



论文

晚三叠世鱼龙 *Shastasaurus tangae* 头骨新观察
及其演化趋势

尚庆华*, 赵梧迪, 李淳

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

* E-mail: shangqinghua@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2011-03-03; 接受日期: 2011-11-28

国家自然科学基金(批准号: 40872019)和国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2006CB806400)资助

摘要 鱼龙类是中生代统治海洋时间最久的海生爬行动物类群之一. 依据产自贵州关岭地区晚三叠世法郎组瓦窑段大型鱼龙骨骼化石新材料, 从侧视、顶视和后视三个观察方向补充介绍了 *Shastasaurus tangae*(邓氏萨斯特鱼龙)头部骨骼形态和骨骼间接触关系, 并重点描述了鱼龙的枕部骨骼结构. *S. tangae* 发达的前颌骨鼻上支向后伸至外鼻孔背缘中后部, 鼻骨参与构成外鼻孔的背侧缘, 上颌骨的鼻后支分隔了泪骨和外鼻孔. 外鼻孔周缘骨骼在不同时代的特征变化指示了鱼龙类外鼻孔具有位置逐渐向后、与眼眶距离逐渐缩短的演化趋势. 鼻骨后缘和额骨锯齿状缝合, 后外侧支和后额骨相交, 分隔额骨和前额骨. 上颞孔前平台发育中等, 长度随个体变大而变短, 显示与个体发育的相关性. 顶脊前端自顶孔后部分叉, 在额骨背面形成显著的 V 形脊状结构, 顶脊侧支后平台略发育. 由轭骨、眶后骨、方轭骨和方骨围成颊部腹缘, 鳞骨既不参与构成颊部深湾也不参与构成上颞孔边缘. 顶骨后缘内凹, 基枕骨两侧具较大的翼状突起, 上枕骨工字形、稍高, 枕大孔较大, 后耳骨呈大而宽的板状, 镫骨小而窄. 枕部骨骼的研究和对比表明, 鱼龙类从三叠纪到白垩纪的进化历程中, 颅骨呈现出基枕骨外枕髁区域逐渐缩小, 枕髁相对增大, 后耳骨逐渐变小, 镫骨逐渐变大的演化趋势. 产于北美洲晚三叠世的 *Shonisaurus* 枕髁外翼状突起大小与本种相当, 但后耳骨小于 *Shastasaurus tangae*, 推测它应该比 *S. tangae* 进步.

关键词鱼龙 *Shastasaurus tangae*

晚三叠世

头骨解剖结构

演化趋势

自 20 世纪 90 年代初贵州省关岭县新铺乡发现三叠纪海生爬行动物化石以来, 从这一地区发掘的较完整的大型(体长大于 5 m 者)鱼龙化石骨架已有数十具之多. 它们均产于同一层位, 即法郎组瓦窑段(或称小四组), 时代为晚三叠世卡尼期^[1,2]. 依据关岭地

区的化石材料建立的大型鱼龙化石属种曾有 6 种^[3~6], 通过对该地区鱼龙化石骨架的深入研究, 部分属种得到归并^[6~10]. 依据头后骨骼特征, Shang 和 Li^[10]将原命名的 *Guizhouichthyosaurus tangae*(邓氏贵州鱼龙)归入 *Shastasaurus*(萨斯特鱼龙属).

英文引用格式: Shang Q H, Zhao W D, Li C. New observations on the cranial osteology of Late Triassic *Shastasaurus tangae* and their evolutionary trend (in Chinese). *Sci Sin Terrae*, 2012, 42: 773–783

Shastasaurus tangae 模式标本 Gmr009 目前保存在贵州省地质调查院。该标本的头骨主要展露背面(顶面)特征, 虽然保存相对完整, 但由于化石遭受强烈压扁, 巩膜环散落在头骨两侧, 头骨的颞部后方、颊部和枕部骨骼基本无法辨认。尹恭正等^[3]在建立该种时对头骨的描述相对简单。Maisch 等^[7]和潘薪如等^[8]根据一些新材料(DQ-41, GNG dq-22, DQ-41 或 GNP-d41)对 *S. tangae* 头骨进行了重新描述, 订正了一些骨骼的特征, 但同样是受材料保存状态的限制, 未介绍枕部骨骼特征。目前可以划归于本种的其他标本, 如 IVPP V 11865, IVPP V 11869 和 IVPP V 11853, 虽然保存状态各具优势, 但大多没有保存或无法观察到枕部骨骼。

笔者最近研究了收藏在中国科学院地质与地球物理研究所的一具保存较完整的大型鱼龙化石骨架(IGGCAS 2005F001)。该骨架的各部位尤其是头部骨骼特征与重新描述和厘定后的 *S. tangae* 特征^[7,8,10]基本一致, 归属于 *S. tangae* 无疑。由于头部骨骼基本未遭受挤压, 通过进一步的化石修理将该头骨从围岩中取出。立体的、完整的头骨展示了前人尚未识别和认识较模糊的骨骼结构。以该骨骼材料为基础, 参考本种其他标本, 本文对 *S. tangae* 头骨顶视和侧视的骨骼形态和各骨骼间接触关系进行补充介绍, 重点描述之前未见报道的枕部骨骼特征。通过不同时代鱼龙类头骨对比, 探讨鱼龙头骨的一些演化趋势。

1 研究材料

研究标本(IGGCAS 2005F001)产于贵州省关岭县新铺乡法郎组瓦窑段。骨架全长约 5 m, 除前肢残缺外, 其他部位基本完整。头骨保存长度为 67 cm, 吻部前端略有缺失。通过室内修理, 将头骨与颈椎(枢椎)完整地分离, 并从包埋的围岩中取出。头骨仅受轻微的侧向挤压, 呈现微弱变形。头骨的左、右侧面、顶面和枕面均保存完好, 这种完好的保存状态在同类化石中比较少见。尤其是该标本枕面骨骼均为原位保存, 没有任何扰乱和缺失。

2 *Shastasaurus tangae* 新材料的头骨特征

2.1 头骨侧视特征

标本 IGGCAS 2005F001 头骨侧面保存较好, 各

部位骨骼接触关系尤其是眶后区各骨骼接触关系比较清晰(图 1), 且左右两侧面的骨骼特征基本可以互相印证。

标本侧视最显著的特征是具有硕大的眼眶和纤长的吻部。眼眶呈后部高、前部略低的梨形(pyriform)。右侧眼眶最大长高比为 15 cm: 11.5 cm, 左侧为 13.5 cm: 11.7 cm。眼眶长度大于眶后区长度, 高度约占头骨高度(不包括下颌骨)的 80%(左侧: 11.7 cm/14.5 cm)。具约 16 枚巩膜骨, 巩膜环外径为 11 cm, 内径为 5 cm。已经描述的本种其他标本, 如 Gmr 009^[3], IVPP V 11865^[4], GNG dq-46^[7], GNP-d41^[8]和 IVPP V11853^[10]等由于受程度各异的挤压, 眼眶多表现为压扁后变形的形状。

