描述。其中*Tylotites petiolaris*最初被当作叶足类^[2], 韩健等通过咽部发现将其归入翻吻动物, 但门未确定^[41]。最近研究证明这是一类具五边形排列咽齿构造的典型曳鳃动物^[5]。早寒武世双尾型曳鳃动物的发现极大加深了对曳鳃动物门, 特别是Priapulidae科早期演化的认识。Priapulidae的早寒武世成员不仅表现出 5 亿多年的形态演化稳定性, 且高度分异, 现代Priapulidae科主要类型的祖先已经根植于寒武纪大爆发时期。早寒武世Priapulidae类型与现代种类的主要区别为前者翻吻仅在前部覆盖吻刺, 而现代类型的纵列吻刺分布整个翻吻。另外, 早寒武世种类尾附器相对光滑, 而现代类型的尾具有各种复杂的表面装饰物^[8]。根据我们最近对寒武系遗迹化石*Trichophycus pedum*的研究, 曳鳃动物甚至Priapulidae科的起源可以前推至前寒武系——寒武系界线¹⁾。

致谢 感谢云南省地质研究所胡世学博士支持本文作者观察*Xiaoheiqingella peculiaris*的模式标本, 西北大学韩健博士与作者进行了非常有益的讨论, 瑞典Kristineberg海洋研究站支持作者对现代曳鳃动物*Priapululus caudatus*采集研究, 法国巴黎国立自然历史博物馆提供现代曳鳃动物*Halicryptus spinulosus*标本供对比研究, 部分照片由法国里昂第一大学 N. Podeligne 先生拍摄。本项研究得到国家自然科学基金(批准号: 40302004, 40432006)、中国科学院知识创新工程(批准号: KZCX3-SW-141)及科技部项目(批准号: 200077700)资助项目。

参 考 文 献

- Chen J, Zhou G. Biology of the Chengjiang fauna. Bulletin of the National Museum of Natural Science, 1997, 10: 11~106
- 罗惠麟, 胡世学, 陈良忠, 等. 昆明地区早寒武世澄江动物群. 昆明: 云南科技出版社, 1999. 1~129
- Hou X, Aldridge R, Bergström J, et al. The Cambrian fossils of Chengjiang, China: the flowering of early animal life. Oxford: Blackwell publishing, 2003. 233
- Conway Morris S. Fossil priapulid worms. Special Papers in Palaeontology, 1977, 20: 1~95
- Huang D, Chen J, Vannier J. Diversity of the Early Cambrian priapulid worms. Proceedings of 19th International Congress of Zoology, 2004, 26
- Huang D, Chen J, Vannier J, et al. Early Cambrian sipunculan worms from southwest China. Proceedings of the Royal Society of London B, 2004, 271: 1671~1676 [DOI]
- Han J, Zhang X, Zhang Z. et al. A new platy-armored worm from the Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China. Acta Geologica Sinica, 2003, 77: 1~6
- Huang D, Vannier J, Chen J. Recent Priapulidae and their Early Cambrian ancestors: comparisons and evolutionary significance. Geobios, 2004, 37: 217~228 [DOI]
- Huang D, Vannier J, Chen J. Anatomy and lifestyles of Early Cambrian priapulid worms exemplified by *Corynetis* and *Anningvermis* from the Maotianshan Shale (SW China). Lethaia, 2004, 37: 21~33 [DOI]
- Dong X, Donoghue P C J, Cheng H, et al. Fossil embryos from the Middle and Late Cambrian period of Hunan, South China. Nature, 2004, 427: 237~240 [DOI]
- 韩健, 舒德干, 张志飞, 等. 早寒武世澄江化石库中曳鳃形目的早期祖先. 科学通报 2004, 49(16): 1644~1652 [摘要] [PDF]
- 胡世学. 云南早寒武世澄江动物群曳鳃动物研究. 南京: 中科院南京地质古生物研究所, 2001. 1~89
- 陈良忠, 罗惠麟, 胡世学, 等. 云南东部早寒武世澄江动物群. 昆明: 云南科技出版社, 2002. 163~168
- van der Land J. Systematics, zoogeography, and ecology of the Priapulida. Zool Verh, Leiden, 1970, 112: 1~118
- Capdevila D G-B, Conway Morris S. New fossil worms from the Lower Cambrian of the Kinzers Formation, Pennsylvania, with some comments on Burgess Shale-type preservation. J Paleont, 1999, 73: 394~402
- Adrianov A V, Malakhov V V. The phylogeny, classification and zoogeography of the class Priapulida. I. Phylogeny and classification. Zoosyst Rossica, 1996, 4: 219~238
- Adrianov A V, Malakhov V V. Priapulida: Structure, Development, Phylogeny, and Classification. Moscow: KMK Scientific Press, 1996. 1~268
- Todaro M A, Shirley T C. A new meiobenthic priapulid (Priapulida, Tubiluchidae) from a mediterranean submarine cave. Ital J Zool, 2003, 70: 79~87
- Wills M A. Cambrian and recent disparity: The picture from priapulids. Paleobiology, 1998, 24: 177~199
- Calloway C B. Morphology of the introvert and associated structures of the priapulid *Tubiluchus corallicola* from Bermuda. Marine Biology, 1975, 31: 161~174
- Adrianov A V, Malakhov V V. Symmetry of priapulids (Priapulida). 1. Symmetry of adults. Journal of Morphology, 2001, 247: 99~110 [DOI]
- 先光, 杨·伯格斯特琼, 王海峰, 等. 澄江动物群——5.3 亿年前的海洋动物. 昆明: 云南科技出版社, 1999. 1~169

