

同心铲齿象闭合肌组复原及长颌象向短颌象进化过程中头部变化的机制

叶捷 吴文裕 贾航

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

关键词 铲齿象 咬合肌组复原 头部骨骼形态 功能分析 进化机制

内 容 提 要

通过对中新世同心铲齿象 (*Platybelodon tongxinensis*) 闭合肌组的复原, 讨论了由长颌象向短颌象进化过程中头部形态适应性变化的机制。食性与取食方式变化所引起的下颌变短、下门齿消失, 以及由低冠丘脊型、具研磨—剪切功能的臼齿向高冠脊型、具高效水平剪切功能的臼齿的变化是导致头部骨骼和咬合肌组一系列相关适应性变化的主要原因。文章着重讨论、补充了颞肌附着点和延伸方向的变化对于在臼齿齿脊和咬合面积增加的情况下保持臼齿咀嚼面上的压强的功能, 并分析了齿脊数增加脊间距减小的功能意义。

化石证据表明, 现生短颌象是由史前长颌象进化而来的。所谓长颌象是指下颌尤其是联合部特别长的一类史前长鼻类。它们在头骨结构上与短颌象有着明显的差别, 因此长颌象为什么会进化成短颌象, 二者在头骨上鲜明差别的原因, 一直是古生物学家探求的课题 (Wethofer, 1890; Gregory, 1903; Maglio, 1972, 1973)。其中以 Maglio 的研究最为深入, 他修正并发展了前人的工作。他对象的头骨的进化及其机制的讨论可概括为以下4点 (Maglio, 1973): 1) 随着象臼齿的剪切能力的提高, 为补偿牙齿的迅速磨蚀, 齿冠变高, 为适应齿冠的变高, 必须加深腭部, 致使上颌降低和相应的下颌骨下降。2) 头部枕骨和顶骨的前移使颞肌也前移直接位于齿列上方, 其延伸方向与牙齿的弧形咀嚼面的半径一致, 因此可使肌肉的收缩力直接作用于整个咀嚼面上, 而不同时产生向后对髁关节的作用力。3) 在下颌联合部不断缩短, 下颌重心后移的同时, 下颌上升支向前延伸至重心上方和颞肌中轴的下方, 这样便使下颌处于完美的平衡状态, 而无重力所产生的扭应力。因此表层咬肌的功能更多的是执行向前剪切时的拉力。4) 枕部的上升补偿了因枕顶区相对枕髁前移所引起的项部肌肉作用力矩的减小, 门齿和面部的下倾使得头骨重心后移。

1986年笔者在宁夏同心县马二嘴子沟中新世地层中采集到一具上下颌咬合在一起的同心铲齿象 (*Platybelodon tongxinensis*) 的幼年个体头骨 (中国科学院古脊椎动物与古人类研究所标本编号 V8503)。由于化石保存较完整, 提供了丰富的头骨结构信息 (叶捷等, 1989)。使我们有机会利用长颌象中最为特化的类型——铲齿象与现生种中最特

化的亚洲象的头部骨骼对比以探讨长颌象向短颌象进化过程中头骨变化的机制。头骨的结构可以反映咬合肌肉的发育程度和分布, 与动物的咀嚼方式密切相关。因此对咬合肌的分析是探讨长鼻类头骨进化原因的一个重要方面。本文首先以 V 8503 同心铲齿象标本进行铲齿象咬合肌组复原, 然后讨论长颌象进化为短颌象的头骨变化机制。

研究过程中与中国科学院古脊椎动物与古人类研究所李传夔研究员进行了富有教益的讨论, 纽约自然博物馆 Tedford 博士修改外文摘要, 中国科学院动物所叶宗耀提供亚洲象成年个体头骨作对比研究, 侯晋封同志绘制插图, 作者在此表示衷心的感谢。

一、同心铲齿象的咬合肌组复原

绝灭动物的肌肉复原方法是根据化石骨骼上保存的肌痕, 通过与现生动物相应肌肉附着面的对比确定肌肉的起、止点, 分析肌肉的分布和功能。在复原同心铲齿象的咬合肌组时我们以现生亚洲象 (*Elephas maximus*) 做对照。复原从外部开始依次进行。(图 1)

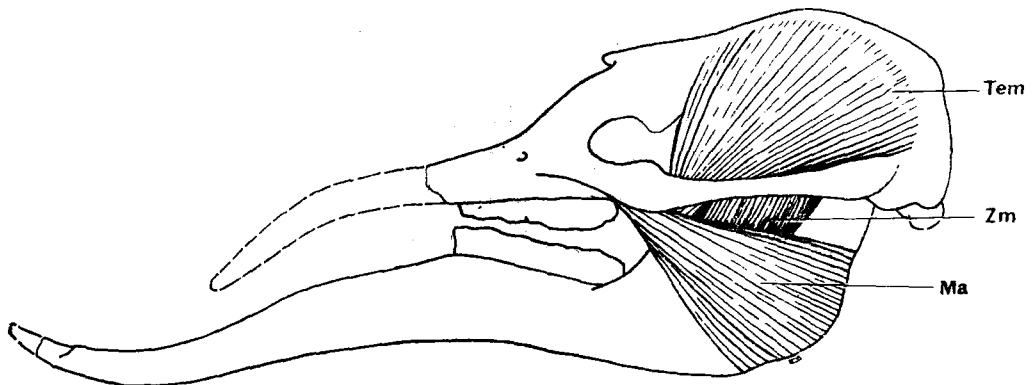


图 1 同心铲齿象闭合肌复原图(侧视)

