

水龙兽的腰带肌肉复原

李 雨 和

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

关键词 水龙兽 肌肉 腰带 形态

内 容 提 要

本文复原了水龙兽 (*Lystrosaurus*) 腰带的各条肌肉, 根据起止点、方向、功能和后肢姿势, 水龙兽的腰带肌肉具有一系列的似哺乳动物性质。

1963年和1964年, 中国科学院新疆古生物考察队在准噶尔盆地南缘和吐鲁番盆地进行了考察和挖掘, 在韭菜园组仓房沟群地层内发现了一系列早三迭世水龙兽化石, 除部分头骨已有报道外, 大量附肢骨骼尚未有详细描述。这里就其中的腰带部分做一介绍。

材料

1. 古脊椎所编号: V6362—1 左肠骨; V6362—2 右肠骨; V6362—3 左坐骨; V6362—4 左耻骨; V6362—5 右耻骨; V6362—6 左股骨; V6362—7 右股骨(野外编号 63005)。

2. V6363—1 右肠骨; V6363—2 右坐骨 (63002)。

3. V6364—1 左坐骨; V6364—2 左耻骨 (63003)。

4. V6365—1 左坐骨; V6365—2 右坐骨 (63003)。

5. V6366 右股骨 (63007)。

6. V6367 右股骨 (63003)。

7. V6368—1 左肠骨; V6368—2 右肠骨; V6368—3 左坐骨; V6368—4 右坐骨 (63003)。

8. V6369—1 左肠骨; V6369—2 右肠骨 (63003)。

9. V6370 右股骨 (63004)。

10. V6371 右股骨 (63002)。

11. V6372 左耻骨 (64034)。

12. V6373 右肠骨 (63007)。

13. V6374 右股骨 (63004)。

14. V6375 右股骨 (64034)。

15. V6376 右股骨 (64034)。

16. V6377 左股骨 (63002)。

产地 野外编号 63005 新疆吉木萨尔东小龙口。野外编号 63002 新疆乌鲁木齐西南仓房沟水泥厂南小山坡。野外编号 63003、63004 新疆吉木萨尔东南弓板沟。野外编号 64034 新疆吐鲁番桃树园子。

一、腰带肌系复原

1. 大腿背面肌群

髂肌 (*M. iliacus*) (图 1—3、图 5) 爬行动物的耻坐股内肌 (*M. puboischiofemoralis internus*) 是哺乳动物髂肌的同源物已为 Romer (1922)、Gregory 和 Camp (1918) 以及后人所公认,起点是耻骨前内表面一个粗壮的屋檐状突起。这个突起不仅在现生爬行动物蜥蜴 (*Lizards*) 和喙头蜥 (*Sphenodon*) 中十分明显,而且在一些二叠纪爬行动物,如 *Dimetrodon* 等,甚至在化石两栖动物 *Eryops* 中均被发现。而 V6362、V6364 耻骨标本内表面前部基本上是平的,丝毫没有任何屋檐状突起的迹象,耻骨相对肠骨和坐骨来说大大缩小,这说明了耻坐股内肌的起点已经转移或者很不发达。

现生原始哺乳动物 *Ornithorhynchus* 和 *Didelphys* 的髂肌起点为髂骨前腹缘一个向下扩大区域 (Gregory 和 Camp 1918)。Cox (1959) 曾描写了一个从东非 Rubuhu 山谷二叠纪晚期一个二齿兽类化石 (*Kingoria*), 肠骨翼位置非常向前, 而且其外表面中下部有一纵向脊。他认为被这个脊所分开的肠骨翼的下部为耻坐股内肌的侵入区。

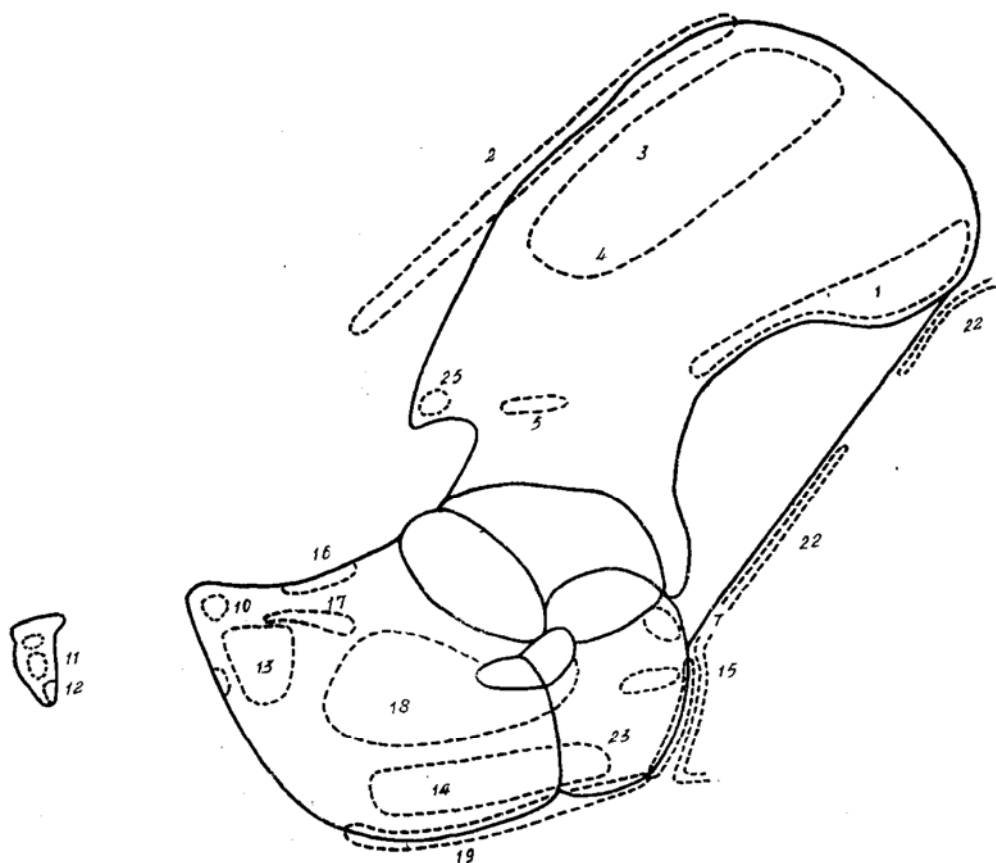


图 1 V6362 腰带外表面肌肉起止点

Fig. 1 Origins and insertions of pelvic muscles of *Lystrosaurus youngi* (V6362), lateral view

