



寒武纪大爆发的过去、现在与未来*

张兴亮**

大陆动力学国家重点实验室, 陕西省早期生命与环境重点实验室, 西北大学地质学系, 西安 710069

提要 人类探索认识寒武纪大爆发的过程先后经历了神创论、渐变论和爆发式演化思想的影响, 形成了越来越接近真理的重要科学认识。寒武纪大爆发本质上是动物门类的大爆发, 同时伴随着属多样性的增长、体型增大、生物矿化以及海洋生态系统的重大变革。寒武纪大爆发是多因素制衡的自然历史过程, 任何单因素的内、外因驱动假说都不足以解释寒武纪大爆发的复杂过程。分子遗传基础和宜居环境分别是寒武纪大爆发的内在和外在必条件, 但不是必要充分条件。因此, 寒武纪大爆发, 与其他所有生命演化事件一样, 必须通过生态作用实现。寒武纪大爆发是在氧气和其他资源不太受限、环境多变、生态荒芜的外在条件下, 基因发育调控系统预先高配的内条件下, 发生的动物门类大爆发。在埃迪卡拉纪晚期, 多细胞的文德生物与动物采取了不同的体型发育策略和演化途径, 共享海底两千万年后, 文德生物灭绝。此后, 动物在寒武纪最初的两千万年间快速分异演化, 产生了大量演化结局各不相同的动物门类, 生态适应策略同步分化, 形成了以动物为主导的海洋生态系统, 踏上显生宙的演化征程。目前对寒武纪大爆发的探索和研究存在着偏向性或局限性, 主要关注动物门类演化和生存环境氧化还原条件, 没有将海洋生态系统作为统一整体开展全面系统的研究工作。未来探索有必要在全球范围内开展广泛全面的研究工作, 揭示寒武纪大爆发时期海洋生态系统的时空演变。

关键词 寒武纪大爆发 动物门类起源 发育调控网络 生物矿化作用 生态系统演化

中文引用 张兴亮, 2021. 寒武纪大爆发的过去、现在与未来. 古生物学报, 60(1): 2021015. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2021015

英文引用 Zhang Xing-liang, 2021. Cambrian Explosion: past, present and future. Acta Palaeontologica Sinica, 60(1): 2021015. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2021015

Cambrian Explosion: past, present, and future

ZHANG Xing-liang

State Key Laboratory of Continental Dynamics, Shaanxi Key Laboratory of Early Life and Environments, Department of Geology, Northwest University, Xi'an 710069, China

Abstract The journey to understand the Cambrian explosion started with Creation, was subsequently succeeded by Darwinism, and became increasingly impacted by the theory of explosive evolution. The Cambrian explosion by nature is an explosion of animal body plans alongside episodic biomineralization, pulsed change of generic diversity, body size variation, and increase of ecosystem complexity. It is a polythetic event in natural history and manifested in many

收稿日期: 2021-02-18; 改回日期: 2021-03-05; 录用日期: 2021-03-08

* 国家自然科学基金项目(41621003, 41890845, 41930139)和教育部学科创新引智基地“111”项目(D17013)联合资助。

** 通讯作者: 张兴亮, 教授; e-mail: xzhang69@nwu.edu.cn

aspects. No simple, single cause can explain the entire phenomenon. Intrinsic and extrinsic causes were extensively discussed but they are merely prerequisites for the Cambrian explosion. Without the molecular evolution, there could be no Cambrian explosion. However, the developmental system alone is insufficient to explain Cambrian explosion. Time-equivalent environmental changes were often considered as extrinsic causes, but the time coincidence is also insufficient to establish causality. Like any other evolutionary event, it is the ecology that makes the Cambrian explosion possible though ecological processes failed to cause a burst of new body plans in the subsequent evolutionary radiations. While the Cambrian explosion did take place under circumstances when the world oceans became habitable for various forms of animals, the developmental Gene Regulatory Networks (GRNs) were sufficiently complex for constructing complex forms, and resource supply was less restricted. It seems that opportunities were in every corner! Early metazoans shared seafloors with vendobionts for the last 20 million years of the Ediacaran, although their ecological relationships are less known. Metazoans followed the path of evolving organs and systems, developing orderly repetition of body parts, and attempting possibilities, which enable the evolution of morphological, physiological, ecological variations and complexity. While vendobionts kept their less differentiated body designs, tissue-grade organization, and probably osmotic physiology. Consequently, Ediacarans died off at the end of their era for unknown reasons. Thereafter metazoans rapidly diversified and generated numbers of phylum-rank stem or crown lineages with different fates. The Cambrian explosion ultimately resulted in the critical transition from microbially-dominated ecosystems in the Precambrian to metazoan-dominated ecosystems in the Phanerozoic. However, the temporospatial pattern of ecosystems during the Cambrian explosion is poorly understood, largely because our current knowledge is biased in metazoan evolution and redox conditions, and thus insufficient to reconstruct an ecosystem that is an integrative entirety of biotic and abiotic components. Therefore, we proposed a facies-dependent integrative approach as a working hypothesis toward a more comprehensive understanding of ecosystem evolution during the Cambrian explosion.

Key words Cambrian explosion, origin of phyla, GRNs, biomineralization, ecosystem evolution

1 前 言

寒武纪大爆发是指在距今约 5.6–5.2 亿年前相对较短的地质历史时期内, 动物门类相继在地球上大量出现的重大生命演化事件。寒武纪大爆发的时间并非局限于寒武纪, 而是发生在埃迪卡拉纪晚期向寒武纪早期过渡的四千万年内。在不到地球历史 1% 的时间里, 诞生了大多数现生动物门类的祖先。与此同时, 各动物门类发生了快速的生态类型分化和生态领域扩张, 导致了以动物为主导的海洋生态系统初次形成(Erwin and Tweedt, 2012; 张兴亮、舒德干, 2014), 奠定了显生宙以来海洋生态系统演化的基础。为什么动物门类在这个时期爆发式出现? 寒武纪大爆发的原因到底是什么? 这些问题是古生物学、分子遗传学、地质学、地球化学等多学科领域共同关注的科学前沿, 常常被列为自然科学领域的重大科学难题。例如, 英国《经济人》杂志于 2015 年 8 月 6 日发表无署名文章, 将寒武纪大爆发的原因(What caused the Cambrian explosion?)与生命如何起源、宇宙是否唯一、宇宙到底由什么构成、时

光为何流逝、意识的本质是什么等一起列为六大自然科学难题(见: “*Science’s unsolved mysteries: life, the multiverse and everything, Science has remade the world, but scientists are not finished yet*” in *Economist* 6th August 2015)。面对如此重大的科学问题, 人类已经探索了 180 多年, 虽然认识不断地提高, 但仍然需要开展广泛系统的研究工作。深入了解人类对寒武纪大爆发之谜的认识过程, 无疑有助于明确未来的研究方向。

2 寒武纪大爆发的过去(1948 年以前)

寒武纪大爆发根源于多门类无脊椎动物骨骼化石在最古老的含化石地层里突然出现的自然现象。早在 19 世纪 30 年代, 人类就发现了这一自然现象。例如, 英国地质学家和古生物学家 William Buckland (1784–1856) 在他 1836 年出版的 *Bridgewater treatises* 系列著作《*Geology and mineralogy considered with reference to natural theology*》中就注意到了化石在最古老地层中突然出现的现象(见: Conway Morris, 1998; Levinton, 2001)。William Buckland 是反进化论者, 但他承认在人类

诞生很早以前地球上就有生命。他生命中的大部分精力用来将地质现象和圣经的描述完美地统一起来,他仔细观察矿物、地层和化石,为证明造物主的才智找证据。虽然用现在的标准衡量,他这样将自然现象与圣经里的故事一一对应并不科学,但是他开启了人类企图认识寒武纪大爆发的先河,他对自然界细致的观察和认识自然的执着精神值得我们尊敬。

Charles Darwin (1809–1882)在第一版《物种起源》第九章“论地质记录的不完整性”中认为多门类化石在最老含化石地层中突然出现的现象对他的理论造成很严重的挑战(Darwin, 1859),后人常常称之为“达尔文的困惑(Darwin's dilemma)”,例如: Schopf (2000)和 Conway Morris (2006)。因此,达尔文强调地质记录的不完整性,认为在最早的化石记录之前生命还有相当长的一段演化时间,甚至比寒武纪以来的时间还要长(Darwin, 1859, p. 287)。事实上,在《物种起源》出版的前一年,在加拿大前寒武纪的地层中就发现了化石始生虫(*Eozoon*),当时认为是巨型有孔虫化石,后来证明是假化石(见: Schopf, 2000)。达尔文在后来的《物种起源》版本中多次引用始生虫,支持他最初关于寒武纪之前存在很长时间生命演化历史的推测(Darwin, 1872; 陈苓, 2005)。一方面达尔文认为用他的理论无法解释寒武纪大爆发,另一方面达尔文又似乎深信地质记录的不完整性。因此,在该章节结尾时达尔文写道,“考虑到地质记录的不完整性,他的进化理论并没有什么大问题,或者是根本没有问题(“On this view the difficulties above discussed are greatly diminished or even disappear”)(Darwin, 1859, p. 311)”。由此可见,在达尔文看来,寒武纪大爆发是由地质记录的不完整性造成的化石保存假象。这是人类首次用进化论的思想解释寒武纪大爆发这一自然现象,影响非常深远,到目前仍然还有这样的学术观点,认为寒武纪大爆发是“化石的爆发”,并非真实的生物演化事件(例如: Runnegar, 1982; dos Reis *et al.*, 2015)。

