

八臂仙母虫(*Eoandromeda octobrachiata*)新材料及其意义

唐 烽^{1,2)}, Stefan Bengtson³⁾, 尹崇玉^{1,2)}, 高林志^{1,2)}

1) 中国地质科学院地质研究所, 北京 100037;

2) 中国地质科学院地层学与古生物学重点实验室, 北京 100037;

3) Department of Palaeozoology, Swedish Museum of Natural History, Box 50007, SE-104 05 Stockholm, Sweden

摘 要: 在中国贵州江口地区陡山沱组新发现的化石材料表明, 伊迪卡拉/震旦纪(Ediacaran/Sinian)的宏体化石——八臂仙母虫 *Eoandromeda octobrachiata* 的原始生活状态可能为一个较高的圆锥形生命体, 具有沿着侧面锥状螺旋排列的八条旋臂。旋臂表面保存有与栉水母动物的栉板可能同源的横向有机质条带, 规则排列的旋臂可能与栉板带同源, 具有右旋八辐射对称的特征; 但是缺乏诸如触手、平衡石、极区构造和两辐射对称等的冠群栉水母类的典型性状, 由此, *Eoandromeda* 被解释归属为一类早期的干群栉水母动物。若干精美化石还保存了明显的中央环带, 与八条栉板带状的旋臂相联接, 和中寒武世栉水母化石的反口面圆环极为相似, 推测与神经系统和运动摄食能力的发育有关, 表明它有可能具备在近海或远洋浮游掠食的生活方式。在伊迪卡拉/震旦纪早期陡山沱组化石记录中出现八辐射的栉水母类化石, 与后生动物种系发生的 Planulozoa 假设(栉水母动物 Ctenophora 是刺胞动物 Cnidaria+两侧对称动物 Bilateria 的姐妹群)最为一致。

关键词: 陡山沱组; 八臂仙母虫; 伊迪卡拉生物群; 栉水母类; 后生动物起源

中图分类号: Q915.2; Q915.4; Q915.8 文献标志码: A doi: 10.3975/cagsb.2011.06.01

New Data of *Eoandromeda Octobrachiata* and Their Indications

TANG Feng^{1,2)}, Stefan Bengtson³⁾, YIN Chong-yu^{1,2)}, GAO Lin-zhi^{1,2)}

1) Institute of Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Beijing 100037;

2) Key Laboratory of Stratigraphy and Paleontology, Chinese Academy of Geological Sciences, Beijing 100037;

3) Department of Palaeozoology, Swedish Museum of Natural History, Box 50007, SE-104 05 Stockholm, Sweden

Abstract: Recent discoveries in South China show that the Ediacaran Doushantuo macrofossil *Eoandromeda octobrachiata* had a high conical body with eight arms in helicospiral arrangement along the flanks. The arms carried transverse bands supposed to be homologous to ctenophore ctenes (comb plates). *Eoandromeda* is interpreted as an early stem-group ctenophore, characterized by the synapomorphies ctenes, comb rows, and octoradial symmetry, but without crown-group synapomorphies such as tentacles, statoliths, polar fields, and biradial symmetry. Some exceptionally preserved fossils still have distinct central ring concatenated with eight comb-row-type arms. The authors infer that this derived apicalorgan-like or mouthlip-like structure as in crown coelenterata might be related to the development of neural or sensory system and the ability of locomotion or prey, and that the octoradial taxon probably had a pelagic mode of life. The early appearance in the fossil record of octoradial ctenophores is most consistent with the Planulozoa hypothesis (Ctenophora is the sister group of Cnidaria+Bilateria) of metazoan phylogeny.

Key words: Doushantuo; *Eoandromeda octobrachiata*; Ediacaran biota; ctenophore; metazoan phylogeny

本文由国家自然科学基金(编号: 41072005, 41172002, 41162003)、中国科学院现代地层学和古生物学国家重点实验室(编号: 103104)和中国地质调查局(编号: 1212010611802-3, 1212011120140-1)专项联合资助。

收稿日期: 2011-08-14; 改回日期: 2011-09-27。责任编辑: 闫立娟。

第一作者简介: 唐烽, 男, 1965年生。博士, 研究员。主要从事古生物学及地层学研究。电话: 010-68999699。E-mail: tangf65@263.net。

伊迪卡拉/震旦纪(距今 635 ~ 541 Ma 前)宏体生物群代表着后生动物“寒武纪大爆发”的前奏,但是关于其中宏体化石的亲缘归属至今还是争论不休(Dzik, 2003; Seilacher et al., 2003; Narbonne, 2005; Fedonkin et al., 2007; Budd, 2008)。华南贵州江口 580 ~ 551 Ma 的陡山沱组黑色泥质页岩中保存了碳质压膜的螺旋八辐射化石——八臂仙母虫(*Eoandromeda octobrachiata*, Tang et al., 2008) (Tang et al., 2008; Zhu et al., 2008), 这类化石同样出现在南澳大利亚伊迪卡拉系 Rawnsley 石英岩的 Ediacara 段, 但在层面上呈现半浮雕状的印痕保存(Zhu et al., 2008)。对化石材料的初步研究可以推测八臂仙母虫可能与栉水母动物或刺胞动物有关(Tang et al., 2008; Zhu et al., 2008), 但是确切的系统归属问题仍然没有解决。

最近从 *E. octobrachiata* 的原产地又发掘出一些该类化石的新材料, 保存有更为明显的新构造特征, 可以直接帮助将 *Eoandromeda* 与现生的和化石的栉水母动物相比较。较为确切的栉水母类化石分别发现于寒武纪的布尔吉斯页岩生物群(大约 505 Ma 前)(Conway Morris et al., 1996)和澄江生物群(大约 520 Ma 前)(Chen et al., 1997; Hou et al., 2004; Hu et al., 2007), 而且在宽川铺组也有栉水母类胚胎化石(大约 535 Ma 前)的报道, 将栉水母类的化石记录扩展到了寒武纪之初(Chen et al., 2007)。尽管 Dzik 曾经创造性地尝试把伊迪卡拉纪常见的蕨叶状有机体(petalonomans)与栉水母类相联系(Dzik, 2002, 2003), 然而, 迄今对伊迪卡拉纪是否有栉水母类化石尚有疑问。

依据 *Eoandromeda* 的新材料可以推测这类化石可能代表一个基干类群的栉水母动物, 这也意味着栉水母类应该是真后生动物谱系中最早出现的类群之一, 也表明浮游的掠食者在伊迪卡拉生物群全盛期的生态系统中已经占据了一席之地。