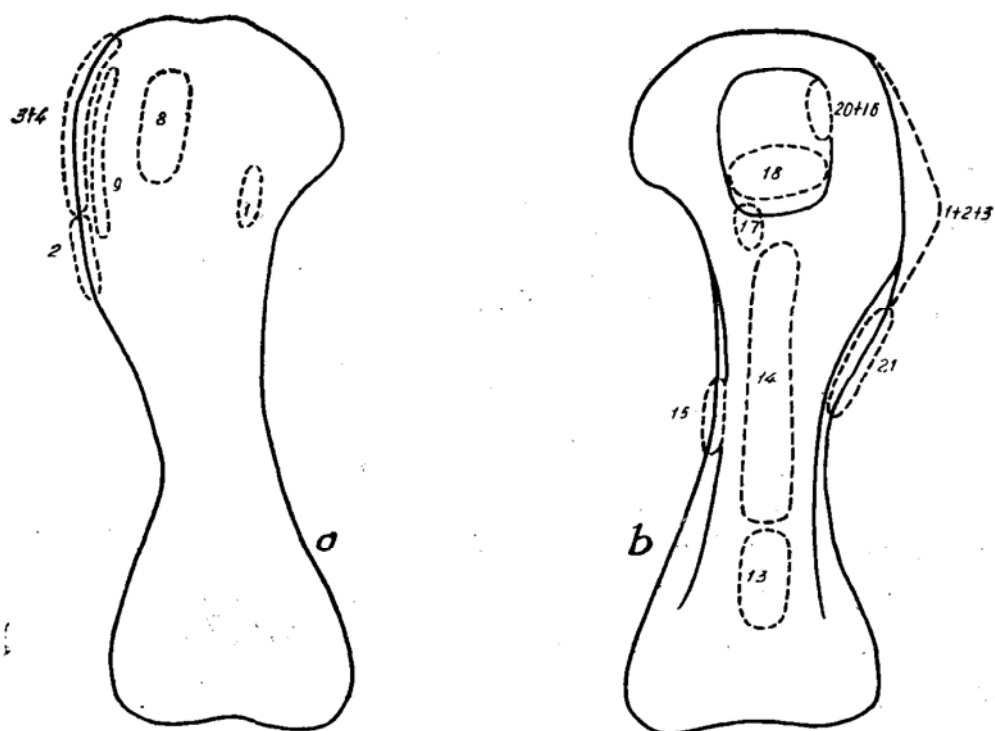


图2 水龙兽股骨的肌肉起止点

a 背面观; b 腹面观

Fig. 2 Origins and insertions of femur muscles of *Lystrosaurus*

a. Dorsal view; b. Ventral view

我们的肠骨标本大致可以分为两类：第一类以 V6362、V6369 标本为代表，前翼极其向前舒张，前腹部向下凸出成一弧形；后翼大大退化。第二类以 V6363、V6368 标本为代表；前翼前腹缘成一直线，并不向下凸出；后翼很发达，其末端形成一尖锐后角。V6362 标本属于孙艾玲鉴定过的杨氏水龙兽 (*L. youngi*)，而 V6369 标本与赫氏水龙兽 (*L. hedini*) 比较相近，所以第一类个体可归入水龙兽杨氏种，第二类个体可归入水龙兽赫氏种。

第一类肠骨前翼的前腹缘向下凸出的弧形，与 *Ornithorhynchus* 和 *Didelphys* 的情形非常相似，虽然向下凸出的形状并不完全相同，但附着髂肌的功能应当是相同的。而第二类肠骨没有提供这块肌肉的附着区。因此，水龙兽杨氏种的髂肌起点可能已经转至肠骨，大致位于肠骨翼外表面前腹部。水龙兽赫氏种的髂肌看来还没有完全发展出来。

爬行动物的耻坐股内肌一般止于股骨近端内侧和背侧，与内转子 (internal trochanter) 无关。而哺乳动物的髂肌止于小转子 (lesser trochanter)。部分水龙兽股骨标本 (V6366、V6377、V6370、V6371) 的腹面脊系统很不清楚，仅见较浅内转子窝，此外没有任何肌肉附着的痕迹。Romer (1924) 曾提出过一种耻坐股内肌止点从股骨背面向腹面转移的假说以及此肌在兽孔类的止点区域。V6374、V6375 标本近端背面内侧贴近股骨头处有一明显隆起，此隆起与 Romer 在一个兽齿类 (*Diademodon*) 股骨上发现的肌肉附着点极为相象，可以解释为髂肌 (即耻坐股内肌) 止点。如果是这样，这类水龙兽的髂肌止点同二叠纪爬行动物的同源肌肉，耻坐股内肌的止点基本一致了。

