



内蒙古宁城两种保存胃中食物的侏罗纪有尾类

董丽萍^{①②*}, 黄迪颖^{③*}, 王原^①

① 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 脊椎动物进化系统学重点实验室, 北京 100044;

② 中国科学院研究生院, 北京 100049;

③ 中国科学院南京地质古生物研究所, 现代古生物学与地层学国家重点实验室, 南京 210008

* 联系人, E-mail: marie.donglp@gmail.com; huangdiying@sina.com

2011-06-01 收稿, 2011-07-26 接受

国家自然科学基金(41072015)和中国科学院知识创新工程方向性项目(KZCX2-YW-QN104)资助

摘要 奇异热河蜥和天义初蜥是产自内蒙古宁城县道虎沟化石层的侏罗纪有尾类, 标本数量均数以百计且多保存为较完整的骨架. 本文报道了 11 件保存胃中食物的有尾类标本, 其中 2 件为奇异热河蜥, 腹中保存有大量叶肢介壳体; 9 件为天义初蜥标本, 腹中保存不同数目的划螯. 在已命名中生代有尾类属种中发现胃中食物, 为恢复侏罗纪湖相动物群的生态面貌提供了直接的证据. 这些新的化石证据还表明侏罗纪有尾类已对食物的大小和类型有显著的选择性: 幼年热河蜥仅捕食 2 mm 左右的幼年叶肢介, 而幼年初蜥仅捕食 5~6 mm 的成年燕辽划螯. 这一发现也支持了与其上下颌及舌器结构差异相适应的有尾类生态学特性, 即侏罗纪有尾类已具有食性分异并可能占据不同的小生境.

关键词

内蒙古
道虎沟
侏罗纪
有尾类
热河蜥
初蜥
胃中食物

过去十多年来, 我国内蒙古自治区宁城县道虎沟村产出了一批十分重要的侏罗纪化石, 包括植物^[1]、无脊椎动物(如, 昆虫、叶肢介、丰年虫、蜘蛛、盲蛛、双壳类)^[2,3]和脊椎动物(如, 有尾类、蜥蜴类、带羽毛的恐龙、翼龙和哺乳动物)^[4~6]. 其中脊椎动物化石以有尾类为主, 已经发现了数百件标本, 包括幼态持续型有尾类奇异热河蜥(*Jeholotriton paradoxus* Wang, 2000)^[7]和天义初蜥(*Chunerpeton tianyiensis* Gao et Shubin, 2003)^[8], 以及变态发育的道虎沟辽西蜥(*Liaoxitriton daohugouensis* Wang, 2004)^[9], 前两者为显著的优势类群. 这些标本中有一些十分精美, 不仅有关完整的骨架, 还保存了软组织(如皮肤、眼)的印痕. 与水生有尾类伴生的还有多种水生无脊椎动物, 如叶肢介、无甲类、双壳类以及水生昆虫^[2,10]. 可以推测它们为

有尾类提供了丰富的食物来源.

本文报道了罕见的保存胃中食物(叶肢介和划螯)的道虎沟有尾类(奇异热河蜥和天义初蜥)标本, 并讨论了它们作为捕食者与被捕食者之间的生态学特征. 在已命名的中生代有尾类中发现胃中食物, 为侏罗纪道虎沟动物群的古生态学研究提供了重要的化石证据.

在道虎沟化石层发现的数百件有尾类标本中, 有 2 件奇异热河蜥标本(IVPP V14195, IVPP V18083)和 9 件天义初蜥标本(IVPP V18084~IVPP V18092)保存有胃中食物, 为本文研究对象. 这 11 件标本均保存为完整或近于完整的骨架, 其中 IVPP V14195, IVPP V18087 和 IVPP V18091 还保存了软组织印痕(如眼睛、外鳃、皮肤、尾鳍). 上述标本收藏于中国科学院古脊椎动物与古人类研究所标本馆.

