

贵州中三叠世长颈龙属(原龙目:长颈龙科) 一幼年个体¹⁾

李 淳

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘要:记述了贵州兴义法郎组竹杆坡段(中三叠世拉丁期)长颈龙属未定种(*Tanystropheus* sp.)一幼年个体的不完整骨架。这是该属在欧洲和中东以外的首次发现。新材料仅保存部分颈椎、躯干和前肢。根据特殊的颈椎形态将该标本归入长颈龙属,而区别于另一种长颈的海生原龙类——东方恐头龙(*Dinocephalosaurus orientalis*)。新标本的腕骨形态简单,骨化程度弱,表明长颈龙是终生水生的动物。“长颈、长颈肋”见于多种不同海生爬行动物(如原龙类、初龙类),它们很可能都以“吞吸”的方式捕食。长颈龙化石在我国的发现进一步验证了中国南方三叠纪海生爬行动物群与欧洲西特提斯动物群(western Tethyan fauna)之间的密切关系。

关键词:贵州,中三叠世,法郎组,长颈龙科

中图法分类号:Q915.864 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-3118(2007)01-0037-06

1999年以来,贵州关岭、兴义两地的中、上三叠统中陆续发现了大量脊椎动物化石,目前已经初步建立起一个主要与西特提斯动物群相对应的海生爬行动物化石组合。到目前为止,该组合包括了鱼龙类、海龙类、始鳍龙类、楯齿龙类、原龙类和初龙类等主要类群。

原龙类(protorosaurs, 或原蜥形类 prolacertiformes)是初龙型(archosauromorphs)动物的最早期成员,其化石记录始见于欧洲的上二叠统,此后一直延伸至侏罗纪早期地层(Carroll, 1988),主要分布于欧洲、北美和中东个别地区。原龙类的头骨结构,特别是其开放的下颞孔看上去与蜥蜴类非常相似,但是方骨与鳞骨之间不具有早期蜥蜴类的“链接式”关节。Gow (1975)通过对南非早三叠世 *Prolacerta* 的研究,首先认识到原龙类动物属于初龙类(archosaurs),而非鳞龙类(lepidsosaurs)。晚期的原龙类中出现了一些相貌古怪的动物,它们以纤细的体形,尤其是极度伸长的颈部为显著特征,例如欧洲中三叠世的长颈龙(*Tanystropheus*)和我国的恐头龙(*Dinocephalosaurus*),其颈部长度都达到体长的一半以上。长颈龙曾被归入有鳞类(Wild, 1973, 1987),而目前比较一致的看法是将其列入原龙类(Evans, 1988; Benton, 2005)。长颈龙长期以来被视为西特提斯动物群的特有分子,绝大部分化石都发现于欧洲,此外仅在以色列发现过几节零散的颈椎(Rieppel, 2001)。我国目前已知确切的原龙类都是长颈的海生类型,除了本文记述的这件幼年长颈龙类标本,还有贵州盘县关岭组 II 段(中三

1)国家自然科学基金项目(编号:40302007)资助。

叠世安尼期)中的东方恐头龙(*D. orientalis* Li, 2003)。此外,新疆下三叠统水龙兽带中吉木萨尔类原蜥(*Prolacertoides jimusarensis* Young, 1973)的分类位置还有待进一步研究。

原龙目 Order Protosauria Huxley, 1871

长颈龙科 Family Tanystropheidae Gervais, 1858

长颈龙属 *Tanystropheus* Meyer, 1852

标本编号 IVPP(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)V 14472。

产地和层位 贵州省兴义市岔江;法郎组竹杆坡段(中三叠统拉丁期)。

标本记述 化石保存在褐色泥质灰岩中。标本的头骨、大部分颈椎和四肢以及全部尾椎缺失。躯干部完整,暴露面为背面。骨架保存长度约为 51 cm,骨骼细小,系幼年个体(图 1)。

