

寒武纪大爆发与动物树的成型

舒 德 干^{1, 2, 3}

(1 西北大学 早期生命研究所, 陕西 西安 710069; 2 西北大学 大陆动力学国家重点实验室, 陕西 西安 710069;

3 中国地质大学 地球科学与资源学院, 北京 100083)

摘要: 由“真动物”构成的动物界(不包括海绵)通常被划分为双胚层动物、原口动物和后口动物 3 个亚界。寒武纪大爆发经历了爆发的前奏—序幕—主幕 3 个阶段, 其中后两个阶段处于早寒武世初期(依次以小壳化石的首次辐射和澄江动物群爆发为代表), 另一个则发生在“寒武前夜”(即前寒武纪末期), 以伊迪卡拉生物群为代表。这次独特的三幕式大爆发分步完成了动物形态演化谱系树(简称为 TOA)的成型。已有化石证据显示, 动物树的 3 大主体或 3 个亚界的起源及其早期辐射分别发生于寒武纪大爆发这 3 个主要阶段。澄江化石库中发现的早期后口动物亚界涵盖了该亚界中所有 6 大分支(棘皮类、半索类、头索类、尾索类、脊椎类和绝灭了的古虫类)的原始类群, 澄江动物群时代标志着寒武纪大爆发的顶峰, 完成了动物树框架的成型, 从而宣告了寒武纪大爆发的基本终结。其学术重要性超越了中寒武世的布尔吉斯页岩, 因为前者位于动物树形成的“源头”, 而后者仅代表此后的“一段流程”。在动物演化历史上 4 个最具转折意义的重大创新事件(即多细胞动物起源、两侧对称动物起源、后口动物起源和脊椎动物起源)中, 第一个发生在伊迪卡拉纪甚至更早的时期, 其余 3 个则可通过梅树村化石群和澄江化石群观察到其完成的主体过程。已灭绝的古虫动物门, 是初具鳃裂构造的原始分节动物, 作为由原口动物向后口动物过渡的一个珍稀“缺环”, 很可能代表着后口动物亚界的一个根。古囊类兼有两侧对称的古虫类和一些原始棘皮动物的镶嵌特征, 最可能代表棘皮动物的一个根。在早寒武世动物演化谱系中, 后口动物的“顶端类群”的代表是被誉为“第一鱼”的昆明鱼目, 目前已知包括昆明鱼、海口鱼和钟健鱼, 它们具对眼、脊索与串珠状脊椎软骨共存的原始脊椎, 代表了真正的脊椎类或有头类始祖。相反, 包括云南虫属和海口虫属的云南虫类, 既没有成对的眼睛也没有可信的脊椎软骨, 而且其背神经索也未扩大成脑, 甚至不具备低等脊索动物的肌节, 因此与真正的有头类或脊椎动物无关。其实, 这类奇特动物与古虫类共享相似的躯体构形, 应该代表着低等后口动物中的一个侧枝。自达尔文以来, 进化生物学一直在动物世界的悠长演化历程中, 努力追寻“人类远古由来”的一些重大形态学创新事件的证据, 无疑, 古虫动物门原始鳃裂构造的出现以及第一鱼之头颅和原始脊椎软骨的形成, 应是这条历史长河中人们期待已久的两大里程碑。

关键词: 寒武纪大爆发; 动物树; 澄江化石库; 后口动物亚界; 古虫动物门; 脊椎动物起源

中图分类号: Q91 **文献标志码:** A **文章编号:** 1672-6561(2009)02-0111-24

Cambrian Explosion: Formation of Tree of Animals

SHU De-gan^{1, 2, 3}

(1. Early Life Institute, Northwest University, Xi'an 710069, Shaanxi, China; 2. State Key Laboratory of Continental Dynamics, Northwest University, Xi'an 710069 Shaanxi, China; 3. School of the Earth Sciences and Resources, China University of Geosciences, Beijing 100083, China)

Abstract The Kingdom Animalia is here divided into three subkingdoms: Diploblasta, Protostomia and Deuterostomia. Cambrian Explosion, including its first episode represented by the small skeletal fossils(SSFs) at the base of the Cambrian and the succeeding main episode represented by the Chengjiang faunas(CFs), together with its prelude represented by the Ediacaran faunas, have been recognized to give birth of the whole

收稿日期: 2009-03-25

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(40830208); 国家重点基础研究发展计划项目(2006CB806401); 教育部长江学者和创新团队发展计划项目(PSRIT); 西北大学大陆动力学国家重点实验室项目

作者简介: 舒德干(1946), 男, 湖北鄂州人, 教授, 博士研究生导师, 从事古生物学和进化生物学研究。E-mail: elidgshu@nwu.edu.cn

morphological tree of animals (or metazoans), for short the TOA. Its “seed” in Precambrian, some sort of protists from which the complete TOA have grown, remains unknown paleontologically. Ediacaran fauna was dominated by diploblasts (the “trunk” of the TOA) with a few possible stem-group triploblasts, the Early Cambrian in two phases explosively yielded almost all the major triploblastic crown-branches (Bilateria; the huge “crown” of the TOA), which include the other two Subkingdoms; first the extremely diverse protostomes in the Meishucunian Age and followed by a nearly entire lineage of early deuterostomes, i.e. the early or even the oldest representatives of all the six major groups in deuterostomes from the Chengjiang, including echinoderms, hemichordates, urochordates, cephalochordates and the vertebrates. As all the major branches of the Tree of Animals had been formed at the Chengjiang Age, the Cambrian Explosion reached its summit and also principally came to the end by the Early Cambrian. Among the four most significant milestone events of morphological origins and radiations in animal history, the first one (i.e. appearance of metazoans) took place in the Ediacaran Period or deeper times, and the other three can be practically seen from the Chengjiang and the Meishucunian windows. The newly discovered extinct Phylum Vetulicolia, which has primitively segmented body with simple gill slits in its anterior division, most probably represents one of the roots in deuterostome subkingdom. Sharing the mosaic basic features of both the bilateral vetulicolians and some primitive echinoderms homalozoans, the soft-bodied vetulocystids are best regarded as one of the roots of the extant pentamerous radial echinoderms. Standing on the “top” of the deuterostome super-branch in the early Cambrian TOA are the “the first fish” Myllokunmingia and Haikouichthys, which bear the definite paired eyes and the salient proto-vertebrae and then should represent the real root of the whole vertebrates or craniates. On the contrary, yunnanozoans, including Yunnanozoon and Haikouella, possess neither eyes and reliable vertebrae, nor myomeres, may have nothing to do with craniates or vertebrates. On the other hand, sharing a similar body-plan with vetulicolians, those enigmatic creatures might be best treated as a side-branch in the lower deuterostomes. The appearance of gill slits in Vetulicolians and the formation of the real brain and the most primitive vertebrae in “the First Fish” have been recognized as two of the most significant milestones in the evolution from protostomes to the vertebrates.

Key words: cambrian explosion; tree of early animals; Chengjiang fauna; phylogeny of deuterostomes; phylum vetulicolia; origin of vertebrates

0 引言

在太阳系中,地球是最奇特而美妙的星球,她充满了生气,各种生命在这里繁衍生息,而那些鲜活的后生动物(即相对于单细胞原生动物的多细胞动物)更使她锦上添花。然而,后生动物中的一些主要类群(即除海绵类之外的“真动物”,包括双胚层动物、原口动物和后口动物 3 个亚界)究竟是何时出现,怎样出现,它们的早期演化方式如何,一直是困扰生物学家和地质学家的重大难题。它们是渐次出现,还是突然出现?它们的演化是绝对等速渐进,还是遵循由量变到质变的幕式推进?

早在 19 世纪 30 年代,William Buckland(牛津大学古生物学科的领衔人物)就观察到了早期动物在地层中突然出现的奇特现象^[1]。到 1859 年,达尔文在《物种起源》中也清晰地意识到了这一难题的挑战性。随后,这一事件便被广泛认同为是生命演化历程中最壮观又难于理解的一幕,并被形象地

昵称为“寒武纪大爆发”^[2]。由此,这一独特的动物类群爆发性事件,便理所当然地构成将地球历史划分为显生宙和隐生宙两大时段的绝好地标。

在过去的 60 年里,尤其是近 30 年来,围绕着隐生宙与显生宙交界处发生的各种生物事件及非生物事件,吸引着一批又一批名家学者为弄清其真相而慷慨地奉献自己的青春和才智。一时间假说纷纭^[3-27],莫衷一是^[25,28-30]。争论的焦点主要集中在:

(1)寒武纪大爆发是一次真实的生物演化事件,还是因后期埋藏改造或地层缺失所造成的一种假像?

(2)后生动物在其被发现的最早化石记录之前,是否还存在一段很长的鲜为人知的历史?

(3)这次大爆发的主要诱因是什么?

(4)寒武纪大爆发与动物树(TOA)的形成之间存在怎样的关系?

笔者在对前 3 个问题进行简要回顾之后,将着重探讨第 4 个问题。

1 寒武纪大爆发

1.1 寒武纪大爆发的实质

经过半个多世纪对全球 晚前寒武纪及早寒武世非变质沉积地层进行的广泛而深入的研究表明, 寒武纪大爆发(或称寒武纪生物大辐射)是一次真实的动物演化事件, 并非是由埋藏改造或是地层缺失所引起的假像。后生动物的这次快速分异至少有三方面的化石记录为证^[13]: 骨骼化石的突然出现^[31-32]、遗迹化石多样性及复杂性陡增^[33-34] 以及保存颇佳的生物化石库^[35-42]。

寒武纪大爆发作为一个整体, 主要由 3 个阶段(或幕)组成。第一个是“寒武前夜”(即前寒武纪晚期, 以伊迪卡拉生物群为代表), 为时间跨度相对较长的前奏阶段, 紧随其后的是早寒武世的 2 个连续爆发阶段: 以“小壳化石”(SSFs)的首次大量出现为代表的序幕和以澄江动物群为代表的主幕。后 2 个动物群几乎涵盖了现代后生动物的所有门类。那些至今尚未发现的门类主要是些微小动物和(或)寄生虫类, 它们在显生宙后来的地层中也几乎同样未能留下记录。因此, 可以有把握地说, “几乎所有重要的现生动物门类在早寒武世都已经出现了”。此外, 在早寒武世还出现了一些已绝灭了门类, 如古虫动物门^[43]。另一方面, 晚前寒武纪除了少量像 *Cloudina*^[4, 44-45]、*Namacalathus*^[46]、*Conotubus*^[47] 这样外骨骼化石和一些遗迹化石外, 并未见到像早寒武世时的具矿化骨骼的生物, 更不用说澄江动物群型或布尔吉斯页岩型的软躯体化石了。值得注意的是, 假如在前寒武纪真的存在着像早寒武世那样的小壳动物的话, 那它们应该很容易被保存在地质记录中。正因为在前寒武纪与寒武纪之间存在一个如此之大的化石间断, 才使我们不得不相信寒武纪大爆发确有其事。美国科学院院士、寒武纪大爆发专家 Valentine^[48] 曾写道: “这次生物辐射事件是如此壮观, ……爆发这个词用得实在是惟妙惟肖, 因为它不仅演化出了绝大多数代表表现生动物门类的躯体构型, 而且在前寒武纪与寒武纪交界处还产生了不少如今根本见不到的绝灭种类”。总之, 化石证据表明, 动物“形态演化树”(并非代表更早期动物起源的“遗传演化树”)主要是在这次奇妙的生物大爆发中形成的。

1.2 谱系演化的“爆发引线”(fuse)

有关寒武纪大爆发, 所面临的首要问题就是它

究竟是缓慢而长期的连锁反应还是一次骤变^[21, 49-50]? 至今, 我们尚未认识到其间的所有进化事件; 但是, 从已有的化石记录来看, 有些后生动物类型的确在伊迪卡拉时期就已经存在了^[10, 14, 51-53]。虽然 Seilacher 等^[5, 12] 认为大多数伊迪卡拉化石都不是后生动物, 并创建“文德生物”一词来统指这个类群, 但是他仍然认为有些遗迹化石还是由蠕虫状两侧对称动物留下的。这说明寒武纪生物应该源出于某些伊迪卡拉期的生物。那么, 这些始祖型生物又该具备怎样的躯体构型呢? 目前, 大多数古生物学家容易常看到的是伊迪卡拉生物群与寒武纪生物群之间的区别, 而不是两者间的演化联系。现实也的确如此, 所有试图将伊迪卡拉生物当作显生宙后生动物始祖的解释都存有争议。尽管如此, 回溯到伊迪卡拉生物中去探索寒武纪动物爆发的起源却又是十分必要的。例如, 努力识别寒武纪一些幸存的文德生物就不失为一个好方法^[13, 54-56]。毋庸置疑, 努力辨识这两种外形截然不同的生物类群之间的内在联系, 其重要性不言而喻。

某些双胚层动物和其他低等动物, 在伊迪卡拉纪甚至更早的时期就已经出现了。然而, 在这次生物大辐射事件之前, 这段不为人知的起源历史究竟会有多长? 换句话说, 经过了多长时间的“谱系演化引线”才导致了这次大爆发? 人们试图凭借分子钟方法来回答这个问题^[28, 57-58], 然而此法也并非灵丹妙药, Donoghue 和 Smith 对此做了详尽分析^[59]。大多数测算出来的年龄都比化石记录早得多, 但也有一些学者如 Ayala 和 Rzhetsky^[59] 声称, “利用分子钟所得的结果证实了古生物学的观点”。现在大多学者认为, 将分子钟用于早期生物进化速率研究还值得商榷, Graur 和 Martin 更是将此方法称为做“无用之功”^[60]。尽管这种分子工具的使用结果目前仍有待商榷, 但无论如何, 我们仍然相信, 今后会有更精密、更先进的技术手段带给我们更加满意的结果。

迄今为止, 在前寒武纪时期还极少发现可靠的后生动物的实体化石记录。然而, 按照“微小动物群”假说, 伊迪卡拉纪之前的动物可能非常之小, 仅几个毫米, 如同现代动物的幼虫, 根本不能保存为化石。但有一点值得注意, 遗迹化石的分异与小壳化石的分异基本同时发生, 并不比后者早^[33, 61]。然而, 假如一些来自澳大利亚西部斯特林山脉^[62] 更早的遗迹化石证据得到证实的话, 那么后生动物的根

底类群(当然并不包括冠群后生动物)便有望追溯到中元古代。

1.3 寒武纪大爆发的主要激发因素

有关寒武纪大爆发的诱因问题,比“引线”长短之谜更加令人好奇。动物爆发通常包含 2 类不同的生物演化事件:一是各门类动物的起源,另一个是其后的辐射。一个类群的首次出现与它的形态起源密切相关。为了研究引发寒武纪大爆发的原因,Signor 和 Lipps 提出了 14 个问题^[39](后来又被 McCall 归纳为 6 个方面^[63])。为了回答这些问题,Signor 和 Lipps 博取众长,将那些彼此关联的诱发因素归并为外因和内因两大块。在所有这些爆发诱因中,大气氧含量和海水化学变化似乎是最主要的外部动因,而内因中则以遗传因素最为关键,它们很可能交互作用,才导致了大批动物类群的爆发效应。另一方面,也有人用生态学中的“收成理论”^[64]以及捕食者效应(所产生的强选择压迫使动物硬骨骼的频繁出现和加速发展)来解释动物的快速辐射和地层中化石材料的迅速增加^[1,65]。

显然,如果没有氧气,动物既不会出现,也无法延续。已有资料显示,早期地球大气中缺乏自由氧,大气中开始出现自由氧是在早元古代^[66]。以此推测,后生动物的起源与辐射必然发生在大气中积累了足以维持其生命活动和繁殖过程的自由氧之后^[67]。这种推测不仅得到了大量元古宙沉积记录的支持,而且一些最新的资料显示,干群后生动物构成了伊迪卡拉生态系统的主体。它们的大量出现,很可能正好与大气氧含量水平的增加有关^[68,71]。

新近的研究表明,构造事件也可能间接影响了动物的进化。Valentine 和 Moores 认为,早期动物的出现与辐射与新元古代 Rodinia 大陆解体和随之而来的 Gondwana 超大陆的形成以及冰川作用(Marinoan)有关^[72]。这些作用包括了大陆及板块的运动和变化、海平面的升降以及大洋化学性质(尤其是碳酸盐和磷酸盐)的变化^[73-76]。然而,这些板块裂解事件与动物进化之间的因果关系尚有待研究。另外,有人认为 Acraman 陨星撞击地球事件在早期后生动物进化中也起了重要作用^[77]。