3 寒武纪大爆发的现在(1948 年以来)

前寒武纪地层缺乏动物化石,寒武纪地层中突

然出现多门类动物化石是很难解释的地质现象,长期困扰着学术界。1948年,美国古生物学家 Preston Cloud (1912–1991)提出大胆的假说,认为寒武纪早期动物门类的起源可能属于爆发式演化模式(eruptive evolution),经历了三个阶段:首先是快速出现显著的变异;然后快速地扩散至各个生态空位;最后有限的生态位趋于饱和,选择压力增加,导致适应能力差的弱势类群灭亡,进入常态化演化阶段。同时, Preston Cloud 认为在寒武纪之前有可能存在软躯体多细胞动物演化阶段,但这段时间可能很短,动物的存在也不会很广泛(Cloud, 1948)。Preston Cloud 所说的爆发式演化模式与 George G. Simpson (1902–1984)提出的量子式进化模式(quantum evolution)几乎完全一致(Simpson 1944; 图 1)。因此, Preston Cloud 的爆发式演化假说实际上是用量子式进化模式给动物门类在寒武纪早期爆发式出现的自然现象一个合理解释。时至今日,多学科研究表明:虽然地质记录的不完整性是不争的事实,但是寒武纪早期地层中“化石的爆发”可以真实地反映动物门类的爆发式演化过程。目前对寒武纪大爆发的认识与 Preston Cloud 提出的假说基本一致,与达尔文的进化论也不矛盾。动物门类在地层中的“突然”出现并非真正意义上的突然一瞬间,而是在相对较短的时间内发生的阶段性连续演化过程(李国祥, 2018)。依据动物门类在地层中首次出现的顺序,将大爆发的过程分为三幕,分别导致了基础动物(双胚层动物)、原口动物和后口动物三个动物亚界依次在地球上出现,形成了一棵完整的动物树(Shu, 2008)。动物门类的大爆发发生在埃迪卡拉纪向寒武纪过渡的四千万年时间内,与地球或生命历史相比着实很短暂,但仍然是长达 40 个百万年级单位的时间,动物的祖先有足够的时间演化出眼睛、附肢、触手、肌肉、肠道、血管、鳃、矿化骨骼等性状和器官,形成功能强大的消化、循环和神经等系统,发生形态和生态的多样化与复杂化。

寒武纪大爆发并非单纯的生命过程。它不仅是生命历史上唯一的一次动物门类的大爆发,而且还导致了广泛的生物矿化、属种多样性增长、动物体型增大、躯体结构的复杂化,以及构成动物的大部分组织、器官和系统的形成(Zhang and Shu, 2021)。

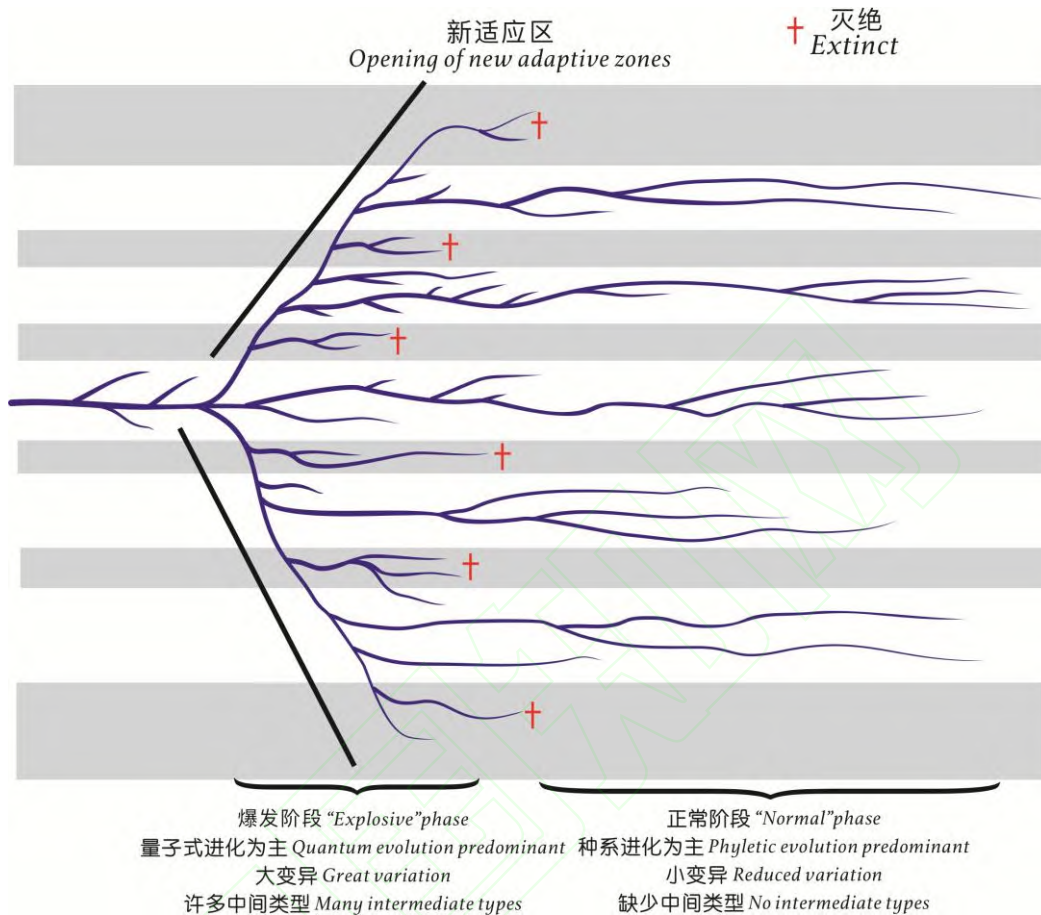


图 1 量子式进化模式图(Simpson, 1944, fig. 35), Cloud (1948)提出的寒武纪动物群爆发式演化假说与之几乎完全一致
Fig. 1 Quantum evolution by Simpson (1944, fig. 35), able to depict the eruptive evolution of Cambrian faunas proposed by Cloud (1948)

在生态系统演化方面, 动物门类的爆发不仅导致了海底底质革命, 而且整个海洋生态系统发生了翻天覆地的变化(Mángano and Buatois, 2020)。通过古生物学、古生态学、演化发育生物学、古环境学等多学科的研究, 科学界对寒武纪大爆发的本质特征、分子遗传基础、发生机制等方面的认识在不断地提升(Erwin and Valentine, 2013; Zhang and Shu, 2021)。

3.1 寒武纪大爆发时期的化石记录

正如达尔文推测的那样, 寒武纪大爆发之前的海洋中孕育着丰富的生命。最早的生命记录可以向前追索到距今 40–36 亿年间的始太古代(Tashiro *et al.*, 2017; Lepot, 2020)。然而动物的演化历史并非十分久远, 在紧接着寒武纪之前的新元古代晚期才开始有动物的化石记录, 包括实体

化石、遗迹化石和分子化石。而且, 新元古代最后一个纪, 埃迪卡拉纪的地层中虽然产丰富的疑似动物化石, 但它们形态奇特, 缺乏决定性的动物性状, 因此很难与寒武纪以来的动物直接对比, 直到埃迪卡拉纪晚期动物才在地层中留下无法否认的活动痕迹(图 2)。各种化石记录均表明动物门类在埃迪卡拉纪与寒武纪过渡时期爆发式演化的事实。

分子化石可以在一定程度上反映生命演化的历史, 但是能反映动物早期演化历史的分子化石非常稀缺, 主要是因为动物门类特有的分子非常有限, 而且多数都很容易降解, 很难经历亿万年的地质改造保存到至今(Briggs and Summons, 2014)。24-异丙基胆甾烷和 26-甲基甾烷通常被认为是普通海绵动物的标志化合物, 共同出现在阿曼 6.60–5.40 亿年的地层中(Love *et al.*, 2009; Zumberge *et al.*, 2018), 比海绵骨针化石要早一亿

多年(Antcliffe *et al.*, 2014; Sperling *et al.*, 2010)。然而, 这些发现于古老地层中的“海绵生标”是否海绵动物特有、是否真的来自海绵动物、是否可以反映海绵动物的早期演化, 却面临着非常严重的挑战(Antcliffe, 2013; Botting and Muir, 2018; Botting and Nettersheim, 2018; Nettersheim *et al.*, 2019; Bobrovskiy *et al.*, 2020; van Maldegem *et al.*, 2020)。粪甾烷被认为是后生动物特有分子, 曾发现在埃迪卡拉型生物群的代表性化石 *Dickinsonia* 标本上(Bobrovskiy *et al.*, 2018)。粪甾烷是细菌降解粪甾醇的产物, 通常出现在哺乳动物的肠道, 很不稳定, 在显生宙以来的特异埋藏化石库中也没有发现过(Summons and Erwin, 2018)。另外, 粪甾醇属于 27 碳的胆固醇, 在许多单细胞真核生物中都有不同程度的含量(Boëchat *et al.*, 2007; Kodner *et al.*, 2008)。

