

# 2016年古生物学热点回眸

杨群

中国科学院南京地质古生物研究所, 现代古生物学与地层学国家重点实验室, 南京 210008

**摘要** 2016年国际古生物研究领域见证了一系列重要事件和研究热点。本文回顾2016年在地球早期生命研究、琥珀中的特异保存化石、中生代羽毛的颜色的分子证据、志留纪古鱼、早泥盆世植物根系、古DNA等研究方向的重要进展, 盘点了国际古生物研究领域的前沿及热点, 部分展示了中国古生物学界做出的突出贡献。

**关键词** 古生物学; 早期生命; 琥珀化石; 古DNA

2016年国际古生物研究领域见证了一系列重要事件和研究热点, 在早期生命研究、琥珀特异保存化石群、脊椎动物和节肢动物演化、分子古生物学等领域取得重要进展, 特别是新技术(如无损伤化石的3D重建)和新方法应用方面(如分子生物学技术、拉玛光谱用于古分子水平和超微观测)发挥了重要作用。中国学者在国际古生物热点领域做出了显著贡献, 国际合作与交流高度活跃。本文围绕笔者关注的若干领域和代表性成果展开讨论, 旨在向国内读者介绍相关领域的重要进展及推动古生物研究取得重要突破的新技术和新方法。

## 1 地球早期生命研究中的重要发现

### 1.1 格林兰西南部发现37亿年前最早生物记录

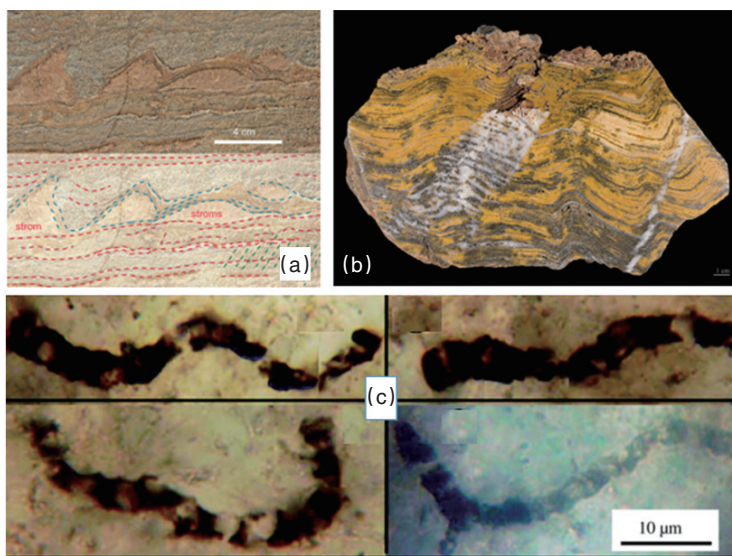
生物圈的起源与演化是地球发展历史中的关键部分, 生命对于地球大气成分、气候、陆地风化作用和海洋化学循环的影响极为显著。地球最早的生命记录来自于微生物及微生物活动形成的一种特殊沉积建造——叠层石。叠层石是一种由微生物粘结沉积物颗粒而形成的沉积岩层, 其中的微生物主要为可进行光合作用的蓝细菌(也

称蓝绿藻)。1980年, 美、澳联合科研团队报道了澳大利亚西部发现的34~35亿年前的Pilbara叠层石(Walter, et al., 1980), 后来发现了其中的微生物化石(Schopf & Walter, 1983)。尽管牛津大学一个研究小组质疑其生物形态特性(Brasier, et al., 2002), 但是长期以来, 西澳Pilbara叠层石被普遍认为是地球上最早的化石记录。

地质学家经过30多年的探索,

2016年取得新的突破: 一个澳大利亚科研团队在格林兰西南部发现了37亿年前的Isua叠层石(Nutman, et al., 2016)。这一发现将地球上最早的生命记录提前了2亿多年。

研究表明, Isua叠层石产于格林兰西南部广泛出露的一套变质沉积岩系中, 如图1(a)所示, 叠层石产于变质碳酸盐岩中, 1~4 cm厚, 具有肉眼可见的层理结构(图1(a)下部示意的



(a) ~37亿年前的格林兰Isua叠层石(“strom”)(Nutman, et al., 2016, Nature);  
(b) ~3.5亿年前的澳大利亚Pilbara叠层石(图片来源: Wikipedia);  
(c) 远古叠层石中的微生物化石(Schopf & Walter, 1983)

图1 地球上最早的古生物记录

收稿日期: 2016-12-25; 修回日期: 2017-01-03

作者简介: 杨群, 研究员, 研究方向为古生物学, 电子邮箱: qunyang@nigpas.ac.cn

引用格式: 杨群. 2016年古生物学热点回眸[J]. 科技导报, 2017, 35(1): 86-95; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2017.01.010

“strom”)。这套沉积地层的地球化学成分、沉积交错层理以及含有风浪成因的角砾构造等特征表明,其形成条件为浅海沉积环境。研究者认为,Isua 叠层石的存在表明,格林兰西南的古老碳酸盐岩沉积物形成时期,即 37 亿年前,地球就存在生物固定环境中 CO<sub>2</sub> 的作用,当时地球微生物群已经高度多样化,可能代表或接近固体地球形成(大约 45 亿年前)后地球最早的沉积作用。

研究者采用以下证据论证了 Isua 叠层石的生物成因:1) 形态上两侧为陡坡,被白云质海洋沉积物超覆,反映了微生物生长特征;2) Isua 叠层石的多种形态与较年轻的叠层石形态相符;3) 伴生的原生低温白云岩,说明存在微生物作用;4) 叠层石中的微量元素特征(La 异常,似现代海洋的 R/Ho 比值),轻量稀土元素的缺失, Eu 正异常等,都与太古代正常化学沉积岩一致,可排除非生物成因的热泉沉积。Isua 叠层石的绝对年龄是由下伏的变火山岩(37.09 亿年)和上覆的石英岩与条带状铁矿变质岩(36.91 亿年)卡定的。

Isua 叠层石所代表的复杂沉积生态条件表明,生物固定大气 CO<sub>2</sub> 的作用的开始应该早于 37 亿年,这与基因分子钟预测的生物起源时间(>40 亿年)(Hedges, et al., 2002)可相互印证。

尽管 Isua 叠层石的发现引起了国际科学媒体的广泛关注,被普遍认为是一个重大突破,然而,这个研究成果有待于进一步开展生物形态学的验证。研究者需要进一步采用各种技术手段,对于目标岩石进行精细的微生物形态的剖析。如此古老的地球早期“叠层石状”的岩石构造是否可能为非生物成因? 预计将在未来早期生命研究领域,继续成为研究前沿和热点。

中国古生物学家在中国元古代(16~25 亿年前)地层中发现了大量的叠层石,但是尚未发现更加古老的太古代(25~40 亿年前)叠层石。由于元古代及更早的地层中缺乏宏体化石,因此,地层学家常常依据叠层石的形态学进行地层划分和对比(曹瑞骥,袁训来,2006)。迄今为止,太古代的叠层石主