1 化石材料及观察结果

本文图示了 10 件最新采自贵州江口地区陡山沱组的八臂仙母虫盘状标本(图版 I ~ III)。分别展示了在旋臂上可见较为明显栉板状构造的碳膜化石(图版 I-A, B, D, E, F; 图版 II-E, F), 及具有明显中央构造的碳膜化石(图版 II-A, D 和图版 III-A, B, E, F)。通过观察 38 件南澳大利亚伊迪卡拉系岩层底面保存的印痕标本可知这类盘状化石埋藏时的上、下定向, 发现其旋臂方向保存得相当一致, 均有顺时针右旋辐射的对称性(Zhu et al., 2008)。因而我们可以

推断, 八臂仙母虫的原始生活状态可能为一个较高的圆锥状的生命体, 具有沿着侧面锥状顺时针螺旋排列的八条旋臂, 这样在岩层中稳定埋藏, 旋臂才可能保存螺旋辐射方向几乎一致的顺时针右旋方向; 相关的侧面保存标本也支持这一推断(唐烽等, 2009; Tang et al., 2011, Fig.1I)。而在华南贵州陡山沱组页岩中劈开发现的碳质压膜化石一般很难还原这种定向关系。因而假定贵州的仙母虫标本也存在这种右旋辐射的对称性(图版 I—III 中旋臂顺时针右旋的均为上层面对的正膜标本, 其余为下层面对面的负膜标本)。

迄今为止采自中国和澳大利亚的 *Eoandromeda* 几乎均是螺旋辐射对称的压扁的盘状化石标本。然而, 在本文图版 I-E 中的标本似乎代表略倾斜的压膜标本, 图版 I-E 中的化石明显属于 *E. octobrachiata*, 只是辐射旋臂汇聚的中心略处于盘状体的边缘, 旋臂也略微变形, 似乎为高的圆顶状倾斜保存的压膜。另外在 2008 年 Wang 等图示的一件标本也呈圆三角形, 虽然性状细节几乎没有保存, 但在下部显示有螺旋臂存在(Wang et al., 2008; Tang et al., 2011, Fig.1I); 2009 年唐烽等也展示一件解剖细节保存更少的标本, 但是邻近顶端出现清楚的纵向子午线状排列的碳质条带, 推测这件标本可能仍是 *E. octobrachiata* 略微变形呈侧面保存的压膜(唐烽等, 2009, 图 4F)。上述三件标本可能分别是一个原本为圆锥状的生命体倾斜后被侧向压扁保存的化石, 旋臂在化石体侧面呈上直下弯的状态保存。不过, 在疑似侧面的标本上旋臂保存都不太明显, 旋臂之间的分界也不太清楚, 这可能部分由于旋臂在侧面互相叠压的缘故。

Zhu 等(2008)分别观察了华南和南澳大利亚的仙母虫标本, 认为这是“一类由八个表面可能具有横向构造的管状螺旋臂组成的生命体”。本文的新材料证实了旋臂上横向构造的存在, 在若干保存良好的碳膜标本中(图版 I-B, D, E, F 和图版 II-E, F 及图版 III-B 箭头所示; Tang et al., 2011, Fig.1A, C-F, H, M)均显示沿着辐射旋臂有规律地分布板片状构造。板片间距 0.3 ~ 2 mm, 与旋臂大体垂直; 其中一件标本中更是在旋臂呈纽结的角度时, 板片状构造仍然明显保持着与旋臂垂直的方向(见图版 II-E 下部和图版 II-F 放大箭头所示)。这种板片构造有的呈月牙形(图版 I-D, F; Tang et al., 2011, Fig.1D, G), 凸面向心(图版 I-D 左下部箭头所示; Tang et al., 2011, Fig.1D, G 左侧)或者离心(图版 I-D 左上部箭头所示;

