

羊膜动物颞孔漫谈

刘俊

基于单一性状的分类,以及据此推测的系统发育关系,经常被证明无效和短命。

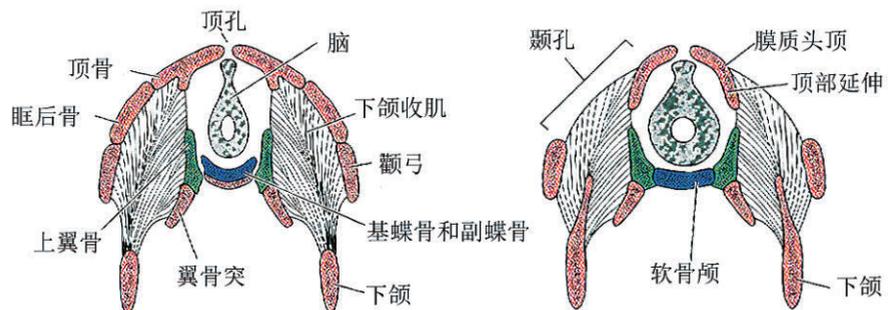
——奥斯本Osborn (1903)

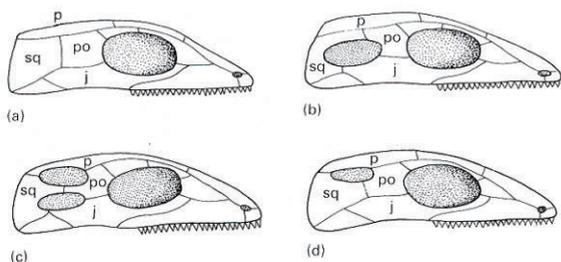
头骨是脊椎动物重要的一个部位,它由许多骨骼组成,有诸多的功能:容纳和保护娇贵的脑和感觉器官,如鼻、眼、耳;提供下颌开合肌肉的附着点及容纳空间。感觉器官需要通向外部,故头表面最显著的孔就是鼻孔、眼眶,而负责听觉的开孔——卵圆窗则很小,开口在枕髁附近。除了这些孔洞,四足动物的头骨在眼眶之后的颞区也有一些孔,最典型的的就是上颞孔(主要由眶后骨一鳞骨棒与顶骨隔开形成)以及侧颞孔(或称下颞孔)(主要在鳞骨与轭骨之间,上面是眶后骨——鳞骨棒,下面是轭骨)。孔形态大多是圆形或者卵圆形,有利于增加肌肉附着表面积。这些颞孔通常被认为是为了释放被束缚的颞肌而形成,而颞弓则是形成颞孔后残存的骨骼。由于颊肌的不同适应,颞区的孔可能独立起源、平行演化。

古生物学家很早就用颞区的结构对传统的“爬行动物”进行分类。例如1867年Günther已

经根据颞区结构来进行分类,他注意到喙头目(Rhynchocephalia)有上下颞弓,而有鳞目只有上颞弓。1880年Cope用完整的颞区来定义杯龙目(Cotylosauria)。1892-1894年Cope和Baur提出了颞孔理论(theory of fenestration):从具封闭颞区的杯龙类演化出具上颞孔(窝)的异齿兽类、鳍龙类,接着再演化为具上、侧颞孔的双弓型的主龙类。1898年Smith Woodward第一个提出爬行类可以根据颞孔分为两大类:只有上颞孔的及有两个颞弓的。前者包括异齿兽类、鳍龙类、龟鳖类、鱼龙类,从中演化出哺乳类;后者包括喙头类、恐龙类、鳄类等,其失去下颞孔就产生了有鳞类。1902年McGregor提出鱼龙类起源于双弓型动物,其侧颞孔由于大的眼眶向颞区靠拢而次生封闭。1903年Osborn提出爬行类根据多个特征可以分为两大类群:合弓类(Synapsida)和双弓类(Diapsida)。合弓类主要有一个(或完整的)颞弓,包括了杯龙类、异齿

头骨和下颌的截面示意图(左)无孔类(右)下孔类





羊膜动物颞孔是四类主要类型：(a) 无孔型 (b) 下孔型 (c) 双孔型 (d) 阔弓型。缩写：J, 轭骨；p, 顶骨；po, 眶后骨；sq, 鳞骨

兽类、鳍龙类、龟鳖类；双弓类主要有两个（或分开的）颞弓，包括了盘龙类、前棱蜥类、离龙类、喙头类、鱼龙类、恐龙类、翼龙类、鳄类、有鳞类等。前者中的异齿兽类的某个类群演化出哺乳类，后者中的原龙类到恐龙类的某个未知的过渡类群演化出鸟类。他认为哺乳类与鸟类是独立起源的。

