

辽宁西部中生代原始哺乳动物一新科

李锦玲 王 原 王元青 李传夔

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044. Email: pljinling@263.net)

摘要 根据一保存完好的头骨和下颌化石, 描述了辽宁西部下白垩统义县组一新型原始哺乳动物: 强壮爬兽(新属、新种)*Repenomamus robustus* gen. et sp. nov. 该动物具有发育的齿骨-鳞骨关节, 牙齿数目减少, 犬齿后齿有前臼齿和臼齿的分化, 前颌骨的背突不与鼻骨相连, 眼眶中壁封闭等进步特征, 也保留了一些类似于爬行动物的原始特点. 它是热河生物群已知的 3 种哺乳动物中最原始的一种, 也是目前已知个体最大的中生代原始哺乳动物, 为研究似哺乳爬行动物向原始哺乳动物的演化提供了重要的信息.

关键词 原始哺乳动物 早白垩世 辽宁西部

辽宁西部的义县组下部已经发现大量保存精美的脊椎动物化石, 包括早期鸟类^[1]和带羽毛或纤维状皮肤衍生物的恐龙^[2~4]、原始两栖类^[5,6]、哺乳类^[7,8]以及其他一些重要的化石^[9]. 最近又出土了一个保存精美的化石, 它是世界上已知个体最大的中生代哺乳动物, 代表哺乳类进化中一个未知的原始类群. 本文把该化石订为一新属、新种, 建立一新科, 并简要讨论了这一新发现在哺乳动物进化中的意义.

1 标本描述

哺乳纲 Class Mammalia Linnaeus, 1758

爬兽科(新科)Family Repenomamidae fam. nov.

特征 同属种的特征.

强壮爬兽(新属、新种)*Repenomamus robustus* gen. et sp. nov.

词源 属名中的“repen”(爬行)和“mam”(哺乳动物), 以及种名“robustus”(强壮的)为拉丁词, 意指该动物兼有爬行动物和哺乳动物的特征, 且个体巨大.

正型标本 保存完好的头骨及下颌, 以及属于同一个体的部分头后骨骼(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所标本编号: IVPP V 12549). 见图 1.

地点与层位 辽宁省北票市陆家屯; 义县组 1 段^[10], 早白垩世^[11].

特征 以如下特征组合区别于其他中生代哺乳类: 个体大(头骨长约 101.5 mm); 上齿列齿式 3, 1, 2, 4, 上犬齿大小与 I3 近于相等, 上前臼齿锥状单尖, 上臼齿有一明显的主尖(A 尖)和弱的 B 尖和 C 尖, 无明显外齿带; 前颌骨有短背突, 但不与鼻骨相连; 保留一大的隔颌骨; 顶骨矢状脊短而低; 人字脊发育, 强烈前伸, 使向后下方延伸的枕面明显暴露; 下颌保存一后齿骨棒; 齿骨无隅突; 齿骨-鳞骨关节发育, 关节与齿列在同一水平线上.

描述 化石呈三维立体状态保存在浅灰绿色粗砂岩中; 头骨与下颌紧密咬合. 头骨硕大, 中线处长度约 101.5 mm, 最大宽度(穿过颌关节)71 mm. 头骨在眶前部收缩, 具短的吻部, 从吻端到眼眶前缘约 40 mm. 颧弓外拱不明显, 两侧近于平行. 头骨背腹向较扁平, 头顶较平直.

隔颌骨(septomaxilla)较大, 前端占据外鼻孔的侧缘, 与 *Sinoconodon* 一样, 具一向内伸出的横架(transverse shelf)^[12]; 骨片夹于鼻骨与前颌骨之间, 向后背方延伸, 其后端与上颌骨有

