

中国古生物志

总号第 173 册 新丙种第 24 号

中国科学院 南京地质古生物研究所 编辑
古脊椎动物与古人类研究所

广东南雄古新世贫齿目化石

丁素因 著

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

科学出版社

1987

内容 简介

本书是对广东南雄晚古新世一件完整的贫齿类标本——东方替贫齿兽的系统研究。

贫齿目长期以来被认为是一类地理分布仅限于南美大陆的哺乳动物。在美洲之外发现这一贫齿类,对贫齿目的地理分布及起源,提出了一些目前尚难以解释的问题。本书通过对这件完整骨架的详细研究,讨论了它与曾作为贫齿目祖先类型的北美早第三纪的古乏齿兽类的关系,确定了它在贫齿目中的系统分类位置。同时,通过对有显著功能特点骨骼的功能分析,探讨了东方替贫齿兽适应挖掘的活动方式。

全书包括五部分:1. 现生及化石贫齿类简介;2. 骨骼形态特征;3. 系统分类位置;4. 骨骼的功能形态分析;5. 动物地理意义。

中国古生物志

总号第 173 册 新丙种第 24 号

中国科学院 南京地质古生物研究所 编辑
古脊椎动物与古人类研究所

广东南雄古新世贫齿目化石

丁素因 著

责任编辑 张汝玫 胡晓春

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1987 年 10 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

1987 年 10 月第一次印刷 印张:6 3/4

精 1—1,000

插页:精 11 平 9

印数:平 1—750

字数:151,000

统一书号:13031·3658

本社书号:5415·13—16

布脊精装 4.00 元

定价:平 装 2.50 元

序

东方薮兽是近十多年来国际古脊椎动物学界广为注意的一种哺乳动物。它的化石在华南的发现,它保存的完美程度,使学者们惊奇、赞赏,视之为古生物化石的一件难以思议的珍品;它出现的地理位置与层位,以及它本身的特殊构造引起人们的深思、探索和争议。有关这一化石研究工作的第一个简报发表之后,它的内容与初步结论,已在国内外不少论文与著作中被引用和讨论,国内外的学者们迫切希望化石的研究者能将详细研究报告早日发表。现在,我们高兴地看到这个目标即将实现。我为作者锲而不舍的科学精神与作风、精深细致的工作、和最后取得的有价值的成果感到欣慰,向她表示衷心的祝贺。这本专著本身,可以说是和它所记述和讨论的化石一样的完美,它的出版将是我国学者对古脊椎动物学的一个重要贡献。

在哺乳动物纲内,贫齿目是一个“典型的”新热带动物界的类群。从第三纪初期(古新世晚期)起,它只限于南美大陆,直到第三纪末,随着南美陆块与北美的接近,才有部分晚期的类型传播到拉丁美洲北部和美国南部。仅从古动物地理学方面说,任何有关这类化石在世界其他地区的发现,都会古哺乳动物学界引起一场争论。所以,东方薮兽在亚洲古新世地层中的发现,自然就引起了哺乳动物历史学、古动物地理学研究的极大关注。

目前,东方薮兽的贫齿目性质,虽非完全没有疑议,但基本上已近于定论。即使它不能完全归入贫齿目,至少也应是和贫齿目最为接近的一个类群。正是为了这一点存疑,序言作者用了“薮兽”一名,而不用归属明确肯定的“薮贫齿兽”这个名称。

最后,我想附带提到关于古生物学出版物的一个问题。在科学进展空前迅速的这个时代,古生物学的进展虽然不象有一些尖端学科那样快,在出版物的“有效寿命”这一点上,也是和我们这个时代科学的共同特点的。现在每年发表的古脊椎动物学论文与书籍相当多,不少文章几乎是无声无息的出现和随即消失。即便是寿命长的作品,一般也不过十来年,而只有极少数著作有较强的生命力,能够较长期地持续下去。关于东方薮兽的这篇论文,可望是属于这一类的著作。近三五年中,我国古脊椎动物学方面已经出版了几本这样的专著,这是我们学科进步的一个重要标志!

周明镇

1985.6. 北京

目 录

序	
前言	1
一、简介贫齿目及其化石	4
(一) 贫齿目的主要特征	4
(二) 现生贫齿类	5
(三) 贫齿类化石	6
(四) 古乏齿兽类	8
二、东方蓄贫齿兽的骨骼形态	12
(一) 材料、发现地点和层位、特征及分类	12
(二) 骨骼形态	14
三、东方蓄贫齿兽的系统分类位置	34
(一) 骨骼形态的比较	34
1. 与单孔类的比较	34
2. 与有袋类及多瘤齿兽类的比较	36
3. 与食虫类的比较	37
4. 与管齿类的比较	38
5. 与贫齿类的比较	39
6. 与古乏齿兽类及鳞甲类的比较	45
(二) 分类位置的讨论	51
1. 对骨骼形态比较的分析	52
2. 分类位置的讨论	58
3. 关于钟健兽的讨论	59
四、东方蓄贫齿兽骨骼的功能形态分析	61
(一) 头骨	62
(二) 头后骨骼	65
1. 前肢骨骼	65
2. 脊柱及后肢骨骼	71
五、东方蓄贫齿兽发现的动物地理意义	73
附表1, 2	74
测量	76
参考文献	81
英文摘要	85

广东南雄古新世贫齿目化石

丁 素 因

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

前 言

近二十年来,我国古新世哺乳动物群的发现,作为亚洲古哺乳动物研究的重要成果,为国内外古生物学家所皆知。到目前为止,已报道的我国古新世哺乳动物化石约 60 属 130 种。其中,最引人注目的发现之一,可以说是这具保存相当完整的骨架——东方蕾贫齿兽 (*Ernanodon antelios* Ding, 1979)。

