

周口店田园洞古人类化石点的无颈鬃豪猪 (*Hystrix subcristata*)¹⁾

同号文

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘要: 周口店田园洞位于北京猿人遗址西南 6 km 处,是新发现的晚期智人化石地点。该地点是迄今我国北方地区第四纪化石地点中含豪猪材料最丰富的。从头骨、牙齿、头后骨骼的形态特征及大小判断,田园洞的豪猪应归入我国现生无颈鬃豪猪(*Hystrix subcristata*)。¹⁴C 测年表明,含豪猪化石的地层时代为 3.05~0.467 万年,为更新世末期到全新世中期,是目前所知豪猪化石在我国北方地区的最晚记录。

关键词: 周口店田园洞,晚更新世—全新世,无颈鬃豪猪

中图法分类号: Q915.873 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3118(2005)02-0135-16

周口店田园洞是 2001 年发现,2003 年正式发掘的更新世末期的含古人类化石地点。该地点位于周口店北京猿人遗址西南直线距离大约 6 km 处。田园洞动物群已鉴定出 29 种哺乳动物(同号文等,2004),其中尽管没有很可靠的绝灭物种(除 1 件残破的鬣狗下牙外),但有些种类在动物地理区系演化及古环境研究方面却具有重要意义,豪猪化石就是一例。

田园洞的豪猪材料,不仅数量丰富,更重要的是其所处的地理位置和地质时代独特。在现生动物地理区系划分中,豪猪为典型的东洋界分子(张荣祖,1999)。在我国北方地区,晚更新世的豪猪化石十分罕见,而延续到全新世的尚未见有报道。本文将从形态学方面对田园洞的豪猪材料进行全面研究,并与有关属种进行对比,进而确定其分类位置,探讨有关动物地理区系演化问题。

机构名称缩写 IVPP:中国科学院古脊椎动物与古人类研究所; IOZ:中国科学院动物研究所; FUNS: Forschungsinstitut und Natumuseum Senckenberg。

1 系统描述

哺乳动物纲 Mammalia Linnaeus, 1758

啮齿目 Rodentia Bowdich, 1821

1) 国家自然科学基金项目(编号:40372015)和中国科学院院长基金(编号:KL203302)资助。

收稿日期:2004-07-28

豪猪亚目 *Hystricomorpha* Brandt, 1855豪猪科 *Hystricidae* Burnett, 1830豪猪属 *Hystrix* Linnaeus, 1758无颈鬃豪猪 *Hystrix subcristata* Swinhoe, 1870

1979 *Hystrix brachyura subcristata* Weers, p. 244

1993 *Hystrix subcristata* 郑绍华, 115~125

1995 *Hystrix hodgsoni* 黄文几等, 289 页

1998 *Hystrix kangsenensis* Weers et al. p. 47~65 [partim]

材料 2件残破头骨(V 13948.1~2); 2件残破上颌骨(V 13948.3~4); 1件完整下颌骨(V 13948.5); 7件下颌残段(V 13948.6~11, V 13948.57); 4件残破上门齿(V 13948.12~15); 3件残破下门齿(V 13948.16~18); 2枚 DP4 (V 13948.19~20); 2枚 dp4 (V 13948.21~22); 5枚 P4 (V 13948.23~27); 4枚 M1 或 M2 (V 13948.28~31); 3枚 M3 (V 13948.32~34); 5枚 m1 或 m2 (V 13948.35~39); 2枚 m3 (V 13948.40~41); 2件寰椎(V 13948.42~43); 1件股骨(V 13948.44); 1件胫骨(V 13948.45); 3件残破尺骨(V 13948.46~48); 1件距骨(V 13948.56); 2件第V掌骨(V 13948.49~50); 1件第III掌骨(V 13948.51); 1件第IV跖骨(V 13948.52), 3件指节骨(V 13948.53~55)。

地点和层位 北京市房山区周口店镇黄山店村田园林场; 角砾层顶部, 顶部土状堆积与钙板交互层; 更新世末期到全新世。

测量 (见表1、2及3)

描述 共两件残破头骨。其中V 13948.1为近成年个体, 骨缝尚未完全愈合; 保存下来的有额骨大部、顶骨、枕骨、听泡、颞骨颞突及基蝶骨等(图1)。V 13948.2为幼年个体, 只有顶骨和枕骨保存。两件头骨均无齿列保存。

额骨较宽, 几乎无眶上突; 眶后收缩不明显; 额嵴不显著, 由前而后逐渐增强; 两侧的颞嵴于顶骨的中段处交汇成矢状嵴, 矢状嵴为单嵴(有些现生种为双嵴); 额骨后边缘为浑圆形。顶骨处横宽比额骨处稍窄, 两侧边缘基本平行; 矢状嵴之前的平台轮廓呈漏斗状; 矢状嵴末端有另一小平台, 即顶间骨, 已与周围骨骼愈合, 矢状嵴与枕嵴在此交汇; 侧面视, 顶骨处下凹不明显; 但矢状嵴发育。颞骨颞突的前侧面有一自下而上沿额-颞骨缝发育的嵴, 该嵴很窄细且锋利; 颞骨颞突上也有一嵴状突起, 与前者平行, 但隆凸较缓, 且不显著。听泡较大, 上方和后方分别被颞骨和枕嵴所包围。

枕部的上枕骨和侧枕骨已愈合为整体, 枕面视为一梯形, 最大宽度是在两个副枕突之间。枕面向后下方倾斜明显。枕外嵴发育, 为锋利的嵴状, 上下贯穿整个枕面; 在枕外嵴两侧各有1条很细而且锋利的嵴, 与其基本平行, 上端与枕嵴以小角度相交。枕骨大孔较大, 几近圆形; 高度大于枕面高度的 $2/5$ 。副枕突发育, 末端与枕髁下缘在同一水平面。乳突很小。

基枕骨与基蝶骨、基蝶骨与前蝶骨、基枕骨与侧枕骨(枕髁)之间的骨缝均已愈合。基枕骨中心部位有一突起; 基枕骨前端一直到前蝶骨均很平坦。基枕骨很宽。髌骨及上颌骨均已损失。筛板已暴露, 但保存完好。

表 1 无颈鬃豪猪头骨测量和比较

Table 1 Measurements and comparison of skull of *Hystrix subcristata* (mm)

Dimensions	<i>Hystrix subcristata</i>				<i>Hystrix lagrelii</i>
	Tianyuan Cave	Guangxi	Recent		Zhoukoudian Loc. 13
	V 13948.1	V 5083	IVPP 1262	IVPP 1263	RV41009
Least distance between bullae	55	53	53	55	31
Length of bulla	19	19	18	19	14
Width of bulla	19	19	19	20	10
Greatest width of skull at zygomatic arches	>72	—	73	74	—
Length of the parieto-occipital region	31	34	31	34	22
Vertical diameter foramen magnum	15	—	15	17	11
Horizon diameter foramen magnum	19	16	15	16	15
Greatest width across paroccipital processes	>55	—	51	48	—
Width of the occipital at the upper part	27.5	35	30	35	—
Height of the occipital	41	42	41	40	—
Height of the occipital above the foramen magnum	26.5	27	26	24	—
Width across occipital condyles	33	—	31	29	—
Maximum width of the basioccipital bone	21	—	19	18	13
Palatilar length	—	71	65	70	40
Length of upper cheek teeth	—	29	29	32	21
Length of glenoid fossa	17	—	15	12	—
Width of glenoid fossa	11	—	10	9	—

