

对“早寒武世曳鳃形目化石分类问题的讨论” 一文的答复

韩 健 胡世学

(西北大学地质系及教育部大陆动力学实验室, 西安 710069; 云南省地质科学研究所, 昆明 650011. E-mail: elihanj@nwu.edu.cn)

因为化石保存以及埋葬过程中的复杂性, 黄迪颖等^[1]依据新的证据对澄江化石库中一些化石鳃曳动物的形态和分类问题提出了与韩健等^[2]相左的看法, 这些看法对于研究寒武纪生物爆发过程中翻吻动物的多样性非常有意义, 但其中部分内容值得进一步商榷:

1 关于 *Xiaoheiqingella peculiaris*, *Yunnanpriapul* *halteroformis* 以及双尾型的“*X. peculiaris*”

尽管韩健等^[2]列举大量例证证明*X. peculiaris*及*Y. halteroformis*为同物异名, 但是黄迪颖等^[1]仍然坚持认为两者为不同属种, 两者皆为单型尾附器, 并且认为韩健等^[2]所发表的相应标本应当为双尾型的“*X. peculiaris*”; “*Xiaoheiqingella peculiaris*和*Yunnanpriapul* *halteroformis*以及双尾型的“*X. peculiaris*”三者翻吻形态较难区分, 其主要区别表现在躯干后部及尾附器”。这些观点本文并不赞同, 理由如下:

() 翻吻表面的形态特征是区分现生鳃曳动物的不同属种的最为重要的特征; 化石鳃曳动物*Paratubiluchus bicaudatus*^[2]和*X. peculiaris*与现生各种鳃曳动物翻吻特征都有所不同。所以*X. peculiaris*和*Y. halteroformis*以及双尾型的“*X. peculiaris*”翻吻表面这三个属不存在可以区别彼此的形态差异令人难以信服。黄迪颖等^[1]承认“三者翻吻形态较难区分”, 但为何在复原图中^[3]显示*X. peculiaris*翻吻后部没有任何吻突, 而*Y. halteroformis*相应位置具有零散的吻突? 为何忽略如此重要的易于区别这两个属种的特征? 原因在于其复原图在这一方面完全错误。从当前所有的化石材料看来, 这三者翻吻的大小、轮廓相近; 翻吻前部都具有 25 列吻突^[1,2], 后部都存在零散的吻突^[2]; 这些吻突的排列方式以及大小、形态也相同;

*X. peculiaris*和*Y. halteroformis*都发现了围口吻刺^[1], 这一特征亦可见于双尾型的“*X. peculiaris*”^[2](图 1(b), 图 2(f), Eli-0001251)。所以在翻吻形态方面三者不存在任何差异。

() 韩健等^[2]指出*X. peculiaris*与*Y. halteroformis*翻吻与躯干之间的颈部仅为狭缩构造, 并不存在颈区。韩健等^[2]已经指出, 所谓的“颈区”, 实际上应当解释为躯干前部, 这一部分的膨大是因为吻和躯干的收缩界面和躯干直径向后变小所形成。黄迪颖等^[1]认为韩健等^[2]未回答“为何*Y. halteroformis*部分标本颈部(或躯干前部)显示为相对独立加宽的现象”。而文献[4]中*Xiaoheiqingella*最为完整的标本(EC60302; 图 2(b), 图 3(a)) 以及不完整的标本(EC60302; 图 2(e), (f))躯干前部也显示独立加宽现象; 而属于*Y. halteroformis* 的标本(EC60383; 图 4(e), 图 5(c))并未显示这一特征, 所以并不能代表两者的差异特征。如*X. peculiaris*的正模标本^[5]所示: 虫体缺乏宽的颈区, 颈部表现为翻吻和躯干之间的狭缩构造, 躯干前部略宽于颈部(图 1(a), (b))。