毫无疑问,在后生动物的进化过程中,调控基因的进化是后生动物进化创新的关键^[1,25]。导致寒武纪大爆发的启动,生物自身的演化进程很可能比外部环境因素更为重要。Valentine 就此给出了这样的结论:寒武纪大爆发之所以如此迅猛,是因

为很多后生动物祖先那时已经达到了相当的复杂程度(约 40~50 种细胞的水平,具软躯体解剖结构);坚韧外骨骼的出现,更促使了动物类群在较短的地质时间内产生大规模的适应性辐射^[48]。值得一提的是,尽管用不同动物类群之间的杂交假说来解释动物爆发事件,听起来很有趣^[78],但似乎有些滑稽;至少,这还有待发育学、分子生物学以及化石证据的佐证。

虽然在探究后生动物起源问题上,目前还如同盲人摸象,最多也只是了解了冰山之一角,但是随着越来越多地学以及生物学的实证和理论积累,必将帮助我们在破解这个经典谜题的道路上不断前行。

2 动物谱系树(TOA)

2.1 生物谱系树(TOL)

达尔文主义有两个思想精髓:其一是生物谱系树(TOL,即万物共祖),其二是自然选择理论。前者的最初表达方式是他在 1837 年刚完成环球旅行后,在其物种演化笔记中绘制的极简洁的“动物演化分叉树略图”^[79],22 年后又以《物种起源》中唯一的一幅插图正式发表。他的这种树式的演化模型显然与当年拉马克的“平行演化”理论大相径庭(图 1)。达尔文的生物谱系树理论作为进化生物学的核心,经历了生命科学发展中的各种检验,如今已经成为学界的共识。

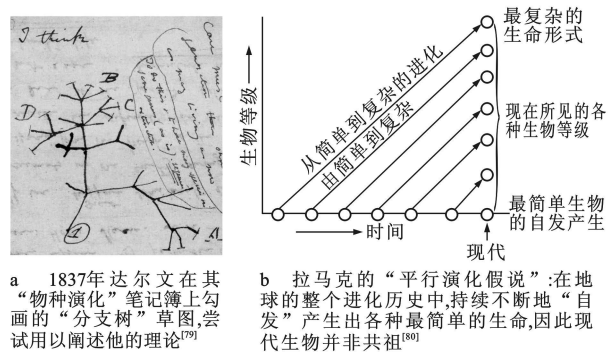


图 1 达尔文 1837 年在其“物种演化”笔记簿上勾画的著名的“分支树”草图,以及拉马克的“平行演化假说”

Fig 1 Famous “Branching Tree” Sketch from Darwin’s “Transmutation” Notebook in 1837, and Lamarck’s “Parallel-Line Evolution”

生物演化的谱系树是如何建立的?总的来说,有以下 3 个途径:

- (1)包括发育学在内的传统的形态学方法。
- (2)分子学方法。

(3) 古生物学方法。

从方法论上看, 前两者属于“间接法”, 而后者则是“直接法”。因此, 古生物学方法(兼以传统形态学及分子手段)反映的是生物最真实的历史记录, 原则上讲, 它应该能给提供一个最为可靠的生物谱系树。

自 19 世纪德国动物学家 Haeckel 创立传统的形态学方法起, 各种各样树状的演化谱系层出不穷, 而且, 这些谱系演化图也随着现代分子生物学的进步以及古生物学重大发现的涌现而不断被修正和补充。

各种生物的基因组中都蕴含着有关该生物演化历程的大量信息。蛋白质和核酸以氨基酸和核苷酸的线性重复方式玩着排列组合的数字游戏, 其中核苷酸仅 4 种, 而氨基酸也只有 20 种。通过对比这些信息, 不难计算出不同物种之间亲缘关系的远近。分子生物学便是依靠这一原理独自绘制出有关生物演化关系图谱的^[81]。分子生物学另一个重要的贡献就是调控基因的发现, 正是这些特殊基因控制着身体分节的发生, 而躯体各种不同型式的分节特征正是动物原始性的一种客观度量^[82]。

由于化石记录在质和量上的不完整性, 长久以来, 在探索物种演化关系时古生物学方法一直得不到重视^[10]。十分幸运的是, 这种尴尬局面已经开始得到扭转, 至少在动物界是这样。这在很大程度上得益于许多保存完好的化石宝库为实证研究提供了重要的生物学信息, 尤其是那些处于关键性地史时期的化石库, 如靠近冠群三胚层动物源头的早寒武世澄江化石库和靠近双胚层动物源头的伊迪卡拉中期的瓮安生物群^[42, 79]。

基于分子水平的 DNA 序列研究所产生的生命演化全景树, 对过去的生物分类体系进行了很大的修改: 以三超界系统(细菌、古细菌和真核生物)的分类格局取代了原有的五界系统。通过对不同生物基因序列的比较, 人们还发现, 在某些生命类群之间存在着大量的横向基因迁移现象, 尤其是在细菌和古细菌之间。因此, 人们普遍认为, 所有现生生物最近的共同祖先很可能不是一个单一物种, 而是彼此可以交换基因的物种群。于是, 生命演化树上的 3 个主枝(超界)就并非如先前认为的那样, 从一个单一的基部衍生而来。事实上这棵大树的基部或根部本身相互交织、盘根错节^[83]。目前已知最大的横向基因迁移发生在现生真核生物祖先的最初形成、演化

阶段, 它们以内共生细菌的方式最终获得了线粒体和叶绿体^[84]。尽管在现代的藻类和植物之间也发现有基因迁移, 但是尚未在动物中发现类似现象。因此, 原则上讲, 与其他生物类群的演化树相比, 重建动物演化树(确切说是“子树”)应该简单得多。

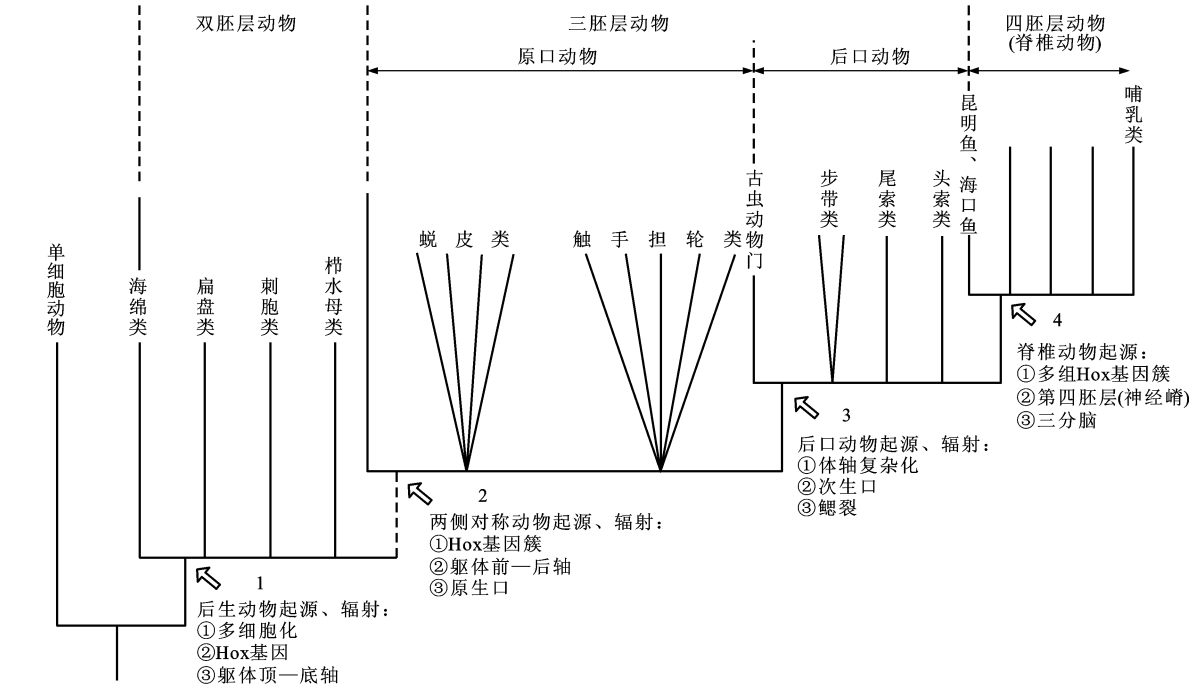
2.2 动物谱系树(TOA)

综合形态学、发育学和分子生物学的证据, 可将动物界划分为 3 个亚界: 双胚层动物、原口动物和后口动物亚界。在前寒武纪末期至显生宙初期, 后生动物各门类如何起源、演化并最终成型, 是进化生物学领域一个悬而未决的大问题, 一直困扰着众多的古生物学者。于是, 包括达尔文在内的先贤们(Lyell, Darwin, Walcott)及现代的众多著名学者(Cloud, Runnegar, Stanley, Valentine 和 Conway-Morris)都提出不少假说, 试图解释这些生命历程中关键的转折事件。但迄今为止, 所有这些理论还未取得共识, 研究中的困难主要来源于所涉及的各种现象的极端复杂性。大量后生动物化石记录看起来似乎是在很短的地质时期“突然”出现^[39], 然而, 近 60 年的化石积累以及地质年代学所取得的最新研究成果已经表明, 早期动物虽快速分异, 但并非完全等时。这个过程持续了大约 0.5 亿年^[71], 并呈现出 3 个不同的辐射阶段: 即伊迪卡拉期、梅树村期和筇竹寺期大辐射。

动物进化学家已经获得共识, 要建立较完善而客观的动物演化树, 首先至少应该搞清动物演化史上 4 个最具转折意义的重大创新事件, 即多细胞动物起源、两侧对称动物起源、后口动物起源和脊椎动物起源^[41](图 2)。第一个事件发生在伊迪卡拉时期或更早些, 而后 3 个事件则很可能完成于寒武纪早期。对早寒武世澄江动物群以及小壳动物群近 30 年的深入研究, 为探究生命大爆发提供了大量珍贵的信息, 尤其是最古老后口动物谱系的系列性发现, 更使对后两次创新事件有了更清晰地认识^[41-42, 85-89]。

3 伊迪卡拉生物群

在澳大利亚西部发现的距今约 35 亿年前(太古代)的燧石及叠层石中的微生物, 是前寒武纪已知最早的生命形式。尽管仍有学者对此持有异议^[87], 但还是得到了大多数学者的认可^[6]。最早的真核生物化石发现于美国密西根州的 Negaunee 铁建造中, 距今约 20 亿年前(早元古代)^[15, 88-89]。它们已经形成了螺旋带状碳质结构, 与中元古代(16 到 10 亿年前)发



创新的主要标志有：细胞类型的增加，Hox 基因的增加和复杂化，躯体轴的改变和复杂化，胚层的增加，口的反转及鳃裂的出现。四胚层动物的概念参照文献[41]

图 2 动物演化史上的四次创新里程碑

Fig. 2 Four Greatest Innovative Milestones in History of Animals

现的 *Grypania spiralis* 相似^[90]。然而，可靠的后生动物证据则仅限于前寒武末期。这段时期称作文德期（欧洲西部的前寒武纪末期）或震旦纪（华南类似时期，但所指时间跨度略宽）^[91]，或伊迪卡拉期（南澳类似时期）。2004 年在意大利佛罗伦萨召开的国际地学大会上，已经决定将伊迪卡拉纪作为指代这一时期的正式术语。

3.1 研究简史

伊迪卡拉型化石最早在澳大利亚南部发现。最初发现的所谓软躯体后生动物，主要始自弗林德斯山脉发现的伊迪卡拉化石。然而，更早些时在美国的列斯特郡也曾见过类似的宏体化石，但当时被认为属无机成因。1872 年，Billings 描述了纽芬兰的 *Aspidella terranovica*，最近被认为是最早发现的伊迪卡拉型软躯体化石^[63]。显然，1946 年 Sprigg 在艾德雷德北 600 km 的伊迪卡拉山发现这类化石前，没有人知道在新元古代存在着如此丰富的后生动物类群^[51, 63, 92]。在此后的半个多世纪里，经过广泛调研发现，除了南极洲以外，伊迪卡拉时期的后生动物在全球广泛分布。McCall 总结了全世界所有的化石产地^[63]，下面列述其中一些具有代表性的地区：Charnwood Forest，英国的列斯特郡^[93-94]；纳米比亚^[95-96]；白海、乌拉尔山、西伯利亚和乌克兰一波多利亚^[97-98]；加拿大东部的纽芬兰；加拿大西北部^[99-100]；澳大利亚的 Amadeus 盆地和北部大陆^[101]；金伯利^[102]和尚有争议的西澳大利亚斯特林山脉^[103]。另外还有威尔士、英格兰、爱尔兰、挪威、西班牙、萨丁岛；北美洲的美国和墨西哥；非洲、南美和可能的南极洲；亚洲的伊朗、阿曼、蒙古、印度。而中国的一些产地尤为重要：湖北三峡、辽宁、安徽、贵州瓮安、陕南及黑龙江^[104-105]。

古生物的群落特征与其所处的古生态环境之间存在着紧密联系，所有的伊迪卡拉型生物组合及其分布都受到沉积相的控制。至今，人们已经识别出了 6 种不同类型的生物组合：①Avalon 型：深海；②伊迪卡拉型/微生物膜：浅海三角洲前缘地带；③ Nama 内栖型，见于河口沙坝；④陡山沱型：浅水台地相磷酸盐中保存的微体真核生物；⑤庙河型：深海静水相保存的宏体藻类；⑥具有矿化骨骼的 *Cloudina* 型：碳酸盐相^[47, 105-107]。

总体来说，与寒武纪化石相比，伊迪卡拉化石保存质量较差，而且与显生宙其他生物在外形上相差甚远。

3.2 几种主要假说

3.2.1 传统观点

总体来说，与寒武纪化石相比，伊迪卡拉化石保存质量较差，而且与显生宙其他生物在外形上相差甚远。

但是, Glaessner 通过逻辑分析以及实验比较, 认为大部分伊迪卡拉生物与现代动物类群可以类比^[3, 4]。不少古生物学者尤其是澳大利亚研究者都效仿此法^[108-113]。他们还将这类化石作为后生动物的祖先, 并试图找出可与其进行类比的现生类群。然而, Pflug 则认为, 其中一些类群应属于已灭绝的门类^[114]。

3.2.2 文德生物假说

Seilacher 提出了一个革命性假说^[5, 12]: 由于大多伊迪卡拉化石都与已知显生宙后生动物存在着本质区别(缺乏功能性的可移动附肢、口、肠、集中的感觉器官和肌肉组织, 假分节和假两侧对称), 因此它们不是真正的后生动物(尽管他承认一些伊迪卡拉遗迹化石是由蠕虫状体腔动物留下的)。他建立了一个新的界, 即文德生物界来统指伊迪卡拉型宏体生物。最近他又对这一假说作了一些修改(伊迪卡拉生物群包括两个主要类群: Xenophyophoria 和 Vendobionta)^[115], 认为伊迪卡拉中的水母状生物可能是一个混合类群, 其中一些具放射状取食沟, 而另一些则具文德生物特有的放射状或同心状构造。如果不考虑躯体的对称性, 形态各异的化石便可以置入同一构型模式之中, 即“叶状充气被”或“气垫”。他认为这类生物靠化学内共生方式取得营养^[9]。McMenamin 基本赞同文德生物假说, 但同时他提出, 伊迪卡拉生物群有可能与单细胞光合作用藻类形成了生物共同体^[116]。然而, 这一观点却遭到了质疑, 因为在纽芬兰和加拿大西北部的深水相中发现了气垫状的 *Pteridinium*; 这种生物完全处于透光带之下, 任何藻类都无法进行光合作用^[117]。另外, 他还提出了一个更为离奇有趣的假说, 认为文德生物可能演化出了动物的头和脑。

3.2.3 抽象形态学演化假说

和 Seilacher 一样, Fedonkin 也试图建立一个囊括所有伊迪卡拉生物分类群的基本框架^[14, 118]。然而, 他的这个早期动物演化模型与 Seilacher 的文德生物思想迥异。他的假说主要建立于后生动物整个身体构型的对称性之上(即所谓的“抽象形态学”方法)。另一方面, Fedonkin 对伊迪卡拉动物群生物学特征的理解却与传统观点相同, 即其中大多数可与现生门类类比, 并认为它们是前寒武纪更古老的未知后生动物的后裔。

