

三列齿类的颊齿齿根

崔贵海 孙艾玲

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

关键词 三列齿类 卞氏兽 禄丰兽 云南兽 似卞氏兽 颊齿 齿根构造

内 容 提 要

本文记述了三列齿类4个属颊齿齿根的构造,比较了它们之间的异同,揭示了齿根的生长过程,证实了三列齿类的颊齿只具一个齿序的推断,并提出了颊齿在生长的同时有向前移动的过程。

三列齿类的颊齿齿根构造虽曾有过一些记载,如 *Tritylodon*, *Stereognathus* (Simpson, 1928) 和 *Oligokyphus* (Kuhne, 1956), 但其真正面貌尚鲜为人知。最近,澳大利亚维多利亚博物馆的 Rich 博士曾给我们来信,询问三列齿类的齿根情况,这启发了我们揭示三列齿类齿根内幕的兴趣。随后,从现有材料中挑选了一些能破坏牙床表面的标本以及单个牙齿,作了修理和暴露,其结果相当令人满意。它说明齿根有时能明显地反映出在齿冠上觉察不到的变异,同时也能协助了解三列齿类发展过程中的一些变化。

(一) 标本的鉴定

由于我们所选择的标本都是单个的牙齿和牙床碎块,因而有必要叙述一下鉴定的方法。

种属的鉴定主要根据上颊齿的齿冠结构。卞氏兽的上颊齿为斜方形(图1, D), 齿尖式为2·3·3, 似卞氏兽固然有2·2·2的齿尖式(如万县种者), 但自贡种者亦为2·3·3(图1, A)。禄丰兽也具2·3·3的齿尖式, 但其内侧的后尖已缩小, 齿尖高度也降低, 紧位于前一齿尖的后内方(图1, B)。云南兽者则为2·3·2, 内侧的后齿尖已经消失(图1, C)。由此可见, 卞氏兽和自贡似卞氏兽的上颊齿在齿冠面上难于区别。

鉴定下颊齿的困难尤甚。4个属的下颊齿均为长方形, 内外两行各由两个齿尖组成, 十分相似。在云南兽和禄丰兽里, 有时可以见到最后面各有一个小附尖存在, 但通常不易保存完整和被观察到。

但是在产地和层位上, 卞氏兽和似卞氏兽是完全不同的, 两者没有混生现象。卞氏兽产自云南下禄丰组下部的暗紫色层, 自贡似卞氏兽来自四川的下沙溪庙组 and 新疆的五彩湾组。在地质时代上, 前者是早侏罗世早期, 后者为中侏罗世中期到晚期。我们就是根据

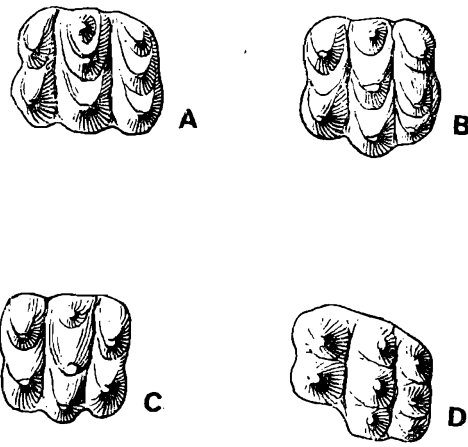


图 1 本文所记三列齿类各属的上颊齿齿冠构造

A. 自贡似卞氏兽; B. 禄丰兽 C. 云南兽; D. 卞氏兽, 不按比例

Fig. 1 Upper postcanine crown pattern of different tritylodonts described in the present paper

A. *Bienotheroides zigongensis*; B. *Lufengia*; C. *Yunnanodon*; D. *Bienotherium*,
Not to the scale

化石的产地和层位对标本,尤其是对下颊齿作出鉴定的,因而也是可靠的。

禄丰兽和云南兽则不然,它们共生于云南下禄丰组上部的深红层,其时代仅稍晚于卞氏兽一点,亦为早侏罗世早期。深红层里除了一块大型颌骨被鉴定为巨型卞氏兽 *Bienotherium magnum* (周明镇, 1962) 外,还没有其他有关卞氏兽的记录,当然更没有似卞氏兽。禄丰兽和云南兽都是小型三列齿类,颊齿宽度一般只有 3mm 左右。前面已经提到,上颊齿的区别在于内侧第三齿尖之有无。至于下颊齿,起初,我们修出了 V8540 和 V8541 两块标本的下齿列,发现齿根构造完全一样,无法决定其归属。以后,我们又选了两块有上下颊齿同时存在的标本 V8538 和 V8542。V8542 的上下牙齿咬合在一起,其上颊齿的内侧只有两个齿尖,并无第三齿尖出现,故可鉴定为云南兽: V8538 的上下牙相互错开,清楚地显示出上颊齿属禄丰兽无疑。故这两块标本被分别作为云南兽和禄丰兽下颊齿的代表。

(二) 研究的材料

研究的标本共计 12 件,其种属、编号、产地和层位介绍如下:

卞氏兽属 云南禄丰下禄丰组暗紫色层

V8536, 右上颌骨一段,带颊齿 6 枚

V8537, 右下颌骨一段,带颊齿 6 枚

禄丰兽属 云南禄丰下禄丰组深红层

V8538, 破碎头骨,具上颊齿 4 枚,下颊齿 5 枚

V8539, 右上颊齿一枚

- 云南兽属** 云南禄丰下禄丰组深红层
 V8542 破碎牙床具上颊齿 4 枚,下颊齿 4 枚
 V8543 左上颊齿 1 枚
- 自贡似卞氏兽** 新疆克拉麦里五彩湾组
 V7911, 头骨吻部具左右齿列
 V7912, 右下颌带颊齿 4 枚
 V8545, 右上颊齿 1 枚
- 三列齿科未定属** 云南禄丰下禄丰组深红层
 V8540, 3 枚下颊齿
 V8541, 右下颌段具 3 枚下颊齿
 V8544, 左右下颌各具 4 枚下颊齿

表 1 四属三列齿类的时代及地层分布表

时 代	层 位		三列齿类	主要共生恐龙
J ₂	上沙溪庙组 (Upper Shaximiao Formation)		万县似卞氏兽 (<i>Bienotheroides wanhsienensis</i>)	马门溪龙 (<i>Mamenchisaurus</i>)
	下沙溪庙组 (Lower Shaximiao Formation) 五彩湾组 (Wucaiwaiwan Formation)		自贡似卞氏兽 (<i>Bienotheroides zigongensis</i>)	蜀龙 (<i>Shunosaurus</i>)
J ₁	下禄丰组 (Lower Lufeng Formation)	深红层 (Dark Red Beds)	禄丰兽 (<i>Lufengia</i>) 云南兽 (<i>Yunnanodon</i>)	?禄丰龙 (? <i>Lufengosaurus</i>)
		暗紫色层 (Dull Purplish Beds)	卞氏兽 (<i>Bienotherium</i>)	禄丰龙 (<i>Lufengosaurus</i>)