要发现于澳大利亚、非洲南部、加拿大和格林兰岛,这些区域代表地球早期地壳形成并得以保存的地区。

## 1.2 华北发现地球上最早(15.6 亿年)的大型多细胞生物化石群

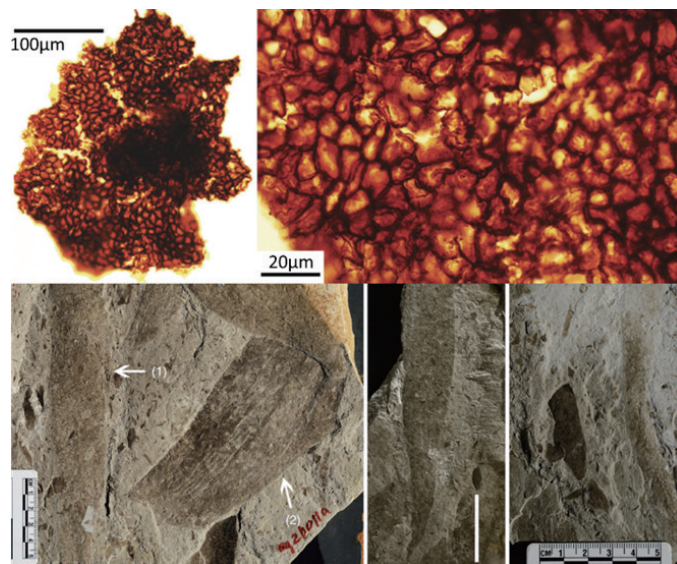
地球早期生命,大约距今 40~6 亿年,约 34 亿多年中,学术界长期认为是一段生物演化非常缓慢的时期。这个时期地球生物圈由微生物主导,仅发现一种宏体化石,被称为“卷曲藻”(Grypania)(Butterfield, 2015),很细的管状化石,直径小于 2 mm,长 1 cm 多,时代分布很长(6~18 多亿年前),可能属于细菌、菌群或藻类。距今 6 亿年以后的地球上出现了大量宏体化石,包括著名的伊迪卡拉生物群(约 5.7~5.4 亿年前)(Sprigg, 1947)、中国皖南发现的蓝田生物群(约 6 亿年前)(Yuan, et al., 2011; 袁训来,等,2016)等;距今 5.4 亿年的寒武纪开始,地球海洋生态系统全面建立,地球生物圈经历了古生代、中生代和新生代的最后演化。而寒武纪以前的生物界,由于化石的稀缺、保存程度差等原因,长期以来令人感到神秘不测。

2016 年 5 月,一个中国研究者主导的研究小组,公布了发现于河北省距今 15.6 亿年的大型多细胞生物化石群(图

2)。这一研究成果将地球上大型多细胞生物的出现时间提前了将近 10 亿年(Zhu S, et al., 2016)。

该化石群产于燕山山脉南麓大面积出露的“中元古代”沉积岩地层“高于庄组”。高于庄化石群以灰褐色有机碳质膜保存在岩石中,呈带状、舌状、楔形和长卵形等多种形态类型,最大的长达 28.6 cm,宽近 8 cm;部分标本具有底部固着器官。此外,含大化石群的岩石中,保存有精美的多细胞组织碎片。依据化石形态、多细胞组织结构等生物学特征及其与现代海洋带状藻类的比较分析,研究者认为,高于庄化石群代表一类具有形态分异的多细胞藻类生物,它们可能通过光合作用固着生活在距今 15.6 亿年前的浅海中。但是,这些古老真核多细胞生物与已知生物的关系尚不明了。采用拉玛光谱图显示的多细胞结构(图 2 上部)有待进一步深入分析和验证。高于庄大型化石群的绝对年龄是有上覆火山凝灰岩(15.60 亿年)和下伏火山岩(16.25 亿年)所限定的。

高于庄化石群与 6 亿年前的“埃迪卡拉纪”多细胞生物化石相比较,形态多样性和复杂程度要低得多。长期以来,学术界认为 8~18 亿年前的地球表层岩石圈、大气圈、水圈和生物圈维持



上部:细胞结构(拉玛光谱图);下部:有机碳质膜化石外部形态  
(图片来源: Nature Communications)

图2 高于庄大型多细胞生物化石(距今 15.6 亿年)

在近乎不变的“稳定”状态,因而,称之为“乏味的 10 亿年”(Boring Billion)(Cawood & Hawkesworth, 2014)。高于庄化石群的发现则表明,这 10 亿年中地球可能并不“稳定”,大型、形态多样的多细胞海洋生物的演化,必定伴随地球环境的响应演变,这与元古代地球板块构造演化历史及其环境演变相呼应(Roberts, 2013)。

值得一提的是,近年来,中国古生物学家在前寒武纪早期生命研究中取得了一系列在国际学术界产生重要影响的研究成果。包括:1)大约距今 6 亿年的蓝田生物群中复杂宏体多细胞生物大发现,被国际学术界认为是“打开了通向复杂多细胞生物早期演化的一个新窗口”(Naborne, 2011)。2016 年,中国科学院的一个早期研究团揭示了蓝田生物群化石的多个物种(Wan, et al., 2016)(图 3)。2)距今 5.8 亿年的贵州瓮安生物群,其中的胚胎、休眠卵及原始海绵(Yin, et al., 2015)的发现已经引起国际学术界的高度关注,2016

年,一个由中国科研人员领衔的国际团队又在瓮安生物群中发现了盘状卵裂动物胚胎化石(Yin, et al., 2016),这种卵裂方式是真后生动物的特征。3)中国三峡地区发现埃迪卡拉纪灰岩相特殊沉积类型的埃迪卡拉生物(Chen, et al., 2014),大约产于大约 5.4~5.5 亿年的灯影组碳酸盐岩地层,被称为石板滩生物群。

华南发现的一系列元古代晚期的重要化石群,将为探索动物的起源和早期演化这一困扰达尔文以及其他演化生物学家长达 150 多年的重要科学问题提供重要依据。从蓝田生物群、瓮安生物群到石板滩生物群,这一系列重要发现,将为建立多细胞生物和动物的演化模型,提供独一无二的重要依据。中国古生物学家已经在相当程度上主导了一个领域的进展,确立了中国古生物学家在这个领域的重要位置,同时,引领了早期生命研究的未来发展方向。

### 1.3 寒武纪大爆发中的新发现

20 世纪 80 年代开始的滇东南澄江

生物群(以及相关化石群)的研究成果,被誉为“20 世纪最重要的科学发现之一”,长期成为学术界研究寒武纪大爆发的热点。近年来,这项研究逐渐深入至各门类动物化石的复杂内部解剖结构的解密,常常需要各种现代研究手段(如扫描断层技术和化石生物的 3D 重建方法)。2016 年的代表性成果是:

中德研究小组(Liu, et al., 2016)采用显微扫描断层(micro-CT)影像技术,对澄江生物群中发现的微小节肢动物幼体(2 mm 长)进行了极为细致的观察和显微立体重建。所研究化石生物 *Leanchoilia* 是寒武纪早期出现的一类非常奇特、前端发育粗短大附肢(SGA, 图 4 上部左侧)的所谓 SGA 节肢动物,在澄江动物群中多见;但是以往研究完全依赖其成体形态(20~46 mm 长),而对其早期发育阶段一无所知。这项研究得到的幼体三维重建影像是如此完整清晰,以至于研究者发现了幼体后部一系列附肢发育原基(limb anlagen),其排列特点与甲壳动物(如虾、蟹)的后无节幼虫(metanauplii)后期非常相似。这一发现不仅为奇特的澄江生物 *Leanchoilia* 的系统位置提供了关键的发育生物学线索,说明节肢动物孵化后体节增长的发育方式根植于 5 亿多年前的寒武纪,同时为澄江动物群中大量灭绝生物门类的系统深入研究打开了一个新的视角。

另一项澄江动物群研究(Yang Jie, et al., 2016)为解密早期节肢动物中央神经系统(CNS)特征及其演化意义提供了重要依据。CNS 的演化在动物演化进程中至关重要。然而,迄今为止,我们并不知道节肢动物 CNS 的基本构型是什么,不清楚现代节肢动物共同祖先的神经学特征如何。要为此寻找历史证据,研究者自然将目光投向“寒武纪大爆发”的窗口——澄江动物群和华南广泛分布的寒武纪地层。研究者经过极为详尽的发掘和观测,发现了保存精美软体构造的昆明澄江虾(*Chengjiangocaris kunmingensis*)(属于泛节肢动物,抚仙湖虫大类,已全部灭绝),并识别了该化石物种的完美保存

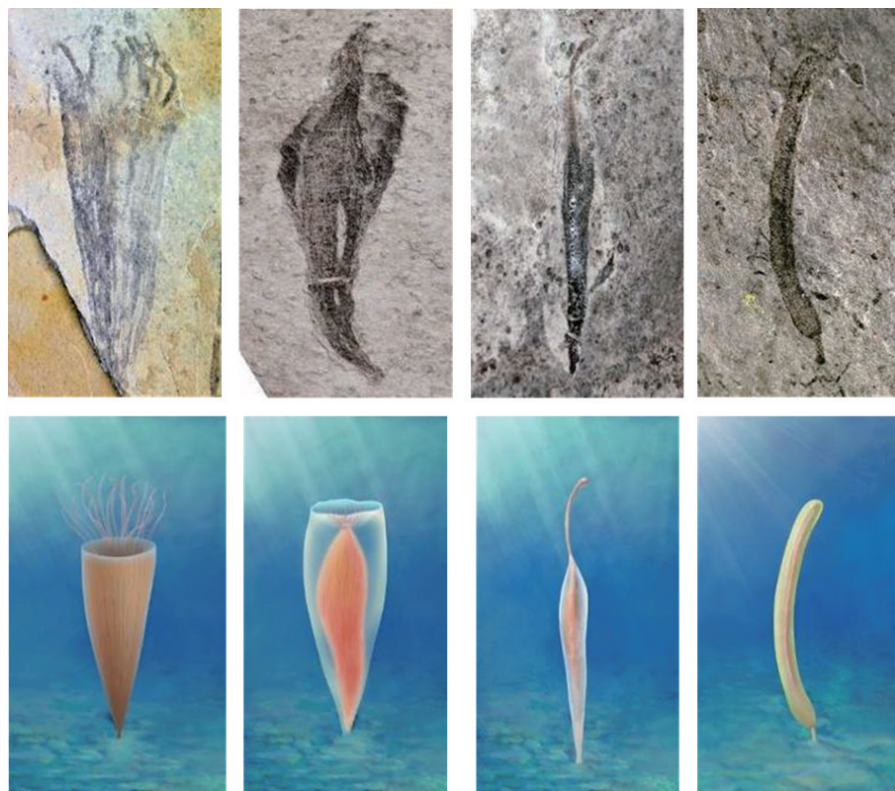
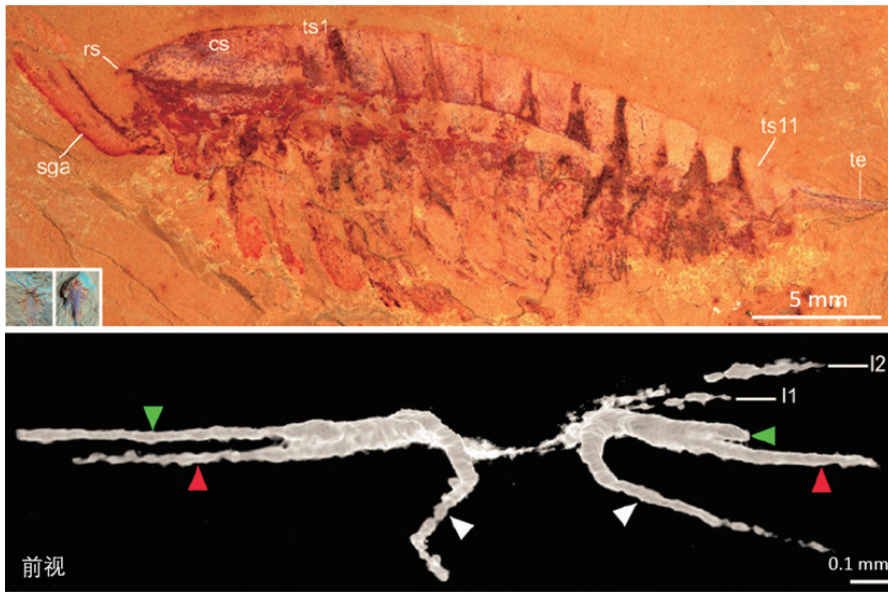


图3 蓝田生物群群(约 6 亿年前)中的动物化石(上部)及复原图(下部),  
这些动物的长度为 10 mm 至数十毫米  
(图片来源: *Journal of Paleontology*;《蓝田生物群》)



上部:成体和幼体(左下角嵌入图);下部:幼体的显微断层扫描影像  
(箭头指向不同附肢)(图片来源:PNAS)

图4 澄江动物群中的节肢动物(*Leancoilia illecebrosa*)

腹神经索(VNC),其上纵向密布的神经节和每每关联到附肢的二叉神经,其每一神经节严格对应一对腿肢,有类似于现生鳃曳类(一类海洋蠕虫)和有爪类(似节肢动物,又称“丝绒虫”)的大量外缘神经。VNC在无脊椎动物中的作用类似脊椎动物的脊索,是全身的运动控制系统,与脑相互配合,在动物演化中意义重大。研究者认为,本项成果说明泛节肢动物(包括节肢动物、有爪动物、缓步动物、曳鳃动物等)的原始VNC神经学特点可追溯到寒武纪,而这样的基本神经学建构在后来的缓步类(也称“水熊”,多属小型土壤动物)和真节肢动物(具分节附肢和几丁质表皮、甲壳类、多足类和螯肢类)中发生了次生演化丢失。

## 2 琥珀中的特异保存化石精彩纷呈

琥珀是植物树脂经过化石化过程而形成的一种遗迹化石,最早的地质记录可追溯到石炭纪晚期(约3.2亿年前)。由于琥珀的特殊结构和形成过程,对于许多难以在地层中保存的古生物及其易损的组织与身体组件而言,琥珀是极好的埋藏环境。琥珀作为一种

