

DOI: 10.16359/j.cnki.cn11-1963/q.2015.0054

泥河湾山神庙嘴化石点直隶狼埋藏学研究

陈曦^{1,2}, 同号文¹

1. 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044;
2. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 长期以来, 泥河湾盆地的脊椎动物化石研究聚焦于类群演化和生物地层, 缺乏对化石埋藏过程和居群生态的专门研究。近年来, 山神庙嘴化石点的正规发掘及丰富的化石发现为引入化石埋藏学方法探讨上述问题提供了可能。本文对山神庙嘴化石点直隶狼化石的骨骼部位组成、居群死亡年龄和生物成层过程进行了研究。骨骼部位组成的分析显示直隶狼的不同骨骼部位存在明显的差异保存, 但在居群层面可能仍具有相当的可信度。本文借鉴现生灰狼中常用的牙齿磨损法、犬齿髓腔闭合率法对山神庙嘴直隶狼的死亡年龄进行了判断。直隶狼的死亡年龄以老年为主, 死亡方式为衰老、疾病导致的磨耗型死亡, 可能对应了较小的生态压力。直隶狼的埋藏方式为快速的原地埋藏, 在被埋藏前受到其他食肉动物和湖滨水流的改造。

关键词: 直隶狼, 埋藏学, 泥河湾, 山神庙嘴, 早更新世

中图分类号: Q915.86 ; 文献标识码: A ; 文章编号: 1000-3193(2015)04-0553-12

Taphonomy of the *Canis chihliensis* Fossil Assemblage from the Shanshenmiaozi Site, Nihewan Basin

CHEN Xi^{1,2}, TONG Haowen¹

1. Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Science, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Science, Beijing 100044;
2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: For a long time, research about Nihewan Basin vertebrate fossils has focused on the evolution of major taxa and biostratigraphy; in contrast, the study of burial process and population ecology of these fossils is almost absent. Recently, scientific excavation of the Shanshenmiaozi locality provided an opportunity to undertake a taphonomy study in the Nihewan Basin. At this locality, numerous fossils have been recovered and the composition of Shanshenmiaozi (SSMZ) fauna coincides with classical Nihewan fauna belonging to the early Pleistocene. Here we present taphonomic research including statistics of skeletal elements, age

收稿日期: 2014-06-19 ; 定稿日期: 2014-08-18

基金项目: 本项研究得到中国科学院重点部署项目 (KZZD-EW-15) 和国土资源部公益性行业科研专项 (201211005-3) 资助。

作者简介: 陈曦 (1986-), 男, 博士研究生, 主要从事第四纪哺乳动物研究。E-mail: chenxy1158@163.com

Citation: Chen X, TONG HW. Taphonomy of the *Canis chihliensis* Fossil Assemblage from the Shanshenmiaozi site, Nihewan Basin[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2015, 34(4):553-564

profiles and biostratigraphy processes of *Canis chihliensis*. This work shows that different skeletal elements have inconsistent preservation considering palaeoenvironmental contexts and spatial distribution of the bones. The age of these canids is estimated by two methods: tooth wear and pulp cavity measurements. Both of these approaches support an older dominant population, with a death age profile corresponding to attritional mortality. Some pathological phenomena have also been observed suggesting death by senility and disease. There is also information about the relationship of injured and weak individuals in this sample of *Canis chihliensis*. Based on analysis of spatial distribution, skeleton articulation, bone weathering and water modification, the accumulation of the Shanshenmiaozui canids can be classified as a type of rapid autochthonous distribution with some modification by lake indicators.

Key words: *Canis chihliensis*; Taphonomy; Shanshenmiaozui; Nihewan; Early Pleistocene

1 引言

泥河湾盆地是研究我国北方第四纪古生物和古人类演化的热点地区,其中哺乳动物化石研究的历史最为悠久,有着十分丰富的科学内涵。1930年,德日进和皮孚陀发表了《中国泥河湾的哺乳动物化石》一书,记述了包括10个新种在内的42种哺乳动物化石^[1]。此后,自1970年代以来又陆续发现了一系列的脊椎动物化石,构成了从上新世至全新世的生物演化序列^[2]。

泥河湾盆地出土的脊椎动物化石在一些重要动物类群的演化和生物地层对比方面起到了重要作用。但在泥河湾盆地以往的化石发掘工作中对化石产出状况及遗址的空间信息重视不够;对于这些化石的埋藏过程也没有进行深入探讨;因此前人只能根据化石群的种属构成对其古生态和古环境作粗略的推断。基于上述原因,引入埋藏学方法对化石组合和遗址信息进行全面分析研究就显得很有必要。近年来,山神庙嘴化石点(以下简称SSMZ)的正规发掘为解决这一问题提供了契机。直隶狼(*Canis chihliensis*)是山神庙嘴动物群中最为丰富的类群之一。本研究将从直隶狼化石的骨骼部位组成、居群死亡年龄、生物成层过程等方面展开,分析直隶狼化石的差异保存、死亡方式和埋藏类型,从而提取与遗址形成有关的古环境信息以及推断直隶狼的居群生态特点。