基于以下重要鉴别特征, IVPP V14195 和 IVPP V18083 可鉴定为奇异热河蜥: 犁骨齿纵向排列, 前部呈齿板状, 后部成棒状延伸; 3 对外鳃无骨质鳃耙; 肩胛乌喙骨的乌喙端稍扩展, 呈圆形^[11].

IVPP V14195 为一保存在凝灰质页岩上对开的关联骨架. 身体为侧面保存, 可见清晰的身体轮廓、外鳃和尾鳍的印痕. 该个体全长 96 mm, 比成年的正型标本(全长 135 mm)要短得多, 故应为幼年个体. 在以软组织印痕为界的腹腔区域中, 保存有 50 多个滦平真叶肢介(*Euestheria luanpingensis*)的壳体(图 1(a))^[12]. 这些叶肢介是奇异热河蜥的食物, 证据如下: (1) 壳体聚集成团, 相互之间严重重叠. 壳体团具有明显边缘且在有尾类腹腔轮廓之内. (2) 腹腔内的叶肢介壳体相对较小(长度均不超过 3 mm, 大多为 2 mm 左右).

英文版见: Dong L P, Huang D Y, Wang Y. Two Jurassic salamanders with stomach contents from Inner Mongolia, China. Chinese Sci Bull, 2012, 57, doi: 10.1007/s11434-011-4729-z

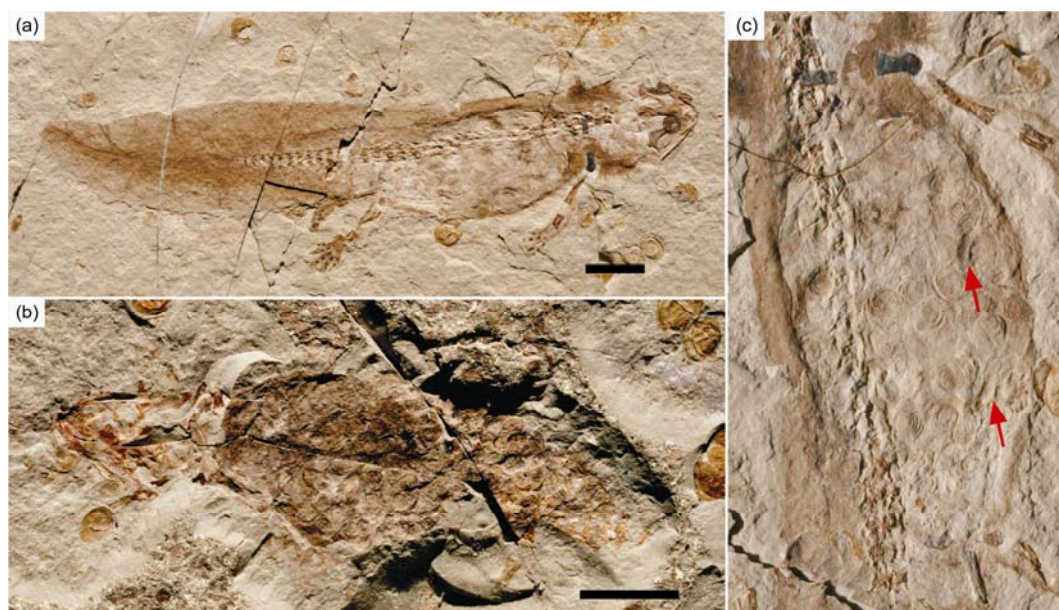


图1 奇异热河蜥(*Jeholotriton paradoxus*)及其腹中食物——叶肢介

(a) IVPP V14195B; (b) IVPP V18083; (c) IVPP V14195B 腹腔内叶肢介壳体团的局部放大. 红色箭头指示两壳张开背面保存的个体. 比例尺为 10 mm

