

# 远古世界的分子窗口

王霄鹏<sup>1,2</sup>, 袁训来<sup>1,3\*</sup>

1. 中国科学院南京地质古生物研究所, 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008;
2. 中国科学技术大学地球和空间科学学院, 合肥 230026;
3. 中国科学院大学地球与行星科学学院, 北京 100049

\* 联系人, E-mail: xlyuan@nigpas.ac.cn

在 19 世纪中叶, 达尔文被大量动物化石在寒武纪地层中突然出现而深深困扰<sup>[1]</sup>, 而寒武纪之前的岩石中似乎找不到任何化石的踪影, 动物看起来似乎是“一夜之间”出现的. 他在试图用化石记录的不完整性来解释这样的剧变的同时, 也意识到这个问题也许会动摇他进化理论的根基. 在其后的 100 多年中, 古生物学家在前寒武纪地层中陆续发现了丰富的化石看似解决了达尔文的难题, 但实际上也带来了更多的未解之谜. 埃迪卡拉生物群代表了紧邻寒武纪的埃迪卡拉纪晚期的生物面貌, 这一独特的化石生物群在包括我国三峡地区<sup>[2]</sup>在内的全世界 30 多个地点<sup>[3]</sup>都有发现. 它们独特的身体构型及保存方式在寒武纪及之后的地层中再也没有出现过. 由于难以与已知的生物进行形态学对比, 埃迪卡拉型生物的分类位置长久以来难以确定. 它们曾被认为是藻类<sup>[4]</sup>、刺胞动物<sup>[5]</sup>、栉水母<sup>[6]</sup>、环节动物<sup>[7]</sup>、巨型原生生物<sup>[8]</sup>或地衣<sup>[9]</sup>等. Seilacher<sup>[10]</sup>甚至主张建立新的界一级分类单元, 用文德生物界(Vendobiont)来安置这些奇特的生物. 生活着这些大量的、亲缘关系不明的古怪生物的埃迪卡拉纪海洋中, 却难以见到我们熟悉的现生动物的祖先. 例如, 动物中被认为最早出现的海绵动物, 还没有在前寒武纪发现其确定的化石. 在传统古生物学解释这些问题遭遇瓶颈的时候, 生物标志化合物从分子角度提供了新的证据<sup>[11-13]</sup>, 这些新发现的“窥视远古世界的分子窗口”也成为了 2018 年 *Science* 评选出的十大科学突破之一.

## 1 生物标志化合物简介

生物死亡后, 组成生物的有机分子在合适的沉积和成岩环境中可以转化为更加稳定的分子并保存下来. 这些最初来源于生物并保留了其特征碳骨架的有机化合物被称为生物标志化合物(biomarkers)或分子化石(molecular fossils). 生物标志化合物有可能与特定门类的生物分子建立“生物前驱物——地质产物”(biological precursor-geological product)对应关系(虽然也有的生物标志化合物无法找到其明确的生物前驱物, 例如  $C_{20+}$  三环萜类<sup>[14]</sup>等). 如最常见的生物标志化合物之一的藿烷的生物前驱物通常被认为只



**袁训来** 中国科学院南京地质古生物研究所研究员, 现代古生物学和地层学国家重点实验室主任. 首批“新世纪百千万人才工程”国家级人选, 国家杰出青年基金获得者, 全国优秀科技工作者, 2005 年度科学中国人. 长期从事地球早期生命研究, 做出了一系列具有重大国际影响的创新性成果. 埃迪卡拉纪“蓝田生物群”和“瓮安生物群”的命名者和主要研究者. 主持的重要成果分别评为 2005 年度和 2007 年度“中国基础研究十大新闻”等.

能由细菌产生, 如细菌藿四醇(bacteriohopanetetrol)<sup>[15]</sup>. 另一类标志物甾烷的生物前驱物甾醇在所有真核生物中都有发现, 而在原核生物中极少找到. 动物多产生胆甾醇, 陆生高等植物通常产生谷甾醇和豆甾醇, 而真菌则多产生麦角甾醇<sup>[16]</sup>.

