



Originations, Radiations and Biodiversity Changes
— Evidences from the Chinese Fossil Record

生物的起源、辐射与多样性演变

——华夏化石记录的启示

主编 戎嘉余

Editor-in-Chief: *Rong Jiayu*

副主编 方宗杰 周忠和 詹仁斌 王向东 袁训来

Co-editors: *Fang Zongjie, Zhou Zhonghe, Zhan Renbin, Wang Xiangdong and Yuan Xunlai*

国家科学技术学术著作出版基金资助出版

Originations, Radiations and Biodiversity Changes
— Evidences from the Chinese Fossil Record

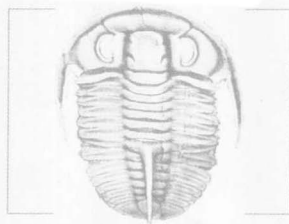
生物的起源、辐射与多样性演变 —— 华夏化石记录的启示

主编 戎嘉余

Editor-in-Chief: Rong Jiayu

副主编 方宗杰 周忠和 詹仁斌 王向东 袁训来

Co-editors: Fang Zongjie, Zhou Zhonghe, Zhan Renbin, Wang Xiangdong and Yuan Xunlai



科学出版社

北京

内 容 简 介

地球生命历史包含了一个极其漫长又纷繁复杂的演化过程。本书主要根据中国的化石证据,探讨生物演化进程,包括部分生物类群的起源与早期演化、重大地质历史时期的生物辐射(radiation)与海洋生物多样性(biodiversity)的演变,试图从华夏化石记录中寻找生物演化的启示。作为本书重点之一的生物辐射,是生命历史中一个十分重要的组成部分,但在演化教科书中却鲜有系统阐述。中国的材料为此提供了许多重要的证据。史前海洋生物多样性的演变在国内尚未全面研究,本书在建立各门类化石数据库的基础上,首次初步探讨华南前元古代末至中生代早期海洋生物多样性的变化及其控制因素,为全球史前生物多样性研究提供来自同一板块的系统资料。大量研究证明,自然环境的强弱变化不同程度地影响了生物演化的进程和生物多样性的变化,生物又通过自身演化深刻地影响着地球表面环境条件的变化。

本书可供地质科学、古生物学、生物科学、演化生物学等科研人员、大专院校教师、研究生、本科生以及对本书研究内容感兴趣的人阅读。

图书在版编目(CIP)数据

生物的起源、辐射与多样性演变:华夏化石记录的启示/戎嘉余主编. —北京:科学出版社,2006

ISBN 7-03-017441-0

I. 生… II. 戎… III. ①生物起源-研究②生物-进化-研究 IV. Q1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 063994 号

责任编辑:胡晓春 李 锋/责任校对:李奕莹

责任印制:钱玉芬/封面设计:黄华斌

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京华联印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2006年9月第 一 版 开本:889×1194 1/16

2006年9月第一次印刷 印张:61

印数:1—2 500

字数:1 650 000

定价:210.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

自从1859年生物进化学说创始人达尔文的名著《物种起源》问世之后,有关“变异”、“自然选择”、“适者生存”和“生物演(进)化”的思想,在科学界和思想界起到了“石破天惊”的作用,最终则“改变了整个世界”。在时光车轮快速转动了近150年的今天,中国的古生物学家,在前辈工作的基础上,融入了大量新材料、新理念和新方法,在深入探讨生物演化的重大理论问题(如后生动物的起源与早期演化、寒武纪生命大爆发、古生代生物大灭绝及其后的复苏、鸟类及其羽毛和飞行的起源、被子植物的早期演化等)中,取得了受到国内外关注的重要成果。本世纪初,Nature杂志高级编辑 Henry Gee 在《腾飞之龙》英文版中写的一句话值得引述:“在不足10年的时间里,随着对生命演化史上关键阶段一系列引人瞩目的化石的重要发现,中国古生物学的研究已从相对平静的状态,一跃成为国际科学界一支中坚力量。”

2000年春,中华人民共和国科学技术部(以下简称科技部)批准实施了以“重大地质历史时期生物的起源、辐射、灭绝和复苏”为题的国家重点基础研究发展计划(简称973计划)项目(G2000077700:2000~2005),给我国的古生物学研究以强有力的支持。项目全体成员在欣喜之余,倍觉肩上所担责任之重大,决心花大力气做出无愧于中国古生物材料的创新成果。在国家搭建的这个大平台上,来自全国12个单位的老、中、青项目成员,集中研究力量,凝练探索目标,在2000个日日夜夜里,勤奋执着、不断创新,取得了一批重要成果,在世界相关学术研究领域中占得一席之地,并在某些方面取得了领先地位,进一步提升了中国古生物学的研究水平。