Fig. 1 Reconstruction of the jaw-closing muscles of *Platybelodon tongxinensis*, lateral view

- Ma Superficial masseter muscle 表层咬肌
- Zm Zygomaticomandibular muscle (= deep masseter muscle, Maglio, 1972)
颧颌肌(=深层咬肌 Maglio, 1972)
- Tem Temporal muscle 颞肌
- Lpt Lateral pterygoid muscle 外翼肌
- Mpt Medial pterygoid muscle 内翼肌

(一) 咬 肌

1. 表层咬肌 (superficial masseter muscle)

在现生象中起点位于上颌骨颧突的腹面, 肌纤维向下后方止于下颌角突外侧 (N. B. Eales, 1926; Stocker, 1957; Maglio, 1972), 笔者观察到, 在上颌骨颧突后端腹侧有一块粗糙的肌痕面, 该面倾向外下方。下颌角突高度位于咬合面之上, 表面粗糙。

V8503 号标本在上颌颧突末端相应位置处亦见一小糙面应为表层咬肌起点肌痕。因上颌颧突腹面突棱位置靠内侧,该肌痕面位置相对靠外且倾向内下方。与现生象一样止点在下颌角突外侧。V8503 的角突后面和内侧后边缘粗糙,表明表层咬肌的部分纤维略向内侧包裹。但铲齿象的角突位于下颌体的后下方,表层咬肌从起点到止点应呈向下后方倾的扇形。估测纤维总体走向与咬合面交角在矢面上的投影为 35° 。

2. 深层咬肌 (deep masseter muscle)

在现生象中起点位于颧弓后部内表面 (Maglio, 1972) 在颧骨后端内侧有明显的糙面疤痕。止点应为下颌咬肌窝。Stocker (1957) 记述亚洲象的深层咬肌分为两束,前束从起点斜向下伸稍偏后内,后束伸向下前内。但在非洲象中未见前束 (Maglio, 1972)。

在同心铲齿象标本中颧弓后部已破坏,故无法观察起点。下颌咬肌窝保存较好,为上升支上部的三角形凹面。

据现生象深层咬肌起点位置判断 Maglio 所称深层咬肌与 Turnbull (1970) 的颧颌肌 (Zygomandibularis muscle) 相当。

(二) 颞肌 (temporal muscle)

在现生亚洲象中颞肌约占总咬合肌块的 70%,起于大的颞窝,竖直向下止于下颌冠状突上,主要沿着下颌上升支的前内侧分布 (Maglio, 1972)。笔者观察到,在现生象的下颌骨上,自冠状突向下沿上升支前表面和内侧有一近于竖直的长条形糙面疤痕。因此颞肌的止点大概不会如 Eales (1926) 所记述的那样:“在外侧面附着较强,在内侧的附着较弱。”

V8503 头骨标本上发育着宽而浅的扇形大颞窝。其上缘前半部为明显的顶嵴,后缘位于关节窝之后,表面凹凸不平呈疤痕状,有可能是表层纤维肌腱附着的痕迹。从颞窝的形状和深度推测,颞肌上缘附着轮廓呈半圆形,颞肌宽大但厚度不及现生象者。同心铲齿象颞肌止点与现生象相同,在下颌上升支的前表面和前内侧面可见到明显的肌痕糙面。估测颞肌纤维的总体方向与咬合面夹角为 45° 。

(三) 翼 肌

1. 外翼肌 (lateral pterygoid muscle)

据 Maglio (1972) 记述在现生象中起于翼蝶骨外表面,其纤维向后平行伸展止于下颌髁顶之下 10—15 公分处上升支内侧面。据笔者观察现生亚洲象翼蝶骨外表面并无明显疤痕,可能如一般型哺乳类为肉质附着。在 Maglio 所示的该肌止点,下颌髁颈之下方见一明显的肌痕糙面。

同心铲齿象翼蝶骨外侧也未见到明显肌痕,但与现生象及一般型哺乳类对照外翼肌起点亦应在此。该标本下颌髁已破损。从内翼肌痕向上追索未见任何明显肌痕,故同心铲齿象的外翼肌止点不同于现生象,很可能如大多数哺乳动物那样位于髁之内缘,不位于

