中国科学: 地球科学 2014 年 第 44 卷 第 6 期: 1155 ~ 1170
www.scichina.com earth.scichina.com
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

专题: 地球生物学前沿

论 文

寒武纪大爆发的因果关系

张兴亮[①②*], 舒德干[①②]

① 西北大学地质学系大陆动力学国家重点实验室, 西安 710069;
② 西北大学早期生命研究所, 西安 710069
* E-mail: xzhang69@nwu.edu.cn

收稿日期: 2013-04-27; 接受日期: 2013-09-17; 网络版发表日期: 2014-05-09
国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2013CB835000)、国家自然科学基金项目(批准号: 40925005, 41272036)和教育部高等学校学科创新引智计划(编号: P201102007)资助

摘要 寒武纪大爆发是长期受多学科领域关注的基础前沿课题. 本文从动物门类的化石首次出现、分异演化时间、环境变化、发育基因调控网路以及生态效应等几个方面来讨论它们与寒武纪大爆发的因果关系. 动物门类的化石首次出现时间主要集中在寒武纪的前三个阶(541~514 Ma), 体现出突发性、阶段性和不等时性. 动物门类分异演化的时间, 目前还存在深时分异和浅时分异的争议. 控制动物发育的基因调控网络早在动物分异演化之前就已经形成, 表明基因调控网络的建立是寒武纪大爆发的前提条件, 但不是充分条件. 因此, 寒武纪大爆发需要环境激发因素. 海水氧化还原条件和化学成分的变化以及营养物质的补给是最受关注的环境诱发因素. 海洋生态环境内营养物质的富集通常会导致原始生产力的过剩, 并不一定直接对应于动物多样性增长. 埃迪卡拉纪至寒武纪过渡时期海水的持续氧化、钙和其他离子浓度的变化以及总盐度的降低可能是触发寒武纪大爆发的主要环境因素, 但需要更精确的年代地层学、地球化学和动物发育生理学等数据加以验证. 很多学者认为寒武纪大爆发是一种生态现象, 即后生动物于寒武纪早期在生态上获得空前的成功. 生态效应需要大量不同类型的动物来实现. 因此, 动物与动物之间以及动物与环境之间, 复杂生态关系的建立也是寒武纪大爆发的结果而不是原因. 不可否认, 生态效应的积极反馈作用可以促进生物多样性增长. 寒武纪大爆发是由环境变化突破关键约束而导致的以后生动物为主导的海洋生态系统的初次建立, 通过“生态雪球”效应连锁反应得以实现.

关键词
寒武纪大爆发
基因调控网络
冈瓦纳大陆
环境激发因素
生态雪球效应

古生物学研究表明, 后生动物门类在埃迪卡拉纪至寒武纪过渡时期相对较短的地质历史时限内(560~520 Ma)首次大量出现, 并于早寒武世快速生态扩张, 形成以后生动物为主导的海洋生态系统. 同时, 还伴随着动物体型增大、形态复杂化和躯体骨骼化过程. 这一史无前例、绝无仅有的重大生物演化事件被古生物学家 Cloud 称为寒武纪大爆发(1948). 自 19 世纪 30 年代以来, 包括 William Buckland(1784~1856), Charles Robert Darwin(1809~1882) 和 Stephen Jay Gould(1941~2002)等在内的许多地质学家、古生物学

中文引用格式: 张兴亮, 舒德干. 2014. 寒武纪大爆发的因果关系. 中国科学: 地球科学, 44: 1155–1170
英文引用格式: Zhang X L, Shu D G. 2014. Causes and consequences of the Cambrian explosion. Science China: Earth Sciences, 57: 930–942, doi: 10.1007/s11430-013-4751-x

家和进化论学者们就对寒武纪大爆发的主题, 即动物门类的起源与早期演化, 给予了极大的关注(Conway Morris, 2000). 寒武纪大爆发研究逐步成为多学科领域共同攻克的重大基础前沿课题. 随着研究的不断深入, 科学家们对寒武纪大爆发的认识日渐清晰(Shu, 2008; Erwin 等, 2011). 首先, 本文将简要讨论寒武纪大爆发时期动物门类的化石首现次序和多样性增长模式, 据此揭示寒武纪大爆发的本质属性和规模. 随后, 将从环境因素、发育基因调控网络(生物自身因素)和生态效应等三个方面重点论述寒武纪大爆发的因果关系和实现过程.

1 寒武纪大爆发的本质

现生后生动物(多细胞动物)包括 38 个门级分类单元, 其中基础动物门类为并系类群含 6 个动物门, 两侧对称动物为单系类群含 32 个动物门. 根据谱系关系, 两侧对称动物又可以划分为基础两侧对称动物(3 个门)、原口动物(23 个门: 8 个蜕皮动物门+14 个冠轮动物门+毛颚动物门)和后口动物(6 个门)等几个超门级单系类群(Nielson, 2012). 毛颚动物在原口动物内的归属还存在是蜕皮动物还是冠轮动物的争议, 因此将其暂置于原口动物内, 不确定具体位置(图 1). 下面我们将以年代地层单位阶为时间尺度, 从动物门类及门以上类群的化石在地质历史时期的首次出现时间顺序来讨论寒武纪大爆发.

分子化石记录研究表明后生动物海绵的演化历史可以向前追索到成冰纪(Love 等, 2009). 除此之外, 埃迪卡拉纪之前几乎没有可靠的后生动物化石记录. 尽管在埃迪卡拉纪(635~541 Ma)出现了许多类型的复杂多细胞宏体生物化石和可能的动物胚胎化石(Xiao 等, 1998; Fedonkin 等, 2007), 但是绝大多数化石很难直接归入目前已知的后生动物各个门类, 因此它们与现生动物的亲缘关系目前还没有定论. 如果它们真属于后生动物, 绝大多数在动物谱系树上位于海绵动物之上两侧对称动物之下(Davidson 和 Erwin, 2009), 尽管有些化石体现了两侧对称性, 例如 *Dickinsonia* 和 *Spriggina* 等(图 2). 在埃迪卡拉纪的众多化石中, 只有 *Kimberella* 被较广泛地认为是两侧对称动物(Fedonkin 和 Waggoner, 1997). 鉴于埃迪卡拉纪的许多化石的分类归属目前还存在较大的争议, 下面在讨论动物门类的化石记录首次出现时, 仅考虑较广泛认为可能归入现生动物门类的化石. 寒武纪的动物化石, 除少数类型属于绝灭了的动物门(例如古杯动物门和古虫动物门), 绝大多数可以归入现生动物门类(图 1, 表 1). 另外, 虽然埃迪卡拉纪至寒武纪的遗迹化石记录也可以反映动物的早期演化, 但是遗迹化石存在一虫多迹和多虫一迹的现象, 据此难以确定其门类归属, 因此下面的讨论不包括遗迹化石.

从图 1 和 3 可以看出, 动物门类在化石记录上的首次出现是相对突然的, 集中在寒武系前三个阶. 晚埃迪卡拉世仅出现少数门类, 比较肯定的是硅质海绵动物门和软体动物门. 另外, 刺胞动物和栉水母动物等基础动物门类也可能在晚埃迪卡拉世就已经出现(Shu 等, 2014). 寒武系前三个阶, 动物门类的数量快速增长, 新门类不断地出现. 尤其是在第三阶, 门类数量跳跃式增长, 新出现 14 个动物门(图 3). 不可否认, 动物门类数量在寒武纪第三阶急速增长很大程度上是由于对同期特异埋藏软躯体化石库(例如澄江生物群)的高强度挖掘和研究的结果. 截至寒武系第三阶, 共有 20 个现生动物门类相继出现, 另外还包括 6 个已经绝灭了的动物门(图 1 和 3). 其余的 18 个现生动物门类, 9 个门没有化石记录, 另外 9 个门是在第三阶之后陆续出现的(图 1, 表 1). 实际上, 除了苔藓动物门之外, 那些没有化石记录和晚出现的动物门类都没有矿化骨骼, 在正常的埋藏条件下不易保存成化石. 因此, 它们很有可能在寒武纪早期就出现了, 有待我们去发现和研究.

动物新纲数量的增长模式与门类数量的增长模式类似, 在寒武系好运阶开始快速增长, 第三阶进一步跳跃式增长, 一直到奥陶纪不断地有新纲出现, 而在此之后的显生宙时间里很少再有新纲出现(Erwin 等, 2011). 同样, 奥陶纪之后出现的新纲大多数为没有骨骼的软躯体动物, 保存潜力很小, 所以它们也有可能起源于更早的地质历史时期.

