

doi:10.3969/j.issn.2097-0013.2022.01.013

早三叠世南漳湖北鳄（双孔类：湖北鳄目）的四肢特征

杨 晨^{1,2}, 方子晨^{2,3}, 程 龙^{2*}, 阎春波², 李姜丽⁴, 邹亚锐⁴,
赵 璧⁴, 牛东毅², 牛志军²

YANG Chen^{1,2}, FANG Zi-Chen^{2,3}, CHENG Long^{2*}, YAN Chun-Bo², LI Jiang-Li⁴, ZOU Ya-Rui⁴,
ZHAO Bi⁴, NIU Dong-Yi², NIU Zhi-Jun²

1. 中国地质科学院, 北京 100037; 2. 古生物与地质环境演化湖北省重点实验室, 中国地质调查局武汉地质调查中心
(中南地质科技创新中心), 武汉 430205; 3. 中国地质大学(武汉)地球科学学院, 武汉 430074;
4. 湖北省地质科学研究所, 湖北省地质局, 武汉 430034

1. Chinese Academy of Geological Sciences, Beijing 100037; 2. Hubei Key Laboratory of Paleontology and Geological Environment
Evolution, Wuhan Center of China Geological Survey (Central South China Innovation Center for Geosciences), Wuhan 430205,
Hubei, China; 3. School of Earth Science, China University of Geosciences (Wuhan), Wuhan 430074, Hubei, China;
4. Hubei Institute of Geosciences, Hubei Geological Bureau, Wuhan 430034, Hubei, China

摘要:早三叠世南漳 - 远安动物群中海生爬行动物具有较高的丰度和分异度, 南漳湖北鳄是其中丰度最高的物种。为了查明南漳湖北鳄的四肢形态学特征及分类学意义, 继而探讨四肢的个体发育过程, 本文选取了 6 件保存较为完好的反映不同生长阶段的化石标本, 进行了详细形态学描述和相关数据分析。南漳湖北鳄的肱骨粗壮, 桡骨和尺骨远端关节面膨大平直, 近端腕骨三枚, 远端腕骨四枚, 指式为 5-5-5-5-4; 股骨远端呈规则多边形, 胫骨近端较远端宽, 腓骨近端较远端窄, 近端跗骨三枚, 远端跗骨四枚, 趾式为 5-4-4-3-2(?)。南漳湖北鳄的前肢和后肢均具有前三指 / 趾聚拢, 后两指 / 趾向后分散的排列特点。前肢骨骼数据分析结果显示各标本均在同一条生长序列上, 而后肢部分胫骨长和腓骨长相对股骨长的相关性较低, 难以回归至同一条生长曲线。南漳湖北鳄腕骨部分具有延时骨化的现象, 第四掌骨的形态差异可能与两性异形相关, 孙氏南漳龙可能为南漳湖北鳄的幼年个体。

关键词: 南漳湖北鳄; 早三叠世; 南漳远安动物群; 四肢

中图分类号: P52; P534.51

文献标识码: A

文章编号: 2097-0013(2022)01-0174-14

Yang C, Fang Z C, Cheng L, Yan C B, Li J L, Zou Y R, Zhao B, Niu D Y and Niu Z J. 2022. Limbs' Characteristics of *Hupehsuchus nanchangensis* Young, 1972 (Diapsida: Hupehsuchia) from the Early Triassic of Hubei Province. *South China Geology*, 38(1): 174-187.

Abstract: The marine reptiles in the Nanzhang-Yuan'an fauna are noted for high abundance and diversity of marine reptile fossils, from which *Hupehsuchus nanchangensis* is the most enriched species. Aim to find out the morphological characteristics as well as taxonomic and ontogenic significances of limbs of *Hupehsuchus nanchangensis*, six well-preserved specimens in different growth stage are studied in this paper. As for forelimb, they have strong humerus and straight distal facet of radius and ulna, with three proximal and four distal carpals shaping the 4-5-5-5-3 phalangeal formula. Refereing to hindlimb, it is showed that the distal

收稿日期: 2021-12-12; 修回日期: 2022-1-18

基金项目: 国家自然科学基金 (No. 41972014)、中国地质调查局地质调查项目 (No. DD20221634) 联合资助

第一作者: 杨晨 (1997—), 男, 硕士研究生, 地层古生物学专业, Email: 913718238@qq.com

通讯作者: 程龙 (1977—), 男, 正高级工程师, 从事中生代海生爬行动物研究, E-mail: chengl@mail.cgs.gov.cn, ORCID: 0000-0003-2516-6325

facet of femur is trapezoid-shaped, and the proximal facet of tibia is relatively wide as well as the proximal facet of fibula is narrow. Three proximal and four distal tarsals are presented and the phalangeal formula is 5-4-4-3-2. The anterior three digits are convergent and the posterior two digits are distributed caudally, in both manus and pes. Measurements of the forelimbs suggest that all the specimens are on the same growth sequence, but the length of the tibia and fibula seems hardly related to the femur for hindlimbs, hard to be presented on the same growth curve. There is delayed ossification for the carpals and sexual dimorphism may result in the morphological diversity of fourth metacarpal. It is concluded that *Nanchangosaurus Suni* may be the younger individual of *Hupehsuchus nanchangensis*.

Key words: *Hupehsuchus nanchangensis*; Early Triassic; Nanzhang-Yuanan Fauna; Limbs

位于中扬子北缘的南漳 - 远安动物群(图 1)与位于下扬子的巢湖龙动物群同为以全球最早的海生爬行动物为特色的早三叠世特异化石埋藏群(程龙等, 2015; Fu W L et al., 2016)。相对于鱼龙类等全球广泛分布的早三叠世海生爬行动物(Motani, 1999a; Nicholls, 1999; Rieppel et al., 2000; Brusatte et al., 2010), 湖北鳄类仅出现在南漳 - 远安动物群中。虽然早在二十世纪中期已经报道了孙氏南漳龙和南漳湖北鳄(王恭睦, 1959; 杨钟健和董枝明, 1972), 但是湖北鳄类作为目级分类单元直到 1991 年才正式建立(Carroll and Dong Z M, 1991)。近年来, 随着南漳 - 远安动物群研究的全面展开, 细长似湖北鳄、短颈始湖北鳄和卡洛董氏扇桨龙等 3 个新属种相继被报道(Chen X H et al., 2014a, 2014b; 2015), 极大地促进了对湖北鳄目(Hupehsuchian)的认知。现有证据表明, 湖北鳄目作为基干类群与 Ichthyosauriformes 互为姊妹群, 形成鱼龙形下纲(Ichthyosauromorpha)单系类群(Motani et al., 2014; Jiang D Y et al., 2016)。故此, 对湖北鳄目这一特殊类群的骨骼特征研究对鱼龙形下纲系统演化及早期生态分异的进一步理解十分重要(方子晨等, 2020)。

上述湖北鳄目 5 个属种的骨骼特征存在不同程度的差异。其中, 南漳湖北鳄和孙氏南漳龙的头骨结构极为相似, 明显区别于短颈始湖北鳄和卡洛董氏扇桨龙(Chen X H et al., 2014a, 2014c; Motani et al., 2015; Wu X C et al., 2016; Cheng L et al., 2019)。除了头骨的区别外, 湖北鳄目各属种的四肢均具有各自独特的骨骼特征, 比如, 南漳湖北鳄和短颈始湖北鳄的前肢呈桨状, 细长似湖北鳄的前肢呈鳍状, 卡洛董氏扇桨龙的前肢呈扇状, 孙氏南漳

龙的肢柱以下尚未骨化等(Chen X H et al., 2014a, 2014b, 2014c, 2015; Wu X C et al., 2016)。这为研究湖北鳄类在水中的运动特征提供了重要依据。近年来, 随着化石发掘工作在南漳 - 远安动物群中深入展开, 新发现了大量保存近乎完整的湖北鳄类标本, 其中大部分属于南漳湖北鳄, 表示其为该动物群的优势物种。这些标本大小不尽相同, 可能代表了南漳湖北鳄的不同发育阶段或性别差异。本研究对大小各异的南漳湖北鳄标本, 开展四肢骨骼结构研究, 还原该属种的四肢发育过程, 为后续形态特征厘定及个体生态研究提供支撑。

1 研究材料和方法

本研究选取了 6 件南漳湖北鳄和 1 件孙氏南漳龙标本。南漳湖北鳄标本的个体由小到大依次为: NZGP 14002、WGSC V26000、NZGP 14001、WGSC V26002、WGSC V26004 和 YADM V1402(表 1)。其中 WGSC V26000、WGSC V26002、WGSC V26004(图 2a)保存在中国地质调查局武汉地质调查中心, NZGP 14001、NZGP 14002(图 2b)保存在南漳地质公园, YADM V1402 保存在远安地质博物馆。上述材料均来自于湖北省南漳县和远安县交界地区南漳 - 远安动物群的纹层状灰岩中。近年来, 武汉地质调查中心研究团队围绕该动物群核心产地开展了系统的地质调查, 以上所有标本均产自于该地区嘉陵江组二段顶部纹层状泥晶灰岩之中(阎春波等, 2021)。标本均在显微镜下采用气动工具及手针完成修理。数据测量采用电子游标卡尺和卷尺。数据处理使用 Minitab15 软件。

