

贺风三趾马头骨的发现 及其系统关系的讨论

邱占祥

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

黄为龙 郭志慧

(天津自然博物馆)

内 容 提 要

贺风三趾马是根据下领齿和零星肢骨建立的。本文记述的头骨和一贺风三趾马的下领属于同一个体。新材料表明：贺风三趾马在头骨和上牙方面也与其它已知种有明显的区别。在系统关系上，它和 *Hipparrison hippidiodum* 及 *H. turkanense* 最为接近。它和后一个种在进化水平上大体相当。它们是从 *H. hippidiodum* 发展起来的两个不同的支系。

贺风三趾马是德日进和杨鍾健于 1931 年所定的一个种。从一开始这个种就受到了地层和古生物工作者的重视。这是因为：一方面它和过去所定的一些种都能较明显地区别开，是一个形态特征明显的可靠的种；另一方面在时代上它又介于保德和泥河湾这两个动物群所代表的时代之间——静乐期。这个时期是动物群发生重大转变的过渡期，又是欧亚大陆化石记录比较贫乏的一个时期。近几十年来，随着第四纪下限问题的深入，这一时期的动物群的研究更引起了人们的注意。

遗憾的是贺风三趾马定种时所依据的材料只有下领齿和零星的肢骨。关于它的头骨和上牙，一直没有可靠的材料。1975 年童永生等曾记述了山西霍县的一些 *Hipparrison cf. houfengense* 化石，其中包括一老年破碎头骨和一段上颌。但该作者不能断定它们和下领是属于同一个个体的。这一头骨和我们的标本差别很大，看来，不大可能是贺风三趾马的。

最近笔者在整理桑志华在山西榆社收集的哺乳动物化石时，发现了属于同一个体的一个头骨和下牙床。下牙床无疑应属贺风三趾马。这样头骨也无疑应为贺风三趾马了。这使我们第一次确切地了解了贺风三趾马头骨和上牙的构造，并有可能对其系统位置进行讨论。

一、标本记述

我们所要描述的这两件标本是否属于同一个体，这是本文的基础，需要比较确切地予以证实。使我们深信它们应属同一个体的理由有以下几点：1. 它们为同一编号：10508（现为 THP10508），并采自同一地点：山西榆社白海村麻则沟。据我们所知，在桑氏的标本编号系统中，同一个体的标本才使用一个编号。有一个个体的标本使用两个以上编

号的情况，但从未发现不同个体的标本使用同一编号的情况；2. 它们在大小、年龄，特别是牙齿的咬合上，都很吻合。头骨关节窝至门齿和下颌关节突至门齿的距离、齿列的长度都很一致；上、下牙磨蚀的程度一致，都属中年偏老（见后）；门齿及颊齿咬合很好；有趣的是上、下齿列中的异常状态也有吻合的现象，例如：右 M_3 比其余各齿稍高，右 M^3 则相应地稍低。3. 标本挤压的方向和程度一致，却是侧向挤压，而且破坏的部位也相当，右侧破坏较重：下颌垂直支和头骨眼眶中部以后部分均破失，4. 在标本上残留下来的基岩岩性相同，都是红色泥质砂岩。

在这一方面唯一可能使人产生怀疑的一点是，头骨和下颌在颜色上稍有不同。头骨的颜色有的地方近粉红色，而下颌则更近灰黄色。但是在头骨和下颌靠近的部位，如下颌垂直支上部和头骨颤弓后部、上、下颌的吻部等处颜色则较一致。这样看来，两者颜色上的差异可能是埋藏条件，或修理过程中造成的。总之，上述事实，依我们看来，已足以证明它们是属于同一个体的了。