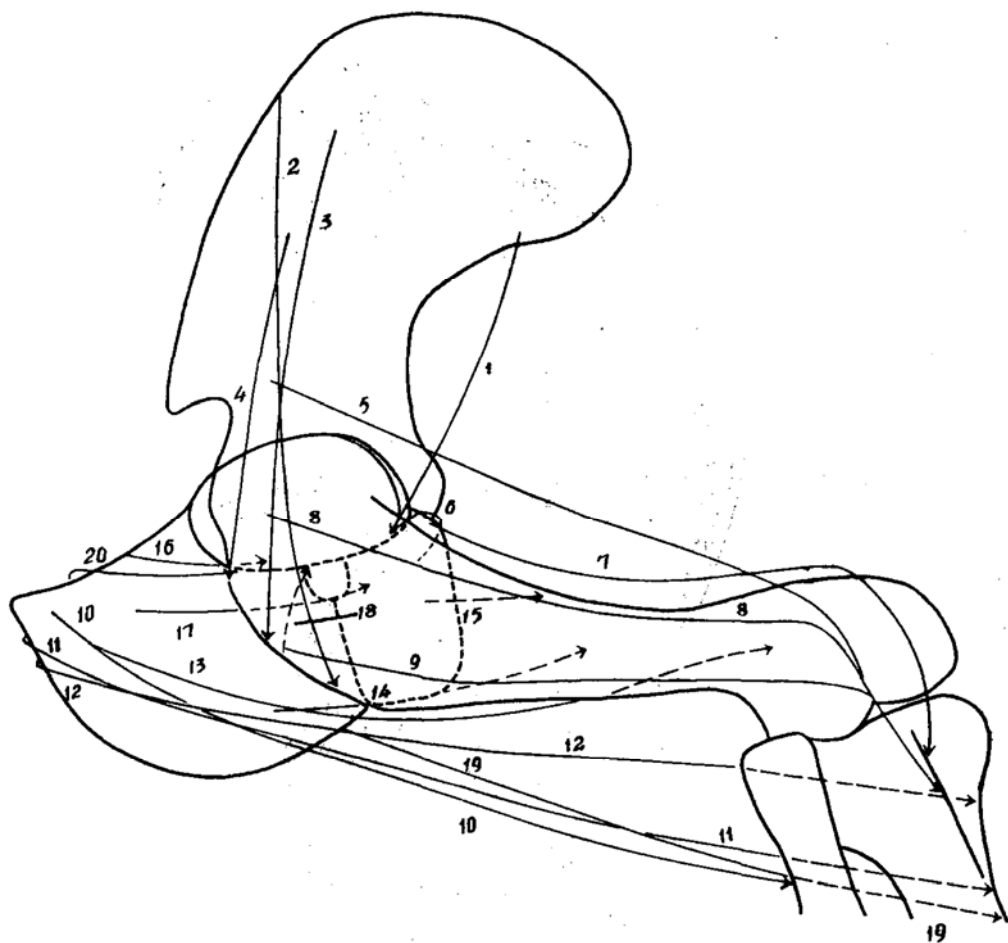


图3 水龙兽腰带肌肉方向

Fig. 3 Directions of pelvic muscles of *Lystrosaurus*

另外,在 V6372 耻骨标本内表面有一明显纵脊,可能代表某些残存耻坐股内肌起点,这个现象也恰恰说明了水龙兽的髂肌仅仅刚刚分化出来。

臀肌 (*M. gluteus*) (图1—3、图5) 臀肌分为深层臀肌和浅层臀肌。Appleton (1928) 以大量的现生哺乳动物的解剖为基础,根据神经和肌肉的相互关系,提出了令人信服的证据,验证了深、浅层臀肌均来自爬行动物的髂股肌 (*M. iliofemoralis*)。

笔者认为,从化石骨骼来判断臀肌的发展程度有三条根据,即肠骨翼的扩展范围、股骨头和大转子的分化程度。其中第一条是主要的,因为臀肌首先必须有充分的扩展余地。

这里所有的水龙兽肠骨标本都具有极其舒张的肠骨前翼,不仅向上,而且向前。V6362 标本和 V6369 标本后翼退化; V6363 标本和 V6368 标本肠骨后翼虽存在,但出现了变窄趋势,显然部分臀肌起点应转至背部软体组织。这样看来,水龙兽的浅层臀肌应起于肠骨外表面最上部,并延至背部筋膜,深层臀肌起于浅层臀肌之下的肠骨外表面中上部一个纵向狭长区域。

哺乳动物的臀肌止点明显分开,浅层臀肌止于第三转子,深层臀肌止于大转子,而且二者具有不同的功能。大部分爬行动物的股骨没有第三转子,但 Boonstra (1966) 曾描写了第三转子在某些早期二齿兽类的存在。V6374 和 V6375 等股骨标本的大转子远端背

