

人类颌骨源何处

——志留纪古鱼“王国”出新知

◎ 朱幼安 朱敏

一条距今 4.23 亿年前的志留纪盾皮鱼,填补了包括人类在内的脊椎动物的颌骨如何从最原始的原颌状态演化到硬骨鱼全颌状态的缺失环节,人的面孔起源可以追溯到那遥远的志留纪。

动物的翼、鳍与人的面孔如何发育演化?这是美国《科学》周刊 2005 年公布的 125 个最具挑战性的科学问题之一。距今 4.23 亿年前的志留纪盾皮鱼——长吻麒麟鱼(*Qilinyu rostrata*)为绘制人类面孔的演化全景补上了重要的一块“拼图”^[1],这条“四不像”怪鱼是中国志留纪特有的全颌盾皮鱼类中的最新成员,它的颌骨显示了从盾皮鱼原颌状态到硬骨鱼全颌状态的中间类型,人类的颌骨因此能够一直追溯到最原始的有颌脊椎动物。新发现改变了盾皮鱼类已经灭绝的传统认识,这个类群成为理解脊椎动物的身体结构如何在久远的过去一步步演化而来的关键^[2]。

人类面孔与颌骨演化之谜

对于人类来说,面部是至关重要的身体结构区域,从生理上讲,面部集中了对感觉、呼吸、摄食、交流至关重要的五官七窍。同时,面部形态的微妙变化还是人类在社会生活中身份识别的主要依据和择偶的重要标准。达尔文进化论告诉我们,人类和鸟、兽、鱼有着共同的祖先,它们的面孔应该可以追溯到一个共同的模式。然而人类面孔具体如何演化而来,还有许多未解开的谜团,成为百年来相关领域研究者致力探索的课题。

人的面部构造似乎并不复杂,然而它是一系列曲折复杂的演化历程的结果,化石证据可以帮助追溯面部主要骨骼的演化。脊椎动物演化的主干是硬骨脊椎动物,包括水中的硬骨鱼和陆地上的四足动物,这两大分支分

别征服了今日地球的水域和陆地。其中辐鳍鱼类包括现今水中鱼类的绝大多数,而肉鳍鱼类虽然在水中式微,但其中有一支登上陆地,衍生出包括人类在内所有的四足动物。科学家已经发现,人类面部的几乎所有骨骼都可以在原始硬骨鱼类中找到一一对应的同源骨骼。但是超出硬骨鱼起源的上限,再往前追溯面部骨骼的演化就困难重重了。例如现生的七鳃鳗、盲鳗,还有古代的甲胄鱼等等,它们都是没有上下颌的脊椎动物,由于形态差别太大,以目前的证据还很难将硬骨鱼的面部骨骼与它们直接进行对比。为摸清脊椎动物面孔的早期演化道路,有必要看看介于硬骨鱼类和无颌鱼类之间最原始的有颌脊椎动物——盾皮鱼类的情况。

鱼类时代披盔戴甲的统治者

传统上将脊椎动物分为盾皮鱼类、棘鱼类、硬骨鱼类和软骨鱼类四大类群。长期以来,古生物学家一直试图弄清楚这些类群之间的演化关系,进而厘清人类远祖的谱系。这些类群在志留纪已经出现,但到泥盆纪(距今 4.19~3.59 亿年前)时才得到爆发式的繁荣发展,泥盆纪也因此被称为“鱼类的时代”。

在鱼类时代,四大类群中当数盾皮鱼类最为繁盛,无论在物种数量、个体数量,还是形态多样性,它们都是鱼类时代当之无愧的统治者。盾皮鱼类中最繁盛的类群又数胴甲鱼类和节甲鱼类两大类,其他还有瓣甲鱼类、褶齿鱼类、棘胸类和莱茵鲛类等类群^[3]。节甲鱼类到泥盆纪晚期演化出最有名的史前超级掠食者之一——邓氏鱼(*Dunkleosteus*)。邓氏鱼体长可达 10 米,以当时水域中的大型动物,甚至可能包括同类为食,它们的上下颌具有刀片状锋利的骨板和强大的咬合力,使其能像液压剪般切开猎物的硬壳^[4]。

随着鱼类时代的落幕,邓氏鱼和其他盾皮鱼类在距

朱幼安:博士后,瑞典乌普萨拉大学,乌普萨拉 75273;朱敏:研究员,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所,北京 100044。

Zhu Youan: Postdoctor, Uppsala University, Uppsala 75273; Zhu Min: Research Professor, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, CAS, Beijing 100044.

