

四川自贡大山铺的劳氏灵龙

彭光照

(自贡恐龙博物馆)

关键词 四川自贡大山铺 中侏罗世 鸟脚类

内 容 提 要

本文对四川自贡大山铺的劳氏灵龙 (*Agilisaurus louderbacki*) 材料作了系统描述,并讨论了它的系统位置及与其它相关属种的关系。经比较: *Yandusaurus multident* 应转归灵龙属中,成为灵龙的另一个种——多齿灵龙 (*Agilisaurus multident*); *Xiaosaurus dashanpensis* 可作为独立的属种。

自贡大山铺恐龙化石坑是一个著名的化石产地。1983年董枝明、唐治路研究了采自该地点的鸟脚类两个体的部分化石骨骼,定名为大山铺晓龙 (*Xiaosaurus dashanpensis*)。随后,何信禄、蔡开基(1983,1984)记述了该地点的另两具较好的鸟脚类骨架,并定名为多齿盐都龙 (*Yandusaurus multident*)。

1984年在自贡恐龙博物馆基建施工中采得一具近于完整的骨架。笔者(1990)对其作了简要记述,并命名为劳氏灵龙 (*Agilisaurus louderbacki*)。因这具骨架是目前中国乃至世界上发现的最完整的小型鸟脚类材料之一,它对于小型鸟脚类的进化关系、地理分布及形态功能分析诸方面的探讨具有十分重要的意义,所以有必要对这一材料作系统描述和深入研究。

一、化 石 描 述

鸟臀目 *Ornithischia* Seeley, 1888

鸟脚亚目 *Ornithopoda* Marsh, 1871

法布劳龙科 *Fabrosauridae* Galton, 1972

灵龙属 *Agilisaurus* Peng, 1990

劳氏灵龙 *Agilisaurus louderbacki* Peng, 1990

(图1—6;图版I—III)

特征 头骨短而高。顶骨中部显著收缩。鼻骨长,中央缝合处纵凹。前上颌骨后突不与泪骨接触。上颌骨和齿骨上颊肌凹明显。眼前孔位置靠上,眼眶位于头侧后半部。眼睑骨发育,后端贴于眶后骨外侧,将眼眶分隔成上下两个开孔。方骨粗壮,下颌关节头横向膨大。下颌冠状突高,关节窝位置低,无下颌孔。

齿式为 $\frac{P_{mx5} + M_{x14}}{D_{20}}$ 。前上颌齿与前三个齿骨齿相咬合,齿冠向后弯曲,呈犬牙

状。上颌齿和其余齿骨齿冠三角形或菱形。

颈椎 9 个,背椎 15 个,荐椎 5 个,尾椎 44 个。颈部和躯干部短,而尾部长,占身体总长的一半多。骨化腱限于背部和荐部。肩胛骨短于肱骨。肠骨长。后耻骨长,棒状。坐骨突位于坐骨近端 $1/3$ 处。股骨小转节低于大转节,并以一深的裂隙与大转节分开,下垂式的第四转节外侧骨干上有一滋养小孔。胫骨长于股骨,第 III 跖骨长于股骨的 $1/2$ 。趾式为 2—3—4—5—0,末端均为爪趾。

标本 原型标本 ZDM 6011 (自贡恐龙博物馆标本登记号),一具近于完整的骨架,仅缺部分左前肢和左后肢。

产地和层位 四川自贡大山铺;下沙溪庙组,中侏罗世。

描述 头骨:短而高,侧视呈钝角三角形,顶视呈楔形。枕部宽,因受挤压略向前倾斜。

上枕骨菱形,高略大于宽,位于枕区中央,构成枕骨大孔的背缘。中央有一鼻形纵嵴,附着颈部韧带。外枕骨位于枕骨大孔两侧,内侧厚,腹部与基枕骨愈合构成枕髁,外侧面可见两小孔,前小孔为副神经孔(XI),后小孔为舌下神经孔(XII)。外枕骨外侧薄,向下伸展成角状的副枕突(Paroccipital process)。基枕骨构成枕髁的大部分。因枕髁断在颈椎上,其形状不清楚。由枕髁基部向前有一中央腹嵴,两侧为扇形微凹面,前缘与基蝶骨嵴状缝合。

基蝶骨位于基枕骨之前,前部中央纵凹,两侧隆起成圆滑的纵嵴,前端基翼骨突(Basipterygoid process)不发育。副蝶骨起自基蝶骨前端,因被左侧舌骨盖住,仅见后端部分,呈扁棍状。

侧蝶骨向外侧凸,构成脑颅的侧壁,背缘与额骨和眶后骨相接。前耳骨窄长形,垂直延伸于侧蝶骨和顶骨之间,后缘被顶骨叠盖。未见后耳骨。

翼骨薄板状,形态不规则。后侧翼状突长,向后外侧斜伸,与方骨的内侧骨板叠合。前突则小,向前伸,盖在外翼骨腹面上。外翼骨位于翼骨前外侧,弯曲并强烈扭曲,外上部与颧骨相接。右侧翼骨和外翼骨之前有一三角形骨板,为腭骨,因受挤压,与上颌骨的关系不详。

顶骨短,中央以矢状嵴缝合,前缘与额骨的缝合线呈阔“V”字形,中央无中突。顶骨中部收缩比 *Agilisaurus multident* (*Yandusaurus multident*) He et Cai, (1983) 者显著,形成脑颅的后上壁。后部加宽,向上弯折成上颞孔的后壁,两侧与鳞骨相接。额骨较宽大,长度约占头骨的 $1/3$ 。中央缝合线直,侧缘尖,呈弧形弯曲,构成眼眶上缘。眶缘部上面可见明显的眼肌(M. ocularis)痕。前额骨牛轭状,中央部分厚,周缘薄,叠盖在额骨前外侧和鼻骨后外侧上。鼻骨三角形,中央缝合处纵凹,前部深,后部变浅,呈菱形(图 1-B)。凹的两侧缓凸,但外侧缘不下弯。

前上颌骨吻部短而尖,表面粗糙,中央缝合嵴两侧有一浅沟,很可能象 *Hypsilophodon* 一样,为小的角质喙所附。前上升支楔入鼻骨之间,将左右鼻孔分隔开。后突发育,但不与泪骨接触。上颌骨三角形,主体部分高,中央纵向分布一列滋养小孔。此列小孔下部凹(图 1-A),供颊肌(M. buccinatoris)附着。上颌骨上升支牛轭状,与主体部分之间有一纵向凹痕,可能为头侧血管的痕迹。上颌骨前内侧向后突出一骨板,后缘与泪骨的内侧骨板斜向缝合,并一起将眼前孔封闭,只在前、后下角留有两小的内部开孔。泪骨小,棒

