

# 第一章 地球早期生命起源和演化 与寒武纪生命大爆发

地球形成于 46 亿年前，地球上最早的生命记录可以追溯到 38.5 亿年前（Holland, 1997; Mojszsis et al., 1999），因此，地球上生命起源还应更早。但生命在地球早期 30 多亿年的演化历程中仅仅是出现了细菌和藻类等简单的生物，直到 5.6 亿年前才出现了多细胞生物（如埃迪卡拉动物群）。其后，约 5.45 亿年前，寒武纪生命形式突然发生了巨大变化，出现了大量的多细胞后生动物甚至最原始的脊椎动物。这一现象在科学界称之为“寒武纪大爆发”（Cambrian Explosion）。从达尔文时代对这一现象有所认识以至今已有一百多年的历史。虽然，一百多年来各国科学家从多学科多领域对这一现象进行了大量的研究，积累了丰富的成果和资料，但对这一现象至今仍能作出圆满的解释。

发现于云南省澄江县帽天山的澄江动物群为我们展现了 5.3 亿年前地球早期海洋动物世界的真实面貌，该动物群广泛产于云南东部早寒武世筇竹寺期黑林铺组玉案山段中上部黄绿色页岩之中，这为我们更全面、更准确地了解寒武纪生命大爆发和解开地球早期动物起源之谜提供了珍贵的化石依据。

## 第一节 地球早期生命起源和演化及化石记录

地球生命起源问题是当代科学所面临的重大课题之一。近几十年来的科学研究虽取得了许多重要突破，然而，地球早期生命起源的奥秘还远远没有揭开。

在人类早期文化时代，由于科学文化知识的欠缺，无论中西方，地球生命起源问题总是具有浓厚的宗教迷信色彩。最具有代表性并为人们所熟悉的就是“上帝”、“神”创造生命或“生命是上天赋予”的观念。然而，难得可贵的是，在人类对地球生命现象的认识还处于一片茫然时期，就有一些人通过对一些自然现象的观察，认为生命可以从非生命物质自然发生，而并不是“神”的创造，即所谓“腐肉生蛆，白石化羊”的自然发生论。显然自然发生论限于当时的科学技术水平以及对自然现象观察的局限性，把现象当作了本质。但是，这种自然发生论的观点，在历史上对于反对神创宗教迷信以及朴素唯物主义思想的萌芽都曾起到过积极的作用。

20 世纪中叶，随着科学技术的蓬勃发展，人们对地球早期生命起源进行了大量的科学研究和实验，并取得了一些突破性成果。1936 年，前苏联生物化学家 A. I. Oparin 首次用唯物主义的观点较详尽地探讨了地球生命起源问题。他提出地球上的生命是由非生命物质经过长期的化学进化逐步演化而来的。1953 年，美国青年学者 Stanley L. Miller 制作了一个装置，他让含有氨、甲烷和氢气的水循环流经一个模拟太阳紫外线辐射的电弧。一星期后，他发现除了那些不含氮原子的简单物质外，还有甘氨酸和丙氨酸，似乎

还有一些比较复杂的氨基酸存在。这是用实验的方法证实了在地球早期小分子无机物完全有可能合成小分子有机物的大胆猜想。

1957年, Philip Abelson 在 Miller 的原始混合物中又加入二氧化碳、一氧化碳和氮, 结果生成了生命物质中几乎所有的常见氨基酸, 而且还出现了蛋白质 (Jungclauss et al., 1976)。

上述是人们在实验室的模拟结果。在自然界中, 不仅在星际太空中发现有机物分子, 而且在碳质的球粒陨石中也发现有机物分子的存在。1969年, 一块重 225 千克的陨石降落在澳大利亚的寿奇逊附近。经研究发现该陨石含有 18 种氨基酸, 其中微量的甘氨酸、丙氨酸、谷氨酸和脯氨酸等都不具有光学活性。所以经研究认为陨石里的这些氨基酸并不是地球污染来的, 也不是生命过程所形成的, 而是像人们模拟的那样是由非生命化学过程形成的。在陨石降落时, 有机物分子还可能与水直接反应生成更为复杂的有机物分子, 直至形成能自我复制的有机物分子 (Seuss, 1975)。

事实上最简单的生命形式也要比目前人们在科学实验中合成的任何蛋白质都要复杂得多。科学家们对真正具有原始新陈代谢和能进行自我繁殖的原始生命是什么时候和以什么方式形成的一直还没有定论。现代一些有关生命起源的生物化学领域的研究表明, 有的 RNA 具有蛋白质(酶)和 DNA (携带遗传信息) 的双重功能, 因此, 一些学者提出原始生命应起源于 RNA, 而不是 DNA, 就是说地球上最初诞生的生物体是由简单自我复制的 RNA 分子组成, 然后进化合成蛋白质和脂类, 并形成细胞壁或膜而产生出 DNA。但无论如何, 各方面的研究和实验表明, 在地球形成的最初阶段, 组成生命的基本物质氨基酸就可能已经存在了, 这种组成生命的基本物质有可能是在地球形成的过程中形成的。我们知道, 地球外围最原始的大气, 即第一代大气含有高浓度的氢和氨, 而原始大气即第二代大气的主要成分是甲烷、氨、氢、二氧化碳、一氧化碳、氯化氢、硫化氢和水蒸气等。无疑这些物质为生命起源提供了物质基础, 而太阳的紫外线以及宇宙射线直射地球表面、天空放电以及地球内部放射性物质的聚变等又为生命起源提供了必要的能量; 原始海洋的形成则为生命起源提供了理想的场所。这样从非有机物到有机物、从小分子核酸到大分子核酸以及蛋白质等的形成和转化所需的客观条件是具备的, 甚至比科学家们在实验室里的模拟可能还要完善得多, 因此, 原始地球上生命的诞生应该说完全是物质运动的必然结果 (插图 1-1)。

有理由认为, 早期生命起源和演化的一切也许都已经在地球形成的最初阶段发生了, 只是在地质记录中没有被很好地显示或揭示出来。然而, 在 38.5 亿年前的岩石中发现的生命遗迹化石已经向人们提示: 在地球形成的前 10 亿年内, 地球的岩石圈、大气圈、海洋以及生命等都有了相当的发展。此后, 地球上的生命从化学进化进入到了生物演化阶段。但在 30 多亿年的演化历程中, 地球上始终是细菌和藻类等简单生物占据着统治地位 (插图 1-1)。令人遗憾的是, 在前寒武纪 30 多亿年的岩层中大多缺乏生命化石的记录, 即使是化石较为丰富的埃迪卡拉动物群 (Ediacara Fauna) 描述的也不多。