() 一方面, *Y. halteroformis*和双尾型的“*X. peculiaris*”躯干末端都具有环疣且膨大, 韩健等^[2]已经指出*Y. halteroformis*具有一对尾附器, 两者不存在差异。另一方面, 归于*X. peculiaris*的第一块标本^[4](EC 60301; 图 2(a))躯干末端的确膨大, 并非以前描述的向后收缩。Huang等^[4]所示*Xiaoheiqingella*可靠的较为完整标本仅有两枚(EC60302, EC60303), 后一枚黄迪颖等^[1]承认: “Huang 等曾置于*X. peculiaris* 的一块标本(EC 60303; 图 2(d), 图 3(b))很可能就是双尾型“*X. peculiaris*””。Huang等^[4]所示*Xiaoheiqingella*其他标本均缺乏躯干后部。如果依照文献[1]的标准: “主要区别表现在躯干后部及尾附器的特征”, 那么, 这些标本根本无法判定是否属于*X. peculiaris*

1) 胡世学. 云南早寒武世澄江动物群曳鳃动物研究. 中国科学院南京地质古生物研究所硕士论文, 2001. 1~89

还是 *Y. halteroformis*。韩健等^[2]已经指出, 因为埋葬原因, *Xiaoheiqingella*的前肛区环疣有时难以保存。

() 通过对 *X. peculiaris* 的正模标本^[51]重新研究发现, 该标本另外一个较为显著的特征就是具有一对较短的向后变细的尾附器(图 1(a), (b)). 所以, 所谓的“*X. peculiaris* 单个尾附器十分细长的特征^[1,4]”并不成立, 的确为韩健等^[2]所认为的因为两个尾附器保存在不同的层面有时未能完全修出所表现的假象。绝大多数 *X. peculiaris* 的标本易于暴露其中一个尾附器, 另外一个尾附器需要精心修理才能暴露其完整形态^[2]。相似的体位保存特征亦可见于澄江动物群中的古蠕虫类躯干末端成对的尾钩^[6,7], 绝大多数标本仅能见到一个尾钩, 说明尾钩和尾附器在这一方面具有可比性, 可能与运动方式有关。

作为 *X. peculiaris* 具有单型尾附器证据的一枚标本(EC 60303; 图 2(d), 图 3(b))^[3], 经重新观察证明是双型的^[1]。说明即使两个尾附器在一定程度有所暴露, 但主观因素可产生对其特征识别的差异。另外, 现生鳃曳动物 *Priapul* 的尾附器和躯干的体腔直接相通, 体腔液可相互交换, 相应的尾附器的长短可以发生较大变化^[8](或见文献^[1]图 1(a)~(e), 图 2(d)): “它可以从一个小的表面具有少量小囊的残余物变成一个与身体其余部分等大的器官”^[8]; 不仅如此, 所有现生种类的尾附器的形态和体积都可以缓慢连续的变化^[8], 进一步说明从少数化石标本上所识别的尾附器的长短并不是稳定可靠的特征。

综上所述, 笔者仍然认为, *X. peculiaris* 具有双型尾附器, 与 *Y. halteroformis* 以及“双尾型”的“*X. peculiaris*”三者之间无论是翻吻、躯干还是尾附器都不存在明显的差别, 应属同物异名。

黄迪颖等^[1]认为 *X. peculiaris* 的一对尾附器与美国宾西法尼亚下寒武统的疑难蠕虫化石 *Kinzeria crinita* 身体末端的分叉构造^[9]类似, 后文又称与 *Priapulopsis bicaudatus* 成对的尾附器差别较大。本文不敢苟同。原文作者 Capdevila & Conway Morris^[9]早已否认头部具有 7 对(或 14 对)分叉触手的 *K. crinita* 与具有由 25 列吻突特化形成的触手的现生鳃曳动物 *Maccabeus* 之间的相似性, 其分类位置未定。况且, *K. crinita* 的尾叉由三层构造组成, 所以, 将其与 *X. peculiaris* 的尾附器相比没有任何意义。而

Priapulopsis 同 *X. peculiaris* 的尾附器的差别除了大小不同之外, 最大的区别仅是表面具有一些刺状突起, 所以, 将两者解释为同源构造比较稳妥。

