

生物演化 与环境

主编 戎嘉余

副主编 袁训来 詹仁斌 邓涛

SHENGWU YANHUA YU
HUANJING

中国科学技术大学出版社



生物演化 与环境

主编 戎嘉余
副主编 袁训来 詹仁斌 邓涛

中国科学技术大学出版社

内容简介

生物演化是人类关心的永恒主题。古生物学家根据岩石中保存的化石记录和古环境信息,一直致力于真实地恢复这一漫长的历史画卷。本书以精美的化石为实证,以重大生物进化事件为主线,讲述地球生命38亿年以来真实发生的进化过程,以及所伴随的环境演变。其中,生物及其类群的起源、辐射、灭绝和全球气候变化、青藏高原隆升等重大变革事件是重点内容,使读者不但能够了解地球生物演化的复杂过程,也学会“讲古论今”,对现今的地球环境和人类的未来做出深层次的思考。

图书在版编目(CIP)数据

生物演化与环境/戎嘉余主编. —合肥:中国科学技术大学出版社,2018.3
ISBN 978-7-312-04405-2

I. 生… II. 戎… III. 生物—进化—高等学校—教材 IV. Q11

中国版本图书馆CIP数据核字(2018)第033243号

地图审图号:GS(2018)1429号

出版 中国科学技术大学出版社
安徽省合肥市金寨路96号,230026
<http://press.ustc.edu.cn>
<https://zgkxjdsxcbs.tmall.com>

印刷 安徽联众印刷有限公司
发行 中国科学技术大学出版社
经销 全国新华书店



787 mm × 1092 mm 1/16

版次 2018年3月第1版
印次 2018年3月第1次印刷
定价 99.00元

中国科学院南京地质古生物研究所和古脊椎动物与古人类研究所把“基础研究”“应用基础研究”和“科学传播”放在同等位置,将其定位为研究所的三大战略。长期以来,这两个所的科学家通过多种渠道,热心普及地球生命历史和环境演变的知识,为提高公众的科学素养、为莘莘学子建立唯物主义的自然观和人生观贡献力量。近年来,由多位活跃在科研一线的科学家联合在南京大学和中国科学院大学开设“生物演化与环境”全校通识课程,就是其中一项颇有意义的工作。他们为此做了认真的准备,不仅综合了全球最新科研资料,还把自己的科学理念与最新科研成果融入讲课内容。在2016年和2017年两年教学实践的基础上,每位老师都对讲义做了补充完善,于2017年下半年写就本教材。

生物演化是人类关心的永恒主题。约38亿年的生命演化过程波澜壮阔、千变万化。地层古生物学家根据岩层中保存的化石和环境信息,努力恢复这一漫长的生命历史画卷。生物及其类群的起源、大辐射和大灭绝,全球气候变化,青藏高原隆升等重大变革事件,以及生命演化对人类的启示等内容,构成了本教材的主要部分,与以往同类教材比较有自己明显的特色。

本教材面向大学全学科的本科生及研究生。我们殷切期望他们通过学习该课程,能在今后读懂一些有关生物演化和环境的论著;能具备一定的地质学和生物学的基础知识(如记住全球地质年代表,了解各地质时期重要的代表性化石);能对生物演化和环境演变有一个初步的了解;能把地球作为一个完整的系统来看待和思考,进而为探索和揭示现今地球环境和人类未来深层次的演化机理做出贡献。

欲求超胜,必先会通。通古今,通中西,通文理,汲取知识,培育能力,双管齐下,方能成为博学多才、掌握本领、行为优雅之强人。现今大科学时代,科研机构 and 大学之间,提倡“教育和科研资源共享、优势互补”的协同育人方式,这是科教融合的重要内容,也是年轻学子成长、成才的必经之路。期盼这本教材能对这一教育方式有一些微薄的贡献。

