中国科学 D 辑: 地球科学
2007 年 第 37 卷 第 10 期: 1281~1286
http://www.scichina.com

《中国科学》杂志社
SCIENCE IN CHINA PRESS

云南中三叠统 *Macrocnemus*(爬行纲: 原龙目)一新种及其古地理意义

李 淳[①②*] 赵丽君[③] 王立亭[④]

(① 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044; ② 中国科学院研究生院, 北京 100049; ③ 浙江省自然博物馆, 杭州 310012; ④ 贵州省地质调查院, 贵阳 550004)

摘要 记述了产自云南北部中三叠统法郎组竹杆坡段海相沉积中一件比较完整的陆生原龙类化石: *Macrocnemus* 属一新种 —— *Macrocnemus fuyuanensis* sp. nov. 该标本以背椎数目, 股骨与胫骨、以及肱骨与桡骨之间相对长度的显著差异区别于欧洲的属型种 *Macrocnemus bassanii*. 这是 *Macrocnemus* 化石在瑞士圣乔治山(Monte San Giorgio)地区以外的首次发现, 也是中国南方海相三叠系中第一件真正意义上的陆生爬行动物化石. *Macrocnemus* 在法郎组竹杆坡段的出现, 不仅为颇具争议的竹杆坡段时代归属 —— 中三叠世拉丁期(Ladinian)提供了新的证据, 同时明确显示该地区存在着一个未知的三叠纪陆生动物群, 这个陆地生态系统很可能起源于此前的安尼期(Anisian), 在拉丁期达到成熟阶段. 中生代早期特提斯洋北缘的岛屿和岛链, 是多种爬行动物特别是陆生爬行类东西迁移的重要通道.

关键词 原龙类 中三叠世 拉丁期 云南 陆生爬行动物

黔西南和滇东北地区中三叠统法郎组竹杆坡段灰岩产出丰富的鱼类和海生爬行动物化石[1~7]. 该层位中的脊椎动物化石组合, 即"兴义动物群", 与瑞士同时期的圣乔治山动物群有密切的亲缘关系. 圣乔治山动物群有一个特殊的现象, 就是在海相沉积中保存了多种陆生爬行动物化石, 比较著名的如 *Ticinosuchus*[8]和 *Macrocnemus*[9]等. 圣乔治山地区在中三叠世存在着珊瑚礁岛屿[10], 但是根据目前的记录, 兴义动物群中还没有发现任何陆生动物化石或者陆相沉积. 自 2005 年以来, 笔者在云南富源地区的竹杆坡段灰岩中发现了多具陆生爬行动物化石, 这些化石以原龙类为主, 全部为原地埋藏的完整骨架, 充分说明附近存在着相当规模的陆地环境, 而根据现有地质资料, 已知最近的古陆距该化石产地有近百公里之遥. 我国目前已知确切的原龙类化石全部为海生类型, 包括安尼期的恐头龙(*Dinocephalosaurus*)[11,12]和拉丁期长的颈龙(*Tanystropheus*)[7]两个属. 此外, 新疆下三叠统水龙兽带中吉木萨尔类原蜥(*Prolacertoides jimusarensis*)[13]的分类位置还有待进一步研究.

1 分类学记述

爬行纲 Class Reptilia Linnaeus, 1758

原龙目 Protorosauria Huxley, 1871

原蜥科 Prolacertidae Parrington, 1935

Macrocnemus Nopcsa, 1930

Macrocnemus fuyuanensis sp. nov.(新种).

收稿日期: 2007-02-06; 接受日期: 2007-06-28
国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2006CB806400)、国家基础科学人才培养基金(编号: J0630965)、国家自然科学基金项目(批准号: 40302007)和中国科学院古生物化石发掘修理专项经费资助
* E-mail: lichun@ivpp.ac.cn

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

种名词源：模式标本产地：云南省富源县.

正型标本：基本完整的骨架，保存于黑色的泥质灰岩中. 头骨比较破碎，但两侧下颌都十分完整. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所编号：IVPP V15001.

地点与层位：云南省富源县华毕(图 1)；法郎组竹杆坡段(中三叠世拉丁期).

