

捕食者的兴起——远古时期的动物都吃什么？

作者：冯伟民（中国科学院南京地质古生物研究所）

距今大约 5.3 亿年前，寒武纪生命大爆发涌现了现代海洋动物几乎所有门类的祖先分子，奠定了现代海洋多层次生态格局的雏形，也构建了地球历史上第一个金字塔式的复杂食物链。

那么，这条食物链是如何构建起来的？经历了怎样的发展过程呢？

后生动物大辐射

翻开地球历史这本厚重的大书，地球上第一条复杂食物链的形成可一直追溯到距今 6 亿年前的瓮安动物群时代。

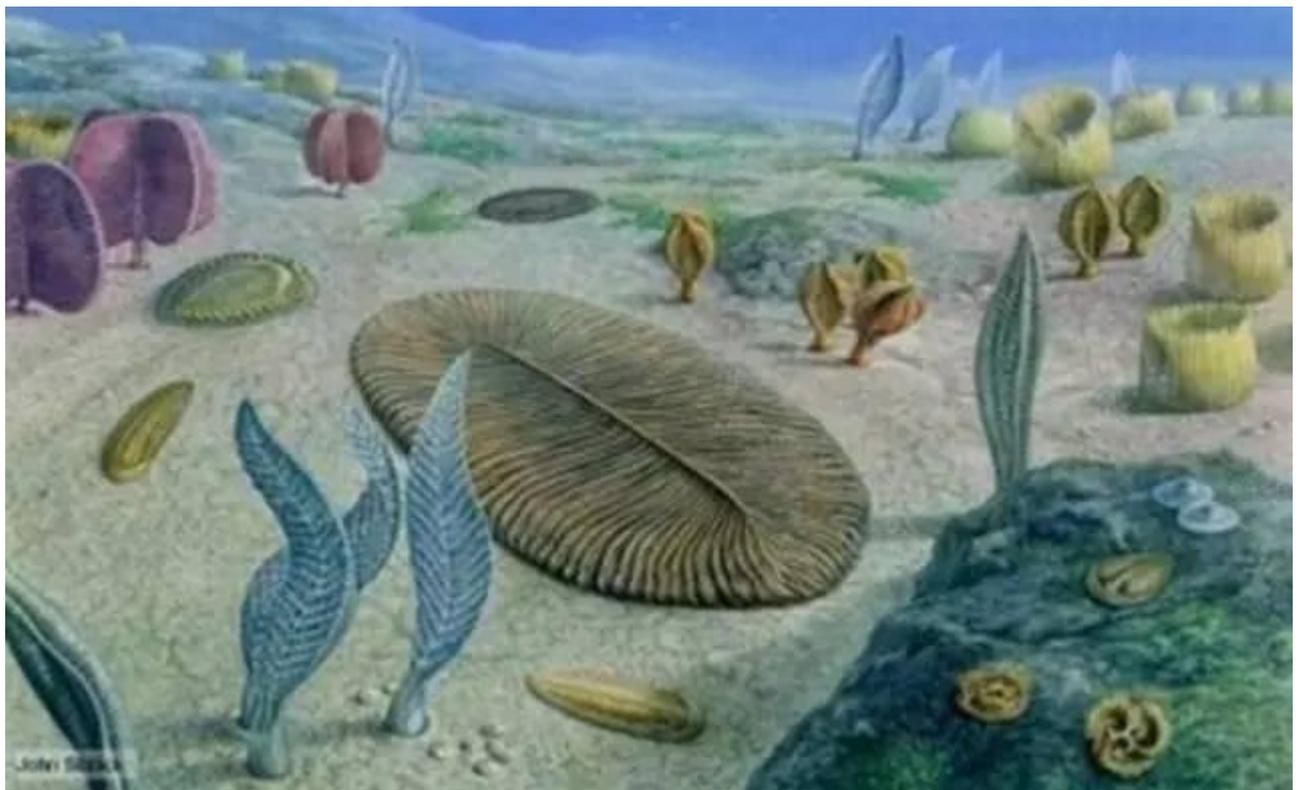
那时，地球上的海洋动物群还处于初期阶段，主要是一些食菌藻动物，它们不仅个体微小，而且数量十分有限。

