doi:10.12097/j.issn.1671-2552.2023.10.007

贵州中三叠世拉丁期兴义动物群云贵龙属一新 材料头骨特征

鲁昊¹,周敏^{2,3*},付宛璐²,柴珺⁴ LU Hao¹, ZHOU Min^{2,3*}, FU Wanlu², CHAI Jun⁴

1.北京师范大学历史学院,北京 100875;

2.北京大学地球与空间科学学院,北京 100871;

3.北京大学地质博物馆,北京 100871;

4.北京大学考古文博学院,北京 100871

1. School of History, Beijing Normal University, Beijing 100875, China;

2. School of Earth and Space Science, Peking University, Beijing 100871, China;

3. Geological Museum of Peking University, Beijing 100871, China;

4. School of Archaeology and Museology, Beijing 100871, China

摘要:产自欧洲、北美洲和中国三叠纪的纯信龙次亚目,是连接鳍龙类"干群"和"冠群"的关键分子,也是探讨侏罗纪—白垩纪 "冠群"蛇颈龙类起源和早期演化的关键环节类群。李氏云贵龙是中国华南地区发现的纯信龙次亚目中较原始的属种,也是 目前发现保存最完好、数量最多的纯信龙类,但对其头骨骨骼形态学的认识依然存在不足。贵州兴义中三叠世拉丁期法郎组 竹杆坡段中新发现的一件云贵龙完整头骨化石补充了云贵龙的骨骼学信息,如额骨未愈合、枕部存在开放空间等。经详细比 较,新材料可能代表了目前发现的5件李氏云贵龙标本中体长最大的个体,推断额骨未愈合这一特征为云贵龙特有的鉴定特 征,而非个体成年与否的判断依据。新材料显示,云贵龙的鳞状骨没有后内侧支,存在开放式枕部,同蛇颈龙类相似,指示了 三叠纪纯信龙类同蛇颈龙类密切的亲缘关系。

关键词:中三叠世;纯信龙次亚目;云贵龙属;贵州 中图分类号:P534.51;Q915.2 文献标志码:A 文章编号:1671-2552(2023)10-1696-10

Lu H, Zhou M, Fu W L, Chai J. The cranial characters of a new specimen of *Yunguisaurus* from Middle Triassic Ladinian Xingyi fauna, Guizhou. *Geological Bulletin of China*, 2023, 42(10):1696-1705

Abstract: The Triassic Pistosauroidea from Europe, North America and China is the key to link the "stem-group" and "crown-group" Sauropterygia, and is important to reveal the origin and the early evolution of Jurassic-Cretaceous "crown-group" Sauropterygia, *Plesiosaurus. Yunguisaurus* is one of the most primitive genera of Pistosauroidea discovered in South China, with the most well-preserved specimens. However, the cranial osteology of *Yunguisaurus* is still lack of understanding. A new material of *Yunguisaurus*, excavated from the Zhuganpo Member(Ladinian) of Falang Formation, Xingyi Fauna in Guizhou Province, provides new detailed cranial information,

收稿日期:2021-03-10;修订日期:2021-11-12

资助项目:国家自然科学基金国际(地区)合作与交流项目《中生代海生爬行动物三叠纪起源和第一次辐射及其演化-迁移模式研究》(批 准号:41920104001)、国家重点研发计划《自然遗产价值评估与潜力区筛选》(编号:2016YFC0503301)、贵州省科技支撑计划项 目(编号:2904【2016】)、北京市科技专项-科学技术普及专项《2.48亿年巢湖龙海洋群落及研究过程的VR复原和科学展览》 (编号:Z1711100033000)、人才培养共建项目-资源共享类项目-北京高校博物馆联盟建设(体制改革项目)-地质博物馆、现 代古生物学和地层学国家重点实验室开放课题基金《XRF 微区面扫技术在分析三叠纪海生爬行动物化石埋藏环境中的应用》 (编号:213102)

作者简介:鲁昊(1985-),男,博士,讲师,从事科技考古、自然与文化遗产保护研究。E-mail:luchengze@bnu.edu.cn

*通信作者:周敏(1988-),女,工程师,古生物学与地层学专业。E-mail:minzhou@pku.edu.cn

such as the unfused frontals and the existence of an open space in the occipital region.Detailed comparison shows that the new material is the longest one among the five specimens of *Yunguisaurus* reported so far, indicating the unfused frontals should be a diagnosis of *Yunguisaurus*, rather than an ontogenic difference. There is no inner-posterior branch in squamosal of this new material, forming an open occipital part, which is similar to that of *Plesiosaurus*, indicating a close relationship with this genus.

