

陕西省宁强县早寒武世宽川铺组 具瘤突装饰的 *Olivoides-like* 胚胎化石新类型

侯笑晋¹, 郝亚青¹, 姚肖永¹, 韩健¹, 李勇², 刘云焕²

(1 西北大学 地质学系, 陕西 西安 710069; 2 长安大学 地球科学与资源学院, 陕西 西安 710054)

摘要: 早寒武世梅树村期小壳化石处于“寒武纪生命大爆发”的第一幕, 对于揭示后生动物起源至关重要。对陕南宽川铺地区早寒武世早期宽川铺组第一个小壳化石组合带中发现的动物球状胚胎化石进行大量观察, 发现了两枚 *Olivoides-like* 的新型动物胚胎化石。此类化石的胚胎表面并非 *Punctatus Emeiensis* 常见的密集分布的典型或非典型的尖刺状结构, 而是呈基端具螺旋状环褶、末端较圆滑的锥状突起。新型动物卵的发现暗示了早寒武世梅树村期动物化石卵的多样性很可能发端于新元古代埃迪卡拉纪。

关键词: 胚胎化石; *Punctatus*; 梅树村期; 宽川铺组; 陕西省

中图分类号: Q913.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 1672-6561(2010)04-0350-05

New *Olivoides-like* Embryos with Protuberances from the Early Cambrian Kuanchuanpu Formation in Ningqiang County, Shaanxi Province

HOU Xiao-jin¹, HAO Ya-qing¹, YAO Xiao-yong¹, HAN Jian¹, LI Yong², LIU Yun-huan²

(1. Department of Geology, Northwest University, Xi'an 710069, Shaanxi, China; 2. School of Earth Sciences and Resources, Chang'an University, Xi'an 710054, Shaanxi, China)

Abstract The Cambrian small shelly fossils, which were diversified from the first episode of Cambrian life's explosion (Meishucunian Stage) in South China, were critical for understanding the origin of metazoans. Two specimens, which were the new types of *Olivoides-like* fossilized animal embryos, were recognized from a large amount of globular fossils at the first assemblage zone of Cambrian small shelly fossils from the Early Cambrian Kuanchuanpu Formation in Kuanchuanpu Region of Ningqiang County, Shaanxi Province. The embryos were characterized by numerous cone-like protuberances with spiral folds at the proximal part and distal smooth top end just beneath the egg shell, and remarkably different from those of typical or non-typical stellate spines of *Punctatus Emeiensis*. The diversity of eggs and embryos presented at the Meishucunian Stage were most likely rooted in the Neoproterozoic Ediacaran.

Key words: fossil embryos; *Punctatus*; Meishucunian Stage; Kuanchuanpu Formation; Shaanxi Province

0 引言

新元古代埃迪卡拉期多细胞生物已发生明显分异, 但因多为软体, 化石记录较少且分异度非常低。当时间进入早寒武世早期时几乎“同时”地、“突然”地出现了门类众多的无脊椎动物化石, 生物面貌出现了质的飞跃。由此而反映出的生物类群大规模

辐射演化和生物身体构型的迅速革新是“寒武纪生命大爆发”最显著的特点。而见证这次大规模辐射演化的小壳化石通常呈不完整的生物矿化骨骼的形式保存, 更缺乏软躯体组织的保存, 所以研究其生物属性的工作举步维艰。磷酸盐化的呈三维状态保存的动物卵和胚胎化石的发现^[1], 为探索寒武纪之初的后生动物演化提供了非常难得的契机, 同时为早

收稿日期: 2010-01-25

基金项目: 国家大学生创新性实验计划项目(国 200708)