SSMZ位于河北省阳原县,位于黄土高原与华北平原的过渡地带;西与小长梁遗址隔沟相望,东邻山神庙嘴石器遗址,北距马圈沟遗址约800m(图1)。2006-2011年,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所按照考古探方法先后4次对该化石点进行了发掘,共布置1m见方的探方81个;发掘获得包括兔科(*Leporidae* gen. et sp. indet.)、鼠兔(*Ochotona* sp.)、直隶狼(*Canis chihliensis*)、猫科(*Felidae* gen. et sp. indet.)、硕鬣狗(*Pachycrocuta* sp.)、草原猛犸象(*Mammuthus trogontherii*)、泥河湾披毛犀(*Coelodonta antiquitatis nihowanensis*)、裴氏板齿犀(*Elasmotherium peii*)、长鼻三趾马(*Probosciparion* sp.)、三门马(*Equus sanmeniensis*)、猪(*Sus* sp.)、真枝角鹿(*Eucladoceros* sp.)、转角羚羊(*Spirocerus* sp.)、中国羚羊(*Gazella sinensis*)以及古中华野牛(*Bison*

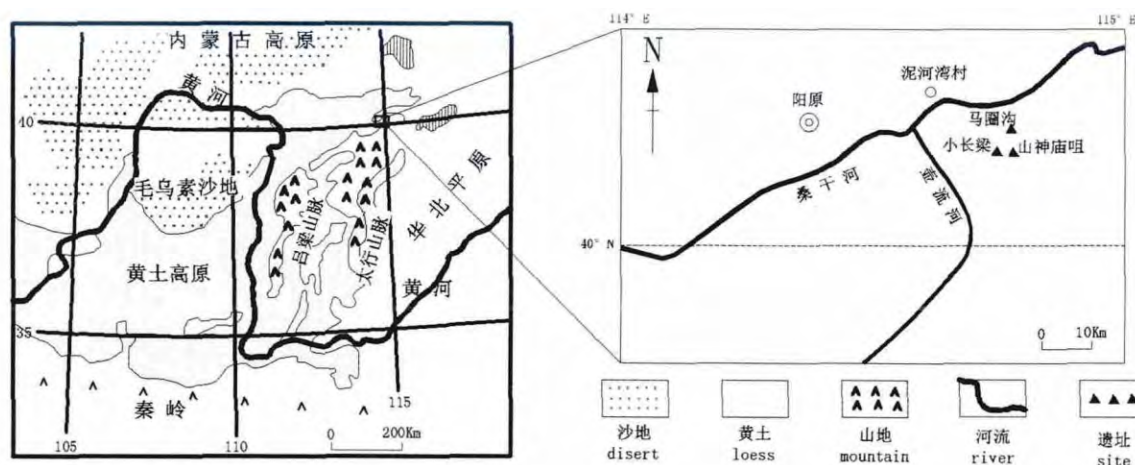


图 1 山神庙嘴地理位置图

Fig.1 Geographic location of the Shanshenmiaozui site

palaeosinensis) 等在内的丰富化石^[5]。该化石群的组合面貌与经典泥河湾动物群相似,出土地层较邻近的小长梁遗址文化层稍高。结合经典泥河湾动物群的生物地层年龄^[6]和小长梁遗址的古地磁年龄^[7],推断山神庙嘴化石群约为 1.36 Ma BP。

2 材料与方法

本研究的材料是 SSMZ 历年出土的直隶狼化石 216 件。在野外工作中,发掘者对所有可鉴定标本及大于 5cm 的碎骨进行编号,并记录其空间坐标和层位信息。部分难以现场提取的标本被打入石膏包,后通过实验室修理得到。直隶狼是犬属动物中的一个绝灭旁支^[3],其头骨、牙齿的测量数据与现生灰狼 (*Canis lupus*) 接近,头后骨骼较现生灰狼小^[4]。标本的分类鉴定工作主要由中科院古脊椎所同号文等人完成^[4]。

标本的量化分析采用了如下指标:可鉴定标本数 (NISP: number of identified specimens), 最小骨骼部位数 (MNE: minimum numbers of elements)^[9], 最小骨骼单元数 (MAU: minimum animal unit)^[9], 最小骨骼单元数的百分比 (MAU%)^[9] 和最小个体数 (MNI: minimum number of individuals)^[10, 11]。统计方法参照 Lyman^[8, 12], Klein^[13] 及张乐^[14]。

