

# 澄江化石库中具眼睛的珍稀叶足动物 及其在节肢动物起源上的意义

刘建妮 舒德干\* 韩健 张志飞

( 西北大学地质系早期生命研究所及教育部大陆动力实验室, 西安 710069; 中国地质大学地球科学与资源学院, 北京 100083.

\* 联系人, E-mail: [elidgshu@nwu.edu.cn](mailto:elidgshu@nwu.edu.cn))

**摘要** 长久以来, 地球上最大的优势类群节肢动物的起源一直是学术界激烈争论的重大论题之一. 传统上认为节肢动物与环节动物密切相关, 但新的分子生物学资料表明这两大类群分属于原口动物超级谱系中的不同分支. 尽管古生物学家多认为节肢动物应该植根于早期一类称作叶足动物的具有成对不分节附肢的蠕虫, 但却始终未能发现可靠的中间桥梁去联系它们. 本文报道一种发现于著名的早寒武世澄江化石库中兼有叶足动物和节肢动物镶嵌特征的珍稀动物. 一方面, 它具有节肢动物的关键创新特征, 例如成对的眼睛和触角所显示的初步头化, 以及初级异律分节躯干所显示出的躯干分部性; 另一方面, 它却保留了叶足动物的典型特征: 如蠕虫状的体形、背刺以及叶足状附肢. 这一珍稀过渡类型的发现将为节肢动物的起源探索投进新的曙光; 这一发现也暗示着, 最原始的节肢动物很可能具有成对的单支型附肢, 而双支型附肢只是后来演化的产物.

**关键词** 具眼睛的叶足动物 头化作用 节肢动物起源 早寒武世澄江化石库

节肢动物(门或超门)不仅是现生动物中的优势类群(占现生全部动物物种的 80% 以上), 而且也构成寒武纪动物类群的主体(约占其总属种数的一半), 因而在生态系统中起着举足轻重的作用. 于是, 地球动物界中这样一个最大优势类群的起源探索便一直是进化生物学中备受关注的重大论题<sup>[1-4]</sup>. 为了探究节肢动物的起源奥秘, 科学家已做了许多工作. 传统上认为节肢动物与环节动物密切相关, 但新的分子生物学资料表明这两个门类应该分属于原口动物超级谱系内的蜕皮类和触手担轮类两大不同分支<sup>[5-7]</sup>, 而且认为节肢动物是单源的<sup>[8,9]</sup>; 然而形态解剖学、功能学和发育生物学的研究却支持节肢动物的多源性<sup>[10]</sup>. 学术界已经形成共识, 尽管现代生物学各分支学科能为包括节肢动物在内的许多动物类群的起源提供十分重要的线索, 然而单靠从现生“顶冠类群”(crown group)所包含的残存历史演化信息去间接推测某一门类久远的真实渊源, 显然无法拍板定案; 最终的解题钥匙应该赋存在早已绝灭了了的“基干类群”(stem group)的直接化石证据中. 由于几乎所有的前寒武纪节肢动物化石记录一直未能得到确证, 因此, 普遍认为节肢动物这一在原口动物谱系中高度分异的类群, 与后口动物谱系中的各主要类群一样, 很可能起源于寒武纪大爆发这一生命演化史上规模最大

的创新事件<sup>[11-13]</sup>. 我国云南省澄江化石库被公认为观察寒武纪大爆发奥秘的最佳科学窗口, 它保存了众多动物门类极为精美的软躯体构造化石, 而且在时代上非常接近于绝大多数原口动物和后口动物门类起源的“源头”; 这样, 它不仅为脊椎动物起源和早期后口动物演化研究提供了令人信服的证据<sup>[12,14-18]</sup>, 而且为节肢动物的早期多样性研究做出了不少贡献<sup>[19-24]</sup>. 寒武纪时广泛出现的叶足动物所具有的成对不分节原始附肢, 使得许多古生物学家猜测它们很可能是节肢动物的一类原始祖先<sup>[25-27]</sup>. 而且, 舒德干、侯先光等人发现的某些早寒武世三叶虫<sup>[22]</sup>、基干群甲壳动物<sup>[23]</sup>和其他原始节肢动物<sup>[19]</sup>的主干内肢的确呈叶足状的事实也支持了这一猜想. 然而, 人们却始终未能在叶足动物类群中发现具有某些节肢动物创新性状的可靠例证来进一步证实这两大类之间的演化关系. 十分有意义的是, 本文报道了一种发现于澄江化石库中兼有叶足动物和节肢动物镶嵌特征的珍稀动物神奇喀哩山虫. 一方面, 它具有节肢动物的关键性创新特征, 例如成对的眼睛和触角; 另一方面, 它却仍然保留着叶足动物的典型性状(如蠕虫状的体形以及叶足状的附肢). 于是, 这一珍稀演化过渡类型的发现不仅为节肢动物的起源探索投进了新的曙光, 而且使我们不得不重新审视关于节肢动物中单

支型附肢与双支型附肢演化关系的传统观念的可  
靠性。

## 1 分类学描述

叶足动物门 Snodgrass 1938

纲和目未定

神奇啰哩山虫 *Miraluolishania* Liu & Shu  
gen.nov.(新属)

海口神奇啰哩山虫 *Miraluolishania haikouensis* Liu & Shu  
gen. et sp. nov.(新种)(图 1~4)

词源 属名源自与其相似的属啰哩山虫(*Luoli-  
shania*); 种名来自化石产地昆明海口(Haikou)。

模式标本 ELI-M0020 正模和副模(图 1(a)~(c))。

产地和层位 云南昆明海口地区, 尖山剖面, 下  
寒武统筇竹寺阶, 玉案山段, 始莱德利基三叶虫化石  
带, 与海口鱼产地和层位相同<sup>[28]</sup>。