道虎沟化石层产出的叶肢介通常分散保存, 大小不一. 如在本标本中腹腔外的叶肢介大小在 1~7 mm 之间, 且多数大于 5 mm. 这表明捕食者对猎物大小有选择性. (3) 腹腔中的叶肢介壳体较圆, 而体外保存的叶肢介多呈椭圆形(由于壳体的硬度、厚度与弧度造成个体多呈背侧向保存). 这可能是由于消化过程中叶肢介几丁质外壳的软化而使个体呈侧压保存造成的. (4) 腹腔中的叶肢介两壳打开、背压保存的个体比例较高, 表明这些叶肢介在埋藏前闭壳肌已被消化(图 1(c)). 腹腔中的叶肢介壳体表面没有齿痕, 说明它们是整个被吞下的. 这些叶肢介几乎占据了整个腹腔, 可能是埋藏时壳体压破消化道进入体腔的缘故.

IVPP V18083 的情况与 IVPP V14195 十分相似. 该标本个体相对较小, 头骨骨骼没有完全关联在一起, 头后骨骼部分缺失, 在前后肢之间的腹腔内有上百个叶肢介壳体(图 1(b)). IVPP V18083 腹腔中的叶肢介壳体大小均一(长约 2 mm), 近圆形、聚集成团、相互重叠的程度比 IVPP V14195 中更明显. 与腹腔外的叶肢介相比, 腹

腔内的叶肢介壳体的表面残留有更多的有机质(表现为颜色更深), 为叶肢介是有尾类的食物提供了进一步的证据.

侏罗纪有尾类以叶肢介为食并不奇怪. Werneburg^[13]曾描述过一个头长 10 mm 的离片椎类幻蜥(*Apateon*)的标本, 在它的胃中保存有小的叶肢介, 而幻蜥与有尾类的祖先类型非常接近^[14]. 现生有尾类中也有捕食叶肢介的种类, 如 *Ambystoma cingulatum*^[15] 和 *Salamandra salamandra*^[16]. Gao 和 Shubin^[8]提到过一件消化道中保存有叶肢介的有尾类标本, 但没有进行属种鉴定(第 427 页, 图 3). 我们根据其骨骼学特征, 判定该标本也是奇异热河蜥. 因此, 本文根据新的化石证据, 确立了我国中生代有尾类奇异热河蜥与叶肢介之间的捕食关系.

天义初蜥是道虎沟化石层另一种很常见的有尾类. 它具有与奇异热河蜥明显不同的骨骼学特征, 如犁骨齿平行于上颌弓排列, 翼骨前支伸向前外方后再向内弯曲指向犁骨的远端, 肩胛乌喙骨的乌喙端略呈菱形^[4,8,11]. 天义初蜥还有一个显著的特征, 即 3 对外鳃均具有骨质的鳃耙, 而且即便

是发育早期阶段的个体, 鳃耙也会骨化. 而奇异热河蜥的 3 对外鳃无骨质鳃耙, 只能保存为软组织印痕. 本文报道的 9 件保存胃中食物的天义初蜥, 其身体全长在 30~62 mm 之间, 而已知最大的天义初蜥骨架全长可达 500 mm(据王原个人观察), 因此这 9 件标本均为幼年个体. 它们头骨的骨化程度较低, 也支持了这一推论.

上述 9 件天义初蜥的胃中食物均为中华燕辽划蝽(*Yanliaocorixa chinensis*). 这种划蝽是燕辽昆虫动物群的常见种类^[2,17,18], 也有研究者将其命名为一个新属种^[19]. 作为道虎沟生物群中占有优势地位的昆虫, 燕辽划蝽数量丰富且通常保存为不同发育阶段的完整个体. 保存于初蜥胃中的划蝽长度为 5~6 mm, 均为成年个体或最后一期若虫(图 2), 表明捕食者对食物大小具有选择性. 其中一些划蝽的头或前翅与身体分离, 说明它们与身体的连接关节在胃中已被消化(图 2(b)和(c)). 这些划蝽表面无齿痕, 说明它们被整个吞入腹中. 初蜥可以一次捕食一只以上的划蝽, 如图 2(b)中的 IVPP V18086 的腹腔中保存有 2 只划蝽, 而

