寒武纪叶足动物神奇啰哩山虫与啰哩山虫的比较研究

刘建妮[①] 舒德干[①②] 韩 健[①] 张志飞[①]

(① 西北大学地质学系早期生命研究所及大陆动力学国家重点实验室, 西安 710069; ② 中国地质大学地球科学与资源学院, 北京 100083. E-mail: liujianni@126.com; eliljn@nwu.edu.cn)

摘要 2004 年报道的发现于中国云南省早寒武世澄江化石库中具有叶足动物和节肢动物镶嵌特征的珍稀动物神奇啰哩山虫(*Miraluolishania* Liu 和 Shu)被认为是"斯芬克斯"谜一般的节肢动物化石, 它的发现为探讨叶足动物和节肢动物之间的亲缘关系提供了重要的化石实证. 然而, 由于神奇啰哩山虫与另一种叶足动物啰哩山虫(*Luolishania* Hou 和 Chen 1989)的外形略有相似, 一些学者认为神奇啰哩山虫是啰哩山虫的同物异名. 鉴于神奇啰哩山虫和啰哩山虫的重要区别, 笔者对这两种叶足动物进行了详细的比较研究, 认为神奇啰哩山虫和啰哩山虫是两种截然不同的叶足动物, 海口地区的"啰哩山虫"实际上是神奇啰哩山虫, 而啰哩山虫极有可能是澄江帽天山地区的特有属种.

关键词 叶足动物 神奇啰哩山虫 啰哩山虫 澄江化石库 寒武纪

神奇啰哩山虫(*Miroluolishania* Liu and Shu)自 2004 年以叶足动物的一个新属种在《科学通报》上以封面文章 [1]报道以来, 国内外的众多学者对其表示认同[1)][2], 然而Ma等人 [3]和马晓娅 [4]对神奇啰哩山虫的属性仍然持有异议, 并认为神奇啰哩山虫是啰哩山虫 [5]的同物异名. 有鉴于此, 笔者对神奇啰哩山虫的所有标本以及啰哩山虫的模式标本再次进行了细微的观察, 针对Ma等人 [3]提出的种种疑问, 笔者在此一一做答.

1 问题研究与讨论

(ⅰ) 头部形态. 笔者认为神奇啰哩山虫的头部呈椭圆形, 前边缘具双褶结构, 并具有类似于昆虫的咽舌. 马晓娅 [4]认为她们新采集的 25 块标本显示头部椭圆, 外侧有一对骨片覆盖, 并且这种骨片与心网虫 [6]和怪诞虫 [6]的两对头部骨片相似, 无咽舌存在. 由此可见分歧在于神奇啰哩山虫头部是否具双褶结构和咽舌. 笔者详细观察了保存了完整头部的神奇啰哩山虫的 22 块标本以及认真核对了马晓娅 [4]的图版, 认为她们的观察有误, 理由如下: (1) 神奇啰哩山虫的标本ELI- JSM0019 A, 0020, 0039A, B的保存很完整的头部显示其前边缘具一个坚硬的、有时强烈骨化的板片状结构, 占据了头部整个区域的 1/4、且向腹面折叠形成背、腹板双褶结构(图 1(a)~(e), 文献 [1]中的图 1(a), (b)和图 3(c), (d)). 口位于前腹面的腹板之后(图 1(f), 文献 [1]中的图 2(i), (j)). 在标本ELI-JSM0052(图 1(f), 文献 [1]中的图 1(g), (h)), ELI-JSM0013(图 1(g), 文献 [1]中的图 2(i), (j))中, 有一亚圆形的轮廓清晰的软体构造从口中前方伸出. 在大部分情况下, 这个软体构造都没有保存. 因此, 这一构造可能具有扩张和伸缩的能力, 像昆虫的咽舌一样. 如果如马晓娅 [4]所言, 双褶结构和咽舌只不过是保存的结果和挤压出的软体部分, 那么不同标本应该有不同形态, 为什么大量标本显示了同一种形态? 而且亚圆形的咽舌轮廓清晰, 保存完整, 与内容物挤出的杂乱无章的保存形态有天壤之别, 根本不能等同. (2) 笔者认真核对了马晓娅 [4]的图版 5A~C 和 8E后发现, 马晓娅等所指的位于头部边缘 1/4 处的两条弧线向下延伸形成的压痕代表了虫体具有头盖这一现象, 只不过是头部边缘轻微矿化所造成的假象. 这一现象在澄江化石库中保存的大量的叶足动物和节肢动物的头部及躯干边缘很常见 [7~12], 动物体在保存时其边缘往往容易矿化, 因而似乎具有某种构造. (3) 笔者并不认同心网虫和怪诞虫头部具骨片(图 2(b), (c)), 这一点与Ramsköld和Chen[13]的观察一致. 因此, 神奇啰哩山虫的头部呈椭圆形, 前边缘具双褶结构, 并具有类似于昆虫的咽舌.

