



脊椎动物潜穴化石研究简介

周 宏¹ 孙元林¹ 刘建波¹ 李 茜²

(1 北京大学地质学系 北京 100871)

(2 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

潜穴是动物为了居住、寻找食物、寻求保护或繁殖后代等活动在沉积物中挖掘留下的洞穴或通道系统。脊椎动物的各纲中(包括鱼形动物和鸟纲)几乎都有一些适应潜穴生活的种类。哺乳纲中的啮齿类是现生陆生脊椎动物中适应掘土潜穴生活的最主要类群, 仅在中国现生的 70 属 210 种啮齿类动物中就有近 40 属 90 余种有掘土潜穴的习性(黄文几等, 1995)。

脊椎动物的潜穴化石研究对于了解古代动物的潜穴行为和生活习性具有重要意义, 因为我们不可能像研究现生动物一样, 通过生态观察获得古代动物的相关知识。而脊椎动物化石的比较解剖学及形态功能分析等研究只能间接地证明这类动物是否适合掘土活动, 而对于潜穴行为的细节问题则无能为力。潜穴习性的变化反映了动物在演化过程中其生活方式和行为对环境的适应。同时, 潜穴作为动物在沉积物中活动留下的遗迹, 不但记录了许多有关潜穴动物生活方式和行为方面的信息, 也记录了动物生活时的许多环境信息。因此, 脊椎动物潜穴化石的研究在揭示古代或已绝灭潜穴动物的生活方式和行为演化, 以及古生态环境方面具有重要的意义。

1 脊椎动物潜穴化石的保存状态和识别标志

海相无脊椎动物的潜穴化石受到了古生物学家和沉积学家的高度重视。相比较而言, 对脊椎动物潜穴化石的研究常常受到忽视。文献中只有非常有限的论文涉及了脊椎动物的潜穴化石。化石潜穴的保存状态和可识别性是造成这种情况的重要原因(Voorhies, 1975a)。

影响化石潜穴保存的因素很多, 最重要的一个因素是造穴生物的生活环境。除了肺鱼、鳄鱼和河狸等具有在河床、沼泽湿地和河堤等低洼地区筑穴的习性外, 绝大多数适应潜穴生活的脊椎动物总是尽可能地避开有水的地方, 而在相对干燥暴露的陆地环境中生活。地表的侵蚀作用通常使潜穴很难保存于地层记录中, 除非在潜穴未被完全剥蚀之前, 沉积环境由遭受剥蚀状态转变为接受沉积状态。虽然河漫滩环境具备适合造穴生物生活和潜穴保存的条件, 但由于河水漫漫对大多数潜穴动物的种群有非常致命的影响(Grinnel, 1939), 因此与相邻的高地相比, 即使在经常被洪水淹没的情况下也只有少量的造穴生物存在。此外, 河流的侧向侵蚀—充填沉积作用也会抹去任何先前曾经存在过的潜穴痕迹。因此在以流水作用为主形成的陆相沉积物中脊椎动物潜穴的稀少并不意外。

脊椎动物的潜穴类型对潜穴的保存也有明显的影响。脊椎动物修筑的潜穴有两种类型:永久性潜穴和临时性潜穴。为居住、繁殖等目的修筑的永久性潜穴一般比较坚固,距地表深,在地层中被保存下来的机率相对较高;而为觅食等目的挖掘的临时性潜穴则比较简单,距地表浅,更容易受到地表侵蚀作用的破坏。

潜穴作为一种生物成因的构造,一般都具有一些特征的形态和结构。古代动物的潜穴通常以铸模的形式保存在地层中。从现生脊椎动物潜穴和已知的脊椎动物潜穴化石对比中我们可以或多或少地获得一些识别化石潜穴的标志。临时性的潜穴一般是边挖掘边充填,充填物在岩性上与围岩一致,但在结构上有可能出现特征的回填构造,并切割围岩的纹理。永久性的潜穴多是在废弃后才被充填,因此充填物在岩性和结构方面常与围岩存在较大的差异。此外,脊椎动物一般用牙齿或爪挖掘潜穴,在洞壁上常常会留下相应的痕迹,在潜穴铸模上表现为成组的隆脊。有时动物在松软的沉积物中挖掘潜穴时,为了防止洞穴的坍塌,会用粘液、植被、或其他手段加固洞壁,而使潜穴具有特殊的衬壁结构。偶尔,潜穴中会保存有造穴动物的遗骸。所有这都可以成为识别化石潜穴的重要标志。

