

文章编号: 1001-8166(2001)05-0624-05

20 世纪古生物学的重大进展 及 21 世纪战略重点

张弥曼¹, 陈 旭²

(1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044;
2. 中国科学院南京地质与古生物研究所, 江苏 南京 210008)

摘 要: 20 世纪人类积累了大量的生物学、分类学和生物地层数据, 这些数据的积累使得进化论和门德尔遗传学结合起来, 如遗传学和物种起源、分类学和物种起源、演化的速率和模式、分支系统学等的运用使得古生物学在研究方法上有了新的进展。并提出了 21 世纪古生物学的战略重点。

关 键 词: 古生物学; 进化论; 分子生物学

中图分类号: Q91 **文献标识码:** A

1 20 世纪重大进展

1.1 达尔文进化论研究的新进展

20 世纪的古生物学发展是和达尔文的进化论紧密相连的。经过近半个世纪的激烈争论, 到 20 世纪初, 进化论已被许多生物学家所接受, 成为教科书中占绝对优势的观点。化石和其他经典生物学(如比较解剖学、胚胎学等)的研究结果被用作生物演化的证据和复原系统发育的关键。当时, 不少生物学家和地质学家都乐于从事古生物学方面的工作。研究物种之间的系统发育关系已成为生物科学(特别是古生物学)的重要任务之一。由于物种间的所有差异, 无论是形态学、生理学、生态学, 或是行为和地理分布上的不同, 都与物种本身一样, 是在系统发育过程中形成的, 因此这个任务就显得特别重要。也就是说, 当我们认识到物种或类群间的系统发育关系, 就很容易理解生命的发展历史和现今多种多样生物是怎样形成的。

后来, 这种根据形态学(包括化石形态学)来复原系统发育和研究生命历史的工作热忱似乎低落下来, 一方面是因为, 人们认为系统发育的复原已初具规模, 剩下的只是补充一些不太重要的细枝末节; 另

一方面, 也由于传统生物学的进一步发展遇到了很大的困难, 以往得出的结论往往争论很大而不能得到合理的解决。而当时由于门德尔遗传定律的重现推动了遗传学的进展。但实验遗传学家由于没有种群(居群、族群)的思考方式而排斥渐进演化和自然选择的概念; 而古生物学家(或博物学家)则还没有认识到门德尔的独立分离遗传单位而认为遗传是混合式的。到了 20 世纪 30 和 40 年代, 两个学科中都有一些先驱者及时地看到, 学科间需要一座彼此沟通的桥梁。1937 年 Dobzhansky(生物学家兼遗传学家)撰写了《遗传学和物种起源》(Genetics and the Origin of Species)一书, 1942 年 Mayr(生物学家)撰写了《分类学和物种起源》(Systematics and the Origin of Species)一书, 1944 年 Simpson(古脊椎动物学家)撰写了《演化的速率和模式》(Tempo and Mode of Evolution)一书, 从而创立了进化论研究中的综合学派(亦称进化系统学派), 使得达尔文的进化学说和门德尔的遗传学结合起来。

20 世纪中期古生物学研究中引进了两个重要的概念:

(1) 随着地质学方面活动论对固定论的取代, 引入了生物与地球协同演化的概念。

(2) 在方法论方面产生了分支系统学。进化生物学的中心议题是复原生命历史(即系统发育)。

人们对于已经成为过去的事情无法进行直接观察和记录,更无法通过实验来证明,研究工作通常只能根据对残存化石的观察并从经验和直觉得出结论,缺乏严格的逻辑推理和检验方法。一些后来被称为分支系统学家的人努力将分类学及与其相关的进化理论和生物地理学转移到一个接近现代科学的严格的逻辑推理的基础上来,并试图寻找一种方法,以便检验他们所做的结论。德国的昆虫学家 Hennig (1950)首先提出了系统发育系统学(phylogenetic systematics, 后来也称作分支系统学, cladistics)的原则:对亲缘关系给出了一个明确的定义,即共祖近度(recency of common ancestry);亲缘关系应基于共有的衍生性状(即离征, synapomorphy)来探寻;亲缘关系可用分支图(cladogram)来表达;最好的阐明亲缘关系的办法是找出一个种或类群的姐妹群(sister-group)。这样做,研究者的观点表达得很明确,便于接受批评和检验。自1966年 Hennig 的著作译成英文以来,这一方法在从事系统学研究的生物学家和古生物学家中被广泛采用。

