早期海绵的四辐射对称性

BOTTING Joseph P., 袁训来, 林日白*

中国科学院南京地质古生物研究所, 现代古生物学与地层学国家重点实验室, 南京 210008

* 联系人, E-mail: jplin@nigpas.ac.cn

2013-07-13 收稿, 2013-11-27 接受, 2014-02-14 网络版发表

中国科学院重点部署项目(KZZD-EW-02)、中国科学院“百人计划”(KZCX2-YW-BR-23)和国家自然科学基金(41150110152, 41240015)资助

摘要 目前学术界对最古老后生动物门类的分支序列及系统演化仍没有共识, 但大多数学者都深信海绵动物是最早分支的后生动物. 现生海绵部分属种有似辐射对称、少部分有顺轴旋系对称, 因此, 海绵被认为是在真后生动物发育特征, 如有明确的轴性对称出现之前演化的动物. 其他早期后生动物门类有两侧对称、四辐射对称(刺胞动物门)、二辐射对称(栉水母门)或是没有对称轴性(扁盘动物门). 本研究报道了来自华南寒武系荷塘组具有四辐射对称结构的海绵化石, 并且从已报道的柱状海绵化石中鉴别出前人所忽略的四辐射对称结构. 本研究指出四辐射对称是海绵的原始特征, 并且推测最早的海绵始祖应该是由基因控制、外形规整、细胞结构交织而成的个体.

关键词

多孔动物门
安徽
荷塘生物群
骨架建构
骨针

海绵是公认最早分支的后生动物^[1,2]. 海绵有看似原始的细胞结构特征和简单的骨架建构, 前人从分子系统演化研究^[3,4]也证实它们的原始性. 虽然仍有少部分近期的研究认为栉水母^[5]或是扁盘动物^[6]有可能比海绵更为原始, 但这些假说均被新研究^[7]认定是假象而被证伪. 但是, 海绵动物门和其他早期分支的后生动物如刺胞动物、栉水母、扁盘动物的分类演化上的关系仍有争议. 不仅如此, 海绵动物的属种亲缘关系目前也不是很清晰^[8], 但这却关系到对早期动物起源的认识^[9]. 因为早期后生动物门类的确切演化途径将会决定高等动物是否起源于海绵或是它们的共同祖先.

在辨识早期分支动物门类的众多方法中, 形态上的对称性是一个最基础的生物特征. 两侧对称动物有左右对称性、腹背分异等特征, 但栉水母有二辐射对称性并具有 8 行辐射排列的栉板列^[1]. 刺胞动物有一部分是有四辐射对称性质的(特别是水母)、有些是两侧对称的; 后者的解释有分歧, 一派学说认为是较原始的^[10]; 另一派学说认为是从圆柱形对称次生

演变而致的^[11]. 在近期的研究^[12]中报道了在寒武系底部地层曾出现四辐和五辐对称的钵水母化石, 但两者之间何为较原始的生物特征则尚未有定论. 此外, 在同期地层另有六射对称的水母类化石的报道^[13], 这暗示了早期水母类动物的形态多样性. 多孔动物则通常是不具对称性的或是辐射对称的, 而扁盘动物没有明确的对称性质的缘由可能是因为后期退化的关系导致. 在前寒武纪地质时期中分类位置不明的埃迪卡拉生物有众多的形态对称性^[14], 但它们与现生动物的亲缘关系仍是争议的焦点.

多辐射的形态对称性在现生海绵属种中从未被报道过. 这也许是因为现生属种有复杂的海绵体、有复合形体及易塑性高的形态变化趋势、由六射海绵细胞错综交织而成的形体等因素. 这些因素都有可能潜在地掩盖了海绵个体的基本形态对称性. 因此, 形态对称性有可能出现在现生海绵的建构中但却观察不到而导致难以论证.