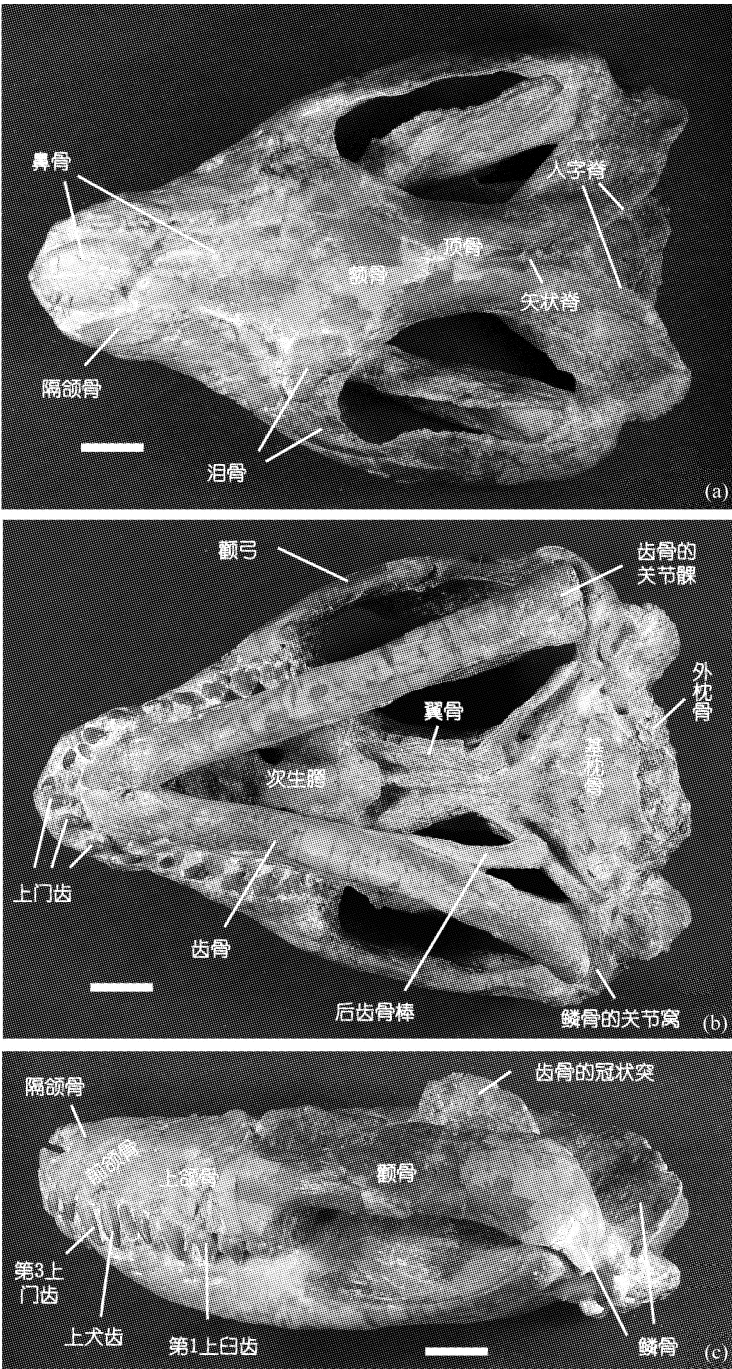


图 1 强壮爬兽(新属、新种)*Repenomamus robustus* gen. et sp. nov. IVPP V 12549, 正型标本
(a) 头骨背视, (b) 腹视, (c) 左侧视. 比例尺代表 1 cm

短的接触. 前颌骨有一短背突, 向上延伸, 但不与鼻骨接触, 不形成间鼻骨突(internasal process of premaxilla); 前颌骨后外侧向背后方延伸至第 1 前臼齿之上, 靠近隔颌骨后端; 使其和上颌骨之间有一长的缝合线; 前颌骨腹面被下颌遮盖. 上颌骨构成吻部侧壁, 向背面延伸与

鼻骨和泪骨相接;上颌骨的颧突长,沿颧弓外缘伸至颧弓中部;颧弓前基部在上颌骨上有一发育的向后下方的突起,该突起悬于第 4 臼齿的外侧.泪骨位于眼眶前缘,在头骨顶面与上颌骨、鼻骨和额骨相接;泪骨向下伸入眼眶,与额骨的下降突(descending process)、腭骨的上升突相连但骨缝不清;与其他中生代哺乳动物不同,泪骨沿眼眶侧缘向后方有一长的后突,参与颧弓的构成,其后端与颧骨相接.颧弓侧扁,其后部深度加大(约 15 mm);从侧面看,由于上颌骨与泪骨的相接,颧骨前端未伸至眼眶前缘;后端与鳞骨的骨缝不清;从顶面观察,左右颧弓外拱不明显,而是近于平行.