20世纪下半叶,由于 Watson 和 Crick 发现了 DNA 双螺旋结构和它在遗传中的作用,生物学发生了突破性进展。因为每一个生物的历史都记录在它的核苷酸链和蛋白质氨基酸链中,它们可以用来研究生命历史,从那时起,用免疫学方法和蛋白质分子序列比较的方法研究系统发育的工作就开展起来。到目前为止,已经积累了大量的资料,并在几个重大类群的起源问题(如被子植物的起源、四足动物的起源、现代人的起源等等)方面进行了许多尝试。这些工作的结果虽然还远不能令人满意,但提供了根据分子生物学的信息研究系统发育的基础。我国的一些古生物学家也开始运用分子生物学的方法在古生物学研究方面作了一些尝试。不过,分子生物学并没能完全替代传统生物学(包括古生物学)。一方面由于分子生物学研究本身还存在一些问题,以至于研究结果尚不够确切,另一方面,就系统发育学而言,在分子生物学和形态学中都遇到同样的目前尚无法解决的基本问题,即怎样定义同源(homology)。因此,分子系统发育学的进展促使人们对形态学系统发育学的兴趣再次增大。分子生物学的出现开辟了研究生命演化的新的前景,并使生物科学(包括古生物学的一部分)的研究有了数字化的可能。

1.2 生物大爆发、大灭绝、复苏、大辐射的宏演化模式与间断平衡论及对达尔文主义的挑战

20世纪下半叶发生的另一个重大事件是对生物学界信奉达100多年的达尔文主义的挑战。达尔文学说的主要论点是:共祖(theory of common descent)、渐变和自然选择(natural selection)。与达尔文同时代的居维叶(Cuvier)虽然提出过灾变的观点,但那完全是基于神创论的。达尔文学说认为新种是通过整个居群(population)的逐渐变化而产生,而今天看到的物种之间的间断和中间类型的缺失是由于化石记录的不完整所造成。当时澳大利亚的埃迪卡拉动物群、加拿大的布吉斯动物群和我国云南的澄江动物群等寒武纪的生物群都还没有发现。由于20世纪发现了上述十分繁盛而后骤然灭绝的早期生物群,以及其后的几次重大灭绝事件(奥陶纪末、二叠纪末、中生代末等),仅从这些动物群残缺不全的化石记录中,我们就可以分出至少6080种不同的形态原型,与现代仅有30种动物门类相比,可以想象当时的盛况。上述动物群中只有极少数留存到现代,绝大部分都已迅速灭绝。大灭绝事件似乎显示,演化并非稳定地逐渐趋向完善,而间断则是生命史上多次发生的事实,而且是一个完全无法预测的过程,有时看起来是“最好的”生物,会骤然地在一次大灾难中消失殆尽,而演化仍会继续下去,让一些原本毫不起眼,看起来没有什么前景的生物支系来取代。这些新发现促使古生物学家重新考虑地质时期生物演化的基本规律,对达尔文的渐变论提出了质疑,并在新的层次上重新探讨灾变论。Eldredge 和 Gould 在70年代初期提出了间断平衡论(punctuated equilibrium)即快速的异域物种形成和形成后较长的形态稳定时期,或演化中长期的稳定期和短期的剧变期相互交替。对于发生灾变的原因,亦作出了来自地内和地外两个方面的多种推测,其中白垩纪末的“星体撞击说”,因为在地层中找到灾变事件留下的一些纪录(如痕量元素铱、锇等的异常,稳定同位素异常、微球粒、冲击石英、撞击坑等),而得到较多的认同。1967年集群灭绝(大灭绝)概念的提出,很快成为研究的前缘和热点,1985年由43个国家的古生物学家参加的IGCP 216项目将这一领域的研究引向高潮,中国学者亦开始对此作出贡献。由于此项研究在世界范围内获得很大成功,从1993年开始的IGCP 335项目进而研究大灭绝后的复苏。中国学者目前在这一研究领域内与国外学者处于同步地位。显生宙生物大爆发、大灭绝、复

苏、大辐射的宏演化基本模式在 20 世纪 90 年代提出,它更深刻地揭示了在地质历史的重大转折时期,生物宏演化进程中全球性、事件性和突发性的规律,同时又说明了生物的爆发、灭绝、复苏和辐射是生物宏演化进程中有机联系的 4 个重要环节。

