中国科学: 地球科学 2014 年 第 44 卷 第 6 期: 1218 ~ 1228
www.scichina.com earth.scichina.com
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

专题: 地球生物学前沿

论 文

弓颌猪(偶蹄目、猪科)的觅食行为: 头骨和下颌骨形态功能分析的研究实例

侯素宽[①*], 邓涛[①], 何文[②], 陈善勤[②]

① 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;
② 和政古动物化石博物馆, 和政 731200
* E-mail: housukuan@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2013-05-25; 接受日期: 2013-09-04; 网络版发表日期: 2014-05-09
国家自然科学基金项目(批准号: 41202002, 40730210)、中国科学院战略性科技先导专项(编号: XDB03020104)、国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2012CB821906)和中国科学院古脊椎动物与古人类研究所重点部署项目资助

摘要 将一种晚中新世小型猪科动物弓颌猪的头骨及下颌特征与现生猪科及西猯科材料进行对比, 并对其进行形态功能分析. 尽管相对窄的枕部以及相对短的头骨制约了头骨的摆动幅度, 但发育吻骨和相对较强的吻部肌肉仍然使得弓颌猪具有很可观的拱掘能力. 显著宽的前颧弓板以及强壮的犬齿弧形围龛在拱掘时对头骨及犬齿起保护作用. 强烈会聚的顶嵴和强壮的面嵴表明弓颌猪发育强壮的咀嚼肌, 这使得其可以迅速闭合口部, 并使得下颌纵向及侧向的运动能力都很强. 弓颌猪的头-颌关节形态及其相对较高的位置表明在咀嚼时既有压碎作用又有研磨作用. 弓颌猪的颊齿冠面特征简单, 表明其食物可能较现生猪科的食物柔软. 推测弓颌猪的饮食结构可能介于森林型和开阔环境的现生猪科动物之间, 生境可能为相对潮湿的森林边缘或靠近开阔的温带草原环境.

关键词
猪科
晚中新世
临夏盆地
形态功能分析
觅食行为

人们对于现生猪科动物的觅食行为及食性对生境的适应有广泛的研究(Ewer, 1958a; Skinner 等, 1976; Kingdon, 1979, 1997; Groves, 1991; d'Huart, 1991), 但对化石类型却所知甚少. 本文重点研究了一种亚洲晚中新世小型地方性猪科动物弓颌猪(*Chleuastochoerus*)的觅食行为. 弓颌猪的一些零散的牙齿最早于 1903 年被报道发现于中国北方, 但被归入猪属(*Sus*)(Schlosser, 1903). 随后, 在中国北方晚中新世的"三趾马红土"中发现了大量属于该类型的头骨和下颌材料, 这些材料具有原始的牙齿形态以及特殊的吻部及颧弓结构, 弓颌猪属因之而建立(Pearson, 1928). 概括地说, 弓颌猪属最主要的特征一为覆盖于上犬齿之上并在前部具龛的骨质弧形突起, 当口部闭合时下犬齿插入此龛中, 我们将之命名为犬齿弧形围龛; 二为颧弓前部显著扩展为板状, 我们称之为前颧弓板. 关于这个属的研究多数局限于新的化石材料的发现(Young 和 Liu, 1948; 刘后贻和周本雄, 1959; 周明镇等, 1965; 刘东生等, 1978; 汤英俊等, 1985; Van der Made 和 Han, 1994; Covert 等, 2001; 潘悦容等, 2006), 很少涉及形态功能分析以及

中文引用格式: 侯素宽, 邓涛, 何文, 等. 2014. 弓颌猪(偶蹄目、猪科)的觅食行为: 头骨和下颌骨形态功能分析的研究实例. 中国科学: 地球科学, 44: 1218–1228
英文引用格式: Hou S K, Deng T, He W, et al. 2014. Foraging behavior of *Chleuastochoerus* (Suidae, Artiodactyla): A case study of skull and mandible morpho-functional analysis. Science China: Earth Sciences, 57: 988–998, doi: 10.1007/s11430-013-4733-z

生态学特征研究(Pearson, 1928; Vislobokova, 2009). 很长一段时间里, 弓颌猪都被认为是只发现于中国北方的地方性属种. 自 20 世纪 90 年代开始, 在中国南方(Van der Made 和 Han, 1994; 潘悦容等, 2006)、越南(Covert 等, 2001)以及俄罗斯的亚洲部分(Vislobokova, 2009)陆续也有弓颌猪材料的报道. 这些材料中, 只有俄罗斯的材料保留了头骨和下颌, 可以辨认出明显的弓颌猪的特征, 而中国南方及越南的材料由于只是一些零散的牙齿, 鉴定上尚存在疑问. 因此, 弓颌猪最具代表性的产地可能仍然是中国北方和俄罗斯亚洲部分的西南部.

近年来, 在甘肃省境内的临夏盆地发现了大量的弓颌猪化石, 包括雌性、雄性以及幼年个体的头骨及下颌材料, 以及一件近乎完整的骨架. 这批材料的发现使得我们可以对弓颌猪属做更深入的研究. 本文第一作者在攻读博士学位期间已经对弓颌猪属的肌肉复原及形态功能分析做了大量的工作. 本文是该工作的一部分, 主要研究了弓颌猪的觅食行为以及一些生态学特征.

1 研究材料

本文研究的弓颌猪标本包括以下几类. 成年个体头骨: IVPP V 18061, IVPP V 18062, HMV 0569, HMV 1439 和 HMV 1870. 成年个体下颌: IVPP V 18065-18069, HMV 0564, HMV 0565-0566 和 HMV 1439. 幼年个体头骨及下颌: IVPP V 18063, IVPP V 18064.1-2 和 HMV 0575. (IVPP V 为中国科学院古脊椎动物与古人类研究所标本编号; HMV 为和政古动物化石博物馆标本编号).

所有研究材料均采集自甘肃省临夏盆地, 分别保存在和政古动物化石博物馆以及中国科学院古脊椎动物与古人类研究所. 临夏盆地发育厚约 700~2000 m 的新生代沉积, 岩石序列自下而上划分为: 渐新统他拉组和椒子沟组, 中新统上庄组、东乡组、虎家梁组和柳树组, 上新统何王家组和积石组, 以及下更新统午城黄土. 弓颌猪化石发现于上中新统柳树组地层中, 这是一套以浅黄褐色钙质砂岩为主夹薄层泥岩及泥灰岩夹层的沉积, 含大量三趾马动物群化石, 时代约为 11~6.4 Ma(Deng 等, 2004a, 2004b, 2013; Deng, 2005), 弓颌猪化石主要发现于该组的中上部.