作者简介: 侯笑晋(1987-), 女, 宁夏银川人, 从事古生物学研究。E-mail: hxj2025@126.com

©1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

先误认为是藻类的球形微体化石重新解释为动物胚胎铺平了道路,从而拉开了古生物学家探索动物生命周期起源的序幕。近几年来,磷酸盐化动物卵和胚胎化石相继在华南板块、西伯利亚板块和北美板块被发现^[2-4],时间跨度从新元古代至泥盆纪^[5]。除了一些藻类化石外,保存在 580 Ma 前新元古代贵州瓮安陡山沱组瓮安生物群中的动物卵和胚胎化石不计其数^[4]。动物卵保存为化石的可能性虽然得到现生埋藏学试验的证实^[6],但瓮安生物群中动物卵和胚胎化石的生物属性和保存原因至今仍有争议^[7]。一般认为,磷酸盐矿物在成岩过程中结晶最早,生物死亡后快速磷酸盐化使得生物许多超微细结构得以保存^[4]。中国陕南早寒武世宽川铺化石生物群中保存了大量的球状动物卵和胚胎化石。有些甚至保存了表面纹饰和内部结构;这些精美化石包含了从动物的卵裂期至成虫期的各个阶段,为早寒武世早期后生动物起源、分类、辐射演化及个体发育提供了不可多得的实证材料。1997 年, Bengtson 等^[2]研究了产自陕西南强宽川铺附近寒武系底部宽川铺组球状化石,将其中一种称为 *Olivoides* 的球状化石解释为动物的胚胎。这一研究成果成为小壳化石研究的一个新里程碑,提出了小壳化石与其共生胚胎之间关系的前沿课题。2004 年,华洪等^[8]报道了陕南早寒武世可能的囊胚和原肠胚化石。同年,Steiner 等^[9-10]报道了陕南早寒武世可能的腔肠动物和节肢动物化石。刘云焕等^[11-12]利用胚胎学和形态功能学分析认为, *Punctatus* 亲缘上更接近于腔肠动物的水螅型。以上研究表明,陕南宽川铺组小壳化石的动物卵和胚胎是研究早期后生动物个体发育形式及其演化的非常良好的窗口。

笔者对采集于陕南宽川铺组中动物球状胚胎化石标本进行了大量的反复观察,发现绝大多数具有光滑卵壳的球形体中所包含的化石胚胎表面为众多相互嵌合的长刺状装饰所覆盖,这种球形胚胎通常称为 *Olivoides*; 同时发现两枚标本在相应部位保存了一些非刺状纹饰的新类型,这种非刺状纹饰由粗而圆滑的锥体嵌合形成胚胎表面;最后,对这两种动物卵分别进行比较研究。

1 化石产地层位及材料处理方法

样品采自陕西省汉中市宁强县宽川铺乡石钟沟剖面的宽川铺组,该组与下伏地层灯影组碑湾段为整合接触,与上覆郭家坝组为平行不整合接触,为一套含磷和硅的浅海碳酸盐岩沉积和岩性为深灰色—

黑灰色中层状含沥青质灰岩、含胶磷矿砂屑砾屑灰岩、硅质岩、磷块岩及中厚层白云岩,产丰富的小壳化石。

将所取样品先进行碎样至 10 cm×10 cm×10 cm 左右的小块,再用质量浓度为 6~7 g/mL 的醋酸溶液处理,浸泡 7 d 后,将不溶残渣用孔径为 0.125 mm 或 0.180 mm 分样筛将样品分离,烘干后,在显微镜下人工进行挑选,获得化石标本,对部分标本进行电镜扫描成像,作进一步研究。

