

# 脊椎动物实证起源

舒德干<sup>①②</sup>

(<sup>①</sup>西北大学地质系早期生命研究所, 西安 710069; <sup>②</sup>中国地质大学地球科学与资源学院, 北京 100083.  
E-mail: elidgshu@nwu.edu.cn)

**摘要** 早寒武世海口鱼和海口虫的发现涉及到脊椎动物起源这一重大论题, 近年来引起了热烈的讨论. 大量海口鱼新材料不仅证实了原先认识到的背鳍、腹鳍、“之”字形肌节等重要性状, 而且还揭示出原始脊椎和头部感官两类关键性特征; 这种仍保留无头类原始生殖器官特征的脊椎动物很可能就是有头类始祖. 在无颚纲中建立了 1 个新目昆明鱼目和新科昆明鱼科, 描述了一个新属种长吻钟健鱼. 新发现的 1400 余枚海口虫标本提供的多方位解剖学信息显示, 其皮肤、肌肉、呼吸、循环等器官系统与脊索动物明显不同, 相反, 其躯体构型与古虫类相近, 而兼有背、腹神经索的“过渡型”神经系统, 与半索动物相一致. 基于一系列最早期后口动物新发现, 本文提出的脊椎动物起源分“五步走”的假说, 在原口动物与脊椎动物之间架起了一座演化桥梁, 其中后四步与现代动物谱系分析的“四步走”假说相一致, 更增添了关键性的第一步; 于是, 华南便应该是世界上脊椎动物已知最早的发祥地.

**关键词** 脊椎动物起源 早期后口动物演化 脊椎动物海口鱼 长吻钟健鱼 非脊索动物海口虫 早寒武世澄江化石库

自 Lamarck 时代以来的两个世纪里, 整个动物界一直被习惯地划分为脊椎动物和无脊椎动物两大类. 自然, 探索这两大类动物之间的演化关系, 或者说力图搞清脊椎动物在何时、何地、以何种途径源出于无脊椎动物的具体演化过程, 便一直构成进化生物学中的一个核心命题. 脊椎动物起源研究包括现代动物学的各种间接推测法和古生物学的直接实证法两条基本路径. 现代动物学中的形态分类学、胚胎发育学、生理生化学、分子生物学等分支学科都从各自的研究层次出发, 在亿万年生命演化长河的现代断面上提取相关的历史残留信息, 间接推断出形形色色的脊椎动物起源假说.

最早跳出神学意念并从科学角度提出脊椎动物起源假说的是法国进化思想启蒙者 G. Saint-Hillaire(1822) 的“发育颠倒说”. 他发现所有脊椎动物的中枢神经系统和心脏分别位于身体的背部和腹部, 而这种器官布局恰好与节肢动物、环节动物等无脊椎动物相反. 于是这一学派推测, 在无脊椎动物胚胎发育的某个阶段发生了背腹颠倒, 结果便产生了脊椎动物. 尽管这一古典思想近年来又得到一些发育分子生物学研究结果的支撑, 然而, 人们终难相信, 分别位于后口动物和原口动物两大谱系顶端的脊椎动物和节肢动物会有直接的亲缘关系, 因为进化生物学的共识是, 脊椎动物的起源不大可能与原口动物中的较高等类

群直接相关, 而应该根植于较低等的后口动物系列之中.

在后口动物范围内探索脊椎动物起源且影响较大的当数 Garstang-Berrill 的幼态持续假说<sup>[1~3]</sup>. 在经历了漫长而曲折的争论后, 至 20 世纪 80 年代形成了基于分支系统学的“棘皮动物-半索动物-尾索动物-头索动物-脊椎动物”的演化理论<sup>[4]</sup>; 但不久, 分子生物学和胚胎发育学都证实了棘皮动物与半索动物构成一个自然集群, 于是, 便形成了近来人们广泛接受的脊椎动物起源分“四步走”的方案<sup>[5~8]</sup>. 然而, 这里存在两个问题有待解决: (1) 这个基于现代动物学的“四步走”假说到底是否符合历史的真实呢? (2) 既然该假说认为后口动物的原始特征是躯体的分节性和咽腔型鳃裂, 那么, 在地史时期是否还存在着比这“四步走”中第一步(棘皮动物/半索动物)更为原始的绝灭后口动物呢? 这些都有待真实可靠的早期“源头”化石记录直接证据的检验和证实.

依据化石资料进行脊椎动物起源探索的应首推“钙索动物说”<sup>[9,10]</sup>. 然而该假说既与现代动物学的推测相左, 又与化石记录不一致, 因而不大被人接受<sup>[5]</sup>. 显然, 古生物学要想在脊椎动物的实证起源探索上走出困境, 应该踏踏实实做两件基本工作. 首先是基于可靠的保存丰富生物学信息的化石材料努力找寻最古老、最原始的脊椎动物, 接着便是在此基础上

逐步追溯它在后口动物谱系内的无脊椎动物祖先序列。

1995 年以前的一个半世纪, 尽管人们逐步认识到在早寒武世几百万年短暂的生命爆发式演化时期里“突然”产生了各种各样的动物门类, 但是, 除了极少数具有骨骼的棘皮动物之外, 它们几乎全限于原口动物<sup>[11~16]</sup>。近几年来, 我国早寒武世澄江软躯体化石库研究进展很快, 先后发现了后口动物中几乎所有的主要类别, 包括介于脊椎动物与非脊索动物之间的过渡类型“原索动物”(类半索动物、头索动物和尾索动物)<sup>[17~23]</sup>及其绝灭近亲<sup>[24,25]</sup>、直至真正的脊椎动物<sup>[26~28]</sup>。基于这些“源头”时段的实际材料, 本文提出脊椎动物起源分“五步走”的新假说。

## 1 海口鱼的新性状及其演化意义

在已知 30 多个现生动物门类中, 只有脊索动物门跨越脊椎动物和无脊椎动物两大类群, 因而一直是脊椎动物起源探索的核心领域。脊索动物门包括 3 个亚门, 即其幼体或成体尾部具有脊索构造的尾索动物亚门、脊索纵贯全身的头索动物亚门(因其几乎无脑的分化, 也未形成集中的视、嗅、听觉等感觉器官故又被称为“无头类”)和脊椎动物亚门(因有脑的分化和明确的视、嗅、听感官而被称为“有头类”)。前二者统称为低等脊索动物, 而脊椎动物则被称为高等脊索动物。从分子生物学观点看, 低等脊索动物与其他所有非脊索动物一样, 仅有一个能决定躯体轴向基本构型的同源异型基因簇(hox gene cluster), 而后者则拥有多个同源异型基因簇<sup>[29]</sup>; 同源异型基因体系的复杂化, 必然导引起出脊椎动物在形态构造上的巨大进步。

