



浙江天台盆地上白垩统恐龙蛋一新蛋科及其蛋壳形成机理

王强^①, 汪筱林^{①*}, 赵资奎^①, 蒋严根^②

① 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 脊椎动物进化系统学重点实验室, 北京 100044;

② 浙江省天台县国土资源局, 天台 317200

* 联系人, E-mail: wangxiaolin@ivpp.ac.cn

2012-04-13 收稿, 2012-06-18 接受, 2012-09-12 网络版发表

国家自然科学基金(40772017, 41172018)、国家杰出青年科学基金(40825005)、国家重点基础研究发展计划(2012CB821900)和中国科学院脊椎动物进化系统学重点实验室开放课题研究基金(2011LESV004)资助

摘要 记述了产自浙江天台盆地晚白垩世早期赤城山组的恐龙蛋化石新类型, 依据蛋化石个体较小, 近圆形, 蛋壳柱状层可为 3 层, 其外层由石笋状或珊瑚状排列的次生壳单元组成等特征, 分别建立 2 个新蛋属, 1 个新蛋种和 1 个组合蛋种: 始丰石笋蛋(新蛋属, 新蛋种) (*Stalicoolithus shifengensis* oogen. et oosp. nov.) 和石嘴湾珊瑚蛋(新蛋属, 组合蛋种) (*Coralloolithus shizuiwanensis* oogen. et comb. nov.), 通过进一步对比, 产于广东南雄盆地上白垩统坪岭组的艾氏始兴蛋(*Shixingoolithus erbeni* Zhao, 1991)也应归入石笋蛋类, 在此基础上建立一新蛋科: 石笋蛋科(*Stalicoolithidae* oofam. nov.). 石笋蛋类群的发现不仅丰富了恐龙蛋化石类型的组成, 而且其特殊的蛋壳结构也代表了一种新的蛋壳生长和形成模式, 为进一步讨论羊膜卵卵壳的形成与演化提供了实证。

关键词

恐龙蛋
石笋蛋科
上白垩统
赤城山组
天台盆地

浙江天台盆地是我国恐龙蛋富集和研究的热点地区之一, 自 1958 年发现恐龙蛋化石以来, 目前已发现了数量众多、种类丰富的恐龙蛋^[1-9]、龟鳖类蛋^[10]以及恐龙骨骼^[11]等化石。天台盆地恐龙蛋化石主要富集于上白垩统赖家组 and 赤城山组, 赖家组主要为一套河湖相沉积的红色粉砂质泥岩夹砂岩和细砾岩, 并夹有多层火山凝灰岩。赤城山组河湖相沉积岩的粒度较粗, 凝灰岩夹层较少, 而由粗到细的沉积旋回明显。根据岩性可将赤城山组分为两段: 第一段底部以灰白色的砾岩为主, 向上粒度变细为红色泥质粉砂岩, 夹薄层的砂岩、细砂岩; 第二段在盆地内分布较为局限, 主要分布在盆地的东部, 以厚层块状砾岩为主, 夹薄层红色砂岩、泥质粉砂岩。采用 SIMS U-Pb 锆石测年方法对赖家组和赤城山组凝灰岩进行

定年(另文发表), 显示其地质时代为晚白垩世早期(Cenomanian-Turonian)。

近几年来, 我们研究了天台盆地大量的新的蛋化石类型, 并对前人报道的一些蛋属、蛋种^[6-9]进行了分类订正^[2-4], 对天台盆地恐龙蛋化石群有了初步的了解。最近, 我们在天台盆地双塘、桥下、酒厂等多个地点(图 1)的赤城山组一段发现有十几枚蛋化石的蛋壳结构非常特殊, 与目前已知的恐龙蛋类型有明显不同。根据其宏观形态和蛋壳显微结构特征, 我们建立了 2 个新蛋属, 1 个新蛋种和 1 个组合蛋种, 并在此基础上建立一新的蛋科。对这一新的恐龙蛋类型的发现不仅有助于进一步了解天台盆地晚白垩世早期恐龙蛋类群的完整面貌, 而且也探讨了白垩纪恐龙蛋壳结构的形成与演化提供新的资料。

英文版见: Wang Q, Wang X L, Zhao Z K, et al. A new oofamily of dinosaur egg from the Upper Cretaceous of Tiantai Basin, Zhejiang Province, and its mechanism of eggshell formation. Chin Sci Bull, 2012, 57, doi: 10.1007/s11434-012-5353-2

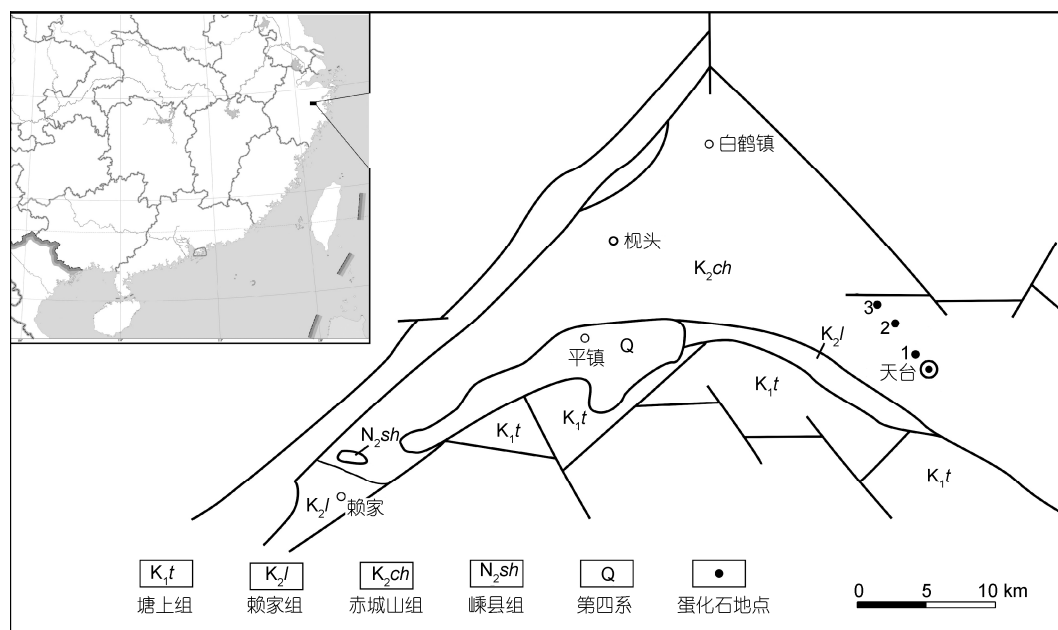


图 1 天台盆地地质略图及蛋化石地点
据文献[1]修改. 1, 酒厂; 2, 双塘; 3, 桥下

1 系统描述

石笋蛋科(新蛋科) *Stalicoolithidae* oofam. nov.

