



论文

早寒武世澄江动物群中蠕形动物的系统分类及演化意义

马晓娅^{①②*}, 侯先光^①, David BAINES^②

① 云南大学云南省古生物研究重点实验室, 昆明 650091;

② Department of Geology, University of Leicester, Leicester LE1 7RH, UK

* E-mail: xm7@le.ac.uk

收稿日期: 2010-01-23; 接受日期: 2010-08-08

国家自然科学基金(批准号: 40730211)、国家重点基础研究发展计划项目(批准号: 2006CB806400)、云南省科技厅自然科学基金重点项目(批准号: 2005D0002Z)资助

摘要 中国早寒武世(2008 年国际地层委员会出版的地质年代表中的寒武纪第二世)澄江动物群中特异埋藏了保存精美、物种数量众多的蠕形动物, 为研究不同蠕形动物门类的早期起源和演化提供了一个独特的窗口. 本文回顾讨论了迄今已报道过的 45 种澄江蠕形动物, 并重点评述了澄江曳鳃动物和叶足动物两个门类的系统分类、生活方式、演化意义及现存争议. 文章分析了澄江蠕形动物形态学研究中的问题, 指出应慎重考虑埋藏学及蠕形动物的运动而产生的变形等因素对最终保存的化石形态的影响, 并建议 *Anningvermis multispinosa* 与 *Corynetis brevis* 为同物异名. 澄江蠕形动物展示了丰富的形态和生态多样性, 对理解早期后生动物的起源和演化有着非常重要的意义, 研究前景广阔, 但仍有待于深化研究并积极与埋藏学、地球化学、分支系统学、基因学等多学科的交叉研究.

关键词

澄江动物群
蠕形动物
曳鳃动物
叶足动物
埋藏学

“蠕形”(vermiform, 源自于拉丁语 vermes, 蠕虫)作为形容词意为“蠕虫状的, 或与蠕虫相似的”, 因而蠕形动物(vermiform animals)常用于泛指所有具有蠕形形态特征的动物类群, 并非正规的分类学术语. 蠕形动物在形态结构上常享有许多共同特征, 包括: 三胚层动物, 左右两侧对称, 身体体长远大于体宽, 体形多为圆形或扁长形, 质柔软(无内外骨骼), 通常具有一个头部或前端感觉区. 据此标准, 现生的 36 个动物门类中有 16 个动物门的动物均可纳为蠕形动物(图 1). 它们广泛分布于全球各地和各种不同的生态系统中, 从海底黑烟囱旁的管状蠕虫到人体内的寄生蠕虫, 这些蠕形动物对地球的生态环境和人类的

生活健康都具有非常重要的影响. 近年来, 进化生物学家对这些不同蠕形动物门类的起源和系统发生产生了越来越浓厚的兴趣, 并在形态学、分子生物学、神经生物学等方面作了大量的研究. 化石记录无疑对研究蠕形动物的起源和演化至关重要, 然而由于动物软体很难保存为化石, 所以很长时间以来所发现的大多为蠕形动物的遗迹化石或残缺的实体化石, 发现的保存精美的蠕形动物化石却很稀少. 这种困境直到寒武纪特异埋藏的加拿大布尔吉斯页岩动物群和中国澄江动物群的发现和研究才取得了一系列的突破.