黄迪颖等^[1]认为笔者对“*Y. halteroformis* 存在相对独立的颈, 可能是躯干前部的特化”的理解有误。笔者认为, 确定现生鳃曳动物的幼虫的颈部与成虫的颈部是否为对应构造对于理解化石鳃曳动物的形态有很大帮助, 虽然目前并没有任何文献对此问题有所讨论。首先, 颈部这一术语在描述鳃曳动物时所指示的部位比较稳定, 任何现生鳃曳动物专家都不会认为该术语中有第二个含义。其次, 虽然鳃曳动物成虫和幼虫的颈部在身体表面缺乏共同的明显的标志性构造, 但是翻吻和躯干这两个明显的构造单元在成虫和幼虫之间完全可以对比, 完全可以限定介于两者之间的颈部的前后范围。如 *Tubiluchus* 的后期幼虫颈部具有几圈小板(platelet), 躯干为兜甲所包裹, 其成虫颈部和躯干部的疣突也迥然不同, 所以, *Tubiluchus* 成虫和幼虫的颈部是对应构造(Adrianov A V, 个人通讯)。另外鳃曳动物无论是成虫还是幼虫, 其短收缩肌一端连接翻吻, 另一端总是附着于颈部体壁上^[8,10], 即使对于体表观察不到任何颈部收缩特征的 *Halicryptus*^[11]亦是如此, 所以鳃曳动物的颈部并不是某一个属种的自形特征, 幼虫的明显的颈部与成虫的颈部是对应结构(Lemburg C, 个人通讯)。另外, 因为与鳃曳动物关系最为紧密地兜甲动物也存在吻、颈(胸)、躯干的分化, 所以 *Tubiluchus* 相对独立的颈也不是躯干的前部特化形成的; 具有明显的颈部应当是鳃曳动物的祖先特征之一; 现生鳃曳动物成体的明显或不明显的颈缩应当是明显的颈区退化而成的。*Y. halteroformis* 相对独立的颈不可能是躯干的前部特化形成的, 即便躯干前部发生特化, 也只能是躯干发生分区, 应当使用别的专业术语而不应当与颈部这一具有固定含义的名称相混淆。

2 *Paratubiluchus bicaudatus* 的分类位置

黄迪颖等^[1]认为 *P. bicaudatus* 与 *X. peculiaris* 和现代 *Priapulopsis* 以及其“新类型”存在很大的形态可比性, 认为 *P. bicaudatus* 是 *Priapulidae* 科的早期双尾型代表。如果有更多的化石标本证实黄迪颖等人所依据的形态特征可靠的话, 那么, 这些看法是合理

1) 见 1669 页脚注 1)