科名 源于模式属属名.

已知属 石笋蛋属, 珊瑚蛋属, 始兴蛋属.

科征 蛋化石圆形或近圆形, 个体较小, 在蛋窝中无规则排列. 蛋壳较厚, 厚度为 2.4~4.0 mm, 蛋壳外表面粗糙, 具有不规则状突起. 蛋壳显微结构显示, 锥体层非常薄, 厚度为 0.18~0.25 mm, 仅为蛋壳厚度的 1/20~1/4; 柱状层可分为内层、中间层和外层, 内层发育水平生长纹, 中间层发育明暗相间的条带, 外层由粗细不等、长短不一的次生壳单元松散排列组成. 气孔道不规则.

石笋蛋属(新蛋属) *Stalicoolithus* oogen. nov.

属名 stalic-希腊语, “石笋状的、钟乳状的”, 示蛋壳柱状层外层发育石笋状排列的次生壳单元.

属征 见种征.

始丰石笋蛋(新蛋属, 新蛋种) *Stalicoolithus shifengensis* oogen. et oosp. nov.

种名 shifeng, 源于天台古称始丰的汉语拼音.

正型标本 一枚较完整的蛋化石, 保存在浙江省天台县博物馆(TTM29) (图 2).

产地和层位 浙江省天台县双塘, 上白垩统赤城山组一段.

特征 蛋化石呈圆形, 较小, 长径为 9.54 cm, 形状指数为 93.19; 蛋壳较厚, 厚度为 3.90~4.00 mm; 蛋壳外表面具有不规则状突起. 锥体层非常薄, 仅为蛋壳厚度的 1/20; 柱状层由内层, 中间层和外层组成, 中间层厚度大, 为 1.60~1.70 mm, 其下部见有多条近平行的浅色条带; 外层由石笋状次生壳单元松散排列组成, 单位面积内次生壳单元的数量为 80~100 个/mm².

描述 一枚较完整的蛋化石(图 2), 呈圆形, 长径为 9.54 cm, 赤道直径为 8.89 cm, 形状指数为



图 2 始丰石笋蛋(新蛋属, 新蛋种) *Stalicoolithus shifengensis* oogen. et oosp. nov. 正型标本(TTM29)

93.19. 蛋壳外表面粗糙, 具有不规则状突起. 蛋壳较厚, 厚度为 3.90~4.00 mm.

蛋壳显微结构显示其锥体层和柱状层无明显分界(图 3(a)). 锥体层非常薄, 厚度为 0.18~0.20 mm, 约为蛋壳厚度的 1/20. 锥体排列紧密, 发育少量的锥体间隙, 楔体呈放射状. 通过锥体层中部的弦切面观察, 锥体呈圆形、椭圆形或不规则形, 排列紧密(图 3(b)), 单位面积内锥体的数量为 24~28 个/mm², 锥体间隙发育情况同径切面观察相一致.

柱状层厚度为 3.70~3.80 mm, 依据柱状层中壳单元的排列、气孔形状和次生壳单元发育情况, 可将其分为 3 层: 内层、中间层和外层(图 3(a)).

内层厚度为 1.00~1.10 mm, 水平生长纹非常发育(图 3(a)), 正交偏光下, 组成柱体的棱柱体呈楔状, 相互间界线清晰. 气孔道形状不规则, 其中有的还发育有少量次生壳单元(图 3(c), (d)).

中间层厚度为 1.60~1.70 mm. 柱体排列紧密, 界线不明显, 中间层可以分为上、下两部分, 其中下部分布有多条宽窄不一, 由一些大小不一的次生方解石颗粒聚合而成的灰白色条带(图 3(e)), 这可能是在蛋壳形成过程中, 有机质大量富集造成的钙质沉积间断, 在化石化过程中, 这些沉积间断形成的空隙被次生方解石充填, 在现生鸟类(如鹤鸵)的蛋壳中, 我们也观察到类似的沉积间断; 上部柱体排列紧密, 发育大量的不规则气孔, 在这些气孔中见有大小不等的次生壳单元(图 3(a)). 通过中间层下部弦切面观察, 柱体排列较为紧密, 界线不清楚等特征与径切面观察相一致, 另外, 分布有大量圆形或椭圆形气孔, 孔径为 0.10~0.41 mm(图 3(f)), 通过中间层上部弦切面观察, 气孔呈圆形或椭圆形, 向蛋壳外表面方向, 气孔数量增加, 孔径为 0.06~0.30 mm, 在这些气孔中见有大小不等的次生壳单元, 同径切面观察相一致(图 3(g), (h)).

外层厚度为 1.00~1.10 mm, 这一层由大量石笋状次生壳单元成群聚集组成(图 3(a)). 通过近蛋壳外表面弦切面观察, 次生壳单元分布在不规则气孔中(图 3(i), (j)), 界线清晰, 呈圆形或椭圆形, 直径为 0.06~0.20 mm, 分布不均匀, 单位面积内次生壳单元的数量为 80~100 个/mm².

蛋壳气孔道形状不规则(图 3(a)), 通过不同位置弦切面的观察, 在蛋壳中间层上下部的过渡处, 气孔数量发生了明显的变化, 并非所有的气孔都贯穿蛋

壳, 由蛋壳内部向外延伸的气孔在中间层下部由于次生壳单元的生长, 逐渐封闭而减少(图 3(f), (g)), 而中间层上部又形成新的气孔直达蛋壳外表面, 并且其中发育了更多的次生壳单元(图 3(h), (i)).

