铲齿象类(amebelodontids)摄食行为相关的下颌形态学分化及力学适应

王世骐^{1,2*}, 张骥³

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. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044;

3. 华中科技大学土木与水利工程学院, 武汉 430074

* 联系人, E-mail: wangshiqi@ivpp.ac.cn

2020-06-07 收稿, 2020-09-14 修回, 2020-09-15 接受, 2020-09-15 网络版发表

中国科学院战略性先导科技专项(XDB26000000, XDA20070203, XDB31030106)、国家自然科学基金(41430102, 41872001)和科技部基础性工作专项(2015FY310100)资助

摘要 铲齿象类(amebelodontids)是一类下颌特化为铲状形态的化石长鼻类, 对于其下颌的功能形态学的认识在不断提升之中。早期的观点认为铲齿象各属种均生活在近水区域, 用宽扁的下颌和下门齿摄食水草; 近期通过研究牙齿微磨痕认为, 铲齿象不同属种的摄食行为有差异, 其中铲门齿象属(*Amebelodon*)摄食方式非常灵活多样, 铲齿象属(*Platybelodon*)则特化为以下颌和下门齿切割植物的摄食方式。虽然摄食方式是一个典型的力学问题, 但尚无从力学角度对铲齿象类摄食方式的研究和论证。本研究通过建立铲齿象属和铲门齿象属的平面下颌有限元力学模型, 分析了在“挖掘”和“切割”两种工况下, 铲齿象属和铲门齿象属两个模型在力学响应方面的差异。结果证明, 铲门齿象下颌模型的力学性能在总体上优于铲齿象模型。这表现在, 在相同主动力(肌肉收缩力)的条件下, 铲门齿象模型可以对抗较大的远端外力矩载荷; 在相同的外力载荷下, 尤其是在“挖掘”工况的外力载荷下, 铲门齿象模型的最大 von Mises 等效应力往往要小于铲齿象模型, 这符合铲门齿象在演化中的优势积累; 同时, 铲门齿象模型在“挖掘”和“切割”两种工况下, 各项力学响应的指标均无明显差异, 支持铲门齿象摄食方式非常灵活多样的论点。另一方面, 铲齿象模型在“切割”工况下的力学响应具有一些突出的优势。首先, 在相同主动力条件下, 铲齿象模型在远端的“切割”力输出要远大于铲门齿象模型; 其次, 在相同的“切割”外力载荷下, 铲齿象模型的总体应变能要小于铲门齿象模型; 第三, 在“切割”工况下, 铲齿象模型的最大 von Mises 等效应力比在“挖掘”外力载荷下有了很大的改善, 与铲门齿象模型在同样大的“切割”外力载荷下的最大 von Mises 等效应力相差无几。以上结果支持铲齿象属特化的切割植物的摄食方式。形态学在力学方面的优劣是两种铲齿象类具有不同的摄食行为的直接证据, 因此本研究比前人的研究更加深入了一步, 也为研究长颌象类史前广泛的适应辐射提供了新的方法学参考。

关键词 长鼻类, 铲门齿象属(*Amebelodon*), 铲齿象属(*Platybelodon*), 摄食行为, 功能形态学, 有限元

在长颌乳齿象类演化过程中, 出现了一类奇特的下颌增宽、下门齿增长为铲状的铲齿象科(*Amebelo-*

dontidae Barbour, 1927), 由于奇特的下颌形态酷似铁铲, 铲齿象类具有很高的公众认识度, 出现在诸多科普作

引用格式: 王世骐, 张骥. 铲齿象类(amebelodontids)摄食行为相关的下颌形态学分化及力学适应. 科学通报, 2021, 66: 1503–1515

Wang S Q, Zhang J. Mandibular functional morphology diverse and mechanical adaptations of amebelodontids in relation to their feeding behaviors (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 1503–1515, doi: [10.1360/TB-2020-0673](https://doi.org/10.1360/TB-2020-0673)

品之中。铲齿象下颌形态显然与其摄食行为相关,这一问题在铲齿象类发现之初便有诸多研究讨论。Barbour^[1~3]在研究报道铲齿象科的第一个属种——弗氏铲门齿象(*Amebelodon fricki* Barbour, 1927)之时,便提出了两种可能的下颌使用方式:一种是用下颌在松软的地面上,尤其是水下的地面上挖取植物,另一种是用下门齿剥取树皮和嫩枝,切断谷物等,这两种摄食方式均需要象鼻的帮助。弗氏铲门齿象也据信具有陆生动物中最大的下颌。Borissiak^[4]报道了铲齿象科的第二个属种——达氏铲齿象(*Platybelodon danovi* Borissiak, 1928)。达氏铲齿象具有比弗氏铲门齿象更宽但也相对短的下颌。Borissiak在报道达氏铲齿象时,并不知道Barbour已经发表了弗氏铲门齿象。Borissiak也独立地推测,达氏铲齿象近水生活,以宽平的下颌和下门齿为基垫,用鼻子攫取水生植物。但他提出,达氏铲齿象的下颌联合部比较脆弱,可能不适合挖掘地面。Osborn^[5]、Osborn和Granger^[6,7]报道了铲齿象科的第3个种——葛氏铲齿象(*Platybelodon grangeri* Osborn, 1929)。Osborn等人注意到葛氏铲齿象的下门齿前端的下侧具有一个倾斜面,并认为这是下门齿与光滑岩石或水下地面磨蚀所致。Osborn虽然意识到铲门齿象和铲齿象两属的下颌形态具有明显差别,但他更看重两者的共性,认为它们均是生活在水体附近,用宽且长的铲状下颌和下门齿摄食水草。特别是在Osborn^[8]绘制的复原图中,弗氏铲门齿象和达氏铲齿象均聚集在浅水区摄食的生动场景使得这一种取食模式在人们的头脑中长期固化。

Lambert^[9]对这一看法提出了质疑。他注意到铲门齿象(*Amebelodon*)和铲齿象(*Platybelodon*)两属的下门齿形态,特别是前端磨耗面的形态有明显区别,铲门齿象下门齿窄厚,磨耗面钝圆,铲齿象下门齿宽扁,磨耗面成一个尖锐的切割面。通过对磨耗面形态的形成机制进行推理,以及对磨耗面表面的微磨痕进行统计分析, Lambert^[9]认为铲门齿象的摄食方式非常灵活,可以利用上下门齿及长鼻配合剥食树皮和灌木,也可能具有铲食和挖掘的行为;铲齿象的摄食行为则非常特化,仅限于在长鼻的配合下,用其下门齿前端的切割面切断植物,但没有证据能指出,铲门齿象和铲齿象必然生活在水体附近。Semperebon等人^[10]研究了临夏盆地葛氏铲齿象族群的牙齿微磨痕(microwear),认为葛氏铲齿象是典型的嫩食者(browser),食物来源与现生的非洲森林象(*Loxodonta cyclotis*)相似,葛氏铲齿象下门齿的磨痕非常细密,不支持它们在粗糙的基底上进行挖掘