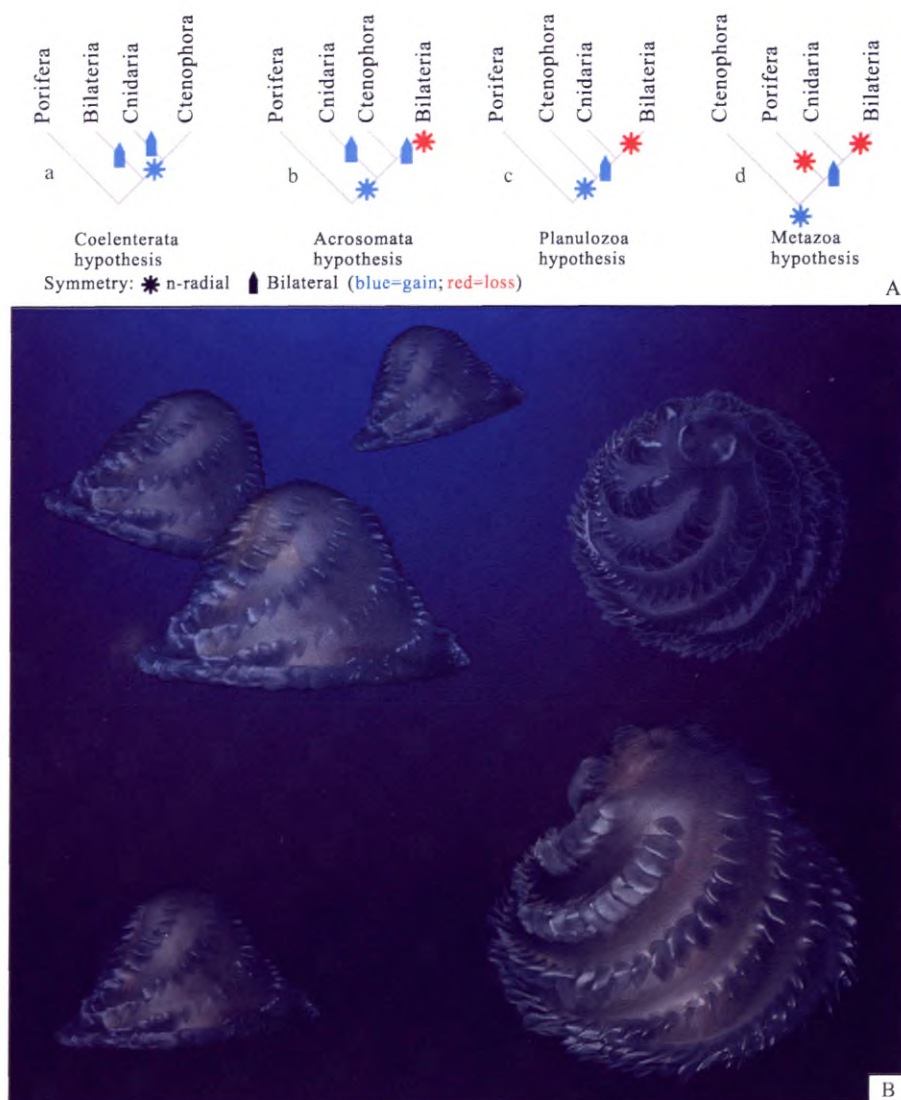


图 1 早期后生动物演化的 4 种假说(A, 参阅 Wallberg et al., 2004; Dunn et al., 2008; Hejnol et al., 2009)和八臂仙母虫(*Eoandromeda octobrachiata*)重建图(B, Javier Herbozo 绘制)

Fig. 1 Alternative views of basal metazoan relationships (A, see Wallberg et al., 2004; Dunn et al., 2008; Hejnol et al., 2009) and reconstruction of *Eoandromeda octobrachiata*(B, Artwork Javier Herbozo)

Tang et al., 2011, Fig.1G 右侧)。

在仙母虫旋臂内部的中心部分多半没有保存或保存不明显(如图版 I-E 和图版 II-E; 唐烽等, 2009; Wang et al., 2008), 但是在几件标本的中心(图版 II-A, B, C, D、图版 II-A, B, C, D 和图版 III)都通过一个狭窄的颈项将一种圆环的结构(直径大约为 3 mm), 连接到旋臂内部的末端。这种圆环、颈项和旋臂中心部分的碳质组成比旋臂其余部分相对稀薄(图版 I-A, B, C、图版 II-A, B, C, D 和图版 III-A, C)。

有些标本还显示出埋藏保存时不同降解阶段的面貌。最显著的差别在于螺旋辐射臂的横向板带不同程度的保存, 从明显保存、较不明显和磨损, 至很大程度上的缺失(如图版 I-B, D, E, 图版 II-E 和图版

III-B 等箭头所示; Tang et al., 2011, Fig.1)。在同一标本中的横向板带也有上述不同程度的保存(如图版 I-D; Tang et al., 2011, Fig.1B), 表明这是埋藏学而非分类学的区别。横向板带保存时, 碳质压膜保存依次由板带部分、板带之间和旋臂之间变得逐渐淡薄(如图版 I-E 和图版 II-E)。板带甚至有时扩展至旋臂可见边界以外, 呈现一个磨损的边缘(图版 III-B 箭头)。由这些观察结果推断, 横向板带代表与旋臂本身不同的一种较为致密的组织构造。

其他保存的差别更加微小, 多半为旋臂和旋臂之间碳质保存略有不同, 比如多数标本中央部分碳膜缺失或略微保存(如图版 I-E 和图版 II-E), 表明旋臂的中心部分有机质比外围较为稀薄或者缺乏更为

坚韧的组织。一些标本显示旋臂之间保存有最大可达 300 μm 的大量不规则的碳质颗粒(Wang et al., 2008, Fig.3h), 保存完整的模式标本旋臂间也出现黑色碳粒(Tang et al. 2008, Fig.2A-G), 可能代表着旋臂间组织或有机质埋藏风化后的产物。这种产物有时也呈现为淡淡的成岩晕圈, 分别在较大和很小的标本上都有保存(图版 II-A, B; Tang et al., 2011, Fig.1K), 表明这种螺旋形态的辐射臂在其生命个体中始终发育显著, 并呈现相当固定、规则的形态被约束在一个软组织的包裹中。

2 讨论

Eoandromeda 新材料的特征强化了其与栉水母动物(Ctenophora)相关的推测(Tang et al., 2008; Zhu et al., 2008; 唐烽等, 2009)。其旋臂的横向构造惊人地相似于现代栉水母动物的栉板。现代栉板还附着一排较大的睫毛状纤毛, 一系列的栉板规则排列在栉板带中, 这可能是早期无骨骼掠食动物中最不易在压膜埋藏时降解风化的组织构造(Arai, 2005); 现代栉水母的栉板长度一般在 0.5 ~ 2 mm 之间, 不同物种的栉板长度不一, 而栉板之间的距离通常是其长度的 1/2 至 2/3(Tamm, 1973)。《Eoandromeda》新材料保存的板状横向构造大小和间距与现代栉板可以对比, 而《Eoandromeda》本身的大小范围也与现代栉水母相当。《Eoandromeda》的标本没有显示类似栉板纤毛的直接证据, 这主要是由于纤毛的细小(大约 0.2 μm)和页岩中碳膜保存的相对粗糙, 使得在《Eoandromeda》标本中极不可能保存纤毛状构造。

伊迪卡拉纪典型的三辐射印痕化石 *Tribrachidium* 旋臂上的横向印痕也曾被解释为化石表面的一种放射状构造, 与此相关的还有 *Anfesta*、*Albumares* 和 *Skinnera* 等化石(Fedonkin et al., 2007)。然而, 基于下述的原因,《Eoandromeda》旋臂上的横向板带显然不可能是辐射构造: (1)尽管这类横向板带保存程度不同, 但都没有延展到旋臂之间; (2)相邻旋臂紧挨着的横向板带, 其位置和延展方向都没有密切的关联; (3)化石体的外缘部分旋臂与圆周呈半平行排列, 横向板带呈辐射状, 中心部分的旋臂近于垂直化石体的周缘, 横向板带也随之改变方向(图版 I-C, D, E, F 和图版 II-E), 上述三条即与三辐射的 *Tribrachidium* 明显不同; (4)其中一件标本上观察到一个纽结的旋臂, 其上的横向板带也相应改变了排列方向(图版 II-E, 左下); (5)个别标本旋臂上出现反向的月牙状横向板带, 暗示这一构造能朝着任一个方向拍打, 可能类似栉板一样(图版 I-D; Tang et al.,