表 2 无颈鬃豪猪下颌骨测量和比较

Table 2 Measurements and comparison of mandible of *Hystrix subcristata* (mm)

Dimensions	<i>Hystrix subcristata</i>				<i>Hystrix lagrelii</i>
	Recent		Tianyuan Cave		Zhoukoudian
	V 1262	V 1263	V 13948.5	V 13948.6	Loc. 13 (Teilhard & Pei, 1941)
Total length of mandible	100	104.8	104.5	—	—
Diastema: ant. p ⁴ ·post. i ¹	23	25	26	23	—
Vertical distance from dorsal margin of mandibular condyle to bottom of angular process	42	39	43	—	—
Breadth of neck of mandible	13	15	13.5	—	—
Depth under m ³	20	21	18.5	21	—
Depth between p ⁴ and m ¹	25	25	26	27	14.5
Depth below p ⁴	24	25	26	27	25
Length of the lower tooth row	31	33	31	35	34.5

表 3 无颈鬃豪猪牙齿测量及有关对比

Table 3 Measurements and comparison of teeth of *Hystrix subcristata* (mm)

	<i>Hystrix subcristata</i>						<i>Hystrix laqrelii</i>	
	Tianyuan Cave			Other localities at Zhoukoudian			Other localities at Zhoukoudian	
	Range	Mean	Sample number	Loc. 1 Young, 1934	Loc. 9 Teilhard, 1936	Loc. 13 Teilhard & Pei, 1941	Loc. 9 Teilhard, 1936	Loc. 13 Teilhard & Pei, 1941
I1 ^{L*}	6~8	6.8	5	6.0				
W	5~7	5.8						
i1 ^{L*}	5~7.5	6.4	7	7				
W	4.5~6.5	5.7						
DP4 ^L	7~8	7.7	3					
W	6~6.5	6.2						
dp4 ^L	8~9.5	8.5	3					
W	5~6	5.5						
P4 ^L	8~9.5	8.7	5	8.2				5.1
W	7~9	7.9						
M1 ^L	6~8	7	3					5.1
W	7~7.5	7.3						
M2 ^L	8	8	2					5.1
W	6.5~7	6.8						
M3 ^L	6~8	7.2	3					4.1
W	5.5~7	6.2						
p4 ^L	8.5~12	10.5	3	9.0	10	10	6	
W	7~9	8						
m1 ^L	7~9.5	7.9	7		9	8	5	5.5
W	6.5~8.5	7.3						
m2 ^L	7.5~9	8.1	6			8.5	5	5.7
W	7~9	7.7						
m3 ^L	7~8.5	7.7	5			9	5	5
W	6~8	6.9						

* 前后径 antero-posterior diameter; L. length 长; W. width 宽。

上牙 上门齿弯曲度很大,外轮廓正好成半圆形(图 2,C)。P4 与上白齿的冠面轮廓稍有差异。除冠面结构不同外,上颊齿与下颊齿的最大区别是其弯曲较强烈;一般是上部向颊侧倾斜,弧度凸向舌侧。乳颊齿的齿根发育,齿冠低,可与恒颊齿区分(图 3)。

下颌骨 下颌垂直支不很发育,并且倾斜,在其中部有一沿长轴延伸的脊状隆起;水平支强大,并在后端膨大;下颌骨深度在 m2 与 m3 之间明显变小,此处下颌骨的深度是 18.5 mm;冠状突很小;关节突(或髁突)为卵圆形,长轴沿前后方向延伸。隅突不明显。咬肌窝宽阔;咬肌嵴(masseteric ridge)(或称咬肌粗隆)呈抛物线状从隅突处沿下颌底边延伸,一直到 m1 下方的下颌骨水平支的中部。齿虚位较长。颞孔较大,位于 p4 的前下方。下颌孔的位置较高,与下颌骨水平支的上缘平齐;下颌孔右上方有另一小孔。

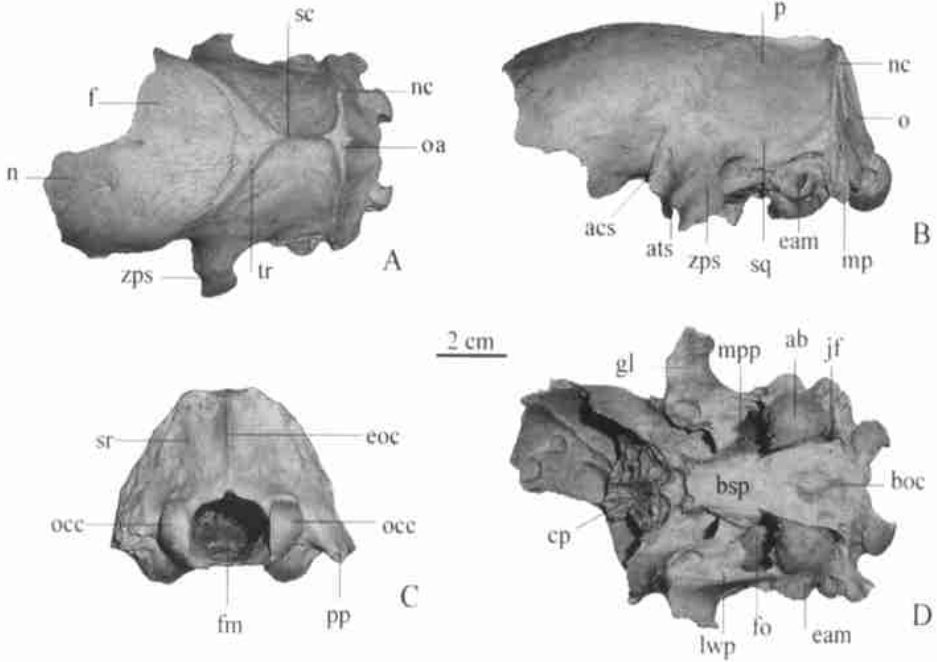


图 1 无颈鬃豪猪头骨(V 13948.1)

Fig. 1 Skull of *Hystrix subcristata* (V 13948.1)