在后两年的实施和操作过程中,项目专家组强调以整合的形式,组织有关“生物的起源、辐射、灭绝和复苏”的集成研究。按这个要求,项目39位成员合作撰写的《生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据》一书(上、下卷)已于2004年底面世。本书作为该书的姐妹篇,有来自15个单位的82位作者参与,把笔墨着重放在“生物类群的起源和早期演化、辐射和生物多样性变化”方面。这是本项目又一个综合性成果。

按照安排,2005年秋,科技部组织专家学者对我们的项目进行了终评和验收。评验充分肯定了项目所取得的成绩。应该说,各课题是尽了最大的心力的。在分享全体成员所取得的成果的喜悦时刻,我愿借此机会,衷心感谢专家组、课题组负责人和各位成员所做出的贡献。在老、中、青研究队伍中,年长学者以扎实的基础、长期铸造的敬业精神,占多数的中、青年学者,以强劲的开拓和创造能力,取得了一大批在国际上颇有影响的成果。值得欣慰的是,年轻人已经挑起了中国古生物学研究的大梁,他们是我国古生物学界的现在和未来。我还要衷心感谢项目办公室的诚信、敬业和高效,把项目管理得有条不紊。应该说,没有项目专家组的厚爱和指导,没有各课题组负责人的尽心尽责,没有老、中、青的精诚团结、通力协作,没有

项目办公室的平凡工作,这个项目是不可能按预定计划顺利完成的。

我衷心感谢科技部适时批准本项目的实施,感谢国家自然科学基金委员会竭诚推荐本项目;感谢中国科学院资源环境科学与技术局和基础科学局、中国科学院南京地质古生物研究所、现代古生物学和地层学国家重点实验室、中国科学院古脊椎动物与古人类研究所、中国科学院地质与地球物理研究所、北京大学、西北大学、中国地质大学(北京和武汉)、南京大学、云南大学、国土资源部西安地质矿产研究所、南京地质矿产研究所和天津地质矿产研究所以及其他所有参与本项目工作的单位和同仁对项目的关心和支持。科学出版社对本书出版的重视和帮助,王伟铭对全书文稿初排工作的完成,我愿在此深表谢忱。

生物演化的研究是一项有相当难度的工作。演化型式、速率、机制等问题往往很难用单一的理论或假说诠释得清楚。经常会出现一种型式对立于另一种型式,一种假说拒绝另一种假说的情况;而实际上,各自都有科学依据,难以被对方简单地否定。例如在“成种作用”问题上,长期来两种学派争论不休。但著名古生物学家 J. Gould (1982) 在创建“点(间)断平衡学说”(Punctuated Equilibria) (Eldredge and Gould, 1972) 后不久说的一句话却很有哲理:“如果上帝出来告诉我们,有 48.647% 的重要进化事件是通过点断平衡型式发生的,我便不止一半满意了。”同样,在创建“中性突变理论”(Neutral Mutation) 后,木村资生 (Kimura, 1968) 承认:“中性学说始终是以分子水平结构来提问题的。”“表型水平,那只能用达尔文自然选择学说来解释吧!因为只有自然选择说能很好地解释这种适应现象”(靳德明等, 2000; 沈银柱等, 2004)。讨论生物进化的问题,一个是在微观上(即在分子层次上),一个是在宏观上(即在个体和群体上),两者并非“水火不相容”。可见,许多实例表明,想用单一理论解决所有演化问题是不可能的。近代外国著名思想家和哲学家亚里斯多德说:“大部分伟大的争辩,最后都得用‘中庸之道’这条金科玉律来解决”(Gould, 1977, 见程树德译, 1995),讲的就是这个道理。

达尔文的《物种起源》第一版(1859)发表至今还不到一个半世纪,世界上在研究化石记录的基础上,初步揭示了许多演化史实。但是,古生物学者采集和研究的化石可能还只是“冰山的一角”,大批关键问题尚未深入研究,更不用说问题已经解决。所以,一代又一代的古生物学家付出了极大的努力,且还要持续不懈地奋斗下去。中国学者研究化石的历史虽说还不足一个世纪,但凭借所拥有的得天独厚的化石材料和勤奋创造的工作成果,已登上全球古生物学研究的大平台,这是问题的一方面。另一方面,无论在宏演化还是微演化领域,我们的研究程度还远远不够,面临的挑战还会更大,例如,“生命之树”(Tree of Life)如何建立?环境如何制约生物演化?生物又如何影响环境的变化?古生物学研究怎样才能更好地为现实社会服务?这些问题都离不开生命系统(Life System)和地球系统(Earth System)这两门浩瀚的大科学。这些都是中国古生物学者需要长期探索的新课题。

