

# 四川侏罗纪三列齿类头后骨骼

孙艾玲 李雨和

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

**关键词** 四川 沙溪庙组 侏罗纪 三列齿类 似卞氏兽 头后骨骼

## 内 容 提 要

本文记述了最晚期的三列齿类——似卞氏兽 (*Bienotheroides*) 的头后骨骼,并和其他三列齿类以及原始哺乳动物作了对比。肩胛骨上雏型岗上窝的出现,证明三列齿类与原始哺乳类的关系要比以往想象的更为密切。

三列齿类是一类十分进步的兽齿类动物,出现在三迭纪末期和侏罗纪早期。据以往记载仅有个别属类生存到侏罗纪中期(欧洲的 *Stereognathus*)。

四川的似卞氏兽 (*Bienotheroides*) 是一类晚期的三列齿类,它们与蜥脚类恐龙马门溪龙共生,产自上沙溪庙组。化石层位距上沙溪庙组底界叶肢介层 150—200 米。根据其他化石门类,上沙溪庙组的时代为中侏罗世(顾知微, 1976; 苏德造, 1974),甚至晚侏罗世早期(董枝明, 1980)。

三列齿类所表现出来的哺乳类进步性质,在头后骨骼上尤为明显。欧洲的 *Oligokyphus* 已有很好的记载(Kühne, 1956),云南的卞氏兽 (*Bienotherium*) 也有一些(杨钟健, 1947),但是晚期的类型较完整头后骨骼的发现则还是第一次,故有必要加以记述。

被描述的材料分属于三个个体。

V4734 是万县似卞氏兽 (*Bienotheroides wanhsienensis*) 的正型标本。头骨已有另文发表(杨, 1982; 孙, 1984),这里有连在头骨上的四个颈椎。产自四川万县高粱公社香梁大队貉蚂虫石梁。

V7905 是一个个体的前半部,产自四川南江崔家沟。

V7906 为一不完整的个体,产自四川旺苍唐家河红旗公社一队。

根据头骨鉴定,这三个个体均属似卞氏兽属,因 V7905 和 V7906 的头骨尚未精修和研究,故不排除有不同种的可能,在文内予以分别记述。

## 1. 脊椎

材料 V4734 第 1—4 颈椎

V7905 5 个后部颈椎和前部胸椎

V7906 11 个荐前椎

## 环椎和枢椎

和某些犬齿兽类和所有哺乳动物一样, V4734 标本的环椎和枢椎已愈合在一起。环

椎只保存了椎体部分。这是一个上下稍压扁的正方形体，环椎和枢椎间的界线从腹面可清楚分辨，它位于正方体的中间部位。

和哺乳动物不同，三列齿类仍具有发育的环椎椎体，前端的齿突(dens)在发育上稍逊于现生单孔类，而与 *Morganucodon* 者相仿，尤其与 *Oligokyphus* 者相似。似卞氏兽的环椎椎体前缘向两侧扩展，因而齿突不如 *Oligokyphus* 和 *Morganucodon* 那样明显。

环椎椎体前端接神经弓的部位是一对宽广的弧形面(f. at. a.)，齿突腹面有一个倾斜的面，是与间椎体接壤之处(f. a. i.)，后面一个宽而浅的凹陷是中枢神经经由之道。

枢椎除神经棘外，余均完整。在 *Galesaurus* 里，枢椎椎体腹面呈哑铃状，其内凹的前缘与菱形的间椎体相接壤。V4734 枢椎从腹面可以看到和环椎相接的前缘是外凸的。根据其长度推测，似乎应有菱形间椎体的存在，但界线很难识别。

枢椎也呈横宽状。椎体的长度显然要小于环椎椎体者，即使把可能存在的枢椎间椎体亦估计在内。这也是比哺乳动物显得原始之处。一般哺乳动物，除单孔类外，枢椎比环椎要大得多，而环椎椎体大为缩小，几乎只剩下齿突(Jenkins, 1971)。

枢椎神经弓虽不完整，但明显加宽，其底部的长度和椎体的长度相等。背部两侧各有一附着肌肉的圆窝(m. f.)。后关节突位于后缘外角，发育很不完善。左侧横突保存完整，

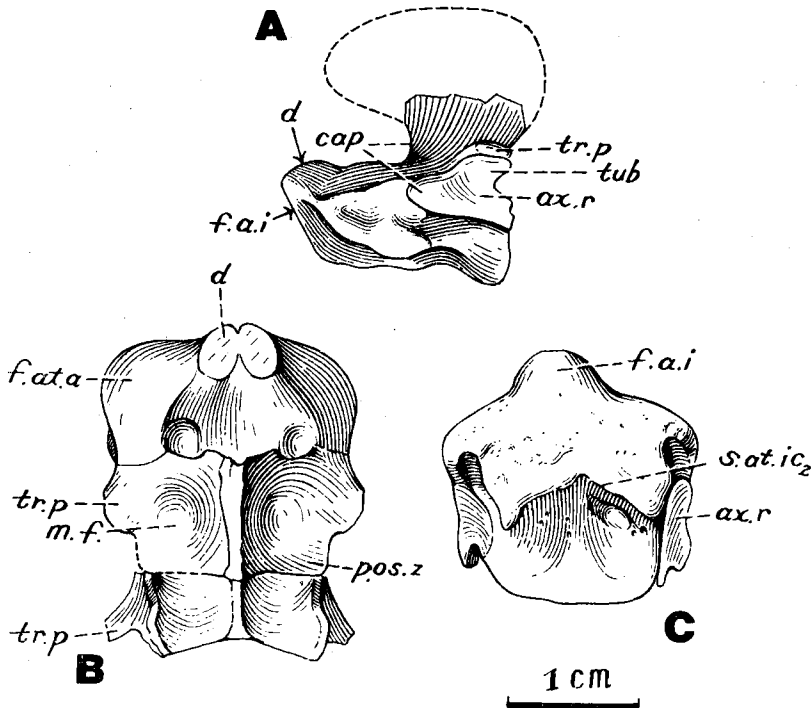


图1 *Bienotheroides* (V4734) 的颈椎

A. 环、枢椎侧视， B. 前三个颈椎背视， C. 环、枢椎腹视

Fig. 1 Cervical vertebrae of *Bienotheroides*, V4734

A. lateral view of atlas and axis;

B. dorsal view of the first three cervical vertebrae;

C. ventral view of atlas and axis

位于椎体侧面中部,向后外方伸出,横突粗短。

### 颈椎

V4734 标本的第 3 和第 4 颈椎和环枢椎连接在一起。第 4 颈椎缺失较多,结构上和前一颈椎相一致。第 3 颈椎亦呈矩形,宽度与枢椎者相若。神经弓的长度则比枢椎者更短,右侧被压在枢椎下面,神经棘断去。前后关节突之间的距离也随之而缩短。横突的结构和枢椎者相同,也向后外侧伸出,位置低。神经弓左右伸展,与 *Megazostrodon rudnerae* (Jenkins and Parrington, 1976) 十分相似。

V7905 标本在间锁骨背方压有一段脊柱,共 5 个脊椎。第 1 个只剩横突和椎体腹部。这些脊椎在形态上大致和 V4734 的第 3 和第 4 颈椎一致,只是神经棘已开始发育。尤其是最后一个脊椎的神经弓基部 (pedicle) 已开始向内收缩,左右关节突之间的距离缩小,神经棘显著增高。

