

羊膜动物的系统发生

刘俊李岩

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘要 以支序系统学为基础出发,将羊膜动物分为 3 个类群:下孔类、无孔类和双孔类,并简要介绍了其中的主要类群;同时也介绍了哺乳类、龟鳖类和翼龙类等几个重要类群及鸟类的起源演化问题

关键词 羊膜动物 起源 演化

在古生物学研究中主要依据骨骼的形态特征重建系统演化关系,并以此来对脊椎动物化石进行分类。有人基于系统发育关系,提出将羊膜动物定义为哺乳类、龟类、初龙类和鳞龙类的最近共同祖先及其所有后裔。但是由于羊膜卵可能出现在现生羊膜动物的最近共同祖先之前,所以这个定义可能与最通用的含义不一致。故有人提出了羊膜动物的另一个定义:现生羊膜类及与现生两栖类相比更接近现生羊膜类的所有其他生物。

已知最早的羊膜动物林蜥,发现于加拿大上石炭纪(距今 3 亿多年)地层中,但推测羊膜动物在地球上出现的时间应该还要早些。羊膜动物主要可分为 3 支(图 1):下孔类、无孔类和双孔类(部分代表动物线条图见本期封三)。

(晚石炭世和早二叠世)是“盘龙类”,包括克色龙类、蛇齿龙类、楔齿龙类和基龙类等。它们中有的种类长长的背棘如同船帆似的,如异齿龙。这些化石大多发现于北美洲,我国至今还没有发现此类化石。在二叠纪中晚期从盘龙类中演化出兽孔类,包括恐头兽类、二齿兽类及兽齿类等。恐头兽类只生存于二叠纪,有肉食和植食两大类型,原来化石仅发现于南非和俄罗斯,最近在我国甘肃也有了发现。二齿兽类是二叠纪、三叠纪最为繁盛的类群,以植食为主。典型的二齿兽仅在上颌有两个“犬齿”。兽齿类则包括丽齿兽类、兽头类和犬颌兽类,以犬颌兽类最为兴旺。哺乳类就是在三叠纪后期从犬颌兽类中产生的,其早期代表有莫根兽、红兽及中国尖齿兽。本类群的现生代表只有哺乳类。

2 无孔类 无孔类没有颞孔,包括前棱蜥类、锯齿龙类和龟类等。不过需要说明的是以前归入此类中的中龙类和杯龙类的大多数不再被认为是无孔类。原来的杯龙类是指基干的羊膜动物,包括了西蒙螈形类、阔齿龙形类及大鼻龙形类。现在西蒙螈形类及阔齿龙形类均归入两栖类中的爬行形类,不再被认为是羊膜动物。而大鼻龙形类则是向双孔类方向演化的类群,不归入三大类中。“杯龙类”因是一个多系类群,其名称已经不再使用。人们最常提及的无孔类是龟类。已知最早的龟是晚三叠世的原颞龟类,它们已经有了一个比较完整的壳;据此人们推测龟类的出现应该比发现龟的时间早得多。现在还不知道在二叠纪究竟是前棱蜥类、锯齿龙类亦或是大鼻龙类与龟类亲缘关系最近。不过最近也有不同的学者从形态学和分子生物学角度出发提出龟类属于双孔类,这样它就不能作为原始羊膜动物的代表了。龟类主要可分为侧颈龟和曲颈龟两大类。侧颈龟繁盛于白垩纪和早第三纪海洋中,现生侧颈龟则生活在非洲、澳洲和南美洲的淡水中。曲颈龟是现生龟的主要种类,除极区外广布全球。

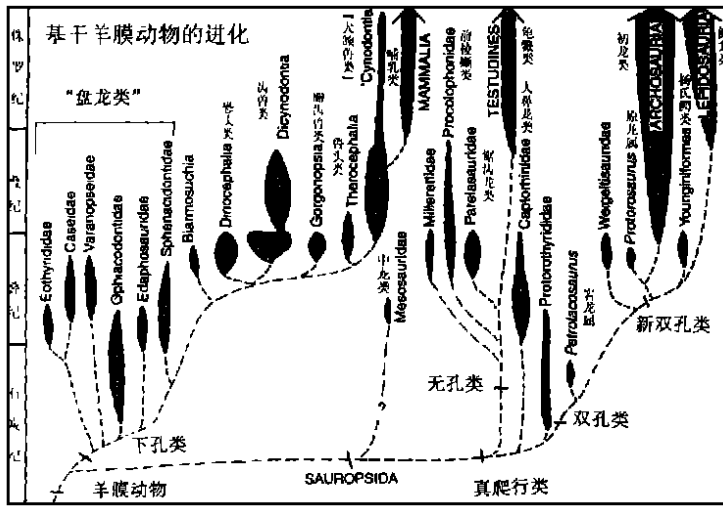


图 1 早期羊膜动物的系统发生
表示已知的化石记录(垂向的标度),相对丰度(水平宽度)
和推测的系统关系(虚线)(据 Benton, 1997)