(三) 记 述

上 颊 齿

卞氏兽属

V8536 (图 2, A) 标本上保存的 6 枚颊齿十分完整。最前面的一枚已被全部暴露出来, 仅其后端与后面的颊齿相连, 故显示了完整的全貌。

该牙齿共具 6 个圆柱形齿根, 齿根较长。前面 3 个并列成行。其中, 前内根和前中根已连接在一起, 但相互之间有一条明显的纵沟, 故仍可被认为是两个单独的齿根。前外根则和它们从基部起即分离。这些前根在靠近末端处开始向后弯曲, 前外根之弯曲尤甚。

后面 3 根均相互分开, 并有较大距离的间隔。后内根垂直向上, 后外根则稍呈弯曲。后中根甚细, 藏于其它两根之间, 长度只及其它各根之一半。无论诸前根或诸后根均无 *Oligokyphus* 那样的齿质叶 (dental blade) 存在。外侧各根的长度要大于内侧各根。

齿列上的第 2, 3 和 4 颊齿只能修出内外两侧。总的形态和第一颊齿者同。但第 5 和

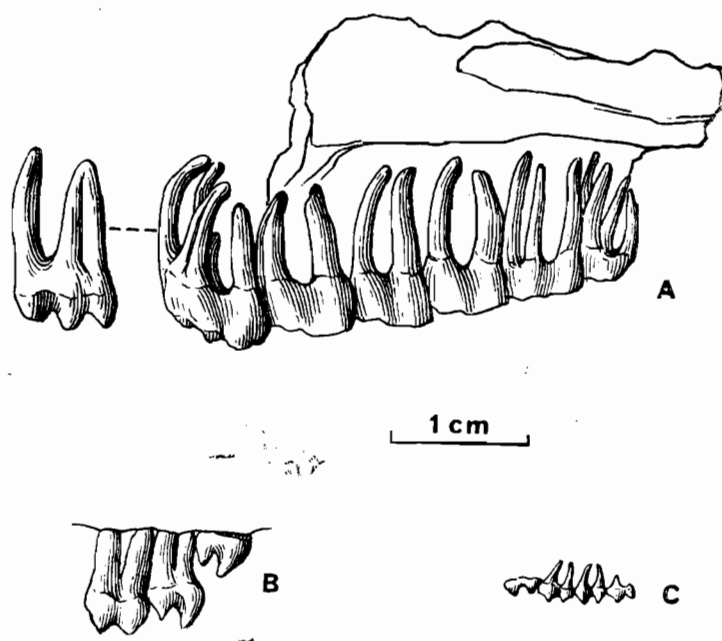


图 2 上颊齿齿列

- A. 卞氏兽 (V8536), 舌面观, 左为前, 虚线所示为第一颊齿之前面观; B. 自贡似卞氏兽之最后 3 枚颊齿 (V7911), 唇面观, 左为前; C. 云南兽 (V8542), 舌面观, 右为前

Fig. 2 Upper dentitions

- A. *Bienotherium* (V8536), lingual view, left points anterior, separate tooth illustrates the anterior view of the first postcanine tooth; B. Last 3 postcanines of *Bienotheroides zigongensis* (V7911), labial view, left points anterior; C. *Yunnanodon* (V8542), lingual view, right points anterior

第 6 枚颊齿则有相异之处。舌面出现了 3 个齿根, 在前内根和前外根之间又多出一个齿根来。这个齿根与前内根靠近, 但显然为两个根。因为这些颊齿均处于十分正常的保存状态, 齿根不可能有扭曲, 故这舌面中间的根不可能是前中根移位至此, 而只能解释为前面颊齿中所没有的齿根。

第 6 颊齿在齿列里是最小的一颗牙齿, 极可能已是最后一枚上颊齿。它的齿根很可能处于不正常的发育状态。齿根数目更为增多, 齿根基部的愈合现象也很严重, 很难与前面各齿的齿根作出确切的对比。

总之, 在卞氏兽的上齿列里, 前后颊齿之间有明显的齿根构造差别, 后颊齿的齿根数目增多, 前面颊齿的向后弯曲度有所增加。

禄丰兽属

V8539 只是一颗上颊齿(图 3, B)。齿根构造与 *Oligokyphus* 者相类似。齿根基部具横向连接的齿质叶, 将齿根分为前后两片。前片包括两个齿根; 前内根和前外根, 未见前中根。但前内根的基础稍现增宽, 似应解释为含有前中根的成分。

后片中除后内根和后外根以外, 还有一个后中根被包埋在齿质叶内。在我们所掌握

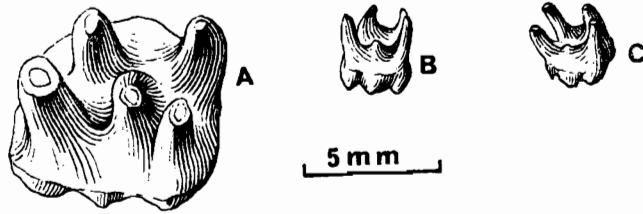


图 3 上颊齿齿根背面观

A. 自贡似卞氏兽 (V8545); B. 禄丰兽 (V8539); C. 云南兽 (V8543), 上为前方

Fig. 3 Dorsal view of the upper postcanine tooth.

A. *Bienotheroides zigongensis* (V8545); B. *Lufengia* (V8539); C. *Yunnanodon* (V8543)

Above points anterior

的标本里,禄丰兽的齿质叶是最发育的,它的深度与齿冠的高度相仿。从侧面看,这两片齿质叶连同齿根均斜向前方,后片的斜度更大于前片。前后片间有深沟相隔。就齿根的长度说,比卞氏兽者要短得多。

V8538 保存了 4 枚上颊齿,暴露出来的前面 2 枚颊齿的齿根已处于退缩状态,其齿根比后面颊齿者已显著缩短,而且发育也不好。

云南兽属

V8543 (图 3, C) 亦为单颗上颊齿,其齿根构造不同于其他属类。它的齿质叶不发育,各根相互分离,背视各根排列成梯形。云南兽的齿根较卞氏兽者为短,亦无向后弯曲现象。后中根仅剩残余,位于后内根和后外根同一水平线上。

V8542 (图 2, C) 标本上也有 4 枚上颊齿。第一枚上颊齿最小,齿根已萎缩。前面一排齿根已退缩成一对突起。第 2 和第 3 上颊齿的齿根发育良好,其形态与 V8543 者完全一致。最后一枚颊齿尚是未出生齿,只有齿冠,没有齿根。从顶面看,这个齿冠的基部是一个四方形的面,周围有一圈齿脊,中央有两行左右并列的隆起。这分明是齿根的根胚。这个牙齿的位置也比其他颊齿低,显然尚未长出齿槽。