眶前区各骨骼特征和接触关系与 Maisch 等^[7]描述基本一致, 眶后区展示的各骨骼之间的接触关系较之前各家的描述和复原^[4,5,8]略有差异。主要表现在对鳞骨、方軛骨的认识。

研究标本眶后区狭窄。眶后骨呈弯月状构成眼眶的后缘, 其背缘与后额骨相接, 后缘分别与鳞骨和方軛骨相交。軛骨较窄, 构成眼眶的腹后侧边缘。它的前端前伸, 在眼眶中前部与上颌骨和泪骨相接, 后端仅与眶后骨相交, 未见与鳞骨^[7]或方軛骨接触。后额骨既构成眼眶背缘, 又构成颞孔前外侧缘。上颞骨非常厚重, 无论侧面、顶面还是枕面均出露较大。它构成了颞孔的外侧后缘和后侧外缘, 同时也构成头骨的两后背侧角。在头骨侧面, 上颞骨分别与后额骨、鳞骨、方骨相交。鳞骨呈扁平板状, 周缘被后额骨、上颞骨、方骨和方軛骨包围, 既不参与上颞孔的构成, 也不参与围成颊部的腹湾。之前的描述认为该骨骼或参与构成上颞孔^[4,5]或参与围成颊部腹湾^[8]。

方軛骨是构成颊部深湾的主要骨骼。侧面视, 方軛骨前背侧端和后腹侧端较宽, 中间收缩。背缘和鳞骨呈锯齿状缝合, 后缘和腹缘与方骨相交。前缘与軛骨无接触, 但与眶后骨相连。有关该骨骼的特征, 之前的描述均鲜有提及。潘薪如等^[8]认为方軛骨为颊部最腹侧骨骼, 且具有方骨横突在腹侧包围方骨。其复原图显示方軛骨在头骨侧面出露很小。从 IGGCAS 2005F001 可见, 方軛骨在头骨颊部出露很大, 其腹缘被方骨横突包围, 而非相反。

与其他典型的鱼龙相同, 方骨弯曲的前缘在背腹两侧与方軛骨相连, 中部和方軛骨一起围成显著的方骨孔。方骨背缘和上颞骨和鳞骨相交。后缘较平

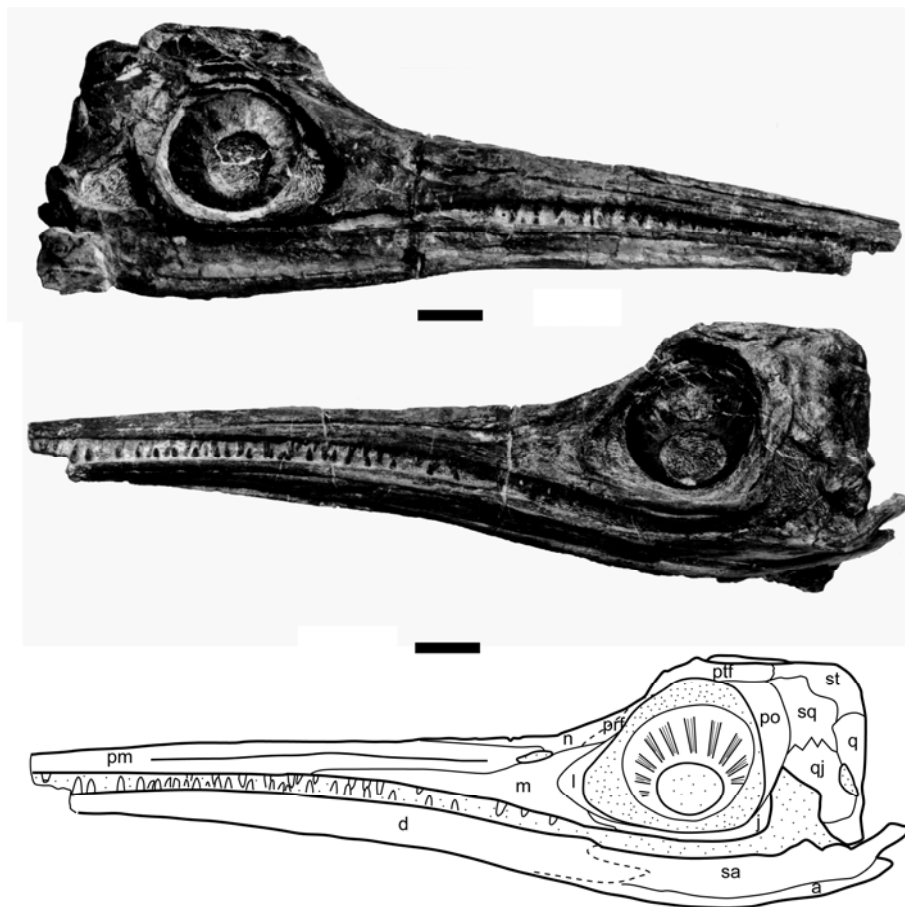


图 1 *Shastasaurus tangae* 头骨(IGGCAS 2005F001)侧视照片及左侧视线条图

a—angular 隅骨; d—dentary 齿骨; j—jugal 轭骨; l—lacrimal 泪骨; m—maxilla 上颌骨; n—nasal 鼻骨; p—parietal 顶骨; pm—premaxilla 前上颌骨; po—postorbital 眶后骨; prf—prefrontal 前额骨; ptf—postfrontal 后额骨; q—quadrate 方骨; qi—quadratojugal 方轭骨; sa—surangular 上隅骨; sq—squamosal 鳞骨; st—supratemporal 上颞骨. 比例尺为 5 cm

直, 构成枕面的外侧缘, 同时, 后外侧面略向后内侧方向倾斜.

绝大多数鱼龙, 尤其是三叠纪之后的鱼龙类, 方轭骨和轭骨在颊部的腹缘互相接触, 眶后骨不参与构成颊部腹湾. 但早三叠世晚期的一些类群, 如 *Utatsusaurus hataii* 和 *Grippia longirostris*, 方轭骨和轭骨不相交^[11,12]. 产于中三叠世安尼期的 *Mixosaurus panxianensis* 方轭骨和轭骨也不相交^[13]. Maisch 等^[7]曾推断 *Shastasaurus tangae* 的眶后骨有可能伸达颊部的腹湾. IGGCAS 2005F001 较清晰地指示了轭骨和方轭骨不相交, 眶后骨参与构成颊部腹湾的特征. 推测鱼龙演化过程中, 轭骨逐渐向后伸长与方轭骨相交, 眶后骨变窄并逐渐被排除于颊部腹湾(图 2).