比较与讨论 始丰石笋蛋圆形的宏观形态和蛋壳显微结构中柱状层由 3 层组成等特征, 明显区别于国内外已发现的大多数蛋化石类型. 蛋化石呈圆形明显区别于长形蛋科(*Elongatoolithidae*)^[12], 巨型长形蛋科(*Macroelongatoolithidae*)^[2]和棱柱形蛋科(*Prismatoolithidae*)^[4,13]等长形的蛋化石类型; 其个体较小, 区别于呈圆形、近圆形、椭圆形的个体较大的网形蛋科(*Dictyoolithidae*), 树枝蛋科(*Dendroolithidae*), 蜂窝蛋科(*Faveoololithidae*), 杨氏蛋科(*Youngoolithidae*), 似蜂窝蛋科(*Similifaveoololithidae*), 丛状蛋科(*Phaceoolithidae*)和大圆蛋科(*Megaloolithidae*)等蛋化石类型, 并且其蛋壳由紧密排列的壳单元组成, 气孔呈不规则的管状, 明显区别于网形蛋科多层壳单元叠加的蛋壳结构^[14~16], 树枝蛋科分叉的蛋壳结构^[17], 丛状蛋科形状不规则, 呈多个分叉的蛋壳结构^[18]; 不同于大圆蛋科单层圆锥状壳单元结构特征^[19]; 也区别于具有蜂窝状气孔的蜂窝蛋科、杨氏蛋科^[5]、似蜂窝蛋科^[4]; 另外, 不仅在宏观形态上区别于椭圆形的椭圆形蛋科(*Ovaloolithidae*), 蛋壳显微结构也与椭圆形蛋类的蛋壳柱状层可分为内外两层, 内层为紧密排列的柱状, 在外层呈伞形交叉排列的结构特征相区别^[19,20].

相比较而言, 始丰石笋蛋与圆形蛋科(*Spheroolithidae*)形态较为相似, 且二者蛋壳显微结构特征也较为相近, 但是始丰石笋蛋的蛋壳厚度较厚, 锥体层仅为蛋壳厚度的 1/20, 而圆形蛋的蛋壳锥体层厚度约为蛋壳厚度的 1/3, 并且柱状层中不发育次生的壳单元.

天台盆地发现的张头槽马赛克蛋(*Mosaicoolithus zhangtoucaoensis*)^[4]蛋化石呈圆形, 蛋壳厚度为 1.50~1.55 mm, 较始丰石笋蛋薄, 锥体层占蛋壳厚度的 1/6, 蛋壳显微结构显示在其不规则气孔中也发育大量的次生壳单元, 但是柱状层不具有明显的分层现象与始丰石笋蛋相区别.

通过以上对比可见, 本文记述的蛋化石依据圆形的宏观形态, 蛋壳较厚, 蛋壳柱状层可分为 3 层, 且柱状层外层由石笋状次生壳单元组成等特征, 明显区别于已发现和命名的各类蛋化石, 代表一新的