在分子进化领域里,对于达尔文理论的渐进和自然选择也提出了异议,认为自然选择不是分子水平进化的主要动力,而是中性突变基因的随机固定造成了分子水平上物种间和物种内的变异。日本遗传学家木村资生 (Moto Kimura, 1983) 提出了中性进化学说,即物种间和同一物种内个体间在分子水平上的遗传差异是遗传漂变 (genetic drift) 所引起的突变的随机固定的结果,或每个生物个体生存的“运气”不同的结果,而不是达尔文所主张的“自然选择”所致。演化究竟是完全随机的还是遵循“自然选择”的规律不仅是分子生物学家,也是古生物学家目前关注的问题之一。

1.3 全球地质年表的建立

由于化石对于地层的划分和对比具有不可替代的作用,长期以来绝大多数古生物学家又都出自地质系,因此地层学,特别是生物地层学的研究,就成了古生物学研究的一个主要领域。而生物地层学的发展也才使得显生宙各纪地层的全球对比成为可能。

20 世纪 70 年代国际地层委员会决定成立各个系 (system) 的分会,并把建立一个统一的全球地质年表作为各系分会的目标,以此建立全球地质工作者的共同语言,这也促进了年代地层学的发展。它的基本原理和工作方法是建立系、统、阶三级年代地层单位,确立这三级年代地层单位的全球界线层型剖面点 (GSSP), 又被称为“金钉子剖面”,并以此标定这一年代地层单位的层型。80 年代国际志留系分会率先完善了志留系年表,即完成了系、统、阶三级单位的层型和全球界线层型剖面点 (GSSP)。目前除侏罗系之外,其它各系的进展都很快,预计在最近的数年内,全球地质年表可以建成。

我国寒武系至三叠系有完整连续的地层记录,是确立这三级年代地层单位的全球界线层型剖面点 (GSSP) 和各级年代地层单位层型的理想场所,但是我国起步较晚,开始时经验不足,一些部门和系统对于和国际接轨认识不一,加上一些外国学者存在歧视中国的偏见,因此影响了我国在争取全球层型剖面点 (GSSP) 的进展。但尽管如此,中国学者仍抓住了 20 世纪最后的机遇,在中国建立了二叠—三叠系和中奥陶统达瑞威尔阶全球界线层型剖面点

(GSSP), 二叠系乐平统和长兴阶的层型,此外还建立了泥盆—石炭系的副层型。从目前的情况来看,寒武系上统和相关阶的 GSSP 也很可能建在中国。

2 21 世纪战略重点

2.1 生物与地球的协同演化

当固定论在地学中占统治地位时,古生物学家研究生物演化的一系列问题都以固定的大陆为背景。如同域成种 (sympatric speciation), 生物的主要分布方式是扩散 (dispersal) 等。对于跨洋分布的种类常常用假设的陆桥来为它们提供扩散途径,假想的陆桥纵横交错,使得世界地图看起来像是一张密集的网。到了 60 年代,随着地学中活动论对固定论的取代,引入了生物与地球协同演化的概念。古生物学因此也发生了重大的变化。例如,异域成种 (allopatric speciation) 在生物演化中占据了主要地位,认为物种形成首先是由于在祖种分布域中出现地理隔离而产生的;建立在活动论和分支系统学 (cladistics) 基础上的隔离分化生物地理学 (vicariance biogeography) 比扩散假说具有更严格、更便于受到检验。这些古生物学研究的新概念和新方法在我国尚需进一步推广,进而发现和明辨地球历史上地球演化对生命演化的影响。同时,通过对生物演化的研究,也可以反过来在一定程度上揭示目前尚未知晓的地质事件,正如魏格纳 (Wegener) 及他的同代人提出大陆漂移假说时,曾将南美和非洲共有的古生物(如中龙, *Mesosaurus*) 作为重要根据之一。比起魏格纳时代来,我们更加明确地认识到在研究全球事件中古生物学和地学紧密合作互相启示的重要性。例如,目前已知始新世及其后生物的“跨太平洋分布”的研究以及与其相关的太平洋海盆形成历史很可能是 21 世纪极有前景的课题。而这样的课题需要多学科交叉来完成。在显生宙生物宏进化的历史过程中,无论是处于停滞或缓慢演进,或是在突变或全球生物事件的突发时期,都是与它们的生存环境的稳定、变化或剧变协同一致的,因此这一战略重点在方向上就必然地具有多学科交叉性和综合性,它将牵涉到古生态、古生物地理学、古地理学、古气候学和沉积学。而像显生宙古生物地理、古气候演变和全球古地理重建这样多学科交叉的课题,有可能在新的世纪中结出丰硕的成果。

