

石内真菌: 恐龙大绝灭的可能杀手

龚一鸣^{①②*}, 徐冉^①, 胡斌^②

① 中国地质大学(武汉)生物地质与环境地质教育部重点实验室, 地质过程与矿产资源国家重点实验室, 武汉 430074;

② 河南理工大学资源环境学院, 生物遗迹与沉积矿产河南省重点实验室, 焦作 454003

* E-mail: ymgong@cug.edu.cn

收稿日期: 2007-11-09; 接受日期: 2008-03-11

科学技术部重大基础研究前期研究专项(编号: 2005CCA05000)、国家自然科学基金项目(批准号: 40472020, 40621002)和高等学校学科创新引智计划项目(编号: B08030; IRT0546; 20040491506; G0800-06-ZS-319)资助

摘要 湖北省丹江口市温家坪剖面晚白垩世晚期胡岗组上部紫红色砂质泥岩中含丰富的恐龙蛋壳碎片. 运用环境扫描电子显微镜, 在保存良好的恐龙蛋壳柱状层中发现了大量的石内真菌. 这些石内真菌以不同的角度钻掘寄主, 并有选择地富集在恐龙蛋壳柱状层差的生物结晶带内. 单个石内真菌呈针状、带状、丝状, 长 5~18 μm , 基部宽 0.3~0.5 μm , 不分叉. 石内真菌与寄主有相同的石化特征、脆性断口、质地和主要化学成分. 石内真菌的主要成分为氧、碳和钙, 次要成分为钠、钾、氯和硫. 认为石内真菌入侵恐龙蛋的时间发生在恐龙蛋形成后和石化作用前, 白垩纪末期石内真菌入侵恐龙蛋, 致使其不能正常孵化和夭折可能是导致恐龙大绝灭的直接原因.

关键词

石内真菌
恐龙蛋
白垩纪
大绝灭

近年来, 尽管在真菌化石的研究上取得了重要进展, 但与其它类型的生物化石相比, 真菌化石的发现和研究是相对稀少的^[1,2]. 根据微生物的行为, 石内微生物可区分为真石内微生物(主动钻掘岩石或其他底质的微生物)、隐居型石内微生物(机会式地栖居在岩石空缝中的微生物, 无溶解作用)和入侵型石内微生物(入侵先存洞隙的微生物)^[3]. 根据代谢方式, 石内微生物可分为光自养型(如蓝菌和藻类)和异养型(如真菌), 它们占居着特征的岩石内生态空间和陆地、淡水和海洋环境中矿化的生物骨骼, 并参与众多重要的地质过程, 如对碳酸盐、磷酸盐和其他钙质骨骼的生物侵蚀, 细粒沉积物的生产和通过泥晶化作用对沉积颗粒进行改造^[4], 生物地球化学循环和生物之间的相互作用等. 自 19 世纪中期以来, 在从奥陶纪至现代的各种底质中均报道有石内微生物的存在, 如各种贝类^[5]、双壳类^[6]、介形虫^[7]、珊瑚^[8]

和腕足类^[9].

在传统意义上, 真菌是指无叶绿素、以吸附营养为生的真核生物. 据估计, 迄今为止, 地球上约有 1.5×10^6 个真菌种, 仅描述了 69000 个真菌种^[10]. 尽管在化石记录中真菌与动物的相互作用不常碰到, 但肯定是普遍存在的^[11]. 真菌通常以腐生生物和死亡并腐烂的有机物为生存寄主, 或与其他生物形成共生关系: 如互利共生和寄生关系, 后者通常引起寄主感染真菌疾病^[1].

这里报道的在湖北省丹江口市温家坪剖面晚白垩世晚期胡岗组上部恐龙蛋壳的径向断面中发现的丰富的石内真菌化石, 为我们诠释地质历史时期真菌与动物的相互作用和晚白垩世晚期恐龙大绝灭提供了新资料和新线索.

