

蜀龙头骨及脑颅的解剖

郑 钟

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

关键词 蜥脚类 脑颅解剖

内 容 提 要

本文对蜥脚类蜀龙 (*Shunosaurus*) 的脑颅分别从其头骨特征、脑垂体、耳区、视觉系统、脑神经等诸方面进行了较为详细的解剖研究, 结果表明 *Shunosaurus* 内颈动脉不分叉; 基蝶骨突强烈收缩; 外淋巴囊出现在中耳及 IX、X、XI 孔与颈静脉孔内分外合等现象十分独特。因此, *Shunosaurus* 应视为一种特化的原始蜥脚类。

蜀龙 (*Shunosaurus*) 于 1983 年由董枝明等根据一不甚完整的头后骨骼作为新属种发表的。1984 年董枝明等根据新发现的材料(头骨碎片及较完整的头后骨骼)作了一些补充说明。1988 年张奕宏对其特征又作了修订和补充描述。尽管如此, 对其关键部位脑颅尚未进行过详细研究。本文研究之材料为一脑颅, 部分骨片虽碎散, 但基本上可以复原为一完整的头骨。犁骨、腭骨、翼骨及右侧方骨脱落, 因此可以观察到许多详细的颅壁结构、神经孔及部分动、静脉血管孔。材料采自四川省自贡市大山铺, 地质时代为中侏罗世, 层位下沙溪庙组。

本文记述的脑颅与已描述过的蜀龙头骨形态相似: 1. 牙齿呈柳叶状, 为勺形齿。齿冠高, 齿纹明显。2. 方骨背部存在一大而深的方骨凹。3. 鳞骨形状特殊。因此, 我们把此脑颅归于李氏蜀龙 *Shunosaurus lii*, 作为其脑颅特征并进行描述和讨论。

一、描述和讨论

1. 头骨

由于埋藏时受压, 头骨的左侧方骨、方颞骨的下部向内扭曲。头骨前端不完整。复原后的头骨呈长方形, 吻部和颜面部稍长, 最大宽度在眶后骨的前端。头上各膜骨愈合较好, 应视为一成年个体。

前上颌骨 (premaxilla) 呈长形, 中部稍有收缩, 上升突较发达, 插入上颌骨和鼻骨之间, 腭面呈一不规则的曲面。后面的上颌骨 (maxilla) 前上端具一突起, 在腭面与前上颌骨关联。上颌骨在齿缘处较厚, 而在近鼻骨处较薄。这个变化在腭面上下二分之一处十分明显。上颌骨与前上颌骨的连接部较陡, 向前方斜倾, 而后端逐渐变细, 与颞骨相接。

前额骨 (prefrontal) 外侧骨壁较厚, 中间部较薄, 与鼻骨接触关系不详, 后缘与额骨

(frontal) 相接, 缝合线为平缓的波状曲线。额骨面平坦, 外缘微凸, 中间稍凹, 凹面呈三角形, 前宽后尖。顶骨 (parietal) 处在头骨的最高处, 后端向下倾斜, 整个顶骨位于头顶两上颞孔之间, 呈穹隆状。顶骨最大长度为 40 mm, 最大宽度为 126 mm, 即顶骨两翼状突之间距。两翼状突从其中轴两侧伸出直达鳞骨的内侧缘。从枕部观察, 顶骨的后侧中间有一纵脊, 直达上枕骨。这些构造在肉食龙 *Allosaurus*, *Tyrannosaurus* 中均可见, 是为了加强肌肉附着力而增生的。

鳞骨 (squamosal) 位于顶骨的外侧, 头骨后端上部, 为四射型骨。覆压在方骨之上的鳞骨后端形态十分特殊, 其后支为垂直向后伸出, 而不似其它蜥脚类 *Camarasaurus*, *Diplodocus* 那样向两外后侧伸出。

方骨 (quadrate) 的下端横向加宽, 有一圆缓的关节面与下颌关节。方骨上端两侧壁变薄, 中间下凹, 形成一纵向延伸的方骨凹。其深度由上至下逐渐加强, 至其中下部形成一方骨窝。*Camarasaurus* 的头骨上亦存在这现象, 但是其外侧壁一部分是由方颞骨参与构成的。这一纵凹在方骨两侧反映为方骨内外两侧壁以角度在前方相交。其前叶插入方颞骨内侧与翼骨、基蝶骨相接; 顶部插入鳞骨之内侧与外枕骨相接。方骨的翼骨支宽大呈板状, 构成方骨的最大宽度, 其前端附迭在基蝶骨突上, 与翼骨在外侧相接。其翼骨支的上端与前耳骨嵌接。方骨的内侧壁附贴在基枕骨外侧, 耳窝之上。方骨下部腹面内凹由内、中、外三条纵向扭曲之脊构成, 形成两个腹腔。内腹腔要深于外腹腔。外腹腔是由方骨和方颞骨下端共同构成的。上述这些嵴无疑是收肌的腱和腱膜的附着嵴。由于方骨与脑颅连接的端部大为分化, 与前耳骨、鳞骨、翼骨、基蝶骨突的广泛嵌接, 因此, 方骨与脑颅侧壁应为固定不动的连接。

