

记几种原鼯鼠(啮齿目, 鼯鼠科) 及鼯鼠科的起源讨论¹⁾

郑绍华 张兆群 崔 宁

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘要: 记述了采自甘肃秦安和内蒙古阿木乌苏中新世晚期 - 晚中新世的 4 种早期原鼯鼠: *Prosiphneus qinanensis* sp. nov.、*Pr. qiui* sp. nov.、*Pr. haoi* sp. nov. 和 *Pr. licenti* Teilhard de Chardin, 1926, 讨论了原鼯鼠属中 7 个种的相互关系及其进化趋势。*Prosiphneus* 是鼯鼠科中最原始的属, 目前已知最早的种是 *Pr. qinanensis* sp. nov., 最晚的种是 *Pr. ericksoni* (Schlosser, 1924)。*Prosiphneus* 可能起源于 *Plesiodipus progressus* Qiu, 1996。

关键词: 甘肃秦安, 内蒙古阿木乌苏, 中 - 晚中新世, 原鼯鼠, 鼯鼠科起源

中图法分类号: Q915. 873 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000 - 3118(2004)04 - 0297 - 19

1 前言

原鼯鼠 (*Prosiphneus* Teilhard de Chardin, 1926) 是鼯鼠科 (Leroy, 1941) 中最原始的属, 为东亚特有并且是华北三趾马动物群中最重要的啮齿类成员。由于化石材料丰富且演化速度快, 对于确定地层时代具有特殊的意义。

保德期的桑氏原鼯鼠 (*Pr. licenti*) 曾被视为属内最原始的种 (李传夔、计宏祥, 1981)。1983 年, 周正在其硕士论文中命名了采自内蒙古阿木乌苏的原鼯鼠 *Pr. inexpectatus*。遗憾的是未正式发表, 虽曾被引用 (Zheng, 1994), 应属无效种, 且标本丢失, 无法再详细描述。1986 和 1995 ~ 1996 年间, 邱占祥和邱铸鼎先生又分别在同一地点采集到一些原鼯鼠化石标本。阿木乌苏的新材料显然比 *Pr. licenti* 原始, 根据动物群的性质, 其时代被确定为晚中新世早期 (邱铸鼎, 1996; 邱铸鼎、王晓鸣, 1999)。但阿木乌苏的原鼯鼠和桑氏原鼯鼠之间存在一个相当长的时间间隔 (Zheng, 1994), 且阿木乌苏的原鼯鼠是否是最原始的种类也不可定。2000 年中国科学院地质与地球物理研究所郝青振博士等从甘肃秦安西北 27 km 处 253.1 m 厚的“黄土”, 即风成红粘土剖面 (QA - I) 中深度 5 m、9 m 和 26 m 采集到桑氏原鼯鼠的单个牙齿; 在 39.8 m、41 m 和 58.5 m 采集到一种更为原始的原鼯鼠 *Prosiphneus* n. sp. 1; 在 82.2 m 深度采集到一种目前已知最原始的原鼯鼠 *Prosiphneus* n. sp. 2。上述化石名单由本文作者鉴定并已发表 (Guo et al., 2002)。

秦安剖面沉积连续, 厚度大, 又有比较可靠的古地磁测年数据, 是目前其他已知剖面无可比拟的。通过秦安剖面材料的研究, 不仅可以填补原鼯鼠进化过程中的空白, 而且

1) 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (编号: KZCX3 - SW - 127) 和国家自然科学基金项目 (编号: 40272009) 资助。

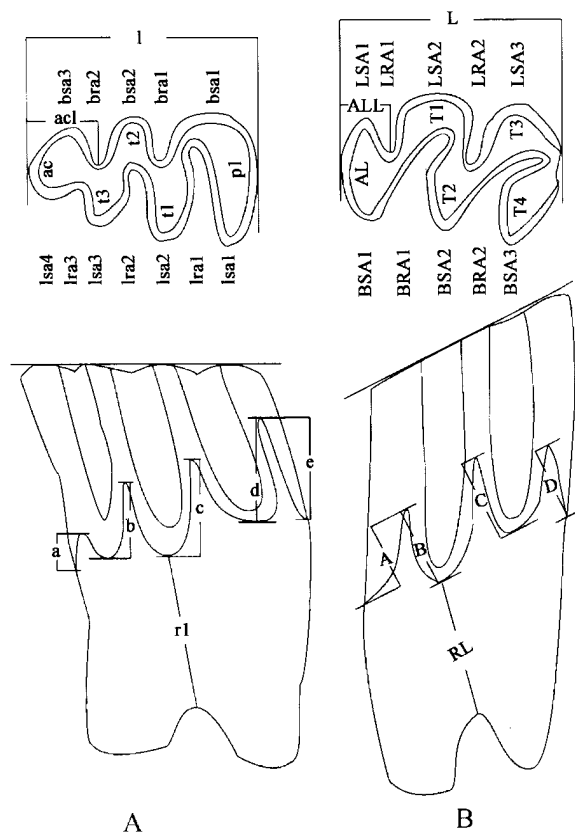


图1 鼯鼠类牙齿术语与测量方法

Fig. 1 Dental terminology and measurement methods of siphneids

A. right m1, occlusal and lingual view; B. right M1, occlusal and buccal view

简字说明 Abbreviations: ac. anterior cap 前帽; acl. length of anterior cap 前帽长; AL. anterior lobe 前叶; ALL. length of anterior lobe 前叶长; bra (BRA). buccal re-entrant angle 唇侧褶沟; bsa (BSA). buccal salient angle 唇侧褶角; lra (LRA). lingual re-entrant angle 舌侧褶沟; lsa (LSA). lingual salient angle 舌侧褶角; pl. posterior lobe 后叶; rl (RL). root length 牙根长; t (T). triangle 三角; a, b, c, d, e and A, B, C, D illustrating enamel parameters 珐琅质参数

可以追溯出它的祖先类型。本文的目的在于详细描述内蒙古阿木乌苏和甘肃秦安剖面发现的原鼯鼠,探讨原鼯鼠属内各种的相互关系以及鼯鼠科的起源。

文中上、下臼齿冠面及上臼齿唇侧、下臼齿舌侧术语据 Zheng (1994、1997) 并补充如图 1 所示。测量用 Wild7 显微镜,精确到 0.01 mm。描述标本皆保存在中国科学院古脊椎动物与古人类研究所。

2 系统描述

啮齿目 Rodentia Bowdich, 1821

鼯鼠科 Siphneidae Leroy, 1941¹⁾

原鼯鼠属 *Prosiphneus*

Teilhard de Chardin, 1926

属征(增订) 小—中型。M1 唇侧珐琅质参数 A 和 m1 舌侧珐琅质参数值 a, d 和 e 接近于 0。

属型种 *Prosiphneus licenti* Teilhard de Chardin, 1926。

属型种产地及层位 甘肃庆阳教子川保德期三趾马红土。

包括种 *Pr. qinanensis* sp. nov.; *Pr. qiu* sp. nov.; *Pr. haoi* sp. nov.; *Pr. murinus* Teilhard de Chardin, 1942; *Pr. ericksoni* (Schlosser, 1924)²⁾; *Pr. tianzuensis* (Zheng et Li, 1982)²⁾。

1) Siphneidae 科名最早被 Teilhard de Chardin and Young 1931 使用,但只是为了方便,而不企图解决鼯鼠类是否是一个真正的科的问题,因此使用了 Group Siphneidae。为此,Zheng (1994) 将此科的命名人定为 Teilhard de Chardin et Young。Leroy (1941) 根据现生鼯鼠类的观察,将其正式命名为 Siphneidae 并被 Teilhard de Chardin (1942) 所承认。

2) *Pr. ericksoni* 种最早被 Schlosser (1924) 归入 *Siphneus* 属,后被 Miller (1927) 归入 *Myotalpavus* 属,后来许多人认为属 *Prosiphneus* 属。Zheng (1994) 应用了 *Myotalpavus* 属名,同时将 *Pr. tianzuensis* 种归入该属。根据本文对它们的详细研究,这两个种确应归入 *Prosiphneus* 属,而 *Myotalpavus* 属名应予放弃使用。

秦安原鼯鼠(新种) *Prosiphneus qinanensis* sp. nov.

(图 2)

2002 *Prosiphneus* n. sp. 2 Guo et al., p. 162, table 1

正型标本 1 右 m1 (IVPP V 14043)。

归入标本 1 左、2 右 m2 (V 14044. 1~3), 1 左 m3 (V 14044. 4), 2 左 M1 (V 14044. 5~6), 3 右 M2 (V 14044. 7~9)。

产地及层位 甘肃秦安五营村西北 1.5 km 红粘土剖面(QA-I)距顶部 82.2 m 深度处(中中新世晚期)。

特征 小型。m1 前帽短,唇侧两褶角(bsa1 和 bsa2)外缘平直似 *Plesiodipus*。m1~3 舌、唇侧珐琅质曲线轻微起伏,并显著位于同侧褶沟(lra)端之下;牙根分岔点距珐琅质曲线最近距离(rl)短。M1 和 M2 舌侧珐琅质曲线较平直,唇侧珐琅质曲线在 BSA2 部位轻微向下突出。M1 具 3 个彼此分开的牙根;M2 具 4 牙根,其中前根与舌侧根彼此在基部愈合。

