

斯芬克斯谜一般的节肢动物化石

肖书海

(Department of Geosciences, Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, VA 24061, USA. E-mail: xiao@vt.edu)

希腊神话传说中的斯芬克斯(Sphinx)是一个谜一样的狮身人面兽怪,她有狮子的躯体,长有鹰翅,又有女人的头胸。传说中,她会把守底比斯的城门,任何进出底比斯城的人都要猜她的谜语,猜错的人要被她活生生地吃掉。后来奥狄浦斯破解了她的谜语,因而成了底比斯的国王。

刘建妮等人^[1]在下寒武澄江化石库中发现的节肢动物化石——海口神奇啰哩山虫(*Miraluolishania haikouensis*)——堪称节肢动物中的斯芬克斯。就像斯芬克斯一样,海口神奇啰哩山虫也兼有几种动物的特征,同时它也是摆在科学家面前的难解之谜。海口神奇啰哩山虫的躯体看上去像蠕虫,身上具有环纹,头上生有一对触角,触角之后有 14 对附肢,其附肢具爪但不分节。因而它与现生的贫爪动物(onychophorans)有点相像,同时,海口神奇啰哩山虫的背上长有成对的小刺。有些寒武纪的叶状假足动物(lobopods),包括怪诞虫(*Hallucigenia*)、微网虫(*Microdictyon*)和爪网虫(*Onychodictyon*),它们的背上也具有背刺和骨盘,这些构造可能和海口神奇啰哩山虫的背部小刺是同源的。刘建妮等人^[1]将海口神奇啰哩山虫复原成一个具有触角和眼睛、并有初步体节分化的叶状假足动物,他们同时将海口神奇啰哩山虫解释为一个介于叶状假足动物和真节肢动物(euarthropods; 包括海蜘蛛、多足虫、甲壳动物、昆虫、螯肢动物、五口虫^[2])之间的过渡型化石。更具体来讲,他们将真节肢动物、奇虾(*Anomalocaris*)、欧巴宾虫(*Opabinia*)、海口神奇啰哩山虫和现生的贫爪动物归入一个单源的类群。这个类群以具有初步的头部分化和眼睛的出现为特征。

生物学家通常认为,真节肢动物、贫爪动物和缓步动物(tardigrades)构成一个单源类群,这个类群即为广义的节肢动物或泛节肢动物^[3,4]。本文的节肢动物即采取这个广义的定义。古生物学家通常认为,寒武纪的叶状假足动物和节肢动物在系统发育上存在着某种联系^[5~9]。但它们的具体系统发育关系还存在着很大的争议。为了进一步阐述这一争议,我们需要介绍几个系统分析的概念,包括冠群(crown group)、基群(stem group)和总群(total group)^[10]。所谓冠群,指的是包含所有现生代表的最小单源类群。依此,包含现生真节肢动物、

贫爪动物和缓步动物的最小单源类群构成冠群节肢动物。所谓基群,指的是在冠群之外但又与该冠群有更密切系统发育关系、现已绝灭的生物类群。因而,如果一个化石,它不属于冠群节肢动物,但和冠群节肢动物的系统发育关系比起它和环神经类(cycloneuralians, 即冠群节肢动物的姊妹冠群^[11])的关系更紧密的话,那么这个化石即可称为一个基群节肢动物。所谓总群,指的是两者的总合。关于寒武纪叶状假足动物和真节肢动物的系统发育关系,目前我们能说的只是它们都属于总群节肢动物。

但是,寒武纪叶状假足动物在节肢动物这棵系统发育大树中的具体位置到底在哪里?传统的观点认为,它们属于冠群贫爪动物或基群贫爪动物(图 1(a))^[5,7]。然而,近来有些古生物学家认为,寒武纪叶状假足动物是一类近源(paraphyletic)、甚至多源(polyphyletic)的类群(图 1(b));很多寒武纪叶状假足动物被认为是基群真节肢动物或基群节肢动物^[6,8,9]。如果海口神奇啰哩山虫真的是介于原始叶状假足动物和真节肢动物之间的过渡型节肢动物,那么,寒武纪叶状假足动物更有可能是近源的或多源的。果真如此,对寒武纪叶状假足动物的进一步形态研究将会有助于我们了解节肢动物的系统演化,甚至是真节肢动物的系统演化,因为这些寒武纪叶状假足动物能够为真节肢动物的系统分析提供更好的外群(outgroup)控制。

除了对古生物系统发育的重要贡献之外,海口神奇啰哩山虫的系统解释也为生物学家提出了几个新的课题。其一,如果真节肢动物、贫爪动物和有眼睛的叶状假足动物构成一个单源类群的话,那么它们的眼睛可能具有单一的起源。可是贫爪动物的眼睛发育与真节肢动物不同,很可能表明它们的眼睛并不是同源的^[12]。目前还不清楚贫爪动物和真节肢动物的眼睛发育在基因控制上是否有所不同。其二,如果节肢动物的系统树上散布着许多近源的叶状假足动物,那么缓步动物作为节肢动物中的一个类群,也应该具有一些和叶状假足动物同源的特征。如果这些特征不存在的话,那么我们就要解释为什么不存在,是不是因为缓步动物个体小型化的原因^[7,9],还是因为缓步动物在系统发育上离其他节肢动物更