这一串脊椎的横突都很发育,比 V4734 标本者显著增长,末端十分粗壮。椎体的宽度仍然大于长度。从腹面可以看到副突 (parapophyses) 十分粗大,位置非常靠下。侧面看去,与 *Megazostrodon* 者十分相似。

在 V7905 标本上,这些脊椎虽然被覆压在锁骨的后面和间锁骨长柄的背方,但是从腹面可以看到短而粗的颈肋连接在横突的末端,故解释为后部颈椎似乎更合适些。最后一个脊椎虽然保存不完整,但在结构上显示出与前面的有差异,从神经棘和旁边卧着的一根长长的肋骨看来,应该已是第一个胸椎了。

### 背椎

V7906 标本一共保存有 11 个脊椎,均为背椎。这 11 个脊椎分三段保存,旁边均伴有发育良好的肋骨。最前面的一段包括两个脊椎,和左侧的尺挠骨保存在一起。第二段包括 5 个脊椎,第三段 4 个。无疑这三段脊椎是从连续的脊柱上断裂下来的,其间如有缺失,也不会很多。

比起前面的颈椎来,这些脊椎已显著增大。考虑到 V7905 和 V7906 具有同等大小

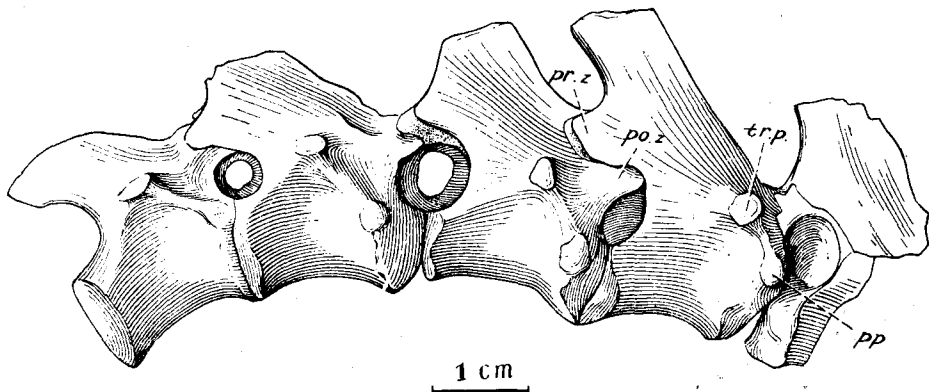


图 2 *Bienotheroides* (V7906) 五个脊椎的侧视

Fig. 2 Lateral view of five dorsal vertebrae of *Bienotheroides*, V7906

的肩胛骨和肱骨,故 V7906 背椎之增大不应解释为个体之间的变异。

从前向后,背椎椎体的长度有所增加,但宽度则减小。前部背椎的长、宽、高度相差不大,后部的则变得又窄又长。背椎的椎体趋于双平型,中央稍有一点脊索凹。腹面没有中棱。

没有一个背椎保存有完整的神经棘。神经棘斜向后上方。往后去,神经棘向后的倾斜度增加,神经弓的宽度也愈来愈缩小。横突和副突的位置比颈椎者上移。在前面两段共 7 个保存得较好的脊椎上这两个接肋骨的突起之间的距离和位置比较稳定,只后两个脊椎稍有横突向后和副突向上的变化。由此可见这 7 个脊椎应代表前部背椎。脊椎相互之间前后关节突都御接得很好。

最后一段脊椎保存不很理想,左右均被肋骨复压。从顶面看来,神经弓更为狭长,神经棘也更为后倾。当然这还应属于背椎范围。

## 2. 肋骨

材料 V4734 左侧枢肋。

V7905 最后两条颈肋和第 1 胸肋。

V7906 若干背肋

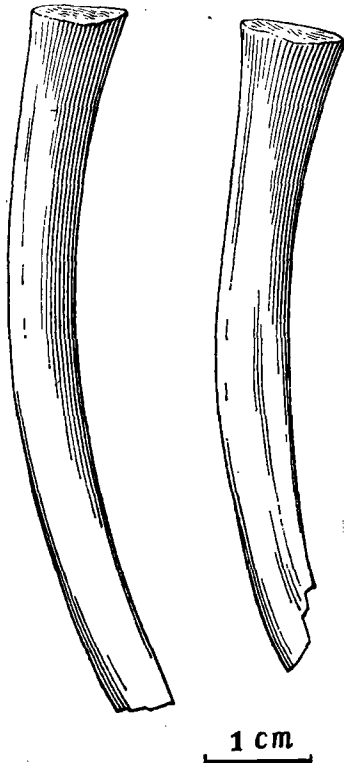


图 3 *Bienotheroides* (V7906) 的肋骨  
Fig. 3 Two ribs of *Bienotheroides*,  
V7906

### 枢肋

在 V4734 枢椎的横突下面,可以看到有一块三角形的小骨,夹在枢椎侧面。无疑,这是一块枢椎肋骨。这块枢肋呈三角形,肋骨结节 (*tuberculum*) 紧挨横突下面,肋骨小头 (*capitulum*) 则一直伸到枢椎椎体前缘。枢椎的副突被掩盖。颈肋后端稍有缺失,但估计缺失不多。

### 颈肋

V7905 颈椎腹面右侧有两块短而粗壮的骨骼,它们的近端还连接在颈椎的横突上,和副突之间则有一点距离。它们代表似卞氏兽的颈肋。

枢肋和颈肋的出现,说明这类动物仍保留着爬行动物的原始性。

### 背肋

V7905 颈肋的后面斜卧着一条较长的肋骨。由于它位于这块标本最后一个脊椎上,也就是第 1 背椎的左侧,加上它那伸长的形状,因而应代表一条胸肋。肋骨头已延长,但还没有达到分化为两个头的程度,就和 Kühne 记载的 *Oligokyphus* 7374 和 7376 那样。肋骨的前面平滑,后面有凹进。末端未保存。

另外, V7906 标本有两条背肋被分离出来(图 3)。它们的肋骨头不延长,是单头肋,宽度和肋骨者差不

多,应代表后部背肋。肋骨的弯曲度不大。没有一条肋骨显示出完好的远端部分。

### 3. 肩带和胸骨

材料 V7905, 左右锁骨、间锁骨、左右前胸骨、左右肩胛骨、左右乌喙板。保存较齐全,各骨均自然连接。

V7906, 左肩胛骨,后乌喙骨

#### 锁骨

此骨呈 S 形弯曲,长 55 毫米。近端扁平并稍膨大,左右相联成一略呈弧形的骨片。背部连接间锁骨处内凹。远端 1/3 处随着弯曲度扭转,使处于近端处的后缘变成了远端处的前缘。远端变窄并加厚。

#### 间锁骨

间锁骨呈 T 形,和 *Morganucodon* 者十分相似。所不同的是我们标本上该骨近端平直而不前突。左右锁骨合拢时将间锁骨的横梁从腹面全部盖住,这也是区别于 *Morganucodon* 之处。间锁骨后柄的前 1/4 处有一对小突起,这在 *Morganucodon* 中未见。似卞氏兽的横梁长 40 毫米,比后柄长出 10 毫米。后柄末端稍加宽,但不是单孔类针鼹那种形状(图 5)。

#### 前胸骨

前胸骨近似长方形。左右前胸骨之间有 2 毫米的距离,说明生活时有软骨相接。形状与 *Oligokyphus* 者相仿。前缘加宽,外侧前、后角均具连接肋骨的关节面。背面稍内凹。后面的胸骨未保存。