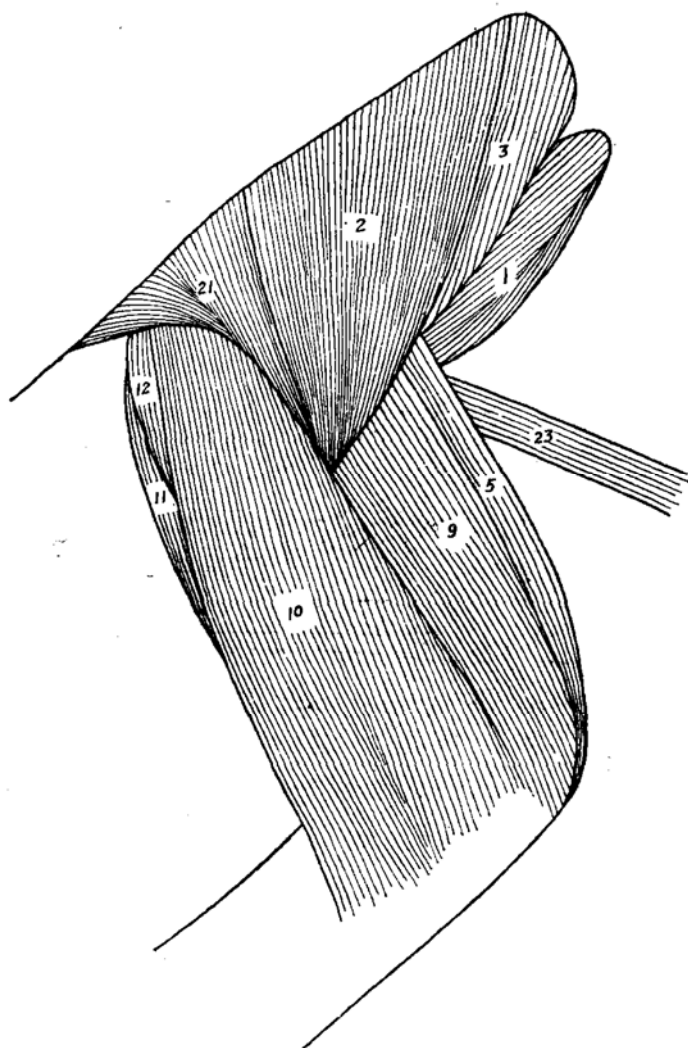


图4 水龙兽腰带肌肉复原外侧观浅层

Fig. 4 Reconstruction of pelvic muscles of *Lystrosaurus*, shallow layer of lateral view

面稍向外突出,很可能是第三转子 (third trochanter) 的萌芽,而 V6362、V6366 等股骨标本却没有第三转子的任何迹象。因此,深浅层臀肌止点可能在部分个体已经开始分开,而在另一部分个体还是一个整体。

股直肌 (*M. rectus femoris*) (图 1—4) 股直肌为哺乳动物股四头肌的一个头。Romer 认为股直肌在爬行动物的前身为髂胫肌 (*M. iliotibialis*), 这一点争议不大。髂胫肌起于肠骨背缘或背缘之上的腱膜上。

水龙兽的这块肌肉到底属于哪一种类型呢? 它的肠骨上没有显示出明显的附着点。但是股直肌的产生是与臀肌的发展密切相关的。臀肌的扩大排挤并占据了髂胫肌的位置, 后者的残留纤维成为了股直肌。水龙兽臀肌的发达决定了髂胫肌主体部分必然消失的命运。所以,水龙兽的这块肌肉应是哺乳类动物型的。由于清楚标记的欠缺,起点具体位置难于确定,止点与股外肌、股中肌愈合,位于胫骨近端前面。

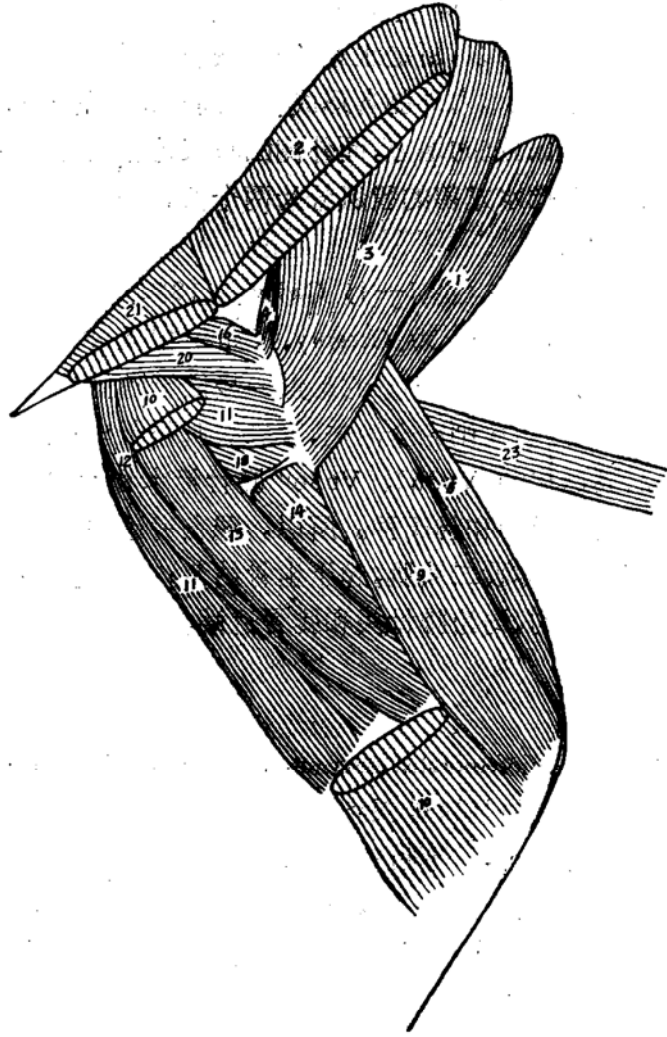


图 5 水龙兽腰带肌肉复原外侧观深层

Fig. 5 Reconstruction of pelvic muscles of *Lystrosaurus*,
deep layer of lateral view

栖肌 (*M. ambiens*) (图 1—4) 现生爬行动物喙头蜥和鳄鱼的栖肌属四头肌一个头, 起于耻骨前部, 经大腿前面, 到达股骨远端, 并与其他三头愈合, 越过膝盖, 止于胫骨。

V6364 和 V6372 耻骨标本外表面背部均有一个以髌臼边缘为底边, 以耻骨结节为顶点的粗糙三角形表面。这个三角形表面与 Romer (1922) 在一些化石爬行动物的髌臼之下和之前的耻骨外表面粗糙区域很相近, 很可能是栖肌的起点。而止点如同一般爬行动物, 在胫骨近端内侧。

股肌 (*M. vasti*) (图 1—3、图 5) 哺乳动物的股肌和爬行动物的股胫肌 (*M. femorotibialis*) 在股骨干背面的主要位置使相互之间的同源关系成为无可辩驳的, 不必再作说明。