埃迪卡拉纪最具代表性的生物是埃迪卡拉型生物群, 包括阿瓦隆、白海和纳玛三个从老到新的化石组合(Waggoner, 2003; Xiao and Laflamme, 2009; Boag *et al.*, 2016)。它们可能是后生动物的祖先类型(Glaessner, 1984), 或者是已经灭绝的群体生活生物(Pflug, 1972, 1974), 或者是代表一个独立的多细胞生物界“文德生物”(Seilacher, 1989, 1992), 或者是与根足虫有关的巨型单细胞生物(Seilacher, 2007)。近些年趋向于不将埃迪卡拉型生物作为同一类生物整体考虑, 而是化整为零地区别对待。例如: *Dickinsonia* 被解释为栉水母(Zhang and Reitner, 2006)或扁盘动物(Sperling and Vinther, 2010), *Haootia* 作为刺细胞动物(Liu *et al.*, 2014), *Kimberella* 作为软体动物(Fedonkin and Waggoner, 1997), *Yilingia* 作为环节动物或者节肢动物(Chen *et al.*, 2019)。这些研究主要是与现生动物进行一般特征的比较, 反映动物属性的决定性特征(例如: 眼睛、头、附肢等)并没有在这些化石上保存下来。当然, 埃迪卡拉纪还有其他类型的疑似动物化石, 主要代表包括管状化石和磷酸盐化的微体化石。磷酸盐化多细胞球形化石虽然体现了动物胚胎卵裂期的特点, 但不足以证明它们就是动物的胚胎(Zhang and Zhang, 2017; Erwin, 2020)。管状躯体也不是动物特有的特征, 大多数多细胞真核生物门类都发育有体管结构(Droser *et*

al., 2017)。寒武纪的化石相对容易理解, 主要包括磷酸盐化保存的多门类小壳化石、布尔吉斯页岩型软躯体化石、小型炭质化石、磷酸盐化小型软躯体动物化石以及常规的动物壳体化石(三叶虫、腕足、软舌螺等)。绝大多数寒武纪的化石可以归入已知动物门类的冠群或者干群, 其中包含了许多现生动物门类最早的化石代表。很重要的一点是, 埃迪卡拉纪与寒武纪有埋藏条件很相似的化石库(Daley *et al.*, 2018), 例如: 埃迪卡拉纪早期的瓮安生物群与寒武纪早期的宽川铺生物群, 同属于磷酸盐化保存的化石库, 但是化石组合面貌却形成了鲜明的对照(Bottjer *et al.*, 2020), 反映了大爆发之前与大爆发期间明显的差别。

遗迹化石记录可以反映动物从埃迪卡拉纪晚期到寒武纪早期连续的爆发式演化过程(Seilacher, 1956; Mángano and Buatois, 2014, 2016), 可以划分为四个演化阶段: (1)最早的遗迹化石出现在 5.6 亿年前的地层中, 主要是简单、不分叉的移迹或浅层潜穴, 表明两侧对称的三胚层动物已经出现; (2)稍晚一些(相当于纳玛期或石板滩生物群时期)生物扰动明显增强(图 2), 出现了较复杂的穿层潜穴、推铲迹(bulldozing traces)和钻孔; (3)进入寒武纪幸运期, 遗迹形态多样性快速增长, 反映了形体构型的多样化; (4)寒武纪第二期发生了底质革命, 强烈的生物扰动使海底由藻席底质转变为混合底质, 遗迹化石的属种数量也有所增长(Mángano and Buatois, 2020)。

综上所述, 分子化石提供了可能但非结论性的埃迪卡拉纪之前存在动物的证据。埃迪卡拉纪的实体化石中(尤其是三个埃迪卡拉型生物组合)可能含有动物的早期代表, 但是目前还没有发现决定性证据证明它们一定就是动物。它们在埃迪卡拉纪末期不知何故消失, 很可能既不是寒武纪动物的祖先, 也没留下后裔。与之不同的是, 遗迹化石记录却提供了强有力的证据表明两侧对称的三胚层动物在 5.6 亿年前就已经存在, 在埃迪卡拉纪晚期的海底产生较强烈的生物扰动(图 2)。据此推测, 没有中胚层的动物门类必然在 5.6 亿年前就已经存在, 但是令人难以理解的是这些基础动物门类可靠的化石记录也始见于寒武纪早期。由此可见, 文德生物在埃迪卡拉纪晚期与动物共



图2 埃迪卡拉纪晚期石板滩生物群中两侧对称动物形成的潜穴迹化石(照片经陈哲允许)

Fig. 2 Bilaterian burrowing traces from the late Ediacaran Shibantan biota (used with permission from Chen Zhe)

同生存了约两千万年后灭绝,紧随其后,动物门类在寒武纪早期得到了进一步的发展。

3.2 寒武纪大爆发的本质特征

寒武纪大爆发的本质是动物门类的爆发,与寒武纪之后的辐射演化事件有显著的差别(詹仁斌, 2018)。化石记录表明,基础动物门类应该在埃迪卡拉纪就已经存在,大部分原口动物门类最早的化石代表发现于寒武纪纽芬兰世的地层,而后口动物门类的最早化石代表多发现于寒武纪第三期的化石产地。因此,提出三幕式寒武纪大爆发分别导致基础动物门类、原口动物门类和后口动物门类依次诞生的假说(Shu, 2008)。目前对寒武纪大爆发过程的认识是基于动物门类的化石首现而建立的,很可能会因新发现更早的动物门类化石而发生变化,需要在将来的研究工作中进一步完善(张兴亮、舒德干, 2014)。最近在埃迪卡拉纪晚期的石板滩生物群中发现了疑似节肢动物的

遗迹化石(Chen *et al.*, 2018),在寒武系幸运阶地层中发现了可能的后口动物始祖化石(Han *et al.*, 2017; 舒德干、韩健, 2020)、棘皮动物化石(Topper *et al.*, 2019, 2020; Zamora *et al.*, 2020)以及半索动物化石(Maletz, 2019)。这些重要发现还有待进一步研究证实。

此外寒武纪大爆发还有以下特征:(1)寒武纪大爆发不仅产生了现生动物门类的冠群,而且还产生了大量已经灭绝的干群。如果按照传统的林奈分类系统,这些干群都属于门纲以上的高阶元分类单位。因此,可以说寒武纪大爆发产生了比现在多很多的动物门类(Gould, 1989)。(2)动物门类在早期演化阶段就体现了形态分异的特点,占据了接近现生动物门类的形态空间水平,门类间的形态有趋同现象但并不完全连续(Erwin, 2007; Hughes *et al.*, 2013; Deline *et al.*, 2018)。(3)动物门类爆发的同时,许多门类就发生了多样性的快速增长(例如:软体动物和节肢动物),遗迹化石和

实体化石属的多样性都发生了显著的脉冲式增长(Li *et al.*, 2007; Maloof *et al.*, 2010; Erwin and Valentine, 2013; Mángano and Buatois, 2014; Na and Kiessling, 2015)。(4)寒武纪大爆发期间动物体积和复杂性整体上呈现增大的趋势,但并非是简单的线形增长模式,部分门类存在体积减小、形态简化的现象(Payne *et al.*, 2009; Zhuravlev and Wood, 2020)。(5)动物门类并非同时获得矿化骨骼,大致可以分为 3 个阶段:埃迪卡拉期末期亲缘关系难以确定的管状生物获得矿化骨骼,纽芬兰世冠轮动物、多孔动物、开腔骨动物、原锥石动物等发生矿化,寒武纪第二世蜕皮动物和后口动物发生矿化(Zhang and Shu, 2021)。(6)寒武纪大爆发还导致了以动物为主导的显生宙型海洋生态系统的初次建立,生活方式类型发生了显著的增长,利他的正生态反馈作用表现突出。这一点不同于寒武纪之后的辐射演化,主要体现的是排他的负生态反馈作用(Erwin and Valentine, 2013)。

3.3 寒武纪大爆发的分子遗传基础

分子遗传特征通常被认为是生物演化的内因。因此,要了解寒武纪大爆发究竟发生在怎样的基因水平上,必须从动物起源与早期演化的分子演化入手。动物门类形态的发生主要受控于基因调控网络,它的形成时间、构成元件、演化过程和运行机制是认识动物门类起源演化的关键。需要强调的是,基因调控网络是生物演化的内在必要条件,不是必要充分条件。不具备遗传基础,生物不可能演化;遗传条件具备了,什么时候发生演化具有偶然性,或者需要外因激发。虽然,我们无法直接获得动物门类起源演化早期的基因调控网络,但可以通过比较演化发育生物学的方法推测。这项工作首先要建立稳定的动物门类之间的演化关系,再依据化石记录和演化速率推算门类之间分支演化的时间,结合基因调控网络的演化讨论寒武纪大爆发的分子遗传基础。

图 3 显示的是分子生物学目前关于动物总界门类之间的亲缘关系和分支演化时间的综合研究结果(Erwin *et al.*, 2011; dos Reis *et al.*, 2015; Erwin, 2020; Fernández and Gabaldón, 2020)。动物总界内的几个原生物类群之间是并系关系(多形

壶菌虫的位置不够稳定),领鞭毛虫是后生动物的姐妹群;非三胚层的后生动物门类之间是并系关系,真后生动物、两侧对称动物、后口动物、原口动物、蜕皮动物和冠轮动物各自构成单系类群。虽然目前扁盘动物、栉水母动物以及异无腔动物的系统分类位置还没有稳定下来,但是在整体上对我们理解寒武纪大爆发时期动物的分子遗传基础不会造成太大的影响。如果我们把动物门类的基因调控网络构成和演化运行机制放在动物总界的分支演化框架内考虑,就可以对动物早期演化的分子遗传基础形成以下认识:

(1)调控动物形态发育的很多核心基因起源很早,在后生动物之前原生生物门类中就已具备了调控多细胞化和复杂生命周期的基因(Erwin, 2020)。(2)后生动物的基因调控网络在演化过程中具有预先高配的特点,体现在:领鞭毛虫就已经具备了细胞分化和构建形态的基因,海绵动物配备了许多真后生动物才能用得上的基因,扁盘动物中不仅出现了更多的真后生动物基因,而且还出现了许多器官发生和体轴发育的基因,刺胞动物具备了调控三胚层动物组织和器官发育的基因(Erwin and Valentine, 2013)。(3)基因复制率体现了两级化的特点,早期多细胞化过程和晚期门类分化过程体现了较高的基因复制率;基础性基因占三分之一以上,在两侧对称动物产生之前就已获得,谱系特色的基因约占三分之一,在门类分化时获得(Fernández and Gabaldón, 2020)。(4)基因调控网络的演化并非简单的基因数目持续增长、结构逐渐复杂化的过程,而是由基因得失的动态演化过程调控动物门类的分支演化,不仅基因构成的创新产生新性状、新门类,而且基因的丢失也可以导致动物的趋异演化,例如:后口动物、蜕皮动物和以及异无腔动物的分支演化主要是不同类型基因丢失的结果(Fernández and Gabaldón, 2020)。(5)相比较而言,两侧对称动物门类的基因调控网络在结构、层次和连接等方面相对复杂一些(Erwin, 2020)。

最早的遗迹化石表明两侧对称的“蠕形”动物在 5.6 亿年前就已存在,寒武纪大爆发就是发生在这个基础上的门类间和门类内分支演化。尽管没有可靠的化石记录,两侧对称动物之外的其

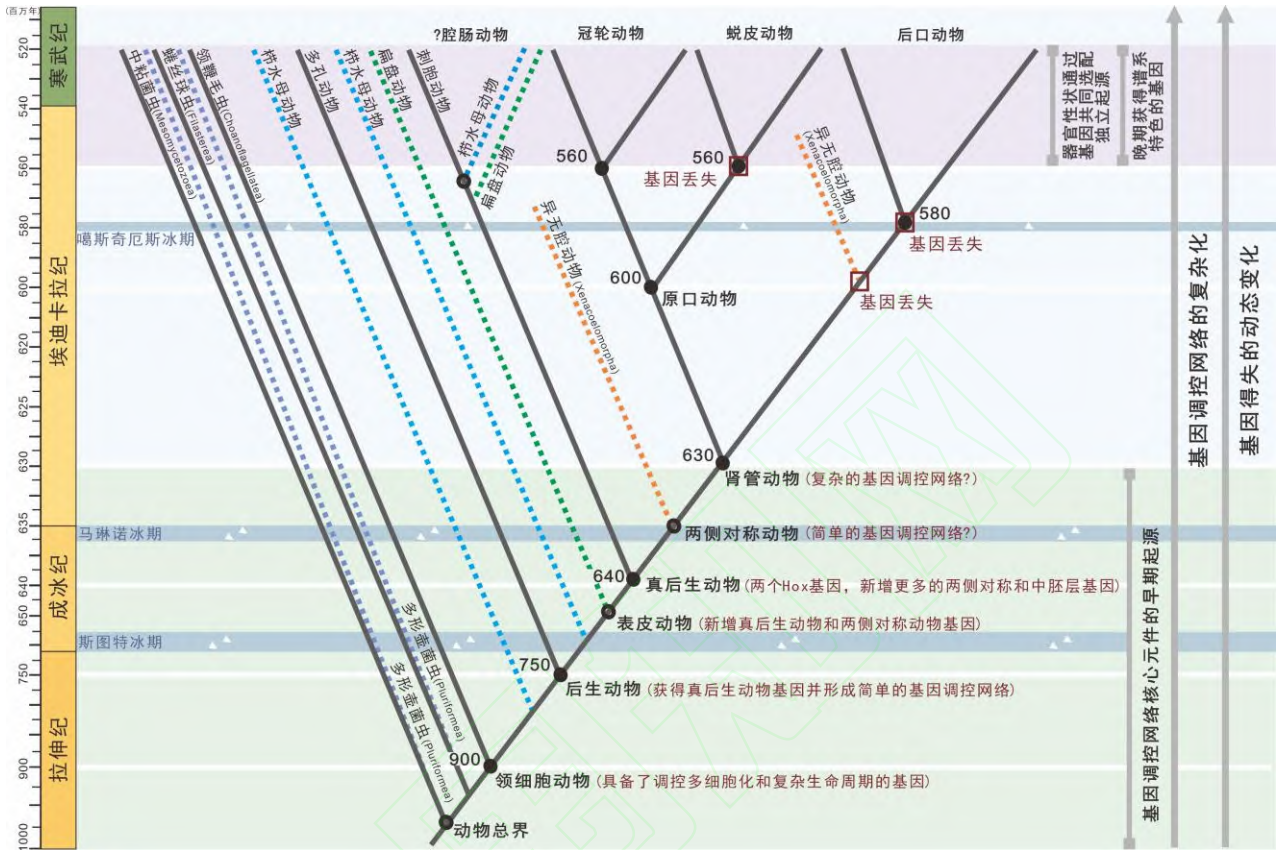


图3 动物总界谱系关系以及基因调控网络的动态演化过程(据 Zhang and Shu, 2021)

Fig. 3 Phylogenetic framework of the Holozoa and evolutionary dynamics of Gene Regulatory Networks (after Zhang and Shu, 2021)

它动物门类必然起源于 5.6 亿年之前，它们为何直到寒武纪才开始得到进一步发展的遗传原因目前还不明确。两侧对称动物门类的爆发式演化很可能是由于在寒武纪大爆发期间获得了谱系特色的基因。确定两侧对称动物共同祖先的调控网络和形态的复杂程度对理解动物门类的起源和早期演化非常关键。早期研究主要是通过脊椎动物和节肢动物基因调控网络的比较，认为共同祖先是复杂的动物，发育有中枢神经系统、眼睛、肠道、分节、附肢等性状(Carroll *et al.*, 2001)。因此，两侧对称动物门类的分支演化并不需要新产生调控这些性状的基因，寒武纪大爆发不需要遗传上的创新，更可能是生态现象(Carroll, 2005)。另外，虽然在遗传上调控这些性状的基因可能深部同源，但是只能实现有限的形态表达，因此两侧对称动物的共同祖先可能不像早些时候认为的那样复杂，仅有几种细胞、前后和背腹的区分；更多的性状，包括附肢、眼睛、分节、矿化骨骼等，很可能是

在其后的演化过程中，通过广泛的基因共同选配 (gene co-option) 在不同门类中独立产生 (Erwin, 2020)。

由此可见，寒武纪大爆发并不是因为基因的大爆发，大部分基因是在更早期的演化过程中积累产生的，基因调控网络的形成是基因得与失的动态演化过程，谱系特色基因调控网络的形成和门类间基因共同选配调控性状的独起源是寒武纪大爆发能产生大量动物门类的分子遗传基础。

3.4 寒武纪大爆发时期的气候与环境

寒武纪大爆发发生在新元古代晚期三次“雪球地球”极冷气候事件之后，潘诺西亚大陆 (Pannotia) 聚合与分裂、冈瓦纳超大陆聚合时期 (Zhang *et al.*, 2014)。当时全球处于大海泛时期，海侵沉积序列常常富含磷质，不整合地超覆在不同地质时代的前寒武纪地层上 (Peters and Gaines, 2012)，气候温暖或炎热 (Scotese *et al.*, 2021)。大

气完全氧化, 氧气含量约在现代大气氧化水平的 10%–40% 之间 (Sperling *et al.*, 2015; Zhang and Cui, 2016)。海水富含营养物质 (Sperling and Stockey, 2018), 盐度可能略高于现代海水 (Knauth, 1998; Hay *et al.*, 2006)。海洋的氧化还原条件在空间上具不均匀性, 在时间上体现出多变性, 缺氧或者硫化水体可能会时常出现在一些海域 (Wood and Erwin, 2017; He *et al.*, 2019; Wei *et al.*, 2021), 氧化海底的面积可能有逐步向较深水区扩大的趋势 (Li *et al.*, 2017)。

由此看来, 寒武纪大爆发时期的海洋是适宜动物生存繁衍的海洋! 根据发生时间的相关性, 上述环境变化经常被认为是寒武纪大爆发的外在驱动因素 (见: Zhang *et al.*, 2014)。尤其是海洋氧化还原条件的频繁波动, 在许多文章中被认为可以驱动动物早期的演化创新 (例如: Wood and Erwin, 2017; Wei *et al.*, 2021)。可是, 这些气候与环境条件并不局限于寒武纪大爆发时期, 在整个显生宙的大部分时期都是如此。另外, 同时发生或者在时间上有先后顺序的事件未必存在因果关系。生物不只是被动地适应环境的变化, 而且还可以积极地改造环境, 通过生态系统工程产生溢出效应 (Erwin and Tweedt, 2012)。类似的生物与环境的生态关系在显生宙以来的地质历史时期并不罕见, 而动物门类的爆发式演化再也没有发生过第二次。可见, 企图寻找单一的环境驱动因素很难, 也许是徒劳。因为, 任何环境因素都无法与动物门类起源建立对应关系, 寒武纪大爆发时期的环境变化与寒武纪大爆发本身并没有直接的因果关系 (Valentine, 2004)。总而言之, 地球环境的宜居性, 包括关键条件氧气含量的变化 (Nursall, 1959), 仅是动物生存和演化的必要条件, 并非必要充分条件。宜居的条件不足以解释寒武纪大爆发时期广泛的创新演化 (Erwin, 2015)。

