

# 最早的栉水母动物化石——华南伊迪卡拉纪的“八臂仙母虫”

唐 烽<sup>1,2)</sup>, 尹崇玉<sup>1,2)</sup>, Stefan Bengtson<sup>3)</sup>, 刘鹏举<sup>1,2)</sup>  
王自强<sup>4)</sup>, 陈寿铭<sup>1,2)</sup>, 高林志<sup>1,2)</sup>

1) 中国地质科学院地质研究所, 北京 100037;

2) 国地质科学院地层学及古生物学重点实验室, 北京 100037;

3) 瑞典国家自然历史博物馆;

4) 中国地质大学地球资源与环境学院, 北京 100083

**摘 要:** 华南伊迪卡拉系陡山沱组保存的磷酸盐化球状化石中有一部分被认为是最早的后生动物胚胎化石, 但由于缺乏成年或幼年过渡期的化石证据, 对这些最早微化石的动物属性还一直存在争议。最近在贵州江口县翁会地区伊迪卡拉(震旦)系陡山沱组的页岩中发现一个与“庙河生物群”相似的宏体碳质压膜化石群, 其中包含一个盘状的宏体化石新类型——八臂仙母虫(*Eoandromeda octobrachiata*, Tang et al. 2008), 具有八条螺旋状辐射的旋臂, 封闭在一个包膜内。这种八辐射结构在八射珊瑚和栉水母动物中都可见到, 但同时具有的螺旋特性与现生的所有类群都无法对比。在贵州陡山沱组的“瓮安生物群”中发现的球状胚胎化石同样具有螺旋性状, 尽管还没有直接的个体发育证据, 但我们认为新属种可能代表这些螺旋状胚胎化石的成年实体化石。最新报道的南澳大利亚 Rawnsley 石英岩层中也发现相似的印痕化石, 被归为同一类别, 表明华南的“庙河生物群”与澳大利亚的“伊迪卡拉生物群”时代相当。翁会化石库中少量出露的三辐射化石与俄罗斯“白海生物群”的典型分子—*Albumares* 和 *Anfesta* 可以对比。新发现的倾斜保存的八臂仙母虫化石和碳质条带呈子午线状排列的核桃状化石, 可能是该类化石归属栉水母类的有力证据, 这一发现推测可将栉水母类的最早化石记录从“澄江生物群”的早寒武世推前大约 3 千万年。

**关键词:** 陡山沱组; 庙河生物群; 八臂仙母虫; 伊迪卡拉生物群; 栉水母类

中图分类号: Q915; P534.31 文献标志码: A 文章编号: 1006-3021(2009)04-543-11

## The Ediacaran ctenophore (*Eoandromeda octobrachiata*) from South China

TANG Feng<sup>1,2)</sup>, YIN Chong-yu<sup>1,2)</sup>, Stefan Bengtson<sup>3)</sup>, LIU Peng-ju<sup>1,2)</sup>,  
WANG Zi-qiang<sup>4)</sup>, CHEN Shou-ming<sup>1,2)</sup>, GAO Lin-zhi<sup>1,2)</sup>

1) Institute of Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Beijing 100037;

2) Key Laboratory of Stratigraphy and Paleontology, Chinese Academy of Geological Sciences, Beijing 100037;

3) Department of Palaeozoology, Swedish Museum of Natural History, Box 50007, SE-10405, Stockholm, Sweden;

4) School of Earth Sciences and Resources, China University of Geosciences, Beijing 100083

**Abstract:** Some phosphatized spheroidal remains in the Ediacaran Doushantuo Formation, South China, have been interpreted as the embryos of early animals. Because of the lack of adult or juvenile transitional fossil evidence,

本文由中国地质调查局工作项目(1212010611801-3)、中国地质科学院地层学及古生物学重点实验室专项研究基金(JB0705)和中国地质科学院地质研究所所长基金(J0716)及国家自然科学基金项目(40672022)、科技部基础研究项目(2006FY120300-2)联合资助。

收稿日期: 2009-04-05; 改回日期: 2009-07-24。

第一作者简介: 唐烽, 男, 1965 年生。博士, 研究员。主要从事古生物学及地层学研究。通讯地址: 100037, 北京西城百万庄大街 26 号。电话: 010-68999699。E-mail: tangf65@263.net。

however, the animal affinities of these microfossils are open to debate. Macroscopic carbonaceous compressions in the Ediacaran (Sinian) Doushantuo shales of South China (Wenghui, Jiangkou County, Guizhou Province), which provide a new-Miaohe-Biota-type-taphonomic window on the Ediacaran biological diversity, include the discoidal macrofossil *Eoandromeda octobrachiata* (Tang et al., 2008), with octoradially arranged spiral arms that were probably housed within an outer membrane. Such an octoradial structure can be seen among the cnidarian octocorals and the ctenophores. The spiral feature is not seen in the extant groups, but it occurs in the Ediacaran “trilobozoan” *Tribrachidium*. Some globular embryos in the Doushantuo Formation at Weng'an, Guizhou Province, have a similar helicospiral feature. Although there is no direct evidence from ontogeny, the authors regard *E. octobrachiata* as being the adult stage of these Doushantuo spiral embryos. The octoradial Ediacaran macrofossil recently reported to be preserved as casts and molds in the Rawnsley Quartzite in South Australia was classified as belonging to the same taxon. The Miaohe biota in South China and the Ediacaran biota in Australia are doubtlessly contemporaneous. A couple of triradial fossils from the Wenghui lagerstätte also suggest a possible comparison with the Ediacara trilobozoan fossils-*Albumares* and *Anfesta* from the shores of the White Sea in Russia. The recent discovery of a few skewed *E. octobrachiata* and walnut-shaped fossils with several carbonaceous meridian bands believed to represent lateral compressions of the same organism strongly suggests that this octoradial fossil is a ctenophoran.

**Key words:** Doushantuo Formation; Miaohe Biota; *Eoandromeda octobrachiata* Ediacara Biota; Ctenophoran animal

最早后生动物化石记录是华南伊迪卡拉(震旦)纪陡山沱期的球状胚胎化石(Xiao et al., 1998; Xiao and Knoll, 2000; Hagadorn et al., 2006; Xiao et al., 2007a), 在年龄接近 632 Ma 的地层中已经有所发现(Yin et al., 2007)。然而, 这些化石的分类归属仍有多种解释(薛耀松等, 1999; Yin et al., 2004), 最近的一个观点甚至认为它们代表巨大的硫化细菌, 类似于现生的 *Thiomargarita*(Bailey et al., 2007a), 但是这种可能的属性解释引出了更多的争议(Yin et al., 2007; Xiao et al., 2007b; Bailey et al., 2007b; 尹磊明等, 2008)。主要的原因是这些推测的动物胚胎类型, 一直缺乏成年个体或者成长阶段的化石记录来一一对应, 因而都显得十分牵强。2008 年第 1 期 *Acta Geologica Sinica* 刊载了题为“华南伊迪卡拉纪的八辐射螺旋动物”的文章(Tang et al., 2008)。该文命名发表了在我国贵州省江口县翁会地区的伊迪卡拉(震旦)系陡山沱组页岩中(图 1)新发现的一个盘状的宏体碳质压膜化石——八臂仙母虫(*Eoandromeda octobrachiata* gen. and sp. nov. Tang et al., 2008)。模式标本具有八条螺旋状由中心向外辐射的旋臂, 旋臂远端相互叠置, 可能被一个包膜所封闭(图 2A-E)。依据模式标本所做的复原图很像一个旋转的具八瓣风叶的风铃(图 3)。这种八辐射构造在栉水母动物和刺胞动物的八射珊瑚中都可可见到, 但同时具有的螺旋特性与现生的所有类群都无法对比。已经绝灭的典型的伊迪卡拉生物群分子——三星盘虫(*Tribrachidium*)也保存有螺旋辐射的旋臂, 但仅有三条辐射臂, 这是一类最早发现于澳大利亚伊迪卡