澄江动物群为蠕形动物的起源和演化提供了一

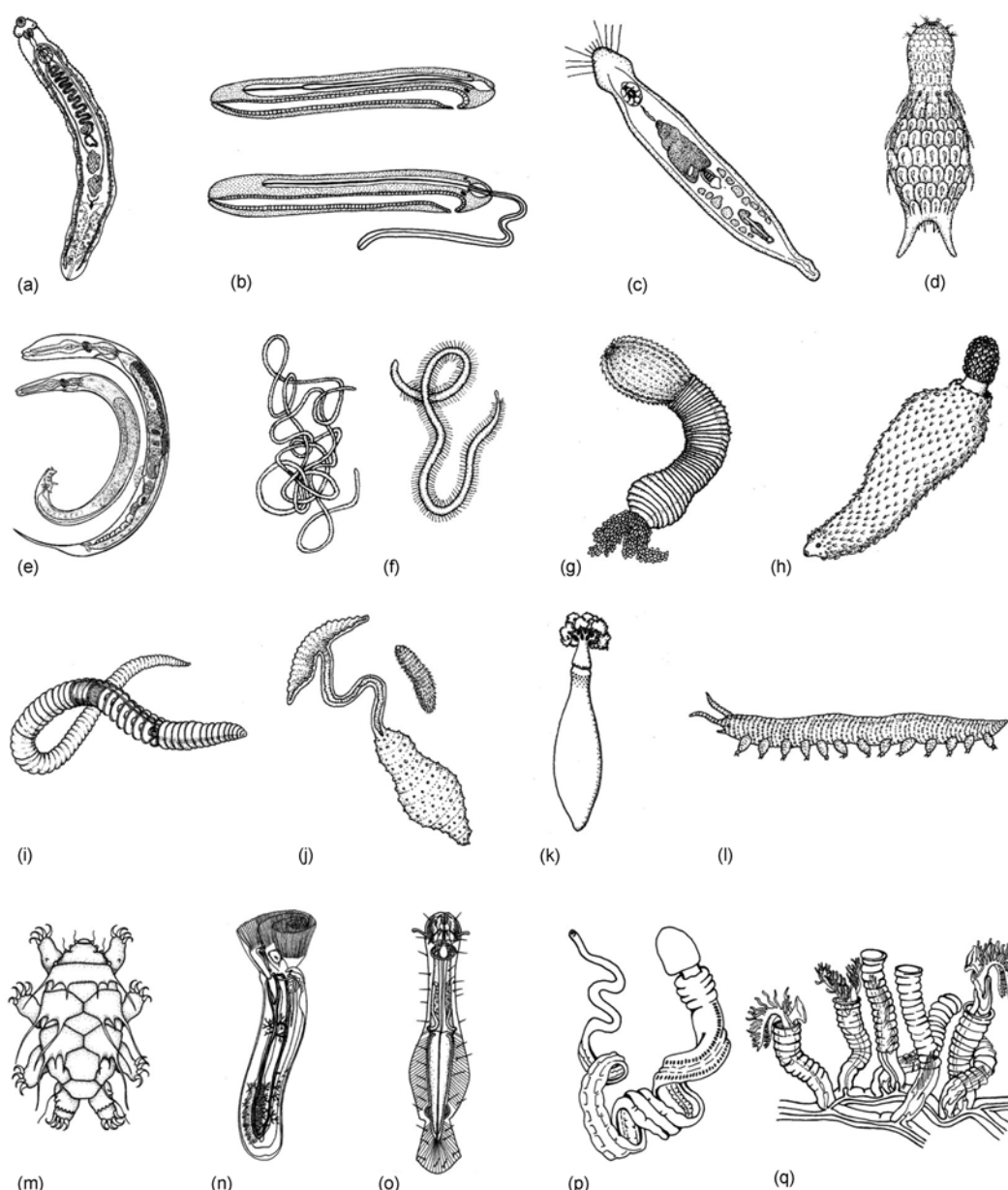


图1 现生的16个蠕形动物门类简介

(a) 扁形动物(Platyhelminthes). (b) 纽形动物(Nemertea). (c) 顎胃动物(Gnathostomulida). (d) 腹毛动物(Gastrotricha). (e) 线虫动物(Nematoda). (f) 线形动物(Nematomorpha). (g) 鳃曳动物(Priapulida). (h) 棘头动物(Acanthocephala). (i) 环节动物(Annelida). (j) 螠虫动物(Echiura). (k) 星虫动物(Sipuncula). (l) 有爪动物(Onychophora). (m) 缓步动物(Tardigrada). (n) 帚虫动物(Phoronida). (o) 毛颚动物(Chaetognatha). (p), (q) 半索动物(Hemichordata): (p) 囊舌虫(acorn worm), (q) 羽鳃类(pterobranchia). 所有图片来自 BIODIDAC 网站(<http://biodidac.bio.uottawa.ca>); 不按比例尺

个得天独厚的研究平台: 首先, 澄江动物群化石出产于下寒武统(2008 年国际地层委员会出版的地质年代表中的寒武系第二统)筇竹寺组玉案山段地层, 地质年代约为 520 Ma, 是迄今为止发现的最早的保存软

体的动物化石群之一, 比中寒武世加拿大布尔基斯页岩动物群(2008 年国际地层委员会出版的地质年代表中的寒武纪第三世, 地质年代约为 505 Ma^[1])早约 1500 万年, 因而澄江动物群为许多蠕形动物门类提

供了最古老的化石记录; 其次, 澄江动物群的特异埋藏使动物软体组织得以精美保存, 不但外部形态特征, 许多解剖学的精细构造也都被逼真地保存了下来, 这为准确研究早期蠕形动物特征提供了非常稀有的珍贵材料; 再之, 处于“寒武纪大爆发”时期的澄江动物群群落具有极高的生物多样性, 因而澄江蠕形动物不仅在个体数量上较为丰富, 在物种数量和门类的多样性上也极为可观, 使得对早期各种不同蠕形动物物种/门类之间的起源和比较研究变得可能。

本文归纳了自 1984 年澄江动物群发现^[2]以来澄江蠕形动物研究的主要进展, 进一步分析了这些蠕形动物的系统分类和演化意义, 同时指出了该研究领域中的—些关键问题, 并对澄江蠕形动物的研究前景进行了展望。

1 澄江蠕形动物的多样性和系统分类

在澄江动物群所有报道过的动物物种中, 约有 45 个物种为蠕形动物, 占澄江动物群动物物种总数的三分之一。这些蠕形动物大多为曳鳃动物和叶足动物两个类群, 分别位于蜕皮动物(Ecdysozoa)的环神经动物(Cycloneuralia)和泛节肢动物(Panarthropoda)两大分支中。此外冠轮动物(Lophotrochozoa)中的许多蠕形动物门类在澄江也有报道, 还有一些目前分类位置尚不确定的物种。

1.1 澄江曳鳃动物

迄今为止约有 15 属 16 种澄江蠕形动物被建议归为曳鳃动物(priapulid), 包括: *Maotianshanian* *cylindrica* Sun & Hou, 1987^[3,4]; *Palaeoscolex sinensis* Hou & Sun, 1988^[4-7]; *Cricocosmia jinningensis* Hou & Sun, 1988^[4-7]; *Palaeopriapulites parvus* Hou, Bergström, Wang, Feng & Chen, 1999^[4,5]; *Protopriapulites haikouensis* Hou, Bergström, Wang, Feng & Chen, 1999^[4,5] (= *Sicyophorus rara* Luo & Hu, 1999^[8]); *Paraselkirkia jinningensis* Hou, Bergström, Wang, Feng & Chen, 1999^[4,5]; *Archotuba conoidalis* Hou, Bergström, Wang, Feng & Chen, 1999^[4,5]; *Tylotites petiolaris* Luo & Hu, 1999^[8,9]; *Corynetis brevis* Luo & Hu, 1999^[8,10,11]; *Xiaoheiqingella peculiatis* Hu, 2002^[11-13]; *Tabelliscolex hexagonus* Han, Zhang & Shu, 2003^[14]; *Anningvermis multispinosa* Huang, Vannier & Chen, 2004^[10,11]; *Yunnanpriapulites halteroformis* Huang,

Vannier & Chen, 2004^[11,13]; *Paratubiluchus bicaudatus* Han, Shu, Zhang & Liu, 2004^[15]; *Omnidens amplius* Hou, Bergström & Yang, 2006^[16]; *T. chengjiangensis* Han, Liu, Zhang, Zhang & Shu, 2007^[17]及两个尚未描述的新属种^[18,19]。这些属种大多具有曳鳃动物的某些形态特征, 如: 身体呈圆柱形, 至少可分化为吻(introvert)和躯干两部分, 有的种类还有尾部。咽部具有咽齿(pharyngeal teeth), 能完全或部分外翻, 外翻时位于身体最前端; 吻部能内翻, 生有纵列的吻刺(scalids); 躯干表面有体环, 但不分节。根据 Maas 等^[20]的建议, 这些澄江曳鳃动物又可分为四个形态类别: 蠕虫状, 囊状, 管状和哑铃状。

蠕虫状的澄江曳鳃动物身体细长(体长远大于体宽), 体表环纹清楚规则, 如帽天山蠕虫 *Maotianshanian*(图 2(a)), 古蠕虫 *Palaeoscolex*(图 2(b))和环饰蠕虫 *Cricocosmia*(图 2(c))。该形态类别的化石曳鳃动物常统称为古蠕虫类“palaeoscolecids”^[20]。*Palaeoscolex*最早被认为是环节动物^[21]; 后侯先光等^[4,5,7]识别出 *Maotianshanian*, *Palaeoscolex*, *Cricocosmia* 三个属的相似性, 并根据它们细长的体形特征把它门共同纳入线形动物门; 然而, 随着这些蠕形动物吻部构造的进一步研究, 近年来这三个属更多地被建议为曳鳃动物^[22,23]。最新的分支分析结果^[24]显示 *Palaeoscolex*在系统发生树中位于曳鳃动物的干群中, 并与形态相似的 *Tabelliscolex*, *Cricocosmia* 和 *Tylotites* 组成同一个支系, 而 *Maotianshanian* 则落在该支系外。因此, Harvey 等^[24]建议“palaeoscolecids”很可能是一个并系(paraphyletic)或多系(polyphyletic)类群。