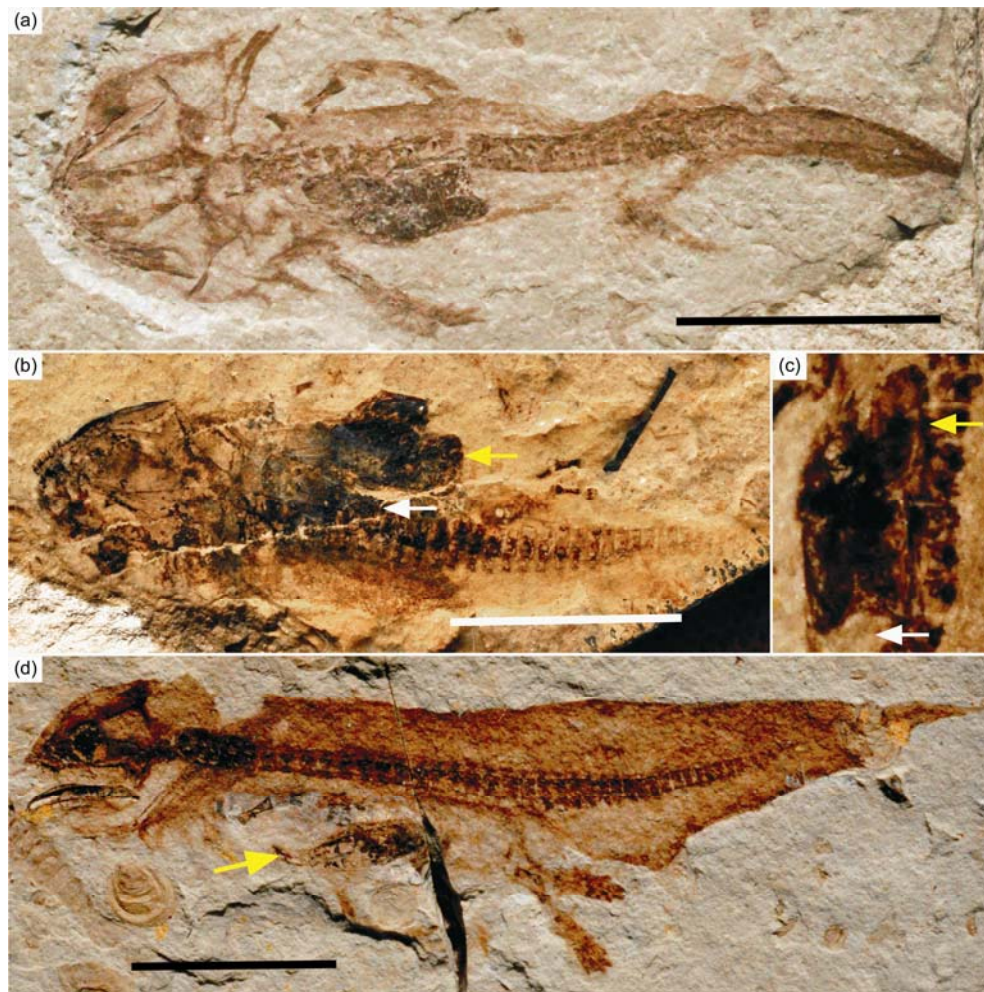


图 2 天义初螈(*Chunerpeton tianyiensis*)及其腹中食物——划螯

(a) IVPP V18085 及其腹中保存的 1 个划螯; (b) IVPP V18086, 箭头指向腹中的 2 个划螯, 其中黄色箭头指示的划螯的前翅脱离了身体; (c) IVPP V18085 腹中划螯的放大. 黄色箭头指示与身体脱离的头部, 白色箭头指示头部原先的位置; (d) IVPP V18087, 侧压, 腹中保存 1 只划螯, 箭头指向腹中划螯的 1 条后足. 比例尺为 10 mm

在 IVPP V18089 的腹腔中可观察到多达 5 只划螯.