Key words: Middle Triassic; Pistosauroidea; Yunguisaurus; Guizhou Province

纯信龙类是繁盛于侏罗纪和白垩纪蛇颈龙的 姐妹群,该类群的研究对于探讨蛇颈龙的起源和早 期演化有重要意义。云贵龙属(Yunguisaurus)为纯信 龙次亚目中较原始的分类单元,是鳍龙超目演化谱 系树上的重要环节(图1)。国外对纯信龙次亚目 (纯信龙类)的研究已有逾百年历史,欧洲和北美洲 地区纯信龙类有效命名5个属,分别是:①产自北美 下三叠统上部的 Corosaurus,保存部分主要为头骨, 头后骨骼不完整(Rieppel,1998a);②欧洲中部中三 叠统安尼阶下部地层中的 Cymatosaurus,该属共包含 4 个种,分别是 C.fridericianus、C.minor、C.multidentatus、 C.latifrons,其头骨均较破碎,头后骨骼零星保存 (Rieppel, 1997; Rieppel et al., 1998; Sander et al., 2014);③德国中三叠统安尼阶壳灰岩中的 Pistosaurus、P. Longaevus 和 P. grandaevus 均只保存了头 骨及部分零散的头后骨骼,其中 P.grandaevus 正模标 本头骨已丢失(Meyer,1839;Rieppel,1997;1998b); ④北美中三叠统安尼阶上部地层中的 Augustasaurus, 具有典型的纯信龙类特征,如明显的矢状嵴、顶孔 位置前移等;⑤产自意大利上三叠统卡尼阶的 Bobosaurus,头骨未保存,头后骨骼保存较好,是目前 发现时代最晚的纯信龙类(Fabbri et al.,2014)。其 中,Cymatosaurus 和 Corosaurus 因保存状况差,具有明 显的幻龙特征,分类位置存在争议。

中国的纯信龙类发现较晚,目前有效命名 4 个 属种,分别为:①发现自广西武鸣下三叠统奥伦尼 克阶的东方广西龙(Kwangsissaurus orientalis Young, 1959),其标本保存较差,最初被归入幻龙类, Rieppel(1999)再研究后将其归入纯信龙类;②产自 贵州兴义中三叠统法郎组竹杆坡段的短吻王龙 (Wangosaurus brevirostris, Ma et al., 2015),既具有明显 的幻龙类特征,同时也具有一些典型的蛇颈龙类特



Fig. 1 The phylogenetic relationships among sauropterygians

征,谱系分析表明,其位于纯信龙次亚目最基部位 置;③产自贵州清镇中三叠统拉丁阶的宋氏清镇龙 (Chinchenia sungi Young, 1965),其标本保存非常破 碎,最初被归入幻龙类,Rieppel(1999)将其归入纯 信龙类;④产自云贵地区中三叠统拉丁阶的李氏云 贵龙(Yunguisaurus liae, Cheng et al., 2006), 其模式标 本保存完整。近10年来,前人陆续报道了3件近完 整的云贵龙标本,认为根据部分骨骼学特征,如额 骨是否愈合、背椎和部分颈椎的神经弓是否自椎体 脱离、肱骨和股骨的近端关节内凹程度、是否形成 骨骺,可将3件标本分为成年个体和未成年个体,同 时认为个体发育是造成上述研究标本形态学差异 的主要原因(Zhao et al., 2008; Sato et al., 2010; 2014; Shang et al., 2017; Wang et al., 2020)。此外, 仅保存一对后肢的绿荫顶效龙(Dingxiaosaurus luyinensis, Liu et al., 2002) 标本因缺乏有效鉴定特 征,前人通过骨骼解剖学比较,认为绿荫顶效龙可 能为纯信龙类,且可能为李氏云贵龙的前肢,绿荫 顶效龙非有效命名(李锦玲等,2002; Cheng et al., 2006; Sato et al., 2010; 马乐天等, 2014; Ma et al., 2015; Wang et al., 2020) 。

1 研究材料和方法

研究标本 GMPKU-P-1528 由北京大学地球与 空间科学学院(北京大学地质博物馆)联合兴义市 政府及自然资源部门,通过大规模系统性发掘,采 集自贵州兴义市乌沙镇泥麦古剖面(图2)。其产出 层位为中三叠统拉丁阶法郎组竹杆坡段第37 自然 层(图3),岩性为黑灰色板状纹层状泥质灰岩,时代 为中三叠世拉丁期晚期。标本现保存于北京大学 地质博物馆。