自贡似卞氏兽

V8545 (图 3, A) 为单颗上颊齿,具 5 根,齿质叶发育。由于后片齿质叶前倾,与前片已汇合为一,两片之间已无沟相隔,形成一个突出的基部。后中根和卞氏兽者一样,仍相当发育,突出于齿质叶基部之上。其他诸根均短而粗壮。

V7911 (图 2, B) 是一个头骨的吻部,保存着两侧上颊齿齿列。左侧齿列保存较好,仅缺失第 3 上颊齿的后半和第 4 上颊齿。各齿齿根均粗壮,短而直,没有弯曲现象。前后颊齿间齿根构造亦十分一致。在最后一枚功能齿(第 6 颊齿)后面也有一枚尚未出生的颊齿,还在齿槽内。这个颊齿的齿冠基部与前面颊齿的齿根基部位于同一水平线上。

下 颊 齿

卞氏兽属

V8537 (图 4, A) 是一块下颌, 带有 6 个颊齿。各齿具前后两个齿根, 可以看出这两个根均各自由两根愈合而来, 因而呈现左右横宽。 齿根的增多与愈合现象与这一属上颊齿的构造是互相一致的。

齿列上全部齿根均平行排列, 并向后弯曲。 齿根极长。 前面颊齿的齿根长于后面颊

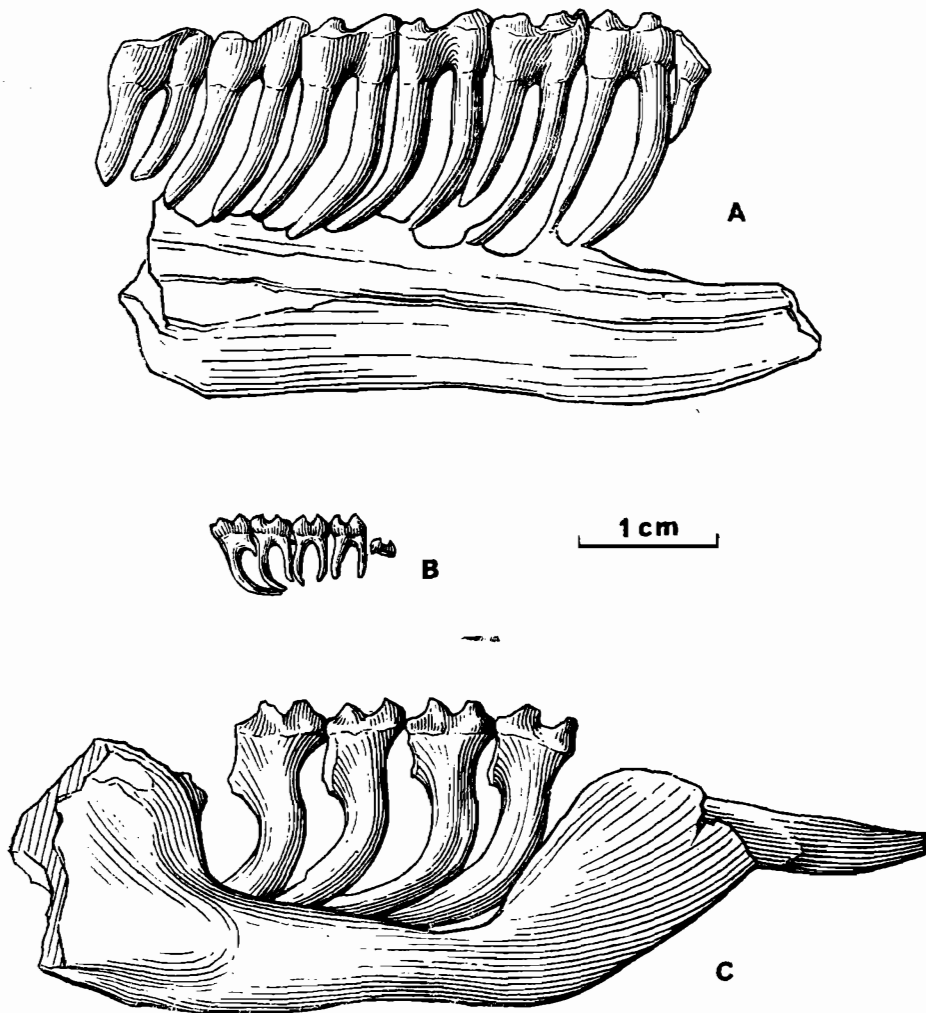


图 4 下颊齿齿列侧面观

A. 卞氏兽 (V8537), 右为前; B. 禄丰兽 (V8538), 左为前; C. 自贡似卞氏兽 (V7912), 右为前

Fig. 4 Lateral view of the lower postcanines

A. *Bienotherium* (V8537), right points anterior; B. *Lufengia* (V 8538), left, anterior;

C. *Bienotheroides zigongensis* (V7912), right, anterior

齿者。前面两个颊齿的前齿根都长于后齿根，而且前齿根的根尖都伸及后一颊齿的位置上。后面几枚颊齿的齿根依次变短，弯曲度也减小，前后根在长度上的差别也小。看来，前面颊齿的后根出现有退缩现象。

禄丰兽属

V8538 (图 4, B) 下牙床上共保存有 5 枚下颊齿，其中包括最后一枚没有齿根的未出生齿。前面 4 枚大小均相若，最后一枚功能齿齿根平直，前根和后根稍呈分叉状态。向前去，前齿根出现弯曲，第一枚颊齿弯曲最甚，但这枚颊齿的后齿根已退化。

云南兽属

V8542 下牙床保存着 4 枚下颊齿。最后一枚尚未长出，其齿冠面向后倾斜。前面 3 枚颊齿的前后两根相互呈分叉状，前根粗于后根，并微有弯曲。这三枚功能齿应相当于上述 V8538 标本上的第 2、第 3 和第 4 枚颊齿。总的情况与禄丰兽者十分相似。

另外 3 块下牙床因无对应的上颊齿，无法判定其为云南兽或禄丰兽，故鉴定为三列齿类未定属种。其情况和 V8538 和 V8542 者相一致，不再赘述，仅 V8544 的齿根更为长一些。

自贡似卞氏兽

本文记述的 V7912 (图 4, C) 是一块下颌，保存有全部颊齿，共 4 枚。这些下颊齿都只有一个齿根。这是与上述各属都不同的。齿根的弯曲程度较卞氏兽者尤甚，根尖一直弯至后一颊齿的后缘。在此根根基之后方尚有一根的残余，已退化为一个突起。每一突起之后腹面上都有一个清楚的圆形凹面。此突起无疑相当于其他属类中的后根。齿根与齿冠之间是一个 4mm 深的基部，应该说这与上颊齿上前后合成一片的齿质叶相当。这种类型的齿质叶基部在卞氏兽里是不发育的。

