



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 2 (2003) 503–508



Évolution

Chuarina, Tawuia, Longfengshania. Trois classes de fossiles précambriens pour un même taxon

Bernard Teyssède

UMR 8592, université Paris-I / CNRS, 27, avenue Lombart, 92260 Fontenay-aux-Roses, France

Reçu le 4 juin 2003 ; accepté le 17 septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Chuarina, Tawuia et *Longfengshania* sont trois fossiles précambriens conservés sous forme de compressions carbonées. On les a trouvés ensemble dans la Formation de Tuanshanzi, en Chine, vers 1700 Ma. Kumar a découvert qu'à Rampura, en Inde, *Tawuia* avait servi de pédoncule reliant *Chuarina* à un socle adhésif. Il a interprété l'ensemble comme une algue portant une boule de spores. L'hypothèse soutenue dans cet article est que *Chuarina, Tawuia* et *Longfengshania* représentent trois stades dans le développement d'un même individu qui n'était pas une algue mais un parent éloigné de l'ancêtre commun des animaux et des champignons, un précurseur des actuels Dictyostélidés. **Pour citer cet article :** B. Teyssède, C. R. Palevol 2 (2003).

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

***Chuarina, Tawuia, Longfengshania.* Three classes of Precambrian fossils for the same taxon.** *Chuarina, Tawuia* and *Longfengshania* are three Precambrian fossils preserved as carbonaceous compressions. They were found together in the Tuanshanzi Formation, China, circa 1700 Ma. Kumar discovered that *Tawuia* was used in Rampura, India, as a peduncle linking *Chuarina* to an adhesive base. He interpreted this combination as a seaweed bearing a ball of spores. The present paper supports the hypothesis that *Chuarina, Tawuia* and *Longfengshania* refer to three stages in the development of the same individual that was not a seaweed but a distant relative of the common ancestor of Metazoa and Fungi, a forerunner of the current Dictyostelids. **To cite this article :** B. Teyssède, C. R. Palevol 2 (2003).

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : *Chuarina* ; *Tawuia* ; *Longfengshania* ; Précambrien ; Tuanshanzi ; *Dictyostelium*

Keywords: *Chuarina*; *Tawuia*; *Longfengshania*; Precambrian; Tuanshanzi; *Dictyostelium*

Un chapitre haut en couleurs du livre de Stephen Jay Gould, *Wonderful Life* [2], nous conte « la chronique réelle de l'étude d'*Anomalocaris* » : comment les ap-

pendices d'une « bizarre crevette » (en grec : *anomalos caris*), une méduse en forme de tranche d'ananas et le dos aplati d'une holothurie ont été collés ensemble pour reconstituer le plus féroce prédateur du Cambrien. On peut transposer le même jeu de puzzle, avec

Adresse e-mail : bteyssedre@wanadoo.fr (B. Teyssède).

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.
doi:10.1016/j.crpv.2003.09.023

des résultats tout aussi surprenants, à des organismes qui ont vécu dans les océans du Précambrien, plus d'un milliard d'années avant *Anomalocaris*.

1. Trois énigmatiques fossiles du Précambrien : *Chuarua*, *Tawuia* et *Longfengshania*

Mettons en place, comme l'aurait fait Gould, les *dramatis personae*. Il y en a trois. Elles ne se ressemblent que par leur mode habituel de conservation, qui est celui des « compressions carbonées » [4–6,8] : une mince pellicule d'un noir luisant, résultat de l'écrasement d'un corps mou entre des sédiments qui sont devenus des plaques de schiste. *Chuarua* [1,14,17,18] a pris par compression l'aspect d'un disque dont la surface est le plus souvent lisse, à l'occasion ornée de rides concentriques, de plis obliques ou de fentes radiales. Sur le vif, ce devait être une boule à coque épaisse mais non rigide, qui flottait dans le plancton à la façon de ces organismes unicellulaires qu'on appelle les acritarches, mais beaucoup plus grosse. *Tawuia* avait l'allure d'une limace rampante « en forme de saucisse », nous dit Hofmann [6,4]. *Longfengshania* fait penser, selon Zhu et Chen [20], à une plante multicellulaire, composée d'un disque adhésif, d'une tige cylindrique et d'une feuille charnue.