髁颈之下。从起止点推测外翼肌纤维向外后方伸展略向下倾,与矢面夹角约为 35° 。

2. 内翼肌 (medial pterygoid muscle)

在现生象中起自翼骨突及相邻部位,其纤维与咬合面平行止于下颌上升支内表面。起止点均在骨骼上留下明显肌痕。

在 V8503 头骨上发育的翼突的前外表面可见一明显的三角形肌痕为该肌起点附着面。在下颌角突内侧下颌孔后下方可见一糙面为该肌止点肌痕。因此肌纤维总体方向向后外方斜伸与矢面夹角近 45° 。

(四) 比较与讨论

W. D. Turnbull (1970) 在“哺乳动物的咀嚼装置”一文中根据咬合肌组的特征将哺乳类划分为三大类。第一类是以 *Didelphis marsupialis* 为代表的普通类型 (Generalized Group)。其咀嚼装置相对不特化,三个下颌关闭肌组显示了相对原始的关系,其中颞肌最发育,起主要作用,咬肌和翼肌只起辅助作用。代表了后兽—真兽哺乳类的基本原始状况。第二类为特化类型 (Specialized Group), 下分三组: 第一特化组 (Specialized group I) 为食肉切割型 (“carnivore-shear” type): 下颌的启闭为简单的铰链运动, 上下牙齿以剪刀方式切割食物, 它的收肌系统与普通类型者最为近似, 只是颞肌更为发育, 约占总重量的 64%, 翼肌组较普通类型者更减弱, 平均占总重量的 8%。第二特化组 (Specialized group II) 为有蹄类研磨型 (“ungulate-grinding” or “mill” type): 该组的咀嚼是在前后、内外、上下三个方向上进行, 因此三组肌肉无一占绝对优势, 但咬肌组已明显趋于主位, 大约占总重量的 50%, 翼肌组相对发育所占比例一般高于颞肌组。但该组现生成员也有少数例外, 个别成员的颞肌可占主要地位。第三特化组 (Specialized group III) 是啮齿类啃啮型 (“rodent-gnawing” or “anterio shift type”)。该组下颌在两个不同位置上工作, 通常在后部位置执行咀嚼功能 (mastication function), 而当下颌移至前部位置时执行啃功能 (gnawing function)。三个肌组中咬肌组占绝对优势, 平均占总重量的 66%。第三大类为混杂类 (Miscellaneous), 是前两大类外的其余哺乳类, 实际上是一个没有明确定义类群。在 Turnbull 所概括的三大类中真正依据咬合特征和功能明确定义的实际上仅是第二类的三个特化组。现将同心铲齿象的闭合肌组与现生象及三个特化组比较。为简单明了起见, 我们用闭合肌组矢量图(图 2) 作直观对比。三个特化组的矢量图直接采用 Turnbull (1970) 的图 (Turnbull, 1970) 但删掉了开颌肌。真象的图则根据 Stocker (1957) 的部分数据和 Maglio (1972) 所绘制的闭合肌组力的平均方向图编制而成。复原的同心铲齿象的肌肉大小和方向都是估测的, 故图中矢量以虚线表示。

从图可知现生象肌组方向明显特化: 颞肌组平均力方向与颊齿咬合面近于垂直, 翼肌组与咬合面近于相切。这与其相对短高的头骨, 十分靠前的下颌冠状突是相关的。这些方向上极端特化的肌组与高冠脊型齿、凸隆的关节窝共同构成了现生象特有的高效前后水平剪切咀嚼系统。因此现生象的闭合肌组是不同于 Turnbull 的所有特化类型, 可称为: “水平剪切型”。