从无脊椎动物“无头类”跃进到脊椎动物包含着一系列的胚胎发育和形态学上的创新, 其中最重要的有 3 个方面: (1) 胚胎早期发育阶段神经嵴的出现, 它引发了成体中诸如背鳍、鳃骨等许多重要构造的形成<sup>[29]</sup>; (2) 原始脊椎的出现强化了躯体中轴支持体系, 从而为这一大类动物最终登陆、上天等一系列生态空间的拓展奠定了基础; (3) 头部的视觉、嗅觉、听觉等感官的出现引发并大大拓展了脊椎动物的形态分异。早寒武世“裸体”昆明鱼和海口鱼的发现将已知最古老脊椎动物记录前推了约五千万年, 被《Nature》杂志评述为“逮住鱼的始祖”(“catching the first fish”), 从而给脊椎动物起源难题的破译带来了希望<sup>[30]</sup>。然

而, 这两种鱼起初报道时各自仅有一枚标本, 其形态解剖学信息相当有限, 尤其缺乏脊椎动物本应该具备的脊椎构造和头部构造两方面最关键的信息, 使其进化地位难以敲定<sup>[31]</sup>。十分有意义的是, 西北大学早期生命研究所新近发现的数百枚海口鱼软躯体构造标本, 提供了大量新的重要生物学信息, 其中正好包括头部构造和原始脊椎构造两方面的信息, 成为研究脊椎动物重要器官起源演化并论证这种已知最古老鱼化石演化地位的可靠证据<sup>[28]</sup>。

现生最低等的脊椎动物是无颌鱼(又称无颌鱼)中的圆口类, 它包括盲鳗和七鳃鳗两个类别。前者仅以纵贯躯干的粗壮脊索构成它的轴向支撑, 脊索周围并无任何脊椎组分; 后者情形相似, 所不同的是, 在脊索的背方出现了很小的弧片状脊椎组分。而海口鱼则在脊索的周围形成了按节分离排列的软骨型原始脊椎, 显然开始强化了中轴构造对躯体的支撑作用。此外, 这些原始脊椎的背方和腹方还出现了成对神经弧和血管弧的雏形。如果单从脊椎骨的发育程度上看, 海口鱼似乎比现代圆口类更为“脊椎动物化”。但有趣的是, 海口鱼头部却显示出一种奇特的性状组合: 一方面, 头部两侧一对外露的大眼睛, 连同前端的单鼻孔和随后的一对嗅囊以及眼后可能存在的耳囊, 表明它已有明确的脑分化, 从而由低等脊索动物无头类跨入了高等脊索动物有头类的行列; 然而, 另一方面, 尽管其眼体相当发育, 但并无明确的眼眶骨。实际上, 这种动物还没有发育出真正的软骨型头颅。显然, 在这方面它又不及现生圆口类进步。更能显示海口鱼原始性的性状是, 它与具有“集中型”生殖腺体的所有现生脊椎动物不同, 仍保留着其祖先类型的多对“重复型”生殖腺。海口鱼这一混合性状显示, 与从鱼类进化到非羊膜卵低等四足类、或从爬行类分别进化到鸟类和低等卵生哺乳类时常见的生殖器官演化滞后情形一样, 海口鱼生殖器官的演替也明显滞后于其非生殖器官的进化。由此可见, 这一已知最古老脊椎动物独特的镶嵌构造特征很可能恰好代表着进化科学界期盼已久的由无头类进化到有头类的一个关键环节。实际上, 对现生和化石低等鱼类进行分支谱系分析的结果也证实, 海口鱼的确是已知最原始的有头类<sup>[28]</sup>。

耐人寻味的是, 海口鱼的软骨型鳃骨与现生无颌鱼类的复杂鳃篮构造明显不同, 而与颌口类(有颌类)的鳃弓系统在鳃弓的数量、位置、配置格局方面

相近,尤其是其中对应的角弓和下弓非常相似.这一特征表明,海口鱼很可能与顎口类的早期起源<sup>[32,33]</sup>密切相关.

这样一些原始的裸体鱼类,在形态学上既不同于现生圆口类无顎鱼,也有别于化石圆口类<sup>[34,35]</sup>,更异于早古生代形形色色的披盔带甲的“甲冑鱼”类<sup>[36]</sup>,因而有必要为它们建立一个新目昆明鱼目(Myllokunmingiida)和新科昆明鱼科(Myllokunmingiidae).前者的定义是:表皮裸露,具背鳍、腹鳍、复杂肌节、原始鳃弓,头部感官发达,出现了分离型原始软骨脊椎,但仍保留着无头类多对“重复型”性腺;后者的定义则是体呈纺锤形,眼位于头部的前背叶之上(即“前位眼”).

2 早寒武世脊椎动物的新发现

在云南省昆明市海口地区发现大量海口鱼的同一产地我们还发现了5枚较为特殊的鱼化石标本,其产出层位与海口鱼大体相同或略高;它们多保存于小型粒序层理顶面之上,代表着海洋风暴沉积事件的牺牲品.该新属种(长吻钟健鱼)的身体呈长棒形,眼睛位于头部前背叶之后,这与昆明鱼科的属种存

在明显差别,因而暂置于昆明鱼目内的不定科.

Phylum Chordata  
Subphylum Vertebrata  
Class Agnatha  
Order Myllokunmingiida (ord. nov.) (新目)  
Family uncertain  
*Zhongjianichthys* gen. nov. (新属)  
*Zhongjianichthys rostratus* gen. et sp. nov. (新种)  
(图 1, 图(a)~(f))

词源 属名乃纪念我国古脊椎动物学奠基人杨钟健先生,种名乃示其“长吻”特征.

正模及相关材料 ELI-0001601(23), 连同其余 4 块标本 ELI-0001602~1605 一起,皆保存于西北大学早期生命研究所.

产地及层位 云南昆明海口地区,尖山剖面,下寒武统筇竹寺阶,玉案山段.始莱德里基三叶虫化石带(*Eoredlichia* Zone).

特征 体小而细长,长鳗形,身体包括头部和躯干两部分,但两者间并无明显分界;头部前端向前延伸成鸭嘴状吻突(前背叶);前背叶的前端两侧具一对吻板,其间为单鼻孔;眼一对,位于前背叶之后,两