头骨 左关节突和右眼眶中部以后的顶、枕部分缺失，骨缝几乎全已愈合。

眼眶椭圆形，长 58mm，高 47mm，眶前缘位于 M^3 后缘处。眶上孔很大，椭圆形， $10\text{mm} \times 7\text{mm}$ 。泪骨骨缝在左侧隐约可见，其在面部的部分很大，近一斜向前上方的长方形，最远处离眶前缘约 38mm。眼眶和颞孔之间的骨质联合很粗壮，最窄处宽 27mm。面嵴前端终于 P^4 和 M^1 之间。头骨最突出的特征是没有真正的眶前窝。左侧为一界限不明显的浅凹，它离眼眶较远，约有 50mm。右侧的凹深，其后上方甚至形成陡壁，但这显然是由于挤压所致，因为右额骨明显下移。硬腭后缘约在 M^2 前缘水平。鼻颌切迹后缘位于 P^2 的前 1/3 处。鼻骨相当厚实，其前端伸至犬齿之前。吻部相当细长。上颌骨前方的颊肌窝相当深。前颌骨骨体顶面后方为三趾马所特有的那个小突起很明显。腭裂向后仅达犬齿前缘附近。

下颌 为一般三趾马下颌的形态。颏孔附近无明显的扩展现象，体型较大。

门齿 上门齿仅右侧保存，且 I^1 舌侧珐琅质破损；左侧自齿槽缘以上皆断失。下门齿中右 I_1 显系埋藏前脱落，左 I_1 自齿槽缘以上断失，左 I_2 冠面破损，余皆保存。 I^1 冠面接近一正三角形， I^{2-3} 冠面近一内侧为底的等腰三角形，其外侧角较圆滑。 I_2 冠面也近一正三角形， I_3 则与相应的上门齿相似。所有门齿在唇、舌两侧都有一条明显的中纵沟。冠面齿坎皆无。如果参照现代马确定年龄的方法，上述门齿磨蚀的程度表明，这一个体大约已有十余岁了。

犬齿 上、下均保存不好。齿的前、后嵴很清楚，在舌侧在嵴和主尖之间界以凹槽，使嵴在舌侧显得格外清楚。

上颊齿 无 P^1 。左 M^1 为一龋齿，冠面正中有一深凹，左 M^3 被挤向上颌中线处，上颌在该处也被挤碎。该牙移位后并未再经磨蚀。这表明或系死后形成，也可能这一三趾马因受此伤而死。

P^2 三叶，分出前叶的内侧沟明显，外侧沟不明显；中附尖窄细；原尖大，椭圆形，内壁微凸；齿窝内褶皱弱，马刺已分辨不出。按格洛莫娃的表示法应为：1—2—2.5—0/0。

$P^3—M^3$ 构造接近，但有些特征依次递变。前附尖，特别是中附尖，自 P^3 至 M^3 逐渐变窄： P^3 者最宽大，中附尖至 M^2 已很窄了，前附尖至 M^3 才变得很窄。中附尖双分现象也

自前向后逐渐减弱，在 M^2 上仅表现为唇侧一条很窄的细沟，前附尖双分的程度稍弱，递减的速度也较慢，在 M^3 上仍清晰可见。 P^3 前尖外壁为深凹状，向后逐渐变平，至臼齿上其外壁的前部甚至可以看出有一微弱的隆起。前尖和后尖的内壁具微细折曲。原小尖和后小尖的外壁则总是凸的。原尖大，向后变扁， M^3 者特别扁长。马刺发育极弱小，在 P^4-M^2 中仅为一微弱的弯曲，在 P^3 和 M^3 上有两个马刺，但也很短小。原尖与原小尖和后小尖联结的部分相距很近。齿窝壁上的褶皱数目少，为 $1-(6-8)-(2-3)-(1-2)/1-2$ 。 M^3 的褶皱最弱。前窝后壁的褶皱有点特殊：最内前方的一折最长，几乎正指向外方。其余的都很短小，方向明显不同，都指向前外方。次尖的内侧沟不发育，白垩质层不特别增厚。