蜥蜴和喙头蜥的股胫肌占据股骨远端和中部背面大部分。现生哺乳动物的股肌覆盖整个背面和两侧, 起点伸至股骨近端大转子和股骨头之间的凹上。它们最主要的区别在于哺乳动物的股肌已伸至股骨近端。

所有水龙兽标本的股骨近端背面都有一个纵向延伸的浅凹,此凹远端伸至股骨干上,与哺乳动物的情形完全类似。所以,断定水龙兽股肌起点已推至股骨近端是合乎逻辑的。另外,水龙兽股骨两头大,中间小,内外侧各形成一个向股骨干的内凹,这两个凹必须由肌肉来填充,内侧凹显然是栖肌通过的地方,而外侧凹看来为相当哺乳动物股外肌的一块肥厚肌肉所占据。因此,笔者把水龙兽的股肌分为两个头,一个头包背整个股骨背面和两侧,另一个头则在股骨外侧。

股二头肌 (*M. biceps femoris*) (图 1—4) Gadow, (1882) 曾提出哺乳动物的股二头肌是爬行动物髂腓肌的衍生物,这一点为 Gregory、Camp 以及 Romer 等人所接受。

爬行动物的髂腓肌 (*M. iliofibularis*) 的起点一般位于肠骨外表面后角上。而哺乳动物的肠骨全部位于髌臼前方,后翼则完全消失,股二头肌起于坐骨结节上。

前面笔者已经把后翼退化的 V6362、V6369 肠骨标本和后翼发达的 V6363、V6368 肠骨标本分别归入水龙兽杨氏种和赫氏种。所以,现在讨论的这块肌肉就起点来说可以分两种类型,在水龙兽杨氏种称股二头肌,起于坐骨结节;在水龙兽赫氏种称髂腓肌,起于肠骨后角。止点应该是相同的,均为腓骨头和腓骨近端。

2. 大腿腹面肌群

耻坐股外肌 (*M. puboischiofemoralis externus*), **股方肌** (*M. quadriceps femoris*) (图 1—3、图 5) 耻坐股外肌是一块从耻坐板到股骨腹面的深层短肌。这块肌肉从爬行动物到哺乳动物的演化中变化并不大,只不过在爬行动物更为发达一些。

V6364 标本的耻骨和坐骨相连在一起,我们可以看到,闭孔很小。大部分标本的闭孔之下的坐骨外表面中间部分以及闭孔下部向外凸出,而靠近边缘处较凹陷。可以断定,这些向外凸出部分是耻坐股外肌的起点区。而股骨近端腹面较浅的内转子窝和内转子是耻坐股外肌的止点区。

股方肌在现生原始哺乳动物开始出现,而现生爬行动物没有股方肌。

笔者认为,股方肌是适应于耻坐板后移而有利于拉股骨向后而产生的。水龙兽的耻坐板后移幅度不仅在二叠纪中、晚期和三叠纪早期的兽孔类中首屈一指,而且完全可以和现生原始动物 *Ornithorhynchus* 相媲美。因此,水龙兽的股方肌很可能已经分化出来,起点在坐骨外表面后背部浅凹的前方,止点可能在股骨转子窝的远端。

坐骨转子肌 (*M. ischiotrochantericus*) (图 1—3、图 5) 这是一块从坐骨内表面到股骨近端的深层短肌。

Pearson (1924) 在复原肯氏兽 (*Kannemeyeria*) 全身骨架的过程中注意到了坐骨背缘有一个三角形表面,与坐骨翼几乎成 90° 角。在我国山西的杨氏付肯氏兽 (*Parakannemeyeria youngi*) 和其他一些肯氏兽标本上,也同样存在坐骨背缘的三角形表面,称为坐骨背翼。Pearson 提出这个三角形区域为闭孔外肌(耻坐股外肌)通过坐骨背缘向坐骨内表面转移成闭孔内肌的一种过渡形态,因为单孔类没有闭孔内肌的存在。

笔者对此持不同看法。V6363 以及其他一些未编号的水龙兽坐骨标本内表面接近背缘处有一平行于背缘的长条隆起。这个隆起的位置恰恰相当于大多数爬行动物(包括化石爬行动物)坐骨转子肌的起点区,因此无疑是同一肌肉在这些坐骨标本上的起点区。

尽管一些肯氏兽类的坐骨背翼十分发达,但从位置上看,仍应与 V6363 坐骨标本的这一长条形隆起同源并且同功,只不过已经进一步发展罢了。从另一角度说,这个坐骨背翼也可代表一种坐骨转子肌向外发展的趋势。孖肌在坐骨外表面的起点可能就是这种发展的结果。

V6366、V6367 股骨标本的近端腹面具有一个不大的转子窝,而 V6362 标本根本不存在这个窝。坐骨转子肌应止于转子窝后界贴近大转子处或与其相符的地方。

孖肌 (*M. gemellus*) (图 1—3、图 5) 在 V6363 以及其他几个坐骨标本中,坐骨结节和坐骨颈之间沿坐骨背缘外侧有一较光滑隆起,可以推测,这里提供了孖肌的起点。由于在这个隆起上没有找到类似现生哺乳动物坐骨棘那样的断开点,很可能上、下孖肌尚未分开。

收肌 (*M. adductor*) (图 1—3、图 5、图 7) 我们的水龙兽标本的耻坐板的外表面接近边缘处有三个浅凹,分别位于坐骨后背部,耻坐板腹部和闭孔前下方耻骨上。它们不但在 *Ornithorhynchus* (Gregory 和 Camp 1918) 的耻坐板上可以看到,甚至和一些现生哺乳动物的情况相互吻合。因此,这三个浅凹从后向前分别为大收肌、长收肌和短收肌的起点。

