

目录

[封面](#Top_of_00_cover_xhtml)

[封面](#Top_of_02_tit_xhtml)

[版权页](#Top_of_03_copy_xhtml)

[献词页](#Top_of_04_ded_xhtml)

[内容](#Top_of_05_toc_xhtml)

[致谢](#Top_of_06_ack_xhtml)

[新平装本前言](#Top_of_07_pre_xhtml)

[序幕](#Top_of_08_pro_xhtml)

[第 1 章 起初？](#Top_of_09_ch1_xhtml)

[第2章 生命之树](#Top_of_10_ch2_xhtml)

[第三章 古代岩石中的生命印记](#Top_of_11_ch3_xhtml)

[第四章 生命的最初曙光](#Top_of_12_ch4_xhtml)

[第五章 生命的诞生](#Top_of_13_ch5_xhtml)

[第六章 氧气革命](#Top_of_14_ch6_xhtml)

[第 7 章 蓝藻，生命的微生物英雄](#Top_of_15_ch7_xhtml)

[第 8 章 真核细胞的起源](#Top_of_17_ch8_xhtml)

[第九章 早期真核生物化石](#Top_of_18_ch9_xhtml)

[第 10 章 动物登台](#Top_of_19_ch10_xhtml)

[第 11 章 寒武纪重演](#Top_of_20_ch11_xhtml)

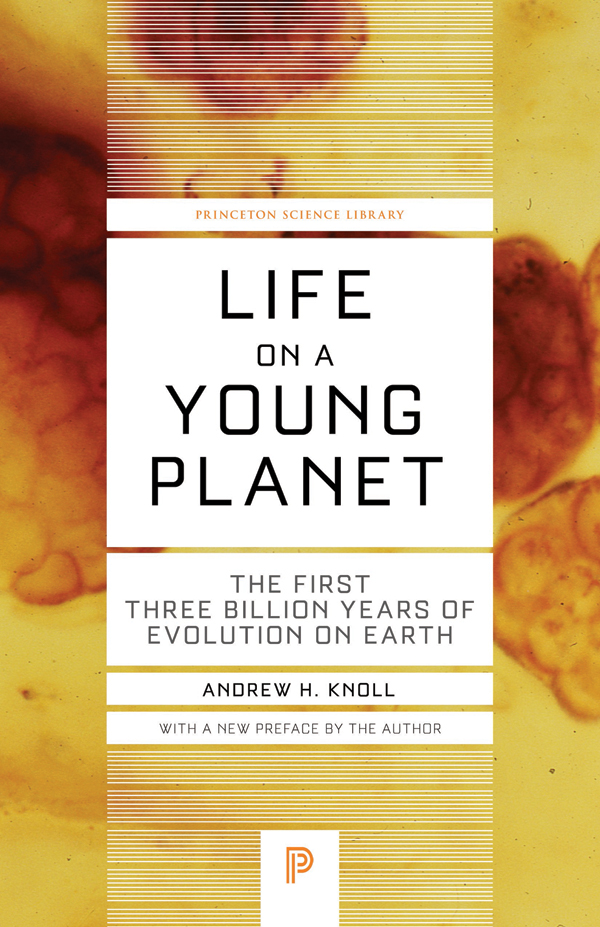
[第 12 章 动态地球，宽容生态](#Top_of_21_ch12_xhtml)

[第 13 章 阿斯特拉古生物学](#Top_of_22_ch13_xhtml)

[结语](#Top_of_23_epi_xhtml)

[进一步阅读](#Top_of_24_fur_xhtml)

[指数](#Top_of_25_index_xhtml)



年轻星球上的生命

|  |  |
| --- | --- |
| 年轻星球上的生命 | 地球进化的前三十亿年 |

安德鲁·H·诺尔

附有作者的新序言

普林斯顿大学出版社

普林斯顿大学和牛津大学

版权所有 © 2003 普林斯顿大学出版社

普林斯顿大学出版社出版，地址：新泽西州普林斯顿市威廉街 41 号，邮编 08540  
英国：普林斯顿大学出版社，地址：牛津街 6 号，伍德斯托克，牛津郡 OX20 1TW

普林斯顿科学图书馆首次印刷，2005 年  
普林斯顿科学图书馆新版平装本，附作者新序言，2015 年

平装书 ISBN 978-0-691-16553-0

国会图书馆控制号 2014955273

英国图书馆出版品目錄數據已啟用

本书在帕拉蒂诺撰写

印刷在无酸纸上。∞

[普林斯顿大学出版社](http://press.princeton.edu)

美国印刷

1 3 5 7 9 10 8 6 4 2

为了我的父母。

无论是天性还是教养，

我很幸运。

内容

[致谢ix](#Top_of_06_ack_xhtml)

[新平装本前言xi](#Top_of_07_pre_xhtml)

[序言 1](#Top_of_08_pro_xhtml)

[第 1 章 起初？ 6](#Top_of_09_ch1_xhtml)

[第 2 章 生命之树 16](#Top_of_10_ch2_xhtml)

[第 3 章 古代岩石中的生命特征 32](#Top_of_11_ch3_xhtml)

[第四章 生命最早的曙光 50](#Top_of_12_ch4_xhtml)

[第 5 章 生命的诞生 72](#Top_of_13_ch5_xhtml)

[第 6 章 氧气革命 89](#Top_of_14_ch6_xhtml)

[第 7 章 蓝藻，生命的微生物英雄 108](#Top_of_15_ch7_xhtml)

[第 8 章 真核细胞的起源 122](#Top_of_17_ch8_xhtml)

[第 9 章 早期真核生物化石 139](#Top_of_18_ch9_xhtml)

[第 10 章 动物登上舞台 161](#Top_of_19_ch10_xhtml)

[第 11 章 寒武纪重现 179](#Top_of_20_ch11_xhtml)

[第 12 章 动态地球、宽容生态 206](#Top_of_21_ch12_xhtml)

[第 13 章 阿斯特拉古生物学 225](#Top_of_22_ch13_xhtml)

[结语 243](#Top_of_23_epi_xhtml)

[进一步阅读247](#Top_of_24_fur_xhtml)

[索引269](#Top_of_25_index_xhtml)

致谢

这本书浓缩了人们花了四分之一个世纪去了解生命早期历史的想法。十多年前，我第一次有了写书的想法，但幸运的是，我被搁置了。孩子、研究和大学的责任让我一直没有重新考虑这样的尝试，直到 1998 年秋天，孩子们的成长、系主任任期的结束以及休假，这些都让我确信是时候尝试一种对我来说是新的学术风格了。当然，我的孩子们并不是唯一在这段时间里成长起来的人，所以无论这本书的命运如何，我可以诚实地说，它比我最初考虑完成它要好得多。

尽管科学家被描绘为独来独往的创意人士，但科学是一项富有社会性的事业。我们的世界观通过阅读前人的作品、通过教学和学习、通过合作、对话和辩论而不断发展。下文中提到的思想和经验很大程度上归功于其他人，其中许多都曾在某一章中提到过。Elso Barghoorn 指导了我的论文研究，为我提供了机会、支持和同事关系，尽管他从未强调过这种明显的不对称性。我的研究生教育也受到 Ray Siever、Dick Holland、Steve Golubic 以及已故的 Steve Gould 和 Bernie Kummel 的影响，他们似乎都发现了我身上一种我自己从未发现过的潜力。

我实验室里的学生和博士后研究员一直是我快乐的源泉和智力的源泉，我感谢他们所有人。我也从优秀的同事那里受益匪浅。我在哈佛大学生物学和地球科学系的朋友让我时刻保持警惕。

在哈佛园外的世界，我尤其感谢约翰·格罗青格、萨姆·鲍林、约翰·海斯、马尔科姆·沃尔特、罗杰·萨蒙斯、基恩·斯韦特的友谊和智力激励，尹雷明、米沙·谢米哈托夫、米沙·费东金、沃洛迪亚·谢尔盖耶夫、杰拉德·杰姆斯、斯蒂芬·本特森、西蒙·康威·莫里斯、布赖恩·哈兰、唐·坎菲尔德、阿里尔·安巴尔、戴夫·德斯·马雷、肯·尼尔森、肖恩·卡罗尔，以及我已故的朋友张云、贡萨洛·维达尔和普雷斯顿·克劳德。

当然，写书不是在办公室或田野里完成的。它们是在工作日晚上做完作业后在楼上的书房里完成的。因此，写书在很大程度上是家庭事务。在这个通常需要痴迷的职业中，我的孩子们给了我平衡生活的礼物。即使我承认我缺乏语言来表达我的感激之情，我也有可能轻视我妻子玛莎的重要性。

多年来，我的大部分研究都得到了美国国家科学基金会和 NASA 的资助，包括 NASA 天体生物学研究所。我非常感谢他们的支持。我还要感谢 Dick Bambach、Susannah Porter、Don Canfield、Sean Carroll、Jack Repcheck、Kristen Gager、Lawrence Krauss 和 Marsha Knoll 阅读了我的手稿并提出了许多改进建议。John Bauld、Roger Buick、Stefan Bengtson、Martin Brasier、Birger Rasmussen、Shuhai Xiao、Richard Jenkins、Leonid Popov、Dave Bottjer、Steve Dornbos、Greg Wray、Andreas Teske、Susannah Porter、Bruce Lieberman 和 Nick Butterfield 提供了一些插图，使我的文字更加生动。最后，我要感谢 Sam Elworthy 和普林斯顿大学出版社的不遗余力的支持和信任。Sam 就像我的 Maxwell Perkins，不断改进后面的每一页。

新平装本前言

十四年前，在千百年来关于全球计算机故障和其他从未发生的灾难的预测中，我决定是时候解释一下自己了。二十多年来，我一直专注于尝试了解一个陌生的星球——一个没有植物或动物，大气中氧气很少或没有的星球。那个星球就是年轻的地球，我们的地球如何从早期的陌生状态转变为我们今天所知道的世界，在我看来（现在仍然如此）是地球科学所能讲述的最伟大的故事。这项探索部分是古生物学的，需要细致地检查古老的岩石以寻找微生物化石。这项探索部分是系统发育的，利用基因中记录的信息勾勒出生命之树，这是一种预测生命地质记录的普遍谱系。这项任务部分是地球化学的，利用古老岩石的化学性质重建地球的环境历史。我们能否发展出一个生命深层历史的叙述，从生命的起源一直延伸到 30 多亿年后动物在海洋中的传播？我们能否构建一个平行的环境历史叙述，追溯大气中氧气的增加和全球范围内的间歇性冰河时代？最重要的是，我们能否将生命和环境的叙述结合起来，以了解生物及其周围环境如何随着时间的推移而共同进化？结果就是《年轻星球上的生命》 ，于 2003 年首次出版。决定以新格式重新发布这部作品，为我提供了一个机会来重新审视我之前的努力，并思考该领域在过去十年中取得了哪些进展。

退一步来看，大局基本保持不变：太古代（25 亿年前）地球的记录有限且具有挑战性，尽管如此，它仍然记录了世界上的微生物生态系统氧气很少甚至没有；漫长的中年时期，原生生物和原核生物都在这里繁衍生息，在氧气稀少的大气中形成了多样性和细胞复杂性；大约 6 亿年前，生命和环境发生了巨大变化，迎来了我们（大致）熟悉的大型动物和充足氧气的世界。而这些实地场景仍然真实可信，希望能够让读者了解地球科学家的工作方式，而不仅仅是事实的目录。

话虽如此，自从我第一次讲述我的版本以来，世界各地的许多人都为这个故事做出了重要贡献。例如，虽然将生命史划分为由氧气介导的三个伟大篇章仍然有意义，但环境史的细节已经变得更加微妙，新的争论也出现了。我们仍然认为太古代大气中充其量只有微量的氧气，但现在有几条证据表明，更大量的氧气积累至少在更早的时候就开始在海洋中间歇性地形成。地球早期“氧气气息”的微妙且仍有争议的记录比 24 亿年前的大氧化事件早了几亿年。越来越多的证据还表明，当氧气开始在大气和海洋表面积聚时，它上升到相对较高的水平，然后在 20 亿年前再次下降。

在我写作《年轻星球上的生命》时，元古代（25 亿至 5.42 亿年前）刚刚开始成为人们关注的焦点，其环境特征鲜明：含氧量比太古代更高，但不如显生宙（过去的 5.42 亿年）丰富。基于唐纳德坎菲尔德提出的富有洞察力的模型，阿里尔安巴尔和我勾勒出了元古代环境可能的样子，以及这种环境可能如何影响进化的进程，但数据很少。幸运的是，经过十年的研究，使用从铁的沉积分布到钼的同位素组成等化学替代指标，强化了地球历史有一个明显中世纪的观点。大气中存在多少氧气仍是一个研究课题，但最近的估计表明，在大部分时间里，O2 浓度一直很低，可能只有今天水平的百分之几（甚至更低） 。

一些地球化学数据表明，在元古代末期地球深海的氧含量很高，但其他观测结果表明，尽管发生了这一事件，但从元古代低氧水平攀升到我们熟悉的富含氧气的世界的过程却持续了很长时间，并一直持续到古生代。地球第二次氧气革命的开始与化石记录中大型动物的出现大致吻合，但变化的环境促进了动物进化还是进化的动物推动了环境变化仍是一个有争议的话题——两者都可能是真的。最近对氧气最低区（现代海洋中缺氧的水团）的研究表明，维持食肉动物和其他代谢要求高的动物所需的氧气水平可能相对较低，因此，尽管全球氧气丰度仍远低于现代水平，但生理上重要的环境阈值很可能在元古代末期就已经被跨越。除此之外，这意味着氧气和动物相互交织的历史并没有随着寒武纪辐射而结束，而是一直延续到显生宙的“可见动物时代”。

那么化石记录本身又如何呢？2003 年呈现的总体图景仍然适用，但新发现继续带来新的见解。我们对太古代早期海洋中生命的理解仍然有限：更多的证据支持微生物垫在形成地球上最古老的叠层石方面发挥了作用，同位素证据告诉我们 35 亿年前，微生物在海洋中循环碳和硫。但是，尽管 Emmanuelle Javaux 和她的同事现在已经描述了来自 32 亿年前页岩的令人信服的微化石，但更古老的岩石中潜在的生物微结构仍然是古生物学家面临的挑战。相比之下，2003 年已经丰富的元古代微化石记录仍在继续增长，全新的微化石类别（例如，保护早期真核细胞的磷酸盐化鳞片）补充了不断增加的蓝藻遗骸库存。微化石和分子钟都表明真核生物在元古代早期就出现了，但辐射时间要晚得多，这一观察结果或许可以在真核细胞吞噬其他真核生物的相对较晚的进化中找到解释。功能创新会促进原生生物的多样化，就像食肉动物被认为促进了寒武纪动物辐射一样。

人们继续在埃迪卡拉纪岩石中描述新的大型化石，它们奇异的形状仍然激发着人们富有创意的解读。其中一个重大变化是：现在许多古生物学家将埃迪卡拉纪地层中常见的缝合化石解读为结构简单的动物——只不过是上下两层细胞包围着充满液体或胶状物的内部——它们通过吸收有机分子进食，通过扩散交换氧气和其他气体。这个想法并非遥不可及。Trichoplax是一种首次在海水水族馆中发现的微小动物，它就是这样生活的，如果你仔细想一想，你也是如此。在你吞下食物并通过消化分解后，你的身体会通过肠道吸收有机分子。

我并不是想建议改变过去十年的观点；随着每个月的过去，我们对早期地球及其所维持的生命的理解都在不断加深和拓宽。但总体情况——跨越数个世纪的地球系统发展的主要模式——在模式方面已经相当清晰，而潜在的因果关系问题仍然是研究的活跃目标。然而， 《年轻星球上的生命》中分析的一个主题已经发生了根本性的变化。

在我最后一章《探索星空的古生物学》中，我描述了当时人们对地球以外生命的兴趣日益浓厚，而这种兴趣是由一个重要的说法引发的，尽管现在已被广泛抛弃，即火星陨石上有生物指纹。从那时起，行星探索因太阳系内的探测器和轨道器以及围绕其他恒星运行的行星的革命性发现而发生了改变。2003 年，当我的书即将付印时，美国宇航局向火星发射了两辆探测器；勇气号和机遇号为火星提供了前所未有的环境历史洞察，首次为我们这个行星邻居提供了持续的地质学家视角。值得注意的是，着陆十年后，机遇号继续探索古老的火星沉积岩，遥测另一颗年轻行星的物理和化学记录。最近，一辆更新、装备更好的火星车——好奇号——加入了火星探索，为曾经不可想象（或至少无法证实）的观念提供了地质证据，即火星上存在湖泊火星早期形成的行星是宜居的。与此同时，一颗名为开普勒的卫星从根本上改变了我们对宇宙的看法，发现了数千颗围绕附近恒星运行的候选行星。大多数行星相对较小，至少有几颗看起来很像地球，这证实了像我们这样的行星——也许还有生命——在我们的银河系中广泛分布。

书籍可以回顾过去，也可以展望未来，但它们不可避免地记录了写作的时间和地点。 《年轻星球上的生命》记录了生物学家和地球科学家开始合作构建地球历史综合图景的那一刻。我们现在知道，只有将生命的进化轨迹嵌入地球动态环境历史的编年史中，我们才能理解它。这是深层地球历史的教训，也是今天的教训，因为人类技术已经成为地质上突出的环境力量。无论我们向外看，寻找第二个生命的例子，还是向前看，希望在全球变化日益加剧的时代明智地航行，地球和生命的历史记录都提供了一个至关重要的经验目录，可以帮助指导我们的行动。

序幕

在他的短诗《当我听到博学的天文学家》中，讲述了一个晚上在科学讲座上的经历。证明和数字充斥着大厅，使空气变得压抑，

直到我起身滑行而出，独自漫步  
在神秘潮湿的夜空中，不时地，  
在静谧中仰望星空。

尽管写于一个多世纪前，惠特曼的这首诗却在当代引起了惊人数量的共鸣。早期对宇宙和人类的理解将自然的奥秘提炼为强有力的叙事。惠特曼暗示，科学用统计数据取代了敬畏。

但是，无知真的会超越理解，成为产生好奇的首选途径吗？作为一名古生物学家，我不这么认为。对我来说，生命悠久历史的科学记载既充满了叙事的活力，也充满了神秘感。露西的头骨和小骨头被小心地陈列在博物馆的抽屉里，把我带到了 300 万年前人类形成时的温暖的非洲大草原。恐龙把我带回到了 20 到 70 倍远的中生代森林，那里有令人震惊的野兽巡逻——如果我不能分享霸王龙在我儿子心中激发的敬畏之情，那很简单，这是不成熟的表现。更古老的是三叶虫，这些寒武纪海洋中的关节腿君主，大约 5 亿年前在热带珊瑚礁周围乱窜。

动物化石，无论是大众文化还是科学家都声称拥有，提供了一部非凡的生物编年史。然而，它们只记录了地球浩瀚进化史中最近的篇章。生命的完整历史跨越了四十亿年，从窒息空气下的硫磺海洋外星世界，到呼吸铁的细菌和微观嵌合体，最后到达了我们的地球。熟悉的氧气和臭氧世界、森林密布的山谷以及会游泳、行走和飞行的动物。谢赫拉查德几乎不可能编造出比这更引人入胜的故事了。

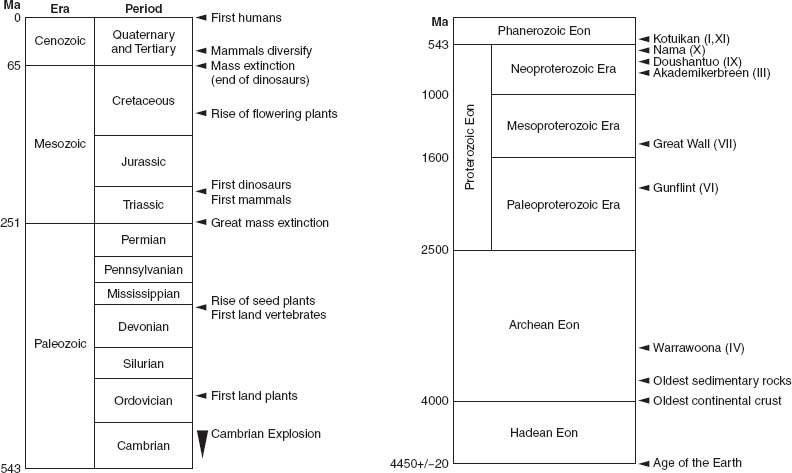


图 P.1.地质年表，显示了本书讨论的显生宙演化中主要事件和前寒武纪岩石单元的时间关系。（Ma = 距今一百万年）

这个故事现在的讲述方式还不够完整。它不可能完整，因为每一个来之不易的事实都会引发新的问题。约翰·阿奇博尔德·惠勒是二十世纪最杰出的物理学家之一，他曾经说过，我们生活在无知之海中的一座孤岛上。这个比喻有一个深刻的推论：随着岛屿的扩大，知识的积累一块一块地建成，它的海岸线——知识与不确定性之间的交界处——也会成比例地扩大。我们对生命的历史还有很多不了解的地方，我们的孙子孙女也会如此。但是，如果我们知道了所有的事情，科学兴趣就会消失。教科书可能把科学描绘成事实的编纂，但它实际上是一种有纪律地探究未知事物的方式。

因此，这是一本关于历史的书——恐龙、三叶虫和任何种类的动物出现之前的生命史。我的故事从寒武纪海洋中动物的最初分化开始。从那里，场景转移到早期海洋中形成的古老岩石。在确定了如何研究生命的更深层历史之后，我们探索了地球上最早生物的零碎记录，反思生命的起源，然后再次穿越地质时代，追随化石和分子的踪迹，追溯到寒武纪的动物生命“大爆发”，现在这既被视为生命漫长的前寒武纪历史的顶峰，也是对它的彻底背离。

我写这本书有三个目的。第一个是显而易见的。C. Vann Woodward 写道：“叙事历史是历史学家工作的最终产品。叙事是他们将一切拼凑在一起并让读者理解的地方。”对我来说，科学的创世故事是一个引人入胜的故事，如果讲述得当，它不仅能帮助我们了解我们的生物学历史，还能帮助我们了解当今地球和我们周围的生命。当代生物多样性是近 40 亿年进化的产物。我们是这一遗产的一部分。因此，通过了解生命漫长的进化史，我们开始了解我们在世界上的地位，包括我们作为地球管家的责任。

我的第二个目标是讲述一个特定物种的早期进化故事方式。生命史通常被叙述为博物学家的《亚伯拉罕的世代》：细菌产生原生动物，原生动物产生无脊椎动物，无脊椎动物产生鱼类，等等。这些传统智慧的目录可以记住，但没有太多需要思考的地方。出于这个原因，我选择将我的故事描述为一项事业——在地球偏远角落发现岩石和化石，在实验室中进行分析，并根据今天可观察到的过程（但不一定是条件）进行解释。古生物学是最传统的科学研究，其发现与分子生物学和地球化学的新兴见解交织在一起。

在某些方面，传统古生物学和本文描述的研究似乎截然相反，它们的从业者眯着眼睛通过望远镜的两端观察过去。恐龙骨骼巨大而壮观——它们让你夜不能寐。但是，除了其居民的体型之外，恐龙的世界与我们的世界非常相似。相比之下，地球的悠久历史是由微观化石和微妙的化学信号讲述的。然而，它们讲述的故事是戏剧性的，一系列消失的世界通过大气转变和生物革命，形成了我们今天所知道的地球。

如果我们想了解十亿年前甚至更久以前发生的事件，我们该怎么做呢？了解光合细菌在 15 亿年前生活在潮滩上是一回事，而了解我们如何识别微观化石是光合细菌、如何确定包围它们的岩石是在古老的潮滩上形成的以及如何估计它们的年龄为 15 亿年又是另一回事。我们如何知道我们认为我们知道的东西这一认识论主旨贯穿了整本书。作为人类的事业，这也是一个探索的故事，从分子内部空间延伸到火星的真正外层空间及更远的地方。西伯利亚的寒冷夜晚是故事的一部分，中国的温暖友谊也是如此。

最后，在发掘和评估了我们生物历史的遗迹后，我想退一步思考，我们是否能从错综复杂的历史细节中找出一些普遍的原则。生命早期历史的宏大主题是什么？作为天体生物学家，我渴望一睹火星上采集的样本，想知道在有生命的地方可能发现我们地球生物学的哪些方面，以及哪些方面是生命存在的。哪些特征可能证明我们这个星球特定历史的特定产物？我们还不知道答案，但我们如何在宇宙的其他地方寻找生命，很大程度上取决于我们如何思考这个问题。

进化史的一个明显主题是生物多样性的累积性。单个物种（至少是有核生物）可能在地质演替中出现和消失，它们的灭绝凸显了在竞争和环境变化的世界中种群的脆弱性。但是，行会的历史——从根本上不同的形态和生理方式的生物生存方式——是累积的历史。进化的长期观点无疑是随着时间的推移而积累的，受生态系统功能规则的支配。亚伯拉罕世代方法所暗示的替代系列未能捕捉到生物历史的这一基本属性。

另一个重要主题是地球与生命的共同进化。生物和环境都随着时间的推移发生了巨大变化，而且它们往往是协同变化的。气候、地理，甚至大气和海洋成分的变化都影响了进化的进程，而生物创新反过来又影响了环境历史。事实上，从我们星球的悠久历史中浮现出来的总体画面是生物与环境相互作用的画面。化石记录的进化史诗与其他任何东西一样，反映了遗传可能性和生态机遇之间持续的相互作用。

这种对生物历史的长远看法提供了可能是最宏大的主题。生命诞生于年轻地球上的物理过程。这些相同的过程——构造、海洋和大气——在塑造和重塑地球表面的同时，也维持着生命的存在。最终，生命扩展和多样化，成为一种独立的行星力量，与构造和物理化学一起改造空气和海洋。对我来说，生命的出现作为我们星球的一个决定性特征——也许是决定性特征——是非同寻常的。在浩瀚的宇宙中，这种情况发生过多少次？这就是我“在绝对寂静中仰望星空”时想到的。

敬畏与谦卑伴随早期创世故事的讲述。它们也是科学版本的合适伴侣。

|  |  |
| --- | --- |
| 1 | 一开始？ |

在西伯利亚北部的科图伊坎河沿岸发现的化石记录了寒武纪“大爆发”，即大约 5.43 亿年前开始的动物生命的惊人繁荣。正如查尔斯·达尔文一个多世纪前所认识到的，寒武纪化石提出了关于生命早期进化的基本问题。在这些已经很复杂的动物之前，存在什么样的生物？我们能找到更古老的岩石吗？如果能，它们会保留地球最早的生物历史的记录吗？

有时，过去是用手持摄像机拍摄的；有时，它矗立在舞台拱门内，周围有模制的石膏花环和松软的窗帘；有时，它缓缓展开，像一个默片时代的爱情故事，令人愉悦，但焦点模糊，完全不合情理。有时，只有一连串的静止画面可供从记忆中借用。

—朱利安·巴恩斯  
凝视太阳

沿岸的悬崖在午后的阳光下泛着浅黄色和粉红色的光芒（[图 1.1](#fig1_1) ）。在北美或欧洲的其他地方，这样的景色会被称为国家公园，入口两侧是露营地和纪念品商店。但在这里，在西伯利亚北部的森林荒野中，它的柔和之美既不引人注目，也很少被人看到。从半山腰悬崖上的一个避风凹处，我抬头看着我的朋友米沙·谢米哈托夫，他高高地站在河上，狭窄的岩架勉强支撑着他的大身躯。他脚下的悬崖险峻无比，但米沙的注意力却在别处，他正盯着头顶上的一层沉积岩。在他经验丰富的眼睛里，皱巴巴的层状石灰岩床讲述了一个古老的潮滩，它毗邻一片消失的海洋，退潮时露出宽阔的海岸线，上面覆盖着厚厚的细菌，偶尔会有小动物穿过。当我靠在岩壁上，观察着我躺在旧床上，在笔记本上记笔记，拍打蚊子（不一定按这个顺序），思考是什么把米莎和我带到了北极圈上空这个偏远的地方（[图 1.2](#fig1_2) ）。字面意思是，一架巨大的苏联军用直升机把我们、一小群同事和一吨装备送到了上游约七十英里的地方。从那里，我们像哈克贝利·费恩一样，乘坐小橡皮筏顺流而下，穿过石灰岩峡谷，在盘旋的猎鹰下面，经过对着午夜太阳嚎叫的狼群，来到这个狂野而美丽的地方。



图 1.1.西伯利亚库图伊坎河沿岸的化石悬崖。从河面到悬崖顶部的距离超过 300 英尺，记录了大约 2000 万年的早寒武纪历史。

当然，直升机只是对我们为何来到这里这个问题的几种恰当回答之一。更深刻、更有趣的答案是，这些悬崖是科图伊坎河流向北冰洋时在数千年中冲刷而成的，记录了地球历史上的重大转折点之一。它们和世界上已知的任何岩石一样，记录了动物生命的显著多样化，俗称寒武纪生命大爆发。从最广泛的意义上讲，科图伊坎悬崖记录了现代世界的开端，在这个世界里，动物可以在可呼吸的空气下游泳、爬行或行走。这才是我们来到这里的原因。

在河流层面，一系列台阶从水中升起，就像史前的石阶，由大自然从薄薄的石灰岩和白云岩层中凿出。一些5.45 亿年前，这些岩石以石灰泥的形式沉积在温暖的浅海道中，与现代佛罗里达群岛类似。散落的石膏晶体群记录了干燥过程，这种干燥过程偶尔使沿海水域变得足够咸，足以排除除最顽强的细菌之外的所有细菌。这些岩石中动物的化石很少见，而且能找到的化石也很简单。只有几条不规则的曲流扰乱了床面，那是小虫子般的生物沿着泥泞的海底爬行寻找食物的踪迹。

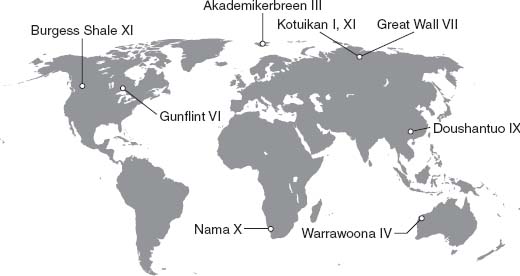


图 1.2.显示 Kotuikan 悬崖位置的地图，以及后续章节中讨论的主要地点（以罗马数字表示）。

在河流上方约 10 英尺处，突然转变为石英砂岩，标志着所谓的前寒武纪-寒武纪[1 的](#1_1)分界线，历史上它是显生宙 (字面意思是“可见生命的时代”) 的可处理古生物学与更年轻地球的未知领域的分界线。向东几百英里处的火山岩确定这个地平线的形成时间为距今 5.43 亿年 (正负一)。在砂岩台地上方，紫色、红色和绿色的页岩形成陡峭的肩部，其上方是令人眩晕的石灰岩悬崖，如墙般耸立。页岩记录了一次洪水事件，海岸线上的沙子被上升的海水推向遥远的西部。随着沉积物的积累，海水再次变浅，因此上覆的石灰岩层记录的环境逐渐接近古老海岸。靠近悬崖顶部，不规则的表面标志着沉积物暴露的点，这里曾是科图伊坎河已经消失的前身，而这里的沉积物又被侵蚀，直到海水收回失去的领土，这些沉积物才再次被淹没。

从砂岩台地开始，岩石中就含有小型骨骼化石。在最底层，只有几种化石，即长度略大于一毫米的空心方解石锥体（[图 1.3a](#fig1_3) ）。但随着我们缓慢而小心地爬上悬崖，以避免职业生涯缩短，这些化石的数量和种类也随之增加。保存下来的足迹、足迹和洞穴的数量和行为复杂性也在增加。在悬崖顶部附近，有三百多条在河流水面以上 1000 英尺处，估计有 5.25 亿年历史的岩石含有近一百种不同类型的贝壳（[图 1.3b](#fig1_3) ）。有些贝壳，比如悬崖底部的小锥体，具有三重对称性，这使它们有别于当今活着的大多数动物。然而，其他贝壳则包括可识别为软体动物遗骸的小螺旋壳、腕足动物形成的双壳骨骼，以及稍高一点的三叶虫分节身体。这些化石由俄罗斯古生物学家精心收集和描述，记录了寒武纪海洋生物多样性的快速发展。在不到 2000 万年的时间里，海底从陌生变成了（至少大体上）熟悉的样子。世界各地年龄相仿的岩石中也记录了同样的戏剧性变化，让我们最早可以一窥从那时起地球海洋中的动物。



图 1.3.寒武纪基底岩中的小贝壳化石。（a） Anabarites trisulcatus ，在科图伊坎河沿岸最底层的寒武纪地层中发现的微小骨骼。这些标本来自中国类似年代的岩石。（b）在科图伊坎悬崖上发现的小贝壳化石；这里看到的大多数形式都是 Chancellorids 的骨骼骨针，Chancellorids 是一种神秘的袋状动物，广泛（且仅）在寒武纪岩石中发现。（图片由 Stefan Bengtson 提供）

查尔斯·达尔文无法摆脱这种模式。人们可能会认为，达尔文和他的现代知识后代一样，在化石记录中看到了对他的理论的证实——从寒武纪到今天生命进化的文字记录。事实上， 《物种起源》中专门讨论地质学的两章绝不是庆祝。相反，它们是一份措辞谨慎的辩护，达尔文在其中辩称，自然选择的进化是正确的，尽管显然缺乏化石的支持。

达尔文设想自然选择是一个缓慢但连续的过程，生物谱系在此过程中分化并逐渐变得彼此不同。连接不同物种的中间形式在现代世界中很少见，因为自然选择不可避免地会对其产生不利影响。但为什么我们看不到时间上的中间形式呢？达尔文的预期是，连续的沉积层应该记录从一种形式（可能在悬崖底部看到）到其形态上不同的后代（在顶部）的逐渐过渡。他将这种系列的罕见归因于化石记录的极端不完善。

《物种起源》充满了庄严的散文，文字既明亮又富有启发性。达尔文对地质记录的描述尤其引人注目：“世界历史保存不完整，用不断变化的方言书写；我们只拥有这部历史的最后一卷，只涉及两三个国家。这一卷，只有在这里那里只保留了一个简短的章节；每页只保留了几行。”

达尔文很可能接受了朱利安·巴恩斯对人类记忆的描述，将其作为地球地质记忆的隐喻：沉积岩提供了一系列间隔很远的快照，而不是一部记录我们星球历史的纪录片。从路边或悬崖表面的局部观察来看，这种观点是有道理的，达尔文的论点似乎非常现代。我们今天知道，沉积岩提供了不连续的记录，其中两层之间的边界可能比床本身代表更多的时间。但沉积堆积的几何形状比局部露头中常见的有序层状蛋糕更复杂。从三维角度看，这些层像梵高风景画中的山丘一样收缩和膨胀，这里变厚并改变性质，那里变薄到羽毛状边缘。在一个地方由床之间的间隙表示的时间在其他地方由沉积物堆积记录。从更广泛的角度来看，在任何时间点，这种局部不连续的记录都在世界各地的许多盆地中形成。因此，如果我们重新审视达尔文对地质历史的比喻，我们会发现，虽然他的书缺少章节，而手中的章节缺少页面，但我们实际上拥有文本的多份副本，缺失的部分因副本而异。如果我们有一个交错幸存页面的原则，就有可能拼凑出一份复合记录，至少在过去 6 亿年里，这份记录还不错。地层学学科提供了这一原则，向我们表明，至少从化石中读取的广泛生物模式反映了进化，而不是岩石记录的严重不足。

一个多世纪以来，生物地层学家们都知道，物种通常以完整形态出现在化石记录中，数百万年内没有太大变化，然后消失。这种模式传达出的感觉是形态变化是偶发性的，而不是连续性的，并不是因为物种只出现在一个层位中一次。这是合理的，因为物种通常出现在许多连续的层位中，从底部到顶部几乎没有变化，或者至少几乎没有方向变化——我们不能将这种模式解释为沉积不完整的产物（至少不能不做出假设，而在许多情况下，我们知道这些假设是不可信的）。认识到这一点，Niles Eldredge 和 Stephen Jay Gould 在 1972 年提出，正是这种地层模式“间断平衡”——而不是达尔文的渐进变化图景——与现代进化论最为一致。大多数新物种并非来自大群体不知不觉的渐进转变，而是由主要群体边缘的小群体、孤立群体的快速分化而产生的。达尔文设想的转变确实会发生，但它们发生得迅速且局部化，此后后代物种的种群受到自然选择的约束，或多或少保持不变，直到竞争对手或不断变化的环境注定它们的灭亡。

化石物种的日常来来往往既符合进化预期，也符合地质现实，但科图伊坎悬崖上看到的壮观景象又如何解释呢？我们如何解释海洋的这种生物转变？如果达尔文担心化石记录中普遍缺乏过渡形式，那么他真正感到不安的是，在最古老的寒武纪地层中，大量、多样、解剖学复杂的动物突然出现：

还有一个与之相关的困难，它要严重得多。我指的是同一类群的大量物种突然出现在已知的最低的含化石岩石中的方式。……这种情况目前仍无法解释；并且可以真正作为反对本文所持观点的有效论据。

当然，《物种起源》确实提供了一种解释，而且是我们可能预料到的——寒武纪底部的大量记录缺失。达尔文写道，并不是在寒武纪极其复杂的蜗牛和三叶虫之前没有生命，而是它们的祖先的记录隐藏在深埋、被毁坏或未被发现的旧地层中。在另一段令人难忘的文字中，达尔文坚持认为

如果我的理论是正确的，那么无可争辩的是，在最低的志留纪[2](#2_1)地层沉积之前，已经过去了很长的时期，与从志留纪到今天的整个间隔一样长，甚至可能更长；而且在这些漫长而未知的时期里，世界上充满了生物。



图 1.4.沿科图伊坎河上游，显示了[图 1.1中所示的最新的前寒武纪-寒武纪序列](#fig1_1)与其下方较古老的沉积岩包之间的角度不整合。

回到库图伊坎河畔，米莎和我坐在悬崖对面的沙洲上，一边喝着晚茶，一边思考着达尔文的困境。如此复杂的生物怎么会进化得如此之快？如果进化得不是如此之快，那么记录生命早期历史的岩石又在哪里呢？

科图伊坎悬崖上的沉积层并非完全平坦；数百万年的地质构造运动使它们略微向西倾斜。正因为如此，向东沿河向上游走，就会发现比寒武纪化石的水平面还要低得多的地层。在河的上游大约 15 英里处——沉积岩柱低约 200 英尺——我们遇到了一个陡峭的地层断层，这是沉积层的底部，其中包括最新的前寒武纪碳酸盐岩和底层寒武纪动物（[图 1.4](#fig1_4) ）。这就是沉积路径的终点吗？

一点也不。这些岩石下面是另一层更古老的砂岩、页岩和碳酸盐。与较新的地层形成锐角，这块较老的地层本身厚度超过 3,500 英尺。寒武纪的底部并不是地层记录的底部——在西伯利亚北部不是，在许多其他地区也不是，这些地方的构造环境保存了在寒武纪地层开始堆积前一、二甚至三十亿年沉积的沉积岩。

我们可以验证一下达尔文的猜想。寒武纪生命大爆发是生物历史的开端吗？还是说它是地球更早的进化事件的顶峰？

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

[1](#1)按照惯例，地质时代分为四个时期：显生宙（0 至 5.43 亿年前）、元古代（5.43 亿至 25 亿年前）、太古代（25 至约 40 亿年前）和冥古代（从地球增生到有保存记录的开始的时间间隔，约 40 至 45.5 亿年前）。寒武纪是显生宙的初始时期；因此，所有更早的时期通常（虽然非正式）被称为“前寒武纪”。请参阅第 2 页的地质年表。

[2](#2)十九世纪中叶，关于如何定义和区分寒武纪和志留纪系统的争论仍未解决。达尔文采用了伦敦人罗德里克·默奇森的术语“志留纪”来指代最古老的化石层，尽管他的剑桥导师亚当·塞奇威克创造了“寒武纪”这个名字。直到 1879 年，查尔斯·拉普沃思才斩断了戈耳迪之结，将寒武纪保留为有争议系统的下部，志留纪保留为其上部，奥陶纪（以古老且据称顽固的威尔士部落奥陶纪命名）保留为有争议的重叠时期。

|  |  |
| --- | --- |
| 2 | 生命之树 |

在生命之树中，通过比较不同生物的基因核苷酸序列，植物和动物只形成了一个分支顶端附近的小枝条。微生物是生命更大的多样性，也意味着生命更深的历史。如果我们想探索前寒武纪岩石以寻找早期生命的证据，我们必须首先了解细菌和古细菌，它们是陆地生态系统的微小建造者。

大多数人都是通过莎士比亚的同名戏剧了解理查三世的，但作为历史，这个记载是值得怀疑的——毕竟，莎士比亚的赞助人赢得了玫瑰战争。有偏见、有选择性、不完整甚至难以理解的文献是历史学家的日常工作。尽管个别记载存在缺陷，但学者们可以通过筛选大量不同的记录来寻找一致的观点和互补的观点，从而对过去有一个平衡的理解。

生物历史的研究也大体如此。科图伊坎河沿岸的含有化石的悬崖为地球进化史提供了一个巨大的宝库——地质记录。沉积岩保存了生命和环境随时间变化的惊人记录，但正如我们已经观察到的，这种记录是偶发的，而不是连续的。它还具有高度的选择性，某些生物群体明亮地被照亮，而其他生物群体则处于黑暗之中。例如，我们对马的古生物学了解很多，但对它们脚下的蚯蚓却知之甚少。

幸运的是，我们可以查阅第二个图书馆——当今我们周围的生物多样性。比较生物学为我们提供丰富的资源进化分析，提供谱系来补充古生物学的时间记录，提供生理学来匹配地质学的环境变化记录。伟大的细胞生物学家克里斯蒂安·德·杜夫甚至提出，生物体的基因包含了进化史的完整记录。然而，如果真是这样，那么它就像莎士比亚的历史一样，仅限于对生命赢家的描述。只有古生物学才能告诉我们三叶虫、恐龙和其他不再存在于地球上的生物奇迹。如果我们想了解生命的历史，那么，我们必须结合地质学和比较生物学的见解，利用生物体复活化石，了解我们这个时代的多样性是如何形成的。

尽管细胞的形态和功能千差万别，令人眼花缭乱，但所有细胞都具有一个共同的分子特征核心，包括 ATP（生命的主要能量货币）、DNA、RNA、共同的遗传密码（除了少数例外）、将遗传信息从 DNA 转录为 RNA 的分子机制，以及将 RNA 信息翻译成提供结构和调节细胞功能的蛋白质的更多机制。相反的观察结果同样引人注目。尽管生物体的分子结构基本统一，但它们在大小、形状、生理和行为方面却表现出极大的差异。生命的统一性和多样性都以自己的方式引人注目；它们共同构成了比较生物学的两大主题。

即使是漫不经心的观察者也会注意到地球生物多样性所展现出的嵌套相似性模式。人类和黑猩猩明显不同，但它们在解剖学和生理学上有许多共同的特征，彼此之间的相似性远比马等动物的相似性要高得多。反过来，人类、黑猩猩和马也具有毛发、肺和四肢等共同的特征，这些特征使它们与鲶鱼区分开来。然而，所有具有骨骼的动物都具有一种基本的解剖组织模式，这种模式将它们统一为一个群体，并将它们与基于不同设计原理的其他物种（例如昆虫或蜘蛛）区分开来。

早期博物学家熟知物种的嵌套相似性。林奈在 1730 年代将其编纂成法典，提出了一种至今仍在使用的分层分类系统。然而，查尔斯·达尔文明确认识到了这种模式的谱系性质。他写道，生物学差异随着时间的推移而出现，因为“经过修改的血统”，即在自然选择的影响下，通过与共同祖先的进化而来的：

同一纲的所有生物的亲缘关系有时被比喻为一棵大树。我相信这个比喻在很大程度上道出了真相。绿色和发芽的树枝可能代表现存物种；而前一年产生的树枝可能代表灭绝物种的长期演替……正如芽通过生长产生新芽，而这些新芽如果充满活力，就会从四面八方分出新枝，覆盖许多较弱的树枝，我相信生命之树的世代也是如此，它用枯死和折断的树枝填满地壳，用它不断分枝和美丽的枝条覆盖地表。

我们可以用人类和黑猩猩的共同祖先的后代来解释两者之间的相似之处，这两个祖先拥有两个群体共有的各种特征。自从它们分化以来，它们之间的差异就出现了。这使得古生物学家预测最古老的类人灵长类动物化石应该比现代人更接近黑猩猩和人类的最后共同祖先；使我们成为人类的特征应该只出现在我们谱系中较年轻的化石中。众所周知，人类祖先的化石记录非常粗略，但在非洲和亚洲出土的骨骼遗骸证实了这一预测。（请注意，我们谱系中连续较老的成员不应该接近黑猩猩的形态。人类不是从黑猩猩进化而来的；人类和黑猩猩都从一个既不是人种也不是黑猩猩的共同祖先分化而来。 ）

并非所有共享特征都对确定“血统亲缘关系”（另一个令人愉快的达尔文主义）有同等帮助。例如，鸟类、蝙蝠和已灭绝的翼龙都长有翅膀，但它们的翅膀具有不同的骨骼结构，许多其他特征表明这些飞行动物并非密切相关。翅膀在每个群体中独立进化，以适应飞行；用系统生物学的说法，这些特征是趋同的。只有因共同祖先而共享的特征（用进化论的术语来说就是同源性）才能用于评估进化关系。在实践中，我们并不总是知道相似的特征是趋同的还是同源的，因此依靠复杂的计算机算法来整理大量的比较生物数据。

相对而言，我们很容易看出形态特征如何被用来阐明所有灵长类动物、所有哺乳动物甚至所有脊椎动物的进化相关性或系统发生假说。我们也可以承认，至少专家可以对软体动物或节肢动物做同样的事情。但是，我们如何才能将软体动物、节肢动物和脊椎动物置于所有动物的更大的进化树中呢？更困难的是，我们如何才能重建整个达尔文的伟大生命之树，一个涵盖所有生物的系统发生树？

漫步在高山森林或在珊瑚礁上方浮潜时，我们观察到由植物（或海藻）和动物形成的生态系统，大型脊椎动物位于食物链的顶端，其他生物则位于下方。生态系统还包含许多我们看不见的生物，但对它们贡献的关注通常转瞬即逝——在我们创造的世界中，微小而简单的细菌和其他微生物难道还能勉强维持生存吗？

作为大型动物，我们持有一种自我赞美的世界观是可以理解的，但事实上，这种观点是完全错误的。我们已经进化到可以适应细菌世界，而不是相反。为什么会这样，部分是历史问题，但也是多样性和生态系统功能的问题。动物可能是进化的锦上添花，但细菌才是锦上添花。

植物、动物、真菌、藻类和原生动物都是真核生物，它们在谱系上通过一种细胞组织模式联系在一起，其中遗传物质存在于称为细胞核的膜结合结构内。细菌和其他原核生物不同——它们的细胞没有细胞核。就生物学重要性而言，真核生物似乎具有决定性的优势；真核生物表现出多种形态，从蝎子、大象和毒蘑菇到蒲公英、海带和变形虫。相比之下，原核生物大多是微小的球体、杆状或螺旋状。一些细菌形成首尾相连的简单细胞丝，但很少有细菌能够构建更复杂的多细胞结构。

大小和形状无疑有利于真核生物，但形态只是衡量生态意义的几个标准之一。新陈代谢——生物体如何获取物质和能量——是另一个标准，按照这个标准，原核生物以其惊人的多样性。真核生物基本上以三种方式之一谋生。像我们这样的生物是异养生物；我们通过摄取其他生物产生的有机分子来获得生长所需的碳和能量。为了获得能量，我们的细胞利用氧气将糖分解为二氧化碳和水，这一过程称为有氧（利用氧气）呼吸。在紧要关头，我们可以从第二种代谢中获得一点能量，即发酵，这是一种厌氧（无氧）过程，其中一种有机分子被分解成另外两种——只有啤酒酵母和一些其他真核生物以这种方式谋生。真核生物中发现的第三种主要能量代谢是植物和藻类进行的光合作用：叶绿素和相关色素从阳光中获取能量，使植物能够将二氧化碳固定为有机物。为了将光转化为生化能，植物需要一个电子——水提供所需的电荷，产生氧气作为副产品。

《圣诞颂歌》是查尔斯·狄更斯的经典救赎故事，它在开篇告诫读者要密切注意一个事实：“老马利已经死得一塌糊涂……必须清楚地理解这一点，否则我将要讲述的故事就不会有什么精彩之处。”生命早期历史有其自己的“雅各·马利”事实，就像狄更斯故事中老守财奴的死亡一样，只有理解这些事实，才能使故事讲得通。首先是原核微生物的代谢多样性，这是探索早期生物历史的关键。在我们重新穿上靴子，以古生物学家的身份重返田野之前，我们必须掌握原核生物的多种生存方式，以及这些微小生物如何适应生命之树。

与真核生物一样，许多细菌利用氧气进行呼吸。但其他细菌可以利用溶解的硝酸盐 (NO 3 -) 进行呼吸，还有一些细菌利用硫酸盐 (SO 4 2- ) 离子或铁和锰的金属氧化物进行呼吸。一些原核生物甚至可以利用 CO 2与乙酸发生反应，生成天然气，即甲烷 (CH 4 )。原核生物也进化出了一系列发酵反应。

细菌也围绕光合作用进行改变。蓝藻是一类光合细菌，被叶绿素和其他色素染成蓝绿色，它们像真核藻类和陆地植物一样吸收阳光并固定二氧化碳。然而，当硫化氢（H2S ，以“臭鸡蛋”气味而闻名）存在时，许多蓝藻会利用这种气体而不是水来提供光合作用所需的电子。硫和硫酸盐是副产物，但不会形成氧气。

蓝藻只是五种不同光合细菌群中的一种。其他群必须由 H2S 、氢气 (H2 )或有机分子提供电子，并且从不产生氧气。这些光合细菌利用细菌叶绿素而不是人们更熟悉的叶绿素来吸收光能。有些光合细菌采用与蓝藻和绿色植物相同的生物化学方法来固定二氧化碳，但有些光合细菌的途径截然不同，还有一些光合细菌依靠已经包装成有机分子的碳。

细菌在呼吸、发酵和光合作用等代谢过程上的变异令人印象深刻，但原核生物已经进化出另一种真核生物完全未知的生长方式：化学合成。与光合生物一样，化学合成微生物从二氧化碳中获取碳，但它们从化学反应而不是阳光中获取能量。氧气或硝酸盐（或不太常见的硫酸盐、氧化铁或锰）与氢气、甲烷或铁、硫和氮的还原形式结合，使细胞能够捕获反应释放的能量。产甲烷原核生物具有特殊的进化和生态意义；这些微小的细胞可以从氢气和二氧化碳反应生成甲烷中获得能量。

原核生物的代谢途径维持着使地球成为宜居星球的化学循环。以二氧化碳为例。火山向海洋和大气提供二氧化碳，但光合作用以更快的速度将其去除。事实上，速度快得多，光合作用生物可以在短短十年多的时间内将当今大气中的二氧化碳去除。当然，它们不会这样做，主要是因为呼吸本质上是逆向进行光合作用。光合作用生物将二氧化碳和水反应生成糖和氧气，而呼吸生物（包括您，当您读到这句话时）将糖与氧气反应，释放出水和二氧化碳。光合作用和呼吸作用共同在生物圈中循环碳，维持生命并长期维护环境。

很容易设想一个简单的碳循环，其中蓝藻将 CO2 固定为有机物并向环境供应氧气，而呼吸细菌则做相反的事情，消耗氧气并再生 CO2 。植物和藻类的表现与蓝藻一样好，原生动物、真菌和动物可以替代细菌呼吸器——原核生物和真核生物在功能上是等效的。但是，让我们让一些细胞沉到海底并埋在缺氧的沉积物中。现在真核生物代谢的局限性变得清晰了——需要不使用氧气的反应（厌氧反应）来完成碳循环。在现代海底沉积物中，硫酸盐还原和使用铁和锰的呼吸与有氧呼吸在回收有机物方面同样重要。更一般地说，只要碳经过无氧环境，细菌对碳循环就至关重要；真核生物在任何地方都是可选的。

原核生物的根本重要性也延伸到其他具有生物学重要性的元素。事实上，在硫和氮的生物地球化学循环中，循环这些元素的所有主要代谢途径都是原核生物的。特别要考虑氮，它是形成蛋白质、核酸和其他生物化合物所必需的元素。我们生活在氮气中。（空气中约 80% 的体积是 N2 。 ）但这种巨大的氮储库对我们来说不是生物可利用的；和其他动物一样，我们通过吃其他生物来获取所需的氮。事实证明，牛或玉米可利用的氮气并不比人类多。植物可以从土壤中吸收铵（NH4 + ）或硝酸盐，但这些化合物首先是如何到达那里的？铵在死细胞腐烂时被释放出来；而硝酸盐则由氧化铵的细菌产生。在氧气丰富的环境中，产生的硝酸盐可供植物（或水生生态系统中的藻类和蓝藻）利用，但在涝渍土壤或其他氧气耗尽的环境中，其他细菌会利用硝酸盐进行呼吸，将氮返回到大气中的 N2 池中。 （大部分硝酸盐以肥料的方式散布到田地中，就这样流失了。）

所以，我们还没有解决问题。土壤和海水中的铵和硝酸盐来自死细胞，而硝酸盐呼吸细菌会无情地从环境中去除生物可用的氮。那么，是什么为生物氮循环提供动力并阻止其停止运行呢？答案是，有些生物能够利用细胞的能量储存将大气中的氮转化为铵。没有真核生物能以这种方式固氮，但许多原核生物可以。（农民通常在轮作中加入大豆或其他豆类，因为这些植物能将氮恢复到土壤中。然而，固氮任务是由生活在豆类植物根部小根瘤中的细菌完成的，而不是由豆类本身完成的。）闪电穿过大气层时会固定少量的氮，但生物对氮的渴求主要由细菌来满足。

碳、氮、硫和其他元素的循环相互关联，形成一个控制地球生物脉动的复杂系统。由于生物体需要氮来生成蛋白质和其他分子，因此没有氮固定就不会有碳循环。氮代谢本身依赖于含铁的酶；因此，如果没有生物可利用的铁，就不会有氮循环……因此，也不会有碳循环。另一个星球上的生物可能包括也可能不包括大型或智能的生物，但无论它在哪里长期存在，生命都将具有互补的代谢特征，即在生物圈中循环生物学上重要的元素。

现在你应该明白为什么我之前坚持认为植物和动物进化是为了适应原核生物世界，而不是相反。这是一个原核生物世界，而不仅仅是因为有很多细菌细胞。原核生物的代谢构成了生命的基本生态循环。细菌，而不是哺乳动物，支撑着生物圈高效和长期的运作。

如何将原核细胞的惊人多样性与真核细胞的多样性一起排列和组装成一个涵盖所有生物学的系统发生系统？大小和形状让我们无法理解，生理学也是如此；真菌和大象、大肠杆菌和红杉等截然不同的生物彼此之间差异太大，无法仅根据形式和功能组装成一棵可信的树。解决办法要求我们回归生命的统一性，即所有已知生物都具有的分子属性。埃米尔·祖克坎德尔和诺贝尔奖获得者莱纳斯·鲍林在 1965 年发表的一篇开创性的论文中提出，分子可以被解读为进化史的记录。正如解剖学中四肢或头骨的结构反映了血统的改变，DNA 和蛋白质的化学结构也是如此。构成呼吸蛋白细胞色素 c 的长链氨基酸在人类和黑猩猩之间略有不同，在人类/黑猩猩和马之间则差异更大。编码这些蛋白质的基因中的核苷酸序列也相应地不同。

伊利诺伊大学的卡尔·沃斯果断地建立在这个概念基础上。沃斯在科学的早期致力于研究核糖体，即细胞内制造蛋白质的场所。他知道所有生物体都含有核糖体，所有核糖体都含有由 RNA 和蛋白质组成的功能性复合物，这些复合物都含有多个亚基。通过比较生物体中核糖体小亚基中 RNA 分子的核苷酸序列，沃斯取得了巨大的飞跃，将系统发育学带入了微生物世界，为名副其实的生命之树播下了种子。

[图 2.1](#fig2_1)显示了生命之树，它基于编码小亚基核糖体 RNA 的基因的分子序列比较，描绘了所有生物体的谱系关系。专家们对其细节争论不休，但所有生物学家都一致认为，我们能够完整地绘制达尔文伟大的生命之树，这是 20 世纪后期最伟大的智力成就之一。

关于这棵树，首先要注意的是它包含三个主要分支，沃斯称之为域。其中两个域并不令人意外：真核生物和细菌属于不同的分支。然而，当沃斯和当时的博士后研究员乔治·福克斯于 1977 年提出第三个域时，人们感到震惊。古细菌在细胞组织上属于原核生物，多年来，这个分支上的生物一直被认为是（当人们考虑它们时）代谢异常的细菌。但核糖体 RNA 基因的比较表明，这些微生物与传统细菌完全不同，就像细菌与真核生物完全不同一样。更重要的是，这棵树表明古细菌与真核生物的关系实际上比与细菌的关系更密切。（在系统发育论述中，关系的密切程度反映了共同祖先的近因；这是关于谱系的陈述，而不是相似性。）

Methanococcus janaschii的完整基因组（DNA 中编码的遗传信息）被公布，揭示了这种微生物与基因组已测序的细菌仅有 11-17% 的基因相同。其 50% 以上的基因在真核生物或细菌中都是未知的，这证实了古细菌与其他两个领域的生物明显不同。然而，古细菌确实与细菌有一些共同的重要特征，例如（最明显的）原核细胞组织、核糖体的分子结构以及单个环状染色体上基因的排列。同样，另一方面，古细菌与真核生物具有一些共同的属性，例如 DNA 转录的分子细节和对特定抗生素的敏感性。还有其他特征细菌和真核生物除了古细菌外，还有其他共同点——其中最突出的是细胞膜的性质。

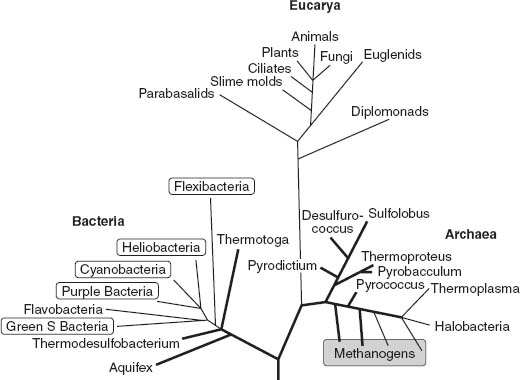


图 2.1。生命之树，基于对存在于所有细胞中的核糖体小亚基中 RNA 编码基因的序列比较，描绘了生物体的谱系关系。请注意由细菌、古细菌和真核生物组成的三个主要分支。分支长度表示基因序列之间的差异程度；但是，由于基因可以以不同的速度进化，因此这并不一定转化为时间。具有光合作用成员的细菌群用透明框突出显示；产甲烷古细菌位于阴影框内。粗线表示超嗜热菌——生活在高温下的生物群。（改编自 Karl Stetter 的树状图）

那么，我们如何分辨谁与谁的关系更密切呢？换句话说，我们要把根放在这棵树的哪里呢？一棵三分枝的树不能用常规方法扎根，再多考虑一下特性分布就会明白为什么。所有三个域共享的特性（如 ATP 或遗传密码）不包含有关谱系关系的信息，但可以推断出三个分支的最后共同祖先的性质。相反，每个分支中不同的细胞壁组成等属性既不提供谱系信息，也不提供祖先特征信息。三个域中的两个共享的特性似乎为树的构建提供了更好的前景，但这种分布可以用几种不同的方式同样好地解释。例如，如果我们假设由脂肪酸组成的膜存在于最后的共同祖先中，那么我们可以假定这种特性在细菌和真核生物中保留了下来，但在通往古细菌的道路上被基于异戊二烯的膜所取代。或者，我们可以假设由异戊二烯类化合物构成的膜是祖先的，但在细菌和真核生物的共同祖先中被换成了脂肪酸膜。与第一种选择一样，这棵树只需要一次进化变化。（当然，如果我们确切知道哪些特征是最后共同祖先的特征，我们可以排除一些可能性，但我们无法确定这一点。）

1989 年，人们提出了一个解决生根问题的巧妙方案。分别由 Naoyuki Iwabe 和 Peter Gogarten 领导的两个研究小组独立地认识到，虽然三组生物不能合并成一棵有根的树，但它们所含的一些基因可以。这些基因有一个共同的属性：它们在最近的共同祖先中以重复的形式出现。这对我们有什么帮助？如图[2.2所示](#fig2_2)，随着三个域的分化，最近的共同祖先中存在的两个姊妹基因中的每一个都发生了分歧。得到的基因阵列可以排序成一棵树。总的来说，这棵树是无根的，但它由两个可以相对于彼此生根的组成分支组成。两棵“半棵树”具有相同的形式：一个分支只包含细菌，另一个分支包含古细菌和真核生物。

这项练习已经重复了无数次，使用了数十个基因家族。许多树给出了[图 2.2中所示的根位置](#fig2_2)，但其他树则表明了三个域之间的不同关系。没有一棵树能满足所有遗传数据，这迫使我们得出一个令人吃惊的结论。我们认为基因在树中从祖先垂直传递到后代，但有些基因一定是水平地从一个分支传递到另一个分支，可能是通过搭乘病毒或从死细胞中吸收 DNA。因此，当代生物是遗传嵌合体。

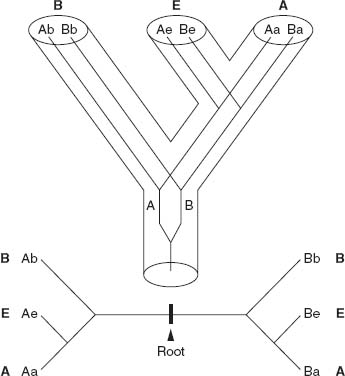


图 2.2.生命之树的根基。顶部：空心圆柱形分支显示了细菌 (B)、真核生物 (E) 和古细菌 (A) 之间的谱系关系。圆柱内的线条显示了在三个域与其最后共同祖先分化之前复制成 A 和 B 形式的基因的系统发育。底部：此处显示了基因之间的进化关系。每半棵树都可以相对于另一半树根基，从而使分子生物学家能够重建真核生物、古细菌和细菌之间的谱系关系。

这一发现可能会使人们质疑从基因序列构建系统发育的整个努力，因为当发生水平转移时，基因树和生物树不会重合。根据一些生物学预言家的说法，微生物的基因交换如此频繁和混乱，以至于没有任何有意义的通过分子比较可以恢复微生物有机体的进化树。这种可能性既令人沮丧又令人着迷，但它可能被夸大了。加州大学洛杉矶分校的 Sorel Fitz-Gibbons 和现在在宾夕法尼亚州立大学的 Christopher House 分析了十几个有机体中所有基因的分布情况，这些有机体的完整基因组在 1999 年初已经测序。通过比较通用基因分布恢复的进化树与从核糖体 RNA 基因序列推断出的进化树非常吻合，这表明尽管存在基因交换，但系统发育顺序仍然是细菌和古细菌基因组的基础。

同样来自加州大学洛杉矶分校的詹姆斯·莱克和玛丽亚·里维埃拉甚至假设，某些规则决定了横向转移的可能性。编码细胞生物学基本特征的信息基因似乎不太可能成为横向交换的候选者——核糖体 RNA 基因就属于这一类。相比之下，操作基因（编码特定代谢功能的基因或基因组）可以通过病毒或其他载体相对轻松地从一个谱系传递到另一个谱系。例如，我们知道，细菌对重金属的耐受性可以通过吸收特定基因来获得。

微生物基因和系统发育研究的曙光刚刚出现，随着越来越多的基因组被完整测序，新的见解有望颠覆目前的概括。目前，将生命之树视为微生物谱系的反映是合理的。但我们必须将其视为微生物“底盘”的谱系，其特定特征可以“增强”适应性强的生物体，这些生物体部分是通过跨类群的基因交换组装起来的。

细菌枝干分支繁多；目前我们知道至少有 30 个主要的细菌群，每个群或多或少相当于生物学家传统上所认识的植物界和动物界。上一节讨论的大多数不同代谢过程都可以在这个枝干上找到。特别是，光合作用是一种独特的细菌生理学。（这与真核植物和藻类中光合作用的明显存在如何相符是进化生物学的伟大故事之一，但这个故事最好留到[第 8 章](#Top_of_17_ch8_xhtml)再讲。）但请注意，光合作用谱系只装饰着细菌枝干的上部分支。这表明地球最早的生态系统与我们今天周围的生态系统有着根本的不同。今天，光合作用为生物提供了动力在大多数栖息地中。然而，早期生命一定是靠化学合成进行的。目前在细菌分支中发现的最早的分支包含化学合成和异养生物，其中许多生物在没有或几乎没有氧气的情况下生活在高温下。

与细菌不同，古菌仅包含两个主要群体，尽管有迹象表明其他群体尚待鉴定。古菌的一个分支以产甲烷生物为主。该分支中的大多数细菌都是专性甲烷生产者，但至少在三种情况下，个别谱系已经进化出包括呼吸在内的更多样化的代谢组合。根据伊利诺伊大学的加里·奥尔森的说法，这些“附加”都是由从细菌水平转移的基因编码的。这强调了水平转移不是生命最早历史中发生过一次或两次的事情；它是一种持续不断的创造生物新奇事物的手段。

与产甲烷古菌密切相关的是盐菌，这是一类独特的微生物，它们利用一种与脊椎动物眼睛中的视紫红质极为相似的光能色素从太阳中获取能量；盐菌通过吸收有机分子来获取生长所需的碳。古菌的另一个主要分支包括从氢和硫化合物之间的化学反应中获取能量的生物。

古菌广泛分布于地球各处，但我们对其中大多数仍知之甚少。例如，直到 2001 年才发现微小的古菌可能是许多海洋中数量最多的生物；生物学家不知道这些微生物如何生存。另一方面，一些特征最明显的古菌生活在不同寻常的地方——非常不寻常的地方。例如，嗜盐菌生活在比海洋含盐量高 10 倍的水中。（从商业盐池的空气中可以看到嗜盐菌醒目的洋红色光泽，比如旧金山机场降落通道两旁的盐池。）其他古菌生活在 pH 值为 1 的酸性矿山废物中。目前，耐温世界纪录保持者是Pyrolobus fumarii ，这种古菌可以在 113ºC 的深海热液喷口中生长。 （在海底的高压下，这么热的水仍保持液态。）这些超嗜热生物无法在用于对牛奶进行巴氏杀菌的温度下生长——并不是因为它们太热，而是因为它们太冷！

我们如何看待这些“嗜极菌”？它们只是令人着迷的怪异生物，还是它们在告诉我们一些有关生命历史的基本信息？有些菌，比如嗜盐菌，位于生命之树的远端分支，这意味着这些菌群在生命历史中进化得相对较晚。相比之下，超嗜热原核生物在生命之树中占据着特殊位置——它们位于古菌和细菌两支中最早的分支上。这表明现代生物是从生活在炎热环境中的祖先进化而来的。因此，当我们在黄石公园色彩斑斓的温泉中或在横穿深海海底的洋中脊中遇到微生物群落时，我们就会瞥见一些我们最早的祖先（彩色[图版 1](#pl_1) ）。

（最近，遗传学家给这个故事增添了有趣的转折。活微生物蛋白质中的氨基酸序列可用于重建可能存在于最后共同祖先中的古代蛋白质。令人惊讶的是，从这些重建中合成的假定祖先蛋白质在高温下并不稳定。如果这是真的，那么细菌和古生菌的最后共同祖先根本不可能是嗜热的。如何将这一发现与生命之树相协调仍然是一个争论的主题。一种可能性是，最早的生物是在中等温度下进化的，但产生了（至少）两组在能量丰富的温泉中定居的后代。现在我们需要的是一个灭绝天使来消灭所有生命，除了少数躲在热液散兵坑中的谱系。巨大的流星撞击会很好，月球和火星的陨石坑历史表明，在它的历史早期（39 亿年前），内太阳系一次又一次地受到巨大陨石的冲击陨石。地球不可能逃脱这种打击。事实上，斯坦福大学的诺曼·斯利普很久以前就提出，原始地球上生命的唯一避难所是深海海底的热液喷口。因此，树的最深分支可能告诉我们生命年轻时的进化和灭绝。）

如前所述，生命之树为生命史提供了路线图，其分支顺序反映了生物多样性的连续辐射。生命之树表明，早期生态系统以热液喷口和泉水系统为中心，后来光合作用的出现使生命得以遍布整个地球。大型复杂生物像植物和动物一样，它们是进化的后来者，局限于主要由微生物形成的真核生物分支的远端小枝上。

还有另一种方法来解释这棵树。由于生物体，尤其是微生物，通常与特定的栖息地息息相关，因此这棵树可以被解读为地球的环境历史。例如，大多数早期分支的生物体在新陈代谢中不使用氧气，许多生物体甚至在暴露于百万分之一浓度的氧气时就会死亡。在氧气量适中的情况下可以茁壮成长的生物体会在之后分支，只有在树的顶端，我们才会发现像我们人类一样需要高浓度氧气的生物体。

因此，生命之树对地球历史做出了预测，这些预测可以通过地质记录进行检验。生命之树的第一个要点是，我们共同经历的生物和环境是相对较新的特征；生命的深层历史是微生物的。另一个要点是，生命不是在静止的行星表面上进化的。相反，生命和环境在整个地球历史中一起进化，通过两者都参与的生物地球化学循环不可避免地联系在一起。

有了比较生物学的预测，我们可以把注意力重新转向寒武纪生命大爆发，这一事件在科图伊坎河沿岸的悬崖上清晰可见。生命之树支持了查尔斯·达尔文的直觉，即动物的寒武纪辐射之前一定有一段漫长的生命史。希望重建这一历史的古生物学家必须关注寒武纪之前沉积的岩石——记录地球早期行星发展的前寒武纪岩石。我们还需要用微生物学图片代替动物学搜索图像。但细菌、古细菌和简单的真核微生物都很小而且脆弱。我们真的能指望它们留下可解释的化石记录吗？

|  |  |
| --- | --- |
| 3 | 古代岩石中的生命印记 |

北极斯匹次卑尔根岛上的沉积岩形成于 6 亿至 8 亿年前，远早于寒武纪生命大爆发。这些岩石中没有动物生命的痕迹，但在显微镜下观察，它们充满了蓝藻、藻类和原生动物的微小化石。更显眼的是叠层石，一种由微生物群落建造的礁状结构。然而，最普遍的是微生物代谢产生的化学信号。这些发现鼓励我们探索更古老的地层，寻找生命最早进化的证据。

南匹兹卑尔根岛是挪威和北极中间一个与世隔绝、令人生畏的岛屿，灰白色的外衣营造出一种极为美丽的氛围。白色是覆盖全岛大部分地区的冰川冰；深浅不一的灰色条纹点缀着从冰层中升起的高耸悬崖上的岩石（[图 3.1](#fig3_1) ）。苔原上的野花为这片土地增添了一抹色彩，但植被却十分稀疏。沿海低地上的百年老柳树仅高出地面几英寸，上面甚至还覆盖着一簇簇苍白的驯鹿苔藓。在高山上，只有仙女环般的地衣（虽小但却是鲜艳的橙色）点缀着这片土地。海豹和海象懒洋洋地躺在浮冰上，小型驯鹿则在微型植物上吃着食物。北极熊也经常出没于这片海岸，它们在户外捕食海豹后变得肥胖，对山上搭起的亮黄色帐篷等不寻常的景象感到好奇。古生物学家在斯匹次卑尔根岛安然入睡。

在该岛多山的东北部，山谷冰川是气势磅礴的冰河，它们以势不可挡的力量但几乎难以察觉的速度流动，在地貌上切出了深深的口子——实际上，冰川如此之深，以至于建在冰上的帝国大厦都难以在山谷边缘看到。我在这里做什么？我一边问自己，一边爬过悬崖顶，在午后大风中无法直立行走。就像[第一章中的“我们是怎么到这里来的？”一样](#Top_of_09_ch1_xhtml)，这个问题有多种可能的答案。在那个北极寒风呼啸的下午，这个问题很可能被改写成“我为什么不去热带珊瑚礁工作？”抛开短暂的不满，我的问题有一个字面答案：我和我的实地伙伴、爱荷华大学地质学家基恩·斯韦特 (Keene Swett) 正在斯匹次卑尔根悬崖中暴露的厚厚的上元古代岩石层中记录地层剖面。但同样，还有另一个答案，它不仅解答了是什么，还解答了为什么。



图 3.1.斯匹次卑尔根东北部冰川高地上暴露的 Akademikerbreen 群元古代岩石。每条浅灰色或深灰色岩石带厚约 1,000 英尺。

该地区沉积物堆的顶部含有早寒武纪化石，与在科图伊坎河沿岸发现的化石非常相似。下面延伸着一本厚达 20,000 多英尺的巨著，写于 8 亿至 6 亿年前的热带海道中。这些斯匹次卑尔根岩石与它们在最古老的寒武纪地层下的地层位置一致，没有骨骼、没有压缩的尸体、没有足迹和踪迹——没有任何动物生命的证据。这并不一定意味着这些床沉积时没有动物，但任何确实存在的动物一定是微小的生物，对沉积物的积累影响不大。当然，生命之树告诉我们，在时间上，动物之前有其他生物，所以我们可能不会在这些岩石中寻找蛤蜊和腕足动物，而是寻找藻类、原生动物甚至细菌的化石。斯匹次卑尔根岛东北部是研究早期生物学古生物学问题的理想之地。这就是我们在那里做的事情，寻求对寒武纪生命大爆发之前生命和环境的见解。

斯匹次卑尔根并不是第一个发现元古代化石的地方，我当然也不是第一个发现它们的人。这个荣誉属于埃尔索·巴洪 (Elso Barghoorn)，他是前寒武纪古生物学之父，也是我在哈佛大学的导师。1954 年，巴洪和地质学家斯坦利·泰勒 (Stanley Tyler) 报告说，在安大略省西部的冈弗林特组 (Gunflint Formation) 中发现了近 20 亿年前的岩石中细菌细胞——当时我只有三岁，并未意识到我职业生涯的种子已经种下。然而，斯匹次卑尔根却是我的前寒武纪研究之旅的起步之地。1978 年，作为一名刚获得博士学位和青涩的助理教授，我正在寻找一个项目来建立我在科学上的独立性，而不是伟大的巴洪。我曾在剑桥大学布莱恩·哈兰德 (Brian Harland) 的地质报告中读到过关于这个荒凉但可能很有价值岛屿的信息，我给哈兰德写了一封充满希望的信（“你能给我一些在斯匹次卑尔根工作的建议吗？”），得到了最好的回应：“你明年夏天能加入我们吗？”当然可以，我做梦也没有想到这会重新定义我的研究未来。

接下来的夏天，我和三位剑桥的船友一起乘坐一艘挪威小渔船绕着岛屿的北端航行。有些早晨，海面波光粼粼，映照着明媚的阳光和海岸边冰雪覆盖的山峰。其他日子，海面暴风雨肆虐，灰绿色的海浪像玩具一样把我们的船（和我的肚子）颠簸得乱七八糟。我对航海知之甚少，更不用说如何挥舞长矛把冰推开，更不知道当鲸鱼靠近我们的船时该怎么做。（放慢速度，小心驾驶。 ）我对古生物学略知一二，幸运的是，我们研究的露头中有很多有希望的岩石。