囊状的澄江曳鳃动物身形相对粗短(体长略大于体宽), 在许多形态特征上更近似于现生的曳鳃动物, 如吻部具有 25 条纵列的吻刺, 吻部和躯干之间有一个收缩的颈区, 有一个或一对尾部附肢^[11,13,15]。近年来报道的许多新属种都属于这一类型, 如棒形虫 *Corynetis*(图 2(d))和小黑簪虫 *Xiaoheiqingella*。然而, 澄江曳鳃动物分类学中的争议似乎也主要集中在—个类群中: Huang 等^[13,25]重新描述了 *Xiaoheiqingella peculiaris*, 同时报道了一个相似的新属种 *Yunnanpriapulites halteroformis*, 而韩健等^[15,26]则认为二者是同物异名; 此外, *Anningvermis multispinosa* 和 *Corynetis brevis* 极为相似, 也有学者认为两者是同一属种^[27]。对于上述的两个争议本文作者均认同同物异名的观点, 具体解释请看本文的第 2 部分。分支分

析^[24]显示该形态类别的曳鳃动物实为一个多系类群: *Corynetis*被置于曳鳃动物干群的基部, 而 *Xiaoheiqingella*则落入曳鳃动物的冠群。

管状的澄江曳鳃动物具有细长椎管状的外壳, 躯干隐藏在管体内, 吻部和外翻的咽位于虫体前端, 典型代表为似管虫 *Paraselkirkia*(图 2(e)). 原始管虫 *Archotuba*被认为是一个和 *Paraselkirkia*相似的管状曳鳃动物, 但到目前为止该管虫的前端软体部分还没有被发现, 因此这个属的分类位置仍不确定^[5]. 在分支系统树中 *Paraselkirkia*位于曳鳃动物干群的较基部^[24].

哑铃状的澄江曳鳃动物的吻和躯干均呈长卵圆形, 基本等大, 分界明显. 目前这个类型仅有两个属种: 古曳鳃虫 *Palaeopriapulites* (图 2(f)) 和始曳鳃虫 *Protopriapulites*(=葫芦虫 *Sicyophorus*; 图 2(g)), 主要区别在于前者的躯干表面具刺且肠道细而直, 而后的躯干表面具兜甲状外皮且肠道粗大呈盘旋状. 这两个属过去一直都被认为与现生曳鳃动物非常相似^[4,5,11], 但随后Huang等^[18,25]则建议它们为铠甲动物(loriciferan). 最新的分支分析^[24]显示 *Palaeopriapulites*和 *Protopriapulites*互为姐妹群, 并组成一个分支位于曳鳃动物干群的最基部, 该结果支持把这两个属归为曳鳃动物的观点。

1.2 澄江叶足动物

叶足动物(lobopodian)俗称为“带腿的蠕虫”^[5], 是澄江动物群中的一个重要门类. 由于它与节肢动物起源有着紧密联系, 一直都备受进化生物学家的关注. 到目前为止, 12个已报道的寒武纪叶足动物中, 有8个属种出自澄江动物群, 包括: *Luolishania longicruris* Hou & Chen, 1989^[4,5,28,29](= *Miraluolishania haikouensis* Liu & Shu, 2004^[30]; 图 3(a)); *Microdictyon sinicum* Chen, Hou & Lu, 1989^[4,5,31](图 3(b)); *Cardiodictyon catenulum* Hou, Ramsköld & Bergström, 1991^[4,5,32](图 3(d)); *Onychodictyon ferox* Hou, Ramsköld & Bergström, 1991^[4,5,32,33](图 3(e)); *Hallucigenia fortis* Hou & Bergström, 1995^[4,5,34](图 3(c)); *Paucipodia inermis* Chen, Zhou & Ramsköld, 1995^[5,35,36](图 3(f)); *Megadictyon haikouensis* Luo & Hu, 1999^[8,37]和 *Jianshanopodia decora* Liu, Shu, Han, Zhang & Zhang, 2006^[38]. 这些叶足动物蠕虫状的身体由软组织和轻微硬化的表皮组成, 躯干带有成对

不分节的柔软附肢, 许多属种的躯干部分还带有分隔的部分矿化的骨板。

化石叶足动物长期以来被视为一个单系类群(monophyletic), 被纳入Xenusia纲, 下分为五个目, 并被认为是现生有爪动物Onychophora或缓步动物Tardigrada的祖先类型^[34,39,40]. 然而随着近几年分支系统学的研究深入, 越来越多的研究者提出化石叶足动物实为一个并系或多系类群的观点, 但它们与现生泛节肢动物之间的关系仍存在争议^[29,37,41]. 最新的分支分析结果^[29]显示, *Aysheaia*和 *Tardigrada*位于泛节肢动物的最基部, 其余的寒武纪叶足动物分别落入两个并系类群(图 4). 微网虫 *Microdictyon*, 贫腿虫 *Paucipodia*, 尖山叶足虫 *Jianshanopodia* 和大网虫 *Megadictyon*被置于第一个叶足动物支系中, 而现生的有爪动物则位于该支系的冠群. 这个支系的叶足动物享有的共同特征为: 体型相对较大, 身体向一端或两端渐细, 叶足向身体一端或两端逐渐缩短, 没有明显的头部和体段分区, 无刺状骨板. 这个分支分析的结果支持“有爪动物起源于寒武纪叶足动物”的假设。

心网虫 *Cardiodictyon*, 怪诞虫 *Hallucigenia*, 爪网虫 *Onychodictyon*, 啰哩山虫 *Luolishania* 和布尔吉斯页岩未命名的叶足动物Collins' monster共同组成第二个叶足动物支系, 较第一个叶足动物分支更为进化, 并与节肢动物为姐妹群关系^[29](图 4). 这个支系的叶足动物显示出许多较为进化的性状特征, 如: 体段分区; 具一个膨大的头部, 头和躯干之间的界限明显, 头外有薄板保护, 头上可具有眼和特化的触角状前附肢; 叶足分化呈多样性, 具一组特化的前附肢用于取食或感觉, 叶足上常带有刚毛或乳突; 躯干外带刺状骨板, 骨板也常随体段分区分化呈多样性. 根据形态比较和分支分析的研究结果, 该支系的叶足动物均被纳入Archonychophora目^[29,34]. 这个分支分析的结果^[29]显示archonychophorans位于节肢动物的干群(图 4), 比现生的缓步动物和有爪动物都更为进化, 与节肢动物的起源可能有着直接的联系。