根据现有化石记录可知, 基础动物门类在晚埃迪卡拉世就已出现, 虽然钙化的门类钙质海绵和古杯动物门在寒武纪早期才出现. 另一方面, 除了 *Kimberella* 之外, 埃迪卡拉纪再没有确切的两侧对称动物化石. 与寒武纪相比, 埃迪卡拉纪的后生动物多样性程度和个体数量相当有限, 表明以后生动物为主导的海洋生态系统还没有形成. 动物门和纲的数量在寒武系前三阶快速增长, 之后很少有新门和新

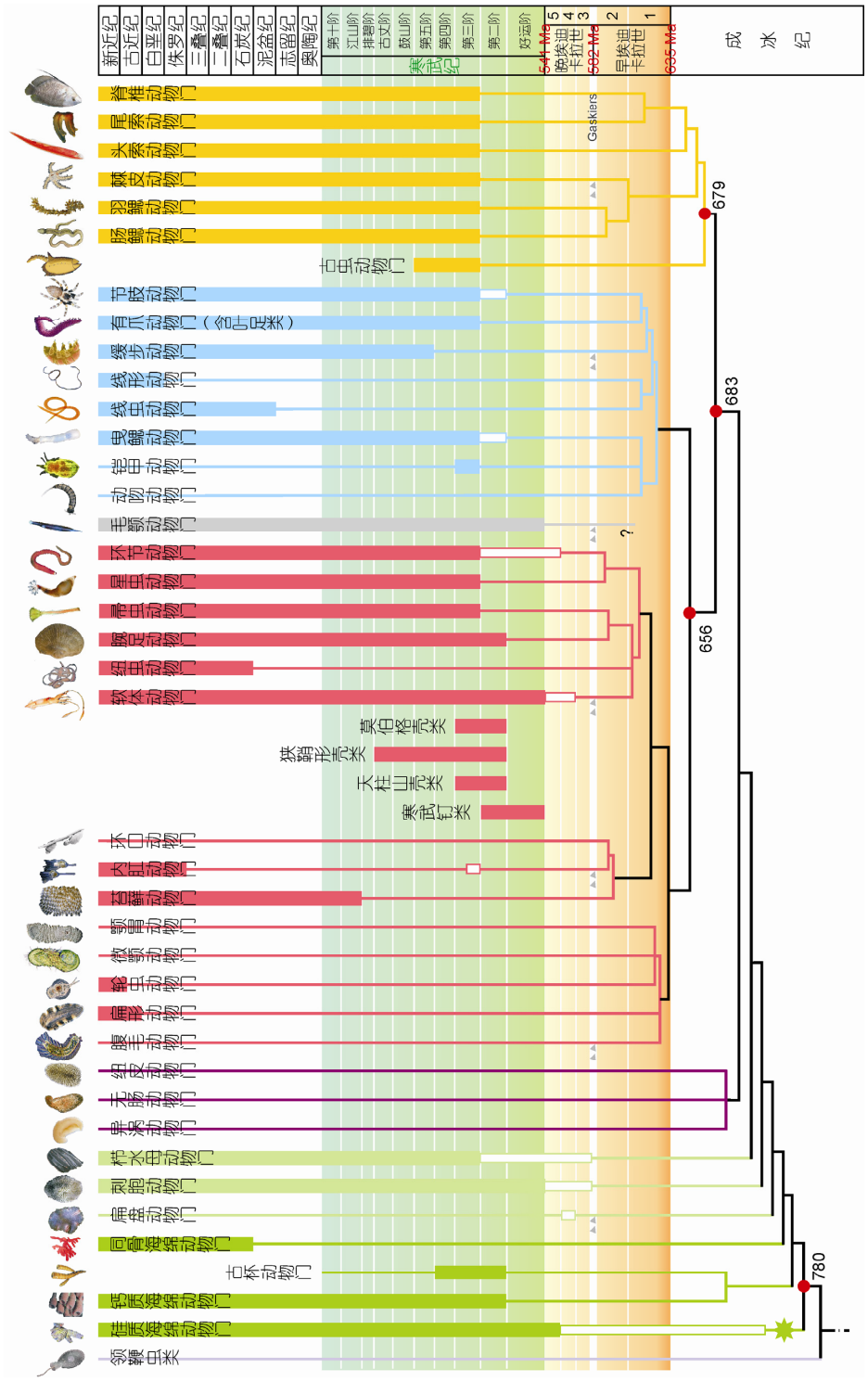

图 1　动物门类的谱系演化关系及化石记录延限时间

毛颚动物在原口动物内的分类位置暂不确定，红色节点对应的数据为分子钟研究推测的谱系之间分异演化时间(Ma)(Erwin 等，2011)，彩色粗线条代表各门类化石记录延限时间，绿色线条代表基础动物门类，棕色线条代表基础两侧对称动物门类，红色线条代表冠轮动物门类，蓝色线条代表蜕皮动物门类，橙色线条代表后口动物门类，白色粗线条代表各门类可能出现时间. 图中心的红色粗线条代表“小壳化石”中的可以归入冠轮动物的 4 类门级类群的化石延限时间，分别为寒武钉类(cambroclavids)、天柱山壳类(tianzhushanellids)、狭鞘形壳类(stenothecoids)和莫伯克壳类(mobergellids)



图 2　埃迪卡拉纪具有“两侧对称”形态的化石代表

(a) *Dickinsonia costata*; (b) *Kimberella quadrata*; (c) *Spriggina floundersi*; (d) *Parvancorina minchami*. (a), (c)和(d)为澳大利亚埃迪卡拉纪埃迪卡拉生物群典型代表, 标本原位分布在澳大利亚国家 Nilpena 化石保护遗址 Rawnsley 石英砂岩层面上, 照片由张兴亮在野外拍摄; (b)为俄罗斯埃迪卡拉纪白海生物群代表化石, 标本保存在德国格廷根大学地质古生物博物馆, 照片由张兴亮拍摄

表 1　动物门类化石在地质历史时期的首次出现时间 a)

成冰纪出现的门类	晚埃迪卡拉世出现的门类	寒武纪出现的门类					寒武纪之后出现的门类	没有化石记录的门类
		好运阶 (541~529 Ma)	第 2 阶 (529~521 Ma)	第 3 阶 (521~514 Ma)		第 3 阶之后		
?硅质海绵 [1]	硅质海绵 [2]	刺胞动物 [8]	钙质海绵 [12]	脊椎动物 [16]	环节动物 [19]	缓步动物 [26]	同骨海绵(C)[2]	无肠动物
	?刺胞动物 [3]	栉水母动物 [9]	*古杯动物 [13]	尾索动物 [16]	星虫动物 [20]	(第 5 阶)	纽虫动物(C)[15]	纽皮动物
	?栉水母动物 [4]	软体动物 [10]	腕足动物 [10]	头索动物 [16]	?帚虫动物 [21]	苔藓动物 [27]	扁形动物(Q)[15]	异涡动物
	?扁盘动物 [5]	毛颚动物 [11]	*天柱山壳类 [10]	翼鳃动物 [17]	?内肛动物 [22]	(江山阶)	轮虫动物(Q)[15]	腹毛动物
	?软体动物 [6]	*寒武钉类 [10]	*狭鞘形壳类 [10]	?肠鳃动物 [16]	铠甲动物 [23]		内肛动物(J)[28]	颚胃动物
	?环节动物 [7]		*莫伯格壳类 [10]	棘皮动物 [10]	曳鳃动物 [24]		线虫动物(D)[29]	微颚动物
			?曳鳃动物 [14]	*古虫动物 [18]	节肢动物 [10]		线形动物(K)[30]	环口动物
			?节肢动物 [15]		叶足动物 [25] (有爪类祖先)		有爪动物(K)[31]	动吻动物

a) 埃迪卡拉纪和寒武纪精确到阶, 寒武纪之后出现的门类用各纪的符号表示. ?代表可能出现但不确定, *代表绝灭门类. 参考文献: 1) Love 等, 2009; 2) Reitner 和 Wörheide, 2002; 3) Xiao 等, 2000; 4) Tang 等, 2011; 5) Sperling 和 Vinther, 2010; 6) Fedonkin 和 Waggoner, 1997; 7) Hua 等, 2005; 8) Han 等, 2010; 9) Chen 等, 2007; 10) Kouchinsky 等, 2012; 11) Szaniawski, 2002; 12) Reitner, 1992; 13) Rowland 和 Hicks, 2004; 14) Dong 等, 2010; 15) Erwin 等, 2011; 16) Shu 等, 2010; 17) Hou 等, 2011; 18) Shu 等, 2001; 19) Conway Morris 和 Peel, 2008; 20) Huang 等, 2004; 21) Skovsted 等, 2011; 22) Zhang 等, 2013; 23) Peel, 2010; 24) Hou 等, 2004; 25) Liu 等, 2008; 26) Müller 等, 1995; 27) Landing 等, 2010; 28) Todd 和 Taylor, 1992; 29) Poinar 等, 2008; 30) Poinar 和 Buckley, 2006; 31) Grimaldi 等, 2002

纲出现. 因此, 寒武纪大爆发很大程度上是两侧对称动物门类在寒武纪最初的 20 Ma 时间内的快速出现事件. 其中, 冠轮动物门类的出现模式相比较而言不太突然, 持续时间较长, 从晚埃迪卡拉世开始至寒武系第三阶不断有新门类相继出现; 蜕皮动物和后口门类出现方式比较突然, 几乎全在寒武系第三阶突

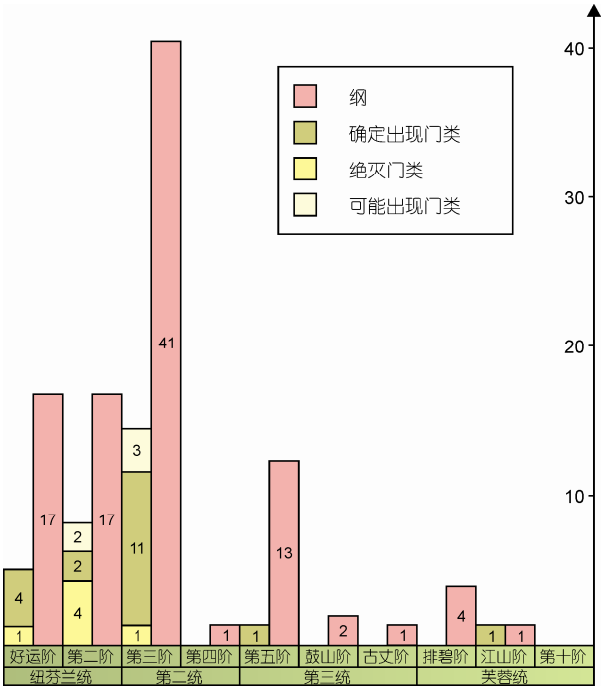

图 3　动物门和纲在寒武纪各阶的数量增长柱状图

然出现(图 1).