2.2 头骨顶视特征

标本顶视面(背视面)(图 3)最显著的特征是顶骨具较突出的矢状脊. 顶脊最高点位于顶骨中部, 向前方和向后方顶脊高度逐渐降低. 脊状的而非平台状的顶骨是较进步的特征, 在侏罗纪鱼龙类中常见^[16]. 研究标本上颞孔前平台(anterior terrace of the supratemporal fenestra)比较发育, 长度约占上颞孔总长度的三分之一. 本种其他标本, 如 Gmr 009, IVPP V 11865 和 IVPP V 11853, 上颞孔前平台均明显短于本研究标本, 且个体越大, 平台越短. 以上标本上颞孔前平台的前缘均伸达至与眼眶中部同一水平线的位置, 因此推测上颞孔前平台的长度大小在一定程度上和个体发育阶段有关. 顶脊在靠近顶孔后缘处分叉, 半包围顶孔, 向前延伸至与眼眶中部同一水平

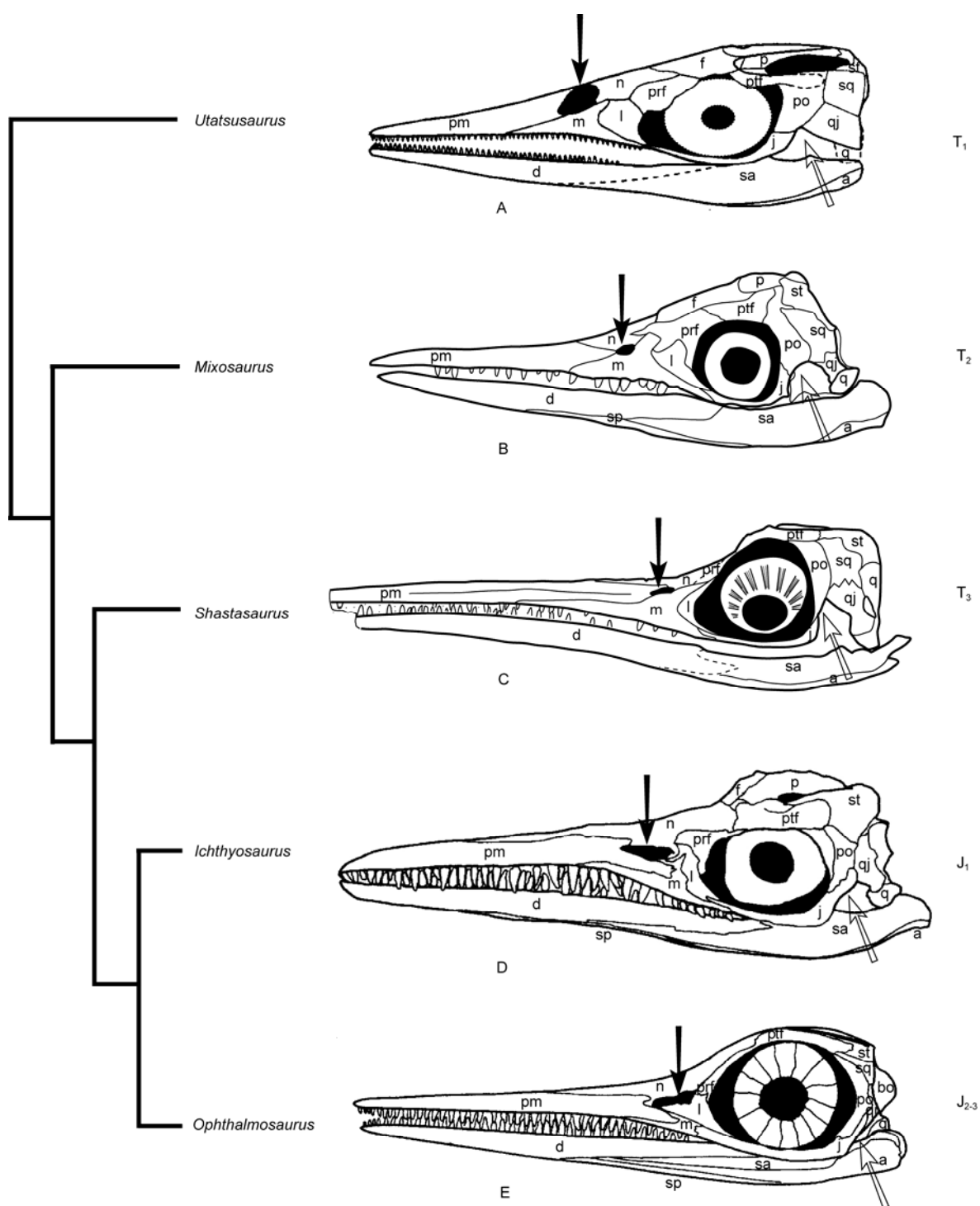


图 2 鱼龙类系统发育关系简图(根据文献[14]简化)和部分鱼龙类头骨侧视图

实心箭头指示鼻孔位置, 空心箭头指 0 颊部腹湾位置. A—*Utatsusaurus hataii* (据文献[15]); B—*Mixosaurus panxianensis* (据文献[13]); C—*Shastasaurus tangae*; D—*Ichthyosaurus communis* (据文献[15]); E—*Ophthalmosaurus icenicus* (据文献[15]). 符号说明同图 1