“百尺竿头,任重而道远”。机遇属于开拓者,幸运青睐勤奋者。中国古生物学者一定要有“咬住青山不放松”的劲头,既敢于发表质疑权威的新观点,又必须摒弃“心浮气躁”和“急功近利”的不良风气。只有潜心研究,按照学科发展的自身规律,

一步一个脚印地行进在攀登科学高峰的征途上,才能取得成功。值得欣慰的是,本书中的许多章节都是由年轻学者撰写的,他们为本书的完成付出了很大的心力。正当本书即将付印时,欣闻新的 973 项目“地史时期海陆生物多样性的演变”(2006CB806400)被科技部批准实施。这是全国古生物学者共同努力的结果,充分体现了国家对古生物研究的强力支持。我相信,只要有良好的学术氛围中,脚踏实地、刻苦钻研,不断创造、攀登不止,年轻一代的中国古生物学家,一定会以自主创新的优秀成果去占领世界学科的前沿阵地,去迎接更加辉煌的明天。

本书各章节均通过两位或三位审稿人审稿。我对以下 63 位审稿人所付出的辛勤劳动表示诚挚的谢意。没有他们的认真审稿并提出宝贵的修改意见,本书的质量难以达到现有水平。他们是:白志强、曹瑞骥、陈旭、陈楚震、陈金华、陈均远、陈丕基、樊隽轩、方宗杰、冯洪真、冯伟民、高克勤、郭双兴、韩健、侯鸿飞、胡世学、华洪、黄迪颖、姬书安、蓝琇、李淳、李传夔、李国祥、李浩敏、李锦玲、廖卫华、刘俊、马学平、钱逸、邱占祥、沈树忠、沈炎彬、舒德干、宋之琛、童永生、汪筱林、王怿、王玥、王伴月、王士涛、王五力、王向东、王训练、吴肖春、肖书海、徐均涛、许汉奎、杨群、杨湘宁、姚兆奇、尹磊明、尤海鲁、詹仁斌、张国瑞、张红卫、张遵信、张弥曼、张元动、郑光美、周传明、周志炎、周志毅、朱茂炎(以汉语拼音字母顺序排列)。

相关领域的研究还在进行之中,本书一定存在错误与不妥之处,诚望读者批评指正。

戎嘉余

参考文献

- Eldredge N, Gould S J. 1972. Punctuated Equilibria, an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf T J M (ed). Models in Paleobiology. Freeman, Cooper and Co, San Francisco. 82 - 115
- Gould S J. 1977. Ever Since Darwin. Reflections in Natural History. By the American Museum of Natural History (English version) [程树德译. 1995. 达尔文大震撼——听听古尔德怎么说. 台北天下文化出版股份有限公司. 1~422]
- Gould S J. 1982. The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. In: Milkman R (ed). Perspectives in Evolution. Sinauer Assoc Inc, Massachusetts. 83 - 104
- Jin Deming, Peng Weidong, Shi Hongmei. 2000. Essential Modern Biology. Beijing: Higher Education Press. 1 - 258 (in Chinese) [靳德明(主编), 彭卫东, 史鸿梅(副主编). 2000. 现代生物学基础. 北京: 高等教育出版社. 1~258]
- Kimura M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. Nature, 217: 624 - 626
- Shen Yinzhu, Wang Zhengxun, Li Xiaocheng, Huang Zhanjing. 2004. Evolutionary Biology. Beijing: Higher Education Press. 1 - 283 (in Chinese) [沈银柱(主编), 汪正询, 李晓晨, 黄占景(副主编). 2004. 进化生物学. 北京: 高等教育出版社. 1~283]