地层单位		哺 乳 动 物 化 石
浓(古 新 山 世 晚 期) 组	大塘段	Edentata Ernanodontidae-<i>Ernanodon antelios</i> Ding, 1979 Anagalida Anagalidae-cf. <i>Huaiyangale leura</i> Ding et Tong, 1979 Pseudictopidae-<i>Haltictops mirabilis</i> Ding et Tong, 1979 <i>Haltictops meilingensis</i> Ding et Tong, 1979 Family indet.-<i>Interogale datangensis</i> Huang et Zheng, 1983 Primates Adapidae-<i>Petrolemur brevirostre</i> Tong, 1979 Condylarthra Mesonychidae-<i>Yantanglestes datangensis</i> (Wang), 1976 Notoungulata Arctostylopidae-Arctostylopidae gen. et sp. nov. Pantodonta Archaeolambdidae-<i>Dilambda zhuguijengensis</i> Tong, 1982 <i>Nanlingilambda</i> sp. Pastoralodontidae-<i>Alttilambda pactus</i> Chow et Wang, 1978 <i>Alttilambda minor</i> Tong, 1982 <i>Alttilambda</i> sp. Phenacolphidae-<i>Minchenella grandis</i> Zhang, 1978 <i>Yuclophus validus</i> Zhang, 1978
	竹桂坑段	Condylarthra Mesonychidae-? <i>Pachyaena</i> sp. Pantodonta Archaeolambdidae-gen. et sp. nov. Phenacolphidae-gen. et sp. nov.
上湖组 (古新世早—中期)		以 <i>Bemalambda</i> 为代表的哺乳动物群

这具骨架是中国科学院古脊椎动物与古人类研究所的一个野外队于1973年秋在广东南雄大塘公社附近的古新世晚期地层(浓山组大塘段)中发现的。化石经初步修理后,于1977年交由笔者研究。产自同一层位的其他哺乳动物化石见上页表。

贫齿目,是一类地理分布十分局限的哺乳动物。以往只知道,从古新世开始到现代,该目动物主要限于南美及中美大陆,只是在上新世后,才有一些种类传入北美,但始终未在其他大陆发现过。另一亚洲始新世贫齿类(Chow, 1963),由于材料较破碎,分类位置尚有争议。因此,东方蕾贫齿兽化石的初步研究结果报道后(丁素因, 1979),不仅引起了各国学者的极大兴趣和注意,而且带来不少问题和争议。

依照传统的古地理概念知识,笔者在开始研究这一标本时,甚至以后的相当一段时间内,几乎没有考虑过它与贫齿目的直接关系。只是在对比北美古乏齿兽类¹⁾,特别是直接对比标本,发现了它与这一类曾作为贫齿目祖先的类型的根本区别,而与南美贫齿类具有共同的近裔性状时,才认识到它与贫齿目的关系。

本文共分五部分。考虑到贫齿目是南美特有的哺乳动物类群,国内读者比较生疏,笔者在第一部分中,简单介绍了该类动物的一般特征,生活习性 & 地史分布等情况,以便读者对这类动物有一概括的了解。在这一部分中,对于现在有归入鳞甲目趋向的贫齿动物——分布于北美早第三纪地层中的古乏齿兽类也作了一些介绍。因为这类动物曾被作为贫齿目的祖先类型归入过贫齿目,所以东方蕾贫齿兽与古乏齿兽的比较及对二者关系的讨论,则成为十分必要的内容。第二、三部分,是骨骼形态的描述和比较以及系统分类位置的讨论。在描述部分,笔者尽可能详细地逐一描述每一结构。在比较讨论部分,鉴于东方蕾贫齿兽不但保留了不少原始特征,而且又具有一些十分特化的生态适应特点,因此在选择比较类型时,除选择了有关的贫齿类外,还选择了低等哺乳动物的代表,如单孔类、有袋类、食虫类等及与其生活方式接近的类型,如鳞甲类、管齿类等,以期通过与这两种类型的比较,对东方蕾贫齿兽形态特征的性质,有一较为正确的认识。在讨论分类位置之前,笔者尽量对这些特征的性质作具体分析,以利于清楚地推导出后面的结论。第四部分,是功能形态分析。目的在于通过对东方蕾贫齿兽有显著功能特点的骨骼形态的分析,探讨其可能的生活习性 & 运动方式。因此,文中未作全面的肌肉复原,只选择了头骨及前肢骨骼为主要分析对象。分析方法是通过对咀嚼、运动系统构成的杠杆组的力学关系对比,讨论功能意义。其中,头骨部分的测量,主要运用了 Radinsky (1981) 在研究肉食类头骨形状的进化时创造的方法。作为本文结尾的第五部分——动物地理意义,实际上只是就这一发现于美洲之外的贫齿目化石提出一些值得深思的、有关贫齿目起源以及十分难于解释的古地理联系等问题。

东方蕾贫齿兽标本是一件十分罕见而有意义的古生物化石珍品。在研究过程中,笔者曾得到许多同志的帮助。在完成本书时,首先要感谢1973年与笔者一起在南雄盆地发现它,挖掘它的童永生、张玉萍、王伴月、彭春及陈德旺同志。感谢修理它的陈春亭先生和为它装架的刘殿武、孙文书、李玉同同志。本文在撰写过程中,得到周明镇教授的指导,翟人杰、李传夔同志曾与笔者一起讨论有关问题并帮助修改文稿;邱占祥、郑家坚同志在

1) 古乏齿兽 (Palaeonodonta): 在1979年笔者发表的短文中,曾译为“古贫齿类”。考虑到该类动物目前有归入鳞甲目的趋向,为避免因名称翻译而引起的对该类动物分类位置认识的混淆不清,在本文中将该译名改为古乏齿兽类。