命名 以化石产地所属秦安县的汉语拼音命名。

测量 见表 1~2。

描述 m1(图 2, A)前帽短,其前缘微凸,bra2 浅且与 lra3 相对,其间齿质空间宽。bsa3 不十分向唇侧突出。bsa2 唇侧缘平直,bsa1 突出且前方变尖。bra1 浅,向后内方伸展。lsa3 呈近方形,前缘向前外方伸展,后、内缘平直,后缘与前缘平行。lsa1 和 lsa2 相对 bsa1 和 bsa2 很发育。lra1 和 lra2 则相对很深。舌侧视,lra1 和 lra3 向下开沟较 lra2 浅;3 褶沟下端高于齿冠和齿根界线,从后向前,最近距离分别为 1.45 mm、0.55 mm 和 0.80 mm;前后牙根大小和长度接近相等,两根之间分岔处较宽,其顶点距珐琅质界线的最近距离(rl)0.80 mm。唇侧视,bra1 较 bra2 向下开沟深,珐琅质曲线远远低于两沟端,且在 bra1 沟下向下轻微弯曲。

m2(图 2, B)唇侧褶沟和褶角较舌侧的稍浅或稍发育,唇侧 3 褶角和舌侧 3 褶角相连成前外后内方向的 3 斜脊。舌侧视,lra2 较 lra1 向下开沟深,但均高于齿根和齿冠界线,其最短距离分别为

0.80 mm 和 1.10 mm。珐琅质曲线在 lra2 下方轻微向下弯曲。唇侧视,bra1 向下开沟与

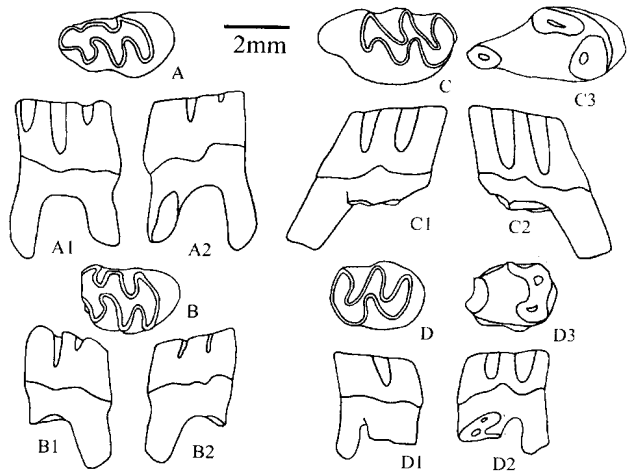


图 2 秦安原鼯鼠(新种)臼齿形态

Fig. 2 Molar morphology of *Prosiphneus qinanensis* sp. nov.

A~A2. right m1 (V 14043, type); B~B2. right m2 (V 14044. 2);

C~C3. left M1 (V 14044. 5);

D~D3. right M2 (V 14044. 7)

A~D. occlusal view; A1~D1. lingual view; A2~D2. buccal view;

C3~D3. root view

bra2 相当,其沟端均高于珐琅质曲线。珐琅质曲线在 bra2 下轻微向下弯曲。

m3 冠面形态基本似 m2,但 lsa1 较短,bsa3 较弱,唇侧褶沟(bra)深入齿冠相对较深。舌侧视,lra1 向下开沟略较 lra2 深,距齿根和齿冠界线的最近距离分别为 0.60 mm 和 0.45 mm。牙根长度(rl) 0.7 mm。唇侧视,bra1 向下开沟较 bra2 略浅。珐琅质曲线在 bra1 下轻微向下弯曲。

M1(图 2,C)舌侧褶沟(LRA)横向深入冠面较浅,唇侧褶沟(BRA)后内向深入齿冠较深。舌侧褶角(LSA)较唇侧褶角(BSA)圆钝。唇侧视,BRA1 和 BRA2 沟端距齿冠/齿根界线的距离在一件标本上为 0.4 mm 和 0.45 mm,在另一件标本上为 0.4 mm 和 0.50 mm;珐琅质曲线在 BSA2 处轻微向下突出,而在 BRA1 和 BRA2 位置轻微向上弯曲。舌侧视,珐琅质曲线在 LSA2 处也轻微向下突出,但较舌侧显著。舌、唇侧褶沟端均明显高于该侧珐琅质曲线。3 牙根彼此孤立,其中舌侧根较宽扁。

M2(图 2,D)冠面形态呈近 形,基本与 M1 前叶之后部分相似。舌侧褶角较唇侧褶角圆钝。年轻个体唇侧后褶角上有一釉岛发育。唇侧褶沟端终止于齿冠/齿根界线以下,其距离在 BSA1 和 BSA2 上 3 件标本分别为 0.4 mm 和 0.1 mm,0.25 mm 和 0.3 mm,0.4 mm 和 0.25 mm。4 牙根,其中舌侧根较小。

比较与讨论 新种的如下特征与中中新世晚期的 *Plesiodipus* 相似:1) m1 前帽短,bsa1 和 bsa2 唇侧缘平直,bsa1 前方有一尖角,bra1 向后方伸展;2) m1 ~ m3 舌侧和 M1 ~ M2 唇侧珐琅质曲线波折小,大大低于(下牙)或高于(上牙)同侧褶沟端,齿根长度较小。不同的是更多地具有 *Prosiphneus* 的原始性状,如:1) 个体显著大于 *Plesiodipus* 属中的已知两种,*Pl. leei* 和 *Pl. progressus*(据邱铸鼎,1996,前者 m1 长 2.10 ~ 2.35 mm,后者 2.60 mm;前者 M1 长 2.65 ~ 3.10 mm,后者 2.80 mm);2) 上臼齿唇侧、下臼齿舌侧珐琅质曲线已有明显起伏;3) M1 的前叶和 m1 的前帽显著加宽;4) M1 具有 3 个彼此孤立的牙根,M2 的 4 个牙根中,前 2 根和舌侧根间基部已相连接。

曾经被视为最早的原鼯鼠“*Prosiphneus lupinus*”被邱铸鼎等(1981)归入 *Plesiodipus leei* 后,发现于内蒙古阿木乌苏(时代为 MN9)的“*Pr. inexpectatus*”被视为最早的原鼯鼠(Zheng, 1994)。QA-I 剖面的材料表明,秦安原鼯鼠可视为目前已知最早的原鼯鼠。

邱氏原鼯鼠(新种) *Prosiphneus qiui* sp. nov.

(图 3)

1988 *Prosiphneus* sp. nov. Qiu, pp. 834 ~ 848

1994 *Pr. inexpectatus* Zheng, figs. 10 and 12; pp. 57 ~ 76

1996 *Prosiphneus* sp. nov. Qiu, table 75, p. 157

1999 *Prosiphneus* sp. nov. Qiu and Wang, p. 126

正型标本 1 右 m1 (V 14045)。

归入标本 1 段右下颌带 m2 ~ 3 (V 14046.1), 2 左、3 右 m1 (V 14046.2 ~ 6), 1 左、1 右 m2 (V 14046.7 ~ 8), 1 左、3 右 m3 (V 14046.9 ~ 12), 1 段右上颌带 M1 ~ 2 (V 14046.13), 3 左、2 右 M1 (V 14046.14 ~ 18), 3 左、6 右 M2 (V 14046.19 ~ 27), 3 左、3 右 M3 (V 14046.28 ~ 33)。

产地及层位 内蒙古苏尼特右旗阿木乌苏,5 m 厚褐红色、灰黄色砂质泥岩为主的河

流相堆积。估计时代为晚中新世早期。

特征 小型。m1 前帽相对较长,其前缘平或凹,唇侧褶角 (bsa) 较尖锐,褶沟 (bra) 较深,前帽之后、牙纵轴上常有一釉岛。与上述 *Pr. qinanensis* 相比,上、下臼齿舌唇侧褶沟向上或向下开沟较深,与珐琅质曲线的距离较近。舌、唇侧珐琅质曲线起伏较大。M1、M2、M3 均具 3 齿根。

命名 献给新近纪小哺乳动物研究专家邱铸鼎先生。

测量 见表 1~2。

描述 下颌只保留了小部分,可见咬肌脊前端止于 m1 前缘之下,颞孔大,位于 m1 前缘之前约 1.7 mm 之唇侧偏上方。

m1 (图 3, A~B) 前帽前缘平或微向后凹。bra2 和 lra3 相对。在年轻个体,前帽之后舌侧有一小刺,经磨蚀形成一纵向的釉岛;成年个体该岛消失。唇侧褶角 bsa1 和 bsa2 相当尖锐,唇侧褶沟深入齿冠较舌侧者略浅。舌、唇侧珐琅质曲线有较明显的波折。舌、唇侧褶沟端明显止于该曲线之上。rl 值较大。

m2 (图 3, C) 和 m3 (图 3, D) 形态相似,即舌、唇侧各具 3 褶角、2 褶沟。其 bsa3 相对扁薄。所有牙齿齿脊边缘光滑,无附加褶皱和釉岛发育。m2 和 m3 的区别表现在牙齿冠面呈方形,即前者 lsa1 和 bsa1 向两侧伸展分别达 lsa2 和 bsa2 水平,而后者冠面略呈三角形,即 lsa1 和 bsa1 分别不达 lsa2 和 bsa2 水平;m2 的后壁较 m3 的陡直;m2 后牙根略宽于前牙根,m3 则相反;m2 舌、唇侧珐琅质曲线起伏较 m3 的大,牙根长度也略大;m2 后壁有明显的接触面。

M1 (图 3, E) 为典型的 siphneids 型。LSA1 发育较弱,向舌侧延伸远不及 LSA2 和 LSA3。在年轻个体,前叶和 LSA2 之间唇侧以及 LSA3 和 BRA2 之间唇侧有一指向后外方的小刺发育。该小刺在成年个体消失。舌、唇侧两褶沟向上开沟深度几乎相当,其舌侧褶沟端距珐琅质曲线稍远;其舌侧珐琅质曲线波折较大,在 LSA2 处形成一明显向下的折曲;唇侧珐琅质曲线相对起伏较小,在 BSA2 处形成一明显向下的波折。3 牙根,舌侧牙根扁长,最大。

