

# 记宁夏同心中新世的 *Bunolistriodon intermedius*

叶捷 邱占祥

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

张国典

(宁夏地质矿产局)

**关键词** 宁夏同心 中新世 丘齿型利齿猪

## 内 容 提 要

本文记述了采自宁夏同心中新世地层中的 *Bunolistriodon intermedius* 化石,讨论了丘齿型利齿猪与脊齿型利齿猪之间的关系,认为过去所发现的“中间型”利齿猪皆应归入 *Bunolistriodon* 属。

一九八八年我们记述了在宁夏同心发现的一个相当完整的库班猪的头骨。在同一层中我们还采集到一些个体小得多的另一类丘齿型利齿猪 (*Bunolistriodon*) 的材料。尽管没有获得如库班猪那样完整的头骨,但是这些标本对于确定这类动物的性质和分类地位已大体够了。由于该属的分布时限较短,这批材料对于同心及国内其它含该化石地点的时代确定具有较重要的意义。

## 一、标本描述

偶蹄目 *Artiodactyla* Owen, 1848

猪科 *Suidae* Gray, 1821

利齿猪亚科 *Listriodontinae* Simpson, 1945

丘利齿猪属 *Bunolistriodon* Arambourg, 1933

中间丘利齿猪 *Bunolistriodon intermedius* Liu et Lee, 1963

(图版 I, II, 插图 1, 2)

**正型标本** 未经磨蚀的  $M_2$ 。牙齿的前半部破损。中国科学院地质研究所标本,编号为 59003。产于陕西蓝田寇家村,寇家村组中。

**本文记述标本** 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所编号 V9519 不具垂直枝的残破下颌,具保存完整的左右  $M_2$ 、 $M_3$  及半个右下  $M_1$ 。V9520 一段残破的右下颌,具  $M_2$ 、 $M_3$ 。V9521 一段残破的右下颌,具  $P_3$ — $M_3$ 。V9522.1—6 左右  $M^1$  各一枚,右

M<sup>2</sup> 一枚,左右 M<sup>3</sup> 各一枚,右 M<sub>2</sub> 一枚。V9522. 7—8 右 I<sub>2</sub>, I<sub>3</sub> 各一枚。V9523 右 I<sub>1</sub> 一枚。V9524 右 P<sup>4</sup> 一枚。V9525 左 P<sub>4</sub> 一枚。

**产地及层位** V9519, 野狐狸圈子; V9520, 井咀子沟; V9521、V9522. 1—8, V9525, 马二咀子沟; V9523, 沙台沟; V9524, 顾家庄; 均产自中中新世砂层中。

**修订特征** 上臼齿与属型种 *Bunolistriodon lockharti* 者相近, 但前排二主尖已初步愈合成低矮的前脊; P<sub>3</sub> 完全没有下后尖; 下臼齿已具有初始状态的横脊。

**描述** 同心材料中保存得最为完整的下颌是 V9519 标本, 其联合部前端及垂直枝已破失。保存部分因受挤压而有少许扭动变形, 左水平枝已明显向上内方抬起。联合部虽经挤压变窄, 仍可辨认出腹面相对平、宽, 其后缘位于 P<sub>2</sub> 之后端。和 *B. jeanneli* 一样联合部最窄处正好位于 P<sub>2</sub> 之前端。因破损已无法判断 P<sub>1</sub> 是否存在, 但从齿根判断 P<sub>2</sub> 和犬齿间的距离较 *Listriodon* 者小。水平枝粗壮, 从 P<sub>2</sub> 开始与颊齿列约成 10° 角向外后方伸展, 在臼齿下方的水平枝部分向后逐渐变厚。水平枝底缘平。从 V9520 可知, 上升枝从 M<sub>3</sub> 前部外侧向后逐渐升起, 至 M<sub>3</sub> 后缘上升角度突然变陡, 形成似 *B. lockharti* 的几乎垂直的上升枝。翼肌窝宽大。

## 上牙

P<sup>4</sup> 宽大于长, 外尖高耸, 其顶端后部开始分化出一小尖, 原尖位置靠前, 粗壮, 其前后端分别以斜脊与两外尖相连。齿带发育, 但在外主尖之正下方间断。

M<sup>1</sup> V9522.2 为一枚基本未磨蚀的右侧 M<sup>1</sup>。齿冠结构简单。四个主尖丘型分明, 成前后两排平行排列, 舌侧主尖稍靠后。前尖最高大; 后尖略小; 原尖最小, 其顶部内侧有一轻微的磨蚀痕迹。紧靠次尖前外侧有一锥形小附尖位于齿中谷后壁。釉质层表面饰以弱纹, 未磨蚀主尖上布有放射状沟线。前排主尖各有一前脊自尖顶向下中方向斜伸, 在齿中部连接形成一较低的横脊。后排两主尖靠拢, 界线分明, 两者间无横脊连接。前后齿带很发育, 唇侧较弱, 舌侧缺失。

M<sup>2</sup> 形态与 M<sup>1</sup> 同。但较大, 中附锥较发育, 唇侧亦有时隐时现的弱齿带。

M<sup>3</sup> 两枚孤齿磨蚀很深, 其中 V9522.4 磨蚀程度稍浅。冠面近三角形, 由四个主尖及一眼座构成。四个主尖及中附锥发育程度似 M<sup>2</sup> 者。眼座小, 不对称, 歪向舌侧, 由后齿缘膨大形成, 从最后端磨蚀形成的珐琅质小环判断, 似曾有一微弱的跟座锥存在。