2 化石描述及比较

2.1 新类型的动物卵

此类卵仅发现两块标本,均呈球形,直径约 500 μm 。第一块标本 sn013-k32-164(图 1a~d)卵壳薄而光滑,透过破损的卵壳可见胚胎表面为众多矮锥状的瘤突所包围。瘤突顶端光滑,中部具有 3~4 圈较短的环褶,下端具 4~6 条纵褶呈星状向周围稍有延伸。瘤突之间的纵褶呈镶嵌分布,但交叉较少,瘤突在胚胎表面均匀分布。第二块标本 sn033-k33-236(图 1e~i)表面没有卵壳包裹,标本中上部有一个向胚胎内部收缩的环形胚沟把标本分成两部分(图 1e、f)。标本下部椭球体,表面具有类似第一块标本表面装饰的瘤突,分布均匀(图 1g),应为动物极。标本上部围绕胚孔周围有一个较窄的环边,解释为胚盘,代表植物极(图 1f);胚盘表面也具有一些瘤突,但是与下部瘤突区别较大,即每个瘤突表面的下端具有 4~7 圈盘旋向上逐渐变小的环褶,瘤突之间没有交叉现象(图 1h);瘤突围绕胚孔在胚盘表面,但并非成圈或成列排列。一些瘤突沿经线或胚轴方向产生塑性变形,由锥状瘤突逐渐转变成呈片状结构,但是沿经线方向的某一端仍能识别出残留的光滑圆锥状顶部(图 1f、i)。另外有些瘤突顶部因为径向延伸而垂直胚胎表面向下凹陷,表明其中空结构,这个特征也见于一些破损的瘤突(图 1f、i)。而处于标本中部收缩的胚沟表面的瘤突则兼具有上下两部分瘤突的特点。瘤突顶部仍然比较光滑圆缓,中部具有 2~3 圈环褶,下段具有 5~6 个纵褶,但是较标本下端的瘤突下端纵褶相比,长度显然小得多,所以,相互交叉镶嵌分布的程度很小(图 1i)。从标本表面瘤突从下穿越胚沟向上形态逐渐过渡的特征看来,瘤突并非矿化硬体,质地比较柔软,便于产生塑性变形。这两块标本总体形态有所不同,尤其是第二块标本缺乏卵壳。缺乏卵壳可能因为化石处理过程中的一些操作导致卵壳与胚胎分

