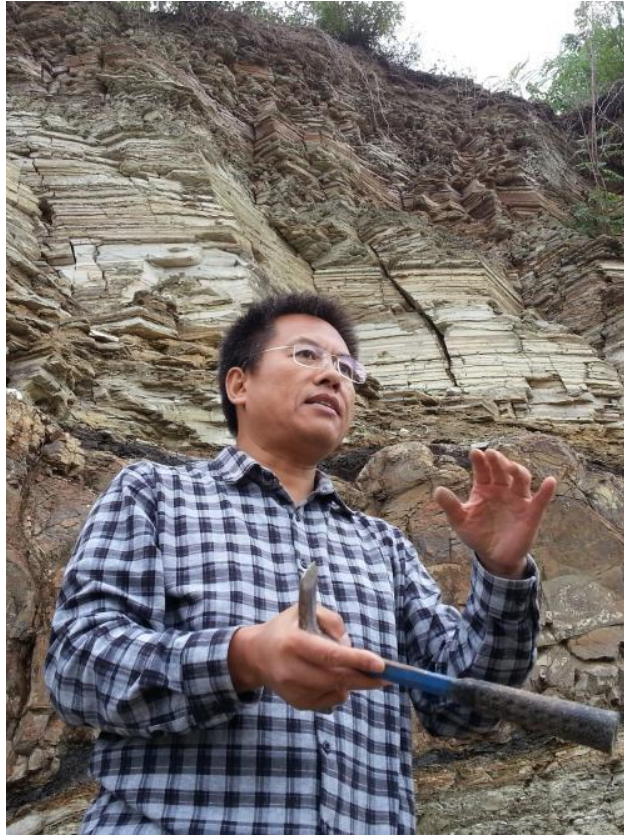


古脊椎所发现数百枚翼龙蛋并首次发现 3D 翼龙胚胎

Egg accumulation with 3D embryos provides insight into the life history of a pterosaur



汪筱林研究员

【Science 系列】2017 年 12 月 1 日美国《科学》（Science）在线发表了中国与巴西两国科学家组成的国际合作团队对哈密翼龙蛋与胚胎发现的重要成果。这是继 2014 年在哈密戈壁发现大量雌雄哈密翼龙和世界上首枚三维立体保存的翼龙蛋之后的又一次重要发现。

翼龙是地球上第一类飞向天空也是唯一绝灭的的飞行脊椎动物，因其飞行的需要演化出纤细中空骨骼，所以在全世界范围内翼龙化石都十分稀少，而翼龙蛋和胚胎化石更是罕见。除了在哈密翼龙动物群中之前报道的 5 枚翼龙蛋之外，全世界一共报道了 6 枚翼龙蛋化石，在 3 枚含有翼龙胚胎的标本中，2 枚来自中国，1 枚来自阿根廷。另外的 3 枚翼龙蛋都没有保存胚胎，其中 2 枚与一悟空翼龙类的产蛋母体同时保存，产自中国的燕辽生物群，这些翼龙蛋都是以二维压扁形式保存的，仅阿根廷发现了一枚三维保存的翼龙蛋。尽管目前有关翼龙蛋化石的研究已经取得了一定的进展，但由于化石发现很少，而且大部分是二维保存的，很多生物学问题如胚胎发育和生殖策略等很难被解释。

2014 年，《细胞》（Cell）旗下的《现代生物学》（Current Biology）以封面文章报道了汪筱林团队在我国新疆哈密发现的三维立体保存的大量雌雄哈密翼龙个体及它们的 5 枚蛋化石，这也是世界上首次报道的三维立体保存的翼龙蛋，虽然这些翼龙蛋化石没有保存胚胎，但却让研究者对翼龙蛋的蛋壳结构有了清晰的认识。哈密翼龙蛋蛋壳是由一层薄的钙质外层

和厚的壳膜内层共同组成的双层结构,与现生一些爬行动物的如锦蛇的“软壳蛋”极为相似。哈密翼龙这一新的翼龙类群及其蛋化石的发现和硏究,在翼龙的性双型、个体发育、翼龙蛋及其蛋壳显微结构、生殖和生态习性等方面都取得了一些重要进展。这一发现被认为是“翼龙研究 200 年来最令人激动的发现之一”,英国古生物学家还以“先有翼龙还是先有翼龙蛋”为题撰写了评论文章。