(四) 属间对比

从上面记述可以看到这些三列齿属的上颊齿基本上都具有 5 个齿根：前面 2 个、后面 3 个。其中，卞氏兽者与其他属稍有差别，在于它的前中根仍很发育，上齿列后部的功



图 5 上颊齿齿根横切面示意图

A. 卞氏兽; B. 禄丰兽; C. 云南兽

Fig. 5 Diagram of transverse section showing the arrangement of tooth roots

A. *Bienotherium*; B. *Lufengia*; C. *Yunnanodon*

表 2 三列齿类颊齿齿根对比表

	卞氏兽 (<i>Bienotherium</i>)	禄丰兽 (<i>Lufengia</i>)	云南兽 (<i>Yunnanodon</i>)	自贡似卞氏兽 (<i>Bienotheroides zigongensis</i>)	<i>Tritylodon</i>	<i>Oligokyphus</i>	<i>Stereognathus</i>
上颊齿 (upper postcanine)							
齿根数目 (number of roots)	6	5	5	5	5	6	5
前中根 (anterior median root)	存在, 与前内根愈合 (present, fused with ant. ling. root)	无, 但前内根稍宽 (absent, ant. ling. root a little widened)	无 (absent)	无 (absent)	存在 (present)	存在, 与前内根连成 “J”型 (present, fused with ant. ling. into “J”)	无 (absent)
后中根 (posterior median root)	发育, 位置稍靠前 (developed)	不甚发育 (small)	不甚发育 (small)	发育, 位置稍靠前 (developed)	? 无 (? absent)	存在, 不靠前 (present)	存在, 甚靠前 (present)
齿质叶 (dental blade)	不发育 (undeveloped)	发育 (developed)	不发育 (undeveloped)	发育 (developed)	发育 (developed)	发育 (developed)	发育 (developed)
齿根长度 (length of roots)	长 (long)	短 (short)	短 (short)	较短 (shorter)	—	—	—
齿质叶前倾 (inclination of dental blade)	不明显 (not prominent)	明显 (prominent)	不明显 (not prominent)	明显 (prominent)	—	明显 (prominent)	—
下颊齿 (lower postcanine)							
齿根长度 (length of roots)	长 (long)	较短 (shorter)	较短 (shorter)	极长 (very long)	—	长 (long)	—
弯曲度 (curvature)	弯曲 (curved)	稍弯曲 (slightly curved)	稍弯曲 (slightly curved)	弯曲 (curved)	—	弯曲 (curved)	—
齿根数目 (number of roots)	2 (双根) (2 doubled)	2	2	1	—	2	—
后齿根 (posterior root)	不同程度退化 (shorter in anterior teeth)	不同程度退化 (reduced in anterior teeth)	不同程度退化 (reduced in anterior teeth)	仅有残余 (reduced to a process)	—	—	—

能齿出现齿根增多的现象。这些均表明卞氏兽的颊齿尚处于三列齿类发展过程中比较原始的阶段。它的齿根也很长。

其它 3 属的区别在于禄丰兽的前内根稍增宽,说明其间尚含有部分前中根的成份;云南兽不具齿质叶,各根相互分离。自贡似卞氏兽与禄丰兽者均具齿质叶,前者比后者更要发育些。

卞氏兽里的前中根在三列齿类历史上也是出现过的。*Tritylodon* (Simpson, 1928, Fig. 2, D) 上颊齿齿根的前排具有 3 根,被齿质叶横向连成一片,而且前中根还相当大。但是 *Tritylodon* 后排却没有发现后中根。*Oligokyphus* (Kühne, 1956, Fig. 27) 的前中根和前内根相连成“J”型,它们和前外根之间有齿质叶连接。但 *Oligokyphus* 的后排齿根内已有后中根出现,同样被包在齿质叶中。*Stereognathus* (Simpson, 1928, Fig. 6, C) 亦具 5 根,但其中根并不位于前排或后排齿根间,而是居中,故很难决定其为前中根或后中根,我们姑且称之为后中根。从图上看,其发育的齿质叶颇与似卞氏兽者相似。

尽管下颊齿从齿冠面上很难作出属间的辨别,然而齿根上的差异却要大于上颊齿者。卞氏兽和自贡似卞氏兽的齿根均长而弯曲,并且相互平行而非叉开。然而卞氏兽里的两个双根到似卞氏兽里就只剩下一个单根了。这单根相当于前根,它单独承担起将颊齿固定在齿槽内的任务,而后根则已全部退化。

云南兽和禄丰兽的下颊齿齿根属于另一种类型。齿根较短,前后两根相互呈分叉状,不似卞氏兽者那样并列,弯曲度也较小。这两属之间则很难找出差别来。

其它有关三列齿类下颊齿齿根的记载仅见于 *Oligokyphus*, 它们属于长而弯曲、相互并列的类型,因而与卞氏兽者类似。

我们将各属颊齿齿根的异同列于表 2。

(五) 颊齿生长方式

迄今,在三列齿类上下齿列上从未发现过有新旧牙齿置换的现象,前后颊齿间有良好的前后衔接,而且在齿列末端经常能看到新的颊齿正在萌出。

一些作者根据埃德蒙 Edmund (1961) 的齿序 (zahnreihe) 观念提出: 尽管三列齿类的门齿可以发生多次置换,即可以发生多个齿序,但其颊齿则和一些进步的宽齿犬齿兽类 (gomphodont) 一样从无置换发生。换言之,即只具一个齿序。表现为属于同一齿序的颊齿由前向后一个接着一个地出生,新的牙齿自齿列末端长出,旧的牙齿从齿列前端逐个脱落、消失。因而在最后一个门齿和第一个颊齿之间出现了一个长长的齿缺 (diastema), 没有第二个齿序发生。颊齿这样的生长方式无疑大大有利于具有强大咬合力 (occlusion) 的动物,如三列齿类。当上下颌前后活动对食物进行研磨和切割时,必须保证有一个完整的齿列,以不致因新旧牙齿交换而引起间断。同时也保证了上下牙咬合时受力最强的齿列末端部位永远处于十分牢固的状态 (Hopson, 1971)。

现在,通过这项工作,不仅证实了这一推测,而且还了解到牙齿生长过程中的若干细节。首先,我们发现位于齿列最后部的未出生齿是没有齿根的。这说明齿冠的形成在先,齿根是在该牙齿萌出过程中逐渐生长出来的。上面记述过的卞氏兽 (V8537), 禄丰兽