A. 背视 dorsal view; B. 侧视 lateral view; C. 枕面视 occipital view; D. 腹视 ventral view 简字说明 Abbreviations: ab· auditory bulla (= tympanic bulla) 鼓骨; acs· anterior crest of squamosal 鳞骨前嵴; ats· anterior tubercle of squamosal 鳞骨前突; boc· basioccipital 基枕骨; bsp· basisphenoid 基蝶骨; cp· cribriform plate 筛板; eam· external auditory meatus 外耳道; eoc· external occipital crest 枕外嵴; f· frontal 额骨; fm· foramen magnum 枕骨大孔; fo· foramen ovale 卵圆孔; gl· glenoid fossa (= mandibular fossa) 下颌窝; jf· jugular foramen 颈静脉孔; lwp· lateral wing of pterygoid 翼骨侧翼; mp· mastoid process 乳突; mpp· medial pterygoid process 翼骨中突; n· nasal 鼻骨; nc· nuchal crest 项嵴 (= occipital crest 枕嵴 = lambdoidal ridge 人字嵴); o· occipital 枕骨; oa· occiput apex 枕骨顶部; occ· occipital condyle 枕髁; p· parietal 顶骨; pp· paroccipital process 副枕突; sc· sagittal crest 矢状嵴; sq· squamosal 鳞状骨; sr· supraoccipital ridge 枕上嵴; tr· temporal ridge 颞嵴; zps· zygomatic process of squamosal 鳞骨颧突

下门齿 釉质层表面为橙黄色;横截面为三角形,近中侧面较平直。整体弯曲度远不如上门齿的大。釉质层只在唇侧面有。

下颊齿 嚼面均为长圆形(见图 2、3、4、7)。下颊齿牙体较直。从 p4 到 m3, 下后边脊逐渐萎缩。乳颊齿的齿根发育, 齿冠低, 可与恒颊齿区分(图 3)。p4 的尺寸是所有牙齿中变化范围最大的。

一般而言, 磨耗越深的, 其齿冠也越低; 例如在图 4 的 P4 中, A 磨耗最浅, B~C 次之, D~E 磨耗最深。但也有例外, 如在 p4 中, F 磨耗最浅, G 次之, H 最浅。但 F 的齿冠高度并非最高的。

头后骨骼(图 5) 寰椎 保存完好, 横突发育, 棘突, 前关节突萎缩, 后关节突发育。

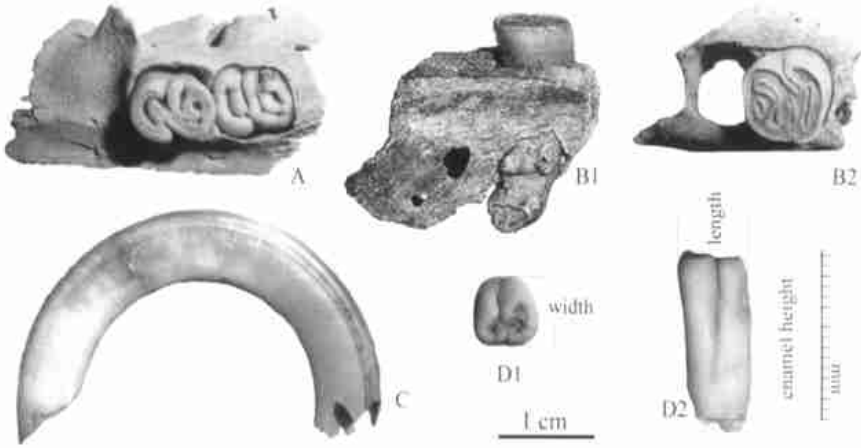


图2 无颈鬃豪猪牙齿及颌骨残段

Fig. 2 Isolated teeth and fragmentary jaw bones of *Hystrix subcristata*

A. 左上颌 left maxilla fragment with DP4 and M1 (V 13948.4); B. 左上颌 left maxilla with M1 (V 13948.3); C. 右 right I1 (V 13948.14); D. 左 left m3 (V 13948.41). A, B2, D1.

冠视 occlusal view; B1, D2. 颊侧视 buccal view; C. 近中侧视 mesial view

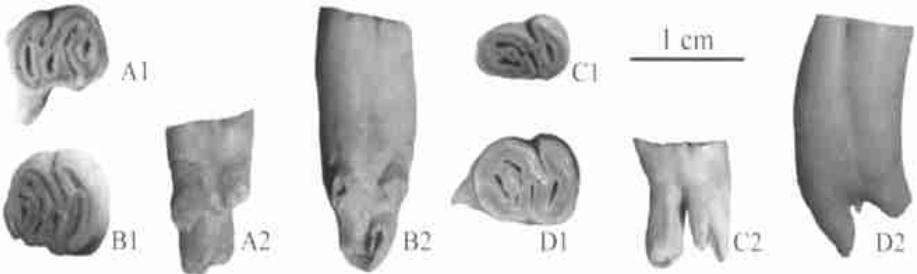


图3 无颈鬃豪猪乳前白齿与恒前白齿齿冠及齿根比较

Fig. 3 Comparisons of deciduous and permanent premolars of *Hystrix subcristata*

A. 右 right DP4 (V 13948.19); B. 左 left P4 (V 13948.26); C. 右 right dp4 (V 13948.22); D. 右 right p4 (V 13948.5); A1, B1, C1, D1. 冠视 occlusal

view; A2, B2, D2. 颊侧视 buccal view; C2. 舌侧视 lingual view

高 25.5 mm; 前后长度 22 mm; 最大宽度 53.5 mm; 前关节面横宽 36 mm; 后关节面横宽 28.5 mm。

尺骨 3 件尺骨的上半部分和 1 件下半部分。骨干表面布满各种纵向的嵴和槽。

掌骨 左、右第 V 掌骨和左第 III 掌骨保存完好, 相对短粗。

股骨 大转子完全损失, 外侧髁、股骨头和颈部缺损。全长 122 mm, 骨干最小横宽 16 mm, 最小前后径 11 mm。远端较宽扁, 远端最大前后径 32 mm, 最大横宽大于 26 mm。滑车面呈深凹的槽状。髁间窝窄而深。小转子呈瘤状。

胫骨 除内髁稍有破损外, 其余部分保存完好。全长 116 mm。远端最大宽度 20 mm, 前后径 15 mm。骨干表面布满各种棱和嵴。骨干下半段横截面呈三角形。胫骨嵴位置靠



图 4 无颈鬃豪猪前白齿的磨蚀阶段与齿冠高度变化

Fig. 4 Tooth wear stages and the enamel height change of *Hystrix subcristata*

A. 右 right P4 (V 13948.25); B. 左 left P4 (V 13948.26); C. 左 left P4 (V 13948.27);
 D. 右 right P4 (V 13948.24); E. 左 left P4 (V 13948.23); F. 右 right p4 (V 13948.5);
 G. 左 left p4 (V 13948.57); H. 右 right p4 (V 13948.6); A1~H1. 冠视 occlusal view;
 A2~E2. 后视 posterior view; F2~H2. 颊侧视 buccal view



图 5 无颈鬃豪猪头后骨骼

Fig. 5 Postcranial skeletons of *Hystrix subcristata*

A. 寰椎 Atlas (V 13948.42), A1. 背视 dorsal view; A2. 腹视 ventral view; A3. 尾视 caudal view; A4. 头视 cranial view; B. 右股骨 right femur (V 13948.44), B1. 前视 anterior view; B2. 后视 posterior view; C. 右胫骨 right tibia (V 13948.45), C1. 前视 anterior view; C2. 后视 posterior view; C3. 近端视 proximal view; C4. 远端视 distal view; D. 右距骨 right astragalus (V 13948.56), D1. 背视 dorsal view; D2. 掌视 plantar view; D3. 远端视 distal view