2011, Fig.1D, G)。因此, 我们把横向板带解释为仙母虫旋臂表面保存的似栉板的特有性状。

旋臂的功能从华南陡山沱组保存的压膜标本上还是无法准确判断的。旋臂的中央通常为黑色碳质(图版 III-A, B), 在模式标本上致密的碳质旋臂也很难确定其性质(Tang et al., 2008), 然而这似乎多半是沿着旋臂的中央线保存密集的横向板带的结果(图版 I-E 和图版 II-E; 图版 III-A, B)。相反, 在一件不寻常保存的碳膜标本上显示旋臂边缘的碳质较中间致密(图版 II-A, B, C), 这表明旋臂内部可能是中空而不是致密实心的。观察澳大利亚旋臂中间略微凹下变形的印痕化石也曾得出相似的推断, 即旋臂可能是具有横向构造的中空的有机质管状器官(Zhu et al., 2008)。管状旋臂的解释与上述陡山沱组碳质压膜标本的保存相吻合, 与现代栉水母动物在八条栉板带下排列有八条辐射的子午管似乎也比较一致(Ruppert et al., 2004, p. 193, figs 18-13, 18-14)。这些子午管是栉水母动物消化循环系统的主要部分。据此,《Eoandromeda》的管状旋臂可能就是位于推测的栉板带下的消化循环腔主体部分。与陡山沱组的标本比较看来, 现代栉水母动物子午管的发育并不显著。

在《Eoandromeda》的数个标本中还可见明显的呈碳膜保存的中心圆环(图版 II-A, B, C; 图版 III-A, B, C, D, F), 其大小、形态和位置都类似于中寒武世布尔吉斯页岩中的栉水母化石 *Ctenorhabdotus capulus* 反口面的圆环(Conway Morris et al., 1996, fig 23c, d)。《Eoandromeda》的中央圆环通过颈状的窄带与八条辐射臂内缘连接, 与此相似, *Ctenorhabdotus* 的反口面圆环与 24 条规则排列的栉板带构造相连接。另一个布尔吉斯页岩中的栉水母化石 *Xanioascus canadensis*, 也有相似的反口面圆环, 但圆环宽度比《Eoandromeda》和 *Ctenorhabdotus* 的大 3 倍左右(Conway Morris et al., 1996, figs 6, 7D, E, 11)。这些圆环构造似乎应该具有联结辐射臂及栉板带等组织器官的功能, 推测是控制栉板运动的神经系统(神经索)和辐射状的消化循环腔在中央部分共同联通的有机组织。由于以往未能确认这类生物是否具有适于游泳的器官, 而且在沉积底面上又具有非常一致的右旋定向保存,《Eoandromeda》曾被认为是一类底栖生物(Tang et al., 2008; Zhu et al., 2008)。本文图 1B 展示了修订后的 *E. octobrachiata* 重建图, 圆锥状的个体显示中央有较高的穹顶, 侧面分布八条顺时针螺旋的疑似管状的辐射臂, 其上排列一系列规则的横向板片状构造。如果这种横向板片与栉水母动物

的栉板形态相似、功能相近,那无疑是适于游泳的一种装置,可以推进该类动物在水体中盘旋式游动(参见 Wang et al., 2008),使之具备在近海和远洋浮游生活的能力。事实上,几类现生的栉水母如瓜水母 *Beroe*(Matsumoto et al., 1993)和桃水母 *Mnemiopsis* (Craig et al., 1990)都有盘旋运动的方式,只是它们的栉板带并非是螺旋状排列,盘旋或螺旋游动大多是相邻栉板带上的栉板不同步拍打引起的(Craig et al., 1990)。

然而, *Eoandromeda* 没有呈现冠群栉水母动物两辐射对称的特性。它缺乏在现代栉水母类体表常见的触手和触手鞘,以及口极和反口极的分化特征;也没有证据表明它具有现代栉水母体内比较复杂的两辐射对称的胃环流腔系统和平衡囊、平衡石的感官结构。在寒武纪的栉水母化石中触手也没有出现(Conway Morris et al., 1996; Chen et al., 2007; Hu et al., 2007),但是已经保存有可能的极区分化特征(Conway Morris et al., 1996), *Ctenorhabdotus*(Conway Morris et al., 1996), *Maotianoascus* 和 *Trigoides*(Hu et al., 2007)可能还保存有反口极的穹状平衡囊。

Eoandromeda 似乎只具有栉水母动物的主体八辐射和栉板状构造等的基本特征,缺少冠群栉水母类别中的若干近裔性状;而且,在任何显生宙的栉水母中从未见有栉板带螺旋辐射排列的现象。因此,作为化石记录中最早的后生动物之一, *Eoandromeda* 可以被归属为栉水母动物系统发生早期的基干类群。

后生动物谱系中栉水母动物的位置迄今尚不确定,分子生物学和形态学研究结果一直存在分歧。Wallberg 等(2004)将主要的争议总结为 Coelenterata 假说(Ctenophora 是 Cnidaria 的姐妹群)、Acrosomata 假说(Ctenophora 是 Bilateria 的姐妹群)和 Planulozoa 假说(Ctenophora 是 Cnidaria + Bilateria 的姐妹群)(见图 1A, a—c)。基于所出版的 18S-rRNA 数据进行分析,他们得出结论认定 Planulozoa 假说最接近早期后生动物的演化序列(Wallberg et al., 2004)。早期大多数基于 rRNA/rDNA 数据的研究工作(如 Peterson et al., 2001; Podar et al., 2001)也曾给出过类似的结论(即栉水母动物是早于刺胞动物和两侧动物分化的基干类群)。然而,形态解剖学的证据却更加青睐 Acrosomata 假说,认为在后生动物演化树上刺胞动物比栉水母动物处于更加基部的位置(Peterson et al., 2001)。

近年来又出现了新的研究进展,最近的系统发

育研究似乎复苏了 Coelenterata 假说(Philippe et al., 2009)。以 EST(expressed sequence tags, 表达序列标记)为基础的分析研究甚至获得了更加令人惊奇的结论:栉水母动物是所有其它后生动物(包括海绵)的姐妹群(“Metazoa 假说”,见图 1A, d)(Dunn et al., 2008; Hejnol et al., 2009),但是这一大胆推论由于样品数量的不足和分析手段的缺陷很快就被质疑(Pick et al., 2010)。