由此可见, 在埃迪卡拉纪和寒武纪过渡时期动物门类化石的首次出现不是同时的, 根据出现的先后次序可以大致划分为三个阶段. 第一阶段主要是一些基础动物门类在晚埃迪卡拉世首次出现, 几乎不涉及两侧对称动物. 第二阶段大致上和动物门类的首次广泛矿化事件相对应(Kouchinsky 等, 2012), 发生在寒武纪纽芬兰世, 主要涉及小壳化石中的许多冠轮动物门类和少数蜕皮动物门类, 同时还包括钙化的基础动物门类, 但是没有涉及后口动物. 第三阶段发生在寒武系第三阶, 代表寒武纪大爆发的主幕(舒德干等, 2009), 涉及所有两侧对称动物超门级类群, 许多冠轮动物门类、大部分蜕皮动物门类和所有后口动物门类在这一阶段首次出现.

综上所述, 除了普通海绵动物的分子化石之外, 晚埃迪卡拉世之前(~582 Ma)还没有可靠的动物实体化石记录, 晚埃迪卡拉世(582~541 Ma)出现的动物主要是基础动物门类, 而且多样性程度低、数量有限, 不足以主导海洋生态系统. 寒武纪初期的两千万年时间内(541~521 Ma), 两侧对称动物门类大量出现并伴随着众多门类广泛的骨骼矿化过程. 从严格的时间意义上讲, 寒武纪大爆发的本质实际上是两侧对称动物门类在寒武纪初期爆发式出现的生物演化事件. 这一事件至少涉及 20 个现生动物门类和 6 个绝灭门类, 几乎涵盖了所有具矿化骨骼的现生动物门类. 这些动物门类一出现就迅速向寒武纪初期海洋的各个生态领域扩散, 并在海洋生态系统中占据主导地位(Erwin 和 Tweedt, 2012). 因此, 寒武纪大爆发导致了以后生动物为主导的海洋生态系统的初次建立.

需要指出的是, 还有 18 个现生动物门类在寒武纪大爆发时期没有出现, 很可能是由于这些门类不具备矿化骨骼, 保存为化石的机会较小所致. 另外, 寒武纪大爆发时期出现的 20 个现生动物门类中, 包括有 12 个没有矿化骨骼门类, 都是在特异埋藏的软躯体化石库中发现的, 其中几乎所有后口动物门类的最早化石代表都是在澄江生物群中发现的. 据此可以推测, 没有矿化骨骼的动物门类的实际出现时间很可能早于我们现在已知的化石首次出现时间. 因此, 以上讨论的动物门类的出现时间次序和模式很有可能随着更早期软躯体化石库和新化石类型发现而发生变化, 需要在将来的研究过程中不断完善.

2　动物门类的起源和分异演化时间

动物门类的化石首次出现可以反映该门类起源的最晚时间, 但不一定等同于该门类实际起源时间. 晚埃迪卡拉世出现了两侧对称动物的遗迹化石和确切的可以归入原口动物的实体化石, 表明原口动物与后口动物的共同祖先至少在 555 Ma 之前就发生分异演化, 而基础动物与两侧对称动物的分异在理论上应更早一些. 关于两侧对称动物的共同祖先目前还存在简单模型和复杂模型的争议(Baguñà 和 Ruitort, 2004), 主要是由于对无体腔动物的不同归属所致.

分子生物钟研究可以推算出动物门类的起源与分异演化时间, 但数据结果变化太大. 多孔动物门类与真后生动物的分异时间估计在 1350~660 Ma, 刺胞动物与两侧对称动物的分异时间估计在 1300~600 Ma, 原口动物与后口动物的分异时间限定在 1200~581 Ma (Blair, 2009). 关于原口动物与后口动物的分异时间研究最多, 仅有极少数研究给出小于 600 Ma 的年龄数据(例如: 581 Ma, Aris-Brosou 和 Yang, 2003), 但是被指责在方法上存在缺陷(Blair, 2009). 最新的研究工作利用经贝叶斯规则校正的松弛时钟方法(Bayesian relaxed clock)推测: 所有后生动物的共同祖先起源于

约 800 Ma 年前, 原口动物与后口动物的分异时间约为 680 Ma, 两侧对称动物门类的干系类群(stem groups)截至埃迪卡拉纪末期都应出现, 而冠系类群(crown groups)分异演化主要发生于晚埃迪卡拉世和寒武纪时期. 虽然这项研究推测的两侧对称动物门类冠系类群的分异演化时间与化石记录基本一致, 但是其他年龄数据明显早于动物门类的化石首次出现时间. 总而言之, 几乎所有的分子钟研究结果都显示两侧对称动物门类分异演化早于寒武纪大爆至少 1 亿年.

显而易见, 关于动物门类的分异演化存在着深时分异和浅时分异的争议(图 4). 深时分异模式虽然得到多数分子钟研究的支持, 但是缺乏化石证据支撑. 通常认为, 动物门类虽然起源和分异演化较早, 但是早期动物个体小又没有骨骼, 所以没有留下化石记录. 另外一种可能就是, 早期动物的生态地位卑小甚微, 非常稀有. 如果我们接受深时分异模式, 那么寒武纪大爆发仅仅是后生动物门类在生态上获得空前的成功, 不涉及动物门类的诞生. 浅时分异模式虽然得到化石记录的支持, 但是必须解释如何从一个共同祖先在相对较短时间(560~520 Ma)内分异演化出如此众多的两侧对称动物门类. 比较合理的解释是: 控制动物发育的基因调控网络虽然很早就已建立, 但是网络中的很多基因模块构件长期没有表达; 虽然两侧对称动物的共同祖先基因构成复杂, 但形

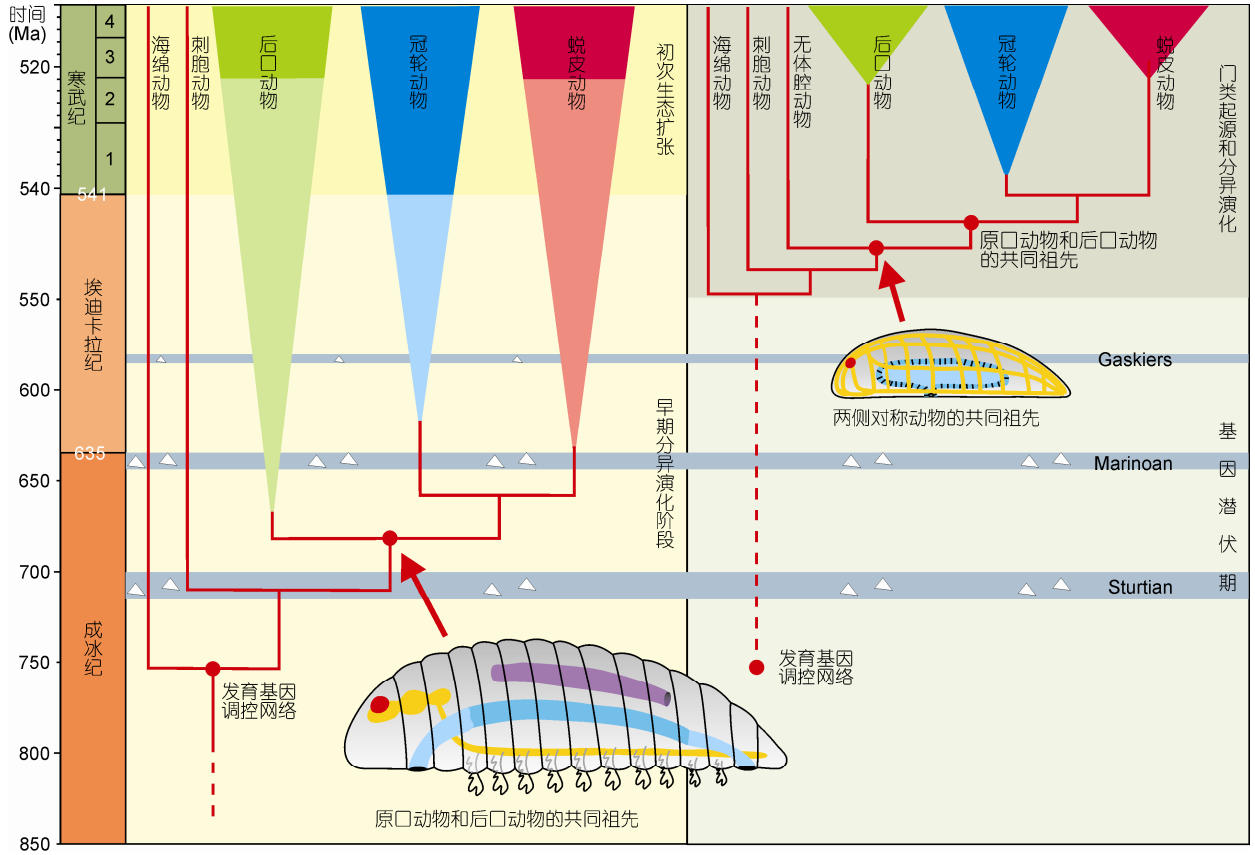

图 4　动物门类的深时与浅时分异演化模式

左上角的数字 1~4 代表寒武纪第 1~4 阶. 多数分子生物钟研究结果支持深时分异模式(左侧), 发育基因调控网络在建立早期就得到充分的利用和表达, 也就是两侧对称动物门类在寒武纪大爆发之前很早就发生了分异演化. 化石记录支持浅时分异模式(右侧), 动物门类的分异演化与寒武纪大爆发基本同步, 发育基因调控网路虽然建立较早, 但可能由于环境条件的约束长期没有得到利用和表达; 只有环境变化突破关键约束, 促进基因模块的组合和连接, 导致了寒武纪大爆发的发生. 如果无体腔动物门类是次生简化了的后口动物或冠轮动物, 则两侧对称动物的共同祖先就等同于原口动物与后口动物的共同祖先, 因此具有较复杂的形态(左侧动物模型). 如果无体腔动物门类是基础两侧对称动物, 则两侧对称动物的共同祖先形态简单(右侧动物模型), 而原口动物与后口动物的共同祖先形态复杂

体小而简单; 直到埃迪卡拉纪与寒武纪过渡时期, 大气氧含量和其他环境条件发生重要变化, 突破关键约束, 导致寒武纪大爆发时期动物门类大量首次出现, 并伴随着体形增大、复杂化和广泛的骨骼化过程.

