

A new small-sized eosauropterygian (Diapsida: SaurOPTerygia) from the Middle Triassic of Luoping, Yunnan, southwestern China

SHANG Qing-Hua LI Chun

(Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044 shangqinghua@ivpp.ac.cn)

Abstract A new eosauropterygian, *Dianmeisaurus gracilis* gen. et sp. nov. is described based on a nearly complete skeleton from the Member II of Guangling Formation (Anisian) of Luoping County, Yunnan Province. It is a small-sized (with a total length of less than 50 cm) sauropterygian with a slender body. This new species is similar superficially to two other small-sized eosauropterygians, *Diandongosaurus* Shang et al., 2011 and *Dianopachysaurus* Liu et al., 2011a, which were also collected from the same stratum of Luoping, in the body proportion, the skull with no contracted snout, and an oval orbit extremely larger than supratemporal fenestra. However, the new species is characterized by an extremely narrowed interorbital septum, the mandibular articulation at the level of occipital condyle, the big and stout anterolateral process of the clavicle, the proximal part of the ulna much wider than the distal end, and the presence of 41 presacral vertebrae. Furthermore, the new species differs from *Diandongosaurus* in having the preorbital region shorter than the postorbital region, the prefrontal with no contact of the postfrontal along the dorsal margin of the orbit, the short mandibular symphysis with the entrance of the splenial, and the premaxillary and anterior dentary teeth fang like but not king-sized. Additionally, the anterolateral process of the clavicle is very sharp and slender in *Diandongosaurus*. Compared with the *Dianopachysaurus*, the new species is different in having no pachyostosis of the caudal ribs, no more than three carpal ossifications, and the rounded astragalus. Our phylogenetic analyses suggest that *Dianmeisaurus* is probably the sister group of *Diandongosaurus*. The two genera, together with the *Majiashanosaurus*, *Keichousaurus*, and *Dianopachysaurus* are grouped in a monophyletic clade and phylogenetically more closely related to the Nothosauroidae than the European pachypleurosaurs (*Dactylosaurus*, *Anarosaurus*, *Serpianosaurus*, and *Neusticosaurus*). The coexist of three small-sized eosauropterygians indicates that sauropterygians were a highly diversified group of marine reptiles in the Luoping fauna, Yunnan Province during the early Middle Triassic.

Key words Luoping, Yunnan; Middle Triassic, Anisian; eosauropterygian, small sized marine reptile

记云南罗平三叠纪小型始鳍龙类一新属种

尚庆华 李 淳

(中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘要: 根据一保存基本完整的骨架建立了始鳍龙类的一新属、种——纤细滇美龙(*Dianmeisaurus gracilis* gen. et sp. nov.)。标本采自云南省罗平县中三叠统关岭组II段, 为体态细长的小型物种。新属种与同产于该地区的利齿滇东龙(*Diandongosaurus acutidentatus* Shang et al., 2011)和丁氏滇肿龙(*Dianopachysaurus dingi* Liu et al., 2011a)身体各部位比例和个体大小接近, 头骨均具有吻部两侧不收缩、眼眶显著大于上颞孔的特征。但新种眼眶间距要明显小于上颞孔间距, 下颌关节与枕髁位于同一水平位置, 锁骨前外侧缘的锁骨前突粗大而厚实, 尺骨近端明显宽于远端, 有比后两种更多的荐前椎(三属种荐前椎数分别为41、38、39枚)。此外, 与滇东龙相对比, 新种眶前区短于眶后区, 前额骨和后额骨不相交。同时, 新种下颌联合短, 夹板骨参与下颌联合构成。新种前颌和下颌前部齿虽然也为獠齿(犬齿状齿), 但未呈显著增大。头后骨骼对比, 虽然新种和滇东龙均具有标志性的锁骨前外侧突, 但后者的锁骨前外侧突尖细。与滇肿龙相对比, 新种尾前部尾肋细长且未见明显加宽肿胀、仅具一个骨化的远侧腕骨、距骨为圆形且不具有近端凹入。去除数据不全的清镇龙、广西龙和三桥龙后的鳍龙类分支系统学分析表明, 滇美龙与滇东龙互为姊妹群, 同时它们与贵州龙、马家山龙和滇肿龙一起构成了一仅由在中国发现的属种组成的单系类群。这一单系类群与幻龙类的亲缘关系近于它们与欧洲肿肋龙类(*Dactylosaurus*, *Anarosaurus*, *Serpianosaurus*和*Neusticosaurus*)的亲缘关系。三种小型始鳍龙类的发现, 指示云南罗平地区在三叠纪安尼期中晚期时鳍龙类是一类有较高分异度的海生爬行动物。

关键词: 云南罗平, 中三叠世, 安尼期, 始鳍龙类, 小型海生爬行动物

中图法分类号: Q915.864 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3118(2015)04-0265-16

1 研究背景

作为中三叠世安尼期海生爬行动物化石的重要产地, 云南省罗平县大凹子村及其附近地区已经发现多门类海生爬行动物, 包括鳍龙类(*Sauropterygia*) (Shang et al., 2011; Liu et al., 2011a, 2014)、鱼龙类(*Ichthyopterygia*) (Chen and Cheng, 2009; Liu et al., 2011b, 2013)、“龙龟类”(Saurosphargidae) (Li et al., 2011; Cheng L et al., 2012)以及具奇异的梳状牙齿分类位置不明的滤齿龙(*Atopodentatus*) (Cheng et al., 2014)等多个类群。其中又以鳍龙类最为丰富, 迄今为止已经发现3属3种, 包含个体较小的丁氏滇肿龙(*Dianopachysaurus dingi* Liu et al., 2011a)、利齿滇东龙(*Diandongosaurus acutidentatus* Shang et al., 2011)以及个体较大的幻龙属未定种(*Nothosaurus* sp. Liu et al., 2014)。它们均产自云南省罗平县大凹子村附近的中三叠统关岭组II段薄层泥灰岩中, 时代为安尼期中

晚期Pelsonian亚期(Zhang et al., 2009)。

*Diandongosaurus acutidentatus*是笔者(Shang Qinghua和Li Chun)等2011年依据采自云南罗平大凹子村一保存完整的化石骨骼(IVPP V 17761)建立的鳍龙类种, *Dianopachysaurus dingi*是刘俊等在同一年依据同样产自云南罗平的化石材料建立的鳍龙类种。它们均属于鳍龙类中始鳍龙类的小型物种(本文暂时以成体体长小于50 cm为判别标准),同时具有大眼眶、小颞孔和长颈、桡足等特征,外部形态具有一定的相似性。近年来,罗平地区又发现更多的小型鳍龙类骨架,依据对前两种化石的观察和对比,我们从这些罗平小型鳍龙类标本中又识别出一新的种类。该新种既与已知两种小型鳍龙类有许多相似性,同时又分别指示很大的差异性,且许多差异无法用种内差异或个体发育不同阶段来解释。以较完整标本为代表进行的鳍龙类分支系统学分析,确定该种与*Diandongosaurus*亲缘关系最近。因两者头骨差异较大,本文倾向建立一新属新种——纤细滇美龙*Dianmeisaurus gracilis* gen. et sp. nov.。

本文对该新种进行较详细描述,并对罗平三种小型鳍龙类的异同进行对比和讨论。

2 系统古生物学

鳍龙超目 *Sauropterygia* Owen, 1860

始鳍龙目 *Eosauropterygia* Rieppel, 1994 (sensu Rieppel, 2000)

滇美龙属(新属) *Dianmeisaurus* gen. nov.

模式种 *Dianmeisaurus gracilis* sp. nov.。

属征 与本属唯一种的特征相同。

释名 属名前面Dian是化石产出地云南省简称滇的汉语拼音,后面mei是中文“美”的汉语拼音,取其美丽的意思。

纤细滇美龙(新种) *Dianmeisaurus gracilis* sp. nov.