生物标志化合物的直接继承性让人们得以从地层中的分子化石追溯到产生该类化合物的生物门类(如图 1), 1964 年, Eglinton 等人<sup>[17]</sup>就意识到该方法对研究前寒武纪的生命演化有着特别重要的意义. 在很多缺少实体化石的前寒武纪地层中, 生物标志化合物是证实生命存在的唯一直接证据. 同样, 生物标志化合物的结构和同位素信息可以用于鉴别有机化合物是生物源或非生物源的. 更进一步推而广之, 生物标志化合物也许能成为找寻地外生命的重要工具<sup>[18]</sup>.

## 2 生物标志化合物在前寒武纪生物演化领域的应用

总体看来, 可以将生物标志化合物在前寒武纪生物演化领域的应用分为两个方面. 第一, 在实体化石缺失的情况下, 提供曾经存在过的生物的信息; 第二, 确定疑难化石的生物属性.

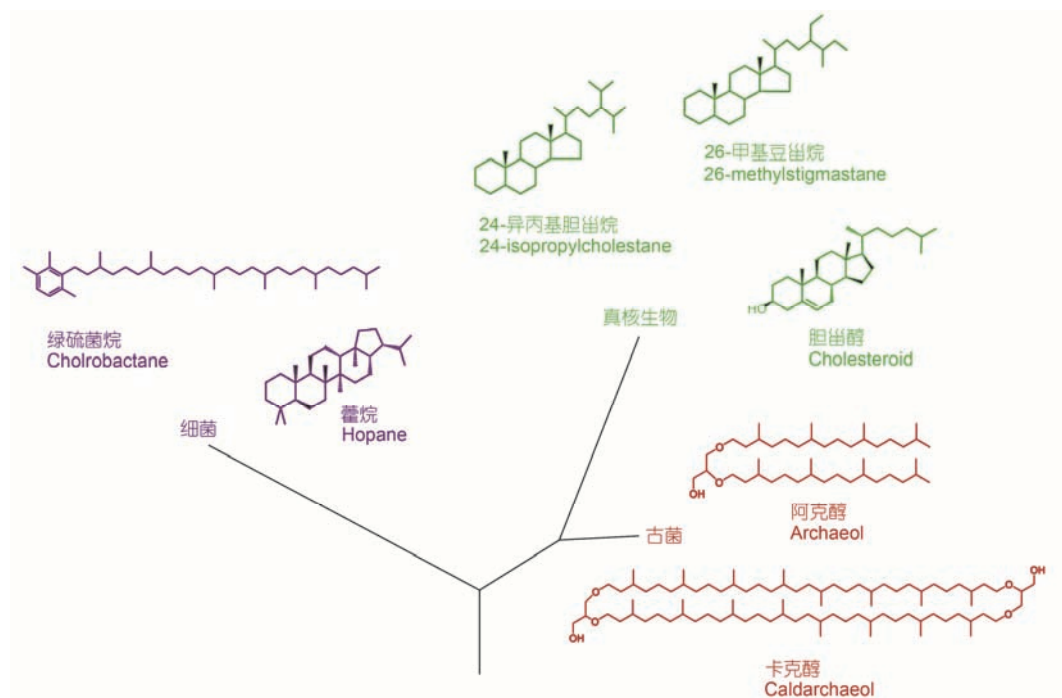


图1 各生物域及对应的部分生物标志化合物

Figure 1 Domains of life and their corresponding biomarkers

## 2.1 替代实体化石, 获取生物与环境信息

这是生物标志化合物最常见的用途, 即从含有机质且热成熟度较低的岩石中提取生物标志化合物, 并分析其生物源. 2018年, Zumberge 等人<sup>[13]</sup>报道在阿曼的距今 6.6~6.35 亿年的新元古代地层发现了一种新的标志化合物 26-甲基豆甾烷(26-methylstigmastane, 简称为 26-mes), 而 26-mes 被认为是代表寻常海绵(demosponge)动物的生物标志化合物. 同 26-mes 一起发现的还有另一种寻常海绵纲的生物标志化合物 24-异丙基胆甾烷(24-isopropylcholestane, 简称为 24-ipc). 这两种生物标志化合物的同时发现指示了在 6.6~6.35 亿年前, 海绵动物可能已经出现, 比确定的最古老的海绵实体化石(5.35 亿年前, 寒武纪早期)还要早约一亿年. 鉴于海绵在动物演化树上的基干地位, 如果该证据可靠, 则代表了已知最早的多细胞动物的证据.

另外, 结合对沉积环境的研究, 生物标志化合物也能反映出地质历史时期海水的氧化还原状态. 如在进行生物大灭绝事件的研究时, 常可以在代表透光带的浅水环境的岩石中, 发现厌氧的绿硫细菌留下的生物标志化合物: 绿硫菌烷(chlorobactane). 说明当时浅海环境已经严重缺氧, 并且含有大量有毒的硫化氢, 反映出该时期海洋生态系统的崩溃<sup>[19]</sup>.