## 一、太古宙生命化石记录

地球早期生命的化石记录非常稀少, 特别是老于 30 亿年的岩层中很难发现和鉴定

出有生命的记录, 这可能是如此老的岩石在世界范围内本身保存的就不多, 而且这些古老的岩石在后来数十亿年的地质演变历程中不可避免地会遭受到各种变质作用、造山作用和褶皱变形作用等, 因此岩石中的生命记录完全有可能遭到破坏而难于寻找和鉴定。虽然如此, 人们探索地球早期生命起源证据的努力从来就没有放弃过, 特别是 20 世纪 60 年代以来, 研究地球早期生命的兴趣和活动明显增长, 现已在世界范围内发现了一些重要的化石点 (插图 1-2)。最古老的沉积岩和生命遗迹发现于格陵兰岛西部 Isua (38.5 亿年前) 和澳大利亚西北部 Warrawoona 群 (35 亿年前), 其次是南非 Fig Tree 群 (31 亿年前)、Pongola 群 (30 亿年前) 和

澳大利亚 Shark bay 等。在格陵兰岛西部 Isua 最古老的沉积岩中含有直径为 5~30 微米的球粒构造, 这可能是最原始的藻类化石。这些古老的地层大多有较多的碳酸盐岩, 其中含有细菌和藻类化石, 这表明原始大气圈中已经含有相当丰富的  $\text{CO}_2$ , 并且可能有光合作用的发生, 因为在这些岩石露头中还发现了大量复杂的有机混合物, 一些细胞还显示出明显的二元结构。很有意义的是: 在 Warrawoona 群中还发现了已知最早的礁状叠层石 (stromatolites), 构成叠层石的有机物可能与现代的蓝绿藻相类似, 它们大多呈薄层状的柱状或丘状体。研究表明, 叠层石在太古宙逐渐发展起来, 并在元古代成为当时生物界的主体, 而且是其他植物和动物 (新元古代) 的避难所或是当时生物界重要的生物群落。

## 二、元古宙生命化石记录

元古宙早期的生命形式与太古宙变化不大, 主要是细菌和藻类。原核生物生活在阳光充足的海面上, 厌氧原核嗜热生物在海底热泉附近繁殖。古元古代早期叠层石得到了很大的发展, 叠层石微生物有机体为后来的小壳动物和原始多细胞动物的发展提供了食

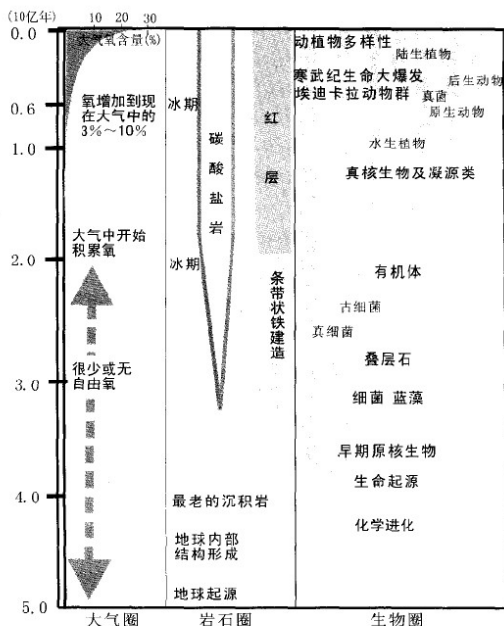


插图 1-1 大气圈、岩石圈和生物圈演化主要事件对比图  
(部分资料据: Harold L. Levin, 1996)



插图 1-2 地球早期生命重要化石点

物基础；中元古代中期生命演化进入了一个新的阶段，即出现了真核生物，真核细胞有了真正的细胞核和确切的染色体，这可能是单细胞动物的祖先；新元古代晚期出现了早期多细胞动物，即文德生物群 (Vendobionts) (插图 1-2)。

Barghoorn 等 (1965) 描述了加拿大苏必利尔湖北部 19 亿年前古元古代冈佛林特铁建造 (Gunflint iron formation) 中的微化石。这些化石是在黑色燧石中发现的，在冈佛林特铁建造中叠层石间尚有微植物出现，大多数属蓝细菌，种类多达 12 种以上，这代表了新的生命演化群落，而且这些细菌不能归到现存的种类中。类似的化石群体在南非、格陵兰和澳大利亚等地都有发现。这表明当时大气圈中已存在游离氧，广泛分布的红层 (氧化铁建造) 也证明了这一点 (插图 1-1)。

真核生物的出现是地球早期生命演化史上的一个重要里程碑。真核细胞已经具有细胞核和细胞膜，并且细胞有了成对的遗传物质，这就使生物的有性繁殖成为可能。有性繁殖使后代容易产生新的遗传变异，这就大大加速了生物演化的进程，而无性繁殖的变异或变种是非常缓慢的。在我国北方距今 18.5 亿年前的长城系底部常州沟组黑色页岩中发现的微植物化石群有可能是目前世界上已知最早的真核生物化石 (阎玉忠, 1991)。但也有报道说在南非距今 23 亿~27 亿年前和北美距今 19 亿年前的地层中发现有真核生物化石，但问题是在石化的细胞中或微球粒中发现的黑色团块是否能鉴定为细胞核？事实上，真核细胞的内部构造很难保存为化石而不易鉴别，只是形态上真核细胞的直径几乎总是较大，而原核细胞的直径相对较小，很少有超过 20 微米的。因此，这些主要根据形态描述的化石是否是真核生物还有待进一步研究。

