

早寒武世澄江化石库中叶足状蠕形动物 火把虫的再研究

刘建妮 韩健 A. M. Simonetta 胡世学 张志飞 姚洋 舒德干

(西北大学地质学系早期生命研究所及教育部大陆动力学实验室, 西安 710069; Dipartimento di Biologia Animale e Genetica "L.Pardi", Università di Firenze, via Romana 17, I-50125; 云南省地质科学研究所, 昆明 650011; 中国地质大学地球科学与资源学院, 北京 100083. E-mail: cljln@nwu.edu.cn)

摘要 1989 年报道的早寒武世澄江化石库的云南火把虫(*Facivermis yunnanicus* Hou et Chen)躯体的前部具有 5 对触手, 而尾部被解释成简单的尖缩状; 并认为可能与环节动物的多毛类相关. 此后, 它又被解释为与五口动物或触手冠动物等类群具有亲缘关系. 最近西北大学早期生命研究所发现了完整云南火把虫标本: 完整的云南火把虫不仅显示了躯干前端的 5 对叶足状附肢, 而且还保存了具 2~3 圈钩刺的倒梨形尾部. 基于这些重要形态学信息, 本文作者对云南火把虫的分类位置予以重新界定: 其 5 对叶足状附肢与神奇啰哩山虫(*Miraluolishania* Liu et Shu)的前躯干附肢十分相近, 似为同源构造, 因而很可能与叶足类具有较近的亲缘关系. 此外, 云南火把虫的 5 对叶足状附肢对于探索叶足类动物和节肢动物附肢的起源更具有重要的科学意义.

关键词 火把虫 叶足动物 附肢起源 早寒武世澄江化石库

中国云南省早寒武世的澄江化石库由于保存了极为精美的软躯体构造化石而对于探索后生动物的起源和演化具有十分重要的意义. 云南火把虫便是发现于澄江化石库中的一种珍稀的具 5 对触手状附肢和假想的尖缩形尾部的蠕形动物化石^[1]. 最初它被认为与环节动物具较近的亲缘关系^[1,2]. 后来由于其奇特的形态学特征而被认为与蠕虫^[3]、叶足具有亲缘关系^[4], 但随即有人基于火把虫触手状附肢与叶足动物叶足状附肢的细微差异而否定了火把虫与叶足动物具亲缘关系这一说法^[5,6]. 此外, 火把虫还被认为与五口动物^[4]和触手冠类^[7,8]具有亲缘关系. 然而, 值得注意的是: 所有的这些观点均是建立在火把虫少数几块不完整的标本之上的. 最近西北大学早期生命研究所发现了保存完整的火把虫, 这些完整的标本显示火把虫具有与叶足动物神奇啰哩山虫^[9,10]的前躯干附肢极为相似的 5 对叶足状附肢, 其后部并不呈假想的尖缩形, 而是一个较为膨大的具 2~3 圈钩刺的倒梨形尾部. 因此, 完整的云南火把虫化石标本的发现将为界定火把虫的属性投进一缕新的曙光. 此外, 其 5 对叶足状附肢对于探索叶足动物和节肢动物附肢的起源具有极其重要的科学意义.

1 系统古生物学

分类位置 不定.

火把虫属 Genus *Facivermis* Hou et Chen 1989

云南火把虫 *Facivermis yunnanicus* Hou et Chen, 1989(图 1(a)~(e), 图 2, 3)

厘定的特征 两侧对称的蠕形状的身躯分为前部、中部、后部. 前部具腹侧向延伸的 5 对叶足状附肢, 附肢的前后边缘均有一排刚毛. 口位于躯干最前端, 略靠腹侧. 躯干中部细长, 未见附肢、疣足等构造. 躯干后部较为膨大呈倒梨形, 其上具有 2~3 圈钩刺, 肛门位于终端.

模式种 云南火把虫 *Facivermis yunnanicus* Hou et Chen, 1989 (见文献^[1]中图版 1: 图 1~4; 图版 2: 图 1~4; 插图 1~4).