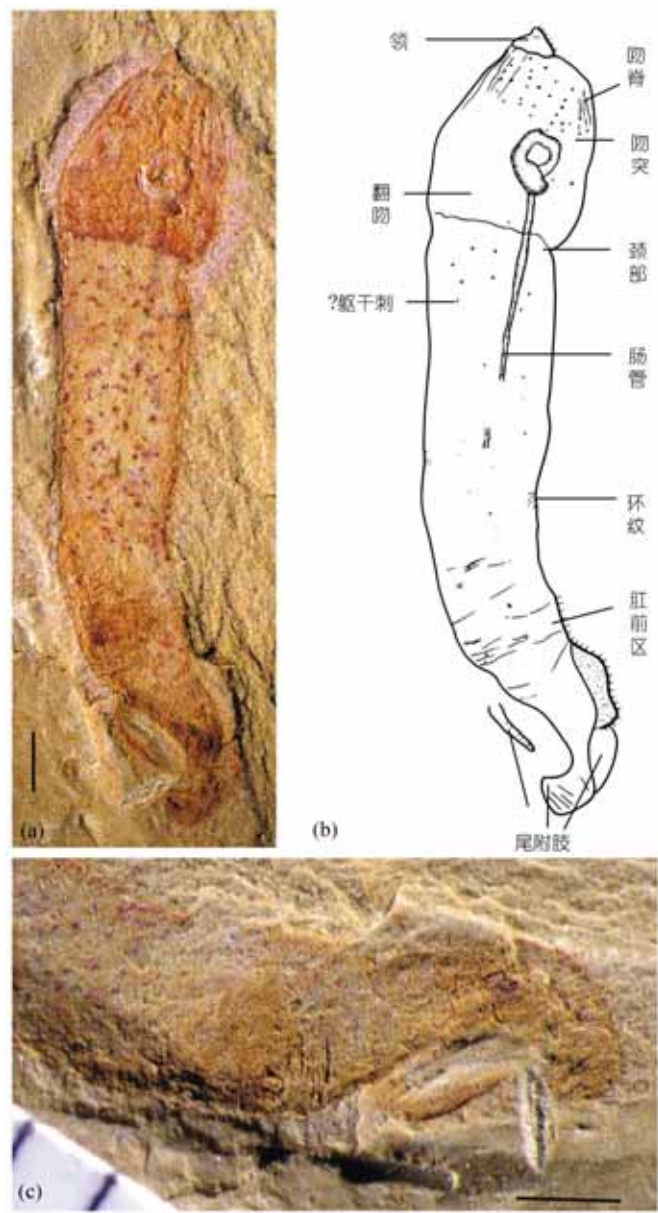


图 1 *Xiaoheiqingella peculiaris* Hu, 早寒武世黑林铺组玉案山段, 云南昆明海口耳材村剖面
标尺每格 1 mm. (a) Hz-f-7-654, 正模正体, 翻吻周围可见渗染现象; (b) 图(a)解译图, 尾附肢表面的一些横纹表明其体壁具有环纹;
(c) 图(a)末端放大, 示一对尾附肢的叠压现象

的。但是目前难以能够得到化石资料的支撑。

() 翻吻。“新类型”翻吻后部具较大的零散吻刺, 所以与 *X. peculiaris* 最为接近, 而与 *P. bicaudatus* 翻吻后部具一圈吻刺截然不同。

() 躯干。“新类型”与 *X. peculiaris* 以及现生 Priapulidae 科、Chaetostephanidae 科、Meiopriapulidae 科的躯干部整体呈圆柱形, 并且躯干后部均具有成圈排列的疣突或刺状装饰^[8,10]。“新类型”躯干部具有

微弱的环境, *X. peculiaris* 躯干部(文献[2], 图 1(c), (g)) 也可以观察到类似特征。而 *P. bicaudatus* 躯干部整体上近卵形, 躯干末端无成圈排列的刺状疣突, 也不存在相应的前肛区, 与这几种化石类型以及现生 Priapulidae 科差别明显。现生 *Priapulidae* 的圆柱形躯干在运动过程中可以形变呈长椭球形, 但也是在翻吻完全缩入躯干的情况下才能发生^[12]。而 *P. bicaudatus* 的模式标本翻吻并没有缩入躯干。

黄迪颖等^[1]尝试用现生鳃曳动物的腐烂现象解释*P. bicaudatus*和“新类型”这两个化石属种虫体表面环纹不发育,未尝不可。但并不能解释为何“新类型”和所有的*Xiaoheiqingella*标本均可见到环纹,而*P. bicaudatus*和Form A并没有观察到任何环纹这些现象,原因在于这些标本很可能在腐烂之前就已经被风暴作用所快速埋葬。

黄迪颖等^[1]以Tubiluchidae科、Meiopriapulidae科和Chaetostephanidae科这几个微型鳃曳动物为例声称“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学特征。”但是Tubiluchidae科长度约为2~6 mm,躯干表面具有环状装饰但无任何环纹,其余两个科长度约2~3 mm左右,躯干表面具有环状装饰或环状褶皱^[8,10],说明他们躯干表面的特征不同。Priapulidae科躯干表面环纹非常规整,但是不同属种的环纹的数目和宽窄也不同^[8,10]。而化石鳃曳动物的躯干表面的环纹以及装饰的差别更为明显^[5,7],进一步说明鳃曳动物躯干表面的特征因科而异,规则稳定的环纹这一特征在现生鳃曳动物中分布非常有限;环状装饰能够体现不同的运动特征以及生活方式,所以不容忽略。