上,在上 1/4 处,胫骨嵴的上部较低,但胫骨粗隆明显。胫骨窝浅。肌沟不明显。内髁间隆凸和外髁间隆凸不发育。𩑦线粗壮,𩑦切迹深。在骨干的下半段的前外侧有一高耸的嵴,这是豪猪类特有的构造。内踝不发育。与距骨的关节面被中间嵴一分为二,两边的面不连续。下滑车面在后部向下延伸,而不是在前部向下延伸,即胫骨最大长度在远端方向的延伸是在后侧,而不是前侧或中侧。

距骨 基本保存完好。长 21 mm,宽大于 21 mm,高 12 mm。上前方视,整个滑车面近菱形;滑车近中嵴较窄,外侧嵴宽缓;在滑车面中沟存在一肌腱痕从距骨颈处往上突入。侧突(lateral process)很发育。距骨颈较短。后视,远端对舟骨关节面与后部的跟骨载距突关节面连续;外关节面为向下外侧延伸的长方形;关节面间沟只存在于载距突关节面和外关节面之间。侧视,距骨很扁。

𩑦骨 左第 IV 𩑦骨。保存完好。相对细长。

指节骨 3 枚。指节骨横向宽,前后扁。

2 比较与讨论

2.1 分类依据及田园洞豪猪材料的归属

在豪猪分类中,最可靠的特征是头骨的有关比例,如鼻骨长与枕-鼻长比值、鼻骨长与颧宽比值及头高与颅骨基长比值等(Corbet and Jones, 1965; Weers, 1994)。按照上述标准,世界上现生豪猪的主要种类可区别如下:非洲的 *Hystrix africaeustralis* 及北非和南欧的 *Hystrix cristata* 豪猪在头骨特征方面较接近,头骨长/宽值小,头骨较高及鼻骨很宽,并且这两个种的下门齿弯曲度也较小。而亚洲的几个种较接近,主要表现在头骨长/宽值较大、头骨较低。亚洲的几个种之间的区别主要在于鼻骨的长度和形状: *Hystrix subcristata* 的鼻骨最发育,且后边缘为浑圆状, *Hystrix indica* 和 *Hystrix brachyura* 的次之, *Hystrix javanica* 的鼻骨最短(图 6)。

个体大小不足以作为豪猪属下分种的依据,因为研究表明同一种内的大小差异是相当惊人的。最近,笔者在德国辛氏博物馆观察研究现生豪猪标本时发现,同样为长刺豪猪(*Hystrix cristata*),No. 35606 号标本比 No. 92734 要大出 33%;按照 Corbet 等(1965)的测量数据,同样是在长刺豪猪种内,其头骨大小的变化范围在 120~176 mm(枕-鼻长),即最大者比最小者大出 47%左右。该作者还认为,在同一种群中,年龄大的个体其尺寸也总是较大。

由于以往发现的豪猪化石主要为单个牙齿,很少有头骨和完整下颌骨保存下来。因此,只能尽最大限度地从牙齿上提取分类信息。因此,有人认为豪猪牙齿的尺寸和齿冠高度可作为分类依据(Weers, 1990, 2003)。关于齿冠高度的标准,Weers (2003)还指出,过去使用的一些概念随意性太强,不好掌握,例如低冠齿(brachyodont)、中高冠齿(moderately hypsodont)和高冠齿(highly hypsodont)。他建议采用齿冠高与齿长的比值来作为分类依据,小于 100%的为低冠齿(low-crowned),大于 150%的为高冠齿(high-crowned)。但 Sen (1999)认为“齿冠高度(the crown height)”不如“珐琅质高度(enamel height)”好掌握。笔者认为豪猪齿冠高度测量的困难在于如何测量弯曲的上颊齿,这类牙齿舌侧的一个主齿根与颊侧

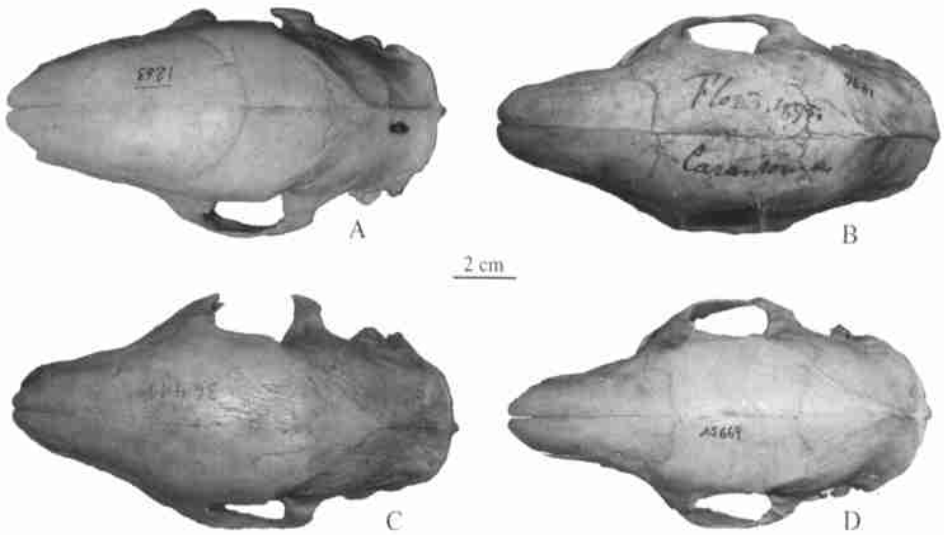


图 6 亚洲地区现生豪猪头骨比较

Fig. 6 Comparison of skulls among the Asiatic *Hystrix* species

- A. *Hystrix subcristata* (IVPP 1263); B. *Hystrix javanica* (IOZ 1496);
C. *Hystrix indica* (FUNS 36411); D. *Hystrix brachyura* (FUNS 15669)

的两个小齿根通常不在一个水平面上, 很难界定齿冠与齿根的界线。

关于我国第四纪的豪猪, Weers and Zheng (1998) 将尺寸较大的一类归入硕豪猪 (*Hystrix magna* Pei, 1987), 而将尺寸较小的一类归入江山豪猪。后来又将巫山龙骨坡和柳城巨猿洞的尺寸较大而齿冠较低的一类另立一新种——郑氏豪猪 (*Hystrix zhenqi*) (Weers and Zhang, 1999)。田园洞的豪猪化石牙齿大小变异范围很大; 此外, 即使同一颗牙齿, 在不同年龄段, 其大小也有变化, 尤其是下颊齿, 在牙冠的较上部, 其长和宽都比靠下部的大。本文对田园洞豪猪化石的研究, 是从头骨、牙齿及头后骨骼等多方面来展开的。