时代及分布 早寒武世, 滇东地区.

描述 蠕形状的身体两侧对称, 已知化石的长度一般为 28~55 mm, 从前到后可分为前部、中部、后部, 前、中、后三部分的比例大约为 1:5:1(图 1(a), (c), 图 2(a), (c)).

躯干前部略为尖缩, 约为整个躯干长度的 1/7. 口位于终端, 略靠腹面(图 1(a), (c), 图 2(a), (c), 图 3(c)~(e)). 5 对具细密环纹的叶足状附肢位于口后, 从躯干的腹侧向伸出; 附肢圆柱形, 向末端逐渐收缩; 其基部强有力地附着在躯干上, 附着处形成一圆盘状构造(图 1(a), (c), 图 2(a), (c), 图 3(a)~(e)). 附肢的

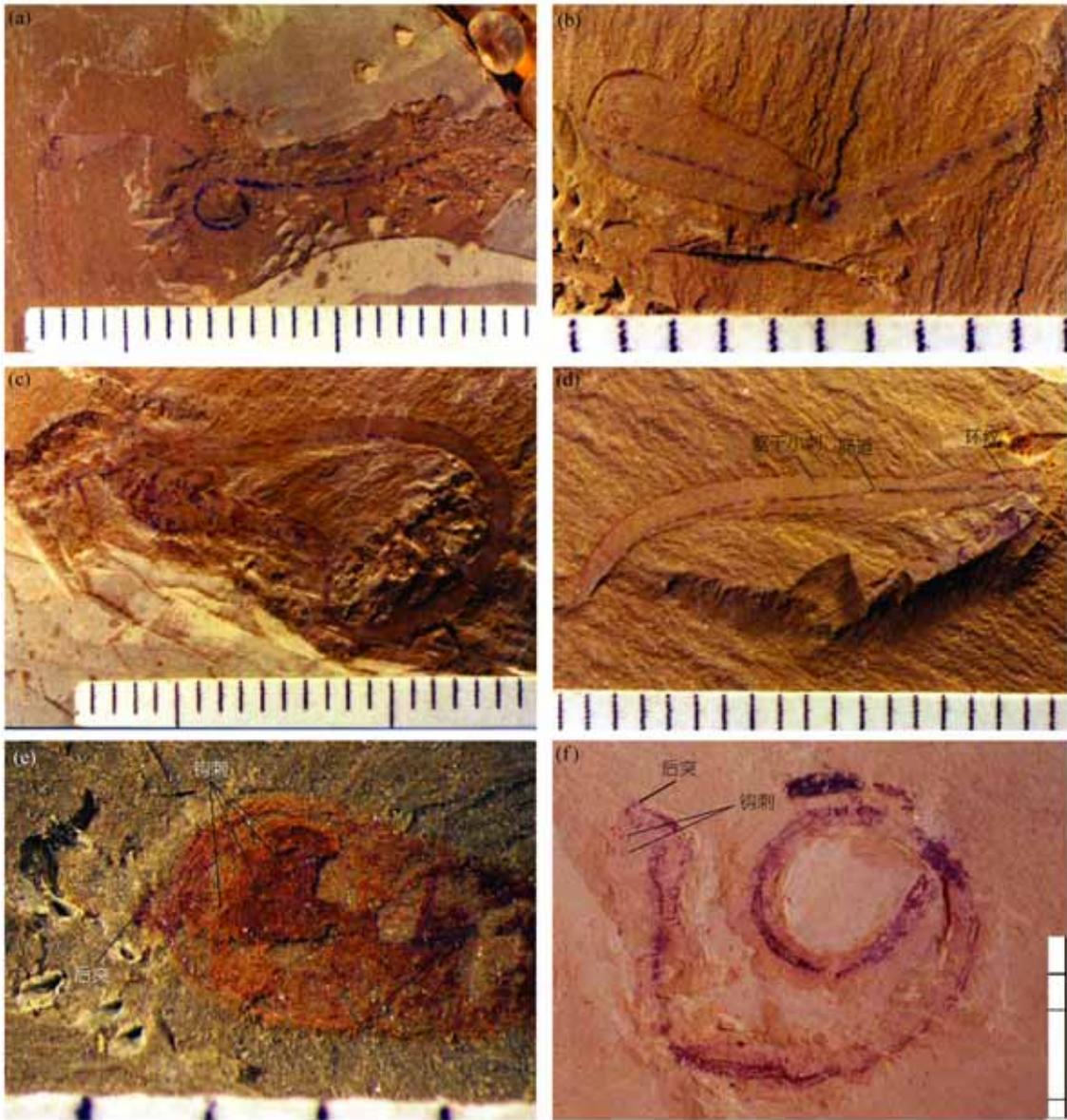


图1 云南火把虫 (*Facivermis yunnanicus* Hou et Chen)

(a) ELI-F001A, 完整标本, 虫体背侧向压, 有一定程度的扭曲, 扭曲角度可达 120°, 注意附肢在躯干上的附着点几乎压在位于虫体中央的肠道上, 暗示虫体在活埋前可能经过挣扎. (b) ELI-F001B, 只有躯干的一小部分及倒梨形后部得以保存, 显示钩刺及终端肛门. (c) ELI-F008A, 背侧向压的完整标本, 几乎显示了云南火把虫的全部特征. (d) ELI-F008B, 