

瓮安生物群中“内陷式动物原肠胚化石”的同步辐射无损成像及其亲缘关系的重新解释

殷宗军, 朱茂炎

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国家重点实验室, 南京 210008

摘要 贵州瓮安埃迪卡拉纪陡山沱组(635—551Ma)的磷酸盐化动物胚胎化石作为全球已知最古老的多细胞动物化石记录,为研究后生动物的起源及早期演化过程提供了精美的实证材料。在传统扫描电子显微成像的基础上,结合同步辐射相位衬度显微断层成像技术,对瓮安生物群中以前报道的“内陷式动物原肠胚化石”的立体标本进行了比较形态学和解剖学研究。结果显示,贵州瓮安陡山沱组磷酸盐化内陷式动物原肠胚化石很可能是多细胞藻类,并非动物胚胎。

关键词 瓮安生物群;原肠胚化石;埃迪卡拉纪;陡山沱组;同步辐射

中图分类号 Q911.2

文献标识码 A

doi 10.3981/j.issn.1000-7857.2011.26.001

Critical Reappraisal of Ediacaran Doushantuo Animal Gastrula Fossils: New Insights from Synchrotron X-ray Microtomographic Anatomic Study

YIN Zongjun, ZHU Maoyan

State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

Abstract Exquisite phosphatized eggs and embryos from the Ediacaran Doushantuo Formation (Weng'an biota, ca.580Ma) found in Guizhou Province, southwestern China have greatly expanded our understanding of the embryology and diversity of early metazoans. These Doushantuo animal fossils are dominated by uncleaved eggs and cleavage-stage embryos; specimens at later developmental stages such as gastrulae, however, are extremely rare. To obtain more affinity information about the gastrula fossils, phase contrast-based synchrotron X-ray microtomography and scanning electron microscopy were employed to perform morphology and anatomy investigations. The results suggest that the fossils which were interpreted as gastrulae formed by invagination previously probably have no relationship with animals but multicellular algae in affinity.

Keywords Weng'an biota; fossil embryo; Ediacaran; Doushantuo; synchrotron

0 引言

瓮安生物群是指发现于中国贵州瓮安磷矿采区埃迪卡拉纪陡山沱组(635—551Ma)的磷酸盐化特异埋藏化石群。化

石种类包括蓝藻、真核多细胞藻类、大型带刺疑源类和大量动物休眠卵及卵裂胚胎等^[1-3]。其中的动物化石是目前全球已知最古老的后生动物地质记录,为探索多细胞动物的起源和

收稿日期:2011-08-01;修回日期:2011-08-15

基金项目:中国科学院知识创新工程重要方面项目(KZCX-YW-Q08-4);国家自然科学基金项目(40725005,40930211,J0930006);《科技导报》博士生创新研究资助计划项目(kjdb200902-6)。

作者简介:殷宗军,博士研究生,研究方向为多细胞动物起源及其早期演化,电子信箱:zongjuny@126.com;朱茂炎(通信作者,中国科协所属全国学会个人会员登记号:S090800395M,S130010185S),研究员,研究方向为早期生命演化过程及其环境背景,电子信箱:myzhu@nigpas.ac.cn

早期演化进程打开了一扇独一无二的窗口。自 1998 年首次报道以来^[4-5],瓮安生物群引起了国际古生物学界和演化生物学界的广泛关注。

瓮安生物群中的动物化石以未分裂的休眠卵和处于早期卵裂阶段胚胎为主。这些休眠卵和早期卵裂胚胎的形态结构十分简单,因此根据这些有限的形态学信息很难对其亲缘关系做出确切的判断。到目前为止,确凿的动物幼虫化石尚未发现;已报道的成体化石,包括可能的刺细胞动物管状化石^[6-7]和三胚层具真体腔的两侧对称动物小春虫 *Vernanimalcula*^[8]仍存在一定程度的争议^[9-10]。虽然目前也有不少关于原肠胚期动物化石的报道^[11-16],但 Hagadorn 等^[17]认为,瓮安生物群中的动物胚胎化石从单细胞期(受精卵)发育到上千细胞阶段仍然没有出现细胞的分化,说明这些化石代表了后生动物的基干类群,即前人报道的海绵、刺细胞动物和两侧对称动物等可能是后期成岩假象,而非真实化石存在。瓮安生物群中究竟有哪些类群的动物已经出现?两侧对称动物是否在陡山沱期已经崛起并开始了初步分化?这些问题仍是未决之谜。

原肠胚期是动物胚胎细胞进行分化重组的关键时期,深化对瓮安生物群中动物胚胎化石的认识,有利于揭开当时动物演化水平之谜。因此,本文应用同步辐射相位衬度显微断层成像技术和扫描电子显微术对前人报道的内陷式原肠胚化石立体标本进行了三维无损成像分析。结果表明这类标本很可能是多细胞藻类的原植体,与动物胚胎没有亲缘关系。

1 材料和方法

瓮安生物群保存在瓮安磷矿区陡山沱组上磷矿段。该段依据岩性和化石保存质量的不同分为两个埋藏相:下部为黑色磷块岩代表的黑色含磷埋藏相,上部为灰色磷质白云岩代表的灰色埋藏相^[18-19]。本文所用的岩石样品均取自灰色磷质白云岩层。岩石样品使用浓度为 7%—10%冰醋酸溶液处理,析出的不溶残渣中的微体化石在体视显微镜下经过人工分选后,使用扫描电镜和同步辐射相衬显微 CT 进行成像。