拉山的印痕化石(Glaessner, 1959), 迄今为止, 在澳大利亚、纳米比亚、纽芬兰和俄罗斯都有该类印痕化石出露。2008 年 11 月美国著名学术期刊《*Geology*》也报道在南澳大利亚 Rawnsley 石英岩层中同样发现与八臂仙母虫相似的印痕化石(Zhu et al., 2008), 研究者将其归入同一类别。这表明在伊迪卡拉生物群繁盛期(560~550 Ma), 螺旋辐射体制的生物至少已经分化出复杂的三辐射和八辐射的结构, 从而提示我们到更老的地层中追寻这类动物的起源。在较早的华南陡山沱组“瓮安生物群”中曾报道产出螺旋形态的球形微体化石, 肖书海等最近重新展示了产自贵州瓮安陡山沱组的螺旋状缠绕的一系列球状化石(Xiao et al., 2007a), 其中多数属于已经描述过的贵州旋胞藻(*Spirallicellula bulbifera*)(薛耀松, 1995), 但依据化石膜壳表面保存的螺旋孔洞的特征, 他们推测这些螺旋球状的化石与管状分枝的刺胞动物有关, 可能属于后生动物滞育的胚胎化石, 甚至可能就是胚胎大小的成体(Xiao et al., 2007a)。然而, 这种想象的“成体化石”显然无法解释其繁殖问题。经过与这些陡山沱期的胚胎比较, 我们认为, 八臂仙母虫可能代表那些胚胎化石的成体阶段, 而且, 有别于伊迪卡拉生物群中的印痕化石, 应该是长期寻觅的最早的成年期后生动物实体化石(Tang et al., 2008)。

陡山沱期八臂仙母虫的碳质压膜化石和印痕化石在华南和南澳大利亚两地分别被发现, 三星盘虫的印痕化石在澳大利亚、纳米比亚、纽芬兰和俄罗斯四地被发现, 以及较早的“瓮安生物群”中发现

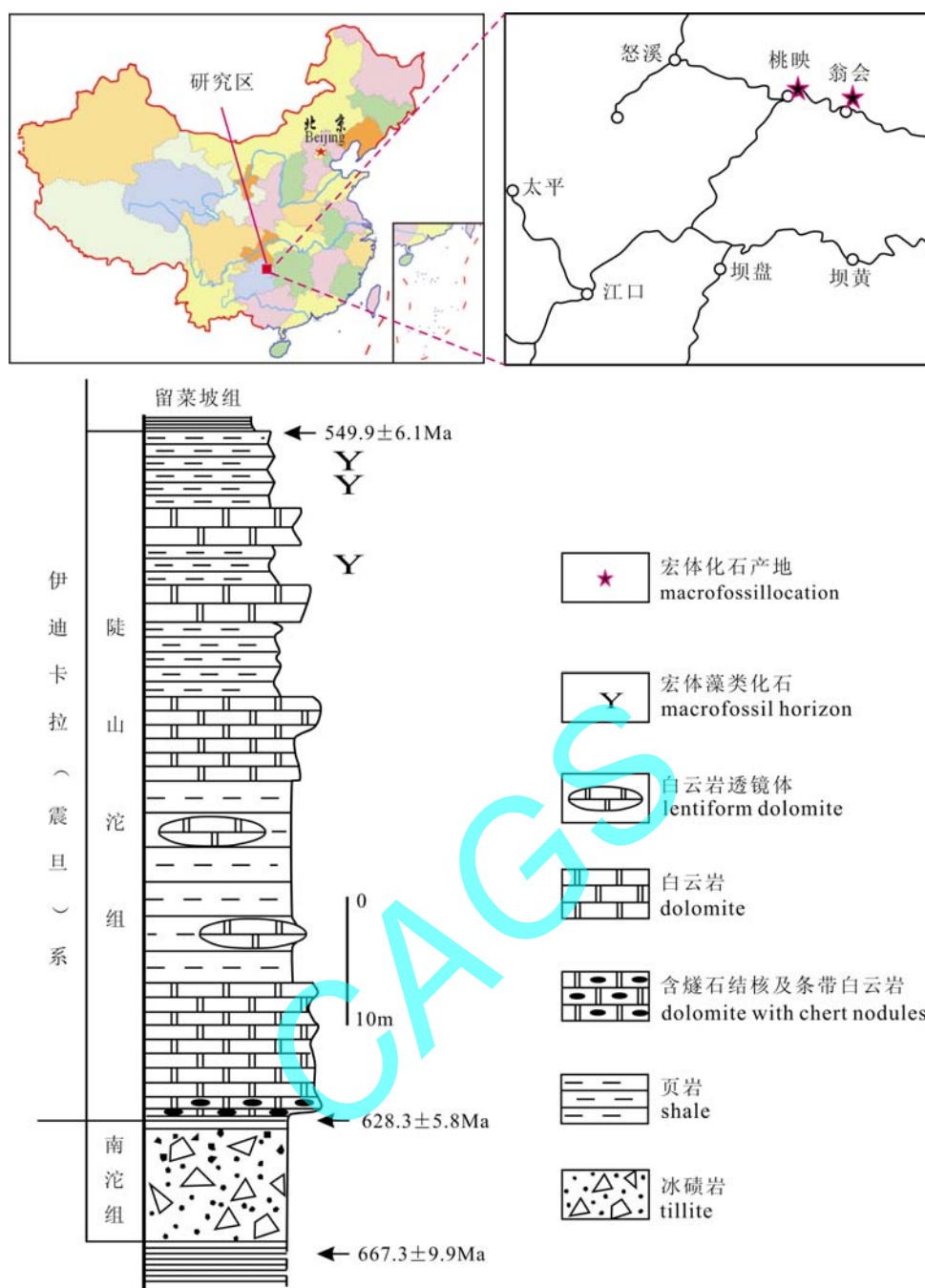


图 1 华南贵州省江口县翁会地区伊迪卡拉(震旦)系陡山沱组柱状剖面及其地理位置  
Fig. 1 Lower Ediacaran (Sinian Doushantuo Formation) stratigraphic section at Wenghui, Jiangkou County, Guizhou Province

U/Pb 同位素年龄分别采自贵州松桃相当层位(Yin et al., 2006)和湖北秭归(Yin et al., 2005)

U/Pb dates are from the time-equivalent horizons at Songtao, Guizhou Province (Yin et al., 2006) and Zigui, Hubei Province, South China (Yin et al., 2005)

的部分微体球状胚胎化石, 它们共有的主要特征是螺旋辐射状体制, 这在其它后生动物中都不存在, 可能意味着在伊迪卡拉纪更早期存在一个新的基干类群的后生动物, 与八辐射的栉水母动物(Ctenophora)和三辐射已绝灭的三叶动物(Trilobozoa)都有一定的演化关系。

通过观察近期在翁会剖面新采获的宏体化石, 发现数块略风化的八臂仙母虫化石呈倾斜姿态保存, 并有大小与之相似、核桃状、表面碳质条带呈子午线状排列的若干标本, 推测是八臂仙母虫侧面保存的化石。据此, 我们认为新发现的八臂仙母虫最有可能归属于栉水母类动物。

## 1 地质背景

新发现的八臂仙母虫化石采自贵州省江口县翁会村的伊迪卡拉纪陡山沱组上部地层之中。化石点的黑色泥质页岩中保存了丰富多样的宏体碳质压膜化石(赵元龙等, 2004; 唐烽, 2007)。这些化石的组合面貌和产出层位与峡东庙河生物群可以对比(唐烽等, 2008), 那里也出露丰富多样的碳质压膜化石, 多数归属于多细胞藻类, 同时还报道有可疑的后生动物化石(陈孟莪等, 1992; 丁莲芳等, 1996; Xiao et al., 2002)。化学地层学研究表明峡东庙河生物群时代略晚于瓮安陡山沱组磷酸盐化的生物群(Xiao and Knoll, 2000; Zhou et al., 2007; Zhou and Xiao, 2007)。陡山沱组上部地层的时限在 580 至 551 百万年之间, 大致与世界其它地区典型的伊迪卡拉生物群时代相吻合(Condon et al., 2005)。

