

海豆芽——进化中的“活化石”*

张志飞^① 王妍^② Christian C Emig^③

① 副教授, ② 硕士研究生, 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; ③ 博士, 20, Rue Chaix, 13007 Marseille, France

* 西北大学大陆动力学国家重点实验室科技部专项基金; 国家自然科学基金项目(40702005, 40602003, 40332016); 国家基础发展规划项目(973)(2006CB806401)联合资助

关键词 早寒武世 澄江化石库 舌形贝 活化石 进化

舌形贝(Lingulidae)最早出现在寒武纪早期, 因其壳体外形与现代舌形贝相似, 通常被认为是活化石, 但形态解剖研究表明澄江化石库舌形贝属 *Lingulella* 和 *Lingulelloreta* 与现代舌形贝 *Lingula* 在脉管系统、刚毛排列和内脏区分布, 以及生活方式方面存在较大差别, 进而表明了“活化石”在漫长的地质历史中也存在一定的环境适应性改变。

舌形贝(Lingulidae)最早出现在五亿四千万年前的早寒武世, 是沿续至今、广泛分布的海生无脊椎腕足动物, 也是出现在大学古生物教科书上为数不多的“活化石”代表, 因其身体包括成对的双壳和向后延伸的肉茎, 外形酷似人们生活中的豆芽菜, 故而得名。它们通常生活在低盐度、较浅水的潮间带环境, 因此在地质环境和沉积研究中作为重要的指相化石, 指示一定盐度、温度和深度的浅水环境。

腕足动物门传统上分为无铰纲和有铰纲两个纲, 但最新的分支系统学研究将腕足动物分为三个亚门^[1,2], 即舌形贝亚门(Linguliformea)、髑髅贝亚门(Crani-formea)和小嘴贝亚门(Rhynchonelliformea)。根据这一最新的分类方案, 腕足动物目前分为3个亚门, 8个纲(舌形贝纲、神父贝纲、髑髅贝纲、奇里贝纲、小圆货贝纲、顾脱贝纲、扭月贝纲和小嘴贝纲), 26个目^[3]。舌形贝纲包括舌形贝目、乳孔贝目和神父贝目。其中舌形贝目(Lingulidae)最早出现在早寒武世, 中晚寒武纪-奥陶纪数量最为丰富、分异度颇高。然而, 现生的舌形贝(平圆贝除外)仅有 *Lingula* 和 *Glottidia* 2个属^[4], 它们营底栖穴居生活。在一定程度上它们的形态、解剖和生理已经完全适应这种生活方式(图1, 见彩插三)。它们贝体长卵形或方形, 两侧边缘平行, 贝体前缘平直或稍凹。化石舌形贝和现生舌形贝总体外形十分相似, 所以进化论的创始人达尔文在其文学典籍《物种起源》中首次提出了舌形贝为“活化石”的观点。自此, 舌形贝 *Lingula* 被认为“活化石”, 寓意其形态、生态在漫长的地质历史中保存稳定, 直至现在这种观点为大众和学者普遍所接受。然而法国著名的现代腕足动物专家 Emig 博士撰文

认为 *Lingula* 属并非活化石, 认为该属最早可能现于三叠纪或晚白垩世^[5]。比较研究寒武纪早期一现代不同地史时期的舌形贝类化石的形态解剖表明, 古生代、中生代和现生舌形贝的壳体形态和内部解剖(包括肌肉排列、脉管系统、纤毛环腔和内脏腔)方面存在较大改变^[6,7]。

1 现生舌形贝形态解剖特征及其穴居过程

Lingula 贝体轮廓呈长卵形或亚方形, 侧边缘平直或宽圆; 腹壳具有三角形的肉茎沟, 铰合面退化或不发育, 后闭壳肌不成对。侧脉管发育, 中脉管缺失; 刚毛在壳体前端成三孔状排列, 两侧为入水孔, 中间为出水孔(图1, 见彩插三)。

