寒武纪胚胎 *Markuelia* 的发育序列

董熙平

(北京大学地球与空间科学学院, 北京 100871; 中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学和地层学开放研究实验室, 南京 210008. dongxp@pku.edu.cn)

摘要 基于最近在湘西中寒武-上寒武统发现的更多的精美保存的*Markuelia hunanensis*标本, 并且借助于同步加速器辐射X射线层析显微技术, 建立了寒武纪胚胎*Markuelia*从卵裂(cleavage)阶段经过器官形成(organogenesis)阶段至预孵化(pre-hatching)阶段的发育序列, 特别是预孵化阶段的发育序列, 即从吻刺和尾刺刚刚形成的最早时期直至即将孵化(just about hatching)的最后时期的发育序列。这个发育序列提供了一个胚胎预孵化阶段的发育模式, 而这一发育模式在现生的Scalidophorans(曳鳃类、兜甲类和动物类)中尚未建立。因而, 它不仅加深了对*Markuelia*现生后裔胚胎发育的认识, 而且为这类动物的演化 and 发育开拓了一个新的(研究)窗口。

关键词 寒武纪 化石胚胎 *Markuelia* 发育序列

仅仅过去的 10 年, 晚元古代和寒武纪的动物化石胚胎已经在不同的大陆被发现。对这些化石胚胎的研究极大地加深了(我们)对远古缺乏化石记录的后生动物的认识^[1-3]。然而, 陡山沱卵裂胚胎的精确的亲缘关系不可能限定^[4-6]。在中国陕西发现的早寒武世的胚胎*Olivoooides*的亲缘关系仍然需要进一步限定。虽然新的证据支持刺细胞类的亲缘关系(尚未发表的资料)。Bengtson和Yue等人^[7,8]解释*Olivoooides*的亲缘关系为已绝灭的刺细胞钵水母类并且建立了*Olivoooides*的生活周期, 然而陈均远^[2]把业已归属为*Olivoooides*孵化后的成年个体的五辐对称的*Punctatus*^[7,8]以及与之共生的五辐对称的胚胎重新解释为推断的棘皮动物的祖先。发现于中国陕西早寒武世谜一般的胚胎*Pseudoooides*的亲缘关系是未解决的问题^[3,9,10], 而发现于西伯利亚早寒武世类似刺细胞类群的胚胎^[11]的亲缘关系尚不得而知^[3]。与上述所有化石胚胎不同, 限定系统亲缘关系仅有的例外是貌似蠕虫的化石胚胎*Markuelia*。

虽然发现于西伯利亚Yuktia南部Aldan河Dvortsy剖面下寒武统(Tommotian阶下部)Petrotsvet组的*Markuelia*是Val'kov^[12]在1983年首次发表图影并描述为亲缘关系不明的有分隔室的生物, 然而Bengtson和Yue^[7]首次将其描述为化石胚胎。实际上, 对这类保存了足够的晚期阶段胚胎的亲缘关系有(几

种)可能的解释。Bengtson和Yue^[7]把*Markuelia*与节肢动物和叶足动物(一类包含现生有爪纲在内的生物)作了比较, 特别是与环节动物作了比较, 然而Conway Morris^[13]探讨了*Markuelia*和已绝灭生物赫尔克壳类(halkieriids)之间的亲缘关系。推测赫尔克壳类是栉轮动物(lophotrochozoans)中的一类, 栉轮动物包括软体动物、环节动物和腕足动物的所有成员, 也包括进化枝的基干成员, 这些进化枝是由这些门一级的全部类群组合而成的^[14]。后来, 在澳大利亚北部Geogina盆地中寒武统曾发现了若干*Markuelia*, 在俄罗斯下寒武统Tommotian阶下部亦有少许发现, 并在美国内华达州下奥陶统特马豆克阶下部发现了惟一的一枚标本^[15]。与此形成对照的是, 由于超大规模的采集和处理(超过 8000 kg), 在华南湘西中寒武统和上寒武统发现了 600 多枚保存精美的*Markuelia*标本。