特征：股骨长于胫骨，肱骨明显长于桡骨，17 或 18 枚背椎.

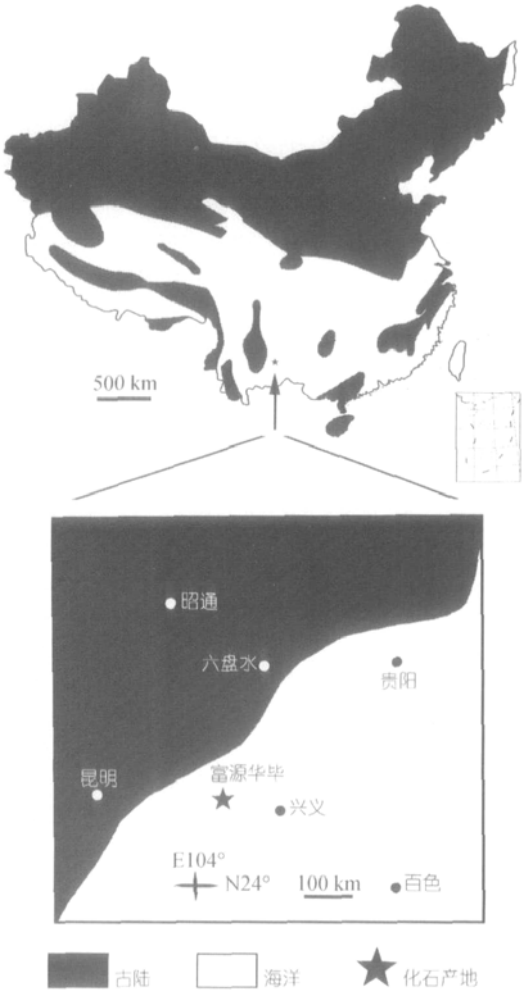

图 1 *Macrocnemus fuyuanensis* sp. nov.化石地点(中国三叠纪古地理简图(上图)引自文献[14])

2 描述与对比

据 Peyer[15]所述，*Macrocnemus* 的惟一种 *Macrocnemus bassanii* 体长为 35~86 cm. Rieppel[16]描述了 Zürich 大学古生物研究所中保存的若干件标本的头后骨骼，指出其中存在着更大型的个体，但由于没有一件标本保存有完整的尾部，因而具体的体长数据难以获得. V15001 的尾椎保存比较完整，虽有 4 处折断，但几乎没有尾椎缺失. 该标本全长约 116.5 cm，为 *Macrocnemus* 已知材料中体型最大者(图 2).

2.1 头骨和下颌

头骨十分破碎，腭面暴露，多数骨骼观察不清，但可以见到狭长的翼骨以及密布的翼骨齿. 双侧下颌支都十分完整，全长 91 mm. 下颌孔狭长，约 22 mm. 牙齿为同形齿，尖锐，细密，齿列中各部分牙齿的大小，形态几乎完全一致，齿尖略向后倾斜. 右侧下颌支共保存 24 枚牙齿，复原后的牙齿总数约为 45~50 枚.

2.2 中轴骨骼

据不同作者记述，*Macrocnemus* 的颈椎数为 7 至 9 节[15~19]. 在 V15001 上一共可以观察到 7 节颈椎. 向多数原龙类爬行动物一样，这些颈椎都不同程度地有所加长. 考虑到特殊形态的环椎有可能被压在破碎的头骨下面或者缺失，*M. fuyuanensis* 的颈椎数目一共应该为 8 节，与 Tschanz[19]和 Rieppel[16]的记述一致. 各颈椎的椎体长度如表 1 所示. 和 *M. bassanii* 一样，这些颈椎的长度从前向后逐渐增加，在第 4/5 颈椎处达到最大，而后再逐渐减小.

