

<http://www.geojournals.cn/georev/ch/index.aspx>

# 前寒武纪生物起源时间的化石和分子钟研究

柯叶艳 齐文同

北京大学地质学系, 100871

**内容提要** 时间尺度的确定,对于估计生物有机体的分子和形态改变的速率,以及建立大进化和生物古地理学模式都是非常必要的。传统的化石记录和新兴的分子钟研究,是可以提供生物谱系起源和分支时间的两种手段。占整个地球生命历史七分之六的前寒武纪,是地球及地球上生命演化的重要时期。对前寒武纪相当繁荣的微生物的起源时间和后生动物各门类的分支演化时间的研究,一直存在着很大的争议。本文在总结化石记录和分子钟研究结果时发现:由分子钟研究得出的早期微生物的起源时间明显晚于化石记录,而在后生动物分支演化时间的估算上却早于化石资料。本文试图从两种方法自身的特点来探讨这种分支演化时间的重大差别。

**关键词** 前寒武纪 化石 分子钟

前寒武纪是地球及地球上生命演化的重要时期。在前寒武纪古生物学的研究中,对一些主要生物谱系出现时间的探讨,长期以来一直备受关注。前寒武纪比较繁荣的各类微生物分别是在什么时间出现的?前寒武纪后生动物化石种类的贫乏,是否表明直到寒武纪进化辐射才开始出现?这方面的研究早期主要集中在形态学方面,即化石及解剖学研究。伟大的生物进化学说奠基人达尔文在《物种起源》(1859)一书中曾指出,化石记录是唯一可以精确地反映生物的进化时间和进化历程的证据。但由于前寒武纪生物大多数是软体类的,化石的形成和保存均比较困难,造成化石记录贫乏(尤其是多细胞动物),这给系统和精确地研究各生物门类的起源带来了很大的困难。现代分子生物学的快速发展,不但使得利用分子钟手段来估算古生物的起源及分支演化成为可能,而且为进一步研究前寒武纪生物起源问题开创了新的前景。但随着研究的不断深入,笔者等发现这两种方法的研究结果存在着一定的差异。本文综合分析这两种方法的作用和不完善之处,并希望在正确认识这两种方法的合理性和局限性的基础上,将它们适当地结合起来,以促进前寒武纪生物起源的时间问题的研究。

## 1 化石记录

地质学的证据表明地球和太阳系大约在 4.6 Ga 前开始形成,古老的化石记录表明生命起源于约 3.5~3.9 Ga 前(Washington, 2000)。众所周知,保

存在地层中的古生物化石的面貌能证明从简单到复杂、从低级到高级这个生物进化的普遍规律。化石在生物演化的研究中一直是一个最具说服力的证据。地球上最古老的生态系统是微生物生态系统,因为单细胞的微生物最早出现于地球上,而前寒武纪是微生物繁荣的时代(张昀,1989)。随着研究的不断扩大和深入,有关前寒武纪微体化石的资料在迅速地积累。一般认为前寒武纪一些主要微生物的出现年代为:叠层石微生态系统,包括蓝菌门和一些其他的细菌群落,早在 3.5 Ga 前就已经出现了(Schopf, 1993);产甲烷微生物出现于距今 2.8 Ga 前(Hayles, 1994);革兰氏阴性菌在 2.7 Ga 前、甚至更早的时间已经出现(Ohmoto et al., 1993)(图 1)。化石证据表明原始的多细胞的后生植物和后生动物是在接近寒武纪开始的一段时间才出现的,先前发现的著名伊迪卡拉动物群的软躯体后生动物化石大多数产于 590 Ma 至 700 Ma 的晚前寒武纪,在寒武纪开始之前(570 Ma)已经绝灭(齐文同,1990, 1995),寒武纪一开始就出现的许多高级的无脊椎动物的来源问题一直不太清楚,许靖华等(1986)提出,在寒武纪生物爆发前出现了一个死劫难海洋,当时浮游生物的生产受很大抑制,成为生物爆发的前奏。前寒武纪地层中的动物化石极其稀少,有些学者认为后生动物起源于晚前寒武纪,约 700 Ma 前,不存在前伊迪卡拉期后生动物。但陈孟莪等(1986)发现中国淮南地区有保存良好的蠕虫化石,属前伊迪卡拉动物群。当前一些研究者认为原口动物(节肢动