1.3 澄江其他蠕形动物

除了上述的几个来自蜕皮动物超门的蠕形动物类群, 澄江动物群中还报道了三个冠轮动物门, 一个毛颚动物和一些分类位置尚不确定的蠕形动物属种. 概述如下:

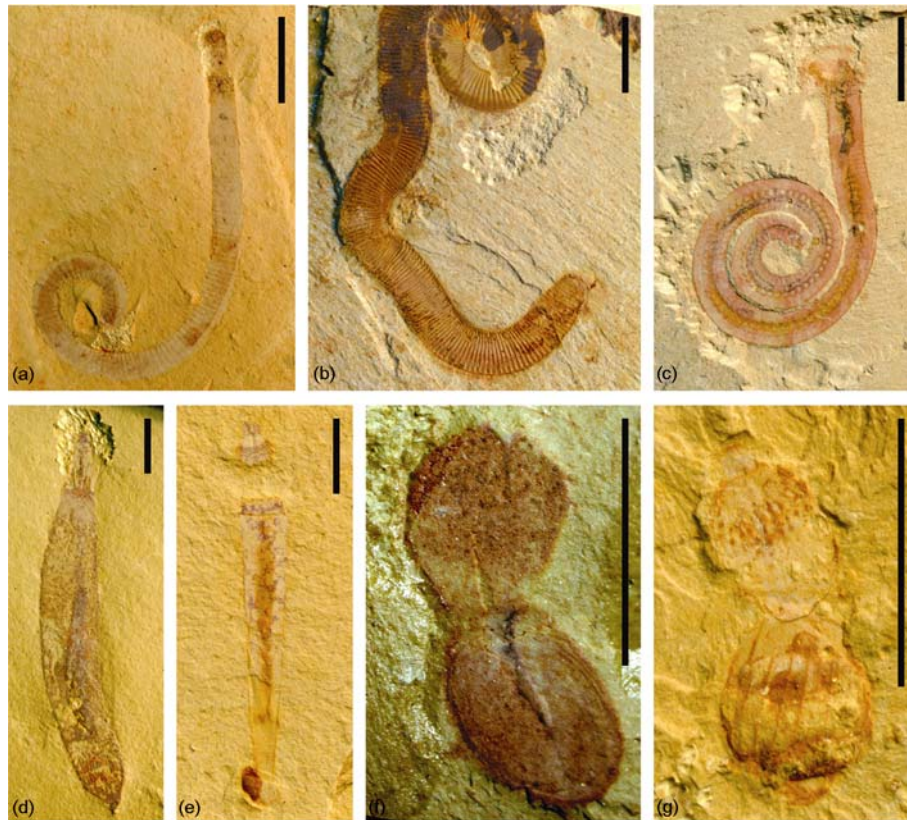


图 2 澄江鳃曳动物代表

(a) 圆筒帽天山蠕虫 *Maotianshaniania cylindrica* Sun & Hou, 1987. (b) 中国古蠕虫 *Palaeoscolex sinensis* Hou & Sun, 1988. (c) 晋宁环饰蠕虫 *Cricocosmia jinningensis* Hou & Sun, 1988. (d) 短棒形虫 *Corynetis brevis* Luo & Hu, 1999. (e) 晋宁似管虫 *Paraselkirkia jinningensis* Hou, Bergström, Wang, Feng & Chen, 1999. (f) 小古鳃曳虫 *Palaeopriapulites parvus* Hou, Bergström, Wang, Feng & Chen, 1999. (g) 海口始鳃曳虫 *Protopriapulites haikouensis* Hou, Bergström, Wang, Feng & Chen, 1999. 比例尺=5 mm

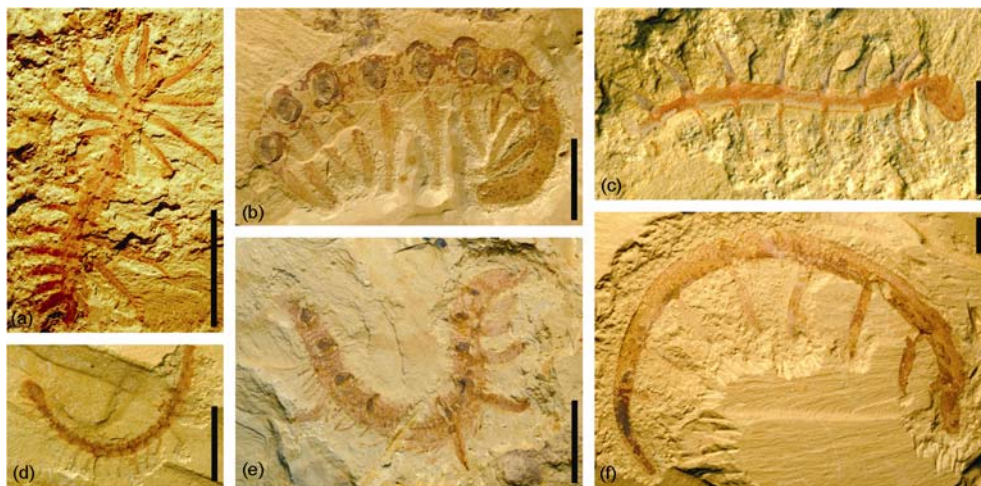


图 3 澄江节肢动物代表

(a) 长足嘯哩山虫 *Luolishania longicruris* Hou & Chen, 1989. (b) 中华微网虫 *Microdictyon sinicum* Chen, Hou & Lu, 1989. (c) 强壮怪诞虫 *Hallucigenia fortis* Hou & Bergström, 1995. (d) 链状心网虫 *Cardiodictyon catenulum* Hou, Ramsköld & Bergström, 1991. (e) 凶猛爪网虫 *Onychodictyon ferox* Hou, Ramsköld & Bergström, 1991. (f) 无饰贫腿虫 *Paucipodia inermis* Chen, Zhou & Ramsköld, 1995. 比例尺=5 mm