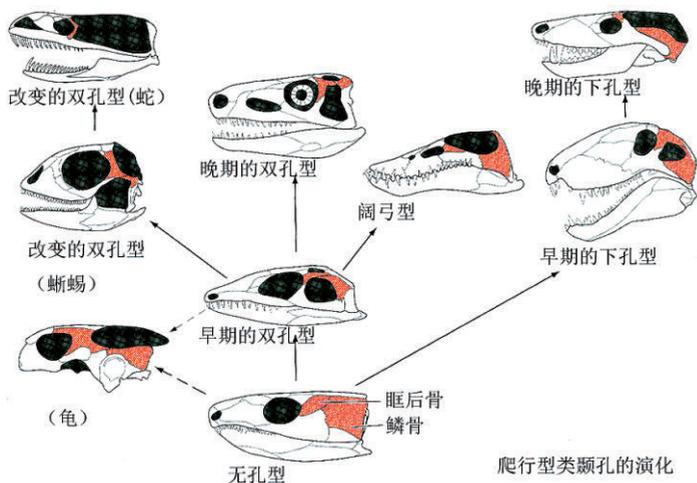
后来的研究人员意识到是颞孔而不是颞弓发挥功能。正如W. K. Gregory强调的，二者中应该注意的颞孔。1925年Samuel Wendell Williston在《爬行动物骨骼学》中主要根据颞孔把爬行动物分为Anapsida（无孔类）、Synapsida（下孔类，单一颞孔，主要位于眶后骨—鳞骨弓之下）、Synaptosauria（又称Euryapsida阔弓类，单一颞孔，以眶后骨—鳞骨弓为下界）、Parapsida（单一颞孔，位于顶骨与眶后骨—鳞骨弓之间）及Diapsida（双孔类，由眶后骨—鳞骨弓隔开的两个颞孔）。无孔类包括杯龙类（西

蒙螈类、阔齿龙类、锯齿龙类、前棱蜥类）、正南龙类、龟鳖类。下孔类包括盘龙类及兽孔类；阔弓类包括幻龙类、蛇颈龙类及楯齿龙类；Parapsida包括了鱼龙类、原龙类及有鳞类。双孔类包括了喙头类、主龙类、恐龙类等。

Watson根据耳凹（otic notch）将除了西蒙螈形类外的杯龙类分为阔齿龙形类以及大鼻龙形类。由此，1947年Olson提出可以将爬行类分为副爬行类（阔齿龙形类及龟类）以及真爬行类（大鼻龙形类及其后裔）。而1916年Goodrich根据主动脉弓排列将爬行动物分为下孔类及其他。1956年Romer在《爬行动物骨骼学》中将爬行动物分为无孔类、双孔类（鳞龙类及主龙类）、鱼龙类、阔弓类（原龙类及鳍龙类）、下孔类。这些类群基本对应于颞孔的类型。

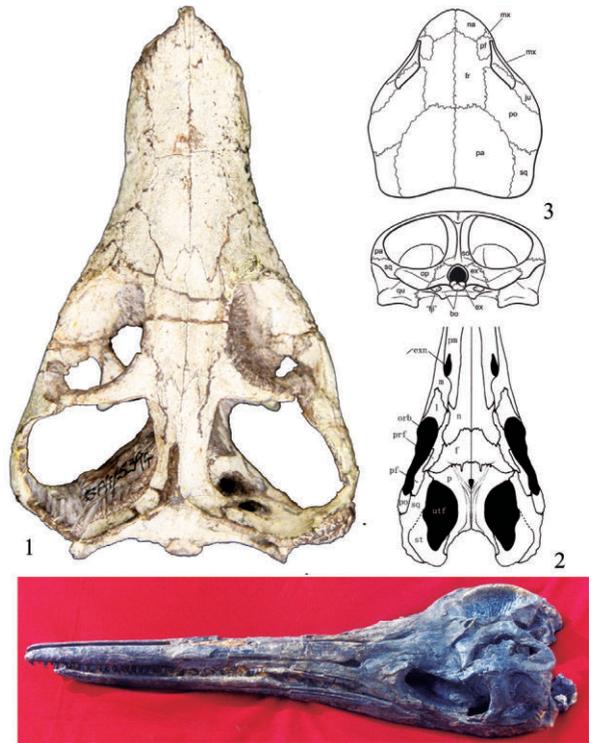
在支序系统学兴起以后，广泛使用单系概念，人们才意识到羊膜动物（基本是原来的“爬行类”加上哺乳类及鸟类）包括下孔类及爬行类两个自然类群。而爬行类则包括了副爬行类及真爬行类，真爬行类中的新双孔类包括了鳞龙形类及主龙形类两大支。真爬行类头骨原始类型为无孔型，而进步类型为双孔型，从双孔型中又演化出阔弓型。以前人们认为龟鳖类是副爬行类一支，为有特殊的凹缺的无孔类，现在一般认为是头骨特化的双孔类。