2.2 宏演化的进程和模式

20 世纪末,由西方学者 (Kauffman and Hargraves, 1996) 开始,有中国学者参加的地质时期生物

宏演化模式研究,建立了显生宙重要地质时期生物大爆发—大灭绝—复苏—大辐射的宏演化模式。但是这一模式是在全球各地分散的化石和地层的资料基础上建立起来的;是由持不同观点的学者从不同的角度切入或提出的;是建立在不同的古生物分类单元数据库之上的。因此不可避免地存在着片面性、分散性和精度上的差异性,作为生物在特定地质历史时期的宏演化模式,显然需要进一步的完善。

显生宙,特别是从寒武纪到白垩纪,存在着 4 次大爆发—大灭绝—复苏—大辐射的宏演化进程,即寒武纪生命大爆发;早古生代,特别是中奥陶世—早志留世的古生代动物群大辐射—大灭绝—复苏—新的辐射;晚古生代生物的辐射—二叠纪末地史中最大的灭绝—早、中三叠世的复苏;中生代侏罗—白垩纪生物的辐射;但白垩纪末的大灭绝在我国东部的化石记录尚不尽如人意。只有充分、深刻地认识这 4 大进程,才能准确地获得地质时期生物宏演化模式。中国东部不但保存了寒武纪至白垩纪的完整而连续的地质和化石记录,而且发现了澄江动物群和热河动物群这样罕见的特异埋藏的化石库,这就充分地为我国古生物学家完善地质时期生物宏演化模式创造了最佳的物质条件。中国学者当前的研究已开始揭示这一宏演化进程中的复杂性,即不同门类的生物在宏演化过程中存在着总的同步一致和局部的不同步差异,而这一宏演化的进程,在显生宙的地质历史中并非简单地重复爆发—灭绝—复苏—辐射的过程。我们相信经过中国古生物学家们的刻苦钻研,可以完善这一地质时期生物宏演化模式,并从而揭示人类对生物进化理论认识新的一页。

2.3 高精度、高分辨率地层学的应用

地质学在新世纪到来之际面临着新的挑战和发展,必然也对它的基础—地层学提出更高的要求,这种新的需求集中在量化的方向上,这就是地层学的高精度和高分辨率的划分和对比,定量地层学也在 20 世纪末应运而生。其中特别是定量生物地层学已显示出巨大的生命力。国际志留系分会在 20 世纪 80 年代建立了全球志留纪地质年表之后,决定把今后的研究集中到志留系全球高精度和高分辨率的划分和对比以及古气候、古生态和古地理 2 个方向,可见量化已提到了地层学和古生物学这样古老传统学科的面前。

在高精度和高分辨率的生物地层学研究领域内,以重要化石门类的复合标准序列为基础的计算机图形对比方法,大大地提高了生物地层的划分和

对比精度,如果生物地层的地质测量达到无间隔连续采样,而生物分类单元确由权威性的专家确定,以此为基础的计算机图形对比,在古生代海相地层中可达到百万年以内的地层划分和对比精度,满足了高精度和高分辨率的划分和对比,从而也使建立在这样的地层之上的其它地质问题达到了高精度和高分辨率的要求。在生物宏演化方面配合全球公认的同位素年龄,它又可以准确地确定生物在不同演化阶段的演化速率,解决了地质时期生物演化的关键问题,同时又可准确地推算各化石带的时限,从而可使显生宙地质时期化石带的时间间隔达到 10 万年级的高精度。

我国古生物学家目前在这一领域内与国际同步,在建立全球界线层型剖面点(GSSP)的国际学术竞争中,率先运用这一以重要化石门类的复合标准序列为基础的计算机图形对比方法,促使我国在 1997 年夺得第一个 GSSP(金钉子剖面)。

2.4 古生物学和分子生物学进一步结合

上面已经提到,分子生物学并没能完全替代传统生物学,恰恰相反,分子系统发育学的进展促使人们对形态学系统发育学的兴趣再次增大。所以化石形态学、组织学的进一步深入,仍是一项重要的工作。随着切片、电镜、CT 等观察手段的进步,对于微体化石及组织学的研究也将在系统发育学中起到重要的作用。