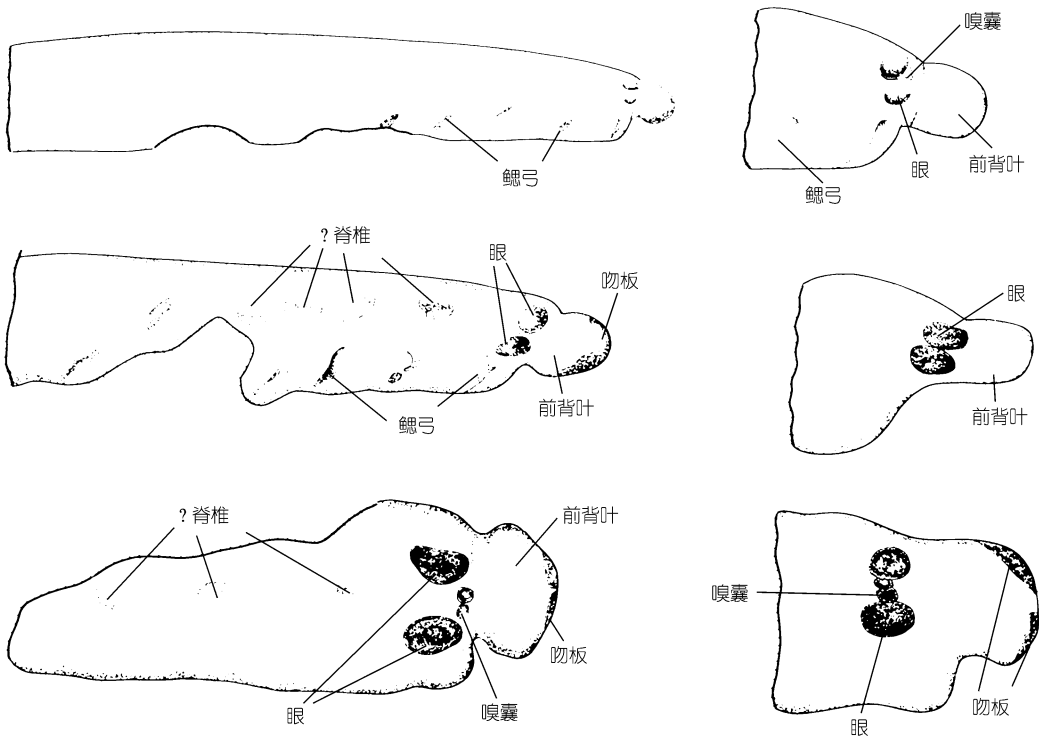


图 1 长吻钟健鱼(*Zhongjianichthys rostratus*)解译图

眼之间有一对嗅囊;皮肤裸露,无鳞和外骨板,但皮较厚,不见皮下肌节;前腹部至少可见5对简单鳃弓。

**描述与比较** 本种体小,约长 2~3 cm,呈长鳗形。身体前部构造保存良好,但后部较差,尾部不详。头部的前背端向前延伸成鸭嘴状吻突构造(前背叶),“鸭嘴”的后端两侧略向内收缩,而其前端两侧具有一对弓形吻板,吻板之间的凹缺很可能代表单鼻孔。前背叶之后有一对大眼睛,两眼之间或略偏前处有一对黑色小圆点,可能代表嗅囊构造。

本属种头上前背叶构造前端的吻板、单鼻孔以及一对大眼睛、嗅囊和简单鳃弓等基本特征组合虽然与海口鱼相似,但其前背叶的长度远远大于后者;而且海口鱼的眼睛位于前背叶之上,而本种的眼睛则位于前背叶之后。海口鱼躯干上常能辨识出皮下肌节构造,表明其皮肤很可能接近无头类的单层薄皮构造,而钟健鱼所有标本的躯干上都没有见到肌节印痕,而且前背部的脊椎构造和前腹部的简单鳃弓也只能偶然模糊见及,这很可能显示该属种皮肤增厚。新种体呈长鳗形,未见背、腹鳍,也与体呈纺锤形的海口鱼明显有别。

**讨论** 与海口鱼相比较,新属表现出一些进步特征和特化性状。其进步特征体现在:(1)相对于海口鱼前位眼的原始性状,本属种的吻部(前背叶)拉长,可能导致嗅觉构造增大,迫使眼睛后移,以至退于前背叶之后;(2)海口鱼标本上易于观察到体内的肌节、脊椎和生殖腺体,表明其皮肤较薄,与无头类情况相近,而后者恰好相反,其皮肤较厚,更接近有头类的情况。本属种的特化性状则主要表现在其鳗形躯体,背、腹鳍不发育,显示其游泳能力不及海口鱼,可能营底栖表生或间歇性钻泥砂生活。

### 3 海口虫的再研究

云南虫类是我国南方特有的一类奇特动物,因其躯体构型独特而被列为后口动物中的一个独立的纲<sup>[37]</sup>。该纲目前仅包括2个属:云南虫属(*Yunnanozoon*)和海口虫属(*Haikouella*)。云南虫属起初报道时被置于生物学不定地位<sup>[38]</sup>;后来进一步研究又被改置于脊索动物<sup>[22]</sup>和半索动物<sup>[18]</sup>。不久,又有人宣称,在与云南虫十分相近的海口虫标本上可能存在三分脑、眼、咽齿、脊椎等脊椎动物性状特征,因而它可能代表一种有头类<sup>[23]</sup>。最近,西北大学早期生命研究所在云南昆明市海口镇尖山剖面发现了1400余枚海口

虫软躯体构造标本。该动物与海口虫属的模式种梭形海口虫(*Haikouella lanceolata*)十分相似,但背部分节构造的表皮因角质化微弱而极少保存;且其出现时代也明显早于后者,因而被命名为新种尖山海口虫(*Haikouella jianshanensis*)<sup>[39]</sup>。对其中保存精美的520枚尖山海口虫标本的深入研究(图3(i)~(k)),结合对大量梭形海口虫(图3(h))和云南虫(图3(l))标本的重新审订,可以得出如下几点新认识。

(i) 云南虫类的躯体基本构型与古虫动物门(*Vetulicolia*)十分相似<sup>[24,40,41]</sup>,而与脊索动物大相径庭。两者皆躯体分节,包括前体和后体两大部分,前体被一个可伸展扩张的“中带”分成背、腹两个基本单元(图4)。

(ii) 云南虫类的背节十分特殊,不呈脊索动物的“锥套锥”构造<sup>[42,43]</sup>,其表皮似环节动物或节肢动物角质化<sup>[43]</sup>;尖山海口虫(很可能整个云南虫类)的前体没有任何脊索的痕迹<sup>[39]</sup>,其后体中是否存在脊索也成问题。现代埋藏学实验显示,由于脊索鞘在各种物理、化学条件下都较其他软躯体构造耐腐蚀而更易于保存为化石<sup>[44]</sup>。然而在尖山海口虫标本中较易见到后体中的肠道,但始终没有看到脊索的痕迹。此外,由于脊索作为支持躯体的纵向中轴构造常常十分粗壮坚挺,它不可能使该动物体像云南虫那样呈高曲度状态保存<sup>[45]</sup>。

(iii) 云南虫类的呼吸系统十分独特,主要由跨联前体背、腹两个单元的6对双列梳形外鳃构造组成,也没有围鳃腔,与脊索动物的内鳃构造有本质区别。

(iv) 海口虫的循环系统主要由1对背大动脉和1对腹大动脉构造组成,这更与脊索动物明显不同<sup>[17]</sup>。

(v) 尖山海口虫的前体多为侧向原位保存,极少扭曲变形、破碎;然而在这些大量保存精美的标本上从未见有脑、眼睛、咽齿等脊椎动物构造的痕迹。即使有些标本可见清晰保存的背神经索,但其前端也逐渐变细尖灭,绝不扩大成脑(图3(k))<sup>[39]</sup>。