目 录

前 言

戎嘉余

第一章 概 论 1

华夏化石记录对生物演化的启示 3

戎嘉余 方宗杰 周忠和 詹仁斌 袁训来 王向东

第二章 早期生命的起源与辐射 11

第一节 新元古代陡山沱期真核生物的辐射 13

袁训来 肖书海 周传明

第二节 后生动物骨骼化的起源 29

华 洪 陈 哲 张录易

第三节 华南寒武纪早期骨骼动物的爆发性辐射 41

李国祥 M. Steiner 钱 逸 朱茂炎 B.-D. Erdtmann

第四节 早寒武世单壳类软体动物最早的演化线系 59

冯伟民

第五节 动物黎明期的点断辐射演化、激发机制和分子背景 73

陈均远 王修强

第六节 澄江化石库中主要后口动物类群起源的初探 109

舒德干

第七节 曳鳃动物的早期构型、起源与辐射 125

黄迪颖

第八节 恐虾动物是异常节肢动物还是似节肢动物的蠕形动物? 139

侯先光 Jan Bergström

第九节 部分后生动物的谱系年代学分析——分子数据与化石记录的结合 159

杨 群

第三章 早古生代生物的辐射与多样性变化 179

第一节 奥陶纪笔石的主要演化辐射进程 181

陈 旭 张元动 樊隽轩

第二节 华南陆块奥陶纪三叶虫的辐射 197

周志毅 袁文伟 周志强

第三节 中国南方奥陶纪早期双壳类的辐射演化——兼论辐射的起因 215

方宗杰

第四节 华南早-中奥陶世腕足动物的辐射 259

詹仁斌 戎嘉余

第五节 华南早-中奥陶世笔石动物的辐射演化 285

张元动 陈 旭

第六节 华南早-中奥陶世疑源类的辐射 317

李 军 燕 夔

第七节 华南早-中奥陶世生物大辐射期间的海平面变化	335
刘建波	
第八节 上扬子区早志留世四射珊瑚的辐射演化	361
陈建强 何心一 唐 兰	
第四章 晚古生代生物的辐射与多样性变化	381
第一节 中国志留-泥盆纪早期陆生维管植物的多样性	383
王 恂 郝守刚 傅 强 徐洪河 王德明	
第二节 肉鳍鱼类的早期辐射与跨古大洋分布	399
朱 敏 赵文金	
第三节 华南泥盆纪四射珊瑚的多样性变化	417
廖卫华	
第四节 华南泥盆纪腕足动物的多样性及演变特征	429
陈秀琴	
第五节 华南早石炭世杜内期腕足动物的多样性变化	447
孙元林 马学平 张宇波 王海涛	
第六节 华南石炭纪与二叠纪四射珊瑚的多样性以及古环境意义	467
王向东 王小娟 张 峰 张 华	
第七节 华南地区石炭纪至三叠纪腕足动物多样性模式	485
沈树忠 张 华 李文忠 牟 林 谢俊芳	
第八节 华南晚二叠世两次灭绝事件之间筴类的辐射演化	503
王 玥 金玉玗	
第五章 中生代生物的起源与辐射	517
第一节 早中生代银杏目的辐射和分异	519
周志炎 吴向午	
第二节 华南三叠纪中晚期双壳类的辐射	551
陈金华 小松俊文	
第三节 华南中生代初海洋生态系的演化	567
童金南 熊鑫琪	
第四节 华南三叠纪海生爬行动物的辐射	583
李锦玲	
第五节 古植物学证据——揭示被子植物起源之谜的关键	593
冷 琴	
第六节 羽毛等皮肤衍生物及其起源与演化	611
张福成 周忠和	
第七节 辽西热河群非鸟虚骨龙类化石及鸟类起源探讨	627
徐 星	
第八节 东亚中生代滑体两栖动物的系统发育与早期辐射	643
王 原	
第九节 热河生物群翼龙的适应辐射及其古环境背景	665
汪筱林 周忠和	
第十节 晚中生代叶肢介在东亚地区的演化和辐射	691
陈丕基 李 昱	

第十一节 热河生物群的辐射及其进化生态学背景	705
周忠和	
第六章 新生代生物的辐射	733
第一节 中国古近纪哺乳动物的辐射	735
王元青 孟 津 倪喜军 李传夔	
第二节 中国新近纪哺乳动物的演化规律	757
张兆群 邓 涛 邱铸鼎	
第三节 中国新生代典型旱生被子植物的演化与发展	769
王伟铭 陈 炜 舒军武	
第七章 史前生物多样性变化	783
华南史前海洋生物多样性的演变型式	785
戎嘉余 樊筠轩 李国祥	
英文部分	817