数百枚 3D 翼龙蛋和胚胎化石在哈密发现,证实翼龙具有群居的生活习性。在对哈密地区长期的野外考察中,汪筱林率领的科考队十多年如一日,考察了上千平方千米的戈壁大漠,厘定了翼龙及恐龙化石的发布范围、富集和埋藏规律。其中翼龙化石主要产自于一套夹有红色泥岩砾屑的风暴沉积的灰白色湖相砂岩中,其中富集翼龙蛋和头骨等骨骼化石的风暴事件沉积层厚度大约在 10-30 cm 之间,在 2.2 米的剖面上,有八层富含翼龙化石,其中四层含有翼龙蛋化石。这次研究的标本由三块可以互相连接的砂岩块组成,出露面积约 3.28 平方米,已经暴露的翼龙蛋化石就有 215 枚,包括下伏没有完全暴露的翼龙蛋,数量可能更大,推测可达 300 枚,同时还有十余个头骨和下颌,以及数量众多的头后骨骼。在这件令人震撼的精美化石标本上,包括野外采集时散落的含有胚胎的蛋化石,目前已经确认的含有胚胎的翼龙蛋共有 16 枚。大量翼龙蛋、胚胎和头骨等骨骼化石的发现,显示哈密翼龙具有群居的生活习性,而且这里很可能是它繁殖产蛋地点之一。

CT 重建及胚胎发育研究首次证明翼龙后肢发育速度较前肢快,孵化出壳后婴儿只会走不会飞。之前,由于翼龙蛋与胚胎研究材料少之又少,古生物学家对于翼龙的胚胎和生殖发育等方面的了解还十分有限,此次研究在这方面取得若干重要进展。对 42 枚翼龙蛋化石进行显微修理或者 CT 扫描,其中 16 枚保留胚胎,并在显微镜下观察其内部结构,发现胚胎化石基本是不完整的,骨骼从一根到几根均有,可能是因为胚胎处于不同的发育阶段,也可能是因为骨骼保存状况的差异,比如在搬运和埋藏过程中丢失或破坏了骨骼。由于大量聚集在一起的翼龙蛋化石都经过风暴引起的短距离搬运,以及翼龙蛋具有“软壳蛋”的特征,所有翼龙蛋中的胚胎化石都存在不同程度的缺失是正常的,所以要判断每一个蛋中胚胎的发育阶段也是比较困难的。为了解决这个问题,假设相同发育阶段的胚胎个体大小一致,这样可以通过骨骼的长度对比,确认翼龙胚胎的发育程度。其中有三枚胚胎(第 11、12、13 号)具有长度相当的肱骨,应处于相近或相同的胚胎发育阶段,而另外一枚胚胎(7 号)肱骨比前三者长约 20%,可能处于更晚的发育阶段。目前发现的最小的幼年翼龙的肱骨化石,比 7 号和 13 号分别长约 18%和 40%,再加上之前已经采集到的亚成年个体的肱骨,硏究人员获得了一系列从不同胚胎发育阶段到亚成年的哈密翼龙肱骨序列。在这一系列肱骨中,翼龙从胚胎到孵化肱骨的三角肌脊占整个肱骨的长度比例 25.5%~27.8%,在亚成年个体中为 31.5%-37.1%。这种硏究方法曾经在产自阿根廷的南方翼龙的硏究中采用过,用来推测翼龙的发育阶段,哈密翼龙与目前唯一已知的南方翼龙接近孵化出壳的胚胎和亚成年个体肱骨三角肌脊的变化一致,从而推测 11~13 号胚胎均处于晚期发育阶段,但发育程度不如南方翼龙的胚胎。

12 号胚胎是唯一保存头部骨骼的标本,经过显微镜下修理,几乎完整的下颌腹面暴露出来,齿骨联合没有愈合,同时没有发现任何牙齿的痕迹。由于牙齿通常比较坚固,容易保存为化石,这里的牙齿缺失很难用保存的原因来解释。目前仅在辽西热河生物群发现的第一枚翼龙胚胎中保存了牙齿,与哈密翼龙的胚胎发育有所不同。推测哈密翼龙的胚胎可能处于牙齿发育之前的卵内发育阶段,或与蜥蜴和鳄鱼中的胚胎发育情况相反,其牙齿延迟萌发。