的行为。Wang等人^[11,12]支持Lambert和Semperebon的观点,并且发现铲齿象科的不同种属从下门齿及下颌联合部到上升支的形态都具有很大的变异,其中下颌上升支的形态差异体现出不同属种间闭合肌组(jaw-closing muscles)的形态差别。闭合肌组作为控制下颌运动的关键肌肉,不仅在咀嚼加工食物时影响到咬合方式及咬合力的大小,而且提供动物摄取食物时(例如挖掘、铲获以及切割)所需的力量,从而影响到摄食方式;而下门齿及其锚定的下颌联合部更是与食物直接接触的器官,其功能形态学更是直接决定了摄食的方式和效率。总之,力学因素很可能是破解铲齿象类摄食的功能形态学的关键所在。

近年来,工程上流行的有限元分析被引入到古生物功能形态学研究之中,特别运用于食肉动物咬合力和咬合方式方面的研究,也有用于植食动物咬合方面的研究。在长鼻类方面,Wang等人^[13]研究了同心地区原直齿象(*Protanancus*)被铲齿象取代的现象,通过简单的有限元力学模型,证明铲齿象的下门齿在结构上具有力学方面的优越性,从而在竞争中获得了优势。对三维实体进行分析,有限元计算可以达到非常细致的仿真效果,但是象类化石巨大,三维实体的数字模型难以获取,如果仅着眼于相对的力学效果而不刻意追求模型具体的数值,平面有限元分析可能是对这一问题的合理简化。该方法也曾用于研究验证霸王龙(*Tyrannosaurus rex*)在进食中的穿刺-撕咬(puncture-pull)模型^[14],以及多种反刍类的咀嚼加工食物的效率分析^[15]。本研究根据已发表的照片,建立了葛氏铲齿象和弗氏铲门齿象的平面有限元模型,比较了两者在“挖掘”和“切割”两种工况(模拟的摄食行为)下力学响应的差别,结果更加深化了前人从其他角度得出的两者摄食行为的结论,为铲齿象科形态学分化和摄食功能的内在紧密联系提供了更加深入的证据。

这里还需要补充一些铲齿象类的演化背景。象型类(*Elephantiformes*)的演化始于渐新世的基干类群古乳齿象(*Palaeomastodon*)和法尤姆象(*Phiomia*),在早中新至中中新世期间,主要演化出玛姆象科(*Mammutiidae*)、豕棱齿象科(*Choerolophodontidae*)、铲齿象科(*Amebelodontidae*)、嵌齿象科(*Gomphotheriidae*)及剑齿象科(*Stegodontidae*)等几大类群,其中,豕棱齿象科、铲齿象科、嵌齿象科又长期普遍被称为广义的嵌齿象类(*gomphotheres*)。铲齿象科是中新世象型类中多样性最高的一个类群,目前包括9个属(见讨论部分)十

余种。目前可确知最早的铲齿象类发现于肯尼亚北部图尔卡纳盆地的早中新世地层^[16]。早期的铲齿象类下门齿断面为同心层状结构^[13]，包括古门齿象、原直齿象等属，而断面为柱状结构的铲齿象属出现于~17 Ma^[16]。大致在同一时期，古门齿象、原直齿象、铲齿象等属迁移至欧亚大陆。其中铲齿象属在东亚地区特别繁盛，在中中新世早期不仅完全取代了同心层状下门齿的原直齿象属^[13]，还成为东亚地区最繁盛的长鼻类^[17]。在中中新世早期，铲齿象类进入了美洲，不仅包括铲齿象属，还包括同心层状下门齿的锯齿门齿象属(*Serbelodon*)和铲门齿象属^[18]，而后两者被认为是由原直齿象属演化而来^[12]。到中晚中新世之交，东亚地区的古气候发生了剧烈的改变，致使当地的哺乳动物群发生了根本性的更替，中中新世无比繁盛的铲齿象属在东亚彻底灭绝^[17]。然而在美洲，铲齿象属一直生存至晚中新世(~8~9 Ma，既北美新生代陆相哺乳动物地层划分(North American Land Mammal Age)^[19]的Clarendonian晚期)，铲门齿象属更是生存至晚中新世的Hemphillian期(6~7 Ma)，才趋向于灭绝^[18]。

还需要说明关于铲齿象的中文译名问题。铲齿象中最早建立的属为*Amebelodon* Barbour, 1927，其中*ame-*源自古希腊语，意为铲^[20]，*bel-*源自希腊语，意为标枪、门栓，*-odon*为希腊语，牙齿，*-belodon*意指长颌乳齿象类突在前方的门齿，因此*Amebelodon*本身的意思就是铲齿象。而第二个建立的属*Platybelodon* Borissiak, 1928，*platy-*源自希腊语，意为宽、阔，因此*Platybelodon*译为板齿象似更合理^[21]。但在Osborn和Granger^[7]深入研究*Platybelodon*的文章中，展示了一张*Platybelodon*的下颌与一把大铁铲并列的照片，给人留下了深刻的印象。因此一直将*Platybelodon*译为铲齿象，这种译法已深入人心，难以更改，故而本研究沿用^[22]。另一方面，*Amebelodon*似乎难有合适的译名(如译为板齿象则会产生更多的混乱，因为之前已有文献将*Platybelodon*译为板齿象^[21])。在《脊椎动物的进化》一书中，*Amebelodon*被译为“变齿象”^[23]，笔者几经考证，认为“变”字系对*Amebelodon*误拆解时产生的误译，因*Ameba*在希腊文中有“变”的含义，原译者将*Amebelodon*拆成*Ameb-e-lodon*，但*bel*实为一整体，不能拆解，并且“变齿象”一称尚没有被广泛接受。我们几经权衡，在本研究中将*Amebelodon*译为铲门齿象，保留了“Ame-”铲的原意，同时将原词中的“*belodon*”译为“门齿”，不与“*Platybelodon*”译为铲齿象相混。

1 材料和方法

1.1 材料

本研究材料均来源于此前发表的铲齿象类标本的侧视照片。葛氏铲齿象的照片来源于Wang等人^[17]发表的HMV 0940(图1(a))，保存于甘肃省和政古动物化石博物馆；弗氏铲门齿象照片来源于Barbour^[2]发表的正形标本UNSM 1226(图1(b))，保存于美国内布拉斯加州立大学博物馆。

1.2 闭合肌组复原和化简

铲齿象类的下颌联合部突伸在头骨的前方，在获取食物中起到了杠杆的作用，下颌联合部的长短和延伸方向使得杠杆产生了不同的效应。在讨论肌肉复原之前，需要说明，为了比较方便，一般把上下牙齿咬合的平面放置水平作为头部自然姿态，假设在这种状态下，动物的肩颈部肌肉不需要付出额外的力平衡头部，因而处于最舒适的状态。