第四纪以来, 我国的豪猪化石主要有 3 个属: 豪猪 (*Hystrix*)、扫尾豪猪 (*Atherurus*) 和长尾豪猪 (*Trichys*)。在个体大小方面, 除个别种外 (例如 *Hystrix lagrelii*), *Hystrix* 一般比后两者明显要大; 在很多方面后两者更接近, 但在它们之间, 头骨特征仍有很大差异。 *Hystrix* 与 *Atherurus* 的头骨有如下区别: 前者的鼻骨发育, 额骨相对萎缩, 额骨后缘为浑圆状, 有顶嵴。后者的鼻骨较小, 额骨发育, 额骨后缘为直边, 无顶嵴, 顶间骨发育。此外, 前者为中到高齿冠, 而后者的颊齿一般为低冠。田园洞豪猪化石归入 *Hystrix* 属, 不仅是根据个体大小, 还有如下特征: 额骨相对萎缩、有顶嵴、颊齿为高齿冠 (Weers, 2003 认为齿冠高/冠面长之值大于 1.5 时应为高冠齿)。

2.2 与豪猪属下现生种的比较

关于我国豪猪属下种级分类, 目前尚存不同观点。有人认为可分为 3 个种: 印度豪猪 (*Hystrix indica*)、中国豪猪 (*Hystrix hodgsoni*) 和云南豪猪 (或马来豪猪) (*Hystrix brachyura*)

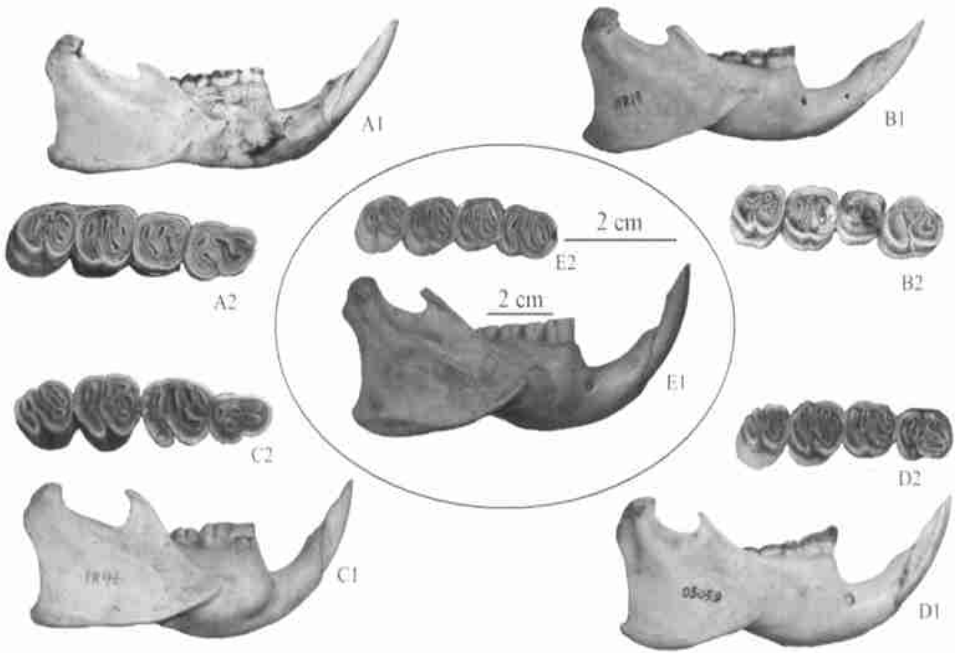


图 7 田园洞发现的豪猪与世界上现生豪猪下颌骨及下齿列对比

Fig. 7 Comparison of mandibles among the *Hystrix* material from Tianyuan Cave and the living forms of the world
 A. *Hystrix africae australis*, A1. FUNS 83195; A2. FUNS 83194; B. *Hystrix cristata*, FUNS 11219; C. *Hystrix javanica*, IOZ 1496; D. *Hystrix subcristata*, D1. IOZ 05059; D2. IVPP 1263; E. *Hystrix subcristata* from Tianyuan Cave (V 13948.5); A1, B1, C1, D1, E1. right mandibles, lateral view; A2, B2, C2, D2, E2.

right lower tooth rows, occlusal view

The scales of the mandibles and the details of the tooth row correspond with their counterparts in photo E respectively

(黄文几等, 1995)。印度豪猪个体较大, 且鼻骨较无颈鬃豪猪的稍短且窄, 额骨较长(表 4), 易于辨别。Weers (1979) 在研究东南亚现生豪猪分类时将我国的大型豪猪归入以下两个亚种: *Hystrix brachyura subcristata* 和 *Hystrix brachyura yunnanensis*; 并且将大部分归入 *Hystrix brachyura subcristata*。从其特征和测量数据看, *Hystrix brachyura subcristata* 和 *Hystrix brachyura hodgsoni* 最为接近, 只是后者的头骨略低和个体较小一点而已。这也是国内很多学者将我国的大型豪猪归入 *Hystrix hodgsoni* 的原因。此外, 前者的模式地点是在我国福建, 后者的是在尼泊尔。按照 Weers (1979) 的测量数据, 我国一些机构收藏的现生豪猪头骨大部分可以归入 *Hystrix brachyura subcristata*, 而非 *Hystrix brachyura hodgsoni*。笔者测量了中科院动物研究所馆藏的 20 件豪猪头骨标本(标签注明的学名均为 *Hystrix hodgsoni*), 其中只有 2 件幼年个体的枕-鼻长小于 Weers 所测量的 *Hystrix brachyura hodgsoni* 变异范围 (115.7~118.1 mm), 1 件标本破损无法测量, 其余 17 件标本的枕-鼻长 (120.68~138.8 mm) 均大于 *Hystrix brachyura hodgsoni* 的上限。中科院古脊椎动物与古人类研究所馆藏的

两件豪猪头骨, 其枕一鼻长也远远大于其上限。因此, 那些被鉴定为 *Hystrix hodgsoni* 的豪猪标本应当被更名为 *Hystrix subcristata*。

通过观察比较, 笔者也基本赞同上述作者将我国的大型豪猪分为两类的观点, 但所不同的是建议将 *Hystrix brachyura subcristata* 恢复原有的种级地位。因为 *Hystrix brachyura subcristata* 和 *Hystrix brachyura* 两者的差别确实很大, 主要表现在头骨高度和鼻骨长度与枕一鼻长度的比值等方面, 前者较大(表 4), 且前者的颊齿齿列长度较大和头骨较高(Weers and Zheng, 1998, 表 4)。

在头骨和牙齿特征上, 田园洞的标本与现生种 *Hystrix subcristata* 十分接近, 在各项测量数据方面, 两者表现出极大的一致(见表 1、2, 图 6)。在下颌骨方面, 田园洞有完整的下颌骨并带完整齿列, 其齿列长度较小、齿冠结构复杂、冠状突极度退化、前(或上)下颌切迹小、咬肌嵴发育、咬肌窝面积较大、颈孔较大及下门齿弯曲度较大等特征与 *Hystrix subcristata* 的最为接近(图 7); 在肢骨方面, 与 *Hystrix subcristata* 几乎无区别。总之, 田园洞的豪猪与现生同类的相同点是主要的, 完全可以归入 *Hystrix subcristata* 种。

表 4 世界上现生豪猪鼻骨长度与有关测量项目的比值比较

Table 4 Comparison of ratios of nasal length with other elements among the extant species of *Hystrix*

属种 Species	鼻长/枕一鼻长(%) Nasal length / occipito-nasal length	额骨长*/鼻骨长(%) Frontal*/nasal ratio	资料来源 Sources
<i>Hystrix africaeustralis</i>	51~58	49~68	
<i>Hystrix cristata</i>	58~68	23~38	Corbet and Jones, 1965
<i>Hystrix indica</i>	45~56	45~70	
<i>Hystrix javanica</i>	36	100	IOZ 1496
<i>Hystrix subcristata</i>	51.4~60.5	31 (额骨长度沿矢状缝测得) Measured along the sagittal fissure	Weers, 1979 IVPP 1263
<i>Hystrix brachyura</i>	39.5~47.5	72	Weers, 1979 FUNS 15669

* 沿矢状缝测得 Measurement was taken along the mesial frontal suture.