许多现生六射海绵和钙质海绵体的切面中含有重复的骨架或是有编制的结构^[11], 没有任何已知

引用格式: Botting J P, 袁训来, 林日白. 早期海绵的四辐射对称性. 科学通报, 2014, 59: 796–802

英文版见: Botting J P, Yuan X L, Lin J P, et al. Tetra-radial symmetry in early poriferans. Chin Sci Bull, 2014, 59, doi: 10.1007/s11434-013-0099-z

具有稳定多边辐射对称的实例. 惟一报道过的多边辐射对称性的实例是在一种钙质海绵 *Sycon*^[15] 的幼体发育过程中, 有四辐对称的十字对称细胞“*cellules en croix*”^[16]. 这一现象也许是因为在还没有被后期发育中细胞繁衍过程掩盖之前, 早期个体发育阶段让原始的基础形态可以被识别.

在化石海绵之中, 大部分演化世系的衍生成员是厚壁、结构复杂、有时成不规则叶状的, 例如奥陶系的海绵 *Brachiospongia*^[17] 和 *Aulocopella*^[18] 通常有 8~10 叶. 反之, 更早的海绵如网针状六射海绵、原始单轴骨针海绵、艾菲利异射海绵等, 相比较之下有比较固定的海绵体形态和一个明显的垂直中轴^[19] (图 1). 此外, 形态对称性的识别要依靠独特骨针的分布状态, 海绵体壁是柱状或是圆柱体就比较容易辨识清楚.

1 材料和方法

本研究对以往发表的海绵化石进行了重新审视, 并在中国安徽寒武系荷塘组^[23,24]发现一个前所未见的海绵骨针排列模式. 新材料源自于安徽南部的西递砖厂(29°52'N, 118°03'E). 含化石的岩层是由含黄铁矿的黑色泥岩组成, 年代是寒武系早期(梅树村阶-筇竹寺阶)^[23]. 剖面底部是富含有机质的石煤层. 海绵化石在该层位非常丰富, 大部分标本的骨针已被黄铁矿或是被黏土矿物置换^[24]. 标本在镁带烟熏之

后用专业单反相机 Nikon D80 加上微距镜头 Sigma 105mm macro lens 及微距近摄接圈拍摄成像. 本文图示化石标本(NIGP154642-154662)保存在中国科学院南京地质古生物研究所.

2 结果

2.1 柱状海绵

图 1 是以往发表的具有多边辐射对称的柱状海绵化石的例证. 已知的柱状化石海绵包括一些泥盆系的网状海绵属种(如 *prismodictyine dictyosponges*^[17,22]). 柱状海绵一般成八面柱体, 但这常见的对称性质却在前人研究中被忽视, 这一特殊的生理轮廓可能反映了其形态的对称性. 另一个化石海绵属 *Hydnoceras* 具有四对环轴的骨针节簇, 反映出伪八面、正四面柱状对称的性质. 石炭系的化石海绵属 *Ursaspongia*^[17] 是四射星形对称(图 1(d)), 而寒武系第三世布尔吉斯页岩的化石海绵种 *Protoprisma annulata*^[21] 是八射星形对称(图 1(e)). 截至目前, 我们仍未找到柱状化石海绵有其他非四倍数的多边辐射对称模式.

石炭系圆球状化石海绵属 *Uphantaenia* 的骨架是由 32 个纵横交错的单轴骨针群组成^[17]. 化石海绵种 *Cyathophycus loydeli* 有相同数目的对称性(图 1(a)), 但在 *C. loydeli* 的幼体化石标本中, 只是 8 个单轴骨

图 1 具有多边辐射对称的代表性早古生代海绵图例

(a) *Cyathophycus loydeli*^[20]; (b) *Petaloptyon danei*^[21]; (c) *Prismodictya telum*^[17,22]; (d) *Ursaspongia tulipa*^[17]; (e) *Protoprisma annulata*^[21]; (f) *Takkawia lineata*^[18]

针群来编织建构它的海绵体轮廓^[20].

这些海绵化石虽包含了四辐及八辐对称的生理轴性, 但根据 *Hydnoceras*^[22] 的骨针节簇和 *Ursaspongia*^[17] 的海绵体形态, 意味着四辐对称是比较原始的演化模式.