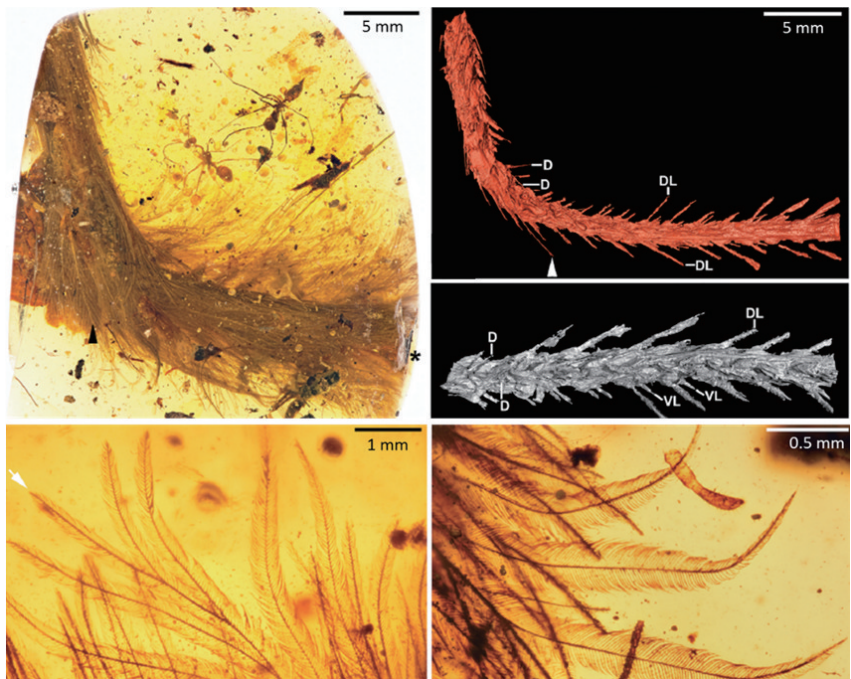
特异埋藏沉积物,对于重建远古生态环境和古生物类群极为重要。琥珀中的化石成为2016年古生物领域热点中的热点(Cai, et al., 2016; Daza, et al., 2016; Huang, et al., 2016; Poinar and Struwe, 2016; Zheng, et al., 2016),尤其

是地质历史时期动植物的多样性和古生态方面的新发现。

### 2.1 琥珀中的恐龙尾巴及精美的羽毛

一个由中国古生物学家领衔的多国研究小组公布了一个惊人的成果(Xing, et al., 2016a)——白垩纪中期(大约距今99百万年)的琥珀中发现带原始羽毛的恐龙尾部,古老精美的羽毛与尾椎骨伴随,几近活体(图5),震惊了学术界和公共媒体。这项成果首次提供了非鸟恐龙骨骼和羽毛的直接关系,为揭示羽毛的起源和演化提供了关键证据。该琥珀化石来自缅甸白垩纪中期的地层中。

所发现的恐龙尾部是一个仅为3.67 cm长的小片段。由于表面覆盖厚厚的表皮和羽毛,所以研究者采用3D断层扫描技术,探测内部骨骼的构成。他们发现,这个尾部片段内含8个尾椎骨,和鸟类不同的是,这些尾椎都是分离而不是愈合的,说明生活时可作鞭状弯曲。研究者根据骨骼形态推测,这些尾椎应该属于一个15~25个(或更多)的尾椎骨构成的尾巴的中段,它的主人是一种小型、两腿行走的虚骨类恐龙(霸王龙即属于此类)的幼体。



左上:琥珀中的恐龙尾部与昆虫化石;右上:恐龙尾部3D重建图  
(字母代表尾部羽毛的羽轴);下部:显示恐龙羽毛精细结构(图片来源:Current Biology)

图5 缅甸琥珀(大约距今1亿年)中的带毛恐龙的尾部羽毛

研究表明,这块保存非常精致的羽毛形态学特征的标本,其羽毛特点是:羽轴纤细易弯曲(与现代鸟类强壮的羽轴不同),羽枝和羽小枝在羽轴的腹背和侧面均匀分布(似鸟类的廓羽)。这些特征说明,这个恐龙的羽毛类似于装饰性的羽毛而不适合于飞翔。

尽管白垩纪琥珀中的羽毛已在世界多处发现,但是,同时保存精美羽毛和骨骼的标本是从未有过的珍贵发现。这一重要发现,说明羽毛的起源并不与飞行必然相关。应当指出,中国科学家在辽西热河生物群中发现了大量白垩纪带羽毛的恐龙化石,但是,羽毛的保存都是压扁状态,难以辨认羽毛的形态结构。琥珀中特异保存的标本,对于非鸟类恐龙羽毛形态学研究以及鸟类羽毛的起源具有特别重要的意义。

相关的国际研究小组(Xing, et al., 2016b)还报道了白垩纪缅甸琥珀中的鸟类精美羽毛。

## 2.2 琥珀化石揭示昆虫伪装行为、社会化等生态的远古起源

在漫长的地质历史中,昆虫演化出不同的伪装术,例如拟态、保护色。其中,极少数昆虫可以主动利用环境中的

各种材料遮盖体躯,达到融入环境的伪装效果(覆物行为)。覆物行为是昆虫伪装术中最奇特、最复杂的一类,需要昆虫同时具有辨别、采集、携带材料的能力和形态学适应。该行为的起源问题一直由于缺乏古生物记录而难以解决。2016年,中国科学院科研人员领衔的研究小组在1亿年前的琥珀中发现了大量证据,表明在有花植物大辐射之前已有至少3大类昆虫独立演化出覆物行为(Wang, et al., 2016)(图6)。这些琥珀标本来自于缅甸、法国和黎巴嫩,研究者从30万枚琥珀中,发现有伪装行为的昆虫标本39枚,包括6种形态类型,分属三大类昆虫(草蛉幼虫、蚊蛉幼虫和猎蝽)。尽管这三大类昆虫都具有相似的伪装行为,但它们采取了不同的演化路线,各自独立演化出一套特化的采集行为和形态结构,代表了典型的行为趋同演化。

研究表明,缅甸琥珀中蚊蛉总科幼虫利用砂粒、土壤尘粒、各类植物碎屑、碳化的植物茎秆碎片;猎蝽幼虫利用土壤尘粒、各类植物碎屑。伪装物分析结果表明这些昆虫主要栖息于地面表层,伪装物不仅减弱了虫体与背景差异(视