现生爬行动物(鳄鱼等)的收肌止于收肌脊的前背面,一些哺乳动物的收肌止于股骨腹面的两个脊之间。Romer (1922) 提出,单孔类股骨腹面后侧的脊是收肌脊向后移动的结果,而一些哺乳动物的前侧脊是新生的。V6366 等水龙兽股骨标本的骨干前、后均有一微弱脊,从近端向远端伸延。由于股中肌和股外肌十分发达,大概已占据了股骨的背面和两侧,那么,腹面两脊之间部分则是收肌止点区了。

半膜肌 (*M. semimembranosus*), **半腱肌** (*M. semitendinosus*), **股薄肌** (*M. gracilis*) (图 1—6)

水龙兽耻坐板的后移幅度很大,耻骨已经位于髌臼之下。V6363 坐骨标本的坐骨结节末端后界是一个次椭圆形的长条面,现生哺乳动物的坐骨结节末端后界也具有这样一个完全类似的面,而且二者在这个后端面之前的坐骨外表面上都具有一个浅凹。由此我们可以推测屈肌起点的某些相似之处。*Ornithorhynchus* 和 *Didelphys* 的半膜肌和半腱肌起点都在坐骨结节和坐骨后缘。因此,笔者认为, V6363 标本的这个次椭圆形长条面的顶端应为部分股二头肌的起点,中部应为半腱肌的起点,下部为部分半膜肌的起点,半膜肌的另一部分起点,延伸至坐骨外表面。股薄肌起点贯穿两侧耻坐板联合。

三块肌肉都止在胫骨粗隆内侧。半膜肌止点在最近端,半腱肌止点在其远端,股薄肌止点覆盖半膜肌和半腱肌止点之上,并延伸至胫骨近端将

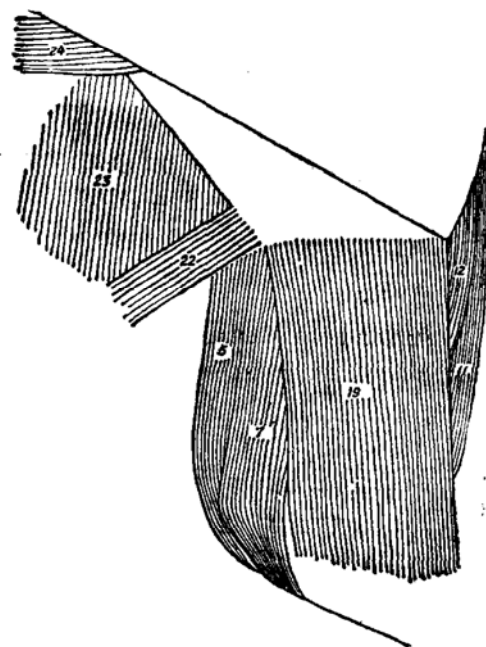


图 6 水龙兽腰带肌肉复原内侧观浅层

Fig. 6 Reconstruction of pelvic muscles of *Lystrosaurus*, shallow layer of median view

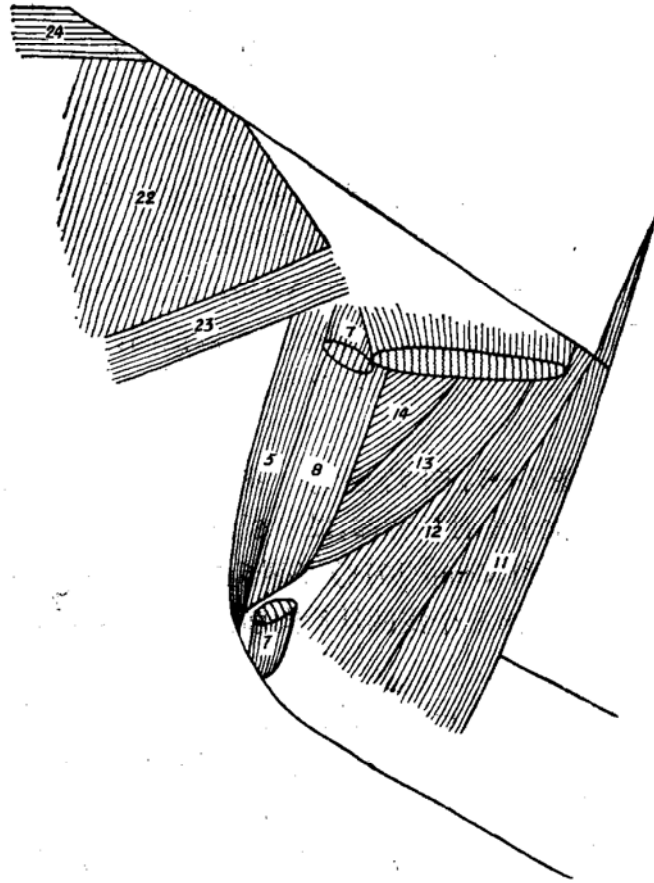


图7 水龙兽腰带肌肉复原内侧观深层

Fig. 7 Reconstruction of pelvic muscles of *Lystrosaurus*,
deep layer of median view

号 码 注 释

1. 髂肌; 2. 臀大肌; 3. 臀中肌; 4. 臀小肌; 5. 股直肌; 6. 耻坐股内肌; 7. 栖肌; 8. 股中肌; 9. 股外肌; 10. 股二头肌; 11. 半腱肌; 12. 半膜肌; 13. 大收肌; 14. 长收肌; 15. 短收肌; 16. 孖肌; 17. 股方肌; 18. 耻坐股外肌; 19. 股薄肌; 20. 坐骨转子肌; 21. 尾股肌; 22. 腹壁肌肉; 23. 腹直肌; 24. 腰方肌