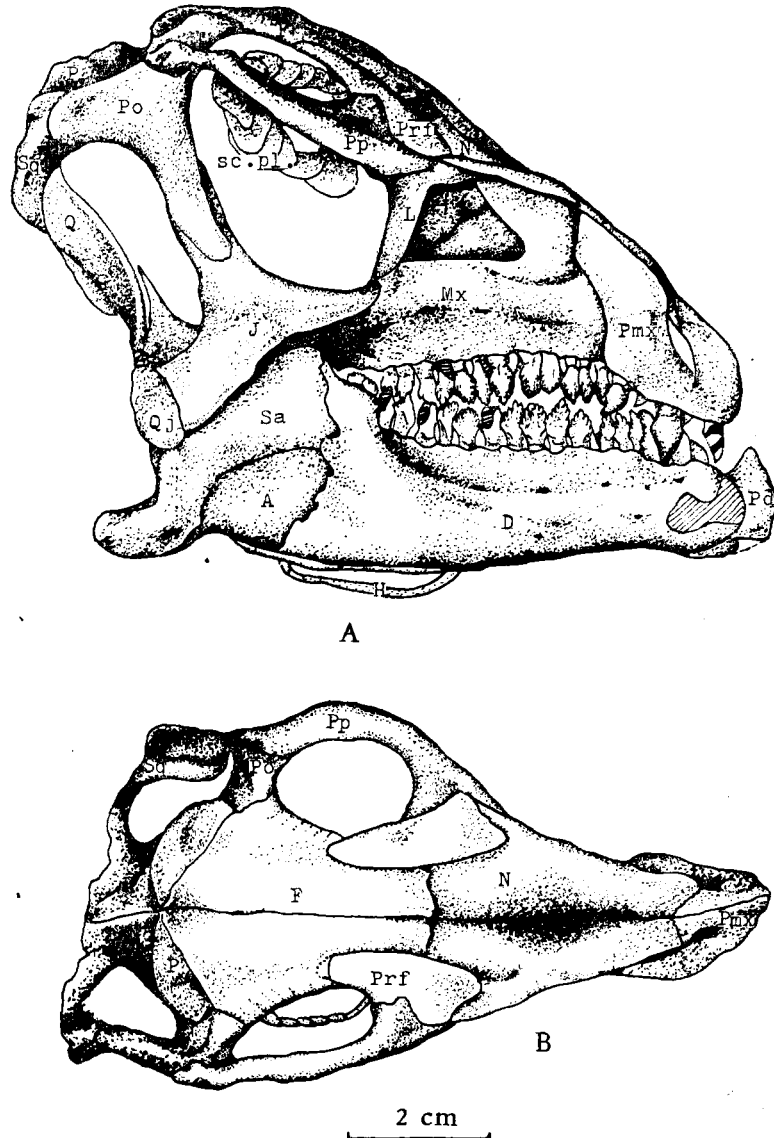


图1 劳氏灵龙 A. 头骨和下颌骨侧视；B. 头骨顶视

Fig. 1 *Agilisaurus louderbacki* A. right view of the skull and mandible;
B. dorsal view of the skull

状，介于眼孔与眼前孔之间，上部后侧可见一小的泪骨孔。泪骨上部向前弯折并收缩变尖，与鼻骨和前额骨接触。

眶后骨三射状，上升突粗短，向内侧弯曲，远端增宽与额骨和顶骨接合。后突短而侧扁，与鳞骨前突叠合而成上颞棒（Upper temporal bar）。腹突长，向前下方斜伸，下部叠盖在颧骨上升突上，将眼眶与侧颞孔分开。颧骨也呈三射状，前突向上前方斜伸，并渐收缩，下缘与上颌骨斜向缝合。上升突略向后倾斜，上部被眶后骨腹突叠盖。后突侧扁，薄板状，向下后方伸，后部盖在方颧骨上。方颧骨水滴状，位于头后下侧颧骨后突与方骨之间，

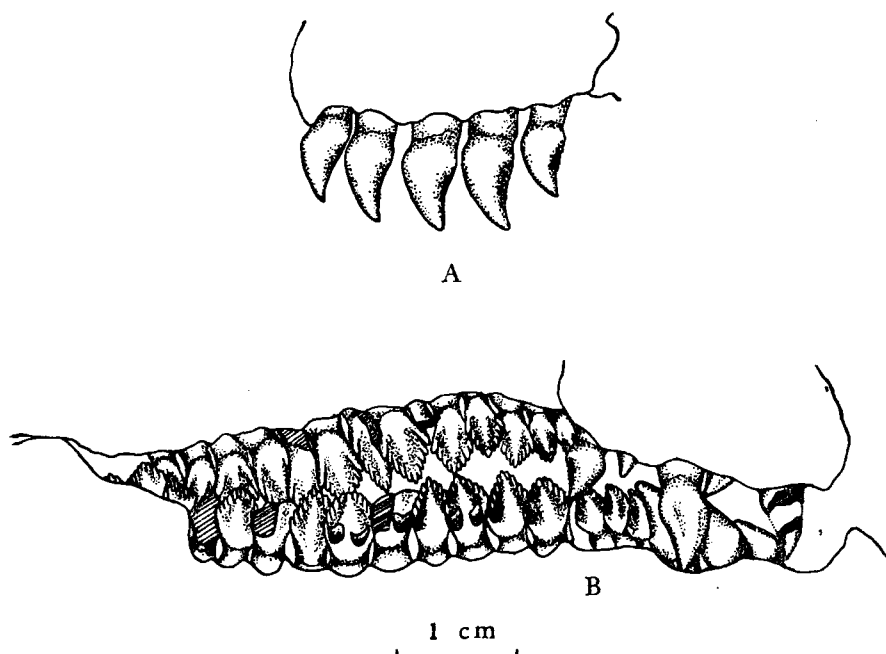


图2 劳氏灵龙齿列外侧视 A. 左前上颌齿; B. 右齿列

Fig. 2 Lateral view of the dentitions of *Agilisaurus louderbacki* A. left premaxillary teeth; B. right dentitions

其上无孔,与 *Hypsilophodon* 者不同。后缘上部被方骨叠盖,而下部则叠盖在方骨上。

方骨近垂向延伸,上部一关节头,插入由鳞骨和外枕骨构成的关节凹中。骨干扭曲约 90° ,下端横向扩大成下颌关节头。方骨内侧有向前内方突出的骨板,内缘与翼骨的翼状突叠合,构成侧颞孔的后内壁。鳞骨为头后背角一对小的骨块,前突侧扁,向前平伸,与眶后骨后突叠合。后突向下弯折并扭曲近 90° ,端面三角形,与外枕骨侧缘形成方骨关节凹。

头骨上有五对大孔和一枕骨大孔。外鼻孔小,扁椭圆形,靠近头骨吻端。眼前孔四边形,位置较高,下缘高于眼眶下缘,此特征区别于其它属类。眼眶大(表1),位于头侧后半部,被横跨背部的眼睑骨分隔成上下两个开孔。上眶孔小,椭圆形,背位;下眶孔较大,四边形的,侧位。上颞孔大,近三角形,位于头顶后部。侧颞孔位于头侧眼孔之后,垂向拉长,上宽下窄。枕骨大孔近圆形,由基枕骨、外枕骨和上枕骨围成。

下颌骨:整个下颌略呈“S”形弯曲,冠状突高,关节窝位置低,无下颌孔。前齿骨端部稍损坏,有一锥形腹突贴于齿骨联合部下面,两侧突贴于齿骨前侧面,上面有一向上的锥状突,可能为角质喙所附。齿骨长而厚实,前低后高,外侧面略凸,但齿槽部略凹,为颊肌附着。齿骨内侧面平,近下缘有一纵沟,从齿骨联合处开始向后水平延伸,后部被夹板骨盖住,为麦克氏沟 (Mechelian canal)。近齿缘也有一纵向浅沟,为牙槽沟,替换齿即从此沟中的与牙齿对应的小孔中萌出。夹板骨薄片状,贴于下颌内侧,下缘部分包绕下颌腹缘。隅骨前高后低,三角形,外侧面微凸。上隅骨呈“S”形,外侧凸,内侧凹,构成下颌收肌窝的侧壁。其上缘厚实,前端突出成高的冠状突 (Coronoid eminence),后部延长成指状突。前关节骨贴于隅骨内侧,背缘向内凸出成弧形嵴,构成下颌收肌窝的下界。关节骨

表 1 劳氏灵龙头骨和下颌骨测量 (单位: 毫米)

Table 1 Measurements of the skull and mandible of *Agilisaurus louderbacki* (in mm)

测 量 要 素	测量数据	测 量 要 素	测量数据
头骨最大长度	111.0	眼眶最大直径	40.5
头骨最大高度	65.0	眼眶最小直径	25.5
头顶最大宽度	52.5	上颞孔纵长	17.1
枕部宽度	50.8	上颞孔横宽	17.2
额骨长度	39.0	侧颞孔高	31.6
鼻骨长度	48.8	侧颞孔最大宽度	10.4
上颌骨高度	14.0	枕骨大孔直径	12.5
眼前孔底边长	17.5	下颌长度	98.7+
眼前孔高	11.2	下颌最大高度(冠状突处)	28.0