研究过程中提出宝贵意见。王哲夫先生摄制全部照片。沈文龙、胡惠清同志绘制插图；李荣山同志绘制复原图。对于他们的热忱帮助，笔者在此表示深切的谢意。

笔者还曾在美国芝加哥大学解剖系主任 L. B. Radinsky 教授指导下，研究东方蕾贫齿兽头骨的功能形态，并向他学习分析方法。在芝加哥菲尔德自然历史博物馆，与 W. D. Turnbull 博士及路易斯安那州立大学 J. A. Schiebout 博士合作，研究了耳区结构。著名的美国古生物学家 G. G. Simpson 教授，美国自然历史博物馆 M. C. McKenna 教授，史密森博物研究院 R. J. Emry 博士，霍普金斯大学 K. D. Rose 博士，以及内布拉斯加大学 G. F. Engelmenn 博士等，提供了各自博物馆珍藏的标本，供笔者观察比较，并与笔者讨论有关分类位置等问题；他们还对本文内容提出一些宝贵建议。笔者在此一并致谢。

一、简介贫齿目及其化石

(一) 贫齿目的主要特征

分类学上的贫齿目,是有胎盘哺乳动物中一类非常原始的类群。由于这一目保留了一些其他胎盘哺乳动物已失去的原始特征,有些学者曾将它们列为一独立的亚纲,甚至认为这一目只不过是刚从爬行类中离异出来,而很难视为真正的哺乳动物。当然,现在没有人再怀疑它们是有胎盘哺乳动物了。

贫齿目在哺乳纲中的分类位置的确立,也曾经历了一段曲折的过程。贫齿目中的三趾树懒、食蚁兽与象、海牛和穿山甲曾归并在一起;而犰狳又曾与猪、食虫类和负鼠视为一类。依照哺乳动物通常以牙齿为分类的依据,经典的贫齿目曾包括了五个现生类群:南美的树懒、食蚁兽和犰狳,东南亚及非洲的穿山甲,以及非洲的土豚。化石类型则有地懒和雕齿兽 (Storr, 1780; Simpson, 1945)。在相当一段时间内,纽齿类也曾归入贫齿目 (Wortman, 1897)。本世纪初, Matthew (1918) 又将另一化石类群——牙齿稀少的古乏齿兽类归入这一目。这样,贫齿目曾经包括了几乎所有牙齿稀少或没有牙齿的现生及化石类型的哺乳动物。

实际上,这些由于适应了相似食性,而牙齿大大退化的动物的分类系统是完全不同的。它们已分别归于以下四个目中:

1. 贫齿目 (Edentata): 包括南美现生的树懒、食蚁兽、犰狳及其化石类群。
2. 鳞甲目 (Pholidota): 包括东南亚和非洲的现生穿山甲及其化石类群。
3. 管齿目 (Tubulidentata): 包括非洲现生土豚。
4. 纽齿目 (Taeniodonta): 一类绝灭的化石类群。

真正能归入贫齿目的树懒、食蚁兽和犰狳,在骨骼上最显著的特点是出现了一些其他哺乳动物所没有的衍生特征(近裔性状),而又保留着一些大多数哺乳动物已失去的原始特征(近祖性状)。

贫齿目的近裔性状有: 1. 在脊柱的后部胸椎和前面腰椎上,发展了附加的异关节(在副关节突及乳突上附加的关节)。由于这一特殊的结构特征,贫齿目过去通常又被称为异节目 (Xenarthra); 2. 肩胛骨上发育有第二肩胛冈,肩峰与喙突一般比其他动物发育,且彼此可以连接起来; 3. 坐骨与近端尾椎愈合,形成坐尾联合; 4. 有骨质胸肋,骨质胸肋远端关节面较复杂(详细讨论见后); 5. 牙齿釉质层退化或消失,齿冠结构简单,通常为单尖型或棱柱状; 6. 有的类型中,出现骨板覆盖于皮肤表面。

贫齿目骨骼上这些近裔性状,构成了联系这一目各个成员、而区别于其他哺乳动物的目一级的独特特征。

贫齿目的近祖性状有: 吻端保留隔颌骨 (septomaxillary)。在哺乳动物中,除了卵生的单孔类外,有袋类及其他胎盘类都不再保存这一特点了。除骨骼上的特征外,某些现生类型(如树懒)维持体温恒定的能力差,也是一种近祖性状。

(二) 现生贫齿类

贫齿目通常可分为两个亚目：有甲亚目 (Loricata 或 Cingulata), 包括犭狨科 (Dasypodidae): 披毛亚目 (Pilosa), 包括食蚁兽科 (Myrmecophagidae) 及树懒科 (Bradypodidae)。后一目的现生成员, 在外貌及习性上是非常不同的。

犭狨科现有 9 属 (*Chaetophractus*, *Euphractus*, *Zaedyus*, *Priodontes*, *Cabassous*, *Tolypeutes*, *Dasypus*, *Chlamyphorus*, *Burmeisteria*), 近 20 个种。分布于北美中南及东南部以及墨西哥、智利、阿根廷和乌拉圭一带。犭狨通常居住在开阔的草原区, 但有的也居住在森林中。

犭狨最显著的特点是, 皮肤高度特化而形成防御用的骨板覆盖于身体的上表面及侧面, 有些还盖住腹部和四肢。骨板通常呈棕色或粉红色。犭狨 “*Armadillo*” 这一名称, 来源于西班牙文, 即有盔甲般的甲冑覆盖全身之意。骨板由带及板组成, 其周围有柔韧的皮连接, 带和板之间的皮肤可使身体弯曲。四肢被不规则的角质板覆盖。头顶部覆有骨板。尾部通常有骨环套住。犭狨身体的腹面及四肢内表面为软的、带毛的皮所覆盖。毛皮常呈灰棕色或白色。

犭狨的头骨扁平, 有一较长的舌头。耳小。牙齿小, 呈钉状, 通常每半边颌有 7 至 9 个牙, 但大犭狨 (*Priodontes*) 有近 90 个牙齿。掌上有三、四、五指不等, 具有非常有力而弯曲的爪。脚五趾, 亦具爪。