3.3 对早期动物树形成的贡献

迄今为止, 已有证据仍不足以对伊迪卡拉化石群在早期生物/动物树中的位置作出定论。然而, 在

早期生命研究中取得的所有实质性进展, 或多或少使我们对此问题有了一定的认识。其中比较肯定的是, 海绵在新元古代已经出现^[119-120]。Valentine 虽然承认“新元古代的水母可能是干群珊瑚类动物”^[25], 但并不认为出现了冠群刺胞动物。于是, 在这段地质时期, 基本上没有冠群双胚层动物存在^[52]。

文德生物群可能代表了一类已灭绝的自然类群, 但是将所有其他伊迪卡拉生物化石都归入这个“单系群”之中很可能不大合适。伊迪卡拉型化石主要保存在砂质—粉砂质岩层中, 因此保存质量较差。从某种程度上说, 甚至难以确定它们到底是软躯体化石还只是遗迹构造。因此, 单凭这类保存较差、生物学信息较少的化石来确定文德生物的属性难以令人满意。为了更好地理解其本质属性, 一种思路就是在特异埋藏的化石库(寒武纪以及更早的地层)中寻找保存质量上佳的类似化石。中寒武世布尔吉斯页岩中的 *Thaumaptilon*^[54] 和早寒武世澄江化石库中的春光虫^[55]、澄江海笔^[56] 都是很好的例子(图 3a)。然而, 在前寒武纪地层中, 偶尔也会遇见保存颇佳的类“文德”生物。如 Zhang 和 Reitner 重新研究的白海化石库中的 *Dickinsonid*^[121] (图 3b), 他们认为这个存在争议的生物并非文德生物而与栉水母有关。

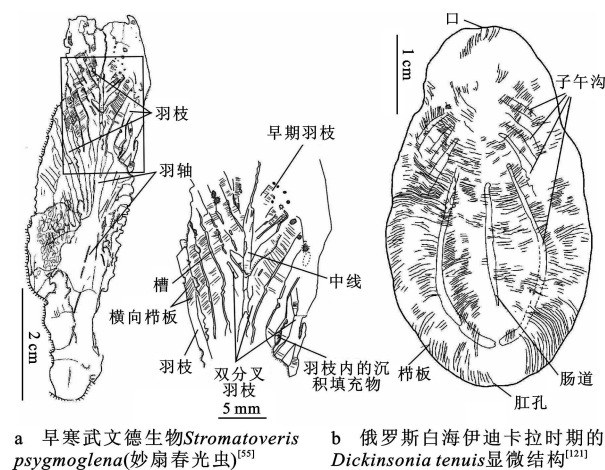


图 3 2 个可能与栉水母有关的奇特生物

Fig. 3 Two Enigmatic Creatures Possibly Related to Ctenophores

在中国华南地区贵州省瓮安和湖北省的三峡地区, 最近发现的一些可能的微观低等后生动物和胚胎化石同样值得关注^[53, 71, 89, 105, 122-124]。对这类化石宝库的深入探索有可能进一步揭示出动物演化最初阶段的奥秘。大量伊迪卡拉化石的发现, 让我

们看到了双胚层动物第一次大辐射产生了成功的刺胞类躯体构型。基于真后生动物的 Hox 基因和 ParaHox 基因信息, Valentine 提出了后生动物的早期演化假说^[25, 127]。图 4a 是他的动物遗传演化树的概图。然而,真正需要的却是基于真实历史证

据的形态演化树。相信随着对早期化石的不断深入研究,有望见到一个包括多个绝灭类群的“多分支树干”的早期动物演化谱系树。同时,也可期待在前寒武纪找到更多的干群双胚层动物甚至某些可能存在的干群两侧对称动物。

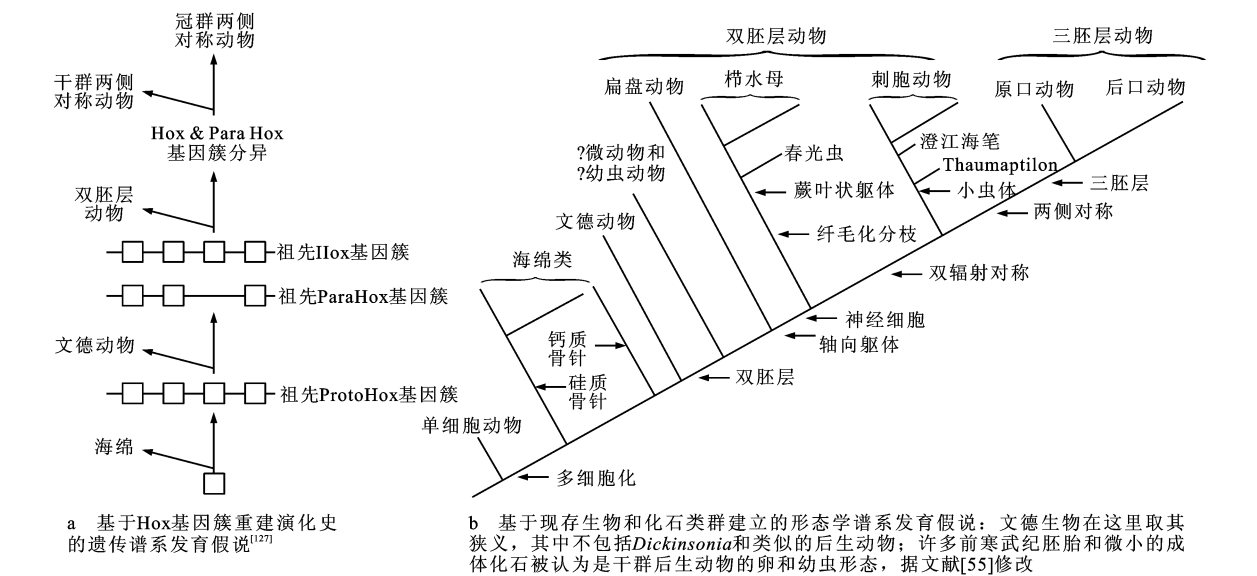


图 4 后生动物系统发生略图
Fig. 4 Outline of Metazoan Phylogenies

4 早寒武世的动物群

4.1 动物树的幕式演化

寒武纪大爆发的精彩大戏似乎是在一幕一幕地上演着,如果说伊迪卡拉生物群代表了大爆发的前奏,并由此产生了真双胚层动物,那么早寒武世以梅树村动物群和随后的澄江动物群(连同格陵兰的 Sirius Passet 动物群)为代表的两侧对称动物的出现,则分别代表了这次大爆发中的序幕和主幕(最宏伟的辐射事件)^[128-133]。

爆发的序幕事件主要是以多种具骨骼后生动物化石的突然出现^[8, 31-32, 43, 134-144]以及同时期遗迹化石分异度和复杂性的显著增加为标志的^[33, 61];它们也代表着显生宙的开始。早寒武世初期的梅树村动物群,富含骨骼化石和遗迹化石,并在全世界广泛分布。该动物群由 4 个小壳化石带组成,下部两个位于 Nemakit-Daldynain 阶,上部两个位于 Tommotian 阶^[43]。

就已知出产早期后生动物群落的软躯体化石库的情况估算,仅大约十分之一的类群具有硬骨骼或矿化壳。因此,倘若仅依靠保存硬体的化石材料进

行研究,就很难了解早期后生动物群落及其生态环境的整体面貌。近一个世纪前发现的中寒武世布尔吉斯页岩动物群之所以名声大噪,也正是由于其中大量软躯体化石对进化生物学研究做出了极大的贡献^[1, 25, 36-37, 145-154]。布尔吉斯页岩动物群不仅含有像海绵这样的“侧生”后生动物,还包含真后生动物 3 个亚界的软躯体动物代表,如双胚层动物中的栉水母类和可能的刺胞动物^[54, 155],原口动物中的各种泛节肢动物、腕足动物和曳鳃动物等^[147, 156-161]以及后口动物中的棘皮动物和可能的脊索动物皮克鱼^[36, 162-164]。如今,早寒武世澄江化石生物群已被证明更加接近寒武纪大爆发的“源头”,无论从其化石保存的质和量上,还是从其在探索动物树形成的实际贡献上看,它都超过了中寒武世布尔吉斯页岩动物群。实际上,澄江动物群时代既代表着寒武纪大爆发的顶峰,也标志这一超级辐射事件的结束;而布尔吉斯页岩时代只是代表着爆发结束 0.1 亿年后的一个历史断面。也就是说,前者紧靠动物树成型的“源头”,而后者则代表此后的一段“流”。在过去的 20 多年中,中外学者对澄江化石生物群的研究,无论从广度还是深度上讲,都有了长足的进步^[9, 165-185];最

初 10 年(1984~1994)的发现基本上限于双胚层动物和原口动物,所见到的动物群面貌多为布尔吉斯页岩的翻版;但 1995 年,情况出现了重大转机^[42, 85]:除了双胚层和原口动物的发现继续深入扩展外^[39-40, 55, 186-213],更令人振奋的是发现了后口动物亚界中的所有六大类群的早期分子,即不仅涵盖了现生五大类群的原始代表,而且还包括绝灭了的第 6 类群古虫动物门^[41-42, 79, 85-86, 188, 214-231];这应该是对布尔吉斯页岩动物群研究的主要超越。

4.2 澄江化石库中后口动物亚界的研究简史

由于所有的现生后口动物类群或者其早期祖先都具有特有的鳃裂构造,所以它们又可称为“鳃裂动物”。1995 年,在中国科学院南京地质古生物研究所召开的“寒武纪大爆发国际学术讨论会”上对两种动物的属性展开了热烈讨论:一种是云南虫属,另一种是古虫属^[232]。此后不久,《Nature》杂志连续发表了两篇关于云南虫属的论文,前一篇将云南虫解释为“可能的脊索动物”^[188],而后一篇论文则将云南虫解译为最古老的半索动物^[215]。与此同时,Conway-Morris 从西北大学的化石材料中识别出了一枚鳗鱼形的精致标本,并与笔者和张兴亮合作,描述了早寒武世第一个类似名皮克鱼的头索动物化石^[216]。

1998 年底,应罗惠麟及胡世学的邀请,笔者和张兴亮到云南地质研究所对一些共同关注的标本进行了合作研究,其中就包括后来被证实为最古老脊椎动物的海口鱼。一周后,笔者和张兴亮在西北大学的化石材料中也发现了一块类似的标本,并取名为昆明鱼,不久海口鱼标本被送到西北大学合作研究。在接下来的两个多月里,笔者及其合作者从两块标本中识别出了几乎所有可见的脊椎动物特征,其中包括背-腹鳍、鳃囊、鳃弓、W 型肌节、脊索以及围心腔。1999 年 3 月 10 日,笔者在中国地质大学(武汉)召开的国际学术讨论会上正式报告了澄江化石库中最古老脊椎动物的发现。10 天后,又在中科院南京地质古生物研究所就这一发现做了详细阐述。紧接着,在伦敦召开的早期脊椎动物演化重大事件的国际学术大会上,对这一新发现很快引起强烈反响,笔者也很快收到《Nature》的撰稿邀请。4 月初,Conway-Morris 和朱敏应邀到西北大学对这两枚珍稀标本做进一步考察和研讨。同年 11 月,《Nature》杂志以“Article”形式发表了这一研究成果^[218],并附以专题评论“逮住第一条鱼”^[233]。3

年后,西北大学研究团队又发现了数百枚保存精美的早寒武世鱼化石,据此进一步揭示出了最古老脊椎动物的两个关键性状:原始脊椎和具对眼的头部^[227]。其间,侯先光和张喜光也分别对昆明鱼和海口鱼发表了研究文章^[224, 230]。

古虫属,起初一直被描述成“奇异的节肢动物”,至 1995 年才首次被解译为后口动物^[38, 232]。笔者与 Conway-Morris 等后来又论证了西大动物为后口动物^[217]。2 年后,相似的后口动物地大动物被发现。它们与圆口虫一起,共同组建了一个新的绝灭动物门——古虫动物门^[221]。如今,大多数学者都相信,具有五对鳃裂的各种古虫动物属于低等的后口动物而非节肢动物^[25, 234-239]。值得一提的是,有人报道称,美国犹他州发现的一种中寒武世动物可能属于古虫类^[240],但是,它既没有成对的鳃裂也不具前位口,因而不大可能与古虫有关^[41-42]。

有学者在海口地区发现了大约 300 枚类似云南虫的动物标本,声称从中识别出了三分脑及对眼构造,依此建立了一个新属海口虫属,并认为是可能的有头类或脊椎动物^[214]。然而,另一研究组在原产地附近的尖山剖面采集到 1 400 余枚保存精美的相似化石,并命名为新种尖山海口虫。对这些化石的全面考察显示,所有云南虫类(包括海口虫属)根本不存在对眼、三分脑或任何肌节构造。迄今为止,澄江动物群的众多研究小组和个人都采集到保存颇佳的云南虫类化石,但还没有任何人报道过这类动物具有眼和脑。事实上,云南虫类与古虫类躯体的基本构型很相似,将其置于低等的后口动物范畴似更为妥当^[86, 228]。

寒武纪椎管虫曾被认为是可能的棘皮动物^[39],后来被证实为触手冠动物^[193]。2003 年,笔者首次报道了真正的棘皮动物(见文献[85]中图 3m)。不久,在昆明地区两个不同产地又发现了更多的相似类群(古囊类)。次年,《Nature》杂志又以“Article”形式发表了题为“澄江化石库中的原始棘皮动物”的研究成果^[86]。与此同时,西北大学以及剑桥大学的研究团队认识到,早期后口动物亚界中所有主要的演化分支(包括脊椎动物、头索类、尾索类和可能的原始半索类动物)以及一个绝灭了的基干类群古虫类都已被发现,于是便提出了一个早期后口动物谱系演化的基本框架^[86, 241]。尽管当今的动物学家常对化石生物学信息的可信度十分挑剔,但著名动物谱系大家 Halanych 等仍在“动物谱系研究年评”

中承认,“舒德干及其合作者在古生物学上的这些研究成果^[218, 220-221, 227],正在不断地修正关于脊索动物早期演化的传统观念”^[242]。

5 后口动物亚界的谱系演化:从古虫到脊椎动物

在进化生物学领域,后口动物亚界的演化谱系一直备受关注,这不仅因为人类本身属于这个谱系,更重要的是,它包含了动物界进化两个重要的里程碑事件:一个位于后口谱系的“顶端”,另一个位于该谱系的“根底”。现在分子生物学和发育生物学的进步已经对原有的整个动物树结构进行了重新评价和改进。虽然双胚层动物以及原口动物的谱系关系还很不清楚,但是,有关后口动物的谱系研究则已经取得了广泛共识^[25, 242-245]。将现代后口动物新建的演化谱系与寒武纪大爆发时期的关键化石材料相结合,便能够建立一个更加完善的后口动物演化框架。

如 Gee 所述^[243],现代后口动物的“根”应该是躯体原始分节且具有鳃裂的祖先类型。这就暗示了躯体不分节且不具鳃裂的现生棘皮动物不可能充当这个后口动物家族的根底类群,它们只不过是“根”部生出的退化或特化类群。那么,后口动物真正的根又在哪里?是在进化过程中灭绝了吗?如果是,它们应该具有怎样的形态构造?