椭圆形,背内面凹,略向内倾斜,形成关节窝。

牙齿: 齿式为 $\frac{P_{mx}5 + M_{x14}}{D20}$ 。前上颌齿齿冠略侧扁,向后弯曲,呈犬牙状(图 2-A),边缘锯齿不发育,仅后两齿前后缘有许多小突起。前上颌齿与上颌齿之间连续,无明显的齿隙 (Diastema)。颊齿排列紧密,前后相互稍叠覆。齿冠三角形或菱形,高度明显大于宽度,与 *Fabrosaurus* 者一样,内外侧釉质层薄而均匀。齿尖通常由三个小锯齿组成,位于齿冠顶端正中央,因而由 4—5 个无钩的边缘锯齿构成的前后缘基本对称,锉磨面仅见于后部个别牙齿上,无齿环 (Cingula)。上颌齿具不太明显的侧嵴。前三齿骨齿与前上颌齿相似,并与之咬合。其余齿骨齿则与上颌齿相似,但在齿冠基部外侧可见小而深的半圆形或新月形凹坑(图 2-B),可能为上颌齿齿尖琢磨形成。替换齿紧贴着上颌骨和齿骨内侧牙槽壁上萌出。其基本构造与使用齿相似,但边缘锯齿显得比较细长。

附属骨骼: 眼睑骨 (Palpebral) 棒状,基部显著扩宽,与额骨的接合线呈“S”形。骨干向后逐渐缩小,并向外拱,后端侧扁成菱形,贴于眶后骨外侧面上,因此将眼眶分隔成上下两个开孔。在头骨右眼眶内保存一椭圆形的巩膜环,此环由多块薄的骨片组成。由于前上部被前额骨和额骨盖住,骨片数目不能确定,估计与 *Hypsilophodon* 的相当,为 15 块左右。骨片呈椭圆形或菱形,外侧面微凹,相互呈覆瓦状排列。整个环向外凸,外缘最大直径 26.5 毫米,最小直径 18 毫米。在下颌内侧保存一对长约 45 毫米的细棒状骨骼,表面具清晰的纵纹,前端略膨大,中部弯曲,后部稍扁。这是与第一角鳃软骨有关的舌器骨化部分,即舌骨,起支持舌的作用。

脊柱和肋骨: ZDM6011 保存 73 个连续关节的脊椎。荐前部较短,尾部长,占身体一半多。

颈椎 9 个,总长约 17 厘米。左右原环椎三角形,侧扁,前后适当延长。环椎间椎体长 8 毫米,宽 14.5 毫米,前视呈亚弦月形,背面一浅而宽的凹,关节枕髁。左右神经弓三射形,未愈合,包绕枕髁侧上部。枢椎平凹型,前有一小的齿突。神经棘高,后部向两侧扩张,构成向前下方倾斜的骨板。第 3—9 颈椎后凹型,神经棘小,呈三角形。环椎的肋骨单头,长达第 3 颈椎中部。枢椎肋骨头矛状,前有一肋小头突起,为双头肋。第 3—9 颈椎近

端逐渐增宽,骨干增长,弯曲度增大,向背肋过渡。

背椎 15 个,总长约 29 厘米。椎体双平型,无腹嵴和侧凹。神经棘高,长方形。横突向两侧平伸。前部背肋较长,弯曲度较大,后部背肋逐渐缩短变直,最后两背肋为单头肋。

荐椎 5 个不同程度地愈合。椎体两端明显膨大,宽度大于高度,无腹嵴和侧凹。神经棘较低,宽而厚实,横突基部膨大,与前关节突侧面愈合,远端与荐肋愈合。前两荐肋较细,向前下方斜伸,远端游离不与肠骨接触,说明前两荐椎源于背部,为背荐椎。后三荐肋向两侧平伸,远端膨大,与肠骨关联。

尾椎保存 44 个,总长 107 厘米。椎体双凹型,以第 20 椎体最长,为 26.7 毫米。前四个椎体腹嵴较明显,中部尾椎腹面变平,后部者中央纵凹,两侧形成圆滑的纵嵴。最后两尾椎小,侧扁,可能已为尾的末端。神经棘由前向后逐渐降低,与椎体的夹角逐渐减小,后部尾椎者基本与椎体平行。前部尾椎横突长,往后逐渐缩短,基部增宽,中部尾椎横突变成椎体侧面的纵嵴,后部尾椎此纵嵴也消失。第 1 尾椎具脉弧,且为最长者,骨干侧扁,

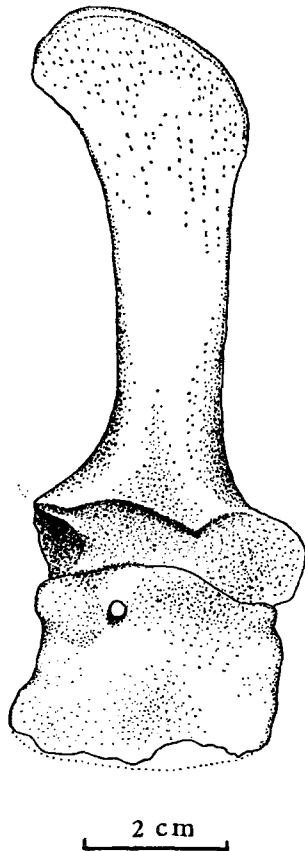


图 3 劳氏灵龙右肩胛骨和乌喙骨外侧视

Fig. 3 Lateral view of the right scapula and coracoid of *Agilisaurus louderbacki*

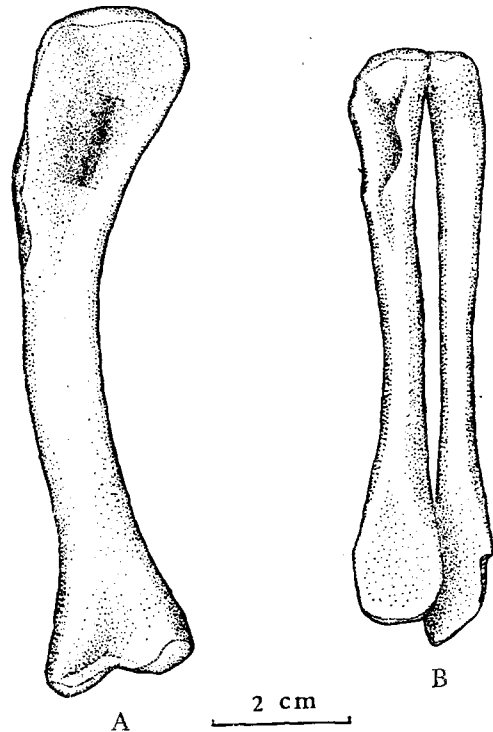


图 4 劳氏灵龙右前肢骨前视

A. 肱骨; B. 尺骨和桡骨

Fig. 4 Anterior view of the right forelimb of *Agilisaurus louderbacki* A. humerus; B. ulna and radius

略向后弯曲。往后脉弧逐渐变小,骨干变直,远端增宽变薄而成斧头状,但前后不分叉。后部尾椎无脉弧。

骨化腱: 前端开始于第 1 背椎神经棘后缘, 后达第 1 尾椎神经棘前缘, 尾部无骨化腱, 与 *Fabrosaurus* 和 *Hypsilophodon* 不同。骨化腱细棍状, 交错排列于背椎和荐椎神经棘两侧。每侧有 3—5 根骨化腱。最长的骨化腱可跨越 7 个脊椎。个别骨化腱向后分叉, 尖端指向前。

