

寒武纪水母化石研究现状与展望*

韩健^① 李国祥^② 久保田信^③ 王星^④ 欧强^⑤

①副研究员, ④硕士, 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研究员, 中国科学院南京地质与古生物研究所, 南京 210008; ③教授, 日本京都大学临海实验室, 和歌山 649-2211; ⑤副教授, 中国地质大学(北京)早期生命演化实验室, 北京 100083

*国家自然科学基金(41272019、41372021), 教育部高等学校博士学科点专项科研基金(20116101130002), 国家重点基础研究发展计划(973计划)(2013CB835002、2013CB837100)和国家外国专家局引智计划(P201102007)资助

关键词 寒武纪; 宽川铺生物群; 澄江生物群; 刺细胞动物; 两侧对称动物; 外骨骼

摘要 简述了水母的早期化石记录, 并根据华南寒武系发现的立方水母干群化石, 讨论了祖先型水母的辐射对称、躯体构型、生活史、生活习性, 以及外骨骼的形成特征, 推测水母类在寒武纪大爆发初期先于两侧对称动物基本完成其高级分类单元的宏演化。寒武纪的水母在生活习性上可以分为底栖固着型和游泳型两种。

在海洋馆常能欣赏到各种五颜六色的发光的水母, 清清透透, 美轮美奂, 轻巧得如古典韵律, 给人无尽的遐想。然而, 如同它们的英文名称——美杜莎(*medusa*), 婀娜多姿甚至妖娆的美却因为有毒的刺细胞而使人望而却步。我们不禁要问, 这种将柔若无骨的优雅和近乎邪恶的毒性集于一身的品性是如何修炼而成的?

水母是一类躯体由内、外两个胚层构成的肉食性的无脊椎动物, 绝大部分在海洋里浮游生活, 在一些淡水湖中也可见到它们的踪影。因为具有特征的刺细胞, 它们在分类学上和珊瑚一起隶属于刺细胞动物门。目前, 水母类作为一个超纲级分类单元, 包括水螅纲(*Hydrozoa*)、钵水母纲(*Scyphozoa*)、立方水母纲(*Cubozoa*)和十字水母纲(*Staurozoa*)^[1]。在生活史方面, 十字水母在经历浮浪幼虫阶段之后会固着生活, 而其他类型继续变态发育, 转变为水母型, 所以水母类生命周期的最后阶段的生活方式可分为两种类型: 底栖生活的水母(后者)和自由游泳的种类(前三者)。

一个世纪以来, 围绕水母的共同祖先究竟是固着水螅型还是游泳水母型一直存有争议。分子生物学结合形态学的分析表明水母超纲属于一个和珊瑚纲并列的单系的姊妹群^[2-5], 因此为我们奠定了探索水母超纲的共同祖先的理论基础。根据这一基础, 动物学家推测, 水母超纲的共同祖先应当是水螅型的, 跟珊瑚纲类似^[2]。水母型究竟是以哪种方式、何时、在哪个类群中率先演化出来的? 是否水母型是从不同类群中独自演化出来的? 这些问题至今没有令人满意的答案, 其中一个原因在于水母类四个纲之间的相互关系仍然处于较大争议之中^[6-7], 但目前绝大多数学者倾向于认为, 属于固着类型的十字水母纲是最早出现的类群^[2,4]。仅有个别十字水母, 如*Tesserantha*, 属于自由游泳的类型, 所以水母型很有可能在这一纲中率先获得。然而这些分子生物学的研究成果能否得到化石记录的支持和验证? 是否有希望发现固着型的水母化石? 能否发现由固着型向游泳型转变的一些化石记录的线索? 这也是撰写本文的目的所在。

1 软躯体化石记录

根据分子生物学的估算，刺细胞动物的共祖在850~635 Ma前的成冰纪(Cryogenian)就应当已经出现了^[8](图1)，远早于各种两侧对称动物，水母共祖出现于635~542Ma前的埃迪卡拉

纪^[9]。不过，通过水母化石来证实分子生物学的这一计算结果绝非易事。由于水母身体柔软，身体90%都是由水组成的，并且通常缺少硬体组织，因此水母化石在地史记录中极少，仅在一些特异埋葬的化石库中才能得以现身。