(vi) 尖山海口虫的神经系统很可能兼有背神经索和腹神经索<sup>[39]</sup>。这一特征在现生动物中仅见于介于脊索动物和非脊索动物之间的半索动物<sup>[17]</sup>。因而,从进化生物学的观点看,海口虫甚至整个云南虫类的进化地位很可能与半索动物相当。由于躯体构型的相似性,云南虫类另一可能的生物学地位是与古虫动物门构成一个姊妹群(比较图5中的(c)与(d))。



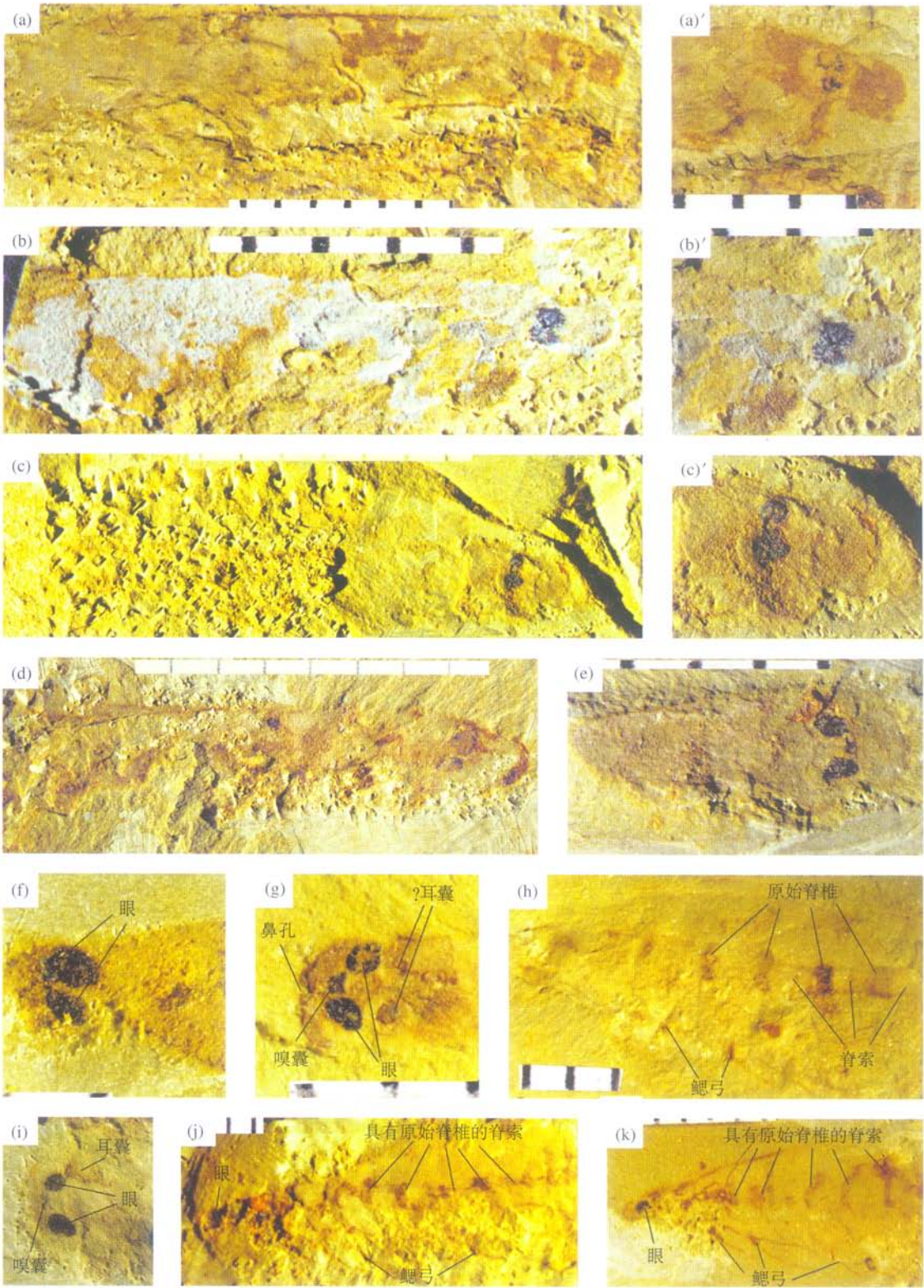


图 2

(a)~(e) *Zhongjianichthys rostratus* gen. et sp. nov.; (f)~(k) *Haikouichthys ercaicunensis*, (f), (g), (i) 示头部细节构造。除(e), (g), (i)为背腹视外, 其余皆为侧视