M2 冠面从年轻个体的斜形逐渐过渡到老年个体的正形。其中 BSA2 较 BSA1 和

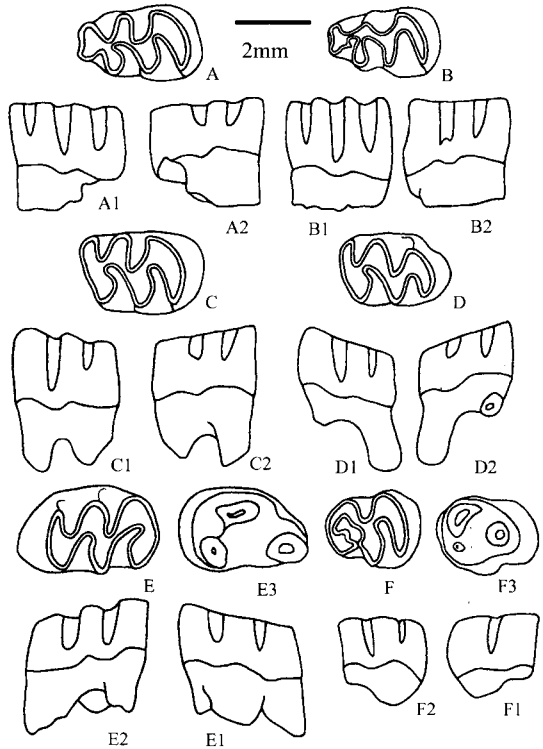


图 3 邱氏原鼯鼠(新种)臼齿形态

Fig. 3 Molar morphology of *Prosipheus qiu* sp. nov.

A~A2. right m1 (V 14045, type); B~B2. right m1 (V 14046.4); C~C2. right m2 (V 14046.8); D~D2. right m3 (V 14046.10); E~E3. right M1 (V 14046.17); F~F3. left M3 (V 14046.28)
A~F. occlusal view; A1~F1. lingual view; A2~F2. buccal view; E3~F3. root view

BSA3 更向唇侧突出。在极年轻个体,BSA3 中央有一横向的釉岛发育,随磨蚀加深,该岛消失。唇侧珐琅质曲线较舌侧者起伏大,但均远离褶沟端。3 牙根,其中舌侧牙根由 2 根愈合而成。

M3(图 3, F)冠面形态和 M2 相似,但显著小而后部较复杂,基本可以分为 3 种类型:一是 BRA2 伸入齿冠舌侧很深并发生弯曲;二是 BRA2 不折曲,但 BSA3 上有一横向孤立釉岛;三是 BRA2 在 LSA2 后内,BSA3 前外有一对小刺将 BRA2 封闭成椭圆形釉岛,其 BSA3 后缘有一向前外或前内延伸的沟将其一分为二,该沟磨蚀到一定程度形成第二个釉岛。3 牙根,前 2 后 1。

比较与讨论 在个体大小、上下颊齿的基本形态、年轻个体 M2 的 BSA3 上有一个釉岛、M1 具 3 牙根等方面 *Pr. qiu* 和 *Pr. qinanensis* 十分相似,不同点在于前者:1) m1 的前帽相对较长,其前缘平直或微凹而不是微凸;2) m1 唇侧褶角(bsa1 和 bsa2)较尖锐而不是平直;3) m1 唇侧褶沟(bra1 和 bra2)相对舌侧褶沟(lra)显著较深;4) m1 舌侧褶沟(lra)向下开沟程度较深;5) m1 前后牙根彼此分离较小;6) m1 前帽之后常有一釉岛;7) M2 具 3 而不是 4 牙根。

阿木乌苏动物群的时代通常被置于保德期最早期或灞河期,相当于欧洲 Vallesian 期早期(MN9) (邱铸鼎,1988,1996;邱铸鼎、王晓鸣,1999;童永生等,1995;Zheng, 1994)。这个时代目前还没有异议,根据邱氏原鼯鼠的演化水平,其时代可能相当于 MN9。

郝氏原鼯鼠(新种) *Prosiphneus haoi* sp. nov.
(图 4)

2002 *Prosiphneus* n. sp.1 Guo et al., table 1, p. 162

正型标本 1 段左下颌带 m1 ~ 3 (V 14047)。

归入标本 1 左 m1 (V 14048. 1), 1 左 M2 (V 14048. 2)。

产地及层位 甘肃秦安五营村西北 1.5 km 红粘土剖面(QA-1)距顶部 39.8 m、41 m 和 58.5 m 深度处(晚中新世早中期)。

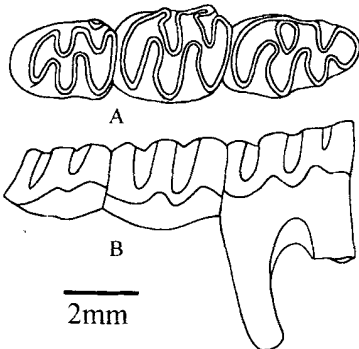


图 4 郝氏原鼯鼠(新种)左下颊齿列(V 14047, 正型标本)形态

Fig. 4 Left lower molars of *Prosiphneus haoi* sp. nov. (V 14047, type)

A. occlusal view; B. lingual view

特征 中等大小。m1 具椭圆形前帽, bra2 和 lra3 间狭窄,舌侧珐琅质曲线顶端和舌侧褶沟 lra1 和 lra2 下端处于与咀嚼面平行的同一直线上,牙根长度(rl) 相对较大。

命名 郝青振博士从秦安剖面采集到这批重要原鼯鼠化石标本,以他的姓命名。

测量 见表 1 ~ 2。

描述 正型标本为一较老年个体(图 4),其 m1 前帽椭圆;bra2 和 lra3 相对,其间齿质空间狭窄;bra1 已磨蚀成一釉岛;唇侧褶沟深入齿冠深度较舌侧明显浅;舌侧视,lra3 向下开沟较 lra1 和 lra2 浅;lsa2 和 lsa3 下珐琅质曲线向上隆起呈低峰,其顶端与 lra1 和 lra2 终端在与咀嚼面平行的同一条直线上;前牙根明显大于后牙根,两根分岔点距 lra2 下珐琅质曲线的最小距离

(rl)较大;唇侧视, bra1 较 bra2 向下开沟浅, 珐琅质曲线的最高点与 bra2 的最低点也处于与咀嚼面平行的同一直线上; 牙齿后缘明显向后弯曲。

m2 舌、唇侧各具 3 褶角, 唇侧褶角较小, 其中 bsa1 和 bsa2 前外方各有一细脊与唇侧谷口的附尖相连, lsa1、lsa2 和 lsa3 几乎等大。舌、唇侧各具 2 褶沟, 舌侧褶沟深入齿冠较唇侧者深, 其中 bra2 谷口有一附尖发育。牙齿前缘平直, 前内 - 后外斜向。舌侧视, 2 褶沟向下开沟程度相当, 珐琅质曲线的最高点和褶沟的最低点也处于与咀嚼面平行的同一直线上。

m3 的基本形态如 m2, 但显著小, 后端变狭。舌侧视, lra1 向下开沟较 lra2 深, 珐琅质曲线少波折, 其最高点低于 lra1 的端点。

M2 为一年轻个体, 前部残缺。冠面成 形, 即舌侧具 1、唇侧具 2 褶沟, 舌侧具 2、唇侧具 3 褶角。舌侧褶沟较浅、褶角较圆。唇侧视, BRA1 和 BRA2 向上开沟程度相当, 珐琅质曲线的最低点略低于褶沟端的最高点。

比较 与 *P. qiui* 比较, 个体明显较大, m1 齿根长度明显较长, 舌、唇侧珐琅质曲线更加显著折曲, 前帽更圆, 其后方 bra2 和 lra3 间的齿质空间更狭窄, 牙齿后缘更加明显向后弯曲。m2 和 m3 唇侧前褶沟口各具有一个明显的附尖, 舌侧珐琅质曲线更加波折, 舌侧褶沟向下开沟更低。

桑氏原鼯鼠 *Prosiphneus licenti* Teilhard de Chardin, 1926

(图 5)

材料 1 左 m1 (V 14049.1), 1 左、1 右 m2 (V 14049.2~3), 1 右 m3 (V 14049.4), 1 左 M1 (V 14049.5), 1 左、2 右 M2 (V 14049.6~8)。

产地及层位 甘肃秦安五营村西北 1.5 km 红粘土剖面(QA-D)距顶部 5.0 m、9.0 m 和 26.0 m 深度处(晚中新世晚期)。

修订特征 中等大小。上、下臼齿牙根长度适度。上臼齿各具基部愈合的 3 牙根。m1 舌侧珐琅质曲线最高点明显超过其后褶沟(lra1 和 lra2)的最低点。M1 唇侧珐琅质曲线最低点通常超过其后褶沟(BRA1 和 BRA2)的最高点。