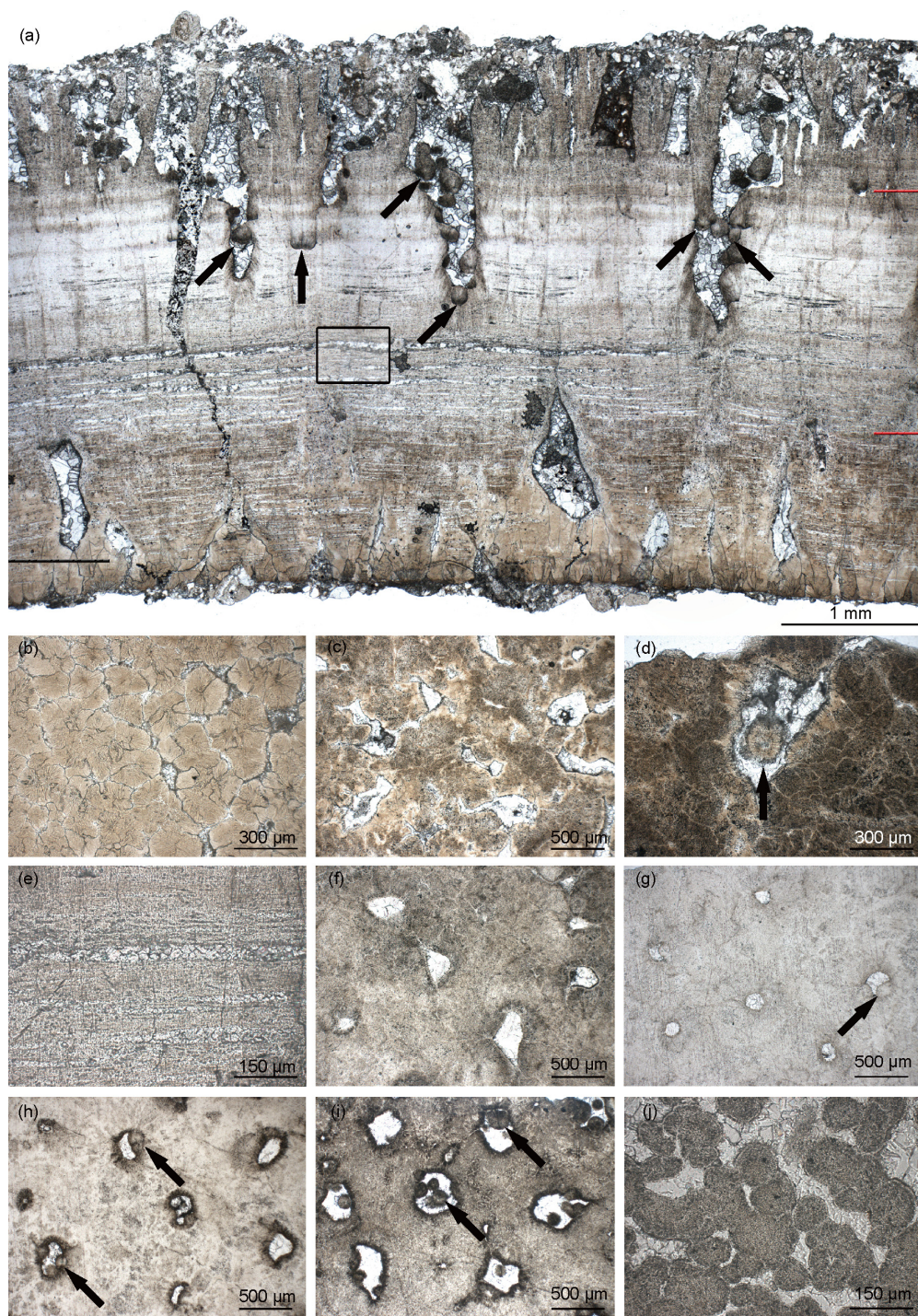


图 3 始丰石笋蛋(新蛋属, 新蛋种) *Stalicoolithus shifengensis* oogen. et oosp. nov. 蛋壳显微结构

(a) 蛋壳径切面, 锥体层非常薄, 锥体排列紧密, 锥体间隙发育, 中间层下部见有多层浅色条带, 外层为大量石笋状次生壳单元组成; 气孔道形状不规则, 黑色线段显示锥体层与柱状层界线, 红色线段显示柱状层内层与中间层, 中间层与外层的界线, 箭头显示气孔中发育的次生壳单元. (b) 锥体层弦切面, 示紧密排列的锥体和少量不规则锥体间隙. (c), (d) 柱状层内层弦切面, 示不规则的气孔, (d) 显示气孔中发育的次生壳单元(箭头所指). (e) 柱状层中间层下部(径切面局部放大, (a)中方框部分) 近平行的浅色条带及其中不规则形方解石晶体. (f)~(h) 柱状层中间层弦切面, 示圆形或椭圆形气孔, 三图对比显示气孔数量先减少, 孔径缩小, 然后气孔数量又增加, 孔径变大, 箭头所指为气孔中发育的次生壳单元. (i)~(j) 柱状层外层弦切面, (i)示气孔中成群聚集的圆形或椭圆形的次生壳单元 (箭头所示), (j)为外层分布的圆形或椭圆形的次生壳单元

蛋化石类型,因而将其命名为始丰石笋蛋(*Stalicoolithus shifengensis* oogen. et oosp. nov.).

珊瑚蛋属(新蛋属) *Coralloidoolithus* oogen. nov.

属名 coralloid-, 拉丁语,意为“珊瑚状的”,表示蛋壳柱状层外层珊瑚状排列的次生壳单元。

属征 见种征。

石嘴湾珊瑚蛋(新蛋属,组合蛋种)

***Coralloidoolithus shizuiwanensis* oogen. et comb. nov.**

Paraspheroolithus shizuiwanensis Fang et al., 1998

Paraspheroolithus cf. *shizuiwanensis* Fang et al., 2000

归入标本 由6枚较完整及3枚残破的蛋化石组成的一不完整蛋窝(TTM2)(图4(a)),以及由5枚较完整及1枚残破的蛋化石组成的一不完整蛋窝(IVPP V16966.1)(图4(e)),1枚较完整及2枚残破的蛋化石(IVPP V16966.2)(图4(c)),1枚较完整的蛋化石(IVPP V16966.3)(图4(b));1枚较完整及2枚残破的蛋化石(IVPP V16966.4)(图4(d)).标本分别保存在中国科学院古脊椎动物与古人类研究所和天台县博物馆。

产地和层位 浙江天台桥下(TTM2),酒厂(IVPP V16966.1~4),上白垩统赤城山组一段。

特征 蛋化石近圆形,长径平均为9.36 cm,形状指数平均为87.50.蛋壳厚度为2.60 mm,蛋壳外表面粗糙,见有不规则状突起.锥体层厚度0.20~

0.25 mm,约占蛋壳厚度1/10;锥体间隙明显,单位面积内锥体的数量为20~24个/mm²;柱状层由内、中、外3层组成,中间层厚度为1.05~1.10 mm,发育多条宽窄不一的棕色条纹;外层由次生壳单元组成,呈珊瑚状排列,单位面积内次生壳单元的数量为35~45个/mm².

描述 TTM2 由大致在同一个水平面上紧密排列的9枚蛋化石组成,其中6枚近乎完整,少量蛋壳缺失,1枚仅保存一半,内为次生方解石充填,另有2枚保存部分蛋壳的印模(图4(a));V16966为不完整蛋窝或单枚蛋化石(图4(b)~(e)),最多由6枚蛋化石组成(V16966.1)(图4(e)),据此推测,珊瑚蛋类的完整蛋窝中蛋化石数量不少于9枚,且蛋化石之间排列紧密。

蛋化石近圆形,长径平均为9.36 cm,赤道直径平均为8.19 cm,形状指数平均约为87.5(表1).蛋壳外表面粗糙,见有不规则突起.蛋壳厚度为1.80~2.60 mm.

蛋壳显微结构显示锥体层和柱状层界线不明显(图5(a)).锥体层薄,厚度为0.20~0.25 mm,约占蛋壳厚度的1/10.锥体紧密排列,发育少量锥体间隙,锥体中的楔体呈放射状.通过锥体层的弦切面观察,锥体呈圆形或椭圆形,单位面积内锥体的数量为

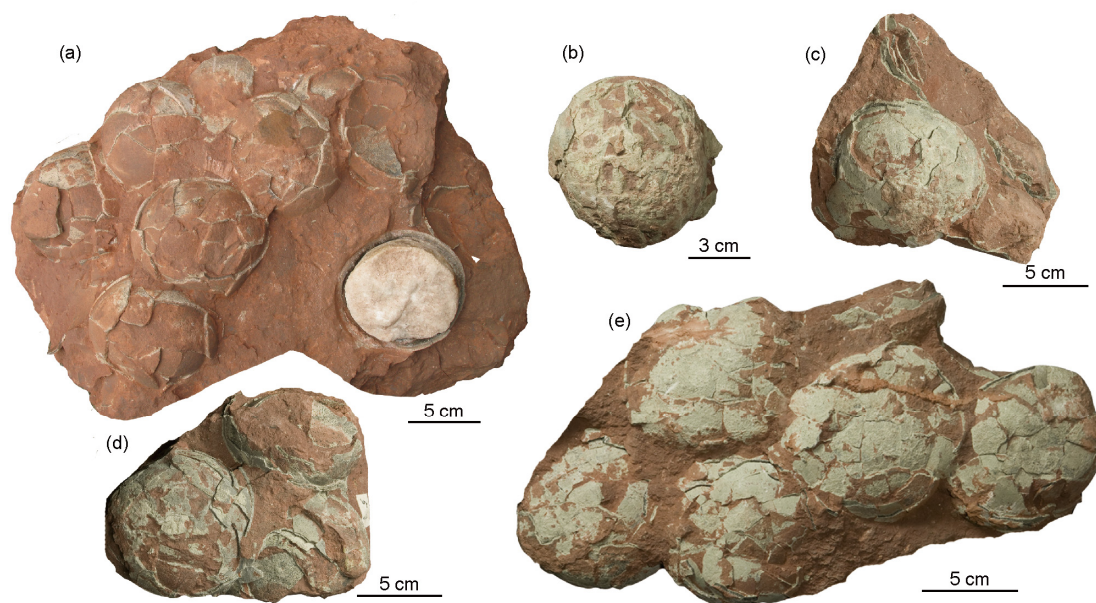


图4 石嘴湾珊瑚蛋(新蛋属,组合蛋种) *Coralloidoolithus shizuiwanensis* oogen. et comb. nov. 归入标本

(a) TTM2, 9枚蛋化石组成的一不完整蛋窝; (b)~(e) IVPP V16966, (b) V16966.3, 1枚较完整蛋化石; (c) V16966.2, 3枚蛋化石, 其中1枚较为完整, 2枚破碎; (d) V16966.4, 3枚蛋化石, 其中1枚较完整, 2枚破碎; (e) V16966.1, 6枚蛋化石组成的一个不完整蛋窝