## 2.2 确定疑难化石的生物属性

对于一些形态和结构相对简单的化石, 如埃迪卡拉型

化石, 很难从形态上判断其生物属性. 此时, 生物标志化合物提供的生物化学证据就显得十分重要了. 但是对化石材料的质量有极高的要求: 化石必须在保存可辨认的生物结构的同时, 还保存足够的原生有机质, 有机质的热成熟度也要足够低才能提取有效的生物标志化合物.

### 2.2.1 狄更逊虫

狄更逊虫(*Dickinsonia*)是埃迪卡拉生物群最常见也最具代表性的成员之一. 它们通常保存为椭圆形的印痕, 椭圆形的长轴长度从数厘米至 1.4 m 不等. 沿着长轴方向中间有一个中脊, 长条状的“体节”从中脊发散至身体边缘. 它曾被解释为刺胞动物<sup>[5]</sup>、栉水母<sup>[6]</sup>、环节动物<sup>[7]</sup>、原生生物<sup>[8]</sup>, 甚至陆生的地衣<sup>[9]</sup>等. 近年来, 个体发育方面的研究<sup>[20]</sup>以及与狄更逊虫相关的遗迹化石<sup>[21]</sup>的发现, 倾向于支持其为后生动物. 但是仔细研究后, 发现狄更逊虫两侧“体节”并不是完全对称的(只有少量标本是完全两侧对称), 而是沿着中脊轻微错动对称(glide symmetry), 没有任何已知的后生动物具有如此身体构型<sup>[22]</sup>. 对于狄更逊虫生物属性的争议, 可以看作是对埃迪卡拉生物群分类位置长期争议的缩影.

Bobrovskiy 等人<sup>[12]</sup>在 2018 年对俄罗斯白海地区采集的狄更逊虫化石进行了分析, 这些狄更逊虫的特别之处是在印痕化石表面保留着薄薄一层原生有机质膜. 且该地区地层的热成熟度极低. 这项研究显示在化石周边的围岩中含有多种甾烷, 其中大部分为来源于绿藻的 C<sub>29</sub>-甾烷, 而

采集于化石本体部分的生物标志化合物则主要是(85%~93%)来源于后生动物的C<sub>27</sub>-胆甾醇。因而,证实了长期争议的狄更逊虫很可能就是后生动物,也表明埃迪卡拉生物群的部分成员与现生动物之间的亲缘关系比我们之前认为的要近得多。但是,我们还不能确定它们属于哪一类动物,这也是未来研究埃迪卡拉生物群的重要方向之一。