13 号胚胎是所有胚胎中保存骨骼最完整的一件，在中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室进行了 CT 扫描和三维重建。发现了一个十分有趣的现象，虽然哈密翼龙胚胎的股骨已经完全发育，具有了与亚成年或成年个体一致的股骨头和明显收缩的股骨颈，这意味着很可能哈密翼龙孵化后就具备了在陆地上行走的能力；同时，其左右两侧的肱骨却还没有发育完全，还不具有弯曲的三角肌脊，这一结构是翼龙附着与飞行相关的胸肌的位置，意味着翼龙孵化后很可能还不具备飞行能力，只有行走能力。

在 11 号胚胎中，也观察到了这种前肢没有完全发育的现象。这次是肩胛骨，在翼龙的亚成年或者成年个体中肩胛骨都会发育有明显的肩胛骨突，即使是在最小的一件幼年个体上也有这一结构，这是附着大圆肌的位置，这一肌肉对在飞行中抬升翅膀具有重要的作用。然而在 11 号胚胎中的肩胛骨上这一结构却还没有发育，也意味着哈密翼龙在孵化后可能不具有飞行能力。

综合以上胚胎的研究，科学家认为哈密翼龙后肢发育速度较前肢快，孵化之后的婴儿具有地面行动能力，但还不能飞行，因为牙齿萌发较晚，很可能也不能主动捕食，需要父母进行喂食或者照料。这就首次提出一种新的假说或观点，虽然是一种相对早熟型的胚胎发育模式，但翼龙胚胎发育并不像之前认为的那么早熟，还需要成年翼龙的照顾。

骨组织学研究显示翼龙具有较快的骨骼生长发育速度，首次揭示了翼龙生长发育史。由于翼龙飞行的需要，其身体骨骼的骨壁都非常薄，内部多中空，体现在骨组织上就是翼龙骨骼的骨髓腔的扩张速度很快，骨骼中心的骨松质和接近中心位置的骨密质无法保存，都被快速扩张的骨髓腔所占据。所以，要想通过骨组织学来了解翼龙的个体发育阶段等生理信息，就需要从幼年到成年一系列完整的个体标本来进行研究，迄今为止很少有哪个翼龙类型能够提供如此完善的化石材料。目前，仅有产自阿根廷的南方翼龙进行了从幼年到成年个体的骨组织学研究。

科学家选取了哈密翼龙的两枚胚胎和数件幼年到接近成年个体的长骨进行研究，这也是世界上首次对翼龙胚胎进行组织学切片和显微结构研究。发现翼龙胚胎主要由编织骨组成，这是一类包含有大量血管道的骨组织类型，代表了最快速的骨骼生长速度，是一种在胚胎期和婴儿期才会出现的骨组织类型。几件幼年到亚成年的大小不同的上肢骨骼则主要以纤维骨为主，这同样是一种生长速度较快的骨组织类型，说明翼龙具有较快的生长发育速度。但是在不同的生长发育阶段也存在不同，即幼年个体只具有纤维骨；亚成年个体出现内层环状骨板，这是一种缓慢生长的次级骨组织，代表了骨髓腔已经停止生长，也是性成熟的一个标志；接近成年个体不仅骨髓腔停止生长，在最外层也会出现两层生长停滞线，这是生物体周期性生长留下的标志，代表一年，所以最接近成年的个体在死亡时至少有 2 岁，但还没有完全达到成年。

化石特异埋藏特征显示大型湖泊风暴事件导致翼龙集群死亡并短距离搬运快速埋藏。如此丰富的翼龙蛋与骨骼化石的特异埋藏，在全世界也是独一无二绝无仅有的，那么是什么原因造成的呢？通过沉积学和埋藏学观察，发现哈密翼龙蛋和骨骼化石主要产自于一套含有横向不稳定的富含红色泥岩砾屑的灰白色湖相砂岩中，这些泥质砾屑不是盆地外源搬运来的，而是来自盆地内源物质。化石富集层厚度都不大，所有化石毫无例外的富集在具砾屑的高能风暴