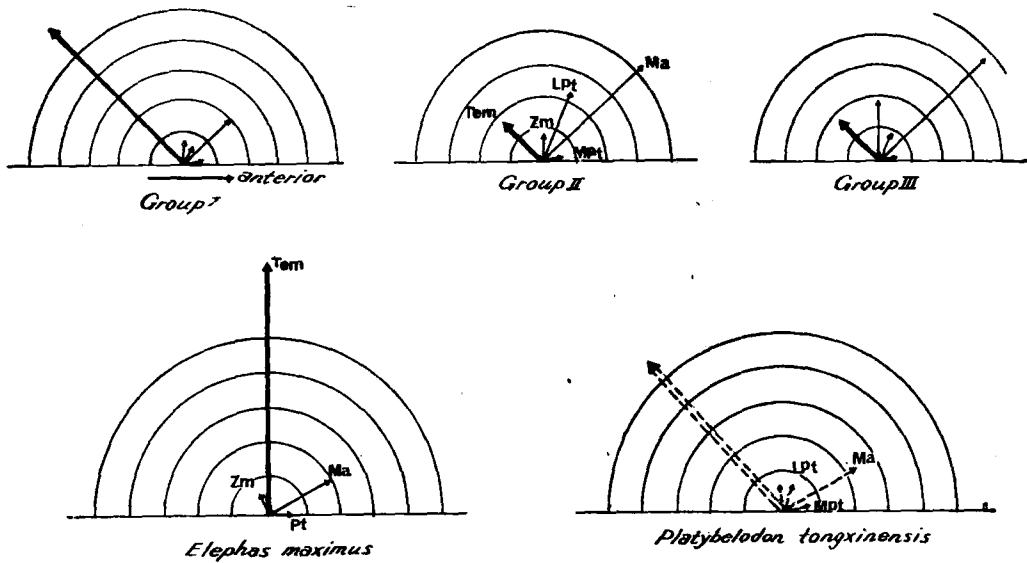


图 2 同心铲齿象闭合肌各组肌块的作用力方向及重量百分比图解。箭头示收缩力方向，长度示各组肌块占肌组总重量之百分数

Fig. 2 Schematic vector diagrams in sagittal projection showing the mean muscle pull direction and the relative mass of each of the various jaw muscles (vector length in %) for *Platybelodon tongxinensis*, in comparison with the three successful adaptively specialized groups (after Turnbull, 1970) and *Elephas maximus*

- Group I = "scissors" type 食肉切割型
- Group II = "mill" type 研磨型
- Group III = "anterior-shift" type 啮齿类啃啮型

与现生象相比,同心铲齿象的闭合肌组更接近一般型哺乳动物的组合,保持有更多的原始组合特征。从宽大的扇形颞窝可知颞肌相当发育,肌肉总方向与咬合面交角在矢面上投影约 45°。下颌体后下方明显的角突表明咬肌亦发育,与咬合面交角约 35°。外翼肌的止点也不同于现生象而可能与大多数哺乳类者相同,止于髁内缘。显然同心铲齿象的闭合肌组同时具有上下、左右、前后三个方向运动的咬合功能。考虑到同心铲齿象的臼齿结构具有研磨—剪切功能,它应介于 Turnbull 的第二特化组与真象水平剪切组间,似乎归为第二特化组“有蹄研磨型”中的特例更合适。

二、长颌象进化为短颌象过程中头部骨骼变化的形态功能分析

铲齿象和现生亚洲象分别代表了长颌象和短颌象的特化类型。在头骨和牙齿形态方面它们不仅各自具有长颌象和短颌象的一般特征,而且具有两类的进化适应特征。二者结构特征差异大,易于通过形态功能对比进行进化机制的分析。

(一) 现生亚洲象 (*Elephas maximus*) 与同心铲齿象 (*Pl. tongxinensis*) 头部骨骼和牙齿形态比较

1. 头骨 亚洲象的特征为个体大, 顶骨明显隆起, 前移, 鳞骨侧向膨大, 前移, 枕骨前移, 上枕骨抬高, 颞窝深, 位置靠前, 近于竖直, 前颌骨后退并近于垂直地下伸, 眶下孔大, 单孔型, 孔面向下, 腭骨低, 上颌骨深且相对较短, 翼蝶骨近竖直状包裹上颌骨成为上颌突 (maxillar tuber) 之后壁。因此头骨的整体特征是短宽高。而铲齿象的头骨相对长而低平, 顶脊发育, 颞窝靠后呈宽浅的扇形, 前颌骨近水平前伸, 眶下孔双孔型, 孔面朝前, 腭骨、上颌骨等均与一般有蹄类者相近。

2. 下颌 亚洲象无下门齿, 联合部和颌体明显变短, 水平支加深增厚, 上升支高, 前移, 冠状突位于咬合面中部之上, 髁关节明显升高, 角突上升至颊齿高度。铲齿象则具很长的下颌联合部, 其上发育了特化的板形门齿, 水平支长, 低而薄, 轻质结构, 上升支后倾, 髁关节位于颌体最后端。

3. 牙齿 现生象的下门齿和前臼齿已消失。上门齿发育, 臼齿为长大的脊型高冠齿, 齿脊多 (M3 可达 20—24 条), 齿板排列紧密, 釉质层薄, 白垩质极发育。而同心铲齿象具上下门齿, 在年轻个体中仍有前臼齿, 臼齿丘脊形, 脊数少 (M3 最多有 5 条脊), 脊间谷宽, 呈 V 形。中裂沟明显, 主齿锥发育, 锥后小附锥发育。白垩质远不及现生象发达。

(二) 长颌象进化为短颌象过程中头部骨骼变化的机制分析

上述明显的区别亦是短颌真象类与长颌乳齿象类的差别。这些变化应归结为由生活环境变化所引起的食物结构变化的影响。食物结构的变化往往首先导致摄食方式和相应的颊齿形态上的适应性变化, 这两方面的变化又导致头骨形态的一系列变化。

