CT 观察孙氏伊克昭龙(*Ikechosaurus sunailinae*) 鼻腔构造

吕君昌 朱奇志^④ 程希侃^④ 杜湘珂^④

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044; ④北京医科大学人民医院放射科, 北京 100044)

摘要 运用 CT 扫描技术对鳄龙科的孙氏伊克昭龙的鼻腔部位进行了连续扫描, 结果显示了该类动物鼻腔构造非常复杂, 分为两个部分: 后上部分具有嗅觉的功能, 大的前下部分具有调节体温的功能; 它的松果体系统的部分丧失, 显示了它可能具有向内温演化的趋势. 因此, 该类动物可能具有较强的体温调节能力, 使其体温与周围环境的温度相适应, 从而保持高的活动水平. 但它还不足以使其体温像鸟类和哺乳类那样保持恒定.

关键词 CT 扫描 鼻腔构造 体温调节 伊克昭龙

对于现生爬行动物鼻部构造的研究, 前人做了大量的工作, 主要的如文献[1, 2], 但对于爬行动物化石种类的鼻部构造研究的文献却较少^[3, 4]. 造成这种状况的主要原因是鼻部研究有效的软组织部分和可能是软骨的鼻囊, 没有被保存为化石, 一般能够见到的只是外鼻孔和内鼻孔的位置^[1]. 爬行动物最先出现鼻甲-上颌骨鼻甲(Maxilloturbinals), 为鼻腔侧壁的软骨性突起, 而这些软骨性突起在大多数情况下是不可能保存为化石的. 在多数情况下, 这些鼻甲在化石类群中出现的最好证据是在鼻腔侧壁上具有供鼻甲附着的基嵴(basal ridges)^[4, 5]. 与现生类群相比, 脊椎动物化石种类的标本是有限的, 在这些有限的标本中, 除了化石本身所需观察的部分暴露于外表(或以内模的形式保存)而易于观察外, 其他任何保存完好的标本, 要想观察其内部构造, 必须采用一些特殊方法如连续磨片法, 或者连续切片法, 但这些方法会破坏化石的完整性, 甚至标本会完全被破坏掉. 对于化石标本相对多的类群, 这些方法似乎是可取的, 但对于标本稀少尤其是独模标本来说, 这些方法是不可能使用的. 本世纪 70 年代, Hounsfield^[6]发明设计了 CT 扫描技术用于获得人类头部的断面图象, 后来由 Ledley 等人^[7]进一步发展为用于检查人类身体的其他部位上. 由于这一技术可以在不损伤标本的情况下, 对于化石(尤其是头骨)的内部构造以及埋藏于岩石中而又难于通过人工修理的化石标本进行观察, 因此这一技术正好可以弥补对化石内部构造研究中的不足. 自从 1984 年, 由 Conroy 等人^[8]首次将其引入脊椎动物化石的研究上以来, 它逐渐地被应用到脊椎动物化石的研究上. 本文运用 CT 扫描技术, 对孙氏伊克昭龙的鼻部构造做了初步观察.

1 材料和方法

(1) 材料. 在本文中, 选取了保存较好的孙氏伊克昭龙头骨标本(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所编号: V96113-3)作为试验标本. 标本保存长 175 mm (其吻端缺失小部分), 眼眶宽 15 mm, 长 23 mm, 眶间距离为 13 mm, 上颞孔长轴长为 51 mm, 短轴长为 23 mm.

(2) 方法. 对标本分别进行冠状位(沿头骨标本上下方向)、矢状位(沿标本左右方向)以及轴位(沿标本前后方向)扫描. 扫描机器为 Elscint CT Twin (haifa, Israel). 每个位置均采用同一扫描程序, 即先平扫得到标本的平片, 在此基础上定计划进行超高分辨率扫描(颅腔部位).

<https://engine.scichina.com/doi/10.1360/csb1999-44-18-1999>

扫描条件如下: 120~ 130 kV, 220 mA/s. 层厚 1.0 mm, 间隔 1.0 mm. 扫描野直径 180 或 250 mm. 超高分辨率扫描(每次扫描时间为 1 s, 扫描 2 层). 图象矩阵 1 024 × 1 024, 窗宽 3 000~ 4 095 H (H 为亨氏单位), 窗位 2 300~ 2 600H.