沉积中，而且骨骼化石虽然分散保存，但每一块纤细中空的骨骼几乎都是完整的，细长的头骨牙齿和薄薄的头饰都与头骨或下颌关联且保存完好。因此认为这些数量巨大的翼龙和翼龙蛋化石很可能经历了多次湖泊风暴事件，这种高能的风暴经过翼龙的巢穴，将翼龙蛋及生活着的不同大小、不同性别的翼龙带入湖中岸边，经过短时间漂浮聚集后，与被撕裂分散的翼龙遗体一起被快速埋藏。

中国科学院“率先行动”计划对基础研究持续支持及积极参与国家“一带一路”倡议的重要成果之一。自 2005 年以来，汪筱林研究员、周忠和研究员，蒋顺兴博士、程心博士和王强博士等研究人员以及李岩和向龙等技术人员，与哈密地方政府相关部门和哈密博物馆马迎霞等合作，已经在新疆哈密戈壁持续了十多年的野外考察和化石保护等工作。中国科学院实施“率先行动”计划及国家自然科学基金对古生物学等基础研究持续支持，以及中科院野外发掘经费的长期支持在新疆哈密翼龙及其蛋化石的重大发现上起到了至关重要的作用。中科院及古脊椎所积极响应国家“一带一路”倡议，加强对我国西部尤其新疆的支持力度，古脊椎所在 2015 年与哈密市政府签署战略合作协议，协助地方博物馆建设和申报国家地质公园等，同时在哈密博物馆举办世界上最大的翼龙化石展览“飞向白垩纪——中国翼龙展”，并在新疆科协等地方相关部门的支持下，在哈密设立了院士专家工作站和古脊椎所科研科考基地等，协助地方政府和主管部门对这一重要的自然遗迹进行有效保护和指导其发展规划等，是院地合作的典范。

中科院古脊椎所哈密科考队牢记科学家的使命，在戈壁大漠非常艰苦的条件下，默默进行了十多年持续考察，取得了一系列重要化石发现。如今，这里已经成果世界上分布面积最大和最富集的翼龙化石产地，首次发现大量不同发育阶段的雌雄翼龙，数百枚 3D 翼龙蛋和翼龙胚胎等，对了解和揭示翼龙生命史和深入了解白垩纪古环境、古气候和古地理等具有重要的意义。这些研究成果也是汪筱林领导中国古生物学家团队和巴西科学院院士、巴西国家博物馆 Alexander Kellner 教授领导的巴西古生物学家团队长期合作的成果之一，两国古生物学家自 2003 年以来在古脊椎动物学等领域进行了长期广泛的交流与合作，相继在 Nature, Science、PNAS, Current Biology 等国际著名刊物发表了一系列研究的成果。两国科学家在古生物学领域的合作也是中国科学院和巴西科学院最早的合作之一，哈密翼龙的主要研究者汪筱林和周忠和研究员也先后当选巴西科学院院士。

本项目得到了国家自然科学基金、中国科学院战略性先导科技专项（B 类）、中国科学院百人计划、中国科学院野外发掘经费和重点部署项目等支持。中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室提供了 CT 扫描和骨组织切片的设备和技术支持。