释名 种名来自拉丁文gracil-, 纤细的意思,指示本种纤长、细弱的骨架形态。

正模 一接近完整的骨架,从头最前端至尾椎的后部连续保存(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, IVPP V 18630)。

产地及层位 云南罗平, 中三叠统关岭组II段。

特征 始鳍龙类一小型种(推测成年个体长度小于50 cm); 吻部短小、无收缩; 眼眶间距窄, 小于颞孔间距的1/2; 顶孔位于顶骨前方; 下颌联合短, 夹板骨参与下颌联合构成; 前颌和下颌前部齿为小型獠齿(犬齿状齿), 数目大于4个; 具一个上颌獠齿; 具23枚颈椎, 18枚背椎, 大于37枚尾椎(推测38~39枚); 尾椎前部尾肋呈细长条状; 不具肿肋现象; 锁骨的三角形前外侧突粗壮、前端钝; 肱骨具内髁孔; 尺骨近端扩展, 宽于远端; 腕骨3块; 跗骨2块; 第一蹠骨明显加宽; 具爪指(趾)骨; 前肢指式2-3-5-5-3(4?), 后肢趾式2-3-4-5-5。

描述 IVPP V 18630是一腹面向上保存的骨架(图1A)。头及躯干大部分为腹视, 尾部扭曲, 尾中部呈右侧视, 尾后部呈左侧视。为小型个体, 骨架全长为31.5 cm。体型细长, 颈长小于体长(表1)。

头骨 V 18630头骨因下颌铰合于上颌, 其腹面前颌骨和上颌骨的大部分被覆盖(图2)。

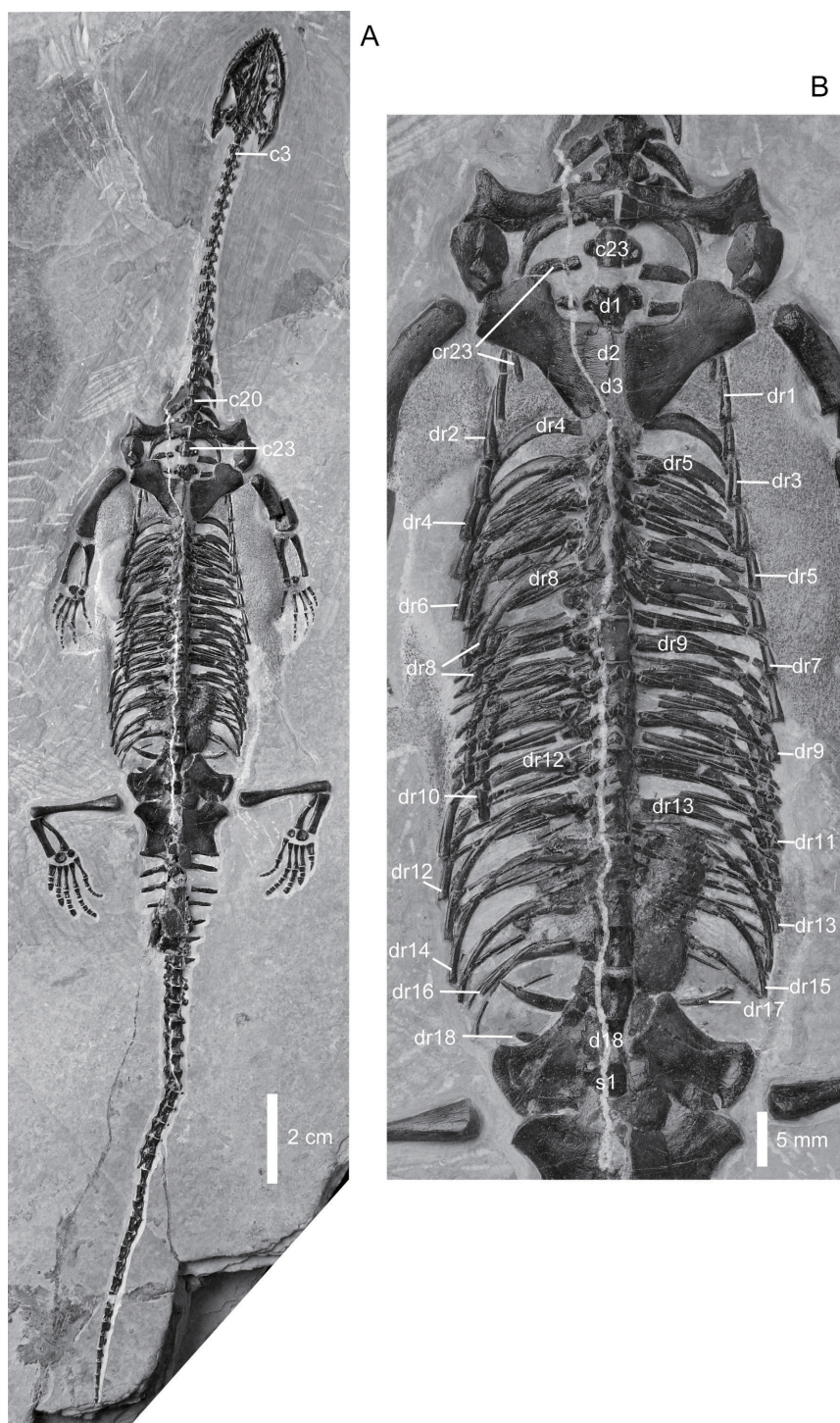


图1 纤细滇美龙(新属新种)骨架(A)和背椎(B) (IVPP V 18630)腹视

Fig. 1 Skeleton (A) and dorsal vertebrae (B) of *Dianmeisaurus gracilis* gen. et sp. nov. (holotype, IVPP V 18630) in ventral views

简字说明 Abbreviations: c3, 20, 23. the 3rd, 20th, 23th cervical vertebra 第3、20、23节颈椎;
d1, 2, 3, 18. the central of the 1st, 2nd, 3rd, 18th dorsal vertebra 第1、2、3、18节背椎椎体;
dr1-18. the 1st-18th dorsal rib 第1~18背肋; s1. the 1st sacral vertebra 第1节荐椎

表1 纤细滇美龙(新属新种)模式标本(IVPP V 18630)的头骨、下颌和头后骨骼的部分特征测量
 Table 1 Selected skeletal measurements of the holotype of *Dianmeisaurus gracilis* gen. et sp. nov. (IVPP V 18630) (mm)

skull and mandible			
length from the tip of the snout to anterior margin of orbit	~ 6.1	length of retroarticular process	4.2
occipital condyle	24	width across articulation of lower jaw	14.7
lower jaw articulation	22	minimal width of interorbital septum	0.75
length of mandible from symphysis to end of retroarticular process	27	minimal width of supratemporal fenestra	>1.8
postcranial elements			
length of neck	68	length of ulna	9
length of trunk	98	length of radius	9
length of tail	125	length of 4 th metacarpal	4.2
distance from glenoid to acetabulum	78	length of 4 th digit	6.5
width between glenoids	28	distance from proximal end of femur to distal end of 4 th toe	48
width between acetabulae	22	length of femur	21
length of posterior cervical centrum	3.5	length of tibia	9
distance from proximal end of humerus to distal end of 4 th digit	43	length of fibula	9
length of humerus	18	length of 4 th metatarsal	5.5
		length of 4 th toe	7

头骨前部和下颌前部形态指示新种吻部较短, 前缘为半圆形, 不存在吻部收缩。内鼻孔位于头骨前部, 推测外鼻孔的位置应更靠近吻部前缘。V 18630大且圆的眼眶在颞骨和翼骨面上留下了明显的印痕, 使得推断眼眶在头骨背面的位置、大小和形状成为可能。眶后区明显长于眶前区, 该特征与*Dianopachysaurus* (Liu et al., 2011a)相似而不同于*Diandongosaurus* (Shang et al., 2011), 同时也区别于大多数的欧洲肿肋龙类(European pachypleurosaurs: Sander, 1989; Rieppel and Lin, 1995)。

因V 18630头骨腹面中前部和中部骨骼沿中线向左右两侧裂开(最前部和后部仍然缝合), 使得头骨背面中前部和中部位于中线两侧的骨骼暴露出来, 可以观察到这些头骨背侧骨骼的部分腹面特征。

