

许氏创孔海百合 *Traumatocrinus hsui* 的 形态定量分析和个体发育过程

俞银银¹⁾, 贺箫²⁾, 秦燕娇²⁾, 史振华³⁾, 冉维宇^{1,3)},
李丙霞²⁾, 罗永明²⁾, 喻美艺^{1,2)}

1) 贵州大学资源与环境工程学院, 贵阳, 550025; 2) 贵州省地质博物馆, 贵阳, 550081;
3) 贵州省地质调查院, 贵阳, 550005

内容提要: *Traumatocrinus hsui* Mu, 1949 是关岭生物群的重要组成成员, 以数量众多、保存精美、营假浮游生活闻名于世。笔者等通过对 5 件群体保存标本中的 127 个大小不同个体的系统描述和形态定量分析, 认为 *T. hsui* 冠部与整个冠部存在异速生长的特征, 个体发育过程中腕的级数和数目逐渐增加; *T. hsui* 的个体发育可分为 3 个时期 6 个阶段, 即幼年期 (I、II)、少年期 (I、II、III)、成年期; 幼年期: 个体较小, 冠高小于 26 mm, 腕分枝至 4 级; 少年期: 个体中等, 冠高 26~130 mm, 腕分枝至 7 级; 成年期: 个体较大, 冠高大于 130 mm, 腕分枝至 8 级。前人在关岭生物群中研究命名的 *Traumatocrinus hsui enormis* Mu, 1949, *Traumatocrinus kueichouensis* Mu, 1949, *Traumatocrinus uniformis* Mu, 1949, *Traumatocrinus* sp. Mu, 1949, *Traumatocrinus guanlingensis* Yu et al., 2000 和 *Traumatocrinus xinpuensis* Wang et al., 2002 等均为 *T. hsui* 的同种异名, 其命名标本为个体发育的不同阶段或局部特征。

关键词: *Traumatocrinus hsui*; 定量分析; 个体发育; 三叠系

海百合类为古生代蓬勃发展的棘皮动物, 全球现已报道有 800 余个属的 6000 余个化石种, 其在石炭纪早期达到顶峰, 二叠纪末期几乎灭绝, 但在中生代恢复繁盛 (Hess et al., 1999)。三叠纪时期, 随着从固着到假浮游这种生态方式的变化, 海百合类型也大大增加 (Hagdorn, 1995)。在贵州关岭—兴义地区的中—晚三叠世地层中含多层化石丰富的黑色岩系化石库 (汪啸风等, 2009; 张再天等, 2018; 谢韬等, 2019), 其中晚三叠世的关岭生物群以富产海生爬行类及海百合化石著称 (喻美艺等, 2000; 王砚耕等, 2000; 汪啸风等, 2001, 2003a, 2003b), 具有重要的研究价值 (王雪等, 2018; 向廷杰等, 2018; 曾建理等, 2022)。创孔海百合化石最早是在 1927 年由乐森璋发现, 后许德佑等 (1944) 进行了初步研究, 并将其归为 *Encrinus*。穆恩之 (1948) 在整理研究许德佑等留下的海百合化石时, 认为原鉴定为 *Encrinus* 的海百合化石应为 *Traumatocrinus*。Mu An-Tze (1949) 定名了 *T. hsui* (许氏创孔海百合)、*T. kueichouensis* (贵州创孔海百合)、*T. uniformis* (均一

创孔海百合)、*T. hsui enormis* 和 *T. sp.*; 喻美艺等 (2000) 在重新描述 *T. hsui* 的同时, 又建立了 *T. guanlingensis* Yu et al. (关岭创孔海百合); 王柏艳等 (2002) 则提出了另一新种 *T. xinpuensis* Wang et al. (新铺创孔海百合)。Hagdorn (1995) 认为 Mu An-Tze (1949) 所建立的几种 *Traumatocrinus* 化石应为 Dittmar (1866) 所描述的 *Traumatocrinus caudex* 的同种异名。王传尚等 (2003, 2011)、汪啸风等 (2006) 认为 Mu An-Tze (1949) 所描述的 5 种海百合以及喻美艺等 (2000)、王柏艳等 (2002) 所建立的种, 可能是同一种海百合的不同发育阶段, 都应归 *T. hsui*。关于海百合的个体发育, Hagdorn (2015) 根据海百合冠部的形态变化, 将其分为幼年期、少年期、亚成年期及成年期 4 个阶段; Wang Chuanshang 等 (2011) 认为不同阶段的 *T. hsui* 个体的特征有显著差异, 而成年个体的特征相对稳定, 并将其幼年期划分幼年期 I~IV 阶段。笔者等基于产自贵州关岭地区的 5 件保存有完整个体的群体标本, 通过定量的形态学分析方法, 对 *T. hsui* 形态学特征变化进行了讨论,



注: 本文为贵州省科技计划项目 (编号: 黔科合支撑 [2020] 4Y033 号、黔科合支撑 [2022] 一般 257 号) 的成果。

收稿日期: 2022-03-05; 改回日期: 2022-05-18; 网络首发: 2022-06-20; 责任编辑: 刘志强。Doi: 10.16509/j.georeview.2022.06.061

作者简介: 俞银银, 女, 1996 年生, 硕士研究生, 古生物学与地层学专业; Email: yuyinyin96@163.com。通讯作者: 喻美艺, 曾用名喻美艺, 男, 1964 年生, 副教授, 硕士生导师, 主要从事区域地质调查和古生物学研究; Email: yuyouyi@163.com。

为该种的个体发育提供了证据,也为进一步研究 *Traumatocrinus* 的分类、演化以及生态提供了材料。

1 材料与方法

1.1 研究材料

笔者等研究材料均产自贵州关岭地区(图1)上三叠统法郎组瓦窑段黑—深灰色泥质灰岩中,其中包括5件保存有完整个体的群体标本,能够完整地展示从幼年到成年个体的生长阶段。所有标本均保存于贵州省地质博物馆。

笔者等选择了127个冠部尺寸不同标本:标本 GA1002-5 中共选择了52个冠高在4.1~52.4 mm 的个体,编号为 GA1002-5-001~GA1002-5-052;标本 GA1002-6 中共选择了15个冠高在26.1~72.2 mm 的个体,编号为 GA1002-6-053~GA1002-6-067;标本 GA1002-11 中共选择了29个冠高在10~90.7 mm 的个体进行进一步测量分析,编号为 GA1002-11-068~GA1002-11-096。标本 GA1002-3 中共选择了

22个冠高在79.4~231.9 mm 的个体进行进一步测量分析,编号为 GA1002-3-097~GA1002-3-118。标本 GA1002-X 中共选择了9个冠高在122~206.5 mm 的个体进行进一步测量分析,编号为 GA1002-X-119~GA1002-X-127。

1.2 研究方法

生物体在不同的发育阶段,其形态特征可能会发生变化,如异速生长、变态发育等,即功能相同的结构在不同发育阶段其占身体比例不同(Blackstone, 1987)。Wang Chuanshang 等(2011)认为 *Traumatocrinus hsui* 在个体发育过程中,冠部随着发育逐渐增大,茎长及茎直径逐渐增加,腕分枝次数可达6级以上。Hagdorn 等(2015)认为 *Traumatocrinus* 个体发育早期,腕的数目逐渐增加,且萼占冠的比例逐渐减小,半成年体的侧分枝开始分叉,亚成年个体在完全发育的分枝处出现单板的刺状凸起。笔者等通过观察大量标本,发现较小个体的冠部较小,腕的数目较少、分枝级数低,且腕部