本文所使用的显微 CT 的原始数据分别在上海光源 (Shanghai Synchrotron Radiation Facility) X 射线成像和生物医学应用线站 (BL13W1) 和欧洲光源 (European Synchrotron Radiation Facility) 形貌学与显微断层成像线站 (ID19) 采集完成。成像的实验参数如下: X 射线能量分别为 20.5keV (BL13W1) 和 17.6keV (ID19),投影数量 1500 张,样品转角 0—180°,单张投影的曝光时间分别为 2s (BL13W1) 和 0.2s (ID19),标本和探测器之间的距离分别为 15cm (BL13W1) 和 12mm (ID19),探测器的空间分辨率(单个立体像素大小)分别为 (0.37 μ m)³ (BL13W1) 和 (0.7 μ m)³ (ID19)。CT 数据后期三维可视化处理,包括自动和手动的图像分割、定向数字虚拟切面、数据三维渲染等在戴尔图形工作站 (Dell Work Station T7250) 中借助软件 VGstudio Max2.1 完成。

2 瓮安生物群中已报道的原肠胚化石

原肠胚期是动物胚胎发育过程中至关重要的阶段,此时胚胎细胞开始大规模迁移、重组,最终分化成具有不同发育潜能的胚层。原肠作用过程中胚胎细胞的运动迁移模式共有 5 种,分别是内陷、内移、分层、外包以及内卷^[20]。根据原肠作用的不同,目前瓮安生物群中已报道的原肠胚化石可以划分为 4 个类型(表 1):外包型原肠胚、单极内移型原肠胚、分层型原肠胚和单极内陷型原肠胚。其中单极内陷型原肠胚是目前发现数量最多的一类原肠胚化石^[3,11-12,15-16]。化石标本大部分来自岩石切片,少部分为经过酸处理获得的立体标本。虽然切片中观察到的化石内部结构特征显示出两个形态迥异的类群,分别类似于现生刺细胞动物珊瑚和某些海洋无脊椎两侧对称动物如多毛类和海胆的原肠胚,但由于无法有效排除次生形变和成岩作用的干扰^[6,16],切片中观察到的类似内陷原肠腔结构并不被广泛接受。立体标本则多近似球状,从外观

表 1 瓮安生物群中已报道的原肠胚化石类型统计表
Table 1 Forms of possible fossil gastrulae reported previously from the Weng'an biota

原肠胚作用	原肠腔	可能的亲缘关系	标本类型	标本数量	资料来源
外包	未知 无	两侧对称动物	立体	3	[16]
		螺旋动物‡		2	[14]
单极内移	有♠	刺细胞动物 (水螅类)	切片	73	[3],[11],[12]
分层	有◆ 有♠	刺细胞动物 (水螅类)	立体 切片	1 9	[13] [3],[21]
		刺细胞动物 (珊瑚类)	切片	39	[12],[21]
单极内陷	有♠	两侧对称动物		9	[11]
	有♥	未知	立体	12	[15],[16]

注: ♠原肠腔被有机质充填,有机质被解释为卵黄颗粒不完全降解的产物;♥原肠腔被后期磷酸盐矿物充填;◆原肠腔被后期碳酸盐矿物充填,在酸处理过程中被溶蚀呈空腔。‡螺旋动物(Spiralia)是采用螺旋卵裂的原口动物的统称,一般认为等同于冠轮动物(Lophotrochozoa),主要包括软体动物、环节动物、纽形动物、扁形动物等。其中某些分支的后裔已经丢失了典型螺旋卵裂特征,比如腕足动物、帚虫动物、苔藓虫和软体动物头足类等^[22]。

Notes: ♠ gastrcoele was filled by organic matters which were interpreted as remains of yolk mass; ♥ gastrcoele was filled by secondary phosphatic minerals; ◆ gastrcoele was filled by secondary carbonate minerals which can be dissolved during chemical treatment by acetic acid; ‡ Spiralia, equivalent to Lophotrochozoa, including mollusks, annelids, nemerteans, platyhelminthes. Spiralian animals are characterized by spiral cleavage pattern during embryogenesis, however, some taxa of Spiralia have lost the hallmark, such as brachiopods, cephalopods, phoronids, bryozoans^[22].

上仅能观察到类似动物原肠胚胚孔的内陷结构,而标本内部是否保存了囊胚腔和原肠腔等并不清楚^[15-16]。实际上,它们简单的外观形态难以提供确切的亲缘关系信息,甚至不足以确定它们为动物原肠胚化石这一属性。因此揭示化石的内部结构,并将其和现生动物内陷式原肠胚做全面的形态学和解剖学对比,将是解决这些难题的有效途径。

3 “内陷原肠胚化石”的比较形态学和解剖学

2001年,尹崇玉等^[15]首次报道了瓮安生物群中磷酸化的三维立体内陷式动物原肠胚化石,此后同类标本被大量发现^[16]。这些标本被解释为动物原肠胚的主要依据是其表面可见的类似动物原肠胚胚孔的内陷结构^[15-16]。由于传统研究手段的局限性,这些立体标本的内部结构一直不甚明了。而单从扫描电镜揭示的外观形态来看,这一解释也并未得到更多的形态学证据的支持。