Les plus anciens spécimens connus des trois fossiles proviennent du Groupe géologique de Changcheng, près de Jixian, en Chine du Nord-Est. Ses sédiments se sont déposés entre 1 850 et 1 600 Ma. Leur épaisseur totale atteint 2630 m [19,20]. De bas en haut se superposent les Formations de Changzhougou, Chuanlinggou, Tuanshanzi et Dahongyu. *Tawuia* et *Chuarua* étaient déjà présentes dans les deux premières [7]. Personne ne s'attendait à trouver à une époque aussi reculée un organisme aussi complexe que *Longfengshania*. Du Rulin et Tian Lifu avaient décrit cette « plante » dans un site chinois beaucoup plus récent, Changlongshan, daté de 850 Ma environ [11]. Zhu et Chen ont créé la surprise en annonçant, en 1995, qu'ils avaient découvert des *Longfengshania* dans les schistes de Tuanshanzi, à un niveau daté de 1700 Ma environ [20]. Par la suite le disque noir de *Chuarua* est devenu tout au long des temps précambriens la plus commune des « compressions carbonées ». Son compagnon habituel est *Tawuia* [10,13,16]. *Longfengshania* est plus rare. La longévité de leur association a été

extraordinaire. Plus d'un milliard d'années après Tuanshanzi, on retrouve les trois fossiles ensemble à Doushantuo, vers 570 Ma [18].

2. Hypothèses sur le statut taxinomique de *Chuarua*

Lorsque Walcott, en 1899, découvrit *Chuarua* dans le Grand Canyon du Colorado, il crut avoir affaire à une coquille de brachiopode [17]. D'autres interprétations ont suivi, tout aussi incongrues : foraminifère agglutiné, opercule d'hyolithe, œuf de trilobite, méduse. Aujourd'hui trois hypothèses sont en compétition. *Chuarua* représenterait une colonie microbienne, ou un protiste planctonique, ou le stade reproductif d'une algue thallophyte.

La première hypothèse est celle de Sun [13]. Il a cru reconnaître dans *Chuarua* une colonie flottante de Cyanobactéries proches de l'actuel *Nostoc*. Mais si les Nostocales avaient laissé des traces aussi abondantes au Protérozoïque, comment expliquer qu'on n'en signale plus aucune à partir du Cambrien, alors que les mêmes bactéries sont aujourd'hui si communes ? Lorsque *Chuarua* a été conservée à trois dimensions, comme c'est le cas pour quelques spécimens de Little Dal [3] ou de Visingsö [14], on se rend compte que la vésicule était entourée par une paroi organique épaisse, robuste, opaque aux électrons – très différente de la mince enveloppe d'une « balle » de *Nostoc* qui a des chances infimes de n'être pas détruite. La découverte par Yuan, en 2001, d'exemplaires admirablement conservés de *Chuarua* dans les phosphorites de Doushantuo [18] a confirmé ces indications et a ajouté une observation qui écarte définitivement l'image d'une colonie microbienne. Yuan a remarqué, sur près d'une moitié de la population de sphérules, une fissure médiale. Sa fréquence montre qu'il s'agit d'une structure biologique stable et non pas d'artefacts dus à la pression des sédiments – pression qui aurait produit des fentes à bordure irrégulière, en dent de scie, au lieu d'une fissure régulière de position constante. Il est clair que la sphère s'est fendue le long d'une zone méridienne pour permettre soit la sortie d'un kyste, soit l'émission de spores.

Les partisans de l'hypothèse qui fait de *Chuarua* un protiste planctonique pensent à une algue unicellulaire comparable aux Pyramimonadales actuelles. Il s'agit

d'un ordre d'algues vertes, ou Chlorophytes, qui passe pour très primitif et dont l'origine est effectivement très ancienne — j'ai tenté de montrer dans mon livre *La vie invisible* paru en 2003 que certains acritarches vieux de plus de 1300 Ma en font peut-être déjà partie [15]. *Chuarria* leur ressemble par son enveloppe robuste quoique non rigide et par sa vésicule sphérique qui augmente beaucoup de volume en cours de croissance. La ligne de rupture médiale ajoute à cette ressemblance. Elle est attestée dès 1350 Ma sur une *Leiosphaeridia* de l'Oural. Elle n'impose pourtant pas l'idée de parenté, car la même fente se retrouve dans beaucoup d'autres cas, y compris sur des oeufs de Rotifères et de Crustacés. Les prétendus « canaux radiaires » que Jux [9] et Amard [1] ont attribués à *Chuarria* en les comparant aux pores de la Pyramimonadale *Tasmanites* n'étaient que des artefacts dus à la détérioration.