一些对道虎沟昆虫的生态学研究曾推测, 有尾类作为当时较大的水生动物是水中的顶级消费者, 可能以多种水生昆虫为食^[20]. 本文报道的 9 件保存胃中食物的天义初螈标本帮助建立了直接的捕食者-被捕食者关系: 幼年的天义初螈捕食中华燕辽划螯, 且仅捕食成年或接近成年的个体. 这也为研究侏罗纪时期脊椎动物与无脊椎动物之间的相互关系开启了一扇窗口.

与现生有尾类一样, 道虎沟的水生有尾类除了对食物的大小具有选择

性之外, 还对食物的种类具有选择性. 在道虎沟动物群丰富的水生无脊椎动物中, 叶肢介主要生活在水底, 只有繁殖期和发育早期游泳活动较为活跃; 蜉游类幼虫是底栖或底内栖的; 而划螯通常也在水底附近游动. 道虎沟的两种水生有尾类捕食不同的无脊椎动物: 热河螈仅捕食小的叶肢介, 而初螈仅捕食大个体的燕辽划螯. 目前还没有证据显示它们捕食其他无脊椎动物.

现生水生有尾类在个体发育的不同阶段捕食不同的猎物^[21]. 较小的幼年个体通常进食小的食物, 如原生动物和植物碎屑; 随着个体变大, 它们开始

捕食中等大小的无脊椎动物, 如划螯和小型甲壳类; 之后转而捕食更大的猎物, 甚至包括小个体的同类^[22]. 如前所述, 幼年热河螈仅捕食 2 mm 左右的小叶肢介, 而幼年初螈仅捕食 5~6 mm 的成年或近成年燕辽划螯. 道虎沟有尾类成体应该如现生有尾类一样, 能够捕食鱼或蛙等更大的猎物, 但目前还没有保存胃中食物的成年热河螈或初螈发现, 故其成体食性尚不可知.

上述两种幼态持续型有尾类分别以小叶肢介或成年(或近成年)划螯为食, 很可能因为这些无脊椎动物的生活方式符合捕食者的进食习性. 以现

生有尾类 *Salamandra salamandra* 为例, 猎物必须以一定的速度移动才能激发捕食者的捕食行为^[23]; 侏罗纪有尾类可能具有相似的捕食习性. 除了在繁殖期或发育早期, 叶肢介多附着在植物上或藏于植物中, 或是在水底保持静止. 体长约 2 mm 的滦平真叶肢介幼年个体很可能具有较强的自由游泳行为, 因而易于被热河螈捕捉. 可能是基于同样的原因, 初螈捕食 5~6 mm 的燕辽划蝾, 而不是更小的划蝾或蜉游稚虫.

本文中的化石材料还在一定程度上揭示了这些侏罗纪有尾类的捕食行为和捕食环境. 与陆生的无肺蝾螈通过舌头快速弹出捕食的方式不同, 水生有尾类主要通过吸入、吞噬的方式来捕捉猎物^[21]. 幼态持续型的初螈和热河螈终生生活在水中, 采用类似吸

吞的策略进行捕食(因而食物表面无齿痕). 值得注意的是, 虽然个体较小, 但初螈捕食的划蝾个体相对于热河螈捕食的叶肢介个体要大一些, 即个体较小的初螈却能捕食相对更大的猎物. 这说明热河螈和初螈在捕食能力上存在差异. 这一点在热河螈和初螈不同的上下颌及舌器结构上也可以反映出来. 与热河螈相比, 初螈的上下颌较长且发育较好, 舌器的骨化程度也较高^[8,11], 因此在捕食过程中初螈的口可以张开得更大, 口腔扩大的程度也更高, 相应地能产生更强的吸力来捕食更大的猎物^[24].