只有躯干的中部得以保存, 可见其上的小刺. (e) ELI-F031, 示倒梨形后部和其上的钩刺及终端的“后突”. (f) 不完整的长形西山虫(*Xishania longiusula* Hu)的模式标本, 示其倒梨形后部和其上的钩刺及“后突”

前后边缘各有一排刚毛, 通常前缘的刚毛保存较好, 后缘的刚毛不易观察到, 但刚毛与附肢的附着点清晰可见(图 1(a), (c), 图 2(a), (c), 图 3(a), (b), (d), (e), (g)). 附肢的轴心可以观察到一条灰黑色条带, 暗示附肢内部有体腔伸入(图 3(c), (d)). 附肢末端未观察到爪. 5 对附肢几乎是等长的, 附肢之间的间距从前至后略微增大(图 3(a)~(e)).

躯干中部比躯干前部略为加宽, 长度大约是躯

干前部的 5 倍; 两侧未有附肢、疣足等构造伸出(图 1(a), (c), 图 2(a), (c)); 其表面具紧密排列的横纹, 大约每厘米 50~60 个(图 1(a), (c), 图 2(a), (c), 图 3(b), (f)), 各环纹之间有一圈细小的刺(图 3(f)).

躯干后部在两块保存完整的标本上均有很清楚的展示: 云南火把虫具有一个很完整的较为膨大的倒梨形尾部, 最大宽度位于中后部, 尾部靠近末端的 1/3 处可见 2~3 圈钩状的刺, 每圈大约 12 个, 通常在