Contents

Preface

Rong Jiayu

Chapter 1 Introduction	1
The Chinese Fossil Record's Bearings on Biotic Evolution	3
<i>Rong Jiayu, Fang Zongjie, Zhou Zhonghe, Zhan Renbin, Yuan Xunlai and Wang Xiangdong</i>	
Chapter 2 Originations and Radiations of Early Life	11
2.1 Radiation of Neoproterozoic Doushantuo Eukaryotes	13
<i>Yuan Xunlai, Xiao Shuhai and Zhou Chuanming</i>	
2.2 Origin of Skeletonization in Metazoa	29
<i>Hua Hong, Chen Zhe and Zhang Luyi</i>	
2.3 Explosive Radiation of Early Cambrian Skeletal Faunas in South China	41
<i>Li Guoxiang, M. Steiner, Qian Yi, Zhu Maoyan and B.-D. Erdtmann</i>	
2.4 Earliest Evolutionary Lineage of Early Cambrian Univalved Mollusks	59
<i>Feng Weimin</i>	
2.5 Punctuated Radiation, Possible Mechanism and Molecular Background in the Dawn of Animals	73
<i>Chen Junyuan and Wang Xiuqiang</i>	
2.6 Preliminary Study on Phylogeny of Chengjiang Deuterostomes	109
<i>Shu Degan</i>	
2.7 The Early Body Plan, Origin and Evolutionary Radiation of Priapulida	125
<i>Huang Diying</i>	
2.8 Dinocaridids—Anomalous Arthropods or Arthropod-like Worms?	139
<i>Hou Xianguang and Jan Bergström</i>	
2.9 Phylochronological Analysis of Metazoan Groups: Combined Evidence from Molecular and Fossil Data	159
<i>Yang Qun</i>	
Chapter 3 Early Palaeozoic Radiations and Biodiversity Changes	179
3.1 A Brief Introduction to the Evolutionary Radiation of Ordovician Graptolites	181
<i>Chen Xu, Zhang Yuandong and Fan Junxuan</i>	
3.2 Ordovician Trilobite Radiation in the South China Block	197
<i>Zhou Zhiyi, Yuan Wenwei and Zhou Zhiqiang</i>	
3.3 Ordovician Bivalve Radiation in Southern China, with a Discussion on the Causes of Diversification	215
<i>Fang Zongjie</i>	
3.4 Early to Mid Ordovician Brachiopod Radiation of South China	259
<i>Zhan Renbin and Rong Jiayu</i>	
3.5 Evolutionary Radiation of the Early-Mid Ordovician Graptolites in South China	285
<i>Zhang Yuandong and Chen Xu</i>	
3.6 Radiation of Early-Middle Ordovician Acritarchs in South China	317
<i>Li Jun and Yan Kui</i>	

3.7	Sea-level Changes During the Early-Mid Ordovician Radiation of South China <i>Liu Jianbo</i>	335
3.8	Early Silurian (Llandovery) Rugose Coral Radiation in the Upper Yangtze Region <i>Chen Jianqiang, He Xinyi and Tang Lan</i>	361
Chapter 4 Late Palaeozoic Radiations and Biodiversity Changes		381
4.1	Diversity of Early Land Vascular Plants in the Silurian and Devonian of China <i>Wang Yi, Hao Shougang, Fu Qiang, Xu Honghe and Wang Deming</i>	383
4.2	Early Diversification of Sarcopterygians and Trans-Panthalassic Ocean Distribution <i>Zhu Min and Zhao Wenjin</i>	399
4.3	Biodiversity of Devonian Rugose Corals from South China <i>Liao Weihua</i>	417
4.4	Diversity and Evolutionary Characters of Devonian Brachiopods in South China <i>Chen Xiuqin</i>	429
4.5	Diversity Pattern of Tournaisian Brachiopods in South China <i>Sun Yuanlin, Ma Xueping, Zhang Yubo and Wang Haitao</i>	447
4.6	Carboniferous and Permian Rugose Corals of South China: Diversity Pattern and Paleoenvironmental Implications <i>Wang Xiangdong, Wang Xiaojuan, Zhang Feng and Zhang Hua</i>	467
4.7	Brachiopod Diversity Pattern of South China from Carboniferous to Triassic <i>Shen Shuzhong, Zhang Hua, Li Wenzhong, Mu Lin and Xie Junfang</i>	485
4.8	Radiation of the Fusulinoideans Between the Two Phases of the End-Permian Mass Extinction, South China <i>Wang Yue and Jin Yugan</i>	503
Chapter 5 Mesozoic Originations and Radiations		517
5.1	Early Mesozoic Radiation and Diversification of Ginkgoaleans <i>Zhou Zhiyan and Wu Xiangwu</i>	519
5.2	Middle and Late Triassic Bivalve Radiation in South China <i>Chen Jinhua and Toshifumi Komatsu</i>	551
5.3	Marine Ecosystem Evolution at the Beginning of the Mesozoic in South China <i>Tong Jinnan and Xiong Xinqi</i>	567
5.4	Radiation of Triassic Marine Reptiles in South China <i>Li Jinling</i>	583
5.5	Palaeobotanical Data—the Direct and Decisive Evidence for Solving the “Abominable Mystery” of Angiosperm Origin <i>Leng Qin</i>	593
5.6	Origin and Early Evolution of Feathers and Feather-like Integuments <i>Zhang Fucheng and Zhou Zhonghe</i>	611
5.7	Non-avian Coelurosaurian Fossils from the Jehol Group of Western Liaoning and Comments on Origin of Birds <i>Xu Xing</i>	627
5.8	Phylogeny and Early Radiation of Mesozoic Lissamphibians from East Asia <i>Wang Yuan</i>	643
5.9	Pterosaur Adaptive Radiation of the Early Cretaceous Jehol Biota <i>Wang Xiaolin and Zhou Zhonghe</i>	665