3 环境激发因素

从新元古代晚期至寒武纪早期, 地表环境发生过剧烈的变化, 必然会对地球上的生物演化产生深刻的影响. 同时, 生物作用又会积极地改造地表环境, 从而又影响到生物的演化. 生命与环境的协同演化始终是相辅相成的连环过程. 这里我们将重点从大地构造背景、古气候、海水化学性质及大气氧含量的变化等方面来讨论导致寒武纪大爆发的环境因素.

3.1 大地构造背景

一般来说, 超大陆的聚合时期生物多样性骤然减少, 超大陆裂解时期生物多样性急剧增加. 显生宙以来的大绝灭和大辐射事件与超大陆的聚合和解体有一定的对应关系(Valentine 和 Moores, 1970). 寒武纪大爆发在本质上不同于显生宙以来的大绝灭之后的大辐射: 寒武纪大爆发的核心内容是大量动物门类的首次出现, 当然也伴随着属种多样性的增加; 大辐射主要是属种多样性快速增加, 不涉及新门类出现. 新元古代早期罗迪尼亚超大陆的聚合与解体似乎对动物的演化没有影响, 可能是当时还没有后生动物, 或者是由于其他环境条件的约束, 超大陆解体没有促成动物的辐射演化. 新元古代末期至寒武纪早期的泛非构造运动(Pan-African Orogeny)是冈瓦纳超大陆的聚合时期, 其中东非构造带(East African Orogen)形成于 750~620 Ma, 在时间上早于寒武纪大爆发, 而巴西利亚-达玛兰构造带(Brasilina-Damara Orogen)和库嘎构造带(Kuungan Orogen)形成时间分别为 630~520 和 570~530 Ma, 在时间上虽然开始较早但是一直持续到寒武纪大爆发时期(Li 和 Powell, 2001; Meert, 2003; Rogers 和 Santosh, 2004; Campbell 和 Squire, 2010; Meert, 2011). 可见, 冈瓦纳超大陆的最终形成在时间上比寒武纪大爆发略早或近乎同期, 据此推测二者之间可能存在某种关系是完全合乎逻辑的. 冈瓦纳超大陆聚合时期, 形成几条绵延数千公里的巨型山脉, 超强的风化剥蚀作用不仅对海水的组成和全球的气候格局产生深刻影响, 同时将营养物质(例如磷)带入海洋, 导致生物量快速增长和有机碳快速埋藏, 因此导致大气氧含量升高, 促进生物演化(Knoll 和 Walter, 1992; Brasier 和 Lindsay, 2001; Squire 等, 2006; Campbell 和 Allen, 2008; Campbell 和 Squire, 2010).

氧气和营养元素磷是动物生命活动所必需的, 海洋环境中磷、氮和其他营养物质的富集会导致原始生产力的增加(Howarth, 1988; Tyrrell, 1999), 但并不与动物属种多样性和门类多样性直接关联. 当然, 新元古代至寒武纪过渡时期全球范围内的富磷事件会对该期化石的保存提供有利条件. 超大陆的聚合与分裂不仅仅发生在埃迪卡拉纪至寒武纪过渡时期, 也没有证据能够说明早期海洋磷浓度达不到后生动物的需求水平. 相反, 有研究表明新元古代海洋中溶解磷的浓度甚至要比寒武纪时期的水平高出很多(Planavsky 等, 2010). 因此, 冈瓦纳超大陆的聚合对生物演化的影响是间接的, 不能作为寒武大爆发的直接驱动力, 而是通过改变大气氧水平和海洋化学条件来发挥作用.

3.2 雪球地球

新元古代成冰纪(850~635 Ma)地球经历了至少两次全球范围的极端寒冷气候事件, 分别为 Sturtian 冰期(~716~712 Ma)和 Marinoan 冰期(~650~635 Ma), 代表两次雪球地球事件. 雪球地球事件本身对生物界来说是灾难性的(Hoffman 等, 1998), 但可以对其后的生物演化产生重要影响(Fedonkin, 2003). 大陆冰川的剥蚀作用以及冰川消融时期河流的搬运作用将大量的磷带入海洋, 导致生物量快速增长和有机碳快速埋藏, 因此导致大气含氧量升高, 促进生物演化. 可见, 雪球地球对生物界的影响也是间接的, 通过磷和氧的相互协调增长得以实现(Planavsky 等, 2010; Papineau, 2010). Sturtian 冰期对生物演化的影响目前不得而知. Marinoan 冰期结束不久, 地球上出现了最早的复杂多细胞生物群(Yuan 等, 2011)和可能的动物胚胎化石(Yin 等, 2007), 约 100 Ma 之后才发生了寒武纪大爆发. 因此, 雪球地球的结束虽然有可能刺激了复杂多细胞生物的演化, 但与寒武纪大爆发在时间上不密切相关.

3.3 海水水质变化

海洋浮游植物细胞大小适应演化研究表明, 构

成现代海洋原始生产力主体的是细胞体积较大的网采浮游植物(net-phytoplankton, 2~200 μm), 这一大小范围可以逃避浮游动物的吞噬, 而浮游植物的最佳大小是直径为 0.2~2 μm 的超微浮游植物(picoplankton)(Jiang 等, 2005). 寒武纪大爆发时期浮游动物向水体中扩散导致海洋浮游微生物由超微浮游植物向网采浮游植物演化. 因此, Butterfield(2009)提出, 在浮游后生动物演化之前的前寒武纪, 海洋浮游微生物是以原核生物蓝细菌为主的超微浮游植物, 细胞微小, 不易凝聚, 也无法下沉, 从而导致分层、富含有机质、缺氧和浑浊的水体; 寒武纪以来的海洋浮游植物以真核藻类为主, 细胞较大, 容易凝聚和下沉, 海水从此变得清澈透明并富含氧份. 以超微浮游植物为主导的浑浊海水, 即便是大气氧含量较高, 海水中仍然可能缺氧, 甚至硫化. 这里需要说明的是, 这种水质的优化是由浮游后生动物的演化而引起的, 所以可以看做是寒武纪大爆发的结果, 而不是原因. 无论如何, 这一假说需要在将来的研究工作中加以验证.

3.4 海水化学组成

海水盐度演化的理论模型认为, 原始海水的盐度相当于现代海水的盐度的 1.5~2 倍(50‰~70‰), 直到埃迪卡拉纪末期才突然降低到现代海水的盐度水平, 即 35‰. 因为绝大多数后生动物对盐度的忍耐上限是 50‰, 所以 Knauth(1998, 2005)认为, 埃迪卡拉纪末期的盐度降低事件是导致寒武纪大爆发的重要环境因素. 然而, 海水盐度骤然降低需要通过大规模的盐岩沉积事件来实现, 该盐度降低假说所依据的 Hormuz 岩盐沉积目前还没有准确的年龄限定(Hay 等, 2006), 真核生物在新元古代广泛存在的事实也不支持高盐度的说法. 另外, 这一假说缺乏直接的盐度证据, 只有获得足够多的盐度数据才能得到证实或证伪.

古海水包裹体数据显示, 寒武纪早期海水钙离子浓度增高 3 倍之多, 因此导致了许多动物门类的钙化作用(Brennan 等, 2004; Berner, 2004). 寒武纪早期全球范围的海侵事件被认为是海水钙离子浓度升高的主要原因(Peter 和 Gaines, 2012). 可是, 钙离子浓度的升高的同时伴随着硫酸盐浓度的降低, 这与寒武纪早期生物扰动的增强导致海水硫酸盐浓度的升高相互矛盾(Canfield 和 Farquhar, 2009).

3.5 大气氧水平

虽然极个别动物可以在永久缺氧的环境中生存(Danovaro 等, 2010), 但绝大多数动物对氧的依赖是绝对的. 海洋后生动物对氧的最低需求很宽泛地限定在 5%~50%PAL(Catling 等, 2005), 而动物要维持一定程度的多样性, 对氧的需求不低于 25%PAL (Petsch, 2004). 氧的富集对生物来说不总是有利因素, 氧不仅是厌氧生物的灾难, 而且会导致所有生物有机体氧化分解. 为了克服被氧化分解, 生物演化出许多机制, 例如: 细胞聚集并发生形态功能分化, 表层细胞专门行使保护功能. 从这种意义上讲, 氧是生物多细胞化的激发因素(Decker 和 van Holde, 2011).

寒武纪初期后生动物已在浅海区域广泛分布, 表明大气氧含量应不低于 25%PAL. 地球化学关于海洋氧化还原条件的研究表明, 在元古代的大部分时间内, 海洋具有分层的特点, 表层海水氧化而深部海水缺氧富铁或者硫化(Kendall 等, 2012). 表层海水早在 742 Ma 之前就完全氧化(Canfield 等, 2008), 而深部海水直到 Gaskiers 冰期(582 Ma)之后(Canfield 等, 2007), 甚至到寒武纪第三阶才氧化(Wang 等, 2012). 深部海水氧化需要大气氧不低于 15%PAL(Canfield 等, 2007), 深部海水要维持缺氧需要大气氧不超过 40%PAL(Canfield, 2005; Kump, 2008). 因此, 如果晚埃迪卡拉世至早寒武世依然存在深海缺氧时期, 大气氧水平大致可以限定在 15%~40%PAL. 氧究竟是不是寒武纪大爆发的关键约束因素, 主要问题是缺乏直接而精确的量化数据. 虽然据冈瓦纳超大陆的聚合以及雪球地球的结束推测, 在埃迪卡拉纪至寒武纪早期大气氧含量可能持续升高, 但是目前还缺乏相关地球化学证据. 具体什么时候表层海水含氧量突破动物维持一定程度的多样性的最低需求(相当于 25%PAL), 目前还不得而知. 如果很早就达到这个水平, 那么氧对寒武大爆发来说就不是约束.