特征 虫体分为明显的头部区域和躯干两部分,  
头部具一对眼睛和触角, 口位于前腹部。躯干由 14  
个体节组成, 每节具一对侧向延伸的附肢, 附肢上  
具若干细密的环纹。根据每个体节的长度及附肢的  
排列方式来看, 神奇啰哩山虫的躯干已具有了初步的  
分化并能辨识出前、中、后三部分。前躯干的附肢上具  
两排刺, 躯干最后部具有一小尾突, 肠道直而简单。

描述 本属种成体长约 14 mm (图 1(e), (f))。明  
显具有一椭圆形的头, 头部的前边缘具有一个坚硬的  
、有时强烈骨化的板片状结构, 占据了头部整个区  
域的 1/4, 且向腹面折叠而形成背、腹板双褶结构(图  
1(a), (b), 图 3(c), (d))。口位于前腹面的腹板之后(图  
2(i), (j))。在标本 ELI-M0001(图 1(e), (f))和 ELI-M0015  
(图 2(i), (j))中, 有一圆形的软体构造从口中伸出, 在  
大部分情况下, 这个软体构造都没有保存。因此, 这  
一构造可能具有扩张和伸缩的能力, 像昆虫的咽舌  
一样<sup>[29]</sup>。最引人注目的构造便是位于头部中间的两个  
卵形的黑疤(图 1(a), (b), (g)~(l))。这一构造与海口  
鱼的眼睛不仅在位置上而且在保存颜色上都非常相  
似, 因此应该被解释为行使同样功能的构造。这一解  
释更能得到发育生物学的支撑: 发育生物学的研究  
表明果蝇和斑马鱼运用相似的调节基因调节眼睛的  
发育<sup>[30]</sup>。头的后部具一对犀牛角状的构造(图 1(a),  
(b), (e), (f), (i)~(l), 图 2(e)~(l))。在背-侧向保存的标  
本 ELI-M0021(图 2(a)~(d))中, 一个细小的鞭状构造

从头部的背后方伸出来。同样的构造也出现在背-腹  
向保存的标本 ELI-M0007 中(图 2(g)~(h)), 这一鞭状  
构造从头的左侧伸出。在腹-背向保存的标本 ELI-  
M0010(图 2(e)~(f))中, 这一鞭状构造也是从头的左侧  
伸出向头前部伸展。因此综合起来看, 神奇啰哩山虫  
很可能具有一对生于背部的鞭状触角, 位于头部的  
后方, 可能是从眼睛和两个犀牛角状构造的中间  
区域伸出。

蠕虫状躯干的横截面呈圆柱形, 由 14 个体节组  
成, 具初级异律分节性(图 1(e), (f), (i), (j), 图 2(a)~(d),  
图 3(a), 图 4)。前 6 个体节构成前躯干(图 1(e), (f), (i),  
(j), 图 3(c), (d)), 第 7~9 个体节构成中躯干(图 1(e),  
(f), (i), (j), 图 3(e)), 第 9 个体节以后的区域构成后躯  
干(图 1(e), (f), (i), (j), 图 3(a), (c), (e)~(h))。前躯干各  
体节的横向宽度和纵长皆依次呈现出递增的趋势;  
中躯干各体节的横向宽度和纵长皆近乎一致; 后躯  
干各体节的横向宽度和纵长依次呈现出递减的趋势。  
最后一对附肢之后的躯干末端形成一个小尾突(图  
1(e), (f), (i), (j), 图 3(a))。

虫体躯干具明显横纹, 但仅分布于相邻附肢之  
间的区域, 附肢着生的躯干部位不具横纹, 而形成一  
个条带(图 1(i), (j), 图 2(g), (h))。每一个条带上均具  
一对横向排列的背刺, 并且每个刺都有一个强壮的  
底盘作为附着点(图 1(g)~(j), 图 2(a)~(h), 图 3(a), (b),  
(g))。可能是由于保存的原因, 在大部分情况下只有  
刺的底盘可以观察到(图 1(a), (b), (e), (f), 图 2(k), (l))。

各体节环纹数量从 1 条到 6 条不等(图 1(a), (b),  
(i), (j), 图 2(k), (l)), 其数量与体节的纵长成正比。第  
1 体节的环纹只有 1~2 条, 到第 6 体节可增至 4 条。中  
躯干各体节环纹为 4~6 条。后部 5 个体节中除最后  
一节没有显示横向环纹外, 均具环纹, 且环纹的数量  
由前部的 5 条向后端逐渐减少为 2 条。

附肢圆柱形, 向末端逐渐收缩, 基部最宽, 似乎  
强有力地附着在躯干上(图 1(a), (b)), 但并未见颚基  
等特殊构造。附肢末端只见 1 个爪(标本 ELI-M0003  
(图 1(d)) 和 ELI-M0039A(图 3(d)))。

附肢的长度在躯干各部也有变化。第 1 对附肢最  
长, 大约是其对应体节横向宽度的 6 倍(图 2(a)~(d)),  
除第 1 对附肢外, 前躯干的其余 5 对附肢几乎等长,  
大约是其对应体节横向宽度的 4 倍(图 1(e)~(j), 图  
2(e), (f)); 中躯干的附肢通常保存较差。在标本  
ELI-M0019A, B 和 ELI-M0052A(图 1(i), (j), 图 3(e))