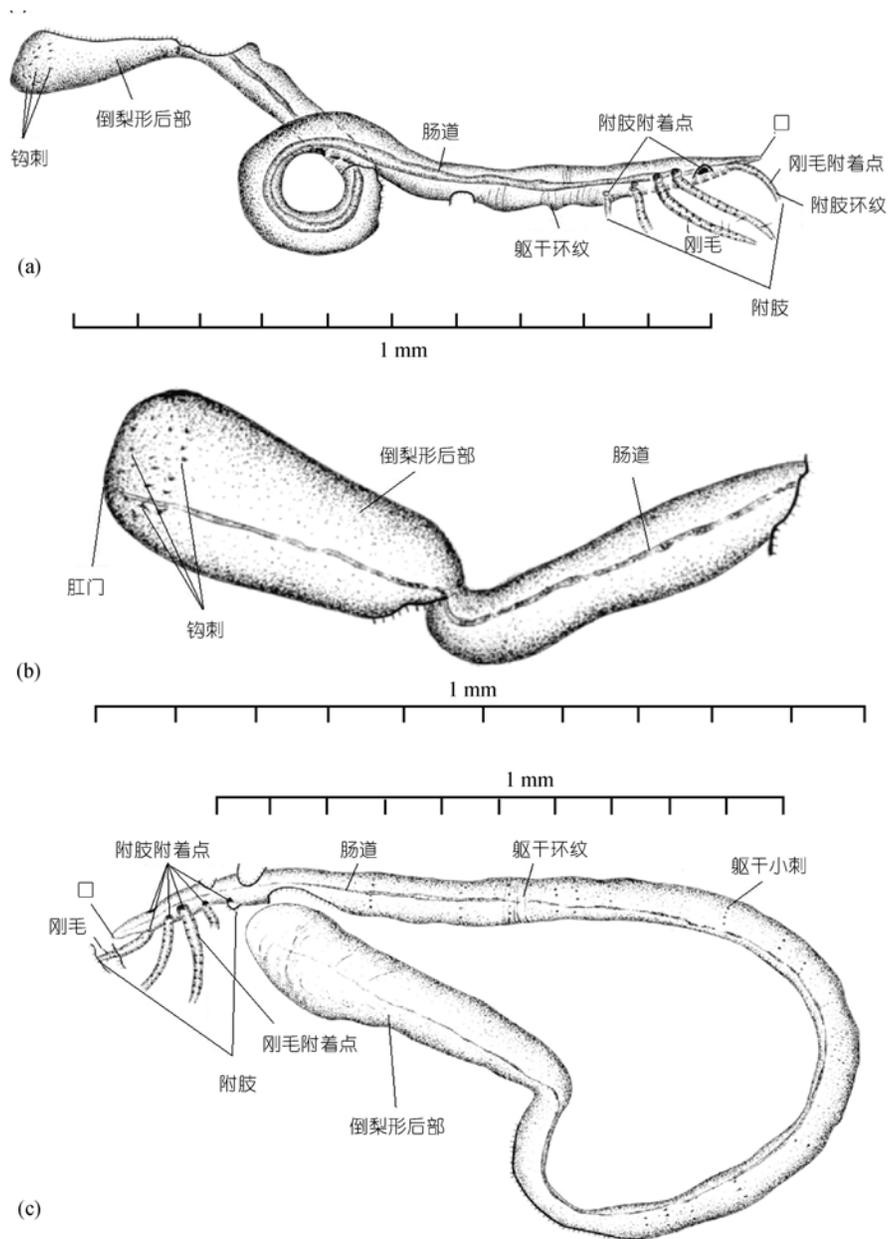


图 2 云南火把虫 (*Facivermis yunnanicus* Hou et Chen)

(a)~(c)分别是图 1(a)~(c)的解译图. 主要显示了云南火把虫的叶足状附肢、附肢前后边缘的刚毛、附肢在躯干上的圆盘状附着点、细长的躯干及其上的小刺、倒梨形后部和其上的钩刺、终端的口和肛门

横向上错行排列(图 1(a), (b), (e), 图 2(a), (b)). 肛门位于躯干后部终端(图 1(b), 图 2(b)). ELI-F031 躯干最末端有一“后突”, 可能为脱落的肛门或埋藏过程中挤出的肠道(图 1(e)).

肠道构造较为简单, 压痕呈褐红色、黑色, 弯曲或略为盘绕地保存在虫体轴心部近腹侧(图 1(a)~(d), 图 2, 图 3(a), (c), (d), (e), (h)). 标本 ELI-F007 显示有环绕肠管的暗色条带, 所以我们推测火把虫可能具

有固定肠管位置的肠系膜或肌肉(图 3(h)).