2015 年首次发现的贵州始杯海绵和上世纪末发现的数量惊人的瓮安生物群胚胎化石都表明，低氧的海洋理化环境还不足以使动物个体大量发育起来，这也使得当时海底广泛分布的菌藻席显得非常丰富，甚至成为一种过剩资源。

之后出现的埃迪卡拉动物群是晚前寒武纪最后一次后生动物大辐射，它主要由一类软躯干大型疑难生物类群所组成，如单体水母、水螅、叶状海笔、扁平状多毛类和四射对称水母状棘皮动物等。

这些动物个体已经宏体化，个体数量也明显增加，形态以辐射状、二极和单极为主，没有摄食器官、消化器官和循环器官，通过表皮扩散来吸收营养和排泄废物。

至此，原本丰富的海底菌藻席逐渐由过剩资源变成了稀缺资源。



埃迪卡拉生物群

“弱肉强食”？不存在！

无论是瓮安动物群还是埃迪卡拉动物群，都还是发育了二胚层的基础动物，在动物演化大树上处于最底层的根部，其显著的生态学特征是营固着生活，以滤食性和吮吸砂屑孔隙水中悬浮有机物为生。

尤为值得一提的是，营固着生活方式且身体裸露的埃迪卡拉生物群本该极易成为捕食者的目标，然而事实却令人惊奇，它们不仅没有受到攻击，反而安然度过了漫长的岁月。

因而，那时可能是一个不存在“弱肉强食”的和平世界。美国学者 McMenimin 将这一世界称为“埃迪卡拉庭院”，并对此现象做了有趣的解释。

他认为埃迪卡拉生物群是生活在类似于热泉和冷泉附近，依靠化学能进行生命活动的化学共生体，主要依靠海底沉积层所释放出来的甲烷和硫化氢来维持生命活动，因而不存在“捕食者”与“被捕食者”关系的。

捕食者是如何兴起的？

埃迪卡拉生物群除了个别类型继续延伸到寒武纪外（如澄江动物群的春光虫、四射珊瑚、海葵和中寒武纪布尔吉斯页岩海笔 *Thaumaptilon*），绝大多数在前寒武纪末趋于灭绝。

绝灭的原因可能是多方面的：

一方面，全球性海退事件导致了菌藻席分布范围大幅减缩，使本来已经短缺的食物资源变得更加稀缺。食物资源的短缺，对生活在海底表面的藻食性动物和生活在软泥中的泥食性生物的生存构成了威胁，于是，一部分生物走向绝灭。

另一方面，埃迪卡拉纪末期氧含量的增加迫使原先适应低氧环境的生物退出了历史舞台。

还有一个重要的原因，很可能与捕食者的兴起有关。

至寒武纪早期，全球范围的海平面上升导致浅海海域分布面积的扩展和菌藻席的复苏。菌藻席的生长使海底表面形成了一层稳定的结构，为营固着底栖生物提供了栖息基底。同时，底栖生物的活动空间向软底和活动性基底扩展。

丰富的菌藻席资源使藻食性和腐食性动物大大增加，捕食性动物也因而变得更加活跃。而个体较大且以固着生活方式为生的埃迪卡拉生物群，最容易受到捕食者的攻击，因而导致了埃迪卡拉生物群的大绝灭。