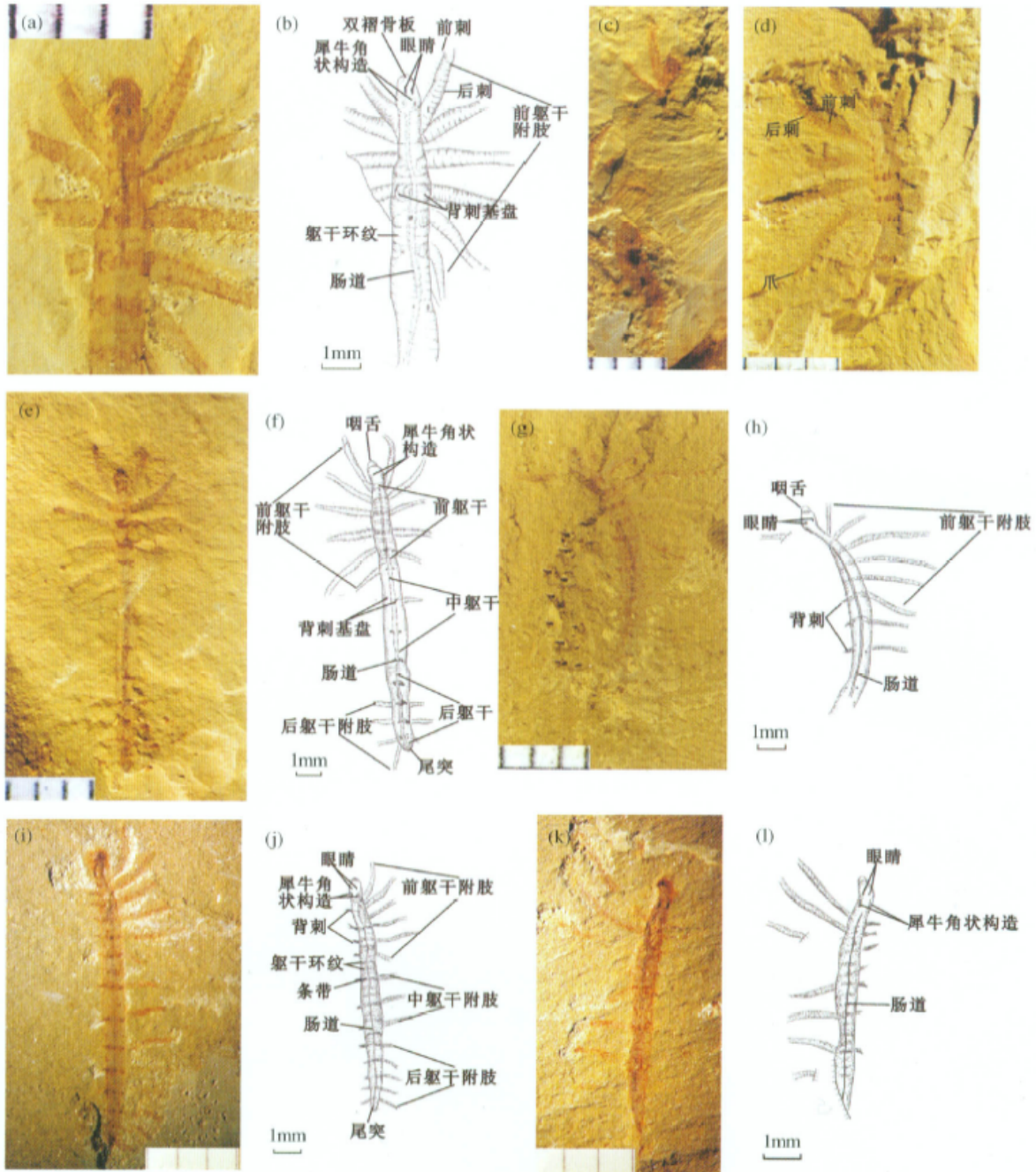


图 1 海口神奇啰哩山虫(*Miraluolishania haikouensis* gen. et sp. nov.)  
 (a)~(c) 模式标本; (d) 背刺及爪; (e), (f), (i)~(l)完整或近乎完整的标本; (e)~(h) 口部构造

中, 中躯干的附肢有幸得以保存, 这 3 对附肢几乎等长, 与前躯干附肢相比, 它们短而弱, 大约是其对应体节横向宽度的 3 倍. 后躯干的附肢比前躯干附肢短的多, 大约是其对应体节宽度的 2.5 倍(图 1(e), (f), (i), (j), 图 2(a)~(d), 图 3(a), (e), (f)). 附肢的密度在躯干各部也有变化, 前躯干和后躯干的附肢排列紧密, 中躯干附肢排列疏松(图 1(e), (f), (i), (j), 图 3(a)). 由此

看来, 神奇啰哩山虫的躯干及附肢都已显示了初步的分化.

神奇啰哩山虫的所有附肢均发育了细密的横纹. 横纹的数目与附肢的长度成正比(图 2(k), (l), 图 3(c), (d)). 前躯干的附肢上具两排细刺, 分别位于前后边缘(图 1(a), (b), (d), 图 2(a), (b), 图 3(a)); 中、后躯干的附肢上皆未见刺.

