

中国最原始的低等四足类动物群*

李锦玲

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

摘要 动物群成员的综合分析表明, 中国晚二叠世具 3 个脊椎动物化石层位. 大山口动物群是最原始和最丰富的, 是以兽孔类为主体的低等四足类动物群. 它与俄罗斯 II 带的性质相似, 而较南非的始二齿兽带原始. 俄罗斯 II 带是早二叠世北美、欧洲脊椎动物在晚二叠世时向中国和南非扩散的中间环节.

关键词 甘肃玉门 俄罗斯 南非 晚二叠世 脊椎动物群

甘肃玉门大山口脊椎动物化石点是地质科学院程政武先生于 80 年代发现的, 大规模的化石发掘和研究工作始于 90 年代初. 一些有关该点地层和动物群成员的研究成果陆续发表^[1~6]. 这些文章多偏重于对两栖类和爬行类化石解剖结构的记述和系统分类位置的分析, 它们从不同侧面反映了该动物群的性质. 本文对动物群进行综合的分析和研究, 通过与国内、国外晚二叠世动物群的对比, 探讨各门类动物的演替和迁徙, 确定含化石地层的时代.

1 大山口动物群的组成

迄今为止, 已有 3 属 3 种两栖类和 4 属 4 种爬行类被报道. 大山口低等四足类动物群所含化石有: 两栖类离片椎目 (Temnospondyli) 双顶螈科 (Dissorophidae) 的石油似卡玛螈 (*Anakamacops petrolicus* Li et Cheng, 1999); 石炭蜥目 (Anthracosauria) 迟滞鳄科 (Chroniosuchidae) 的走廊泰齿螈 (*Ingentidens corridoricus* Li et Cheng, 1999) 和祁连兄弟迟滞螈 (*Phratochronis qilianensis* Li et Cheng, 1999); 爬行类大鼻龙型目 (Captorhinomorpha) 波罗蜥科 (Bolosauridae) 的维氏别里贝蜥 (*Belebey vegrandis* Ivachnenko, 1973); 兽孔目 (Therapsida) 始巨鳄亚目 (Eotitanosuchia) 双列齿兽科 (Biseridensidae) 的祁连双列齿兽 (*Biseridens qilianicus* Li et Cheng, 1997); 恐头兽亚目 (Dinocephalia) 狭头兽科 (Stenocybusidae) 的利齿狭头兽 (*Stenocybus accidentatus* Cheng et Li, 1997); 前卫龙科 (Anteosauridae) 的玉门中华猎兽 (*Sinophoneus yumenensis* Cheng et Ji, 1996) (图 1). 从已鉴定的属种数量来看, 动物群中两栖类与爬行类之比为 3/4. 但从已修理的化石来看, 后者的个体数量远远多于前者. 有些化石的研究工作还在进行中, 目前可以初步判断这是一个以原始兽孔类为主体的动物群.

2 动物群的国内对比

大山口动物群是目前中国发现的最原始的和最丰富的低等四足类动物群. 它也是中国晚二叠世一个面貌全新的动物群. 虽然大鼻龙型类和石炭蜥两栖类在中国的上二叠统有过报道,

1999-09-25 收稿, 2000-01-28 收修改稿

* 国家自然科学基金资助项目 (批准号: 49672087)

但大山口动物群中所涉及的 6 科 7 属都是首次在中国发现. 中国晚二叠世的脊椎动物发现于新疆、内蒙古、山西和河南等地. 新疆泉子街组-锅底坑组及内蒙古包头脑包沟组的晚二叠世动物群以二齿兽类为主, 华北孙家沟组动物群以锯齿龙为主, 它们都相当于俄罗斯Ⅳ带和南非 Rubidge^[7]厘定的 *Dicynodon* 组合带(相当以前的 *Daptocephalus* Zone), 清楚地显示出晚二叠世最晚期的性质.

