

一中生代哺乳动物齿列的新奇特征

胡耀明 王元青 Richard C. Fox 李传夔

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044; Division of Paleontology, American Museum of Natural History, New York, NY 10024, USA; Biology Program, Graduate School and City College of New York, City University of New York, New York, NY 10016, USA; Laboratory for Vertebrate Paleontology, Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada T6G 2E9. E-mail: yhu@amnh.org)

哺乳动物的颊齿分前臼齿和臼齿。两组牙齿形态有差别, 但各组内牙齿形态一般由前向后渐变。本文报道新发现的一中生代对齿兽类哺乳动物, 其前臼齿与臼齿在形态与功能上有过渡, 但臼齿本身从前向后分3个区段, 形态不连续。这一齿列特征在现生哺乳动物和其它化石类群中从未记录。这一现象表明哺乳动物牙齿发育过程和模式中具有臼齿进一步分化这样的进化潜能, 但这仅在早期演化中偶现。

新发现的中生代哺乳动物属对齿兽目(Symmetrodonta)鼯兽科(Spalacotheriidae)^[1], 有3件下颌标本(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所标本编号: IVPP V7480, V7481 和 V7482), 发现于辽宁黑山下白垩统沙海组地层(图1)^[2]。对齿兽上下臼齿的3个主尖形成倒转三角形, 鼯兽类臼齿主尖成锐三角形^[3~5]。黑山对齿兽详细的形态学和分类学研究另文发表^[6], 本文仅记述其新奇齿列特征。3件标本相应部分形态

一致, 显示该对齿兽有4个前臼齿6个臼齿, 所有颊齿均有磨蚀, 程度相同; 其中, V 7481 还保存了正在萌出的犬齿, 表明3件标本来自青年个体。前臼齿齿冠低, 具一中央主尖和围绕四周的齿带。4个牙齿前倾并叠覆, 齿冠顶部磨蚀面表明它们具磨压功能。6个臼齿由前向后大小和角度的变化趋势和其他鼯兽一样^[4]。但不同于其他鼯兽, 6个臼齿分成形态不连续的3个区段。第1个臼齿齿冠低, 呈钝三角形(约140°), 顶部磨蚀面表明它与前臼齿一样有磨压功能。但其齿冠后部高, 有齿脊, 显示它也参与剪切。第2~4臼齿与第1臼齿明显不同。它们的三角座有高的齿脊, 呈锐三角形(<55°), 为典型的鼯兽科下臼齿^[3,4], 具剪切功能而不能磨压。最后面的两个臼齿与前面的所有臼齿有差别。它们较为低小, 三角座钝圆, 齿脊低不具剪切功能。更为特殊的是三角座下前尖和下后尖之间出现了粗大的新齿尖。该齿尖顶部有磨痕, 表明牙齿参与正常咬合。臼齿系列进一步分异为3个区段的现象在其他哺乳动物中还未曾见过。

动物的发育呈模块化的特点: 机体的整个发育过程可分层次地分解为一系列发育模块(developmental module), 这样的模块有相对自主的发育调控机制; 它们是发育过程的子过程, 其结果形成机体相对独立的结构单元^[7]。现生哺乳动物的前臼齿和臼齿就来自于这样的发育模块。它们是系列同源的结构(牙齿)进一步相互分化的结果: 共享相同的发育途径但调控基因的表达又有差异^[8,9]。这样的牙齿发育机制也应适用于化石类群, 因为颊齿分化为前臼齿和臼齿这一现象是所有哺乳动物的共有特征^[5,10,11]。发育遗传学试验显示某些调控基因作用区域的移位可使受影响牙齿位置出现过渡形态的牙齿^[12]。这或可解释黑山对齿兽第1个下臼齿的过渡性, 它在形态和功能上呈现为前臼齿与后方臼齿的过渡, 表明与前臼齿有关的基因调控模式可能影响到第1下臼齿的发育。但这种影响并未进一步后延, 第2~4下臼齿在