2007-04-18 收稿, 2007-05-21 接受

国家自然科学基金(批准号: 40332016, 04062003)、国家重点基础研究发展计划(编号: 2006CB806401)、高等学校博士学科类专项基金和教育部长江学者及创新团队发展计划(PCSIRT)资助项目

1) Brigitte S, Liu J N, Shu D G, et al. Onychophorans did it their way-Comparisions of eyes between *Miraluolishania* and Onychophroan *Peripatus* and their relevance to evolutionary aspects. 2007 (In press)

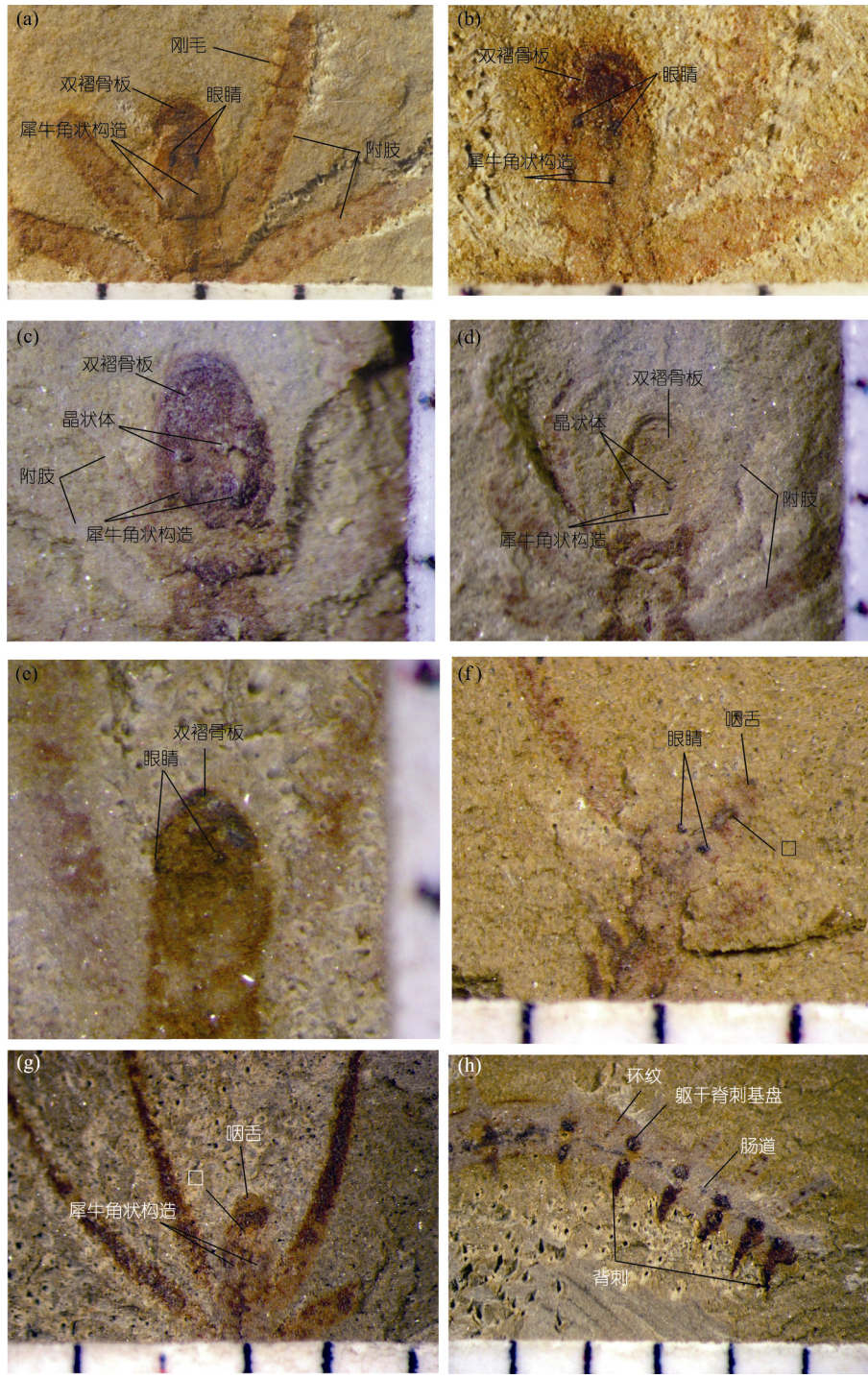

图 1 神奇啰哩山虫(*Miroluolishania* Liu 和 Shu 2004)

(a)~(e), 显示头部的主要信息: 双褶骨板、成对的眼及犀牛角状构造. (a) 模式标本 ELIJSM-0020A; (b) ELIJSM-0019A; (c), (d) ELIJSM-0039A,B,一对立体保存的眼睛, 似乎有晶状体; (e) ELIJSM-0052; (f), (g) ELIJSM-0052 和 ELIJSM-0015, 主要显示口的位置及咽舌构造; (h) ELIJSM-0013, 示躯干上的两排背刺. 图示标本均保存于西北大学早期生命研究所