2 比较形态学及功能分析

2.1 觅食行为

弓颌猪的头骨并不像现生猪科类型一样显著增长, 头骨背面也仅向后略抬升而与现生猪科及西猯科显著向后抬升的头骨相区别. 弓颌猪的前颌骨末梢可以观察到一对平或微凹的粗糙面. 在现生猪超科类型中, 吻骨与前颌骨及鼻中隔相接, 前颌骨末梢的这对小粗糙面指示了吻骨与前颌骨的接触(Herring, 1972a)(图 1). 弓颌猪的犬齿弧形围龛的形态与西猯科类似但更厚更粗壮. 弓颌猪和西猯科的下犬齿均插入到上犬齿前方的龛中, 与上犬齿一起被包覆于犬齿弧形围龛之下; 现生猪科类型的上犬齿齿槽则并不发育这样的围龛, 上下犬齿均突出于口腔之外. 弓颌猪的前颧弓板是非常特别的构造, 使得面部肌肉的附着面积得到了明显扩大; 现生猪科和西猯科类型则只发育弱的面嵴. 弓颌猪的枕部相对较低, 项面朝向后下方; 枕外侧嵴强, 将项面分隔为位于侧面的颞部和位于后面的枕部两部分, 使得项面在枕大孔上方的部分相对较窄. 在现生猪科类型中, 枕部位置则通常较高, 项面主要朝向后方, 枕外侧嵴弱, 颞部和枕部几乎位于同一平面上而共同形成宽大的朝向后方的项面. 弓颌猪的副枕突短且小, 向下方伸出, 距离鼓泡远; 现生猪科类型的副枕突则相对长且强壮, 距离鼓泡近, 伸向前下方. 弓颌猪的关节窝纵向微凸, 横向微凹, 不发育关节前突和关节后突, 但在后方发育三角形的浅凹陷面; 下颌髁状突相对大, 后部发育三角形粗糙面; 关节窝的位置较基枕面稍高, 远高于齿列以及副枕突基部水平. 现生猪科类型的头-颌关节与弓颌猪的类似; 现生西猯类则在关节窝周围发育明显的关节前突和关节后突, 关节窝较基枕面显著低, 仅比齿列水平稍高, 大致与副枕突的基部位于同一水平.

弓颌猪前颌骨末梢的粗糙面证实了吻骨的存在, 因此该属应当与现生猪科类型一样也发育吻骨支撑的肉质鼻盘. 这对粗糙面相对较小, 因此我们推测弓颌猪的吻骨相对较窄. 弓颌猪的前颧弓板显著增大了面吻部肌肉的附着面积. 在现生猪超科类型中, 吻部肌肉(上唇固有提肌、鼻孔侧翼开肌和吻降肌)的起端位于这个区域(图 2). 猪科的吻部肌肉的起端相对较高且靠后(上唇固有提肌起端位于面嵴之上的上颌骨、泪骨以及颧骨上, 鼻孔侧翼开肌始于面嵴), 并且

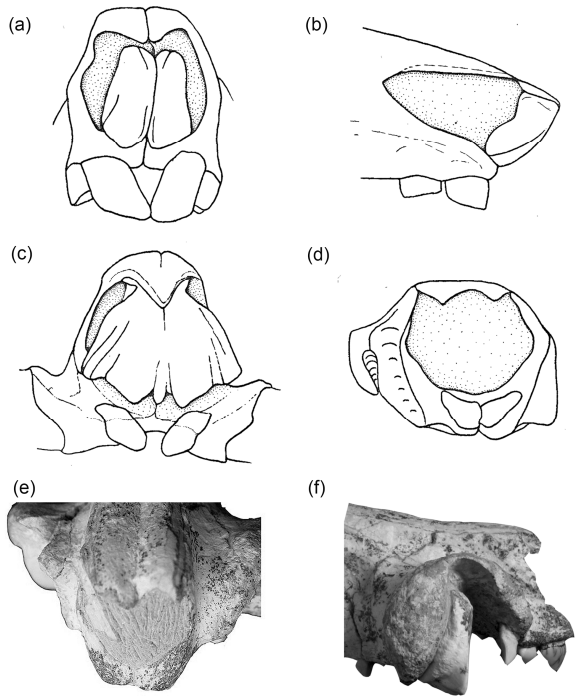

图 1　猪属(*Sus*)((a), (b))、巨林猪属(*Hylochoerus*)(c)和弓颌猪属(*Chleuastochoerus*)((d)~(f))的吻部

(a), (c)~(e)为前视; (b), (f)为侧视. (a)~(c)引自 Herring (1972a), (d)引自 Vislobokova (2009)

在现生猪属(*Sus*; 图 2(d), (h))和河猪属(*Potamochoerus*; 图 2(c), (g))中吻部肌肉起端的附着面积相对大; 在西猯类中, 吻部肌肉则起始于面嵴下方的上颌骨上(图 2(b), (f); 上唇固有提肌和鼻孔侧翼开肌曾经被认为始于面嵴之上(Woodburne, 1968), 但有研究者声称在该处未找到该肌组(Herring, 1972a)). 根据我们的观察, 弓颌猪的前颧弓板毫无疑问增大了上唇固有提肌和吻降肌的附着面积. 其中, 上唇固有提肌起始于前颧弓板上方相对宽大的眶前窝, 吻降肌则起始于前颧弓板前半部分腹侧的凹陷处(图 2(a)和(b)). 唯一的问题是弓颌猪的前颧弓板的前缘非常薄, 不太可能供肌肉附着. 但是我们在弓颌猪眶前窝的前下部又发现一小的凹陷部, 大小大约是眶前窝面积的一半, 有可能供鼻孔侧翼开肌起端附着, 因此我们推测眶前窝可能包含了上唇固有提肌和鼻孔侧翼开肌共同的起端. 如果我们的假设是正确的, 则弓颌猪的鼻孔侧翼开肌将会非常强壮, 或许该肌组会是所有已知的猪超科的类型中最大的. 现生猪科类型由于项面变得异常宽大, 使颈部令头骨做横向摆动的肌肉(夹肌、复肌等)不但体量增大, 而且力臂也加长. 弓颌猪则与之相反, 项面相对较窄, 使得这些肌肉不仅体积变小, 而且力臂也变短.

上述我们讨论的吻骨、吻部肌肉以及枕部的形态特征与现生猪超科的一个很重要的行为——拱掘行为密切相关. 吻骨支撑的肉质鼻盘是拱掘时强有力的工具. 一般认为窄的吻骨(在现生的猪属、河猪属和西猯属中发育)可以作为比较尖锐的工具用于挖掘或其他操控吻部的行为, 而宽的吻骨(在疣猪属(*Phacochoerus*)和巨林猪属(*Hylochoerus*)中发育)则“或许并不能精确地操控吻部运动或者精确地使一个较大的力作用于一个比较小的区域”(Herring, 1972a). 人们曾经认为弓颌猪不发育吻骨, 原因是弓颌猪的前颌骨相对较短, 前缘形状比较圆, 并且鼻骨末梢的位置较前颌骨末梢更靠后; 而确切发育吻骨的猪属则发育长且尖的前颌骨, 鼻骨末梢向前伸达前颌骨末梢, 吻骨楔入鼻骨末梢和前颌骨末梢之间(Pearson, 1928). 但是根据我们的观察, 鼻骨末梢的位置并不足以作为判断是否发育吻骨的理由, 因为吻骨并不总是与鼻骨直接相接触. 最重要的是前颌骨末梢的粗糙面毫无疑问指示了吻骨与前颌骨的接触. 因此, 尽管尚未发现确切的吻骨材料, 我们仍然相信弓颌猪是发育吻骨的. 吻部肌肉在猪科中高度发育, 远强于在其他偶蹄类中的发育程度. 尽管不直接为拱掘活动提供支持, 吻部肌肉却可以在拱掘过程中“在头骨扭动时帮助保持鼻吻部的完整性”或者“促使鼻孔周围的鼻吻部形状随之发生改变”(Herring, 1972a). 颈部肌肉为头骨强有力的拱掘活动提供动力, 这些力通常呈杠杆作用于颈部. 现生猪科类型相对宽大的项面可以供强大的颈部肌肉附着并且增大了力臂, 使得其相对于转动中心的扭矩增大, 而显著增长的头骨, 则增加了头骨在给动的角度摆动时的弧长. 弓颌猪的项面则较现生猪科类型的更窄, 头骨也不像现生猪科类型一样显著增长, 因此弓颌猪的头骨做横向运动的牵引力以及运动的幅度均不及现生猪科类型的大.