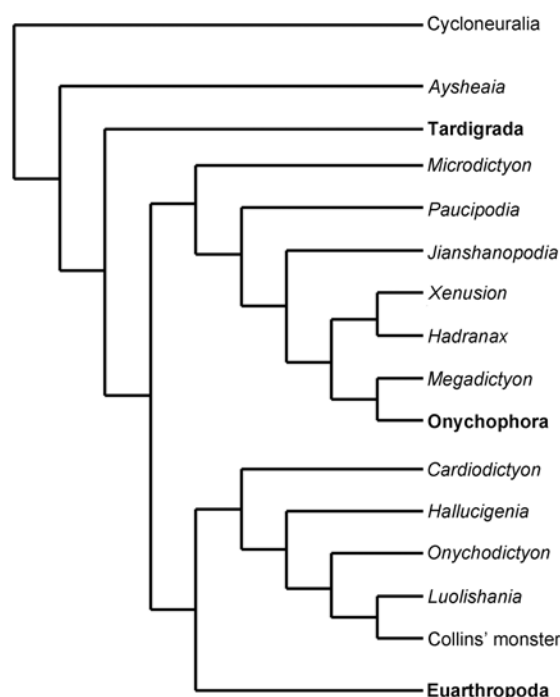


图4 寒武纪叶足动物与现生泛节肢动物的系统发育关系
据文献[29]修改

(1) 星虫动物门(Sipuncula或Sipunculida, 俗称peanut worms). 共两个属种, 始戈尔芬星虫*Archaeogolfingia caudata* Huang, Chen, Vannier & Salinas, 2004^[11,42]和触手寒武星虫*Cambrosipunculus tentaculatus* Huang, Chen, Vannier & Salinas, 2004^[11,42]. 两者的主要区别在于*A. caudata*具有一个尾肢, 而*C. tentaculatus*则在吻前端具一触手冠。

(2) 环节动物门(Annelida). 澄江动物群中环节动物的记录一直空缺, 陈均远^[11]报道了抚仙帽天多毛虫*Maotianchaeta fuxianella* Chen, 2004, 并将其纳为多毛类环节动物。然而该物种仅有一块保存不完整的标本, 且由于其躯干缺乏明显的分节, 而作为多毛类的疣足和刚毛等特征也不够清晰, 因此其分类位置还有待进一步考证。

(3) 帚虫动物门(Phoronida). 目前仅有一个种, 澄江帚虫*Iotuba chengjiangensis* Chen & Zhou, 1997^[18,23](=澄江始帚虫*Eophoronis chengjiangensis* Chen, 2004^[11]). 陈均远等^[11,23]认为该蠕虫的U形消化道和口部环形排列的触手状构造是将其列入帚虫动物门的主要依据。然而有学者认为该蠕虫的U形消化道是虫体躯干弯曲保存造成的假象, 而其口部环

形排列的触手与现生帚虫动物马蹄形的触手环也并不相似, 并建议改物种与曳鳃动物更为相似^[18]。

(4) 毛颚动物门(Chaetognatha). 共两个属种, 耳材古颚刺虫*Eognathacantha ercainella* Chen & Huang, 2002^[11,43]和多刺原始箭虫*Protosagitta spinosa* Hu, 2002^[12,44]。除了个体大小上略有差异, 这两个物种之间似乎没有明显的形态区别, 因此有学者认为两者是同物异名^[44]。

(5) 目前, 澄江动物群中仍约有14个蠕形动物属种的分类位置尚不确定, 如: 帽天无饰蠕虫*Acosmia maotiania* Chen & Zhou, 1997^[4,5,11,23]; 云南火把虫*Facivermis yunnanicus* Hou & Chen, 1989^[4,5,11]和铅色云南虫*Yunnanozoon lividum* Hou, Ramsköld & Bergström, 1991^[4,5,11,45]。虽然这些蠕形动物目前还很难确定地放入某个现生动物门中, 但它们可能代表着进化过程中的某些过渡类型, 对研究早期后生动物的起源和演化具有潜在的重要性。

2 澄江蠕形动物形态学研究中的问题

在澄江蠕形动物分类学和形态学研究中, 同物异名现象时有发生, 某些形态构造的解释也常有争议, 这都反映了该领域研究中存在一些问题。

首先, 蠕形动物的形态结构相对简单, 不同蠕形动物物种的外部形态特征经常相似, 给可靠分类学带来一定的困难。在现生蠕形动物的分类学研究中, 除了外部形态特征, 精细的内部解剖学特征和生理学特征也常被用于分类鉴别, 而后两者在化石研究中往往由于很难观察到而无法直接应用。

其次, 不同于节肢动物和脊椎动物具有内(外)骨骼, 完全软体的澄江蠕形动物在化石保存过程中通常被压平, 很少有立体信息, 其最终保存的形态受埋藏学因素的制约很大。(1) 压平保存使某些形态特征研究困难, 如: 曳鳃动物的吻刺和咽齿的数目及排列方式是准确判断其分类位置的诊断性特征, 然而由于动物个体被压平保存, 我们通常只能看到保存在标本一面的吻刺或咽齿, 需要推算或猜测另外一面的情况, 这就大大增加了研究的不准确性。(2) 当某些蠕形动物背腹面保存和侧面保存的形态特征差别比较大时, 容易引起同物异名的情况, 最好的例子就是罗哩山虫*Luolishania*和神奇罗哩山虫*Miraluolishania*的研究^[4,5,29,30]。罗哩山虫的最初报道和描述

基于一块背腹面保存的标本,显示该动物头部小而从躯干逐渐向前收缩,躯干上与每对叶足对应的部位具三个瘤突^[4,29];而后报道的神奇啰哩山虫则具有一个膨大的头部,与叶足对应的躯干部位具一对刺状骨板^[30];表面上看,两者的形态特征确有差别.然而,马晓娅等^[29]在通过研究大量啰哩山虫的新材料并与其模式标本对比研究后指出神奇啰哩山虫其实是啰哩山虫的晚出异名,两者的区别完全是由于背腹面保存和侧面保存中的形态差异引起.该动物的头部形态背腹视为小而向前收缩,侧视则为膨大的椭圆形;其与每对叶足对应的躯干部位实际上带有三个刺状骨板横向排列,这些刺状形骨板在背腹视保存中常保存为瘤突状,而在侧面保存中虽其刺状形态得以保存,但常仅见两个骨板,因为第三个骨板位于躯干的另一侧被埋于基质中.(3)软体的蠕形动物在不同个体保存过程中易产生不同程度弯曲、扭曲及保存在不同岩石微层面的情况,可能对其最终的形态学判断产生影响,如:贫腿虫*Paucipodia*最初报道时具6对叶足,最后一对叶足附着于身体末端^[35];Hou等^[36]重新研究和描述了贫腿虫,认为其最初的报道基于四块不完整的标本,该蠕虫的前半段身体可能由于被埋藏在不同岩石层面等原因而没有显示.完整的化石标本显示贫腿虫实际上具有9对叶足,原来报道认为的头部实为该动物的尾部,而真正的头部为第一对叶足前的躯干逐渐向前细长延伸部分.