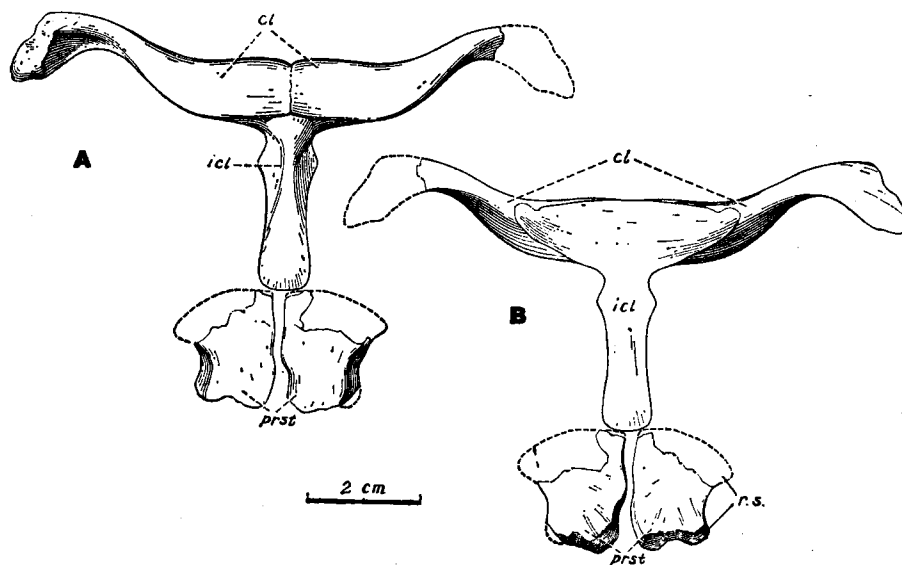


图 4 *Bienotheroides* (V7905) 的膜质肩带

A, 腹视; B, 背视

Fig. 4 Dermal shoulder girdle of *Bienotheroides*, V7905

A. ventral view; B. dorsal view

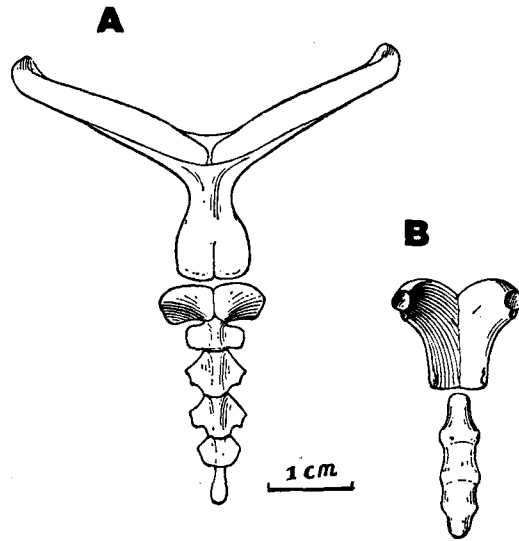


图 5 A. *Echidna* 膜质肩带和胸骨的腹视; B. *Oligokyphus* 胸骨和前胸骨背视 (引自 Kühne, 1956)

Fig. 5 A. Dermal shoulder girdle and sternum of *Echidna* in ventral view; B. Sternum and presternum of *Oligokyphus* in dorsal view (after Kühne, 1956)

三列齿类的膜质肩带和胸骨酷似单孔类者。区别在于针鼹的间锁骨末端肥大成心脏形以及前胸骨短而厚。

### 肩胛骨

无论是 *Oligokyphus* 还是最早的哺乳动物,都没有完整的肩胛骨保存,所保存的均为肩胛骨的近端部分,因而对它们的了解受到了限制。

V7905 有一对相当完整的肩胛骨,长度 82 毫米,最大宽度位于肩胛叶 (scapular blade) 的中部。与犬齿兽类和 *Oligokyphus* 相仿,叶的头界 (cranial border) 和尾界 (caudal border) 强烈向外侧弯曲,两界中间的岗下窝 (infraspinatus fossa) 极深,而且一直伸及肩胛岗 (spine) 的下方。岗下肌 (m. infraspinatus) 看来是十分发达的。

值得注意的特点是在 V7905 肩胛骨内侧的椎缘 (vertebral margin) 前部有一小片突起向前腹方向伸展,至肩胛叶中部消失。于是一个肩胛骨的次生前缘出现了,而且在它的外侧与原始前缘之间形成了一个窝。显然,这个窝与哺乳类里的岗上窝 (supraspinatus fossa) 是可以对比的。V7906 标本中的肩胛骨椎缘缺失,但仍然可以看到和 V7905 同样的岗上窝和小片突起。

兽孔类被认为是没有岗上窝这个构造的 (Romer, 1922)。Jenkins 在描述犬齿兽类的肩胛乌喙板时也没有提到岗上窝,但是在他的图 f. 17B 上却有一个类似的窝位于相同位置上,只是没有似卞氏兽这样发育。因此我们认为岗上窝的萌芽状态在某些进步的犬齿兽类里已经发生了。

似卞氏兽的肩胛骨前缘强烈外翻成折翼状,它相当于哺乳动物的肩胛岗,这条脊向下延伸,末端突出成肩峰 (acromion)。肩峰的位置较低,和 *Oligokyphus* 者不相上下。V7905

左右肩胛骨肩峰末端均不完整。V7906 的肩胛岗下部连同肩峰平直向前伸, 使这块标本特别相似于 *Oligokyphus* 者。

肩胛骨内侧面大部分为一个倒三角形浅凹所占据, 无疑肩胛下肌 (*m. subscapularis*) 起于此处。由于这个三角形的顶点仅扩展到肩胛骨的中部, 肩胛下肌的起点与哺乳

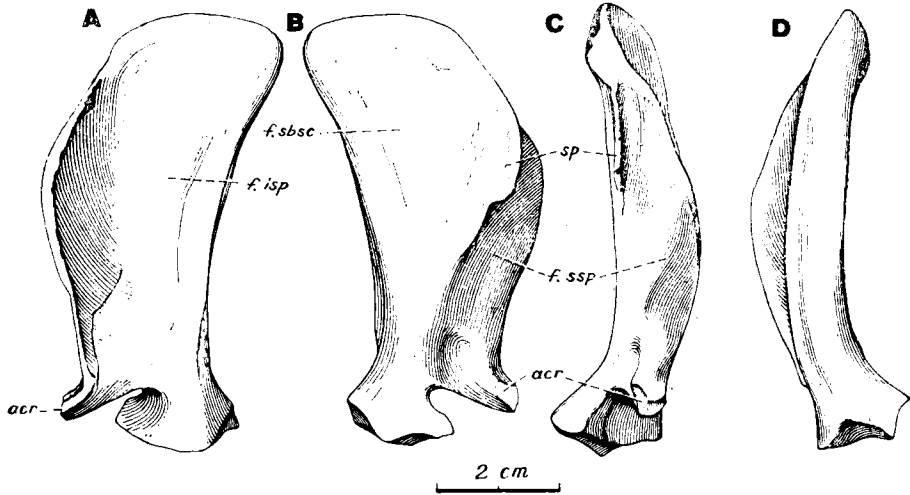


图 6 *Bienotheroides* (V7905) 的左肩胛骨

A. 外视; B. 内视; C. 前视; D. 后视

Fig 6 Left scapular of *Bienotheroides*, V7905

A. lateral view; B. medial view; C. anterior view; D. posterior view

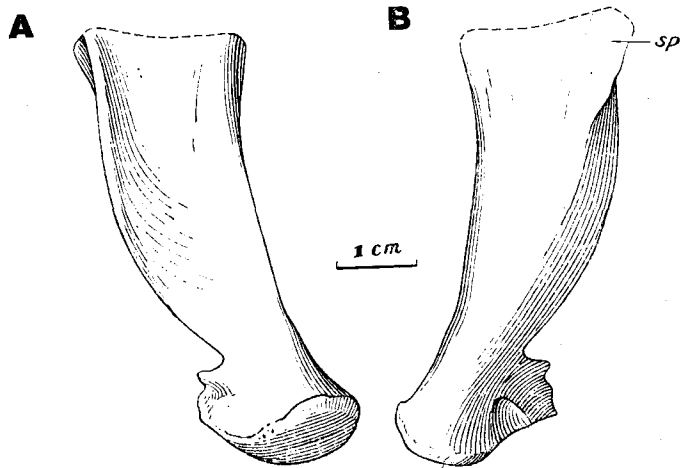


图 7 cf. *Cynognathus* (? *Diademodon*) 的左肩胛骨。(引自 Jenkins, 1971)