上枕骨 (supraoccipital) 位于顶骨后侧, 比较狭窄, 处于枕区中央上方, 它的上缘与顶骨接触, 下端与外枕骨 (exoccipital) 相联。外侧覆压在前耳骨之上, 整个骨面呈盾板状。前端有一缺口, 骨面微凹, 中央存在一发达的嵴状突起。纵贯整个枕区骨面, 骨嵴宽厚, 从突起的程度上看, 附着的肌肉是强大的。

后耳骨 (opisthotic) 呈薄板状向后下方伸出, 外侧稍许向背方翻折, 内侧微收缩。前腹侧与耳前骨嵴 (crista antotica) 相接; 后腹侧压在卵圆窗之顶。在 *Diplodocus*, *Dicraeosaurus*, *Barosaurus*, *Brachiosaurus* 中这块骨相当发育, 而 *Camarasaurus* 与此相似, 发育的要相对弱一些。

基枕骨 (basioccipital) 由两个结节状突上下构成。上端的结节状骨为枕髁的大部, 钝圆, 往下迅速收缩, 在形状上呈一孤立的球状物。球状物之顶为枕骨大孔之底。下端的结节状骨为两个基枕骨突, 但两突尚未完全游离出来, 仅在轮廓上大致可以分出。基枕骨突往前两侧收缩, 往下与基蝶骨突 (basisphenoid process) 相接, 共同构成内颈动脉孔 (internal carotid foramen), 但这个基枕骨突要比 *Diplodocus* 者短小。位于枕髁和基枕骨突之间的基枕骨本体, 下凹, 骨面平滑, 往前稍有扩大的趋势。其后侧应为 XII 孔的位置。基枕骨前侧部, 分布有 IX、X、XI 孔和卵圆窗。前侧基部发育一大凹槽, 可能为外淋巴囊的位置。

前蝶骨 (presphenoid) 位于脑颅腹中央, 由前至后呈 V 型或酒杯状, 前端保存不十分完整。两侧与眶蝶骨 (orbitosphenoid) 相接, 腹部与板状的副蝶骨 (parasphenoid) 相联。

后端迅速收缩与基蝶骨相接。前端为 I 孔所在,中央和后端分别为 II、VI 孔的位置。两孔之间为一凹槽相接,整个骨面平坦。

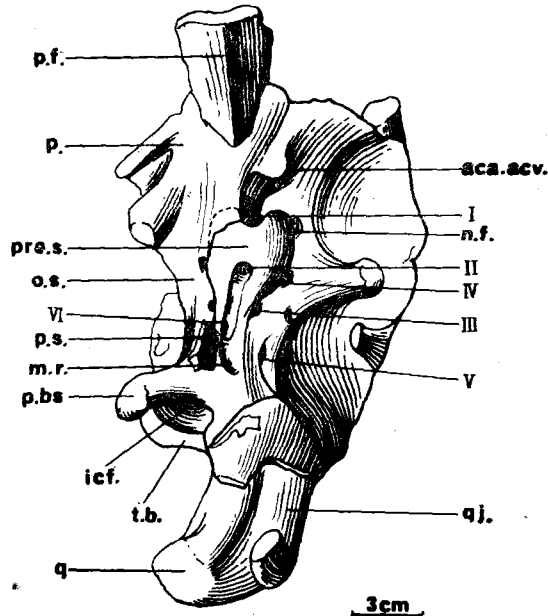


图 1 蜀龙脑颅的腹视图

Fig. 1 Ventral view of the braincase of *Shunosaurus*

前耳骨 (prootic) 外侧近于水平状,基部与眶蝶骨之间为 V 孔所间隔。后端上升,与方骨前端相联。这一骨位于外枕骨两侧,呈游离状。前耳骨与眶蝶骨接触处有一嵴状凸,即前耳骨嵴 (crista prootic), 插入前蝶骨,与之几乎垂直。