鉴定直隶狼年龄的方法包括牙齿磨耗法和犬齿髓腔闭合率法。牙齿磨耗法参照 Gipson^[15], 即通过对门齿、犬齿、裂齿 (P4/m1) 的齿尖磨蚀形态和磨耗深度来判断年龄 (图 2)。犬齿髓腔闭合率法参照 Landon^[16]、Binder and Van Valkenburgh^[17], 并稍作改进:先用中科院古脊椎所 450 ICT 对下犬齿进行断层扫描,然后在 VG studio 2.0 软件中沿槽槽上缘测量犬齿和犬齿髓腔的近中-远中径 (diameter in mesial-distal direction)。最后将数据代入 Landon 提出的公式^[16],推算出髓腔的闭合率和动物的死亡年龄。

骨骼生物成层 (Biostratinomy) 过程的研究包括了标本的空间分布、骨骼关联 (articulation)、风化作用 (weathering)、水流改造等方面,主要方法是将遗址空间信息

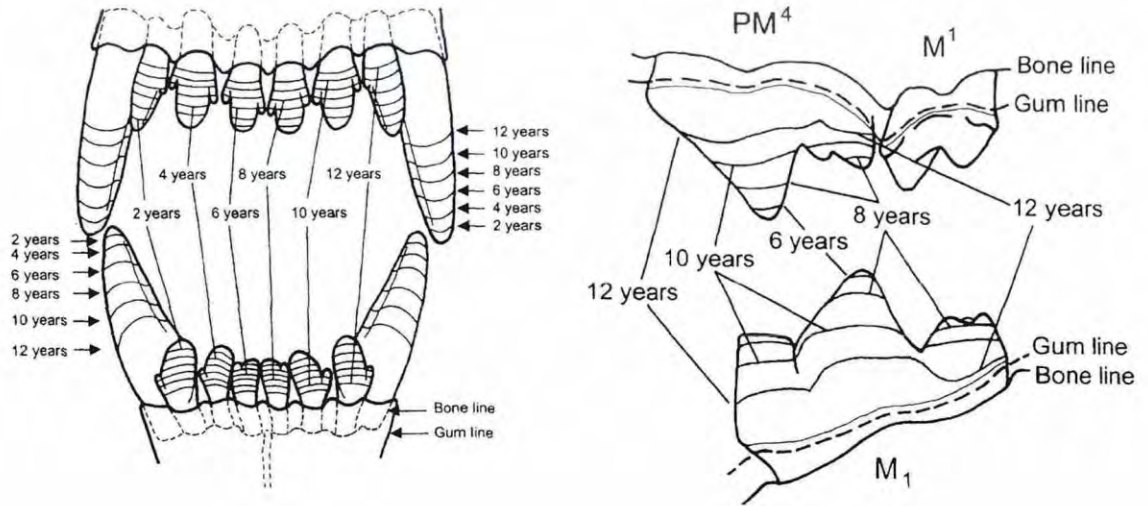


图2 灰狼牙齿(门齿、犬齿、裂齿)磨损示意图(参照 Gipson^[15])
 Fig.2 Progressive wear on wolf teeth (incisors, canines and carnassials)

和标本保存状况与实验埋藏学的有关结论作对比^[18-25]。

3 骨骼部位组成研究

骨骼部位组成研究主要是通过相关量化指标来衡量标本的完整度以及各个骨骼部位的相对丰度。

首先是标本的完整度，我们参照 Pičuljan^[26] 的方法将直隶狼标本按其相对于完整骨骼部位的比例分别归入 6 个等级(10%、25%、50%、75%、90%、100%)^[26]，结果有 67% 的标本的完整度为 100%，只有 12% 的标本的完整度低于 50% (图 3)。

然后我们对骨骼单元的 NISP、MNE、MAU 和 MAU% 等指标进行了量化(表 1)。

直隶狼化石的 NISP 总计为 216；具体到骨骼部位以四肢足部的标本最多，次为中轴部分的头骨、下颌、脊椎，其余骨骼部位的标本数则明显较少(图 4)。MNE 为根据解剖部位计算出的某一类群的特定骨骼部位的数量^[9]，即化石标本可代表的完整骨骼的数量。直隶狼的 MNE 总计为 201，略少于 NISP，NISP 与 MNE 的比值为 1.07；除下颌