由单细胞真核生物向多细胞后生生物的演化是地球早期生物史上的又一重大事件。20 世纪 60 年代以来,在澳大利亚、非洲、南美、北美、伊朗、欧洲、俄罗斯和中国等都发现了许多新元古代大形体的多细胞软体生物化石,这些化石大多数被认为是后生动化石。其中最典型的是 1946 年在澳大利亚南部弗林德斯山脉的埃迪卡拉山 (Ediacara Hill) 发现的距今 6 亿 ~ 5.5 亿年前的埃迪卡拉动物群 (Ediacara Fauna),该动物群产于新元古代晚期威尔彭纳群 (Wilpena Group),主要由类似水母类、蠕虫类和海鳃类等组成,但大多数是一些大个体的软体动物印痕。关于埃迪卡拉动物群有着不同的认识,长期以来许多古生物学家认为它们大多数应归入腔肠动物门、环节动物门和节肢动物门等已知的现存门类中,并认为是现生各动物门类的祖先类型 (Glaessner, 1984); 但 Seilacher (1989) 则认为埃迪卡拉动物群的印痕化石形态结构与寒武纪以后出现的所有后生生物的形态结构均不同,如 *Spriggina* 和 *Dickinsonia* 等之类的动物还没有口、内脏和肛门等构造而与已知的腔肠动物门和环节动物门的动物明显不同,因此埃迪卡拉动物群应属另一独特的多细胞生命系统,即文德生物群 (Vendobionts)。此外,类似腔肠动物和环节动物这样纤细的软躯体组织是很难在砂岩中得到保存的,Retallack (1994) 认为多数保存在砂岩上的埃迪卡拉动物印痕化石表明这些生物并非都是软躯体的。Seilacher 等学者提出新元古代晚期的后生动物代表的是一次与寒武纪以后生命演化完全不同的独立演化辐射事件,这一演化事件于寒武纪开始而终止 (Seilacher, 1989, 1993; Bergstrom, 1991)。

新元古代后生动物的大量出现还存在着许多谜团,其中最重要的问题是:它们的系统分类以及与寒武纪以来的后生动物是否有亲缘关系?在晚前寒武纪到寒武纪之间是否存在一次生命演化史上的群集绝灭事件以及与寒武纪生命大爆发有什么关系?这些问题的解决还需要更多的化石记录资料和更深入的研究。

## 第二节 寒武纪生命大爆发与澄江动物群

前寒武纪地球生命经历了漫长而缓慢的演化历史,从化学进化到生物进化,由非生命物质→小分子氨基酸、单糖→大分子蛋白质、多糖、核酸→原始细胞→原核细胞→真核细胞→多细胞后生生物,经历了约 40 亿年的演化历程,这段历程中生命演化的地质记录很稀少。而在寒武纪初期,地球上几乎是同时突然涌现出了众多门类的动物化石。Cloud (1948) 将这种现象称之为“Cambrian explosion”。也有一些学者称之为“Evolutionary big bang”或“Biology's big bang” (Nash, 1995; Seilacher, 1997)。如今“Cambrian explosion”已成为广泛使用的专有名词,专指在寒武纪初期几乎所有现生动物门类首次在化石记录中突然出现这一现象。国内大多将这一专有名词翻译为“寒武纪大爆发”(陈均远, 1996; 张昀, 1998; 侯先光, 1999)。张文堂 (1997) 认为寒武纪底部的事件实质上是生命史上的一次大的扩张,与适应辐射 (adaptive radiation) 同义,因此主张译为“寒武纪生命扩张”。我们认为,“Cambrian explosion”已成为专用名词,其含义明确,即专指寒武纪初期几乎所有现生动物门类爆发式地突然出现这一生命演化事件,因此,考虑到其内涵和中文的表达习惯,主张译为“寒武纪生命大爆发”,这里强

调了“生命”两个字，这样较为确切，而不是简单的直译为“寒武纪大爆炸”或“寒武纪大爆发”等，因为这并没有明确表达出该专有名词的真正内涵。

从达尔文时代至今一百多年来的研究表明：寒武纪早期确实存在地球生命史上发生速度最快、规模最大、影响最深远的一次生命演化革新事件。云南东部早寒武世澄江动物群（Chengjiang Fauna）就是这次事件的最好证据，它的发现为我们了解这一生命演化事件提供了一个重要的窗口和丰富的材料。

1985年，张文堂和侯先光在《*Naraoia* 在亚洲大陆的发现》一文中首次命名了“澄江动物群”。1987年，张文堂详细讨论了澄江动物群的时代、意义及保存条件，并首次用“Chengjiang Fauna”来表述。之后，又有学者称之为“澄江动物化石群”、“澄江生物群”及“澄江化石库”等（陈均远等，1996；舒德干等，1990，1999）。考虑到命名的优先法则，而且该词已成为国内外广泛使用的专用名词，因此，我们认为使用“澄江动物群（Chengjiang Fauna）”一词较为合适，用于专指产于澄江及其邻近地区，下寒武统黑林铺组玉案山段中上部黄绿色页岩中的后生动物化石组合，并共生有遗迹化石和藻类化石等。澄江动物群与伯吉斯页岩动物群相类似，但躯体造型差异度高于伯吉斯页岩动物群。经10余年的研究，澄江动物群的总体面貌已基本清楚，但对有些化石的分类系统仍有不同看法，特别是对一些新类群、新种属以及疑难标本的归属仍存在着较大分歧。至目前为止，云南东部已发现澄江动物群23类163属190种（表1-1）。

表 1-1 云南东部澄江动物群化石组合属种表

|                                        |                                 |
|----------------------------------------|---------------------------------|
| <b>1. 三叶虫 (Trilobita)</b>              | <i>Retifacies abnormalis</i>    |
| <i>Eoredlichia intermedia</i>          | <i>Pygmaclypeatus daziensis</i> |
| <i>Yunnanoccephalus yunnanensis</i>    | <i>Squamacula clypeata</i>      |
| <i>Kuanyangia pustulosa</i>            | <i>Kuamaia lata</i>             |
| <i>Chengjiangaspis chengjiangensis</i> | <i>K. muricata</i>              |
| <i>Wutingaspis tingi</i>               | <i>K. acantha</i>               |
| <i>W. malungensis</i>                  | <i>Skieldia aldna</i>           |
| <i>Malungia laevigata</i>              | <i>Saperion glumaceum</i>       |
| <i>Tsuniyidiscus nuaitangensis</i>     | <i>Xandarella spectaculum</i>   |
|                                        | <i>Cindarella eucalla</i>       |
| <b>2. 三叶形虫 (Trilobitomorpha)</b>       | <i>Sinoburius lunaris</i>       |
| <i>Naraoia longicaudata</i>            | <i>Acanthomeridion serratum</i> |
| <i>N. spinosa</i>                      | <i>Urokodia aequalis</i>        |