图6 最后一枚无齿根的上颊齿，背面观

Fig. 6 Dorsal view of the rootless upper postcanine

(V8538) 和云南兽 (V8542) 下颌上都出现有后面部位的牙齿齿根短于其前面部位者的现象,也可资证明。当然在老年个体里,这未出生的颊齿可能再也不会长出而永远留在齿槽内,我们有一个卞氏兽的头骨标本,前面 3—4 个颊齿已磨蚀殆尽,但后面仍有 2—3 个牙齿正处于萌出阶段。

其次,我们观察到,在保存完整或较完整的上齿列上,前面部位的颊齿齿根正处于退缩过程中。V8542 标本上的退缩情况尤为明显,不仅齿根缩短,而且最前面一枚颊齿的前排齿根退化得已只剩下圆形突起,估计已脱离齿槽。V8538 亦有类似情况,证明在后面颊齿长出的同时,前面颊齿逐个从齿列上退出。

根据 Kühne (1958) 的记载, *Oligokyphus* 材料中也有这种情况。齿列上第一枚上颊齿往往从上颌骨中脱出而高出于齿列,因而由于基部松动而脱落。也有一些标本上第一颊齿的前外根已被侵蚀,不再与上颌骨接触,而且齿槽也已消失。值得注意的是这种现象都发生在上齿列上。

从下齿列上,我们还没有观察到象上齿列那样前面颊齿齿根退缩的现象。前面的下颊齿齿根并不缩短,只是出现了两极分化:前根更为延长并且弯曲;后根则极度退化。从标本里可以看到有 3 个阶段:后根稍有退缩的卞氏兽,后根大大短于前根的云南兽和禄丰兽,以及只剩下一个前根的似卞氏兽。但这并不说明前端颊齿脱落的途径,因为在卞氏兽和似卞氏兽里,愈靠前的下颊齿,齿根愈长,也愈弯曲。因此最前端的下颊齿到底如何从齿列上消失尚未弄清楚。

第三,如果前齿脱落,必然会在齿列上产生齿缺,脱落的颊齿愈多,齿缺也愈长。*Tritylodon* 和 *Oligokyphus* 的齿缺就很长,吻部也相应地拉长。虽然我们还不知道三列齿类一生中会有多少牙齿置换,但是在上文记述的 4 个属里出现的齿缺部位实在太短了。在我们掌握的材料里,第一枚颊齿与最后一枚门齿之间,除了滇中兽以外,其他的均只有 1—2 枚颊齿的长度。而且在这个距离内大部分都属于前颌骨的成份,第一枚颊齿或者尚未消失的齿槽已经到达上颌骨的最前缘。即使在老年个体里,后面部位的颊齿已明显缩小,在最前面仍有一个残留的齿槽,但齿缺部位的长度并未增加。许多标本上出现左右齿列长度不等,颊齿数目(指功能齿)不等的现象。有时一侧齿列前方有牙齿脱落的齿槽,而另一侧则没有,两侧相应顺序的颊齿在位置上不对称。如果再考虑一下在卞氏兽等属里下颊齿齿根出现极度弯曲,恐怕就不难作出颊齿在齿槽内具有由后向前移动的能力。因为假如牙齿出生后就在原地固着不动,则其齿根就会是直立的。只是在齿冠向前移动时,固着在齿槽基部的齿根才被迫随之产生弯曲。从似卞氏兽 V7912 标本测量,颊齿至少向前推动了 15mm。

(六) 关于幼年和成年个体

在 4 个属里, 卞氏兽和似卞氏兽均为中等大小的三列齿类, 头骨长度在 100—130mm 之间。禄丰兽和云南兽为小型个体, 头骨长度仅有 30—45mm。很自然地产生的问题是: 这些小型三列齿类是否代表未成年个体?

我们的答案是否定的。第一, 标本的采集是客观的, 除了已报道的巨型卞氏兽(周, 1962) 和滇中兽(崔, 1981) 以外, 在下禄丰组深红层中采到的均为小型个体。假如在一个动物群里, 幼年个体占到近 90%, 毕竟是难于理解的。

第二, 我们观察了保存完整或较完整齿列的标本, 其中有 3 个个体在前后颊齿之间出现有大小上递增的现象。它们的最后颊齿宽度比第一颊齿者各大出 0.5、0.6 和 0.7mm。这些标本可以解释为幼年个体, 但其最后一枚颊齿已同其他个体中一般大小相若, 而头骨长度仅小于一般者 5—6mm。其它 6 块标本上前后颊齿的大小相差不大, 最多 0.2mm 的宽度, 可代表成年个体。没有见到 H-D. Sues 的 *Kayentatherium* (Clark and Hopson, 1985) 那样的情况。在这个 *Kayentatherium*, 里, 第一颊齿的宽度只及最后颊齿宽度之一半。

第三, 禄丰兽和云南兽齿列上的颊齿数目一般都只有 4 枚, 仅云南兽的正型标本上出现 5 枚, 其中之最后一枚尚未全部长出。可见大多数情况下为 4 枚颊齿。*Oligokyphus* 成年个体的颊齿为 6 枚 (Kühne, 1956), 而 H-D. Sues 记述的此属幼年个体上只有 3 枚, 另一枚尚未出生。

和 *Oligokyphus* 的幼年个体相比较, 也足以说明上述小型三列齿类确系成年个体。前者头骨很小, 只有 24mm 长, 但颊齿很大, 一枚颊齿的长度可达头骨全长的 1/9。云南兽和禄丰兽的颊齿长度一般在 2.4—2.6mm 之间, 一个颊齿的长度只占头骨全长之 1/16—1/20。

因此, 我们认为禄丰兽和云南兽不代表三列齿类中的未成年个体, 而代表该类群中的小型属种。

(七) 小 结

最原始阶段的三列齿类上颊齿具有 6 个齿根: 前内根、前中根、前外根、后内根、后中根和后外根。其中的前内根和前中根在演变过程中开始出现合并现象 (卞氏兽和 *Oligokyphus*), 以后逐渐消失愈合迹象 (禄丰兽), 最后到前中根全部消失 (似卞氏兽和云南兽)。

下颊齿的变化表现为由前后两个双根 (卞氏兽)、经过前后两个单根 (禄丰兽和云南兽)、到剩下一个单根 (似卞氏兽)。

总的说来, 卞氏兽的颊齿属原始状态, 禄丰兽和云南兽者处于中间阶段, 而似卞氏兽者代表进步类型。这与它们在地层时代上不同的分布情况是相一致的。

新生的颊齿位于齿列末端。首先形成齿冠, 它被掩埋在齿槽底部。以后, 此齿冠向上抬起, 斜向移至最后一枚功能齿的后面, 随着齿列在齿槽内逐渐推移, 新生齿萌出齿槽。与