犭狨是强而有力的挖掘者。昼夜均可活动, 不活动时则居住于地下洞穴中。它们用指(趾)的尖端走路, 可以迅跑。躲避危险的方法通常是逃跑, 或很快在地上挖洞, 然后躲在洞中。如果来不及逃跑或挖洞时, 有些种类则将其四肢缩回, 使骨板接触地面, 象龟类那样将身体藏在骨板下面, 还有少数种类可将身体卷缩成球, 而使对方无从下手。犭狨通常以虫、蚂蚁、无脊椎动物、一些小的脊椎动物、植物以及腐肉为食。它们的历史, 在南美可追溯到古新世晚期, 而在北美则从第四纪开始。

食蚁兽科现有 3 属 (*Myrmecophaga*, *Tamandus*, *Cyclopes*), 3 种。分布在从墨西哥南部经中美至南美的巴拉圭一带。

食蚁兽头骨长, 骨壁十分厚而硬。嗅觉好, 但视、听觉发育不太好。由于食性的原因, 食蚁兽的牙齿退化消失, 是这一目中唯一没有牙齿的一类, 但有一伸长的吻区及管状的嘴。舌长, 当摄食时舌上覆盖着从唾液腺分泌出的非常粘的分泌物。

食蚁兽通常是热带森林的栖息者, 但有时也生活在热带大草原区。大食蚁兽 (*Myrmecophaga*) 昼夜均活动, 有用前掌的指关节在地上行走的习惯。领环食蚁兽 (*Tamandua*) 和小食蚁兽 (*Cyclopes*) 主要是树栖和夜间活动的, 领环食蚁兽有用前掌外侧行走的习惯。小食蚁兽主要生活在树上、下地行走时, 有将爪向内转的习惯。所有食蚁兽的爪都十分强壮, 通常前脚 5 指, 后脚 4 或 5 趾。爪长而尖, 第三指特别长而大。用爪毁坏蚂蚁窝或白蚁窝, 然后用长而粘的舌头吸食蚂蚁。食蚁兽主要以蚂蚁为食, 大食蚁兽还吃甲虫的幼虫, 领环食蚁兽也吃蜜蜂。这一科的历史可以追溯到上新世早期。最近, 在欧洲发现的始新世食蚁兽 (*Eurotamandua joresi* Storch, 1981) 是这一科在美洲之外的唯一记录, 也是这一科最早的记录。

树懒科有两属 (*Bradypus*, *Choloepus*), 约七种。分布在洪都拉斯东南部、阿根廷北部、巴拉圭和巴西的热带森林中。“懒”这一名称,得之于它懒惰,不爱活动的习惯。树懒的头短而圆,面区短。有色视觉,嗅觉好,但听觉不好。牙齿通常上颌每边 5 个,下颌每边 4 个,终身生长,齿冠面中间凹陷。颈椎数目与一般哺乳动物不同,二趾树懒 (*Choloepus*) 有 6 或 7 个,三趾树懒 (*Bradypus*) 有 9 个。它们的前肢比后肢长,指(趾)几乎都包于皮和肌肉内,有长而弯的爪。

树懒的一种奇特的生活方式是它们通常将爪和四肢曲成钩状,将身体倒悬在树枝上。下到地面时,行动则非常缓慢,站立和行走都很困难。树懒的体温是随周围环境而变化的,它们局限于温差不大的赤道气候环境区。树懒基本上是树栖的,很少下到地面生活,但它们是游泳能手。树懒毛皮表面,常常生长着一层藻类,因此在潮湿季节其毛皮呈现绿色,成为天然保护色。树懒通常在夜间寻食,白天睡觉。食物以叶子、嫩枝及果子为主。至目前为止,还没有发现树懒化石的记录。

(三) 贫齿类化石

就目前资料,贫齿目中有甲亚目的化石约有 5 科 82 属(其中包括 19 个早第三纪属,6 个北美第四纪属);披毛亚目中,懒类约有 5 科 67 属(其中包括 7 个早第三纪属,7 个北美上新世及第四纪属),食蚁兽类 1 科 5 属。

目前所知最早的贫齿目化石发现在晚古新世 (Riochican 期)地层中。但在这一时期内,化石种类及数量极为稀少,仅在阿根廷巴塔哥尼亚的 Riochico 层找到过四块犰狳的骨板。这四块破碎的标本仅仅可以表明犰狳的存在 (Simpson, 1948)。四块骨板不同于已知其他犰狳的骨板,非常清楚地代表了新的种类,由于材料过于欠缺,它们虽然未被归入已知的任一属内,但也未给它们以新的名称。Simpson (1948) 将这几块标本描述在“未确定位置的犰狳科(*Dasypodidae incertae sedis*)”中。在南美的另一古新世地点——巴西的 Itaborai 层中,则未发现过任何贫齿类的遗迹。

始新世早期 (Casamayoran 期),各种犰狳突然发展起来,但它们在动物群中还不是很有丰富的,仅占有较小的比例。这一时期的犰狳中,有 6 属 (*Machlydotherium*, *Meteutatus*, *Utaetus*, *Pseudostegotherium*, *Astegotherium*, *Prostegotherium*) 的分类位置是可以确定的 (Simpson, 1948)。其中, *Utaetus* 是了解得最充分的,它已具有所有犰狳的特征,因此这一属被认为可能是所有犰狳类的祖先类型。这一属的材料,不仅包括许多骨板,还有一些头后骨骼。在这些材料中,几乎近代犰狳所具有的一切特征都可以找到,如骨质甲板,退化而无根的牙齿,具有异关节的脊椎,肩胛骨有两个肩胛冈及非常大的肩峰,有坐尾联合等。