2.3 与周口店各地点豪猪材料的比较

在周口店第 1、3、6、9、10、13、15、20 及山顶洞等地点曾发现过豪猪化石, 其中第 1、9 和 13 地点材料较多(见表 5)。所有这些化石只归入两个种: *Hystrix subcristata* 和 *Hystrix lagrelii*。周口店豪猪材料, 除拉氏豪猪头骨和少量无颈鬃豪猪下颌骨外, 主要是单个牙齿。

周口店第 13 地点的 *Hystrix lagrelii* 是迄今发现的最好材料, 其中有 1 件很完整的头骨。田园洞的材料与其在枕面和顶部形态及额一顶骨缝合线等方面相似。但有差异, 主要表现在个体大小方面, 在各项测量数据中, 田园洞的 *Hystrix subcristata* 明显比 *Hystrix lagrelii* 大。此外, 在枕面的倾斜度及顶部的轮廓方面也有明显差异, 田园洞豪猪的顶部基本与额部等高, 而 *Hystrix lagrelii* 的顶部明显比额部低, 田园洞的枕面向后下方倾斜强烈, 而 *Hystrix lagrelii* 的枕面基本垂直。

表 5 已报道的周口店地区的豪猪化石点

Table 5 *Hystrix* fossil bearing localities in the Zhoukoudian area

Age	Locality	Taxa	Materials	Sources
Late Ple.	Upper Cave	<i>Hystrix</i> sp.	下颌及零散牙齿, 无记述和测量数据 Mandibles and isolated teeth	Pei, 1940
Middle Ple.	Loc. 3	<i>Hystrix</i> sp.	数枚单个牙齿 Isolated teeth	Pei, 1936
	Loc. 15	<i>Hystrix</i> sp.	1 枚牙齿, 未记述 One tooth only	Pei, 1939
	Loc. 20	<i>Hystrix</i> cf. <i>H. lagrelii</i>	左右下颌(原文无记述)Mandibles without note	Jia et al., 1959
	Loc. 6	<i>Hystrix subcristata</i>	1 枚 m ¹ One m ¹ only	Young, 1930
	Loc. 10	<i>Hystrix subcristata</i>	无记述 No note	Du, 1950
	Loc. 1	<i>Hystrix subcristata</i>	3 件残破下颌骨和数枚单个牙齿 Three broken mandibles and some isolated teeth	Young, 1934
	Loc. 9	<i>Hystrix lagrelii</i>	2 件下颌骨和 3 枚单个牙齿 Two mandibles and three teeth	Teilhard, 1936
	Loc. 13	<i>Hystrix subcristata</i>	1 件下颌骨 One mandible	Teilhard & Pei,
		<i>Hystrix subcristata</i>	1 件下颌骨带完整齿列 One mandible with p ⁴ ~m ³	
		<i>Hystrix lagrelii</i>	1 件头骨, 3 件下颌骨 One skull and three mandibles	1941
Early Ple.	西洞 West Cave	<i>Hystrix subcristata</i>	1 件下颌骨带 p ⁴ ~m ³ , 1 枚下门齿, 1 枚 P ⁴ One mandible with p ⁴ ~m ³ , one lower incisor, and one P ⁴	Cheng et al., 1996

周口店 13 地点的 *Hystrix lagrelii* 不仅个体小, 更重要的特征是鼻骨较小, 鼻骨长只占枕—鼻长的 2/5, 远远小于 *Hystrix subcristata* 的, 但仍然在 *Hystrix* 属下有些种的鼻骨长/枕—鼻长值的变化范围之内(表 4)。通过 X 射线透视, 发现周口店的拉氏豪猪是高冠齿, 至少上颊齿如此, 在这点上也与 *Hystrix* 的一致, 而与 *Atherurus* 有所不同。

除 *Hystrix lagrelii* 之外, 周口店地区的其他豪猪下颌骨和牙齿的测量数据都在无颈鬃豪猪的变化范围之内, 至少是在田园洞豪猪材料的测量范围之内(见表 2、3)。其特征也与田园洞的很接近, 尤其是第 1 地点和 13 地点的下颌骨材料。

2.4 与华南地区第四纪 *Hystrix subcristata* 化石比较

迄今为止, 在我国北方地区尚未发现过较完整的第四纪 *Hystrix subcristata* 头骨化石, 所报道的主要是零散牙齿及残破下颌骨, 也未见有头后骨骼化石的报道。因此, 除牙齿冠面特征和尺寸可供比较外, 其他方面难以进行详细对比。而华南地区第四纪的豪猪化石中却有 3 件较完整的头骨, 一件是广西崇左的 V 10999 号标本, 被归入硕豪猪(郭建威, 1997), 该头骨的牙齿均已脱落。另两件头骨分别是广西柳江硝岩洞的 V 5082 标本和广西地点不详的 V 5083 标本, 前者头骨已经残破, 但齿列很完整; 后者除鼻骨缺损外, 其余部分都较完整。V 5082 和 V 5083 头骨特征及齿列的有关测量数据与现生无颈鬃豪猪十

分接近,也与田园洞的豪猪材料一致(表 1)。

2.5 豪猪的演化趋势

王伴月、邱占祥(2002)认为, *Hystrix* 属的进化趋势表现在头骨前部增高,鼻骨和额骨增大;腭面两颊齿列由向前分开变为两齿列彼此平行或向前靠近;颊齿齿冠增高,颊齿的沟褶由相对较深变为相对较浅,齿冠面由近方形或长方形变为近圆形,以及 M^3/m^3 趋于退化等。通过对第四纪及现生标本的观察,笔者完全赞同上述观点。此外,笔者还发现豪猪属不同种的头骨区别主要表现在如下方面:宽/长比、鼻长/头长比及顶骨长度等方面(表 4);并且鼻骨、额骨及顶骨之间的长度比例变化,不仅有进化意义,还可能有古环境意义。一般而言,在热带地区,豪猪的头骨较圆,即宽/长值大;鼻骨长/头全长值较小,顶骨长度也较小;而在较高纬度地区,豪猪的头骨变得较狭长,即宽/长值小,顶骨也较长(表 4)。例如,现今世界上鼻骨最长的两种豪猪(*Hystrix cristata* 和 *Hystrix subcristata*)都分布在纬度较高地区。