3.5 寒武纪大爆发时期的生态效应

基因调控网络的形成和宜居的环境条件是寒武纪大爆发必不可少的内外因条件, 但是条件都具备了不意味着寒武纪大爆发就会立刻发生。寒武纪大爆发与其他生命演化事件一样属于自然历史过程, 什么时候发生、如何发生还有其偶然性

(Gould, 1989)。任何生命演化事件归根结底还要通过生态过程来实现, 寒武纪大爆发也不例外。它发生在动物起源之后, 是通过一系列连环生态效应的正反馈作用实现的, 可以称为“生态雪球效应” (张兴亮、舒德干, 2014)。目前有许多生态驱动假说, 包括生态空位说、捕食压力说、底质革命说、生态系统工程说等等, 也可以理解为寒武纪大爆发的结果 (见: Zhang *et al.*, 2014)。除了底质革命之外, 其他生态效应在显生宙以来的生命历史中很常见。寒武纪以来的动物登陆事件、五大灭绝事件之后的辐射演化事件既没有产生新门类, 也没有发生动物门类的爆发事件。由此可见, 生态效应并非一定会导致门类的产生。然而, 寒武纪大爆发确实又发生在这样的生态背景条件之下, 生态过程的正反馈作用必然会促进寒武纪大爆发时期动物生态领域的扩张和海洋生态系统复杂性的演化。

可见, 寒武纪大爆发必然还有特别之处。寒武纪大爆发时期是动物“拓荒”的时代, 动物首次在几近荒芜的海洋世界繁衍生息, 漫无边际地探索各种形态空间和生态策略的可能性, 在较短的时间内产生了大量的形体构型和生态类型, 其中包括许多无法归入林奈分类体系的门类, 但是绝大多数可以归入现代的冠群和干群分类体系。然而, 生命演化并非一切皆有可能, 会受到功能和资源等条件的约束。成功的演化是有限的, 趋同也可以导致相似的形态和生态适应策略 (Conway Morris, 2003)。功能上不可行的演化尝试不可能获得繁衍的机会, 资源短缺或者灾难等也会造成很多类群仅可以获得短暂的成功, 只有少数类群经历了显生宙的地质历史考验繁衍到现在, 构成了形态各异的现生动物门类。绝大多数功能上可行的形体构型在早期演化阶段已经产生了, 包括很多门类已灭绝的干群。寒武纪大爆发之后辐射演化事件体现的主要是纲和纲以下类群多样性的变化, 没有产生新的门类。

3.6 寒武纪大爆发是自然历史过程

寒武纪大爆发并非单纯的生物过程, 而是许多因素制衡条件下发生的自然历史过程, 需要许许多多、大小尺度不同的、内在的和外在的必要条件, 小可以到元素和分子, 大可以到宜居地球。

复杂的历史过程是偶然性与必然性的统一,没有单一可以验证的原因(Erwin and Valentine, 2013)。就好比我们很难精准地说出历史上某个王朝兴衰的具体原因和为何会发生在那个时间,常常归结为“历史原因”但是我们却可以通过历史事实分析兴衰的偶然性和必然性。自然历史可能比社会历史更为复杂。换句话说,无论哪一个必要条件不具备,寒武纪大爆发都不会发生。相反,万事俱备了,寒武纪大爆发随时可能发生,但究竟什么时候发生,如何发生,又充满了变数。寒武纪大爆发是在基因调控网络的复杂程度足以演化出复杂多样的形体构型的内在前提条件下,海洋环境的宜居性、栖息地和其他各种资源不太受限的外在前提条件下发生的动物门类大爆发。后生动物肯定起源与寒武纪大爆发之前,它们的生态地位直到埃迪卡拉纪晚期才有所显露,在寒武纪第二世形成了以后生动物为主导的海洋生态系统(Erwin and Tweedt, 2012; 张兴亮、舒德干, 2014)。在埃迪卡拉纪的最后两千万年,动物曾经与生物属性不明的文德生物共同生存在一起。它们之间是怎样的生态关系,目前还不明确。在埃迪卡拉纪,动物在生态上可能并不占优势,但它们沿着发育组织、器官、系统的方向演化,使形态、生理和生态的复杂多变成为可能。埃迪卡拉型生物群中的文德生物很可能停留在组织演化阶段,没有发现可靠的器官,依靠体表的渗透调节作用行营养和呼吸等功能,最终在专属于它们时代的末期灭绝。在此之后,动物快速分支演化,产生了大量的门类级别的干群和冠群。在自然历史的演化过程中,这些门类的结局各不相同:一些门类在出现的同时立刻就在形态和生态上分化,持续繁盛,延续到现在(例如:海绵动物、节肢动物、软体动物);另一些门类曾经有过繁盛时期,然后或早或晚灭绝(开腔骨、软舌螺),或者仅少数属种延续到现在(腕足动物);还有一些门类虽然延续到了现在,但从未有过繁盛(缓步动物)。

分子化石和分子钟研究显示后生动物可能起源于埃迪卡拉纪之前(Love *et al.*, 2009; Erwin *et al.*, 2011; dos Reis *et al.*, 2015)。在埃迪卡拉纪早期(~6.35–5.80 亿年)的地层中仅发现少数疑似动物的化石,例如:贵州始杯海绵(Yin *et al.*, 2015)

和疑似两侧对称动物的遗迹化石(Pecoits *et al.*, 2012)。如果埃迪卡拉纪早期或者更早的海洋中真有动物的存在,它们的生态地位也可能是微不足道的,因为如此早的动物化石非常稀少。虽然,在埃迪卡拉纪晚期的地层中,动物活动留下了无法忽略的活动痕迹(图 2),但微生物为主的海洋生态系统一直延续到了寒武纪幸运期(5.388–5.29 亿年)(Buatois *et al.*, 2014),由微生物席覆盖的底质向生物扰动的混合底质的革命性转变发生在寒武纪第 2 期(~5.29–5.21 亿年),直到寒武纪第 3 期(~5.21–5.14 亿年)才形成以动物为主导的海洋生态系统(Mángano and Buatois, 2014, 2020)。可见,后生动物经过一亿多年的演化,逐步主宰了海洋生态系统。它们在埃迪卡拉纪之前可能就已经出现,经过漫长的演化,到埃迪卡拉纪末期生态地位初露锋芒,寒武纪早期快速分化和扩张,踏上了显生宙的演化征程。

4 寒武纪大爆发的未来

人类探索认识寒武纪大爆发的过程先后经历了神创论、渐变论和爆发式演化思想的影响,形成了越来越接近真理的重要科学认识。寒武纪大爆发是自然科学领域的重大科学问题,仍然有许多古生物学、古环境学和年代地层学等方面的前沿科学问题,需要全球范围内的科学家共同努力去解决(张兴亮、舒德干, 2014; 朱茂炎等, 2019)。然而目前对寒武纪大爆发的研究存在明显的偏向性或者是局限性,主要体现在以下三点:(1)偏向于揭示动物门类的多样性、演化关系和分子遗传基础;(2)偏向于揭示寒武纪大爆发时期海洋的氧化还原条件;(3)偏向于特异埋藏生物群,偏向于其中的动物化石。这些研究内容固然重要,仍然值得深入探讨,但是寒武纪大爆发导致海洋生态系统发生了根本性的变化,研究工作应该考虑海洋生态系统的整体演化,不应该只局限于动物和氧化还原条件两个方面。

生态系统是在自然界一定的时间和空间内,由生物部分和非生物部分构成的统一整体。生物与生物之间、生物与环境之间相互影响、相互制约,并在一定时期内处于相对稳定的动态平衡状

态。现代的海洋生态系统体现了复杂的物质和能量流动途径以及完整的循环过程。不同生态类型的动物(消费者)之间形成“大鱼吃小鱼”的由初级、二级到更高级的食物链营养结构。更为关键的是由菌藻类等微生物构成食物链两端的生产者和分解者,最终维持着生态系统的正常运转。一个特定的生态系统,可以缺少食物链中间的消费者环节,但两端的生产者和分解者缺一不可,否则生态环境内的物质和能量将无法流动和循环,生态系统将无法维持、不复存在。