纵观脑颅结构整体,枕髁的倾斜轴大约与额顶部平行,而其下的基枕骨本部与之垂直。颅腔倾斜,即基蝶骨、前蝶骨斜向上延伸,插入额顶面,最高点在眶中部,与额骨顶骨面的夹角约为 60° ; 基枕骨突与颅腔底平行,与额顶面夹角为 60° , 基蝶骨突延伸的角度要大于 60° , 两者共同从头骨轴中部向后下方伸出。这些都是蜥脚类头骨上广泛存在的特征。可见从进化的角度看,蜥脚类头骨上的大结构保持相对的稳定性。

下颌 (mandible) 仅在前端向内弯曲,中间部较窄,往前突然扩大、上升。在第一齿前,齿骨 (dentary) 有上升成突的现象。下颌前后等高,约 60 mm。在以往的描述中均未见这种扩大、上升的现象。

2. 脑垂体部位

脑垂体的位置是介于基蝶骨、副蝶骨和前蝶骨之间。 *Shunosaurus* 的脑垂体窝呈长卵形。前端与 II 孔以一沟槽相接,后置脑颅的前下方。从脑垂体窝与 II 孔的位置相关上看, *Shunosaurus* 两者的距离较长,兽脚类 *Tyrannosaurus* (Osborn, 1912) 两者的距离要短一些,而原蜥脚类 *Plateosaurus* (Galton, 1985) 中脑垂体强烈后置。

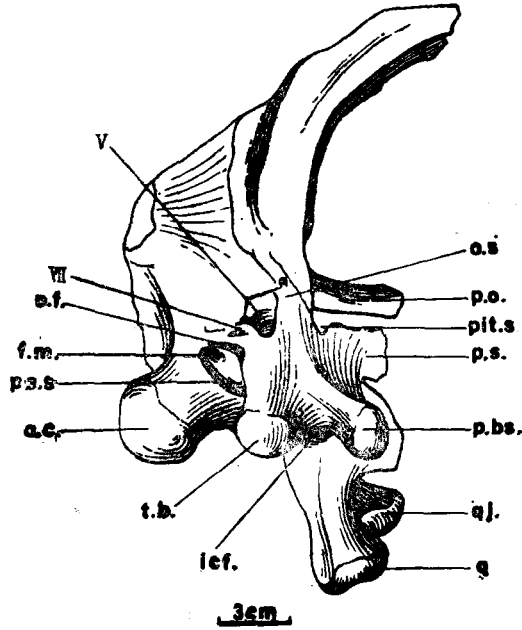


图 2 蜀龙脑颅侧视图

Fig. 2 Lateral view of the braincase of *Shunosaurus*

3. 耳区

此标本暴露的是右耳区,左耳区因方骨的存在而未能看到。方骨之下紧接着中耳的镫骨。镫骨内端与内耳接触处为卵圆窗 (fenestra ovalis) 此卵圆窗纵切面呈长条形,前下方为 VII 孔,紧后面为一卵圆形锥状大孔,向内的一支颈静脉及 IX、X、XI 穿此孔而过。镫骨脱落。从自贡恐龙博物馆收藏的其它蜀龙头骨 (T5401) 看,镫骨呈棒状,其一端接卵圆窗上部,一端接方骨的上部约四分之一处。镫骨向外下方倾斜。耳区位置较高,位于基枕骨之前、基枕骨突之前上方,位置比一般爬行类要高,应视为较原始的耳区结构类型。

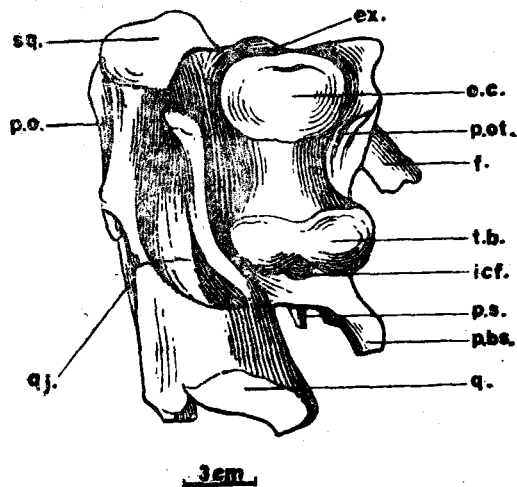


图 3 蜀龙脑颅后视图

Fig. 3 Back view of the braincase of *Shunosaurus*

产于南非 Tendaguru Group 中的蜥脚类恐龙 *Barosaurus africanus*, *Dicraeosaurus hamsemani* *Brachiosaurus brancai* (Janensch, 1935) 都具有相同的耳区结构,位置相当,卵圆窗均为不规则

都具有相同的耳区结构,位置相当,卵圆窗均为不规则

的长条形。但是 *Barosaurus* 的 IX、X、XI 孔已出现分离状态,并不象 *Shunosaurus* 的以内分外合的形式存在。*Brachiosaurus* 的耳区要明显小于其它几类,这主要表现在卵圆窗及 IX、X、XI 孔的缩小。

