



# 有颌脊椎动物的黎明——志留纪早期鱼类化石揭示有颌脊椎动物的崛起

朱幼安<sup>1\*</sup>, 赵文金<sup>1</sup>, 盖志琨<sup>1</sup>, 李强<sup>2</sup>, 乔安<sup>1</sup>, 卢静<sup>1</sup>, 朱敏<sup>1</sup>

1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;

2. 曲靖师范学院自然历史文化研究中心, 曲靖 655011

\* 联系人, E-mail: zhuyouan@ivpp.ac.cn

## The Dawn of fishes: Early Silurian fish fossils shed light on the rise of jawed vertebrates

You'an Zhu<sup>1\*</sup>, Wenjin Zhao<sup>1</sup>, Zhikun Gai<sup>1</sup>, Qiang Li<sup>2</sup>, Tuo Qiao<sup>1</sup>, Jing Lu<sup>1</sup> & Min Zhu<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;

<sup>2</sup> Research Center of Natural History and Culture, Qujing Normal University, Qujing 655011, China

\* Corresponding author, E-mail: zhuyouan@ivpp.ac.cn

doi: 10.1360/TB-2022-1142

只有厘清“从鱼到人”的脊椎动物生命演化,才能解答人类的生物学属性从何而来。脊椎动物早期演化的一个重大飞跃是颌与有颌脊椎动物的出现。包括人类在内,地球上现存99.8%的脊椎动物都具有颌骨(包括上颌与下颌),统称为有颌脊椎动物或有颌类。人类的身体构型和很多重要器官的起源都可追溯到有颌类演化之初。颌的出现与有颌的类崛起具体发生在何地、是如何及为何而发生?已经灭绝的一些有颌类位于脊椎动物之树的什么位置?这些问题需要化石证据及古生物学研究来回答。

分子钟研究推断,有颌类起源时间不晚于4.5亿年前的奥陶纪晚期。然而,有颌类直到泥盆纪最早期(4.19亿年前)才大量出现。近10余年的化石新发现与研究将保存较完整有颌类化石的地层时代前推到志留纪晚期(罗德洛世卢德福德期,约4.25亿年前)<sup>[1]</sup>。因此,有颌类的早期演化存在一段绵延约3000万年的巨大空白。美国著名古脊椎动物学家Romer<sup>[2]</sup>将其称为“古生物学上一个持久存在的重大空白(a persistent gap in our paleontological record)”。

有颌类在志留纪已经存在,但由于这个空白的存在,我们对它们到底长什么模样、个体有多大、处于什么生态位、彼此之间如何演化等问题长久一无所知,甚至不能确定在志留纪地层中发现的零星棘刺、鳞片是否属于有颌类。化石实证的缺失使得有颌类的起源与崛起长期以来笼罩在重重迷雾之中,有颌类在其出现的前3000万年一直是一个“幽灵支系”。

近10余年来,本团队踏遍我国志留纪地层中可能含鱼化石的200多个地点。2019年,终于在华南志留纪早期地层中发现了重庆特异埋藏化石库和贵州石阡化石库,发掘出大量特异埋藏保存的、完整的志留纪早期鱼类化石,找到了破解有颌类最初崛起与辐射分化之谜的钥匙。应用新技术方法,本团队向世界首次展示出最早有颌类的牙齿、头部、身体以及偶鳍的可能雏形等过去完全未知的最早有颌类身体结构与解剖学信息。《自然》(《Nature》)杂志在2022年9月29日以封面文章形式同期刊发本团队的4篇学术论文,集中报道了这批有关有颌类起源与早期演化的最新研究成果<sup>[3-6]</sup>。《自然》杂志同期评论称:“一个令人振奋的早期有颌类演化研究新时代已经到来,而我们正处在它的起点”<sup>[7]</sup>。国际古脊椎动物学会前主席、澳大利亚弗林德斯大学教授John Long撰文称:“这4篇论文撼动了演化之树”(https://theconversation.com/a-kung-fu-kick-led-researchers-to-the-worlds-oldest-complete-fish-fossils-heres-what-they-found-190749)。

贵州石阡化石库的时代为兰多维列世(志留纪早期)埃隆期最晚期或特列奇期最早期(约4.39亿年前),盛产数量多、保存好的有颌类微体化石。其中,双列黔齿鱼(*Qianodus duplicis*)的齿旋代表最古老的有颌类牙齿,将牙齿最早的化石证据前推了1400万年;新塑梵净山鱼(*Fanjingshania renovata*)的棘刺具硬骨鱼类的组织学特征,表明原始软骨鱼类早在志留纪早期就已经演化出典型的栅棘鱼形态。上述研究进展也

使奥陶纪、志留纪鱼类鳞片和棘刺化石分类位置的长期争论尘埃落定。

重庆特异埋藏化石库的时代为兰多维列世特列奇期(约4.36亿年前),是目前世界上唯一保存志留纪早期完整有颌类化石的特异埋藏化石库。这是继澄江动物群、热河生物群之后,又一个在我国发现的、为探索生命之树重要演化节点提供大量关键证据的世界级特异埋藏化石库,将完整有颌类的化石记录前推了1100万年。重庆特异埋藏化石库的脊椎动物化石数量众多、种类齐全,并且保存有大量从头到尾完整的鱼类化石,而在多数情况下,志留纪-泥盆纪的鱼类保存为分开的骨片或骨甲较为厚重的前半部分。借此,我们得以一窥志留纪初期脊椎动物,特别是有颌类的全貌。