1. 摄食方式的改变引起的下颌与鼻的变化

铲齿象是长颌象中取食方式高度特化的类群。同心铲齿象长的下颌联合部与着生在它前端的宽板形下门齿共同构成“铲板”突伸在头骨之前。下门齿前端磨蚀面与齿板上表面相交成楔形, 这表明动物下颌前部具有铲的功能, 以下门齿前部下表面与地面接触向前滑动铲起食物。Borissiak (1929) 曾根据铲齿象特有的杯形下颌联合部推断铲齿象以水生植物为食。并进一步认为铲齿象具有一宽平的肌质上唇鼻 (=“muscular upper lip”) 覆盖于下颌联合部之上, 借助上唇鼻与下门齿间的协同动作将食物送入口中 (Osborn, 1936)。同心铲齿象鼻骨已后退至眶前缘之后, 前鼻孔宽阔, 眶下孔已相当大, 表明它已具有一条发育的长软鼻, 但不及现生象者发达 (见叶捷等, 1989)。近水平前伸的前颌骨及朝前开口的眶下孔表明同心铲齿象的上唇鼻应向前伸, 正象 Borissiak 的复原图表现的那样覆盖在突伸于头骨之前的下颌联合部之上。以下压、拱曲、后移等动作配合下门齿共同完成取食, 将食物送入口中。尽管短颌象类的直接祖先嵌齿象类 (gomphotheres) 的下门齿和联合部与铲齿象者不同, 但它们均明显突伸于头骨之前, 头骨特征也表明具有一条

向前伸的上唇软鼻覆盖在下颌联合部之上。因此上唇软鼻、下门齿及下颌联合部相互配合共同完成摄食似无疑问。现生象几乎是用长鼻单独完成摄食的。其近于下垂的前颌骨,大大后退的鼻骨,以及大而朝下开口的眶下孔等特征都与下垂的发达长鼻密切相关。我们相信在食物结构发生变化的过程中摄食方式改变,上唇鼻不断发达完善,由前伸转化为下垂,成为可随意弯曲灵活转动的现生鼻——灵巧的取食工具。在下垂长鼻的产生过程中下门齿退化,下颌联合部缩短,前颌骨也从平伸转变为向下延伸。

2. 食性对颊齿形态结构变化的影响

食性与咀嚼齿的形态结构有密切的关系,这种关系在长颌乳齿象类和短颌真象类中颇为明显。同心铲齿象臼齿属典型长颌乳齿象型——丘脊型齿(图 3A)。从不同阶段的磨蚀擦痕分析可知,下颌除进行前后方向运动外还有侧向运动,因而在咀嚼过程中下颊齿齿锥相对上颊齿齿锥做圆周运动。在磨蚀过程中,较发育的主齿柱迅速形成一个三叶状珐琅质图形,封闭了一个较大的完整齿质盆。当咬合咀嚼时较小的副锥分别进入相对的主齿部齿盆中,并在其中做前移(下副锥)或后移(上副锥)圆周运动。如此便在主齿部齿盆中形成类似研钵中的研磨运动。当副齿锥从盆中向前(或后)滑出时釉质脊间又产生水平剪切作用,因此 Maglio (1973) 把这种类型的颊齿称为研磨—剪切功能结构 (grinding-shearing structure) 型颊齿。这种齿的结构功能加上厚实的珐琅质壁正适合同心铲齿象咀嚼那些掺合少量泥砂的短纤维水生植物。由此也可推断,具有类似结构颊齿的长颌乳齿象类以柔嫩的短纤维植物为主要食物。

真象的臼齿是由近于平行排列的密集齿板构成的(图 3B)。在咬合咀嚼时下颌前移,上下珐琅质脊间产生剪切作用,被 Maglio (1973) 称为水平剪切 (horizontal shearing) 功能结构齿。显然这种水平剪切对于切割粗糙的长纤维植物十分有效。化石证据表明在丘脊型齿向脊型齿的进化过程中齿脊数目不断增加、脊间距不断缩小。这不但增加了剪切长度、提高了剪切效率,而且更重要的是适应于变得粗糙的长纤维食物、增加破碎度以利吸收。从理论上讲,脊间距离可做为破碎大小的标准,当食物大于脊间距时被切割的机会是 1,而当食物小于脊间距时被切割的机会将大大降低,如要继续破碎将耗费较大的咀嚼功,故此脊间距的缩短是提高破碎程度的必要保证。

3. 咬合肌组和头部骨骼形态变化的机制分析

齿脊数和密度的增加导致了上、下臼齿间接触面积的增加。在咬合力不变的情况下,齿间压强必然减小,切割效率降低。因此为了维持水平剪切所必须的压强,必须加大咬合力。由图 2 可知长鼻类的咬合力主要是由颞肌提供的,因此提高咬合力的途径可以是①增强颞肌,提高收缩力;②改变颞肌在下颌杠杆系统中的作用点和作用力的方向使颞肌收缩力的力矩增大以形成较大的咬合力。当下颌上升支前移,使冠状突大致位于颊齿咬合面中部上方时,颞肌作用点移至最佳位置(即该点与咬合合力点相近)。但是,如果颞肌起点(颞窝)不变,仍同长颌象那样位置靠后,则由于止点前移颞肌作用力方向与下颌杠杆轴间夹角减小,不但有碍颞肌作用力力矩的增加,也会阻碍下颌完成水平剪切作用时的前移运动,因此颞窝必须前移,即鳞骨、枕骨、顶骨前移。由于眶区的限制,颞窝变窄,附着面积减

