

文章编号 1001-8166(2003)06-0863-07

云南的早期脊椎动物化石研究

赵文金, 朱 敏

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘 要 我国云南是世界上早期脊椎动物化石的重要产地, 古生代中期的鱼类不仅门类齐全, 而且大多出现时代早, 地区性属种多, 其中不少化石材料如今已成为探讨如脊椎动物起源、硬骨鱼类起源、四足动物起源等一系列生命史中重大课题的关键资料。主要对古生代中期云南早期脊椎动物化石的研究做一个系统、全面的回顾与总结, 并在此基础上对未来有关研究的重点与方向进行了展望。在探索生物演化格局的同时, 不仅要加强对演化机制、环境以及古地理背景的研究, 而且更要强调多学科交叉与融合, 充分利用我国古生代中期丰富的鱼类化石资料, 在早期脊椎动物系统演化、古地理与古气候等方面做出原创性的成果。

关 键 词 早期脊椎动物; 志留纪—泥盆纪; 云南
中图分类号: Q915.86 文献标识码: A

尽管脊椎动物在距今 5.3 亿年的早寒武世就已出现^[1,2], 但这些原始的鱼形动物在很长一段时间里并未得到发展, 直到志留纪古鱼类才开始了分化, 并在泥盆纪达到了演化的鼎盛。在生物演化史上, 泥盆纪常被称为“鱼类时代”。目前, 全球志留纪鱼类化石的大量发现, 已使我们能够将“鱼类时代”推前至志留纪。本文主要对志留纪和泥盆纪期间云南早期脊椎动物化石的研究做一个系统、全面的回顾, 并展望未来有关研究的重点与方向。

1 研究史

云南志留纪和泥盆纪的鱼类化石已有 90 余年的研究历史。早在 1907 年, 法国人满苏(Mansuy)就曾报道了产自华宁盘溪地区古生代中期的鱼类化石, 但这些化石由于保存的原因而不能鉴定到属种, 因而满苏对其并未给出详细的描述, 也未附化石图版。后来在这一地区, 3 种短胸节甲鱼类和一些棘鱼类鳍刺先后被发现并进行了详细的描述^[3-5]。

1912 年, 满苏^[6]又在另一篇文章中报道了昆明北寻甸地区的中生代鱼类化石, 并附有 2 幅化石图版。限于化石的保存状况以及当时较低的古生物学与地层学研究水平, 他把这 2 个鱼类化石归为盾皮鱼类, 同时认为可能类似胴甲鱼类的星鳞鱼(Asterolepis)或沟鳞鱼(Bothriolepis); 而产出化石的黄色石英砂岩则被归属于志留纪的沉积。从化石图版来看, 当年满苏所描述的鱼类化石属于胴甲鱼类无疑, 其纹饰更像沟鳞鱼; 从其所描述的地层来看, 鱼类化石的产出层位应为中泥盆世海口组。这是对云南地区古生代鱼类化石进行较为详细研究工作的开始。

丁文江在 1913 年于云南沾益翠峰山古生代地层中也曾发现过泥盆纪鱼类化石(当时认为是“Cephalaspis”), 但未予以描述报道。实际上, 自满苏^[6]1912 年之后一直到 1935 年期间, 有关云南地区早期脊椎动物化石的研究是一个空白。1936—1945 年, 有关志留纪及泥盆纪鱼类化石的报道也寥寥无几, 仅在几篇文章中提及云南东部地区志留纪

收稿日期 2003-01-03; 修回日期 2003-06-10.

* 基金项目 国家重点基础研究发展规划项目“重大地史时期生物的起源、辐射、灭绝和复苏”(编号: G200077704) 科技基础性工作专项资金项目“中国典型地层剖面的立典研究”(编号: 2001DEA20020-5); 国家杰出青年科学基金项目“中国古生代脊椎动物起源演化与古动物地理综合研究”(编号: 49925204) 及 IIGCP491 项目资助。

作者简介 赵文金(1968-) 男, 辽宁锦州人, 副研究员, 主要从事早期脊椎动物化石与古环境、古地理方面的研究。
E-mail: zhaowjin@263.net 或 zhaowenjin@ivpp.ac.cn

晚期地层中含有鱼类化石^[7-9]。

1948 年,刘东生^[10]详细记述了产自云南弥勒西龙镇地区下泥盆统的多瘤亚洲棘鱼(1978 年,Denison^[11]曾根据纹饰认为亚洲棘鱼应属盾皮鱼类;1982 年,刘时藩^[12]通过对刺体基部性质的研究,认为亚洲棘鱼应隶属于节甲鱼类),这之后一直到 20 世纪 50 年代末期,虽然有关中国古鱼类化石方面的研究成果经常见于各种地学类刊物,但有关云南地区古鱼类化石的报道与研究则不多。