在这一时期的地层内,未曾发现任何雕齿兽的遗迹。地懒是否存在也是不能确定的。这层中唯一可能是地懒的化石是 *Proto Bradys* 属。Ameghino (1902) 曾为它设立了一个科 *Proto bradyidae*, 遗憾的是,他在描述中没有附上这个属正模标本的插图,而且以后也再未发现过这一属的化石。因此,这个属的真正性质和分类位置还是有问题的 (Simpson, 1948)。它可能是地懒类,但在缺少更好材料的情况下,仅能作为参考。

始新世中到晚期 (Mustersan 期),在 Musters 层中,犰狳在动物群中的比例与始新世

早期时大致相当。已知的属有 *Machlydothierium*, *Meteutatus*, *Utaetus*, *Pseudocutatus*。

在这一层中,第一次出现雕齿兽化石,但材料非常少,仅有四、五块标本。Ameghino (1902) 将它们定为三个种,分属于三个属中 (*Glyptatelus*, *Lomaphorelus*, *Palaeopeltis*)。其中,每一个种的鉴定均只依据了一块标本,而且没有一块标本是包括了完整骨板的,因此,它们真正的亲缘关系还是有很大疑问的(Simpson, 1948)。但也有些学者认为 *Palaeopeltis* 是前地懒类 (Hoffstetter, 1954, 1956b)。

这一层中,与地懒类有关系的证据有两个。一个是 *Proplatyarthrus* 属,这属仅根据一块距骨确定,标本采自 Musters 层的最上部 (Ameghino, 1905a)。这块距骨有十分明显的颈以及两个彼此分得很开的跟骨面,其形态结构与 *Megalonychid* 的相似,而不同于 Santa Cruz 层中的任一类型,但考虑到这块标本采自 Musters 层的最上部,因而有可能是从上覆 Deseado 层掉下来的 (Simpson, 1948; Hoffstetter, 1956b)。第二个证据是 Simpson 在 Cerro del Humo 的 Musters 层找到的一个破碎而经过磨损的蹄指,他认为可能是某类地懒的。上述两个证据中,前者的特征十分清楚,可以确定为地懒,但层位尚有疑问;后者层位可以肯定,但材料过于欠缺,分类位置还有问题。因此,这两个类型实际上只提供了地懒在这一层出现的线索,作为确实的证据还是相当不足的。

渐新世早期 (Deseadan 期),各种犰狳开始分化,此层中发现有 *Meteutatus* 等属,而 *Machlydothierium* 属消失了。雕齿兽仍不多(有 *Glyptatelus* 属)。

这一时期最突出的特征是,地懒类不仅确实出现,而且大量发展起来,只是种类还比较单调。这一层中发现的地懒类有两种类型,其一,是“*Hapalops*”*antisii* Ameghino, 1897。这个种是根据一个头骨建立的。它是否与 Santa Cruz 层的 *Hapalops* 有真正的亲缘关系还有疑问。其二,是两属研究得十分详细的地懒类 *Octodontotherium* 和 *Orophodon*, 这两属的材料,不仅有具牙齿的上下颌,还有一些不完整的头后骨骼。与这些骨骼同时发现的还有一些被鉴定为 *Palaeopeltis* 的骨片。特别是在 Deseado 层的典型地点,找到过 *Octodontotherium* 的腭骨和 *Palaeopeltis* 的骨片,这两个属曾被认为代表了同一种动物 (Tournouër, 1903)。后来不少学者同意这种看法, Hoffstetter (1958) 认为它们是“有甲的地懒类”(或称前地懒类 *Paragravigrada*),并将其由地懒类中分出来,另定一新的超科 *Orophodontoidea*。但仍有一些学者将 *Palaeopeltis* 归入雕齿兽中 (Simpson, 1945)。

渐新世晚期 (Colhuehuapian 期)是贫齿目各种类型开始繁盛的时期。在这一时期,贫齿类化石不仅数量丰富,而且种类大大增加。

这一时期的犰狳除增加了一些新的属,如 *Proeutatus*, *Prozaedyus*, *Pseudostegotherium*, *Stegotheriopsis* 外,还出现了鼻额上长角的新类型,如 *Parapeltocoelus*, *Peltephilus*, *Peltocoelus* 等。雕齿兽的种类仍较少(仅有 *Propalaeohoplophorus* 一属)。这一时期地懒类一个十分重要的变化是,前地懒类消失,取而代之的是真正的地懒类,它们分布较广泛,有 *Hapaloides*, *Proschizmotherium*, *Lophiodolodus* 等属。

可以说,贫齿目在渐新世晚期时奠定了各种类型繁衍的基础,中新世以后在南美大量发展起来。

中新世早期 (Santacrucian 期)是贫齿目进化历史上的一个重要时期。在整个 Santa Cruz 层动物群中贫齿目成为最引人注目的一个类群,但是它们与现生贫齿类有显著不同。作为当时化石类型代表的三个科(犰狳、地懒、雕齿兽),除犰狳存留至今外,其他两科

都已绝灭了,而现生的树懒、食蚁兽,却未在这一时期中找到遗迹。在这一层中,没有一个相应的类型可以表明是现今犰狳、树懒及食蚁兽的直接祖先。在这一动物群中,犰狳形成与后期明显不同的特殊类型。雕齿兽大量出现并分化,但显然比 Pampean 层的要原始些,而且在许多结构细节上比后者更接近犰狳。与犰狳、雕齿兽相反, Santa Cruz 层的地懒类显然是第四纪类型较直接的祖先,几乎所有晚期的地懒都可以在这个动物群中见到其相应的类型。地懒类的三个科 Megalonychidae, Mylodontidae, Megatheriidae 都在这一时期开始出现,但三个科的发展是极不平衡的。Megalonychids 无论在数量还是在种类上都占优势。Megatherids 不普遍(仅一属 *Planops*)。Mylodontids 则非常稀少,除了牙及头骨特征外,其他骨骼特征不清楚。