此同时。开始长出齿根。待颊齿移至齿列中部时。齿根长度为最大。以后, 齿根渐渐退缩。至齿列前端时, 齿根萎缩, 齿冠自行脱落。

本文插图由沈文龙绘制, 图版由杜治摄制, 作者在此一并致谢。

(1987年3月31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(3), 257—268。
(English version: *Scientia Sinica (series B)* 17(9), 970—984)
- 孙艾玲, 1986: 似卞氏兽(三列齿类爬行动物)新材料。古脊椎动物学报 24(3), 165—170。
- 杨钟健, 1974: 云南禄丰兽孔类新材料。古脊椎动物与古人类 12(2), 111—114。
- 周明镇, 1962: 云南禄丰—巨大的卞氏兽类化石。古脊椎动物与古人类 6(4), 365—367。
- 周明镇、胡承志, 1959: 云南禄丰三列齿科一新属。古脊椎动物与古人类 1(1), 7—10。
- 崔贵海, 1974: 云南禄丰兽孔类一新属。古脊椎动物与古人类 14(2), 85—90。
- Clark, J. M., J. A. Hopson, 1985: Distinctive mammal-like reptile from Mexico and its bearing on the phylogeny of the Tritylodontidae. *Nature*, 315(6018), 398—400.
- Edmund, A. G., 1960: Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. *Contr. R. Ont. Mus., Life Sci. Div.*, 52, 1—190.
- Hopson, J. A., 1964: Tooth replacement in cynodont, dicynodont and therocephalian reptiles. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 142, 625—654.
- Hopson, J. A., 1971: Postcanine replacement in the gomphodont cynodont *Diademodon*. In: D. M. & K. A. Kermack (Eds) *Early mammals*, *Zool. J. Linn. Soc. Suppl.* 1, 50, 1—21.
- Kemp, T. S., 1983: The relationships of mammals. *Zool. J. Linn. Soc.* 77, 353—384.
- Kermack, D. M., 1982: A new tritylodont from the Kayenta formation of Arizona. *Zool. J. Linn. Soc.*, 76, 1—17.
- Kühne, W. G., 1956: The Liassic therapsid *Oligokyphus*. London: *Bri. Mus. (Nat. Hist.)*, 145pp.
- Savage, R. J. G., 1971: Tritylodontid incertae sedis. *Proc. Bristol Nat. Sci.* 32(1), 80—83.
- Simpson, G. G., 1928: A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum. London: *Bri. Mus. (Nat. Hist.)*, 215pp.
- Sues, H-D., 1985: First record of tritylodontid *Oligokyphus* (Synapsida) from the Lower Jurassic of Western North America. *J. Vert. Palaeont.* 5(4), 328—335.
- Sues, H-D., 1985: The relationships of the tritylodontidae (Synapsida). *Zool J. Linn. Soc.* 85, 205—217.
- Young, C. C., 1947: Mammal-like reptiles from Lufeng, Yunnan, China. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 117, 537—597.

POSTCANINE ROOT SYSTEM IN TRITYLODONTS

Cui Guihai Sun Ailing

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Key words Tritylodont; *Bienotherium Lufengia*; *Yunnanodon*; *Bienotheroides*; Post-canine; Tooth root

Summary

Inspired by Dr. Tom Rich's letter inquiring the structure of the roots of tritylodont cheek-teeth, we initiated this study. At first, only several isolated teeth were exposed. Later on, jaws and partial skull carrying the dentition have been included.

The generic identification of the materials is based mainly on the morphology of the upper

postcanine crowns. Among the four genera dealt with in this work, *Yunnanodon* is unique in having a cusp formula of 2-3-2: 2 buccal, 3 median and 2 lingual cusps. From the smaller and a little medially situated posterior cusp of the lingual row, *Lufengia* could be separated from the other two genera.

Bienotheroides is supposed to be distinguished by a cusp formula of 2-2-2, as those in the later tritylodonts: *Stereognathus*, *Bocatherium*, etc. However, in fact, this cusp pattern exists only in the type species, *B. wanhsienensis*. Another species, *B. zigongensis* from a lower horizon, namely, Lower Shaximiao Formation of Sichuan and Wucaiwan Formation of Xinjiang, possesses a cusp formula of 2-3-3, much similar to that of *Bienotherium*. Consequently, the localities and horizons are taken as a measure of discriminating those specimens with similar crown pattern, especially the lower postcanine teeth.

Description

Upper postcanine roots

Bienotherium (V 8536) (Fig. 2, A)

Each tooth has 6 long and cylindrical roots, 3 anterior and 3 posterior, arranged in two transverse rows. The anterior lingual and anterior median roots are fused together, a distinct groove represents the fusion. The anterior labial root is completely independent from them. All the tips of the anterior roots curves backwards.

The posterior roots are separated from each other. In the midst of the long neighbouring roots, the posterior median root is hidden. It is much slender, with a length only half of the others. In *Bienotherium*, the 'web-like, sheets of dentine' (Kühne, 1956), or the 'dental blade' is not developed.

At the posterior part of the dentition, the roots show some dissimilarities to the anterior ones. More roots appeared. The anterior lingual root is again subdivided into two. The last root is even more complicated.

Lufengia (V 8538, V 8539) (Fig. 3, B)

The root pattern of *Lufengia* is similar to that of *Oligokyphus* in having two dental blades which connect the transverse roots together. The transverse sulcus between the two rows separates the tooth into an anterior and a posterior parts. Inside the dental blade, the posterior median root is encircled with its tip "peeping out". Viewed laterally, these two sheets of dentine inclined anteriorly with the roots. The inclination of the posterior blade is greater than the anterior one.

Four postcanines were preserved on V 8538. There is no doubt that the roots of the anterior two teeth were reducing, they are much shorter than the posterior ones.

Yunnanodon (V 8542, V8543) (Fig. 2, c, Fig. 3, c)

Contrary to that of *Lufengia*, the roots of *Yunnanodon* have no distinct dental blade. All the roots spread out and in trapezoid shape. No backward curvature is seen. From the anterior teeth, it could be observed that the anterior roots are degenerating as that in *Lufengia*, and two processes are remained.

At the end of the tooth row, the ultimate unerupting teeth lies low down the alveolus. This is a quadrangular plate with a fully developed crown but without the slightest trace of roots.

Other specimens also indicate that at the base of the crown there is a cingulum arounds the four edges, Besides, a pair of parallel longitudinal ridges running anteroposteriorly, which, most likely, may represent the germ of the roots.

Bienotheroides zigongensis (V 7911, V 8545) (Fig. 2, B, Fig. 3, A)

The roots of *Bienotheroides zigongensis* postcanines have well developed dental blades. It goes even further in that the two blades of anterior and posterior have united into one single block. As that in *Bienotherium*, the posterior median root is rather long and protruding high up the lamina. Other roots are long and parallelly spread, but somewhat shorter than that of *Bienotherium*.