对比标本为目前已报道的 4 件云贵龙标本: ①模式标本 NMNS 004529/F003862,保存于中国台 北自然科学博物馆;②编号为 ZMNH M8738 的标 本,保存于浙江自然博物馆;③编号为 IVPP V 14993 的标本,保存于中国科学院古脊椎动物与古 人类研究所;④编号为 XNGM XY-2013-R1 的标 本,保存于兴义国家地质公园博物馆。对比数据来 自实际测量和文献采集。新材料和 XNGM XY-2013-R1 产自同一层位。

2 古生物学特征

爬行纲 Class Reptilia Linnaeus, 1758

双孔亚纲 Subclass Diapsida Osborn, 1903

鳍龙超目 Superorder Sauropterygia Owen,

1860

纯信龙次亚目 Infraorder Pistosauroidea Baur,1887-90

云贵龙属 Yunguisaurus Cheng et al.,

2006

模式种:Yunguisaurus liae Cheng et al.,2006

正型标本:NMNS 004529/F003862;标本背视 保存,基本完整,缺少部分尾椎和远端指(趾)节 (Cheng et al.,2006;Sato et al.,2010)。

参考标本:ZMNH M8738,近完整腹视保存, 右前肢略微损坏,尾部末端缺失,身长为正型标本 的1.7倍(Zhao et al.,2008);IVPP V 14993,分两 部分保存,头骨和颈椎及部分肩带为一部分,腰带 和尾椎为另一部分,中间脊椎有缺失,整体大小同 正型标本类似(Shang et al.,2017)。XNGM XY-2013-R1 基本保存完整,颈椎和尾椎有部分保存, 前后肢部分指(趾)节有缺失(Wang et al.,2020); GMPKU-P-1528,为一完整的头骨标本,呈背侧 视保存。

产地及层位:贵州兴义和云南富源,中三叠统 拉丁阶法郎组竹杆坡段。

鉴定特征:吻部伸长;具细长的牙齿,至少6枚 前颌齿;间翼骨腔狭窄,前部扩展;副蝶骨向前延 伸;顶孔位于额骨/顶骨缝合线处;存在鼻骨;颞区 存在一纵脊;矢状嵴明显;顶骨平台后缘缺失鳞状 骨突;下颌愈合部较长;具明显的冠状突;成年个体 中吻部和下颌骨收缩;约50节颈椎;锁骨马鞍状;肩 胛骨无腹侧板;肩胛骨背侧突轻微加宽;乌喙骨在 两关节窝之间无加厚;耻骨半圆形;髂骨长杆状;肱 骨细长;尺骨呈哑铃状;成年个体具11枚腕骨、8枚 跗骨;前肢存在多指节现象(Cheng et al.,2006;Sato et al.,2010)。

3 云贵龙新材料(GMPKU-P-1528)解剖学 特征描述

研究标本 GMPKU-P-1528 头骨为左背侧视出 露(图 4),近立体保存完好,骨缝清晰,长 238 mm (吻端-鳞状骨后缘,表 1),略大于 ZMNH M8738 的头骨保存长度(218 mm)(Zhao et al.,2008;Sato et al.,2014),推测此标本所代表的个体从吻端至尾 端全长应不小于 4.3 m,在目前所报道的云贵龙材 料中个体最大。新材料因具有以下鉴定特征而被 归入云贵龙属:吻部伸长;具细长的牙齿,前颌骨具

獠牙,至少6枚前颌齿;鼻骨存在;顶孔位置在顶骨 和额骨之间;具锋利的矢状嵴;颞骨棒上存在纵脊; 鳞状骨在顶骨平台的后缘未形成鳞状骨突。





图 2 兴义动物群地理位置(a)与泥麦古剖面照片(b)(据 Lu et al., 2017 修改) Fig. 2 Location of the Xingyi Fauna(a) and the photo of Nimaigu section(b)



图 3 贵州兴义乌沙泥麦古剖面地层柱状图(菊石带划分据 Zou et al., 2015 修改) Fig. 3 The stratigraphic column of Nimaigu section, Wusha, Xingyi, Guizhou Province

Г







a —angular 隅骨; ar —articular 关节骨; axc —centrum of axis 枢椎; axna —neural arch of axis 枢椎神经弓; d —dentary 齿骨; en —external naris 外鼻孔; fr frontal 额骨; j —jugal 颧骨; mx —maxilla 上颌骨; n —nasal 鼻骨; p —parietal 顶 骨; pf —pineal foramen 顶孔; prf —prefrontal 前额骨; pm —premaxilla 前颌骨; pof —postfrontal 后额骨; po —postorbital 后眶骨; q —quadrate 方骨; pt pterygoid 翼骨; sa —surangular 上隅骨; sq —squamosal 鳞状骨