卵圆窗后下侧有一凹区,呈椭圆形,与 IX、X、XI 孔之基部有一凹槽相接。长径为 25 mm,短径为 11 mm 周壁圆滑。我们认为这个位置很可能是外淋巴囊 (perilymphatic sac) 的所在,根据 Romer (1977) 的观点,声波传递的消振结构在这类动物中有了进一步的发展,主要表现在一为外淋巴囊的作用,其次在其外侧的颅壁内产生一管状孔,主要供迷走神经通过。在我们的材料中,此凹在卵圆窗之后,与卵圆窗之下的外淋巴池 (perilymphatic cistern) 位置适当;其次,此凹之顶有一凹槽接 IX、X、XI 孔,即迷走神经由此穿过。因此我们认为,外淋巴囊位于此凹。但究竟是部分位置还是全部位置则不得而知,不过,此特征均未见其它蜥脚类脑颅上报道。

4. 视觉系统

副蝶骨上端与眶蝶骨后端交界处发育着一对窝痕;即眶蝶骨与前蝶骨后部交界处发育着两条粗壮的弯曲棱,内侧凹区钝滑,呈卵圆状。窝痕长约 20 mm,宽 11 mm。White (1958) 在研究 *Camarasaurus* 时认为此窝痕为眼肌的四条直肌 (rectus m.) 附着处。眼肌的前直肌、下直肌、上直肌及下斜肌起源于第一体节 (somite); 上斜肌起源于第二体节,后直肌起源于第三体节 (Goodrich, 1958)。在本材料中,此窝位于耳区的前基部,颅腔后腹面,位置上应属于第三体节后直肌的固着点;而起源于第一体节的三条直肌,在胚胎发育中有着向后延伸的趋势 (Ferguson, 1985)。眼肌窝前内侧,为分布在后直肌上的外展神经出孔,其作用为牵引眼球向后或侧方运动。因此,我们接受这样的观点,此窝痕为直肌窝痕。

根据现生爬行动物胚胎发育,眼肌的发生是有明显顺序的 (Ferguson, 1985),其顺序为,

(1) abducens → (2) superior oblique → (3) inferior oblique → (4) superior rectus → (5) medial and inferior recti → (6) retractor membranae nictitantis

根据以上眼肌在胚胎发育中出现的顺序,斜肌的出现要早于直肌的出现,那么,我们认为蜀龙已具备了六条眼肌,视觉系统基本完善。但从材料上看,其直肌窝至眼球的距离要远比两条斜肌至眼球的距离大,且直肌窝痕很发育。这暗示了蜀龙的视觉并不如现生爬行类那样灵活,视野也不太开阔,主要还是以对两侧的视觉反应为主。因为,现生爬行类中直肌和斜肌从固着点至眼球的距离几乎相等。另外蜀龙是否象现生爬行类那样具辅助性眼肌——眼球牵缩肌 (retractor bulbi muscle),由于材料的局限,不可置否。

至于兽脚类中 *Tyrannosaurus* 和 *Allosaurus* 它们的眼肌窝与蜀龙及 *Camarasaurus* 极为不同,一般其发育在 II 孔附近,靠近眼眶,明显较后两者进步。这可能是它们灵便的行动导致了这种眼肌系统的改变。

5. 脑神经孔、血管孔及营养孔

I, 嗅神经 (olfactory n.) 孔位于眶蝶骨形成的“V”型裂之中的半圆形脊突的两侧,

基部集中,向端部分散,角度要小于“V”型裂之角度,约 65° 。神经孔直径为 8 mm。半圆形脊线向前沿伸。区别于 *Diplodocus*, *Camarasaurus* 其一,后二者的“V”型裂角大于 90° ;其二,它们的嗅束从 I 孔出来为并列向前沿伸,且前方无凹区存在 (Holland, 1924; White, 1958)。

在 I 孔和“V”型裂之间,存在另一凹槽,沿此裂缘分布,这即为脑前动脉槽 (canal for anterior cerebral artery),直径约 6 mm,分布于嗅束之外侧,向前渐渐分离。这种现象在其它蜥脚类的颅底表现很弱,甚至根本没有。

II, 视神经 (optic n.) 孔位于前蝶骨正中,呈一近似于圆的大孔,孔内直径为 13 mm,径内无收缩趋势,两条视神经及上颌一支静脉通过于此。*Diplodocus*, *Barosaurus*, *Dicraeosaurus*, *Brachiosaurus* 的 II 孔位于前蝶骨中央,但被一向前延伸的副蝶骨一隔为二孔 (Holland 1924; Janensch, 1935), *Camarasaurus* 则是由前蝶骨本身两个细小的神经孔构成,两孔之间距较大 (Osborn, 1921; White, 1958), 但 *Allosaurus* 却与本材料十分相似,在中央的前蝶骨上具一很大的开孔,中间无任何骨片间隔 (Madsen, 1976)。