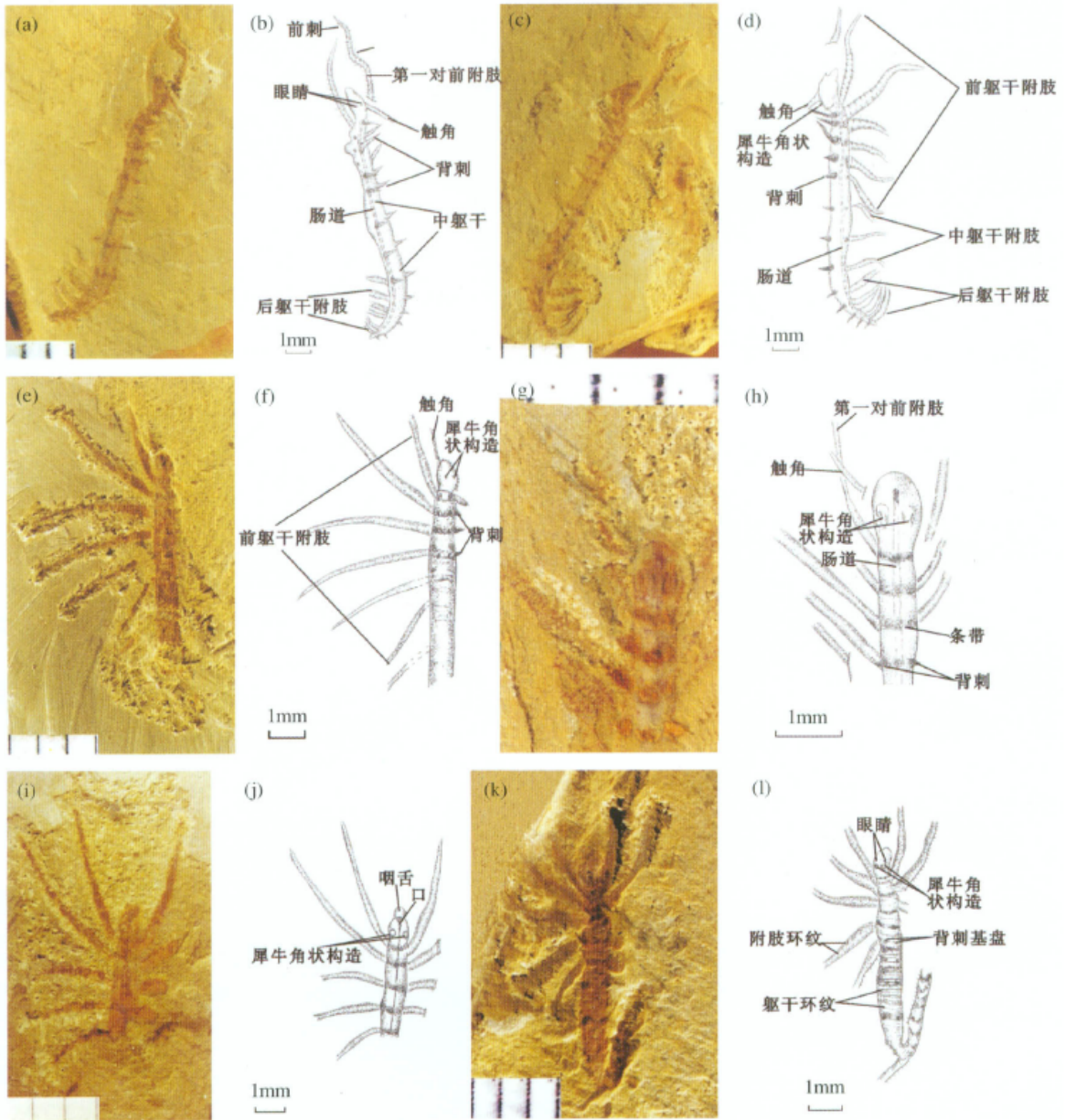


图2 海口神奇啰哩山虫(*Miraluolishania haikouensis* gen. et sp. nov.)  
(a)~(h)主要显示触角; (i)~(l)前部构造

肠道直而简单(图 1(a), (b), (e)~(l), 图 2(a)~(d), 图 3(b)), 呈黑色条带状, 位于腹方略靠边缘, 未见肛门。

## 2 比较和讨论

比较 神奇啰哩山虫与啰哩山虫表面上相似, 两者都有一个细长的躯干和尾突, 并且躯干都已显示出初步的分化。然而, 它们之间的区别也很明显: (1) 神奇啰哩山虫具有一对眼睛和触角, 而啰哩山虫没有这些构造。值得指出的是, Ramsköld 等人曾经误将犀牛角样的构造(即他们的所谓“瘤点”)解释为可能是

腿、眼睛或触角<sup>[4]</sup>; (2) 神奇啰哩山虫只具 14 个躯干体节, 但啰哩山虫却具有 16 个躯干体节; (3) 尽管啰哩山虫的躯干已经显示了初步的分化, 但其前部 6 对附肢不具刺状构造; (4) 神奇啰哩山虫在附肢的着生处的躯干上具两排背刺, 而后者在其相应位置具 3 个小瘤点; (5) 神奇啰哩山虫的附肢末端只见一爪, 然而啰哩山虫的附肢末端可见 4~5 个爪。由此可见, 神奇啰哩山虫应该代表着一个新的属种, 并且比啰哩山虫要进步一些。由于具有较为发达的视觉器官, 且前