Lower postcanine roots

Bienotherium (V 8537) (Fig. 4, A)

On the specimen V 8537, there preserved 6 cheekteeth, each with anterior and posterior roots. All the roots are transversely widened, obviously, they came from the fusion of another two.

Consistent with the upper teeth, the roots of the lower ones are long and curved backwards. The roots of the anterior postcanine are the longest. It becomes shorter and shorter when it goes posteriorly. The posterior roots of the anterior postcanine are shorter than that of the anterior ones.

Lufengia (V 8538) (Fig. 4, B)

A whole set of lower dentition is shown in V 8538, consists of 4 functional teeth and a last unerupted tooth. Two single roots are present in each postcanine. The two roots of the ultimate functional teeth are straight and branched away each other. Forwardly, the anterior roots become curved. The first cheektooth has the maximum curvature of the anterior root, while its posterior root is much shorter and shrinking.

Yunnanodon (V 8542)

Generally speaking, the roots of *Yunnanodon* is very much similar to that of *Lufengia*. The three functional cheekteeth have a pair of forked roots, the anterior ones are more robust and slightly curved. An unerupted tooth lies obliquely within the alveolus and is outcropping.

Bienotheroides zigongensis (V 7912) (Fig. 4, c)

Four postcanines have been cleared out on a complete lower jaw and represent the entire dentition. Different from all the other genera, each tooth has but one root. The single root is extraordinarily long and more curved than that in *Bienotherium*. The root is cylindrical, not widened at all. Behind the base of the single root, there could be seen a small projection, a reminiscence of the reduced posterior root. The thick and blocked dental blade is equal to that of the upper postcanine teeth in this species.

Discussion

From the above description, it has been shown that each upper tooth consists basically of 5 roots: 2 anterior and 3 posterior ones; each lower tooth, 2 roots: 1 anterior and 1 posterior

one.

Among the upper postcanines, *Bienotherium* is unique in having a bipartite anterior lingual root, and more roots on the posterior cheekteeth. The trace of the two fused anterior roots can still be recognized in *Lufengia*, being a little widened, but no longer existed in *Yunnanodon* and *Bienotheroides*.

The anterior median root did appear in the history of tritylodonts. In *Oligokyphus*, the anterior lingual and anterior median roots had connected into a 'J'-shape (Kühne, 1956). *Tritylodon* has three roots on the anterior row, connected by the dental blade, but no posterior median root is seen. *Stereognathus* has the usual 5 roots, with the posterior median root situated at the center of the rest roots. (Simpson, 1928)

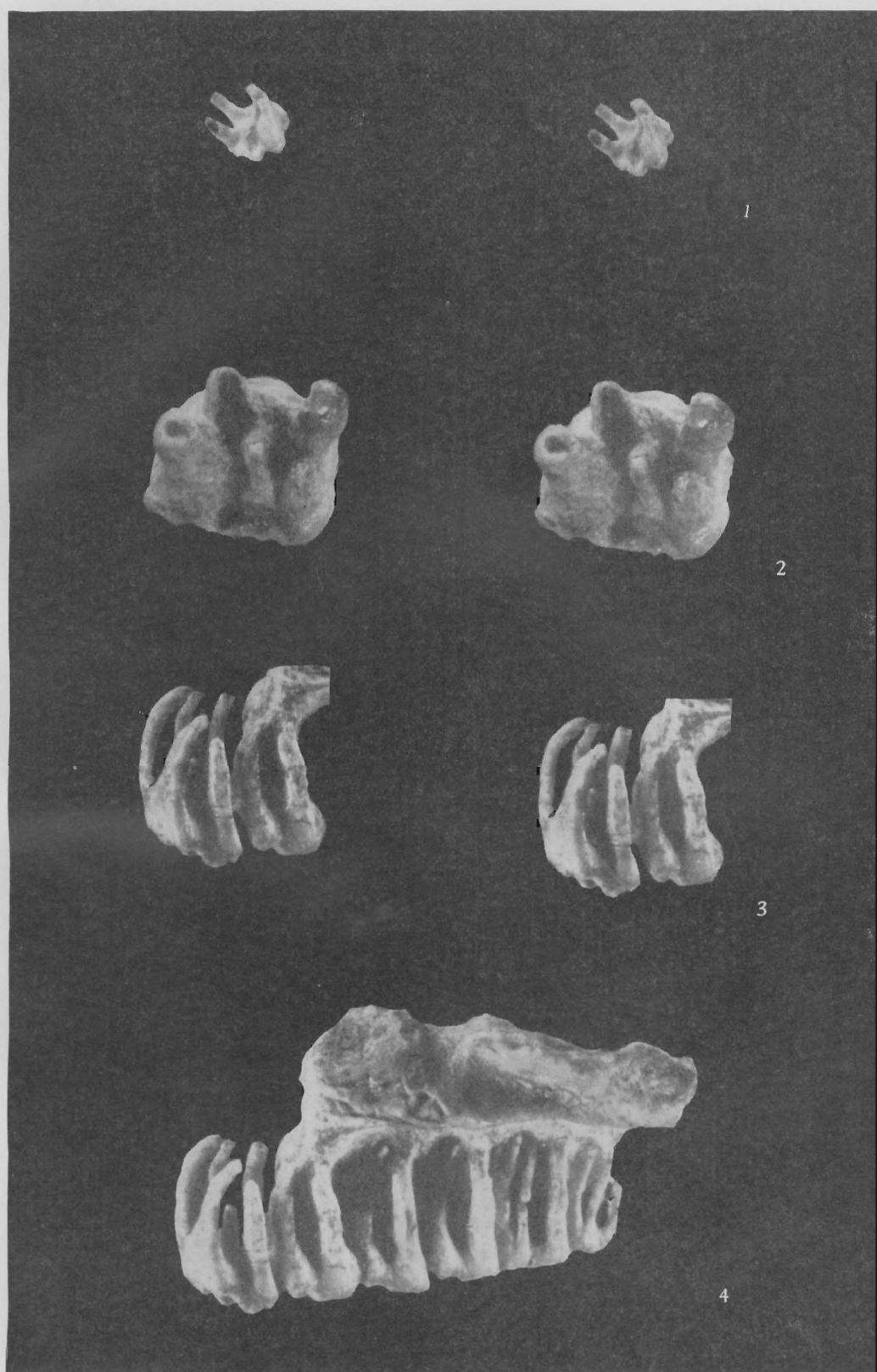
Changes taken place in the lower postcanines are even more prominent. Coupled with the upper postcanines, *Bienotherium* achieves the maximum number in lower cheekteeth roots: two doubled roots. *Lufengia* and *Yunnanodon* are identical in provided with two singled roots. These two roots are more branched off rather than parallel. Here in these two genera, the reduction of the posterior roots have begun in those anterior postcanines. Finally, in *Bienotheroides*, only one single root remains in each lower postcanine.