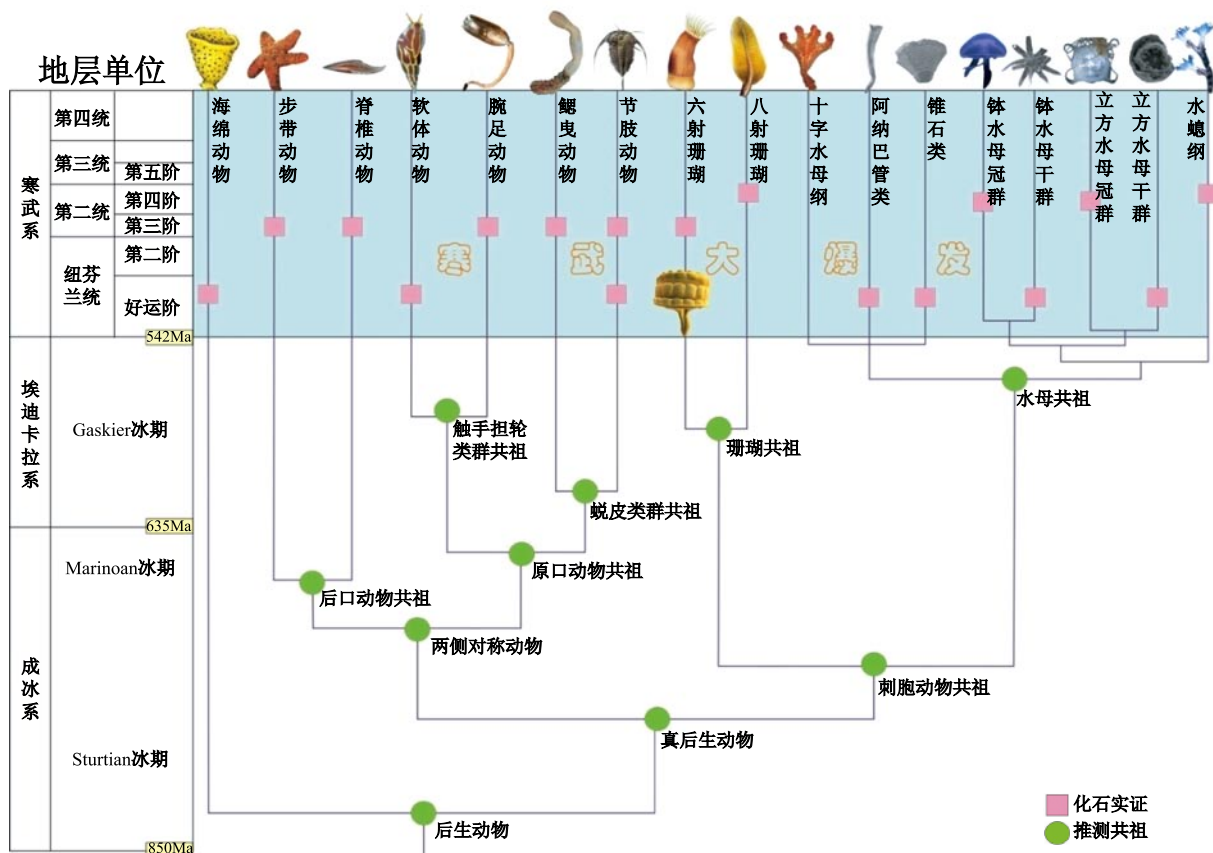


图1 根据分子生物学和化石记录推测的刺细胞动物演化图

最早的呈软躯体状态保存的疑似水母化石以印模状态的确出现在埃迪卡拉纪^[10]的粗碎屑岩中。然而，这些呈辐射对称的化石虽然数量以及体型庞大，但因为跟现代的水母差别较大，有些甚至可能属于一些蕨叶状的生物(如 *Charnia*)的固着盘留下来的印痕，所以其生物属性大多存有疑问^[11]。尤其当A. Seilacher^[12]提出“文德生物”(Vendobionta)——即埃迪卡拉生物群属于由多个单细胞动物构成的非常特殊的类群，与现生后生动物无亲缘关系——的观点后，传统将这些化石解释为水母的观点几乎遭到了毁灭性的打击。然而，不是所有的古生物学家都能接受“文德生物”这个非常独特的

观点。因为其中一些类型，更有可能属于水母的干群，如 *Eoporpita medusa* 看似有许多触手状结构分布在圆盘状外伞周围(图2)，显然并非蕨叶状的生物的固着柄留下的印模。但是“文德生物”这个观点提醒人们，不是所有的辐射对称的圆盘形的埃迪卡拉化石类型都与水母有关，其中一种八辐射对称(具有八旋臂的)类型 *Eoandromeda* 可能与栉水母更为接近^[13]。

到目前为止，最令人信服的最早的水母化石来自于美国芝加哥附近石炭纪著名的Mazon Creek组和北美犹他州中寒武统(505 Ma)。在Mazon Creek组，钵水母、立方水母和水螅化石保存在黄铁矿结核中^[14-16]。犹他州发现的一些

水母化石压扁保存在页岩当中,其中包括水螅纲、立方水母纲和钵水母纲的代表^[17]。这些水母化石不仅仅保存了完整的水母伞状外形及触手,而且还保存了其他一些特征使其足以鉴定到目一级的分类单元。如钵水母纲中除了冠水母目以外,旗口水母保存了冠状肌以及可能的生殖腺,在一些触手表面还能观察到用于捕食的刺胞丛(nematocyst battery)^[17]。虽然还没有发现十字水母纲的化石代表,但这一研究成果表明,水母各个纲一级分类单元的代表在中寒武世就已经出现了。在这一时期,它们的体型、形态结构和生活方式与现代类型已经没有实质性的差别。然而这些化石对于解译埃迪卡拉生物群似乎并没有任何启事意义,所以我们期望在紧随埃迪卡拉纪之后的早寒武世,也就是寒武纪生命大爆发时期找到一些刺细胞动物中间类型或者水母干群化石,从而构建一个完整的从埃迪卡拉时期水母祖先逐渐过渡到现代型的水母冠群的演化序列。



图2 南澳埃迪卡拉纪埃迪卡拉山水母状化石*Eoporpita medusa*(原始银币水母),圆盘状伞体周围有很多触手状结构(图中硬币直径约1 cm)

2 寒武纪小壳化石中的水母干群化石

中国陕南寒武纪初期的宽川铺组(距今大约535 Ma)以盛产磷酸盐化的微体小壳化石和后生动物胚胎化石而闻名于世,因为处于寒武纪生命大爆发的最初阶段,所以其重要研究意义不言而喻。其中的一些小壳化石呈辐射对称或者两辐射对称,因而绝大多数古生物学家认为这

些化石与刺细胞动物(尤其是水母)有关^[18]。但由于这些化石类型都是一些几丁质的或者生物矿化的外骨骼,缺乏软躯体结构的相应证据,因而它们的分类位置长期停留在猜测阶段。