*Leancoilia illecebrosa**L. asiatica**Parapaleomerus sinensis**Pisinnocaris subconigera**Dianchia mirabilis**Jianshanian furcatus**Diplopyge forcipatus**D. minutus**Cyathocephalus bispinosus**Apioccephalus elegans**Mafangocaris multinodosus**Mafangia subscalaria**Pterotrum triacanthus***3. 真软甲类 (Eumalacostraca)***Jianfengia multisegmentalis**Fortiforceps foliosa**Fuxianhuia protensa**Chengjiangocaris longiformis**Dongshanocaris foliiformis**Pseudotulia combriensis**Tanglangia longicaudata**Kunmingocaris bispinosus***4. 叶虾类 (Phylocarida)***Canadaspis laevigata**Chuandianella ovata**Ercaicunia multinodosa**Glossocaris ocalatus**Clypecaris pterioidea**Ovalicophalus sinica***5. 鳃足类 (Branchiopoda)***Branchiocaris? yunnanensis**Odaraia eurypetala**Oecacaris oviformis**Vetulicola cunneatus**V. rectangulata**Forfexicaris valida**Pomatrum ventralis**Heteromorphus confusus**Pectocaris spatiosa**Yunnanocaris megista**Sunella grandis**Isoxys auritus**I. currirostratus**I. paradoxus**Tuzoia limba**Syrrhaptis intestinalis***6. 金臂虫 (Bradorida)***Kunmingella douvillei**K. motianshanensis**K. guanshanensis*

*K. angustacostata**Spinokunmingella typica**Malongella bituberculata**Kunyangella cheni**Tsunyiella zhijinensis**Jiucunella paulula***7. 奇虾类 (Anomalocarida)***Anomalocaris saron**Amplectobelua symbrachiata**Parapeytoia yunnanensis**Cucumericrus decoratus***8. 叶足类 (Lobopodia)***Microdictyon sinicum**Megadictyon haikouensis**Onychodictyon ferox**Cardiodictyon catenulum**Luolishania longicruris**Hallucigenia fortis**Paucipodia inermis**P. haikouensis**Tylotites petiolaris***9. 蠕形动物 (Worms)***Maotianshanian cylindrica**Cricocosmia jinningensis**Palaeoscolex sinensis**Acosmia maotianica**Sandaokania latinodosa**Corynetis brevis**Lagenula striolata**Oligonodus specialis**Selkirkia sinica**S. ? elongata**Sabellidites yunnanensis**S. badaowanensis**Sicyophorus rara**Xiaoheiqingella peculiaris**Xishania longgiusula***10. 毛颚动物 (Chaetognatha)***Protosagitta spinosa***11. 触手动物 (Lophophorata)***Facivermis yunnanicus**Dinomischus venustus**Xiangguangia sinica**Iotuba chengjiangensis**Cambrotrichium sp.**Anihotrum robustum**Phacatrum tubifer**Discoides abnormis**Conicula striata*

*Phasganula longa**Phlogites longus**P. brevis**Cotyledion tyloides***12. 栉水母动物 (Ctenophora)***Maotianoascus octonarius**Sinoascus papillatus**Petalilum latum**Trigoides elegans***13. 水母状动物 (Medusiform animals)***Eldonia eumorpha**Rotadiscus grandis***14. 海绵动物 (Spongia)***Leptomitrus teretiusculus**L. zitteli**Leptomitella conica**L. confusa**L. metta**Paraleptomitella dictyodroma**P. globula**Quadrolaminiella diagonalis**Q. crassa**Tritiscospongia diagonata**Saetaspongia densa**Choiaella radiata**Allantospongia mica**Choia xiaolantianensis**C. cateri**C. uahensis**C. redleyi**C. gracelia**Coumilloospongia biporosa**Takakawia lineata**Halichodrites elisa**Hazelia palmata**Hamptonia bowerbanki**Vauxia sp.***15. 开腔骨类 (Chancelloriida)***Allonia phrixothrix**Chancelloria eros***16. 腕足动物 (Brachiopoda)***Diandongia pista**Heliomedusa orientis**Lingulella chengjiangensis**Lingulepis malongensis**Longtancunella chengjiangensis***17. 软舌螺 (Hyolitha)***Hyolithes yunnanensis*

|                                     |                                        |
|-------------------------------------|----------------------------------------|
| <i>Lineivetus opinus</i>            | <i>Jiucunia petalina</i>               |
| <i>Ambrolinerivetus ventricosus</i> | <i>Batofasciculus ramificans</i>       |
| <i>A. platypluteus</i>              | <i>Pristioites bifarius</i>            |
| <i>A. meishucunensis</i>            | <i>Hippotrum spinatus</i>              |
| <i>Glossolites magnus</i>           | <i>Rhipitrus clavifer</i>              |
| <b>18. 尾索动物 (Urochordata)</b>       | <i>Macrocephalus elongatus</i>         |
| <i>Cheungkongella ancestralis</i>   | <i>Amiskwia sinica</i>                 |
| <b>19. 头索动物 (Cephalochordata)</b>   | <i>Priscapennamarina angusta</i>       |
| <i>Yunnanozoon lividum</i>          | <b>22. 遗迹化石 (Ichnofossils)</b>         |
| <i>Haikouella lauceolata</i>        | <i>Anningichnus obortus</i>            |
| <i>Cathaymyrus diadexus</i>         | <i>Gordia simplex</i>                  |
| <i>C. haikouensis</i>               | <i>Liujiangichnus irregularis</i>      |
| <i>Zhongxiniscus intermedius</i>    | <i>Lumbricaria yunnanensis</i>         |
| <b>20. 脊椎动物 (Vertebrata)</b>        | <i>Palaeophycus badaowanensis</i>      |
| <i>Myllokunmingia fengjiao</i>      | <i>P. vermicularis</i>                 |
| <i>Haikouichthys ercaicunensis</i>  | <i>Planolites montanus</i>             |
| <b>21. 分类位置未定 (Uncertain taxa)</b>  | <i>Scolecocoprus shankoucunensis</i>   |
| <i>Parvulonoda dubia</i>            | <b>23. 宏体藻类化石 (Macroalgal fossils)</b> |
| <i>Calathites spinalis</i>          | <i>Megaspirellus houi</i>              |
| <i>Pseudoiulia cambriensis</i>      | <i>Sinocylintra yunnanensis</i>        |
| <i>Cambrofengia yunnanensis</i>     | <i>Fuxianospora gyrata</i>             |
|                                     | <i>Yuknessia</i> sp.                   |

澄江动物群化石记录表明, 不仅几乎所有现生动物门类在早寒武世就已经出现, 而且还有相当一部分门类在其后的地质时代中已经绝灭或难于归入已知的门类中。云南东部有着很好的晚前寒武纪至寒武纪的地层剖面, 在连续剖面中于澄江动物群之前还发现