## 下牙

I<sub>1</sub> 凿形, 较小。由磨蚀面及两侧保留的接触面判断 V9523 为右侧第一门齿。磨蚀较深, 唇面相对平, 舌面如 *B. lockharti* 者可见一条中央沟及两条边脊。

I<sub>2</sub> 明显比 I<sub>1</sub> 大而粗壮。冠顶端前后薄, 向下变厚, 舌面有三条纵脊, 中脊尤为高突, 且向下渐变粗壮, 将齿分为不十分对称的两部分。似 *Kubanochoerus lantienensis*, 除顶部磨蚀面外在远中缘靠舌面有一明显的竖直长条状磨蚀面。

I<sub>3</sub> 较 I<sub>2</sub> 小, 冠低且不对称。唇面的浅中凹较 I<sub>1</sub>、I<sub>2</sub> 者更为发育, 它和舌面中脊将齿分为不对称两部分, 近中部分较大; 在舌面齿冠远中一侧下部有一深凹的大磨蚀面, 该面在 *Listriodon splendens* I<sub>3</sub> 上亦可见到, Linders 认为该面为与 P<sup>3</sup> 前部咬合磨蚀而成。

C “Scrofa”型。因过于破碎其余特征不详。

P<sub>3</sub> 冠视为前窄后宽的长卵圆形。主尖高大,略侧扁,占据整个齿的大部分,其前缘陡,呈弱脊状;后脊发育,从主尖外侧部向后下方伸展直抵下跟座齿锥。下跟座锥低小,和后齿带共同组成弱小的下跟座。前齿带存在。

P<sub>4</sub> 冠视为前窄后宽的椭圆形,比 P<sub>3</sub> 更粗壮。下原尖高大,具明显的前后脊;下后尖略小,紧靠在下原尖内侧,磨蚀后该二尖后缘磨面共同形成横向墙状壁,但二者间在顶部及前侧被一细纵沟分割。下跟座宽低由一发育的跟锥和后齿带组成。具前齿带,外齿带仅位于跟座部位。

M<sub>1</sub> 较 M<sub>2</sub> 小构造基本相同。

M<sub>2</sub> 冠视长方形。齿冠由四个主尖及前后齿缘构成。前后排主尖均具有不很发育的横脊。下次尖前后附锥发育,前附锥将中谷堵塞,后附锥很大。釉质层表面较光滑。除无跟座外其它齿冠结构同 M<sub>3</sub>。

M<sub>3</sub> V9521 标本上的 M<sub>3</sub> 仅轻微磨蚀。四个主尖为圆锥形,下后尖最为高大,其后外脊与下原尖的后内脊相连形成锥间横脊,该脊高度可达下后尖高度的 2/3,因而与两侧主尖形成一明显的 V 字形。下内尖的前外侧脊与下次尖的前内侧脊亦向下相向拓延,在齿中部相遇,但二者并未融合,二者间的中缝尚可辨认。前后横脊间有一发育的附锥,以一短斜脊与下次尖相接,下次尖的后内侧亦有一明显的附锥。跟座大而不对称,其长度可达整个齿长的 1/3 以上,由一发达的跟座锥及连接到后排主尖后部的串珠状内外齿带组成,跟座锥向前伸出一脊与下次尖后附锥相连。

表 1 *Bunolistriodon intermedius* 上颊齿测量表,单位(毫米)

	P <sup>4</sup>		M <sup>1</sup>		M <sup>2</sup>		M <sup>3</sup>	
	L.	W.	L.	W.	L.	W.	L.	W.
V9524	15.4	18.4						
V9522.1			21.0	20.4				
V9522.2			21.6	20.9				
V9522.3					24.0	21.6		
V9522.4							31.5	22.4
V9522.5							31.3	2.22

表 2 *Bunolistriodon intermedius* 下颊齿测量表,单位(毫米)

	P <sub>3</sub>		P <sub>4</sub>		M <sub>1</sub>		M <sub>2</sub>		M <sub>3</sub>	
	L.	W.	L.	W.	L.	W.	L.	W.	L.	W.
V9521	17.0	10.1	17.0	12.1	20.3	13.4	22.8	17.2	33.0	18.4
V9525			17.0	12.2						
V9522.6							22.6	18.0		
V9520							23.4	17.7	34.1	20.0
V9519(左)							22.0	17.0	32.0	18.2
V9519(右)							21.9	17.0	32.0	18.7

## 二、比较与讨论

### 1. 属的确定

自从 1899 年 Stehlin 将欧洲 Burdigalian 期的 *lockharti* 种归入 *Listriodon* 后, 这个属就包括了两种基本类型——脊齿型和丘齿型。以后 Aramburg (1933) 将以 *Listriodon lockharti* 为代表的丘齿型的一支另立一属 *Bunolistriodon*。由于后人对该属的定义理解不同, 导致了 *Bunolistriodon* 名称在使用上的混乱, 因而发生了不少争论。对此本文作者已做过澄清(邱占祥等, 1988)。这里笔者仅对以 *lockharti* 种为代表的 *Bunolistriodon* 属和以 *splendens* 种为代表的 *Listriodon* 属之间的关系做进一步的讨论。

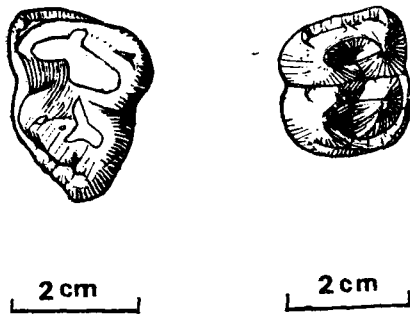


图 1 中间丘利齿猪, 左: V9522.5, 左 M<sup>3</sup>;  
右: V9522.1, 右 M<sup>1</sup>。

Fig. 1 *Bunolistriodon intermedius* left: V9522.5, right M<sup>3</sup>; right: V9522.1, left M<sup>1</sup>.