现生猪超科的拱掘能力有比较大的变异范围. 现生猪属和河猪属被认为具有强大的拱掘能力, 吻部的感觉能力也相应地比较灵敏(Herring, 1972a; Kingdon, 1979, 1997); 而拱掘行为在疣猪属和巨林猪属中则比较少见(Frädrich, 1965; Dorst 和 Dandelot, 1970; Field, 1970; Herring, 1972b), 并且有人认为疣

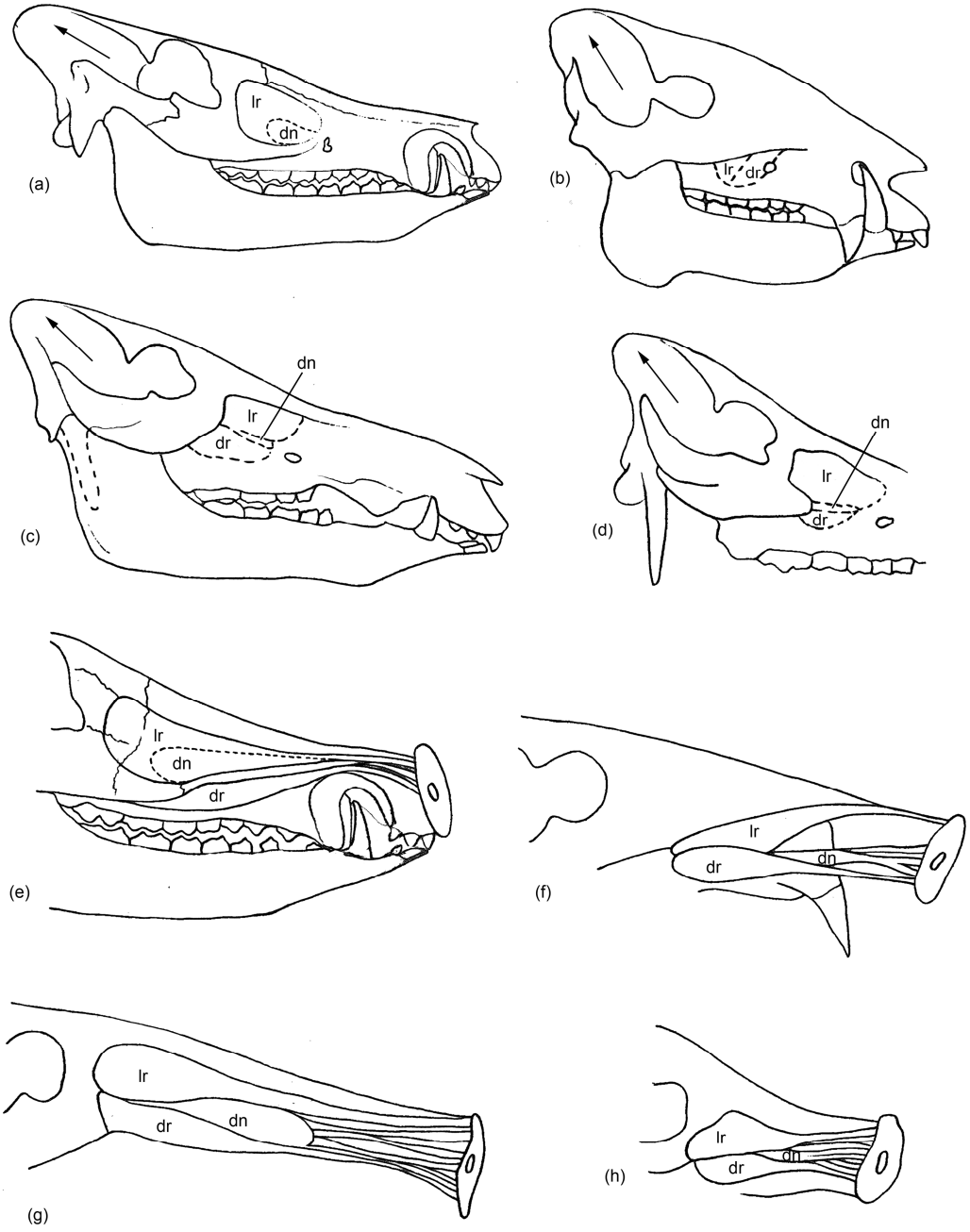

图 2　弓颌猪属(*Chleuastochoerus*)((a), (e))、西猯属(*Dicotyles*)((b), (f))、河猪属(*Potamochoerus*)((c), (g))和猪属(*Sus*)((d), (h))的吻部肌肉及颞肌走向示意图

lr, 上唇固有提肌; dn, 鼻孔侧翼开肌; dr, 吻降肌; 箭头, 颞肌走向. (b), (c)改自 Herring(1972b); (d), (f)~(h)改自 Herring(1972a)

猪属和巨林猪属的拱掘行为实际上是在地表进行刮擦而不是真正的拱掘(Herring, 1972a), 它们大而长的獠牙参与了刮擦的行为. 至于北美西猯, 既有研究表明它们花费了大量的时间用于拱掘(Eddy, 1961), 也有人认为它们"绝大多数的觅食时间都花费在将吻部在地表附近移动而不是拱掘(Herring, 1972a), 但无论如何, 对北美西猯的胃容物的分析发现它们的食物中有一小部分根茎以及无脊椎动物成分的存在, 意味着至少有一些拱掘行为(Herring, 1972a; Everitt 等, 1981).