La troisième hypothèse, celle qui voit en *Chuarria* le stade reproductif d'une algue thallophyte, a reçu un argument de poids quand on a remarqué que la sphère flottante cohabitait avec *Longfengshania* (Hofmann, 1985) [5]. Nous en parlerons à ce propos. Auparavant, il faut dire un mot des relations entre *Chuarria* et *Tawuia*.

3. Les relations entre *Chuarria* et *Tawuia*

Lorsque, pour faire image, Hofmann a attribué à *Tawuia* « la forme d'une saucisse » [6], il voulait parler d'un cylindre aux deux bouts arrondis, assez gros et court, plus ou moins incurvé. En réalité l'aspect du fossile est très mal défini. La courbure *post mortem* s'explique par des raisons mécaniques pour un corps mou et flexible. Les deux collections les plus riches, celles de Little Dal (146 spécimens) et de Kapp Lord (125 spécimens), sont d'une variété déconcertante [3]. La largeur des spécimens varie de 1 à 8,5 mm, la longueur moyenne est de 2,5 cm mais un individu dépasse 15 cm (encore est-il incomplet); les côtés sont le plus souvent parallèles, mais les exemplaires les plus courts s'amenuisent vers l'arrière, les extrémités sont en général hémisphériques mais parfois un peu pointues ou au contraire l'une d'elles est renflée. Dans quelques cas une sorte de tige axiale sombre suggère un organe interne. La synonymie ajoute à la confusion. Sur une même plaque de Little Dal, on voit côte à côte

des *Tawuia* dessiner des signes en I, C, U, J ou S [3]. Ces dessins variés ont fait attribuer à leurs contemporains de Gaoyuzhuang, en Chine, des noms de genres différents [6,12].

On a remarqué entre *Chuarria* et *Tawuia* une gradation continue de formes intermédiaires [13,16]. S'agit-il d'individus de la même espèce à divers stades de croissance ? Il arrive que le corps d'une *Tawuia* contienne de nombreux petits disques sombres, d'une largeur uniforme (0,2 mm), qui ressemblent à des *Chuarria* en miniature. Si ces disques ne sont pas des artefacts de diagenèse, s'agit-il de cellules reproductrices [3] ?

Une solution partielle de l'énigme a été proposée en 2001 par Kumar à partir de spécimens trouvés dans les schistes de Rampura, en Inde centrale [10] (voir Fig. 1). Tantôt la sphère aplatie de *Chuarria* est attachée à une forme oblongue qu'on aurait appelée *Tawuia* si on l'avait recueillie séparément. Tantôt une *Tawuia* est fixée au substrat par un socle court et trapu. Lorsque ce socle est vu d'en haut il apparaît comme circulaire et Kumar lui a donné le nom de *Suketea*. Vu de profil, il prend l'allure d'un trapèze et Kumar l'appelle *Tilsoia*. Tous ces fossiles représentent en réalité, selon lui, les trois parties — socle, thalle et sphère apicale — d'un organisme unique, d'une même « plante ». Lorsque la

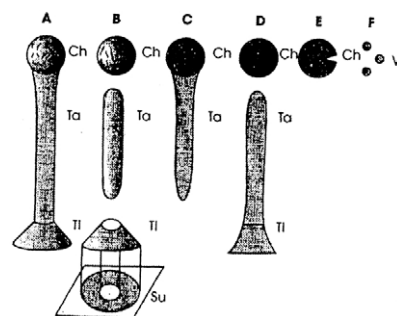


Fig. 1. *Tawuia* + *Chuarria*. Interprétation par S. Kumar de la relation entre cinq fossiles de Rampura (Inde centrale). Ch. *Chuarria circularis*. Su. *Suketea rampuraensis* (= base vue d'en haut). Ta. *Tawuia dalensis*. Ti. *Tilsoia khoripensis* (= base vue latéralement). Vi. *Chuarria vindhyensis* (= spores émises par Ch).