表 1 *Macrocnemus fuyuanensis*(V15001)各颈椎椎体长度的测量(单位: mm)

	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8
长度	17.0	25.4	30.7	30.2	28.7	27.1	25.2

颈肋为双头肋，其形态与长颈的海生原龙类[12,17]相似，都十分细长，但并未达到 *Tanystropheus* 和 *Dinocephalosaurus* 那样的纤细程度，而与某些初龙类，如 *Qianosuchus*[20]更为接近. 由于化石保存的原因，颈肋的长度难以测量，但其相对长度由前至后逐渐变短，第 8 颈椎上的颈肋甚至短于椎体. 与颈部异常纤细的海生原龙类相比，相对短的椎体和颈肋反映出 *Macrocnemus* 陆生动物的性质. Rieppel[16]认为 *Macrocnemus* 的颈椎不具有间椎体，这一特征在 V15001 上也得以证实.

M. bassanii 具有 16 节背椎，而 *M. fuyuanensis* 的背椎数目略多，为 17 或 18 节. 第 1 背椎椎体长约 20 mm，而后递减，最后一节长约 15 mm. 与颈椎相比，背椎的神经棘很矮. *Macrocnemus* 的很多身体结构都表现出明显的陆生特征，但低矮的背椎神经棘

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

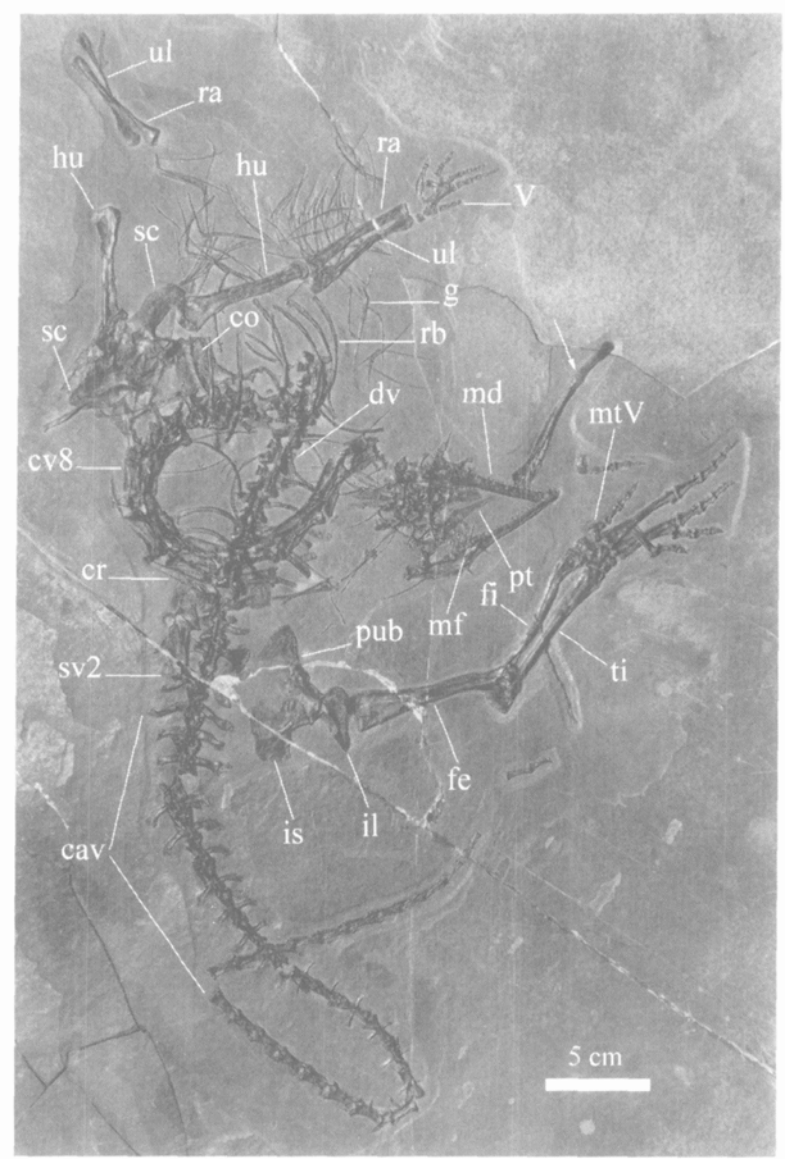

图 2　*Macrocnemus fuyuanensis* sp. nov.(IVPP V15001)

cav, 尾椎; co, 乌喙骨; cr, 颈肋;　cv, 颈椎; dv, 背椎; fe, 股骨; fi, 腓骨; g, 腹肋; hu, 肱骨; il, 髂骨; is, 坐骨; md, 下颌;　mf, 下颌孔; mtV, 第 5 跖骨; pt, 翼骨; pub, 耻骨; ra, 桡骨; rb, 肋骨; sc, 肩胛骨; sv, 荐椎; ti, 胫骨; ul, 尺骨; 箭头指示处为骨折愈合后的疤痕

却是个例外.