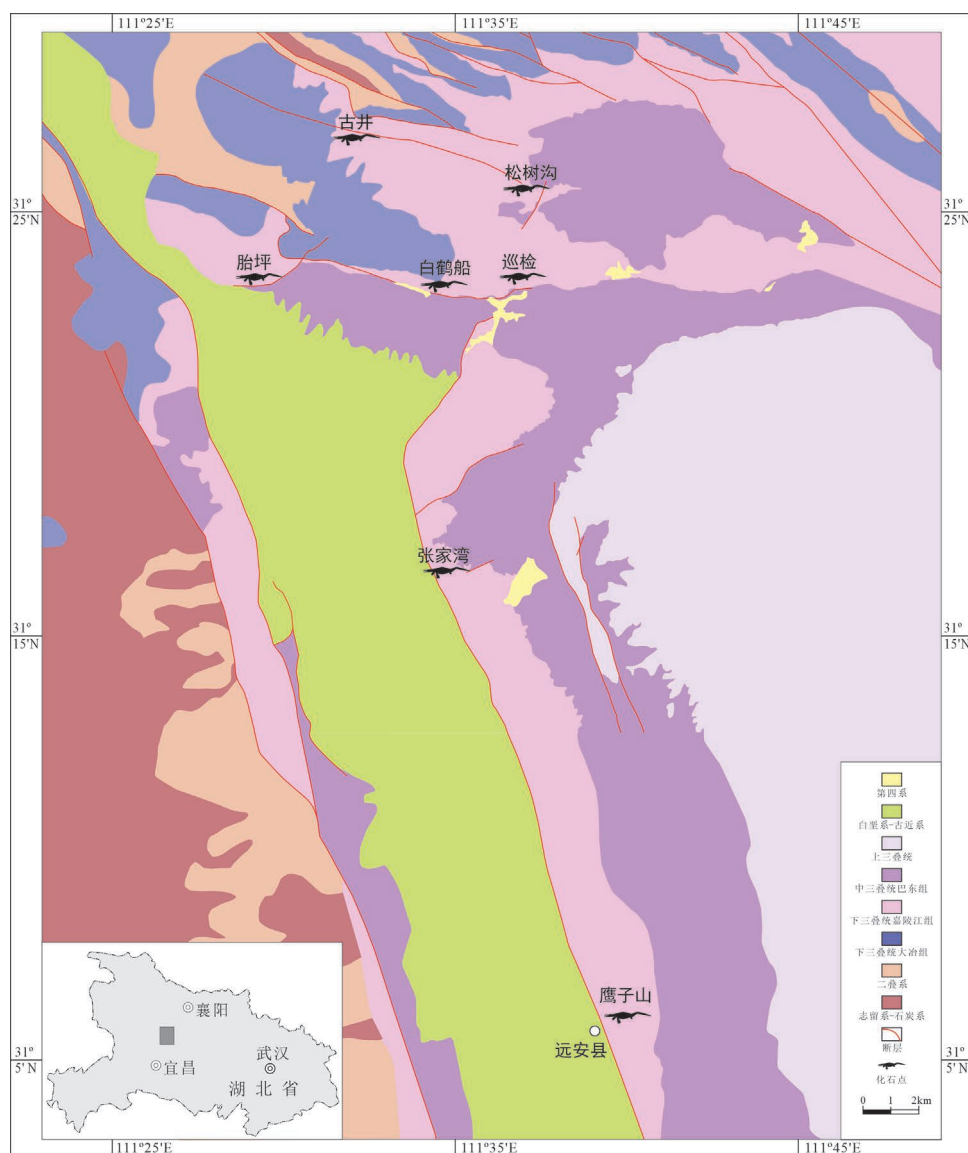


图1 南漳-远安动物群分布区地质简图

Fig. 1 Geological map of Nanzhang-Yuan'an Fauna.

2 四肢解剖学描述

所有标本均符合南漳湖北鳄的基本特征: 身体侧向压扁呈纺锤形, 头部和吻部细长; 前-后额骨接触; 眶后骨粗壮呈四射形; 轭骨发育后突; 神经棘高并且二分, 近端神经棘长于远端神经棘; 肩胛骨呈扇形, 肠骨呈棒状; 四肢呈桨状, 前肢长度约是后肢的两倍; 肱骨粗壮, 腕骨骨化程度高; 腹肋骨由三个部分组成, 一对回旋镖形腹肋骨分布在躯干腹部两侧, 一系列皮质骨位于腹部中线, 连接两侧的回旋

镖形腹肋骨。其中, NZGP 14002 个体最小, 神经棘较为低矮, 腕骨和跗骨以下部分硬骨化程度较低, 因此可以判断为南漳湖北鳄的幼年体(图 2b); WGSC V26000 的指节之间的间隙略大于其它标本, 可能属于种内的差异。以躯干长度作为标准衡量标本大小, 6 件标本个体大小跨度较大, 躯干长度从 133 mm 到 335 mm 不等(表 1)。不同大小的标本提供了湖北鳄属丰富的个体发育特征, 下文将重点描述各标本的四肢骨骼特征, 讨论南漳湖北鳄的个体发育模式, 以及与孙氏南漳龙的测量数据对比结果。

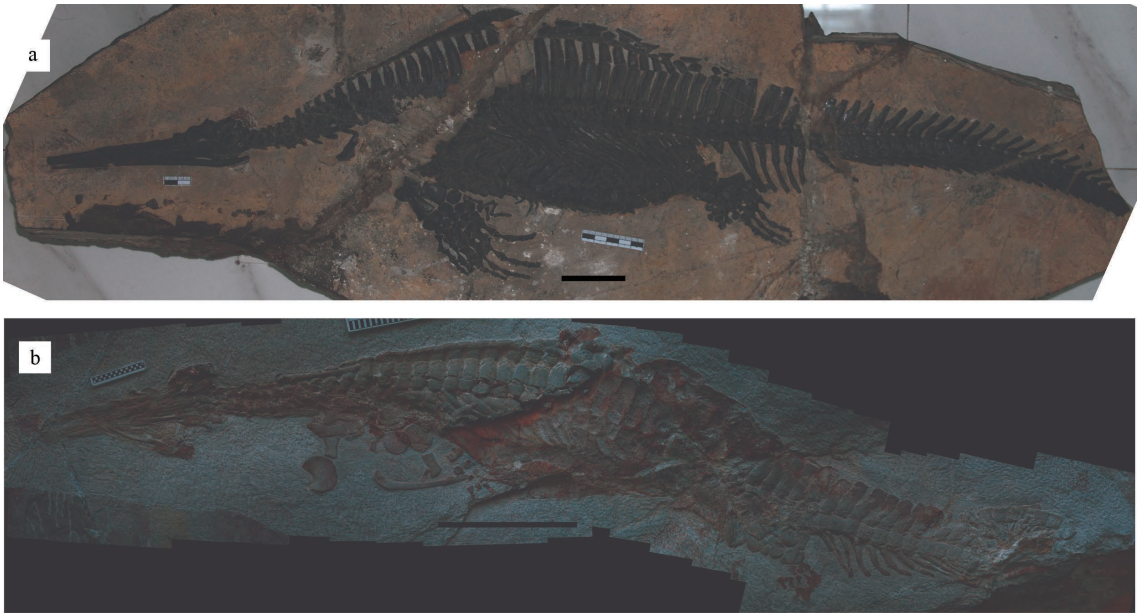


图 2 部分南漳湖北鳄新材料(a-WGSC V26004; b-NZGP 14002,线段长为 50 mm)

Fig. 2 New materials of *Hupehsuchus nanchangensis* Young, 1972 (a-WGSC V26004; b- NZGP 14002, Scale bar equals 50 mm)

表 1 南漳湖北鳄和孙氏南漳龙四肢骨骼测量数据 (mm)

Table 1 Measurements of forelimbs and hindlimbs of *Hupehsuchus nanchangensis* and *Nanchangosaurus suni*.