2 结果

(1) 鼻腔分为明显的上部的嗅区和下部的呼吸区(呼吸区具有调节体温的功能).

(2) 主鼻腔内侧壁构造复杂, 呈沟嵴状, 这些嵴应为软骨性鼻甲的附着处. 鼻腔侧壁的嵴的出现, 体现了鼻甲的存在.

(3) 从鼻腔的构造上可以看出, 嗅区大, 嗅神经分布于内鼻孔的后上方大部分区域, 显示了该类动物的嗅觉可能很发达.

(4) 骨骼的 CT 值为 2 877.0~ 3 080.8 H, 鼻腔内充填物的 CT 值为 2 097.0~ 2 182.0 H.

3 比较和讨论

伊克昭龙(*Ikechosaurus*) 属于鳄龙科(*Champsosauridae*), *Choristodera* 亚目, 由 Sigogneau-Russell 在 1981 年建立^[9]. 这一试验标本采自鄂尔多斯盆地(鄂托克)早白垩世志丹群的罗汉洞组, 由 Brinkman 等人^[10]研究. 关于鳄龙类的研究, 多数作者仅限于对其骨骼形态的研究^[9, 10], 只有少数作者对其他方面做了或多或少的讨论, 如 Fox^[11]对 *Champsosaurus* 的脑颅(脑神经)部分做了较为详细的研究. 关于鼻腔构造方面, Russell^[12]在描述 *Champsosaurus* 的上颌骨和鼻骨时, 涉及到但没有进一步讨论, Erickson^[13]对 *Champsosaurus* 的鼻腔外部形态和功能做了较为详细的探讨, 但对其内部构造没有涉及到.

根据 Parsons^[1], 爬行动物鼻部的主要区域和构造分为: () 鼻前庭(Vestibulum Nasi)为鼻腔中从外鼻孔至主鼻腔的管状部分; () 鼻咽管(Ductus Nasopharyngeus)指主鼻腔和内鼻孔之间的任何管状连接部分; () 主鼻腔(Cavum Nasi Proprium)指鼻前庭和鼻咽管之间的部分; () 鼻甲(Concha)指鼻腔内侧壁上任何伸向鼻腔的突出部分; () 犁鼻器(Jacobson's Organ).

下面根据对孙氏伊克昭龙鼻部所做的连续的 CT 扫描断面图象(图 1), 对鼻部的各个部分进行简要记述(图 2).

(1) 鼻前庭(CT 断面图象 120~ 113 层面上). 与主鼻腔没有明显的界线, 它应为位于内鼻孔的前缘的前上方至外鼻孔之间. 从 115 层面至 114 层面可以看出, 垂向直径变小, 而其在爬

图 1 CT 扫描所的冠状位断面图象(显示基嵴及其他构造)(a)和 CT 断面位置示意图(b)
CNP——主鼻腔, JU——颧骨, LA——泪骨, Mx——上颌骨, NA——鼻骨, Pal——腭骨, Pref——前额骨, RFC——供鼻甲附着的基嵴

图2 依此依据连续的CT断面图象所画的鼻腔变化图

在上述图中,凡与主体不相连的地方,均为自然断裂缺失部分,如在107层面的断面图中,左侧的部分与主体部分之间的空隙,即为自然断裂缺失部分。在93~95层面的断面图中,标尺长为2 cm,其他为1 cm。

CH——内鼻孔, PAL——腭骨, PTC——翼骨, VO——锄骨

行动物中,鼻前庭几乎总是明显地与直径大得多的主鼻腔所分开^[1]。鼻前庭横截面呈不规则四边形,水平向直径远大于其垂向直径。下边缘的外侧有一向内突出的嵴,这一嵴类似于现生长吻的 *Carettochelys* 和 *Trionychids* 中的情形^[1]。与 *Champsosaurus natator* (Russell^[11], 图3)相比,在位置相当的断面图中(在 *Champsosaurus natator* 中,位于吻部的前1/3处,在孙氏伊克昭龙中,相当于115层面的位置)它们的鼻前庭的形状完全不同。在后者,其形状为横向直径大于垂向直径的椭圆形(为了便于比较,不考虑内鼻骨(internarial)的位置),其内壁光滑无任何嵴。而在孙氏伊克昭龙中,其顶部向下凹陷成一沟状,对应的位置应为鼻骨腹面中央存在一纵向的嵴,可能为内鼻骨的附着处,在此标本中,内鼻骨可能为软骨状态,没有保存成化石。从吻端的断裂面上可以看出,其鼻腔内模化石的侧面上,分别有一较宽的纵向浅槽和细沟,也就意

味着,在靠近鼻骨腹面中央及上颌骨分别存在一宽嵴和一细嵴.类似于似哺乳爬行类及哺乳类中的情形^[4,5],这些嵴可能为鼻骨鼻甲和上颌骨鼻甲的附着处.