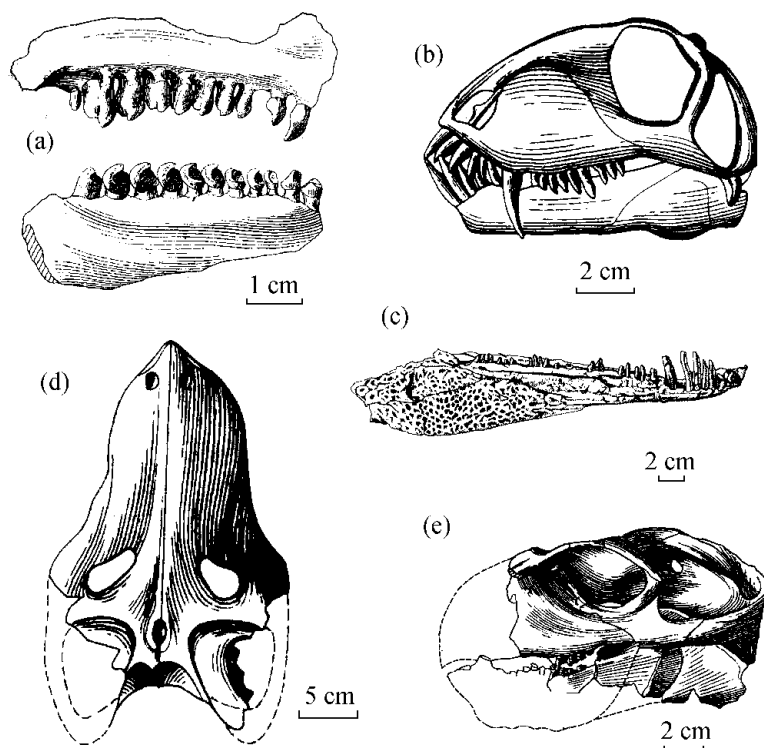


图 1 大山口动物群成员

(a) 为维氏别里贝斯的上颌和下颌(引自文献[1]); (b) 为利齿狭头兽头骨复原(据文献[4]图 1 修改); (c) 为走廊泰齿颌右下颌支(引自文献[6]); (d) 为玉门中华猎兽头骨复原(据文献[3]图 1 修改); (e) 为祁连双列齿兽头骨复原(引自文献[5])

与大山口动物群较为接近的是河南济源上石盒子组的脊椎动物组合. 后者最初包括毕氏螈类、锯齿龙类、恐头兽类、丽齿兽类和犬齿兽类的 6 属 6 种^[8], 但由于化石材料多为不完整的骨片、单个的牙齿和脊椎, 所定的 5 个地方性属种(*Honania complicidentata*, *Tsiyuania simplicidentata*, *Taihangshania imperfecta*, *Wangwusaurus tayuensis*, *Hwanghocynodon multienspidus*)名称的有效性受到质疑^[9,10]. 后来的研究者还是较一致地认为, 除无法证实恐头兽类的存在外, 原来确认的毕氏螈类、锯齿龙类、犬齿兽类和丽齿兽类等都是动物群的可能成员. 其中毕氏螈类和犬齿兽类出现于南非和俄罗斯的鞑靼期. 锯齿龙类和丽齿兽类在地史上出现较早, 且有一个相对较长的生存期——自乌菲姆期至鞑靼期. 由于济源的锯齿龙和丽齿兽类仅以几颗牙齿为代表, 很难证明它是最原始的类型, 所以早先将济源动物群与南非的 *Endothiodon* 带(即 Rubidge^[7]划分的 *Tropidostoma* 组合带)及俄罗斯的Ⅲ带对比还是可以接受的. 它们的时代是鞑靼早期^[11].