鼻骨成对,前端突出,悬于外鼻孔和前颌骨背突之上;鼻骨后缘与额骨的接缝较平直,向侧方连在泪骨的中部.两额骨遇于中缝,向后成尖状插在左右顶骨之间;额骨具一伸入眼眶的下降突;两顶骨在中央愈合并隆起,形成一低矮的矢状脊;向后两顶骨左右分开,与鳞骨相接,构成人字脊的前壁;人字脊高耸,强烈前伸,使向后下方延伸的枕面明显暴露;鳞骨占据了头骨的两个后外侧角,腹面形成一宽大的关节窝(glenoid),朝向前下方,容纳齿骨的关节髁.

枕面朝向后上方;中上部有一大的骨片,可能为上枕骨;其两侧各有一伸向枕髁的粗大隆起,但骨缝不清,无法确定棒骨(tabular)的存在.枕骨大孔呈横椭圆形,朝向后方;外枕骨构成的枕髁位于枕骨大孔的两侧.

腭面前部被下颌遮盖,前颌骨、上颌骨和腭骨之间的骨缝难以观察;次生腭发育,由腭骨形成的后缘向后突出,伸达齿列之后;在次生腭中后部有一对大的腭孔(4 mm×2.5 mm).多数兽孔类爬行动物的腭面具 5 条纵脊^[12], V 12549 的中脊(median crest)明显;由翼骨凸缘(ptyergoid flange)形成的外侧纵脊在右侧保存较好,但中脊与凸缘之间的翼骨上的两条脊不明显,仅存在于翼骨后部.翼蝶骨在腹面自翼骨的后侧方向后外侧延伸,其内侧有一明显的上翼骨腔(epipterygoid cavity).翼骨与基蝶骨的接缝平直,基蝶骨呈梯形,表面平整,与其后的基枕骨也有一条直的骨缝.基枕骨较大,中央有一纵向的凸棱,两侧可见一对发育的髁状突.岩骨(petrosal)位于基枕骨外侧,岬(promontorium)呈凸起的指状,指向前内侧,外侧和后侧分别有显著的卵圆窗和圆窗.由于保存的原因,未见镫骨和方骨.

左右齿骨(长约 82 mm)的前端不愈合,接合部短(14 mm);齿骨具高的向后上方伸出的冠状突,冠状突外壁有一大的收肌窝(adductor fossa);齿骨关节髁粗大,与鳞骨的关节窝相关节;齿-鳞关节与齿列在同一水平线上;齿骨无隅突;在齿骨的内侧有一短的类似于爬行动物后齿骨棒(postdentary bar)的结构,但骨缝不清,无法确定其组成,由于保存的原因,其后端与翼蝶骨接触.牙齿数目比多数中生代原始哺乳动物少,上齿列齿式 3, 1, 2, 4(门齿、犬齿、前臼齿、臼齿),上犬齿与第 3 上门齿(I3)近于等大,上前臼齿锥状单尖,第 1 前臼齿(P1)单齿根,第 2 前臼齿(P2)双根;上臼齿齿尖分化不明显,有一大的主尖(A 尖)和弱的、低于主尖的 B 尖(位于主尖之前)和 C 尖(位于主尖之后),C 尖比 B 尖明显;颊齿无明显外齿带,但上臼齿基部前后各有一小尖.

2 比较和讨论

中生代原始哺乳动物包括以下几大类:中国尖齿兽类^[12~14]、摩根兽类^[14,15]、三尖齿兽类(包括戈壁兽类)^[8,16,17]、柱齿兽类^[18,19]、多瘤齿兽类^[20,21]和对齿兽类^[7,22].除对齿兽类和多瘤齿兽类外,其他类群被归入了哺乳形动物(Mammaliaformes)^[23,24]. Wible^[25]更是把三尖齿兽类中的

Sinoconodon 作为哺乳形动物的姐妹群。但也有学者使用广义的哺乳动物概念,即包括 *Sinoconodon* 和以后的哺乳形动物^[14,26],本文使用广义的哺乳动物概念。

强壮爬兽与哺乳动物(广义)共有以下进步的特征:发育的齿骨-鳞骨关节,犬齿后齿(postcanine teeth)有前臼齿和臼齿的分化,前颌骨的背突不与鼻骨相连(*Sinoconodon* 例外^[12]),眼眶中壁封闭,岩骨具岬等,根据这些特征将它归入哺乳类。