现代舌形贝直立生活在砂质胶结的洞穴中。正常生活时, 仅留壳体最前缘暴露在沉积物表面。沿着暴露的壳体边缘坚硬的刚毛形成3个孔状的结构, 使壳体内外相连通(图2, 见彩插三)。早期学者认为舌形贝是通过肉茎钻穴, 然后在沉积物中进行穴居生活的。但1975年 Thayer & Steele-Petrovic^[8] 对现代舌形贝 *Glottidia* 的掘穴过程进行了埋藏实验研究。研究发现 *Glottidia* 在掘穴开始时, 首先通过体腔液的流体动力机制使其肉茎变硬, 然后弯曲成弓形, 从而使壳体后端抬起, 前端与沉积物倾斜或高角度紧密接触, 然后通过壳体进行钻穴活动(图2, 见彩插三)。在掘穴过程中, 壳体进行复杂的钳状运动(图2-3, 2-4, 见彩插三), 闭壳肌周期性的突然收缩致使壳体不断喷出成股水流用以疏松沉积物, 从而

加速了整个掘穴过程。刚毛在掘穴中也起着重要的作用,它不仅帮助壳体从前向后运输沉积物,也用以防止沉积物进入外套腔^[9]。值得强调的是,现代舌形贝开始掘穴活动后,其肉茎没有任何功能,只是拖曳在壳体之后。

2 早寒武世舌形贝与现代舌形贝的形态解剖差异

早寒武世舌形贝 *Lingulella* 的贝体形态呈亚三角形或泪珠状,壳长约 5~7 mm,腹假铰合面相对较长;背中脉管发育,侧脉管弓形;内脏区狭小,向前延伸到壳体长度的后 1/3。刚毛纤细,沿壳体边缘均匀分布(图 3, 4, 见彩插四)。

寒武纪舌形贝与现代舌形贝的总体外形相似,身体都由成对的壳体和向后延伸的肉茎两部分组成。但经过比较不难看出它们形态解剖存在以下主要区别^[7](图 4, 见彩插四):①外套膜前缘刚毛的排列方式不同;②纤毛环排列的复杂度不同;③外套管的排列方式不同;④壳体内外套腔和内脏腔的相对比例不同;⑤外套腔中水流的进出模式不同。如上所述,在正常生活时现代舌形贝身体潜藏在泥质胶结的洞穴中,仅留壳体的最上部分出露于沉积物和海水之界面(图 1-1, 1-2, 见彩插三)。壳体外边缘坚硬的刚毛将壳体前沿分成三个孔状结构,通向壳体内部,中央为出水孔两侧为入水孔^[4,5](图 2-1, 2-2, 2-3, 见彩插三)。通过这种方式排列的刚毛和直立的、封闭的外套膜边缘,使其壳体内部形成了封闭的独立过滤系统(图 1, 见彩插三)。由于富含氧气的水流从壳体前端两侧入水孔进入外套腔,这样在长期的穴居生活中形成了分支发达的侧脉管用以进行体腔内外的氧气交换,而过滤后的水流从壳体前端中央的出水孔排出,于是背中脉管就逐渐退化或消失。因此,外套管的形态和排列方式与外套腔中水流的循环模式紧密相关^[10]。

3 舌形贝的适应性演化

自寒武纪以来,舌形贝腕足的总体外形虽然并未发生较大改变,其身体均由成对贝体和肉茎两部分构成,但壳体内部解剖实质已进行了多方面演化。①寒武纪舌形贝的背脉管系统由一对侧脉管和一对中脉管构成,腹壳脉管只包括一对侧脉管,因此笔者认为一对腹脉管和两对侧脉管可能是舌形贝脉管系统的基本组成形式,但从奥陶纪 *Pseudolingula*^[11,12],到中生代普遍存在的 *Lingularia*^[5,6] 和三叠纪或晚白垩世出现后一直延续到

现在的 *Lingula* 和 *Glottidia*^[4,6],他们的脉管系统组成发生了明显的改变,背中脉管消失,侧脉管呈亚平行状向前延伸。脉管是腕足动物体腔的管状分枝和延伸,通过脉管内部体腔液的旋环腕足身体内部得以与外界发生氧气交换。这样脉管系统的排列与壳体内水流模式紧密相关,是水流模式的反映。因此奥陶纪 *Pseudolingula* 之后中脉管的消失和亚平行侧脉管的出现表明了舌形贝类穴居生活的出现和开始。如果这样,我们可以推测背中脉管的存在是舌形贝脉管系统的原始特征(plesiomorphic state)。