最近, 我们简要报道了收藏的华南湘西中寒武统花桥组和上寒武统比条组的*Markuelia*^[16,17]。我们的解剖学研究和系统分析揭示*Markuelia*的亲缘关系是Scalidophora(动物吻动物门、兜甲动物门和曳鳃动物门的统称)的干群。2004年2月以来, 由Philip Donoghue领导的一个国际同步加速器小组一直用同步加速器辐射X射线层析显微技术(SRXTM), 分析在化石胚胎内部没有暴露出来的胚胎形态特征, 由此得知*Markuelia*的环口和咽部的刺是五辐排列的, 这

2006-11-22 收稿, 2007-01-25 接受

国家自然科学基金(批准号: 40572003, 40372001)、高等学校博士点基金(批准号: 20060001059, 2000000127)和中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学和地层学开放研究实验室基金(批准号: 023106)资助项目

与Scalidophorans(曳鳃类、兜甲类和动吻类)一致,而与线虫类以及线形类不一致,解释了三对尾刺从中伸出的位于后端的管是消化道通向末端肛门的开口,并且证实了翻吻是能够完全的伸缩^[18]. 本文借助SRXTM以及更多的精美保存*Markuelia*的胚胎,报道*Markuelia*的发育序列,特别是预孵化阶段的发育序列,即从吻刺刚刚形成的最早时期直至即将孵化的最后时期的发育序列.

1 卵裂(cleavage)阶段的胚胎

在我们收藏的(胚胎化石)中,最早发育阶段的是卵圆形的卵裂阶段的胚胎,其中一种类型仅仅保存了相邻卵裂球(blastomeres)的表面界线,这种多角形的构造与在华南贵州中寒武统发现的胚胎的构造相似^[19]. 此胚胎最大直径为240 μm ,而最小直径为200 μm (图 1(a)). 虽然卵裂球并没有完全地保存,应用一个公式可以计算出球体的细胞数大致为485个. 另一种类型的卵裂胚胎则保存了整个卵裂球(图 1(b)),其最大直径为398 μm ,而最小直径为378 μm . 卵裂球的直径范围是20~41 μm . 用球体的体积除以卵裂球的平均体积得出细胞数大致为630个.

2 器官形成(organogenesis)阶段的胚胎

在我们发现的胚胎中一少部分胚胎是成年特征开始形成的晚期发育阶段的胚胎. 在这一阶段,成年的特征,包括具有同律分节的环节的躯干已出现. 然而,典型的“S”型盘绕的躯干被介于其间的未分化的区域所分隔,我们把这一区域解释为卵黄(图 1(c)).

3 预孵化(pre-hatching)阶段的发育序列

绝大多数的胚胎(化石)是这个阶段的,其中超过600个是精美保存的,它们直径范围为275~463 μm . 根据头和尾都暴露的胚胎,头和尾被辨明为末端的,有刺的区域,在这一区域没有环节发育. 尾部位于动物的后极(posterior pole),具有总共6条中空弯曲的刺围着一个开口,而头部则位于动物的前极(anterior pole),具有至少3至8排环口排列的刺,这些刺比尾部的刺小的多,但数量众多. 此外,同步加速器辐射X射线层析显微(SRXTM)扫描显示一个标本的大多数环口吻刺(circum-oral scalids)在胚胎的内部,位于向内翻的翻吻(introvert)上^[18],这代表了胚胎发育的早期阶段^[20,21]. 因而,指向后方的环口吻刺(circum-oral scalids)仅代表*Markuelia*预孵化的晚期,

在这个时期翻吻(introvert)外翻,而口锥(mouth cone)和吻刺(scalids)暴露. 借助于SRXTM以及本文研究的更多的精美保存的胚胎,*Markuelia*在预孵化阶段的发育序列,即,从吻刺(scalids)和尾刺刚刚形成的最早时期至即将孵化(just about hatching)的最后时期的发育序列能够建立起来并简要描述.

图1和2中所有的图均为扫描电子显微镜图或环境扫描电子显微镜图. 全部图示的标本均发现于中国湘西王村剖面上寒武统比条组^[22],保存在北京大学地质博物馆.