注:本文为国家自然科学基金项目(编号 49572085)资助成果。

收稿日期:2001-08-13;改回日期:2001-12-27;责任编辑:王增吉。

作者简介:柯叶艳,女,1975年生,在读博士。主要从事古生物学研究。通讯地址:100871,北京大学地质系;Email:keyeyan@263.net。

物、环节动物和软体动物)和后口动物(脊索动物和棘皮动物)的分支演化时间为 600 Ma 前。而脊索动物门和棘皮动物门的分支演化发生在寒武纪初期 (Grotzinger et al., 1995; Valentine, 1989)。

## 2 分子钟研究

分子钟的概念是 Zuckerkandl 等(1962)提出来的,他们在比较几种动物的血红蛋白和细胞色素 C 的序列后发现,这些蛋白质的氨基酸取代速率在不同的种系之间大致相同,表明分子水平的进化存在

“时钟”现象。Wilson(1977)和 Iwabe(1995)等也相继发现许多蛋白质中存在分子钟现象。进一步的研究发现,不同物种之间的 DNA 序列差异随着分支演化时间的加大而增加,从而将分子钟现象推广到核酸分子中(Wilson, 1977)。在早期的分子钟研究中,根据蛋白质序列基础上的原核生物和真核生物的分支演化时间范围从 1.3~2.6 Ga 不等(Doolittle et al., 1996),但其后的 rRNA 序列分析认为,两者的分支应出现在约 3.5 Ga 前。早期的分子钟研究是存在一定问题的:在分子钟假设提出的早期,支持分子