1 材料与地质背景

研究的恐龙蛋壳材料收集于湖北省丹江口市均

县温家坪剖面晚白垩世晚期胡岗组上部(图1)。胡岗组与下伏的早寒武世灰色-深灰色结晶灰岩以角度不整合接触。胡岗组的总体沉积环境为干旱-半干旱气候条件下的冲积扇, 岩性为砖红色陆源碎屑岩。底部发育6 m厚的砾岩, 砾岩分选差, 砾石棱角状至次棱角状; 其上为63 m厚的砂质粉砂岩、泥岩夹砾岩透镜体和钙质结核, 含丰富的恐龙蛋壳碎片。胡岗组地層向北东缓倾, 倾角 $10^{\circ}\sim 11^{\circ}$, 被古近纪早期地层白垩组上覆。白垩组厚150 m, 主要为浅灰色泥灰岩和钙质泥岩, 为亚热带、半干旱气候下的湖相沉积^[12]。

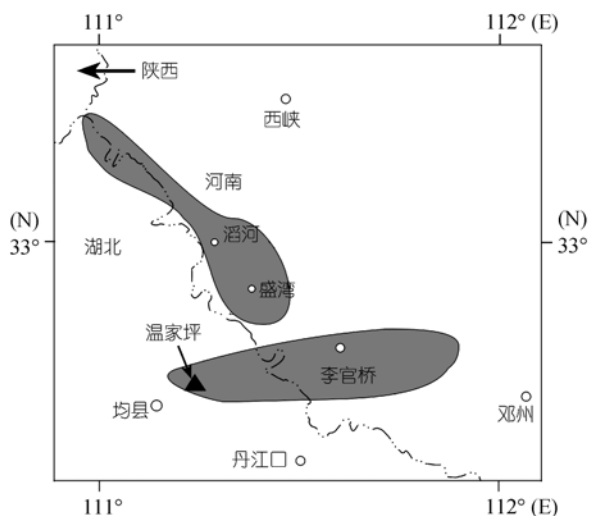


图1 鄂豫陕交界区地质地理简图和晚白垩世晚期胡岗组上部恐龙蛋壳碎片产地

▲示研究剖面位置, 阴影区分别为潞河盆地和李官桥盆地

胡岗组中的恐龙蛋碎片主要为 *Elongatoolithus andrewsi*, *E. elongatus* 和 *Macroolithus cf. yaotunensis*^[12]。他们呈浅灰褐色, 不规则状多边形, 分选差, 次棱角状、棱角状, 在地层中杂乱分布。恐龙蛋碎片大小一般为 $3\sim 6\text{ cm}^2$, 厚1.5 mm, 恐龙蛋碎片内的显微构造保存良好(图2(a)~(d)); 图3(a)~(d))。在与胡岗组同层位的寺沟组和周家沟组中以及下伏的马家村组中, 既保存有恐龙蛋碎片, 也保存有成窝的恐龙蛋^[12], 部分恐龙蛋中尚发现有夭折的恐龙胚胎^[13]。

2 方法

在采集的恐龙蛋碎片中, 选取面积较大、棱角状、无明显风化改造的恐龙蛋壳碎片3块, 用纯净水

清洗, 手工掰成23个小碎块, 包括7个外表面、7个内表面和9个径向断面, 将恐龙蛋壳碎片的外、内表面和新鲜的径向断面朝上, 并用白乳胶将其固定在圆柱形小铜台上(图2(a)~(c))。在中国地质大学(武汉)地质过程与矿产资源国家重点实验室, 将喷碳后的样品在环境扫描电子显微镜(ESEM)下扫描和进行相关的成分分析。仪器名称和型号为Quanta 200环境扫描电子显微镜及与之配套的X射线散射能谱仪(EDXSM)。

3 结果

运用ESEM, 在恐龙蛋壳碎片的径向断面上发现了丰富的菌丝状构造。在恐龙蛋壳柱状层内, 菌丝状构造的分布具有明显的选择性和大体的方向性, 即他们仅高密度地分布于恐龙蛋壳柱状层内差的生物结晶带中, 沿发育较差的方解石聚片双晶束、带成团、成束不均匀地分布, 以不同的倾斜角度钻掘具有聚片双晶的方解石晶体(图2(d)下部、上部和右侧); 在恐龙蛋壳柱状层内好的生物结晶带中, 未见菌丝状构造的发育(图2(d)的左上方, 图3(a))。在发育较差的方解石聚片双晶束、带内部, 菌丝状构造的密度高, 排列具有定向性, 在发育较差的方解石聚片双晶束、带的表面, 菌丝状构造的密度低(图2(d)下部、右上部和右中部); 菌丝状构造的钻掘角度以大体平行径向方向为主, 较少平行球面方向; 在发育较差的方解石聚片双晶束、带之间的空隙处, 菌丝状构造表现出自由生长的特点(图2(d)中部), 部分菌丝状构造有明显的桥连现象(图2(d)右上部和右中部), 在桥连处, 菌丝状构造的钻掘角度和粗细无明显变化。