象类闭合肌组复原参考Eales^[24]、叶捷等人^[25]、Tassy^[26]和Wang等人^[11]。在定量研究哺乳动物咬合时，咬合力的估计通常采用干头骨法(dry-skull method)^[27,28]。该方法将颞肌作为一组，将咬肌和内翼肌作为一组(简称咬肌组)，颞肌收缩力大小通过测量标本侧后视中颞弓和颅骨之间围成的面积乘以30 N/cm²得出，咬肌组力的大小通过测量标本腹侧视中颞弓和翼骨之间围成的面积乘以30 N/cm²得出。但对于象类，其颞肌特别发达，不仅应考虑其横向面积，还应考虑其纵向的展布面积，其真实的收缩力难以估计。在本研究中，由于仅考虑铲门齿象和铲齿象的相互对比，将两者颞肌和咬肌组的力大小均任意设为1 N。在铲齿象HMV 0940中我们复原了颞肌的形状(红色)，颞肌收缩力的方向近似为其止点(在下颌冠状突上)与颞肌形心的连线，该方向与水平方向夹角为56.4°，几乎与下颌上升支的方向重合(图1(c))；也复原了铲齿象HMV 0940的咬肌组形状，其收缩力的方向近似认为与咬肌前缘的方向相同，与水平方向的夹角为118.6°(图1(c))。对于铲门齿象UNSM 1226，其头骨缺失(铲门齿象属的头骨没有明确认定，事实上形态未知)，我们认为其颞肌收缩力的方向竖直向上；而咬肌组的方向与铲齿象HMV 0940的方向设为相同(图1(d))。将铲门齿象的颞肌方向设为竖直向上的原因在于，中新世晚期的象类颅骨已普遍向上隆起，使得颞肌更加强壮且收缩方向竖直，例如，铲齿

图 1 铲齿象属和铲门齿象属主要闭合肌复原及平面有限元模型. (a) 铲齿象头骨带下颌 HMV 0940, 引自 Wang 等人^[17]; (b) 铲门齿象下颌 UNSM 1226, 引自 Barbour^[2]; (c) HMV 0940 咬肌组(青色)和颞肌(粉红色)复原, 门齿尖端的“挖掘”和“切割”外载荷, 以及各载荷的动力臂和阻力臂示意; (d) UNSM 1226 咬肌和颞肌方向估计, 门齿尖端的外载荷, 以及各载荷的动力臂和阻力臂示意; (e) HMV 0940 下颌的平面有限元模型; (f) UNSM 1226 下颌的平面有限元模型, 由 Abaqus 6.14.1 生成

Figure 1 Reconstruction of the main jaw-closing muscles of *Platybelodon* HMV 0940 (a, c, e) and *Amebelodon* UNSM 1226 (b, d, f). (a, b) Original photographs, after Wang et al.^[17] (a), and courtesy of Barbour^[2] (b); (c, d) reconstruction of *m. temporalis* (pink) and *m. masseter* group (cyan) in *Platybelodon* (c), and the estimation of the directions of the two muscles in *Amebelodon* (d), as well as the external “digging” and “cutting” forces with their arms, exerted on the tip of the mandibular tusk; (e, f) planar FEA models of *Platybelodon* (e) and *Amebelodon* (f), which was generated by the Abaqus 6.14.1

象科中有一种与铲门齿象系统发育位置和时代均接近的柱门齿象属(*Konobelodon*), 头骨明显发生向上的隆起, 颞肌复原的方向也比铲齿象属更加竖直, 几乎与上升支前缘方向重合^[11]. 可以近似认为, 下颌上升支前缘延伸的方向是颞肌收缩的方向.

1.3 平面有限元模型建立

弗氏铲门齿象UNSM 1226的真实长度为2133 mm, 葛氏铲齿象HNV 0940的真实长度为1655 mm. 为了便于对比, 我们将两者的长度均归一化到2000 mm. 大小归一化后的轮廓线在AutoCAD 2018版中用样条曲线拟合, 再分解为小段直线, 下门齿和下颌骨分别生成模型. 将生成的模型导入有限元计算软件Abaqus 6.14.1版的草图中, 分别生成下门齿和下颌骨部件, 部件定义为平面壳体部件, 厚度设为50 mm; 将下门齿和下颌骨部件装配, 生成平面几何模型, 下门齿和下颌骨用绑定约束(图1(e), (f)).

门齿和骨骼为两种不同的材料, 在本研究中仅将其视为各向同性的线弹性材料(不考虑材料的失效). 骨骼材料的力学性质参考Fletcher等人^[15], 杨氏模量为10 GPa, 泊松比为0.28; 象类下门齿纯粹由齿质构成, 不含釉质, 其力学性质参考Huo等人^[29], 杨氏模量为29.5 GPa, 泊松比为0.44.

根据肌肉复原, 颞肌的受力区域设为上升支前缘的边缘, 咬肌的受力区域包裹整个下颌角. 力平均在受力区域分配, 大小和方向由上文所述(图1(e), (f)). 以上为模拟过程中肌肉施加在下颌上的主动力. 为了模拟铲齿象类在摄食时的工作状态, 我们设计了两种外力加载工况, 均为集中力: 一种称为“挖掘(digging)”的加载方式, 受力区域在下门齿前端背侧的一小段相当于磨损面的位置, 方向竖直向下; 另一种称为“切割(cutting)”的加载方式, 受力区域集中在下门齿尖端曲率最大的一小块区域, 方向水平, 朝向下颌骨支点方向.

下颌的受力过程可以视为以髁状突为支点在平面内自由转动. 当颞肌和咬肌组的主动力施加到下颌时, 下颌向上方升起, 下颊齿与上颊齿接触咬合而被约束. 为了模拟这一过程, 在加载中设计两种模式: 静力学和动力学模式. 在静力学模式下, 在髁状突的中心点P(图1(e), (f))施加一个将X(水平方向)、Y(竖直方向)及R(XY平面内的转动)3个位移均约束的边界条件, 分两步施加荷载, 第一步施加颞肌和咬肌组的主动咬合力, 达到平衡后计算P点的支座反力矩. 第二步施加外力载荷, 即“挖

掘力”或“切割力”, 从0线性增加到1 N, 输出P点反力矩随外力载荷减小的直线, 并提取出P点反力矩为0时的外力载荷. 该载荷称为在挖掘或切割工况下的平衡载荷, 为理论上下颌能向外输出的最大挖掘力或切割力.

在动力学模式下, 仅在髁状突的中心点P施加一个将X、Y两个水平位移约束的边界条件, 绕P点的转动处于自由状态. 因为下颌关节是一个屈戌关节, 可以自由转动. 在动力模式下, 采用瞬时加载方式, 同时施加颞肌和咬肌组主动力, 也同时分别施加“挖掘力”0.2 N或“切割力”0.35 N(这两个力的数值接近但略小于静力学模式下计算出铲门齿象和铲齿象模型中较小的挖掘或切割平衡载荷, 使得模型在接近满负荷的状态下运行, 但不超过能承受的限度), 模拟一个短时间, 这里设为0.01 s, 输出下颌模型的整体弹性应变能, 以及von Mises等效应力的分布. 对于后者, 分别提取下门齿以及下颌联合部在两种外力加载工况下的最大von Mises应力. 并且对于下门齿在齿槽处截面, 以及下颌联合部后端(下颌联合部最细处)的截面提取出截面上的应力分布, 比较铲门齿象和铲齿象模型von Mises应力大小. 在模型设定时, 选用mm、g、s为单位, 计算结果转化为N、J、Pa等常用单位. 关于模型设置的.inp文件(可直接加载入Abaqus 6.14.1程序)见补充材料附录1.