### 2.2.2 伯特圆盘

Bobrovskiy 等人<sup>[11]</sup>在 2018 年还利用同样的方法分析了另一类分布广泛的埃迪卡拉化石——伯特圆盘(*Beltanelliformis*)。我国华南埃迪卡拉纪陡山沱组的庙河生物群中也发现了该类化石(图 2)<sup>[23]</sup>,其外形为圆盘状,多保存有同心褶皱和明显的边缘加厚,一般呈群体产出。它曾被解释为刺胞动物<sup>[24]</sup>,也有学者认为其形态可与真核藻类<sup>[23,25]</sup>或原核生物菌落类<sup>[25,26]</sup>。Bobrovskiy 等人<sup>[11]</sup>采集了俄罗斯白海地区保存了有机质的伯特圆盘化石。同样在化石周围的有机质中发现了大量指示绿藻的C<sub>29</sub>-甾烷,以及极少量指示原核生物的藿烷。而在化石本体上提取的有机质中的藿烷与甾烷的比值则比围岩高出了 60 倍,而藿烷的生物前驱物大多来源于细菌,如蓝细菌。此外,化石

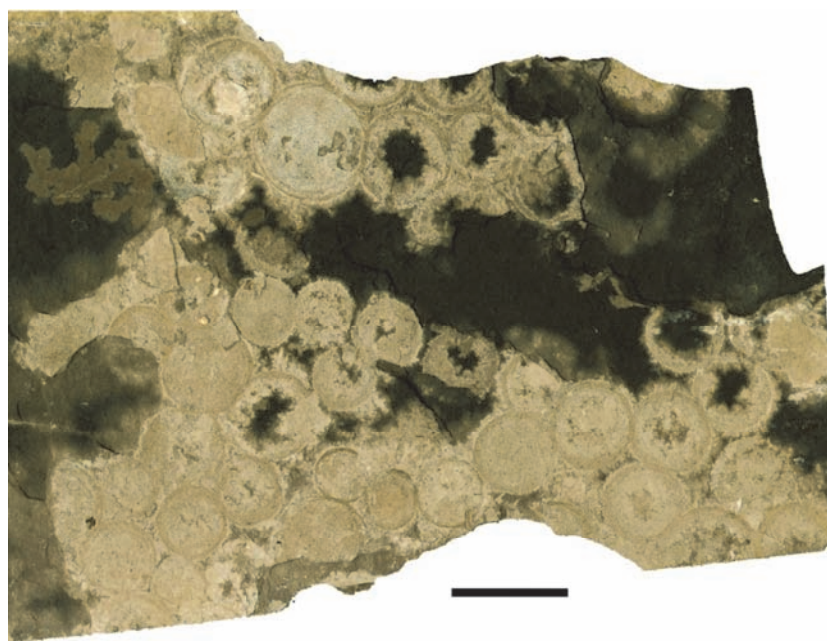
中的正构烷烃的链长和奇偶优势也指向其生物源为蓝细菌。

## 3 生物标志化合物的局限性

生物标志化合物作为古生物学研究的新手段,特别是对于实体化石相对稀少的前寒武纪有着显而易见的重要意义,但同时也有明显不足之处。例如,如何辨别这些有机化合物是来自当时生活的生物的母体,而不是后期的污染;另一方面,同一种生物标志化合物可以来自不同门类的生物,这也给研究结论带来了不确定性。

### 3.1 污染问题

工业革命以来,石油提取物被大量使用在社会的方方面面,造成包含生物标志化合物在内的烃类随处可见,甚至空气中也能找到藿烷和甾烷的踪迹<sup>[27]</sup>。因此,很难做到完全排除污染的干扰。而对于贫有机质的岩石样品,即使少量污染也会严重干扰结果。如在采集岩芯样品时,钻井和切割岩芯等设备所使用的石油基润滑剂会造成样品的污染。事实上,从采集标本到运输、储存再到实验分析等