最后,化石形态研究中应考虑到蠕形动物的因运动而产生变形性.不同于脊椎动物具有内骨骼或节肢动物具有外骨骼,可以作为支撑身体的骨架和肌肉运动的支持点,蠕形动物是靠静水骨骼(hydrostatic skeleton)维持体型并完成运动的.静水骨骼是由流体包被于封闭的腔室中所构成^[46],其四周被肌肉环绕并对其产生内压.由于流体具有传送压力平均和变容易等特性,任何一处肌肉收缩所产生的压力都能很快地传送到身体各个部分,使生物体产生较大的变形,以进行伸展、收缩、爬行、钻洞、游泳等运动.曳鳃动物的取食和掘泥运动通过发达肌肉所控制的咽外翻和吻内翻进行,这个过程中虫体前端的形态特征会有显著变化,同时在水骨骼作用下虫体各个部分也会相应变形.这些运动引起的形态变化可能是造成几个澄江曳鳃动物同物异名的原因.Huang等^[13]认为*Yunnanpriapul*与*Xiaoheiqingella*的区别在于:(1)*Yunnanpriapul*躯干后端膨

大,其上具环形排列的乳突,而*Xiaoheiqingella*无此特征;(2)*Yunnanpriapul*的尾附肢粗短,而*Xiaoheiqingella*的尾部附肢细长;(3)*Yunnanpriapul*具明显颈部,而*Xiaoheiqingella*的颈部仅为躯干和吻之间的一个收缩区域.不难注意到,这些区别特征都主要集中于体形上的一些细微不同,有可能是动物体变形的结果,而不足以作为新属种的诊断性特征.同时,随着躯干某部位的膨大或收缩,其上随环纹排列的乳突或刚毛等细小构造也会被突显或隐藏.因此,笔者支持*Yunnanpriapul*为*Xiaoheiqingella*晚出异名的观点^[15,26].基于以上类似的理由,*Anningvermis*^[10,11]与*Corynetis*^[10,11]也很可能是同物异名.*Anningvermis*的描述仅基于两块不完整的标本,除去化石保存差异所造成的一些形态区别,*Corynetis*和*Anningvermis*之间的许多特征差异可以解释为运动变形的结果:(1)*Anningvermis*的吻部前端环状排列的长刺指向身体后方,而*Corynetis*的吻前长刺则只向身体前方,这可能是由于在吻部内翻过程中,使刺的末段缩入到躯干内且令指向改变;(2)*Anningvermis*的领部(collar)较短,可能是其领部外翻程度不同所造成的形态差别,而*Corynetis*的领部长短在不同标本之间也并不都一致^[10,11];(3)*Anningvermis*的尾附肢较长,可能为尾肢外翻程度不同的结果;(4)*Anningvermis*的吻具一个带梳状咽齿的基部,而在*Corynetis*中则不见,这可能仅是吻部外翻程度不同或化石保存差异所引起的.总之,把*Anningvermis*和*Corynetis*分为两个属缺乏足够的诊断性特征.

3 澄江蠕形动物的生活模式

澄江蠕形动物的形态多样性也反映了它们多种多样的生活模式.到目前为止,关于澄江蠕形动物生活方式的研究主要基于对其功能形态学、肠道充填物、痕迹化石、保存相关的其他物种的研究,并与现生生物作比较.

3.1 澄江曳鳃动物的运动和取食

澄江动物群中,曳鳃动物标本数量丰富,在该群落中占优势地位.澄江曳鳃动物在食物网中既是捕食者又是猎物,对澄江动物群的能流平衡和群落结构具有重要的影响^[47].

大多数澄江曳鳃动物被广泛接受为掘穴者^[4,5,10,15,20]。Zhang等^[48]报道了帽天山蠕虫与其管状洞穴埋藏在一块儿的发现,为澄江曳鳃动物的掘穴生活方式提供了直接的证据,但对于这些蠕虫具体是如何运动并没有一个最终的结论。与现生曳鳃动物相似,许多澄江曳鳃动物具有一个强有力的吻部可以内翻到躯干内,其上常带有吻刺或长颌刺。现生曳鳃动物通过收缩体壁的纵肌和环肌向前运动并掘穴,而在这个过程中吻部和躯干后部或尾肢分别作为前端和后端的锚以协助运动^[49]。类似的双锚策略也被一个尚未描述的新澄江曳鳃动物所应用^[19]。Maas等^[20]进一步建议蠕形、囊形和哑铃形的澄江曳鳃动物栖息于沉积物-水界面,或在海底爬行或潜穴于松软沉积物的最上层。管状的澄江曳鳃动物,例如*Paraselkirkia*,被认为经营掘穴和管栖的生活方式,其身体大部分直立地埋藏于沉积物中,仅留前端的吻部在水中便于取食^[4,5,18,47]。然而,有学者对此假设的合理性提出质疑,认为该动物带着管状外壳难以掘穴,因此建议管状的曳鳃动物应躺在海底沉积物的表面,并通过其吻部的运动而进行爬行^[20]。

大型的现生曳鳃动物普遍被认为是肉食动物,小型的种类则被认为可能食取沉积物中的菌类,还有其他一些种类被认为是悬浮物摄食者。它们的咽部在摄食过程中外翻到身体最前端,并用咽齿抓获猎物^[50]。在化石曳鳃动物的研究中,很难有关于这些动物如何取食和具体食物源的直接证据,因此肠道的形态特征是用于判断这些化石种类食性的重要依据。澄江曳鳃动物中:有些种类,如*Palaeoscolex*,具有扁平、黑色的肠道,内无泥质充填,指示该动物为肉食性并可能经营捕食性生活方式^[5];有些种类,如*Protopriapulites*,具有泥质充填的粗大肠道,指示该动物可能食沉积物并消化其中的有机物质^[5]。澄江捕食性曳鳃动物的具体猎物对象目前还尚不清楚。Huang等^[10]报道了一块*Corynetis*的标本与一个小型节肢动物*Ercaia*保存在一块儿的情况,随后韩健等^[51]在一块*Laojieella*标本的肠道内找到了一个类似于*Archotuba*的管状生物。揭示澄江曳鳃动物完全的猎食范围还需要更多直接的证据,而这些蠕虫自己也可能是澄江其他一些捕食动物的猎取对象,如节肢动物。