潜穴化石识别中的另一个问题是区分无脊椎动物的潜穴。一般说来,脊椎动物潜穴以其相对粗大的形态和构造而与无脊椎动物的潜穴很容易区别。但在有些情况下,如果缺乏直接的造穴生物化石证据,是很难确定有些化石潜穴是脊椎动物的,还是无脊椎动物的。

2 脊椎动物潜穴的化石记录和地史分布

到目前为止,已知的脊椎动物潜穴化石仅限于晚古生代和新生代。中生代脊椎动物的潜穴化石记录几乎是空白,作者在文献中尚未查到一例有关中生代脊椎动物潜穴化石的研究论文。但有学者从一些爬行类化石的保存状态和比较解剖学方面推测它们可能是保存在潜穴中或具有掘土的习性(如 Frey, 1982; Gomani, 1997)。惟一可能的化石记录是 Dubiel 等(1987)所描述的肺鱼潜穴化石。但这些潜穴化石的成因受到质疑(McAllister, 1988; Hasiotis and Mitchell, 1989),被认为可能是蟹类的潜穴。

肺鱼休眠潜穴化石是晚古生代时期最常见和最主要的潜穴类型。这种类型的潜穴化石最早见于晚泥盆世的岩层中(Woodrow and Fletcher, 1968),但缺乏直接的化石证据。有确凿证据的肺鱼潜穴化石见于北美地区的石炭纪和二叠纪地层中(Romer and Olson, 1954; Langston, 1963; Vaughn, 1964; Carroll, 1965; Carlson, 1968; Olson and Bolles, 1975)。在一些化石潜穴中保留有尾巴朝下,处于休眠姿势的肺鱼 *Gnathorhiza* 化石骨架(Carlson, 1968; Romer and Olson, 1954; Olson and Bolles, 1975)。这些潜穴化石在形态和大小方面与现生肺鱼类的潜穴十分相似,为简单的竖直管状构造,直径一般在 5~10cm,深度不超过 50cm。

晚古生代非肺鱼类潜穴化石记录有二叠纪两栖类潜穴(Olson and Bolles, 1975; McAllister, 1987)和南非晚二叠世 Beaufort 群中的小型似哺乳爬行类 *Diictodon* 的螺旋形潜穴(Smith, 1987)。*Diictodon* 的潜穴由 2~3 个右旋的旋环和一个末端膨大的居室构成;深 0.5~0.75m,直径从出口处的 6cm 向下逐渐膨大到底部的 16cm,居室最大直径达 25cm。化石表面布有“人字形”的脊状挖掘痕迹。这种潜穴在形态上与北美中新世的古河

狸潜穴 *Daimonelix* 较为接近。值得一提的是比较解剖学研究表明南非 Beaufort 群的化石动物群中还存在其他适应掘土生活的爬行类动物,如 *Kawingasaurus* (Cox, 1972) 和 *Cistecephalus* (Keyser, 1973; Cluver, 1978), 说明潜穴行为在晚二叠世的爬行类中可能已经相当普遍。

新生代的脊椎动物潜穴化石记录有鸟类巢穴 (Voorhies, 1975a; Buchholz, 1986), 肉食类的洞穴 (Voorhies and Toots, 1970; Hunt et al., 1983), 岳齿兽类 (oreodonts) 的巢穴 (Sundell, 1997), 贫齿类的潜穴 (Quintana, 1992), 啮齿类的潜穴 (Barbour, 1892; Brown, 1908; Wood and Wood, 1933; Lugin, 1941, fig.5 和 fig.6; Voorhies, 1974; 1975a, b; Genise, 1989), 和造穴生物不明的螺旋状潜穴 (Bown, 1982; Bown and Kraus, 1983)。其中,最受人瞩目的是美国内布拉斯加下中新统 Harrison 组中成群出现的螺旋状古河狸 (*Paleocastor*) 潜穴化石 *Daimonelix*。该化石最初被认为是一种巨型的淡水海绵 (Barbour, 1892), 后又被认为是一种藤本植物 (Barbour, 1897), 并最终被证明是 *Paleocastor* 的潜穴 (Schultz, 1942; Martin and Bennett, 1977)。典型的 *Daimonelix* 是由一个螺旋向下的竖井 (shaft) 和底端的一个略向上倾斜的横向居室洞道组成。竖洞以 $25^{\circ} \sim 30^{\circ}$ 的倾角向下螺旋延伸, 通常深 2.1~2.7m, 直径恒定, 一般在 12cm 左右。横向居室洞道平直上倾延伸, 最长可达 4m 以上, 直径较竖井粗。在不同的潜穴中横向居室洞道倾角变化较大, 从 $2^{\circ} \sim 43^{\circ}$, 一般在 18° 左右。在一些 *Daimonelix* 中, 螺旋形竖井和横向居室洞道相连处还存在一个向下倾斜延伸的盲端构造, 可能是卫生间或排水槽。