有梅树村动物群和大量最古老的节肢动物化石，如三叶虫、金臂虫、软舌螺、腕足类以及开腔骨类等，它们的大部分属种亦在澄江动物群中出现。因此，寒武纪生命大爆发从梅树村动物群开始经节肢动物大发展到澄江动物群门一级构型的完成，是一个分层次、分阶段连续发生生命演化事件，中寒武世伯吉斯页岩动物群及凯里动物群则是寒武纪生命大爆发完成以后的延续和演化。

近代分子生物学的研究表明，后生动物在前寒武纪有漫长的演化历史。Wray 等 (1996) 据 16 个现生动物门类的 7 种基因的核苷酸序列，测得后生动物主要门类在 10 亿 ~ 12 亿年前就开始趋异发展。原口动物与后口动物的分异发生于约 12 亿年前，后口动物各类别、棘皮动物与脊索动物的分异也约在 10 亿年前。Ayala (1998) 等进一步研究了后生动物的 18 种基因核苷酸的演替序列，其中 6 种与 Wray 等 (1996) 的研究一致，原口动物与后口动物的分异年龄为约 6.7 亿年前；棘皮动物与脊索动物的分异年龄约为 6 亿年前 (插图 1-3)。其他一些有关 DNA 和 RNA 的序列比较研究也表明后生动物在前寒武纪应有一个漫长的演化分异历史阶段 (Bromham et al., 1998)。文德生物群后生动物的大量出现和形态分异度同样表明其系统发生应老于文德期。然而，现有的化石记录与分子生物学的研究却存在一定差异，根本的问题是缺乏可靠的化石记录。

对于前寒武纪缺乏生物化石记录存在着不同的解释。达尔文 (1859) 认为这种前寒武纪生物化石缺乏的现象是地质记录不完全或老地层淹没于海洋中之故。他始终认为寒武纪的生物一定是来自于其前寒武纪的祖先，经过漫长的进化历程而产生的。也有学者提出早期的动物可能个体很小，并且没有矿化骨骼，因此几乎不可能保存为化石。虽然如此，现在除南极洲以外，在世界各大洲已发现了许多晚前寒武纪生物化石，如埃迪卡拉动物群现已在 10 多个国家发现 20 多个点，鉴定出至少 56 个属，包括似腔肠、似蠕虫和似节肢动物等。

在我国也发现了一些晚前寒武纪生物化石，如安徽省南部发现的“淮南生物群”，主要有须腕动物和似环节动物等化石；峡东地区灯影组的“西陵峡生物群”，

有腔肠动物、蠕形动物、管状动物及后生植物藻类化石等 (唐天福等, 1978; 邢裕盛等, 1978; 丁启秀等, 1981; 陈孟莪等, 1982); 陕西宁强地区的“高家山生物群”主要由蠕形动物、球壳类动物、似水母动物等实体化石和遗迹化石组成，并与宏观藻类共生 (张录易, 1986); 湖北宜昌黄陵背斜西翼上震旦统陡山沱组所发现的“庙河生物群”，主要以宏观藻类为主，伴生腔肠动物、蠕形动物、海绵动物等后生动物和遗迹化

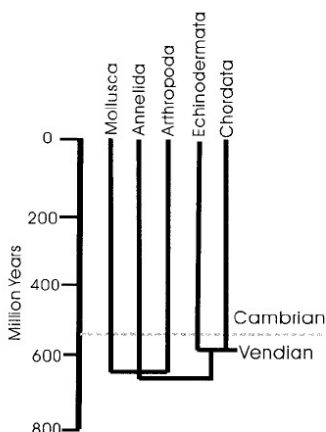


插图 1-3 后生动物早期分异图

(据 Kerr, 1998)

石的组合(丁莲芳等, 1992, 1996); 贵州翁安上震旦统陡山沱组磷矿层中发现了海绵骨针和动物胚胎化石等(Xiao et al., 1998; Li et al., 1998)。

由此可见, 虽然晚前寒武纪的生物属种与寒武纪及其以后的生物几乎完全不同, 但越来越多的前寒武纪晚期动物化石的发现, 以及分子生物学的研究表明, 后生动物在前寒武纪晚期已经出现并且有着漫长的演化历史, 并有一些生物延伸到寒武纪以及以后的地质时代中。寒武纪生命大爆发的现象确实存在, 但这是在地球生命经过漫长演化至晚前寒武纪时期, 文德生物(Vendobionts)得到发展后, 由于寒武纪时期大陆重组、地磁场极性频繁的反转(见第六章)、海洋地球化学性质变化以及大气含氧量增加等环境的变化, 使晚前寒武纪发展起来的生物趋于绝灭(但也有可能一些生物发生变异进入了寒武纪时代而得到发展), 新的生物得到了爆发式地发展。目前, 对这种生命大爆发的起因有不同的解释: 如Stanley(1973)提出的“收成原理(cropping principle)说”认为: 小型植食性动物的出现是寒武纪生命大爆发的主要诱因; Berkner & Marshall(1964)的“含氧量上升说”认为: 大气中的氧气含量是直接主导寒武纪生命大爆发最重要的一个原因; Valentine等(1996)提出的“发育调控机制说”和“细胞说”, 从发育机制的演化及细胞多样性来解释寒武纪生命大爆发。此外, 还有“重组生殖说”和“基因反转说”等。

事实上, 近代多学科不同领域的研究成果并没有真正解开寒武纪生命大爆发之谜, 更谈不上“动摇”或“推翻”达尔文的生物进化论。应该说我们在生物进化论的基础上, 通过对地球生命起源和演化的研究, 已经认识到了在生命演化的历程中有渐进, 也有爆发; 有渐灭, 也有绝灭; 有渐变, 也有突变; 有生存竞争, 也有协同生存、共同进化; 有自然选择, 也有分子进化、基因调控, 以及地球内部变化和地外天体撞击影响生命进程等原因; 在复杂的生命系统中, 从分子、细胞、个体、社群、群落乃至整个生物圈的各个层次都有相对应的演化驱动机制(陈均远, 1995)。这些新的发现和认识确实是对达尔文生物进化论提出了“挑战”, 但这更是一种补充和发展。

## 第二章 滇东地区澄江动物群的时空分布

### 第一节 滇东地区澄江动物群的发现和地理分布

#### 一、澄江地区

早在 20 世纪 40 年代初,何春荪(1942)在研究“澄江东山磷矿地质”时,将澄江地区的震旦纪、寒武纪地层作了初步划分。早寒武世地层称为“帽天山页岩系”(相当于卢衍豪 1941 年建立的筇竹寺组上部),并在页岩中发现一种“低等的生物化石”,经中山大学地质系杨遵仪教授鉴定为 *Bradoria* sp. (等于霍世诚 1956 年建立的 *Kunmingella* 属)(插图 2-1)。