**图 2** 伯特圆盘(*Beltanelliformis*)。典型的埃迪卡拉生物化石之一。产自湖北三峡地区埃迪卡拉纪陡山沱组的庙河生物群。圆形碳质压膜,常保存有同心的褶皱,亦可见较明显的加厚边缘,多呈群体产出。单个圆形体直径在 8~40 mm 之间。未压扁以前的原始形态可能是具薄壁的圆球体。群体形态保存的圆形体没有互相压叠的现象,表明它们在生活时可能是固着生长的,同时保存完好的圆形外形指示压扁前的球体外壳具有一定的硬度。现生绿藻中具有形态和大小类似的属种可以比较。最近,一些学者从这些圆盘状化石中分离出来了丝状体,并通过分子标志性化合物的分析,认为它们是丝状蓝细菌的聚合体。比例尺 2 cm

**Figure 2** *Beltanelliformis*, one of the typical Ediacara-type fossils. Collected from the Ediacaran Doushantuo Formation in Hubei Province. *Beltanelliformis* are disc-like fossils preserved as carbonaceous films with concentric wrinkle marks and thickened outer margin, commonly occurred as colonies. Single disc is 8 to 40 mm in diameter. The uncompressed organism is probably spherical. Discs never overlap with each other, indicating a benthic lifestyle. Well defined disc outlines show that the outer shell possessed some degree of rigidity. *Beltanelliformis* are comparable to modern green algae in both morphology and size. Recently, researchers have extracted hopanes from *Beltanelliformis* fossils, arguably confirmed its cyanobacteria affinity. The scale bar is 2 cm



各个环节都有污染的可能。除了现代的污染,地质历史上外源油气的运移也可能带入非原生的生物标志化合物。1999年,Brocks等人<sup>[28]</sup>报道在西澳大利亚27亿年前的太古代页岩中发现了蓝细菌的生物标志化合物2 $\alpha$ -甲基藿烷以及指示真核生物的多种甾烷。前者指示了在大氧化事件(great oxidation event, GOE),即大气圈被氧化的近3亿年之前产氧光合微生物就已起源。而后者得出的结论则更为惊人,把真核生物的起源年龄提前了约9亿年,因为之前的化石证据和分子生物学手段所推测出的真核生物出现的最早年龄只是在距今19亿年前<sup>[29]</sup>。对于这一古老地层中发现的生物标志化合物的质疑主要在于它们是否是同生的,因为这些地层所经历的埋藏温度远高于生油窗(oil window)的上限温度(约150°C),烃类的碳骨架难以保存。而同位素分析也显示这些生物标志化合物中<sup>13</sup>C相对富集很多(比全岩有机物要高出10‰~20‰),与年轻岩石中,如显生宙,做出的结果相差很多。为了进一步探讨该结果的可靠性,Rasmussen等人<sup>[30]</sup>对产出这些生物标志化合物的页岩进行了原位同位素分析,发现原生的焦沥青(石油的残存物)和干酪根都亏损<sup>13</sup>C, $\delta^{13}\text{C}$ 值均比生物标志化合物 $\delta^{13}\text{C}$ 值低10‰~20‰,因此得出了生物标志化合物非原生的结论。而对于这些化合物的来源,Rasmussen等人<sup>[30]</sup>发现后期侵入的脉体中的焦沥青同样显示出<sup>13</sup>C的富集,结合当地的构造和区域变质历史,他们认为这些生物标志化合物是随距今22~10亿年的某次流体运移进入更古老的页岩中的。而French等人<sup>[31]</sup>采用更加严格的程序杜绝可能的污染,在同样地层重新钻取了岩芯,并采用新的实验室样品处理手段,在新的岩石样品中大多检测不到之前报道过的藿烷和甾烷,仅少量样品检出微量生物标志化合物,其浓度与空白对照组相当。该结果说明之前发现的生物标志化合物完全源自于采样过程中的污染,提醒我们对于特别古老的地层中发现的生物标志化合物要格外注意其原生性。