颈椎:只保存最后 5 节颈椎,其长度和宽度如表 1 所示。颈椎形态与欧洲的 *T. longobardicus* 几乎完全一致:神经棘不发育,椎体极度拉长。此外,颈肋也与 *T. longobardicus* 一样,极为细长,双头,向后延伸达 2~3 节颈椎。这样特殊形态的颈椎在爬行动物中是绝仅有的,与之最为近似者为东方恐头龙(*D. orientalis*),后者也具有特别低矮的神经棘和异常纤细的颈肋,但是每节椎体的长、宽之比远小于长颈龙和 V 14472(表 2)。通过上述特征,尤其是椎体的长、宽之比可以推断,V 14472 的颈椎数应与长颈龙一致,为 12 枚,而远远少于恐头龙高达 25 节的颈椎数。与 *T. longobardicus* 不同的是,V 14472 最长的颈椎为第 10 节,而在前者为第 9 节,但是这种现象很可能与动物的个体发育有关。

表 1 *Tanystropheus* sp. (V 14472) 幼年个体颈椎的测量

Table 1 Measurements of the cervical vertebrae (CV8~12) of V 14472 (mm)

	第 8 颈椎 (CV8)	第 9 颈椎 (CV9)	第 10 颈椎 (CV10)	第 11 颈椎 (CV11)	第 12 颈椎 (CV12)
长度(length)	51.30	65.10	73.25	67.00	40.10
颈椎中部宽度 (middle width)	7.45	7.25	8.60	9.30	? 9.05

表 2 *T. longobardicus*, *D. orientalis* 和 V 14472 最后 5 节颈椎长、宽比例的对比

Table 2 Ratios between length and width of the last 5 cervical vertebrae in

T. longobardicus, *D. orientalis* and V 14472

	倒数第 5 颈椎 (-CV5)	倒数第 4 颈椎 (-CV4)	倒数第 3 颈椎 (-CV3)	倒数第 2 颈椎 (-CV2)	倒数第 1 颈椎 (-CV1)
<i>T. longobardicus</i>	7.03	9.37	10.57	9.47	4.39
<i>D. orientalis</i>	3.5	3.2	3	2.1	2.1
V 14472	6.89	8.98	8.52	7.20	4.43

躯干:肩带骨骼互相叠覆,暴露不清,可辨认出肩胛骨、乌喙骨、锁骨、间锁骨的远端,另有 11 节背椎及肋骨、腹肋等。肩胛骨、乌喙骨都是大型盘状骨,前者的中部表面布满粗壮的小突起。乌喙骨大部分被肩胛骨覆盖,具体形态观察不清。锁骨近端略缺失,远端完整,呈勺状。间锁骨仅暴露其最前端,略呈三角形,与 *T. longobardicus* 有所区别,后者基本为梯形。第 4、5、6 背椎暴露较清晰,椎体长约 12 mm,神经棘高而宽大。肋骨细长,近端

双头形态不明显,远端扁平、宽大。腹肋密集,略呈弧形。该标本从第 10 颈椎一直到腹部位置,连续分布着大量极为破碎的细小骨骼,似乎是被消化后的食物残渣,其中只有一颗位于腹部的钉状牙齿以及部分近似鱼类椎体的骨骼可以勉强辨认。腰带部分骨骼亦相互覆盖,髌骨、坐骨暴露相对充分,形态与 *T. longobardicus* 之髌骨、坐骨无异。仅暴露一枚荐