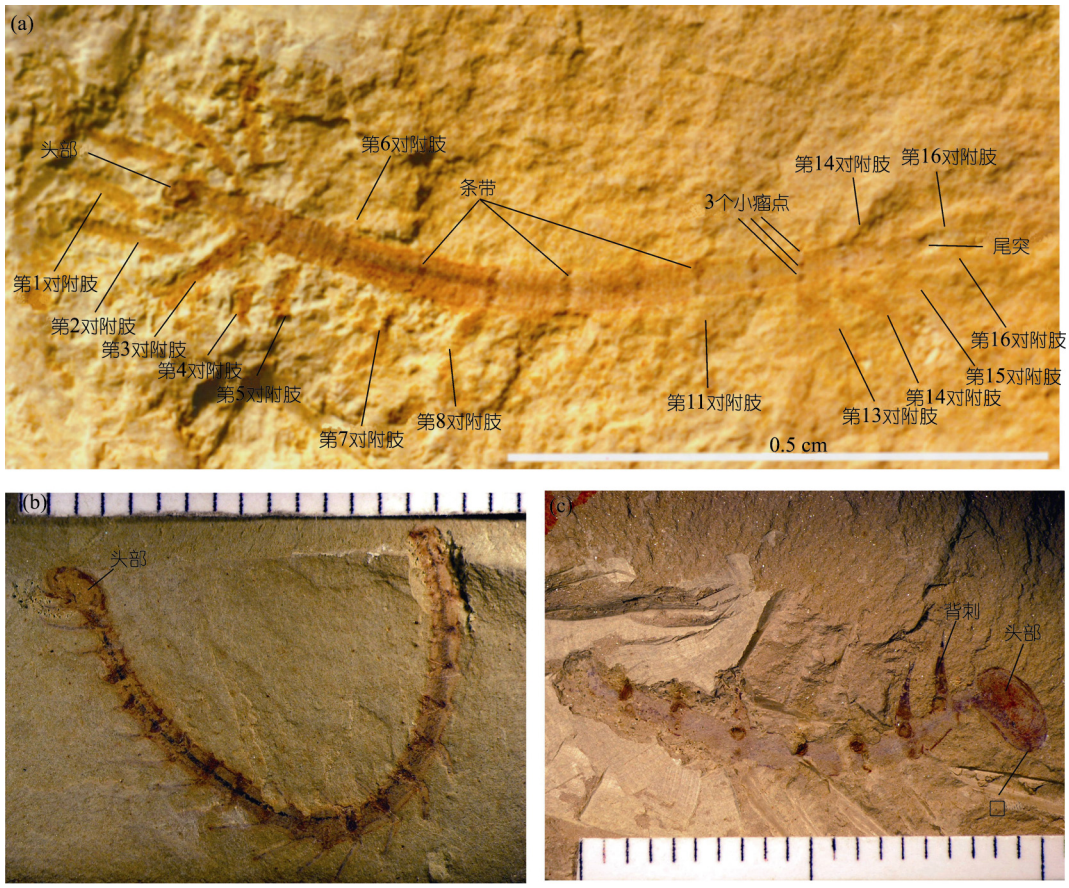

图 2 早寒武世澄江化石库中的叶足动物

(a) 啰哩山虫 (*Luolishania* Hou和Chen 1989)的模式标本(陈均远老师提供照片 [12]), 显示其椭圆形的头部, 16 个躯干体节, 躯干背部 3 个横向排列的小瘤点以及小尾突. 标本保存于中国科学院南京古生物研究所; (b) 心网虫(*Cardiodictyon* Hou, Ramsklöd et Bergström 1991)的标本ELIJSC-0002A, 显示光滑且不具头盖的头部; 标本ELIJSC-0002A和ELIJSH-0013A保存于西北大学早期生命研究所

(ii) 眼睛. 神奇啰哩山虫是首次报道的具眼睛的叶足动物, 其眼睛保存十分精美, 马晓娅 [4]的小部分标本也显示了此构造(文献 [4]中的图版 5A, 8E), 但笔者对其所指的眼睛中的V形构造不敢苟同. 在笔者所观察的标本中, 眼睛中的黑色物质排列较为紧密、均匀(图 1(a)~(e), 文献 [1]中的图 1(a), (b), (g)~(k)), 并且值得一提的是在标本ELI-JSM0039A, B(图 1(c), (d), 文献 [1]中的图 3(e), (f))中一对圆形的立体保存的眼睛显示神奇啰哩山虫的眼睛极有可能具原始的晶状体.