左右鼻骨沿中线相交, 但前颌骨的鼻骨后突与鼻骨的接触关系不清楚。鼻骨与额骨在眼眶的前内侧方向呈锯齿状缝合。额骨成对未愈合, 中部两侧内凹构成眼眶的内侧缘, 后部与顶骨在与眼眶后缘相当的位置锯齿状缝合。依据右后侧缝合线走向, 额骨应具向上颞孔方向延展的后外侧支。眼眶内侧缘完全展露, 两眼眶之间间隔非常窄, 最窄处宽度仅有0.75 mm。顶骨腹面的中前部出露较长, 且大部分出露宽度大于2 mm。因裂开区域未见顶骨两侧的上颞孔出露, 说明新种顶骨平台较宽, 具有很宽的上颞孔间距, 且上颞孔间隔宽度是眼眶间隔两倍以上。*Dianopachysaurus*的上颞孔间隔后端宽度与眼眶间隔相当, 虽其前部宽度要大些(Liu et al., 2011a), 但宽度明显小于眼眶间隔的两倍; 而*Diandongosaurus* (Shang et al., 2011)的眼眶间隔在宽度上是上颞孔间隔的两倍。欧洲的肿肋龙类均具有宽的顶骨平台(Rieppel, 2000), *Keichousaurus* (Young, 1958; Holmes et al., 2008)同样也发育较宽的顶骨平台。

顶骨前部发育一椭圆形的松果孔, 位置和*Keichousaurus*松果孔(Holmes et al., 2008)接近。松果孔前可见两顶骨的缝合线, 但松果孔后缝合线模糊, 两顶骨很可能是在

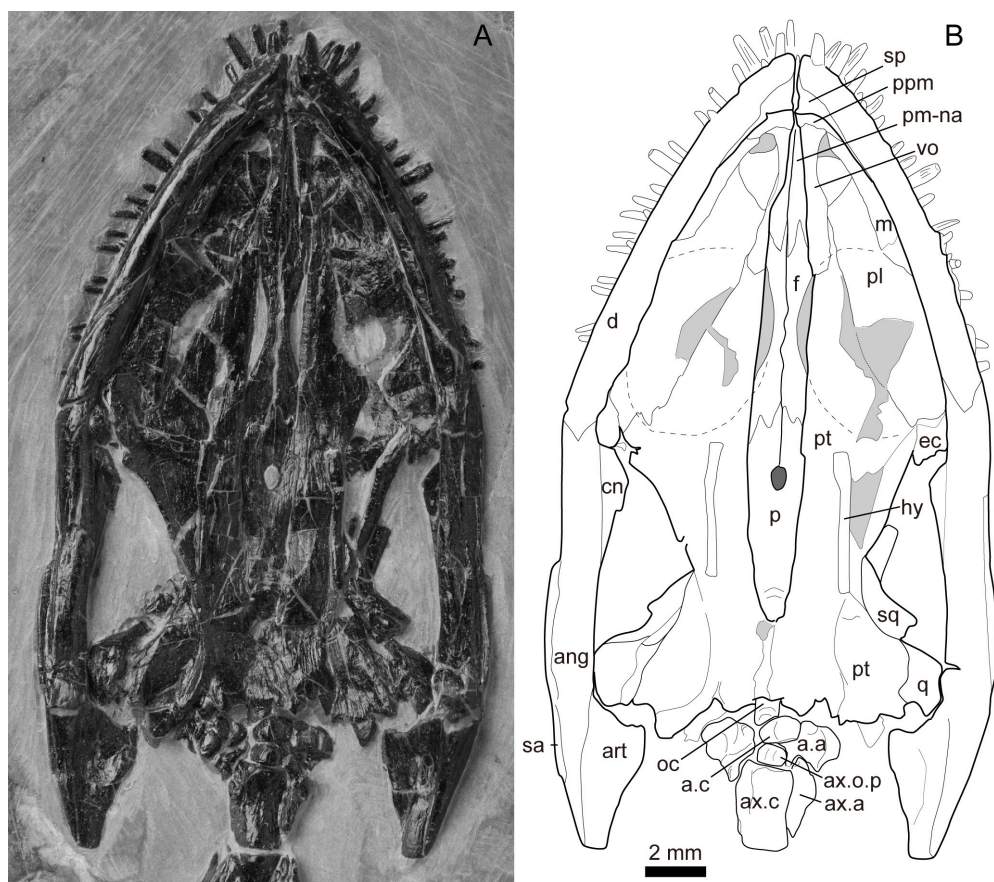


图2 纤细滇美龙(新属新种)头骨和下颌(IVPP V 18630)照片(A)和线条图(B)腹视
Fig. 2 Photo (A) and outline of the photo (B) of skull and mandible of *Dianmeisaurus gracilis* gen. et sp. nov. (IVPP V 18630) in ventral views

简字说明 Abbreviations: a.a. atlantal neural arch 寰椎椎弓; a.c. atlantal centrum 寰椎椎体; ang. angular 隅骨; art. articular 关节骨; ax.a. axial neural arch 枢椎椎弓; ax.c. axial centrum 枢椎椎体; ax.o.p. axial odontoid process 枢椎齿突; cn. coronoid 冠状骨; d. dentary 齿骨; ec. ectopterygoid 外翼骨; f. frontal 额骨; hy. hyobranchium 舌腮骨; m. maxilla 上颌骨; oc. occipital condyle 枕髁; p. parietal 顶骨; pl. palatine 腭骨; pm-na. premaxilla-nasal 前颌骨-鼻骨; ppm. palatal portion of premaxilla 腭部前颌骨; pt. pterygoid 翼骨; q. quadrate 方骨; sa. surangular 上隅骨; sp. splenial 夹板骨; sq. squamosal 鳞骨; vo. vomer 犁骨

松果孔后愈合。该顶骨缝合特征与 *Diandongosaurus* 相似, 而不同于顶骨全部愈合的 *Dianopachysaurus*。

根据顶骨腹面的展露宽度、翼骨宽度和上颞孔周围其他骨骼腹面保存状况, 推测上颞孔较窄, 且大小显著小于眼眶。大眼眶、小颞孔是欧洲肿肋龙类(包括 *Dactylosaurus*, *Anarosaurus*, *Serpianosaurus* 和 *Neusticosaurus*) 和中国类似属种(这里暂指与欧洲肿肋龙类具有一定的亲缘关系的产于中国的具有大眼眶小颞孔特征的始鳍龙类, 包括 *Keichousaurus*, *Wumengosaurus*, *Qianxisaurus*, *Diandongosaurus* 和 *Dianopachysaurus* 等属)共有的特征。

鳞骨仅部分出露于翼骨外侧。方骨位于头骨后部最外侧, 具两个关节窝与关节骨铰合。

V 18630的腭部骨骼在两下颌之间出露基本完整。除中前部沿中线裂开外, 腭骨和翼骨均有部分缺损, 且缺损部位常常与眼眶或上颞孔等开放部位相对应, 因此标本上表现为缺失骨骼的缺口(图2)。

前颌骨腹面大部分被下颌覆盖, 仅最后缘内侧部分出露。左右下颌沿中线缝合, 且是内鼻孔前方唯一骨骼。前颌骨后缘内侧与犁骨缝合, 后缘外侧与上颌骨相交, 后缘中侧参与内鼻孔前缘构成。这种特征与欧洲肿肋龙类和*Keichousaurus*相似(Sander, 1989; Carroll and Gaskill, 1985; Holmes et al., 2008), 但不同于*Diandongosaurus* (Sato et al., 2014)和*Nothosaurus* (Rieppel, 2000: figs. 55B, 58B, 59B, 60B), 后两属前颌骨被排除于内鼻孔。

腹侧上颌骨被下颌覆盖, 仅出露狭长的前内侧缘, 伸展方向与下颌相同。上颌骨前内侧缘参与构成内鼻孔, 后内侧缘与腭骨相交, 且在接近眼眶前缘的部位宽度急剧变窄。

内鼻孔位于外鼻孔的腹后侧方, 前缘由前颌骨构成, 内侧缘由犁骨构成, 外侧由上颌骨参与构成, 后缘及向腹后方伸展的内鼻孔背面盖板全部由腭骨构成。

犁骨为细长条状骨骼, 左右犁骨应沿中线相交。前缘在内鼻孔前缘位置与前颌骨相交, 外侧缘前部构成内鼻孔内侧, 后部与腭骨相交。后缘在相当于眼眶前缘的位置与翼骨缝合。

腭骨为腭前部最大的骨骼, 长板状, 延展方向大体平行于下颌。前部参与构成内鼻孔, 且构成内鼻孔向后方延展的背板。左右两侧分别与上颌骨和翼骨相交。后部伸展至接近齿骨的位置与外翼骨缝合。