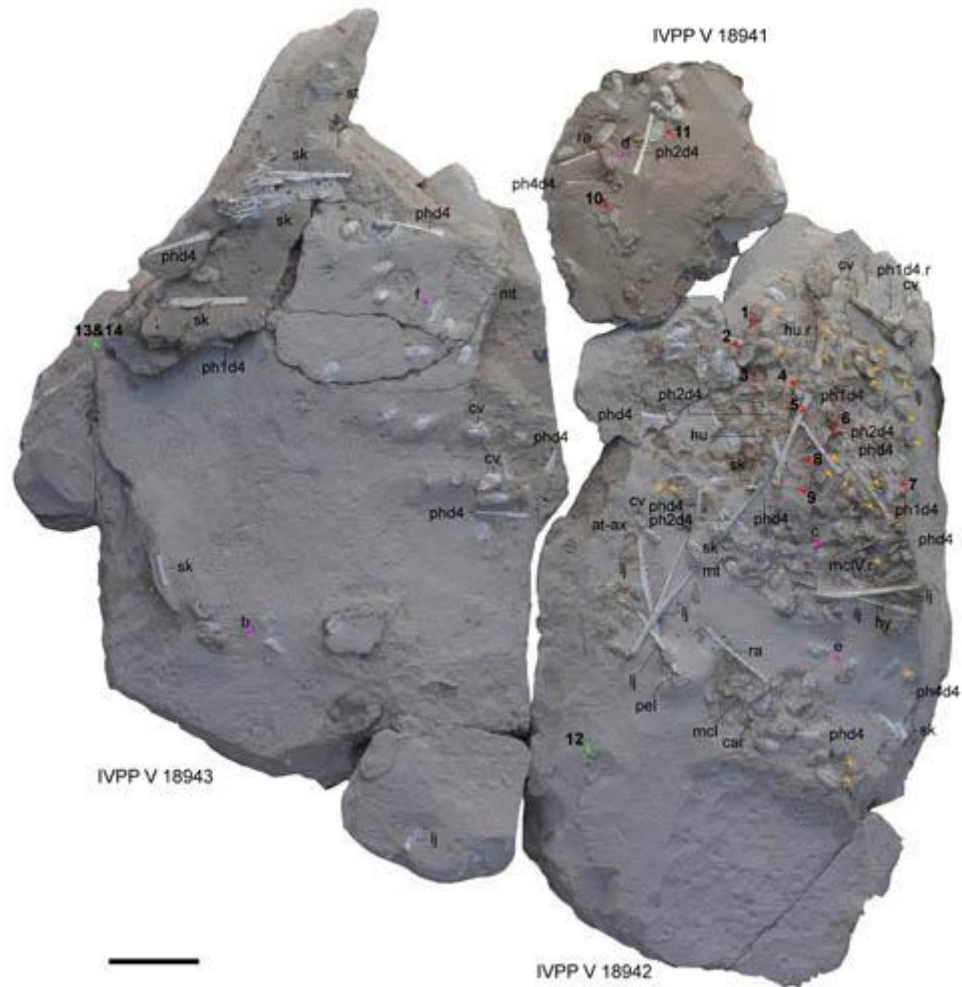


图 1 砂岩中保存的两百多个翼龙蛋（IVPP V 18941-18943）。红色的箭头表示有胚胎的翼龙蛋；绿色箭头表示 CT 扫描的三个翼龙蛋的位置；橙色箭头表示没有胚胎的翼龙蛋。图中比例尺为 100 毫米。（汪筱林供图）