虽然 *Eoandromeda* 是化石记录中最早期的不容置疑的后生动物之一,但它在伊迪卡拉纪陡山沱期出现并不能帮助我们追溯动物种系发生的途径。如果我们将 *Eoandromeda* 解读为早期栉水母类是正确的话,那么栉水母类出现的年龄区间就是 551 ~ 580 Ma(Zhu et al., 2007, 2008),最近依据校准良好的分子钟研究曾评估两侧对称动物分化出现的时代大约为 600 Ma 前(Peterson et al., 2008),因而, *Eoandromeda* 化石的年代证据与 Coelenterata 假说似乎比较接近;不过,鉴于分子生物学记录的分化时代一般都大于化石的记录,化石记录迄今还缺乏两侧动物在伊迪卡拉纪早期出现的确切证据,而且, *Eoandromeda* 化石新发现的形态特征让我们认清了栉水母动物性状起源和演化的趋势和进化模式,这与 Coelenterata 假说又有所冲突。

伊迪卡拉纪出现的干群栉水母缺乏两辐射对称或两侧对称的性状特征,表明在栉水母动物进化中没有两侧对称体制出现,这也与其缺少在刺胞动物和两侧动物中均存在的 Hox 基因的现象相吻合(Ryan et al., 2007),Hox 基因是两侧对称体制重要的遗传因子,可以决定动物前后生长的模式,从而确立后生动物定向运动掠食的能力。事实上,还没有证据可以表明栉水母类是从已经建立前后生长轴线的动物演化而来(Conway Morris et al., 1996)。不管怎样,现代或是自寒武纪以后出现的栉水母类所特有的两辐射对称形态,和两侧对称体制有着根本的区别,也没有可能是由两辐射对称再演化出其它的对称性体制(Manuel, 2009)。

寒武纪的栉水母保存有更多的栉板带构造,显然是 8 的倍数(Conway Morris et al., 1996; Hu et al., 2007),但在中央部分仍可分辨出八辐射的模式(Conway Morris et al., 1996, fig.23a—d)。寒武纪以后的化石记录中栉水母类特别稀少,但是泥盆纪的两类化石却具有“现代”的性状:8 条栉板带、1 对触手和明显的两辐射对称性(Stanley et al., 1983, 1987)。对现生栉水母的 18S-rRNA 序列研究表明它们彼此

间在遗传学上极其相似,说明所有的现存类别可能起源于一个年代并不久远的共同祖先(Podar et al., 2001)。

Conway Morris 和 Collins(1996)曾推测中寒武世的多带类型,通过减少栉板带的数量,演化出寒武纪以后的具八条栉板带的栉水母类。然而,在伊迪卡拉纪的 *Eoandromeda* 以及寒武纪(Hu et al., 2007)都保存有 8 条栉板带的栉水母种类,证明上述假说不一定成立。中寒武世的多带类别可能只是已经绝灭的栉水母分支。

伊迪卡拉纪还产出其它非 8 带模式的古老动物类群,典型的伊迪卡拉生物群化石 *Tribrachidium* 就具有三辐射旋臂的盘状形态;较少出露的 *Anfesta*、*Albumares* 和 *Skinnera* 等伊迪卡拉纪三辐射类别在形态上也与之比较相似,只是缺乏显著的放射条纹(Fedonkin et al., 2007)。与陡山沱组 *Eoandromeda* 同层位也产出个别的三辐射压膜化石(Zhu et al., 2008, fig. 1H; Wang et al., 2008, fig. 3a-c)。三、八螺旋辐射模式的同时代出现,可能具有一定的关系,类似模式在显生宙的后生动物中非常罕见,但在植物叶序中却普遍存在。伊迪卡拉纪化石中的螺旋辐射模式是否可能是动物早期演化时尝试的一种发育机制?以 *Tribrachidium* 为代表的三辐射对称动物很有可能属于基干栉水母类群的另一个分支。尽管八辐射体制似乎较为普遍,但是 n 辐射状对称体制($n=3, 8$; 参见 Manuel, 2009)在伊迪卡拉纪-寒武纪过渡期的干群栉水母中出现可能还是不太稳定的。

伊迪卡拉纪宏体化石组合中 3、4、5 和 8 辐射对称的类型可能代表着双胚层动物主干的各类对称体制,并随后渐次演化出辐射对称的和两侧对称的众多真后生动物门类(Xiao et al., 2008)。然而,动物演化树的基干部位(Xiao et al., 2008, fig. 2),包括真后生动物、刺胞动物和两侧动物等都还有来路不明的成员有待定位,这些化石都处在动物种系发生的“人鬼未定的困境”中,*Eoandromeda* 等栉水母类化石具有的共源性性状显然可以有助于打破这一困境。

伊迪卡拉纪的蕨叶状生物还曾被推测为没有栉板带的底栖固着的栉水母类群(Dzik, 2002, 2003),不可否认这一生活景观的创意(见 Dzik, 2003, p. 121)一定来源于寒武纪蕨叶状化石 *Thaumaptilon* 和两类被推断为栉水母类的化石 *Fasciculus* 和 *Maotianoascus*, 它们具有一些可能相似的解剖特征。舒德干等(2006)忽略了与 *Thaumaptilon* 的比较,而是讨论了另一个寒武纪蕨类叶化石 *Stromatoveris*, 将其蕨叶状分枝上细密的横向条纹与栉水母类的栉

板对比。而 *Stromatoveris* 的横向条纹平均间距只有 0.15 mm(测量自 Shu et al., 2006; 文中未表述),与 *Eoandromeda* 的横向板带的间距(0.3 ~ 2 mm)相比细密很多。尽管目前还无法证伪栉水母动物可能衍生自伊迪卡拉纪固着的蕨叶类型,但是大约同时代发现的 *Eoandromeda* 化石实际上提供了确凿无误的与栉水母动物相似的特征,因而更有可能是最早期后生动物栉水母类在伊迪卡拉纪的主要代表。

3 结论

Eoandromeda 具有管状辐射臂、栉板、栉板带和八辐射对称性的共源性性状,又明显缺乏诸如触手、平衡石、极区构造和两辐射对称性等冠群栉水母的共同特征,因而被解释为一个干群栉水母类别。

Eoandromeda 可能具有圆锥形的体型,体侧向下、向外螺旋状伸展八条附着栉板带的辐射臂。它可能具备远洋生活的方式,通过八条栉板带的运动在水体中推进身体游动。虽然没有观察到内脏保存的痕迹,但可以推断它是异养的掠食动物,如同形态近似的现生栉水母动物和其它远洋生活的辐射动物(比如钵水母纲动物)。