翁会剖面的陡山沱组夹于下伏的南沱组冰碛岩和上覆的留茶坡组硅质页岩之间(图 1), 与峡东地区的标准地层序列可以对比(Tang et al., 2006)。和庙河生物群层位相当, 翁会剖面的化石层岩性为薄层状灰黑色泥质页岩或泥岩, 包含丰富多样的碳质压膜化石, 宏体藻类化石呈分枝状、丝状和叶片状等多种形态(唐烽, 2007)。扁平的叶状体、管状的拟茎和在泥质围岩中立体保存的固着构造, 表明化石基本是未经搬运、原位埋藏的, 处于较为静水富氧的浅海环境(王约等, 2006; 唐烽等, 2008)。其中也包含如僧帽管(*Cucullus*)和原锥虫(*Protoconites*)的化石, 曾被解释为后生动物(Steiner, 1994; 陈孟莪等, 1994); 然而, 也有学者认为可能归属多细胞藻类(Xiao et al., 2002)。不过, 新发现的八辐射化石似乎与藻类很难有亲缘关系, 其形态特征在已知藻类中从未见到, 而与上文提到的可能为早期后生动物的螺旋胚胎化石和栉水母类有些关联。

## 2 化石描述

栉水母动物门 Ctenophora

纲、目、科未定 Class, Order and Family uncertain

仙母虫属 Genus *Eoandromeda* Tang, Yin, Bengtson, Liu, Wang and Gao, 2008

八臂仙母虫 *Eoandromeda octobrachiata* Tang, Yin, Bengtson, Liu, Wang and Gao, 2008(图 2A-E)

词源 属名暗指该属形态类似一个螺旋星系——仙女座星云 (*Andromeda nebula*) 的形状。种名 octo-, 拉丁语, 八; brachiatus-, 具臂或腕的。

特征 软躯体、盘状、近圆形轮廓(直径为 1.0–4.0 cm), 具 8 条自中心向外辐射的旋臂。

模式标本 图 2A-E, 中国地质科学院标本编号 JK05006。

产地与层位 华南, 贵州省, 江口县, 翁会村, 陡山沱组上部黑色页岩。

描述 模式标本是迄今发现保存最好的八臂仙母虫(*Eoandromeda octobrachiata*)化石, 为室内新修理出的完整标本(图 2A), 采集于 2005 年的一次发掘中, 野外劈开的岩片仅出露化石一角。经仔细修理后呈现的化石体为略微椭圆的盘状, 直径 25–31 mm, 有八条侧缘平滑、呈螺旋状向外辐射的压扁的碳质条带, 排列规则如螺旋星系的旋臂一样(图 2A-E)。旋臂最大宽度达 2 mm, 厚度接近 1 mm(图 2-I), 碳质均匀致密, 表明旋臂在有机体生活期间几乎呈圆柱状, 可能为致密的有机质组成, 如肌肉质或胶质, 很难判断旋臂是否呈中空的管状。旋臂的近端汇聚在盘体的中央, 远端互相叠置, 在盘体边缘形成封闭的环状。碳质圆环外缘的暗线(图 2-B, E, 黑色箭头)表明生物体可能外被有包膜约束旋臂的生长。旋臂之间保存的碳膜很薄, 局部可见下部的围岩(图 2-C, 白色箭头)。该标本修理出的负膜碎片(图 2-G), 经树脂包埋分别制成平行(图 2H)和垂直化石表面的光学薄片(图 2-J, K), 显微镜下的观察表明化石体与围岩间存在一层有机质薄膜(图 2-J, K, 白色箭头), 但碳化的化石体中未见明显的细胞结构(图 2-H)。我们认为, 化石体可能是一个扁平的膜囊结构包裹着旋臂, 其间隙中充满流动的有机质(图 3-A)。但这个包膜没有折叠或开裂等的现象保存。化石体中央也没有保存口孔或触手等构造, 在旋臂边缘和化石体周缘也未见纤毛保存的痕迹。

我们先后所采集的其它十数件标本都保存欠佳, 显然为碳质风化后保留的部分实体, 直径为 15 至 29 mm 不等, 八条旋臂的远端多数风化尖灭。风化强烈的标本只保存旋臂中间部分的碳膜及其周边的褐色晕圈, 相互并不相连, 旋臂汇聚的中央部分和远端部分的碳质都风化殆尽, 然而短的碳质条带和淡色的晕圈仍然排列成规则的八辐射螺旋的盘形(图 2-F)。这也支持这样的解释, 即模式标本中旋臂间浅色的碳膜应为生物体软组织碳化成岩的结果, 并非旋臂的成岩晕圈, 而且化石体中央和旋臂远端的碳质较少, 易于被淋滤丧失。

值得注意的是, 在采集的 3 块标本中, 旋臂汇聚的中央区均偏于一侧, 显示化石是呈略侧斜的状态保存的(图 3-C; 图 4-A, B), 令我们猜测该类化石是否有侧面保存的标本? 如果有, 侧面保存的化石形态又如何? 经过仔细发掘后采集到的 5 块标本



被认为可能是八臂仙母虫侧面状态的压膜化石(图 4-C, D, E, F, G)。标本均呈圆形或椭圆形, 最大直径 19 至 27 mm。其中较大的 1 块明显具有上、下的分别, 下半部分被致密的碳膜覆盖, 上半部分可以分辨出

7—8 条碳质条带呈子午线状规则排列在化石表面, 条带宽度接近 2 mm, 其间为浅色的碳膜或暴露围岩, 条带向顶端极点位置汇聚, 但该标本在极区部位缺失碳膜(图 4-F, H)。