目前对寒武纪大爆发的研究主要关注生态系统内的消费者(动物门类)起源演化和环境变化两个方面,没有将生物与环境作为统一的整体来研究生态系统的演化(Zhang *et al.*, 2021)。动物门类研究主要侧重揭示门类的多样性及其演化关系,对生态类型的多样性和营养结构的复杂性研究还没有全面展开。对于生态系统内由菌藻类等微生物构成的生产者和分解者的组成及其生态功能等基本上没有涉及。寒武纪大爆发结束时,海洋生态系统内动物生态类型的多样性和营养结构的复杂程度达到了现代海洋生态系统的水平(Erwin and Valentine, 2013)。但是,寒武纪大爆发期间海洋生态系统在关键的四千万年内如何从菌藻类为主的生态系统转变为以动物为主的生态系统?生态系统在空间上的差异性又如何?这些问题对全面理解寒武纪大爆发至关重要,是将来研究的重点。在非生物部分研究方面,侧重于关注海洋的氧化还原条件,往往是依据有限几个地质剖面的数据,提出概念性的海洋氧化还原模型,缺乏在全球范围内的系统性研究(Li *et al.*, 2017; Wei *et al.*, 2021)。氧化还原之外的非生物因素,例如:气候条件、温度、盐度、营养条件等方面的研究十分有限(Brennan *et al.*, 2004; Peters and Gaines, 2012; Algeo *et al.*, 2015; Hearing *et al.*, 2018; Wotte *et al.* 2019; He *et al.*, 2019),亟待开展更广泛全面的研究。生物地球化学循环是生命和非生命之间物质交换的主要途径,也是生态系统维持运转的重要体现。研究生态系统的物质循环,重点关注生命不可或缺元素(例如:碳、氮、磷、硫、铁等)的生物地球化学循环不失为有效途径。目前

对寒武纪大爆发时期的生物地球化学循环研究主要是在基于少数剖面的数据建立全球模型,虽然有研究表明磷、氮、硫元素的供给有增加的趋势(Wang *et al.*, 2018; He *et al.*, 2019; Laaksoa *et al.*, 2020),但时空变化规律还有待进一步揭示。

海洋生态系统本身也是演化的主体,在空间上有不均匀性,在时间上有可变性。为了全面系统地认识寒武纪大爆发时期海洋生态系统的时空变化规律,本文提出以单一岩相地层单元为基础的综合工作模型(图 4)。研究对象是稳定岩相的地层单元或某个生物群,大致上可以代表当时某一海域生态系统的地质记录。综合研究包含以下五个方面:(1)揭示生物多样性,包括实体化石、遗迹化石、分子化石等海洋生态系统的所有生物组成部分;(2)构建生态系统结构、生活模式、营养等级等;(3)研究地层的沉积环境、生物的生存环境和化石的保存环境,称为环境三要素;(4)研究地层形成时的气候条件;(5)重建生物地球化学循环。要全面系统地了解生态系统的演化,需要开展空间加时间 4 个维度的研究工作。首先,要对稳定岩相的地层单位或某一生物群开展上述 5 个方面的综合研究。其次,比较研究同时代不同岩相地层单元或生物群,揭示某一时间段(以化石带为基础)海洋生态系统在空间上的变化。再次,追踪同一或相似岩相所代表的生态系统随时间的变化。最后,在全球尺度范围内建立寒武纪大爆发时期生态系统的时空变化。第一步是这一工作方案的基础和关键,需要大量的工作。在全球范围内,寒武纪大爆发时期单一岩相的地层单元数以千计,工作量可想而知。另外,由于受客观条件的限制,不同岩相的地层单元可供研究生态系统的数据库可能会参差不齐。本方案实施起来可能需要克服两方面的困难:(1)人们还是会青睐那些少数的特异埋藏生物群,对常规的地层单元可能会不屑一顾,因此会错过保存在其中的重要信息。(2)就具体的地层单元,研究者往往会选择其中的“精华”部分(例如:动物化石和氧化还原条件)开展研究工作,因此无法获得上述五个方面完整的数据。

上述工作模型(图 4)并没有体现“新奇巧妙”的构思,而是一种很“笨”的工作思路。但是,它

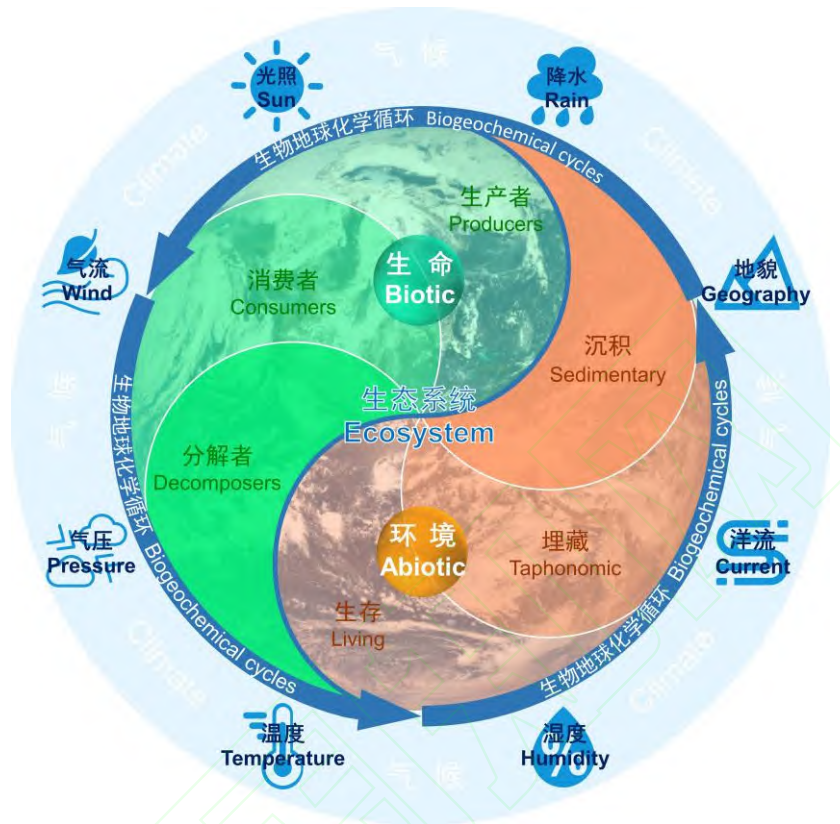


图 4 寒武纪大爆发时期海洋生态系统重建工作模型(据 Zhang *et al.*, 2021)

Fig. 4 Working hypothesis for the ecosystem reconstruction during the Cambrian explosion (after Zhang *et al.*, 2021)

可能具有较普遍的意义,不只是针对寒武纪大爆发,可能也适用其他重大的生命演化事件。在全球尺度范围内对每个地层单元进行全面系统地调查,需要大量“人财物”的投入。但是,目前又想不出简单的解决方案,也许根本就没有捷径。寒武纪大爆发是生命历史上唯一的一次动物门类大爆发,奠定了海洋生态系显生宙以来的演化基础,值得全世界的科学家们长期不懈地努力,揭示生态系统的时空演变规律。

致谢 评审专家李国祥、赵方臣和殷宗军提出宝贵修改建议,特此致谢。

参考文献 (References)

- 李国祥, 2018. 寒武纪大爆发. 见: 戎嘉余, 袁训来, 詹仁斌, 邓涛(编), 生物演化与环境. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 94–115.
- 陈苓(译), 2005. 第 10 章 地质记录不完整. 见: 舒德干, 陈铿, 尹凤娟, 蒙世杰, 陈苓, 邱树玉, 华洪(译), 物种起源. 北京: 北京大学出版社. 179–196.
- 舒德干, 韩健, 2020. 澄江生物群的核心价值: 动物界成型和人类器官诞生. 地学前缘, 27: 1–27.
- 詹仁斌, 2018. 早古生代海洋生物演化. 见: 戎嘉余, 袁训来, 詹仁斌, 邓涛(编), 生物演化与环境. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 116–143.
- 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.
- 朱茂炎, 赵方臣, 殷宗军, 曾晗, 李国祥, 2019. 中国的寒武纪大爆发研究: 进展与展望. 中国科学: 地球科学, 49: 1455–1490.
- Algeo T J, Luo Gen-ming, Song Hu-yue, Lyons T W, Canfield D E, 2015. Reconstruction of secular variation in seawater sulfate concentrations. Biogeosciences, 12: 2131–2151.
- Antcliffe J B, 2013. Questioning the evidence of organic compounds called sponge biomarkers. Palaeontology, 56: 917–925.
- Antcliffe J B, Callow R H T, Brasier M D, 2014. Giving the early fossil record of sponges a squeeze. Biological Reviews, 89: 972–1004.
- Boag T H, Darroch S A F, Laflamme M, 2016. Ediacaran distributions in space and time: testing assemblage concepts of earliest macroscopic body fossils. Paleobiology, 42: 574–594.
- Bobrovskiy I, Hope J M, Ivantsov A Y, Nettersheim B J, Hallmann C, Brocks J J, 2018. Ancient steroids establish the Ediacaran fossil *Dickinsonia* as one of the earliest animals. Science, 361:

- 1246–1249.
- Bobrovskiy I, Hope J M, Nettersheim B J, Volkman J K, Hallmann C, Brocks J J, 2020. Algal origin of sponge sterane biomarkers negates the oldest evidence for animals in the rock record. *Nature Ecology & Evolution*, 5: 165–168.
- Boëchat I G, Krüger A, Adrian R, 2007. Sterol composition of freshwater algalivorous ciliates does not resemble dietary composition. *Microbial Ecology*, 53: 74–81.
- Botting J P, Muir L A, 2018. Early sponge evolution: a review and phylogenetic framework. *Palaeoworld*, 27: 1–29.
- Botting J P, Nettersheim B J, 2018. Searching for sponge origins. *Nature Ecology & Evolution*, 2: 1685–1686.
- Bottjer D J, Yin Zong-jun, Zhao Fang-chen, Zhu Mao-yan, 2020. Comparative taphonomy and phylogenetic signal of phosphatized Weng'an and Kuanchuanpu Biotas. *Precambrian Research*, 349: 105408.
- Brennan S T, Lowenstein T K, Horita J, 2004. Seawater chemistry and the advent of biocalcification. *Geology*, 32: 473–476.
- Briggs D E G, Summons R E, 2014. Ancient biomolecules: Their origins, fossilization, and role in revealing the history of life. *BioEssays*, 36: 482–490.
- Buatois L A, Narbonne G M, Mángano M G, Carmona N B, Myrow P, 2014. Ediacaran matground ecology persisted into the earliest Cambrian. *Nature Communications*, 5: 3544.
- 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 & Company. 1–550.
- Carroll S B, Grenier S, Weatherbee D, 2001. *From DNA to Diversity*. Malden: Blackwell Science. 1–214.
- Chen Lin (Translation), 2005, Chapter X On the imperfection of the geological record, *In: Shu De-gan, Yin Feng-juan, Meng Shi-jie, Chen Lin, Qiu Shu-yu, Hua Hong (Translation), The Origin of Species*. Beijing: Press of Peking University, 179–196 (in Chinese).
- Chen Zhe, Chen Xiang, Zhou Chuan-ming, Yuan Xun-lai, Xiao Shu-hai, 2018. Late Ediacaran trackways produced by bilaterian animals with paired appendages. *Science Advance*, 4: eaao6691.
- Chen Zhe, Zhou Chuan-ming, Yuan Xun-lai, Xiao Shu-hai, 2019. Death march of a segmented and trilobate bilaterian elucidates early animal evolution. *Nature*, 573: 412–415.
- Cloud P E, 1948. Some problems and patterns of evolution exemplified by fossil invertebrates. *Evolution*, 2: 322–350.
- Conway Morris S, 1998. *The crucible of creation—The Burgess Shale and the rise of animals*. Oxford: Oxford University Press. 1–276.
- Conway Morris S, 2003. *Life's solution: Inevitable humans in a lonely Universe*. Cambridge: Cambridge University Press. 1–464.
- Conway Morris S, 2006. Darwin's dilemma: the realities of the Cambrian 'explosion'. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B361: 1069–1083.
- Daley A C, Antcliffe J B, Drage H B, Pates S, 2018. Early fossil record of Euarthropoda and the Cambrian Explosion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115: 5323–5331.
- Darwin C R, 1859 (1st Edition). *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray. 1–502.
- Darwin C R, 1872 (6th Edition). *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray. 1–458.
- Deline B, Greenwood J M, Clark J W, Puttick M N, Peterson K J, Donoghue P C J, 2018. Evolution of metazoan morphological disparity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115: E8909–E8918.
- dos Reis M, Thawornwattana Y, Angelis K, Telford M J, Donoghue P C, Yang Z, 2015. Uncertainty in the timing of origin of animals and the limits of precision in molecular timescales. *Current Biology*, 25: 2939–2950.
- Droser M L, Tarhanand L G, Gehling J G, 2017. The rise of animals in a changing environment: Global ecological innovation in the late Ediacaran. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 45: 593–617.
- Erwin D H, 2007. Disparity: morphological pattern and developmental context. *Palaeontology*, 50: 57–73.
- Erwin D H, 2015. A public goods approach to major evolutionary innovations. *Geobiology*, 13: 1–8.
- Erwin D H, 2020. The origin of animal body plans: a view from fossil evidence and the regulatory genome. *Development*, 147: dev182899.
- Erwin D H, Laflamme M, Tweedt S M, Sperling E A, Pisani D, Peterson K J, 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 M, 2012. Ecological drivers of the Ediacaran–Cambrian diversification of Metazoa. *Evolutionary Ecology*, 26: 417–433.
- Erwin D H, Valentine J W, 2013. *The Cambrian explosion, the construction of animal biodiversity*. Greenwood Village, Colorado: Roberts and Company. 1–406.
- Fedonkin M A, Waggoner B M, 1997. The late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusk-like bilaterian organism. *Nature*, 388: 868–871.
- Fernández R, Gabaldón T, 2020. Gene gain and loss across the metazoan tree of life. *Nature Ecology & Evolution*, 4: 524–533.
- Glaessner N F, 1984. *The dawn of animal life. A biohistorical study*. Cambridge: Cambridge University Press. 1–258.
- Gould S J, 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. New York: W.W. Norton & Company. 1–347.
- Han Jian, Conway Morris S, Shu De-gan, Huang Hai, 2017. Meiofaunal deuterostomes from the basal Cambrian of Shaanxi (China). *Nature*, 542: 228–231.
- Hay W W, Migdisov A, Balukhovskiy A N, Wold C N, Flügel S, Söding E, 2006. Evaporites and the salinity of the ocean during the Phanerozoic: Implications for climate, ocean circulation and life. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240: 3–46.
- He Tian-chen, Zhu Mao-yan, Mills B J W, Wynn P M, Zhuravlev A Y, Tostevin R, Pogge von Strandmann P A E, Yang Ai-hua, Poulton S W, Shields G A, 2019. Possible links between extreme oxygen perturbations and the Cambrian radiation of animals. *Nature*

- Geoscience, 12: 468–474.
- Hearing T W, Harvey T H P, Williams M, Leng M J, Lamb A L, Wilby P R, Gabbott S E, Pohl A, Donnadieu Y, 2018. An early Cambrian greenhouse climate. *Science Advance*, 4: eaar5690.
- Hughes M, Gerber S, Wills M A, 2013. Clades reach highest morphologic disparity early in their evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110: 13875–13879.
- Kodner R B, Summons R E, Pearson A, King N, Knoll A H, 2008. Sterols in a unicellular relative of the metazoans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 9897–9902.
- Knauth L P, 1998. Salinity history of the Earth's early ocean. *Nature*, 359: 554–555.
- Laakso T A, Sperling E A, Johnstone D T, Knoll A H, 2020. Ediacaran reorganization of the marine phosphorus cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 117: 11961–11967.
- Lepot K, 2020. Signatures of early microbial life from the Archean (4 to 2.5 Ga) eon. *Earth-Science Reviews*, 209: 103296.
- Levinton J S, 2001. *Genetics, Paleontology, and Macroevolution* (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press. 1–634.
- Li Chao, Jin Chen-sheng, Planavsky N J, Algeo T J, Cheng Meng, Yang Xin-lian, Zhao Yuan-long, Xie Shu-cheng, 2017. Coupled oceanic oxygenation and metazoan diversification during the early–middle Cambrian? *Geology*, 45: 743–746.
- Li Guo-xiang, Steiner M, Zhu Xue-jian, Yang Ai-hua, Wang Hai-feng, Erdtmann B D, 2007. Early Cambrian metazoan fossil record of South China: generic diversity and radiation patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254: 229–249.
- Li Guo-xiang, 2018. The Cambrian explosion. *In: Rong Jia-yu, Yuan Xun-lai, Zhan Ren-bing, Deng Tao* (eds.), *Life evolution and environments*. Hefei: China University of Science and Technology. 94–115 (in Chinese).
- Liu A G, Matthews J J, Menon L R, McIlroy D, Brasier M D, 2014. *Hootia quadriformis* n. gen., n. sp., interpreted as a muscular cnidarian impression from the late Ediacaran Period (approx. 560 Ma). *Proceedings of the Royal Society*, B281: 20141202.
- Love G D, Grosjean E, Stalvies C, Fike D A, Grotzinger G P, Bradley A S, Kelly A E, Bhatia M, Meredith W, Snape C E, Bowring S A, Condon D J, Summons R, 2009. Fossil steroids record the appearance of Demospongiae during the Cryogenian period. *Nature*, 457: 718–721.
- Maletz J, 2019. Tracing the evolutionary origins of the Hemichordata (Enteropneusta and Pterobranchia). *Palaeoworld*, 28: 58–72.
- Maloolf A, Porter S M, Moores J L, Dudas F O, Bowring S A, Higgins J A, Fike D A, Eddy M P, 2010. The earliest Cambrian record of animals and ocean geochemical change. *Geological Society of America Bulletin*, 122: 1731–1774.
- Mángano M G, Buatois L A, 2014. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran–Cambrian transition: evolutionary and geobiological feedbacks. *Proceedings of the Royal Society*, B281: 20140038.
- Mángano M G, Buatois L A, 2016. The Cambrian explosion. *In: Mángano M G, Buatois L A* (eds.), *The trace fossil record of major evolutionary events*, Topics in Geobiology (39). Dordrecht, The Netherlands: Springer. 73–126.
- Mángano M G, Buatois L A, 2020. The rise and early evolution of animals: where do we stand from a trace-fossil perspective? *Interface Focus*, 10: 20190103.
- Na Lin, Kiessling W, 2015. Diversity partitioning during the Cambrian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 4702–4706.
- Nettersheim B J, Brocks J J, Schwelm A, Hope J M, Not F, Lomas M, Schmidt C, Schiebel R, Nowack E C M, De Deckker P, Pawłowski J, Bowser S S, Bobrovskiy I, Zonneveld K, Michal K, Marleen S, Christian H, 2019. Putative sponge biomarkers in unicellular Rhizaria question an early rise of animals. *Nature Ecology & Evolution*, 3: 577–581.
- Nursall J, 1959. Oxygen as a prerequisite to the origin of the Metazoa. *Nature*, 183: 1170–1172.
- Payne J L, Boyer A G, Brown J H, Finnegan S, Kowalewski M, Krause R A, Lyons Jr S K, McClain C R, McShea D W, Novack-Gottshall P M, Smith F A, Stempien J A, Wang S C, 2009. Two-phase increase in the maximum size of life over 3.5 billion years reflects biological innovation and environmental opportunity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 24–27.
- Pecoits E, Konhauser K O, Aubert N R, Heaman L M, Veroslavsky G, Stern R A, Gingras M K, 2012. Bilaterian burrows and grazing behavior at >585 million years ago. *Science*, 336: 1693–1696.
- Peters S E, Gaines R R, 2012. Formation of the 'Great Unconformity' as a Trigger for the Cambrian Explosion. *Nature*, 484: 363–366.
- Pflug H D, 1972. Systematik der Jungpräkambrischen Petalonamae. *Paläontologische Zeitschrift*, 46: 56–67.
- Pflug H D, 1974. Vor und Frühgeschichte der Metazoa, Precambrian history of metazoan. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 145: 328–337.
- Runnegar B, 1982. The Cambrian Explosion - animals or fossils. *Journal of the Geological Society of Australia*, 29: 395–411.
- Schopf J W, 2000. Solution to Darwin's dilemma: Discovery of the missing Precambrian record of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97: 6947–6953.
- Scotese C R, Song Haijun, Mills J W B, van der Meer D G, 2021. Phanerozoic paleotemperatures: The earth's changing climate during the last 540 million years. *Earth-Science Reviews*, DOI: 10.1016/j.earscirev.2021.103503.
- Seilacher A, 1956. Der Beginn des Kambriums als biologische Wende. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 103: 155–180.
- Seilacher A, 1989. Vendozoa: Organismic construction in the Proterozoic biosphere. *Lethaia*, 22: 229–239.
- Seilacher A, 1992. Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of the Precambrian evolution. *Journal of the Geological Society of London*, 149: 607–613.
- Seilacher A, 2007. The nature of vendobionts. *In: Vichers-Rich P,*