(iii) 触角. 神奇啰哩山虫标本ELI-JSM0021A, B, 0007, 0010(文献 [1]中的图 2(a)~(j))显示了极有可能的鞭状触角构造, 位于眼睛和犀牛角状构造之间. 马晓娅 [4]在其标本YL08a和YL20a中也发现了此构造(图版 5G, H, 8D), 但马晓娅 [4]的触角位置是在头部近前缘区域的左右两侧, 根据马晓娅所展示的两块标本来看, YL08a和YL20a的头部均为背腹向近侧压埋藏, 从顶面上来看, 其所指的触角构造似乎是从前侧方伸出, 但是如果从三维立体的角度以及神奇啰哩山虫完全背腹压的标本(文献 [1]中的图 2(e)~(h))来看, 触角很显然是从头部近中间区域(眼睛和犀牛角状构造之间)伸出的, 而并非马晓娅 [4]所指的从眼睛前方的左右两侧伸出.

(iv) 口的位置. 神奇啰哩山虫的口位于头部前端的腹侧方, 但马晓娅 [4]指出其侧面保存的标本显示口位于终端(图版 5A, F, 8E), 并且认为这一情况在怪诞虫的标本中也可观察到. 对于这一点, 笔者有两点疑问: (1) 在笔者所观察到的具头部的 22 块神奇啰哩山虫标本中, 并没有显示肠道终止于头部前端的情况, 绝大部分肠道在头部区域的延伸极不明显, 个别