2.2 结构对称性

布尔吉斯页岩生物群的化石海绵属 *Takakkawia* 有一个狭长的海绵体和 8 条纵向的骨针带^[21], 可以看成是原始四辐对称轴分裂而形成^[25]. 在这个例子中, 骨架结构的分异主导了形态对称性, 而不仅是靠海绵体的轮廓. 最近, 有一个新的含有四辐对称轴的海绵化石被报道^[26], 它具有 4 列向外伸展的单轴骨针. 这些骨架结构的分异揭示了海绵基因对特定骨针排列的调控.

多边辐射对称性也体现在布尔吉斯页岩生物群的网针钙质海绵 *Petaloptyon danei* 上(图 1(b)). 此海绵体可细分为具有间隙和不具有间隙的长形骨针板^[21]. 在这个例子中, 骨针板数量和形态对称性并不是发育的很规整, 而导致其形态对称性并不稳定(有时呈六面体状).

2.3 *Metaxyspongia*

Metaxyspongia 是一个似异射海绵的网针海绵属, 其含有交叉排列的大骨针纵列. 之前, 此属种仅出现在安徽省南部黄柏岭地区另一个寒武系早期的海绵化石组合中^[27]; 此属有 4 个间距相等的、修饰过的六射骨针纵列. 虽然原始的报道仅描述 3 个骨针纵列^[27], 我们认为这个属应该有 4 个骨针纵列, 而第四个纵列在模式标本上观察不到的原因是标本的 3 个骨针纵列间距相等, 可能是在成岩过程中被压扁、其他骨针把第四个骨针纵列重叠并掩埋于其中之一个纵列之下. 从同省邻近的荷塘海绵化石组合^[23,28]中采集的新材料使我们能确定在 *Metaxyspongia* 新种(图 2)和同层位其他新海绵(图 3)的四辐对称性.

根据新材料, *Metaxyspongia* 是薄壁型化石海绵, 而且标本是压扁保存的; 由于上下两面重叠的缘故, 海绵体壁之间会有部分相互遮盖(图 2(a)). 保存的化石标本(图 2(a)~(c))显示海绵体曾受到从不同角度的挤压, 暗示其海绵体的原始横断面的形状应该是圆形而不是多边形. 此化石海绵的 4 个纵列由特征突出、交叉排列、非垂直交角的骨针组成; 底部一对骨

针的夹角是锐角而上部一对是成钝角. 而纵列之间的 *Metaxyspongia* 海绵体壁则是多用交叉排列但垂直交角的六射骨针和十字形骨针所建构的(图 2(d), (e)). 四辐对称的骨针纵列很清楚、明显, 但有时会被覆盖于其上的体壁或是进入中央空腔的沉积物所遮盖. 即使在被遮盖的部分, 骨针纵列因为是由较粗大的骨针组成, 会有明显的隆起, 容易区别.

在所有的标本, 骨针纵列最显著的地方是在海绵的出水口端, 每个标本都有 4 个纵列. 有些标本是以其中一个纵列中心而压扁, 因此, 邻近的左右两列被压在海绵体的边缘, 而第四列则被盖在中央列之下(图 2(c)). 当压扁的角度不同时, 有些标本可以清楚地看见 4 个纵列(图 2(a)), 或是当压角与纵列轴成 45° 时, 则只会显现 2 个纵列. 在所有的标本当中, 按圆锥体状排列的骨针, 在纵列与纵列之间的间隔距都是压扁海绵体宽度的一半, 因此, 排除其他轴性对称的可能性. 图 4(a)是 *Metaxyspongia* 的复原图.

3 讨论

荷塘海绵化石组合是目前最早的寒武系海绵生物群之一^[23]. 零星的骨针虽然从埃迪卡拉系到寒武系底部的地层中都有发现^[29], 但这些报道有些仍是不明确的或是对研究海绵起源不能提供有用信息的. 反之, *Metaxyspongia* 海绵及其类似属种有简单的骨架, 较松散的骨针建构模式, 并且缺乏用于固定的特化骨针, 而这些特征被认为是六射海绵的原始性状^[17,19,20]. 虽然它们的确切演化位置仍未定, 但这类化石海绵似乎代表了含骨针海绵中的早期分支演化世系; 它们也许可归类于硅质海绵的干群或是更大范围的族系干群之中.