前颌骨:成对,中线清晰可见,前缘钝圆,向后 渐宽。前颌骨同上颌骨于外鼻孔前缘接触缝合,缝 合线明显,呈小锯齿状,自外鼻孔前缘向前腹侧延 伸,整体骨缝呈"V"字形凹槽状。前颌骨具明显的 后突,自两侧外鼻孔背缘,沿头骨中线,向后延伸至 眼眶前缘,同额骨接触,由于保存原因,后突与额骨 的接触关系不能准确识别,右侧前颌骨后突,延伸 至眼眶前 1/3 处,呈尖三角形嵌入额骨中部,前颌骨 的后突明显增厚,后突的腹缘同鼻骨的背缘接触。 前颌骨具明显獠牙,因保存原因,具体数目不清,根 据齿根判断,单侧不少于4颗。

表 1 云贵龙新材料(GMPKU-P-1528) 头骨测量数据 Table 1 Measurements of the skull of the new

specimen (GMPKU-P-1528)

长度/mm
238
254
80
107
147.9
45.8
11
32.9
32.8
103
8.3/8.5
5.5/5.2
83/83.7
35/18
15.8

上领骨: 左侧上领骨背侧视出露完 好,前缘与前领骨接触, 其背缘形成外鼻 孔腹缘, 背缘的中部同鼻骨接触, 缝合线 平直, 背缘的后端同前颌骨的后突接触。 上颌骨后缘呈近 C 形向后延伸, 后缘的前 1/3 与前额骨接触。上颌骨构成眼眶的前 腹侧缘。上颌骨与颧骨于眼眶腹缘中部 接触, 缝合线平直, 向后延伸至上颞孔前 缘。具上颌齿, 前部齿保存较好, 后部保

存一颗大獠牙,獠牙之前有 3 颗上颌齿,齿式为 3+ 1,同 IVPP V 14993 齿式一致。獠牙之后的上颌齿 均较小。模式标本 NMNS 004529/F003862 与 ZMNH M8738 因背腹保存,上颌齿不能准确识别 (Cheng et al., 2006; Sato et al., 2006; 2014)。 XNGM XY-2013-R1 侧视保存,上颌齿保存完好, 齿式为 3+2,3 颗獠牙之前有 2 颗小的圆锥状上颌 齿,3 颗獠牙接触紧密,与新材料差异明显(Wang et al., 2020)。

鼻骨:成对,较小,呈纺锤状,左侧鼻骨与其他 骨块的缝合线清晰,鼻骨的背缘同前颌骨的后突接 触,自外鼻孔的背侧前缘,与腹缘相接,形成前突, 向后延伸至外鼻孔与眼眶的中间位置。鼻骨腹缘的前部形成外鼻孔的背缘,后半部分与上颌骨缝合,向后逐渐变窄,同背缘相接形成后突。外鼻孔 呈椭圆状,长轴方向自前腹侧至后背侧,测量数据 见表1。

前额骨:较小,右侧前额骨由于挤压原因,与上 颌骨的缝合线无法准确辨识,左侧出露完整,前缘 整体呈扇形,前背缘与鼻骨后突和前颌骨后突接 触,前腹缘与上颌骨缝合,骨缝外凸。后缘构成眼 眶的前内侧缘和眼眶前缘,前额骨具一个小的后 突,与额骨接触。

额骨:成对,中间缝合线明显,未愈合,呈长条状,其前缘断裂,因此与前颌骨的缝合线不能准确 识别,根据右侧前颌骨尖三角形后突,可大致判断 额骨的前缘呈"V"字形。额骨的前外侧突与前额骨 接触。额骨腹缘构成眼眶背缘。额骨后外侧缘与 后额骨接触,缝合线呈锯齿状,后缘与顶骨接触处, 受挤压顶骨平台垮塌,右侧部分可观察到额骨进入 顶孔,同顶骨接触,构成顶孔的前缘。

后额骨:棒状,构成眼眶的后缘和颞孔的前缘。 背缘同额骨相接,缝合线锯齿状,背缘的后突构成 颞孔前内侧转角,与顶骨接触。腹缘同眶后骨接 触,在眼眶的后外侧转角处,缝合线平直。

眶后骨:保存完整,整体呈长条状,前缘构成眼 眶的后外侧转角,前背缘与后额骨接触。后缘与鳞 状骨于上颞孔后部接触,缝合线呈"V"字形锯齿状。 背缘构成上颞孔前腹缘。腹缘前 1/2 与颧骨缝合, 构成颞孔,缝合线平直。右侧颞孔近立体保存,内 视可见右侧颞弓内侧,表面平滑,未识别出眶后骨 与鳞状骨的骨缝,在颞孔的前外侧转角处,眶后骨 与后额骨及颧骨接触处,颞弓明显增厚。