下颊齿 这是我们把上述标本归入本种的主要依据。它确实和贺风三趾马的正型标本十分接近。德日进、杨锺健提出的该种的四个特征，即“下后尖和下后附尖三角形，双叶间的沟很深，白垩质很厚，前外附尖（下前附尖）在所有牙齿上都很发育”中，只有第三点和我们的标本不同，我们的标本的白垩质并不特别增厚。有趣的是任炳辉 1965 年描述的陝西蒲城的贺风三趾马的下颊齿，也和我们的标本一样，在基本特征上都和贺风三趾马正型一致，但白垩质也是不厚。看来，白垩质厚度的变化可能较大，对种的鉴定不见得十分必要。我们对德、杨的描述还可以补充如下几点：1. 正型中没有 P_2 ，从我们的标本上可以看出，它的下后尖不为三角形，而近一圆形，外中谷很浅。蒲城的标本也是这样。2. P_3-M_3 的下前脊较长，向内伸达双叶内缘的水平。3. 下原尖外壁平，且向后伸展，致使其后外角向后突出成一角形，使外中谷在此处形成一微弱的收缩。这一点在三趾马其它种中很少见到。4. M_3 的下内尖相当长，二分，下次小尖也较大。在我们的标本上，下次小尖为一反的逗点状，尾部弯向内前方，这和正型标本及蒲城的标本都不相同，后者没有那么长。我们的标本虽然和正型标本有一些区别，但不足以定立新种，只能看作种内个体差异。

表 I. 头骨、下颌及牙齿主要可测数据

门齿齿槽中点 (prosthion) —— 关节后突 (postglenoid process):	440mm.
门齿齿槽中点 (prosthion) —— M^3 后缘 (posterior border of M^3):	285
门齿齿槽中点 (prosthion) —— P^2 前缘 (anterior border of P^2):	135
眶前缘 (anterior border of orbit) —— 眶下孔 (preorbital foramen):	100
I^3 处前颌骨宽 (width of premaxillae at I^3):	52
齿隙 (diastema, P^2-C : 60; $C-I^3$: 30):	102
下颌全长 (length of lower jaw):	400
关节突高 (height of condyle):	210
齿隙 (diastema, P_2-C : 85; $C-I_3$: 10):	105
P^2-M^3 : 157	P_2-M_3 : 154
P^2-P^4 : 86	P_2-P_4 : 81
M^1-M^3 : 70	M_1-M_3 : 73

	I^1	I^2	I^3	C	P^2	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3
长×宽 原尖	13.4×—	12×11	14×—	11.3×7.8	35×22.7	27×25	26×25.5	21×25	22×23	24×22
					9.8×5.3	10×4.5	9×4.5	9.5×4.7	9×4.3	8.5×3.3
长×宽	I_1	I_2	I_3	C	P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3
	12×11.8	12.2×9.2	12×9.4	29.5×12.8	25×15	24×15.4	22.2×14.3	22.5×14.3	28×14	