进入 20 世纪 60 年代,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所、中国地质博物馆等科研单位的研究人员,开始对云南古生代中期的地层及鱼类化石进行了广泛、深入的综合考察研究,经过 40 多年不懈的努力,在古生代中期鱼类化石及有关地层的研究方面,取得了一系列国内外瞩目的成果,使中国在志留纪和泥盆纪鱼类化石方面的研究由几乎空白跃居世界的前沿。

从 1962 年至今,几乎每年都有与云南古生代中期鱼类化石研究有关的多篇学术论文刊载于国内外地学期刊中。云南中古生代早期脊椎动物化石具有门类齐全、出现时代早、原始类型多和地区性色彩浓等特点,对于探讨脊椎动物的早期演化历史、若干重要门类(如盾皮鱼纲、硬骨鱼纲、肉鳍鱼亚纲等)的起源及其环境背景等具有重要意义。

2 地质历史与区内分布

云南的志留系和泥盆系出露较广,发育较全,从志留纪温洛克(Wenlock)世直到晚泥盆世的沉积地层均十分发育,并存在着多种沉积类型,海相、陆相和海陆交互相均有发育;生物化石丰富,门类众多,除相当丰富的笔石、头足类、腕足类、双壳类、珊瑚、牙形刺等无脊椎动物化石以外,还含有大量地区性色彩较浓的鱼类化石。

云南志留纪的鱼类化石主要产于其东部曲靖地区(图 1),鱼群分子多为早泥盆世鱼群的一些先驱分子,并主要保存于近岸、浅水、富氧环境条件下的滨浅海碎屑岩沉积地层当中,含鱼层位由下向上依次为岳家大山组、关底组上部 and 妙高组上部、玉龙寺组。

云南泥盆纪的鱼类化石与志留纪相比,不仅鱼群类型丰富多彩,而且分布范围明显扩大,但仍主要产于其东部地区,滇东北昭通、鲁甸、彝良地区,滇东曲靖及昆明附近武定、禄劝、晋宁、宜良地区,玉溪华宁及通海地区,红河弥勒地区,以及滇东南文山、

砚山、广南、西畴等地。近年来,在滇西保山施甸、德宏盈江等地也有泥盆纪鱼类化石的报道^[13,14](图 1)。云南泥盆纪的鱼类化石主要保存于近陆缘滨浅海相碎屑岩夹少量碳酸盐岩的沉积地层中。



图 1 云南志留纪—泥盆纪鱼类化石的地理分布

Fig. 1 The distribution pattern of fish fossils during the Silurian-Devonian in Yunnan, China

3 古地理分区

古生代中期,云南东部和西部地区不仅沉积地层类型差别较大,而且古生物面貌也几乎完全不同,滇东与滇西分别位于彼此互不相接的两个古板块——华南板块与滇缅马地块之上,并分属不同的古生物地理区系——华南省与滇西省。值得指出的是,越南北方即红河断裂以北地区,根据大地构造方面的研究,与我国云南东部地区属同一个构造单元。从中古生代期间脊椎动物化石组合方面来分析,这也是吻合的,越南北方早泥盆世地层中的脊椎动物化石组合面貌与我国滇东地区相应地层中的脊椎动物化石组合面貌是一致的,在古生物地理分区中应位于同一个生物分区之内^[15],即同属于华南省。

云南东部地区的志留系仅保存有温洛克世—Pridoli 世的沉积,并主要分布于曲靖地区。根据海洋底栖生物及其生物地理分布的特点,戎嘉余等^[16]认为滇东地区在志留纪中晚期位于赤道低纬度带附近,并以热带—亚热带气候为主^[17],这也得到了古地磁数据的支持^[18-20]。滇东地区的泥盆系则出露较全、分布广泛。根据海洋底栖生物及其生物地理

分布的特点 陈旭等^[17]认为滇东地区在整个泥盆纪期间仍位于赤道低纬度带附近,并主要以热带—亚热带温暖而略干燥的气候为主,近年来古地磁数据支持这一观点^[19,20]。

云南西部地区在志留纪及泥盆纪期间为浅海较深水环境^[21],缺少底栖生物,生物群分异度较低,并且绝大多数是世界性分布的类群,已报道的鱼类化石主要包括少量的鱼类微体化石及可能为大瓣鱼类的一件标本,该区的生物界面貌指示了中生代期间温和而稍凉的水体条件,这主要受南半球副赤道环流南缘支流的影响^[17]。该区泥盆系的古地磁结果也表明该区中生代中期位于南纬中纬度地区^[22]。