1 下孔类 下孔类,即哺乳动物这支,首先在晚石炭世从原始的羊膜类中演化出来。下孔类只有一个下颞孔,由眶后骨、轭骨和鳞骨所围成。下孔类的早期类群

在晚石炭世和早二叠世从原始的羊膜类中演化出来。下孔类只有一个下颞孔,由眶后骨、轭骨和鳞骨所围成。下孔类的早期类群

3 双孔类 双孔类的特征是具有由眶后骨、鳞骨和顶骨所围成的上颞孔,包括了传统的双孔类和上孔类(或称调孔类)。双孔类是羊膜动物中最为繁盛的类群,它既包括了恐龙、翼龙、鱼龙和蛇颈龙等最富盛名的化石类群,又包括了现在的鳄、蜥蜴、蛇及鸟类。双孔类早在二叠纪就分化为两支,一支是鳞龙形类,一支是初龙形类。

3.1 鳞龙形类 现生鳞龙形类包括有鳞类(蜥蜴、蛇和蚓蜥)及楔齿蜥;而化石鳞龙形类除现生类群的化石代表外还可能包括海龙类及原来上孔类的鳍龙类和鱼龙类。新西兰的楔齿蜥是爬行动物中的活化石,它保留了许多原始特征,而且是一类生存时代很早的类群的惟一代表。最早的有鳞类至少应该出现在三叠纪,历史上有许多化石都曾作为第一个蜥蜴,但是有确定无疑的有鳞类特征的化石则是中侏罗世的。蜥蜴的一支,沧龙类,在鱼龙绝灭后迅速占据了晚白垩世的海洋,分化成各种类型探索和占据不同的海洋生境。但是它们在白垩纪末期也绝灭了。中生代海洋最著名的羊膜动物还数鳍龙类和鱼龙类,它们中有的种类可达十余米,是当时海洋中的霸主。鳍龙类包括槽齿龙类、肿肋龙类和真鳍龙类。槽齿龙类是一类带壳的奇特动物,外形有点象龟,如我国发现的中国豆齿龙。肿肋龙类个体较小,一般体长在40cm以下,我国出产的贵州龙可以作为此类动物的代表。真鳍龙类中有幻龙、蛇颈龙和上龙等。仅蛇颈龙和上龙度过三叠纪,其余的鳍龙类都仅生存于三叠纪。鱼龙外形象海豚,比前面提到的几类海生生物更特化。已知最早的鱼龙发现于早三叠世,如我国的巢县陈龙。科学家已经公认鱼龙是由早期双孔类演化而来,但其系统位置还不太肯定,有人认为它是鳍龙类的姐妹群,归入鳞龙类,还有人认为它是鳞龙类和初龙类的姐妹群。主要原因是现在发现最早的鱼龙已经比较特化,难以推断其祖先的状态。鱼龙起源问题的解决还有赖于新的早期鱼龙材料的发现。鳍龙类和鱼龙类在侏罗纪和白垩纪有较大发展,但未等到白垩纪末期的大灾难就已经绝灭。

3.2 初龙形类 现生初龙形类只有鳄类和鸟类,但总的说来初龙形类是羊膜动物中种类最多的一支,它分为三棱龙、喙龙类和原蜥蜴类和初龙类等类群。以前把三叠纪原始的初龙类归入槽齿类,包括古鳄类、假鳄类和副鳄类(植龙类)。同杯龙类情况类似,现在也取消了槽齿类这个名称。进步的初龙类分为两支:一支向鳄类方向演化,一支为翼龙类、恐龙类及鸟类。

1) 鳄类 这支包括了植龙类、楸鳞龙类及鳄类。鳄类中在白垩纪最终演化出了包含现生鳄类在内的真鳄类。虽然现在鳄类大多能在水中生活,但基本还是陆生生物,而地史时期有些鳄类则是完全的海生生物。

2) 翼龙类、恐龙类及鸟类 最早的翼龙类化石记

录可以追溯到晚三叠世。由于已知最古老的三叠纪的翼龙已经发育成完全的翼龙,其形态与别的类群差异很大,其起源问题也尚未解决。大多数人认为翼龙类与恐龙类是姐妹群,有最近的亲缘关系。但也有人认为翼龙是双孔类中独立发展的一支,直接起源于二叠纪的始鳄类或者始鳄类与原蜥蜴类的过渡类型。

已知最早的恐龙出现在晚三叠世(2.3亿年),在三叠纪的最后2000万年里迅速辐射开来,替代了以二齿兽为主的动物群。在直到白垩纪末期的1.65亿年里恐龙在陆地动物群中都占支配地位,是迄今为止地球上最成功的陆地脊椎动物。恐龙很早就分化为蜥臀类和鸟臀类两大类群。最早的恐龙都是蜥臀类恐类。蜥臀类包括肉食性的兽脚类和植食性的蜥脚形类。霸王龙就是巨型兽脚类恐龙的代表,而最庞大的陆地生物当数蜥脚类中的雷龙、梁龙等。最早的鸟臀类化石发现于早侏罗世(2.08亿年),但推测其出现可能和蜥臀类一样早。鸟臀类恐龙都以植物为食,包括角龙、剑龙和甲龙等类群。