表 1 石嘴湾珊瑚蛋形态数据

标本编号		长径(cm)	赤道直径(cm)	形状指数	备注
TTM2	1	9.57	8.76	91.60	半枚蛋化石, 蛋化石内部被次生方解石充填 蛋化石排列紧密, 围岩包裹, 赤道直径测量值偏小
	4	8.84	7.26	82.13	
	5	9.63	7.56	78.44	
	6	9.19	6.85	74.52	
V16966.1	1	10.01	8.25	82.42	蛋化石明显被压扁, 测量值稍有偏大
	2	9.98	9.24	92.59	
	3	8.72	8.20	94.04	
	5	10.38	8.84	85.16	
V16966.2	—	8.92	8.56	95.96	1 枚较完整, 2 枚破碎
V16966.3	—	8.74	7.75	88.67	1 枚较完整蛋化石
V16966.4	—	9.00	8.79	97.77	1 枚较完整, 2 枚破碎

20~24 个/mm²(图 5(b)).

柱状层厚度为 2.25~2.40 mm, 可分为内层、中间层和外层(图 5(a)). 内层厚度为 0.75~0.80 mm, 柱体排列较为紧密, 其中具有分布均匀的棕色条纹. 通过内层中部的弦切面观察, 气孔呈圆形或椭圆形或不规则形, 孔径为 0.08~0.30 mm, 分布不均匀, 在这些气孔中发育少量次生壳单元(图 5(c)).

中间层厚度为 1.05~1.10 mm, 柱体排列非常紧密, 可见有多条宽窄不一的棕色条带(图 5(a)). 通过中间层的弦切面观察, 气孔呈圆形或椭圆形, 中间层下部气孔数量减少, 孔径为 0.06~0.14 mm(图 5(d)), 中间层上部气孔数量增多, 并且孔径增大为 0.10~0.34 mm, 部分气孔中发育次生壳单元, 有些气孔被次生壳单元填充近于封闭(图 5(e)).

外层厚度为 0.55~0.60 mm, 发育很多呈珊瑚状排列的次生壳单元, 相互间界线清楚(图 5(a)). 通过外层的弦切面观察, 次生壳单元呈圆形或椭圆形, 分布不均匀, 直径为 0.06~0.20 mm, 单位面积内壳单元的数量为 35~45 个/mm²(图 5(g)).

蛋壳气孔呈管状(图 5), 通过蛋壳不同位置的弦切面观察, 发现并非所有的气孔都贯穿整个蛋壳, 在柱状层的中间层部分气孔缩小或封闭, 在中间层的上部形成新的气孔直达蛋壳外表面.

比较与讨论 与始丰石笋蛋相比, 石嘴湾珊瑚蛋的形状和大小较为接近, 但其蛋壳较薄, 柱状层各层厚度也较小, 锥体间隙非常发育, 内层气孔呈圆形, 中间层次生壳单元较少, 外层次生壳单元密度小等区别于始丰石笋蛋(表 2). 与已知其他类型恐龙蛋化石的对比在前面已有详细的讨论, 在此不再赘述.

发现于河南西峡盆地的石嘴湾副圆形蛋

(*Paraspheroolithus shizuiwanensis*)^[21](参见方晓思等人^[21], 图版 X VII, 图 5)和浙江天台盆地的石嘴湾副圆形蛋相似种(*Paraspheroolithus cf. shizuiwanensis*)^[6,7](参见方晓思等人^[7], 图版 II -3)蛋壳显微结构特征都与石嘴湾珊瑚蛋相似, 尤其是其蛋壳柱状层上部结构特征非常类似于珊瑚蛋, 具有珊瑚状排列的次生壳单元, 但不同于副圆形蛋类蛋壳显微结构, 为了区别其他副圆形蛋类和已知的蛋属, 因此建立新蛋属——珊瑚蛋属(*Coralloolithus* oogen. nov.), 仍保留其种名, 这一蛋种组合成为石嘴湾珊瑚蛋(*Coralloolithus shizuiwanensis* oogen. et comb. nov.).

通过进一步的宏观形态和蛋壳显微结构对比, 浙江天台盆地发现的赤城山长形蛋(*Elongatoolithus chichengshanensis*)(参见方晓思等人^[7], 图版 I -6~7)并不能归入长形蛋属^[3], 虽然原文献描述其蛋化石形态为长形, 但由于蛋化石不完整, 无法进行判断, 由所附的图版看其蛋壳显微结构与石嘴湾珊瑚蛋较为相似, 只是其蛋壳较薄, 仅为 1.2~1.5 mm, 与石嘴湾珊瑚蛋相区别, 是否为珊瑚蛋类还有待进一步研究来确认.

此外, 蒙古戈壁具有裂隙管状气孔的蛋化石^[22]和归入树枝蛋类的 *Dendroolithus microporosus*^[23,24], 以及韩国全罗南道上白垩统的 *Spheroolithus oosp.*^[25]都具有与石嘴湾珊瑚蛋较为近似的蛋壳显微结构特征, 这些蛋化石都应归入珊瑚蛋属, 而非树枝蛋属和圆形蛋属.