觉伪装),可能也掩盖了虫体的气味(化学伪装)。以往研究仅发现一例中生代昆虫拟态行为,本研究显示,中生代昆虫伪装拟态行为已经广泛存在。

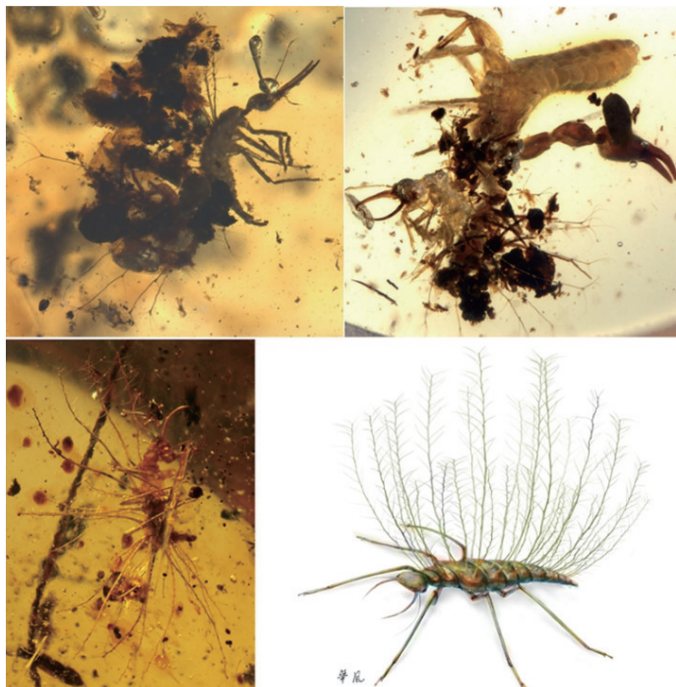
另一个研究小组(Huang, et al., 2016)从缅甸琥珀中发现一种特殊微小昆虫(古啮虫,仅2 mm大小),其体内含有大量紫树花粉,该昆虫的特殊过滤型口器非常适合吸食微小花粉粒(直径~10 μm),为研究昆虫与被子植物协同演化提供了极好的古生物资料。

此外,一个法国研究小组(Garrouste, et al., 2016)报道了更早地质时期昆虫拟态行为的证据,他们发现并分析了法国东南部采集的二叠纪红层中的昆虫化石(一种螽斯)的形态特征,推测最早的昆虫拟态行为(形态模仿它们栖息的植物叶子)可追溯到二叠纪中期(约大于距今2.7亿年)。

## 3 中生代羽毛颜色的分子证据

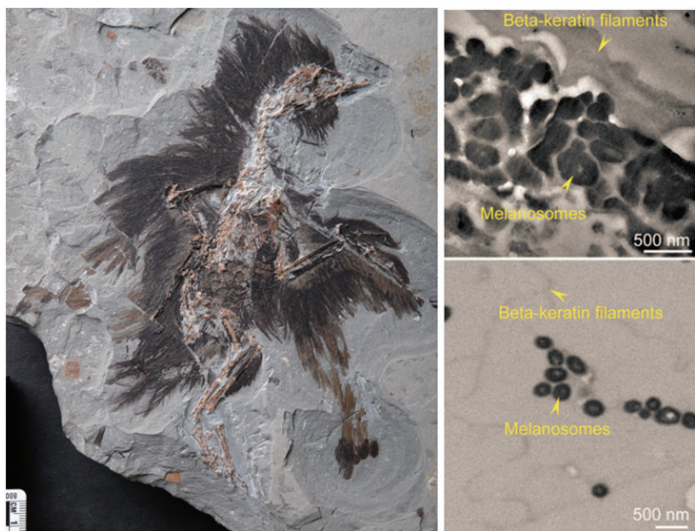
自从中国古生物学家领衔的国际团队发现中国白垩纪恐龙和鸟类羽毛的黑色素体(含有色素的细胞内构造)(Zhang, et al., 2010)并提出与羽毛颜色相关的假说后,中生代非鸟恐龙与鸟类的羽毛颜色已成为一个研究热点(Koschowitz, et al., 2014)。显然,羽毛起源于鸟类出现之前的非鸟恐龙中,而且早期羽毛的作用显然与飞行无关。但是关于羽毛颜色的证据相当有限。

2016年出现了新的突破。中国科学院领导的一个跨学科研究小组组成的国际团队(Pan, et al., 2016),采用扫描和透射电子显微镜及免疫荧光、免疫电镜等超显微结构和元素分析与生化技术,详细研究了来自河北丰宁白垩纪的一块保存精美的鸟类化石(始孔子鸟,距今约1.3亿年)(图7),首次从分子层面证实了β角蛋白和色素体在化石羽毛中的存在,将β角蛋白在化石中的保存时代从之前的约7500万年前,向前推进了至少5000万年。研究者认为,以往对化石羽毛色素体的分析还主要局限于微观形态学的对比。但是,色素体本身在大小和形态与细菌十分相似,因此,如何用化学方法准确区分色



右下图:白垩纪草蛉幼虫的重建图(图片来源: Science Advances)

图6 琥珀中的拟态昆虫(草蛉幼虫)



图中箭头:Beta-keratin filaments=β角蛋白丝;Melanosomes=色素体  
图7 始孔子鸟标本(左图)与羽毛的超微电子显微镜影像(右图)(图片来源:PNAS)

素体与微生物成为关键。而本研究发现了羽毛化石中颇具争议的纳米级微体结构被β角蛋白包裹,证实羽毛中微小颗粒是色素体,而非细菌。此项研究对更好地认识远古化石中的软组织结构、化石分子的保存以及羽毛超微结构的演化具有重要意义。

另一个美、中研究小组(Petaya, et al., 2016)报道了来自辽西九佛堂组地层中的早期鸟类(渤海鸟科)新标本(大约距今1.2亿年),采用扫描电子显微镜和拉玛光谱技术,分析了羽毛色素体的形态分布以及黑素的拉玛光谱特征,比较现代多种鸟类羽毛的相关参数,对1.2年前的鸟的羽毛进行颜色重建,结果表明,该个体(介于幼体和成体之间)的羽毛具有炫丽的色彩。研究者推测(Koschowitz, et al., 2014),中生代鸟类和带毛恐龙的炫丽羽毛颜色反映了它们的视觉特征,而且应当受到了视觉演化的驱动。

#### 4 志留纪古鱼新发现与真骨鱼多样性起源之谜

上下颌是从鱼到人的全部有颌脊椎动物的共同特征。人的上下颌骨的起源可以一直追溯到原始硬骨鱼祖先中,它们经过了曲折复杂的演化历程。2013年,中国科学院一个研究小组(Zhu Min, et al., 2013)在云南省曲靖

古老的志留纪地层中发现“初始全颌鱼(Entelognathus primordialis)”(约距今4亿多年,潇湘动物群),它既保持着盾皮鱼类(最原始有颌脊椎动物)的身体形态,且出现了硬骨鱼纲(亦称硬骨脊椎动物,包括陆生脊椎动物和水生的硬骨鱼类)的典型颌部结构,即发现了介于这两大类群之间的“演化缺失环节”。然而,盾皮鱼式的原颌与硬骨鱼式的全颌的演化关系却并不清楚。

盾皮鱼类是泥盆纪(大约4.19~3.59亿年前)“鱼类时代”占统治地位的水生脊椎动物,身体覆盖着大块骨板,在距今3.59亿年的泥盆纪末突然灭绝。取而代之的是更进步的硬骨鱼类(包括辐鳍鱼、肉鳍鱼两大类)和软骨鱼类(包括鲨鱼等)。辐鳍鱼(当今绝大多

