

三叠纪幻龙研究进展及存在的问题

尹超 郝维城[†] 江大勇 孙作玉 孙元林

北京大学地球与空间科学学院, 北京 100871; [†]通信作者, E-mail: whao@pku.edu.cn

摘要 随着欧洲及中国华南三叠纪地层中具有头后骨骼的幻龙属新材料的发现, 幻龙属的研究近年取得新进展。通过分析前人对幻龙属内各物种的分类学沿革、地层发生顺序及古地理分布的研究, 认为幻龙最早出现于安尼期早期, 在安尼期晚期至拉丁期早期达到繁盛期, 在卡尼期早期绝灭。结合幻龙属的分支谱系分析, 认为其可能的迁移路线为: 在欧洲, 由荷兰迁移至德国和以色列。关于幻龙最早出现于西特提斯还是东特提斯, 目前尚无定论。

关键词 幻龙属; 中-晚三叠世; 特提斯洋; 欧洲; 华南
中图分类号 P52

Research Progress and Unsolved Problems of Triassic *Nothosaurus*

YIN Chao, HAO Weicheng[†], JIANG Dayong, SUN Zuoyu, SUN Yuanlin

School of Earth and Space Sciences, Peking University, Beijing 100871; [†] Corresponding author, E-mail: whao@pku.edu.cn

Abstract Recently, with the discovery of many complete materials, some progress has been made among the researches of *Nothosaurus*. Based on the detailed analyses of the present progress in taxonomic, paleogeographic distribution and stratigraphic occurrences, the history of *Nothosaurus* has been confirmed: first appeared in the early Ainsian, flourished from late Ainsian to early Ladinian, and extincted in early Carnian. Furthermore, from the recent phylogenetic analyses, a possible immigration pathway of *Nothosaurus* is suggested: from the Netherlands to Germany and Israel in Europe, but it is uncertain whether the genus originated from the western or eastern Tethys.

Key words *Nothosaurus*; Middle and Late Triassic; Tethys; European; Southwestern China

幻龙属是一类仅发现于中-晚三叠世特提斯生物区的中等适应水生生活的海生爬行动物, 化石主要分布于欧洲、以色列、突尼斯和中国, 其生物学分类位置位于双孔亚纲鳍龙超目幻龙目幻龙科, 与鸢龙属关系最亲近, 构成姐妹群^[1]。西特提斯生物区幻龙类的化石材料研究最早, 奠定了幻龙科、属, 乃至大多数种的分类学基础, 也一直是讨论幻龙属内各种之间关系及幻龙类古地理等科学问题的主要依据。但是, 由于化石材料多为分散保存的头骨骨骼, 缺乏与之关联的头后骨架, 某种程度上制约了对幻龙属内各种分类学和系统学的深入探讨及相关科学问题的解决。近年, 中国贵州中三叠世安尼期

关岭组上段和拉丁期“法郎组”竹杆坡段中上部发现保存较为完整的幻龙骨骼, 这些新材料的发现和研究, 为以上科学问题的解决提供了可能性^[2-6]。本文拟通过简要介绍幻龙属各种分类学沿革、地层和古地理分布以及各物种之间谱系关系等方面的研究进展及当前存在的问题, 探讨其古生物地理分布和可能的地理迁徙等问题, 为未来这些科学问题的解决提供参考。

1 幻龙属各种分类学沿革及其地层与古地理分布

幻龙属研究成果主要源自西特提斯化石材料。

国家自然科学基金(40672002, 40702001, 40302009, 40920124002)和现代古生物学和地层学国家重点实验室开放基金(123107)资助
收稿日期: 2014-01-06; 修回日期: 2014-09-15; 网络出版日期: 2015-04-27

在西特提斯生物区的德国、以色列和荷兰等地, 幻龙属化石主要见于安尼阶下部至拉丁阶上部, 少数物种地层分布上延至卡尼阶下部(图 1)^[1]。2000 年之前西特提斯生物区描述命名有效种共有 7 个, 包括: *Nothosaurus mirabilis* Münster, 1834; *N. edingerae* Schultze, 1970; *N. giganteus* Münster, 1834; *N. haasi* Rieppel et al., 1997; *N. juvenilis* Edinger, 1921; *N. marchicus* Koken, 1893; *N. tchernovi* Haas, 1980^[1,7]。Rieppel^[8]于 2001 年记述了德国壳灰岩(Muschelkalk)上部的一件有完整头骨和部分头后骨骼的幻龙骨架, 命名为 *N. jagisteus*; Albers 等^[9]2003 年和 Klein 等^[10]2009 年分别描述并命名发现自荷兰安尼阶下部的 *N. winterswijkensis* 和 *N. winkelhorsti*。

德国是三叠系海相地层最发育的地区, 其壳灰岩素有化石库之称, 含有丰富的中三叠世无脊椎动物和脊椎动物化石。其中的幻龙化石, 数量丰富而且研究历史悠久, 自 Münster^[11]1834 年描述命名 *Nothosaurus mirabilis* 以来, 已有近 200 年的历史。截至目前, 德国盆地三叠纪地层已发现并描述的幻

龙种经 Rieppel 等^[1,7-8]厘定, 确认有效种 6 个, 分别是 *Nothosaurus mirabilis* Münster, 1834; *Nothosaurus giganteus* Münster, 1834; *Nothosaurus marchicus* Koken, 1893; *Nothosaurus juvenilis* Edinger, 1921; *Nothosaurus jagisteus* Rieppel, 2001; *Nothosaurus edingerae* Schultze, 1970。德国盆地壳灰岩及其相应层位地层保存的脊椎动物化石多数仅保存有头骨和散碎的骨骼, 多缺乏完整骨架, 因此以上种多仅依据头骨建立。