四肢骨骼: 肩带保存完好。肩胛骨短而宽, 长度仅为肱骨的 84%, 与 *A. multidentis* 者接近。骨干弯曲并略扭曲, 侧扁, 前缘直, 后缘呈弧形。骨干内侧有一纵凹。远端略扩宽, 端缘呈弧形, 供上肩胛软骨附着。近端显著增宽, 外侧面微凹, 与骨干交界处为一波状嵴(图 3)。肩臼半圆形。乌喙骨近方形, 近端缘较厚, 与肩胛骨的关节线呈“S”形, 远侧减薄。乌喙孔小, 椭圆形, 最大直径 4 毫米, 外侧距肩胛缘 6.5 毫米, 内侧 2.2 毫米。肩臼面小。

表 2 劳氏灵龙肩带和腰带骨骼测量 (单位: 毫米)

Table 2 Measurements of the pectoral and pelvic girdles of *Agilisaurus louderbacki* (in mm)

骨骼名称	测 量 要 素	左	右
肩胛骨	长 度	—	82.0
	近端最大宽度	—	38.3
	远端最大宽度	32.5	29.0
	骨干最小宽度	16.5	15.0
乌喙骨	长 度	—	33.3
	宽 度	—	33.0
肠骨	长 度	149.0+	162.0
	高 度	32.3	34.7
	前突长度	50.0+	68.0
	髌臼宽度	34.5	—
耻骨	长 度	220.0+	—
	前突长度	58.5+	—
	后突长度	150.0	—
坐骨	长 度	153.5+	164.0
	近端最大宽度	38.4	—
	远端最大宽度	15.0	14.8
	骨干最小宽度	11.0	11.5

肱骨细小, 约为股骨长的 1/2。近端略横宽, 肱骨头靠外侧, 前上肌凹较明显, 三角嵴发育, 位于骨干中线以上(图 4-A)。骨干中空, 明显弯曲。远端横宽, 前后髁间凹宽浅, 内外髁近等, 端面呈哑铃形。尺骨细小, 近端略膨大, 前凹和前嵴明显(图 4-B), 肘突不发育。骨干直, 远端宽扁。桡骨细小, 略长于尺骨, 骨干直, 远端宽扁, 末端尖。前脚骨被脊柱掩盖, 形态构造不详。

腰带和右后肢保存完整, 左后肢保存一股骨。肠骨薄板状, 外侧面微凹。髌臼面呈弧形, 侧视呈漏斗状。髌臼前内侧向下突出一骨板, 为髌臼内侧壁的骨化部分。髌臼外侧前

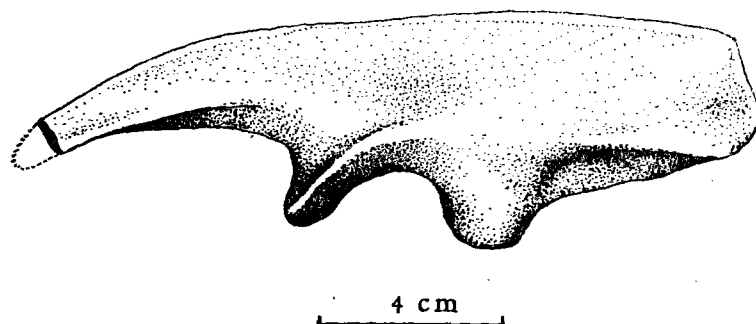


图5 劳氏灵龙左肠骨外侧视

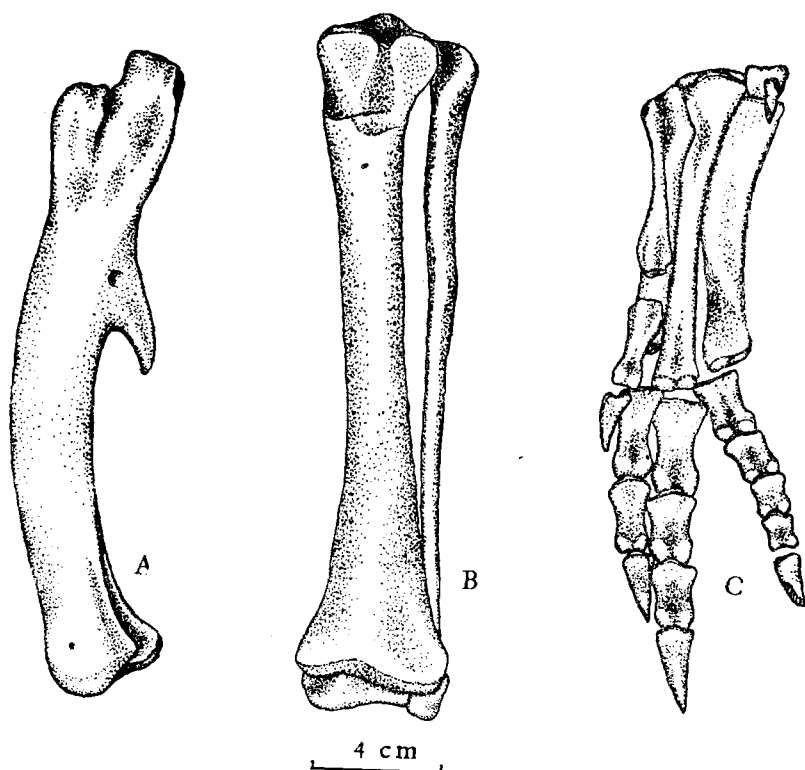
Fig. 5 Lateral view of the left ilium of *Agilisaurus louderbacki*

图6 劳氏灵龙后肢和后脚 A. 左股骨外侧视; B. 右胫骨、腓骨后视; C. 右后脚腹视
 Fig. 6 Hindlimb and pes of *Agilisaurus louderbacki* A. lateral view of the left femur;
 B. posterior view of the right tibia and fibula; C. ventral view of the right pes

上缘明显增厚,形成圆滑的上髌臼嵴 (Supra-acetabular flange) (图5)。肠骨前突窄长,向下并略向外侧弯曲,腹缘部分由后向前逐渐向内弯折,形成供耻坐股内肌 (*M. pubioischio-femoralis internus*)附着凹。肠骨后突短高,下部先向内弯折,然后向下弯折,形成明显的纵凹,为尾股短肌 (*M. caudi-femoralis brevis*) 的发源处。肠骨内侧略凸,可见三个荐肋关节面。耻骨人字形,前耻骨较 *Fabrosaurus* 者长,侧扁,略下弯。耻骨孔相对

表 3 劳氏灵龙肢骨测量 (单位: 毫米)

Table 3 Measurements of the limbs of *Agilisaurus louderbacki* (in mm)

骨骼名称	长 度	近端最大宽度	远端最大宽度	骨干最小宽度
右肱骨	97.0	21.9	22.3	11.2
右尺骨	85.0	13.2	14.0	7.4
右桡骨	87.6	7.5	11.3	5.0
左股骨	198.0	39.5	38.0	26.0
右股骨	199.0	34.5	44.6	23.0
右胫骨	207.0	35.0	47.8	18.4
右腓骨	193.0	20.5	14.2	6.0

较小,三角形。后耻骨细长且直,棒状,沿坐骨腹侧向后伸至坐骨后端。坐骨长而扁,近端宽,耻骨关节突较肠骨关节突宽大。坐骨突 (Obturator process) 小,位于坐骨近端 1/3 处之腹侧。骨干略弯曲并扭曲,中部有一圆滑的背脊,内侧有一纵凹,远端宽扁。