此外,值得一提的是美国内布拉斯加州上新统 Ash Hollow 组中的黄鼠 (*Citellus*) 潜穴化石 (Voorhies, 1975a, fig.15.6) 和始更格卢鼠 (*Eodipodomys*) 潜穴化石 (Voorhies, 1975b)。前者虽然保存不完整,但其残留部分清楚地表明是一个复杂多分支的大型潜穴系统,并且具有食物储藏室构造。后者为一个简单的、具有食物储藏室构造的 J 形潜穴构造。它们是化石记录中已知最早的具有分支结构和(或)食物储藏室构造的潜穴类型。最近,我们在河北阳原盆地上新世晚期的河湖相岩层中也发现了复杂分支的啮齿类潜穴化石,其结构的复杂程度完全可以与现生高度适应地下生活的啮齿类潜穴系统类比。

在新生代脊椎动物潜穴的化石记录中,上新世以前出现的潜穴与晚古生代相比,尽管造穴生物不同,但是潜穴的结构差别不大,全部属于不分支的相对简单类型。螺旋形的 *Daimonelix* 是上新世以前出现的结构最复杂的潜穴类型。但在上新世开始出现具有分支结构和食物储藏室构造的新类型,潜穴化石在形态结构和功能的多样性方面也接近现代类型,可能说明在上新世的脊椎动物(至少是啮齿类)中潜穴行为的复杂程度已经接近或达到现代类型。化石证据也表明许多现生高度适应掘土生活的啮齿类属是在上新世的大分化和大辐射之后才出现的。在东亚地区,这次分化和辐射发生在距今大约 3.6Ma 前后 (郑绍华、张兆群, 2000), 可能与青藏高原加速隆起导致的气候改变有关。

3 脊椎动物潜穴化石的研究意义

由于动物的潜穴活动受动物的行为和目的支配,潜穴本身包含了动物生活方式和习性等诸多信息。通过对潜穴化石的研究,我们可以获得古代或已经绝灭动物的生活方式和行为等方面的重要信息,并不仅仅限于潜穴行为本身 (Benton, 1988)。如已绝灭的熊狗

Daphoenodon superbis 潜穴化石记录表明肉食类的筑巢行为早在 20Ma 以前就已经出现 (Hunt et al., 1983)。 *Diictodon* 潜穴化石的发现, 则使我们获知早在晚二叠世一些似哺乳爬行类就已经具备了原被认为只有哺乳类动物才具备的行为能力 (Smith, 1987)。

脊椎动物 (特别是陆生脊椎动物) 的潜穴行为或掘土习性是对恶劣的气候和环境条件的一种适应。潜穴可以为陆生动物提供一个比外界环境更为温和、恒定的微气候环境。通过利用潜穴, 许多动物 (包括非造穴动物) 可以使它们的分布范围扩大到干旱草原、沙漠和冻原等这样原本不适于它们栖息的恶劣环境中。在现代环境中, 干旱的草原、荒漠和冻原是脊椎动物潜穴活动最发育的地区。如在中亚干旱草原地区栖息的 90 种哺乳类中有 72 种具有潜穴行为 (Formozov, 1966)。

潜穴化石作为动物适应环境的直接物质记录, 包含了重要的古气候和古环境信息。如肺鱼潜穴是热带和亚热带季节性干旱和湿润气候变化的指示标志。大量陆生脊椎动物潜穴的出现是炎热或寒冷气候条件下干旱草原环境的重要指示标志。潜穴结构上的变化也蕴涵了重要气候环境变化的信息。Meyer (1999) 从古河狸修筑螺旋状潜穴所需付出额外努力的定量研究中认为螺旋状的 *Daimonelix* 是动物潜穴行为响应古气候的结果。螺旋状的潜穴与平直潜穴相比, 在保持潜穴内温度和湿度恒定、阻止捕食者进入等方面可能具有一定的优势。具有食物储藏室构造的潜穴化石则可能是指示温带和寒温带气候的标志。生活在北美西南干旱地区的陆龟 *Gopherus agassizi* 提供了一个很好的陆生脊椎动物潜穴结构受气候环境条件变化影响的现代实例。在其分布的大部分范围内所修筑的冬眠和蛰伏潜穴长度不超过 1m, 但在其分布北界的尤他州, 由于气候寒冷, 该陆龟的冬眠潜穴可长达 10m (Auffenberg and Weaver, 1969); 而在其分布的南端, 该陆龟几乎完全没有潜穴的习性 (Bogert and Oliver, 1945)。北美鼯鼠 *Scalopus aquaticus* 的潜穴活动也存在类似的现象: 在温暖、湿润的亚热带地区, *Scalopus aquaticus* 的潜穴平均只有 20cm 深; 而在温带地区, 这种鼯鼠的潜穴常常深达数米 (Brown, 1972)。