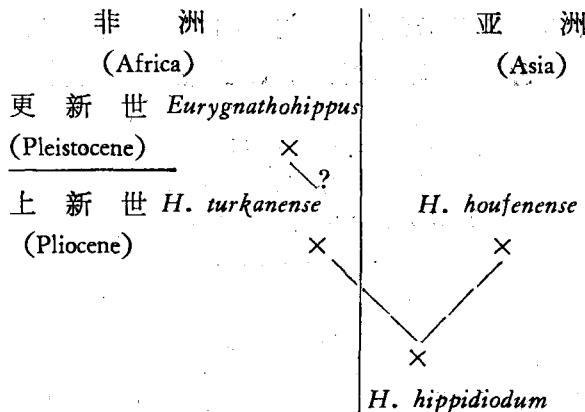
二、关于贺风三趾马系统关系的讨论

贺风三趾马和其它各种三趾马的关系，最初由于没有头骨及上牙可资比较，很少有人涉及。只有 1952 年格洛莫娃（В. Громова）根据它的下牙的进步性质，曾提出它可能是介于三趾马和长鼻三趾马之间的过渡类型。福斯登（A.—M., Forsten）1968 年在总结古北区三趾马时也同意这一观点。贺风三趾马头骨的发现使这一看法很难成立。现在的材料表明，贺风和长鼻三趾马在头骨，特别是鼻部，及上牙的构造上差别很大。它们应是独立发展的两支，没有多少晚近的系统关系。多少有点出人意外的是，从头骨和上牙看，贺风三趾马倒是和我国的 *Hipparium hippidiodum* 及东非最近发现的（Hooijer, D. A. and V.J. Maglio, 1973）图尔卡纳三趾马 *Hipparium turkanense* 十分接近。

这三种马和所有已知三趾马各种的区别是：1. 它们都没有真正的眶前窝；2. 上颊齿马刺短小而简单。还有一些特征，虽然其它三趾马也可以有，但也是它们所共有的，如：鼻颌切迹的位置，上颊齿齿窝内褶皱发育较弱等。*H. hippidiodum* 和贺风三趾马之间区别较明显。1. 整个说来，贺风三趾马体型稍大些；2. 贺风三趾马的门齿在唇舌两面都有清楚的中纵沟。*H. hippidiodum* 材料中是有门齿的，但原作者没有提到这一点，从照片上也看不出来有这样的沟。所以大概是没有的；3. 贺风三趾马的 P^3-M^2 上前附尖和中附尖都一分为二，而在前臼齿上特别宽大；4. 贺风三趾马上颊齿的原尖更大而扁，齿窝内的褶皱稍许复杂；5. *H. hippidiodum* 上颊齿最特征的是珐琅质在横向十分细弱，贺风三趾马没有这一特征。上述各点清楚地表明 *H. hippidiodum* 比贺风三趾马原始，这和它们出现的时代也是一致的。看来后者是从前者发展进化来的。

图尔卡纳三趾马在形态上和贺风三趾马更为接近。除了上述共同特征外，它们之间还有一些 *H. hippidiodum* 所没有的共同特征。这些特征是：1. 两者的体型大小更为接近，两者的门齿齿槽中点至 M^3 后缘的距离都是 280mm 左右。2. 中部颊齿的前附尖和中附尖都变宽大。3. 上颊齿的原尖大小和齿窝褶皱程度也都相近。它们之间也有一些区别。1. 图尔卡纳三趾马上颊齿的中附尖虽然宽大，但不像贺风三趾马那样明显地一分为二。2. 图尔卡纳三趾马的 P^2 的中附尖已变宽大，但 M^2 的中附尖已很窄，和 M^3 的差不多一样窄了；贺风三趾马则相反， P^2 的中附尖很细窄，而 M^2 的还相当宽，似乎正好向后挪了一个牙似的。3. 图尔卡纳三趾马上颊齿齿窝内褶皱短，但原尖更宽厚，内壁平。4. 图尔卡纳三趾马的门齿大概也是不带中纵沟的，至少也是不明显的。因为在描述中都没有提到这一点。上述的共同点表明这两种马应有共同的祖先并大致处于同一的进化水平。这和它们出现的地质时代也是吻合的。图尔卡纳三趾马发现于大约 7—5 百万年的地层中，而贺风三趾马发现于典型的保德和泥河湾之间的层位中，其时代也应大致在 7—5 百万年之间。它们之间的不同则说明它们是两个不同的发展支系。它们大概都是从 *H. hippidiodum*，或比它稍晚一些的类型中产生出来的。*H. houfenense* 仅发现于亚洲东部，代表了亚洲的一支。这一支没有更晚的代表，大概到 *H. houfenense* 就灭绝了。*H. turkanense* 则是非洲一支的代表。根据现在许多人的看法，*Eurygnathohippus* (= *Stylohipparion*) 大概就是从这种三趾马中产生的。这一支在非洲一直延续到中更新世。上述看法可以用图