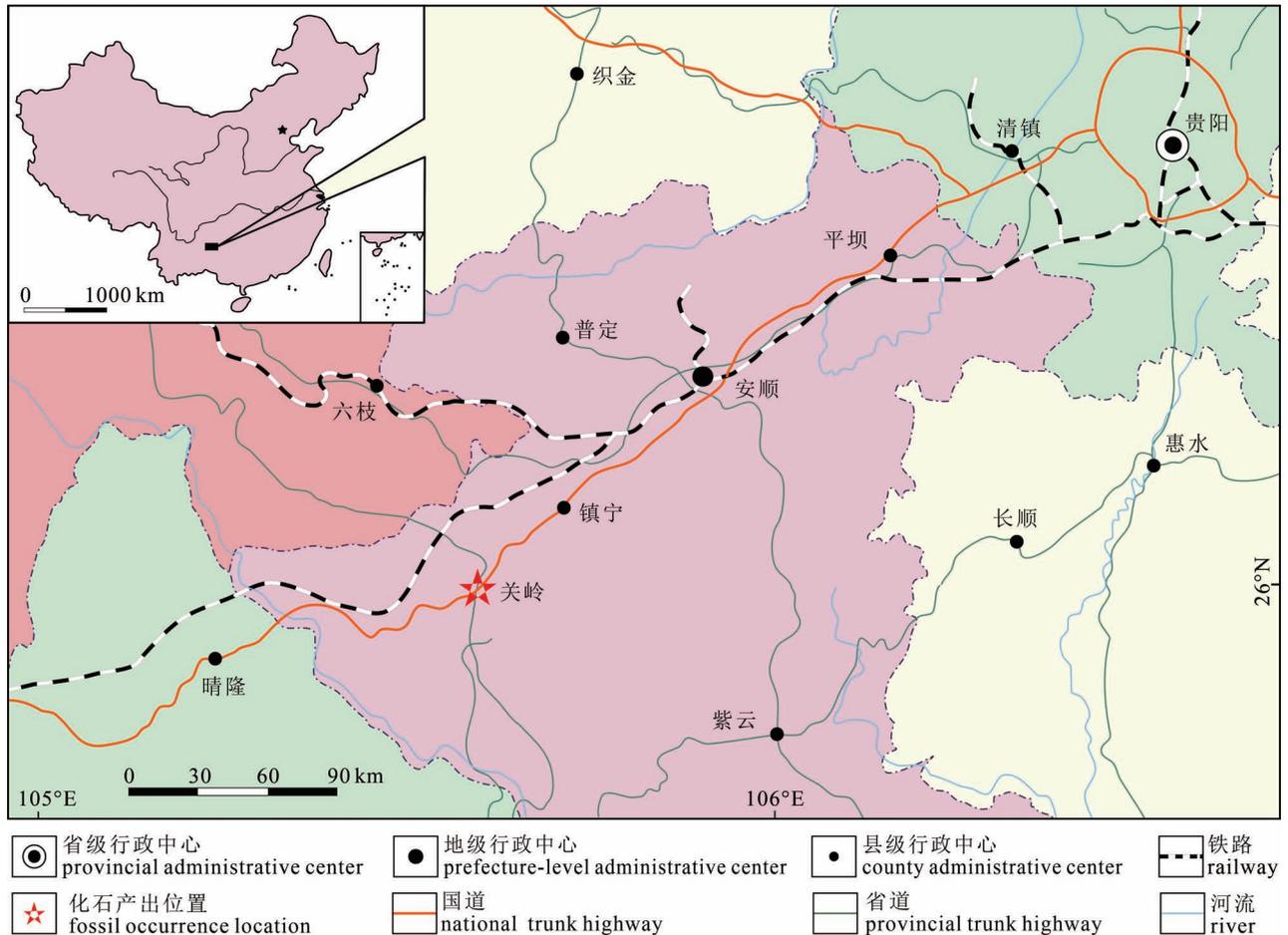


图1 海百合化石产出位置图

Fig. 1 Location map of the fossil crinoids occurrence

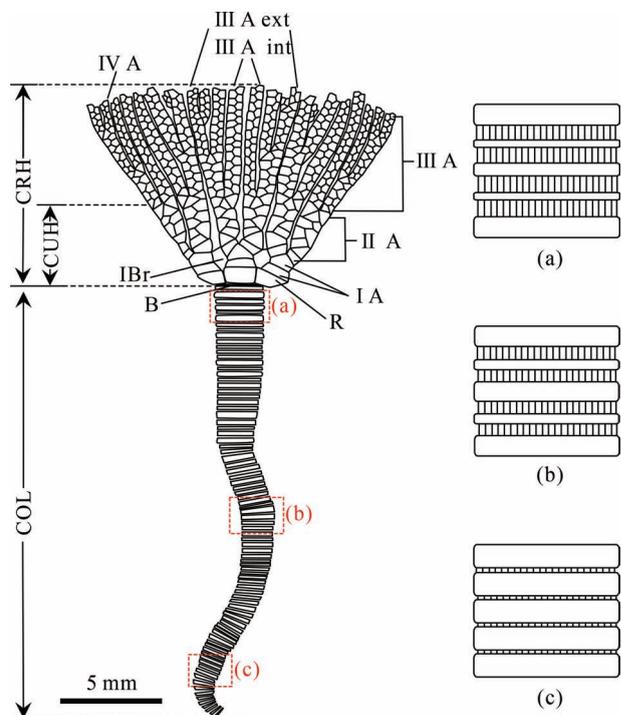


图2 *Traumatocrinus hsui* 部位示意图(据 Hess 等, 1999 改)

Fig. 2 Sketch map of *Traumatocrinus hsui*

(after Hess et al., 1999)

CRH—冠高; CUH—萼高; COL—茎长; B—底板; R—辐板; IBr—间腕板; IA—一级腕; II A—二级腕; III A—三级腕(int 内侧; ext 外侧); IV A—四级腕(侧腕)。(a) 近萼部茎, 茎板分级明显, 分为3级。(b) 中部茎, 茎板分为两级。(c) 远萼部茎, 茎板厚度较为均一

CRH—crown height; CUH—cup height; COL—column length; B—basal; R—radial; IBr—interbrachial; IA—first-grade arm; II A—second-grade arm; III A—third-grade arm (int-inner arm; ext-outer arm); IV A—fourth-grade arm (armlet). (a) proximal column, obviously graded, the columnals classified into 3 grades. (b) middle column, the columnals classified into 2 grades. (c) distal column, graded uniformly

无明显凸起, 一级腕之间存在间腕板, 茎板分级较少。而较大个体的冠部较大, 腕的数目较多、分枝级数高, 且腕的分枝处出现瘤状或刺状凸起, 一级、二级腕之间均出现了间腕板, 茎板分级较多。

基于前人研究中选用的形态学特征, 笔者等运用形态观察和形态定量分析两种方法对 *T. hsui* 个体发育进行研究, 前者直接观察对比个体形态, 后者包括传统形态测量学。传统形态测量学主要为散点图的线性回归分析。包括冠高 (CRH = crown height)、萼高 (CUH = cup height)、腕的级数 (ARG = arm grade)、四级腕数目 (IV ARN = number of fourth-grade arms), 近萼部茎板级数 (PCG = proximal

column grade) 等数据(图2)。笔者等采用冠高作为 *T. hsui* 个体绝对长度的数值, 对127个 *T. hsui* 样本进行测量和统计, 通过对数据的分析, 进而探讨 *T. hsui* 在个体发育不同时期的冠部形态学变化。

化石成像使用佳能 EOS 60D 数码相机(50 mm 定焦镜头)。化石图像通过 PhotoShop 软件进行裁剪与调色、利用 Vectortor、CorelDRAW 等软件进行清绘以及最终图版制作。形态测量部分采用 PixelStick 软件, 统计数据利用 Excel 分析并生成统计图。

2 测量与分析

2.1 标本描述

标本 GA1002-5(图3a)整体长6.3 m, 宽1.5 m, 其上保存有完整的植物茎干化石(长5.4 m, 中段直径0.4 m)。该件标本上约有1000余个较小的个体密集固着于植物茎干四周。最小个体冠高约4 mm, 出现在植物茎干中央(图3b), 最大个体冠高50 mm 以上, 出现于距植物茎干两端约0.4 m处。距植物茎干两侧约0.3 m处, 多保留为仅冠部和近端(近冠部)茎部的个体以及少量口面保存的个体(图3c)。大多数个体腕分枝至3~4级, 极少数个体腕分枝至5级, 且腕的分叉处有瘤状凸起。植物茎干两端的个体最为密集(图3d), 且植物茎干外围的个体大于植物茎干中央的个体。个体 GA1002-5-001~GA1002-5-052 测量数据列于表1。

标本 GA1002-6(图3e)整体长3.2 m, 宽1.6 m, 其上保存有完整的植物茎干化石(长1.4 m, 中段直径0.13 m)。该件标本上约有200余个较大的个体固着于植物茎干四周。最小的个体冠高不足20 mm, 出现在植物茎干中部边缘; 最大冠高70 mm 以上, 出现于距植物茎干端处约1 m的位置。多数个体腕分枝至5~6级, 且腕的分叉处有瘤状或刺状凸起, 少数个体腕分枝至4级。植物茎干两端的个体茎长较长, 可达2.5 m, 且植物茎干两端的个体茎长明显长于植物茎干中部的个体。个体 GA1002-6-053~GA1002-6-067 测量数据列于表2。

标本 GA1002-11(图3f)整体长3.5 m, 宽1.7 m, 其上保存有两端缺失的植物茎干化石(长2.8 m, 中段直径约0.14 m)。该件标本上含有200余个相差较大的个体固着于植物茎干四周。其中最小的个体冠高不足10 mm, 出现在靠近植物茎干的边缘; 最大的个体冠高90 mm 以上, 出现于距植物茎干端约1.2 m处; 腕的分枝情况同标本 GA1002-6 相似;

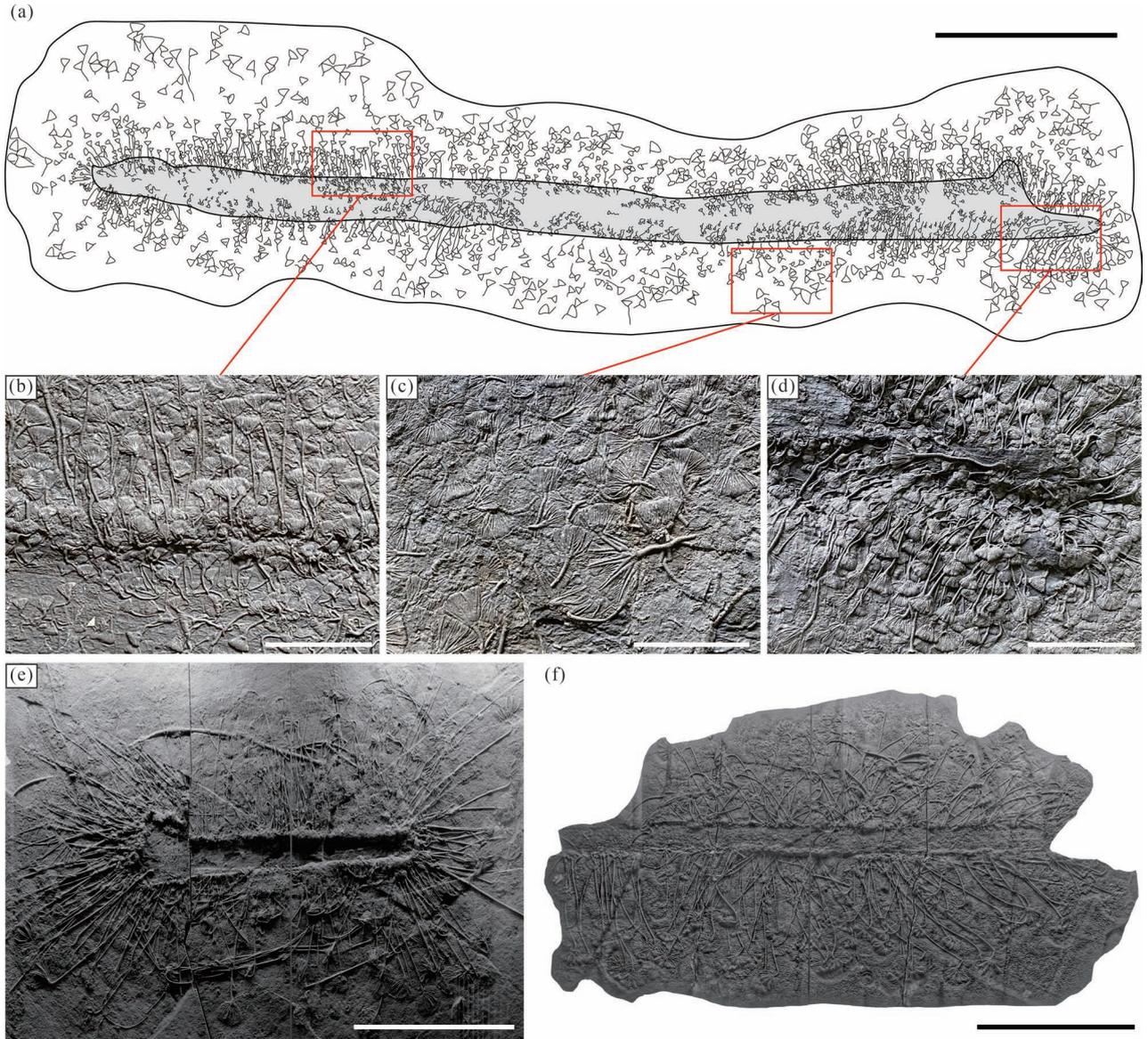


图3 *Traumatocrinus hsui* Mu, 1949 群体标本

Fig. 3 The clusters of *Traumatocrinus hsui* Mu, 1949

(a) 标本 GA1002-5 示意图;植物茎干上附着无数不同大小的海百合个体,茎干两端最为密集;比例尺=1 m。(b) 小型个体附着于植物茎干上;比例尺=10 mm。(c) 较大的冠部;比例尺=10 mm。(d) 小的个体集中在茎干端处;比例尺=10 mm。(e) 标本 GA1002-6;比例尺=1 m。(f) 标本 GA1002-11;比例尺=1 m