随着大量保存精美软躯体构造的澄江后口动物化石的发现,几乎可以了解到早期后口动物演化的完整过程。来自分子生物学、发育生物学以及古生物学的所有证据都表明,整个后口动物亚界由 3 个主要类群组成:一个根底类群(古虫类)和 2 个冠群(步带类和脊索类)。步带类又分为两个门,即棘皮动物门和半索动物门,脊索类也可细分为脊椎动物和无脊椎构造的低等脊索动物头索类和尾索类。

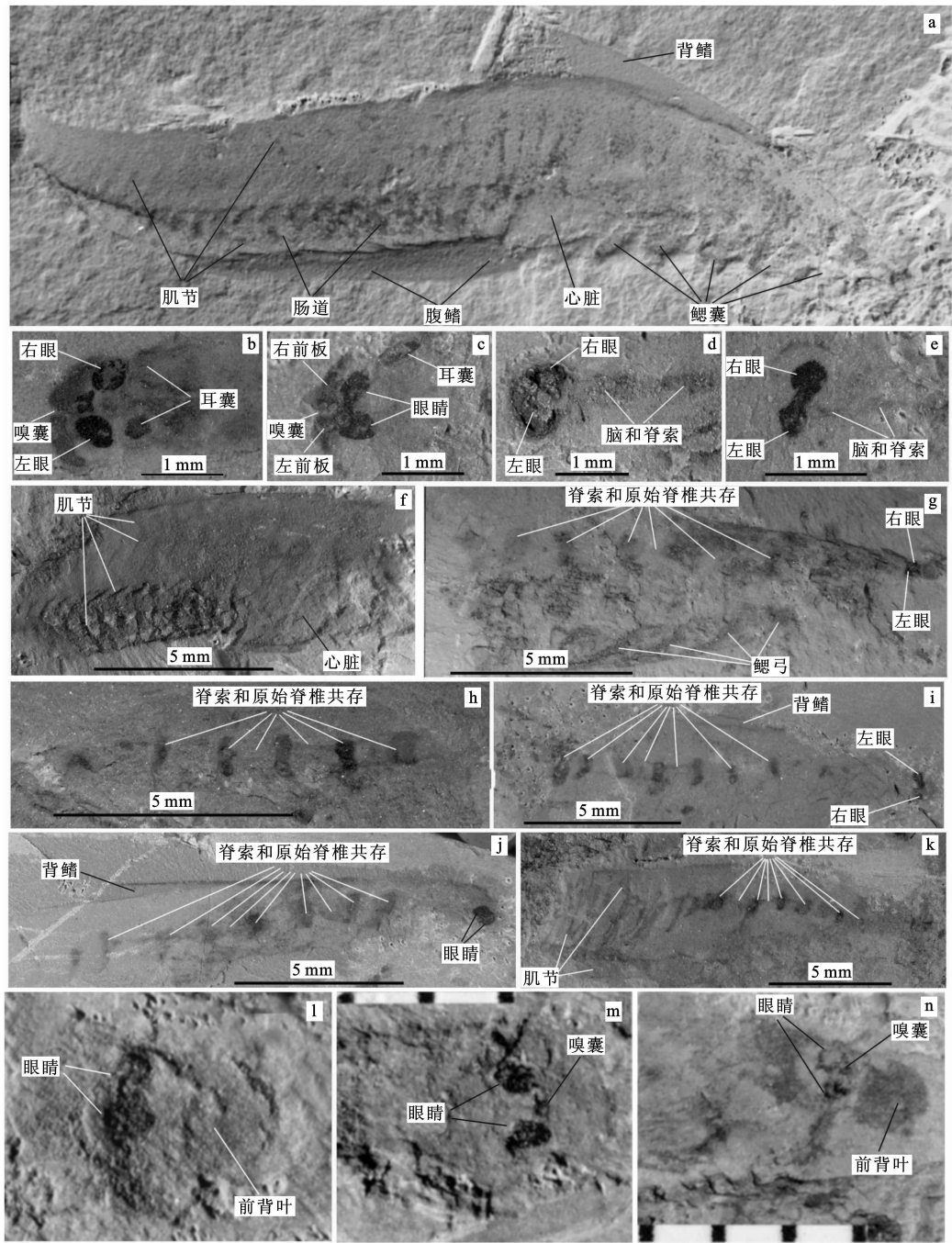
5.1 最古老最原始的脊椎动物

自拉马克时代以来的两个世纪里,整个动物界一直被习惯地划分为脊椎动物和无脊椎动物两大类。无疑,探索这两大类动物之间的演化关系,或者说力图搞清脊椎动物在何时、何地、以何种途径源出于无脊椎动物的真实演化过程,便一直构成进化生物学中的一个核心命题。脊椎动物起源研究包括现代动物学的各种间接推测法和古生物学的直接实证法两条基本途径。

依据化石资料进行后口动物谱系演化探索的应

首推“钙索动物假说”^[246-248],然而,该假说因存在着两个问题而很少被人认同^[243, 249]。问题之一是,它与现在已被广泛认同的现代动物谱系的演化观点相悖,尤其是在头索类和尾索类的关系上^[243, 250];另一个问题是,所有的“钙索动物”化石,在时段上都远远落后于学术界认知的真实历史源头。也就是说,这些“钙索动物”的年代太新,根本不配作为脊椎动物的祖先。十分幸运的是,澄江化石库中最古老脊椎动物的发现为此难题的破解带来了希望。

从无头类跃进到有头类包含着一系列的胚胎发育和形态学上的创新,其中最重要的有 3 个方面:①胚胎早期发育阶段神经嵴的出现,它引发了成体中诸如背鳍和鳃骨等许多重要构造的形成^[82, 251-252];②原始脊椎的出现强化了躯体中轴支持体系,从而为这一大类动物最终成功拓展一系列生态空间奠定了基础;③头部的视觉、嗅觉、听觉等感官的出现大大促进了脊椎动物的形态分异。早寒武世“裸体”昆明鱼和海口鱼的发现将已知最古老脊椎动物记录前推了约 0.5 亿年^[218],被誉为“天下第一鱼”^[233]当之无愧(图 5a)。此后,西北大学研究团队又发现了早寒武世一种新的脊椎动物(长吻钟健鱼)(图 5l~m)^[89]和数百枚精美的海口鱼标本(图 5b~e)。这些标本为研究提供了更多论证早期脊椎动物起源的有关头部感觉器官和脊椎等关键证据的详细信息。海口鱼似乎比现代无颌鱼更为“脊椎动物化”,但有趣的是,海口鱼头部却显示出一种奇特的形状组合:一方面,头部两侧一对外露的大眼睛,连同前端的单鼻孔和其后的一对嗅囊以及眼后可能存在的耳囊,表明它已有明确的脑分化,从而由低等脊索动物无头类跨入了高等脊索动物有头类的行列;另一方面,尽管其眼体相当发育,但并无明确的眼框骨。实际上,这种动物尚未发育出真正完善的软骨型头颅。显然,在这方面它又不及现生的圆口类(无颌鱼中的一类)进步。更能显示海口鱼原始性的性状是,它与具有“集中型”生殖腺体的所有现生脊椎动物不同,仍保留着其无头类祖先所特有的多对“重复型”生殖腺。海口鱼这一混合性状显示,与其他脊椎动物中常见的生殖器官演化滞后情形一样,海口鱼生殖器官的演替也同样明显滞后于其非生殖器官的进化。由此可见,最古老脊椎动物独特的镶嵌构造特征很可能恰好代表着进化科学界期盼已久的由无头类进化到有头类的一个关键环节。实际上,对现生和化石低等鱼类



a—凤姣昆明鱼的完整标本; b~e—头部保存了一对巨大的眼睛和其他感官的耳材村海口鱼^[85]; f—显示复杂的肌节和心脏; g~k—完好保存的原始脊椎、眼睛、背鳍、肌节和鳃弓; l~n—保存了对眼和独特前背叶的钟健鱼^[85]

图 5 “天下第一鱼”

Fig. 5 “The first fish”: Myllokunmingia, Haikouichthys Zhongjianichthys

进行分支谱系分析的结果也证实,海口鱼的确是已知最原始的有头类^[25, 233, 238, 242, 253]。显然,第一鱼这一珍稀演化“缺环”的意义决不在著名的始祖鸟和早期直立行走的南猿“露西”之下。

5.2 早寒武世的无脊椎(低等)脊索动物

现生的脊索动物包括 3 大类群(亚门): 其中较

高等的一类称为脊椎动物或有头类, 另外两类较低等, 分别是无头的头索类和尾索类, 都属于无脊椎动物。

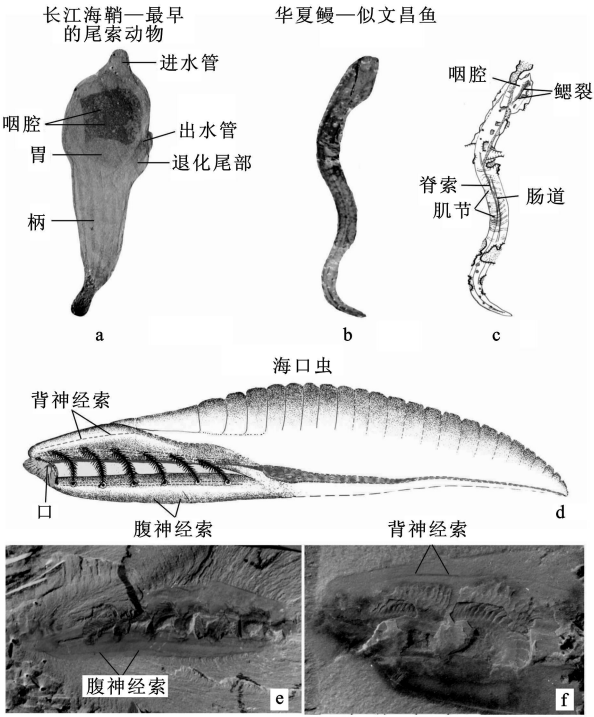
中寒武世布尔吉斯页岩中名声很大的皮克鱼前端具有一对奇怪的触角, 形态学上相当特化, 很可能代表着一个偏离有头类祖先的旁支^[216]。早寒

武世的似头索动物华夏鳗尽管标本较少,内部构造信息不多,但它的形体、大小、背鳍、人字形肌节、咽腔、密集型鳃裂都表明,它是目前已知最接近无头类祖先的动物。特别值得一提的是,其形态学特征与云南虫类无任何相似之处。《Nature》杂志发表华夏鳗研究论文时,还特意配发了一篇《稀世化石珍宝》的专评,其中特别提到“华夏鳗非常像一条文昌鱼”。对这样一个保存近乎完美的活埋动物化石,1997 年台湾一份刊物上的一篇文章却莫名其妙地说“她是一枚压碎了的云南虫标本”,但没有给出任何说明^[254]。跟广大读者一样,笔者十多年来一直在期待这两位作者能给出只言片语的证据。实际上,华夏鳗与云南虫无论是外形还是内部构造皆毫无共同之处^[255]。

云南虫属和海口虫属曾经被认为与头索类甚至是有头类有关,但实际上更可能属于后口动物中的原始类群。

长江海鞘(图 6a)是澄江动物群中的一种尾索动物^[220],它的躯体构型与现生的海鞘十分相似:身体的主要构造集中在上部,而基部的柄则起固着支撑作用,整个身体几乎完全由一被囊包裹,自上而下逐渐变窄。具顶部进水管和侧部出水管,一个巨大的中央咽腔占据了三分之二的体积,消化道位于其下。长江海鞘的躯体构造也具镶嵌性,既有原始特征(进水口顶部的退化触手),又有创新性状(被囊、宽大咽腔、出水管、入水管)^[256-257]。脊索动物的祖先到底是营自由生活还是固着生活,暂无定论^[244, 258-259]。长江海鞘的发现支持了这样的假说,即认为脊椎动物的进化要经历一个称为幼体成熟的阶段,而此前则出自一种营固着生活的触手冠祖先^[256, 258, 260-261]。《Nature》在报道长江海鞘发现的同时,于 2001 年 5 月 24 日在该杂志网站发布了对其第 411 期的亮点论文(highlights)进行专题评述,其题目是《云南化石:精品中的精品》。该文指出:“最近刚从澄江化石库中鉴定出一个化石,它很可能是一类十分重要的动物类群的最古老代表。这个保存极佳的化石生物与现生海鞘类十分相似。其兼具进步特征和原始性状的躯体构型,将有助于追溯脊椎动物的起源。”有趣的是,对这样一个保存极佳的化石动物,个别学者不陈述任何理由便武断它与火炬虫为“同物异名”。其实,尽管长江海鞘的下部与火炬虫相似,但其二者的躯体上部构造却有本质差别,长江海鞘顶部具一个进水管,与火炬虫

顶部的 5 个分叉型触手截然不同^[191, 226, 255]。假如长江海鞘与火炬虫可视为同物异名,那人们没有理由不认为鲨鱼与海豚属同一物种。



a—可能的尾索动物长江海鞘; b~c—可能的头索动物华夏鳗; d~f—干群半索动物海口虫; d—复原图; e~f—分别展示腹神经索和背神经索,请注意背神经索的前部未扩大成脑。据文献^[42, 85, 218, 220, 228]

图 6 早期低等脊索动物和其他低等后口动物

Fig. 6 Early Lower Chordates and Other Lower Deuterostomes

澄江化石库中还报道过另一类尾索动物山口海鞘^[122, 226]。但是,这一归类可能有问题^[255, 262]。最近在发现山口海鞘的同一地区笔者也采集到类似标本,但它明显带有触手^[42]。随后,对原作者描述过的化石标本重新研究显示,山口海鞘很可能原本也具有触手;非常不幸的是,作者在论文中编制化石图像时将它们裁掉了。于是,她到底应该归于海鞘类还是触手冠类,就很值得商榷了。

5.3 后口动物类群的根

5.3.1 现生后口动物谱系缺“根”的困惑

100 多年来,脊椎动物作为后口动物亚界谱系树最“顶端”的地位无人质疑,但其“根底”却一直坠入迷雾之中。有人主张后口动物谱系的根是半索动物,也有人以为是棘皮动物^[238, 250, 260-263],还有人认为根底可能埋藏在触手冠动物类群中间^[244];而分子生物学证据显示,根底应该是由半索动物和棘

皮动物共同组成的复合类群步带类^[243, 245]。最近, 包括分子生物学、发育生物学在内的综合研究得出了一个全新的概念, 即后口动物谱系的根底类群不仅应该具有简单的鳃裂构造, 而且其躯体还应该呈原始分节^[243, 264]。这也就是说, 在后口动物谱系中至少还应该存在着一个比步带类更原始的绝灭根底类群。进化生物学对此做出的合理解释是: 现生动物中之所以见不到这种根底类群, 是因为它在长期的自然选择中被淘汰了。于是, 揭示谜底的答案就应该隐藏在古生物学记录之中了。

5.3.2 古虫动物门是后口动物谱系的一个根

众所周知, “钙索动物”假说曾设想这类只保存生物硬体的奇特化石构成了后口动物谱系的“复合”根底类群, 并以此来解释棘皮动物、半索动物、尾索动物、头索动物和脊椎动物的实证起源, 但很少得到学术界的认同。与此相反, 新建立的最古老的灭绝后口动物类群古虫动物门不仅具有简单的鳃裂结构, 而且其躯体还保留着原始分节性状, 与多学科综合分析所提出的后口动物谱系根底类群的标准不谋而合^[41-42, 221, 236, 262], 从而为难题的解译提供了一个合理的答案(图7)。概括起来说, 支持后一学术观点的要点包括:

(1) 鳃裂构造的出现, 实现了动物体消化道前段(咽腔)连续的“单向水流”机制(即水流从口部进入, 经咽腔分离食物后的废水再由鳃裂排出体外; 在较进步的种类中, 富含氧气的水流再通过鳃丝进行气体交换), 从而引发了动物在取食和呼吸等基本新陈代谢作用上的效益革命。

(2) 跟所有其他后口动物成员一样, 古虫动物门的“壳体”为皮膜包覆, 因而可能是源于中胚层的内骨骼, 而不同于节肢动物的外骨骼^[221]。

(3) 古虫类的躯体分化为前后两部分: 即前咽部和后肠部; 咽部又依次分为背区和腹区, 且其间为鳃区所分隔; 肛门末位。这一独特的构型与同时期的另一类低等后口动物云南虫类十分相近, 从而显示出两者间较近的亲缘关系。

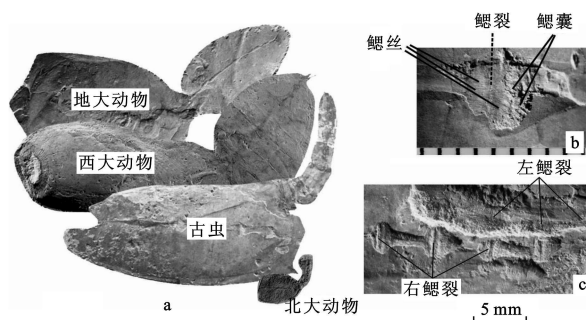
(4) 作为最早期的后口动物, 古虫类的躯体仍然保留着原口动物与后口动物共同祖先的分节性状, 只有少数属种发生了次生分节弱化或部分失去分节现象(如异形虫纲的后体)。

(5) 古虫动物门的“前位口”与其在后口动物谱系的根底地位是一致的, 这是继承了原口动物与后口动物共同祖先的一种原始性状。

(6) 古虫类不具备节肢动物的任何独有性状或近裔特征, 过去许多古虫复原图曾猜想它具有节肢动物的触角和对眼, 但至今未能得到任何化石材料的支撑^[39, 221]。