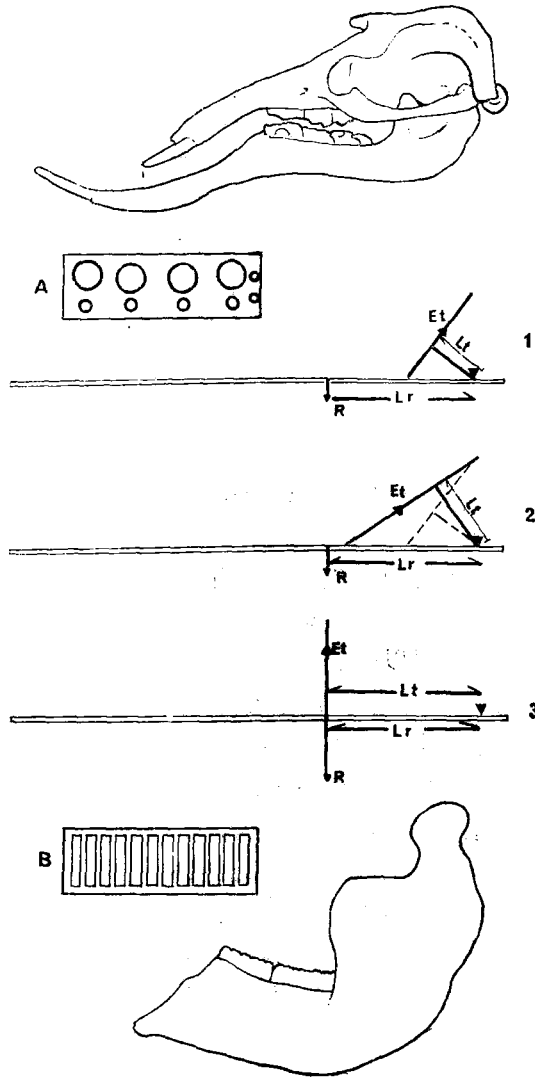


图 3 长颌乳齿象与短颌真象颞肌收缩力 (Et) 与颞肌形成的咬合力 (-R) 图解
 Fig. 3 The vector diagrams of temporal muscle action during jaw closure and of lever systems, indicating the jaw closing efficiency of the temporal muscle under various conditions: 1. 长颌乳齿象。Gomphothere; 2. 在颞肌止点前移, 起点不变情况下力的分析。In case the insertion of the temporal muscle is forward shifted and its origin keeps unchanged; 3. 短颌真象。Short-Jawed elephantid

- A 长颌乳齿象臼齿模式图 Molar pattern of gomphothere
- B 短颌真象类臼齿模式图 Molar pattern of elephantid
- Et 颞肌作用力 Effort force of temporal muscle
- Lt 颞肌作用力力臂 Effort arm of temporal muscle
- R 食物反作用力 Resistance force
- Lr 反作用力力臂 Resistance arm
- ▼ 支点 Fulcrum

小,肌纤维变短,颞肌收缩力必然降低。因此只有通过顶骨隆起、头骨加高使颞窝加长以增加肌纤维长度和附着面,以及通过鳞骨侧向膨胀使颞窝加深,从而增加颞肌厚度和强度。通过颞肌起止点和强度的调整使现生象的颞肌的功能达到了完美的程度:颞窝近于竖直,颞肌纤维总走向垂直颊齿咬合面,因此颞肌收缩时所产生的力几乎全部以正压力的形式施加在咬合齿上。并当下颌沿咬合弧面运动的咀嚼过程中咬合齿上的正压力几乎保持不变,保证了齿脊间有效的水平剪切(图3)。

随着齿脊密度的增加釉质层减薄。粗糙的食物和高效率剪切使得齿的磨蚀加快,因而臼齿的另一显著变化就是为补偿消耗而产生了高冠齿。高冠齿的产生导致了上颌骨下延加深,腭部降低。下颌水平支也相应下降,髁和角突相对上升,外翼肌止点下降到髁颈之下,翼肌纤维方向近于水平等。这些方面的变化 Maglio (1972, 1973) 已有详细论述。