上新世时,地懒开始向北美传播。而到第四纪时,它们成为北美大陆第四纪动物群中非常突出的成员,不仅地懒三个科的代表都已出现,而且种类繁多,数量丰富,当然,其繁盛程度则远不如南美。与地懒相伴而行,有少数雕齿兽也在上新世时传入北美。但北美第四纪犰狳的数量及种类却是非常有限的,它们的分布不超过东南部几州。至第四纪晚期这些化石类型大都绝灭。

(四) 古乏齿兽类

古乏齿兽类是仅发现于北美早第三纪地层中的一类个体较小的贫齿动物。长期以来,一直作为贫齿目的祖先类型,列为一单独的亚目而归入贫齿目中。但它们的分类位置始终是有争议的。

古乏齿兽亚目 (Palaeanodonta), 是 Matthew (1918) 根据北美早第三纪的两个化石属 (*Metacheiromys*, *Palaeanodon*) 建立的。现知有 2 科 10 属 16 种:

Metacheiromyidae

Propalaeonodon Rose, 1979 (古新世晚期)

Palaeonodon Matthew, 1918 (始新世早期)

Metacheiromys Wortman, 1903 (始新世中期)

Epoicotheriidae

Amelotabes Rose, 1978 (古新世晚期)

Tubulodon Jepsen, 1932 (始新世早期)

Pentapassalus Gazin, 1952 (始新世早期)

Alocodontulum (Rose, Bown et Simons, 1977) (始新世早期)

Tetrapassalus Simpson, 1959 (始新世中期)

Epoicotherium (*Xenotherium*) Simpson, 1927 (渐新世早期)

Xenocranium Colbert, 1942 (渐新世)

这一亚目最早知道的一个种是 *Metacheiromys marshi*。这是 Wortman 在研究耶鲁大学 Peabody 博物馆 Marsh 采集的一批始新世中期哺乳动物时发现的。1903 年,他将 *M. marshi* 作为一灵长类首次予以报道。这个种的材料包括残破头骨、下颌、一些脊椎和肋骨、部分肩胛骨、肱骨、尺骨、盆骨和胫骨。他认为 *Metacheiromys* 是一个与现生 *Cheiromys* 有很近关系的灵长类,他把这种动物作为灵长类在很大程度上是依据胫骨的特

征。而这块胫骨后经 Simpson (1931a) 指出,不属于 *Metacheiromys*。

同一年, Granger 领导的美国自然历史博物馆的一个野外队,在怀俄明州始新统中部 Bridger 层中,发现两具原始哺乳动物的骨架。其中之一在野外暴露较好, Granger 认为这是一个贫齿动物,随即写信向 Osborn 报告了这一发现。后来,在整理标本时又发现这一贫齿动物与 Wortman 的“*Cheiromys*”是相同的。次年, Osborn (1904) 报道了这两具相当完整的骨架。他认为 *Metacheiromys* 的一般骨骼特征近似于 *Tatusia* 和 *Dasypus*, 但也表现了一些较原始的特征和某些特化的特征,并认为这些标本与现代犭狨的确有很近的关系,两者的主要区别在于化石类型以皮毛代替骨板,牙齿为釉质层所覆盖。因此,这两具标本被归入披毛亚目,个体较大者定名为 *Metacheiromys dasypus*, 小的一个定名为 *Metacheiromys tatusia*。在 Osborn 的文章发表后,关于 *Metacheiromys* 的分类位置曾有过不少争议。

Ameghino (1905b) 和 Scott (1913) 认为,虽然 *Metacheiromys* 的骨骼有与贫齿类相似之处,但它们是否可归入贫齿目还有疑问。Winge (1915) 在研究 Lagoa Santa Brazil 的贫齿目化石时,曾提出 *Metacheiromys* 与贫齿类没有亲缘关系。Stehlin (1916) 在讨论始新世灵长类时,也不同意将 *Metacheiromys* 归入灵长类。直到 1918 年, Matthew 记述怀俄明州 Big Horn 盆地始新世早期的 *Palaeonodon* 时,才对科的性质进行了详细的讨论,并建立新亚目——古乏齿兽亚目 (*Palaeonodonta*)。

Matthew 将 *Palaeonodon* 与犭狨进行了详细对比,认为它毫无疑问是犭狨的亲属,而且如果不考虑动物地理的原因,就其骨骼特征甚至可把它视为异节类的直接祖先。同时,他还与 *Palaeonodon* 与穿山甲进行了对比,提出了 *Palaeonodon* 是鳞甲类与贫齿类的共同祖先的看法。对于古乏齿兽亚目,给予如下的定义:“具有正常脊椎的贫齿类,没有坐-尾连接,有犬齿,具釉质层,没有骨质甲胄,其他特征同有甲亚目,但不如中新世及晚期成员那么特化。”(Matthew, 1918)。

在 Matthew 关于古乏齿兽类较系统的研究结果发表之后,虽然有一些人 (Abel, 1922) 接受了他的观点,但仍有人 (Schlosser, 1923; Winge, 1923) 坚持认为 *Metacheiromys* 和 *Palaeonodon* 等与异节类没有任何关系。

1931 年, Simpson 对 *Metacheiromys* 重新进行了研究,对该属的性质及分类位置又作了详细讨论。他认为 *Metacheiromys* 最相似于犭狨,无疑是异节类的亲属,与异节类有亲缘关系,而不是仅与犭狨有特殊关系。但不同意 Matthew 关于古乏齿兽类与鳞甲类也有亲缘关系的观点,他指出了 *Metacheiromys* 的许多重要特征与穿山甲不同,而相似于异节类,因此认为鳞甲目与贫齿目是分别从白垩纪食虫类中分化出来的,而古乏齿兽类则与南美贫齿类同时从贫齿类祖先分化而来。在“哺乳动物新分类”(Simpson, 1931b) 一文中,他将古乏齿兽类正式作为一个亚目而归入贫齿目中。自此,古乏齿兽类一般被视为祖先类型的贫齿类。