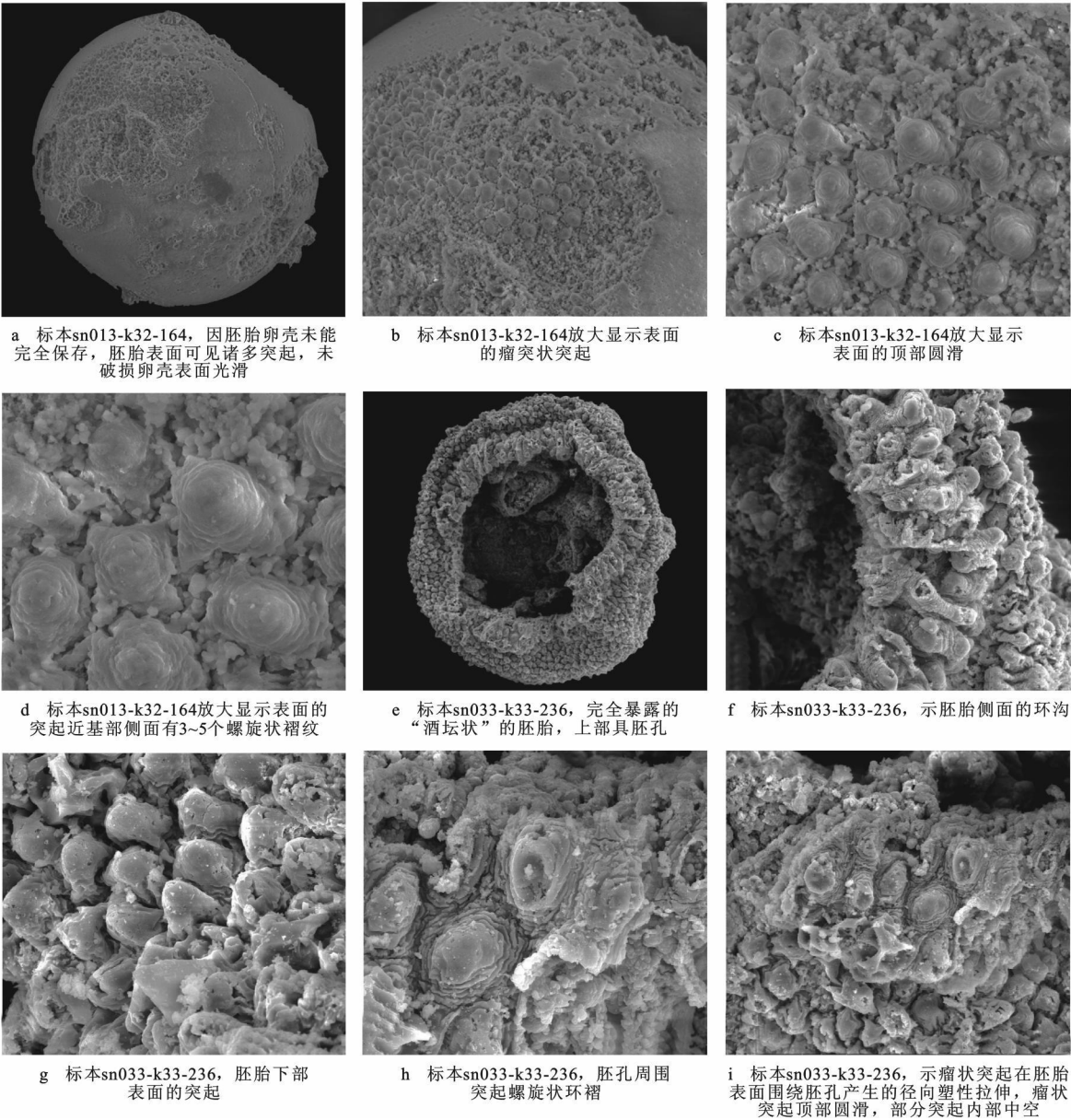


图 1 陕西省宁强县早寒武世宽川铺组新型动物胚胎化石

Fig. 1 New Fossil Embryos from the Early Cambrian Kuanchuanpu Formation in Ningqiang County, Shaanxi Province

离, 这种情况常见于 *Olivoooides* 胚胎化石。但是胚胎表面瘤突的相似性暗示这两块标本可能具有一定的亲缘关系。这两块标本有可能分别代表了囊胚和原肠胚发育阶段。鉴于现有的新型动物胚胎标本均处于胚胎发育的中后期, 其成虫形态尚不得而知, 标本较少, 暂时不宜另外赋予新属种名称。

2.2 常见的 *Punctatus* 动物卵

此类卵多有光滑球状卵壳, 直径为 500 ~ 600 μm 。卵壳薄而致密, 呈磷质保存, 部分标本卵壳内部空无一物, 估计已为微生物完全消耗; 多数为实心, 可能代表未被胚胎自身消耗的卵黄; 另一部分标本卵壳稍有破损, 可见内部的长刺状构造, 刺状

构造密布于整个胚胎表面, 或倾伏或直立; 刺根部较粗, 呈星状在胚胎表面紧密镶嵌在一起 (图 2a ~ h), 同一个标本的所有刺长度以及粗度变化一致。一些破损的小刺显示空心构造, 证实其为星状小管 (Stellate tubulus)。对于此类具有相同星状小管但成虫形态各异的动物胚胎, 前人将其与 *Punctatus* 进行对比, 并解释为一个从囊胚期至原肠期的发育序列, 本文不再赘述。

