

硬骨鱼类起源与早期演化研究^{*}

朱 敏

(古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘要 简要介绍了硬骨鱼类起源与早期演化研究的最新进展。斑鳞鱼等早期硬骨鱼类化石的新发现将有助于认识硬骨鱼类起源与早期演化的型式。提出该研究方向今后应注意的几个问题。

关键词 硬骨鱼类, 起源, 早期演化, 化石, 进展

1 引言

硬骨鱼类是现生脊椎动物中最大的一个类群, 包括辐鳍鱼类和肉鳍鱼类两大支系。“青、草、鲢、鳙”等辐鳍鱼类非常繁盛, 大约有 2.5 万个物种, 占现生脊椎动物种数的一半。传统意义上的肉鳍鱼类只有 5 个现生种, 包括 3 种肺鱼和 2 种空棘鱼(“活化石”矛尾鱼)。另外, 在一些新的分类系统中, 也把从肉鳍鱼类分化而来的陆生脊椎动物包括在肉鳍鱼类和硬骨鱼类之中^[1]。

在演化生物学研究中, 硬骨鱼类演化研究占据着重要位置。由于生物的不断灭绝和现存物种的特化现象, 现生肉鳍鱼类和辐鳍鱼类之间存在着不可逾越的形态鸿沟。它们如何获得各自的特征, 其共同祖先又如何从其它已灭绝的有颌脊椎动物中演化而来, 始终是悬而未决的难题。

2 斑鳞鱼化石的发现与研究

1999 年英国 *Nature* 杂志发表了笔者等有关斑鳞鱼(*Psarolepis*) 化石的一篇研究报告, 并将其列入封面标题^[2]。英国自然历史博物馆佩·阿伯格(Per E. Ahlberg) 博士在 *Nature* 上撰写的评述文章称, 斑鳞鱼所具有的特征组合将促使我们重

新审视脊椎动物谱系中一些大的分支^[3]。

斑鳞鱼化石最初被于小波博士发现于云南曲靖距今约 4 亿年的地层中。同一产地还发现了早期肉鳍鱼类杨氏鱼(*Youngolepis*) 和奇异鱼(*Diabolepis*) 化石。于小波通过对第一批斑鳞鱼化石材料的研究^[4,5], 认为这是一种原始的肉鳍鱼, 与杨氏鱼和奇异鱼有较近的亲缘关系。此后, 笔者等又在同一地区更老的地层中发现了斑鳞鱼的大量新材料, 将肉鳍鱼类的历史向前推进了 1 000 万年^[6]。

此时, 我们对于斑鳞鱼的认识仍然很不完整, 对颅后骨骼等可以说一无所知。自 1997 年起, 我们对这批新材料作了深入研究。由于是异地埋藏, 斑鳞鱼化石以分散骨片的形式保存在地层中, 给鉴定和复原带来了一定的难度。所幸的是, 斑鳞鱼外骨骼具有非常特殊的组织学结构, 其孔-管系统的孔相当大, 布满了外骨骼的表面, 看上去并不象杨氏鱼和奇异鱼^[7,8] 等早期肉鳍鱼类的外骨骼表面那样光滑, 而是斑斑点点, 相对较易鉴别。这也是斑鳞鱼这一名称的来源。经过反复对比, 斑鳞鱼的一些颅后骨骼和颊部骨骼先后被鉴定出来, 使笔者等能够对斑鳞鱼作大

^{*} 收稿日期: 2000 年 12 月 1 日

体的复原^[2]。复原的结果表明,斑鳞鱼不但具有肉鳍鱼类的特征,而且具有辐鳍鱼类的某些典型特征(如图)。更有意思的是,斑鳞鱼还具有过去仅发现于盾皮鱼类和棘鱼类(现已灭绝的有颌脊椎动物)的特征。这种奇特的特征组合给硬骨鱼类起源与早期演化的研究注入了活力,也提出了新的问题,具有重要价值。

(1) 一些过去被认为是辐鳍鱼类或肉鳍鱼类特有的特征很可能是整个硬骨鱼类的原始特征。过去用来恢复硬骨鱼类相互关系的许多特征的演化极向将需要修订。斑鳞鱼的发现,将促使古生物学家重新审视整个硬骨鱼类演化的传统学说,也为发育生物学家探讨硬骨鱼类性状组合的形成机制提供了新的视角。