古乏齿兽亚目的另一科——Epoicotheriidae 分类位置的讨论,几乎与 *Metacheiromys* 科同时进行着。这一科最早发现的种 *Xenotherium unicum*, 产于 Montana 渐新世早期地层中。Douglass (1905) 根据听泡及牙齿的特征,将其归入单孔类。Matthew (1906) 曾认为,这一标本可能是一个与 *Apternodus* 一样的非洲金鼯。后来,当他研究 *Apternodus* 完整头骨时,又否定了这一看法,但仍认为是 *Zalambdodont* (Matthew, 1910)。Gregory

(1910) 也认为其头骨特征在许多方面相似于 *Chrysochloris aurea*。他们的观点也曾为一些学者所接受 (Abel, 1919; Schlosser, 1923)。Wing (1917) 则倾向于认为, 它即不是单孔类也不是金鼯。而 Zdansky (1926) 首先指出这一标本在某些方面相似于贫齿类, 它可能是一个贫齿类。

1927 年, Simpson (1927) 重新研究了 *Xenotherium*, 将属名改为 *Epoicotherium*。他否定了这一属与单孔类、有袋类及非洲金鼯的关系, 认为其头骨与犭狨有许多相似之处, 代表了异节类的新的分化, 但又不同于 *Palaeonodons*。因此, 为其设立一新科 *Epoicotheriidae* 而归入古乏齿兽亚目中。

此后, Colbert (1942) 根据产自怀俄明渐新世地层中一较完整的头骨及不完整下颌定的新属 *Xenocranium* 也归入这一科。

Gazin (1952) 描述了另一产自怀俄明始新世早期地层的新属 *Pentapassalus*。这是该科中材料比较完整的一属, 除头骨外, 还有一些四肢骨骼。归入这一科的还有 Simpson (1959) 记述的 *Tetrapassalus*, 他认为该属下颌及齿系的主要特征介于 *Metacheiromys* 与 *Epoicotherium* 之间, 可能与 *Pentapassalus* 有较近的亲缘关系, 甚至可能是其直接后裔。

随着新材料的不断增加, 这一亚目逐渐被充实起来, 从五十年代以后, 古乏齿兽亚目逐渐被多数学者, 特别是一些主要的分类学家承认是贫齿目的祖先类型。

近十多年来, 在北美怀俄明州又发现了一些新材料。因而, 关于古乏齿兽亚目分类位置的问题重新引起了新的讨论。这一讨论是从 Emry 研究北美首次发现的鳞甲类化石开始的。Emry (1970) 在研究北美渐新世穿山甲 *Patriomanis* 时, 对古乏齿兽类的骨骼重新作了详细研究。他认为, 古乏齿兽类与贫齿类的相似特征中, 没有一个可以说明两者之间有祖裔关系, 它们的相似特点表现了两种性质, 一是两者的原始性质, 二是两者的生态趋同性, 因此, 古乏齿兽类与贫齿类间没有真正的亲缘关系。与此相反, 他认为, 古乏齿兽类与贫齿类之间一些不好解释的相似性, 如果与穿山甲联系起来, 则可以较容易地从进化的角度来解释。而 *Palaeonodon* 骨骼任一部分, 没有一个特征会妨碍它作为穿山甲的直接祖先。因此, 他明确地把古乏齿兽类作为鳞甲类的祖先类型, 归入鳞甲目中。

近年来, Rose 主要从事这方面新材料的研究。他先后记述了产自怀俄明州 Big Horn 盆地不同层位的 *Epoicotheriidae* 科的两个属。一是 *Alocodontulum* (*Alocodon*)。作者认为这是该科中最接近 *Tubulodon* 的属。*Tubulodon* 属最早为 Jepsen (1932) 依据采自怀俄明州 Wind River 盆地始新世早期地层中的不完整下颌所定, 当时归入管齿目。后来, 一些作者倾向于它应列入 *Epoicotheriidae* (Simpson, 1959; Emry, 1970), Rose (1978) 正式将其归入 *Epoicotheriidae* 中。另一属为 *Amelotabes*。作者认为这是一已知最古老、最原始的古乏齿兽类, 其形态结构与 *Pentapassalus* 和 *Tubulodon* 最接近。

Rose (1979) 最近还记述了 *Metacheiromyidae* 科的一新属 *Propalaeonodon*。他认为这是已知最老、最原始的 *Metacheiromyids*。该属提供的一些证据可将 *Metacheiromyidae* 和 *Epoicotheriidae* 科联系在一起。

通过这些新材料的研究, Rose (1978, 1979) 对古乏齿兽类的系统关系及起源等问题, 提出了一些与 Emry 不同的看法。他认为, 古乏齿兽类的系统位置是不能确定的。尽管由于古乏齿兽类与贫齿类、鳞甲类有相似之处, 而一直被认为与贫齿类、鳞甲类有亲缘关系或起源于共同的祖先, 但现在是不能得出确切结论的。对于古乏齿兽的起源, 他提出

最相似者也许是 *Pantolestid* 食虫类。

由上述介绍可以看出,自第一块古乏齿兽类化石发现以来,虽然已有几十年的历史,材料也在不断增加,但对它的分类位置一直是有着不同意见的。

二、 东方蓄贫齿兽的骨骼形态

(一) 材料、发现地点和层位、特征及分类

贫齿目 *Edentata* Cuvier, 1798

蓄贫齿兽亚目(新亚目) *Ernanodonta* (suborder nov.)