澄江小舌形贝和马龙舌孔贝的刚毛沿着壳体外套膜边缘均匀排列,这种排列与现代舌形贝 *Lingula* 和 *Glottidia* 不同,缺乏三孔状构造(图 1, 见彩插三)^[4,6]。外缘性均匀排列的刚毛至少在澄江的 5 个无铰类腕足发现(图 4-1, 4-2, 4-3, 见彩插四),如澄江小舌形贝、马龙舌孔贝^[7]、东方日射水母贝^[13]、澄江龙潭村贝^[14]和海口西山贝^[15]。因此,外套膜边缘刚毛的均匀排列可能是舌形贝类腕足刚毛排列模式的原始特征,三孔状排列的刚毛可能是舌形贝腕足进行穴居生活的适应性演化特征^[7]。

通过比较早古生代、中生代和现代舌形贝纤毛环腔相对壳体体积的比例表明舌形贝进化过程中,纤毛环腔有逐渐缩小的趋势^[7]。纤毛环腔的缩小理论上可以提高直立穴居生活舌形贝呼出水流从壳体前端中央流出的效率,与此同时,内脏腔却相对逐渐扩大。内脏腔的扩增为内脏腔器官的更好发育和肌肉的广泛分布提供了较大空间,以利于对穴居生活的适应。

除以上讨论的进化改变外,舌形贝在演化中形态还存在以下变化:假铰合面逐渐减少^[5],体壁肌肉排列的不对称性以及腹外套管长度有逐渐增加的趋势等等^[1,5]。另外,舌形贝类腕足的贝体化学结构自早寒武纪以来也经历了重要的结构演化^[23,38]。生态上寒武纪的舌形贝可能营表栖悬浮取食生活^[7,16,17],目前这种观点得到了布尔吉斯页岩舌形贝研究的支持^[18,19]。因此,舌形贝为“活化石”的观点只反映了他们壳体外形相对稳定的表面现象。寒武纪舌形贝的生态研究表明表栖固着型是它们的主要生活形式^[17],而现代舌形贝的穴居生活可能是它们在漫长的地史过程中为了适应高能滨海环境的周期性砂质掩埋适应性演化的结果。

(2009年6月15日收到)

[1] WILLIAMS A, CARLSON S J, HOWARD C, et al. A supra-ordinal classification of the Brachiopoda[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, 1996, 351: 1171-1193.

[2] 戎嘉余,李荣玉.评述腕足动物门高级别分类的新方案[J].古生物学报,1997,36(3):378-386.