本书各章节编写分工如下：第一章戎嘉余，第二章杨群、马俊业，第三章王向东、彭善池、盛青怡，第四章袁训来，第五章周传明，第六章李国祥，第七章詹仁斌，第八章王恽、徐洪河、汪瑶，第九章朱敏，第十章王军，第十一章沈树忠、王玥，第十二章王鑫，第十三章张海春，第十四章徐星、张蜀康，第十五章沙金庚，第十六章邓涛，第十七章刘武、吴秀杰，第十八章周忠和。封面绘画杨定华。

本书的编写出版，得到了南京大学和中国科学院大学相关部门、中国科学技术大学出版社以及许多学生的关心、支持和帮助，国家自然科学基金委员会、中国科学院以及现代古生物学和地层学国家重点实验室为本书的出版提供了经费支持。谨此，我们致以诚挚的谢意！

戎嘉余 袁训来 詹仁斌 邓涛
二〇一八年元月三日

前言	i
第一章 导论——来自地层学和古生物学的证据	2
第一节 生命篇	4
第二节 时间篇	7
第三节 空间篇	13
第四节 环境篇	16
第五节 演化篇	19
第二章 生物演化树	28
第一节 演化树与谱系关系的表述方法	31
第二节 演化树的解读	33
第三节 构树的方法	34
第四节 演化时间树	36
第五节 古生物与演化树	38
第六节 演化树的意义	39
第三章 全球年代地层的标准——“金钉子”	44
第一节 全球标准层型剖面及其发展简史	46
一、全球标准层型剖面和点位——“金钉子”	46
二、国际地层学发展简史	47
第二节 全球标准层型剖面和点位的研究方法及研究实例	50
一、研究原则	50
二、研究方法和实例	50
第三节 中国的地层学研究历史及中国的“金钉子”	52
一、中国的地层学研究历史	52
二、中国的“金钉子”	53
第四节 全球标准层型剖面和点位建立后的工作(后层型研究)	55
第四章 生命起源与早期演化	58
第一节 生命起源	60
一、生命起源的时间	60
二、生命起源假说	62
三、地外生物学	64
四、生命起源的化学进化论	65
五、热泉和生命起源	66
第二节 生命的早期演化	69

一、原核生物	69
二、真核生物	71
第五章 新元古代雪球地球事件	78
第一节 冰期和冰川沉积	80
一、冰期和雪球地球事件	80
二、冰川沉积	81
第二节 雪球地球假说	82
一、假说的提出	82
二、雪球地球的形成过程	84
三、关于雪球地球假说的争论	85
四、关于新元古代冰期的轨道高倾斜度假说	86
第三节 新元古代两次全球性冰期事件及中国的记录	86
第四节 雪球地球事件对生物演化的影响	87
一、雪球地球事件之前的生物	88
二、雪球地球事件之后的生物	88
第六章 寒武纪大爆发	94
第一节 寒武纪大爆发术语的由来	96
第二节 寒武纪大爆发的证据	98
一、埃迪卡拉纪地层中动物化石稀少	98
二、寒武纪早期多门类动物骨骼化石的大量突发性 出现	101
三、特异埋葬化石库的信息	104
四、埃迪卡拉系-寒武系过渡地层中遗迹化石的显著 变化	107
第三节 寒武纪大爆发的特征及模式	109
一、寒武纪大爆发的特征	110
二、寒武纪大爆发的模式	111
第四节 寒武纪大爆发发生的原因	112
第五节 寒武纪大爆发不支持神创论	113
第七章 早古生代海洋生物演化	116
第一节 奥陶纪生物大辐射	118
一、大辐射的基本特征	118
二、大辐射的研究现状	120
三、华南实例研究的创新性认识	121
四、大辐射的背景机制	129