外翼骨位于腭骨的后端, 向下颞孔突出。内侧与翼骨相交。外翼骨在*Nothosaurus*较常见, 但未见于欧洲肿肋龙类, 而中国似肿肋龙类中仅*Diandongosaurus* (Sato et al., 2014)发现有外翼骨。

翼骨占据了超过1/2的头骨腹面。左右翼骨未完全愈合, 模式标本前3/4部分沿中线裂开, 后部缝合, 但缝合线模糊。前端与犁骨相交, 前外侧与腭骨、外翼骨缝合, 后部向左右两侧伸展, 翼骨方骨支最外端与方骨相交。

舌腮骨(hyobranchium)发育, 为细长条状, 离散保存于翼骨的腹面。舌腮骨在欧洲的肿肋龙类(Carroll and Gaskill, 1985; Sander, 1989)、*Keichousaurus* (Holmes et al., 2008)以及部分*Nothosaurus* (Li and Rieppel, 2004)中有报道, 但未见于*Diandongosaurus* (Sato et al., 2014)。

颅骨大部分被覆盖, 仅基枕骨的枕髁出露于翼骨后缘的中部, 伸向后方。

与*Keichousaurus*和欧洲的肿肋龙相似, 下颌关节与枕髁位于同一水平线上。下颌腹面前部发育真皮骨化形成的点状或长椭圆形的颅纹饰。

下颌联合(mandibular symphysis)短, 长度与*Neusticosaurus* (Sander, 1989)和*Keichousaurus* (Holmes et al., 2008)很接近, 但略短于*Diandongosaurus* (Sato et al., 2014)。

齿骨为弯曲条状, 长度超过下颌长的1/2。腹面后端略尖, 与隅骨斜交。夹板骨仅前部出露, 后部被齿骨覆盖。与*Keichousaurus* (Holmes et al., 2008)相似, 夹板骨内缘参与下颌联合构成, 且接近占据下颌联合的一半。

隅骨构成下颌腹面的后半部, 其后部一直延伸至下颌的最后端。与*Keichousaurus*相似, 隅骨前部的内侧面发育钝三角形冠状骨, 构成向背内侧突出的冠状突。上隅骨呈条状贴在下颌后部外缘。关节骨腹视为三角形, 前缘具两个略凹入的关节窝, 内侧窝

大于外侧窝；内缘略向内凹；外缘与隅骨的后部内侧缝合；后部与隅骨和部分上颌骨一起构成显著的反关节突，反关节突腹面呈现一定程度的凹陷，反关节突最后端截然。

齿系 V 18630的上下颌牙齿大部分保存较好，但具体上下颌齿的数目以及前颌齿和上颌齿的分界无法确定。存在两种牙齿类型，一种为尺寸略加大的獠齿，齿冠为略弯的匕首状，表面具纵向脊，分布于前颌、上颌前部和下颌前部。另一种为小型的锥形齿，表面同样具纵向脊，主要分布于上颌和下颌后部。前颌獠齿推测至少4个；左右上颌均指示具一个獠齿，獠齿前部的上颌齿推测为两个，獠齿后部的上颌齿应超过10个。下颌前部獠齿与前颌相对应，后部均为小的锥形齿。上下颌齿列的后缘局限在与眼眶后缘前部相当的位置。

新种齿系特征与*Diandongosaurus* (Shang et al., 2011)相似，但*Diandongosaurus*獠齿尺寸异常加大且呈匍匐状，与锥形齿尺寸相差较大。新种的獠齿与锥形齿尺寸差距不很大，差异程度与*Keichousaurus*齿系接近。

脊椎和肋骨 V 18630的脊椎接近完整保存(图1A)，依据最后部椎体大小推测可能仅缺失1~3节尾椎。颈部脊椎出露完好，共含颈椎23枚。确定第24节脊椎为第1背椎，主要依据肋骨的尺寸和形态，特别是肋骨末端的形态。最后部颈肋的末端细，不构成粗壮的关节面，而第1背肋的末端宽，具有膨大的、与远侧软骨肋节相关节的关节面。躯干前部的椎体连接略松散且部分被肩带覆盖，后部的椎体和肋骨被腹肋覆盖，但无论椎体还是肋骨均没有任何缺失。将椎体数目和成对的背肋数目互相印证，确定背椎为18枚(图1B)。荐椎和最前部的尾椎被腰带覆盖，依据椎体长度推算荐椎为4枚。标本保存的尾椎为36枚，推测全部尾椎可能为38~39枚。新种与*Diandongosaurus* (具20枚颈椎、18枚背椎和3枚荐椎)和*Dianopachysaurus* (具20枚颈椎、19枚背椎和3枚荐椎)相比，不仅颈椎数大于背椎数，且荐前椎数也分别比后两种多3枚和2枚。从第12颈肋到第9尾肋，所有保存的肋骨均未见明显的肿胀，即不存在与*Dianopachysaurus*和*Keichousaurus*相似的肿胀现象。

寰椎椎体小，近似四方短柱体形，腹面外凸，长小于宽。两背侧椎弓较大，呈不规则骨片状。前内侧关节面与寰椎椎体背外侧面缝合，后内侧角为后关节突，与枢椎的前关节突相交。椎弓外侧似向外扩展。

枢椎前端齿突(odontoid process)未与枢椎愈合，呈多面体短柱状，大小略小于寰椎椎体。相似的枢椎齿突曾见于*Neusticosaurus* (Sander, 1989: fig. 14)。

枢椎椎体长度略短于第3颈椎。形状与之后的颈椎相同，为长圆柱体，腹面中部显著收缩。

第3~11节颈椎，椎体长度和宽度变化微小，长宽比约为2.5。自第12节颈椎起长度和宽度显著增长，且长宽比逐渐降至1.7 (第20颈椎)。椎体腹面光滑，未见龙骨脊(keel)和下椎体孔(subcentral foramina)。

椎体横突均位于椎体两侧的中前部。

颈椎和背椎椎体大小和形状未见明显差异。虽然V 18630是一近乎完整的骨架，且主体以腹面向上保存，但大部分椎体被其他骨骼覆盖，如第2、3背椎被乌喙骨覆盖，第4~8、13、14背椎被腹肋覆盖，第18背椎被耻骨覆盖，仅有7节椎体完全或部分出露。虽然约一半背椎被覆盖，但参照完整保存的左右背肋的相应位置，可以确定每节背椎的位置。它们均呈中部收缩的圆柱状体，后部椎体仅略长于前部椎体。

荐椎被耻骨和髂骨完全覆盖。因研究标本背椎和前部尾椎椎体长度变化不大, 推测荐椎椎体长度为与它们接近的3.5 mm, 第18背椎和第1尾椎椎体之间被覆盖的纵向长度约为14 mm, 所以推测存在4枚荐椎。因第1尾椎的确定需依据最前部尾肋的出现而定, 也可能存在3枚荐椎, 而尾椎多一枚。

尾椎共保存36枚。前部的6节尾椎破碎, 其余保持完好。保存在最后部的椎体小于2 mm, 据此椎体大小推测, 可能仅缺失最后部几节尾椎。尾椎体同样长柱状, 中部收缩, 长度和宽度向后逐渐变短变窄。因部分保存为左侧视和右侧视, 指示前后关节突不具肿胀现象。

第1和第2颈肋不发育。第3~11颈肋, 大小和形状变化微小, 均具尖且与脊柱长轴平行的、末端游离的前突。肋体短于前突, 呈与前突水平位向后部伸出。前后颈椎的肋骨相隔较远, 不相交。因保存原因无法观察肋头是否有双关节头。自第12颈肋起肋体逐渐增长, 而前突逐渐变短。自第18颈肋起, 前突消失, 而肋头后部收缩明显, 肋体肩部呈显著向前外侧方的扩展。第20颈肋肋体显著增长, 肋体肩部的扩展达到最宽。之后的肋骨, 肋体肩部均未见明显加宽现象。第21颈肋因部分被锁骨覆盖, 特征不清, 但仅从左侧出露的肋头观察, 似乎肋头后部的收缩不显著, 且肋体肩部的加宽幅度小于第20颈肋。向后方颈肋长度逐渐增加至第23颈肋远端仍为渐尖。