4 门类研究及其意义

云南中生代中期的早期脊椎动物化石具有门类齐全、出现时代早、原始类型多和地区性色彩浓的特点,几乎所有的早期脊椎动物类群在云南境内都有发现,如无颌类中的盔甲鱼类和花鳞鱼类,盾皮鱼类中的胴甲鱼类、瓣甲鱼类和节甲鱼类、棘鱼类,软骨鱼类和最早期的硬骨鱼类(图2),以及一些鱼类微体化石(鳞片、牙齿等,本文对其不做详细介绍)。张弥曼等^[23]及潘江等^[24]曾对我国早期脊椎动物较早期的研究工作做过初步的归纳和讨论。最近,朱敏等^[25-27]又将迄今发现的这一时期的化石材料作了比较全面的总结。云南地区丰富的早期脊椎动物化石资料对于探讨脊椎动物的早期演化历史、若干重要门类(如盾皮鱼类、硬骨鱼类、肉鳍鱼亚纲等)的起源及其环境背景等都具有十分重要的意义。

骨甲鱼类、异甲鱼类并列的3个重要亚纲之一。大量属种分布于中国志留纪—泥盆纪地层中,成为这个时期主要的脊椎动物化石。现有资料表明,该鱼群种类繁多,地区性色彩强烈,虽然经历了志留纪—泥盆纪这样漫长的历史时期,但其分布仅限于中国南方、宁夏、新疆以及越南北部的志留系和泥盆系^[26],在非海相地层划分、对比和古生物地理分区上起着十分关键的作用。

云南是我国盔甲鱼类化石的重要产地,自1965年刘玉海^[28]开始记述并研究云南的盔甲鱼类化石以来,有关这方面的研究至今仍在进行。在我国,现已记述的盔甲鱼类计有45属65种,其中在云南地区产出的就有26属37种之多,化石的发现地点主要分布于云南东部的大部分地区(图1)。

盔甲鱼类一般分为3个主要的大类群,即真盔甲鱼类、汉阳鱼类和多鳃鱼类。背甲具吻突的“华南鱼类”(huananaspids)和鳃囊数多达30余对的都匀鱼类(duyunolepids)皆隶属多鳃鱼类^[29]。云南的盔甲鱼类主要隶属于真盔甲鱼类和多鳃鱼类两个大类群,并主要产在早泥盆世非海相地层中。

4.2 花鳞鱼类

花鳞鱼类是无颌类中一个重要的类群,大量鳞片在全球中生代地层中广泛分布。由于该类鱼群演替快,所以它们具有重要的生物地层学和年代地层学的意义^[30,31]。

自1984年王念忠^[32]首次报道并记述了曲靖地区早泥盆世西屯组中的花鳞鱼类化石以来,我国在这方面的研究工作日渐增多,至今已建立了一些该类鱼化石的属种,并且开展了其在地层划分与对比方面的研究^[31,33,34]。至目前为止,在云南中生代的地层中已发现并建立的该类群的鱼化石计有4属9种,并大多产于滇东曲靖地区的中、上志留统与下泥盆统和滇西施甸地区中泥盆统之中。

4.3 盾皮鱼类

盾皮鱼类是有颌类(有颌脊椎动物)中与棘鱼纲、软骨鱼纲和硬骨鱼纲并列的4个纲级分类单元之一,是泥盆纪时最为繁盛的脊椎动物类群。盾皮鱼类在志留纪兰多维列(Llandovery)世时开始出现^[25],泥盆纪末全部灭绝。

我国云南中生代中期的地层中产有大量的该类群的化石属种,并大多归属于节甲鱼目(Arthrodira)、瓣甲鱼目(Petalichthyida)以及胴甲鱼目(Antiarchi)3个目,其中既有众多的地区性属种如云南鱼类和中华鱼类等,也有不少全球性广布的化石属种



图2 中生代的鱼类化石及其系统演化关系

Fig.2 The fish fossils of Mid-Paleozoic and their phylogenetic evolution

4.1 盔甲鱼类

盔甲鱼类是东亚特有种类,为与化石无颌类中

如沟鳞鱼类等。云南乃至中国、亚洲可能是中生代有颌类演化的摇篮。迄今已记述的、在云南省境内发现的节甲鱼类计有 15 属 14 种,以及 2 个未定种、2 个未定属种;瓣甲鱼类计有 6 属 5 种、1 个未定种及 1 个未定属种,而胴甲鱼类则有 15 属 25 种,以及 2 个未定种、3 个未定属种;它们均主要产出于中、下泥盆统中。