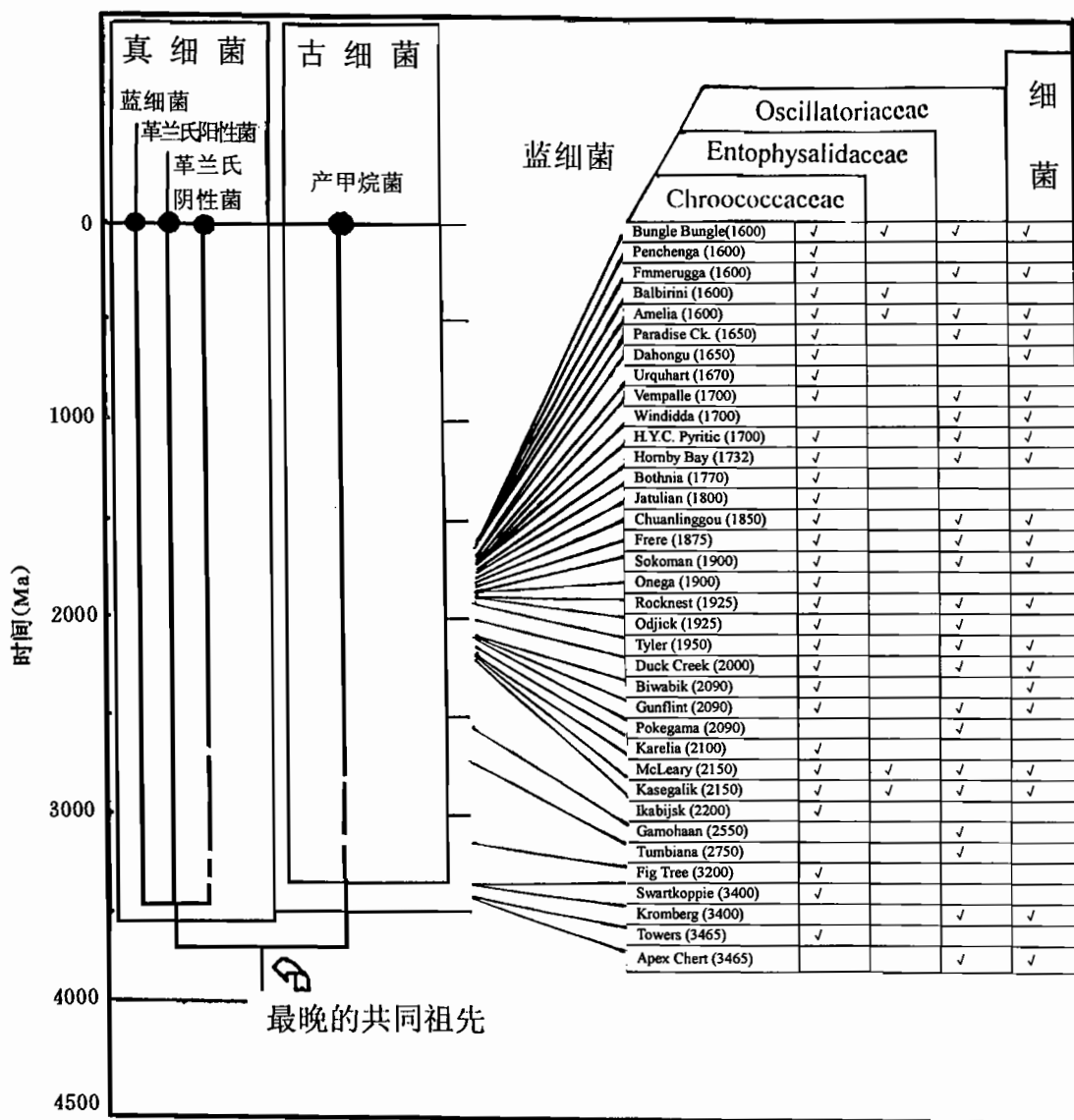


图 1 前寒武纪古生物化石在时代上的分布(据 Schopf, 1999)

Fig. 1 Timeline of prokaryotic history inferred from the known Precambrian palaeobiology record(after Schopf, 1999)

图中列举了蓝细菌的 3 个科(Oscillatoriaceae、Entophysalidaceae 和 Chroococcaceae)和非蓝细菌原核生物(细菌)在不同地质单位(年代早于 1600Ma)中的化石记录

Fossil representatives of 3 families of cyanobacteria (Oscillatoriaceae, Entophysalidaceae and Chroococcaceae) and diverse noncyanobacterial prokaryotes ("bacteria") have been identified in the geological bodies older than 1600 Ma

钟最有力的证据是蛋白质的取代数目与分支年代的长短大致存在线性关系,即分支演化的年代越久,则取代的氨基酸数目越多(Dickson, 1971; Kimura, 1968)。随后 Wilson (1977) 所进行的蛋白质定量免疫反应比较以及 DNA 杂交退火比较研究也证实了此假说。但是,实际研究表明,在很长的一段时间里,在不同的谱系间,分子进化的速率并不是恒定的,这就使得人们对分子钟理论的准确性产生了怀疑。

近年来对前寒武纪生物起源时间的分子钟研究,在方法和技术上都有了一定的改善和提高。为了将分子异速进化的影响减少,有两种方法是可行的:一种方法是基于蛋白质和基因进化速率的随机性,综合大量分子数据的计算结果,以得到一个相对恒定的进化速率(Doolittle et al., 1996; Ayala et al., 1998; Wang et al., 1999);另一种方法则是寻找在长期进化中具有相对比较恒定的进化速率的分子,据以进行时间估计(Iwabe et al., 1995)。

Doolittle 等(1996)研究了长时间内不同谱系之间所存在的分子异速进化现象,对 57 种酶蛋白的 531 个氨基酸序列进行了分析,所获得的系统树与 16rRNA 系统树在分枝的长度和顺序上非常吻合。通过此项研究,Doolittle 等(1996)认为原核生物和真核生物的分支时间约为 2000 Ma,为植物和动物分支时间的两倍。该研究所得到的后生动物的分支时间为 761 Ma。这个结果与由 tRNA 序列分析得出的结论是一致的,后者也认为,原核生物和真核生物的分支时间应该比植物和动物的分支时间早一倍。