Nothosaurus mirabilis 和 *Nothosaurus giganteus* 均采集自德国巴伐利亚州拜罗伊特东部附近壳灰岩上部(时代大致对应中三叠世安尼期 Illyrian 亚期晚期), 由 Münster^[11]1834 年描述命名, 并且经 Rieppel 重新厘定后的正模标本和副模标本均选自 Meyer^[12](1847—1855)描述的原始标本。*Nothosaurus mirabilis* 系幻龙属模式种, 正模标本(UMO 1000)是一件不完整的头后骨架, 而头骨仅保留带有牙齿的下颌碎片; 副模标本(UMO BT 66700, 67100)分别是背视和腹视保存的近乎完整的头骨。

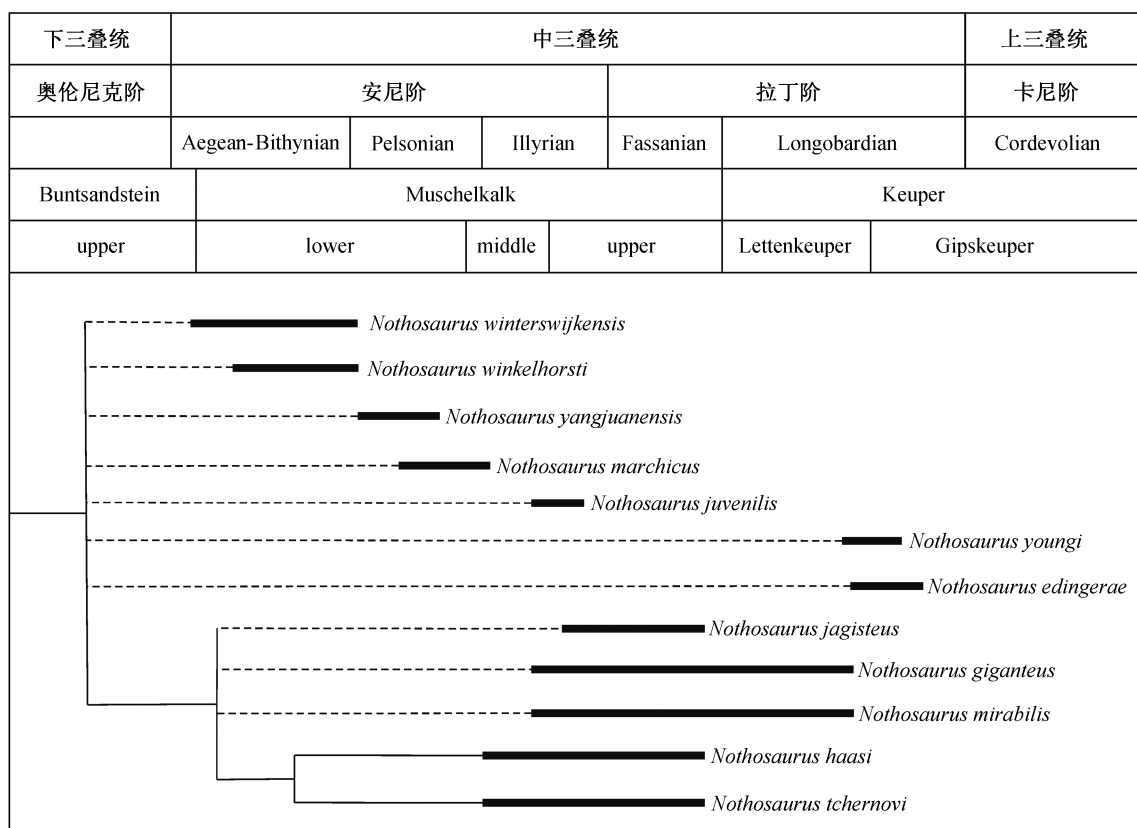


图 1 幻龙属地层分布及可能的亲缘关系^[1]

Fig. 1 Stratigraphic distribution and their possible affinities of *Nothosaurus* species^[1]

后出异名有 *Nothosaurus smünster*, *Dracosaurus-bronnii* 和 *Nothosaurus bergeri*^[1]。该物种是一件中等大小的幻龙, 成年个体头骨长约 460 mm, 上颌齿列向后比较长, 可以到达上颞孔中点处, 每侧有 5 个前颌骨獠齿, 成对的上颌骨獠齿之前有 4 个上颌骨小齿。头后骨骼显示, *Nothosaurus mirabilis* 背椎神经棘比较高^[1,7]。目前 *Nothosaurus mirabilis* 化石发现于中三叠统安尼阶壳灰岩上部和拉丁阶 Keuper 下部, 分布于欧洲中部和阿尔卑斯南部, 并有可能存在于冈瓦那大陆架北部^[1]。

Nothosaurus giganteus 是一件大型个体的幻龙, 成年个体头骨长度达到 750 mm, 模式标本(UMO BT68500)和副模标本(UMO BT72600)分别为一件破碎的头骨和一件仅保存左下颌后部骨骼残片。同物异名包括 *Nothosaurus andriani*, *Nothosaurus aduncidens*, *Nothosaurus angustifrons*, *Nothosaurus baruthicus*, *Nothosaurus chelydrops*, *Opeosaurus suevicus* 和 *Paranothosaurus amsleri*^[1]。*Nothosaurus giganteus* 在德国盆地发现于壳灰岩上部并延续至 Keuper 下部(安尼期晚期至拉丁期早期), 在南阿尔卑斯圣乔治山地区则见于安尼阶-拉丁阶界线附近, 就其地层分布来看, 属于地质时代较年轻的幻龙物种, 但该物种表现出一些幻龙属内近祖性特征, 比如吻部较短且浑圆, 上颌缝合部较短窄(长宽比为 1.0~1.3), 上颌骨齿列向后延伸较短, 4 个前颌骨獠齿与 1 个前颌骨小齿间列等特征^[7]。德国盆地壳灰岩发现的散碎的 *Nothosaurus giganteus* 头后骨骼显示该物种具有独特的神经弓, 神经棘低且贯穿整个椎体^[7,13]。