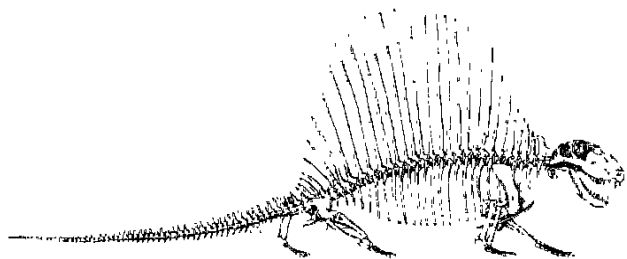
鸟类是很成功的飞行脊椎动物,现生大约有9000种。至今所知最早的鸟还是德国上侏罗世灰岩中的始祖鸟。自70年代奥斯特罗姆复兴鸟类的恐龙起源说以来,鸟类的起源问题一直是讨论的热点。近年来在中国辽宁西部发现了带“毛”的恐龙和早期的鸟类更掀起了新的研究高潮。鸟类恐龙起源说认为鸟类就是兽脚类中驰龙类的一支,目前这种观点得到大多数古脊椎动物学者的认同,但还有不少古鸟类学家及生理学家仍然持反对意见。但是现在发现的与鸟类关系最近的恐龙其时代都比最早的鸟类晚,古生物学者依然期待着发现更早的鸟类祖先化石。

当然,这些都只是目前对羊膜动物发展历史的假设。随着新材料的发现,认识水平的不断提高,人们对羊膜动物的发展史可能会有一些新的看法。这样就能逐步逼近羊膜动物真实的演化历程。

* 致谢 感谢徐星、倪喜军先生在成文中的建议。

4 参考文献

- 1 Queiroz K de, Gauthier J. Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names. *Syst Zool*, 1990, 39(4): 307-322.
- 2 Carroll R L. *Vertebrate paleontology and evolution*. New York: W. H. Freeman and Company, 1988, 1-698.
- 3 Benton M J. *Vertebrate palaeontology*. Second edition. London: Chapman & Hall, 1997, 1-452.
- 4 Rieppel O. Turtle origins. *Science*, 1999, 283: 94-95.
- 5 Callaway J M, Nichollas E L. *Ancient marine reptiles*. San Diego: Academic Press, 1997, 1-501.
- 6 李锦玲,刘俊,李淳. 贵州新发现的三叠纪海生爬行动物. 见:沙金庚,朱敏主编:创新者的报告第5集:古生物学研究成果专集.北京:科学出版社,2000,114-120. (BF)



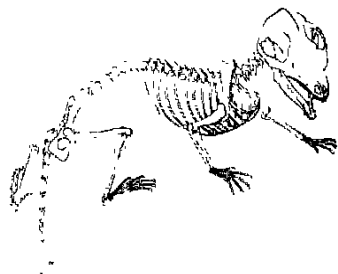
异齿龙(盘龙属)



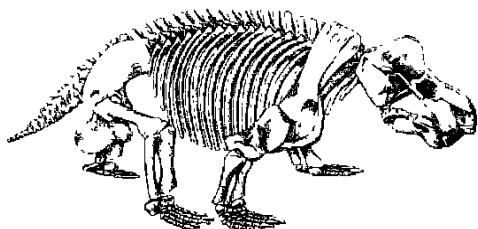
中国颌兽复原图



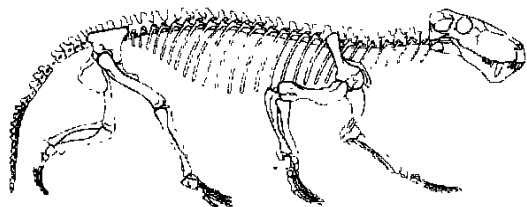
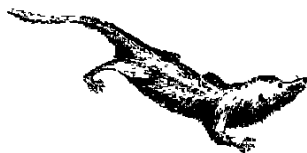
巨形兽(恐头兽类)



原始哺乳动物骨骼及复原图



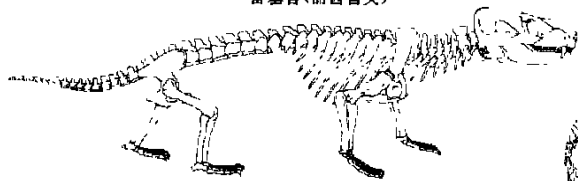
肯氏兽(二齿兽类)



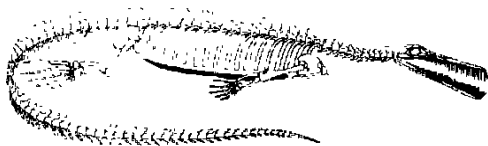
雷塞兽(丽齿兽类)



无齿翼龙



三尖叉齿兽(大颌兽类)



中龙

“羊膜动物的系统发生”一文附图

注:封三附图均转引自 Carroll(1988)