广东南雄盆地上白垩统坪岭组发现的艾氏始兴蛋(*Shixingoolithus erbeni*)^[26]具有与始丰石笋蛋和石嘴湾珊瑚蛋相似的蛋壳显微结构特征, 此外其柱状层外层次生壳单元不像后二者那么发育, 并且其蛋

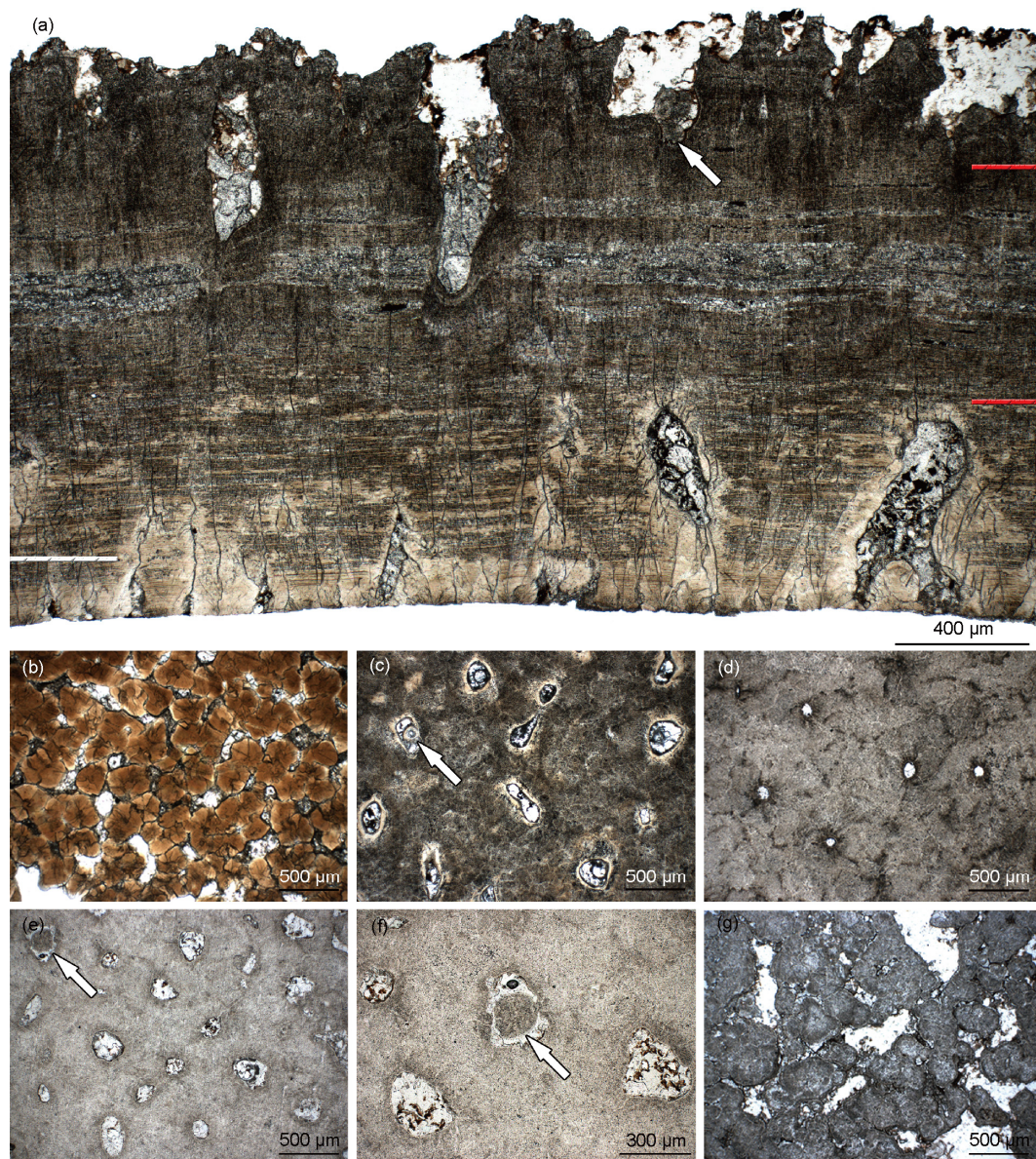


图5 石嘴湾珊瑚蛋(新蛋属, 组合蛋种) *Coralloidoolithus shizuiwanensis* oogen. et comb. nov. 蛋壳显微结构

(a) 蛋壳径切面, 箭头所指为柱状层外层气孔中发育的珊瑚状排列的次生壳单元, 白色线段显示锥体层与柱状层界线, 红色线段显示柱状层内层与中间层, 中间层与外层的界线; (b) 锥体层弦切面, 示圆形或椭圆形锥体, 锥体间隙明显; (c) 内层中部弦切面, 示圆形、椭圆形和不规则形的气孔, 箭头所指为次生壳单元; (d) 中间层弦切面(距蛋壳外表面 1.35 mm), 可见气孔孔径缩小, 数量减少; (e), (f) 柱状层上部弦切面(距蛋壳外表面 0.95 mm), 示气孔数量增加, 孔径增大, 箭头所指为气孔中发育的次生壳单元; (f), (e)中次生壳单元放大; (g) 近蛋壳外表面弦切面, 示不规则的气孔和成群聚集的次生壳单元

壳厚度为 2.3~2.6 mm, 与石嘴湾珊瑚蛋相当, 但是其蛋化石长径平均为 12.5 cm, 锥体层约占蛋壳厚度的 1/4, 与后者明显区别。为了进一步对比与二者的区别, 我们重新制作了艾氏始兴蛋的蛋壳显微切片, 在这些切片中也观察到了气孔中发育的次生壳单元, 因而艾氏始兴蛋也应归于石笋蛋科。

河南西峡盆地上白垩统桑坪组中发现的桑坪椭圆形蛋(*Ovaloolithus sangpingensis*)^[21] (参见方晓思等人^[21], 图版X VII, 图 1~4), 浙川盆地上白垩统马家村组发现的二连副圆形蛋(相似种)(*Paraspheroolithus* cf. *irenensis*)^[27] (参见赵宏和赵资奎^[22], 图版 II, 图 2), 广东南雄盆地上白垩统园圃组发现的下坪披针蛋

表 2 石嘴湾珊瑚蛋与始丰石笋蛋主要特征对比

主要特征	<i>C. shizuiwanensis</i>	<i>S. shifengensis</i>
蛋化石形状指数	81.74	93.19
蛋壳厚度(mm)	1.80~2.60	3.90~4.00
锥体层厚度(mm)	0.18~0.20	0.20~0.25
内层厚度(mm)	0.75~0.80	1.00~1.10
柱状层 中间厚度(mm)	1.05~1.10	1.60~1.70
外层厚度(mm)	0.55~0.60	1.00~1.10
锥体密度(个/mm ²)	20~24	24~26
柱状层外层次生壳单元密度(个/mm ²)	35~45	80~100

(*Lanceoololithus xiapingensis*)^[28] (参见方晓思等人^[23], 图 6, 图 13a) 等都具有与艾氏始兴蛋相同的蛋壳显微结构, 属于艾氏始兴蛋的同物异名.