数鱼类)和肉鳍鱼分别成为后来地球水域和陆地的征服者;肉鳍鱼中的一支登上陆地,演化出包括人类在内所有的陆生脊椎动物。为了揭示这些脊椎动物类群的远祖是如何关联的,就必须走进时间的深处——志留纪(距今4.19~4.43亿年)。中国科学院研究团队在云南曲靖发现的潇湘动物群显然是一个志留纪失落的古鱼“王国”。这些古鱼不但时代久远,而且形态古怪,甚至无法在世界其他地方找到相似的种类,它们属于一些从未进入过科学界视野的全新类群。

2016年,中国科学院的研究团队公布了一个新发现——来自潇湘动物群的长吻麒麟鱼(Qilinyu rostrate)(Zhu Min, et al., 2016)。研究者采用高精度CT扫描技术,构建该化石的3D模型后发现,麒麟鱼和全颌鱼一样,具有上颌骨与前上颌骨组成的上颌,但是,还没有包裹着下颌底部的一系列骨片,而只有一块下颌骨(图8)。研究者认为,麒麟鱼的颌骨形态处于全颌鱼和其他更原始盾皮鱼类之间的位置,它有一副“不完全的全颌”;它既拥有能明确无误地将它归入全颌盾皮鱼类的特征,又在很多地方与其它初始全颌鱼有很大不同。这项成果填充了硬骨鱼式的全颌与盾皮鱼式的原颌两种状态之间的形态学鸿沟,并首次提出全颌盾皮鱼类与硬骨鱼类的上颌骨、前上颌骨及齿骨与原颌盾皮鱼类的颌部骨板是同源的理论,将人类的颌骨向前一直追溯到最原始的有颌脊椎动物——原颌盾皮



图8 长吻麒麟鱼标本(左图)(图片来源:Science)及其生态复原图(右图)(图片来源:IVPP)

鱼类中。

现代海洋和淡水中的鱼类(多达29000多种)绝大多数属于真骨鱼,起源于大约2.6亿年前(二叠纪)的辐鳍鱼类,而现代真骨鱼的高度多样性曾被达尔文以来的进化生物学家归因于它们在演化中经历了快速形态革新所致。2016年,一个美、英、澳研究小组发表了一个有趣的研究成果(Clark, et al., 2016),表明实际情况并非那么简单,研究者认为上述结论的问题是由于忽视化石数据而受到现代物种数据牵引所造成的变差。该研究详细分析了2.6亿年(二叠纪)至白垩纪早期大约1.6亿年的新鳍鱼类(neopterygians, 包括真骨鱼和全骨鱼类,后者当前仅剩少数“活化石”物种)化石记录。系统进化树分析显示,真骨鱼在早期演化中并不比全骨鱼显示更加高的形态分化速率;相反地,晚白垩世以前的全骨鱼的形态演化速率等于或高于真骨鱼类,这与前者后来成为孑遗类群的情况并不相关。该研究发现,真骨鱼类在演化上出现了异时发生现象,即中生代的早期演化支经历了快速形体演化,而现代的冠部类群(进化树的顶部)在白垩纪以后发生了快速形态演化。这项研究还采用了基因组数据加以印证,是古生物学与现代分子系统学交叉的一个很好的例子。剩下的问题是,全骨鱼为什么在新生代的演化中落败而仅留下孑遗物种?

## 5 古植物学:4.1亿年前的植物根系与化石植物细胞水平的研究

陆地生态系统的起源和早期演化是地球演化史中一个重大科学问题。植物是陆地生态系统中的主角,但是,它们的早期化石记录十分稀少。树木和森林的化石记录开始于泥盆纪中期(距今约3.83~3.93亿年)。最近,北京大学一个研究团队(Xue et al., 2016)在云南发现了泥盆纪早期(4.1亿年前)的植物根系化石,为探讨陆地生态系统的早期历史提供重要作证,揭示了早期维管植物(具有木质部的高等植物)在促进土壤圈形成以及增强地貌稳定性

方面可能发挥了重要作用。

维管植物在志留纪—泥盆纪时期成功占领陆地,奠定了后续陆地生态系统的基础,对地球系统产生了深远的影响。植物的地下组织(根或根状茎)是它们与外部环境相互作用的直接媒介。然而,早期植物的根或根状茎化石极为罕见,对早期植物与土壤相互作用的认识缺乏证据。研究人员从云南早泥盆纪世“徐家冲组”地层的河流沉积物中,鉴别出代表洪泛平原上发育古老的红色古土壤,并从中分辨出植物根系化石,被解释为属于原始石松植物——镰蕨(Drepanophycus)的根状茎。镰蕨为数十厘米高的草本植物。研究者发现,镰蕨可通过地下的根状茎克隆生长,形成庞大的长寿克隆体,在每立方米古土壤中,根状茎的总长度可达800~1300 m,它们重复分枝,形成复杂的网状结构。研究者认为,庞大的根状茎网状系统可增进河流沉积物的抗侵蚀能力、促进成土作用,从而增强河流地貌的稳定性、提高早期土壤的固碳能力。因此,研究者认为,在植物登陆初期,克隆生长是原始的维管植物作用于地球系统的一种重要机制。4亿多年以来,根状茎克隆生长普遍存在于各类植被和陆地环境中,但它们的地质意义

却常被人们所忽视;在现代生态系统中,克隆植物仍起着非常重要的作用,如沙丘上的沙鞭(*Psammochloa villosa*)和常见的竹子。

另一项化石植物根系研究的重要成果是由一个牛津大学的研究小组(Hetherington, et al., 2016)完成的,他们从石炭纪煤系地层(3.2亿年前)中发现的植物根系的根尖上,采用化石切片技术,揭示了可以自我更新的干细胞组织,说明该植物在被掩埋的时候,还处于生长阶段。这是目前已知最早的植物根部干细胞的证据。这个发现说明,植物根系分生组织的生长机理从4亿多年前至今是保守的。

## 6 古DNA 揭示尼安德特人与智人的基因交流

研究表明,智人大约20万年前起源于非洲,当前生活在欧亚大陆的智人来自于约6万年前从非洲迁移出来的一个分支。尼安德特人是智人的近亲,两者大约在50多万年前成为两个演化分支(图9)。尼安德特人一直居住在欧亚大陆上,直到大约4万年前灭绝。

一个多国研究小组(Kuhlwilm, et al., 2016)运用多种遗传分析方法,确定了大约10万年前尼安德特人和现代

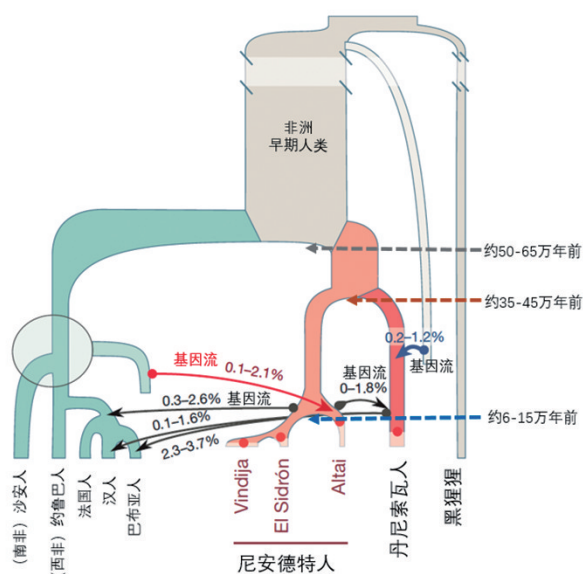


图9 智人与早期人类演化分歧时间和基因流示意,红色分支代表已经灭绝早期人类(图片来源:Nature)