种类	南漳湖北鳄						孙氏南漳龙
标本编号	NZGP14001	NZGP14002	WGSCV26000	WGSCV26002	WGSCV26004	YADMV1402	WGSCV26006
躯干长	256.96	133.15	246.32	265.76	270.74	335.29	86.21
肱骨长	28.53	11.29	—	29.46	35.14	50.2	7.19
肱骨最小宽	18.72	8.08	14.65	16.76	—	29.7	4.94
桡骨长	—	9.09	26.61	—	29.34	47.57	6.16
桡骨最小宽	9.97	4.08	7.89	—	9.66	14.49	2.73
尺骨长	24.27	—	25.33	—	26.35	47.29	6.14
尺骨最小宽	8.95	—	8.13	—	10.56	17.15	2.44
尺腕骨最大直径	—	3.77	—	10.19	13.85	17.62	—
第四掌骨长	11.66	4.47	11.01	12.81	15.16	20.07	—
股骨长	21.27	7.87	15.5	16.93	24.17	33.13	5.56
股骨最小宽	—	4.2	—	10.13	10.81	14.2	2.87
胫骨长	18.51	—	18.95	16.44	20.69	29.28	—
胫骨最小宽	8.31	—	7.47	6.84	10.09	11.91	—
腓骨长	17	—	18.21	17.65	21.64	28.11	—
腓骨最小宽	7.69	—	8.06	6.2	—	11.46	—
跟骨最大直径	6.74	2.51	6.5	—	9.14	11.41	—
距骨最大直径	8.37	3.44	9.06	—	11.06	14.71	—

2.1 前肢

肱骨:南漳湖北鳄的肱骨长度在 11 mm~50 mm 之间,呈片状,最小宽度至少是桡骨或尺骨的两倍。成

年个体的肱骨近端和远端都适度膨大,发育生长纹,中部收缩变窄(图 3)。前边缘和后边缘的凹缘明显。肱骨近端为凸起,并且宽阔的肱骨头与肩带

相连,远端为两个不对称的关节面,分别与桡骨和尺骨相连,并且桡侧面大于尺侧面。以上这些特征与(Wu X C et al., 2016)描述的南漳湖北鳄新材料(ZMNH M8127)一致,和湖北鳄目其他属种的肱骨特征相似。正型标本 IVPP V3232 的肱骨远端被尺骨和桡骨叠覆掩盖,Carroll and Dong Z M(1991)在复原肱骨形态时认为肱骨前缘发育凸缘,这一观点与现在的观察有所区别。标本 NZGP14002 的肱骨形态与成年个体有些差别:肱骨前缘平直微凸,近段肱骨头平直,远端两个关节面发育不明显(图 4a),表现了未成年个体的特征,暗示成年个体的肱骨前缘内凹是由于肱骨在生长过程中,两端膨大,生长速度快于中段形成的,两端的关节面也随着生长逐渐变大。

桡骨和尺骨:桡骨和尺骨长度接近,比肱骨略短,都是中间变细的棒状骨骼,远端关节面比近端关节面膨大并且平直。桡骨的远端关节面只与桡侧腕骨相接,尺骨的远端关节面略微分成两段,分别与尺腕骨和中间腕骨相接。尺骨的远端关节面略大于桡骨的远端关节面(图 3c 和 f,图 4)。南漳湖北鳄的桡骨和尺骨的远端相接近,骨间隙较小,这一特点与孙氏南漳龙和始湖北鳄相似(Chen X H et al., 2014a, 2014c)。与之相反的是似湖北鳄和扇桨龙的桡骨和尺骨的远端面距离远,间距可容纳 1 至 2 枚近端腕骨,形成较大的桡骨 - 尺骨间隙(Chen X H et al., 2014b, 2015)。

腕骨:南漳湖北鳄成年个体的腕骨特征总体较为稳定,共有 7 枚腕骨,其中近端腕骨三枚,远端腕骨四枚。南漳湖北鳄的腕骨紧密排列,骨化程度高,留给软骨的空间很小(图 4)。近端腕骨由桡侧腕骨、中间腕骨和尺侧腕骨组成。桡侧腕骨是所有腕骨中个体最大的,这也是所有湖北鳄目生物的共同特征。桡侧腕骨近端面平直,远端面为近圆形的边缘,其他的腕骨形状近圆形或近方形。桡侧近端腕骨大,远端腕骨小。中间腕骨和尺侧腕骨大小接近,从桡侧向尺侧,远端腕骨依次变大。南漳湖北鳄的近端腕骨数目和形态与始湖北鳄相同,而似湖北鳄和扇桨龙的中间腕骨和桡腕骨之间多出一枚腕骨,Chen X H et al.(2014b)推测其为错位的舟状骨。部分标本有腕骨增生的现象:WGSC V26000 的第一

远端腕骨之前有一枚较小的腕骨,并在桡腕骨远端关节面之内(图 3c 和 f,图 4b),WGSC V26002 的第二远端腕骨和第五掌骨之间存在一枚独立的扁形腕骨(图 4d),这一现象在南漳湖北鳄正型标本中也有出现(Carroll and Dong Z M, 1991; Chen X H et al., 2014b)。

标本 NZGP14002 的腕骨仅保存了近端的三枚和一枚远端腕骨(图 4a)。该标本整体关节紧密,肩带和前肢部分的骨骼虽然有一定位移,但基本完整保存,因此笔者认为该标本缺失的腕骨应该能够排除埋藏因素,而是代表尚未完成骨化。根据相对位置和鱼龙型的个体发育特征,推测保存下来的远端腕骨为第四远端腕骨(Motani, 1999b)。NZGP14002 的腕骨部分空隙很大,说明其中大部分为软骨充填,可能反映南漳湖北鳄具有延迟骨化的特征。

掌骨和指骨:南漳湖北鳄成年个体的前肢为五指,掌骨为两端粗,中间收缩的杆状骨骼,第二至第四掌骨相对较大,第一和第五掌骨相对短小。第一掌骨近端和第一远端腕骨连接,第五掌骨的近端同时与第四远端腕骨和尺腕骨连接,而第二至第四掌骨近端同时和相近的两枚远端腕骨连接。近端指骨和掌骨形状类似,向远端逐渐变短,指骨中段的收缩也逐渐减弱,最远端的指骨一般变小为短柱状骨骼。南漳湖北鳄的前肢指式为 5-5-5-5-4。南漳湖北鳄前肢五指有独特的保存特征,即前三指聚拢,后两指向后分散(图 4)。前三指的间距较小,第三指与第四指的掌骨间隙约一指宽,而第五指与第四指的夹角有 15° 至 25°。前四指均向后弯曲,第五指向后伸直。似湖北鳄也有类似的五指保存特征,区别在于似湖北鳄的前四指聚拢,仅第五指向后分散伸长(Chen X H et al., 2014b)。

标本的掌骨和指骨保存明显分为两类:一是以 WGSC V26004 为代表的前肢掌骨中段强烈收缩,指骨连接紧密,无间距(图 3a 和 d),这种保存方式与正型标本 IVPP V3232 相同;二是以 NZGP 14001 和 WGSC V26000 为代表的前肢掌骨中段收缩平缓,指骨连接松散,间距明显(图 3c 和 f),这一差异可能与两性异形有关,并将在后文讨论。