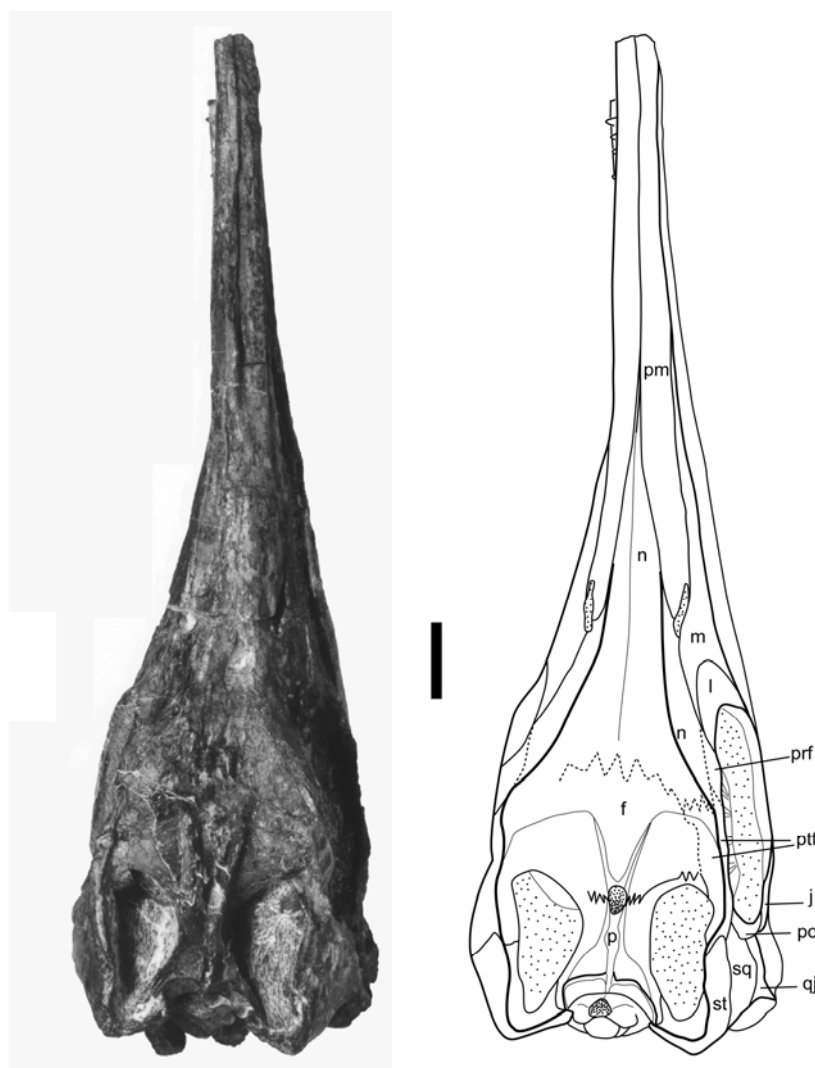


图 3 *Shastasaurus tangae* 头骨(IGGCAS 2005F001)背视照片和线条图

f—frontal 额骨; l—lacrimal 泪骨; m—maxilla 上颌骨; n—nasal 鼻骨; p—parietal 顶骨; pm—premaxilla 前上颌骨; po—postorbital 眶后骨; prf—prefrontal 前额骨; ptf—postfrontal 后额骨; qj—quadratojugal 方轭骨; sq—squamosal 鳞骨; st—supratemporal 上颞骨. 比例尺为 5 cm

的位置也既上颞孔前平台的最前缘处尖灭, 形成显著的 V 形脊状结构. 顶骨前部发育的这种 V 形脊状突起在 *Cymbospondylus petrinus*^[17]中也存在, 但其主要围绕顶孔发育, 延伸距离较短, 且两边基本平行, 不构成显著的锐角. *Mixosaurus* 的矢状脊也非常发育^[18], 一直前伸至靠近鼻骨的位置, 但不存在前端分叉为 V 形的现象. *Callawayia neoscapularis*^[19]顶孔侧缘和后缘的“唇”状凸起与矢状脊相连, 前端伸展至额骨前部. 矢状脊前端分叉呈 V 形的前伸结构与上颞孔前平台的发育相关, 其伸展长度受控于上颞孔前平台的长度, 分开角度受控于上颞孔前平台的前内

侧缘的形态. 归属本种的其他标本, 头骨受挤压变形程度各异, V 形分叉的角度在 30°~50°之间. 顶脊在顶骨靠近后缘处分叉, 两侧支沿上颞孔的后内侧缘形成低脊, 同时原主干支的脊状突起延伸到顶骨后部向后背侧方倾斜的平台边缘. 顶脊内侧缘沿着上颞孔的边缘下伸, 构成颅腔壁的上部. 两个后侧支在枕面围成半圆形的头后凹陷. 标本 IVPP V 11853 指示了同样的结构, IVPP V 11865 顶脊侧支后平台不明显. IGGCAS 2005F001 顶脊后部分叉以及顶脊侧支后平台略发育的特征与 *C. neoscapularis*^[19]相似.

顶骨的后侧支(或称上颞骨支)在上颞孔后缘接

近中部的位置与上颞骨顶骨分支叠置, 长度与上颞骨的顶骨分支接近, 但比后者略细弱。

额骨较宽, 后缘和顶骨相交, 缝合线自顶孔外缘起, 沿颞孔前平台后缘向外侧延展。额骨后外侧缘和后额骨相交。额骨和鼻骨的接触面在研究标本不清楚。标本 IVPP V 11865 和 IVPP V 11853 指示额骨前缘和鼻骨强烈锯齿状缝合, 缝合面在中部是横向延展, 而两侧是斜向相交。中部缝合面位于和眼眶长度五分之二处同一水平的位置。

鼻骨较长, 后外侧支伸至上颞孔前平台的前外侧缘附近和后额骨锯齿状缝合, 将前额骨和额骨分隔。前端逐渐变窄, 伸达至大约为头骨全长的 2/5 处。

前颌骨鼻下支不发达, 鼻上支较发育。后者向后伸至外鼻孔背后缘附近, 叠覆在鼻骨之上。该特征在 Maisch 等^[7]所描述的标本 GNG dq-46, GNG dq-22 和 DQ-41 均可见, 但各标本前颌骨鼻上支向后伸展程度不同, 因此原作者推断鼻骨可能被排除在外鼻孔边缘。潘薪如等^[8]的描述和复原图均指示鼻骨不参与形成外鼻孔的边缘。根据对 Gmr009, IVPP V 11853, IVPP V 11865 的观察, 前颌骨鼻上支的后伸均未超过外鼻孔后缘, 鼻骨参与构成外鼻孔的部分背缘和后缘, 至少参与构成外鼻孔的背侧缘, 未被完全排除在外鼻孔之外。除 *Cymbospondylus petrinus* 外, 绝大多数鱼龙的鼻骨参与形成外鼻孔的边缘, 但参与的程度不同^[15]。

上颌骨的鼻后支发育, 分隔泪骨和外鼻孔, 后端渐窄, 伸至泪骨背缘中部靠后处。

Maisch 和 Matzke^[20]对比各时代的鱼龙化石发现, 从三叠纪至白垩纪鱼龙类前颌骨的鼻下分支从不发育或非常小, 发展到明显发育, 直至伸达到外鼻孔 1/3 处的位置; 而鼻上分支从显著发育, 发展到非常小或不发育。上颌骨的鼻后分支由较大、显著发育, 发展到很小或不发育。外鼻孔由早期主要朝上, 发展到后期主要朝向两侧。IGGCAS 2005F001 从骨骼特征上应该属于他们所归纳的早期类型, 与标本产出的实际地质时代也相符, 证实了这些演化趋势的存在。但值得注意的是, 所有以上这些变化均是伴随着外鼻孔位置的改变而发生的。*S. tangae* 指示前颌骨的鼻上分支发育, 鼻骨虽然参与构成外鼻孔, 但仅仅构成其背侧缘, 而侏罗纪的分子前颌骨的鼻上分支多不发育, 鼻骨参与构成鼻孔的大部分背缘。与此同时, *S. tangae* 的泪骨不参与构成外鼻孔, 但侏

罗纪鱼龙类的泪骨却是构成外鼻孔的重要骨骼, 如 *Temnodontosaurus platyodon*, *Leptonectes tenuirostris*, *Stenopterygius longifrons*, *Ophthalmosaurus icenicus* 等^[15]。因此鱼龙类的外鼻孔不仅存在朝向的改变, 同时存在位置的迁移。既存在外鼻孔位置逐渐靠后, 与眼眶距离逐渐靠近的演化趋势(图 2)。