- Komarower P (eds.). The rise and fall of the Ediacaran biota. London: Geological Society. 387–397.
- Shu De-gan, 2008. Cambrian explosion: Birth of animal tree. *Gondwana Research*, 14: 219–240.
- Shu De-gan, Han Jian, 2020. The core value of Chengjiang fauna: the formation of the animal kingdom and the birth of basic human organs. *Earth Science Frontiers*, 27: 382–412.
- Simpson G G, 1944. Tempo and mode in evolution. New York: Columbia University Press. 1–237.
- Sperling E A, Robinson J M, Pisani D, Peterson K J, 2010. Where is the glass? Biomarkers, molecular clocks, and microRNAs suggest a 200-Myr missing Precambrian fossil record of siliceous sponge spicules. *Geobiology*, 8: 24–36.
- Sperling E A, Stockey R G, 2018. The temporal and environmental context of early animal evolution: Considering all the ingredients of an “explosion”. *Integrative and Comparative Biology*, 58: 605–622.
- Sperling E A, Vinther J, 2010. A placozoan affinity for *Dickinsonia* and the evolution of the late Proterozoic metazoan feeding modes. *Evolution and Development*, 12: 201–209.
- Sperling E A, Wolock C J, Morgan A S, Gill B C, Kunzmann M, Halverson G P, Macdonald F A, Knoll A H, Johnston D T, 2015. Statistical analysis of iron geochemical data suggests limited late Proterozoic oxygenation. *Nature*, 523: 451–451.
- Summons R E, Erwin D H, 2018. Chemical clues to the earliest animal fossils. *Science*, 361: 1198–1199.
- Tashiro T, Ishida A, Hori M, Igisu M, Koike M, Mègean P, Takahata N, Sano Y, Komiya T, 2017. Early trace of life from 3.95 Ga sedimentary rocks in Labrador, Canada. *Nature*, 549: 516–518.
- Topper T P, Guo Jun-feng, Clausen S, Skovsted C B, Zhang Zhi-fei, 2019. A stem group echinoderm from the basal Cambrian of China and the origins of Ambulacraria. *Nature Communications*, 10: 1366.
- Topper T P, Guo Jun-feng, Clausen S, Skovsted C B, Zhang Zhi-fei, 2020. Reply to ‘Re-evaluating the phylogenetic position of the enigmatic early Cambrian deuterostome *Yanjiahella*’. *Nature Communications*, 11: 1287.
- Valentine J W, 2004. On the origin of phyla. Chicago and London: The University of Chicago Press. 1–614.
- van Maldegem L M, Nettersheim B J, Leider A, Brocks J J, Adam P, Schaeffer P, Hallmann C, 2020. Geological alteration of Precambrian steroids mimics early animal signatures. *Nature Ecology & Evolution*, 5: 169–173.
- Waggoner B M, 2003. The Ediacaran biotas in space and time. *Integrated Comparative Biology*, 43: 104–113.
- Wang Dan, Ling Hong-fei, Struck U, Zhu Xiang-kun, Zhu Mao-yan, He Tian-cheng, Yang Ben, Gamper A, Shields G A, 2018. Coupling of ocean redox and animal evolution during the Ediacaran-Cambrian transition. *Nature Communications*, 9: 2575.
- Wei Guang-yi, Planavsky N J, He Tian-chen, Zhang Fei-fei, Stockey R G, Cole D B, Lin Yi-bo, Ling Hong-fei, 2021. Global marine redox evolution from the late Neoproterozoic to the early Paleozoic constrained by the integration of Mo and U isotope records. *Earth-Science Reviews*, 214: 103506.
- Wood R, Erwin D H, 2017. Innovation not recovery: dynamic redox promotes metazoan radiations. *Biological Reviews*, 93: 863–873.
- Wotte T, Skovsted C B, Whitehouse M J, Kouchinsky A, 2019. Isotopic evidence for temperate oceans during the Cambrian explosion. *Scientific Reports*, 9: 6330.
- Xiao Shu-hai, Laflamme M, 2009. On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology, and evolution of the Ediacara biota. *Trends in Ecology and Evolution*, 24: 31–40.
- Yin Zong-jun, Zhu Mao-yan, Davidson E H, Bottjer D J, Zhao Fang-chen, Tafforeau P, 2015. Sponge grade body fossil with cellular resolution dating 60 Myr before the Cambrian. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 1453–1460.
- Zamora S, Wright D F, Mooi R, Lefebvre B, Guensburg T E, Gornzelak P, David B, Sumarall C D, Cole S R, Hunter A W, Sprinkle J, Thompson J R, Ewin T A M, Fatka O, Nardin E, Reich M, Nohejlová M, Rahman I A, 2020. Re-evaluating the phylogenetic position of the enigmatic early Cambrian deuterostome *Yanjiahella*. *Nature Communications*, 11: 1286.
- Zhan Ren-bin, 2018. Evolution of Early Paleozoic marine faunas. In: Rong Jia-yu, Yuan Xun-lai, Zhan Ren-bing, Deng Tao (eds.), *Life evolution and environments*. Hefei: China University of Science and Technology. 116–143 (in Chinese).
- Zhang Xing-liang, Chao Chang, Cui Lin-hao, Qiao Yu-heng, 2021. Ecosystem reconstruction during the Cambrian explosion. *Paleontological Research*, (accepted).
- Zhang Xing-liang, Cui Lin-hao, 2016. Oxygen requirements for the Cambrian explosion. *Journal of Earth Science*, 27: 187–195.
- Zhang Xing-liang, Reitner J, 2006. A fresh look at *Dickinsonia*: Removing it from the Vendobionta. *Acta Geologica Sinica*, 80: 636–642.
- Zhang Xing-liang, Shu De-gan, 2014. Causes and consequences of the Cambrian explosion. *Science China-Earth Sciences*, 57: 930–942 (in Chinese).
- Zhang Xing-liang, Shu De-gan, 2021. Current understanding of the Cambrian explosion: Questions and answers. *Paläontologische Zeitschrift*, (accepted).
- Zhang Xing-liang, Shu De-gan, Han Jian, Zhang Zhi-fei, Liu Jian-ni, Fu Dong-jing, 2014. Triggers for the Cambrian explosion: Hypotheses and problems. *Gondwana Research*, 25: 896–909.
- Zhang Yuan, Zhang Xing-liang, 2017. New Megasphaera-like microfossils reveal their reproductive strategies. *Precambrian Research*, 300: 141–150.
- Zhu Mao-yan, Zhao Fang-chen, Yin Zong-jun, Zeng Han, Li Guo-xiang, 2019. The Cambrian explosion: Advances and perspectives from China. *Science China Earth Sciences*, 49: 1455–1490 (in Chinese).
- Zhuravlev A Y, Wood R, 2020. Dynamic and synchronous changes in metazoan body size during the Cambrian Explosion. *Scientific Reports*, 10: 6784.
- Zumberge J A, Love G D, Cárdenas P, Sperling E A, Gunasekera S, Rohrsen M, Grosjean E, Grotzinger J P, Summons R E, 2018. Demosponge steroid biomarker 26-methylstigmastane provides evidence for Neoproterozoic animals. *Nature Ecology and Evolution*, 2: 1709–1714.