(a) schematic sketches of sample GA1002-5; countless various sized individuals attached to the plant stem, which the ends are the densest; scale bar=1 m. (b) small individuals attached to the plant stem; scale bar=10 mm. (c) the larger crown; scale bar=10 mm. (d) small individuals concentrated on stem end; scale bar=10 mm. (e) sample GA1002-6; scale bar=1 m. (f) sample GA1002-6; scale bar=1 m

植物茎干两侧个体从内向外逐渐变大,冠高逐渐增加。个体 GA1002-11-068 ~ GA1002-11-096 测量数据列于表 3。

标本 GA1002-3 整体长 2.7 m,宽 1.6 m,其上保存的均为创孔海百合冠部及茎部。该标本约含 100 余个较大的个体冠部,最小的个体冠高不足 80 mm,最大个体冠高 230 mm。大部分个体腕分枝 7~8

级,腕的分叉处多为刺状凸起。个体茎长可达 6 m 以上,茎部较直,近冠部处茎较弯曲。个体 GA1002-3-097 ~ GA1002-3-118 测量数据列于表 4。

标本 GA1002-X 整体长 10 m,宽 6 m,其上保存有植物茎干化石(长 1.6 m,宽 0.4 m),含 50 个较大的海百合个体,集中固着于植物茎干的两端。最小个体冠高不足 120 mm;最大个体冠高 200 mm 以

表 1 标本 GA1002-5 测量数据

Table 1 Measurement data of sample GA1002-5

个体编号 (GA1002- 5-)	冠高 (mm)	萼高 (mm)	萼高 占冠高 百分比	腕的 级数	一枝三级 腕上四级 腕数目	近萼部 茎板 级数
001	5.85	3.96	67.59%	3	0	2
002	6.33	3.89	61.47%	3	0	2
003	9.14	4.08	44.66%	4	1	2
004	11.73	5.62	47.93%	4	1	3
005	10.95	5.08	46.43%	4	2	3
006	9.64	4.23	43.83%	4	1	3
007	4.29	2.38	55.40%	3	0	2
008	4.06	2.64	65.09%	3	0	2
009	8.08	3.95	48.95%	4	1	3
010	8.97	4.32	48.13%	4	1	3
011	12.28	4.63	37.71%	4	2	3
012	13.30	3.89	29.24%	4	2	3
013	16.25	5.83	35.85%	4	3	2
014	14.27	5.71	40.03%	4	3	3
015	9.90	5.27	53.27%	4	2	2
016	17.61	6.19	35.15%	4	4	2
017	10.63	4.99	46.92%	4	1	3
018	16.41	7.38	44.98%	4	2	2
019	11.31	5.73	50.62%	4	2	3
020	8.46	4.72	55.73%	4	1	2
021	18.12	8.42	46.46%	4	4	2
022	23.68	8.76	37.02%	4	5	3
023	18.14	7.42	40.91%	4	5	3
024	9.52	4.95	51.95%	4	1	3
025	7.52	4.52	60.07%	4	1	2
026	12.52	4.98	39.77%	4	2	2
027	15.11	5.78	38.28%	4	4	3
028	14.87	6.33	42.61%	4	3	3
029	10.54	5.22	49.51%	4	1	3
030	26.03	8.95	34.37%	4	5	3
031	38.14	10.05	26.35%	5	10	3
032	37.01	11.12	30.04%	6	9	3
033	38.90	12.52	32.20%	5	8	3
034	52.41	16.91	32.27%	6	12	4
035	14.89	6.44	43.24%	4	3	3
036	5.57	3.01	54.02%	3	0	2
037	16.94	7.03	41.47%	4	4	3
038	22.77	8.52	37.43%	4	4	3
039	24.84	9.03	36.37%	4	5	3
040	23.74	9.18	38.64%	4	4	3
041	31.20	9.69	31.06%	5	8	3
042	35.65	10.48	29.39%	5	8	3
043	11.40	3.98	34.92%	4	3	3
044	9.92	3.22	32.45%	4	2	3
045	10.48	3.74	35.68%	4	2	3
046	13.55	3.85	28.44%	4	2	3
047	17.87	7.52	42.08%	4	4	3
048	20.25	7.53	37.20%	4	6	3
049	19.92	6.56	32.92%	4	4	2
050	20.03	6.87	34.31%	4	5	3
051	20.25	7.79	38.44%	4	4	-
052	21.68	9.31	42.97%	4	5	-

注:一枝三级腕上四级腕数目单位:个。

表 2 标本 GA1002-6 测量数据

Table 2 Measurement data of sample GA1002-6

个体编号 (GA1002- 6-)	冠高 (mm)	萼高 (mm)	萼高 占冠高 百分比	腕的 级数	一枝三级 腕上四级 腕数目	近萼部 茎板 级数
053	26.71	9.79	36.65%	5	6	4
054	29.01	9.04	31.15%	5	6	3
055	31.19	9.13	29.29%	5	8	4
056	32.13	8.62	26.81%	5	7	4
057	28.41	8.26	29.07%	5	7	4
058	29.60	9.45	31.93%	5	7	3
059	26.05	8.22	31.55%	5	8	4
060	26.05	9.83	37.74%	4	6	3
061	33.30	10.15	30.48%	5	8	4
062	39.53	11.94	30.20%	5	10	4
063	51.23	13.76	26.86%	5	10	4
064	30.26	7.27	24.02%	5	-	3
065	26.48	7.76	29.30%	4	5	3
066	72.21	15.79	21.86%	6	21	4
067	63.85	15.74	24.65%	6	17	4

注:一枝三级腕上四级腕数目单位:个。

表 3 标本 GA1002-11 测量数据

Table 3 Measurement data of sample GA1002-11

个体编号 (GA1002- 11-)	冠高 (mm)	萼高 (mm)	萼高 占冠高 百分比	腕的 级数	一枝三级 腕上四级 腕数目	近萼部 茎板 级数
068	10.03	4.95	49.34%	4	1	2
069	16.58	7.55	45.53%	4	3	3
070	16.20	6.50	40.09%	4	3	3
071	24.58	9.33	37.97%	4	5	3
072	25.33	8.72	34.42%	4	6	3
073	27.15	8.17	30.10%	4	7	3
074	45.11	11.26	24.95%	5	12	4
075	27.72	9.27	33.45%	4	7	3
076	27.67	11.06	39.96%	4	7	3
077	21.61	8.03	37.15%	4	4	3
078	23.55	8.65	36.73%	4	5	3
079	15.90	6.31	39.68%	4	3	3
080	16.31	6.28	38.49%	4	2	3
081	40.83	11.94	29.24%	5	10	4
082	37.28	11.22	30.09%	5	8	4
083	21.63	7.65	35.37%	4	5	3
084	24.78	9.86	39.78%	4	5	3
085	28.82	8.55	29.67%	4	6	4
086	32.70	9.17	28.03%	5	7	4
087	74.10	19.00	25.65%	7	19	4
088	47.07	12.34	26.22%	6	12	4
089	39.24	14.33	36.53%	6	12	4
090	90.68	22.22	24.50%	6	21	4
091	79.21	16.48	20.81%	6	18	4
092	34.38	9.45	27.49%	5	12	4
093	27.29	8.66	31.72%	5	10	4
094	18.79	7.97	42.41%	4	4	3
095	21.34	7.11	33.31%	4	5	3
096	52.53	14.27	27.16%	6	14	4

注:一枝三级腕上四级腕数目单位:个。

表4 标本 GA1002-3 测量数据

Table 4 Measurement data of sample GA1002-3

个体编号 (GA1002-3-)	冠高 (mm)	萼高 (mm)	萼高 占冠高 百分比	腕的 级数	一枝三级 腕上四级 腕数目	近萼部 茎板 级数
097	133.18	24.24	18.20%	7	28	4
098	120.06	20.77	17.30%	7	26	4
099	127.86	25.45	19.90%	8	25	4
100	151.80	28.21	18.59%	7	28	4
101	168.09	33.84	20.13%	8	25	4
102	116.20	24.77	21.32%	7	21	4
103	79.74	20.52	25.74%	7	21	4
104	95.85	22.91	23.90%	6	20	4
105	108.85	27.53	25.29%	7	23	4
106	148.58	28.00	18.84%	7	29	4
107	107.33	25.85	24.08%	7	21	4
108	140.48	34.41	24.49%	7	28	4
109	90.11	18.92	21.00%	7	20	4
110	101.82	20.43	20.06%	7	21	4
111	121.51	19.80	16.29%	7	25	4
112	139.44	24.25	17.39%	7	-	4
113	98.12	16.03	16.34%	7	21	4
114	112.91	22.83	20.22%	7	24	4
115	170.11	32.44	19.07%	7	25	4
116	184.98	37.88	20.48%	8	29	4
117	164.98	32.77	19.86%	7	26	4
118	231.94	48.00	20.70%	8	29	4

注:一枝三级腕上四级腕数目单位:个。

表5 标本 GA1002-X 测量数据

Table 5 Measurement data of sample GA1002-X

个体编号 (GA1002-X-)	冠高 (mm)	萼高 (mm)	萼高 占冠高 百分比	腕的 级数	一枝三级 腕上四级 腕数目	近萼部 茎板 级数
119	181.27	38.63	21.31%	-	30	4
120	206.54	39.02	18.89%	-	29	4
121	194.92	43.09	22.10%	-	29	4
122	150.12	30.27	20.16%	7	27	4
123	162.46	29.62	18.23%	7	30	4
124	125.29	27.61	22.04%	7	24	4
125	122.00	30.36	24.88%	6	23	4
126	124.84	27.27	21.84%	6	23	4
127	160.90	29.06	18.06%	7	29	4

注:一枝三级腕上四级腕数目单位:个。

上。大部分个体分枝至7级,少部分分枝至6级,腕的分叉处多为刺状凸起。个体的茎部中段至近冠部较为弯曲,茎长可达到10 m以上。个体 GA1002-X-119~GA1002-X-127 测量数据列于表5。

2.2 数据分析

海百合的分类主要依据其萼部、冠部的形态,是否有间腕板,腕的分枝方式,茎板分级以及羽枝的特征等。通过对近400件个体的描述,发现冠部特征

同冠的大小有一定关系,其个体大小及特征差异应为同一物种在不同阶段形态上的差异。

2.2.1 萼高(CUH)