A. 外视; B. 内视

Fig. 7 Left scapular of cf. *Cynognathus* (cf. ? *Diademodon*)  
(after Jenkins, 1971: Fig. 17)

A. lateral view; B. medial view

动物者有所不同,未伸及肩胛骨的基部。

两个标本的肩胛骨近端和一般犬齿兽类类似,肩臼处极度增厚,向前尖薄,肩臼向后并向外翻转。

### 乌喙板

V7905 的乌喙板左右两侧均有,但保存不好或不完整,也没有与肩胛骨完好相连者。

右侧的乌喙骨保存较好,但前乌喙骨不完整。两者之间的接缝线大部分能见到,仅背部破损。乌喙板与肩胛骨之间的关系没有暴露。乌喙骨背部有一强壮突起,与肩胛骨上的 supraglenoid butress 共同组成肩臼。乌喙骨与犬齿兽类者极为类似,后部有一个极长的向上突起,显然三头肌的乌喙头 (coracoid head of m. triceps) 仍然保留着。不同之处在于犬齿兽类乌喙骨外表面是一个浅凹,而 V7905 标本的外表面是平的,甚至有点外突,因此喙肱肌 (m. coracobrachialis) 附着区的外形与犬齿兽类有些区别。

左乌喙骨和肩胛骨虽保存在一起,但由于有错位,相互间的关系不甚明了。我们把这种位置解释为埋藏时骨板向内折曲,使乌喙板的腹缘压倒了肩胛骨近端的内侧。这一侧的前乌喙骨比较完整,与后面的乌喙骨之间的界线也比较清楚。前乌喙骨背部有一孔,应为前乌喙孔。此孔不仅小,位置也靠上,而且还远离前乌喙骨—乌喙骨界线。

V7906 的乌喙骨比 V7905 的显得更为粗壮,外表面前腹侧有一明显的凹。喙肱肌附着的位置较为向后。

似卞氏兽的前乌喙骨虽比犬齿兽类稍缩小,但仍是一块较大的骨骼。从保存情况看,这块骨骼在与肩胛骨的接缝边缘很可能仍占一定的位置,正如 *Cynognathus* 那样。对比起来, *Morganucodon* 的前乌喙骨已大大缩小,与肩胛骨边缘只有一点点接触了。

Jenkins (1971) 认为岗上肌 (m. supraspinatus) 在犬齿兽类里是不存在的,主要理由是比较大的前乌喙骨和锁骨的接近阻止了上乌喙骨肌 (m. supracoracoideus) 从锁骨之下通到肩胛骨的内侧。他提出要开辟一条这块肌肉的迁移路线,或者是前乌喙骨退化,或者是肩峰—锁骨关节背移。

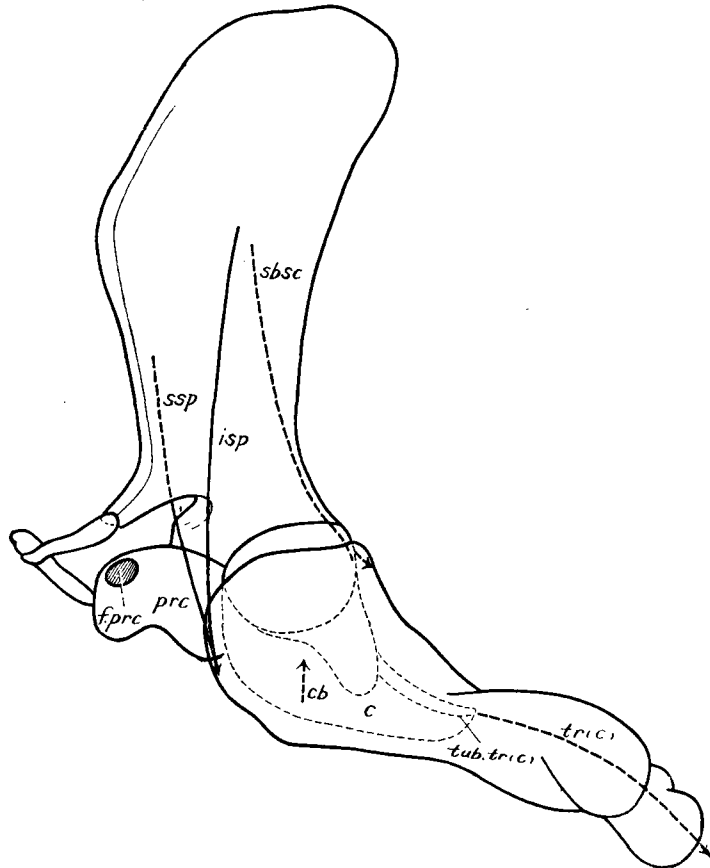
我们标本的肩峰位置不很高,比犬齿兽类发达得多,且位置大大向前。前乌喙骨不很退化,但它与肩峰之下的肩胛骨相接处的相对位置向后内侧转移。这样一来,在上乌喙骨肌附着区域和肩峰之间便出现了一个空间,这个肌肉附着区已明显位于肩峰—锁骨关节的内侧。上乌喙骨肌可以毫无障碍地迁移到肩胛叶内侧的岗上窝内,因此,岗上肌的出现应当是不成问题的。

可惜 *Oligokyphus* 肩胛骨的椎缘部分未保存,对岗上窝的有无不能肯定,但 Kühne 根据肩峰末端的肌肉附着痕迹,推测岗上肌已在 *Oligokyphus* 中发生了。

McKenna (1961) 曾粗略地记述过一个可能为有袋类的 *Camptomus* 的肩胛—乌喙骨。根据他所给予的图看来, *Camptomus* 这部分的构造与真兽类哺乳动物者极为相似。尽管上部缺失一部分,仍可看到肩胛岗在肩胛骨中部,十分发育。无疑,这个动物的岗上肌和岗下肌已明显分开,分别伸展在肩胛岗的两侧。乌喙骨仍是一块分离的骨骼,不过已转移到肩胛骨前腹内侧,并紧紧地连在肩胛骨上。肩臼向腹侧。肩胛骨下部和乌喙骨外侧的形态几乎已与真兽类不相上下。唯一不同的是乌喙骨还没有退化到喙突的程度。

由此我们可以把从犬齿兽类肩带转化为哺乳动物方向的过程大致区分为三个阶段。



图 8 *Bienotheroides* 的肩带复原图,侧视Fig. 8 Reconstruction of shoulder girdle of *Bienotheroides*