单个菌丝状构造呈直、缓曲的针状、带状、丝状, 基部通常较宽或粗强, 向远端均匀地变细、变尖成针状, 长 $5\sim 18\text{ }\mu\text{m}$, 基部宽 $0.3\sim 0.5\text{ }\mu\text{m}$, 部分菌丝状构造的远端弯曲或呈脆性状折断, 他们或相互交叉或相互叠置或相互平行, 通常不分叉, 在成团、成束发育的菌丝状构造集中处, 有些菌丝状构造发育粗壮, 另一些菌丝状构造则发育纤细, 表现出明显的个体差异发育特征。(图2(d); 3(b)~(d))。

菌丝状构造与寄主具有相同或相似的石化特征、断口、质地和大体一致的主量化学成分, 如C, O, Ca, 但S, K等非主量化学成分与寄主明显不同(表1)。

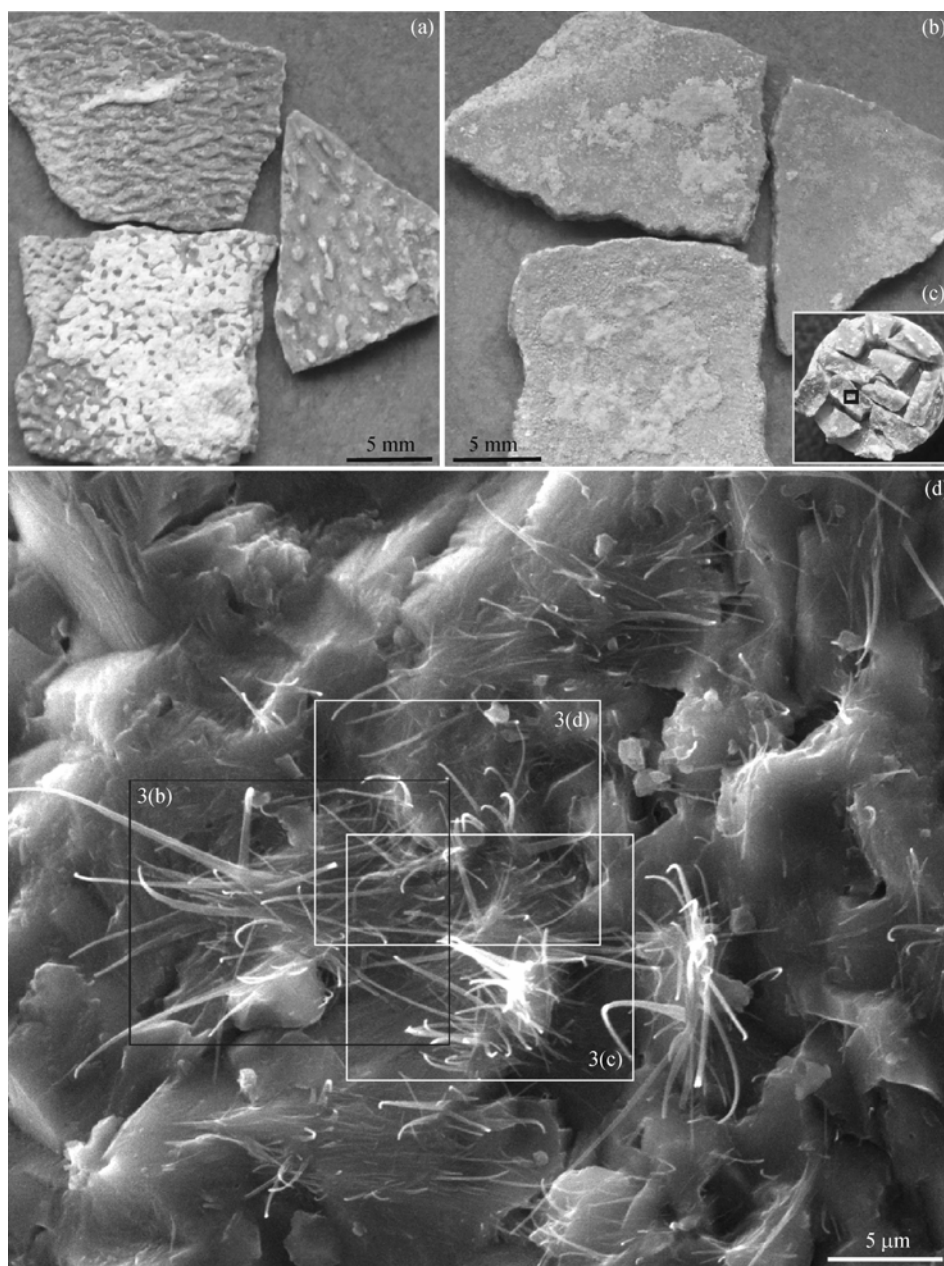


图 2 恐龙蛋壳碎片及其石内真菌的光学和环境扫描电子显微镜图像

(a), (b) 恐龙蛋壳碎片的外、内表面特征; (c) 前处理后和喷碳前固定在圆柱体铜台(直径 1 cm)上的恐龙蛋壳碎片; (d) 恐龙蛋壳径向断面上柱状层内差的生物结晶带中发育的石内真菌. 标注有 3(b)~(d)的矩形分别是图 3(b)~(d)的图像区