2 比较和讨论

比较 完整的火把虫标本显示其躯干前端具 5 对叶足状的附肢, 末端膨大且具钩状刺, 考虑到云南火把虫的这些形态学特征, 我们认为以前的生态复原图基本正确: 其虫体绝大部分潜伏在泥质基底里, 伸出附肢在海底表面捕食^[2]. 但需要指出的是, 当火

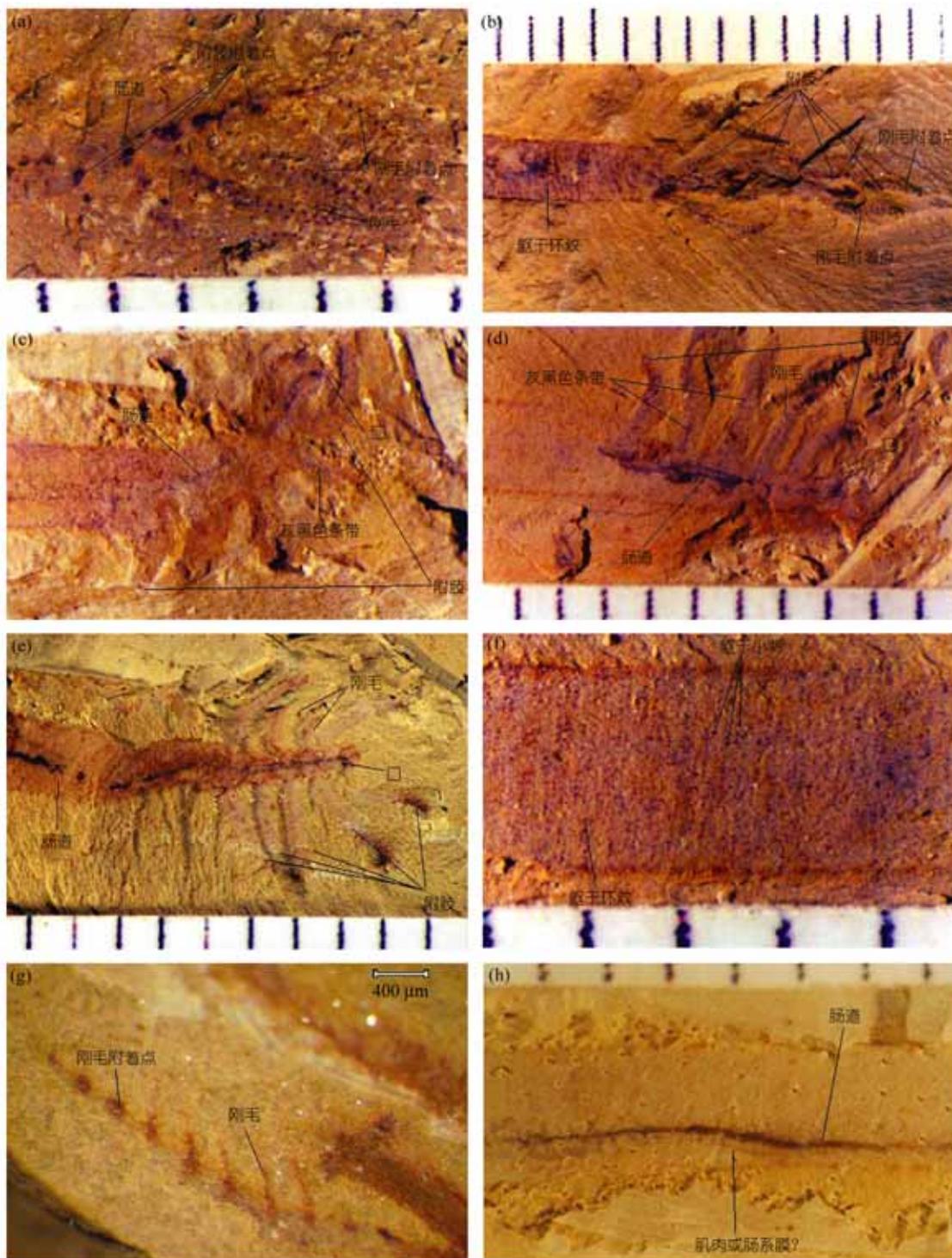


图3 云南火把虫 (*Facivermis yunnanicus* Hou et Chen)