将这类化石(图1)与现有典型的内陷式动物原肠胚(比如海胆和文昌鱼)的扫描电镜图像^[20]进行形态学对比,发现两

者实际上存在不可忽视的差异,可以归纳为如下几个方面:(1)现生动物原肠胚整体形态相当规则(不正常发育的胚胎除外),呈球形或椭球形,而瓮安生物群中具有内陷结构的化石总体形态虽趋于球形或类球形,但形态多不规则,部分标本造型奇特(图1(k)—1(m)),与动物胚胎差异显著。(2)现生内陷式动物原肠胚外表面除植物极发育的胚孔外,无其他赘余构造,并可观察到十分规则的胚体细胞结构。与之相反,瓮安生物群中绝大部分的所谓内陷动物原肠胚化石标本表面粗糙,部分标本的表面大量发育不规则的凹坑和瘤状凸起(图1(a),1(h),1(i))。(3)现生内陷式动物胚胎的胚孔结构十分规则,胚孔截面呈圆形。而化石标本的内陷结构虽然部分可以与动物原肠胚的胚孔进行类比,但形状不规则者也并不鲜见(图1(e),1(i),1(n),1(o))。这些不规则的内陷结构与原肠胚的胚孔并无对比的形态学基础。随着更多标本的发现,以上3个方面的差异也越来越明显,因此不得不重新审视这些化石的生物学属性。

为了厘清化石的生物学属性,在扫描电镜图像的基础

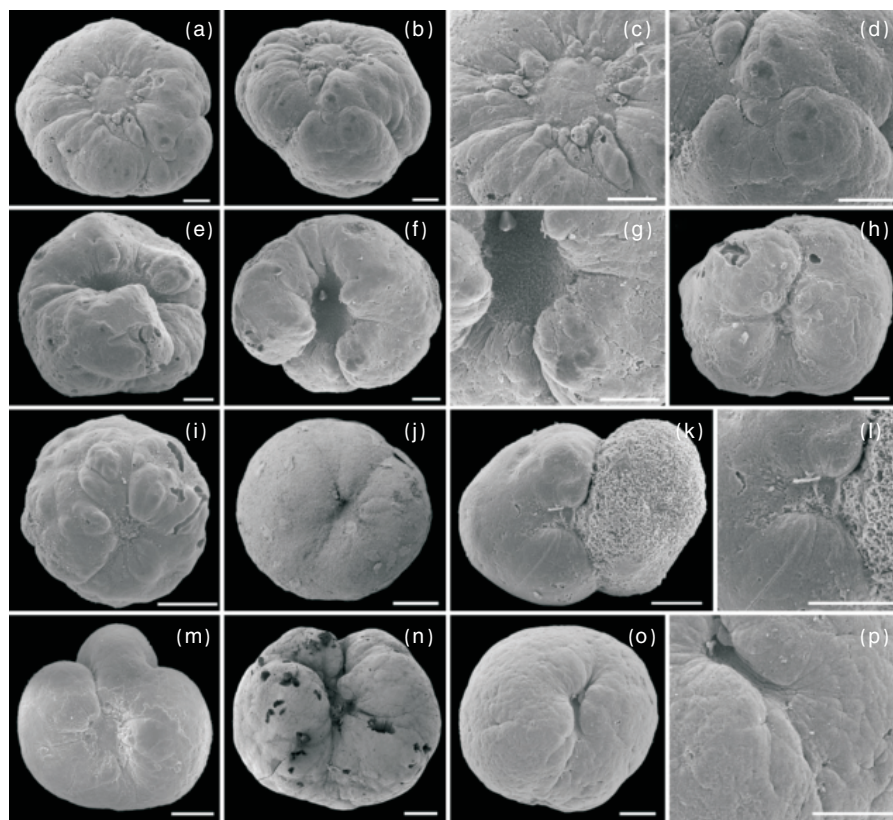


图1 瓮安生物群中具有内陷结构的三维立体磷酸盐化似球形化石

Fig. 1 Phosphatized fossils specimens with invagination structure from the Weng'an biota

注:(a)和(b)是同一个标本不同角度的图像,显示化石整体不规则的形状,(c)和(d)分别为(a)和(b)的局部放大,分别显示内陷结构的细节和化石表面细胞结构;(e)和(f)是同一个标本不同角度的图像,(g)为(f)的局部放大,显示内陷结构的细节;(h)—(p)是具有不规则内陷结构的标本,其中(l)和(p)分别是(k)和(o)的局部放大。比例尺均为100μm。

Notes: (a) and (b) are different views of the same specimen, showing that the morphology is not regular spherical; (c) and (d) are enlarged views of (a) and (b), respectively, showing the details of invagination structure and surface configuration; (e) and (f) are different views of the same specimen; (g) is magnification of (f), showing the details of invagination area. (h)—(p) are fossils with irregular invagination structure. (l) and (p) are close view of (k) and (o), respectively. All the scale bars represent 100μm.