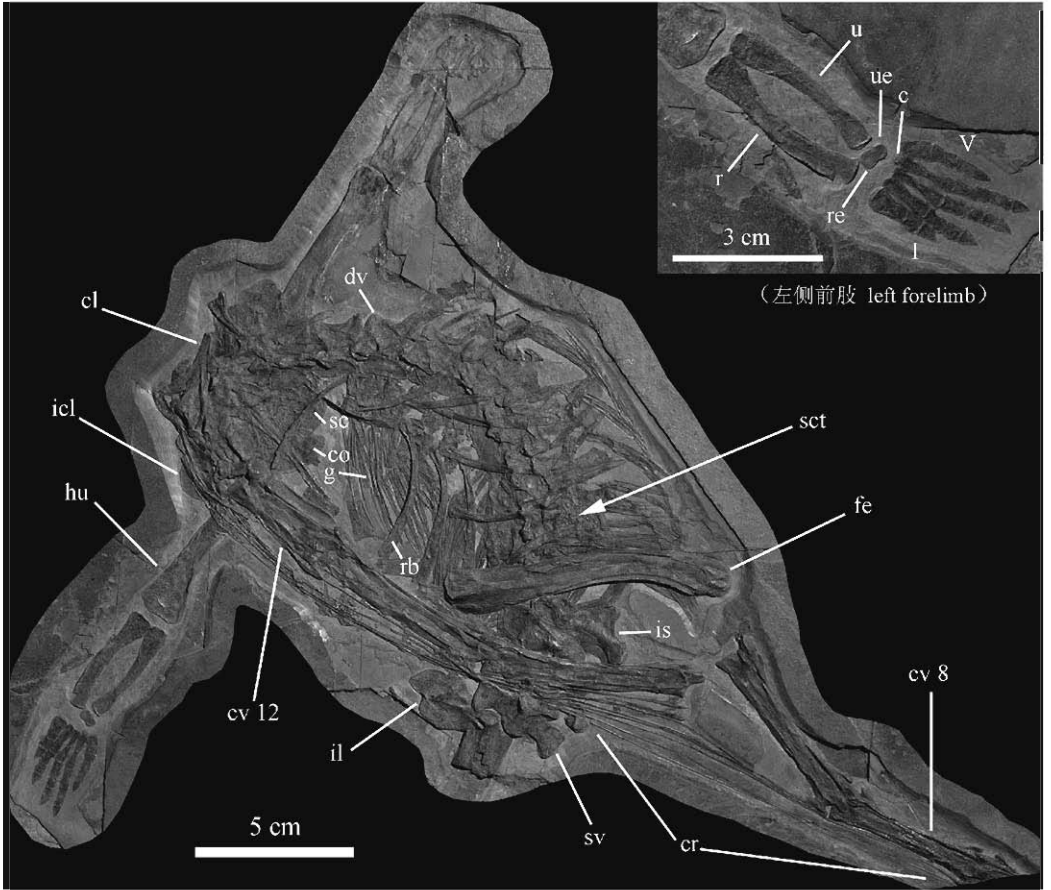


图 1 长颈龙属未定种幼年个体不完整骨架(IVPP V 14472)

Fig. 1 An incomplete skeleton of juvenile *Tanystropheus* sp. (IVPP V 14472)

简字说明 Abbreviations: c. centrale 中央腕骨; cl. clavicle 锁骨; co. coracoid 乌喙骨; cr. cervical rib 颈肋; cv. cervical vertebra 颈椎; dv. dorsal vertebra 背椎; fe. femur 股骨; g. gastralia 腹肋; hu. humerus 肱骨; icl. interclavicle 间锁骨; il. iliun 髌骨; is. ischium 坐骨; r. radius 桡骨; rb. rib 肋骨; re. radiale 桡侧腕骨; sc. scapula 肩胛骨; sct. stomach content 胃内容物; sv. sacral vertebra 荐椎; u. ulna 尺骨; ue. ulnare 尺侧腕骨

椎,椎体腹面中部似有一脊,横突宽大,前缘平直,后缘呈向前凹入的弧形。

四肢:左前肢基本完整,右前肢远端指节缺失,后肢保存右侧股骨和左侧股骨的近端部分。肱骨长约 5.1 cm,尺骨长 3.4 cm,桡骨长 3.6 cm。股骨长 9.2 cm,略微扭曲呈“S”状。左前肢可见 3 枚腕骨,皆呈圆形,两枚较大者分别为桡侧腕骨和尺侧腕骨,另一枚极小,为中央腕骨。右前肢虽不完整,但有 4 枚腕骨保存,包括两枚中央腕骨,与 *T. longobar-*