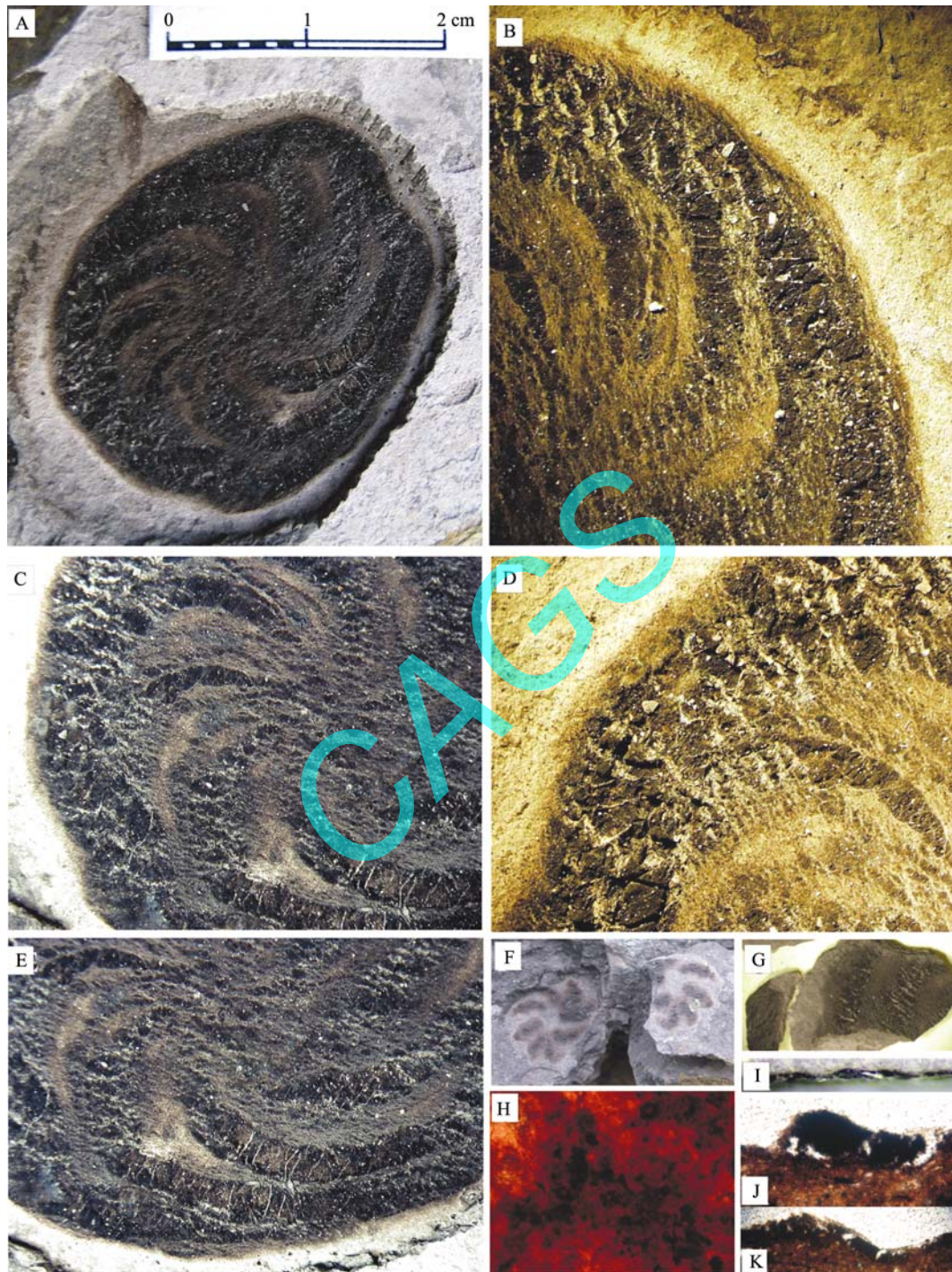


图 2 A-E, *Eoandromeda octobrachiata* Tang et al., 2008 的模式标本(JK05006); F, *E. octobrachiata* 的副型标本(JK05011)。G, 模式标本的负膜碎片。I, 负膜碎片的侧断面; H, 平行层面制备的光薄片; J, K, 垂直层面制备的光薄片

Fig. 2 A-E, Holotype of *Eoandromeda octobrachiata* (JK05006), part (A-E) and counterpart (G). B, C and E show details of the specimen with black arrows pointing to dark rim surrounding the arms, and white arrow indicating the area where the dark stain indicating the soft body has been worn away. Lines in G show positions of sections in I (broken surface), H, J and K (thin sections). F, Paratype of *E. octobrachiata* (JK05011)





图 3 A, 八臂仙母虫复原图。B-F, 部分八臂仙母虫的盘状标本

Fig. 3 A, Tentative reconstruction of *Eoandromeda octobrachiata*; B-F, Some disc-like specimens of *E. octobrachiata*

最大的 1 块可见数根明显的 2 mm 宽的碳质条带排列在表面, 但因保存不完整, 无法分辨极区的位置(图 4-E)。其余 3 块标本略小, 表面碳膜覆盖均匀, 不能区分条带, 疑为相互叠置较为紧密所致(图 4-C, D, G), 最小的 1 块标本周缘还保存了宽达 2 mm 的浅色碳膜, 显然无法用成岩晕圈来解释, 应当为生物体原有的有机质外膜碳化形成(图 4-D)。联系略侧斜过渡状态保存的八臂仙母虫化石, 对上述标本的观察使我们倾向于将它们解释为八臂仙母虫侧面埋藏的结果, 而非一个另外的类型。

依据模式标本致密的碳质旋臂和中央盘的基本特性重建的有机体(图 3-A), 显示这一未知生物为八根实心的辐射旋臂被一扁平的被囊所包裹, 整体呈透镜状或扁盘状的形态, 如同具有八瓣风叶的旋转风铃。旋臂汇聚的中央盘可能代表似肠腔构造(coelenteron-like structure)的位置, 和许多的刺胞动物类群相似。旋臂和中央盘可能代表一种由肌肉质或胶质组成的似肠腔(coelenteron-like)结构, 和许多的刺胞动物类群相似。然而, 致密弯曲、末端封闭的杆形旋臂, 既可能是一种疑似肠系膜的器官, 也

可能是生殖腺体或共生细菌的栖居器官。如果旋臂是性腺器官, 我们推测有机体也该保存单独的摄食渠道, 而共生细菌则可以满足这种能量转换的需要。

### 3 分类位置及生态位置的对比与讨论

目前要想确定性状简单的八臂仙母虫的确切分类位置是相当困难的, 尤其与现生的门类几乎没有可比性。但规则的八辐射旋臂、存在约束生长的囊膜等简单的性状已经至少可以将八臂仙母虫归入最早的真后生动物——双胚层动物(辐射动物)中。现生的栉水母动物由排列规则的类似消化道的子午管及附着密集纤毛的栉板带包围形成, 子午管及栉板带呈规则的子午线状排列, 从口面或反口面观察都呈现出明显的八辐射对称性, 且每条栉板带都呈两侧对称的特点。八射珊瑚有八条触手和分隔体腔的八瓣肌肉质的肠系膜。

这两个类别化石记录稀少。在中寒武世的“布尔吉斯”页岩(Conway Morris and Collins, 1996)和早寒武世地层中已经发现有八辐射形态的栉水母类碳膜化石和胚胎化石(Chen and Zhou, 1997; Chen et al.,