(2) 鼻咽管.由于内鼻孔的位置比较靠前,主鼻腔通过内鼻孔直接与口腔相通,因此它缺少真正的鼻咽管,类似于 *Sphenodon* 和多数蜥蜴类中的情形,而不同于鼻咽管非常长的现生鳄类^[1].

(3) 主鼻腔与鼻甲(CT 断面图象 113~ 96 层面上).由于鼻甲与主鼻腔关系密切,因此,把它与主鼻腔一起讨论.由于缺少真正的鼻咽管,主鼻腔的最前端与鼻前庭的后部相连,前腹部通过内鼻孔与口腔相通,而其後部可以扩展到接近眼眶的前部.从 89 层面至 104 层面,前上额骨腹面中央的位置,有一纵向深沟,在 93 层面的断面图象上,显示半圆形,向前延伸至层面号为 105 的断面图象上消失(大约长为 35 mm),这一位置亦即非常靠近内鼻孔的后方,这应为 Russell^[12] 和 Erickson^[13] 所指的嗅神经孔(嗅神经束(iv)的通道).这一嗅神经孔向前延伸并进入一个突然加大的空间,这个空间具有嗅觉功能和体温调节的功能^[13].从连续的断面图象中可以看出,主鼻腔的形状相当复杂,其内壁具有长短不一的嵴,而这些嵴的出现正是鼻甲存在的最好证据.当动物活着的时候,这些嵴上附着软骨性突起.在 96 层面,97 层面及 98 层面连续的断面图象中,在鼻腔中上部两内侧壁发育明显的嵴,分鼻腔为两个腔室:一个为后上方的嗅部(相当于 Erickson^[13] 所指的嗅室)和另一个为前下方的呼吸部.嗅室的内侧壁应覆盖具有嗅觉作用的嗅上皮.大的嗅区,显示了该类动物具有灵敏的嗅觉.而灵敏的嗅觉能力显然对于水生爬行动物通过气味来摄取食物是非常重要的,类似于鳄类中的情形^[13,14].前下方呼吸部的空间远大于嗅部的空间,其内侧壁并不光滑,在一些断面图象上显示出明显的突起和凹陷.这些连续的突起形成嵴,应为鼻甲附着处.从一系列的断面图象中,可以看出,多数嵴位于鼻腔侧壁的中下部.而这些鼻甲表面覆盖着呼吸上皮,可能起着体温调节的功能.这可以从其头骨扫描所体现的另一特征:脑上体复合(epiphyseal complex)的残留来加以说明.通过对标本冠状位扫描图象的观察,可以看出,从颅顶部向下连续的断面图象中(层厚为 1 mm),在顶骨之中,逐渐出现一个短的缝隙(可能为顶眼消逝的痕迹),随着深度的增加(向下扫描),缝隙演变一小孔,再向下,在其后方出现一个较大的孔,这两个孔随着深度的增加,与其前面的孔合而为一,之后,又一分为二,分别与脑腔相通.在颅顶面并没有体现这些孔存在的迹象,这些孔在颅骨内出现,应为松果体系统残留的标志.也就是说,它的松果体系统并没有完全消失.“目前的研究显示了在外温(ectotherms)和内温(endotherms)动物中,体温调节是松果体系统(pineal systems)的主要功能之一,因此,有理由提出在化石爬行类中,松果体系统的具有,部分丧失,或者完全缺失提供了一个温度调节机制的指标.而对于松果体单独保留的过渡阶段,可能代表了该类动物向恒温演化”^[15].在孙氏伊克昭龙,松果体系统的残留,暗示了该类动物可能具有较强的体温调节能力,向内温方向演化. Erickson^[13] 通过对 *Champsosaurus* 研究,认为它是完全适应于水中生活方式的一类动物,居住在古纬度大约北纬 30~ 40° 之间的区域,那时周围的气温可能具有明显的季节性波动或者甚至每天都在波动,由于其身体多数时间浸没于水中,通过吸入空气的温度调节到与体温更加吻合,这样可以使体温保持有利的稳定,对于维持其高水平的活动能力有重要的优势.从伊克昭龙鼻腔与 *Champsosaurus* 的鼻腔相似的功能来看,它和 *Champsosaurus* 生活环境应该类似,也应为完全适应于水生生活.