人之间发生了基因交流,突破已有认知,在国际学术界和公共媒体引起大的反响。

这项研究采用古DNA手段,首次证明智人可能很早离开了非洲迁移到欧亚大陆,并与欧亚大陆的古人类发生多次基因混合,其中多个移居欧亚大陆的早期智人分支自然灭绝。分子钟测算表明,这次发现的基因混合时间(图9红色箭头)应该早于当今欧亚人的祖先从非洲迁出的时间。这一突破性的发现是基于对阿尔泰山脉丹尼索瓦洞发现的“阿尔泰尼安德特人”的基因分析。研究表明,从阿尔泰尼安德特人遗骸中分离的古DNA中含有现代人类基因,而来自欧洲两个不同的尼安德特人的古DNA序列及与阿尔泰尼安德特人同一洞穴的丹尼索瓦人均缺乏与现代人类基因交流的痕迹。种群模型评估表明,大约有1%~7%的早期现代人基因贡献给了阿尔泰尼安德特人的祖先。研究者认为,这群早期现代人可能来自于早期非洲智人的一支(图9蓝色分支的右上小分支)。通过比较现代人和阿尔泰尼安德特人的基因,研究人员进一步计算出上述基因混合的发生时间为距今10~23万年,早于之前测定的尼安德特人基因渗透到欧亚现代人的时间(4.7~6.5万年前, Sankararaman, et al., 2012)。可以推测,这个与阿尔泰尼安德特人发生基因交流的早期智人

分支,必定是后来自然消亡了。这个灭绝的早期智人大约在20万年前与其它智人分离。问题是,他们在何地遇到了尼安德特人,目前还没有确切证据。

与之相关的一项重要研究(Fu, et al., 2016)分析了史前欧洲人的古基因组信息(距今7000~45000年),据此描绘出欧洲史前人居群替代和人口数量变化与末次冰期消长之间的密切关联。这一成果在大规模国际合作、先进实验技术、大数据分析以及这些技术在人类居群演化中的应用方面,将成为未来相关领域创新性研究的典范。

## 7 结论

回顾2016年国内外古生物领域的研究工作,尽管有影响的新发现和重要进展星罗棋布,但显现了若干个关键词:3D重建、分子和细胞水平的分析/观察技术、琥珀化石、前寒武纪宏体生物、澄江动物、热河生物。其他观察者也许会看到其他关键词。这些关键词似乎已经渗入较大研究区块。澄江动物、热河生物群已经很长时间成为本领域的研究热点,其热度将会持续。琥珀特异埋藏化石是近年兴起的新热点。鉴于古生物学是一门跨学科领域,分支学科和新兴前沿方向众多,本文所涉及的热点研究成果之样本无法覆盖不同学科方向和跨学科领域,观点偏颇在所难免。

2016年发生的一些重要事件值得一提。国际古生物学会理事会在北京召开,研讨了加强国际合作、促进国际组织在人才选拔、化石保护及进一步发挥中国古生物学会在国际组织中的作用等议题。中、德古生物学会第一次双边会议于2013年在德国召开,会议成果——两本论文专辑于2016年正式问世(Reitner, et al., 2016; Yang Qun, et al., 2016),这亦引出第二次中德双边会议将于2017年在中国召开,会议主题是“关键生物事件与演化创新”(Critical events and evolutionary innovations)。国家自然科学基金会与英国自然环境研究理事会合作研究项目“生物圈演化、地质历史转折期与恢复力(Biosphere Evolution, Transitions & Resilience)”于2016年正式启动。2016年,英国皇家学会在该学会会刊(Phil. Trans. R.S. B)组织了两部主题专辑(Ezard, et al., 2016; Yang & Dopngue, 2016),围绕古生物学与现代生物学的交叉联合,分别从生物多样性演化和远古生物类群分化时间之角度,探索地球生物演化历史细节,涉及更多理论、方法和现代生物学数据。以上国际学术事件和2016部分研究热点,虽然完全不能以点带面,但也许预示着未来古生物学领域发展方向中的某些重点。

## 参考文献(References)

- [1] 曹瑞骥, 袁训来. 叠层石[M]. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2006: 381.
- [2] 袁训来, 万斌, 关成国, 等. 蓝田生物群[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2016: 1-138.
- [3] Brasier M D, Green O R, Jephcoat A P, et al. Questioning the evidence for earth's oldest fossils[J]. Nature, 2002, 416: 76-81.
- [4] Cai Chenyang, Leschen R A B, Liu Y, et al. First fossil jacobsoniid beetle (Coleoptera): Derolathrus groehni n. sp. from Eocene Baltic amber[J]. Journal of Paleontology, 2016, 89: 762-767.
- [5] Cawood P A, Hawkesworth C J. Earth's middle age[J]. Geology, 2014, 42(6): 503-506.
- [6] Chen Zhe, Zhou C, Xiao S, et al. New Ediacara fossils preserved in marine limestone and their ecological implications[J]. Scientific Reports, 2014, 4: 4180; doi: 10.1038/srep04180.
- [7] Clarke J T, Lloyd G T, Friedman M. Little evidence for enhanced phenotypic evolution in early teleosts relative to their living fossil sister group[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2016, 113: 11531-11536.
- [8] Daza J D, Stanley E L, Wagner P, et al. Mid-cretaceous amber fossils illuminate the past diversity of tropical lizards[J]. Science Advances, 2016, 2(3): e1501080.
- [9] Ezard T H G, Quental T B, Benton M J. Theme issue "The regulators of biodiversity in deep time"[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 2016, 371(1691): 20150216.
- [10] Fu Qiaomei, Posth C, Hajdinjak M, et al. The genetic history of Ice Age Europe[J]. Nature, 2016, 534: 200-205.
- [11] Garrouste R. Insect mimicry of plants dates back to the Permian[J]. Nat Commun, 2016, 7: 13735.