### 3.2 同一种生物标志化合物可以对应不同门类的生物

特定门类的生物对应特定种类的生物标志化合物,这是生物标志化合物应用的前提条件,然而这种对应关系一般是通过对比现生生物的分析所得到的。由于这是通过归纳

获得的经验,不可能完全排除例外。上文提到的成冰纪岩层中检测出来的海绵的生物标志化合物24-ipc与26-mes,被认为是海绵起源于寒武纪之前的重要证据。但随着对现代生物的研究更加广泛和深入,发现浮生藻纲的部分种类也能少量合成24-ipc的生物前驱物<sup>[32]</sup>,而最新的研究更进一步发现有孔虫界(Rhizaria)的生物能大量合成24-ipc和26-mes的前驱物<sup>[33]</sup>。另外,地质历史中24-ipc的丰度在寒武纪之初开始减少,而实体化石记录却显示寒武纪是海绵动物大发展的时期<sup>[34]</sup>。因而,广泛分布于新元古代晚期地层中的24-ipc和26-mes可能代表了有孔虫界或其他门类在生物化学上的进化,或者海洋生态系统的转变,而非海绵动物的初现。随着对现生物种生物化学知识的增长,未来必会发现更多不同类群的生物能产生同样的生物前驱物,这种现象可由共同起源、趋同进化或水平基因转移所导致。目前基因组学和蛋白质组学已经可以让我们比较清晰地了解一些基因控制合成生物前驱物的通路<sup>[35]</sup>,但现阶段我们对现生生物的有关知识积累还很不全面,而对于那些已经消失在地质历史中的物种来说,利用生物标志化合物来探索它们的起源和早期演化历史,就要求我们更要小心翼翼地去做仔细求证了。

## 4 小结

对前寒武纪生物演化的研究很大程度上受到化石材料的约束,因此生物标志化合物提供的分子信息就显得更有意义,为解决疑难化石的生物属性和寻找特定门类的起源提供了另一个维度的证据。但是由于其局限性,生物标志化合物必须和其他方面的证据结合起来才更加可信。而当分子证据和实体化石证据矛盾的时候(某门类的生物标志化合物早于该门类实体化石在地层中出现情况很常见,如上文中海绵动物的例子),现阶段看来,在大部分时候还是实体化石的记录显得更为可靠。不过随着排除污染的方法日趋完善,对地质产物-生物前驱物-生物种类三者的关联性了解得更加透彻,以及发现更多合适的岩石来进行生物标志化合物的提取,生物标志化合物的可靠性和重要性都会不断提升。与现在的地球相比,前寒武纪的地球看起来就像是另一个星球,而作为远古地球窗口的生物标志化合物,在未来也完全有可能成为了解另一个星球生命的窗口。

**致谢** 中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDB26000000)和中国科学院前沿科学重点项目(QYZDJ-SSW-DQC009)资助。

## 推荐阅读文献

- 1 Darwin C R. On The Origin of Species by Means of Natural Selection, or Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. 5th ed. London: John Murray, 1869