全部18对背肋均保存且大部分出露良好, 仅少部分被覆盖。

从第1背肋开始, 末端为截然。肋肩部宽度略宽于、扁于远端, 肋体不具有纵向肋沟。第16背肋起至第18背肋, 肋骨变短且细。全部背肋未见明显的肿肋现象。

荐肋被覆盖, 特征不明。

第1~9尾椎尾肋(或椎体横突)发育, 向两侧伸出, 长度自前向后部逐渐变短。前面4对尾肋, 为细长条状, 中部两侧平行, 远端收缩, 末端截然。后面的尾肋形状从长三角形渐变至三角形。

与其他鳍龙类相同, 腹肋由5部分组成。中间部分呈角状, 张开的角度自前向后由锐角变为钝角。最外侧部分末端尖, 与*Diandongosaurus*的膨胀且向背侧弯的末端特征(Sato et al., 2014)不同。

肩带和前肢 V 18630的肩带各部位基本原位保存, 没有缺失, 锁骨保存了本种区别于罗平其他两小型鳍龙类的显著的、钝的前突(图3A)。

间锁骨为拉长的菱形, 位于左右锁骨内侧的下方, 并与两者紧密叠覆缝合。后缘不具有向后伸出的后突。*Diandongosaurus*的间锁骨形态变化稍大, 模式标本指示间锁骨具微弱后突(Shang et al., 2011), 但也有标本指示不存在后突(Sato et al., 2014)。欧洲肿肋龙类也同样指示存在两种形态的间锁骨(Sander, 1989)。

锁骨内侧窄, 两锁骨在间锁骨前中部锯齿状缝合。锁骨外侧宽, 前缘外侧具一截然的向前方伸出的“三角形”突起。该突起位置与*Diandongosaurus*锁骨前突位置相同(Shang et al., 2011), 但突起前端较钝, 未似后者呈尖锐角状。而*Dianopachysaurus*不具有锁骨前突(Liu et al., 2011a)。锁骨后外侧支与肩胛骨在肩胛骨的背内侧前部相交。

肩胛骨腹侧呈多面体块状。中前部由略凹的外侧面与较平的内侧面构成, 两者相交成纵向伸长的脊。后部收缩, 分为三部分。凹入的外侧参与构成关节窝背部(dorsal glenoidal portion), 内侧的凹口与乌喙骨的外侧凹口共同围成乌喙骨孔, 后侧发育乌喙骨关节面。

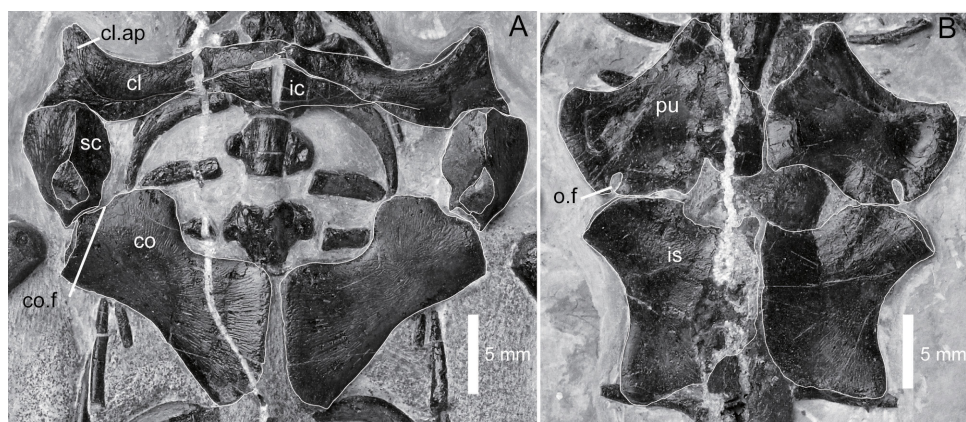


图3 纤细滇美龙(新属新种)肩带(A)和腰带(B) (IVPP V 18630)腹视

Fig. 3 Pectoral girdle (A) and pelvic girdle (B) of *Dianmeisaurus gracilis* gen. et sp. nov. (IVPP V 18630) in ventral views

简字说明 Abbreviations: cl. clavicle 锁骨; cl.ap. anterior process of clavicle 锁骨前突; co. coracoid 乌喙骨; co.f. coracoid foramen 乌喙孔; ic. interclavicle 间锁骨; is. ischium 坐骨; o.f. obturator foramen 耻骨孔; pu. pubis 耻骨; sc. scapular 肩胛骨

乌喙骨为典型的鳍龙型。前缘和后缘内凹，前缘凹入幅度大于后缘；内缘强烈扩展，左右沿中线相交构成直的内缘联合；外缘前部平直，中部凹入处为开放的乌喙骨孔，后部明显加厚，参与构成肩胛骨关节面和肘关节窝。

附肢保存完整，前肢略短于后肢(图4A)。肱骨内弯，略粗壮。近端肱骨头圆，肱骨体略收缩，具S型扭曲(sigmoidally curved)。远端显著宽于近端，具方向不同的尺骨和桡骨关节面。三角肌脊萎缩，内髁孔发育，外上髁沟开放。*Dianopachysaurus*和欧洲肿肋龙类均存在内髁孔；但*Diandongosaurus*和*Keichousaurus*内髁孔不发育。

与*Dianopachysaurus*相似，新种尺骨和桡骨长度接近，尺骨略粗于桡骨。而与*Diandongosaurus*, *Keichousaurus*和欧洲肿肋龙类不同，后者均为桡骨长于尺骨。新种尺骨近端扩展，宽度远大于远端。这一尺骨特征与*Dianopachysaurus*和*Diandongosaurus*均不同，后两者尺骨的两端近等宽。桡骨的近端略宽于远端。

新种具3块腕骨，分别为圆形的桡腕骨、尺腕骨及由第3和第4愈合的远侧腕骨。已知*Diandongosaurus*具两块腕骨，*Dianopachysaurus*的腕骨数超过3个。

掌骨大小和形状均与*Dianopachysaurus*和*Diandongosaurus*相似，第四掌骨最长，第一掌骨最短。

5个指骨中第4指最长，第1指最短。第1~3指的末端指节骨为爪指骨。与*Diandongosaurus*不同，新种模式标本左右保存的爪指骨内侧面均未见显著的膨大现象。右侧保存的指节骨指示指式为2-3-5-4-3，左侧为2-3-4-5-3，左右两侧第5指最末端的指节骨均未保存爪指骨，推测新种实际指式可能为2-3-5-5-3(4?)。

腰带和后肢 V 18630的髌骨未保存或没有暴露，耻骨和坐骨出露良好，为典型的幻龙类腰带(nothosaur pelvic girdle: Romer, 1956:329)特征(图3B)。耻骨板状，前、后缘内凹，腹缘(内缘)稍微外凸。耻骨孔发育于近端后部贴近髌臼的位置，左右耻骨孔在髌臼边缘存在小的开口。