上,使用同步辐射相位衬度显微 CT 技术对 3 颗发育有内陷结构的球状化石进行了三维结构重建。图 2 所示的是一颗具有典型内陷结构的标本(WB1-NX01)。该标本发育的内陷结构相对规则,横截面呈圆形(图 2(a),2(f)),按前人标准^[15-16]可以将其与内陷式动物原肠胚做对比。但标本的似胚孔结构并不完整,有两处明显的开口(图 2(a),2(c))。从同步辐射显微 CT 数据(三维渲染视图,图 2(a))和扫描电镜图像(图 2(c))不难看出,这两处开口均为化石原生结构,而非次生机械原因形成的断口,更非埋藏过程中由成岩作用形成的伪象。除此之

外,化石表面还可见其他明显不规则凹陷区(图 2(b)—2(e))。这些凹陷区大小、深浅有别,呈无规律分布,而内陷式动物原肠胚则无类似构造。更为重要的是,同步辐射数显微 CT 数据提供的化石内部虚拟切面(图 2(f)—2(h))中并未观察到有类似胚层的分化,化石内部均一的结构排除了曾存在囊胚腔的可能,也进一步揭示标本的内陷状结构与内陷式原肠腔(由动物原肠胚外胚层向内凹陷迁入囊胚腔而形成)完全不同,且尚无证据表明该内陷结构是由类似动物原肠胚外胚层的细胞群向标本内部迁移(内陷)而形成。

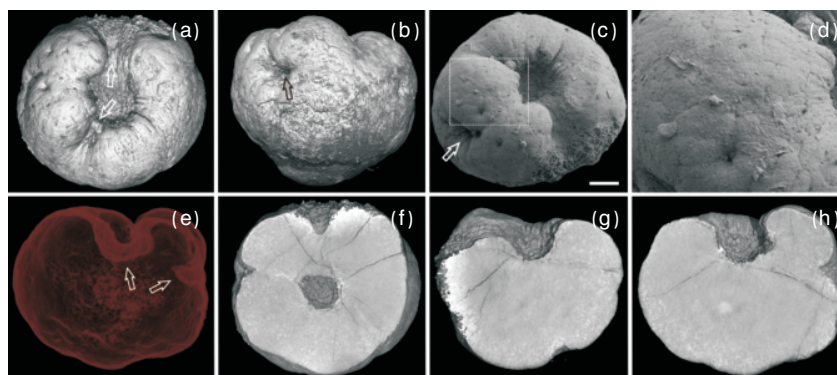


图 2 具有似胚孔状内陷结构的磷酸盐化石标本 WB1-NX01

Fig. 2 Phosphatized fossil (WB1-NX01) from the Weng'an biota

注:(c)、(d)为 SEM 图像,其他均为同步辐射显微 CT 图像,其中(a)、(b)为标本三维渲染视图,(a)为顶视(设定内陷结构为顶),图(b)为侧视图,以显示标本内陷构造的细节。(a)中白色箭头指示似胚孔构造的开口,(b)、(c)中箭头指示标本表面另一处不规则的内陷结构。(d)为(c)中方框标记区域的局部放大,显示标本表面隐约可见的类似细胞结构。(e)为标本的透明视图,箭头指示标本除发育类似胚孔的构造外还有一处明显的但深度相对要浅的内陷区,该内陷区的表面形态见(b)和(c)。(f)—(h)为三维渲染的数字切片,(f)表示内陷构造的截面呈圆形,(g)、(h)表示相对均一的标本内部,无任何腔体结构。比例尺对图(d)为 40 μ m,对其他为 100 μ m。

Notes: Except for (c), (d) (SEM images), all the images are synchrotron microtomographic images. (a) is 3D surface rendering, top view, showing the openings of the invagination structure (arrows); (b), 3D surface rendering, lateral view, showing another small irregular depressed area on the surface (arrow); (d) is an enlargement of the area marked by frame in (c), showing the cell structure pattern on the surface; (e), 3D surface rendering with transparent pattern, showing two depressed areas (arrows); (f)—(h) are 3D digital sections. Scale bar is 40 μ m for (d), 100 μ m for others.

图 3 展示了另外一颗具有内陷结构的似球状磷酸盐化石标本(WB1-NX02)。与图 2 所示的标本类似,该标本的内陷结构与内陷式动物原肠胚胚孔相比也有很明显的差异。首先,内陷区开口较宽,深度较浅,与紧凑狭长的原肠腔迥异;其次,其截面不是标准的圆形,而是典型的四边形(图 3(f)),难以与胚孔进行对比;第三,内陷区也有一处不规则的开口(图 3(a)、3(e))。此外,标本表面粗糙,凹凸不平(图 3(a)),表面的局部放大图像中显示了细小的蜂窝状结构(图 3(i)、3(k))。化石内部虚拟切面中虽然显示有明显的细胞群分化(箭头和虚线),但仍然没有内部曾发育类似囊胚腔等腔体构造的证据,因此分化的细胞群也无法与动物原肠胚的胚层进行对比。同时分化细胞群细胞尺寸过小,远小于原肠胚期胚体细胞尺寸,也支持了这一推断。

图 4 中显示的标本(WB1-NX03)与动物原肠胚之间的差异更加明显。标本发育的内陷构造呈 X 形,从形态学上与动物原肠胚胚孔相距甚远,而且标本虚拟切面也证实化石内部