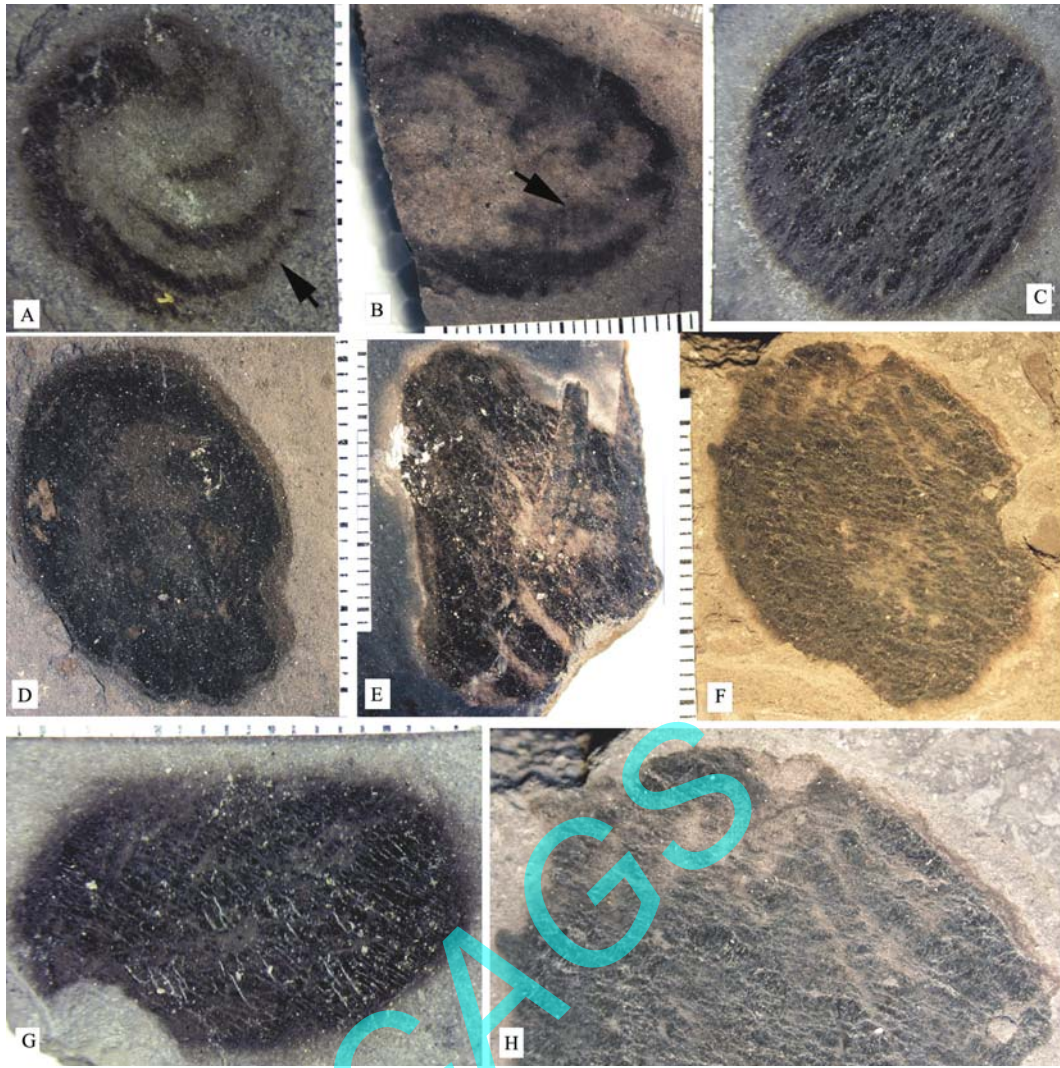


图 4 A, B, 略侧斜的八臂仙母虫盘状标本。C-G, 侧面保存的八臂仙母虫标本。H, F 上半部分放大。

Fig. 4 A, B, Disc-like specimens of *E. octobrachiata*; C-G, Lateral views of *E. octobrachiata*; H, Magnified photo of F

2007; 陈均远, 2004), 澄江化石库中还报道有栉水母类的栉板化石和八射珊瑚海笔类化石产出(Shu et al., 2006; 舒德干等, 2006)。甚至还报道识别出伊迪卡拉纪的栉水母化石, Dzik 博士也曾猜想部分伊迪卡拉纪“蕨叶”状文德生物(如 *Rangia*)可能与寒武纪最原始的双胚层动物栉水母存在演化关系(Dzik, 2002), 只是化石证据尚不充分, 但是基于种系发生的推理我们预测在新元古代应该出现八辐射的双胚层动物(Halanych, 2004; Dunn et al. 2008)。

然而, 依据八臂仙母虫的模式标本, 即使不考虑螺旋特性的区别, 与已知八辐射形态的栉水母和八射珊瑚进行简单地比较, 还是有疑问的。其旋臂保存为杆状致密的碳质实体, 既没有中部略凹呈现中空的迹象, 末端互相叠压未见孔洞, 与栉水母类八辐射栉板带下的子午管很难类比; 也没有如栉水母类那样着生整齐纤毛的栉板的印迹。而且旋臂在

中央汇聚, 这一点似乎又难以与八射珊瑚的肠系膜以及腔肠动物的生殖囊相比较。最近据称在风化的一些标本上观察到旋臂具有栉板状构造(Wang et al., 2008, Fig.3g; Zhu et al. 2008, fig. 1E, F, J), 我们所采获标本的旋臂局部也存在似栉板的现象(图 4-A, B, 箭头所示), 但以往我们认为这是碳质臂被差异淋滤形成的风化构造(图 2-B, D)。

而早寒武世的栉水母类才出现了明显的排列规则的栉板构造(陈均远, 2004; 舒德干等, 2006); 具触须的两辐射对称栉水母——似侧腕水母类(*Pleurobrachia*-like)(图 5-C)在早泥盆世也有化石记录(Stanley Jr and Sturmer, 1983, 1987)。

因此, 至少在伊迪卡拉纪八臂仙母虫所代表的辐射动物中可能还不存在象栉水母一样借助栉板及纤毛的运动来移动身体或取食的方式, 而可能采取截然不同的生活方式, 比如, 螺旋状摆动辐射臂使

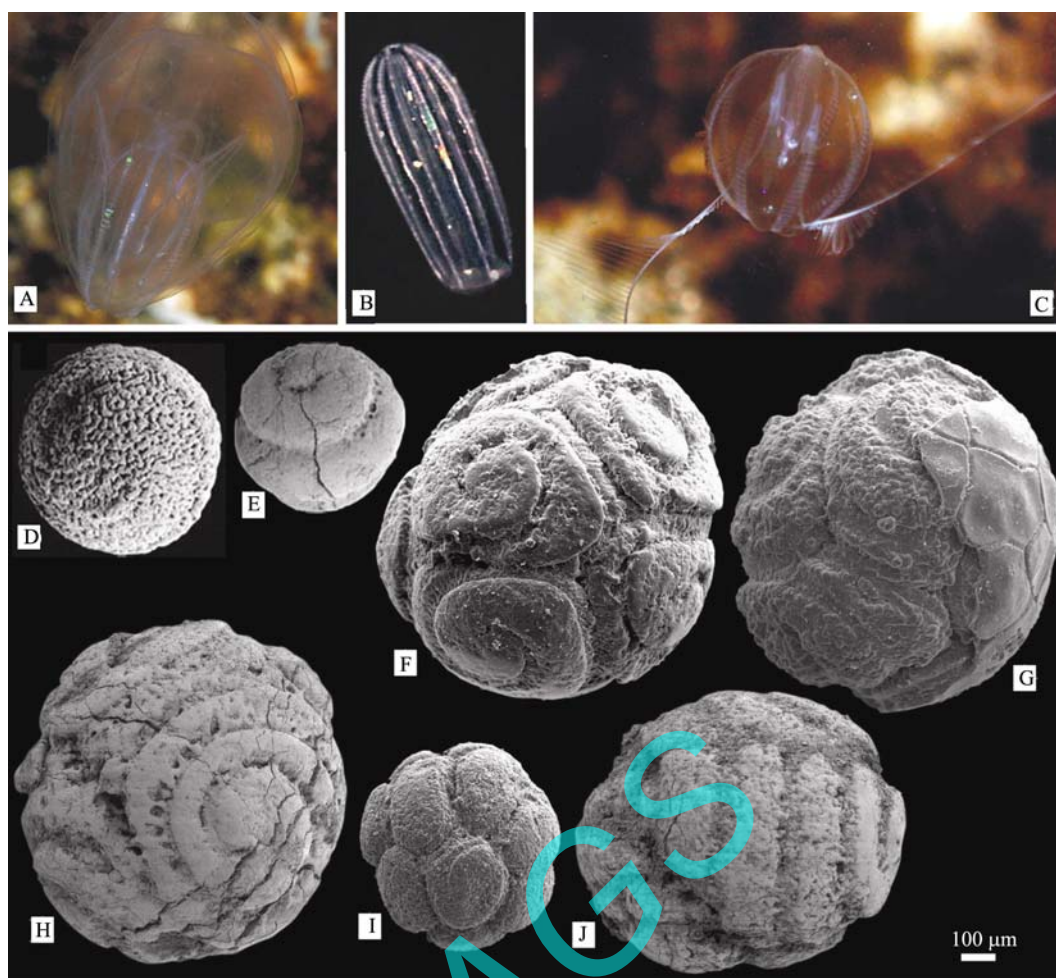


图 5 A-C, 现生栉水母标本, A, *Mnemiopsis*; B, *Beroe*; C, *Pleurobrachia*。D-J, 贵州瓮安陡山沱组螺旋状胚胎化石, D, E, 螺旋球状化石(引自 Xiao et al., 2007, 图 1-D 和 O); F-J, 分别具 8 个(F 和 G)、4 个(H 和 J)、16 个(I)螺旋卵裂球的胚胎化石。

Fig. 5 A-C, Extant ctenophoran specimens, A, *Mnemiopsis*; B, *Beroe*; C, *Pleurobrachia*. D-J, Putative embryos with helicospiral construction from the upper Doushantuo Formation at Weng'an, Guizhou Province; D, E, Helical spheroidal fossils (from Xiao et al., 2007, Fig.1, D and O). F-J, Spheroidal fossils with 8 (F and G), 4 (H and J) and 16 (I) helicopiral cleavage colonies possibly comparable to *Spiralicellula bulbifera* Xue et al., 1995

