

動物起源之謎露出曙光

地球存在已經有46億年，而生物也已經有超過30億年的歷史了。但這漫長得不可思議的生命演化年代，有三分之二以上是屬於極其簡單的綠藻：我們所熟知的千變萬化、洋洋大觀的生物世界，特別是多細胞生物和動物之出現，只不過是最近10億年以內的事。而且，從化石證據看來，絕大多數動物門類，都是在5億年之前數千萬年的一段時間內出現的。這長久停滯之後的急劇變化，被稱為「寒武紀大爆發」(Cambrian explosion)，它是生物進化史上最關鍵的一個轉捩點。

對於並不知道任何「前寒武紀」生物的達爾文來說，這突如其來的「大爆發」是個不解之謎——它顯示的，似乎是上帝的創造之手而非自然、漸進的演化。現在，在《物種原始》出版之後百年，這個謎的底蘊似乎已經露出一些端倪，但真正的解決也許還遠。一方面，在化石證據上，已發現了所謂「伯吉斯動物群」和「雲南澄江動物群」，令我們可以把「大爆發」的「起點」定在5.44億年以前。但另一方面，以基因分岔統計為工具的現存生物比較研究則顯示，動物門別 (phyla) 分支的起源要早得多，最少是6.7億年前，但也可能是在12億年前。所以，接近動物起源點的那些細小軟體生物，似乎並沒有留下化石證據 (圖1) ①。

從這一角度看，月前在《科學》和《自然》兩本期刊中同時發表有關貴州瓮安「前寒武紀」動物群化石的文章②，其重要性便不難明白了：它們報導了大量5.7-5.8億年前，亦即「大爆發」之前三千萬年，保存得非常完整細緻的多種微生動物化石的發現。我們因此知道，即使最原始的動物也可能留下相當清晰的化石證據，而且它們和分子生物學研究結果有希望互相

印證——至少，它們都顯明「大爆發」的界線並非那麼明確、絕對。

這一轟動國際的重大發現，是中國科學院的陳均遠和台灣清華大學的李家維兩位學者合作研究的結果。去年夏天，他們在貴州瓮安縣西邊北陡山上厚38.7m的「陡山沱組」磷礦岩層的中層採集了三個岩石標本。由於「陡山沱組」屬寒武紀以前的文德期 (Vendian) 早期，年代在5.65-5.9億年前，所以標本大致可以斷定為5.8億萬年前左右。

