

<https://doi.org/10.3799/dqkx.2022.823>



有颌脊椎动物如何起源与崛起?

朱敏, 朱幼安, 盖志琨, 赵文金, 乔妥, 卢静

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

包括人类在内,地球上现存 99.8% 的脊椎动物物种都具有颌骨(上颌与下巴),统称为有颌脊椎动物或有颌类。在“从鱼到人”的脊椎动物演化史上,有颌类的起源与崛起无疑是最关键的跃升之一。伴随着颌的出现,鱼类脑和面部器官发生大的重组,提高了脊椎动物的摄食和呼吸能力,大大增加了其演化潜力,特别是向体型较大、占据更广阔生态位发展的潜力。人类的许多重要器官都可追溯到有颌类演化之初。因此,有颌类的起源与崛起一直是演化生物学关注的重点领域(Brazeau and Friedman, 2015; Bi *et al.*, 2021)。

有颌脊椎动物传统上可分为形态截然不同的四大类群:盾皮鱼类、棘鱼类、硬骨鱼类和软骨鱼类,其中仅硬骨鱼类和软骨鱼类延续至今,两者最近共同祖先及其所有后裔构成有颌类冠群。随着重要过渡化石的发现,有颌类这四大类群之间已经不再泾渭分明,棘鱼类成为了软骨鱼类的干群成员,棘鱼类和盾皮鱼类的单系性均已被打破。此外,形形色色、无颌的甲胄鱼类,如异甲鱼类、盔甲鱼类和骨甲鱼类等,它们与有颌类的亲缘关系,相比它们与无颌的圆口类(七鳃鳗和盲鳗)之间的关系更近,甲胄鱼类同有颌的盾皮鱼类一起构成有颌类干群(图 1)。甲胄鱼类和盾皮鱼类是填补现生无颌类和有颌类冠群之间形态鸿沟的重要中间环节。

1 核心思想

有颌类的起源与崛起在何时、何地发生、如何

发生?这个科学问题之下包括若干子问题,如:颌本身如何起源?有颌类重要身体构型及器官,如附肢、齿、鼻、耳、舌、颈、脊椎、肺等如何起源?最早的有颌类如何演化?有颌类冠群或现代有颌类如何起源?最原始硬骨鱼类的身体构型怎样?鲨鱼等软骨鱼类如何退化大块膜质骨骼?这些问题主要由古生物学、部分结合演化分子和发育生物学的研究来回答。

分子生物学为颌与有颌类起源研究提供了重要的限制性证据,如分子钟研究证明,所有现生有颌类最近共同祖先的起源时间点距今约 4.5 亿年,有颌类起源不可能晚于这个年代。对现生有颌类基因组学研究表明,有颌类可能起源于一次较为偶然的物种间杂交和全基因组复制事件(Simakov *et al.*, 2020)。由于现生无颌的圆口类与有颌类冠群之间存在巨大的演化鸿沟,颌与有颌类起源与早期演化的具体过程仍然要通过早期过渡形态化石的研究来推断。

2 科学性和潜在影响力

最近二三十年间,研究者在本领域已经取得一批突出成果。志留纪兰多维列世完整和分散保存有颌鱼类的发现和研究,填补了有颌鱼类最早期化石记录 1 400 多万年的空白(Andreev *et al.*, 2022; Zhu *et al.*, 2022);志留纪罗德洛世原始硬骨鱼类和全颌盾皮鱼类的发现,为有颌类冠群起源研究提供了前所未见的重要过渡类型化石实证(Zhu *et al.*, 2013, 2016);对无颌的盔甲鱼类新材料的研

作者简介:朱敏(1965—),研究员,博士生导师,中国科学院院士,主要从事古鱼类学、鱼类演化生物学及相关地层学研究。E-mail: zhumin@ivpp.ac.cn

引用格式:朱敏,朱幼安,盖志琨,赵文金,乔妥,卢静,2022.有颌脊椎动物如何起源与崛起?地球科学,47(10):3818—3820.

Citation: Zhu Min, Zhu You'an, Gai Zhikun, Zhao Wenjin, Qiao Tuo, Lu Jing, 2022. How did Jawed Vertebrates Originate and Rise? *Earth Science*, 47(10): 3818—3820.