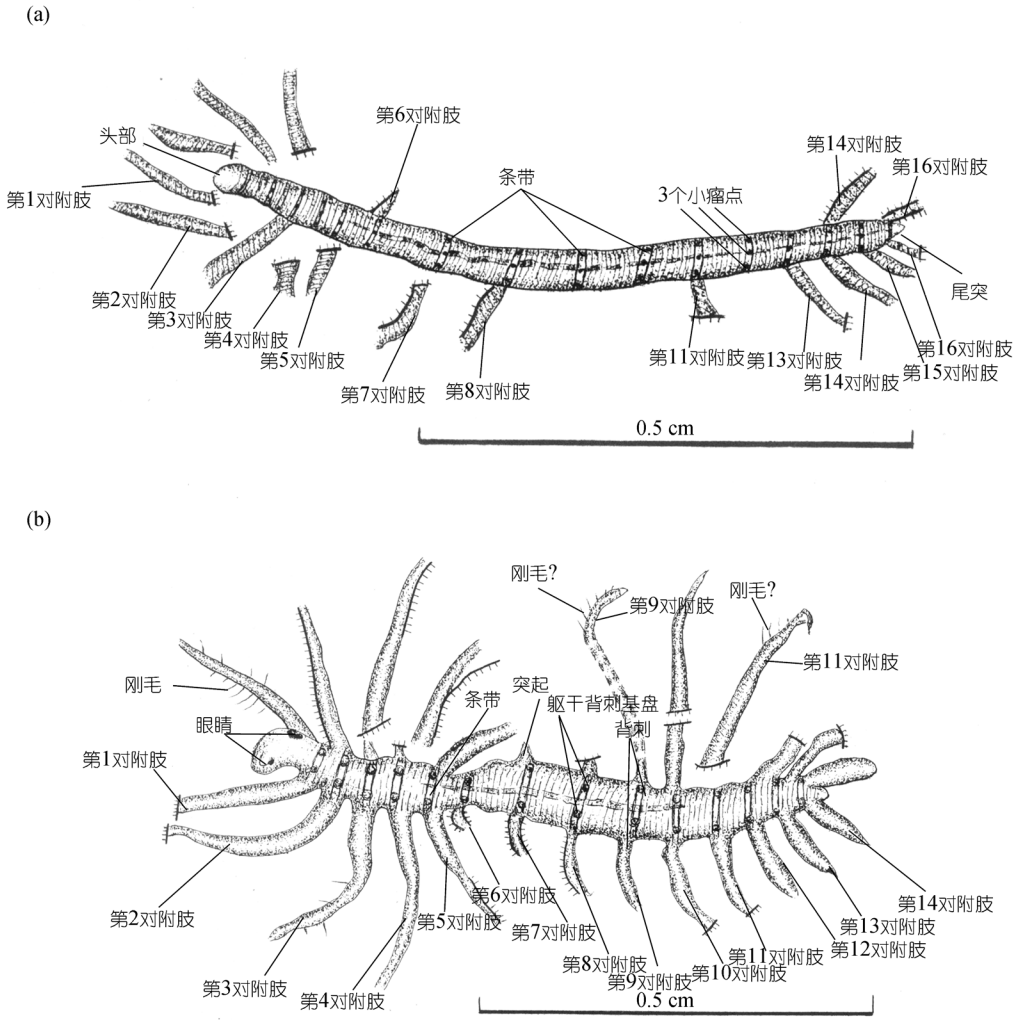

图 3 早寒武世澄江化石库中的叶足动物

(a) 图 2(a)所示的啰哩山虫(*Luolishania* Hou和Chen 1989)的模式标本的解译图, 显示其椭圆形的头部, 16 个躯干体节, 躯干背部 3 个横向排列的小瘤点以及小尾突. (b) 极有可能的神奇啰哩山虫标本的解译图(马晓娅[4]认为的"啰哩山虫"标本YL01a), 可见具眼睛的头部, 14 个躯干体节, 躯干背部具两排背刺, 附肢上具刚毛

标本显示肠道终止于头部的腹侧方(图 1(f), (g), 文献[1]中的图 2(i), (j)). (2) 依Ma等人[3]所提供的图版(图版 5A, F, 8E)来看, 肠道并没有终止于头部前端, 而是终止于头部内前方, 略靠腹侧, 而且其肠道末端的圆形构造非常类似于神奇啰哩山虫的咽舌构造, 极有可能是缩进的咽舌. (3) 需要更正的是: 怪诞虫的口也是位于头部前端的腹侧方(图 2(d)), 并不是终端. 因此, 神奇啰哩山虫的口是位于头部前端的腹侧方, 并且具有咽舌构造.

(ⅴ) 叶足. 神奇啰哩山虫具 14 对叶足, Ma等人[3]的标本也显示了 14 对叶足, 而啰哩山虫的模式标本具 16 对叶足(图 2(a), 文献[6]中的插图 1, 2 和图版Ⅰ). 对于这两者之间叶足数目的差异, 马晓娅等[3,4]认为是性双形的表现. 但必须要指出的是, 体节数目和附肢数目的不同在绝大多数物种中是属种之间的差异, 极个别种类才表现为性别差异; 而且考虑到神奇啰哩山虫与啰哩山虫的其他重要差异, 我们认为神奇啰哩山虫和啰哩山虫是性双形的可能性微乎其微.