3.1 预孵化阶段最早期

在预孵化阶段最早期吻刺和尾刺刚刚形成,它们能够被识别出来,但是相邻吻刺间的界线(图 1(d)~(e))或者相邻尾刺间的界线(图 1(f)~(g))不是很清晰. 此外,环节的数目仅仅约为62(图 1(f)~(g)),这比较晚期胚胎环节的数目要少得多. 一个不完全的胚胎(图 1(h)~(i))也是预孵化阶段很早期的胚胎,尽管只有少数吻刺能在表面看到,但是同步加速器辐射X射线层析显微(SRXTM)扫描显示其大多数环口吻刺在胚胎内部,位于向内翻的翻吻上^[18]. 根据与现生曳鳃动物胚胎发育的对比,这(向内翻的翻吻)代表了胚胎发育的很早期阶段^[20,21].

3.2 预孵化阶段的较晚期

在较晚期,尾刺已充分发育,但头部吻刺尚未完全充分发育(图 1(j)). 尽管相邻吻刺间的界线比最早期的相邻吻刺间的界线(例如,图 1(d)~(e))清晰,但是这些吻刺几乎在一个面上,三角形或菱形,吻刺的辐射状排列可以辨别出,但是难以辨别出如同更晚期标本呈现出的(吻刺的)互相叠复的不同的排,比如:图 2(g),这种现象仅用标本的塌陷是解释不通的. 此外,在我们收藏的标本中,只具有尾刺的标本(例如:图 1(k)~(l))比(同时)具有尾刺和头部吻刺的标本要多得多,虽然不能排除头部吻刺在这些(仅具有尾刺)的标本内部的可能性. 综上所述,尾刺和头部吻刺可能并不是同时发生的,即在胚胎发育过程中,尾刺的形成比头部吻刺的形成更早一些.

3.3 预孵化阶段晚期

绝大多数标本属于(预孵化阶段)晚期(在预孵化阶段较晚期之后,在预孵化阶段最晚期之前的时期),例如:图 1(k), (l); 图 2(a)~(h). 这些图的(排列)顺序大体上代表*Markuelia*在这一时期的发育顺序,但是

图1 *Markuelia hunanensis* Dong 和 Donoghue, 2004((a)~(l))

(a) 卵裂胚胎, 可见卵裂球之间的表面界线(GMPKU2007); (b) 卵裂胚胎, 保存了卵裂球(GMPKU2012); (c) 环节(小箭头所示)已形成的胚胎, 但卵黄依然存在(箭头所示)(GMPKU2008); (d) 具有头部吻刺(箭头所示)的胚胎(GMPKU2213); (e) (d) 的局部放大, 显示相邻吻刺之间的界线并不十分清晰(箭头所示); (f) 具尾刺的胚胎(GMPKU2214); (g) (f) 的局部放大, 显示相邻尾刺之间的界线并不十分清晰(箭头所示); (h) 一个不完全胚胎的侧后视, 显示暴露出的头部吻刺(GMPKU2205); (i) (h) 的局部放大, 显示暴露出来的头部吻刺(箭头所示); (j) 头(中间)和尾(下部)并列排列的胚胎(GMPKU2015), 尾刺已充分发育(箭头所示), 但头部吻刺尚未充分发育(箭头所示), 尽管相邻吻刺之间的界线比最早期胚胎相邻吻刺之间的界线清晰, 这些吻刺辐射排列在一个面上, 三角形或菱形, 难以识别出更晚期胚胎(吻刺)呈现出那种不同的排; (k) 3 对两侧对称的尾刺(箭头所示)围绕一个中央开口(白色箭头所示)的胚胎(GMPKU2011); (l) 3 对两侧对称的尾刺(箭头所示)围绕一个中央开口(白色箭头所示)的胚胎(GMPKU2018)

<https://engine.scichina.com/doi/10.1360/csb2007-52-5-572>

图 2 *Markuelia hunanensis* Dong 和 Donoghue, 2004, ((a)~(i))