Consequently, it could be concluded that in the evolutionary history of tritylodonts, the number of postcanine roots underwent a process of reducing, approximately in accordance with the reduction of cusp number on the crown. *Oligokyphus* has more cusps than the others, it has more roots as well. Stratigraphically, *Bienotheroides* occupies the highest horizon, it possesses the least number of cusps, also a single root on its lower postcanine.

The comparison of the roots in the different genera is listed in table 3.

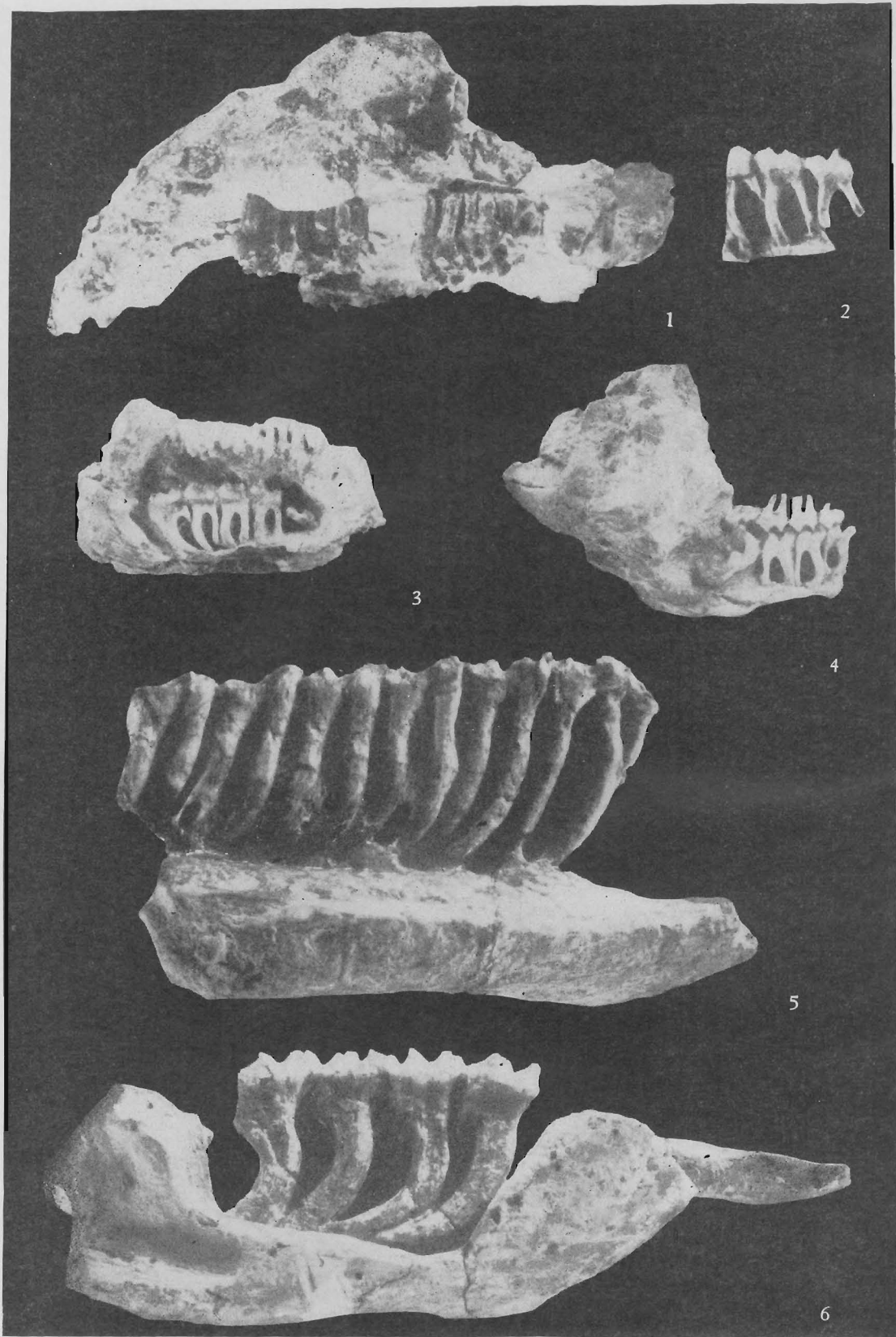
Tritylodonts have been explained as having only one Zahnreihe during the replacement of its postcanine teeth. The new teeth added successively at the end of the toothrow, and the old ones lost from the front. Several series of roots on the dentition point out that originally the new rootless tooth lay at the bottom of the alveolus. Later on, the crown plate moved up and obliquely attached to the posterior margin of the last functional tooth. The roots were growing simultaneously with the eruption, and even further, it continued when the tooth firstly appeared on the jaw. After its fully eruption, it became to decrease, and eventually, were absorbed while the crown shedded away. To our understanding, this phenomenon appears merely on the upper dentition. No absorption of the roots is observed on the lower ones.

It may be presumed that the curvature of the long roots in lower postcanines indicates an anterior movement happened in the course of tooth developing. In *Bienotheroides zigongensis*, it moved about 15 mm, measured from the original point of root tip at the bottom of the alveolus. Probably, it partly explains why there is no long diastema in these short-snouted tritylodonts. Again, this curvature has no parallel on the upper teeth, except the bending of anterior roots in the anterior postcanines of *Bienotherium*.



上颊齿齿根 (upper postcanine roots)

1. 云南兽 (V8543), 上为前, $\times 4$ (*Bienotherium*, above points anterior); 2. 自贡似卞氏兽 (V8545), 上为前, $\times 4$, (*Bienotheroides zigongensis*, above points anterior); 3. 卞氏兽 (V8636), 第一、第二颊齿, 左为前, 舌面观 $\times 2$, (*Bienotherium*, the first and second postcanines, lingual view, left points anterior); 4. 卞氏兽 (V8536), 上齿列, 舌面观, $\times 2$, (*Bienotherium*, upper dentition, lingual view)



1.自贡似卞氏兽 (V 7911), 左上齿列, 唇面观, $\times 1.5$, (*Bienotheroides zigongensis*, left upper dentition, buccal view); 2.三列齿科未定属 (V 8540) 三枚下颊齿, $\times 3$, (*Tritylodontidae* indet., 3 lower postcanines); 3.禄丰兽 (V8538), 下齿列, $\times 2$, (*Lufengia*, lower dentition); 4.云南兽 (V8542) 上、下齿列 $\times 2$, (*Yunnanodon*, upper and lower dentitions); 5.卞氏兽 (V8537), 下齿列, $\times 2$, (*Bienotherium*, lower dentition); 6.似卞氏兽 (V7912), 下齿列, $\times 2$, (*Bienotheroides*, lower dentition)