由于陆生脊椎动物的潜穴活动一般是在暴露的、甚至是处于缓慢剥蚀状态的地区进行, 因此潜穴化石的顶面常常代表了一个不整合面或长期的沉积间断。此外, 潜穴内的充填物和由潜穴活动形成的古土壤则是地层记录缺失时期古环境信息的重要来源。如 Dinesman (1971) 就在前苏联北方一个有碳同位素测年标定的北极狐洞穴堆积的古土壤剖面中, 用孢粉分析揭示出了一个经历 5400 年的从泰加林环境到苔原环境的气候转变。

总而言之, 脊椎动物潜穴化石在揭示古代动物的生活方式和行为演化, 以及古代生态环境变化等方面具有重要的研究价值。从中生代以来, 我国的大部分地区处于陆地环境, 陆相沉积分布广泛, 开展这一领域的研究具有一定的潜力。

References

- Auffenberg W, Weaver W G Jr, 1969. *Gopherus berlanderi* in southeastern Texas. Florida State Mus Bull, 13: 141~203
- Barbour E H, 1892. Notice of new gigantic fossils. Science, 19:99~100
- Barbour E H, 1897. Nature, structure and phylogeny of *Daimonelix*. Bull Geol Soc Am, 8:305~314
- Benton M J, 1988. Burrowing by vertebrates. Nature, 331:17~18
- Bogert C M, Oliver J A, 1945. A preliminary study of the herpetofauna of Sonora. Am Mus Nat Hist Bull, 83: 297~426

- Bown T M, 1982. Ichnofossils and rhizoliths of the nearshore fluvial Jebel Qatrani Formation (Oligocene), Fayum Province, Egypt. *Palaeogeogr, Palaeoclimatol, Palaeoecol*, **40**:255~309
- Bown T M, Kraus M J, 1983. Ichnofossils of the alluvial Willwood Formation (Lower Eocene), Bigham Basin, northwest Wyoming, USA. *Palaeogeogr, Palaeoclimatol, Palaeoecol*, **43**:95~128
- Brown B, 1908. The Conard fissure, a Pleistocene bone deposit in northern Arkansas: with descriptions of two new genera and twenty new species of mammals. *Am Mus Nat Hist Mem*, **9**:155~208
- Brown L N, 1972. Unique features of the tunnel systems of the eastern mole in Florida. *J Mammal*, **53**:394~395
- Buchholz H, 1986. Die Hoehle eines Spechtvogels aus dem Eozän von Arizona, USA (Aves, Piciformes). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, **28**:5~25
- Carlson K J, 1968. The skull morphology and estimation of burrows of the Permian lungfish, *Gnathorhiza serrata*. *J Geol*, **76**(6):641~663
- Carroll R L, 1965. Lungfish burrows from the Michigan coal basin. *Science*, **148**:963~964
- Cluver M A, 1978. The skeleton of the mammal-like reptile *Cistecephalus* with evidence for a fossorial mode of life. *Ann S Afr Mus*, **76**:213~246
- Cox C B, 1972. A new digging dicynodont from the upper Permian of Tanzania. In: Josey K A, Kemp T S eds. *Studies in Vertebrate Evolution*. Edinburgh: Oliver & Boyd. 173~189
- Dinesman L G, 1971. Mammalian lairs in paleoecological studies and palynology. *J Palynol*, **7**:48~55
- Dubiel R F, Blodgett R H, Bown T M, 1987. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations, Colorado Plateau. *J Sedim Petrol*, **57**(3):512~521
- Formozov A N, 1966. Adaptive modifications of behavior in mammals of the Eurasian steppes. *J Mammal*, **47**:208~222
- Frey E, 1982. *Ophisaurus apodus* (Lacertilia, Anguillidae): a stemming digger? *Neues Jahrb Geol Paläontol, Abh*, **164**(1/2):217~221
- Genise J F, 1989. Las cuevas de *Actenomys* (Rodentia, Octodontidae) de la Formación Chapadmalal (Plioceno superior) de Mar del Plata y Miramar (Provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana*, **26**(1~2):33~42
- Gomani E M, 1997. A crocodyliform from the Early Cretaceous dinosaur beds, northern Malawi. *J Vert Paleont*, **17**(2):280~294
- Grinnel J, 1939. Effects of a wet year on mammalian populations. *J Mammal*, **20**:62~64
- Hasiotis S T, Mitchell C E, 1989. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations, Colorado Plateau—discussion: new evidence suggests origin by a burrowing decapod crustacean. *J Sedim Petrol*, **59**(5):871~875
- Huang W J (黄文几), Chen Y X (陈延熹), Wen Y X (温业新), 1995. *Glires of China (中国啮齿类)*. Shanghai: Fudan University Press. 1~308(in Chinese)
- Hunt R M, Xue X X, Kaufman J, 1983. Miocene burrows of extinct bear dogs: Indication of early denning behavior of large mammalian carnivores. *Science*, **221**:364~366
- Keyser A W, 1973. A preliminary study of the type area of the *Cistecephalus* zone of the Beaufort series, and a revision of the anomodont family *Cistecephalidae*. *Geol Surv S Afr Mem*, **62**:1~71
- Langston W Jr, 1963. Fossil vertebrates and the late Paleozoic red beds of Prince Edward Island. *Natl Mus Canada Bull*, **187**:1~36
- Lugn A L, 1941. The origin of *Daemonelex*. *J Geol*, **49**:673~696
- Martin L D, Bennett D K, 1977. The burrows of the Miocene beaver *Palaeocastor*, western Nebraska, U.S.A. *Palaeogeogr, Palaeoclimatol, Palaeoecol*, **22**(3):173~193
- McAllister J A, 1987. Amphibian burrows from the Kansas Permian. *J Vert Paleont*, **7**(3):20A
- McAllister J A, 1988. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations, Colorado Plateau — comments on the recognition criteria of fossil lungfish burrows. *J Sedim Petrol*, **58**(2):365~367
- Meyer R C, 1999. Helical burrows as palaeoclimate response: *Daimonelix* by *Palaeocastor*. *Palaeogeogr*