2.2 后肢

股骨:南漳湖北鳄的股骨长度在 7~33 mm 之

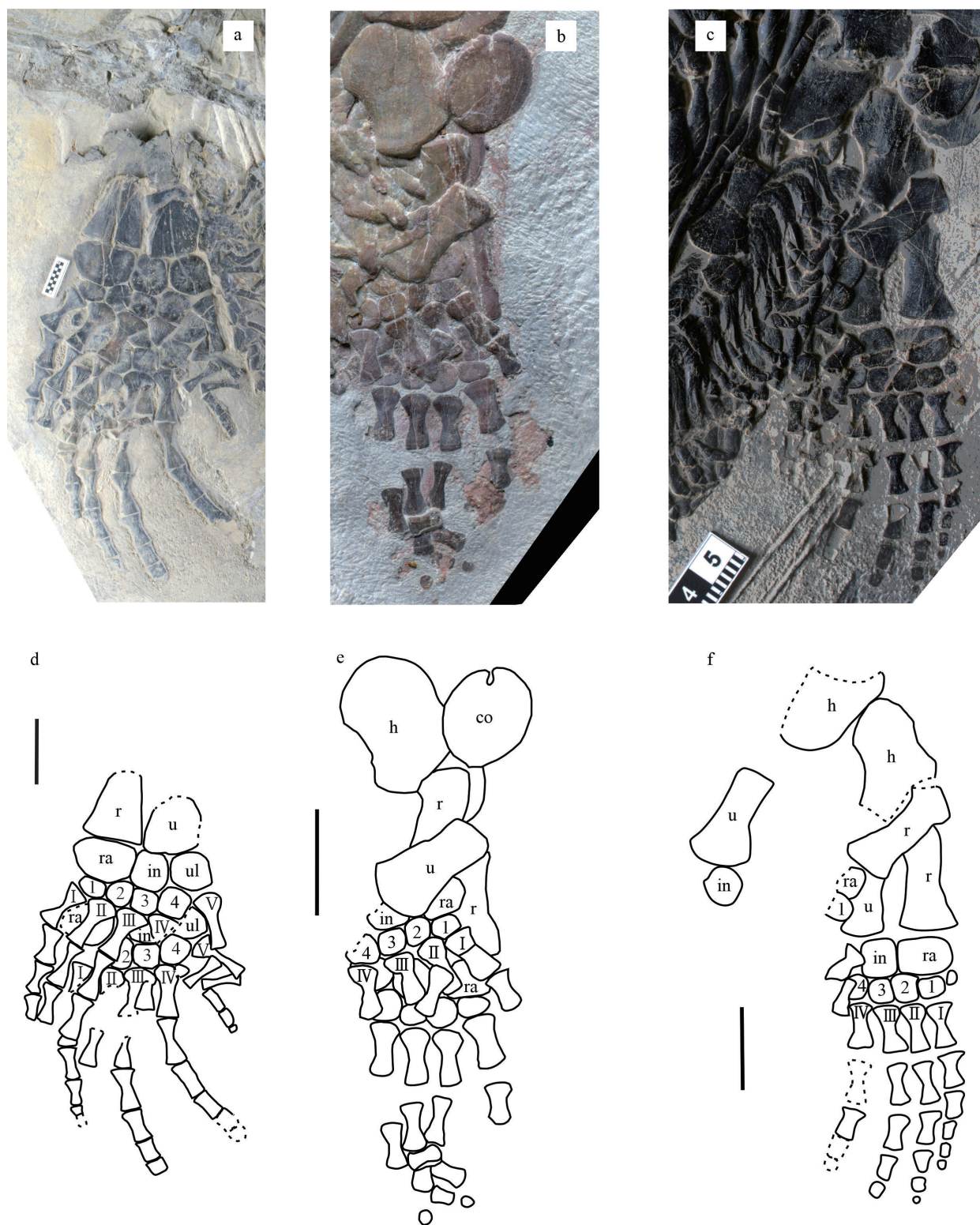


图 3 南漳湖北鳄标本前肢及线描图

Fig. 3 Forelimbs of *Hupehsuchus nanchangensis*

a, d-WGSC V26004 左前肢及线描图; b, e-NZGP 14001 右前肢及线描图; c, f-WGSC V26000 右前肢及线描图.

线段长 2 cm, 虚线表示骨骼破损; 简写说明: co- 乌喙骨; h- 肱骨; in- 中间腕骨; r- 桡骨; ra- 桡腕骨;

u- 尺骨; ul- 尺腕骨; 1, 2, 3, 4- 远端腕骨; I、II、III、IV、V - 掌骨

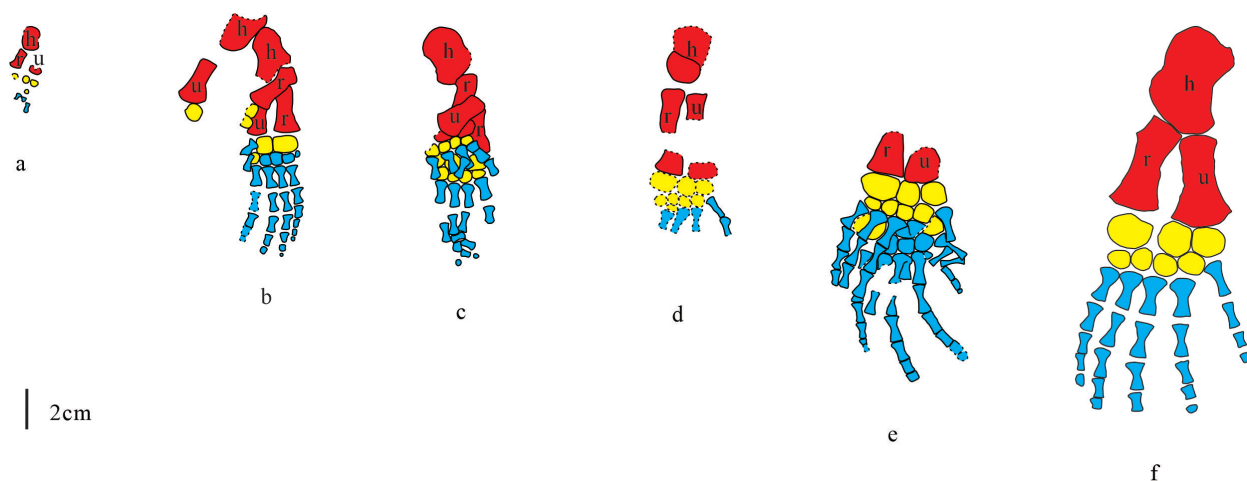


图4 南漳湖北鳄各标本前肢(红色部分为肱骨、尺骨和桡骨;黄色部分为腕骨;蓝色部分为掌骨和指骨,简写说明见图3)

Fig. 4 Forelimbs of the specimens of *Hupehsuchus nanchangensis* (Red region means humerus, radius and ulna; yellow region means carpals; blue region means metacarpals and phalanges. Abbreviations are same as figure 3)

a. NZGP14002 ;b. WGSC V26000;c. NZGP 14001;d. WGSC V26002;e. WGSC V26004;f. YADMV1402.

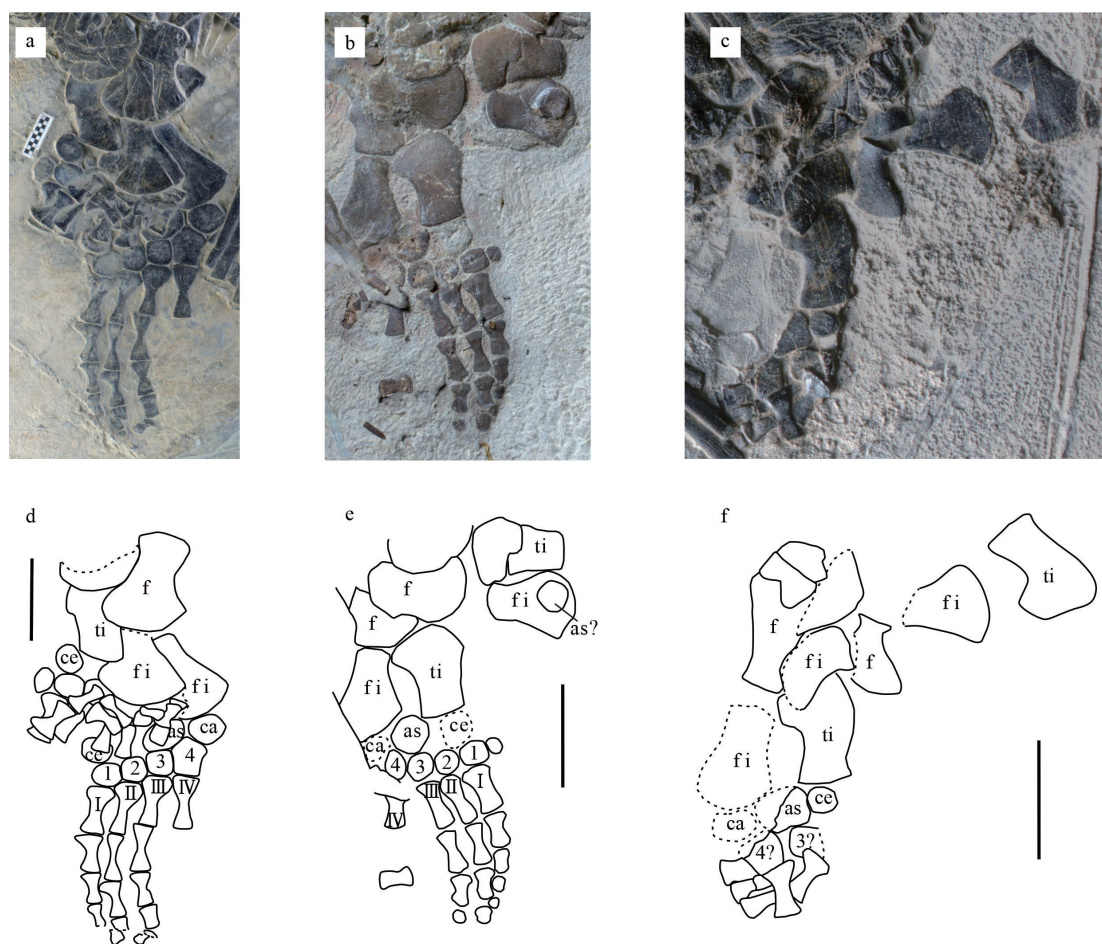


图5 南漳湖北鳄标本后肢及线描图

Fig. 5 Hindlimbs of *Hupehsuchus nanchangensis*

a、d-WGSC V26004 左后肢及线描图;b、e- NZGP 14001 右后肢及线描图;c、f- WGSC V26000 右后肢及线描图.

线段长 2cm,虚线表示骨骼破损. 简写说明:as- 距骨;ca- 跟骨;cc- 舟状骨;f- 股骨;fi- 腓骨;ti- 胫骨;1、2、3、4- 远端跖骨;
I、II、III、V- 跖骨.