(7) 古虫类的某些性状, 如虫体的“蝌蚪”状形体以及前体的内柱构造(endostyle), 似乎与尾索动物相关^[234-235]。但是, 内柱很可能与半索动物的上咽脊(epibranchial ridge)同源^[263], 应该属于低等后口动物的一个原始性状, 并非脊索动物的创新特征; 而“蝌蚪”状形体的相似性可能只是一种表像性状, 是平行演化的结果, 与同源性无关。而且, 古虫类既在后体上部缺少脊索构造, 又在前体上不具有脊索动物特有的围咽腔构造(atrrium); 恰恰相反, 古虫类的鳃囊构造与半索动物的鳃囊(gill sacs)却十分相似^[235]。

总之, 各种证据都表明, 古虫动物很可能代表着后口动物早期演化的一个“遗失”的根, 或者是由原口动物向后口动物演化过渡中的一个重要“缺环”(missing link)(图7)。



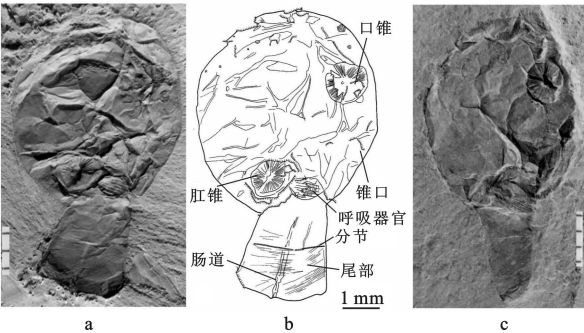
a—大型标本古虫动物属、西大动物属、地大动物属和小型标本北大动物属; b—c—保存完好的鳃裂古虫属 据文献^[41-42, 221, 236]

图7 已经灭绝的各种古虫动物

Fig. 7 Extinct Phylum Vetulicolia

5.4 早寒武世的步带类

现生后口动物的谱系演化关系已日趋清晰, 一些新的分子数据表明, 棘皮动物是半索动物的姊妹群, 它们被归入步带动物超门^[243, 245, 266]。然而, 这两类动物在形态上大相径庭, 很难想象它们会有这样一个共同的祖先。现代生物类群曾经历了一系列进化事件, 其中间的过渡类型无疑能为难题的破解提供绝佳的线索。这些过渡类群都隐埋在化石记录中, 而保存精美软躯体构造的澄江化石库中的重要缺环, 不仅有古虫类, 更有古囊类(图8)和云南虫类。



a~b— 缺环古囊; c— 尖山滇池虫, 据文献 [86]

图 8 棘皮动物的祖先古囊动物

Fig. 8 Ancestral Echinoderms Vetulocystids

5.4.1 古囊类是棘皮动物进化中的过渡类群

基于二分的躯体构型, 古囊类动物与两个类群比较相似^[86]。一是作为后口动物根底的、躯体分节和并具鳃裂的古虫类^[221, 225, 237]; 另一个是古生代早期的棘皮动物海扁果^[267-268]。古囊类与古虫类总体上相似, 身体分前后两大部分, 尽管前部丧失分节性, 但后部分节且具消化道。古囊类的躯体构型又与海扁果具有相似的解剖结构: 躯体由两部分组成, 具一系列锥状开口。另外, 古囊类背部特征以及呼吸器官、口与肛门的顺时针排列, 都与海扁果类似^[86]。因此, 古囊类连接了古虫类和海扁果, 很可能代表着现生棘皮动物的一类远古祖先^[86, 241, 262, 269] (图 8)。

5.4.2 云南虫是半索动物进化初期的过渡类群

云南虫类是中国南方独有的一类奇特动物, 因其躯体构型独特被列为后口动物中一个独立的纲^[270]。该纲目前仅包括 2 个属: 云南虫属和海口虫属。云南虫属起初报道时被置于生物学不定地位^[271], 后来被改置于脊索动物^[188]和半索动物^[215]。不久, 又有人宣称, 在与云南虫十分相近的海口虫标本上可能存在三分脑、眼、咽齿、脊椎等脊椎动物性状特征, 因而它可能代表一种有头类^[214]。但是, 最近, 结合千余枚海口虫和云南虫标本的重新研究, 可以得出如下几点新认识 (图 9)。

(1) 云南虫类的躯体基本构型与古虫动物门 (Vetulicolia) 十分相似, 而与脊索动物大相径庭^[25, 215, 221, 228, 272]。前两类动物皆躯体分节, 包括前体和后体两大部分, 且前体被一个可伸展扩张的鳃区“中带”分成背、腹 2 个基本单元。

(2) 云南虫类的背节十分特殊, 不呈脊索动物的“锥套锥”的肌肉节构造, 其表皮似呈环节动物或

节肢动物角质化; 尖山海口虫 (以及整个云南虫类) 的前体没有任何脊索的痕迹, 其后体中是否存在脊索也成问题。现代埋藏学实验显示, 由于脊索鞘在各种物理、化学条件下都较其他软躯体构造耐腐蚀而更易于保存为化石^[36]。然而在尖山海口虫标本中较易见到后体中的肠道, 但始终没有看到脊索的痕迹。而且, 由于脊索作为支持躯体的纵向中轴构造常常十分粗壮坚挺, 它不允许该动物体像云南虫那样呈高曲度状态保存^[216, 273]。

(3) 云南虫类的呼吸系统十分独特, 主要由跨联前体背、腹两个单元的 6 对双列梳形外鳃构造组成, 更没有围鳃腔, 与脊索动物的内鳃构造有本质区别。

(4) 海口虫的循环系统主要由 1 对背大动脉和 1 对腹大动脉构造组成, 这更与脊索动物明显不同。

(5) 尖山海口虫的前体多为侧向原位保存, 极少扭曲变形、破碎; 然而在这些大量保存精美的标本上从未见到脑、眼睛、咽齿等脊椎动物构造的痕迹。即使有些标本可见清晰保存的背神经索, 但其前端也呈逐渐变细尖灭态势, 绝不扩大成脑 (图 6f)。

(6) 尖山海口虫的神经系统很可能兼有背神经索和腹神经索^[85, 228], 这一特征在现生动物中仅见于介于脊索动物和非脊索动物之间的半索动物^[274]。因而, 从进化生物学的观点看, 海口虫甚至整个云南虫类的进化地位很可能与半索动物的干群相当。由于躯体构型的相似性, 云南虫类另一个可能的生物学地位是与古虫动物门构成一个姊妹群^[85]。

正如 Valentine 在《动物门类的起源》中经仔细分析后得出结论^[25]: “现在看来, 云南虫类不可能具有脊索构造。……它们要么代表着脊索动物祖先类群中的非脊索动物, 要么构成后口动物谱系中的一种基干类群”。最近, Steiner 等不仅认为云南虫类不是脊索动物, 而且还将它们直接归入古虫类范畴^[275]。

5.5 后口动物演化谱系

随着早期后口动物谱系的“根底类群”古虫动物门和“顶端类群”脊椎动物以及介于其间的棘皮动物祖先古囊类、头索类、尾索类和可能的干群半索动物云南虫类的不断发现, 其完整的谱系演化图正开始成型 (图 10)^[41-42, 89]。

后口动物的祖征包括躯体分节和两辐对称, 体前部具鳃裂, 后部具肠道和末端肛门。古虫动物门是已知后口动物中最为原始的类群, 躯体分节, 前体具 5 对鳃裂。因此, 2 个冠群后口动物 (步带类以

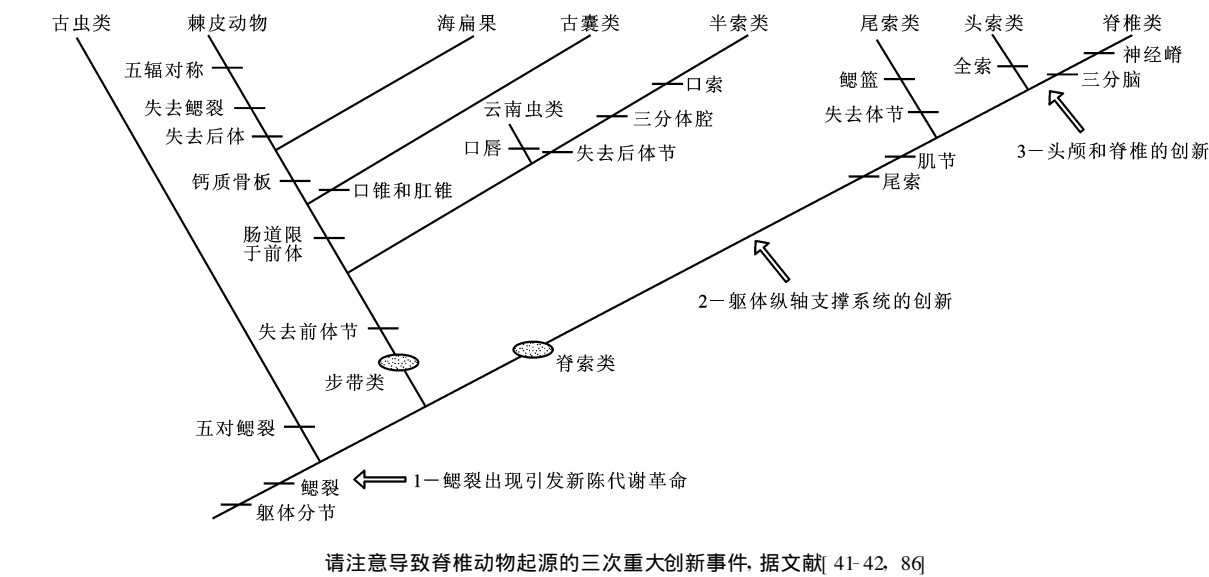


图 9 早期后口动物谱系演化图

Fig. 9 Phylogeny of Early Deuterostomes

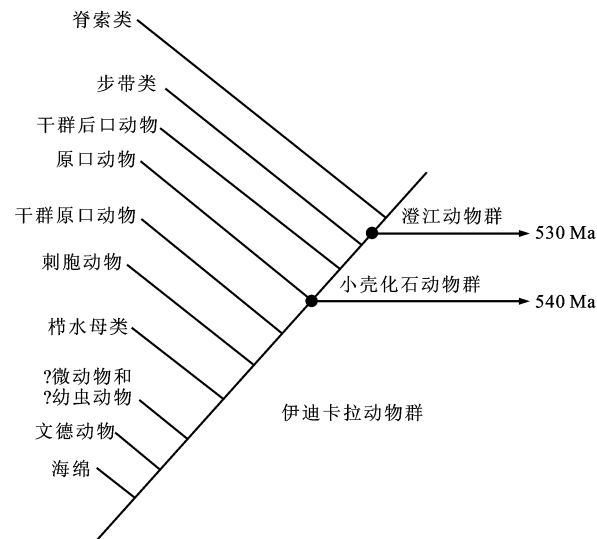


图 10 主要动物类群首次出现的谱系演化

Fig. 10 An Outlined Phylogeny Showing the First Appearance of Major Animal Groups

及脊索动物)的共同祖先应该是某种似古虫类动物。这个祖先类型通过前体失去分节和获得脊索而分别演化成最原始的步带类和脊索类。在步带类中,古囊类比半索动物更加进步,但是它们仍然保留着两副对称体制以及最原始棘皮动物(即海扁果)的呼吸器官。在更加原始的步带类中,肠道仅限于前体。所有较进步的棘皮动物(包括海扁果)均拥有钙质骨板,而最原始的类群则保留有鳃裂,水管系统和步带显然是后来才演化获得的。云南虫/半索动物分支是以背、腹神经索的出现为标志。干群步带类通过失去后体分节甚至失去整个后体,

朝着冠群步带类(棘皮动物和半索动物)逐步进化。尽管尾索动物与头索动物之间的关系尚无定论,但神经脊以及具发达感觉器官(包括对眼)的三分脑的出现,已经证实脊椎动物在澄江化石库时代开始粉墨登场了。

6 结语

(1)动物演化史上 4 个最具创新意义的事件中,前两次事件发生的时代久远而迅速;尽管伊迪卡拉生物群和瓮安生物群研究取得了一些重要成果,但后生动物和两侧对称动物起源仍然是生命史上的 2 个重大谜团。与此相反,早寒武世澄江动物群的深入探索和一些重要缺环的面世,不仅使脊椎动物的实证起源研究取得了突破性进展,而且也给后口动物谱系起源及其早期演化难题的破解带来了希望。

(2)分子进化生物学推测脊椎动物的起源事件很可能离寒武纪大爆发不远。昆明鱼、海口鱼的镶嵌演化特征表明,这些“天下第一鱼”既发育出了前位对眼、原始脊椎等有头类的初始创新性状,又保留着无头类的多重生殖腺特征,恰好代表着刚刚由无头类祖先迈进有头类范畴的初始过渡环节。

(3)绝灭类群古虫动物门的躯体呈原始分节、具有成对的简单鳃裂,在形态学上最接近分子发育生物学家企盼的后口动物谱系中的一类根底类群;两类步带动物的早期演化干群(古囊类和云南虫类)的发现,进一步支持了古虫动物门应该代表着

后口动物谱系根底类群的思想。

(4)目前,虽然澄江化石库较完整的化石记录和分子生物学使我们能勾画出早期后口动物世界的谱系演化图,但它们仍然不能为脊索动物门的起源提供确切的答案,这主要由于尾索动物生物学地位的不确定性。实际上,笔者等提出的早期后口动物谱系演化假说尽管比“钙索动物”假说更接近历史的真实,但它仍只是一个演化框架。分子演化生物学的深入和古生物学新发现的不断面世,有望对这一框架进行补充和修正。

(5)有关早期生命的起源与演化,仍然存在许多未解的谜题。伊迪卡拉与寒武纪后生动物之间到底存在多大的代沟?中间还会有怎样的过渡类型?是否有可能在澄江化石库中找到对应于梅树村阶的骨骼化石?在澄江化石库中,能否期盼找到辐射对称与两侧对称生物之间的某些中间类型?要想更加深刻地理解动物树的产生,只能说,“路漫漫其修远矣,吾将上下而求索”。

本文由笔者在 Elsevier 出版的《Cambrian Explosion: Birth of Tree of Animals》编译而成,略有增删。成文时得益于我的许多同事们先前在澄江化石库和其他早期生命研究上的贡献以及 Conway-Morris 和 Yasui 对初稿的审读并提出宝贵的建议;程美蓉、翟娟萍、郭宏祥、姬严兵和姚妍春在野外和实验室工作上给予了帮助;傅东静、姚肖永博士生花费不少精力将原英文稿译为中文,谨此一并致谢!

