

内鼻孔的起源

——千古之谜，百年之争，今朝尘埃落定

盖志琨

从鱼到人，即包括我们人类在内的所有的四足动物（即陆生脊椎动物）都是由鱼类进化而来的，这已经是进化论的一个不争的事实。然而，鱼类是如何一步一步的登上陆地，如何逐渐适应了陆地上复杂多变的生存环境？大家都知道，鱼类登陆以后首先面临着生存环境的巨大变化所带来的选择压力，如陆地上的湿度变化很大，鱼类登陆以后存在着体内水分蒸发的问题；在陆地上，空气中氧的含量至少是水中的20倍，呼吸介质的巨大改变鱼类如何适应；水的密度是空气密度的1000倍，鱼类在水中游泳附肢不必承受身体的重量，而登陆以后它的附肢却要承受着整个身体的压力；另外，陆上的声、光、热的传播规律均与水中有一定的改

变。生存环境的巨大反差，对这些登陆先锋来说确实是一个非常严峻的考验。鱼类是如何一步步获得了适应陆地生活的身体构造，从而完全征服了陆地，最终进化出我们今天地球上形形色色的四足动物（包括两栖类、爬行类、鸟类、哺乳类及我们人类）。本文仅从其中的一个方面——内鼻孔的起源，向大家阐释鱼类在呼吸方面对陆地生活的适应。

千古之谜

众所周知，鱼类生活在水中是用鳃呼吸的，而包括我们人类在内的四足动物则用肺呼吸。肺的产生使四足动物很好的适应了从水到陆呼吸介质改变后的生活环境。关于肺的起源，经过科学家们详细的比较解剖学的研究，一般认为四足动物的肺是由肉鳍

鱼类的鱼鳔演化而来的。但是仅仅有了肺，四足动物还是不能完成呼吸作用，它还需要一个与外鼻孔相通的通道，这样才能让外面的空气顺利的进入到肺，以满足它们对氧气的需要。内鼻孔正好形成了鼻腔和口腔之间的一个通道，即包括我们人类在内的所有的四足动物，除了具有一对外鼻孔外，在鼻囊与口腔之间还具有一对内鼻孔，这样才使我们在吃饭和睡觉的时候，也能照常呼吸。所以说，内鼻孔的产生是四足动物适应陆地生活的一个重要特征。

但是这一对内鼻孔是怎么起源的呢，是从鱼类的外鼻孔演化而来的，还是一对完全新生的构造，长期以来一直是困扰科学家的一个谜。在现生的鱼类当中，

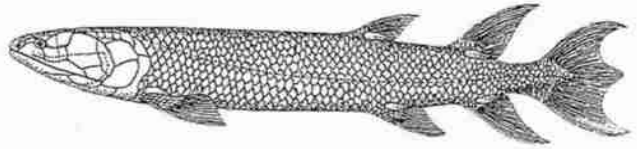
来一些国外的学者如美国自然历史博物馆 J. Maisey 博士已尝试采用 CT 扫描技术对软骨鱼类主要是鲨鱼的头部内颅进行细致的研究，并取得了一系列丰硕的成果。与传统的连续切片技术相比，CT 扫描技术不仅能够提供可靠的数据（依靠这些数据并采用数码成像技术可以进行化石骨骼内部及外部形态的三维重建），而且对所研究的标本不具有任何的破坏性。CT 扫描技术的非破坏性对于研究一些非常珍贵、稀少的古生代中期的鱼类化石来说是非常重要的。

在生命演化研究中，主要生物类群的起源与重大适应特征的出现始终是一个研究重点。我国云

南、宁夏等地有丰富的早期脊椎动物化石材料，这种得天独厚的化石资源为我国开展早期脊椎动物系统发育学的研究提供了相当有利的条件。对其中众多的肉鳍鱼类和四足动物化石材料采用新技术与新方法并开展细致的比较解剖学研究将能够使我国在硬骨鱼类的起源与早期演化、四足动物起源等学科前沿方向上取得新的进展和突破，同时争取能够从古生物学、分子生物学与地球化学相结合的角度重新研究早期脊椎动物的系统演化，从以描述为主向探索机理的方向发展，在早期脊椎动物研究领域做出更多的原创性成果。