2.3 头骨后视特征

受化石保存条件的限制, 世界中、晚三叠世鱼龙研究中涉及枕部构造特征的介绍相对较少, 仅 *Cymbospondylus petrinus*^[17] 和 *Shonisaurus popularis*^[21] 有较详细的描述。此外, 多数鱼龙类枕部结构的复原, 依据的是离散的颅骨骨骼的重新放置, 如 *Ophthalmosaurus*^[22,23]、*Ichthyosaurus*^[24]、*Shonisaurus*^[21], 原位保存枕部全部骨骼的标本非常稀少。

标本 IGGCAS 2005F001 的枕面呈宽略大于高的四边形(标本头骨略向左侧倾斜保存), 所有枕部骨骼的位置与 McGowan 和 Motani^[15]图示的 *Ichthyosaurus* sp. 枕部骨骼复原图(Fig. 31, p. 24)完全相同, 既其颅骨由基枕骨、基蝶骨、成对的外枕骨、后耳骨、镫骨和未成对的上枕骨组成, 仅前耳骨无法观察到(图 4)。但具体骨骼的形状、大小等与后者相比又有许多差距。

上颞骨: 上颞骨在枕面出露宽大, 构成枕面的大部分背缘, 其向后、向背侧伸展, 构成两个略高耸的、坚固的枕面背外侧角。内侧缘叠覆在前凹的顶骨枕面上。腹缘与上枕骨和后耳骨相接。

基枕骨: 基枕骨厚重、粗大, 从枕面观察可将其分为较截然的三部分。中间部位是向后方突出的、半球状的枕髁, 最大直径有 3.2 cm, 枕髁与寰椎(第一颈椎)相接触关节面略向后凸。多数鱼龙类枕髁与寰椎相连接关节面向后凸出, 仅 *Cymbospondylus petrinus*^[17] 具有内凹的枕髁与寰椎关节面。两侧环绕枕髁的是直径大于枕髁的半圆形平台, 枕髁置于其上。平台之外侧是向腹外侧方伸出的左右对称的两个翼状突起。它们从枕髁外半圆形平台的基部伸出, 与后耳骨在一个平面。基枕骨背缘与外枕骨相交, 外侧缘和后耳骨、镫骨相连, 腹侧与基蝶骨密切接触。由于基枕骨通常很粗壮, 较易在化石中被保存下来。McGowan 和 Motani^[15]对比了一些鱼龙类的基枕骨, 认为基枕骨的特征具有分类学意义。本标本基枕骨的外枕髁部位具两个大的翼状突起(tubers), 显然与

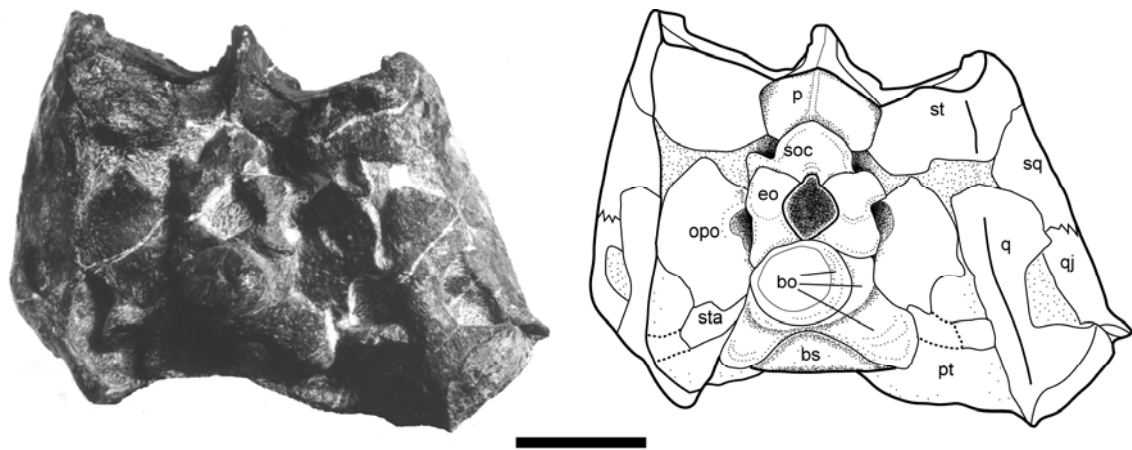


图4 *Shastasaurus tangae* 头骨(IGGCAS 2005F001)后视照片和线条图

bo—basioccipital 基枕骨; bs—basisphenoid 基蝶骨; eo—exoccipital 外枕骨; opo—opisthotic 后耳骨; p—parietal 顶骨; pt—pterygoid 翼骨; q—quadrate 方骨; qj—quadratojugal 方轭骨; soc—supraoccipital 上枕骨; sq—squamosal 鳞骨; st—supratemporal 上颞骨; sta—stapes 镫骨. 比例尺为5 cm

三叠纪之后的鱼龙类基枕骨^[15]有明显的不同.

外枕骨: 外枕骨分布于枕大孔的两侧, 呈上下宽, 中间窄的工字形, 几乎包围了全部枕大孔. 其背端和腹端膨大, 分别牢固地缝合在上枕骨和基枕骨的腹、背面上. 两外枕骨的腹内侧端互相接触, 使基枕骨被排除于枕大孔之外, 该特点与 *Shonisaurus popularis*^[21]基枕骨相同, 但与后者不同之处在于本种外枕骨相对较大, 它在枕面上的高度接近枕髁的高度. 这种较长的外枕骨在已知的鱼龙类中较少见. 外枕骨的背外侧端和腹外侧端分别接合在后耳骨内缘的背端和中部位置, 外侧缘和后耳骨的内背侧缘之间是清晰的迷走神经孔(the vagus foramen). 而外表面(枕面)未见在 *Ichthyosaurus* 较发育的舌下神经孔(the hypoglossal foramen)^[24].

上枕骨: 与 *S. popularis*^[21]相同, 本种的上枕骨也呈半圆形盖在两外枕骨之上. 外表面呈中间高, 两侧低的拱状, 整体向腹后方倾斜. 背缘主体与顶骨相交. 背外侧方发育一明显凹陷, 其位置和 *Ichthyosaurus*^[24]上枕骨可能传输内淋巴液的管孔位置相当. 腹缘最中部有一较小的弧形凹缺, 构成枕大孔背缘最中心部位. 弧形凹缺的尺寸较 *S. popularis*^[21]、*Ichthyosaurus*^[24]和 *Ophthalmosaurus*^[22,23]均小. *Ophthalmosaurus*^[22,23]由于上枕骨的腹缘强烈内凹, 上枕骨甚至呈倒置的“U”型结构.

后颞孔发育状况无法确定.