近 $1/3$ 处。

尾股肌 (*M. caudofemoralis*) (图 3—5) 尾股肌的发展与尾部的长短是密切相关的。爬行动物一般具有较强壮的尾,而哺乳动物的尾极度缩小。

Watson (1912) 发现过一个由十个脊椎组成的水龙兽短尾,基本确定了水龙兽的尾和大多数二齿兽类一样,是很不发达的。因此,其尾股肌应是较退化的。

爬行动物尾股肌的主要功能是拉股骨向后和摆动尾部。由于水龙兽腰带三骨的旋转(从右边看顺时针旋转),尾股肌的运动功能为其他一些肌肉所代替,仅保留颤动尾的能力。

这里所有的水龙兽股骨标本都未显示出任何腹面第四转子的残迹,很难确定尾股肌止点位置。起点一般在较前部尾椎上。

以上介绍了一些水龙兽部分肌肉的概况,这些肌肉大部分直接与后肢运动有关,因此是最积极的,活动的,在附肢姿势和运动方式的转化中起着重要作用。而其他一些与腰带

有关的尾部肌肉尾背肌 (*M. coccygeus dorsalis*)、尾屈肌 (*M. flexor caudi*)、肠尾肌 (*M. iliococcygeus*)、坐尾肌 (*M. ischiococcygeus*)、以及腰带前面的肌肉骶棘肌 (*M. sacrospinalis*)、腹直肌 (*M. rectus abdominis*)、腹外斜肌 (*M. obliquus abdominis externus*)、腹内斜肌 (*M. obliquus abdominis internus*)、腹横肌 (*M. transvers abdominis*)、腰方肌 (*M. quadratus lumborum*) 等等,则是相对稳定和保守的,它们在从爬行动物进化到哺乳动物的过程中,变化并不大。

二、与相近动物类群比较

(一) 与早期二齿兽类 (*Dicynodonts*) 比较

Boonstra (1966) 曾详细描述了二叠纪中期南非獭头兽带 (*Tapinocephalus zone*) 的一些早期二齿兽类附肢骨骼及一些肌肉附着点,得出了一个较为一般化的模式。

水龙兽的后肢骨骼、肌系和这些早期二齿兽类有很多共同的似哺乳动物特征,现列举如下:

1. 肠骨所占总面积与耻坐板近乎相等,这就意味着股骨近端腹面肌肉缩小,而背面肌肉扩大。

2. 肠骨翼大大扩展,为臀肌的发展提供了起点位置。

3. 股骨头向内侧伸出,颈部分化。其结果股骨向下转移较为贴近身体,代替腹面肌肉,直接承担了身体的支持作用。

4. 大转子清楚可见。部分股骨出现了第三转子,促使深浅层臀肌划分与分工。

5. 髌臼发生旋转(从右边看顺时针方向旋转。按照 Boonstra 的说法,二齿兽类是兽孔类中第一个完成这种旋转的),使肌肉趋近于前后方向拉动股骨。

6. 耻骨相对缩小,起于耻骨的肌肉退化。水龙兽后肢骨骼和肌系与这些早期二齿兽类相比也有几点不同:

- (1) 水龙兽肠骨翼扩大方向主要是向前,在肠骨的肌肉起点也随之向前;而早期二齿兽类的肠骨翼扩大方向主要是向上。

- (2) 部分水龙兽肠骨翼前腹缘向下成一弧形,耻坐股内肌已前移成髂肌。而早期二齿兽类肠骨没有这种迹象。

- (3) 部分水龙兽肠骨后翼退化,髂腓肌已转至坐骨,早期二齿兽类具有肠骨后翼。

- (4) 水龙兽股骨各个部分分化程度更加明显。

由此可见,水龙兽的后肢骨骼和肌系具有更多的似哺乳动物特征。

(二) 与犬齿兽类 (*Cynodonts*) 比较

Jenkins (1971) 所复原的犬齿兽类后肢运动系统是相当进步的。如果同水龙兽加以比较,除了很多相似点之外,也存在几点不同。

1. 水龙兽肠骨比犬齿兽类向前扩展的幅度大,部分水龙兽肠骨前腹缘向下凸出。而

犬齿兽类没有丝毫这种凸出的痕迹,因此很可能髂腰肌还未分出。

2. 水龙兽肠骨翼具有某种变窄趋势,浅层臀肌起点已达背部筋膜;而犬齿兽类肠骨翼十分高大。

3. 水龙兽肠骨后翼(部分极度缩小)远不如犬齿兽类发达,部分个体的股二头肌已在坐骨上定位。

4. 水龙兽耻坐板位置比犬齿兽类更向后。

5. 犬齿兽类的股骨头、股骨颈、大转子、小转子的分化程度超过了水龙兽。

很明显,水龙兽的腰带及其某些附着肌肉比犬齿兽类进步些,而股骨相比之下却又较为原始。但从整体上看,水龙兽后肢运动系统的进步性决不低于犬齿兽类。

通过上述比较,可以看出水龙兽的后肢骨骼形态特征和肌系具有一系列的似哺乳动物性质。某些特征,比如肠骨翼和耻坐板的相对位置,以及股二头肌、髂肌、股中肌、股外肌、收肌、股直肌和屈肌群的起止点和方向,与现生原始哺乳动物极为相似。

三、后肢姿势、肌肉功能和运动方式

后肢骨骼和肌系的先进必然导致姿势的先进。前文实际上已经叙述了水龙兽后肢较为竖直的姿势。较圆的髌臼和内侧伸出的股骨头相关节,形成了新型支点。这样,股骨被较大幅度地拉向身体之下,膝向前转,臀部可较高的离开地面。