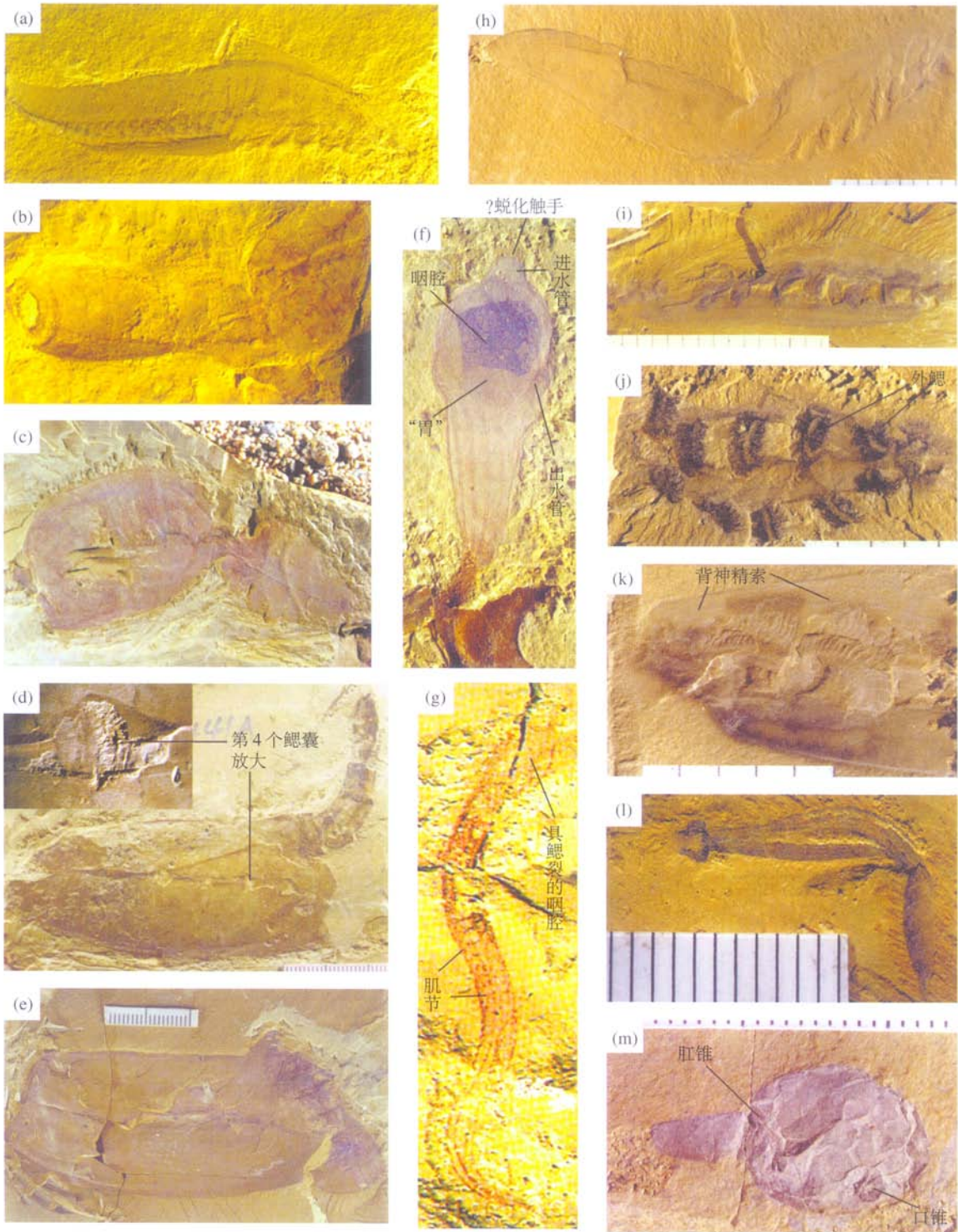


图 3

(a) *Mylokunmingia fengjiao* (凤蛟昆明鱼), (b) *Xidazoon stephanus* (皇冠西大动物), (c) *Didazoon haoae* (郝氏地大动物), (d) *Vetulicola cuneata* (楔形古虫), (e) *Vetulicola rectangulata* (方形古虫), (f) *Cheungkongella ancestralis* (始祖长江海鞘), (g) *Cathaymyrus diadexus* (好运华夏鳃), (h) *Haikouella lanceolata* (梭形海口虫), (i)~(k) *Haikouella jianshanensis* (尖山海口虫), (l) *Yunnanozoon lividum* (铅灰云南虫), (m) 可能的软躯体海林檎(棘皮动物)

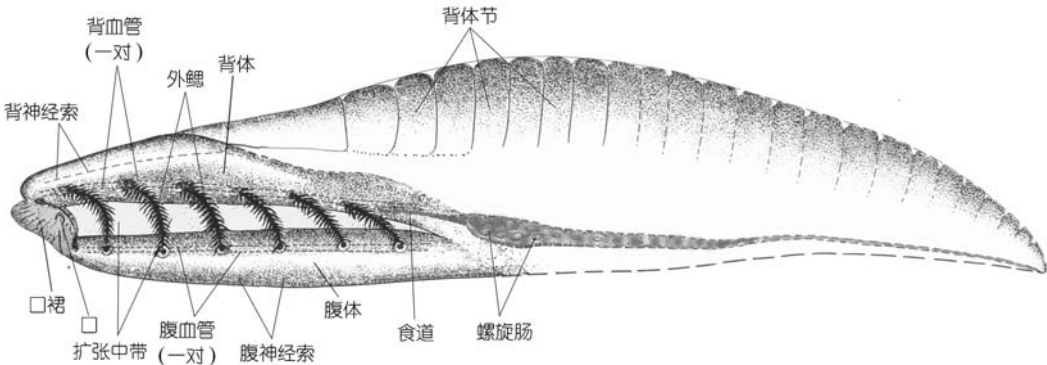


图 4 尖山海口虫(*Haikouella jianshanensis*)模式复原图

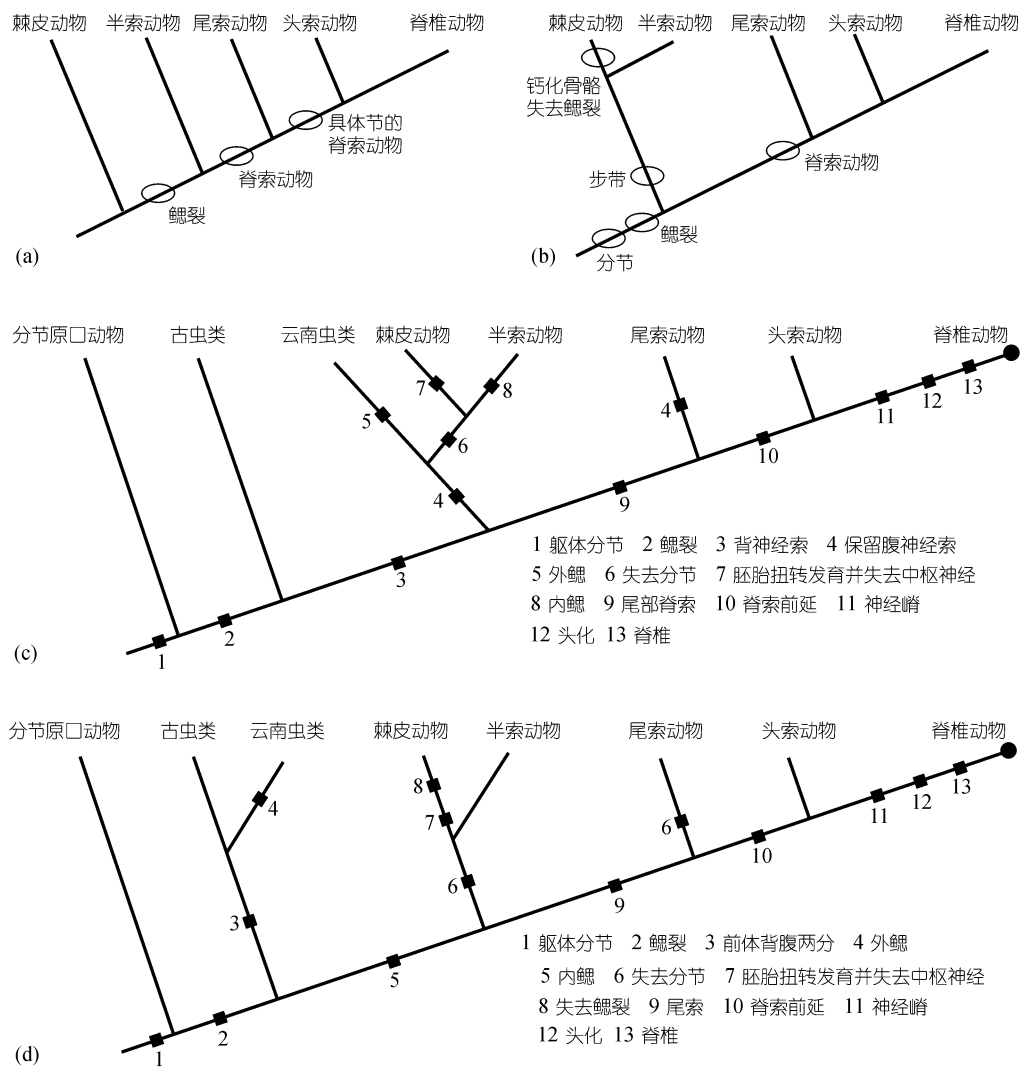


图 5 后口动物谱系演化及脊椎动物起源图

(a) 据文献[4]; (b) 据文献[5]修改; (c), (d) 本文依据化石材料和现代动物学资料提出的两种可能的后口动物演化谱系。  
(c) 考虑到神经系统更替在演化中的重要性; (d) 考虑到躯体构型在演化中的重要性