元古代古生物学的一个小挫折是采石场通常太小，无法用肉眼看到。我们只能收集经验告诉我们可能产生化石的岩石，乐观地将它们运回实验室，然后在几个月后检查准备好的标本以了解成功或失败。我很幸运。我看到的第一个样本竟然充满了保存完好的微化石。透过显微镜，我感觉自己就像霍华德·卡特将他的灯照进图坦卡蒙的坟墓一样，有幸在镜头下薄如纸的岩石切片中看到“东西，美丽的东西”。我有一个项目，在接下来的七年里，我将多次回到这个岛屿，乘坐直升机和雪鞋旅行，长期努力了解这个非凡地方的古生物学秘密。

我一开始写道，斯匹次卑尔根的岩石沉积在热带海道中。我们怎么知道的？如果我们是对的，它们在北极附近的山顶上干什么？沉积地质学是一个巨大的轶事宝库，由理论和实验提供结构。一位野外地质学家可能会注意到湖岸边沙子中形成的波纹图案。另一位地质学家会在实验室中询问这些波纹的问题，使用流动槽来确定它们形成的物理条件范围。通过反复的观察和实验，沉积物图案和控制其形成的过程之间建立了联系。因此，一位经验丰富的地质学家可以检查古老砂岩中的层理、结构和纹理图案，并从中推断出它形成时的环境和沉积过程。

要解释斯匹次卑尔根的岩石，我们需要记录连续岩层的成分、厚度和层理特征。我们必须将手持放大镜对准岩石，将眼睛对准放大镜，将脸贴在悬崖上，以获得古老沉积物的放大视图。时不时地，我们会挥动“说服器”，即每个地质学家腰带上都别着的钢柄锤，收集拳头大小的样本，以便运回家。回到实验室后，实地观察与薄片研究（那些像纸一样薄的岩石切片）相辅相成，这些薄片在显微镜下显示出微米级的特征。最后，我们将每层岩层与一套特征联系起来，这些特征可以与其他地质学家在其他岩石和今天堆积的沉积物中看到的特征进行比较。拨号通过这一集体经验，我们重建了世界上一小部分地区很久以前存在的历史。

斯匹次卑尔根层序的主干是阿卡德米克布林群，这是一层厚厚的（七千英尺）石灰岩和相关岩石堆，沉积于古海洋边缘附近（[图 3.1](#fig3_1) ）。不规则层状的白云岩[1](#1_3)标志着沉积物的岸边边缘。这些岩石中几毫米厚的层或薄层（[图 3.2](#fig3_2) ）与今天形成的结构非常相似，微生物垫遍布潮滩，捕获并粘合细小的沉积颗粒形成薄层，就像精致的酥皮叶子一样。在一些床层中，棱柱状裂缝形成多边形网络。我们大多数人都见过今天形成的类似特征，湿泥在阳光的照射下变干、开裂；古老的泥裂也是以同样的方式形成的。

另一个奇特的特征有助于集中进行环境解释。这里和那里，几厘米厚的薄层向上弯曲形成脊状物，脊状物通常在顶部有裂缝（[图 3.2](#fig3_2) ）。从横截面看，这些特征类似于圆锥形帐篷，因此它们有一个容易记住的名字：圆锥形帐篷结构。如今，圆锥形帐篷形成于温暖的富含石灰的海岸线上，就在高潮线上方，那里的表层沉积物被太阳烘烤，偶尔会被海水淹没。在这种情况下，碳酸盐和石膏晶体的生长会在表层床中积聚压力。最终，床会弯曲，形成破裂的脊状物。

和环境的记录。我们刚刚了解到，Akademikerbreen 的一些碳酸盐形成于沿海碳酸盐平台的边缘。毫不奇怪，这些岩石与沉积在海边的床紧密相关，位于高潮和低潮之间的区域。潮间带岩石的特点是交替出现的沙质层和泥质层，记录了波浪和水流能量的变化，微生物垫层没有帐篷，流动的潮汐形成的较厚的床，其倾斜的沙质层赋予岩石人字形纹理，以及潮汐切割成下层沉积物的浅水道。今天在巴哈马群岛等地可以看到类似的特征，它们形成了潮滩沉积的明显迹象。



图 3.2。靠近高潮线沉积的 Akademikerbreen 碳酸盐显示出蓝藻垫特有的波状层状结构，以及为环境解释提供关键的圆锥形结构。碳酸盐层内的黑色燧石结核含有丰富的丝状微生物化石。鳞片长 6 英寸。

潮间带岩石又与低潮线以下形成的床层混合在一起，形成了一个沿海泻湖，泻湖中充满了暴风雨期间从潮滩上剥离下来的石灰泥、沙子和碎石。古老的斯匹次卑尔根泻湖受到一群鲣鱼的保护，鲣鱼是同心层状碳酸盐的微小球体，现代的鲣鱼则形成于沿海波浪反复将颗粒悬浮在温暖、富含石灰的海水中的地方。层状圆顶和厚达数英尺的烛台状结构也点缀着这一序列——由微生物群落建造的斑块礁。

有志于成为地质学家的人学到的第一课是“现在是打开过去的钥匙”。因此，巴哈马群岛上的现代沉积物有助于我们理解 Akademikerbreen 群。将今天可观察到的过程与古代岩石中可识别的模式联系起来的能力使得我们地球历史的地质学阐释成为可能。我们然而，我们必须小心，不要被这个前提的美丽所迷惑。过程的一致性并不意味着变化越多，变化也就越多。今天起作用的构造、沉积和地球化学过程可能在整个地球历史中都存在，但这并不意味着我们星球表面的状态一直保持不变。海洋化学、地理和气候都随着时间的推移而发生变化，这些变化对环境和生命的历史具有决定性作用。

包豪斯建筑大师密斯·凡德罗曾说过：“细节决定成败。”我们也能从细节中找到了解古代海洋和大气状态的钥匙。以前面提到的鲣鱼群为例。如今，海洋鲣鱼的最大直径约为 1 毫米，相当于沙粒的大小。相比之下，Akademikerbreen 鲣鱼则达到豌豆大小。显然，斯匹次卑尔根海道的化学成分与最接近的现代类似物不太一样；它含有更多的钙和碳酸根离子，导致鲣鱼的沉积速度更快，尺寸也更大，这是今天无法实现的。斯匹次卑尔根的巨大鲣鱼首次暗示，前寒武纪地球不仅仅是我们自己的世界，只是植物和动物被剥离了，这一观察结果将在后面的章节中发展成为深层地球历史的主要主题。现在，我们只要记住，均变论原则——“现在是过去的关键”——是一个关于过程的陈述，在早期地球的研究中，它应该更多地被视为工作假设，而不是普遍真理。

在概述了将斯匹次卑尔根岩石解释为热带沉积产物的原因之后，我们应该至少简要地考虑一下，为什么它们今天会位于北极圈以北的冷冻悬崖上。解释是板块构造过程将它们移动到了现在的位置。大陆随时间漂移的假说是由德国气象学家阿尔弗雷德·魏格纳在 20 世纪初提出的，但直到 20 世纪 60 年代和 70 年代，地球物理观测揭示了海底传送带如何将大陆从一个地方移动到另一个地方，该传送带在海洋山脊处形成，并在深海沟下被破坏。斯匹次卑尔根东北部在古生代和中生代向极地移动，到达1 亿多年前，斯匹次卑尔根岛就处于其现在的纬度。后来，随着大西洋的开放，这片土地脱离了其最近的地质亲戚（现在位于格陵兰岛），最终进入深度冻结状态，进入大更新世冰河时代。斯匹次卑尔根岛的地理重新定位是件好事，它给我们留下了美丽的裸露岩石，几乎没有受到表面风化的改变——如果这片大陆仍然处于低纬度，这种情况不太可能出现。

我们现在知道，斯匹次卑尔根群岛的岩石形成于寒武纪之前，位于热带海洋边缘的沿海环境中。但那片海洋中是否存在生命？生命是否在 Akademikerbreen 沉积物中留下了记录？这才是我们真正想知道的，而要找到答案，我们必须寻找可能保存脆弱生物遗骸的岩石。燧石 (也称为燧石) 就是这样一种岩石，它是一种极其坚硬的物质，由微小的互锁石英晶体 (结晶二氧化硅，或 SiO 2 ) 组成。燧石的硬度足以承受地质构造变形的机械破坏，而且渗透性足以保护其内容物免受腐蚀性液体的侵蚀。因此，被燧石包裹的沉积特征（包括生物特征）可以长久保存。

燧石在前寒武纪潮滩沉积物中很常见，通常以黑色结核的形式出现在碳酸盐岩层中（[图 3.2](#fig3_2) ）。结核形成于沉积物中，而不是海底，这从层理和其他贯穿二氧化硅和周围碳酸盐的层理特征可以看出。此外，燧石显示出通常与石灰沉积物相关的纹理特征——它们包含在相邻碳酸盐岩中发现的相同的鲕粒、微生物垫和结晶胶结物纹理。在许多情况下，结核是在沉积后不久形成的，在埋藏引起压实并弯曲周围沉积物之前。二氧化硅本身没有颜色；结核的黑色来自其中的有机物。

斯匹次卑尔根燧石含有大量保存完好的微化石——锁在硅质坟墓中的精美小宝石。在高潮线以上形成的碳酸盐中的燧石通常只含有一种微化石，即直径约 10 微米的厚壁管，在岩石中形成紧密编织的结构（[图 2a](#pl_2) ）。（微米非常短——千分之一毫米，或四千万分之一英寸。睫毛的宽度是这些化石的十倍以上。）这些管子被解释为丝状蓝藻（[图 2b](#pl_2) ）的细胞外鞘，这些顽强的细菌是“绿色植物”光合作用的实践者。微生物编织表明这些微小的生物形成了微生物垫，其特征写在包围碳酸盐的波浪层中。低多样性的蓝藻垫如今出现在从佛罗里达群岛和巴哈马群岛到波斯湾和西澳大利亚干旱海岸的受限海湾的岸边。

在现今的潮滩上，微生物多样性向海洋方向增加，斯匹次卑尔根岛的岩石也呈现出同样的模式。一系列类似于蓝藻的垫状生物种群细分了古代潮汐梯度，形成了由垫状生物和栖息生物（栖息在垫状生物中但未参与其形成的生物——如栖息在现代珊瑚礁中构成框架的珊瑚之间的蛤蜊）组成的离散群落。

长期以来，人们一直将元古代微化石与现存的蓝藻进行比较，但两者之间的相似性有多大？大多数“蓝绿色”藻的形状都很简单，古代和现代形态的相似性可能掩盖了深层的生理差异。我们真的是想暗示今天发现的蓝藻是在三叶虫出现在海洋之前进化而来的吗？斯匹次卑尔根岛的一个美丽的种群为这个问题提供了不同寻常的见解。Polybessurus bipartitus由直径为 10 至 30 微米的球形细胞组成，细胞外分泌物构成的茎秆顶端（[图 2c](#pl_2) ）。在古老潮滩的海边， Polybessurus化石以孤立的个体形式出现，但在更频繁暴露的地区，它们以密集的种群形式出现，在沉积物表面形成斑块状外壳。正如我当时的研究生 Julian Green（现在在南卡罗来纳大学）首次认识到的那样，保存化石的形态变化使我们能够重建它们的生活史。细胞在潮滩表面定居，随着生长，开始分泌一系列细胞外膜。连续膜形成的茎使细胞能够在石灰泥涌入的情况下保持在沉积物-水界面的位置。一旦个体达到一定大小，它们就会反复分裂，中间不会生长，形成小细胞，这些小细胞分散并再次定居在沉积物表面，重新开始循环。

关于前寒武纪微化石，我们了解得很多，足以让我们寻求与活生物体进行有意义的比较。令人沮丧的是，已发表的蓝藻生物学概要并没有描述具有斯匹次卑尔根化石中观察到的一系列特征的活体种群。但我们对微化石还有其他了解；它们生活在与亚热带至热带海道接壤的潮滩上，那里积聚了碳酸盐沉积物。

带着这些知识，我和我的朋友、学术邻居（在波士顿大学）以及蓝藻专家 Steve Golubic 一起前往我们能识别出的最接近的现代环境类似物——巴哈马群岛。 （科学偶尔会补偿那些在斯匹次卑尔根岛避暑的人。）在那里，在安德罗斯岛荒凉的西部边缘，我们发现小块黑色外壳散布在充满蓝藻垫的石灰泥潮滩上。 这些外壳形成于潮间带的上部，由小型球状蓝藻建造，它们分泌出向下拉长的细胞外鞘（[图 2d](#pl_2) ）。 没错。在这里，在一个由元古代岩石预测的地方，我们发现了我们寻找的现代对应物——活着但迄今为止未被描述的蓝藻，其形态、生命周期和环境分布与古老的Polybessurus bipartitus相匹配。

斯匹次卑尔根岛的例子并非孤例。史蒂夫的前研究生阿萨德·阿尔图凯尔（现就职于沙特阿拉伯费萨尔国王大学）发现了六种新的蓝藻，它们钻入并生活在鲕粒中；几乎所有这些蓝藻在斯匹次卑尔根岛和格陵兰岛东部的硅化元古代鲕粒中都有完全相同的化石对应物。由于这些蓝藻表现出刻板的钻孔模式，因此甚至可以将行为列入现存和化石种群共有的特征列表中。史蒂夫和蒙特利尔大学的汉斯·霍夫曼对今天在干旱潮滩上发现的垫状蓝藻和 20 亿年前生活在类似环境中的化石进行了同样精细的古今比较。

总的来说，这些发现证实了许多元古代化石看起来像蓝藻的古老说法。由于栖息地范围是生理学的直接功能，古代蓝藻和现存蓝藻之间的环境相似性表明，这些微生物分布在斯匹次卑尔根（和其他元古代）潮滩上从形态、生命周期和生理学上看，它们基本上是现代的。我们今天看到的许多蓝藻确实是古代地球的幸存者。

如今，蓝藻在沿海栖息地中十分常见，因为那里海水非常咸，或者存在其他环境挑战，限制了动物的入侵。巧合的是，元古代碳酸盐中的燧石结核也集中在沿海环境中，那里的二氧化硅沉淀方式与蒸发海水中的盐非常相似。因此，燧石的古生物学灯笼最亮的地方恰恰是那些蓝藻一直繁衍生息的环境。然而，蓝藻并不孤单地生活在现代潮滩上；垫状群落包含许多其他生物，尤其是细菌。为什么我们在燧石结核中看不到这种更大的微生物多样性呢？

潮滩的环境十分恶劣。退潮时，潮滩上的生物必须忍受烈日的灼热；天气干燥时，咸水可提供渗透试验；风暴期间，淡水也提供渗透试验。蓝藻通过分泌细胞外膜来应对这些挑战，该膜可保护内部细胞。该膜对古生物学家来说特别重要，因为与内部细胞不同，它可以抵抗细菌死亡后的腐烂。因此，蓝藻具有微生物的蛤壳结构，潮滩蓝藻的这一特征尤为发达。虽然其他细菌生活在潮滩上，但大多数细菌缺乏可保存的细胞壁或膜。更糟糕的是，它们体型很小，形状简单，难以进行生物学解释。保存下来的化石显示出死后腐烂的证据，这一事实本身就意味着异养细菌一定生活在潮滩环境中。如下文所述，地球化学特征使我们能够识别出其中至少几个种群，但我们必须面对这样一个事实：我们看到的保存在燧石薄片中的东西虽然非同寻常，但仅代表了生活在元古代海岸线的微生物的有限样本。

幸运的是，保存最完好的样本非常值得我们去了解。蓝藻是前寒武纪地球的工人阶级英雄——它们是早期海洋的主要初级生产者，也是改变陆地环境的氧气来源。我们对现存的蓝藻了解很多，包括它们的系统发育关系。再加上它们易于保存且包括仅凭形态就能识别的物种，蓝藻显然是古生物学研究早期生命的绝佳旗舰。

虽然斯匹次卑尔根燧石中的大多数化石毫无疑问或很可能是蓝藻，但相对较大的微化石（大于 100 微米）的稀有样本，其中一些形状像微型花瓶（[图 2f](#pl_2) ），另一些则布满刺状物，提供了另一种生物的诱人一瞥。这些化石仅限于从近海冲入潮汐通道的沉积物，这表明如果我们继续向海中探索环境横断面，我们可能会发现燧石中几乎没有暗示的元古代生命的多样性。

在我们的野外考察期间，我收集了许多黑色页岩样本，这些样本是在鲕粒滩之外平静的潮下带环境中堆积起来的。（像燧石一样，这些页岩是黑色的，因为它们含有有机物质。）燧石生物群让我着迷，所以我没有对我们的页岩样本做太多研究，但当尼克·巴特菲尔德（现在和哈兰德一样在剑桥大学读研究生）加入时，我建议他看看这些页岩，以获得一些前寒武纪岩石的第一手经验。

微观化石在各个时代的页岩中都很常见，它们与抑制腐烂的粘土矿物紧密堆积在一起。这些岩石的矿物结构可以溶解在强酸中，留下有机残留物，可以将其固定在玻璃载玻片上，并通过光学或电子显微镜进行研究。斯匹次卑尔根页岩的常规制备方法会产生常规化石，但尼克开发了一套非常规程序，使他能够识别并轻轻释放脆弱的残留物。他的艰苦工作揭示了一个古生物学宝库。这些页岩中存在大量蓝藻；无论当时还是现在，这些微生物都不仅限于潮滩。但斯匹次卑尔根页岩还含有各种真核生物化石，它们以其独特的形状可识别。冲到潮滩上的花瓶状化石就在那里，还有长满刺的大细胞。然而，更令人兴奋的是，页岩中含有多细胞藻类，它们是形成浅海床草坪的小海藻的残留物。其中一些化石与绿藻非常相似至今仍可见到（[图 2e](#pl_2) ）。然而，其他生物没有现代近亲。像三叶虫和恐龙一样，它们已经灭绝，被自然选择或灾难扔进了（自然）历史的垃圾箱。

斯匹次卑尔根岛的化石数量丰富，保存完好，分布在各种沉积环境中，包括原核生物和真核生物。另一方面，它们只出现在有限的黑燧石和页岩层中。其他生物指标揭示了晚元古代生命的真正普遍性和多样性，最引人注目的是叠层石，即在 Akademikerbreen 岩石中看到的波浪层状、圆顶状和烛台状结构（[图 3.3](#fig3_3) ）。

叠层石是前寒武纪海洋中形成的碳酸盐岩的主要特征。叠层石堆积体如今并不常见，但巴哈马群岛和西澳大利亚偏远的鲨鱼湾等地的例子展示了它们是如何形成的。微生物群落遍布沉积物表面，编织在一起形成连贯的垫子。垫子表面的蓝藻（有时还有藻类）捕获并结合由波浪和水流带来的细小颗粒。随着泥土或沙子的堆积，这些种群向上生长，在沉积物表面重新形成垫子。在垫子的深处，细菌会消耗死细胞，改变局部化学性质，从而形成碳酸盐晶体。定殖、捕获和结合以及碳酸盐沉淀的过程是不连续的，但却不断重复，其结果是细小的石灰岩层一层层地堆积起来。叠层石可以是平面的、圆顶的、圆锥形的或圆柱形的；每一个都记录了古海底微生物生长的历史。

斯匹次卑尔根潮滩的波浪状碳酸盐岩中的燧石结核保存了垫状微生物的直接记录，在一个地方，近海叠层石礁的蓝藻建造者被包裹在单个细丝上的细碳酸盐胶结物保存下来。然而，大多数斯匹次卑尔根叠层石不含微化石，因此必须通过援引沉积模式与上一段概述的微生物过程之间的关联。在斯匹次卑尔根等较年轻的元古代序列中，这并不是一个坏习惯，但正如我们将看到的，随着我们深入研究过去，关于叠层石形成的假设变得更加有争议。



图 3.3. Akademikerbreen 群中的叠层石。（a）悬崖表面的微生物斑块礁，厚约 15 英尺。（b）柱状叠层石的特写，显示出凸起向上的层状特征图案。请注意用小刀标出的比例。

因此，总的来说，叠层石提供了微生物群落的沉积代理记录，就像星期五在沙滩上留下的脚印一样，它揭示了微生物群落的存在，但并未揭示其制造者的性格。不过，这些信息还是有用的，因为它表明，6 亿至 8 亿年前，微生物几乎占据了斯匹次卑尔根海床所有可用表面，从潮滩到公海。

与叠层石一样，有机物在 Akademikerbreen 岩石中的分布比微化石广泛得多。现任麻省理工学院的澳大利亚地球化学家 Roger Summons 表示，元古代沉积层中的有机物包括生物标志物，即保存在岩石中并可从岩石中提取的已知来源的生物分子。这些分子主要由经受住细菌腐蚀的考验的脂质组成。（遗憾的是，富含氮和磷的分子如 DNA，在非常古老的岩石中保存的可能性微乎其微。）到目前为止，在斯匹次卑尔根岩石中寻找生物标志物的工作尚未取得显著成功，但在其他地方，尤其是在大峡谷深处暴露的类似年龄的页岩中，丰富多样的生物标志物分子保存着古细菌、细菌、原生动物和藻类的分子特征，其中大多数都没有留下可识别的微化石。

生物在斯匹次卑尔根岩石中以另一种更为普遍的方式加密。单个微生物非常微小，但它们的集体生理效应足以影响海洋的化学成分。一个典型的例子是，光合生物影响碳酸盐矿物和海底沉积的有机物的同位素组成。

同位素为我们提供了第二组雅各布·马利事实（细菌的代谢多样性是第一组）。我们必须掌握这部分化学知识，因为同位素将使我们能够追踪代谢进化的各个方面。此外，正如我们将在后续章节中看到的那样，同位素为理解地球历史上生命与环境变化之间的相互作用提供了关键。

碳原子有三种类型，根据分子量来区分。约 99% 的碳以12 C 的形式存在，这意味着它含有六个质子和六个中子，总分子量为 12。（电子的质量可以忽略不计。）剩余 1% 的大部分由13 C 组成，它的额外中子使分子量达到 13。还有少量14 C（两个额外中子），但这种形式具有放射性，会在数千年内衰变为氮。因此，在讨论非常古老的岩石时，不会提及14 C。

由于分子量不同，这些同位素在某些化学反应中的表现也不同。值得注意的是，当光合生物吸收二氧化碳形成有机分子时，含有较轻同位素12 C 的 CO 2比含有13 C 的 CO 2更容易被吸收。因此，光合作用产生的有机物中13 C 与12 C 的比例与同一环境下形成的碳酸盐矿物中的比例明显不同，这种量变差异称为分馏（[图 3.4](#fig3_4) ）。这种差异并不大——约为千分之二十五到三十——但地球化学家可以很容易地用质谱仪检测到它。这种分馏保存在沉积物中，为我们提供了古代光合作用的地球化学探针。 （像我们这样以植物、藻类、蓝藻或其他光合细菌为食的生物，在此过程中不会产生太多额外的分馏。）在斯匹次卑尔根群岛的岩石中，碳酸盐和有机物中的碳同位素比率始终相差约千分之二十八——因此光合作用为晚元古代海洋的生态系统提供了能量，就像今天一样。

化学也为硫酸盐还原细菌提供了古生物学探针。如[第 2 章所述](#Top_of_10_ch2_xhtml)，硫酸盐还原菌在完成海洋碳循环中起着关键作用，利用硫酸根离子 (SO 4 2 −) 来呼吸有机分子。硫酸盐转化为硫化氢 (H 2 S)，硫化氢可能与铁结合，以黄铁矿 (FeS 2 )的形式进入沉积记录——岩石商店出售的黄金。生物硫酸盐还原表现出对32 S (16 个质子和 16 个中子) 的化学偏好，而不是较重的同位素34 S (两个额外的中子)，导致沉积黄铁矿比来自同一水体的石膏富含32 S。斯匹次卑尔根岩石表明，基本生物当这个北极岛屿的灰色岩石堆积起来时，硫循环的各个组成部分就像碳循环的各个组成部分一样已经存在。

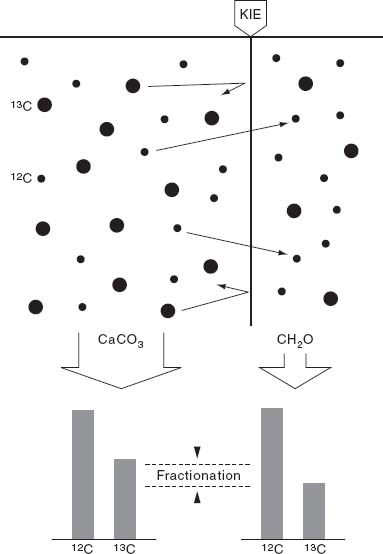


图 3.4.说明光合生物如何分馏碳同位素的图表。图表左侧的黑点表示含有12 C（较小）或13 C（较大）的二氧化碳分子。光合生物优先固定12 CO 2 ，因此光合生物（以及以它们为食的生物）中的有机物相对于周围环境会减少13 C；生物化学家将此称为动力学同位素效应，因此在图中标记为“KIE”。生物带来的同位素分馏将保留在沉积物中，作为同一样本中石灰岩和有机物之间12 C 和13 C比率的差异。

乍一看，斯匹次卑尔根的冰冻元古代岩石中没有骨头、贝壳或化石痕迹——这些都无法让周末化石搜寻的业余收藏家（或达尔文！）有所收获。但表面上没有化石是一种欺骗——贝壳只是为前寒武纪古生物学提供了错误的搜索图像。

厚层斯匹次卑尔根层序中的所有碳酸盐矿物和有机碳都带有光合作用的同位素印记，含硫矿物同样保留了硫酸盐还原细菌的代谢特征。叠层石记录了海底微生物群落的普遍性，而微化石则记录了海底和水体中生物多样性的各个方面。

那么，如果我们仔细观察，就会发现生物的指纹遍布斯匹次卑尔根的元古代岩石。地质记录确实包含早期进化的记录，可以用来修剪生命之树。我们在斯匹次卑尔根的经验告诉我们如何接近古老的岩石以及要寻找什么。但这座荒岛上最古老的岩床已有 8 亿年历史，仍然相对年轻。当我们将这些经验应用到最底层时会发生什么？

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

[1](#1_2)石灰岩由碳酸钙 (CaCO 3 ) 颗粒胶结在一起形成岩石；与之密切相关的矿物白云石 [CaMg(CO 3 ) 2 ] 也形成岩石，称为白云石或（尤其是在不列颠群岛）白云岩。地质记录中看到的大多数白云岩都是由原本含石灰的沉积物经化学蚀变形成的。

|  |  |
| --- | --- |
| 4 | 生命最早的曙光 |

西澳大利亚州沃拉沃纳群的沉积岩已有 35 亿年历史，为我们提供了早期地球生命和环境的最早证据之一。沃拉沃纳岩石含有叠层石和微观结构，这些结构被解释为细菌化石，但这些解释仍然存在争议。化学特征为生命的古老性提供了更有说服力的证据，尽管它们记录的生物类型也不确定。在对地球最早生命的地质研究中，我们仍然透过玻璃看，看起来很模糊。

詹姆斯·赫顿的散文风格极具挑战性，但他确实写出了地球科学家都熟悉的一句警句。赫顿观察到，地质记录表明“没有开始的痕迹，也没有结束的迹象”。结束的迹象似乎仍然遥不可及，但在过去二十年里，古生物学家发现了真正可以被视为生命起源的痕迹。

7 月下旬一个阳光明媚的日子，我启程前往北极，考察这些遗迹。我们的路虎在坑坑洼洼的土路上疾驰而过，热气和尘土弥漫在车厢里，到处都是苍蝇。你知道，这个北极位于澳大利亚西北部——它的名字带着典型的澳大利亚式幽默，标志着它是地球上最热的地方之一（[图 4.1](#fig4_1) ）。我坐在副驾驶座上颠簸着，一边听着收音机里弗兰克·辛纳屈的歌，一边试图了解周围的地质地貌。这并不容易。我受过训练，可以辨别北极露头的灰色阴影，但在澳大利亚丛林里，我的视力却很差，这里的一切都被染成了红色。幸运的是，我遇到了好人。开车的是罗杰·别克，他当时是哈佛大学的博士后研究员，现在是华盛顿大学的地质学教授。罗杰是一位才华横溢的反传统主义者，他瘦削的身材和凌乱的鬃毛掩盖了他内心老练的学者气质，在这些低矮的碎石山丘中，他的眼睛具有无与伦比的敏锐的地质洞察力。



图 4.1。这些位于澳大利亚北极附近的低矮山丘由近 35 亿年前形成的沉积岩和火山岩构成。北极岩石保留了一些早期地球上生命和环境的早期证据。请注意路虎的比例。

北极山丘上稀疏地覆盖着尖锐的刺草和稀疏的金合欢树，露出了早期地球的非凡遗迹，这是一层厚厚的火山和沉积岩，被称为沃拉沃纳群，形成于近 35 亿年前。这些岩石被卵形花岗岩穹顶折叠和压缩，大部分都因变质热和压力而发生了深刻的变化。只有在北极和其他一些地方，一些地质构造的优美之处才使它们保持了一点变化的状态。这里是探究生命古老性的地方。

然而，在提出这些问题之前，我们需要解决在讨论斯匹次卑尔根岩石时被忽略的一个问题——年龄证明。我们如何知道北极岩石形成于30多亿年前？

地质年代可以用两种方法测量。任何在岩石记录中可辨别的事件都可用于将地球历史划分为三个时间段：事件发生前的时间、事件本身的时间以及所有后续时间。通过绘制局部可见岩石的分布和空间关系，一系列事件可以按发生顺序排列，形成相对的时间尺度。原则上（尽管在实践中并非总是如此），规则很简单。沉积物、火山喷出的灰烬和熔岩流在重力作用下沉降到陆地表面或海底。因此，任何这样的层状岩石都比它覆盖的岩层更年轻。侵入其他单元的火山岩必须比它们穿透的岩石更年轻。而改变岩石堆积的事件——褶皱、断层、侵蚀和变质——显然必须晚于沉积。

了解了这些简单的关系，我们就能计算出路堑、采石场或山腰中明显事件的相对时间。例如，在[图 4.2中绘制的地质横截面中](#fig4_2)，可识别的最古老的事件是层A的沉积，随后依次形成层B至F。后来，这些层发生褶皱，之后被花岗岩G侵入。然后，在侵蚀将这些较老的单元刨平后，层H至J被沉积下来。图右侧的断层切断了所有较老的沉积单元，因此发生的时间一定较晚。我们可以从横截面推断出的最年轻的事件是塑造了当前陆地表面的侵蚀。

将这种局部历史扩展到全球范围需要建立不同地区岩石单元的时间关系，例如落基山脉和阿巴拉契亚山脉，或北美和澳大利亚。对于寒武纪大爆发以来沉积的岩石，化石为我们提供了地层对比的最佳指南。事实上，地质时间尺度的时代、时期和更精细的细分（第 2 页）比其他任何东西都更能反映生命成分随时间的变化。沉积岩和火山岩也可能保留独特的化学或磁性特征，这些特征可以补充或在某些情况下替代基于化石的对比。

化石可以揭示两块岩石的年龄相同，但无法告诉我们它们的年龄。为此，我们需要一个能够定量记录时间流逝的天然计时器。岩石形成矿物中结合的放射性同位素提供了地质时钟。

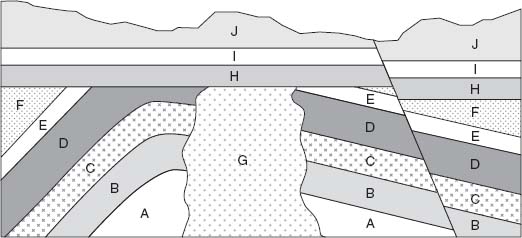


图 4.2。地质剖面图，说明地质学家如何理清相对年龄关系。请参阅正文讨论。

放射性同位素本质上是不稳定的原子，它们会自发衰变为稳定的子元素，衰变速率可以在实验室中精确测量。在这种情况下，如果我们能够确定随着时间的推移，矿物中放射性母元素的消失量，或者稳定的子元素的积累量，我们就可以计算出矿物本身的年龄。有趣的是，在放射性衰变中保持不变的是一定时间间隔内衰变的放射性同位素的比例，而不是原子的数量。因此，随着矿物中放射性同位素的丰度随时间的减少，同位素衰变的绝对速率也会下降。放射性同位素衰变的速度称为半衰期，即材料中一半的放射性同位素衰变为另一种元素所需的时间。

受过古典教育的读者会想起古希腊的阿喀琉斯追逐野兔的悖论。作为英雄，阿喀琉斯跑得比猎物快，每分钟将猎人和猎物之间的距离减半。阿喀琉斯什么时候能抓到野兔？答案当然是永远抓不到，因为如果野兔以恒定速度移动，阿喀琉斯就必须不断减速。从 200 码的劣势开始，他可能在第一分钟跑了 200 码，而野兔跑了 100 码，但在第二分钟他只能跑 150 码，到第四分钟，他只能跑 112.5 码。请注意，如果我们知道阿喀琉斯跑了多远以及他的速度如何随着与兔子的距离而变化，我们就可以算出他追逐兔子的时间。这实质上就是放射性测年法的工作原理。

最著名的放射性测年系统是由14 C 或碳 14 提供的，这是一种稀有的碳同位素，由宇宙射线自然产生，也由人为的核弹产生。它衰变为氮 ( 14 N)，半衰期为 5,730 年。由于14 C 非常罕见（每千个碳原子中不到一个是 14 C），而且半衰期很短，因此放射性碳测年仅限于过去 100,000 年左右。在更古老的材料中，剩下的14 C 根本不足以进行精确测量。因此， 14 C 为埃及古物学家或对猛犸象感兴趣的古生物学家提供了一个很好的工具，但它无法帮助揭开地球的深厚历史。

要测定 Warrawoona 层序的年代，我们需要一个更精确的时钟——一种半衰期以数百万甚至数十亿年为单位的放射性同位素。钾 40 ( 40 K) 很早就被认为是地质年代学的有希望的候选者。这种不稳定同位素分解形成钙 ( 40 Ca)，不幸的是无法与矿物中现有的钙离子区分开来，或氩 ( 40 Ar)，后者可以区分。40 K 的半衰期为 12.5亿年。此外，钾在造岩矿物中含量丰富且分布广泛——它存在于使花岗岩呈现粉红色的长石中、火山灰的微观矿物中以及风化过程中形成的粘土中。

尽管有这些优势，钾-氩计时器并没有被对早期地球感兴趣的地质学家广泛使用。如果说40 K 就像时钟一样，那么构造和变质过程就像渴望玩表盘的幼儿。矿物形成后很久发生的地质事件可以将氩从矿物中驱赶出来，重置时钟并破坏时间流逝的化学记忆。（氩是一种惰性气体，在矿物的化学晶格中仅松散地存在。）

我们真正需要的测定古老岩石年代的系统，是像飞机上的“黑匣子”一样的系统——一种不易从不易改变的矿物中丢失的同位素。锆石——花岗岩和相关火山岩中发现的含铀矿物——是前寒武纪地质的飞行记录器。事实上，在锆石晶体形成时结合的铀提供了两个可靠的计时器： 238 U 衰变为铅 206（ 206 Pb），半衰期约为 45 亿年（地球的年龄），而稀有同位素235 U 分解为207 Pb，半衰期略长于 7 亿年。这为测量年龄提供了有价值的交叉检查——如果两个时钟给出的年龄不一样，则锆石已被改变。

如果说锆石有什么问题，那就是它们太坚硬了。与大多数其他矿物不同，锆石可以经历整个岩石循环，从火成岩中的结晶到变质，再到随后的侵蚀形成沉积物颗粒，而不会失去化学完整性。事实上，上升穿过地壳的岩浆可以从周围的岩石中夺取锆石，将较老的矿物（因此也是时钟）融入较年轻的岩石中。更重要的是，锆石可以在每次穿过地球内部时生长；太古代[1](#1_5)锆石可能围绕中心核心显示六个层，每个层都是特定地质事件的增生产物。

澳大利亚国立大学的威廉·康普斯顿发明了一种巧妙的仪器，用于探测古代锆石的放射性复杂性。这种仪器被称为灵敏的高分辨率离子探针（简称 SHRIMP——几年前，康普斯顿实验室的一场火灾引发了“往烧烤架上扔一点 SHRIMP”的笑话），它使用精细的离子束对锆石的各个生长层进行取样，以便地球化学家可以单独测定每个锆石的年代。SHRIMP 彻底改变了太古代地质学，使地质学家能够解开早期地球上沉积、火山和构造事件的复杂时间关系。

现在我们可以理解为什么科图伊坎河沿岸的寒武纪基底岩石据说有大约 5.43 亿年的历史。在当地，含有最早寒武纪化石的沉积岩与含有锆石的火山单元交错；U-Pb 年代学表明锆石结晶于 5.43 ± 1 亿年前。（“± 1” 是与测量年龄相关的误差估计值；它是一个统计陈述，表明结晶的真实年龄有 95% 的可能性落在 5.42 至 5.44 亿年之间。好地质学家会仔细关注这些误差线。）斯匹次卑尔根层序中没有年代可确定的岩石，但 Akademikerbreen 群的化石和化学特征至少可以与在其他地方发现的年代更久远的岩石建立广泛的相关性。

所有这些让我们重新认识了 Warrawoona 群的年龄。SHRIMP 分析表明，该群顶部和底部附近的火山岩中的锆石年龄分别为 3,458 ± 2 百万年和 3,471 ± 5 百万年。如此准确地了解这些年龄是地球科学的一大胜利，它为 Warrawoona 生命和环境的研究赋予了特殊意义。

在斯匹次卑尔根岛的晚前寒武纪岩石中，几乎随处可见生物特征——在微化石中、在随处可见的叠层石中、在沉积有机物中保存的生物标记分子中，以及在整个演替过程中岩石中碳和硫的同位素丰度中。对 Warrawoona 岩石的古生物学探索揭示了什么？

事实上，北极的沉积/火山序列大部分是火山序列，只有少量沉积序列，这对古生物学家来说不是一个好兆头。该单元的 95% 以上由从陆地或浅水中喷涌而出的熔岩以及由碎裂的火山岩构成的灰层和较粗的床组成。三十五亿年前，Warrawoona 可能看起来有点像印度尼西亚群岛的火山项链。然而，在细节上，太古代地理特征无法通过与现代特征的简单类比来描述。

沉积物大多以深色燧石的形式保存，堆积在火山之间的沿海盆地中。现在我们知道燧石是古生物学的心脏，但北极富含二氧化硅的岩石的形成方式与斯匹次卑尔根岛的岩石截然不同。这些较古老的燧石是由火山加热的流体沉淀而成，这些流体渗透过 Warrawoona 沉积物，在沉积后不久取代了原始矿物。不幸的是，对于古生物学的心脏（和思想）来说，以这种方式形成的燧石既可能破坏生物特征，也可能保存它们。使问题进一步复杂化的是，至少有一些燧石以矿脉的形式出现，填补了沉积物和火山堆的裂缝。它们似乎是热液管道系统的一部分，很像为黄石公园现今的温泉供水的地下管道网络。

要揭开这些岩石的沉积历史，需要仔细绘制组成岩石类型的分布图，然后利用露头和实验室观察来透过硅质面纱一探究竟。罗杰·别克在西澳大利亚大学读博士时就是这样做的。罗杰和他的澳大利亚同事证明，大多数沃拉沃纳沉积物起源于周围火山侵蚀的泥浆、沙子和鹅卵石，并沉积在侧面的盆地中。沙洲或其他障碍物不时堵塞盆地的入口，限制水流入沿海泻湖。蒸发增加了这些水中溶解的钙和碳酸根离子的浓度，导致碳酸钙以白垩的形式产生——数百万个微小晶体在水柱中形成，使泻湖变成乳白色，然后它们以石灰泥的形式沉淀到海底。石膏晶体的玫瑰花结装饰着许多床，随着蒸发的进一步进行而沉积下来。实际上，这些岩石中的石膏早已消失；它曾经的存在是由二氧化硅幽灵记录下来的，从而保留了石膏独特的晶体形态（[图 4.3a](#fig4_3) ）。

北极地区最不寻常的岩石或许是硫酸钡或重晶石层——扇形和更连续的细长棱柱层，像海底的冰糖一样生长。重晶石在较年轻的沉积序列中并不常见，但荷兰乌得勒支大学的沃特·尼曼和他的同事认为，沃拉沃纳群中的大块重晶石是在热热液喷涌到海底的地方形成的。从人类的角度来看，这些喷发似乎是外星的和不适宜居住的，但对于生命之树早期分支上发现的嗜热微生物来说，它们可能提供了一个炎热的微生物伊甸园。

在野外，我们可以看到沉积岩中波浪状的层理，很像在斯匹次卑尔根岛观察到的微生物层理碳酸盐。在一些地方，这些层理向上弯曲形成圆顶或锥体——叠层石的几何特征（[图 4.3b](#fig4_3) ）。1980 年，斯坦福大学的唐·洛 (Don Lowe) 首次报告了沃拉沃纳叠层石，澳大利亚的马尔科姆·沃尔特 (Malcolm Walter)、约翰·邓洛普 (John Dunlop)，当然还有罗杰·别克 (Roger Buick) 也分别报告了这一现象。上一章中提到的与当今叠层石生长的类比被推到了极限：在地球上一些最古老的沉积岩中，这些地质学家发现了熟悉的生物特征。



图 4.3. Warrawoona 岩石的沉积特征。（a）灰黑色石膏晶体（现已被二氧化硅取代）在海底生长，随后被薄薄的泥沙层（浅层）掩埋。比例尺以厘米为单位。（b）Roger Buick 及其同事在 20 世纪 80 年代初发现的叠层石，现在备受争议。左侧为六英寸比例。（照片 (a) 由 Roger Buick 提供）

还是真的？早些时候，罗杰·别克和他的同事们就敦促谨慎行事：“可能”和“很可能”这两个词充斥在 1983 年发表的一篇深思熟虑的文章中。他们写道，并不是说 Warrawoona 结构不可能由细菌建造，而是生物增生的实际证据尚不确定。而且，在如此古老的岩石中，几乎没有独立的生物学证据，解释的风险很高。我们想知道 35 亿年前是否存在生命，“可能”并不是一个令人满意的结论。

1990 年，唐·洛进一步退却。他明确地重新解释了瓦拉沃纳叠层石，认为是化学过程将矿物层沉积在海底，物理过程将这些层变形为向上翻起的褶皱，就像滑倒后的地毯一样。从这个角度看，生命之手无处可寻。

为什么人们对生物学解释失去信心？简单来说，微生物垫过程可以产生层状结构，但它们并不是唯一可以产生这种结构的过程。如果周围的水中含有大量溶解的矿物质，即使没有微生物垫，也可以形成类似的特征——例如，在黄石公园，二氧化硅饱和的水会不时从温泉中溢出，形成类似于微生物建造的叠层石的层状结构。

我们在斯匹次卑尔根岛没有太担心这个问题，因为 6 亿到 8 亿年前，海洋中还没有足够的钙和碳酸盐（或二氧化硅）来驱动这种类型的沉积。然而，在早期地球上，海洋化学是不同的。我们将再次见到的麻省理工学院地质学家约翰·格罗茨金格 (John Grotzinger) 已经证明，太古代海洋充满了钙和碳酸根离子，以至于碳酸盐矿物方解石和文石通常由海底直接沉淀形成。这些沉积物包括巨大的晶体扇，其沉淀起源显而易见，但它们也包括平行排列的扁平层状床、圆顶和小柱（见[第 7 章](#Top_of_15_ch7_xhtml)）。既然如此，检查 Warrawoona 叠层石的微观特征以查看垫状构造化石是否被保存下来就变得很重要。它们没有被保存下来，因此很难知道生物在多大程度上参与了这些结构的形成。

目前，对 Warrawoona 叠层石的解释仍未解决。只有排除其他物理解释，我们才能接受它们是生物的。Hans Hofmann 和 Kath Grey 是两位经验丰富的叠层石专家最近发现了新的 Warrawoona 结构，他们希望这些结构能够为生物学做出有利的判决。这些堆积物是由薄结晶层一层层沉淀形成的，呈圆锥形，在没有微生物的情况下，海底很少形成这种形状。

但是，如果沃拉沃纳锥体反映了生命的引导之手，那么是什么样的生物学在起作用呢？在现代地球上，蓝藻是最著名的垫层建造者，因此人们倾向于将所有古老的叠层石与蓝藻垫联系起来。然而，其他细菌也可以形成垫层，而且没有先验理由假设蓝藻在 35 亿年前就存在了。在我们寻找沃拉沃纳古老床层中的生物特征的过程中，叠层石只提供了一个暗示性的潦草字迹——一个诱人但模棱两可的暗示，表明生命始于我们星球的婴儿期。

斯匹次卑尔根燧石中含有明显属于蓝藻的微化石，这让我们更加确信这些蓝绿色细菌形成了同时代的叠层石。沃拉沃纳的黑色燧石是否也具有类似的信息量？十多年来，大多数人都这么认为，但最近的重新调查让人们对沃拉沃纳微古生物学产生了相当大的怀疑。

在本章的初稿中，我讲述了 1987 年在北极附近 Chinaman's Creek 干涸河床沿岸的一个凸起露头的燧石中发现 Warrawoona 化石的故事。在这些岩石中，加州大学洛杉矶分校的 Bill Schopf 和 Bonnie Packer 发现了直径为 1 至 20 微米、长度可达几百微米的细丝（[图 4.4](#fig4_4) ）。这些结构非常罕见，保存不佳——晶体生长的扭曲效应在已发表的照片中清晰可见。尽管如此，这些照片，或者至少是随附的解释性图纸，看起来像简单的蓝藻细丝。然而，它们同样类似于其他类型的细菌，限制了分类或代谢解释。

在斯匹次卑尔根，知道微生物生长的地方有助于我们了解其生存方式。地质学也以一种令人惊讶的方式影响了我们对 Warrawoona 生物学的看法。澳大利亚地层学家 Martin van Kranendonk 仔细绘制的地图显示，Chinaman's Creek 的燧石岩形成于 Warrawoona 海底之下，而不是海底之上——这些燧石起源于热液脉，如本章前面所述（[图 4.5](#fig4_5) ）。可以想象，蓝藻可能与其他沉积颗粒一起进入这些裂缝，但地质学揭示的环境背景可能更有利于化学合成生长，而不是光合作用。



图 4.4.瓦拉沃纳燧石中的微结构被解释为细菌化石。另一种解释是，它们只是热液脉中形成的晶体链。（照片由 Martin Brasier 友情提供）

从这里开始，解释问题就越来越多。尽管我对 Warrawoona 微结构的具体解释有所保留，但在起草章节时，我没有理由怀疑它们的生物起源。毕竟，保存不良、形状被矿物生长所掩盖的化石在整个地质记录中随处可见。为什么 Warrawoona 的古老燧石会有所不同呢？然而，在发表我的观点之前，我想亲自看看 Warrawoona 材料。

令人惊讶的是，可以观赏所谓的 Warrawoona 化石的地方不是悉尼或珀斯，甚至不是洛杉矶。而是伦敦，在自然历史博物馆的藏品中。2000 年 9 月，我必须跨越大洋前往牛津参加科学会议，因此安排在博物馆度过一个安静的一天，然后再回家。我还计划在牛津度过一个不那么安静的一天，拜访著名的古生物学家和当地酒吧鉴赏家 Martin Brasier。幸运的是，我告诉 Martin 我想要研究 Warrawoona 岩石，他告诉我，关键样本已经借给了牛津！在 Martin 的实验室里，我们花了一天时间研究 Warrawoona 燧石的薄片，这让我们受益匪浅。



图 4.5.西澳大利亚马布尔巴的 Warrawoona 燧石。红色（由氧化铁着色，图中为灰色）和白色条带堆积在海底。相比之下，黑色条带横穿其他床层，因此更年轻，形成方式也不同。Warrawoona 微结构被解释为化石，它们来自这些横切燧石，被解释为由二氧化硅填充的热液管道系统。

斯匹次卑尔根燧石中，微化石十分丰富。它们的形状与活微生物相似，但与纯物理和化学过程形成的形状不同。大多数微化石至少保留了部分原始有机物。有些甚至出现在与近亲生物非常相似的环境中。而 Warrawoona 微结构则无法与之媲美。通过马丁实验室的显微镜观察，瓦拉沃纳岩石中的微小丝状物看起来像矿物。

小时候，我经常在夏日午后悠闲地凝视云彩。大多数云彩都是波浪起伏的，美丽却无形。然而，天空中时不时会出现一张独特的面孔。或者是一座城堡。或者是一头狮子。有那么一瞬间，这些云彩的形状变得十分引人注目，但即便在我还是个孩子的时候，我也相当确定，它们最终只是云彩而已。Warrawoona 微结构也“只是云彩”吗？

仅凭为发表而裁剪的几张图片，很难回答这个问题。它需要背景信息——Warrawoona 燧石薄片中可见的整体岩石结构所提供的框架。正是其余的云层让我的空中城堡变成了水的幻象，而 Warrawoona 燧石的整体结构使人们怀疑这些看似生物的罕见特征。马丁和他的同事们煞费苦心地记录了火山和热液过程如何塑造了 Chinaman's Creek 的燧石。他们认为，物理过程可以解释燧石的所有微观特征，包括那些被单独挑出来作为化石的特征。如果这种解释是正确的，那么 Warrawoona 微结构就不可能是细胞丝，而只是堆叠的晶体，它们模仿但不保留生物记录。

如此古老而稀有的古生物学宝藏是由糊状物制成的吗？公平地说，比尔·肖普夫 (Bill Schopf) 对这种解读提出了质疑。在反驳布拉泽和同事的说法时，比尔和阿拉巴马大学化学家汤姆·沃多维亚克 (Tom Wdowiak) 指出，有争议的沃拉沃纳结构的边缘含有有机物。当然，这与它们是微化石的观点一致，但这并没有结束争论。太古代燧石通常含有早期形成矿物的残骸，这些矿物的独特形状被一层有机物所保留。我自己的猜测是，大多数沃拉沃纳结构都是被有机薄膜覆盖的矿物链（有机薄膜本身可能具有生物起源）。持续的研究可能还会证实这些岩石中存在化石——争论远未结束——但我怀疑任何此类遗迹都不会让我们对早期生态系统有太多了解。瓦拉沃纳微结构，例如瓦拉沃纳叠层石，只能表明，一些有趣且重要的东西就在我们的掌握范围之外。

生物标志物分子没有保留在北极的岩石中，但是同位素特征是；Warrawoona 岩石的碳和硫同位素为我们提供了生命深厚历史的最佳指示。与斯匹次卑尔根岛（以及几乎所有其他在前寒武纪时期沉积岩的地方）一样， Warrawoona 碳酸盐和有机物质中的13 C/ 12 C 比率相差约 30 ‰。这种差异最容易用光合作用来解释，但鉴于我们对叠层石和微化石的经验，我们应该再次问一问，物理过程是否可以模拟生物的影响。一些化学反应确实会形成13 C 耗尽的有机分子。然而，只有在严格控制的实验条件下，非生物分馏才会接近 Warrawoona 岩石中记录的水平。因此，在北极样本中测量到的持续大量分馏表明存在早期生物圈。

穿过 Warrawoona 沉积物和熔岩的燧石脉中的有机物中的碳同位素可以记录生活在热液中的化学合成细菌。但海底沉积岩中有机物的广泛分布支持了光合作用为 Warrawoona 海洋中的微生物生命提供能量的假设。初级生产者主要是蓝藻还是具有类似同位素特征的其他类型的光合细菌仍不确定。沉积物黄铁矿和重晶石中的硫同位素同样表明硫酸盐还原细菌生活在 Warrawoona 泻湖中，尽管这也受到了对早期太古代生物特征持怀疑态度的地质学家的质疑。

目前，我们能说的就这么多。北极的灼热山丘表明 35 亿年前就存在生命，这本身就很了不起。Warrawoona 群落可能包括光合微生物和其他至今仍可见的新陈代谢微生物。但许多不确定性仍然存在。Warrawoona 古生物学仍然是一场皮影戏，其看似熟悉的主题可能具有欺骗性。

澳大利亚西北部是世界上两个保存完好的沉积岩地区之一，这些沉积岩的历史可追溯到 35 亿年前。另一个是南非克鲁格公园附近崎岖的巴伯顿山地。这两个地区非常相似，以至于一些地质学家认为它们构成了一块古老地形的一部分，被板块构造切断太古代之后很久才发生的运动。它们的古生物学清单也值得比较。两者都包括来源不明的叠层石，以及有机物质，其碳同位素组成和沉积分布表明存在某种类型的光合作用。两者都被加热到破坏生物标记分子的温度。和 Warrawoona 的一样，Barberton 燧石含有球形和丝状微结构，让人联想到化石。

研究生时期，我曾尝试研究太古代古生物学，并作为 Elso Barghoorn 的实地助理前往非洲。我是看着《泰山》长大的，当飞机深夜降落在约翰内斯堡时，我兴奋不已。第二天早上，我迫不及待地想一睹非洲的风采，只是有点失望，因为从酒店窗户看到的景色与芝加哥很像。几个小时后，我们上路了，随着城市景观在后视镜中逐渐消退，南非大草原展现在我们面前。从文化、生态和地质角度来看，巴伯顿山区对我来说都是全新的。在每一丛荆棘树中，我都感觉到了威胁，在每一块燧石中，我都看到了名声。名声和威胁都没有实现，但燧石确实含有微结构，这些微结构很可能是生物的，即使不是毫无疑问的。

在一个以厘米级叠层石状沉淀物为特征的特定样本中，我发现了大量直径为 2 至 4 微米的球形微结构——小型蓝藻的大小和形状（[图 4.6a](#fig4_6) ）。这些结构出现在单个层状结构中。此外，它们是由有机物构成的，有些既保留了外壁，又保留了葡萄干状的内部结构，这些内部结构也是有机的。微结构沿着层理表面被压缩，很像年轻的微化石——事实上，这种轻微的扁平化告诉我们，在包裹沉积物之前形成的结构因埋藏而压实。种群的尺寸分布与现代蓝藻相符，这些结构也显示出二元分裂的证据，同样很像活着的蓝绿色生物。

那么这些是蓝藻化石吗？不一定。许多不同的细菌都很小，呈球形。更令人警醒的是，非生物过程原则上可以产生类似的结构——尽管目前尚不清楚这些过程是否在巴伯顿海道中起作用。因此，巴伯顿球体仅比瓦拉沃纳细丝领先几步。它们可能是蓝藻化石或其他类型的微生物。它们可能记录了一种早已灭绝的原始微生物。或者它们可能是巴伯顿海底物理过程形成的碳质球。我们根本不知道。最近，路易斯安那州立大学的莫德·沃尔什对巴伯顿燧石中的有机物进行了仔细的研究，发现了最容易解释的层理结构，即可能是微化石的垫子和细丝。

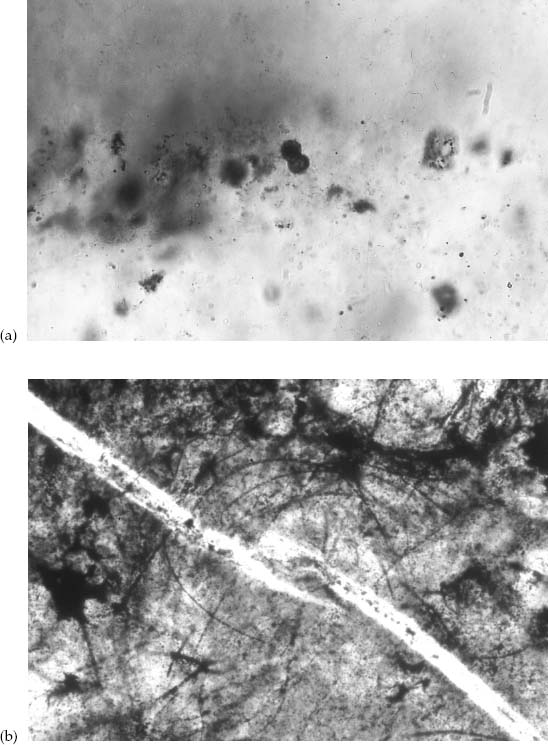


图 4.6. (a) 南非 34 亿年前的岩石中的碳质微结构，可能在细胞分裂期间保存了微生物。球体直径为 4 微米。 (b) 澳大利亚西北部 32 亿年前的岩石中的丝状微化石。每根丝状微化石的直径约为 2 微米。（照片 (b) 由 Birger Rasmussen 提供）

我们能从这些碎片中拼凑出什么样的星球？从地质学上讲，这似乎是一个熟悉的过程但又不那么熟悉的模式的世界。大陆至少在 42 亿年前开始形成，巴伯顿、沃拉沃纳和其他古老地形的火山岩的化学细节表明，在它们沉积时，已经形成了大量的大陆地壳。然而，这些早期大陆所剩无几，这意味着在早期地球上，大陆比现在更容易被重新循环到地幔中。三十五亿年前，板块构造已经开始塑造我们的行星表面，但地球上地幔似乎更热，海洋下的玄武岩地壳更厚，也许大陆更小、更不稳定。当时和现在一样，大陆地壳可能形成于板块边缘，在那里，下降的海洋地壳板块导致上覆岩石熔化。另一方面，早期大陆的形成可能受到了不再重要的因素的显著推动——埋藏在溢到海底的厚厚熔岩堆之下的玄武岩的部分熔融。

早期地球留下的岩石记录不仅仅是地质上现代的行星在时间的冲击下留下的碎片。形成和毁灭大陆的过程的特征和组合有所不同，尽管许多有洞察力的科学家都大胆提出自己的观点，但我们并不完全了解它到底是什么。

我们更加确信，当 Warrawoona 海道形成时，地球是一个生物星球。此外，碳同位素的证据表明，光合作用的伟大生态解放可能已经开始。当代微生物是否包括产氧蓝藻尚不确定，但Warrawoona 海洋中任何类型的光合生物的存在都意义重大，因为它使我们能够在[第 2 章](#Top_of_10_ch2_xhtml)介绍的生命之树上放置一个校准点。在微生物的新观点中进化以树为象征，光合生物是相对较晚出现的生物，它们在生命起源和生物主要领域分化之后才开始多样化。如果 Warrawoona 有机物是由光合作用产生的，那么大量的进化一定已经发生。

微生物似乎在早期太古代生态系统中循环碳、硫和氮，就像它们今天所做的一样。这些最古老的岩石中没有真核生物或古细菌的记录，但化石也不多，将没有证据解释为没有证据是危险的。生命之树的分支模式告诉我们，如果光合细菌生活在 Warrawoona 海中，那么至少有一些古细菌几乎肯定存在。

我们对早期太古代生物学还有另一个限制。与我们对进化树的环境解读一致，地质观测表明，35 亿年前地球的大气中含有氮、二氧化碳和水蒸气，但几乎没有自由氧。大多数关于古代环境的推论都是从微妙的地球化学线索中得出的，但氧气限制的沉积特征却十分艳丽——富含氧化铁矿物赤铁矿 (Fe 2 O 3 ) 的鲜红色燧石岩带。这些岩石被恰当地命名为带状铁建造 (简称 BIF)，它们不会在今天的海洋中形成。事实上，除了一个重要的例外，它们在过去 18.5 亿年里没有堆积起来。但在地球历史的前半段，BIF 是海洋沉积物的标准成分。今天没有形成 BIF 的原因是，进入海洋的铁会立即遇到氧气并沉淀为氧化铁；因此，现代海水中的铁浓度极低。太古代沉积序列中的 BIF 可能是由铁与氧的反应形成的。或者，铁可能是被光合细菌或紫外线辐射氧化的，紫外线辐射在没有有效臭氧层保护的情况下穿透到海面。不管它们是如何沉淀的，BIF 告诉我们，在早期的地球上，铁在进入海洋时并没有被剥离。相反，铁很容易在溶液中被输送到整个深海。这只有在深海没有氧气的情况下才会发生，这迫使我们得出结论，太古代大气和与大气接触的海面含氧量比今天少得多。氧气的含量究竟有多少是有争议的，但它不可能超过现在的 1%水平，而且可能要低得多。在这些条件下，有氧呼吸和依赖分子氧的化学合成代谢可能受到限制或缺失，这取决于有多少氧气可用。

因此，地质学和微生物学共同表明，早期太古代海洋与较年轻时期的海洋不同，其氧气含量少得多，但铁含量更高。早期海洋可能比现在更温暖，但地质学几乎没有为我们提供关于太古代气候的真正限制。我们只能说，如果存在光合作用，地表水的温度不会超过 74°C——这是光合生物所能忍受的最高温度。生命之树表明最早的细菌和古细菌生活在更高的温度下，但这不一定意味着整个海洋都很热。早期嗜热微生物很可能生活在热液环境中，就像它们后代今天居住的环境一样。

我们如何才能放大早期太古代岩石中微弱的生物信号？我们很容易想到两种策略：一种是关于我们如何寻找证据，另一种是关于我们在哪里寻找。正如 Warrawoona 的传奇故事所表明的那样，在较年轻的岩石中非常有效的古生物学搜索策略——收集大量的黑燧石——在早期太古代岩石中并没有取得显著的成功。澳大利亚著名的古生物学家马尔科姆·沃尔特 (Malcolm Walter) 主张一种不同的搜索方式，这种搜索方式专注于破坏保存的燧石内容的热液过程。如前所述，热液系统是生命之树上一些最早分支生物的家园；此外，热液泉通常会沉积碳酸盐和二氧化硅矿物，这些矿物可能会保存早期生物学的记录。黄铁矿和其他矿物的烟囱也在海洋的一些热液喷口形成。类似的沉积物出现在早期太古代地形中，但直到最近它们才引起古生物学家的关注。然而，这种情况正在改变。2000 年初，澳大利亚地质学家 Birger Rasmussen 报告称，在热液矿床中发现了令人信服的生物丝状物（尽管代谢信息不足），这些丝状物已有 32 亿年历史，并不比 Warrawoona 更年轻（[图 4.6b](#fig4_6) ）。我预计，随着我们的搜索策略的扩大，我们对早期生物学的理解也会相应增加。

第二个明显的研究途径是发现更古老的岩石。由于地球表面动荡不安，变质、隆升和侵蚀不断改变和破坏岩石记录——时间越久远，岩石体积就越小。在这种情况下，要找到比 Warrawoona 和 Barberton 层序更古老的、几乎没有变化的沉积岩并非易事。然而，Roger Buick 做到了这一点。在澳大利亚西北部的一个偏远地区，他发现了Warrawoona 群下的沉积岩和火山岩层序。这些岩层被命名为 Coonterunah 层序，包含可追溯到 35.15 ± 3 百万年的火山岩——虽然并不比覆盖它们的 Warrawoona 岩古老很多，但仍然比地球历史更久远。Coonterunah 岩石包括沉积在深水环境中的沉积层以及玄武岩熔岩，但迄今为止尚未发现化石。

史蒂夫·莫伊西斯 (Steve Mojzsis) 和他的同事进行了更大的追溯——在格陵兰岛西南部海岸外的阿基利亚岛上发现了距今 38 亿年前的岩石。这些岩石因变质作用而严重改变，因此很难了解它们的地质历史。莫伊西斯和同事将这些岩石解释为沉积在古老海底的沉积物。他们在岩石中发现了微小的磷酸盐矿物颗粒，在这些矿物颗粒中，还有更小的还原碳 (石墨) 内含物。莫伊西斯使用离子探针测量了碳的同位素组成，发现碳中的13 C 严重减少，这与生物过程的形成一致。

但太古代地质学中没有什么是简单的。在仔细重新研究了 Akilia 岩石后，磷酸盐专家 Gus Arrhenius（Mojzsis 原始小组中的“和同事”之一）领导的团队得出结论，磷酸盐颗粒形成于这些岩石历史的较晚时期，是在热变质流体的改造过程中形成的。此外，Arrhenius 和同事认为，这些颗粒中的石墨是同时形成的，由变质流体与岩石中的碳酸铁发生化学反应形成。地质学家 Christopher Fedo 和 Martin Whitehouse 的独立研究支持 Akilia 岩石主要特征的变质起源。事实上，Fedo 和 Whitehouse 认为这些岩石起源于地球内部深处的火成岩。

这里还有另一个争议需要解决。但如果修订后的解释是正确的，那么 Akilia 岩石中的碳就无法告诉我们生命。事实上，阿伦尼乌斯的结论破坏的远不止这些。回想一下，阿基利亚磷酸盐颗粒中的石墨晶体的碳同位素比与光合作用产生的有机物非常相似。如果物理过程可以将碳同位素分馏至千分之五十，那么我们对碳同位素组成作为生物特征的信心就会动摇。

信念动摇了，但也许也恢复了。在格陵兰岛西南部的其他地区，丹麦哥本哈根地质博物馆的 Minik Rosing 发现了一系列厚约 160 英尺的变质页岩。这些岩石已有 37 亿多年的历史，无疑是沉积岩，含有丰富的石墨颗粒，其分布与年轻页岩中的有机物非常相似。碳同位素再次表明存在生物活动。然而，在这种情况下，Rosing 令人信服地指出，他的石墨是由有机物加热形成的，而不是由较老的矿物改变形成的。生物学为 Rosing 岩石中的化学成分提供了最简单的解释——但第二条证据将令人放心。

目前，我们对太古代生命和环境的了解既令人沮丧又令人兴奋——令人沮丧是因为我们确定的东西太少，但令人兴奋是因为我们什么都知道。它同样令人兴奋，因为无知的伴侣就是机遇。

一些最大的问题集中在 Warrawoona、Barberton 甚至 Akilia 之前发生了什么。如果我们能识别出的最古老的沉积岩提供了复杂微生物的线索，那么更早的时候还存在着哪些类型的细胞？事实上，生物学最初是如何产生的？

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

[1](#1_4) 太古代（元古代之前的时间间隔）和古细菌（生命之树的一个主要分支）都源于希腊语archaios ，意为“古代”。但除此之外，这两个术语彼此毫无关联。名称相似并不意味着太古代就是古细菌时代。只是地质学家和生物学家彼此交流不多。

|  |  |
| --- | --- |
| 5 | 生命的出现 |

生命的形成过程与塑造地球地壳和海洋的物理和化学过程相同。然而，生命却有所不同，因为它可以经历达尔文进化论。自然选择在植物和动物的进化过程中发挥了关键作用；在地球历史的早期，自然选择还指导了使生命成为可能的化学进化。一般来说，我们了解生物分子是如何从早期地球上存在的较简单的前体进化而来的。但蛋白质、核酸和膜如何如此错综复杂地相互作用仍然是个谜。

在一则著名的旅行故事中，一位来自西方的探险家跋涉登上东方的一座山，寻找一位受人尊敬的圣人。探险家在智者的巢穴里发现了他，便急切地想向他展示一些东西，于是问道：“我们周围看到的山下有什么？”“高山、山谷和地球上的一切都骑在一只巨型乌龟的背上。”智者回答道。“那么，乌龟的下面有什么？”旅行者继续说道，他感觉到主人上钩了。“为什么是另一只乌龟？”智者说。“那下面还有什么？”“另一只乌龟。”“然后呢？”“又是一只乌龟。”就这样一直进行着，直到智者终于被他这位愚笨的客人激怒了，大喊道：“你没看到吗？一路都是乌龟！”

生物学本身就存在“乌龟向下”的问题。在《物种起源》中，达尔文假设新物种是通过对旧物种的改造而产生的——生命的原材料就是生命。达尔文的伟大巴黎同代人路易斯·巴斯德更进一步。他果断驳斥了自然发生说，长期以来人们认为生命是自然发生的。可以从非生命材料中重新产生，巴斯德用拉丁经济学的话说就是“ omne vivum ex viva 。”生命总是源于生命。

在科学中，答案会引发新的问题，因此达尔文和巴斯德在解决生物学两个最大的难题时，揭示了生物学最深奥的谜团，这并不奇怪。也许生命在过去的四十亿年里只是从生命中诞生的，但在某个时间、某个地方，在我们星球最早的日子里，我们的第一批祖先必须从其他东西中诞生[。1](#1_7)

关于生命起源的理性思考其实早于达尔文和巴斯德。例如，1804 年，在他著名的孙子出生之前，伊拉斯谟·达尔文就用诗句抓住了生物历史的本质：

无边波涛之下的有机生命  
诞生并成长于海洋的珍珠洞穴中；  
最初的形态微小，球形玻璃无法看见，  
在淤泥上移动，或刺穿水体；  
随着一代又一代的繁衍，它们  
获得新的力量并长出更大的肢体；  
无数的植物群由此而生，  
还有鳍、足和翼的呼吸世界。

小达尔文在思考自然选择时就知道了这些话，1871 年，当他写信给本杰明·胡克 (Benjamin Hooker) 谈论物种的最终起源时，他可能又想起了这些话：

人们常说，现在已具备了产生第一个生物体的所有条件，这些条件本来是可以具备的。但是，如果（哦！这可真是个天大的如果！）我们可以设想，在某个温暖的小池塘里，有各种氨和磷酸盐、光、热、电等，一种蛋白质化合物以化学方式形成，并准备进行更复杂的变化，那么现在这种物质会立即被吞噬或吸收，而在生物形成之前，情况并非如此。

在这封信中，达尔文用六行对话式的散文概述了指导科学思考的核心思想。从那时起，生命起源就一直是谜团。自然界的能量驱使简单的分子结合和重组，形成复杂的化学结构，直到出现一个可以自我复制的系统。这个想法很有说服力，而且直观上很有吸引力——生命似乎与水和岩石截然不同，但它起源于塑造地球物理特征的同一行星过程。问题是如何测试它。

我们所知的最古老的沉积岩至少已经包含了一些生物的痕迹，因此我们无法从地质学中恢复生命起源的直接记录。另一种方法是设计实验室实验，让我们评估生命之路上假设步骤的合理性。我们无法从历史角度确定某种特定反应是否在生物的出现中发挥了作用，但我们可以尝试从总体上了解早期地球上的化学反应如何使生物成为可能。

早在 1861 年，人们就利用甲醛前体合成了糖，但直到 1953 年斯坦利·米勒 (Stanley Miller) 进行的一项巧妙实验，生命起源的实验研究才得以腾飞。在芝加哥大学诺贝尔奖获得者哈罗德·尤里的实验室工作时，米勒提出了一个问题：闪电是否能在穿过原始大气时合成生命的原材料。其他人也曾思考过这个问题——俄罗斯化学家亚历山大·奥帕林 (Alexander Oparin) 和英国生物学家 JBS 霍尔丹 (JBS Haldane) 都在 20 世纪 20 年代撰写了关于生命起源的深刻论文——但米勒所做的不仅仅是思考。他将甲烷、氨、氢气和水蒸气的混合物倒入一个玻璃容器中——尤里判断这接近地球最早的大气——然后反复用火花穿过容器。几天之内，烧瓶就变色了，内表面的一层薄膜将其染成了红褐色。当米勒分析这些粘稠物沉淀出来的液体时，他发现了多种有机化合物，包括氨基酸——蛋白质的组成部分。

在一次非凡的实验中，米勒开启了对生命起源的研究。在自然能量的驱动下，简单的气体混合物可以产生具有生物意义和复杂性的分子。氨基酸和其他具有生物学意义的化合物存在于碳质陨石中，其比例与米勒产生的惊人地相似。因此，米勒烧瓶中发生的事情并不一些深奥的反应可能只会在实验室中发生，但化学反应却广泛存在于我们的太阳系及太阳系以外的地方。

但是，一如既往，米勒模拟所提供的答案引发了新的问题。任何原始反应物的组合都能形成有机分子吗？还是只有按照正确的配方才能形成具有生物学意义的分子？米勒自己回答了这个问题；配方非常重要。只有当混合气体中氢原子与碳原子的比例至少为 4:1 时，米勒-尤里合成才能产生多样且丰富的有机分子。这意味着，只有当原始大气具有强还原性（缺乏氧气，富含氢气、甲烷和/或氨）时，米勒烧杯中的化学反应才会对早期地球具有重要意义。如[第 4 章所述](#Top_of_12_ch4_xhtml)，大多数人都认为地球早期氧气稀缺，但从 20 世纪 50 年代加州大学洛杉矶分校地球化学家 William Rubey 开始，许多工作者也开始相信，地球上最早的空气仅具有弱还原性，混合物中以二氧化碳和氮气为主，而不是甲烷和氨。如果早期大气的还原性确实如此微弱，我们就需要在其他地方寻找制造生物砖块的窑炉。我们可以去哪里找呢？更根本的是，我们应该寻找什么？

[现代](#2_3)细胞具有一些共同的关键特征（[图 5.1](#fig5_1) ）。所有细胞都有细胞膜，细胞膜覆盖在细胞外部，调节进出细胞质的分子交通。细胞还会合成蛋白质，以催化化学反应或提供结构支持。2 细胞以 DNA 的形式维护化学信息库。至关重要的是，细胞膜、蛋白质和 DNA 不断在细胞内相互作用。令人印象深刻的蛋白质库使细胞能够查阅 DNA 库、完全复制它或将其部分转录为 RNA 信息，为更多蛋白质的形成提供蓝图。RNA 信息的翻译发生在核糖体中，核糖体是由蛋白质和 RNA 交织在一起制成的化学工厂。生物体也会生长和繁殖，需要从周围环境中吸收物质和能量——新陈代谢需要更多的蛋白质，其中一些嵌入在细胞膜中。

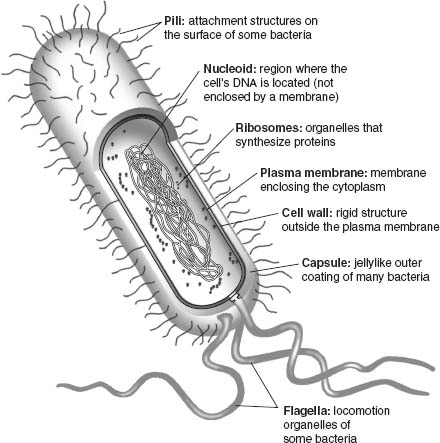


图 5.1。细菌细胞的结构和功能。RNA 信息由核苷内的 DNA 转录而成；这些 RNA 信息随后在称为核糖体的化学工厂中转化为蛋白质；细胞代谢由嵌入细胞膜的色素和蛋白质进行。（经 NA Campbell 和 JB Reece 许可复制， 《生物学》 ，第六版。版权所有 © 2002 Pearson Education Inc.）

因此，即使是最简单的生物体，也是极其复杂的分子机器。最早的生命形式必须简单得多。我们需要考虑一类分子，它们足够简单，可以通过物理过程形成，但又足够复杂，为活细胞的进化奠定基础。这样的分子将包含足够的信息和结构来自我复制，并最终指导其他化合物的合成，这些化合物可以催化复制效率不断提高。分子能够开启一条进化轨迹，通过这条轨迹，生命可以摆脱产生它的物理过程，合成生长所需的分子，而不是从周围环境中吸收它们，并利用化学能或太阳能为细胞的运作提供能量。

RNA 在这一思路中占有特殊地位（[图 5.2](#fig5_2) ）。长期以来，RNA 一直以将 DNA 翻译成蛋白质的功能而闻名，它一度被认为是生物学的助手，仅仅是 DNA 和蛋白质主导的分子戏剧中的中间人。然而，早在 1968 年，诺贝尔奖获得者弗朗西斯·克里克就设想 RNA 在生命早期历史中将扮演更伟大的角色。他若有所思地说道：“可能第一个‘酶’就是具有复制酶特性的 RNA 分子。”在撰写这篇文章时，克里克的推测可能让许多人觉得愚蠢。然而，到了 20 世纪 80 年代中期，事实证明它具有预见性。