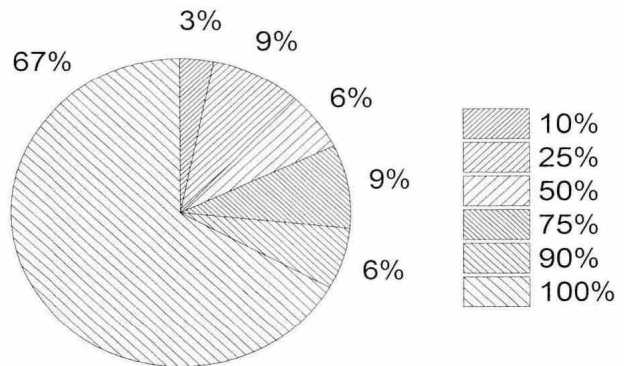


图3 直隶狼标本的完整率
 Fig.3 Completeness of the specimens of *Canis chihliensis*

表 1 SSMZ 直隶狼化石标本量化单元的统计

Tab.1 Statistics on the quantitative units of *Canis chihliensis* from Shanshenmiaozui

骨骼部位	NISP	MNE	MAU	MAU%	骨架中应有骨骼部位数
颅骨	6	5	5.00	0.63	1
下颌骨	18	8	8.00	1.00	1
胸椎	6	6	0.43	0.05	14
腰椎	7	7	1.00	0.13	7
荐骨	1	1	1.00	0.13	1
尾椎	13	13	0.57	0.07	23
肋骨	9	9	0.32	0.04	28
肩胛骨	2	2	1.00	0.13	2
肱骨	4	3	1.50	0.19	2
尺骨	7	6	3.00	0.38	2
桡骨	5	4	2.00	0.25	2
腕骨	21	21	1.50	0.19	14
掌骨	14	14	1.40	0.18	10
指骨	23	23	0.82	0.10	28
盆骨	1	1	1.00	0.13	1
股骨	3	2	1.00	0.13	2
胫骨	2	2	1.00	0.13	2
腓骨	1	1	0.50	0.06	2
跗骨	14	14	1.00	0.13	14
跖骨	10	10	1.00	0.13	10
趾骨	19	19	0.79	0.10	24
籽骨	30	30	0.79	0.10	38
总计	216	201			

骨部分因单个牙齿较多而导致偏差较大外，其余骨骼部位的 MNE 与 NISP 均接近或相等。

MAU 和 MAU% 因消除了骨架中不同骨骼部位数量差异的影响，可视为直接反映骨骼部位丰度的指标；前者为 MNE 除以该骨骼部位在动物骨架中的应有数后得到的值；后者是将 MAU 进行百分化处理后的值，即以 MAU 最高者为 100%，其余各骨骼部位依次类推^[9]。MAU% 的分布显示 SSMZ 直隶狼骨骼以头骨和下颌最为丰富，四肢骨骼次之，再次为脊椎、肋骨，缺失的部位有胸骨、颈椎等（图 5）。通过比较不同骨骼部位的丰度，并区分左右和个体发育阶段，发现下颌骨代表了 8 个个体数，是所有骨骼部位中最多的，所以直隶狼的 MNI 为 8。如以现生家犬骨骼部位数的最大值 236^[27] 来代表直隶狼的骨骼部位数，则 SSMZ 直隶狼化石居群应拥有 1888 个骨骼部位。但我们实际获得的骨骼部位数仅为 201，相当于应有数量的 10.6%，两者相差悬殊。又由于直隶狼下颌可以代表 8 个个体，而头后骨骼仅可代表 3 个个体，所以，这种偏差又主要体现在头部骨骼和头后骨骼的差异保存上。

概言之，SSMZ 直隶狼化石标本保存较完整，但不同骨骼部位的丰度迥异，采集群

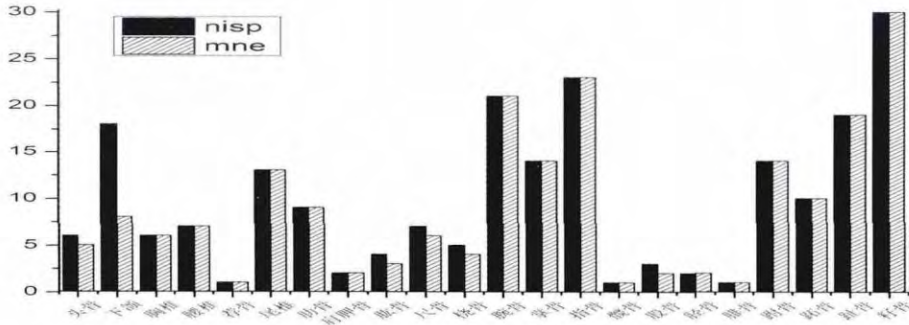


图 4 SSMZ 直隶狼标本 NISP 与 MNE 对比

Fig.4 Comparison between the NISP and MNE of *Canis chihliensis* from Shanshenmiaozui