大山口动物群中有迟滞鳄科的代表, 过去认为该科生存时代限于晚二叠世的鞑靼期^[12]. 双顶蜥科、波罗蜥科和前卫龙科分别始自石炭纪、早二叠世和晚二叠世的乌菲姆期. 前两科生存至卡赞期, 只有前卫龙科可进入鞑靼期^[12]. 大山口动物群中所特有的双列齿兽科与始巨鳄科关系密切, 后者发现于俄罗斯的 I 带, 时代为卡赞期. 狭头兽科属恐头兽类, 虽然恐头兽类的 Estemmenosuchidae 和 Anteosauridae 可延续至鞑靼期, 但狭头兽科是恐头类中原始的代表. 综合来看, 大山口动物群比济源动物群原始是毫无疑问的. 还必须提及的是, 在新疆芦草沟组发现两栖类圆鳞鲛科的乌鲁木齐鲛(*Urumuqia*), 芦草沟组的时代为晚二叠世早期, 可能与大山口动物群的时代相当. 这样, 中国晚二叠世就包括 3 个不同的脊椎动物层位(表 1).

表 1 中国晚二叠世脊椎动物层位对比表

含化石地层	动物群名称	化石门类
泉水街组-锅底坑组, 脑包沟组	济源动物群	二齿兽科
孙家沟组		锯齿龙科
上石盒子组		锯齿龙科 丽齿兽类 犬齿兽类 毕氏蜥科
西大沟组	大山口动物群	迟滞鳄科 双顶蜥科 波罗蜥科
芦草沟组		双列齿兽科 狭头兽科 前卫龙科 圆鳞鲛科

3 与国外同时代动物群的对比

南非的卡鲁盆地和俄罗斯的前乌拉尔地区是世界上最重要的晚二叠世陆生四足类化石产地, 化石丰富, 研究历史悠久, 已建立了较为完整的脊椎动物组合带. 古生物工作者对这两个地区动物组合带间的对应关系持不同观点. Anderson 等人^[13]及 Cooper^[14]将俄罗斯的 I 和 II 带置于南非的獭头兽带之下, 而 Lucas^[10]认为 II 带不仅高于始二齿兽带, 而且高于獭头兽带, 对应于南非的 *Pristerognathus* 和 *Tropidostoma* 组合带.

表 2 列出了南非始二齿兽带、俄罗斯 II 带和大山口动物群中所含的科一级成员. 需要说明的是, 南非的资料依据 Rubidge^[7], 俄罗斯的资料以 Olson 等人的文章^[15]为基础, 动物的分类位置参考文献^[16]的分类方法并作了修订. 这些动物(科)在地史上的分布参见文献^[12,17]. 另外, 俄罗斯 II 带的化石采自前乌拉尔地区的不同地点, 南非的材料分布于卡鲁盆地西南一个相对狭窄的区域, 中国的化石只发现于单一的地点, 它们之间的对比有不协调的一面, 但这一对比在目前又是唯一可行的和必要的. 所得的结论有助于人们对晚二叠世陆生四足类分布、迁徙、及动物群性质的认识.

大山口动物群和南非始二齿兽带的研究历史较短, 都始于 80 年代, 随着研究的继续和深入必定有新的属种被确定. 目前来看, 它们的组成成分不如俄罗斯 II 带的丰富, 但其动物群的性质已初见端倪. 据不完全统计, 俄罗斯 II 带包括 16 科, 其中有超过三分之一的科 (Archegosauridae, Dissorophidae, Seymouriidae, Captorhinidae, Bolosauridae, Caseidae) 起源于早二叠世或更早的时期, 包含发现于北美和欧洲早二叠世的成员, 或者其主体成员为早二叠世的. 它们的存在充分体现了俄罗斯 II 带的原始性和继承性. 另外的 8 科 (Melosauridae, Lanthanosuchidae, Rhipaeosauridae, Mesenosauridae, Phthinosuchidae, Phreatosuchidae, Deuterosauridae, Venjukoviidae) 具强烈的地方色彩, 迄今未在俄罗斯以外的地方发现. 它们在地史上延续