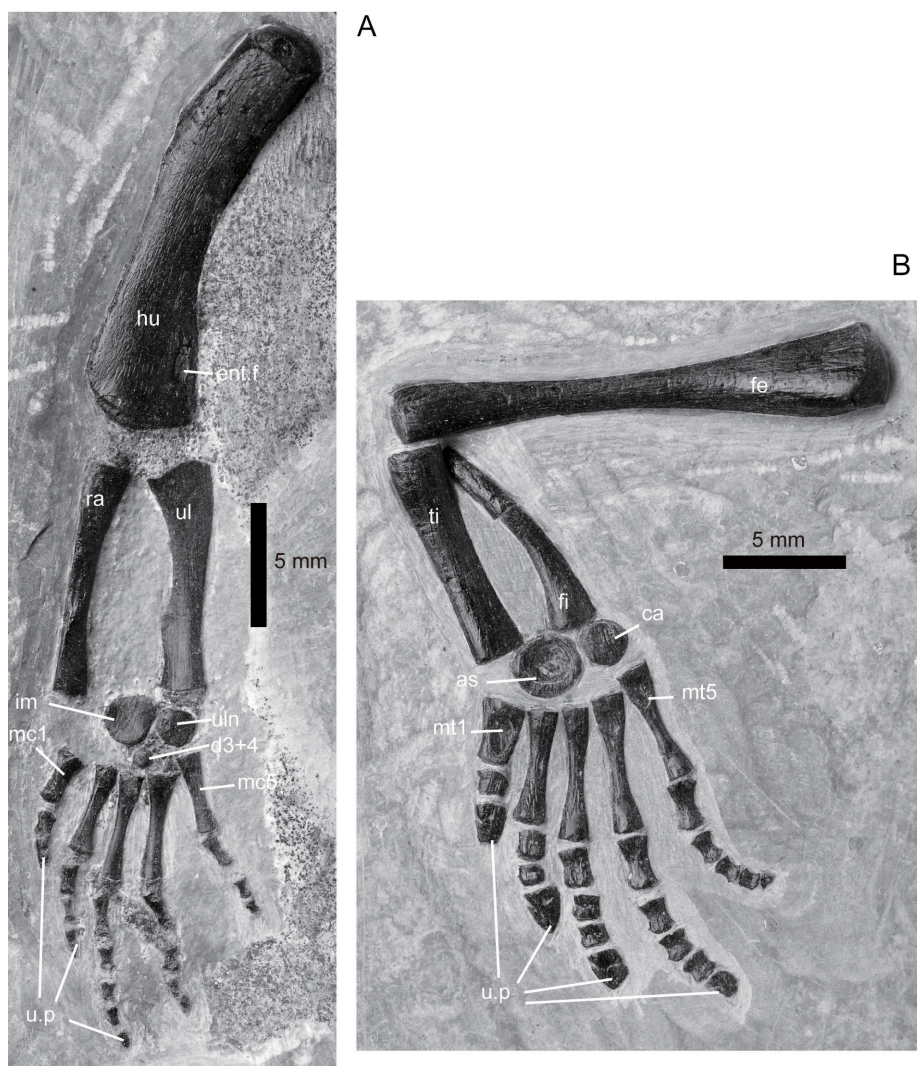


图4 纤细滇美龙(新属新种)右前肢(A)和右后肢(B) (IVPP V 18630)腹视

Fig. 4 Right forelimb (A) and right hindlimb (B) of *Dianmeisaurus gracilis* gen. et sp. nov. (IVPP V 18630) in ventral views

简字说明 Abbreviations: as. astragalus 距骨; ca. calcaneum 跟骨; d3+4. distal carpal 3+4 第3+4远侧腕骨; ent.f. entepicondylar foramen 内髁孔; fe. femur 股骨; fi. fibula 腓骨; hu. humerus 肱骨; im. intermedium 中间腕骨; mc1. metacarpal 1 第一掌骨; mc5. metacarpal 5 第五掌骨; mt1. metatarsal 1 第一跖骨; mt5. metatarsal 5 第五跖骨; ra. radius 桡骨; ti. tibia 胫骨; ul. ulna 尺骨; uln. ulnare 尺腕骨; u.p. ungual phalange 爪指(趾)骨

坐骨多少为扇形，与耻骨比在髌臼之下宽度要缩小得多，之后向腹缘缝合部显著扩张，且扩张的幅度超过耻骨扩张幅度。

前后肢大小差异不像 *Diandongosaurus* (Shang et al., 2011) 的那样显著(表1)，后肢仅略长于前肢。股骨长且细于肱骨，形状与 *Dianopachysaurus* (Liu et al., 2011a) 相似。股骨体较直，中部略收缩。近端宽于远端。

胫骨和腓骨接近等长, 胫骨宽于腓骨。胫骨体较直, 未见明显弯曲。腓骨纤细, 内凹外凸。

距骨为圆形, 不存在距骨近端内凹。距骨形状与同样呈圆形的*Diandongosaurus*的相似(Shang et al., 2011), 而不同于距骨近端平直的*Dianopachysaurus*的(Liu et al., 2011a)。距骨近端的外侧与胫骨远端的内侧面关节, 外侧与腓骨远端的内侧面关节。跟骨圆形, 小于距骨, 位于腓骨和第五跖骨之间。与*Diandongosaurus*相似, V 18630仅有这两枚跖骨骨化。

第一跖骨最短, 第四跖骨最长。第二~五跖骨为细长形状, 宽度接近, 但第一跖骨为短粗状, 宽度明显超过其他跖骨。这种明显加宽的第一跖骨同样见于*Dianopachysaurus* (Liu et al., 2011a)中, 但未见于*Diandongosaurus* (Shang et al., 2011)。各趾骨趾节骨为中部收缩的柱状, 向远端渐短。爪趾骨发育, 且向内侧膨大, 但膨大的幅度要略小于*Diandongosaurus* (Shang et al., 2011)。

右右侧趾式均为2-3-4-5-5, 但第5趾的最后端第5趾节骨(爪趾骨?)左右侧均保存不完整。

3 讨论

本种头后骨骼, 特别是肩带和股骨, 具有典型的始鳍龙类(*Eosauropterygia*)鉴定特征(Rieppel, 2000), 指示它为确定无疑的始鳍龙类。具体包括锁骨中部加宽, 两锁骨在间锁骨前呈锯齿状缝合相交, 乌喙骨具有显著收缩的“腰部”, 内转子萎缩, 内转子孔不发育等。

目前世界上已知的三叠纪小型始鳍龙类主要包括欧洲除*Neusticosaurus edwardsii* (Carroll and Gaskill, 1985)之外的肿肋龙类大部分属种、中国的*Keichousaurus*以及同样产于云南罗平的*Diandongosaurus*和*Dianopachysaurus*。它们均为成体身长小于50 cm、身体纤细(长脖、长尾)、具桨状四肢的外形非常接近的类群, 且头骨均具有大的眼眶和小的颞孔。这些相似性一定程度上可能反映了亲缘关系的接近, 但也可能是趋同的结果。

肿肋龙类最早是依据欧洲发现的属种而建立的类群, 后在我国发现的*Keichousaurus*和*Dianopachysaurus*也被归入其中(Young, 1958; Rieppel, 2000; Liu et al., 2011a)。而*Diandongosaurus*因其同时具有幻龙类和肿肋龙类的混合特征最初被认为属始鳍龙类基干类群(Shang et al., 2011), 后续研究中又将它与中国发现的*Keichousaurus*和*Dianopachysaurus*归入一个分支, 且这三种中国的小型始鳍龙类和幻龙类一起构成欧洲的肿肋龙类的姊妹群(Sato et al., 2014)。

事实上, 依据牙齿特征可以将中国的小型始鳍龙类与欧洲的肿肋龙类区分。欧洲的肿肋龙类均是同型齿, 且前颌骨和下颌前部的齿均不呈或仅微弱呈匍匐状(Rieppel, 2000)。而中国的小型始鳍龙类依据目前的发现均为异型齿, 前颌骨和下颌前部的齿为犬齿状齿, 且上颌骨前部常发育一个或一对犬齿状齿。新种具异型齿的特征指示它与欧洲肿肋龙类不同, 而与中国的小型始鳍龙更接近。

此外, 欧洲肿肋龙类均是眶前区长于眶后区, 而中国的三种已知小型始鳍龙类则差异较大。*Keichousaurus*眼眶前区和眼眶后区的长度相等; *Diandongosaurus*和欧洲肿肋龙类相似, 均是眶前区明显长于眶后区; *Dianopachysaurus*则是眶后区明显长于

眶前区。新种头骨眶后区明显长于眶前区, 不同于欧洲肿肋龙、*Diandongosaurus*和*Keichousaurus*, 而与*Dianopachysaurus*相同。

新种的颈椎数明显少于*Keichousaurus*, 也不具有尺骨显著扩展、具5个愈合的腕骨等*Keichousaurus*典型鉴定特征(Rieppel, 2000), 此外它们产出地层、时代差异较大, 因此可以排除新种归属于*Keichousaurus*的可能性。比较引人注意的是新种与*Diandongosaurus*和*Dianopachysaurus*三者均产自云南罗平中三叠世关岭组II段, 同为小型种, 又均属于同一大的分类单元——始鳍龙类。三种的解剖结构的确存在较多相似性, 但从前文的描述中可知, 三种间又彼此存在一些具体差异, 且许多差异无法用种内差异(两性异形)解释, 如: 前额骨和后额骨是否接触、锁骨是否具有显著的前突。*Dianopachysaurus*的模式标本很可能是一个较年轻的个体, 个体大小、头骨与身体的比例等均指示了该骨架的幼体特征。V 18630个体大于*Dianopachysaurus*, 具有更少的骨化腕骨数, 同时锁骨具有显著的前突, 表明它不是*Dianopachysaurus*的成年个体。*Diandongosaurus*的模式标本个体大小与新种模式标本接近, 两者头骨上的差异, 如獠齿的尺寸、眼眶之间间距等应也不代表个体发育不同阶段的差异。综上所述, 本文倾向建立一新的分类单元——*Dianmeisaurus gracilis* gen. et sp. nov.。