2.6 华北地区第四纪豪猪化石记录

尽管华北地区的豪猪化石远不如华南地区的丰富,但在第四纪的各个时期却都有代表。从地质时代而言,豪猪化石主要发现于中更新世,晚更新世的极少。从地区而言,北京周口店是我国北方地区豪猪化石发现最多的,也是延续时间最长的。

早更新世地点有北京龙牙洞(黄万波、关键,1983)、蓝田公王岭(计宏祥,1975;胡长康、齐陶,1978)、泥河湾(Teilhard, 1942)和周口店西洞(程捷等,1996);中更新世地点有蓝田陈家窝(周明镇、李传夔,1965)、蓝田锡水洞(李传令、薛祥煦,1996)、河南南召云阳(邱中郎等,1982)、营口金牛山(金牛山联合发掘队,1976)、周口店第 1、3、4、6、9、10、13、15、20 等地点。晚更新世地点有本溪山城子动物群(张镇洪等,1986)、喀左鸽子洞(张镇洪,1981)及山顶洞。真正记述过的北方地区晚更新世豪猪化石只有周口店山顶洞。而田园洞不仅有确凿的豪猪材料,并且首次提供了从更新世晚期延续到全新世的豪猪化石记录。

田园洞的豪猪化石分布是从角砾层上部开始出现,但主要是分布在顶部土状堆积和钙板交互层中,据同位素测年,其年代是距今 3.05~0.467 万年。豪猪与猕猴、黑熊、猪獾、果子狸、豹、野猪、梅花鹿、鬃羚及牛等动物共生,以上动物的骨骼和/或牙齿上都留下豪猪啮咬的痕迹;这些动物大部分都代表温暖环境。豪猪在北京地区的最后消失,既可能与全新世大暖期过后的降温事件有关,也可能与人类活动有关。

致谢 参加野外工作的还有尚虹、张双权、陈福友、吕锦燕、李青等;李传夔、吴文裕、王伴月等教授认真阅改了本文初稿;吴文裕教授、Weers 和 Maul 博士提供部分文献,并和作者进行过有益讨论;郑绍华教授提供部分对比材料及有关测量数据;田秀梅女士和董同源先生提供部分标本;德国辛氏博物馆和中国科学院动物研究所提供现生对比标本,在对比标本过程中冯祚建和李枢强教授给予关照;Storch G 教授、Kock D 和 Hertler C 博士及 Krohmann K 小姐在本文作者访问德国辛氏博物馆期间给予热情接待。作者在此一并致以衷心感谢。

HYSTRIX SUBCRISTATA (MAMMALIA, RODENTIA) FROM TIANYUAN CAVE, A HUMAN FOSSIL SITE NEWLY DISCOVERED NEAR ZHOUKOUDIAN (CHOUKOUTIEN)

TONG Hao-Wen

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044)

Key words Tianyuan Cave, Zhoukoudian, Late Pleistocene-Holocene, *Hystrix subcristata*

Summary

In 2001, a Late Pleistocene mammalian fossil locality was discovered 6 km southwest of the Peking Man site at Zhoukoudian. Some human fossils and quite a number of mammalian fossils were found during the excavation in 2003. The most interesting element of the fauna is *Hystrix*, which represents the latest records of this kind of animal in North China.

Materials Two broken skulls, one of which is sub-adult (V 13948.1), the other is a juvenile (V 13948.2); one complete right mandible with $p^4 \sim m^3$ and incisor (V 13948.5); six pieces of mandible fragments (V 13948.6~11); 4 broken upper incisors (V 13948.12~15); 3 broken lower incisors (V 13948.16~18); 2 DP4 (V 13948.19~20); 2 dp4 (V 13948.21~22); 5 P4 (V 13948.23~27); 4 M1/M2 (V 13948.28~31); 3 M3 (V 13948.32~34); 5 m1/m2 (V 13948.35~39); 2 m^3 (V 13948.40~41); 2 atlas bones (V 13948.42~43); one femur (V 13948.44); one tibia (V 13948.45); 3 broken ulnae (V 13948.46~48); one astragalus (V 13948.56); 2 Mc V (V 13948.49~50); one Mc III (V 13948.51); one Mt IV (V 13948.52), 3 phalanges (V 13948.53~55).

Locality and horizon Huangshandian, 6 km southwest of Peking Man Site at Zhoukoudian in a far suburb of Beijing. Late Pleistocene to Middle Holocene.

Brief description The V 13948.1 skull only preserved the parietal and complete occipital as well as partial frontal, the measurements of which coincides with the size of the living form of *Hystrix subcristata*. The sagittal crest is developed and very sharp. The occipital surface is inclined postero-downward.

All the premolars in both upper and lower dentitions are much larger than molars, and the size of p^4 is very variable. They are hypsodont, with small roots, oval in occlusal outline. Upper teeth are seriously curved and have three infoldings in the buccal side. On the lingual side is a single fold which often communicates with the middle fold of the buccal side. The folds become infundibulum with wear. Lower molars have a similar arrangement in occlusal patterns with the upper ones but in reverse.

Comparison and discussion In size, the *Hystrix* of Tianyuan Cave is much larger than *Hystrix lagrelii* of Locality 13 of Zhoukoudian, but is almost as large as the living form of *Hystrix subcristata* of both the fossil and the extant forms. In morphology and dimensions of skulls and mandibles, the Tianyuan Cave materials are very similar to the fossils of Late Pleistocene age from Guangxi in southwest China. The postcranial bones resemble that of the living forms of *Hystrix subcristata* in both features and dimensions.

Based on the comparisons in characters and dimensions, the Tianyuan Cave porcupine materials can be placed within the extant species *Hystrix subcristata*, with the skull specimens from Guangxi which used to be identified as *Hystrix subcristata* or *Hystrix kiangsenensis*.

Some obvious differences exist between the Tianyuan Cave materials and the living form, such as the occipital surface, the former is inclined postero-downward, the latter is vertical; the foramen magnum is also different, the former is wider than high, but the latter has a larger height than

width, additionally, the outline of the occipital surface is also different, in the former, its upper part is much smaller than the lower part, in the latter, the width is very similar at both the upper and lower parts.

The geologic age of the *Hystrix* of Tianyuan Cave is 30.5~4.67 ka (AMS date), which is the latest record of this kind of animal in North China. It is of very important paleoenvironmental significance.