T. hsui 的萼部较小,碗状,茎部之上、活动腕基底之下,由5个不明显的内底板,5个底板,5个辐板,10个(5列)一级腕板,80个(10列)二级腕板及若干间腕板组成。间腕板于三级腕基底处消失,与萼盖骨板接合。研究样本中 *T. hsui* 萼高最短 2.38 mm,最长 48 mm,萼高始终随着冠高的增大而增大(图4a),且萼高和冠高的比值随着冠高的增加而不断减小并逐渐趋于稳定(图4b)。

根据萼高和冠高的比值关系,可以分冠高小于26 mm,冠高26~130 mm,冠高大于130 mm,3个变化区间。冠高26 mm以下的区间,随着冠高增大,CUH/CRH值从0.68快速降至0.3,反映出此阶段萼高占冠高的比例较大,且随着生长发育,萼高占冠高的比例迅速减小。说明本区间个体的萼高与冠高有明显的异速生长特征,即萼部的生长发育速度明显慢于整个冠部的生长发育。冠高26~130 mm的区间,随着冠高增大,CUH/CRH值从0.3缓慢降至0.2左右。反映了这一阶段 *T. hsui* 萼高与冠高仍有一定的异速生长特征,而萼部的生长发育速度略慢于整个冠部,生长速度差明显减小。冠高大于130 mm的区间,随着冠高增大,CUH/CRH值变化不明显,始终保持在0.2左右。反映了冠高在大于130 mm时,*T. hsui* 个体的萼部和冠部没有明显的异速生长特征,即萼部的生长发育速度与整个冠部的生长速度基本相当。

2.2.2 四级腕数目(IVARN)

T. hsui 的腕由许多腕板组成,紧连辐板的部分为一级腕(5个),依次等分分枝为二级腕(10个)和三级腕(20个),后侧分出次级腕。其中一级腕、二级腕为不能活动的固定腕,三级腕及以上部分为活动腕。同源二级腕上三级腕侧生的四级腕双列,交错相对生长。其中最先侧生四级腕的一侧,大多四级腕侧生于相隔三级腕基部4对腕板处,少部分侧生于相隔3或5对腕板处;对侧四级腕侧生较晚,大多侧生于相隔三级腕基部12对腕板处,少部分侧生于相隔11或13对腕板处。先侧生的一侧四级腕数目较后侧生的多,两侧相差1~2个。本文选择四级腕最先出现的一侧,即四级腕数目较多的一侧进行统计(图4c),发现随着冠高的增加,四级腕数目逐渐趋于稳定,数量约30个。

根据四级腕的数目、增长快慢等,将其分为:冠

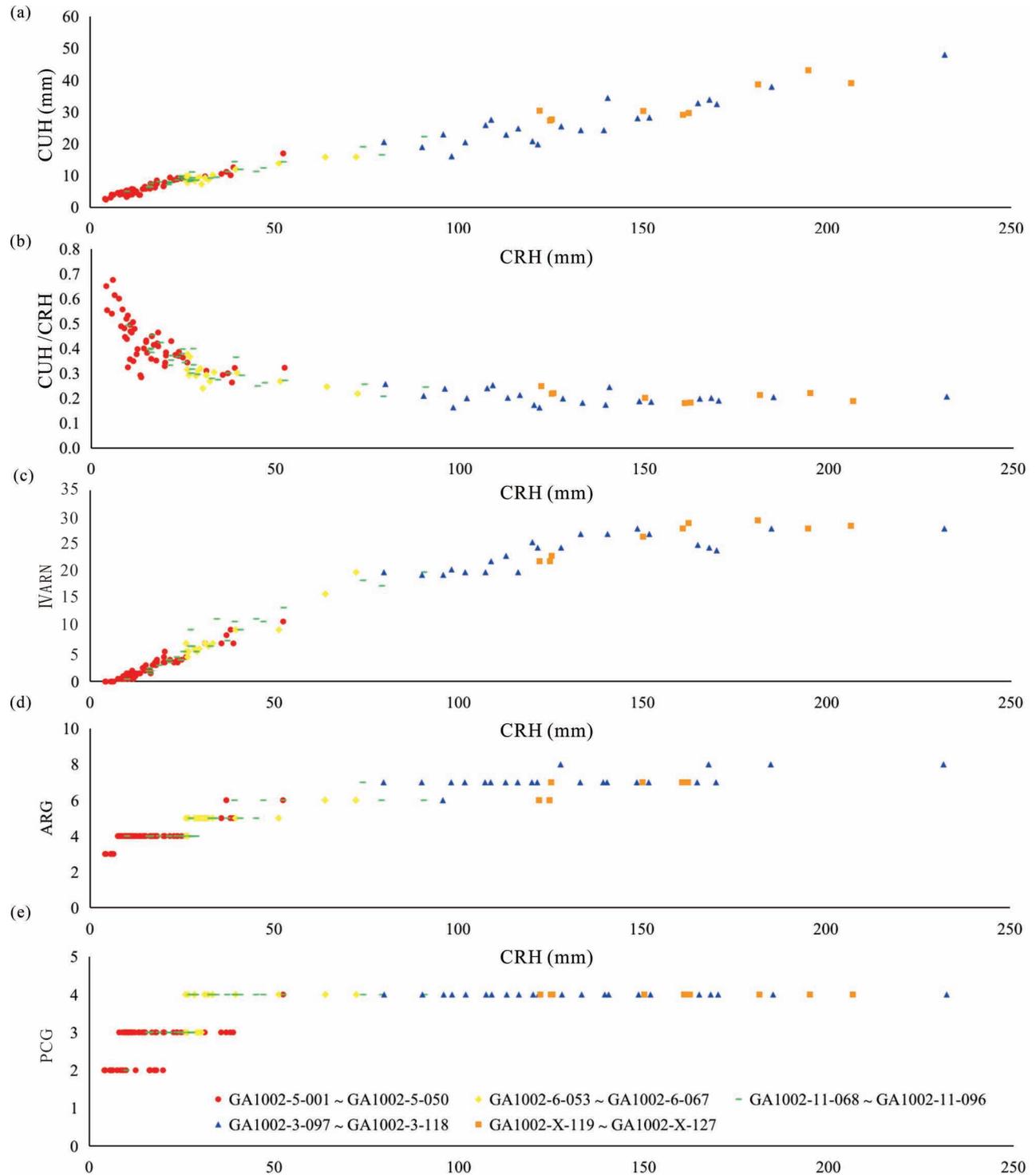


图4 *Traumatocrinus hsui* 样本各参数组合散点图

Fig. 4 Scatter plot of *Traumatocrinus hsui* samples

(a) 萼高与冠高(CUH与CRH)关系散点图。(b) 萼高及冠高比例与冠高(CUH/CRH与CRH)关系散点图。(c) 四级腕数目与冠高的(IVARN/CRH)关系散点图。(d) 腕的级数与冠高(ARG/CRH)关系散点图。(e) 近萼部茎板级数与冠高(PCG/CRH)关系散点图

(a) scatter plot shows the relationship between the cup height and the crown height. (b) scatter plot shows the relationship between the cup height to crown height ratios and the crown height. (c) scatter plot shows the relationship between the number of fourth-grade arms and the crown height. (d) scatter plot shows the relationship between the arm grade and the crown height. (e) scatter plot shows the relationship between the proximal column grade and the crown height

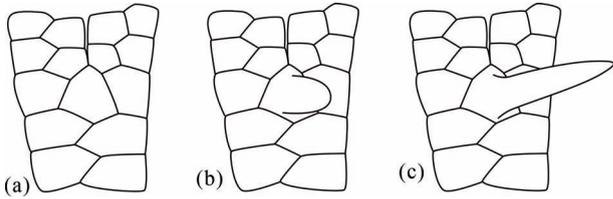


图5 *Traumatocrinus hsui* 腕分叉处示意图

Fig. 5 Schematic sketches of the bifurcation of *Traumatocrinus hsui*

(a) 分叉处膨大。(b) 分叉处具瘤状凸起。(c) 分叉处具刺状凸起

(a) the swell brachial at the bifurcation. (b) tumor-like protrusions at the bifurcation. (c) thorn-like protrusions at the bifurcation

高小于7 mm,冠高7~26 mm,冠高26~80 mm,冠高80~130 mm,冠高130 mm以上4个区间。冠高7 mm以下的区间,四级腕数目为0,反映此阶段四级腕还未侧生。冠高7~26 mm的区间,冠高增加了19 mm,四级腕数目迅速增加了5个。冠高26~80 mm的区间,冠高增加了54 mm,四级腕数目较快地从5增加到了20个。冠高80~130 mm的区间,冠高增加了50 mm,四级腕数目较缓地从20增加到了30个。冠高130 mm以上的区间,四级腕数目维持在30个左右。

2.2.3 腕的级数(ARG)

按腕的末梢计算,一个成年的 *T. hsui* 个体拥有超过600个腕,这是通过不断分枝出更高级别的腕形成的。通过测量统计,发现随着冠高的增加,腕的级数也不断增加,部分腕可分枝至8级。四级腕及以上腕分枝次一级腕时,分叉处会出现膨大(图5a)、瘤状凸起(图5b)或刺状凸起(图5c)。

根据腕分枝的最高级数,可分为冠高小于7 mm,冠高7~26 mm,冠高26~40 mm,冠高40~80 mm,冠高80~130 mm,冠高大于130 mm,六个变化区间。冠高7 mm以下的区间,腕的最高级数为3级,未出现四级腕。冠高7~26 mm的区间,从三级腕侧分出四级腕,分叉处腕板膨大。冠高26~40 mm的区间,四级腕先侧分的一侧,从第4个四级腕开始分枝出五级腕,四级腕后侧分的一侧从第3个四级腕开始分枝出五级腕,且分叉处均有瘤状凸起(图6a, a'),凸起串联后平行于三级腕。冠高40~80 mm的区间,同源四级腕分枝出的五级腕,上侧一支分枝出六级腕(图6b, b'),分叉处有刺或瘤状凸起;离萼部越近,分叉处的刺状凸起越长,离萼部越远,刺状凸起越短,接近冠部顶端的腕分叉处变为瘤

状凸起,或不出现分叉;两列凸起基本平行。冠高80~130 mm的区间,同源五级腕分枝出的六级腕,下侧一支分枝出七级腕(图6c, c'),分叉处多为瘤状凸起或较短的刺状凸起,三列凸起平行。冠高大于130 mm的区间,同源六级腕分枝出的七级腕,下侧一支分叉出八级腕(图6d, d'),分叉处多为瘤状凸起,四列凸起平行。

2.2.4 近萼部茎板级数(PCG)

由于 *T. hsui* 个体差异及捕食层位等因素的影响,成年个体的茎部差距较大,有的茎直径较粗而茎长仅2~3 m,有的茎直径偏细而茎长可达10余米。虽然其茎部长短差距较大,但可以通过茎板的厚薄及分级特征来确定其为近端(近萼部)茎板还是远端(远萼部)茎板。近端茎部略有膨大,且茎板按厚薄及排列方式可分为4级(图7d)。向下四级茎板消失,茎板分为3级(图7c)。近根部茎板只分为2级(图7b),远端茎部各茎板厚度逐渐均一(图7a)。研究样本中 *T. hsui* 近端茎板级数随着冠高的增大而增加,目前发现级数最多为4级(图4e)。