由以上对比发现, 始丰石笋蛋、石嘴湾珊瑚蛋和艾氏始兴蛋共同具有一些区别于已知其他蛋类的形态和蛋壳显微结构特征, 如蛋化石圆形或近圆形, 个体较小, 蛋壳厚度较大, 蛋壳锥体层非常薄, 柱状层可分为内层、中间层和外层 3 层结构, 柱状层外层由大量的石笋状或珊瑚状次生壳单元组成, 以及管状不规则的气孔, 其中发育次生的壳单元等, 代表了一新的蛋科, 命名为石笋蛋科(*Stalicoolithidae* oofam. nov.).

2 石笋蛋类的蛋壳形成机理

蛋壳是在母体的输卵管中形成的, 根据解剖学和生理学的研究, 现生鸟类和爬行类输卵管的构造和生理功能明显不同, 它们形成蛋壳的生理机制也有本质上的差别^[29~32], 这也可以从鸟类和爬行类不同的蛋壳结构模式上反映出来^[33,34]. Zhao^[14,35]在讨论白垩纪恐龙蛋壳结构的演化趋势时, 根据壳单元的形态特征及其排列方式, 把不同类群恐龙蛋壳分为两类组织结构模式, 并讨论了这两类蛋壳组织结构模式的形成机理: 一类是以长形蛋类、棱柱形蛋类和椭圆形蛋类为代表的蛋壳组织结构模式, 与鸟类蛋壳的基本相似, 表明这些类型的恐龙蛋壳在输卵管中形成的过程与鸟类的基本相似, 即先形成卵壳膜, 然后产生锥体层和柱状层; 另一类由网形蛋类、蜂窝蛋类及树枝蛋类为代表的蛋壳组织结构, 与鸟类和现生爬行类的都不同, 其蛋壳由排列松散的壳单元构架成网状或蜂窝状结构. 这些类型的恐龙蛋壳形成过程中, 卵壳膜纤维和壳单元同时分泌, 随着蛋壳

的生成, 新的壳单元重复形成, 结果这些壳单元架构成网状或蜂窝状结构.

蛋壳主要功能是保护卵不受外力的损伤, 限制卵内水分的蒸发, 保证胚胎发育时呼吸气体的交换以及孵化后期幼雏能够破壳而出^[36]. 因此, 蛋壳的显微结构特征不仅具有非常重要的生物学意义, 同时也可以充分反映蛋壳形成的机制. 现生鸟类的蛋壳形成非常快, 例如鸡蛋壳形成大约需要 20 小时^[37].

石笋蛋类蛋壳独特的显微结构特征, 说明其蛋壳的形成机制与早期发现的恐龙蛋类型之间有着明显的差异, 同时又有着一定的联系, 这将为进一步讨论包括恐龙蛋在内的羊膜卵钙质蛋壳的形成与演化提供更多的借鉴.

石笋蛋类蛋壳中大量发育的次生壳单元说明在蛋壳形成的过程中, 卵壳膜纤维和钙质壳单元是同时分泌形成的, 这一形成机制与网形蛋类、蜂窝蛋类等相似, 但是, 其紧密排列的壳单元又明显地不同于以上这些类型, 而与长形蛋类、棱柱形蛋类和椭圆形蛋类等相似, 这可能是蛋壳演化过程中的一种趋同现象.

据此, 可以认为石笋蛋类的蛋壳形成过程主要包括 3 个阶段: (1) 蛋壳形成初期, 输卵管首先分泌大量的卵壳膜纤维, 在这些纤维聚合处形成一些排列较为紧密的晶核中心, 成为钙质壳单元生长的起点; (2) 随着壳单元的生长, 卵壳膜纤维也同时分泌, 不过在蛋壳的中部, 壳单元排列较为紧密, 只是在气孔中卵壳膜纤维聚合形成新的晶核中心, 发育次生的壳单元; (3) 蛋壳形成后期, 输卵管分泌大量的卵壳膜纤维形成新的晶核中心, 发育大量的次生壳单元.

由此可见石笋蛋类的蛋壳显微结构明显区别于其他类型的蛋化石, 充分反映了其蛋壳形成机制的独特性. 新的蛋壳形成模式将为探讨恐龙类蛋壳的形成机制提供更多的借鉴与参考, 同时也为探讨羊膜卵卵壳的形成与演化提供资料.

3 结论

浙江天台盆地赤城山组一段发现的新的圆形或近圆形的个体较小的恐龙蛋化石, 主要依据蛋壳柱状层由内层、中间层和外层 3 层结构组成, 其外层发育石笋状或珊瑚状排列的次生壳单元等蛋壳显微结构明显区别于已知的各种蛋化石类型, 据此建立了 2 个新的蛋属, 1 个新蛋种和 1 个组合蛋种: 始丰石笋

蛋(新蛋属, 新蛋种)(*Stalicoolithus shifengensis* oogen. et oosp. nov.)和石嘴湾珊瑚蛋(新蛋属, 组合蛋种)(*Coralloidoolithus shizuiwanensis* oogen. et comb. nov.). 这两种蛋化石与发现于广东南雄的艾氏始兴蛋(*Shixingoolithus erbeni*)共同代表一类新的蛋化石

类型, 据此建立一个新的蛋科——石笋蛋科(新蛋科)(*Stalicoolithidae* oofam. nov.).

石笋蛋类具有非常特殊的蛋壳显微结构特征, 代表了一种新的蛋壳形成模式, 为进一步探讨蛋壳的形成与演化提供了更多的资料.

致谢 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所高伟拍摄了化石的照片, 张蜀康和蒋顺兴参加部分野外工作, 并参与了蛋壳组织学切片的制作. 浙江天台县博物馆张健、王桂凤和浙江自然博物馆赵丽君等给予了大力支持和帮助, 在此一并表示衷心的感谢.