- [12] Hedges S B. The origin and evolution of model organisms[J]. *Nature Reviews: Genetics*, 2002, 3: 838–849.
- [13] Hetherington A J, Dubrovsky J G, Dolan L. Unique cellular organization in the oldest root meristem[J]. *Current Biology*, 2016, 26 (12): 1629–1633.
- [14] Huang Diying, Bechly G, Nel P, et al. New fossil insect order Permopsocida elucidates major radiation and evolution of suction feeding in hemimetabolous insects (Hexapoda: Acercaria)[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 23004.
- [15] Koschowitz M–C, Fischer C, Sander M. Beyond the rainbow[J]. *Science*, 2014, 346: 416–418.
- [16] Kuhlwilm M, Gronau I, Hubisz M J, et al. Ancient gene flow from early modern humans into Eastern Neanderthals[J]. *Nature*, 2016, 530: 429–433.
- [17] Liu Yu, Melzer R R, Haug J T, et al. Three-dimensionally preserved minute larva of a great-appendage arthropod from the early Cambrian Chengjiang biota[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, 113: 5542–5546.
- [18] Manhès G, Allègre C J, Dupré B, et al. Lead isotope study of basic-ultrabasic layered complexes: Speculations about the age of the earth and primitive mantle characteristics[J]. *Earth and Planetary Science Letters*, 1980, 47(3): 370–382.
- [19] Min Zhu, Yu Xiao-bo, Ahlberg P E, et al. A silurian placoderm with osteichthyan-like marginal jaw bones[J]. *Nature*, 2013, 125: 188–193.
- [20] Narbonne G M. Evolutionary biology: When life got big[J]. *Nature*, 2011, 470 (7334): 339–340.
- [21] Nutman A P, Bennett V C, Friend C R L, et al. Rapid emergence of life shown by discovery of 3700 million year old microbial structures[J]. *Nature*, 2016, 53: 535–538.
- [22] Pan Yanhong, Zheng Wenxia, Moyer A E, et al. Molecular evidence of keratin and melanosomes in feathers of the Early Cretaceous bird *Eoconfuciusornis* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 2016, 113: E7900–E7907.
- [23] Perrichot V, Wang Bo, Engel M S. Extreme morphogenesis and ecological specialization among Cretaceous basal ants[J]. *Current Biology*, 2016, 26: 1468–1472.
- [24] Peteya J A, Clarke J A, Li Quanguo, et al. The plumage and colouration of an enantiornithine bird from the early cretaceous of china[J]. *Palaeontology*, 2016, 60: 55–71.
- [25] Poinar G P Jr, Struwe L. An asterid flower from neotropical mid-Tertiary amber[J]. *Nature Plants*, 2016, 2: 16005.
- [26] Reitner J, Yang Qun, Yong-dong Wang. Palaeobiology and Fossil Lagerstätten: A tribute and memorial to Adolf Seilacher[J]. *Paläontologische Zeitschrift*, 2016, 90(2):191–447.
- [27] Roberts N M W. The boring billion? —Lid tectonics, continental growth and environmental change associated with the Columbia supercontinent[J]. *Geoscience Frontiers*, 2013, 4(6): 681–691.
- [28] Sankararaman S, Patterson N, Li H, et al. The date of Interbreeding between Neandertals and modern humans[J]. *PLoS Genet*, 2012, 8(10): e1002947.
- [29] Schopf J W, Walter M R. Archean microfossils: New evidence of ancient microbes[C]// Schopf J W, Eds. *Earth's earliest biosphere*. Princeton, Princeton University Press, 1983: 214–239.
- [30] Sprigg R C. Early Cambrian "jellyfishes" of Ediacara, South Australia and Mount John, Kimberly District, Western Australia[J]. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 1947, 73: 72–99.
- [31] Walter M R, Buick R, Dunlop J S R. Stromatolites 3400–3500 Myr old from the North Pole area, Western Australia[J]. *Nature*, 1980, 28: 443–445.
- [32] Wan Bin, Yuan Xunlai, Chen Zhe, et al. Systematic description of putative animal fossils from the early Ediacaran Lantian Formation of South China[J]. *Palaeontology*, 2016, 59(4): 515–532.
- [33] Wang Bo, Xia Fangyuan, Engel M S, et al. Trash-carrying camouflage among diverse lineages of Cretaceous insects[J]. *Science Advances*, 2016, 2: e1501918.
- [34] Xing Lida, McKellar R C, Wang Min, et al. Mummified precocial bird wings in mid-Cretaceous Burmese amber[J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 12089.
- [35] Xing Lida, McKellar R C, Xu X, et al. A feathered dinosaur tail with primitive plumage trapped in Mid-Cretaceous Amber[J]. *Current Biology*, 2016, 26: 1–9.
- [36] Xue Jinzhuang, Deng Zhenzhen, Huang Pu, et al. Belowground rhizomes in paleosols: The hidden half of an Early Devonian vascular plant[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, 113 (34): 9451–9456.
- [37] Yang Jie, Ortega-Hernández J, Butterfield N.J et al. Fuxianhuiid ventral nerve cord and early nervous system evolution in Panarthropoda[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, 113: 2988–2993.
- [38] Yang Qun, Wang Yong-Dong, Mike Reich, et al. Systematics and biodiversity of fossil Lagerstätten: Proceedings for joint conference of the Paläontologische Gesellschaft and the Palaeontological Society of China[J]. *Palaeoworld*, 2016, 25(2): 135–332.
- [39] Yang Z H, Donoghue P. Discussion meeting issue "Dating species divergences using rocks and clocks"[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2016: 371(1692).
- [40] Yin Zongjun, Zhu M, Bottjer D J, et al. Meroblastic cleavage identifies some Ediacaran Doushantuo (China) embryo-like fossils as metazoans[J]. *Geology*, 2016, 44(9): G38262.1.
- [41] Yin Zongjun, Zhu M, Davidson E H, et al. Sponge grade body fossil with cellular resolution dating 60 Myr before the Cambrian[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2015, 112(12): E1453–1460.
- [42] Yuan X, Chen Z, Xiao S, et al. An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes[J]. *Nature*, 2011, 470 (7334): 390–393.
- [43] Zhang Fucheng, Kearns S L, Orr P J, et al. Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds[J]. *Nature*, 2010, 463: 1075–1078.
- [44] Zheng D R, Wang B, Jarzembowski E A, et al. *Burmadsagroninae*, a new subfamily (Odonata: Zygoptera: Dysagrionidae) from mid-Cretaceous Burmese amber[J]. *Cretaceous Research*, 2016, 67: 126–132.

[45] Zhu Min, Ahlberg P E, Pan Zhaohui, et al. A Silurian maxillate placoderm illuminates jaw evolution[J]. Science, 2016, 354 (6310): 334–336.

[46] Zhu S, Zhu M, Knoll A H, et al. Decimetre-scale multicellular eukaryotes from the 1.56 billion year old Gaoyuzhuang Formation in North China[J]. Nature Communications, 2016, 7:11500; doi: 10.1038/ncomms11500.

## A sample of hot research topics in paleontology in 2016

YANG Qun

LPS; Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, CAS, Nanjing 210008, China

**Abstract** The year of 2016 witnessed a number of research frontier advances in paleontology, including discoveries of the earliest fossil records (e.g., 3.7 Ga stromatolites, 1.56 Ga macro-multicellular orgasms, and new Ediacaran animals described), meticulously preserved feathered dinosaur tails and special insects in ambers, new Silurian fishes, Early Devonian plant root system, and ancient DNA revealing archaic modern human's genetic input to the Neanderthals, among others. It is noted that prominent contributions were made by Chinese paleontologists.

**Keywords** paleontology; earliest fossil records; superb fossils in ambers; ancient DNA

(责任编辑 陈广仁)