- Palaeoclimatol Palaeoecol, 147:291~298
- Olson E C, Bolles K, 1975. Permo-Carboniferous fresh water burrows. *Fieldiana Geol (New Series)*, 33(15):271~290
- Quintana C A, 1992. Estructura interna de una paleocueva, posiblemente de un Dasypodidae (Mammalia, Edentata), del Pleistoceno de Mar del Plata; Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 29(1):87~91
- Romer A S, Olson E C, 1954. Aestivation in a Permian lungfish. *Breviora*, 30:1~8
- Schultz C B, 1942. A review of the *Daimonelix* problem. *Nebr Univ Studies Sci Tech*, 2:1~30
- Smith R M H, 1987. Helical burrow casts of therapsid origin from the Beaufort Group (Permian) of South Africa. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 60(1~2):155~169
- Sundell C, 1997. Orellan burrows and associated fauna from Converse County, W Y. *J Vert Paleont*, 17(3):80A
- Vaughn P P, 1964. Evidence of aestivating lungfish from the Sangre de Cristo Formation, Lower Permian of northern New Mexico. *Los Angeles County Mus, Contr Sci*, 80:1~8
- Voorhies M R, 1974. Fossil pocket mouse burrows in Nebraska. *Am Midland Natur*, 91:492~498
- Voorhies M R, 1975a. Vertebrate burrows. In: Frey R W ed. *The study of trace fossils: a synthesis of principles, problems, and procedures in ichnology*. New York: Springer-Verlag. 325~350
- Voorhies M R, 1975b. A new genus and species of fossil kangaroo rat and its burrow. *J Mammal*, 56(1):160~176
- Voorhies M R, Toots H, 1970. An unusual burrow of a Tertiary vertebrate. *Contrib Geol*, 9:7~8
- Wood H E, Wood A E, 1933. *Daemonhelix* in the Pleistocene of Texas. *J Geol*, 41:824~833
- Woodrow D L, Fletcher F W, 1968. Devonian dipnoan aestivation cylinders. *Geol Soc Am Spec Pap*, 121:383~384
- Zheng S H(郑绍华), Zhang Z Q(张兆群), 2000. Late Miocene-Early Pliocene micromammals from Wenwanggou of Lingtai, Gansu, China. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, 38(1): 58~71(in Chinese with English Summary)