1.4 模型收敛性和主动力敏感度测试

本研究模型有限元网格划分采用的是平面三角形单元(element type: S3), 并尽可能细地划分单元, 弗氏铲门齿象模型的单元数为277372个、葛氏铲齿象模型的单元数为265841个. 为了验证模型的收敛性(结果不依赖于单元选取和划分), 改变原始模型的单元类型(平面三角形单元和平面四边形单元S4R)和单元数量, 在同等级边界条件和静力载荷下计算模型总应变能(表1). 测试的边界条件如下: 在P点约束X(水平方向)、Y(竖直方向)两个平动位移, 在牙齿上表面约束Y方向的平动位移; 载荷为1 N的X负方向的集中力载荷施加在模型下门齿尖端.

此外, 由于无法准确估计颞肌和咬肌组的主动咬合力的相对比例, 而是简单设为1:1. 为了估计颞肌和咬肌组主动力相对大小对结果的影响, 我们设计了一系列的主动力敏感度测试, 即在保持颞肌和咬肌组主动力总合为2 N不变的情况下, 改变颞肌和咬肌组主动力的比例, 在同等级边界条件(同模型的收敛性测试的边界条件)下, 不施加其他外力载荷, 计算模型的总应变能(表2).

表 1 模型收敛性测试

Table 1 Convergence tests depended on the element count and type

	单元类型	单元数量	应变能(10^{-9} J)	应变能相对于原始模型的百分比(%)
<i>A. fricki</i> 原始模型	三角形(S3)	277372	486.712	100.0
<i>A. fricki</i>	三角形(S3)	173444	486.97	100.1
<i>A. fricki</i>	四边形(S4R)	101722	490.948	100.9
<i>A. fricki</i>	三角形(S3)	76384	485.227	99.7
<i>A. fricki</i>	四边形(S4R)	45127	487.927	100.2
<i>A. fricki</i>	三角形(S3)	26138	485.86	99.8
<i>A. fricki</i>	四边形(S4R)	15061	491.071	100.9
<i>A. fricki</i>	三角形(S3)	17832	481.374	98.9
<i>A. fricki</i>	四边形(S4R)	9918	486.384	99.9
<i>A. fricki</i>	三角形(S3)	13843	479.235	98.5
<i>A. fricki</i>	四边形(S4R)	7936	493.162	101.3
<i>P. grangeri</i> 原始模型	三角形(S3)	265841	156.896	100.0
<i>P. grangeri</i>	三角形(S3)	151224	156.72	99.9
<i>P. grangeri</i>	四边形(S4R)	89773	157.552	100.4
<i>P. grangeri</i>	三角形(S3)	70199	155.227	98.9
<i>P. grangeri</i>	四边形(S4R)	41363	156.508	99.8
<i>P. grangeri</i>	三角形(S3)	26236	153.918	98.1
<i>P. grangeri</i>	四边形(S4R)	15258	158.14	100.8
<i>P. grangeri</i>	三角形(S3)	17849	150.954	96.2
<i>P. grangeri</i>	四边形(S4R)	10150	158.434	101.0
<i>P. grangeri</i>	三角形(S3)	10897	148.665	94.8
<i>P. grangeri</i>	四边形(S4R)	6114	159.506	101.7

2 结果

2.1 静态加载下的支点反力矩

在静态加载的情况下, 第一步对模型施加颞肌和咬肌的全部主动力, 得出髁状突部分固定点支座反力矩(reaction moment), 此即为模型保持平衡时, 支点处所能承受的最大外力矩载荷. 结果显示, 铲门齿象的支座反力矩大于铲齿象(图2, A、B两点). 其原因在于铲齿象颞肌收缩方向向后倾斜, 与咬肌水平方向的主动力相互抵消, 从而支点处所能承受的最大外力矩载荷相应减小.

2.2 支点力矩平衡时承受的最大力

静态加载的第二步是在模型的远端分别施加竖直外力载荷(挖掘力, digging)和水平外力载荷(切割力, cutting). 挖掘力和切割力由0均匀增加到0.8 N. 在支座反力矩减小至0时的外力载荷(平衡载荷)可视为模型可以保持平衡的最大外力载荷, 如外力超出此载荷, 可以

设想该动物的闭合肌组无法施加更大的力以达到平衡, 从而被迫张开口部. 在挖掘工况下, 铲齿象模型的平衡载荷为0.211955 N, 小于铲门齿象模型的平衡载荷0.263129 N(图2, C、D两点), 说明铲齿象模型所能施加的最大挖掘力要小于铲门齿象模型, 即, 在达到同样挖掘力大小时, 铲齿象需要的闭合肌组的主动力要大于铲门齿象, 因此, 铲门齿象的结构比铲齿象更适合挖掘, 但两者之间的差距不大; 在切割工况下, 铲齿象模型的平衡载荷为0.660534 N, 远大于铲门齿象模型的0.385279 N(图2, E、F两点), 说明铲齿象只需要提供较小的闭合肌组的主动力就可以输出很大的切割力, 它的结构远比铲门齿象适合切割.

2.3 动态加载模型的总应变能

弹性应变能是加载中累积在模型中的弹性势能. 对于结构而言, 弹性应变能越大, 反映出结构内部的应力应变状态越紧张, 结构就越有可能出现破坏, 较小的弹性应变能对于避免结构的损坏是有利的. 在瞬时动

表 2 主动力敏感度测试

Table 2 Sensitivity test of the active forces

	咬肌力(N)	颞肌力(N)	外力比(咬肌力: 颞肌力)	应变能(10^{-9} J)	应变能相对于原始模型的百分比(%)
<i>A. fricki</i> 原始模型	1.00	1.00	1:1	22.98	100.0
<i>A. fricki</i>	0.80	1.20	2:3	23.52	102.3
<i>A. fricki</i>	1.20	0.80	3:2	23.13	100.6
<i>A. fricki</i>	0.67	1.33	1:2	24.26	105.6
<i>A. fricki</i>	1.33	0.67	2:1	23.60	102.7
<i>A. fricki</i>	0.33	1.67	1:5	27.44	119.4
<i>A. fricki</i>	1.67	0.33	5:1	26.12	113.6
<i>A. fricki</i>	0.00	2.00	0:1	32.51	141.5
<i>A. fricki</i>	2.00	0.00	1:0	30.53	132.8
<i>P. grangeri</i> 原始模型	1.00	1.00	1:1	13.84	100.0
<i>P. grangeri</i>	0.80	1.20	2:3	12.46	90.0
<i>P. grangeri</i>	1.20	0.80	3:2	16.94	122.4
<i>P. grangeri</i>	0.67	1.33	1:2	12.50	90.3
<i>P. grangeri</i>	1.33	0.67	2:1	19.96	144.2
<i>P. grangeri</i>	0.33	1.67	1:5	15.92	115.0
<i>P. grangeri</i>	1.67	0.33	5:1	30.81	222.5
<i>P. grangeri</i>	0.00	2.00	0:1	24.12	174.2
<i>P. grangeri</i>	2.00	0.00	1:0	46.50	335.9