Nothosaurus marchicus 由 Koken^[14]1893 年描述命名, 正模标本已经无法找到, 现保存在柏林洪堡大学自然历史博物馆的标本 MB.R.2 是它的头骨背面的印迹标本, 发现于德国柏林附近的 Rüdersdorf 的中三叠统安尼阶上部 Illyrian 亚阶壳灰岩中层的基部地层中。后出异名有 *Nothosaurus crassus*, *Nothosaurus oldenburgi*, *Nothosaurus procerus*, *Nothosaurus raabi*, *Nothosaurus schroederi*, *Nothosaurus parva* 和 *Nothosaurus venustus*^[1]。该种为一幻龙小型种, 成年个体头骨长度不超过 200 mm^[1]。*Nothosaurus marchicus* 唯一头后骨骼标本 MB I. 007.18 (*N. raabi* 的正型标本, 后厘定为 *N. marchicus* 的后出异名)显示该物种有 38 节荐前椎, 其中 18 节位于锁骨-间锁骨之前, 锁骨-间锁骨位于第

19 节之上, 荐椎 3 块; 肱骨具幻龙属显著特征; 腕骨 3 块; 跗骨 3 块^[7]。*Nothosaurus marchicus* 发现于中三叠统安尼阶上部壳灰岩中部的最下部地层中, 分布于欧洲中部^[1]。

Nothosaurus juvenili 由 Edinger^[15]于 1921 年描述命名, 正模标本(PGIMUH K.8698-1)为一件基本完整的头骨, 发现于德国海德尔堡市附近的中三叠统安尼阶上部的壳灰岩上部地层中^[1]。后又有采集自意大利北部圣乔治山(Monte San Giorgio)的中三叠统安尼阶最上部地层中的标本 BES SC 1736, 包含部分头骨和近于完整但零散的头后骨骼, Silvio^[16]根据前关节突指向后侧方导致下颌关节的位置比枕髁更靠后这一特征以及标本大小, 将其鉴定为 *Nothosaurus cf. N. juvenilis*。该种也为一幻龙小型种, 成年个体头骨长度为 126 mm; 眼眶较大^[1]。*Nothosaurus juvenilis* 的眼眶大, 可能是造成其眶后弓窄以及上颞孔长与眼眶长的比例小的原因, 上颞孔长与眼眶长的比例仅为 1.58, 远小于 2, 与幻龙属其他种差别较大^[17]。

Nothosaurus edingerae 由 Schultze^[18]于 1970 年描述命名, 正模标本(SMF R-4035)为一件较破碎的头骨, 发现于德国美茵河谷拜罗伊特附近的 Gipskeuper 最上部(中三叠统拉丁阶的最上部或晚三叠统最下部卡尼阶的最下部)的地层中^[1], 后又有发现于 Gipskeuper 上部地层中的一件破碎的头骨标本 SMNS59072^[19]。该种为一幻龙小型种, 成年个体头骨长度不超过 140 mm, 上颞孔前部较宽, 细长的顶孔位于顶骨 2/3 处的深槽处, 顶孔之后具矢状棘^[1]。*Nothosaurus edingerae* 是唯一上延至卡尼阶的幻龙种, 是地质时代上最年轻的幻龙种。

Nothosaurus jagisteus 由 Rieppel^[8]2001 年描述命名, 正模标本(SMNS56618)为一件近于完整的头骨和下颌以及部分头后骨骼, 发现于德国南部的中三叠统拉丁阶下部的壳灰岩上部地层中。该种为一幻龙小型种, 成年个体头骨长 184 mm; 关节后突细长。*Nothosaurus jagisteus* 头后骨骼显示, 背椎神经棘中等高度。*Nothosaurus jagisteus* 与 *Nothosaurus mirabilis* 比较相似, 但是体型比后者小。

以色列内盖夫(Negev)拉蒙盆地(Makhtesh Ramon)中三叠统安尼阶上部(Illyrian 亚阶中上部)或拉丁阶下部(Fassanian 亚阶)地层中发现 2 个幻龙种, 分别是 *Nothosaurus tchernovi* 和 *Nothosaurus haasi*^[20-21]。*Nothosaurus tchernovi* 由 Haas^[20]1980

年描述命名, 正模标本(HUJ-Pal.3665)为一件近完整的头骨以及与其关联的下颌骨, 左部的眶后区和顶骨没有保存, 但顶骨部分被做成自然模型(natural mold)而得以保存, 颅腔和中耳腔同样被做成自然模型。该种为一中等大小的幻龙, 成年个体头骨长度为 310 mm, 与 *N. mirabilis* 非常相似; 吻部细长, 两侧近于平行; 眶后区细长, 上颞孔窄长。与 *N. mirabilis* 不同之处为: 颧骨缺失, 鳞骨的前缘与上颌骨后部相接, 翼骨的后部在腹面有一很深的凹陷^[1]。*Nothosaurus haasi* 由 Rieppel 等^[21]1997 年描述命名, 正模标本(HUJ-Pal.2250)为一件近乎完整的头骨, 现保存于耶路撒冷的希伯来大学。该种为一幻龙小型种, 成年个体头骨仅长 123.5 mm, 与其他幻龙种不同之处是其锄骨愈合^[21]。分支谱系分析表明 *Nothosaurus haasi* 和 *Nothosaurus tchernovi* 为姐妹群, 关系最亲近, 这两个种的独有特征为: 颧骨缺失, 上颌骨前突在外鼻孔外侧处没有一个凹陷, 而其他幻龙种存在该凹陷且在凹陷底部有一小孔^[21]。