4 讨论

尽管真菌很少石化, 在化石记录中当被保存下来时, 科学家也难以将石内真菌与石内蓝菌和石内藻类区分 [11,14], 但精细研究这些石内微生物的分布、产状、生态和形貌, 他们是可以被区分的. 两方面的特征支持这里描述的菌丝状构造是石内真菌, 不是

石内蓝菌和石内藻类, 更不是现、近代或制样过程中的人为污染物.

(1) 菌丝状构造在恐龙蛋壳柱状层内的分布具有明显的选择性和规律性. 菌丝状构造仅分布在恐龙蛋壳柱状层内差的生物结晶带中, 富集在发育较差的方解石聚片双晶束、带内部, 在那里菌丝状构造

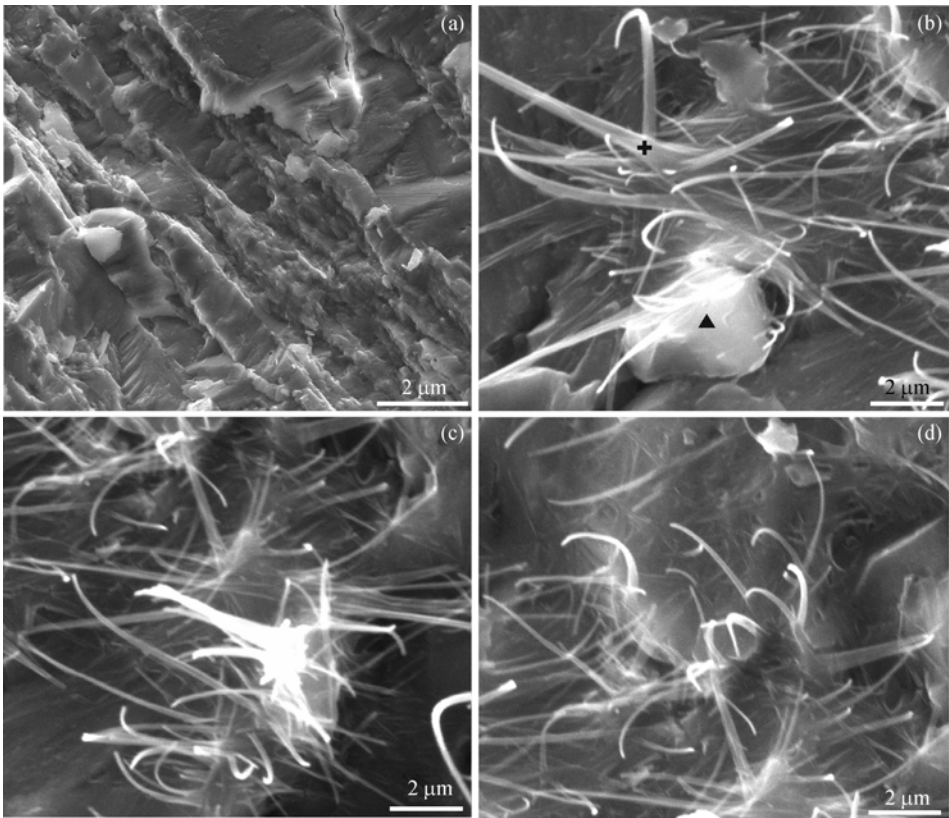


图 3 恐龙蛋壳径向断面及其石内真菌的环境扫描电子显微镜图像

(a) 恐龙蛋壳径向断面上好的生物结晶带, 在其内部未见石内真菌; (b) ~ (d) 恐龙蛋壳径向断面上差的生物结晶带及成团、呈束生长的石内真菌, 它们呈微弯曲的针状、带状和丝状, 以不同的角度钻掘柱状层. 在(b)中, 符号 + 和 ▲ 为能谱成分分析微区位置