*Dianmeisaurus*与*Diandongosaurus*和*Dianopachysaurus*对比, 它们的主要差异表现在新种具有非常窄的眼眶间距(眼眶间距小于上颞孔间距的1/2), 下颌关节与枕髁位于同一水平位置, 锁骨前缘腹侧具大且钝的锁骨前腹侧突, 尺骨近端显著宽于远端, 具比后两者更多数目荐前椎(三属种分别为41、38和39枚)等特征。

除以上这些主要不同外, 还有一些特征指示三种之间的两两区分。一些特征指示*Dianmeisaurus*与*Diandongosaurus*相似而不同于*Dianopachysaurus*, 而另一些特征指示*Dianmeisaurus*与*Dianopachysaurus*相似而不同于*Diandongosaurus*。如*Dianmeisaurus*与*Diandongosaurus*的区别除前面指出的不同外, 还体现在*Dianmeisaurus*头骨的眶前区短于眶后区、前额骨与后额骨不相交、前颌獠齿未显著加大、肱骨具内髁孔、肱骨呈S形扭曲、肱骨远端宽于近端、第一蹠骨明显加宽。与此相对, *Diandongosaurus*头骨眶前区长于眶后区、前额骨与后额骨相交、具显著加大的前颌獠齿、肱骨不具内髁孔、肱骨近端宽于远端、第一蹠骨不加宽、坐骨前后缘靠近近端处强烈收缩呈“颈”状。同样, 除前面所指出的差异外, *Dianmeisaurus*与*Dianopachysaurus*的差异还表现为*Dianmeisaurus*不具有肿肋现象、尾前部的尾肋细长未见明显加宽肿胀、仅具一个骨化的远侧腕骨、距骨为圆形不具有近端凹入等, 而*Dianopachysaurus*具有明显肿肋现象、腕骨骨化数超过3个、距骨为前端略凹的近半圆形。

三种之间以及它们与*Keichousaurus*和欧洲肿肋龙类的关系主要依据分支系统学分析而定。

Sato等(2014)选取了139个性状, 对已知鳍龙类的全部属种和去除若干性状数据较少的属之后的鳍龙类分别进行了分支系统分析, 以确定*Diandongosaurus*的系统学位置。Sato等(2014)的矩阵是在Cheng Y N et al. (2012)矩阵基础上补充了*Diandongosaurus*新特征, 并增加了Cheng Y N et al. (2012)分析中未包括的*Dianopachysaurus* Liu et al., 2011a的数据而建立的, 包括了当时已知的全部中国鳍龙类属种。

此次将V 18630的性状(见表2)加入Sato等(2014)的全部属种矩阵, 并增加新发表的

Majiashanosaurus discocoracoidis Jiang et al., 2014的性状数据, 应用PAUP Version 4.0b10进行分析。计算时所有性状均为“无序”和“等权”处理, 同样用Heuristic检索方式分别对加入新分类单元后的全部属种(41属)和去除数据不全的3个属(广西龙*Kwangsisaurus*, 清镇龙*Chinchenia*和三桥龙*Sanchiaosaurus*)后的矩阵进行了检索, 两次检索结果略有不同(图5)。*Diandongosaurus*的分支系统学位置也与之之前的Shang et al. (2011)和Sato et al. (2014)分析结果略有差异。

对全部属种(41属)的Heuristic检索得到49个最简约的分支树和它们的严格合意树(TL=687, CI=0.5298, RI=0.6830)。*Dianmeisaurus*与由*Majiashanosaurus* (马家山龙)和传统的由幻龙和肿肋龙组成的大的分支构成姊妹群, 它又和位于最基干的*Diandongosaurus*一起构成了传统的纯信龙类(pistosauroids)的姊妹群。数据不全的*Kwangsisaurus*, *Chinchenia*和*Sanchiaosaurus*三属共同位于纯信龙类分支, 相互关系是无解(图5A)。

去除3个数据不全的分类单元后(38属)进行同样的检索, 共得到5个最简约的分支树和它们的严格合意树(TL=681, CI=0.5345, RI=0.6824) (图5B)。纯信龙类和幻龙、肿肋龙的关系没有改变, 与之前大家的研究结果一致(Sato et al., 2014)。但中国的小型鳍龙类, 特别是*Diandongosaurus*, *Dianopachysaurus*和*Keichousaurus*的相互关系在两次检索中变化较大。第二次分析结果表明, 在中国发现的小型鳍龙类构成了一单系分类系统。*Dianmeisaurus*和*Diandongosaurus*互为姊妹群, 它们组成的分支与*Majiashanosaurus*互为姊妹群。含*Majiashanosaurus*的这一分支又与*Keichousaurus*互为姊妹群。含*Keichousaurus*的分支再与*Dianopachysaurus*互为姊妹群。它们共同组成的分支又与包含*Hanosaurus* (汉江蜥)在内的传统幻龙类互为姊妹群。最后, 欧洲的肿肋龙类构成了前面这一包含许多中国的始鳍龙类的单系类群的姊妹群。*Diandongosaurus*和*Dianmeisaurus*分支(节点46–45)的支持性状是72(0), 80(2)。分支系统学依据现有的信息分析表明*Dianmeisaurus*与*Diandongosaurus*很可能有最近的亲缘关系, 两者的共有衍征(synapomorphy)是背肋均不具有肿胀现象[72(0)]; 锁骨具有前突[80(2)]。*Dianmeisaurus*有别于*Diandongosaurus*的自近裔性状较少, 主要为额骨未愈合、颈椎椎体腹面光滑, 不具有龙骨脊。*Diandongosaurus*有别于*Dianmeisaurus*的自近裔性状较多, 具体包括: 前额骨和后额骨相交, 额骨被排除于眼眶背缘; 眶前区明显长于眶后区; 顶孔接近顶骨平台中部; 顶骨平台略收缩; 下颌关节水平位置位于枕髁之后; 前颌骨被排除于内鼻孔; 下颌联合略加长; 具呈强烈匍匐状前颌齿和齿骨前部齿; 内髁孔不发育; 桡骨长于尺骨; 仅具两个愈合的腕骨。

虽然支序分析支持中国的三叠纪小型始鳍龙类构成一很好的单系分类系统, 但这一结论受到那些数据不全的种类很大影响。另外, 与一些属种的实际出现顺序仍存在一定矛盾, 如*Keichousaurus*出现时代要晚于*Diandongosaurus*和*Dianmeisaurus*。可能一些位于演化中间环节的始鳍龙类的属种尚待发现或那些数据不全种类的某个属种代表着这一环节。

表2 纤细滇美龙用于支序分析的性状

Table 2 Codings for the *Dianmeisaurus gracilis* gen. et sp. nov.

??0?0????0	?2301?130?	?????2???	??0???????	??0?00?11?	000010011?	110??00?0?
1011011112	?021??0211	01111102?0	(01)1?1121110	001120000?	??0?00000	00?00?10?

Note: Data matrix and character analysis same as Appendix S1 in the online Supplementary Material at <http://journals.cambridge.org/geo> of Sato et al., 2014, with the addition of *Majiashanosaurus discocoracoidis* Jiang et al., 2014.