1972 年 10 月,中科院南京地质古生物研究所张文堂、袁克兴、李蔚秣、周志毅、钱逸、王宗哲及昆明工学院陈根保等在澄江东山跨马村东大地垭口至帽天山测制了下寒武统筇竹寺组剖面,采到三叶虫: *Eoredlichia*, *Yunnanoccephalus*; 金臂虫: *Kunmingella*, *Paraemeiella* 及软舌螺等(张文堂等, 1979)。同时在剖面第 7 层底部还发现过节肢动物的软体化石(张文堂, 1987)。

1977 年云南省地质科学研究所罗惠麟、蒋志文、宋学良等在澄江地区研究震旦系—寒武系边界地层时,曾测制过澄江县渔户村白马寺—象山渔户村组剖面;同年昆明工学院地质系任显、王举德等在研究澄江梅玉村磷矿地质时曾测过跨马村东大地垭口至帽天山剖面。除在渔户村组中谊村段和大海段采到丰富的小壳化石外,还在筇竹寺组玉鞍山段下部的黑色炭质页岩及粉砂岩中采到金臂虫: *Paraemeiella yunnanensis* Chang, *Hanchungella shangliangshanensis* Huo 等(罗惠麟等, 1982)。

1981 年,西北大学霍世诚、舒德干等在澄江帽天山采集了大量的金臂虫(高肌虫)化石,除优势种 *Kunmingella maotianshanensis* Huo et Shu 外还有 *Parakunmingella*, *Pseudokunmingella*, *Spinokunmingella*, *Emeiellopsis* 等(霍世诚、舒德干, 1985)。同时还发现一枚带软体附肢的双瓣壳节肢动物 *Tuzoia limba* Shu (舒德干, 1990)。

1984 年 7 月,侯先光在澄江帽天山剖面采集金臂虫的过程中,于筇竹寺组玉鞍山段中部的黄绿色页岩层中首次发现一枚保存附肢的那罗虫(*Naraoia*)标本,同时还找到 *Leanchoilila*, *Branchiocaris*, *Maotianshanella*, *Heliomedusa* 等化石(侯先光等, 1999)。

1985 年,张文堂、侯先光又到澄江作了系统采集,于同年 11 月在《古生物学报》上以“*Naraoia* 在亚洲大陆的发现”为题正式发表了这一重大发现,并将这一化石群命名为“澄江动物群”(张文堂、侯先光, 1985; 张文堂, 1987)。1987 年在《古生物学

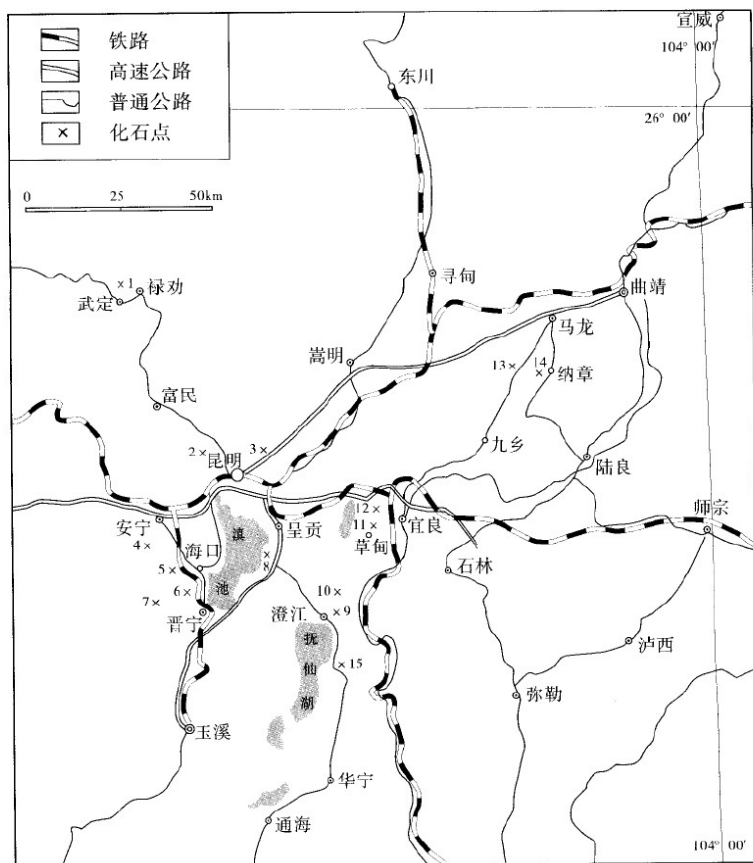


插图 2-1 滇东地区澄江动物群地理分布图

- |          |           |           |           |
|----------|-----------|-----------|-----------|
| 1. 武定酒普山 | 2. 昆明筇竹寺  | 3. 昆明棠梨坡  | 4. 安宁山口村  |
| 5. 海口耳材村 | 6. 晋宁梅树村  | 7. 晋宁老高山  | 8. 呈贡大渔村  |
| 9. 澄江帽天山 | 10. 澄江干海子 | 11. 宜良草甸  | 12. 宜良可保村 |
| 13. 马龙矿山 | 14. 马龙纳章  | 15. 澄江恨虎山 |           |

报》上发表了澄江动物群研究的第一批论文（侯先光、孙卫国，1987）。

1987~1989 年间，陈均远、侯先光、路浩之等在澄江帽天山进行了大规模的发掘工作，于 1989 年在《古生物学报》上又发表了第二批论文（侯先光等，1989；陈均远等，1989，1990）。

1989~1993年间,在国家自然科学基金(编号:4880073)的资助下,中科院南京地质古生物研究所张文堂、孙卫国、詹仁斌与中国地质科学院地质研究所项礼文和云南省地质科学研究所罗惠麟、蒋志文合作,在澄江帽天山、大坡头、小濞田等地采集了众多的澄江动物群化石标本。首次在帽天山剖面玉案山段底部的黑色粉砂岩中采到最古老的三叶虫 *Parabadiella*, 在大坡头剖面黑色页岩层中发现三叶虫 *Tsunyidiscus aetis* Zhou, *Whitingaspis tingi* Kobayashi 等(张文堂等, 2001)。