简单表示如下：



上述的推论主要是根据头骨和上牙的构造得出的。至于下牙，情况稍为复杂一些。无论 *H. hippidiodum*，还是 *H. turkanense* 都没有发现和头骨属于同一个体的下颌或下牙。*H. hippidiodum* 的下牙是色费 (Sefve) 单纯根据大小而归入此种的。如果以我们的材料作为对比的基础，那么，两者在头骨和上牙上确实有些共同之处，但两者的下颊齿则相差很远 (见 Sefve, 1927, p. 12, fig. 10)，很难看出两者有什么系统关系。因此，我们对色费的这种归法是怀疑的。非洲图尔卡纳种的情况也差不多。目前归入图尔卡纳三趾马的一些零星下牙齿都还缺乏足够的证据。不过在同时发现的一些下牙中确实有一些在特征上与贺风三趾马的接近。这样的下牙倒是有可能属于图尔卡纳三趾马的。我们相信，非洲的同行们在了解到贺风和图尔卡纳三趾马之间的密切的系统关系之后，是会参照贺风三趾马下牙的特征把图尔卡纳三趾马的下牙弄清楚的。

(1979年6月4日收稿)

参 考 文 献

- 任炳辉, 1965: 陕西蒲城三趾马和古菱齿象化石。古脊椎动物与古人类, 4(3):298—301页。
 童永生、黄万波、邱铸鼎, 1975: 山西霍县安乐三趾马动物群。古脊椎动物与古人类, 13(1):34—47页。
 Forsten, A.-M., 1968. Revision of the Palearctic *Hipparium*. *Acta Zool. Fenn.*, 119, pp. 1—134.
 Gromova, V., 1952. The Hippariums. *Trudy Pal. Inst.*, Moskva, 36, pp. 1—290.
 Hooijer, D. A. & V. J. Maglio, 1973. The earliest *Hipparium* south of the Sahara, in the Late Miocene of Kenya. *Proc. Kon. Ned. Akad. v. wet. Amsterdam*, Ser. B, no. 76, pp. 311—315.
 ———, 1974: Hippariums from the Late Miocene and Pliocene of north-western Kenya. *Zool. Verh.*, Leiden, 134, pp. 1—34.
 ———, 1975. Miocene to Pleistocene Hippariums of Kenya, Tanzania and Ethiopia. *Zool. Verh.*, Leiden, 142, pp. 1—80.
 Sefve, I., 1927. Die Hippariumen Nord-Chinas. *Pal. Sin.*, Ser. C, 4(2), pp. 1—91.
 Teilhard de Chardin, P. & C. C. Young, 1931: Fossil Mammals from the Late Cenozoic of Northern China. *Pal. Sin.* Ser. C, 9(1), pp. 1—66.

NOTES ON THE FIRST DISCOVERY OF THE SKULL OF *Hipparrison houfenense*

Qiu Zhan-xiang (Chiu Chan-siang)

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Huang Wei-lung Kuo Zhi-hui

(Tianjin Natural History Museum)

Summary

Hipparrison houfenense Teilhard de Chardin et Young, 1931, the well-known species characteristic of the post-pontian and pre-nihewanian Chinglo Formation of China, unfortunately, was originally based on isolated lower cheek teeth and limb bones only. No record of skull material of this species has been reported up to now. During the process of joint re-examination of the Equidae material collected by E. Licent from Yushe Basin, Shansi, the authors happened to find a skull associated with a lower jaw belonging undoubtedly to *Hipparrison houfenense*. Both the skull and the lower jaw bear the same catalogued number: 10508. In Licent's catalogue system specimens bearing the same number, as far as we know, always belong to one individual. The suggestion that both the discovered skull and the lower jaw belong to one individual of *H. houfenense* is further confirmed by their striking correspondence in size, in teeth wear degree, and by their quite similar state of preservation.