Fig. 1. *Tawuia* + *Chuarria*. The connection between five fossils from Rampura (Central India) as interpreted by S. Kumar [12]. Ch. *Chuarria circularis*. Su. *Suketea rampuraensis* (= base seen from the upper side). Ta. *Tawuia dalensis*. Ti. *Tilsoia khoripensis* (= base, lateral view). Vi. *Chuarria vindhyensis* (= spores shed by Ch).

sphère approchait de sa maturation elle se détachait de sa tige pour flotter et la tige se séparait de son socle. La sphère grossissait dans le plancton et, lorsqu'elle était mûre, elle se fendait en libérant de nombreuses spores qui étaient autant de *Chuarina* miniaturisées. Kumar a baptisé sa « plante », en hommage au pionnier des études précambriennes en Inde, *Radhakrishnania*. Il ne doute pas un instant qu'il s'agisse d'une algue, mais il hésite à la classer parmi les Vauchériales (Xanthophycées) ou les Ulotrichales (Ulvophycées).

4. L'association entre *Longfengshania* et *Chuarina*

Dans le lagon calme de Tuanshanzi, au-dessous du niveau des marées, un limon gris foncé s'est déposé en strates lisses qui portent, à plus de 300 exemplaires, des films carbonés noirs ou plus rarement leur moulage brun [20]. Ils ont l'allure de « feuilles », le plus souvent larges de 0,5 à 3,5 mm et longues de 5 à 10 mm. Elles sont reliées par une « tige » cylindrique à un socle discoïde qui a pu servir de racine ou d'organe de fixation. Les dimensions macroscopiques, la différenciation entre une feuille, une tige et une racine montrent qu'il ne s'agit pas d'agrégats de bactéries. Zhu et Chen [20] ont reconnu des algues apparentées à *Longfengshania*.

Dix ans plus tôt en 1985, Hofmann avait observé à Little Dal, au Canada, un étrange « bouquet » de ces « feuilles » ovales [3] (voir Fig. 2). Elles étaient toutes à peu près de la même taille, indice qu'elles se trouvaient à un même stade de développement. Chacune d'elles était portée par une sorte de tige ou de pédoncule court et mince. Certaines tiges semblaient sortir d'une masse globuleuse, irrégulière, épaisse. Le « bouquet », pour quelque obscure raison, était accompagné par plusieurs disques de *Chuarina* — qui est aussi, à tous les niveaux du Groupe de Changcheng, le fossile le plus abondant.

Les *Longfengshania* de Tuanshanzi, beaucoup mieux conservées que tous les exemplaires connus auparavant, ont été décrites par Zhu et Chen de façon précise [20]. Elles relèvent, selon ces auteurs, de deux espèces distinctes. Le type 1 prend la forme d'une « cuillère » que sa tige relie à une sorte de crampon discoïde. Le type 2 est tantôt lancéolé, tantôt plus allongé, et une tige rubanée le relie à une racine qui

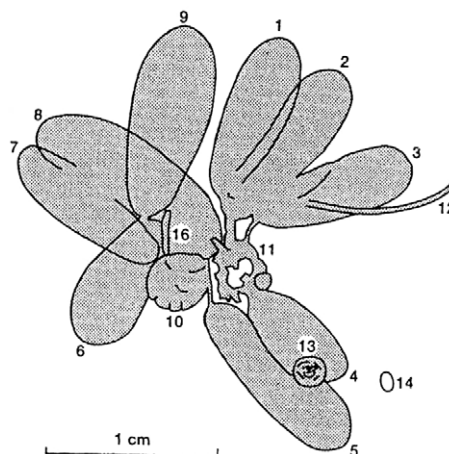


Fig. 2. *Longfengshania* + *Chuarina*. Dessin de H.J. Hofmann d'après un groupe de compressions carbonées de Little Dal (Canada). 1–9. « Feuilles » de *Longfengshania*. 10–11. Disques de fixation. 12 et 16. Tiges ou pédoncules. 13–14. *Chuarina*.