() 颈部。黄迪颖等^[1]通过对现生Priapulid的观察,认为Paratubiluchus独立的颈部是运动过程中因躯干收缩而形成的。但是*Xiaoheiqingella*呈各种状态保存的标本众多,从未发现一枚标本显示颈部远细于躯干,而且相应部位表现出不规则的褶皱,惟独*P. bicaudatus*和Form A这两块标本的颈部都出现了强烈的收缩?而且,Priapulid所形成的“收缩环”的表面的褶皱比较规则,褶皱伸展方向平行环肌,褶皱的数目也与环肌束相等,均为翻吻和躯干表皮之下的环肌的反映。所以,*P. bicaudatus*和Form A的颈部由躯干收缩产生的可能性非常小。其表面几条折痕,尤其是颈部与翻吻、躯干交界处的折痕最为清晰,应当代表这几个部位的自然分界,与环肌没有直接关系。详细的观察证实*P. bicaudatus*和Form A整个虫体均在同一层面,故黄迪颖等^[1]的论断仅属于猜测。而颈部在一定程度上能够反映鳃曳动物的行为特征^[2],所以也不能忽视。

所以,“新类型”形态与*Xiaoheiqingella*非常相似而与*P. bicaudatus*相去甚远。*P. bicaudatus*的分类位

置应当在得到更多标本支撑后才能盖棺定论。

同样道理,Form A虫体表面具有明显的颈部和无环纹的躯干,不能因为看不到环纹而仅仅通过与“新类型”比较否认这一事实。早期鳃曳动物同现生类型的主要区别之一在于化石类型翻吻后部的表面缺乏吻突而现生类型翻吻完全为吻刺所覆盖^[1,2],所以,Form A收缩的颈区之前略微膨大的区域解释为翻吻是比较可信的。认为Form A的颈部属于躯干中部^[1]的看法需要化石证据支撑。

黄迪颖等^[1]认为*P. bicaudatus*模式标本尾附器中的灰白色条带应该被解释为尾附器的内腔而不是收缩肌^[10],我们认为这两种解释都有一定道理。但黄迪颖等^[1]声称鳃曳动物的尾附器中并无收缩肌绝对错误,现生鳃曳动物*Acanthopriapulid*的尾附器不但具有环肌,而且具有纵收缩肌^[8]。

Sicyophorus rara^[5,11]与兜甲动物和鳃曳动物的幼虫都比较相似^[1]。黄迪颖等^[1]通过个体大小比较论述*Sicyophorus*不是鳃曳动物幼虫,对此笔者表示赞同。一方面,我们不支持*Sicyophorus*是兜甲动物,原因在于,*Sicyophorus*同样远远大于兜甲动物(此类通常小于0.5 mm),最为关键的是,兜甲动物具有鳃曳动物的幼虫及其成虫、*Sicyophorus*所不具有的特征:(1)兜甲动物翻吻表面吻突的形态和排列方式不同于后三者^[13,14];(2)兜甲动物对应于鳃曳动物的幼虫和*Sicyophorus*咽部的口锥(mouth cone)只有口刺(oral spine)没有咽齿,只能伸缩不能外翻与内缩^[13,14];(3)兜甲动物的Higgins幼虫躯干末端具有一对用来游泳的趾状构造(toe)^[13,14];(4)兜甲动物的纵向隔板不规则,存在分叉现象^[15],而*Sicyophorus*和鳃曳动物的幼虫的隔板相互平行,较为规则,而且都存在初级隔板和次级隔板的分化。所以,认为*Sicyophorus*属于鳃曳动物比较可靠。况且包括文献[1]的第2作者在内的大多数专家都认为*Sicyophorus*是鳃曳动物^[2,3,5,7,11]。另外一个方面,鳃曳动物的幼虫和*Sicyophorus*明显的颈部完全可以和兜甲动物的胸部(thorax)进行对比,而且这三者身体后部都具有兜甲,另外,*Sicyophorus*的咽球(另文发表)与鳃曳动物*Tubiluchus*的多板构造(polythuriidum)、兜甲动物的咽球构造(pharyngeal bulb)可能同源,所以,三者的相似性对于研究鳃曳动物和兜甲动物之间扑朔迷离的关系非常重要。

1) 见 1670 页脚注 1)

3 论鳃曳动物尾端构造的演化

现生鳃曳动物的躯干末端除了具有一对生殖孔和一个肛门之外,还具有多种构造: Priapulidae科躯干末端肛前区具有成圈排列的疣突(环疣),躯干之后具一或两个尾附器^[8,10]; Halicryptidae科具有成圈环疣,末端一对大的肛毛^[11,15,16]; Chaetostephanidae科 *Maccabeus* 的躯干末端具有一圈围肛钩和一对管状突起^[17,18]; Meiopriapulidae科躯干末端具一圈尾钩^[19].