根据近端茎板级数和冠高的关系对其进行划分,可分为3个阶段。冠高7 mm以下,近萼部茎板级数分为2级,其排列方式为:1,2,1。冠高7~26 mm,近萼部茎板级数分为3级,其排列方式为:1,3,2,3,1。冠高大于26 mm,近萼部茎板级数分为4级,其排列方式为:1,4,3,4,2,4,3,4,1。

2.2.5 二级腕及间腕板结构

随着 *T. hsui* 个体的生长发育,其二级腕板形状发生改变,间腕板逐渐增多(图8)。冠高5 mm(图8a)的个体,其二级腕下部仅1块腕板单列,呈四边形;一级腕之间有一个较大的一级间腕板,呈多边形。冠高11 mm(图8b)、17 mm(图8c)个体同上。冠高26 mm(图8d)的个体,其二级腕下部2块腕板单列,最下方腕板呈四边形,第二块呈不规则五边形;一级腕之间除了一个较大的一级间腕板,小间腕板增加至二级腕第二块腕板处;二级腕分叉之间出现了一个较大的二级间腕板。冠高45 mm(图8e)的个体,其二级腕下部2块腕板单列,最下方腕板呈四边形,第二块腕板呈五边形;一级腕之间除了一个较大的一级间腕板,小间腕板增多至二级腕第五块腕板处;二级腕分叉之间出现了一个较大的二级间腕板,并且出现小间腕板。冠高63 mm(图8f)的个体,其二级腕下部2块腕板单列,呈四边形;一级腕之间的间腕板增多,且向上逐渐变小、变密;其二级腕之间的间腕板增多至三级腕基部处;冠高95 mm

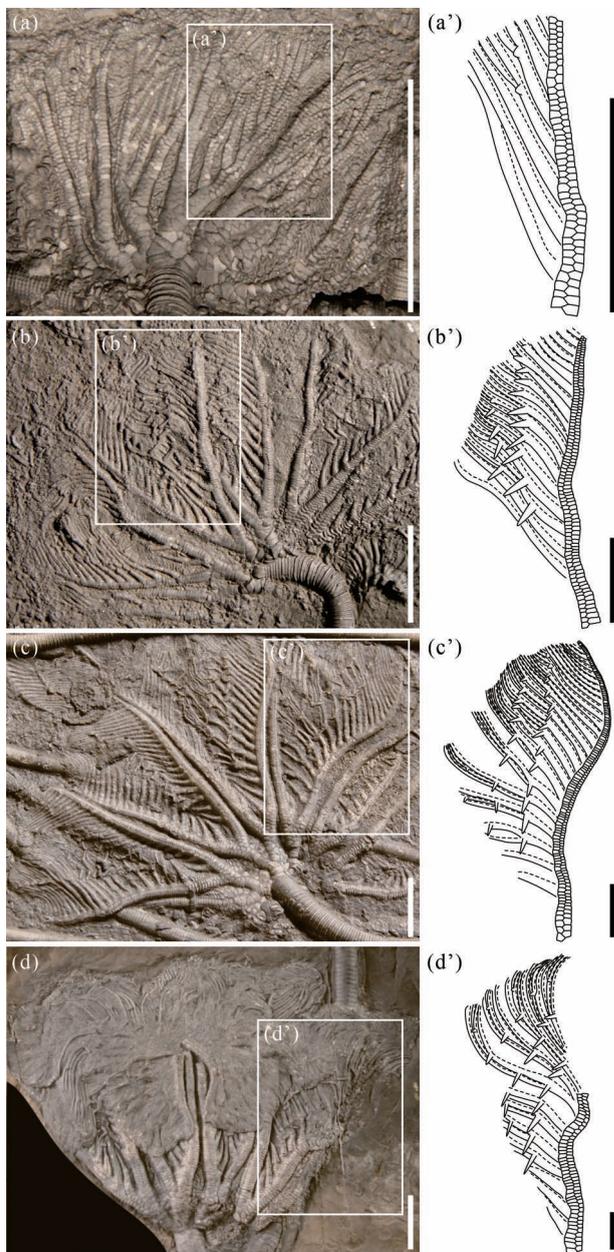
图6 *Traumatocrinus hsui* 腕部示意图

Fig. 6 Schematic sketches of the arms

of *Traumatocrinus hsui*

(a) GA1002-11-82, 冠高 37 mm, 腕分枝至 5 级。(b) GA1002-11-87, 冠高 78 mm, 腕分枝至 6 级。(c) GA1002-11-98, 冠高 120 mm, 腕分枝至 7 级。(d) GA1002-11-101, 冠高 168 mm, 腕分枝至 8 级。(a)~(d) 比例尺=30 mm。(a') 五级腕结构示意图。(b') 六级腕结构示意图。(c') 七级腕结构示意图。(d') 八级腕结构示意图。(a')~(d') 比例尺=20 mm

(a) GA1002-11-82, crown height is 37 mm, the arms bifurcate to grade 5. (b) GA1002-11-87, crown height is 78 mm, the arms bifurcate to grade 6. (c) GA1002-11-98, crown height is 120 mm, the arms bifurcate to grade 7. (d) GA1002-11-101, crown height is 168 mm, the arms bifurcate to grade 8. (a)~(d) scale bar=30 mm. (a') schematic sketches of fifth-grade arms. (b') schematic sketches of sixth-grade arms. (c') schematic sketches of seventh-grade arms. (d') schematic sketches of eighth-grade arms. (a')~(d') scale bar=20 mm

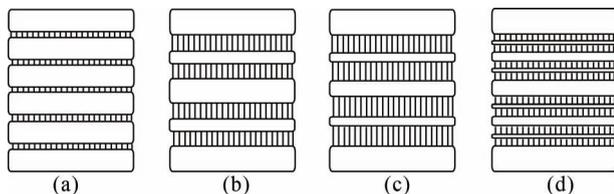
图7 *Traumatocrinus hsui* 茎板分级示意图

Fig. 7 Schematic sketches of the columnals

of *Traumatocrinus hsui*

(a) 茎板厚度均一。(b) 茎板级数分为 2 级。(c) 板级数分为 3 级。(d) 板级数分为 4 级

(a) the columnal thickness is uniform. (b) the columnals are classified into 2 grades. (c) the columnals are classified into 3 grades. (d) the columnals are classified into 4 grades

(图 8g)、120 mm(图 8h)、151 mm(图 8i)的个体,其二级腕下部三个腕板单列,且一级腕、二级腕之间有若干的间腕板,最下部的一级腕板、二级间腕板较大,呈不规则多边形,向上间腕板逐渐变小、变密。

根据二级腕及间腕板的结构特征,可分为冠高小于 26 mm、冠高 26~80 mm、冠高大于 80 mm 3 个区间。冠高小于 26 mm,二级腕板的下部 1 个腕板呈四边形,单列;一级腕之间仅有 1 个较大的一级间腕板,呈多边形。冠高在 26~80 mm 区间,二级腕板的下部 2 个腕板单列;一级腕之间有 1 个较大的一级间腕板,若干小间腕板;二级腕分叉之间出现二级间腕板,伴有若干小间腕板。冠高大于 80 mm,二级腕板的下部 3 个腕板单列;一级腕之间有 1 个较大

的一级间腕板,若干小间腕板延伸至二级腕顶部;二级腕分叉之间有 1 个较大的二级间腕板,若干小间腕板延伸至三级腕基处。

3 讨论

3.1 个体发育阶段划分

本文通过对冠高最小 4 mm,最大超过 200 mm 的 127 个个体进行描述测量,全面地研究了 *Traumatocrinus hsui* 的个体发育,认为随着 *T. hsui* 的生长发育,其冠高及萼高不断增加,而萼部占冠部的比例逐渐减小;二级腕下部三个腕板形状发生变化,从只有一个长方形腕板到三个均呈长方形并依次排列,二级腕高度逐渐增高,并通过不断增加一级腕、二级腕之间的间腕板来扩大其萼部;三级腕不断增长并侧生出四级腕,单枝三级腕最多能侧分出 30

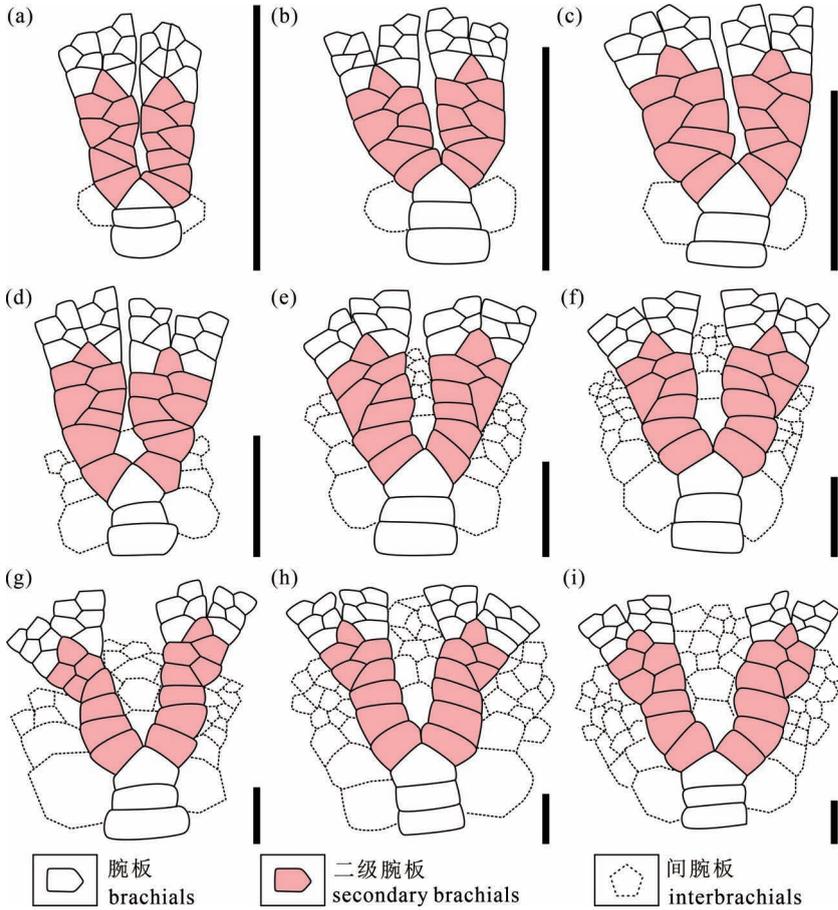


图 8 *Traumatocrinus hsui* 二级腕板及间腕板结构示意图

Fig. 8 Sketch map of secondary brachials and interbrachials of *Traumatocrinus hsui*
 (a) GA1002-5-1, 冠高 5 mm. (b) GA1002-5-5, 冠高 11 mm. (c) GA1002-5-37, 冠高 17 mm.
 (d) GA1002-6-59, 冠高 26 mm. (e) GA1002-11-74, 冠高 45 mm. (f) GA1002-6-67, 冠高 63 mm.
 (g) GA1002-3-104, 冠高 95 mm. (h) GA1002-3-98, 冠高 120 mm. (i) GA1002-3-100, 冠高 151 mm. 比例尺 = 5 mm
 (a) GA1002-5-1, crown height is 5 mm. (b) GA1002-5-5, crown height is 11 mm. (c) GA1002-5-37, crown height is 17 mm. (d) GA1002-6-59, crown height is 26 mm. (e) GA1002-11-74, crown height is 45 mm. (f) GA1002-6-67, crown height is 63 mm. (g) GA1002-3-104, crown height is 95 mm. (h) GA1002-3-98, crown height is 120 mm. (i) GA1002-3-100, crown height is 151 mm. scale bar = 5 mm