Leinders (1975) 曾依据西班牙发现的一块 *B. lockharti* 的下颌骨上 P<sub>1</sub> 退化, P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub> 间有较长的齿隙 (Leinders, 1975, Pl. 1, 1), 认为这一特征与 *Listriodon* 属相符, 因而无必要单立一属, *Bunolistriodon* 为无效名称。

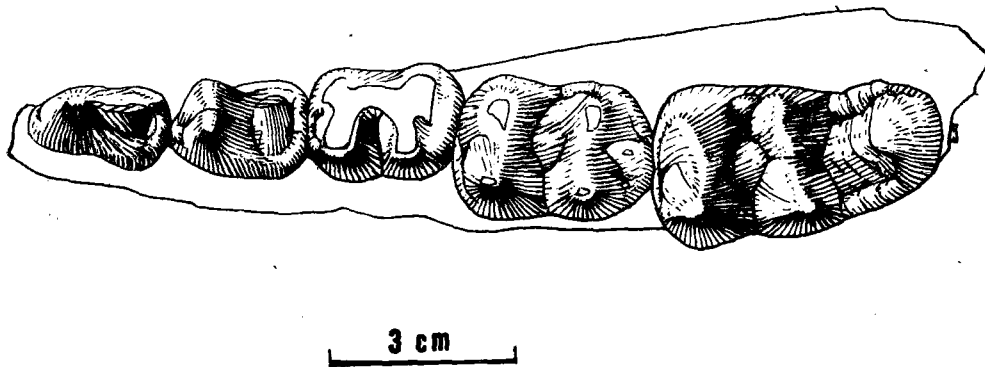


图 2 中间丘利齿猪右下颌骨, 具 P<sub>3</sub>—M<sub>3</sub> (V9521)

Fig. 2 *Bunolistriodon intermedius* right mandible with P<sub>3</sub>—M<sub>3</sub> (V9521).

1977 年 Leinders 又根据 P<sub>4</sub> 结构及其上的磨蚀面讨论了丘型齿类猪和脊型齿类猪 在下颌运动方式上的不同, 并从齿的功能上, 即下颌运动方式上证明 *lockharti* 种与 *splendens* 种的一致性, 表明应归为同属。1987 年 Ginsburg 和 Bulot 对法国西南部 La Romieu 地点附近 Bézian 砂层 (MN<sub>4</sub>b) 中新发现的 *Bunolistriodon lockharti* 头骨的研究表明, 它与 *L. splendens* 的头骨前半部确有很多相似性, 支持了 Leinders 关于两种间有密切亲缘关系的看法, 但没有接受两种同归一属的结论。此次同心材料的发现表明了某些丘型

臼齿的主尖间已有雏形横脊出现。这似乎更进一步说明了两者间的联系,因而使我们不得不又回到长期反复争论的 *Bunolistriodon* 与 *Listriodon* 的分与合的问题上,即如何正确评价上述新的发现。笔者认为 1975 年以来的发现和研究只能进一步证实 *Listriodon* 和 *Bunolistriodon* 在系统发生上属同一枝系,并不能直接得出 *Bunolistriodon lockharti*; 和 *Listriodon splendens* 一定同归一属的结论。根据我们的看法,以 *B. lockharti* 为代表的 *Bunolistriodon* 属具有更多的原始特征,与 *Listriodon* 相比一般个体较小,颊齿更窄长,臼齿仍保持丘型齿基本形态。 $I^1$  较窄, $I_1$  纤细,甚至 Leinders 认为 *L. lockharti*; 下门齿的形态介于 *L. splendens* 和 *Sus* 的下门齿形态之间 (Leinders, 1978, P. 67);  $P_3$  为单尖型; $P_4$  虽然已有下后尖,但尚无真正的 Protolophid,因而冠视明显的前窄后宽。与此相反 *Listriodon* 的前臼齿臼齿化程度较高,臼齿明显加宽,呈脊形,上臼齿脊型更强烈,次尖前的谷中附尖几乎完全消失, $P_2$  前齿隙较长,下颌水平枝更粗壮。笔者觉得这些区别足以使它们分为不同的属。该二属的差别主要表现在逐步适应草食,颊齿从丘齿型向脊齿方向进化的程度不同的阶段上。*Bunolistriodon* 属是开始向脊齿型进化的中新世早中期的丘齿型利齿猪。而 *Listriodon* 属则是已完成草食性适应的中新世中晚期脊型齿利齿猪。