3 讨论

现生后生动物的胚胎发育一般经历受精卵、卵裂、胚胎发育、幼虫、成虫阶段。在当前的研究水平

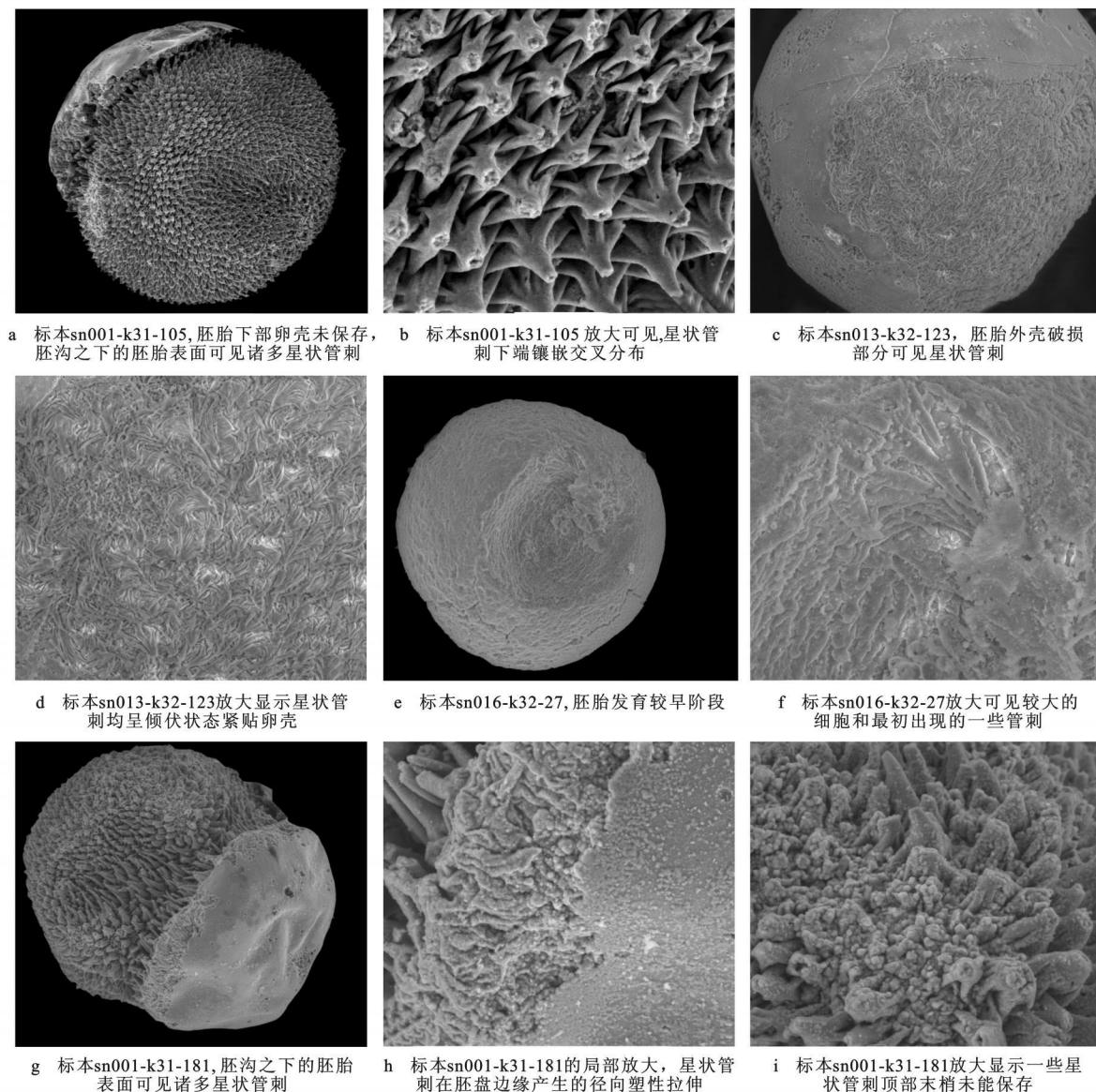


图 2 陕西省宁强县早寒武世宽川铺组 *Punctatus* 的动物胚胎表面星状小刺(管)的形态变化

Fig. 2 Morphological Variation of the Stellaes on the Embryos of *Punctatus* from the Early Cambrian Kuanchuanpu Formation in Ningqiang County, Shaanxi Province

下, 仅仅依赖观察和研究受精卵和卵裂是难以和动物的幼虫和成虫产生逻辑联系。虽然可以判断出卵裂类型是辐射卵裂还是螺旋卵裂, 但对于判断动物的门类属性依然没有决定性作用。因为个体较大, 便于在显微镜下挑选观察, 所以当前发现的寒武纪胚胎化石一般以营卵黄营养直接发育的胚胎为主, 胚胎发育阶段尤其是后胚胎发育阶段的动物胚胎可以与动物的幼虫以及成虫通过一些相同或相似的细微构造而联系起来, 从而构成一个完整的发育序列。关于 *Punctatus* 的一系列研究清楚的表明了这一点^[7-8, 11-12]。图 2a~d、g~i 中胚胎已经具备胚孔、胚沟以及囊胚腔或者原肠腔这些结构, 应当代表原肠胚阶段或原肠胚后发育阶段, 且行将出卵壳, 所以在

这一发育阶段的形态存在一定的稳定性或可鉴别的形态连续性。维系这些不同发育阶段乃至成虫化石的核心特征, 除了五辐射对称结构之外还有这种非常特征的星状管刺结构。迄今为止, 已经发现 *Punctatus Emeiensis* 和 *Punctatus Triangulicostalis* 成体的基部都具有这种标志性的结构^[11, 13]。