荷兰温特斯韦克(Winterswijk)中三叠统安尼阶下部壳灰岩的下部地层记述有 2 个幻龙种, 分别是 *Nothosaurus winterswijkensis* 和 *Nothosaurus winkelhorsti*^[9-10], 代表当前发现的年代最老的幻龙物种, 显示诸多近祖性特征。其中, *Nothosaurus winterswijkensis* 由 Albers 等^[9]2003 年描述命名, 正模标本(NMNHL St 445530)为一件近于完整的头骨和部分下颌。该种系一幻龙小型种, 成年个体头骨长 126.7 mm; 4 个前颌骨獠齿后面跟着第五个明显较小的前颌齿, 成对的上颌骨獠齿之前有 3 个上颌骨小齿; 轭骨较宽进入眼眶后腹缘。*Nothosaurus winkelhorsti* 由 Klein 等^[10]2009 年描述命名, 正模标本(NMNHL RGM 443825)为一件近于完整的头骨, 是该种唯一的标本。该种为一幻龙小型种, 其成年个体头骨仅长 46 mm, 在目前发现的成年幻龙物种中体型最小, 还不到之前报道的最小幻龙头骨的一半, 但其前颌骨、鼻骨、额骨和顶骨均愈合, 颧骨已与上颌骨部分愈合。而在其他幻龙种中, 前颌骨和鼻骨均未愈合^[10]。

对东特提斯生物区幻龙类的研究较晚, 源自杨钟健^[22]1965 年记述的发现于贵州兴义顶效中三叠统下部关岭组的意外兴义龙(*Shingyisaurus unexpectus*), 最初归入扁鼻龙科, 后经 Rieppel^[23]1998 年重新研究, 厘定为 *Nothosaurus* sp., 2000 年又将

种名 *unexpectus* 定为疑难名称^[1]。直至 21 世纪初, 中国贵州盘县中三叠统安尼阶关岭组上段及贵州兴义和云南富源中三叠统拉丁阶法郎组竹杆坡段陆续发现数量丰富、保存完整(头骨和头后骨骼关节良好)的幻龙类骨架, 描述命名 3 个物种, 分别为 *N. youngi*, *N. yangjuanensis* 和 *N. rostellatus*^[3,5,24]。

N. youngi 由李锦玲等^[5]2004 年描述命名, 正模标本 IVPP V 13590 为一件近于完整的头骨、下颌及不完整的头后骨架, 标本采集自贵州兴义地区中三叠统法郎组竹杆坡段。2013 年又有发现于同层位同地点的标本 WS-30-R24, 为一件近完整的头骨和头后骨架, 仅尾部的后部缺失。Ji 等^[6]根据顶孔位于顶骨后端的凹槽处, 眼眶和上颞孔的距离相对较窄和颧骨出现这些特征将其归入 *N. youngi*, 并将 *N. youngi* 的鉴定特征修订为: 幻龙属小型种, 荐前椎长度约为 108 cm, 顶孔位于顶骨的凹槽中, 上颞孔的长度将近为眼眶长度的两倍, 前颌骨齿式为 4+1, 上颌骨齿式为 5+2, 5 块腕骨, 间锁骨没有后突, 闭孔闭合呈长条状。WS-30-R24 的头后骨骼表现出一系列以前认为只有鸢龙属才具有的特征, 比如: 肱骨的前缘内凹, 没有明显的拐角且中部没有明显收缩; 5 块腕骨; 存在多指式; 4 块荐肋^[6]。上颞孔与眼眶长的比值在 WS-30-R24 中为 1.96, 且在 *N. juvenilis* 中这一比值为 1.58, 而在鸢龙种 *Lariosaurus xingyiensis* 中这一比值为 1.91, 因此上颞孔与眼眶长的比值为 2 这一区分幻龙属和鸢龙属的头骨特征也不再适用^[6]。

N. yangjuanensis 由 Jiang 等^[24]2006 年命名, 其正模标本 GMPKU-P-1080 为一完整的背、腹双侧修雕的头骨, 发现于贵州盘县中三叠统关岭组上段, 羊圈幻龙正模标本腹侧保存特征描述于 2005 年 9 月, 背侧保存特征描述于 2006 年 5 月并正式建立该物种^[24-25]。2006 年 9 月, 尚庆华^[3]描述了与 GMPKU-P-1080 同地点同层位发现的两件标本 (IVPP V 14294 和 IVPP V 14301), 并命名归属于幻龙属的另一物种小吻幻龙(*N. rostellatus*), 但未讨论该物种与羊圈幻龙的关系。其后, 又有发现于同层位同地点的标本 GMPKU-P-3014, 为一件近完整的头骨、下颌及近完整的头后骨架, 仅尾部的后部缺失, 尹超等^[4]根据头骨与吻端到眼眶前缘距离的比例为 3.03, 外鼻孔的长宽比为 1.1 左右, 上颞孔长与眼眶长的比例为 2.40, 两侧鼻骨均有一平缓的后突与额骨相接, 额骨和顶骨的骨缝两侧各有一个较

平缓的后突,中间则强烈交错等特征将其归入 *N. yangjuanensis*,并将 *N. yangjuanensis* 的鉴定特征修订为:4 个前颌骨獠齿后面跟着一个小的前颌骨齿,5~6 个小的上颌骨齿后面跟着一对上颌骨獠齿,腕骨 4 块,间锁骨没有后突,荐椎 4 块,存在多指(趾)式。尹超等^[4]指出 GMPKU-P-3014, IVPP V 14294 和 GMPKU-P-1080 具有以下共同特征:体型为中等大小;吻部为铲状,较短,钝圆;前颌骨齿式均为(4+1),即 4 个前颌骨獠齿后面跟着一个小的上颌骨齿;额骨和顶骨的骨缝两侧各有一个较平缓的后突,中间部分则强烈交错;后额骨和上颞孔前内缘被眶后骨和顶骨所阻隔。这些特征组合起来能够明显区别于幻龙属其他各种,又因为这 3 件标本出自同一产地同一层位,所以确认这 3 块标本为同一种。根据古生物命名法的优先律法则,小吻幻龙为羊圈幻龙的后出异名,应弃用。同 *N. youngi* 一样, *N. yangjuanensis* 的头后骨骼也表现出一些以前认为只有鸥龙属才具有的特征,比如:腕骨 4 块,间锁骨没有后突,4 块荐肋,存在多指(趾)式^[1]。可以看出,以前用来区分鸥龙属和幻龙属的特征已经不再适用。东特提斯这些幻龙材料的发现和研究丰富了幻龙属物种多样性和头后骨骼学特征。基于此,对幻龙属内物种间支序发生关系、历史古地理、齿式及牙齿替换规律等有了新的认识^[5,24,26]。