III, 动眼神经 (oculomotor n.) 分布到六条眼肌中的四条眼肌上,其孔位于 II 孔之后上侧,与 IV 孔位于同一沟槽,呈亚圆形。直径 8 mm。

IV, 滑车神经 (trochlear n.) 孔位于 III 孔之前上侧,且较 III 孔大,最大直径为 11 mm,分布在 II 孔两侧,三孔呈一直线分布,与颅中线垂直。*Camarasaurus*, *Barosaurus*, *Brachiosaurus* 的 IV 孔后位于 II 孔 (White, 1958; Janensch, 1935), 而 *Diplodocus* 的 IV 孔又前位于其 II 孔 (Holland, 1906; McIntosh et al., 1975)。

V, 三叉神经 (trigeminal n.) 是由三根向不同方向延伸的神经组成。深神经 V_1 孔位于眶蝶骨之外侧,孔口朝向前下方,直径约 7 mm。三叉神经本体 V_2 、 V_3 均分布在前耳骨之基部。 V_2 孔较小,直径 6 mm; V_3 孔特大,孔壁向内强烈收缩,成锥状凹,孔外壁呈四边形,最长直径约 20 mm,内颈动脉的一支下颌动脉 (mandibular artery) 可能亦从此孔穿过。

VI, 外展神经 (abducens n.) 孔位于前蝶骨后端,其下面的副蝶骨不甚完整。脑垂体亦存在于此孔。孔呈卵形,与 II 孔之间以一浅槽沟通。两直肌窝位于此神经孔两侧顶端。

VII, 面神经 (facial n.) 孔以一沟槽存在于耳区卵圆窗之前下方,直径约 4 mm,与卵圆窗仅基枕骨突前支相隔。

VIII, 听神经 (acoustic n.) 孔位于卵圆窗基部,直径约 5 mm。在以往文献中,这一孔很少报道。

IX, 舌咽神经 (glossopharyngeal n.)、X, 迷走神经 (vagus n.) 和 XI, 副神经 (accessory n.) 三条神经开孔于一处,暗示出某种原始性,即某种神经可能是另一种神经的一部分,尚未完全分化出来 (Goodrich, 1958)。这个孔位于基枕骨前侧,卵圆窗之后锥状孔窝内上方,孔窝内下方为朝内的一支颈静脉的出孔。*Barosaurus* 这三条神经已经独立出来,分别从卵圆窗后部上下两孔内伸出 (Janensch, 1935), *Plateosaurus* 三条神经虽然开孔于一处,但与颈静脉内支孔呈分离状 (Galton, 1984; 1985)。

由于基枕骨中部凹区两侧上方具一破碎裂缝,故未观察到舌下神经 (hypoglossal n.),

另在前蝶骨的前侧,即眶蝶骨与额骨之间,存在一孔,开口向前外侧。孔呈椭圆形,直径约 10 mm, Osborn(1912) 在研究 *Diplodocus* 这个结构时,认为它是营养孔 (nutrient foramina)。

6. 牙齿

蜀龙的上颌齿为勺形齿,齿内外侧光滑,前后对称,磨蚀强度前后均等。齿顶面首先被磨蚀,其次为齿冠两侧靠舌面部分。这种磨蚀方式与 *Brachiosaurus* 一样,可能为上下颌内外剪切磨蚀 (Janensch, 1935); 而 *Camarasaurus* 却为直接由牙齿的顶面磨蚀 (White, 1958)。上颌齿直,几乎垂直于上颌骨,由前向后逐渐缩小。

下颌齿约 27—28 枚,较其它蜥脚类牙齿数要多。从形态上看与原蜥脚类 (prosauropod) 相近,前后齿脊发育,数目少,齿冠具放射状纹饰,纹饰延伸至边缘而形成粗齿脊。齿根短。