股骨粗壮。股骨头大,与骨干近垂直,与大转节之间有一不太明显的收缩颈。大转节高,与股骨头齐平,外侧面凹凸不平。小转节位于前侧,为一耳状突,较大转节低,并以深的裂隙与大转节分开。第四转节发育,为典型的下垂式,位于股骨后内侧,指数为 0.43。骨干扭曲,显著前弯,断面呈亚圆形,外侧第四转节处有一椭圆形小孔,为营养血管和间充质细胞进入骨髓腔的通道(图 6-A)。这一构造在其它相关属类中未有报道。骨干内侧有一宽大的椭圆形凹面,为尾股长肌 (*M. caudi-femoralis longus*) 附着。股骨远端横宽,后

表 4 劳氏灵龙右后脚测量 (单位: 毫米)

Table 4 Measurements of the right pes of *Agilisaurus louderbacki* (in mm)

骨骼名称	长 度	近端高	近端宽	远端高	远端宽	骨干最小宽
趾骨 I	55.0	9.5	3.4	11.0	10.5	5.4
II	92.0	20.4	9.2	12.7	11.8	8.5
III	103.5	17.4	12.6	14.1	18.3	11.8
IV	88.5	13.0	17.0	15.0	14.5	11.8
V	15.8 ⁺	—	—	—	—	4.7
趾骨 I ₁	29.5	12.2	9.0	7.8	9.8	6.2
II ₁	33.1	14.3	13.6	12.2	12.5	9.6
III ₁	32.3	15.5	18.8	11.8	16.0	13.0
IV ₁	23.5	12.6	15.4	10.5	12.7	11.0
I ₂ (爪)	19.4	10.2	5.8	—	—	6.0
II ₂	23.5	13.1	13.0	8.5	11.0	9.8
III ₂	26.5	14.4	17.0	10.3	13.9	12.1
IV ₂	18.9	12.6	13.3	8.7	12.3	11.5
II ₃ (爪)	24.8	10.0	9.8	—	—	—
III ₃	22.0	11.9	14.3	8.5	12.3	10.6
IV ₃	16.2	10.9	12.0	7.6	11.0	10.8
III ₄ (爪)	29.5	9.7	10.6	—	—	—
IV ₄	13.6	9.2	9.9	6.7	9.6	9.1
IV ₅ (爪)	19.8 ⁺	8.2	8.8	—	—	—

髌间沟宽而深,无前髌间沟,内髌略小于外髌。

胫骨粗壮,长且直(表 3),与股骨之比为 1.04。近端膨大,端面三角形,前面凸出一大的胫骨嵴 (Cnemial crest),起固定腓骨的作用。骨干中空,骨壁较厚,断面呈圆形。远端显著横宽,前面凹,后面凸,后面中央有一隆嵴,端面三角形。腓骨细长,近端侧扁,内侧凹,扣于胫骨外髌与胫骨嵴之间。骨干直而中空,骨壁较薄,远端横扁,贴于胫骨前外侧。

距骨为一凹形骨头,扣在胫骨远端,前侧胫骨突不发育,后侧上升突较明显。跟骨为一多面体豆状骨头,上面一凹容纳腓骨,后面一凹与胫骨关节。远侧跗骨 1 纽扣状,圆形,关节于距骨和趾骨 III 之间。远侧跗骨 2 较厚实,半圆形,与跟骨和趾骨 IV 关节。

趾骨长度不等,以 Mt. III 为最长(表 4),为股骨长的 52%。Mt. I 缩小,侧扁,远端膨大,呈棒锤状。Mt. II 短于 Mt. III,近端侧扁,与 Mt. III 愈合,骨干直,远端膨大不显著。Mt. III 近端侧扁,骨干横宽,微弯曲,远端稍膨大,外侧可见一韧带窝。Mt. IV 近端横宽,骨干弯曲较明显,向远侧渐收缩,远端稍膨大。Mt. V 大大退化,细棍状,贴于远侧跗骨 2 和 Mt. IV 近端的后侧。整个趾部前面拱,后面凹,横断面呈弧形。

趾式为 2-3-4-5-0,末端均为爪趾。第 I 趾的趾骨较细长,第 II、III 趾的趾骨长而粗壮,第 IV 趾者则粗短。趾骨近端显著膨大。与趾骨关节的趾骨端面略凹,呈半圆形,其余趾骨端面中央略隆起成嵴,两侧微凹,端面呈三角形。趾骨中部收缩,远端略膨大,髌间凹明显,两侧韧带窝深。爪趾远端收缩变尖,并略向下弯曲,两侧面可见明显的纵沟,为趾端角质鞘的附着痕。

二、比较与讨论

1. 劳氏灵龙的系统位置

笔者(1990)已指出,劳氏灵龙是一原始的小型鸟脚类。在骨骼构造上,劳氏灵龙具有典型的法布劳龙类的特征:

1) 牙齿着生于上下颌骨的边缘。Galton (1972)就是以此原始特征建立了法布劳龙科。

2) 齿冠内外侧釉质层薄而均一,前后缘基本对称,锉磨面不发育,齿褶微弱发育,与 *Fabrosaurus* 者相似,而不同于 *Hypsilophodon* 者。

3) 前肢大大缩小,后肢拉长,肠骨上髁臼嵴发育,肠骨后突短肌凹明显。Santa Luca (1984)认为这些是法布劳龙类头后骨骼的重要鉴定特征。

4) 股骨小转节比大转节低,并以深的裂隙与大转节分开。这是法布劳龙类股骨区别于 *Hypsilophodon* 的唯一可靠特征 (Santa Luca, 1984)。

尽管劳氏灵龙的头骨颊肌凹较明显,齿骨较粗壮,与 *Hypsilophodon* 者相似,另外头后骨骼与棱齿龙类也有许多相似之处,但这可能是因为法布劳龙类与棱齿龙类有密切关系的缘故。因此,劳氏灵龙归于法布劳龙科中似较合理。

2. 与大山铺晓龙和多齿盐都龙的比较

劳氏灵龙与大山铺晓龙同属法布劳龙科,它们的骨骼特征很相似,如牙齿都为叶状,

内外侧釉质层薄而均匀,无锉磨面,股骨小转节耳状,比大转节低,并以深的裂隙与大转节分隔开,胫骨与股骨之比小于 1.10 等,表明两者的关系较密切。但是大山铺晓龙显得要比劳氏灵龙更原始一些。它的颊齿边缘锯齿细小,齿冠无齿褶,肱骨较直,三角嵴不发育,股骨前弯不显著,第四转节为扇状嵴突,骨干上无滋养小孔,胫骨嵴不发育,胫骨远端横宽不如近端显著,脚骨细长,与劳氏灵龙者不同。从大山铺采集到的其它零星的鸟脚类材料看,的确存在一类比劳氏灵龙原始的类型。因此,笔者认为把它们分别作为独立的属种看待是比较恰当的。

盐都龙属 (*Yandusaurus*) 是何信禄(1979)根据自贡鸿鹤坝(与大山铺的直线距离约 10 公里)发现的材料建立的,属型种为鸿鹤盐都龙 (*Y. hongheensis*)。何等(1983)在记述大山铺的两具鸟脚类骨架 (T6001, T6002) 时,认为它们与鸿鹤盐都龙在主要特征上一致,但也存在许多次要差别,因而把它们归在了盐都龙属中,定名为多齿盐都龙 (*Y. multidentis*)。但实际上,何等所罗列的多齿盐都龙与鸿鹤盐都龙的许多相似性,如颈椎椎体有发育的腹嵴,颈椎神经棘小,呈三角形,背椎椎体双平型,侧面有短的纵纹,腹面圆滑,神经棘薄板状,呈长方形等,都不是重要的鉴定特征,其中多数是小型鸟脚类的共同特征,不能作为判定亲缘关系远近的依据。通过比较不难发现它们之间存在巨大的差异。首先,虽然鸿鹤盐都龙也是小型的鸟脚类,但它的个体相对较大,据何等推测长达 3 米多,在小型鸟脚类中也算是比较大的。而多齿盐都龙则较小,仅 1 米多。尽管个体大小不能作为分类的重要依据,但这在一定程度上也能反映出不同类群间的差异。其次,鸿鹤盐都龙所保存的上颌齿齿冠外侧的釉质层比内侧厚,锉磨面和齿褶均很发育,与后期较进步的棱齿龙类相似。而多齿盐都龙的牙齿内外侧釉质层均匀,锉磨面不发育,齿褶发育微弱,显示出原始的法布劳龙类的特征。再次,鸿鹤盐都龙的肱骨粗壮,骨干显著弯曲,近端极为膨大,三角嵴特别发育等,都表现出它比多齿盐都龙要进步得多。显然它们不属同一进化分支,把它们归在同一属甚至同一科中是不妥当的。鸿鹤盐都龙属棱齿龙科,而多齿盐都龙无疑是法布劳龙科的成员。