克里克的预言在科罗拉多大学托马斯·切赫的实验室里应验了。在对纤毛原生动物四膜虫的研究中，切赫和他的学生发现，用于核糖体的 RNA 在转录和附着在核糖体蛋白上之间发生了改变。分子外科医生以某种方式剪掉了 RNA 分子中不需要的片段，然后将剩余的片段整齐地拼接在一起。切赫问道，是什么酶催化了这一反应？

Cech 团队首先纯化了未编辑的 RNA 序列，然后将其添加到从纤毛虫细胞核中提取的蛋白质溶液中。毫不奇怪，RNA 的剪切和粘贴过程与在细胞中一样 — — 分子催化剂就在烧杯中的某个地方。然而，所有好的实验都包括对照，以确保观察到的结果不是由测试环境以外的情况产生的，因此该团队准备了额外的试管，其中有 RNA 但没有蛋白质。这就是惊喜所在。当 Cech 检查对照时，他发现即使没有蛋白质， RNA 也会编辑。对照实验通常是实验室研究中最平凡的部分，它让 Cech 团队得出了一个令人震惊的结论：RNA 自行切除了片段并再次拼接在一起。RNA 可以像 DNA 一样存储信息，也可以像蛋白质一样催化反应。

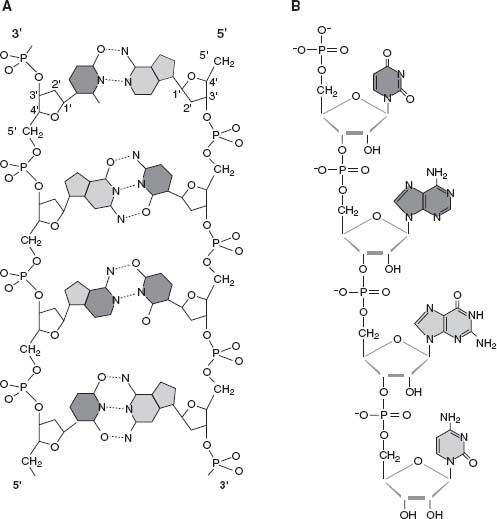


图 5.2。DNA和 RNA 的分子结构。（a）DNA，显示磷酸盐和脱氧核糖的化学骨架如何与四种碱基结合，这些碱基既提供分子信息，又提供将两条链连接成双螺旋的键。（b）RNA，由核糖、磷酸盐和四种碱基（其中一种与 DNA 对应物不同）构成。（a）改编自 Irving Geis 在 RE Dickerson（1983 年）中的插图。DNA 螺旋及其读取方式， 《科学美国人》 249：97-112；版权归霍华德休斯医学研究所所有。未经许可不得复制；（b）经 S. Freeman 许可复制，2002 年， 《生物科学》 ，Prentice Hall）

发现了 RNA 酶，又称核酶，我敢说，它对思考生命起源产生了催化作用。正如生物学哲学家 Iris Fry 所说，这种非凡的分子在生命起源之谜中既是鸡也是蛋。1986 年，哈佛大学教授 Walter Gilbert同事撰写了一篇简短但令人振奋的文章，其标题为“RNA 世界”，象征着生物化学复杂性进化过程中的一个概念性中转站。在吉尔伯特看来，RNA 是一种信息丰富的分子，可以通过自组织形成并催化自身复制。后来，随着生命的成熟，进化引入了分工，DNA 双螺旋提供了更稳定的文库，而错综复杂的折叠蛋白质则承担了大部分催化功能。

这条通往生物学的道路极具吸引力，但也存在许多障碍。首先也是最重要的是，在合理的生命起源条件下制造 RNA 的难度。RNA 分子含有一条由五碳糖核糖和磷酸 (PO 4 3− ) 组成的主链（[图 5.2](#fig5_2) ）。四种碱基（由碳环和氮环构成的化合物）附着在糖上，传递分子信息。碱基的合成相当容易——1961 年，西班牙生物化学家胡安·奥罗 (Juan Oró) 证明，其中一种碱基腺嘌呤可以通过结合五个氢氰酸分子直接形成（这是许多侦探故事中的手法，可能存在于年轻的地球上）。另一方面，核糖就不那么容易解释了。如前所述，糖可以从含有甲醛的溶液中合成（可能也存在于地球的婴儿期），但核糖只是众多产物中的一种，而且是一种次要产物。这种糖类如何成为生命起源前的中心角色，目前还不清楚。最糟糕的是，即使我们能生产出正确的成分，将它们组合成核苷酸（核酸的组成部分）也是一项艰巨的任务。到目前为止，还没有人知道如何做到这一点。

还有一个难题。核苷酸是手性分子，也就是说，它们有两种互为镜像的形式——就像你的手一样。RNA 可以由右手或左手核苷酸组成，但混合链不会生长。那么，RNA——细胞中只由右手核苷酸组成——是如何从左手和右手构建块各占一半的混合物中产生的呢？同样，没有人知道。

这些问题如此之难，以至于许多研究人员放弃了 RNA 是生命原始分子的想法。他们反而认为，生命起源前的进化始于没有“手性”的分子，这些分子更容易合成和聚合。形成像核酸那样的双螺旋的非手性分子确实可以在实验室中相对容易地生成。此外，其中至少有一种被称为肽核酸（[图 5.3](#fig5_3) ）的分子可以指导其 RNA 补体的形成，这支持了 RNA 可能在后来的进化过程中取代其原始前体的假设。

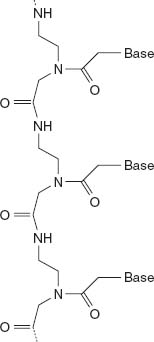


图 5.3.非手性分子肽核酸的分子结构，说明了核酸进化的一种可能途径。

我们对 RNA 世界在诞生后如何运作有了更好的认识。哈佛医学院的杰克·绍斯塔克和斯克里普斯研究所的杰里·乔伊斯实验室进行的开创性实验表明，自然选择如何磨练 RNA 分子的功能。实验通常从实验室随机产生的数百万条 RNA 链开始。那些表现出催化特定反应能力较弱的 RNA 链被选中，并在引入突变的条件下反复复制。随后进行第二轮选择，然后进行更多复制。反复复制和选择产生功能高效的核酶。

这些实验表明，许多类型的 RNA 催化都是可能的；RNA 提供了生物体运转所需的万能分子。它们还表明，自然选择可以产生分子从无序中恢复有序，并增强微弱的生化功能。如果 Szostak、Joyce 及其同事的思路正确，那么进化就不仅是生物学的标志，而且是生命的先决条件。

这反过来又凸显了生命起源时期核酸复制的一个主要特征。引用罗纳德·里根的话来说，“错误是不可避免的”。随着早期 RNA 分子自我复制，错误悄然出现，以至于分子子代包含了其母代中没有的序列变异。这种变异为早期地球的化学进化提供了原材料，从那时起，它就一直推动着生物进化。

就像生命中的许多其他领域一样，金发姑娘法则也适用。如果 RNA（以及后来的 DNA）复制的错误率太高，成功的变体就无法在后代中延续下去。另一方面，如果错误率太低，进化就无法继续。实际错误率“恰到好处”似乎是一个惊人的巧合，但事实并非如此——这是分子水平上自然选择的结果。有限的粗心大意是一种进化美德。

因此，我们可以设想 RNA 在新生生命中发挥的核心作用。实验表明，在矿物催化剂的存在下，核苷酸可以结合在一起形成 RNA（尽管核苷酸本身尚未从头开始构建），相对较短的 RNA 分子可以指导自身的复制。从复制错误产生的序列变异池中，自然选择可以扩增那些功能最佳的序列，即那些比其分子邻居复制得更快或错误更少的序列。

事实证明，蛋白质也存在同样的情况。正如斯坦利·米勒所证明的那样，氨基酸至少在某些生命起源前的条件下很容易形成，而且它们像核酸一样，可以结合在一起形成肽，即折叠成功能性蛋白质的氨基酸链。斯克里普斯研究所的雷扎·加迪里和他的同事甚至生成了催化自身复制的肽。因此，根据环境条件，核酸和蛋白质前体可能在原始海洋中进化。

然而，无论哪一组分子（如果有的话）先出现，原始进化中最艰巨的问题一定是蛋白质和核酸相互作用的系统的出现，它们彼此确保对方的生存。著名物理学家弗里曼·戴森对生命起源进行了深入思考，他认为生命实际上进化开始两次，一次是通过 RNA 途径，另一次是通过蛋白质途径。随后，具有相互作用的蛋白质和核酸的细胞通过原始生物融合而出现。这个想法并不疯狂。正如本书结尾处所阐明的那样，通过联盟进行创新是进化的一个主要主题。

如果将戴森的提议看作是先有鸡还是先有蛋的问题，那么他的观点显然具有吸引力。但问题远比这复杂，因为它也必须被看作是锁和钥匙的问题。核酸和蛋白质之间的分子交流由遗传密码介导，遗传密码是一组化学对应关系，它允许核苷酸的分子语言翻译成蛋白质的氨基酸链。遗传密码是否如弗朗西斯·克里克所说的那样是“冻结的意外”？如果是，那么意外的性质是什么？或者，分子对应关系背后是否有化学规则？如果是，那么这些规则是什么？遗传密码的起源，以及随之而来的生化复杂生命的出现，仍然是生物学的谜中之谜。

还有一个谜题有待探索。新陈代谢使生命脱离了产生生命的物理过程，[第 2 章介绍的代谢途径](#Top_of_10_ch2_xhtml)使生物延续了大约 40 亿年。新陈代谢的进化如何符合前面几段概述的情景？

由磷脂（分子的“头部”由磷酸盐和有机碳组成，而“尾部”由脂肪酸组成）构成的膜既可以将细胞与周围的物理环境隔开，又可以引导离子、分子和能量的代谢流通。现代磷脂可能像 DNA 一样，是在早期生物进化过程中出现的；然而，能够自发组装成膜状囊泡的更简单的分子很可能存在于原始海洋中；陨石中由类脂化合物制成的球形膜看起来非常像细胞。

可能，新陈代谢和复制之间的联系始于 RNA（或蛋白质和 RNA）分子在原始膜内的包装。加州大学生物化学家戴维·迪默 (David Deamer) 进行的一项简单实验说明了这种情况是如何发生的。迪默取了 DNA 和脂质囊泡的混合物，反复润湿和干燥。当混合物干燥时，分子在反应瓶底部形成了一个分层的“三明治”。在随后的润湿后，脂质重新组成了球形囊泡，但现在，一些 DNA 链位于囊泡内。这表明脂质、蛋白质和核酸的结构关联可能在早期地球上自发出现。此外，Deamer 和他的同事能够利用跨边界膜导入的核苷酸在囊泡内合成 RNA。这为新陈代谢和复制如何相互关联提供了一丝微弱的线索。再一次，金发姑娘规则是正确的。

膜的功能在很大程度上取决于磷脂成分中脂肪酸“尾巴”的长度。如果它们太短，膜就会漏水，无法发挥作用。如果它们太长，任何东西都无法穿过膜，这同样是致命的情况。因此，第一批膜，至少是第一批起作用的膜，一定是自发形成的，脂质“尾巴”足够长，可以将大分子留在内部，但又足够短，可以让较小的分子进出囊泡。

当然，代谢整合的关键一定是编码能够指导膜合成的蛋白质的核酸序列的进化。一旦膜受到细胞控制，它也会受到自然选择的影响，从而（再次）导致分子分工。磷脂“尾巴”变长，禁止除少数分子（如水和简单气体）以外的所有分子通过。同时，蛋白质嵌入磷脂基质中，提供专门的门和通道，以受控方式接纳离子、分子和能量。因此，与核酸一样，膜似乎已经从由化学过程形成的简单、非专业结构进化为由细胞构建的复杂、专业系统。

上文概述的情景始于核酸或其分子前身，然后扩展到蛋白质、膜，最后是新陈代谢。然而，一些科学家认为事情恰恰相反——生命始于新陈代谢，随后才发明了核酸和蛋白质。

慕尼黑化学家兼专利律师冈瑟·瓦希特肖泽 (Gunther Wächtershäuser) 以特别清晰和有力的方式论证了生命的代谢起源。他指出，传统的益生元合成只有在以下情况下才能发挥作用：环境条件恰到好处。考虑到原始海洋中的条件可能并不合适，Wächtershäuser 得出结论，生命一定是以其他方式在其他地方开始的。他所提倡的地方是热液泉，就像在 Warrawoona 海道或当今的洋中脊沿线发现的那些。在这些环境中，从喷口排出的硫化氢可以与一硫化铁发生反应形成黄铁矿——深海热液喷口口仍然会形成巨大的黄铁矿烟囱。该反应产生能量和化学还原力（以氢的形式），在 Wächtershäuser 的场景中，为二氧化碳（或一氧化碳）的固定提供动力，从而在生长的黄铁矿晶体表面形成有机化合物。

生命是否可能始于愚人金上的一层薄膜？我们不知道，但最近的实验室实验至少支持了瓦希特肖瑟假说的部分内容。除此之外，瓦希特肖瑟和他的同事通过将一氧化碳化学固定在铁和镍硫化物浆液上来生成乙酸。这些浆液还催化了活性氨基酸形成肽链。代谢第一假说的许多方面仍有待检验，而且该假说仍然面临着将代谢与核酸和蛋白质结合起来的艰巨问题。然而，这些实验确实表明，我们应该以开放的心态对待关于生命起源前进化的非传统假说。毛泽东鼓励革命同志“百花齐放”可能不是这个意思，但在研究生命起源时，我们需要尽可能多地收集想法。

一旦基因、蛋白质和细胞膜就位，生命很可能在自然选择、基因复制和基因横向转移的推动下，迅速爬上达尔文生命之树的主干。生物扩张需要基因控制许多功能，但没有必要相信所有基因接管都发生在一个细胞系中。更有可能的是，生化创新是在许多不同的谱系中单独出现的。一个细胞系可能制造了维生素 B，另一个细胞系制造了脂肪酸，第三个细胞系制造了催化复制的蛋白质。在原始细胞的漏洞世界中，一个细胞的基因产物可能可供所有细胞使用，从而形成由生物合成相互依赖联系在一起的复杂群落。 （我们仍然生活在这样的世界里——你需要早晨喝橙汁，因为你的细胞不能合成维生素 C。）渗漏的膜会允许基因以及基因产物从一个细胞传递到另一个细胞，从而使不同的生化途径聚集在少数注定要遍布世界各地的谱系中。

早期的新陈代谢一定很简单，使用通用的酶，这些酶催化许多反应的效率很低。然而，随着时间的推移，自然选择产生了既高效又专一的酶。例如，第一种利用硫酸盐进行呼吸的细菌无疑表现不佳，它们之所以蓬勃发展，主要是因为没有其他细菌能够做到这一点。起初，人们会利用同时具有其他功能的酶来利用硫酸盐，但随着能够更好地还原硫酸盐的新变体胜过同类，高效硫酸盐还原的选择迅速发展。当然，这种选择是有代价的，因为酶在新角色中发挥的作用越好，它们催化其他反应的能力就越差。

因此，随着选择磨练酶的功能，进化的细胞将需要新的基因来源。横向转移有所帮助，尽管随着越来越多的膜进化，基因共享可能会减慢。第二个仍然重要的来源是基因复制。复制中的错误会导致基因的额外拷贝，为进化创新提供原材料。一旦复制，两个基因拷贝就可以对不同的选择压力作出反应，最终产生两种具有不同功能的酶。

相对而言，我们很容易理解选择如何推动特定酶的进化，但整合多种蛋白质活动的复杂代谢途径又如何呢？光合作用的分子复杂性可与脊椎动物眼睛的解剖复杂性相媲美，达尔文选择用眼睛来说明“极其完美的器官”如何进化。达尔文的创造论批评者认为，眼睛的复杂性一定反映了智能设计，但达尔文更清楚这一点。他指出，在生物体中，我们发现了一系列感光结构，从简单的眼点（单个细胞中的色素浓度）到带有肌肉、晶状体和视神经的眼睛。所有这些都满足了其承载者的功能需求。因此，达尔文认为，只要所有中间体都具有功能性，自然选择就可以从简单中形成复杂性。

光合作用也是如此。乍一看，光合作用装置似乎是大自然最优雅的分子组合，但仔细观察就会发现，它是大自然最精妙的鲁布·戈德堡机器，其惊人的复杂性可以分解为一系列组件，每个组件都有自己的起源和进化。

首先，叶绿素是光合作用的核心色素，似乎是从更简单但有功能的前体进化而来的。最早的前体可能存在于生命起源前的环境中，而后来的过渡形式仍然作为叶绿素生物合成中的化学中间体出现。随着叶绿素的生物合成途径的进化，每个新步骤都会改变前一个最终产品的功能。

而叶绿素又与蛋白质连接在一起，形成一个复杂的分子组合，称为光系统，将阳光转化为化学能（[图 5.4](#fig5_4) ）。再一次，当今的复杂性似乎是通过基因复制和横向转移而进化而来的。基因复制阐述了在光合作用中传输电子的蛋白质家族，而蓝藻（和绿色植物）的成对光系统起源于不同的细菌群，并通过横向转移聚集在一起。（构建和操作光系统所需的所有基因都一起出现在 DNA 链上。经过包装后，这组功能性基因盒似乎已经从一种光合细菌迁移到另一种光合细菌，可能是借助病毒或从死细胞中吸收。）

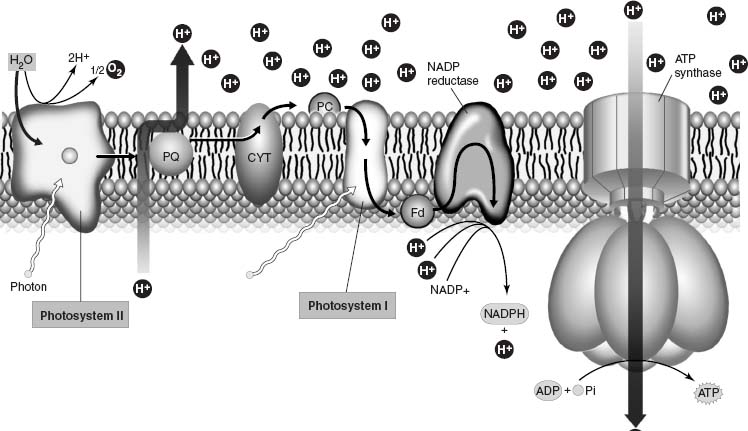


图 5.4。蓝藻和绿色植物光系统分子组装图。叶绿素和其他色素吸收光子并将其能量传递给“激发”电子。然后，电子以水桶链的方式沿着嵌入光合膜的蛋白质链传递。这组化学反应最终形成 ATP 和 NADPH，这些分子提供将二氧化碳固定为糖所需的化学能（在光合膜外发生的一组单独反应中）。光合细菌有一个由色素和蛋白质连接而成的光系统。如图所示，蓝藻和绿色植物使用两个完整的光系统协同工作；光系统 II 中水的化学分解提供了光合作用所需的电子。 （经 WK Purves、D. Sadawa、GH Orians 和 HC Heller 许可转载，2001 年。 《生命：生物科学》 ，第六版，Sinauer Associates 和 WH Freeman and Company 出版）

那么，在新陈代谢中，就像在蛋白质、膜和核酸中一样，我们可以设想基于自然产生的分子的简单开端，随着生物合成途径的进化而出现的生物解放，以及最终由自然选择、基因复制和横向转移形成的复杂生物化学。这些过程的生成能力令人惊叹。

我们离解开生命起源之谜还很遥远。生命起源研究就像一个有很多入口的迷宫，我们走遍了大多数路线，根本不知道哪些路是死胡同。然而，越来越多的化学家和分子生物学家放弃了早期的观点，即生命起源于一些不可能的反应，这些反应只有在有足够长的时间间隔的情况下才会发生。现在大多数人认为，生命的起源（或多个起源——它可能不止一次）涉及既可能又有效的化学反应；只要我们能找到一条穿过迷宫的直接路线，它就会出现。

虽然我们没有对生命起源前进化的时间表做出明确的限制，但似乎到 38 亿年前，生命可能已经在我们的星球上站稳了脚跟。一些评论家担心，这意味着生命只剩下几亿年的时间可以出现——但一亿年是一段很长的时间！当被要求推测生命起源需要多长时间时，斯坦利·米勒曾表示：“十年可能太短，一个世纪也是如此。但一万年或十万年似乎没问题，如果你不能在一百万年内做到这一点，那么你可能根本做不到。”

到 35 亿年前，确保生命长期延续的代谢多样化几乎肯定已经开始。复杂的微生物群落通过生物圈循环碳和其他元素。甚至光合作用也可能已经存在。因此，地球上最古老的岩石位于原始进化的根茎与生命之树推断出的基因和生物分化相遇的交汇处附近。

一旦生命开始出现，它又会通向何方？30 亿年来，Warrawoona 的新生生物是如何进化成如今保存在 Kotuikan 石灰岩中的动物的？为此，我们必须重新开始我们的历史叙述。

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

[1](#1_6)声称地球生命来自火星（见[第 13 章](#Top_of_22_ch13_xhtml)），无论是否可能，都无法解决问题；它只是改变了它的位置。

[2](#2_2)催化化学反应的蛋白质称为酶。

|  |  |
| --- | --- |
| 6 | 氧气革命 |

安大略省西北部冈弗林特组的燧石保存着近 20 亿年前生活在富含铁的海洋中的细菌化石。然而，就在冈弗林特岩石形成之时，地球正在经历一场重大的环境变革——在我们星球形成 20 多亿年后，氧气开始弥漫在大气和海洋表面。氧气革命改变了进化方向，开启了一种新的生物秩序，而这种秩序将在遥远的未来引领我们走向我们。

“拿一大块。你永远不知道什么时候能回来。” 带着这样的告诫，埃尔索·巴洪将一块 50 磅重的燧石搬进了我们的铝制小艇，小艇停靠在苏必利尔湖北岸的一个岩石海角上（[图 6.1](#fig6_1) ）。

那是 1974 年。对于埃尔索来说，这是一位族长的秋天，是一次怀旧之旅，回到二十年前他和斯坦利·泰勒改变古生物学面貌的地方。对我来说，这次旅行让我第一次有机会看到那些激励我追随埃尔索脚步的岩石，让我有机会将教科书上的确定性与露头的现实进行对比，并开始了解古生物学的口头传统，这些传统是大师在我们沿着海岸行走时传承下来的。这些岩石散落在我们凹陷的船底上，暴露在岸边的薄薄的台阶上，它们是冈弗林特燧石，已有 19 亿年历史，与瓦拉沃纳的距离几乎与我们之间的距离一样远。

冈燧石开启了我们穿越时空回到寒武纪的旅程。冈燧石化石是将沃拉沃纳之谜向前延伸，还是将斯匹次卑尔根岛熟悉的生物学向后延伸？事实证明，两者兼而有之。但最重要的是，冈燧石燧石和相关铁告诉我们，在中世纪，地球和生命正在经历重大变化。



图 6.1.苏必利尔湖北岸的冈弗林特燧石露头。远处的人物是前寒武纪古生物学之父埃尔索·巴洪 (Elso Barghoorn)。

冈弗林特组暴露在安大略省西北部的湖岸、附近的道路切口和河流切割的峡谷中。冈弗林特岩石包括页岩、少量碳酸盐和一些砂岩。靠近地层顶部的火山床含有锆石，年代为 18.78 ± 2 百万年。然而，最突出的是冈弗林特序列以铁矿组为特色，这是一种在第[4 章中介绍过的含铁矿物和燧石的岩石](#Top_of_12_ch4_xhtml)。瓦拉沃纳和巴伯顿山地的带状铁矿组是这种岩石类型最古老的例子之一；冈弗林特的带状铁矿组是最年轻的例子之一。因此，铁为我们提供了地球转型的第一条线索。

冈弗林特组最底层的单元包含黑色燧石的指状叠层石中的微小化石。这听起来很像斯匹次卑尔根，但表面上的相似性具有欺骗性。仔细检查，冈弗林特古生物学的所有方面——化石、叠层石和燧石——都与我们较年轻的样本不同。在斯匹次卑尔根和大多数其他地层中燧石含有埋藏在硅中的微化石，以透镜、结核或薄层的形式出现，形成于碳酸盐沉积物中。燧石则不同。这些较古老的燧石是由硅直接沉淀在海底形成的。

叠层石进一步强调了差异性这一主题。冈弗林特结构（[图 6.2](#fig6_2) ）可能与石灰岩中常见的叠层石大体相似，但从细节上看，它们中的许多更像熔岩——层状二氧化硅堆积物，由黄石公园等地的含 SiO 2泉水沉淀而成。熔岩是物理过程的产物，尽管微生物可以影响层状结构的细节。因此，冈弗林特的叠层石燧石可能更多地揭示了当地的化学性质，而不是微生物垫。无论如何，冈弗林特燧石和铁告诉我们，这条航道很不寻常——不像斯匹次卑尔根的潮滩，实际上，与现代海洋中的任何栖息地都不太相似。

冈弗林特叠层石含有大量微小化石，它们保存在堆积物中的连续薄层中。古生物学家争论这些化石是否记录了建造叠层石陵墓的垫状群落，还是只是落到增生的二氧化硅表面上的细菌——就像埋在黄石熔渣中的树叶一样。我的后者则更受同情。斯匹次卑尔根岛居民作为垫层建造者所特有的密集交织细丝在冈弗林特叠层石中非常罕见。更常见的是微化石层杂乱地堆在一起，没有一致的方向，就像上菜前撒在砂锅上的欧芹片一样。

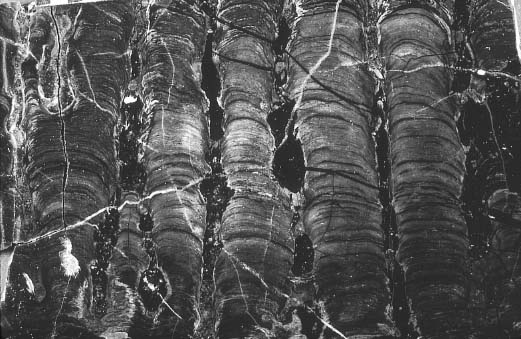


图 6.2.冈弗林特燧石中的叠层石。每柱宽约 1 英寸。

最常见的化石是直径为 1-2 微米的铁包覆管（[图 3a](#pl_3) ）。这些细小的线状物被恰当地命名为Gunflintia minuta ，类似于保存在斯匹次卑尔根燧石中的蓝藻鞘，但它们也与嗜铁细菌（如Sphaerotilus和Leptothrix ）的管状鞘（[图 3b](#pl_3) ）非常相似，如今，只要富含铁的海水与氧气接触，就能发现它们。其他化石支持嗜铁细菌生活在冈弗林特海的观点。直径几微米的球形形式在细节上与蓝藻细胞不同，但类似于球状嗜铁细菌；扭曲的分支管类似于现代嗜铁细菌Gallionella 。冈弗林特叠层石中较为罕见的化石包括可能是蓝藻残骸的杆状细胞和菌落，但散布在其他化石中的微小星状体（诗意地称为Eoastrion ，即“小黎明之星”）再次与使用铁和锰进行新陈代谢的细菌相似。沉积在更平静的水体中的非叠层石燧石含有大量的星状体，以及记录一些消失的浮游生物的小球形细胞。

因此，与斯匹次卑尔根燧石中的化石一样，冈弗林特微化石与活微生物相似。但这些较古老的化石与另一组现代对应物有关——铁代谢细菌，在当今缺铁的海洋中并不常见。因此，微化石证实了从铁地层得出的环境推论。冈弗林特海洋与斯匹次卑尔根海洋不同——也与我们今天所知的海洋不同。

21 亿至 18 亿年前的沉积岩分布广泛，已知有十几块沉积岩含有化石。大多数来自富含铁的燧石，与冈弗林特岩石中的化石非常相似。冈弗林特的嗜铁细菌不是局部异常现象，而是全球海洋的持久特征。

然而，其他发现却讲述了一个不同的故事。最有信息量的是来自贝尔彻群岛，这是一组位于哈德逊湾东岸。蒙特利尔大学古生物学家汉斯·霍夫曼在这里收集了潮滩碳酸盐床中的黑色燧石结核，并发现了与斯匹次卑尔根岛一样现代的蓝藻化石（图 3c 和 d）。嗜铁的冈弗林特微生物与形成垫状结构的蓝绿色微生物共存。

从这一证据和其他证据中，我们开始更全面地了解元古代早期的生命。稳定同位素表明，20 亿年前，微生物碳和硫循环的运作方式与今天大致相同。这个时代的碳酸盐岩中叠层石丰富，许多叠层石可以肯定地归因于微生物垫的活动。它们与潮滩燧石中的小化石一起，有助于我们了解早期和长期存在的Pax 蓝藻。

当富含铁元素的水从深海涌出并与含氧的海洋表面混合时，冈弗林特型细菌便蓬勃发展起来。然而，冈弗林特时代之后不久，这种类型的化石就从地质记录中消失了。没有理由相信冈弗林特型生物被不断扩张的蓝藻击败。毕竟，这两种微生物群落并存了数百万年。相反，冈弗林特型群落的古生物学消亡反映了栖息地的丧失。到 18 亿年前，铁矿——富含铁元素的海洋的岩性特征——已经消失。

当我们从冈弗林特沿着地质柱上升到科图伊坎悬崖时，我们可以预见到会发现越来越熟悉的化石。但首先，我们必须回顾过去，并问一问在沃拉沃纳和冈弗林特时代之间生命是如何变化的。作为微古生物学的一项练习，这很困难，因为可能将这两个矿床联系起来的化石很少。来自澳大利亚的 27 亿年前的燧石中的一处化石看起来很诱人，但并非毫无疑问是蓝藻，而来自南非的 25 亿年前的燧石中含有保存得平淡无奇的遗骸，它们也可能是蓝绿色的。幸运的是，更好的蓝藻古生物证据来自一个意想不到的来源——在澳大利亚西北部北极以南发现的 27 亿年前的页岩中的生物标记分子。

生物标记物证据出乎意料，原因有二。首先，直到最近，人们才知道蓝藻能够产生既独特又可保存的分子特征。但是，当然，生物体“已知生产”的物质可能与它们实际生产的东西有很大不同。罗杰·萨蒙斯和他的同事仔细整合了微生物学和有机化学的研究，能够识别出只有蓝藻才能大量合成的独特脂质分子。这些分子被称为 2-甲基细菌藿烷多元醇（这个名字对有机化学家来说意义深远，但对其他人来说几乎是不可理解的），它们在沉积物中转化为称为 2-甲基藿烷的分子，它们可以作为古代蓝藻的分子指纹无限期地存在。

然而，即使承认蓝藻生物标记可以被识别，在太古代页岩中发现它们也是出乎意料的。生物标记会被高温破坏，传统观点认为太古代沉积岩因变质而“过度”成熟，无法产生保存完好的分子化石。传统观点在这一点上并不完全错误——大多数太古代沉积岩都有动荡的地质历史，这使得它们不适合分子地球化学研究。但并非所有太古代沉积物都经过了高温处理。因此，诀窍是忽略普通岩石，专注于少数避免变质侵蚀的特殊沉积物。

悉尼大学博士生 Jochen Brocks 与 Roger Summons 和 Roger Buick 合作，完成了这项任务。在保存完好且有机质含量异常丰富的 27 亿年前的页岩中，Brocks 发现了 2-甲基藿烷，证实了蓝藻的太古代起源。他还发现了其他生物标记，包括一种叫做甾烷的分子。甾烷是一种地质稳定的分子，来源于甾醇，甾醇是一种主要由真核生物产生的膜硬化化合物。1 [（](#1_9)胆固醇是我们大多数人最熟悉的甾醇。）因此，到 27 亿年前（或更早！），生命之树已经开始分支，产生了多种细菌，以及我们自己的真核树枝上的第一个芽（[图 6.3](#fig6_3) ）。

我们对 35 亿至 19 亿年前的进化的看法受到沉积物和古生物学记录的偏见，这些记录随着时间的推移而丰富和质量增加。我们将这种增长解释为进化多样化的忠实记录，这对我们来说是危险的。尽管如此，我们可以很好地论证在 Gunflint 燧石沉积前不久发生了剧烈的生物变化。然而，这种情况不是古生物学的，而是地球化学的。

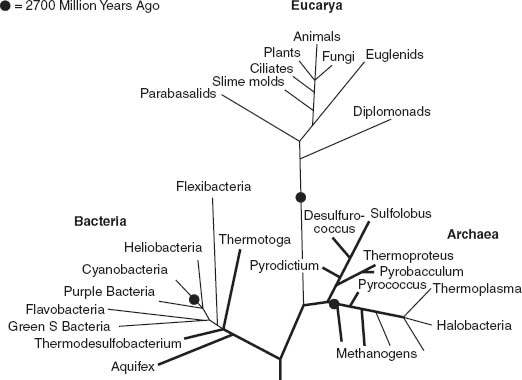


图 6.3。分子和同位素生物特征使我们能够对生命之树的分支点设置时间限制。请参阅正文以了解讨论。

在[第四章中](#Top_of_12_ch4_xhtml)，我指出铁建造物为太古代早期大气和海洋缺氧提供了地质证据。推而广之，铁建造物一直存在到大约 18 亿年前表明生物圈在很长一段时间内都处于缺氧状态（[图 6.4](#fig6_4) ）。四十年前，普雷斯顿·克劳德就倡导这一观点。虽然身材矮小，但普雷斯是 20 世纪古生物学界的巨人，他比大多数人更早认识到生物和环境历史是紧密相连的。他推断，如果生命开始时氧气含量低，而今天却很高，那么我们就应该从地质记录中寻找环境变化的证据。对于克劳德以及许多追随他脚步的人来说，铁建造物的地层分布（[图 6.5](#fig6_5) ）使研究重点集中在早元古代岩石上。



图 6.4.一座铁山。西澳大利亚的这片地貌是由 25 亿年前的巨大铁矿沉积物雕刻而成的。

早期地球缺氧的一些最有力的证据来自古代河流在太古代和最早的元古代沿海平原蜿蜒流淌时沉积下来的砾石和沙子。黄铁矿在富含有机物的沉积物中很常见，形成于地表以下，硫酸盐还原菌产生的H2S与溶解在缺氧地下水中的铁发生反应。结晶黄铁矿也出现在火成岩和热液矿床中。然而，尽管黄铁矿在岩石中很常见，但它几乎从未对岩石侵蚀时形成的沉积物颗粒产生贡献。原因很简单。氧气会破坏黄铁矿，因此在现代地球上，黄铁矿会随着暴露和侵蚀而消失。

其他两种对氧敏感的矿物也是如此：菱铁矿（碳酸铁，或 FeCO 3 ）和晶质铀矿（二氧化铀，或 UO 2 ）。如今，在沿海洪泛平原沉积物的侵蚀颗粒中，这两种矿物都已不复存在，但这两种矿物都出现在约 22 亿年前的河流沉积物中的黄铁矿颗粒中。在地球历史的前半段，黄铁矿、菱铁矿和晶质铀矿暴露在岩石表面，被风化和侵蚀剥离，并在河流中翻滚，直到它们停留在洪水沉积物中——所有这些都没有遇到足够高浓度的氧气来消除它们。

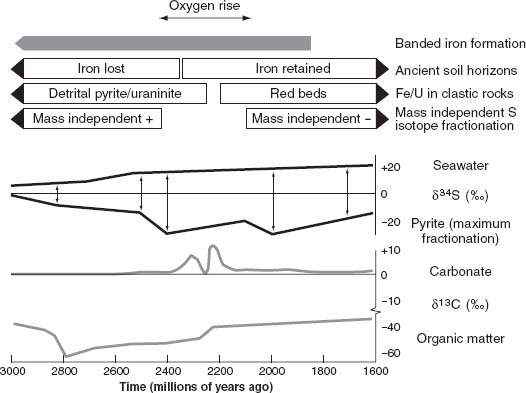


图 6.5.早元古代地球环境转变的地质证据总结。请参阅正文讨论。

随着这些对氧敏感的矿物逐渐消失，另一种需要氧的岩石类型开始崭露头角（[图 6.5](#fig6_5) ）。亚利桑那州或犹他州的游客会将由鲜红色砂岩和页岩雕刻而成的峡谷的生动记忆带回家。这些岩石（地质学家的正式用语称为红层）的颜色来自覆盖在沙粒上的微小氧化铁斑点。氧化铁形成于地表沙中，但只有当冲刷它们的地下水中含有氧气时才会形成。红层只常见于大约 22 亿年前之后沉积的沉积序列中。

这些观测结果最简单的解释是，在大约 22 亿年前，大气和海洋表面的氧气含量很少。同样，氧气含量到底有多少仍存在争议，但如果我们不进行特别辩论，上限似乎是约为当今氧气含量的 1%——并且可能要低得多。

早元古代环境变化的独立证据来自洪水期间被掩埋保存的古代土壤。土壤形成于岩石和空气的界面，因此它们可能反映出大气化学的某些方面。迪克·霍兰德是霍兰德在哈佛大学的老朋友和同事，他多年来一直在寻找古代土层并分析其化学成分。在超过 24 至 22 亿年的化石土壤中，他发现原本存在于下层岩石中的铁在土壤形成时就被去除了。相反，年轻土壤中的铁则被保留了下来（[图 6.5](#fig6_5) ）。迪克的解释是，当母岩在低氧条件下风化时，铁会以亚铁离子的形式释放出来，并被缺氧的地下水带走。相反，一旦氧气变得充足，风化释放出的铁就会立即转化为不溶性氧化铁，因此就会留在原地。从这些观测结果中得出大气中氧气的定量估计是一项复杂的工作，需要了解母岩化学知识和古代大气中二氧化碳含量的（约束不充分的）估计值。迪克的结论是大气中的氧气至少达到了目前水平的 15%，这可能是也可能不正确，但定性结论是空气在 24 亿至 22 亿年前变得更适合呼吸，这似乎是可靠的。

一个忠诚的反对派，人数不多但态度坚定，坚持认为大气变化的记录具有极大的误导性——我们的富氧大气的形成时间远早于 22 亿年前，甚至可能早于 Warrawoona 时代。宾夕法尼亚州立大学地球化学家 Hiroshi Ohmoto 是这一替代观点的主要倡导者，他指出，古代环境的矿物学线索记录了当地的条件，而这些条件可能并不反映整个地球的状态。因此，Ohmoto 将铁矿、红层、化石土壤和对氧气敏感的矿物的证据解释为不寻常的太古代和最早的元古代火山岩、海洋盆地的局部氧气耗尽等。Jochen Brocks 在太古代晚期岩石中发现甾烷，这让 Ohmoto 特别振奋，因为甾醇的合成至少需要适量的氧气（可能是当今水平的 1%，尽管下限尚未确定）严格来说，固醇合成是“严格”的。当然，对鹅有益的东西对公鹅也有益；甾烷也可能记录局部而非全球的氧气丰度。很可能——与矿物学证据一致——甾醇合成起源于蓝藻垫内的局部氧气绿洲，后来才传播到整个地球。

我们如何裁决这场争论？地球早期的沉积记录真的具有系统性的误导性吗？幸运的是，一些生物地球化学指标提供了全球综合的环境信号，使我们能够从更广泛的角度评估矿物学和生物标志物数据。其中最主要的是沉积岩中碳和硫的同位素丰度。

[第 3 章](#Top_of_11_ch3_xhtml)所述，当今海底堆积的有机物和石灰岩的稳定碳同位素13 C 和12 C 的比率相差约 25 ‰，这反映了光合藻类和蓝藻对碳同位素的分馏作用。大多数前寒武纪沉积序列中的碳酸盐岩和有机物之间的同位素差异仅稍大一点（26 至 30 ‰）——这种微小的差异被认为反映了在二氧化碳含量比现在更多的大气下发生的类似生物过程。然而，这种单调的模式也有例外，而且值得注意的是，几乎所有例外都发生在略早于 22 至 23 亿年的岩石中。

1981 年，马丁·舒尔 (Martin Schoell) 和 F·M·韦尔默 (FM Wellmer)在加拿大约 28 亿年前的湖床中发现了13 C 与12 C 比率异常低的有机物。有机物中的13 C 含量高达千分之四十五，这一比例过大，无法单独归因于光合作用。

为了理解这些测量结果以及它们对地球氧气历史的影响，我们需要参考[第 2 章和第](#Top_of_10_ch2_xhtml)[3章中介绍的 Jacob Marley 事实。我们之前了解到，](#Top_of_11_ch3_xhtml)微生物已经进化出不同的代谢过程，一些代谢过程，特别是光合作用，在工作过程中会分馏碳同位素。由于光合作用（或化学合成）生物不能将碳同位素分馏超过千分之三十，我们需要引入额外的代谢来解释 Schoell 和 Wellmer 的测量结果。最有可能的候选者是沉积物中以甲烷为食的细菌。甲烷的消耗者从自然界中获取碳和能量甲烷是微生物的天然产物，与光合生物一样，它们对同位素的选择也很挑剔。由于它们对12 CH 4的化学偏好超过13 CH 4 ，在甲烷丰富的环境中，以甲烷为食的微生物会将碳同位素分馏成 20-25 千分之一。

这使我们能够解释 Schoell 和 Wellmer 湖床中不寻常的化学特征。我们从蓝藻开始，它们将碳同位素分馏 30 ‰，将它们产生的部分有机物转化为甲烷，然后用这种气体来喂养饥饿的甲烷吞噬者，从而带来额外的分馏。中间步骤是个窍门。我们如何将蓝藻生物质转化为甲烷？回想[第 2 章](#Top_of_10_ch2_xhtml)，答案是产甲烷古菌。生活在沉积物中的产甲烷菌通过将有机分子分解为甲烷和二氧化碳来获取碳和能量。当存在氢时，它们也可以通过化学合成生长，产生在 13 C下严重消耗的甲烷。结合起来，光合生物、产甲烷古菌和甲烷吞噬细菌可以解释晚太古代湖泊沉积物中不寻常的同位素值。

产甲烷菌在现代湖泊的碳循环中发挥着重要作用。古生物学家知道这一点，认为 Schoell 和 Wellmer 发现的 45 ‰ 的高分馏率是合理的，因为它是受当地环境限制的例外。但事实证明，这并不是例外。在 Schoell 和 Wellmer 研究加拿大岩石的同时，现就职于伍兹霍尔海洋研究所的著名地球化学家 John Hayes 开始对地球上最古老沉积物中的有机物进行全面调查。Hayes 发现，在太古代晚期和元古代早期的岩石中，碳酸盐和有机物之间的碳同位素差异高达 60 ‰，而且他在海洋和湖泊地层中都发现了这种差异。在 28 亿至 22 亿年前，产甲烷古菌在全球碳循环中一定占有重要地位，而自那时起，它们就再也没有占据过这样的地位。

如果我们想了解为什么产甲烷菌在早期生态系统中如此重要，我们必须首先问是什么限制了它们今天的丰富程度。原因再次与[第 2 章介绍的各种微生物代谢形式有关](#Top_of_10_ch2_xhtml)。就能量产量而言，有氧呼吸是分解有机分子的首选途径，因此，只要有氧气存在，O2呼吸生物就会在碳循环的这一阶段占主导地位。然而，在沉积物中，生物体消耗氧气的速度快于上覆水体供应氧气的速度。结果，氧气减少，在水面以下一定距离处，氧气完全消失。（在湖泊和沿海海洋环境中，在距沉积物表面几毫米的范围内，氧气含量就会降至零。）在这种情况下，其他代谢途径开始发挥作用。就能量产量而言，硝酸盐呼吸排在第二位，但是硝酸盐通常供应不足，所以这些细菌不是碳循环的主要参与者。更重要的是硫酸盐还原细菌。硫酸盐是海水中的主要离子，使缺氧的海洋沉积物能够容纳大量的硫酸盐还原菌。只有在硫酸盐耗尽的地方，在海洋沉积物的深处和代谢阶梯的底部，我们才能发现发酵细菌和产甲烷古生菌。湖泊有点不同。由于硫酸盐只是淡水中的次要成分，因此在这些环境中，产甲烷菌比硫酸盐还原菌更为重要。

现在我们可以重新表述我们的问题：为什么晚太古代和最早的元古代海洋的碳循环与现代缺氧湖泊的碳循环相似？低氧水平提供了一个明显的解释，或者至少是部分解释。如果早期地球上氧气稀缺，有氧呼吸一定不存在，或者至少具有有限的局部生物地球化学重要性。然而，单靠氧气并不能解决问题，因为在现代海洋沉积物中，硫酸盐还原细菌仍然比产甲烷菌占主导地位。也许硫酸盐和氧气一样，在早期海洋中也是稀缺的。

现在我们快要找到答案了。硫酸盐的产生方式有多种。光合细菌可以产生有限的硫酸盐，但海洋中的大部分硫酸盐是在硫磺火山气体与氧气结合或黄铁矿晶体在风化过程中与氧气发生反应时形成的。因此，如果早期地球上氧气稀缺，硫酸盐也会稀缺。

通过再次引用[第 3 章中的 Jacob Marley 事实](#Top_of_11_ch3_xhtml)，我们可以检验太古代海洋缺乏硫酸盐的想法。回想一下，硫酸盐还原细菌对硫同位素的分馏方式与蓝藻对碳的分馏方式非常相似。对现代硫酸盐还原剂的实验表明，它们产生的 H 2 S 可以消耗34 S，因为高达千分之四十五；然而，当硫酸盐含量降至现今海水的 3% 以下时，几乎不会发生同位素分馏。丹麦奥登斯大学的唐纳德·坎菲尔德 (Donald Canfield) 的汇编表明，太古代矿床的沉积硫中只有有限的同位素分馏。在下元古代岩石中，分馏水平显著增加，与此同时，与甲烷生产者和甲烷消耗者相关的夸大碳同位素信号开始减弱（[图 6.5](#fig6_5) ）。因此，同位素测量支持以下观点：氧气水平在元古代早期上升，增加了海水中硫酸盐的丰度，并因此扭转了产甲烷太古代生物和硫酸盐还原细菌在海洋碳循环中的重要性。

又一个高科技探测器可以投入使用。硫有四种同位素： 32 S、 33 S、 34 S 和36 S。32 S 和34 S同位素最受关注，因为它们丰富且易于测量。在大多数情况下，我们不需要测量较稀有的形式，因为大多数区分同位素的过程都是通过与它们的质量成正比的量来区分的。因此，如果我们知道分馏如何影响丰富的同位素，我们就可以计算出它对稀有同位素的影响。

我之所以介绍这一化学奥秘，是因为它为我们提供了一个令人兴奋的地球早期环境历史的新视角。虽然大多数化学和生物化学过程以质量依赖的方式分馏同位素，但少数过程——尤其是由高层大气中的光驱动的化学反应——可以以与质量无关的方式分离同位素。要在古老的岩石中找到这些过程的化学指纹，需要对所有同位素种类进行细致的测量。加州大学圣地亚哥分校的马克·蒂门斯和他的团队找到了如何做到这一点的方法。他们对以陨石形式运往地球的火星样本中的硫同位素进行了灵敏的测量，结果表明，在我们这个行星邻居的早期历史中，它的硫循环主要由大气过程控制，这些大气过程产生了与质量无关的分馏。在这一发现之后，蒂门斯实验室的博士后詹姆斯·法夸尔将目光投向了古老的陆地岩石。令大多数地球化学家大为惊讶的是，法夸尔证明，地球上最古老的沉积岩中的石膏和黄铁矿序列还记录了与质量无关的硫同位素分馏。与火星一样，早期地球上的硫化学似乎受到光化学过程的影响，而这种过程只能在缺氧的大气中进行。直到 24.5 亿年前，这种同位素信号才逐渐减弱（[图 6.5](#fig6_5) ），这表明，氧气在元古代早期就开始在我们的大气中积累，这与任何其他证据无关。

总之，所有生物地球化学迹象都指向罗马。大约 24 亿至 22 亿年前，大气似乎发生了变化。Hiroshi Ohmoto 和他的同事可能认为氧气开始更早地积累，也许是局部的，而且肯定只有微量。但直到元古代早期，空气和水的氧化才具有全球环境和生物重要性。

普雷斯顿·克劳德、迪克·霍兰德和其他元古代早期环境转型的拥护者是正确的。但为什么呢？什么因素可能推动一个星球从一个氧气稀少的长期环境状态转变为另一个氧气相对丰富的环境状态？一个简单的答案可能是蓝藻光合作用的进化引发了元古代早期的氧气革命。毕竟，光合作用是我们星球上氧气的主要来源。但化石记录告诉我们，蓝藻在大气变化前至少 3 亿至 5 亿年前就开始多样化，可能更早。

要理解为什么光合作用无法维持大气的转变，你只需要想想，当你阅读这些页面时，你正在利用大气中的氧气来呼吸有机物，在这个过程中产生二氧化碳和水。有氧光合作用和有氧呼吸是紧密结合的，其中一个代谢产物为另一个代谢提供原材料。在一个光合作用氧气产生与呼吸氧气消耗相匹配的世界里，无论进行多少光合作用，大气和海洋中都无法形成氧气。

我们需要设想一些可以打破这种耦合、使氧气积聚的过程。一种可能性是将有机物埋在沉积物中，使其与氧气反应分离。这一前景极大地改变了这一局面。我们以前认为是一组生物过程的过程，现在获得了明显的地质特征，因为，从全球来看，有机碳的埋藏受沉积盆地及其沉积物的动态控制。或者，我们可以降低大陆风化作用和火山气体反应消耗氧气的速度。这也将地质因素纳入了地球的碳和氧循环。

实际上，光合作用/呼吸作用总是有点漏洞，导致光合作用产生的一小部分有机物堆积在沉积物中。为了平衡这种漏洞，氧气总是与大陆岩石和火山气体发生反应（通常在细菌的帮助下）。要改变地球的面貌，我们需要寻找大事件。

普雷斯·克劳德认为，太古代海洋中的铁吸收了早期蓝藻产生的氧气，阻止了大气中氧气的积累。在他看来，早期元古代蓝藻的光合作用增加将溶解的铁从深海中清除，从而释放了氧气增长的制动。这个想法很有吸引力，但有一个不明确的事实已经提出来了。铁矿并没有在 22 亿至 24 亿年前消失，而当时其他地质指标表明氧气水平上升。富含铁的冈弗林特岩石仅在 19 亿年前形成，其他一些铁矿形成的时间更短。这意味着生锈的海洋不可能释放氧气制动器。它还告诉我们，22 亿至 24 亿年前产生的氧气不足以将氧气扩散到整个深海。

最近，美国宇航局艾姆斯研究中心的戴维·卡特林、凯文·扎恩勒和克里斯托弗·麦凯从地表和地下寻找早期环境演化的解释。他们认为，在太古代晚期和元古代早期的地球上，所有这些产甲烷古细菌产生的部分甲烷会到达高层大气。在那里，紫外线会破坏甲烷，并在这一过程中产生氢气。与大多数其他气体不同，氢气非常轻，可以摆脱重力并逃逸到太空中。氢气的损失会使氧气更容易在地球表面立足。同时，随着地球内部冷却，火山活动的频率可能下降，从而减少了向大气供应的耗氧气体。卡特林和同事提出，在这种情况下，氧气开始在大气和海洋表面积聚，直到受到其他某种阻碍。

目前，对于在行星中年时期改变地球环境规模的具体事件，尚未达成共识。像卡特林及其同事那样的全地球模型很有吸引力，特别是因为它们是不可逆的——一旦地球走上氢逃逸的道路，它就再也无法恢复到过去缺氧的状态。然而，还有一条证据需要考虑。第三组雅各布·马利事实。

到目前为止，我们对碳同位素的讨论主要集中在碳酸盐岩和有机物质之间的差异上。这些材料中13 C/ 12 C的绝对值编码了一种截然不同的信息。[如图 6.6](#fig6_6)所示，碳酸盐和有机碳的13 C/ 12 C 值越高，沉积物形成时有机物质的埋藏率（相对于碳酸盐沉积）就越高。早元古代石灰岩和白云岩的碳同位素值是全球有史以来最高的，支持了地质变化通过促进沉积物中有机物质的埋藏而促成氧气革命的假设。

同样来自美国宇航局艾姆斯研究中心的戴维·德斯·马雷 (David Des Marais) 计算得出，24 亿至 22 亿年前，过量有机碳埋藏产生的氧气量足以产生比现在高出十倍的氧气量。然而，直到 18.5 亿年前，铁质构造一直存在，这表明情况并非如此。所有的氧气都到哪里去了？大部分氧气与硫结合形成硫酸盐，使海洋呈现出现代的味道。

唐·坎菲尔德是第一个指出这一变化的重要后果的人。我们之前指出，随着海洋中硫酸盐水平的上升，硫酸盐还原菌的重要性也随之增加。硫化氢是硫酸盐还原的副产品，因此随着硫酸盐还原菌种群的膨胀，深海中会产生越来越多的H2S。H2S很容易与溶解的铁发生反应形成黄铁矿，这为铁的流失提供了另一种解释。硫化氢，而不是氧气，可能将铁从海洋中带走，使深海像 Warrawoona 刚出现时一样缺氧。

生物学如何应对氧气革命？我们读到一篇令人振奋的文章，称这是一场“氧气大屠杀”，其中无数厌氧细菌微生物灭亡了。但缺氧环境并没有在 22 亿年前消失；它们只是退缩到含氧的表面沉积物和水层之下。事实上，与其将早元古代视为环境转型时期，不如将其视为环境扩张的时期——这一时期使地球能够支持前所未有的生命多样性。厌氧微生物在生态系统功能中保留了其关键作用，这些作用持续至今。但能够使用氧气或至少能够耐受氧气的生物大大增加。有氧呼吸成为细菌的主要代谢方式，通过氧气与氢或金属离子反应获取能量的化学合成细菌沿着富氧环境和缺氧环境的界面多样化发展。

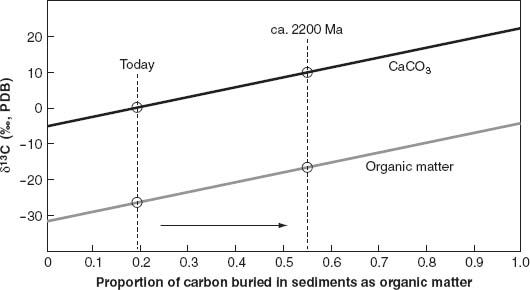


图 6.6.沉积物中碳的埋藏量与碳酸盐和有机质同位素组成的关系，源自 John Hayes 的图表。从地幔（通过火山）进入地球表面系统的碳的 δ 13 C 值约为 −6‰。（地球化学家使用的“delta”符号表示样品中的13 C/ 12 C 与实验室标准中的 13 C/ 12 C 之间的差异，以千分之一表示——用 ‰ 表示。）如果进入系统的所有碳都以碳酸盐的形式沉积，则该碳酸盐的 δ 13 C 值也将是 −6‰，因为就同位素而言，流出的碳必须等于流入的碳。出于同样的原因，如果所有碳都以有机质的形式埋藏，其δ 13 C 值将为 −6‰。在现实世界中，当碳以碳酸盐和有机质的混合物形式进入沉积物时，离开系统的碳的总同位素组成仍必须与流入的碳相匹配；当碳酸盐和有机质的同位素组成遵循图中所示的对角趋势线时，就会实现这一点。例如，今天沉积物中的碳埋藏量约为 81% 碳酸盐和 19% 有机质，碳酸盐和有机质的 δ 13 C 值分别约为 0‰ 和 −28‰。然而，在 22 亿年前的岩石中，碳酸盐的 δ 13 C 值通常约为 +8‰，而有机质的 δ 13 C 值徘徊在 −20‰ 左右，这表明在此期间，有机碳埋藏速率与碳酸盐沉积速率相匹配。

在冈弗林特时代，也就是我们星球历史的一半，地球仍然是一个陌生的地方。但随后的进化轨迹已经确定。从此时起，使用或产生氧气的生物将主导生物界。事实上，在地球表面，只有氧气和二氧化碳才能再次丰富到足以满足大于几微米的细胞的需求，而氧气最终将达到能够支持大型多细胞生物的浓度。从现在起，地球将开始成为我们的世界。

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

[1](#1_8)已知能够合成胆固醇的一组细菌似乎利用从真核生物横向转移获得的基因来实现这一点。

|  |  |
| --- | --- |
| 7 | 蓝藻，生命的微生物英雄 |

如果说氧气带来了革命性的变化，那么蓝藻就是这场革命的英雄。西伯利亚 15 亿年前的燧石中保存完好的化石表明，蓝绿色藻很早就开始多样化，并且以几乎没有改变的形式持续到今天。快速变化但无限期存在的能力可能是细菌进化的缩影。

爬长城很累。天气又冷又潮湿，休息的地方很少，而且脚下很滑。谢天谢地，没有其他游客。

没有其他游客？习惯了北京旅游行程 A（上午游长城，下午游颐和园，工厂参观取消）的人可能会对这个想法感到吃惊，但就像我的北极一样，这不是我们通常看到的长城。我的长城是一条名副其实的白云岩长条，长数英里，高数百英尺，分隔了西伯利亚北部的两条原始河流（[图 7.1](#fig7_1) ）。在北侧，一条熟悉的溪流带着泥沙和融雪向西流入北冰洋。它就是科图伊坎，就是[第一章中雕刻出寒武纪悬崖的同一条水带](#Top_of_09_ch1_xhtml)。这些白云岩之前也被介绍过。它们是科图伊坎元古代-寒武纪边界序列下游下方厚厚的沉积物堆的一部分。在长城上，这些古老的岩石令人惊叹地暴露在外——一片细长的碳酸盐层台地，如今的平坦程度与近 15 亿年前形成时一样。



图 7.1.西伯利亚北部库图伊坎河沿岸的长城。长城由大约 15 亿年前沿海洋边缘沉积的平整碳酸盐岩构成。

身穿军装、头戴红袜队棒球帽的 Volodya Sergeev 在六月下旬的一个细雨天带我来到这里。尽管天气如此，但攀登这座偏僻的山脊却是一种不同寻常的乐趣。山下的针叶林正在褪去冬日的灰暗，转而迎来短暂而强烈的夏日的鲜艳色彩。早叶将落叶松染成草绿色；玫瑰和牡丹似乎到处盛开；甚至当地的狐狸也脱去冬衣，迎接夏日。猫头鹰栖息在头顶的树枝上，分散了我们的注意力，但蚊子却不会；幸运的是，距离它们一年一度的聚会还有一周的时间。当我和 Volodya 爬上悬崖时，我们友好地争论着脚下的岩石。我们仔细检查了每一层。如果它不支持我们的论点，至少它必须能支撑我们的体重。

比利亚赫群（长城白云岩及其相关岩石的正式名称）继续着我们穿越时空的攀登。从冈弗林特开始的跨越意义重大，覆盖了从这些富含铁的燧石到寒武纪 13.5 亿年距离的近三分之一。跨越之后，我们看到了什么？到处都是蓝藻。

长城是关注蓝绿色的好地方，可以说是地球上出现过的最重要生物。早先在斯匹次卑尔根岛和贝尔彻岛燧石中发现的蓝藻化石暗示了这一群体的一个普遍而显著的特征——7.5 亿年前、10 亿年前甚至 20 亿年前保存下来的种群与现存形式基本上没有区别。这与动植物化石记录大不相同，后者充满了灭绝的形式。为什么蓝藻的进化史比动物进化史长得多，却也更稳定？这个由化石构成的基本问题值得深思熟虑地回答。在考虑了长城燧石中发人深省的宝藏后，我们将更有能力尝试回答这个问题。

比利亚赫群的燧石结核含有大量蓝藻化石，其中许多是细长的丝状物，成束冻结，虽然很小但直立在岩石中（[图 4a](#pl_4) ）。但更丰富的是球状细胞，它们像微小的积云一样，沿着层理表面聚集成球状群落（[图 4d](#pl_4) ）。Eoentophysalis是一种外观现代的蓝藻，由汉斯·霍夫曼在贝尔彻群岛 20 亿年前的燧石中发现，在西伯利亚北部，它在 15 亿年前形成了同样广阔的垫状群落。这些独特的微化石的细胞外观和分裂方式与现代Entophysalis （[图 3d](#pl_3) ）相似，排列成像现代 Entophysalis 一样的有色菌落，这些菌落像现代Entophysalis一样连接起来形成垫状群落，就像现代Entophysalis一样，在 Entophysalis 如今繁衍生息的环境中。你明白了。

其他化石包括短丝状体（[图 4b](#pl_4) ）和通过二分裂而分裂的细小杆状体；不过，像形成茎的波利贝索斯 (Polybessurus)这样的斯匹次卑尔根岛特有的化石却无处可寻。

Bil'yakh群体值得仔细研究。Archaeoellipsoides是一种巨大的（相对而言！）香肠状微化石，由已故的 Bob Horodyski（[图 4c](#pl_4) ）在加拿大北部首次发现。这些化石在中元古代燧石中很常见，但它们的生物学解释仍然难以捉摸，直到长城的标本提供了身份证明。具体来说，西伯利亚化石的大小（长达 100 微米）和形状、缺乏细胞分裂的证据以及紧密相邻的发芽丝的存在，这些因素共同表明Archaeoellipsoides是丝状蓝藻的生殖孢子。现代鱼腥藻具有类似的结构。

这很好——又发现了一个与现生生物相近的蓝藻化石。然而，对Archaeoellipsoides感兴趣却有特别的理由。

分化成特定细胞类型在动物中很常见，但在蓝藻中却很少见。只有少数蓝藻能够完成这一技巧，而且它们都属于蓝藻树的浅分支（[图 7.2](#fig7_2) ）。因此，如果我们在 15 亿年前的岩石中发现了古椭圆藻，那么从分子系统发生学推断出的蓝藻进化多样化一定发生得更早。事实上，我们可以再往前推一点——法国蒙彼利埃大学的 Janine Bertrand-Sarfati在西非燧石中发现了近 21 亿年前的古椭圆藻。

古椭圆藻的现代对应物实际上区分了两种特殊类型的细胞。除了可以作为可识别结构进入化石记录的生殖孢子外，这些蓝绿色细胞还形成厚壁（但不易保存）的细胞，专门用于固氮。固氮对氧气极为敏感——即使是适度浓度的 O 2也会抑制这一过程。鱼腥藻和相关蓝藻中的特殊细胞阻止氧气扩散到其内部，从而在富氧世界中为固氮提供局部场所。

[第 6 章](#Top_of_14_ch6_xhtml)讨论的氧气革命将为蓝绿色特化细胞的进化提供环境动力。由于Archaeoellipsoides化石出现在 21 亿年前的地质记录中，我们可以合理地估计蓝藻树的主要分支是在何时建立的。当微化石首次将它们清晰地呈现在人们眼前时，蓝藻一定已经进化出了如今的大部分多样性。

古生物学家喜欢把地层模式解读为进化史，而元古代化石所暗示的历史是，蓝藻进化得很早而且很快，然后就一直存在着，历经千万年几乎没有变化。然而，我们也可以想象，虽然蓝藻的简单形状在地球历史中一直保持不变，但其生理特性却并非如此——比尔·肖普夫很久以前（但最近又恢复了共鸣）将其称为大众汽车综合症。如[第 3 章所述](#Top_of_11_ch3_xhtml)，我们有理由对这种解读持怀疑态度，因为古代和现代蓝藻的相似之处不仅限于形式，还包括生理决定的特征，如生命史、行为和环境耐受性。此外，蓝藻生物学的许多特征在整个门类中都是保守的，因此在蓝绿色开始多样化时一定已经存在了。

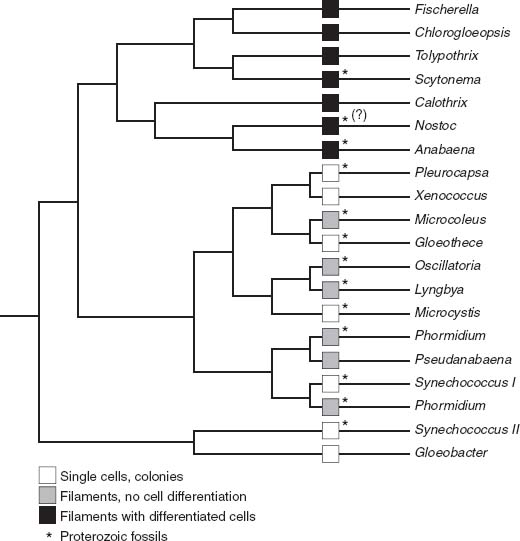


图 7.2。显示活蓝藻进化关系的树。请注意，具有特殊细胞的蓝藻位于树的较晚分支上。这意味着显示细胞分化的化石可以为树的主要分支形成时间设定上限。（系统发育数据由 Akiko Tomitani 提供）

一个更微妙的问题是关于趋同。也许在特定栖息地长期存在的明显模式反映了环境反复塑造形态和生理特征。如果这是真的，那么 20 亿年的(Eo)Entophysalis记录只会告诉我们，每当干旱潮滩建立起来时，蓝藻殖民者就会进化出与现代 entophysalids 类似的特征。仅凭化石很难动摇趋同论，但比较生物学提供了怀疑的理由。如果趋同而不是进化相关性解释了形态和环境之间的契合，那么我们可能会预期形态相似的蓝藻会出现在根据分子数据构建的系统发育树的不同分支上。事实上，简单的单细胞和丝状形式似乎确实在蓝绿色中反复进化——趋同得分一。相比之下，形态复杂的蓝藻——本书重点介绍的形式，因为它们不会被误认为是其他种类的细菌——聚集在一起，成为蓝藻树中的连贯分支。对于这些分类单元，形态的相似性反映了共同的祖先。

最后，尽管存在生理学和趋同性问题，但对早期化石记录最简单的解读可能是最好的解读。蓝藻很久以前就出现了，很早就进化出了现存后代所具有的大多数分子和形态特征[。1](#1_11)

现在，我们终于可以回到蓝藻进化的核心谜题上，并确信我们提出的问题是正确的。为什么许多蓝绿色藻类能存活这么久而变化却如此之小？

长期停滞的发生是因为种群既不会灭绝也不会发生变化。这似乎显而易见，但它强调了我们有两个特征需要解释的事实。众所周知，细菌普遍具有抗灭绝的能力。细菌种群规模巨大，繁殖速度很快——无论你早上如何彻底清洁牙齿；躲过牙刷的细菌会在下午晚些时候繁殖，在你的口腔里形成一层薄膜。细菌还能轻松地追踪不断变化的环境。例如，空气中充满了细菌，如果你把一碗牛奶放在窗台上，它很快就会变成奶酪。此外，细菌善于抵抗环境干扰。虽然大多数细菌菌株在狭窄的栖息地范围内生长得最好，但它们至少在短时间内可以忍受更极端的条件。

细菌特别擅长无所事事。当周围环境有利于细菌生长时，细菌会迅速繁殖，就像它们在你的口腔中一样。但当周围环境不利于细菌生长时，它们能够保持休眠状态，几乎不消耗任何能量。实际上，大多数细菌在大多数时候可能处于代谢休眠状态，一旦有资源可用，它们就会立即采取行动。

这些特征解释了为什么细菌，尤其是蓝藻，应该能够存活下来。但是为什么它们不会改变呢？为什么 15 亿年前的潮滩上的化石看起来和今天在海岸垫上观察到的细胞一模一样？长期蓝藻停滞的古生物学观察尤其令人费解，因为我们知道细菌可以快速进化。新的抗病水稻和小麦菌株只能存活 10 年左右，然后一些微生物就会学会应对它们。细菌对抗生素的耐药性已成为公共卫生的一个主要问题。

在实验室中，我们可以将无法在培养基中自然生长的细菌接种到培养基中。大多数细胞无法在新环境中生长，但少数细胞会发生突变，从而能够利用新的营养物质。突变体最初表现不佳，但即使是全拇指生长也能存活下来。随着突变持续发生，自然选择会磨练新基质的代谢效率。在博士论文或联邦资助的课程中，可以很容易地研究对新环境的适应性——这对实验室生物学家来说是关键的时间尺度，但按地质标准来说却是瞬间的。

快速进化与长期停滞之间的明显矛盾可以通过 Sewall Wright 于 1932 年提出的进化隐喻得到解决。在任何给定环境中，某些基因组合比其他基因组合更能为其所有者服务。因此，随着时间的推移，自然选择将青睐那些生长和繁殖最好的基因类型。Wright 认为基因与环境之间的这种相互作用适应性景观。隐喻景观上的每个点都代表一种特定的基因组合；地形表明每种组合在环境中的运作情况。（用进化论的话说，这些点是基因型，而山丘和山谷是适应性的指标。）新种群在自然选择的驱使下向高地迁移，以超越适应性的顶峰。它不一定是景观的最高点——通常是从种群的起点最容易接近的当地山丘——但形成谷底的基因组合不会存活很长时间。

康奈尔大学植物学家卡尔·尼克拉斯 (Karl Niklas) 使用一个简单的数学模型来探索为什么有些适应性景观崎岖不平，而另一些则平缓。他发现，当生物体必须同时做很多事情时，形态和生理上的权衡使得许多不同的基因组合能够发挥同样的作用——适应性景观由低矮起伏的山丘组成，如科茨沃尔德或宾夕法尼亚州的荷兰农田。大多数植物和动物的适应性景观可能都是这样的。相反，当只需要满足一种功能需求时，一个高峰就会主导适应性景观。细菌可以以专一而闻名。

密歇根州立大学微生物学家理查德·伦斯基的实验证实了这一观点。伦斯基将大肠杆菌种群放入一种新的培养基中，然后每天跟踪该种群，持续了 10,000 代（不到五年）。在前 2,000 代左右，连续几代大肠杆菌在实验室环境中的表现越来越好。然而，在那之后，改进速度减慢并最终停止。显然，大肠杆菌种群已经达到了一个临界点，此时额外的突变几乎不可能提高其性能。

尼克拉斯的模型和伦斯基的实验有助于将细菌快速进化的生物学证据与古生物学对蓝藻停滞的观察结果相协调。对于蓝藻来说，适应性景观可能类似于富士山从关西平原拔地而起。在地球历史的早期，新进化的蓝绿色生物入侵了潮滩和其他环境。在每个新的栖息地中，自然选择都将蓝藻种群推向陡峭的适应高峰。那些到达顶峰的蓝藻很难被赶走，也不太可能下降。如果这幅图景大致正确，那么蓝藻应该能够迅速适应（在古元古代化石记录中，我们可以看到，古元古代的生物群落随着地质时间尺度的变化而变化，并随着环境的变化而变化。

更一般地说，这种观点认为，在地球历史的时间尺度上，细菌进化的速度取决于环境变化的速度。新的栖息地催生了新的适应性，结果就是随着可居住环境范围的扩大，细菌的多样性也随之扩大。进化过程是达尔文式的，其结果模式让人想起埃尔德雷奇和古尔德的间断平衡——只是灭绝很少见，因此多样性不断积累。当然，环境既可以是生物的，也可以是物理的；进化的植物和动物只是为细菌提供了新的王国去征服。

长城化石揭示了元古代岩石的另一个谜题，这个谜题是由叠层石造成的，叠层石是元古代石灰岩和白云岩中发现的层状结构。20 世纪 50 年代，俄罗斯地质学家开始了一项艰巨的任务，即绘制西伯利亚地台上前寒武纪岩石的地图。这块庞大的大陆上有许多地方都有厚厚的元古代沉积物，大部分隐藏在森林和沼泽之下，但也有一些地方被科图伊坎河等河流冲刷出来。绘制地图需要了解分散的露头之间的相互关系，但西伯利亚的元古代地层中没有贝壳化石，而贝壳化石是地质对比的传统指南。另一方面，它们充满了叠层石。沿着库图伊坎河，厚厚的叠层石礁绵延数英里（[图 7.3](#fig7_3) ），西伯利亚各地的元古代碳酸盐岩中也有类似的特征。有些叠层石呈棒状，有些呈圆锥形；有些有规律地分枝，有些则完全没有分枝（[图 7.4](#fig7_4) ）。层理和微观纹理的细节也各不相同。

俄罗斯地质学家（包括我们在[第 1 章中遇到的米沙·谢米哈托夫](#Top_of_09_ch1_xhtml)）详细描述了这些特征，并在此过程中确信叠层石是元古代岩石相互关联的重要关键。他们是对的。中元古代和晚元古代叠层石很容易区分，早元古代叠层石又是另一回事。更重要的是，西伯利亚和邻近乌拉尔山脉的地层模式在世界各地的元古代岩石中重现。



图 7.3。西伯利亚北部 15 亿年前的 Bil'yakh 群中的叠层石礁。米沙·谢米哈托夫（他戴上帽子时身高正好 2 米）右侧的圆面包状特征是一小块礁石。米沙站在第二块更大的礁石的弯曲上表面上。他上方延伸的墙壁是另一块礁石的一部分，这块礁石的大小相当于一栋小型办公楼。

莎士比亚所说的问题就在这里。叠层石是由蓝藻形成的，但正如我们已经看到的，蓝藻在漫长的元古代中几乎没有表现出进化轨迹的证据。那么，为什么叠层石会随着时间而改变呢？

Bil'yakh 化石给出了答案。长城岩中的白云岩具有我们以前见过的沉积特征：皱褶层状垫状、帐篷结构、鲕粒片和低矮叠层石穹顶。与[第 3 章介绍的斯匹次卑尔根岩石一样](#Top_of_11_ch3_xhtml)，长城岩层堆积在古海洋边缘的潮滩和邻近的沿海环境中。然而，尽管生境相似，Bil'yakh 燧石中的化石与 Akademikerbreen 群中的化石却有很大不同。长城岩中丰富的Eoentophysalis ，在较年轻的斯匹次卑尔根岩石中却很少见。相反，在斯匹次卑尔根燧石中发现的Polybessurus的柄状遗骸并未出现在长城岩层中。我们不能将这些差异归咎于进化变化；Bil'yakh 和 Akademikerbreen 燧石中占主导地位的蓝藻在现存的蓝绿色生物中都有相近的对应物。

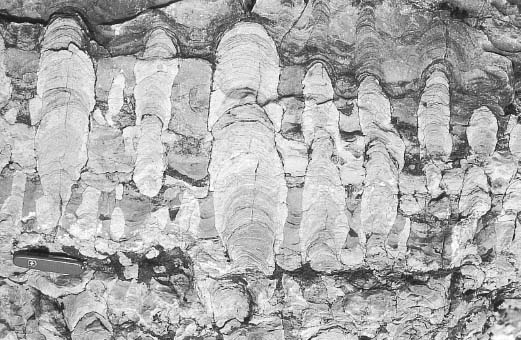


图 7.4.西伯利亚中元古代碳酸盐岩中的叠层石。最大的柱状石宽约 4 英寸。

另一种情况是环境随着时间而改变。长城燧石中保存的蓝绿色细丝的垂直簇为这一想法提供了微妙但重要的支持。簇在现代垫中很常见，但它们在沉积物中并不像可识别的织物那样存在，因为上覆沉积物的重量使它们变平。Bil'yakh 细丝保持垂直，因为它们在被埋葬之前被碳酸钙水泥加固了。我们在斯匹次卑尔根没有观察到这种情况。这表明长城潮滩与较年轻的潮滩略有不同，更容易在垫表面或垫表面下方发生碳酸盐沉淀。