Jarvik 与真掌鳍鱼



真掌鳍鱼化石及其复原

注:真掌鳍鱼(属于骨鳞鱼类)只有一对外鼻孔和一对内鼻孔。孔鳞鱼类被认为具有两对外鼻孔和一对内鼻孔。在传统的分类系统中,骨鳞鱼类和孔鳞鱼类组成扇鳍鱼类。扇鳍鱼类和空棘鱼类组成总鳍鱼类。现在的分支系统学研究结果表明,传统意义的总鳍鱼类已经失去了它原来的意义。

与四足动物亲缘关系最近的是肉鳍鱼类,目前世界上只剩下四个属,即非洲肺鱼(*Protopterus*)、美洲肺鱼(*Lepidosiren*)、澳洲肺鱼(*Neoceratodus*)及“活化石”拉蒂迈鱼(*Latimeria*)。通过对这四种肉鳍鱼类的比较解剖学研究,科学家们发现,肺鱼和拉蒂迈鱼同其它的鱼类一样,都没有真正的内鼻孔,只有前、后两对外鼻孔。从现生鱼类身上寻找答案的尝试,遭到了失败。要探讨内鼻孔的起源,也许只有从化石当中才能找到证据,但是由于化石材料的限制,这一问题曾经在近一个世纪的时间里悬而未决。内鼻孔的起源之谜,也许在4亿年前的那个失落的世界里就已经成了千古之谜,也许……

百年之争

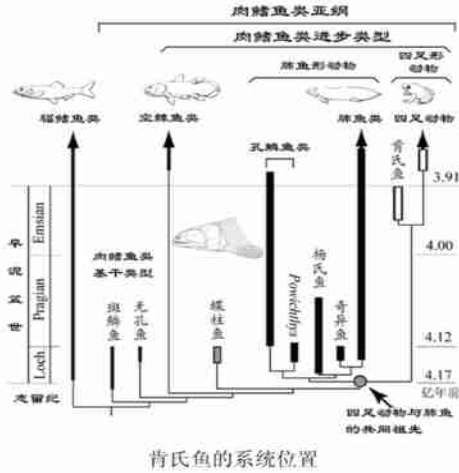
围绕着内鼻孔的起源问题,科学家们从来没有停止过探索的脚步,他们苦苦的思索,苦苦的在失落的世界里寻找着化石证据。

经过一段时间的探索,科学家们逐渐形成了两种观点来解释四足动物内鼻孔的起源问题。

一种观点认为,内鼻孔是四足动物的一个新生构造,内鼻孔和外鼻孔之间没有任何联系。他们认为,在鱼类的进化过程中,其中有一对外鼻孔逐渐消失,而后新出现了一对内鼻孔。该观点是由瑞典著名古生物学家 Jarvik 教授提出。上世纪三十年代以来,瑞典著名古生物学家 Jarvik 教授用连续切片的方法对属于骨鳞鱼类的真掌鳍鱼化石吻部作了非常详细的研究,认为它有了内鼻孔,而在当时所发现的化石材料中,孔鳞鱼被认为是具有三对鼻孔(二对外鼻孔,一对内鼻孔)的肉鳍鱼类。于是 Jarvik 教授等认为,与孔鳞鱼类关系很近的骨鳞鱼类不但具有一对内鼻孔,还应该具有两对外鼻孔。进而他认为至少在总鳍鱼类的这个大家族中,有一支即包括真掌鳍鱼在内

的扇鳍鱼类,已经具有了用来进行呼吸的内鼻孔,这就是著名的“三孔理论”。由于具有化石证据的支持, Jarvik 的观点很快得到了广泛的接受。进而不少研究胚胎的学者提出内鼻孔是来自胚胎期鼻口沟后端发生出来的一个副鼻窦,试图对这一新生构造的起源做出解释,为 Jarvik 的观点提供胚胎学的证据。