中生代哺乳动物大都个体较小,多数种类的头骨长约 1~3 cm,少数种类达到 5 cm^[27]。在强壮爬兽发现之前,已知最大的种类是一种早白垩世的戈壁兽类(*Gobiconodon ostromi*)^[17],头长为 79 mm,强壮爬兽以其巨大的个体(头长约 101.5 mm)区别于其他所有已知的中生代哺乳动物。强壮爬兽的牙齿数目减少(上齿列齿式 3, 1, 2, 4),多数中生代原始哺乳动物的犬齿后齿数目为 7~9 枚^[27],如热河生物群中的对齿兽类哺乳动物 *Zhangheotherium* 为 7 枚上颊齿^[7];但也有例外,如同属热河生物群的三尖齿兽类 *Jeholodens* 仅有 5 枚上颊齿^[8];牙齿数目减少代表一种进步的趋势。强壮爬兽的第 1 上前臼齿为单尖、单根,且上臼齿齿尖分化不明显,显示了十分原始的特征,这与已知的哺乳动物都不同;其他早期哺乳动物(如三尖齿兽类)的上臼齿不仅有发育的 A 尖,也有显著的 B 尖和 C 尖^[16]。强壮爬兽的前颌骨有短的背突,但不与鼻骨相连,这点比原始哺乳类 *Sinoconodon* 进步,后者前颌骨背突伸入到鼻骨之间,形成一对间鼻骨突。隔颌骨是爬行类中常见的骨片,哺乳类中目前仅在 *Sinoconodon* 中存在^[12],强壮爬兽保留一大的隔颌骨,反映了其头骨特征的原始性;另外,强壮爬兽的头骨人字脊发育且强烈前伸,使向后下方延伸的枕面明显暴露(致使脑匣的容积减少),已知哺乳类中从未发现,而该特点多见于爬行类,如晚三叠世一似哺乳爬行类 *Probolesodon sanjuanensis*^[28]。以上比较表明,强壮爬兽不同于任一已知的哺乳动物,故建立为新属种。而且上述特征表明,强壮爬兽还应代表哺乳类进化中一个未知的原始类群,故建立新科:爬兽科。

哺乳动物的早期进化是一个复杂的过程。许多证据表明,哺乳动物特征的演化分多步、多次进行。一些进步的似哺乳爬行类中即已经出现了常见于哺乳动物的特点,如眶后骨、前额骨和眶后骨棒消失,颊齿双根或多根,次生腭发育,齿骨上出现隅突等;反之,有些原始哺乳动物也保留了爬行类的特征,如具有多出性齿系,保留齿骨后骨(postdentary bones)等。强壮爬兽明显保留了一些类似于似哺乳爬行动物的原始特征,如具有后齿骨棒(进步的犬齿兽类有此结构,而哺乳类中仅在摩根兽类中保留);齿骨无隅突;犬齿后齿虽有前臼齿和臼齿的分化,但颊齿齿型简单,上臼齿齿尖分化不明显;脑匣较小;人字脊和枕区的形态很特别,与似哺乳爬行类中的某些种类相似,而较其他哺乳动物原始。将以上特点与个体较大这个特征综合考虑,可以推测,强壮爬兽的支系较早就从早期哺乳动物演化的主线分化出来,它保留了许多爬行类的特点,可能代表原始哺乳类中的一个子遗类群(relic group)。

致谢 本工作为中国科学院知识创新工程重大项目(KZCX3-J-03)、国家重点基础研究发展规划项目(G2000077700)、中国科学院资源与生态环境研究“九五”重大项目(KZ951-B1-410)和国家自然科学基金重点(批准号:49832002)资助项目。

参 考 文 献

- 1 侯连海,周忠和. 中国古鸟类研究进展. 科学通报, 1999, 44(13): 1378~1383
- 2 Chen P J, Dong Z M, Zhen S N. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature*, 1998, 391: 147~152