的时间也十分有限,在其上的Ⅲ和Ⅳ带中均未见踪影. Nyctiphruretidae 是最原始的前棱蜥的代表, 它的成员 *Owenetta* 在稍晚的时期出现于南非的 *Cisticephalus* 带. Anteosauridae 是唯一的出现于俄罗斯、南非、中国 3 个地区的科. 俄罗斯的 *Syodon* 和南非的 *Australosyodon* 被认为是该科最原始的成员. 综合来看, 俄罗斯Ⅱ带是早二叠世北美、欧洲动物群与南非及中国晚二叠世动物群之间必不可少的联系环节.

表 2 大山口动物群与俄罗斯Ⅱ带及南非始二齿兽组合带成员的对比^{a)}

	南非 <i>Eodicynodon</i> AZ	俄罗斯Ⅱ带	中国大山口动物群
Amphibia			
Archegosauridae		————	
Dissorophidae		————	————
Melosauridae		-----	
Seymouriidae		————	
Chroniosuchidae			-----
Lanthanosuchidae		-----	
Reptilia			
Captorhinidae		————	
Nyctiphruretidae		-----	
Bolosauridae		————	————
Rhipaeosauridae		-----	
Mesenosauridae		-----	
Caseidae		————	
Phthinosuchidae		-----	
Biseridensidae			-----
Phreatosuchidae		-----	
Deuterosauridae		-----	
Stenocybusidae			-----
Titanosuchidae	-----		
Anteosauridae	-----	-----	-----
Venjukoviidae		-----	
?Galechiridae	-----		
Eodicynodontidae	-----		
Pristerognathidae	-----		
Gorgonopsia Family indet.	-----		

a) 实线代表早二叠世已存在的科, 虚线代表晚二叠世新出现的科

南非始二齿兽组合带中不包括原始的两栖类, 亦未见早二叠世的分子, 已报道的 5 科均是在晚二叠世早期第一次出现. 除 Anteosauridae 外, 其余各科都仅发现于南非. Titanosuchidae 亦属恐头兽类. Galechiridae 和 Eodicynodontidae 为二齿兽类的早期代表, 它们比俄罗斯Ⅱ带的 Venjukoviidae 进步. Pristerognathidae 是兽头类在地史上的首次出现. 总体来看, 南非始二齿兽带的性质比俄罗斯Ⅱ带要进步. 它是晚二叠世一些重要门类——兽头类、丽齿兽类和狭义的二齿兽类的起源地, 在晚二叠世四足类发展历史上占据非常重要的地位.

大山口动物群中的两科(Dissorophidae, Bolosauridae)亦出现于俄罗斯Ⅱ带, 同样是早二叠世的残留. Chroniosuchidae 虽然未发现于俄罗斯Ⅱ带, 但Ⅳ带的 *Chroniosuchus* 与大山口的泰齿蜥十分相似. Biseridensidae 是在俄罗斯之外始巨鳄类的首次发现, 它比俄罗斯Ⅰ带的 Biarmosuchidae 和Ⅱ带的 Phthinosuchidae 进步. Stenocybusidae 是恐头兽类中最原始的成员, 是

所有恐头兽类的姊妹群。*Sinophoneus* 是 *Anteorosauridae* 在大山口的代表, 它与俄罗斯的 *Titanophoneus* 关系密切。大山口动物群中未见兽孔类中较为进步的二齿兽类、丽齿兽类和兽头类的代表, 动物群的性质与俄罗斯 II 带相近, 而较南非的始二齿兽组合带原始。大山口动物群中 67% 的科与俄罗斯 II 和 IV 带相同, 而只有 17% 的科出现于南非始二齿兽带。虽然泛大陆的存在为陆生脊椎动物的交流提供了便利, 但这种交流在晚二叠世早期似乎仍然困难重重。