4 发育基因调控网络

动物多种多样躯体构型的发育构建受基因调控网路的控制, 动物门类躯体构型的演化由基因调控网路的组成和结构随时间的变化而决定(Davidson 和 Erwin, 2006; Davidson, 2010). 因此, 发育基因调控网路的构成、组织结构、基因构件的功能以及它们的演化等, 是动物发育演化的基本内在因素(Carroll 等,

2001; Davidson 和 Erwin, 2006, 2009; Davidson, 2010). 关于基因调控网路是否为导致寒武纪大爆发的内在因素, 关键问题是: 决定后生动物的祖先和两侧对称动物的祖先的发育基因构成是什么? 基因调控网络是如何决定不同动物门类的形态区别的? 基因调控网路形成在时间上是否与寒武纪大爆发同时?

十多个后生动物门类全基因组测序研究表明, 只有一少部分基因(~20000)参与动物躯体和器官的发育构建(Carroll 等, 2001, Erwin, 2009). 早期的研究认识到, 后生动物的共同祖先可能只有 2 个 Hox 基因(控制动物前后轴的构建), 两侧对称动物的共同祖先至少有 7 个 Hox 基因(de Rosa 等, 1999; Balavoine 等, 2002), 从基础动物向两侧对称动物演化至少需要新增加 5 个 Hox 基因. 因此, 许多学者认为两侧对称动物发育调控系统的建立, 包括 Hox 基因扩增, 是寒武纪大爆发的主要内在原因(Valentine 等, 1996; Peterson 和 Davidson, 2000; Valentine, 2001; Erwin 和 Davidson, 2002). 然而, Hox 及其他基因数量的扩增不一定意味着动物形态复杂性的增加. 动物的形态演化不是太依赖于基因的构成, 而更多的是依赖于如何利用和多大程度上利用已有的基因, 因为很多基因可能长期不被利用(Carroll, 2005).

随着基因组研究的不断深入, 发现基因数目的多少和动物形态复杂程度没有直接的对应关系, 也不决定动物门类间的形态差别. 原来认为是两侧对称动物的基因可以在海绵动物、刺胞动物和扁盘动物等基础动物门类以及原生生物团藻等更原始的类群中存在(Larroux 等, 2006; Erwin, 2009; Adamska 等, 2011). 所有后生动物的基因调控网络的基本构成是一致的, 后生动物共同祖先与两侧对称动物享有同等复杂程度的基因构成(Harcet 等, 2010; Adamska 等, 2011). 因此, 两侧对称动物的基因调控网络在动物多细胞化过程中就已经形成, 早于两侧对称动物的分异演化, 当然也早于寒武纪大爆发. 这进一步说明, 寒武纪大爆发需要环境激发因素. 那么如何来解释门类间形态的差异以及自寒武纪以来动物门类躯体构型的稳定性呢?

研究发现, 基因调控网络具有复杂的模块结构, 模块间的组合、连接和启动的不同决定动物门类间的形态差异(Davidson 和 Erwin, 2006), 例如: 基础动物门类在形态上相对简单, 不是因为缺少了某些基因模块; 海绵动物、节肢动物以及脊椎动物在形态上巨大的差异不是因为它们各自有其独特的基因组成, 而是对共享基因调控网路内基因模块间的不同组合利用的结果(Erwin, 2007; Erwin 等, 2011). 换句话说, 新门类的产生不依赖于新基因的出现, 甚至也不依靠新的表达, 主要是基因模块之间如何组合和如何连接的问题. 另外, 基因调控网络具有等级结构, 高层模块构成具有谱系特色的基因核, 决定门及门以上谱系的形态演化; 基层模块组合和利用的变化, 如 plug-ins 和 I/O switches 的不同利用, 决定门以下纲、目、科的发育和演化; 基因调控网络里的最后处理单元的变化使用, 如分化显型单元(differentiation gene batteries)的变化, 决定成种作用. 基因核在演化过程中极度保守, 因此导致动物门类的躯体构型自寒武纪出现以来形态的稳定性(Davidson 和 Erwin, 2006, 2009).

既然所有后生动物共享的发育基因调控网路在动物门类分异演化之前就已形成, 那么如何来理解动物形态复杂性的演化呢? 进化发育生物学家推测, 动物形态的复杂性可能与发育基因调控网络的深度以及基因模块的数量和多样性有关(Davidson 和 Erwin, 2009). 例如, 在基因调控网路演化过程中, microRNAs 数量的多少能较好的反映动物形态的复杂性, microRNAs 的丢失和获得会分别导致形态的次生简化和进一步复杂化(Philippe 等, 2011). 目前已发现三次 microRNAs 数量快速增长时期, 分别与两侧对称动物、脊椎动物以及灵长类动物的起源相对应, 其中两侧对称动物新获得 32 个 microRNAs(Peterson 等, 2009). 如果我们接受动物门类浅时分异演化模式, microRNAs 的演化可能是寒武纪大爆发时期动物复杂性快速增长的重要原因.

5 “生态雪球”效应

古生物化石证据和分子生物钟研究都表明基因调控网络在寒武纪大爆发之前就已建立. 基因调控网路的形成是寒武纪大爆发的前提条件, 而不是直接原因. 因此, 很多学者认为寒武纪大爆发是一种生态现象, 并提出许多生态驱动学说. 其中, 有些学说将原因与结果混淆, 因此陷入了“鸡与蛋”先后演化关系循环论证的陷阱之中. 下面将简要讨论各种生态效应学说存在的主要问题, 最后阐述生态效应与寒武纪大爆发的关系.

5.1 生态空位学说

地质历史时期的生物大绝灭事件之后通常紧随着生物的大辐射演化事件. 有些学者认为, 在寒武纪大爆发之前不久, 宏体埃迪卡拉型生物群和以*Cloudina-Namacalathus* 为代表的管状生物群绝灭, 为寒武纪初期后生动物的演化提供了生态机会(Knoll和Carroll, 1999; Amthor等, 2003). 可是, 大绝灭之后的辐射演化事件主要是没有绝灭的孑遗类群的辐射演化, 不涉及新门类的首次出现, 而寒武纪大爆发主要是大量不同动物门类的首次出现, 与大绝灭之后的辐射演化事件在本质上是不同的(Marshall, 2006; Erwin 等, 2011; Erwin 和 Tweedt, 2012). 因此, 生态空位学说不适用于寒武纪大爆发.

5.2 收成学说

收成学说认为, 前寒武纪的生态系统缺乏异养食植生物, 生物多样化程度受到自我约束; 一旦异养营养方式出现, 就会激发多样性自我增殖反馈机制, 导致异养原生生物、后生动植物的同时起源和辐射演化(Stanley, 1973, 1976). 虽然异养营养方式的出现可以引起生物多样性的增长, 但收成学说不能从时间和本质属性上解释寒武纪大爆发. 首先, 寒武纪大爆发的本质不只是多样性增长的问题. 其次, 异养原生生物起源很早(Porter, 2011), 食藻席的后生动物(例如 *Kimberella*)也在 555 Ma 之前就出现. 为何两侧对称动物门类要等到寒武纪早期才大量出现呢?

5.3 浮游动物生态效应学说

寒武纪大爆发时期, 海洋浮游植物(疑源类)也发生了重要的辐射演化事件. 浮游植物构成现代海洋生态系统原始生产力的主体部分, 但即便是体积较大的网采浮游植物(2~200 μm)个体也很小, 不能作为底栖动物的直接食物来源, 需要经过浮游动物的重新包装, 产生较大颗粒的粪便和尸体为底栖动物提供食物(Butterfield, 1997, 2001). 因此, 浮游后生动物的生态效应学说认为, 浮游植物的繁盛会导致浮游动物的多样化, 浮游动物的重新包装生态效应通过提供食物来源进一步刺激宏体底栖动物的演化(Levinton, 2001). 这一学说的主要问题在于, 疑源类的辐射演化与寒武纪大爆发同步, 本身也需要激发因素. 另外, 也有可能是寒武纪大爆发时期后生动物向水体扩散, 导致浮游后生动物的出现, 进而激发了浮游植物的多样化(Butterfield, 2009). 因此, 就出现了类似"先有鸡还是先有蛋"的问题. 是浮游植物多样化刺激浮游动物演化, 从而导致底栖动物的爆发? 还是寒武纪大爆发导致浮游后生动物出现, 因而刺激了浮游植物的演化? 因此, 疑源类在寒武纪的辐射演化以及浮游后生动物的出现也可以看做是寒武纪大爆发的组成部分, 是结果而不是原因. 但是, 浮游动物的重新包装效应对底栖动物与浮游植物之间的生态联系起到了食物链桥梁作用.

5.4 底质革新学说

寒武纪大爆发时期海底底质发生了根本性的变化. 埃迪卡拉纪海底是藻席覆盖的底质, 与海水交流不通畅, 不利于底栖动物发展, 而寒武纪开始形成了具有强烈生物扰动的混合底质, 增加了底质的渗透性和复杂性, 更有利于底栖动物的多样化(Seilacher和Pflüger, 1994; Bottjer等, 2000). 底质革新具有积极的生态效应, 底栖动物必须适应新的混合底质, 导致适应策略的多元化, 所以被认为是寒武纪大爆发的重要激发因素(Thayer, 1979; Bottjer 等, 2000; Meysmann 等, 2006). 另外, 内栖生活方式也可能是逃避捕食的一种适应演化策略(Seilacher, 2007). 无论如何, 混合底质的形成需要大量的动物去扰动. 可见, 底质革新学说同样也存在"先有鸡还是先有蛋"的问题. 因此, 更为合理的解释是, 强烈生物扰动作用的出现也是寒武纪大爆发的结果, 而不是原因. 但是, 不能否认, 混合底质的形成对底栖动物的演化具有积极的反馈作用.