综上所述,西特提斯生物区安尼阶下部至拉丁阶上部保存了丰富的幻龙类头骨化石,基于这些头骨材料奠定了幻龙属及多数种的分类学基础。但幻龙的完整骨架标本非常少见,仅在西特提斯发现少数带有头后骨骼的幻龙骨架,包括德国壳灰岩中的 3 具标本: *N. mirabilis* 的正模标本 UMO 1000, *N. jagisteus* 的正模标本 SMNS 56618 和 *N. marchicus* 的一件标本 MB.I.007.18; 圣乔治山黑色页岩中的两具标本: *N. giganteus* 的一件近完整的骨骼标本 PIMUZ T 4829 和 *Nothosaurus* cf. *N. juvenilis* 的一件标本 BES SC 1736 (包含部分头骨和近完整但零散的头后骨骼); 荷兰壳灰岩下部的 1 具标本: 幻龙未定种 NMNHL St 87289 (仅保存部分头后骨骼)以及一些零散的幻龙类骨骼,如脊椎、神经弓、肱骨等^[2,8,15,27]。2000 年, Rieppel^[1]基于对西特提斯发现的幻龙标本的研究,将幻龙属鉴定特征厘定为“上颌齿式向后延伸至上颞孔前缘之后,成对的上颌骨獠齿后跟着一排细密排列的明显变小的锥形小齿,上颞孔的长度为眼眶长度的 2~4 倍,腕骨和跗骨不

超过 3 块”。可以看出,这些鉴定特征主要依据幻龙属头骨的特征,头后骨骼特征仅涉及腕骨和跗骨数目。2008 年, Bickelmann 等^[2]基于对西特提斯现有的幻龙属头后骨骼的研究,认为幻龙属头后骨骼特征具有重要的分类学意义,并总结有关西特提斯区幻龙属头后特征报道,将幻龙属头后的鉴定特征厘定为:椎体为双平型;荐肋远端没有明显膨胀;肋骨近端关节头稍微膨大;相对较大的乌喙骨;肱骨有明显弯曲,前缘有一明显的拐角,后缘内凹;在肱骨近端关节头处有明显的三角肌脊和背阔肌附着处;内髁孔几乎都存在;外髁没有明显发育;指式为 2-3-4-5-3。这些进展预示幻龙头后骨骼可能在幻龙属及种分类学方面具有重要意义。不过,由于材料有限且比较破碎, Bickelmann 等^[2]研究获得的一些认识仍有待于证实。我国华南地区发现的幻龙属骨骼标本,包括贵州兴义地区中三叠统法郎组竹杆坡段的两件幻龙标本(*Nothosaurus youngi* 模式标本 IVPP V 13590 及标本 WS-30-R24)和贵州盘县中三叠统关岭组上段的两件幻龙标本(*Nothosaurus yangjuanensis* 标本 GMPKU-P-3014 和 IVPP V 14294),保存较为完整,尤其是头后骨骼保存较好。除这些用于科学研究的标本外,华南地区还发现数量丰富、保存完整的幻龙化石,为幻龙属分类学的进一步研究提供了丰富的素材。

2 幻龙属系统发生关系

幻龙属内各种之间系统发生关系的研究最早由 Rieppel^[8]2001 年选取 25 个性状,将幻龙属的 9 个种作为内类群, *Pachypleurosauria*, *Simosaurus* 和 *Germanosaurus* 作为外类群,对其进行分支谱系分析,得到唯一的最简约树(图 2(a))。谱系分析结果支持幻龙属为单系类群,共近裔性状包括:鼻骨前侧突指向外鼻孔内缘,上颌骨在外鼻孔外侧凹陷处有一小孔,上颌骨獠齿存在,顶骨愈合,顶骨强烈收缩,顶孔强烈后置,枕骨嵴存在。李锦玲等^[5]2004 年将 *N. youngi* 加入 2001 年的矩阵,得到 12 棵最简约树,其最严格合意树(图 2(b))与 2001 年相比,支持幻龙属为单系的性状没有变化,而 *N. giganteus*, *N. mirabilis*, *N. jagisteus* (*N. haasi*, *N. tchernovi*)之间的关系,以及它们与 *N. edingerae*, *N. marchicus* 和 *N. winterswijkensis* 之间的关系变为无解,即在这个谱系分析中,幻龙属内各种间的关系存在问题。Jiang 等^[24]2006 年将 *N. youngi* 和 *N.*