与此同时,一些学者也提出了另外一种观点:内鼻孔是由鱼类的一对后外鼻孔演化而来的。该观点为 Schmalhausen 提出,他认为,内鼻孔与肺鱼和总鳍鱼的共同祖先中的后外鼻孔同源,此鼻孔逐渐向头腹面转移,靠近口腔,这样,口的开合能增加通过鼻窦的水流。当这种迁移使得后外鼻孔转移到眶下侧线管的位置时则一分为二,其中之一进入口腔成为内鼻孔,另一个则成为鼻泪管。Szarski 支持了这一观点,指出,由于水流在鼻腔的流动与鱼



肯氏鱼的系统位置



肯氏鱼的复原图

类自身运动有关，游动缓慢的鱼类则从嗅觉获得较少信息，鼻孔向口腔边缘的迁移能够使鱼类借助于口腔闭合呼吸动作而加快气囊中水的流动。他以肺鱼、总鳍鱼共同祖先以及部分硬骨鱼鼻孔向腹面转移为例，认为Schmalhausen的观点令人信服，能够解释中间类型的出现。胚胎学家Medvedeva也支持这一观点，并提供了实验证据。但是，该观点难以解释它们是如何跨越由鱼类的上颌骨和前上颌骨组成的颌弓而进入到口腔内部，以及孔鳞鱼类化石中的“三对鼻孔”。由于缺乏有力的化石证据，这种观点在当时并未得到广泛支持。

两种观点孰是孰非，它们的支持者在不停地寻找着新的证据，不断的展开新一轮的讨论。就这样，内鼻孔的起源问题，在争论中度过了近一个世纪，悬而未决。

希望的曙光

我国的学者同样一刻也没有停止过对该问题的探索。云南曲靖，中国西南边陲一座名不见经传的小城，但这里不仅是徐霞客

当年曾多次游历之地，也是世界各国古鱼类学家所钟情的地方。曲靖市郊的翠峰山上，四亿年前的下泥盆统地层非常的发育，这里蕴藏着丰富的早期肉鳍鱼类的化石，所以解开这千古之谜的钥匙有可能就埋藏这里。从上世纪六十年代起，我国学者几乎每年都要不远万里，跋山涉水来到这里，在这片蕴藏希望的土地上孜孜不倦的探索着。

“天道酬勤”。1981年，我国著名古生物学家张弥曼院士终于鉴定出一种早期肉鳍鱼类化石。为了纪念我国古脊椎动物研究的奠基者——已故的杨钟健教授，张院士给它起了个好听的名字叫“杨氏鱼”(Youngolepis)。杨氏鱼与扇鳍鱼类有很多非常相同的地方。按着传统的看法它应该具有内鼻孔，但张院士通过连续切片的方法对杨氏鱼的吻部进行了详细的研究后发现，“杨氏鱼只有两个外鼻孔，而过去认为的内鼻孔根本不存在”。在中国发现的总鳍鱼没有内鼻孔，那么，在外国发现的总鳍鱼是否真像前人所说那样，真的具有内鼻孔？张院士带

着这个问题先后对Jarvik教授所作的切片重新作了观察，同时对英国、德国、法国所收藏的同类化石作了详细的研究。她发现它们均与杨氏鱼相似，没有内鼻孔。在Jarvik所描述的真掌鳍鱼的标本上，内鼻孔所在的部位并不完全，有的甚至没有保存下来。因此，Jarvik所画出来的图都是“复原”出来的，也就是说其真实性不强。于是人们对扇鳍鱼类是否有内鼻孔这个问题打上了一个大问号。

张弥曼院士的发现，从根本上否定了“三孔”理论，从而为“内鼻孔从外鼻孔起源”学说解开了一个困惑。但是当时的研究仍然没有回答内鼻孔起源的问题。所有外鼻孔在前上颌骨的位置会形成一个颌弓，外鼻孔在颌弓外，内鼻孔则在颌弓内，外鼻孔是怎样跨越颌弓而进入到口腔内部，仍然是一个未解之谜。