并无任何类似囊胚腔和原肠腔的腔体结构。虽然从扫描电镜图像中可以观察到化石表面残留的细胞结构,但这一结构并非动物化石独有,因此也没有为动物原肠胚这一生物学解释提供形态学支持。

以上种种形态学和解剖学的证据均表明,将瓮安生物群中这一类具有明显内陷结构的化石解释为内陷式动物原肠胚是缺乏说服力的。而通过与瓮安生物群中大量产出的多细胞藻类做对比,结论为它们是藻类的可能性更大。

真核多细胞藻类是瓮安生物群的主要组成分子之一,其多样性相对较高。前人系统研究表明红藻、绿藻和褐藻等三大藻类在瓮安生物群中均已出现^[25],多细胞藻类原植体的三维形态多种多样,并不规则^[23](图 5)。虽然部分多细胞藻类(如 *Prophyra suborbiculata*, *Wengania globosa* 等)表面有清晰的细胞结构表明了它们的生物学属性^[2-3,5,24](图 5(a)—5(b)),但不少标本或因保存的质量差异(图 5(f)),或因原植体细胞尺寸本身很微小(如 *Paramecia*, *Gremiphyca corymbiata* 等^[23]),

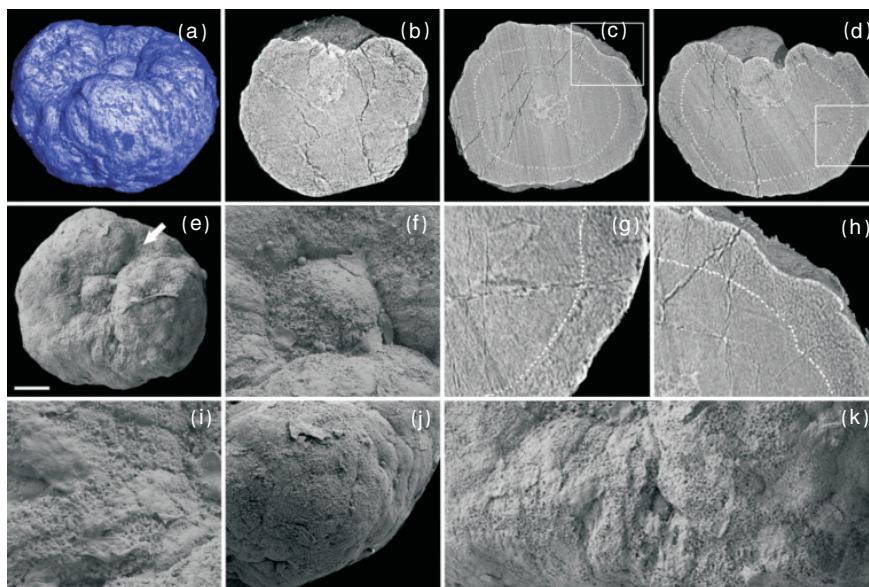


图3 具有内陷结构的磷酸盐化立体标本 WB1-NX02

Fig. 3 Phosphatized fossil (WB1-NX02) from the Weng'an biota

注: (a) 为同步辐射显微 CT 数据三维表面渲染视图, (b) — (d), (g)、(h) 为同步辐射数据三维渲染的内部数字切面。其中 (g) 和 (h) 分别是 (d) 的局部放大, 显示化石内部细胞分化。其余均为 SEM 图像。(f), (i) — (k) 为标本表面局部放大, 其中 (f) 显示内陷结构细节, (i) — (k) 显示标本粗糙表面的细部。(e) 中箭头指示内陷区开口。比例尺对 (f) 和 (j) 为 40 μ m, 对 (g) 和 (h) 为 35 μ m, 对 (i) 和 (k) 为 15 μ m, 对其他为 100 μ m。

Notes: (a) is 3D surface rendering. (b) — (d) are 3D digital sections, showing internal structures. (g), (h) are magnifications of the areas marked by frames in (d) and (c), respectively, showing different tissues (cell groups). (e) is SEM image, showing the opening of the depressed area (arrow). (f), (i), (j) and (k) are closer views of (e), showing the details of depressed area and the cell structure pattern on the surface. Scale bar is 40 μ m for (f) and (j), 35 μ m for (g) and (h), 15 μ m for (i) and (k), 100 μ m for others.