一、肩胛叶的前后缘强烈向外翻转,岗下窝发育。肩峰开始形成。肩峰之下的肩胛骨部分与前乌喙骨在一起占据了锁骨和肩胛—乌喙板之间的空间位置。前乌喙骨和乌喙骨比较大。前乌喙骨是肩臼的一个组成部分。上乌喙肌仅侵入肩胛骨外侧表面。三头肌的乌喙头发达。比较原始的犬齿兽类即处于这个阶段。

二、肩胛骨内表面前部出现了向前腹方伸展的一小片突起,岗上窝开始出现。肩峰已明显分化出来。肩峰之下的肩胛骨部分趋向退化。前乌喙骨缩小,在肩臼中的位置也退缩。上乌喙肌从锁骨下开始侵入肩胛骨内侧(岗上窝),三头肌乌喙头仍存在。似卞氏兽,可能还有一些进步犬齿兽类属此类型。

三、肩胛岗在肩胛骨外表面中部已发育很好。前乌喙骨已经消失。乌喙骨也大大退缩,并转到肩胛骨的前腹内侧。肩臼面向下。岗上肌和岗下肌已很好分开。三头肌乌喙头很可能已不复存在。上述的 *Camptomus* 可以作为此阶段的代表。

Cheng Cze-ching (1955) 曾描写了有袋类胚胎的几个发育阶段。通过对比,可以见到他所提到的阶段 III, IV, V 与我们在这里叙述的三个阶段是惊人地相似,可见古生物学的结论与胚胎学是一致的。

## 4. 前肢

材料 V7905 右肱骨、右尺、桡骨、右前脚；

V7906 左肱骨、左尺、桡骨

## 肱骨

V7905 仅右侧肱骨保存，近端和远端均有若干处损坏。它的形态与其他三列齿类和进步犬齿兽类基本一致。两端极度扩大，远端两髁外侧之间的宽度约为肱骨总长的一半多一点。两端扭曲角度约为 45 度。肱骨头处损坏，难于判断其形状。大小结节均不发育。三角肌粗隆极发达。外髁孔 (ectepicondylar foramen) 消失，内髁孔 (entepicondylar foramen) 存在。

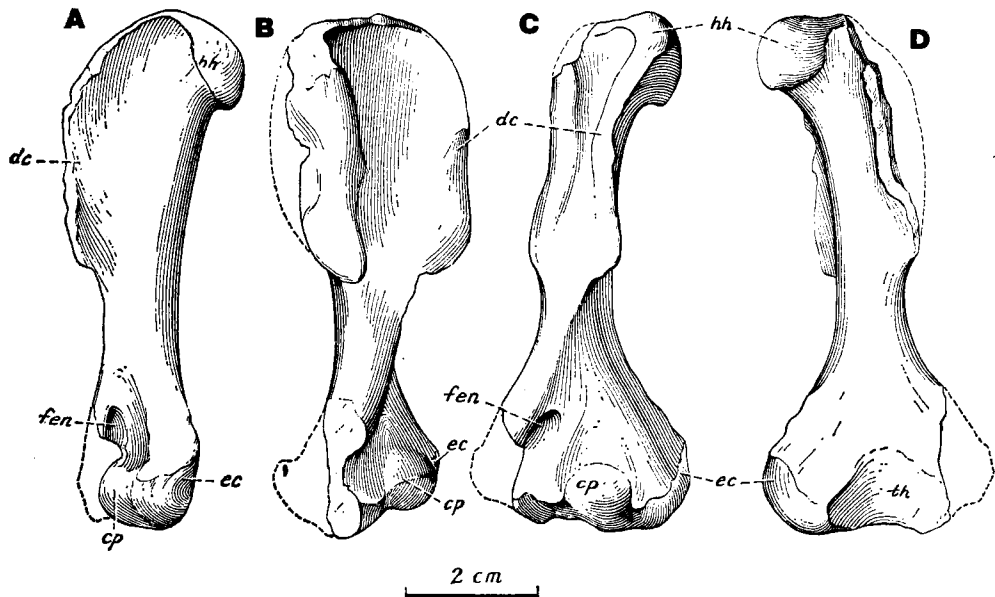


图9 *Bienotheroides* (V7906) 的左肱骨

A. 背视; B. 腹视; C. 前视; D. 后视

Fig. 9 Left humerus of *Bienotheroides*, V7906

A. dorsal view; B. ventral view; C. anterior view; D. posterior view

V7906 标本左侧肱骨的远端内侧受损。从整体上看，此骨显得比 V7905 者为细长，颇似卞氏兽者。一些肌肉的附着点清楚可辨。近端宽度比 V7905 者小，两端扭曲角度则比 V7905 者大。肱骨头的分化很好，略呈圆形。大小结节亦不发育。岗上肌、岗下肌和肩胛下肌应分别止于大小结节相对应的部位。三角肌粗隆的腹缘内侧是胸肌的止点区，而外侧是三角肌的止点区。三角肌粗隆外侧表面上有一个浅而长的凹陷，应是肱肌起点纤维附着处。近端内侧缺失了一部分，在接近肱骨中部处有一向内突起，这个突起具有稍凹的背表面，显然代表三头肌肱骨头的起点。

肱骨远端腹面的桡骨髁是一个发育良好的圆形突起。旋后肌结节相当明显。

## 桡骨

桡骨与尺骨以自然状态保存在一起(V7905)。与 *Oligokyphus* 和 *Morganucodon* 的区别在于我们标本的骨干比较平直,几乎看不出 S 形弯曲。骨干较细,两端膨大。近端为一个斜椭圆形凹面,但关节面保存不完好。和尺骨连接处的关节面往下有一条脊伸下去,和犬齿兽类、*Oligokyphus* 和 *Morganucodon* 一样,被 Jenkins 解释为前臂曲肌群和尺桡骨间韧带附着处。桡骨远端扁平。远端宽度大于近端。

### 尺骨

尺骨为一棒状骨骼。骨干两侧扁平,在宽度上无甚变化。肘突(olecranon)十分强壮。从肘突顶端向后去延伸着一个平正的面,一直到与桡骨相接处逐渐尖灭。接下去由一条扁稜代替,将尺骨骨干分为内外两个面。从肘突顶端向下,内外各有一条浅槽,屈肌和伸肌各自附着于此槽内。

近端的关节面虽然保存不很理想,但几个面仍依稀可辨。整个关节处连接成一个菱形的构造。内侧斜上方是乙状凹(sigmoid notch),连接肱骨的尺骨髁(ulnar condyle 或 trochlear)。菱形体的前角,即乙状凹的前方是肱骨桡骨髁(radial condyle 或 capitellum)的关接处。菱形体的下角是一个伸长的凹面,为连接桡骨的关节面。前角外侧有一条脊稜向下伸出,一直到尺骨远端,将尺骨前缘分成两个角度接触的内外面,因而尺骨前缘比后缘要薄得多。

### 腕骨

犬齿兽类里只有 *Thrinaxodon*, *Diademodon* 和 *Exaeretodon* 保存有腕部骨骼。*Oligokyphus* 和最早哺乳类都没有腕骨的记录。V7905 标本上保存在尺桡骨下方的腕骨相当齐全。我们认为基本上保留着自然状态。

近端四块腕骨中,桡腕骨(radiale)最大,占据桡骨远端的内半侧。呈半圆形,圆心部位具缺刻,此缺刻面向中间腕骨。*Diademodon* (Jenkins, 1971)的桡腕骨与此十分相似,只是在位置上有了错动。

中间腕骨(intermedium)占有桡骨远端的外半侧。近端稍膨大,具与桡骨相接的关节面。远端也扩大。中间腕骨的位置在尺腕骨和桡腕骨之间,这三块骨骼在同一直线上。