多齿盐都龙与劳氏灵龙采自同一地点、相同层位中,比较它们的骨骼特征后发现两者十分相似。在头骨方面,两者的上颌骨都很高,泪骨小,前上颌骨不与泪骨接触,眼前孔位置靠上,鼻骨中央缝合处纵凹。在牙齿上两者也极为相似,看不出有何差别。它们的颊齿数都很多,紧密排列,着生于颌骨边缘,齿冠三角形,前后缘基本对称,釉质层薄而均匀,齿褶发育微弱。在头后骨骼上,骨化腱都限于背部和荐部,尾部无骨化腱,肩胛骨短于肱骨,比率相当,后肢骨骼也几相若。它们的差别在于多齿盐都龙头骨较小,眼眶位置靠前,眼睑骨不如劳氏灵龙发育,顶骨中部收缩不那么显著,肠骨上髁臼嵴尖棱状,股骨前弯不如劳氏灵龙显著,骨干上无劳氏灵龙那样的滋养小孔。这些差异是否是个体差异还有待进一步讨论,但从上述许多相似特征看,把它们归同一属是没有问题的。因此笔者认为应将多齿盐都龙转归灵龙属中,成为灵龙的另一个种——多齿灵龙 (*Agilisaurus multidentis*)。

3. 与其它相关属种的比较

拾遗工部龙 (*Gongbusaurus shiyii*) 是董枝明、周世武、张奕宏(1983)根据采自四川荣县上沙溪庙组(晚侏罗世早期)的两枚牙齿定名的。最初被归在法布劳龙科中。董枝明

(1989)在记述新疆准噶尔盆地克拉美丽地区石树沟组(晚侏罗世)的五彩湾工部龙(*G. wucaiwanaensis*)材料时,根据其下颌骨上保存的两枚牙齿着生于齿骨内侧缘,而将工部龙纳入了棱齿龙科。但是,工部龙的颊齿与欧洲的 *Echinodon* 者很相似,尤其是新疆标本,除边缘锯齿较少,齿冠略低,齿尖稍钝外,几乎与 *Echinodon* 的完全相同。再者新疆标本保存的两枚牙齿都是替换齿,其着生位置不能代表使用齿的位置。因此,笔者认为把工部龙属仍归法布劳龙科可能更为合适。工部龙的牙齿与劳氏灵龙的也有些相似,但工部龙的前上颌齿前后缘有密集的小锯齿,颊齿中嵴特别明显,有四块小的远侧跗骨,与后者相区别。

非洲晚三叠世或早侏罗世的 *Fabrosaurus australis* 是法布劳龙科的重要代表。与劳氏灵龙比较,它的头骨显得小而低,眼前孔位置较低,眼眶较靠前,颊肌凹不明显,冠状突低,具下颌孔,有6个前上颌齿,而颊齿较稀少,肩胛骨长于肱骨,尾部骨化腱发育。显然 *Fabrosaurus australis* 要比劳氏灵龙原始得多,而且它们之间似无直接的关系。

欧洲晚侏罗世一早白垩世界线层中发现的 *Echinodon becklesii* 牙齿与劳氏灵龙有些相似,但它的齿冠中嵴和侧嵴特别发育,边缘锯齿数较多,前上颌齿与上颌齿之间存在明显的齿隙,与劳氏灵龙有显著的区别。

从目前所发现的材料看,中国的法布劳龙类相互间在骨骼特征上都有一定的相似性,表明它们具有比较密切的关系,很可能代表法布劳龙类的一个独立进化的分支。从时代和地理分布上看,这类动物随着沉积盆地的转移,有由西南向西北方向迁移扩散的趋势。

本文是在导师周明镇和董枝明两位先生指导下完成的硕士论文基础上修改而成。翟人杰先生审阅全文;张杰摄制部分图版,余勇绘制插图,谨此致谢。

(1991年6月12日收稿)

参 考 文 献

- 何信禄,1979: 四川自贡新发现的鸟脚类化石——盐都龙。国际交流地质学术论文集, (二)地层古生物, 116—123。
- 、蔡开基,1983: 四川自贡大山铺中侏罗世的鸟脚类恐龙。成都地质学院学报,增刊1, 四川自贡大山铺恐龙化石专辑, 5—14。
- 、——,1984: 四川自贡大山铺中侏罗世恐龙动物群,第一集,鸟脚类恐龙。四川科学技术出版社, 1—71。
- 杨钟健,1982: 云南禄丰一新鸟脚类。杨钟健文集, 29—35。
- 彭光照,1990: 四川自贡小型鸟脚类一新属。自贡恐龙博物馆通讯, (2), 19—27。
- 董枝明,1980: 中国的恐龙动物群及其层位。地层学杂志, 4(4), 256—263。
- ,1989: 准噶尔盆地克拉美丽地区的鸟脚类。古脊椎动物学报, 27(2), 140—146。
- 、周世武、张奕宏,1983: 四川盆地侏罗纪恐龙化石。中国古生物志,第162册,新丙种23号, 1—145。
- 、唐治路,1983: 四川自贡大山铺蜀龙动物群,简报II, 鸟脚类。古脊椎动物与古人类, 21(2), 168—172。
- Coombs, W. P., 1972: The bony eyelid of *Euoplocephalus* (Reptilia: Ornithischia). *J. Paleont.*, 46(5), 637—650.
- Galton, P. M., 1969: The pelvic musculature of the dinosaur *Hypsilophodon* (Reptilia: Ornithischia). *Postilla*, 131, 1—64.
- , 1972: Classification and evolution of ornithopod dinosaurs. *Nature*, 239(5373), 464—466.
- , 1973: The cheeks of ornithischian dinosaurs. *Lethaia*, 6(1), 67—89.
- , 1974: The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol.*, 25(1), 1—152.
- , 1978: Fabrosauridae, the basal family of ornithischian dinosaurs (Reptilia: Ornithopoda). *Palaont. Z.*, 52(1/2), 138—159.
- Gow, C. E., 1981: Taxonomy of the Fabrosauridae (Reptilia: Ornithischia) and the *Lesothosaurus* myth. *S. Afri.*

- J. Sci.*, 77(1), 43.
- Owen, R., 1861: Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formation, part V, Lacertilia. *Palaeontogr. Soc. Monograph*, 7, 31—39.
- Santa Luca, A. P., 1984: Postcranial remains of Fabrosauridae (Reptilia: Ornithischia) from the Stormberg of southern Africa. *Palaeont. Afri.*, 25, 151—180.
- Steel, R., 1969: Encyclopedia of paleoherptology, part 15, Ornithischia. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart. Portland-USA, 1—84.
- Thulborn, R. A., 1970: The skull of *Fabrosaurus australis*, a Triassic ornithischian dinosaur. *Palaeont.*, 13(3), 414—432.
- , 1971: Origins and evolution of ornithischian dinosaurs. *Nature*, 234(5324), 75—78.
- , 1972: The postcranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis*. *Palaeont.*, 15(1), 29—60.
- Zhen, S., B. Zhen, N. J. Mateer & S. G. Lucas, 1985: The Mesozoic reptiles of China. *Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala*, N. S., 11, 133—150.