(a) ELI-F001A 的前部放大图, 示叶足状附肢, 附肢及其在躯干上的附着点几乎压在位于虫体中央的肠道上. (b) 腹背向保存的标本 ELI-F005, 示腹侧向伸展的附肢及其上的刚毛. (c), (d) 背侧向保存的标本 ELI-F003 和腹侧向保存的标本 ELI-F007, 示终端略靠腹位的口及附肢中灰黑色的条带, 暗示可能有体腔伸入. (e) 腹背向保存的标本 ELI-F004A, 示终端略靠腹位的口及 5 对叶足状附肢. (f) ELI-F001A 的躯干中部放大图, 可见其上的环纹及小刺. (g) YDKS-72-04(胡世学提供照片)的附肢及其上的刚毛. (h) ELI-F007 的肠道及可能的肌肉或者肠系膜

把虫躯干前部 5 对具刚毛的附肢捕食时, 其膨大的具钩状刺的倒梨形末端可以像船锚一样起固定作用, 这样, 附肢的主要功能很可能是捕食而不是用于运动。因此, 火把虫很可能是一个捕食者, 而不是像五口动物一样的腐食性生物^[4], 尽管五口动物 *Cephalobaena mirabilis* 与火把虫表面上看起来相似^[4]。如果火把虫与寒武纪的五口动物幼虫 *Boecklericambria pelturae* 相比^[11,12], 两者之间的区别也很明显: (1) 整体形态不同, 火把虫的躯干前部细长, 后部呈倒梨形膨大; 然而五口动物幼虫的躯干前部粗壮, 后部细弱; (2) 附肢的数目和位置不同, 火把虫的 5 对叶足状的附肢位于躯干前部, 但是五口动物幼虫的 4 对附肢位于躯干前部, 还有 2 对位于尾部; (3) 火把虫具倒梨形后部并且其上有钩刺, 然而五口动物尾部并未膨大且末端具有尾乳突。所以, 火把虫不太可能是五口动物。

最早关于火把虫属性的讨论认为其 5 对附肢与现生多毛类沙蚕科的 *Nicon moniloceras* 的 5 对触手相似而与环节动物亲缘关系密切^[11,21]。同时最近还有关于火把虫躯干表面可能具有类似于环节动物的疣足这样的讨论^[2]。然而, 通过火把虫与典型的布尔吉斯页岩动物群中的环节动物^[13]以及现生类型^[14]的对比不难发现, 它们之间的区别很明显, 主要表现在: (1) 疣足是环节动物的一个关键特征, 布尔吉斯页岩动物群中的多毛类以及现生的多毛类整个躯干都具有有一对不分支或双分支的疣足, 并且疣足上具密集排列的刚毛。然而完整的火把虫标本除了躯干前部 5 对叶足状的附肢外, 躯干其他部分并未显示疣足等构造。同时根据有些学者所展示的具疣足的不完整火把虫的图版来看^[2], 他们所指的疣足应该是类似于叶足状附肢的构造, 因此他们所展示的不完整的“火把虫”极有可能是一种叶足动物。(2) 布尔吉斯页岩以及现生的多毛类均有一对触手状构造¹⁾, 然而完整的火把虫标本却未显示这一构造。(3) 众所周知, 现生多毛类均具口前叶, 其 1 对触手长在口前叶, 另外 4 对触手长在围口节侧面。然而完整的火把虫标本显示其口位于躯干终端, 5 对叶足状的附肢位于口后, 因此火把虫不可能具有口前叶这一构造。(4) 既然口

前叶不存在, 火把虫的 5 对附肢与多毛类的 5 对触手就不存在同源属性, 因而火把虫与环节动物也就不大可能有较近的亲缘关系。

后来还有学者认为火把虫的 5 对附肢与触手冠类群的触手很相像, 因而其与触手冠类也具有亲缘关系^{[7,8] 2)}。众所周知, 腕足、帚虫和苔藓动物之所以被称为触手冠动物是因为它们有一个体壁延伸形成的马蹄形或环形的触手冠, 其触手冠环绕着口而不环绕肛门, 而且触手冠类群的触手通常纤毛密布而并不具刚毛或刺。然而, 火把虫躯干前端的 5 对附肢均位于口后而且前后边缘具有刚毛而非纤毛。而且帚虫动物通常都生活在一个几丁质管内, 但是火把虫却没有生活在几丁质管中的确切证据^[6]。此外, 陈均远等人^{[7,8] 2)}所提出的伊尔东体(*Eldonia*)等的“幼态持续”是来自火把虫样祖先的说法只是一个猜测, 并没有化石依据。由此看来, 火把虫与触手冠类具亲缘关系这一说法也站不住脚。