图 2 铲齿象和铲门齿象模型静力学加载下的响应。A、B点分别为铲门齿象和铲齿象模型在最大主动力条件下的支点P的反力矩， $A=0.4097180$ N m、 $B=0.3816810$ N m；C、D点分别为铲齿象和铲门齿象模型在挖掘工况下的平衡载荷， $C=0.211955$ N、 $D=0.263189$ N；E、F点分别为铲门齿象和铲齿象模型在切割工况下的平衡载荷， $E=0.385279$ N、 $F=0.660534$ N

Figure 2 Mechanical responses of the *Platybelodon* (red) and *Amebelodon* (blue) models under static condition, in which A and B represent the reaction moments at the point P (e, f) under full active forces (forces generated by temporalis and masseter muscles), and C and D represent the maximal external forces for maintaining the balance of the FEA models in “digging” (solid lines) and “cutting” (dash lines) modes, respectively. $A=0.4097180$ N m, $B=0.3816810$ N m, $C=0.211955$ N, $D=0.263189$ N, $E=0.385279$ N, and $F=0.660534$ N

态加载的情况下，可以看出，在挖掘工况下，铲齿象的弹性应变能大于铲门齿象(图3(a))，挖掘的工况对铲齿象是不利的；在切割工况下，铲齿象的弹性应变能明显小于铲门齿象(图3(a))，说明铲齿象的结构比较适应切割的工况。

2.4 动态加载模型的von Mises应力

应力云图(图4)直观反映出，铲齿象在挖掘工况下，其细弱的联合部出现了较大的von Mises应力(图4(a))，说明下颌联合部出现破坏的可能性较大，而在切割工况下，联合部出现的von Mises应力有较大改善，仅下门齿承受的von Mises应力较大(图4(b))，但下门齿为密质的齿质，其在对抗破坏性能上要优于相对比较疏松骨骼材料。该结果也说明铲齿象的形态特化，适应挖掘的工况。而铲门齿象无论在挖掘和切割的工况下，von Mises应力分布比较均匀(图4(c)，(d))，特别是联合部的von Mises应力较小，无论对挖掘和切割的工况，都能够应对。

结构中的最大von Mises应力反映出结构中脆弱的位置及风险程度。在门齿和联合部分别计算其最大von

图3 铲齿象和铲门齿象模型动力学加载下的响应。(a) 模型的总应变能; (b) 牙齿和联合部的最大von Mises应力; (c) “挖掘”外载荷下牙齿和联合部截面的von Mises应力分布; (d) “切割”外载荷下牙齿和联合部截面的von Mises应力分布(截面位置标在图1(e)和(f), 红线所示)

Figure 3 Mechanical responses of the *Platybelodon* and *Amebelodon* models under dynamic conditions. (a) The whole strain energy; (b) the maximal von Mises stress in the tusk and symphysis; (c), (d) the von Mises stress distributing along the cross-section of the tusk and symphysis (the positions of the sections are marked in Fig. 1(e) and (f), red lines) in the “digging” (c) and “cutting” (d) modes, respectively

Mises应力, 发现不论是在挖掘工况还是在切割工况, 铲门齿象门齿和联合部的最大von Mises应力均远小于铲齿象(图3(b)), 这说明铲齿象模型在各种条件下, 其破坏的风险均大于铲门齿象, 其整体上比铲门齿象不适合较大的外力载荷。不过在切割工况下, 不论是门齿还是下颌联合部其最大von Mises应力比挖掘工况下都有明显降低(图3(b)), 说明铲齿象更加适合于切割工况。而铲门齿象在挖掘工况和切割工况最大von Mises应力都没有明显改变(图3(b)), 支持其具有广泛的工作适应性的观点。

2.5 典型截面von Mises应力比较

在动态加载模式下, 分别在挖掘和切割两种工况, 在下门齿选取了齿槽出口截面(图1(e), (f)), 在联合部选择了联合部末端垂直于骨体的截面(图1(e), (f))进行截面von Mises应力比较。在挖掘工况下(图3(c)), 不论是门齿截面还是联合部截面, 铲齿象的von Mises应力分布都要明显高于铲门齿象的, 而且铲齿象的联合部

截面的von Mises应力分布不但比铲门齿象的联合部截面高, 甚至比自身的门齿截面还要高。门齿材料的抗破坏能力要大于骨骼材料, 可见挖掘工况对于铲齿象的形态结构非常不利。

在切割工况下(图3(d)), 虽然铲齿象的截面von Mises应力分布还是高于铲门齿象, 但比在挖掘工况下有了根本性的改善。尤其是联合部截面的von Mises应力分布与铲门齿象接近, 说明在切割工况下, 二者对抗结构破坏的能力相差无几。虽然铲齿象门齿截面的von Mises应力仍明显大于铲门齿象, 但考虑到牙齿的材料性能在破坏方面要远优于骨骼, 这方面的弱点可以忽略, 对比两种工况的截面应力分布, 可知铲齿象的下颌形态的确适应于切割工况, 而不适应于挖掘工况。

2.6 模型收敛性和主动力敏感度测试

从模型收敛性测试结果可知, 不论是弗氏铲门齿象还是葛氏铲齿象, 且不论选用三角形单元或四边形单元, 随着单元数增加, 模型的总应变能均快速收敛

(图5(a), 表1). 在我们的测试结果中, 仅一个结果超过原始模型的 $\pm 5\%$ (葛氏铲齿象, 10897个S3单元), 可见单元类型和网格划分并不影响结果的有效性. 此外, 就单元类型和网格划分而言, 弗氏铲门齿象模型的结果稳定

性要优于葛氏铲齿象模型.