尺腕骨(ulnare)上距尺骨远端有 4 毫米,为长方形,长度大于宽度。背面比较平,中央收缩不明显。远端具一关节面。

豌豆骨(pisiform)呈爪状,与尺腕骨之间相距 2—3 毫米。外缘较内缘平直,背面扁平。豌豆骨在下孔类里普遍存在。它与筋肉的附着有关。

远端部分保存着四块腕骨。

第一腕骨和桡腕骨连接在一起,两者的边缘自然地相连成弧形,代表腕部的内缘。此骨较大,呈梯形。近端占桡腕骨远端的一半,远端与第一掌骨连接在一起。

第二腕骨甚小,扁豆状,位于桡腕骨和第二掌骨之间,和 *Exaeretodon* 相似。第三和第四腕骨互相连结,各自位于第三和第四掌骨的上方。无第五腕骨保存,亦未见中央腕骨存在。

似卞氏兽腕部骨骼的结构十分类似于哺乳动物。它的豌豆骨发育,中央腕骨已退化,中间腕骨移到了桡骨下方。第一和第四腕骨很大,而第二和第三腕骨很小,尤其是第三腕骨。桡骨末端的膨大以及桡腕骨和第一腕骨的强壮说明前脚的重量侧重于内侧这条线

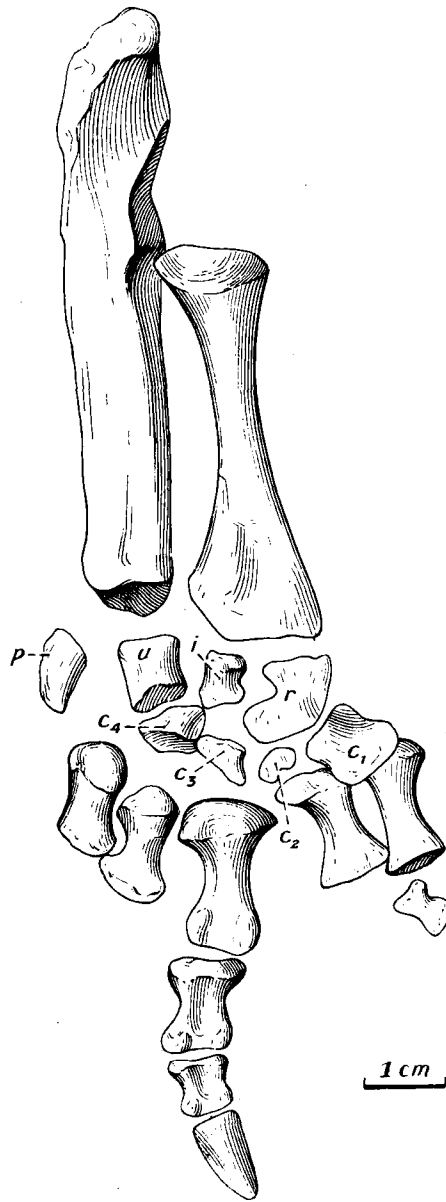


图 10 *Bienotheroides* (V7905) 右尺、桡骨和前脚的背影

Fig. 10 Right ulna, radius and manus of *Bienotheroides*, V7905 in dorsal view

上。

### 掌骨

五根掌骨保存完好,长度适中,没有象在 *Morganucodon* 中见到的那样伸长。各条掌骨的长度也相差不大: I, 15; II, 16; III, 18; IV, 16; V. 14 毫米。其中 I 和 V 稍为显得细小一些。在着地时,五趾应该向同一方向,没有大姆指分化的迹象。掌骨近端增宽并增厚,远端增宽。

### 趾骨

V. 7905 保存时右脚是完整的,但在工作过程中趾骨稍有受损和缺失,现仅有中趾保存。三节趾骨具有兽形类一般格式: 短而宽、背腹扁平、近端和远端扩大和末趾骨铲状。

### 5. 后肢

材料 V7906 一对股骨

#### 股骨

股骨的基本形态与卞氏兽和 *Oligokyphus* 极为相似,略呈 S 形。股骨头(femoral head)、大转子 (greater trochanter), 小转子 (lesser trochanter) 都比犬齿兽类分化得更好。股骨头

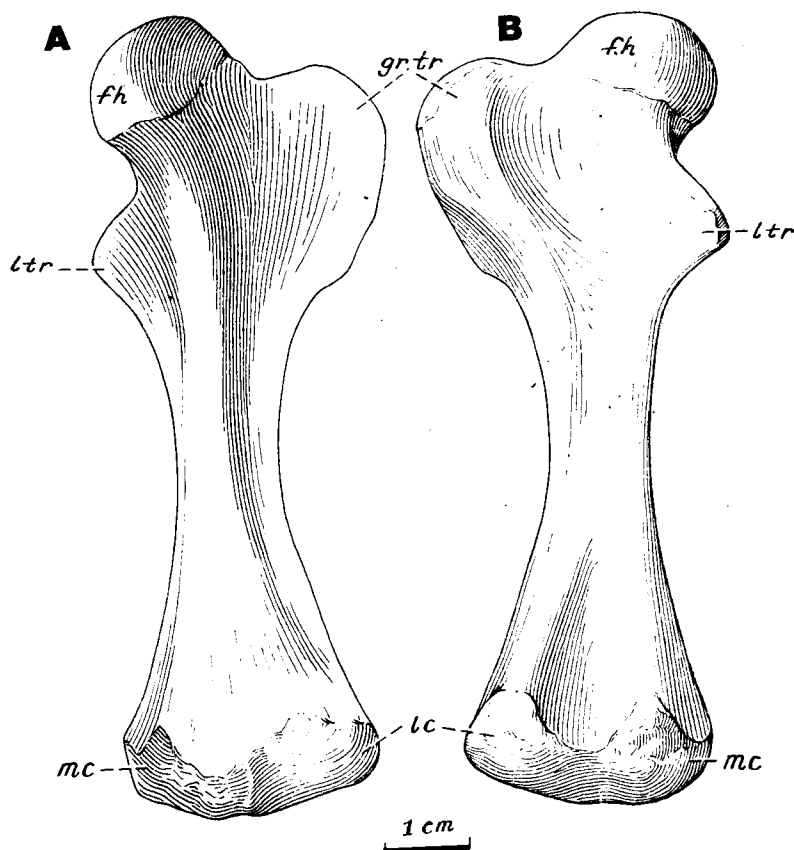


图 11 *Bienotheroides* (V7906) 的右股骨

A. 背视; B. 腹视

Fig. 11 Left femur of *Bienotheroides*, V7906

A. dorsal view; B. ventral view

几乎是圆形的,向内侧突出,并稍向背方。因而股骨完全可以从内侧与髌臼相接。大转子位于股骨头外侧,略向背折。它的外背侧和腹侧各有一条脊向远端伸延,前者在接近轴处消失,后者沿轴外侧一直伸展到外髌。两脊之间的平面应是来自肠骨外表面上部的臀肌的止点。股骨远端无任何较突出的特征,腹面两个髌发育较好。