今 3.59 亿年前的泥盆纪末突然灭绝，留下的生存空间被硬骨鱼类和软骨鱼类瓜分。过去曾经认为，盾皮鱼类身披沉重盔甲，颌骨构造简单，在运动和摄食能力上均无法与进步的硬骨和软骨鱼类竞争，这成为它们灭绝的主因。

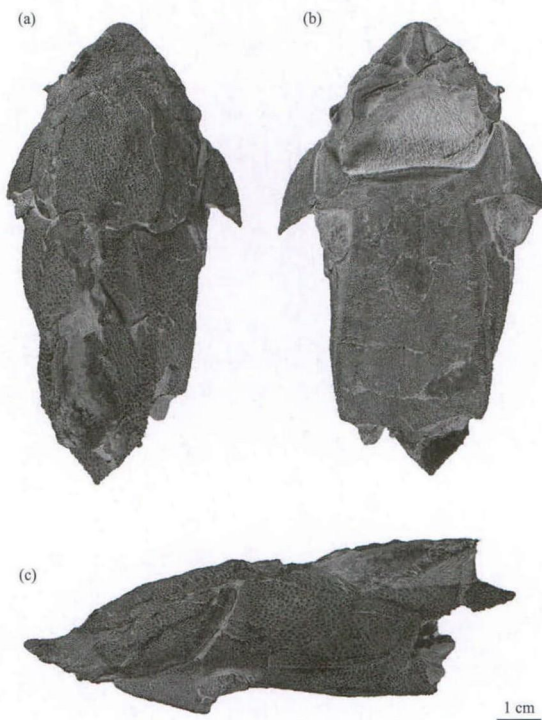
的确，邓氏鱼那样的典型盾皮鱼类，其颌骨构造比较简单，3 对膜质骨来源的骨板分别称为前上腭片、后上腭片和下腭片，分别加固了软骨来源的原始上下颌骨，执行咬合、撕裂等功能，这些骨板都位于口腔内侧，与面部其他骨骼并不相接。这种颌骨模式称为“原颌状态”。

此外，邓氏鱼的颌部骨板没有牙齿，只是靠上下颌互相磨砺形成锋利、光滑的剪切边缘，与现代鸟类和鱼类的喙有点相似。不过近年来的研究表明，邓氏鱼这种情况在盾皮鱼类中也并非典型，在不那么特化的盾皮鱼类中，颌部骨板上有类似牙齿的突起，可能与真正的牙齿有一定联系。