身体旋转如同 UFO 那样在海底泥质表面运动。

原始无体腔水生动物的密度都明显大于淡水甚至海水(Alexander, 1990), 如果还缺少浮游器官或适应主动游泳的证据, 那么最可能的解释是这种生物为底栖生活。仙母虫很有可能不是一个远洋浮游的动物, 致密的有机质旋臂和缺乏如同水母一样适于游泳的伞状缘膜或纤毛等证据, 表明其底栖生活的可能性更大。现生的绝大多数栉水母和水母型刺胞动物都是浮游的, 原因在于它们体内 90%以上都是水分, 并且具有复杂而发达的浮游器官。与寒武纪以后的化石保存不同, 仙母虫等致密厚重的碳化实体化石和高浮雕状的印痕化石分别在华南和澳大利亚的伊迪卡拉(震旦)系的同时发现, 不仅有地层对比意义, 而且表明其生物体(辐射旋臂)有机质含量很大, 应该为致密胶质甚至肌肉质的, 抵抗成岩破

坏的能力很强, 在南澳大利亚发现的化石材料也证实了这一判断(Zhu et al., 2008)。

如前文描述, 新近采集的标本可能是八臂仙母虫侧面保存的化石, 其形态已经与早寒武世“澄江生物群”中的帽天栉水母(*Maotianoascus*, Chen and Zhou, 1997; 陈均远, 2004)和中寒武世“布尔吉斯页岩”中的栉水母化石(*Ctenorhabdotus*; Conway Ms and Collins, 1996), 以及现生栉水母的原始类型 Cydippida 中的 *Mnemiopsis*(Sea walnut 海胡桃)(Faasse, 2006)(图 5A)和 *Beroe*(图 5-B)相当类似。侧压保存的化石上半部分可以分辨出辐射臂, 对应模式标本中间的旋臂近端部分, 而旋臂的远端部分可能扩展成叶片状(如同现生栉水母 *Lobata* 的叶片状结构 lobate membrane), 致使侧面标本的下半部分被碳膜均匀覆盖, 在国内同行所采集的一件钟罩形



标本上, 可以观察到下半部分辐射臂远端呈叶片状展开排列成叠瓦状, 但在正面观盘状的模式标本中因叠压无法区分, 如同复原的帽天栉水母利用口面周缘的裙膜摆动在海底浮游一样(Chen and Zhou, 1997, Fig.28), 八臂仙母虫在生长期中可能摆动叶片状的旋臂在海底运动, 只是与寒武纪以后的栉水母类相比, 体形致密笨重, 仅能在海底短距离的悬浮移动。帽天栉水母顶端还保存一近圆形的碳膜构造(Chen and Zhou, 1997, Fig.147), 被解释为栉水母反口面的平衡囊(statocyst)。我们的侧面标本和多数风化的盘状正面标本都缺失这部分的碳膜, 表明这部分碳膜相对较薄, 易于风化失去; 在南澳大利亚发现的八臂仙母虫印痕化石中央部分也呈斗笠状隆起(Zhu et al., 2008), 这些都与平衡囊的解释相吻合。

对比与八臂仙母虫同时代的化石形态可以探讨其系统分类的位置。典型的伊迪卡拉型印痕化石有盘状的三星盘虫, 其三条辐射臂也呈螺旋状自中心展开(Glaessner, 1959)。但与仙母虫相比, 三星盘虫的旋臂形态更为复杂, 中央有鳞球状的凸起, 由此向外分生出旋转对称的辐射臂(Fedonkin, 1985)。这种特征与伊迪卡拉纪和早寒武世地层中出现的三射旋转对称的三叶动物化石, 特别是其它两类具三辐射臂状结构的盘状化石 *Albumares* 和 *Anfesta* 可能密切相关(Fedonkin, 1985)。Wang Yue 等曾图示在翁会化石库中采集到三枚三辐射的碳质压膜化石(Wang et al., 2008, Fig.3a-c), 与俄罗斯“白海生物群”的 *Anfesta* 形态相似, 表明三射和八射生长的对称体制在陡山沱期已经同时存在。其它可能有亲缘关系的动物化石, 如寒武纪之初微型栖管状的阿纳巴管(*Anabaritids*), 在断面上与三星盘虫同样具有三射对称性, 不过, 阿纳巴管在整体形态上都与水螅型的腔肠动物对比, 而且与确认为腔肠动物的胚胎化石相共生(Kouchinsky et al., 1999)。

除了三辐射对称的特性, 八臂仙母虫、三星盘虫的共有特性是盘状螺旋生长。这种盘状螺旋和锥状螺旋的体态性状在生命体中都频繁出现, 通常认为是呈一定角度单向生长或多向生长的生物体两侧生长的增量不同, 导致曲率变化的螺旋弯曲现象(其中, 锥状螺旋为环绕曲率轴增殖的形态)。曾有假说认为, 生物的这种多向辐射、螺旋生长的方式遵循对数增长(1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21...)的趋势, 如同植物花序或叶序状排列生长(Steeves and Susex, 1989)。在伊迪卡拉纪的三星盘虫和八臂仙母虫所具有的三射和八射螺旋生长方式, 在种系发生上与上述的规律相吻合。

由于缺乏仙母虫个体发育的系列化石证据, 目前还不可能建立这种螺旋生长结构的发育模式。然而, 贵州瓮安大约同时代地层中出露的可能具动物亲缘的螺旋生长的胚胎化石, 提供了一个对比的选择。尽管这些早期卵裂阶段的胚胎化石未包含幼体或成年个体的形态信息, 但最近报道的螺旋形状的胚胎显然是处于后期发育阶段(Xiao et al., 2007), 这种形状在外包的囊胞(图 5-D)和胚胎(图 5-E)中都可以见到。此外, 同一地层中也产出曾定名为“球状旋胞藻”的胚胎状化石, 具有 8 个(图 5-F, G)、4 个(图 5-H, J)和 16 个(图 5-I)螺旋式卷绕的分裂球, 这些分裂球也呈盘状螺旋(图 5F-I)或者锥状螺旋(图 5-J)的形状定向排列在胚胎化石中。或许较常见的八螺旋球形态代表未孵化的八臂仙母虫幼体; 较罕见的四或十六螺旋球形态与八螺旋球形态还很难联系。虽然分裂球的螺旋式特性可以排除其属于早期胚胎卵裂发育阶段的可能性, 但胚胎化石中保存的 4-8-16 分裂球的数量容易让我们推想其仍处于卵裂的早期阶段, 目前只能用胚胎滞育的假设来解释这一矛盾的现象(Xiao et al., 2007)。“瓮安生物群”中常见的磷酸盐化具刺球状化石 *Tianzhushania* 和发现于峡东地区陡山沱组近底部燧石中的同类化石, 也被认为是滞育的卵囊胞胚胎化石(Yin et al., 2007; 尹磊明等, 2008), 可能在异常环境(磷酸盐相或硅质相)中早期卵裂发育停滞如同成体中出现幼态持续或幼态性熟现象, 是普遍发生的一种生存适应。

尽管在八臂仙母虫、三星盘虫等宏体化石和被视作早期动物胚胎的微体球状化石之间建立直接的联系还相当困难, 但有必要特别关注地层中集中出现独特的盘状螺旋和锥状螺旋结构的胚胎化石记录, 它们与三胚层动物中的软体动物等早期卵裂阶段分裂球螺旋式排列结构明显不同。而在陡山沱组的胚胎化石和宏体化石中都保存了类似的螺旋式结构, 这可能标志着多细胞生命存在一个新的分支, 它在个体发育的很早期就建立了螺旋式排列和生长的体制, 这种体制可能更早于辐射对称或两辐射对称的体制。

## 4 结论

在贵州江口翁会地区伊迪卡拉(震旦)系陡山沱组上部发现的盘状八臂仙母虫化石具有螺旋八辐射的独特性状, 同层位产出侧压保存的该类化石呈现了八辐射的化石栉水母和现生栉水母动物的基本特征。通过与国外同时代典型的辐射动物类别和国内邻区同层位球状胚胎化石的对比讨论, 我们认为八臂仙母虫的辐射臂盘状螺旋生长、致密厚重、缺乏

栉板和纤毛等运动和摄食构造,可能属于更加原始的性状,也可以说,八臂仙母虫可能代表着最古老的栉水母类,推测可能为真后生动物的基干类群之一。

致谢:中国地质科学院地质研究所陈方远协助照相,胡英明磨制薄片,在此一并表示衷心感谢。今年适逢地质研究所邢裕盛教授 80 岁华诞,唐烽承蒙指导获得硕士、博士学位。特撰此文表达敬意和感谢!