测量 见表 1~2。

描述 m1(图 5, A)为成年个体。牙齿后缘明显向后弯曲。前帽前缘平, 呈三角形。后叶微向后凸。LSA1 最大, LSA2 和 LSA3 大小相当。LRA3 和 BRA2 之间的齿质空间近乎封闭。舌侧褶沟从前向后向下开沟逐渐加深。舌侧珐琅质曲线最高点明显超过其后 2 褶沟(lra1 和 lra2)的最低点, 但不达前褶沟(lra3)的最低点。牙根长度(rl)较大。唇侧视, 前后褶沟向下开沟程度相当; 后褶沟端有一发育的附尖; 珐琅质曲线的最高点超过 bra2 和 bra1 的最低点。

m2(图 5, B)均为成年个体。舌侧褶沟(角)较唇侧褶沟(角)深(或强)。唇侧第 2 褶沟(bra2)较第 1 褶沟(bra1)深入齿冠较浅且与舌侧第 2 褶沟(lra2)斜向相对。牙齿前缘平直, 前外 - 后内向倾斜。舌侧视, 第 1 褶沟(lra1)向下开沟较第 2 褶沟(lra2)略深。珐琅质曲线最高点略高于两褶沟终端点, 一件标本只有一个波峰, 另一件具两个波峰。唇侧视, 第 1 褶沟向下开沟较第 2 褶沟略浅, 珐琅质曲线最高点略低于两褶沟终端点。

m3 为一成年个体。冠面形态如 m2, 但唇侧第 2 褶沟极浅; 舌、唇侧珐琅质曲线较平

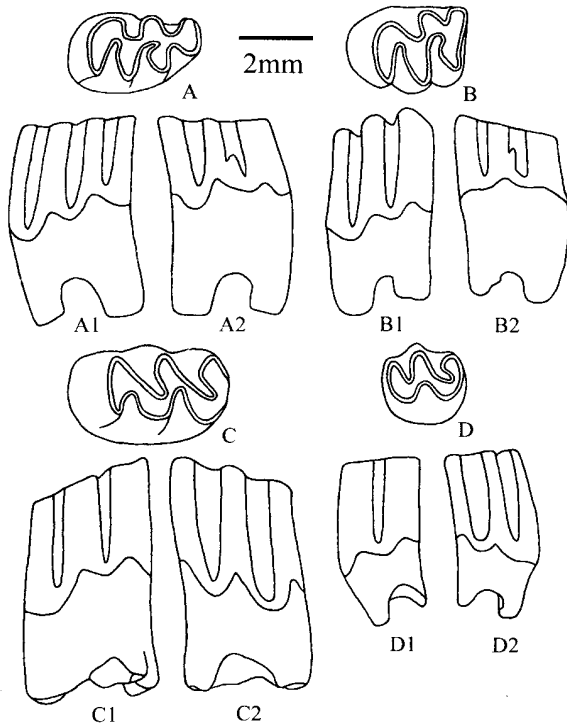


图5 桑氏原鼯鼠臼齿形态

Fig.5 Molar morphology of *Prosiphneus licenti* Teilhard de Chardin, 1926

A ~ A2. left m1 (V 14049.1); B ~ B2. left m2 (V 14049.3);
 C ~ C2. left M1 (V 14049.5); D ~ D2. left M2 (V 14049.6)
 A ~ D. occlusal view; A1 ~ D1. lingual view; A2 ~ D2. buccal view

基部愈合。

比较 德日进(1926,1942)关于桑氏原鼯鼠的牙齿特征归纳起来有:1)下臼齿后外谷(即本文的 bra1)谷口有一附尖,相应的上臼齿则无;2)上臼齿外谷(即 BRA)只轻微较内谷(LRA)深,不像进步种类那样差别显著;3) M1 前内谷(LRA1)基部不以一坑终止,而是在一定磨蚀程度后消失,变成 形;4)非常年轻个体的 M2 冠面上仍可见齿尖列、内部伸向根区的3个指套或坑加长3外谷;5)年轻个体的 m1 (Teilhard de Chardin, 1942: *Prosiphneus* sp.)具有变浅的外谷,前帽前端上部开沟。

重新观察德日进记述的材料,上述牙齿特征仅仅是不同年龄、不同个体间的差异,这些形态可以适用于任何臼齿带根的鼯鼠种类。应该指出上述第2点在研究臼齿带根鼯鼠时具有重要意义,因为上下臼齿内外褶沟向上或向下开沟深度的差异越大的种类就越进步。这便是本文选取上臼齿唇侧、下臼齿舌侧珐琅质参数进行属种间对比的原因。

缓,其波峰低于褶沟端。

M1(图5,C)为一成年个体,冠面典型的鼯鼠型。LSA1和LSA3向舌侧突出程度相当,BSA1向唇侧突出程度则较BSA2和BSA3为弱。LSA2和LSA3舌侧缘较BSA2和BSA3的圆钝。唇侧视,珐琅质曲线呈反形波状起伏,其波谷向下均显著超过2褶沟(BSA1和BSA2)上端。牙根分岔点距珐琅质曲线最低点距离(RL)0.7mm。舌侧视,前褶沟向上开沟程度较后褶沟深。珐琅质曲线在两褶沟之后形成两个波谷,谷底超过两褶沟端点。3牙根,基部已相互愈合。

M2(图5,D)冠面 形,即舌侧具2褶角、1褶沟,唇侧具3褶角、2褶沟。唇侧褶沟(BRA)从年轻个体的几乎与牙纵轴垂直向成年个体的向后内倾斜。舌侧褶沟(LRA2)从年轻个体的较浅(向外深入不超过唇侧褶沟)到成年个体的加深(超过唇侧褶沟)。唇侧两褶沟(BRA1和BRA2)向上开沟程度几乎相当,珐琅质曲线有一显著的波谷,其下端高于两褶沟的终端。舌侧珐琅质曲线呈两谷两峰,褶沟上端正好与波峰相对。3牙根

秦安标本和该种典型地点庆阳的标本比较,下列方面在其变异范围内:1) m1 长度和前帽相对长度及珐琅质参数 d、e 值;2) m2 的长度及珐琅质参数 b、c、d、e 值;3) m3 的 b、c、d、e 值;4) m1~3 的牙根长度;5) M1 前叶的相对长度,珐琅质参数 A、B、D 值及牙根长度;6) M2 的长度及珐琅质参数 A 值。但下述方面略超过其最大值:1) M1 的长度和珐琅质参数 C 值;2) m1 的 b、c 值及牙根长度(见表 1~2)。根据其相同点,应将秦安标本归入 *Pr. licenti*,根据其不同点,可视秦安标本为该种的稍进步类型。

秦安的 *Pr. licenti* 标本与上述 *Pr. haoi* 标本比较,1) m1 的前帽长度相对较短,前帽宽度相对较大,珐琅质参数 b、c、d 值明显较大,舌、唇侧珐琅质值曲线的峰顶超过而不是相等于同侧褶沟端,牙根长度明显较长;2) m2 的 b、c、d 值显著较大。因此,*Pr. licenti* 是比 *Pr. haoi* 显著进步的种类。

秦安标本和榆社的 *Pr. murinus* 标本比较,1) m1 长度、前帽长度和相对长度在后者变异范围内,但珐琅质参数 b、c、d 值显著较大;2) m2 较小,但 b、d 平均值较大;3) M1 的长度、前叶长度、珐琅质参数 A、B、D 值在其变异范围内,但 C 值超出;4) M2 较小,其 A 值在其变异范围内,但 B、C 值较小,牙根明显短。

在上下牙齿的各项测量数据方面,秦安标本显然较时代更晚的天祝种 *Pr. tianzuensis* (郑绍华、李毅,1982) 和内蒙古二登图的 *Pr. ericksoni* (Schlosser, 1924) 标本原始(见表 1~2)。

表 1 原鼯鼠下臼齿测量和比较

Table 1 Measurements and comparison of lower molars of *Prosilphneus* species (mm)

		<i>Pr. qinanensis</i>	<i>Pr. qiu</i>	<i>Pr. haoi</i>	<i>Pr. licenti</i>		<i>Pr. murinus</i>	<i>Pr. tianzuensis</i>	<i>Pr. ericksoni</i>
		Qinan	Amuwusu	Qinan	Qinan	Qingyang	Yushe	Tianzhu	Ertente
ml	N	2	7	2	1	9	9	6	22
	range	2.70~3.10	2.80~3.07	2.80~3.20		2.50~3.10	2.70~3.30	3.30~3.50	2.90~3.40
l	mean	2.90	2.90	3.00	2.86	2.77	3.02	3.40(5)	3.13
	range	0.70~0.95	0.70~0.85	0.80~0.90		0.60~0.90	0.65~0.90	0.90~1.10	0.65~1.10
acl	mean	0.83	0.77	0.85	0.76	0.75	0.78	1.00(5)	0.80
	range	25.90~30.70	26.50~26.50	28.10~28.60		24.00~31.00	23.00~29.50	25.70~33.30	21.70~32.40
acl/l (%)	mean	28.30	26.50	28.40	26.50	27.30	25.90	28.90(5)	25.70
	range	0~0	0.10~0.15	0.40~0.40		0.10~0.80	0.40~0.80	0.65~0.90	0.90~1.80
b	mean	0	0.12	0.40	0.90	0.51	0.59	0.81	1.22
	range	0.10~0.30	0.10~0.25	0.35~0.35		0.40~0.80	0.20~0.70	0.60~0.90	0.60~1.60
c	mean	0.20	0.17	0.35	0.85	0.59	0.51	0.77	1.08(20)
	range	0~0	0~0	0.10~0.20		0~0.50	0~0.40	0.40~0.60	0.20~0.80
d	mean	0	0	0.15	0.50	0.20	0.20	0.48	0.47(20)
	range	0~0	0~0	0.10~0.30		0~0	0~0	0~0.20	0~0.80
e	mean	0	0	0.20	0	0	0	0.11	0.26(20)
	N	2	6	2	1	1	4	2	4
rl	range	0.55~0.70	0.70~0.90	0.80~1.20			1.40~1.60	1.40~1.40	1.80~2.30
	mean	0.63	0.79(6)	1.00	1.60	1.40	1.50	1.40	2.12