个三级腕,同源一对三级腕上四级腕交错侧分,先侧分一侧比后侧分一侧多 1~2 个四级腕;四级腕末端会继续分枝,最高可分枝出八级腕,分叉处会出现凸起,先是膨大,后变为瘤状凸起和刺状凸起;近萼部茎板最多分为 4 级。通过数据分析,发现冠高小于 26 mm 的 *T. hsui* 个体,其各项数据都呈现出与冠高大于 26 mm 的个体存在明显差异的现象,这就证明冠高小于 26 mm 的个体应处于一个相同的发育阶段,根据其冠高的绝对长度和异速生长特性,应将其划分为胚胎发育完成,出生不久的幼年期个体;冠高在 26~130 mm 的个体,其萼高和冠高异速生长速率

差异变小,而腕开始不断分枝,可以将这一阶段划分为萼高和冠高异速生长现象逐渐减弱的少年期;冠高 130 mm 以上的 *T. hsui* 个体冠部较大,萼高和冠高的发育不再呈现出明显的异速生长特征,这一阶段的 *T. hsui* 个体应归于性成熟的成年期个体。

Wang Chuanshang 等 (2011) 认为不同阶段的 *T. hsui* 个体的特征有显著差异,而成年个体的特征相对稳定,并根据海百合四级腕的数目将 *T. hsui* 幼年期划分为幼年期 I~IV 4 个阶段,其中幼年期 I 还未侧分出四级腕,幼年期 II 侧分出四级腕 40 个,幼年期 III 侧分出四级腕共计 60~80 个,幼年期 IV 侧分出四级腕 100 个。本文所划分的幼年期特征同 Wang Chuanshang 等 (2011) 基本相似,但成年个体单枝三级腕上就能侧分出 30 个左右的四级腕,若按四级腕数目划分,则阶段比较多,故本文根据是否侧分出四级腕将 *T. hsui* 幼年期划分为幼年期 I、II 两个阶段。

Hagdorn 等 (2015) 研究了 *Traumatocrinus* 的个体发育,认为随着生长发育有两个特征,一是通过增加腕的数目的方式从而使食物槽的长度增加,二是相比于整个冠部,萼部的尺寸在不断变小,并将其个体发育分幼年期,少年期,亚成年期和成年期这四个时期,幼年期个体四级腕数目不断增加,少年期个体四级腕开始分叉且分叉处有凸起,亚成年期个体在腕分叉处出现了刺状凸起,成年期个体的萼部很小,而且腕之间出现了大量的间腕板以增加其萼部的大小。通过观察其图版,笔者等认为 Hagdorn 所描述的 *Traumatocrinus* 即为 *T. hsui*。Hagdorn 等 (2015) 所划分的少年期、亚成年期的区别为腕分叉处为瘤状凸起或刺状凸起,而实际上刺状凸起应该是瘤状突起发育后的形态,均应属于从幼年期到成年期的过渡形态。故本文认为 Hagdorn 所划分的少年期、亚成年期个体均应属于少年期,并根据腕的级数将 *T. hsui* 少年期划

分为 I、II、III 3 个阶段。

综合以上特征,本文将 *T. hsui* 的个体发育划分为三个时期六个阶段:幼年期(I、II)、少年期(I、II、III)、成年期。

幼年期个体较小,冠高小于 26 mm,茎长在 10~80 mm 左右。冠小,上宽下窄,萼部较大,碗状,约占冠高的三分之二到三分之一。一级腕由两块腕板单列组成,下部一块腕板呈长方形,上部一块腕板呈三角形,两侧对称生长出二级腕。二级腕下部仅一个腕板呈四边形单列,相邻两个一级腕之间有 1 个较大的一级间腕板。四级腕数目不超过 5 个,末端无下一级分枝出现。冠高小于 7 mm 的个体和冠高大于 7 mm 的个体其近萼部茎板级数、以及腕最高级数不同,故又可将其幼年期分为 2 个阶段:幼年期 I、幼年期 II。幼年期 I:冠高 7 mm 以下(图 9a),萼高占冠高比约二分之一。腕最多分枝至三级,近萼部茎板级数为 2 级。幼年期 II:冠高 7~26 mm(图 9b),萼高占冠高比降至约三分之一,腕最多分枝至四级,四级腕数目 0~5 个,近萼部茎板级数为 3 级。

少年期的许氏创孔海百合个体中等,冠部特征变化明显,一级腕之间的间腕板增多,二级腕分叉之间也出现了间腕板,茎部较幼年期分级增至四级。少年期 I:冠高 26~40 mm,萼高占冠高比降至约三分之一(图 9c),二级腕下部两个腕板单列;腕最多分枝至五级,分叉处膨大或出现瘤状凸起,相联平行于三级腕;一级腕之间的间腕板较幼年期有所增加,二级腕之间出现间腕板。少年期 II:冠高 30~75 mm,萼部占冠高降至约四分之一(图 9d),腕最多分枝至六级出现两排平行凸起;较少年期 I,其一级腕及二级腕分叉处之间的间腕板数量均有所增加。少年期 III:冠高 75~130 mm,萼部占冠高降至约五分之一(图 9e),腕最多分枝至七级,不等分式,分叉处膨大或出现瘤状凸起;五级腕分叉处有刺状凸起,单板;六级腕分叉处有刺状凸起,单板。二级腕下部 3 个腕板单列,最下部腕板呈长方形,中部、上部腕板呈四边形。

成年期的 *T. hsui* 个体冠部较大,萼高和冠高的发育不再呈现出明显的异速生长特征,这一阶段的 *T. hsui* 个体应归于性成熟的成年期个体。成年期。冠高 130 mm 以上(图 9f),萼部占冠部比较小,约为五分之一左右。由 5 个不明显的内底板,5 个辐板,10 个(5 列)一级(原始)腕。80 个(10 列)二级(次生)腕板及若干间腕板组成,每个二级腕下部三个

腕板单列,呈均一大小的长方形,上部 4 个腕板交错双列,顶部骨板为笋形,两侧分枝出三级腕。四级腕数目在 30 个左右,腕分最多分枝至 8 级。有四排凸起平行。近萼部茎板分为 4 级,向下茎板厚度逐渐均一。

3.2 同种异名讨论

通常情况下,因为化石保存的原因,很难获取一个完整的个体发育序列标本,这样便导致同一个种的不同个体发育阶段或局部特征的标本被作为不同种处理。关岭地区的创孔海百合有 Mu An-Tze (1949) 所描述的 *T. hsui*、*T. hsui enormis*、*T. kueichouensis*、*T. uniformis* 及一个未定种 *T. sp.*, 喻美艺等(2000)所建立的 *T. guanlingensis* 和王柏艳等(2002)建立的 *T. xinpuensis*。王传尚等(2003),汪啸风等(2003a, 2006)认为穆恩之所描述的创孔海百合各个种、变种及亲近种以及喻美艺等(2000)、王柏艳等(2002)所建立的种都应归入 *T. hsui* 之中,至于出现的个体大小及某些茎部特征的差异应为同一个种个体发育的不同阶段,然而其观点未有实例支撑。本文同意以上观点,并在研究过程中于同一块群体标本发现了上述所描述的个体,佐证了这一观点。

Mu An-Tze (1949) 所描述的 *T. hsui enormis*, 其标本仅见一不完整的冠和五节茎板,较 *T. hsui* 的不同在于腕板、间腕板的数目和排列不规则,板面外凸;近萼部的 2~3 级茎板薄,缝合线上的小孔不明显。*T. kueichouensis* Mu, 1949 及 *T. uniformis* Mu, 1949 两个种,前者仅见茎部,茎板分为三级,各级茎板相互穿插,第三级茎板很薄;后者仅见一些腕板和刺,茎板厚薄分二级,到末部各节茎板成相等,腕板的关节面具有凸起的脊,刺特别长。*T. sp.* 仅见茎部,其茎板厚度均一。本文通过大量标本观测并进行对比分析,认为 *T. hsui enormis* 个体实为 *T. hsui* 的萼部,因其缺乏腕部结构,不能明确其为个体发育的某一阶段;*T. kueichouensis* 与 *T. uniformis* 实为 *T. hsui* 个体的部分结构,前者为 *T. hsui* 茎部中段结构,而后者为 *T. hsui* 茎部靠近远端的结构,出现的腕板及刺应为少年期或成年期的冠部结构;*T. sp.* 为 *T. hsui* 远端茎部的结构。

喻美艺等(2000)所建立的 *T. guanlingensis* 个体较 *T. hsui* 模式种大,且三级腕侧分粗羽枝 22~30 个,较 *T. hsui* 的 10~20 个多,且 *T. guanlingensis* 中部生长有 2 颗刺,而 *T. hsui* 没有。王柏艳等(2002)所建立的 *T. xinpuensis* 个体较 *T. guanlingensis*、*T.*