参考文献

- Wang X L, Wang Q, Jiang S X, et al. Dinosaur egg faunas of the Upper Cretaceous terrestrial red beds of China and their stratigraphical significance. *J Stratig*, 2012, 36: 400–416
- 王强, 赵资奎, 汪筱林, 等. 浙江天台盆地晚白垩世巨型长形蛋科一新属及巨型长形蛋科的分类订正. *古生物学报*, 2010, 49: 73–86
- 王强, 汪筱林, 赵资奎, 等. 浙江天台盆地上白垩统赤城山组长形蛋科一新蛋属. *古脊椎动物学报*, 2010, 48: 111–118
- Wang Q, Zhao Z K, Wang X L, et al. New ootypes of dinosaur eggs from the Late Cretaceous in Tiantai Basin, Zhejiang Province, China. *Vert Palasiat*, 2011, 49: 446–449
- 张蜀康. 中国白垩纪蜂窝蛋化石的分类订正. *古脊椎动物学报*, 2010, 48: 203–219
- 方晓思, 王耀忠, 蒋严根. 浙江天台晚白垩世蛋化石生物地层研究. *地质论评*, 2000, 46: 105–112
- 方晓思, 卢立伍, 蒋严根, 等. 浙江天台盆地蛋化石与恐龙的绝灭. *地质通报*, 2003, 22: 512–520
- Jin X S, Azuma Y, Jackson F D, et al. Giant dinosaur eggs from the Tiantai basin, Zhejiang Province, China. *Can J Earth Sci*, 2007, 44: 81–87
- 钱迈平, 姜杨, 陈荣, 等. 浙江天台晚白垩世伤齿龙(trodontids)蛋化石的新发现. *古生物学报*, 2008, 47: 248–255
- Jackson F D, Jin X S, Varricchio D J, et al. The first in situ turtle clutch from the Cretaceous Tiantai Basin, Zhejiang Province, China. *J Vert Pal*, 2008, 28: 319–325
- Zheng W J, Jin X S, Shibata M, et al. A new ornithischian dinosaur from the Cretaceous Liangtoutang Formation of Tiantai, Zhejiang Province, China. *Cret Res*, 2012, 34: 208–219
- 赵资奎. 广东南雄恐龙蛋化石的显微结构(一)——兼论恐龙蛋化石的分类问题. *古脊椎动物学报*, 1975, 13: 105–117
- 赵资奎, 李荣. 内蒙古巴音满都呼晚白垩世棱齿龙蛋化石的发现. *古脊椎动物学报*, 1993, 31: 77–84
- Zhao Z K. Dinosaur eggs in China: On the structure and evolution of eggshells. In: Carpenter K, Hirsch K F, Horner J R, eds. *Dinosaur Eggs and Babies*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 184–203
- 刘金远, 赵资奎. 山东莱阳晚白垩世恐蛋化石一新类型. *古脊椎动物学报*, 2004, 42: 166–170
- 王强, 管淑芹, 金利勇, 等. 吉林省公主岭早白垩世泉头组网形蛋(*Dictyoolithus*)一新蛋种. *吉林大学学报(地球科学版)*, 2006, 36: 153–157
- 赵资奎, 黎作聪. 湖北安陆新的恐龙蛋类型的发现及其意义. *古脊椎动物学报*, 1988, 26: 107–115
- 曾德敏, 张金鉴. 湖南洞庭盆地西部的恐龙蛋化石. *古脊椎动物学报*, 1979, 17: 131–136
- 赵资奎. 我国恐蛋化石研究的进展. 见: 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 南京地质古生物研究所, 编. 华南中、新生代红层——广东南雄“华南白垩纪-早第三纪红层现场会议”论文选集. 北京: 科学出版社, 1979. 330–340
- 张蜀康, 王强. 记新疆吐鲁番盆地椭圆形蛋类一新种. *古脊椎动物学报*, 2010, 48: 71–75
- 方晓思, 卢立伍, 程政武, 等. 河南西峡白垩纪蛋化石. 北京: 地质出版社, 1998. 146
- Sochava A V. Dinosaur eggs from the Upper Cretaceous of the Gobi desert. *Paleontol J*, 1969, 4: 517–527
- Mikhailov K E. Theropod and protoceratopsian dinosaur eggs from the Cretaceous of Mongolia and Kazakhstan. *Paleontol J*, 1994, 28: 101–120
- Mikhailov K E. Fossil and recent eggshell in amniotic vertebrates: Fine structure, comparative morphology and classification. *Spec Pap Palaeontol*, 1997, 56: 1–80
- Huh M, Zelenitsky D. Rich dinosaur nesting site from the Cretaceous of Bosung County, Chullanam-Do Province, South Korea. *J Vert Pal*, 2002, 22: 716–718

- 26 赵资奎, 叶捷, 李华梅, 等. 广东省南雄盆地白垩系-第三系交界恐龙绝灭问题. 古脊椎动物学报, 1991, 29: 1-20
- 27 赵宏, 赵资奎. 河南淅川盆地的恐龙蛋. 古脊椎动物学报, 1998, 36: 282-296
- 28 方晓思, 李佩贤, 张志军, 等. 广东南雄白垩系及恐龙蛋到鸟蛋演化研究. 地球学报, 2009, 30: 167-186
- 29 Simkiss K. The structure and formation of the shell and shellmembranes. In: Carter T C, ed. Egg Quality/ A study of the Hen's Egg. British Egg Marketing Board Symposium, 1968, 4: 3-25
- 30 Taylor T G. How an eggshell is made? In: Wessells N K, ed. Vertebrate Structures and Functions. San Francisco: Ferrman, 1974. 371-377
- 31 Creger C R, Phillips H, Scott J T. Formation of eggshell. Poultry Sci, 1976, 55: 1717-1723
- 32 Packard M J, Michael B T, Kenneth N G, et al. Aspects of shell formation in eggs of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*. J Morph, 1988, 197: 147-157
- 33 Erben H K. Ultrastrukturen und Mineralisation rezenter und fossiler Eischalen bei Vögeln und Reptilien. Biomineralisation, 1970, 1: 1-66
- 34 Hirsch K F, Packard M J. Review of fossil eggs and their shell structure. Scan Miosc, 1987, 1: 383-400
- 35 Zhao Z K. Structure, formation and evolutionary trends of dinosaur eggshells. In: Kobayashi H, Mutvei H, Sahni A, eds. Structure, Formation and Evolution of Fossil Hard Tissues. Tokyo: Tokai University Press, 1993. 195-212
- 36 赵资奎, 马和中, 杨勇琪. 恐龙蛋壳的生物力学性质(I)——在外力作用下恐龙蛋壳的应力分析. 古脊椎动物学报, 1994, 32: 98-106
- 37 Romanoff A L, Romanoff A J. The Avian Egg. New York: John Wiley Sons, Inc, 1949. 175-255