The specimens were collected at Loc. 26: Matzekou, Baihai village, and now signed as THP. 10508.

SKULL. It is compressed laterally, with the hinder part (posterior to postglenoid process) broken away. Size large (see Tab. 1 in the Chinese text). The leading characteristic of the skull is the absence of a true preorbital fossa, which is represented on the left side by a poorly-defined and shallow depression, but on the right side by a rather deep one, owing evidently to the downward sliding of the right frontal bone. Nasal bones extend forward a little beyond the level of upper canine, while the posterior border of the nasal notch lies above the anterior 1/3 of P². Both supra- and infraorbital foramina are large in proportion. The bone-bar separating the orbit from the temporal fossa, and the posterior part of the zygomatic arch are strongly built, their narrowest widths are 27 and 31 mm respectively.

INCISORS. All the preserved incisors (right I²⁻³, I₂₋₃, left I₃ and partly broken I₂) show no sign of cup, an evidence of advanced stage of wear. All of them possess marked longitudinal grooves on both lingual and labial sides, a character seldom met with in the genus *Hipparrison*.

CANINES. All damaged, but the anterior and the posterior ridges are clearly shown, especially on the lingual side.

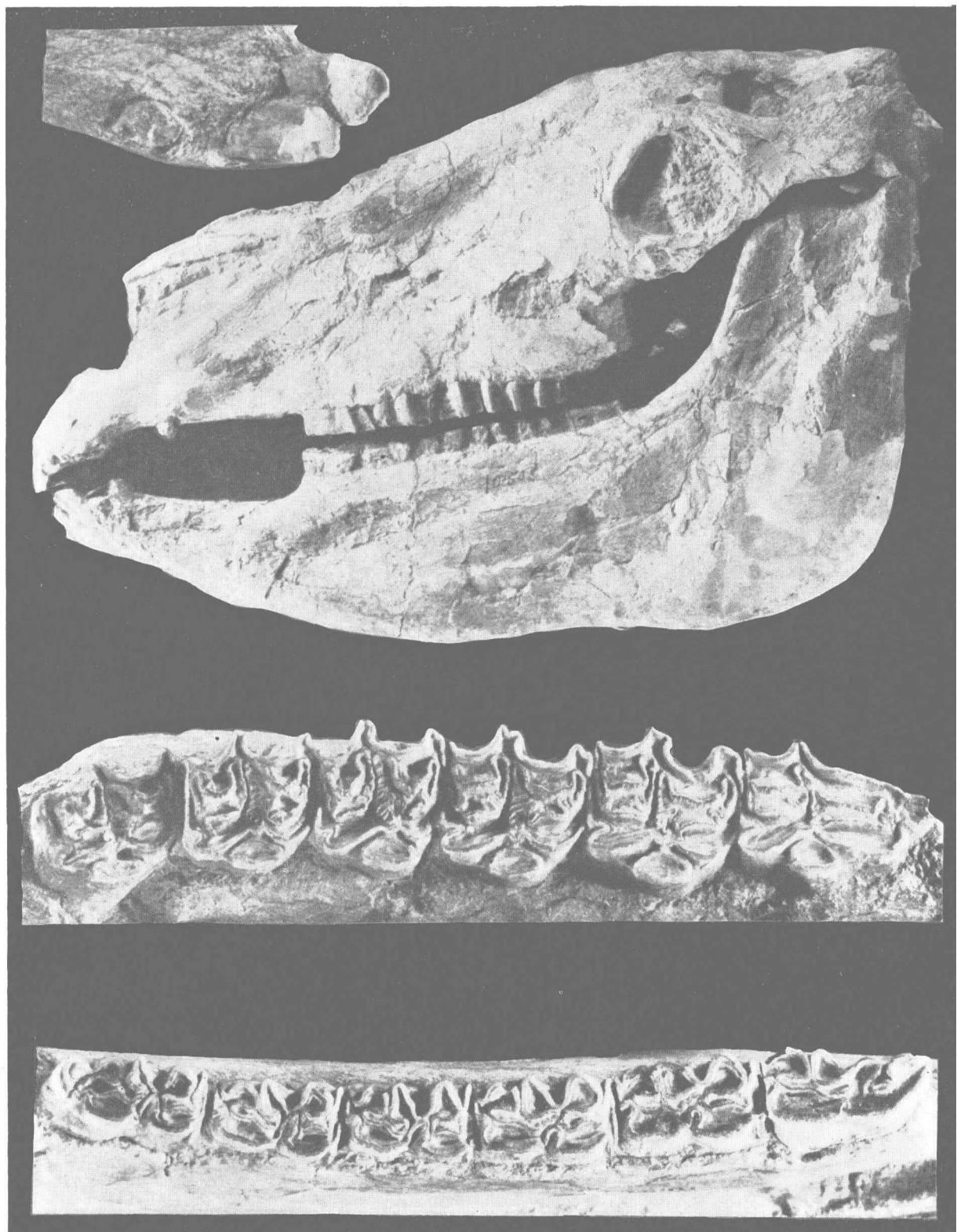
CHEEK TEETH. No P¹. Parastyles and mesostyles increasingly widened from M² to P³. Mesostyles, and in a lesser degree, the parastyles bifurcated, leaving longitudinal grooves on the labial side. Inner borders of the para- and metacones are finely