M. fuyuanensis 具有 2 节荐椎, 肋横突(pleurapophyses, 即椎弓横突, 椎体横突与肋骨残余的融合体)的远端明显扩展, 第二荐椎的肋横突远端分叉. 尽管腰带部分骨骼存在相互覆盖和局部破损的现象, 但仍可以判断前后两枚荐椎的肋横突远端有所重叠, 从而形成一孔, 这些特征都与 *M. bassanii* 一致[16].

虽然 V15001 的尾部有 4 处明显的折断, 但是包括最后一节在内, 似乎并没有尾椎缺失. 尾部共保存了 44 节尾椎. 由于此前没有一件 *Macrocnemus* 标本保存有完整的尾部, Peyer[15]曾估计该属的尾椎数目为 40~50 节. 前部的尾椎具有明显的横突, 横突由前至后逐渐缩短, 从第 19 尾椎开始标本变为侧向保存, 可见横突折断后的疤痕, 从第 25 尾椎起横突消失. 在第 24 至第 39 尾椎上可以观察到细小的人字骨.

2.3　附肢骨胳

肩带, 腰带的骨骼形态与 *M. bassanii* 基本相同, 肢骨形态亦然: 跗骨 6 枚, 骨化良好; 第 5 跖骨的近端明显呈钩状; 指式和趾式分别为 2-3-4-5-3 和 2-3-4-5-4. 在头后骨骼部分, *M. fuyuanensis* 与 *M.*

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

bassanii 最显著的差异是四肢各个部分的比例(表 2). 与 Zürich 大学古生物研究所馆藏标本[16]相比:

① 股骨长于肱骨: *M. bassanii* 23%~32.4%; *M. fuyuanensis* 25.7%.

② 胫骨长于桡骨: *M. bassanii* 42.7%~48.8%; *M. fuyuanensis* 47.3%.

③ 第 4 跖骨长于第 4 掌骨: *M. bassanii* 134.2%; *M. fuyuanensis* 159.2%.

④ 肱骨长于桡骨: *M. bassanii* 4.5%~8.5%; *M. fuyuanensis* 20.5%.

⑤ *M. bassanii*: 胫骨长于股骨 1.1%~10.9%; *M. fuyuanensis*: 胫骨短于股骨 2.8%.

⑥ 后肢与前肢长度之比: *M. bassanii* (T2472) 1.48; *M. fuyuanensis* 1.50.

由此可见, *M. fuyuanensis* 区别于 *M. bassanii* 的显著差异在于其后肢的股骨长于胫骨, 前肢肱骨更明显地长于桡骨. 此外, 尽管后肢与前肢的比例在二者间相差不大, 但就与第 4 掌骨的比例而言, *M. fuyuanensis* 的第 4 跖骨更为强壮. 换言之, *M. fuyuanensis* 的大腿, 上臂和足部都更为细长, 而这些量度上的显著差异都不是个体发育, 或者个体差异造成的.

表 2 对 *M. bassanii* (自 Rieppel[16])和 *M. fuyuanensis* (V15001)肢骨的测量(单位: mm)

	肱骨	桡骨	第 4 掌骨	股骨	胫骨	第 4 跖骨
A III/208				46.8	47.3	24.7
T2473					66.2	28.0
T2477	34.0	32.2		45.0	47.9	24.7
T2816						19.3
T2472	56.2	51.8	15.2	70.4	76.2	35.6
T4355	53.3	51.0		65.6	72.8	32.6
V15001	71.6	59.4	16.9	90.0	87.5	43.8