dicus 腕骨的骨化数目一致。指式为 2-3-4-4-3, 亦与 *T. longobardicus* 相同。

对比和讨论 1) V 14472 的分类地位: 因体形过于细长, 长颈龙属已知标本大都非常破碎, 很多仅为零散的颈椎, 很难将种间差异与个体发育造成的差异以及个体差异相区分。长颈龙属可能包括 2~3 个种 (Rieppel, 2001), 但其中明确的有效种只有 *T. longobardicus*。除在以色列发现的几节零散颈椎 (Rieppel, 2001) 外, 长颈龙属标本全部产自欧洲, 时代为 late Olenekian 到 late Norian。这种动物的颈椎形态之特殊, 在爬行动物中可谓绝无仅有, 因此哪怕是破碎的颈椎也可以辨认。欧洲的 *Macrocnemus* 以及北美 *Tanytrachelos* 都与长颈龙有密切关系, 但是其颈部的加长程度——无论是每节颈椎的加长还是颈部总体的加长, 都远不及长颈龙。我国的东方恐头龙与长颈龙颈部结构比较相似, 也具有极不发育的神经棘和异常纤细的颈肋, 但是其椎体的长、高之比远小于后者。支序分析表明, 尽管每节颈椎的结构相似, 但是长颈龙 (12 节颈椎) 与恐头龙 (25 节颈椎) 的长颈只是一种趋同现象 (Li et al., 2004)。长颈龙的颈椎存在异速生长现象 (Wild, 1987; Tschanz, 1988), 成年个体颈部的相对长度要大于幼年个体。在 *T. longobardicus* 中, 幼年个体颈部长度为体长的 45%~50%, 而在成年个体中达到 60%~65%。V 14472 仅保存最后 5 节颈椎, 全长 29.7 cm, 在 *T. longobardicus* 幼年个体中这部分骨骼约占动物颈部全长的 59%, 据此测算, V 14472 号标本的原始长度约为 1.01~1.12 m, 而 *T. longobardicus* 成年个体的体长可达 3~6 m。除了间锁骨前缘形态和第 9、10 颈椎的相对长度略有差别外, V 14472 与 *T. longobardicus* 非常相似。由于标本系幼年个体, 并且一些关键部位, 包括头骨、大多数颈椎以及后肢缺失, 这里仅将其视为一长颈龙属的未定种。

2) 长颈龙的生活环境及颈部的运动方式: 长颈龙类化石被发现之初, 其零散的细长椎体曾被误认为翼龙的指骨, 长颈龙从而也被复原为类似翼龙的动物 (Bassani, 1886; Nopcsa, 1923)。比较完整的标本出现后, 对长颈龙的复原仍旧一直存在争论。长颈龙曾多次被视为陆生动物 (Peyer, 1955; Kummer, 1972), Wild (1973) 根据幼年标本上的“三尖齿”认为其幼年个体是陆生动物, 捕食昆虫, 成年后进入海洋生活。V 14472 虽然没有保存头骨及后肢等关键部位, 但是腕骨的简单形态和弱的骨化程度 (骨化数目少, 幼体和成体中都是 4 枚) 都是其适应水生环境的明显特征。因此, 长颈龙应该是终生海生的爬行动物。

中生代海生爬行动物通过两种方式演化出超长的颈部, 第一种见于鳍龙类, 在早期的幻龙和后期的蛇颈龙中, 动物的每节颈椎都很短, 颈肋也很短, 而颈椎的数目极大, 最多可达 70 节左右。第二种方式见于海生原龙类, 其颈椎、颈肋都很长, 但是颈椎数目相对很少, 在长颈龙和恐头龙中分别为 12 和 25 节。因此, 对于这两种结构炯异的长颈, 如果它们的运动方式不一样, 那么后者更有可能是僵直的。由于长颈龙的颈肋特别细长, 达到 2~3 节椎体的长度, 因此, 每 2 节椎体之间的连接处都被 2~3 组, 或者说 4~6 根颈肋束缚着。由此可见, 如果这些颈肋不具有一定程度的柔韧性, 那么这样一条长颈就无法弯曲, 更无法灵活运动。Li et al. (2004) 在讨论东方恐头龙的颈部功能时曾提出过一种“吞吸”的捕食方式, 即对于一条无法灵活运动的长脖子而言, 利用颈部肌肉的突然收缩控制细长的颈肋, 通过食道体积的猛烈扩张而产生“吸力”, 从而捕捉猎物。目前, 越来越多“长颈、长颈肋”的海生爬行动物化石被发现, 除原龙类外, 还有近期发现的初龙类 (Li et al., 2006)。不同类群的海生爬行动物通过趋同演化, 同时采用了这种“吞吸”的捕食方式。