Fig. 2. *Longfengshania* + *Chuarina*. Drawing by H.J. Hofmann from a cluster of carbonaceous compressions, Little Dal (Canada). 1–9. “Leaves” of *Longfengshania*. 10–11. Basal disks. 12, 16. Stalks. 13–14. *Chuarina*.

ressemble à une « touffe de cheveux ». Zhu et Chen ont remarqué sur certains spécimens de fines lignes longitudinales et une bordure « en palissade ». Ils ont même cru discerner les vestiges d'organes internes : un canal de mucilage entouré d'un tissu multicellulaire. Ils ont été plus loin. Non sans audace, ils ont cru reconnaître dans ces très antiques fossiles les précurseurs de deux ordres d'algues actuelles. Le type 2 réunirait les caractères propres des Laminaires, qui sont des algues brunes (Phaeophycées) : la différenciation entre une tige et une ou plusieurs lames lancéolées ou rubanées, les hyphes filamenteux, les canaux de mucilage, une palissade de sporanges. Le type 1, nous disent Zhu et Chen, ressemble par ses contours à une algue verte, *Ulvaria*, mais par sa structure interne il fait aussi penser à des algues brunes, les Scytosiphonales.

Il me semble qu'il serait hasardeux de faire remonter les Phaeophycées aussi haut dans le temps – 1700 Ma, si l'on admet que les dates proposées pour Tuanshanzi sont exactes. Il est plus raisonnable de penser que *Longfengshania* représente une lignée d'algues aujourd'hui éteinte, qui a eu avec certaines de nos « algues brunes » une ressemblance fortuite.

Mais *Longfengshania* était-elle vraiment une algue ?

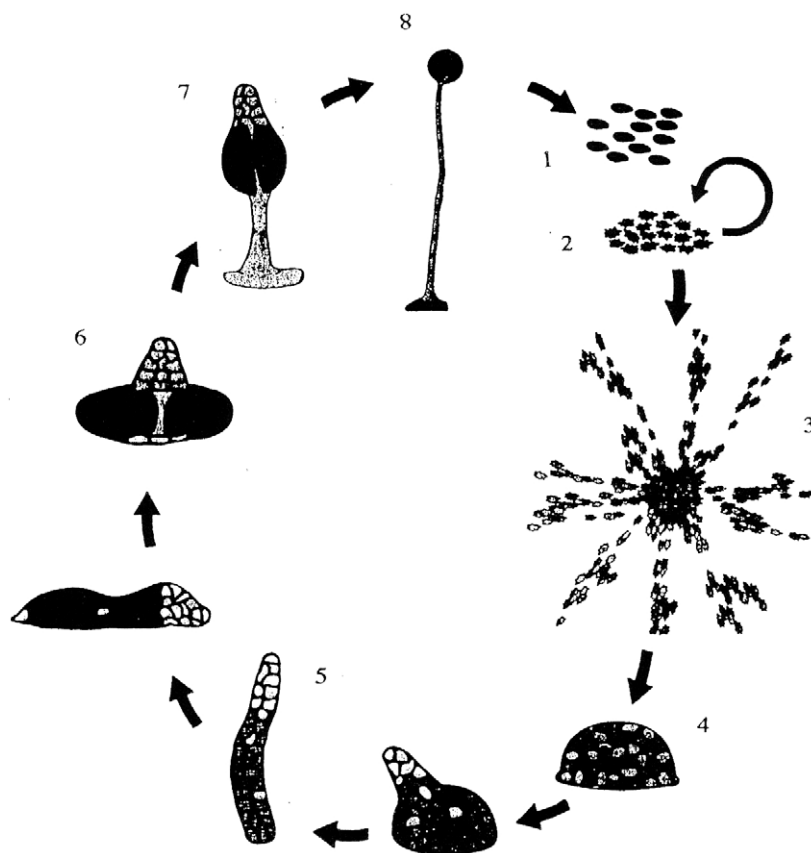


Fig. 3. *Chuaria*, *Tawuia* et *Longfengshania* comparées à trois phases dans le cycle vital de *Dictyostelium* (d'après G.P. Otto et R.H. Kessin, *Protist* 152, 2001). 1. Spores. 2. Amibes libres. 3. Agrégation des amibes. 4. Agrégat multicellulaire en dôme. 5. « Limace » (cf. *Tawuia*). 6. Sorocarpe en formation. 7. Sorocarpe sur son pédoncule (cf. *Longfengshania*). 8. Sorocarpe mûr (cf. *Chuaria*) rempli de spores et prêt à se détacher du pédoncule.