- [3] WILLIAMS A, CARLSON S J, BRUNTON C H C. Brachiopod classification[M]// KAESLER R. Treatise on Invertebrate Paleontology. Geological Society of America and University of Kansas, Colorado and Kansas, 2000; 1-29.
- [4] EMIG C C. Ecology of inarticulated brachiopods [M]// KAESLER R L. Treatise on Invertebrate Paleontology. Kansas, Geol Soc Amer and Univ Kansas Press, 2000. 473-495.
- [5] EMIG C C. Proof that *Lingula* (Brachiopoda) is not a living-fossil, and emended diagnoses of the Family Lingulidae[J]. Carnets de Géologie/Notebooks on Geology, Maintenon, 2003, Letter (1); 1-8.
- [6] BIERNAT G, EMIG C C. Anatomical distinctions of the Mesozoic lingulid brachiopods[J]. Acta Palaeontologica Polonica, 1993, 38(1): 1-20.
- [7] ZHANG Z F, SHU D G, HAN J, et al. Morpho-anatomical differences of the Early Cambrian Chengjiang and Recent lingulids and their implications[J]. Acta Zoologica, 2005, 86(4): 277-288.
- [8] THAYER C W, STEELE-PETROVIC H M. Burrowing of the lingulid brachiopod *Glottidia Pyramidata*: its ecologic and Paleocologic significance[J]. Lethaia, 1975, 8: 209-221.
- [9] SAVAZZI E. Burrowing in the inarticulate brachiopod *Lingula anatina*[J]. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 1991, 85: 101-106.
- [10] WILLIAMS A J, EMIG M A, MACKAY C C, et al. Anatomy [M]//KAESLER R L. Treatise on Invertebrate Paleontology. Kansas; Geol Soc Amer and Univ Kansas Press, 2000.
- [11] HOLMER L E. The systematic position of *Pseudolingula Mickwitz* and related lingulacean brachiopods[M]. Balkema, Rotterdam, 1990; 15-21.
- [12] POPOV L Y, BLODGETT R B, ANDERSON A V. First occurrence of the genus *Bicarinatina* (Brachiopoda, inarticulate) from the Middle Devonian in North America (Alaska) [J]. Journal of Paleontology, 1994, 68: 1214-1218.
- [13] JIN Y G, WANG H Y. Revision of the Lower Cambrian brachiopod *Heliomedusa* Sun & Hou, 1987[J]. Lethaia, 1992, 25: 35-49.
- [14] ZHANG Z F, SHU D G, HAN J, et al. A gregarious lingulid brachiopod *Longtancunella chengjiangensis* from the Lower Cambrian, South China[J]. Lethaia, 2007b, 40: 11-18.
- [15] ZHANG Z F, SHU D G, HAN J, et al. New data on the rare Chengjiang (Lower Cambrian, South China) linguloid brachiopod *Xianshanella haikouensis* [J]. Journal of Paleontology, 2006, 80(2): 203-211.
- [16] ZHANG Z F, HAN J, WANG Y, et al. Epibionts on the lingulate brachiopod *Diandongia* from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China [J]. Proc R Soc B, 2009.
- [17] 张志飞, 王妍, 汪洋, 等. 寒武早期泥质基底腕足动物的生活策略[J]. 西北大学学报(自然科学版).
- [18] HOLMER L E, CARON J B. A spinose stem group brachiopod with pedicle from the Middle Cambrian Burgess Shale[J]. Acta Zoologica, 2006, 87: 273-290.
- [19] PETTERSSON STOLK S, HOLMER L E, CARON J B. First record of the brachiopod *Lingulella waptaensis* with pedicle from the Middle Cambrian Burgess Shale[J]. Acta Zoologica, 2009(in press).

Lingulids; the Evolutionary "Living Fossils"

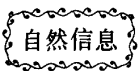
ZHANG Zhi-fei^①, WANG Yan^②, Christian C Emig^③

① Associate Professor, ② Master Candidate, Early Life Institute, State Key Laboratory of Continental Dynamics, Northwest University, Xi'an 710069, China; ③ Professor, 20, Rue Chaix, 13007 Marseille, France

Abstract Lingulids (Lingulidae) made their first appearance in the Early Cambrian, which are ordinarily considered as one of the most ancient "living fossils" based on the characteristic shell shape and the supposed absence of morpho-anatomical changes. Comparison between the morpho-anatomical characters of the Early Cambrian Lingulid *Lingulella chengjiangensis* and *Lingulella malongensis* from the Chengjiang Lagerstätte of southern China, does little to support the widespread notion that the morphology of the lineage has remained remarkably constant since their first occurrence.

Key words Early Cambrian, Chengjiang Lagerstätte, Lingulidae, living fossils, evolution

(责任编辑:丁嘉羽)



发生在久远年代的大爆发

如果有人对你说,他想亲眼看一看一件发生在多年前的事件,你可能会怀疑他得了幻想症。的确,对于那些以人为时间尺度来衡量的事件,要实现上述愿望是完全不切实际的。但我们知道,在宇宙太空中,由于距离的遥远,最近的天体离我们也相隔许许多多光年。发生在遥远天体的事件,当被我们观察到时,其实早已是事过境迁。由于事件发生时发出的光大部分现在

仍然在太空中穿行,因此,从原理上说,这些光在被我们截获后,就可以重现曾经发生的事件。当一颗恒星以超新星形式爆发时,会发射大量的光。这些光经周围的尘埃云反射并延迟后被我们看见,于是我们就了解发生在久远年代的大爆发事件。