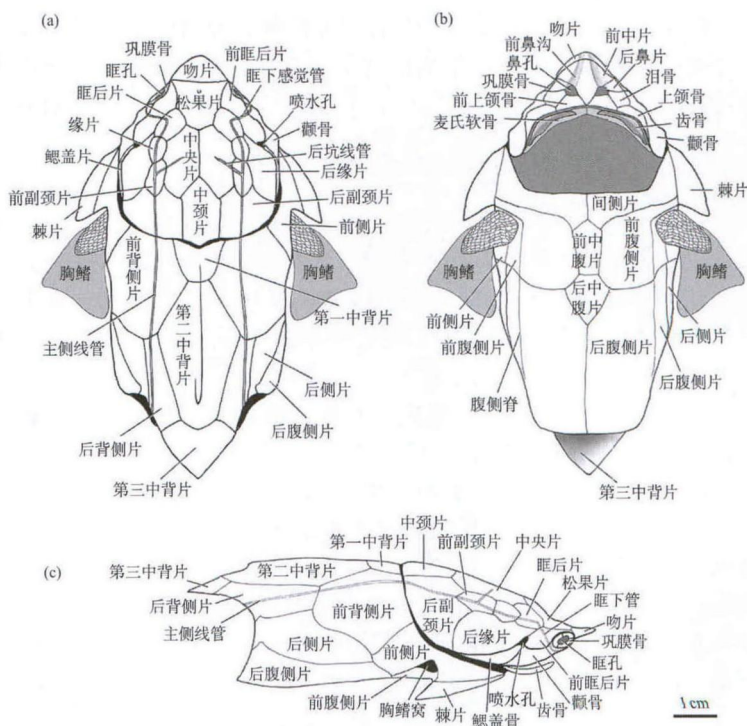
相比之下，硬骨脊椎动物颌骨的构造就要复杂得多。硬骨脊椎动物也有 3 对主要颌骨，包括前上颌骨（人类中仅存子遗）、上颌骨和下颌的齿骨，但这些骨骼都位于口边缘，与面部其他骨骼紧邻。大部分硬骨鱼和许多陆生脊椎动物中，这些边缘颌骨内侧还有犁骨、翼骨、冠状骨等一系列颌骨，但经过长期演化在人类中已经消失或退入鼻咽腔内。此外，有些原始硬骨鱼类的下巴和喉咙腹面还覆盖着一系列片状的骨骼。我们将硬骨鱼类这种较复杂的、由许多骨片拼成的颌骨称为“全颌状态”。

1990 年代，在中国云南曲靖早泥盆世地层中发现了一种原始硬骨鱼类——斑鳞鱼 (*Psarolepis*)^[5]。研究中科学家发现它的肩部骨骼和背部棘刺都带有一些盾皮鱼类的影子，这会不会暗示着硬骨鱼类是从盾皮鱼类演化来的呢？

但是，斑鳞鱼的化石十分零散，无法提供直接确切的形态证据。在斑鳞鱼身处的泥盆纪早期，各大有颌脊椎动物类群早已分道扬镳，形态已极大不同。比如前述的盾皮鱼“原颌”与硬骨鱼“全颌”之间就存在着巨大的差异，无法将两者直接联系起来。要找到处于大类群之间的中间过渡形态化石，只有向更遥远的鱼类时代之前的志留纪（距今



麒麟鱼正型标本 (a) 背视图; (b) 腹视; (c) 腹视及侧视。



麒麟鱼头部骨骼系统复原图 (a) 背视图; (b) 腹视; (c) 腹视及侧视。

4.43~4.19 亿年前) 追溯。所以,在志留纪地层中找到完整保存的有颌脊椎动物化石,是世界各国古生物学家们梦寐以求的“圣杯”。

志留纪失落的古鱼王国

志留纪到泥盆纪时的中国南方是漂泊在赤道附近的孤洲,靠近南方广袤的冈瓦纳大陆的北缘。云南处于这片孤洲的南部。那时,植物尚未侵入内陆,河流从大陆中央裸露的荒芜山脉间蜿蜒流出,在相当于现代滇东曲靖的地方汇入海洋,带来丰富的营养物质,养育了河口海湾中欣欣向荣的生态系统。还在鱼类时代开始以前,这里就已经是鱼类的“王国”:珊瑚和腕足动物在礁岩附近繁衍生息,为鱼类提供了藏身之处;成群的小鱼辛勤地在水底滤食泥沙,或寻找蠕虫等柔软食物;凶猛的大型掠食鱼类在它们头顶巡游……数千万年的时间里,多少奇形怪状的鱼类曾在这里生长、繁衍、死去,遗体沉入水底,为泥沙包裹,少数的幸运地变成了化石。