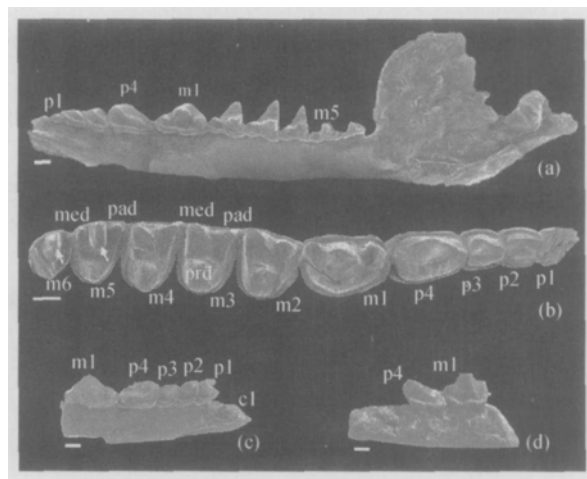


图1 一未定名鼯兽类对齿兽下颌和齿列

(a) 右下颌舌侧视 (IVPP V 7480); (b) 右下颊齿列冠面视 (V 7480); (c) 左下颌前段舌侧视 (IVPP V 7481); (d) 左下颌前段唇侧视 (IVPP V 7481)。 (a)~(c) 为 SEM 照片, 比例尺为 500 μm; (d) 中比例尺为 0.5 mm。 c1: 下犬齿; p1~p4: 下前臼齿; m1~m6: 下臼齿; med: 下后尖; pad: 下前尖; prd: 下原尖。(b) 中箭头指示最后两个臼齿三角座上的新齿尖

形态和功能上呈现出鼯兽类下臼齿的典型特征。最后两个下臼齿三角座中部具有的大齿尖则是臼齿发育模式的另一种变异。

鉴于只有一件标本保存了最后两个臼齿,很难断定它们具有的新生大齿尖是类群鉴定特征还是个体变异。但两个牙齿上出现同样的结构应有发育机制上的原因。哺乳动物的齿尖在遗传上并无区别^[13]。在发育过程中单尖齿的齿尖发育由一个初生釉质结节(primary enamel knot)启动;多尖齿的初生釉质结节出现后很快消失,随后出现的若干次生釉质结节(secondary enamel knot)启动各齿尖发育。一般发育越早齿尖越高大^[14]。如果同样的发育机制适用于黑山对齿兽,那么最后两个臼齿在发育中可能出现了新的次生釉质结节,该釉质结节比对齿兽臼齿原有齿尖(下原尖、下前尖和下后尖)的釉质结节先出现,导致一新生齿尖出现且比原有齿尖更为高大。另一种可能是该新生齿尖是由初生釉质结节启动的。多尖齿上初生釉质结节的进一步发育通常被 *Bmp4* 基因的活动所抑制^[15],但如果该基因的正常表达被滞后,过度生长的初生釉质结节就可能在齿冠中央引导发育一个大的齿尖状结构。总之,由于发育过程的变异导致一个新生齿尖出现在原有齿尖中间。

调控基因表达上的变异导致黑山对齿兽臼齿系列形态上的不连续性:前臼齿的发育调控模式后延影响到第 1 个臼齿;另外的变异改变了最后两个臼齿的形态;只有中间的臼齿保留了鼯兽类的典型发育模式及形态。这种形态上的不连续性目前仅在这一种类中观察到,并不足以表明臼齿能充分分化为 3 个新的发育模块。但它显示臼齿两端位置可以与中间位置在发育及形态上进一步分离。许多中生代兽类哺乳动物齿列长,臼齿数目远超过现生哺乳类的 3~4 个臼齿^[11,16~18]。这一特点预示中生代兽类比现生类群的臼齿有更大的分异潜力。黑山对齿兽臼齿的分区就是这种进化潜力的体现。这一现象在现生哺乳动物的发育中从未观察到,大概也很难从对现生哺乳动物短臼齿列的发育研究中预测到。