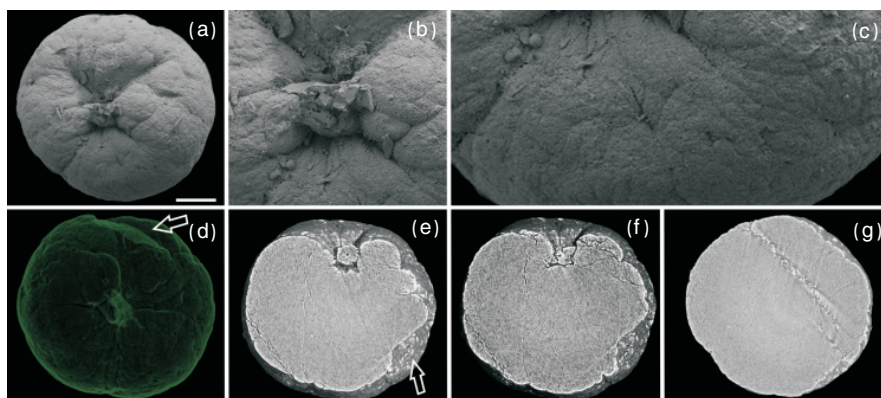


图4 具有似胚孔状内陷结构的磷酸盐化立体标本 WB1-NX03

Fig. 4 Phosphatized fossil (WB1-NX03) from the Weng'an biota

注: (a) — (c) 为 SEM 图像, 其中 (b)、(c) 为 (a) 的局部放大, 显示标本表面细部。(d) — (g) 为同步辐射显微 CT 图像, 其中 (d) 为三维渲染的透明视图, 显示标本表面存在一处机械破损 (箭头)。(e) — (g) 为三维渲染的内部数字切面视图。比例尺对 (b) 为 45 μ m, 对 (c) 为 30 μ m, 对其他为 100 μ m。

Notes: (a) — (c) are SEM images, (b) and (c) are close views of (a), showing details of the depressed area and the cell structure pattern on the surface. (d) is 3D surface rendering with transparent pattern. (e) — (g) are 3D digital sections, showing the internal structures. Scale bar is 45 μ m for (b), 30 μ m for (c) and 100 μ m for others.

其表面植物细胞结构并不明显(图 5(c) — 5(h)), 易被观察者忽视, 从而可能导致对这类化石做出不当的生物学解释。比如图 5 中标本(d)和(e)(*Wengania*)分别与 2 细胞期和 4 细胞期的卵裂胚胎相似, 标本(g)(*Paramecia*)与处于极叶回缩期的具极叶动物胚胎相似等^[3], 如果忽视了标本表面的细胞结

构, 很可能将之与动物胚胎相混淆。因此单从外观形态来判断这些化石的生物学属性具有一定程度的风险。为了规避误判风险, 除整体形态外, 一方面要重点关注标本表面残留的细胞结构, 另一方面要借助新的技术了解标本的内部结构。

将图 1 — 图 4 中展示的标本与多细胞藻类原植体对比,

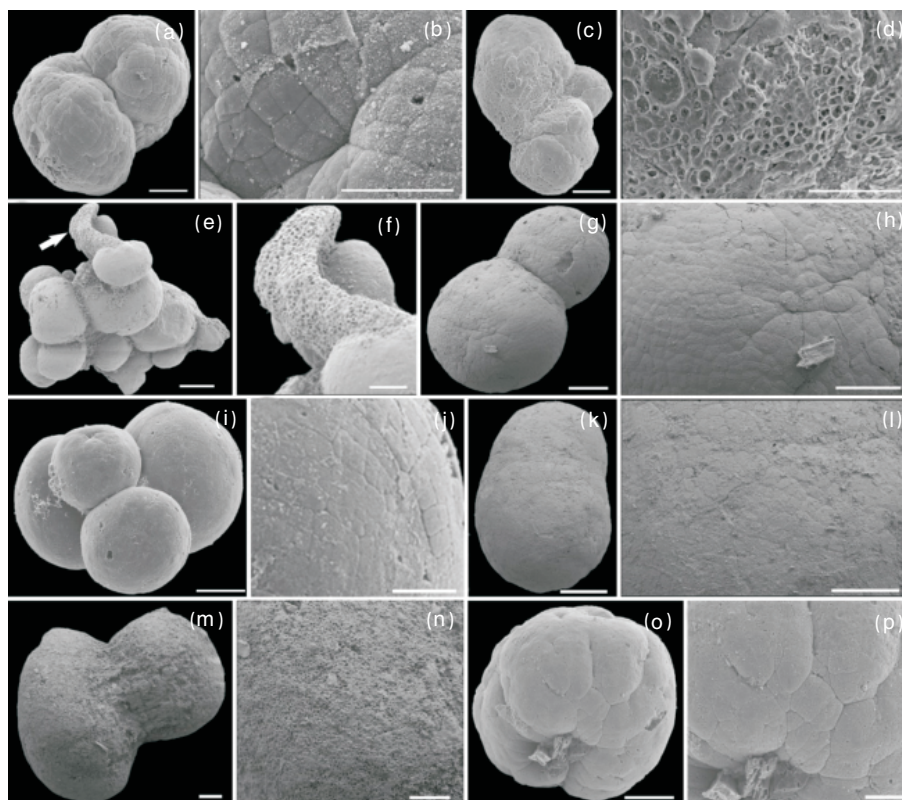


图 5 瓮安生物群中磷酸盐化真核多细胞藻类化石

Fig. 5 Phosphatized multicellular algae from the Weng'an biota

注:图(b),(d),(f),(h),(j),(l),(n)和(p)分别为(a),(c),(e),(g),(i),(k),(m)和(o)的局部放大图像。(a),(e),(f)和(g)可能为 *Wengania globosa*, (b)可能为 *Thallophyca*, (c)和(i)可能为 *Gremiphyca corymbiata*, (h)可能为 *Paranecua*。局部放大图中比例尺均为 50μm,其他均为 100μm。

Notes: (b), (d), (f), (h), (j), (l), (n) and (p) are close-up views of (a), (c), (e), (g), (i), (k), (m) and (o), respectively (a), (e), (f) and (g) are *Wengania globosa*; (b) is *Thallophyca*; (c) and (i) are *Gremiphyca corymbiata*; (h) is *Paranecua*. Scale bar is 50μm for the enlarged images, 100μm for others.