弓颌猪发育窄的吻骨和强壮的吻部肌肉, 因此毫无疑问与现生猪属和河猪属类似, 也具备比较强的拱掘能力; 但是其相对较窄的项面和相对较短的头骨则限制了其头骨摆动的幅度; 弓颌猪的犬齿相对较小并且向下伸, 在拱掘时也不太可能用于刮擦地表. 因此我们推测弓颌猪的拱掘行为可能与现生猪属和河猪属类似, 但其拱掘能力可能主要受吻骨和吻部肌肉影响, 头骨的摆动能力及幅度则较现生猪属和河猪属的弱. 在拱掘过程中, 弓颌猪的上下犬齿紧密咬合在一起并被包裹在犬齿弧形围龛中, 这可能在一定程度上缓解了犬齿所承受的压力从而保护了犬齿. 加宽的前颧弓板除了增大肌肉的附着面积外, 可能同样对头骨侧面起加固和保护作用. 当拱掘时, 前颧弓板类似于一个护壁, 分散吸收了一部分加诸于头骨上的前后向的压力(Vislobokova, 2009).

头-颌关节的不同形态及位置影响下颌的运动. 西猯科显著发育的关节前突和关节后突限制了其下颌的运动, 使得下犬齿与上犬齿更精确地咬合(Herring, 1972b); 猪科则通常不发育关节前突和关节后突, 因此下颌活动所受的限制比较弱. 相对较高的头-颌关节位置在许多植食性以及杂食性哺乳动物中都很常见, 通常被认为用于帮助平均分配齿列咬合面上的压力, 并且帮助增强咬肌和翼内肌的机械增益(Moss, 1968); 西猯科相对较低的头-颌关节位置则被认为使得下犬齿做更多的垂向运动并减少其前后向的运动, 从而增加了犬齿活动的有效距离, 避免在下颌做垂向运动时有可能发生的犬齿的滞碍现象(Herring, 1972b). 正是由于下颌运动的局限性, 使得西猯科在咀嚼时所发生的研磨作用相对较弱, 主要是垂向上受力; 而猪科的下颌运动的局限性则相对弱, 因而横向的咀嚼运动在所有的属种中都很常见(Field, 1970), 并且压碎和研磨作用都是咀嚼时很重要的组成部分(Herring, 1985); 其中压碎作用主要是垂向的运动, 强大的垂向牵引力由强壮的颞肌和咬肌提供. 弓颌猪的头-颌关节位置相对较高, 下颌运动的局限性相对较弱, 因此我们推测其与现生猪科类似, 咀嚼运动既包括压碎作用也包括研磨作用.

2.2 咀嚼机制

弓颌猪的牙齿形态特征与猪属的类似但更简单而原始(图 3). 弓颌猪的门齿形态非常简单: I1 是所有门齿中最大者, 但相对于其他猪超科类型的门齿而言, 即使是同中中新世的猪兽(*Hyotherium*)相比, 仍然很小且形态更简单; I2 和 I3 则显著比 I1 小; I1 和 I2 均为低冠齿且形态简单, I3 则显著退化. 现生猪超科类型的中央门齿则显著粗壮, 外侧的上门齿在猪属、河猪属和西猯类中显著退化, 在疣猪属和巨林猪属中则缺失. 弓颌猪的上犬齿非常特化, 呈短柱状, 主要伸向前下方, 仅略向外伸但未向上弯曲. 弓颌猪的上犬齿伸出的方向与西猯科的相似. 猪科的上犬齿则通常比较大, 特别是在疣猪属和巨林猪属中上犬齿显著大, 一般向外伸出并向上弯曲. 弓颌猪的下犬齿形态同样与西猯科更相似, 当口部闭合时与上犬齿紧密咬合在一起; 弓颌猪和西猯科的上下犬齿均被磨尖并且均包覆于口腔内, 但弓颌猪的上犬齿不及西猯科的上犬齿尖锐, 且其前方的磨耗面显著较西猯类的宽. 现生猪科的上下犬齿则均突出于口腔

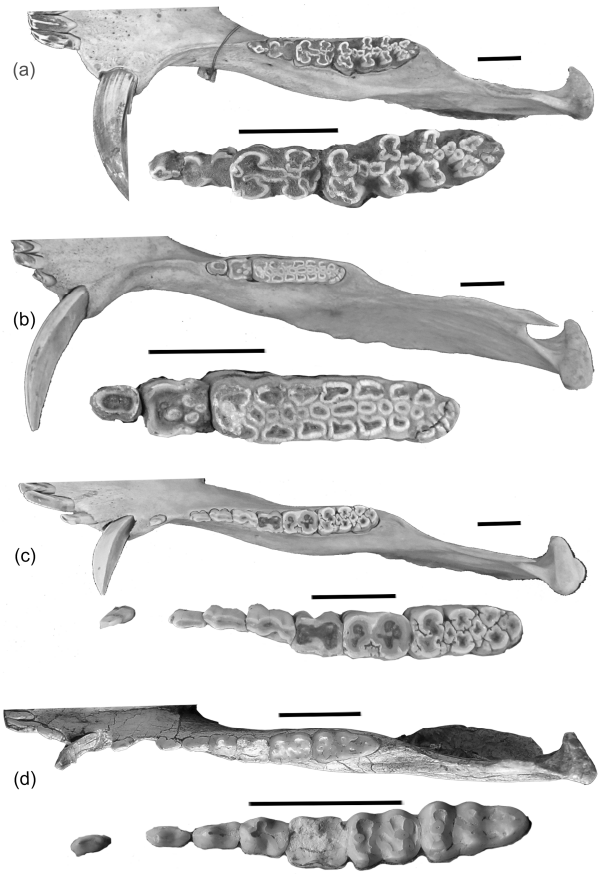

图 3 巨林猪属(*Hylochoerus*)(a)、疣猪属(*Phacochoerus*)(b)、猪属(*Sus*)(c)和弓颌猪属(*Chleuastochoerus*)(d)的左下颌咬合面

比例尺=3 cm

之外, 并且上下犬齿的咬合不及弓颌猪和西猯科的紧密, 上犬齿也未因磨耗而变得尖锐. 弓颌猪的前臼齿相对大且尖锐, 齿式完全, 与猪属更相似; 臼齿则非常简单, 齿冠相对较低, 附属小尖数目少且形态简单, 冠面沟褶数目少; 弓颌猪的第三臼齿也不像现生猪科类型一样显著增长. 现生猪属同样发育大且锋利的前臼齿, 但臼齿形态显著复杂, 臼齿的咬合面宽大, 釉质层更厚且更复杂, 附属小尖很发育. 现生疣猪属和巨林猪属的前臼齿则通常比较小, 并经常缺失; 臼齿显著增长. 巨林猪属的臼齿主尖近脊状排列, 从咬合面看发育明显的沟脊构造; 疣猪属的臼齿则相对高冠, 并且具有大量大小相似呈纵线排列的齿尖.