Fig. 3. *Chuaria*, *Tawuia* and *Longfengshania* compared to three stages in the cycle of life of *Dictyostelium* (after G.P. Otto and R.H. Kessin, *Protist* 152, 2001). 1. Spores. 2. Free-living amoebae. 3. Aggregating amoebae. 4. Dome-shaped multicellular aggregate. 5. « Slug » (cf. *Tawuia*). 6. Developing sorocarp. 7. Sorocarp on its stalk (cf. *Longfengshania*). 8. Mature sorocarp (cf. *Chuaria*) filled with spores, ready to leave its stalk.

5. Les trois fossiles n'en font peut-être qu'un – mais il ne s'agit pas d'une algue

Chuaria et *Longfengshania* réunies à Little Dal, *Chuaria* et *Tawuia* réunies à Rampura : et si les trois fossiles n'en faisaient qu'un ? *Longfengshania* et *Tawuia* sont moins répandues que *Chuaria* et leur biotope n'est pas le même. *Chuaria* est planctonique, les deux autres sont benthiques. Ils n'ont pu cohabiter que lors de circonstances particulières. Cependant, là où l'on trouve *Longfengshania* ou *Tawuia*, on trouve invariablement aussi *Chuaria*. Leur association dans un même site s'est trop souvent répétée pour être fortuite. Hofmann [5] s'est demandé si ces trois fossiles

d'aspect si différent ne représentaient pas en réalité trois stades dans le cycle vital du même organisme. Au lieu de leur attribuer trois phylums distincts, il a classé *Chuaria*, *Tawuia* et *Longfengshania* dans trois « familles » d'un même « ordre », les Chuariales [7]. Cela ne me paraît pas une bonne solution : ou bien les trois fossiles ne sont pas apparentés du tout, ou s'ils le sont, ils font partie de la même famille, et plus précisément de la même espèce, puisqu'ils représentent trois stades du développement d'un même individu.

Supposons que la seconde hypothèse soit juste. Il existe bien un type d'organisme auquel la description s'applique. Mais il ne s'agit pas, comme on l'avait cru, d'une algue.

Considérons l'actuel *Dictyostelium* (voir Fig. 3). Des cellules amœboïdes s'agrègent pour former un pseudoplasmode capable de se mouvoir comme une entité multicellulaire qui prend la forme d'une limace. Supposons-la aplatie par compression, elle ressemblerait à *Tawuia*. Elle rampe. Lorsqu'elle a trouvé un emplacement favorable elle se fixe, se dresse verticalement et change de forme. Sa base élargie en disque porte une tige qui culmine sur un fruit d'aspect variable—sphérique, oblong, lancéolé ou piriforme. La ressemblance de ce « sorocarpe » composé de trois parties, une base, une tige et un fruit (qui par compression s'aplatirait comme une feuille) avec une *Longfengshania*, me paraît frappante. Lorsque le fruit est mûr ses spores germent et émettent des gamètes amœboïdes qui s'accouplent. Le zygote attire à lui les amibes qui l'entourent, il les absorbe et à force d'augmenter son volume il devient une cellule sphérique géante qu'entoure une paroi épaisse : ce « macrocyste » est tout à fait semblable à *Chuarua*.

Dictyostelium est au sens large un Mycétozoaire, un parent éloigné de l'ancêtre commun des animaux et des champignons. S'il est vrai, comme j'ai tenté de le montrer dans mon livre *La vie invisible* [15], que cet ancêtre commun s'était séparé avant 2000 Ma de celui des plantes, il est probable que la lignée qui mène aux Mycétozoaires s'était différenciée avant 1700 Ma. L'organisme composite que nous appelons *Chuarua*, *Tawuia* et *Longfengshania* nous en donne-t-il une image ? Je n'en ai pas la preuve. Du point de vue morphologique, c'est une hypothèse de travail que de nouvelles découvertes auront à confirmer ou à réfuter. Du point de vue phylogénétique, ce n'est pas impossible.