以*Olivoooides*(橄榄蛋,图3)为代表的呈五辐射对称的动物胚胎化石及其孵化后的幼体在宽川铺组的发现彻底打破了这个僵局^[19-20]。因为这一化石类型的胚胎和幼体的外骨骼都具有非常典型的密集交错的星刺状装饰(图3A),并且在胚胎化石的口极这些星状刺逐渐转变为幼体表面的密集纵纹(图3B),因而这一类型的胚胎化石可以更加可靠地与其幼体对应起来,从而允许古生物学家构建一个从早期胚胎发育到孵化幼体甚至成体的个体发育及生长序列。研究表明,这些五辐射对称的类型属于罕见的多卵黄的直接发育的后生动物,与同样呈现五辐射对称的棘皮动物(如海星、海胆)毫无瓜葛。其幼体的密集纵纹和宽缓的环脊(图3C)与现代钵水母纲冠水母目的水螅体所分泌的几丁质的围鞘(periderm)颇为相似,加之这些化石只有顶端一个开口,因此绝大多数相关学者认为这一类化石属于刺细胞动物,尤其是与钵

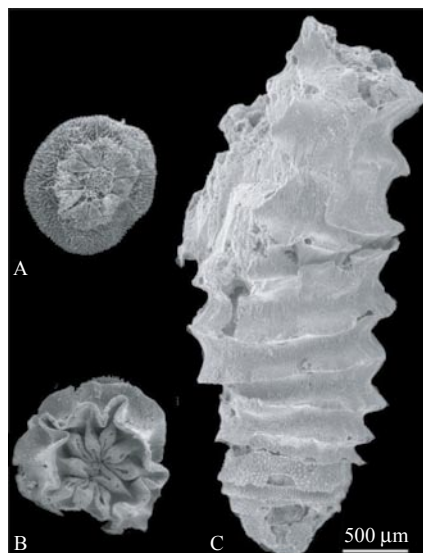


图3 寒武纪小壳化石*Olivoooides*扫描电镜照片(A. *Olivoooides* 胚胎化石(口视图); B. 幼体化石,示围鞘口部(顶视图); C. 近成体化石(侧视图))

水母纲冠水母目更加接近。近年来发现的可能的节肢动物^[21]和海葵状化石^[22]意味着宽川铺组的磷酸盐化作用不但可以精确复制动物的外表,而且化石内部的极其微小的软躯体结构也偶尔可以完好保存;后者可以通过同步辐射X射线或者Micro-CT等仪器手段所探知^[22],这就为后续的追踪化石内部结构的研究带来了希望。通过X射线研究表明,一些*Olivooides*围鞘内部中轴部位具有一个远离围鞘侧壁的细长的柱状结构,该柱状结构上部与围鞘的口部相接,而下部通常不完整。柱状结构被另外一些学者解释为消化道,进而推测*Olivooides*很可能属于一些与翻吻动物相关的两侧对称动物^[23]或者一类非刺胞动物的辐射对称动物干群^[24]。

近日,西北大学早期生命研究所的研究人员及其国际合作团队研究发现,宽川铺组一些五辐对称的化石胚胎可能属于立方水母^[25],是目前已知最古老的立方水母化石记录,较先前从北美犹他州中寒武统中发现的四辐射对称的立方水母化石至少早2 000万年。这些立方水母胚胎化石虽然直径仅有0.6 mm左右,但显微CT研究清楚地揭示这些化石呈现出非常精致的原生结构,而极少受到微生物降解作用的破坏。这些化石不仅保存了细小的位于内

伞的五对非常短的触手、中央垂管、深凹的外伞等外部形态,而且还保存了呈五辐射对称排列的隔膜(septum)、生殖腺(gonad)、副隔膜(accessory septum)、上系膜(suspensorium)、假缘膜(velarium)、下系膜(frenulum)等微观内部结构,其中后两者为现代立方水母所特有(图4)。出乎意料的是,其隔膜、生殖腺、副隔膜以及由隔膜衍生出来的众多片状构造,将这些胚胎化石的消化循环腔进一步分区,其中有些标本大大小小的消化循环腔分区的数量多达70个,远远超过现生类型的8或者16个,所以其消化循环腔的分区程度远远大于现生的类型。这些化石应当属于立方水母的干群而不是冠群,原因在于:①触手缺乏足垫(pedalia)。现代立方水母的触手足垫虽然位于内伞边缘,但是其根部通过一个膝折绕到伞部边缘。②缺乏现代水母通常所具有的感觉器官。现代立方水母生命史研究表明,其感觉器官源自于正辐位触手^[26]。③现代立方水母缺乏缘叶,而在当前化石中,却发育5个正辐位缘叶和10个从辐位缘叶。④现代立方水母只具有正辐位下系膜(frenulum),并缺乏化石立方水母相对较小的从辐位下系膜。⑤现代立方水母的消化循环腔分区的数量远远少于化石立方水母。⑥化石立方水母还具有从辐