值得指出的是:盾皮鱼类当中的胴甲鱼类是目前我国乃至世界上最为丰富的古鱼群之一,不仅在非海相地层的划分与对比方面起着十分重要的作用,而且随着近年来隔离分化生物地理学研究的开展,其中不少属种在探讨古生代中期各大陆的位置及相互关系方面起着越来越重要的作用。在国外,该类群主要见于中、晚泥盆世;而在我国,在志留纪兰多维列世 Telychian 期就已有该类群的分子出现。我国云南——主要是滇东地区是该类群最主要的化石产地,至今已发现并记述的化石属种数量(主要时早泥盆世原始种类)约占我国胴甲鱼类化石属种数量的一半以上。

4.4 棘鱼类

棘鱼类出现于志留纪早期^[35],繁盛于志留纪晚期和泥盆纪,石炭—二叠纪时便逐渐衰落和绝灭了。云南中生代的棘鱼类化石主要为鱼类微体化石,并主要产出于滇东曲靖地区,化石的产出层位主要有志留纪的妙高组、玉龙寺组以及早泥盆世的西屯组,目前已记述的该类群的微体化石计有 5 属 4 种,以及 2 个未定种、1 个未定属种。

4.5 软骨鱼类

软骨鱼类同样出现于志留纪早期。云南中生代的软骨鱼类主要为鱼类微体化石,并全部发现于泥盆纪的地层中,化石的主要产地及层位包括滇东曲靖地区的西屯组^[32]与滇西施甸地区的独家村组^[36],目前已记述的该类群的微体化石计有 5 属 4 种,以及 2 个未定种。

4.6 硬骨鱼类——早期肉鳍鱼类

不论是在现代还是在久远的地质历史时期,硬骨鱼类可以说是水域中高度发展、多样性最为丰富的脊椎动物。硬骨鱼类分为 2 个亚纲——辐鳍鱼亚纲和肉鳍鱼亚纲。四足动物是从肉鳍鱼类的的一个分支中逐渐演化出来的,因此肉鳍鱼类在脊椎动物演化史上占有特殊的位置。

我国云南是世界上早期肉鳍鱼类化石最重要的产地,在早泥盆世的地层中就有众多的化石属种代表。在 20 世纪 80 年代,张弥曼对杨氏鱼(Youngole-

pis)^[37]和奇异鱼(Diabolepis)^[38]的研究,在国际学术界引发了新一轮关于肉鳍鱼类系统演化与四足动物起源方面的热烈争论和反思。张弥曼等^[39]在曲靖发现的肯氏鱼(Kenichthys)被认为是四足形动物(Tetrapodomorphs)最基干的属种^[40]。最近,朱敏、于小波等研究了另 3 个更原始的早期肉鳍鱼类——斑鳞鱼(Psarolepis)^[41-45]、无孔鱼(Achoania)^[46]和蝶柱鱼(Styloichthys)^[47]。相关成果在英国 Nature 杂志上连续发表以后,引起了学术界相当程度的关注。新发现的斑鳞鱼和无孔鱼兼具肉鳍鱼类和辐鳍鱼类的特征,保留了相当多的硬骨鱼类祖先的特征,它们的发现为探讨硬骨鱼类的起源提供了极为重要的资料。蝶柱鱼被认为是最接近四足动物与肺鱼类共同祖先的原始肉鳍鱼,其研究同时表明,与肺鱼类相比,现生的空棘鱼类只能算是四足动物的远亲。大量原始肉鳍鱼类化石在云南的发现进一步证明了中国南方是肉鳍鱼类的起源中心^[46]。在我国云南境内迄今已记述的古生代中期的肉鳍鱼类化石计有 10 属 9 种,以及 3 个未定种、2 个未定属种,它们主要产出于早、中泥盆世地层当中。

5 今后研究重点与展望

经过近百年的研究,云南已成为世界瞩目的早期脊椎动物化石宝库,若干重要门类(如脊椎动物、盾皮鱼类、硬骨鱼类和肉鳍鱼类)的起源需要到云南寻找答案,研究潜力巨大,是我国乃至全世界古脊椎动物学研究的重点地区。在探索生物演化格局的同时,要加强对演化机制、环境以及古地理背景的研究,强调多学科的交叉与融合。因此,今后重点的研究内容至少包括以下 4 个方面:

5.1 脊椎动物比较解剖学与演化格局的研究

脊椎动物比较解剖学是古脊椎动物学的一个研究基础,主要通过比较不同脊椎动物类群的形态结构与生理机能,进而找出生物特征之间的同源关系,阐明特征演化的格局,并在特征分析的基础上,探讨脊椎动物的演化格局。