- 2 Chen Z, Zhou C, Xiao S, et al. New Ediacara fossils preserved in marine limestone and their ecological implications. *Sci Rep*, 2014, 4: 1–10
- 3 Laflamme M, Darroch S A F, Tweedt S M, et al. The end of the Ediacara biota: Extinction, biotic replacement, or Cheshire Cat? *Gondwana Res*, 2013, 23: 558–573
- 4 Ford T D. Pre-cambrian fossils from Charnwood Forest. *Proc Yorks Geol Soc*, 1958, 31: 211–217
- 5 Sprigg R C. Early Cambrian “jellyfishes” of Ediacara, South Australia, and Mount John, Kimberley District, Western Australia. *Trans Roy Soc S Aust*, 1949, 73: 72–99
- 6 Zhang X, Reitner J. A fresh look at Dickinsonia: Removing it from Vendobionta. *Acta Geol Sin*, 2006, 80: 636–642
- 7 Glaessner M F, Wade M. The late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia. *Palaeontology*, 1966, 9: 599–628
- 8 Seilacher A, Grazhdankin D, Legouta A. Ediacaran biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Paleontol Res*, 2003, 7: 43–54
- 9 Retallack G J. Were the Ediacaran fossils lichens? *Paleobiology*, 1994, 20: 523–544
- 10 Seilacher A. Vendozoa: Organismic construction in the Proterozoic biosphere. *Lethaia*, 1989, 22: 229–239
- 11 Bobrovskiy I, Hope J M, Krasnova A, et al. Molecular fossils from organically preserved Ediacara biota reveal cyanobacterial origin for *Beltanelliformis*. *Nat Ecol Evol*, 2018, 2: 437–440
- 12 Bobrovskiy I, Hope J M, Ivantsov A, et al. Ancient steroids establish the Ediacaran fossil Dickinsonia as one of the earliest animals. *Science*, 2018, 361: 1246–1249
- 13 Zumbege J A, Love G D, Cárdenas P, et al. Demosponge steroid biomarker 26-methylstigmastane provides evidence for Neoproterozoic animals. *Nat Ecol Evol*, 2018, 2: 1709–1714
- 14 Ourisson G, Nakatani Y. The terpenoid theory of the origin of cellular life: The evolution of terpenoids to cholesterol. *Chem Biol*, 1994, 1: 11–23
- 15 Ourisson G, Albrecht P, Rohmer M. The hopanoids: Palaeochemistry and biochemistry of a group of natural products. *Plure Appl Chem*, 1979, 51: 709–729
- 16 Peters K E, Walters C C, Moldowan J M. The Biomarker Guide Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press, 2005
- 17 Eglinton G, Scott P M, Belsky T, et al. Hydrocarbons of biological origin from a one-billion-year-old sediment. *Science*, 1964, 17: 263–264
- 18 Brocks J J, Summons R E. Sedimentary hydrocarbons, biomarkers for early life. In: Schlesinger W H, Holland H D, Turekian K K, eds. *Treatise on Geochemistry Vol. 8*. Amsterdam: Elsevier, 2003. 63–115
- 19 Whiteside J H, Grice K. Biomarker records associated with mass extinction events. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 2016, 44: 581–612
- 20 Dunn F S, Liu A G, Donoghue P C J. Ediacaran developmental biology. *Biol Rev*, 2018, 93: 914–932
- 21 Ivantsov A Y. Trace fossils of precambrian metazoans “Vendobionta” and “Mollusks”. *Stratigr Geol Correl*, 2013, 21: 252–264
- 22 Brasier M D. Darwin’s Lost World: The Hidden History of Animal Life. New York: Oxford University Press, 2009
- 23 Yuan X L, Xiao S H, Yin L M, et al. Doushantuo Fossils: Life on the Eve of Animal Radiation (in Chinese). Hefei: China University of Science and Technology Press, 2002 [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. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2002]
- 24 Palić V M. Remains of a skeletonless fauna and traces of life ability from deposits of the Upper Precambrian and Lower Cambrian of Podolia. In: Ryabenko V A, ed. *Paleontology and Stratigraphy of the Upper Precambrian and Lower Paleozoic of the Southwestern East European Platform*. Kiev: Naukova Dumka, 1976. 63–76
- 25 Sokolov B S. The most ancient Early Cambrian deposits and sabelliditids. In: Sokolov B S, ed. *All-Union Symposium on Paleontology of Precambrian and Early Cambrian*. Novosibirsk: Akad Nauk, 1965. 78–91
- 26 Steiner M, Reitner J. Evidence of organic structures in Ediacara-type fossils and associated microbial mats. *Geology*, 2001, 29: 1119–1122
- 27 Illing C J, Hallmann C, Miller K E, et al. Airborne hydrocarbon contamination from laboratory atmospheres. *Org Geochem*, 2014, 76: 26–38
- 28 Brocks J J, Logan G A, Buick R, et al. Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes. *Science*, 1999, 285: 1033–1036
- 29 Eme L, Sharpe S C, Brown M W, et al. On the age of eukaryotes: Evaluating evidence from fossils and molecular clocks. *CSH Perspect Biol*, 2014, 6: a016139
- 30 Rasmussen B, Fletcher I R, Brocks J J, et al. Reassessing the first appearance of eukaryotes and cyanobacteria. *Nature*, 2008, 455: 1101–1104
- 31 French K L, Hallmann C, Hope J M, et al. Reappraisal of hydrocarbon biomarkers in Archean rocks. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 5915–5920
- 32 Antcliffe J B. Questioning the evidence of organic compounds called sponge biomarkers. *Palaeontology*, 2013, 56: 917–925
- 33 Nettersheim B J, Brocks J J, Schwelm A, et al. Putative sponge biomarkers in unicellular Rhizaria question an early rise of animals. *Nat Ecol Evol*, 2019, 3: 577–581
- 34 Botting J P, Nettersheim B J. Searching for sponge origins. *Nat Ecol Evol*, 2018, 2: 1685–1686
- 35 Brocks J J, Banfield J. Unravelling ancient microbial history with community proteogenomics and lipid geochemistry. *Nat Rev Microbiol*, 2009, 7: 601–609