(2) 斑鳞鱼填补了肉鳍鱼类和辐鳍鱼类之间的某些形态鸿沟。为了探讨斑鳞鱼在硬骨鱼类早期演化中的系统位置,笔者等作了初步的系统学分析。结果表明,斑鳞鱼或者是最原始的硬骨鱼类,或者是最原始的肉鳍鱼类。

(3) 斑鳞鱼缩短了硬骨鱼类和其它有颌鱼类

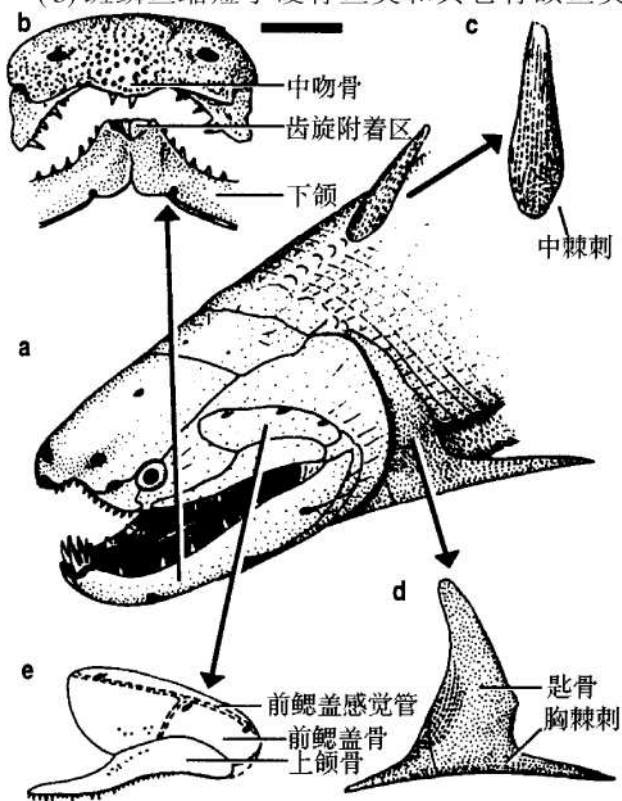


图 斑鳞鱼复原图 a 鱼头和躯干前段 b 脑颅和下颌前视 (比例尺: 5mm) c 中棘刺 d 具胸棘刺的肩带 e 颊部骨骼^[2]

之间的形态距离。从化石记录看,硬骨鱼类的两大支系辐鳍鱼类和肉鳍鱼类在泥盆纪就已分化,两个类群之间的界限非常明显。硬骨鱼类和其它有颌鱼类(如盾皮鱼类、软骨鱼类)之间在形态结构上更是泾渭分明。因此硬骨鱼类的祖先只能到更老的志留系地层中寻找。遗憾的是,志留系硬骨鱼类的化石材料极为罕见。斑鳞鱼的出现使这一缺憾在某种程度上得到了弥补。它是迄今所知最早的具有完整头颅和肩带遗骸的硬骨鱼类,它所具有的出人意料的特征组合很可能正是硬骨鱼类祖先的特征。

3 最新研究进展

斑鳞鱼的新发现激发了国外同行对硬骨鱼类起源与早期演化研究的浓厚兴趣。英法科学家立即在瑞典寻找硬骨鱼类新材料,期望有新的突破。2000年1月13日阿里森·巴斯顿(Alison Basden)等澳英科学家在 *Nature* 上发表文章报道了一件硬骨鱼脑颅化石^[9]。这件尚未正式命名的化石比我国发现的斑鳞鱼、杨氏鱼和奇异鱼等在时代上要新一些,但清楚地保存了眼柄附着的部位。迄今为止眼柄仅发现于现生鱼类中的软骨鱼类和已灭绝的盾皮鱼类中,在已知的硬骨鱼类中还没有发现过,据此澳英学者认为他们找到了最原始的硬骨鱼类脑颅。硬骨鱼类的祖先象澳大利亚化石还是更象斑鳞鱼,也是他们讨论的一个问题。张弥曼院士在 *Nature* 发表文章认为,澳大利亚化石的发现扩大了硬骨鱼类祖先的候选名单,但谁更接近硬骨鱼类的祖先仍有待深入研究^[10]。一种可能的解释是,澳大利亚脑颅化石和斑鳞鱼各自保留了硬骨鱼类祖先的部分特征,澳大利亚脑颅化石更象辐鳍鱼类,而斑鳞鱼则更接近肉鳍鱼类。最近,笔者发现了一批新的化石材料。通过对斑鳞鱼和一种新的原始肉鳍鱼脑颅的研究,笔者等在早期肉鳍鱼类化石中发现了眼柄构造,并提出中国南方是肉鳍鱼类起源中心的假说^[11]。这一新成果已被 *Nature* 接受。