矿化骨骼的出现与食物链的形成

捕食性动物的崛起和捕食活动的强化，对生活在海底表面的藻食性动物构成了威胁，动物原有的几丁质外骨骼已经不再坚不可破。在这种环境压力下，动物的造骨能力得到释放。

一些动物的外骨骼发生矿化，用来抵御捕食者的攻击，最终导致了一场以骨骼化为特征的梅树村生物大辐射，并在以澄江动物群为代表的寒武纪大爆发中达到了登峰造极的程度，一度涌现了现代所有具矿化骨骼的二侧对称后生动物。

根据对澄江动物群的化石肠道保存物、取食器官形态功能、粪化石成分、捕食遗迹等的分析，由捕食作用和被捕食作用所构成的动物骨骼化行为及所建立的食物链关系，为生命的演绎提供了崭新的活力。



此外，由于海底表面捕食者活动的强化，一些物种迫于环境压力，开始由海底向水体中部安全地带转移，出现了一批具有新颖体构形态的星口水母钵和古虫类等，它们营漂浮生活方式，在水中飘然起伏。

那时，水层中部不仅聚集了越来越多营浮游方式的“避难者”，而且也成为具游泳能力的节肢动物往来活动的繁忙空间，于是，一些捕食者开始将猎食目标转向水层中部，其中奇虾动物是猎取动物最成功的一类，常常攻击和取食一种在水体中聚群漂游的节肢动物——瓦普塔虾。



星口水母与微网虫

捕食双方的进化

为了适应捕食和逃避捕食的需要，捕食双方在身体形态上发生了一系列变化。

个体大型化和眼睛的出现

个体大型化是寒武纪大爆发的重要特征之一。个体大型化不仅使捕食者拥有更大的攻击能力，同时也使猎物不易受捕食者的攻击。

澄江动物群动物一般仅 1-2 厘米，而奇虾动物最大可达 2 米长，具有强大的攻击力，是当之无愧的寒武纪海洋生物之王。

寒武纪大爆发促使生物器官的大发展，眼睛的出现尤其是革命性的进化事件。眼睛不仅有利于捕食者对猎物的追捕和跟踪，同时也有利于猎物逃避捕食者的追捕，对捕食者和猎物均具生存利益。

此外，行动的快捷化对捕食者和被捕食者双方也同样具有生存利益，成为澄江动物群重要演化方向之一。节肢动物的节肢化就是行为快捷化演变中的典型案例。

在捕食者方面，捕食生活方式的出现进一步诱发了捕食器官的发育、完善和多样化。

捕食器官的形成

捕食器官的形成常是通过对某一类已有构造进行形态的改变来实现，如原螯肢动物捕食器的前身是触须，后来演变成螯肢状构造。

原螯肢动物是澄江动物群捕食者的重要成员，其中奇虾动物是最凶残、最具攻击性的捕食者。

捕食方式的多样化

奇虾的捕食器由多达 14 个肢节所组成，通过两个强壮前肢的夹持来捕取猎物，并将猎物送进口内。



奇虾

除此之外，奇虾类还拥有具有肢解能力的大型口器。口的直径最大可达 25cm，其外缘为环形排列的外齿所环绕，口咽部具有 8 排按同样方式排列的内齿。

在吞食时，外齿的自由端逐渐远离口部，使口部开启，当猎物进入口内时，自由端返回原位使口部逐渐紧闭，同时用锯齿状自由端将猎物紧紧卡住并送到口内。

位于口咽部的环形内齿也以同样方式，用锯齿状自由端卡住猎物并向口咽部深处传送。内齿由外环向内环逐渐变小。将猎物由口向咽部深处逐渐传送的过程中，外齿和内齿分别对猎物进行由粗到细的肢解。