参考文献:

- [1] Conway-Morris S. The Crucible of Creation: The Burgess Shale and the Rise of Animals[M]. Oxford: Oxford University Press, 1998.
- [2] Cloud P E. Some Problems and Patterns of Evolution Exemplified by Fossil Invertebrates[J]. Evolution, 1948, 2(4): 322-350.
- [3] Glaessner M F. New Fossils from the Base of the Cambrian in South Australia(Preliminary Account)[J]. Transactions of the Royal Society of South Australia, 1958, 81: 188-195.
- [4] Glaessner M F. The Dawn of Animal Life[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1984.
- [5] Seilacher A. Vendozoa: Organismic Construction in the Proterozoic Biosphere[J]. Lethaia, 1989, 22: 229-239.
- [6] McMenamin M A S. Vendian and Ediacaran[C] // Selley R C, Cocks L R M, Plimer I R. Encyclopedia of Geology: Volume 4. Amsterdam: Elsevier, 2005: 371-381.
- [7] McMenamin M A S, McMenamin D L S. The Emergence of Animals[M]. New York: Columbia University Press, 1990.
- [8] Bengtson S, Conway-Morris S, Jell P A, et al. Early Cambrian Fossils from South Australia[J]. Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists, 1990, 9: 1-364.
- [9] Bergström J. Precambrian Trace Fossils and the Rise of Bilateral Animals[J]. Ichnos, 1990, 1: 3-13.
- [10] Fedonkin M A. Vendian Faunas and the Early Evolution of the Metazoa[C] // Lipps J H, Signor P W. Origin and Early Evolution of the Metazoa. New York: Plenum Press, 1992: 87-129.
- [11] Runnegar B. Evolution of the Earliest Animals[C] // Schopf J W. Major Events in the History of Life. Boston: Jones and Bartlett, 1992: 65-93.
- [12] Seilacher A. Vendobiontia and Psammocorallia: Lost Constructions of Precambrian Evolution[J]. Journal of the Geological Society, 1992, 149(4): 607-613.
- [13] Conway-Morris S. The Fossil Record and the Early Evolution of the Metazoa[J]. Nature, 1993, 361: 219-225.
- [14] Fedonkin M A. Vendian Body Fossils and Trace Fossils[C] // Bengtson S. Early Life on Earth: Nobel Symposium, Volume 84. New York: Columbia University Press, 1994: 370-388.
- [15] Runnegar B. Proterozoic Eukaryotes: Evidence from Biology and Geology[C] // Bengtson S. Early Life on Earth: Nobel Symposium, Volume 84. New York: Columbia University Press, 1994: 287-297.
- [16] Grotzinger J P, Bowring S A, Saylor B Z, et al. Biostratigraphic and Geochronologic Constraints on Early Animal Evolution[J]. Science, 1995, 270: 598-604.
- [17] Collins A G. Evaluating Multiple Alternative Hypotheses for the Origin of Bilateria: an Analysis of 18S rRNA Molecular Evidence[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1998, 95(26): 15458-15463.
- [18] Runnegar B. Understanding the Ediacaran Organisms: How to Proceed? [J]. Abstracts with Programs Geological Society of America, 1998, 30: 147.
- [19] Knoll A H, Carroll S B. Early Animal Evolution: Emerging Views from Comparative Biology and Geology[J]. Science, 1999, 284: 2129-2137.
- [20] Erwin D H. The origin of Bodyplans[J]. American Zoologists, 1999, 39: 617-629.
- [21] Conway-Morris S. The Cambrian “Explosion”: Slow-burn or Egatonnage? [J]. Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America, 2000, 97(9): 4426-4429.
- [22] Conway-Morris S. The Cambrian “Explosion” of Metazoans and Molecular Biology: Would Darwin be Satisfied? [J]. International Journal of Developmental Biology, 2003, 47(7/8): 505-515.
- [23] Erwin D H, Davidson E H. The Last Common Bilaterian An-

- cestor[J]. Development, 2002, 129: 3021-3032.
- [24] Valentine J W. Prelude to the Cambrian Explosion[J]. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 2002, 30: 285-306.
- [25] Valentine J W. On the Origin of Phyla[M]. Chicago: University of Chicago Press, 2004.
- [26] Waggoner B. The Ediacaran Biotas in Space and Time[J]. Integrative Comparative Biology, 2003, 43: 104-113.
- [27] Benton M, Ayala F J. Dating the Tree of Life[J]. Science, 2003, 300: 1698-1700.
- [28] Runnegar B. A Molecular-clock Date for the Origin of the Animal Phyla[J]. Lethaia, 1982, 15: 199-205.
- [29] Runnegar B. The Cambrian Explosion: Animals or Fossils? [J]. Journal of the Geological Society of Australia, 1982, 29: 395-411.
- [30] Signor P W, Lipps J H. Origin and Early Radiation of the Metazoa[C] // Lipps J H, Signor P W. Origin and Early Evolution of the Metazoa. New York: Plenum Press, 1992: 3-23.
- [31] Bengtson S. Proterozoic and Earliest Cambrian Skeleton Metazoans[C] // Schopf W J, Klein C. The Proterozoic Biosphere: A multidisciplinary Study. Cambridge: Cambridge University Press, 1992: 1017-1054.
- [32] Qian Y, Bengtson S. Palaeontology and Biostratigraphy of the Early Cambrian Meishucun Stage in Yunnan Province, South China[J]. Fossils and Strata, 1989, 24: 1-156.
- [33] Crimes T P. The Record of Trace Fossils Across the Proterozoic-Cambrian Boundary[C] // Lipps J H, Signor P W. Origins and Early Evolution of Metazoa. New York: Plenum Press, 1992: 177-202.
- [34] Fortey R A, Seilacher A. The Trace Fossil Cruziana Semiplicata and the Trilobite that Made It[J]. Lethaia, 1997, 30: 105-112.
- [35] Conway-Morris S. The Burgess Shale Fauna and the Cambrian Explosion[J]. Science, 1989, 246: 339-346.
- [36] Briggs D E G, Kear A J. Decay of the Lancelet Branchiostoma Lanceolatum (Cephalochordata): Implication for the Interpretation of Soft-tissue Preservation in Conodonts and Other Primitive Chordates[J]. Lethaia, 1994, 26: 275-287.
- [37] Briggs D E G, Erwin D H, Collier F J. The Fossils of the Burgess Shale[M]. Washington: Smithsonian Institution Press, 1994.
- [38] Shu D, Zhang X, Chen L. New Advance in the Study of the Chengjiang Fossil Lagerstätte[C] // Geological Society of China. Progress in Geology of China (1993-1996): Papers to 30th IGC. Beijing: China Ocean Press, 1996: 42-46.
- [39] Chen J, Zhou G. Biology of the Chengjiang Fauna[J]. Bulletin of National Museum of Natural Science, Taichung, 1997, 10: 11-105.
- [40] 侯先光, 杨·伯格斯特琼, 王海峰, 等. 澄江动物群: 5.3 亿年前的海洋动物[M]. 昆明: 云南科技出版社, 1999.
- [41] Shu D. On the Phylum Vetulicolia[J]. Chinese Science Bulletin, 2005, 50(20): 2342-2354.
- [42] 舒德干. 澄江化石库中主要后口动物类群起源的初探[C] // 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等. 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, 2006: 109-124.
- [43] 李国祥, Steiner M, 钱逸, 等. 华南寒武纪早期骨骼动物的爆发性辐射[C] // 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等. 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, 2006: 41-57.
- [44] Grant S W F. Shell Structure and Distribution of Cloudina a Potential Index Fossil for the Terminal Proterozoic[J]. American Journal of Science, 1990, 290 A: 261-294.
- [45] Hua H, Pratt B R, Zhang L Y. Borings in Cloudina Shells: Complex Predator-prey Dynamics in the Terminal Neoproterozoic[J]. Palaios, 2003, 18: 454-459.
- [46] Grotzinger J P, Watters W A, Knoll A H. Calcified Metazoans in Thrombolite-stromatolite Reefs of the Terminal Proterozoic Nama Group, Namibia[J]. Paleobiology, 2000, 26: 334-339.
- [47] 华洪, 陈哲, 张录易. 后生物骨骼化的起源[C] // 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等. 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, 2006: 29-39.
- [48] Valentine J W. The Cambrian Explosion[C] // Bengtson S. Early Life on Earth: Nobel Symposium, Volume 84. New York: Columbia University Press, 1994: 401-411.
- [49] Conway-Morris S. Evolution: Bringing Molecules into the Field[J]. Cell, 2000, 100: 1-11.
- [50] Fortey R A, Jackson J, Strugnell J. Phylogenetic Fuses and Evolutionary Explosions: Conflicting Evidence and Critical Tests[C] // Donoghue P C J, Smith M P. Telling the Evolutionary Time: Molecular Clocks and the Fossil Record. Boca Raton: CRC Press, 2004: 41-65.
- [51] Sprigg R C. On the 1946 Discovery of the Precambrian Ediacara Fossil Fauna in South Australia[J]. Earth Sciences History, 1988, 7: 46-51.
- [52] Fedonkin M A, Waggoner B M. The Late Precambrian Fossil Kimberella is a Mollusc-like Trilobian Organism[J]. Nature, 1997, 388: 868-871.
- [53] Xiao S, Zhang Y, Knoll A H. Three-dimensional Preservation of Algae and Animal Embryos in a Neoproterozoic Phosphorite[J]. Nature, 1998, 391: 553-558.
- [54] Conway-Morris S. Ediacaran-like Fossils in Cambrian Burgess Shale-type Faunas of North America[J]. Paleontology, 1993, 36: 593-635.
- [55] Shu D, Conway-Morris S, Han J, et al. Lower Cambrian Vendobionts from China and Early Diploblast Evolution[J]. Science, 2006, 312: 731-734.
- [56] 舒德干, Conway-Morris S. 澄江化石库中的双胚层动物新知[J]. 地学前缘, 2006, 13(6): 251-227.
- [57] Erwin D H. Molecular Clocks, Molecular Phylogenies and the Origin of Phyla[J]. Lethaia, 1989, 22: 251-257.

- [58] Ayala F J, Rzhetsky A. Origin of Metazoan Phyla, Molecular Clocks Confirm Palaeontological Estimates[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1998, 95: 606-611.
- [59] Donoghue P C J, Smith M P. Telling the Evolutionary Time: Molecular Clocks and the Fossil Record[M]. Boca Raton: CRC Press, 2004.
- [60] Gaur D, Martin W. Reading the Entrails of Chickens: Molecular Timescales of Evolution and the Illusion of Precision[J]. Trends in Genetics, 2004, 20(2): 80-86.
- [61] Crimes T P. Trace Fossils[C] //Cowie J W, Brasier M D. Oxford Monographs on Geology and Geophysics, Volume 12, The Precambrian-Cambrian Boundary. Oxford: Clarendon Press, 1989; 166-195.
- [62] Rasmussen B, Bengtson S, Fletcher I R, et al. Discoidal Impressions and Trace-like Fossils More than 1 200 Million Years Old[J]. Science, 2002, 296: 1112-1115.
- [63] McCall G J H. Earth Science Review, Volume 77, The Vendian (Ediacaran) in the Geological Record: Enigmas in Geology's Prelude to the Cambrian Explosion[M]. Amsterdam: Elsevier, 2006.
- [64] Stanley S M. An Ecological Theory for the Sudden Origin of Multicellular Life in the Late Precambrian[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1973, 70: 1486-1489.
- [65] McMenamin M A S. The Garden of Ediacara[J]. Palaios, 1986, 1: 178-182.
- [66] Schopf J W. The Oldest Fossils and What They Mean[C] //Schopf J W. Major Events in the History of Life. Boston: Jones and Bartlett, 1992; 29-63.
- [67] Cloud P. Pre-Metazoan Evolution and the Origins of the Metazoa[C] //Drake E T. Evolution and Environment. New Haven: Yale University Press, 1968; 1-72.
- [68] Knoll A H. On the Age of the Doushantuo Formation[J]. Acta Micropalaeontologica Sinica, 1999, 16: 225-236.
- [69] Canfield D E, Poulton S W, Narbonne G M. Late-neoproterozoic Deep-ocean Oxygenation and the Rise of Animal Life[J]. Science, 2007, 315: 92-95.
- [70] Fike D A, Grotzinger J P, Pratt L M, et al. Oxidation of the Ediacan Ocean[J]. Nature, 2006, 444: 744-747.
- [71] Yin L, Zhu M, Knoll A, et al. Doushantuo Embryos Preserved Inside Diapause Egg Cysts[J]. Nature, 2007, 446: 661-663.
- [72] Valentine J W, Moores E M. Global Tectonics and the Fossil Record[J]. Journal of Geology, 1972, 80: 167-184.
- [73] Knoll A H. Biological and Biogeochemical Preludes to the Ediacaran Radiation[C] //Lipps J H, Signor P W. Origin and Early Evolution of the Metazoa. New York: Plenum Press, 1992; 53-84.
- [74] Knoll A H, Walter M R. Latest Proterozoic Stratigraphy and Earth History[J]. Nature, 1992, 356: 673-678.
- [75] Knoll A H. Neoproterozoic Evolution and Climate Change[C] //Bengtson S. Early Life on Earth: Nobel Symposium, Volume 84. New York: Columbia University Press, 1994; 439-449.
- [76] Maruyama S, Santosh M, Zhao D. Superplume, Supercontinent, and Post-perovskite: Mantle Dynamics and Anti-plate Tectonics on the Core-mantle Boundary[J]. Gondwana Research, 2007, 11: 7-37.
- [77] Grey K, Walter M R, Calver C R. Neoproterozoic Biotic Diversification: Snowball Earth or Aftermath of the Acraman Impact? [J]. Geological Society of America, 2003, 31(5): 459-462.
- [78] Williamson D. Hybridization in the Evolution of Animal form and Lifecycle[J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 2006, 148: 585-602.
- [79] 达尔文. 物种起源[M]. 舒德干, 等译. 北京: 北京大学出版社, 2005.
- [80] Bowler P. Evolution: The History of an Idea[M]. Berkeley: University of California Press, 1989.
- [81] Woese C R. Phylogenetic Trees. Whither microbiology? [J]. Current Biology, 1996, 6: 1060-1063.
- [82] Müller W A. Developmental Biology[M]. Heidelberg: Springer-Verlag, 1995.
- [83] Doolittle W F. Uprooting the Tree of Life[J]. Scientific American, 2000, 282: 90-95.
- [84] Clegg M T, Gaut B S, Learn G H, et al. Rates and Patterns of Chloroplast DNA Evolution[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1994, 91: 6795-6801.
- [85] Shu D. A Paleontological Perspective of Vertebrate Origin[J]. Chinese Science Bulletin, 2003, 48(8): 725-735.
- [86] Shu D, Conway-Morris S, Han J, et al. Ancestral Echinoderms from the Chengjiang Deposits of China[J]. Nature, 2004, 430: 422-428.
- [87] Brasier M D. Prokaryote Fossils[J]. Encyclopedia of Geology, 2005, 4: 363-370.
- [88] Sun W. Early Multicellular Fossils[C] //Bengtson S. Early Life on Earth: Nobel Symposium, Volume 84. New York: Columbia University Press, 1994; 358-375.
- [89] Xiao S. Precambrian Eukaryote Fossils[C] //Selley R C, Cocks L R M, Plimer I R. Encyclopedia of Geology: Volume 4. Amsterdam: Elsevier, 2005; 354-363.
- [90] Walter M R, Du R, Horodyski R. Coiled Carbonaceous-megafossils from the Middle Proterozoic of Jixian (Tianjin) and Montana[J]. American Journal of Science, 1990, 290A: 133-148.
- [91] 邢裕盛. 中国震旦系[C] //《国际地质学交流论文集》编写组. 国际地质学交流论文集(二): 地层学和古生物学. 北京: 地质出版社, 1976; 1-12.
- [92] Sprigg R C. Early Cambrian (?) Jellyfish from the Flinders Ranges, South Australia[J]. Transactions of the Royal