在进步兽齿类过渡到哺乳动物的进化过程中,三列齿类所处的地位是耐人寻味的。三列齿类的头后骨骼显示出与原始哺乳类惊人的相似性,表现在肩、腰带的结构、肱骨发育的肘突以及环、枢椎的形态等方面。但是它们的头骨既具有犬齿兽类式的原始性状,如齿骨与鳞骨尚无接触、耳区的结构,又具有极端的特殊性质,如三列齿尖的颊齿以及双侧咬合的功能,以致在讨论哺乳类起源时从不引起人们的注意 (Crompton and Jenkins, 1979; Hopson and Barghusen, 1984), 而只是作为从犬齿兽类中的 *traversodontids* 分化出去的一个侧支。本文前一作者在进行似卞氏兽头骨工作 (1984) 时,也受到这种思想的影响,故对三列齿兽类与哺乳类在形态上的相似性未予深究。

最近, Kemp (1984) 大胆地提出了三列齿类是哺乳类姐妹群的见解,在人们思想上引起了震动。他列举了若干条三列齿类头骨上的进步性质作为依据,如前耳骨侧翼的出现,前额骨和眶后骨的消失,前颌骨没有分隔鼻孔的背支、腭部构造以及多根的颊齿等等。我们并不认为上述这些都是三列齿类和哺乳类共有的近裔性状,但是根据前文记述的头后骨骼,尤其是肩胛骨上岗上窝的出现,至少说明三列齿类与哺乳类的关系比以往想象的要进了一步。

与此同时, Kemp 又提出单孔类与兽类的关系要近于与非兽类者。我们对这一点尚不能接受。

单孔类之兼有某些极端特殊化以及某些极端原始的性质,使它们从现生哺乳动物中被完全孤立了起来。它们的肩、腰带与三列齿类十分近似,因而被认为是在哺乳动物历史的极早期独自孤立地发展起来的 (Kühne, 1956)。

我们认为,和三列齿类对比起来,单孔类离兽类的距离或许更远。单孔类的肩胛骨上看不出有丝毫上岗上窝的痕迹。相反在保留着兽齿类爬行动物肩胛岗 (由肩胛骨的前缘直接形成) 的同时,在后面出现了一条特殊的第二肩胛岗,以致单孔类岗肌的分布使人难于理解。从上岗上窝的发育来看,犬齿兽类—三列齿类—兽类之间的亲缘关系要近于与单孔类者。

Kemp 把单孔类和兽类归为一个单系类群,其中一个主要的近裔性状恐怕就是中耳三小骨的出现。既然颌关节—中耳的转化可以在各条支系中独自完成 (Crompton & Sun, 印刷中) 那么这一性质就不能作为单孔类和兽类之间亲缘关系的一个根据了。

本文研究材料系董枝明和唐治路同志所提供,王刻同志协助修理化石标本,绘图和照相分别由胡惠清和杜治同志承担,作者在此向他们表示感谢。

#### 简 字 说 明

- acr, acromion 肩峰  
 ax. r, axis rib 枢肋  
 c, coracoid 乌喙骨  
 cap, capitulum 肋骨小头  
 cb, fossa for origin of coracobrachialis muscle 喙肱肌起点  
 cl, clavicle 锁骨  
 cp, capitellum 肱骨的桡骨头  
 d, dens 齿突

- dc, deltopectoral crest 三角肌粗隆  
 ec, ectepicondyle 肱骨外髁  
 f. a. i, facet for atlas intercentrum 环椎间椎体接触面  
 f. at. a, facet for atlas arch 环椎神经弓接触面  
 f. en, entepicondylar foramen 内髁孔  
 f. h, head of femur 股骨头  
 f. isp, infraspinous fossa 岗下窝  
 f. pre, procoracoid foramen 前乌喙骨孔  
 f. sbsc, fossa for subscapularis 肩胛下肌窝  
 f. ssp, supraspinous fossa 岗上窝  
 gr. tr, greater trochanter 大转子  
 hh, head of humerus 肱骨头  
 i, intermedium 中间腕骨  
 icl, interclavicle 间锁骨  
 isp, infraspinatus 岗下肌  
 lc, lateral condyle 股骨外侧髁  
 ltr, lesser trochanter 小转子  
 mc, medial condyle 股骨内侧髁  
 m. f, muscle fossa 肌内附着窝  
 p, pisiform 豌豆骨  
 pos. z, postzygapophysis 后关节突  
 pre, procoracoid 前乌喙骨  
 prst, presternum 前胸骨  
 pr. z, prezygapophysis 前关节突  
 r, radiale 桡腕骨  
 rs, rib facet 肋骨关节面  
 s. at. ic, suture between atlas and the second intercentrum 环椎和第二间椎体间骨缝  
 sbsc, subscapularis 肩胛下肌  
 sp, small piece of prouberance 小片突起  
 ssp, supraspinatus 岗上肌  
 th, trochlea 滑车  
 tr(c), coracoid head of the triceps 三头肌乌喙头  
 tr. p, transverse process 横突  
 tub, tuberculum 肋骨结节  
 tub. tu (c), tuberosity for origin of coracoid head of the triceps 三头肌乌喙头起点结节  
 u, ulnare 尺腕骨

(1984年12月1日收稿)

### 参 考 文 献

- 孙艾玲 1984: 四川三列齿类似卞氏兽(兽形类爬行动物)的头骨。中国科学 B 辑, 1984 年第 3 期 257—268。  
 苏德造 1974: 四川侏罗纪的鳞齿鱼类化石。古脊椎动物与古人类 12(1): 1—13。  
 杨钟健 1982: 似卞氏兽。杨钟健文集 10—13。北京, 科学出版社。  
 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。  
 Bonaparte, J. F. 1963: Descripcion del esqueleto postcraneano de *Exaeretodon* (Cynodontia, Traversodontidae). *Acta Geol. Lilloana* 4: 5—52。  
 Cheng Cze-ching 1955: The development of the shoulder region of the opossum, *Didelphis virginiana*, with special reference to musculature. *Jour. Morph.* 97(3): 415—471, figs. 1—20。  
 Crompton, A. W., Jenkins, F. A., Jr. 1973: Mammals from reptiles: a review of mammalian origins.

- Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 1, 131—153.
- Crompton, A. W., Jenkins, F. A., Jr. 1979: Origin of mammals. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska and W. A. Clemens (Eds), *Mesozoic Mammals: the first two-thirds of the mammalian history*; 59—73. Berkeley: Univ. of California Press.
- Hopson, J. A., Barghusen, H. R. 1984: A cladistic analysis of the mammal-like reptiles. In: J. J. Roth, F. C. Roth, P. D. Maclean and N. Hotton (Eds), *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Washington: Smithsonian Press.
- Jenkins, F. A. Jr. 1970: The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. VII. The postcranial skeleton of the Traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia) *Breviora* 352: 1—28.
- Jenkins, F. A., Jr. 1971: The postcranial Skeleton of African Cynodonts. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.* 36, 1—216.
- Jenkins, F. A., Jr. 1973: The functional anatomy and evolution of the mammalian humero-ulnar articulation. *Am. Jour. Anat.* 137 (3): 281—295.
- Jenkins, F. A., Jr., Parrington, F. R. 1976: The postcranial skeletons of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. *Phil. Tran. Roy. Soc. Lond. B.* 273(926): 387—431.
- Kemp, T. S. 1982: *Mammal-like reptiles and the origin of mammals*. London: Academic Press.
- Kemp, T. S. 1983: The relationships of mammals. *Zool. Jour. Linn. Soc.* 77: 353—384.
- Kühne, W. G. 1956: *The Liassic therapsid Oligokyphys*. (British Museum Natural History), London.
- McKenna, M. C. 1961: On the shoulder girdle of the subclass Allotheria. *Am. Mus. Novitates* 206: 1—26.
- Young, C. C. 1947: Mammal-like reptiles from Lufeng, Yunnan, China. *Proc. Zool. Soc.* vol. 117. Parts II. and III., 537—597.