(a) 塌陷的胚胎, 具指向后方的 5 排头部吻刺(中央)(箭头所示), 注意由于塌陷最上部的两条吻刺指向侧方(箭头所示)(GMPKU2222); (b) 具有头部吻刺(下部左侧)(箭头所示)和尾刺(上部中央)(箭头所示)的胚胎, 注意头部吻刺指向前方并且破裂(GMPKU2218); (c) 具有头部吻刺(下部中央)(箭头所示)和尾刺(上部右侧)(箭头所示)的胚胎, 注意头部吻刺指向前方(GMPKU2225); (d) 强烈塌陷的胚胎, 具 4 排指向后方的头部吻刺(中央)(箭头所示)(GMPKU2223); (e) 头(上部右侧)(箭头所示头部吻刺)和尾(下部中央)(箭头所示尾刺)并列排列的胚胎(GMPKU2227); (f) 头(上部右侧)(箭头所示头部吻刺)和尾(下部中央)(箭头所示尾刺)并列排列的胚胎, 注意口(白色箭头所示)(GMPKU2017); (g) 具有多于 6 排辐射排列, 指向后方, 部分叠复的头部吻刺的胚胎(箭头所示头部吻刺)(GMPKU2019); (h) 头(上部右侧)(箭头所示头部吻刺)和尾(下部左侧)(箭头所示尾刺)并列排列的胚胎(GMPKU2010); (i) 最大的胚胎(即将孵化), 圆蛋糕形, 具有至少呈连续的, 部分叠复的, 8 排充分暴露的头部吻刺(箭头所示)和充分暴露的尾刺(箭头所示) (GMPKU2229)

在没有进行同步加速器辐射X射线层析显微(SRXTM)研究的情况下, 不可能断定图排在前面的每一个胚胎一定比(在图中)紧随其后的另一个胚胎发育的早. 无论如何, 就时间而言, 我们对每一个胚胎隐藏的内部构造都进行扫描和复原是不切实际的. 胚胎后极是以具末端尾刺的区域为特征, 总共 3 对中空到尾刺围绕一个中央开口, 尾刺的长轴平行于动物的前后轴, 而尾刺的凹的边缘和尾刺的尖端的指向却偏离

动物的前后轴, 2 条较小的直的尾刺位于末端开口中, 两侧对称排列, 4 条较大的尾刺弯曲的尾刺大致向同一方向弯曲(朝向胚胎), 在不同的标本中, 尾刺长度范围为 30~111 μm , 而最大宽度范围 19~56 μm , 尾刺呈现光滑的表面, 不同于有环节的躯干(图 1(k), (l); 图 2(b), (f), (h)), 与尾刺相邻的躯干部分的分节不强. 最近, 借助于同步加速器辐射X射线层析显微(SRXTM)(技术), 末端的开口很可能是肛门的开口 [18].

胚胎前极是以具末端刺的区域为特征, 这些刺比尾部的刺要小的多(长度范围 47~78 μm , 宽度范围 18~34 μm)但数量却多得多, 大多数标本的头部吻刺是指向后方的, 辐射排列的, 呈连续的、部分叠复的 3~6 排。然而, 少数标本其吻刺指向前方。这种现象可能的解释是: 由于塌陷、成岩变形作用而保存的假象, 或者是由于翻吻收缩程度不同的生物成因的发育(现象)(图 2(b)~(c))。破裂的吻刺揭示所有的吻刺是中空的, 横切面方向是被压扁的, 其长轴沿躯干的切线方向(图 2(a)~(h))。外翻的口锥仅在 3 个标本上见到, 其直径范围是 30~47 μm 。

3.4 预孵化阶段的最后期

最后期(即将孵化)仅有一个标本(图 2(i)), 它是我们收藏中的预孵化阶段最大的胚胎, 最大直径 463 μm , 最小直径 385 μm 。同所有其他卵圆形的胚胎不同, 它是两侧压缩的圆蛋糕状(或中国月饼状), 头部吻刺在动物的前极充分暴露, 辐射排列的, 至少呈连续的部分叠复的 8 排。这些吻刺的长度为 64 μm , 最大宽度为 21 μm , 破裂的吻刺揭示它们是中空的。尾刺在动物的后极充分暴露。4 条大的尾刺长度为 111 μm , 而两条较小的尾刺长度为 71 μm 。尾刺的末端呈钩状, 躯干环节的长度为 16 μm , 而环节的数量超过 216。