表 1 石内真菌及其寄主的成分^{a)}

	石内真菌		寄主	
	wt %	At %	wt %	At %
C	34.85	48.55	20.94	32.42
O	37.25	38.97	44.27	51.45
Ca	23.16	09.67	34.78	16.13
Na	02.33	01.69		
K	01.11	00.47		
Cl	00.70	00.33		
S	00.60	00.31		

a) 分析仪器为装配有 X 射线散射能谱的 Quanta 200 环境扫描电子显微镜. wt % 和 At % 分别为原子重量和原子数百分比

钻掘、交切晶体层无任何障碍, 并呈束状密集分布, 在柱状层内良好的生物结晶带中、在恐龙蛋壳的内外表面及其浅表层中未见类似的菌丝状构造. 由于包括石内真菌在内的异养微生物的生存不依赖阳光, 仅以有机底质为营养源, 如在双壳的赋有机质壳层

中, 是石内真菌繁盛的优选场所^[15], 在那里石内真菌可以毫无障碍地交切、钻孔壳层, 而石内蓝菌和石内藻类的钻孔通常仅限于双壳壳层中缺少有机质的矿物晶体部分, 这主要是因为石内真菌具有能消化有机质的特殊酶, 而石内蓝菌和石内藻类没有这种酶^[6]. 生物矿物学的研究表明, 矿化的动物骨骼中通常构筑有一定量的有机物, 这些有机物往往是石内真菌钻掘和开采的对象^[4].

(2) 寄生的菌丝状构造与寄主恐龙蛋壳柱状层具有相同或相似的石化特征、脆性断口、主量化学成分和质地, 二者呈明显的钻掘与被钻掘、交切与被交切关系. 比较图 2(d)和 3(b) ~ (d), 我们不难发现寄生的菌丝状构造与寄主恐龙蛋壳柱状层具有不同的形态结构和相似的石化特征、脆性断口和主量化学成分. 尽管部分菌丝状构造表现出一定的塑性弯曲特征, 但部分在制样过程中折断的菌丝状构造具有明显的

脆性断口, 这种脆性断口与寄主的脆性断口看不出差异, 表明寄生的菌丝状构造与寄主恐龙蛋壳经历了相同的石化过程, 即菌丝状构造入侵恐龙蛋发生在石化作用前. 尽管我们的资料无法确定菌丝状构造入侵恐龙蛋是发生在石化作用前的孵化前期、孵化期和孵化期后, 但白垩纪晚期大量恐龙蛋和含恐龙胚胎的恐龙蛋化石的发现使我们合理推断, 菌丝状构造入侵恐龙蛋很可能是发生在孵化前期和孵化期, 由于受真菌感染的恐龙蛋不能正常孵化, 才导致白垩纪晚期大量恐龙蛋和含恐龙胚胎的恐龙蛋化石被保存和被发现 [13].

有地质证据表明, 白垩纪-古近纪之交是真菌的激增期 [16], 环境中丰富的真菌使得冷血动物的恐龙和他们的卵更加易于受到真菌的感染而患病 [17]. 另一方面, 这里描述的菌丝状构造, 在形态上类似于在白垩纪曾描述过的真菌化石 [18], 不同于在现代和近代双壳类等中曾报道过的石内真菌 [4].

综上所述, 我们认为, 这里描述的菌丝状构造可能是与恐龙蛋同时代的石内真菌, 不是石内蓝菌和石内藻类, 更不是现、近代或制样过程中的人为污染物.