(4) 犁鼻器.在 115~ 114 层面的断面图上,锄骨的前外侧与腭骨之间,有一由鼻腔通向腭面的通道,可能为犁鼻器管.如果这一判断正确的话,说明该类动物利用犁鼻器来帮助舌分辨

食物性质并探知气味,这对于它们在水中捕获食物起着一定的作用。

从以上的记述可以看出,伊克昭龙鼻部的主要构造(图3)有别于其他多数现生爬行动物的鼻部构造,它缺少鼻咽管,因而其主鼻腔不是位于鼻前庭和鼻咽管之间。其前端与鼻前庭的后部相连,前腹部通过内鼻孔与口腔相通,而其後部在内鼻孔的后上方大大地向后扩展至眼眶的前部。

图3 伊克昭龙鼻部构造示意图(沿头骨长轴的中线方向)

CNP——主鼻腔, Olf. D——嗅神经管, Olf. R——嗅区, Res. A——呼吸区, Ves. N——鼻前庭

通过对孙氏伊克昭龙鼻腔部位连续的CT扫描,揭示了它具有复杂的鼻腔构造。主鼻腔内侧壁沟嵴状构造发育,显示了其鼻甲发育,这些鼻甲的存在,起着体温调节器的作用,说明了该类动物的鼻腔具有调节体温的功能。从其残留的松果体系统也证实它可能向内温动物演化,从而表明了该动物具有比一般的爬行动物强的体温调节能力和高的活动能力。

致谢 侯连海、董枝明、张法奎和李锦铃等教授,吴肖春博士以及陶锡珍教授审阅稿件并提出建设性的意见和建议,图1(b)由李荣山先生绘制,作者在此表示感谢。本工作为国家自然科学基金(批准号:49672081)资助项目。

参 考 文 献

- 1 Parsons T S. The nose and Jacobson's Organ. In: Edited by Carl Gans Biology of the Reptilia, Morphology B. London and New York, 1970, 2: 1~ 374
- 2 Reese A N. The nasal passages of the Florida alligator. Proc Acad Nat Sci Philad, 1901, 53: 457~ 464
- 3 Ostrom J H. Cranial morphology of the hadrosaurian dinosaurs of North America. Bull Am Mus Nat Hist, 1961, 122: 33~ 186
- 4 Watson D M S. Further notes on the skull, brain, and organs of special sense of *Diademodon*. Ann Mag Nat Hist, 1913, 12(8): 217~ 228
- 5 Hillenius W J. Turbinates in therapsids: evidence for late permian origins of mammalian endothermy. Evolution, 1994, 48(2): 207~ 229
- 6 Hounsfield G N. Computerized transverse axial scanning tomography. British Journal of Radiology, 1973, 46: 1016
- 7 Ledley R S, Chiro G Di. Computerized transaxial X-ray tomography of the human body. Science, 1974, 186: 207~ 212
- 8 Conroy G C, Vannier M W. Noninvasive three-dimensional computer imaging of matrix-filled fossil skulls by high resolution computed tomography. Science, 1984, 226: 456~ 458
- 9 Sigogneau-Russell D. Presence d'un Champsosauride dans le Cretace superieur de Chine. Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris, 1981, 292: 1~ 4
- 10 Brinkman D B, Dong Z M. New material of *Ikechosaurus sunailinae* (Reptilia: Choristodira) from the early Cretaceous Laohongdong Formation, Ordos Basin, Inner Mongolia and the interrelationships of the genus. Can Jour Earth Sci, 1993, 30(10-11): 2153~ 2162
- 11 Fox R C. Studies of Late Cretaceous vertebrates. iv. the braincase of *Champsosaurus* Cope (Reptilia Eosuchia). Copeia, 1968, (1): 100~ 109
- 12 Russell L S. The Cretaceous reptile *Champsosaurus natator* Parks. National Museum of Canada Bulletin, 1956, 145: 1~ 51