第二节 奥陶纪末的大灭绝	131
一、大灭绝的基本特征	131
二、华南实例研究的特殊贡献	132
三、大灭绝的背景机制	140
第八章 早期陆生植物起源和演化	144
第一节 早期陆生植物类型	146
第二节 科学意义和科学问题	147
第三节 植物登陆过程	148
第四节 序幕:隐孢植物	149
第五节 插曲:线形植物	151
第六节 高潮:早期陆生维管植物	153
一、植物长期陆地生存的必备条件	153
二、目前已知的陆生维管植物起源的最早化石证据	155
三、早期陆生维管植物主要类群	155
四、早期陆生维管植物的群落演变	156
第九章 脊椎动物起源与登陆	166
第一节 脊椎动物近亲与无颌类	168
一、脊椎动物近亲	169
二、脊椎动物起源假说	170
三、昆明鱼类与圆口类	172
四、甲胄鱼类	173
五、颌起源	175
第二节 有颌类的崛起	175
一、盾皮鱼类	176
二、棘鱼类与软骨鱼类	178
三、硬骨鱼类起源与辐鳍鱼类演化	179
第三节 肉鳍鱼类登陆	181
一、空棘鱼类	182
二、肺鱼形类	183
三、四足形类	184
四、鱼类登陆	185
第十章 晚古生代植物群及其典型案例——中国“植物 庞贝”简介	190
第一节 晚古生代植物各分类群	194
第二节 晚古生代植物群研究的现实意义	203

第三节 中国的“植物庞贝”——晚古生代华夏植物群的代表	204
第十一章 二叠纪末生物大灭绝	214
第一节 什么是二叠纪末生物大灭绝	216
第二节 二叠纪末生物大灭绝造成哪些生物灭绝	217
一、海洋生物	217
二、陆地生物	219
第三节 二叠纪末生物大灭绝发生和持续的时间	219
第四节 二叠纪末生物大灭绝的型式	221
第五节 二叠纪末生物大灭绝的原因	225
第十二章 早期被子植物化石及其对被子植物起源的启示	228
第一节 什么是被子植物	231
一、被子植物的判别标准	231
二、被子植物花的结构	232
三、被子植物系统学简史	232
第二节 侏罗纪的被子植物	235
第三节 解读被子植物雌蕊	241
第十三章 昆虫的演化	246
第一节 昆虫基础知识介绍	248
一、昆虫的基本特征	248
二、昆虫的变态	249
三、丰富多彩的昆虫世界	250
四、昆虫与人类的关系	250
五、昆虫的分类系统	250
第二节 昆虫及其重要类群的起源	252
一、昆虫的起源	252
二、飞向天空——有翅昆虫的起源	252
三、新翅类昆虫的起源	254
四、全变态昆虫的起源	255
第三节 地质时期昆虫面貌和重要演化事件	256
一、石炭纪	256
二、二叠纪	256
三、巨型昆虫的出现	257
四、三叠纪	258

五、侏罗纪	259
六、白垩纪	260
七、访花昆虫的出现	260
八、昆虫社会性的起源与演化	261
九、古近纪	262
十、新近纪和第四纪	265
第四节 昆虫的多样性演变	265
第十四章 恐龙的演化	270
第一节 恐龙的起源和早期分化	272
一、恐龙的起源	272
二、恐龙的早期分化	273
第二节 恐龙的繁盛:多样性和大型化	275
一、鸟臀类恐龙的繁盛:多样性和大型化	276
二、蜥臀类恐龙的繁盛:多样性和大型化	278
第三节 鸟类起源和非鸟恐龙的灭绝	286
一、鸟类起源	286
二、非鸟恐龙的灭绝	292
第十五章 古生物化石见证青藏高原的隆起	298
第一节 二叠纪早期羌塘、拉萨、藏南地块与欧亚大陆隔 洋遥望	303
第二节 二叠纪中期羌塘地块与欧亚大陆碰撞	306
第三节 三叠纪新特提斯诞生,古特提斯消失	308
第四节 侏罗纪拉萨与羌塘地块碰撞,羌塘地块海水进退 频繁	310
第五节 白垩纪印度板块抵近欧亚板块,可可西里和羌塘 地块湖河连片	313
第六节 新生代印度板块与欧亚板块全面碰撞,青藏大地 整体快速隆升	315
一、藏南地块	316
二、拉萨地块	319
三、羌塘地块	320
四、可可西里地块	321
五、昆仑古陆	321
第七节 现代高寒水多成江源:以长江源区青海可可西里 为例	323