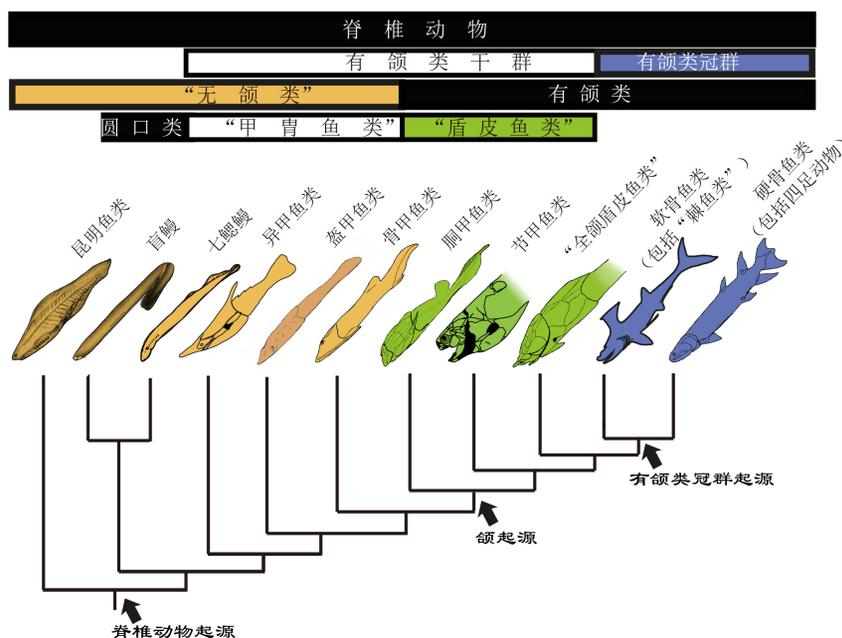


图 1 早期脊椎动物系统演化及重要节点
带引号的表示并系类群

究,也为探寻颌及四肢等的起源提供了重要洞见 (Gai *et al.*, 2011, 2022).但颌本身的起源目前仍然是困扰学界的一个谜团.传统的鳃弓简单改变为颌弓的理论并不能在化石和现生脊椎动物中找到依据,无颌的甲胄鱼类与有颌的盾皮鱼类膜质骨围成的口部已经十分相似,但从已有的化石无颌甲胄鱼类中很难推断由内骨骼组成的原始颌是如何演化出来的.无颌的盔甲鱼在某些方面接近有颌类,如具有分离的鼻囊,为颌起源的异位发育理论提供了一个中间状态.然而,骨甲鱼类在具有真正的偶鳍、软骨膜骨化、上歪尾等方面更接近有颌类,却没有分离的鼻囊,垂体也不开口于口腔.因此,颌在哪一类无颌类中起源,如何起源仍悬而未决.

此外,关乎有颌类最早期演化型式的盾皮鱼类系统演化仍未达成共识,这主要是由于对最原始有颌类的详细解剖学资料,如志留纪盾皮鱼类内骨骼、胴甲鱼类内骨骼、棘胸鱼类的全身完整形态等所知甚少.尽管已有全颌盾皮鱼类的发现,但硬骨鱼类与盾皮鱼类之间仍存较大形态鸿沟,硬骨鱼类的典型特征,如可脱落与替换的齿、完善的口腔膜质骨等如何演化而来还不清楚.另外,虽已发现可能的软骨鱼类与盾皮鱼类之间的过渡类型化石 (Zhu *et al.*, 2022),但其解剖学细节和软骨鱼类大块膜质骨“盔甲”的退化序列仍有待进一步厘清.

3 发展前景

颌与有颌脊椎动物起源与早期演化领域未来有可能开拓新的研究方向,取得新的重大成果.应用日新月异的成像技术能够进一步发掘新、老化石材料蕴含的解剖学信息,将进一步完善现有的有颌类系统演化框架,并加深对有颌类重要器官和身体构型演化的认识;使用大数据和数理统计模型对各主要生物类群在这一时期的宏演化型式及相互间演替关系开展研究,有可能揭示生物间相互作用对各主要类群兴起与灭绝的影响 (Sallan *et al.*, 2018).

生命演化与地球环境演变密切相关.对志留纪特异埋藏动物群开展埋藏学和沉积学研究,将能够解开华南保存大量独一无二志留纪完整有颌类化石之谜;对华南板块毗邻地区志留系海相红层开展详细野外考察和化石寻找工作,可能会在志留纪鱼化石材料上有新突破;对奥陶纪鱼类化石的探索性寻找,对晚奥陶世—志留纪地层开展生物地层学、沉积学、地球化学、构造地质学等多学科的综合研究,将会在继续揭示这一时期环境演变、完善上奥陶统一志留系时空框架的基础上,阐明重大环境事件对有颌类崛起进程的驱动因素及机制.上述研究工作的开展,将会持续填补相关空白,完善并加深对有颌类起源及崛起的认识.

参考文献

- Andreev, P. S., Sansom, I. J., Li, Q., et al., 2022. The Oldest Gnathostome Teeth. *Nature*, 609(7929): 964–968. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05166-2>
- Bi, X. P., Wang, K., Yang, L. D., et al., 2021. Tracing the Genetic Footprints of Vertebrate Landing in Non-Teleost Ray-Finned Fishes. *Cell*, 184(5): 1377–1391. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.01.046>
- Brazeau, M. D., Friedman, M., 2015. The Origin and Early Phylogenetic History of Jawed Vertebrates. *Nature*, 520(7548): 490–497. <https://doi.org/10.1038/nature14438>
- Gai, Z. K., Donoghue, P. C. J., Zhu, M., et al., 2011. Fossil Jawless Fish from China Foreshadows Early Jawed Vertebrate Anatomy. *Nature*, 476(7360): 324–327. <https://doi.org/10.1038/nature10276>
- Gai, Z. K., Li, Q., Ferrón, H. G., et al., 2022. Galeaspid Anatomy and the Origin of Vertebrate Paired Appendages. *Nature*, 609(7929): 959–963. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04897-6>
- Sallan, L., Friedman, M., Sansom, R. S., et al., 2018. The Nearshore Cradle of Early Vertebrate Diversification. *Science*, 362(6413): 460–464. <https://doi.org/10.1126/science.aar3689>
- Simakov, O., Marlétaz, F., Yue, J. X., et al., 2020. Deeply Conserved Synteny Resolves Early Events in Vertebrate Evolution. *Nature Ecology & Evolution*, 4(6): 820–830. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1156-z>
- Zhu, M., Ahlberg, P. E., Pan, Z. H., et al., 2016. A Silurian Maxillate Placoderm Illuminates Jaw Evolution. *Science*, 354(6310): 334–336. <https://doi.org/10.1126/science.aah3764>
- Zhu, M., Yu, X. B., Ahlberg, P. E., et al., 2013. A Silurian Placoderm with Osteichthyan-Like Marginal Jaw Bones. *Nature*, 502(7470): 188–193. <https://doi.org/10.1038/nature12617>
- Zhu, Y. A., Li, Q., Lu, J., et al., 2022. The Oldest Complete Jawed Vertebrates from the Early Silurian of China. *Nature*, 609(7929): 954–958. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05136-8>