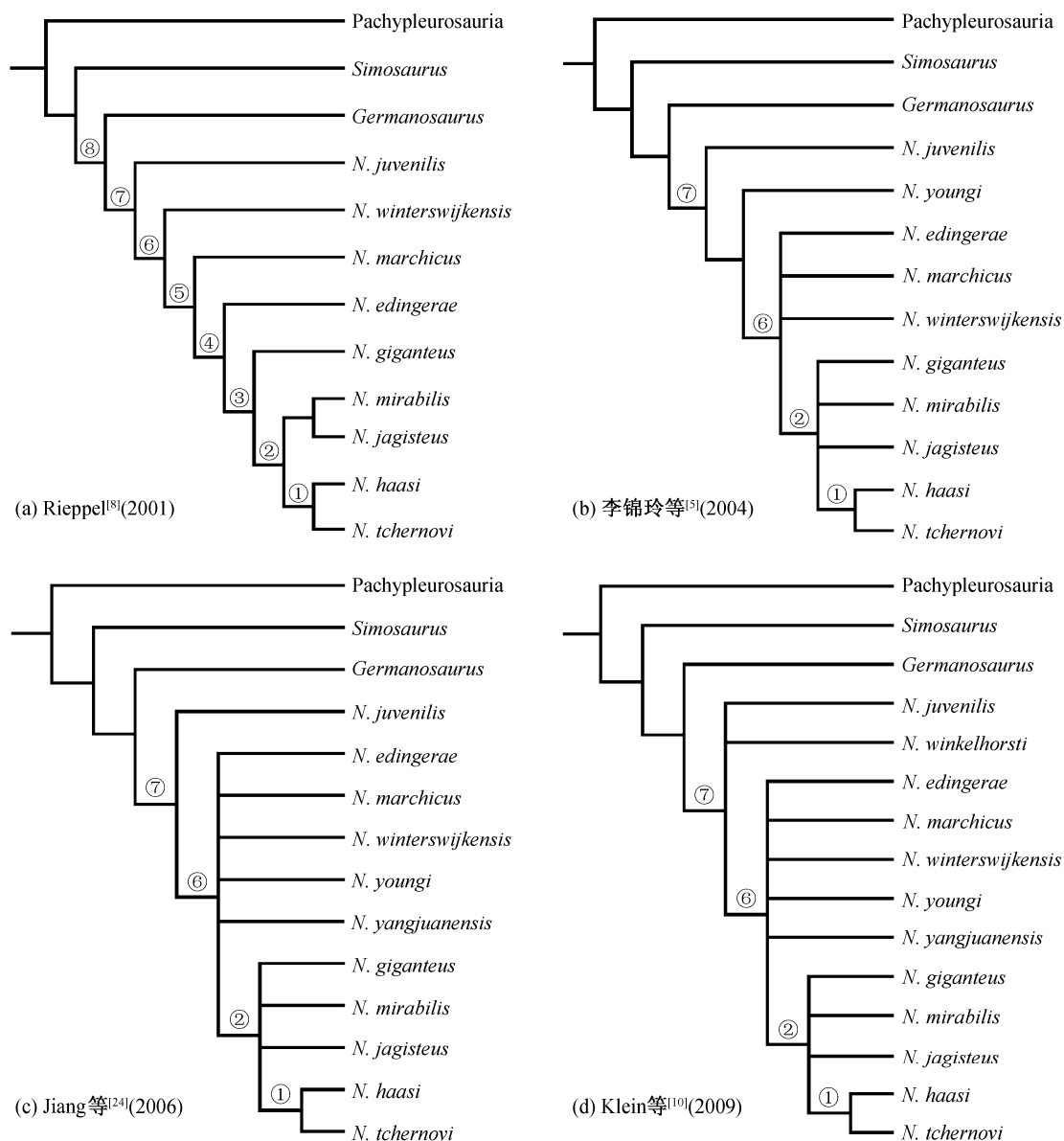


图 2 幻龙属分支谱系关系

Fig. 2 Interrelationships of the species in the genus *Nothosaurus*

yangjuanensis 也加入 2001 年的矩阵, 得到 19 棵最简约树, 在最严格合意树(图 2(c))中, *N. youngi* 在 *N. youngi*, *N. winterswijkensis*, *N. marchicus*, *N. edingerae* 这个类群中, *N. yangjuanensis* 与 *N. giganteus* (*N. jagisteus*, *N. mirabilis* (*N. haasi*, *N. tchernovi*)) 为姐妹群。但是 *N. giganteus*, *N. mirabilis*, *N. jagisteus* (*N. haasi*, *N. tchernovi*) 之间的关系, 以及它们与 *N. edingerae*, *N. marchicus*, *N. winterswijkensis*, *N. youngi* 和 *N. yangjuanensis* 之间的关系是无解的, 即幻龙属内的分支谱系仍然没有得到解决。Klein 等^[10]2009 年将 *N. winkelhorsti* 加

入 2006 年的矩阵, 得到 32 棵最简约树, 在严格合意树(图 2(d))中, 幻龙科的单系性进一步被证实, 但科内各属之间的关系仍未很好地解决, 其中 *N. giganteus*, *N. mirabilis*, *N. jagisteus* 与 (*N. haasi*, *N. tchernovi*) 构成并系, 并与 *N. edingerae*, *N. marchicus*, *N. winterswijkensis*, *N. youngi*, *N. yangjuanensis* 呈并系关系; *N. winkelhorsti* 和 *N. juvenilis* 位于最基干位置, 与其他幻龙属种呈并系关系。

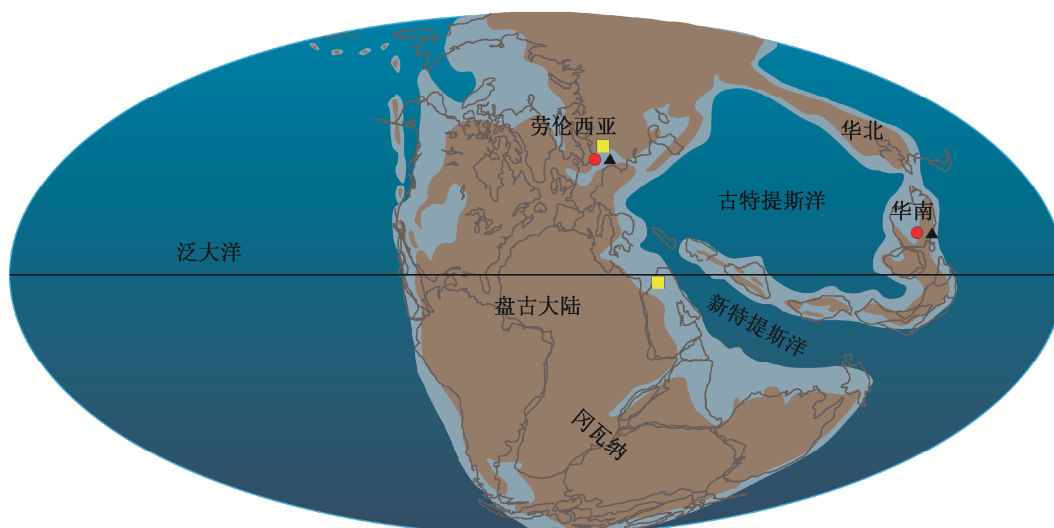
在图 2 的 4 个严格合意树中, 节点①是由 *N. haasi* 和 *N. tchernovi* 组成的单系。支持节点①的性状均为: 吻部细长, 两侧边缘平行; 前颌骨獠齿