第十六章 新生代哺乳动物的演化	330
第一节 哺乳动物特征的确立	332
第二节 哺乳动物的起源	335
第三节 中生代哺乳动物	336
第四节 新生代哺乳动物的发展	339
第五节 有袋类	341
第六节 有胎盘类	342
一、食肉动物的辐射与进化	342
二、长鼻类的进化	349
三、奇蹄类的进化	351
四、偶蹄类的进化	356
五、重返海洋的鲸类	359
六、灵长类的起源与早期进化	361
第十七章 人类的演化	366
第一节 研究简史及人类演化主要阶段	368
第二节 最早的人类	374
一、地猿始祖种	374
二、原初人图根种	376
三、撒海尔人乍得种	376
第三节 早期人类在非洲的演化	377
第四节 直立人起源与演化	381
第五节 古老型智人	385
第六节 尼安德特人	388
第七节 更新世晚期人类演化与现代人起源	392
一、现代人起源	392
二、更新世晚期人类演化多样性	398
三、基因交流	404
第十八章 地球生命演化的现代启示	408
第一节 进化论的简要回顾——兼论对其常见的误解	410
第二节 继承和发展：达尔文之后的进化论	413
第三节 进化论、人类及其启示	415
一、进化论在中国的传播和影响	415
二、人类的进化	416
三、地球生命历史的启示	419

如果从达尔文(Darwin, 1859)的《物种起源》巨著问世算起,演化生物学的研究历史已有近160个年头了,但是,这与人类历史相比,只是一瞬间。

许多学科或领域(从地质学到古生物学,解剖学到基因组学,组织胚胎学到分子生物学)的众多学者,为解读生物演化这个议题而不懈探索,乐此不疲,成绩卓著。但是,仍有许多问题还未找到答案,仍有许多假说还争议不断。要在这么短的时间里,解决比天还大的生物演化及其与环境的诸多问题,是断然不可能的。这是因为,从时间上看,生命诞生于38亿年前,演化历史极其漫长;从空间上看,生物演化所涵盖的内容极其丰富;科学研究日益呈现出专门化和精细化的特点,但不同专业、学科之间的交叉融合却远远不够;地质、地层和化石记录有其不完备性;生命过程离不开生存环境,而环境因素与演化却不一定表现出明晰的因果关系……为揭示演化真谛,我们必须努力探索耕耘,一步一个脚印地前行。

化石是生物演化及其与环境关系的最重要的见证者。古生物学(Palaeontology 或 Palaeobiology)是研究地史时期一切生物的遗体 and 遗迹(统称为化石)的科学,连接着地质学(Geology)和生物学(Biology),涉及生命及其类群的起源与演化、地层层序和时代、古生物地理、古生态系统、古环境条件,等等。研究化石离不开地层学(Stratigraphy)。地层学专门研究地壳表层成层的岩石,旨在建立地层层序及系统,根据化石、绝对年龄等确定地层时代,做好地层划分与对比,寻找重要矿层和有价值的岩石,为人类服务。拥有浩瀚资料的古生物学和地层学,是地质学最根本的两大基础学科,它们厚重的积累和层出不穷的新发现,总是不断地为探索生命演化带来全新的、强有力的支撑。



第一章

导论

来自地层学和古生物学的证据

生物演化，
在悄无声息的缓慢进程中
不时被暴风骤雨般的
突发事件所打断，
且不可逆，没有预设方向和目的，
随影而行的外在、内在及机遇等因素
都起着重要的作用。



第一节 生命篇

生命是神奇的,是生物体许多现象的复合(如生长、发育、感觉、意识、反应、繁殖、代谢、遗传变异及结构)。生命具有时空和哲学意义。地球上的生物五花八门,每个物种都有其最适合的环境。各种生物凭借着它们自己独特的性状,共同谱写出生命世界的辉煌。许多生物(特别是海洋生物)及其栖息状况,大多数人从未见过。例如图1-1所示的就是一种形态独特、栖息在深海底部的无脊椎动物(属腔肠动物门八射珊瑚亚纲),它像其他生物一样,拥有自己的祖先和历史,有自己独特的生存环境和所需要的生存条件。