后耳骨: 后耳骨宽大, 骨化较好, 边缘形状不甚

规则、表面呈略有些扭曲的板状. 它占据了枕骨旁边的大部分位置, 在枕面的出露面积是所有枕部骨骼中最大的, 相对大小在已知的鱼龙类的后耳骨中也是最大的. 后耳骨的背缘与上颞骨相交, 内侧缘则分别缝合在外枕骨和基枕骨上. 腹缘靠近内侧发育一个小的、向腹侧伸出的三角形突起. 后耳骨和镫骨缝合于自该突起向内的腹缘部位. 后耳骨外侧缘与方骨后内侧缘大面积相交, 这在侏罗纪鱼龙类头骨中较少见. 三叠纪之后一些典型鱼龙类的枕部可见上颞骨向下呈板状伸展, 直至与翼骨相交^[16,20]. 因后耳骨和方骨相接紧密, 在 IGGCAS 2005F001 枕面上看不到上颞骨和翼骨的直接接触.

镫骨: 为纤细的、小型、棒状骨骼, 略向背侧弯曲. 近端略膨大附着在基枕骨和后耳骨接合处, 与二者缝合紧密, 其和后耳骨相交的面积要大于与基枕骨相交的面积. 远端附着在方骨的内侧, 二者的结合面非常清晰. IGGCAS 2005F001 左右两侧的镫骨均有一些缺失, 但整体伸展形态一致.

3 鱼龙类枕部骨骼演化趋势讨论

Andrews^[22]根据复原鱼龙枕部骨骼的经验认为, 受骨化程度的影响, 同种的不同个体骨骼形态常常不一致. 骨化的程度受年龄的控制, 最大的个体其骨化程度应最高. IGGCAS 2005F001 头骨长度要小于已知的本种较大个体头骨长度(IVPP V 11865, 头骨

中线长 106 cm), 眼眶在头骨中所占比例较大, 推测应属于一个稍年轻的个体。但各部分骨骼, 尤其是枕部骨骼的骨化程度却较高, 各部位骨骼接合紧密, 基本没有大面积缺失。因此该标本的骨骼特征, 尤其是枕部骨骼特征应该可以用以指示 *Shastasaurus tangae* 真实的骨骼形态。

S. tangae 枕部较突出的特征是基枕骨外枕髁区域具两个较大的翼状突起。三叠纪其它鱼龙类也多具有此特点, 如 Maisch^[25]在对 UCMP 9017 的重新描述中指出 *S. alexandrae* 基枕骨的右侧外枕髁区具有非常明显的向外伸长的突起。该突起在 *Cymbospondylus petrinus*(UCMP9950) 中也清晰可见^[17]。Camp^[21]在 *Shonisaurus popularis* 的描述中指出, 基枕骨翼状的突起厚重、坚固, 它们和腹侧的基蝶骨紧密缝合在一起, 两者的缝合线在突起的基部清晰可见。但在复原图 9 以及图 10 中, 却将基枕骨两侧的突起标注为基蝶骨。因未观察原标本, 所以仅对该标注存疑问。

三叠纪之后鱼龙类, 基枕骨的外枕髁部分多不具有明显的腹外侧方翼状突起, 同时外枕髁区域的大小也存在很大的差异。以 *Ichthyosaurus* 较大, 而 *Ophthalmosaurus*、*Brachypterygius*、*Platypterygius* 较小^[15]。*Ichthyosaurus* 是早侏罗世常见鱼龙分子, 后三者则分别是侏罗纪中、晚期和早白垩世的分子。由此可见基枕骨不仅具有系统分类学意义, 外枕髁部分的大小同样具有演化意义。从三叠纪至白垩纪它们应该逐渐变小。与之相反, 由于基枕骨逐渐以枕髁为主体, 枕髁的相对尺寸逐渐增大。

Shastasaurus tangae 枕部骨骼另外一个突出特征是后耳骨大而宽, 而镫骨小而细, 两者大小相差悬殊。*Cymbospondylus petrinus* 后耳骨的确切形态不清楚, 但其可能的镫骨的形状是小而细^[17]。同时代的鱼龙 *Shonisaurus popularis*^[21]也具有稍大的后耳骨, 但相对大小要小于本种。与此相反, 多数三叠纪之后鱼龙类的后耳骨均相对较小, 而镫骨或与其大小相当, 如 *Ophthalmosaurus natans*^[26]; 或大于后耳骨, 如 *O. icenicus*^[23], *Platypterygius longmani*^[27], *Temnodontosaurus trigonodon*^[24]。唯一的例外是 *Myopterygius petersoni*^[16], 文中附图指示了枕部耳骨要大于镫骨, 但正文中未见描述。由此可见鱼龙耳部骨骼的演化, 不仅存在镫骨变大、变粗壮的演化趋势^[21,28], 同时后耳骨存在变小、变窄的演化趋势。

与 *Shastasaurus tangae* 同产于晚三叠世的 *Shonisaurus*^[21]枕髁外翼状突起与本种相当, 但它的后耳骨要小于 *Shastasaurus tangae* 后耳骨, 根据以上鱼龙枕部骨骼演化趋势判断, 它应该比 *S. tangae* 进步。

4 *Shastasaurus tangae* 头骨补充鉴定特征及与其他中、晚三叠世鱼龙头骨的对比

依据前人的研究^[3~5,7,8], *S. tangae* 头骨主要鉴定特征是: 吻部长而粗壮, 槽生齿, 前颌骨的鼻下支不发育, 上颌骨前伸较长, 鼻后分支发育, 前额骨和后额骨构成眼眶上缘, 后额骨和上颞骨相交, 方颞骨和颞骨不相交, 顶骨具窄的径向脊。本文根据新材料对 *S. tangae* 头部鉴定特征做进一步的补充。前颌骨发达的鼻上支向后伸至外鼻孔后缘附近, 鼻骨参与构成外鼻孔的背侧缘, 上颌骨的鼻后支分隔了泪骨和外鼻孔, 颞骨、眶后骨、方颞骨和方骨参与构成颊部腹缘, 鳞骨既不参与构成颊部腹缘也不参与构成上颞孔缘, 上颞孔前平台中等发育, 顶脊前端在顶孔后部分叉, 在额骨顶面形成显著的 V 形凸起结构, 顶脊侧支后平台发育, 上颞骨构成头骨坚实的背外侧角, 基枕骨两侧具较大的翼状突起, 上枕骨工字形、稍长, 枕大孔较大, 后耳骨呈大而宽的板状, 镫骨小而窄。

中、晚三叠世的鱼龙类主要有 *Mixosaurus*, *Xinminosaurus*, *Cymbospondylus*, *Besanosaurus*, *Qianichthyosaurus*, *Guanlingsaurus*, *Shastasaurus*, *Himalayasaurus*, *Shonisaurus*, *Californosaurus*, *Toretocnemus* 和 *Callawayia* 等属。

Mixosaurus 是中三叠世最常见的鱼龙属, 其个体大小一般为 1~2 m。头骨最显著的特点是矢状脊非常长, 一直前伸至靠近鼻骨的位置。上颞孔前平台相应地也伸长至鼻骨前缘^[18]。同时, 前颌骨后端窄, 几乎不参与构成外鼻孔边缘^[18]。中三叠世广布于北美洲的 *Cymbospondylus* 个体大小和 *Shastasaurus* 接近, 但头骨稍小, 同时头骨各部位比例也有差异。前者眼眶相对小于后者, 而眶后区相对宽于后者。*Cymbospondylus* 头骨顶面也发育上颞孔前平台^[11], 但顶骨矢状脊向前延伸距离稍短, 且两个分支基本平行, 不构成显著的锐角(据图版观察)。此外,

Cymbospondylus petrinus 鼻骨被排除在外鼻孔之外, 眶骨和方眶骨相交, 眶后骨不参与构成颊部腹湾^[15,29]. 值得注意的是 Motani 在 1999 年发表的“鱼龙类系统发育”插图 2^[11]中指出, *Cymbospondylus* 模式标本眶后骨和眶骨可能移位, 眶骨和方眶骨之间大面积接触是非正常的.