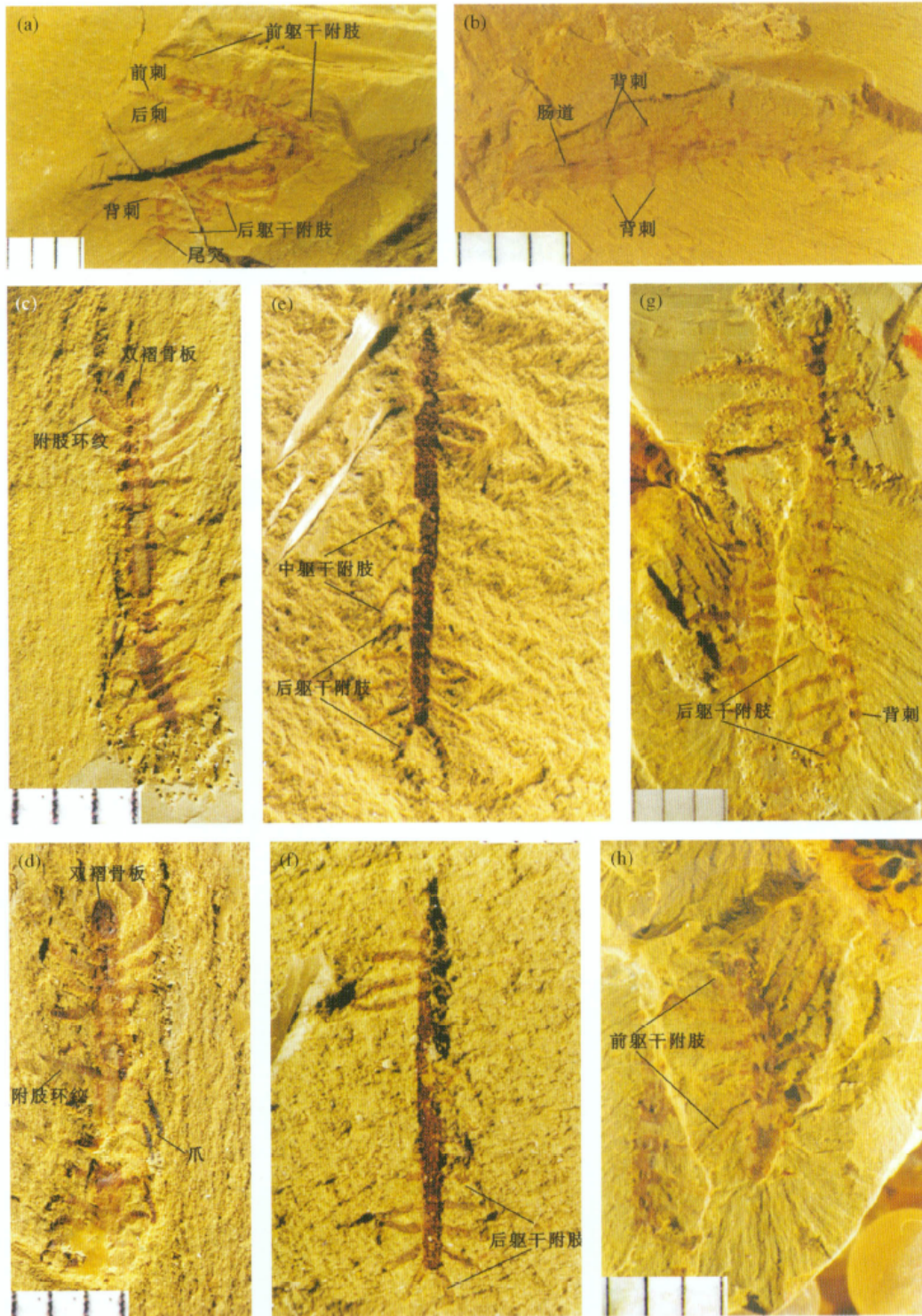


图 3 海口神奇啰哩山虫(*Miraluolishania haikouensis* gen. et sp. nov.)  
(a), (c)~(h)躯干的原始分部; (b) 两排背刺; (d) 爪

部附肢又武装了锐利的刺, 显然, 神奇啰哩山虫在运动和捕食能力上皆优于啰哩山虫。

谱系意义 53 块标本中, 红褐色虫体保存在土

黄色的围岩中(其中约有 1/3 的标本上的虫体几近完整), 背部的简单眼、可能的触角、前腹部的口以及前躯干明显聚合的体节, 都是神奇啰哩山虫的特有新

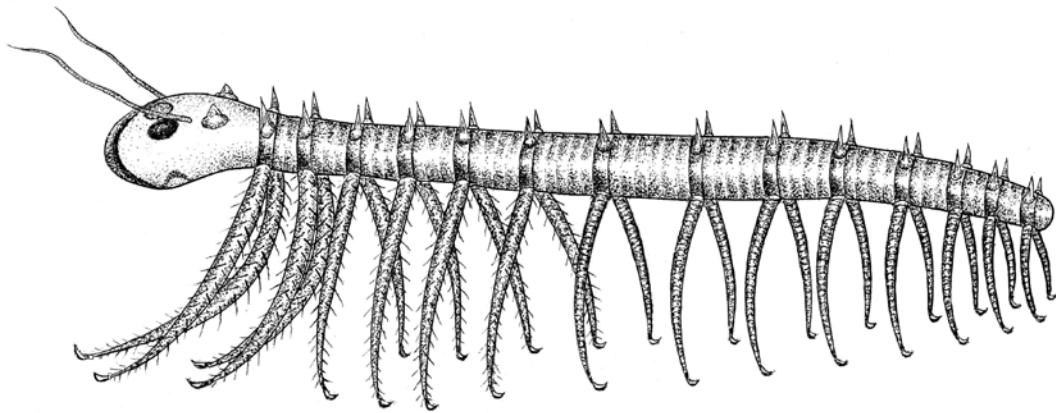


图4 海口神奇啰哩山虫(*Miraluolishania haikouensis* gen. et sp. nov.)的复原图

征. 眼睛和触角的出现表明: (1) 神奇啰哩山虫的前脑和中脑已有一定程度的发育. (2) 触角基因的激活并不比眼睛晚, 这已得到现生有爪类发育生物学的验证<sup>[31]</sup>. (3) 神奇啰哩山虫的触角是最靠前方的附肢, 这一点与具有前附肢的 *Kerygmachela*<sup>[32]</sup>, *Pambdelurion*<sup>[26]</sup>, *Aysheaia*<sup>[33]</sup>等叶足动物不同. 另一方面, 神奇啰哩山虫的触角却很像 *Fuxianhuia*, *Naraoia*, *Xandarella*<sup>[19]</sup>等一些真节肢动物基干类群的触角. 尽管这些动物的触角都位于腹面, 但它们都是最靠前方的附肢. 这些事实表明, 触角在节肢动物的系统发育中应该是一个同源特征. (4) 神奇啰哩山虫的触角和眼睛与现生的有爪类动物栉蚕(*Peropetus*)的对应构造很相似. 因此, 背生眼和触角应该是节肢动物的原始特征而不是衍生特征<sup>[19]</sup>.