对于 14 对叶足的长短变化, Ma等人[3]认为 1 和 2 对叶足最长, 接近 5 mm, 3 和 4 对稍短, 约 4.5 mm. 这种描述与我们的分析结果明显不同. 需要指出的是: 马晓娅[4]中所显示的两块标本TL01a和 29a(图版 2A, 3A, 8A, C)的叶足的保存很不完整, 依据不完整

的标本得出的信息显然不能使人信服. 相反, 神奇啰哩山虫的完整标本ELI-M0015A, 29A, B(文献 [1]中的图 1(i), (j), 3(a))保存的叶足显示前 1~6 对叶足长度依次增加, 7, 8 和 9 对长度均等, 10~14 对依次缩短, 并且叶足长度的变化与体节的变化基本一致, 显示神奇啰哩山虫已具有了原始的体节及附肢分异, 比啰哩山虫高等一些.

(vi) 爪. 神奇啰哩山虫附肢末端具 1 个黑色的爪(文献 [1]中的图 1(d)); 但马晓娅 [4]指出她们的标本显示了 4 个辐射状保存的爪(图版 7A, 7B, 7D), 与啰哩山虫的模式标本类似. 这些观点笔者并不赞同, 理由如下: (1) 啰哩山虫的模式标本笔者仔细观察过二次, 标本严重风化, 叶足的保存非常微弱, 几乎看不到附肢末端, 因此笔者对侯先光等 [6~8]所说的模式标本具 4 或 5 个爪不敢苟同. (2) 马晓娅 [4]所指的具 4 个辐射状爪的标本修理痕迹很重(图版 7A, 7B), 而且由图版来看, 她所指的 4 个爪的保存颜色竟然为与刚毛相似的暗黄色, 并非通常爪子应该保存的黑色. 因而笔者怀疑这四个暗黄色的构造很有可能是附肢前后侧的刚毛, 而并非附肢末端的爪.

(vii) 环纹与刚毛. 神奇啰哩山虫躯干及附肢上具环纹, 环纹数目与体节及叶足长度成正比, 同时神奇啰哩山虫躯干前 6 对附肢上具 2 列前后排列刚毛(文献 [1]中的图 1(a)~(d), (i), (j), 3(a), (b), 4). 马晓娅 [4]的 25 块标本也显示了环纹构造(图版 4E, K, 6F, G和 8A), 这点与笔者看法一致, 但马晓娅 [4]认为她们的标本不仅躯干前部 6 对附肢具刚毛, 而且所有附肢均具刚毛, 刚毛的数目至少 4 排, 同时躯干上也显示出刚毛的痕迹. 对于这些看法, 笔者有异议. 首先是躯干中、后部附肢上具刚毛这一点, 马晓娅 [4]的依据是标本YL01a中L9 和L12(依笔者观察是L9 和L11(图版 6C, D, 8A; 图 3(b))保存的那二根刚毛, 由图版来看似乎存在, 但是大量标本未保存躯干后部附肢刚毛不仅表明后几对附肢的刚毛排列可能比较稀疏, 而且与前部附肢的刚毛相比, 后部附肢的刚毛比较纤弱. 其次, 刚毛的数目, 笔者认为神奇啰哩山虫附肢上具前后 2 列刚毛, 马晓娅 [4]认为她们的标本显示了 3 列, 并推断一个叶足状附肢上至少有 4 列刚毛. 对于马晓娅 [4]所指的 3 列刚毛, 笔者对其图版(图版 6B)进行了详细辨认, 认为仍然是 2 列刺状刚毛. 从图版上不难看出, 标本YL01a的附肢(图版 6B)有一定程度的扭曲, 部分刚毛显示出错位的迹象, 看起来似乎是 3 列, 其实只不过是保存的假象. 至于马晓娅 [4]推断的 4 列刚毛, 笔者认为欠缺依据, 并无化石证据支撑, 所以不能令人信服. 再次, 躯干上的刚毛, 马晓娅 [4]在标本YL05a(图版 2D)中发现了一根倒卧的刚毛以及躯干上一些点状痕迹, 因而断定躯干上具刚毛. 对于那唯一一根可疑的倒卧刚毛, 图版显示极为不清楚, 笔者无法表示认同. 至于躯干上的一些点状痕迹, 笔者认为极有可能是一些保存不完整的环纹的痕迹. 这一现象在神奇啰哩山虫的躯干上也有显示(图 1(h)).