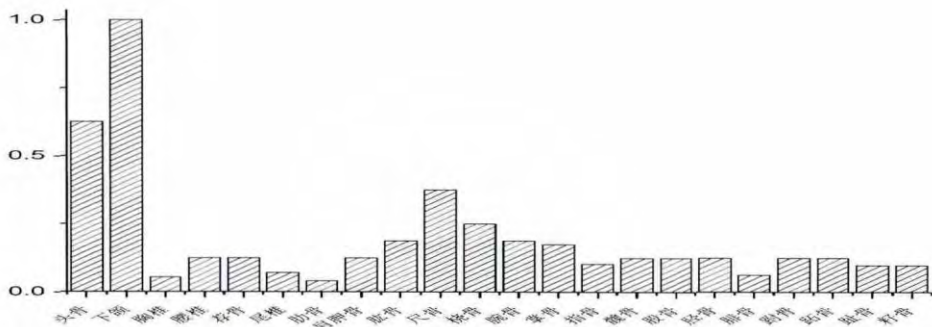


图 5 SSMZ 直隶狼标本 MAU% 的分布

Fig.5 Distribution of the MAU% of *Canis chihliensis* from Shanshenmiaozui

(Collectiocoenose) 与死亡群 (Thanatocoenose) 之间存在着一定的偏差。这种偏差部分可能产生自化石采集的不完备,但考虑到标本在遗址空间内的分布较为集中(见 5.1 节),所以推测直隶狼骨骼的差异保存更主要地体现了动物在死亡之后到埋藏之前所受的改造。

4 居群死亡年龄研究

鉴于直隶狼与现生灰狼在系统发育^[3]和形态特征^[4]上较为接近,这里我们借鉴现生灰狼年龄鉴定中的两种常用方法:牙齿磨损法和犬齿髓腔闭合率法^[16]来判断直隶狼的年龄。SSMZ 直隶狼化石中可鉴定牙齿磨损年龄的标本(头骨、下颌以及单个牙齿)有 16 件,其中 8 件亦可进行犬齿髓腔年龄鉴定。为检验鉴定结果的可靠性,我们将两种方法得出的年龄数据作了对比(表 2,图 6)。结果显示,在牙齿磨损年龄小于 7 岁的三个标本中,有一件标本(V17755.4)的犬齿髓腔年龄稍偏离磨损年龄的区间。犬齿髓腔闭合率无法进一步区分大于 7 岁个体的年龄^[16],而 5 件犬齿髓腔年龄大于 7 岁的标本也与其磨损年龄相吻合。上述对比表明,将鉴定现生灰狼年龄的方法应用于直隶狼是可行的,这两种犬属动物可能拥有较为相似的个体发育规律。

我们基于 MNI 对 SSMZ 直隶狼居群进行了年龄结构的划分。由于 MNI 的值较小($n=8$),

表 2 SSMZ 直隶狼标本的年龄分布
Tab.2 Age profile of *Canis chihliensis* from Shanshenmiaozui

标本号	解剖部位	定向	磨损年龄 (岁)	犬齿髓腔闭合率 (%)	犬齿髓腔年龄 (岁)	个体发育阶段 ¹
V17755.1	头骨	无	3-5			
V17755.2	头骨	无	6-8			
V17755.7	头骨	无	8-10			
V18333-1	头骨	无	6-8			
V17755.3	下颌骨	左	3-4	70.67	3.52	老年
V17755.5	下颌骨	左	5-7			
V17755.11	下颌骨	左	8-10	91.19	>7	
V18333-2-1	下颌骨	左	6-8	90.84	>7	
V17755.4	下颌骨	右	3-4	67.54	2.97	青壮年
V17755.6	下颌骨	右	1-3			青壮年
V17755.10	下颌骨	右	5-7			老年
V17755.12	下颌骨	右	8-10	89.05	>7	老年
V18333-2-2	下颌骨	右	6-8	91.76	>7	老年
v17755.14	下犬齿	左	4-6	75.02	4.58	青壮年
V17755.16	下犬齿	左	6-8	82.17	>7	
V17755.21	下m1	左	6-8			老年

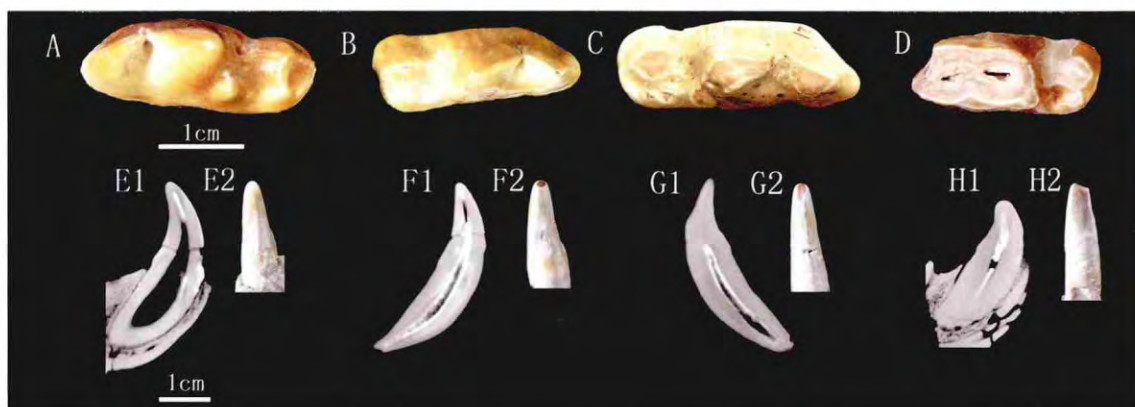


图 6 SSMZ 直隶狼牙齿磨损与牙髓腔闭合程度

Fig.6 Progressive wear and pulp closure of *Canis chihliensis* teeth from Shanshenmiaozui