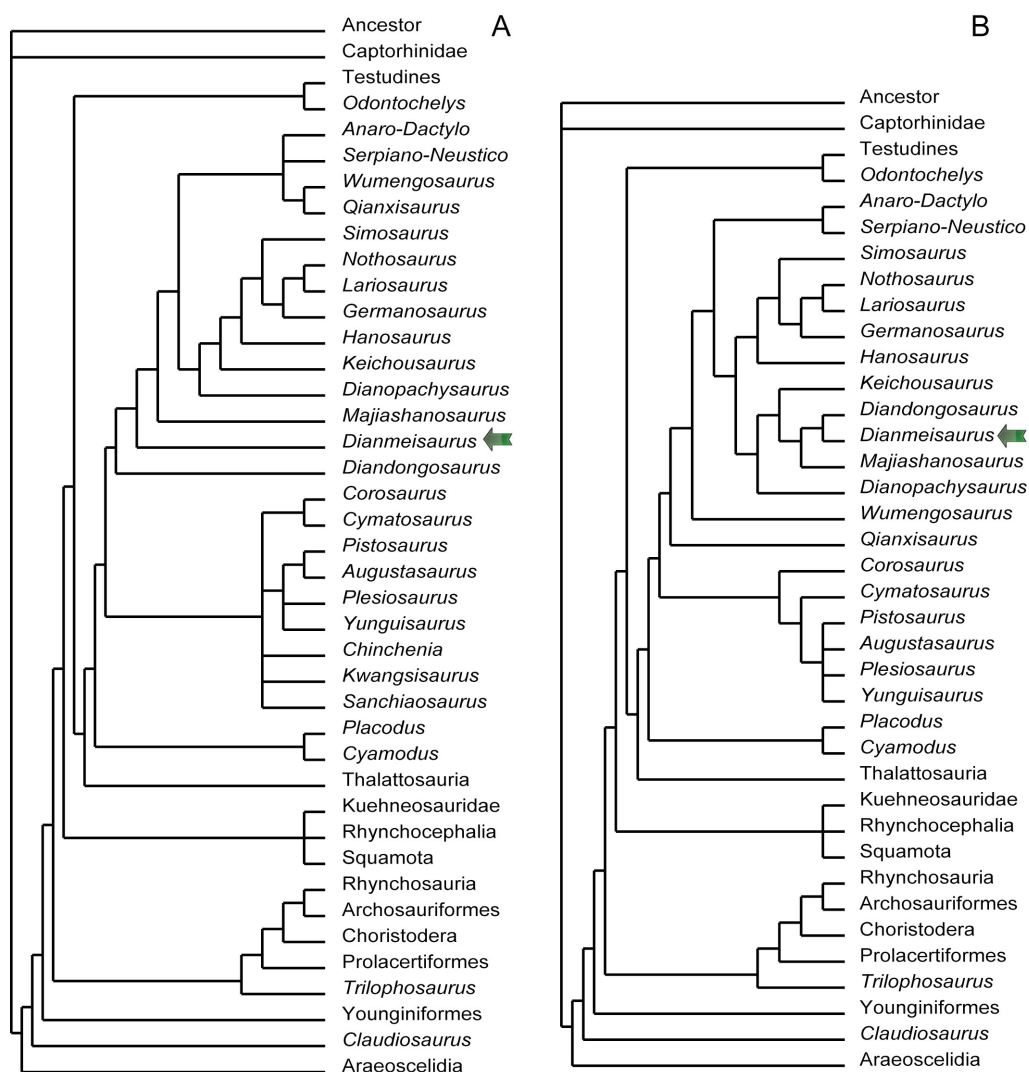


图5 *Dianmeisaurus*系统关系支序图

Fig. 5 Cladograms depicting the phylogenetic relationships of *Dianmeisaurus*

- A. 基于鳍龙类全部属种的分析结果 strict consensus trees of 49 MPTs of the analysis with all taxa included;
 B. 去除数据不全的广西龙、三桥龙和清镇龙后的分析结果 strict consensus trees of 5 MPTs of the analysis without *Kwangisaurus*, *Sanchiaosaurus* and *Chinchenia*

Abbreviations: *Anaro.* *Anarosaurus*; *Dactylo.* *Dactylosaurus*; *Neustico.* *Neusticosaurus*; *Serpiano.* *Serpianosaurus*

就生物多样性来说, 三种不同属的小型始鳍龙类的发现, 指示云南罗平地区在三叠纪安尼期中晚期时鳍龙类是具有较高分异度的海生爬行动物类群。

致谢 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所丁今朝和陈银芳修理化石, 高伟拍摄化石照片。贵州地质矿产勘探开发局王立亭高工协助野外地质调查。加拿大自然博物馆吴肖春博士审阅全文并提出宝贵的修改意见。

References

- Carroll R L, Gaskill P, 1985. The nothosaur *Pachypleurosaurus* and the origin of plesiosaurs. *Philos Trans R Soc London, Ser B*, 309: 343–393
- Chen X H, Cheng L, 2009. The discovery of *Mixosaurus* (Reptilia: Ichthyopterygia) from the Middle Triassic of Luoping, Yunnan Province. *Acta Geol Sin*, 83(9): 1214–1220
- Cheng L, Chen X, Zeng X et al., 2012. A new eosauroptrygian (Diapsida: Sauroptrygia) from the Middle Triassic of Luoping, Yunnan Province. *J Earth Sci*, 23: 33–40
- Cheng L, Chen X H, Shang Q H, 2014. A new marine reptile from the Triassic of China, with a highly specialized feeding adaptation. *Naturwissenschaften*, 101: 251–259
- Cheng Y N, Wu X C, Sato T et al., 2012. A new eosauroptrygian (Diapsida: Sauroptrygia) from the Triassic of China. *J Vert Paleont*, 32: 1335–1349
- Holmes R, Cheng Y N, Wu X C, 2008. New information on the skull of *Keichousaururs hui* (Reptilia: Sauroptrygia) with comments on Sauroptrygian interrelationships. *J Vert Paleont*, 28: 76–84
- Jiang D Y, Motani R, Tintori A et al., 2014. The Early Triassic eosauroptrygian *Majiashanosaurus discocoracoidis*, gen. et sp. nov. (Reptilia, Sauroptrygia), from Chaohu, Anhui Province, People's Republic of China. *J Vert Paleont*, 34(5): 1044–1052
- Li C, Rieppel O, Wu X C et al., 2011. A new Triassic marine reptile from southwestern China. *J Vert Paleont*, 31: 303–312
- Li J L, Rieppel O, 2004. A new nothosaur from Middle Triassic of Guizhou, China. *Vert PalAsiat*, 42(1): 1–12
- Liu J, Rieppel O, Jiang D Y et al., 2011a. A new pachypleurosaur (Reptilia: Sauroptrygia) from the lower Middle Triassic of southwestern China and the phylogenetic relationships of Chinese pachypleurosaurs. *J Vert Paleont*, 31: 291–302
- Liu J, Jonathan C A, Sun Y Y et al., 2011b. New mixosaurid ichthyosaur specimen from the Middle Triassic of SW China: further evidence for the diapsid origin of ichthyosaurs. *J Paleont*, 85: 32–36
- Liu J, Motani R, Jiang D Y et al., 2013. The first specimen of the Middle Triassic *Phalarodon atavus* (Ichthyosauria: Mixosauridae) from South China, showing postcranial anatomy and peri-Tethyan distribution. *Palaeontology*, 56: 849–866
- Liu J, Hu S X, Rieppel O et al., 2014. A gigantic nothosaur (Reptilia: Sauroptrygia) from the Middle Triassic of SW China and its implication for the Triassic biotic recovery. *Sci Rep*, 4: 7142, doi: 10.1038/srep07142
- Rieppel O, 2000. Sauroptrygia I. In: Wellnhofer P ed. *Encyclopedia of Paleoherpptology*, Part 12A. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 1–134
- Rieppel O, Lin K, 1995. Pachypleurosaurs (Reptilia: Sauroptrygia) from the Lower Muschelkalk, and a review of the Pachypleurosauroidea. *Fieldiana (Geol)*, New Ser, 32: 1–44
- Romer A S, 1956. *Osteology of the Reptiles*. Chicago & London: University of Chicago Press. 1–772
- Sander P M, 1989. The pachypleurosaurs (Reptilia: Nothosauria) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland), with the description of a new species. *Philos Trans R Soc London, Ser B*, 325: 561–670
- Sato T, Cheng Y N, Wu X C et al., 2014. *Diandongosaurus acutidentatus* Shang, Wu & Li, 2011 (Diapsida: Sauroptrygia) and the relationships of Chinese eosauroptrygians. *Geol Mag*, 151(1): 121–133
- Shang Q H, Wu X C, Li C, 2011. A new eosauroptrygian from the Middle Triassic of eastern Yunnan Province, southwestern China. *Vert PalAsiat*, 49(2): 155–173
- Young C C, 1958. On the new Pachypleurosauroidea from Keichow, South-West China. *Vert PalAsiat*, 2(2-3): 69–81
- Zhang Q Y, Zhou C Y, Lü T et al., 2009. A conodont-based Middle Triassic age assignment for the Luoping Biota of Yunnan, China. *Sci China, Ser D*, 52(10): 1673–1678