(viii) 背刺. 马晓娅 [4]指出她们的标本从头至尾显示出了三组背刺, 并且背刺的长度也有所不同. 与笔者所描述的神奇啰哩山虫头部具一对犀牛角状的刺状构造及躯干背部具 2 排背刺的观点不同. 首先对于马晓娅等所指的头部的 3 个背刺, 笔者观察其图版显示的实际上是 2 个刺状构造和一个可疑的凹坑(图 4J, 5A-C和 8E), 而我们的大量标本显示了非常精美的两个犀牛角状的刺状构造(图 1(a)~(d), 文献 [1]中的图 1(a), (b), (e), (f), (i)~(l), 2(c)~(l)), 其次, 对于马晓娅 [4]所指的躯干上的 3 组背刺(图 3J, K, 4J, 5A和 8E), 笔者认为是保存的原因所造成的假象, 由于大量的神奇啰哩山虫标本背侧压埋藏, 两组背刺在埋藏过程中受到挤压而造成一定程度的错位, 往往刺背离了刺基盘被压在了躯干中部(文献 [1]中的图 2(a)~(d), (g), (h)), 这样看起来似乎具有 3 组背刺, 但个别保存十分完好的标本显示了完整的 2 排背刺(图 1(h)). 再次对于马晓娅 [4]所指的特殊背刺及普通背刺, 笔者不赞成这种说法. 因为所谓的特殊背刺及普通背刺实际上只是刺的长短及刺基盘大小由于体节长宽变化所体现出的微小差异, 并无实质性差异, 所以笔者不赞同引入这些名词.

(ix) 啰哩山虫的正模标本与马晓娅 [4]所指的“啰哩山虫”标本的区别. 如图 3(a), (b)所示, 我们再来比较一下啰哩山虫的正模标本与Ma等人 [3]所指的“啰哩山虫”标本的区别: (1) 啰哩山虫的模式标本外观纤长,具椭圆形的头部和 16 个躯干体节. 而马晓娅所指的比较完整的“啰哩山虫”标本YL01a外观略为粗壮, 具椭圆形的头部和 14 个躯干体节. (2) 啰哩山虫的模式标本每个体节的背部明显具有 3 个横向排列的小瘤点, 并无背刺显示; 而“啰哩山虫”标本YL01a却具有 2 个较大的背刺基盘, 具一对坚硬的背刺. (3) 啰哩山虫的模式标本的叶足状附肢并无刚毛等附属物, 而“啰哩山虫”标本YL01a的叶足状附肢

具刚毛. (4) 啰哩山虫的模式标本的头部并不具眼睛, 而“啰哩山虫”标本YL01a却具有眼睛. 因此, 我们认为马晓娅等[3,4]所指的“啰哩山虫”的标本根本不是啰哩山虫, 而是神奇啰哩山虫.

(X) 啰哩山虫与神奇啰哩山虫所处的古环境的差异. 侯先光和陈均远[5]在描述啰哩山虫及以后的讨论中均指出啰哩山虫[7~13]的标本采自澄江帽天山; 而马晓娅[4]在硕士论文中描述的 25 枚标本, 全部来自海口地区, 其中 3 块来自尖山剖面, 22 块来自马房村附近的鞍山剖面. 笔者 2004 年报道神奇啰哩山虫时具 53 块标本, 在这此后的两年中又陆续采到了 12 块标本, 现在的标本总数是 65 块, 全部来自海口地区的尖山剖面. 如众多研究澄江生物群的学者所知: 澄江帽天山地区在生物组合与数量上与海口、安宁、武定等地区有差异[9~11,14], 海口距离澄江水平距离近 40 km; 而海口地区的尖山剖面和鞍山剖面水平距离不过 600~700 m, 2 个剖面包含的生物组合几乎毫无差异. 更为重要的是: 澄江帽天山和海口这两个地区不仅生物组合不同, 而且古生态环境和埋藏环境也有明显差异. 如陈均远老师所言[12]: 澄江帽天山地区离陆地较远, 水体较深, 透光性较差; 海口地区水体较浅, 透光性好; 因而两地在生物组合上明显不同. 正是基于这个原因, 陈均远老师将其分别命名为澄江动物群与海口动物群. 因此, 啰哩山虫和神奇啰哩山虫来自 2 个不同古地理环境的动物群——澄江动物群与海口动物群, 两者之间必然有差异. 如同澄江动物群的云南虫[15]与海口动物群的海口虫[16]. 最为关键的是: 马晓娅[4]的 25 枚标本, 全部来自海口地区的鞍山剖面和尖山剖面. 这些标本不是位于啰哩山虫所在的澄江动物群, 而是位于神奇啰哩山虫所在的海口动物群. 因此我们推断: 马晓娅[4]的 25 枚标本极有可能是神奇啰哩山虫, 而不是啰哩山虫.