间。股骨的形态短而粗壮,近端关节面平直,中段收缩,远端膨大,生长纹发育(图 5)。成年个体的股骨远端发育两个关节面,分别与胫骨和腓骨相连,胫侧关节面大于腓侧关节面。两个关节面相交的角度约为 120° ,并且远端发育后突,这使股骨的远端显示为梯形。这种股骨-腓骨-胫骨的关节方式在似湖北鳄和扇桨龙中也有发现(Chen X H et al., 2014b, 2015)。但是 NZGP14001 和 NZGP14002 的股骨远端呈扇形,关节面弱发育,这一特征类似始湖北鳄,与其他标本有一定区别(图 6a 和 c)。

胫骨和腓骨: 胫骨和腓骨长度接近而略短于股骨,都呈棒状,两端相对膨大,中间收缩变细(图 5)。但胫骨近端较远端宽,而腓骨正好相反,近端较远端窄。胫骨前缘近侧发育凸起,远侧为平滑凹面。腓骨的远端关节面呈圆弧形,发育生长纹。胫骨和腓骨的形态与 Wu X C et al. (2016) 的观察一致,这些特征与 Carroll and Dong Z M (1991) 在重建正型标本的后肢时,将胫骨描述为近端窄远端宽的棒状骨骼存在区别。

跗骨: 南漳湖北鳄的跗骨共 7 枚,其中近端跗骨三枚,远端跗骨四枚。近端跗骨中,跟骨和距骨与腓骨相连,中间跗骨与胫骨相连。距骨最大,呈边缘平滑的六边形;跟骨次之,呈不规则五边形;中间跗骨最小,呈扁豆状。远端跗骨由胫侧至腓侧依次变大,形状为不规则的五边形(图 6)。与南漳湖北鳄

不同的是,似湖北鳄和扇桨龙都拥有四枚近端跗骨,而多出来的近端跗骨可能为新衍征(Chen X H et al., 2014b, 2015)。

跖骨和趾骨: 所有标本中, YADMV1402 的跖骨和趾骨保存最好,其他标本均有不同程度的缺失,因此以 YADMV1402 为主进行描述。YADMV1402 有五根跖骨,第一到第四跖骨为中间收缩两端扩张的棒状骨,其中近端较远端宽(图 6f)。第五跖骨近端形成两个关节面分别与跟骨和第四远端跗骨连接,形态与 ZMNH M8127 一致,为近端宽远端细的细长骨骼。近端趾骨的形状与跖骨相似,趾骨向远端逐渐变小,形状也逐渐变成短柱状,第 2 列和第 3 列的最远端趾骨变成扁豆形。南漳湖北鳄的后肢趾式为 5-4-4-3-2(?); YADMV1402 显示南漳湖北鳄后肢的五趾排列类似前肢五指,即前三趾距离相近向后弯曲,后两趾向后分散,第三趾和第四趾之间有一到两趾的间隙,第四趾和第五趾夹角约 30° 。这种趾骨排列方式和扇桨龙十分相似,只不过扇桨龙各个趾骨之间有着更大的间距(Chen X H et al., 2015)。似湖北鳄的五趾前四趾聚拢向后弯曲,第五趾单独向后伸直,和前两种湖北鳄的趾骨排列方式有所区别(Chen X H et al., 2014b)。

Wu X C et al. (2016) 在观察 ZMNH M8127 时已发现第一远端跗骨前有一枚近端宽远端细的近矩形骨骼,但未做描述。YADMV1402 的第一远端

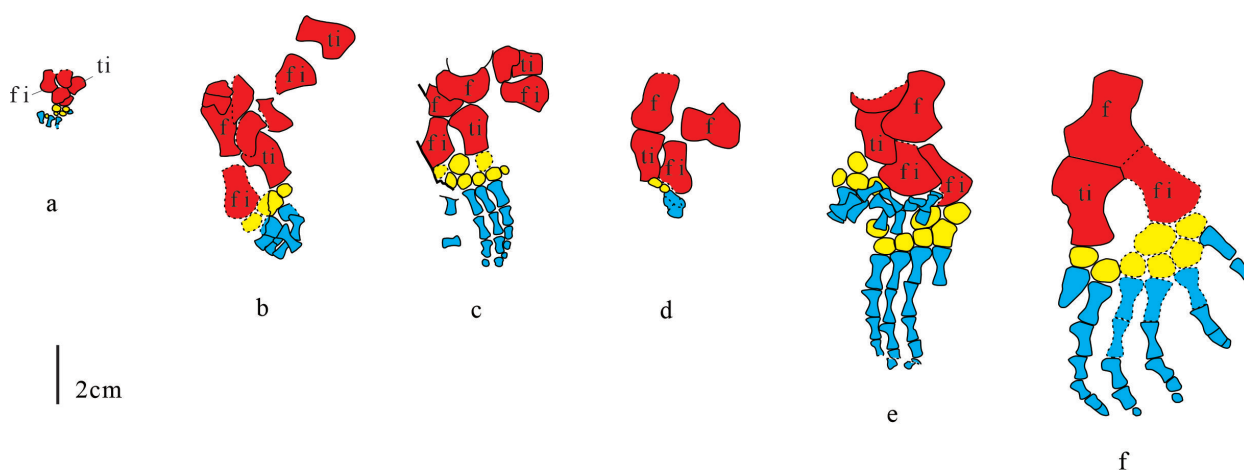


图 6 南漳湖北鳄各标本后肢(红色部分为股骨、腓骨和胫骨;黄色部分为跗骨;蓝色部分为跖骨和趾骨,简写说明见图 5)

Fig. 6 Hindlimbs of the specimens of *Hupehsuchus nanchangensis* (Red region means femur, tibia and fibula; yellow region means tarsals; blue region means metatarsals and phalanges, Abbreviations are same as figure 5)

a-NZGP14002; b-WGSC V26000; c- NZGP 14001; d- WGSC V26002; e- WGSC V26004; f-YADMV1402.

跗骨前增生一节近锥形的跖骨,并且与舟状骨连接(图 6f),这一现象在 WGSC V26004 中同样出现(图 5a 和 d)。同时,标本 NZGP14001 的第 1 列远端跗骨的外侧多出 1 枚近矩形骨骼,该骨骼相较前两块标本远离中间跗骨(图 5b 和 e)。虽然这枚骨骼在 Carroll and Dong Z M(1991)重建正型标本时并未存在,但综合以上观察,认为这枚骨骼是增生的第 0 跖骨。

3 数据分析和讨论

四肢骨骼和躯干之间的相对比例可以反映海生爬行动物的个体发育特征,并揭示属种差异(Sander,1989; Motani and You Hailu,1998a; 周敏,2016)。本文根据标本保存情况,选取南漳湖北鳄和孙氏南漳龙的躯干、肱骨、桡骨、尺骨、第四远端腕骨、股骨、腓骨和胫骨的骨骼进行测量。选取标本的前后关节窝距离作为躯干的长度,对长条骨测量其长度、中部最小宽度和远端宽度,对腕骨和跗骨选取其最大直径进行测量。测量结果见表 1。对上述骨骼测量数据进行回归分析(reduce major axis regression),结果见表 2。其中,回归系数,即回归直线的斜率, a ,称作生长速率。当 a 的值远大于 1 时

表明积极的异速生长,小于 1 时表明消极的异速增长, a 等于 1 时表明生长等速(Sander,1989)。回归直线的 y 轴截距 B 为初始生长指标。

对南漳湖北鳄新标本和孙氏南漳龙的肱骨长和躯干长取对数后投点作图(图 7a),对肱骨长和股骨长取对数后作图(图 7c),对桡骨长和肱骨长取对数后投点作图(图 8a),对尺腕骨最大直径和桡骨长取对数后投点作图(图 8c)。结果显示,孙氏南漳龙标本 WGSC V26006 与南漳湖北鳄标本在同一条生长曲线上,暗示孙氏南漳龙和南漳湖北鳄可能为同一种,前者是后者的幼年个体,或者可能与后者的幼体骨骼比例极为相似。这个可能的孙氏南漳龙和南漳湖北鳄的分类问题,需要结合头骨信息进一步研究证实。

将肱骨长、股骨长和躯干长取对数后作图(图 7a 和 b),尺腕骨最大直径和肱骨长取对数后作图(图 8c),同时,将前肢的尺骨长、桡骨长和第四掌骨长和肱骨长取对数后作图(图 8b、c 和 d)。图上显示,南漳湖北鳄个体回归在同一条生长曲线上,因此证明 NZGP14002 应该是南漳湖北鳄幼年体。NZGP14002 的肱骨前缘不发育凹缘、腕骨部分骨化不完全和神经棘低矮的特征应为个体发育未成熟所致。由于 WGSC V26000 的肱骨破损严重,肱

表 2 南漳湖北鳄异速生长参数和测试数据

Table 2 Allometric parameters and tests for isometry of *Hupehsuchus nanchangensis*.