澄江的节肢动物化石提供了节肢动物头化形成过程的许多信息, 触角体节之后头部的形成仅仅是将其后的体节逐步融合到头部体节的一个问题<sup>[18]</sup>. 分子生物学表明, 真节肢动物的前5~7对具附肢的体节发育为头部<sup>[34,35]</sup>. Müller等人<sup>[36]</sup>所研究的上寒武统Orsten化石库的甲壳动物的头部形成成为这一理论提供了证据. 神奇啰哩山虫具6对附肢的前躯干体节的聚合现象, 不仅为这一理论提供了有力的支撑, 而且表明它很可能代表着叶足动物和节肢动物之间的一种原始纽带. 此外, 神奇啰哩山虫躯干上的条带表明其几丁质表皮具有了某种程度的骨化或硬化, 就像节肢动物的几丁质表皮一样. 而且, 神奇啰哩山虫长长的附肢也暗示着其躯干可能具有了真分节<sup>[37]</sup>. 将这些创新特征综合起来看, 神奇啰哩山虫已开始一步步向节肢动物迈进了(图5).

尽管神奇啰哩山虫具有一系列形态解剖学上的独创新征, 但它也在很大程度上保留了寒武纪叶足动物(如 *Aysheaia*<sup>[33]</sup>, *Xenusion*<sup>[43]</sup>, 微网虫<sup>[44]</sup>, 怪诞虫<sup>[45]</sup>, 啰哩山虫<sup>[46]</sup>, 爪网虫<sup>[20]</sup>, 贫腿虫<sup>[47]</sup>)及现生的有爪动物栉蚕的一些原始共征: (1) 背刺, (2) 附肢具刺, (3) 躯干具环纹, (4) 未分节的单支型附肢, (5) 附肢强有力地附着在躯干上而无关节相联. 神奇啰哩山虫的第1个原始特征与怪诞虫很相似, 两者均具有一排侧背刺, 显然行使相似的防卫功能. 第2个特征与欧美的 *Aysheaia*和 *Xenusion*相似. 尽管附肢上刺的位置和数目不同, 但它们可能是同源的. 最后一个特征与贫腿虫相似, 后者的附肢也是强有力地附着在躯干上. 神奇啰哩山虫前5对附肢与火把虫的5对附肢很相似<sup>[48]</sup>. 我们可以想象, 如果将神奇啰哩山虫的中躯干和后躯干上的附肢去掉, 那么它比任何其他叶足动物更像火把虫<sup>[49]</sup>. 因此, 火把虫很有可能与神奇啰哩山虫具某种联系. 除此之外, 神奇啰哩山虫的第1对躯干附肢与Budd所指的AOPK (*Anomalocaris*<sup>[50]</sup>-*Opabinia*<sup>[51]</sup>-*Pambdelurion*<sup>[26]</sup>-*Kerygmachela*<sup>[32]</sup>)类群的前附肢有几分相像. 尽管两者在前附肢的位置和形状上不同, 但这一特征似乎暗示了两者之间的某种关系.

总的说来, 神奇啰哩山虫背部的简单眼, 前部聚合的6对体节, 前腹位的口以及可能的单支型触角都表明了它与节肢动物的同源性. 同时它的背刺以及未分节的单支型附肢又显示其与叶足动物密切相关. 此外, 神奇啰哩山虫的第1对躯干附肢与AOPK类群的前附肢的相似性也暗示了它和双支型叶足动物类群具某种关系. 这些都表明神奇啰哩山虫是一个具

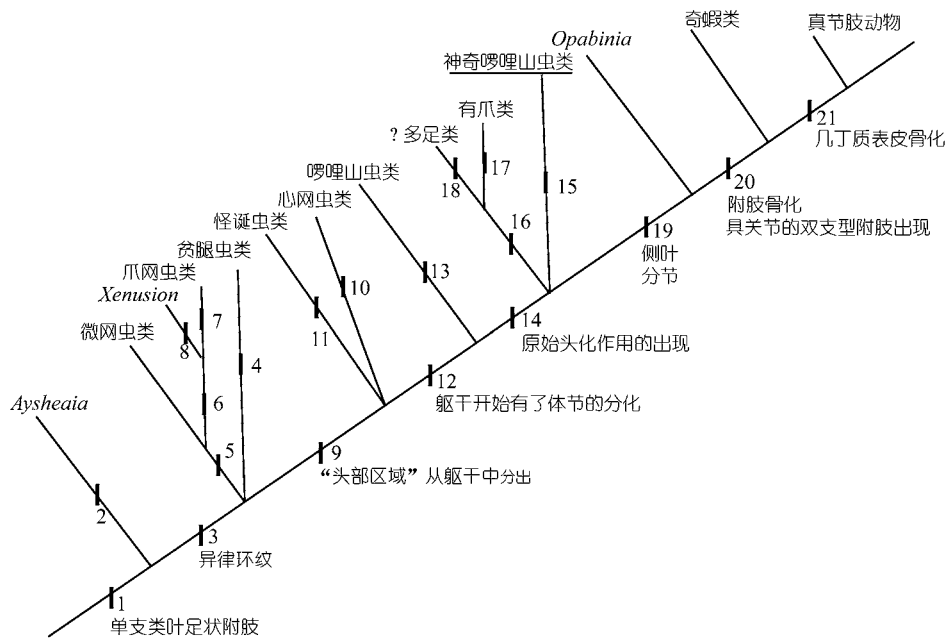


图 5 依据海口神奇啰哩山虫的形态学特征以及分子生物学信息提出的叶足动物的演化谱系 [25,32,38-42]