人类学家 Peter Andrews(1987)说,形态学和分子结构是一个整体的 2 个方面,前者具有更多的功能方面的信息,后者则具有更多的遗传方面的信息。由此可见,当前的系统发育学或进化理论研究使得最古老的和最新的学科结合起来,成为合作伙伴。分子生物学和古生物学的结合,主要的工作不仅是古生物学家用化石作为材料来研究分子生物学。古生物学家要做的更重要的可能有两方面的工作,一是提供研究系统发育(即生命演化、大类群起源)中的关键问题,用分子生物学的方法以现生生物为材料进行研究,例如,大类群的起源,全新的器官、生理机能、行为模式的起源;二是与分子生物学家合力在传统生物学和分子生物学 2 个方面解决进化论(演化学)中的重要问题,如生命历史中的渐变和突变,当今世界生物界产生和发展的必然性和偶然性等。

参考文献(References):

- [1] Andrews P. Aspects of hominoid phylogeny[A]. In: Patterson C., ed. *Molecules and Morphology in Evolution: Conflict or Com-*

- promise? [C]. London: Cambridge University Press, 1987. 23–53.
- [2] Dobzhansky T. Genetics and the Origin of Species [C]. New York: Columbia University Press, 1937.
- [3] Eldredge N, Gould S J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism [M]. In: Schopf T J M, ed. Models in Paleobiology [C]. San Francisco: Freeman Cooper & Co, 1972. 82–115.
- [4] Gould S J, Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered [J]. Paleobiology, 1977, 3: 115–151.
- [5] Hennig W. Grundzüge Einer Theorie der Phylogenetischen Systematik [M]. Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950.
- [6] Hennig W. Phylogenetic Systematics [M]. Urbana: University of Illinois Press, 1966.
- [7] Kauffman E G, Harries P J. The importance of crisis progenitors in recovery from mass extinction [A]. In: Hart M B, ed. Biotic Recovery from Mass Extinction Events [C]. Geological Special Publication, 1996, 102: 15–39.
- [8] Kimura M. The Neutral Theory of Molecular Evolution [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- [9] Mayr. Systematics and the Origin of Species [M]. 1942.
- [10] Simpson G G. Tempo and Mode of Evolution [M]. New York: Columbia Univ Press, 1944.

PALAEONTOLOGY: PROGRESS IN THE LAST CENTURY AND DEVELOPING STRATEGY FOR THE COMING DECADES

ZHANG Mi-man¹, CHEN Xu²

(1. Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, CAS, Beijing 100044, China;

2. Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, CAS, Nanjing 210008, China)

Abstract: During the past century we have accumulated an enormous amount of basic biological, taxonomic and biostratigraphic data. This enormous accumulation has made possible major advances in evolutionary theory. For example, Dobzhansky's (1937) "Genetics and the Origin of Species", Mayr's (1942) "Systematics and the Origin of Species", and Simpson's (1944) "Tempo and Mode of Evolution". Hennig's (1950) development of phylogenetic systematics, "cladistics," has made for a methodological revolution.

Work on the Early Cambrian "explosion", Phanerozoic extinctions and adaptive radiations make it possible for the paleontologist to begin to recognize macroevolutionary patterns and problems. The concept of "punctuated equilibrium" as viewed by Eldredge and Gould (1972) as a challenge to darwinism, but this has since proved not to be the case in the opinion of many geneticists. China during the past century has become increasingly the world leader in providing unique insights into life of the past. The unique Chengjiang marine fauna and the distinctive organisms associated with the feathered dinosaurs have attracted worldwide attention. These biotas are radically changing ideas on the history of life.

Work on biostratigraphic questions globally has resulted in the development of an increasingly reliable chronostratigraphy. The unique character of the continuous marine stratigraphic record in South China has provided an excellent place with which to establish global GSSP standards.

We suggest that the following four possibilities for future work during coming decades be seriously considered:

(1) Work on the relation between potentially co-evolved organisms and geological evidence for changing physical environments. This work might find out just how seriously environmental changes have affected evolutionary changes through time.

(2) Based on the excellent, presently available Chinese data we can investigate more deeply into the macroevolutionary process, involving such things as the cause(s) of adaptive radiations and extinctions. It is possible that the present macroevolutionary models based largely on data from the present, may be oversimplifications that may be considerably altered after paleontological data has been considered more carefully.

(3) We need to take advantage of the very detailed Chinese biostratigraphic data for improving much of the presently too approximate global correlations. As indicated above, additional work will probably lead to the approval of additional GSSP standards situated in China.

(4) We are well situated to make real breakthroughs by combining the results of solid, basic paleontology at which we excel, with molecular biology, where we are just beginning our efforts.

Key words: Paleobiology; Molecular biology; Evolutionism.