其他观察结果也支持这一结论。例如，在现代潮滩沉积物中（以及斯匹次卑尔根燧石中），堆积的沉积物使埋藏的细胞塌陷，并在细胞腐烂时对其进行挤压。然而，在长城潮滩上，腐烂的细胞留下了三维空隙，这些空隙现已被水泥填满——当这些细胞腐烂时，周围的沉积物已经变成了岩石（[图 4b](#pl_4) ）。Julie Bartley 的研究，我实验室的一位校友，目前在西乔治亚大学任职，他指出，蓝藻腐烂的时间通常为几天到几周——长城碳酸盐硬化得很快。比利亚赫层序中的一些层甚至显示出细层状的海底沉淀物，这使我们对更古老岩石中叠层石的解释变得复杂。因此，沿着长城海岸线，碳酸盐像纸浆一样堆积起来，将微生物埋葬，并为殖民提供了坚固的海底。叠层石的堆积既反映了生命，也反映了环境。因此，变化的海水化学有助于我们理解叠层石形态随时间变化的原因。

20 世纪 90 年代初，我有幸研究了一组非常有价值的薄片，这些薄片是由已故的 VA Komar 用西伯利亚叠层石制作的，他是拼凑西伯利亚元古代历史的足智多谋的地质学家之一。我和 Misha Semikhatov 一起花了很多时间试图理解这些岩石微观结构中隐藏的古生物学信息。我们发现，由微生物捕获和结合细粒沉积物而形成的叠层石通常呈现出泥浆的平淡无奇（且没有信息量）的质地——分层、均匀、平淡。然而，在一些样本中，主要由碳酸钙沉淀形成的叠层石含有碳酸盐包裹的细丝，这些细丝沿着层状结构缠结在一起。显然，丝状鞘为细小碳酸钙晶体的沉淀提供了微观场所。

有趣的是，只有年龄小于 10 亿年的叠层石中才会出现包覆细丝。碳酸盐沉淀形成的中元古代叠层石也显示出独特的微结构，在这种情况下，垂直的晶体散布在海底或海底下方。从晚元古代到中元古代，包覆细丝的精细书法让位于更粗糙的以晶体为主的纹理，掩盖了垫状微生物的痕迹。当然，随着我们进一步回溯，我们会遇到更多由堆叠的晶扇组成的宏观碳酸盐沉淀物（[图 7.5](#fig7_5) ）。因此，叠层石结构重现了之前提出的一个主题：碳酸盐越古老，海底表面或附近的水泥沉淀物证据就越多。元古代叠层石似乎是环境的试纸，记录着随着大气中 CO 2水平下降和 O 2 水平上升，海水碳酸盐化学成分的偶发变化。叠层石形态随时间的变化与蓝藻垫建造者的进化停滞完全一致。

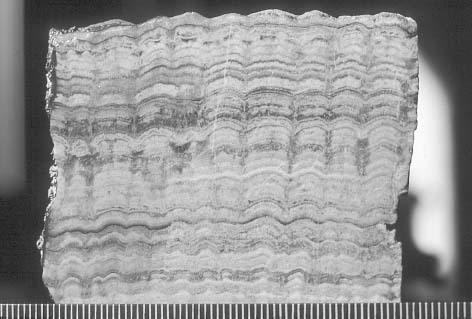


图 7.5。指状层状结构，每个宽 0.4 英寸，由碳酸钙沉淀形成，没有明显的微生物垫参与。该标本由琳达·卡收集，来自加拿大北部巴芬岛 12 亿年前的潮滩沉积物。

就进化对叠层石历史的影响而言，它的影响方式可能主要有所不同。随着海藻在元古代晚期多样化，它们开始形成藻类草坪，而微生物垫曾经占据主导地位。随后动物的多样化进一步加剧了海底空间的竞争，并引入了放牧。因此，在过去的 5 亿年里，叠层石主要局限于湖泊和有限的海岸线，那里的竞争和掠食都受到极大限制——只有在大规模灭绝之后，叠层石才恢复了昔日的辉煌，而且只是短暂的。

最后一次回到科图伊坎河岸边，我们可以思考蓝藻的非凡历史。这些顽强的微生物是非凡的代谢创新者，使可呼吸的空气成为可能，是不断变化的世界中细菌连续性的缩影。但斯匹次卑尔根岛的教训又渗入我们的思想，这引出了最后一个问题。如果 Bil'yakh 燧石中充满了蓝藻，那么我们在开阔海底形成的相关页岩中会发现什么呢？在斯匹次卑尔根岛，类似的岩石中充满了真核藻类和原生动物的化石。它们也出现在 Bil'yakh 页岩中吗？

谢米哈托夫和谢尔盖耶夫在莫斯科的同事阿列克谢·维斯对这些页岩进行了彻底的研究，发现了蓝藻丝状物以及被压缩成微小盘状的空心有机球。我们无法确定，但这些球体的尺寸很大（可达 500 微米），表明它们确实是真核细胞的遗骸。澳大利亚类似年龄的岩石含有罕见的微化石，这些微化石无疑是真核生物，它们的生物亲缘关系由装饰细胞壁的长而分枝的臂所揭示。尽管如此，这个时代的岩石并不含有在斯匹次卑尔根页岩中发现的多刺孢子外壳、花瓶状微化石或多细胞海藻。那么，到 15 亿年前，蓝藻革命可能已经完成，但第二次革命——真核生物崛起成为生态重要人物——尚未到来。

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

[1](#1_10)这并不意味着长城蓝藻在分子细节上与现代蓝藻完全相同。毫无疑问，许多基因的核苷酸序列随着时间的推移发生了一些变化，现存种群中的一些酶比早已灭绝的祖先中的酶更有效。我想表达的是，现存的蓝藻为长城燧石中保存的化石的功能生物学提供了相当具体的指导。

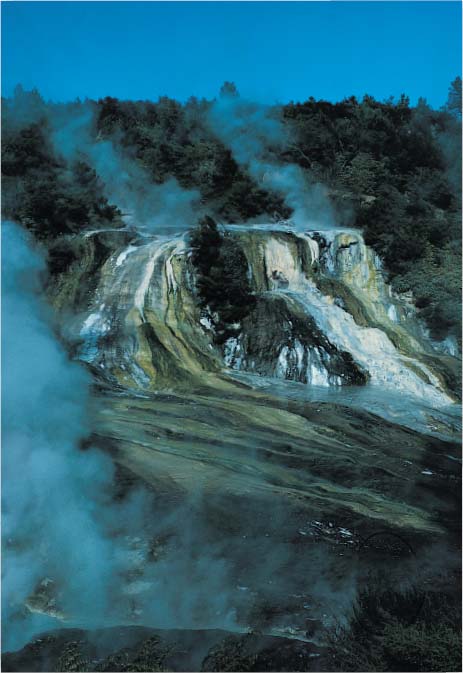


图 1.新西兰奥拉基科拉科温泉周围的微生物生态系统。长长的蓝绿色流线由蓝藻组成。现代温泉中充满了代谢多样的细菌和古细菌，它们表明早期地球上的生命可能是什么样的。

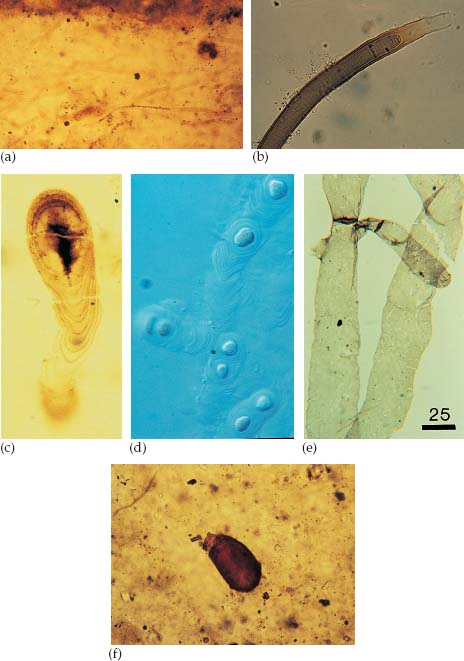


图 2。Akademikerbeen燧石和页岩中的化石，以及一些活的对应物。（a）斯匹次卑尔根燧石中垫状微生物的丝状化石；每个管状化石约 10 微米宽。（b）蓝藻属Lyngbya ，为 a 中的化石提供了现代对应物。（标本宽 15 微米。）请注意围绕细胞带的细胞外鞘。由于它不易被细菌破坏，因此这个鞘（而不是它所包含的细胞）很可能会进入化石记录。（c） Polybessurus bipartitus ，斯匹次卑尔根燧石中一种独特的柄状微生物；标本宽约 35 微米。（d）一种现代柄状蓝藻，在巴哈马安德罗斯岛的潮滩上形成外壳；每个标本宽 15 微米。这种与波利贝索鲁斯相似的生物是根据 6 亿至 8 亿年前的化石做出的环境预测而发现的。（e）斯匹次卑尔根页岩中的多细胞化石，与现存的绿藻Cladophora （管径 25 微米）相当。（f）微小原生动物的花瓶状微化石（化石长 100 微米；有关进一步讨论，请参阅[第 9 章](#Top_of_18_ch9_xhtml)）。（图片 (b) 由 John Bauld 提供；（e）由 Nicholas Butterfield 提供）

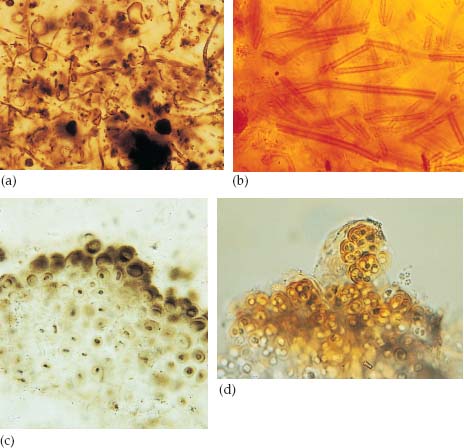


图 3.早元古代微化石及其现代对应物。（a）Gunflint 燧石的微观视图，上面布满了微小化石。（b） Leptothrix ，一种现代嗜铁细菌，被认为与 Gunflint 化石群中的细丝相似。在两幅图中，丝状生物的直径为 1-2 微米。（c）加拿大贝尔彻群岛早元古代燧石中的Eoentophysalis蓝藻。（d）用于比较的现代Entophysalis物种（两幅图中细胞周围的椭圆形包膜宽度均为 6-10 微米）。（照片 (c) 由 Hans Hofmann 提供；照片 (d) 由 John Bauld 提供）

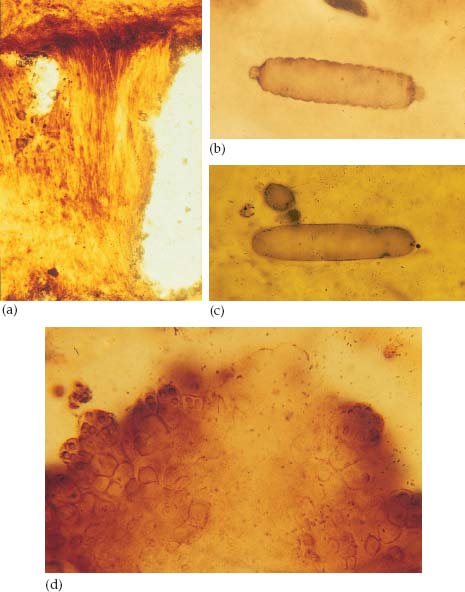


图 4。15亿年前的 Bil'yakh 群燧石中的蓝藻微化石。（a）一簇垂直的管状细丝，由于碳酸钙胶结物的早期形成而保持这种方向（每根细丝的直径约为 8 微米）。（b）丝状蓝藻，显示了细胞沿其长度排列的方式；该标本实际上保存为浅色铸模，最初是在快速胶结的碳酸盐沉积物中制成的（化石长 85 微米）。（c） Archaeoellipsoides ，大型（在本例中为 80 微米长）雪茄形化石，被解释为类似鱼腥藻的蓝藻的特化生殖细胞。（d）15 亿年前的Eoentophysalis垫状建造群落；参见图 3d 了解其现代对应物。

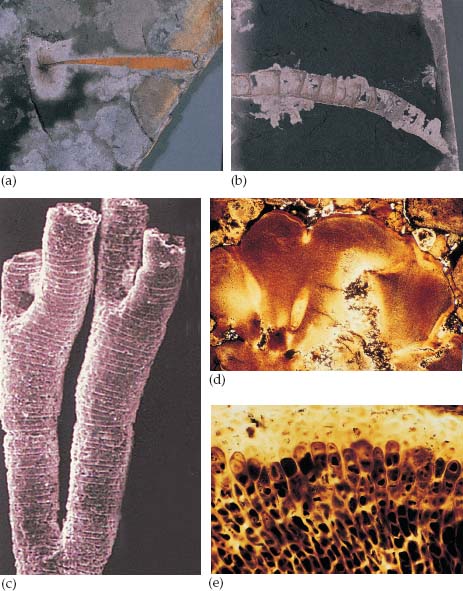


图 5.陡山沱岩中的真核生物化石。（a）庙河页岩中海藻的压缩样本；样本长 2 英寸。（b）同样来自庙河的未知但可能来自动物的管状化石；样本长 3 英寸。（c）陡山沱磷酸盐中保存着具有独特横壁的小型（直径 150 微米）分支管；这些可能是珊瑚的早期近亲所制造的。（d）和（e），陡山沱磷酸盐中的多细胞红藻；（d）展示了藻类的剖面，显示了“细胞喷泉”和圆柱形凹陷，被认为是生殖结构；样本直径为 1 毫米。暗点是单个细胞；（e）显示了高倍放大下保存完好的细胞（直径 6-10 微米）。

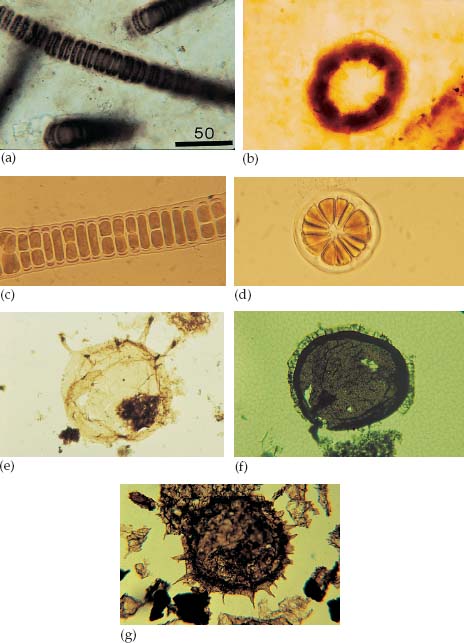


图 6。元古代真核生物化石。（a）和（b）展示了加拿大北极地区约 12 亿年前的燧石中的Bangiomorpha化石。（c）和（d）展示了现存的红藻Bangia 。所有标本的横截面直径约为 60 微米。（e） Tappania ，一种来自澳大利亚北部的 15 亿年前的微化石；化石宽 120 微米。（f）一种装饰华丽的微化石（直径 200 微米），被解释为来自中国约 13 亿年前的岩石的藻类生殖孢子。（g）一种大型（超过 200 微米）多刺微化石，来自澳大利亚约 5.7 亿至 5.9 亿年前的岩石。 （照片 (a)–(d) 由 Nicholas Butterfield 提供）

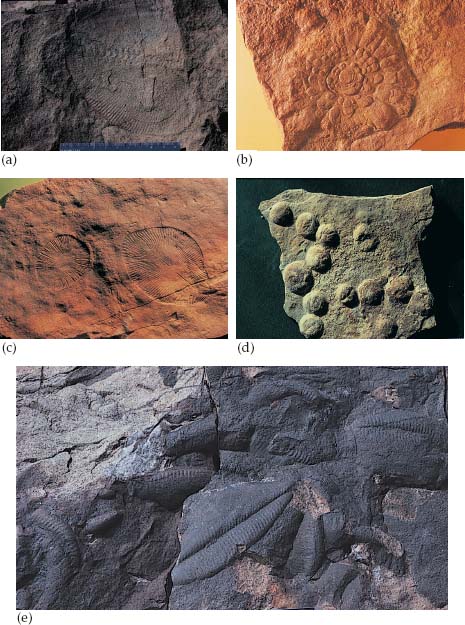


图 7.纳米比亚和其他地方的埃迪卡拉化石。（a） Swartpuntia ，一种在纳马群最上层元古代地层中发现的三翅化石；这些化石中只有两个“翅膀”。（b） Mawsonites ，一种来自南澳大利亚的 4 英寸圆盘，被解释为一种类似海葵的动物或一种类似海笔的群落的固着器。（c） Dickinsonia ，最著名（也是最有争议）的 vendobiont 化石。这个标本来自南澳大利亚的埃迪卡拉山。（d） Beltanelliformis ，一种球形绿藻，在乌克兰最新的元古代砂岩中发现；标本直径为 1/2 至 3/4 英寸。（e） Pteridinium ，另一种在纳马群砂岩中发现的三翅化石。（照片 (b) 和 (c) 由 Richard Jenkins 提供）



图 8。三叶虫Olenellus展示了早寒武纪动物所达到的极其复杂的程度。（照片由 Bruce Lieberman 友情提供）

|  |  |
| --- | --- |
| 8 | 真核细胞的起源 |

细菌可能是通过基因交换进化而来的，但真核生物比细菌更胜一筹。叶绿体和线粒体是真核细胞中能量代谢的场所，它们是由整个细胞的横向转移而产生的。电子显微镜和分子生物学阐明了真核细胞进化的许多方面，但我们仍然不明白我们自己的领域是如何起源的。

我们最遥远的事实之烛之外，隐藏着一片诱人的黑暗。科学家被这片黑暗所吸引，因为我们知道它隐藏着更多尚未点燃的蜡烛。我们点燃假设的火柴，希望新的灯芯能够点燃。假设试图解释我们所知道的东西，但更重要的是，它们对我们不知道的东西做出预测——关于尚未进行的实验，或尚未发现的化石。因此，假设提供了内置的评估标准：它们是否有助于我们点燃下一支蜡烛？

大多数假设最终都被证明是错误的——有些是光荣的，有些是可耻的。这并不是因为科学家愚笨或这种做法毫无意义。这仅仅反映了对自然做出持久解释的难度。事实上，大多数假设都包含有用的想法，这些想法可以成为下一个模型或场景的一部分。好的假设也会激发新的研究，因此即使研究表明它们存在缺陷，它们仍然具有价值。我们大多数人提出的假设注定会取得一定成功或失败，但偶尔也会有一个想法改变我们对自然的看法。康斯坦丁·谢尔盖耶维奇·梅列日科夫斯基提出了这样的建议。

1905 年，喀山大学植物学教授梅列日科夫斯基假设藻类和植物的细胞是由两个原本独立的生物体通过强制性和永久的伙伴关系结合在一起而形成的嵌合体。具体来说，梅列日科夫斯基提出，叶绿体（真核细胞光合作用的中心）起源于被原生动物吞噬的蓝藻。在提出这一假设时，他试图解释德国植物学家 AFW Schimper 多年前的一个观察结果。Schinper 突破了 19 世纪显微镜的极限，观察到叶绿体的生长和分裂独立于（尽管与）周围的细胞（同步）。正如巴斯德确定所有生命都源于生命一样，Schinper 表明细胞中丢失的叶绿体无法重新生成——叶绿体总是且只能从叶绿体中生成。梅列日科夫斯基也熟悉一些研究，这些研究表明珊瑚和其他一些动物的组织中存在共生藻类。他敏锐地将这两个观察结果结合起来，得出了一个惊人的结论：“叶绿体生长、获得营养、合成蛋白质和碳水化合物、传递它们的特性——所有这些都独立于细胞核。总之，它们的行为就像独立的生物体，应该被当作独立的生物体来研究。它们是共生体，而不是器官。”

梅列日科夫斯基的内共生假说（两个细胞以互利的伙伴关系结合在一起，一个细胞嵌套在另一个细胞内）在当时引起了激烈的争论，但最终淡出了人们的视线，既因为被忽视，也因为实验反驳。问题比答案积累得更快——共生体是如何在宿主细胞质内建立起来的？共生体是如何受到细胞核遗传魔力的束缚？——由于缺乏令人信服的解释，生物学家们转向了更易处理的问题。到 20 世纪 60 年代初，内共生理论在美国教科书中被提及，只是说“流传太久的坏钱”。在苏联百科全书中，梅列日科夫斯基因其对系统植物学的贡献而被人们铭记；但在其他地方，人们很少记得他。

1972 年秋天，我还是一名本科生，正在寻找植物学学期论文的主题。我的教授感觉到我需要指导，于是引导我阅读当时年轻的细胞生物学家 Lynn Margulis 的一些最新出版物，她有着激进的想法。后来我得知，1967 年的一篇论文在被拒绝了 15 次之后，她（以 Lynn Sagan 的名义）重新发明了真核细胞起源的内共生假说。（Lynn 并不是有意识地复兴 Merezhkovsky 的理论；1967 年她从未听说过他。）Lynn 不仅提出叶绿体起源于内共生蓝藻，而且提出线粒体（真核细胞中呼吸的分区位置）是从自由生活的呼吸细菌进化而来的。

在达尔文的伟大愿景中，进化从根本上来说是一个分支、分化的过程——随着共同祖先的后代变得越来越不同，新的形式和生理学也随之出现。然而，林恩·马古利斯认为，随着分支的融合，进化的新颖性也随之出现。在她看来，我身体中的每个细胞都反映了两个遗传谱系的结合；我窗外的玫瑰丛，既有叶绿体，又有线粒体，结合了三个不同的血统。对我来说，林恩的论文带来的震撼是立竿见影的（我找到了我的学期论文主题），也是持久的（我决定，早年生活就是我的研究领域）。

如今，生物学家们已经接受了叶绿体和线粒体的内共生起源这一事实，林恩·马古利斯也获得了美国国家科学奖章。但是，为什么她能成功而梅列日科夫斯基却失败了呢？简单来说，20 世纪后期的生物学家掌握着前几代人无法想象的工具。随着电子显微镜的出现，人们发现叶绿体和蓝藻具有共同的结构组织。生物化学进一步表明，蓝藻和叶绿体在光合作用的分子细节上几乎完全相同。此外，人们发现叶绿体对抗生素的反应与细菌一样，而不是像它们所在的细胞的细胞核和细胞质那样。也许最令人惊讶的是，叶绿体竟然含有 DNA、RNA 和核糖体——细胞生长和复制的基本分子机制。

同时，电子显微镜和生化研究发现了藻类细胞的另一个显著特征。红藻和绿藻（以及它们的后代，陆生植物）的叶绿体被两层膜包围。外膜由周围的细胞质合成，遵循细胞核发出的遗传指令。相反，内膜是由叶绿体本身制成的。此外，叶绿体外膜是广泛膜系统的一部分，该膜系统包括细胞边界膜、核膜和渗透细胞质的内部膜系统。这些膜具有动态连续性，这意味着虽然它们在任何时候都可能截然不同且不相连，但它们偶尔会结合在一起形成复杂且几乎连续的表面。这个看似神秘的细节的意义在于，细胞核和细胞质位于这个膜状边界内，而叶绿体及其内膜位于其外部（[图 8.1](#fig8_1) ）。

林恩·马古利斯认为，这些观察结果都可以用内共生假说来解释，这迫使生物学家重新评估一个长期被否定的想法。然而，确凿的证据来自分子生物学。正如我们在[第 2 章中看到的那样](#Top_of_10_ch2_xhtml)，基因中核苷酸序列的比较提供了一种确定生物体之间进化关系的有力方法。知道了这一点，我们可以构建一个优雅的测试内共生假说。Merezhkosvky 和 Margulis 的提议从根本上讲是谱系学的——一种将来自两个不同生命领域的微生物联合起来的进化融合。如果该假设正确，叶绿体 DNA 中的基因序列应该与蓝藻的基因序列更相似，而不是与植物和藻类细胞核中的基因更相似。事实证明确实如此；在生命之树中，叶绿体位于蓝藻之中。

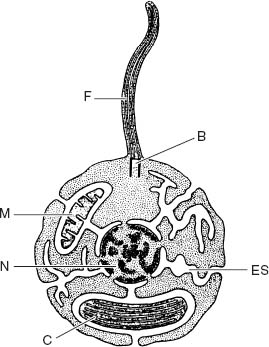


图 8.1。真核细胞的内部组织。请注意，真核生物的细胞膜（包括内膜系统 (ES)）定义了一个包含细胞核 (N) 和细胞质的空间。然而，叶绿体 (C) 和线粒体 (M) 位于这个空间之外。该图还显示了由基体 (B) 固定的真核生物特有的鞭毛 (F)。（改编自 Max Taylor 的图）

梅列日科夫斯基是对的。半个世纪后，马古利斯也是如此。不起眼的蓝藻作为植物和藻类光合作用的来源，具有了新的重要性。当你欣赏热带森林的绿色植物时，你会看到蓝绿色植物通过搭乘原生动物的便车，取得了前所未有的生态成功。

一个细胞如何成为另一个细胞不可分割的一部分？第一个要求很简单：宿主不能消化它的客人。蓝藻共生体必须产生某种抑制宿主消化酶释放的物质。这种物质就是糖，从内共生体泄漏出来，被周围的细胞吸收。成功的宿主细胞通过确保共生体稳定供应二氧化碳和营养物质来促进光合作用糖的生产。通过这种代谢交换，一种伙伴关系出现了。

这种类型的联盟在自然界中其实很常见。例如，正如梅列日科夫斯基一个世纪前所认识到的，珊瑚礁珊瑚的组织中寄生着单细胞藻类，它们与珊瑚交换营养。藻类使珊瑚能够快速生长，但当珊瑚无法履行其承诺时，藻类就会离开，让它们的动物宿主变得苍白——并注定要灭亡。在当今的加勒比海，与气温升高有关的珊瑚“白化”对珊瑚礁生态系统构成了严重威胁。

叶绿体显然无法自由地抛弃宿主。它们通过第二种交换方式被固定住——这种交换方式是遗传的，而不是代谢的。叶绿体含有的 DNA 不到自由生活的蓝藻的 10%——在从细胞到细胞器的转变过程中，内共生体失去了大部分基因。

面对如此基因贫乏的情况，叶绿体如何发挥作用？答案是，由核基因编码并在细胞质中合成的蛋白质被输入到叶绿体中。这需要称为伴侣的蛋白质将分子运送到叶绿体膜。伴侣蛋白是细胞机制的古老组成部分，最初是为了帮助新蛋白质正确折叠而形成的，后来被用作运输服务。由于有了这个分子支持系统，一些蓝藻基因变得多余并丢失了。而且，在一个不太清楚的过程中，一些叶绿体基因实际上迁移到了细胞核中。结果，光合作用工厂受到了细胞核的控制。从两个不同的谱系中，一种新型生物出现了。

藻类并非都聚集在生命之树上；相反，它们分散在真核生物的几个分支上（[图 8.2](#fig8_2) ）。原则上，这种扩散可以用两种不同的方式来解释。可能光合作用只出现过一次，发生在真核生物进化史的早期，后来在某些谱系中消失了，包括我们自己的谱系。另一种可能是光合作用通过反复的共生事件多次出现在真核生物身上。这两个假设作出的预测可以通过分子序列比较来检验。如果所有藻类都起源于单一共生，那么基于叶绿体基因比较的进化树应该显示出与基于核基因的进化树相同的谱系关系。但事实并非如此。将[图 8.3 （显示了叶绿体基因的分子系统发育）与](#fig8_3)[图 8.2](#fig8_2)所示的真核生物树进行比较，我们可以发现内共生一定已经将光合作用带给了真核生物六次。更糟糕的是，故事还有一个转折。

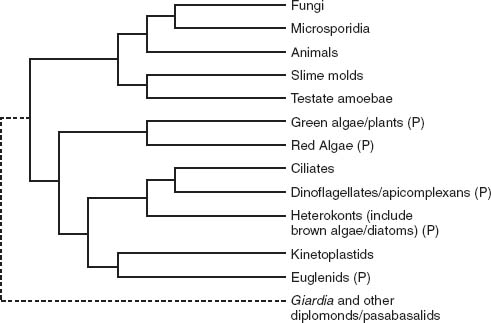


图 8.2.基于十个基因的分子序列比较，目前关于真核生物谱系关系的假说。请注意将双单胞菌（包括贾第鞭毛虫）和副基体与树的其余部分连接起来的虚线。这表明树上早期分支的性质和组成存在不确定性。具有光合作用成员的组用 P 标记。（根据 Sandra Baldauf 的图重新绘制）

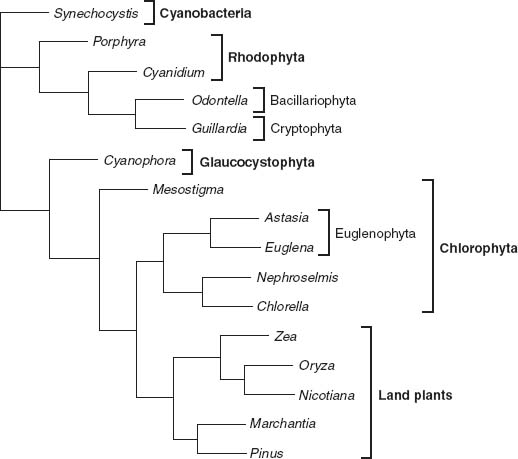


图 8.3.基于分子序列比较的叶绿体之间的谱系关系。请注意，叶绿体树与基于核基因序列的树显示的关系不同。这有力地支持了许多真核生物通过吞噬其他真核细胞获得光合作用的观点。例如，光合作用的眼虫似乎源自内共生绿藻，而隐生藻和异鞭毛藻（此处以硅藻为代表）中的叶绿体似乎是从红藻共生体进化而来的。（系统发育数据由 Paul Falkowski 提供）

隐藻是一小群单细胞藻类，生活在温带和高纬度水域。在一项开创性的电子显微镜研究中，麦吉尔大学的萨拉·吉布斯表明，隐藻叶绿体被四层膜包围，而不仅仅是红藻和绿藻中的两层。此外，内外膜对之间还有一个称为核形体的小暗体。令人惊讶的是，吉布斯发现核形体含有 DNA。这些观察结果让她认为，隐藻和红藻、绿藻一样，是通过内共生获得光合作用的。但她假设，隐藻的共生体本身是一种真核藻类，而不是蓝藻。吉布斯的推理如下：包围隐藻叶绿体的两层最内层膜代表被吞噬的藻类共生体的两层叶绿体膜；膜对之间的核形体和相关物质是共生体细胞核和细胞质的残余；两层外膜反映了共生体的细胞膜和捕获者合成的包裹膜。基因序列比较证实了吉布斯的假设：隐生藻类的叶绿体基因与蓝藻的叶绿体基因聚集在一起，核形体分支中保留的基因与红藻的核基因聚集在一起，而隐生藻细胞核的基因代表了第三个不同的真核谱系。隐生藻确实通过吞食真核藻类获得了光合作用。

图 8.4 总结了光合作用在真核生物中的传播情况。红藻的叶绿体具有与蓝藻相似的光合色素，并且如前所述，叶绿体被两层膜包围；它们反映了蓝藻被真核细胞初级内共生整合。绿藻叶绿体的色素略有不同——添加了叶绿素 b，蛋白质色素丢失——但它们的双层膜也反映了初级内共生。鉴于越来越多的证据表明红藻和绿藻密切相关，一次共生事件可能解释了这两组藻类。

已知只有两组藻类含有核形体。尽管如此，生物学家一致认为，除红藻和绿藻之外的其他藻类都是通过与真核共生体结合的次级内共生获得光合作用的，这一结论得到了叶绿体基因序列比较和膜组织研究的支持。甚至有一种三级内共生的案例，发现于甲藻中，海洋浮游生物的常见成员（以及珊瑚的光合共生体）。这些生物套娃起源于一种有鞭毛的原生生物吞噬了一种所谓的触须藻——这种藻本身是由一种原生动物吞噬了一种与活红藻密切相关的单细胞藻类而产生的——而这种藻又通过蓝藻与真核宿主的内共生融合而进化而来！刘易斯·托马斯曾经写道：“我坚信，[委员会] 是我们所知的自然界最基本的方面。”甲藻就是这种生命观的缩影。

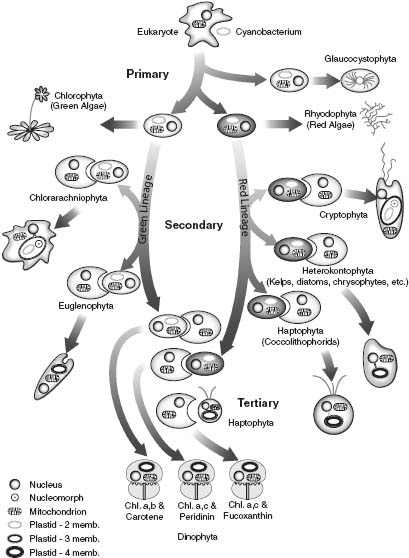


图 8.4。光合作用在真核生物中传播的内共生事件概述。（经 Charles Delwiche 许可复制的插图）

光合作用在真核生物领域的传播应该让我们感到多么惊讶？初次接触时，这似乎难以置信——一系列不可能发生的事件发生在某个遥远、更宽容的海洋中。但如前所述，光合作用的共生习得在历史上屡见不鲜。山坡岩石上发现的地衣包括真菌与绿藻或蓝藻之间的共生关系。其中一些关系是偶然的，两个伙伴可以单独生长；其他关系已经变得如此亲密，以至于宿主和共生体不再可能分离。

和珊瑚礁珊瑚一样，热带海洋中的巨型砗磲（ Tridacna ）也在自己的组织中培育微小的藻类。藻类共生体也存在于扁虫、海绵和不为人知的原生动物（包括纤毛虫、放射虫和有孔虫）中。甚至一些海鞘（我们的远亲）也拥有共生的蓝藻。如果你想看到真正不寻常的东西，那就照照镜子吧——脊椎动物似乎无法与光合微生物形成共生关系。

正如林恩·马古利斯 (Lynn Margulis) 所认识到的，线粒体的故事与叶绿体的故事相似。正如真核细胞的光合作用位于叶绿体中一样，有氧呼吸（为我们的身体提供能量的新陈代谢）也局限于线粒体。在结构和生物化学方面，这些小细胞器与一种名为变形菌的细菌分支的成员非常相似。与叶绿体一样，线粒体被两层膜包围，它们也含有 DNA、RNA 和核糖体。早在 1925 年，科罗拉多大学解剖学教授伊万·沃林 (Ivan Wallin) 就提出线粒体从根本上来说是一种细菌。他甚至声称他可以将它们培养成自由生活的生物体。没有其他人能做到这一点（事实上，这是不可能做到的），而沃林，就像他之前的梅列日科夫斯基一样，线粒体逐渐被人遗忘。但分子生物学再次表明，瓦林并没有错（至少在他的总体论点上没有错）；他只是领先于时代。分子系统发育清楚地表明，线粒体起源于细菌细胞，随着时间的推移，细菌细胞从偶然的共生体进化为强制性细胞器。在这种情况下，包围宿主提供糖；原线粒体共生体以丰富的供应返回能量（以 ATP 的形式）。

在[第 2 章中](#Top_of_10_ch2_xhtml)，我们比较了原核生物令人眼花缭乱的代谢多样性与真核生物有限的能力。有核生物可以进行光合作用、有氧呼吸或偶尔进行发酵，但它们的能力也就仅限于此了。我们对线粒体和叶绿体的现代理解使这种比较显得更加不平衡，因为为大多数真核细胞提供能量的两种代谢可以追溯到大规模的横向转移——细菌细胞的批量输入。这让我想起了《欲望号街车》中的一幕，其中布兰奇·杜布瓦宣称她“总是受益于陌生人的善意”。真核生物就是生物学界的布兰奇·杜布瓦。

如果叶绿体和线粒体起源于细菌共生体，那么真核细胞的其余部分是如何形成的呢？回想一下[第 2 章](#Top_of_10_ch2_xhtml)，真核生物具有许多古细菌或细菌所没有的基本特征。当然，它们最典型的特征是细胞核：包含细胞基因的膜边界隔室。在细胞核内，长链 DNA 紧紧缠绕在微小的蛋白质珠子上，形成线性染色体。电子显微镜揭示了细胞内景观，这进一步将真核生物与其他生物区分开来（[图 8.1](#fig8_1) ）。有核细胞的鞭毛中具有独特的蛋白质链排列，称为微管，它们的细胞功能定位在明确的细胞器内，如高尔基体（参与细胞内运输和分泌的扁平囊），并且正如我们已经看到的，它们有线粒体和叶绿体。具体来说，真核生物在生化上也是独一无二的：转录、翻译和核糖体结构都与原核生物中的类似特征不同。

真核生物与其他生物之间最重要的区别可能是细胞关注的是细胞内容物的稳定方式。古细菌和细菌用坚硬的细胞壁包裹细胞质。相比之下，真核生物进化出一种称为细胞骨架的内部支架，正如罗伯特·弗罗斯特曾经写道的那样，正是细胞骨架产生了巨大的差异。细胞骨架由肌动蛋白和其他蛋白质的细丝组成，是一种非常动态的结构，能够不断地形成和重新形成，从而改变细胞的形状。我们很多人都记得在高中生物课上闲暇时观看的变形虫电影片段。变形虫优雅的起伏，它的伪足伸出来捕捉猎物，反映了动态细胞骨架和柔性膜系统的协调作用。这种协调是真核生物进化成功的关键，正是因为它使这些细胞能够吞噬颗粒——为获得线粒体和叶绿体铺平了道路。

内共生也许可以解释线粒体和叶绿体的生物学，但它对阐明真核细胞的许多其他属性却没有多大帮助。事实上，根据经典的内共生理论，吞噬原线粒体的细胞在其他关键特征方面肯定已经是真正的真核生物。这种真核生物进化观做出了明确的谱系预测。含有叶绿体和线粒体的真核生物应该是树枝上的远端分支，该树枝还包括仅含有线粒体的细胞。（没有含有叶绿体的细胞缺少线粒体。）真核生物树的最早分支应该包含没有线粒体的有核细胞——启动所有内共生的典型真核生物。

20 世纪 80 年代，马萨诸塞州伍兹霍尔海洋生物实验室的 Mitchell Sogin 率先开展了真核生物系统发育的分子研究。受 Carl Woese 的启发，Sogin 开始通过核糖体 RNA 基因序列比较来梳理真核生物之间的关系。值得注意的是，他构建的树与内共生假说的谱系预测完美契合：藻类位于上部分支，中部分支包括变形虫和其他有线粒体但没有叶绿体的细胞， [1](#1_13)最有趣的是，最下部分枝含有既没有线粒体也没有叶绿体的有核细胞。贾第鞭毛虫是一种肠道寄生虫，在饮用未经处理的水的背包客中很常见，它就是这些早期分枝真核生物的典型代表。贾第鞭毛虫是一种微小的子弹形细胞，在脊椎动物消化道提供的缺氧环境中茁壮成长。它的内部组织相对简单——例如，只有有限的证据表明它有高尔基体——并且它保留了 DNA 转录的细节，而这些细节只有在原核生物中才知道。在许多方面，这些细胞为早期真核细胞提供了极好的模型。但有一个问题。虽然用古代起源来解释贾第鞭毛虫的简单生物学很有吸引力，但我们可能更愿意将其特殊特征视为对寄生生活方式的适应。由于寄生虫的许多生理需求都来自宿主，因此它们通常表现出一种简化的生物学。那么，也许贾第鞭毛虫曾经有过线粒体，但后来失去了它们。事实证明，贾第鞭毛虫有一些自由生活的近亲，它们具有贾第鞭毛虫的许多不寻常的特征，因此寄生现象并不能解释一切。尽管如此，由于贾第鞭毛虫的自由生活近亲也生活在缺氧的环境中，问题仍然存在：缺乏线粒体的真核生物是原始的简单生物吗？还是这些细胞在缺氧环境中茁壮成长时，它们的线粒体被当作不必要的负担而被抛弃了？

这个问题看似难以回答，但实际上有一种巧妙的方法可以解决它。回想一下，随着内共生体进化成细胞器，它们的一些基因被转移到核基因组中。既然如此，我们可以用一种相对直接的方式询问丢失的线粒体：无线粒体的真核生物的细胞核是否含有从已经离开的内共生体转移而来的基因？

在某些情况下，答案是肯定的。溶组织阿米巴原虫是一种厌氧寄生虫，在真核生物树中与普通阿米巴原虫共生。溶组织阿米巴原虫的核基因组含有一种名为 cpn60 的伴侣蛋白基因，该基因与线粒体和自由生活的变形菌的 cpn60 基因密切相关。对这一观察结果最简单的解释是，溶组织阿米巴原虫有线粒体，但后来失去了它们——但它们并没有失去所有的线粒体基因。

在这一发现之后，包括米奇·索金在内的许多分子生物学家将注意力转向了贾第鞭毛虫和其他谱系这些变形菌在基于核糖体 RNA 基因的进化树中早期分支。它们都含有源自变形菌的核基因。因此，所有已知的真核细胞都显示出早期与细菌细胞共生的证据。要么是线粒体的内共生结合先于所有现存真核生物的最后共同祖先出现，要么是早期真核生物寄生着许多现已消失的变形菌作为共生体或寄生虫。后一种可能性并不太牵强。从微生物学经验中我们知道，变形菌——包括大肠杆菌、大豆根部固氮细菌和滋养深海裂谷口管虫的化学合成微生物，更不用说军团病、斑疹伤寒和落基山斑疹热的细菌媒介——特别擅长利用真核生物提供的生物栖息地。将伴侣蛋白基因插入宿主细胞核可能是将变形菌锚定在新的生物港湾的一种广泛使用的方法。

不管我们如何解释这些迁移基因，比较生物学似乎都无法为我们提供有关真核细胞生物学起源的线索。或者，这些线索就藏在显而易见的地方，等待着新的林恩·马古利斯来解释它们。威廉·马丁和米克洛斯·穆勒在 1998 年发表的一篇极具挑衅性的文章中假设，原始的无线粒体的真核生物从未存在过。相反，他们提出，真核细胞组织起源于两种原核生物之间的原始共生关系。一个伙伴是产甲烷古细菌，需要 H 2和 CO 2作为燃料。另一个是变形菌，能够在有氧的情况下进行有氧呼吸，但也能够通过发酵进行厌氧生活——产生 H 2 、CO 2和醋酸盐作为废物。这两个伙伴拥有互补的代谢能力，它们联合起来形成了一个微观碳循环。产甲烷菌产生的有机分子被输入到变形菌中；变形菌反过来为产甲烷菌提供所需的氢气和二氧化碳，以产生更多的有机物。随着海洋和大气中氢气含量的下降（部分原因是元古代氧气革命），产甲烷菌越来越紧密地依附在它们的伙伴身上，最终抛弃了它们的细胞壁，进化出灵活的膜，使它们能够通过包围细菌同盟来最大限度地获取氢气。在没有细胞壁的情况下，需要新的、内部的方式来稳定细胞内容物——而细胞骨架蛋白的进化实现了这一点。基因被转移或丢失，新的细胞组织出现了。

马丁和穆勒并不是第一个提出有核细胞起源于原始共生的人，但他们的假说以其生态逻辑和系统发育预测而著称。它解释了为什么所有已知的真核细胞都含有变形菌基因。此外，它为以下观察提供了理论依据：真核生物中细菌衍生的基因往往与新陈代谢有关，而与古细菌基因最密切相关的基因通常发挥转录和翻译功能。（请注意，从这个角度来看，真核生物在生命之树中的位置只告诉我们真核 RNA 基因的祖先；真核生物作为新进化实体的起源需要谱系融合，而基于单个基因的系统发育无法完全捕捉到这些谱系融合。）

这一假说甚至可能有助于解释为何变形菌能如此成功地与真核生物建立致病和互利关系。也许这些生物能够利用真核宿主，因为它们能识别远距离共享的基因。

马丁-穆勒假说探讨了真核细胞生物学中另一个看似深奥的特征。如前所述，生活在无氧环境中的真核生物缺乏线粒体。但其中一些真核生物拥有另一种细胞器，称为氢化酶体，可指导这些细胞中的无氧代谢。二十多年前，米克洛斯·穆勒提出，氢化酶体和线粒体一样，是来自细菌共生的能量细胞器。这是一个大胆的断言，因为氢化酶体不含 DNA。因此，如果它们是从独立生活的细菌进化而来的，氢化酶体必须放弃所有基因。这种说法似乎荒谬可笑，但令人惊讶的是，越来越多的证据表明它是正确的。对毛滴虫（一种不含线粒体但含有氢化酶体的寄生虫）的研究表明，其核基因组包含几个来自变形菌的基因。此外，这些基因编码的蛋白质在氢化酶体中发挥作用。氢化酶体不仅似乎是被简化为无基因代谢奴隶的蛋白菌共生体，而且它们的基因序列比较表明这些细胞器与线粒体最为密切相关！

尽管马丁-穆勒假说有这些优点，但它并不能解释我们所知道的有关真核细胞的一切。近年来，科学家已经开始确定整个基因组的核苷酸序列，即生物体中所有 DNA 的核苷酸序列，而不仅仅是单个基因的核苷酸序列。随着越来越多的完整基因组被人所知，识别出那些普遍共享的基因和那些只出现在特定领域的基因成为可能。2[麻省理工](#2_5)学院和哈佛大学的分子生物学家 Hyman Hartman 和 Alexei Fedorov 分别发现了数百个在细菌或古细菌中不存在的真核基因，因此，这些基因似乎是真核生物学的分子特征。Hartman 和 Fedorov 认为，这些基因确定了导致真核细胞出现的原住民共生关系中的第三个伙伴，真核细胞是一种早期生命形式，如今可能仅由它贡献给真核细胞的基因来代表。毫不奇怪，这些基因中的许多与真核生物的标志性细胞特征——细胞骨架和细胞核具体相关。

显然，我们距离解开真核细胞起源的所有谜团还有很长的路要走。但马丁和穆勒、哈特曼和费多罗夫等假说强调了早期进化论的观点，即自然界看起来不是“血腥的”，而是“绿色的并购”——这种观点与 21 世纪经济学的契合程度，就像竞争和生存与维多利亚时代的资本主义一样。这些假说令人振奋、激进、具有挑衅性，就像林恩·马古利斯 1967 年的论文一样。而且，就像马古利斯的想法一样，它们正在催化新的研究，有望为生物学最深的谜题之一带来新的见解。这就是一个好的假说的作用。

AP OSTCRIPT

目前，真核生物系统发生的分子研究正在如火如荼地开展。新基因正在被测序，分析方法也在不断改进。同样重要的是，生物学家正在从日益庞大的真核生物多样性子集中采集基因样本。关于真核生物的最后结论系统发育尚未确定，但[如图 8.2](#fig8_2)所示，越来越多的证据表明动物与真菌关系密切（这对于我们的家谱来说如何），而动物真菌与变形虫和黏菌又有亲缘关系。另一个仍有争议的分支将红藻和绿藻结合在一起，支持蓝藻和原生动物之间的主要内共生只发生过一次的论点。其他分组将看似奇怪的伙伴结合在一起：异鞭藻（包括海带和硅藻）与真菌类卵菌共享一个分支，而纤毛虫、甲藻和疟原虫（疟疾的传染源）则聚集在附近的分支上。也许最引人入胜的是，随着更多基因的加入，一些占据了米奇·索金早期 RNA 树基枝的虫子被重新定位到更高的枝干。值得注意的是，微孢子虫，一种在 RNA 树基枝附近分支的微小寄生虫，与真菌一起在遗传上更具包容性的系统发育中筑巢。显然，快速的进化速度导致微孢子虫的核糖体 RNA 基因与其他真核生物的核糖体 RNA 基因截然不同，迫使它们根据 RNA 基因的相似性向树的底部靠拢。其他一些寄生虫可能也是如此，但贾第鞭毛虫和含有氢化酶体的滴虫可能会作为早期分支的原生生物存活下来。这棵树仍在生长和成型。但我们现在知道的足够多，我们可以回到化石记录中去探究真核生物的进化是如何反映在元古代岩石中的。

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

[1](#1_12)眼虫是一类包括微小绿色鞭毛虫的生物，但它是个例外，但分子生物学和超微结构告诉我们，眼虫是通过与绿藻叶绿体共生而获得光合作用的。因此，它们利用阳光的能力必定是在绿藻出现之后出现的。

[2](#2_4)在我撰写本文时，已有 50 多个物种完成了测序，还有更多物种的测序正在筹备中。

|  |  |
| --- | --- |
| 9 | 早期真核生物化石 |

真核生物进化出了细菌和古生菌所不具备的细胞形状和多细胞模式。具有这些特征的化石表明真核生物出现得很早，但直到元古代晚期才成为海洋生态系统中的重要参与者，这或许得益于全球海洋中氧气含量的再次增加。

这位年轻的矿工不停地拍着我的肩膀，用力地打着手势，用中文大声喊着，肯定是指示。他指着附近的一辆卡车——已经有六名工人钻到了卡车下面。我不傻，也跟着他们钻了进去。几秒钟后，一声爆炸震动了地面，接着是一阵碎石，我头顶上的驾驶室被砸出一个凹坑。

我们现在在中国南部的贵州省，参观了遍布崎岖地形的众多磷酸盐矿之一（[图 9.1](#fig9_1) ）。磷酸盐可用于肥料，贵州矿在区域经济中发挥着不可或缺的作用。矿工们不知道的是，遍布从昆明到卡拉马祖的贵州磷酸盐矿含有元古代岩石中迄今为止发现的一些最精美的化石。而且，这些化石主要是真核生物。在长城沉积和这些较年轻的磷酸盐岩之间的某个时间，有核生物打破了细菌 20 亿年的生态霸权。当然，原核生物并没有消失。它们仍然是地球上所有正常运作的生态系统的基础。但藻类加入并取代蓝藻成为海洋中的主要初级生产者，而能够吞噬微小受害者的原生动物增加了食物网的捕食和食草的复杂性。贵州化石为了解真核生物的元古代历史提供了很好的介绍。



图 9.1.中国瓮安采石场出露的陡山沱组含化石磷酸盐岩。

贵州磷酸盐岩位于中国南部元古代末期沉积的大量沉积岩楔形薄边上。在北部，它们暴露在壮观的长江三峡中，这些岩石可以分为四个相互叠置的单元。底部是一片不连续的蜿蜒的溪流穿过沿海平原时形成了红色砂岩；在沙子中发现的薄层火山灰的 U-Pb 年龄为 7.48 ± 12 百万年。在层序的顶部是厚厚的石灰岩和白云岩覆盖层，其最上层包含早寒武纪化石。中间有两个特别有趣的单元：一个提供了极端气候的记录，而另一个包含令人惊叹的化石，这些化石重塑了我们对元古代生命的理解。

下部单元称为南沱冰碛岩，位于红砂岩层正上方。这种地层是巨石、沙子和淤泥的混合物，分选不均，在中国南方分布广泛。流水往往会将不同大小和密度的沉积物颗粒分开，因此淤泥和足球大小的巨石的紧密混合表明另一种运输方式——冰。其他沉积特征证实南沱岩起源于冰川。例如，落石——孤立的鹅卵石和鹅卵石沉入细层淤泥和泥浆中——记录了冰山将粗糙的碎片漂流到海洋上，然后融化并将其岩石货物掉落到下面的细粒沉积物上。冰碛岩中的鹅卵石显示出深深的切痕，这些条纹是由岩石遍布的冰在地貌上移动时研磨形成的。冰川岩可以在世界各地较年轻的元古代序列中看到。正如我们将在[第 12 章中看到的那样](#Top_of_21_ch12_xhtml)，它们为一系列冰河时代提供了证据，这些冰河时代非常严重，以至于生命本身可能处于危险之中。

随着冰川融化，海平面上升，开始沉积第二个值得关注的单元——富含化石的陡山沱组。在长江三峡地区，近 1,000 英尺厚的页岩、磷质岩和碳酸盐是在两次海平面上升和下降周期中积累起来的。在西南部，靠近古海岸线的地方，地层变薄，性质也发生了变化。在贵州，我在那里学习了采矿安全知识，那里的地层厚度只有 140 到 160 英尺，主要由近岸海洋环境中沉积的磷质岩组成。再往西几英里，只有 16 英尺厚的磷质砂岩记录了这一时期。到目前为止，这些地层中还没有发现火山岩，但根据磷酸盐晶体形成时锁定的放射性铀和镥进行的实验测年表明，其年龄为 5.9 亿至 6 亿年。令人鼓舞的是，这个年龄在陡山沱沉积的估计范围内（年轻于 6 亿年，早于根据其化石和化学特征与其他地方年代已确定的序列的相关性，该古元古代的化石和化学特征被确定为距今 5.55 亿年前的古元古代。

因此，陡山沱组富含真核生物的岩石比长城白云岩年轻得多，而且它们的年代也晚于斯匹次卑尔根岛的含化石岩石。事实上，这些岩石只比库图伊坎河沿岸的寒武纪悬崖早 5000 万到 6000 万年。1[因此](#1_15)，也许陡山沱化石不仅可以阐明有核生物的出现，还可以暗示即将开始的进一步生物转变。

我们如何识别化石是真核生物？对于植物和动物来说，区分很容易——没有细菌或古生菌会形成任何像叶子或贝壳的东西。然而，微观化石可能更具挑战性。生物学家发现，根据细胞组织、遗传学和生理学的无数特征，很容易区分原核生物和真核生物，但古生物学家却没有这些特征。我们必须依靠形式。

前寒武纪研究刚刚起步时，古生物学家曾满怀希望地试图根据大小或保留的细胞生物学特征来识别真核微化石。但这两种方法都没有成功。大小的吸引力显而易见——平均而言，真核细胞比细菌大，直径很容易测量。在极端情况下，大小确实可以提供信息——长度超过一毫米的细菌细胞尚不清楚，我们也不知道只有 300 纳米宽的真核生物。2但在中等尺寸（元古代岩石中常见）方面，细菌和真核生物之间存在很大的重叠。公海中[的](#2_7)微小绿藻直径不到一微米，而且——回想一下科图伊坎燧石中的那些雪茄形化石——蓝藻的静止细胞可以长到 100 微米以上。3形成细胞外膜的[蓝藻](#3_1)使情况更加复杂，因为 10 微米细胞的菌落可以被包裹在 100 微米宽的可保存外壳中。

如果尺寸不能保证万无一失，那么保存下来的细胞生物学细节又如何呢？最早发现的元古代化石群之一是澳大利亚中部 8.3 亿至 8.1 亿年前的苦泉组。苦泉化石出现在干旱沿海平原的季节性湖泊中沉积的碳酸盐中的燧石结核中。燧石中含有加州大学洛杉矶分校的 Bill Schopf 所描述的美丽蓝藻，以及直径约 10 微米的简单球形化石。其中一些球体是空心的，最初被解释为蓝藻。其他一些，虽然本质上相同，但含有小而暗的有机物质内含物，因此被解释为具有保存完好的细胞核的真核藻类。细胞核主要是水，还有营养丰富的蛋白质和核酸。因此，它们在死亡后不久就会迅速而彻底地消失——如此彻底以至于在整个化石记录中，只有极少数可信的化石核被确认。另一方面，腐烂的蓝藻和藻类通常含有细胞内容物萎缩时形成的小有机物球。腐烂的细胞质为苦泉和其他元古代微化石中的“黑点”提供了令人满意的解释。其中一些化石可能是真核生物，但（与豹子不同）我们无法通过它们的斑点来辨别它们。

真核生物化石的真正特色在于形态。在[第 3 章中](#Top_of_11_ch3_xhtml)，我们注意到一些蓝藻具有其他细菌无法复制的细胞形状和菌落形态。同样，一些（但不是全部）真核细胞显示出原核生物中未知的特征。陡山沱化石说明了古生物学家如何识别和解释早期真核生物化石。

在长江三峡及其周围，陡山沱组内有两个层面的燧石结核。下层燧石富含化石，大部分保存着紧密交织的垫状蓝藻种群。上部燧石也含有蓝藻，但还包含截然不同的微化石。后者的遗骸大致呈球形，通常很大（最大可达 600 微米），而且——最能说明问题的是——它们呈现出华丽的装饰。有些看起来像小太阳，射线状的臂向四面八方延伸（[图 9.2](#fig9_2) ）。其他的则装饰着棘、凸缘或旋钮。细菌不会产生这样的结构，但几组真核生物会。因此，我们有信心，利用陡山沱化石作为扶手，我们可以攀登生命之树的我们自己的分支。

这些精美化石的确切生物学关系尚不清楚，但大多数似乎是被丢弃的藻类孢子外壳。澳大利亚、西伯利亚、斯堪的纳维亚和印度都有类似的遗骸；它们记录了大面积冰川之后全球海洋生物的多样化。值得注意的是，这种多样化是短暂的。由于尚有争议的原因（但可能与元古代冰盖的最后一次扩张有关），几乎所有这些装饰华丽的化石在出现后的几百万年内就消失了——成为地球上最早的大规模灭绝之一的受害者。

陡山沱岩中还有更多的宝藏。1990 年，中国古生物学家陈孟格在长江三峡沿岸悬崖高处的黑色页岩中发现了第二组非常不同的化石群——这些化石大到可以用肉眼看到，大量保存在压缩到层理表面的有机膜中（[图 5a](#pl_5) ）。同样，独特的形态表明，迄今为止在这些岩石中发现的 30 多个种群中有许多代表真核藻类。在某些情况下，它们的生物学细节保存得如此完好，我们几乎可以将它们复活。例如，我以前的学生肖书海（现就职于杜兰大学）能够将常见的压缩藻类（字面意思是来自庙河的藻类）重建为在古代海底形成草坪的海草。细长的草状叶片直立在水中，通过根状的固定器固定在泥泞的底部——在我的脑海中，我可以看到它们在缓流中轻轻摇曳。随着这些藻类的生长，它们不时地通过在尖端一分为二而分枝。生殖细胞形成于疣状结构中，这些结构排列在成熟个体的上部，并通过将孢子释放到水中以及通过沿着预先形成的离面分裂分枝而进行扩散。如今，在一些褐藻中可以发现类似的特征组合，这为陡山沱化石提供了功能性线索，也可能是谱系线索。

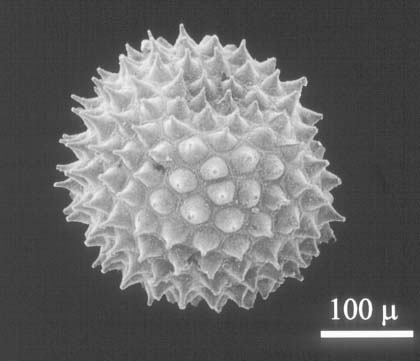


图 9.2.陡山沱硅质岩和磷质岩中常见的带刺微化石。此类化石被认为是真核生物的生殖孢子。化石直径为 250 微米。（图片由肖书海提供）

Maiohe 化石被迅速埋藏在细粒沉积物中，得以保存。细菌通常会在藻类死亡后不久分解藻类组织，但在 Maiohe，一层黏土层阻止了它们完成这项任务，黏土层既排除氧气，又吸附了分解细胞的酶。随着沉积层的积累，生物残骸就像花朵一样被压在书页之间。

树叶通常被压缩在湖泊或河流泛滥平原形成的年轻泥岩中。然而，在海洋岩石中，有机压缩很少见，因为穴居动物会灌溉和搅动泥浆和淤泥层。罕见，但并非未知。事实上，最著名的化石沉积物是中寒武纪伯吉斯页岩，由动物尸体在富含碳[的](#4_1)泥岩中压缩。4伯吉斯化石的年代仅晚于陡山沱沉积 5000 万至 8500 万年；因此，陡山沱压缩值得注意，因为它们既包含什么，又缺少什么。一组凸缘管可能记录了简单的海葵状无脊椎动物（[图 5b](#pl_5) ），但我们在任何地方都找不到解剖学和形态复杂的动物的证据，而这些动物在伯吉斯和其他寒武纪化石中如此显眼，通过相同的保存窗口。显然，在陡山沱和伯吉斯时期之间发生了很多事情。

我受北京大学张云教授的邀请，开始研究陡山沱化石。张云教授是一位善良、有教养、见解深刻的古生物学家。20 世纪 80 年代，张云教授从贵州瓮安村附近的一个磷矿中收集了陡山沱化石样本。其中一些样本含有多细胞藻类。1992 年，令我永远幸运的是，他邀请我和他一起进行合作研究。巧合的是，大约在同一时间，南京地质古生物研究所的另一位中国朋友尹雷明邀请我访问中国。尹教授当时正在研究长江三峡燧石中的陡山沱化石，而张教授则在研究贵州磷矿中的化石群，因此我建议我们三人联手，尝试了解陡山沱真核生物的多样性。肖书海在张教授的指导下于北京完成了学士学位，同年进入哈佛大学攻读研究生，从而组成了我们的团队。

陡山沱硅质岩和页岩为晚元古代生命打开了两扇截然不同、异常清晰的窗户，但贵州磷酸盐岩提供了第三种视角，甚至比其他视角更好。在陡山沱浅海道的这个角落，进入表面沉积物的生物残骸几乎立即被微小的磷酸钙矿物晶体覆盖，以惊人的三维细节保存了整体形态和细胞解剖结构。因此，陡山沱磷酸盐岩保存了在任何时代的岩石中都很少见到的生物。

与长江沿岸的燧石一样，贵州磷酸盐岩中充满了精美的真核微化石；在某些层位中，这些化石非常丰富，以至于它们实际上形成了由磷酸盐细胞构成的砂岩。其他化石是多细胞的，形态细节再次表明，大多数化石代表组织形成藻类，而不是细菌群落。特别有用的是小型的壳状结构，由排列成排的厚壁细胞组成，这些细胞向外呈扇形排列，就像从泉水中喷涌而出的水一样（[图 5d](#pl_5)和[e](#pl_5) ）。生物学家将这种解剖组织称为“细胞喷泉”，它在红藻中尤为常见。独特的生殖结构和解剖学上不同的内外组织加强了这些化石与一类特殊的红藻（珊瑚藻）之间的联系。 （陡山沱化石并未显示出珊瑚藻所具有的全部特征，但这些特征足以表明这些小型磷酸盐化石记录了红藻进化的一个早期中途站。）其他贵州化石似乎位于现存两大红藻分支的中间，这再次表明陡山沱磷酸盐化石记录了红藻在新生阶段的多样性——就在它开始展现的时候。

综合起来，压缩和磷酸盐化的陡山沱化石表明，当大型动物出现在海洋中时，多细胞性已经在藻类中很好地确立了。

发现细胞保存完整的藻类令人兴奋，但陡山沱最珍贵的无疑是在瓮安村附近的磷酸盐层中发现的直径为 400-500 微米的小球（[图 9.3](#fig9_3) ）。这些球大小均匀。有些球内有一个细胞，外面包裹着厚厚的沟状外壳，而有些球内则有多个细胞，外面包裹着一层薄膜——细胞成对、四重、八重和 2 的更大幂排列，排列方式由精确定向的细胞分裂决定。1995 年，中国古生物学家报告了部分分裂序列，并解释为群体绿藻，但尺寸、几何形状和包膜形成等因素使这种解释不太可能成立。

肖书海发现了新的、更具信息量的种群，这使他能够识别出它们是动物——具体来说，是处于早期发育阶段的动物卵和胚胎。化石胚胎在地质记录中很少见，但它们确实存在于寒武纪岩石中。事实上，瑞典自然历史博物馆的斯蒂芬·本特森和他的中国同事张岳一年前描述的一些美丽的寒武纪胚胎，正是这些胚胎启发了肖书海在对陡山沱化石进行分类时睁大眼睛。

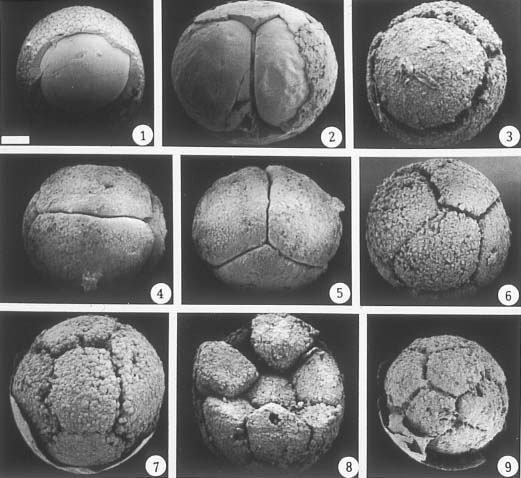


图 9.3.保存在陡山沱磷酸盐中的早期动物的卵和胚胎。每个化石的直径为 400–500 微米。（图片由肖书海提供）

后期的生长阶段尚未发现，所以我们不知道陡山沱胚胎可能发育成什么样的成年动物。在现存动物中，节肢动物和相关无脊椎动物与这些化石显示的卵壳和细胞分裂模式最为接近，但这并不意味着可识别的节肢动物在陡山沱海道上穿梭。与陡山沱页岩相似，贵州磷酸盐岩中可能含有海绵和小管，可能是由简单的珊瑚状生物制成的（[图 5c](#pl_5) ），但它们没有显示节肢动物或磷酸盐化寒武纪岩石中发现的任何其他解剖学复杂的动物的证据。大约 5.9 亿至 6 亿年前那时，动物进化可能已经开始，但动物时代尚未到来。陡山沱化石保存着即将爆发的进化大爆炸的导火索。

陡山沱组是古生物界的一个奇迹，是迄今为止我们最接近前寒武纪伯吉斯页岩的化石。张云是一位默默无闻的先驱，他留下了如此多的此类遗骸，他于 1999 年去世，但他的学生们仍在继续研究陡山沱岩层，寻找新的化石，进一步了解早期的进化过程。在我有生之年，这个古生物母矿被开采殆尽的可能性很小。

回顾在长城硅质岩和页岩中发现的化石，我们可以清楚地看到，在 15 亿年前西伯利亚岩石沉积和 5.9 亿至 6 亿年前陡山沱沉积物形成之间，生物发生了根本性变化。就在陡山沱岩石在中国南方堆积时，更多重大事件即将发生。在接下来的章节中，我们将探索接下来发生的事情。但目前的任务是填补长城和陡山沱生物群之间的进化空白。

多细胞红藻和绿藻在陡山沱群落中很常见。正如我们在[第 3 章中首次了解到的那样](#Top_of_11_ch3_xhtml)，与现存的Cladophora属密切相关的绿藻出现在斯匹次卑尔根 7 亿至 8 亿年前的页岩中。事实上，被解释为浮游绿藻孢子的微化石表明海洋的“绿化”至少始于 10 亿年前。

红藻也有很长的元古代历史。可以确信地与任何活着的真核生物相媲美的最古老的化石是 Nick Butterfield 在加拿大北极地区萨默塞特岛约 12 亿年前的燧石中发现的保存完好的丝状物（[图 6a](#pl_6)和[b](#pl_6) ）。Nick 发现的每一种丝状物都由大约 50 微米宽的阿司匹林形细胞组成，排列成一排。细胞由薄而暗的壁定义，并由较厚但较浅的外壁层连接。细胞清楚地分成两对或两对，这证明这些生物是通过丝状物内（而不是在丝状物末端）的细胞分裂生长的。基端的细胞分化为固着器，将丝状物锚定在古老潮滩上坚固的沉积物上。一些丝状物中还出现了另一种细胞分裂类型，这是一种不寻常的细胞分裂类型；这些阿司匹林形状的细胞有时会反复分裂，形成形似楔形馅饼的小生殖体（[图 6b](#pl_6) ）。

总的来说，这些特征将萨默塞特化石与简单的红藻（[图 6c](#pl_6)和[d](#pl_6) ）联系起来。这意味着红藻一定与其他真核生物分化，获得光合作用（通过内共生，如前一章所述），并进化出一种简单的多细胞形式，至少在 12 亿年前。因此，红藻和绿藻都出现在 10 多亿年前，并在 6 亿至 5.9 亿年前发生了巨大变化。即使是由次级内共生产生的异鞭毛藻类也可能很早就分化了。西伯利亚东南部拉哈坎达组的化石包含简单的分支丝状体，其形态细节与现存的异鞭毛藻沃氏藻相当。拉哈坎达层被可追溯到 10.03 ± 7 百万年的火成岩切割（因此，它比火成岩更古老）。

其他化石进一步证实了真核生物在元古代后半期崛起的观点。例如，带有明显真核生物棘或其他纹饰的微观化石首次出现在约 12 至 13 亿年前的岩石中，随着我们进入晚元古代记录（[图 6e](#pl_6) - [g](#pl_6) ），这种化石越来越常见。更具体地说，晚元古代的生物标记分子和（更有争议的）微化石记录了甲藻的存在，甲藻是另一大类真核生物的成员。从大峡谷深处 7.5 亿年前的页岩中提取的其他生物标记表明存在纤毛原生动物——实际上是甲藻的系统发育表亲。

大峡谷岩石记录了真核生物树上另一个分支的早期萌芽。独特的花瓶状微化石很早就出现在我的叙述中，当时我讨论了斯匹次卑尔根燧石和页岩。这类化石在元古代晚期岩石中很常见，通常数量惊人，而大峡谷是它们最丰富的地区。哈佛大学学生苏珊娜·波特 (Susannah Porter) 研究了保存在碳酸盐结核中的精美种群，这些结核位于 7.42 亿±6 亿年前的火山灰层下方，她证明这些微小的花瓶是由有壳变形虫建造的，这些变形虫是一种生活在自己制造的微小外壳或外壳内的变形虫原生动物（[图 9.4](#fig9_4) ）。

这一发现令我着迷，因为它有助于我们了解晚元古代生态学的各个方面。本章和前几章讨论的大部分微化石都记录了光合生物，要么是蓝藻，要么是藻类。即便是冈弗林特燧石中不寻常的化石也是自养的，尽管它们利用化学能而不是太阳能来促进细胞生长。相反，花瓶状生物是原生动物——异养真核生物，通过捕食其他微生物为生。因此，花瓶状微化石告诉我们晚元古代海洋的生态复杂性日益增加。藻类和蓝藻构成了生态系统的营养基础，为无数细菌提供食物。有壳变形虫以这些藻类和细菌为食。此外，一些花瓶上有半球形穿孔，很可能是其他原生动物为了吃掉它们而造成的。因此，到 7.5 亿年前，真核生物就开始构建复杂的食物网，这些食物网如今形成了一个复杂而不必要的冠状结构，位于由原核生物代谢维持的生态系统之上。

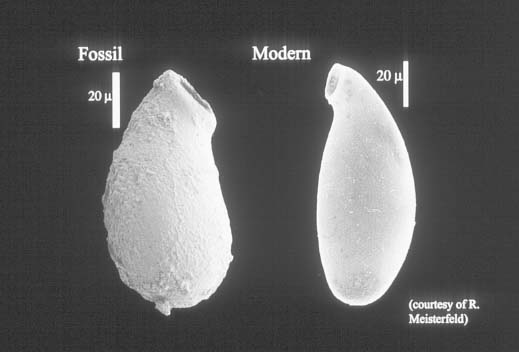


图 9.4.大峡谷 7.5 亿年前岩石中的花瓶状化石与现代有壳变形虫的对比。注意照片上的比例。（图片由 Susannah Porter 提供）

多刺单细胞、多细胞微化石、压缩大化石、真核生物标志分子——所有这些都可以用来为真核生物树添加时间装饰（[图 9.5](#fig9_5) ）。它们表明，随着漫长的元古代进入最后阶段，地球正在成为一个真核行星。



图 9.5.[图 8.2](#fig8_2)中首次显示的真核生物系统发育，这里根据早期真核生物化石的日期进行了修饰。

与前几章讨论的蓝藻不同，大多数真核生物化石并不跨越很长的时间间隔。相反，晚元古代的藻类和原生动物物种出现在记录中，持续一段时间，然后消失，再也见不到了。熟悉的间断平衡模式表明进化动力学与年轻植物和动物的进化动力学非常相似，但以更悠闲的速度进行——许多元古代真核生物的地层范围似乎比显生宙物种的地层范围大得多。总的来说，真核生物的多样性在晚元古代和寒武纪有所增加，但多样化的进程停滞不前，中间穿插了几次大规模灭绝。正如本章开头所指出的，至少一些灭绝似乎与最近的元古代气候变化有关。

这种进化模式有其实用的一面——上元古代岩石中的真核微化石可以用来测定时间。负责整理西伯利亚元古代岩石的另一位俄罗斯地质学家鲍里斯·季莫费耶夫首先发现了这种潜力。但贡萨洛·维达尔是乌普萨拉大学的一位性格开朗的西班牙裔瑞典古生物学家，他说服了最初持怀疑态度的地质学家，认为元古代真核生物的出现和消亡是按时间顺序进行的。贡萨洛从瑞典中南部韦特恩湖沿岸的砂岩和页岩开始，在整个斯堪的纳维亚半岛的上元古代岩石中发现了浮游微化石。当他展示化石如何为这些岩石带来地层秩序时，元古代生物地层学的现代时代就此诞生。

如上一章所述，关于真核生物系统发生的争论仍在继续，但大多数分歧集中在树的早期分支的身份和特征上。人们普遍认为，今天所见的大部分真核生物多样性是在相对较短的快速分化期间开始积累的。古生物学似乎告诉我们，真核生物进化的这一“大爆炸”至少始于 10 亿年前。

如果这是真的，那么为什么这种新型生物在进化史上出现得这么晚呢？毕竟，如[第六章所述](#Top_of_14_ch6_xhtml)，从 27 亿年前的页岩中提取的甾烷分子被认为是真核生物的分子特征。如果真核生物进化的进程在生命史的如此早期就已确定，那么为什么这个领域（我们的领域！）在传播到整个海洋之前，一直从属于原核生物达十五亿年之久？没有人真正知道，但我们可以想到四种解释。27 亿年前的生物标志分子仅记录了真核生物生物学的一个方面——制造甾醇化合物的能力。真核生物有许多其他显著特征，也许“完整的”真核细胞，包括其独特的基因、分化的细胞核、细胞骨架和线粒体，进化得更晚。或者，真核生物可能起源于早期，但在一些有利的环境事件之后分化得更晚。或者，晚期分化可能反映了生物创新——性是最常被提及的创新。当然，我们还必须问，晚元古代的辐射是否可能比真实的更明显，反映了岩石数量的增加和化石保存的更好，而不是生物多样性的增加。

澳大利亚北端地区砾石遍布、蜱虫肆虐的平原之下的页岩否定了第一个和最后一个解释。中间部分元古代罗珀群，其年龄由 1,492 ± 3 百万年前的火山岩确定，这些页岩含有微化石，其丰度和质量与元古代晚期岩石中保存最完好的微化石相匹配。然而，这里没有像贵州那样的多刺化石，没有像大峡谷和斯匹次卑尔根岛群那样的小花瓶化石，也没有与中国或斯匹次卑尔根岛较年轻的页岩中类似的分支压缩。简而言之，罗珀群几乎没有表现出记录较年轻元古代地层真核生物多样性的形态多样性。然而，这里确实有真核生物化石。

大多数罗珀微化石都是大型的压缩球体，与西伯利亚北部长城碳酸盐岩两侧大致同时期的页岩中的微化石非常相似；它们很可能是真核生物，但无法证实。但我们实验室的比利时博士后 Emmanuelle Javaux 发现的一个小群体为中元古代海洋中存在细胞学上复杂的真核生物提供了强有力的证据。这些化石是中等大小的球体，直径约为 30 到 150 微米，其特点是从壁上伸出一到二十个细长的管子（[图 6e](#pl_6) ）。这些管子的数量和位置都不规则，有时会分支。在一些现存的原生生物中可以看到类似的形状，它们的管子作为孢子壁的延伸而发育，使在内部分化的生殖细胞可以逃逸和分散。类似地，罗珀化石上的不规则管状结构表明微生物可以在单个细胞的生命周期内改变其形状。细菌在这方面做得并不好，但真核生物是这方面的高手——它们形成和重新形成细胞形状的能力是由细胞骨架赋予的，细胞骨架是[第 8 章介绍的动态内部支架](#Top_of_17_ch8_xhtml)。既然如此，罗珀化石告诉我们，真核微生物不仅在近 15 亿年前就已存在，而且它们已经拥有现存真核生物中看到的某种复杂的内部组织。