Références

- [1] B. Amard, Ultrastructure of *Chuarua* (...) from the Late Proterozoic Penjari Formation, Benin and Burkina-Faso, West Africa, *Precambrian Res.* 57 (1992) 121–123.
- [2] S.J. Gould, *Wonderful Life* (1989), traduction française par M. Blanc, sous le titre: *La vie est belle*, Éditions du Seuil, Les surprises de l'Évolution, Paris, 1991, pp. 211–225.
- [3] H.J. Hofmann, The mid-Proterozoic Little Dal macrobiota, Mackenzie Mountains, north-west Canada, *Palaeontology* 28 (1985) 331–354.
- [4] H.J. Hofmann, Proterozoic carbonaceous films, in: J.W. Schopf, C. Klein (Eds.), *The Proterozoic Biosphere. A Multidisciplinary Study*, Cambridge University Press, 1992, pp. 349–357.
- [5] H.J. Hofmann, Proterozoic and selected Cambrian megascopic carbonaceous films, in: J.W. Schopf, C. Klein (Eds.), *The Proterozoic Biosphere. A Multidisciplinary Study*, Cambridge University Press, 1992, pp. 957–979.
- [6] H.J. Hofmann, Proterozoic carbonaceous compressions ('metaphytes' and 'worms'), in: S. Bengtson (Ed.), *Early Life on Earth. Nobel Symposium No. 84*, Columbia University Press, New York, 1994, pp. 342–357.
- [7] H.J. Hofmann, C. Jinbido, Carbonaceous megafossils from the Precambrian (1800 Ma) near Jixian, Northern China, *Can. J. Earth Sci.* 18 (1981) 443–447.
- [8] H.J. Hofmann, S. Bengtson, Stratigraphic distribution of megafossils, in: J.W. Schopf, C. Klein (Eds.), *The Proterozoic Biosphere. A Multidisciplinary Study*, Cambridge University Press, 1992, pp. 501–506.
- [9] U.J. Jux, Über die Wandstrukturen sphaeromorpher Acritarchen: *Tasmanites* Newton, *Tapajonites* Sommar & Van Boekel, *Chuarua* Walcott, *Palaeontographica Abt. B* 160 (1977) 1–16.
- [10] S. Kumar, Mesoproterozoic megafossil *Chuarua*–*Tawuia* association may represent part of a multicellular plant, *Precambrian Res.* 106 (2001) 187–211.
- [11] D. Rulin, T. Lifu, Discovery and preliminary study of megalgae *Longfengshania* from the Qinbaikou System of the Yenshan Mountain area, *Acta Geol. Sin.* 59 (1985) 183–190.
- [12] D. Rulin, W. Qizheng, T. Lifu, Catalogue of algal megafossils from the Proterozoic of China, *Precambrian Res.* 73 (1995) 291–298.
- [13] W. Sun, Palaeontology and biostratigraphy of Late Precambrian macroscopic colonial algae: *Chuarua* Walcott and *Tawuia* Hofmann, *Palaeontographica, Beitrage zur Naturgeschichte, der Vorzeit*, Pal. B. Bed (1987) 203.
- [14] N.M. Talizina, Ultrastructure and Morphology of *Chuarua circularis* (...) from the Neoproterozoic Visingsö Group, Sweden, *Precambrian Res.* 106 (2000) 187–211.
- [15] B. Teyssèdre, *La vie invisible. Les trois premiers milliards d'années de l'histoire de la vie sur terre*, L'Harmattan, Paris, 2003.
- [16] G. Vidal, et al., Biostratigraphical implications of a *Chuarua*–*Tawuia* assemblage and associated Acritarchs from the Neoproterozoic of Yakutia, *Palaeontology* 36 (1993) 387–402.
- [17] C.D. Walcott, Precambrian fossiliferous formation, *Bull. Geol. Soc. A.* 10 (1899) 199–244.
- [18] X. Yuan, et al., Pyritized *Chuarua*ids with excystment structures from the Late Neoproterozoic Lantian formation in Anhui, South China, *Precambrian Res.* 107 (2001) 253–263.
- [19] Z. Zhang, Clastic facies microfossils from the Chuanlinggou Formation (1800 Ma) near Jixian, North China, *J. Micropalaeontol.* 5 (1986) 9–16.
- [20] S. Zhu, H. Chen, Megascopic multicellular organisms from the 1700-year-old Tuanshanzi Formation in the Jixian Area, North China, *Science* 270 (1995) 620–622.