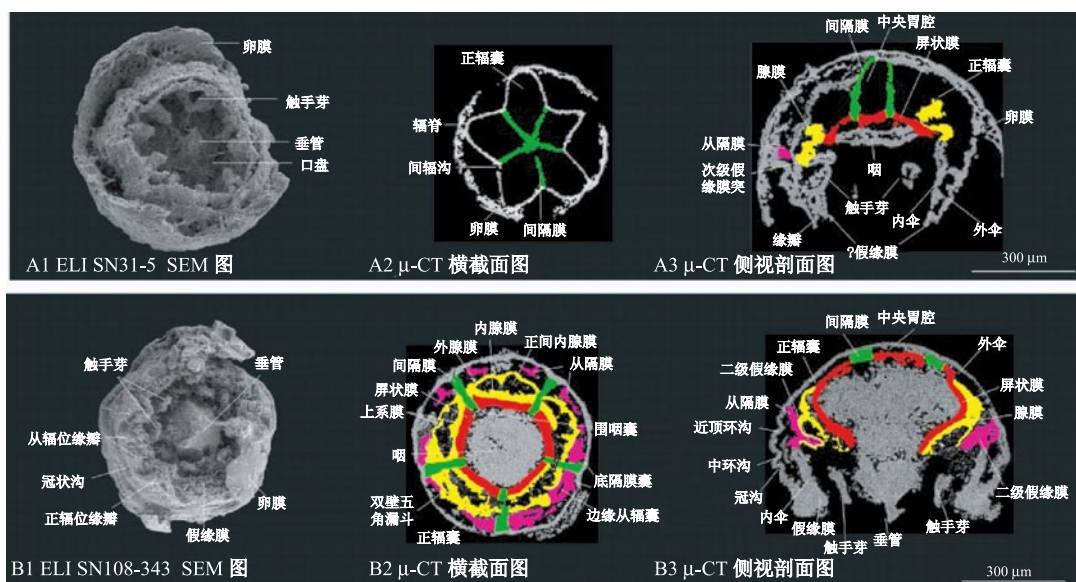


图4 陕南寒武系宽川铺组立方水母干群化石(示A、B两枚标本)

位的副隔膜，在现生水母中都未见到此构造，其功能未知，但有可能扮演生殖腺的角色。⑦和现代水母的生殖腺位置完全对应的位于化石正辐囊之中的成对生殖腺是将这些化石的分类位置排除在十字水母纲之外的关键证据。生殖腺在化石水母中存在愈合和进一步分叉的现象(图4B2)，但这种现象未见于现代类型。所有这些差别为探索立方水母冠群的演化提供了非常丰富的线索。

3 问题探讨

3.1 辐射对称

现代水母大多沿着口部一反口部体轴呈现四辐射对称，其中四个隔膜一般各位于间辐位，而垂管口叶均指向正辐位(图5A)。根据五辐对称的微体立方水母化石内部发现的隔膜以

及其他器官的定位关系，我们可以建立五辐对称水母横截面的坐标系(图5B)。这样一来，即使化石局部保存差强人意，也可以通过轴向上的结构对称性重复和相对位置准确识别一些微观构造。类似的情形还可以推广到三辐射等其他对称形式的类型(图5C)。一些两辐射对称的类型，如锥石类^[18]，它们的定向还需要得到软躯体结构的进一步证实。这一方面的研究非常重要，因为珊瑚类具有两个体轴(口一反口轴、背一腹轴)，到目前为止，分子生物学研究还不能最终确定水母类的背腹轴具体位置和其方向。如何建立一个同时适应于水母类和珊瑚类的坐标系，或者说如何在水母中找到垂直珊瑚口一反口轴的背腹轴，可能还需要分子生物学和古生物学的共同努力。另外，为什么现代水母绝大多数呈四辐射对称而化石类型具有多种对称方式？迄今为止还没有一个满意的答案。

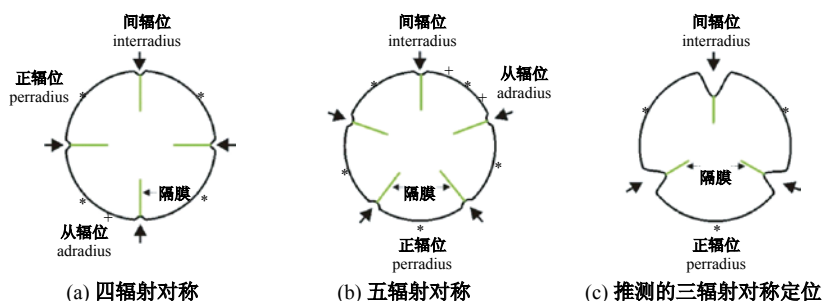


图5 水母在不同辐射对称条件下的定位，根据隔膜确定其间辐位

3.2 直接发育和间接发育

现代立方水母的生活史通常先后经历浮浪幼虫、底栖水螅体和游泳水母体三个阶段，属于典型的间接发育，缺乏直接发育的类型^[27]。宽川铺组中发现的化石立方水母胚胎虽然处于卵膜包裹之中，还有一些器官没有完全发育成熟(比如有些标本的垂管还没有真正的开口)，但是已经具备了一些现代立方水母能够游泳的水母幼体所具有的特征(如生殖腺等结构)。说明在这些胚胎化石孵化之后，就已经是一个准备进入生长阶段的水母幼体了。这些胚胎化石的胚后发育缺乏现代水母类通常所经历的自由生活的浮浪幼虫和底栖水螅体这两个阶段，所以

其发育方式应当属于卵黄营养的直接发育的类型。因为已经具有了生殖腺，所以等配子成熟不久，就应该可以利用有性配子繁殖了。

卵黄营养这一现象在寒武纪的动物胚胎化石中较为普遍，其原因尚不得而知。很多学者对此已有非常深入的探讨，因为这与动物的生命周期的起源与演化具有非常紧密的联系^[19-20]。具体到刺细胞动物，则进一步涉及浮浪幼虫和水螅体的起源和演化问题。这一课题虽非本文所能尽述，但对未来研究寒武纪水母化石或许有望做出一些贡献。

3.3 水母体是颠倒过来的离开基底的水螅体？

现代水母超纲的水母体和其发育早期阶段

的单体的水螅体差别明显。①水螅体，如同各种珊瑚，具有触手和固着柄，在海底营固着生活；而水母体一般浮游生活，除了具有触手之外，还具有缘叶和感觉器官。②水母体固着柄一般不发育。③珊瑚式的水螅体一般只有一个消化循环腔，而水母体因为内部结构的复杂化而具有多个分化的消化循环腔分区或者水管系统。处于水母谱系树最低位置的十字水母则是两者的过渡类型，十字水母几乎呈现水母体的全部特征，但同时具有一个固着柄(peduncle)。④水螅体一般具有一个扁平口盘，而水母的口盘则表现为凹陷的内伞。⑤水母体中胶层较厚，当肌肉收缩后起到恢复体形的作用。⑥水螅体一般行无性生殖，而水母体一般行有性配子生殖。⑦一般而言，水螅体要比水母体具有更强的极端环境耐受性。⑧最后，相比水螅体，水母体体形一般更大一些。