1) Huang D, Zhu M, Vannier J et al. Priapulid worms are the possibly trace makers of the Early Cambrian *Trichophycus pedum*: Experiment on the burrowing behaviour of living *Priapululus caudatus*. In: Sino-German Symposium Environmental and Biological Processes of the Cambrian Explosion. 2004, 37~38

- 23 Kirsteure E. Note on adult morphology and larval development of *Tubiluchus corallicola* (Priapulida), based on in vivo and scanning electron microscopic examinations of specimens from Bermuda. *Zoologica Scripta*, 1976, 5: 239~255
- 24 Higgins R P, Storch V. Evidence for direct development in *Meiopriapulidus fijiensis* (Priapulida). *Trans Am Microsc Soc*, 1991, 110: 37~46
- 25 Kristensen R M. Loricifera, a new phylum with aschelminthes characters from the meiobenthic. *Z Zool Syst Evolut-forsch*, 1983, 21: 163~180
- 26 Higgins R P, Kristensen R M. New Loricifera from southeastern United States coastal waters. *Smithson Contr Zool*, 1988, 438: 1~70
- 27 Brasca R C, Brusca G J. Invertebrates. Sinauer, Sunderland, Massachusetts Sinauer Associates, INC Publisher, 1990. 922
- 28 Warwick R M. Are loriciferans paedomorphic (progenetic) priapulids? *Vie Et. Milieu*, 2000, 50: 191~193
- 29 Kristensen R M, Brooke S. Phylum Loricifera. In: Young C M, Sewell M A, Eice M E, eds. *Atlas of marine invertebrate larvae*. London: Academic Press, 2002. 179~187
- 30 Adrianov A V, Malakhov V V. The phylogeny and classification of the phylum Cephalorhyncha. *Zoosyst Rossica*, 1995, 3: 181~201
- 31 Adrianov A V, Malakhov V V. *Cephalorhyncha of the world ocean*. Moscow: KMK Scientific Press, 1999. 400
- 32 van der Land J. A new aschelminth, probably related to the Priapulida. *Zoologische Mededelingen*, 1968, 42: 237~250
- 33 Kirsteure E, van der Land J. Some notes on *Tubiluchus corallicola* (Priapulida) from Barbados, West Indies. *Marine Biology*, 1970, 7: 230~238
- 34 Kirsteure E, Rützler K. Additional notes on *Tubiluchus corallicola* (Priapulida), based on scanning electron microscope observations. *Marine Biology*, 1973, 20: 78~87
- 35 Briggs D E G, Erwin D H, Collier F J. *The fossils of the Burgess Shale*. Washington: Smithsonian Institution Press, 1994. 114~125
- 36 Zhao Y, Yang R, Yuan J, et al. Cambrian stratigraphy at Balang, Guizhou Province, China: candidate section for a global unnamed series and stratotype section for the Taijiangan stage. *Palaeoworld*, 2001, 13: 189~208
- 37 Schram F R. Pseudocoelomates and a nemertine from the Illinois pennsylvanian. *J Paleont*, 1973, 47: 985~989
- 38 Fitzhugh K, Sroka S D. Nonannelid worms. In: Shabica C W, Hay A A. eds. *The fossil fauna of Mazon Creek*. Illinois: Northeastern Illinois University Press, 1997. 84~88
- 39 Por F D, Bromley H J. Morphology and anatomy of *Maccabeus tentaculatus* (Priapulida: Seticoronaria) *J Zool, Lond*, 1974, 173: 173~197
- 40 Shirley T C, Storch V. *Halicryptus higginsii* n. sp. (Priapulida), a giant new species from Barrow, Alaska. *Invertebrate Biology*, 1999, 118: 404~413
- 41 Han J, Zhang Z, Shu D. Discovery of the proboscis on *Tylotites petiolaris*. *西北地质*, 2003, 36: 87~92

(2005-03-04 收稿, 2005-06-13 收修改稿)