4 结论

基本的胚胎学资料对于现生的 Scalidophorans 是令人沮丧的不完善, 所以不能排除这种怪诞的可能性, 即对于现生的 Scalidophorans 的胚胎学来说, 用化石记录来描述比用现生类型来描述更好——这真是命运的颠倒^[23]。Markuelia 的发育序列提供了一个胚胎发育模式, 这个模式在现生的 Scalidophorans (曳鳃类、兜甲类和动吻类)中尚未建立。就这一点来说, 这个模式可能是对古代和现代的 Scalidophorans 生活周期进行直接对比的关键的古胚胎学资料。不幸的是, 原肠胚期的化石胚胎在湘西中寒武统和上寒武统未曾发现, 而 Markuelia 已孵化的成虫不可能(在实验室)被处理出来, 由于它们个体太大, 比如, 现生曳鳃类成虫为 4~20 cm^[24]。已报道的晚元古代的原肠胚胎^[2,25~27]受到质疑^[6,17,18,28,29], 而(人们)提议的早寒武世 Olivoides 的原肠胚胎^[7,8,30,31]尚需进一步研究。因而, 确切无疑的原肠胚期的化石胚胎在晚元古代和寒武纪的岩石中尚未发现。如何解释这一个缺失的阶段仍然是悬而未决的问题。无论如何, Markuelia 的研究

提供了对这种蠕虫类动物解剖学(特征)、亲缘关系、胚胎发育以及系统发生意义的限定。由于其所处系统发育位置与节肢动物和线形动物共同祖先邻近, 将有利于对分子生物学两个最常用的模式生物: 果蝇和秀丽线虫最后的共同祖先的认识。这是一个值得注意的事件, 不仅因为它为后生动物的早期历史引进了令人信服的新证据, 而且因为它为这类动物的演化和发育开拓了一个新的(研究)窗口。

致谢 作者与 Philip Donoghue, 肖书海的有益讨论, 郭伟协助野外工作, 李选、张华侨、彭凡对本文的技术帮助, Neil Gostling、刘政、陈方帮助扫描电子显微镜, 特别是袁训来和肖书海非常有益的批评和建议, 在此一并感谢。

参 考 文 献

- 1 袁训来, 肖书海, 尹磊明, 等. 陡山沱期生物群——早期动物辐射前夕的生命. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2002. 1—171
- 2 陈均远. 动物世界的黎明. 南京: 江苏科学技术出版社, 2004. 1—366
- 3 Donoghue P C J, Dong X P. Embryos and ancestors in Evolving Form and Function: Fossils and Development. In: Briggs D E G, ed. Yale Peabody Museum, New Haven, 2005. 81—99
- 4 Xiao S, Zhang Y, Knoll A H. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphate. Nature, 1998, 391: 553—558[DOI]
- 5 Xiao S, Knoll A H. Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantou formation at Weng'an, Guizhou, South China. J Paleontol, 2000, 74: 767—788[DOI]
- 6 Hagadorn J W, Xiao S, Donoghue P C J, et al. Cellular and Sub-cellular Structure of Neoproterozoic Animal Embryos. Science, 2006, 314: 291—294[DOI]
- 7 Bengtson S, Yue Z. Fossilized metazoan embryos from the earliest Cambrian. Science, 1997, 277: 1645—1648 [DOI]
- 8 Yue Z, Bengtson S. Embryonic and post-embryonic development of the Early Cambrian cnidarian Olivoides. Lethaia, 1999, 32: 181—195
- 9 Steiner M, Li G, Zhu M. Lower Cambrian small shelly fossils of northern Sichuan and southern Shaanxi (China), and their bio-stratigraphic significance. Geobios, 2004, 37: 259—275[DOI]
- 10 Steiner M, Zhu M, Li G, et al. New early Cambrian bilaterian embryos and larvae from China. Geology, 2004, 32: 833—836[DOI]
- 11 Kouchinsky A, Bengtson S, Gershin L. Cnidarian-like embryos associated with the first shelly fossils in Siberia. Geology, 1999, 27: 609—612[DOI]
- 12 Val'kov A K. Rasprostranenie drevnejshikh skeletnykh organizmov i korrelyatsiya nizhnj granitsy kembriya v yugo-vostochnoj chasti Sibirskoj platformy [Distribution of the oldest skeletal organisms and correlation of the lower boundary of the Cambrian in the southeastern part of the Siberian Platform]. In: Khomentovskiy V V, Yakshin M S, Karlova G A, eds. Pozdnij dokembrij i rannij paleozoij Sibiri. Vendskie otlozheniya. Inst Geol Geofiz SO AN SSSR, Novosibirsk, 1983. 37—48