目前,我国上扬子地区发现的中、晚三叠世海生爬行动物化石,已经有多个门类可以与欧洲的标本完美对应,除两地共有的长颈龙属、鸥龙属(*Lariosaurus*)和幻龙属(*Nothosaurus*)外,又如始鳍龙类(*Eosauropterygia*)中的*Neusticosaurus*(欧洲)与贵州龙(*Keichousaurus* 中国);海龙类(*thalattosaur*)中的*Askeptosaurus*(欧洲)与安顺龙(*Anshunsaurus* 中国);楯齿龙类(*Placodontia*)中的*Cyamodus*(欧洲)与中国豆齿龙(*Sinocyamodus* 中国),砾甲龟龙(*Psephochelys* 中国)与*Placochelys*和*Psephoderma*(欧洲)。这些对应关系清楚表明,在三叠纪中、晚期,特提斯洋东、西两端动物群的性质是非常一致的。目前的化石资料显示,上述地区间的这种一致性要远远超出它们与东太平洋(北美西部)动物群之间的相似性。

致谢 本文记述的标本由丁今朝修理,高伟照相,笔者在此谨致谢意。

A JUVENILE *TANYSTROPHEUS* SP. (PROTOROSAURIA, TANYSTROPHEIDAE) FROM THE MIDDLE TRIASSIC OF GUIZHOU, CHINA

Li Chun

(*Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Science Beijing 100044*)

Key words Guizhou, Middle Triassic, Falang Formation, Tanystropheidae

Summary

An incomplete skeleton (IVPP V 14472) of protorosaur, in which only the last five neck vertebrae, the trunk and the forelimbs are preserved (Fig. 1), is identified as a juvenile *Tanystropheus* sp. based on the unique structure of the cervical vertebrae: neural arch poorly developed; centrum obviously elongate, ratio of the length to height large (from 4.43 to 8.98, similar to *Tanystropheus* but distinctly larger than *Dinocephalosaurus orientalis* (Table 1, 2). The total number of cervical vertebrae is assumed as 12, as in *Tanystropheus*); double-headed cervical rib extremely long and slender, extending backwards across 2~3 cervical vertebrae. Most elements of the shoulder girdle overlap each other. Both of the scapula and coracoid are plate shaped, and there are a lot of tiny humps on the surface of the scapula. The distal end of the interclavicle somewhat triangle in shape; four carpals ossified (only 3 preserved in the left forelimb); digital formula of the forelimb is 2-3-4-4-3 (Fig 1). The distal end of the rib expanded. The shape of the ilium and the ischium is the same as that of *Tanystropheus longobardicus*. Some slight difference between V 14472 and *T. longobardicus* was probably due to development stages. For example, the longest cervical vertebra of V 14472 is the 10th one, while in *T. longobardicus*, the 9th is the longest one. Along the neck and in the abdomen part of the specimen, there are some tiny bones that look like the digested draft. A few of them could be recognized as the tooth or vertebral centrum of the fish.

In contrast to the terrestrial and insectivore at juvenile stages, as suggested by Wild (1973), V 14472 should be seen as a marine predator based on the number and the structure of the carpus. Derived sauropterygian and marine protorosaur developed the extremely long neck by different ways. With very short centrum and cervical rib, some plesiosaurs had 60~70 vertebrae. In *Tanystropheus* and *Dinocephalosaurus*, both the individual centrum and the cervical rib are greatly elongate, while the number of neck vertebrae only moderately increased (12 for *Tanystropheus* and 25 for *Dinocephalosaurus*). As bounded by 2~3 cervical ribs in each side, the intervertebral joint must be fixed and the whole neck must be stiffened. Marine reptiles with such an unskillful long neck, not only the protorosaur but also some archosaurian (Li et al., 2006), would have adopted the "suction" way to catch the prey (Li et al., 2004).

The new material (V 14472) was found from the Middle Triassic (Falang Formation, Ladinian) of Chajiang, Guizhou Province, southwestern China. This is the first record of *Tanystropheus* outside Europe and Middle East (Rieppel, 2001), confirming a close relationship between eastern and western Tethyan fauna province during the middle Triassic. The affinity between the two regions is also represented by some other marine reptile groups, including *Lariosaurus* (Rieppel et al., 2003), *Nothosaurus* (Li and Rieppel, 2004), askeptosaurid (Liu and Rieppel, 2005) and cyamodontoid placodont (Li, 2000; Li and Rieppel, 2002).