## THE POSTCRANIAL SKELETON OF THE LATE TRITYLODONT *BIENOTHEROIDES*

Sun Ailin Li Yuhe

(*Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica*)

**Key words** Sichuan, Sha-XiMiao Formation; Jurassic; Tritylodonts, Bienotheroides, Postcranial skeleton

### Summary

*Bienotheroides wanhsienensis* is a representative of late tritylodonts, occurred together with the sauropod *Mamenchisaurus* in the upper Sha-Xi-Miao Formation of Sichuan. The age of the Formation is new generally considered as middle Jurassic (based on invertebrate, fish fossils), or even early Late Jurassic (on dinosaurs).

The material dealt here with are a number of postcranial bones belonging to three individuals. Most of the specimens described are of V7905 and V7906, and a small portion (V4734) being selected as the type of *Bienotheroides wanhsienensis*.

The morphology of vertebrae is similar to that of *Oligokyphus* and *Morganucodon*. A set of shoulder girdle with interclavicle and presternum is completely preserved in V7905. The interclavicle is T-shaped, essentially similar to those of *Morganucodon* and *Echidna*. Presternum is a pair of thin and elongate plate. No sternum is preserved.

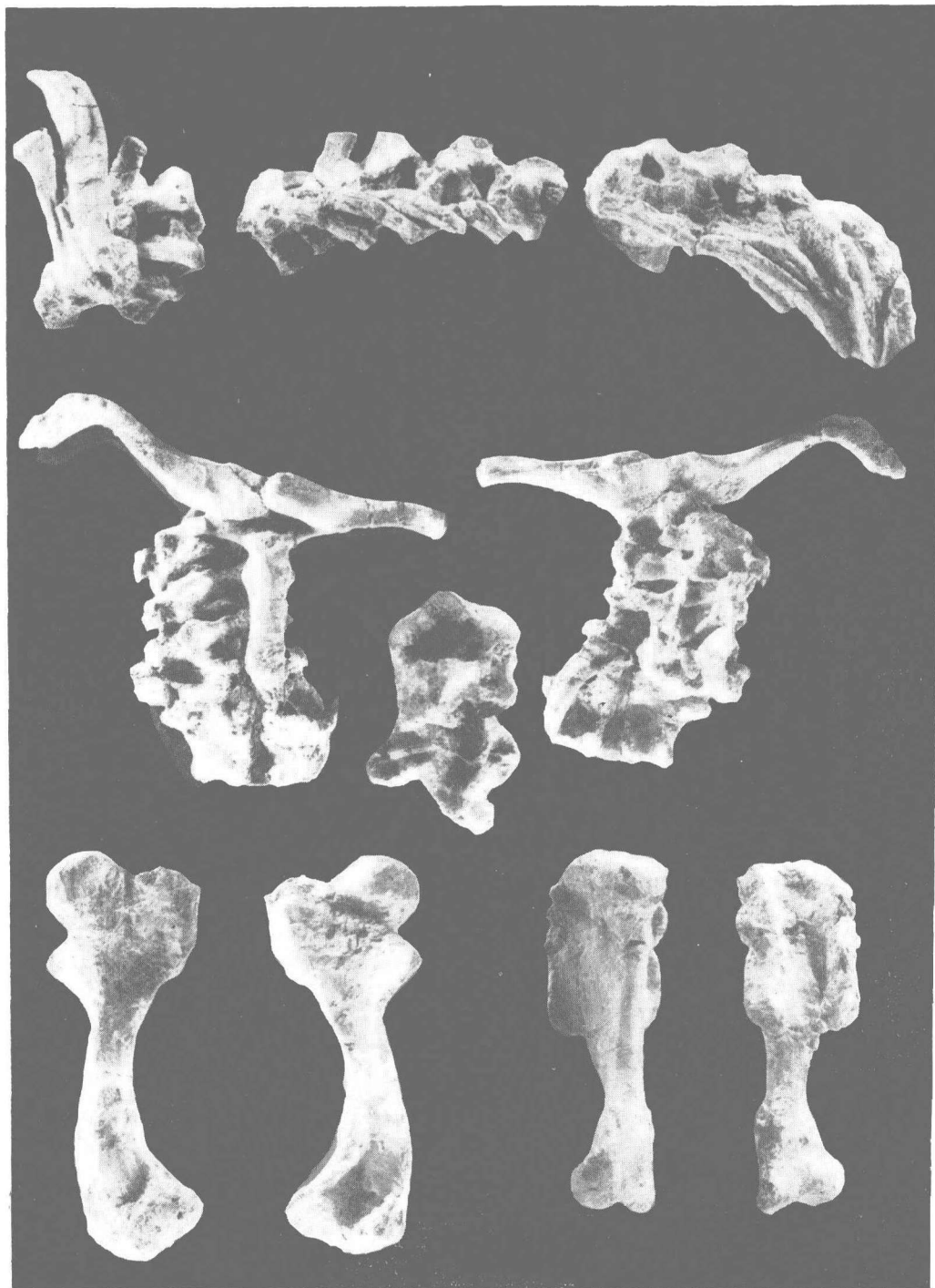
What interested us is a small piece of protuberance arised at the anterior dorsal border on the medial surface of the scapular blade. A fossa is thus formed between the protuberance and the anterior margin of scapular. It is situated exactly at the place where the mammalian supraspinatus fossa exists. The small notch at the same position in cf. ?*Cynognathus* (? *Diademodon*) (Jenkins, 1971, f. 17, B) could be well compared with this structure. Therefore, it is presumed that the incipient supraspinatus fossa was already present in some of the advanced cynodonts.

Jenkins thought that the relative large size of cynodont procoracoid and its close apposition to the clavicle blocked supracoracoideus from passing beneath the clavicle to the medial scapular surface. According to the reconstruction of the shoulder girdle of *Bienotheroides*, the acromion process has moved greatly forward. The procoracoid, though retained its large size, turned postero-medially together with the adjacent area of scapular. As a result, M. supracoracoideus could migrate through the space between the clavicle and procoracoid onto the medial surface of the scapular and attach to the fossa. Consequently, the presence of supraspinatus muscle could be expected.

We explained the sort of the structure of scapular as evolved from the primitive type in most of the cynodonts, in which, no sign of the fossa is shown, the procoracoid stretched extensively beneath the clavicle. A probably later stage is seen in *Campotomus* (McKenna, 1961), there the procoracoid is lost, coracoid reduced and moved antero-ventrally and medially, with both supra- and infraspinalis M. well developed. This is identical with the embryological achievements in the study of *Didelphis* (Cheng, 1955).

A description of other limb bones is also given in this paper.

Considering the appearance of supraspinatus fossa in *Bienotheroides*, the authors believe that there is a closer relation between tritylodonts and mammals.



似卞氏兽, 2/3 原大

上, 背椎及左尺、桡骨, 侧视 (V7906);

中, 锁骨、间锁骨、前胸骨和颈椎腹视(左)和背视(右) (V7905);

中, 环、枢椎及前部颈椎背视 (V4734);

下, 左、右股骨前视和后视 (V7906);

右、左肱骨背视和腹视 (V7906)



似卞氏兽, 2/3 原大

上左, 右肩胛骨前视立体图 (V7905);

中左, 右肩胛骨内视和外视 (V7906);

下左, 左肩胛骨内视和右肱骨腹视 (V7905);

上右, 左乌喙板顶视和侧视 (V7905);

下右, 右前脚背视 (V7905)