在演化生物学研究中,古生物学是支柱学科之一。由于在地质历史进程中,大量的生物种类已经灭绝。以现生生物为基础建立起来的演化谱系中存在很多“演化的缺环”。因此,要理清生物演化的格局,必须加强对古生物学的研究。化石同时也是生物演化的实证。

然而,地质记录的不完整性一直困扰着古生物学家。对古脊椎动物学家来说,始终有 2 项中心任

务,一是发现更多的化石类型;二是尽可能多地从现有化石材料中提取生物特征方面的信息。我国云南拥有世界上出现时代最早、门类最齐全的古生代中期的鱼类化石,这为我们开展早期脊椎动物化石的研究提供了极好的条件。有关比较解剖学工作的深入开展(数字化三维复原、古组织学等)将为阐明脊椎动物的早期演化历史、弄清脊椎动物重大适应性状的出现序列提供重要资料。

5.2 演化的环境背景

生物演化是生命科学的一个永恒的主题。生物的类型、多样性、生态分异、生物特征演化、生物量等都时时反映在生命演化的过程中,始终处于动态之中。所有这些变化无不与外界环境密切关联。显生宙以来的进程已经充分证明生物与环境确实是同步演变的,生物一方面通过自身的演化不断适应环境的演变,另一方面又能以不同于无机环境因子的方式对周围环境发挥有力的影响。

古生代中期是一个生物界发生重大变化的时期,鱼类等早期脊椎动物的大量出现、适应辐射发展就是在该时期完成的。鱼类的一些重大适应性状的演化无不与当时的古地理格局、古气候演变以及海陆变迁等外界环境变化密切相关。基于这一认识,2002年朱敏与澳大利亚 G. C. Young 博士向国际地质对比计划(IGCP)科学委员会申请了一个新的IGCP项目——中生代脊椎动物生物地理学、古地理学及古气候变迁。该项目(IGCP 491项目,2003—2007)目前已获批准。IGCP 491项目(网站为 <http://paleoworld.net>)的主要目标是建立并应用一个综合性、全球性的古生物数据库(早期脊椎动物在时间和空间上的分布),为了解全球“鱼类时代”陆地生态系统的多样化及其与大气组成、气候变迁和生物绝灭事件之间的相互作用提供一个理论框架。全球广布的志留系及泥盆系中保留了众多的鱼类化石,我国云南更是得天独厚,不仅志留纪、泥盆纪地层沉积完整、连续,而且鱼类化石丰富、门类全、出现时代早,这为早期脊椎动物的系统演化、鱼类与环境各自在关键时期的动态演变过程,以及它们之间相互影响、相互制约的协同演化关系等一系列重大前沿课题的开展提供了极为重要的实例。中国在IGCP 491项目中将承担重要责任。鱼类的早期演化及相关的背景方面的研究已成为当今古生物科学研究的前沿,我们应充分利用我国古生代中期丰富的鱼类化石资料,在早期脊椎动物系统演化、古地理与古气候等方面做出原创性的成果。

5.3 生物地层学

我国云南中生代非海相地层发育,岩相类型多样,地层划分对比历来存在争议。鱼类的系统演化及与其密切相关的环境背景的研究同样也离不开精确的地层格架系统。古生代中期高精度地层框架的建立,将会为鱼类早期演化及古环境变迁的研究提供有力的保障。我国志留纪、泥盆纪非海相地层在这方面还需做很多、进一步的研究工作。

5.4 加强与生物学的融合探讨有关演化机制问题

从整体来说,现今的古生物学已开始从经验性学科或描述性古生物学向理论性古生物学转化。多学科交叉、渗透和综合研究,已成为21世纪古生物学向前发展的一个总体趋势。

演化—发育生物学^[48]是近年来在国外迅速崛起的一门新兴交叉学科,它以古生物学、分子生物学和发育生物学的交叉互动为契机,通过化石、胚胎和基因调控等多方面研究成果的相互验证,在宏观模式和微观机制的不同层次上,综合古生物学、发育生物学、遗传学和分子生物学的最新研究成果,探索主要生物门类起源、寒武纪生物大爆发、动植物形体多样变迁、演化与环境相互作用等一系列重大疑难问题,为现代古生物学与生物学理论框架的融合发展带来无限的生机。云南早期脊椎动物化石的研究进展已使一些重要脊椎动物类群(如脊椎动物、硬骨鱼类等)的起源成为当前演化生物学关注的重点,通过与分子生物学、发育生物学的交叉,并加强对环境背景的研究,有可能推动我国古生物学与演化生物学研究理论水平的提高。

参考文献(References):