存在;上颌骨在外鼻孔外侧凹陷处没有小孔;内鼻孔前缘大致位于外鼻孔前缘之后;前额骨背部暴露较多;额骨愈合;后额骨与顶骨相交;颧骨在眼眶后缘之外;上颌齿列向后延伸至上颧孔长的 1/3 处;上颧孔长度大于眼眶的 2 倍;上颌骨獠齿存在;额骨-顶骨骨缝位于上颧孔前缘之前;顶骨愈合;顶骨强烈收缩;顶孔强烈后置;顶骨嵴存在;背椎神经脊较高。节点②是由 *N. giganteus*, *N. mirabilis*, *N. jagisteus*, *N. haasi* 和 *N. tchernovi* 构成的单系。支持节点②的性状均为:前颌骨獠齿存在;内鼻孔前缘大致位于外鼻孔前缘之后;前额骨背部暴露较多;额骨愈合;后额骨与顶骨相交;上颌齿列向后延伸至上颧孔长的 1/3 处;上颧孔长度大于眼眶的 2 倍;上颌骨獠齿存在;额骨-顶骨骨缝位于上颧孔前缘之前;顶骨愈合;顶骨强烈收缩;顶孔强烈后置;顶骨嵴存在。节点⑥是由 *N. giganteus*, *N. mirabilis*, *N. jagisteus*, *N. haasi*, *N. tchernovi*, *N. edingerae*, *N. marchicus* 和 *N. winterswijkensis* 构成的单系。节点⑥的共有性状为:前颌骨獠齿存在;内鼻孔前缘大致位于外鼻孔前缘之后;前额骨背部暴露较多;额骨愈合;上颧孔长度大于眼眶的 2 倍;上颌骨獠齿存在;顶骨愈合;顶骨嵴存在。节点⑦是由 *N. giganteus*, *N. mirabilis*, *N. jagisteus*, *N. haasi*, *N. tchernovi*, *N. edingerae*, *N. marchicus*, *N. winterswijkensis* 和 *N. juvenilis* 构成的单系。节点⑦

的共有性状为:前颌骨獠齿存在;内鼻孔前缘大致位于外鼻孔前缘之后;前额骨背部暴露较多;额骨愈合;上颌骨獠齿存在;顶骨愈合;顶骨嵴存在。综上所述,节点①,②,⑥和⑦的共有性状在这 4 个严格合意树中是稳定的,而节点③,④和⑤在这 4 个严格合意树中是不稳定的。在 Rieppel^[8]幻龙谱系之后的加入新种的幻龙属分支谱系分析中,幻龙属内部的关系没有得到解决。造成这种情况的原因在于性状的选取存在问题,亟需选取新的性状,尤其是将幻龙头后骨骼的性状加入幻龙属分支谱系分析中。

3 幻龙属各种地层和古地理分布及其古地理迁移

在西特提斯,幻龙属各种分布于德国、以色列和荷兰。最早出现的是荷兰的 *N. winterswijkensis* 和 *N. winkelhorsti*, 出现于壳灰岩下部地层中。在德国,最早出现的是 *N. marchicus*, 出现于德国盆地东部壳灰岩下部的上部地层中;接着是 *N. juvenilis*, 最早出现于海德尔堡附近壳灰岩上部的下部地层中;*N. mirabilis* 和 *N. giganteus* 与 *N. juvenilis* 同时出现于壳灰岩上部的下部地层中;最后出现的是 *N. edingerae*, 出现于 Gipskeuper 地层中^[7]。在以色列,大概在安尼-拉丁界线附近,幻龙进入拉蒙盆地,



红色圆点代表安尼期早期和中期的幻龙发现点,黄色方块代表安尼期晚期的幻龙发现点,黑色三角形代表拉丁期早期的幻龙发现点

图 3 中-晚三叠世幻龙属古地理分布(修自文献[28])

Fig. 3 Paleogeographic distribution of *Nothosaurus* species in the Middle and Late Triassic (modified from Ref. [28])

并分化为两个种 *N. tchernovi* 和 *N. haasi*^[21,27]。在东特提斯, *N. yangjuanensis* 发现于贵州盘县中三叠统关岭组上段的地层中, *N. youngi* 发现于贵州兴义地区中三叠统法郎组竹杆坡段的地层中。

全球范围内,从幻龙属的地层分布与古地理分布可以看出:安尼期早期,幻龙属在欧洲开始出现,荷兰出现 *N. winterswijkensis* 和 *N. winkJelhorsti*; 安尼期中期,中国华南出现 *N. yangjuanensis*, 德国出现 *N. marchicus*; 安尼期晚期,德国出现 *N. giganteus*, *N. mirabilis* 和 *N. juvenilis*, 以色列出现 *N. haasi* 和 *N. tchernovi*; 拉丁期早期,德国出现 *N. jagisteus*; 拉丁期晚期,德国出现 *N. edingerae*, 中国出现 *N. youngi*。综上所述,幻龙最早出现于安尼期早期,在安尼期晚期至拉丁期早期达到繁盛期,在卡尼期早期绝灭。

从幻龙属各种的古地理分布与地层发生顺序,结合分支谱系关系,分析得出幻龙的可能迁移路线(图3):在欧洲,由荷兰迁移至德国和以色列,而幻龙最早出现于西特提斯还是东特提斯,现在还没有定论。幻龙属的地层发生顺序与其谱系关系并不完全吻合,比如相对进化的 *N. haasi* 和 *N. tchernovi*, 生活在安尼晚期或拉丁早期,而相对原始的 *N. juvenilis*, *N. edingerae* 和 *N. youngi* 却出现在拉丁晚期或卡尼早期。