Wang 等(1999)考虑到不同基因分支时间估计的差异很大,高达 25%~35% (Hedges et al., 1996; Takezaki et al., 1995),分析了 50 个基因来研究早期动物各门类的分支时间及动物、植物和真菌的出现时间。其结果表明,植物、动物与真菌的分支时间约为 1600 Ma;原口动物与后口动物的分支时间在 1000~1500 Ma 之间。后生动物的分支时间比化石记录早至少 400 Ma。Feng 等(1997)与 Gu(1998)利用多基因手段分别发现原口动物与后口动物的分支时间为 830 Ma 和 850 Ma。

Wray 等(1996)对后生动物门类的分支时间进行了分子钟研究,他分析了后生动物的 7 个基因:6 个编码基因和 18SrRNA。这些基因分别来自线粒体和细胞核,在进化上存在着一定的独立性。他们发现,原口动物和后口动物在约 1.2 Ga 前发生分支,比寒武纪化石出现时间早一倍左右;棘皮动物与脊索动物的分支时间约为 1.0 Ga。此项研究结果揭

示,在前寒武纪后生动物就已经出现,并经历了长期的进化。Ayala 等(1998)分析了 18 个编码基因,认为原口动物与后口动物在 670 Ma 的晚前寒武纪发生分支,并且将脊索动物与棘皮动物的分支演化时间确定在 600 Ma,与 Wray 的分析结果有明显差别,而与化石记录比较一致。

### 3 存在的矛盾与分歧

可以发现,化石记录与分子钟假设所推测的结果存在着一定的差别。许多分子钟研究估算的原口动物和后口动物的分支时间(1200~670 Ma)明显早于化石证据(Brown et al. 1972; Runnegar 1982; Runnegar 1986; Wray et al. 1996; Feng et al. 1997; Gu 1998; Wang et al. 1999)(图 2)。而 Doolittle 等(1996)对前寒武纪微生物起源时间的分子钟研究却得出了比化石证据相对较晚的年代。

早期化石资料的贫乏,很可能与一些生物门类的更早期化石未得到保存或未被发现有关。后生动物化石直到“寒武纪大爆炸”后才大量涌现,只是说明了保存和发现软体动物化石的不易,并不能排除前寒武纪后生动物的存在(Conway, 1993);而且由于化石记录提供的生物门类的分支时间一般只能粗略地估计到其最晚出现年代,也会造成化石记录提供的年代晚于分子钟研究的结果。在上述分子钟资料中,Brown 等(1972)和 Runnegar(1982,1986)利用单个或若干个基因进行分支时间的估测,其可能出现的随机误差是很难排除的;此外,利用分子钟假设所推测的一些主要的生物类群的出现时间,有时会明显早于化石记录所提供的年代,尤其当大规模的演化辐射出现时。分子进化的速率不但在不同谱系间是不同的,并且随着时间的推移而改变。如果分子在演化辐射期间是快速进化的,那么在此期间,种系的适应性变化会加强,许多分子取代是选择性的而不是中性的(Martin et al., 1989; Wolfe et al., 1989),那么分子钟所推断的生物各门类的分支时间会假像地提前,尤其是当分子钟是由非辐射期间的谱系来校正时。Kumar 等(1998)利用分子钟手段推测脊椎动物各门类的分支时间发现,分子资料和化石资料在估测进化速率比较平稳的生物门类(古生代和中生代早期的)的分支时间时得出了基本一致的结果,但在估测快速进化门类(中生代晚期的)的出现时间时则发生了分歧。Runegar(1982, 1986)、Wray 等(1996)、Ayala 等(1998)和 Wang 等(1999)都曾经利用脊椎动物的分支时间和遗传距离