发现于意大利和瑞士边境附近, 安尼阶-拉丁阶之交 Grenzbitumen 层中的 *Besanosaurus*, *Mikadocephalus*, *Wimanius* 和 *Pessosaurus* 均属于中一大型鱼龙, 仅 *Besanosaurus* 保存有较完整的骨架^[15]. *Besanosaurus* 体长有 5 米多, 具有纤细的吻部和较小的牙齿^[30]. 它前颌骨较长, 前颌骨的鼻上分支将鼻骨排除于外鼻孔边缘^[30]. 由于头骨后半部受挤压变形、移位, 许多特征和接触关系无法和 *Shastasaurus tangae* 对比. *Mikadocephalus* 仅保存了破损的头骨, 它同样具有苗条、纤细的吻部, 上颌齿前部是槽齿 (thecodont), 后部是沟齿 (aulacodont), 方骨的腹缘中部发育有三角形突起^[31].

萨斯特鱼龙科的 *Himalayasaurus* 和 *Shonisaurus* 个体非常大, 推测成年个体体长有 15 m^[15]. *Himalayasaurus* 上颌长度推测大于 1.4 m, 牙齿粗大, 呈扁锥状, 着生于齿沟内^[32]. *Shonisaurus* 头长达 3 m, 颊部相对较宽^[21]. 与 *Shastasaurus tangae* 相同, 它顶骨矢向脊发育, 并从顶孔后部起围绕顶孔分为两支并向前延伸^[21]. 但 *Shonisaurus* 的眶骨可能与方眶骨相交^[21]. 此外, 枕面的骨骼结构虽然和 *Shastasaurus tangae* 相同, 但外枕骨和后耳骨均明显小于后者.

S. tangae 上颞孔前平台发育, 矢状脊在顶孔后缘围绕顶孔分叉并向前伸展, 顶脊侧支后平台发育等特征与同属萨斯特鱼龙科的 *Callawayia*^[19] 非常相似. 但后者额骨呈前缘略尖的钻石型, 参与构成上颞孔的前缘, 细长的鼻骨后侧支伸至后额骨内^[19]. 产自美国加利福尼亚萨斯特地区上三叠统卡尼阶的 *Californosaurus*^[33] 和 *Toretocnemus*^[34] 头骨信息较少.

S. tangae 和同样产自贵州关岭瓦窑段的大型鱼龙 *Guanlingsaurus liangae* 头骨差异比较明显, 前者吻部较长, 后者吻部较短. 另一产自贵州关岭的

Callawayia wolonggangensis^[6] 也具有较长的吻部, 仅根据原作者的描述未观察模式标本, 笔者认为多数特征和 *Shastasaurus tangae* 比较接近, 可能为 *S. tangae* 的后出同物异名. 产于贵州盘县的 *Xinminosaurus* 具有较特殊的牙齿特征和较原始的附肢骨^[35]. 同样产于贵州关岭的 *Qianichthyosaurus* 个体属于中小型, 具有非常大的眼眶^[36].

Shastasaurus tangae 头后骨骼与 *Shastasaurus* 其他已知种的相似性已有专文讨论^[10]. 产自中国的该大型鱼龙化石的肩带、腰带、前肢和后肢特征均与产自美国东太平洋区的 *Shastasaurus* 非常相似. 不能完全排除这种相似性可能是趋同所导致, 但从三叠纪各大型鱼龙化石出现的时代以及彼此间系统发育关系来分析, 这种相似性应该是具较密切的亲缘关系的体现. 与北美洲 *Shastasaurus* 头后骨骼特征接近, 且同位于 *shastosauria* 分支^[11] 的 *Besanosaurus*, *Shonisaurus* 和 *Callawayia*, 始现时代分别是安尼期最晚期^[30]、卡尼期晚期菊石 *Klamathites macrolobatus* 带^[21] 和诺利期早期牙形石 *Epigondolella triangularis* 带^[37]. 而与北美洲 *Shastasaurus* 出现于同一时代的其他大型鱼龙 *Californosaurus* 和 *Toretocnemus*, 头后骨骼尤其是肩带特征与 *Shastasaurus* 差异较明显, 没有表现出因生态位相同而头后骨骼结构相似的趋同现象. 中国贵州关岭的材料和北美洲的 *Shastasaurus pacificus*、*S. alexandrae* 均出现于卡尼期早期牙形石 *Metapolygnathus nodosus* 带^[2,15], 因此头后骨骼特征相同所揭示的它们是姐妹种的可能性应该远大于趋同的可能性. 比较遗憾的是与 *S. tangae* 同产于贵州的 *Guanlingsaurus liangae* 的头后骨骼特征尚不清楚.

Shastasaurus tangae 头骨和 *Shastasaurus* 唯一保存有部分头骨骨骼的 *S. alexandrae* (UCMP 9017) 相比同样有较大相似性, 如具有大的、近圆形的眼眶, 较宽的、横向伸展的鼻骨和额骨的缝合面, 适度发育的颞孔前平台等^[25,33]. 未见于 *S. alexandrae* 描述^[11,25,33], 但复原图^[11,25,33] 指示其眶后骨可能参与构成颊部, 眶骨与方眶骨不相交. *S. alexandrae* 与 *S. tangae* 较明显的区别之处在于前者后额骨和上颞骨不相交, 眶后骨^[25,33] 或鳞骨^[11,15] 参与构成上颞孔.