References

- Cheng J (程捷), Cao B X (曹伯勋), Tian M Z (田明中) et al., 1996. The new mammalian fossils from Zhoukoudian (Choukoutien) Beijing and their environmental explanation. Wuhan: China Univ Geosci Press. 64~66 (in Chinese with English summary)
- Chia L P (贾兰坡), Chao T K (赵资奎), Li Y X (李炎贤), 1959. Some new fossil localities in Choukoutien Region. Paleovertebr Paleanthropol (古脊椎动物学报), 1(1): 47~51 (in Chinese)
- Chow M C (周明镇), Li C K (李传夔), 1965. Mammalian fossils in association with the mandible of Lantian Man at Chen-Chia-Ou, Lantian, Shenxi. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), 9(4): 377~393 (in Chinese and English)
- Corbet G B, Jones L A, 1965. The specific characters of the crested porcupines, subgenus *Hystrix*. Proc Zool Soc London, 144(2): 285~300
- Du H J (杜恒俭), 1950. Rodents and other mammal fossils from Zhoukoudian Loc. 10 and Loc. 11. Newsletter Chinese Soc Paleont (中国古生物学会讯), 4: 7~8 (in Chinese)
- Guo J W (郭建威), 1997. Note on a fossil skull of *Hystrix magna* Pei, 1987 (Rodentia, Mammalia) from Chongzuo, Guangxi. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), 35(2): 145~153 (in Chinese with English summary)
- Hu C K (胡长康), Qi T (齐陶), 1978. Gongwangling Pleistocene mammalian fauna of Lantian, Shaanxi. Palaeont Sin (中国古生物志), New Ser C, 21: 1~64 (in Chinese with English summary)
- Huang W B (黄万波), Guan J (关键), 1983. Early Pleistocene mammals from the cave deposits of Yenshan Mountain. Beijing. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), 21(1): 69~76 (in Chinese with English summary)
- Huang W J (黄文儿), Chen Y X (陈延熹), Wen Y X (温业新), 1995. Rodents of China. Shanghai: Fudan Univ Press. 1~308 (in Chinese)
- Ji H X (计宏祥), 1975. The Lower Pleistocene mammalian fossils of Lantian District, Shenxi. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), 13(3): 169~177 (in Chinese with English summary)
- Jinniushan Excavation Team (金牛山联合发掘队), 1976. Quaternary mammalian fauna from Jinniushan, Yingkou of Liaoning Province. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), 14(2): 120~127 (in Chinese with English summary)
- Li C L (李传令), Xue X X (薛祥熙), 1996. Biogeography and the age of the fossil rodent fauna from Xishuidong, Lantian, Shaanxi. Vert PalAsiat (古脊椎动物学报), 34(2): 156~162 (in Chinese with English summary)
- Lönnberg E, 1924. On a new fossil procupine from Honan with some remarks about the development of the Hystricidae. Palaeont Sin, Ser D, 1(3): 1~15
- Pei W C, 1936. On the mammalian remains from locality 3 at Choukoutien. Palaeont Sin, Ser C, 7(5): 1~108
- Pei W C, 1939. A preliminary study on a new Palaeolithic station known as locality 15 within the Choukoutien region. Bull Geol Soc China, 19(2): 147~187
- Pei W C, 1940. The Upper Cave fauna of Choukoutien. Palaeont Sin, New Ser C, (10): 1~84
- Pei W C (裴文中), 1987. Carnivora, proboscidea and rodentia from Liucheng *Gigantopithecus* Cave and other caves in Guangxi. Mem Inst Vert Paleont Paleoanthrop (中国科学院古脊椎动物与古人类研究所集刊), (18): 5~134 (in Chinese with English summary)
- Qiu Z L (邱中郎), Xu C H (许春华), Zhang W H (张维华), 1982. A human fossil tooth and fossil mammals from Nanzhao, Henan. Acta Anthrop Sin (人类学学报), 1(2): 109~117 (in Chinese with English summary)
- Sen S, 1999. Family Hystricidae. In: Rossner G E, Heissig K eds. The Miocene land mammals of Europe. Munchen: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 327~434
- Swinhoe R, 1870. Catalogue of the mammals of China (south of the River Yangtze) and of the Island of Formosa. Proc Zool Soc London, 38: 638~639

- Teilhard de Chardin P. 1936. Fossil mammals from locality 9 of Choukoutien. *Palaeont Sin. Ser C*, **7**(4): 1~61
- Teilhard de Chardin P. 1942. New rodents of the Pliocene and lower Pleistocene of north China. *Inst Geo-Biol.* (9): 1~101
- Teilhard de Chardin P, Pei W C. 1941. The fossil mammals from Locality 13 of Choukoutien. *Palaeont Sin. New Ser C*, (11): 1~106
- Tong H W (同号文), Shang H (尚虹), Zhang S Q (张双权) et al., 2004. A preliminary report on the newly found Tianyuan Cave, a Late Pleistocene human fossil site near Zhoukoudian. *Chinese Sci Bull*, **49**(8): 853~857
- Wang B Y (王伴月), Qiu Z X (邱占祥), 2002. A porcupine from Late Miocene of Linxia Basin, Gansu, China. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **40**(1): 23~33 (in Chinese with English summary)
- Wang K M (王恭睦), 1931. Die Hohlenablagerungen und fauna in der drachen-maul-hohle von Kiangsen, Chekiang. *Contrib Nat Res Inst Geol, Acad Sin (国立中央研究院地质研究所丛刊)*, (1): 41~64
- Weers D G van, 1979. Notes on Southeast Asian porcupines (Hystricidae, Rodentia) IV. On the taxonomy of the subgenus *Acanthion* F. Cuvier, 1823 with notes on the other taxa of the family. *Beaufortia*, **29**: 215~272
- Weers D G van, 1990. Dimensions and occlusal pattern in molars of *Hystrix brachyura* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Rodentia) in a system of wear categories. *Bijdr Dierk*, **60**(2): 121~134
- Weers D G van, 1994. The porcupine *Hystrix refossa* Gervais, 1852 from the Plio-Pleistocene of Europe, with notes on other fossil and extant species of the genus *Hystrix*. *Scripta Geol*, **106**: 35~52
- Weers D G van, 2003. The porcupine *Hystrix brachyura* Linnaeus, 1758 in the cave deposits of Longgupo, China. *Beaufortia*, **53**(3): 61~65
- Weers D G van, Zhang Z Q, 1999. *Hystrix zhengi* sp. nov., a brachyodont porcupine (Rodentia) from early Nihewanian Stage, early Pleistocene of China. *Beaufortia*, **49**(7): 55~62
- Weers D G van, Zheng S H, 1998. Biometric analysis and taxonomic allocation of Pleistocene *Hystrix* species (Rodentia, Porcupines) from China. *Beaufortia*, **48**(1): 47~69
- Young C C, 1930. On the mammalian remains from Chi Ku Shan near Chou Kou Tien. *Palaeont Sin. Ser C*, **7**(1): 1~19
- Young C C, 1934. On the Insectivora, Chiroptera, Rodentia and Primates other than *Sinanthropus* from locality 1 at Choukoutien. *Palaeont Sin. Ser C*, **8**(3): 1~139
- Zhang R Z (张荣祖), 1999. Zoogeography of China. Beijing: Science Press. 1~502 (in Chinese)
- Zhang Z H (张镇洪), 1981. The human and the culture of the Paleolithic period from Liaoning District. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **19**(2): 184~192 (in Chinese with English summary)
- Zhang Z H (张镇洪), Wei H B (魏海波), Xu Z H (许振宏), 1986. Mammalian fossils. In: Museum of Liaoning Province, Museum of Benxi City eds. *Miaohoushan—A site of Early Paleolithic in Benxi County, Liaoning Province*. Beijing: Wenwu Press. 35~66 (in Chinese with English summary)
- Zheng S H (郑绍华), 1993. Quaternary rodents of Sichuan-Guizhou area, China. Beijing: Science Press. 109~125 (in Chinese with English summary)