颧骨:颧骨保存较好,整体呈长三角形,与周 边骨骼接触关系清晰。前缘构成眼眶的后外侧 缘。背缘与眶后骨接触,缝合线平直,参与形成上 颞孔。腹缘前部与上颌骨接触,缝合线平直。后 部向后延伸至上颞孔的中间位置,形成后突。颧 骨表面可观察到明显的凹槽。已报道的5件标本 中,颧骨大小和位置差异明显。模式标本颧骨较 小,具体位置因保存问题无法准确识别(Sato et al.,2010)。ZMNH M8738、IVPP V 14993 颧骨前 缘进入眼眶,构成眼眶的后腹侧缘,背缘同眶后骨 缝合,腹缘的前半部分与上颌骨缝合,后缘延伸至 上颞孔的近中部,同鳞状骨的前支接触(Sato et al.,2014; Shang et al.,2017),与新材料一致。 XNGM XY-2013-R1的颧骨形态及位置关系同以上其他标本差异明显,颧骨整体细长较小,呈三射状,前缘形成前突,未进入眼眶,后突包围鳞状骨前支(Wang et al.,2020)。

鳞状骨:保存较好,呈三叉型,近立体保存,其 中右侧可观察到内视部分。前内侧支构成颞孔的 后缘,左右两侧内支在顶骨后缘处呈"V"字形缝合, 没有形成鳞状骨突。前支分为上、下2支,包围眶后 骨后突,构成颞弓的后外侧缘,其中下前支与眶后 骨的缝合线处,存在一个明显的纵脊。后支向下延 伸,覆盖在方骨之上,两者缝合线明显。鳞状骨无 后内侧支,标本头后存在一个开放的空间。

顶骨:近立体保存,收缩成锋利的矢状顶嵴,两 侧对称,缝合线平直,在顶孔之后缝合线较宽,向后 逐渐变细。顶骨前缘同额骨接触,共同围成顶孔, 顶孔长明显大于宽,呈椭圆型。顶骨形成整个顶骨 平台,前缘底部向两侧延伸,中部收缩,后缘 1/3 处 基部再次扩展,同鳞状骨缝合。顶骨的前外侧边 缘,形成颞孔前内侧缘。顶骨腹缘后端向上收缩, 未见与其他骨骼接触,形成一个独立的空间。后缘 同鳞状骨接触,侧视可观察到其缝合线向后外侧延 伸,呈小锯齿状。

方骨:较小,背缘被鳞状骨的后支所包裹,腹缘 同关节骨和上隅骨相关节。

齿骨:与上颌骨咬合,多数齿骨齿未暴露。齿骨后缘延伸至上颞孔后 1/3 处,与隅骨、上隅骨接触,缝合线呈大锯齿状。整个齿骨的后腹侧被隅骨前突包裹,延伸至上颞孔前缘位置。

上隅骨:上前缘呈"V"字形分叉,包围齿骨后 突,后缘收缩变窄与关节骨接触,腹缘与隅骨的缝 合线平直。

隅骨:前缘与齿骨"V"字形缝合,前腹缘有一个 明显的前突,延伸至上颞孔前缘位置,后缘被关节骨 包裹,背缘同上隅骨接触。隅骨整体明显大于上隅骨。

关节骨;近三角形,前缘同上隅骨缝合,后缘向 后延伸,包裹整个隅骨的后缘。背缘形成关节突同 方骨相关节,腹缘与隅骨接触,缝合线平直。

寰椎一枢椎:寰椎椎体侧视明显小于枢椎,约是 枢椎椎体的 1/2,呈圆形,枢椎椎体呈三角形,椎体 上无关节突,同后面的第三颈椎形态差异明显,枢 椎椎弓长,是鳍龙的普遍特征(Rieppel,2000),有一 个明显的后突,椎弓至少是第三节椎弓的两倍长, 形态同 XNGM XY-2013-R1 一致(Wang et al., 2020)。模式标本 NMNS 004529/F003862 和 ZMNH M8738 寰椎和枢椎都保存不完整(Cheng et al.,2006;Sato et al.,2010;Sato et al.,2014),IVPP V 14993 腹视可观察到部分寰椎和枢椎,寰椎椎体较 小,腹视呈三角形,椎弓未保存,枢椎腹面收缩,椎 弓未保存(Shang et al.,2017)。