- [1] Shu Degan, Luo H, Conway Morris S, et al. Early Cambrian vertebrates from south China [J]. *Nature*, 1999, 402: 42-46.
- [2] Philippe Janvier. Catching the first fish [J]. *Nature*, 1999, 402: 21-22.
- [3] Wang Junqing. A new family of Arthrodira from Yunnan, China [J]. *Vertebrata Palasiatica*, 1979, 17(3): 179-188. [王俊卿·云南节甲鱼目的一新科[J]. *古脊椎动物与古人类*, 1979, 17(3): 179-188.]
- [4] Wang Junqing. New materials of Dinichthyidae [J]. *Vertebrata Palasiatica*, 1982, 20(3): 181-186. [王俊卿·恐鱼类的新材料[J]. *古脊椎动物与古人类*, 1982, 20(3): 181-186.]
- [5] Wang Junqing. A fossil Arthrodira from Panxi, Yunnan [J]. *Vertebrata Palasiatica*, 1991, 29(4): 264-275. [王俊卿·云南盘溪地区节甲类鱼化石[J]. *古脊椎动物学报*, 1991, 29(4): 264-275.]
- [6] Mansuy H. Etude géologique du Yunnan oriental, a Partie, paléontologie [J]. *Mémoires du Service Géologique d'Indochine*, 1912, 1: 1-146.