## 参考文献:

- 陈均远. 2004. 动物世界的黎明[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1-366.
- 陈孟莪, 萧宗正, 袁训来. 1994. 晚震旦世的特种生物群——庙河生物群新知[J]. 古生物学报, 33(4): 392-403.
- 陈孟莪, 萧宗正. 1992. 峡东震旦系陡山沱组宏体生物群[J]. 古生物学报, 31(5): 513-529.
- 丁莲芳, 李勇, 胡夏嵩, 肖娅萍, 苏春乾, 黄建成. 1996. 震旦纪庙河生物群[M]. 北京: 地质出版社, 1-221.
- 舒德干, CONWAY MORRIS Simon. 2006. 澄江化石库中的双胚层动物新知[J]. 地学前缘, 13(6): 227-233.
- 唐烽, 尹崇玉, 刘鹏举, 段德麟, 高林志. 2008. 华南伊迪卡拉纪“庙河生物群”的属性分析[J]. 地质学报, 82(5): 601-611.
- 唐烽. 2007. 早震旦世宏体碳质压膜化石(C). 见尹崇玉等编, 伊迪卡拉(震旦)纪早期磷酸盐化石生物群[M]. 北京: 地质出版社, 69-79.
- 王约, 王训练. 2006. 黔东北新元古代陡山沱组宏体藻类的固着器特征及其沉积环境意义[J]. 微体古生物学报, 23(2): 154-164.
- 薛耀松, 唐天福, 俞从流, 周传明. 1995. 贵州瓮安—开阳地区陡山沱组含磷岩系的大型球形绿藻化石[J]. 古生物学报, 34(6): 688-706.
- 薛耀松, 周传明, 唐天福. 1999. “动物胚胎”——对瓮安地区陡山沱组微体化石的错误解释[J]. 微体古生物学报, 16(1): 1-4.
- 尹崇玉, 唐烽, 柳永清, 高林志, 杨之青, 王自强, 刘鹏举, 邢裕盛, 宋彪. 2005. 长江三峡地区埃迪卡拉(震旦)系锆石 U-Pb 新年龄对庙河生物群和马雷诺冰期时限的限定(英文)[J]. 地质通报, 24(5): 393-400.
- 尹崇玉, 王砚耕, 唐烽, 万渝生, 王自强, 高林志, 邢裕盛, 刘鹏举. 2006. 贵州松桃南华系大塘坡组凝灰岩锆石 SHRIMP II U-Pb 年龄[J]. 地质学报, 80(2): 273-278.
- 尹磊明, 周传明, 袁训来. 2008. 湖北宜昌埃迪卡拉系陡山沱组天柱山卵囊胞—Tianzhuahania 的新认识[J]. 古生物学报, 47(2): 129-140.
- 赵元龙, 陈孟莪, 彭进, 何明华, 喻美艺, 王约. 2004. 新元古代陡山沱组庙河生物群在贵州江口的发现[J]. 科学通报, 49(1): 1-3.
- embryos: Reply[J]. Nature, 446(7136): E10-E11.
- CHEN Jun-yuan, ZHOU Gui-qing. 1997. The Cambrian explosion and the fossil record[J]. Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Taichung, 10: 11-105.
- Chen Jun-yuan. 2004. the dawn of animal world [M] Nanjing: Jiangsu science and Technology Press, 1-366(in Chinese).
- CHEN Jun-yuan, SCHOPF J W, BOTTJER D J, ZHANG C Y, KUDRYAVTSEV A B, TRIPATHI A B, WANG X Q, YANG Y H, GAO X, YANG Y. 2007. Raman spectra of a Lower Cambrian ctenophore embryo from Northwestern Shaanxi, China[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104(15): 6289-6292.
- CHEN Meng-e, XIAO Zhong-zheng, YUAN Xun-lai. 1994. A new assemblage of megafossils—Miaohe Biota from upper Sinian Doushantuo Formation, Yangtze Gorges[J]. Acta Palaeontologica Sinica, 33(4): 392-403 (in Chinese with English abstract).
- CHEN Meng-e, XIAO Zhong-zheng. 1992. Macrofossils biota from upper Sinian Doushantuo Formation in eastern Yangtze Gorges, China[J]. Acta Palaeontologica Sinica, 31(5): 513-529 (in Chinese with English abstract).
- CONDON D, ZHU Mao-yan, BOWRING S, WANG Wei, YANG Ai-hua, JIN Yu-gan. 2005. U-Pb Ages from the Neoproterozoic Doushantuo Formation, China[J]. Science, 308: 95-98.
- CONWAY Ms S, COLLINS D H. 1996. Middle Cambrian ctenophores from the Stephen Formation, British Columbia[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, 351: 279-308.
- DING Lian-fang, LI Yong, HU Xia-shong, XIAO Ya-ping, SU Chun-qian, HUANG Jian-cheng. 1996. Sinian Miaohe Biota[M]. Beijing: Geological Publishing House, 1-221.
- DUNN C W, HEJNOL A, MATUS D Q, PANG K, BROWNE W E, SMITH S A, SEAVER E, ROUSE G W, OBST M, EDGEcombe G D, SORESENSEN M V, HADDOCK S H D, SCHMIDT-RHAESA A, OKUSU A, KRISTENSEN R M, WHEELER W C, MARTINDALE M Q, GINBET G. 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. Nature, 452: 745-749.
- DZIK J. 2002. Possible ctenophoran affinities of the Precambrian “Sea-pen” *Rangia*[J]. J of Morphology, 252: 315-334.
- FAASSE M A, BAYHA K M. 2006. The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in coastal waters of the Netherlands: an unrecognized invasion[J]? Aquatic Invasions, 1: 270-277.
- FEDONKIN M A. 1985. Systematic description of Vendian Metazoa. In: SOKOLOV B S, IVANOVSKI A B. (eds.), Vendskaya Sistema[M], Vol. 1, Paleontology. Nauka, Moscow, 70-106 (in Russian).
- GLAESSNER M F. 1959. The oldest fossil faunas of South Australia[J]. Geologische Rundschau, 47: 522-531.
- HAGADORN J W, XIAO Shu-hai, DONOGHUE P C J, BENGTON S, GOSTLING N J, PAWLOWSKA M, RAFF E C, RAFF R A, TURNER F R, YIN Chong-yu, ZHOU Chuan-ming, YUAN Xun-lai, MCFEELY M B, STAMPANONI M, NEALSON K H. 2006. Cellular and Subcellular Structure of Neoproterozoic Animal Embryos[J]. Science, 314: 291-294.
- HALANYCH K M. 2004. The new view of animal phylogeny[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 35: 229-256.
- KIM J, KIM W, CUNNINGHAM C W. 1999. A new perspective on

## References:

- ALEXANDER R M. 1990. Size, speed and buoyancy adaptations in aquatic animals[J]. American Zoologist, 30(1): 189-196.
- BAILEY J V, JOYE S B, KALANETRA K M, FLOOD B E, CORSETTI F A. 2007a. Evidence of giant sulphur bacteria in Neoproterozoic phosphorites[J]. Nature, 445: 198-201.
- BAILEY J V, JOYE S B, KALANETRA K M, FLOOD B E, CORSETTI F A. 2007b. Undressing and redressing Ediacaran