A. V17755.6; B. V17755.3; C. V17755.21; D. V17755.12; E. V17755.3; F. V17755.14; G. V17755.16; H. V17755.11; A-D: 下m1的磨损程度; E1-H1: CT影像显示的下犬齿的髓腔闭合程度; E2-H2: 下犬齿的磨损程度

故仅将其粗分为幼年、青壮年、老年三个阶段。根据现生灰狼的资料，幼崽会在 6 个月左右完成乳齿的替换^[28]，10 个月达到性成熟^[29]，而长骨骨骺在 12-14 个月时完全愈合^[30]，因此我们将 1 岁作为幼年与成年分界的分界。尽管灰狼在 5 岁时才达到发育的顶峰^[31]，但根据北美和前苏联的生态资料，大于 5 岁的个体在居群中所占的比例通常都小于 20%^[32, 33]。以之为参照，我们将 5 岁作为直隶狼成年与老年的界线。从而，我们得出直隶狼的死亡年龄分布以老年个体居多，数量为 5，青壮年个体次之，数量为 3，幼年个体缺失。关于直

隶狼的幼年个体，我们推测它们可能如现生灰狼的幼崽一般，因缺乏独立生存的能力而只在狼穴的周围活动^[28]，并导致它们的死亡地点与成年个体完全不同。

Caughley 曾提出自然界中哺乳动物的两种死亡年龄分布曲线：‘U’型代表了最为常见的磨耗型死亡（Attritional mortality），特点是幼年和老年个体居多，成年个体较少；‘L’型代表了灾难型死亡（Catastrophic mortality），其年龄结构与生活居群相同，死亡个体数量从幼年向老年递减^[34]。SSMZ 直隶狼化石居群的死亡年龄结构显然不同于‘L’形曲线，考虑到幼年个体可能拥有的独特埋藏史，则 SSMZ 直隶狼化石居群应与‘U’形死亡曲线吻合，属于磨耗型死亡。

5 化石的生物成层过程

生物成层过程是指生物体在死亡之后到埋藏之前所经历的一系列变化，对这一过程的研究有助于推测化石暴露的相对时长和产生的信息损失。

5.1 空间分布

SSMZ 直隶狼标本在空间分布上颇具规律。平面上，多数标本分布于发掘区域的中部；剖面上，多数标本出土于厚约 60 cm 的黄色黏土质粉砂中，少量分布于下方的纹层状灰色粉砂质黏土中（图 7）。直隶狼的头部骨骼在发掘区中部呈零散的条带状分布，而头后骨骼多数出自三个骨骼关节在一起的石膏包中：1 号石膏包包括了一对近乎完整的前肢骨骼；2 号石膏包包括了较完整的腰椎、荐骨、尾椎以及后肢部分的骨骼；3 号石膏包包括了部分胸椎、肋骨、肩胛骨、近乎完整的左前肢以及部分右侧前肢骨骼（图 8）。零散分布的骨骼中有的明显属于同一个体，其中相距最远者如同一个体的左右两侧下颌（V17755.3 和 V17755.4），它们在水平方向相距 184cm，埋深相差 23cm（图 8）。上述分析显示这些直隶狼的骨骼在空间分布上有较强的相关性，可能形成于一次埋藏事件中。