## 4 澄江化石库中的后口动物在追寻脊椎动物起源上的意义

从最古老、最原始的脊椎动物向前追溯它们在无脊椎动物中的祖先系列无疑更为艰难,因为那些软躯体构造动物通常极难保存化石记录.长期以来,除了极少数具钙质骨板的棘皮动物化石之外,在早寒武世及其以前的地层中尽管不乏原口动物的实体和遗迹化石的报道,但一直未能发现任何可靠的后口动物化石,这便使得脊椎动物的实证起源成了进化科学上的一个重大悬案,至今仍是神创论诋毁生物进化论的一个主要口实.

20世纪70年代以来,持钙索动物假说者一直在不断探索新的化石证据<sup>[9,10]</sup>,但仍困难重重.与此同时,近年来在澄江化石库中发现的一系列生物学信息十分丰富的后口动物软躯体构造化石却为这一难题的破解提供了难得的实证材料<sup>[18~28]</sup>,使我们有可能在早期脊椎动物和原口动物之间架起一座较为完善的演化“桥梁”.这座桥目前至少包括如下5个“桥墩”.

(i) 昆明鱼和海口鱼的发现将脊椎动物早期历史前推了约五千万年<sup>[26,27]</sup>,被学术界广泛认同为已知最古老的脊椎动物<sup>[30]</sup>.近年来大量海口鱼新材料更进一步证实,这种仍保留无头类祖先生殖器官特征的有头类确实代表着一类最原始的脊椎动物<sup>[28]</sup>,从而构成该桥“进步端”的一个坚实的“桥墩”.

(ii) 现代动物形态解剖学和发育学一直认为,与低等无颌类七鳃鳗和盲鳗亲缘关系最近的现生动物是头索动物(无头类)文昌鱼<sup>[17,46]</sup>. Schaeffer<sup>[4]</sup>通过对现生后口动物进行严格的分支系统学研究重新肯定了这一传统观念.这一观点近年来也得到分子生物学和神经解剖学资料的证实<sup>[6~8]</sup>.那么,在已知的现生和化石动物中,到底哪一种最接近脊椎动物的近祖形态呢?现生的文昌鱼由于脊索一直前伸至躯体的顶端,阻碍了“头化”发育的可能,所以一般认为这种十分特化的类型不大可能是有头类的直接祖先.

中寒武世布尔吉斯页岩中名声很大的皮克鱼前端具有一对奇怪的触角,形态学上更为特化,很可能代表着一个偏离有头类祖先形态的旁支<sup>[26,42]</sup>.早寒武世的类头索动物华夏鳗(可能还包括中兴鱼,这个侧向保存的化石标本与背腹向保存的华夏鳗在形态解剖构造上不存在实质性区别)尽管标本较少,内部构造信息不多,但它的形体、大小、背鳍、肌节、咽

腔、密集型鳃裂表明,它是目前已知最接近有头类祖先的动物<sup>[19,47]</sup>(图3(g)).

(iii) 几乎所有形态学、发育学和分子生物学研究结果都认为头索动物的祖先应该根植于已经具备脊索和背神经索的尾索动物<sup>[5,48,49]</sup>,不管尾索类仅代表脊索动物门中一个低等的亚门<sup>[17]</sup>,还是将它单列为一个独立的门<sup>[7,50]</sup>.目前已知最古老的尾索动物是澄江化石库中的长江海鞘,它与现生海鞘 *Styela* 十分相似<sup>[20]</sup>.如果关于脊椎动物起源研究中的传统主流学派 Garstang-Berrill 假说是正确的话<sup>[1,2]</sup>,长江海鞘进水管末端的退化触手将是对该假说的进一步支撑(图3(f)).

(iv) 从尾索动物向前追溯它们的非脊索动物祖先,其形态学跨度很大,因而论证难度也大.尽管如此,现代动物学的综合研究表明,这种祖先类型不仅应该具有真正的咽腔型鳃裂,而且还应该是躯体分节的<sup>[5]</sup>.半索动物和棘皮动物组成的姊妹群应该属于这一类群<sup>[5~8]</sup>,尽管两者都失去了躯体分节性,而后者更失去了鳃裂.美国等地曾报道过一些早寒武世具钙化骨板的棘皮动物<sup>[51]</sup>,澄江化石库中尚未见正式报道可靠的棘皮动物化石,但火炬虫的三辐对称及分枝型触手有可能代表一种尚未发育出硬骨骼构造的棘皮动物祖先类型<sup>[52]</sup>.另外,澄江化石库中近来发现的“软皮”海林檎状动物很可能是早期棘皮动物的特化类型(图3(m)).如果认同在动物躯体神经系统由腹神经索型向背神经索型过渡代表着由非脊索动物向脊索动物演化的一条基本属性的话,那么,兼具背、腹神经索的云南虫类应该与半索动物处于同演进阶段,尽管两者形态学特征十分不同(图5(a)).实际上,在半索动物内部也存在类似情况:翼鳃类与肠鳃类两个基本分支尽管在形态上天壤之别,但在演化谱系上仍密切相关.