弓颌猪相对低冠且丘型的臼齿无疑表明其与现生猪超科类型一样都属于杂食性动物, 但是现生猪科动物牙齿的不同形态结构又指示其食性的差异. 现生猪属和河猪属相对粗壮的中央门齿被认为在撕裂食物时起很大作用; 西猯科上下犬齿均因磨耗而变得锋利, 表明其取食时上下犬齿均起作用, 但其上犬齿前面的磨耗面相对小, 因此上下颌咬合时下颌主要做垂向的运动, 横向的运动很微弱; 现生猪科的下颌运动所受的限制则相对较小, 其上下犬齿均伸出于口腔外, 并且咬合程度不像在西猯科中一样紧密, 上犬齿也没有因为磨耗而变锋利(Herring, 1972b). 现生猪属相对大且锋利的前臼齿用于切割大块的食物以便于摄取, 冠面结构复杂的臼齿则用于研磨食物; 疣猪属和巨林猪属高度特化的臼齿则被认为可能与食叶的灵长类的臼齿具有相同的功能, 因此这两个属被认为相比现生猪属更偏向于植食性一些(Herring, 1980). 巨林猪属曾经被报道以草本植物甚至有可能以无脊椎动物为食(Ewer, 1958b, 1970), 疣猪属也被认为食物中含更多的草本植物(Field, 1970). 因此我们可以推测弓颌猪相对较小且简单的门齿可能不会在撕裂和摄取食物时起太大的作用; 但是弓颌猪的上犬齿前面的磨耗面很宽大, 表明其下颌在进食时既可以做垂向运动, 又可以做比较明显的横向运动, 因此除了在争斗时用于炫耀或者用作武器外, 弓颌猪的上犬齿还可能在进食时用于帮助撕裂和摄取食物; 弓颌猪相对较大且锋利的前臼齿可能同样用于撕裂处理大块的食物, 但其简单且低冠的臼齿则表明其食物可能要较现生猪属和河猪属的食物更柔软一些.

除了牙齿以外, 咀嚼肌的不同位置和强度也是影响咀嚼机制的重要因素. 现生猪科的咀嚼肌包括开口肌和闭口肌, 其中颞肌和咬肌是非常重要的闭口肌. 现生猪科类型的颞肌起端位于颞窝的粗糙处, 止端位于下颌冠状突前缘及其附近的内、外面, 主要用于提升下颌闭合口部; 现生猪科的咬肌非常强壮, 大致可以分为分隔不太清楚的两到三层, 其起端位于颧弓, 止端几乎附着于整个下颌上升支的外面, 自下颌角至冠状突的冠状窝(Sisson 和 Grossman, 1953; Herring, 1972b; Kneepkens 和 Macdonald, 2010).

弓颌猪的头骨不发育单一的矢状嵴, 但顶嵴向后显著会聚, 颞肌窝也相对较大, 加之枕部显著向后伸出, 使颞肌起端的附着面显得相对较大并且变为接近纵向长的长方形(图 4(a)). 这使得颞肌的肌纤维方向更倾斜(图 2(a)). 现生猪科类型由于着面部显著伸长, 顶枕部相对较短, 使得颞肌的体积显著变小(家猪的颞肌的重量大概占咀嚼肌的 26.3%, 咬肌浅层占 33.5%, 深层占 17.7%(Vislobokova, 2009); 弓颌猪的颞肌则非常强壮, 体积大致与咬肌相等), 肌纤维更接近垂直方向(图 2(d)). 事实上, 早期猪科类型的顶嵴通常显著会聚(*Hyotherium* 发育单一的矢状嵴), 这意味着颞肌窝相对宽大, 因而颞肌相对强壮. 这一特征与食肉类有些类似, 后者通常发育强壮的矢状嵴和颞肌. 食肉类可以快速地闭合口部以捕捉移动的猎物, 我们推测早期猪科类型强烈会聚的顶嵴和强壮的相对倾斜的颞肌可能有相似的作用.

如前面所描述的, 弓颌猪显著扩展的前颧弓板使得面部肌肉的附着面积得到了显著的扩大. 弓颌猪宽大的前颧弓板腹侧可以观察到明显的凹窝和棱嵴, 它们指示了咬肌起端的附着部位(图 4(b)). 弓颌猪的浅层咬肌非常宽大, 起端位于前颧弓板腹侧的后半段, 止端位于下颌角边缘附近. 弓颌猪下颌角边缘的大部位于下颌后缘直至关节突下方, 这使得浅层咬肌牵引力的重心落在前颧弓板中部(M3 前端附近)至下颌角最突出部之间. 该牵引力的方向与头骨长轴以近 45°角相交, 因此具有很强的向前牵拉下颌的作用. 而现生猪科类型的颧弓非常薄, 其腹缘大部分都为锐嵴, 咬肌主要附着于颧弓的内面. 除此之外, 现生猪属的副枕突非常长, 其下端已经远低于腭面水平, 而进入下颌水平支的范围, 因此附着在其上的二腹肌就不单纯是拉张下颌使口部张开的肌肉, 而成为很强的向后牵引下颌的一组肌肉. 而弓颌猪的副枕突则仍然很短, 二腹肌的方向(从副枕突远端至