图 2 三维立体保存的哈密翼龙蛋化石。A 局部放大，比例尺 10 cm；B-F 显示不同变形程度蛋化石，比例尺 1 cm。（汪筱林供图）

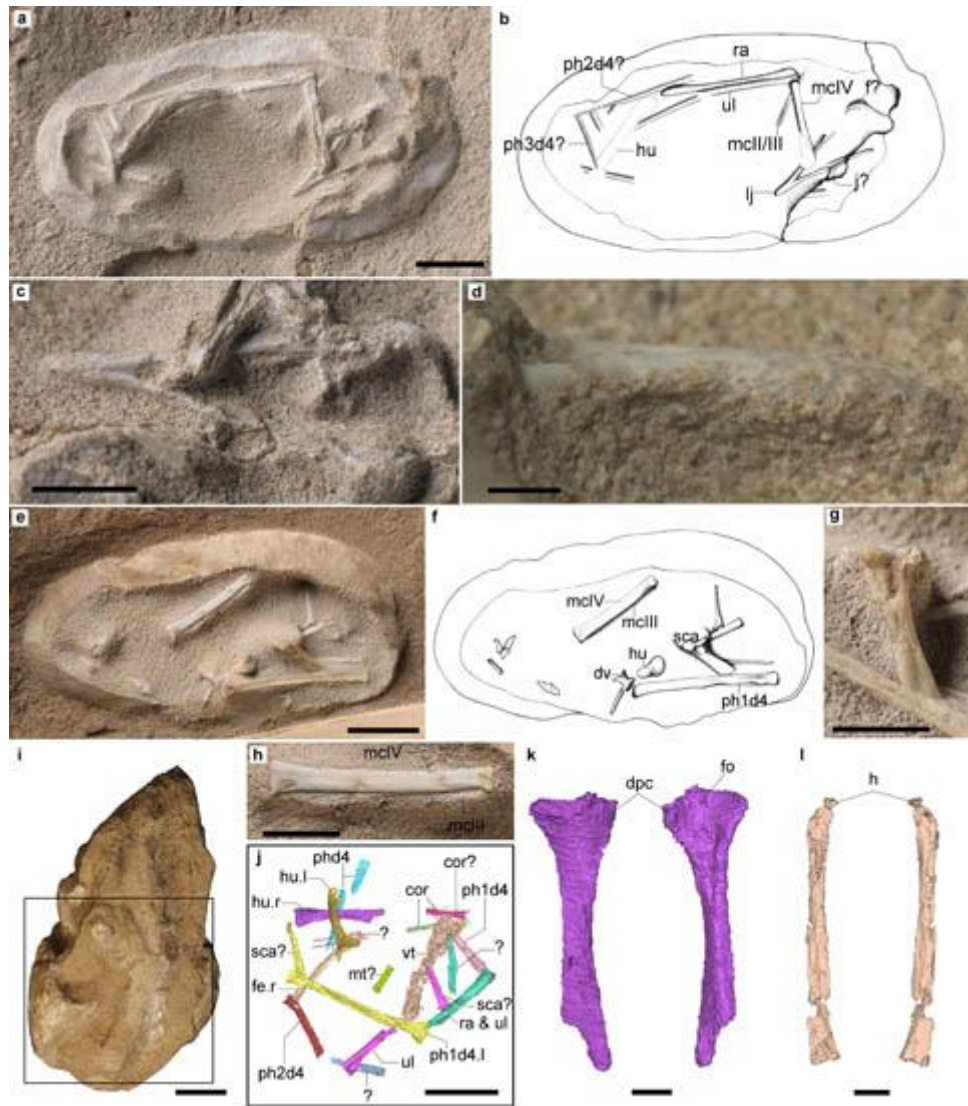


图3 哈密翼龙胚胎化石：12号胚胎（A-D），11号胚胎（E-H），13号胚胎（I-L）。A&B 12号胚胎的照片及线条图，唯一保存有头部骨骼的哈密翼龙胚胎，比例尺10 mm；C 下颌背面放大图，比例尺5 mm；D 下颌前端侧面图（背面在上），比例尺1 mm；E&F 11号胚胎的照片及线条图，比例尺10 mm；G 肩胛骨，没有发育附着大圆肌的肩胛骨，比例尺为5 mm；I 13号胚胎照片，方框显示胚胎所处位置，比例尺10 mm；J 13号胚胎CT扫描后三维重建模型，比例尺10 mm；K 未完全发育的肱骨，比例尺2 mm；L 几乎完全发育的股骨，比例尺2 mm。（汪筱林供图）



图 4 哈密翼龙生态复原图 3（赵闯绘）



Egg accumulation with 3D embryos provides insight into the life history of a pterosaur

古脊椎所发现数百枚翼龙蛋并首次发现 3D 翼龙胚胎

中国科学院 汪筱林

2017 年 12 月 1 日

DOI: 10.1126/science.aan2329

Fossil eggs and embryos that provide unique information about the reproduction and early growth of vertebrates are exceedingly rare, particularly for pterosaurs. Here we report on hundreds of three-dimensional (3D) eggs of the species *Hamipterus tianshanensis* from a Lower Cretaceous site in China, 16 of which contain embryonic remains. Computed tomography scanning, osteohistology, and micropreparation reveal

that some bones lack extensive ossification in potentially late-term embryos, suggesting that hatchlings might have been flightless and less precocious than previously assumed. The geological context, including at least four levels with embryos and eggs, indicates that this deposit was formed by a rare combination of events, with storms acting on a nesting ground. This discovery supports colonial nesting behavior and potential nesting site fidelity in the Pterosauria.