- Society of South Australia, 1947, 71: 212-223.
- [93] Ford T D. Precambrian Fossils from the Charnwood Forest[J]. Proceedings of the Yorkshire Geological Society, 1958, 31: 211-217.
- [94] Brasier M D, Hewitt R A, Brasier J. On the Late Precambrian Early Cambrian Hartshill Formation of Warwickshire[J]. Geological Magazine, 1978, 115: 21-36.
- [95] Richter R. Die Ältesten Fossilien Süd-afrikas[J]. Senckenberg Lethaia, 1955, 36: 243-289.
- [96] Pflug H D. New Fossil Remains from the Nama Beds of South-west Africa[J]. Paläontologische Zeitschrift, 1966, 40: 14-25.
- [97] Sokolov B S, Fedonkin M A, Ivanovskii A B. The Vendian System; Regional Geology[M]. Berlin: Springer, 1990.
- [98] Sistema V, Sokolov B S, Ivanovski A B. The Vendian System; Paleontology[M]. Berlin: Springer, 1990.
- [99] Hofmann H J. First Record of a Late Proterozoic Faunal Assemblage in the North American Cordillera[J]. Lethaia, 1981, 14: 303-310.
- [100] Narbonne G M, Aitken J D. Ediacaran Fossils from the Sekwi Brook and Mackenzie Mountains, Yukon, Canada[J]. Palaeontology, 1990, 33: 945-980.
- [101] Glaessner M F, Walter M R. New Precambrian Fossils from the Arumbera Sandstone, Northern Territory, Australia[J]. Alcheringa, 1975, 1: 59-69.
- [102] Grey K, Griffin T J. King Leopold and Halls Creek Orogens; Local Sedimentary Succession Related to the Orogens [J]. Memoir-Geological Survey of Western Australia, 1990, 3: 249-255.
- [103] Cruse T, Harris L B, Rasmussen B. Geological Note-The Discovery of Ediacaran Trace and Body Fossils in the Stirling Range Formation, Western Australia: Implications for Sedimentation and Deformation During the "Pan-African" Orogenic Cycle[J]. Australian Journal of Earth Sciences, 1993, 40(3): 293-296.
- [104] Xiao S, Shen B, Zhou C, et al. A Uniquely Preserved Ediacaran Fossil with Direct Evidence for a Quilted Bodyplan[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2005, 102: 10227-10232.
- [105] 袁训来, 肖书海, 周传明. 新元古代陡山沱期真核生物的辐射 [C] // 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和 等. 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, 2006: 13-27.
- [106] 丁莲芳, 李 勇, 胡夏嵩, 等. 震旦纪庙河生物群[M]. 北京: 地质出版社, 1996.
- [107] Grazhdankin D. Patterns of Distribution in Ediacaran Biotas and Facies Versus Biogeography and Evolution[J]. Paleontology, 2004, 30(2): 203-221.
- [108] Wade M. Preservation of Soft-bodied Animals at Ediacara, South Australia[J]. Lethaia, 1968, 1: 238-267.
- [109] Wade M. Hydrozoa and Scyphozoa and Other Medusoids from the Precambrian Ediacara Fauna, South Australia[J]. Palaeontology, 1972, 15: 197-225.
- [110] Jenkins R J F. Interpreting the Oldest Fossil Cnidarian[J]. Palaeontographica Americana, 1984, 54: 95-104.
- [111] Gehling J G. A Cnidarian of Actinian-grade from the Ediacaran Pound Subgroup, South Australia[J]. Alcheringa, 1988, 12: 299-314.
- [112] Jenkins R J F. Functional and Ecological Aspects of Ediacaran Assemblages[C] // Lipps J H, Signor P W. Origins and Early Evolution of Metazoa. New York: Plenum Press, 1992: 131-176.
- [113] Gehling J G, Narbonne G M, Anderson M M. The First Named Ediacaran Body Fossil, Aspidella Terranovica[J]. Palaeontology, 2000, 43: 427-456.
- [114] Pflug H D. Zur Fauna der Nama-schichten in Südwest-afrika, Bau und Systematische Zugchorogkeit[J]. Palaeontographica, 1972, 139: 134-170.
- [115] Seilacher A, Grazhdankin D, Legouta A. Ediacaran Biota: the Dawn of Animal Life in the Shadow of Giant Protists[J]. Paleontological Research, 2003, 7(1): 43-54.
- [116] McMenamin M A S. The Garden of Ediacara: Discovering the First Complex Life[M]. New York: Columbia University Press, 1998.
- [117] Narbonne G M. Modular Construction of Early Ediacaran Complex Life Forms[J]. Science, 2004, 305: 1141-1144.
- [118] Fedonkin M A. Promorphology of the Vendian Bilateria and the Problem of the Origin of Metamerism of Articulata[C] // Sokolov B S. Problematiki Pozdnego Dokembriya I Paleozoya. Moscow: Nauka, 1985: 79-92.
- [119] Gehling J G, Rigby J K. Long Expected Sponges from the Neoproterozoic Ediacara Fauna of South Australia[J]. Journal of Palaeontology, 1996, 70: 185-195.
- [120] Li C W, Chen J, Hua T E. Precambrian Sponges with Cellular Structures[J]. Science, 1998, 279: 879-882.
- [121] Zhang X L, Reitner J. A Fresh Look at Dickinsonia: Removing it from Vendobionta[J]. Acta Geologica Sinica, 2006, 80: 636-642.
- [122] 陈均远. 动物世界的黎明[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 2004.
- [123] Xiao S, Yuan X, Knoll A H. Eumetazoan Fossils in Terminal Proterozoic Phosphonites[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2000, 97: 13684-13689.
- [124] Yin L, Xiao S, Yuan X. New Observation on Spicule-like Structure from Doushantuo Phosphonites at Weng'an, Guizhou Province[J]. Chinese Science Bulletin, 2001, 46: 1828-1832.
- [125] 袁训来, 肖书海, 尹磊明, 等. 陡山沱期生物群: 早期动物辐射前夕的生命[M]. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2002.
- [126] Chen J, Bottjer D, Gao F, et al. Small Bilaterian Fossils from 40 to 55 Million Years Before the Cambrian[J]. Science, 2004, 305: 218-222.
- [127] Valentine J W. How Were Vendobiont Bodies Patterned[J].

- Palaeobiology, 2001, 27: 425-428.
- [128] Budd G. A Cambrian Gilled Lobopod from Greenland[J]. Nature, 1993, 364: 709-711.
- [129] Budd G. The Morphology of Opabinia Regalis and the Reconstruction of the Arthropod Stem-group[J]. Lethaia, 1996, 29: 1-14.
- [130] Conway-Morris S, Peel J S. Articulated Halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland and Their Role in Early Protostome Evolution[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 1995, 347: 305-358.
- [131] Williams M, Siveter D J, Peel J S. Isoxys(Arthropoda) from the Early Cambrian Sirius Passet Lagerstätte, North Greenland[J]. Journal of Paleontology, 1996, 70: 947-954.
- [132] Budd G. The Morphology and Phylogenetic Significance of Kerygmachela Kierkegaardi Budd (Buen Formation, Lower Cambrian, N Greenland)[J]. Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth and Environmental Science, 1999, 89: 249-290.
- [133] Budd G, Jensen S. A Critical Reappraisal of the Fossil Record of the Bilaterian Phyla[J]. Biological Review, 2000, 75: 253-259.
- [134] Bengtson S, Yue Z. Fossilized Metazoan Embryos from the Earliest Cambrian[J]. Science, 1997, 277: 1645-1648.
- [135] Peel J S. Functional Morphology of the Class Helcionelloidea and the Early Evolution of the Mollusca[C] // Simonetta A M, Conway-Morris S. The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa. Cambridge: Cambridge University Press, 1991: 157-177.
- [136] Rozanov A Y, Zhuravlev A Y. The Lower Cambrian Fossil Record of the Soviet Union[C] // Lipps J H, Signor P W. Origins and Early Evolution of Metazoa. New York: Plenum Press, 1992: 205-282.
- [137] Bengtson S. The Cap-shaped Cambrian Fossil Maikhanella and the Relationship Between Coeloscleritophorans and Molluscs[J]. Lethaia, 1992, 25: 401-420.
- [138] Jiang Z. The Lower Cambrian Fossil Record of China[C] // Lipps J H, Signor P W. Origins and Early Evolution of Metazoa. New York: Plenum Press, 1992: 311-333.
- [139] Popov L Y. The Cambrian Radiation of Brachiopods[C] // Lipps J H, Signor P W. Origins and Early Evolution of Metazoa. New York: Plenum Press, 1992: 399-423.
- [140] Landing E. Lower Cambrian of Southeastern Newfoundland: Epibiontism and Lazarus Faunas, Lithofacies-Biofacies Linkages, and the Myth of a Global Chronostratigraphy[C] // Lipps J H, Signor P W. Origins and Early Evolution of Metazoa. New York: Plenum Press, 1992: 283-309.
- [141] Feng W, Mu X, Sun W, et al. Microstructure of Early Cambrian Ramenta from China[J]. Alcheringa, 2002, 26: 9-17.
- [142] Feng W, Sun W. Phosphate Replicated and Replaced Microstructure of Molluscan Shells from the Earliest Cambrian of China[J]. Acta Paleontologica Polonica, 2003, 48: 21-30.
- [143] Li G, Xiao S. Micrina and Tannuolina(Tannuolidae) from the Lower Cambrian of Eastern Yunnan, South China[J]. Journal of Paleontology, 2004, 78: 900-913.
- [144] 冯伟民. 早寒武世单壳类软体动物最早的演化线系[C] // 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和等. 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, 2006: 59-72.
- [145] Walcott C D. Cambrian Geology and Palaeontology II. 3. Middle Cambrian Holothurians and Medusae[J]. Smithsonian Miscellaneous Collection, 1911, 57: 41-68.
- [146] Walcott C D. Cambrian Geology and Paleontology II. 5. Middle Cambrian Annelids[J]. Smithsonian Miscellaneous Collections, 1911, 57: 109-144.
- [147] Whittington H B. Redescription of Marella Splendens(Trilobitoidea) from the Burgess Shale, Middle Cambrian, British Columbia[J]. Bull Geol Surv Can, 1971, 209: 1-24.
- [148] Collins D H, Briggs D E G, Conway-Morris S. New Burgess Shale Fossils Sites Reveal Middle Cambrian Faunal Complex[J]. Science, 1983, 222: 163-167.
- [149] Whittington H B. The Burgess Shale[M]. New Haven: Yale University Press, 1985.
- [150] Gould S J. Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History[M]. New York: W W Norton and Company, 1989.
- [151] Briggs D E G, Fortey R A. The Early Cambrian Radiation of Arthropods[C] // Lipps J H, Signor P W. Origins and Early Evolution of Metazoa. New York: Plenum Press, 1992: 335-373.
- [152] Butterfield N J. A Reassessment of the Enigmatic Burgess Shale Fossil Wiwaxia Corrugata(Matthew) and Its Relationship to the Polychaete Canadia Spinosa Walcott[J]. Paleobiology, 1990, 16: 287-303.
- [153] Butterfield N J. Leachioilia Guts and the Interpretation of Three-dimensional Structures in Burgess Shale-type Fossils[J]. Paleobiology, 2002, 28: 155-171.
- [154] Butterfield N J, Nicholas C J. Burgess Shale-type Preservation of Both Non-mineralizing and "Shelly" Cambrian Organisms from the Mackenzie Mountains, Northwestern Canada[J]. Journal of Paleontology, 1996, 70: 893-899.
- [155] Conway-Morris S, Collins D H. Middle Cambrian Ctenophores from the Stephen Formation, British Columbia, Canada[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 1996, 35: 279-308.
- [156] Briggs D E G. The Arthropod Branchiocaris n. gen., Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia[J]. Bulletin Geological Survey of Canada, 1976, 264: 1-29.
- [157] Conway-Morris S. Fossil Priapulid Worms[J]. Special Papers in Palaeontology, 1977, 20: 95.
- [158] Conway-Morris S. A New Metazoan from the Cambrian Burgess Shale, British Columbia[J]. Paleontology, 1977, 20: 623-640.
- [159] Conway-Morris S. Cambrian Lagerstätten: Their distribution

- and Significance[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1985, 311: 49-65.
- [160] Bergström J. Opabinia and Anomalocaris: Unique Cambrian “Arthropods”[J]. *Lethaia*, 1986, 19: 241-246.
- [161] Collins D H. The “Evolution” of Anomalocaris and Its Classification in the Arthropod Class Dinocarida (nov.) and Order Radiodonta (nov.)[J]. *Journal of Paleontology*, 1996, 70: 280-293.
- [162] Sprinkle J. Morphology and Evolution of Blastozoan Echinoderms[M]. Cambridge: Harvard University Museum of Comparative Zoology Special Publication, 1973.
- [163] Conway-Morris S, Whittington H B. The Animals of Burgess Shale[J]. *Scientific American*, 1979, 241: 122-133.
- [164] Paul C R C, Smith A. The Early Radiation and Phylogeny of Echinoderms[J]. *Biological Reviews*, 1984, 59: 443-481.
- [165] 张文堂, 侯先光. Naraoia 在亚洲大陆的发现[J]. *古生物学报*, 1985, 24(6): 591-595.
- [166] 侯先光. 云南澄江早寒武世大型双瓣壳节肢动物[J]. *古生物学报*, 1987, 26(3): 286-298.
- [167] 侯先光. 云南澄江早寒武世三个新的大型节肢动物[J]. *古生物学报*, 1987, 26(3): 272-285.
- [168] 侯先光. 云南澄江早寒武世两个保存附肢的节肢动物[J]. *古生物学报*, 1987, 26(3): 236-256.
- [169] 陈均远, 侯先光, 路浩之. 早寒武世高足杯状稀珍海生动物——Dinomischus (Entoprocta) 及其生态模式[J]. *古生物学报*, 1989, 28(1): 58-71.
- [170] 陈均远, 侯先光, 路浩之. 云南澄江下寒武统细丝海绵化石[J]. *古生物学报*, 1989, 28(1): 17-27.
- [171] 侯先光, 陈均远. 云南澄江早寒武世节肢类与环节类中间性生物——Luolishania gen. nov. [J]. *古生物学报*, 1989, 28(2): 207-213.
- [172] 侯先光, 陈均远. 云南澄江早寒武世带触手的蠕形动物——Facivermis gen. nov. [J]. *古生物学报*, 1989, 28(1): 32-41.
- [173] 侯先光, 陈均远, 路浩之. 云南澄江早寒武世节肢动物[J]. *古生物学报*, 1989, 28(1): 42-57.
- [174] Shu D. Cambrian and Early Ordovician “Ostracoda” (Bradronida) in China[J]. *Courier Forschung Institute Senckenberg*, 1990, 123: 315-330.
- [175] Chen J, Erdmann B D. Lower Cambrian Lagerstätte from Chengjiang, Yunnan, China: Insights for Reconstructing Early Metazoan Life[C] // Simonetta A M, Conway-Morris S. The Early Evolution of Metazoan and the Significance of Problematic Taxa. Cambridge: Cambridge University Press, 1991: 57-76.
- [176] Jin Y, Wang H. Revision of the Lower Cambrian Brachiopod Heilommedusa Sun and Hou 1987[J]. *Lethaia*, 1992, 25(1): 35-49.
- [177] 舒德干, 陈 苓, 张兴亮, 等. 云南澄江化石库早寒武世 KIN 动物群[J]. *西北大学学报: 自然科学版*, 1992, 22(增刊): 31-38.
- [178] Hou X G, Bergström J. Palaeoscolecid Worms May be Nematomorphs Rather Than Annelids[J]. *Lethaia*, 1994, 27: 11-17.
- [179] Shu D, Chen L. Cambrian Palaeobiogeography of Bradronida[J]. *Journal of Southeast Asian Earth Sciences*, 1994, 9: 289-299.
- [180] Chen J, Zhou G, Ramsköld L. The Cambrian Lobopodian Microdictyon sinicum[J]. *Bulletin of the National Museum of Natural Science*, 1995, 5: 1-93.
- [181] Chen J, Zhou G, Ramsköld L. A New Early Cambrian Onychophoran Like Animal, Paucipodia gen. nov., from the Chengjiang Fauna, China[J]. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 1995, 85: 275-282.
- [182] Hou X G, Bergström J. Cambrian Lobopodians: Ancestors of Extant Onychophorans? [J]. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 1995, 114: 3-19.
- [183] Hou X G, Bergström J. Arthropods from the Lower Cambrian Chengjiang Fauna, Southwest China[J]. *Fossils and Strata*, 1997, 45: 1-116.
- [184] Bergström J, Hou X. Chengjiang Arthropods and Their Bearing on Early Arthropod Evolution[C] // Edgecombe G D. Arthropod Fossils and Phylogeny. New York: Columbia University Press, 1998: 151-184.
- [185] Hou X G. New Rare Bivalved Arthropods from the Lower Cambrian Chengjiang Fauna, Yunnan, China[J]. *Journal of Paleontology*, 1999, 73: 102-116.
- [186] Shu D, Geyer G, Chen L, et al. Redlichiaean Trilobites with Preserved Soft-parts from the Lower Cambrian Chengjiang Fauna, Beringia[J]. *Special Issue*, 1995, 2: 203-241.
- [187] Shu D, Zhang X, Geyer G. Anatomy and Systematic Affinities of Lower Cambrian Bivalved Arthropod Isoxys Auritus[J]. *Alcheringa*, 1995, 19(4): 333-342.
- [188] Chen J, Dzik J, Edgecombe G D, et al. A Possible Early Cambrian Chordate[J]. *Nature*, 1995, 377: 720-722.
- [189] Hou X G, Bergström J, Ahlberg P. Anomalocaris and Other Large Animals in the Lower Cambrian Chengjiang Fauna of Southwest China[J]. *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar*, 1995, 117: 163-183.
- [190] Zhu M. Precambrian-Cambrian Trace Fossils from Eastern Yunnan: Implications for Cambrian Explosion[J]. *Bulletin of the National Museum of Natural Science*, 1997, 10: 275-312.
- [191] 罗惠麟, 胡世学, 陈良忠, 等. 昆明地区早寒武世澄江动物群[M]. 昆明: 云南科学技术出版社, 1999.
- [192] Zhang X L, Han J, Shu D. A New Arthropod Pygmaeopterus daziensis from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China[J]. *Journal of Paleontology*, 2000, 74(5): 979-982.
- [193] Zhang X L, Shu D, Han J, et al. New Sites of Chengjiang Fossils: Crucial Windows on the Cambrian Explosion[J]. *Journal of the Geological Society*, 2001, 158: 211-218.
- [194] Zhu M, Zhang J M, Li G. The Early Cambrian Chengjiang Biota: Quarries of Non-mineralized Fossils at Maotianshan and Ma'anshan, Chengjiang County, Yunnan Province, China[C] //