- 13 Erickson B R. Aspects of some anatomical structures of *Champsosaurus* (Reptilia: Eosuchia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1985, 5: 11~ 127
- 14 Pooley A C, Gans C. The Nile crocodile. *Scientific American*, 1976(4): 114~ 124
- 15 Roth Jan J, Carol R. The Parietal- Pineal Complex among Paleovertebrates Evidence for Temperature Regulation. In: Tomas R D, Olson E C, eds. *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. Colorado: Westview Press, 1980. 189~ 231

(1998_11_26 收稿, 1999-02-09 收修稿稿)

南亚古季风的演变: 西藏新的高分辨率古气候记录

唐领余 沈才明 Kam-biu Liu^④ J T Overpeck^(四)

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008; ④Louisiana State University, Baton Rouge, LA 70803 USA;

(四NOAA Paleoclimatology Program, National Geophysical Datacenter, Boulder, CO. 80303 USA)

摘要 西藏几个小湖钻孔剖面高分辨率花粉分析结果显示, 研究区 16 ka BP 以前为荒漠草原, 气候寒冷干燥, 冬天气温比现今低 7~ 10 °C, 年降水量仅为现在的 40%. 12 ka BP 以后气温逐渐升高, 降水逐渐增加, 出现木本植物, 在 9.2~ 6.3 ka BP 期间, 有时发育森林或森林草甸. 在 8~ 5 ka BP 期间, 1 月和 7 月气温均高于现在 2~ 3 °C, 年降水量比现在大 200 mm 左右. 5 ka BP 以后为草原植被, 气温和降水呈非线性下降趋势.

关键词 南亚季风 花粉记录 古植被 古气候 西藏

1993 年至 1995 年, 中美科学家沿成都-康定-巴塘-八宿, 波密-拉萨-那曲-嘉黎以及成都-兰州-格尔木-大柴旦 3 条路线进行野外考察和湖泊钻孔取样, 共采集现代土花粉样品 202 件. 在 6 个小型湖泊中打钻取样, 获得了 18 ka 以来连续湖相沉积岩芯, 累计 25 m. 这是恢复青藏高原末次最大盛冰期以来的古植被、古气候的理想材料.

花粉分析采样间距为 2.5~ 4 cm, 磁化率、有机质含量和 Ca_2CO_3 等取样间距为 1 cm, AMS ^{14}C 测年取样间距约为 50 cm.

1 现代花粉谱及转换函数

实验室分析 202 件现代土花粉的成分和含量, 绘出现代花粉谱, 经聚类分析并与现代植被进行类比获得 5 种植被类型 (荒漠、草原、灌丛、灌丛草甸及森林) 的花粉组合. 根据花粉采样点 GPS 定位和花粉百分含量绘出主要花粉种类 (*Betula*, *Quercus*, *Pinus*, *Picea*, *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Gramineae* 等) 的花粉等值线图. 结合已收集到的青藏高原及邻近地区 135 个站 (点) 地面气象资料, 依据现代花粉谱中 10 种主要花粉类型含量, 经判别分析和多元回归得出花粉转换函数 (另有专文讨论). 如:

$$\begin{aligned} 1 \text{ 月份温度} &= -10.26 + 0.089 \text{ 冷杉} + 0.001 \text{ 云杉} + 0.054 \text{ 松} + 0.072 \text{ 栎} + 0.102 \text{ 桦} \\ &\quad - 0.037 \text{ 禾本科} - 0.003 \text{ 菊科} - 0.053 \text{ 蒿} - 0.135 \text{ 藜科} + 0.004 \text{ 莎草科}, \\ 7 \text{ 月份温度} &= 8.83 - 0.035 \text{ 冷杉} + 0.021 \text{ 云杉} + 0.040 \text{ 松} + 0.055 \text{ 栎} + 0.079 \text{ 桦} \\ &\quad - 0.022 \text{ 禾本科} + 0.042 \text{ 菊科} - 0.045. \end{aligned}$$

<https://engine.scichina.com/doi/10.1360/csb1999-44-18-1999>