探索仍然在继续。90年代初，在“鱼的故乡”，张院士和朱敏博士又发现了一种古老的肉鳍鱼类化石。它生活在距今3.9亿年前，是最原始的四足形动物，它，

一位兢兢业业的古生物地层学家

——杨敬之教授逝世一周年祭

潘云唐

今年3月30日,是著名古生物地层学家、中国科学院南京地质古生物研究所研究员杨敬之先生逝世一周年纪念日,他的光辉成就与崇高品德永远值得我们深深地缅怀。

从耕读之家到最高学府

杨敬之于1912年6月4日生于河北省曲阳县文德村一个贫苦农民家庭,他有三个姐姐、两个哥哥、一个弟弟。他的父母亲含辛茹苦、省吃俭用,也让子女受到很好的教育。他们兄弟姐妹都学有所成。他的二姐后来文化程度很高,嫁给同乡的著名古生物地层学家赵金科(1906—1987,曾任中国科学院南京地质古生物研究所所长,1980年当选为中国

科学院地质部的学部委员——院士)。杨敬之1932年毕业于保定市的河北省立第六中学高中部,考入河北农学院林学系。1933年,他深深羡慕北京大学地质系在国内外的盛名,于是甘愿牺牲一年学籍前去投考,一举考中。他从此踏上了70多年的地质科学生涯。

北京大学地质系名师云集,学术空气浓厚。莘莘学子真是得益匪浅。他们班赶上了中国地质科学事业主要创始人丁文江为新生开的最后一届“普通地质学”课程(1934年丁即调任中央研究院总干事)。他们还听了著名地质学家葛利普、李四光、杨钟健、谢家荣等讲授的古生物学、地史学、岩石学、矿床学

就是肯氏鱼(*Kenechthys*)。比肯氏鱼更古老的鱼,有两对外鼻孔;而比肯氏鱼更先进的鱼,已经成了一对外鼻孔和一对内鼻孔,这样一来,肯氏鱼的位置就成为了内鼻孔进化的关键。

虽然由于化石材料的限制,肯氏鱼的初步研究并没有特别的结果,但破解这一千古之谜的曙光终于出现了。

尘埃落定

谜未解,科学家们仍然在孜孜不倦地探索着。2000年以来,在国家重点基础研究发展规划项目和国家自然科学基金委项目的支持下,朱敏研究员领导的课题组在肯氏鱼的原产地又连续组织了数次大规模的野外发掘,发现

了一大批新的化石材料。

通过细致的标本修理和观察,朱敏与瑞典乌普萨拉大学的Ahlberg博士对肯氏鱼(*Kenechthys*)的合作研究终于取得了突破性进展。新的研究成果表明,肯氏鱼正处于从外鼻孔向内鼻孔过渡的阶段。对于外鼻孔从头的外侧“漂移”到内侧形成内鼻孔这一假说,过去一直很难解释它们如何跨越由鱼类的上颌骨和前上颌骨所构成的颌弓。有意思的是,肯氏鱼的颌弓虽然仍由上颌骨和前上颌骨组成,但前后并不相接,中间有一个间隙,这就是肯氏鱼后外鼻孔的位置。这就意味着,在肉鳍鱼类进化中,存在一个上颌骨和前上颌骨裂开然后

又重新相接的过程,这为鼻孔的“漂移”提供了通道。肯氏鱼为这一解释提供了实证,并确立了内鼻孔和后外鼻孔之间的同源关系。

中国科学家的这一研究成果,发表在了2004年11月4日出版的英国《自然》杂志上,同期发表评述文章的法国自然历史博物馆的Janvier博士称,“这是一个已争论了上百年的问题,新的资料实际上给出了一个明确的答案。”

这样在中国科学家的努力下,长期困扰学术界的千古之谜终告破解,持续了近一个世纪的争论也终于尘埃落定。

(中科院古脊椎所)