4 亿多年时光过去了,海陆更迭,古老的海湾早已变成今日滇东的起伏山峦和其间的片片农田。古代的海底泥沙经过漫长复杂的地质作用,形成层层叠叠的地层,横跨志留纪、泥盆纪的连续沉积就出露在这里。在这地质的万卷书中,保存了生命演化的珍贵信息。

20 世纪中国科学家在滇东的早泥盆世地层中找到了斑鳞鱼、杨氏鱼、奇异鱼、无孔鱼、蝶柱鱼、弥曼鱼等一系列奇特的原始硬骨鱼类,它们虽然没有完全解决硬骨鱼类的起源问题,却为探索硬骨鱼的起源和早期演化提供了许多关键线索,也吊起了研究者的胃口,是否能在更早的志留纪地层中找到那座古鱼类研究的“圣杯”呢?经过数十年时间的不懈搜寻,2007 年中国科学院古脊椎与古人类研究所早期脊椎动物研究团队终于在云南曲靖麒麟区潇湘水库附近的志留纪地层中找到了保存精美的鱼化石,这就是世界上独一无二的,完整保存了志留纪有颌脊椎动物化石的潇湘动物群^[6]。志留纪失落的古鱼“王国”重见天日。

志留纪古鱼王国第一个浮出水面的成员是梦幻鬼鱼(*Guiyu oneiros*),一种与斑鳞鱼类似的硬骨鱼类。作为最古老的保存近乎完整的硬骨鱼类,梦幻鬼鱼第一次全面呈现了硬骨鱼类祖先可能的形态,确证了过去依据零散标本对斑鳞鱼的复原^[7]。然而,潇湘动物群的多样性远远超出研究者最初的预料,经过数年的持续发掘,科学家发现这个古鱼“王国”曾经繁荣一时,仅已发现的化石就可能代表了约二三十种全新的鱼类。这些古鱼不但时代久远,而且形态非常奇特,属于一些从未进入过科学界视野的全新类群。如果说梦幻鬼鱼虽古怪,但还能归入已知类群的话,那么接下来在这里发现的志留纪怪鱼已无法在世界其他地方和其他时代找到相似的种类。

盾皮鱼类是潇湘动物群的主要组成分子,然而,这里的大部分盾皮鱼类属于一个独特的过去不为人知的支系,这个支系只生存于志留纪晚期的几百万年间,地理分布也仅限于中国南方一隅,之后就神秘地消失在生命演化的长河中。虽然仅仅是昙花一现,这个支系却处于整个有颌脊椎动物演化中承上启下的关键阶段。研究者将它们命名为“全颌盾皮鱼类”,因为它们的身体前半部分覆有大块骨甲,形状与其他盾皮鱼类相去不远,但颌部骨骼却是典型的硬骨鱼模式,即由一系列复杂骨片构成的“全颌”。这类长着硬骨鱼颌骨的盾皮鱼,就像带羽毛的恐龙确证鸟类起源一样,明确无误地显示出硬骨鱼类是由盾皮鱼类直接演化而来的,彻底颠覆了过去对鱼类时代各大类群间演化关系的认识。

2013 年,英国《自然》周刊报道了全颌盾皮鱼类的第一个成员初始全颌鱼^[8]。这是一条长约 20 厘米,外表钝圆,很像原始节甲鱼类的小鱼,但它的发现立刻引起了学术界的广泛关注,被称为“一条令人瞠目结舌的鱼”,并被誉为了“过去百年最重要的化石发现之一”。但不久,更多的全颌盾皮鱼类化石被发现了,看来,全颌盾皮鱼类也曾“割据一方”,虽然生存时间和范围很有限,但一度非常兴盛,不仅数量多,种类多,而且形态也十分多样,占领了不同的生态位。

2016 年 10 月 21 日,美国《科学》周刊上又报道了第二种全颌盾皮鱼类——长吻麒麟鱼。麒麟鱼的正型标本十分精美,包裹它身体的大块骨甲经过 4.2 亿多年的漫长时光,仍完美地保存下它的形状。它的头顶隆起成“额头”,有点像海豚;头前端有前伸的扁平吻突,口和鼻孔都位于腹面,又有点像鲟鱼;躯体呈长长的箱形,底部平坦。在志留纪曲靖的海湾中,它们大概聚集成群,在水底缓慢游动,用吻部翻起泥沙,寻找蠕虫和有机碎屑为食,靠箱形的骨甲抵御水域中海蝎和大型鱼类等捕食者的袭击。