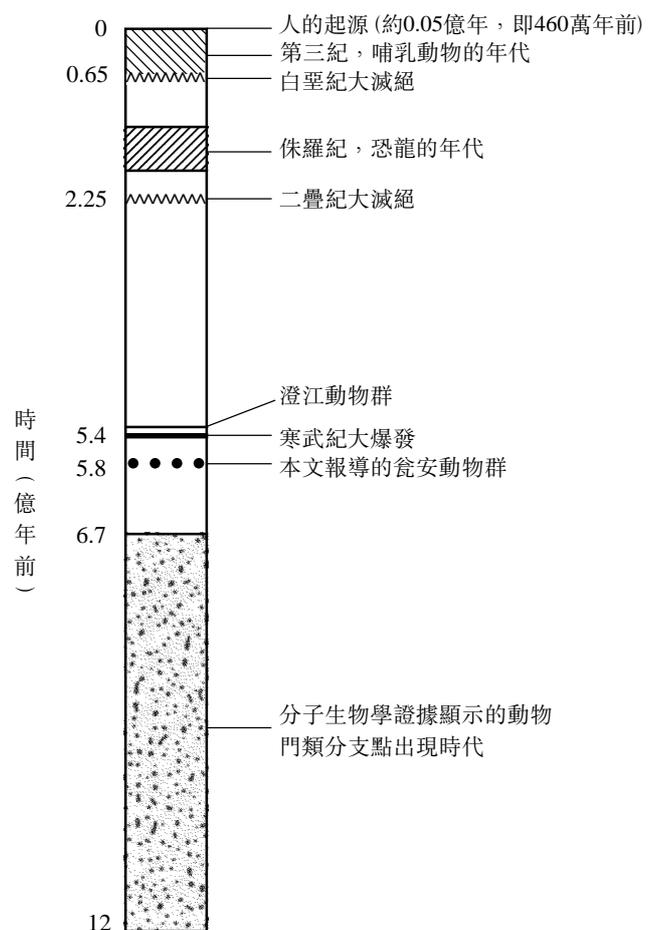


圖1 近12億年生物演化示意圖

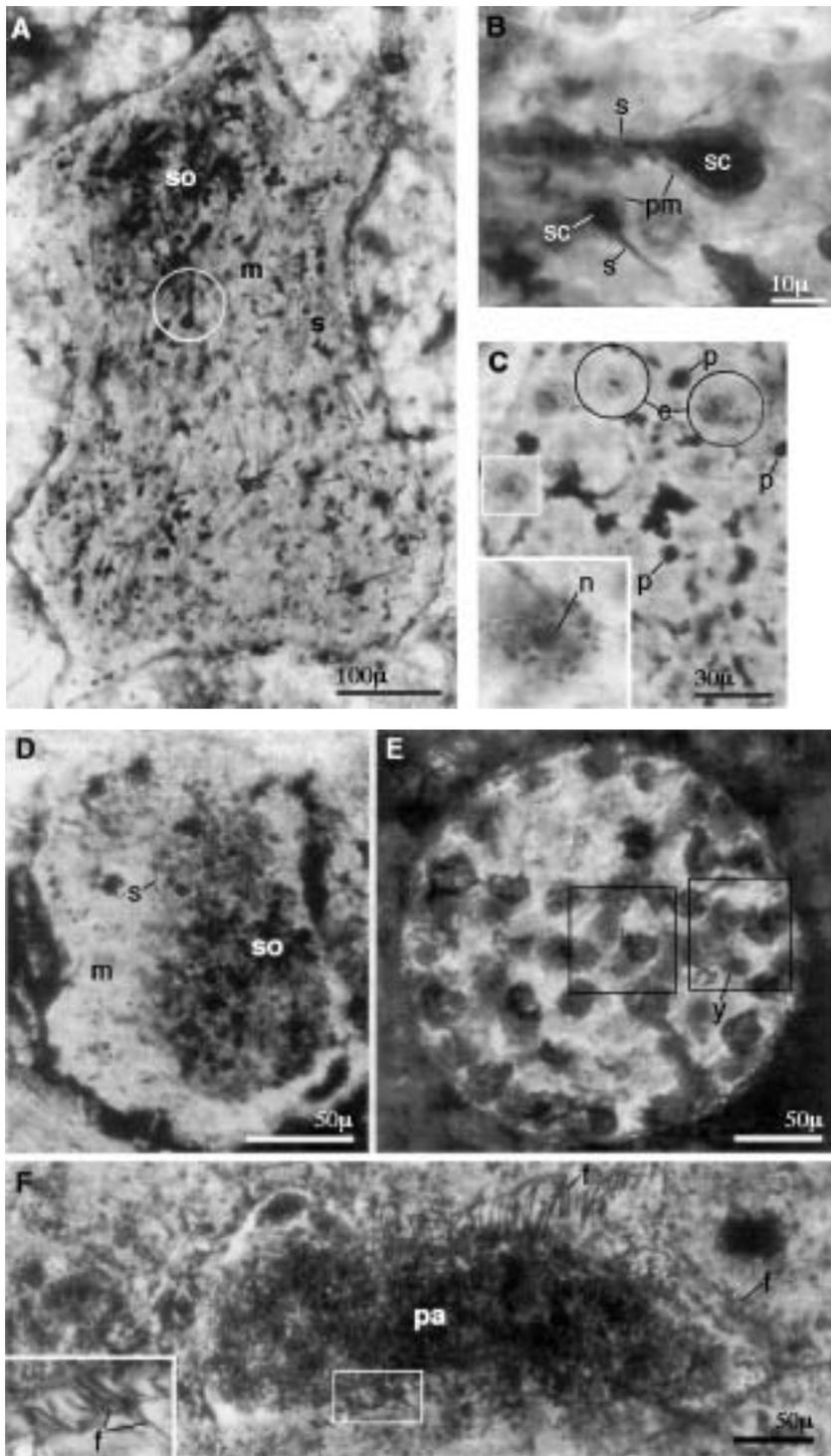
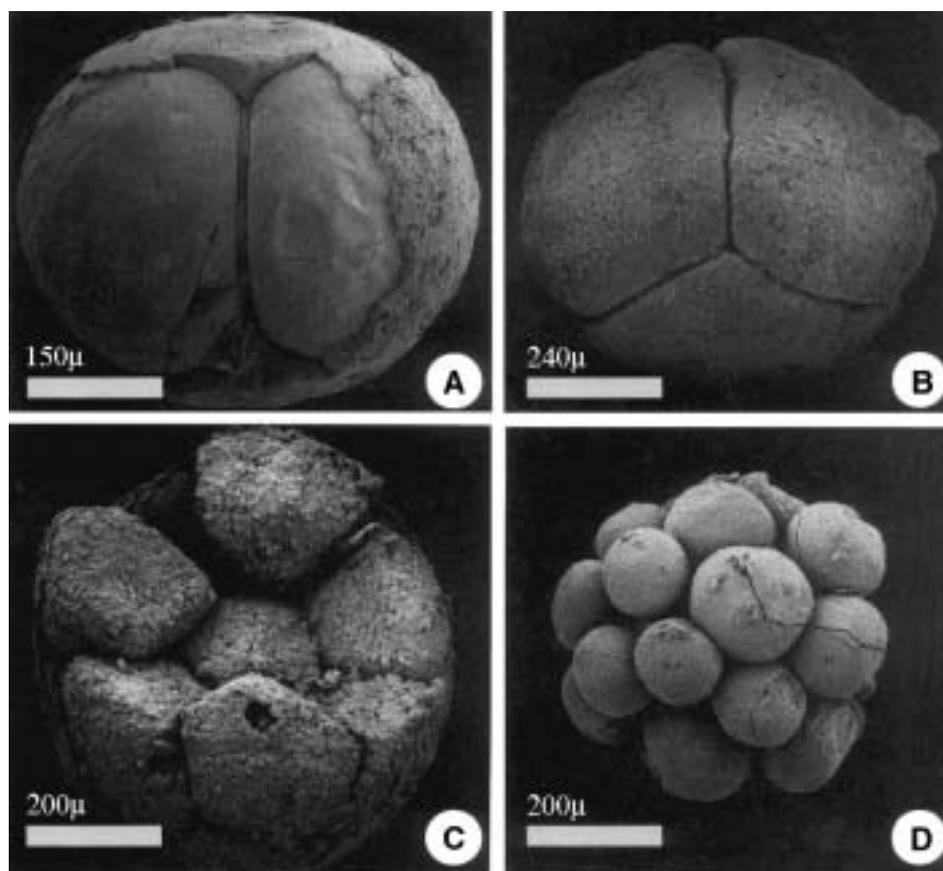