现生划蝾大多栖息于池塘和缓慢流动的溪流中, 在水底的淤泥中觅食^[25]. 道虎沟的划蝾可能生活在相似的环境中. 道虎沟动物群的古生态环境

可能是季节性湖泊, 湖水几乎或完全静止, 适合划蝾等水生昆虫生存. 初螈这一侏罗纪隐鳃鲵类, 像其底栖的现生亲属——中国大鲵(*Andrias davidianus*)一样, 也具有扁平的头骨^[4,8]. 结合其以划蝾为食的生活习性, 以及与底栖的中国大鲵形态上的相似性, 可以推测初螈很可能在水体底部进行捕食.

初螈和热河螈不同的食性表明它们可能占据不同的小生境. 道虎沟化石点的另一种有尾类(道虎沟辽西螈)属于变态发育的蝾螈类, 主要营陆生生活, 因此推测它捕食不同的猎物, 并占据与前两种水生有尾类不同的生态位. 不存在对食物的竞争, 在一定程度上促进了这 3 种侏罗纪有尾类的共同繁荣.

致谢 感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所的 Corwin Sullivan 博士、英国伦敦大学学院的 Susan E. Evans 教授在本文撰写和修改的过程提出的许多有益建议; 中国科学院南京地质古生物研究所沈炎彬研究员、李罡副研究员以及南京大学姜宝玉副教授的有益讨论.

参考文献

- 1 Zhou Z Y, Zheng S L, Zhang L J. Cretac Res, 2007, 28: 348–362
- 2 Huang D Y, Nel A, Shen Y B, et al. Prog Nat Sci, 2006, Spec Iss: 308–312
- 3 Huang D Y, Selden P, Dunlop J. Naturwissenschaften, 2009, 96: 955–962
- 4 Wang Y, Evans S E. Vert PalAsiat, 2006, 44: 60–73
- 5 周忠和, 王原. 中国科学: 地球科学, 2010, 40: 1250–1265
- 6 Ji Q, Luo Z X, Yuan C X, et al. Science, 2006, 311: 1123–1127
- 7 王原. 古脊椎动物学报, 2000, 38: 100–103
- 8 Gao K Q, Shubin N H. Nature, 2003, 422: 424–428
- 9 王原. 科学通报, 2004, 49: 814–815
- 10 沈炎彬, 陈丕基, 黄迪颖. 地层学学报, 2003, 27: 311–314
- 11 Wang Y, Rose C S. J Vert Paleont, 2005, 25: 523–532
- 12 张文堂, 沈炎彬, 牛绍武. 古生物学报, 1987, 26: 111–129
- 13 Werneburg R. Freiburger Forschungshefte C, 1986, 410: 88–101
- 14 Carroll R. N Jb Geol Paleont Abh, 2004, 232: 157–180
- 15 Whiles M R, Jensen J B, Palis J G, et al. J Herpet, 2004, 38: 208–214
- 16 Blaustein L. Oecologia, 1997, 110: 212–217
- 17 洪友崇. 北京中侏罗世昆虫化石. 北京: 地质出版社, 1983
- 18 谭京晶, 任东. 动物分类学报, 2002, 27: 428–434
- 19 Zhang J F. Paleont J, 2010, 44: 515–525
- 20 Zhang J F. Can J Earth Sci, 2006, 43: 9–22
- 21 Duellman W E, Trueb L. Biology of Amphibians. Baltimore and London: Johns Hopkins University Press, 1986
- 22 Wells K D. The Ecology and Behavior of Amphibian. Chicago: University of Chicago Press, 2007
- 23 Luthardt G, Roth G. Zeitschrift für Tierpsychologie, 1979, 51: 252–259
- 24 Deban S M. Vertebrate Biomechanics and Evolution. Oxford: BIOS Scientific, 2003. 161–178
- 25 Lauck D R. Bull Calif Ins Surv, 1979, 21: 87–123