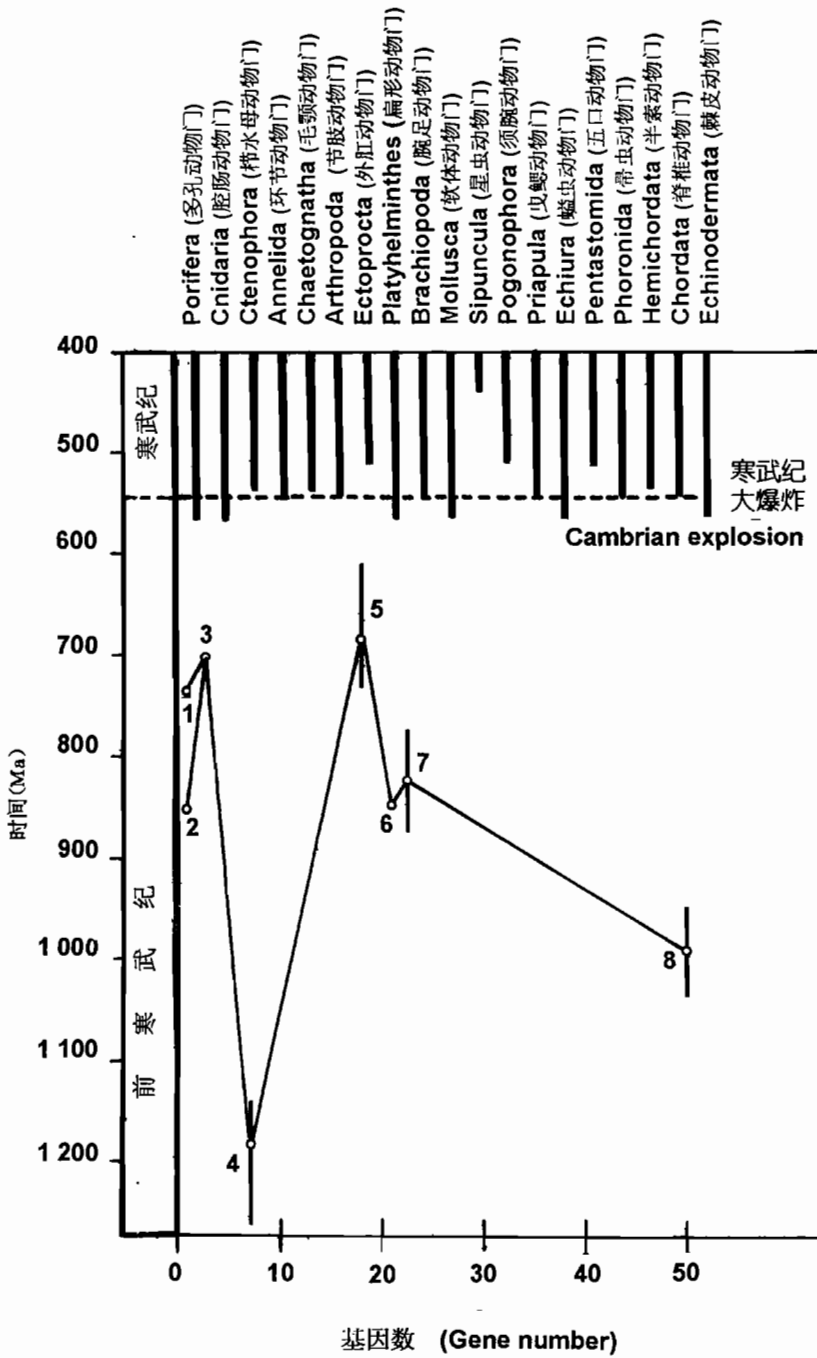


图 2 不同研究所推测的原口动物和后口动物的分支时间(据 Wang 等,1999)

Fig. 2 Time of divergence between protostome and deuterostome inferred by different studies (after Wang et al., 1999)

图中数字分别代表以下作者的研究:1—Brown 等, 1972; 2—Runnegar, 1982; 3—Runnegar, 1986; 4—Wray 等, 1996; 5—Ayala 等., 1998; 6—Feng 等, 1997; 7—Gu, 1998; 8—Wang 等, 1999。这些学者通过分析一种或多种基因,推测出了不同的分支时间。图中 4、5、7 和 8 点上的竖线为标准差;顶部的直线条显示的是各动物门类(原口动物、后口动物及一些其他动物门类)起源时间的化石记录

The Numbers in figure correspond to the following studies: 1—Brown et al., 1972; 2—Runnegar, 1982; 3—Runnegar, 1986; 4—Wray et al., 1996; 5—Ayala et al., 1998; 6—Feng et al., 1997; 7—Gu, 1998; 8—Wang et al., 1999. These studies obtained different divergence times by analyzing different numbers of genes. Standard errors are shown for some studies. Vertical bars at top indicate fossil record of living phyla (protostome, deuterostome and some other animal phyla)