从主动力敏感度测试结果可知, 改变弗氏铲门齿象颞肌和咬肌组主动力的比例, 对模型应变能的影响不大, 相对于原始模型, 应变能的最大改变绝大多数情

图4 铲齿象和铲门齿象模型动力学加载下的von Mises应力云图. (a) 铲齿象, “挖掘”模式; (b) 铲齿象, “切割”模式; (c) 铲门齿象, “挖掘”模式; (d) 铲门齿象, “切割”模式

Figure 4 von Mises stress cloud chart of the *Platybelodon* (a), (b) and *Amebelodon* (c), (d); models under “digging” (a), (c) and “cutting” (b), (d) modes, respectively

图5 铲齿象和铲门齿象模型收敛性(a)和主动力敏感度测试(b)结果

Figure 5 Results of the convergence (a) and active forces sensitivity (b) tests for the models

况在原始模型的 $\pm 20\%$ 以内(图5(b), 表2), 即使是最极端的情况(全部为颞肌力或咬肌组力), 改变也不超过 $+30\%$ 。但对于葛氏铲齿象模型, 咬肌组主动力的改变对应变能的影响比较大, 当咬肌组和颞肌主动力之比达到5:1时, 葛氏铲齿象模型应变能可以增加到原始模型的220%以上, 全部是咬肌组主动力时, 甚至达到了接近350%。因此, 我们的结果对较大的咬肌组主动力比较敏感, 说明在咬肌组主动力较大的情况下, 模型结果具有一定的不确定性; 不过, 对于颞肌力较大的情况, 例如, 咬肌组和颞肌主动力之比达到1:5时, 葛氏铲齿象模型应变能也仅增加到115%, 甚至在全部是颞肌力的情况下, 应变能改变也不超过150%(图5(b), 表2)。注意到在长鼻类中, 颞肌相对于咬肌占主导地位, 其主动力一般要大于咬肌^[25]。咬肌主动力远大于颞肌在真实情况中并不会出现, 所以我们的结果总体上是可靠的。

3 比较讨论

从平面有限元模型得出的结果来看, 铲齿象属下颌的力学性能总体上不如铲门齿象属, 主要体现在两个方面: 从外力的输出来看, 在相同的咬肌组和颞肌主动作用力的情况下, 铲齿象在髁突支座点的支座反力矩要小于铲门齿象(图2), 简单说可以认为铲齿象的力气较小; 从结构的应力分布来看, 铲齿象下颌联合部和下门齿的最大von Mises应力和沿某一截面的von Mises应力在两种工况下均要大于铲门齿象(图3(b)~(d)), 简单说可以认为铲齿象的骨骼和牙齿比较脆弱, 容易破坏。这种比较可能有一定的片面性, 例如铲门齿象下颌比较粗壮、自重较大是其缺点, 但也不能改变对两者力学性能优劣的整体判断。

铲门齿象在力学上的优势可能来源于其演化上的累积, 弗氏铲门齿象的时代是北美的早Hemphillian期, 约为6~7 Ma, 演化上已经到达了长颌乳齿象类形态最特化的级别。而葛氏铲齿象的时代早在东亚通古尔期(Tungurian)的晚期, 时代约12~13 Ma。在6~7 Ma时代, 象类的颅骨已普遍发生向上隆起的形态, 使得颞肌更加强壮且收缩方向竖直, 颞肌与咬肌的主动力不发生抵消, 从而在远端获得了更优的力学输出。此外, 下颌联合部的形态在进化中也得以优化改进, 使得工作时整体应力分布更加合理。

铲齿象的下颌并不适合挖掘, 这在我们的力学分析中得以充分证实。在输出的挖掘力矩方面, 铲齿象仅比铲门齿象略小(图2); 这一点铲齿象的劣势并不明显。

其最大的劣势在于在挖掘工况中铲齿象局部的最大应力较大(图3(b), (c)), 使得骨骼结构破坏的风险大大增加, 尤其是下颌联合部截面的应力分布远大于铲门齿象(图3(b), (c))。这与直观上铲齿象的下颌联合部比较细弱的形态是一致的。

但另一方面, 铲齿象的下颌在切割方面有突出的力学优势。在切割工况下, 铲齿象模型的平衡载荷远大于铲门齿象(图2), 达到了铲门齿象的170%, 说明铲齿象在切割工况下可以达到非常优越的外力输出, 付出很小的主动力就可以达到很好的切割力。而总弹性应变能也仅有铲门齿象的59.2%(图3(a)), 说明在此工况下铲齿象的内部的变形势能累积远小于铲门齿象。更重要的是, 在挖掘工况下非常不利的最大应力分布也大大减小(图3(b)), 尤其是下联合部截面的应力分布与铲门齿象接近(图3(d)), 说明在切割工况下, 铲齿象骨骼发生破坏的风险已大大降低。

与铲门齿象的形态相对比, 可以看出铲齿象下颌形态利于切割的原因主要在两个方面: 一是其冠状突和下颌上升支前缘强烈向后倾斜, 颞肌的收缩力方向从竖直向转向趋于水平向; 二是其下颌联合部与水平支几乎处于同一直线上, 这种结构使得铲齿象在进行切割时主压应力大致沿骨体延伸的方向传递, 最大程度减小了垂直于骨体方向的剪力和相应的弯矩, 使得骨骼内部的应力分布得以优化。

本研究分析过程采用了依据照片生成平面有限元模型的方法。该方法也经常使用于那些大型的、难以进行CT三维扫描重建的标本^[14], 或者用于快速生成大量的二维模型进行半定量的分析^[15]。该方法存在一些不足之处, 除了难以获得真实的应力之外, 该方法需要假设, 应力传递主要在矢平面之内, 而与矢平面垂直方向的应力变化是可以忽略的^[30]。由于象类的下颌骨体比较厚实, 应力在垂直矢平面的方向发生传递不能完全忽略。在我们的模型中, 上升支与水平支连接处在各种情况下, 背侧均产生了较大的von Mises应力(图4), 这在一定程度上反映出我们二维模型的不足之处, 因为在三维结构中, 水平支和上升支接合部实体比较厚, 可以分散二维模型中显示出的较高应力。在进一步的研究中, 采用三维的模型(例如三维表面模型), 或者采用垂直矢平面方向立体化的二维模型(enhanced extruded 2D FE models)^[30], 可能得到更加真实可靠的应力分布结果。此外, 为了可以直接比较, 本研究在分析中将铲齿象与铲门齿象的下颌缩放为同样的长度, 并

没有考虑尺寸效应对二维有限元模型反映真实摄食行为的影响。定性来看, 由于铲齿象下颌尺寸相对较小, 在摄食过程中相对适应于外力较小的工作条件, 这与我们的研究结论认为铲齿象的下颌并不适合挖掘这种大负荷的工作条件并不矛盾, 但深入研究尺寸效应对铲齿象及铲门齿象的摄食行为还需要采用三维模型进行进一步的分析和探讨。

还需要注意的是, 目前已报道的铲齿象类有9个属, 包括古门齿象(*Archaeobelodon*)、原直齿象(*Protanancus*)、隐门齿象(*Aphanobelodon*)、铲齿象(*Platybelodon*)、匙门齿象(*Torynobelodon*)、柱门齿象(*Konobelodon*)、锯齿门齿象(*Serbelodon*)、铲门齿象(*Amebelodon*)、宽门齿象(*Eurybelodon*)。有观点认为非洲的两个不常见的属, 原嵌齿象属(*Progomphotherium*)和非洲乳齿象属(*Afromastodon*), 也可归为铲齿象类^[16]。根据系统发育重建, 除了古门齿象和锯齿门齿象两属作为基干类群之外, 其他的铲齿象类可以分为“窄铲型”的*Amebelodontinae*和“宽铲型”的*Platybelodontinae*, 弗氏铲门齿象和葛氏铲齿象分别为两者的典型代表^[12]。这也是本研究仅选取弗氏铲门齿象和葛氏铲齿象讨论铲齿象类的下颌形态分化和力学适应问题的原因。但应该指出, 仅选取两个代表对于深入理解铲齿象类在中新世的大规模适应演化是远远不够的。事实上, 整个象类(*Elephantimorpha*)的基干类群代表法尤姆象(*Phiomia*)的下颌已经成为铲形^[31], 而弗氏铲门齿象和葛氏铲齿象只不过是这一基础上向不同的极端方向演化, 其他各属的下颌形态也各不相同, 反映出铲齿象科各类群对各种生态环境采取了不同的适应方式。但另一方面, 从长远来看, 铲齿象类的下颌增长增宽的极端演