5.5 捕食压力学说

捕食压力学说是最广泛被接受的寒武纪大爆发的生态原因(Evans, 1912; Hutchinson, 1961; Vermeij, 1990; Bengtson, 2002; Peterson 等, 2005; Erwin 等, 2011). 捕食与被捕食生态关系的建立导致动物躯体骨骼化、体积增大、运动和逃逸能力的增强、伪装、毒性攻击与防御、内栖生活等一系列生态适应演化策略. 然而, 大型捕食者本身是在寒武纪大爆发时期出现的复杂动物, 它们位于食物链金字塔的上层, 理论上应出现于初级消费者之后. 如果是捕食者的出现刺激寒武大爆发, 谁来激发它们的出现和演化呢? 同样, 又陷入"先有鸡还是先有蛋"的陷阱之中. 捕食生活方式需要消耗更多的能量和氧气, 捕食的起源

可能与大气含氧量的升高有关(Erwin 等, 2011). 因此, 捕食与被捕食生态关系的建立虽然具有积极的生态效应, 但仍然应视作是寒武纪大爆发的组成部分, 而不是生态诱发因素.

5.6 形态景观崎岖化学说

形态景观崎岖化学说(roughening of fitness landscapes)认为, 任何动物的生存和演化都有很多需求, 但需求通常得不到满足, 需求受挫会导致适应策略的多样化, 从而导致动物形态的多样化(Marshall, 2003, 2006). 例如, 动物都想强大, 不想成为其他动物的捕食对象, 就演化出许多种攻击和防御适应策略, 比如骨骼化、体形增大等等. 埃迪卡拉纪的形态景观相对平缓, 而寒武纪形态景观十分崎岖, 是由于需求受挫所致(Marshall, 2006). 这一学说与捕食压力学说在本质上基本是一致的, 因此面临同样的问题.

5.7 生态系统工程效应学说

生态系统工程效应学说(ecosystem engineering)认为, 生物的环境效应为其他生物提供良好的生存条件, 这种积极反馈作用可以促进多样性增长. 与埃迪卡拉纪的生态系统相比, 寒武纪初期生态系统工程的物理效应和化学效应都相应的有所扩张(Erwin 和 Tweedt, 2012): 古杯礁的发育增加了动物栖居环境结构的复杂性; 生物扰动增强导致混合底质形成, 不仅使底质物理结构复杂化, 促进沉积物与水体之间的交流, 同时还改变底质的氧化还原条件; 浮游动物的出现不仅可以促进水体循环并氧化, 同时还为底栖动物与浮游植物之间搭建了营养桥梁; 多孔动物(海绵和古杯动物)的抽水泵作用促进水体混合和氧化. 由此可见, 寒武纪大爆发伴随着生态系统工程的扩张, 但生态系统工程效应需要大量的、不同类型的动物去完成. 因此, 我们可以这样来理解因果关系, 寒武纪大爆发导致生态系统工程效应的扩张, 生态系统工程的积极反馈作用进一步促进动物多样性增长.

5.8 讨论

动物之间复杂生态关系建立的前提是不同类型动物的大量存在, 因此以后生动物为主导的海洋生态系统的初次形成是寒武纪大爆发的结果而不是原因. 动物与动物之间以及动物与环境之间的生态效应又会对动物的演化产生积极的反馈作用, 促进动物多样性的增长. 动物的早期演化类似于滚雪球效应, 一旦环境条件突破关键约束, 动物的数量和种类就会快速增长, “生态雪球”就会在适宜的环境条件下自发滚动、不断扩大, 结果导致动物适应演化策略的多样化并迅速向各个生态领域扩张. 从生态效应的意义上讲, 寒武纪大爆发实际上是后生动物在生态上获得空前的成功, 通过一系列的连环生态效应得以实现. 如果动物门类分异演化发生在寒武纪大爆发之前, 则以上讨论的生态效应很可能没有导致新门类的产生. 如果动物门类分异演化与寒武纪大爆发同步, 则后生动物生态扩张的同时还伴随着新门类的起源.

6 结论和认识

(1) 后生动物门类在化石记录中的首次出现体现了阶段性和不等时性, 部分基础动物门类和极少数冠轮动物门类很可能在晚埃迪卡拉世就已出现, 钙化基础动物门类和绝大多数两侧对称动物是在寒武纪早期较短的时间内相继出现的; 在原口动物中, 冠轮动物门类从寒武纪好运阶至第三阶不断有新门类陆续出现, 蜕皮动物门类始见于寒武纪第二阶, 大量出现于第三阶; 所有后口动物门类都在第三阶首次出现.

(2) 寒武纪大爆发的本质是后生动物门类(主要是两侧对称动物)于寒武纪早期爆发式出现的生物演化事件, 至少涉及 20 个现生动物门类和 6 个绝灭动物门类.

(3) 关于动物门类分异演化的时间, 目前还存在深时分异和浅时分异的争议. 深时分异模式虽然得到多数分子生物钟研究结果的支持, 但是缺乏化石证据的支撑. 浅时分异模式虽然得到化石记录的支持, 但是必须解释如何从一个共同祖先在相对较短时间内(541~521 Ma)分异演化出如此众多、形态各异的动物门类.

(4) 所有后生动物享有基本相似的发育基因调控网路, 新门类的产生不依赖新基因的出现. 基因调控网路具有模块结构和等级结构, 基因模块的不同组合和连接方式以及层次结构决定谱系间的形态差异.

(5) 控制动物发育的基因调控网络在寒武纪大爆发之前就已经形成, 基因调控网络的建立是寒武纪大爆发的必要条件而不是充分条件. 因此, 寒武纪

大爆发需要外在因素激发.

(6) 大气氧水平、海水盐度和钙离子浓度的变化等是潜在的环境激发因素, 但是需要根据更多更精确的年代学和地球化学数据, 建立寒武纪大爆发与环境变化在时间上和因果关系上的相关性.

(7) 积极的生态反馈作用虽然可以促进生物多样性增长, 但不是寒武纪大爆发的激发起因.

(8) 生态效应是否可以导致新门类的产生, 目前还无法确定.

(9) 当环境变化突破关键约束, 动物的数量和种类就会快速增长, 从而导致复杂生态关系的建立, 生态效应的积极反馈作用又会进一步促进动物多样性增长. 寒武纪大爆发是以后生动物为主导的海洋生态系统的初次建立, 通过"生态雪球"效应(一系列的生态连环效应)实现.

7 研究展望

虽然寒武纪大爆发研究取得许多重要的认识, 但同时也存在许多亟待解决的科学问题, 未来的研究需要从以下几个方面重点突破.

晚埃迪卡拉世(582~541 Ma)至寒武纪前三阶(541~514 Ma)是寒武纪大爆发的关键时期, 这一地质历史时期高精度的年代地层框架的建立是认识寒武纪大爆发的延续时限、发生过程以及与环境变化的对应关系等一系列科学问题的前提和基础. 晚埃迪卡拉世内部划分还没有形成一致的方案, 也没有同位素年龄数据. 寒武系 4 统 10 阶的划分方案已经正式确立, 但是各统各阶的底界目前还缺乏精确的年龄数据. 寒武系前二统各包含二个阶, 是寒武纪大爆发最重要时期, 但第二到四阶的底界还没有正式确立.

寒武纪大爆发涉及 20 个现生动物门类和至少 6 个绝灭动物门类, 还有 18 个现生动物门类在寒武纪大爆发时期没有化石代表. 除苔藓动物门之外, 其他所有具矿化骨骼的现生动物门类在寒武纪大爆发时期相继出现. 另外, 寒武纪大爆发时期出现的 20 个现生动物门类中包含了许多没有矿化骨骼的门类, 都是在特意埋藏的软躯体化石库中发现的. 这说明, 寒武纪大爆发很可能不只是涉及已知的 20 个现生门类, 更多的门类有待于进一步的发现和研究, 最有可能发现于埃迪卡拉纪至寒武纪过渡时期的软躯体化石库中. 因此, 该关键时期新软躯体化石库的发现, 以及对澄江生物群等一系列已知的软躯体化石生物群的继续发掘与研究, 是今后研究工作的重点.

目前对寒武纪大爆发的规模和过程的认识是基于动物门类的化石首现而建立的, 其中很多没有矿化骨骼门类的最早化石代表仅发现澄江生物群. 因此, 目前的认识是暂时, 很可能随着更早期的布尔吉斯页岩型生物群的发现与研究发生变化, 需要在将来的研究工作去验证或修正.

分子生物钟研究结果表明动物门类的起源与分异演化时间明显早于各门类最早的化石记录, 也就是分异演化发生在寒武纪大爆发之前. 因此, 存在深时分异和浅时分异的争议. 解决争议的途径只有两个, 其一是提高分子生物钟研究的准确性, 其二是追寻寒武纪动物门类的祖先. 化石记录表明超过半数的现生动物门类在寒武纪早期就已经出现, 并形成了以后生动物为主导的海洋生态系统. 因此, 动物门类的实际起源和分异演化时间应不会晚于寒武纪大爆发, 化石记录和深时分异在本质上并不矛盾, 只是存在较长时期的时间差. 如果基于分子生物钟研究数据的深时分异演化模式成立, 那么许多动物门类就应该在寒武纪之前的海洋中存在. 早期的动物可能个体小、数量少、没有矿化骨骼、生态地位卑微, 因此不易保存、不易发现. 然而, 既然存在了, 就有可能优先在特意埋藏的化石库中保存下来. 可见, 发现理想的寒武纪之前的, 特别是埃迪卡拉纪的软躯体生物化石群是解决问题的关键.

动物发育基因调控网路很可能在动物多细胞化过程中就已建立, 寒武纪大爆发的内因条件早就具备, 因此外因激发是关键. 寒武纪大爆发很可能是环境变化突破关键约束而导致的后生动物首次生态扩张. 虽然在寒武纪大爆发时期大气氧含量以及海水的物理化学性质(氧含量、清澈度、盐度、Ca^{2+}浓度和微量元素含量等)发生过重要的变化, 但是由于缺乏精确而直接的环境因素数据, 无法判断何种环境因素制约动物的生态扩张. 例如, 究竟什么时候开始氧含量达到动物维持一定程度多样性的最低需求(相当于 25%PAL). 如果很早就达到这个水平, 那么氧含量就不是关键约束. 另外, 环境参数变化和动物的形态及生理功能的演化之间的关系也是研究的薄弱环节. 例如, 如何来确定一定的含氧条件对动物形态、大小及生理功能的选择性.