Maccabeus 的围肛钩被认为与以及 Meiopriapulidae 躯干末端的一圈尾钩、*Ottoia prolifica*^[20,21] 的一圈尾钩以及其他鳃曳虫科的环疣可能为同源构造; 韩健等^[2] 认为化石 Priapulidae 科躯干前肛区的成圈环疣可能与此亦为同源构造.

而 Priapulidae 科的一或两个尾附器、Halicryptidae 科末端一对大的肛毛和 Chaetostephanidae 科的一对管状突起,这些构造因为处于相同或相近的位置,况且又无其他相应构造对应,所以,很有可能为同源构造^[2]. 澄江动物群中的古蠕虫类以及来自于澳大利亚中寒武世的标本在身体末端都具有一对尾钩^[6,7,22~24]. 作为现生鳃曳动物的姊妹群^[15],古蠕虫类的尾钩很可能与这些尾端构造同源.

鳃曳动物在某些方面具有辐射对称的特点,但是总体而言仍然是呈两侧对称的^[25,26]. 而部分鳃曳动物如 *Priapululus* 的尾附器的确只有一个^[8,10],但是,邻近躯干末端的后收缩肌以及尾生殖导管却是成对的,这就意味着早期具有更多原始特征的鳃曳动物的尾端构造很可能是成对的. Tubiluchidae 科个体非常小,具有一个细长的尾附器,可以解释为对海底沉积物中生活的适应^[27~29],其一对尾附器可能已经简化成一个. 而 Priapulidae 科部分属种的单尾型也可能在寒武纪之后退化形成^[2],而单尾型通过增大其表面积来补偿原先由两个尾附器所承担的呼吸和化学感受器的功能.

澄江动物群中的 *Corynetis brevis*^[51]、*Anningvermis multispinosus*^[30] 以及 *O. prolifica*^[21] 躯干末端都具有一条尾突,但是这些尾突均位于身体的轴心位置. *O. prolifica* 的尾突与肠道相连,有时具有肠道内含物^[21]. *Corynetis brevis* 和 *Anningvermis mul-*

tispinosus 尾突与肛门的位置关系尚不完全清楚^[30]. 现生鳃曳动物 *Priapululus caudatus* 在生活状态下作为一种生理反应其后肠可以向外翻出^[31],所以化石鳃曳动物的尾突可能与肠道外翻相关. 而其他现生和化石鳃曳动物的尾附器,无论是一条还是两条,都连接于躯干末端的一侧,与肛门并不相连. 综上所述,尾突和尾附器很可能不是同源构造.

致谢 对中国科学院南京地质与古生物研究所黄迪颖博士的文献帮助以及建设性意见, Dr C. Lembrug 和 A. V. Adrianov 的有益讨论以及程美蓉、翟娟萍、郭洪祥、姬严兵、杨志在室内照相和野外工作的诸多帮助,在此一并致谢. 本文受国家自然科学基金(批准号: 40332016)、“长江学者和创新团队发展计划”以及云南省自然科学基金(批准号: 2002D0033Q)资助.