- [7] Ting V K, Wang Y L. Cambrian and Silurian formations of M along and Ch'ing districts, Yunnan [J]. Bulletin of the Geological Society of China (中国地质学会志), 1936-1937, 16: 1-28.
- [8] Yang Zhongjian. On the distribution of early vertebrates from China [J]. Geological Review, 1939, 4(6): 431-442. [杨钟健·中国早期脊椎动物化石之分布[J].地质论评, 1939, 4(6): 431-442.]
- [9] Yang Zhongjian. A review of the fossil fishes of China, their stratigraphical and geographical distribution [J]. American Journal of Science, 1945, 243: 127-137.
- [10] Liu T S. Note on the first occurrence of Acanthodians from China [J]. Palaeontological Novitates, 1948, 4: 1-5.
- [11] Robert Denison. Placodermi [A]. In: Hans-Peter Schultze, ed. Handbook of Paleichthyology [C]. 1978, 2: 1-128.
- [12] Liu Shifan. Preliminary note on the Arthrodira from Guangxi, China [J]. Vertebrata Palaeoasiatica, 1982, 20(2): 106-114. [刘时藩·广西六景节甲鱼化石[J].古脊椎动物与古人类, 1982, 20(2): 106-114.]
- [13] Wang Shitao, Dong Zhizhong, Susan Turner. Discovery of Middle Devonian Turiniidae (Theodonti: Agnatha) from western Yunnan, China [J]. Alcheringa, 1986, 10: 315-325.
- [14] Wang Shitao, Cao Renguan. Discovery of Macropetalichthyidae from Lower Devonian in western Yunnan [J]. Vertebrata Palaeoasiatica, 1988, 26(1): 73-75. [王士涛, 曹仁关·滇西早泥盆世大瓣鱼科(Macropetalichthyidae)化石的发现[J].古脊椎动物学报, 1988, 26(1): 73-75.]
- [15] Tony-Dzuy T, Janvier P. Les vertebres du Devonian inferieur du Bac Bo oriental (provinces de Bad Thai et Lang Son Vietnam) [J]. Bulletin Museum Nationale d'Histoire naturelle, 1990, 12: 143-223.
- [16] Rong J Y, Boucot A J, Su Y Z, et al. Biogeographical analysis of Late Silurian brachiopod faunas, chiefly from Asia and Australia [J]. Lehaia, 1995, 28(1): 39-60.
- [17] Chen Xu, Yuan Yiping, Boucot A J. The Climate Changes of Paleozoic in China [M]. Beijing: Science Press, 2001. 1-325. [陈旭, 阮亦萍, Boucot A J. 中国古生代气候演变[M].北京: 科学出版社, 2001. 1-325.]
- [18] Lin Jinlu. The apparent polar wander path for the south China Block and its geological significance [J]. Scientia Geologica Sinica, 1987, 22(4): 306-315. [林金录·华南地块的地极移动曲线及其地质意义[J].地质科学, 1987, 22(4): 306-315.]
- [19] Wu Hanning, Chang Chengfa, Liu Chun, et al. Evolution of the Qinling Fold Belt and the movement of the North and South China Blocks: The evidence of Geology and Paleomagnetism [J]. Scientia Geologica Sinica, 1990, 25(3): 201-214. [吴汉宁, 常承法, 刘椿, 等·依据古地磁资料探讨华北和华南块体运动及其对秦岭造山带构造演化的影响[J].地质科学, 1990, 25(3): 201-214.]
- [20] Liu Chun, Liang Qizhong. The Magnetism stratigraphy study of the boundary between Yulong Formation and Cui Fengshan Group in Qujing, Yunnan [J]. Chinese Science Bulletin, 1984, 4: 232-234. [刘椿, 梁其中·云南曲靖玉龙寺组和翠峰山群界线的磁性地层学研究[J].科学通报, 1984, 4: 232-234.]
- [21] Bureau of Geology and Mineral Resources of Yunnan Province. Regional Geology of Yunnan Province [M]. Beijing: Geological Publishing House, 1990. 87-135. [云南省地质矿产局·云南省区域地质志[M].北京: 地质出版社, 1990. 87-135.]
- [22] Wu Fang, Rob Van der Voo, Liang Qizhong. Devonian paleomagnetism of Yunnan province across the Shan Thai - South China suture [J]. Tectonics, 1989, 8(5): 939-952.
- [23] Zhang Miman (Chang Mee-mann), Yu Xiabo, Liu Yu. Studies of Early Vertebrate Fossils of China [A]. In: Tu G Z ed. Advances in Science of China, Earth Sciences [C]. Beijing: Science Press, 1986. 87-119.
- [24] Pan J, Dineley D L. A review of early (Silurian and Devonian) vertebrate biogeography and biostratigraphy of China [J]. Proceedings of the Royal Society of London, 1988, B235: 29-61.
- [25] Zhu Min, Wang Junqing. Silurian vertebrate assemblages of China [J]. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 2000, 223: 161-168.
- [26] Zhu M, Wang N Z, Wang J Q. Devonian macro- and microvertebrate assemblages of China [J]. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 2000, 223: 361-372.
- [27] Zhu Min. Catalogue of Devonian vertebrates in China, with notes on bio-events [J]. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 2000, 223: 373-390.
- [28] Liu Yuhai. New Devonian Agnathans of Yunnan [J]. Vertebrata Palaeoasiatica, 1965, 9(2): 125-134. [刘玉海·云南曲靖地区早泥盆世无颌类化石[J].古脊椎动物与古人类, 1965, 9(2): 125-134.]
- [29] Zhao Wenjin, Zhu Min, Jia Liantao. New discovery of Galeaspids from Early Devonian of Wenshan, southeastern Yunnan, China [J]. Vertebrata Palaeoasiatica, 2002, 40(2): 97-113. [赵文金, 朱敏, 贾连涛·云南文山早泥盆世盔甲鱼类的新发现[J].古脊椎动物学报, 2002, 40(2): 97-113.]
- [30] Susan Turner. Monophyly and interrelationships of the Theodonti [A]. In: Chang Mee-Mann, Liu Yuhai, Zhang Guorui, eds. Early Vertebrates and Related Problems of Evolutionary Biology [C]. Beijing: Science Press, 1991. 87-119.
- [31] Wang Nianzhong. Restudy of Theodont microfossils from the Lower part of the Cui Fengshan group of Qujing, eastern Yunnan, China [J]. Vertebrata Palaeoasiatica, 1997, 35(1): 1-17. [王念忠·滇东曲靖翠峰山群下部花鳞鱼类微体化石的再研究[J].古脊椎动物学报, 1997, 35(1): 1-17.]
- [32] Wang Nianzhong. Theodont, Acanthodian, and Chondrichthyan fossils from the Lower Devonian of southwest China [J]. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, 1984, 107(3): 219-441.
- [33] Wang Nianzhong, Dong Zhizhong. Discovery of Late Silurian microfossils of Agnatha and fishes from Yunnan, China [J]. Acta Palaeontologica Sinica, 1989, 28(2): 192-206. [王念忠, 董致中·中国志留纪鱼类微体化石的首次报道[J].古生物学报, 1989, 28(2): 192-206.]
- [34] Wang S T, Dong Z Z, Turner S. Discovery of Middle Devonian Turiniidae (Theodonti: Agnatha) from western Yunnan, China [J]. Alcheringa, 1986, 10: 315-325.
- [35] Zhu Min. Early Silurian Sinaacanthus (Chondrichthys) from China [J]. Palaeontology, 1998, 41(1): 157-171.
- [36] Wang Shitao, Susan Turner. A Re-appraisal of Upper Devonian - Lower Carboniferous vertebrate microfossils in south China [A]. In: Professional Papers of Stratigraphy and Palaeontology [C]. Beijing: Geological Publishing House, 1995, 26: 59-70. [王士涛, 苏珊·特纳·华南晚泥盆世—早石炭世脊椎动物微体化石的再研究[A].见: 地层古生物论文集[C].北京: 地质出版社, 1995, 26: 59-70.]
- [37] Zhang Miman, Yu Xiabo. A new Crossopterygian, Youngolepis