蜀龙的齿式:

$$\begin{array}{l} P_m 4 \quad M. 22-23 \\ D. \quad 27-28 \end{array}$$

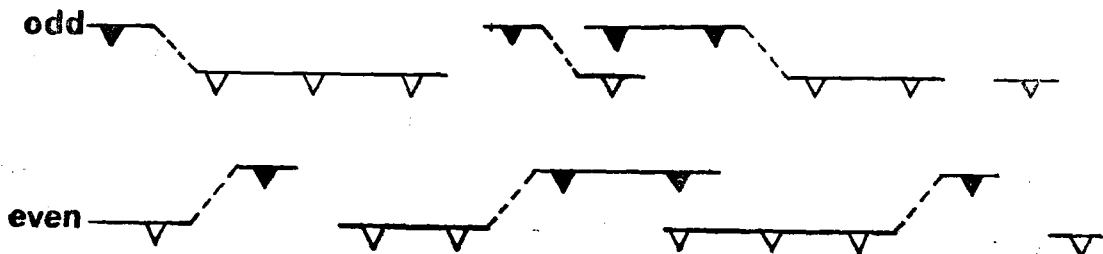
White (1958) 曾根据牙齿的磨蚀程度及与磨蚀面的相对位置进行牙齿替换的分析。用这种方法,我们对蜀龙左上颌齿进行研究,得出奇齿列和偶齿列的功能分析表 (表 1)。由于上颌骨前部受挫,牙齿序列不清,我们采取从后往前的倒序列。

由表 1 得出,无论是奇齿列还是偶齿列,都存在四个刺激波。奇齿列的刺激波由前向后传递,偶齿列的刺激波由后向前传递,两相向而行的波几乎是互补的。这与 White(1958)

表 1 蜀龙左上颌齿奇、偶列功能分析表

Table 1 Function analysis the odd and even series of the left maxilla teeth of *Shunosaurus*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
odd	r ₃		I		II		III		r ₃		II _{r₁}		r ₂		III		IV		I	
even		IV		r ₁		III		II		r ₂		IV _{r₁}		II		I		r ₃		IV



注: r₁—r₃ 为替换齿,未达到咀嚼面; I—IV 为正在起咀嚼作用的功能齿

研究的 *Camarasaurus* 牙齿刺激波的传递十分相似;而 Edmund(1960) 所研究的兽脚类牙齿刺激波的传递均与槽齿类一致,都是一致由后向前传递。这大概与它们牙齿形状相似有关系。Edmund 认为这种现象揭示了它们系统关系的远近。

二、总 结

大型蜥脚类恐龙有脑颅保存的种类并不多,主要见于北美的 *Camarasaurus*, *Diplodocus* 及东非的 *Brachiosaurus*, *Barosaurus*, *Dicraeosaurus*, 它们的脑颅特征对比如表 2。

表 2 蜥脚类脑颅特征对比

Table 2 Correlation of the braincase characteristics of *Shunosaurus*

	<i>Shunosaurus</i>	<i>Camarasaurus</i>	<i>Diplodocus</i>	<i>Brachiosaurus</i>	<i>Barosaurus</i>	<i>Dicraeosaurus</i>
1. 基蝶骨突	弱小	粗壮	细长	粗壮	细长	细长
2. 基蝶骨突夹角	大	大	小	大	大	小
3. 基蝶骨突与枕骨轴夹角	大	小	大	适中	适中	大
4. 基枕骨突分离程度	弱	分离	基部分离	基部分离	弱	基部分离
5. 基枕骨突与基枕骨夹角	大于 90°	小于 90°	小于 90°	大于 90°	大于 90°	大于 90°
6. 上枕骨面与枕骨轴	斜交	垂直	垂直	垂直	垂直	垂直
7. 颈静脉孔与 IX、X、XI 孔	内分二孔,外合一孔	分为二孔	分为二孔	分为二孔	分为三孔	分为二孔
8. 后目骨发育程度	弱	弱	发育	发育	发育	发育
9. 内颈动脉孔位置	后端	侧面	侧面	侧面	侧面	侧面
10. 耳区面积	大	小	小	小	大	大
11. 脑神经集中于脑颅	上前端	下后端	下后端	下后端	下后端	上前端
12. II 孔类型	一孔	二孔	二孔	二孔	二孔	二孔
13. IV 孔位置	中位	后位	前位	后位	后位	前位
14. 牙齿形态	柳叶状	勺形	锥状	柳叶状	—	锥状
15. 牙齿分布	吻部	吻部	唇部	吻部	—	唇部
16. 牙齿与牙床角度	垂直	垂直	斜交	前斜后直	垂直	斜交
17. 齿数	多	多	少	多	多	少
18. 头型(长/宽)	小	小	大	大	—	大

注: *Camarasaurus* (据 White, 1958), *Diplodocus* (据 McIntosh et al., 1975), *Brachiosaurus* *Barosaurus* 和 *Dicraeosaurus* (据 Janensch, 1935)

需要特别强调的是: 第一, 蜀龙的内颈动脉从脑颅的后部基枕骨突和基蝶骨突之间进入脑颅,而非象其它蜥脚类那样内颈动脉分叉从脑颅基蝶骨两侧孔进入,即蜀龙只有一个内颈动脉孔而其它蜥脚类均存在两个内颈动脉孔。