Doolittle 等(1996)运用分子钟理论探讨前寒武纪一些微生物门类的出现时间,其结果比古生物资料显示的要晚很多:氨基酸资料表明蓝菌门出现于 1500 Ma 年前,比化石证据显示的时间大约晚整整 2000 Ma;革兰氏阴性菌和产甲烷古细菌的起源时间,比古生物证据

所建立的分子钟来推测未知的分支时间,其中只有 Ayala 等的研究对脊椎动物和无脊椎动物的进化速率进行了校正。结果显示,未校正的研究得出的前寒武纪后生动物各门类的起源时间明显早于化石记录,而 Ayala 等的研究结果与化石证据基本一致。与其他分子钟研究方法有所不同的是,Gu(1998)是通过选择一些特殊的参照点来推测后生动物各门类的分支时间,这种方法并不能排除分子异速进化现象的存在(吴平等, 2000),同时有关参照点的准确性和合理性也有待进一步探讨。

所提供的年代要晚 1000 Ma 左右甚至更多;生物最初的分支时间要比古生物资料提供的时间晚 1500 Ma 左右。应用某些已知的分子钟来估算目的分子的物种的分支时间时,由于建立分子钟的物种和所研究物种的分子进化速率存在着差异,采用这个分子钟很可能会导致估算出的年代过早或过晚,而与真实的情况不符。在 Doolittle 等的研究中,以脊椎动物的分子钟为标准,来估算进化速度不一样的原核生物的起源时间时,很有可能导致出现年代的推迟。此外,基因依靠一些介质(如病毒载体)在物种之间

转移,这种基因物质广泛的侧向转移,也会导致分子钟估计的不可靠(Martin, 1996; Doolittle, 1999a, 1999b)。2.7 Ga 前的古老沉积物中发现的蓝菌生物标记物,即由古老沉积物中发现的对特殊类群具鉴定特征的有机化合物,也在一定程度上对分子估计的可靠性提出了质疑(Brocks et al., 1999)。化石虽然是生物演化的最直接、最可靠的见证,但化石本身存在的一些问题,也会在很大程度上影响其作用的发挥。首要的问题是占整个地球历史七分之六的前寒武纪,所能提供的化石记录却是如此之少。就连蓝菌门,早期生命中最普遍的分支,其化石记录也是非常缺乏。其次,化石记录是不均匀的。如图1所示,目前最早的化石记录可推前到3.5 Ga 前,但2.2 Ga 以前的化石记录却非常缺乏,这主要是由于在这个时间段能保存至今的沉积岩石很少,大多数沉积岩石在高温、高压等变质作用下被毁坏;一些很好保存下来的化石也会因为人为的因素而遭致毁损。那些保存下来的古代的微化石,若要求真实可靠,它们的结构就必须保留生物遗迹,这些遗迹应与当时最初形成的沉积岩(已知的地层、地理和年代的)同时形成。而到目前为止,只有26类在2.2 Ga 前出现的微化石符合这个条件。目前发现的一些比较古老的微化石可能属于其他的、也许早已灭绝的原核生物类群(Conway, 2000)。早期化石的古生物研究尚待进一步提高。

#### 4 总结

时间尺度的确定对于估计生物有机体分子和形态改变的速率,查明各种生物门类的起源和生物地理分区都是非常必要的。传统的化石记录和新兴的分子钟研究,是可以提供生物谱系起源和分支时间的两种手段。确定生物门类起源先后的经典方法是确定原始物种化石的年代先后。化石记录是生命起源时间的最好佐证,但前寒武纪化石记录的贫乏性和不完整性,给我们探讨各个早期生物门类的起源时间带来很大的困难。分子数据具有对化石记录的空缺进行独立检测的潜能,可以用于推测缺少化石记录的谱系的进化历史,但由于在长期的生物进化过程中不同谱系之间的分子进化速度不同,导致了分子钟的结果不够准确。化石记录和分子钟研究这两种方法所基于的标准不同,而且各自都存在着一一定的不完善性,造成了二者研究结果的差异。虽然分子钟研究已经以弥补化石空缺的姿态出现和发展,但其自身存在的一些问题将限制其作用的进一步发