从外形和结构上看，水母体如同颠倒过来的水螅体，从现代水母个体发育过程一般需要经历固着的水螅体阶段这一案例也能得到验证。发育生物学研究表明，浮浪幼虫的前端等同于水螅体的固着底端，也对应于水母体的反口端^[28]，因此强烈支持水母体是颠倒过来的水螅体这一观点。分子生物学根据水母超纲是珊瑚纲的姊妹群这一研究结果，认为水母的祖先可能是水螅型的，而水母型是后面才逐渐衍生出来的^[2,4]。

虽然上文所提及的水母超纲的水螅体与水母体差别较大，但是我们仍然可以发现两者之间并非具有非常截然的界限。在生活习性方面，有些钵水母纲根口水母目的类型，如 *Cassiopea ornata* (俗称“颠倒水母”) 就可以凭其外伞固着在海底生活(图6)，可视为某种程度的返祖习性；而绝大多数十字水母固着生活，仅有少数适应游泳生活。在发育史方面，立方水母的水螅体会整个转变为自由游泳的水母体^[27]，虽然两者在结构上具有一些差别，但是也证实这两个阶段是紧密相关的，甚至是连续过渡的；而十字水母的个体发育基本不存在水螅体和水母体的分化现象，这一点与珊瑚的发育方式更

为接近；钵水母在水螅体和水母体之间还历经一个游泳的蝶状幼体阶段。倘若把蝶状幼体投影到水母超纲的谱系演化树上，我们有充分的理由相信，蝶状幼体阶段很有可能是后期进一步衍生的产物。十字水母、立方水母和钵水母的生活史的差别和其谱系位置树非常吻合，恰好对应其各自的从简单到复杂的个体发育的演化史。十字水母代表最为原始的个体发育类型，钵水母代表最后衍生出来的发育类型。因此，十字水母虽然外表形似水螅体，但内部结构和简单的个体发育方式支持其为固着类型的水母体。



图6 *Cassiopea ornata* (钵水母纲根口水母目)在水族馆中以外伞紧贴在培养箱的侧壁，在自然条件下以外伞固着在海底泥沙表面

寒武纪小壳化石中的疑似水母化石似乎也全面支持这一看法。在华南梅树村期小壳化石中，我们可以发现很多围绕体轴呈现不同辐射对称的固着生活的类型，如阿纳巴管类、锥石类，以及我们前面提到的 *Olivoides* 都体现出这个特征。虽然目前它们在水母超纲内部的分类位置尚不能完全确定，仍然需要管内软躯体结构的支持，但至少可以提醒我们，不仅仅是十字水母，很多水母干群也是固着生活的。所以，从系统学的观点看来，在水母的水螅体和固着的水母体之间，可能具有很多中间过渡类型；同样道理，在固着型的水母体和游泳型的水母体之间也应当具有一些过渡类型。

从固着生活水母演变成自由游泳生活的水母，其中可能涉及哪些转变过程？其一，感

觉器官的演化。部分触手演变为感觉器官，感觉器官进而多样化、复杂化。其二，体型的改变。早期的水母，如果属于固着生活，体型应当接近锥形，而低矮的钵形或盘形更适应于游泳生活。其三，因为海水黏度的原因，大体型似乎更适应于游泳生活。其四，因为游泳需要消耗更多的氧气和营养物质，因此需要改进消化循环腔的结构，促进营养物质和气体的交换循环。水母水管系统就是一种促进物质循环的衍生结构，它是中央腔周围的消化循环腔极度缩小并使内、外伞在一定部位部分融合的残余空间。其五，前面提到的中胶层变厚现象，有助于恢复体形。

我们重新审视宽川铺组所发现的已有的立方水母化石时发现(图4)，其与现代立方水母类型的首要差异在于感觉器官的缺乏。在现代立方水母中，感觉器官由正辐位的触手演变而来，但是我们在化石正辐位没有发现任何触手。其二，一些立方水母化石的反口端呈锥状，而在消化循环腔内部，则具有5个在体轴逐渐愈合的间隔膜(图4A2)。这个特征非常类似于十字水母的固着柄^[29]。其三，化石消化循环腔分区非常细致，除了在伞缘，内外伞之间距离非常远，因此没有水管系统发育。其四，相比于现代的立方水母，这些化石的内伞、外伞以及许多源于内胚层的双层片状结构所包含的中胶层都非常薄。另外，这些化石水母的伞缘通常具有5个三角形的正辐位大缘叶(marginal apertural lobes)和10个从辐位小缘叶，其中5个正辐位大缘叶和锥石类具有保护作用的三角形的缘瓣非常相似。因具有两辐对称，绝大多数学者赞成锥石类属于非常原始的固着型的水母^[30-33]，因此，我们慎重地考虑其他水母化石是否也属于固着生活的类型。然而这些立方水母化石也不乏支持其游泳习性的证据，比如具有现代立方水母的假缘膜、牵缚假缘膜的下系膜，以及内伞缘还具有环肌，这样水母就可采用喷水式的游泳方式。除此之外，这些立方水母化石还具有10个相对较小的从辐位的下系膜，牵缚假缘膜的拉力显然更强。权衡两方