Summary for “远古世界的分子窗口”

## A molecular window to the primeval world

Xiaopeng Wang<sup>1,2</sup> & Xunlai Yuan<sup>1,3\*</sup><sup>1</sup> State Key Laboratory of Palaeontology and Stratigraphy, Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;<sup>2</sup> School of Earth and Space Sciences, University of Science and Technology of China, Hefei 230026, China;<sup>3</sup> College of Earth and Planetary Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

\* Corresponding author, E-mail: xlyuan@nigpas.ac.cn

Exemplified by the Ediacara biota, Precambrian strata yielded some most enigmatic fossils in the history of life. They exhibited unique body plans that perished on the eve of the Cambrian explosion. The phylogenetic affinity of the Ediacara biota has long been a matter of debate. Their affinities wandered across various phyla of life, including algae, ctenophores, cnidarians, annelids, molluscs, protists, terrestrial lichens and even an independent kingdom, Vendobionta. Finding the roots of modern phyla back in the Precambrian is frustratingly difficult, due to the relatively scarce fossil records back in time. Fortunately, biomarkers derived from biomolecules can be preserved as fossils too. These taxon-specific molecules served as windows into the primaeval world. They provide precious information about life perished in deep time from a unique perspective. In 2018, cholesteroloids, a group of sterols characteristic of metazoans was detected from the iconic Ediacaran fossil *Dickinsonia*, provided another line of evidence for its animal affinity, along with existing morphological and ontogenic evidence, we can arguably confirm that *Dickinsonia*, as a member of metazoa, is more closely related to us than we thought. Hopanes extracted from disc-like fossils *Beltanelliformis*, illustrating that they may represent colonies of cyanobacteria. Two types of sponge biomarkers, 24-isopropylcholestane and 26-methylstigmastane, were found in 660–635 million years old rocks, potentially the sign of the earliest animals. However, learned from previous applications of biomarkers in the research of early life, two major hurdles must be overcome: contaminations and the possibility that the same biomarker produced by different taxonomic groups. Modern contaminations may come from various sources but can be minimised by adopting biomarker-clean protocols of sampling, e.g. the hydrocarbon-clean drilling method has been implemented on acquiring biomarkers from Archean rocks which are typically deficient of organic matter, hence prone to contamination. The latter hurdle is more serious and could significantly undermine the reliability of biomarkers. It is unlikely to fully investigate the triadic relationships between biomarkers, possible precursors and producers for all the groups of organisms. 24-isopropylcholestane and 26-methylstigmastane, once considered to be biomarkers exclusively for sponges. Their occurrences in the Neoproterozoic rocks were viewed as the first appearance of sponges. However, this evidence is probably no longer valid, because, for both biomarkers, their precursors were recently found common among Rhizaria, a supergroup of mostly unicellular protists. Even more cautions should be exercised while dealing with extinct groups, since we may never know what precursors they were capable to produce. As a result, biomarkers alone would not be enough, there have to be other lines of evidence to be convincing. When biomarkers contradict existing body fossil records, trust latter seems to be more promising at this moment.

**biomarker, evolution, precambrian, fossil**

doi: 10.1360/N972019-00304