同心标本上的臼齿主尖虽已初步相连成脊,但仍保持高突的圆锥形态。尽管下原尖、下后尖上的后外后内斜脊(下次尖和下内尖上前外前内斜脊)相接构成墙状横脊,但这种初步连接的横脊在连接点处明显低于齿锥高度,在两锥间形成明显的鞍部。这一鞍部甚至可保存到较深的磨蚀阶段。即使磨蚀到鞍部消失阶段,其颊侧主尖对唇侧主尖半包围的珐琅质图案 ( $V9521 M_1$ ,  $V9522.8M_2$ ) 亦与 *B. lockharti* 者 (F. Roman et J. Viret, 1937, Pl X 1a, 3a) 一致,而与 *Listriodon* 者不同。严格地讲,同心标本的后横脊尚未真正形成,下次尖和下内尖仍相互紧靠,两尖斜脊相接处还有弱沟,这使得两锥的界线分明。下次尖前后发育的附锥更使同心下臼齿显示出丘齿型的基本形态。同心标本中的  $P_3$  主尖侧扁,不向内侧膨大。而在 *L. xiannensis*, *L. robustus* 中,主尖已明显向内侧膨大,甚至已可辨认出雏形的内侧尖。此外,在后内架(postero-internal)上发育一明显的附锥,它与主尖后唇面脊相接。该附锥在同心标本上也未见到。同心标本中的  $P_4$  虽已有下后尖,但牙齿前部明显较窄,二主尖以细沟相隔,未能形成真正的横脊。因而同心的前臼齿明显与 *Listriodon* 者不同而与 *B. lockharti* 者一致。同心发现的上颊齿皆为孤立的牙齿,但其产地、层位、大小、形态等特征表明应和  $V9519, V9521$  等标本属同一居群。仅有的五枚上臼齿主锥清晰,中央附锥发育,呈现出明显的丘齿型,与中央附锥几乎完全消失、完全脊型的 *Listriodon* 上臼齿截然不同。因此同心标本的颊齿基本形态应属丘齿型,将其归入丘齿型的 *Bunolistriodon* 属是毫无疑问的。

A. F. Wilkinson (1976) 曾暗示可将类似于同心标本的所谓“中间类型”另立一属并错误地将刘东生等 1963 年所定的 *L. intermideus* 归入 *Schizochocerus* 支系 (Intermediate branch) (Wilkinson, 1976, Fig. II, P. 248)。1978 年 M. Pickford 已明确指出 *Schizochocerus valleinsis* 属西猫类 (Tayassuidae)。同心材料中的下颌、门齿、前臼齿等特征已证明 *L. intermideus* 肯定应为猪科。所谓过渡的“中间类型”本身是一个模糊概念,单立一属只能造成分类上的混乱。事实上到目前为止曾被列为中间类型的南

亚的 *Bunolistriodon guptai* 非洲的 *Listriodon akatidogus*, *L. akatikubas*, 中国蓝田的 *L. intermedius* 的最基本形态都是丘齿型(细节将在下一部分讨论)。而在这些不同种的臼齿上主尖之间发育的程度不同的弱横脊应解释为丘型利齿猪中某些属群在逐步适应草食习性过程中的适应性变化——向脊型齿的进化过程中的一些尝试。

## 2. 种的确定

到目前为止已研究发表的非巨型丘齿型利齿猪有欧洲的两种 *Bunolistriodon lockharti*, *B. latidens*; 非洲的三种 *B. jeanneli*, *Listriodon akatikubas*, *L. akatidogus*; 南亚的两种 *B. guptai*, *B. affinis* 和中国的两种 *Listriodon cf. lockharti*, *L. intermedius*。

Wilkinson (1976) 在记述肯尼亚的 *Bunolistriodon jeanneli* 时曾指出, 它和 *B. lockharti* 相比其臼齿更为原始, 具有更简单而趋于分离的附瘤, 更发育的齿带。通过对该种图版 (Wilkinson, 1976, Pl. 5. A, B, C) 的观察, 笔者认为肯尼亚种的四个主尖更简单, 排列更紧密, 界线更清楚, 无任何形成横脊的趋势。尤其是  $P_4$  主尖已为一弱沟分成两个小尖前后排列, 与 *B. lockharti* 者完全不同。其  $P_1$  还相当大, 双根, 表明该种无任何向脊型齿进化的迹象。正如笔者(邱占祥等, 1988) 指出其硬腭后缘为 V 形, 距  $M^3$  很近, 颧弓向外扩张弱等均表明其和 *Libycochoerus* 所在支系有一定关系。

在利比亚发现的数枚“中间型”利齿猪, 尽管材料零星残破, Wilkinson 还是根据大小定了两个新种: 较大的 *Listriodon akatikubas* 和小的 *L. akatidogus* 从图版 (Pl. 7. A, B, C, D, Wilkinson, 1976) 观察这些臼齿基本特征仍为丘齿型。两枚  $M_3$  (A, D) 附尖发育, 后部横脊尚未完全形成, 两主尖以细沟相隔, 界线分明。一枚  $M^3$  (B) 似乎有点畸形, 前部破损, 特征不明, 但后排主尖间根本无横脊存在。因此这些利比亚标本应归入 *Bunolistriodon* 属。因非洲材料太少笔者无法对它们的种级分类进一步评价。

在印度发现的 *B. guptai* 和 *B. affinis* 都是根据零散牙齿建立的种。Wilkinson (1976) 认为 *B. affinis* 有可能是 *B. guptai* 的同物异名种。因印度材料太少难以与同心标本详细对比, 但总体而言印度标本明显小而纤细。值得一提的是 *B. guptai* 最初被 Pilgrim 视为丘、脊之间的中间齿型, 后经与 Stehlin 提供的欧洲 *B. lockharti* 比较才将其确认为丘齿型的 *Listriodon* (Pilgrim, P. 35, 1926)。由此可见印度标本亦有横脊形成的趋势。