- Peng S, Babcock L E, Zhu M. Cambrian System of China and Korea: Guide to field Excursions. Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2001: 219-225.
- [195] Zhang X L, Han J, Shu D. The First Occurrence of Burgess Shale Arthropod *Sidneyia* (*S. sinica*) in the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte and the Revision of Arthropod *Urokodia* [J]. *Alcheringa*, 2002, 26: 1-8.
- [196] Zhang Z F, Han J, Zhang X L, et al. Pediculate Brachiopod *Diandongia Pista* from the Lower Cambrian of South China [J]. *Acta Geologica Sinica*, 2003, 77: 288-293.
- [197] Zhang X L, Han J, Zhang Z F, et al. Reconsideration of the Supposed Nanaoid Larvae from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China [J]. *Palaeontology*, 2003, 46: 447-465.
- [198] Zhang X G, Hou X, Emig C C. Evidence of Lophophores Fossils: Critical Window on the Cambrian Explosion [J]. *Journal of the Geological Society*, 2003, 158: 211-218.
- [199] Han J, Zhang X L, Zhang Z F, et al. A New Platy-armored Worm from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China [J]. *Acta Geologica Sinica*, 2003, 77(1): 1-6.
- [200] Zhang X L, Han J, Zhang Z F, et al. Redescription of the Chengjiang Arthropod *Squamaculaclypeata* Hou and Bergström, from the Lower Cambrian, South-west China [J]. *Palaeontology*, 2004, 47(2): 1-13.
- [201] Zhang Z F, Han J, Zhang X L, et al. Soft Tissue Preservation in the Lower Cambrian Linguloid Brachiopod from South China [J]. *Acta Palaeontologica Polonica*, 2004, 49: 259-266.
- [202] Zhang Z F, Shu D G, Han J, et al. Morpho-anatomical Differences of the Early Cambrian Chengjiang and Recent Linguloids and Their Implications [J]. *Acta Zoologica*, 2005, 86(4): 277-288.
- [203] Han J, Shu D G, Zhang Z F, et al. The Earliest-known Ancestors of Recent Priapulomorpha from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49(17): 1860-1868.
- [204] Huang D, Vannier J, Chen J. Recent Priapulidae and Their Early Cambrian Ancestors: Comparisons and Evolutionary Significance [J]. *Geobios*, 2004, 37: 217-228.
- [205] Liu J N, Shu D, Han J, et al. A Rare Lobopod with Well-preserved Eyes from Chengjiang Lagerstätte and Its Implications for Origin of Arthropods [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49(10): 1063-1071.
- [206] Han J, Zhang X L, Zhang Z F, et al. A New Theca-bearing Early Cambrian Worm from the Chengjiang Fossil Lagerstätte, China [J]. *Alcheringa*, 2006, 30: 1-10.
- [207] Liu J N, Han J, Simonetta A M, et al. New Observations of the Lobopod-like Worm *Facivermis* from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2006, 51: 363-385.
- [208] Liu J N, Shu D G, Han J, et al. A Large Xenusiid Lobopod with Complex Appendages from the Lower Cambrian Chengjiang Lagerstätte [J]. *Acta Palaeontologica Polonica*, 2006, 51(2): 215-222.
- [209] 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: 203-211.
- [210] Zhang Z F, Han J, Zhang X L, et al. Note on the Gut Preserved in the Lower Cambrian *Lingulellotreta* (Lingulata, Brachiopoda) from South China [J]. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 2007, 88: 65-70.
- [211] Zhang Z F, Shu D G, Han J, et al. A Gregarious Lingulid Brachiopod *Longtancunella Chengjiangensis* from the Lower Cambrian, South China [J]. *Lethaia*, 2007, 40: 11-18.
- [212] Zhang X G, Aldridge R J. Development and Diversification of Trunk Plates of the Lower Cambrian Lobopodians [J]. *Palaeontology*, 2007, 50: 401-415.
- [213] Zhang Z F, Robson S, Emig C, et al. Early Cambrian Radiation of Brachiopods: a Perspective from South China [J]. *Gondwana Research*, 2008, 14(1/2): 241-254.
- [214] Chen J, Huang D, Li C W. An Early Cambrian Craniate-like Chordate [J]. *Nature*, 1999, 402: 518-521.
- [215] Shu D G, Zhang X, Chen L. Reinterpretation of Yunnanozoon as the Earliest Known Hemichordate [J]. *Nature*, 1996, 380: 428-430.
- [216] Shu D G, Conway-Morris S, Zhang X L. A Pikaia-like Chordate from the Lower Cambrian of China [J]. *Nature*, 1996, 384: 156-157.
- [217] Shu D G, Conway-Morris S, Zhang X, et al. A Pipiscid-like Fossil from the Lower Cambrian of South China [J]. *Nature*, 1999, 400: 746-749.
- [218] Shu D G, Luo H, Conway-Morris S, et al. Early Cambrian Vertebrates from South China [J]. *Nature*, 1999, 402: 42-46.
- [219] 舒德干, 陈 菱. 最早期脊椎动物的镶嵌演化 [M]. *现代地质*, 2000, 14(3): 315-322.
- [220] Shu D G, Chen L, Han J, et al. An Early Cambrian Tunicate from China [J]. *Nature*, 2001, 411: 472-473.
- [221] Shu D G, Conway-Morris S, Han J, et al. Primitive Deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte (Lower Cambrian, China) [J]. *Nature*, 2001, 414: 419-424.
- [222] Luo H, Hu S, Chen L. New Early Cambrian Chordates from Haikou, Kunming [J]. *Acta Geologica Sinica*, 2001, 75(4): 345-348.
- [223] Holland H D, Chen J Y. Origin and Early Evolution of the Vertebrates: New Insights from Advances in Molecular Biology, Anatomy, and Palaeontology [J]. *BioEssays*, 2001, 23: 142-151.
- [224] Hou X G, Aldridge R J, Siveter D J, et al. New Evidence on the Anatomy and Phylogeny of the Earliest Vertebrates [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2002, 269: 1865-1869.
- [225] Chen A, Feng H, Zhu M, et al. A New Vetulicolian from the

- Early Cambrian Chengjiang Fauna in Yunnan of China[J] . Acta Geologica Sinica, 2003, 77(3): 281-287.
- [226] Chen J, Huang D, Peng Q, et al. The First Tunicate from the Early Cambrian of South China[J] . Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003, 100(14): 8314-8318.
- [227] Shu D G, Conway-Morris S, Han J, et al. Head and Backbone of the Early Cambrian Vertebrate Haikouichthys[J] . Nature, 2003, 421: 526-529.
- [228] Shu D G, Conway-Morris S, Zhang Z, et al. A New Species of Yunnanozoan with Implications for Deuterostome Evolution [J] . Science, 2003, 299: 1380-1384.
- [229] Mallatt J, Chen J Y. Fossil Sister Group of Craniates: Predicted and Found[J] . Journal of Morphology, 2003, 258(1): 1-31.
- [230] Zhang X G, Hou X. Evidence for a Single Median Fin-fold and Tail in the Lower Cambrian Vertebrate Haikouichthys Ercaicunensis[J] . Journal of Evolutionary Biology, 2004, 17: 1157-1161.
- [231] Hu S, Luo H, Hou S, et al. Eocrinoid Echinoderms from the Lower Cambrian Guanshan Fauna in Wuding, Yunnan, China [J] . Chinese Science Bulletin, 2007, 52: 717-719.
- [232] Shu D G, Zhang X, Chen L. Restudy of Yunnanozoan and Vetulicolia. International Cambrian Explosion Symposium in Nanjing[D] . Nanjing: Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, 1995.
- [233] Janvier P. Catching the First Fish[J] . Nature, 1999, 402: 21-22.
- [234] Gee H. On the Vetulicolians[J] . Nature, 2001, 414: 407-409.
- [235] Lacalli T C. Vetulicolians-are They Deuterostomes? Chordates? [J] . Bioessays, 2002, 24(3): 208-211.
- [236] Conway-Morris S, Shu D G. Deuterostome Evolution[C] // The Staff of the McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology. McGraw-Hill Yearbook of Science and Technology. New York: McGraw-Hill, 2003: 79-82.
- [237] Luo H L, Fu X P, Hu S X, et al. New Vetulicolids from the Lower Cambrian Guanshan Fauna, Kunming[J] . Acta Geologica Sinica, 2005, 79(1): 1-6.
- [238] Benton M. Vertebrate Palaeontology[M] . Third Edition. Oxford: Blackwell Publishing, 2005.
- [239] Selden P, Nudds J. Evolution of Fossil Ecosystems[M] . London: Manson Publishing, 2005.
- [240] Briggs D E G, Lieberman B S, Halgedah S L, et al. A New Metazoan from the Middle Cambrian of Utah and the Nature of the Vetulicolia[J] . Palaeontology, 2005, 48(4): 681-686.
- [241] Smith A. Echinoderm Root[J] . Nature, 2004, 430: 411-412.
- [242] Halanych K M. The New View of Animal Phylogeny[J] . Annual Reviews of Ecology and Evolutionary Systematics, 2004, 35: 229-256.
- [243] Gee H. Deuterostome Phylogeny: the Context for the Origin and Evolution of the Vertebrates[C] // Ahlberg P E. Major Events in Early Vertebrate Evolution. London: Taylor and Francis, 2001: 1-14.
- [244] Nielsen C. Animal Evolution: Interrelationships of Living Phyla[M] . 2nd Edition. Oxford: Oxford University Press, 2001.
- [245] Winchell C J, Sullivan J, Cameron C B, et al. Evaluating Hypotheses of Deuterostome Phylogeny and Chordate Evolution with New LSU and SSU Ribosomal DNA Data[J] . Molecular Biology and Evolution, 2002, 19(5): 762-776.
- [246] Jefferies R P S. The Ancestry of the Vertebrates[M] . Cambridge: Cambridge University Press, 1986.
- [247] Jefferies R P S. A Defense of the Calcichordates[J] . Lethaia, 1997, 30: 1-10.
- [248] Jefferies R P S. The Origin and Early Fossil History of the Acustico-Lateralis System, with Remarks on the Reality of the Echinoderm-Hemichordate Clade[C] // Ahlberg P E. Major Events in Early Vertebrate Evolution. London: Taylor and Francis, 2001: 40-66.
- [249] Gee H. Before the Backbone: Views on the Origins of the Vertebrates[M] . London: Chapman and Hall, 1996.
- [250] Schaeffer B. Deuterostome Monophyly and Phylogeny[J] . Evolutionary Biology, 1987, 21: 179-235.
- [251] Hall B K. Germ Layers and the Germ-layer Theory Revisited: Primary and Secondary Germ Layers, Neural Crest as a Fourth Germ Layer, Homology, Demise of the Germ-layer Theory[J] . Evolutionary Biology, 1998, 30: 121-186.
- [252] Hall B K. The Neural Crest in Development and Evolution [M] . New York: Springer-Verlag, 1999.
- [253] Dawkins R. The Ancestor's Tale-A Pilgrimage to the Dawn of Life[M] . London: Weidenfeld and Nicolson, 2004.
- [254] Chen J Y, Li C W. Early Cambrian Chordate from Chengjiang China[J] . Bull Natl Mus Natural Sci Taiwan, 1997, 10: 257-273.
- [255] Shu D G, Conway-Morris S, Zhang Z F, et al. The Earliest History of the Deuterostomes: the Importance of the Chengjiang Fossil Lagerstätte[J] . Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2009(in press).
- [256] Romer A S. The Vertebrate Story [M] . Chicago: University of Chicago Press, 1971.
- [257] Satoh N. Developmental Biology of Ascidiaceans[M] . New York: Cambridge University Press, 1994.
- [258] Berrill N J. The Origin of Vertebrates[M] . Oxford: Oxford University Press, 1955.
- [259] Wada H, Satoh N. Details of the Evolutionary History from Invertebrates to Vertebrates, as Deduced from the Sequences of 18S rDNA[J] . Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1994, 91: 1801-1804.
- [260] Garstang W. The Morphology of the Tunicata and Its Bearing on the Phylogeny of the Chordata[J] . Journal of the Microscopical Society, 1928, 72: 51-87.
- [261] Romer A S. The Vertebrate Body[M] . Third Edition. Philadelphia: W B Saunders Company, 1964.

- [262] Conway-Morris S. Darwin's Dilemma: the Realities of the Cambrian "Explosion"[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2006, 361: 1069-1083.
- [263] Kardong K. *Vertebrates-Comparative Anatomy, Function, Evolution*[M]. Second Edition. Boston: McGraw-Hill, 2006.
- [264] Stollewerk A, Schoppmeier M, Damen W G. Involvement of Notch and Delta Genes in Spider Segmentation[J]. *Nature*, 2003, 423: 863-865.
- [265] Ruppert E, Barnes R. *Invertebrate Zoology*[M]. Sixth Edition. New York: Saunders College Publishing 1994.
- [266] Bromham L D, Degnan B M. Hemichordate and Deuterostome Evolution: Robust Molecular Phylogenetic Support for a Hemichordate + Echinoderm Clade[J]. *Evolutionary Development*, 1999, 1: 166-171.
- [267] Lefebvre B. Functional Morphology of Stylophoran Echinoderms[J]. *Palaeontology*, 2003, 46(4): 511-555.
- [268] Sprinkle J. Radiation of Echinodermata[C] // Lipps J H, Signor P W. *Origins and Early Evolution of Metazoa*. New York: Plenum Press, 1992: 375-398.
- [269] Smith A. The Pre-radial History of Echinoderm[J]. *Geological Journal*, 2005, 40: 255-280.
- [270] Dzik J. Yunnanozoon and Ancestry of Chordates[J]. *Acta Palaeontologica Polonica*, 1995, 40: 341-360.
- [271] Hou X G, Ramsköld L, Bergström J. Composition and Preservation of the Chengjiang Fauna: a Lower Cambrian Soft-bodied Biota[J]. *Zoologica Scripta*, 1991, 20: 395-411.
- [272] Shu D G, Conway-Morris S. Response to Comment on "A New Species of Yunnanozoon with Implications for Deuterostome Evolution"[J]. *Science*, 2003, 300: 1372.
- [273] Smith M P, Sansom I J, Cochrane K D. The Cambrian Origin of Vertebrates[C] // Ahlberg P E. *Major Events in Early Vertebrate Evolution*. London: Taylor and Francis 2001: 67-84.
- [274] Pough F H, Heiser J B, McFarland W N. *Vertebrate Life*[M]. Third Edition. New York: Macmillan Publishing Company, 1989.
- [275] Steiner M, Zhu M, Zhao Y, et al. Lower Cambrian Burgess Shale-type Fossil Associations of South China[J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2005, 220: 129-152.

欢迎赐稿欢迎订阅《地球科学与环境学报》

《地球科学与环境学报》(1979年创刊,刊名先后为《西安地质学院学报》、《西安工程学院学报》、《长安大学学报(地球科学版)》、《地球科学与环境学报》)是教育部主管、长安大学主办的地学综合类学术期刊,系中国科技核心期刊,其先后被美国《化学文摘》、美国《地质学题录与索引》、美国《剑桥科学文摘:自然科学》、美国《石油文摘》、美国《乌利希国际期刊指南》、俄罗斯《文摘杂志》、《中国核心期刊(遴选)数据库》、《中国科学引文数据库》、《中国地质文摘》、《中国石油文摘》等国内外十余家著名权威文摘或数据库固定收录。

本刊刊登内容主要有基础地质与矿产地质、水文地质与工程地质、环境地质与生态地质、地球物理、地球信息科学等,重点报道地学前缘及交叉学科的高水平科技成果,突出西部大开发中资源勘查、干旱与半干旱地区地质与生态环境保护以及国家重要基础工程建设中重大地质科技问题。

在此,热诚欢迎广大地学科技工作者为本刊撰写论文,对高质量特别是国家各种基金项目或重大科技攻关项目产出的论文将优先发表。

《地球科学与环境学报》为季刊,每季末月出版,112页,每册定价8元,邮发代号52-280,国外代号Q4115,邮局漏订者亦可直接同本刊编辑部联系。

本刊地址:西安市南二环路中段长安大学杂志社;邮政编码:710064;电话:(029)82334686; E-mail: dkyhxb@chd.edu.cn