5. 10	Evolution and Radiation of Late Mesozoic Conchostracans in East Asia	691
	<i>Chen Peiji and Li Gang</i>	
5. 11	Adaptive Radiation of the Jehol Biota and Its Evolutionary Ecological Background	705
	<i>Zhou Zhonghe</i>	
Chapter 6	Cenozoic Radiations	733
6. 1	Paleogene Mammal Radiation in China	735
	<i>Wang Yuanqing, Meng Jin, Ni Xijun and Li Chuankui</i>	
6. 2	Evolutionary Process of Neogene Fossil Mammals in China	757
	<i>Zhang Zhaoqun, Deng Tao and Qiu Zhuding</i>	
6. 3	Evolution and Development of Some Representative Angiospermous Xerophytes in the Cenozoic of China	769
	<i>Wang Weiming, Chen Wei and Shu Junwu</i>	
Chapter 7	Palaeobiodiversity Changes	783
	Patterns of Latest Proterozoic to Early Mesozoic Marine Biodiversity Changes in South China	785
	<i>Rong Jiayu, Fan Junxuan and Li Guoxiang</i>	
English Part		817

第一章
Chapter 1

概 论

Introduction

华夏化石记录对生物演化的启示

地球上的生命,从诞生至今,约有38亿年的历史了。这一演化历程极其漫长又纷繁复杂,像一条汇集了无数条长短宽窄不一、流量有别的支流的历史长河,一泻千里、永不回复。生物在不断变化的环境中生存繁衍,在不断地适应环境的过程中演(进)化。自然环境的改变(如气候变化、海平面升降、大气和大洋化学性质改变、地外天体撞击、火山活动、板块运动导致地理隔离等等)强烈地影响了生物的演化,生物又在演化过程中深刻地影响着地球表面环境条件的变化(如光合作用、海洋底质状态的改变、陆生动植物的出现与登陆、海洋微生物浮游生物骨骼的出现、人类活动的破坏等等)。

本书的许多作者曾多次被问及这样一些饶有兴趣的问题:人类是从哪里来的?鸟类是怎样产生的?是不是恐龙的后裔?什么是羽毛?羽毛是怎样产生的?恐龙为什么在史前曾如此繁盛而后来却全部灭绝了?地球上的海洋生物是什么时候开始出现的?为什么生物有这么漫长的史前生物演化历史而人类直到最近几百万年才降生在这个蓝色的地球上?所有这些都归结到一个极其重要、虽经长期探索、却又没有满意答案的问题:生命是如何起源和演化的?

面对这些似乎熟识、却又一言难尽的问题,我们不时会被问得张口结舌或一时语塞,至少需要仔细考虑之后才敢给予回答。这是由于我们目前的化石记录还远不够完善(许多化石信息资源需待进一步科学开发和合理利用),研究程度还远远不够,就具体问题而言,尚未拥有能让全世界科学家完全信服的成熟的演化理论。从达尔文时代至今,多少科学家终生为之着迷并孜孜以求、不断探索的生物演化问题,仍处在发现和积累材料、领悟演化真谛的漫长过程中。在科学发达的今天,诸如生物起源、演化模式、适者生存、自然选择这类极其复杂、充塞谜团的问题,并不是一两位科学家,发现一两批材料,用一两句话就能解释和概括得清楚的,而是需要许许多多科学工作者,从不同领域、不同角度,用不同的研究方法和手段,集中目标、共同探索,才能有所收获。

有关生物的大灭绝及其后的残存与复苏问题,已在本书的姐妹篇《生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据》(戎嘉余、方宗杰,2004)中作了一定深度的探讨。我们从这些来自华南并融入其他地区的大量化石记录所带来的信息中认识到,生物大灭绝及其后的残存与复苏是生命进化历程中不可缺少的组成部分。本书主要根

戎嘉余¹ jyrong@nigpas. ac. cn

方宗杰¹ zjfang@nigpas. ac. cn

周忠和² zhonghe@year. net

詹仁斌¹ rbzhan@nigpas. ac. cn

袁训来¹ xlyuan@nigpas. ac. cn

王向东¹ xdwang@nigpas. ac. cn

1 中国科学院南京地质古生物研究所,现代古生物学和地层学国家重点实验室,南京210008

2 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所,北京100044

戎嘉余,方宗杰,周忠和,詹仁斌,袁训来,王向东. 2006. 华夏化石记录对生物演化的启示. 见:戎嘉余(主编),方宗杰,周忠和,詹仁斌,王向东,袁训来(副主编). 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京:科学出版社. 3~10

据产自中国各地的化石证据,探索部分重要生物类群的起源和早期演化、重大地质历史时期生物的辐射以及海洋生物多样性的特征及其演变等问题。因此,可以将本书看作是华夏化石记录对生物的起源和辐射的启示。大量化石记录研究使我们认识到,生物的辐射(radiation)也是生物进化的重要形式之一。上述两类领域的内容在涉及生命演化问题的教科书中却鲜有系统的阐述,中国的材料将在这些方面提供许多重要的证据。相对而言,生物起源问题更为复杂,更需要依赖化石材料和下更深的工夫。