V15001 的个体大小和跗骨骨化程度(6 块)表明该标本系成年个体[16], 其头骨虽然比较破碎, 难以与本属的属型种, 也是此前的惟一种 *M. bassanii* [9]详细对比, 但其头后骨骼, 包括对该类群而言最为重要的颈椎和后肢形态, 以及特殊的荐椎结构, 都与属型种极为相似, 因而归入 *Macrocnemus* 是没有问题的. 这些特征包括: 7 节(不含环椎)中等拉长程度的颈椎; 第二荐椎的肋横突远端分叉; 前后两枚荐椎肋横突的远端扩展, 并重叠形成一孔; 钩状的第 5 跖骨以及相同的指/趾式等. 此外, 该标本上还有两个值得注意的现象: 第一, 在肩带的下面保存了小型贵州龙(*Keichousaurus*)的残体化石, 这有可能说明 *M. fuyuanensis* 在近岸浅水中捕食贵州龙; 第二, 标本上保存了一块单独的腓骨, 其远端保留着明显的骨折愈合的疤痕, 这似乎是 *M. fuyuanensis* 与其他爬行动物, 包括水生和陆生动物搏斗的证据.

3 法郎组竹杆坡段的时代和古环境

(1) 法郎组竹杆坡段时代问题. *M. fuyuanensis* 已知标本全部产自云南省富源地区的法郎组竹杆坡段, 在 V15001 和其他很多标本上都同时保存有该层位的标志性化石胡氏贵州龙(*K.* hui). 目前, 竹杆坡段的时代问题存在极大的争议: 大量的牙形刺资料显示此层位为晚三叠世的早期, 即卡尼期[21~23], 而董卫平等[24]在对贵州岩石地层进行综合研究时将此层位的时代确定为拉丁晚期——卡尼早期. 但是, 到目前为止, 已知的全部脊椎动物化石资料都支持竹杆坡段为中三叠世拉丁期. 这段地层中常见的肿肋龙类(胡氏贵州龙), 幻龙类(杨氏幻龙), 鸥龙类(兴义鸥龙), 长颈龙类以及纯信龙类(李氏云贵龙)在欧洲, 或者西特提斯区全部仅见于中三叠统, 而近期发现的安顺龙类在贵州虽然也见于上三叠统, 但是与之为姐妹群关系的 *Askeptosaurus* 在欧洲也只产自中三叠统. *Macrocnemus* 属化石此前也仅发现于中三叠世时期的圣乔治山动物群, 再次为竹杆坡段的中三叠统性质提供了有力的证据, 同时验证了兴义动物群(即兴义及其周边地区法郎组竹杆坡段中的脊椎动物化石组合)与欧洲圣乔治山动物群的高度一致性.

(2) 未知的陆地. 作为一种陆生原龙类动物, *Macrocnemus* 的四肢以及肩带, 腰带结构表明它们像某些现生的蜥蜴一样, 通常以四肢爬行, 而在快速运动时则以两足“行走”(图 3). 在该属的模式种产地, 瑞士圣乔治山及其邻近地区还发现有多种其他门类的陆生爬行动物化石, 如 *Ticinosuchus*[8]. 此外, 地层证据表明该地区在安尼期到拉丁期的过渡期间, 即“*Grenzbitumen*”层存在珊瑚礁岛屿[10]. 在我国, 贵州兴义-云南罗平/富源地区拉丁期的法郎组竹杆坡段产出丰富的海生爬行动物化石, 包括胡氏贵州龙(*Keichousaurus hui*)[2], 杨氏幻龙(*Nothosaurus youngi*)[3], 兴义鸥龙(*Lariosaurus xingyiensis*)[4], 李氏云贵龙(*Yunguisaurus liae*)[5], 乌莎安顺龙(*Anshunsaurus wushaensis*)[6]和长颈龙(*Tanystropheus.*