- lower metazoan relationships from 18S rDNA sequences[J]. Mol. Biol. Evol., 16: 423-427.
- KOUCHINSKY A, BENGTSON S, GERSHWIN L. 1999. Cnidarian-like embryos associated with the first shelly fossils in Siberia[J]. Geology, 27(7): 609-612.
- PETERSON K J, MCPHEE M A, EVANS D A D. 2005. Tempo and mode of early animal evolution: inferences from rocks, Hox, and molecular clocks[J]. Paleobiology, 31(2): 36-55.
- SHU De-gan, CONWAY MORRIS S, HAN Jian. 2006a. Lower Cambrian vendobionts from China and Early Diploblast evolution[J]. Science, 2006, 312: 731-734.
- SHU De-gan, CONWAY MORRIS S. 2006. New diploblasts from Chengjiang fossil lagerstätte [J]. Earth Science Frontiers, 2006b, 13(6): 227-233 (in Chinese with English abstract).
- STANLEY Jr G D, STURMER W. 1983. The first fossil ctenophore from the Lower Devonian of West Germany[J]. Nature, 303: 518-520.
- STANLEY Jr G D, STURMER W. 1987. A new fossil ctenophore discovered by X-rays[J]. Nature, 328: 61-63.
- STEEVES T A, SUSSEX I M. 1989. Patterns in Plant Development[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1-221.
- STEINER M. 1994. Die neoproterozoischen Megaalgen Sudchinas[J]. Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, 15(E), 1-146 (in German with English abstract).
- TANG Feng, YIN Chong-yu, BENGTSON S, LIU Yong-qing, WANG Zi-qiang, LIU Peng-ju, GAO Lin-zhi. 2006. New discovery of macroscopic fossils from the Doushantuo Formation, Sinian System in the Yangtze Gorges area[J]. Chinese Science Bulletin, 51(11): 1487-1493.
- TANG Feng. 2007. Macroscopic carbonaceous compressions in the early Ediacaran (Sinian)[C]. In: YIN Chong-yu, LIU Yong-qing, GAO Lin-zhi, WANG Zi-qiang, TANG Feng, LIU Peng-ju, (Eds.), The phosphatized biota from the Early Ediacaran (Sinian) in South China[M]. Geological Publishing House, Beijing: 69-79 (in Chinese).
- TANG Feng, YIN Chong-yu, LIU Peng-ju, DUAN De-ling, GAO Lin-zhi. 2008. Morphological Comparison of the Ediacaran Miaohu Biota from South China: Implications for Their Affinities and Ecology[J]. Acta Geologica Sinica, 82(5): 601-611 (in Chinese with English abstract).
- TANG Feng, YIN Chong-yu, BENGTSON S, LIU Peng-ju, WANG Zi-qiang, GAO Lin-zhi. 2008. Octoradiate spiral organisms in the Ediacaran of South China[J]. Acta Geologica Sinica, 82(1): 27-34.
- WANG Yue, WANG Xun-lian, HUANG Yu-ming. 2008. Megascopic symmetrical metazoans from the Ediacaran Doushantuo Formation in the northeastern Guizhou, South China[J]. Journal of China University of Geosciences, 19(3): 110-134.
- WANG Yue, WANG Xun-lian. 2006. The holdfasts of macroalgae in the Neoproterozoic Doushantuo Formation in northeastern Guizhou Province and their environmental significance[J]. Acta Micropalaeontologica Sinica, 23(2): 154-164 (in Chinese with English abstract).
- XIAO Shu-hai, ZHANG Yun, KNOLL A H. 1998. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite[J]. Nature, 391: 553-558.
- XIAO Shu-hai, KNOLL A H. 2000. Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation at Weng'an, Guizhou, South China[J]. Journal of Paleontology, 74(5): 767-788.
- XIAO Shu-hai, YUAN Xun-lai, STEINER M, KNOLL A H. 2002. Macroscopic carbonaceous compressions in a terminal Proterozoic shale: Systematic reassessment of the Miaohu Biota, South China[J]. Journal of Paleontology, 76(2): 347-376.
- XIAO Shu-hai, HAGADORN J W, ZHOU Chuan-ming, YUAN Xun-lai. 2007a. Rare helical spheroidal fossils from the Doushantuo Lagerstätte: Ediacaran animal embryos come of age[J]? Geology, 35: 115-118.
- XIAO Shu-hai, ZHOU Chuan-ming, YUAN Xun-lai. 2007b. Undressing and redressing Ediacaran embryos[J]. Nature, 446(7136): E9-E10.
- XUE Yao-song, TANG Tian-fu, YU Cong-liu, ZHOU Chuan-ming. 1995. Large spheroidal chlorophyta fossils from Doushantuo Formation phosphoric sequence (late Sinian), central Guizhou, South China[J]. Acta Palaeontologica Sinica, 34(6): 688-706 (in Chinese with English abstract).
- XUE Yao-song, ZHOU Chuan-ming, TANG Tian-fu. 1999. "Animal embryos"—a misinterpretation of Neoproterozoic microfossils[J]. Acta Micropalaeontologica Sinica, 16(1): 1-4 (in Chinese with English abstract).
- YIN Chong-yu, BENGTSON S, YUE Zhao. 2004. Silicified and phosphatized *Tianzhushania* spheroidal microfossils of possible animal origin from the Neoproterozoic of South China[J]. Acta Palaeontologica Polonica, 49: 1-12.
- YIN Chong-yu, TANG Feng, LIU Yong-qing, GAO Lin-zhi, YANG Zhi-qing, WANG Zi-qiang, LIU Peng-ju, XING Yu-sheng, SONG Biao. 2005. New U-Pb zircon ages from the Ediacaran (Sinian) System in the Yangtze Gorges: constraint on the age of Miaohu biota and Marinoan glaciation [J]. Geological Bulletin of China, 24(5): 393-400.
- YIN Chong-yu, WANG Yan-geng, TANG Feng, WAN Yu-sheng, WANG Zi-qiang, GAO Lin-zhi, XING Yu-sheng, LIU Peng-ju. 2006. SHRIMP II U-Pb Zircon Date from the Nanhuan Datangpo Formation in Songtao County, Guizhou Province [J]. 80(2): 273-278 (in Chinese with English abstract).
- YIN Lei-ming, ZHU Mao-yan, KNOLL A H, YUAN Xun-lai, ZHANG Jun-ming, HU Jie. 2007. Doushantuo embryos preserved inside diapause egg cysts[J]. Nature, 446: 661-663.
- YIN Lei-ming, ZHOU Chuan-ming, YUAN Xun-lai. 2008. New data on *Tianzhushania*—an Ediacaran diapause egg cyst from Yichang, Hubei[J]. Acta Palaeontologica Sinica, 47(2): 129-140 (in Chinese with English abstract).
- ZHAO Yuan-long, CHEN Meng-e, PENG Jin, HE Ming-hua, YU Mei-yi, WANG Yue. 2004. Discovery of a Miaohu-type Biota from the Neoproterozoic Doushantuo Formation in Jiangkou County, Guizhou Province, China[J]. Chinese Science Bulletin, 49(1): 1-3.
- ZHOU Chuan-ming, XIAO Shu-hai. 2007. Ediacaran  $\delta^{13}\text{C}$  chemostratigraphy of South China[J]. Chemical Geology, 237: 89-108.
- ZHOU Chuan-ming, XIE Gu-wei, MCFADDEN K, XIAO Shu-hai, YUAN Xun-lai. 2007. The diversification and extinction of Doushantuo-Pertatataka acritarchs in South China: causes and biostratigraphic significance[J]. Geological Journal, 42: 229-262.
- ZHU Mao-yan, GEHLING J G, XIAO Shu-hai, ZHAO Yuan-long, DROSER M L. 2008. Eight-armed Ediacara fossil preserved in contrasting taphonomic windows from China and Australia[J]. Geology, 36: 867-870.