麒麟鱼的名字一语双关,既以发现地曲靖市麒麟区命名,也寓意它像传说中有龙头、鹿角、麋身、牛尾的神兽——麒麟一样,集多个类群的特征于一身:其位于口部边缘、与面部其他骨骼相接的边缘颌骨足以将它明确无误地归入全颌盾皮鱼类;其颅顶甲也与初始全颌鱼相似,与原始节甲鱼类相去不远,但长方箱形的骨甲、多块中背片和鳃盖构造却与胴甲鱼类相似,真是一条“麒麟”怪鱼。

麒麟鱼的体型与全颌鱼差不多,活着时体长约 20 厘米,外表也不太起眼,在志留纪的古鱼王国中,它大概处于食物链比较靠下的层级。然而,随着研究的深入,学者们发现,麒麟鱼的颌骨形态难得地保存了演化的中间阶段,为之前全颌鱼没能解答的一个重要问题提供了关键线索,那就是:硬骨鱼的膜质边缘颌骨与盾皮鱼的膜质

颌骨是否同源?如果是,前者又是怎样从后者演化来的?

不完全的全颌

硬骨鱼的“全颌”名副其实,这种由数个系列的复杂颌骨构成的颌,使得硬骨鱼类拥有独一无二的演化潜力,可以通过重新整合、简化,演化出不同的颌部适应结构。比如现代真骨鱼类可以迅速前伸,将食物吸进口内的嘴巴;比如蛇类可以暂时脱臼,并将猎物拽入口中的下颌;又如包括人在内的哺乳动物,上下颌简化到只分别剩下相当于原始硬骨鱼类的前上颌骨、上颌骨和齿骨,其他颌骨或者丢失,或者演化成中耳内精密的听小骨。

那么,最早的全颌状态又是如何演化而来的呢?由于过去没有在硬骨鱼类以外的大类群中发现过这种模式的颌骨,这个问题一直没有确切答案。软骨鱼类的颌骨全部由软骨来源的原始颌骨构成,没有任何膜质骨的加强;棘鱼类的颌骨要么与软骨鱼的类似,要么是一长条位于口内侧带有牙齿的骨板。

初始全颌鱼的发现已经确定无疑地证明了,盾皮鱼类的一支演化出了硬骨鱼类。那么,盾皮鱼的3对颌部骨板与硬骨鱼的边缘颌骨是否也有演化上的联系呢?按位置来看,这3对骨板应该相当于硬骨鱼类的内侧颌骨,但后者的数量远远不止3对。所以之前提出的全颌起源理论认为,盾皮鱼类的3对内侧颌部骨板在盾皮鱼到硬骨鱼的演化过程中丢失了,全颌状态中所有的膜质颌骨包括外侧和内侧系列,都是重新演化而来的。

显然,这一理论的成立需要假设膜质颌骨发生很大的改变和重组,而在多数情况下,演化更趋于修修补补式的保守渐进。相比之下,第二种可能的理论就更直截了当:盾皮鱼类的3对内侧颌部骨板向外位移,变成了全颌状态中的外侧3对边缘颌骨,硬骨鱼只是新演化出了内侧系列的膜质颌骨。

全颌鱼已演化出一套近乎完整的硬骨鱼模式——全颌状态颌骨,而与其他盾皮鱼类的颌骨完全不同,这就留下了一处明显的演化缺环。要在上述理论中做出选择,回答全颌状态从何而来的问题,还需要一副比全颌鱼更原始的颌。