JURASSIC ORNITHOPOD *AGILISAURUS LOUDERBACKI* (ORNITHOPODA: FABROSAURIDAE) FROM ZIGONG, SICHUAN, CHINA

Peng Guangzhao

(Zigong Dinosaur Museum)

Key words Zigong, Sichuan; Middle Jurassic; Ornithopod

Summary

In 1983, Dong & Tang (1983) described material of two partial skeletons of an ornithopod collected from the dinosaurian bone quarry at Dashanpu, Zigong, Sichuan Province and coined the name *Xiaosaurus dashanpensis*. After that, He & Cai (1983, 1984) described two well-preserved skeletons of another ornithopod and denominated them as *Yandusaurus multidens*.

In 1984 in the course of digging the foundation of the building of the Zigong Dinosaur Museum, a nearly complete skeleton of a small ornithopod was collected. It was briefly described by Peng (1990) and named as *Agilisaurus louderbacki*. Because this skeleton is so far among the most complete one known in China, or even in the world, it is significant in studying the evolution, paleobiogeography and functional morphology of the ornithopods, so a detailed study of it has been carried out.

Order Ornithischia Seeley, 1888

Suborder Ornithopoda Marsh, 1871

Family Fabrosauridae Galton, 1972

Genus *Agilisaurus* Peng, 1990

Agilisaurus louderbacki Peng, 1990

Etymology *Agilis*, Latin word, meaning an agile biped animal as indicated by the light

structure of the skeleton and the ratios of the limbs. The specific epithet is in honour of the late U. S. geologist Dr. George D. Louderback, the first scientist who discovered dinosaur fossils from Sichuan Basin in 1915.

Diagnosis A small cursorial ornithopod with short and deep skull. Middle part of parietal strongly contracted. Nasal long, suture part at midline concave longitudinally. Posterior process of premaxilla not contact with lacrymal. Depression marking for M. buccinatoris on maxilla and dentary marked. Antorbital vacuity highly situated; orbit posterolaterally situated. Palpebral quite well-developed. Quadrate robust, with a mandibular condyle expanded transversely. Mandible with high coronoid eminence and low positioned articular cavity, but no external fenestra.

Dental formula (Pmx5+Mx14)/D20 Premaxillary teeth and anterior three dentary teeth recurved and canine-shaped; remaining crowns of dentary teeth and those of maxillary teeth triangular to diamond shaped.

Vertebral column with 9 cervicals, 15 dorsals, 5 sacrals and 44 caudals; neck and trunk short, but tail longer than half of body length. Ossified tendons confined to trunk and hip. Scapula shorter than humerus. Ilium long. Postpubis long and rod-like; obturator process proximally placed. Lesser trochanter of femur lower than greater trochanter, and separated from the latter by a deep cleft; fourth trochanter pendent; a nutritive foramina present on shaft of femur. Tibia longer than femur. Metatarsal III longer than half of femur. Phalangeal formula: 2-3-4-5-0; digits clawed.

Material Original holotype ZDM6011, Zigong Dinosaur Museum, a nearly complete skeleton.

Locality and Horizon Dashanpu, Zigong, Sichuan Province; Lower Shaximiao Formation; Middle Jurassic.

Discussion 1. The systematic position of *A. louderbacki*

As mentioned by Peng (1990), *A. louderbacki* is a small primitive ornithopod, with typical traits of the Fabrosauridae. 1) dentition marginally positioned; 2) crowns with two uniformly enamelled surfaces each with faint vertical ridges, no well-defined occlusal wear surfaces; 3) forelimb greatly reduced, but hindlimb elongated and sturdy; ilium with well-developed lateral supra-acetabular flange and obvious brevis shelf; 4) lesser trochanter lower than greater trochanter, and separated from the latter by a deep cleft. Although some features are similar to those of *Hypsilophodon*, probably indicative of close relationship between the fabrosaurids and hypsilophodontids, it is more appropriate to refer *A. louderbacki* to the Fabrosauridae.

2. Comparison with *Xiaosaurus dashanpensis* and *Yandusaurus multidentis*

Both of *A. louderbacki* and *X. multidentis* belong to the Fabrosauridae. Some similar features easily combine them together; but in *X. dashanpensis*, tooth crowns without vertical ridges, humerus straight with undeveloped delto-pectoral crest, hindlimb elements long and slender. These show that it is a more primitive fabrosaurid than *A. louderbacki*. Other features also show that there are numerous differences between them; so they are considered as two distinct genera and species.

Y. multidentis is different from the type species *Y. hongheensis* not only in body size, but also in the skeletal features, especially in the teeth, which indicated that the former is a fabrosaurid; and the latter a hypsilophodont. It is no doubt that they are not congeneric. On the

contrary, the skeletal features of *Y. multidens* resemble those of *A. louderbacki*, with only some subtle differences. Therefore, the writer suggested that *Y. multidens* can be reallocated to *Agilisaurus*, as another species—*A. multidens*.

3. Comparison with other fabrosaurids

Gongbusaurus, represented by some fragmentary materials from Yunxian, Sichuan and Junggar Basin, Xinjiang, may be a fabrosaurid rather than a hypsilophodont according to Dong (1989). Its localities are close to that of *A. louderbacki*, and the teeth are somewhat similar to those of the latter, but in *Gongbusaurus*, posterior edge of premaxillary teeth with numerous small denticles, crowns of cheek teeth with a remarkable central vertical ridge, four small distal tarsus present. It seems that it can not be put together with *A. louderbacki*.

Fabrosaurus and *Echinodon* are the two reliable fabrosaurids, but many evidences do not support that *A. louderbacki* and these two genera have close relationships.

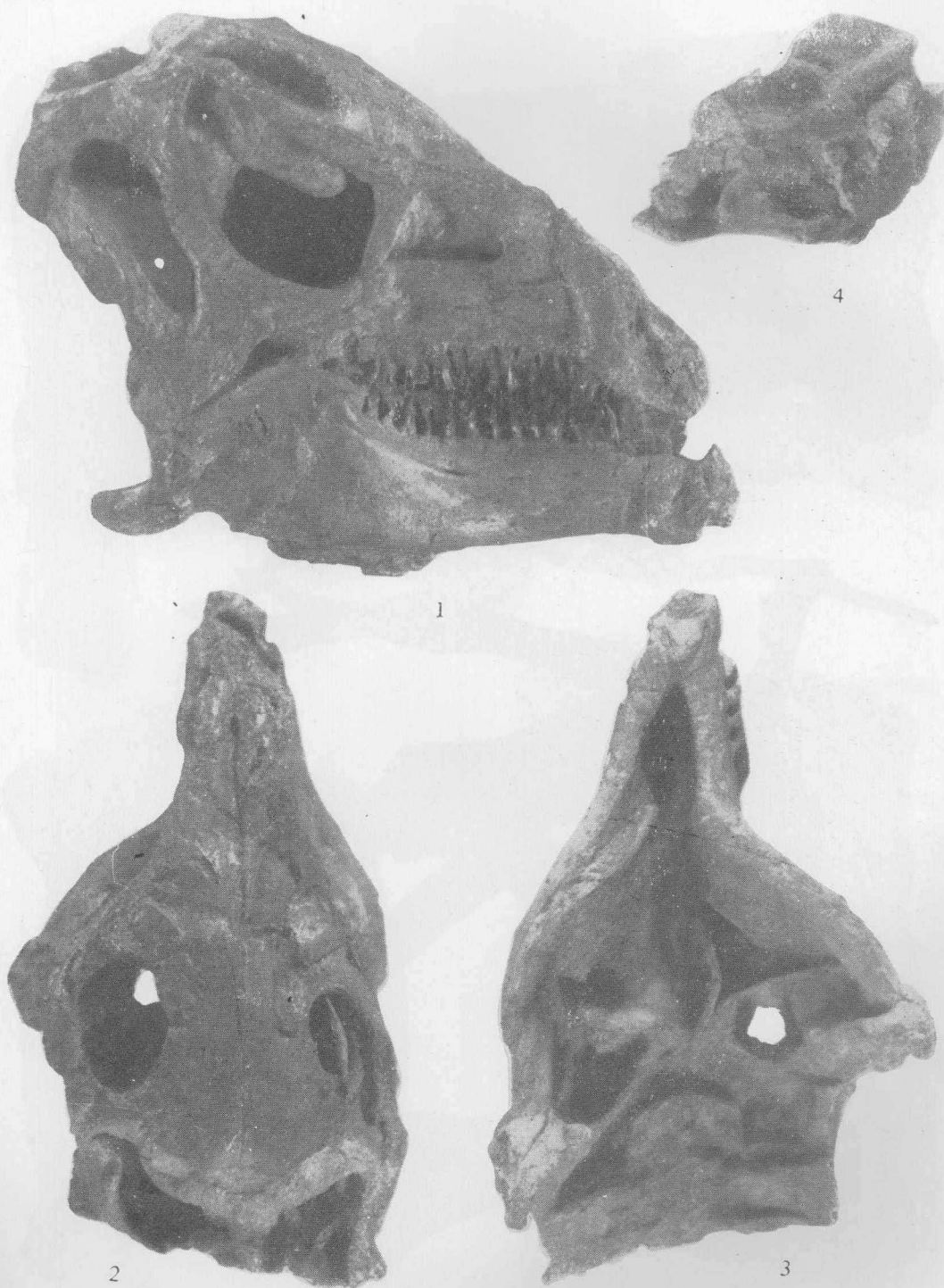
The materials of the fabrosaurids from China show that the Chinese genera have close relationships, probably represent an independent evolutionary clade of the fabrosaurids.