欧洲发现的 *Bunolistriodon lockharti* 和同心标本较为接近, 尤其是上臼齿, 二者颇为相近(见 Pl. X 4a, Roman & Viret, 1934)。但整体而言欧洲种显得更为原始, 脊化弱, 齿带较发育。另一方面欧洲种的  $P_3$  下后尖略发育, 这一特征又较同心者进步。但欧洲种较窄的下门齿又表现出欧洲种的原始性。笔者有幸得到一些采自德国 Gerlenhofen 地点的一些 *B. lockharti* (Pomel) 的零散牙齿模型。总体上这些标本显得更为丘齿型, 但其中一枚  $M^2$ , 一枚  $M_2$  及一枚  $M_3$  显示出接近同心标本的脊化程度。因同心标本多具相对发育的横脊, 它们和欧洲种易于区别。

中国第一块被归为丘型利齿猪的标本是一枚未经磨蚀的左上第一门齿, 产自河南洛阳东沙坡层。刘东生、李玉清根据标本齿带形态、冠顶分裂情况认为它与欧洲常见种 *L.*

*splendens* 不同,而与法国 La Romieu 的 *L. lockharti* 接近,将其暂定为 *Listriodon* cf. *lockharti* (Pomel)。但笔者认为洛阳标本比 La Romieu 的大,也显得更宽(见图 1, 刘东生等, 1963),表明洛阳标本已具备更加适应草食性脊型利齿猪上门齿特征,更有可能属脊型利齿猪属 (*Listriodon*)。河南新安发现的 *L. xinanensis* 是典型脊型利齿猪种,其  $I^1$  (见图版 III<sub>3</sub>', 3a, 陈冠芳, 1986) 特征与洛阳标本甚为接近。

1963 年刘东生、李玉清报道了陕西蓝田寇家村组中发现的半颗利齿猪臼齿 ( $M_1$  或  $M_2$ )。由于该臼齿既具有明显的圆锥形主尖,又具有较高的连接主尖的横脊,具有利齿猪两种齿型的过渡性质,为中间类型,故而建立了一个新种 *Listriodon intermedius*。令人遗憾的是该标本已遗失,无法直接对比。根据笔者对图版 (Pl V. 1, 1a, 刘东生等 1963) 的仔细观察,发现刘东生等强调的“两主尖间有一很高的横脊”可能是两主尖相靠形成的横墙,在两主尖间似有一细沟将它们分割。因此和同心标本一样,后排两主尖上的斜脊向齿中间延伸了一小段距离后相接(但没有愈合),构成了皱形横脊。因此后视时该脊与两侧主尖构成 V 形。考虑到蓝田标本产出层位、大小和下次尖前后发育的附尖与同心标本相近,故将同心标本与其归为同种——*Bunolistriodon intermedius*。

### 3. 同心舍丘齿型利齿猪地层时代讨论

*Bunolistriodon* 标本在欧洲发现的最多,研究程度也最深,对其时间分布的了解也较确切。到目前为止欧洲已发现的两种的时代分布范围仅限于 MN4—MN5。Thenius (1952)曾报道过在捷克斯洛伐克的 Neudorf-Sandberg (MN6)发现有 *B. lockharti*,但 Ginsburg 和 Mein (1980)认为这些材料很可能是从比 Sansan 动物群更老的层位中搬运来的。因而他们(1987)在讨论 *B. lockharti* 的分布时代时,仍得出 *Bunolistriodon* 在欧洲的地层分布仅限于中上 Orleanien 期,不达 MN6 的结论。

在非洲,含有 *B. akatikubas* 和 *B. akatidogus* 的地层最初被 Wilkinson 对比为 Burdigalian 期,1983 年又被 D. E. Savage 和 D. E. Russell 对比为 Rusingan 期,大致相当于 Orleanian 期。因此非洲的 *Bunolistriodon* 的分布也不达 MN6。

南亚的 *Bunolistriodon* 的时代分布较长。D. E. Savage 和 D. E. Russell(1983)把巴基斯坦境内的含 *B. affinis* 的 Bugti 层粗略地归为早中新世,而将含 *B. guptai* 的 Kamlial “zone”对比为 Astaracian 期,因此 *B. guptai* 有可能进入了 MN6 期。在 Pilgrim (1926) 的报道中 *B. guptai* 的产地是 Sind Bhagothoro 的下 Manchars 的底层,当时认为与 Salt 区的 Kamlial 相当 (Pilgrim, P. 34—35, 1926)。

总之,除印度的数枚 *B. guptai* 牙齿外,国外已发现的 *Bunolistriodon* 的各种的时代分布均限于中上 Orleanien 期。考虑到 *B. intermedius* 已具脊化的进步性状,以及所伴生的化石动物群,笔者认为 *B. intermedius* 在中国的分布时代很可能相当于 Orleanien 最晚期,或 Astaracian 的最早期。

在笔者之前贾航已研究了 V9515 标本。他的工作对笔者有许多有益的启示。本文插图由侯晋封绘制,照片由张杰制作,在此一并致谢。

(1991 年 8 月 28 日收稿)