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

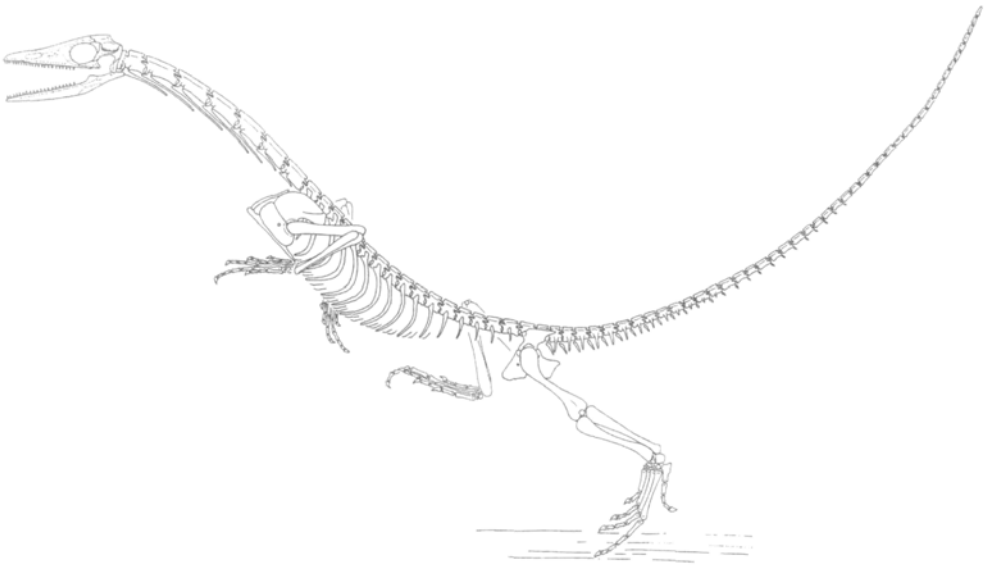

图 3 “奔跑”中的 *Macrocnemus*(据文献[16]修改)

sp.)[7]等多个属种和门类，几乎可以与圣乔治山动物群海生爬行动物的主要类群完整对应. 但是，到目前为止，中国南方的三叠系海相石灰岩中还没有发现过任何陆生爬行动物化石. *M. fuyuanensis* 是华南海相三叠系中第一个真正意义上的陆生爬行动物化石物种. 在此之前，临近地区安尼期盘县动物群(关岭组 II 段中的脊椎动物化石组合)中发现的混形黔鳄(*Qianosuchus mixtus*)是一种罕见的海生初龙类，虽然保留着一定的陆生爬行动物特征，但同时也具有典型的水生特征，被认为是“两栖型”的爬行动物，生活于海岛边缘海域[20]. 除混形黔鳄之外，盘县动物群中已知的化石全部是水生脊椎动物，包括大量的鱼类，混鱼龙类以及幻龙类等，至今还没有任何真正的陆生爬行动物化石出现. 混形黔鳄暗示着大范围内出现陆地环境的存在，但其本身及其伴生的化石物种都不能明确显示陆地的存在. “南海北陆”是中国三叠纪古地理的总体格局，南方东特提斯洋海域中的局部陆地，都是孤立存在的古陆，与北方大陆处于隔离状态(图 1). *M. fuyuanensis* 的模式产地位于华南板块西北部，即现在的黔西南-滇东北地区，该地区在拉丁期时基本处于碳酸盐岩台地斜坡上的深水区，最近的陆地 —— 上扬子准平原距其大约 100 km 左右(图 1). 目前，在该地点的竹杆坡段中已经发现了大量的肿肋龙类，幻龙类，楯齿龙类，海龙类，长达 4~5m 的纯信龙类(早期蛇颈龙类)以及更大型的未知海生爬行动物. 这些类群中不乏游泳能力很强的大型动物，指示出较深的水体环境，而各种大小不一的陆生爬行动物，尤其是完整程度、关联程度都很好的骨架化石的出现，则揭示出一个陆地生态系统的存在. 这些陆生动物化石的保存状态表明它们不可能来自遥远的古陆. 因此，在这样一个远离大陆的深水环境中，海生和陆生爬行动物化石的混合出现表明在上扬子准平原的东部沿岸，存在着一个岛屿或者岛链系统，该岛屿/岛链系统及其所孕育的陆地生态环境起源于中三叠世安尼期 —— 混形黔鳄及盘县动物群产自其外围区域，在拉丁期趋于成熟，其演化过程伴随着一次或多次规模不等的海平面升降事件. 上述大陆边缘的岛链，很有可能连续分布于特提斯洋的北部沿岸，构成爬行动物，尤其是陆生爬行动物东西迁移的重要通道.