三、长颌象进化为短颌象的先决条件

从长颌象进化到短颌象是各种因素共同作用的结果,头骨上一系列结构特征的变化过程是相当复杂的。但作为一个统一整体,每一特征的变化都是相互关联的,既相互促进亦彼此制约。上述简单的分析可以得出食物结构的变化是象头骨形态发生改变的最主要外部原因(即为主要的自然选择动力)。但作为长鼻类本身向这一方向进化的内在原因是由于长鼻类早在中新世早、中期已具备了一系列向现代象类进化的基础:①中新世长颌乳齿象类已具有长大的丘脊型臼齿, M3 一般已有四个齿脊,这种丘脊型齿为研磨—剪切功能结构。磨蚀较深时主、副部齿盆相互沟通,横向排列的珐琅质脊构成最初期的水平剪切横脊。②中新世长颌乳齿象的齿槽区后部上颌突(maxillar tuber)已相当发育,臼齿已开始在其中形成并顺次向前下方推出。这种出齿方式在真象中进一步完善,前臼齿消失、乳齿、臼齿加大,在上颌突内牙齿的齿板一个接着一个形成,上颊齿从上颌突中一个齿板跟着一个齿板向下前方推出,产生了真象类特有的斜向磨蚀,扩大了磨面、增加了冠高。这种特有的出齿方式不仅适应了粗糙的食物,也使齿槽变短前颌骨下垂,以及下颌水平支变短成为可能。③中新世长颌乳齿象鼻骨已后退,发育了一条前伸的软唇鼻,已具备一定的取食功能。当食物结构发生变化时,伴随着下门齿的消失,下颌联合部的缩短,这条已有一定规模的上唇鼻迅速演化成下垂的能灵活转动随意弯曲的发达的现生象鼻(trunk)独立完成取食功能。④中新世长颌乳齿象头部骨骼已具备相当发育的气窦。在 V8503 标本的鳞骨残破区可见到长达 4 厘米的气窦。这些气窦的存在使后期象类头骨增大加高,顶骨隆起,鳞骨侧向膨胀,上颌骨下延,腭部降低成为可能。

四、小 结

通过同心铲齿象和现生亚洲象头部骨骼、闭合肌组,以及牙齿的形态功能对比可得到如下结论:①长颌乳齿象向短颌真象的进化过程中头部形态改变的主要外部原因是食物结构的变化。②食物结构变化导致了取食方式的变化,由上唇鼻与长的下颌联合部、下门

齿协同摄食转变为由发达的下垂型长鼻独立取食,下门齿退化,联合部缩短。同时前颌骨下伸,面部下弯。③食物结构变化对咀嚼破碎结构提出新的要求。臼齿由适合磨碎柔嫩短纤维植物的研磨—剪切功能的丘脊型齿转化为利于切割长纤维粗糙食物的具水平剪切功能的脊型齿。齿脊数目增加和脊间距的缩短,一方面增加剪切长度,同时保证了食物的破碎粒度变小,使剪切效率大大提高,最充分地吸收粗糙型食物营养。④齿脊密度的增加使得上下齿间咬合接触面积增加,需颞肌提供更大的咬合力,以维持必须的齿间压强保证正常的剪切食物功能。因而颞肌调整到下颌杠杆系统的最佳力矩位置,造成颞窝前移、顶骨上隆、鳞骨侧向膨胀,下颌上升支前伸等一系列变化。其它闭合肌组也配合颞肌变化和前后向水平剪切的需要而发生了肌肉起止点和相应骨骼形态的变化。⑤釉质层变薄导致牙齿磨蚀加快,高冠齿的产生是对迅速磨蚀的补偿。齿冠增高则促使上颌骨下延、腭部降低,下颌水平支下降、上升支加高。⑥长鼻类在与外界环境的协同作用的过程中,其主干发生上述方向进化的内在原因是由于中新世早中期的长颌乳齿象类已具备了一系列向现代象类进化的基础。

(1989年3月22日收稿)

参 考 文 献

- 叶捷、贾航, 1986: 宁夏同心中新世铲齿象化石。古脊椎动物学报, 24 (2), 139—151。
 叶捷、邱占祥、陈景智, 1989: 记同心铲齿象一幼年头骨化石。古脊椎动物学报, 27 (4), 284—300。
 周明镇、张玉萍, 1974: 中国的象化石。科学出版社, 1—74。
 Andrews, C. W., 1906: A descriptive catalogue of the Tertiary vertebrate of the Fayum, Egypt. London.
 Eales, N. B., 1926: The anatomy of the head of a faetal African elephant, *Elephas africanus* (*Loxodonta africana*).
 Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 54(3), 491—551.
 Gregory, W. K., 1903: Adaptive significance of the shortening of elephant's skull. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 19, 387—394.
 Maglio, V. J., 1972: Evolution of mastication in the Elephantidae. Evolution, 26(4), 638—685.
 ———, 1973: Origin and evolution of the Elephantidae. Trans. Amer. Phil. Soc., N. S., 63(3), 1—149.
 Osborn, H. F., 1936: Proboscidea I. The American Museum Press, New York.
 Stocker, L., 1957: Trigemini-muskulatur und Kiefergelenk von *Elephas maximus*. L. Morph. Jahrb., 98, 35—76.
 Tobien, H., 1973: On the evolution of Mastodon (Proboscidea, Mammalia). Part I. The bunodont trilophodont groups. Notizbl. Hess. L-Ami Bodenforsch., 101, 202—276.
 Turnbull, W. D., 1970: Mammalian masticatory apparatus. Fieldiana: Geology, 18(2), 149—356.