除了微化石外，罗珀页岩还含有分子化石，包括为真核生物提供补充证据的甾烷。甚至可能起源于真核生物的宏观化石也出现在中元古代岩石中。澳大利亚、中国、印度和美国的细心古生物学家在中元古代粉砂岩中发现了直径约一英寸的螺旋压缩，以及直径 1-3 毫米的短串珠子，它们被保存在岩石表面的压痕中砂岩层。这些化石很难分类；可以想象，它们记录了与现代真核生物仅有松散关系的灭绝谱系。

总的来说，古生物学发现表明，晚元古代藻类和原生动物的崛起并不是真核生物的开端。记录中的真核生物多样性增加也不仅仅是岩石保存或采样的产物。一定发生了某种事情——某种生物创新或环境转变——刺激了元古代末期真核生物的多样化。

如果真核生物在生态和分类学上的重要性是在真核细胞起源很久之后才上升到如此地位，那么我们就必须思考生物或物理因素导致的多样性。那么有性又如何呢？这一命题不可否认的（也许并非完全科学的）吸引力在于一个简单的观察和一点算术。这一观察是分类学的：大约 4,000 种细菌已被赋予物种名称；相比之下，至少有 100,000 种原生动物和藻类、另外 100,000 种真菌、大约 300,000 种陆生植物和超过一百万种动物已被描述。数学支持了这一论点，即有性促进了多样性，因为它使真核生物能够以不同的方式产生进化的原材料——种群内的遗传变异。比尔·肖普夫 (Bill Schopf) 特别喜欢这个想法，他通过一个简单的思想实验来说明这一点。在通过二细胞分裂繁殖的细菌中，一个群体中发生的十个突变最多会导致十一种不同的基因组合。但是，如果同样的十个突变出现在有性繁殖的真核生物群体中，那么可能的基因组合就会达到数千种。难怪真核生物如此多样化。这个论点非常简单，符合直觉，而且它依赖于“每个小学生都知道”的自然历史。简而言之，这正是研究生们喜欢拆解的那种命题。

让我们从物种多样性的统计数据开始。已命名的细菌物种有一个共同的特征——它们可以在实验室中培养。然而，利用新的分子技术，微生物生态学家发现可培养的生物只占自然环境中细菌多样性的 1%。因此，细菌的真正多样性可能与原生动物和藻类相媲美。

我们还必须深入研究遗传变异性问题，因为它做出了一个重要的假设，即细菌无法将两个个体的基因结合起来。如[第 2 章所述](#Top_of_10_ch2_xhtml)，这一假设是完全错误的。例如，众所周知的肠道寄生菌大肠杆菌就进行一种性交方式，即两个细胞被一条细管拴在一起，从而使遗传物质从一个细胞传递到另一个细胞。其他细菌会吸收死亡细胞释放到环境中的短小 DNA。还有一些细菌会吸收病毒运输的遗传物质。事实上，细菌无时无刻不在交换遗传物质，而且它们不仅在同一种群的两个个体之间进行，还在不同物种之间，甚至在不同界之间进行。如果将性定义为个体之间遗传物质的交换，那么细菌无疑是性感的。原核生物并不存在遗传变异贫乏的现象。

因此，如果我们想接受性是真核生物多样化的触发因素这一观点，我们就必须假设早期真核生物既缺乏性，也缺乏细菌中发现的遗传交换机制。然而，目前我们还不知道这一点。我们真的不知道有性生殖何时进入真核生物的生命周期，如果它实际上不是在所有现存原生生物的最后共同祖先中就已经存在的话。也许我们应该换一种方式来解决这个问题。

“只是增加性别”假说认为，多样性在某种程度上受到遗传变异产生速度的限制，但多样性在很大程度上甚至更多地取决于生物功能和生态。原核生物的多样性反映了细菌和古细菌利用特定营养源和能量梯度的非凡能力。相比之下，真核生物通过以新的方式接近世界而实现多样化。如前一章所述，真核细胞骨架和膜系统使有核细胞能够做细菌根本做不到的事情——吞咽颗粒，包括其他细胞。因此，正如大峡谷中花瓶状微化石所证明的那样，真核生物将放牧和捕食引入了微生物生态系统。乔纳森·斯威夫特的打油诗很好地捕捉到了这一后果：

因此，博物学家观察到，跳蚤  
身上有捕食较小的跳蚤；  
而这些跳蚤身上还有更小的跳蚤来咬它们；  
如此循环往复。

通过扩大生态系统的复杂性，真核细胞为多样性建立了新的支架。

真核生物还做了一些原核生物基本上无法做到的事情。植物、动物、真菌和海藻通过复杂的细胞分裂和分化模式发育，这些模式由传递到细胞的分子信号控制，在传递过程中打开或关闭特定基因。这种协调良好的调节系统可能起源于单细胞生物，它们在细胞周期中会改变大小或形状，但最终使复杂的多细胞生物进化成为可能，从而进一步促进了真核生物多样性的扩大。95% 或更多的现存真核生物物种都是多细胞的。

归根结底，没有必要（或者说，也许不明智）过于狭隘地将任何一种特征作为真核生物多样化的关键。性别、细胞骨架、遗传调控，以及毫无疑问的其他特征相互作用，产生了今天所见的大量真核生物形式。没有人知道现代真核生物“工具包”是何时组装的，但罗珀页岩中的小化石表明，它早在晚元古代岩石中记录的多样化之前就已经存在了。

这让我们想到了晚元古代多样化的最后一个解释——环境变化。我们能否设想环境变化可能会提高真核生物在原核世界中成功的几率？如果可以，岩石是否提供了证据，证明所需的变化实际上是与真核生物多样化同时发生的？这两个问题的答案似乎越来越多地是肯定的。

[第六章](#Top_of_14_ch6_xhtml)中，我们讨论了 22 至 24 亿年前大气（和表面海洋）氧气增加的证据。20 世纪 70 年代，当我还是一名学生时，人们普遍认为这一事件是地球两大环境状态的过渡：从太古代到最早的元古代，当时氧气稀缺，而在过去 20 亿年里，空气和海洋都沐浴在氧气中。但是，正如[第六章所述](#Top_of_14_ch6_xhtml)，奥登斯大学的唐·坎菲尔德提出，早元古代氧气革命所带来的不是现代世界，而是一种外星中间状态，其特点是大气和表面海洋中含有适量的氧气，而深水中则含有硫化氢（[图 9.6](#fig9_6) ）。

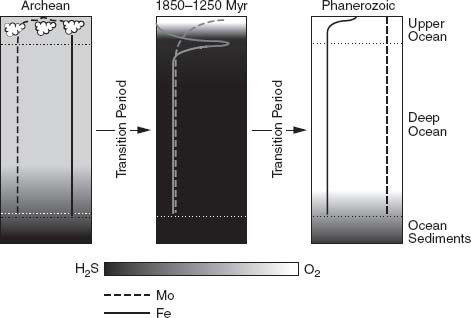


图 9.6。三联画展示了海洋演化的三个阶段。早期海洋中氧气含量极少，但铁含量相对丰富。现代海洋中氧气丰富，铁含量极少。在这两者之间，在可能从 18 亿年前一直持续到元古代末期的长期状态中，人们认为海洋表面水中氧气含量适中，但深处含有硫化氢。在这样的海洋中，铁和钼等生物学上重要的微量元素（浓度在右侧较高，用垂直线表示）可能严重短缺。（经 AD Anbar 和 AH Knoll 许可转载，2002 年。元古代海洋化学与演化：生物无机桥梁？科学297：1137-1142。版权所有 2002 美国科学促进会）

这些来自澳大利亚北部的含化石岩石为 Don 的假设提供了一个很好的检验（最大化了我每次蜱虫叮咬的科学回报）。博士后研究员 Yanan Shen、Don 和我一起努力，已经能够证明，在罗珀盆地（和两个更古老的盆地）较深处沉积的页岩保留了与今天在黑海底部沉积物中观察到的化学特征相似的化学特征。地球科学家之所以熟知黑海，是因为其富氧表层覆盖着大量充满 H 2 S 的水。密苏里大学的 Tim Lyons 和我以前的学生 Linda Kah（现就职于田纳西大学）的独立研究证实并扩展了这种独特的中元古代海洋观点。

为什么这对进化中的真核生物很重要？罗彻斯特大学的天才地球化学家 Ariel Anbar 向我指出，在像预期的中元古代那样的海水中，必需的营养氮会相对稀缺。5这对[蓝藻](#5_1)来说没问题，因为它们可以固氮，而且非常善于从周围环境中吸收生物有用的氮形式。但对于光合真核生物来说情况就不同了。今天，藻类在硝酸盐 (NO 3 − ，一种生物可利用的氮形式，在现代海水中随处可见) 水平超过短期生长需求的地方茁壮成长，使细胞能够储存营养物质，以备不时之需。然而，在中元古代的海洋中，这会很困难，因为当氧气有限且硫化物潜伏在海洋表面之下时，硝酸盐无法积聚到高水平。藻类无法固氮，而且它们在争夺中元古代海水中稀缺的氮化合物方面也表现不佳。此外，为了利用可能存在的硝酸盐，藻类需要金属元素钼。

“钼”是硝酸盐还原酶的必需成分，而硝酸盐还原酶正是使硝酸盐对生物有用的酶。如今，钼作为海水中的微量成分随处可见，但在“坎菲尔德”海洋的外星世界，这种元素的表现会有所不同。当时和现在一样，钼会从大陆岩石中风化，并被含氧河流带入海洋。然而，与今天的分布不同，钼只在河流流入海洋的沿海水域很常见。离岸较远的地方，地表水会与地下水团混合，导致钼与硫化氢发生反应而被去除。因此，被冲入公海的藻类会面临钼缺乏的威胁，以及氮限制的伤害。

所有这些都表明，15 亿年前，真核藻类的生存可能很艰难。（原生动物应该过得更好，因为它们从所吃的细胞中获取所需的氮。但请记住古生物学记录几乎无法提供早期原生动物的痕迹——除了大峡谷岩石中那些花瓶状化石外，记录晚元古代真核生物扩张的化石大多是藻类。）再次回到罗珀群的岩石，我们可以问一问，假定的藻类是如何分布在中元古代海道中的。我们预测，光合真核生物应该在古代海岸沿线最为丰富和多样化，那里的硝酸盐含量最高，钼最容易获得。事实证明，这正是我们所看到的。

事实上，在全球范围内，真核藻类似乎首先在沿海水域扎根，后来才蔓延到大陆架。这种生态扩张的记录很少，但总的来说，它似乎始于大约 12 亿年前，当时“坎菲尔德”海洋中的氮限制开始减弱。有了新的生态机会，海藻和浮游生物都变得多样化——正如我们在化石记录中看到的那样。像那些埋藏在大峡谷深处的原生动物一样，它们也一定变得多样化了，因为异养生物学会了利用藻类创造的新生物环境。

因此，随着我们对元古代地质学和古生物学的认识不断加强，它再次将环境历史与进化模式的决定联系起来。这并不意味着生物创新可以逃脱责任——新的功能可能性，尤其是多细胞生物所呈现的功能可能性，也一定激发了真核生物的多样化——但它要求我们在遗传可能性和环境机会的相互作用中寻找进化的解释。

向完全含氧世界的过渡似乎已经拖延了很久。正如[第 11 章更详细地讨论的那样](#Top_of_20_ch11_xhtml)，从上到下富含氧气的海洋可能直到元古代末期才形成。然而，当它们出现时，地球环境变化的顶峰为生物学的最后一次革命——动物的崛起铺平了道路。

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

[1](#1_14)我的朋友 Dick Bambach 反对这句话中的“仅仅”一词，他提醒我 5000 万年是一个非常长的时期。的确如此。在 5000 万年里，我们可以把埃及的历史从金字塔到现代开罗的历史翻上万遍。人类可能有两百万代来来去去，变形虫也可能有十亿多代。我这句话是想表达这样一个事实：相对于长城和陡山沱沉积物之间的巨大时间跨度，5000 万年是相当短的。但 Dick 的观点很正确。我们应该时不时地坐下来，思考一下生命早期历史的画布有多么浩瀚。

[2](#2_6)一纳米等于 10 -9米，即千分之一微米。因此，300 纳米的细胞长度小于三分之一微米。

[3](#3)目前已知的最大细菌是南非海岸沉积物中发现的硫氧化细胞。这些巨型细菌的直径可达 500 微米或更大，不过，在某种程度上，它们有点作弊——细胞是空心的。

[4](#4)伯吉斯页岩由查尔斯·杜立特·沃尔科特于 1909 年发现，因其富含寒武纪动物遗骸而闻名。请参阅[第 11 章](#Top_of_20_ch11_xhtml)的讨论。

[5](#5)回顾[第 2 章](#Top_of_10_ch2_xhtml)，氮气 (N 2 ) 可渗透到空气和海水中，但大多数生物无法直接利用。许多原核微生物（包括蓝藻）可以“固定”氮，将气态 N 2转化为可结合到生物分子中的铵离子 (NH 4 −)。

|  |  |
| --- | --- |
| 10 | 动物登台 |

在最新的元古代岩石中，我们终于发现了查尔斯·达尔文很久以前预言的东西——早期动物的化石印记。但这些化石完全不是达尔文所预料的那样。现代动物的祖先无疑生活在最新的元古代海道中，但大多数元古代末期化石都有不同寻常的形态，使它们与寒武纪和更年轻的动物群区分开来，而不是将它们联系起来。

对于在北极研究方面起步的古生物学家来说，纳米比亚的太阳落山很早。到下午 6 点，我们必须收起背包和锤子，如果不想打着手电筒跌跌撞撞地走动，就必须收集木柴。下午的气温可能达到 38 摄氏度，但到了早晨，我们的睡袋边缘就会结霜。随着白昼逐渐消逝，非洲西南部荒凉的山丘和奇异的灌木丛逐渐消失在视野中。但就在它们消失的时候，一个新的奇观在夜空中形成了——透过清澈的沙漠空气可以看到银河。数以百万计的星星在南方的天空形成一道宽阔的弧线，星星如此密集，以至于澳大利亚土著人在微光中发现的星座是一片片虚空，而不是连接稀疏的光点。每隔几分钟，就有一颗流星划过我们的天际。

当我们紧紧裹住自己，抵御夜晚凉爽的空气，渐渐进入梦乡时，星星是很好的伙伴。但在沙漠中，睡眠可能时断时续。星星可能会消失在云层后面，让人担心我们很快就会被淋湿和寒冷。或者，斑马可能会漫步经过营地，它们安静的蹄声会把疲惫的地质学家们推醒。其他动物就没那么尊重了。不止一次，我被我们渐渐熄灭的篝火旁刺耳的尖叫声惊醒——一群狒狒，人类的闯入者会令它们烦躁不安。然而，最终，睡眠又会回来，直到东方地平线上琥珀色的边缘预示着星星和寒冷的结束，以及新一天工作的开始。

冈弗林特和斯匹次卑尔根岛的化石几乎无法为斑马和狒狒等动物的起源提供线索。即使是比西伯利亚寒武纪悬崖早 5000 万年的陡山沱磷灰岩，也只包含动物进化的微观迹象。但在纳米比亚，在元古代末期沉积的岩石（[图 10.1](#fig10_1) ）以及世界各地年龄相当的地层中，我们终于看到了寒武纪生命大爆发的明显迹象——大型动物可能包括我们熟悉的生物群的祖先。从某种程度上来说，它标志着达尔文梦想的实现——寒武纪之前的动物生命。但纳米比亚化石也加深了达尔文的困境，因为它们不寻常的形状对我们在生命之树上定位它们的努力提出了挑战。这些遗骸真的能追溯到现代动物吗？还是它们是进化道路上的死胡同？



图 10.1。纳马群的沉积岩从纳米比亚沙漠中升起。台地左侧和顶部附近的大型灰色土丘是微生物礁，其中含有钙化的动物化石。埃迪卡拉纪的印记出现在形成山顶上显眼的岩架的砂岩中。

二十多年前，我第一次访问纳米比亚，同行的还有南非地质学家杰拉德·杰姆斯。杰姆斯是一位温文尔雅、颇具哲学思想的人，他从荷兰移民到美国，当时还是一名研究生，他接受了一项挑战，要把地质秩序带到一个鲜为人知的、面积与德克萨斯州相当的地区。他的成功为后续研究奠定了基础，改变了我们对早期动物进化的看法。大部分研究由麻省理工学院的约翰·格罗青格 (John Grotzinger) 指导，他是我们对这些岩石及其古生物学财富的现代理解的奠基人。约翰的迫切愿望是了解沉积岩是如何堆积的，尤其是了解它们在早期地球上是如何堆积的，当时的生命和环境与今天不同。为了解决这些问题，他必须找到厚厚的古代岩石序列保存完好、暴露异常的地方。纳米比亚南部完全符合这一标准：这里的元古代沉积物几乎未受地质构造或变质作用的影响，但被峡谷分割，地质学家可以绘制三维地层关系图。约翰和他的学生将纳米比亚最新的元古代岩石拆开，然后重新组合，在这个过程中，他了解了地质构造、海平面、气候和生物学如何塑造了今天的沉积记录。在此过程中，他发现了大量新化石，包括由微生物建造但布满早期动物骨骼的大型礁石。正是研究这些骨骼的机会吸引我回到纳米比亚。

纳马群的沉积岩堆积在一个宽阔的盆地中，该盆地是大陆碰撞形成的，形成了超大陆冈瓦纳。纳马层序的最下部由在古老的沿海平原上形成的卵石和砾岩砂岩组成。在这些砂岩之上是沿古老海岸线沉积的细粒砂岩，其次是沉积在更远的海上的粉砂岩和页岩。在盆地中心，远离淤泥和泥浆的地方，有从清澈的海水中沉淀下来的石灰岩。附近火山喷发的浅绿色火山灰层保存着时间的记录：沉积始于约 5.5 亿年前，一直持续到元古代末期（5.43 亿年前），当时隆升和侵蚀在底层岩石上雕刻出深深的峡谷。这些古峡谷被更多的砂岩和页岩填充；各种遗迹化石和一个 5.39 ± 1 亿年前的火山灰层表明，当纳玛沉积恢复时，寒武纪已经开始。

以前在斯匹次卑尔根岛到西伯利亚地区见到的元古代生物传统特征，再次出现在纳米比亚的岩石中。叠层石是纳马石灰岩中非常显眼甚至丰富的特征，在纳马页岩中，蓝藻丝状体与简单的藻类微化石一起埋藏。因此，在这里，就在寒武纪边界的正下方，古生物学看起来仍然……是元古代的。但是，它们还是有区别的。如果我们仔细检查纳马砂岩——最好是在下午晚些时候，此时太阳低垂，表面特征清晰可见——我们会看到与更古老岩石中发现的任何化石几乎截然不同（[图 7](#pl_7) ）。我们可以看到大型复杂生物的印记，以及动物留下的简单足迹。事实上，无论我们从上方还是下方接近纳马化石，它们都令人震惊，因为如果它们在更古老的地层中没有对应物，那么纳马印记与寒武纪或更年轻的岩石中发现的大多数化石几乎没有相似之处。因此，争论的焦点是：纳马和其他最新的元古代岩石中这些非凡的化石记录了现代动物的祖先，还是动物进化初期失败的进化实验？

早在 1908 年，人们就在纳马岩石中发现了化石，1929 年至 1933 年间，德国古生物学家 Gürich 对几种物种进行了详细描述。然而，这一发现并没有引起太大的轰动，也许是因为理解其重要性所需的生物学和地质框架尚未建立。科学家们既没有充分认识到我们从生命之树中了解到的谱系关系，也没有充分认识到古老岩石之间的时间关系。然而，到 1946 年，当 Reg Sprigg 开始在南澳大利亚偏远的埃迪卡拉山发现类似的组合时，必要的框架已经开始形成。此外，澳大利亚化石得到了伟大的古生物学家 Martin Glaessner（以及 Barghoorn、Cloud 和前寒武纪古生物学的第四位元老 Timofeev）的拥护。格莱斯纳和许多后来者将“埃迪卡拉”化石解释为后生动物树的暴露根源：动物门的最早代表，在随后的寒武纪发展成为多样性。格莱斯纳对纳米比亚的埃迪卡拉化石很感兴趣，但发现20 世纪 70 年代，德国吉森大学的 Gerard Germs 和 Hans Pflug 发现了纳马岩石，重新点燃了古生物学家对纳马岩石的兴趣。另一位德国科学家也引起了轰动。1984 年，世界上最杰出的古生物学家之一阿道夫·赛拉赫 (Adolf Seilacher) 宣布格莱斯纳完全搞错了。

我们必须再问一次，古生物学家是如何解释化石的。在这个特殊情况下，他们是如何从埃迪卡拉纪的印模、铸模和模具中推断出生物学的？尸体被压入周围的地层后不久，解剖学或生理学的证据就被剥离了，只留下形式来指导我们的解释。当然，形态学通常是古生物学家唯一需要思考的东西。恐龙只留下了骨头（很少有皮肤痕迹），但这足以揭示它们的生物学，因为恐龙的脊椎骨、肋骨和牙齿显示出形态学标志，可以明确地将它们与现存的脊椎动物联系起来。三叶虫也是如此；它们可能早已灭绝，但它们分节的身体和关节腿使它们与现存的马蹄蟹、虾和其他节肢动物联系在一起。问题就在这里。纳米比亚砂岩上的印记形状陌生，很难甚至不可能将其特征映射到现存动物的形态上。

纳马岩石中最简单的印痕是浅盘状的，直径不超过几英寸——人们可能认为这种化石是由被风暴掩埋的水母形成的（[图 7b](#pl_7) ）。事实上，多年来，人们一直认为水母可能是这些化石的对应物，但这种解释存在严重缺陷。盘状化石在埃迪卡拉纪砂岩中很常见，几乎所有的化石都是从砂岩床底部向下凸起的铸模。换句话说，它们是浅海床中形成凹陷的生物铸模。水母要形成这样的化石，它们必须在被抛到沉积物表面时倒置（并产生相当大的冲击力）。我们只需在风暴过后的海滩上漫步，就能说服自己，水母不是这样着陆的。更有可能的是，这些盘状化石生活在海底，像现代海葵一样依偎在沉积物中，海葵是水母的底栖近亲。其他盘状化石代表了原本球状或圆锥形的锚，它们将更复杂的结构固定在海底。还有一些可能根本不是动物——常见的被称为Beltanelliformis的球形化石似乎是充满液体的海藻（[图 7d](#pl_7) ），其大小和结构与现存的绿藻Derbesia相当。

在纳米比亚发现的盘状化石相对较少，但在其他地方——澳大利亚的埃迪卡拉岩石和俄罗斯白海地区富含化石的层中——这些圆形化石是埃迪卡拉动物群中最常见的组成部分。其中包括圆水母（Cyclomedusa） ，其直径可达 5 英寸，具有同心褶皱和放射状凹槽——就像一个沿轴线塌陷的条纹锥体。还有莫森石（Mawsonites） （[图 7b](#pl_7) ），大小相似，但有同心排列的裂片或凸起。美杜西石较小（直径不到 2 英寸）且更光滑，但中心有一个轮廓清晰的圆形凹槽。相比之下， Ovatoscutum具有间距紧密的平行凹槽，仿佛穿着时髦的灯芯绒。细长的触手状突起装饰着Hiemalora的圆盘。有裂片的稻草石看起来像一个压在海底的大蒜头。

大多数古生物学家都认为，这些圆盘代表着解剖学上简单的底栖动物，它们与现存的刺胞动物门（包括海葵和水母的动物门）有关。即使是那些被证明是群居动物锚的圆盘，也可能在刺胞动物门内或附近找到它们的谱系家园，如下所述。对埃迪卡拉纪圆盘最不寻常的解释可能是德国人道夫·赛拉赫提出的，他是格莱斯纳的挑战者。赛拉赫认为，这些化石中至少有一些保存着奇异的“沙珊瑚”，它们吞食沉积物作为沙质压舱物来固定它们的位置——用道夫的巧妙说法就是“袜子里的石头”。然而，包括我在内的其他人认为这些化石只是“石头里的袜子”——传统生物被铸在沙子里。

虽然埃迪卡拉纪盘状动物的现存近亲可能出现在刺胞动物中，但没有人认为元古代盘状动物与现存物种完全相同。它们是已灭绝的类群，记录了解剖学上简单的动物的早期辐射。

第二组埃迪卡拉化石由复杂的、通常呈叶状的、由重复的管状单元组成的化石（[图 7a](#pl_7) 、 [c](#pl_7)和[e](#pl_7) ）。这些化石被称为 vendobionts，在纳米比亚有几种代表。Rangea是一种细长的化石，长度可达约 6 英寸，由中心轴上长出两排分枝；分枝上有许多互锁的管子，每个管子宽几毫米。这种独特的形状让许多古生物学家想起了海笔，它们是水母和海葵的现代亲戚，其中简单的个体形成复杂的叶状群落。如果兰吉亚是一种群居动物，那么重复的管状单元可能代表其组成个体。

然而，当将海笔类比应用于其他纳马生物时，就很难成立了。Pteridinium是第二种叶状生物，大量存在于纳马中部的风暴床中，从表面上看，它与海笔很相似，但它有三个“翅膀”而不是两个，每个翅膀上都有一排垂直于主轴排列的管道（[图 7e](#pl_7) ）。现代海笔看起来都不像那样！ John Grotzinger 在元古代序列的最顶端发现了Swartpuntia ，它的管道也排列在三个宽阔的翅膀中，连接到粗壮的中轴上——就像毕加索想象中的中国扇子（图[7a](#pl_7) ）。Ernietta更糟糕——它许多细长的管道形成一个复杂的杯状，可能顶部是开放的。

猎食生物为古生物学家提供了罗夏墨迹测验。个别化石被解释为群居刺胞动物、节肢动物、原始节肢动物、海藻、地衣等。与此同时，一些古生物学家坚持认为所有猎食生物都具有共同的结构，因此具有共同的祖先。正是在这里，道夫·赛拉赫提出了他最大胆的挑战。道夫提出，猎食生物不仅都是由同一块布料剪裁而成，而且这块布料已不复存在。道夫对格莱斯纳将埃迪卡拉纪化石解释为今天所见的门类的早期分支并不以为然，他宣称猎食生物是由充满“原生质体液”而非细胞组织的圆柱形管道组成的被子状生物。这样解释，猎食生物似乎是外来的——更像是外星生物而不是动物——这正是道夫的观点。 1992 年，他正式提出 Vendobiont 是一个与动物不同的灭绝王国，这是一项宏观多细胞生物实验，在地质学上一度风靡一时，但最终失败了。早期对 Vendobiont 的解释只让人大吃一惊；而 Dolf 的解释却激起了人们的愤怒，并因此激发了新一代的研究。

纳玛化石展示了毒生生物的奇特形态，但其他地方的化石则展示了它们真正的多样性。Charniodiscus是一种这种引人注目的化石首次发现于澳大利亚。与Rangea一样，它的形状像叶子，有一个大的（三英寸）盘状的固着器，将原本直立的轴固定在海底。三十到五十个侧枝从中心轴的两侧成排分布，每个分支的一面都有一个带有平行凹槽的瓣片。整个化石可以长一英尺多。在 Seilacher 看来， Charniodiscus是一种典型的 vendobiontid 外来生物。但阿德莱德大学受人尊敬的古生物学家理查德·詹金斯 (Richard Jenkins) 将Charniodiscus更传统地解释为一种群居刺胞动物，其组织方式与活的海笔很像。（然而，与活的海笔不同， Charniodiscus的分支融合在一起形成一个完整的表面。）

Charnia最早发现于英国的 Charnwood 森林，现在也发现于纽芬兰、澳大利亚和俄罗斯，它与Charniodiscus外表相似，但没有中心轴；它的枝条由平行排列的管状单元组成，行间紧密连接，形成复杂的拼接表面。Phyllozoon也是拼接的，但显然像一块微型地毯一样铺满了海底。

研究最透彻、因而争议也最激烈的毒生生物或许是狄更逊水母，它广泛分布于澳大利亚和白海。狄更逊水母（[图 7c](#pl_7) ）是一种椭圆形化石，由圆柱形管道组成，这些管道沿长轴连接在一起，形成一个连续的表面；这些样本可能小如一分钱，大如火鸡拼盘，但厚度不超过几毫米。一条狭窄但明显的脊线贯穿长轴中间。格拉斯纳在南澳大利亚博物馆的同事玛丽·韦德首先将狄更逊水母描述为环节动物，将横管解释为身体节段，将中央脊线解释为肠腔。她提出现存的环节动物Sphincter是其现代对应物，尽管这种蠕虫的扁平形状在该门内极不寻常（而且一点也不原始）。相反，米沙·费东金（Misha Fedonkin）是一位和蔼可亲的俄罗斯人，他让白海化石成为焦点，他认为狄更逊水母的管状部分沿着中心轴相交，但并不相交。如果费东金是正确的——不止一位格莱斯纳的弟子对他的解释提出质疑——狄更逊水母就不可能是环节动物。当然，对道尔夫·赛拉赫来说，狄更逊水母只是又一个灭绝的吸血生物。

狄更逊水母是蠕虫还是失败的实验？熟悉的动物还是与现存无脊椎动物只有远亲关系的灭绝生命形式？解释并不容易，而且我很容易找到反对我所持观点的人。但一些线索有助于解开这个谜团。加州大学洛杉矶分校的 Bruce Runnegar 和南澳大利亚博物馆的 Jim Gehling 发现了折叠的标本，表明狄更逊水母具有灵活的身体。少量化石也证明管道可以收缩，因此一定含有肌肉细胞。而罕见的管道标本中，管道被撕开但仍保留着圆柱形，这表明填充这些结构的东西不是“原生质体液”。这是对吸血虫假说的一次打击。另一方面，狄更逊水母没有显示出环节动物所期望的器官系统的证据：内侧脊末端没有嘴，没有毛发状刚毛，也没有疣足（海洋环节动物体节上的短小腿状附肢）。在游戏早期，人们可以将这种缺失归咎于保存，但现在这种说法行不通了。我们看到的基本上就是那里曾经有的东西。

埃迪卡拉纪岩石中含有可能由较小的狄更逊水母留下的足迹，但很少有足迹可以与较大的样本联系起来，即使从理论上讲也是如此。显然，狄更逊水母躺在沉积物表面，但并没有在上面移动，这与蠕虫非常不同。还有一个观察结果支持狄更逊水母是一种吸血生物的解释——它的管道排列与三叉纳马化石Swartpuntia的扇形翅膀非常相似。

我承认，在解释这些令人困惑的化石时，我有些不确定。毒生生物似乎不像现代藻类那样发展，它们看起来也不像活的蠕虫。但我也不相信它们像雪莱的奥兹曼迪亚斯雕像一样，记录了一个古老土地上消失的王国。另一种选择是什么？从兰格亚和Charniodiscus得到启发，我怀疑大多数毒生生物都是群居动物，至少与现存的刺胞动物有广泛的亲缘关系。今天，从漂浮在海面上的僧帽水母（它的浮标、刺状触手和生殖结构都是解剖学上完整的个体），到在海底大量繁殖的大型珊瑚礁和精致的海扇，群居性在刺胞动物中很普遍。由于缺乏发达的器官系统，刺胞动物通过在群落内区分个体来实现复杂性，毒生生物可能也是如此。

管状的管状个体在管状群落中一定具有简单的解剖结构，但与现存的刺胞动物一样，它们可能既有神经网络，又有功能协调的肌肉细胞。此外，管内结构健全的物质可能是一种惰性物质，如水母中的“果冻”。而且，正如曼荷莲学院的马克·麦克梅纳明首次推测的那样，管状生物可能从共生藻类或细菌中获取营养，就像许多现存的刺胞动物一样（再次）。“可能”，“也许”——很多东西仍然超出我们的理解范围，令人难以捉摸。然而，通过将管状生物的复杂形状视为由单个简单动物建造的群落，我们可以将大多数（如果不是全部）这些化石解释为一个单一进化枝的成员，并且这个进化枝早已消失。我怀疑管状生物并不是与动物界相似的灭绝物种，而是记录了具有现存刺胞动物中部分但不是全部特征的早期动物。 （刺胞动物的特征包括在毒生生物中没有发现的嘴巴，嘴巴周围有触手。）事实上，在对灭绝王国假说的有限撤退中，Dolf Seilacher 和耶鲁大学的 Leo Buss 提出了这种可能性。

众所周知，夏洛克·福尔摩斯认识到了缺失的重要性——缺失的线索和没有发生的事情：

“还有什么其他事情你希望我注意的吗？”   
“关于那条狗在夜间的奇怪事件。”   
“那条狗在夜间什么也没做。”   
“这就是那件奇怪事件，”歇洛克·福尔摩斯说道。

纳玛和其他最新的元古代岩石中也缺少化石，最明显的缺失化石是那些在仅晚于 1000 万至 2000 万年沉积的寒武纪岩石中发现的化石。埃迪卡拉纪盘状化石和吸血生物表明，刺胞动物在最新的元古代生态系统中很常见，但三叶虫、软体动物、腕足动物……我们的祖先在哪里呢？

缺乏证据是具有启发性的，但我们什么时候才有理由将其解释为缺失的证据呢？答案一如既往地在于取样。寒武纪岩石告诉我们复杂动物在何处、在何种条件下变成了化石，只有当我们彻底搜寻了所有正确的元古代岩石后，我们才能对缺失化石的进化解释充满信心。

寒武纪岩石中含有浅海道中栖息的解剖学和行为学上复杂的动物的足迹、踪迹和洞穴；在科图伊坎河沿岸的悬崖上，随着我们爬上寒武纪序列的更高层，它们的数量和多样性急剧增加。纳马砂岩中还含有早期动物在海底表面下富含细菌的沉积物中移动时留下的足迹和踪迹。这些足迹又小又简单——大小和形状与随意掉落在海底的意大利面条差不多（[图 10.2](#fig10_2) ）。这些足迹与沉积物表面平行，很少深入到哪怕是中等深度。但是，根据对现存的足迹形成者的观察，似乎大多数这些足迹都是由比海葵和水母更复杂的生物留下的。留下这些足迹的动物有一个共同的显著特征——身体两侧对称，只有一个对称平面从头到尾。两侧对称动物（[第 11 章](#Top_of_20_ch11_xhtml)将进一步讨论）包括从三叶虫到脊椎动物的所有解剖结构复杂的后生动物。遗迹化石证明了它们在元古代晚期海洋中的存在。两侧对称动物是否也潜伏在埃迪卡拉纪的印迹中？



图 10.2.最新元古代海道中两侧对称动物留下的简单足迹化石。标本来自南澳大利亚。每条足迹的宽度略大于 1 毫米。

来自澳大利亚和白海的一些化石既不是盘状生物也不是吸血生物，它们为更复杂的动物提供了狩猎场。例如，三臂藻是一种圆形的铸模，可能很容易与埃迪卡拉纪盘状生物混为一谈，只是它有三条大凹槽，这些凹槽从中心向外螺旋延伸，不断分支。连同来自白海的少量相关化石，三臂藻与海绵动物、刺胞动物或棘皮动物有着不同的亲缘关系。然而，它的亲缘关系仍然存在问题——三部分对称在现存动物中很少见。从功能上讲，类似运河的内部结构表明这种动物会将大量海水冲入体内，就像今天的海绵一样。

更有希望的是其他或多或少与节肢动物相似的小化石。Parvancorina由盾状模具组成，大部分长度不到半英寸（[图 10.3](#fig10_3) ）。外缘有明显的边缘，而内部则显示出 T 形脊，其顶部沿着圆形（前？）边缘弯曲；盾牌下方可以看到有时被解释为腿的模糊线条。Parvancorina肯定表现出双侧对称性，看着它，人们很难不联想到三叶虫。但当然， Parvancorina不是三叶虫，虽然它具有某些让人联想到该群体的特征，但它缺乏三叶虫、龙虾、螃蟹和所有其他节肢动物所具有的许多其他特征。



图 10.3。 Parvancorina是一种有问题的化石，从表面上看（我认为，只是表面上）与三叶虫相似。

的其他化石也有同样的情况，包括Praecambridium和Vendia。Spriggina以埃迪卡拉纪先驱 Reg Sprigg 的名字命名，在这方面尤其引人注目；它两英寸长的身体有两个节段，还有一个圆形的头盾——非常像节肢动物。Dolf Seilacher 满怀希望地将它解释为由互锁管组成的 vendobiont，但许多其他古生物学家认为 Spriggina是一种分段、双侧对称的动物，如果不是真正的节肢动物，那就是“节肢动物”。

最后，还有金伯雷拉，一种小型生物，外形类似于保存在岩石中的熏制贻贝。据中央阿肯色大学的米莎·费东金和本·瓦格纳称，这种相似性绝非巧合。他们认为金伯雷拉是一种双侧对称的生物，拥有用于运动的肌肉足、充满内脏器官的袋状身体和覆盖背部的坚韧有机外套膜。这些特征都出现在软体动物门中，软体动物门包括贻贝和蛤蜊，以及蜗牛和鱿鱼。然而，与斯普里吉纳一样，金伯雷拉缺乏与其相比的现存动物的其他特征。

这样的化石既让人兴奋又让人沮丧——兴奋是因为它们闪现出熟悉的生物学特征，沮丧是因为它们熟悉的特征以完全陌生的组合出现。然而，如果我们能放下在元古代化石中发现现代动物的冲动，接受埃迪卡拉纪的形态，平衡就会强烈地倾向于兴奋。我从埃迪卡拉纪化石（如Kimberella和Spriggina）中得到的明确感觉是，它们保留了寒武纪动物被标记为“现代”的特征组合的早期阶段。埃迪卡拉纪物种还没有到达那里，但至少有些物种正在向那里迈进。

将元古代-寒武纪边界下方的简单遗迹化石与上方发现的更丰富、更多样化、更复杂的足迹和洞穴进行对比，可以支持这样一种观点，即寒武纪初期确实发生了一些大事。但我们对寒武纪多样性的认识大部分来自保存在碳酸盐岩中的骨骼。纳马群含有大量石灰岩；因此，它提供了一个进一步检验进化模式。纳马碳酸盐岩中是否含有古代骨骼？如果是，这些化石是否确立了元古代和寒武纪动物之间的生物连续性，还是强化了两者之间的差异？

一代又一代的古生物学家都把矿化骨骼的起源视为寒武纪生命大爆发的同义词。然而，1972 年，杰拉德·杰姆斯 (Gerard Germs) 证明这种观点是错误的。在纳米比亚进行实地研究时，杰姆斯在纳马石灰岩中发现了由碳酸钙构成的小管（[图 10.4a](#fig10_4) ）。杰姆斯将这些化石命名为“云状体”，以纪念普雷斯顿·克卢德 (Preston Cloud)，并确认了两个物种，其中一个以他母亲的名字命名。Cloudina hartmannae和C. reimkeae大小不同 - 前者长一两英寸，宽四分之一英寸；后者小二分之一 - 但它们具有共同的组织。这些化石是轻微弯曲的圆柱体，装饰有紧密但不规则间隔的向外突出的凸缘 - 整体类似于一系列堆叠在另一个内部的小漏斗。蚯蚓（蚯蚓的远亲）生活在这种管状结构中，但更简单的动物也能形成矿化管。事实上，在中国发现的稀有样本有分支，这表明Cloudina可能与埃迪卡拉纪盘状体一样与海葵和水母有关。骨骼壁很薄，似乎在生前就很灵活——Cloudina可能只长有一层薄薄的碳酸钙。

Cloudina很重要，因为它表明动物早在寒武纪开始之前就学会了如何构建矿化骨骼。但是我们希望从中得到多少启示？ Cloudina是一个奇点——一个证明寒武纪生物矿化规律的例外？或者，它是最新的元古代动物群的一部分，预示着寒武纪动物群的骨骼多样性？

最后，我们回到约翰·格罗茨金格绘制的纳马礁。这些礁石在野外令人惊叹——高达 200 英尺的巨大岩块从沙漠地面升起，是近几千年来被侵蚀剥落的页岩所侵蚀而形成的（[图 10.1](#fig10_1) ）。礁石的建造者是微生物，可能包括藻类和蓝藻，但骨骼形成动物也在平坦海底高处的狭小空间中找到了幸福的家园。纳马礁中动物化石丰富，从风化岩石表面的横截面判断，它们有各种各样的形状和大小（[图 10.4b](#fig10_4) ）。管状化石很常见，但只有少数显示出凸缘，表明它们是Cloudina 。更常见的是圆形杯状化石，宽度可达一英寸左右。然后是杯状化石，上面是杯状，下面是管状，还有具有明显六边形对称性的化石。

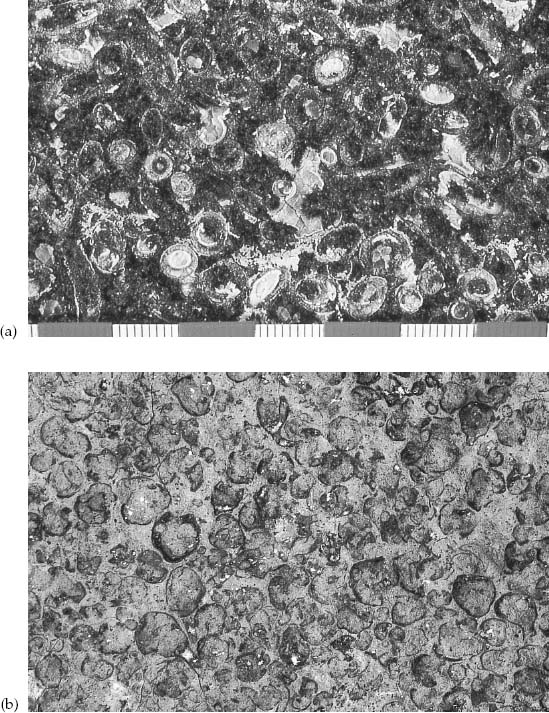


图 10.4.纳马群微生物礁中的钙化化石。（a） Cloudina ，管状化石被碳酸钙轻微矿化。（b） Namacalathus种群展示了纳马石灰岩中岩石表面的各种形状。请注意上图中的厘米比例尺。

约翰和我花了几个小时沿着这些珊瑚礁爬行，试图弄清楚当时存在着哪些种类的动物以及有多少种不同的物种。这些问题在实地很难解决，因为化石不能从包含它们的岩石中分离出来。为了找到答案，我们不得不把大块岩石运回剑桥，约翰在那里设计了一个系统来将每块岩石的表面处理成光滑的表面，然后慢慢地每次磨掉 25 微米，每次磨掉后都拍摄一张精心配准的数字照片。使用最初为医学研究开发的软件，数字化横截面库被组装成三维虚拟化石（[图 10.5](#fig10_5) ）。韦斯·沃特斯是麻省理工学院的一名聪明学生，他热爱物理，但内心却对古生物学情有独钟，他做了大部分工作。

计算机模型栩栩如生，仿佛在某种虚拟水流中上下摆动。重建的化石看起来像灵活的酒杯，带有圆柱形的柄，向上打开后变成一个直径达一英寸的圆形杯。六个（很少是七个）间距均匀的孔在杯子上形成六边形图案。与Cloudina一样，这些杯壁薄而灵活，因此只能轻微矿化。显然，早期动物几乎不需要坚固的矿物骨骼来保护其后代免受掠食者的伤害。

有了虚拟化石，我们可以在任何平面上模拟横截面。考虑到挤压和弯曲，礁石表面看到的几乎所有管状、杯状和高脚杯状结构都可以解释为单一形状的切片。杯状水母是水母（再次）的近亲，它们附着在现今海洋中的海藻上，至少可以为纳马化石提供一般指导。

显然，克劳德纳并不是纳马海道中唯一的骨骼形成者。纳马卡拉瑟斯（Namacalathus ）——“纳马杯”——在海底微生物群落遍布的任何地方都繁衍生息，持续的研究表明，其他成矿物种也存在，包括在珊瑚礁裂缝中定居的珊瑚状动物。但同样明显的是，多样性是有限的。我们可能在纳马的珊瑚礁中发现了大量新化石，但没有双壳类或节肢动物，也没有腕足类或棘皮动物。当我们搜索了所有能找到的地方时，最新的元古代生命看起来仍然与寒武纪非常不同。

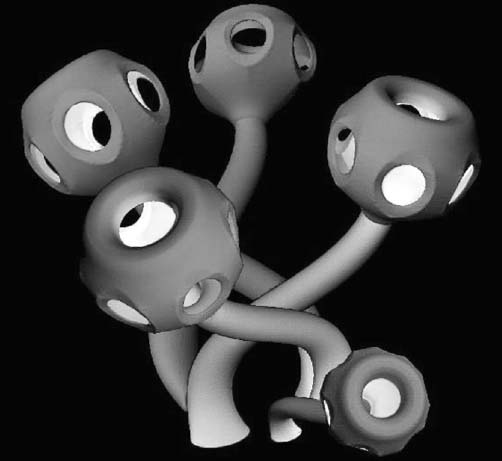


图 10.5. Namacalathus的虚拟化石，根据文中所述，通过数字化图像重建而成。（图片由 Wes Watters 生成）

在纳米比亚一个阳光明媚的午后，约翰·格罗茨金格和我漫步在一座孤零零的山顶上，再看一眼这里或任何地方暴露出来的一些最年轻的元古代岩石。岩石上满是化石：毒生生物Swartpuntia和Pteridinium 、钙质Cloudina和Namacalathus ，以及多样性适中的遗迹化石。这些化石保存了动物的记录——但这些动物明显是元古代的，与在科图伊坎悬崖上发现的多样而复杂的无脊椎动物大不相同。最显眼的纳马化石之于寒武纪动物，就如同恐龙之于我们下面平原上吃草的哺乳动物——是生态前身，但不是直系祖先。

纳马化石给达尔文带来了一丝安慰，达尔文认为寒武纪的复杂性在漫长的元古代时期逐渐形成。现在看来，寒武纪海洋中常见的生物只是在寒武纪开始时才出现的。达尔文的解决方案首先考虑的是科图伊坎河，它有什么问题？到元古代末期，动物多样化发展到了什么程度？是什么开启了寒武纪世界？

|  |  |
| --- | --- |
| 11 | 寒武纪重现 |

现代动物的复杂形态只出现在寒武纪，形成时间至少为 1000 万至 3000 万年。对发育遗传学的新见解有助于我们了解寒武纪进化的速度和方式，但我们也需要考虑生态因素——包括让早期变体在海洋中站稳脚跟的宽容生态，以及引导后续多样化的物种间生态相互作用。

我们将永不停止探索  
，而所有探索的终点，  
都将是到达我们出发的地方  
，并第一次了解这个地方。

—TS艾略特·  
利特尔吉丁

这是最后一次，我们将木筏停靠在岸边，急切地想在直升机低沉的嗡嗡声响起之前，探索最后的一块露头，因为这标志着又一个野外考察季的结束。我们把木筏固定在溪边的鹅卵石上，欣赏着眼前拔地而起的灰金色悬崖。这些岩石看起来很熟悉，事实也确实如此。穿越地球和 30 亿年的历史，我们再次来到科图伊坎河沿岸的寒武纪悬崖。但现在，正如艾略特所理解的，我们可以用新的眼光看待它们，从而以新的方式认识它们。事实上，我们的漫游揭示了寒武纪进化的基本事实：生命有着深厚的前寒武纪根源，但寒武纪动物的复杂形态却并非如此。在寒武纪之前，没有任何事物能与寒武纪相提并论。

寒武纪生命大爆发是前寒武纪进化的顶峰但也有背离之处。我们能否建立一种既能捕捉寒武纪生物学的连续性又能捕捉其革命性的理解？

要了解元古代结束时生命处于什么位置，以及在随后的寒武纪生命发生了怎样的变化，我们需要一张地图，而进化生物学一如既往地通过系统发生学来提供这张地图。我在[第二章中指出](#Top_of_10_ch2_xhtml)，解剖学和形态学很早就揭示了一些动物群体之间的关系，但了解鸟类、蛤蜊和绦虫等完全不同的生物如何相互关联，多年来一直是动物学家面临的难题。胚胎学有所帮助——例如，蛤蜊和多毛类蠕虫成年时几乎没有共同的特征，但幼虫时却有很多共同的特征。但只有在分子生物学时代，动物系统发生学中最困难的问题才开始得到解决。[图 11.1](#fig11_1)显示了目前所理解的动物树。我们可以利用结构、功能和发育作为支撑点，在攀登过程中引入化石，以此来攀登它。

动物并非只是过度生长的原生动物，如果是的话，它们可能就不会成功。但是，后生动物做了哪些不同的事情，使它们能够在拥挤的星球上繁衍生息呢？进化树的早期分支突出了多细胞生物的成就。

已知的与动物最近的亲属是领鞭毛虫，一种不寻常的群落形成原生动物群。领鞭毛虫细胞的鞭毛周围有一个独特的环圈，很像伦勃朗画作中的荷兰市民。海绵食物采集细胞上也有类似的环圈，长期以来，人们一直认为领鞭毛虫起源于动物。但并非所有海绵细胞都具有这一特征，这凸显了领鞭毛虫与动物之间的明显差异。在动物中，来自单个受精卵的许多细胞在形式和功能上各不相同，这使得后生动物能够以原生动物无法比拟的方式“同时处理多项任务”。

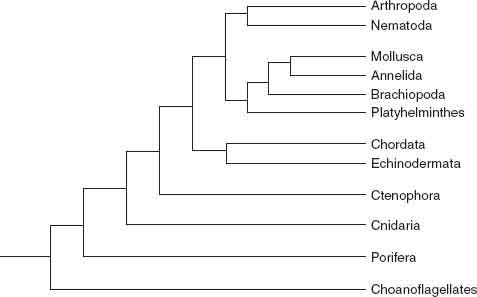


图 11.1.分子系统发育表明的动物门之间的进化关系。

海绵不只是产生不同类型的细胞，它们将这些分化的细胞排列成更大的结构，以促进食物的收集和气体交换。海绵通常长成花瓶状，中间是空心的，壁是多孔的，顶部有一个开口。排列在内表面的领细胞会同步跳动，形成水流，带来食物颗粒并带走废物。扁平细胞的马赛克铺满了外表面，而变形虫状细胞则巡逻在中间的凝胶状区域，分泌纤维蛋白，在某些情况下，还会分泌相互连接的针状体的矿化骨架。

海绵无疑在晚元古代发生了分化，但它们在埃迪卡拉群落中并不常见。只有在元古代-寒武纪边界附近矿化骨骼的进化，海绵才在古生物学中占据重要地位；骨骼化石记录了门内寒武纪的戏剧性多样化。一些早期的海绵分泌硅质骨针——今天发现的五千种海绵中超过 90% 形成了二氧化硅、蛋白质（想想沐浴海绵）或两者兼有的骨骼。另一组一直延续到现在，形成了碳酸钙骨针，有时是巨大的骨骼。分泌碳酸盐的海绵被称为古蓝藻，是早寒武纪海洋中最具多样性的动物之一，但大规模灭绝在中期使它们的数量锐减，由于未知原因，该群体在寒武纪结束时完全消失。从生态系统主导到进化的死胡同，只用了 2000 万年——sic transit gloria mundi。

在进一步研究之前，我们需要解决一个基本问题：多细胞生物在生长过程中如何区分它们精致复杂的身体？复杂的多细胞生物需要细胞间的凝聚力、细胞间的通讯以及在发育过程中控制细胞分化的遗传程序。凝聚力使分裂细胞不会分散，从而实现支撑多细胞功能的精确空间组织。在海藻和植物中，由纤维素或其他多糖构成的细胞壁将相邻细胞粘合在一起。然而，动物细胞没有细胞壁，因此必须部署一组细胞外分子使细胞相互粘附；胶原蛋白（构成人类软骨的蛋白质）就是一个典型的例子。海绵产生大量细胞外蛋白质，将细胞粘合成花瓶；更复杂的动物表达类似的蛋白质，但种类更多。

在复杂的藻类和陆生植物中，细长的细胞质链通过细胞壁上的微小开口将相邻细胞连接起来，为细胞间通讯提供了直接的途径。在动物中，称为间隙连接的分子通道也起着同样的作用。此外，嵌入细胞膜的蛋白质结合化学信号，引发连锁反应，将分子信息传递到细胞核。因此，细胞表面蛋白质促进了通讯和凝聚力，使细胞群能够以协调的方式发挥作用。

沟通也是动物发育的关键，受精卵发育成解剖结构复杂的成体，这是一个了不起的过程。当受到压力时，许多单细胞真核生物会用保护壁覆盖自己，暂停除最关键的细胞活动之外的所有活动。也就是说，它们会根据来自环境的信号分化成一种独特的细胞。外部信号也会指导动物的细胞分化，但在这种情况下，信号来自邻近的细胞。一组相对较少的基因，有时被称为发育工具包，协调细胞分裂、细胞分化甚至程序性细胞死亡的精确模式，这些模式实际上形成了心脏和大脑。在大多数情况下，这些基因不是负责构建特定结构的分子木匠。它们是中层管理者，从一个基因接收指令，然后将其传递给下一个基因。因此，程序性发育是根据复杂的基因相互作用网络进行的，这些网络共同调节生长。海绵的基因工具包相对简单，而苍蝇或哺乳动物等复杂动物的基因工具包则更为复杂。类似的监管网络指导植物和藻类的发育，尽管参与的基因有很多不同。

海绵动物是动物树的一大枝，其他动物都属于另一枝。1而更复杂的动物又可以分为两个主要分支，即刺胞动物和两侧对称动物（[图 11.1](#fig11_1) ）。我们在第 10 章中了解过这些群体[。](#1_17)[刺](#Top_of_19_ch10_xhtml)胞动物包括水母、珊瑚、海笔和其他为许多埃迪卡拉纪化石提供结构类似物的分类单元；两侧对称动物主要从埃迪卡拉纪沉积物中的足迹中得知，如今包括从扁虫到鲸鱼等范围惊人的物种。

作为一个群体，刺胞动物明显比海绵复杂得多——它们拥有更多类型的细胞，包括肌肉细胞和简单的神经网络。此外，在刺胞动物（和两侧对称动物）中，细胞外蛋白质将细胞结合成称为上皮的连贯薄片，将动物体分成多个区域。因此，与海绵不同，刺胞动物可以形成离散的组织。

所有刺胞动物都遵循一个简单的身体结构——空心的碗状或圆柱体，开口（口）周围有臂状的触手。在发育早期就会分化出的两层组织分布在身体的内外表面，中间夹着胶状物质（水母的“果冻”）。外面的组织称为外胚层，含有肌肉细胞、神经和刺胞细胞，这些特化细胞配备有微小的带毒叉，盘绕着随时准备行动。（如果你曾被水母蛰过，就会对刺胞细胞有第一手的体验。）内胚层布满了分泌消化酶的细胞。刺胞动物不会构建像哺乳动物的心脏或胃那样整合几种组织的复杂器官。然而，如[第 10 章所述](#Top_of_19_ch10_xhtml)，它们以另一种方式获得了复杂性——通过在群体内分化出功能特化的个体。

总的来说，肌肉细胞、神经和刺胞细胞为动物功能开辟了一条新道路。海绵过滤海水以收集食物颗粒，但刺胞动物是捕食者，用布满鱼叉的触手捕捉猎物并将其塞入内腔进行消化。（如前所述，珊瑚礁和其他一些刺胞动物已经开始养殖，将共生藻类融入其组织中。尽管如此，刺胞动物从根本上来说还是通过捕捉食物来收集食物。）水母及其亲属也会移动，进一步帮助捕猎。

有些原生动物会捕捉并吞食其他细胞，但对于动物而言，捕食则呈现出一种全新的维度。原生动物可能会吞食单个或成把的细胞，但动物通过用梳状器官过滤海水，可以捕获成千上万个细胞。而且大体型不再是安全的避难所。动物和微生物都必须避免被捕获，海藻则必须应对被掠食。实际上，食肉动物成为有效环境中极其重要的组成部分。捕食者和猎物之间随之而来的军备竞赛推动了 5 亿多年的进化。

许多埃迪卡拉纪化石可能与刺胞动物有关，尽管大多数似乎代表了这一分支中早期和已灭绝的分支。现代海洋中生活着大约一万种刺胞动物。

其余动物种类（包括人类在内的 2000 万种）都[属于](#2_9)两侧对称动物。两侧对称动物与刺胞动物有三个基本区别。如[第 10 章所述](#Top_of_19_ch10_xhtml)，一个对称平面将两侧对称动物的身体从头部（大多数两侧对称动物或多或少已经分化）到尾部分为左右两侧。此外，在发育早期，两侧对称动物会分化出三个而不是两个细胞层——外胚层分化出皮肤和神经细胞，内胚层分化出消化系统，中间的中胚层会分化出肌肉和生殖系统等。与刺胞动物一样，两侧对称动物也会形成组织。然而，与刺胞动物不同的是，两侧对称动物会将组织结合在一起进入复杂的器官，再次开辟新的和多样化的功能可能性。

刺胞动物可能发明了动物捕食，但两侧对称动物却将其完善。随着器官系统的出现，动物有了快速游泳的能力；肌肉附属物可以抓住和抓住猎物；嘴里排列着下颚、牙齿或锉齿器官；复杂的感觉器官，包括聚焦良好的眼睛；尤其是大脑能够协调所有这些系统的复杂相互作用。

捕食行为的增加加剧了保护的需要。一些动物通过躲藏来躲避捕食者。另一些动物则分泌毒液。第三种解决方案是由许多不同的研究小组独立发现的，即盔甲——含矿物质的骨骼，可以抵御牙齿和爪子的攻击。Cloudina和 Namacalathus表明，至少有一些晚元古代动物有轻度钙化的覆盖物，但骨骼在寒武纪才真正开始出现。这对生物学的影响是巨大的，加剧了进化的军备竞赛，并挑战捕食者进化出可以突破猎物防御的结构。矿化的骨骼还开辟了新的功能途径——例如，穴居蛤蜊用它们的壳挖进沉积物。当然，这对古生物学的影响也是巨大的。骨骼在沉积岩中保存完好，增加了它们的制造者留下化石记录的可能性。事实上，一些地质学家认为寒武纪大爆发反映了表观的进化——化石而非物种的爆发。但这些想法经不起仔细推敲。钙化化石在最新的元古代礁石中很常见，但它们并没有显示出寒武纪和更年轻的岩石中所发现的多样和形态复杂的迹象（[图 8](#pl_8) ）。用磷酸钙复制或在页岩中压缩的晚元古代化石甚至没有暗示即将到来的多样化。此外，除了任何骨骼之外，痕迹化石还记录了寒武纪动物行为的显著多样化（[图 11.2](#fig11_2) ）。正如瑞典自然历史博物馆的 Stefan Bengtson 所强调的那样，骨骼进化必须被理解为寒武纪动物生命多样化的重要组成部分。动物的骨骼由碳酸钙、磷酸钙、二氧化硅或只是聚集的沉积物颗粒组成——这是由复杂的捕食者的崛起推动的结构和生化创新。 （当然，考虑到速度、伪装和毒素等替代策略，并非所有动物都投资于矿化骨骼。只有大约三分之一的现代海洋动物形成了可保存的骨骼，而在寒武纪海洋中，这一比例可能甚至更低。）

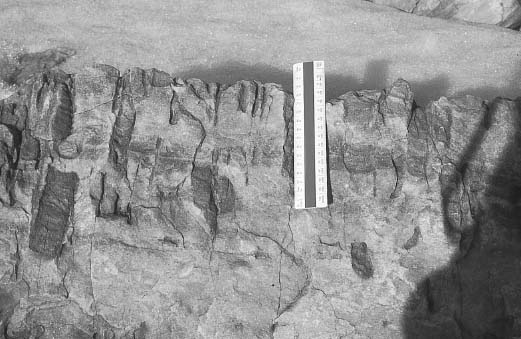


图 11.2。无脊椎动物在寒武纪海滩沙子中挖出的 U 形洞穴。多毛类蠕虫如今也挖类似的洞穴。

两侧对称动物的形态千差万别，但根据发育和分子数据，它们可以分为三大演化支（[图 11.1](#fig11_1) ）。基于幼虫发育的共同特征，19 世纪的动物学家将我们自己的门脊索动物门与棘皮动物（海星、海胆和海参）以及一个称为半脊索动物门的小门合并，形成一个称为后口动物的超群。分子序列比较支持这种门的进化聚类，并进一步将其余的两侧对称动物（称为原口动物）划分为另一对超群。节肢动物、线虫和几个小门被归为蜕皮动物门——该演化支中的所有动物在生长过程中都会形成外部角质层并蜕皮。另一个大进化枝被不恰当地命名为冠轮动物门 (Lophotrochozoa)，其中包括软体动物、蚯蚓、腕足动物和扁虫等独特动物。许多（但不是全部）动物的幼胚细胞呈螺旋状排列。

同一门类的所有生物成员都拥有一组分子和形态特征反映了它们从共同祖先（经过修改）而来的后代。例如，昆虫、甲壳类动物和蜈蚣看起来彼此非常不同，但它们都是基于分节的身体、关节附肢和硬化几丁质的外骨骼的单一建筑主题的变体。节肢动物与线虫或蛔虫密切相关——线虫体型微小但无处不在，包括钩虫病、象皮病和旋毛虫病的寄生虫。这两个门具有它们最后共同祖先的特征，包括早期发育的不同方面、蜕皮角质层和基因序列中的核苷酸顺序。另一方面，节肢动物和线虫看起来几乎没有什么不同——后者只不过是两端变细的小圆柱体。因此，它们的最后共同祖先一定是相对简单的生物，在细节上不像线虫，当然也不同于任何现存的节肢动物。同一门类中现存物种的最后共同祖先与两个姊妹门类的最后共同祖先之间的明显差异凸显了体型演化的一个基本点。系统发生中的分支点所描绘的谱系分化与谱系内复杂体型的演化构成了两种不同的现象。在节肢动物谱系分化与现存节肢动物最后共同祖先之间发生了大量生物学变化。

从节肢动物和线虫的最后共同祖先到具有可识别节肢动物体型的动物，其进化过程中充满了已灭绝的物种——可能是身体分节但没有几丁质骨骼或关节足的物种，或者是后来有分节和几丁质但没有关节附肢的物种。生物学家对这些进化中途站有自己独特的说法。有两个概念非常重要，可以算作雅各布·马利的又一组事实。

一个门（或纲，或任何其他演化支）的冠群包括该门现存成员的最后共同祖先及其所有后代（图11.3 [）](#fig11_3) 。因此，在最晚元古代或早寒武纪的某个时刻，存在着一个分裂成两部分的原节肢动物种群。随着时间的推移，一个亚种群演化出了蜘蛛、蝎子及其近亲。另一个亚种群进化成了甲壳类动物、昆虫及其近亲。原始种群的一些后代自己也灭绝了——例如，在古生代海道上穿梭的蝎子状板足动物。但随着这个创始种群的起源和随后的分化，现代节肢动物多样性的进程已经确定。

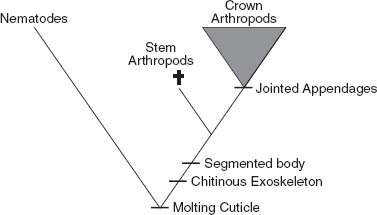


图 11.3。以节肢动物进化为例，说明茎群和冠群概念的图表。请参阅正文讨论。

连接冠群节肢动物和节肢动物与线虫谱系分化的已灭绝中途站被称为干节肢动物（[图 11.3](#fig11_3) ）。对于熟知现生动物细节的比较生物学家来说，干群和最后的共同祖先是从系统发育树推断出来的假想结构。但古生物学家却并非如此。在我们这个充满远古时间和化石的世界里，现生动物的祖先是真实存在的生物，它们会在早已消失的海洋中游泳、爬行或静静站立。我们不必想象它们；我们可以在岩石中看到它们，即使不是真正的血肉，它们也会以骨骼和压缩物的形式保存下来。古生物学，也只有古生物学，才能让科学家接触到干群物种，从而阐明复杂身体结构的演化。我们需要了解干群和冠群，才能解读寒武纪的记录。

埃迪卡拉纪的化石，如Kimberella和Spriggina ，与现代动物既有令人着迷的相似之处，又有令人沮丧的不同之处，很可能是生活在元古代末期海洋中的干对称动物。然而，直到寒武纪，我们才看到对称动物门的冠群成员。

我们如何理解寒武纪两侧对称动物世界的出现？基因网络所固有的进化可能性控制发育的因素——伯克利发育生物学家约翰·格哈特和哈佛细胞生物学家马克·基尔施纳称之为“可进化性”——有助于解释这一现象，生态学和可能的环境扰动的放大效应也有助于解释这一现象。这些因素引起了我们的注意，但首先我们需要了解寒武纪辐射最基本的方面——时间。

两侧对称动物门的冠群成员并没有在寒武纪 1 月 1 日出现。正如我们在科图伊坎悬崖看到的，寒武纪基底岩石仅包含有限的、有疑问的遗骸，大部分是由蠕虫状动物和可能的刺胞动物制成的小管。可能与节肢动物、软体动物或腕足动物有关的茎群出现得较晚，而它们的冠群出现得更晚。在过去的十年中，随着以麻省理工学院的 Sam Bowring 为首的地质年代学家对夹在含化石的寒武纪岩石中的火山灰层进行年代测定，到底晚了多少已经变得很清楚。足迹和踪迹表明，有关节的腿的动物出现在寒武纪的前 1000 万年内，但三叶虫（[图 8](#pl_8) ）直到 2000 万年前才出现。而冠群甲壳类动物和螯肢类动物（包括蜘蛛和蝎子在内的群体）可能没有早于约 5.11 亿年的记录，而当时寒武纪已经持续了 3000 多万年。

格雷厄姆·巴德和索伦·延森是两位古生物学领域的领军人物，他们认为节肢动物出现的模式也适用于其他两侧对称动物门。例如，在大约 1300 万年前的寒武纪形成的西伯利亚岩石中可以找到小的磷酸钙帽状贝壳。这些化石可以辨认出是腕足动物，但保存下来的贝壳结构细节表明，它们的肌肉系统和外套膜组织与任何现存的灯壳都不同（[图 11.4a](#fig11_4) ）。这两大腕足动物谱系的可能冠状成员直到 700 万到 1000 万年后才被记录下来。然后还有螺旋盾壳，这是一种袋状化石，表面覆盖着螺旋排列的碳酸钙板，可以在 5.2 到 5.25 亿年前的岩石中发现（[图 11.4b](#fig11_4) ）。螺旋盾壳类动物的进食结构和骨骼的微观细节清楚地表明它们属于棘皮动物门，但这些奇怪的化石与现存的任何棘皮动物都大不相同。冠群棘皮动物只出现在寒武纪晚期，甚至奥陶纪，这取决于人们对少量中寒武纪化石的解释。最后一个例子是软体动物门。埃迪卡拉纪的化石金伯拉可能是软体动物进化的早期中途站，原始软体动物制造的微小螺旋壳在寒武纪开始后几百万年形成的岩石中很常见（[图 11.4c](#fig11_4) ）。大约 1500 万年后，微小的干群蛤蚌和腹足类动物出现了，但所有古生物学家都熟悉的大型蛤蚌、蜗牛和头足类动物的壳床直到很晚的奥陶纪才成为沉积岩的显著特征。

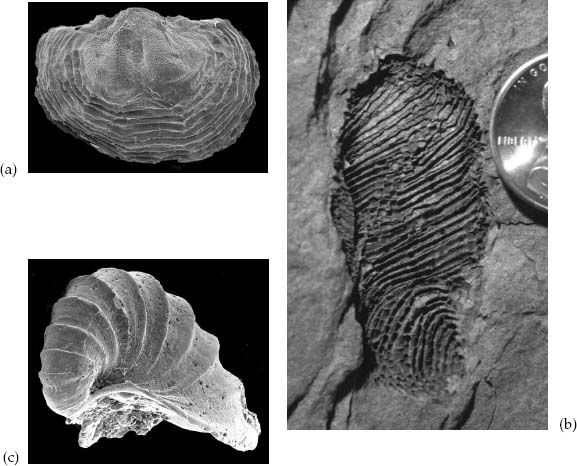


图 11.4。寒武纪化石被解释为两侧对称动物门或纲的干群。（a）早寒武世腕足动物。（b）螺旋盾状棘皮动物。（c）来自寒武纪基底岩石的螺旋卷曲软体动物。请参阅正文以了解讨论。（图片 (a) 由 Leonid Popov 提供；(b) 由 David Bottjer 和 Stephen Dornbos 提供；(c) 由 Stefan Bengtson 提供）

古生物学家最著名的化石使寒武纪进化成为焦点。伯吉斯页岩因其丰富的寒武纪动物而闻名。海绵、栉水母、多毛类蠕虫、棘皮动物、腕足动物、节肢动物甚至类似文昌鱼的脊索动物的详细压缩模型告诉我们，到伯吉斯时代，两侧对称动物门内已经发生了大量的体型进化。但这些遗骸与许多难以理解的难题共享同一层位，挑战了古生物学家的理解。两英寸长的Opabinia （[图 11.5a](#fig11_5) ）像任何优秀的节肢动物一样有几丁质覆盖的节段和羽状鳃，但它没有腿，更糟糕的是，它有五只眼睛和一个抓握的喙。类似鼻涕虫的Wiwaxia （[图 11.5b](#fig11_5) ）身披几丁质鳞片的锁子甲，同样怪异。奇虾（[图 11.5c](#fig11_5) ）也是如此，它是一种巨大的（长达两英尺！）捕食者，其特点是身体分节，扇形的叶片代替了腿，但头部下方有一对关节附肢，可以将食物塞进奇怪的横膈膜状嘴里。

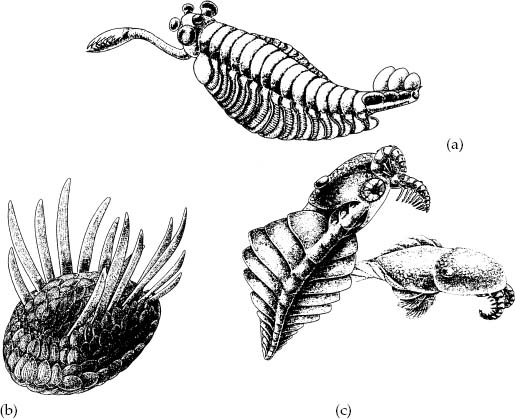


图 11.5。中寒武纪伯吉斯页岩的“奇观”。（a） Opabinia 。（b） Wiwaxia 。（c） Anomalocaris 。（摘自 SJ Gould 的《奇妙的人生》 ，WW Norton and Company, Inc. 出版，经许可转载）

在《美好人生》中，斯蒂芬·杰伊·古尔德专注于奥帕宾尼亚，认为它是伯吉斯化石生物学解释的关键。3 [Steve](#3_3)特别关注那些将Opabinia与现存动物区分开来的特征——奇怪的喙和科幻般的眼睛。因此，他将这块化石归类为一个灭绝的门，就像 Seilacher 的 vendobionts 一样，但更年轻（并且属于两侧对称动物的范畴）。Steve 同样将Wiwaxia、Anomalocaris和其他“奇怪的奇迹”解释为灭绝的身体结构，与现代海洋中看到的任何生物都不一样。

我们承认有些伯吉斯动物非常奇怪，但它们并非完全是外星生物。毕竟，欧巴宾虫的分段身体和几丁质外骨骼表明其与真正的节肢动物存在进化关系。奇虾有分段的躯干、几丁质外骨骼和关节附肢（至少在头部）。无论是否奇怪，这些化石都是干群，可以让我们一窥现代节肢动物的形成过程——前面提到的节肢动物进化假设中转站的具体遗骸。4[而且](#4_3)，正如 Nick Butterfield 所展示的， Wiwaxia鳞片具有微观结构，可以将其与多毛类蠕虫联系起来（也可能与它们的进化表亲软体动物联系起来）。甚至一度被认为代表两侧对称动物门冠群的伯吉斯化石，经过进一步研究，似乎也包括干类群。例如， Aysheaia pedunculata是一种小型化石，长期以来被认为是早期天鹅绒虫，它有嘴和末端附属物，类似于今天在密切相关的缓步动物或水熊门中发现的那些。

那么，伯吉斯富含茎的化石有多古老呢？伯吉斯露头中没有发现灰层，但与其他年代久远的层序的生物地层对比表明，这些雄伟的动物生活在大约 5.05 亿年前，也就是寒武纪开始后近 4000 万年。5[因此](#5_3)，伯吉斯页岩是一座纪念碑这对干群动物的持续存在和冠群两侧对称动物门的出现都至关重要。寒武纪开始 4000 万年后，进化中途站仍然在海洋环境生态中发挥着重要作用。对于许多两侧对称动物门来说，冠群物种直到大约 1500 万至 2000 万年后才开始在海洋群落中占据主导地位，当时奥陶纪时期物种多样性急剧增加。

总结一下，在寒武纪前半期，在 1000 万到 3000 万年间，节肢动物、腕足动物、软体动物甚至脊索动物等可识别的体型都已成型（[图 11.6](#fig11_6) ）。此后，在寒武纪的剩余时间里，持续的进化形成了如今在两侧对称动物门和纲的冠群中看到的协调特征。总共大约 5000 万年。我们应该将这个时间段视为令人不安的短还是无趣的长？寒武纪生命大爆发真的存在吗？

有些人将这个问题视为语义问题——任何历时数千万年的事情都不可能“爆发”，如果寒武纪动物没有“爆发”，也许它们并没有做出任何不同寻常的事情。寒武纪的进化速度肯定不是卡通般的快——这并不奇怪。但任何曾经穿越过厚厚的元古代页岩或石灰岩的人都不会怀疑寒武纪事件改变了地球。寒武纪身体结构进化可能花了 5000 万年，但这 5000 万年重塑了30 多亿年的生物历史。

如果我们不认为寒武纪的进化过程进展太慢，毫无趣味，那么我们是否应该担心这一切发生得太快呢？我们是否需要假设某种独特但不太为人理解的进化过程来解释现代动物的出现？我认为不需要。寒武纪有足够的时间来完成元古代所没有完成的事情，而无需调用种群遗传学家未知的过程——对于每隔一两年产生新一代的生物来说，2000 万年是一段很长的时间。寒武纪进化的解释必须在其他地方寻找，在发展和生态交汇的地方。

在传统和方法上，古生物学和分子生物学处于生命科学的对立面。然而，在过去十年里，生物学研究的连续性已经回溯到自身形成一个圆圈，使古生物学家和分子生物学家进行密切和相互交流的接触。我们已经在分子系统发育和地球深处历史的相互作用中看到了这种联系的证据。古生物学家和发育生物学家对身体结构进化的共同兴趣进一步加强了这种联系。因为，如果化石确立了早期动物多样化的地层模式，发育遗传学就表明了这种进化是如何完成的。