众所周知, 白垩纪末期的恐龙大绝灭是显生宙地球历史中 5 次重大绝灭事件之一. 在墨西哥东南部尤卡坦半岛白垩纪-古近纪之交 Chicxulub 陨石坑的发现和大约 65 Ma 前铱元素异常等证据似乎让人们相信, 这次事件起因于地外天体对地球的撞击 [19-22], 对该事件的关注也刺激了众多的跨学科研究. 然而, 近年的研究表明 Chicxulub 陨石坑的形成时间在白垩纪末期恐龙大绝灭事件之前约 300000 年 [23], 这就给白垩纪末期恐龙大绝灭的直接原因是地外天体对地球的撞击提出了一个棘手的问题. 尽管该事件的直接原因、因果关系和时间线尚不确定, 但普遍接受的事实是, 从分类学上看, 这次大绝灭的生物主要是陆生的恐龙和海洋中的菊石, 白垩纪兴起的哺乳动物和鸟类并未受到明显的影响.

化石证据表明, 白垩纪-古近纪之交由于地外天体对地球撞击, 曾引起全球范围的野火 [24]、森林被毁 [25] 和火山作用增强 [26], 这对以腐烂植物为营养的

真菌来说, 将提供丰富的营养物质. 白垩纪-古近纪之交由于全球光照减少、温度降低导致真菌激增已有地质资料所证实 [16]. 真菌的激增将导致环境中真菌孢子的大量增加, 依靠空气传播的真菌孢子能在大陆和全球范围内散布 [27].

对哺乳动物和鸟类等暖血动物来说, 与由细菌和病毒引起的全身性疾病相比, 全身性的真菌疾病是相对较少的, 这主要是因为哺乳动物和鸟类具有较高的基础体温, 这种较高的基础体温能抑制众多真菌的生长繁殖. 但对昆虫、两栖动物、爬行动物等冷血动物而言, 真菌是常见的病原体 [17]. 白垩纪-古近纪之交真菌生物量的增加必将导致空气和环境中的真菌孢子密度的增加, 这对暴露于空气和环境中的动物和植物来说相当于提供了更高强度的接种体. 如果微生物接种体对生物感染结果来说是一个重要参数, 高强度的接种体又能抑制未被激活的免疫系统, 那么恐龙和恐龙蛋可能特别容易感染真菌疾病 [17]. 寄主的易感性因环境条件的恶化, 如食物的贫乏、气候变冷、缺氧和有害元素的富集等将得到进一步的加强 [28], 使得白垩纪末期的恐龙和恐龙蛋感染真菌疾病、形成病态的恐龙蛋 [28].

5 结论

(1) 通过对湖北省丹江口市温家坪剖面晚白垩世晚期胡岗组上部紫红色砂质泥岩地层中丰富恐龙蛋壳碎片的野外采集和室内综合研究, 在保存良好的恐龙蛋壳柱状层中发现了大量的石内真菌化石. 他们呈针状、带状和丝状, 单个石内真菌长 5~18 μm , 基部宽 0.3~0.5 μm , 不分叉. 石内真菌有选择地分布在恐龙蛋壳柱状层差的生物结晶带内, 并以不同的角度钻掘寄主. 石内真菌化石与寄主具有相同的石化特征、脆性断口和主量化学成分(氧、碳和钙).

(2) 我们认为, 寄生的石内真菌入侵寄主恐龙蛋的时间很可能发生在石化作用前的孵化前期和孵化期, 致使受真菌感染的恐龙蛋不能正常孵化, 可能是导致白垩纪晚期恐龙大绝灭和世界范围内大量恐龙蛋和含恐龙胚胎恐龙蛋化石被保存和被发现的直接原因.