在网针海绵类(假定的干群六射海绵或是干群硅质海绵)、原始单轴骨针海绵类(干群硅质海绵或是干群多孔动物)和异射海绵类(分类位置未定)中都找到了多边辐射对称性的例证, 意味着海绵辐射对称性应该普遍存在于早期化石海绵之中(图 4(b)). 同时, 这也间接地佐证了在现生钙质海绵幼体^[15]中所观察到的四辐对称特征. 虽然本研究所提供的化石海绵例证的确切分类位置未定, 但可以确定的是四辐对称性是多次出现在不同的海绵演化世系之中. 原始单轴骨针海绵的分类位置在文献[24]中有详细的讨论, 这类化石海绵可能比本文讨论的类型更为原始, 因此四辐对称性可能有更广的演化分布. *Cyathophycus* 和

图2 有四辐射对称性的化石海绵 *Metaxyspongia* sp. 荷塘生物, 华南海板

(a) 完整标本 NIGP154642, 展示沿长轴变化的垂直骨针排列, 尤其是纵列 1 和纵列 3 的外视图、纵列 2 的内视图; 另一个标本与其在基部部分重叠; 标本中央被沉积构造切过; (b),(d) 标本 NIGP154643 的照片和说明图, 标本在保存过程中沿着骨针纵列间断面被压平; (c),(e) 标本 NIGP154644 的照片和说明图, 标本在保存过程中顺着骨针纵列被压平。用引号标识的数字代表骨针纵列的内视图, 由于化石海绵基本上呈圆柱体的因素, 骨针纵列的内视图并不像外视图那样清晰。比例尺: 5 mm

Protoprisma 的分类位置仍未定, 可能是硅质海绵的干群或是六射海绵的干群, 它们的谱系分类位置仍与六射海绵有共同的分歧点(图 4(b))。网状海绵有典型六射海绵特征的小针骨, 表示这类海绵是更进化的演化世系^[30]。这些网状海绵的演化位置分布意味着四辐对称性至少出现在硅质海绵的基部或是多孔动物门的基部。

也许有人会认为, 四辐对称性在海绵谱系演化树上的广泛出现仅能说明这是一种趋同现象: 四辐对称性可能有利于底栖生物直立在海底上。但是, 几乎所有早期化石海绵的类群有稳定形态对称性的都有四辐对称的性质。这现象与更古老的、具有丰富形态对称模式的埃迪卡拉生物群化石成员迥然不同^[14]。

因此, 本研究所指出的例证应该有力地支持四辐对称性是海绵动物的共同祖征的假说, 否则, 多次趋同事件应该导致多种形态对称模式。从演化分布来看, 四辐对称性在主要的化石海绵世系中都有出现, 意味着这种对称性对硅质海绵, 甚至是对整个多孔动物门而言都是祖征(图 4(b))。在现生海绵中没有看到这种对称性, 可以解释为骨架建造导致形态复杂化, 从而掩盖了原始的对称性。虽然在后期海绵演化世系中的大部分属种并未有四辐对称性的出现, 但其特征在晚古生代化石海绵中的重复出现很可能意味着潜在的控制基因仍被保留下来。

海绵的四辐对称性是否与水母(刺胞动物)的对称性有关联还不能确定。虽然八辐对称性出现在早

图 3 与 *Metaxyspongia* 有相似骨架建构的化石海绵新材料, 寒武系荷塘组, 安徽

(a),(b)新属种二: (a) 部分骨针相连的标本(NIGP154648)保存由不对称黄铁矿化骨针组成的、部分叠压的纵列(已编号区分), 并且保存了纵列之间的骨针排列状况; (b) 标本 NIGP154649 的单骨针纵列放大图. (c),(e),(f)新属种三: (c) 保存状况一般的标本 NIGP154650, 但可看出快速扩展的身体轮廓及骨针纵列的印痕; (e),(f) 保存状况一般的标本 NIGP154651, 但有匣状地方((f)为放大图)由细小交叉排列的(箭头表示在(f)中)骨针组成的纵列. (d) 标本 NIGP154652, *Metaxyspongia*? sp., 是一个破碎的标本, 海绵体壁被撕开并且有些原本弯曲的部分已拉开但 4 个骨针纵列都可辨识. 比例尺: (a),(c)~(e) 10 mm; (b),(f) 5 mm