(v) 在现代动物学范围内,棘皮动物/半索动物代表着最低等的后口动物.但是,在远古时代是否还可能存在着更为低等的绝灭后口动物呢?既然躯体分节和鳃裂是整个后口动物的原始特征,而且前者可能为后口动物和部分原口动物所共有,而后者则代表着由原口动物向后口动物过渡时的主要形态学创新<sup>[5]</sup>,那么身体分节且初具鳃裂的古虫动物门便应该代表着已知最古老、最原始的后口动物了<sup>[24]</sup>.事实上,古虫动物门中的最低等类型西大动物出现于澄江软躯体化石群的最早期,其鳃裂构造十分简单,其



中尚无鳃丝发育,可能仅做排水孔用<sup>[24,25]</sup>.古虫动物门中时代稍晚一些的古虫属的鳃裂开始复杂化,并出现了精细的鳃丝,呼吸功能明显(图 3(d), (e)).最近在澄江发现的巨型古虫类的鳃裂构造中还发育了细长而精致的鳃丝,可能代表着古虫类动物发展的顶峰(据陈爱林通讯).古虫动物门的鳃裂构造十分特殊,它既不同于钙索动物的鳃裂<sup>[53]</sup>,也不同于云南虫类和现生半索动物的鳃裂,更不同脊索动物的鳃裂<sup>[17]</sup>,很可能代表着由原口动物向后口动物演进时的一个特化分支.它们尽管在早寒武世盛极一时,但终究只代表了后口动物演化试验中的一次失败尝试,它们在不久之后与狭路相逢的脊索动物和攻击能力相当强的节肢动物的生存竞争中完全退出了生命历史舞台.低等古虫类动物在澄江化石库的后口动物序列中出现时间最早,这表明头索动物和脊椎动物的分节特征很可能不是后来独立获得的,而是从后口动物和原口动物共同的分节型祖先那里继承而来的.

总之,依据靠近脊椎动物“源头”时段软躯体后口动物化石系列揭示出来的脊椎动物起源分“五步走”的基本格局中,后四步与现代动物学的推测相一致,而关键性第一步古虫动物门的出现则很可能代表着由原口动物向后口动物迈进的过渡型产物.一方面它产生了后口动物特有的鳃裂这一创新性状,另一方面却仍然保留着类似原口动物的分节特征,这种学术界期待已久的绝灭类群很可能正代表着脊椎动物起源演化“桥梁”的始端“桥墩”(图 5(c)).尽管如此,在这分“五步走”的框架中,在演化细节上仍缺乏一些过渡环节,尚需得到更多化石实证材料和分子生物学资料的检验和补充.

5 结论

(i) 海口鱼已经具备低等脊椎动物形态学和胚胎发育学上所有 3 个主要方面的基本性状,即原始脊椎、头部感觉器官及神经嵴的衍生构造(如背鳍和鳃弓);另一方面它却保留着无头类祖先的原始生殖构造特征.海口鱼这种独有的镶嵌构造特征表明,它不仅是已知最古老的、而且还很可能是最原始的绝灭脊椎动物.

(ii) 包括海口虫在内的云南虫类不具备脊椎动物(甚至脊索动物)的基本性状,而是一类具有外鳃、且躯体构型与古虫动物近似的奇特低等后口动物;它们与脊椎动物起源没有直接关系.

(iii) 与昆明鱼和海口鱼同期出现的无颌鱼新属种长吻钟健鱼的发现显示,在早寒武世脊椎动物刚出现不久,这个地球上最有前途的动物类群便开始了它们的第一次多向辐射.

(iv) 基于一系列最古老后口动物化石提出的脊椎动物起源分五步走的实证框架,在脊椎动物“源头”时段的原口动物和脊椎动物之间的鸿沟上架起了一座演化桥梁: (1) 古虫动物门开始出现鳃裂构造,引发了动物体在取食和呼吸两大基本新陈代谢作用上的重大革命,标志着从原口动物向后口动物迈出了至关重要的第一步; (2) 接下来可能是云南虫类(含云南虫、海口虫)、半索动物、和棘皮动物的多门类辐射(分别为外鳃型、内鳃型、发育扭转型并失去分节和鳃裂); (3) 尾索动物长江海鞘的出现可能代表着由非脊索动物迈向脊索动物的始点; (4) 进一步演化,最靠近脊椎动物的应当是似头索动物华夏鳗了; (5) 神经嵴的产生、头化作用的实现及脊椎组份的出现,便诞生了有头类,最终使低等脊索类完成了向高等脊索类的跨越.

(v) 现在一般都认同,生物演化史的重建将主要取决于分子生物学的进步和古生物学上的关键性新发现<sup>[54]</sup>,而新的较合理的分子生物学分析结果与本文的脊椎动物实证起源的时间十分接近<sup>[55]</sup>.于是,我国南方便很可能是包括我们人类在内的整个脊椎动物总根底起源的主要发源地.

致谢 感谢陈苓、李勇、张兴亮、韩健、张志飞、刘建妮、刘户琴、郭宏祥、姬严兵、程美蓉、翟娟萍等同志在野外工作和室内工作中的诸多帮助;衷心感谢张弥曼老师在学术研究中的指导和 S. Conway Morris, T. Lacalli, K. Yasui, S. Turner, P. Janvier, J. Bergstroem 对初稿的有益建议;更感谢两位不知名的评审专家有益的建设性意见;特别感谢 S. Conway Morris 曾在我们合作的数篇关于早期后口动物研究论文中做出的贡献.本工作受国家自然科学基金(批准号:32070207)和国家重点基础研究发展规划项目(G2000077702)资助.

参 考 文 献

1 Garstang W. The morphology of the Tunicata and its bearing on the phylogeny of the Chordata. J of the Microscopical Society, 1928, 72: 51~87