Krause 等于 2008 年 5 月 30 日在 *Science* 上发表论文宣称他们观察到了仙后座 A 源(Cas A)爆发后的光回波。Cas A 是银河系中已知最近的超新星。Cas A 爆发后的残骸其实早在 1947 年就被发现了,1950 年对其进行了目视鉴定。在对它进行了深入观察后人们推断,按照地球的标准,这次

爆发应当发生在 1680 年前后,距今已有 320 多年。

4 年前由斯皮策太空望远镜(Spitzer space telescope)得到的 Cas A 的红外图像未反映其周围的光回波。这些回波去年由设在西班牙的卡拉阿托(Calar Alto)光学望远镜监测到,并由设在夏威夷的霸陆(Subaru)天文望远镜对指定的亮斑作了光谱分析。回波光谱清晰地显示出来自超新星的光。当一颗具有 10~20 倍太阳质量的恒星爆发时,大约有相当于太阳质量 1% 的能量被转换为恒星包层的动能,然后以

(下转第 212 页)

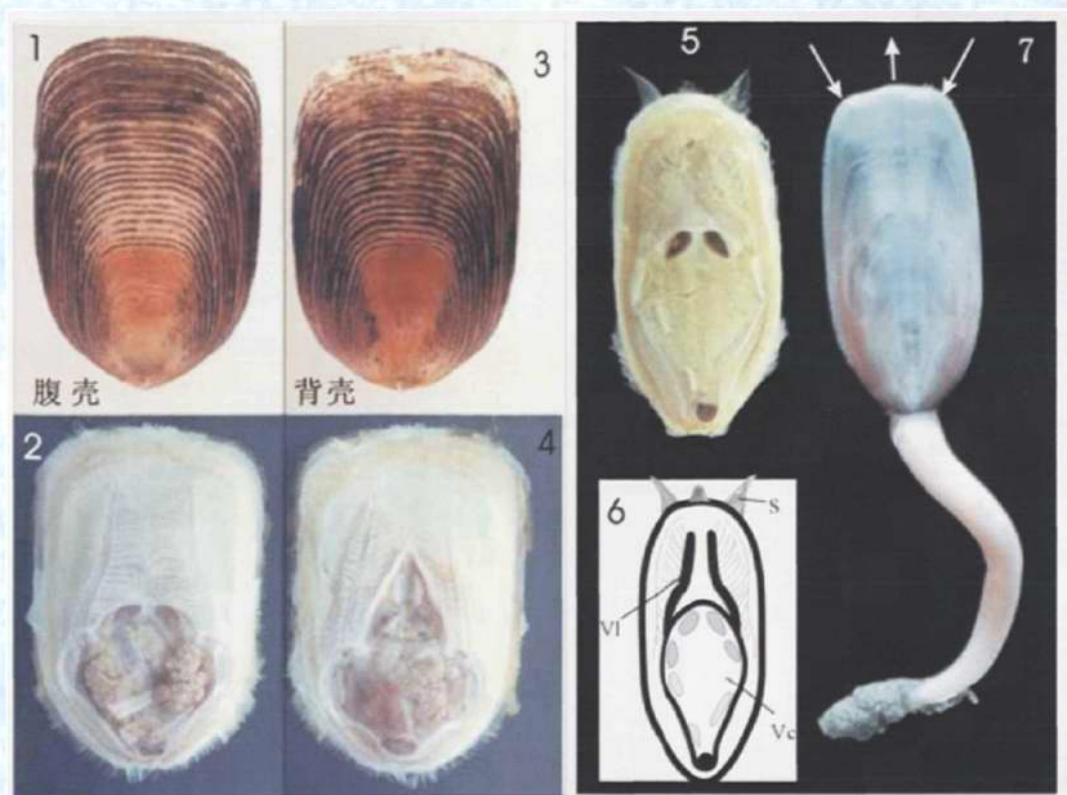


图1 现生舌形贝腕足 *Lingula* 的壳体形态和内部解剖特征。1-4: *Lingula adamsi*; 1, 3: 背腹壳外形及其表面纹饰; 2, 4: 背腹视脉管、肌肉及内脏区; 5-7: *Lingula anatinal*, 示其总体外形 (7) 和内部解剖特征 (5, 6), 注意其刚毛 (s)、侧脉管 (VI) 和内脏区分布 (Vc)。