化方式并没有取得最终的成功, 反而是从下颌变窄的嵌齿象科(*Gomphotheriidae*)中演化出了现生真象, 成功生存至今。此外, 玛姆象科、剑齿象科以及由典型嵌齿象科演化出的互棱齿象(*Anancus*)和南美嵌齿象(*South American gomphotheres*)下颌均变短, 下门齿趋于消失。象型类这种大规模向短颌方向趋同演化可能暗示了长颌及铲齿型的形态在晚新生代持续性全球巨变背景下的适应局限性。因此, 接下来的研究应该包括更全面的铲齿象类、始乳齿象以及嵌齿象(*Gomphotherium*)等类群的形态学数据, 并且要深入结合各种象类与其生态环境演化的对应关系, 从而完整解决铲齿象类, 乃至整个长颌乳齿象类适应辐射之谜。

4 结论

前人通过微磨痕分析和定性观察下门齿磨耗面形态, 得出了相对于铲门齿象, 铲齿象更加适于切割植物的嫩枝为食, 而不适于挖掘地面的结论^[9,10]。本研究通过建立铲齿象和铲门齿象的平面有限元模型, 并开展力学分析, 结果证明铲齿象的下颌形态结构虽然总体上比铲门齿象具有力学方面的劣势, 但其特化的形态可以在切割行为中获得非常优化的力学输出, 同时也能大幅降低其最大应力过大的缺点, 从而证明铲齿象的下颌形态结构向切割植物方向特化, 支持了前人的观点。相比较而言, 下门齿微磨痕反映的是铲齿象摄食行为的结果, 其形态学在力学方面的优势才是铲齿象采用切割的摄食行为的原因。本研究比前人对铲齿象的摄食行为的研究进行了更加深入的探索 and 解释。也为研究长颌象类史前广泛的适应辐射提供了新的方法学和有力的证据。

致谢 感谢美国布法罗大学曾志傑(Z. Jack Tseng)在有限元方法方面提供多方详尽的帮助, 感谢布里斯托尔大学张瀚文及一位审稿人的中肯且建设性的修改意见, 感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所邱占祥院士及德国图宾根大学George E. Konidaris关于铲齿象类词源及译名的讨论和建议, 感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所叶捷、史勤勤、孙博阳、熊武阳对本研究提出建设性的意见。

参考文献

- 1 Barbour E H. Preliminary notice of a new proboscidean *Amebelodon fricki*, gen. et sp. nov. Bull Nebr State Mus, 1927, 1: 131–134
- 2 Barbour E H. The mandible of *Amebelodon fricki*. Bull Nebr State Mus, 1929, 1: 139–146
- 3 Barbour E H. The mandibular tusks of *Amebelodon fricki*. Bull Nebr State Mus, 1929, 1: 135–138
- 4 Borissiak A A. On a new direction in the adaptive radiation of mastodons. Palaeobiologica, 1929, 2: 19–33
- 5 Osborn H F. The revival of Central Asiatic Life. Nat Hist, 1929, 29: 2–16
- 6 Osborn H F, Granger W. The Shovel-Tuskers, *Amebelodontinae*, of Central Asia. Am Mus Novit, 1931, 470: 1–12
- 7 Osborn H F, Granger W. *Platybelodon grangeri*, three growth stages, and a new serridentine from Mongolia. Am Mus Novit, 1932, 537: 1–13
- 8 Osborn H F. Proboscidea: A Monograph of the Discovery, Evolution, Migration and Extinction of the Mastodons and Elephants of the World. New