标本参数	生长速率 a	样本容量 n	方差 S_a	相关系数 p	初始生长指标 B
肱骨长: 躯干长	1.403	6	0.045	0.992	-1.892
股骨长: 躯干长	1.263	7	0.076	0.968	-1.745
股骨长: 肱骨长	0.925	6	0.043	0.992	-0.063
股骨骨最小宽: 肱骨最小宽	0.935	4	0.050	0.992	-0.195
桡骨长: 肱骨长	1.045	4	0.030	0.998	-0.124
尺骨长: 肱骨长	1.011	4	0.049	0.994	-0.087
尺腕骨最大直径: 肱骨长	1.059	4	0.033	0.996	-0.537
第四掌骨长: 肱骨长	1.026	5	0.020	0.997	-0.421
尺骨长: 桡骨长	0.982	4	0.025	0.992	0.006
尺骨最小宽: 桡骨最小宽	1.135	5	0.045	0.992	-0.115
胫骨长: 股骨长	0.643	5	0.051	0.886	0.453
腓骨长: 股骨长	0.600	5	0.051	0.872	0.506
距骨最大直径: 股骨长	0.964	5	0.073	0.964	-0.292
跟骨最大直径: 股骨长	1.038	5	0.059	0.979	-0.499

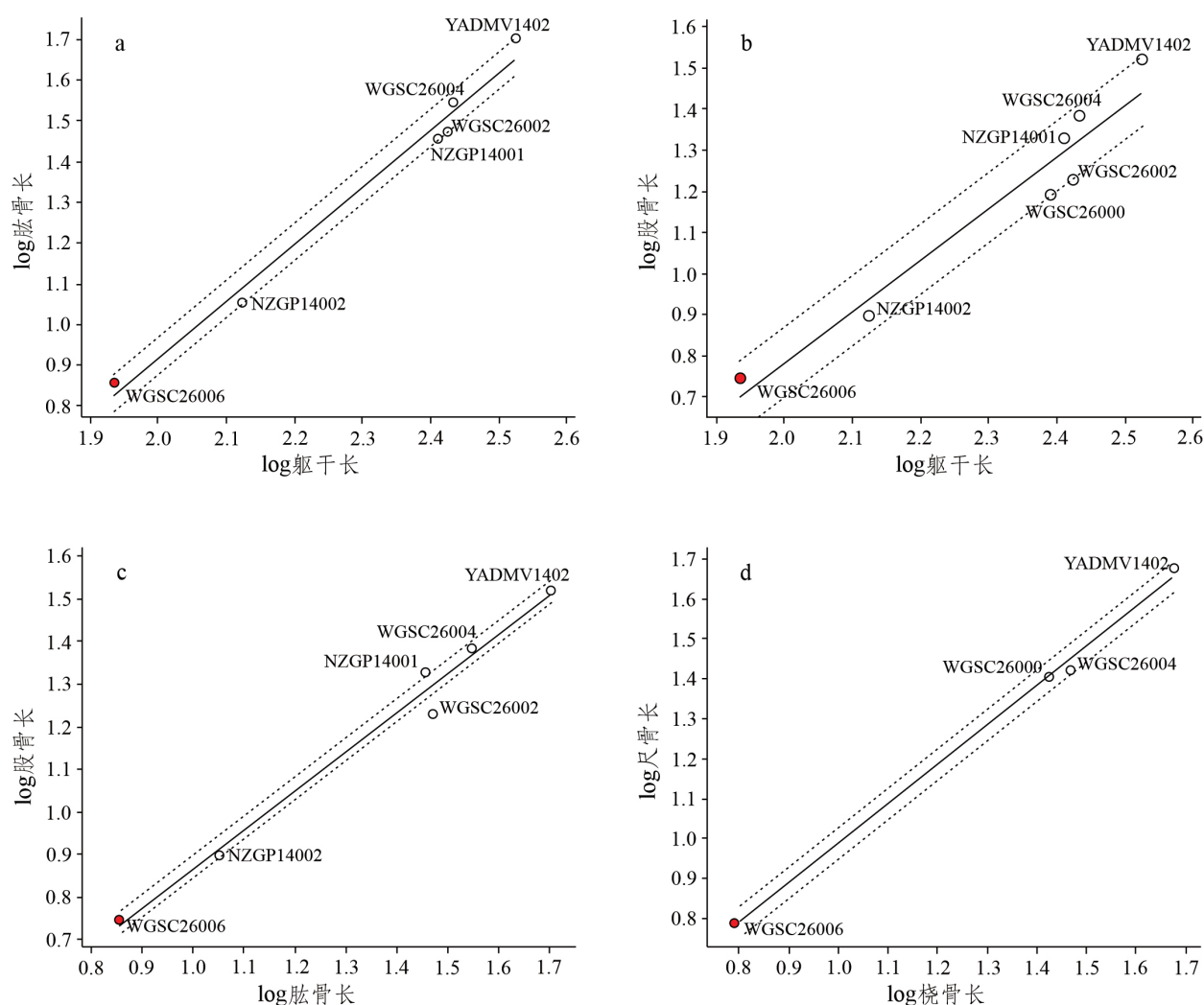


图 7 南漳湖北鳄和孙氏南漳龙前肢上肢骨的生长模式对数图(空心点为南漳湖北鳄,红色点为孙氏南漳龙)

Fig. 7 Logarithmic graphs showing growth model of *Hupehsuchus nanchangensis*

(The hollow dots mean *Hupehsuchus nanchangensis* and the red dot means *Nanchangosaurus suni*)

骨长度参与的生长曲线对比难以进行。但是,将股骨长比躯干长取对数后作图(图 7b),尺骨长与桡骨长取对数后作图(图 7d),结果显示 WGSC V26000 与其他标本仍在同一条生长曲线上。

标本 NZGP14002 的腕骨骨化不完全,当前肢其他骨块已骨化完全时,腕骨并未完全骨化成硬骨,即存在延时骨化现象(Motani and You H L, 1998b)。延时骨化现象使得海生爬行动物的未成年个体在死亡腐烂后,腕骨以下部分难以完整保存。因此,延时骨化现象可以解释孙氏南漳龙的前后肢保存差,仅有肱骨、股骨、尺骨和桡骨骨化保存。孙氏南漳龙的肩胛骨呈圆形,肱骨前边缘凹缘不明显,神经棘低矮(Chen X H et al., 2014c),这些

特征都类似于 NZGP14002。所以,孙氏南漳龙躯干部分与南漳湖北鳄的差异为生长发育的不同阶段所致。Motani and You H L (1998b) 认为延时骨化现象为早期鱼龙保存的原始特征,在鱼龙演化的过程中逐渐消失。湖北鳄目下属物种具有延时骨化特征也是湖北鳄目和巢湖龙为姊妹群的重要证据。

前肢部分,南漳湖北鳄的肱骨相比躯干显示积极的异速生长($a=1.40$),说明前肢生长远快于躯干。而在前肢内部,尺骨、桡骨、尺腕骨和第四枚掌骨相对于肱骨的生长速率均接近于 1,这些骨骼相比肱骨呈现等速生长。股骨相比躯干显示积极的异速生长($a=1.26$),股骨长相比肱骨长生长速率接近于 1($a=0.92$),股骨最小宽相比肱骨最小宽的生长