蓄贫齿兽科 *Ernanodontidae* Ding, 1979

科特征 具初发之异关节,但结构十分原始。牙齿分化,齿式: $\frac{0.1.3.3}{1.1.4.3}$ 。犬齿大而粗壮。颊齿呈钉状,所有牙齿均覆盖极薄的釉质层。肋骨与胸骨间有骨质胸肋连接。颈椎不愈合。后胸椎上有初发的附加关节。肩胛骨有第二肩胛冈。坐骨短。

包括属 仅一属 *Ernanodon* Ding, 1979

时代及分布 古新世晚期,亚洲。

蓄贫齿兽属 *Ernanodon* Ding, 1979

模式种 *Ernanodon antelios* Ding, 1979

属特征 体长约1米左右之原始贫齿类。头骨粗壮,较宽。脑小,吻短,面部深。矢状嵴十分发育。眶上突显著,关节后突为横向伸长之大而发育的突起。副枕突小。无腭裂,硬腭腹面有许多纵向伸长的沟及小孔。有颧后孔,后顶孔。无骨质听泡。头骨关节后突后面的部分十分短而宽。基枕骨后部有两椭圆形关节面。下颌骨粗壮,水平支较深,吻前端向上翘而变尖细。下颌髁大。牙齿已分化,齿式: $\frac{0.1.3.3}{1.1.4.3}$ 。犬齿大而粗壮,颊齿呈钉状,除 M_2 外均为单根。齿根不封闭。所有牙齿均覆盖有极薄的釉质层。齿列位置不靠前,牙齿生长至颌骨水平支与垂直支相交处。

颈椎7枚,不愈合。胸椎至少19枚,后面5个胸椎椎体发育有附加关节的结构雏形:乳突下方有两条纵沟及棱,副关节突下方有附加之骨突;附加关节未起关节作用。腰椎至少3枚。棘突短而膨大,呈“心”形。荐椎至少4枚,棘突不愈合,第一荐椎之横突不与其他的愈合,至少前二个荐椎与髂骨以缝相接。尾椎至少11个,尾不粗壮,具不发育的山字形骨。

肋骨与胸骨间有骨质胸肋联结。胸骨7枚,互不愈合。

肩胛骨有两个肩胛冈,第二肩胛冈位于冈下窝边缘,肩峰十分粗壮,向内伸出肩臼窝。锁骨粗壮,呈“S”形扭曲。肱骨前后向较扁,三角肌嵴及胸肌嵴围成一十分突出的长椭圆形平面,位于骨体前方。二头肌沟窄而深,有内上髁孔。尺桡骨不愈合,骨体均较平直。腕骨8块,骨体较扁,中心骨十分退化,与桡腕骨愈合,尺腕骨与中间腕骨分离。掌骨较长而纤细,不弯曲,远端关节面平滑。第一、二列指骨短而扁,第三指骨为十分发育之大而侧扁的爪状,第三指的爪最大,第二,四指的次之,第一指的爪退化,爪末端无裂缝。

盆骨,髌骨长而大,翼向外侧扩展平伸,坐骨十分短,背内嵴向外翻,坐骨与尾椎相距很近。股骨骨体前后向扁,较平直,第三转子十分大而向外伸,位于骨体 1/2 处稍下,大转子比头稍低,小转子较小,远端滑车较宽而平。髌骨前凸后平。胫腓骨完全分离,骨体均较平直。跗骨 8 块,在第一跗骨内侧还有一小长形骨。跗骨骨体较深,舟状骨上的距骨头关节面前后向扁,横向十分宽;蹠骨长而纤细,较平直,远端关节面平滑,无突出的龙骨突起。趾节骨均较短而扁,第三趾节骨为小而侧扁的爪状,趾端无裂缝。

时代及分布 古新世晚期,广东南雄。

东方薮贫齿兽 *Ernanodon antelios* Ding, 1979

(图版 I, II)

正模标本 一具完整的骨架,包括头骨、左右下颌、部分颈椎、胸椎、腰椎、荐椎及尾椎;部分肋骨及骨质胸肋;完整的胸骨;破碎肩胛骨;左右锁骨;左右肱骨;左右尺桡骨;两前脚;不完整左盆骨及右坐骨;左右股骨;左右胫腓骨;两后脚。

产地及层位 广东南雄大塘公社花树下村北西 320°, 六百米处, 竹桂坑村北东 80°, 二百米处(插图 1)。(野外地点号: 73139)。古新统上部, 浓山组大塘段。

种特征 同属特征。

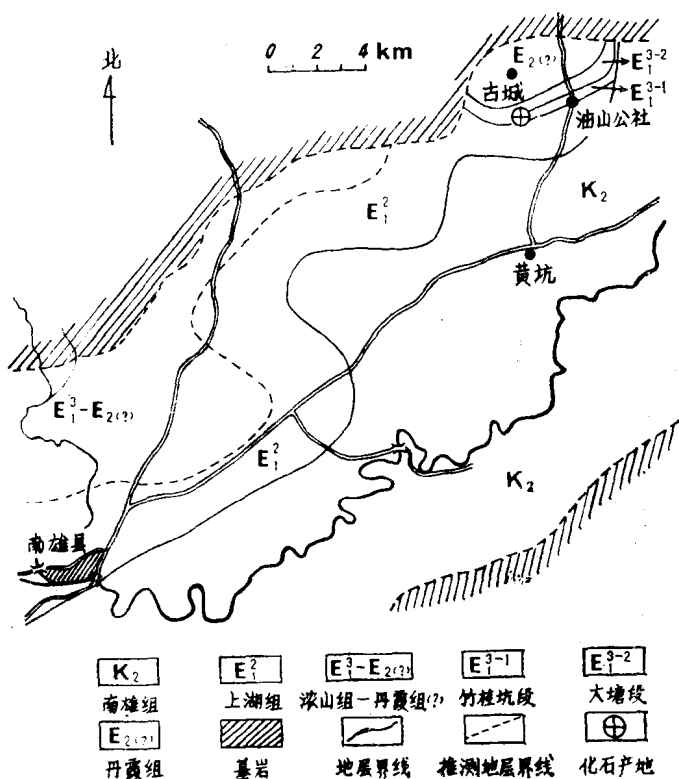


插图 1 东方薮贫齿兽化石地点位置图(依童永生等, 1976)

[Map of Nanxiong County, showing the locality where *Ernanodon antelios* was found
(after Tong et al., 1976)]