wrinkled. Fossette plications are moderate in amplitude, pli caballine extremely weak and short, simple on P^4-M^2 , doubled on P^3 and M^3 . Protocones large and compressed, that of M^3 being the narrowest in proportion.

The lower cheek teeth are nearly duplicates of the type specimens described by Teilhard de Chardin and Young in 1931, with the only exception of cement being thinner.

Hipparium houfenense was once supposed by V. Gromova as an intermediate form linking *Hipparium* with *Proboscidipparion*. However, the present skull material fails to support such a point of view. Rather unexpectedly, many characters observable on the skull enable us to link it with Chinese Pontian *H. hippidioidum* and the recently discovered African *H. turkanense*. All the three forms are characterized by lacking a true preorbital fossa, rather long muzzle, similar form of nasal notch on the skull, weak fossette plication and very simple pli caballine on the upper cheek teeth. Among them *H. hippidioidum* seems to be the most primitive species, both on account of its earlier occurrence in geological age as well as its primitiveness in cheek teeth morphology (protocones smaller, transversely oriented enamel layer very thin, etc.) On the other hand, *H. houfenense* and *H. turkanense* may stand approximately on the same stage of specialisation. Their upper cheek teeth are quite similar in pattern: protocones enlarged and para- and mesostyles widened. However, the two forms can easily be separated by the following features: 1. Protocones in the African species are rounder in shape, often flattened internally, while in the Asian species they are longer and more elliptical in shape. 2. In the former species the para- and mesostyles are widened from P^2 to M^1 , while in the latter from P^3 to M^2 . 3. incisors of *H. houfenense* are deeply grooved, while for the African species such a character has never been mentioned.

To sum up, it seems quite probable that both *H. houfenense* and *H. turkanense* were evolved from *H. hippidioidum*, or from some closely related forms. The former had been confined to East Asia only and had become extinct before the beginning of Nihewan age, while the latter species invaded sometime in Pontian age, or a little later, into Africa, and then gave rise to the peculiar African Pleistocene *Eurygnathohippus* (*Stylohipparion*).



贺风三趾马
Hipparrison houfengense

右下门齿 (right I₂-I₃), 原大 ($\times 1$)

头骨及下颌 (skull and lower jaw), 侧视 (lateral view), 稍大于 1/3 (a little larger than 1/3)

右上颊齿 (right P²-M³), 原大 ($\times 1$)

右下颊齿 (right P₂-M₃), 原大 ($\times 1$)