- praescursor, gen. et sp. nov., from Lower Devonian of E. Yunnan, China [J]. *Scientia Sinica*, 1981, 24(1): 89-97.
- [38] Chang Mee-mann, Yu Xiaobo. Structure and Phylogenetic Significance of *Diaboleichthys speratus* gen. et sp. nov., a new Dipnoan-like Form from the Lower Devonian of Eastern Yunnan, China [J]. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 1984, 107(3): 171-184.
- [39] Chang Mee-mann, Zhu Min. A new Middle Devonian osteolepidid from Qujing, Yunnan [J]. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*, 1993, 15: 183-198.
- [40] Per E Ahlberg, Zerina Johanson. Osteolepiforms and the ancestry of tetrapods [J]. *Nature*, 1998, 395: 792-794.
- [41] Zhu Min, Hans-Peter Schultze. The oldest sarcopterygian fish [J]. *Lehaha*, 1997, 30: 293-304.
- [42] Yu Xiaobo. A new porolepiform-like fish, *Psarolepis romeri*, gen. et sp. nov. (Sarcopterygii, Osteichthyes) from the Lower Devonian of Yunnan, China [J]. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1998, 18: 261-274.
- [43] Zhu Min, Yu Xiaobo, Philippe Janvier. A primitive fossil fish sheds light on the origin of bony fishes [J]. *Nature*, 1999, 397: 607-610.
- [44] Zhu Min, Hans-Peter Schultze. Chapter 17, Interrelationships of bony osteichthyans [A]. In: Per E Ahlberg, ed. *Major events in early vertebrate evolution: Palaeontology, phylogeny, genetics and development* [C]. London: Taylor & Francis, 2001. 289-314.
- [45] Chang Mee-mann. Fossil fish up for election [J]. *Nature*, 2000, 403: 152-153.
- [46] Zhu Min, Yu Xiaobo, Per E Ahlberg. A primitive sarcopterygian fish with an eyestalk [J]. *Nature*, 2001, 410: 81-84.
- [47] Zhu Min, Yu Xiaobo. A primitive fish close to the common ancestor of tetrapods and lungfish [J]. *Nature*, 2002, 418: 767-770.
- [48] Zhu Min, Yu Xiaobo. Evolutionary-developmental biology: Studying the origin of biodiversity [J]. *Science*, 1999, 51(5): 14-18. [朱敏, 于小波. 新兴的“进化—发育生物学”[J]. *科学*, 1999, 51(5): 14-18.]

THE STUDY OF EARLY VERTEBRATES IN YUNNAN, CHINA

ZHAO Wen-jin, ZHU Min

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

Abstract The occurrence of early vertebrate fossils (mainly Silurian and Devonian fishes) in Yunnan, southwestern China has been known for almost a century. But only during recent decades have these fishes received the detailed systematic studies and drawn much attention on account of their diversity and the relatively early geological horizons at which they occurred.

The Silurian vertebrate faunas are known from several localities in Qujing, eastern Yunnan, from sequences which are predominantly near-shore marine and range from the Wenlock to the Pridoli in age. An arthrodire-like fish from the Yuejiadashan formation (Wenlock) of the Xundian County represents one of the earliest representatives of placoderms and might throw some lights on the origin and early evolution of placoderms. The early forms of antiarch placoderms are also known from this region. The microvertebrate fossils, in association with brachiopods, trilobites and conodonts, include thelodonts, acanthodians and bony fishes, and provide a taxonomic database for the biostratigraphic correlation.

The Devonian vertebrates are known from over twenty localities throughout Yunnan. On the paleogeographic setting, these fossil sites can be referred to two early vertebrate provinces: the South China Province in the east and the Sibumasu Province in the west. The Early Devonian fishes are mainly from the South China Province and show the strong endemism with galeaspid agnathans and yunnanolepid placoderms. The discoveries of Early Devonian *Youngolepis*, *Diabolepis*, *Kenichthys*, *Psarolepis*, *Achoania*, and *Styloichthys* highlight the importance of Yunnan as a source of early sarcopterygians, and suggest that South China may be the place of origin of the Sarcopterygii (tetrapods, coelacanths, lungfishes and related groups). They also provide the crucial evidences for the origin and early evolution of the Osteichthyes (bony fishes and their descendants). By the Emilian, the vertebrate faunas of Yunnan appear cosmopolitan as the diversity of the endemic groups such as galeaspid and yunnanolepids suddenly decreases. The detailed taxonomic descriptions of the Devonian vertebrates from Yunnan over the last forty years, lead to a major increase in the database of described early vertebrate fossils, which are biogeographically and biostratigraphically useful.

Key words Early vertebrates, Silurian-Devonian, Yunnan province.