1990年以后,陈均远、侯先光、舒德干等分别与瑞典、德国、英国、美国、法国、波兰及澳大利亚等国的地质学家合作研究澄江动物群,在国外著名杂志上发表了不少重要论文,使澄江动物群的研究程度大大提高一步。最主要的有:Chen & Erdmann, (1991); Chen & Li (1997, 2001); Chen et al. (1991, 1994, 1995, 1999); Hou & Bergstrom (1991, 1994, 1995, 1997); Hou et al. (1991, 1995, 1996); Shu & Zhang (1996); Shu et al. (1995, 1996, 1999, 2001) 等。同一时期,金玉环等研究了澄江动物群中的腕足类化石: *Lingnella chengjiangensis* Jin et al., *Lingulepis malongensis* Rong, *Heliomedusa orientalis* Sun et Hou (Jin & Wang, 1992; Jin et al. 1991, 1993)。

陈均远等(1996)在《澄江生物群》一书中对澄江动物群进行了系统总结,初步归并为26个类群。罗惠麟等(1999)在《昆明地区早寒武世澄江动物群》专著中将澄江动物群划分为18个类群。侯先光等(1999)在《澄江动物群》一书中又将澄江动物群归为10个动物门及一些分类位置不定的类群。

澄江地区的澄江动物群主要分布于澄江东山洪家冲、大坡头、帽天山、马鞍山、小濞田、风口哨等地。到目前为止,澄江地区已发表有关澄江动物群的论文达100余篇,描述各类生物化石18个类群97属104种,其中大部分为单种属和新属、新种(罗惠麟等, 1999, 31页,表2)。

1999年4月,罗惠麟、陈良忠、胡世学、吴志亮、陈爱林等实测了澄江干海子玉案山段剖面,并详细采集了马鞍山剖面的化石,主要发现下列属种:三叶虫: *Eoredlichia intermedia* (Lu), *Yunnanoccephalus yunnanensis* (Mansuy), *Kuanyangia pustulosa* (Lu); 三叶形虫: *Naraoia longicaudata* Zhang et Hou, *N. spinosa* Zhang et Hou, *Leandroilina illecebrosa* (Hou), *Retifacies abnormalis* Hou, *Kuamaia lata* Hou, *Parapalaemeres sinensis* Hou et al.; 真软甲类: *Fuxianhuia protensa* Hou; 叶虾类: *Chuandianella ovata* (Lee), *Canadaspis laevigata* (Hou); 鳃足类: *Branchiocaris?* yunnanensis Hou, *Vetulicola cuneatus* Hou, *Heteromorphus confusus* (Chen et Zhou), *Isoxys auritus* (Jiang), *Sunella grandis* Huo; 金臂虫: *Kunmingella maotianshanensis* Huo et Shu, *Spinokunmingella typica* Huo et Shu, *Kuanyangella cheni* Huo; 奇虾类: *Amplectobelua symbrachiata* Hou et al., *Peytoia* sp.; 叶足类: *Paucipodia* sp.; 蠕形动物: *Maotianshanella cylindrica* Sun et Hou, *Acosmia maotianica* Chen et Zhou, *Selkirkia?* elongata Luo et Hu; 栉水母类: *Maotianascus octonarius* Chen et Zhou; 水母状动物: *Eldonia eumorpha* (Sun et Hou); 海绵: *Leptomitrus teretiusculus* Chen et al., *Leptomitella* sp.; *Triticispongia diagonata* Mehl et Reitner, *Scataspongia densa* Mehl et Reitner, *Quadrolaminiella diagonalis* Chen et al., *Hazelia* sp., *Halichondrites* sp.; 开腔骨类: *Chancelloria* sp.; 腕足类: *Heliomedusa orientalis* Sun et Hou, *Lingnlepis malongensis* Rong,

*Lingulella chengjiangensis* Jin et al.; 软舌螺: *Ambrolinevius ventricosus* Qian, *A. platypluteus* Qian; 分类未定: *Pavulonoda dubia* Rigby et Hou, *Priscapennamarina angusta* Zhang et Babcock; 宏体藻类: *Sinocylindra yunnanensis* Chen et Erdtmann, *Fuxianospira gyrata* Chen et Zhou, *Yuknessia* sp. 等。

## 二、昆明地区

昆明地区早寒武世地层发育完整, 盛产澄江动物群化石的黑林铺组玉案山段出露较好, 主要环绕滇池和阳宗海两大湖泊的周缘分布。经罗惠麟等 (1982, 1986, 1994, 1997, 1999), 侯先光等 (1988, 1999) 和舒德干等 (Zhang et al. 2001) 的多年寻找和研究, 目前已在晋宁梅树村、老高山、二街, 昆明海口、箐竹寺、金马村, 安宁县街山口村、好义村, 呈贡大渔村, 宜良可保村、草甸、狗街、龙兑等地均有不同程度的发现, 其中以昆明海口耳材村最为丰富, 保存也较好。现分区叙述如下:

### (一) 昆明海口

昆明海口是云南继澄江东山之后发现的又一最重要、最丰富的澄江动物群化石产地。该区位于昆明市西山区海口镇西南, 由马房至耳材村, 白塔村至达子村一带。下寒武统黑林铺组玉案山段呈北西—南东向展布, 地层产状平缓, 出露面积达 3km<sup>2</sup>, 化石极其丰富, 岩石风化适度, 是寻找澄江动物群软躯体化石最理想的地区之一。

1992~1995 年间, 云南省地质科学研究所罗惠麟、胡世学与昆阳磷矿张世山、陶永和合作, 在开展“云南晋宁、安宁地区磷块岩沉积环境及澄江动物群研究”课题的野外调研中, 于 1993 年 2 月, 首次在昆明市海口镇耳材村后山, 下寒武统黑林铺组玉案山段中上部的黄绿色页岩层中发现丰富的澄江动物群化石, 其初步研究成果于 1997 年 5 月在《地质学报》(中、英文版) 公开发表。其后, 1995 年 7 月~1998 年 12 月, 在云南省科委基金的支持下, 罗惠麟、胡世学继续开展了“昆明地区早寒武世节肢动物化石研究”项目, 对该区化石又进一步采集和研究, 详细研究成果已在《昆明地区早寒武世澄江动物群》一书中总结和发表。根据目前资料统计, 昆明海口耳材村一带已发表的澄江动物群化石有 21 个门类 108 属 120 种 (罗惠麟等, 1999, 31 页, 表 2)。