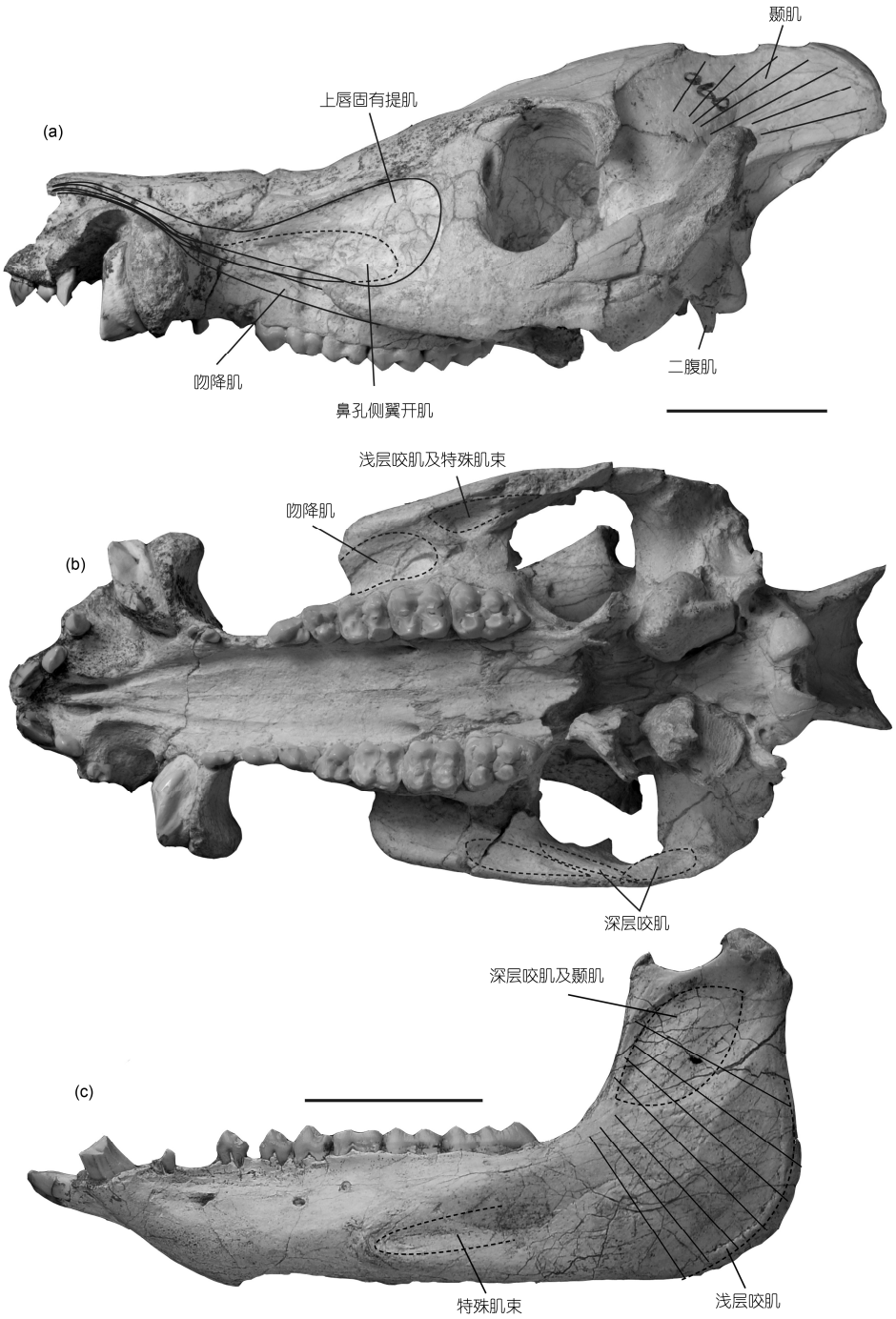

图 4　弓颌猪属(*Chleuastochoerus*)的吻部肌肉和咀嚼肌

(a) 头骨侧面; (b) 头骨腹面; (c) 下颌侧面. 比例尺=5 cm

下颌水平部内面的中部)仍然是自后上方至前下方, 因此二腹肌的主要作用仍然是拉张下颌, 向后牵引下颌的作用有限, 或许这可以解释为什么弓颌猪的浅层咬肌异常粗壮.

除了发育上述比较常见的几层咬肌外, 我们怀疑弓颌猪还可能发育一个独特的肌肉分支. 在弓颌猪下颌水平支的外侧面, 我们发现一个粗隆部, 其后经常伴以纵向凹槽(图 4(c)), 很像是肌肉附着的部位.

根据粗隆部的位置及凹槽走向, 我们推测这组肌肉的起端可能位于颧弓腹侧的后半部. 那么这组肌肉可能是咬肌中一组特殊的伸向前下方的肌束, 也可能是属于颈阔肌的腹侧支(颈阔肌的腹侧支曾经被认为是止于下颌骨体(Herring, 1972a; Kneepkens 和 Macdonald, 2010)). 如果是前者, 那就表明弓颌猪的咬肌使下颌做前后向运动的力量加强, 这似乎可以补偿由于副枕突短小导致二腹肌变弱而使其向后的牵引力变弱的不足. 如果是后者, 那就表明弓颌猪具有更强地向下后方拉动下颌以及头骨的能力, 从而使吻部的拱掘能力加强.

2.3 食性

大多数旧大陆的猪科动物被认为最适应于植被密集、表土松软的潮湿地区, 非洲的疣猪属则主要生活在干旱的地区(Kingdon, 1979, 1997). 现生猪属和河猪属具很强的拱掘能力. 现生猪属可以适应从湿润的森林到干旱的荒漠的广阔生境, 相应的其食物也有很大的变异范围. 非洲的现生野猪生活在湿润的森林环境中, 它们的食物包括种子、鳞茎、根、掉落的水果、蜗牛和昆虫幼虫以及其他一些无脊椎动物, 偶尔也会以小型的脊椎动物为食. 河猪属则具两个不同的分支, 分别适应森林环境和热带稀树草原(savanna)环境. 森林型的河猪(*Potamochoerus larvatus*)可以适应从森林到林地的广阔生境, 其食物具很强的地域性和季节性, 一般以根、块茎、鳞茎、球茎、掉落的水果以及草本植物的柔软部分为主, 还包括一些菌类、昆虫幼虫、甲虫、蜗牛以及小型的两栖类和爬行类. 生活于热带稀树草原环境的河猪(*Potamochoerus porcus*)则通常居住在靠近河道或沼泽森林边缘的环境中, 它们的食物主要是地下的根、茎, 还包括一部分掉落的水果和无脊椎动物. 巨林猪属则是生活于林间空地的食草动物, 它们主要生活在森林和草原交错分布的边缘地带, 多以草本植物为生, 但对食物的咀嚼程度不及疣猪属彻底. 疣猪属是唯一被认为生活于干旱环境的现生猪科动物, 它们生活在干旱且开阔的热带稀树草原或者开放的林地环境, 主要以草本植物为食, 也会吃一些矮的杂草以及种穗, 在干旱的季节食物还包括一些叶基和根茎, 偶而会吃一些掉落的水果、排泄物以及动物性食品(Kingdon, 1979, 1997).

根据我们的对比, 弓颌猪显然具有很可观的拱掘能力, 牙齿形态也与现生猪属和河猪属的更相似, 因此其食性也可能与现生猪属和河猪属更相似. 但是考虑到弓颌猪的头骨左右摆动的幅度受到限制, 牙齿也更简单而原始, 我们认为弓颌猪的拱掘能力可能并不像现生猪属和河猪属一样强, 并且它们的食物可能在相当程度上要比后两者的柔软. 因此我们推测弓颌猪的食物可能包括了相当数量的地上部分, 从比例上看要比地上食物在现生猪属和河猪属的食物中所占的比例高. 与巨林猪属和疣猪属相比, 弓颌猪则又是很强的拱掘者, 但是巨林猪属和疣猪属高度特化的牙齿使得它们可能主要以草本植物为食, 因此我们认为弓颌猪的食物相比二者地下食物所占的比例更高, 草本植物则相对较少. 此外, 弓颌猪强烈会聚的顶嵴和强壮的颞肌还有可能使得其口部可以快速闭合, 从而捕捉运动中的昆虫或小的脊椎动物. 综上所述, 我们推测弓颌猪的饮食结构可能会落在森林型(现生猪属和河猪属)的和适应开放环境(巨林猪属和疣猪属)的猪科动物之间, 有可能与生活在热带稀树草原环境的河猪最接近; 其食物可能包含了相当数量的根、块茎、球茎、鳞茎、种子、掉落的水果以及树叶和菌类, 并包括少量的草的柔软部分、昆虫幼虫、蜗牛和甲虫等, 偶尔还会捕捉小型的脊椎动物如两栖类和爬行类为食.