致谢 本文研究的鱼龙骨骼标本由中国科学院地质与地球物理研究所提供, 谨在此对中国科学院地质与地球物理研究所表示衷心的感谢。在贵州省关岭国家地质公园和在贵州地质调查研究院观察鱼龙化石标本时, 得到两单位领导和工作人员的大力帮助, 谨在此致以诚挚的谢意。感谢李锦玲研究员审阅并修改文稿, 感谢丁今朝、陈银芳、龙潜和周红娇精心修理化石, 感谢张杰化石照相。

参考文献

- 1 Li J L. A brief summary of the Triassic marine reptiles of China. 古脊椎动物学报, 2006, 44: 99–108
- 2 Wang X F, Bachmann G H, Hagdorn H, et al. The late Triassic black shales of the Guanling area, Guizhou Province, south-west China: A unique marine reptile and pelagic crinoid fossil Lagerstätte. Palaeontology, 2008, 51: 27–61
- 3 尹恭正, 周修高, 曹泽田, 等. 贵州关岭晚三叠世早期海生爬行动物的初步研究. 地质地球化学, 2001, 28: 1–23
- 4 李淳, 尤海鲁. 贵州关岭晚三叠世一大型鱼龙类头骨. 古脊椎动物学报, 2002, 40: 9–16
- 5 陈孝红, 程龙. 贵州晚三叠世关岭生物群大型鱼龙化石一新属种. 地质通报, 2003, 22: 228–235
- 6 陈孝红, 程龙, Sander P M. 贵州关岭上三叠统卡洛维龙(爬行动物: 鱼龙类)一新种. 中国地质, 2007, 34: 974–981
- 7 Maisch M W, Pan X R, Sun Z Y, et al. Cranial osteology of *Guizhuichthysaurus tangae* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Upper Triassic of China. J Vert Paleontol, 2006, 26: 588–597
- 8 潘薪如, 江大勇, 孙作玉, 等. 贵州关岭晚三叠世邓氏贵州鱼龙(*Guizhouichthysaurus tangae* Cao and Luo in Yin et al., 2000)的讨论. 北京大学学报(自然科学版), 2006, 42: 697–703
- 9 Maisch M W. Phylogeny, systematics, and origin of the *Ichthyosauria* — The state of the art. Palaeodiversity, 2010, 3: 151–214
- 10 Shang Q H, Li C. On the occurrence of the ichthyosaur *Shastasaurus* in the Guanling biota (Late Triassic), Guizhou, China. 古脊椎动物学报, 2009, 47: 178–193
- 11 Motani R. Phylogeny of the Ichthyopterygia. J Vert Paleontol, 1999, 19: 473–496
- 12 Maisch M W, Matzke A T. The skull of a large Lower Triassic ichthyosaur from Spitzbergen and its implications for the origin of the Ichthyosauria. Lethaia, 2002, 35: 250–256
- 13 Jiang D Y, Schmitz L, Hao W C, et al. A new mixosaurid ichthyosaur from the Middle Triassic of China. J Vert Paleontol, 2006, 26: 60–69
- 14 Motani R. Evolution of fish-shaped reptiles (Reptilia: Ichthyopterygia) in their physical environments and constraints. Annu Rev Earth Planet Sci, 2005, 33: 395–420
- 15 McGowan C, Motani R. Encyclopedia of Palaeoherpetology, 8: Ichthyopterygia. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2003. 1–173
- 16 Romer A S. An Ichthyosaur skull from the Cretaceous of Wyoming. Contrib Geol, 1968, 7: 27–41
- 17 Merriam J C. Triassic Ichthyosauria, with special reference to the American forms. Memo Univ California, 1908, 1: 1–196
- 18 Motani R. The skull and taxonomy of *Mixosaurus* (Ichthyopterygia). J Paleontol, 1999, 73: 942–935
- 19 Nicholls E L, Manabe M. A new genus of ichthyosaur from the Late Triassic Pardonet Formation of British Columbia: Bridging the Triassic-Jurassic gap. Can J Earth Sci, 2001, 38: 983–1002
- 20 Maisch M W, Matzke A T. The Ichthyosauria. Stuttgarter Beitr Naturkund Ser B (Geol und Paläontol), 2000, 12: 1–159
- 21 Camp C L. Large ichthyosaurs from the Upper Triassic of Nevada. Palaeontographica A, 1980, 170: 139–200
- 22 Andrews C W. A Descriptive Catalogue of the Marine Reptiles of the Oxford Clay, Part I. London: Trustees of the British Museum, XXIV, 1910. 1–205
- 23 Appleby R M. The osteology and taxonomy of the fossil reptile *Ophthalmosaurus*. Proc Zool Soc London, 1956, 126: 403–447
- 24 McGowan C. The cranial morphology of the Lower Liassic latipinnate ichthyosaurs of England. Bull British Museum, 1973, 24: 1–109
- 25 Maisch M W. Observations on Triassic ichthyosaurs. Part VI, On the cranial osteology of *Shastasaurus alexandrae* Merriam, 1902 from the Hosselkus Limestone (Carnian, Late Triassic) of Northern California with a revision of the genus. N Jb Geol Paläont Abh, 2000, 217: 1–25
- 26 Gilmore C W. Osteology of *Baptanodon* (Marsh). Mem Carnegie Mus, 1905, 2: 77–129
- 27 Wade M. A review of the Australian Cretaceous longipinnate ichthyosaur *Platypterygius* (Ichthyosauria, Ichthyopterygia). Memo Queensland Mus, 1990, 28: 115–137
- 28 Massare J A, Callaway J M. The affinities and ecology of Triassic ichthyosaurs. Geol Soc Am Bull, 1990, 102: 409–416
- 29 Leidy J. Notice of some reptilian remains from Nevada. Proc Aca Nat Sci Phil, 1868, 20: 177–178
- 30 Dal Sasso C, Pinna G. *Besanosaurus leptorhynchus* n. gen. n. sp., a new shastasaurid ichthyosaur from the Middle Triassic of Besano (Lombardy, N. Italy). Paleont Lomb N Ser, 1996, 4: 3–23

- 31 Maisch M W, Matzke A T. *Mikadocephalus gracilirostris* n. gen., n. sp., a new ichthyosaur from the Grenzbitumenzone (Anisian- Ladinian) of Monte San Giorgio (Switzerland). *Paläont Z*, 1997, 71: 267–289
- 32 杨钟健, 董枝明. 珠穆朗玛峰地区的鱼龙化石. 见: 杨钟健, 董枝明, 主编. 中国三叠纪水生爬行动物. 北京: 科学出版社, 1972. 7–10
- 33 Merriam J C. Triassic Ichthyopterygia from California and Nevada. *Univ California Publ Bull Dep Geol*, 1902, 3: 63–108
- 34 Merriam J C. New Ichthyopterygia from the Upper Triassic of California. *Univ California Publ Bull Dep Geol*, 1903, 3: 249–263
- 35 Jiang D Y, Motani R, Hao W C, et al. New primitive ichthyosaurian (Reptilia, Diapsida) from the Middle Triassic of Panxian, Guizhou, southwestern China and its position in the Triassic biotic recovery. *Prog Nat Sci*, 2008, 18: 1315–1319
- 36 李淳. 贵州三叠纪一新鱼龙的初步研究. *科学通报*, 1999, 44: 1318–1321
- 37 McGowan C. A new species of *Shastasaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Triassic of British Columbia: the most complete exemplar of the genus. *J Vert Paleontol*, 1994, 14: 168–179