- York: the American Museum Press, 1936
- 9 Lambert W D. The feeding habits of the shovel-tusked gomphotheres: Evidence from tusk wear patterns. *Paleobiology*, 1992, 18: 132–147
- 10 Semprebon G M, Tao D, Hasjanova J, et al. An examination of the dietary habits of *Platybelodon grangeri* from the Linxia Basin of China: Evidence from dental microwear of molar teeth and tusks. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2016, 457: 109–116
- 11 Wang S Q, Shi Q Q, He W, et al. A new species of the tetralophodont amebelodontine *Konobelodon* Lambert, 1990 (Proboscidea, Mammalia) from the Late Miocene of China. *Geodiversitas*, 2016, 38: 65–97
- 12 Wang S Q, Deng T, Ye J, et al. Morphological and ecological diversity of Amebelodontidae (Proboscidea, Mammalia) revealed by a Miocene fossil accumulation of an upper-tuskless proboscidean. *J Syst Palaeontol*, 2017, 15: 601–615
- 13 Wang S Q, Deng T, Tang T, et al. Evolution of *Protanancus* (Proboscidea, Mammalia) in East Asia. *J Vertebr Paleontol*, 2015, 35: 1–13
- 14 Rayfield E J. Cranial mechanics and feeding in *Tyrannosaurus rex*. *Proc R Soc Lond B*, 2004, 271: 1451–1459
- 15 Fletcher T M, Janis C M, Rayfield E J. Finite element analysis of ungulate jaws: Can mode of digestive physiology be determined? *Palaeontol Electron*, 2010, 13: 1–15
- 16 Sanders W J, Gheerbrant E, Harris J M, et al. Proboscidea. In: Werdelin L, Sanders W J, eds. *Cenozoic Mammals of Africa*. Berkeley: University of California Press, 2010. 161–251
- 17 Wang S Q, He W, Chen S Q. Gomphotheriid mammal *Platybelodon* from the Middle Miocene of Linxia Basin, Gansu, China. *Acta Palaeontol Pol*, 2013, 58: 221–240
- 18 Lambert W D, Shoshani J. Proboscidea. In: Janis C M, Scott K M, Jacobs L L, eds. *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate like Mammals*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. 606–621
- 19 Tedford R H, Albright L, Barnosky A, et al. Mammalian biochronology of the Arikarean through Hemphillian interval (late Oligocene through early Pliocene epochs). In: Woodburne M O, ed. *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America, Biostratigraphy and Geochronology*. New York: Columbia University Press, 2004. 169–231
- 20 Konidaris G E, Roussiakis S J, Theodorou G E, et al. The Eurasian occurrence of the shovel-tusker *Konobelodon* (Mammalia, Proboscidea) as illuminated by its presence in the late Miocene of Pikermi (Greece). *J Vertebr Paleontol*, 2014, 34: 1437–1453
- 21 Guan J. The character analysis and phylogeny discussion on the shovel tusk mastodonts (in Chinese). *Mem Beijing Nat Hist Mus*, 1991, 50: 1–21 [关键: 对几种铲齿象的性状研究及系统发育的探讨. 北京自然博物馆研究报告, 1991, 50: 1–21]
- 22 Wang B Y, Qiu Z X. A new species of *Platybelodon* (Gomphotheriidae, Proboscidea, Mammalia) from early Miocene of the Danghe area, Gansu, China (in Chinese). *Vert Palasiat*, 2002, 40: 291–299 [王伴月, 邱占祥. 铲齿象—新种在甘肃省党河地区下中新统的发现. 古脊椎动物学报, 2002, 40: 291–299]
- 23 Colbert E H. *Evolution of the Vertebrates. A History of the Backboned Animals through Time* (in Chinese). 2nd ed. Beijing: Geological Publishing House, 1976 [Colbert E H. 脊椎动物的进化: 各时代脊椎动物的历史. 第二版. 北京: 地质出版社, 1976]
- 24 Eales N B. XI.—The anatomy of the head of a foetal African elephant, *Elephas africanus* (*Loxodonta africana*). *Trans R Soc Edinb*, 1926, 54: 491–551
- 25 Ye J, Wu W Y, Jia H. Reconstruction of the jaw-closing muscles of *Platybelodon tongxinensis* (Amebelodontidae, Proboscidea) and discussion of cranial evolution from long-jawed mastodont to short-jawed elephantid (in Chinese). *Vert Palasiat*, 1990, 28: 284–295 [叶捷, 吴文裕, 贾航. 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. 古脊椎动物学报, 1990, 28: 284–295]
- 26 Tassy P. L'anatomie crano-mandibulaire de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (Proboscidea, Mammalia): Données issues du gisement d'En Pélouan (Miocène moyen du Gers, France). *Geodiversitas*, 2013, 35: 377–445
- 27 Thomson J J. Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. *Can J Zool*, 1990, 69: 2326–2333
- 28 Wroe S, McHenry C, Thomson J. Bite club: Comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa. *Proc R Soc Lond B*, 2005, 272: 619–625
- 29 Huo B, Zheng Q S, Zhang Q, et al. Effect of dentin tubules to the mechanical properties of dentin. Part II: Experimental study. *Acta Mech Sin*, 2000, 16: 75–82
- 30 Morales-García N M, Thomas D B, Jennifer J H, et al. The use of extruded finite-element models as a novel alternative to tomography-based models: A case study using early mammal jaws. *J R Soc Interface*, 2019, 16: 20190674
- 31 Andrews C W. *A Descriptive Catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayûm, Egypt*. London: British Museum (Natural History), 1906

补充材料

附录1 本研究使用的有限元模型文件(.inp文件, 可直接加载入Abaqus 6.14.1程序)

本文以上补充材料见网络版csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “铲齿象类(amebelodontids)摄食行为相关的下颌形态学分化及力学适应”

Mandibular functional morphology diverse and mechanical adaptations of amebelodontids in relation to their feeding behaviors

Shiqi Wang^{1,2*} & Ji Zhang³

¹ Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;

² Center for Excellence in Life and Paleoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;

³ School of Civil and Hydraulic Engineering, Huazhong University of Science and Technology, Wuhan 430074, China

* Corresponding author, E-mail: wangshiqi@ivpp.ac.cn

Amebelodontids were a group of fossil proboscideans characterized by highly derived, shovel-like mandibles. For a long time, their mandibular functional morphology remained an interesting issue. In an early view, all amebelodontids were thought to have lived near inland waters, and scooped up aquatic plants using their shovel-like lower incisors (mandibular tusks). Recent studies mainly based on dental microwear, however, revealed apparent partition of feeding ecology during the evolution of this group. One direction was represented by *Amebelodon* and allies, which displayed rather flexible feeding behaviors; while *Platybelodon* and its immediate relatives took a different evolutionary direction—Its mandible and mandibular tusks were specialized for cutting vegetations. Mechanical factors are of obvious importance in feeding behaviors. However, biomechanical studies have rarely been applied for understanding fossil proboscidean paleobiology. In the present work, we constructed planar 2D models to undertake finite elements analysis (FEA) of *Amebelodon* and *Platybelodon* mandibles, respectively. The *Amebelodon* 2D model was generated based on the lateral photo of the type mandible of *Amebelodon fricki*, from the Early Hemphillian of the North America (~6–7 Ma); whereas the *Platybelodon* 2D model was generated following the lateral photo of *Platybelodon grangeri* mandible from the Linxia Basin of northern China (~12–13 Ma). The masseter and temporalis forces were exerted on the two models as the active forces. The direction of the two active forces was reconstructed based on each morphology of the posterior and anterior borders of the mandibular ramus, where the masseter and temporalis muscles were attached. The two forces were set as being the same magnitude, due to the lacking of experimental data. Two working conditions, “digging” (vertical external loads on the tusk tip) and “cutting” (horizontal external loads on the tusk tip), were undertaken to investigate their mechanical responses. The results indicate that *Amebelodon* mandible model (AMM) is generally more mechanically advantageous than the *Platybelodon* model (PMM): under the same active forces, AMM shows greater capability to withstand a larger external moment; and under the same external loads, the maximal von Mises equivalent stresses of AMM in two conditions are usually smaller than those of PMM. *Amebelodon* probably acquired these advantages in being of a more derived evolutionary grade than *Platybelodon*. Furthermore, in “digging” and “cutting” modes, the mechanical responses of AMM display insignificant differences, which supports the flexible feeding behaviors in *Amebelodon*; whereas, the mechanical responses of PMM exhibit several special advantages in the “cutting” mode. Firstly, under the same active forces, the exporting of “cutting” force at the tip of the mandibular tusks in PMM is remarkably higher than that in AMM. Secondly, in the “cutting” mode, under the same external loads, the whole strain energy of PMM is smaller than that of AMM. Thirdly, in the “cutting” mode, the maximal von Mises equivalent stresses of PMM are significantly reduced compared to the “digging” mode, which are close to the von Mises equivalent stresses of AMM in the same conditions. These results support the specialized feeding behavior of *Platybelodon*, cutting vegetation using its extraordinary mandible. Additional convergence tests depended on the element count and sensitivity tests for the active forces were also performed to make sure the stability and validity of the 2D models. This study provides the direct evidence of disparity in functional morphology among amebelodontids in relation to their feeding behaviors. However, further optimized models (e.g., 3D models, more precise reconstruction of active forces) should be applied for accomplishing more rigorous studies to reveal the co-evolution and adaptive radiation of feeding behaviors and ecomorphology of various fossil longitrostrine proboscideans.

proboscidean, *Amebelodon*, *Platybelodon*, feeding behaviors, functional morphology, finite elements approach

doi: [10.1360/TB-2020-0673](https://doi.org/10.1360/TB-2020-0673)