2 结论

综上所述: 基于啰哩山虫和神奇啰哩山虫生物属性的重要差异以及两者所处的古生态环境和埋藏环境的不同, 同时又考虑到马晓娅[4]所描述的 25 枚标本与神奇啰哩山虫的众多相似性以及与啰哩山虫正模标本的明显差异. 笔者认为: 马晓娅[4]在其硕士论文中所描述的 25 块标本不是啰哩山虫, 而是神奇啰哩山虫; 啰哩山虫极有可能是澄江帽天山地区的特有属种.

致谢 作者对三位评审专家有益的建设性意见, 郭洪祥、姬严兵、程美蓉、翟娟萍在野外和室内工作的诸多帮助以及中国地质大学地球科学与资源学院欧强在工作中给予的帮助, 特此一并致谢.

参 考 文 献

1 刘建妮, 舒德干, 韩健, 等. 澄江化石库中具眼睛的珍稀叶足动物及其在节肢动物起源上的意义. 科学通报, 2004, 49(10): 977—984
2 肖书海. 斯芬克斯谜一般的节肢动物化石. 科学通报, 2004, 49(10): 915—916
3 Ma X Y, Bergström J, Hou X G. A systematic study of lobopodians from the Chengjiang biota. Abstracts of the Second International Palaeontological Congress. Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2006. 307—308
4 马晓娅. 云南澄江动物群叶足动物系统研究. 硕士学位论文. 云南: 云南大学, 2005
5 侯先光, 陈均远. 云南澄江早寒武世节肢类与环节类中间性生物——*Luolishania* gen. nov. 古生物学报, 1989, 28: 208—213
6 Bergström J, Hou X G. Cambrian Onychophora or Xenusians. Zool Anz, 2001, 240: 237—245[DOI]
7 Hou X G, Aldridge R J, Bergstrom J, et al. The Cambrian Fossils of Chengjiang, China: the Flowering of the Early Animal Life. Oxford: Blackwell Publishing Company, 2003. 83
8 侯先光, 杨·伯格斯琼, 王海峰, 等. 澄江动物群——5.3 亿年前的海洋动物. 昆明: 云南科技出版社, 1999. 69
9 罗惠麟, 胡世学, 陈良忠, 等. 昆明地区早寒武世澄江动物群. 昆明: 云南科技出版社, 1999. 75
10 陈良忠, 罗惠麟, 胡世学, 等. 云南东部早寒武世澄江动物群. 昆明: 云南科技出版社, 2002. 114—163
11 陈均远, 周桂琴, 朱茂炎, 等. 澄江生物群—寒武纪大爆发的见证. 台中: 台湾自然科学博物馆, 1996. 115
12 陈均远. 动物世界的黎明. 南京: 江苏科技出版社, 2004. 239
13 Ramsköld L, Chen J Y. Cambrian Lobopodians: Morphology and phylogeny. In: Edgecombe G, ed. Arthropod Fossils and Phylogeny. New York: Columbia University Press, 1998. 77—93
14 Zhang X L, Shu D G, Li Y, et al. New sites of Chengjiang fossils: crucial windows on the Cambrian explosion. J Geo Soc Lond, 2001, 158: 211—218
15 Chen J Y, Dzik J, Edgecombe G D, et al. A possible Early Cambrian chordate. Nature, 1995, 377: 720—722[DOI]
16 Shu D G, Conway Morris S, Han J, et al. Head and backbone of the Early Cambrian vertebrate *Haikouichthys*. Nature, 2003, 421: 526—529[DOI]