4 比较和讨论

4.1 个体发育指示意义

目前研究将已报道的4件云贵龙标本都归为李 氏云贵龙(Yunguisaurus liae, Cheng et al., 2006),并将 标本大小作为判断个体是否成年的依据之一。个 体较大的参考标本 ZMNH M8738(标本保存 4.1 m, 推测全长 4.2 m) 代表成年个体, 其额骨愈合(表 明骨化的高级阶段),吻部较短,明显的喙突,舌骨 细长(Zhao et al., 2008);颈椎约 50 节,神经弓较低, 有相互关节的椎弓前后突;棒状的人字弓,中间未 愈合;镰刀状的锁骨;肩胛骨较小没有腹侧平台;肩 胛骨背突轻微变宽;乌喙骨缺少增厚的内关节窝; 至少11个腕骨和8个跗骨(数目较多):具多指 (趾)式(Sato et al., 2014)。个体较小的模式标本 (标本保存 1.7 m, 推测全长 2.3 m)、参考标本 IVPP V 14993(标本保存 1.94 m, 推测全长 2.19 m)和 XNGM XY-2013-R1(标本保存 2.18 m, 推测全长 2.95 m) 均为未成年个体, 骨骼学特征包括额骨未愈 合,背椎和部分颈椎的神经弓从椎体上脱离,肱骨 和股骨的近端关节内凹,未形成骨骺(Sato et al., 2010):腕骨和跗骨数量较多、锁骨外侧翼狭窄

(Shang et al.,2017)。前人研究认为,参考标本与正型标本之间形态学的不同之处主要为个体发育的差异(Sato et al.,2014; Shang et al.,2017; Wang et al.,2020)。新材料头长 238 mm,推测新材料的总长不会小于 4.3 m,为目前已发现的云贵龙中最大的个体。本次研究将新材料 GMPKU-P-1528 的骨骼学信息与其他 4 件标本的头部骨骼学数据及特征进行了对比(表 2)。

此前的研究将额骨是否愈合作为判断个体是 否成年的依据之一(Sato et al.,2014)。模式标本 NMNS 004529/F003862 与 IVPP V 14993 的额骨未 愈合,Sato et al.(2014)认为 ZMNH M8738 的额骨 几乎全部愈合。通过对 ZMNH M8738 的再观察, 可辨识其两侧额骨并未愈合,之间具有缝合线,与 模式标本 NMNS 004529/F003862、参考标本 IVPP V 14993、XNGM XY-2013-R1 和新材料的特征均 一致。但与小个体相比,标本 ZMNH M8738 的缝 合线较细弱。个体最大的新材料头骨有清晰的缝 合线,额骨成对。据此推断,无论成年与否,云贵龙 头骨额骨均不愈合,该特征应是云贵龙独有的鉴定 特征,而非云贵龙个体成年与否的判断依据。因 此,新材料的发现为云贵龙的个体大小与是否成年 的关系提供了更多的判断依据。

云贵龙的上颞弓存在一个纵嵴(Sato et al., 2010),通过对 IVPP V 14993、XNGM XY-2013-R1 和新材料的观察,3 件云贵龙标本在鳞状骨的前下支上均存在一个明显的纵嵴(Sato et al., 2014),该 纵嵴即是鳞状骨与眶后骨的缝合线,鳞状骨在缝合 线处凸起形成纵嵴。

模式标本 NMNS 004529/F003862 与 ZMNH M8738 头部背腹保存,其枕部未暴露。IVPP V 14993

Table 2 Measurements of the five specimens of Yunguisaurus						
对比项	正型标本 *	参考标本	参考标本	参考标本	新材料	
	NMNS 004529/F003862	ZMNH M8738	IVPP V 14993	XNGM XY-2013-P	€1 GMPKU−P−1528	
头长/吻端-外鼻孔前缘	—	2.8	—	3.31	3.0	
头长/吻端-眼眶最前缘	2.17	2.3	—	2.39	2.22	
头长/上颞孔长	—	2.55	—	2.8	2.87	
上颞孔长/眼眶长	—	1.95	—	2.3	2.52	
额骨是否愈合	未愈合	未愈合	未愈合	—	未愈合	

表 2 5 件云贵龙标本解剖学数据对比

注:*数据据 Sato et al.(2010),其他为实际测量数据

和新材料,近立体保存,可通过后视、内视,观察到 枕部的特征。Shang et al.(2017)基于 IVPP V 14993 上枕骨平直,基本没有同其他的骨骼有复杂的缝合 线,认为云贵龙存在一个开放的枕部。新材料内视 可见顶骨部向上收缩,后视观察,鳞状骨无后内侧 支,存在一个明显的开放空间,与幻龙或王龙封闭 的枕部不同。

与新材料产自同层位的 XNGM XY-2013-R1,头部颧骨较小,不参与构成眼眶,上颌齿的齿式 明显不同于 IVPP V 14993 和新材料,其吻部(头长/ 吻端--眼眶最前缘)相对其他标本更短(表 2),该特 征是否为种内差异(性双型)或 2 件标本为不同属 种,还需要更多标本的发现和验证。