重要的特征有: 2. 捕食的前附肢; 4. 附肢强有力的附着在躯干上; 5. “武装的”节点; 6. 腿刺; 7. 躯干上具附属物; 8. 巨大的体形; 10. 长长的躯干, 附肢末端具 4~5 个爪; 11. 短的躯干, 躯干上具强烈刺化的骨板; 12. 躯干具有了原始分区; 13. 长而细的叶足状附肢, 每个体节背部具 3 个节点; 15. 简单眼, 单肢类触角, 前腹位的口; 16. ? 全肢的颚; 17. 黏液腺, 口乳突; 18. 坚硬的几丁质表皮, 单肢类附肢

有镶嵌特征的珍稀演化过渡类型。神奇啰哩山虫可能朝两个方向演化: 一种可能是Budd的猜想: 神奇啰哩山虫的单支型附肢一步步发展为AOPK类群所具有的“双支型附肢”, 然后再演化为真节肢动物的双支型附肢 [38]。然而, 单支类如何演化为双支类一直是节肢动物起源问题中的争论焦点。关于双支类与单支类间的演化关系研究, 有过许多假说, 但没有一个得到大家的公认 [10,39,51-53]。显然, 直接的化石证据对于验证和修正这些假说是至关重要的。神奇啰哩山虫的另一个可能演化方向便是直接朝单支型节肢动物演化。分子生物学资料也表明, 单支型多足类在单系的节肢动物体系中处于最原始的位置 [54,55]。此外, 12SrRNA数据也表明单支型附肢最原始 [55]。神奇啰哩山虫所具有的原始单支型附肢刚好为这些理论提供了关键性化石证据。Manton曾经假设单支型节肢动物在登陆以前便具有了一定程度的头化, 并且可能具有多种类型头部的初级分化。这一假说也得到神奇啰哩山原始头化作用的支撑。

致谢 诚谢肖书海等两位评审专家有益的建设性意见。感谢郭洪祥、姬严兵、程美蓉、翟娟萍在野外和室内工作的诸多帮助。本工作受国家自然科学基金重点项目(批准号:

40332016)和面上项目(批准号: 30270207)及国家重点基础研究发展规划项目(G 2000077702)资助。

### 参 考 文 献

- 1 Willmer P. Invertebrate Relationships Patterns in Animal Evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 1990
- 2 Fryer G. Reflections on arthropod evolution. Biol J Linnean Soc, 1996, 58: 1~55 [DOI]
- 3 Fortey R A, Thomas R H, eds. Arthropods Relationships. London: Chapman and Hall, 1997
- 4 Edgecombe G D, ed. Arthropods Fossils and Phylogeny. New York: Columbia University Press, 1998
- 5 Halanych K M, Bacheller J D, Aguinaldo A M A, et al. Evidence from 18S rDNA that the lophophorates are protostome animals. Science, 1997, 267: 1641~1643
- 6 Aguinaldo A M A, Turbeville J M, Linford L S, et al. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. Nature, 1997, 387: 489~498 [DOI]
- 7 Adoutte A, Balavoine G, Latillot N, et al. The new animal phylogeny: Reliability and implications. Proc Natl Acad of Sci USA, 2000, 97:4453~ 4456 [DOI]
- 8 Briggs D E G, Forty R A. The Early Radiation and Relationships of the Major Arthropod Groups. Science, 1989, 246: 223~225
- 9 Wheeler W C, Cartwright P, Hayashi C Y. Arthropod phylogeny: A combined approach. Cladistics, 1993, 9: 1~39 [DOI]
- 10 Manton S M. The Arthropods: Habits, Functional Morphology, and Evolution. Oxford: Oxford University Press, 1977