2.4 生态

弓颌猪化石在中国北方晚中新世三趾马动物群中广泛分布, 但曾经被认为很少与同时期的另外两种猪科动物原河猪属(*Propotamochoerus*)和弱獠猪属(*Microstonyx*)共存(Pearson, 1928). 原河猪属和弱獠猪属被认为与现生占主导地位的河猪属和猪属有密切的关系, 现生的猪属和河猪属通常生活在森林环境中, 因此原河猪属和弱獠猪属被推测可能生活在连续的森林或小片的林地中, 弓颌猪则占据邻近的开阔草原环境(Pearson, 1928). 然而之后有研究者报道了弓颌猪和弱獠猪属化石在甘肃省临夏盆地的共生(Liu 等, 2004), 并且认为根据弓颌猪的体重其应当生活在相对封闭的森林环境中(Liu, 2003); 此外, 还有研究者根据欧亚大陆新近纪食草类牙齿的高冠化得出了中新世末期中国北方的生境要比同时期欧亚大陆西部的大部分地区都要湿润, 他们认为中国北方的潮湿情况可能是由青藏高原抬升引起的大气环流变化以及夏季季风加强所导致的, 中国三趾马红

土的典型地点显然与这个潮湿阶段有关(Fortilius 等, 2002); 另一种观点则认为根据已有的化石记录, 晚中新世晚期中国北方发生了明显的区域性分化, 东部地区为潮湿的较为封闭的环境, 西部地区则为较为干旱且开阔的环境, 这种分异被认为可能与东亚季风的加强密切相关(Zhang, 2006); 最新的根据群落线分析所得出的结论则认为临夏盆地在晚中新世的中期和晚期可能为比较湿润开放的温带草原(steppe)环境(Deng, 2009).

现在, 根据弓颌猪的觅食行为和食性的分析, 我们尝试来重新思考上述的观点. 由于弓颌猪具有相对强的拱掘能力, 那么在其生存环境中应当具备相对潮湿且柔软基底, 可供其拱掘以寻找食物. 食性分析则表明弓颌猪的饮食结构可能落在了森林型的猪属和河猪属以及开放环境的巨林猪属和疣猪属之间, 或许与生活在热带稀树草原的河猪属的饮食结构最接近; 那么相应地, 我们推测弓颌猪的生境可能也是相似的情况. 除了特殊的适应热带稀树草原的河猪属外, 猪属和普通河猪属主要生活在潮湿且封闭的森林环境, 巨林猪属生活在森林和草原交错分布的边缘地带, 疣猪属则完全适应干旱开阔的热带稀树草原. 因此我们认为弓颌猪可能生活在相对湿润但是开阔的地带, 比如森林的边缘, 或者与生活在热带稀树草原的河猪属一样, 生活在靠近河道或沼泽森林边缘的环境. 弓颌猪的四肢的比例同样支持其生活在相对开阔的环境这一观点; 弓颌猪的四肢很纤细, 后肢明显比前肢长, 侧指(趾)显著退化, 这些特征都与疣猪属更相似, 而后者生活在热带稀树草原环境并且在短时间内可以跑得很快(Kingdon, 1979, 1997). 此外我们发现在晚中新世的临夏盆地, 除弓颌猪化石外, 还有中华马(*Sinohippus*)和貘(*Tapirus*)化石与之共生(侯素宽等, 2007; 邓涛等, 2008). 中华马是一种低冠的原始马类, 通常被认为生活在森林边缘, 以嫩叶为食(侯素宽等, 2007); 貘则通常被认为生活在邻水的环境, 以低纤维的叶子和鲜嫩的枝芽为生, 中美洲的貘还有可能以水果为食(Janis, 1984; 邓涛等, 2008). 这些共生的化石同样证明了在它们生存的时代仍然比较湿润, 存在着灌丛植物以满足这些动物的需求. 另外, 根据对中国北方哺乳动物化石的牙齿釉质碳同位素分析, 在中新世晚期, 7 Ma 以前, 中国北方仍然是以 C3 草本植物为主的温带草原环境, 而不像现在的以 C4 草本植物为主的稀树草原环境, 7 Ma 以后至早上新世, 黄土高原的南部仍然是以 C3 植物为主, 向北开始出现 C4 植物的扩散并逐渐变得干旱(侯素宽等, 2006; Passey 等, 2009). 从含弓颌猪化石地点来看, 位于黄土高原西部的临夏盆地在晚中新世始终是以 C3 植物占统治地位, 保德和蓝田蓝田盆地的食草动物的食物中出现少量的 C4 植物, 而在出现大量 C4 植物的榆社盆地弓颌猪的化石则相对比较少. 根据上述的分析我们推测: 弓颌猪可能生活在相对湿润的森林边缘或开阔的温带草原, 植被仍然比较丰富, 居住地可能比较靠近河道或者沼泽森林边缘.

3 结论

尽管只是一种小型的地方性属种, 弓颌猪在中国北方晚中新世的出现仍然具有重要的意义. 弓颌猪前颌骨末梢背侧的粗糙面证明了这个属发育相对较窄的吻骨, 其特殊的前颧弓板则增大了面吻部肌肉的附着面积, 上述特征均表明弓颌猪具有相当可观的拱掘能力. 但是弓颌猪的颈部肌肉相对弱, 头骨相对短且平, 使得其头骨在拱掘时水平摆动的能力和幅度较现生的具有强大拱掘能力的猪属和河猪属为弱. 弓颌猪特殊的犬齿弧形围龛和前颧弓板构造在拱掘过程中还可以帮助保护犬齿和头骨. 弓颌猪的顶嵴显著会聚, 颞肌也非常强壮并且肌纤维更接近倾斜方向, 使得其口部有可能快速闭合; 强壮的咬肌以及下颌上特殊的肌束则使得下颌前后向和侧向的运动能力都很强. 弓颌猪的头-颌关节位置相对较高, 局限性相对较小, 意味着弓颌猪在咀嚼时压碎和研磨的能力均很强, 这一点也与现生的猪属和河猪属类似. 但是弓颌猪牙齿形态虽与现生猪属和河猪属的更类似却相对简单而原始, 表明其食物可能较后两个属的更为柔软. 根据上述的分析, 我们推测弓颌猪的饮食结构可能落于森林型和开阔环境的猪科动物之间, 食物以根、块茎、球茎、鳞茎、种子、掉落的水果以及树叶和菌类为主, 并包括少量的草的柔软部分、昆虫幼虫、蜗牛和甲虫等, 偶尔还会以小型的脊椎动物如两栖类和爬行类为食. 弓颌猪的生境则被推测为相对湿润的森林边缘或者开阔的温带草原环境, 仍然存在比较丰富的植被. 弓颌猪在临夏盆地的大量发现还表明临夏盆地在晚中新世中晚期时可能仍然是相对开放但湿润的环境.

致谢 邱占祥教授参与了本文的讨论并提出了许多重要的见解和建议, 王宁博士拍摄了插图所用照片, 吴飞翔博士绘制了部分插图, 我们在此一并表示衷心的感谢. 感谢美国自然历史博物馆允许我们观察对比馆藏的现生猪科和西猯科标本.