图 1-1 海鳃或海笔——栖息在深海底部、体型奇特的一种无脊椎动物。

尽管各家观点不完全相同,但我们仍然可把生命大致分为以下五大界别:原核生物界、原生生物界、真菌界、动物界、植物界。

1. 原核生物界

原核生物界包括微小单细胞,如蓝细菌(旧名蓝藻、蓝绿藻)、细菌和古菌(也有单独将后两类分出,分别称为细菌界和古菌界),源自35亿年前,无细胞核和细胞器,常在极端环境中生活。古菌,在地球早期大气缺氧时业已存在,现仍驻守在深海火山口、陆地热泉和盐碱湖等厌氧环境中。它与现实生活的联系最近才被发现:一日本患者得了健忘抑郁症后,确诊是患了脑脊髓炎,系古菌感染所致。

2. 原生生物界

原生生物界包括真核细胞、单细胞或多细胞生物,如变形虫、有孔虫、放射虫和绿藻、褐藻、红藻、硅藻,多在水中生活或寄生。它们源自16亿年前,约有3万种。它们看起来似乎很简单,但其细胞结构却相当复杂。下面几大类都是由它演化而来的。

3. 真菌界

真菌细胞有真正的细胞核,细胞壁以几丁质为主要成分,最常见的是各种大型真菌(如木耳、蘑菇等),还有霉菌和酵母(单细胞),大都是真核、异养的多细胞或多核生物,营寄生或腐生。它们不含叶绿素,不能进行光合作用;缺少鞭毛,运动受到

限制,但向体外分泌消化酶,通过吸收而非摄食方式来获取营养;源自6亿年前,约有7万种。

4. 动物界

动物是生物圈中最大的类群,包括无脊椎动物、原索动物和脊椎动物,发育消化、呼吸、循环、排泄、神经和生殖系统,能运动、有感觉,不像植物那样需要进行光合作用,以植物、其他动物或微生物为食。其种类繁多、千奇百怪。现存最引人注目的是脊椎动物,约有5万种;分布最广的是无脊椎动物(图1-2),约有200万种(占现生种数的80%左右)。无脊椎动物中数量最多且多样性最高的是节肢动物。其中,昆虫的种类和数量最多,约有150万种(见第十三章)。

5. 植物界

植物是有光合作用能力的真核、多细胞生物,如树木、小草、海藻等绿色有机体,广布于海洋和陆地(包括湖泊、河流),直接或间接哺养了其他生命。陆地植物包括苔藓、蕨类、裸子植物和被子植物等。其中,被子植物种类最多,约有25万种,占植物总数的50%左右(见第十二章)。喜花和传粉昆虫与被子植物是互惠互利、共同演化的。植物是重要的聚煤物质,煤矿就是植物堆积后历经复杂的地质过程(如高温、高压)而形成的。有胚植物,可能源自4亿多年前。

研究演化生物学,需要结合现代生物学的概念,掌握以下基本名词术语。

物种(species) 有特定形态和行为、生理、生化、生殖、免疫等系统,有特定生态需求,占领特定生境,由不连续分布、大小不一的居群(或称种群)组成。上述诸方面的变异是生物演化的根本。各种隔离(如地理、生态、生殖)如何促进不同居群朝不同方向,逐渐演变成新种或借助于遗传突变而快速演化成新种? 个中问题,纷繁复杂。同属不同种的生物,因生物学特性和生态要求相似,一般难存于同一生境内。

居群(population) 生物学领域常称其为种群,是物种在自然界存在的具体形式和繁衍的基本单元。同一居群内和同种不同居群之间的形态变异,乃是新种诞生的起点。居群变异是物种的一种基本特征。物种形成就是通过居群而不是通过个体来实现的。在同种同一居群内易于识别出不同的表型(phenotypes),而不是不同的物种。