在奇虾的一些粪球中发现了被肢解的三叶虫外骨骼碎片，这表明奇虾动物已经具有很强大的肢解能力。

除奇虾动物以外，其他原螯肢动物的捕食器则以自下而上方式，用朝上的爪尖来攻击游经其上方的猎物腹部。

而藏匿于泥内的蠕形状曳鳃动物也是捕食者的重要成员，它们呈现了另类的捕食技巧，即以咽作捕食器，对猎物发起攻击。

在通常的情况下，咽收藏于体内，在遇到猎物时，咽立即外翻射向猎物，用咽壁上倒钩牢牢将猎物钩住，然后拖进口内。



帽天山虫

澄江动物群的动物都吃什么？

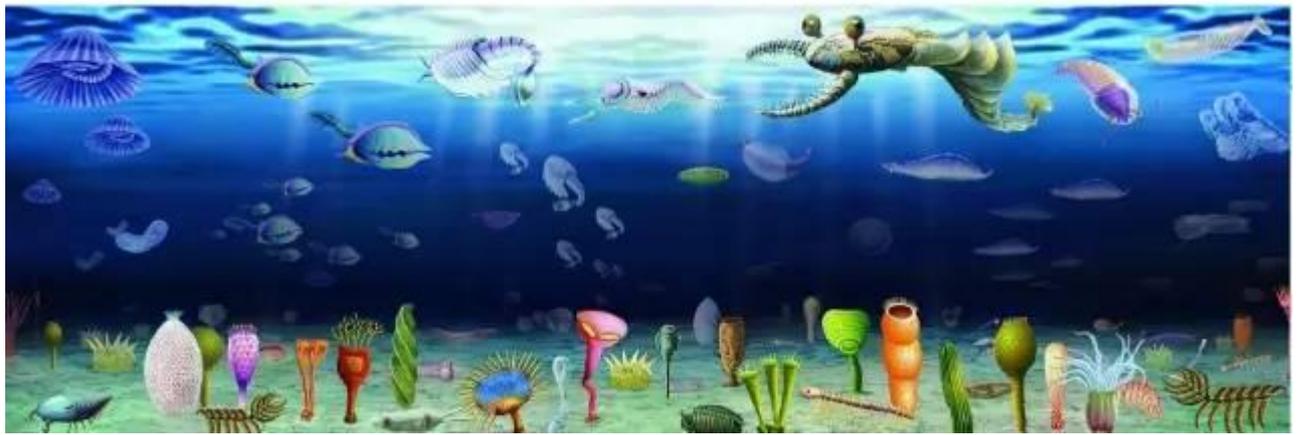
目前，已经在澄江动物群中发现了 23 个生态功能群，它们占据着不同海洋生态水域，呈现出当代海洋多层次生态分布的雏形。

这种动物生活空间的极大拓展，必然丰富动物的食物来源，导致动物取食的多样化，分化出捕食、食腐、滤食、食沉积物和杂食等多种食性的生物。

比如，微网虫、怪诞虫和爪网虫等底栖爬行动物的吸食方法是以细胞汁、腐殖质和动物的体液为生；先光海葵营底栖固着生活，是以刺细胞作为武器来捕食；抚仙湖虫在海底附近滑游，是食泥性动物；等刺虫具有奇特的双壳瓣，营浮游生活，滤食性；而游泳型的灰姑娘虫也是滤食性动物。

营滤食和捕食/食腐生活的动物在澄江动物群中占到主要地位，物种数量都超过了 30%。物种丰度最高的生态功能群是表栖固着滤食类、表栖活动捕食或食腐类、表栖活动滤食类和近底游泳滤食类，而个体丰度最高的生态功能群是表栖活动杂食类、内栖活动捕食或食腐类、表栖固着滤食类和表栖活动捕食或食腐类。

在个体数量上，捕食或食腐者个体数量占到了 40.4%，其次是杂食者，占 28.2%，但杂食者的物种数量却很少，只占到物种数的 1.4%。滤食者也有较多的个体数量，其百分比为 26.1%。



澄江动物群多层次生态分布

总之，在寒武纪早期，由捕食性、藻食性和腐食性及生产者生物组成的类似现代金字塔构架的多层营养级复杂食物链已经建立了起来，海洋历史上首次显现了以复杂食物链作为基础的现代生态系统雏形。