面的证据，我们推测这些水母化石或许兼有底栖固着和游泳生活的能力。在孵化后的生长阶段只要反口端稍加延长，就可以像十字水母一样适应固着生活；而反口端不改变或者略微退化，就可以自由游泳。我们甚至怀疑比寒武纪立方水母更古老的祖先也可能是完全固着生活的类型，因此在解译埃迪卡拉纪水母化石时应当考虑这一方面的因素。

反过来，我们再审视*Olivoooides*。根据我们未发表的数据，其管状围鞘内的“消化道”其实是水母软躯体结构。这种水母反口端在生长过程中极度延伸，形似消化道，但实质上是一种适应固着生活，和十字水母类似的固着柄，因此，*Olivoooides*是一种在孵化后期长期处于固着生活的可利用生殖腺进行有性生殖的水母。其体外的管状围鞘，实际上是一种具有保护作用的几丁质的外骨骼。类似的围鞘在不同类型的刺细胞动物，包括四射珊瑚和各种水母的水螅阶段都存在^[34]，并非冠水母所特有。

3.4 固着型水母的外骨骼

现代的水母成体或者幼体虽然都不具有外骨骼，但它们个体发育早期的水螅体阶段大多具有几丁质外骨骼。这些外骨骼的比重略大于海水，所以有助于水螅体固着在海底沉积物表面；而对于钵水母纲冠水母目的类型，这些外骨骼还兼有保护作用。这两个方面的功能在*Olivoooides*上表现最为突出，所以，我们推测固着生活的水螅型的水母普遍具有外骨骼。

根据不同性质，如成分、结构和形态，寒武纪疑似水母的小壳化石的外骨骼的划分包括多种方案。

(1) 在成分上可以分为两种：第一种就是几丁质的有机外骨骼。这一类的外骨骼相对较薄，常呈塑性变形，相对于生物软躯体更容易保存为化石。第二种是生物矿化的含无机矿物的外骨骼。这一类化石属于生物硬体，一般而言，因为含无机矿物，所以更容易在微生物降解中保存下来，相对于生物的软体也更容易保存为化石。这些化石在成岩作用下会偶见

脆性破裂,因此较易识别,也是小壳化石中最为常见的类型,如*Anabarites*。

(2) 在结构上也可以大致分为单(双)层和复合多层两种。*Olivooides*(图3)和各种锥石类属于单层或者双层的类型,由表皮新分泌的外骨骼在老的外骨骼的末端连续增生而形成,这种骨骼一般韧性大,强度较低;而某些类型外骨骼呈现锥套锥的方式,新老外骨骼有不同程度的叠加和重合。如果后一种骨骼具有某种程度的生物矿化作用,那么新老骨骼在某种程度上会黏合在一起,从而使外骨骼的整体厚度极度加大,极大地提高了这种生物的防御能力,这一方面最为典型的代表就属于*Anabarites*。这可能是*Anabarites*在古生态和古地理分布方面较为成功的原因之一。

(3) 从管口的封闭状态也可以将外骨骼分为三种:第一种如同*Olivooides*,属于近乎全封闭的类型;第二种类似于*Anabarites*和现代冠水母*Stenphanoscyphus*,管口不封闭,有时具有管盖;第三种外骨骼仅限于反口端。以上几类外骨骼究竟哪一种代表更为原始的类型呢?还需要以后进一步地深入探讨。

3.5 刺细胞动物的末次宏观辐射演化

以刺细胞动物和栉水母为代表的基础动物在寒武纪第二统第三阶的正常浅海群落中已经处于劣势地位。以距今520 Ma左右的澄江化石动物群为例,因为风暴沉积而导致的快速埋葬使得当时的古海洋动物群落得以完整保存,因此我们可以据此了解当时古海洋群落的结构。在这一动物群中,几乎所有的动物门类均已经出现。虽然还有一些动物门类尚未发现确凿的化石记录,但是这些动物类型很多与寄生有关,如线虫、线形动物等。在澄江动物群中,节肢动物在分异度和丰度方面均占据统治地位,代表一个类似于现代海洋的生态系统已经基本成型^[35]。最近的化石记录表明,当时的节肢动物已经具有了较为复杂的大脑和发达的视觉以及神经系统^[35-36],节肢动物已经在不同梯度的生态空间生活。类似的情形也见于其他的动物门类,如其中发现的脊椎动物等

已经具有较大的眼睛、嗅囊和大脑^[37]。因此,我们可以推测,当时的海洋生态系统或者食物链因为各种动物感觉器官的逐渐完善已经变得非常复杂。在澄江生物群中,栉水母和刺胞动物都不是优势类群^[38],其原因可能来自于两侧对称动物的竞争压力。在正常浅海条件下,它们难以和两侧对称动物竞争食物和空间资源,更谈不上垄断。因此,在化石的数量以及属种分异度方面,辐射对称动物在整个生态群落中已经处于边缘地位。

澄江动物群中刺胞动物的属种数量显然少于栉水母,这个与现代海洋的格局是不一致的。除了个别化石已经鉴定为海葵化石,至今尚未发现有确切的水母化石。因此,个别栉水母可能鉴定有误^[39]。还有一个原因:即使我们已经发现了一些带触手的动物类型,但由于水母的形态较为简单,数量较少,一些古生物学家在其分类位置方面举棋不定,只能暂时将其束之高阁。即使这些类型得以发表,也难以改变两侧对称动物处于垄断地位的局面。