参考文献

邓涛, 何文, 陈善勤. 2008. 甘肃临夏盆地晚中新世貘类化石(奇蹄目, 貘科)一新种. 古脊椎动物学报, 46: 190–209
侯素宽, 邓涛, 何文, 等. 2007. 记甘肃和内蒙古新发现的中华马化石. 古脊椎动物学报, 45: 213–231
侯素宽, 邓涛, 王杨. 2006. 中国新近纪晚期三趾马动物群生活环境的化石稳定碳同位素证据. 见: 董为, 编. 第十届中国古脊椎动物学学术年会论文集. 北京: 海洋出版社. 85–94
刘东生, 李传夔, 翟人杰. 1978. 陕西蓝田上新世脊椎动物化石. 地层古生物论文集, 7: 186–188
刘后贻, 周本雄. 1959. 河南卢氏上新世的哺乳动物化石. 古脊椎动物与古人类, 1: 73–78
潘悦容, 刘建辉, 董为. 2006. 偶蹄目. 见: 祁国琴, 董为主编.蝴蝶古猿地点研究. 北京: 科学出版社. 195–228
汤英俊, 刘子祺, 陈达, 等. 1985. 陕西彬县晚中新世猪类化石. 古脊椎动物学报, 23: 60–68
周明镇, 黄万波, 张玉萍, 等. 1965. 晋南几个晚新生代地层剖面的观察. 古脊椎动物与古人类, 9: 256–269
Covert H H, Hamrick M W, Dzanh T, et al. 2001. Fossil mammals from the Late Miocene of Vietnam. J Vertebr Paleontol, 21: 633–636
Deng T. 2005. Character, age and ecology of the Hezheng Biota from northwestern China. Acta Geol Sin, 79: 739–750
Deng T. 2009. Late Cenozoic environmental changes in the Linxia Basin (Gansu, China) as indicated by cenograms of fossil mammals. Vert PalAsiat, 47: 282–298
Deng T, Qiu Z X, Wang B Y, et al. 2013. Late Cenozoic biostratigraphy of the Linxia Basin, northwestern China. In: Wang X M, Flynn L J, Fortelius M, eds. Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology. New York: Columbia University Press. 243–273
Deng T, Wang X M, Ni X J, et al. 2004a. Cenozoic stratigraphic sequence of the Linxia Basin in Gansu, China and its evidence from mammal fossils. Vert PalAsiat, 42: 45–66
Deng T, Wang X M, Ni X J, et al. 2004b. Sequence of the Cenozoic mammalian faunas of the Linxia Basin in Gansu, China. Acta Geol Sin, 78: 8–14
Dorst J, Dandelot P. 1970. A Field Guide to the Large Mammals of Africa. London: Collins
Eddy T A. 1961. Foods and feeding patterns of the collared peccary in southern Arizona. J Wildl Manage, 25: 248–257
Everitt J H, Gonzalez C L, Alaniz M A, et al. 1981. Food habits of the collared peccary on South Texas rangelands. J Range Manage, 34: 141–144
Ewer R F. 1958a. A collection of *Phacochoerus aethiopicus* teeth from the Kalkbank Middle Stone Age Site, Central Transvaal. Palaeont Afr, 5: 5–20
Ewer R F. 1958b. Adaptive features in the skull of African Suidae. Proc Zool Soc Lond, 131: 135–155
Ewer R F. 1970. The head of the forest hog, *Hylochoerus meinertzhageni*. Afr J Ecol, 8: 43–52
Field C R. 1970. Observation on the food habits of tame warthog and antelope in Uganda. Afr J Ecol, 8: 1–17
Fortelius M, Eronen J, Jernvall J, et al. 2002. Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years. Evol Ecol Res, 4: 1005–1016
Frädrich H. 1965. Zurbiologie und ethologie des Warzenschweines (*Phacochoerus aethiopicus* Pallas), unter Berücksichtigung des Verhaltensanderer Suiden. Z Tierpsychol, 22: 328–393
Groves C P. 1991. Suid and dicotylid systematics today. In: Barrett R G, Spitz F, eds. Biology of Suidae. IRGM, Grenoble. 20—30
Herring S W. 1972a. The facial musculature of the Suoidea. J Morphol, 137: 49–62
Herring S W. 1972b. The role of canine morphology in the evolutionary divergence of pigs and peccaries. J Mammal, 53: 501–512
Herring S W. 1980. Functional design of cranial muscles: comparative and physiological studies in pigs. Am Zool, 20: 283–293
Herring S W. 1985. Morphological correlates of masticatory patterns in peccaries and pigs. J Mammal, 66: 603–617
d'Huart J P. 1991. Habitat utilization of old world wild pigs. In: Barrett R G, Spitz F, eds. Biology of Suidae. IRGM, Grenoble. 30–48
Janis C. 1984. Tapirs as living fossils. In: Eldredge N, Stanley S M, eds. Living Fossils. New York: Springer Verlag. 80–86
Kingdon J. 1979. East African Mammals: An Atlas of Evolution in African. IIIB, Large Mammals. London: Academic Press
Kingdon J. 1997. The Kingdon Field Guide to African Mammals. London: Academic Press
Kneepkens A F L M, Macdonald A A. 2010. Cranial muscles of the Sulawesi babirusa (*Babyrousa celebensis*). Anat Histol Embryol, 39:

120–137
Liu L P. 2003. Chinese fossil suidae: Systematics, evolution and paleoecology. Doctoral Dissertation. Helsinki: University of Helsinki
Liu L P, Kostopoulus D S, Fortelius M. 2004. Late Miocene *Microstonyx* remains (Suidae, Mammalia) from northern China. Geobios, 37: 49–64
Moss M L. 1968. Functional cranial analysis of mammalian mandibular ramal morphology. Acta Anat, 71: 423–447
Passey B H, Ayliffe L K, Kaakinen A, et al. 2009. Strengthened East Asian summer monsoons during a period of high-latitude warmth? Isotopic evidence from Mio-Pliocene fossil mammals and soil carbonates from northern China. Earth Planet Sci Lett, 277: 443–452
Pearson H S. 1928. Chinese fossil Suidae. Palaeont Sin Ser C, 5: 1–75
Schlosser M. 1903. Die fossilen Saugethiere Chinas nebstener Odontographie der recent Antilopen. Abh Bayr Akad Wiss, 22:1–221
Sisson S, Grossman J D. 1953. The Anatomy of the Domestic Animals. 4th ed. Philadelphia: W. B. Saunders Company
Skinner J D, Breytenbach G C, Maberly C T A. 1976. Observations on the ecology and biology of the bush pig *Potamochoerus porcus* Linn. in the northern Transvaal. S Afr J Wildl Res, 6: 123–128
Van der Made J, Han D F. 1994. Suoidea from the Upper Miocene hominoid locality of Lufeng, Yunnan Province, China. Proc Kon Ned Akad Wetensch, 97: 27–82
Vislobokova I A. 2009. The first record of *Chleuastochoerus* (Suidae, Artiodactyla) in Russia. Paleont J, 43: 686–698
Woodburne M O. 1968. The cranial myology and osteology of *Dicotyles tajacu*, the collared peccary, and its bearing on classification. Mem South Calif Acad Sci, 7: 1–48
Young C C, Liu P T. 1948. Note on a mammalian collection probably from the Yushe Series (Pliocene), Yushe, Shansi, China. Contr Nat Research Inst Geol Acad Sin, 8: 273–291
Zhang Z Q. 2006. Chinese Late Neogene land mammal community and the environmental changes of East Asia. Vert PalAsiat, 44: 133–142