续表

		<i>Pr. qinanensis</i>	<i>Pr. qiui</i>	<i>Pr. haoi</i>	<i>Pr. licenti</i>		<i>Pr. murinus</i>	<i>Pr. tianzuensis</i>	<i>Pr. ericksoni</i>
		Qinan	Amuwusu	Qinan	Qinan	Qingyang	Yushe	Tianzhu	Ertente
m2	N	3	3	1	2	7	7	5	22
	range	2.30~2.60	2.50~2.85		2.40~2.45	2.40~2.70	2.50~2.90	3.00~3.10	2.50~3.50
l	mean	2.45	2.68	2.85	2.43	2.54	2.74	3.05	2.81
	range	0.15~0.20			0.30~0.55	0.30~0.50	0.10~0.40	0.30~0.50	0.40~1.40
b	mean	0.18(2)	0.20(1)	0.15	0.43	0.41	0.27	0.40(4)	0.89
	range	0.20~0.20			0.10~0.40	0.40~0.60	0.20~0.60	0.50~0.90	0.50~1.10
c	mean	0.20(2)	0.20(1)	0.30	0.25	0.54	0.37	0.68(4)	0.66
	range	0.10~0.20			0.50~0.60	0.20~0.80	0~0.40	0.40~0.60	0.20~0.50
d	mean	0.15(2)	0(1)	0.30	0.55	0.53	0.29	0.50(3)	0.40
	range	0~0						0.10~0.40	0~0.50
e	mean	0(2)	0(1)	0.20	0	0	0	0.30	0.17
	N	1	1		2	1	2	1	12
r1	range				1.50~1.50		1.30~1.40		1.80~2.60
	mean	0.60	0.70		1.50	1.70	1.35	2.00	2.10
m3	N	1	5	1	1	2	4	2	22
	range		2.00~2.45			1.85~1.90	1.70~2.50	2.30~2.70	1.60~2.40
l	mean	2.25	2.27	2.20	2.00	1.88	2.13	2.50	2.14
	range		0.10~0.15			0.20~0.20	0.10~0.40	0~0	0.30~0.70
b	mean	0.10	0.11	0.20	0.10	0.20	0.25	0	0.58
	range		0.10~0.15			0.10~0.30	0.20~0.40		0.20~0.70
c	mean	0.10	0.12	0.10	0.20	0.15	0.25	0.50(1)	0.45
	range					0~0	0~0.20		0~0.30
d	mean	0	0(1)	0	0	0	0.05	0(1)	0.19
	range					0~0			0~0.20
e	mean	0	0(1)	0	0	0	0	0(1)	0.07
	N	1	3		1	2	1		16
r1	range		0.40~0.70			1.00~1.40			1.50~2.20
	mean	0.50	0.57		1.40	1.20	1.40		1.80

注:表中括号内数字为所测标本数 The numbers in brackets represent the measured number of samples.

表 2 原鼯鼠上臼齿测量与比较

Table 2 Measurements and comparison of upper molars of *Proshipneus* species (mm)

		<i>Pr. qinanensis</i>	<i>Pr. qiui</i>	<i>Pr. licenti</i>		<i>Pr. murinus</i>	<i>Pr. tianzuensis</i>	<i>Pr. ericksoni</i>
		Qinan	Amuwusu	Qinan	Qingyang	Yushe	Tianzhu	Ertente
M1	N	2	5	1	8	5	4	22
	range		2.80~3.08		2.50~2.90	2.80~3.20	2.80~3.60	2.80~3.30
L	mean	2.90(1)	2.93	3.12	2.61	3.00	3.30	3.05
	range	0.50~0.60	0.50~0.70		0.45~0.60	0.50~0.70	0.50~0.70	0.50~0.70
ALL	mean	0.55	0.54(4)	0.60	0.50	0.56	0.61	0.60
	range		16.80~22.70		17.30~20.70	15.60~22.60	25.70~33.30	15.60~23.30
ALL/L	mean	17.20(1)	18.60	19.20	19.20	18.60	28.90	20.10

续表

		<i>Pr. qinanensis</i>	<i>Pr. qui</i>	<i>Pr. licenti</i>		<i>Pr. murinus</i>	<i>Pr. tianzuensis</i>	<i>Pr. ericksoni</i>
		Qinan	Amuwusu	Qinan	Qinyang	Yushe	Tianzhu	Ertemte
A	N	2	4	1	6	5	4	22
	range	0.10~0.10	0~0		0~0.10	0~0.40	0~0	0.10~0.60
	mean	0.10	0	0.10	0.02	0.18	0	0.35
B	range	0.30~0.30	0.20~0.26		0.60~0.90	0.60~1.30	0.90~1.00	0.90~1.60
	mean	0.30	0.22	0.80	0.77	1.02	0.94	1.23
C	range	0.15~0.15	0~0.15		0.40~0.70	0.40~0.80	0.65~0.95	0.50~1.20
	mean	0.15	0.09	0.90	0.57	0.62	0.82	0.96
D	range	0.10~0.10	0~0		0.30~0.50	0.20~0.30	0.60~0.90	0.10~1.00
	mean	0.10	0	0.30	0.38	0.22	0.70	0.51
RL	N	2	4	1	2	2	1	1
	range	0.60~0.60	0.90~0.90		1.10~1.60	1.10~1.60		
	mean	0.60	0.90	1.20	1.35	1.35	2.00	2.20
M2	N	3	10	3	7	2	1	22
L	range	2.20~2.35	2.20~2.55	1.80~2.15	2.20~2.40	2.30~2.50		2.10~2.70
	mean	2.28	2.37	1.98	2.29	2.40	2.80	2.32
A	N	2	7	3	7	2		22
	range	0~0	0~0.20	0.10~0.15	0~0.10	0~0.20		0~0.60
	mean	0	0.07(6)	0.12	0.01	0.10		0.28
B	range	0.20~0.20	0.20~0.50	0.40~0.55	0.30~0.90	0.70~0.90		0.80~1.70
	mean	0.20	0.40	0.45	0.56	0.80		1.27
C	range	0.20~0.20	0.10~0.30	0.30~0.40	0.20~1.00	0.40~0.40		0.30~1.20
	mean	0.20	0.18	0.35	0.47	0.40		0.65
D	range	0.10~0.10	0~0	0.10~0.10	0.10~0.20	0.10~0.20		0.10~0.60
	mean	0.10	0	0.10	0.15	0.15		0.36
RL	N	1	1	2	6	1	1	5
	range			1.00~1.10	1.30~1.60			1.50~2.00
	mean	0.60	0.60	1.05	1.47	2.00	1.80	1.64
MB	N		5		6	2	2	22
L	range		1.95~2.26		1.70~2.00	1.50~2.00	2.10~2.50	1.70~2.25
	mean		2.11		1.85	1.75	2.30	2.00
A	range		0~0		0.10~0.40	0~0.10	0.10~0.10	0.10~0.60
	mean		0		0.22	0.05	0.10	0.24
B	range		0.10~0.40		0.10~0.50	0.40~0.40	0.40~0.40	0.20~0.90
	mean		0.25		0.30	0.40	0.40	0.53
C	range		0~0.10		0.10~0.80	0.30~0.40	0.20~0.20	0.15~0.60
	mean		0.06		0.35	0.35	0.20	0.35
D	range		0~0		0.10~0.20	0~0.10	0~0.30	0.10~0.20
	mean		0		0.12	0.05	0.15	0.14
RL	N		4		5	1	2	4
	range		0.70~0.80		0.80~1.10		1.40~1.40	1.10~1.80
	mean		0.72		0.94(5)	1.30	1.40	1.45

注:表中括号内数字为所测标本数 The numbers in brackets represent the measured number of samples.

3 鼯鼠科的起源

发现于内蒙古通古尔的“*Prosiphneus lupinus* Wood, 1936”曾被视为最早的原鼯鼠(Teilhard de Chardin and Leroy, 1942)。但该属种“无论在大小、构造上都接近于 *Plesiodipus leei*, 或许两者即为同种动物,原则上也应归入同属,即订正 *Prosiphneus lupinus* 为 *Plesiodipus lupinus*”(李传夔、计宏祥,1981)。青海民和李二堡齐家中中新统咸水河组发现的一“原鼯鼠”下颌骨(有完整齿列)也被怀疑和产自甘肃永登同一地层的 *Plesiodipus leei* Young, 1927 是同物异名(邱铸鼎等,1981)。上述属种归并后,产自甘肃庆阳保德期三趾马红土的 *Prosiphneus licenti* Teilhard de Chardin, 1926 就被视为最早的原鼯鼠(李传夔、计宏祥, 1981)。后来内蒙古阿木乌苏灞河期动物群中出现的原鼯鼠又被视为原鼯鼠中最早的种类(Qiu, 1988; 邱铸鼎、王晓鸣,1999;Zheng, 1994)。

秦安原鼯鼠(*Pr. qinanensis*)在牙齿形态上显然比阿木乌苏的邱氏原鼯鼠(*Pr. qiu*)原始,表现在:1) m1 的前帽长度相对较短,后部相对开敞;2) m1 的唇侧褶沟(bra)明显较浅;3) m1 唇侧褶角(bsa)外缘较平直;4) m1 舌、唇侧珐琅质曲线距褶沟终端距离较大;5) m1 牙根长度(rl)较小;6) M2 具 4 牙根等。上述特征基本与 *Plesiodipus* 属的特征相似或相同,然而在个体较大、上下臼齿的冠面形态、齿冠高度、M1 具 3 牙根等方面却具有 *Prosiphneus* 属的性状,因此该种应该属 *Prosiphneus* 属,也是鼯鼠科(Siphneidae)中最原始的种类。