近些年的研究发现颞区穿孔情况很复杂，存在个体发育、种内及种间的变异。副爬行类绝大多数种类颞区是完整的，但是存在不同的穿孔：由眶后骨、轭骨、鳞骨、上颞骨围成的孔（三叠纪前棱蜥类Candelaria及Phonodus），由眶后骨、轭骨、方轭骨及鳞骨侧围成的侧颞孔（中龙，Australothyris，



Lanthanosuchus), 由鳞骨、轭骨及方轭骨围成的孔 (*Acleistorhinus*, *Macroleter* 及 *Belebey*) ; 此外还有凹缺 (方骨、方轭骨有时还有上颌骨)。正南龙 (*Eunotosaurus*) 在个体发育早期曾经存在上颞孔及侧颞孔, 后来上颞孔被上颞骨遮盖, 而侧颞孔下缘颞弓消失, 形成一个凹缺。正南龙长期被归入副爬行类, 但是最近也常和龟类一起归入了双孔类。蜥代龙类 (*Varanopsids*), 长期以来被看作是典型的下孔类, 最近却有研究认为它们可能属于爬行类。以上这些例子说明颞孔对于高级阶元的关系只有一定的意义, 验证了当初 Osborn 阐述的单一特征来分类往往是靠不住的。

最近 Wernerberg 按照功能形态将颞孔分为无孔 (anapsid)、单孔 (monapsid)、双孔 (diapsid) 及凹缺 (excavation) 四种类型。无孔类型在早期非羊膜动物就存在, 颌肌起于颞区膜颅内表面, 插入下颌。单孔类型一般有高的头骨, 可以容纳更长、更强的颌肌。颞肌附着在圆孔边缘, 比平的骨面结构更稳定; 主要存在于下孔类中, 一些无孔类也有。双孔类型头骨一般较宽, 最初是为了捕食昆虫, 上下颌需要灵活运动。为了形成更长的肌纤维、发育更多元化的附着点, 肌肉的扩张导致膜颅骨骼的深凹和/或失去颞弓。而凹缺可以通过两种方式形成: 颞区外缘骨骼边缘简化或者颞孔内部的扩张, 两类方式可以进行各种组合。这种方式在各类四足动物中普遍存在。在进步的兽孔类 (兽头类、犬齿兽类) 中颞孔移到背侧, 在颞弓上留下凹痕。在鳍龙、鱼龙中上颞孔扩张、有时形成附着肌肉的顶脊, 如某些下孔类一般; 上颞孔扩展导致下颞孔不完整, 一般变成了凹缺。为了获得更强的颌肌, 它们头骨也相应减少可动性。龟类演化中很重要一个行为是伸缩脖子, 为了适应这种改变, 基于龟类如原腭龟、卡因它龟, 将祖先双孔型头骨改造, 形成了与无孔类不同的无孔型的头骨。在龟的冠群中, 脖子更长、伸缩模式更复杂, 为了抵消增长脖子的张力, 原来受力的颞区边缘发生改变, 原来的后颞孔扩大、向前凹进, 使颞肌可以



(1) 兽头类头骨 (2) 鱼龙头骨 (3) 原始的龟头骨

扩展。

前面简单地用功能的需要来解释羊膜动物形式多样的颞孔, 但是其深时演化原因可能得从生活史变化中来探知。在非羊膜动物中, 幼体还得进食, 下颌肌肉得附着到软骨颅, 因为膜颅还没有发育好。在羊膜动物中跳过了两栖类的幼体阶段, 软骨颅与进食关系不大更加保守, 而咽弓则显著变化。因为在发育中很长一段时期是没有功能的, 下颌肌肉有更多的演化可能性来满足不同的进食需要。在个体发育过程中颞区的骨骼被这些特化的肌肉征用, 成为肌肉的附着点。故颞区开孔的多样性是发育的肌肉的功能需要。故此下孔类、双孔类、副爬行类的颞孔没有同源性。即使有相同的格局也不一定是同样来源的。二叠、三叠纪四足动物颞区的多样性和可塑性反映了早期四足动物在陆地上的快速适应辐射。而下孔类侧颞孔及双孔类上颞孔的稳定则是外部环境和内部发育综合作用的结果。

作者单位: 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所