不难发现两者在形态、表面细胞结构以及内部结构等方面的高度一致性。例如从表面形态和细胞结构来看,图 1 中展示的标本(a)和(e)可以与藻类 *Gremiphyca corymbiata* 的原植体进行对比,而与动物原肠胚的各项特征差异显著。同理,将 WB1-NX01 和 WB1-NX03 解释为 *Gremiphyca corymbiata* 也更有说服力,因它们均有类似的表面细胞结构,并且标本内部是相对均一的实体,没有任何类似胚层的分化以及囊胚腔等腔体结构。WB1-NX02 则可能是 *Paramecia* 的原植体,一方面其表面细小的蜂窝状细胞结构与 *Paramecia* 一致(图 5(h)),另一方面其内部切面显示的细胞群分化特征也与之如出一辙^[23],而与动物内陷式原肠胚的胚层在细胞尺寸以及排列上无任何可比性。最重要的是标本并没有发育任何类似原肠腔和囊胚腔的腔体,否定了将其解释为动物原肠胚的可能。

4 讨论

瓮安生物群中化石种类繁多,尤其是多细胞藻类化石,无论是丰度还是分异度都已演化到一定高度^[23]。鉴于单纯根据原植体外观形态来判断其生物学属性容易因掌握的信息不足而产生误判,故在传统方法的基础上,引入先进的三维无损成像

技术揭示化石的内部结构,对判断化石的生物学属性、厘清化石的亲缘关系有十分重要的意义。同步辐射显微断层成像作为目前最先进的三维无损成像技术之一,已经成功应用于古生物学研究,开启了化石三维无损成像这一新领域^[20],在瓮安生物群的研究中也扮演了至关重要的角色^[13-14,17,25]。

到目前为止,瓮安生物群中报道的原肠胚化石数量相对卵裂胚胎来说十分有限。由于岩石切片中观察到的类似现生动物原肠胚的生物结构具有争议性^[16],而数量最多的一类立体化石标本更可能是多细胞藻类而非动物胚胎,即可认为瓮安生物群中可靠的动物原肠胚化石已屈指可数^[13-14]。该结果支持了 Hagadorn 等^[17]的论断。同时,瓮安生物群中的确存在大量可能代表了后生动物基干类群(胚胎发育到成千细胞还未出现细胞分化)的胚胎化石,但这些化石的存在并不能成为否定海绵^[4,13]、刺细胞动物^[6-7,12],甚至是两侧对称动物^[5,8,13-14,25]等其他后生动物存在的证据。虽然唯一的三胚层两侧对称动物成体化石小春虫^[18]尚未被广泛接受,但确凿的动物胚胎化石证据,如具极叶的胚胎化石^[24],具有大卵裂球和小卵裂球分化的复杂胚胎化石^[13]和有轴性分化的后原肠胚化石^[14]等均暗示远比基干类群复杂的后生动物在瓮安生物群已经出现。

然而,一个无法回避的疑问始终存在:为什么动物胚胎丰度如此之高的瓮安生物群中鲜有确凿的内陷式原肠胚化石发现呢?从目前掌握的证据来看,这一现象可能是埋藏学偏差。因为内陷式原肠胚发育巨大的囊胚腔和原肠腔,腔体占据了整个胚胎的大部分体积,使得胚胎较之早期卵裂阶段要脆弱许多,在埋藏和早期磷酸盐化的过程中更容易因为机械作用、腐烂等遭到破坏。不仅瓮安生物群的埋藏学研究支持这样的推测^[18-19],以海胆动物(发育有典型的内陷式原肠胚)为实验材料的埋藏学实验^[25]也证明了这一推论的可靠性。

5 结论

本文应用同步辐射显微断层成像技术揭示了瓮安生物群中具有内陷状结构的磷酸盐化立体化石代表性标本的三维结构,并将其结构特征与内陷式动物原肠胚以及瓮安生物群中的典型的多细胞藻类进行了比较。比较形态学和解剖学的结果显示,这些所谓的“动物原肠胚”化石并不具备规则胚孔,不发育任何可与囊胚腔和原肠腔对应的腔体结构,也没有任何“胚层”的分化。这些证据并不支持将瓮安生物群中具内陷状结构的化石标本解释为动物原肠胚这一假说,而将它们和多细胞藻类进行生物学上的对比更具说服力。

致谢 感谢 Paul Tafforeau (Subject Scientist of ID19, ESRF)在同步辐射数据的后期分割处理中提供的帮助。感谢与周传明研究员(中科院南京地质古生物研究所)和刘鹏举研究员(中国地质科学院地质研究所)的有益讨论。感谢陈均远研究员(中科院南京地质古生物研究所)提供部分多细胞藻类的标本。

参考文献 (References)