参考文献

- 1 Redecker D. New views on fungal evolution based on DNA markers and the fossil record. *Res Microbiol*, 2002, 153: 125—130 [\[DOI\]](#)
- 2 Yuan X L, Xiao S H, Taylor T N. Lichen-like symbiosis 600 million years ago. *Science*, 2005, 308: 1017—1020 [\[DOI\]](#)
- 3 Chacón E, Berrendero E, Garcia-Pichel F. Biogeological signatures of microboring cyanobacterial communities in marine carbonates from Cabo Rojo, Puerto Rico. *Sediment Geol*, 2006, 185: 215—228 [\[DOI\]](#)
- 4 Golubic S, Radtke G, Le Campion-Alsumard T. Endolithic fungi in marine ecosystems. *Trends Microbiol*, 2005, 13 (5): 229—235 [\[DOI\]](#)
- 5 Macchioni F. Bioeroded or encrusted ammonite moulds and their taphonomic implications. *Riv Ital Paleontol Stratigr*, 2000, 106: 337—352
- 6 Golubic S, Perkins R D, Lukas K L. Boring microorganisms and microborings in carbonate substrates. In: Frey R W, ed. *The Study of Trace Fossils*. New York: Springer-Verlag, 1975. 229—259
- 7 Olempska E. Endolithic microorganisms in Ordovician ostracods valves. *Acta Palaeontol Pol*, 1986, 31: 229—236
- 8 Elias R J, Lee D J. Microborings and growth in Late Ordovician Halysitids and other corals. *J Paleontol*, 1993, 67: 922—934
- 9 Vogel K, Golubic S, Brett C E. Endolith associations and their relation to facies distribution in the Middle Devonian of New York State, USA. *Lethaia*, 1987, 20: 263—290 [\[DOI\]](#)
- 10 Hawksworth D L, Rossman A Y. Where are all the undescribed fungi? *Phytopathology*, 1997, 87: 888—891 [\[DOI\]](#)
- 11 Taylor T N, Jeffrey M O. The importance of fungi in shaping the paleoecosystem. *Rev Palaeobot Palynol*, 1996, 90: 249—262 [\[DOI\]](#)
- 12 周世全, 赵树林, 朱广彬, 等. 中国南阳恐龙蛋. 武汉: 中国地质大学出版社, 2005. 1—145
- 13 李酉兴. 恐龙胚胎中的中子活化分析研究. *武汉化工学院学报*, 2000, 22 (4): 39—45
- 14 Scott R W. Biotic relations in Early Cretaceous coral-algal-rudists reefs, Arizona. *J Paleontol*, 1981, 55: 463—478
- 15 Schneider J. Biological and inorganic factors in the destruction of limestone coasts. *Contrib Sed*, 1976, 6: 1—112
- 16 Vajda V, McLoughlin S. Fungal proliferation at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Science*, 2004, 303: 1489 [\[DOI\]](#)
- 17 Casadevall A. Fungal virulence, vertebrate endothermy, and dinosaur extinction: is there a connection? *Fungal Genetics Biol*, 2005, 42: 98—106 [\[DOI\]](#)
- 18 Tripathi A. Fungal remains from Early Cretaceous Intertrappean Beds of Rajmahal Formation in Rajmahal Basin, India. *Cretaceous Res*, 2001, 22: 565—574 [\[DOI\]](#)
- 19 Alvarez L W, Alvarez W, Asaro F, et al. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, 1980, 208: 1095—1108 [\[DOI\]](#)
- 20 Alvarez L W, Smit J, Lowrie W, et al. Proximal impact deposits at the Cretaceous-Tertiary boundary in the Gulf of Mexico: a restudy of DSDP Leg 77 Sites 536 and 540. *Geology*, 1992, 20: 697—700 [\[DOI\]](#)
- 21 Alvarez L W. Mass extinctions caused by large bolide impacts. *Phys Today*, 1987, 40: 24—33 [\[DOI\]](#)
- 22 Smit J, Montanari A, Swinburne N H, et al. Tektite-bearing, deep-water clastic unit at the Cretaceous-Tertiary boundary in northeastern Mexico. *Geology*, 1992, 20: 99—103 [\[DOI\]](#)
- 23 Keller G, Adatte T, Stinnesbeck W, et al. Chicxulub impact predates the K-T boundary mass extinction. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 3753—3758 [\[DOI\]](#)
- 24 Vajda V, Raine J I, Hollis C J. Indication of global deforestation at the Cretaceous-Tertiary boundary by New Zealand fern spike. *Science*, 2001, 294: 1700—1702 [\[DOI\]](#)
- 25 Melosh H J, Schneider N M, Zahnle K J, et al. Ignition of global wildfires at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Nature*, 1990, 343: 251—254 [\[DOI\]](#)
- 26 Glasby G P, Kunzendorf H. Multiple factors in the origin of the Cretaceous-Tertiary boundary: the role of environmental stress and Deccan Trap volcanism. *Geol Rundsch*, 1996, 85: 191—210 [\[DOI\]](#)
- 27 Brown J K, Hovmoller M S. Aerial dispersal of pathogens on the global and continental scales and its impact on plant disease. *Science*, 2002, 297: 537—541 [\[DOI\]](#)
- 28 Zhao Z K, Mao X Y, Chai Z F, et al. A possible causal relationship between extinction of dinosaurs and K-T iridium enrichment in the Nanxiong Basin, South China: evidence from dinosaur eggshells. *Palaeogeogr, Palaeoclim, Palaeoecol*, 2002, 178: 1—17 [\[DOI\]](#)