期刺胞动物化石记录中^[31], 但目前的假说^[10,11]认为刺胞动物的原始形态对称模式不支持四辐对称性或八辐对称性的起源模式. 另外, 在现生海绵体中也没有找到控制四辐对称性的基因, 这些基因有可能被高度修整进化了. 尽管如此, 不论海绵的形态对称模式是否与其他动物的对称模式是同源的, 稳定的

形态对称模式在很多早期化石海绵中出现具有重要的演化意义. 传统观点认为, 海绵是从无固定形态的、半整合的领鞭毛虫群体进化而来. 本研究提出的假说意味着最古老的海绵祖先应该是有高度稳定形态的、由基因制约的个体^[32]; 而现生海绵体的骨架简单化和形态不稳定性可以解释为后期进化的结果.

图 4 以 *Metaxyspongia* 为代表的四辐对称性(包括次生演变的八辐对称性)在干群和冠群六射海绵 Hexactinellida (Hex.)、寻常海绵 Demospongiae (Dem.) 和钙质海绵 Calcarea (Cal.)演化分支图上的分布状态

(a) 具有四辐对称的 *Metaxyspongia* 复原图; (b) 早期海绵的演化关系. 有关早期海绵演化见文献[24]; 原始单轴骨针海绵 Protomonaxonida 可能是干群海绵而并非前人认为的干群硅质海绵 Silicea(Hex. + Dem.)

致谢 感谢与 Lucy Muir 的热烈讨论. *Petaloptylon* 的照片和观察布尔吉斯页岩海绵化石标本的许可证是由 Jean-Bernard Caron 和 Peter Fenton (安大略皇家博物馆)提供.

参考文献

- 1 Brusca R C, Brusca G J. The Invertebrates. 2nd ed. Sunderland, Massachusetts, Sinauer, 2003
- 2 Giribet G, Dunn C E, Edgecomb G D, et al. A modern look at the animal tree of life. Zootaxa, 2007, 1668: 61–79
- 3 Philippe H, Derelle R, Lopez P, et al. Phylogenomics revives traditional views on deep animal relationships. Curr Biol, 2009, 19: 1–7
- 4 Sperling E A, Peterson K J, Pisani D. Phylogenetic-signal dissection of nuclear housekeeping genes supports the paraphyly of sponges and the monophyly of Eumetazoa. Mol Biol Evol, 2009, 26: 2261–2274
- 5 Dunn C W, Hejnol A, Matus D Q, et al. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. Nature, 2008, 452: 745–749
- 6 Schierwater B, Eitel M, Jakob W, et al. Concatenated analysis sheds light on early metazoan evolution and fuels a modern “urmetazoon” hypothesis. PLoS Biol, 2009, 7: 36–44
- 7 Philippe H, Brinkman H, Lavrov D V, et al. Resolving difficult phylogenetic questions: Why more sequences are not enough. PLoS Biol, 2011, 9: e1000602
- 8 Erpenbeck D, Wörheide G. On the molecular phylogeny of sponges (Porifera). Zootaxa, 2007, 1668: 107–126
- 9 Sperling E A, Pisani D, Peterson K J. Poriferan paraphyly and its implications for Precambrian palaeobiology. Geol Soc Spec Publ, 2007, 286: 355–368
- 10 Finnerty J R. The origins of axial patterning in the metazoa: How old is bilateral symmetry? Int J Dev Biol, 2003, 47: 523–529
- 11 Manuel M. Early evolution of symmetry and polarity in metazoan body plans. C R Biol, 2009, 332: 184–209
- 12 Dong X, Cunningham J A, Bengtson S, et al. Embryos, polyps and medusae of the Early Cambrian scyphozoan *Olivoooides*. Proc R Soc B, 2013, 280, doi: 10.1098/rspb.2013.0071