关于 *Prosiphneus* 的起源总的看法是“可能由 *Plesiodipus* 类的仓鼠进化而来”(邱铸鼎等,1981;李传夔、计宏祥,1981)。到目前为止,*Plesiodipus* 属已发现了 3 种,即 1) 分布于内蒙古通古尔下部层位、甘肃永登咸水河、青海李二堡中中新统的 *Pl. leei* Young, 1927; 2) 分布于内蒙古苏尼特左旗赛汉高毕苏木默尔根通古尔上部层位的 *Pl. progressus* Qiu, 1996; 3) 分布于西藏吉隆盆地保德期的 *Pl. thibetensis* Li et Ji, 1981。其中第 3 个种被认为“其属的分类位置是存疑的”,“尽管它可能与 *Plesiodipus* 有一定的亲缘关系,但毕竟与该属的特征相差甚远,把它归入近古仓鼠属似乎欠妥”(邱铸鼎,1996)。“也许应当把 *Pl. thibetensis* 由 *Plesiodipus* 中划分出来,另建一新属更为恰当”,“它与鼯鼠类可能无直接的进化关系”(李传夔、计宏祥,1981)。这样,*Plesiodipus* 仅有前两种。

邱铸鼎(1996)认为 *Plesiodipus progressus* 的牙齿相对较为狭长,M1 的原谷(即本文的 LRA1)和 m1 的第 4 内谷(即本文的 lra1)退化,因此它不可能是原鼯鼠类的直接祖先,只不过是 *Plesiodipus* 演化中的一旁支。从 M1 和 m1 舌唇侧珐琅质曲线起伏程度判断,*Pl. progressus* 显然比 *Pl. leei* 大,因而也更高冠。但这种起伏程度还没有达到 *Prosiphneus qinanensis* 的程度,因而也较原始。然而在下述方面 *Pr. qinanensis* 和 *Pl. progressus* 是一致的:1) m1 的 bra2 非常浅,bra1 稍较 bra2 深,且显著宽,均向后内方向伸展,lra2 向前不超过 bra2; 2) m1 前帽后部均相当开敞,前帽的相对长度(all/1)均在 26%左右;3) m1 舌侧前后褶沟(lra1 和 lra3)向下开沟深度均很浅,而中间褶沟(lra2)则相当深;4) m1 珐琅质曲线在舌侧中褶沟(lra2)之下和在唇侧后褶沟(bra1)之下均向下弯曲等。当然前者个体较大,M1 舌侧 2 根已愈合成一扁长的根,上、下臼齿舌、唇侧珐琅质曲线起伏稍大等显然是后者符合情理的演进特征。上述性状显示出 *Prosiphneus* 应该起源于较进步的 *Pl. progressus* 而不是更原始的 *Pl. leei*。由于通古尔的 *Pl. progressus* 标本中只有一件 M1 和一件 m1,其 M1 的

LRA1 和 ml 的 lra1 退化的特征可能不足以表明它与 *Prosiphneus* 无关。

4 原鼯鼠属内各种地史分布与演化趋势

根据郝青振博士提供的野外纪录, *Pr. qinanensis* sp. nov. 在秦安剖面(QA-I)的深度为 82.2 m,对应的古地磁年代(Guo et al., 2002)约为 11.7 Ma; *Pr. haoi* sp. nov. 的深度为 39.8 m、41 m 和 58.5 m,对应的古地磁年代分别约为 8.2 Ma、8.22 Ma 和 9.5 Ma; *Pr. licenti* 的深度分别为 5.0 m、9 m 和 26 m,对应的古地磁年代分别约为 6.5 Ma、6.8 Ma 和 7.6 Ma。 *Pr. qiui* sp. nov. 的地质时代一直被置于 MN9 的范畴(Qiu, 1988、1996; 邱铸鼎、王晓鸣, 1999),但无具体测年数据。根据该种较 *Pr. qinanensis* 稍显进步,但比 *Pr. haoi* 明显原始的性质,其地质时代估计为 10.5 Ma 左右。据郑绍华研究,在榆社盆地, *Pr. murinus* 的地史分布约为 6.3 ~ 4.5 Ma。内蒙古二登图的 *Pr. ericksoni* 一般被认为属晚中新世晚期(MN13)(Qiu, 1988、1996; 邱铸鼎、王晓鸣, 1999; 童永生等, 1995),但灵台雷家河剖面中的小哺乳动物群显示其时代较晚,大约在 4.9 Ma 左右,属上新世早期(MN14)(郑绍华、张兆群, 2001)。天祝松山的 *Pr. tianzuensis* (Zheng et Li, 1982)是一种较特殊的种类。其个体

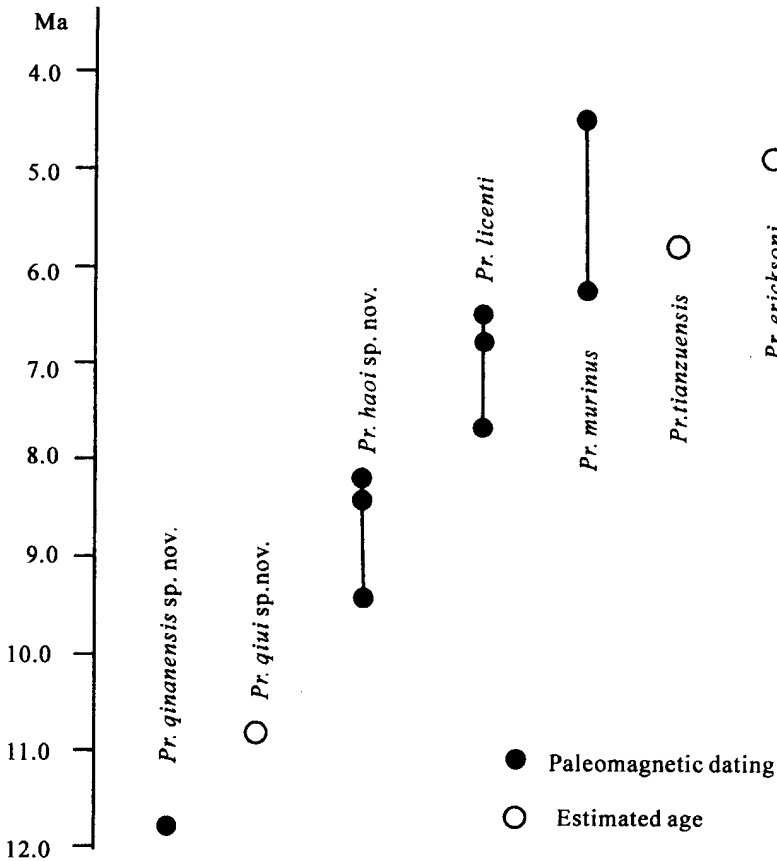


图 6 原鼯鼠属中各种的地史分布

Fig. 6 Chronological distribution of *Prosiphneus* species

是 *Prosiphneus* 属中最大的,但其上、下臼齿珐琅质参数值显示出介于 *Pr. murinus* 和 *Pr. ericksoni* 之间。据此推测,其时代要比二登图动物群的时代偏早,可能为晚中新世晚期(MN13)(图6)。

尽管还没有发现包含上述各种的一条理想的地质剖面,但各种的时代已初显眉目。事实上,几乎不可能发现这样的剖面,因为在华北不同地区的不同时代动物区系总是存在着差异。由于没有这样的剖面的完整演进纪录,在目前要探讨原鼯鼠种间进化模式是不可能的,但是仍可看出其总的演化趋势是(见图7):1)个体从小到大;2)上、下臼齿牙根长度(RL或rl)从短到长。应该指出,同一个种的年轻个体的牙根总是较成年个体短,随着年龄增长,逐渐加长;3)上臼齿牙根基部从不愈合到完全愈合;4)上臼齿珐琅质参数值A、B、C、D及下臼齿的a、b、c、d、e从小到大(见表1~2)。如果视牙根长度及珐琅质参数值为牙齿齿冠高度的代用指标,那么牙根长度和珐琅质参数值越小,该种就越低冠,也就越原始。根据这种演化趋势,当发现一个地层记录不清的关键牙齿,如M1或m1时,就能粗略估计出它的地质时代。

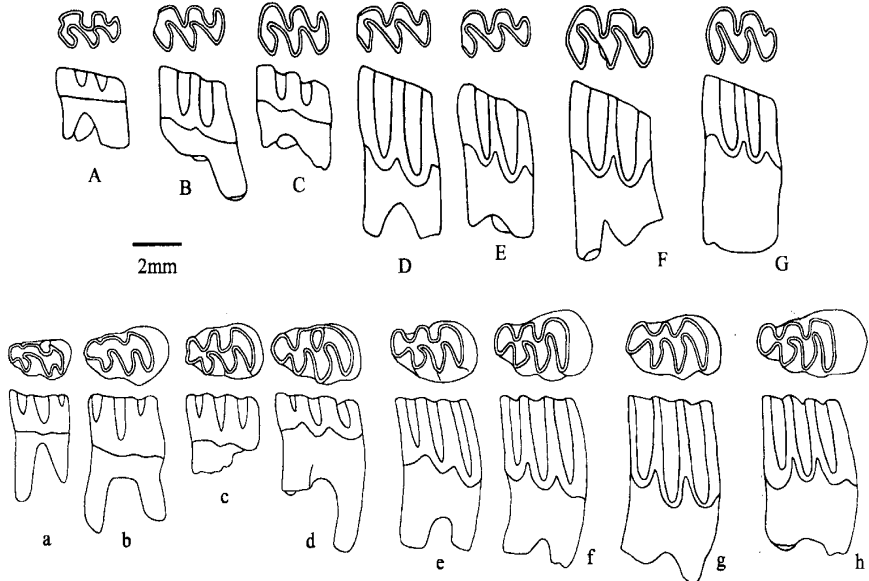


图7 原鼯鼠属内各种上、下第一臼齿形态及其与近古仓鼠相应牙齿的比较

Fig. 7 Morphological comparison of the first upper and lower molars of *Prosiphneus* with those of *Plesiodipus*
 The first lower molars: a. *Pl. progressus* (V 10383. 1) from Mergen II, Tunggur, inversed; b. *Pr. qinanensis* (V 14043); c. *Pr. qiui* (V 14045); d. *Pr. haoi* (V 14047), inversed; e. *Pr. licenti* (V 14049. 1); f. *Pr. murinus* (V 1152. 3) from Yushe basin; g. *Pr. tianzuensis* (V 6285. 6) from Tianzhu, Gansu, inversed; h. *Pr. ericksoni* from Ertemte, Nei Mongol
 The first upper molars: A. *Pl. lei* (V 10381. 20) from Mergen II, Tunggur; B. *Pr. qinanensis* (V 14044. 5), inversed; C. *Pr. qiui* (V 14046. 17), inversed; D. *Pr. licenti* (V 14049. 5), inversed; E. *Pr. murinus* (V 11157. 1) from Yushe basin, inversed; F. *Pr. tianzuensis* (V 6285. 8) from Tianzhu, Gansu; G. *Pr. ericksoni* from Ertemte, Nei Mongol