新型球状动物胚胎的瘤突状装饰与先前描述的与 *Punctatus* 相关的星状小管具有明显差异。这种差异不是 *Olivoids* 不同发育阶段的产物, 因为呈现不同保存状况具有星状小管的代表不同胚胎发育阶段的球状卵标本数以万计, 具有星状小管的成虫数量众多。如在胚胎发育的较早阶段, 星状小管就已经开始出现(图 2e、f); 有些与 *Punctatus* 相关的

Olivoids 星状小管在囊胚发育早期阶段呈杂乱倒伏状态紧贴卵壳, 但顶端非常尖锐(图 2c、d); 而后这些小管垂直胚胎表面直立, 形态更加稳定(图 2a、b)。在后胚胎发育阶段虽然星状小管在口盘表面也会产生径向塑性拉伸形变(图 1f~i、图 2g、h)^[14], 但仍然与现有的两枚具有环褶的瘤突胚胎化石差别明显。这种差异也并非属于星状小管因成岩作用或微生物改造所造成的假象, 微生物可以影响其表面精细结构, 但是轮廓不会发生大的变化(图 2g~i); 而当前瘤突状装饰保存非常精美, 受微生物改造不明显。所以新型胚胎的发现是与寒武纪动物门类大辐射需要建立在具有多种类型的动物胚胎的背景上是一致的。而从另一方面来看, 这两种胚胎在某些方面显示出一定程度的相似性: ①基本形态, 二者在胚胎发育早期均呈球形, 后胚胎发育阶段均呈“酒坛状”^[8]; ②这些装饰大体上呈现空心的锥管状结构, 均呈星状镶嵌分布, 且均处于卵壳之下, 属于同一个细胞层; ③胚胎发育过程相近, 尤其是在原肠胚期其基本结构无明显差异, 刺状、瘤状装饰都围绕胚孔发生阿米巴虫式的径向塑性形变(图 2g、h)。这两种微观装饰的相似性虽然有可能是趋同构造, 但更可能是同源结构, 表明这两种动物胚胎也可能存在一定程度的亲缘关系。

现生同一个类别的生物, 即使外形差异较大, 但通常具有相似的胚胎发育过程或者幼虫, 如现生腔肠动物 3 个纲的个体发育都经历浮浪幼虫阶段^[15]。分子生物学研究表明, 这 3 个纲产生分异的时间与原口动物和后口动物分异的时间同样久远。*Punctatus Emeiensis* 和 *Punctatus Triangulicostalis* 可以肯定与 *Punctatus* 属于一个类群。二者外表差异明显, 但是其动物胚胎几乎难以区分, 这 2 个种的分异时间可能不会太早。而新型胚胎虽然与 *Olivoides* 差别不大, 但是很有可能意味着这两种类别分别代表两个属一级或者更加高级的分类单元, 二者可能具有一个共同的祖先形式。值得一提的是, *Quadracyrgites Ningqiangensis*, *Pyrgites Quadraticris*^[13, 16] 属于四辐射对称, 但是成体基部并无星状小管, 如果 *Punctatus* 成体基部表面星状小管对应于 *Olivoides* 某一极(动物极)胚胎表面装饰的话, 那么可以合理推断, *Q. ningqiangensis* 和 *P. quadraticris* 的胚胎很可能缺乏星状装饰。考虑到 *Q. ningqiangensis* 和 *P. quadraticris* 与 *Punctatus* 具有不同的辐射对称形式, 并且胚胎表面装饰特征也有所不同, 因此, 从一个共同祖先分异的时间可能

更加久远。还有, 当前这些不同辐射对称形式、不同胚胎表面装饰的动物胚胎和成虫都位于华南第一个小壳化石分带^[9-10], 非常接近于寒武纪和前寒武纪界限, 所以, 很有可能这些类型的共同祖先根源于新元古代埃迪卡拉纪, 有望在新元古代化石库尤其是贵州瓮安生物群能够找到一些线索。