- 13 Van Iten H, Zhu M, Li G. Redescription of *Hexaconularia* He and Yang, 1986 (Lower Cambrian, South China): Implications for the affinities of conulariid-like small shelly fossils. *Palaeontology*, 2010, 53: 191–199
- 14 Xiao S, Laflamme M. On the eve of the animal radiation: phylogeny, evolution and ecology of the Ediacaran Biota. *Trends Ecol Evol*, 2009, 24: 31–40
- 15 Bergquist P R. Sponges. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 1978
- 16 Tuzet O. Sur les cellules en croix des *Sycon* (*Sycon ciliatum* F., *Sycon coronatum* Ellis et Sol., *Sycon elegans* Bower.) et leur signification. *Arch Zool Exp Gen*, 1941, 4: 151–163
- 17 Finks R M, Rigby J K. Palaeozoic hexactinellid sponges. In: Finks R M, Reid R E H, Rigby J K, eds. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E (revised), Volume 3*. Lawrence: Geological Society of America and the University of Kansas Press, 2004. 320–448
- 18 Finks R M, Rigby J K. Palaeozoic demosponges. In: Finks R M, Reid R E H, Rigby J K, eds. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E (revised), Volume 3*. Lawrence: Geological Society of America and the University of Kansas Press, 2004. 171
- 19 Botting J P, Butterfield N J. Reconstructing basal sponge relationships using the Burgess Shale fossil *Eiffelia*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 1554–1559
- 20 Botting J P. An exceptional Caradoc sponge fauna from the Llanfawr Quarries, Central Wales, and phylogenetic implications. *J Syst Palaeontol*, 2004, 2: 31–63
- 21 Rigby J K, Collins D. Sponges of the Middle Cambrian Burgess and Stephen Shale Formations, British Columbia. *Roy Ontario Mus Contrib Sci*, 2004, 1: 1–164
- 22 Hall J, Clarke J M. A memoir of the Palaeozoic reticulate sponges constituting the family Dictyospongidae. *New York State Mus Mem*, 1899, 2: 1–350
- 23 Xiao S, Hu J, Yuan X, et al. Articulated sponges from the Lower Cambrian Hetang Formation in southern Anhui, South China: Their age and implications for the early evolution of sponges. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2005, 220: 89–117
- 24 Botting J P, Muir L A, Xiao S, et al. Evidence for spicule homology in calcareous and siliceous sponges: Biminerallic spicules in *Lenica* sp. (Porifera; ?Protomonaxonida) of early Cambrian age (535–520 Ma) from South China. *Lethaia*, 2012, 45: 463–475
- 25 Botting J P. Reassessment of the problematic Burgess Shale sponge *Takakkawia lineata* Walcott, 1920. *Can J Earth Sci*, 2012, 49: 1087–1095
- 26 Jell P A, Cook A G. *Musaspongia amnicola*, a new sponge from the Lower Devonian of Victoria. *P Roy Soc Victoria*, 2011, 123: 136–140
- 27 Wu W, Yang A, Janussen D, et al. Hexactinellid sponges from the Early Cambrian black shale of South Anhui, China. *J Paleontol*, 2005, 79: 1043–1051
- 28 Yuan X, Xiao S, Parsely R L, et al. Towering sponges in an early Cambrian Lagerstätte: Disparity between nonbilaterian and bilaterian epifaunal tiers at the Neoproterozoic-Cambrian transition. *Geology*, 2002, 30: 363–366
- 29 Pisera A. Palaeontology of sponges—A review. *Can J Zool*, 2006, 84: 242–261
- 30 Kling S A, Reif W E. The Paleozoic history of amphidisc and hemidisc sponges: New evidence from the Carboniferous of Uruguay. *J Paleontol*, 1969, 43: 1429–1434
- 31 Park T, Woo J, Lee D J, et al. A stem-group cnidarian described from the mid-Cambrian of China and its significance for cnidarian evolution. *Nat Commun*, 2011, 2, doi: 10.1038/ncomms1457
- 32 Degnan B M, Leys S P, Larroux C. Sponge development and antiquity of animal pattern formation. *Integr Comp Biol*, 2005, 45: 335–341