挥。如果没有更多的化石证据来填补这种不连续的化石记录,前寒武纪生物起源时间的分子钟研究仍然是缺乏说服力的。

正确地评价与应用分子钟,将它与其他古生物学证据包括生物古地理学及生物形态学的证据结合起来,对于充分利用分子水平的进化信息,探寻分子水平的进化规律,了解物种分子水平的进化过程都将提供很好的帮助。总之,随着化石证据的不断丰富、完善和我们对分子钟理论认识的进一步深入和加强,分子证据将会与实体化石记录更好地统一起来,为前寒武纪生物各门类起源问题的更好解决提供帮助。毕竟,这两种方法面对的是同一个进化历程、同一种生命历史。

#### 参 考 文 献

- 陈孟莪,郑文武. 1986. 先伊迪卡拉期的淮南生物群. 地质科学, 3: 221~231.  
 齐文同. 1990. 事件地层学概论. 北京: 地质出版社.  
 齐文同. 1995. 近代地层学——原理和方法. 北京大学出版社.  
 吴平,张克云,杨群. 2000. 后生动物起源时间的分子钟研究. 古生物学报, 39(3): 449~453.  
 许靖华,孙枢,高计元,陈海泓. 1986. 寒武纪生物爆发前的死劫难海洋. 地质科学, 1: 1~6.  
 张昉. 1989. 前寒武纪生命演化与化石记录. 北京大学出版社, 192.

#### References

- Ayala F J, Zhetsky A. 1998. Origin of the metazoan phyla: Molecular clocks confirm palaeontological estimates. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 95: 606~611.  
 Brocks J J, Logan G A, Buick R, Summons R E. 1999. Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes. Science, 285: 1033~1036.  
 Brown R H, Richardson M, Boulter D. 1972. The amino acid sequence of Cytochrome C from *Helix aspersa* Muller (Garden Snail). Biochem. J., 128: 971~974.  
 Chen Meng'e, Zheng Wenwu. 1986. On the pre-Ediacaran Huainan biota. Scientia Geologica Sinica. 3: 221~231 (in Chinese with English abstract).  
 Conway Morris S. 1993. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. Nature, 361: 219~225.  
 Conway Morris S. 2000. Evolution: bringing molecules into the fold. Cell, 100: 1~11.  
 Dickson R E. 1971. The structure of Cytochrome C the rates of molecular evolution. J. Mol. Evol., 1: 26~45.  
 Doolittle R F, Feng D F, Tsang S. 1996. Determining divergence times of the major kingdoms of living organisms with a protein clock. Science, 271: 470~477.  
 Doolittle W F. 1999a. Phylogenetic classification and the universal tree. Science, 284: 2124~2128.  
 Doolittle W F. 1999b. Lateral genomics. Trends Biochem. Sci., 9 (12): M5~M8.  
 Feng D F, Cho G, Doolittle R F. 1997. Determining divergence times with a protein clock: update and reevaluation. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 94: 13028~13033.