Delle Cave 等人^[4,15]认为火把虫与叶足动物具亲缘关系。我们可以想象, 如果将神奇啰哩山虫的中、后端附肢去掉, 它将比任何叶足动物都更像火把虫^[9,10]。完整的火把虫标本的发现为这一假说提供了确切的化石实证, 火把虫与叶足动物的相似性是实质性的, 它们主要表现在: (1) 两者均具有叶足状附肢; (2) 两者的附肢均有力地附着在躯干上, 并且附着处形成一圆盘状构造; (3) 如大多数叶足动物一样, 附肢中部均有体腔伸入; (4) 像神奇啰哩山虫的前部附肢一样(见文献^[9]中图版 1: 图(a), (b), (d); 图版 4), 火把虫的 5 对叶足状附肢的前后边缘均有一排刚毛。

此外, 如果我们将火把虫躯体前后颠倒, 将其具钩状刺的膨大端视作前部的话, 它便与具倒梨形吻部的西山虫(*Xishania*)非常相似^{[16] 3)}, 相似性主要体现在: (1) 二者均具有较小的宽长比, 大约为 1/20; (2) 虫体的吻部外形相似, 均呈倒梨形, 直径都大于躯干; (3) 吻部表面均具有 2~3 圈钩刺, 而且钩刺位置相同; (4) 吻部均有“前(后)突”(图 1(f)); (5) 躯干表面均具有明显的环纹和小刺。而且值得指出的是, 目前所有已知的西山虫标本保存都不完整。因此, 西山虫很可

1) 需要指出的是有些隐居多毛亚刚的多毛类的口前叶和触须很退化, 例如蛭龙介科的多毛类的触手很不明显

2) Chen J Y, Zhu M Y, Zhou G Q. Anatomy and phylogenetic relationships of the medusiform eldonioida. In: Chen J Y, Edgecombe G D, Ramsköld L, eds. International Cambrian Explosion Symposium. Nanjing, 1995. 9~10

3) 胡世学. 云南早寒武世澄江动物群曳鳃动物研究. 南京: 中科院南京地质古生物研究所硕士论文, 2001. 55

能就是不完整的火把虫。

讨论 长久以来,动物附肢尤其是节肢动物附肢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即触手担轮类群和蜕皮类群,于是节肢动物与环节动物不可能存在直接的演化关系^[17-19]。从18s RNA研究看来,蜕皮类群内部的系统关系远未解决;但是一般认为,节肢动物与叶足动物的现生代表有爪类最为接近;其次为线虫动物和线形动物;再就是曳鳃动物和动物动物以及兜甲动物^[17,18]。沿着这一谱系关系,附肢是从无到有产生的。同时分子生物学表明,真节肢动物的前5~7对具附肢的体节发育为头部^[20,21]。Müller等人^[22]所研究的上寒武统Orsten化石库的甲壳动物的头部形成这一理论提供了证据,早寒武世澄江化石库中的兼有叶足动物和节肢动物镶嵌特征的珍稀叶足动物神奇啰哩山虫具6对附肢的前躯干体节的聚合现象也支撑了这一理论^[9,10]。非常有意义的是火把虫躯干前部仅有的5对叶足状附肢不仅为“附肢是从无到有产生的”这一假说提供了化石实证,而且火把虫的5对叶足状附肢与神奇啰哩山虫的前躯干附肢相似性进一步支撑了叶足动物神奇啰哩山虫对于探讨节肢动物起源尤其是其头部起源的意义。除此之外,胚胎学以及发育生物学的研究表明:节肢动物附肢的发生都是从头部开始的,中后部附肢的发生是由生长节控制的^[20,21]。上寒武统Orsten化石库的一系列节肢动物幼虫化石也证实了这一过程^[22,23],而火把虫躯干前部的5对叶足状附肢的发生为节肢动物附肢的起源提供了更久远的化石实证。