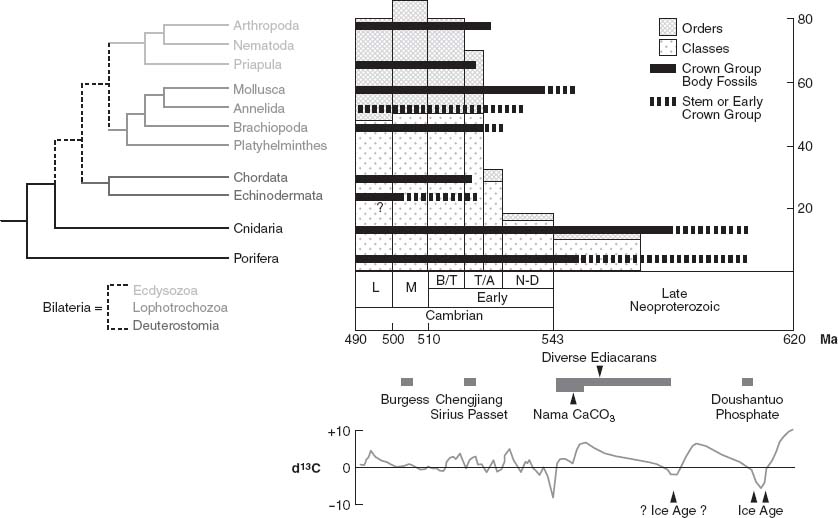


图 11.6.动物系统发生和寒武纪演化的总结，展示了现存门类的茎群和冠群成员的首次出现，以及整个寒武纪的动物多样性。为了帮助[第 12 章的讨论](#Top_of_21_ch12_xhtml)，还展示了元古代-寒武纪边界的碳同位素记录。（经 AH Knoll 和 SB Carroll 许可转载，1999 年。早期动物进化：比较生物学和地质学的新观点。科学284：2129-2137。版权所有 1999 美国科学促进会）

让我们回到前面介绍的发育工具包。生物学家通过研究实验室遗传学的“主力”——果蝇，学到了很多关于发育的知识。与所有动物一样，果蝇的发育是通过细胞增殖和单个细胞命运的指定进行的。细胞分化的最终动作是基因的表达，这些基因的蛋白质产物会改变细胞骨架和其他细胞质特征，从而形成功能不同的细胞，如神经元或肌肉纤维。这些蛋白质确实是分子木工，但哪些木工被利用来完成任何给定的细胞是由调节果蝇整体发育模式的“上游”基因决定的。

最终决定单个细胞身份的基因串扰始于发育的最早阶段，在受精卵开始分裂之前。由卵母细胞提供的 RNA 信息制造的蛋白质在卵的一端到另一端建立了浓度梯度。这些蛋白质选择性地促进或抑制其他 RNA 信息的翻译，从而确定了新生体轴的前端和后端——随着分裂细胞开始从自己的细胞核转录基因，这一模式将得到增强和完善。持续的基因相互作用在发育中的胚胎的身体上指定了越来越小的区域，最终将其分成一系列离散的节段——这是节肢动物组织的标志。一旦基因赋予果蝇节段，它们就会开始增加腿、翅膀、触角和眼睛。Hox 家族基因在重叠区域中沿着发育中的体轴表达，每个节段的发育命运反映了细胞中 Hox 蛋白的组合。（果蝇的八个Hox基因聚集在一条染色体的两个节段上；值得注意的是，这些基因的线性排列与它们在果蝇体内的空间表达顺序相对应。）

一旦确定了节段的命运，进一步的基因就会启动单个节段的结构演化。一种名为Distal-less 的基因启动肢体的发育，每个节段有一对肢体。受Hox基因表达的限制，并由其他基因产物引导，一个头节上的附属物变成触角，而胸节上的附属物则发展成腿。在苍蝇的腹部，肢体的形成完全受到抑制。Eyeless是另一个研究透彻的基因，它启动眼睛的发育，而tinman则标志着心脏的开始。（在发育过程中部署的基因通常都有异想天开的名字。Tinman向《绿野仙踪》中 Dorothy 的金属同伴致以敬意，但我最喜欢的是sonic hedgehog ，该基因参与了肢体、牙齿、毛囊和脊椎动物身体其他特征的生成。）

果蝇的发育远不止这些——足以让整个领域都参与其中——但这里介绍的观察结果突出了几个关键点。果蝇身体的形态形成始于卵子，并通过基因相互作用继续进行，这些相互作用决定了发育胚胎的更精确部分。指导特定细胞类型形成的终端基因的突变往往只产生很小的影响，影响眼睛的颜色、鬃毛数量等。相反，在发育网络中较早表达的调控基因的突变可能会产生巨大的后果。例如， Hox基因突变会产生怪异的、通常是致命的身体形态：步行腿可能会在应该长触角的地方长出来，或者翅膀可能会长在两个节段上而不是一个节段上。这些突变体表明Hox基因对果蝇基本外观的控制力有多强。

所有节肢动物都拥有一组共同的Hox基因；尽管如此，它们仍然表现出令人眼花缭乱的形态多样性。在很大程度上，这种多样性可能与节肢动物身体各节的数量、身份和形态特征（例如，附肢类型）的变化有关。从英国剑桥的 Michalis Averof 和 Michael Akam 的研究开始，发育生物学家已经结果表明， Hox基因的表达模式与节段形态的变化有很好的相关性（[图 11.7](#fig11_7) ）。这种对应关系不仅表明Hox和其他调控基因指导节肢动物的发育，而且这些基因的突变导致了今天节肢动物形态的多样性。事实上，加州大学圣地亚哥分校的 William McGinnis 和威斯康星大学的 Sean Carroll 实验室最近的研究表明， Hox基因Ubx的微小变化如何控制着六足昆虫从多肢甲壳类祖先进化而来。实验室苍蝇中的Hox基因开始从分子层面揭示寒武纪生命大爆发。

故事还远不止于此。小鼠是实验室研究的另一个中坚力量，正如生物学家们已经弄清了果蝇发育的遗传回路一样，他们也对小鼠的发育有了更多的了解。对果蝇和小鼠遗传学的比较揭示了一种惊人的、意想不到的对应关系。小鼠和果蝇不仅都保留了一套有限但用途广泛的发育遗传工具包，而且这两种工具包包含许多相同的工具。Hox基因决定了小鼠从头到尾的发育命运，就像它们在果蝇中一样——尽管一系列基因重复使脊椎动物拥有四组 Hox 基因，每组都相当于节肢动物中发现的一组。与无眼和无远端密切相关的基因会诱导小鼠的眼睛和肢体发育，就像在果蝇中一样。甚至小鼠的心脏也是由tinman的遗传同源物启动的。它们的相似性可能非常接近：从小鼠身上切除的无眼基因可以诱导果蝇的正常眼睛发育。当然，尽管发育工具包相似，小鼠卵发育成毛茸茸的啮齿动物，而苍蝇卵发育成小型俯冲轰炸机。基因相似但形状不同——节肢动物中发现的模式也适用于门类。

秀丽隐杆线虫（另一个实验宠儿）的遗传共性的启发，生物学家追踪了整个动物界的发育工具包。海绵动物和刺胞动物维持着相对较小的调控基因补体，但所有两侧对称动物都共享最初在老鼠和果蝇中发现的扩展工具包。这意味着两侧对称动物多样化的基本遗传先决条件存在于所有现存两侧对称动物的最后共同祖先中。根据俄罗斯白海地区埃迪卡拉纪岩石中两侧对称动物的踪迹，这个祖先一定有至少在 5.55 亿年前就存在了。当寒武纪开始时，身体结构进化的遗传引擎就已经存在了。

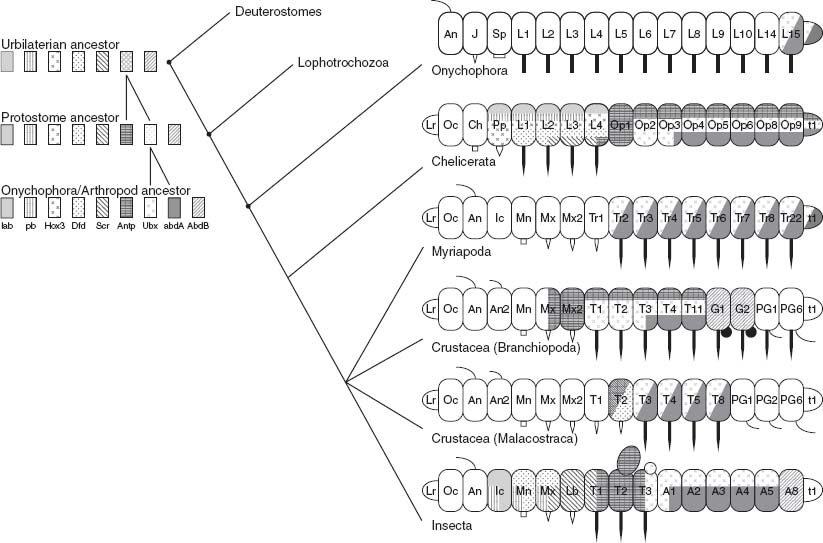


图 11.7. Hox基因沿果蝇（Insecta）和其他节肢动物体轴的表达，表明了门内形态变异的分子基础。（经 AH Knoll 和 SB Carroll 许可转载，1999 年。早期动物进化：比较生物学和地质学的新观点。科学284：2129-2137。版权所有 1999 美国科学促进会）

我们现在可以开始理解寒武纪动物如何能够比达尔文预想的进化得更快。调控基因的突变使得快速的多样化成为可能。

如果调控基因的突变推动了寒武纪的多样化，我们是否可以进一步推断，这种突变在寒武纪比其他时期更常见？我对此表示怀疑。基因在当今动物种群中发生突变，其发生率可能与寒武纪相似。大多数突变都是致命的——它们产生的动物无法正常运作。一些突变体在实验室孵化器中存活，但我们似乎在自然界中看不到它们。功能不佳的动物根本无法在充满功能复杂的生物的世界中竞争。

这就把我们带到了寒武纪进化的关键。要引发生物革命，我们需要的不仅仅是突变；突变体必须生存和繁殖，产生进一步的变异，自然选择才能对其起作用。人们普遍认为，进化辐射始于精心打造的创新，这些创新风靡全球。但事实并非如此——创新只有随着时间的推移才会在自然选择中得到磨练。当宽容的生态环境允许功能不佳的新事物持续存在时，生物辐射就开始了。

我说的“宽容”是指生态景观中资源竞争很少或很弱。（你不必很优秀才能赢得进化游戏；你只需要比其他玩家更优秀。）宽容的生态环境可能出现，因为环境变化使新的生理学成为可能，或者因为进化的新颖性允许生物以新的方式利用资源，无论这种方式多么糟糕。环境灾难提供了另一条途径——在大规模灭绝中幸存下来的种群可能会在随后的生态空虚中繁衍生息，就像恐龙消失后哺乳动物所做的那样。我们将在[第 12 章](#Top_of_21_ch12_xhtml)中看到，最新的元古代和寒武纪历史表明这三种情况可能都促成了早期动物的多样化。

1996 年，杜克大学生物学家 Greg Wray 和他的同事发表了一篇论文，让古生物学界为之震惊。他们写道，也许化石只能保存 6 亿年以内的动物，但主要的两侧对称动物群体肯定在那之前很久就彼此分化了，也许是 10 亿年前甚至更早。Wray 的结论并非来自地质学，而是来自对分子生物学数据的特定解读。“分子钟”对进化分化时间的估计始于这样的假设：基因核苷酸序列的变化以或多或少像时钟一样的方式积累，随着时间的推移或不同分类群之间几乎没有变化。如果我们接受这个前提，我们可以测量两个物种基因之间的差异，并用它来估计谱系何时从它们最后的共同祖先分化出来。事实上，最初的假设是有争议的——已知许多基因违反了这一假设——但分子钟的支持者认为，可以识别并消除违反假设的情况。

格雷格·雷的团队汇编了来自许多不同脊椎动物物种的特定基因的核苷酸序列。然后，他们计算了许多不同物种对之间的基因序列差异，并根据化石估计的物种分离谱系的时间绘制了这些差异。（脊椎动物更受青睐，因为骨头留下了相当好的化石记录。）令人惊讶的是（至少对我来说），一些基因的数据沿着一条或多或少的直线下降（[图 11.8](#fig11_8) ），这表明核苷酸变化确实以时钟方式积累。

到目前为止，我们只比较了已知的遗传差异和已知的进化分歧时间。接下来是争议的部分，假设脊椎动物的分子变化率可以外推到动物树的更深分支。基于这一假设，Wray 的团队测量了原口动物和后口动物物种之间的基因序列差异，并利用这些差异来估计两侧对称动物的两个大分支何时相互分化（[图 11.8](#fig11_8) ）。血红蛋白基因表明分化时间早在 16 亿年前，而编码细胞色素氧化酶暗示了更近的分化——也许是8亿年前——但仍然早于第一批埃迪卡拉纪化石。

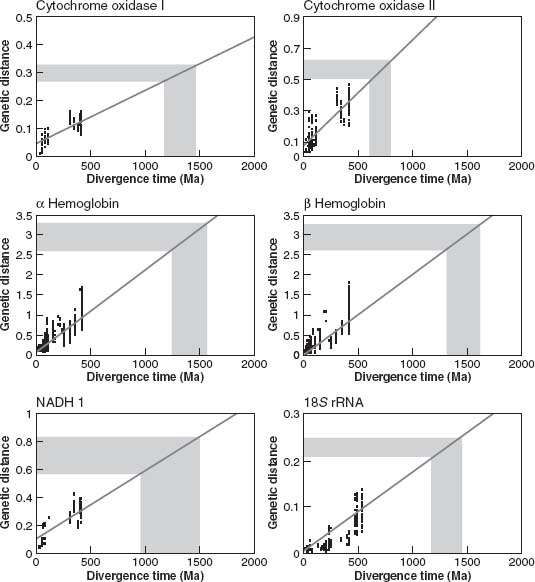


图 11.8。分子钟，使用 Wray 及其同事（1996 年）的数据进行说明。阴影区域表示后口动物和蜕皮动物或冠轮动物物种之间测量到的遗传距离。投影到x轴上估计了该物种从最后共同祖先分化以来的时间。（经 GA Wray、JS Levinton 和 LH Shapiro 许可转载，1996 年。后生动物门之间深前寒武纪分化的分子证据。科学274：568–573。版权所有 1996 美国科学促进会）

受到 Wray 的启发，其他实验室也开始研究分子钟和动物起源。已发表的关于两侧对称动物分化的估计值范围从 16 亿年前到 6.5 亿年前，这反映了不同研究中使用的基因和计算方法的差异。

许多生物学家对分子变化率可以从脊椎动物推断到整个动物的想法感到不安。考虑到这种担忧以及年龄估计的真正巨大差异，人们很容易得出分子钟计时不准的结论。这可能会让古生物学家感觉好一些，但却掩盖了一个潜在的重要问题。无论它们之间存在怎样的不一致，迄今为止发表的所有分子钟估计都表明，动物开始多样化的时间比化石显示的要早得多。

最近，达特茅斯学院的凯文·彼得森和卡特·塔卡克斯从另一个角度研究了分子钟，他们的校准依据是棘皮动物基因和化石，而不是脊椎动物。他们估计，老鼠和果蝇的最后共同祖先生活在 5.4 亿至 6 亿年前，与化石记录非常吻合。许多古生物学家喜欢这个估计，因为它不需要两侧对称动物超群的漫长史前史（并表明我们一直都是对的）。但这并不能让古生物学家摆脱困境。也许原口动物和后口动物两侧对称动物之间的分裂只发生在 5.4 亿至 6 亿年前，但根据生命之树，两侧对称动物和刺胞动物一定更早分道扬镳——而两侧对称动物和刺胞动物的共同祖先一定更早地与海绵动物分离。彼得森和塔卡克斯估计，动物树的早期分支形成于 7 亿至 7.5 亿年前。然而，已知最古老的海绵和刺胞动物的历史还不到 6 亿年。因此，即使 Peterson 和 Takacs 保守的分子钟估计也需要多达 1.5 亿年的动物历史，而这些动物历史在岩石中尚未被识别。

我们如何将分子钟与化石记录相协调，前者指示早期动物的分化，后者则将后生动物视为进化的晚来者？安德鲁·史密斯 (Andrew Smith) 是一位分子生物学领域的专家，系统发生学和古生物学的专家概述了和解的选项。只有三种。

也许在动物进化早期，基因序列以异常高的速度分化，从而破坏了从分子中读取时间的努力。基因在早期分化过程中可能快速进化的想法并不荒谬，甚至不是临时的——有证据表明，在某些年轻群体的爆发性辐射期间，基因进化迅速。因此，如果显生宙脊椎动物的基因序列每 5000 万年分化 1%，而最早的动物的基因在 1000 万年分化 1%，那么推断脊椎动物的速率将严重高估动物树早期分支的分化时间。也就是说，在已知基因在早期快速进化然后减慢的情况下，它们的速度变化在四种核苷酸的相对丰度中留下了可识别的信号，这四种核苷酸是基因信息的一部分。史密斯仔细研究了动物基因分化的现有数据，没有发现进化速率变化的证据。

史密斯继续说，也许基因告诉我们的是真相，而古生物学误导了我们。也就是说，也许我们没有足够仔细地采集地质记录，因此错过了元古代晚期岩石中的动物化石。史密斯对这种可能性抱有谦虚的热情，但在花了近二十年时间研究元古代晚期岩石之后，我对通过更仔细地观察，我们会在更古老的地层中找到类似寒武纪的化石这一想法持怀疑态度。遗迹化石说明了这一点。动物的足迹和踪迹不仅首先出现在最新的元古代岩石中，而且一旦进入记录，它们就会出现在任何地方。另一方面，在更古老的岩石中，你可以搜索很长时间而什么也看不到。6[像](#6_1)陡山沱和纳玛这样的历史窗口强化了这样一种观点：无论我们忽略了什么，在晚元古代的岩石中，并没有像寒武纪那样的大型复杂动物。

正如史密斯指出的那样，第三种选择是分子生物学和古生物学都是正确的，但它们告诉我们不同的事情。这让我们回到之前提出的观点，即群体内的身体结构进化不同于（并且晚于）群体与其亲属的谱系分化。无论准确与否，分子钟都可以估计进化分支的时间。化石记录了动物门内的身体结构进化。

鉴于主要真核生物群体迅速分化的系统发生推论和多细胞红藻存在于十多亿年前的化石证据，推测干群动物也出现得早并不疯狂。人们必须接受这样一个事实：最早的干群刺胞动物和两侧对称动物是稀有的、薄如蝉翼的或微小的生物，不太可能在化石记录中保存下来（或至少无法识别）。但遗传学和形态学的共同特征限制了我们的推测。早期的刺胞动物可能类似于现代的水螅，这是一种微小的（高达一厘米，宽度很少超过一毫米）水螅，不会分泌骨骼，也不会在沉积物表面留下痕迹。这类动物很少甚至从未以化石形式出现过。相比之下，原口动物和后口动物的最后共同祖先足够大且复杂，至少如果它在海底移动或形成可保存的有机角质层，就会在沉积物中留下自己的名片。当然，这些都是很大的如果——例如，线虫可能在整个显生宙都很丰富，但它们几乎没有留下任何可辨认的化石（[图 11.9](#fig11_9) ）。

接受分子钟假说的定性（即使不一定是定量）主张也要求我们以特定的方式看待埃迪卡拉纪事件——作为早期分离的动物主要分支中大型体型的独立进化。我们必须问，为什么体型复杂的大型动物在其微小祖先开始多样化之后这么久才形成？

目前，这个问题仍未得到解决。分子钟假说的古生物学检验需要我们仔细研究晚元古代沉积岩，寻找像陡山沱岩中那样微小但独特的磷酸盐化化石。许多人都在寻找，但至今无人找到令人信服的东西。但我们还需要认真思考可能刺激动物进化的环境事件，或者更准确地说，刺激大型可保存动物在 6 亿至 5.8 亿年前进化的环境事件。此外，回顾前面章节介绍的化石，我们必须解释当时多种海草和浮游藻类、大型原生动物和大型动物同时出现的原因。我们需要仔细研究震撼晚元古代世界的重大物理剧变。

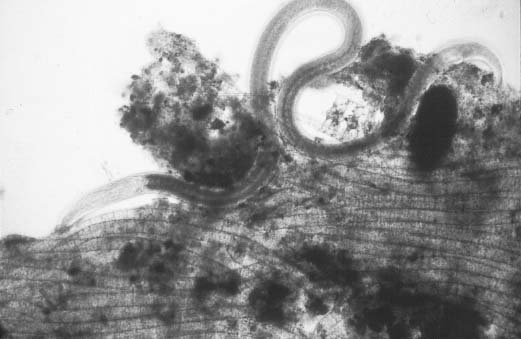


图 11.9。这种两端逐渐变细的弯曲管是一种线虫——一种在当今环境中几乎无处不在的微小动物（长度不到一毫米）。线虫具有复杂的组织和器官，但几乎从不变成化石。为了进行比较，图中下部的细丝是硫氧化细菌！（照片由 Andreas Teske 提供）

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

[1](#1_16)一些分子系统发育学表明，刺胞动物和两侧对称动物是碳酸盐沉淀海绵的特定亲属，硅质海绵是唯一的第一分支。细胞超微结构的几个特征支持这一观点，尽管它仍是一个有争议的主题。如果正确的话，更复杂的动物一定是从早期分化的海绵中产生的。

[2](#2_8)现存动物种类的数量仍不得而知。目前已描述的动物种类约有 150 万种（其中一半以上是昆虫），但实际数量可能要高得多。1000 万种接近目前估计的中间值。

[3](#3_2)史蒂夫最初将他的书命名为《向奥帕宾尼亚致敬》 ，但他的编辑也许很明智地拒绝了这个标题，而选择了《美好的生活》 ，这是一个对吉米斯图尔特和生活中所有美好事物的恰当暗示。

[4](#4_2)这一观点首先由英国古生物学家德里克·布里格斯 (Derek Briggs)、理查德·福泰 (Richard Fortey) 和马修·威尔斯 (Matthew Wills) 提出，并在西蒙·康威·莫里斯 (Simon Conway Morris) 的《创造的熔炉：伯吉斯页岩与动物的崛起》一书中得到了详细论述。

[5](#5_2)中国陈江和格陵兰岛北部的 Sirius Passet 发现的类似化石同样引人注目，但年代要久远一些。这些沉积物包括最早的鱼类动物，可能早在 5.2 亿年前就已形成——距寒武纪开始还有 2000 多万年。

[6](#6)每隔几年就会出现一些声称存在更古老动物化石的说法。最著名的候选者是 Dolf Seilacher 在岩石中发现的蜿蜒印记，这些岩石目前已知有 16 亿年的历史。Dolf 的结构可能是生物的，但分支模式等特征在我看来，它们更可能是藻类而不是动物。更重要的是，我没有看到任何证据将这些结构在地层上与 5.55 亿年前开始的大量遗迹化石记录联系起来，也没有在系统发育上与留下这些较年轻足迹的动物联系起来。

|  |  |
| --- | --- |
| 12 | 动态地球，宽容生态 |

超大陆分裂、全球冰川覆盖、氧气水平上升以及元古代-寒武纪边界的短暂环境扰动——地球行星历史上的重大事件构成了动物的早期进化，产生了连续的宽容生态浪潮，促进了后生动物的多样化。

多世纪以来，古生物学家一直在攀爬岩壁，寻找早期动物。然而，直到最近，我们一直在孤军奋战——其他科学家有他们自己的问题和议程。现在，正如已经看到的，古生物学已经在分子生物学中找到了盟友。而另一个同样重要的伙伴也从我们传统的地质学大本营中脱颖而出。越来越多的地球科学家正在努力了解岩石、生命、空气和水如何相互作用形成我们周围的环境。这些被称为地球系统科学的研究大部分是出于对我们环境未来的担忧。但地球化学家和气候学家也已经开始研究地球的环境历史，使我们首次将早期动物进化与晚元古代和寒武纪的环境历史联系起来。而这段历史真是令人惊叹。

在斯匹次卑尔根岛，富含化石的 Akademikerbreen 群燧石与较年轻的寒武纪岩石之间，被厚厚的冰碛岩层隔开。冰碛岩是冰川沉积下来的粗糙且分选不良的沉积物。正如[第 9 章所观察到的](#Top_of_18_ch9_xhtml)，冰碛岩也出现在中国南方非凡的陡山沱化石的正下方。在澳大利亚，冰川岩石就位于厚厚的沉积堆正下方，而该沉积堆的顶部附近含有埃迪卡拉纪化石。同样的地层模式也可在喜马拉雅南部的印度、俄罗斯欧洲部分、挪威、纳米比亚和纽芬兰、从死亡谷到加拿大北部的落基山脉甚至波士顿港（[图 12.1](#fig12_1) ）找到。冰川预示着动物时代的到来。



图 12.1.纳米比亚努米斯冰碛岩的粗糙且分选不良的沉积岩。世界各地看到的类似岩石证明了晚元古代地球上广泛的冰川作用。

布莱恩·哈兰德（就是邀请我到斯匹次卑尔根岛工作的那位布莱恩·哈兰德）是第一个认识到这些广泛分布的冰碛岩所代表的意义的人，他在 1964 年提出，地球在元古代末期经历了全球冰河时代。我们往往会对以下事实印象深刻（这是理所当然的）：18,000 年前，波士顿和芝加哥被冰川覆盖，但更新世冰盖从未延伸到长岛以南，即使在冰川最严重的时候，北美大部分地区也没有冰。相反，如果哈兰德是正确的，那么晚元古代地球上的大多数陆地一定都被冰覆盖。

数十年的仔细研究证实了哈兰德的提议。事实上，大陆冰川不止一次遍布全球，尽管元古代晚期冰期的确切数量仍存在争议。一些地层学家注意到，在大多数地区只发现了两个冰碛岩序列，他们认为地球冻结了两次。另一方面，如果将同样的方法应用于显生宙岩石，就会有人认为，我们的星球在过去 5 亿年中经历了两次冰河期，但实际上只有三次。1只有精确的放射性测[年](#1_19)才能解决这个问题。我个人认为，地球在元古代晚期至少经历了四次寒冷：第一次寒冷事件发生在 7.65 亿年前，可能只发生在非洲；两次真正的全球性冰河期分别发生在 7.1 亿年前和 6 亿多年前；在寒武纪开始之前，至少还有最后一次（相对较小）的冰河期。

一般来说，沉积地质学家将冰川岩与寒冷气候联系起来，将碳酸盐堆积与温暖气候联系起来，但正如在斯匹次卑尔根岛所见，晚元古代冰碛岩通常夹在富含碳酸盐的岩层之间。特别是，晚元古代冰川岩几乎总是被独特的碳酸盐层覆盖，这些碳酸盐层显示出不寻常的沉积特征，包括像在太古代和最早的元古代石灰岩中发现的细长晶体束（[图 12.2](#fig12_2) ）。在许多地方，你可以将刀片放在冰川岩和覆盖层碳酸盐之间的尖锐接触处。

我们在斯匹次卑尔根的研究发现了这些盖层碳酸盐岩的另一个不寻常的特征，在这种情况下是一种化学怪异现象。回想一下[第 3 章和](#Top_of_11_ch3_xhtml)[第 6章](#Top_of_14_ch6_xhtml)，可以从沉积岩中的碳同位素中收集到两种不同类型的信息。石灰岩和有机质同位素组成的差异反映了当地生态系统中生物的新陈代谢。另一方面，石灰岩和白云岩中13 C 与12 C的绝对比率使我们能够估算出碳酸盐和有机质在岩石形成时对沉积碳埋藏的相对贡献——较高的 C 同位素值意味着较高的有机碳埋藏率（[图 6.6](#fig6_6) ）。晚元古代冰川岩下的厚碳酸盐序列通常具有异常高的 C 同位素比，几乎与 24 至 22 亿年前的岩石中发现的极端值相匹配，并超过了地质记录中看到的任何其他值。



图 12.2.纳米比亚努米斯冰碛岩上方的盖层碳酸盐岩。盖层碳酸盐岩通常具有不同寻常的层理特征，包括此处看到的薄而扭曲的层理以及直接沉积在海底的晶体扇形。

相反，盖层碳酸盐的碳同位素组成则降至极低值。这种化学模式不仅在斯匹次卑尔根出现，而且在世界各地都存在（还有一个额外的变化，下文将讨论）。此外，它适用于每个主要冰河时期。

因此，晚元古代冰期与全球碳循环的异常行为有关。我们如何解释这些化学波动？它们又能告诉我们有关晚元古代世界的什么信息？

地质学有助于解释我们的同位素数据。异常高的 C 同位素比率的出现与一个或多个晚元古代超大陆的裂谷和分裂相吻合。随着大洲分裂，狭窄的海洋打开，也许有助于有机物质在快速积累的沉积物中埋藏。也就是说，构造变化可以解释高 C 同位素值的化学观察结果。高有机碳埋藏率反过来可能有助于将大气中的 CO 2保持在相对较低的水平，冷却全球气候并使地球容易受到冰川的影响。这些关系所暗示的地球与环境的复杂联系正是地球系统科学的全部内容。

碳酸盐岩中碳同位素值较低的原因有多种解释。一种可能是冰河期后的海洋中藻类和蓝藻稀少，有机物的埋藏率也较低。另一种可能是碳酸盐岩以极快的速度积累，淹没了有机碳埋藏对碳同位素记录的任何影响。我们还可以推测，随着冰川消融，甲烷（碳同位素值非常低）从变暖的大陆边缘喷涌而出。

还有更多。明显的碳酸盐沉淀物并不是唯一与晚元古代冰川期有关的古老沉积特征。铁矿也回来了。根据西安大略大学地质学家格兰特·杨的记录，铁矿出现在世界各地的晚元古代冰碛岩中，尤其是那些在大约 7.1 亿年前的大冰河时期形成的冰碛岩。我们解释过早期的铁矿是缺乏氧气或硫化物的深海中溶解铁运输的产物。这样的海洋怎么会在消失十多亿年后重新出现，而且似乎是永远的呢？

我们将回到冰和铁的问题上，但晚元古代冰川期还有一个方面需要注意，因为它可能是其他一切的关键：至少有一些冰碛岩在晚元古代赤道附近的海平面形成。这不是你的克罗马农祖先的冰河时代。

我们怎么知道的？鉴于各大洲在板块的推动下，随着时间的流逝而移动，我们如何知道地球历史深处形成的岩石是在热带地区堆积起来的？答案在于沉积岩和火山岩的磁性。当岩石形成时，含铁矿物会与地球磁场保持一致地结晶。这种磁性方向被冻结在原地，可以在整个地质时期内保存下来，使地质学家能够确定古老岩石起源的纬度，但不能确定经度。（磁性方向也可以被后来的事件重置，因此地质学家在解释古地磁数据时必须极其小心。）对澳大利亚南部和北美西部冰川岩石的细致研究表明，这些岩层形成于晚元古代赤道 10º 以内。在古纬度约 40º 处，中国的南沱冰碛岩是少数几个磁性特征得到可靠测量的冰碛岩中最靠近极地的。

1992 年，加州理工学院地质系的天才特立独行者乔·基尔施文克 (Joe Kirschvink) 描绘了一幅非凡的晚元古代冰河时代图景。根据乔的说法，冰川作用可能始于高纬度或高海拔地区，但随着冰盖向赤道扩展，地球的气候系统接近并越过了一个临界阈值。冰将阳光反射回太空（用气候学的语言来说，它具有高反照率），在膨胀过程中冷却地球。反过来，寒冷又促进了冰川的进一步增长。因此，冰盖的膨胀会产生正反馈。在基尔施文克看来，一旦冰川扩展到赤道 30 度以内，就会出现失控的制冷现象，在短短几千年内地球就会被冰覆盖。冰盖从极地延伸到极地，海冰覆盖海洋，用基尔施文克的动人话语来说，形成了雪球地球。

起初，很少有人认真对待 Kirschvink 的提议。首先，它要求我们放弃基于更新世气候的公认模型，转而采用一种激进的替代方案，而这种做法很少受到天生保守的科学家的青睐。此外，雪球地球还存在一个根本问题——一旦地球进入这种状态，就很难恢复。

然而，1998 年，雪球地球的股票大幅升值。在哈佛大学地球科学大楼的一系列深夜谈话中，地质学家保罗·霍夫曼和地球化学家丹·施拉格构想出一种方法，将晚元古代冰川的地质观测结果与基尔什文克对冰冻星球的设想相协调。特别是，他们将碳酸盐岩的地质和化学性质解释为乔提出的逃离雪球冰冻控制的路线的证据。

在霍夫曼和施拉格对雪球地球假说的重新阐述中，晚元古代冰河期的开始与基尔什文克所提出的非常相似，当时传统的冰川跨越了临界纬度阈值，然后迅速覆盖了整个地球。全球冰盖几乎停止了初级生产，这解释了碳同位素值低的假定延长间隔——霍夫曼和同事发现，至少在一个冰河期，碳同位素值低的间隔始于冰碛岩下方。冰层进一步阻止了氧气从大气中扩散到海水中，导致深海缺氧。在没有初级生产的情况下，硫酸盐还原率也会减慢，限制了 H2S 的产生，因此——自 18 亿年前以来首次——允许铁在海洋深水中积累。

寒冷和冰冻也阻止了大陆风化。因此，冰川几乎阻止了从空气中去除二氧化碳的两个主要过程。但冰冻无法阻止将二氧化碳添加到大气中的主要引擎——火山活动。结果，冰冻荒原上方空气中的二氧化碳水平逐渐上升。二氧化碳是一种重要的温室气体，但霍夫曼和施拉格估计，要消灭全球冰盖，大气中的二氧化碳必须上升到今天的 300 到 400 倍。积累如此大量的二氧化碳需要时间——霍夫曼和施拉格认为需要几百万年，这与他们对冰川持续时间的估计一致——但一旦（再次）超过临界阈值，冰川消融将几乎是瞬间发生的，融化巨大的冰盖（导致海平面急剧上升）并使海洋温度跃升至 40ºC 或更高，比今天最热的海洋温度高得多。冰河期后炎热的地球上的化学风化作用以创纪录的速度进行，将大量钙质输送到海洋，而碳酸盐则在海洋中沉淀。风化作用还会从大气中吸收二氧化碳，加速地球恢复正常。

那么雪球生物学呢？如果霍夫曼和施拉格的末日场景是可信的，那么随着冰层的扩大，以前富饶的栖息地将消失，最终将大多数海洋生物限制在新冒出的热液喷口周围的小型避难所，比如现在的冰岛。然后，情况会变得非常糟糕。生物世界险些被冰层毁灭，但随着海洋温度升高到很少有真核生物能够长时间忍受的温度，生物世界将被“火”烧焦。尽管如此，霍夫曼和施拉格认为，雪球地球及其后果为动物生命提供了熔炉。这种信念主要基于埃迪卡拉纪动物在晚元古代冰碛岩之上的地层外观，但它得到了遗传学界备受争议的观点的支持，即极端的环境压力可以诱发促进生物创新的突变。

雪球地球算得上是一个大创意，涵盖了气候历史、地球化学和生物学的广泛领域。因此，毫不奇怪，它引发了激烈的争论，就像大创意通常那样。争论的方方面面并非都与本次讨论有关，但正如古生物学家我们确实需要问两个问题：某种形式的雪球现象是否真的发生过？如果发生了，我们可以合理地得出关于其进化后果的什么结论？

两个问题说明了（但并未完全涵盖）当前争议的性质。首先，存在关于晚元古代冰河时期水的问题。在最初的雪球情景中，厚达半英里的海冰严重限制了水蒸气从海洋向大气的转移，使地球的水文循环几乎停滞。然而，在晚元古代赤道附近形成的澳大利亚冰碛岩厚度超过三千英尺，告诉我们，冰川到达热带地区后，冰盖一定还在继续生长很长一段时间。鉴于在雪球情景中，低纬度海冰的开始和结束都很快，很难将这些冰碛岩与水文停止联系起来。现在，我们可以放宽海冰厚度，设想海洋只有一层薄薄的（可能几英尺）冰层，它会开裂和断裂，让水文循环继续进行。但如果我们接受这一点，我们就必须允许空气和海洋之间进行二氧化碳交换，从而有可能限制假设的大气中二氧化碳的积累。

第二个问题与上述碳同位素记录有关。冰河时代之前和之后，碳同位素值可能都很低，但在不断演变的雪球情景中，它们之所以低的原因不同。施拉格和霍夫曼与研究生皮帕·哈尔弗森和耶鲁大学地球化学家罗伯特·伯纳一起假设，富含有机物的沉积物中甲烷的泄漏直接控制了冰河期前的气候。生物成因甲烷在12 C 中含量很高（回想一下[第 6 章](#Top_of_14_ch6_xhtml)），而且就分子而言，它作为温室气体的效果远比二氧化碳好。施拉格、霍夫曼和同事们认为，从本质上讲，地球对甲烷的依赖是为了保暖，当由于某种原因甲烷供应被切断时，温度就会下降，冰层就会膨胀。 （请注意，只有当晚元古代地球上的氧气含量保持在较低水平时，这一提议才会成立；如今，从海底沉积物中缓慢释放出的甲烷会在上升到水柱中时与 O 2发生反应，从而将二氧化碳释放到大气中。我们将在下文中回到氧气的问题。）相比之下，Schrag 和 Hoffman 将冰后 C 同位素值归因于超快速碳酸盐沉淀。

由于这些假说对冰期前和冰期后的碳同位素值的解释不同，因此它们无法预测冰河时期的碳化学。许多研究人员认为，在整个冰期，碳同位素值一直很低——因此提出了初级生产量降至极低水平的假说——但最近对冰碛岩部分中相对稀少的碳酸盐层的分析对这一假设提出了质疑。三位主要的雪球怀疑论者——加州大学河滨分校的马丁·肯尼迪、苏格兰阿伯丁大学的托尼·普拉夫和哥伦比亚大学的尼克·克里斯蒂-布利克（他曾在麻省理工学院发表过题为“新元古代雪球”的演讲，他的观点毫不含糊）——已经系统地从几个大陆采集了冰内碳酸盐层样本。这些岩石的碳同位素值对于任何时代的石灰岩和白云岩来说都是相当正常的。有人可能会认为，冰期碳酸盐是由较老的冰期前岩石的再沉积形成的，但这些床层包括的鲕粒岩一定是从冰河时代的海水中沉淀下来的。记住碳酸盐的碳同位素组成反映了有机碳和碳酸盐碳埋藏的比例，我们可以得出这样的结论：碳酸盐沉积在全球冰川期与初级生产一起急剧下降，或者初级生产最终并没有下降那么多[。2](#2_11)

事实上，晚元古代冰川记录的大多数方面都可以用多种方式解释，包括冰盖的推测范围。现就职于杜克大学的汤姆·克劳利 (Tom Crowley) 使用为探索 21 世纪全球变暖而开发的气候模型研究了晚元古代冰川。在他的模型中，冰盖一旦达到古纬度 30-40º 就会迅速扩张，海冰也会扩大覆盖全球大部分海洋——雪球地球一分。但与全速雪球情景不同，克劳利模型的一些迭代让赤道海洋大片地区没有冰。另一个不同之处是：当大气中的二氧化碳达到冰期前水平的四到五倍时，克劳利的冰就开始消退。

谁是对的？没人知道，部分原因是我们仍然缺乏观察或测量，无法帮助我们在相互竞争的合理性中进行选择。我喜欢雪球假说的许多特点。尽管如此，我承认我更喜欢晚元古代气候历史的更温和的“雪球”变体，这些版本的开始和结束都不那么灾难性，并且在海洋中留下了一些开放水域，因为我发现它们更容易与我在实地看到的情况相协调，因为它们不需要临时假设来解释各种真核生物的生存。（细菌和古细菌的信息量较少，因为如[第 7 章所述](#Top_of_15_ch7_xhtml)，原核生物类群在几乎任何情况下都很难消除。）

雪球研究的最后章节尚未写完。但我们已经知道足够多的信息，可以明确这一切的关键点：即使在最温和的允许情景下，冰也覆盖了我们星球上的大部分海洋和大部分大陆架。当前争论的任何结果都无法恢复晚元古代冰河时代与更新世一样，只是更古老这一令人欣慰的想法。晚元古代冰川期非同寻常，它必定在当代生物学中留下了印记。

在[第 9 章中](#Top_of_18_ch9_xhtml)，我们讨论了真核生物的早期化石记录。红藻在晚元古代冰河期开始之前就出现了，因此一定在冰川和冰川消融的变迁中幸存了下来。绿藻也是如此，还有褐藻的近亲、甲藻、纤毛虫和有壳变形虫。如果分子钟有任何价值，那么即使是微观动物也一定经受住了部分或全部的气候风暴。

当我们从生命之树中添加推论时，幸存者名单会进一步扩大。例如，7.5 亿年前的岩石中有壳变形虫化石至少需要真菌和动物的共同祖先也存在，因为有壳变形虫中可识别特征的进化在逻辑上必须发生在该群体与动物+真菌之间的系统发育分裂之后。事实上，大多数 当今真核生物的主要群体必定在晚元古代冰河时代开始之前就已经存在——许多谱系在气候剧变中幸存了下来。

这种对冰河时代生物学的看法表明，在最严重的冰川时期，避难所一定数量众多、分布广泛且持久存在——这解释了我偏爱相对温和的古气候情景。另一方面，列出冰河时代的幸存者并不能完全解决有关冰河时代灭绝的问题。毕竟，虽然腕足动物门在 2.51 亿年前的二叠纪-三叠纪大规模灭绝中幸存下来，但超过 90% 的腕足动物物种消失了。许多微小的真核生物没有留下可识别的化石，因此我们评估与冰河有关的灭绝程度的能力有限。尽管如此，通过追踪确实形成化石的真核生物记录，贡萨洛·维达尔和我多年前就观察到，许多原生生物未能在晚元古代冰川期幸存下来——气候变化确实修剪了真核生物树。尽管如此，元古代记录中最显著的浮游生物灭绝发生在陡山沱组沉积之后（第 9 章），可能与最后一次寒流有关，但与全球冰川无关。雪球冰并不是对晚元古代生命的唯一影响。

如果灭绝和生存模式允许一系列冰河时代情景，那么我们应该如何尝试将晚元古代冰川与生物创新联系起来？

对压力诱发突变的研究仍处于令人感兴趣的起步阶段，但迄今为止，我们几乎没有证据表明压力会促进超出更普通的遗传过程范围的突变，或者这些突变会使动物适应超出压力诱发条件的条件。当然，在元古代晚期气候变化的“泥泞”场景中，幸存的种群不必遭受极其恶劣的冰川或冰后条件。此外，幸存者的数量也不必很少。当生物体很小的时候，许多个体可以容纳在一小块区域内——例如，一平方米的沙滩上可以容纳数百万只线虫。

无论我们选择哪种冰河时代情景，全球冰川的主要影响可能都是生态的。回想一下上一章提出的论点，即宽容的生态环境会助长生物革命。全球冰盖的扩大将使生物从地球表面的大部分地区消失，而当冰盖逐渐消退时，大片土地将可供重新殖民。成功的殖民者可能几乎没有遇到竞争，这使得新的、可能功能不佳的变体得以生存。遗传变异对于进化辐射是必要的，但还不够。种群需要生存空间，让新生的新生事物能够生存和繁殖。这正是晚元古代冰河时代的衰落所提供的。

然而，有一个问题。在本章开头，我指出，晚元古代地球经历了至少四个冰河时代，其中两个是全球性的。但埃迪卡拉纪动物和各种藻类只出现在最后一个冰河时代之后——早元古代冰川期并没有带来可识别的进化创新。冰河时代并不是进化的魔杖。

我们必须问，新冰河时代和旧冰河时代的后果有何不同。我相信氧气是造成这一差异的原因。

1959 年，阿尔伯塔大学的动物学家 JR Nursall 提出，动物之所以在进化史上出现得如此晚，是因为直到最近的元古代，我们的大气中才积累了足够的氧气来维持后生动物的生理机能。Nursall 的假说完全基于比较生物学——我不确定他是否曾有意识地观察过元古代的岩石——尽管如此，他的提议在古生物学家中还是受到了热烈的欢迎。然而，直到过去十年，Nursall 的想法才得到地质学的实证支持。

动物对氧气的需求是毋庸置疑的。在现代海洋盆地中，随着我们接近缺氧水域，动物物种的丰富度和多样性急剧下降。小型动物比大型动物存活得更好——栖息在海底沙粒之间的线虫和其他微小动物对氧气的需求特别低。骨骼密集的物种生存状况最差；很少有装甲动物生活在缺氧环境中。

早在 1919 年，奥古斯特·克罗就指出，当海洋动物依靠扩散为其组织提供氧气时，其体型会受到周围水域氧气量的限制。克罗的生物物理规则可以通过多种方式规避——例如刺胞动物（可能还有埃迪卡拉群落中的温多比奥尼多）通过将薄薄的代谢活性组织包裹在惰性“胶状物”或液体周围而达到较大的尺寸。体液循环和专门的呼吸器官（鳃或肺）也有帮助，可以有效地将氧气输送到远处的组织。尽管如此，在元古代地球上，在动物进化出复杂的循环系统之前，氧气水平一定决定了动物的有效尺寸[。3](#3_5)

显然，这与晚元古代生物史有关。氧气需求量极少的微型动物早在埃迪卡拉纪之前就可能在元古代海洋中生活。然而，只有在最近的元古代氧气含量上升的情况下，宏观动物（因此很容易变成化石）才有可能出现。

氧气假说使古生物学和分子钟相一致，并解释了动物和藻类在最近元古代海洋中同时辐射的原因——回想一下[第 9 章](#Top_of_18_ch9_xhtml)，只有在富含氧气的海洋中，大细胞真核藻类才会在大陆架上占据主导地位。如上所述，最近元古代氧气的增加也使施拉格和霍夫曼提出的甲烷驱动冰川启动的假设成为可能，如果该模型是正确的，则解释了为什么全球冰河时代从未在动物时代重现。

此类事件是否在地球化学记录中留下了痕迹？答案是肯定的。当 John Hayes、另一位实验室校友 Jay Kaufman 和我第一次记录到晚元古代碳酸盐中的高碳同位素值时，我们意识到这是氧气流入的确凿证据。如[第 6 章所述](#Top_of_14_ch6_xhtml)，光合作用的蓝藻和藻类利用二氧化碳和水产生有机分子和氧气。呼吸生物将有机物和氧气反应回二氧化碳和水。因此，只要光合作用和呼吸作用保持平衡，环境就不会改变。有机物的埋藏会破坏这种代谢对，使氧气能够在大气和海洋中积累。高碳同位素值意味着在晚元古代海洋中，有机物被埋藏的速度异常高。事实上，当 Lou Derry、Jay Kaufman 和 Stein Jacobsen 使用他们使用碳同位素和其他地球化学数据来模拟晚元古代的大气变化，得出结论，在全球较年轻的冰河期之后，氧气含量强劲增加——这为为什么生命在晚元古代地球早期和晚期冰川期之后的反应不同这一问题提供了答案。

最新元古代氧气增加的独立证据来自硫同位素记录。在[第 6 章中](#Top_of_14_ch6_xhtml)，我概述了唐·坎菲尔德提出中元古代海洋表面氧气含量适中、深处含有硫化氢的想法。唐的一个关键观察结果是，硫同位素分馏直到万古之末才达到现代值。硫化物海洋又回到了这里——但现在已是它的最后时刻。只有在元古代结束时，含硫矿物才开始记录充满氧气的海洋中预期的分馏。硫同位素还表明硫酸盐浓度此时上升到接近现代水平，与地球表面氧化水平的总体增加相一致。

因此，地球化学越来越支持纳萨尔的推测，即氧气推动了动物的进化。随着氧气的增加，一个新的世界开始出现。海草和浮游藻类在大陆架上多样化发展。在动物中，有利于大体型的发育突变不再是致命的，而是开始成为优势，引入了新的功能可能性。到 5.55 亿年前，群居原生动物、海绵动物、刺胞动物（和吸血生物）和干对称动物都进化出了大体型。

也许没有什么可以解释的了。也许，有了基因工具包，去除氧气屏障只是让动物的生命得以展开。但还有一个事件需要探索。

纳米比亚化石表明，埃迪卡拉生物一直统治着海洋群落，直到元古代末期。相反，科图伊坎悬崖表明，两侧对称动物的多样性（字面意思）是在寒武纪开始时才形成的。有趣的是，在这两个动物群的边界，碳同位素值下降到最低点，这表明地球碳循环发生了巨大但短暂的扰动。

在世界各地，元古代-寒武纪边界附近的碳酸盐岩的碳同位素值与覆盖晚元古代冰层的盖层碳酸盐岩的碳同位素值一样低，甚至更低（[图 11.6](#fig11_6) ）。然而，边界处几乎没有冰碛岩的证据，我们也没有发现任何标志着冰盖后冰盖的异常沉积特征。放射性测年告诉我们，同位素异常在不到一百万年的时间里出现并消失了。日本地球化学家 Hiroto Kimura 和 Yoshio Watanabe 对微量元素（尤其是铀浓缩）的研究表明，沿海海洋曾短暂缺氧。

是什么原因导致了这种扰动？我们无法确定，但候选名单很短，所有合理的解释都表明生物时代很糟糕。此外，类似的化学反应标志着地球近代历史上的一次重大事件：二叠纪和三叠纪交界处的大规模灭绝。二叠纪-三叠纪灾难被归咎于大陆斜坡冰库中甲烷的大量爆发，或半球规模的泛大洋灾难性地倾覆，将氧气缺乏但富含二氧化碳的水带到地表。流星或彗星的撞击也引起了人们的兴趣，尽管关于外星生物对二叠纪末期灭绝的影响的证据仍存在争议。同样的嫌疑犯也构成了元古代末期环境扰动的线索，但与二叠纪一样，我们还不知道哪一方（如果有的话）是罪魁祸首。

大规模灭绝能否解释埃迪卡拉纪和寒武纪动物之间的地层断裂和形态鸿沟？我认为可以。4[事实上](#4_5)，元古代-寒武纪边界上的海洋生物让我想起了另一次大规模灭绝时期——白垩纪-第三纪边界——的许多陆地动物。从三叠纪末期开始，恐龙主宰了陆地生态系统近 1.5 亿年。哺乳动物几乎在整个这段时期内都占据着这片土地，但仍然体型较小、结构简单。然后，在 6500 万年前的白垩纪-第三纪边界，一颗巨大的流星撞击了我们的星球，消灭了恐龙（除了生态上不同的鸟类），但并非所有哺乳动物都灭绝了。在随后的生态宽容的世界里，哺乳动物幸存者迅速多样化，产生了从那时起，平原和森林中就出现了大量哺乳动物。我喜欢这样的想法：埃迪卡拉动物是元古代晚期生态系统的“恐龙”，它们简单但生态上有效，可以控制干群两侧对称动物。埃迪卡拉动物消失后，为两侧对称动物幸存者留下了巨大的空间。两侧对称动物在这个相对空旷的世界中辐射，用仍然主宰海洋的动物群填满它——宽容生态再次发挥作用（[图 12.3](#fig12_3) ）。

这一论点被批评为难以检验。是的，埃迪卡拉纪的多样性在元古代-寒武纪的分界线处急剧下降， [5](#5_5)但随着越来越多的穴居活动开始搅动寒武纪的沉积物，我们观察埃迪卡拉纪生物学的保存窗口也关闭了。这并不完全正确，但它足以限制我们对埃迪卡拉纪化石从岩石记录中消失的解释信心。（伯吉斯页岩及其更早的寒武纪对应物确实提供了寻找软体动物的机会。有人声称有一两种埃迪卡拉纪的遗留物，但到早寒武纪末期，埃迪卡拉纪生物显然在海洋生态系统中最多只扮演了次要角色。）

但是，还有另一个记录需要检验。请记住，纳马和其他晚元古代序列的微生物礁含有丰富且略有不同的早期动物骨骼。在阿曼工作时，John Grotzinger 发现， Cloudina 、 Namacalathus和其他骨骼化石大量存在于同位素偏移地平线之前的所有珊瑚礁中，而阿曼的碳同位素边界事件可以在整个大型且经过充分勘探的盆地中追踪（它拥有一个巨大的油田！）。微生物礁在其上方延续，但不含有骨骼。它们几乎安静得可怕，就像二叠纪-三叠纪边界上方的沉积层一样。多亏了约翰，我们有确凿的证据证明生物更迭恰好与元古代末期的环境破坏同时发生。

随着寒武纪的到来，在一个物种灭绝、遗传学尚未将动物锁定在特定的生长发育模式的世界里，动物进化过程中可能存在着万事皆有可能的瞬间。然而，这样的瞬间必定是短暂的。在发育遗传学的指导下，不断扩张的动物种群开始积累我们今天与节肢动物、腕足动物、棘皮动物和脊索动物相关的生物学特征。随着身体结构的出现，不同的功能可能性也随之而来，它们将后生动物世界划分开来，并塑造了物种之间的联系。在寒武纪大爆发中，藻类也发生了多样化，跨越了各个王国。

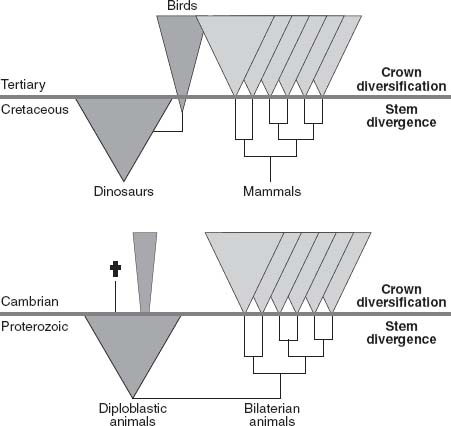


图 12.3。图表说明了白垩纪-第三纪边界的陆地进化与元古代-寒武纪边界的海洋进化之间的相似性。双胚层动物包括海绵、刺胞动物，可能还包括大多数埃迪卡拉生物。（经 AH Knoll 和 S. Carroll 许可转载，1999 年。早期动物进化：比较生物学和地质学的新观点。科学284：2129-2137。版权所有 1999 美国科学促进会）

因此，物理事件可能为寒武纪的形成提供了机会多样化。但寒武纪动物实际走过的进化路径反映了发展与生态之间的相互作用。捕食者和猎物陷入了进化的军备竞赛，而食草动物和藻类开始塑造彼此生存的极限。生物相互作用，而不仅仅是物理环境，比以往任何时候都更能决定生命的形态。随着世界生态的不断充实，进一步进化出新身体结构的机会越来越少。在海洋中，动物进化在未来 5 亿年中将发挥的作用已经确定。

当然，在这个新的生态大厦之下，地球古老的生态循环仍然保持不变。正如 30 亿年前一样，细菌继续在生态系统中循环重要的生物元素，维持着使动物得以生存的生物圈。

广告的真实性迫使我不得不承认，一些古生物学家在讲述动物多样化的故事时，并没有提及任何环境影响。在这种说法中，动物只出现在元古代晚期的海洋中，迅速形成了埃迪卡拉动物群的进化形态——在寒武纪的掠食世界中，更复杂的冠群两侧对称动物和刺胞动物让位于埃迪卡拉动物群。从这个角度来看，遗传学和生态学不仅是寒武纪进化的重要驱动因素；它们是唯一的驱动因素。

一些有说服力的拥护者认为，晚元古代的进化与环境变化无关，但我认为，这与地质学教给我们的有关晚前寒武纪地球和更近时期进化的一切知识完全相反。如果说古生物学除了记录生物历史本身之外，还能给进化生物学提供什么教训，那就是生命的机遇和灾难与地球的环境历史息息相关。只有将遗传学家研究的微观进化过程与地球动态的环境历史联系起来，我们才能理解宏观进化——物种和高级分类群随时间的来来去去。构成早期动物进化的重大物理事件——全球冰川、充满氧气的海洋上升和碳循环的异常扰动——是我们星球上最深刻的环境事件之一。我们忽视它们会自食其果。至此，随着现代生物学的种子种下，我的叙述结束了。寒武纪生命大爆发——既是生命漫长的前寒武纪历史的顶峰，也是对它的彻底背离——是生物和物理过程之间独特相互作用的产物。基因复制、突变和重排构建的发育工具包对于动物多样化必不可少，但它可能至少在 6 亿年前就已形成，而且它本身无法完成生物革命。新生物学需要宽容的生态环境，以便不寻常的基因变异能够存活下来，而存活下来的变异则为形态创新提供原材料。在元古代末期的重大物理剧变中，遗传可能性和环境机遇共同催生了世界海洋中新的多样化生态系统。

更广泛地说，地球漫长的前寒武纪历史为 21 世纪地球科学的伟大思想提供了富有启发性的视角——生物学与复杂且相互作用的地球表面系统中的构造、气候、大气和海洋密不可分。寒武纪进化的盛况只是最后一次戏剧性地证实了生命不是在被动的行星平台上进化的。相反，生命和环境共同进化，相互影响，形成了我们今天居住的生物圈。

关于这段历史的最终结论还要很多年才会写出来。目前，我们真的不知道是什么过程推动了大气和海洋中氧气的逐步增长。我们也不明白气候在元古代开始和结束时如何以及为何会发生如此剧烈的变化。我们只能推测这些事件和其他事件如何影响（并受其影响）生物学。我们有一些线索、一些好的想法，以及比十年前多得多的数据——但没有结论。没有一个明确的妙语可能会让一些读者失望，但作为一名古生物学家，这就是我每天早上起床的原因。对于科学家来说，未解的问题就像未攀登的珠穆朗玛峰，对不安分的头脑来说是一种不可抗拒的诱惑。

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

[1](#1_18)大约 4.4 亿年前，奥陶纪末期，以北非为中心的地区发生了一个相对短暂的冰河期。大陆冰盖在古生代晚期重新出现，大约在 3.55 亿至 2.8 亿年前覆盖了冈瓦纳大部分地区。3300 万年前，南极洲的冰川开始第三次扩张，尽管冰盖只是在过去 200 万年内才遍布北部大陆。没有一个地区保留了这三次事件的沉积记录。

[2](#2_10)这些数据可能会削弱雪球情景提出的另一个论点。碳酸盐岩盖层中低碳同位素值的其他解释包括冰期后甲烷爆发和富含12 C 的深层海水上涌——这些机制最多可以影响海水成分数十万年。如果海水的碳同位素值从全球冰川期开始到其后几百万年内一直保持在低水平，那么要求上涌或甲烷释放的假设就必须被拒绝。另一方面，如果低同位素值仅始于冰川消融并在此后不久结束，那么碳化学并不一定支持任何一种解释胜过其他解释。

[3](#3_4)氧气供应对动物而言既有生物化学限制，也有生物物理限制。例如，史密森学会的 Kenneth Towe 多年前就指出，胶原蛋白（一种卓越的细胞外基质蛋白）的生物合成需要相对高浓度的O 2 。

[4](#4_4)埃迪卡拉纪大规模灭绝的想法并非我所创。1984 年，道尔夫·赛拉赫提出，埃迪卡拉纪生物群在寒武纪开始前几百万年就消失了。然而，正如约翰·格罗茨金格所指出的，事实并非如此。正是元古代-寒武纪边界沉积物的地球化学特征让我认为灭绝为寒武纪的多样化铺平了道路。

[5](#5_4)一到两种埃迪卡拉生物群明确地出现在最早的寒武纪砂岩中，但这并不能告诉我们更多关于元古代末期灭绝的信息，就像三叠纪腕足动物并不能告诉我们二叠纪末期的毁灭一样。

|  |  |
| --- | --- |
| 十三 | 阿斯特拉古生物学 |

关于火星小陨石的争论引发了科学界对人类最古老问题之一的兴趣：我们是宇宙中唯一的生命吗？我们目前知道什么？在天体生物学探索的黎明时代，我们如何才能了解更多？我们能学到的东西有实际的极限吗？

生命的出现是地球年轻表面物理过程的产物，近 40 亿年来，生命一直由地质构造、海洋和大气过程维持，这些过程调节着气候并循环着对生物至关重要的物质。也许最重要的是，随着时间的流逝，生物数量不断增加，种类繁多，它已经提供了一套本身就很重要的行星过程。接受这种地球生命行星观，接下来的想法是宏大的，尽管显而易见。那里可能有很多行星。

在浩瀚无垠的宇宙中，我们是否是孤独的？或者，我们所在的宇宙角落是否代表了整个宇宙？提出这样的问题是人之常情；我们的祖父母和他们的祖父母都问过这些问题。然而，找到答案可能是我们这一代人的特权。

当然，在这种情况下，“我们”的含义至关重要。如果“我们”指的是生命，那么“我们”很可能遍布整个宇宙，主要是简单的细菌类微生物。另一方面，如果“我们”更狭隘地指涉自我（能够自省和技术的生命形式），那么“我们”可能很罕见，甚至是独一无二的。尽管有大量的猜测，但我们真的不知道如何计算外星生命存在的几率——只有一个数据点，我们就是它。但猜测开始让位于探索。我完全相信未来的某个早晨，当我喝着咖啡，准备迎接又一天心满意足的退休生活时，我打开报纸，会看到这样的醒目标题：太空中再次发现生命。

1996 年 8 月 7 日，我在北京的一家酒店房间里醒来，当时我正在参加国际地质大会。经过一夜的断断续续的睡眠，我仍昏昏沉沉，我拖着脚步走到电视机前，希望在参加当天的会议之前能看点新闻。当画面闪烁然后清晰起来时，一位来自巴格达的 CNN 记者对着镜头说（我记得很清楚），“我以为我有一个大新闻，但现在他们已经在火星上发现了生命，我的报道似乎不再那么重要了。”我很快就醒了。

当我到达早餐室时，关于这一消息的评论纷至沓来，而且大多是负面的：“化石太小了。”“他们对陨石历史的描述完全错误。”除了电视上报道的少数细节外，没有人知道其他细节，但每个人都有自己的看法。当然，我们不知道的是，我们在北京吃的早餐只是一场开始席卷科学界的思想风暴的缩影。

点燃这场大火的火柴是由美国宇航局位于德克萨斯州休斯顿的约翰逊航天中心的一位彬彬有礼的地质学家戴维·麦凯点燃的。麦凯与约翰逊航天中心和斯坦福大学的同事一起报告了在一块名为 ALH-84001 的小岩石中发现生物指纹的发现。这块小岩石是一块葡萄柚大小的火星碎片，被火流星撞击后抛入太空，并作为一块不同寻常的陨石降落到地球上（[图 13.1](#fig13_1) ）。正如他们向轻信的记者团得意洋洋地宣布的那样，人类最古老问题之一的答案不仅近在咫尺，而且实际上已经静静地躺在南极冰层中数千年了。至少这是美国宇航局对这个故事的版本。

无数报纸和十几本书都曾报道过有关 ALH-84001 的争论。它既被描述为一次勇敢地跨入未知世界的冒险，又被描述为一个被欲望蒙蔽了双眼的警世故事。前者当然正确，后者则更有争议。但是，如果 David McKay 的团队被一个令人兴奋的假设误导，他们的故事之所以引起共鸣，是因为它的普遍性，而不是它的独特性。哪个科学家没有在可能成为现实的伟大想法的鼓舞下，有目的地走进死胡同？我们的翅膀通常会被晦涩难懂的期刊和学术研讨会所束缚。然而，由于公众对火星陨石论文的极大兴趣， 《新闻周刊》和《纽约时报》对其进行了辩论，有时甚至激烈辩论。

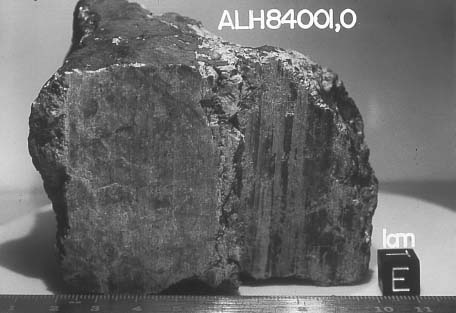


图 13.1。ALH -84001，一颗来自火星的柚子大小的陨石，引发了有关火星生物学的争论。（照片由 NASA/JPL/Caltech 提供）

我自己对麦凯报告的早期反应既不引人注目也不深刻——我真的不知道该怎么理解它，感谢时间安排之神让我的中国之行免于 8 月爆发的狂热言论。事实上，首映之夜的评论和随后的流行心理学几乎没有什么持久的价值。更令人印象深刻的是，直到今天，人们仍在进行着艰苦的分析，仔细地为科学的一个灰色地带增添色彩。答案仍然难以捉摸，但我们现在明白，在其他星球上，必须以新的方式提出熟悉的生命探测问题。作为我们在火星古生物学方面的第一次、停滞不前的练习，ALH-84001 为我所珍视的前寒武纪研究提供了行星延伸。作为天体生物学黎明时代的助产士，它给了我们更多。

在回顾 ALH-84001 之争前线之前，我们应该至少简要地思考一下没有争议的问题。首先，没有人认为 ALH-84001 被误认为是火星的。这本身就很了不起。我们如何确定一小部分行星的行星谱系岩石是从冰原收集的？与其他陨石一样，ALH-84001 的表面有一层熔融矿物，记录了它在穿过大气层时所经历的高温。20 世纪 70 年代，两名研究生 Hap McSween 和 Ed Stolper 提出了一些不寻常的陨石起源于火星，这些陨石被称为 shergottites（以印度的 Sherghati 村命名，1865 年第一颗陨石坠落于此）。说得客气一点，他们的科学前辈对此持怀疑态度。二十多年后，McSween 和 Stolper 都成为了杰出的科学家，至少有 18 颗陨石被接受为来自火星的移民。最令人信服的证据来自对几块岩石中玻璃的研究，这些岩石是由撞击将它们吹入太空而形成的。玻璃中含有少量气体——陨石母体大气的样本。这种气体混合物与现代或古代的陆地空气都不一样，但它与海盗号太空船测量的火星大气非常吻合。 ALH-84001 本身不包含可能捕获大气样本的玻璃，但根据其组成矿物中锁定的氧气，可以将其解释为火星陨石。这种氧气的同位素组成与陆地岩石不同，但符合其他火星陨石的模式。

麦凯的假说要求我们在原则上接受另外两个假设，然后才能分析具体的证据。首先，我们必须接受古代火星人生活在火星地壳内形成的微小裂缝中。其次，我们必须愿意相信这些微小的外星人留下了可解释的生物记录，这些记录完整地保存了近 40 亿年。当然，这正是地球经验开始构成争论的地方。我们认为这些说法并不奇怪，因为两者都在地球上得到满足。如今，细菌在地表以下数千英尺处繁衍生息，靠地下水冲刷的裂缝网络中的化学自养代谢维持。而且，正如前几章所表明的那样，陆地岩石保留了早期生命的明确特征——诚然，在我们最古老的例子中，这种特征被弄脏了，但这是由于变质作用，而不是年龄本身。如果生命曾经在火星上出现，它应该在古老的火星沉积物中留下印记。

ALH-84001 主要由火山岩组成，这些火山岩形成于大约 45 亿年前火星增生后不久。大约 39 亿年前——生命首次在地球上站稳脚跟的时期——岩石裂缝中形成了微小的碳酸盐矿物沉积物。关于碳酸盐是在陨石撞击引起的高温下形成的，还是在平静时期从裂缝中渗出的较冷地下水中沉淀下来的，人们的看法仍不统一。无论它们的来源如何，这些矿物质随后都因陨石持续撞击火星表面而产生的短暂高温和高压而发生了变化。很久以后——仅仅 1600 万年前——ALH-84001 被另一次撞击抛射到太空中。它被地球引力场捕获，于 13,000 年前停在南极洲的艾伦山（因此得名 ALH）。

大卫·麦凯的团队从这颗陨石中收集到了四条证据，这些证据使他们相信火星曾经支持过微生物生态系统。ALH-84001 中的碳酸盐矿物 (1) 类似于细菌活跃时形成的陆地沉积物，(2) 含有独特的氧化铁矿物磁铁矿颗粒，与细菌细胞内形成的磁铁矿晶体非常相似，(3) 保存着被认为是来自生物分子的复杂有机分子，(4) 含有微小的圆形和棒状结构，被认为是微化石。

碳酸盐矿物本身只能告诉我们，艾伦山陨石中的裂缝曾是充满碳酸盐和其他离子的流体的管道。就像太古代石灰岩中的海底沉淀物一样，它们为生物过程提供了不可靠的指导。然而，这些矿物可能为它们形成时的物理条件提供线索，而我们的陆地经验告诉我们，环境背景是任何古生物学解释的关键。温度尤其令人感兴趣——我们所知道的生命只有在水保持液态的地方才能生存，从南极洲冰封的咸水池塘中温度低于 0ºC 几度到深达一英里或更深的海底热液裂谷中温度约为 113ºC。碳酸盐晶体中氧的同位素组成使我们能够估计温度，但前提是我们知道矿物形成时的条件和过程。地球化学家已经仔细测量了 ALH-84001 的同位素组成，但关于早期火星的假设因计算机模型而异，导致碳酸盐沉积的温度问题悬而未决。如果矿物的形成温度远高于水的沸点，那么生物就不存在了。但如果碳酸盐是在较低的温度下形成的——正如许多火星爱好者所相信的那样——那么生物可能存在ALH-84001 的裂缝中存在这种现象。然而，在这两种情况下，碳酸盐晶体的形成都不需要生物学。

麦凯团队检测到的有机分子同样难以捉摸。这些分子被称为多环芳烃（简称 PAH），在地球上广为人知。它们已在煤和石油中被发现，它们是由原本是生物的化合物在地质变化中产生的。PAH 还形成于工业炉和汽车发动机中，煤和汽油中的有机分子在高温下裂解并重新结合。因此，这些独特的化合物几乎无处不在，浓度很低。事实上，PAH 不仅在地球上，在宇宙中也广泛存在。它们已在外太阳系物理过程形成的含碳陨石中被发现，也出现在行星际尘埃云中。因此，与碳酸盐矿物一样，PAH 不一定是生命的迹象。

斯坦福大学的 Simon Clemett 及其同事令人信服地证明，ALH-84001 中微量的多环芳烃是陨石本身的，而不是陆地污染物。这些科学家并没有声称多环芳烃是由生物前体形成的——碳质陨石很容易将这些分子带入火星。尽管如此，通过证明 40 亿年前的有机分子在我们的行星邻居上完好无损地存活下来，Clemett 和同事为未来的火星探索提供了极其重要的信息：如果火星上确实出现了生命，它可能会在火星表面下的岩石或沉积物中留下分子名片。我们不知道陆地岩石中是否存在类似的古老有机化合物。

那么那些被解释为微化石的微小结构又如何呢？麦凯图片中的物体（[图 13.2](#fig13_2) ）看起来像细菌细胞，但这只能告诉我们它们很小而且简单。事实上，它们非常小，长度不到 100 纳米，宽度只有 20-30 纳米。1[所有细菌都是微小的，但与火星微结构相比，陆地细菌就像大象与老鼠一样。在常见肠道细菌](#1_21)大肠杆菌中发现的分子浓度下，ALH-84001 中的结构体积太小，无法容纳超过一把分子。这是否排除了生物起源？一点也不。

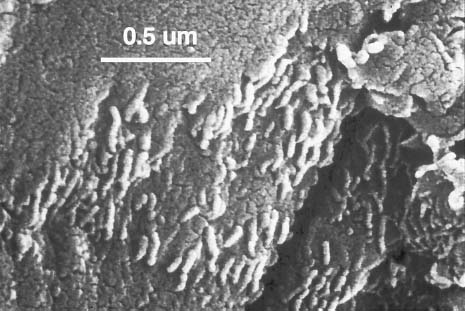


图 13.2。David McKay 及其同事将微小结构解释为 ALH-84001 中的纳米化石。最长的结构只有大约 100 纳米长，并不比活细胞中的核糖体大多少。（照片由 NASA/JPL/Caltech 提供）

1998 年秋，美国国家研究委员会召开了一次研讨会，探讨极小生物体的尺寸极限，这在很大程度上是受到火星陨石争论的启发。一组杰出的细胞生物学家从几个不同的角度探讨了这个问题，他们得出结论，很难将自由生活的现代细胞的生物化学特性融入直径小于 200-300 纳米（0.2 至 0.3 微米）的球体中。第二组微生物生态学家得出了惊人的一致结论，他们报告称，自然界中自由生活的细胞符合但很少低于这一预测的最小尺寸。（病毒较小，但它们完全依赖于宿主的生化机制。）

这一结果在火星陨石争论中被双方误解。它并不表明小于 200-300 纳米的细胞是不可能的，只是表明如果存在自由生活的纳米细菌，它们必须具有一种不为人熟知的简单细胞生物学。事实上，在 NRC 研讨会的第三次小组讨论中，分子生物学家史蒂夫·本纳 (Steve Benner) 提出，如果一个原始生物有蛋白质或核酸，但不是两者兼有（避免需要相对较大核糖体来连接两者——想想 RNA 世界，如[第 5 章所述](#Top_of_13_ch5_xhtml)），那么它很可能适合 50 纳米球。事实上，已经报道了不可能存在的微小细菌来自多种陆地环境，包括人类血液。这些报道被火星（和陆地）纳米化石的支持者视为救生圈，但大多数专业微生物学家对此则谨慎得多。传统的微生物学家（被纳米细菌爱好者视为反动的枢机主教团，反对自己的伽利略）希望有证据证明此类报道的物体是完整的、自由生活的细胞。2可以理解，[他们](#2_13)还希望找到小尺寸的合理分子解释。假以时日，一个或多个关于陆地纳米细菌的说法可能会得到证实，这将挑战我们重新思考对当代细胞生物学的假设。但即使发生这种情况，也不会结束关于火星微结构的争论——细胞可以非常小这一观察结果并不意味着所有非常小的物体都是细胞。

同样，最终否定纳米细菌的说法也无法从另一个方面解决问题。也许 ALH-84001 中的微结构保存了生命的早期阶段——在分子复杂性进化之前，因此与地球上的现代生命不同。或者，它们可能代表在死后腐烂过程中萎缩的常规细胞。或者是生物体的部分。仅凭尺寸，尚无定论。

这引出了天体古生物学解释的关键。只有当岩石中的形态或化学模式符合已知的生物过程，并且不太可能由纯物理机制形成时，我们才能接受它们作为生物。这是地球上的规则——恐龙满足这两个标准，而 Warrawoona 燧石中的丝状微结构则不满足——这也是太阳系其他地方的规则。

第二个标准在行星探索中尤为重要。由于我们无法保证陆地生物已经穷尽了生命的可能性，因此我们需要认真思考如何识别陌生生物的踪迹。只有当我们能够排除外星结构或分子是由物理过程形成的替代假设时，它们才能被接受为生物的推定证据。生物可能因星球而异，但物理和化学应该是相同的，为生物学评估提供一致的标准。

我们不知道非生物模式形成的极限，我们需要在从火星带回经过精心挑选的样本之前了解这些极限。然而，我们所知道的却要求我们谨慎行事。西班牙地球化学家胡安·加西亚-鲁伊斯带着顽皮的喜悦调配出化学混合物，这些混合物自发产生具有欺骗性生物外观的微小球体、细丝和螺旋状物。加西亚-鲁伊斯的作品（目前！）不包括与前几章中描述的柄细胞、棘状囊肿、多细胞毛状体和垫状菌落群体相当的有机结构，对此我深表感谢。但在 ALH-84001 中也没有发现这些特征。火星微结构的问题不在于它们太小而不能成为生物，而是它们太简单而无法排除非生物解释。事实上，许多观察者都接受这些结构的矿物学起源。因此，按照这里故意提出的高标准，大卫麦凯发布的令人回味的图像不能作为火星上存在生物的证据。