生物的辐射指的是在相对短暂的地史时期内(非瞬时,通常数百万年或者更长)多样性的激增。辐射事件有着不同的等级、规模和型式。大辐射(major radiation)是相对而言的,指的是等级较高和规模较大的辐射事件,被视为生命宏演化过程中最重要的阶段之一。成种作用(speciation)是大辐射的根基,生物革新(biological innovation)是大辐射的关键,其特点和醒目的标志包括:①演化新质(evolutionary novelty)、形态造型(body plan)的增加和迅速分歧;②不同阶元新分类单元的显著增多;③土著分子和外迁分子(交流活跃期)大量涌现;④多样性出现爆发式或持续式的递增;⑤不同的支系(clade)开拓、扩展并适应新的生态领域(含生态机遇和适应突破),群落数目明显增加,群落类型出现多样化;⑥新生物类群的诞生,生物地理区系明显趋于多样化。在辐射期间,在分子和基因、功能形态、生理行为、生态群落等各方面因素的综合作用下,生物类群通过新的演化途径,不断地变革以改变形体结构、调整生存状态、适应多变的生存环境,达到不断繁衍和辐射的结局。

在地质历史中,出现过无数次差异明显、等级不同的生物萌发(起源)和繁盛(辐射)事件。其中,以寒武纪早期(距今约 5.4 亿至 5.2 亿年间)海洋动物演化革新事件,即“寒武纪大爆发”(Cambrian Explosion)(Cloud, 1948)的意义最大。这是一次地球生命在较短地质历史时期内发生的、规模最宏伟的爆发式大辐射事件。有的学者以这个事件出现在很短的地史时期为由,称其为“动物演化大爆炸”(The Big Bang of Animal Evolution)(Levinton, 1992)。然而,从整体上看,这个事件并非是“平白无故”地突然发生的,而是有着相当厚实的历史渊源和铺垫的(陈均远, 2004)。在经历了长约 20 亿年的缓慢生命发展过程之后,原始生物圈的发展和原核生物的繁盛使地球的物理化学环境发生了明显的变化,大致在 7 亿年前罗迪尼亚(Rodinia)超级大陆的最终解体与紧随后大冰期的结束,使得岩石圈、气圈和水圈都发生了实质性的变化,为随后的元古代末期,即埃迪卡拉纪的生物革新奠定了坚实的环境基础。华南埃迪卡拉纪的化石记录研究证实,一个崭新的全球浅海生态系统的形成,导致海域初级生产者大量繁盛,出现了以真核生物为标志的第一次适应辐射事件(袁训来等, 2002)。当时的骨骼动物还很原始,如克劳德管类(cloudinids)壳体的骨骼化牵涉到海洋骨骼动物的起源和早期演化,是史前生命演化进程中最重要革新事件之一(Hua *et al.*, 2005),也是“寒武纪爆发式大辐射”的不可或缺的坚实基础。本书第二章第一、二节专门探讨了在这个阶段的生物演化过程,明确地阐述了上述观点。

寒武纪开始后数百万年的“漫长”岁月里,生物机体的形体造型发生了多种多样的创新性变革,且在多种生态环境中产生了许多新的栖息地和适应带。这些全新的生物造型和适应范围铺垫了“寒武纪海洋无脊椎动物爆发式大辐射”。这个大辐射事件在华南的第一幕,也是其不可缺少的前奏,即体现在寒武纪初期大量涌现的“小壳动物群”(Small shelly fauna)(一个极其宽泛的名词,涵盖大量后生动物基干类群、冠类群和未留下后裔的旁支)的发生和繁盛上(钱逸, 1999)。同时,一批门、纲等高级分类单元,包括少数现今生物类群的祖先以及昙花一现、很快灭绝的、生态适应失败者的化石记录,也在早寒武世初期首次出现。本书第二章的第三、四节,对小壳动物的爆发式辐射和软体动物的最早谱系进行了探讨。

早寒武世筇竹寺期,是海洋生物演化史上最重要的一个革新时期,标志着“寒武纪爆发式大辐射”在华南的第二幕(即主幕)。被国际学术界誉为“20 世纪最惊人的科学发现之一”、产自我