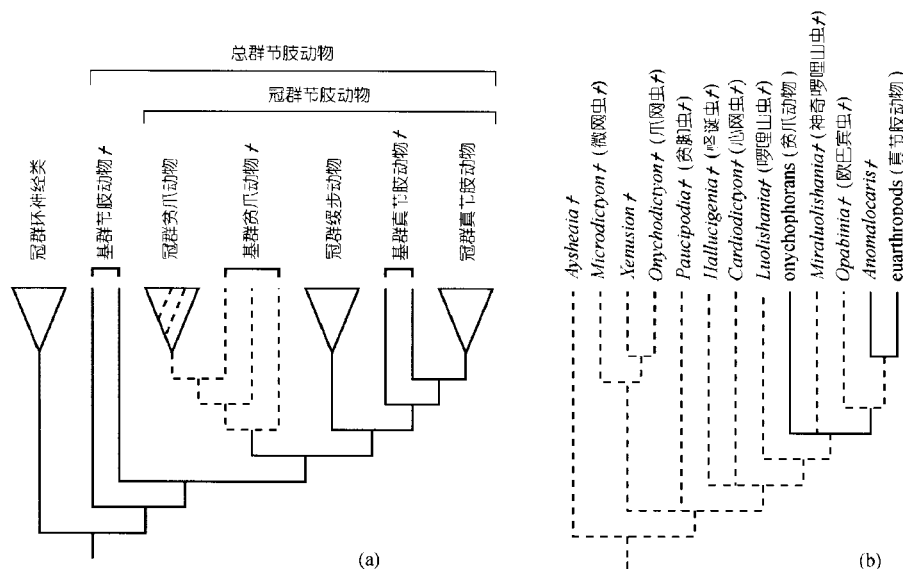


图 1

(a) 支系图显示真节肢动物、缓步动物、贫爪动物和环神经类的系统发育关系, 以及冠群、基群和总群的概念。传统观点认为寒武纪叶状假足动物(虚线支系)属于基群或冠群贫爪动物。(b) 刘建妮等人^[1]的支系图中, 多数寒武纪叶状假足动物(虚线支系)被解释为基群真节肢动物或基群节肢动物。†表示已绝灭的支系成员

远的原因。目前生物学家对真节肢动物、贫爪动物和缓步动物的具体系统发育关系还存在争议^[3,13]。但是, 如果将缓步动物纳入刘建妮等人^[1]的系统发育分析, 也可能为寒武纪叶状假足动物的系统发育位置提供某种有效的制约。

关于海口神奇罗哩山虫的系统发育, 今后还有许多工作要做。刘建妮等人^[1]的分支树可能是正确的, 但不是经过严格的分支分类方法推算得出的。这样就使得我们难以评价这个分支树在统计学上的可信度, 难以优化各种性状在分支树上的演化, 也难以评估由于趋同演化或者次生丧失而导致的性状一致。比如, 由真节肢动物、奇虾、欧巴宾虫、海口神奇罗哩山虫和现生的贫爪动物构成的单源类群到底有多少性状支持? 另外, 在他们的分支树上, 神奇罗哩山虫和现生贫爪动物的系统关系依然是一个悬而未决的问题。然而, 我们对寒武纪叶状假足动物所知甚少, 要进行严格并且有效的分支分类学分析目前还不现实。正因为如此, 如果想要对节肢动物的演化有一个更为全面的认识, 我们需要对其他的节肢动物斯芬克斯进行更详细的研究。刘建妮等人的工作迈出了相当重要的一步, 同时也表明, 对于研究寒武纪的古生物学家来说, 彻底揭开斯芬克斯之谜成为底比斯国王的路途还很漫长。

参 考 文 献

- 1 刘建妮, 舒德干, 韩健, 等. 澄江化石库中发现具眼睛的珍稀叶状动物及其在节肢动物起源上的意义. 科学通报, 2004, 49(10): 977~984
- 2 Lavrov D V, Brown W M, Boore J L. Phylogenetic position of the Pentastomida and (pan)crustacean relationships. Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences, 2004, 271: 537~544
- 3 Giribet G, Carranza S, Baguna J, et al. First molecular evidence

for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade. Molecular Biology and Evolution, 1996, 13: 76~84

- 4 Nielsen C. Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla. Oxford: Oxford University Press, 2001
- 5 Hou X, Bergström J. Cambrian lobopodians — ancestors of extant onychophorans? Zoological Journal of the Linnean Society, 1995, 114: 3~19
- 6 Budd G E. The morphology and phylogenetic significance of *Kerygmachela kierkegaardi* Budd (Buen Formation, Lower Cambrian, N Greenland). Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences, 1998, 89: 249~290
- 7 Ramsköld L, Chen J. Cambrian lobopodians: Morphology and phylogeny. In: Edgecombe G D, ed. Arthropod Fossils and Phylogeny. New York: Columbia University Press, 1998. 107~150
- 8 Bergström J, Hou X G. Cambrian Onychophora or xenians. Zoologischer Anzeiger, 2001, 240: 237~245
- 9 Budd G E. Tardigrades as "stem-group arthropods": The evidence from the Cambrian fauna. Zoologischer Anzeiger, 2001, 240: 265~279
- 10 Jefferies R P S. The origin of chordates — a methodological essay. In: House M R, ed. The Origin of Major Invertebrate Groups, Systematics Association Special Volume 12. London: Academic Press, 1979. 443~477
- 11 Schmidt-Rhaesa A, Bartolomaeus T, Lemburg C, et al. The position of the Arthropoda in the phylogenetic system. Journal of Morphology, 1998, 238: 263~285
- 12 Eriksson B J, Tait N N, Budd G E. Head development in the onychophoran *Euperipatoides kanangrensis* with particular reference to the central nervous system. Journal of Morphology, 2003, 255: 1~23
- 13 Giribet G, Ribera C. The position of arthropods in the animal kingdom: A search for a reliable outgroup for internal arthropod phylogeny. Molecular Phylogenetics and Evolution, 1998, 9: 481~488

(2004-04-20 收稿)