4.2 演化和生态指示意义

 鳍龙超目属于双孔亚纲,由三叠纪的"干群" 楯 齿龙类、肿肋龙类、幻龙类和纯信龙类,以及侏罗 纪、白垩纪的"冠群"蛇颈龙类构成一个单系类群 (Rieppel,2000)。三叠纪"干群" 鳍龙类主要栖息在 近岸环境、台内盆地以及较浅的陆棚,集中分布在 特提斯洋东西岸和古太平洋东西岸,不适应远洋生 活(Rieppel,2000;Lin et al.,2021)。生活在侏罗纪 和白垩纪的"冠群"蛇颈龙是适应远洋生活相当成 功的海生爬行动物,发育大型的桨状肢,靠四肢推 进巡游。因此,鳍龙类是如何从"干群"近岸型演化 到"冠群"蛇颈龙的远洋巡游型,一直是学术界关注 的热点和难点问题(Storrs,1993;1997;Lu et al., 2017;Laboury et al.,2023)。

根据头骨的骨骼学信息,"干群"幻龙类,外枕 骨和耳骨呈板状缝合,鳞状骨存在后内侧支,上枕 骨垂直与顶骨和鳞状骨接触,后颞孔不存在或是很 小(Rieppel,1994)。"冠群"蛇颈龙类则情况相反, 其外枕骨和耳骨愈合,形成向外侧延伸的"副枕 突",两侧鳞状骨在枕部没有后内侧支,上枕骨呈 "U"字形,枕后存在一个明显的后颞孔(Storrs et al., 1996)。云贵龙新材料的鳞状骨没有后内侧支, 存在开放式枕部,与蛇颈龙类似。

三叠纪纯信龙类同蛇颈龙类亲缘关系最密切 (Rieppel,2000)。从身体结构上比较,纯信龙类从 最基干的王龙(Wangosaurus)到较进步的云贵龙 (Yunguisaurus)、纯信龙(Pistosaurus)、奥古斯塔龙 (Augustasaurus)等,发生了从与幻龙类高度相似,向 与蛇颈龙高度相似的骨骼形态学转变。因此,对真 鳍龙亚目新材料形态学的比较,对探寻远洋型的蛇 颈龙在三叠纪的起源具有重要意义。

5 结 论

(1)贵州中三叠世拉丁期兴义动物群的云贵龙 新材料为一件完整的头骨,保存长度为 238 mm(吻 端-鳞状骨后缘),下颌骨长度为 254 mm(齿骨前缘-关节骨后缘),前颌骨具獠牙,鼻骨较小,顶孔前移 至额骨与顶骨交接处,为典型的云贵龙的骨骼特征。

(2)新材料补充了云贵龙的骨骼学信息,通过 对5件云贵龙标本头部骨骼形态学的详细比较,新 材料为目前发现的体长最长的云贵龙,其成对的额 骨特征指示额骨未愈合这一特征是云贵龙的鉴定 特征,而非未成年个体特有的特征,不能作为云贵 龙个体成年与否的判断依据。

(3)新材料头骨的枕部存在开放空间,鳞状骨 没有后内侧支,表明该典型的蛇颈龙类特征,在纯 信龙次亚目中已经出现,从骨骼形态学上指示了三 叠纪纯信龙类与蛇颈龙类密切的亲缘关系。

致谢:感谢北京大学地球与空间科学学院江大 勇教授在论文撰写过程中给予的指导和帮助,感谢 北京大学地球与空间科学学院胡田芬技师帮助修 理标本,感谢审稿专家在论文内容方面的宝贵意见 和建议。

参考文献

- Cheng Y N, Sato T, Wu X C, et al. First complete pistosaurid from the Triassic of China [J]. Journal of Vertebrate Paleontology, 2006, 26: 501–504.
- Fabbri M, Vecchia F M D, Cau A. New information on *Bobosaurus forojuliensis* (Reptilia: Sauropterygia): implications for plesiosaurian evolution[J].Historical Biology,2014,26(5):661–669.
- Laboury A, Scheyer T M, Klein N, et al. High phenotypic plasticity at the dawn of the eosauropterygian radiation[J].Peer J., 2023, 9(11): e15776.
- Lin W B,Jiang D Y,Rieppel O, et al. *Panzhousaurus rotundirostris* Jiang et al.,2019(Diapsida: Sauropterygia) and the recovery of the monophyly of Pachypleurosauridae[J].Journal of Vertebrate Paleonology,2021,41(1): e1901730-2.
- Lu H, Jiang D Y, Motani R, et al. Middle Triassic Xingyi Fauna: showing turnover of marine reptiles from coastal to oceanic environments [J]. Palaeoworld, 2017, 27(2018): 107–116.
- Ma L T, Jiang D Y, Rieppel O, et al. A new pistosauroid (Reptilia, Sauropterygia) from the late Ladinian Xingyi marine reptile level, southwestern China[J].Journal of Vertebrate Paleontology, 2015, 35(1): 1–6.