P.S.—The present paper is abridged from a thesis submitted to the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, the Chinese Academy of Sciences, as a partial fulfillment of the requirements of degree of the Master of Science in 1989. It was executed under the direction of my supervisors Drs. Minchen Chow and Dong Zhiming, to whom and other colleagues of the Institute I am much obliged for their helps.

图版 III 说明

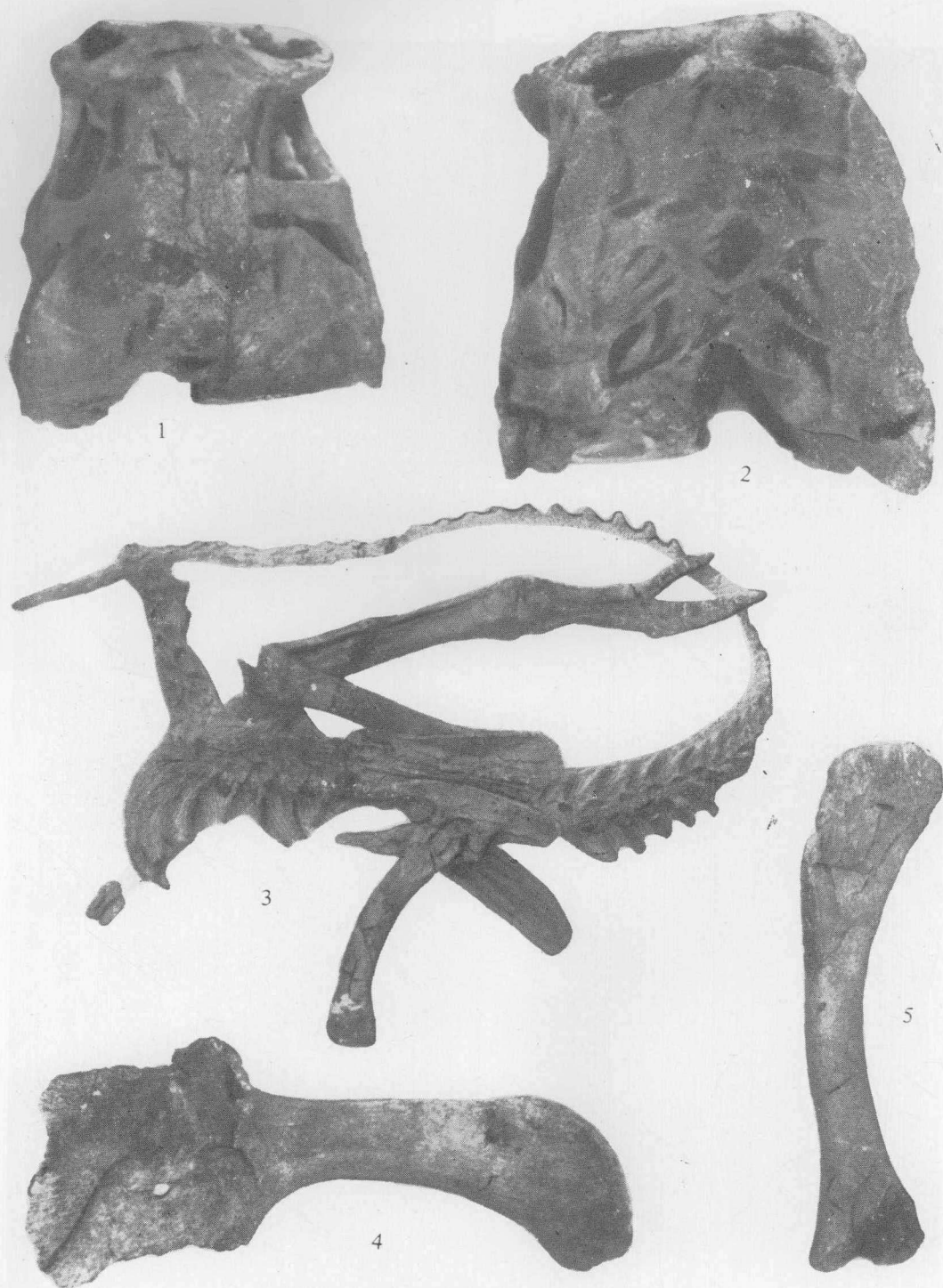
劳氏灵龙 *Agilisaurus louderbacki* Peng, 1990

1. 右尺骨和桡骨后视 (Posterior view of the right ulna and radius), $\times 1$; 2. 左肠骨外侧视 (Lateral view of the left ilium), $\times 3/4$; 3. 左肠骨内侧视 (Medial view of the left ilium), $\times 3/4$; 4. 左股骨外侧视 (Lateral view of the left femur), $\times 1/2$; 5. 右股骨外侧视 (Lateral view of the right femur), $\times 1/2$; 6. 右胫骨、腓骨、距骨和跟骨后视 (Posterior view of the right tibia, fibula, calcaneum and astragalus), $\times 1/2$; 7. 右后脚背视 (Dorsal view of the right pes), $\times 1/2$



劳氏灵龙 *Agilisaurus louderbacki* Peng, 1990

1.头骨和下颌骨右侧视 (Right lateral view of the skull and mandible); 2.头骨和下颌骨顶视 (Top view of the skull and mandible); 3.头骨和下颌骨腹视 (Ventral view of the skull and mandible); 4.环椎和枢椎左侧视 (Left lateral view of the atlas and axis) (均为原大 all $\times 1$)



劳氏灵龙 *Agilisaurus louderbacki* Peng, 1990

1. 头骨和下颌骨前视 (Anterior view of the skull and mandible), $\times 1$; 2. 头骨和下颌骨后视 (Posterior view of the skull and mandible), $\times 1$; 3. 头后骨架埋藏状况 (Burial condition of the postcranial skeleton), $\times 1/6$; 4. 右肩胛骨内侧视 (Medial view of the right scapula), $\times 4/5$; 5. 右肱骨前视 (Anterior view of the right humerus), $\times 4/5$