- [1] 袁训来, 张昉. 贵州瓮安磷矿晚前寒武纪陡山沱期的藻类化石群[J]. 微体古生物学报, 1993, 10(4): 409-420.
Yuan Xunlai, Zhang Yun. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 1993, 10(4): 409-420.
- [2] 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[M]. 合肥: 中国科技大学出版社, 2002: 1-171.
Yuan Xunlai, Xiao Shuhai, Yin Leiming, et al. *Doushantuo fossils: Life on the eve of animal radiation*[M]. Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2002: 1-171.
- [3] 陈均远. 动物世界的黎明[M]. 南京: 江苏科技出版社, 2004: 1-104.
Chen Junyuan. *The dawn of animal world*[M]. Nanjing: Jiangsu Press of Science and Technology, 2004: 1-104.
- [4] Li C W, Chen J Y, Tzu-En H. Precambrian sponges with cellular structures[J]. *Science*, 1998, 279: 879-882.
- [5] Xiao S H, Zhang Y, Knoll A H. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite [J]. *Nature*, 1998, 391: 553-558.
- [6] Xiao S H, Yuan X, Knoll A H. Eumetazoan fossils in terminal Proterozoic phosphorites? [J]. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(25): 13684-13689.
- [7] Liu P J, Xiao S H, Yin C Y, et al. Systematic description and phylogenetic affinity of tubular microfossils from the Ediacaran Doushantuo Formation at Weng'an, South China[J]. *Palaeontology*, 2008, 51(2): 339-366.
- [8] Chen J Y, Bottjer D J, Oliveri P, et al. Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian[J]. *Science*, 2004, 305: 218-222.
- [9] Bengtson S, Budd G. Comment on "Small bilaterian fossils from 40 to 55

- million years before the Cambrian"[J]. *Science*, 2004, 306: 1291.
- [10] 刘鹏举, 尹崇玉, 陈寿铭, 等. 华南埃迪卡拉纪陡山沱期管状微体化石分布、生物属性及其地层学意义[J]. 古生物学报, 2010, 49(3): 308-324.
Liu Pengju, Yin Chongyu, Chen Shouming, et al. *Acta Palaeontologica Sinica*, 2010, 49(3): 308-324.
- [11] Chen J Y, Oliveri P, Li C W, et al. Precambrian animal diversity: Putative phosphatized embryos from the Doushantuo Formation of China[J]. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(9): 4457-4462.
- [12] Chen J Y, Oliveri P, Gao F, et al. Precambrian animal life: Probable developmental and adult cnidarian forms from Southwest China[J]. *Developmental Biology*, 2002, 248(1): 182-196.
- [13] Chen J Y, Bottjer D J, Davidson E H, et al. Phase contrast synchrotron X-ray microtomography of Ediacaran (Doushantuo) metazoan microfossils: Phylogenetic diversity and evolutionary implications [J]. *Precambrian Research*, 2009, 173(1-4): 191-200.
- [14] Chen J Y, Bottjer D J, Li G, et al. Complex embryos displaying bilaterian characters from Precambrian Doushantuo phosphate deposits, Weng'an, Guizhou, China [J]. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(45): 19056-19060.
- [15] 尹崇玉, 岳昭, 高林志. 磷酸盐化原肠胚化石在瓮安陡山沱组磷块岩中的发现[J]. 科学通报, 2001, 46(12): 1036-1039.
Yin Chongyu, Yue Zhao, Gao Linzhi. *Chinese Science Bulletin*, 2001, 46(12): 1036-1039.
- [16] 殷宗军, 朱茂炎. 新元古代磷酸盐化外包型腔原肠胚化石在瓮安生物群中的发现[J]. 古生物学报, 2010, 49(3): 325-335.
Yin Zongjun, Zhu Maoyan. *Acta Palaeontologica Sinica*, 2010, 49(3): 325-335.
- [17] Hagadorn J W, Xiao S H, Donoghue P C J, et al. Cellular and subcellular structure of Neoproterozoic animal embryos[J]. *Science*, 2006, 314: 291-294.
- [18] Dornbos S Q, Bottjer D, Chen J Y, et al. Precambrian animal life: Taphonomy of phosphatized metazoan embryos from southwest China[J]. *Lethaia*, 2005, 38(2): 101-109.
- [19] Dornbos S Q, Bottjer D J, Chen J Y, et al. Environmental controls on the taphonomy of phosphatized animals and animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation, Southwest China [J]. *Palaios*, 2006, 21(1): 3-14.
- [20] Gilbert S F. Developmental biology (sixth edition)[M]. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc, 2000: 1-228.
- [21] 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[J]. 科学通报, 2005, 50(16): 1750-1757.
Chen Junyuan, Chi Huimei. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50(16): 1750-1757.
- [22] Giribet G. Assembling the lophotrochozoan (=spiralian) tree of life[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biology*, 2008, 363 (1496): 1513-1522.
- [23] Xiao S H, Knoll A H, Yuan X L, et al. Phosphatized multicellular algae in the Neoproterozoic Doushantuo Formation, China, and the early evolution of florideophyte red algae [J]. *American Journal of Botany*, 2004, 91(2): 214-227.
- [24] Chen J Y, Bottjer D J, Davidson E H, et al. Phosphatized polar lobe-forming embryos from the Precambrian of Southwest China [J]. *Science*, 2006, 312: 1644-1646.
- [25] Raff E C, Villinski J T, Turner F R, et al. Experimental taphonomy shows the feasibility of fossil embryos[J]. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(15): 5846-5851.

(责任编辑 马骁骁)