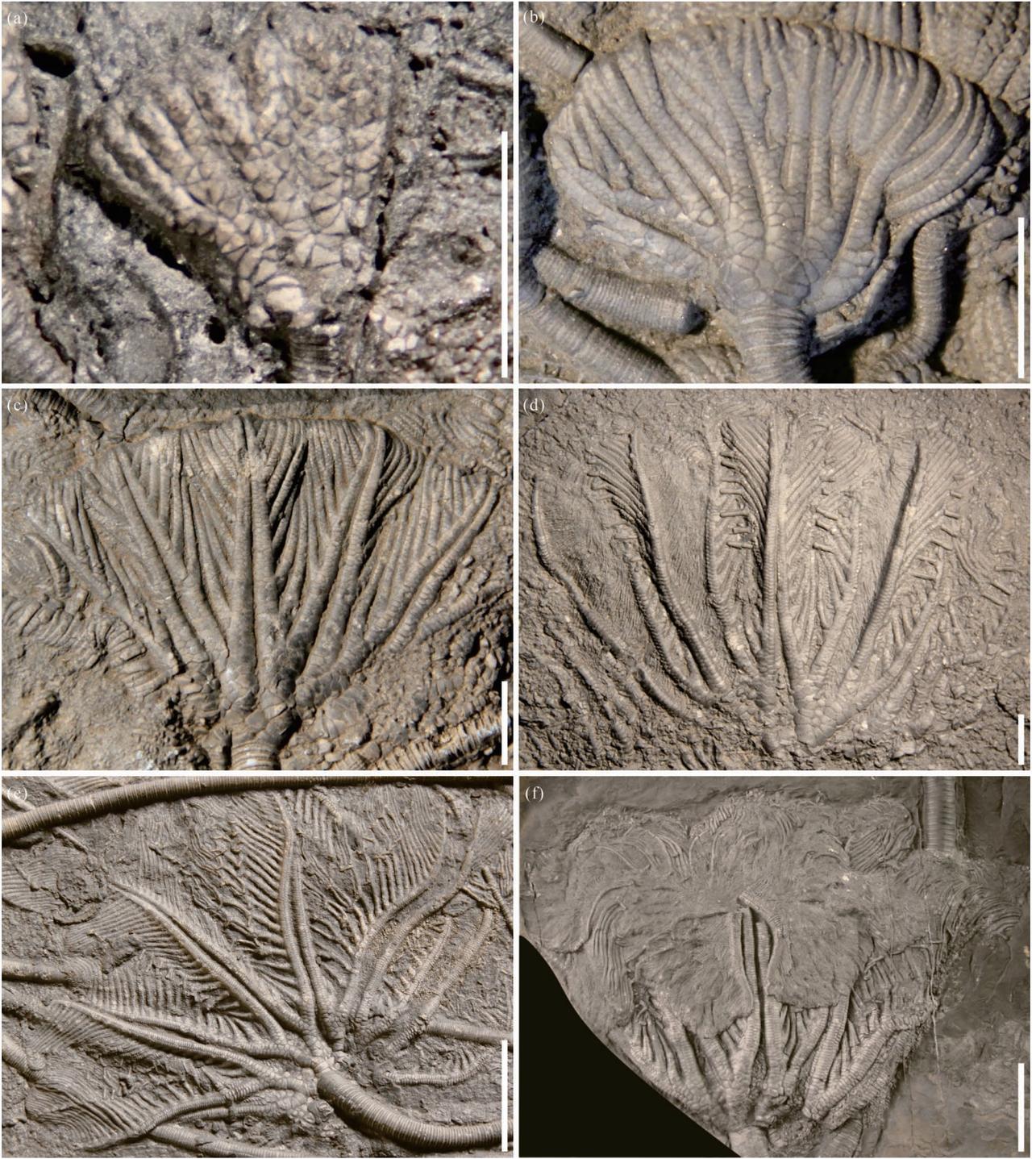


图9 *Traumatocrinus hsui* 个体发育不同时期的冠部

Fig. 9 Crowns of *Traumatocrinus hsui* at different stages of ontogeny

(a) 幼年期 I 的冠部。(b) 幼年期 II 的冠部。(c) 少年期 I 的冠部。(d) 少年期 II 的冠部。(e) 少年期 III 的冠部。(f) 成年期的冠部。

(a) 比例尺=5 mm。(b)~(d) 比例尺=10 mm。(e)~(f) 比例尺=50 mm

(a) the crown of infancy individual in stage I. (b) the crown of infancy individual in stage II. (c) the crown of the juvenile individual in stage I. (d) the crown of the juvenile individual in stage II. (e) the crown of the juvenile individual in stage III. (f) the crown of an adult individual.

(a) scale bar=5 mm. (b)~(d) scale bar=10 mm. (e)~(f) scale bar=50 mm

hsui 大,有二级腕板 100 个,粗羽枝分出于第三块腕板,每间隔 3 块腕板分出 1 个粗羽枝;而后两者具有

80 个二级腕板,第一个粗羽枝分出于第 5 块腕板上,从第 3 或第 4 个粗羽枝开始,每间隔 4 块腕板分

出1个粗羽枝;*T. xinpuensis*与*T. guanlingensis*上、下粗羽枝长度相当,羽枝分枝两次,中部有3根刺,而*T. hsui*下部粗羽枝较长,上部粗羽枝较短,均延至腕端,羽枝分枝3次,中部无刺。*T. xinpuensis*近萼部茎板厚度分为五级,组合复杂,薄茎板明显增多,而*T. hsui*和*T. guanlingensis*近萼部茎板分为四级。王柏艳等(2002)同喻美艺等(2000)都认为三级腕上侧生是粗羽枝,其实则为三级腕上生出的次一级腕(王传尚等,2003),即四级腕。王柏艳、白志强等(2002)认为*T. xinpuensis*的二级腕板有100个,可能是把三级腕板基部的腕板当作了二级腕板,故*T. xinpuensis*可能是间隔4个腕板侧分出第一个四级腕,而且实际上*T. xinpuensis*近冠部的茎板只见到分为四级的,未见到分为五级的茎板,如果去掉所描述的第5级茎板,则近冠部茎板的排列方式与*T. hsui*和*T. guanlingensis*完全相同。除去上面的这些不同,王柏艳、白志强等(2002)的所描述的*T. xinpuensis*与喻美艺等所描述的*T. guanlingensis*在个体大小及形态特征上基本相似,其较*T. hsui*的最大差异为前两者在四级腕分叉出次级腕时出现了刺状凸起,而根据本文的统计分析,随着*T. hsui*的生长发育,自四级腕分叉开始,每生长下一次级腕时,分叉处均会出现凸起,且均从最初的膨大发展到瘤状凸起后变为刺状凸起,故本文认为*T. hsui* *enormis*、*T. kueichouensis*、*T. uniformis*、*T. sp.*、*T. guanlingensis*、*T. xinpuensis*均应归为*T. hsui*,前四者由于缺乏完整冠部化石,不能明确其为哪一发育阶段,而穆恩之最初描述的*T. hsui*应为少年期个体的形态,*T. guanlingensis*、*T. xinpuensis*应为*T. hsui*成年期个体的形态。

基于上述内容,笔者等将*T. hsui*的种征厘定如下:冠部较大,上宽下窄,呈百合花状。萼部较小,碗状,萼高占高的二分之一到五分之一不等,由5个不明显的内底板,5个底板,5个幅板,10个(5列)一级(原始)腕板,80个(10列)二级(次生)腕板及若干间腕板组成,无肛板。萼盖由无数骨板形成,具腹囊,口在萼盖之下。每个二级腕下部三个腕板单列,上部五个腕板交错双列。三级腕20个,腕板交错双列,每节三级腕板向口一侧侧生出一羽枝,其骨板单列;同一二级腕上相邻两个三级腕之间由若干间腕板相连,顶端分离。同源一对三级腕交错侧分出四级腕,四级腕骨板交错双列,远萼部四级腕的长度小于近萼部的。四级腕先侧分一侧于三级腕第四至六对腕板处生长出第一个四级腕,后侧分一侧于三级

腕第十二至十四对腕板处生长出第一个四级腕,每隔四到六对腕板生长出下一四级腕,分叉处腕板略有膨大,每个三级腕侧分四级腕可达30个。四级腕先侧分一侧从第四个四级腕开始分枝出五级腕,后侧分一侧从第三个四级腕开始分枝,分叉处出现膨大或是具有瘤状或刺状凸起,刺状凸起可达二十多毫米。腕可分枝至八级,腕板关节处有不显著的小孔。茎圆,无蔓枝,具根;茎中孔小而圆,近端处茎板厚薄不一,茎板最高分为四级,以1,4,3,4,2,4,3,4,1的方式排列,茎板节面呈放射状沟脊,存在分枝现象,向下茎板级数减少,以1,3,2,3,1的方式排列,再乡下为1,2,1的方式排列。远端茎板厚薄均一,节面沟间脊由许多规则的人字形突起构成。

4 结论

笔者等通过形态观察和形态定量分析两种方法对*T. hsui*个体发育的进行了研究,得出以下两点认识:

(1)*Traumatocrinus hsui*的个体发育阶段具有异速生长特征,综合其他特征可以将其个体发育划分为幼年期(I、II)、少年期(I、II、III)、成年期。

①幼年期:个体较小,幼年期I:冠高小于7 mm,萼高占冠高的三分之二,腕分枝至3级,近萼部茎板最高分为2级;幼年期II:冠高7~26 mm之间,萼高占冠高的二分之一,腕分枝至4级,近萼部茎板最高分为3级。

②少年期:个体中等,少年期I:冠高26~40 mm,萼高占冠高的三分之一,腕分枝至5级,有1排瘤状或刺状凸起,近萼部茎板最高分为4级;少年期II:冠高40~80 mm,萼高占冠高的四分之一,腕分枝至6级,有2排瘤状或刺状凸起,近萼部茎板最高分为4级;少年期III:冠高80~130 mm,萼高占冠高的五分之一,腕分枝至7级,有3排瘤状或刺状凸起,近萼部茎板最高为4级。

③成年期:个体较大,冠高大于130 mm,萼高占冠高的五分之一,腕分枝至8级,有4排瘤状或刺状凸起,近萼部茎板最高为4级。

(2)基于大量实物标本证据及实测数据分析,本文认为*Traumatocrinus hsui enormis* Mu, 1949、*Traumatocrinus kueichouensis* Mu, 1949、*Traumatocrinus uniformis* Mu, 1949、*Traumatocrinus sp.* Mu, 1949、*Traumatocrinus guanlingensis* Yu et al., 2000和*Traumatocrinus xinpuensis* Wang et al., 2002均应归为*Traumatocrinus hsui*。其中

Traumatocrinus hsui Mu, 1949 的模式标本应为该种少年期个体的形态, *T. guanlingensis* 和 *T. xinpuensis* 为 *T. hsui* 成年期个体的形态。

致谢: 本文的研究标本由贵州省地质博物馆提供。论文成文过程中得到贵州大学陈争鹏博士、李纪博士的指导, 在此一并表示衷心感谢。

参 考 文 献 / References

(The literature whose publishing year followed by a “&” is in Chinese with English abstract; The literature whose publishing year followed by a “#” is in Chinese without English abstract)