参考文献

- [1] Rieppel O. Sauropterygia I // Wellnhofer P. Encyclopedia paleoherpetology, part 12 A. München: Verlag Dr Fridrich Pfeil, 2000: 1-134
- [2] Bickelmann C, Sander P M. A partial skeleton and isolated humeri of *Nothosaurus* (Reptilia: Eosaurop-terygia) from Winterswijk, the Netherlands. Journal of Vertebrate Paleontology, 2008, 28(2): 326-338
- [3] 尚庆华. 贵州中三叠世早期幻龙属(*Nothosaurus*)一新种. 古脊椎动物学报, 2006, 44(3): 237-249
- [4] 尹超, 郝维城, 孙作玉, 等. 贵州盘县中三叠世羊圈幻龙新材料的研究. 北京大学学报: 自然科学版, 2013, 50(3): 467-475
- [5] 李锦玲, 奥利维尔·瑞柏尔. 贵州兴义中三叠世 *Nothosaurus* 一新种. 古脊椎动物学报, 2004, 42(1): 1-12
- [6] Ji Cheng, Jiang Dayong, Rieppel O, et al. A new specimen of *Nothosaurusyoungi* from the Middle Triassic of Guizhou, China. Journal of Vertebrate Paleontology, 2014, 34(2): 465-470
- [7] Rieppel O, Wild R. A revision of the genus *Nothosaurus* (Reptilia: Sauropterygia) from the Germanic Triassic, with comments on the status of *Conchiosaurus davatus*. Fieldiana: Geology, New Series, 1996, 34: 1-82
- [8] Rieppel O. A new species of *Nothosaurus* (Reptilia: Sauropterygia) from the Upper Muschelkalk (Lower Ladinian) of southwestern Germany. Palaeontographica Abt A, 2001, 263: 137-161
- [9] Albers P C H, Rieppel O. A new species of the sauropterygian genus *Nothosaurus* from the Lower Muschelkalk of Winterswijk, the Netherlands. Journal of Paleontology, 2003, 77(4): 738-744
- [10] Klein N, Albers P C H. A new species of the sauropsid reptile *Nothosaurus* from the Lower Muschelkalk of the western Germanic Basin, Winterswijk, the Netherlands. Acta Palaeontologica Polonica, 2009, 54(4): 589-598
- [11] Münster G. Vorläufige Nachricht über einige neue Reptilien im Muschelkalk von Baiern. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, 1834: 521-527
- [12] Meyer H V. Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalkes mit Rücksicht auf die Saurier aus buntem Sandstein und Keuper. Frankfurt am Main: Heinrich Keller, 1847-1855
- [13] Reyer B. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. *Paranothosaurus amsleri* nov. gen. nov. spec. Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft, 1939, 62: 1-87
- [14] Koken E. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Nothosaurus*. Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft, 1893, 45: 337-377
- [15] Edinger T. Über *Nothosaurus*. II. Zur Gaumenfrage. Senckenbergiana, 1921, 3: 193-205
- [16] Silvio R. A new specimen of *Nothosaurus* from the latest Anisian (Middle Triassic) Besano formation (Grenzbitumenzone) of Italy. Rivista Italiana di

- Paleontologia e Stratigrafia, 2010, 116(2): 145–160
- [17] Rieppel O. The status of the sauropterygian reptile *Nothosaurus juvenilis* from the Middle Triassic of Germany. *Palaeontology*, 1994, 37(4): 733–745
- [18] Schultze H P. Über *Nothosaurus*. Neubeschreibung eines Schädels aus dem Keuper. *Senckenbergianalethaea*, 1970, 51: 211–237
- [19] Rieppel O, Wild R. *Nothosaurus edingeri* schultze, 1970: diagnosis of the Species and Comments on its Stratigraphical Occurrence. *Stuttgarter Beiträge für Naturkunde*, 1994, B204: 1–13
- [20] Haas G. Ein Nothosaurier-Schädel aus dem Muschelkalk des Wadi Ramon (Negev, Israel). *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien*, 1980, 83: 119–125
- [21] Rieppel O, Mazin J M, Tchernov E. Speciation along rifting continental margins: a new nothosaur from the Negev (Israel). *Comptes Rendus de l' Académie des Sciences*, 1997, 325: 991–997
- [22] 杨钟健. 中国湖北、贵州的幻龙. *古脊椎动物与古人类*, 1965, 9(4): 315–356
- [23] Rieppel O. The status of *Shingyisaurus unexpectus* from the Middle Triassic of Kweichou, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1998, 18(3): 541–544
- [24] Jiang Dayong, Maisch M W, Hao Weicheng, et al. *Nothosaurus yangjuanensis* n. sp. (Reptilia, Sauropterygia, Nothosauridae) from the middle Anisian (Middle Triassic) of Guizhou, southwestern China. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 2006, 5: 257–276
- [25] Jiang Dayong, Maisch M W, Hao Weicheng, et al. *Nothosaurus* sp. (Reptilia, Sauropterygia, Nothosauridae) from the Anisian (Middle Triassic) of Guizhou, southwestern China. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 2005, 9: 565–576
- [26] Shang Qinghua. New information on the dentition and tooth replacement of *Nothosaurus* (Reptilia: Sauropterygia). *Palaeoworld*, 2007, 16: 254–263
- [27] Rieppel O, Mazin J M, Tchernov E. Sauropterygia from the Middle Triassic of Makhtesh Ramon, Negev, Israel. *Fieldiana: Geology, New Series*, 1999, 40: 1–85
- [28] Scotese C R. *Atlas of earth history*. Arlington, Texas: Paleogeography, Paleomap Project, 2001: 1–52