4 需要深入研究的若干问题

(1) 继续加强野外发掘工作。早期硬骨鱼类

新化石的发现与研究将使我们对硬骨鱼类起源与早期演化的过程有更全面的认识。

(2) 对斑鳞鱼等化石作更细致的比较解剖学研究。这将使我们对早期硬骨鱼类的特征有更准确的认识。

(3) 对硬骨鱼类外类群化石的研究。硬骨鱼类的外类群, 尤其是早期盾皮鱼类的外骨骼式样和内部解剖, 能够为探讨硬骨鱼类起源问题提供重要的比较资料。中国志留纪和早泥盆世盾皮鱼类化石既可为研究盾皮鱼类起源与早期演化提供关键材料, 也有可能在盾皮鱼类和硬骨鱼类之间填补某些“缺失的环节”。

(4) 加强与分子生物学、发育生物学等领域研究成果的相互验证^[12]。生命演化史上发育过程和基因调控机制的变化必然会反映在化石形态上; 重大特征出现的历史顺序也需要得到发育生物学和分子生物学的合理解释。

参考文献

- 1 Janvier P. Early Vertebrates. Oxford Monographs on Geology and Geophysics Vol. 33. Oxford: Oxford Univ. Press, 1996. 82.
- 2 Zhu M, Yu X B, Janvier P. A primitive fossil fish sheds light on the origin of bony fishes. *Nature*, 1999, 397: 607 – 610.

- 3 Ahlberg P E. Something fishy in the family tree. *Nature*, 1999, 397: 564– 565.
- 4 Yu X B. Cladistic analysis of sarcopterygian relationships, with a description of three new genera of Porolepiformes from the Lower Devonian of Yunnan, China. Ph. D. dissertation, Yale University. 1990.
- 5 Yu X B. A new porolepiform– like fish, *Psarolepis romeri*, gen et sp. nov. (Sarcopterygii, Osteichthyes) from the Lower Devonian of Yunnan, China. *J. Vert. Paleontol*, 1998, 18: 261– 274.
- 6 Zhu M, Schultze H P. The oldest sarcopterygian fish. *Lethaia*, 1997, 30: 293– 304.
- 7 Chang M M. The braincase of *Youngolepis*, a Lower Devonian sarcopterygian from Yunnan, southwestern China. Ph. D. dissertation, Stockholm University. 1982.
- 8 Chang M M, Yu X B. Structure and phylogenetic significance of *Diabolepis speratus* gen. et sp. nov., a new dipnoan– like form from the Lower Devonian of eastern Yunnan, China. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 1984, 107: 171– 184.
- 9 Basden A M, Young G C, Coates M I *et al.* The most primitive osteichthyan braincase? *Nature*, 2000, 403: 185 – 188.
- 10 Chang M M. Fossil fish up for election. *Nature*, 2000, 403: 152– 153.
- 11 Zhu M, Yu X, Ahlberg P. A primitive sarcopterygian fish with an eyestalk. *Nature*, (in press):

Study of the Origin and Early Evolution of Bony Fishes

Zhu Min

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, CAS, 100044 Beijing)

This paper introduces briefly the latest advances of the study on the origin and early evolution of bony fishes. The new findings of early bony fishes exemplified by *Psarolepis* help to resolve the pattern of the origin of bony fishes and their divergence into actinopterygians and sarcopterygians.

朱 敏 男, 古脊椎动物与古人类研究所所长, 研究员, 博士生导师, 中国古生物学会和中国地质学会理事, 国际地层委员会泥盆系分会通讯委员, 伦敦林奈学会会员。1990 年获中国科学院博士学位。先后两次在法国国家科研中心做博士后研究, 1996—1997 年获洪堡奖学金, 在柏林洪堡大学研修。主要从事早期脊椎动物起源与演化及生物地层学研究。1999 年度国家杰出青年科学基金获得者。曾获国家自然科学奖二等奖、中国科学院自然科学奖一等奖、中国科学院青年科学家奖二等奖, 发表学术论文 30 余篇。