腰带和股骨形态以及后肢一些肌肉起止点的改变,引起水龙兽后肢各条肌肉重新组合和定向。附肢背面肌肉随着肠骨翼而前移,出现了以髂肌为主的(浅层臀肌和股直肌不同程度参加之下的)拉股骨向前的肌群,代替了原始耻坐股内肌的机能。与此同时,原始附肢腹面的肌肉随着耻坐板而后移,已经开始从支持功能中解放出来,出现了股方肌、部分收肌、半膜肌、半腱肌(包括残存尾股肌)等组成的拉股骨向后的肌群,代替了尾股肌的机能。很显然,参与拉股骨运动的肌肉数目已经增多,角度和方向更为有利,大大增加了推动身体向前的运动能量。屈、伸小腿仍由屈肌群和伸肌群来完成。臀小肌、臀中肌和坐骨转子肌,孖肌分别为旋转股骨向前、外的拮抗肌群。

上述变化使得后肢运动不同于原始的爬行方式。股骨的运动平面已不是水平的,而是斜向下的,路迹变窄,跨步增大。

笔者发现水龙兽的前肢骨骼、肌系及运动方式基本上类似原始爬行动物。而这里研究的后肢部分则较接近哺乳动物。

造成这种现象的原因在于前、后肢分工不同。水龙兽如同其他二齿兽类一样,头骨十分沉重,颈很短,腹部肥大,身体前部较低。前肢偏重于担负支持身体作用,庞大的身体重量阻碍了它的进化速度。而臀部位置较高,后肢的机能偏重于推动身体前进,是更为直接的运动器官。这样,后肢虽然获得较多的改进机会,然而,头骨以及整个身体的极度特化,前肢的长期保守状态使得后肢的改进也受到了限制。因此,水龙兽的运动始终是缓慢和笨重的。

(1983年3月13日收稿)

参 考 文 献

- 孙艾玲, 1963: 中国的肯氏兽类, 中国古生物志总号第 147 新丙种第 17 号 1—109。
- Appleton, A. B., 1928: The muscles and nerves of the post-axial region of the tetrapod thigh. *Journ. Anat.*, LXII, pp. 364—438.
- Boonstra, L. D., 1966: The girdles and limbs of the Dicynodontia of the Tapinocephalus Zone. *Ann. S. Afr. Mus.* 50: 1—11.
- Boonstra, L. D., 1966: An early stage in the evolution of the mammalian quadrupedal walking gait. *Ann. S. Afr. Mus.* 50: 27—43.
- Broom, R., 1932: The mammal-like reptiles of South Africa and the origin of mammals. *London: Withery.*
- Cox, C. B., 1959: On the anatomy of a new dicynodont genus with evidence of the position of the tympanum. *Proc. Zool. Soc. London.* 132: 321—367.
- Gregory, W. K. and C. L. Camp., 1918: Studies in comparative myology and osteology. No. III. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 38: 447—563.
- Herbert, O. E., 1928: Functional adaptations of the pelvis in marsupials *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 58: 189—232.
- Howell, A. B., 1937: Morphogenesis of the shoulder architecture. Pt. VI. Therian Mammalia. *Quart. Rev. Biol.* 12(4): 440—463.
- Jenkins, F. A., The Postcranial Skeleton of African Cynodonts. Peabody Museum Bulletin 36.
- Jouffroy, F. K. and J. Lessertissierur. 1967: Corrélations musculosquelettiques de la ceinture scapulaire chez les reptiles et les mammifères femarques sur un problème de paléomyologie. *Colloques Int. Cent Natn. Rech. Scient.* 163: 453—473.
- Pearson, H. S., 1924: A Dicynodont Reptile Reconstructed. *Proc. Zool. Soc. Lond.* Part 3—4 pp. 827—855.
- Pearson, H. S., 1926: Pelvic and thigh muscles of *Ornithorhynchus*. *Journ. Anat.* Vol. 60.
- Romer, A. S., 1922: The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. *Bull. Am. Nat. Hist.* 46: 517—606.
- Romer, A. S., 1924: The lesser trochanter of the mammalian femur. *Anatomical record.* 28: 95—104.
- Romer, A. S., 1956: Osteology of the reptiles. *Chicago: University of Chicago Press.*
- Watson, D. M. S., 1912: The skeleton of *Lystrosaurus*. *Rec. Albany Mus.* 2: 287—295.
- Watson, D. M. S., 1913: Limb of *Lystrosaurus*. *Geol. Mag.* Vol. 10.
- Watson, D. M. S., 1917: The Evolution of the Tetrapod shoulder girdle and fore-limb. *Journ. Anat.* LII, pp. 1—63.
- Young, C. C., 1935: On two skeletons of Dicynodontia from Sinkiang. *Bull. Geol. Soc. China* 14: 483—517.

RESTORATION OF PELVIC MUSCLES OF *LYSTROSAURUS*

Li Yuhe

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

Key words *Lystrosaurus* muscles pelvis morphology

Summary

Pelvic muscles of *Lystrosaurus*, based on a large number of ilia, pubes, ischia and femora collected from the Jiucayuan Formation in Xinjiang in 1963—1964, are reconstructed in the present paper.

According to the osteological features, the pelvic muscles of *Lystrosaurus* are characterized as follows: the origin of Pubo-ischi-femoralis internus is moved from pubis to the anterior blade of ilium as in those of the primitive mammals. Owing to the reduction of the posterior blade of ilium, biceps femoralis is attached to the posterior angle of ischium and ischial tuberosity. Gluteus is well developed and its origin extends to the dorsal fascia. The insertion of gluteus is divided into two parts: one on the trochanter and the other on the third trochanter. Both vasti lateralis and vasti internus has reached the proximal end of the femur and covered its dorsal, median and lateral surfaces. Caudi-femoralis is very much reduced.

Most of the pelvic muscles of *Lystrosaurus* are very similar to those of the primitive mammals. Compared with the pattern of primitive synapsids, the posture of *Lystrosaurus* hind limb is substantially altered and occupies a truly intermediate position between that of primitive synapsids and mammals. The arc of the femoral movement is not horizontal but oblique to the body axis.