随后，卡内基地球物理实验室的 Andrew Steele在 ALH-84001 中发现了无可否认的微生物，但它们是陆地细菌。在 ALH-84001 停留在南极洲的漫长间隔期间，这块深色岩石吸收了阳光，在极地沙漠中形成了一小片温暖的绿洲。细菌在被火星水冲刷过的裂缝中躲了起来——这是地球上生命无处不在和坚韧不拔的不可否认的证据，但也为寻找火星生物信号带来了另一个障碍。

在麦凯团队最初提出的四条证据中，只有一条证据留存到了新千年，即 ALH-84001 碳酸盐球状体中不寻常的磁铁矿晶体。磁铁矿的磁性众所周知，但其生物关联却不为人所知。事实上，磁铁矿晶体可以提供生物学的证据，因为它们具有磁性——一些细菌利用细胞内合成的细长磁铁矿晶体链来感知方向。这些微小的颗粒具有火成岩或变质岩磁铁矿所没有的晶体形态和化学纯度。细胞死亡后，细菌磁铁矿可以沉积在沉积物中，磁性化石已在岩石中被发现年龄可达 20 亿年。那么在地球上，如果你在自然界中发现真正纯净的磁铁矿，那就是生命的迹象。

ALH-84001 中的磁铁矿颗粒形状和大小各异。有些磁铁矿的晶体结构存在缺陷，无法解释其生物起源。然而，其中一小部分磁铁矿表现出与地球生物学相关的矿物学特征。乔·基尔施文克（Joe Kirschvink）之前被介绍为雪球地球假说之父，他认为类似的晶体需要类似的解释。对于乔和麦凯团队来说，ALH-84001 中的磁铁矿颗粒为火星生物学提供了确凿的证据。他们认为，微小的、化学纯净的磁铁矿晶体具有如此重要的工业意义（想想磁带），以至于如果物理合成是可能的，一些有进取心的化学家早就发现了如何做到这一点。可能如此，但这个论点可以颠倒过来。也许，揭开火星磁铁矿秘密的人将获得一项具有巨大商业价值的专利。

事实也确实如此。之前，我曾指出，虽然 ALH-84001 中的碳酸盐可能在温和的温度下形成，但随后在受到陨石轰击时经历了短暂的高温和高压。考虑到这一点，约翰逊航天中心和附近工程公司的矿物学家团队设计了一个最具启发性的实验室实验。团队将碳酸氢钠和铁、钙和镁盐混合在充满 CO 2的水中（接近 ALH-84001 中沉淀球体的化学成分），在相对较低的温度（150ºC）下诱导矿物沉淀。然后，他们让沉积的矿物受到模拟陨石撞击，在短时间内急剧增加反应容器的压力和温度（至 470ºC）。当混合物冷却后，团队发现了化学纯净、无缺陷的磁铁矿晶体，与 ALH-84001 中的晶体非常相似。此外，这些新合成的磁铁矿显示出与地球上的生物相关的独特晶体形态。

20 世纪伟大的哲学家卡尔·波普尔曾说过，科学假设永远无法被证实，只能被证伪——一千只黑天鹅无法证明“所有天鹅都是黑的”这一假设，但一只白天鹅就能证明这一假设是错误的。这似乎很简单，但正如《纽约客》的亚当·戈普尼克所观察到的，真正的科学辩论很少如此井然有序。面对一只白天鹅，黑天鹅假说的支持者很可能会质疑证据——“你称其为天鹅？”戈普尼克的幽默叙述就是如此。火星磁铁矿也是如此。那些在火星磁铁矿中看到生物学的人强烈反对忠诚的反对派生产出任何类似于在 ALH-84001 中发现的晶体的说法。

不管这一分歧结果如何，又有一条证据挑战了生命在火星磁铁矿晶体形成过程中发挥了作用的观点。根据仔细的电子显微镜和 X 射线微观结构研究，英国科学家 David Barber 和 Edward Scott 证实了早先的观察结果，即艾伦山陨石中磁铁矿颗粒的晶体结构和取向反映了它们周围碳酸盐的晶体学性质——如果磁铁矿是在陨石撞击期间形成的，我们可能会预测到这一点，但如果生物生长了晶体，则不太可能。

关于火星磁铁矿的争论仍在继续，但对生物起源的支持正在减弱，随之而来的是，外星生命问题可能轻松解决的最后希望也随之消失。回想斯匹次卑尔根、冈弗林特和长城的元古代岩石，我们必须认识到，在 ALH-84001 中没有发现在这些岩石中发现的任何令人信服的生物特征。人们对火星磁铁矿的晶体结构存在争议，因为在 ALH-84001 或任何其他来自火星的陨石中都没有明确的微化石、没有甾烷和微生物垫结构。

这一切给我们带来了什么？愤世嫉俗者可能会回答说，在没有化石的地方，很难发现古代生命。一个更具前瞻性的结论是，如果我们想知道火星是否曾经是一个生物星球，我们就必须去那里。在我们去之前，我们还有一些功课要做。

如果说 ALH-84001 在天体生物学学科的萌芽阶段就培育了它，那么在成熟之后，这个领域将会变成什么样呢？天体生物学思维的一大好处已经显而易见，那就是地球生物学的行星视角正在不断增强。微生物生态学家、生物地球化学家、古生物学家——我们所有人现在都经常考虑新发现对我们理解整个地球系统的影响。但真正符合其名称挑战的天体生物学不能局限于地球。它需要探索，整个宇宙都在向我们招手。

无论人们从陨石争论中得出什么结论，火星火星仍然是我们进行天体生物学研究的主要目标，这不仅仅是因为它距离地球很近。如今的火星地貌荒凉得超乎想象，几乎不适合寻找生命。但保存了 40 亿多年的沟壑地形和其他表面特征告诉我们，火星在早期历史中与地球非常相似（[图 13.3](#fig13_3) ）。这两颗行星都有相对较厚的大气层、活跃的火山活动，以及至少间歇性的液态水。在地球上，这些条件孕育了生命，因此可以合理地假设，火星上也可能存在生命。

有一种学派认为，火星实际上比地球更早出现生命，天体物理学家保罗·戴维斯对此进行了特别有力的辩护。戴维斯认为，生命可能起源于火星，并通过乘坐陨石“飞船”在地球上定居。ALH-84001 及其同类向我们展示了所需的贸易路线是存在的，陨石内部的简单生物确实有可能在发射、长时间暴露于太空辐射以及到达地球后幸存下来。最大的障碍可能是生态方面的——陨石落在其微生物可以代谢的基质上的可能性有多大？“我们都是火星人”的假设富有想象力，也有点颠覆性。它巧妙地破坏了生命可能在任何类似地球的行星上出现的观点，因为如果它是正确的，生命就不是起源于地球的。然而，在过分担心这个问题之前，我们应该先了解一下火星是否曾经支持过生物。

我和科罗拉多大学的行星科学家 Bruce Jakosky 曾经花了一个下午的闲暇时间为一篇关于火星天体生物学的短文想了一个标题。经过（太多？）多次讨论后，我们最终定下了“寻找火星生命：瓮中之鳖、大海捞针还是瞎猜？”之后的数周里，我们一直为自己的聪明才智而窃笑，但也许明智的是，我们从未发表过这篇文章。除了这个标题，就没什么好说的了。

我们可以很容易地排除这个玩笑标题中提出的一种可能性——寻找火星生命并非易事。按照最乐观的估计，在未来二十年里，我们将有六次踏上火星。鉴于 NASA 目前禁止发射核动力源，登陆任务将相对较短，因此探索半径将较小。（在 2003 年对火星探测器进行的早期实地测试中，在拉斯维加斯附近一个荒凉的山谷中进行，我漫步到附近的一块露头，上下查看，用锤子敲下一块岩石，并用手持放大镜对其进行了简要检查。对我的观察感到满意，我扔掉了岩石碎片，走回团队。“这花了三分钟，”该项目首席研究员、康奈尔大学的史蒂夫·斯奎尔斯 (Steve Squyres) 说。“在火星上，探测器需要一整天才能完成同样的事情。”）



图 13.3。水在火星表面凿出的通道网络。这些通道形成于这颗红色星球的早期历史，主要是由于地下水流失和灾难性的融化。在任何一个时期，液态水的含量——早期火星是否有持久的海洋或长期存在的河流和湖泊——仍然是一个有争议的话题。（Viking 图片由 NASA/JPL/Caltech 提供）

对火星历史感兴趣的地质学家倾向于选择类似大峡谷的着陆点；负责安全着陆的工程师则更倾向于选择堪萨斯州。鉴于我们只能通过着陆器探索火星地貌的一小部分，因此，通过轨道观测尽可能多地了解火星地貌至关重要，这样才能选择出最有利于科学研究和技术可行性的着陆点。我们在前寒武纪古生物学方面的经验告诉我们应该在哪里寻找以及如何寻找——有希望的目标包括沉淀的泉水沉积物和地下形成的细泥岩古代水体。但是，如上所述，陆地经验可能无法让我们为发现的东西做好准备——我们对陆地生命的生物学和古生物学知识既提供了盲点，也提供了指南。出现假阳性和假阴性的机会比比皆是，在我们获得的为数不多的宝贵机会中做出正确判断将是一个挑战。

我们无法保证火星上曾经存在过生命，而且火星表面的强氧化性无疑会抹去一些曾经在火星探测车的掌握范围内的证据。即使我们成功地从沉积岩中取芯，获得未改变的古代页岩样本，天体古生物学研究也可能令人沮丧。在地球上，生物的指纹随处可见，因为光合作用使生命得以遍布整个地球表面。在没有光合作用生物的情况下，火星生命的踪迹（如果存在的话）可能只在热液泉附近常见。

当然还有另一种可能性，那就是寻找活的而不是化石的生物。多年来，一小群乐观主义者认为，化学合成微生物可能今天还存在于火星表面以下很远的热液绿洲中。当然，这是一个很小的可能性，但在没有数据的世界里，一切皆有可能，而且大多数都值得研究。通过轨道卫星的微波成像也许可以探测到地下水，但目前深钻远远超出了我们的能力。出于这个原因，天体生物学家对最近宣布的火星表面在过去几百万年内曾存在液态水并且可能今天仍存在的消息感到振奋。行星科学家迈克尔·马林和肯尼斯·埃奇特在火星全球探测器拍摄的图像中发现了这一证据，即侵蚀沟起源于陨石坑和谷壁，并在其底部切入岩屑坡（[图 13.4](#fig13_4) ）。沟壑纵横的岩屑坡上几乎没有陨石坑，这是火星地貌相对年轻的一个标志。一些沟壑横穿沙丘，但没有沙丘遮挡沟壑，这进一步证实了这些沟壑不超过几百万年的观点。在地球上，水也塑造了类似的地貌，因此马林和埃奇特倾向于地下水渗漏和地表径流来解释火星沟壑。不少行星科学家都对这种解释表示欢迎，不过火星水研究的泰斗迈克尔·卡尔警告说，可能还有其他解释。卡尔提醒我们，这些沟壑位于中高纬度地区，火星表面非常寒冷，很难理解液态水的存在。一种可能性是火星的自转轴随时间大幅摆动。这意味着目前处于深度冻结状态的地貌可能每隔几百万年就会解冻一次。这个想法很有趣，但对天体生物学家来说并不一定令人振奋——液态水存在 100 万年，然后在接下来的 100 万年中消失的环境很难维持生物的生存。

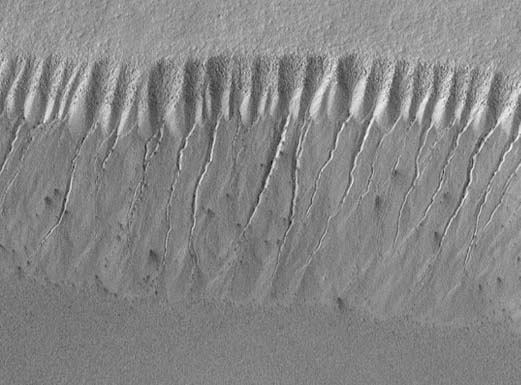


图 13.4。相对较近的沟壑切入火星陨石坑壁下的岩屑坡。这些特征表明液态水仍可在火星表面形成——但其形成过程的连续性和持续时间仍不确定。（火星全球探测器图片由 NASA/JPL/Malin Space Systems 提供）

新发现的火星沟壑为研究带来了一项激动人心的挑战，无论它揭示了什么有关火星宜居性的信息，它都有望告诉我们很多有关火星的信息。然而，登陆这些沟壑并不容易——在这种情况下，“大峡谷问题”迫在眉睫。

我对火星天体生物学的看法是，问题多于机遇——如果你愿意的话，这是一种大海捞针的观点。我是不是太怀疑了？也许吧，但天真的热情已经充斥了太多关于火星的言论，以至于似乎需要进行温和的纠正。我们不能假设火星的天体生物学探索会很容易，也不能假设很快就会得到明确的答案。寻找火星上的生命将是困难的，而且可能一无所获，但作为了解我们行星邻居的平衡努力的一部分，这是值得做的，而且值得做好。请记住，我们搜索的负面结论与肯定的答案同样重要。如果厚厚的大气层、火山活动和液态水不能为生命提供万无一失的配方，我们将不得不重新考虑我们的生物起源模型——同时感觉比以前更孤独一些。

火星探索的新时代才刚刚开始，而且很可能在我有生之年之后继续下去。没有人知道我们将会发现什么。那么，也许我们应该把最终决定权留给诗人，至少现在是这样。赫尔曼·黑塞在他伟大的小说《玻璃珠游戏》中写下了两句优美的诗句，为火星天体生物学提供了合适的信条：

没有什么比谈论某些既不可能存在又无法证明的事物更困难，但也没有什么比谈论它们更必要。严肃认真的人将它们视为存在的事物，这一事实使它们更接近存在和诞生的可能性。

火星可能是天体生物学探索的一个特别有吸引力的目标，但它绝不是唯一的目标。在我们的太阳系内，有木卫二，它是一颗木星的卫星，其冰冷的表面可能覆盖着一片海洋，还有土星的卫星土卫六，其大气层由甲烷和碳氢化合物烟雾组成。在更远的地方，目标可能是无穷无尽的，但随着我们离开太阳系，游戏规则就会改变。总有一天，我们的后代可能会发现物理定律的漏洞，但在此之前，对更大宇宙的天体生物学探索将只能通过远程方式进行。

天文学领域最近最令人兴奋的进展之一是发现围绕附近恒星运行的行星。到目前为止，我们只观察到巨行星（大小与土星相当，甚至更大）围绕恒星紧密运行，但这并不一定是因为这种行星主宰着宇宙。目前，这些是我们唯一能探测到的行星。然而，到下一个十年末，一项名为“类地行星探测器”的雄心勃勃的项目可能使我们能够在附近的太阳系中探测到类地行星。不仅如此，光谱图像可能揭示其大气的成分。

20 世纪 70 年代初，盖亚假说之父詹姆斯·洛夫洛克提出，行星大气是生物活动的敏感指标。要理解其中的原因，我们只需看看地球。除了氮气和二氧化碳，我们的大气中还含有水蒸气、氧气和少量但可测量的甲烷。很难看出氧气和甲烷如何能在受平衡化学过程控制的大气中共存，但当蓝藻（或其叶绿体后代）和产甲烷菌活跃时，这种混合物可以无限期地持续下去。（当然，按照这种方法，我们不可能将地球在其历史的前半段归为生物状态。）

我们不会很快知道太阳系外行星上的生物是合成 DNA 还是蛋白质，是单细胞生物还是多细胞生物，是生活在陆地还是水中。但在遥远的星球上，生物丰富，新陈代谢正常，我们或许可以通过对环境的影响来识别生命。

然而，在距离超过几光年的地方，即使是行星探测器也会让我们失望——更遥远星系中的行星太暗，太远，无法通过这种方式探测到。因此，对于宇宙的大部分地区，我们只能通过一种方式寻找生命——倾听那些能够回应我们的信号或发起对话的科技天才。在地球上，这种能力是在过去一个世纪才出现的。

在他们的著作《稀有的地球》中，彼得·沃德和唐纳德·布朗利认为，智慧生命在宇宙中可能极其罕见，他们引用了促成地球神经复杂性进化的无数天文和地质条件。哈普·麦克斯温早些时候在他的著作《地球的号角》中提出了类似的观点。这些论点有时被讽刺为“金发姑娘”假设，因为它们要求一切都“恰到好处”以适应智慧的进化。这些论点假设，由于促进我们自身进化的条件是特殊的，所以它们一定很罕见。但我们无法知道这是否属实。我们可以同意，并非所有太阳系都包含各方面都与地球相似的行星，但如果有 10% 的行星，或者 1%，甚至百万分之一的行星，情况会怎样呢？考虑到宇宙的维度，这将为智慧生命提供数不清的潜在孵化器。换句话说，拥有智慧生命的行星可能是相对而言，智力是稀缺的，但绝对是丰富的。我们真的不知道如何评估这种可能性。还有一个问题：我们不知道我们获得智力的途径是否是唯一可行的途径。我怀疑它是否是唯一可行的途径，但我无法想出一个令人信服的方法来用理论来表达我的偏见。这个问题必须通过实证来解决。

讽刺的是，最有可能稀有的生命类型却是我们在整个宇宙中唯一可以寻找的生命类型。这也很不幸，因为浩瀚的太空使得我们很难甚至不可能回答天体生物学最基本的问题之一：哪些陆地生物学属性是生命的普遍特征，哪些是我们自己独特历史的局部后果？如果我们在火星上找不到生命，如果我们在欧洲大陆的冰层或海洋中也找不到生物，我们可能永远也找不到答案——除非有外星人用晶体仪器告诉我们。

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

[1](#1_20)回想一下，1 纳米等于 1 毫米的百万分之一，或 1 微米的千分之一。针头的长度约为 150 万纳米。

[2](#2_12)细胞必须“自由生活”，共生体或寄生虫就不再考虑了。从其他细胞中获取大量所需物质的生物可以抛弃许多基因。如果发现寄生虫比已知的自由生活细胞还小，我一点也不惊讶。

结语

过去是假装是议会报告的自传体小说。

—朱利安·巴恩斯  
福楼拜的鹦鹉

“我们怎样把握过去？”《福楼拜的鹦鹉》中的叙述者若有所思地说道。 “我们阅读，我们学习，我们询问，我们记忆，我们谦卑；然后一个不经意的细节改变了一切。”事实也确实如此。在我们努力破译地球早期生物历史的过程中，微小的细节反复激发我们的探索灵感：这里有十亿年前的燧石中一种精致的蓝藻，那里是古老土壤中保留的一滴铁，还有其他地方碳酸盐矿物结构发生了变化，这些矿物沉淀在海底——如果真的存在的话，那就是一粒沙子中的世界。单个的细节可能看起来微不足道，但它们集合在一起，揭示了史诗般的戏剧，将我们从达尔文温暖的小池塘带到他现在以新的眼光看待的寒武纪多样性困境。从那里出发，只需很短的距离就能看到鱼类、蹒跚穿越古生代沼泽的笨拙两栖动物、躲避恐龙足迹的微型哺乳动物，以及一种不仅可以重建其进化历史而且还能思考其他星球上类似历史的物种。

那么，生命的早期进化就是我们故事的一部分。我们是 40 多亿年行星历史的产物，是一本尚未写完的最后章节的书的最新部分。正如哈普·麦克斯温在《地球号角》中所写，“我们是星尘”不仅仅是伍德斯托克的虚张声势；这是字面上的真理。我体内的碳是在早期恒星的熔炉中锻造出来的，被超新星分散到太空中，随着我们的星球的形成，与尘埃和岩石一起聚集起来，然后在空气、海洋和生物体之间反复循环，通过蓝藻和恐龙，甚至可能通过达尔文，然后，至少暂时，它会停留在古生物学家的大脑中。

然而，尽管进化史无疑包括人类，但它与我们无关。生命的悠久历史有助于解释我们的存在，但只有当我们沿着生命之树找到一条特定的路线时，它才能被解释为走向人类的旅程。走另一条路，生命的历史就是蓝藻幸存的扣人心弦的传奇，三叶虫陨落的警世故事，或酵母在腐烂的水果中寻找食物的励志故事。当今生存的约 1000 万个物种中的每一个都是地球40 亿年进化史的产物——无数形式被进化分歧分开，但在生态相互依存中团结一致。无论将地球视为我们的世界有什么好处，如果没有细菌和藻类、植物和动物，我们就无法生存。我们是进化的后来者，是自地球年轻以来编织的生态挂毯中最新的丝线之一。

事实上，是生态赋予了人类特殊地位，而不是进化。与先于我们出现的数百万物种不同，人类并不是简单地适应大自然提供的环境。我们带着环境一起生活，在温暖的西伯利亚小屋或休斯顿的空调公寓里找到舒适。借助技术，人类已经遍布全球，数量惊人。在这个过程中，我们改变了几乎所有的地貌，控制了地球大部分的光合作用，并在生物地球化学循环中与细菌相媲美。我们如何利用我们的特殊地位将决定地球历史下一章的情节，不仅对我们，而且对整个生物圈也是如此。

当然，这个故事还有其他版本。不仅仅是其他古生物学家通过不同的经验视角来折射相同观察的“自传体小说”。我想到的是那些摆脱了指导和限制我讲述的事实基础的版本——通过断言而不是生态学赋予我们特殊地位，同时拒绝本书中几乎所有其他论点。我们如何看待完全不考虑科学的地球和生命解释？

圣经、奥义书或原住民梦幻时光中的伟大创世故事，早在哥白尼、牛顿、达尔文和爱因斯坦之前数千年就提供了理解宇宙的方法提供了新的解释语言。作为道德世界的雄辩指南，它们继续在几代人中发声。事实上，它们的力量来自于它们的永恒性——那些启发了黎凡特铁器时代牧羊人的话语仍然可以感动底特律的计算机分析师。相比之下，科学解释则受到时间的限制。今天的技术水平在昨天是不可理解的，明天就会过时。这两种理解方式在形式或目的上应该混淆，这让我觉得既荒谬又不幸。

现代世界为信仰和神学提供了实质性的考验——大屠杀、婴儿猝死和阿尔茨海默病很容易让人想到。相比之下，传统真理与科学的调和几乎是微不足道的简单，只需要上帝（如果存在的话）足够强大，能够将内在性融入新生的宇宙，使其能够历经千百年来不断发展，遵循狭义相对论、核化学和群体遗传学的定律。科学的创世故事讲述的是过程和历史，而不是意图。因此，接受其古代对应物作为寓言，可以消除冲突。（圣奥古斯丁在四世纪也说过同样的话。）但我们必须清楚：没有其他涉及科学的解决方案。

创造论者通常将进化生物学视为科学的恶魔，但前面章节中提出的早期进化论要求圣经直译论者在拒绝科学理解时必须完全拒绝。他必须拒绝地质学，因为其模式和过程的融合无法在圣经时间表中得到体现。物理学和化学也必须被抛弃，因为它们解释了放射性衰变，该衰变使锆石的年代可以追溯到数百万年或数十亿年。那么天文学和天体物理学呢？想都别想。事实上，圣经直译论者在徒步穿越大峡谷时，经过二叠纪腕足动物、寒武纪三叶虫和 17 亿年前的片岩，只能得出这样的结论：地层序列中出现的年代和秩序是一个精心设计的诡计，是一场巨大的宇宙骗局的一部分，目的是诱捕不信者。什么样的上帝会这样做？一个心胸狭隘、心怀报复的人，一个可能热爱他所创造的事物却不信任它的人。换句话说，上帝与我们自己很相似。在渴望了解上帝思想的过程中，创造论者只找到了一面镜子。

当然，圣经坚持认为上帝按照自己的形象造人，而不是反过来。对于在中东沙漠中寻找绿洲的游牧民或中世纪欧洲的女裁缝来说，这很可能被视为对上帝面容的字面评论。从阿奎那到笛卡尔认为上帝反映在人类的心灵中。但二十世纪的科学技术革命提出了一种更具体、也许更令人不安的解读。在很大程度上，我们已经开始了解我们生活的世界，事实上，我们已经主宰了它。通过物理学和工程学，我们可以利用原子的力量来发电或进行大规模杀伤。医学使跛脚乞丐恢复行走能力。我们可以理解出生的奇迹和死亡的奥秘，并掌握着对物种和人类的生死大权。也许我们毕竟是按照上帝的形象造出来的。

归根结底，宗教与科学之间的对话之所以重要，并不因为它能让我们在过去的问题上达成共识，而是因为我们需要就未来达成共识。在二十一世纪初，我们正站在地球历史的十字路口。为人类赢得生态霸权的技术智能现在威胁着地球生命周期的产物。因此，我们的孙子孙女可能只能从图片中了解犀牛，从公园中了解雨林，从历史书中了解珊瑚礁。即使我们在火星上寻找生命，我们也有可能在地球上失去生命。

诸如此类的想法令人沮丧。但未来不一定是进化的终局。还有另一种可能性。在生态主导地位和行星历史的交汇处，存在着进化伦理的形成。如果我们能够理解我们进化遗产的巨大性，我们可能会被感动去保护它。如果我们能够承认我们作为行星管家的空前角色，我们也许能够明智而光荣地履行我们的责任。至少在这个问题上，信仰和科学找到了共同点。我不知道上帝是否命令旅鸽存在，但如果他命令了，那也不是我们要消灭的。

哥白尼和达尔文深刻地改变了人类的自我意识。我们并非生活在宇宙的中心，我们也不能宣称拥有特殊创造的特权。在未来几十年，行星探索甚至可能表明我们并非独一无二，或者至少并非孤独。但无论天文学和进化论可能带走什么，生态学都会恢复。在这个星球上，在此时此刻，人类才是主宰。无论谁或什么书写了生命历史的早期篇章，我们都会书写下一个篇章。通过我们的行动或不作为，我们决定了我们的子孙后代将了解的世界。让我们拥有优雅和谦逊，做出明智的选择。

进一步阅读

序幕

惠特曼，W. 1993.《当我听到博学的天文学家》，《草叶集》第 340 页。1892 年首次出版的“临终版”重印本。现代图书馆，纽约。

第 1 章 起初？

科图伊坎地质学和古生物学主要参考文献

Bowring, SA, JP Grotzinger, CE Isachsen, AH Knoll, SM Pelechaty 和 P. Kolosov。1993 年。《早寒武纪演化的校准速率》。 《科学》 261：1293-1298。

Kaufman, AJ, AH Knoll, MA Semikhatov, JP Grotzinger, SB Jacobsen 和 W. Adams。1996 年。《西伯利亚北部阿纳巴尔地区西部元古代-寒武纪边界层的综合年代地层》。 《地质杂志》 133：509-533。

Khomentovsky, VV 和 GA Karlova。1993 年。《西伯利亚文底-寒武纪地层和下寒武纪边界的生物地层学》。 《地质杂志》 130：29-45。

Rozanov, A. Yu。1984 年。西伯利亚的前寒武纪/寒武纪分界线。第 7集：20-24。

精选参考文献

Barnes, J. 1986. 《凝视太阳》 。乔纳森角，伦敦。（本文开头引文的来源；经许可转载。）

Conway Morris，S. 1998。 《创造的熔炉：伯吉斯页岩与动物的崛起》。牛津大学出版社，牛津。（对寒武纪生命大爆发的独到而权威的描述。）

达尔文，C. 1859.《物竞天择，物竞天择》 。J. Murray，伦敦。（达尔文的杰作经常重印，是现代生物学的基础。）

Fortey, R. 1996.生命：地球生命最初四十亿年的自然史。Alfred Knopf 出版社，纽约。（这是一本很好的古生物学和古生物学家入门书，对早期动物进化有很多介绍。）

Gould, SJ 和 N. Eldredge。1993 年。间断平衡的成熟。 《自然》 366：223-227。（评论间断平衡的思想以及地层模式与演化过程的关系。）

第 2 章 生命之树

Bult, CL 和其他 40 人。1996 年。产甲烷古菌Methanococcus janaschii的完整基因组序列。Science 273: 1058–1073。（作为最早发表的微生物基因组之一，这篇论文毫无疑问地确立了古菌生物学的独特性质。）

Doolittle, WF 1994. 节奏、模式、原基因和普遍祖先。美国国家科学院院刊91：6721–6728。（对分子生物学家利用重复基因确定生命之树根源的努力进行了生动的回顾。）

Doolittle, WF 2000. 拔除生命之树。 《科学美国人》 282 (2): 90–95。（关于基因树、生物系统发育以及微生物进化研究中它们之间的差异的讨论。）

Fitz-Gibbon, ST 和 CH House。1999 年。基于全基因组的自由生活微生物系统发育分析。核酸研究27：4218–4222。（提出基于全基因组分析的系统发育，与基于核糖体 RNA 序列的树非常相似。）

Madigan, MT、JM Martinko 和 J. Parker。1999 年。 《Brock 微生物生物学》 ，第八版。Prentice Hall，纽约。（了解细菌和古细菌的生物学和多样性的好去处。）

Miller, RV 1998. 自然界中的细菌基因交换。 《科学美国人》 278 (1): 67–71。（细菌基因横向转移的入门读物。）

Nealson, KH 1997. 沉积物细菌：它们是谁？它们在做什么？有什么新发现？《地球与行星科学年鉴》第25 卷：403–434 页。（微生物代谢和生态学的绝佳入门读物。）

Ochman, H.、JG Lawrence 和 EA Grossman。2000 年。横向基因转移和细菌创新的本质。 《自然》 405：299-304。（本文是对我们日益增长的关于横向基因转移在细菌进化中所起作用的认识的最新回顾，比 Miller 1998 的治疗方法更先进。）

Pace, NR 1997. 从分子角度看微生物多样性和生物圈。Science 276: 734–740。（很好地总结了分子生物学如何重塑了我们对微生物进化和生态学的理解。 ）

Stetter, KO 1996. 生命史中的超嗜热菌。Ciba Foundation Symposium 202: 1-18。（由研究这些生物的先驱之一撰写的古细菌多样性和生态学综述。）

Woese, CR 1987. 细菌进化。微生物学评论51: 221–271。（全面总结了 Woese 基于小亚基核糖体 RNA 基因序列比较的细菌系统发育方面的开创性观点。）

第三章 古代岩石中的生命特征

斯匹次卑尔根前寒武纪古生物学的主要参考资料

Butterfield，NJ，AH Knoll 和 K. Swett。1994 年。斯匹次卑尔根岛新元古代 Svanbergfjellet 组的古生物学。化石和地层34：1-84。Harland，WB 1997 年。斯瓦尔巴群岛的地质学。地质学会报告 17，521 页。

Knoll, AH, JM Hayes, AJ Kaufman, K. Swett 和 IB Lambert。1986 年。斯瓦尔巴特群岛和东格陵兰岛上元古代序列的碳同位素比长期变化。 《自然》 321：832-838。

Knoll, AH 和 K. Swett。1990 年。《前寒武纪晚期的碳酸盐沉积：斯匹次卑尔根岛的一个例子》。 《美国科学杂志》 290A：104-131。

Knoll, AH, K. Swett 和 J. Mark。1991 年。新元古代潮滩/泻湖复合体的古生物学：斯匹次卑尔根德拉肯砾岩组。古生物学杂志65：531-570。

前寒武纪古生物学参考文献选编

Des Marais, DJ 1997. 元古代生物地球化学碳循环的同位素演化。有机地球化学27: 185–193。（这是一篇关于利用同位素数据重建古代生物地球化学系统的艰巨但有益的论文。）

Grotzinger, JP 和 AH Knoll。1999 年。前寒武纪叠层石：进化里程碑还是环境指标？《地球与行星科学年鉴》第 27 卷：第 313-358 页。（关于如何解释古代叠层石的详细论证。）

Knoll, AH 1996. 太古代和元古代古生物学，第 51-80 页，J. Jansonius 和 DC MacGregor 编辑，孢粉学：原理与应用，第一卷。美国地层孢粉学家协会出版社，塔尔萨。（一份最新的、图文并茂的前寒武纪微化石综述。）

Knoll, AH 和 DE Canfield。1998 年。早期生态系统的同位素推断。古生物学会论文4：211-243。（前寒武纪研究中同位素、古生物学和系统发育信息整合的入门读物。）

Schopf, JW 1999.生命的摇篮。普林斯顿大学出版社，新泽西州普林斯顿（第一人称叙述前寒武纪古生物学的早期发展。）

Schopf, JW 和 C. Klein 编辑。1992 年。 《元古代生物圈：一项多学科研究》。剑桥大学出版社，剑桥。（这是一篇内容丰富、权威性强的评论，虽然到现在为止有些过时，但涵盖了前寒武纪古生物学的各个方面。）

Summons, RE 和 MR Walter。1990 年。《元古代沉积物中的原核生物和原生生物的分子化石和微化石》。 《美国科学杂志》 290A：212-244。（前寒武纪沉积岩中生物标志物的通俗易懂、专家级介绍。）

Walter, MR，编辑。1976 年。叠层石。爱思唯尔，阿姆斯特丹。（已有二十多年历史，但仍然是前寒武纪叠层石研究的圣经。）

第四章 生命的最初曙光

Warrawoona 地质学和古生物学主要参考文献

Barley, ME 和 SE Loader 编辑。1998 年。皮尔巴拉克拉通的构造和成矿演化。前寒武纪研究88：1-265。（关于 Warrawoona 群和相关岩石的构造和地质年代学数据汇编，包括 Nijman 及其同事关于重晶石丘和 Warrawoona 地质的其他特征的论文。）

Brasier, MD, OR Green, AP Jephcoat, AK Kleppe, MJ van Kranendonk, JF Lindsay, A. Steele 和 NV Grassineau。2002 年。质疑地球上最古老化石的证据。 《自然》 416：76-81。

Buick，R.、JSR Dunlop 和 DI Groves。1983 年。《古岩石中的叠层石识别：对西澳大利亚北极早期太古代燧石-重晶石单元中不规则层状结构的评估》。Alcheringa 5 ：161-181。

Buick, R.、JR Thornett、NJ McNaughton、JB Smith、ME Barley 和 M. Savage。1996 年。约 35 亿年前澳大利亚皮尔巴拉克拉通大陆地壳形成的记录。 《自然》 375：574–577。

Groves, DI、JSR Dunlop 和 R. Buick。1981 年。《生命的早期栖息地》。 《科学美国人》 245 (10): 64–73。

HJ 霍夫曼、K. 格雷、AH 希克曼和 RI 索普。 1999 年。西澳大利亚 Warrawoona 群 3.45 Ga 圆锥形叠层石的起源。美国地质学会公报111：1256–1262。

Kerr, RA 2002. 逆转揭示了发现古代和外星生命的陷阱。科学296: 1384–1385。

Lowe, DR 1983. 西澳大利亚皮尔巴拉区块斯特雷利池燧石的早期太古代叠层石和蒸发岩地层受限制的浅水沉积。前寒武纪研究19: 239–248。

Lowe, DR 1994. 所描述的 3.2 亿年前叠层石的非生物起源。Ga.地质学22: 387–390。

Schopf, JW 1993. 早太古代顶燧石微化石：生命古老的新证据。 《科学》 260：640–646。

Schopf, JW、AB Kudryavtsev、DG Agresti、T. Wdowiak 和 AD Czaja。2002 年。地球最早化石的激光拉曼成像。 《自然》 416：73-76。

Schopf, JW 和 B. Packer。1987 年。澳大利亚 Warrawoona 群的早太古代（33 亿至 35 亿年前）微化石。 《科学》 237：70-73。

Shen, Y.、D. Canfield 和 R. Buick。2001 年。《早期太古代海洋中微生物硫酸盐还原的同位素证据》。 《自然》 410：77-81。

Walter, MR, R. Buick 和 JSR Dunlop。1980 年。西澳大利亚北极地区发现 3,400-3,500 万年前的叠层石。 《自然》 284：443-445。

巴伯顿古生物学主要参考文献

Byerly, GR, DR Low 和 MM Walsh。1986 年。南非巴伯顿山地 3,300-3,500 百万年前斯威士兰超群的叠层石。 《自然》 319：489-491。

Knoll, AH 和 ES Barghoorn。1977 年。南非斯威士兰系统的太古代微化石显示细胞分裂。 《科学》 198：396-398。

Lowe, DR 和 GR Byerly 编辑。1999 年。南非巴伯顿绿岩带的地质演化。美国地质学会特别论文329。

Walsh, MM 1992. 南非巴伯顿山地早太古代 Onverwacht 群的微化石和可能的微化石。前寒武纪研究54：271-293。

Walsh, MM 和 DR Lowe。1999 年。《太古代早期碳质物质的堆积模式：斯威士兰超群碳质燧石的岩相学和地球化学研究》。美国地质学会特别论文329：115-132。

Westall，F.，MJ de Wit，J. Dann，S. van der Gaast，CEJ de Ronde 和 D. Gerneke。2001 年。南非巴伯顿绿岩带受热液影响的沉积物中的早太古代化石细菌和生物膜。前寒武纪研究106：93-116。

早期太古代地球参考文献选集

Bowring, SA 和 T. Housh。1995 年。《地球的早期演化》。 《科学》第 269 期：1535-1540 页。（摘要介绍了最近获得的地球化学数据如何改变人们对早期地球历史的看法。）

Fedo, CM 和 MJ Whitehouse。2002 年。格陵兰岛 Akilia 石英辉石岩的变质起源及其对地球早期生命的影响。 《科学》第 296 期：1448–1452 页。（认为 Mojzsis 及其同事声称 Akilia 岩石中存在假定的生物特征（见下文）实际上源于变质过程中的物理过程。）

Kasting, JF 1993. 地球早期大气。 《科学》 259: 920–926。（这是一篇很好的综述，利用地球化学数据和大气模型推断太古代空气。）

Mojzsis, SJ, G. Arrhenius, KD McKeegan, TM Harrison, AP Nutman 和 CRL Friend。1996 年。38 亿年前地球上存在生命的证据。 《自然》 384：55-59。（推进了目前存在争议的非常古老岩石中同位素生物特征的案例。）

Mojzsis, SJ、TM Harrison 和 RT Pidgeon。2001 年。古代锆石中的氧同位素证据表明 43 亿年前地球表面存在液态水。 《自然》 409：178-181。（基于古代砂岩中矿物颗粒的化学性质，洞察早期地球。）

Rasmussen, B. 2000. 32.35 亿年前火山成因的丝状微化石块状硫化物。 《自然》 405：676–679。（可能是最古老的微生物化石。）

Rosing, MT，1999 年。西格陵兰岛 37 亿年前海底沉积岩中 C-13 贫化碳微粒。 《科学》 283：674–676。（古代同位素记录。）

Schopf，JW，编辑。1983 年。《地球最早的生物圈》 。普林斯顿大学出版社，新泽西州普林斯顿，543 页。（有关早期地球和生命的宝库——虽然过时，但令人振奋。）

Van Zuilen，M.、A. Lepland 和 G. Arrhenius。2002 年。重新评估生命最早痕迹的证据。 《自然》 418：627–630。（第二个论点是，Mojzsis 及其同事声称 Akilia 岩石中存在假定的生物特征（见上文）实际上源于变质过程中的物理过程。）

第五章 生命的出现

Brack, A.，编辑。1999 年。 《生命的分子起源：拼凑拼图碎片》 。剑桥大学出版社，剑桥。（一本优秀的著作，汇集了生命起源研究领军人物的论文。）

Darwin, C. 1969. 《查尔斯·达尔文的生平与书信》 ，第 3 卷。Johnson Reprint Corporation，纽约。最初由 J. Murray 于 1887 年在伦敦出版。（达尔文致胡克信件的出版来源。）

达尔文，E. 1804 年。 《自然神殿》 。纽约州埃尔姆斯福德市 Pergamon 出版社重印。（老达尔文对生命起源和进化的诗意概述。）

Fry, I. 2000.地球生命的出现：历史与科学概述。罗格斯大学出版社，新泽西州新不伦瑞克市（由一位科学哲学家撰写的关于生命起源的最佳单卷著作。）

Gilbert, W. 1986. RNA世界。 《自然》 319: 618。（这是一篇关于RNA酶对生命起源的影响的简短但有影响力的论文。）

James, KD 和 AD Ellington。1995 年。《寻找自我复制核酸与 RNA 世界之间缺失的环节》。 《生命起源与生物圈进化》 25：515-530。（对 RNA 世界前身的深入评论。）

Joyce, GF 2002. RNA 进化的古老性。 《自然》 418：214–221。（对 RNA 在生命起源中的作用的出色回顾。）

Lee, DH, JR Granja, JA Martinez, Kay Severin 和 MR Ghadiri。1996 年。一种自我复制的肽。 《自然》 382：525-528。（提出实验证据，表明简单的类蛋白质分子的自我复制可能在生命起源中发挥作用。）

Miller, SL 1953. 地球原始条件下氨基酸的生成。 《科学》 117: 527–528。（生命起源研究的先驱实验。）

Orgel, LE 1994. 地球生命的起源。 《科学美国人》 271 (10): 77–83。（化学进化的权威入门书。）

Pace, N. 和 T. Marsh。1986 年。RNA 催化和生命起源。生命起源 16：97–116。（对核酶的发现及其对前生命和早期生物进化的影响的良好论述。）

Wächtershäuser, G. 1992. 进化生物化学的基础：铁硫世界。 《生物物理学和分子生物学进展》 58：85-201。（Wächtershäuser 的新陈代谢优先观点的详细陈述，即生命起源于热液喷口系统。）

Szostak, JW、DP Bartel 和 PL Luisi。2001 年。合成生命。 《自然》 409：387-390。（催化 RNA 分子定向进化实验简介。）

第六章 氧气革命

关于 Gunflint 和其他晚太古代/早元古代古生物学的重要参考资料

Amard, B. 和 J. Bertrand-Sarfati。1997 年。加蓬弗朗斯维尔群 2000 年 My 旧燧石叠层石中的微化石。前寒武纪研究81：197–221。

Awarmik, SM 和 ES Barghoorn。1977 年。Gunflint 微生物群。前寒武纪研究20：357–374。

Barghoorn, ES 和 SM Tyler。1965 年。《Gunflint 燧石中的微化石》。 《科学》 147：563–577。

Brocks JJ、GA Logan、R. Buick 和 RE Summons。1999 年。太古代分子化石和真核生物的早期兴起。Science 285：1033–1036 。

Cloud, P. 1965. Gunflint (前寒武纪) 微生物群落的意义。Science 148: 27–35 。

Golubic, S. 和 HJ Hofmann。1976 年。叠层石藻垫中全新世和中前寒武纪蓝藻门的比较：细胞分裂和降解。古生物学杂志50：1074–1082。

Hofmann, HJ 1976. 加拿大贝尔彻群岛前寒武纪微生物群：意义和系统学。古生物学杂志50: 1040–1073。

Knoll, AH, ES Barghoorn 和 SM Awramik。1978 年。《安大略 Aphebian Gunflint 铁矿层的新生物》。 《古生物学杂志》 52：976-992。

Knoll, AH, PK Strother 和 S. Rossi。1988 年。西澳大利亚下元古代 Duck Creek 白云岩的化石分布和成岩作用。前寒武纪研究38：257-279。

Lanier, WP 1989. 2.0 Ga Gunflint 地层的间质和粒状微化石：对 Gunflint 叠层石古生态学的启示。前寒武纪研究45：291-318。

Simonson, BM 1985. 前寒武纪铁建造起源的沉积学限制。美国地质学会通报96: 244–252。

早元古代氧气革命的主要参考文献

Canfield DE 1998. 元古代海洋化学的新模型。 《自然》 396: 450–453。（阐明了铁矿消失的假设这是因为早元古代海洋中硫化氢的产生不断增加——这是思考生物圈氧化还原历史的一篇重要论文。

Catling, DC、KJ Zahnle 和 CP McKay。2001 年。生物甲烷、氢气逸出和早期地球的不可逆氧化。 《科学》 293：839-843。（为元古代早期氧气浓度为何开始增加这一谜题提出了解决方案。）

Cloud, PE 1968. 原始地球的工作模型。 《美国科学杂志》 272: 537–548。（一位先驱者对大气历史的传统观点进行了重要总结。）

Des Marais, DJ 1997.参见[第 3 章的参考资料](#Top_of_11_ch3_xhtml)。

Farquhar J.、HM Bao 和 M. Thiemens。2000 年。地球最早的硫循环对大气的影响。 《科学》 289：756-758。（将硫同位素的质量独立分馏引入大气历史的争论中。）

Habicht KS 和 DE Canfield。1996 年。《现代微生物垫中的硫同位素分馏和硫循环的演变》。 《自然》 382：342-343。（这是一篇重要的论文，利用活细菌的硫同位素分馏测量结果来限制对地球化学记录的解释。）

Ohmoto, H. 1996. 2.2 亿年前古土壤中存在大气氧气和陆地生物群早期演化的证据。地质学24：1135–1138。（以通俗易懂的方式阐述了少数人的观点，即太古代空气和海水中氧气相对丰富。）

Rasmussen，B. 和 R. Buick。1999 年。太古代大气的氧化还原状态：来自澳大利亚皮尔巴拉克拉通约 3250-2750 Ma 砂岩中的碎屑重矿物的证据。地质学27：115-118。（一篇重要的论文，记录了太古代晚期沉积岩中的碎屑菱铁矿和其他矿物，对早期大气的含氧量进行了限制。）

Rye, R. 和 HD Holland。1998 年。《古土壤与大气氧气的演化：评论》。 《美国科学杂志》 298：621-672。（评论了 Holland 及其同事用于深入研究大气演化的古代风化层数据。）

第七章 蓝藻，生命的微生物英雄

比利亚赫群化石和地质学主要参考资料

Bartley, JK, AH Knoll, JP Grotzinger 和 VN Sergeev。1999 年。西伯利亚中元古代 Billyakh 群沉淀叠层石和相关潮间带白云岩的岩化和构造成因。SEPM特别出版物67：59–74。

Golubic, S., VN Sergeev 和 AH Knoll。1995 年。中元古代Archaeoellipsoides ：异形蓝藻的 Akinetes。Lethaia 28：285–298。

Knoll, AH 和 MA Semikhatov。1998 年。两种不同的元古代叠层石微结构的成因和时间分布。Palaios 13 ：408–422。

Sergeev, VN、AH Knoll 和 JP Grotzinger。1995 年。《西伯利亚北部 Anabar 隆起中元古代 Billyakh 群的古生物学》。 《古生物学会报告》 39，第 37 页。

Veis, AF 和 NG Vorbyeva。1992 年。Anabar 隆起的 Riphean 和 Vendian 微化石。俄罗斯卫星通讯社，地质系列1：114–130。（俄罗斯语。）

蓝藻和叠层石参考文献选摘

Giovannoni, SJ, S. Turner, GL Olsen, S. Barns, DJ Lane 和 NR Pace。1988 年。《蓝藻与绿色叶绿体的进化关系》。 《细菌学杂志》 170：3584–3692。（一篇重要的论文，利用分子序列数据推断蓝藻之间的进化关系。）

Golubic，S. 1973。《蓝藻与碳酸盐沉积物的关系》，第 434-472 页，NG Carr 和 BA Whitton 编辑， 《蓝藻生物学》。牛津大学出版社，牛津。（对于那些对蓝藻如何影响碳酸盐岩以及碳酸盐岩如何影响蓝藻感兴趣的人而言，这是一本基础读物。）

Grotzinger, JP 和 AH Knoll。1999 年。请参阅[第 3 章的参考资料](#Top_of_11_ch3_xhtml)。

Knoll, AH 和 S. Golubic。1992 年。《活蓝藻和化石蓝藻》，第 450-462 页，收录于 M. Schidlowski、S. Golubic、MM Kimberley 和 PA Trudinger 编辑的《早期有机进化：对矿产和能源资源的影响》。Springer-Verlag，柏林。（总结了对化石和活蓝藻的详细比较如何增强了我们对蓝藻进化的理解。）

Lenski, R. 和 M. Travasiano。1994 年。《适应和多样化的动态：细菌种群的 10,000 代实验》。 《美国国家科学院院刊》第 91 卷：6808–6814 页。（一篇探讨长期实验室实验中细菌进化速度的重要论文。）

Niklas, KJ 1994. 通过复杂的适应域进行形态进化。美国国家科学院院刊91: 6772–6779。（对某些适应性景观陡峭而其他景观相对平坦的原因进行了深入探究。）

Province, WB 1986。Sewall Wright 和进化生物学。芝加哥大学出版社，伊利诺伊州芝加哥。（Wright 及其著作，包括自适应景观的概念。）

Raaben, ME 和 MA Semikhatov。1994 年。元古代叠层石超元代群的全球多样性动态。Doklady ，俄罗斯科学院349：234–238。（叠层石随时间变化的多样性综合——最好将其理解为“一、二、多”的量化，除非您认为您真正了解叠层石的“种类”。）

Schopf, JW 1968. 澳大利亚中部前寒武纪晚期苦泉组微生物群。 《古生物学杂志》 42: 651–688。（元古代燧石中蓝藻的开创性文献。）

Walter, MR 1994。叠层石：早期底栖生物演化的主要信息来源，第 270–286 页，载于 S. Bengtson 编辑的《地球上的早期生命》 。哥伦比亚大学出版社，纽约。（沃尔特编辑的 1976 年经典卷的个人更新——参见[第 3 章](#Top_of_11_ch3_xhtml)参考资料。）

Whitton, BA 和 M. Potts 编辑。2000 年。蓝藻生态学：其在时间和空间上的多样性。荷兰多德雷赫特 Kluwer Academic Publishers。（蓝藻生物学的最新指南。）

第 8 章真核细胞的起源

真核生物进化和系统发育的主要参考文献

真核生物界级系统发育。Science 290: 972–977。（真核生物谱系关系的最佳指南。）

Bui, ETN, PJ Bradley 和 PJ Johnson。1996 年。线粒体和氢化酶体的共同进化起源。美国国家科学院院刊93：9651-9656。（一篇将氢化酶体与线粒体和变形菌联系起来的重要论文。）

Clark, CG 和 AJ Roger。1995 年。溶组织内阿米巴线粒体继发性丧失的直接证据。美国国家科学院院刊，第 92 卷：6518–6521 页。（这篇论文启动了对无线粒体的真核生物细胞核中线粒体衍生基因的研究。因此，它从根本上改变了我们对早期真核生物进化的看法。）

Delwiche, CF 1999. 追踪生命之织锦中的质体多样性线索。美国博物学家154: S164–S177。（对光合作用如何通过初级、次级和三级内共生在真核生物中传播的出色总结。）

Douglas, S. 等 9 人。2001 年。被奴役的藻核的高度简化基因组。 《自然》 410：1091-1096。（基因组学方法研究真核谱系中叶绿体建立过程中宿主与共生体之间的相互作用。）

Dyer, BD 和 RA Oban。1994 年。 《追溯真核细胞的历史：神秘的微笑》 。哥伦比亚大学出版社，纽约。（略显过时但引人入胜的 Lynn Margulis 思想介绍。）

Embley, TM 和 RP Hirt。1998 年。早期分支真核生物？遗传学和发育中的当前观点8：624-629。（关于真核生物系统发育的最新研究的可读摘要，包括对非线粒体真核生物核基因组中线粒体基因研究的讨论和大量参考。）

Hartman, H. 和 A. Federov。2002 年。《真核细胞的起源：基因组学研究》。 《美国国家科学院院刊》第 99 卷：1420-1425 页。（认为真核生物中特有的基因记录了真核细胞起源的原始共生关系中的第三个伙伴。）

Khakhina, LN 1992.共生概念。历史与批判性论述 俄罗斯植物学家研究报告。耶鲁大学出版社，康涅狄格州纽黑文。（介绍梅列日科夫斯基和其他早期内共生假说支持者的作品。）

Margulis, L. 1981.细胞进化中的共生现象。WH Freeman，旧金山。（Margulis 观点的经典表述，1993 年更新并重新发布。）

Martin, W. 和 M. Müller。1998 年。第一个真核生物的氢假说。 《自然》 392：37-41。（Martin 和 Müller 的假说极具挑战性，但令人振奋。）

Moreira, D. 和 P. López-Garcia。1998 年。产甲烷古菌与 δ-变形菌的共生是真核生物的起源：共生假说。 《分子进化杂志》第 47 期：517-530 页。（独立阐述了真核生物生物学反映了古细菌与变形菌之间的早期共生关系这一观点；在细节上与 Martin-Müller 假说有所不同。）

Palmer, JD 1997. 细胞器基因组：消失，消失，消失！ 《自然》 275: 790–791。（一篇可读性强的综述（附参考文献），支持氢化酶体是失去所有基因的线粒体样内共生体这一假设。）

Roger, AJ 1999. 重现真核生物进化的早期事件。 《美国博物学家》 154，增刊：S146–S163。（对真核生物进化的分子方法进行了很好的总结。）

Sagan, L. 1967. 论有丝分裂细胞的起源。 《理论生物学杂志》 14：225–274。（Lynn Margulis（以 Lynn Sagan 的名义）关于线粒体和叶绿体的内共生起源的原创论文。当时引起争议，但现在被视为经典。）

Sogin, M. 1997. 历史作业：线粒体是什么时候形成的？《遗传学和发育学的当前观点》 7：792–799。（关于真核细胞中线粒体起源的替代假设的精彩文章。）

Sogin, ML, JH Gunderson, HJ Elwood, RA Alonso 和 DA Peattie。1989 年。“界”概念的系统发生意义——来自蓝氏贾第鞭毛虫的一种不寻常的核糖体 RNA 。 《科学》 243：75-77。（从小亚基核糖体 RNA 基因推断真核生物系统发生的经典讨论。）

Thomas, L. 1979. 《美杜莎与蜗牛》 。纽约维京出版社。（托马斯关于委员会和生活的妙语出处。）

第九章 早期真核生物化石

陡山沱地质古生物主要参考文献

这里列出的论文大部分是用英文撰写的。这些出版物将为感兴趣的读者提供大量中国文献的参考。

Barfod, GH、F. Albarède、AH Knoll、S. Xiao、J. Baker 和 R. Frei。2002 年。对最早动物化石的新 Lu-Hf 和 Pb-Pb 年龄限制。地球和行星科学快报201：203–212。

Chen, M. 和 Z. Zhao. 1992. 中国长江三峡东部陡山沱组上部的大型化石。古生物学报31: 513–529。

Li, C.-W., J.-Y. Chen 和 T.-E. Hua。1998 年。具有细胞结构的前寒武纪海绵。Science 279：879–882 。

Steiner, M. 1994。Die neoproterozoischen Megalgen Südchinas。 Berliner geowis-senschaftliche Abhandlungen (E) 15：1-146。

Xiao, S. 和 AH Knoll。2000a。中国南方贵州省瓮安新元古代陡山沱组出土的磷酸盐化动物胚胎。古生物学杂志74：767–788。

Xiao, S. 和 AH Knoll。2000b。元古代末期磷灰岩中的真后生动物化石？美国国家科学院院刊97：13684–13689。

Xiao, S., M. Yuan 和 AH Knoll。1998 年。Maiohephyton bifurcatum 的形态重建，一种可能来自中国南方陡山沱组（新元古代）的褐藻，及其对原生藻菌的进化意义。古生物学杂志72：1072-1086。

Xiao, S., X. Yuan, M. Steiner 和 AH Knoll。2002 年。元古代末期页岩中的碳质大化石：对华南庙河生物群的系统再评估。古生物学杂志76：347-376。

新元古代（震旦纪）陡山沱组的新微化石。Alcheringa 22：189–222。

Yuan, X.、S. Xiao、L. Yin、AH Knoll、C. Zhao 和 X. Mu。2002 年。《陡山沱化石：动物辐射前夕的生命》。中国科学技术大学出版社，北京。（用中文撰写，但值得一看，因为里面有很多陡山沱化石的彩色照片。）

Zhang, Y. 1989. 华南晚元古代磷酸盐岩中具有分化组织的多细胞藻体。Lethaia 22: 113–132 。

Zhang, Y., L. Yin, S. Xiao, 和 AH Knoll。1998 年。华南元古代末期陡山沱组的矿化化石。古生物学会报告50：1-52。

元古代真核生物生物学的主要参考文献

Anbar, A. 和 AH Knoll。2002 年。元古代海洋化学和演化：生物无机桥梁？ 《科学》 ，297：1137-1142。（探讨硫化深海对元古代海洋中微量元素化学、初级生产以及藻类演化的影响。）

Butterfield，NJ 2000。Bangiomorpha pubescens n. gen.，n. sp；对真核生物的性别、多细胞性和中元古代/新元古代辐射的演化影响。古生物学26：386-404。（可归入现存藻类进化枝的最古老的真核生物化石。）

Butterfield，NJ，AH Knoll 和 K. Swett。1994 年。请参阅[第 3 章的参考资料](#Top_of_11_ch3_xhtml)。

Fedonkin, MA, 和 EL Yochelson. 2002. 中元古代 (1.5 Ga) Horodyskia moniliformis Yochelson 和 Fedonkin，已知最古老的组织级殖民真核生物。史密森尼古生物学贡献94：1-29。（记录了北美中元古代岩石中的“串珠”大型化石。）

德国，TN 1990。十亿年前的有机世界。Nauka，列宁格勒，52 页。（一本图文并茂的双语指南，介绍西伯利亚岩石中的早期真核生物化石。）

Grey, K. 和 IR Williams。1990 年。西澳大利亚邦格马尔盆地中元古代锰亚群中存在问题层理面标记。前寒武纪研究46：307-327。（对压印在中元古代砂岩层理表面的宏观“串珠”化石进行了详尽的说明。）

Hofmann, HJ 1994. 有问题的碳质压缩（“metaphytes” 和“worms”），第 342–358 页，S. Bengtson 编辑，《地球上的早期生命》 。哥伦比亚大学出版社，纽约。（对元古代岩石中发现的宏观压缩的权威解释。）

Javaux, E.、AH Knoll 和 MR Walter。2001 年。早期真核生态系统的生态和形态复杂性。 《自然》 412：66-69。（记录了中元古代海道中真核生物化石的性质和分布。）

Knoll, AH 1994. 元古代和早寒武纪原生生物：进化速度加快的证据。美国国家科学院院刊91：6743–6750。（记录了晚元古代真核生物多样性的提高和进化速度的加快。）

Porter, SM 和 AH Knoll。2000 年。新元古代的有壳变形虫：来自大峡谷 Chuar 群花瓶状微化石的证据。古生物学26：360-385。（展示了花瓶状微化石与被称为有壳变形虫的现生原生动物之间的关系。）

Shen, Y.、DE、Canfield 和 AH Knoll。2002 年。《中元古代海洋化学：来自澳大利亚北部麦克阿瑟盆地的证据》。 《美国科学杂志》 302：81-109。（提供了 17.3 亿至 16.4 亿年前海洋盆地中硫化物深水的地球化学证据。）

Summons, RE、SC Brassell、G. Eglinton、E. Eaavans、RJ Horodyski、N. Robinson 和 DM Ward。1988 年。亚利桑那州大峡谷 Chuar 群晚元古代 Walcott 成员含化石沉积物中的独特碳氢化合物生物标志物。Geochimica et Cosmochimica Acta 52：2625–2637。（晚元古代岩石中真核生物标志物分子的重要研究。）

斯威夫特，J. 1733. 摘自《诗歌狂想曲》 ，重印于巴特利特的《常用引语》第十版（1919 年）。利特尔，布朗，波士顿。（斯威夫特著名诗句的出版来源。）

Vidal, G. 1976. 瑞典南部 Visingsö 地层中的晚前寒武纪微化石。化石与地层9：1-57。（这篇论文引发了全球对元古代生物地层学的兴趣。）

Vidal, G. 和 M. Moczydlowska Vidal。1997。元古代和寒武纪浮游植物的生物多样性、物种形成和灭绝趋势。古生物学23： 230–246. （早期真核生物进化的另一种观点；补充 Knoll 1994。）

Zang, W. 和 MR Walter。1992 年。澳大利亚中部阿马德乌斯盆地晚元古代和寒武纪微化石和生物地层学。澳大利亚古生物学家协会回忆录12：1-132。（发现的微化石与陡山沱硅质岩和磷酸盐中的微化石非常相似，插图精美，但在命名新物种方面有点过于热情。）

第 10 章 动物登台

纳马地质学和古生物学主要参考文献

Droser, ML, S. Jensen 和 JG Gehling。2002 年。元古代末期-寒武纪过渡期的遗迹化石和基底：对早期两侧对称动物和沉积物混合记录的启示。美国国家科学院院刊99：12572-12576。

Germs, GJB 1972. 来自纳米比亚（西南非洲）纳马群的新壳化石。 《美国科学杂志》 272：752–761。

Germs, GJB、AH Knoll 和 G. Vidal。1986 年。纳米比亚（西南非洲）纳马群的最新元古代微化石。前寒武纪研究73：137-151。

Cloudina的壳结构和分布，它是元古代末期的潜在指标化石。美国科学杂志290A: 261–294。

Grotzinger, JP、SA Bowring、BZ Saylor 和 AJ Kaufman。1995 年。《早期动物进化的生物地层学和地质年代学约束》。 《科学》 270：598–604。

Grotzinger，JP、WA Watters 和 AH Knoll。 2000年。纳米比亚元古界末期纳马群凝块石-叠层石礁中的钙化后生动物。古生物学26：334–359。

Gürich, G. 1933。西南非洲纳马组的 Kuibis 化石。古生物学杂志15：137-154。

纳博讷 (Narbonne)，总经理、BZ Saylor 和 JP Grotzinger。 1997年。来自南部非洲的最年轻的埃迪卡拉化石。古生物学杂志71：953–967。

Pflug, HD 1970, 1970, 1972。关于西南非洲纳马层的动物群。 I. 蕨类植物，结构和系统隶属关系。古生物分类 A 134：226–262； II. Rangidae，结构和系统隶属关系。古生物学分部 A 135：198–231；三． Erniettomorpha，结构和系统隶属关系。古生物学分部 A 139：134–170。

Wood、RA、JP Grotzinger 和 JAD Dickson。 2002年。来自纳马群的元古代模块化生物矿化后生动物。科学296：2383–2386。

埃迪卡拉化石及其解释的一般参考

Buss, LW 和 A. Seilacher。1994 年。Vendobionta 门：真后生动物的姊妹群？古生物学20：1-4。（一篇关于系统发育的激动人心的文章毒生生物的放置——从灭绝王国假说中得出的“有限修改的撤离”。

Fedonkin，MA 1990。《文底亚后生动物的系统描述》，BS Sokolov 和 AB Iwanowski 编辑， 《文底亚系统》 ，第 1 卷，第 71-120 页。Springer-Verlag，柏林。（这是 Fedonkin 对俄罗斯白海埃迪卡拉化石的开创性研究的最佳英文摘要。）

Fedonkin, MA 和 BM Waggoner。1997 年。晚前寒武纪化石Kimberella是一种类似软体动物的两侧对称动物。 《自然》 388：868-871。（一项重要的研究，基于白海的新化石，将埃迪卡拉纪物种与两侧对称动物干群联系起来。）

Gehling , JM 1999. 元古代末期硅质碎屑中的微生物垫：埃迪卡拉纪死亡面具。Palaios 14: 40–57。（为埃迪卡拉纪动物如何变成化石的问题提供了最佳答案。）

Gehling, JG、GM Narbonne 和 MM Anderson。2000 年。第一个命名的埃迪卡拉体化石， Aspidella terranovica 。古生物学43：427–456。（对埃迪卡拉群落中的盘状化石及其生物学解释进行了很好的总结。）

Glaessner, MF 1983. 《动物生命的黎明：生物历史研究》。剑桥大学出版社，剑桥，244 页。（埃迪卡拉古生物学的最初大师的告别陈述；总结了 Glaessner 对澳大利亚和纳米比亚化石的研究。）

Jenkins，RJF 1992。《埃迪卡拉群落的功能和生态方面》，第 131-176 页，JH Lipps 和 PW Signor 编辑，《后生动物的起源和演化》。Plenum ，纽约。（另一位埃迪卡拉化石领域的领军人物的重要贡献。）

Narbonne, GM 1998. 埃迪卡拉生物群：生命进化的元古代末期实验。GSA Today 8 (2): 1–7。（这本入门书为埃迪卡拉古生物学的学生提供了一个很好的起点。）

Runnegar, B. 1995。Vendobionta 还是后生动物？了解埃迪卡拉“动物群”的进展。新地质学和古生物学年鉴，Abhandlungen 195：303-318。 （一篇关于埃迪卡拉化石的形式、功能和生物学关系的深思熟虑的文章。）

Seilacher, A. 1992. Vendobionta 和 psammocorallia：前寒武纪进化的遗失构造。伦敦地质学会期刊149：607–613。（Seilacher 的激动人心且备受争议的解释的成熟陈述。）

第 11 章 寒武纪重演

Bengtson, S. 1994.《动物骨骼的出现》，第 414–425 页，收录于 S. Bengtson 编辑的《地球上的早期生命》 。第 84 届诺贝尔研讨会，哥伦比亚大学出版社，纽约。（对掠食和寒武纪动物进化的明智评论）矿化骨骼。

Bengtson, S., S. Conway Morris, BJ Cooper, PA Jell 和 BN Runnegar。1990 年。南澳大利亚的早寒武纪化石。 澳大利亚古生物学家9: 1–364. （对寒武纪小贝壳化石的极其精细的处理。）

Bowring, SA 和 DH Erwin。1998 年。《深层进化速率的新视角：古生物学与高精度地质年代学的结合》。GSA Today 8 (9): 1–8。（列出了早期动物多样化的现代时间尺度。）

Budd, GE 和 S. Jensen。2000 年。《对两侧对称动物门化石记录的批判性重新评价》。 《生物学评论》 75：253-295。（这是一篇关于寒武纪动物的律师般但有价值的文章，强调大多数寒武纪动物都是两侧对称动物门或纲的干成员。）

Carroll, SB、JK Grenier 和 SC Weatherbee。2001 年。《从 DNA 到多样性》。Blackwell Scientific，牛津。（发育遗传学和动物进化的极好入门书。）

Chen, J. 和 G. Zhou。1997 年。《陈江动物群生物学》。 《国立自然科学博物馆简报》（台湾）第 10 卷：11-106 页。（伯吉斯哥哥的精彩图文并茂的描述。）

柯南·道尔，A. 1892。 《银色马蹄》 ，重印于《福尔摩斯全集》 。Doubleday，纽约，1960 年。（关于那条不叫的狗的引文出处。）

Conway Morris，S. 1998.参见[第 1 章的参考资料](#Top_of_09_ch1_xhtml)。

Davidson, EH 2001。基因组调控系统：发展与进化。Academic Press，纽约。（对发育遗传学及其进化后果的精湛高级解释。包括对 Davidson 的激动人心且有争议的假说的讨论，即早期动物看起来很像活着的幼虫，只有通过“预留细胞”的进化才具备形成大型复杂身体的能力。）

Eliott, TS 1942. Little Gidding，摘自《完整诗歌和戏剧，1909–1950 》。Harcourt Brace and World，纽约。（节选自《四个四重奏》中的“Little Gidding”，版权归 TS Eliot 所有，1942 年，Esme Valerie Eliot 续订，经 Harcourt, Inc. 许可转载。）

Fortey, RA, DEG Briggs 和 MA Wills。1996 年。《寒武纪进化“大爆发”：将分支发生与形态差异分离开来》。 《林奈学会生物学杂志》 57：13-33。（认为动物谱系可能在更早的时候就分化了，但直到寒武纪才演化出其特有的身体结构。）

Garey, JR 和 A. Schmidt-Rhaesa。1998 年。“小”门在动物进化分子研究中的重要作用。美国动物学家38：907-917。（同时为“小家伙”——很少被纳入系统发育分析的小动物门——进行了有力的辩护，并很好地讨论了分子数据揭示的动物系统发育。）

Gould, SJ 1989。 《奇妙的生命：伯吉斯页岩和历史的本质》 。诺顿，纽约。（这本书引人入胜，对伯吉斯动物进行了优雅的描述，并对其古生物学进行了令人振奋但又充满争议的解释。）

Jensen, S. 1992. 下寒武纪 Mickwitzia 砂岩的遗迹化石，瑞典中南部。化石和地层42：1-111。（了解元古代-寒武纪边界遗迹化石的好地方。）

Knoll, AH 和 SB Carroll。1999 年。《早期动物进化：比较生物学和地质学的新观点》。 《科学》第 284 期：2129-2137 页。（试图整合发育遗传学和古生物学的见解——本章的 Cliff Notes。）

Miklos, GLG 1993. 后生动物进化过程中组织复杂性的出现：从分子生物学、古生物学和新达尔文主义的角度看。澳大利亚古生物学家协会，回忆录15：7-41。（强调进化有机系统的新兴特性的重要性，尤其是早期动物的神经系统。）

Ruppert, EE 和 RD Barnes。1994 年。 《无脊椎动物学》 ，第六版。桑德斯学院出版社，沃斯堡。（了解动物多样性的好地方。）

Smith, A. 1999. 确定后生动物体型的起源。 《进化与发展》 1：138–142。（这是一次深思熟虑的尝试，旨在协调分子钟和早期动物分化的地质年代。）

Valentine, JW、D. Jablonski 和 DH Erwin。1999 年。《化石、分子和胚胎：寒武纪生命大爆发的新视角》。 《发展》 126：851-859。（关于遗传学和古生物学如何共同研究早期动物进化的另一种观点。）

Wray, GA、JS Levinton 和 LH Shapiro。1996 年。后生动物门间前寒武纪深度分化的分子证据。 《科学》 274：568–573。（利用分子钟论证早期动物的多样化。）

第 12 章 动态地球，宽容生态

晚元古代冰河期的主要参考资料

Evans, DAD 2000。地层、地质年代学和古地磁对新元古代气候悖论的限制。美国科学杂志300：347-433。

Harland, WB 和 MS Rudwick。1964 年。《寒武纪大冰河期》。 《科学美国人》 211 (2): 28–36。

Hoffman, PF 1999. 罗迪尼亚大陆的分裂、冈瓦纳大陆的诞生、真极移和雪球地球。 《非洲地球科学杂志》 28: 17–33。Hoffman, PF、AJ Kaufman、GP Halverson 和 DP Schrag。1998. 新元古代的雪球地球。 《科学》 281: 1342–1346。

Hoffman, PF 和 DP Schrag。2002 年。《雪球地球假说：测试全球变化的极限》。Terra Nova 14：129–155。

Hyde, WT、TJ Crowley、SK Baum 和 WR Peltier。2000 年。利用耦合气候/冰盖模型模拟新元古代“雪球地球”。 《自然》 405：425–429。

Kennedy, MJ, N. Christie-Blick 和 AR Prave。2001 年。新元古代冰川碳酸盐的碳同位素组成是雪球地球现象的古海洋学模型的补充。地质学29：1135-1138。

Kirschvink, J. 1992. 晚元古代低纬度冰川作用：雪球地球，第 51-52 页，JW Schopf 和 C. Klein 编辑，元古代生物圈：一项多学科研究。剑桥大学出版社，剑桥。

Schrag, DP、RA Berner、PF Hoffman 和 GP Halverson。2002 年。《论雪球地球的形成》。地球化学地球物理学地球系统3：文章编号 1036。（电子期刊文件，可通过互联网访问。）

Vidal, G. 和 AH Knoll。1982 年。晚元古代和早寒武世浮游生物的辐射和灭绝。 《自然》 297：57-60。

关于动物和晚元古代氧气增加的参考文献

Canfield, DE 和 A. Teske。1996 年。根据系统发育和硫同位素研究推断元古代晚期大气氧浓度上升。 《自然》 382：127-132。

Derry, LA, AJ Kaufman 和 SB Jacobsen。1992 年。晚元古代的沉积循环和环境变化：来自稳定同位素和放射性同位素的证据。地球化学和宇宙化学学报56：1317-1329。

Graham, JB 1988. 外皮呼吸的生态和进化方面：身体大小、扩散和无脊椎动物。美国动物学家28：1031–1045。

Knoll, AH, JM Hayes, J. Kaufman, K. Swett 和 I. Lambert。1986 年。斯瓦尔巴特群岛和东格陵兰岛上元古代序列的碳同位素比长期变化。 《自然》 321：832-838。

Nursall, JR 1959. 氧气是后生动物起源的先决条件。 《自然》 183: 1170–1172。

Rhoads, DC 和 JW Morse。1971 年。《缺氧海洋盆地的进化和生态意义》。Lethaia 4 ：413–428。

Runnegar , B. 1982. 晚前寒武纪蠕虫Dickinsonia的氧气需求、生物学和系统发育意义以及挖洞习性的进化。Alcheringa 6：223–239。

Towe, KM 1970. 氧胶原优先性和早期后生动物化石记录。美国国家科学院院刊65: 781–788。

元古代-寒武纪界线扰动及其生物学后果的参考文献

Amthor, JE, JP Grotzinger 等。2003 年。Cloudina和Namacalathus在阿曼前寒武纪-寒武纪边界的灭绝。地质学31：431–434。

Bartley, JK, M. Pope, AH Knoll, MA Semikhatov 和 P. Yu. Petrov。1998 年。西伯利亚地台西北边缘的文代-寒武纪边界序列：地层、古生物学、化学地层学和对比。地质杂志135：473-494。

Kimura, H. 和 Y. Watanabe。2001 年。前寒武纪-寒武纪边界的海洋缺氧。地质学29：995-998。

Knoll, AH 和 SB Carroll。1999 年。请参阅[第 11 章的参考资料](#Top_of_20_ch11_xhtml)。

第 13 章 古生物学进阶

火星陨石争论的关键参考资料

Barber, DJ 和 ERD Scott。2002 年。火星陨石 Allan Hills 84001 中可能由生物形成的磁铁矿的起源。美国国家科学院院刊99：6556–6561。

Bradley, JP、RP Harvey 和 HY McSween, Jr. 1996。ALH-84001 火星陨石中的磁铁矿晶须和片状物：气相生长的证据。地球化学与宇宙化学学报60: 5149–5155。

Clemett, SJ, XDF Chillier, S. Gillette, RN Zare, M. Maurette, C. Engrand 和 G. Kurat。1998 年。“巨型”碳质南极微陨石中本土多环芳烃的观测。《生命起源与生物圈进化》 28：425–448。

Gibson, EK, Jr.、DS McKay、K. Thomas-Keprta 和 CS Romanek。1997 年。《火星遗迹生命存在的证据》。 《科学美国人》 277 (12): 58–65。

Golden, DC、DW Ming、HV Lauer, Jr.、CS Schwandt、RV Morris、GE Lofgren 和 GA McKay。2002 年。“截角六八面体”磁铁矿的无机形成：对火星陨石 ALH-84001 中无机过程的影响。摘要，月球和行星科学会议。

Golden, DC, DW Ming, CS Schwandt, HV Lauer, Jr., RA Socki, RV Morris, GE Lofgren 和 GA McKay。2001 年。火星陨石 ALH-84001 中碳酸盐、磁铁矿和硫化物的简单无机形成过程。美国矿物学家86：370-375。

Kerr, RA 2002.参见[第 4 章的参考文献](#Top_of_12_ch4_xhtml)。

McKay, DS、EK Gibson, Jr.、KL Thomas-Keprta、H. Vali、CS Romaneck、SJ Clemett、XDF Chillier、CR Maechling 和 RN Zare。1996 年。寻找火星上过去的生命：火星陨石 ALH-84001 中可能存在的遗迹生物活动。Science 273 ：924–930。

Mittlefeldt, DW 1994。ALH-84001，火星陨石家族中的堆积正辉石岩成员。陨石学29：214–221。

Thomas-Keprta，KL 和其他 9 人。2001 年。ALH-84001 中的截角六八面体磁铁矿晶体：推测的生物特征。美国国家科学院院刊98：2164–2169。