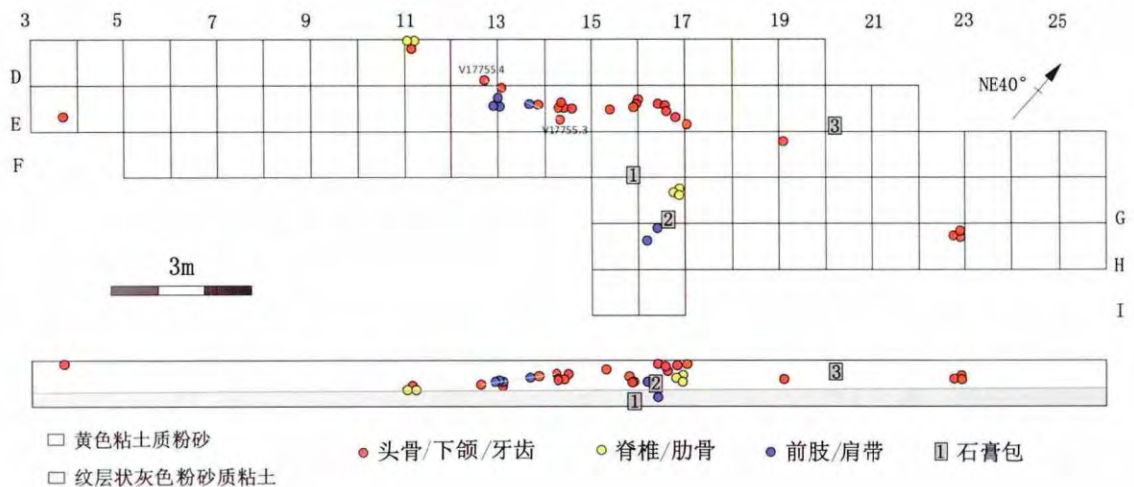


图 7 SSMZ 直隶狼化石的平面分布图（上）和剖面分布图（下）

Fig.7 Distribution of *Canis chihliensis* from Shanshenmiaozui (plan and profile views)