RECONSTRUCTION OF THE JAW-CLOSING MUSCLES OF
PLATYBELODON TONGXINENSIS (AMEBELODON-
TIDAE, PROBOSCIDEA) AND DISCUSSION OF
CRANIAL EVOLUTION FROM LONG-JAWED
MASTODONT TO SHORT-JAWED
ELEPHANTID

Ye Jie Wu Wenyu Jia Hang

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Key words *Platybelodon*; Reconstruction of jaw-closing muscle group; Cranial morphology; Functional analysis; Mechanism of evolution

The jaw-closing muscles of *Platybelodon tongxinensis* (Amebelodontidae, Proboscidea) are reconstructed based on a fairly well-preserved juvenile skull and the associated lower jaw from Middle Miocene of Tongxin (V8503, Ye et al., 1989), emphasizing the mechanisms of morphological evolution (or adaptive modifications) in the cranium from long-jawed mastodont to short-jawed elephantid.

Comparisons of the reconstructed jaw-closing muscles of *Pl. tongxinensis* with the living Asiatic elephant (*Elephas maximus*) as well as the three mammalian groups based on jaw muscles defined by Turnbull (1970) indicate that *Pl. tongxinensis* is more primitive in composition than the living Asiatic elephant and more similar in the mechanism of jaw closure to the ungulates than to the latter (fig. 2). It is probable that *Pl. tongxinensis* should be referred to Turnbull's special group II: "ungulate-grinding" or "mill" type, but with a rather high contribution of the temporal muscle to the total jawclosing process. The elephantid then should be referred to a specialized group: "horizontal-shearing" type with nearly perpendicular temporal muscle and horizontal pterygoid muscle orientation.

Changes of diet and the way of food-gathering are suggested as the factors resulting in a series of structural adaptive modifications in the molar teeth, skull and jaws as well as the closely related jaw-closing muscles. The mechanisms of the evolution of the dentition, skull, mandible and the masticatory apparatus from gomphotheres to elephantid have been well explained by Maglio (1972, 1973). As a result of the present study the authors accepted most of his conclusions but wish to present some additional information on this subject.

1. The modification in the way of food-gathering resulted in the shortening of symphysis, the loss of lower tusks, the downturning of premaxillars, and the development of a long, suspensory and prehensile trunk in the short-jawed elephant. The short-jawed elephants gather food with their long trunk while the long-jawed gomphotheres used their short trunk (or "muscular upper lip", Borrisiak, 1929) and specialized long symphysis and tusks. Evidences are provided by the specimens of *Pl. tongxinensis*: The nasal opening is slightly behind the anterior border of the orbit, and the infraorbital foramen is big, facing anteriorly with its tube

almost horizontally positioned. The wear facet on lower incisors faced antero-ventrally. It can be deduced that the shovel-tusker had a rather long, forward extended trunk which was opposite and covered the forward protruding tusks and symphysis. They gathered food with their trunks, long symphysis and lower incisors as well. Although gomphotheres had another type of lower incisors, their skulls are similar to *Platybelodon* in the position of nasal opening, of infraorbital foramen and the long symphysis. It is probable that gomphotheres gathered food in the same way as shovel-tuskers did.

2. One of the adaptations to the change of diet from short-fibre plant to long-fibre ones was the increase in number of enamel ridges and the decrease in distance between adjacent ridges, so that the bunodont-lophodont molar teeth with mortar and pestle grinding-bearing structure was transformed into a lophodont type with a horizontal-shearing structure. This alteration in molar structure not only enhance the effective functional shear length but also permitted the food to be cut into an appropriate size for adequately digestion.

3. With the increase in number and frequency of plates, the area of the occlusal surface increased. In this case either a strengthened temporal muscle or the adjustment of the point of force can keep the pressure exerted on the occluded surface unchanged. The forward shift of the temporal fossa and of the ascending ramus of mandibles adjust the exerted point and orientation of force, while the increase in height of the parietal and occiput as well as the lateral expansion of the sinuses in the squamosal can increase the volume of the temporal muscle, making compensation for the narrowing of the insertion area of the temporal muscle resulted from the forward shift of the occiput and parietal.

The prerequisite (preadaptation) for the evolution from long-jawed mastodont to short-jawed elephantid existed already in Miocene. The initial structural modifications present in Miocene were: (1) The large and long bunodontlophodont molar teeth; (2) The early specialization in the way of molar teeth eruption; (3) A rather developed trunk (the nasal opening retracted to behind the anterior border of the orbit); (4) and modification of skull shape by most of developed sinuses in skull bones.