5 结论

1) 原鼯鼠属 (*Prosiphneus*) 是鼯鼠科 (Siphneidae) 中最原始的属; *Pr. qinanensis* sp. nov. 是原鼯鼠属中已知最原始的种。

2) *Pr. qinanensis* sp. nov. 可能起源于进步近古仓鼠 (*Plesiodipus progressus* Qiu, 1996)。

3) *Prosiphneus* 属中从最原始的 *Pr. qinanensis* sp. nov. —*Pr. qiu* sp. nov. —*Pr. haoi* sp. nov. —*Pr. licenti* Teilhard de Chardin, 1926 —*Pr. murinus* Teilhard de Chardin, 1942 —*Pr. tianzuensis* (Zheng et Li, 1981) —*Pr. ericksoni* (Schlosser, 1924) 的进化趋势是个体逐渐增大, 臼齿齿根逐渐加长, 上臼齿齿根逐渐愈合, 上、下臼齿珐琅质参数值或齿冠高度逐渐增大。

致谢 中国科学院地质与地球物理研究所郝青振博士友情提供了甘肃秦安剖面的标本, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所邱铸鼎研究员奉献了内蒙古阿木乌苏和二登图的标本供本文作者研究, 笔者在此表示诚挚的谢意。

ON SOME SPECIES OF PROSIPHNEUS (SIPHNEIDAE, RODENTIA) AND THE ORIGIN OF SIPHNEIDAE

ZHENG Shao-Hua ZHANG Zhao-Qun CUI Ning

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044)

Key words Qinan, Gansu, Amuwusu, Nei Mongol, Middle-Late Miocene, *Prosiphneus*, origin of Siphneidae

Summary

Prosiphneus Teilhard de Chardin, 1926 is the most primitive genus of the Siphneidae Leroy, 1941 and one of the most important rodent taxa of East Asian Hipparion Fauna. *Prosiphneus licenti* from Qingyang, Gansu had been regarded as the earliest species before the early late Miocene " *Pr. inexpectatus* " was found from Amuwusu, Nei Mongol by Zhou Zheng in 1983. However, the latter species name is not valid because it has not been published, though cited by Zheng in 1994, and the specimens are lost. Fortunately, more materials were collected from the same locality by Qiu Zhanxiang in 1986 and Qiu Zhuding in 1995 ~ 1996.

In 2000, Dr. Hao Qingzhen collected some isolated teeth of *Prosiphneus* from different layers of a section located 27 km northwest of Qinan town. These fossils were listed as *Prosiphneus* n. sp. 2, *Prosiphneus* n. sp. 1, and *Pr. licenti* respectively without description (Guo et al., 2002).

Based on detailed description of the above materials, the relationships among *Prosiphneus* species and the origin of siphneids are discussed herein.

Order Rodentia Bowdich, 1821

Family Siphneidae Leroy, 1941

Genus *Prosiphneus* Teilhard de Chardin, 1926

Diagnosis (revised) Small to medium size. Parameter A of M1 and parameters a, d, and e

of m1 are approximately zero.

Type species *Prosiphneus licenti* Teilhard de Chardin, 1926.

Type locality and horizon Jiaozichuan, Qingyang, Gansu; *Hipparion* Red Clay.

Referred species *Pr. qinanensis* sp. nov.; *Pr. qiui* sp. nov.; *Pr. haoi* sp. nov.; *Pr. murinus* Teilhard de Chardin, 1942; *Pr. tianzuensis* (Zheng et Li, 1982); *Pr. ericksoni* (Schlosser, 1924).

Prosiphneus qinanensis sp. nov.

Holotype A right m1 (IVPP V 14043).

Referred specimens One left and two right m2 (V 14044.1~3), one left m3 (V 14044.4), two left M1 (V 14044.5~6), three right M2 (V 14044.7~9).

Locality and horizon 1.5 km northwest of Wuyingcun village, Qinan, Gansu Province; 82.2 m in depth at the Red Clay Section (QA-I).

Diagnosis Small-sized. The m1 has short anterior cap and straight outer edge of bsa1 and bsa2 as in *Plesiodipus*. The m1~3 have slightly undulated enamel line of crown base, which is well under the reentrants, and short distance to the root branching point (rl). The enamel line of M1 and M2 are straight in the lingual side, and slightly projected downwards at BSA2 in labial side. M1 has three separated roots. M2 has 4 roots.

Etymology The specimens were collected from Qinan County.

Measurements See tables 1~2.

Comparison and discussion The new species is related to the late Middle Miocene *Plesiodipus* in the following characters: m1 having short anterior cap, straight labial edges of bsa1 and bsa2, sharp anteroexternal angle of bsa1, and posteriorly extended bra1; slightly undulated lingual enamel line on m1~3 and labial enamel line on M1~2, which is well under (in lower molars) or above (in upper molars) the reentrants; and short root length. However, it has typical *Prosiphneus* characters, e. g. it is distinctly larger in body-size than the two known species, *Plesiodipus leei* and *Pl. progressus*; enamel lines on the labial sides of upper molars and the lingual sides of lower molars are more undulated; the anterior caps of m1 and anterior lobe of M1 are wider; M1 has three roots; M2 has four roots, the two anterior and the interior one fused at their bases.

After "*Prosiphneus lupinus* Wood, 1936" was allocated to *Plesiodipus leei* Young, 1927 by Qiu (1981), "*Prosiphneus inexpectatus*" from Amuwusu, Nei Mongol (MN9 equivalent) was considered as the earliest species of *Prosiphneus* by Zheng (1994). The primitiveness of *Pr. qinanensis* sp. nov. from Qinan suggests that it should be the earliest species for the time being.

Prosiphneus qiui sp. nov.

Holotype A right m1 (V 14045).

Referred specimens One damaged right lower jaw with m2~3 (V 14046.1), two left and three right m1 (V 14046.2~6), one left and one right m2 (V 14046.7~8), one left and three right m3 (V 14046.9~12), one broken right maxilla with M1~2 (V 14046.13), three left and two right M1 (V 14046.14~18), three left and six right M2 (V 14046.19~27), three left and three right M3 (V 14046.28~33).

Locality and horizon Amuwusu of Sonid Youqi, Nei Mongol; fluvial deposits with brownish-red and grayish-yellow sandy mudstone.

Diagnosis Small-sized. The m1 with longer anterior cap whose anterior edge straight or slightly concave; labial salient angles sharper and reentrants deeper; an enamel island usually developed behind the anterior cap and at the longitudinal axis of the tooth. Comparing with those of *Pr. qinanensis*, the labial (upper molars) and lingual (lower molars) reentrants are deeper and their bases close to enamel lines; the lingual and labial enamel lines are more undulated. There are 3 roots on M1, M2, and M3 respectively.

Etymology In honor of Professor Qiu Zhuding, Neogene small mammal specialist who discovered these specimens.

Measurements See Tables 1 ~ 2.

Comparison *Prosiphneus qiu* sp. nov. is distinguished from *Pr. qinanensis* by its m1 having a longer anterior cap with straight or concave anterior margin; sharper rather than straight labial salient angles; deeper labial reentrants than lingual ones; further downwards extending lingual reentrants; closer anterior and posterior roots; a developed enamel island behind the anterior cap, and M2 having three roots. These differences show that *Pr. qiu* is slightly more advanced than *Pr. qinanensis*. Therefore, the former species should have a later geological age though it has been considered as early Baodean or Bahean (European early Vallesian or MN 9 equivalent).

Prosiphneus haoi sp. nov.

Holotype A broken left lower jaw with m1 ~ 3 (V 14047).

Referred specimens One left m1 (V 14048.1), one left M2 (V 14048.2).

Locality and horizon 1.5 km northwest of Wuyingcun village, Qinan County, Gansu Province; 39.8 m, 41 m and 58.5 m in depth respectively in the Red Clay section QA-I.

Diagnosis Medium-sized. The m1 with elliptical anterior cap; narrow dentine tract between bra2 and lra3; the top point of the lingual enamel line in the same line with the lowest point of lra1 and lra3; root length larger.

Etymology For Dr. Hao Qingzhen who collected these specimens.

Measurements See Tables 1 ~ 2.

Comparison *Pr. haoi* differs from *Pr. qiu* in its larger size, longer root, more waved lingual and labial enamel lines, rounder anterior cap, narrower dentine tract between bra2 and lra3, more curved posterior margin on m1; and in having accessory cusps at bra2 on m2 and m3; and their lingual enamel lines are more undulating, and lingual reentrants are more deeply extended.