Treiman, A. 解释了有关 ALH-84001 的最新科学论文，并提供了深刻而完全客观的评论。http [://cass.jsc.nasa.gov/lpi/meteorites/alhnpap.html](http://cass.jsc.nasa.gov/lpi/meteorites/alhnpap.html) （一个优秀的网站，提供有关 Allan Hills 陨石的论文的客观指南。遗憾的是，2000 年 12 月 12 日之后没有更新。）

天体生物学和天体古生物学参考文献

Carr, M. 1996. 《火星上的水》 。牛津大学出版社，牛津。（这是一本关于火星生命关键条件的专业而权威的著作。）

Davies，P. 1995. 《我们是孤独的吗？》企鹅出版社，伦敦。（一位敏锐而善于表达的天体物理学家对这一大问题的评论。）

Des Marais，D.，编辑。1997 年。 《暗淡蓝点研讨会：通过光谱寻找太阳系外行星上的生命》 。NASA 会议出版物 10154，39 页。（关于如何在附近太阳系中探测生命的研讨会成果，为类地行星探测器提供了天体生物学依据。）

Farmer, JD 和 DJ Des Marais。1999 年。《探索古代火星生命的记录》。 《地球物理研究杂志》 104：26,977–26,995。（阐明了火星天体古生物学的策略。）

Goldsmith，D. 和 T. Owen。2001 年。 《寻找宇宙中的生命》，第三版。加州索萨利托大学科学图书公司。（一本通俗易懂的宇宙及其可能蕴含的生命指南。）

Gopnik, A. 2002.《豪猪：波普尔朝圣记》。 《纽约客》 ，2002 年 4 月 1 日：88—93。（一篇关于卡尔·波普尔和科学论证本质的敏锐文章。）

Hesse, H. 1943. 《玻璃珠游戏》。Henry Holt 再版，纽约，1990 年。（引文出自[第 13 章](#Top_of_22_ch13_xhtml)。）

Lissauer, JJ 1999. 宜居行星有多普遍？ 《自然》 402：C11–C14。（关于一个难题的深思熟虑的文章。）

Lunine, JI 1999. 寻找其他恒星周围的行星和生命。美国国家科学院院刊96：5353–5355。（这是一篇关于太阳系外行星探测的通俗易懂的介绍，并结合了其对天体生物学的影响。）

Malin, MC 和 KS Edgett。2000 年。火星近期地下水渗漏和地表径流的证据。 《科学》第 288 期：2330-2335 页。（新观测表明火星表面最近才有水。）

McSween, HY, Jr. 1997.地球的号角：我们的星球和生命的起源。圣马丁出版社，纽约。（一幅引人入胜的行星历史画像，以及它对宇宙生命的影响。）

Shostak, S.、B. Jakosky 和 JO Bennett。2002 年。《宇宙中的生命》。Addison-Wesley，波士顿。（一本关于天体生物学的优秀入门书。）

Tarter, JC 和 CF Chyba。1999 年。宇宙中还有其他生命吗？ 《科学美国人》 281 (12): 118–123。（SETI 和寻找地外生命。）

Walter, MR 1999. 《寻找火星生命》 。Perseus Books，马萨诸塞州雷丁。（前寒武纪古生物学顶级专家之一的天体生物学景观个人之旅。）

Ward, PD 和 D. Brownlee。2000 年。稀有地球：为什么复杂生命在宇宙中如此罕见。哥白尼出版社，纽约。（一位古生物学家和一位太空科学家联手争论书名到底是什么意思。）

结语

Barnes, J. 1984. 《福楼拜的鹦鹉》。Jonathan Cape，伦敦。（本文开头引言的来源；经许可转载。）

Bradie, M. 1994.《秘密之链：进化与伦理》。纽约州立大学出版社，纽约州奥尔巴尼（进化与人类伦理交界处的哲学。）

de Duve, C. 1995.生命之尘：宇宙法则。Basic Books，纽约。（一位伟大的细胞生物学家对科学和天主教都了如指掌，他撰写了一本激动人心的生命史指南。）

Gould, SJ 1999。 《永恒的岩石：生命中的科学与宗教》 。纽约 Ballantine Books。（Gould 认为科学和宗教是“不重叠的学科”，即具有不同目标和实践的学科。）

Myers, N. 和 AH Knoll 编辑。2001 年。《生物危机与进化的未来》。 《美国国家科学院院刊》第 98 卷：5389–5480 页。（有关我们进化未来的座谈会论文。）

O'Hara, RJ 1992. Telling the tree. Biology and Philosophy 7: 135–160.（一篇关于系统发生时代的进化叙事的深思熟虑的文章。）

Ruse, M. 2001.达尔文主义者可以成为基督徒吗？剑桥大学出版社，剑桥。（一本生动的哲学指南，探讨科学与基督教思想之间的交汇点。强烈推荐。）

Sproul, BC 1979。 《原始神话：世界各地的创世神话》 。HarperCollins，纽约。（传统创世思想的丰富性指南。）

Tucker, ME 和 JA Grim 编辑。2001 年。宗教与生态：气候会改变吗？ Daedalus 130 (4): 1-306。（关于全球变化时代的伦理与宗教的十五篇论文。）

指数

肌动蛋白， [133](#page_133)

适应, [114](#page_114) , [134](#page_134)

腺嘌呤， [79](#page_79)

[Akademikerbreen](#pl_2)集团[，](#page_43) [33](#page_33) – [39、43](#page_39) – [46、49、56、117](#page_46) – [118、206](#page_117) ，图2​​[​](#page_49)[​](#page_56)[​](#page_118)​[​](#page_206)

Akam，迈克尔， [196](#page_196)

阿基利亚岛，格陵兰岛， [70](#page_70) – [71](#page_71)

藻类， [22，139，143，155，159，174，210，218，222](#page_22) – [223，244](#page_223) [；](#page_145)棕色， 127，145，152，215 ；[化石](#page_139)[，](#page_143) [32，34，43，121，143，147，149](#page_127) – [150，159，164，166](#page_218) ，[图](#page_155)[2、5](#page_174)和[6](#page_210) [；](#page_222)绿色， [43，127，129，133，138，149，152，215](#page_244) ，图[2](#page_159) ；[​](#page_152)​[​](#page_215)[​](#page_32)​[​](#page_34)​[​](#page_43)​[​](#page_121)​[​](#page_143)​[​](#page_147)​[​](#page_149)​[​](#page_150)​[​](#page_159)​[​](#page_164)​[​](#page_166)​[​](#pl_2)​[​](#pl_5)​[​](#pl_6)​[​](#page_43)​[​](#page_127)​[​](#page_129)​[​](#page_133)​[​](#page_138)​[​](#page_149)​[​](#page_152)​[​](#page_215)​[​](#pl_2)​异[鞭毛](#page_149)， [127、138、150](#page_127) ；晚[元](#page_147)古代演化[， 160、222](#page_150) ；红色[，](#page_138) [127、129、138、147、149-150、152、204、215](#page_127) ，[图](#page_138)5[和](#page_129)6[​](#page_160)[​](#page_222)​[​](#page_152)​[​](#page_204)​[​](#page_215)​[​](#pl_5)​[​](#pl_6)

ALH-84001，226 [–](#page_226) 234 [；](#page_234)细菌污染， [233 ；](#page_233)氧同位素， [229](#page_229) ；多环芳烃， [230](#page_230) ；推定的微化石， [229](#page_229) – [231，233](#page_231)

南极洲艾伦山， [229](#page_229) – [235](#page_235)

图凯尔·阿萨德[41 岁](#page_41)

西德尼·奥尔特曼[78 岁](#page_78)

阿尔茨海默病， [245](#page_245)

氨基酸[，](#page_82) [24、30、74、81](#page_24) – [82](#page_81)​[​](#page_30)​[​](#page_74)​

氨（NH 3 ）， [74](#page_74) – [75](#page_75)

铵（ [NH](#page_159) 4 + ） ， [22](#page_22) – [23，159](#page_23)

变形虫， [133、138](#page_152) [；](#page_133)有[壳](#page_152)纲动物化石， 150 [–](#page_150) 152 [，](#page_138)图[2](#pl_2) ；有壳纲[动物](#page_215)， [127、152、215](#page_127)

鱼腥藻, [110](#page_110) – [111](#page_111) ,[板 4](#pl_4)

三沟厌鱼, [10](#page_10)

安巴尔，阿里尔， [158](#page_158) – [159](#page_159)

安德罗斯岛，巴哈马， [41](#page_41)

[动物](#page_127)， [6](#page_6) – [13、22](#page_13) [–](#page_22) 23、31、127、138、142、155、157、161、215、220、244 ；两侧[对称](#page_157)动物[，](#page_161) 171、173、186、188、193、219 [；](#page_171)体型， 187、195、203 [；](#page_173)双[胚](#page_23)层， [222](#page_220) [；](#page_186)最早的[化石](#page_142)[，](#page_155) 147 – [149](#page_215) [，](#page_31)图[5](#page_138) ；[​](#page_244)[​](#page_188)[​](#page_193)​[​](#page_219)​[​](#page_187)​[​](#page_195)​[​](#page_203)​[​](#page_222)​[​](#page_147)​[​](#page_149)​[​](#pl_5)​埃迪卡拉[纪](#page_212)[，](#page_184)化石， [161，162，164](#page_161) – [177，181，184，200，206，212，217，219，221](#page_164) – [223](#page_217) [，](#page_177)[图](#page_223)[7](#pl_7) ；[宏观](#page_203)[，](#page_219) 219 ；[光合](#page_194)共生体[，](#page_131) 131 ；[系统](#page_195)发育， [180，194](#page_221) – [195](#page_206) ；推定的前[埃迪卡拉](#page_180)[纪](#page_200)[化石](#page_181)[，](#page_162) [203](#page_219)​

奇虾， [191](#page_191) – [192](#page_192)

顶复门， [127](#page_127)

阿奎那，托马斯， [245](#page_245)

古菌， [14](#page_14) 、 [24](#page_24) – [31](#page_31) 、 [55](#page_55) 、 [69](#page_69) 、 [133](#page_133) 、 [215](#page_215) ；古代， [68](#page_68) ；超嗜热菌， [29](#page_29) – [30](#page_30) ；产甲烷菌， [21](#page_21) 、 [25](#page_25) 、 [29](#page_29) 、 [100](#page_100) – [102](#page_102) 、 [135](#page_135) 、 [241](#page_241)

古杯形目, [181](#page_181)

[古](#page_111)椭圆体110 – [111](#page_110) ，[图 4](#pl_4)

太[古代](#page_2)[，](#page_55) 2，6，55[​](#page_6)​

军备竞赛，进化[，](#page_222) [184](#page_184) – [185，222](#page_185)

阿伦尼乌斯，古斯， [70](#page_70) – [71](#page_71)

节肢动物， [165，173，180，186-187，189，191，194，222](#page_165) [；](#page_189) [Hox](#page_187)[基因](#page_186)表达， 196-198[​](#page_173)​[​](#page_180)​[​](#page_191)​[​](#page_194)​[​](#page_222)​​​[​](#page_196)​[​](#page_198)

天体[生物学](#page_235)， [4，227，232，235-236，239-242](#page_4)​[​](#page_227)​[​](#page_232)​[​](#page_236)​[​](#page_239)​[​](#page_242)

ATP ， [17，26，86-87，132](#page_17)[​](#page_26)​[​](#page_86)​[​](#page_87)​[​](#page_132)

圣奥古斯丁， [245](#page_245)

Averof，Michalis， [196](#page_196)

192[长柄](#page_192)栲木

细菌[，](#page_42) [7，16，19，22](#page_7) – [32，34，42，69](#page_16) – [85，113](#page_22) – [114，133，139，143，155，215，223，229，231，233，244](#page_113) ；古代[，](#page_93) [68](#page_32) ；细胞组织， [76](#page_76) [；](#page_85)[化学](#page_114)[合成](#page_143)[，](#page_100) [29，64](#page_233) ；在深层地壳[中](#page_229)， [228](#page_228) – [229](#page_19) ；进化， [116](#page_133) ；[化石](#page_34)， [34，44](#page_155) ；异[养](#page_69)， [42](#page_68) ；超嗜热[，](#page_139) [29](#page_29) – [30](#page_64) [；](#page_42)[嗜](#page_231)[铁](#page_44)[，](#page_215) [92](#page_223) – [93](#page_244) [；](#page_229)消耗甲烷， [100](#page_116) [；](#page_34)​[​](#page_29)​[​](#page_30)​[​](#page_92)​光合作用， [20](#page_20) – [21、25、28、86、101](#page_21) ；硫[氧化](#page_86)， [204](#page_101)​[​](#page_25)[​](#page_28)[​](#page_204)

细菌叶绿素， [21](#page_21)

巴哈马银行[，](#pl_2) [37，41，44](#page_37) ，[图](#page_44)[2](#page_41)​

迪克·班巴克[142](#page_142)

条带状铁建造（BIF）。参见 [铁的形成](#iron_formation__68__90__92__95_9)

班吉亚，[图 6](#pl_6)

Bangiomorpha ，[图 6](#pl_6)

巴伯，大卫， [235](#page_235)

南非巴伯顿山地， [64](#page_64) – [67](#page_67) ；碳同位素， [64](#page_64) ；可能的化石， [65](#page_65) – [67](#page_67) ；叠层石， [64](#page_64)

[埃尔索](#page_164)·巴古恩[，](#page_89) [34、65、89](#page_34) – [90、164](#page_90)​[​](#page_65)​

重晶石， [57](#page_57)

巴恩斯，朱利安， [6](#page_6) , [12](#page_12) , [243](#page_243)

巴特利，朱莉， [118](#page_118)

加拿大贝尔彻群岛， [92](#page_92) – [93 年](#page_93)， [110](#page_110) ，[图 3](#pl_3)

Beltanelliformis ， [166](#page_166) ，[图版 7](#pl_7)

[本](#page_185)特森，斯蒂芬， [147，185](#page_147)

本纳，史蒂夫， [231](#page_231)

伯纳，罗伯特， [213](#page_213)

Bertrand-Sarfati，Janine， [111](#page_111)

圣经， [244](#page_244)

[对称](#page_202)动物， [183](#page_183) – [184、204、219](#page_184) ；发育基因， [197](#page_200) [；](#page_204)初始分化， 200 [–](#page_219) 202 [；](#page_200)遗迹化石， [200](#page_197)

Bil'yakh Group [,](#page_223) [109、117](#page_109) – [120](#page_117)生物[地球化学](#page_244)循环、 [22](#page_120) [–](#page_22) [23、223、244](#page_23)​

生物学：比较， [16](#page_16) – [18，217](#page_18) ；[行星](#page_225)视角， [235](#page_217) [；](#page_235)作为一套行星过程， [5，225](#page_5)

生物[标志](#page_95)[物](#page_93)分子， [46、63、93-95](#page_46) ；蓝藻[，](#page_150) [94](#page_94) [；](#page_153)真核生物， [94、150、153](#page_94)[​](#page_63)​

生物矿化， [174](#page_174)

生物圈，未来， [244](#page_244) – [246](#page_246)

生物地层学，元古代， [153](#page_153)

黑海， [158](#page_158)

鲍林，萨姆， [189](#page_189)

[腕足](#page_194)类， [170，180，186，189-191，194，222](#page_170) ；化石， 11，34 [；](#page_221)[二叠纪](#page_191)-[三叠纪](#page_186)灭绝， [216，221](#page_189)[​](#page_180)​[​](#page_222)[​](#page_11)​[​](#page_34)[​](#page_216)

马丁·布拉西尔， [62](#page_62) – [63](#page_63)德里克·布里格斯， [192](#page_192)

布罗克斯，约亨， [94](#page_94) , [98](#page_98)

布朗利，唐纳德， [241](#page_241)

巴德，格雷厄姆， [189](#page_189)

别克，罗杰， [51](#page_51) , [57](#page_57) – [59](#page_59) , [70](#page_70) , [94](#page_94)

伯吉斯页岩[，](#page_190) [145](#page_145) – [146，149，190](#page_146) – [192，221](#page_192)​[​](#page_149)​[​](#page_221)

利奥·巴斯[170](#page_170)

[巴特](#page_192)[菲尔德](#page_149)，[尼克](#page_43)， 43，149，192

秀丽隐杆线虫[197](#page_197)

寒武纪：年龄， [55](#page_55) ；生命大爆发， [6](#page_6) 、 [8](#page_8) 、 [15](#page_15) 、 [31](#page_31) – [32](#page_32) 、 [34](#page_34) 、 [162](#page_162) 、 [174](#page_174) 、 [179](#page_179) 、 [185](#page_185) 、 [193](#page_193) 、 [197](#page_197) 、 [222](#page_222) – [223](#page_223) ；化石， [6](#page_6) 、 [9](#page_9) – [14](#page_14) 、 [33](#page_33) 、 [140](#page_140) 、 [148](#page_148) 、 [179](#page_179) ，[图 8](#pl_8) ；时期， [6](#page_6) 、 [13](#page_13) 、 [164](#page_164) 、 [173](#page_173) – [174](#page_174) 、 [178](#page_178) – [179](#page_179) 、 [192](#page_192) – [193](#page_193) 、 [196](#page_196) ；系统， [13](#page_13)

坎菲尔德，唐[，](#page_158) [102，105，157-158，160，219](#page_102)[​](#page_105)​[​](#page_157)​[​](#page_160)​[​](#page_219)

碳[，](#page_135) [75，243](#page_75) [；](#page_104)周期， [21](#page_21) – [23，49，68，104，135](#page_23)​[​](#page_243)​[​](#page_49)​[​](#page_68)​

—早元古代， [93](#page_93)

—湖泊， [100](#page_100)

—太古代晚期， [101](#page_101)

—晚元[古代](#page_223)， [209，223](#page_209)

碳-14（ 14 C）， [54](#page_54)

碳酸盐， [36](#page_36) – [39](#page_39) ， [41](#page_41) – [42](#page_42) ， [44](#page_44) ， [49](#page_49) ， [57](#page_57) ， [59](#page_59) ， [69](#page_69) ， [93](#page_93) ， [109](#page_109) ， [118](#page_118) – [119](#page_119) ， [141](#page_141) ， [173](#page_173) ；在 AHL-84001 中， [228](#page_228) – [229](#page_229) ；帽， [206](#page_206) ， [208](#page_208) ， [209](#page_209) ， [212](#page_212) ；同位素组成， [46](#page_46) ， [49](#page_49) ；海底沉淀物， [59](#page_59) ， [119](#page_119) – [120](#page_120) ， [209](#page_209) ， [229](#page_229) ；在骨骼中的使用， [162](#page_162) – [163](#page_163) ， [174](#page_174) – [176](#page_176) ， [185](#page_185)

二氧化碳（CO 2 ）， [21](#page_21) – [22](#page_22) ， [75](#page_75) ， [84](#page_84) ， [107](#page_107) ， [135](#page_135) ， [209](#page_209) ， [212](#page_212) – [215](#page_215) ， [220](#page_220) ， [234](#page_234) ， [241](#page_241)

碳同位素， [47](#page_47) 、 [97](#page_97) 、 [105](#page_105) – [106](#page_106) 、 [208](#page_208) ；在 37 至 38 亿年前的岩石中， [70](#page_70) – [71](#page_71) ；与晚元古代冰期有关， [209](#page_209) 、 [211](#page_211) 、 [213](#page_213) – [214](#page_214) 、 [218](#page_218) ；在 Barberton 岩石中， [64](#page_64) ；分馏， [47](#page_47) 、 [99](#page_99) – [101](#page_101) ；在 Gunflint 岩石中， [93](#page_93) ；在晚太古代和早元古代岩石中， [99](#page_99) – [100](#page_100) ；在元古代-寒武纪边界， [219](#page_219) ；在斯匹次卑尔根岩石中， [47](#page_47) – [48](#page_48) ；在 Warrawoonah 岩石中， [64](#page_64)

迈克尔·卡尔， [238](#page_238)

卡罗尔，肖恩， [197](#page_197)

卡特林，大卫， [104](#page_104) – [105](#page_105)

切赫，托马斯， [77岁](#page_77)

大鳐鱼， [10](#page_10)

查尼亚[168](#page_168)

Charniodiscus ， [167](#page_167) – [168](#page_168)

英格兰查恩伍德森林， [168](#page_168)

[化学](#page_69)合成， [21，29，64](#page_21) [；](#page_64)古代， [69](#page_29)

澄江动物群, [192](#page_192)

陈梦格[143岁](#page_143)

燧石， [39](#page_39) ；太古代层序中， [56](#page_56) 、 [61](#page_61) – [63](#page_63) 、 [69](#page_69) ；Bil'yakh 岩中， [110](#page_110) – [120](#page_120) ；陡山沱岩中， [143](#page_143) 、 [146](#page_146) ；冈弗林特岩中， [90](#page_90) – [93](#page_93) ；斯匹次卑尔根岩中， [37](#page_37) 、 [39](#page_39) 、 [43](#page_43) – [44](#page_44)

手性， [79](#page_79)

叶绿素, [21](#page_21) , [86](#page_86)

叶绿体， [122、133、241](#page_123) [；](#page_122)[起源](#page_128)， 123 [–](#page_241) 131 [；](#page_131)系统发育， [128](#page_133)

领鞭毛虫， [180](#page_180) – [181](#page_181)

胆固醇， [94](#page_94)

脊索动物, [180](#page_180) , [186](#page_186) , [191](#page_191) , [194](#page_194) , [222](#page_222)

尼克·克里斯蒂·布利克[214](#page_214)

染色体， [132，196](#page_132)[​](#page_196)

纤毛虫, [77](#page_77) , [127](#page_127) , [138](#page_138) , [150](#page_150) , [215](#page_215)

刚毛藻，化石对应物， [149](#page_149) ，[图 2](#pl_2)

蛤蜊， 40，185 [；](#page_40)化石[，](#page_34) [34](#page_185)

克莱梅特，西蒙， [230](#page_230)

克劳德[，](#page_164)普雷斯顿， [95，103-104，164，174](#page_95)​[​](#page_103)​[​](#page_104)[​](#page_174)

克劳迪娜, [174](#page_174) – [177](#page_177) , [185](#page_185) , [221](#page_221)

刺胞动物， [169](#page_169) – [170](#page_170) 、 [180](#page_180) 、 [183](#page_183) – [184](#page_184) 、 [194](#page_194) 、 [197](#page_197) 、 [202](#page_202) 、 [204](#page_204) 、 [222](#page_222) ；群体， [169](#page_169) ；可能的早期化石， [166](#page_166) ，[图 5](#pl_5)

刺细胞， [183](#page_183)

[生命](#page_31)与环境的共同进化[，](#page_224) [5，31，224](#page_5)

胶原蛋白， [218](#page_218)

栉水母， [191](#page_191)

[压缩](#page_154)，化石， [144](#page_144) – [146，154](#page_146) ，[图 5](#pl_5)

康普斯顿，威廉， [55岁](#page_55)

大陆，起源， [67](#page_67)

趋同[（](#page_112)进化[）](#page_113) ， [18，112-113](#page_18)

康威·莫里斯，西蒙， [192](#page_192)

库特鲁纳继承权， [70](#page_70)

哥白尼、尼古拉斯, [244](#page_244) , [246](#page_246)

珊瑚， [40，183-184](#page_40) [；](#page_126)类似[微小](#page_183)的化石管， [148](#page_148) [；](#page_184)光共生体， [123，126](#page_123)

创造论者， [245](#page_245)

创世故事， [244](#page_244)

婴儿猝死症， [245](#page_245)

克里克，弗朗西斯， [77](#page_77) , [82](#page_82)

克劳利，汤姆， [214](#page_214) – [215](#page_215)

冠群[，](#page_193) [187](#page_187) – [188，193](#page_188)​

隐生植物， [129](#page_129)

蓝藻， 22，40 – [44，101，108](#page_40) – 111，115，117 – [120，126，128](#page_115) – [129，131，139，143](#page_117) – [144，150](#page_139) – [152，159，174，210，218，241，243](#page_131) ，[图](#page_174)[1](#page_218) ；古代， 67，93 – [94](#page_44) [；](#page_144)[生物](#page_129)标志[物](#page_128)[，](#page_243) 94 ；[细胞](#page_101)[分化](#page_22)[，](#page_152) [110](#page_108) – [111](#page_111) [；](#page_126)作为内[共生](#page_143)[体](#pl_1)， [123](#page_150) [–](#page_67) [124](#page_120) ；[进化](#page_210)， [110，113](#page_241) – [115](#page_159) ；​[​](#page_93)​[​​](#page_94)​[​](#page_110)​[​](#page_111)​[​](#page_123)​[​](#page_124)​[​](#page_110)​[​](#page_113)​[​](#page_115)​贝尔彻群岛岩石中的化石， [93](#page_93) ，[图 3](#pl_3) ；比尔亚赫岩石中的化石， [108，110-111](#page_40) [，](#page_108)图[4](#pl_4) ；苦泉组化石， [143 ；](#page_143)[纳马](#page_111)岩石中的化石， [164](#page_164) ；斯匹次卑尔根岩石中的化石， 32，40-43 ，[图](#page_110)2 [；](#page_32)光合作用[，](#page_43) [86](#pl_2) ；系统[发育](#page_86)， [112](#page_112) ；晚太古代岩石中可能的化石， [93 ；](#page_93)停滞[期](#page_115)， [113-115](#page_113)

环水母, [166](#page_166)

细胞骨架, [133](#page_133) , [137](#page_137) , [153](#page_153) – [154](#page_154) , [157](#page_157)

达尔文，查尔斯， [1](#page_1) , [11](#page_11) - [15](#page_15) , [17](#page_17) - [20](#page_20) , [24](#page_24) , [31](#page_31) , [49](#page_49) , [72](#page_72) - [73](#page_73) , [84](#page_84) - [85](#page_85) , [124](#page_124) , [161](#page_161) - [162](#page_162) , [177](#page_177) - [178](#page_178) , [243](#page_243) - [244](#page_244) , [246](#page_246)

达尔文，伊拉斯谟， [73岁](#page_73)

保罗·戴维斯， [236](#page_236)

大卫·迪默， [82 岁](#page_82)

德杜夫，克里斯蒂安， [17 岁](#page_17)

查尔斯·德尔维奇， [130](#page_130)

德贝西亚, [166](#page_166)

德里，卢， [218](#page_218)

勒内·笛卡尔， [245](#page_245)

大卫·玛莱区， [105](#page_105)

后腹造口术, [186](#page_186) , [200](#page_200)

发育, 动物, [182](#page_182) – [183](#page_183) , [186](#page_186) , [189](#page_189) , [195](#page_195) – [200](#page_200) , [221](#page_221) – [222](#page_222) , [224](#page_224)

硅藻， [127，138](#page_127)[​](#page_138)

狄更逊水仙， [168](#page_168) – [169](#page_169) ，[图 7](#pl_7)

[甲](#page_131)[藻](#page_215)， [127、129、131、138、215](#page_127) ；[最早](#page_150)的记录， [150](#page_138)​[​](#page_129)

恐龙[，](#page_17) [1、4、17、44、165、177、199、220-221、232、243](#page_1)​[​](#page_4)​​[​](#page_44)​[​](#page_165)​[​](#page_177)​[​](#page_199)​[​](#page_220)​[​](#page_221)​[​](#page_232)​[​](#page_243)

双单胞菌， [127](#page_127)

远端无, [196](#page_196) – [197](#page_197)

多样性，[生物](#page_16)， [5，16](#page_5)

DNA ， [17，24，46，75，78-79，81-83，86，124，132，241](#page_17)[​](#page_24)​[​](#page_46)​[​](#page_75)​[​](#page_78)​[​](#page_79)​[​](#page_81)​[​](#page_83)​[​](#page_86)​[​](#page_124)​[​](#page_132)​[​](#page_241)

白云石， [36，105，116-117，140-142](#page_36)​[​](#page_105)​[​](#page_116)[​](#page_117)​[​](#page_140)​[​](#page_142)

[（](#page_68)生命）领域， [24，68](#page_24)

陡山沱组， [140](#page_140) – [141](#page_141) , [143](#page_143) , [146](#page_146) – [149](#page_149) , [162](#page_162) , [216](#page_216) ; 年龄， [141](#page_141) ; 化石， [144](#page_144) – [149](#page_149) , [206](#page_206) ，[图 5](#pl_5)

梦幻时光，原住民， [244](#page_244)

落石， [141](#page_141)

杜波依斯，布兰奇， [132](#page_132)

邓禄普，约翰， [57岁](#page_57)

戴森，弗里曼， [81](#page_81) – [82](#page_82)

[地球](#page_224)系统[科学](#page_206)， 206，209，224[​](#page_209)

蜕皮动物， [186](#page_186)

棘皮动物， [180、194、222](#page_180) [；螺旋](#page_202)[盾](#page_194)状体， [189](#page_222) – [190](#page_190) ；用于校准分子钟， [202](#page_189)

大肠杆菌, [135](#page_135) , [156](#page_156)

生态学， [179，193，216-217，222，244，246](#page_179) ；[允许](#page_222)性， [199，206，216-217，220，224](#page_217)[​](#page_193)​[​](#page_216)[​](#page_244)​[​](#page_246)​[​](#page_199)​[​](#page_206)​[​](#page_216)​[​](#page_217)​[​](#page_220)​[​](#page_224)

生态系统；复杂性， 151，157 [；](#page_151)功能， [19](#page_19) ；微生物，[图版](#page_157)[1](#pl_1)

外胚层, [183](#page_183) – [184](#page_184) Edgett, Kenneth, [238](#page_238)

澳大利亚埃迪卡拉山， [164](#page_164)

爱因斯坦，阿尔伯特， [246](#page_246)

埃尔德雷奇，[尼尔斯](#page_116)， [12，116](#page_12)

艾略特，TS， [179](#page_179)

[胚胎](#page_195)[：](#page_196)发育， [186、195-196](#page_186) ；化石[，](#page_148) [147-148](#page_147)​

内胚层， [183](#page_183) – [184](#page_184)

内共生， [128](#page_128) 、 [133](#page_133) 、 [135](#page_135) 、 [150](#page_150) ；初级， [129](#page_129) – [130](#page_130) ；次级， [129](#page_129) – [130](#page_130) 、 [150](#page_150) ；第三级， [129](#page_129) – [130](#page_130) ；理论， [123](#page_123) – [126](#page_126)

组织内阿米巴[134](#page_134)

内泡菌属[，](#page_110) 110，113 [，](#page_113)板[3](#pl_3)

酶， [75，85](#page_75)[​](#page_85)

伊奥斯特里翁[92](#page_92)

Eoentophysalis ， [110](#page_110) ， [113](#page_113) ， [117](#page_117) ，[图版 3](#pl_3)和[4](#pl_4)

上皮细胞, [183](#page_183)

艾尔妮塔167[​](#page_167)

伦理学，进化， [246](#page_246)

[真核生物](#page_25)， 25，130，136[​](#page_130)​[​](#page_136)

眼虫， [127，133](#page_127)[​](#page_133)

[真核生物](#page_154)， [19，22，24](#page_19) – [27，31，68，139，143，157](#page_22) ； [“](#pl_6)大爆炸”， [153](#page_24) ；[细胞](#page_122)[组织](#page_139)， [122，125](#page_138) ；化石[记录](#page_153)[，](#page_139) [121，164](#page_27) ；[晚](#page_121)元[古代](#page_144)[的](#page_152)多样化， [147，149](#page_31) – [150，152](#page_68) – [153，160](#page_164) ；晚[元](#pl_5)[古代](#pl_6)化石， [139，144](#page_143) – [152](#page_147) [，](#page_153)[图](#page_150)[2、5](#pl_2)和[6](#page_157) ；中元古代化石， [154](#page_152) ，图[6](#page_160) ；起源[，](#page_149) [122](#page_122) – [138](#page_125) ；系统发育， [127，133，137-138，151-152](#page_127) [；](#page_143)化石识别[，](#page_142) [142-143](#page_151)[​](#page_133)​[​](#page_137)​[​](#page_138)​[​](#page_152)

欧罗巴， [240](#page_240)

进化[：](#page_81)化学， [72、81](#page_72) ；实验， [112](#page_112)

可进化性， [189](#page_189)

探索，行星[，](#page_246) [232，235-242，246](#page_232)[​](#page_235)​[​](#page_242)

大规模灭绝， [144](#page_144) ；与晚元古代冰期有关， [216](#page_216) ；白垩纪-第三纪， [220](#page_220) 、 [222](#page_222) ；二叠纪-三叠纪， [216](#page_216) 、 [220](#page_220) – [221](#page_221) ；在元古代-寒武纪边界， [220](#page_220) – [222](#page_222)

极端微生物, [30](#page_30)

无眼, [196](#page_196) – [197](#page_197)

保罗·法尔科夫斯基[128](#page_128)

法夸尔，詹姆斯， [102](#page_102)

费多·克里斯托弗， [70岁](#page_70)

Fedonkin， [Misha](#page_173) ， [168，173](#page_168)

费奥多罗夫，阿列克谢， [137](#page_137)

发酵[，](#page_135) [20](#page_20) – [21，101，132，135](#page_21)​[​](#page_101)​[​](#page_132)​

健身， [115](#page_115)

菲茨吉本斯，索雷尔， [28岁](#page_28)

[食物](#page_151)网， [139，151](#page_139)

甲醛， [74，79](#page_74)[​](#page_79)

理查德·福泰， [192](#page_192)

[化石](#page_43)[：](#page_181)钙化， [162](#page_162) – [163](#page_163) ；[寒武纪](#page_111)， [10](#page_10) – [11、33、179、181、185、188](#page_11) – [195](#page_188) ，[图版](#page_174)[8](#pl_8) [；](#page_206)[蓝](#page_177)细菌， [32、40](#page_32) – [43、93、108、110](#page_179) – [111、143、164](#page_185) ，[图版](#pl_2)2、3和4 [；](#page_108)[埃迪卡拉](#page_219)[纪](#page_217)， [164](#page_164) – [174、177、206、212、217、219、221](#page_33) – [223](#page_195) ，图版7 ；真核生物， [139、142](#page_143) – 154 ，[图版](#page_40)[2、5](#pl_3)和[6](#pl_4) [；](#page_212)[小](#page_110)壳类[，](#page_93) [10](#page_164) ；[​](#page_221)​[​](#page_223)​[​](#pl_7)​[​](#page_139)​[​](#page_142)​[​](#page_154)​[​](#pl_2)​[​](#pl_5)​[​](#pl_6)​[​](#page_10)跟踪[，](#page_173) [163、169、171、173、185、197、203](#page_163) [；](#page_197)虚拟， 176 – [177](#page_185)​[​](#page_169)​[​](#page_171)[​](#page_203)​[​](#page_176)​[​](#page_177)

福克斯，乔治， [24岁](#page_24)

[，](#page_99)[同位素](#page_100)， [46](#page_46) – [48，99](#page_48) – 100

果蝇， [195](#page_195) – [196](#page_196)

弗莱，艾里斯， [78岁](#page_78)

真菌， [127，138，155，157，215](#page_127)​[​](#page_138)​[​](#page_155)[​](#page_157)​[​](#page_215)

Gadhiri, Reza， [81岁](#page_81)

盖亚假说， [241](#page_241)

加利翁虫[92](#page_92)

间隙连接， [182](#page_182)

加西亚-鲁伊斯，胡安， [233](#page_233)

吉姆·盖林[169](#page_169)

基因， [17](#page_17) ， [29](#page_29) ， [182](#page_182) ， [200](#page_200) ；重复， [26](#page_26) – [27](#page_27) ， [84](#page_84) ， [86](#page_86) ， [88](#page_88) ， [224](#page_224) ；水平（或横向）转移， [27](#page_27) ， [29](#page_29) ， [84](#page_84) ， [86](#page_86) ， [88](#page_88) ， [94](#page_94) ；调控， [182](#page_182) ， [197](#page_197) ， [199](#page_199) ；仅在真核生物中发现， [137](#page_137)

遗传[密码](#page_17)[，](#page_82) 17,26,82[​](#page_26)​

遗传学，[发育](#page_200)， [179，189，195-200，221-222，224](#page_179)​[​](#page_189)[​](#page_195)​[​](#page_221)​[​](#page_222)​[​](#page_224)

[基因](#page_137)[组](#page_24)， [24，28，137](#page_28)​​

基因型, [115](#page_115)

地质年代学， [53](#page_53) – [54](#page_54)

地质学[，](#page_163)[沉积](#page_12)， 12，35，163[​](#page_35)

格哈特，约翰， [189](#page_189)

[Germs](#page_174) ，Gerard ， [163](#page_163) – [164，174](#page_164)

蓝氏贾第鞭毛虫, [127](#page_127) , [134](#page_134) , [138](#page_138)

吉布斯，莎拉， [129](#page_129)

吉尔伯特·沃尔特， [78](#page_78) – [79](#page_79)

冰川作用。参见 [冰河时代](#ice_ages__late_Proterozoic__141)

格拉斯纳，马丁， [164](#page_164)

上帝， [245，246](#page_245)[​](#page_246)

彼得·戈加滕（Peter Gogarten）， [26 岁](#page_26)

高尔基体[，](#page_134) [132，134](#page_132)

史蒂夫·戈卢比奇， [41岁](#page_41)

戈普尼克，亚当， [234](#page_234)

古尔德[，](#page_191)[斯蒂芬](#page_11)[·](#page_192)杰伊， [11，116，191-192](#page_116)​

亚利桑那州大峡谷, [46](#page_46) , [150](#page_150) – [151](#page_151) , [154](#page_154) , [156](#page_156) , [160](#page_160) , [245](#page_245)

石墨， [70](#page_70) – [71](#page_71)

放牧[，](#page_223) 156，184，223[​](#page_156)[​](#page_184)​

长城[，](#page_117)西伯利亚， [108，109，113，117，139，142，149，154](#page_108)​[​](#page_109)​[​](#page_113)[​](#page_139)​[​](#page_142)​[​](#page_149)​[​](#page_154)

朱利安·格林[40 岁](#page_40)

凯丝·格雷， [59](#page_59) – [60](#page_60)

格罗辛格，约翰， [59](#page_59) , [163](#page_163) , [167](#page_167) , [174](#page_174) , [176](#page_176) – [177](#page_177) , [220](#page_220) – [221](#page_221)

中国贵州[省](#page_145)， [139，141，145，154](#page_139)[​](#page_141)​[​](#page_154)

冈弗林特组， 34，89 [–](#page_34) 93，104，107 [；](#page_93)年龄， [90](#page_90) ；碳同位素， [93](#page_93) ；微化石， [89](#page_107) – [93，162](#page_89) ，[图](#page_93)[3](#page_89) [；](#page_104)[硫](#pl_3)同位素， [93](#page_93) ；叠层[石](#page_162)， [89](#page_89) – [92](#page_92)

Gunflintia minuta , [92](#page_92) ,[板 3](#pl_3)

Gürich，G.， [164](#page_164)

石膏， [36、47 ；](#page_36)[质量](#page_58)独立的S同位素分馏记录， [102](#page_102) [；](#page_47) Warrawoona群， [57-58](#page_57)

冥[古代](#page_6)， [2，6](#page_2)

霍尔丹（JBS）， [74岁](#page_74)

半衰期， [53](#page_53)

嗜盐菌， [29](#page_29)

哈尔弗森，皮帕， [213](#page_213)

哈兰德·[布莱恩](#page_207)[34](#page_34) 207

哈特曼，海曼， [137](#page_137)

海斯，约翰， [100](#page_100) , [106](#page_106) , [218](#page_218)

赤铁矿， [68](#page_68)

半索动物， [186](#page_186)

食草， [139](#page_139)

赫尔曼·黑塞， [240](#page_240)

[异](#page_42)养生物， [20，29，42](#page_20)[​](#page_29)

希马洛拉166[​](#page_166)

霍夫曼，保罗， [211](#page_211) – [213](#page_213) , [218](#page_218)

[汉斯](#page_110)·霍夫曼[，](#page_93) [41、59](#page_41) – [60、93、110](#page_60)​[​](#page_59)​

霍兰德，迪克， [98](#page_98) ， [103](#page_103)

福尔摩斯，夏洛克， [170](#page_170)

大屠杀， [245](#page_245) [；](#page_107) “氧气” ， [105、107](#page_105)

同源性， [18](#page_18)

[基因](#page_86)的[水平](#page_27)（或横向[）](#page_84)转移， [27，29，84-86](#page_29)

霍罗迪斯基，鲍勃， [110](#page_110)

豪斯，克里斯托弗， [28岁](#page_28)

Hox基因， [196](#page_196) – [198](#page_198)

人类[，](#page_184) [17、24、184、225、243-246](#page_17)​[​](#page_24)​​[​](#page_225)​[​](#page_243)​[​](#page_246)

詹姆斯·赫顿[50 岁](#page_50)

九头蛇, [204](#page_204)

氢[（](#page_135) H2 ） ， [74-75，104，135](#page_74)​[​](#page_75)​[​](#page_104)

氰化氢， [79](#page_79)

氢化酶体， [136](#page_136)

硫化氢（ H2S ） [，](#page_101) [20](#page_20) – [21、96、99、101、105、157](#page_21) – 159、211[​](#page_96)​[​](#page_99)[​](#page_105)​[​](#page_157)​[​](#page_159)​[​](#page_211)

热液系统：[太](#page_24)古代， [56、60-61、62、64、69](#page_238) ；[超](#page_56)嗜[热](#page_29)[菌](#page_69)[，](#page_84) [24-25、29-30](#page_60) [；](#page_62)火星， [238](#page_61) [；](#page_64)现代喷口， 30 [；](#page_25)生命[起源](#page_30)， [84](#page_30)

冰河时代，晚元古代[，](#page_208) [141，206](#page_219) [–](#page_210) [207，210](#page_141) – [216，219，223](#page_206) ；[数量](#page_210)， 207 [– 208](#page_207) [；](#page_223)古[纬度](#page_216)， 210

智能设计， [85](#page_85)

铁， [20，23，47，68，89-90，92-93，96-98，105，158，210-211，231](#page_20)[​](#page_23)​[​](#page_47)​[​](#page_68)​[​](#page_89)​[​](#page_90)​[​](#page_92)​[​](#page_93)​[​](#page_96)​[​](#page_98)​[​](#page_105)​[​](#page_158)​[​](#page_210)​[​](#page_211)​[​](#page_231)

铁形成[，](#page_95) [68，90，92，95-97，104，210](#page_68)​[​](#page_90)​[​](#page_92)​[​](#page_97)​[​](#page_104)​[​](#page_210)

同位素。参见 [碳同位素](#carbon_isotopes__47__97__105_106)；[地质年代学](#geochronology__53_54)；以及[硫同位素](#sulfur_isotopes__97__99__102__21)

岩部直之[26 岁](#page_26)

[雅各布](#page_187)·[马利](#page_105)事实， [20，46](#page_20) – [47，99，101，105，187](#page_47)​[​](#page_46)​[​](#page_99)​[​](#page_101)

雅各布森·斯坦， [218](#page_218)

杰克斯基，布鲁斯， [236](#page_236)

Javaux，Emmanuelle， [154](#page_154)

水母， [165、183–184](#page_165) ；[与](#page_183)[埃迪卡拉](#page_184)[纪](#page_171)[化石](#page_167)的比较， [165–167、171](#page_165)

詹金斯，理查德， [168](#page_168)

詹森·索伦， [189](#page_189)

乔伊斯，杰瑞， [80](#page_80) – [81](#page_81)

Kah， [Linda](#page_158) ， [120，158](#page_120)

考夫曼，杰伊， [218](#page_218)

海带， [138](#page_138)

肯尼迪，马丁， [214](#page_214)

金伯利拉, [173](#page_173) , [188](#page_188) , [190](#page_190)

木村弘人[220](#page_220)

马克·基尔希纳， [189](#page_189)

[Kirschvink](#page_234) ，Joe ， [211，234](#page_211)

弗吉尼亚州科马尔， [119](#page_119)

[西伯利亚](#page_13)科[图伊坎](#page_55)河和[悬崖](#page_31)， [6](#page_6) – [11、13、14、16、31、55、108](#page_11) – [109、116、120、171、177](#page_16) – [178、179、189、219](#page_14)​[​](#page_108)​[​](#page_109)​[​](#page_116)​[​](#page_120)​[​](#page_171)​[​](#page_177)​[​](#page_178)​[​](#page_179)​[​](#page_189)​[​](#page_219)

Krogh，八月， [217](#page_217)

詹姆斯·莱克[28 岁](#page_28)

拉坎达组， [150](#page_150)

景观, 自适应, [115](#page_115)

（现存生命的）最后共同祖先[，](#page_30) [26，30](#page_26)

伦斯基，理查德， [115](#page_115)

细[毛虫](#pl_3)92[板](#page_92)3

地衣， [131](#page_131)

生命：地外生命， [235](#page_235) – [242](#page_242) ；智慧生命， [241、242](#page_241) ；起源， [72](#page_72) – [88 ；](#page_88)[尺寸](#page_242)限制， [231](#page_231) ；作为一系列行星过程， [5](#page_5) , [225](#page_225)

石灰石， [7，36，91，99，105，140，142，163，173，229](#page_7)​[​](#page_36)​[​](#page_91)[​](#page_99)​[​](#page_105)​[​](#page_140)​[​](#page_142)​[​](#page_163)​[​](#page_173)​[​](#page_229)

林奈，卡罗勒斯， [17](#page_17)

脂质：作为生物标志物保存， [46](#page_46) ；囊泡， [82](#page_82) – [83](#page_83)

冠轮动物， [186](#page_186)

洛夫洛克，詹姆斯， [241](#page_241)

洛威，唐， [57](#page_57) ， [59](#page_59)

鞘丝藻，[图 2](#pl_2)

莱昂斯，蒂姆， [158](#page_158)

宏观进化， [223](#page_223)

大型化石，中元古代， [154](#page_154)

磁铁矿，在 ALH-84001 中， [229、233](#page_229) – [235](#page_235) ；反对生物起源的证据， 234 [–](#page_233) 235 [；支持生物](#page_235)[起源](#page_234)的证据， [234](#page_234)

磁性化石， [233](#page_233) – [234](#page_234)

马林，迈克尔， [238](#page_238)

锰[，](#page_92) [20，92](#page_20)​

马古利斯，林恩， [123](#page_123) – [126](#page_126) , [131](#page_131) , [135](#page_135) , [137](#page_137)

火星， [225，236 ；](#page_225)声称火星上存在生命， [226](#page_226) – [234](#page_234) ；火星探索， [235](#page_235) – [236](#page_236) ；陨石， [226](#page_240) [–](#page_226) 234 [；](#page_234)地球生命起源， [73，236](#page_236) [；](#page_73)[火星上存在生命](#page_236)的可能性， [236](#page_236) – [238，240，242](#page_238) ；火星探测任务， 236 [；](#page_242)火星上的硫同位素， [102](#page_102) ；火星上有水[，](#page_237) [237](#page_236) – [239](#page_239)

火星全球探测器， [238](#page_238)

马丁，威廉， [135](#page_135) – [137](#page_137)

垫子[：](#page_99)[蓝藻](#page_60)， [37、41、44、60、99](#page_37) ；微生物， [36、44、60](#page_60)[​](#page_41)​[​](#page_44)​[​](#page_36)​[​](#page_44)

莫森岩， [166](#page_166) ，[图 7](#pl_7)

麦金尼斯，威廉， [197](#page_197)

麦凯，克里斯托弗， [104](#page_104)

麦凯，[大卫](#page_233)， [226](#page_226) – [231，233](#page_231)

麦克梅纳明，马克， [170](#page_170)

[麦克斯](#page_243)[温](#page_241)，[哈普](#page_228)， 228，241，243

美都西尼人[166](#page_166)

膜， [26，72，75](#page_26) – 76，81 – [83，85，87，124，129](#page_81) – [130，132](#page_85) [–](#page_83) 133，136[​](#page_72)[​](#page_75)​[​](#page_76)[​](#page_87)​[​](#page_124)​[​](#page_129)​[​](#page_130)​[​](#page_132)​[​](#page_133)​[​](#page_136)

梅列日科夫斯基，康斯坦丁·谢尔盖耶维奇， [122](#page_122) – [124](#page_124) , [126](#page_126) , [132](#page_132)

中胚层， [184](#page_184)

代谢， [19](#page_19) – [23](#page_23) , [32](#page_32) , [64](#page_64) , [75](#page_75) – [76](#page_76) , [82](#page_82) – [83](#page_83) , [87](#page_87) , [92](#page_92) , [132](#page_132) , [135](#page_135) , [151](#page_151) , [228](#page_228) ; 有氧， [31](#page_31) ; 无氧， [20](#page_20) , [22](#page_22) , [31](#page_31)

甲烷[，](#page_75) [21，29，74-75，99-100，104，210，213，220，241](#page_21)​[​](#page_29)​[​](#page_74)​​[​](#page_99)​[​](#page_100)​[​](#page_104)​[​](#page_210)​[​](#page_213)​[​](#page_220)​[​](#page_241)

詹氏甲烷球菌, [24](#page_24) , [25](#page_25)

产甲烷菌。参见古菌：产甲烷菌

2–甲基细菌藿烷多元醇, [94](#page_94)

2–甲基藿烷， [94](#page_94)

庙河，中国， [144](#page_144) – [145](#page_145) ，[图 5](#pl_5)

苗河蚌[144](#page_144)

微进化， [223](#page_223)

微化石：在[32](#page_3)亿年前的岩石中， [66](#page_66) 、 [69](#page_69) ；在 AHL-84001 中缺失， [235](#page_235) ；在 Bil'yakh 岩石中， [108](#page_108) – [111](#page_111) 、 [114](#page_114) 、 [117](#page_117) – [120](#page_120) ，[图 4](#pl_4) ；在 Gunflint 岩石中， [91](#page_91) – [92](#page_92) ；推定的早太古代， [50](#page_50) 、 [60](#page_60) – [63](#page_63) ；在 Spitsbergen 岩石中， [33](#page_33) 、 [35](#page_35) – [40](#page_40) 、 [44](#page_44) ，[图 2](#pl_2) ；花瓶状， [43](#page_43) 、 [150](#page_150) – [151](#page_151) 、 [156](#page_156) 、 [160](#page_160) ，[图 2](#pl_2)

微孢子虫, [127](#page_127) , [138](#page_138)

微管， [132](#page_132)

米勒，斯坦利， [74](#page_74) – [75](#page_75) , [81](#page_81) , [88](#page_88)

米勒-尤里实验， [74](#page_74) – [75](#page_75)

线粒体， [122](#page_122) ， [124](#page_124) – [125](#page_125) ， [130](#page_130) ， [136](#page_136) ， [153](#page_153) ；基因转移到细胞核， [131](#page_131) ；丢失， [134](#page_134) ；起源， [131](#page_131) – [132](#page_132)

Mojzsis，Steve， [70岁](#page_70)

[分子](#page_218)钟， [200](#page_200) – [205，215，218](#page_205)​[​](#page_215)

软体动物（[软体动物）](#page_190) [，](#page_11) [170，180，186，189-190，194](#page_170) [；](#page_194)与[埃迪卡拉](#page_189)纪[化石](#page_180)的比较， 173 [；](#page_173)化石[，](#page_186) 11，190

钼， [158](#page_158) – [159](#page_159)

鼠标， [197](#page_197)

穆勒，[米克洛什](#page_137)， [135-137](#page_135)

多细胞， [107，146-147，149-150，157，180-181，204](#page_107)[​](#page_146)​[​](#page_147)[​](#page_149)​[​](#page_150)​[​](#page_157)​[​](#page_180)​[​](#page_181)​[​](#page_204)

肌肉， [184](#page_184)

突变， [196](#page_196) – [197](#page_197) , [199](#page_199) , [224](#page_224) ; 应激诱导， [216](#page_216)

[NADPH](#page_87) ， [86-87](#page_86)​

纳玛卡拉图斯, [175](#page_175) – [177](#page_177) , [185](#page_185) , [221](#page_221)

纳马群， [162](#page_162) – [165](#page_165) , [170](#page_170) – [171](#page_171) , [173](#page_173) – [175](#page_175) , [221](#page_221) ; 年龄， [163](#page_163) – [164](#page_164) ; 化石， [162](#page_162) , [164](#page_164) – [167](#page_167) , [171](#page_171) , [172](#page_172) – [177](#page_177) ，[图 7](#pl_7)

纳米化石， [232](#page_232)

纳米, [142](#page_142) , [230](#page_230)

[自然](#page_72)选择， [11、13、18、72、80、83-85、87](#page_11)​[​](#page_13)​[​](#page_18)​[​](#page_80)​[​](#page_83)​[​](#page_85)​[​](#page_87)

线虫， [180，186-187，194，204](#page_180)​[​](#page_186)[​](#page_187)​[​](#page_194)​[​](#page_204)

神经， [184](#page_184)

牛顿，艾萨克， [246](#page_246)

尼曼·沃特（Nijman, Wouter） [57 岁](#page_57)

尼克拉斯·卡尔， [115岁](#page_115)

硝酸盐（ [NO](#page_159) 3 [−](#page_101) [）](#page_160) ， 20，22，101，159 [–](#page_20) 160[​](#page_22)​

硝酸还原酶， [159](#page_159)

氮， [22](#page_22) – [23](#page_23) ， [75](#page_75) ， [159](#page_159) ， [241](#page_241) ；循环， [22](#page_22) – [23](#page_23) ， [68](#page_68) ；固定， [23](#page_23) ， [111](#page_111) ， [159](#page_159)

北极，[澳大利亚](#page_56)， [50](#page_50) – [51，56](#page_51)

核酸， [72](#page_72) , [79](#page_79) , [81](#page_81) – [84](#page_84) , [87](#page_87)

核形体， [129](#page_129) – [130](#page_130)核苷酸， [79](#page_79)

核， [124](#page_124) – [125、130、132、137、153](#page_125) ；推定[的](#page_143)化石[，](#page_137) [143](#page_132)​[​](#page_130)[​](#page_153)

努尔萨尔，JR， [217](#page_217)

大本弘[98](#page_98) , [103](#page_103)

Olenellus ，[图 8](#pl_8)

奥尔森，加里， [29岁](#page_29)

阿曼， [221](#page_221)

鲕粒, [37](#page_37) – [39](#page_39) , [43](#page_43) , [117](#page_117)

奥帕宾尼亚， [191](#page_191) – [192](#page_192)

奥帕林，亚历山大， [74岁](#page_74)

Orakei Korako，新西兰，[盘子 1](#pl_1)

奥陶纪[，](#page_208) [189](#page_189) – [190，208](#page_190)​

动物器官， [185](#page_185)

胡安·奥罗， [79 岁](#page_79)

卵盾花, [166](#page_166)

氧气（O 2 ）， [21](#page_21) – [22](#page_22) ， [29](#page_29) ， [31](#page_31) ， [42](#page_42) ， [67](#page_67) ， [75](#page_75) ， [93](#page_93) ， [99](#page_99) ， [101](#page_101) ， [106](#page_106) – [107](#page_107) ， [108](#page_108) ， [111](#page_111) ， [135](#page_135) ， [158](#page_158) – [159](#page_159) ， [210](#page_210) ， [213](#page_213) ， [217](#page_217) ， [241](#page_241) ；在动物生理学中， [217](#page_217) – [218](#page_218) ；太古代大气中的含量， [68](#page_68) ；周期， [103](#page_103) – [104](#page_104) ；早元古代生物圈的增加， [89](#page_89) ， [95](#page_95) – [98](#page_98) ， [102](#page_102) – [103](#page_103) ， [106](#page_106) – [107](#page_107) ；晚元古代生物圈增加[，](#page_218) [139，157-159，206，218-219，223-224](#page_139)[​](#page_157)​[​](#page_159)[​](#page_206)[​](#page_219)​[​](#page_223)​[​](#page_224)

帕克，邦妮， [60岁](#page_60)

古地磁学， [210](#page_210)

古生物学[，](#page_35) [4，35，49，65，188，193，206，218](#page_4)​[​](#page_49)​[​](#page_65)​[​](#page_188)​[​](#page_193)​[​](#page_206)​[​](#page_218)

副基底类, [127](#page_127)

寄生虫[，](#page_232) [134](#page_134) – [135，232](#page_135)​

帕万科里纳[172](#page_172)

巴斯德，路易斯， [72](#page_72) , [73](#page_73) , [123](#page_123)

鲍林，莱纳斯， [23 岁](#page_23)

肽核酸， [80](#page_80)

彼得森，凯文， [202](#page_202)

普夫卢格，汉斯， [165](#page_165)

[生](#page_9)宙， [2，9](#page_2)

磷酸盐：在[38](#page_3)亿年前的岩石中， [70](#page_70) – [71](#page_71) ；含化石的， [139](#page_139) – [141](#page_141) 、 [144](#page_144) – [146](#page_146) 、 [149](#page_149) 、 [162](#page_162) 、 [180](#page_180) ，[图 5](#pl_5) ；在生命起源中， [79](#page_79) 、 [82](#page_82) ；在骨骼中， [185](#page_185) 、 [189](#page_189)

磷脂， [82](#page_82) – [83](#page_83)

光合作用， [20](#page_20) – [21](#page_21) 、 [28](#page_28) 、 [68](#page_68) 、 [124](#page_124) 、 [126](#page_126) – [127](#page_127) ；细菌， [28](#page_28) ；碳同位素分馏过程， [46](#page_46) – [48](#page_48) ；蓝藻， [103](#page_103) ；真核生物， [123](#page_123) – [124](#page_124) 、 [126](#page_126) – [131](#page_131) 、 [159](#page_159) ；进化， [86](#page_86) – [88](#page_88)

光系统， [86](#page_86)

叶斑病菌, [168](#page_168)

系统[发育](#page_19)[，](#page_132) 19，23 – [28，30](#page_28) [；](#page_183)分子， [23](#page_23) – [24，132，183](#page_24)[​](#page_23)​[​](#page_30)​

颜料, [76](#page_76) , [86](#page_86)

行星，太阳系外， [240](#page_240)

植物， [22](#page_22) – [23、31、126、127、142、155、157、182、244](#page_23)​[​](#page_31)​[​](#page_126)[​](#page_127)​[​](#page_142)​[​](#page_155)​[​](#page_157)​[​](#page_182)​[​](#page_244)

疟原虫， [138](#page_138)

板块构造学[，](#page_67) [38](#page_38) – [39，67](#page_39)

Polybessurus bipartitus , [40](#page_40) – [41](#page_41) , [110](#page_110) , [117](#page_117) ,[板 2](#pl_2)

多环芳烃， [230](#page_230)

波普尔，卡尔， [234](#page_234)

[多孔](#page_194)动物门， [180，194](#page_180)

波特，苏珊娜， [150](#page_150) – [151](#page_151)

葡萄牙军舰， [169](#page_169)

钾-氩，地质年代学， [54](#page_54)

早寒武纪, [173](#page_173)

托尼·普拉夫[214](#page_214)

前寒武纪， [31](#page_31)

前[寒武纪](#page_219)[-](#page_220)寒武纪边界， [9，173，181](#page_9) ；[环境](#page_181)[扰动](#page_222)， [206，219-220，222](#page_206)[​](#page_173)​

捕食， [139，156，184-185，222-223](#page_139)​[​](#page_156)​[​](#page_184)[​](#page_185)​[​](#page_222)​[​](#page_223)

原核生物， [19，21，23，26，157](#page_19) ；[性别](#page_26)， [156](#page_157)​[​](#page_21)​[​](#page_23)[​](#page_156)

蛋白质， [24](#page_24) ， [30](#page_30) ， [72](#page_72) ， [74](#page_74) – [77](#page_77) ， [79](#page_79) ， [81](#page_81) – [84](#page_84) ， [86](#page_86) – [87](#page_87) ， [182](#page_182) ， [195](#page_195) ， [241](#page_241) ；分子伴侣， [126](#page_126) – [127](#page_127) ， [134](#page_134) – [135](#page_135)

变形菌， [135、136](#page_135) ；线粒体起源[，](#page_131) [131](#page_136)

元[古代](#page_9)， [2，9](#page_2)

[原口](#page_200)动物， [186，200](#page_186)

原生动物[，](#page_184) [131、139、184、219](#page_131) ；[化石](#page_219)， [32、34、43、151、155](#page_32)​[​](#page_139)​​[​](#page_34)​[​](#page_43)​[​](#page_151)​[​](#page_155)

蕨菜, [167](#page_167) , [177](#page_177) ,[板 7](#pl_7)

间断[平衡](#page_12)， [12，116，152](#page_116)​[​](#page_152)

[黄](#page_47)[铁矿](#page_102)， 47，84，96-97，102[​](#page_84)​[​](#page_96)​[​](#page_97)​

焦叶菌, [29](#page_29)

辐射，进化， [199](#page_199)

放射性同位素， [53](#page_53) – [55](#page_55)

放射性测年法， [53](#page_53) – [54](#page_54)

兰吉亚, [166](#page_166) – [168](#page_168)

拉斯穆森，比尔格， [66](#page_66) , [69](#page_69)

红床， [97](#page_97)

[礁](#page_117)[，](#page_221)微生物， [162](#page_162) – [163，174](#page_163) – [175，221](#page_175) ；叠层[石](#page_44)， [44，45，117](#page_45)[​](#page_174)​

宗教， [244](#page_244) – [246](#page_246)

[，](#page_79)自我， [74，79](#page_74)

呼吸， [20](#page_20) – [22](#page_22) ；有氧， [20](#page_20) ， [22](#page_22) ， [101](#page_101) ， [103](#page_103) ， [107](#page_107) ， [131](#page_131) – [132](#page_132) ， [135](#page_135) ；厌氧， [22](#page_22) ， [101](#page_101) ；古代， [69](#page_69) ；线粒体， [132](#page_132) ；利用铁， [22](#page_22) ；利用锰， [22](#page_22) ；利用硝酸盐， [20](#page_20) ， [22](#page_22) ， [101](#page_101) ；利用硫酸盐， [20](#page_20) – [22](#page_22) ， [101](#page_101)

核糖， [79](#page_79)

核糖体， [24](#page_24) , [75](#page_75) – [76](#page_76) , [124](#page_124) , [132](#page_132) , [231](#page_231)

核酶， [78](#page_78) ；实验进化， [80](#page_80)

里维埃拉，玛丽亚， [28岁](#page_28)

RNA ， [17、24、75-82、124、195](#page_17) [；](#page_24)[核糖](#page_77)[体](#page_124)， [24](#page_82) ；自我[剪接](#page_195)， [77](#page_75)​[​](#page_24)​

[RNA](#page_231)世界， [79](#page_79) – [80，231](#page_80)

Roper集团[，](#page_158) [154、158、160](#page_154) ，[图](#page_160)[6](#pl_6)​

罗辛·米尼克（Rosing, Minik） [71 岁](#page_71)

鲁贝·威廉（Rubey William）， [75岁](#page_75)

布鲁斯·鲁内加（Bruce Runnegar） [169](#page_169)

Schimper，AFW， [123](#page_123)

舒尔·马丁， [99](#page_99) – [100](#page_100)

比尔·[肖普夫](#page_155)[，](#page_143) [60](#page_60) – [63、111、143、155](#page_63)​[​](#page_111)​

丹·施拉格[，](#page_218) [211](#page_211) – [213，218](#page_213)

斯科特，爱德华， [235](#page_235)

杯息肉， [176](#page_176)

海葵[，](#page_165) [183](#page_183) [；](#page_167)[与](#page_171)化石的比较， [146、165-167、171](#page_146)

海笔， [167](#page_167)

海藻， [157、160、182、219](#page_157) [；](#pl_5)化石， [144](#page_219) [，](#page_182)[图](#page_144)5​[​](#page_160)

[Seilacher](#page_173) ， Adolf ， [165](#page_165) – [168，170，173，192，203，220](#page_168)​[​](#page_170)[​](#page_192)​[​](#page_203)​[​](#page_220)

米沙·塞米哈托夫, [6](#page_6) – [8](#page_8) , [14](#page_14) , [116](#page_116) – [117](#page_117) , [119](#page_119)

灵敏的高分辨率离子探针 (SHRIMP), [55](#page_55) – [56](#page_56)

谢尔盖耶夫，沃洛佳， [109](#page_109)

[性别](#page_153)， 153，155-157[​](#page_155)​[​](#page_157)

页岩，黑色[，](#page_46) [43，44，46，93，121，141，144-146，154](#page_43)​[​](#page_44)[​](#page_93)​[​](#page_121)​[​](#page_141)​[​](#page_144)​[​](#page_146)​[​](#page_154)

澳大利亚鲨鱼湾， [44](#page_44)

沈亚南[158](#page_158)

雪格特石， [228](#page_228)

菱铁矿（FeCO3 ） ， [96](#page_96)

二氧化硅（ [SiO](#page_185) 2 ） ， [39、42-43、62、69、91](#page_39) [；](#page_69)海底沉淀[，](#page_42) 93 [；](#page_93)用于[骨骼](#page_91)[，](#page_62) [185](#page_43)​

烧结， [91](#page_91)

天狼星帕塞特动物群， [192](#page_192)

骷髅， [9](#page_9) – [11，33，173](#page_11) – [176，181，184](#page_176) – [186](#page_184)睡眠，[诺曼](#page_30)， [30](#page_186)[​](#page_33)[​](#page_173)​[​](#page_181)

黏[菌](#page_128)， [127，128](#page_127)

史密斯，安德鲁， [202](#page_202) – [203](#page_203)

雪球[地球](#page_234)， [211](#page_211) – [215，234](#page_215)

米切尔·索金, [133](#page_133) – [134](#page_134) , [138](#page_138)

土壤，化石， [97](#page_97) – [98](#page_98)

音速刺猬, [196](#page_196)

球藻[92](#page_92)

斯匹次卑尔根岛, [32](#page_32) – [46](#page_46) , [56](#page_56) , [60](#page_60) , [62](#page_62) , [89](#page_89) , [91](#page_91) – [92](#page_92) , [110](#page_110) , [117](#page_117) – [118](#page_118) , [121](#page_121) , [142](#page_142) , [150](#page_150) , [154](#page_154) , [162](#page_162) , [206](#page_206) – [207](#page_207)

海绵[，](#page_184) [148，181，183-184，191，199，202，222](#page_148) ；[发育](#page_191)[基因](#page_199)， 197​[​](#page_181)​[​](#page_183)​[​](#page_202)​[​](#page_222)​[​](#page_197)

斯普里格，雷格， [164](#page_164) , [173](#page_173)

斯普里吉纳, [173](#page_173) , [188](#page_188)

史蒂夫·斯奎尔斯[237](#page_237)

斯蒂尔，安德鲁， [233](#page_233)

主干组[，](#page_204) [188](#page_188) – [189，192](#page_189) – [193，204](#page_193)​[​](#page_192)

甾烷, [94](#page_94) , [99](#page_99) , [154](#page_154) , [235](#page_235)

甾醇， [94](#page_94) ；合成所需氧气量， [98](#page_98) – [99](#page_99)

行星管理， [246](#page_246)

斯托尔珀，编辑， [228](#page_228)

叠层石， [44](#page_44) 、 [93](#page_93) 、 [116](#page_116) – [120](#page_120) ；Bil'yakh 岩石中， [117](#page_117) – [118](#page_118) ；Gunflint 岩石中， [90](#page_90) – [92](#page_92) ；Nama 岩石中， [164](#page_164) ；Spitsbergen 岩石中， [44](#page_44) – [46](#page_46) ；Warrawoonah 岩石中， [57](#page_57) – [60](#page_60) 、 [63](#page_63)

糖：在生命起源前的化学中， [74、79](#page_126) ；[在内](#page_74)共生中的作用， [126](#page_79)

硫酸盐, [20](#page_20) , [21](#page_21) , [47](#page_47) , [101](#page_101) – [102](#page_102) , [105](#page_105) , [219](#page_219) ; 细菌还原, [20](#page_20) – [22](#page_22) ; 呼吸利用, [20](#page_20) – [22](#page_22) , [47](#page_47) , [85](#page_85)

硫酸盐还原细菌, [22](#page_22) , [47](#page_47) , [49](#page_49) , [64](#page_64) , [85](#page_85) , [101](#page_101) , [211](#page_211)

[硫](#page_68)， [22](#page_22) [；](#page_93)循环， [22](#page_22) – [23、68、93](#page_23)​

[硫](#page_102)同位素， [97、99、102、219](#page_47) [；](#page_97)[分馏](#page_219)， 47、49 [；](#page_102)在Gunflint岩石中， [93](#page_99) ；[质量](#page_64)[独立](#page_103)分馏， [97、102](#page_97) – 103 [；](#page_49)在 Warrawoonah 岩石中， [64](#page_93)

萨蒙斯，罗杰， [46岁](#page_46)， [94岁](#page_94)

超大陆分裂[209](#page_209)

斯瓦特蓬蒂亚, [167](#page_167) , [169](#page_169) – [170](#page_170) , [177](#page_177) ,[板 7](#pl_7)

斯威夫特，乔纳森， [156](#page_156)

共生， [123](#page_123)

杰克·绍斯塔克（Szostak）， [80](#page_80) – [81](#page_81)

塔卡克斯，卡特， [202](#page_202)

塔帕尼亚，[图 6](#pl_6)

帐篷结构， [36](#page_36)

类地行星探测器， [240](#page_240)

嗜热四膜虫, [77](#page_77)

神学， [245](#page_245)

马克·蒂曼斯[102](#page_102)

托马斯·刘易斯， [131](#page_131)

[潮](#page_39)滩[，](#page_41) [7、36、39、41-42、44、57、93、113-114、117、120、149](#page_7)​[​](#page_36)​​​[​](#page_42)​[​](#page_44)​[​](#page_57)​[​](#page_93)​[​](#page_113)​[​](#page_114)​[​](#page_117)​[​](#page_120)​[​](#page_149)

砬石, [141](#page_141) , [206–208](#page_206) , [210](#page_210) , [212](#page_212) , [213](#page_213) ;步行， [141](#page_141) ；努梅斯， [207](#page_207)

时间[，](#page_54)地质， [2，52–54](#page_2)[​](#page_52)

鲍里斯·季莫费耶夫, [152](#page_152) , [164](#page_164)

锡曼, [196](#page_196) – [197](#page_197)

组织, [147](#page_147) , [183](#page_183) – [184](#page_184)

泰坦， [240](#page_240)

富谷明子[112](#page_112)

[工具](#page_224)包[，](#page_197)发展， [182，195-197，224](#page_182)[​](#page_195)​

肯尼斯·托威， [218](#page_218)

[转录](#page_134)[（](#page_76) DNA到[RNA](#page_132) ） ， [17，25，75-76，132，134，195](#page_17)​[​](#page_25)​[​](#page_75)​[​](#page_195)

翻译[（](#page_75) RNA[到](#page_132)[蛋白质](#page_76)） [，](#page_17) 17，75-76，132

[生命](#page_19)之树[，](#page_18) [16，18-19，24-28，30-31，34，49，57，67-69，84，94，126-127，136，144，162，164，215](#page_16) ；通过[化石](#page_57)[校准](#page_67)[，](#page_24) [95，152，194](#page_28) ；人类[在](#page_34)其中的位置， [244](#page_30) ；[根部](#page_49)， [26-27](#page_31)[​](#page_69)​[​](#page_84)​[​](#page_94)​[​](#page_126)​[​](#page_127)​[​](#page_136)​[​](#page_144)​[​](#page_162)​[​](#page_164)​[​](#page_215)​[​](#page_95)​[​](#page_152)​[​](#page_194)​[​](#page_244)​[​](#page_26)​[​](#page_27)

三臂藻[172](#page_172)

滴虫， [127](#page_127)

滴虫, [136](#page_136)

[三叶](#page_17)[虫](#page_44)， [1、11、13、17、44、165、170、171、189](#page_1) ，图8​[​](#page_11)[​](#page_13)​[​](#page_165)​[​](#page_170)​[​](#page_171)​[​](#page_189)​[​](#pl_8)

泰勒·斯坦利（Tyler, Stanley [）](#page_89) [34](#page_34) 89

197​[​](#page_197)

均变论原理， [38](#page_38)

《奥义书》， [244](#page_244)

晶质铀矿（UO2 ） ， [96](#page_96) – [97](#page_97)

铀铅（U-Pb），地质年代学， [54](#page_54) – [55](#page_55)

尤里·哈罗德（Urey Harold） [74 岁](#page_74)

凡·德·罗，密斯， [38岁](#page_38)

范克拉嫩东克·马丁[60 岁](#page_60)

沃氏藻，化石类似， [150](#page_150)

维斯·阿列克谢， [121](#page_121)

[文](#page_173)迪亚173

vendobionts， [166](#page_166) – [170](#page_170)

维达尔·贡萨洛, [153](#page_153) , [216](#page_216)

维京使命， [228](#page_228)

病毒， [231](#page_231)

冈瑟·瓦希特肖瑟， [83](#page_83) – [84](#page_84)

韦德，玛丽， [168](#page_168)

瓦格纳，本， [173](#page_173)

沃尔科特，查尔斯·杜立特， [146](#page_146)

瓦林，伊万， [131](#page_131) – [132](#page_132)

莫德·沃尔什（Maud Walsh）， [67 岁](#page_67)

沃尔特·马尔科姆， [57](#page_57) , [69](#page_69)

沃德，彼得， [241](#page_241)

Warrawoona 群， [50](#page_50) – [51](#page_51) , [55](#page_55) – [64](#page_64) , [67](#page_67) , [70](#page_70) , [84](#page_84) ；年龄， [56](#page_56) ；C 同位素， [63](#page_63) – [64](#page_64) ；可能的生物微结构， [60](#page_60) – [63](#page_63) , [232](#page_232) ；S 同位素， [64](#page_64) ；叠层石， [57](#page_57) – [60](#page_60) , [63](#page_63)

渡边芳雄[220](#page_220)

沃特斯，韦斯， [176](#page_176) – [177](#page_177)

Wdowiak，Tom， [63岁](#page_63)

阿尔弗雷德·韦格纳[38 岁](#page_38)

韦尔默，FM， [99](#page_99) – [100](#page_100)

瓮安，中国， [140](#page_140) , [145](#page_145) , [147](#page_147) – [148](#page_148)

惠勒，约翰·阿奇博尔德， [3](#page_3)

马丁·怀特豪斯[70 岁](#page_70)

[俄罗斯](#page_172)白[海](#page_197)， [166，168，172，197](#page_166)​[​](#page_168)​

惠特曼，沃尔特， [1](#page_1)

威尔斯，马修， [192](#page_192)

Wiwaxia , [191](#page_191) – [192](#page_192) Woese，Carl， [24](#page_24) , [133](#page_133)

蠕虫：环节动物， [168](#page_180) [–](#page_168) 169、180、194 [；](#page_169)蜈蚣纲， [174](#page_186) ；[多](#page_194)毛类， [186](#page_174)

格雷格·雷伊， [200](#page_200) – [201](#page_201)

赖特，塞沃尔， [114](#page_114)

肖树海, [144](#page_144) , [146](#page_146) – [147](#page_147)

中国长江三峡 , [140](#page_140) – [142](#page_142) , [144](#page_144)

黄石公园 , [30](#page_30) , [56](#page_56) , [59](#page_59) , [91](#page_91)

尹雷明， [146](#page_146)

杨,格兰特, [210](#page_210)

凯文·扎恩勒， [104](#page_104)

张悦， [148](#page_148)

张云[,](#page_149) [146](#page_146) ,

锆石 , [54](#page_54) – [55](#page_55)

埃米尔·祖克坎德尔， [23 岁](#page_23)