从许多方面看,麒麟鱼的形态都比全颌鱼要原始一些,它能不能解答全颌鱼回答不了的问题呢?科学家对麒麟鱼的化石进行了高精度CT扫描,并仔细地将一块块骨骼在计算机中重建为三维模型。可惜的是,麒麟鱼的正型标本虽然其他地方保存得很完整,甚至保存了内骨骼来源的下颌,但膜质骨来源的下颌却不见踪迹。关键的颌部构造没有保存,这让科学家十分失望。

如果只有这一块标本的话,也许故事就到此为止了,麒麟鱼的上颌与初始全颌鱼十分相似,科学家也许会自然而然地认为它们的下颌形态也差不多。幸运的是,

在潇湘动物群中发现了许多块麒麟鱼化石标本,经过反复对比和寻找,科学家终于在其中一块完整保存的标本上发现了大体上原位保存的膜质下颌骨——齿骨。对比来看,麒麟鱼还没有演化出全颌鱼和硬骨鱼都有的包覆盖下颌底部的一系列骨片,其下颌与过去发现的其他盾皮鱼类更相似,只有一块简单的下颌骨,而这块下颌骨还保存着明显卷入口内的部分,不像全颌鱼和后来的硬骨鱼一样,口内部分只剩下一条窄的咬合面。麒麟鱼的膜质颌骨形态处于全颌鱼和其他更原始盾皮鱼类之间的状态,它有一副“不完全的全颌”。

这副“不完全的全颌”展现了颌早期演化的一个中间状态:麒麟鱼的颌已告别盾皮鱼类的原始模式,进入新的演化阶段,膜质骨片开始向口外延伸,包覆并加固颌部,但还未达到全颌鱼的完善程度。这进一步揭示了全颌模式的演化历程,支持前述的第二种关于全颌模式如何演化的理论,建立起了硬骨鱼类的膜质边缘颌骨(上颌骨、前上颌骨和齿骨)与盾皮鱼类的3对颌部骨板的同源关系。人类的颌骨不仅能追溯到硬骨鱼类和全颌鱼,还可以追溯到更古老的远祖——原颌盾皮鱼类。

纵观整个生命演化史,重大演化事件往往是飞跃式的,在地质时间的尺度下转瞬即逝,因而很难在化石记录中保存下来,造成生物种类间大量的形态鸿沟和演化缺环。时代越是久远,这些鸿沟和缺环就越大越多。偶尔,我们会幸运地找到一些填补这些鸿沟和缺环的过渡化石,打开了一扇扇难得的窗口一窥演化的奥妙。全颌盾皮鱼类就是这样一类难得的过渡化石。随着志留纪云南失落的古鱼王国中更多发现浮出水面,相信会有更多演化史诗的残简断章重见天日。