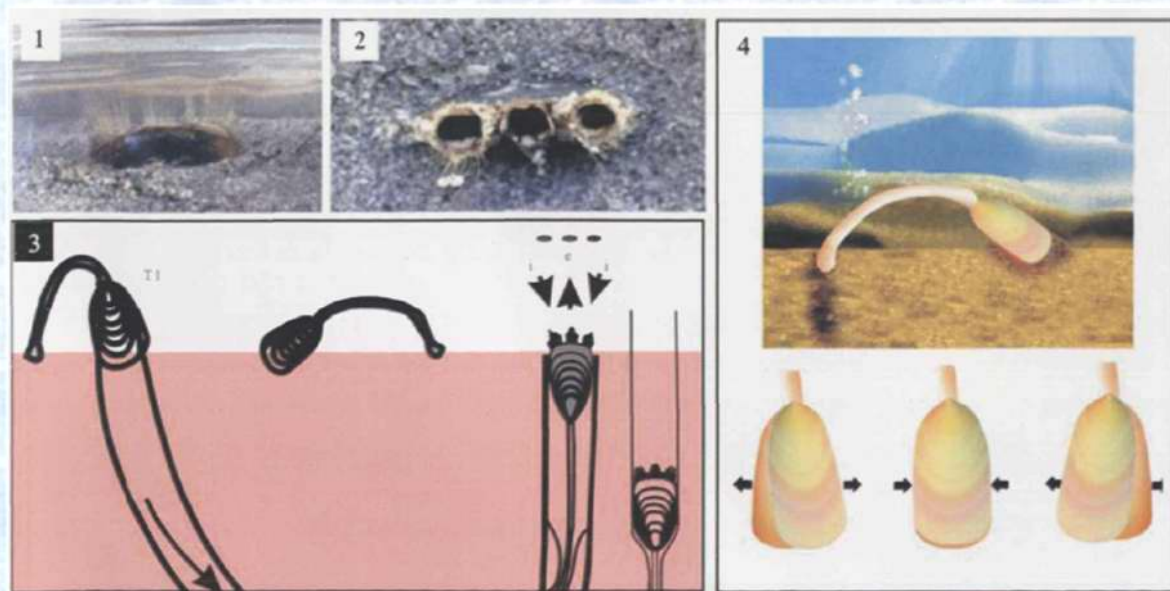


图2 现生舌形贝 *Lingula* 的正常生活及其穴居过程。1: 正常穴居中的 *Lingula anatinal*; 2: 留在海底表面的三孔状结构; 3: 显示其掘穴过程; 4: 显示钳状的壳体运动。

参见本期“海豆芽——进化中的‘活化石’”一文

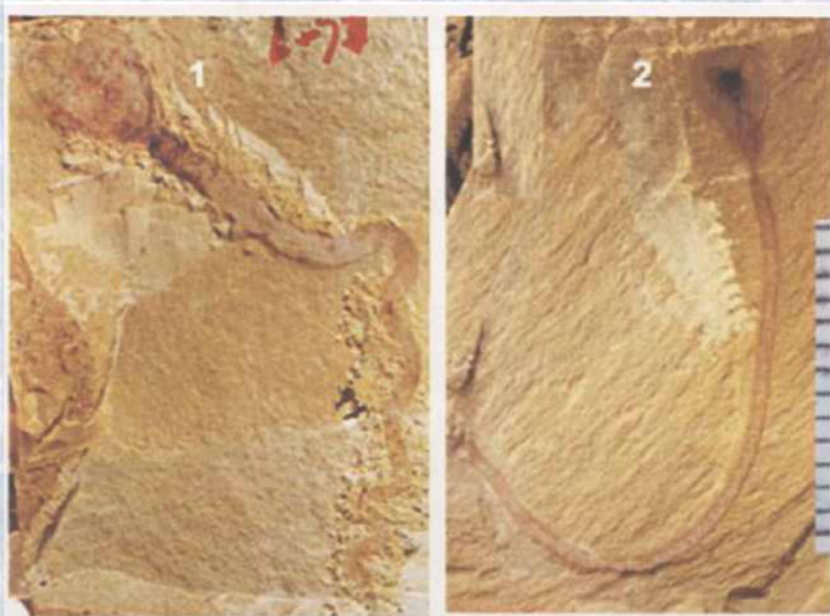


图3 早寒武世澄江化石库舌形贝腕足动物，显示其泪珠状的壳体和细长的肉茎。1：澄江小舌形贝 (*Lingulella chengjiangensis*)；2：马龙舌孔贝(*Lingulellotreta malongensis*)