## 参 考 文 献

- 刘东生、李玉清, 1963: 记陕西蓝田等地点的利齿猪化石。古脊椎动物与古人类, 7(4), 291—309。
- 刘东生、李玉清, 1963: 河南洛阳东沙坡层的中新世脊椎动物。古脊椎动物与古人类, 7(4), 352—356。
- 邱占祥、叶捷、霍福臣, 1988. 记宁夏同心发现的库班猪头骨化石。古脊椎动物学报, 26(1), 1—19。
- 陈冠芳, 1986: 河南新安中新世利齿猪一新种。古脊椎动物学报 24(4), 295—307。
- Ginsburg, L. et C. Bulot, 1987: Les Suiformes (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène de Bézian (Gers). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 4<sup>e</sup> Sér., 9, Section C, n<sup>o</sup>4: 455—469.
- Leinders, J., 1975, Sur les affinités des Listriodontinae bunodontes de l'Europe et de l'Afrique. *Bull. Mus. nat. d'Hist. nat., Sciences de la terre*, 46, 197—204.
- , 1977: The configuration of wear facets on the premolars of *Listriodon* (Suina) its implications. *Kon. Ned. Akad. Wetensch., Proceedings, Series B*, 80(5), 360—366.
- , 1978: A functional interpretation of the dental morphology of *Listriodon* (Suidae, Artiodactyla). *Kon. Ned. Akad. Wetensch., Proceedings, Series B*, 81(1), 61—69.
- Pickford, M. 1978: The taxonomic status and distribution of *Schizochocerus* (Mammalia, Tayassuidae). *Tertiary Res.* 2(1), 29—38.
- Pilgrim, G. E., 1926: The fossil suidae of India. *Mem. Geol. Surv. India N. S.*, 8(4), 1—65.
- Roman, F. et J. Viret, 1934: La faune de mammifères du Burdigaline de la Romieu (Gers). *Mem. Soc. Géol. France*, N. S., 9(2—3), 1—67.
- Savage, D. E. and D. E. Russell, 1983: Mammalian paleofaunas of the world. 1—432, *Addison-Wesley Publ. Comp.*
- Wilkision, A. F., 1976: The lower Miocene Suidae of Africa. *Fossil Vert. Afr.*, 4, 173—282.

## BUNOLISTRIDON INTERMEDIUS (SUIDAE, ARTIODACTYLA) FROM TONGXIN, NINGXIA

Ye Jie Qiu Zhanxiang

(Institute of Vertebrate Palontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Zhang Guodian

(Bureau of Geology and Mineral Resources, Ningxia Hui Autonomous Region)

**Key words** Tongxin, Ningxia; Middle Miocene; *Bunolistriodon*

### Summary

From the same beds in the east of Tongxin County, Ningxia Hui Autonomous Region, where the large *Kubanochoerous* had been found (Qiu et al., 1988), some *Bunolistriodon* jaws and teeth were recently discovered. These specimens have been assigned to *B. intermedius*. The new material enables us to discuss in more detail the possible relationships between the so-called intermediate "*Listriodon*" and lophodont listriodonts.

*Bunolistriodon intermedius* (Liu et Lee 1963)

(Plate I, II, Figs 1, 2)

**Revised diagnosis** *Bunolistriodon* of intermediate type, Upper molars similar to those of the type species *B. lockharti*, but with an incipient anterior crest. P<sub>3</sub> without metacoinid, Lower molars with incipient anterior and posterior transverse crests connecting respectively two anterior and two posterior main cusps.



**Type** An unworn  $M_2$  damaged anteriorly, Cat. No. 59003 from Koujiacun (Kou Chia Tsun), Lantian County, Shaanxi.

**Referred Specimens** 1) From Yehuli Juanzhi: V9519, broken lower jaw with broken  $C$ ,  $M_2$ ,  $M_3$  and a broken right  $M_1$ ; 2) From Jingzuizhi Gou: V9520, right mandible fragment with  $M_2$ ,  $M_3$ ; 3) From Maerzuizi Gou: V9521, right mandible fragment with  $P_3$ — $M_3$ ; V9522. 1—8 left and right  $M^1$ , right  $M^2$ , left and right  $M^3$ , right  $M_2$ , right  $I_2$ — $I_3$ ; V9525, left  $P_4$ ; 4) From Shatai Gou: V9523 right  $I_1$ ; 5) From Gujia Zhuang: V9524, left  $P^4$ .

**Description** V9519 is the best-preserved lower jaw of the specimens. However, the two rami are a little dislocated from each other, anterior end of the symphysis is damaged and the premolars are mostly broken away. The ventral surface of the symphysis is rather flat. Its narrowest part lies just in front of  $P_2$  as in *B. jeanneli* (Wilkinson, 1976). The horizontal rami are massive, diverge from  $P_2$  backwards. The tooth row forms a  $10^\circ$  angle with the external surface of the ramus. The ascending ramus is almost perpendicular to the horizontal ramus as in *B. lockharti*.

$P^4$  is broader than long. The labial cusp is large, with a bifid summit. The protocone is situated anteriorly to the labial cusp and has anterior and posterior ridges extending labially. The cingulum is continuous except on the labial side of the main cusp.  $M^1$  resembles  $M^2$ , but smaller in size. Four conical cusps are grouped in anterior and posterior pairs. The ridges on the anterior faces of protocone and paracone meet each other in the middle to form an incipient transverse crest. No transverse crest exists between the hypocone and metacone. The median valley is occupied by an accessory tubercle which is close to the posterior pair of cusps. Cingulum is strong anteriorly and posteriorly, but almost completely absent lingually.  $M^3$  (V9522. 5) is moderately worn, with four major cusps. An accessory tubercle is present in the median valley of the tooth. The talon is small and situated lingually, making the  $M^3$  asymmetrical in shape.