致谢 诚谢两位评审专家有益的建设性意见。感谢 David L Bruton 博士和 Loren Babcock 博士提出的珍贵意见以及和 Danny Eibye-Jacobsen 博士的有益讨论。郭洪祥、姬严兵、程美蓉、翟娟萍在野外和室内工作中提供了诸多帮助,在此一并致谢。本工作受国家自然科学基金重点基金(批准号:40332016)、面上基金(批准号:30270207)、国家重点基础研究发展规划项目(G2000077700)、云南省自然科学基金(2002D0033Q)、高等学校博士学科类专项科研基金以及长江学者和创新团队发展计划(PCSIRT)资助。

参 考 文 献

1 侯先光,陈均远. 云南澄江早寒武世带触手的蠕形动物——*Facivermis* gen. nov.. 古生物学报, 1989, 28(1): 35~41

- 2 陈均远. 动物的黎明. 南京: 江苏科技出版社, 2004. 1997~1999
- 3 Hou X G, Bergström J. Cambrian lobopodians—ancestors of extant onychophorans? Zool J Linn Soc, 1995, 114: 3~19[DOI]
- 4 Delle Cave L, Insom E, Simonetta A M. Advances, diversions, possible relapses and addition problems in understanding the early evolution of the articulata. Ital J of Zool, 1998, 65: 19~38
- 5 Hou X G, Ramsköld L, Bergström J. Composition and preservation of Chengjiang Fauna — Lower Cambrian soft-bodied biota. Zool. Scripta, 1991, 20: 395~411[DOI]
- 6 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. 146~147
- 7 陈均远, 周桂琴, 朱茂炎, 等. 澄江生物群——寒武纪大爆发的见证. 台中: 台湾自然科学博物馆, 1996. 51
- 8 Chen J Y, Zhou G Q. Biology of the Chengjiang fauna. Bull Natl Mus Nat Sci, 1997, 10: 38
- 9 刘建妮, 舒德干, 韩健, 等. 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. 科学通报, 2004, 49(10): 977~984
- 10 肖书海. 斯芬克斯谜一般的节肢动物化石. 科学通报, 2004, 49(10): 915~916
- 11 Maas A, Waloszek D. Cambrian derivatives of the Early Arthropod Stem Lineage, Pentastomids, Tardigrades and Lobopodians—an ‘Orsten Perspective’. Zool Anz, 2001, 240: 451~459
- 12 Walossek D, Müller K J. Pentastomid parasites from the Lower Palaeozoic of Sweden. Trans R Soc Edinburgh, 1994, 85: 1~37
- 13 Briggs D E G, Erwin D H, Collier F J. The Fossils of the Burgess Shale. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 1994. 127~135
- 14 任淑仙. 无脊椎动物学(下). 北京: 北京出版社, 1991. 1~71
- 15 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
- 16 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
- 17 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
- 18 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]
- 19 Adoutte A, Balavoine G, Latillot N, et al. The new animal phylogeny: Reliability and implications. Proc Natl Acad Sci USA, 2000, 97: 4453~4456 [DOI]
- 20 Müller W A. Developmental Biology. New York: Springer, 1996
- 21 Wim G M, Damen M H, Seyfarth E A, 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]
- 22 Müller K J, Walossek D. External morphology and larval development of the Upper Cambrian maxillopod *Bredocaris admirabilis*. Fossils Strata, 1998, 23: 1~19
- 23 Müller K J, Walossek D. Morphology, ontogeny, and life habit of *Agnostus pisiformis* from the Upper Cambrian of Sweden. Fossils Strata, 1998, 19: 1~124

(2005-10-27 收稿, 2005-12-27 接受)