伊迪卡拉纪典型的 *Tribrachidium* 除了三辐射对称性和横向条带的延展方向略有不同以外,在形态特征上是最接近 *Eoandromeda* 的多细胞生物。包括 *Anfesta*、*Albumares* 和 *Skinnera*, 它们很有可能与仙母虫一样都属于同样的栉水母类支系。

早期干群栉水母缺乏两侧对称的特性显然不支持任何将栉水母纳入刺胞动物和两侧动物之间的种系划分方案,即 Coelenterata 或者 Acrosomata 假说(图 1A, a 和 b)。虽然还有待于发现新的 *Eoandromeda* 的化石材料和证据来帮助评估 Planulozoa 假说和 Metazoa 假说(图 1A, c 和 d)的优劣,但是在伊迪卡拉纪至寒武纪的早期动物中 n 辐射体制相当流行,特别是 8 辐射体制在早期栉水母和刺胞动物中都有出现,这与 Planulozoa 假说(图 1A, c)更为一致。

参考文献:

唐烽,尹崇玉, BENGTON S, 刘鹏举,王自强,陈寿铭,高林志. 2009. 最早的栉水母动物化石——华南伊迪卡拉纪的“八臂仙母虫”[J]. 地球学报, 30(4): 543-553.

References:

ARAI M N. 2005. Predation on pelagic coelenterates: a review[J].

- Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 85(3): 523-536.
- BUDD G E. 2008. The earliest fossil record of the animals and its significance[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences, 363(1496): 1425-1434.
- CHEN Jun-yuan, SCHOPF J W, BOTTJER D J, ZHANG C Y, KUDRYAVTSEV A B, TRIPATHI A B, WANG Xiu-qiang, YANG Yong-hua, GAO X, YANG Y. 2007. Raman spectra of a Lower Cambrian ctenophore embryo from southwestern Shaanxi, China[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104(15): 6289-6292.
- CHEN Jun-yuan, ZHOU Gui-qin. 1997. Biology of the Chengjiang fauna[C]//CHEN Jun-yuan, CHENG Yen-nien, VAN ITEN H V, eds. The Cambrian Explosion and the Fossil Record. Taichung, Taiwan: National Museum of Natural Science: 237.
- CONWAY MORRIS S, COLLINS D H. 1996. Middle Cambrian ctenophores from the Stephen Formation, British Columbia, Canada[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, 351(1337): 279-308.
- CRAIG C L, OKUBO A. 1990. Physical constraints on the evolution of ctenophore size and shape[J]. Evolutionary Ecology, 4(2): 115-129.
- DUNN C W, HEJNOL A, MATUS D Q, PANG K, BROWNE W E, SMITH S A, SEAVER E, ROUSE G W, OBST M, EDGECOMBE G D, SORESENSEN M V, HADDOCK S H D, SCHMIDT-RHAESA A, OKUSU A, KRISTENSEN R M, WHEELER W C, MARTINDALE M Q, GIRIBET G. 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life[J]. Nature, 452(7188): 745-749.
- DZIK J. 2002. Possible ctenophoran affinities of the Precambrian "Sea-Pen" *Rangia*[J]. Journal of Morphology, 252(3): 315-334.
- DZIK J. 2003. Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities[J]. Integrative and Comparative Biology, 43(1): 114-126.
- FEDONKIN M A, GEHLING J G, GERY K, NARBONNE G M, VICKERS-RICH P. 2007. The Rise of Animals. Evolution and Diversification of the Kingdom Animalia. Baltimore, MD: Johns Hopkins UP.
- HEJNOL A, OBST M, STAMATAKIS A, OTT M, ROUSE G W, EDGECOMBE G D, MARTINEZ P, BAGUÑÀ J, BAILLY X, JONDELIUS U, WIENS M, MÜLLER W E G, SEAVER E, WHEELER W C, MARTINDALE M Q, GIRIBET G, DUNN C W. 2009. Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods[J]. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B, 276(1677): 4261-4270.
- HOU Xian-guang, ALDRIDGE R J, BERGSTROM J, SIVETER D J, FENG X. 2004. The Cambrian Fossils of Chengjiang, China: The Flowering of Early Animal Life[M]. Oxford: Blackwell.
- HU Shi-xue, STEINER M, ZHU M, ERDMANN B D, LUO H, CHEN L, WEBER B. 2007. Diverse pelagic predators from the Chengjiang Lagerstätte and the establishment of modern-style pelagic ecosystems in the early Cambrian[J]. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 254(1-2): 307-316.
- MANUEL M. 2009. Early evolution of symmetry and polarity in metazoan body plans[J]. Comptes rendus Biologies, 332(2-3): 184-209.
- MATSUMOTO G I, HARBISON G R. 1993. In situ observations of foraging, feeding, and escape behavior in three orders of oceanic ctenophores: Lobata, Cestida, and Beroida[J]. Marine Biology, 117(2): 279-287.
- NARBONNE G M. 2005. The Ediacara biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems[J]. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 33(1): 421-442.
- PETERSON K J, COTTON J A, GEHLING J G, PISANI D. 2008. The Ediacaran emergence of bilaterians: congruence between the genetic and the geological fossil records[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences, 363(1496): 1435-1443.
- PETERSON K J, EERNISSE D J. 2001. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences[J]. Evolution and Development, 3(3): 170-205.
- PHILIPPE H, DERELLE R, LOPEZ P, PICK K, BORCHIELLINI C, BOURY-ESNAULT N, VACELET J, RENARD E, HOULISTON E, QUEINNEC E, Da SILVA C, WINCKER P, LE GUYADER H, LEYS S, JACKSON D J, SCHEIBER F, ERPENBECK D, MORGENSTERN B, WÖRHEIDE G, MANUEL M. 2009. Phylogenomics revives traditional views on deep animal relationships[J]. Current Biology, 19(8): 706-712.
- PICK K S, PHILIPPE H, SCHREIBER F, ERPENBECK D, JACKSON D J, WREDE P, WIENS M, ALIÉ A, MORGENSTERN B, MANUEL M, WÖRHEIDE G. 2010. Improved phylogenomic taxon sampling noticeably affects nonbilaterian relationships[J]. Molecular Biology and Evolution, 27(9): 1983-1987.
- PODAR M, HADDOCK S H D, SOGIN M L, HARBISON G R.