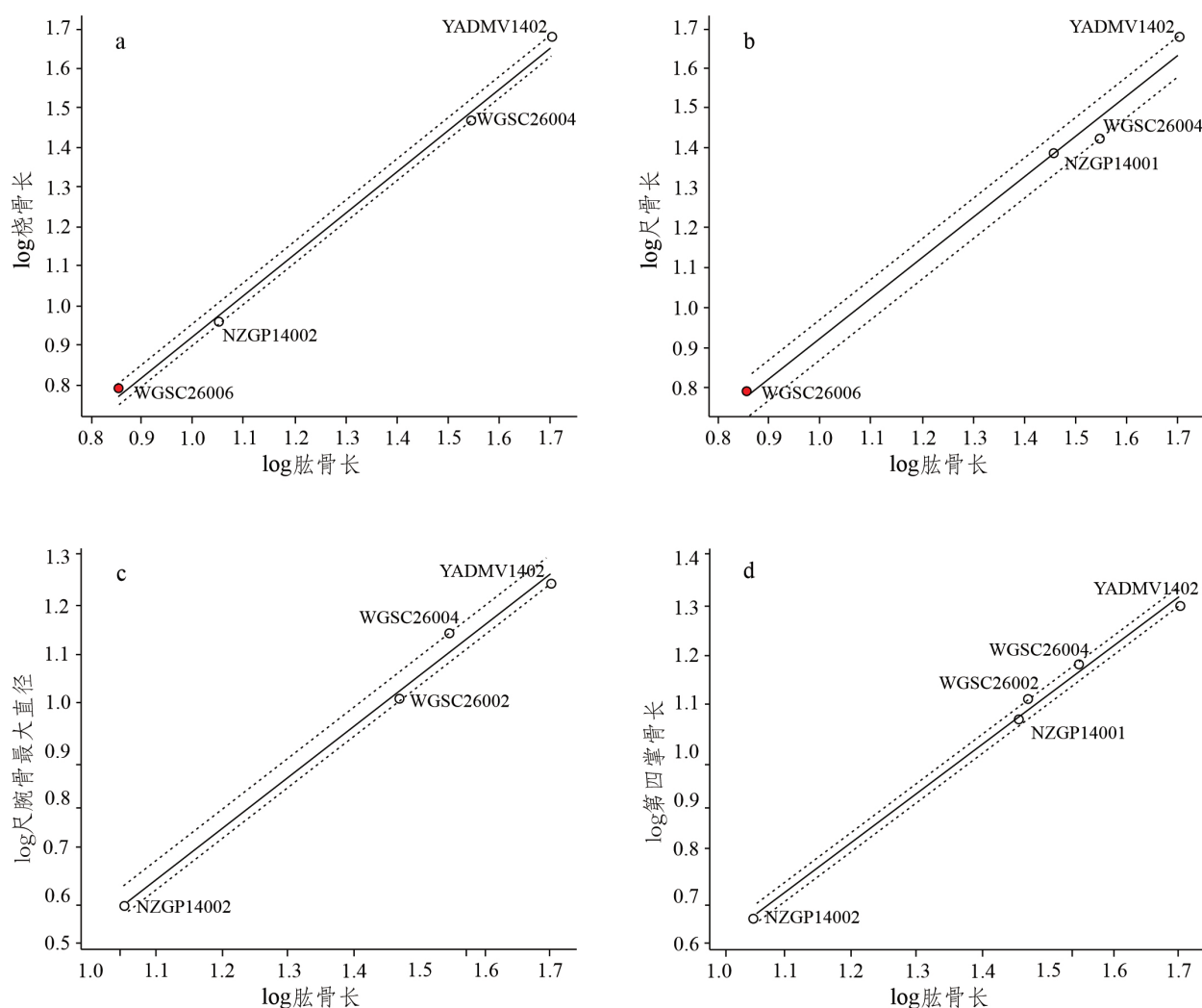


图 8 南漳湖北鳄和孙氏南漳龙前肢生长模式对数图(空心点为南漳湖北鳄,红色点为孙氏南漳龙)

Fig. 8 Logarithmic graphs showing growth model of the forelimb elements in *Hupehsuchus nanchangensis*

(The hollow dots mean *Hupehsuchus nanchangensis* and the red dot means *Nanchangosaurus suni*)

速率也接近于 1($a=0.93$)。这说明后肢生长快于躯干,和前肢相当。虽然形态上南漳湖北鳄的后肢几乎只有前肢的一半长,但是两者生长速率相当,暗示后肢在南漳湖北鳄的活动上起到了和前肢同样重要的作用。

南漳湖北鳄的掌骨可以分为两种类型:WGSC V26004 型掌骨中段强烈收缩,指骨连接紧密,无间隙(图 3a);WGSC V26000 型掌骨中段收缩平缓,指骨连接松散,间隙明显(图 3c 和 e)。两性异形现象在爬行动物中广泛存在(Cheng Y N et al., 2009; Knell et al., 2013; Motani et al., 2018),南漳湖北鳄掌骨形态学的差异不排除是由于性别差异造成的。将南漳湖北鳄标本的第四掌骨近端宽比最小宽后

的值做出频数分布图(图 9a),结果显示,所有标本分为三组:第一组为 NZGP 14002 型,数值在 1.00 左右;第二组为 WGSC V26000 型,数值在 1.80 左右;第三组为 WGSC V26004 型,数值在 2.75 左右。WGSC V26004 型的掌骨近端宽比 WGSC V26000 型更宽,而 NZGP 14002 可能由于未成熟而特征不明显。再将股骨长比躯干长的值做频数分布图(图 9b),结果显示所有标本分为两组:第一组为 WGSC V26000 型,数值在 0.06 左右;第二组为 WGSC V26004 型,数值在 0.08~0.09 之间。这说明 WGSC V26004 型的股骨长度比 WGSC V26000 型的更长。因此,本文推测南漳湖北鳄的掌骨形态差异和股骨长度差异是由于两性异形现象造成的。后肢的其他

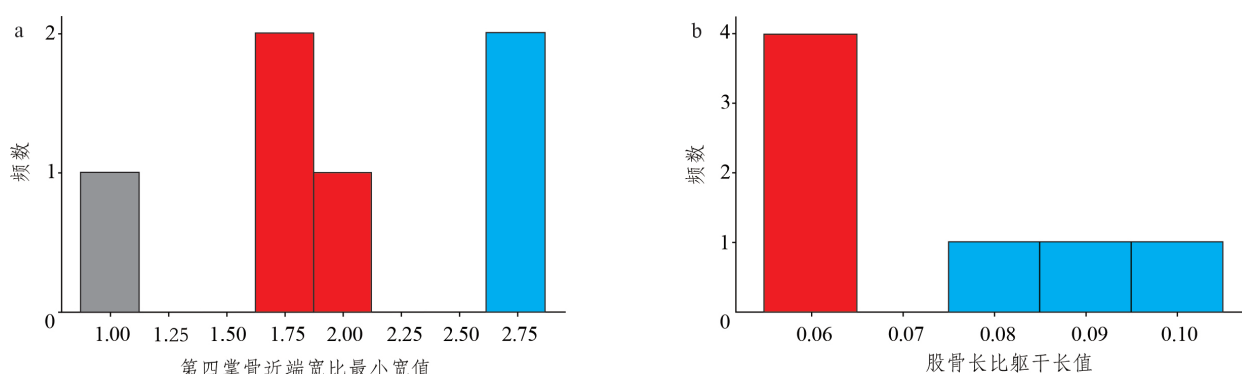


图 9 南漳湖北鳄第四掌骨近端宽比最小宽值频数(a)及股骨长比躯干长值频数(b)分布图

Fig. 9 Frequency distribution of the proximal width and minimum width of the fourth metacarpus of *Hupehsuchus nanchangensis*(a) and

Frequency distribution of the length of femur and the length of trunk of *Hupehsuchus nanchangensis*(b)

红色区域为 WGSC V26000 型;蓝色区域为 WGSC V26004 型;灰色区域为 NZGP 14002 型

骨骼,如腓骨长和胫骨长对股骨长的生长速率的相关系数低于 0.95,说明相关性低,难以回归到同一条生长曲线上(表 2)。排除种间差异,可以推测两性异形造成了标本的腓骨和胫骨在统计分析上的差异。由于样本数量较少,形态学特征亦不明显,南漳湖北鳄的两性异形还需要发掘更多的标本来检验。

南漳湖北鳄的指/趾骨排列方式类似于湖北鳄目中的似湖北鳄属,区别在于似湖北鳄的前 4 指/趾向前聚拢,仅第五指/趾分散向后(Chen X H et al.,2014b)。南漳湖北鳄的荐前椎至少有 37 节,背部神经棘高并且尾长,因此它的运动方式可能类似于鱼龙或鳄类,利用躯干和长尾的摆动在水中向前推进(Motani et al.,1996; Wu X C et al.,2016)。南漳湖北鳄的四肢在运动中的作用可能类似于鲸类,即在运动中控制平衡和克服不稳定运动如偏航、俯仰和横摇(Kelley and Pyenson,2015)。控制型四肢的特点是后缘的硬骨占比较高,硬骨和软组织的组合有利于保持四肢在翻转过程中的灵活性(DeBlois and Motani,2019)。

4 结论

本文以南漳湖北鳄新标本的四肢为研究对象,系统厘定了南漳湖北鳄四肢的骨骼特征。

(1)南漳湖北鳄的前肢部分肱骨粗壮,桡骨和尺骨远端关节面膨大平直,近端腕骨三枚,远端腕

骨四枚,指式为 5-5-5-5-4;后肢部分股骨远端呈梯形,胫骨近端较远端宽,腓骨近端较远端窄,近端跗骨三枚,远端跗骨四枚,趾式为 5-4-4-3-2(?)。南漳湖北鳄的前肢和后肢均具有前三指/趾聚拢,后两指/趾向后分散的排列特点(图 10)。前肢骨骼的测量数据均可回归至同一条生长曲线。

(2)南漳湖北鳄的腕骨部分存在延迟骨化现象。并且,南漳湖北鳄掌骨的形态差异可能反映了两性异形现象:后肢部分,股骨、跟骨和距骨的测量数据分析体现了一致性,而腓骨和胫骨在测量数据分析上的差异性反映了可能存在的性别差异。

(3)生长模式上,前肢和后肢相对躯干都表现了一致性的积极异速生长,暗示南漳湖北鳄的后肢在活动中也具有重要作用。

衷心感谢南漳县和远安县自然资源与规划局对本研究的大力支持;感谢 Ryosuke Motani 和江大勇提供的建议和部分标本照片;感谢审稿人提出的宝贵意见。

参考文献:

- 程 龙,阎春波,陈孝红,曾雄伟,Motani R. 2015. 湖北省南漳 / 远安动物群特征及其意义初探 [J]. 中国地质, 42(2): 676-684.
- 方子晨,程 龙,阎春波. 2020. 早三叠世南漳 - 远安动物群研究进展 [J]. 华南地质与矿产, 36(1): 80-86.