第二,基蝶骨突的形态及大小在蜥脚类中有较大的分化,甚至作为分类依据。*Brachiosaurus*, *Apatosaurus*, *Camarasaurus* 基蝶骨突粗壮; *Diplodocus*, *Barosaurus*, *Dicraeosaurus* 则显得纤细 (White, 1958), 而蜀龙并非在两维上发生变化,而是在三维上均有缩小,显得弱小,独立于其它类型之外。

第三,在卵圆窗的后下部,存在一个凹区,与颈静脉孔及 IX、X、XI 孔沟通,可

能为外淋巴囊的位置,这一形态并未在其它蜥脚类中见有报道。

第四,关于 IX、X、XI 孔及颈静脉内支孔的位置,原蜥脚类 *Plateosaurus* 三条神经开孔于一处,但与颈静脉孔分离;原始的蜥脚类蜀龙三条神经开孔于一处且与颈静脉内分外合于一锥状大孔内;蜥脚类 *Barosaurus* 三条神经已经分化,分别从二个孔中伸出。由于缺乏早期胚胎学上的证据,并不能断言其为进化上的一个阶段,但从时代上来看似乎是这样。

此外从牙齿形状看, *Shunosaurus*, *Camarasaurus*, *Brachiosaurus* 为勺形齿, *Diplodocus*, *Dicraeosaurus* 为锥状齿;牙齿着生牙床的角度: *Camarasaurus*, *Barosaurus* *Shunosaurus* 为垂直关系,齿数较多,分布在整個吻部, *Diplodocus*, *Dicraeosaurus* 为斜交关系,且齿数较少,仅分布在前端, *Brachiosaurus* 的牙齿分布整个吻部;就牙齿的磨蚀方式来看,侧面磨蚀的 *Shunosaurus* 与 *Brachiosaurus* 较接近,但严格区别于顶面磨蚀的 *Camarasaurus*。

显然,蜀龙的系统位置较为孤立、特化。从脑颅特征看,笔者不赞成将其归入 *Cetiosaurinae* (Dong et al. 1983); 也不赞成归于 *Cetiosauridae* (Zhang 1988) 笔者认为,把蜀龙作为一种特化类型独立出来比较合适。

本文为在硕士论文基础上修改而成。在写作过程中得到孙艾玲、董枝明两位先生的悉心指教;赵喜进、李锦玲先生审阅全文并提出意见;自贡恐龙博物馆欧阳辉同志提供对比材料;加拿大国家博物馆 Dale A. Russell 博士提供文献资料、模型; Clayton C. Kennedy 照像;杨明婉绘图;在此一并表示谢意。

(1990年5月29日收稿)

参 考 文 献

- 董枝明、周世武、张奕宏,1983: 四川盆地侏罗纪恐龙化石。科学出版社。
- 董枝明、唐治路,1984: 四川自贡大山铺蜀龙动物群,简报 II, 蜥脚类。古脊椎动物学报, 22(1), 69—75 页。
- 张奕宏, 1988: 蜥脚类(一), 蜀龙。四川科学技术出版社。
- Edmund, A. G. 1960: Tooth replacement phenomena in the lower vertebrate. R. O. M. Contrib. (52), Toronto
- Ferguson, M. W. J. 1985: Reproductive biology and embryology of the crocodylians. *Biology of the Reptilia*. 14, development A, Carl Gans ed. (ed) New York.
- Goodrich, E. S. 1958: Studies on the Structure and development of vertebrates. Dover Publications Inc. New York.
- Galton, P. M. 1984: Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. I: Two complete skulls from Trossingen Wurttemberg with comments on the diet. *Geol. Palaeont.* 18, 139—171.
- Galton, P. M. 1985: Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. II: All the cranial material and details of softpart anatomy. *Geol. Palaeont.* 19, 119—159.
- Holland, W. J. 1906: The Osteology of *Diplodocus* Marsh. *Mem. Carnegie Mus.* 2(6), 225—264.
- 1924: The skull of *Diplodocus*. *Mem. Carnegie Mus.* 9(3), 379—403.
- Janensch, W. 1935: Die Schadel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguruschichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaontographica suppl.* VII, 145—248.
- McIntosh, J. S. and Berman, D. S. 1975: Description of the palate and lower jaw of Sauropod Dinosaur *Diplodocus* (Reptilia, Saurischia) with remarks on the nature of the skull of *Apatosaurus*. *J. Palaeont.* 49(1), 189—199.
- Madsen, J. H. 1976: *Allosaurus fragilis*: A revised osteology. Utah Geological and Mineral Survey. Utah.