3.2 澄江叶足动物的运动和取食

叶足动物在澄江动物群中相对稀少,但它们代表着一个从近似曳鳃动物的祖先向节肢动物过渡的阶段。不同于其他蠕形动物掘穴和爬行的生活方式,寒武纪叶足动物所获得的许多进化新征使它们得以占领一个全新的生态龛位。

步行附肢的出现是动物进化史中的一个关键性演化事件,这一事件显著地增强了动物的可动性,并随后导致了节肢动物的崛起和繁荣^[11]。寒武纪叶足动物的附肢相对比较柔软、纤细(术语为叶足),因此在功能上似乎并不适应于游泳或挖掘,而更适于步行和攀爬^[29]。然而,各个不同寒武纪叶足种类的附肢形态多样,指示它们的功能相异以适应于不同的生活方式。贫腿虫*Paucipodia*和微网虫*Microdictyon*的叶足与身体比例恰当,位于身体侧下方较近于腹部(与其他某些种类对比,如啰里山虫*Luolishania*的叶足位于身体侧下方较近于侧部),指示它们比较适应于行走。爪网虫*Onychodictyon*的叶足相对比较粗短,其末端强壮且弯曲的爪被建议起到附着的功能,因此该动物可能更适应于攀爬在其他生物体上^[5]。怪诞虫*Hallucigenia*的叶足非常的细长、柔弱,似乎并不适应于行走。有的寒武纪叶足动物具有前后分化的附肢。在啰里山虫中,位于身体最前方的五对叶足较细长,其上覆细密的刚毛,末端带有针状的爪;而位于身体后方的叶足则较粗短、强壮,且带有弯曲的爪。因此,啰里山虫的前附肢被认为用于滤食性摄食,而其身体后方的叶足则用于行走和攀爬^[29]。

贫腿虫的标本经常被发现与伊尔东体*Eldonia*的标本保存在一块儿,指示了两者在生活中的生态联系,因此贫腿虫被建议为食腐动物^[35,36]。然而,贫腿虫的消化道中时有泥质充填发生(这个现象在其他寒武纪叶足动物中尚无发现),指示其有时取食沉积物中的有机物质。因此,贫腿虫可能为杂食性动物^[36]。啰里山虫具有扁平、黑色的肠道和形态特化的前附肢,且其标本经常和海绵标本保存在一块儿,因此该动物被建议攀爬于海绵动物表面经营滤食性摄食的生活方式^[29]。微网虫被认为取食腐尸或微生物^[5]。所有其他澄江叶足动物也都被应是浅海底栖^[5],但关于它们的具体摄食生态还有待进一步的详细研究。

4 结语

澄江蠕形动物展示了丰富的形态学和生态学的

多样性,在寒武纪群落中扮演着重要的角色.对澄江蠕形动物的研究将有助于我们理解关于早期后生动物的起源和演化,尤其将对解答一些进化学的科学问题做出贡献,例如帮助鉴定蜕皮动物的共同祖先及该支系中的主要分支事件.因此,澄江蠕形动物可以作为研究“寒武纪大爆发”的模式类群,而该领域的研究前景十分广阔.

自澄江动物群发现以来,中国学者在蠕形动物化石研究中已经取得了一系列重要的成果,刷新了许多蠕形动物门的最早化石记录.但该研究领域中也有着系统分类混乱的问题,主要因为:(1)少数学者在对标本缺乏详细描述和深入理解的情况下抢先发表新属新种,为后来的分类学研究带来很大的

困难;(2)有的研究欠缺考虑埋藏学及生物学因素对最终保存的化石形态特征带来影响,造成同物异名;(3)不同研究小组之间,同行之间难以查看已经发表过的模式标本和其他标本,不利于系统分类学的研究和判断.

同时,目前澄江蠕形动物的研究还主要集中在新属种报道和形态学描述的层次上,有待进一步深化和扩展,如:与埋藏学、地球化学结合,帮助准确理解标本的形态构造及其所处的古生态环境;与分支系统学结合,研究早期动物支系的起源和分化;与基因学结合,理解不同形态特征与基因表达之间的关系.我们期望通过各学科领域的综合研究,澄江蠕形动物的研究在不远的未来能有更多重要突破.

致谢 感谢两位匿名评审专家所提出的建设性意见,感谢杨杰副教授为本文所用标本照相.

参考文献

- Collins D. Misadventures in the Burgess shale. *Nature*, 2009, 460: 952—953
- 张文堂、侯先光. *Naraoia* 在亚洲大陆的发现. *古生物学报*, 1985, 24: 591—595
- 孙卫国、侯先光. 云南澄将早寒武世蠕虫化石——*Maotianshan* gen. nov. *古生物学报*, 1987, 26: 299—305
- 侯先光, Bergström J, 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. 170
- Hou X G, Aldridge R J, Bergström J, et al. *The Cambrian Fossils of Chengjiang, China: The Flowering of Early Animal Life*. Oxford: Blackwell Publishing, 2004. 233
- 侯先光, 孙卫国. 澄江动物群在云南晋宁梅树村的发现. *古生物学报*, 1988, 27: 1—12
- Hou X G, Bergström J. Palaeoscolecoid worms may be nematomorphs rather than annelids. *Lethaia*, 1994, 27: 11—17
- 罗惠麟, 胡世学, 陈良忠, 等. 昆明地区早寒武世澄江动物群. 昆明: 云南科技出版社, 1999. 129
- Han J, Zhang Z F, Shu D G. Discovery of the proboscis on *Tylotites petiolaris*. *Northwestern Geol*, 2003, 36: 87—93
- Huang D Y, Vannier J, Chen J Y. Anatomy and lifestyles of Early Cambrian priapulid worms exemplified by *Corynetis* and *Anningvermis* from the Maotianshan Shale (SW China). *Lethaia*, 2004, 37: 21—33
- 陈均远. 动物世界的黎明. 南京: 江苏科学技术出版社, 2004. 366
- 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. 199
- Huang D Y, Vannier J, Chen J Y. Recent Priapulidae and their Early Cambrian ancestors: Comparisons and evolutionary significance. *Geobios*, 2004, 37: 217—228
- Han J, Zhang X L, Zhang Z F, et al. A new platy-armored worm from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China. *Acta Geol Sin-Engl Ed*, 2003, 77: 1—6
- 韩健, 舒德干, 张志飞, 等. 早寒武世澄江化石库中曳鳃形目的早期祖先. *科学通报*, 2004, 49: 1860—1868
- Hou X G, Bergström J, Yang J. Distinguishing anomalocaridids from arthropods and priapulids. *Geol J*, 2006, 41: 259—269
- Han J, Liu J N, Zhang Z F, et al. Trunk ornament on the palaeoscolecoid worms *Cricocosmia* and *Tabelliscolex* from the Early Cambrian Chengjiang deposits of China. *Acta Palaeontol Pol*, 2007, 52: 423—431
- Huang D Y. Early Cambrian worms from SW China: Morphology, systematics, lifestyles and evolutionary significance. Doctor Dissertation. Lyon: Université Claude Bernard Lyon, 2005
- Ma X Y, Hou X G, Siveter D J, et al. A new priapulid-like worm from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, China. In: Abstracts of the 51st Annual Meeting of the Palaeontological Association, 2007 Dec 16—19, Uppsala. *Palaeontol Assoc Newsl*, 2007, 66: 43
- Maas A, Huang D Y, Chen J Y, et al. Maotianshan-Shale nemathelminths: Morphology, biology, and the phylogeny of Nemathelminthes. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2007, 254: 288—306