1997 年 8 月, 罗惠麟、胡世学、陈良忠在昆明海口耳材村剖面玉案山段上部第 6 层黄绿色页岩层中发现 3 块脊索动物的化石标本, 经研究定名为: *Haikouichthys ercaicunensis* Luo, Hu et Shu, *Cathaymyrus haikouensis* Luo et Hu, *Zhongxiniscus intermedius* Luo et Hu。前者为脊椎动物, 后二者为头索动物 (Luo et al. 2001)。1998 年 12 月, 舒德干等在同一地点、同一层位又发现一块鱼形动物化石, 定名为 *Mylokunmingia fengjiaoa* Shu, Zhang et Han (Shu et al., 1999)。

1999 年 10 月, 陈良忠、罗惠麟在海口耳材村剖面第 6 层补采了 2700 多块化石标本, 除了罗惠麟等 (1997, 1999) 所报道的属种外, 还增加了下列化石: 三叶形虫: *Cindarella eucalla* Chen et al., *Sinobiuriscus lunaris* Hou et al., *Pygmaclypeatus daziensis* Zhang et al.; 真软甲类: *Fortiforceps foliosa* Hou et Bergstrom, *Tanglangia longicaudata* Luo et Hu; 叶虾类: *Ovalicephalus mirabilis* Luo et Hu (gen. et sp. nov.); 鳃足类: *Heteromorphus confusus* (Chen et Zhou), *Isoxys curvirostratus* Vannier et Chen; 叶足类: *Onychodictyon ferox* Hou et

al., *Hallucigenia fortis* Hou et Bergstrom, *Paucipodia haikouensis* Luo et Hu (sp. nov.); 触手动物: *Dinomischus venustus* Chen et al., *Anthotrum robustus* Luo et Hu, *Phlogites longus* Luo et Hu, *P. brevis* Luo et Hu, *Catylédion tylodes* Luo et Hu; 海绵: *Leptomitella metta* Rigby, *Paraleptomitella globula* Chen et al., *Hazelia palmata* Walcott, *Hamptonia bowerbanki* Walcott, *Allantospongia mica* Rigby et Hou, *Choia carteri* Walcott, *Pirania muricata* Walcott 等。

1999年10月, 西北大学陈苓、韩健等在海口耳材村玉案山段发现一块尾索动物化石标本, 经舒德干等研究, 定名为 *Chunghongella ancestralis* Shu et al. (Shu et al., 2001)。

1998年3月, 云南地科所胡世学在海口耳材村南2.5km的马房鞍山西北坡黑林铺组玉案山段上部黄绿色页岩夹砂岩(相当于耳材村剖面6~7层)的页岩层中采到丰富的澄江动物群化石, 经过一年多的工作, 至少采获3000多块化石标本, 经室内研究鉴定有下列属种(Chm-f-1):

三叶虫: *Eoredlichia intermedia* (Lu), *Yunnancephalus yunnanensis* (Mansuy), *Kuanyangia pustulosa* (Lu); 三叶形虫: *Naraoia longicaudata* Zhang et Hou, *N. spinosa* Zhang et Hou, *Leanchoilia illecebrosa* (Hou), *Xandarella spectaculum* Hou et al., *Saperion glumaceum* Hou et al., *Retifacies abnormalis* Hou et al., *Kuamaia lata* Hou, *Cindarella euwalla* Chen et al., *Acanthomeridion serratum* Hou et al., *Urokodia aequalis* Hou et al., *Dianchia mirabilis* Luo et Hu, *Mafangia subscalaria* Luo et Hu (gen. et sp. nov.), *Mafangocaris multinodatus* Luo et Hu (gen. et sp. nov.); 真软甲类: *Fuxianhuia protensa* Hou, *Fortiforceps foliosa* Hou et Bergstrom, *Kunmingocaris bispinosus* Luo et Hu, *Dongshanocaris folliiformis* (Hou et Bergstrom); 叶虾类: *Chuanodianella ovata* (Lee), *Ercaicunia multinodosa* Luo et Hu; 鳃足类: *Branchiocaris? yunnanensis* Hou, *Vetulicola rectangulata* Luo et Hu, *Pomatrin ventralis* Luo et Hu, *Heteromorphus confusus* (Chen et Zhou), *Isoxys auritus* (Jiang), *Odaraia euryptala* Hou et Sun, *Sunella grandis* Huo, *Syrptis intestinalis* Luo et Hu; 奇虾类: *Anomalocaris saron* Hou et al., *Amplectobelua symbrachiata* Hou et al., *Parabeytoia yunnanensis* Hou et al., *Peytoia* sp.; 叶足类: *Luolishania longicruris* Hou et Chen, *Onychodictyon ferox* Huo et al., *Hallucigenia fortis* Hou et Bergstrom, *Paucipodia haikouensis* Luo et Hu (sp. nov.); 蠕形动物: *Cricocosmia jinningensis* Hou et Sun, *Maotianshanianella cylindrica* Sun et Hou, *Selkirkia sinica* Luo et Hu, *S. ? elongata* Luo et Hu, *Sicyophorus rara* Luo et Hu; 触手动物: *Dinomischus venustus* Chen et al., *Xuanguangia sinica* Chen et Erdtmann, *Discoides abnormis* Luo et Hu, *Conicula striata* Luo et Hu, *Phasganula longa* Luo et Hu, *Phlogites longus* Luo et Hu, *Catylédion tylodes* Luo et Hu; 水母状动物: *Eldonia eumorpha* (Sun et Hou); 海绵: *Leptomitrus teretiusculus* Chen et al., *Leptomitella metta* Rigby, *Hazelia palmata* Walcott, *Choiaella radiata* Rigby et Hou, *Allantospongia mica* Rigby et Hou; 腕足类: *Diandongia pista* Rong, *Lingulella chengjiangensis* Jin et al.; 软舌螺: *Glossolites magnus* Luo et Hu; 分类未定: *Amiskwia sinica* Luo et Hu (sp. nov.); 宏体藻类: *Fuxianospira gyrata* Chen et Zhou, *Megaspirellus houii* Chen et Erdtmann 等。

1993年3月, 罗惠麟、胡世学、张世山、陶永和在耳材村西北3.2km的云南磷肥厂后山(凤凰山)东坡发现澄江动物群的一个新化石点, 采到三叶虫: *Eoredlichia intermedia* (Lu); 三叶形虫: *Naraoia longicaudata* Zhang et Hou, *Leanchoilia illecebrosa*