- Osborn, H. F. 1912: Cranial of *Tyrannosaurus* and *Ailosaurus*. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1.
 ———— 1921: *Camarasaurus*, *Amphicoelias* and other Sauropods of Cope. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.* 3.
 Romer, A. S. 1956: *Osteology of the Reptiles*. Univ. Chicago Press, Chicago.
 ———— and Parsons, T. S. 1977: *The Vertebrate Body*. (5th ed.) Washington.
 White, T. E. 1958: The Braincase of *Camarasaurus lentus* (Marsh). *Palaeont. J.* 32(3), 477—494.

MORPHOLOGY OF THE BRAINCASE OF *SHUNOSAURUS*

Zheng Zhong

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

Key words Sauropod; Braincase

Summary

Since the first description of *Shunosaurus lii*, more and more skeletons of *Shunosaurus* have been collected, identified and described in detail (Dong et al., 1984; Zhang et al., 1984; Zhang, 1988). But for its braincase anatomy, little has been known. The present specimen is a nearly complete skull which, judging by the spatulate tooth, morphology of quadrate and the position of squamosal, represents one species of *Shunosaurus*. Some elements of the skull have been freed from the matrix and provide a number of details of the interior of the skull heretofore unrecorded.

1. The foramen of nerve II

The brain cavity lies along the anterior side of the occiput and slopes slightly upward to terminate against the frontals just posterior to the midpoint of the orbit. Foramen jugular for vein jugularis internus, foramen lacerun posterius for cranial nerve IX to XI, fenestra ovalis, and openings for nerve V, III, IV are clearly exposed. The upward extension of the braincase is composed of presphenoid, parasphenoid and orbitosphenoid, where the brain nerve I, II, VI located.

The exit of nerve II and the anterior cerebral artery lies near the midline, a short distance below the apex of the cleft. This only large fossa is different from those of other sauropods which all have two fossae for exit of nerve II. In *Camarasaurus*, the fossa is separated by presphenoid itself (Osborn, 1921; White, 1958), while the others such as *Diplodocus*, *Barosaurus*, *Dicraeosaurus* and *Brachiosaurus*, are separated by parasphenoid (Holland, 1924; Janensch, 1935).

2. Basisphenoid processes

The tubera basioccipitalia and the basisphenoid processes project downward and backward. Insofar, as the braincase of the sauropods are known, the length and general form of these processes agree with the taxonomic grouping into families and yet are characteristic for each genus. *Brachiosaurus*, *Apatosaurus* and *Camarasaurus* form one group with strong, robust basisphenoid processes, *Diplodocus*, *Barosaurus* and *Dicraeosaurus* with slender attenuated processes represent another (White, 1958), while *Shunosaurus* with small and weak processes uniquely.

3. Perilymphatic sac

Below and posterior to the fenestra ovalis is a lateral shallow recess beside the occipital condyle. This is the position of the perilymphatic sac that didn't ever be reported in any other sauropods. Near the dorsal border of this recess is the large oval fissure for the exit of IX, X, XI nerves, together with the vein jugularis internus. There is a deep elongate groove leading to lower recess, and which is mostlikely the passage of the branch of IX, a very primitive phenomena in reptiles (Romer, 1977).

4. Relationship between IX, X, XI and vein jugularis internus

In *Shunosaurus*, the exits of nerves IX, X, XI and vein jugularis internus are separated inside the fossa and merged outside. The exit of three nerves is separated externally from the exit of vein jugularis internus in *Plateosaurus* (Galton, 1984, 1985). It goes even further in *Barosaurus*, the exits of three nerves are definitely separated between themselves. Just anterior to the jugular foramen is the large fenestra ovalis, which is 30 mm high and 11 mm wide. Based on the other specimen, the stapes is slender and light and correspondingly slope downward and outward.

5. Internal carotid artery foramen

Below the occiput, there is a large round foramen between the basioccipital processes and the basisphenoid processes, the internal carotid artery in the direction of entering. It differs from those of other sauropods and prosauropods. The internal carotid artery of *Shunosaurus* enters the brain directly from behind, but that of other sauropods branches and enters the brain at two side of basisphenoid processes.

From the foregoing descriptions and discussions, it is clear that amongst sauropods, *Shunosaurus* may represent a unique primitive sauropod. This approach is coincident with that came from the study of postcranial materials.



1. *Shunosaurus* 脑颅右侧视
Right side view of braincase $\times 1/3$
2. *Shunosaurus* 脑颅腹侧视
Ventral view of braincase $\times 1/3$
3. *Shunosaurus* 脑颅后视
Posterior view of braincase $\times 1/3$