当前关于这些胚胎微观装饰的生物属性以及功能仍然存疑。华洪等^[8] 将星状小管与其腔肠动物海葵的浮浪幼虫表面微绒毛相类比, 但同时也意识到二者的显著差异。从形态功能学角度考虑, 这两种动物卵都具有一个较大的薄而致密的卵壳足以储存大量卵黄, 卵壳内的胚胎在脱离卵壳之前很可能是营卵黄营养的, 因此这些装饰并非取食器官。新型动物卵的瘤突具有圆滑顶部表明其功能与辅助胚胎在发育后期刺破卵壳独立生活无关; 在脱离卵壳之后分泌黏液发挥某种固着基底作用可得到幼虫和成体形态功能学的某些支持^[14]。是否具有现代浮游幼虫所具有的游泳功能, 现在尚难以确定, 但可以大致肯定的是四辐射对称类型推测的胚胎表面缺乏小管, 没有游泳功能, 也相应缺乏浮游幼虫阶段。从这些装饰的塑性变形来看, 还有一个功能, 就是在胚胎发育过程中储备了充足的具有大量表面积未充分分化的细胞层, 在胚胎发育阶段为动物从囊胚期进入原肠胚期提供充分快捷的发育便利条件; 而在脱离卵壳进入幼虫期以后, 这些装饰所储存的生物组织层可以快速完成细胞分化过程, 如口盘附近的装饰转变成类似于动物咽部的消化器官, 而口盘之下的装饰可以转变成外表皮, 其保护作用并促使生物较早进入自由取食阶段, 所以可以代表一种动物选择合适的发育时机进而实施快速发育的适应形式。

4 结语

新型球状动物胚胎是一个处在胚胎发育阶段中晚期与 *Punctatus* 胚胎非常接近的胚胎新类型, 它暗示了早寒武世梅树村期动物化石卵和胚胎的多样性很可能发端于新元古代埃迪卡拉纪。

参考文献:

- [1] Zhang X G, Pratt B R. New and Extraordinary Early Cambrian Sponge Spicule Assemblage from China[J]. *Geology*, 1994, 22(1): 43-46.
- [2] Bengtson S, Zhao Y. Fossilized Metazoan Embryos from the Earliest Cambrian[J]. *Science* 1997, 277: 1645-1648.

(下转第 362 页)

参考文献:

- [1] 涂兴万, 陈林媛, 莫文丽, 等. 高含水期复杂断块油藏剩余油分布及挖潜[J]. 西南石油学院学报, 2004, 26(1): 39-41.
- [2] 郑福先, 王 波, 王丽娜, 等. 扶余油田高含水期水淹层测井解释方法[J]. 吉林大学学报: 地球科学版, 2008, 38(增刊): 140-143.
- [3] 胡书勇, 胡仁权, 刘启国. 复杂断块油藏流动单元与剩余油分布研究[J]. 西南石油大学学报: 自然科学版, 2009, 31(5): 93-96.
- [4] 张伟峰, 刘守军, 李拥安, 等. 孤岛馆陶组注水开发储层性质动态变化特征研究[J]. 地球科学与环境学报, 2004, 26(2): 51-53.
- [5] 谈德辉, 王 燕, 陈洪雁. 鄂尔多斯盆地东部榆林地区测井资料标准化研究[J]. 国外测井技术, 2007, 22(2): 10-13.
- [6] 赵旭东. 石油数学地质概论[M]. 北京: 石油工业出版社, 1992.
- [7] 谭仲平, 商国庆, 杨 渭. 利用密闭取心井资料建立饱和度解释模型研究[J]. 断块油气田, 1999, 6(4): 42-44.
- [8] 林承焰, 薛玖火, 王友净. 乐安油田草 4 块 Es₄ 稠油油藏测井解释模型研究[J]. 西南石油大学学报: 自然科学版, 2008, 30(4): 1-5.
- [9] 宋子齐. 测井多参数的地质应用[M]. 西安: 西北工业大学出版社, 1993.
- [10] 王 平, 李纪辅, 李幼琼. 复杂断块油田详探与开发[M]. 北京: 石油工业出版社, 1994.
- [11] 江春明, 胡兴中, 张晓武, 等. 冷家油田低阻储层测井二次解释模型研究[J]. 油气地质与采收率, 2006, 13(2): 59-61.
- [12] 王建国, 何顺利, 刘婷婷, 等. 榆林气田山 2 段低渗砂岩储层测井综合评价[J]. 西南石油大学学报: 自然科学版, 2007, 29(1): 54-56.
- [13] 陈德元, 谭成仟, 徐振永, 等. 基于岩性划分的渗透率预测模型研究[J]. 地球科学与环境学报, 2007, 29(2): 158-161.
- [14] 高楚桥, 袁云福, 吴洪深, 等. 莺歌海盆地束缚水饱和度测井评价方法研究[J]. 天然气工业, 2003, 23(5): 38-40.
- [15] 孙培安, 朱忠宽. 准噶尔盆地中部 X 区块非均质砂岩储层的测井解释评价[J]. 江汉石油学院学报, 2004, 26(1): 54-56.
- [16] 滕宝刚, 米乃哲, 邓 涛, 等. 测井约束反演技术在老河口油田老 163 井区的应用[J]. 地球科学与环境学报, 2008, 30(4): 420-424.
- (上接第 354 页)
- [3] Pyle L J, Narbonne G M, Nowlan G S, et al. Early Cambrian Metazoan Eggs, Embryos, and Phosphatic Microfossils from the Northwestern Canada[J]. Journal of Paleontology, 2006, 80(5): 811-825.
- [4] Xiao S H, Zhang Y, Knoll A H. Three-dimensional Preservation of Algae and Animal Embryos in a Neoproterozoic Phosphonite[J]. Nature, 1998, 391: 553-558.
- [5] Donoghue P C J, Bengtson S, Dong X P, et al. Synchrotron X-ray Tomographic Microscopy of Fossil Embryos[J]. Nature, 2006, 442: 680-683.
- [6] Raff E C, Villinski J T, Rudolf-Turner F, et al. Experimental Taphonomy Shows the Feasibility of Fossil Embryos[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2006, 103(15): 5846-5851.
- [7] Bailey J V, Joye S B, Kalanetra K M, et al. Palaeontology: Undressing and Redressing Ediacaran Embryos (Reply)[J]. Nature, 2007, 446: E10-E11.
- [8] 华 洪, 陈 哲, 张录易. 陕南早寒武世磷酸盐化囊胚期及原肠胚期动物化石[J]. 科学通报, 2004, 49(2): 177-180.
- [9] Steiner M, Li G X, Qian Y, et al. Lower Cambrian Small Shelly Fossils of Northern Sichuan and Southern Shaanxi (China), and Their Biostratigraphic Importance[J]. Geobios, 2004, 37(2): 259-275.
- [10] Steiner M, Zhu M Y, Li G X, et al. New Early Cambrian Bilateral Embryos and Larvae from China[J]. Geology, 2004, 32(10): 833-836.
- [11] 刘云焕, 李 勇, 邵铁全, 等. 陕南早寒武世早期磷酸盐化 *Punctatus* 奇异星状口盘的发现及其形态功能分析[J]. 微体古生物学报, 2006, 23(1): 62-69.
- [12] 刘云焕, 李 勇, 邵铁全, 等. 陕西宁强地区早寒武世磷酸盐化 *Punctatus* 新材料[J]. 古生物学报, 2006, 45(1): 95-101.
- [13] 刘云焕, 李 勇, 邵铁全, 等. 瓮安生物群与宽川铺生物群中球形类化石研究[J]. 地球科学与环境学报, 2005, 27(1): 5-13.
- [14] 陈 方, 董熙平. 应用同步加速器 X 射线层析扫描显微(技术)揭示早寒武世化石胚胎 *Olivoides* 的内部结构[J]. 科学通报, 2009, 54(1): 67-72.
- [15] Brusca R C, Brusca G J. Invertebrates[M]. 2nd Edition. Sunderland: Sinauer Associates, 1990.
- [16] 李 朋, 华 洪, 张录易, 等. 陕南早寒武世磷酸盐化的 *Punctatus* 及其个体发育序列[J]. 科学通报, 2007, 52(18): 2153-2160.