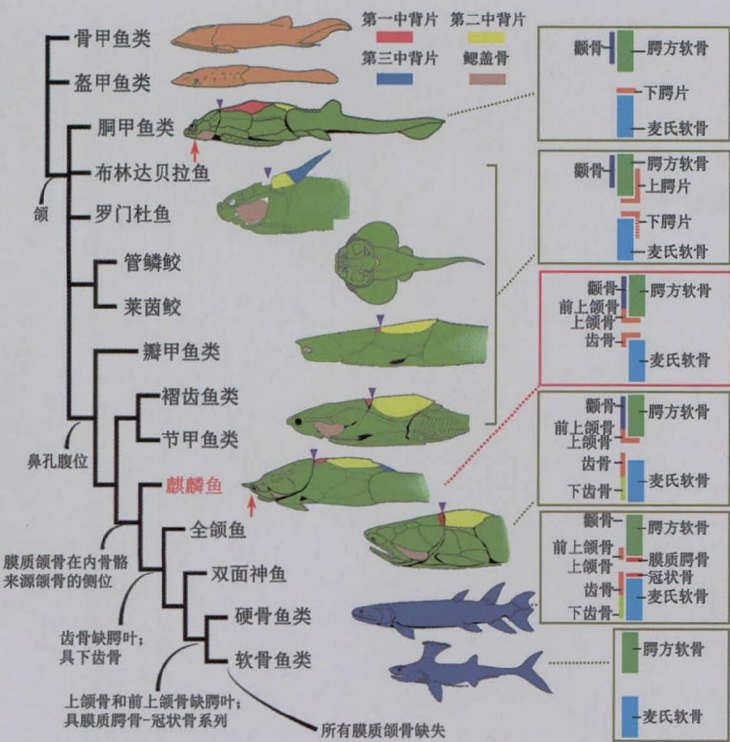
- [1] Zhu M, Ahlberg P E, Pan Z, et al. A Silurian maxillate placoderm illuminates jaw evolution. *Science*, 2016, 354: 334336.
- [2] Long J A. The first jaws. *Science*, 2016, 354: 280281.
- [3] Young G C. Placoderms (armored fish): dominant vertebrates of the Devonian period. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2010, 38: 523550.
- [4] Anderson P L, Westneat M W. A biomechanical model of feeding kinematics for *Dunkleosteus terrelli* (Arthrodira, Placodermi). *Paleobiology*, 2009, 35: 251269.
- [5] Zhu M, Yu X, Janvier P. A primitive fossil fish sheds light on the origin of bony fishes. *Nature*, 1999, 397:607610.
- [6] Zhao W, Zhu M. Siluro-Devonian vertebrate biostratigraphy and biogeography of China. *Palaeoworld*, 2010, 19:426.
- [7] Zhu M, Zhao W, Jia L, et al. The oldest articulated osteichthyan reveals mosaic gnathostome characters. *Nature*, 2009, 458: 469474.
- [8] Zhu M, Yu X, Ahlberg P E, et al. A Silurian placoderm with osteichthyan-like marginal jaw bones. *Nature*, 2013, 502:188193.

关键词: 起源 演化 志留纪 有颌类 盾皮鱼类 软骨鱼类 硬骨鱼类 麒麟鱼

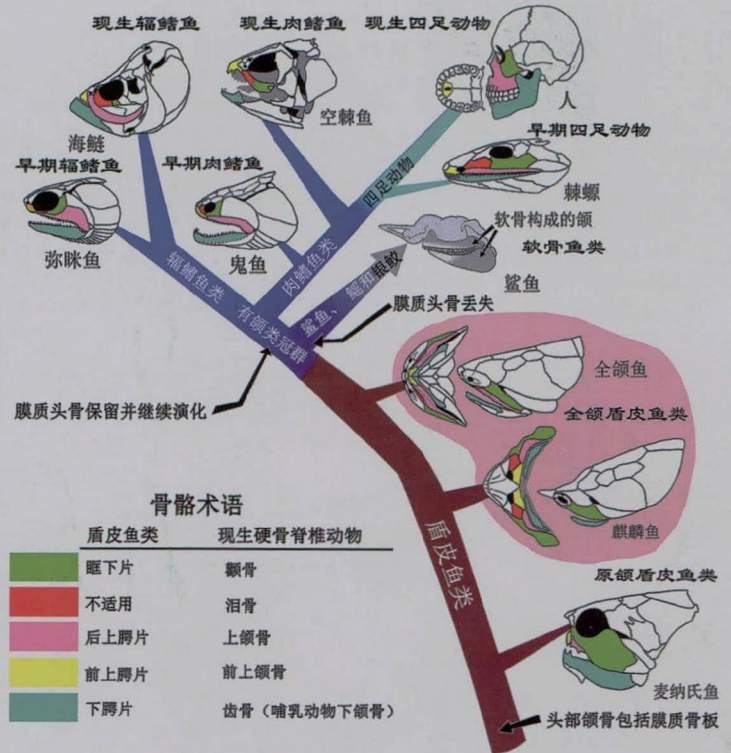
穿越时空 探秘人类颌骨的起源



麒麟鱼头部特写 (杨定华绘)



盾皮鱼类各类群系统发育关系及特征演化



有颌类颌骨的演化历程 (Brian Choo 绘)