致谢 常征路、谢树华、王昭、董明星、杜文华、高伟、濂户口烈司参与野外工作,谢树华修理标本,G. Braybrook 摄制 SEM 照片,D. Spivak 协助室内工作,在此一并致谢。本工作受中国国家自然科学基金(批准号:40272010)、中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX3-SW-127)和加拿大自然科学及工程研究委员会资助。

参 考 文 献

- 1 McKenna M C, Bell S K. Classification of mammals above the species level. New York: Columbia University Press, 1997. 1~631
- 2 Wang Y Q, Hu Y M, Zhou M Z, et al. Mesozoic mammal localities in western Liaoning, Northeast China. In: Sun A L, Wang Y Q, eds. Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short papers. Beijing: China Ocean Press, 1995. 221~227
- 3 Cassiliano M L, Clemens W A. Symmetrodonta. In: Lillegraven J A, Kielan-Jaworowska Z, Clemens W A, eds. Mesozoic Mammals: The First Two-thirds of Mammalian History. Berkeley: University of California Press, 1979. 150~161
- 4 Cifelli R L, Madsen S K. Spalacotheriid symmetrodonts (Mammalia) from the medial Cretaceous (upper Albian or lower Cenomanian) Mussentuchit local fauna, Cedar Mountain Formation, Utah, USA. *Geodiversitas*, 1999, 21(2): 167~214
- 5 Kielan-Jaworowska Z, Cifelli R C, Luo Z X. Mammals from the age of dinosaurs: origins, evolution, and structure. New York: Columbia University Press, 2004. 1~630
- 6 Hu Y M, Fox R C, Wang Y Q, et al. A new Spalacotheriid symmetrodont from the Early Cretaceous of northeastern China. *Am Mus Novitates* (in press)
- 7 Von Dassow G, Munro E. Modularity in Animal Development and Evolution: Elements of a Conceptual Framework for EvoDevo. *J Exp Zool (Mol Dev Evo)*, 1999, 285: 307~325
- 8 McCullum M, Sharpe P T. Evolution and development of teeth. *J Anat*, 2001, 199: 153~159
- 9 Stock D W. The genetic basis of modularity in the development and evolution of the vertebrate dentition. *Phil Trans Roy Soc London, Ser B*, 2001, 356: 1633~1653
- 10 Butler P M. Ontogenetic aspects of dental evolution. *Intl J Dev Biol*, 1995, 39: 25~34
- 11 Lillegraven J A, Kielan-Jaworowska Z, Clemens W A, eds. Mesozoic Mammals: The First Two-thirds of Mammalian History. Berkeley: University of California Press, 1979. 1~311
- 12 Tucker A S, Matthews K, Sharpe P T. Transformation of tooth type induced by inhibition of BMP signaling. *Science*, 1998, 282: 1136~1138
- 13 Jernvall J, Jung H S. Genotype, phenotype, and developmental biology of molar tooth characters. *Yrb Phys Anthropol*, 2000, 43: 171~190
- 14 Butler P M. The ontogeny of molar pattern. *Biol Rev*, 1956, 31: 30~70
- 15 Jernvall J, Åberg T, Kettunen P, et al. The life history of an embryonic signaling center: BMP-4 induces *p21* and is associated with apoptosis in the mouse tooth enamel knot. *Development*, 1998, 125: 161~169
- 16 Martin T. Dryolestidae (Dryolestidae, Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal. *Abh Senckenberg Naturforsch Ges*, 1999, 550: 1~119
- 17 Simpson G G. A Catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum. London: Trustees of the British Museum, 1928. 1~215
- 18 Simpson G G. American Mesozoic Mammalia. *Mem Peabody Mus*, 1929, 3: 1~235

(2005-03-04 收稿, 2005-03-14 收修改稿)