- Meyer H V.Mittheilung, an Professor Bronn gerichtet[J].Neus Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie. Geologie, und Petrefakten –Kunde, 1839: 559–560.
- Rieppel O. Osteology of *Simosaurus gaillardoti*, and the phylogenetic interrelationships of stem-group Sauropterygia[J].Fieldiana, 1994, 28: 1-85.
- Rieppel O.Revision of the sauropterygian reptile genus *Cymatosaurus* v. Fritsch,1894, and the relationships of *Germanosaurus* Nopcsa, from the Middle Triassic of Europe[J].Fieldiana,1997,36: 1–38.
- Rieppel O. Corosaurus alcovensis Case and the phylogenetic interrelationships of Triassic stem – group Sauropterygia [J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 1998a, 124(1): 1–41.
- Rieppel O. The status of the sauropterygia reptile genera *Ceresiosaurus*, *Lariosaurus*, and *Silvestrosaurus* from the Middle Triassic of Europe [J]. Fieldiana(Geology), N.S., 1998b, 73(5): 1-46.
- Rieppel O. The sauropterygian genera *Chinchenia*, *Kwangsisaurus* and *Sanchiaosaurus* from the Lower and Middle Triassic of China[J].Journal of Vertebrate Paleontology, 1999, 19(2): 321–337.
- Rieppel O. Sauropterygia I: Placodontia, Pachypleurosauria, Nothosauroidea, Pistosauroidea [C] // Handbuch der Paleoherpetology part 12A.München: Verlag Dr.Friedrich Pfeil, 2000: 1–134.
- Rieppel O, Werneburg R. A new species of the sauropterygian *Cymatosaurus* from the lower Muschelkalk of Thuringia, Germany [J]. Palaeontology, 1998, 41(4): 575–589.
- Sander P M, Klein N, Albers P C H, et al. Postcranial morphology of a basal Pistosauroidea (Sauropterygia) from the Lower Muschelkalk of Winterswijk, The Netherlands[J]. Paläontologische Zeitschrift, 2014, 88 (1): 55–71.

- Sato T, Cheng Y N, Wu X C, et al. Osteology of Yunguisaurus Cheng et al.,2006(Reptilia; Sauropterygia), a Triassic Pistosauroid from China[J]. Paleontological Research,2010,14(3):179–195.
- Sato T, Zhao L J, Wu X C, et al. A new specimen of the Triassic pistosauroid Yunguisaurus, with implications for the origin of Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia) [J]. Palaeontology, 2014, 57(1): 55–76.
- Shang Q H, Sato T, Li C, et al. New osteological information from a 'juvenile' specimen of *Yunguisaurus* (Sauropterygia; Pistosauroidea) [J]. Palaeoworld, 2017, 26(3): 500–509.
- Storrs G W.Function and phylogeny in sauropterygian(Diapsida)evolution[J]. American Journal of Science, 1993, 293(A): 63-90.
- Storrs G W, Taylor M A.Cranial anatomy of a new plesiosaur genus from the lowermost Lias(Rhaetina/Hettangian) of Street, Somerset, England[J]. Journal of Vertebrate Paleontology, 1996, 16(3): 403–420.
- Storrs G W. Morphological and taxonomic clarification of the genus *Plesiosaurus*[C]// Callaway J M, Nicholls E. Ancient Marine Reptiles. San Diego: Academic Press, 1997: 145–190.
- Wang X, Lu H, Jiang D Y, et al. A new specimen of Yunguisaurus(Reptilia; Sauropterygia) from the Ladinian (Middle Triassic) Zhuganpo Member, Falang Formation, Guizhou, China and the restudy of Dingxiaosaurus[J]. Palaeoworld, 2020, 29(1): 135–150.
- Zhao L, Sato T, Chun L. The Most Complete Pistosauroid Skeleton from the Triassic of Yunnan, China[J]. Acta Geologica Sinica, 2008, 82(2): 283–286.
- 李锦玲,刘俊,奥利维尔 瑞博尔.贵州兴义中三叠统法郎组竹杆坡段 Lariosaurus 一新种[J].古脊椎动物学报,2002,40(2):114-126.
- 马乐天.贵州兴义中三叠世拉丁期纯信龙次亚目新材料及纯信龙次 亚目系统学研究[D].北京大学博士学位论文,2014.