致谢　　本文记述的标本由丁金朝修理，张杰照相，笔者在此谨致谢意.

参　考　文　献

1 金帆. 中国三叠纪鱼类综述. 古脊椎动物学报, 2006, 44(1): 28—42

2 杨钟健. 贵州新发现的肿肋龙化石. 古脊椎动物学报, 1958, 2(2-3): 69—81

3 李锦玲, 刘俊, Rieppel O. 贵州兴义中三叠统法郎组竹杆坡段 *Lariosaurus* 一新种. 古脊椎动物学报, 2002, 40(2): 114—126

4 李锦玲, Rieppel O. 贵州兴义中三叠世 *Nothosaurus* 一新种. 古脊椎动物学报, 2004, 42(1): 1—12

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

5 Cheng Y N, Wu X C, Sato T, et al. First complete Pistosauroid from the Triassic of China. J Vert Paleont, 2006, 26(2): 501—504
6 Rieppel O, 刘俊, 李淳. 贵州中三叠世安顺龙(爬行纲: 海龙目)一新种. 古脊椎动物学报, 2006, 44(4): 285—296
7 李淳. 贵州中三叠世长颈龙属(原龙目:长颈龙科)一幼年个体. 古脊椎动物学报, 2007, 45(1): 37—42
8 Krebs B. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XIX. *Ticinosuchus. ferox* nov. gen. nov. sp. Ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. Schweiz Paläont Abh, 1965, 81: 1—140
9 Nopcsa F. Notizen über *Macrocnemus bassanii* nov. gen. et spec. Centralblatt Mineral, Geol Paläontol B, 1930: 252—255
10 Rieber H. Ergebnisse paläontologisch-stratigraphischer Untersuchungen in der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). Eclogae Geol Helv, 1973, 66: 667—685
11 Li C. First Record of Tanystropheid (Order Protorosauria) from the Middle Triassic of China. Acta Geol Sin, 2003, 77 (4): 419—423
12 Li C, Rieppel O, LaBarbera M. A Triassic protorosaur with an extremely long neck. Science, 2004, 305:1931
13 杨钟健. 新疆吉木沙尔原蜥类的发现. 古脊椎动物学报, 1973, 11 (1): 46—48
14 马丽芳, 等. 中国地质图集, 北京: 地质出版社, 2002. 1—348
15 Peyer B. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XII. *Macrocnemus bassanii* Nopcsa. Schweiz Paläont Abh, 1937, 59: 1—140
16 Rieppel O. The hind limb of *Macrocnemus bassanii* (Nopcsa) (Reptilia, Diapsida): development and functional anatomy. J Vert Paleont, 1989, 9(4): 373—387
17 Wild R. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (Bassani) (Neue Ergebnisse). Schweiz Paläont Abh, 1973, 95: 1—162
18 Wild R. An example of biological reasons for extinction: *Tanystropheus* (Reptilia, Squamata). Mém Soc Géol France N. S, 1987, 150: 37—44
19 Tschanz K. Allometry and heterochronic processes in the neck growth of the Triassic prolacertiform reptiles *Tanystropheus* and *Macrocnemus*. Palaeontology, 1988, 31(4): 997—1011
20 Li C, Wu X C, Chemg Y N, et al. An unusual archosaurian from the marine Triassic of China. Naturwissenschaften, 2006, 93: 200—206
21 王成源, 康沛泉, 王志浩. 以牙形刺确定胡氏贵州龙(*Kueichousaurus hui* Young)层的时代. 微体古生物学报, 1998, 15(2): 196—198
22 王成源. 对《自然》杂志发表的一篇文章的评注. 微体古生物学报, 2005, 22 (2): 208
23 陈立德, 王成源. 贵州关岭地区三叠系竹杆坡组顶部及“瓦窑组”底部的牙形刺. 古生物学报, 2002, 41(3): 349—360
24 董卫平, 林树基, 陈玉林, 等. 贵州省岩石地层. 武汉: 中国地质大学出版社, 1997. 1—306

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net