$I_1$  is chisel-shaped, small and has a shallow median groove on its labial surface. A median groove and two lateral ridges can be seen on the lingual surface as in *B. lockharti*.  $I_2$  is similar to  $I_1$ , but much larger in size, with a prominent median ridge on the lingual surface.  $I_3$  is asymmetric, smaller and relatively lower crowned than  $I_2$ .  $P_3$  is simple constructed: The single large cone is slightly compressed laterally with a developed rear ridge. The tooth slightly broadens backward by the enlargement of its posterolingual corner, but its talonid is reduced to a low tuberosity.  $P_4$  is more robust than  $P_3$ . The metaconid is situated lingually to the protoconid, separated by a shallow groove. It is narrower anteriorly than posteriorly. A prominent rounded tubercle almost completely fills the talonid valley. Anterior and posterior cingula are strong. The  $M_1$  and  $M_2$  resemble a  $M_3$  without talonid. They are bunodont and brachyodont, rectangular in crown view.  $M_1$  is a small scale version of  $M_2$ .  $M_3$  is an elongated tooth tapering symmetrically backwards. There are four major cusps. An isolated accessory tubercle sits in the median valley, it is connected with the hypoconid by a low short ridge. The ridges on the posterior faces of the protoconid and metaconid meet in the median line, forming a high, nearly vertical wall. On their anterior faces both the hypoconid and entoconid have a ridge directing downwards and inwards, forming an incipient ridge with a faint median cleft on it. The talonid is big and asymmetrical. An indented ridge connects the talonid cusp and the accessory tubercle posterior to the hypoconid.

## Comparison and Discussion

### 1. Generic status of Tongxin material

In 1899 Stehlin assigned *Sus lockharti* Pomel to *Listriodon* rendering the genus heterogeneous, comprising two basic groups—the classical lophodont form and the bunodont form. Aramboug (1933) erected a new genus *Bunolistriodon* based on *B. lockharti*, to distinguish the bunodont form from the lophodont one. However Viret (1961) thought an intermediate form from *Bunolistriodon* to *Listriodon* made it unnecessary to separate them generically. Based on the lower jaw of *B. lockharti* from Spain, Leinders (1975) suggested that *B. lockharti* should be retained in the genus *Listriodon*. His argument was based on the strong reduction of its  $P_1$  and its lengthened diastema between  $P_1$  and  $P_2$ . In 1987 Ginsburg and Bulot studied a skull of *B. lockharti* from Bézian sandstone beds near La Romieu, southwest France. According to them, some features of the front part of the skull are close to those of *Listriodon*, but they did not agree with Leinders in retaining it in *Listriodon*. The new discovery in Tongxin tends to show that *Bunolistriodon* is likely of the same branch, but to lump them into one genus, *Listriodon* is too farfetched. *Bunolistriodon*, as typified by *B. lockharti* is morphologically more primitive in comparison with *Listriodon*, demonstrated in: 1). being generally small size, 2). having narrower and slender incisors, narrower and longer cheek teeth bunodont molars, single cusp on  $P_3$ , and 3). metaconid and protoconid closely situated but separated by shallow groove without protolophid on  $P_4$ . On the contrary, in *Listriodon*  $P_4$  is fully molarized and molars are lophodont and widened. The accessory tubercles almost vanish from the median valleys on the upper molars. The diastema in front of  $P_2$  is lengthened and the horizontal rami more robust. The differences seem sufficient for erecting two separate genera. The differences indicate that *Bunolistriodon* and *Listriodon* may represent different stages of adaptation to herbivorous diet. *Bunolistriodon* is basically bunodont form in the initial stage of the evolutionary transformation from bunodont into lophodont dentition. *Listriodon* has perfect lophodont dentition for feeding on herbaceous vegetation. The above described Tongxin specimens clearly show that they are principally of bunodont type and should be referred to *Bunolistriodon*.

### 2. Species identification of Tongxin material

Eight species of *Bunolistriodon* have been reported: the European *B. lockharti* and *B. latidens*, the African *L. akatikubas* and *L. akatidogus*, the South-Asian *B. guptai* and *B. affinis*, the Chinese *Listriodon* cf. *lockharti* and *L. intermedius*.

*Listriodon akatikubas* and *L. akatidogus* were cited by Wilkison based only on scanty broken material and differ from each other in size. However, according to the description by Wilkison: cone-shaped cusps, well developed accessory tubercles and imperfect transverse crests show that both species should be assigned to *Bunolistriodon*.

*B. guptai* and *B. affinis* are smaller in size, therefore, easily to be distinguished from the Tongxin specimens.

Tongxin specimens mainly differ from the type-species *Bunolistriodon lockharti* by the following features: 1).  $P_3$  with a narrower main cusp, 2). Upper molars with an incipient anterior crest, 3). Lower molars with incipient anterior and posterior transverse crests.

*Listriodon* cf. *lockharti* from Tung-Sha-Po formation of Honan is represented by an  $I^1$ . However, the Honan specimen is larger and evidently broader than that of *B. lockharti*, indicating more adaptive to a herbaceous diet. Therefore it would be better that Honan speci-

men be assigned to lophodont *Listriodon*.

*L. intermedius* was erected by Liu and Lee(1963) based on a broken  $M_2$ . Its diagnosis by Liu & Lee is "M<sub>1</sub> or M<sub>2</sub> four-cuspid, an elevated ridge connected the two main cusps, behind each pair of main cusps there is a well developed accessory cusp, enamel of the tooth finely wrinkled". These characters conform to Tongxin specimens. Hence, Tongxin specimens should be referred to *Bunolistriodon intermedius*.