寒武纪大爆发在本质上是后生动物在生态上获

得空前的成功, 通过一系列的生态连环效应得以实现. 毫无疑问, 生态效应的积极反馈作用可以促进动物多样性的增长, 这一点可以从现代的生态系统工程效应研究和寒武纪之后的生物辐射演化事件研究得到证实. 然而, 寒武纪大爆发不仅仅是多样性增长的问题, 涉及许多动物门类在地质历史时期的首次出现, 与之后的辐射演化事件有本质的不同. 问题的关键是生态效应是否可以导致新门类的出现? 如果可以, 为何寒武纪大爆发之后的辐射演化事件没有导致新门类的出现呢? 如果不可以, 那么动物门类在寒武纪大爆发之前就已存在. 再次表明, 动物门类很可能起源于寒武纪之前更早的地质历史时期. 因此, 发现并研究寒武纪大爆发时期动物门类的祖先类型是古生物学研究的首要任务. 尽管古生物学家们长期的努力证明这项任务十分艰难, 但仍然是值得我们继续探索研究的课题.

致谢 感谢地球生物学前沿论坛组委会付出的辛勤劳动以及与会专家们的热烈讨论.

参考文献

舒德干, 张兴亮, 韩健, 等. 2009. 再论寒武纪大爆发和动物树成型. 古生物学报, 48: 414–427

Adamska M, Degnan B M, Green K, et al. 2011. What sponges can tell us about the evolution of developmental processes. Zoology, 114: 1–10

Amthor J E, Grotzinger J P, Schroeder S, et al. 2003. Extinction of Cloudina and Namacalathus at the Precambrian-Cambrian boundary in Oman. Geology, 31: 431–434

Aris-Brosou S, Yang Z. 2003. Bayesian models of episodic evolution support a late Precambrian explosive diversification of the Metazoa. Mol Biol Evol, 20: 1947–1954

Baguñà J, Riutort M. 2004. The dawn of bilaterian animals: The case of acoelomorph flatworms. Bioessays, 26: 1046–1057

Balavoine G, de Rosa R, Adoutte A. 2002. Hox clusters and bilaterian phylogeny. Mol Phylogenet Evol, 24: 137–147

Bengtson S. 2002. Origins and early evolution of predation. Paleont Soc Pap, 8: 289–317

Berner R A. 2004. A model for calcium, magnesium and sulfate in seawater over Phanerozoic time. Am J Sci, 304: 438–453

Blair J E. 2009. Animals(Metazoa). In: Hedges S B, Kumar S, eds. The Timetree of Life. Oxford: Oxford University Press. 223–230

Bottjer D J, Hagadorn J W, Dornbos S Q. 2000. The Cambrian substrate revolution. GSA Today, 10: 1–7

Brasier M D, Lindsay J F. 2001. Did supercontinental amalgamation trigger the “Cambrian explosion”? In: Zhuralev A Y, Riding R, eds. The Ecology of the Cambrian Radiation. New York: Columbia University Press. 69–89

Brennan S T, Lowenstein T K, Horita J. 2004. Seawater chemistry and the advent of biocalcification. Geology, 32: 473–476

Butterfield N J. 1997. Plankton ecology and the Proterozoic-Phanerozoic transition. Paleobiology, 23: 247–262

Butterfield N J. 2001. Cambrian food webs. In: Briggs D E G, Crowther P R, eds. Palaeobiology II. Oxford: Blackwell Science. 40–43

Butterfield N J. 2009. Oxygen, animals and oceanic ventilation: An alternative view. Geobiology, 7: 1–7

Campbell I H, Allen C M. 2008. Formation of supercontinents linked to increases in atmospheric oxygen. Nat Geosci, 1: 554–558

Campbell I H, Squire R J. 2010. The mountains that triggered the Late Neoproterozoic increase in oxygen: The second great oxide-tion event. Geochim Cosmochim Acta, 74: 4187–4206

Canfield D E. 2005. The early history of atmospheric oxygen: Homage to Robert M. Garrels. Annu Rev Earth Planet Sci, 33: 1–36

Canfield D E, Farquhar J. 2009. Animal evolution, bioturbation, and the sulfate concentration of the oceans. Proc Natl Acad Sci USA, 106: 8123–8127

Canfield D E, Poulton S W, Knoll A H. et al. 2008. Ferruginous conditions dominated later Neoproterozoic deep-water chemistry. Science, 321: 949–952

Canfield D E, Poulton S W, Narbonne G M. 2007. Late-Neopro-terozoic deep-ocean oxygenation and the rise of animal life. Science, 315: 92–95

Carroll S B. 2005. Endless Forms Most Beautiful: the New Science of Evo Devo and the Making of the Animal Kingdom. New York: W. W. Norton. 1–350

Carroll S B, Grenier J K, Weather S D. 2001. From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design. Oxford: Blackwell Science. 1–214

Catling D C, Glein C R, Zahnle K J, et al. 2005. Why O_2 is required by complex life on habitable planets and the concept of planetary “oxygenation time”. Astrobiology, 5: 415–438

Chen J Y, Schopf J W, Bottjer D J, et al. 2007. Raman spectra of a Lower Cambrian ctenophore embryo from southwestern Shaanxi, China. Proc Natl Acad Sci USA, 104: 6289–6293

Cloud P E Jr. 1948. Some problems and patterns of evolution exemplified by fossil invertebrates. Evolution, 2: 322–350
Conway Morris, S. 2000. The Cambrian ‘‘explosion’’: Slow-fuse or megatonnage? Proc Natl Acad Sci USA, 97: 4426–4429
Conway Morris S, Peel J S. 2008. The earliest annelids: Lower Cambrian polychaetes from the Sirius Passet Lagerstätte, Peary Land, North Greenland. Acta Palaeontol Pol, 53: 137–148
Danovaro R, Dell'Anno A, Pusceddu A, et al. 2010. The first metazoan living in permanently anoxic conditions. BMC Biol, 8: 30
Davidson E H. 2010. Emerging properties of animal gene regulatory networks. Nature, 468: 911–920
Davidson E H, Erwin D H. 2009. An integrated view of Precambrian eumetazoan evolution. Cold Spring Harb Sym, 74: 65–80
Davidson E H, Erwin D H. 2006. Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans. Science, 311: 796–800
Decker H, van Holde K E. 2011. Oxygen and the Evolution of Life. Heidelberg: Springer. 1–172
de Rosa R, Grenier J K, Andreeva T, et al. 1999. Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution. Nature, 399: 772–776
Dong X P, Bengtson S, Gostling N J, et al. 2010. The anatomy, taphonomy, taxonomy and systematic affinity of *Markuelia*: Early Cambrian to Early Ordovician scalidophorans. Palaeontology, 53: 1291–1314
Erwin D H. 2007. Disparity: Morphological pattern and developmental context. Palaeontology, 50: 57–73
Erwin D H. 2009. Early origin of the bilaterian developmental toolkit. Philos Trans R Soc B-Biol Sci, 364: 2253–2261
Erwin D H, Davidson E H. 2002. The last common bilaterian ancestor. Development, 129: 3021–3032
Erwin D H, Laflamme M, Tweedt S M, et al. 2011. The Cambrian conundrum: Early divergence and later ecological success in the early history of animals. Science, 334: 1901–1907
Erwin D H, Tweedt S. 2012. Ecological drivers of the Ediacaran-Cambrian diversification of Metazoa. Evol Ecol, 26: 417–433
Evans J S. 1912. The sudden appearance of the Cambrian fauna. In: 11th International Geological Congress, Stockholm. 1: 543–546
Fedonkin M A. 2003. The origin of the Metazoa in the light of Proterozoic fossil record. Paleont Res, 7: 9–41
Fedonkin M A, Gehling J, Grey K, et al. 2007. The Rise of Animals: Evolution and Diversification of the Kingdom Animalia. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 1–326
Fedonkin M A, Waggoner B M. 1997. The late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism. Nature, 388: 868–871
Grimaldi D A, Engel M S, Nascibene P C. 2002. Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar(Burma): Its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. Amer Mus Nat Hist, 3361: 1–71
Han J, Kubota S, Uchida H, et al. 2010. Tiny sea anemone from the Lower Cambrian of China. Plos One, 5: e13276. doi:10.1371/journal.pone.0013276.
Harcet M., Roller M, Cetkovic H, et al. 2010. Demosponge EST sequencing reveals a complex genetic toolkit of the simplest metazoan. Mol Biol Evol, 27: 2747–2756
Hay W W, Migdisov A, Balukhovsky A N, et al. 2006. Evaporites and the salinity of the ocean during the Phanerozoic: Implications for climate, ocean circulation and life. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 240: 3–46
Hoffman P F, Kaufman A J, Halverson G P, et al. 1998. A Neoproterozoic Snowball Earth. Science, 281: 1342–1346
Hou X G, Aldridge R J, Bergstrom J, et al. 2004. The Cambrian fossils of Chengjiang, China: The flowering of early animal life. Oxford: Blackwell. 1–233
Hou X G, Aldridge R J, Siveter D J, et al. 2011. An early Cambrian hemichordate zooid. Curr Biol, 21: 612–616
Howarth R W. 1988. Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. Ann Rev Ecol Syst, 19: 89–110
Hua H, Chen Z, Yuan X L, et al. 2005. Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal *Cloudina*. Geology, 33: 277–280
Huang D Y, Chen J Y, Vannier J, et al. 2004. Early Cambrian sipunculan worms from southwest China. Proc R Soc B-Biol Sci, 271: 1671–1676
Hutchinson G E. 1961. The biologist poses some problems. In: Sears M, eds. Oceanography, American Association for the Advancement of Science, 67: 85–94
Jiang L, Schofield O M E, Falkowski P G. 2005. Adaptive evolution of phytoplankton cell size. Am Nat, 166: 496–505
Kendall B, Anbar A D, Kappler A, et al. 2012. The global iron cycle. In: Knoll A H, Canfield D C, Konhauser K O, eds. Fundamentals of Geobiology. Oxford: Wiley-Blackwell. 65–92
Knauth L P. 1998. Salinity history of the Earth's early ocean. Nature, 395: 554–555
Knauth L P. 2005. Temperature and salinity history of the Precambrian ocean: Implications for the course of microbial evolution. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 219: 53–69
Knoll A H, Carroll S B. 1999. Early animal evolution: Emerging views from comparative biology and geology. Science, 284: 2129–2137
Knoll A H, Walter M R. 1992. Latest Proterozoic stratigraphy and Earth history. Nature, 356: 673–678
Kouchinsky A, Bengtson S, Runnegar B, et al. 2012. Chronology of early Cambrian biomineralization. Geol Mag, 149: 221–251