软骨鱼类的早期化石记录非常稀少,且主要是微体化石。重庆特异埋藏化石库的蠕纹沈氏棘鱼(*Shenacanthus vermiformis*)是目前世界上发现最早、关联完好保存的软骨鱼类大化石,其发现为揭示软骨鱼类的起源提供了关键证据。研究显示,沈氏棘鱼的大体形态虽与早期软骨鱼类——棘鱼类相似,但却拥有盾皮鱼类才有的、连续包裹着整个肩带和背部的大块骨板。以鲨鱼为代表的软骨鱼类过去一直被认为是具有脊椎动物的原始状态和演化“原型”。沈氏棘鱼的发现证明,事实恰恰相反,鲨鱼的软骨是次生退化而来,软骨鱼类起源于“披盔戴甲”的盾皮鱼类。

重庆特异埋藏化石库中的另一种有颌鱼类——奇迹秀山鱼(*Xiushanosteus mirabilis*),则属于盾皮鱼类。盾皮鱼类是一群原始有颌类的集合,它们介于无颌鱼类和更进步的硬骨鱼类、软骨鱼类之间,对探究颌与有颌类起源具有非常重要的演化意义。过去,大部分盾皮鱼类均被发现于泥盆纪地层中,经过2000多万年的分异和特化之后,它们到底还保留多少有颌类的原始特征,学界对此长期以来存有较大争议。秀山鱼在时代上大大靠近有颌类的起源时间点,它并不能被归到任何过去已知盾皮鱼类的类群之中,糅合多个“盾皮鱼”大类特征的秀山鱼更多地表现出有颌类的原始特征。

重庆特异埋藏化石库中无颌的盔甲鱼类灵动土家鱼(*Tujiaaspis vividus*)为脊椎动物成对附肢起源假说提供了重要证据和新的限制条件。长期以来,关于成对附肢的起源有鳍褶和鳃弓起源两种假说,在灵动土家鱼的腹部保存了一对纵贯



图1 5种志留纪早期鱼类生活复原图。从上到下分别为:奇迹秀山鱼、蠕纹沈氏棘鱼、新塑梵净山鱼、双列黔齿鱼和灵动土家鱼。版权所有:拟石科技

Figure 1 The life restoration of the five early Silurian fish species. From top to bottom: *Xiushanosteus mirabilis*, *Shenacanthus vermiformis*, *Fanjingshania renovata*, *Qianodus duplicis*, and *Tujiaaspis vividus*. Copyright: NICE Studio

全身的棱状构造,这一发现支持了“鳍褶理论”。运用计算机流体力学模拟实验和性状大数据等方法,研究表明,土家鱼鳍褶形态构造的主要功能是产生升力,而非像后来鱼类的偶鳍那样增强推动力和控制方向。

重庆特异埋藏化石库和贵州石阡化石库的发现在古生物学史上第一次大规模展示了志留纪鱼群特别是有颌类的面貌(图1),填补了“从鱼到人”演化史上缺失的初始环节,进一步夯实了“从鱼到人”的演化路径。我们已经可以确定,最迟在4.39亿年前,有颌类各大类群已经在华南地区欣欣向荣;到志留纪晚期,更多样、更大型的有颌类属相相继出现,并开始扩散到全球,开启了之后鱼类登陆并最终演化成为人类的进程。

重庆特异埋藏化石库的发掘和研究工作目前仍在进行当中,迄今已初步整理出10余个鱼类属种,其中绝大多数属于全新类群。可以预见,我国志留纪早期的化石宝库未来还将继续为解开围绕有颌类起源的重重谜团作出贡献。

## 推荐阅读文献

- 1 Zhu M, Yu X, Ahlberg P, et al. A Silurian placoderm with osteichthyan-like marginal jaw bones. *Nature*, 2013, 502: 188–193
- 2 Romer A S. Major steps in vertebrate evolution. *Science*, 1967, 158: 954–958
- 3 Zhu Y, Li Q, Lu J, et al. The oldest complete jawed vertebrates from the early Silurian of China. *Nature*, 2022, 609: 954–958
- 4 Gai Z, Li Q, Ferrón H G, et al. Galeaspid anatomy and the origin of vertebrate paired appendages. *Nature*, 2022, 609: 959–963
- 5 Andreev P S, Sansom I J, Li Q, et al. The oldest gnathostome teeth. *Nature*, 2022, 609: 964–968
- 6 Andreev P S, Sansom I J, Li Q, et al. Spiny chondrichthyan from the lower Silurian of South China. *Nature*, 2022, 609: 969–974
- 7 Friedman M. Fossils reveal the deep roots of jawed vertebrates. *Nature*, 2022, 609: 897–898