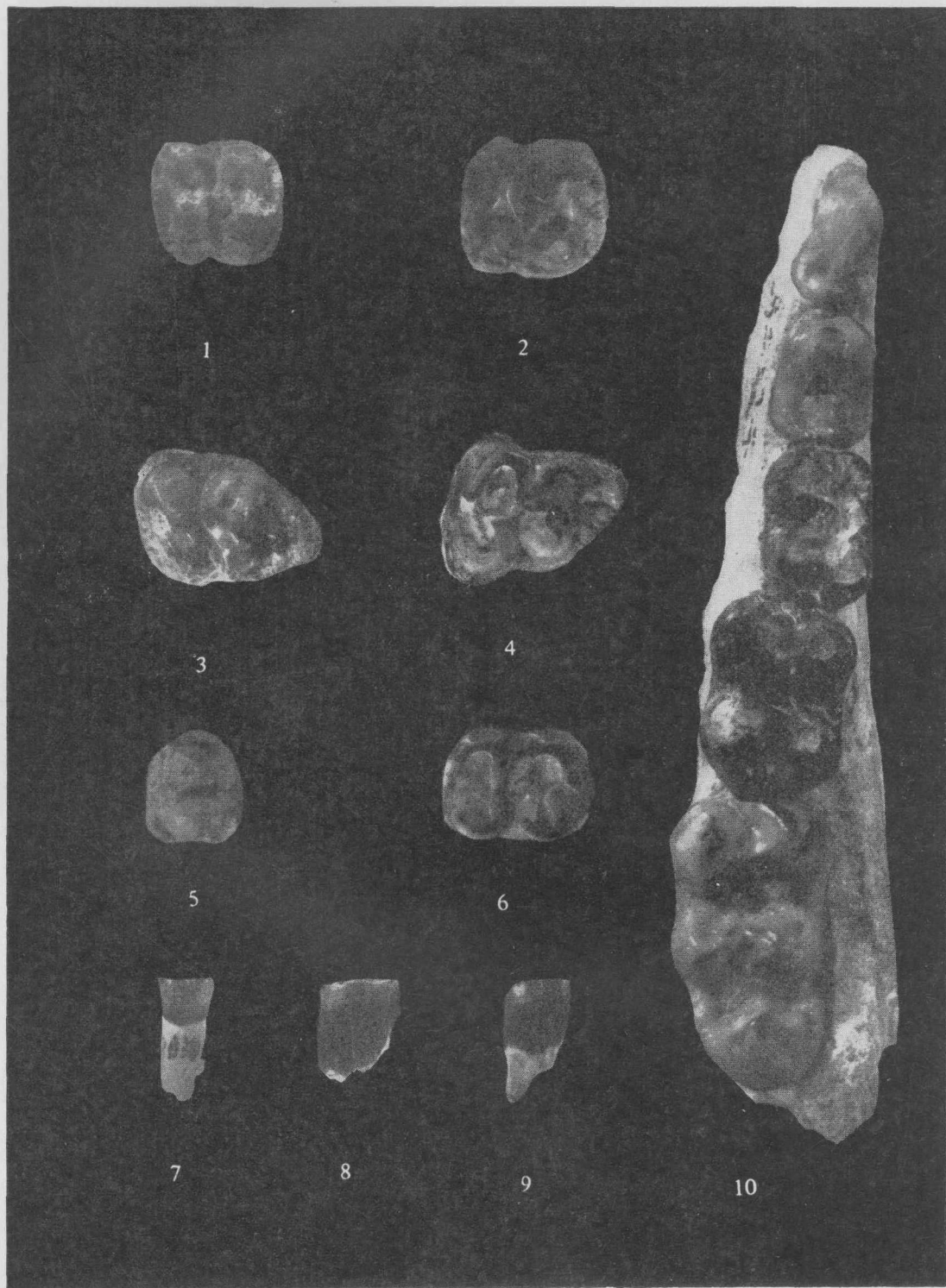
### 3. The age of *B. intermedius*

In Europe *Bunolistriodon* is restricted to MN4-MN5 in the European mammalian biostratigraphic time-scale. Ginsburg and Mein(1987) concluded that *Bunolistriodon* entered Europe during Middle—late Orleanian time, but became extinct before MN6. The African *B. akatikubas* and *B. akatidogus* are from Mbagathi, Kenya and Gebel Zelten, Libya. Wilkinson (1976) considered the two localities as of Burdigalian age. However, Szalay and Delson(1979) designated them as of Rusingan(=Orleanian). South-Asian *Bunolistriodon* survived the European and African species longer. Bugti bed bearing *B. affinis* was correlated to Astaracian by D. E. Savage & D. E. Russell(1983). Judging from the progressive character of the transverse crests in *B. intermedius*, we suggest the beds bearing *B. intermedius* be correlated to the latest Orleanian or earliest Astaracian.



*Bunolistriodon intermedius*

1. V9519  $\times 3/4$ , lower jaw with broken C,  $M_2-M_3$  and broken right  $M_1$ , a. crown side b. left, lingual side 2. V9520  $\times 3/4$ , right lower jaw fragment with  $M_2-M_3$  (lingual side) 3. V9525  $\times 1$ , left  $P_4$ (crown side)



*Bunolistriodon intermedius*

1—4, 6: V9522. 1, 3, 4, 5, 6;  $\times 1$  1. l.  $M^1$ , 2. r.  $M^2$ , 3. l.  $M^3$ , 4. r.  $M^3$ , 6. r.  $M_2$  (crown side)  
5. V9524  $\times 1$ , r.  $P^4$  (crown side) 7. V9523  $\times 1$ , r.  $I_1$  (anterior side) 8—9, V9522. 7—8  $\times 1$ , r.  $I_2$ , r.  
 $I_3$  (anterior side) 10. V9521  $\times 4/3$ , right lower jaw fragment with  $P_3$ — $M_3$  (crown side)