Kump L R. 2008. The rise of atmospheric oxygen. Nature, 451: 277–278
Landing E, English A, Keppie J D. 2010. Cambrian origin of all skeletonized metazoan phyla-discovery of Earth's oldest bryozoans (Upper Cambrian, southern Mexico). Geology, 38: 547–350
Larroux C, Fahey B, Liubicich D, et al. 2006. Developmental expression of transcription factor genes in a demosponge: Insight into the origins of metazoan multicellularity. Evol Dev, 8: 150–173
Levinton J S. 2001. Genetics, Paleontology, and Macroevolution. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press. 1–617
Li Z X, Powell C M. 2001. An outline of the palaeongeographic evolution of the Australasian region since the beginning of the Neoproterozoic. Earth-Sci Rev, 53: 237–277
Liu J N, Shu D G, Han J, et al. 2008. Origin, diversification, and relationships of Cambrian lobopods. Gondwana Res, 14: 277–283
Love G D, Grosjean E, Stalvies C, et al. 2009. Fossil steroids record the appearance of Demospongiae during the Cryogenian period. Nature, 457: 718–721
Marshall C R. 2003. Nomethetism and understanding the Cambrian "explosion". Palaios, 18: 195–56
Marshall C R. 2006. Explaining the Cambrian ''explosion'' of animals. Annu Rev Earth Planet Sci, 34: 355–384
Meert J G. 2003. Proterozoic East Gondwana: Supercontinent assembly and breakup. Spec Publ 206, EOS Trans Amer Geophys Union, 84: 372
Meert J G. 2011. Gondwanaland, formation. In: Reitner J, Thiel V, eds. Encyclopedia of Geobiology. Berlin: Springer. 434–436
Meysman F J R, Middelburg J J, Heip C H R. 2006. Bioturbation: A fresh look at Darwin's last idea. Trends Ecol Evol, 21: 688–695
Müller K J, Walossek D, Zakharov A. 1995. Orsten type phosphatized soft-integument preservation and a new record from the Middle Cambrian Kuonamka Formation in Siberia. Neues Jahrbuch Geol Paläont, 197: 101–118
Nielsen C. 2012. Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla. 3rd ed. Oxford: Oxford University Press. 1–402
Papineau D. 2010. Global biogeochemical changes at both ends of the Proterozoic: Insights from phosphorites. Astrobiology, 10: 165–181
Peel J S. 2010. A corset-like fossil from the Cambrian Sirius Passet Lagerstatte of North Greenland and its implications for cycloneuralian evolution. J Paleontol, 84: 332–340
Peters S E, Gaines R R. 2012. Formation of the 'Great Unconformity' as a trigger for the Cambrian explosion. Nature, 484: 363-366
Peterson K J, Davidson E H. 2000. Regulatory evolution and the origin of the bilaterians. Proc Natl Acad Sci USA, 97: 4430–4433
Peterson K J, Dietrich M R, McPeek M A. 2009. MicroRNAs and metazoan macroevolution: Insights into canalization, complexity, and the Cambrian explosion. Bioessays, 31: 736–722
Peterson K J, Mcpeek M A, Evans D A D. 2005. Tempo and mode of early animal evolution: Inferences from rocks, Hox, and molecular clocks. In: Vrba E S, Eldredge N, eds. Macroevolution: Diversity, Disparity, Contingency. Paleobiology, 31(Suppl 2): 36–55
Petsch S T. 2004. The global oxygen cycle. In: Schlesinger W H, ed. Biogeochemistry. Treatise on Geochemistry. 8: 515–555
Philippe H, Brinkmann H, Copley R R, et al. 2011. Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to Xenoturbella. Nature, 470: 255–258
Planavsky N J, Rouxel O J, Bekker A. et al. 2010. The evolution of the marine phosphate reservoir. Nature, 467: 1088–1090
Poinar G J, Buckley R. 2006. Nematode (Nematoda: Mermithidae) and hairworm (Nematomorpha: Chordolidae) parasites in the early Cretaceous amber. J Invertebr Pathol, 93: 36–41
Poinar G J, Kerp H, Hass H. 2008. *Palaeonema phyticum* gen. n., sp. n. (Nematoda: Palaeonematidae fam. n.), a Devonian nematode associated with early land plants. Nematology, 10: 9–14
Porter S. 2011. The rise of predators. Geology, 39: 607–608
Reitner J. 1992. Coralline spongien: Der versuch einer phylogenetisch-taxonomischen analyse. Berliner Geowissenschaftish Abhandlung Reihe E (Paläobiologie), 1: 1–200
Reitner J, Wörheide G. 2002. A Guide to the Classification of Sponges. In: Hooper J N A, Van Soest R W M, eds. Systema Porifera. New York: Kluwer Academic/Plenum. 52–68
Rogers J J W, Santosh M. 2004. Continents and Supercontinents. Oxford: Oxford University Press. 1–289
Rowland S M, Hicks M. 2004. The early Cambrian experiment in reef-building by metazoans. In: Lipps J H, Waggoner B M, eds. Neoproterozoic-Cambrian Biological Revolutions. Paleont Soc Paper, 10: 107–124
Seilacher A. 2007. Trace Fossil Analysis. Heidelberg: Springer. 1–226
Seilacher A, Pflüger F. 1994. From biomats to benthic agriculture: A biohistoric revolution. In: Krumbein W E, Paterson D M, Stal L J, eds. Biostabilization of Sediments. Oldenburg: Universität Oldenburg Press. 97–105
Shu D G. 2008. Cambrian explosion: Birth of animal tree. Gondwana Res, 14: 219–240
Shu D G, Conway Morris S, Han J, et al. 2001. Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte(Lower Cambrian, south China). Nature, 414: 419–424
Shu D G, Conway Morris S, Zhang Z F, et al. 2010. The earliest history of the deuterostomes, the importance of the Chengjiang

Fossil-Lagerstätte. Proc R Soc B-Biol Sci, 277: 165–174
Shu D G, Isozaki Y, Zhang X L, et al. 2014. The birth and evolution of metazoans. Gondwana Res, 25: 896–909
Skovsted C B, Brock G A, Topper T P, et al. 2011. Scleritome construction, biofacies, biostratigraphy and systematics of the tommotiid Eccentrotheca helenia sp. nov. from the early Cambrian of South Australia. Palaeontology, 54: 253–286
Sperling E A, Vinther J. 2010. A placozoan affinity for *Dickinsonia* and the evolution of late Proterozoic metazoan feeding modes. Evol Dev, 12: 201–209
Squire R J, Campbell I H, Allen C M, et al. 2006. Did the Transgondwanan supermountain trigger the explosive radiation of animals on Earth? Earth Planet Sci Lett, 250: 116–133
Stanley S M. 1973. An ecological theory for the sudden origin of multicellular life in the Late Precambrian. Proc Natl Acad Sci USA, 70: 1486–89
Stanley S M. 1976. Ideas on the timing of metazoan diversification. Paleobiology, 2: 209–219
Szaniawski H. 2002. New evidence for the protoconodont origin of chaetognaths. Acta Palaeontol Pol, 47: 405–419
Tang F, Bengtson S, Wang Y, et al. 2011. *Eoandromeda* and the origin of Ctenophora. Evol Dev, 13: 408–414
Thayer C W. 1979. Biological bulldozers and the evolution of marine benthic communities. Science, 203: 458–461
Todd J A, Taylor P D. 1992. The first fossil entoproct. Naturwissenschaften, 79: 311–314
Tyrrell T. 1999. The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production. Nature, 400: 525–531
Valentine J W. 2001. How were vendobiont bodies patterned? Paleobiology, 27: 425–428
Valentine J W, Erwin D H, Jablonski D. 1996. Developmental evolution of metazoan body plans: The fossil evidence. Dev Biol, 173: 373–381
Valentine J W, Moores E M. 1970. Plate-tectonic regulation of faunal diversity and sea level: A model. Nature, 228: 657–659
Vermeij G J. 1990. The origin of skeletons. Palaios, 4: 585–589
Wang J G, Chen D Z, Yan D T, et al. 2012. Evolution from an anoxic to oxic deep ocean during the Ediacaran-Cambrian transition and implications for bioradiation. Chem Geol, 306: 129–138
Xiao S H, Yuan X L, Knoll A H. 2000. Eumetazoan fossils in terminal Proterozoic phosphorites? Proc Natl Acad Sci USA, 97: 13684–13689
Xiao S H, Zhang Y, Knoll A H. 1998. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproteozoic phosphorite. Nature, 391: 553–558
Yin L M, Zhu M Y, Knoll A H, et al. 2007. Doushantuo embryos preserved inside diapause egg cysts. Nature, 446: 661–663
Yuan X L, Chen Z, Xiao S H, et al. 2011. An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes. Nature, 470: 390–393
Zhang Z F, Holmer L E, Skovsted C B, et al. 2013. A sclerite-bearing stem group entoproct from the early Cambrian and its implications. Sci Rep, 3: 1066–107