References

- Bassani F, 1886. Sui fossili e sull'età degli schisti bituminosi triasici di Besano in Lombardia. Atti Soc Ital Sci Nat, Milano, **29**: 15 ~ 72
- Benton M J, 2005. Vertebrate Paleontology, 3rd ed. Malden: Blackwell Publ Company. 1 ~ 455
- Carroll R L, 1988. Vertebrate Paleontology and Evolution. New York: W H Freeman and Company. 1 ~ 698
- Evans S E, 1988. The early history and relationships of the Diapsida. In: Benton M J ed. The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds. Oxford: Clarendon Press. 221 ~ 260
- Gow C E, 1975. The morphology and relationships of *Youngina capensis* Broom and *Prolacerta broomi* Parrington. Palaeontogr Afr, **18**: 89 ~ 131
- Kummer B K F, 1972. Biomechanics of bone: mechanical properties, functional structure, functional adaptation. In: Fung Y C, Perrone N, Anliker M eds. Biomechanics: its foundations and objectives. Edgewood Cliffs: Prentice-Hall Inc. 1 ~ 263
- Li C, 2000. Placodont (Reptilia; Placodontia) from Upper Triassic of Guizhou, southwest China. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), **38**(4): 314 ~ 317 (in Chinese with English summary)
- Li C, 2003. First Record of Tanystropheid (Order Protosauria) from the Middle Triassic of China. Acta Geol Sin, **77**(4): 419 ~ 423
- Li C, Rieppel O, 2002. A new cyamodontoid placodont from Triassic of Guizhou, China. Chinese Sci Bull, **47**(5): 403 ~ 407
- Li C, Rieppel O, LaBarbera M, 2004. A Triassic protosaur with an extremely long neck. Science, **305**: 1931
- Li C, Wu X C, Cheng Y N et al., 2006. An unusual archosaurian from the marine Triassic of China. Naturwissenschaften, **93**: 200 ~ 206
- Li J L (李锦玲), Rieppel O, 2004. A new nothosaur from Middle Triassic of Guizhou, China. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), **42**(1): 1 ~ 12 (in Chinese with English summary)
- Liu J, Rieppel O, 2005. Restudy of *Anshunsaurus huangguoshuensis* (Reptilia: Thalattos) from the Middle Triassic of Guizhou, China. Am Mus Novit, (3488): 1 ~ 34
- Nopcsa F V, 1923. Neubeschreibung des Trias-Pterosauriers Tribelesodon. Paläont Z, **5**: 161 ~ 181
- Peyer B, 1955. Demonstration von Trias-Vertebraten aus Palästina. Eclogae Geol Helv, **48**(2): 486 ~ 490
- Rieppel O, 2001. A new species of *Tanystropheus* (Reptilia: Protosauria) from the Middle Triassic of Makhtesh Ramon, Israel. Neues Jahrb Geol Paläont, Abh, **221**(2): 271 ~ 287
- Rieppel O, Li J L, Liu J, 2003. *Lariosaurus xingyiensis* (Reptilia: Sauropterygia) from the Triassic of China. Can J Earth Sci, **40**: 621 ~ 634
- Tschanz K, 1988. Allometry and heterochrony in the growth of the neck of Triassic prolacertiform reptiles. Palaeontology, **31**(4): 997 ~ 1011
- Wild R, 1973. *Tanystropheus longobardicus* (Bassani) (Euee Ergebnisse). In: Kuhn-Schnyder E, Peyer B eds. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen, 23. Schweiz Paläont Abh, **95**: 1 ~ 162
- Wild R, 1987. An example of biological reasons for extinction: *Tanystropheus* (Reptilia, Squamata). Mém Soc Géol France, N S, **150**: 37 ~ 44
- Young C C (杨钟健), 1973. The discovery of Prolacertilia in Jimusar, Sinkiang. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), **11**(1): 46 ~ 48 (in Chinese with English summary)