这一分析结果与 Anderson 等人^[13]及 Cooper^[14]的观点相符。他们的文章发表时, 南非的始二齿兽带尚未确立, 獬头兽带是南非晚二叠世脊椎动物的最低层位。他们认为俄罗斯 II 带比獬头兽带层位更低。这样俄罗斯 II 与始二齿兽带相当或稍低于后者便顺理成章。目前的研究无法支持将俄罗斯 II 带与南非的 *Pristerognathus* 组合带及 *Tropidostoma* 组合带相对应、认为南非始二齿兽带是晚二叠世最原始的脊椎动物群的观点^[10]。事实上, *Pristerognathus* 及 *Tropidostoma* 组合带以锯齿龙类、丽齿兽类、兽头类和进步的二齿兽类为主, 其性质远远比俄罗斯 II 带要进步。

致谢 作者对张弥曼院士修改文稿, 杨明婉女士绘制图件, 刘俊用电脑处理图件表示诚挚的谢意。作者还感谢大山口化石点的发现者程政武教授和所有参与化石发掘、修理和研究的同行们。

参 考 文 献

- 1 李锦玲, 程政武. 波罗斯类(bolosaur)在中国上二叠统的发现. 古脊椎动物学报, 1995, 33(1): 17 ~ 23
- 2 程政武, 李佩贤, 李锦玲, 等. 甘肃西部一新晚二叠世脊椎动物群的发现及其意义. 科学通报, 1995, 40(5): 442 ~ 445
- 3 程政武, 姬书安. 中国晚二叠世原始恐头兽类化石一新属种. 古脊椎动物学报, 1996, 34(2): 123 ~ 134
- 4 程政武, 李锦玲. 记原始恐头兽类一新属种. 古脊椎动物学报, 1997, 35(1): 35 ~ 43
- 5 李锦玲, 程政武. 始巨鳄类(兽孔目, 下孔亚纲)在中国的首次发现. 古脊椎动物学报, 1997, 35(4): 268 ~ 282
- 6 李锦玲, 程政武. 大山口低等四足类动物群中的两栖类. 古脊椎动物学报, 1999, 37(3): 234 ~ 247
- 7 Rubidge B S. Biostratigraphy of the *Eodicynodon* Assemblage Zone. South African Committee for Stratigraphy Biostratigraphic Series, 1995, 1: 3 ~ 7
- 8 杨钟健. 河南济源一新晚二叠世动物群. 古脊椎动物与古人类, 1979, 17(2): 99 ~ 113
- 9 Sigogneau-Russell D, Sun A. A brief review of Chinese synapsids. *Geobios*, 1981, 14(2): 275 ~ 279
- 10 Lucas S G. Toward a tetrapod biochronology of the Permian. *Bull New Mexico Mus Nat Hist Sci*, 1998, 12: 71 ~ 91
- 11 Chudinov P K. Early therapsids. *Trudy Pal Inst Akad Nauk USSR*, 1983, 202: 1 ~ 228
- 12 Benton M J. Reptilia. In: Benton M J, ed. *The Fossil Record 2*. London: Chapman & Hall, 1993. 681 ~ 715
- 13 Anderson J A, Cruickshank A R I. The biostratigraphy of the Permian and the Triassic. Part 5. A review of the classification and distribution of Permo-Triassic tetrapods. *Paleont Afr*, 1978, 21: 15 ~ 44
- 14 Cooper M R. A mid-Permian to earliest Jurassic tetrapod biostratigraphy and its significance. *Arnoldia Zimbabwe*, 1982, 9: 77 ~ 103
- 15 Olson E C, Chudinov P. Upper Permian terrestrial vertebrates of the USA and Russia. *International Geology Review*, 1992, 34: 1 143 ~ 1 160
- 16 Carroll R L. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. New York: W H Freeman and Company, 1988. 1 ~ 698
- 17 Milner A R. Amphibian-grade tetrapoda. In: Benton M J, ed. *The Fossil Record 2*. London: Chapman & Hall, 1993. 665 ~ 679