群落(community) 是生态学、生态生物地理学和生态地层学的基本单元,由



图1-2 无脊椎动物在史前和现代的常见分类单元 (傅强绘)。

生活在同一生态位(ecological niche)的全部物种组成。它们与无机和有机因素相互依存,共同经受环境考验。群落随时间的推移和环境的变化,在组成、结构和分布上亦会发生变化。这些变化是生命演化过程中一个重要的组成部分。

生物多样性(biodiversity) 是指同一生态系统中所有生物的总和,反映了生命的基本特征。它包括遗传、物种和生态系统等3个层次。现代生物以热带雨林里的多样性最高,种数亦最多,约占全球的一半,但地球上一共有多少种生物,尚无精确数字。图1-3展示的是热带雨林中的一位科学实验者,正在向一株高大乔木(逾30 m

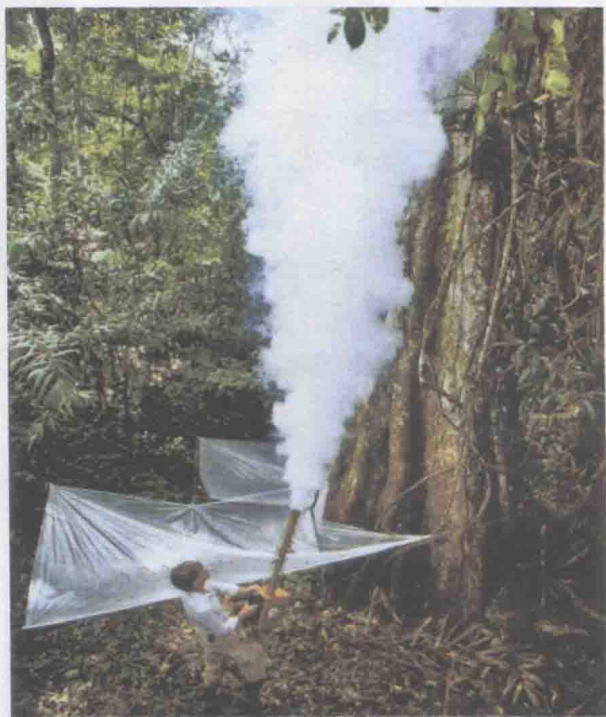


图1-3 在南美洲热带雨林中,一位科学家采用喷雾法采集乔木树冠上的甲虫。

高)的树冠层(光合作用强、生物多样性高)喷洒药雾(起麻醉作用),过了一阵子,很多从未见过的甲虫便纷纷掉落到铺在地面的塑料布上。令人惊讶的是,科学家发现在每一种植物的树冠层上生活的甲虫都是不同的,如在豆科植物 *Luehea* 树冠上生活着的甲虫竟多达163种。这些甲虫也只在特定的乔木上生存。由此说明,全球甲虫的多样性可能大大超出人们的预估。可见,对生物多样性的认识还有很大的提升空间。

微生物广布于地球的各个角落。目前,在地表下12 km深处,也发现了它们的踪迹。深海

是探索生命的新领域,但过去我们对其了解几乎为零。1978年,科学家在大洋深处首次观察到喷出的热液(称为“黑烟囱”,主要成分为硫化矿物)和生活在附近的热液生物(图1-4),但对它们的起源、代谢和生殖了解得极少。近年来,海底热泉自养生物和广布于各种缺氧环境的厌氧铵氧化(anammox)细菌的发现,向“万物生长靠太阳”这一古训发起了挑战。

树有根,水有源。现今世界上所有生物,都是在不同地史时期,从它们祖先那里形成分支以后,各自独立演化出来的。小到物种,大到门级分类单元,都拥有其独一无二的形态构造,这都是长期演化的产物。达尔文所说的“化石证明,物种的新变异来自祖先旧的特征”阐述的就是这个道理。同样,生态系统也都有它们的祖先,生物多样性也都是长期演变的结果。