- 11 Lipps J H, Signor P W. Origin and Early Evolution of the Metazoan. New York and London: Plenum Press, 1992
- 12 Shu D G, Luo H L, Conway Morris S, et al. Lower Cambrian vertebrates from south china. *Nature*, 1999, 402: 42~46[DOI]
- 13 Chen J Y, Zhou G Q. Biology of the Chengjiang fauna. *Bull Natl Mus Nat Sci*, 1997, 10: 11~115
- 14 舒德干. 脊椎动物实证起源. *科学通报*, 2003, 48(6): 541~550 [摘要] [PDF]
- 15 Shu D G, Conway Morris S, Zhang X L, et al. A *Pikaia*-like chordate from the Lower Cambrian of China. *Nature* 1996, 384: 157~158[DOI]
- 16 Shu D G, Chen L, Han J, et al. The early Cambrian tunicate from South China. *Nature*, 2001, 411: 472~473 [DOI]
- 17 Chen J Y, Dzik J, Edgecombe G D, et al. A possible early Cambrian chordate. *Nature*, 1995, 377: 720~722[DOI]
- 18 Shu D G, Conway Morris S, Han J, et al. Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte (Lower Cambrian, China). *Nature*, 2001, 414: 419~424[DOI]
- 19 Hou X G, Bergstrom J. Arthropods of Lower Cambrian Chengjiang Fauna, Southwest China. *Fossils and Strata*, 1997, 45: 1~116
- 20 Hou X G, Ramsköld L, Bergström J. Composition and preservation of the Chengjiang fauna—a lower Cambrian soft-bodied biota. *Zoologies Scripts*, 1991, 20: 395~411
- 21 Shu D G, Vannier J, Luo H L, et al. Anatomy and life style of *Kumingella* (Arthropoda, Bradiorida) from the Chengjiang fossil Lagerstätte (Lower Cambrian; South China). *Lethaia*, 1999a, 32: 279~298
- 22 Shu D G, Geyer G, Chen L, et al. Redlichiacean trilobites with preserved soft-parts from the Lower Cambrian Chengjiang fauna, *Beringaria*. Special Issue, 1995, 2: 203~241
- 23 Shu D G, Zhang X L, Geyer G. Anatomy and systematic affinities of Lower Cambrian bivalved arthropod *Isoxys auritus*. *Alcheringa*, 1995, 19: 333~342
- 24 Chen J Y, Edgecombe G D, Ramsköld L, et al. Head segmentation in Early Cambrian *Fuxianhuia*: Implications for arthropod evolution. *Science*, 1995, 268: 1339~1343
- 25 Budd G E. The morphology and phylogenetic significance of *Kerygmachela kierkegaardii* Budd. *Trans R Soc Edinb Earth Sci*, 1990, 89: 249~290
- 26 Budd G E. Stem group arthropods from the Lower Cambrian Sirius Passet fauna of North Greenland. In: Forty R A, Thomas R H, eds. *Arthropod Relationships*. London: Chapman & Hall, 1997. 125~138
- 27 Hou X G, Bergström J. Cambrian lobopodians—ancestors of extant onychophorans? *Zool J Linnean Soc*, 1995, 114: 3~19[DOI]
- 28 Shu D G, Conway Morris S, Han J, et al. Head and backbone of the Early Cambrian vertebrate *Haikouichthys*. *Nature*, 2003, 421: 526~529 [DOI]
- 29 任淑仙. 无脊椎动物学. 北京: 北京大学出版社, 1990
- 30 Andrew P J. Introduction: Development genetics of the animal eye. *Cell & Dev Biol*, 2001, 12: 467[DOI]
- 31 Eriksson B J, Tait N N, Budd G E. Head development in the onychophoran *Euperipatoides kanangrensis* with particular reference to the central nervous system. *J Morphol*, 2003, 255: 1~23[DOI]
- 32 Budd G E. A Cambrian gilled lobopod from Greenland. *Nature*, 1993, 364: 709~717[DOI]
- 33 Whittington H B. The lobopodian animal *Aysheaia pedunculata* Walcott, Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia. *Phil Trans R Soc Lond*, 1978, B284: 165~197
- 34 Müller W A. *Developmental Biology*. New York: Springer, 1996
- 35 Wim G M, Damen M H, Ernst-August S, et al. A conserved mode of head segmentation in arthropods revealed by the expression pattern of Hox genes in a spider. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95: 10665~10670[DOI]
- 36 Müller K J, Walossek D. External morphology and larval development of the Upper Cambrian maxillopod *Bredocaris admirabilis*. *Fossils Strata*, 1998, 23: 1~19
- 37 Budd G E. Why are arthropods segmented? *Evolution & Development*, 2001, 3(5): 332~342[DOI]
- 38 Budd G E. The morphology of *Opabinia regalis* and the reconstruction of the arthropod stem group. *Lethaia*, 1996, 29: 1~14
- 39 Shubin N, Tabin C, Carroll S. Fossils, genes and the evolution of animal limbs. *Nature*, 1997, 388: 639~648[DOI]
- 40 Hwang U W, Friedrich M, Tautz D, et al. Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. *Nature*, 2001, 154~157
- 41 Giribet G, Edgecombe G E, Wheeler W C. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature*, 2001, 413: 157~161[DOI]
- 42 Ramsköld L. Homologies in Cambrian Onychophora. *Lethaia*, 1992, 25: 443~460
- 43 Dzik J, Krumbiegel G. The oldest 'onychophoran' *Xenusion*: A link connecting phyla? *Lethaia*, 1998, 22: 169~181
- 44 Ramsköld L, Hou X G. New early Cambrian animal and onychophoran affinities of enigmatic metazoans. *Nature*, 1991, 251: 225~228[DOI]
- 45 Bengtson S, Matthews S C, Missarzhevski V V, et al. The Cambrian netlike fossil *Microdictyon*. In: Hoffman A, Nitecki M H, eds. *Problematic Fossil*. New York: Oxford University Press, 1986. 97~115
- 46 侯先光, 陈均远. 云南澄江早寒武世节肢类与环节类中间性生物——*Luolishania* gen. nov. *古生物学报*, 1989, 28: 208~213
- 47 Chen J Y, Zhou G Q, Ramsköld L. A new Early Cambrian onychophoran-like animal, *Paucipodia* gen. nov., from the Chengjiang fauna, China. *Trans R Soc Edinb Earth Sci*, 1995, 85: 275~282
- 48 陈均远, 侯先光. 云南澄江早寒武世带蠕形的蠕形动物——*Facivermis* gen. nov. *古生物学报*, 1989, 28: 32~42
- 49 Delle Cave L, Simonetta A M. Early Palaeozoic Arthropods and problems of arthropod phylogeny; with some notes on taxa of doubtful affinities. In: Simonetta A M, Conway Morris S, eds. *The early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa* (Proc Int Symp Univ Camerino 27-31 March 1989). Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 189~244
- 50 Hou X G, Bergstrom J, Ahlberg P. Anomalocaris and other large animals in the Lower Cambrian Chengjiang fauna of Southwest of China. *Geologisk Foreningens i Stockholm Forhandlingar*, 1995, 117: 163~183
- 51 Kukulova-Peck J. The 'Uniramia' do not exist: The ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russian (Insect: Paleodichtyopteroidea). *Can J Zool*, 1992, 70: 236~255
- 52 Shear W A. End of the 'Uniramia' taxon. *Nature*, 1992, 359: 427~429
- 53 Panganiban G, Sebring A, Nagy L, et al. The development of Crustacean limbs and the evolution of arthropods. *Science*, 1995, 270: 1363~1366
- 54 Turbeville J M, Pfeifer D M, Field K G, et al. The phylogenetic status of the arthropods, as inferred from 18S rRNA sequences. *Molec Biol Evol*, 1991, 8: 669~686
- 55 Ballard J W O, Olsen G J, Faith D P, et al. Evidence from 12S ribosomal RNA sequences that onychophorans are modified arthropods. *Science*, 1992, 258: 1345~1348

(2004-02-10 收稿, 2004-03-30 收修改稿)