圖2 A：磷化筒狀海綿的縱向切面，顯示在中腔(m)內隨機分布的許多單軸骨針(s)。B：A圖圓圈部分放大，顯示骨針(s)、相連的造骨針細胞(sc)以及胞膜(pm)。C：胞質已經逸出的表皮細胞(e)及胞核(n)、胞孔(p)；方框部分放大於左下角，顯示胞核(n)。D：帶未消化食物的海綿腔(so)及其骨針(s)、中腔(m)。E：早期桑椹胚，顯示出球狀分裂球(其中兩個加框)及其卵黃粒(y)。F：很可能是海綿幼蟲(pa)的縱切面，其周邊鞭毛(加框部分)在左下角放大圖中(f)清晰可見。

Reprinted with permission from *Science* 279, 879, 880. Copyright 1998 American Association for the Advancement of Science. Courtesy of Chia-Wei Li, Jun-Yuan Chen and Tzu-En Hua.

用光學顯微鏡觀察這些標本約30 μm 的薄切片，他們發現了35個微細的(0.15-0.75mm)球狀和筒狀海綿，其典型的針骨(spicule)清晰可見；此外，在160 cm^2 的化石切片中，還可以觀察到大量保存完好的動物卵、胚胎、細胞結構乃至細胞核、造骨針細胞、細胞分裂球以及卵黃粒等等；最令人驚訝的是，還有一個保存完整的海綿幼蟲標本，連其周邊鞭毛也都完整無缺(圖2)。整體說來，他們所發現的，是一個完整、包含豐富細節的「瓮安動物群」。這動物群當時很可能是生活在淺海之中，因為標本中還發現了原植性的海藻。然而，綠藻並沒有在海綿中腔出現，所以這時動物與光合微生物的共生關係(即其後演化為粒線體的機制)還未出現。

與李、陳文章同時發表的，還有北京大學和哈佛大學學者的合作研究結果。他們在同一岩層中觀測到大量原植性海藻的細胞分裂球、紅藻的孢子囊和精子囊，以及動物在早期分裂階段的胚胎，包括單個受精卵和2、4、8以及多細胞的



Reprinted with permission from *Nature* 391, 556. Copyright 1998 Macmillan Magazines Limited. Courtesy of Shuhai Xiao, Yun Zhang and Andrew H. Knoll.

圖3 在不同階段的動物胚胎裂球：A：兩細胞階段；B：四細胞階段；C及D：往後的多細胞階段。注意不論細胞數目多少，胚胎整體體積大致不變，這是它和綠藻群基本不同之處。

囊胚(圖3)。從以上兩個發現看來，毫無疑問，由於「磷化」作用，在磷礦中可以找到寒武紀之前動物演化的詳細紀錄，因而整個古生物演化史需要重寫。

其實，在二十多年前，已經有古生物學家提出，「寒武紀大爆發」可能並非一個難以解釋的突變，而只是一種嶄新生命形態(即多細胞生物)出現之後，在缺乏認真競爭對手的生態環境中充分地自由繁殖和演化所顯示的高度輻射現象；在生態空間被充滿之後，「爆發」就因各門類之間的競爭而緩慢下來，乃至停頓。這就是所謂S形曲線(sigmoidal curve)理論。倘若這理論能夠成立，那麼在相當於「寒武紀大爆發」的曲線的急速上升段(log phase)之前，還應該

有新生命形態緩慢出現，數量逐漸增長的所謂起始段(lag phase)③。瓮安動物群所代表的，是否就是S形曲線起始段的一部分呢？分子生物學證據所顯示的，又是否漫長起始段的更早期部分呢？相信在今後十年間，這些迷人的問題會在古生物學家和分子生物學家的不斷衝擊下，逐步透露出更多消息來。

① *Science* 279, 803 (6 February 1998); *Nature* 391, 529 (5 February 1998).

② C. Li, J. Chen & T. Hua, *Science* 279, 879 (6 February 1998); S. Xiao, Y. Zhang & A.H. Knoll, *Nature* 391, 553 (5 February 1998).

③ 有關「寒武紀大爆發」理論的討論，見下列極明暢的科普著作：Stephen J. Gould, *Ever Since Darwin* (New York: Norton, 1977), section 4, 113-38.