- Grotzinger T P, Bowring S A, Saylor B Z, Kaufman A J. 1995. Biostratigraphic and geochronologic constraints on early animal evolution. *Science*, 270:598~604.
- Gu X. 1998. Early metazoan divergence was about 830 million years ago. *J. Mol. Evol.*, 47:369~371.
- Hayes J M. 1994. Global methanotrophy at the Archean-Proterozoic transition. In: Bengtson S. ed. *Early Life on Earth*. New York: Columbia University Press, 220~236.
- Hedges S B, Parker P H, Sibley C G, Kumar S. 1996. Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals. *Nature*, 381:226~229.
- Hsu K J, Sun Shu, Gao Jiyuan, Chen Haihong. 1986. Strangelove ocean before the Cambrian Explosion. *Scientia Geologica Sinica*, 1:1~6 (in Chinese with English abstract).
- Iwabe N, Kuma K, Nikoh N, Miyata T. 1995. Molecular clock for dating of divergence between animal phyla. *Jap. J. Genet.* 70: 687~692.
- Kimura M. 1968. The rate at molecular level. *Nature*, 217:624~626.
- Kumar S and Hedges S B. 1998. A molecular timescale for vertebrate evolution molecular evidence for pre-Cretaceous angiosperm origins. *Nature*, 392:917~920.
- Martin W, Gierl A, Saedler H. 1989. Molecular evidence for pre-Cretaceous angiosperm origins. *Nature*, 339:46~48.
- Martin W F. 1996. Is something wrong with the tree of life? *BioEssays*, 18:523~527.
- Ohmoto H, Kakegawa T, Lowe D R. 1993. 3.4-billion-year old biogenic pyrites from Barberton, South Africa: sulfur isotope evidence. *Nature*, 262:555~557.
- Qi Wentong. 1990. *An Introduction to Events Stratigraphy*. Beijing: Geological Publishing House (in Chinese).
- Qi Wentong. 1995. *Neoteric stratigraphy—principles and methods*. Beijing: Peking University Press (in Chinese).
- Runnegar B. 1982. A molecular-clock date for the origin of the animal phyla. *Lethaia*, 45:97~106.
- Runnegar B. 1986. Molecular Palaeontology. *Palaeontology*, 29:1~24.
- Schopf J W. 1993. Microfossils of the early Archean apex chart: new evidence of the antiquity of life. *Science*, 260:640~646.
- Schopf J W. 1999. Deep divisions in the tree of life—what does the fossil record reveal. *Biol. Bull.*, 196:351~355.
- Takezaki N, Rzhetsky A, Nei M. 1995. Phylogenetic test of the molecular clock and linearized tree. *Mol. Biol. Evol.*, 12:823~833.
- Valentine J W. 1989. Bilaterians of the Precambrian—Cambrian transition and the annelid-arthropod relationship. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 86:2272~2275.
- Wang Y C, Kumar S, Hedges B. 1999. Divergence time estimates for the early history of animal phyla and the origin of plants, animal and fungi. *Proc. R. Soc. Lond.* 366: 163~171.
- Washington J. 2000. The possible role of volcanic aquifers in prebiological genesis of organic compounds and RNA. *Origins Life Evol. Biosphere*, 30(1): 53~79.
- Wilson A C, Carlson S S, White T J. 1977. Biochemical evolution. *Annu. Rev. Biochem.*, 46:573~639.
- Wolfe K H, Gouy M, Yang Y W, Sharp P M, Li W H. 1989. Date of the monocot-dicot divergence estimated from chloroplast DNA sequence date. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 86:6201~6205.
- Wray G A, Leblinton J S, Shapiro L H. 1996. Molecular evidence for deep Precambrian divergences among metazoan phyla. *Science*, 274:568~573.
- Wu Ping, Zhang Keyun, Yang Qun. 2000. Molecular clock studies on the divergence time of the early metazoans. *Acta Palaeontologica Sinica*. 39(3):449~453 (in Chinese with English abstract).
- Zuckerandl E, Pauling L. 1962. Molecular disease, evolution and genetic heterogeneity. In: Kasha, M., Pullman, B, eds. *Horizons in Biochemistry*. New York: Academic Press. 189~225.

## Fossil Records and Molecular Clock Study of the Time of Origin of the Precambrian Biologic Lineages

KE Yeyan, QI Wentong

*Department of Geology, Peking University, Beijing, 100871*

### Abstract

The determination of a timescale is necessary for estimating the rates of molecular and morphological changes in organisms and for interpreting the patterns of macroevolution and biogeography. The traditional fossils records and the new-emerging molecular clock study are two methods by which the time of origin of biologic lineages and divergence in the Precambrian can be estimated. The Precambrian, spanning the six sevenths of the Earth's life, is a period of special importance for the evolution of the Earth and the life on it. There have long been disputes about the time of origin of microbes that were quite prosperous in the Precambrian and the divergence time of metazoans. In summing up the fossil records and data of the molecular clock study, the authors find that the time of origin of early-stage microbes obtained by the molecular clock study is notably later than that recorded by fossils, while the estimated divergence time of the metazoans is earlier than that indicated by the fossil data. In the paper an attempt is made to interpret these major discrepancies by analysing the characteristics of the two methods.

**Key words:** Precambrian; fossil record; molecular clock; divergence