- 3 Ji Q, Currie P J, Norell M A, et al. Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature*, 1998, 393: 753~761
- 4 Xu X, Wang X L, Wu X C. A “downy” dromaeosaur from the Yixian Formation, northeastern China. *Nature*, 1999, 401: 262~266
- 5 王 原, 高克勤. 亚洲最早的盘螈类化石. *科学通报*, 1999, 44(4): 407~412
- 6 王 原. 早白垩世热河生物群一新的有尾两栖类. *古脊椎动物学报*, 2000, 38(2): 100~103
- 7 Hu Y M, Wang Y Q, Luo Z X, et al. A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution. *Nature*, 1997, 390: 137~142
- 8 Ji Q, Luo Z X, Ji S A. A Chinese triconodont mammals and mosaic evolution of the mammalian skeleton. *Nature*, 1999, 398: 326~330
- 9 Gao K Q, Tang Z L, Wang X L. A long-necked diapsid reptile from the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of Liaoning Province, northeastern China. *Vertebrata Palasiatica*, 1999, 37(1): 1~8
- 10 汪筱林, 王元青, 王 原, 等. 辽西四合屯及周边地区义县组下部地层层序与脊椎动物化石层位. *古脊椎动物学报*, 1998, 36(2): 81~101
- 11 Swisher C C, Wang Y Q, Wang X L, et al. Cretaceous age for the feathered dinosaurs of Liaoning, China. *Nature*, 1999, 400: 58~61
- 12 Crompton A W, Luo Z X. Relationships of the Liassic mammals *Sinoconodon*, *Morganucodon oehleri*, and *Dinnetherium*. In: Szalay F S, Novacek M J, McKenna M C, eds. *Mammal Phylogeny—Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials*. New York: Springer-Verlag, 1993. 30~44
- 13 Crompton A W, Sun A L. Cranial structure and relationships of the Liassic mammal *Sinoconodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 1985, 85: 99~119
- 14 王元青, 胡耀明, 李传夔. 中国中生代哺乳动物化石及其进化方面的意义. 见: 北京大学地质学系编. 北京大学国际地质科学学术研讨会论文集. 北京: 地震出版社, 1998. 360~372
- 15 Kermack K A, Mussett F, Rigney H W. The skull of *Morganucodon*. *Zoological Journal of Linnean Society*, 1981, 71: 1~158
- 16 Jenkins Jr F A, Crompton A W. Triconodonta. In: Lillegraven J A, Kielan-Jaworowska Z, Clemens W A, eds. *Mesozoic Mammals—The First Two-thirds of Mammalian History*. Berkeley: University of California Press, 1979. 74~90
- 17 Jenkins Jr F A, Schaff C R. The Early Cretaceous mammal *Gobiconodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Cloverly Formation in Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1988, 8(1): 1~24
- 18 Kron D G. Docodonta. In: Lillegraven J A, Kielan-Jaworowska Z, Clemens W A, eds. *Mesozoic Mammals—The First Two-thirds of Mammalian History*. Berkeley: University of California Press, 1979. 91~98
- 19 Kermack K A, Lee J A, Lees P M, et al. A new docodont from the Forest Marble. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 1987, 89(1): 1~39
- 20 Clemens W A, Kielan-Jaworowska Z. Multituberculata. In: Lillegraven J A, Kielan-Jaworowska Z, Clemens W A, eds. *Mesozoic Mammals—The First Two-thirds of Mammalian History*. Berkeley: University of California Press, 1979. 99~149
- 21 Jenkins Jr F A, Crompton A W, Downs W R. Mesozoic mammals from Arizona: New evidence on mammalian evolution. *Science*, 1983, 222: 1233~1235
- 22 Cassiliano M L, Clemens W A. Symmetrodonta. In: Lillegraven J A, Kielan-Jaworowska Z, Clemens W A, eds. *Mesozoic Mammals—The First Two-thirds of Mammalian History*. Berkeley: University of California Press, 1979. 150~161
- 23 Rowe T. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1988, 8(3): 241~264
- 24 McKenna M C, Bell S K. *Classification of Mammals: Above the Species Level*. New York: Columbia University Press, 1997. 1~631
- 25 Wible J R. Origin of Mammalia: The craniodental evidence reexamined. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1991, 11(1): 1~28
- 26 Clemens W A, Lillegraven J A, Lindsay E H, et al. Where, when, and what—A survey of known Mesozoic mammal distribution. In: Lillegraven J A, Kielan-Jaworowska Z, Clemens W A, eds. *Mesozoic Mammals—The First Two-thirds of Mammalian History*. Berkeley: University of California Press, 1979. 7~58
- 27 Carroll R L. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. New York: W H Freeman and Company, 1988. 1~698
- 28 Martinez R N, Forster C A. The skull of *Probelesodon sanjuanensis*, sp. nov., from the Late Triassic Ischigualasto Formation of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1996, 16(2): 285~291

(2000-10-11 收稿, 2000-10-30 收修改稿)