- 穆恩之. 1948. 中国之海百合化石. 地质论评, 13(Z1): 55~66.
- 汪啸风, 陈孝红, 王传尚, 陈立德, 孟繁松, 张振来. 2001. 关岭生物群的特征和科学意义. 中国地质, 28(2): 5.
- 汪啸风, 陈孝红, 陈立德, 徐光洪, 王传尚, 程龙. 2003a. 关岭生物群——世界上罕见的化石库. 中国地质, 30(1): 16.
- 汪啸风, 陈孝红, 陈立德, 王传尚. 2003b. 贵州关岭生物群研究的进展和存在问题(代序). 地质通报, 22(4): 7.
- 汪啸风, Hagdorn H, 王传尚. 2006. 关于创口海百合 (*Traumatocrinus*) 的分类, 分布及古生态. 地学前缘, 13(6): 10.
- 汪啸风, 陈孝红, 程龙, 王传尚, Bachmann G H, Sander M, Hagdorn H. 2009. 关岭及相关生物群沉积与生态环境的探讨. 古生物学报, 48(03): 509~526.
- 王柏艳, 白志强, 郝维成, 孙元林, 江大勇. 2002. 贵州上三叠统瓦窑组海百合化石群中的一种. 现代地质, 016(003): 231~236.
- 王传尚, 汪啸风, 陈孝红, 陈立德. 2003. 贵州关岭生物群海百合 *Traumatocrinus* 的再研究. 地质通报, 22(4): 6.
- 王传尚, 陈孝红, 汪啸风, 程龙. 2011. 贵州关岭创孔海百合新材料的发现. 中国地质, 38(1): 5.
- 王雪, 孙作玉, 鲁昊, 周敏, 季承, 江大勇. 2018. 关岭生物群遗产价值分析. 遗产与保护研究, 3(4): 6.
- 王砚耕, 王立亭, 王尚彦. 2000. 试论关岭动物群及其科学意义. 贵州地质, 17(3): 145~151.
- 向廷杰, 熊康宁, 肖时珍, 袁周伟. 2018. 贵州三叠纪海生爬行动物群的世界遗产价值. 四川师范大学学报(自然科学版), 41(03): 399~409.
- 谢韬, 刘石磊, 黄金元, 文芝, 楼雄英, 胡智丹, 周长勇. 2019. 贵州兴义烂滩剖面中—上三叠统之交鱼类微体化石和牙形石生物地层. 地质论评, 65(03): 703~712.
- 许德佑, 陈康. 1944. 贵州西南部之三叠纪. 地质论评, 8(Z1): 157~158.
- 喻姜艺, 罗永明. 2000. 贵州关岭动物群中的海百合. 贵州地质, 17(1): 40~45.
- 曾建理, 张廷山, 杨巍, 马知恒, 李世鑫, 张喜. 2022. 卡尼期湿润幕: 气候—环境变化与海洋生态效应研究新进展. 地质学报, 96(3): 729~743.
- 张再天, 孙亚东, 赖旭龙. 2018. 西南地区晚三叠世卡尼期牙形石研究进展. 地球科学, 43(11): 3955~3975.
- Blackstone N W. 1987. Allometry and Relative Growth: Pattern and Process in Evolutionary Studies. Systematic Zoology, (1): 76.
- Dittmar A. 1866. Zur Fauna der Hallstätter Kalke. Geognostisch Paläontologische Beiträge 2, 321~397.
- Hagdorn H. 1995. Triassic crinoids. Zentralblatt für Geologie und

Paläontologie, Teil I, (1): 1~22.

- Hagdorn H, Wang Xiaofeng. 2015. The pseudoplanktonic crinoid *Traumatocrinus* from the Late Triassic of Southwest China——Morphology, ontogeny and taphonomy. Palaeoworld, 24(4): 479~496.
- Hess H, Ausich W I, Brett C E, Simms M J. 1999. Fossil crinoids. Cambridge University Press: 11~15.
- Mu An-Tze. 1948#. Crinoid fossils from China. Geological Review, 13(Z1): 55~66.
- Mu An-Tze. 1949. On the discovery of the crown of *Traumatocrinus*. Bulletin of the Geological Society of China, 29(1~4): 85~92.
- Wang Baiyan, Bai Zhiqiang, Hao Weicheng, Sun Yuanlin, Jiang Dayong. 2002&. A new crinoid species from the Wayao Formation of the Late Triassic in Guizhou Province. Geoscience, 16(3): 231~236.
- Wang Chuanshang, Wang Xiaofeng, Chen Xiaohong, Chen Lide. 2003&. Restudy of the crinoids *Traumatocrinus* of the Guanling biota, Guizhou. Geological Bulletin of China, 22(4): 6.
- Wang Chuanshang, Chen Xiaohong, Wang Xiaofeng, Cheng Long. 2011&. The new material of *Traumatocrinus* (Crinoid found in Guanling area, Guizhou Province). Geology in China, 38(2): 20~24.
- Wang Chuanshang, Chen Xiaohong, Wang Xiaofeng, Cheng Long. 2011. Ontogeny of the *Traumatocrinus hsui*. Acta Geologica Sinica, (3): 544~548.
- Wang Xiaofeng, Chen Xiaohong, Wang Chuanshang, Chen Lide, Meng Fansong, Zhang Zhenlai. 2001#. Characteristics and scientific significance of Guanling biota. Chinese Geology, 28(2): 5.
- Wang Xiaofeng, Chen Xiaohong, Chen Lide, Xu Guanghong, Wang Chuanshang, Cheng Long. 2003a&. The Guanling biota — a unique “Fossil lagerstätte” in the world. Geology in China, 30(1): 20~35.
- Wang Xiaofeng, Chen Xiaohong, Chen Lide, Wang Chuanshang, 2003b&. Study of the Guanling biota in Guizhou: progress and problems. Geological Bulletin of China, 22(4): 221~227.
- Wang Xiaofeng, Hagdorn H, Wang Chuanshang. 2006&. Taxonomy, distribution and lifestyle of crinoid *Traumatocrinus*. Earth Science Frontiers, 13(6): 247~256.
- Wang Xiaofeng, Chen Xiaohong, Cheng Long, Wang Chuanshang, Bachmann G H, Sander M, Hagdorn H. 2009&. Sedimentary and palaeoecological environments of the Guanling and related biotas. Acta Palaeontologica Sinica, 48(03): 509~526.
- Wang Yangeng, Wang Liting, Wang Shangyan. 2000&. Discussion on Guanling Fauna Fossils and Their Significance in Guizhou, China. Guizhou Geology, 17(3): 145~151.
- Wang Xue, Sun Zuoyu, Lu Hao, Zhou Min, Ji Cheng, Jiang Dayong. 2018&. Heritage Value Analysis of Guanling Biota. Research on Heritages and Preservation, 3(4): 6.
- Xiang Tingjie, Xiong Kangning, Xiao Shizhen, Yuan Zhouwei. 2018&. World Heritage Values of the Guizhou Triassic Marine Reptile Fauna. Journal of Sichuan Normal University (Natural Science), 41(03): 399~409.
- Xie Tao, Liu Shilei, Huang Jinyuan, Wen Wen, Lou Xiongying, Hu Zhidan, Zhou Changyong. 2019&. Fish microremains and conodont biostratigraphy across the Middle—Upper Triassic boundary at the Lantan section, Xingyi area, Guizhou Province. Geological Review, 65(03): 703~712.
- Xu Deyou, Chen Kang. 1944#. Triassic in southwestern Guizhou.

Geological Review, 8(Z1): 157~158.

Yu Youyi, Luo Yongming, Yin Gongzheng. 2000&. Crinoid from Guanling Fauna in Guizhou. Guizhou Geology 17 (1): 40~45.
Zeng Jianli, Zhang Tingshan, Yang Wei, Ma Zhiheng, Li Shixin, Zhang Xi. 2022&. Carnian Pluvial Episode: advances in climate—

environment change and marine ecological effects. Acta Geologica Sinica, 96(3): 729~743.

Zhang Zaitian, Sun Yadong, Lai Xulong. 2018&. Progresses on Carnian (Late Triassic) Conodont Study in Southwest China. Earth Science, 43(11): 3955~3975.

Quantitative morphological analysis and ontogeny of *Traumatocrinus hsui*

YU Yinyin¹⁾, HE Xiao²⁾, QIN Yanjiao²⁾, Shi Zhenhua³⁾, RAN Weiyu^{1,3)},
Li Bingxia²⁾, LUO Yongming²⁾, YU Meiyi^{1,2)}

1) College of Resources and Environment Engineering, Guizhou University, Guiyang, 550025;

2) Geological Museum of Guizhou, Guiyang, 550081;

3) Guizhou Geological Survey, Guiyang, 550005

Objectives: *Traumatocrinus hsui* is an indispensable part of Guanling Biota. *Traumatocrinus hsui* with various sizes from the black—dark gray argillaceous limestone of the Wayao Member of the Upper Triassic Falang Formation in Guanling County (South China, Guizhou Province) were discovered, indicating changes of characters in *Traumatocrinus hsui* from different periods.

Methods: Morphological observation and quantitative morphological analysis were conducted in the ontogeny of *Traumatocrinus hsui*. Different forms of *Traumatocrinus hsui* were observed and compared in morphological observation, and traditional morphometry was performed in quantitative morphological analysis, in which scatterplot linear regression analysis was principally applied.

Results: With crown height increasing, the ratio of cup height to crown height continuously decreased and finally stabilized. Each third-grade arm branches into about 30 fourth-grade arms, some of which even branch to eighth-grade arms. The proximal columns grades increasingly and 4 grades was counted at most.

Conclusions: (1) There are three ontogenetic stages during the ontogeny of *Traumatocrinus hsui* including infancy, juvenile, and adult. Infancy can be divided into two stages: I and II and juvenile can be divided into three stages: I, II, and III. (2) *Traumatocrinus hsui enormis* Mu, 1949, *Traumatocrinus kueichouensis* Mu, 1949, *Traumatocrinus uniformis* Mu, 1949, *Traumatocrinus* sp. Mu, 1949, *Traumatocrinus guanlingensis* Yu et al., 2000 and *Traumatocrinus xinpuensis* Wang et al., 2002 all should be treated as synonyms for *Traumatocrinus hsui* Mu, 1949.

Keywords: *Traumatocrinus hsui*; quantitative analysis; ontogeny; Triassic

Acknowledgements: This research is supported by the Guizhou science and technology planning project (No. [2020]4Y033、No. [2022]257). Thanks for the help of Guizhou Geological Museum and all the reviewers for their constructive comments on this research.

First author: YU Yinyin, female, born in 1996, master degree, is mainly engaged in paleontology and stratigraphy; Email: yuyinyin96@163.com

Corresponding author: YU Meiyi, former named YU Youyi, male, born in 1964, associated professor, is mainly engaged in regional investigation and paleontological research; Email: yuyouyi@163.com

Manuscript received on: 2022-03-05; Accepted on: 2022-05-18; Network published on: 2022-06-20

Doi: 10. 16509/j. georeview. 2022. 06. 061

Edited by: LIU Zhiqiang