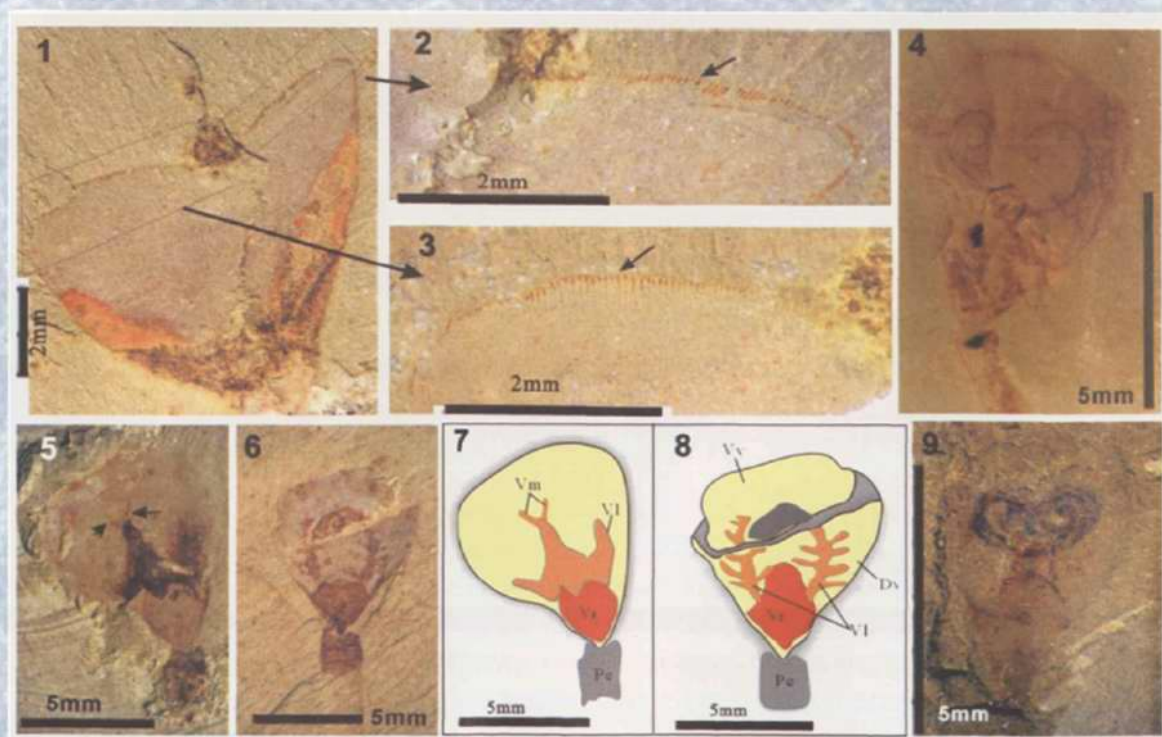


图4 早寒武世澄江化石库舌形贝腕足动物的壳体形态和内部解剖(所有标本保存在西北大学早期生命研究所内)。1~8：澄江小舌形贝 (*Lingulella chengjiangensis*)；1~3：显示壳体边缘纤细的刚毛；4：螺旋排列的纤毛环；5：背脉管痕（包括一对中脉管和一对侧脉管）；6：一对分叉的腹脉管；7, 8：分别为5, 6图的解译图，Vm 中脉管痕，Vl 侧脉管痕，Vr 内脏区，Pe 肉茎；9：马龙舌孔贝(*Lingulellotreta malongensis*)，显示螺旋排列的纤毛环和狭小的内脏区。

参见本期“海豆芽——进化中的‘活化石’”一文