2 Berrill N J. The Origin of Vertebrates. Oxford: Oxford University Press, 1955

3 Romer A S. The Vertebrate Story. Chicago: University of Chicago Press, 1971

4 Schaeffer B. Deuterostome monophyly and phylogeny. Evoln Biol, 1987, 21: 179~235

- 5 Gee H. Deuterostome phylogeny: The context for the origin and evolution of the vertebrates. In: Ahlberg P E, ed. Major Events in Early Vertebrate Evolution: Palaeontology, Phylogeny, Genetics and Development. London and New York: Taylor and Francis Inc, 2001
- 6 Bromham L D, Degnan B M. Hemichordate and deuterostome evolution: Robust molecular phylogenetic support for a hemichordate + echinoderm clade. *Evoln Dev*, 1999, 1: 166~171
- 7 Cameron C B, Garey J R, Swalla B J. Evolution of the chordate body plan: New insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 4469~4474
- 8 Lacalli T C, Holland N D, West J E. Landmarks in the anterior central nervous system of amphioxus larvae. *Phil Trans Royal Soc, Lond B*, 1994, 344: 165~185
- 9 Jefferies R P S. The Ancestry of the Vertebrates. London: British Museum (Natural History), Cambridge: Cambridge University Press, 1986
- 10 Jefferies R P S. The origin and early fossil history of the chordate acustio-lateralis system, with remarks on the reality of the echinoderm-hemichordate clade. In: Ahlberg P E, ed. Major Events in Early Vertebrate Evolution: Palaeontology, Phylogeny, Genetics and Development, London and New York: Taylor and Francis Inc, 2001
- 11 Shu D G, Geyer G, Chen L, et al. Redlichiaean trilobites with preserved soft-parts from the Lower Cambrian Chengjiang fauna. *Beringaria, Special Issue*, 1995, 2: 203~241
- 12 Shu D G, Zhang X L, Geyer G. Anatomy and systematic affinities of Lower Cambrian bivalved arthropod *Isoxys auritus*. *Alcheringa*, 19: 333~342
- 13 Chen J Y, Zhou G Q. Biology of Chengjiang biota. *Bull Natl Mus Nat Sci Taiwan*, 1997, 10: 11~105
- 14 Hou X G, Bergstrom J. Arthropods from the Lower Cambrian Chengjiang fauna, southwest China. *Fossils and Strata*, 1997, 45: 1~115
- 15 Shu D, Vannier J, Luo H, et al. Anatomy and lifestyle of *Kunmingella* (Arthropoda, Bradoriida) from the Chengjiang fossil Lagerstatte (lower Cambrian; Southwest China). *Lethaia*, 1999, 32: 279~298
- 16 Zhang X L, Shu D, Li Y, et al. New sites of Chengjiang fossils: Crucial windows on the Cambrian explosion. *J Geol Society, Lond*, 2001, 158: 211~218
- 17 Kardong K. Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution. Boston: McGraw-Hill, 1997
- 18 Shu D, Zhang X L, Chen L. Reinterpretation of *Yunnanozoon* as the earliest known hemichordate. *Nature*, 1996, 380: 428~430
- 19 Shu D, Conway Morris S, Zhang X L. A *Pikaia*-like chordate from the Lower Cambrian of China. *Nature*, 1996, 384: 157~158
- 20 Shu D, Chen L, Han J, et al. The early Cambrian tunicate from South China. *Nature*, 2001, 411: 472~473
- 21 Shu D, Chen L, Han J, et al. Chengjiang Lagerstatte and earliest-known chordates. *Zoological Science*, 2001, 18: 447~448
- 22 Chen J Y, Dzik J, Edgecombe G D, et al. A possible early Cambrian chordate. *Nature*, 1995, 377: 720~722
- 23 Chen J, Huang D Y, Li C W. An Early Cambrian craniate-like chordate. *Nature*, 1999, 402: 518~521
- 24 Shu D, Conway Morris S, Han J, et al. Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstatte (Lower Cambrian, China). *Nature*, 2001, 414: 419~424
- 25 Shu D, Conway Morris S, Zhang X, et al. A pipiscid-like fossil from the Lower Cambrian of South China. *Nature*, 1999, 400: 746~749
- 26 Shu D, Luo H, Conway Morris S, et al. Early Cambrian vertebrates from South China. *Nature*, 1999, 402: 42~46
- 27 舒德干, 陈冬. 最早期脊椎动物的镶嵌演化. *现代地质*, 2000, 14: 315~322
- 28 Shu D G, Conway Morris S, Han J, et al. Head and Backbone of the Cambrian vertebrate *Haikouichthys*. *Nature*, 2003, 421: 526~529
- 29 Mueller W A. Developmental Biology. Beijing: China Higher Education Press, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1998
- 30 Janvier P. Catching the first fish. *Nature*, 1999, 402: 21~22
- 31 Holland H D, Chen J Y. Origin and early evolution of the vertebrates: New insights from advances in molecular biology, anatomy, and palaeontology. *BioEssays*, 2001, 23: 142~151
- 32 Jarvik E. Basic structure and evolution of vertebrates. 2 vols. New York, London: Academic Press, 1980
- 33 Cohn M J. Lamprey Hox genes and the origin of jaws. *Nature*, 2002, 416: 386~387
- 34 Bardack D, Zangerl R. Lomprey in the fossil record. In: Hardisty M W, Potter I C, eds. The Biology of Lampreys, vol 1. London: Academic Press, 1971. 67~84
- 35 Bardack D, Richardson E S. New agnathous fishes from the Pennsylvanian of Illinois. *Geology*, 1977, 33: 489~510
- 36 Janvier P. Early Vertebrates. Oxford: Clarendon Press, 1996
- 37 Dzik J. Yunnanozoon and ancestry of chordates. *Acta Palaeont Polonica*, 1995, 40: 341~360
- 38 Hou X G, Ramskoeld L, Bergstroem J. Composition and preservation of the Chengjiang fauna —— a Lower Cambrian soft-bodied biota. *Zool Scripta*, 1991, 20: 395~411
- 39 Shu D G, Conway Morris S, Zhang Z F, et al. A new species of Yunnanozoans with implications for Deuterostome evolution. *Science*, 2003, 299: 1380~1384
- 40 Lacalli T C. Vetulicolians——are they deuterostomes? chordates? *BioEssays*, 2002, 24: 208~211
- 41 Gee H. On the vetulicolians. *Nature*, 2001, 414: 407~409
- 42 Conway Morris S. The Crucible of Creation: The Burgess Shale and the Rise of Animals. Cambridge: Cambridge Univ Press, 1998
- 43 Bergstroem J. Origin of high-rank groups of organisms. *Paleontological Reserch*, 1997, 1: 1~14
- 44 Briggs D E G, Kear A J. Decay of the lancelet *Branchiostoma lanceolatum* (Cephalochordata): Implication for the interpretation of soft-tissue preservation in conodonts and other primitive chordates. *Lethaia*, 1994, 26: 275~287
- 45 Smith M P, Sansom I J, Cochrane D. The Cambrian origin of vertebrates. In: Ahlberg P E, ed. Major Events in Early Vertebrate Evolution: Palaeontology, Phylogeny, Genetics and Development. London and New York: Taylor and Francis Inc, 2001
- 46 Harvey Pough F, Heiser J B, McFarland W N. Vertebrate Life (Third Edition). New York: Macmillan Publishing Company, 1989
- 47 Luo H L, Hu S X, Chen L Z. New Early Cambrian chordates from Haikou, Kunming. *Acta Geologica Sinica*, 2001, 75: 345~348
- 48 Gee H. Before the backbone: Views on the Origins of the Vertebrates. London: Chapman and Hall, 1996
- 49 Nielsen C. Animal Evolution: Interrelationships of Living Phyla. 2nd Edition. Oxford: Oxford University Press, 2001
- 50 Wada H, Satoh N. Details of the evolutionary history from invertebrates to vertebrates, as deduced from the sequences of 18S rDNA. *Proc natl Acad Sci USA*, 1994, 91: 1801~1804
- 51 Paul C R C. Evolution of primitive echinoderms. In: Hallam A, ed. Patterns of Evolution. Amsterdam: Elsevier Scientific Publ Comp, 1977
- 52 罗惠麟, 胡世学, 陈良忠, 等. 昆明地区早寒武世澄江动物群. 云南科技出版社, 1999
- 53 Domingues P, Jacobson A G, Jefferies R. Paired gill slits in a fossil with a calcite skeleton. *Nature*, 2002, 417: 841~844
- 54 Conway Morris S. Why molecular biology needs palaeontology. *Development*, 1994, (Suppl): 1~13
- 55 Ayala F J, Rzhetsky A. Origin of metazoan phyla, molecular clocks confirm palaeontological estimates. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95: 606~611

(2003-01-07 收稿, 2003-02-21 收修改稿)