寒武纪大爆发的最初阶段(距今542~535 Ma)的古海洋生物面貌与中、后期有明显差异,这一时期的辐射对称动物非常繁盛,而这些辐射对称动物,绝大多数属于现代水母或者水母的干群。它们在生态上毫无疑问处于绝对的统治地位,分异度也相当高。无需定量统计,这一时期的两侧对称动物显然处于劣势。因此,我们推测,两侧对称动物是在占据辐射对称动物原先的生态空间的基础上,才在后期快速发展起来的。从这一角度出发,寒武纪生命大爆发应当可以划分为两个阶段:第一个阶段,刺细胞动物处于逐渐衰退的垄断地位,而两侧对称动物逐渐崛起;第二个阶段,两侧对称动物处于绝对的优势,刺细胞动物无论在古地理还是在古生物群落中都偏居一隅或者被迫向深海大洋发展,而固着型的水母,除了衍生出来的可以游泳的子嗣外,绝大多数都灭绝了。

即使在寒武纪生命大爆发的第一阶段,刺细胞动物(尤其是水母)其生态分异也非常明显:除了其配子以外,一部分水母终生固着生活,如阿纳巴管类(*anabaritids*)和锥石类(*conulariids*);

另一部分水母离开基底，开始浮游或者游泳生活。离开基底的方式很多，其中一种方式如同现代的立方水母，即整个水螅体或者固着的水母体离开基底营游泳生活。其他的水母，如钵水母等，行横裂生殖的方式产生游泳的蝶状幼体(ephyra)^[33]。根据现代水母个体发育周期，我们完全可以推断，自由游泳的钵水母在这一时期已经产生。蝶状幼体是一个很好的指示水母水螅体和水母成体游泳习性的标志，虽然早寒武世蝶状幼体仍然未见感觉器官。

我们推测水母超纲在地史时期应当存在一个游泳型水母辐射演化的阶段。在从水螅体转变为水母体，或者由底栖生活转变为浮游生活的过程中，地史时期应当出现游泳型水母的高级分类单元的辐射演化阶段；因为游泳型水母更有利于扩散，并可极大地拓展其生活空间。这一生态和交互诱发的分异度辐射演化阶段应当在澄江生物群出现之前，至少在各种游泳型的节肢动物以及后口动物出现之前就已经产生，其中当然也包括水母现有的主要类群。因此，根据分子生物学所建立的刺胞动物谱系演化树，我们推测现有的旗口水母目和根口水母目，很可能在寒武系的好运阶已经出现。

4 结论

寒武纪最早期刺胞动物有很大一部分类型推测属于固着的多种类型的水母干群，需要进一步研究其软躯体结构方能得到最终证实。根据目前的初步研究，我们推测以立方水母为代表的水母类刺胞动物已经先于两侧对称动物完成躯体构型的辐射演化，可能因为寒武纪大爆发期间两侧对称动物的迅速崛起而导致了这些固着类型在早寒武世早期趋于绝灭。

(2013年11月13日收稿) ■



参考文献

- [1] DALY M, FAUTIN D G, CAPPOLA V A. Systematics of the Hexacorallia (Cnidaria : Anthozoa) [J]. Zool J Linn Soc-Lond, 2003, 139(3): 419-437.
- [2] MARQUES A C, COLLINS A G. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution [J]. Invertebr Biol, 2004, 123(1): 23-42.
- [3] COLLINS A G, SCHUCHERT P, MARQUES A C, et al. Medusozoan phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models [J]. Syst Biol, 2006, 55(1): 97-115.
- [4] COLLINS A G. Recent insights into cnidarian phylogeny [J]. Smithsonian Contributions to the Marine Science, 2009, 38: 139-149.
- [5] COLLINS A G. Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles [J]. J Evolution Biol, 2002, 15(3): 418-432.
- [6] KAYAL E, ROURE B, PHILIPPE H, et al. Cnidarian phylogenetic relationships as revealed by mitogenomics [J]. BMC Evol Biol, 2013, 13(1): 5.
- [7] KAYAL E, LAVROV D. The mitochondrial genome of Hydra oligactis (Cnidaria, Hydrozoa) sheds new light on animal mtDNA evolution and cnidarian phylogeny [J]. Gene, 2008, 410(1): 177-186.
- [8] PARK E, HWANG D S, LEE J S, et al. Estimation of divergence times in cnidarian evolution based on mitochondrial protein-coding genes and the fossil record [J]. Mol Phylogenet Evol, 2012, 62(1): 329-345.
- [9] PETERSON K J, COTTON J A, GEHLING J G, et al. The Ediacaran emergence of bilaterians: congruence between the genetic and the geological fossil records [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2008, 363(1496): 1435-1443.
- [10] GLAESSNER M F. The emergence of metazoa in the early history of life [J]. Precambrian Res, 1983, 20: 427-441.
- [11] YOUNG G A, HAGADORN J W. The fossil record of cnidarian medusae [J]. Palaeoworld, 2010, 19(3/4): 212-221.
- [12] SEILACHER A. Vendozoa: organismic construction in the Proterozoic biosphere [J]. Lethaia, 1989, 22(3): 229-239.
- [13] TANG F, CHONGYU Y, BENGTSON S, et al. Octoradiate spiral organisms in the Ediacaran of South China [J]. Acta Geologica Sinica-English Edition, 2008, 82(1): 27-34.
- [14] OSSIAN C R. New Pennsylvanian scyphomedusan from western Iowa [J]. J Paleontol, 1973, 47(5): 990-995.
- [15] SCHRAM F R, NITECKI M H. Hydra from the Illinois Pennsylvanian [J]. J Paleontol, 1975, 49(3): 549-551.
- [16] JOHNSON R G, RICHARDSON E S, Jr. Pennsylvanian invertebrates of the Mazon Creek area, Illinois: the Essex fauna and medusae [M]. Chicago: Field Museum Press, 1968.
- [17] CARTWRIGHT P, HALGEDAHL S, HENDRICKS J, et al. Exceptionally preserved jellyfishes from the Middle Cambrian [J]. PLoS One, 2007, 2(10): e1121.
- [18] 何廷贵. 扬子地台区早寒武世锥石动物及其演化[J]. 成都地质学院学报, 1987, 14(2): 7-18.
- [19] YUE Z, BENGTSON S. Embryonic and post-embryonic development of the Early Cambrian cnidarian *Olivoooides* [J]. Lethaia, 1999, 32: 181-195.
- [20] BENGTSON S, YUE Z. Fossilized metazoan embryos from the earliest Cambrian [J]. Science, 1997, 277(5332): 1645-1648.
- [21] STEINER M, ZHU M Y, LI G X, et al. New early Cambrian bilaterian embryos and larvae from China [J]. Geology, 2004, 32(10): 833-836.
- [22] HAN J, KUBOTA S, UCHIDA H, et al. Tiny sea anemone from the Lower Cambrian of China [J]. PLoS One, 2010, 5(10): e13276.
- [23] STEINER M, QIAN Y, LI G, et al. The developmental cycles of early Cambrian Olivoooidae fam. nov. (?Cycloneuralia) from the Yangtze Platform (China) [J/OL]. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 2013 [2013-11-13]. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0031018213003799>.
- [24] YASUI K, REIMER J D, LIU Y, et al. A diploblastic radiate animal at the dawn of Cambrian diversification with a simple body plan: distinct from Cnidaria? [J]. PLoS One, 2013, 8(6): e65890.
- [25] HAN J, KUBOTA S, LI G, et al. Early Cambrian pentamerous cubozoan embryos from South China [J]. Plos One, 2013, 8(8): e70741.
- [26] THIEL H. The evolution of Scyphozoa: a review [M]// REES J, ed. The Cnidaria and Their Evolution. London: Academic Press, 1966: 77-117.
- [27] WERNER B, CUTRESS C E, STUDEBAKER J P. Life cycle of Tripedalia cystophora Conant (Cubomedusae) [J]. Nature, 1971, 232:

- 582-583.
- [28] MARTINDALE M Q, FINNERTY J R, HENRY J Q. The Radiata and the evolutionary origins of the bilaterian body plan [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2002, 24(3): 358-365.
- [29] UCHIDA T. Studies on the Stauromedusae and Cubomedusae, with special reference to their metamorphosis [J]. *Japanese Journal of Zoology*, 1929, 2(2): 103-193.
- [30] VAN ITEN H, MAOYAN Z, LI G X. Redescription of *Hexaconularia* He and Yang, 1986 (Lower Cambrian, South China): implications for the affinities of conulariid-like small shelly fossils [J]. *Palaeontology*, 2010, 53(1): 191-199.
- [31] VAN ITEN H, DE MORAES LEME J, SIMÕES M G, et al. Reassessment of the phylogenetic position of conulariids (? Ediacaran-Triassic) within the subphylum Medusozoa (phylum Cnidaria) [J]. *J Syst Palaeontol*, 2006, 4(2): 109-118.
- [32] CHAPMAN D. Evolution of the scyphistoma [M]// REES W J, ed. *The Cnidaria and Their Evolution*. Symposia of the Zoological Society of London 16. London: Academic Press, 1966: 51-57.
- [33] DONG X P, CUNNINGHAM J A, BENGTON S, et al. Embryos, polyps and medusae of the Early Cambrian scyphozoan *Olivoooides* [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2013, 280(1757): 20130071. doi: 10.1098/rspb.2013.0071.
- [34] RUPPERT E E, FOX R S, BARNES R D. *Invertebrate zoology: a functional evolutionary approach* [M]. Belmont, CA: Brooks/Cole, 2004.
- [35] ZHAO F, BOTTJER D J, HU S, et al. Complexity and diversity of eyes in Early Cambrian ecosystems [J]. *Scientific Reports*, 2013, 3: 2751. doi:10.1038/srep02751
- [36] MA X, HOU X, EDGEcombe G D, et al. Complex brain and optic lobes in an early Cambrian arthropod [J]. *Nature*, 2012, 490(7419): 258-261.
- [37] SHU D G, MORRIS S C, HAN J, et al. Head and backbone of the Early Cambrian vertebrate *Haikouichthys* [J]. *Nature*, 2003, 421(6922): 526-529.
- [38] HU S X, STEINER M, ZHU M Y, et al. Diverse pelagic predators from the Chengjiang Lagerstätte and the establishment of modern-style pelagic ecosystems in the early Cambrian [J]. *Palaeogeogr Palaeoclimatol*, 2007, 254(1/2): 307-316.
- [39] 欧强. 早期动物树部分关键支系及节点的构建[D]. 北京: 中国地质大学, 2013: 218.

Research progress and prospects of Cambrian medusae from South China

HAN Jian^①, LI Guo-xiang^②, KUBOTA Shin^③, WANG Xing^④, OU Qiang^⑤

①Associate Professor, ④Master, Early Life Institute and State Key Laboratory of Continental Dynamics, Department of Geology, Northwest University, Xi'an 710069, China; ②Professor, State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; ③Professor, Seto Marine Biological Laboratory, Field Science Education and Research Center, Kyoto University, Shirahama, Wakayama, Japan; ⑤Associate Professor, Early Life Evolution Laboratory, China University of Geosciences, Beijing 100083, China

Abstract We introduced the fossil records of medusa in brief and discussed the radial symmetry, body plan, life history, and exoskeleton of ancestral medusae. It is hypothesized that major clades of superclass medusa should have derived prior to that of bilaterians at the dawn of Cambrian explosion. The Cambrian medusae should be classified as sessile benthic and pelagic forms.

Key words Cambrian, Kuanchuanpu biota, Chengjiang biota, cnidarian, bilaterian, exoskeleton

(编辑: 沈美芳)