2001. A molecular phylogenetic framework for the phylum Ctenophora using 18S rRNA genes[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21(2): 218-230.
- RUPPERT E E, FOX R S, BARNES R D. 2004. *Invertebrate Zoology*. Belmont, CA: Brooks/Cole-Thomson.
- RYAN J F, BAXEVANIS A D. 2007. Hox, Wit, and the evolution of the primary body axis: insights from the early-divergent phyla[J]. *Biology Direct*, 2(37): 1-11.
- SEILACHER A, GRAZHDANKIN D, LEGOUTA A. 2003. Ediacaran biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists[J]. *Paleontological Research*, 7(1): 43-54.
- SHU D G, CONWAY MORRIS S, HAN J, LI Y, ZHANG X L, HUA H, ZHANG Z F, LIU J N, GUO J F, YAO Y, YASUI K. 2006. Lower Cambrian Vendobionts from China and early diploblast evolution[J]. *Science*, 312(5774): 731-734.
- STANLEY G D J, STÜRMER W. 1983. The first fossil ctenophore from the Lower Devonian of West Germany[J]. *Nature*, 303(5917): 518-520.
- STANLEY G D J, STÜRMER W. 1987. A new fossil ctenophore discovered by X-rays[J]. *Nature*, 328(6125): 61-63.
- TAMM S L. 1973. Mechanisms of ciliary co-ordination in ctenophores[J]. *Journal of Experimental Biology*, 59(1): 231-245.
- TANG Feng, BENGTSON S, WANG Yue, WANG Xun-lian, LIN Chong-yu. 2011. *Eoandromeda* and the origin of Ctenophora[J]. *Evolution and Development*, 13(5): 408-414.
- TANG Feng, YIN Chong-yu, BENGTSON S, LIU Peng-ju, WANG Zi-qiang, CHEN Shou-ming, GAO Lin-zhi. 2009. The Ediacaran ctenophore (*Eoandromeda octobrachiata*) from South China[J]. *Acta Geoscientica Sinica*, 30(4): 543-553(in Chinese with English abstract).
- TANG Feng, YIN Cong-yu, BENGTSON S, LIU Peng-ju, WANG Zi-qiang, GAO Lin-zhi. 2008. Octoradial spiral organisms in the Ediacaran of South China[J]. *Acta Geologica Sinica*, 82(1): 27-34.
- WALLBERG A, THOLLESSON M, FARRIS J S, JONDELIUS U. 2004. The phylogenetic position of the comb jellies (Ctenophora) and the importance of taxonomic sampling[J]. *Cladistics*, 20(6): 558-578.
- WANG Yue, WANG Xun-lian, HUANG Yu-ming. 2008. Megascopic symmetrical metazoans from the Ediacaran Doushantuo Formation in the Northeastern Guizhou, South China. *Journal of China University of Geosciences*, 19(3): 200-206.
- XIAO Shu-hai, LAFLAMME M. 2008. On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(1): 31-40.
- ZHU Mao-yan, GEHLING J G, XIAO Shu-hai, ZHAO Yuan-long, DROSER M L. 2008. Eight-armed Ediacara fossil preserved in contrasting taphonomic windows from China and Australia[J]. *Geology*, 36(11): 867-870.
- ZHU Mao-yan, ZHANG Jun-ming, YANG Ai-hua. 2007. Integrated Ediacaran (Sinian) chronostratigraphy of South China[J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254(1-2): 7-61.

图版说明

图版 I—III 八臂仙母虫的碳质压膜化石

Plate I—III Carbonaceous compressions of *Eoandromeda octobrachiata*

标本均采自华南贵州省江口县伊迪卡拉系陡山沱组。除了图版 I-F 标本引自 Wang et al., 2008 外, 其余标本均保存在中国地质科学院地质研究所。图中箭头所示为板片状构造。标本编号分别如下:

图版 I -A-JK10060(正膜); B-JK10060-1(负膜); C-JK10052;

D-JK10216; E-JK08014; F-WH-A-04209;

图版 II -A-JK10903(正膜); C 为 A 中央部分的局部放大); B-JK10903-1(负膜); D-JK10111; E-JK10909(F 为 E 中央部分的局部放大);

图版 III -A-JK10329(正膜); C 为 A 中央部分的局部放大); B-JK10329-1(负膜); D 为 B 中央部分的局部放大); E-JK10145(正膜); F-JK10145-1(负膜)

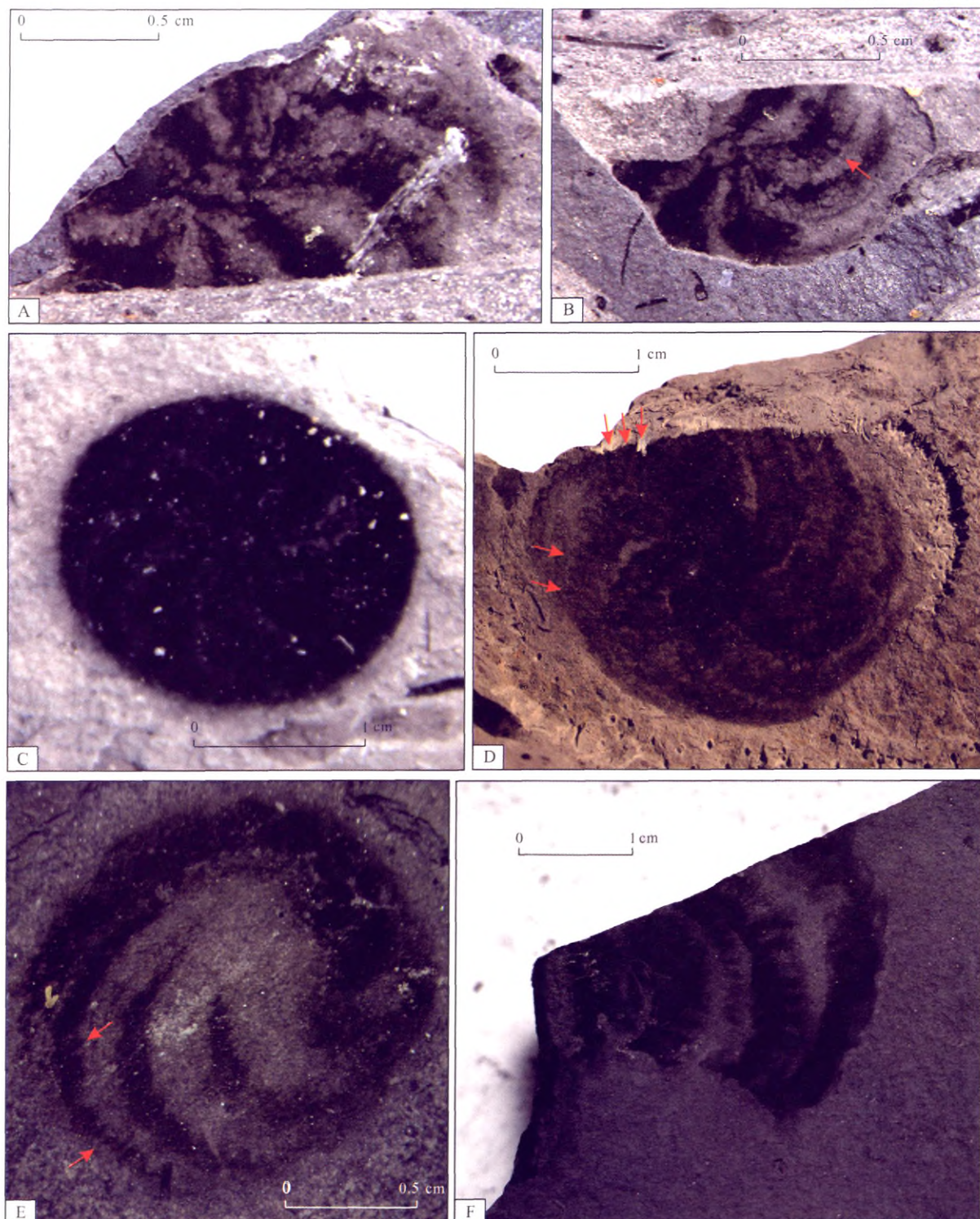
All specimens were collected in the Ediacaran Doushantuo Formation of Jiangkou, Guizhou, South China and housed in the Institute of Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Beijing except Plate I-F (see Wang et al. 2008) in School of Resources and Environment, Guizhou University, Guiyang, China. Notice the transverse bands (arrows). Specimen numbers are as follows:

Plate I -A-JK10060; B-JK10060-1(counterpart of A); C-JK10052; D-JK10216; E-JK08014; F-WH-A-04209;

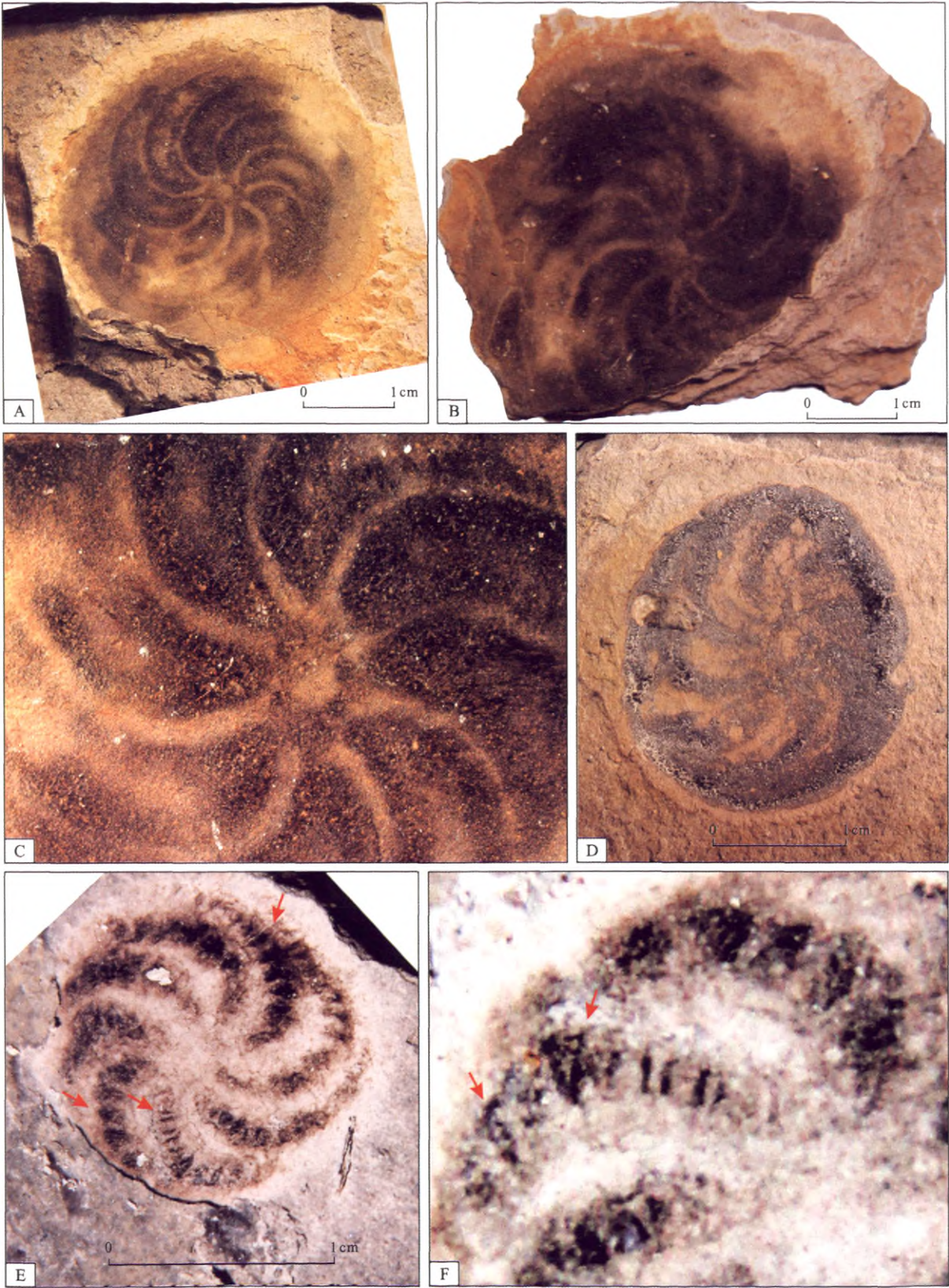
Plate II -A-JK10903; B-JK10903-1(counterpart of A); C-enlargement of central part in A; D-JK10111; E-JK10909; F-enlargement of lower part in E;

Plate III -A-JK10329; B-JK10329-1(counterpart of A); C-enlargement of central part in A; D-enlargement of central part in B; E-JK10145; F-JK10145-1(counterpart of E)

图版 I Plate I



图版 II Plate II



图版III Plate III