国云南东部的“澄江动物群”(Chengjiang Fauna)富含大量软躯体保存的、栩栩如生的精美化石(张文堂、侯先光, 1985)。20 年来大量新化石的发现和研究所(如陈均远等, 1996; 侯先光等, 1999; 罗惠麟等, 1999; Shu *et al.*, 1999, 2001; 陈良忠等, 2002; Hou *et al.*, 2004; 陈均远, 2004), 揭开了早寒武世后生动物爆发式大辐射的面纱。由于“澄江动物群”比加拿大中寒武世“布尔吉斯页岩动物群”(Burgess Shale Fauna)时代更早、化石更丰富、关键化石更突出, 故引起了全球古生物学家、演化生物学家和地质学家的广泛关注和高度重视。这个时期诞生了许多全新的、适应不同海洋生态域、并不断拓展生态空间的高级生物类群, 它们各自具备了门或纲级分类单元的形体造型; 其中, 有不少类群在这次大辐射事件之后又“突然”消亡, 而另一些类群的后裔却一直延续至今, 成为现代动物多样性和形态造型的根底(Glaessner, 1984; Gould, 1989; Levinton, 1992; Signor and Lipps, 1992; Briggs *et al.*, 1994; Conway Morris, 1998; Knoll and Carroll, 1999; Erwin, 1999; Budd and Jensen, 2000; Valentine, 2004)。以许多中国学者为主做出的有关华南“澄江动物群”的系列研究成果, 在“布尔吉斯页岩动物群”的研究基础上, 取得了一系列实质性的进展。尽管这些非同寻常的化石材料属于一个特殊埋葬和保存的现象, 且目前还面临着许多尚待深入探索的问题, 然而, 中国大量化石材料的发现和相关成果的出版, 对于当年达尔文因化石记录匮乏而忧虑和困惑不解的“寒武纪出现大量三叶虫”现象的研究, 在认识上取得了重大的突破, 极大地突显了这次大辐射在生命演化过程中的重大意义。本书第二章的第三至第九节从不同方面阐述了“寒武纪大爆发”的史实, 澄江化石库为早期后生动物形体造型爆发性的辐射提供了珍贵的证据, 验证了这一重大事件的真实性。与此同时, 化石记录的偏差也值得我们重视, 我们需要继续不懈地发现新的化石材料, 以尽量减少化石记录的偏差。当“澄江动物群”真实的生命演化意义被大量地写入史册时, 中国学者的贡献也将继续为世人所称羨。

如果将发生这次爆发式大辐射的寒武纪初期通俗地比喻为地球动物史上的“东方拂晓”的话, 那么元古代末期可以被理解为生物与环境正处在“黎明前的黑夜”。可以说, 没有这些早期多细胞生物的长期演化历程, “寒武纪爆发式大辐射”便不可能“骤然”发生。应该指出的是, ①目前我们对在这些革命性事件过程中有关基因(如 Hox 基因)的突变(如移位、跳跃、丢失和重复等)及其演化意义, 特别是在幼体发育中的突变或异时发育(heterochrony)(McKinney and McNamara, 1991)还知之甚少; ②在尝试解读“寒武纪大爆发”的过程中还存在很多不同的假说; ③目前为止, 有关寒武纪初期多种多样、两侧对称动物的出现的控制因素仍未查明。今后, 若能在穿越前寒武纪末期和寒武纪初期的连续地层剖面中, 发现更早、更多、保存精美的化石材料, 那将更加有助于深入研究“寒武纪爆发式大辐射”这一无比绚丽的演化史实, 而相关解释也将更加接近真实, 其生物本质变革的故事也将会被撰写得更加精彩。

“寒武纪爆发式大辐射”之后, 发生过多次重大的全球性生物辐射事件, 其中首先是“奥陶纪大辐射”或“大分异”事件(Major Ordovician radiation or diversification events)。这是出现在奥陶纪的一次规模宏大、延时颇长、差异显著(表现在不同门类、板块、环境中)、以目及其以下分类阶元为主的生物多样化事件。从某种意义上说, 它也是一次海洋演化动物群的大更替, 即以三叶虫(Ibex Fauna)及磷酸盐质壳腕足动物(phosphatic brachiopods)为主的“寒武纪演化动物群”(Cambrian Evolutionary Fauna)的衰退和以钙质壳腕足动物、苔藓虫、海百合、四射珊瑚等占优势的“古生代演化动物群”(Palaeozoic Evolutionary Fauna)(Sepkoski, 1982)的崛起和繁衍。这个大事件遍及全球, 在生物演化历史上具有独特的重大意义, 却被长期忽视, 对其深入研讨只是近 10 年的事情(Webby *et al.*, 2004)。在全球地质年表不断改进后(Gradstein *et al.*, 2004), 许多学者为揭示“奥陶纪大辐射”的基本型式并探索其环境背景, 开展了卓有成效的起步性工作(Droser *et al.*, 1996; Harper *et al.*, 2004), 但“奥陶纪大辐射”的时空分布和发生原因等很多问题还远未解决。在国内, 这方面的研究更是刚刚起步, 借助于 973 项目的推动, 相关课