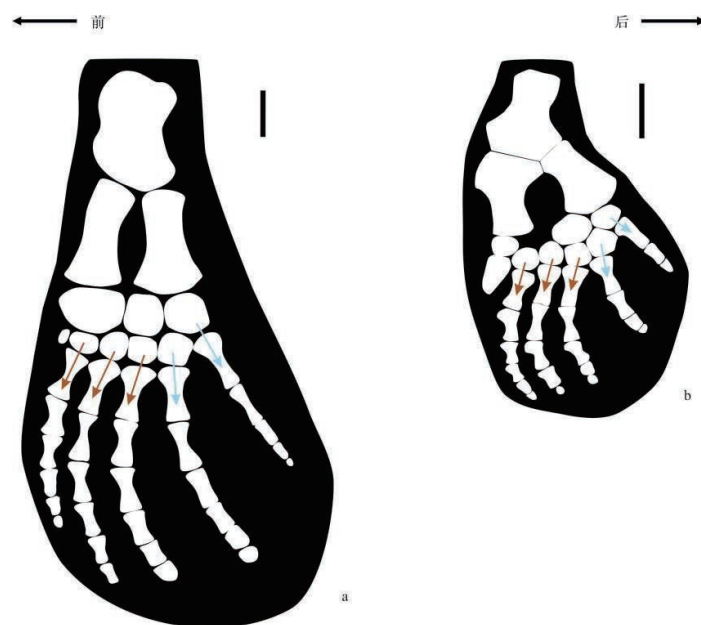


图 10 南漳湖北鳄前后肢骨骼重建图(a. 前肢;b. 后肢;线段长 2cm)

Fig. 10 Skeletal reconstruction of forelimb and hindlimb of *Hupehsuchus nanchangensis* (a. forelimb; b. hindlimb; Scale bar equals 2cm)

王恭睦, 1959. 湖北一新爬行动物化石的发现 [J]. 古生物学报, 7 (5): 41-47.

阎春波, 李姜丽, 程 龙, 赵 璧, 邹亚锐, 牛东毅, 陈 刚, 方子晨 [J]. 鄂西早三叠世南漳 - 远安动物群地层分布特征. 地球科学, 2021, 46(1): 122-135.

杨钟健, 董枝明. 1972. 中国三叠纪水生爬行动物 [J]. 中国科学古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊, (9): 17-27.

周 敏, 2016. 安徽早三叠世巢湖龙前肢比较及分类学意义 [J]. 北京大学学报(自然科学版), 52(2): 227-233.

Brusatte S L, Benton M J, Desojo J B, Langer M C. 2010. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida)[J]. Journal of Systematic Palaeontology, 8(1), 3-47.

Carroll R L, Dong Z M. 1991. Hupehsuchus, an Enigmatic Aquatic Reptile from the Triassic of China, and the Problem of Establishing Relationships[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 331, 131-153.

Chen X H, Motani R, Cheng L, Jiang D Y, Rieppel O. 2014a. A Small Short-Necked Hupehsuchian from the Lower Triassic of Hubei Province, China[J]. PLoS ONE, 9(12): e115244.

Chen X H, Motani R, Cheng L, Jiang D Y, Rieppel O. 2014b.

A Carapace-Like Bony 'Body Tube' in an Early Triassic Marine Reptile and the Onset of Marine Tetrapod Predation[J]. PLoS ONE, 9(4): e94396.

Chen X H, Motani R, Cheng L, Jiang D Y, Rieppel O. 2014c. The Enigmatic Marine Reptile Nanchangosaurus from the Lower Triassic of Hubei, China and the Phylogenetic Affinities of Hupehsuchia[J]. PLoS ONE, 9(7): e102361.

Chen X H, Motani R, Cheng L, Jiang D Y, Rieppel O. 2015. A New Specimen of Carroll's Mystery Hupehsuchian from the Lower Triassic of China[J]. Plos ONE, 10(5): e0126024.

Cheng L, Motani R, Jiang D Y, Yan C B, Tintori A, Rieppel O. 2019. Early Triassic marine reptile representing the oldest record of unusually small eyes in reptiles indicating non-visual prey detection[J]. Scientific Reports, 9(1).

Cheng Y N, Holmes R, Wu X C, Alfonso N. 2009. Sexual dimorphism and life history of Keichousaurus hui (Reptilia: Sauropterygia)[J]. Journal of Vertebrate Paleontology, 29, 401-408.

DeBlois M C, Motani R. 2019. Flipper Bone Distribution Reveals Flexible Trailing Edge in Underwater Flying Marine Tetrapods[J]. Journal of Morphology, 1-17.

Fu W L, Jiang D Y, Montañez I P, Meyers S R, Motani R,

- Tintori A. 2016. Eccentricity and obliquity paced carbon cycling in the Early Triassic and implications for post-extinction ecosystem recovery[J]. *Scientific Reports*, 6(1):27793.
- Jiang D Y, Motani R, Huang J D, Tintori A, Hu Y C, Rieppel O, Fraser N C, Ji C, Kelley N P, Fu W L, Zhang R. 2016. A Large Aberrant Stem Ichthyosauriform Indicating Early Rise and Demise of Ichthyosauromorphs in the Wake of the End-Permian Extinction[J]. *Scientific Reports*, 6:26232.
- Knell R J, Naish D, Tomkins J L, Hone D W E. 2013. Sexual selection in prehistoric animals: detection and implications[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 38-47.
- Kelley N P, Pyenson N D. 2015. Evolutionary innovation and ecology in marine tetrapods from the Triassic to the Anthropocene[J]. *Science*, 348(6232).
- Motani R, You Hailu, McGowan C. 1996. Eel-like Swimming in the Earliest Ichthyosaurs[J]. *Nature*, 382(6589): 347-348.
- Motani R, You Hailu. 1998a. Taxonomy and Limb Ontogeny of *Chaohusaurus geishanensis* (Ichthyosauria), with a Note on the Allometric Equation[J]. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(3): 533-540.
- Motani R, You Hailu. 1998b. The Forefin of *Chensaurus chaoxianensis* (Ichthyosauria) Shows Delayed Mesopodial Ossification[J]. *Journal of Paleontology*, (72): 133-136.
- Motani R. 1999a. Phylogeny of the Ichthyopterygia[J]. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(3): 473-496.
- Motani R. 1999b. On the evolution and homologies of ichthyopterygian forefins[J]. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(1):28-41.
- Motani R, Jiang D Y, Chen G B, Tintori A, Rieppel O, Ji Cheng, Huang Jiandong. 2014. A Basal Ichthyosauriform with a Short Snout from the Lower Triassic of China[J]. *Nature*, 517(7535): 485-488.
- Motani R, Chen X H, Jiang D Y, Cheng L, Tintori A, Rieppel O. 2015. Lunge Feeding in Early Marine Reptiles and Fast Evolution of Marine Tetrapod Feeding Guilds[J]. *Scientific Reports*, 5:8900.
- Motani R, Huang J, Jiang D Y, Tintori A, Rieppel O, You H, Hu Y C, Zhang R. 2018. Separating sexual dimorphism from other morphological variation in a specimen complex of fossil marine reptiles (Reptilia, Ichthyosauriformes, *Chaohusaurus*)[J]. *Scientific Reports* 8, 14978.
- Nicholls E L. 1999. A reexamination of *Thalattosaurus* and *Nectosaurus* and the relationships of *Thalattosauria* (Reptilia: Diapsida)[J]. *PaleoBios*, 1-29.
- Rieppel O, Liu J, Bucher H. 2000. The first record of a *Thalattosaur* reptile from the Late Triassic of southern China (Guizhou Province, PRC)[J]. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3):507-514.
- Sander P M. 1989. The *Pachypleurosaurids* (Reptilia: Nothosauria) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) with the Description of a New Species[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 325: 561-666.
- Wu X C, Zhao L J, Sato T, Gu S X, Jin X S. 2016. A New Specimen of *Hupehsuchus nanchangensis* Young, 1972 (Diapsida, Hupehsuchia) from the Triassic of Hubei, China[J]. *Historical Biology*, 28(1-2): 43-52.