- 13 Conway Morris S. Eggs and embryos from the Cambrian. *BioEssays*, 1998, 20: 676—682[DOI]
- 14 Conway Morris S, Peel J S. Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland and their role in early protostome evolution. *Phil Trans R Soc London Ser B*, 1995, 347: 305—358[DOI]
- 15 Donoghue P C J, Kouchinsky A, Waloszek D, et al. Fossilized embryos are widespread but the record is temporally and taxonomically biased. *Evol Devel*, 2006, 8: 232—238[DOI]
- 16 Dong X P, Donoghue P C J, Cheng H, et al. Fossil embryos from the Middle and Late Cambrian period of Hunan, south China. *Nature*, 2004, 427: 237—240[DOI]
- 17 Dong X P, Donoghue P C J, Cunningham J, et al. The anatomy, affinity and phylogenetic significance of Markuelia. *Evol Dev*, 2005, 7: 468—482 [DOI]
- 18 Donoghue P C J, Bengtson S, Dong X P, et al. Synchrotron X-ray tomographic microscopy of fossilised embryos. *Nature*, 2006, 442: 680—683[DOI]
- 19 Zhang X G, Pratt B R. Middle Cambrian arthropod embryos with blastomeres. *Science*, 1994, 266: 637—639[DOI]
- 20 Adrianov A V, Malakhov V V. *Kinorhyncha: Structure, Development, Phylogeny and Taxonomy*. Moscow: Nauka Publishing, 1994
- 21 Hammond R A. The burrowing of *Priapulius caudatus*. *J Zool*, 1970, 162: 469—480
- 22 Dong X P, Repetski J E, Bergstrom S M. Conodont biostratigraphy of the Middle Cambrian through Lowermost Ordovician in Hunan, South China. *Acta Geol Sin*, 2004, 78(6): 1185—1206
- 23 Budd G E. Lost children of the Cambrian. *Nature*, 2004, 427: 205—207[DOI]
- 24 Brusca R C, Brusca G J. *Invertebrates*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc, 2003. 1—936
- 25 Chen J Y, Oliveri P, Li Ch W, et al. Precambrian animal diversity: putative phosphatised embryos from the Doushantuo formation of China. *Natl Acad Sci Pro*, 2000, 97: 4457—4462[DOI]
- 26 Chen J Y, Oliveri P, Gao F, et al. Precambrian animal life: probable developmental and adult cnidarian forms from Southwest China. *Dev Biol*, 2002, 248: 182—196[DOI]
- 27 陈均远, 迟慧梅. 贵州前寒武纪陡山沱组磷酸盐化胚胎和幼虫化石及其亲缘性. *科学通报*, 2005, 50(16): 1750—1757
- 28 Xiao S, Yuan X, Knoll A H. Eumetazoan fossils in terminal Proterozoic phosphorites? *Nat Acad Sci Proc*, 2000, 97: 13684—13689[DOI]
- 29 Bengtson S. Tracing metazoan roots in the fossil record. In: Legakis A, Sfenthourakis S, Polymeni R, et al, eds. *The New Panorama of Animal Evolution*. Moscow: Pensoft, 2003. 289—300
- 30 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. *科学通报*, 2004, 49(2): 177—180
- 31 刘云焕, 李勇, 邵铁全, 等. 陕南早寒武世具口部的磷酸盐化 *Punctatus* 及其胚胎化石. *古生物学报*, 2006, 45(2): 182—194