- 21 Whittard W F. *Palaeoscolex piscatorum* gen. et sp. nov., a worm from the Tremadocian of Shropshire. Q J Geol Soc Lond, 1953, 109: 125—136
- 22 Conway M S. The cuticular structure of a 495-Myr-old type species of the fossil worm *Palaeoscolex*, *P. piscatorum* (?Priapulida). Zool J Linn Soc, 1997, 119: 69—82
- 23 Chen J Y, Zhou G Q. Biology of the Chengjiang Fauna. Bull Natl Mus Nat Sci Taiwan, 1997, 10: 11—106
- 24 Harvey T H P, Dong X P, Donoghue C J. Are palaeoscolecid ancestral ecdysozoans? Evol Dev, 2010, 12: 177—200
- 25 黄迪颖, 陈均远, Vannier J. 早寒武世曳鳃形目化石分类问题的讨论. 科学通报, 2006, 51: 243—249
- 26 韩健, 胡适学. 对“早寒武世曳鳃形目化石分类问题的讨论”一文的答复. 科学通报, 2006, 51: 250—256
- 27 Dong X P, Donoghue P C J, Cunningham J A, et al. The anatomy, affinity, and phylogenetic significance of *Markuelia*. Evol Dev, 2005, 7: 468—482
- 28 侯先光, 陈均远. 云南澄江早寒武世节肢动物与环节中间性生物——*Luolishania* gen. nov. 古生物学报, 1989, 28: 207—213
- 29 Ma X Y, Hou X G, Bergström J. Morphology of *Luolishania longicruris* (Lower Cambrian, Chengjiang Lagerstätte, SW China) and the phylogenetic relationships within lobopodians. Arthropod Struct Dev, 2009, 38: 271—291
- 30 刘健妮, 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: 1063—1071
- 31 陈均远, 侯先光, 路浩之. 早寒武世带网状鳞片的蠕形海生动物. 古生物学报, 1989, 28: 1—16
- 32 Hou X G, Ramsköld L, Bergström J. Composition and preservation of the Chengjiang fauna——A Lower Cambrian soft-bodied biota. Zool Scr, 1991, 20: 395—411
- 33 Liu J N, Shu D G, Han J, et al. The lobopod *Onychodictyon* from the Lower Cambrian Lagerstätte revisited. Acta Palaeontol Pol, 2008, 53: 285—292
- 34 Hou X G, Bergström J. Cambrian lobopodians-ancestors of extant onychophorans? Zool J Linn Soc, 1995, 114: 3—19
- 35 Chen J Y, Zhou G Q, Ramsköld L. A new Early Cambrian Onychophoran-like animal, *Paucipodia* gen. nov., from the Chengjiang fauna, China. Trans R Soc Edinb-Earth Sci, 1995, 85: 275—282
- 36 Hou X G, Ma X Y, Zhao J, et al. The lobopodian *Paucipodia inermis* from the Lower Cambrian Chengjiang fauna, Yunnan, China. Lethaia, 2004, 37: 235—244
- 37 Liu J N, Shu D G, Han J, et al. Morpho-anatomy of the lobopod *Megadictyon* cf. *haikouensis* from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China. Acta Zool, 2007, 88: 279—288
- 38 Liu J N, Shu D G, Han J, et al. A large Xenusiid lobopod with complex appendages from the Lower Cambrian Chengjiang Lagerstätte. Acta Palaeontol Pol, 2006, 51: 215—222
- 39 Dzik J, Krumbiegel G. The oldest ‘onychophoran’ *xenusion*: A link connecting phyla? Lethaia, 1989, 22: 169—181
- 40 Bergström J, Hou X G. Cambrian onychophora or xenusians. Zool Anz, 2001, 240: 237—245
- 41 Budd G. Tardigrades as ‘Stem-Group Arthropods’: The evidence from the Cambrian Fauna. Zool Anz, 2001, 240: 265—279
- 42 Huang D Y, Chen J Y, Vannier J, et al. Early Cambrian sipunculan worms from southwest China. Proc R Soc B-Biol Sci, 2004, 271: 1671—1676
- 43 Chen J Y, Huang D Y. A possible Lower Cambrian Cheatognath (arrow worm). Science, 2002, 298: 187
- 44 Hu S X. Taphonomy and palaeoecology of the Early Cambrian Chengjiang biota from eastern Yunnan, China. Berliner Paläobiologische Abhandlungen, 2005, 7: 1—197
- 45 侯先光, 丛培允, 李宜真. 云南虫的埋藏学研究——论云南虫的分类位置. 古生物学报, 2009, 48: 402—413
- 46 Chapman G. The hydrostatic skeleton in the invertebrates. Biol Rev, 1958, 33: 338—371
- 47 Dornbos S Q, Chen J Y. Community palaeoecology of the early Cambrian Maotianshan Shale biota: Ecological dominance of priapulids worms. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2008, 258: 200—212
- 48 Zhang X G, Hou X G, Bergström J. Early Cambrian priapulid worms buried with their lined burrows. Geol Mag, 2006, 143: 743—748
- 49 Hammond R A. The burrowing of *Priapulus caudatus*. J Zool Lond, 1970, 162: 469—480
- 50 Ruppert E E, Barnes R D. Invertebrate Zoology. 6th ed. New York: Sanders College Publishing, 1996. 1100
- 51 Han J, Zhang Z F, Liu J N. Evidence of priapulid scavenging from the Early Cambrian Chengjiang deposits, Southern China. Palaios, 2007, 22: 691—694