Prosiphneus licenti Teilhard de Chardin, 1926

Materials One left m1 (V 14049.1), one left and one right m2 (V 14049.2 ~ 3), one right m3 (V 14049.4), one left M1 (V 14049.5), one left and two right M2 (V 14049.6 ~ 8).

Diagnosis (revised) Medium-sized. Moderate root length. Upper molars with three roots fused at their base respectively. The highest point of the lingual enamel line distinctly exceeding the lowest points of lra1 and lra2 on m1. The lowest point of the labial enamel line of M1 exceeding the highest point of both BRA1 and BRA2.

Comparison and discussion The tooth characters of *Pr. licenti* described by Teilhard de Chardin (1926, 1942) can be concluded as following: 1) there are accessory cusps at the posterior-external grooves (or bra1) on lower molars, but no corresponding cusps on upper molars; 2) the external grooves (or BRAs) are just slightly longer than the internal ones (LRAs) on upper molars, not significantly longer as in more advanced (more hypsodont) forms; 3) the LRA1 of M1 does not end in a basal pit, but disappeared and formed an omega-shaped crown with worn; 4) the M2s of very young individuals have the cusp-rows visible on the occlusal surface, and the three "glove-fingers" (or pits) prolonged into the two outer and one single inner grooves; 5) the m1 external grooves of young individuals (Teilhard de Chardin, 1942: *Prosiphneus* sp.) are wider and shallower in shape, and its anterior cap is grooved anteriorly.

Reexamination of all the materials described by Teilhard de Chardin suggests that these tooth characters vary with age and individuals. It should be pointed out that the above second point is very important to study rooted siphneids, because the groove depth between the internal and the external reentrants can indicate hypsodonty. This is the reason why the labial enamel parameters on upper molars and the lingual enamel parameters on lower molars are chosen to compare different species.

The specimens from Qinan agree well with those from Qingyang, the type locality of *Pr. licen-*

ti, in the relative length of the anterior cap and the parameters *d* and *e* of *m1*; the length and parameters *b*, *c*, *d* and *e* of *m2*; parameters *b*, *c*, *d* and *e* of *m3*; the root length of *m1* ~ 3; the relative length of the anterior lobe, parameters *A*, *B* and *D*, and the root length of *M1*; the length and parameter *A* of *M2*. However, the length and parameter *C* of *M1*, parameters *b* and *c* and root length of *m1* are slightly larger on Qinan specimens (Tables 1 ~ 2). Based on shared characters, the Qinan specimens should be referred in *Pr. licenti*, and probably represent a more advanced form by the differences.

Pr. licenti is distinguished from *Pr. haoi* by having shorter but broader anterior cap, larger parameters *b*, *c* and *d*, the peak points of both the lingual and labial enamel lines being higher rather than equal to the bottom of the reentrants of the same side, and longer roots on *m1*; and larger parameters *b*, *c* and *d* of *m2*. *Pr. licenti*, therefore, is more advanced than *Pr. haoi*.

Pr. licenti from Qinan-I section differs from *Pr. murinus* from the Yushe basin in having larger parameters *b*, *c* and *d* of *m1*; smaller size but larger parameters *b* and *d* of *m2*; larger parameter *C* of *M1*; smaller size and parameters *B* and *C* of *M2*.

Pr. licenti from Qinan-I section is distinctly more brachyodont or primitive in tooth dimensions than *Pr. tianzuensis* (Zheng et Li, 1982) from Tianzhu, Gansu and *Pr. ericksoni* (Schlosser, 1924) from Ertemte, Nei Mongol (Tables 1 ~ 2).

As above described, *Prosiphneus qinanensis* sp. nov. is much more primitive than *Pr. qiu* sp. nov. and other species in the *m1* having shorter and opened anterior cap, shallower labial reentrants, longer distance between enamel lines and reentrants on both lingual and labial sides, and shorter root length; *M2* having four roots. Albeit these characters are similar or identical to the generic diagnosis of *Plesiodipus*, species *qinanensis* should be allocated into the genus *Prosiphneus* because of its larger body-size, morphological features of both upper and lower molars, crown height, three roots of *M1* and so on. Therefore, *Pr. qinanensis* is the most primitive species not only in the genus *Prosiphneus* but also in the Family Siphneidae.

Till now, only two *Plesiodipus* species are described: *Pl. leei* Young, 1927 from middle Miocene of Morgen II of Tunggur Formation, Nei Mongol, Xianshuihe (= Hsienshuiho), Gansu Province and Lierbao, Qinghai Province; *Pl. progressus* Qiu, 1996 from Morgen V of Tunggur Formation. According to the relatively long and narrow teeth, reduced LRA1 of *M1* and lra1 of *m1*, Qiu (1996) pointed out that *Pl. progressus* is possibly not the direct ancestor of *Prosiphneus*, but a side branch in the evolutionary line of *Plesiodipus*. However, *Prosiphneus qinanensis* is identical with *Plesiodipus progressus* in the *m1* having very shallow bra2, deeper and broader bra1 than bra2 and both extending postero-internally; lra2 not exceeding bra2 anteriorly; relative length of anterior cap (acl/1) about 26%; lra1 and lra3 shallow; enamel line under lra2 and bra1 bent downwards. The larger body-size, strongly undulating enamel lines on both labial and lingual sides of the upper and lower molars, and fusion of two lingual roots of *M1* show that *Pr. qinanensis* most probably originated from *Pl. progressus* rather than from more primitive *Pl. leei*.

Based on stratigraphical record of *Prosiphneus* from the Qinan, Yushe and Lingtai sections and the evolutionary stages, the ages of the other species can be roughly inferred, e. g. *Pr. qiu* should be later than *Pr. qinanensis* and *Pr. tianzuensis* earlier than *Pr. ericksoni* (Fig. 6).

Although there is not yet a single section that records all species of *Prosiphneus*, some characters evolved from primitive to derived species can be referred as: body-size increased; root length of the molars (RL or rl) elongated; basal parts of the upper molar roots changed from separated to fused; parameters *A*, *B*, *C*, *D* of the upper molars and parameters *b*, *c*, *d* and *e* of the lower molars increased gradually (Fig. 7).

References

Nature, **416**: 159 ~ 163

Leroy P, 1941. Observations on living Chinese mole-rats. Bull Fan Mem Inst Biol Zool, **10**: 167 ~ 193

Li C K(李传夔), Ji H X(计宏祥), 1981. Two new rodents from Neogene of Chulong basin, Tibet. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **19**(3): 246 ~ 255(in Chinese with English summary)

Miller G S, 1927. Revised determinations of some Tertiary mammals from Mongolia. Paleont Sin, Ser C, **5**(2): 1 ~ 20

Qiu Z D, 1988. Neogene micromammals of China. In: Chen E K J ed. The palaeoenvironment of East Asia from the Mid-Tertiary, 2. Hong Kong: Univ Hong Kong. 834 ~ 848

Qiu Z D(邱铸鼎), 1996. Middle Miocene micromammalian fauna from Tunggur, Nei Mongol. Beijing: Science Press. 1 ~ 216(in Chinese with English summary)

Qiu Z D(邱铸鼎), Li C K(李传夔), Wang S J(王世阶), 1981. Miocene mammalian fossils from Xining basin, Qinghai. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **19**(2): 156 ~ 173(in Chinese with English abstract)

Qiu Z D(邱铸鼎), Wang X M(王晓鸣), 1999. Small mammal faunas and their ages in Miocene of central Nei Mongol (Inner Mongolia). Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **37**(2): 120 ~ 139(in Chinese with English summary)

Schlosser M, 1924. Tertiary vertebrates from Mongolia. Paleont Sin, Ser C, **1**(1): 1 ~ 119

Teilhard de Chardin P, 1926. Mammifères tertiaires de Chine et de Mongolie. Ann Paléont, **15**: 1 ~ 51

Teilhard de Chardin P, 1942. New rodents of the Pliocene and lower Pleistocene of North China. Inst Geol-Biol, **9**: 1 ~ 101

Teilhard de Chardin P, Leroy P, 1942. Chinese fossil mammals — a complete bibliography analyzed, tabulated, annotated and indexed. Inst Geol-Biol, **8**: 1 ~ 142

Teilhard de Chardin P, Young C C, 1931. Fossil mammals from Northern China. Paleont Sin, Ser C, **9**(1): 1 ~ 66

Tong Y S(童永生), Zheng S H(郑绍华), Qiu Z D(邱铸鼎), 1995. Cenozoic mammal ages of China. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **33**(4): 290 ~ 314(in Chinese with English summary)

Wood A E, 1936. Two new rodents from the Miocene of Mongolia. Am Mus Novit, (865): 1 ~ 7

Zheng S H, 1994. Classification and evolution of the Siphneidae. In: Tomida Y, Li C K, Setoguchi T eds. Rodent and Lagomorph families of Asian origins and diversification. Nat Sci Mus Monogr, Tokyo, **8**: 57 ~ 76

Zheng S H(郑绍华), 1997. Evolution of the Mesosiphneinae (Siphneidae, Rodentia) and environmental change. In: Tong Y S, Zhang Y Y, Wu W Y et al. eds. Evidence for evolution — Essays in honor of Prof. Chungchien Young on the hundredth anniversary of his birth. Beijing: China Ocean Press. 137 ~ 150(in Chinese with English abstract)

Zheng S H(郑绍华), Li Y(李毅), 1982. Some Pliocene lagomorphs and rodents from Loc. 1 of Songshan, Tianzu Xian, Gansu Province. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **20**(1): 35 ~ 44(in Chinese with English abstract)

Zheng S H(郑绍华), Zhang Z Q(张兆群), 2001. Late Miocene-Early Pleistocene biostratigraphy of the Leijiahe area, Lingtai, Gansu. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **39**(3): 215 ~ 228(in Chinese with English summary)