参 考 文 献

- 1 黄迪颖, 陈均远, Vannier J. 早寒武世曳鳃形目化石分类问题的讨论. 科学通报, 2005, 50(15): 1663~1669
- 2 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]
- 3 陈均远, 动物世界的黎明. 南京: 江苏科学技术出版社, 2004. 188
- 4 Huang D, Vannier J, Chen J. Recent Priapulidae and their Early Cambrian ancestors: Comparisons and evolutionary significance. Geobios, 2004, 37: 217~228 [DOI]
- 5 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. 163~166
- 6 Hou X, Bergström J. Palaeoscolecoid worms may be nematomorphs rather than annelids. Lethaia, 1994, 27: 11~17
- 7 侯先光, 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. 53~64
- 8 Land V D J. Systematics, zoogeography and ecology of the Priapulida. Zoologische Verhandlungen. Leiden, 1970, 112: 1~118
- 9 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
- 10 Adrianov A V, Malakhov V V. Priapulida: Structure, development, phylogeny, and classification. Moscow: KMK Scientific Press, 1996. 1~268
- 11 Storch V, Higgins R P, Rumohr H. Ultrastructure of introvert and pharynx of *Halicryptus spinulosus* (Priapulida). J Morphol, 1990, 203: 163~171 [DOI]
- 12 Hammond R A. The burrowing of *Priapululus caudatus*. Journal of Zoology London, 1970, 162: 469~480

1) 见 1670 页脚注 1)

13 Ruppert E E, Fox R S, Barnes R D. Invertebrate Zoology: A functional evolutionary approach(7th). New York: Thomson Learning

Inc, 2004. 775~777

14 Gad G. A new genus of Nanaloricidae (Loricifera) from deep-sea

- sediments of volcanic origin in the Kilinailau Trench north of Papua New Guinea. *Helgol. Mar Res*, 2004, 58: 40~53[DOI]
- 15 Wills M A. Cambrian and recent disparity: The picture from priapulids. *Paleobiology*, 1998, 24: 177~199
- 16 Shirley T C, Storch V. *Halicryptus higginsii* n. sp. (Priapulida): a giant new species from Barrow, Alaska. *Invert Biol*, 1999, 118: 404~413
- 17 Por F D, Bromley H J. Morphology and anatomy of *Maccabeus tentaculatus*(Priapulida: Seticoronaria). *J Zool Lond*, 1974, 173: 173~197
- 18 Por F D. Class Seticoronaria and phylogeny of the phylum Priapulida. *Zoologica Scripta*, 1983, 12: 267~272
- 19 Morse M P. *Meiopriapulidus fijiensis* n. gen., n. sp.: An interstitial priapulid from coarse sand in Fiji. *Transactions of the American Microscopy Society*, 1981, 100: 239~252
- 20 Walcott C D. Cambrian geology and paleontology II. 5. Middle Cambrian annelids. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 1911, 57: 109~134
- 21 Conway Morris S. Fossil priapulid worms. *Special Papers in Palaeontology*, London, 1977, 20: 1~95
- 22 Han J, Zhang Z, Shu D. Discovery of the proboscis on *Tylotites petiolaris*. *Northwestern Geology*, 2003, 36: 87~92
- 23 Han J, Zhang X, Zhang Z, et al. A new platy-armored worm from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China. *Acta Geologica Sinica*, 2003, 77(1): 1~6
- 24 Porter S M. Halkieriids in Middle Cambrian phosphatic limestone from Australia. *Journal of Paleontology*, 2004, 78(3): 574~590
- 25 Adrianov A V, Malakhov V V. Symmetry of priapulids (Priapulida). 1. Symmetry of adults. *Journal of Morphology A*, 2001, 247: 99~110[DOI]
- 26 Adrianov A V, Malakhov V V. Symmetry of priapulids (Priapulida). 2. Symmetry of larvae. *Journal of Morphology B*, 2001, 247: 111~121[DOI]
- 27 Kirsteure E, van der Land J. Some notes on *Tubiluchus corallicola* (Priapulida) from Barbados, West Indies. *Marine Biology*, 1970, 7: 230~238
- 28 Kirsteure E, Rützel K. Additional notes on *Tubiluchus corallicola* (Priapulida), based on scanning electron microscope observations. *Marine Biology*, 1973, 20: 78~87
- 29 Kirsteure E. Notes on adult morphology and larva development of *Tubiluchus corallicola* (Priapulida), based on in vivo and scanning electron microscopic examinations of specimen from Bermuda. *Zoologica Scripta*, 1976, 5: 239~255
- 30 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]
- 31 Lang K. Contribution to the ecology of the *Priapulidus caudatus*. *Ark Zool*, 1948, 41A(5): 1~12

(2005-05-16 收稿, 2005-06-13 收修稿)