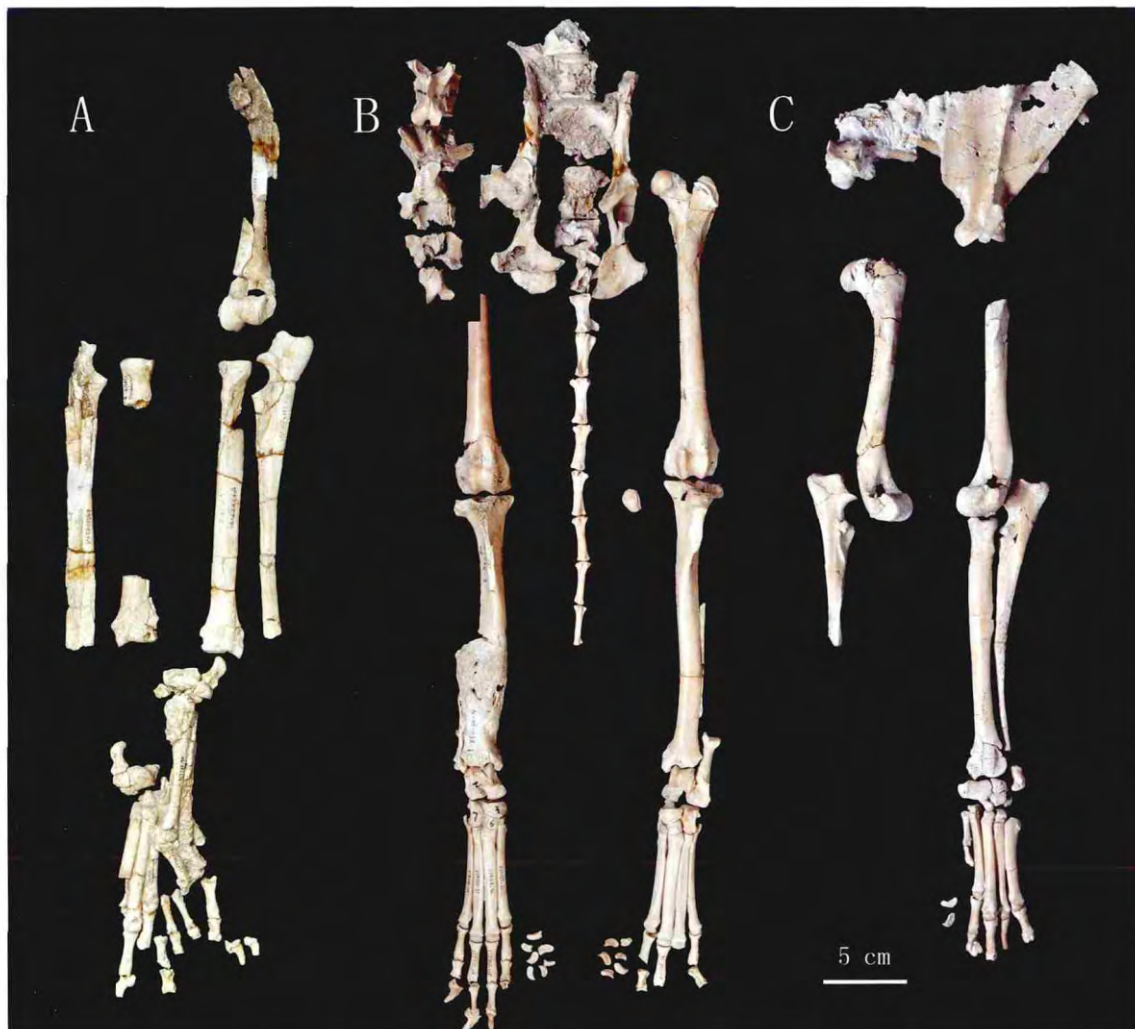


图 8 仍然关联着的直隶狼化石

Fig.8 Articulated specimens of *Canis chihliensis* from Shanshenmiaozui

A. 1号石膏包；B. 2号石膏包；C. 3号石膏包

5.2 骨骼关联

SSMZ 直隶狼的 216 件骨骼标本中（单个牙齿排除在外）有 184 件是关节在一起的，占总数的 85.19%。关节在一起的标本多为肢骨，共 145 件，占 78.80%，其次为脊椎和肋骨，计 36 件，占 19.57%。而完全解体的 32 件标本中有 24 件从属于颅骨或下颌骨，占 75%。

Toots 和 Hill 曾分别总结了哺乳动物骨骼分解的一般次序^[18, 19]，大体上是头骨和四肢首先从躯体上脱落，之后是四肢骨各部分的解体，最后为脊椎之间的分离。直隶狼关节在一起的标本中不仅包括了一些较难分解的不动关节，如椎间连接、椎肋关节，也有不少的相对易于分解的活动关节，如肩关节、腕关节、指关节等。而解体的骨骼则多属于活动范围较大关节，如自颞下颌关节、寰枕关节处脱落的头骨、下颌骨等。由此可见，SSMZ 的直隶狼是在死亡后骨架解体之初即被埋藏的。

5.3 风化作用

Behrensmeyer 将骨骼的风化按照从完好到通体酥裂分为 6 个等级 (0-5)^[20]。SSMZ 直隶狼标本的表面未发现任何风化所致的开裂或剥落, 均属 0 级风化。极为一致的风化程度表明这些标本具有相似的埋藏史。根据 Behrensmeyer 在非洲的观察, 骨骼处于 0 级风化的动物尸体的暴露时长不会超过 1 年^[20]; 而 Andrew 在威尔士 Rhulen 地区则观察到一些处于潮湿、避光环境中的动物尸体, 其保持 0 级风化的时长接近 10 年^[21]。风化的速率被证明主要受制于温湿变化的和紫外线照射的强度^[20, 22]。所以, 这些直隶狼死亡后的暴露时长与所处的小环境关系密切, 最有可能在死后不久有机体尚未腐烂殆尽时已被快速埋藏。另外, 牙齿的风化异于骨骼, 在干燥的环境中易于破裂^[18, 20]; SSMZ 直隶狼保存完好的牙齿似乎提示有相对湿润的保存环境。水流改造

骨骼作为沉积颗粒的性质主要取决于密度、体积和形状^[23-25]。Voorhies 通过水槽实验得出的三个水流分选组 (Group 漂浮搬运组、Group 居中搬运组、Group 滞后沉积组) 是衡量骨骼被水流搬运的难易程度的重要指标^[23]。SSMZ 化石层的沉积物主要是湖滨相的黄色黏土质粉砂, 化石标本表面较为光洁, 未发现明显磨蚀痕迹, 可判断化石未曾受到强水流的搬运。直隶狼的骨骼多数关联在一起, 增大了重量和体积, 相对于零散的骨骼而言会更难于搬运。在解体了的骨骼中, 滞后沉积的 Group 如头骨、下颌等占 70.83%, 属于 Group 的肋骨、脊椎等仅占 8.33%, 缺少最先被漂浮搬运的荐骨、胸骨。综上, SSMZ 直隶狼的骨骼呈现出滞后沉积的特征, 可能受到过弱水动力的改造, 损失了部分易于搬运的骨骼。

总的看来, SSMZ 直隶狼化石标本在空间上呈较强相关性, 骨骼关联程度较高, 几乎未经风化, 在被埋藏之前经历了湖滨水流的有限改造。

6 讨论与结语

6.1 埋藏类型和埋藏环境

化石埋藏的类型一般可分为原地埋藏、异地埋藏和混合埋藏。SSMZ 直隶狼化石表面极为一致的风化程度提示它们经历了相似的埋藏过程; 标本保存完整, 表面几乎未见磨蚀痕迹以及在空间分布上的相关性支持其为原地埋藏; 骨骼表面几无风化且多数骨骼关节在一起表明该遗址形成于快速的沉积过程。

泥河湾层一般被认为是河湖相的沉积^[35], 但不同地点的沉积环境差异较大; 动物化石的埋藏学研究对推断沉积环境起到了重要作用。譬如, 高福清在泥河湾层中发现的保存完好的鬣狗粪化石证明在湖滨相黄色粉砂中存在有陆相沉积^[36]。Peterson 等在对小长梁遗址化石表面改造痕迹进行统计后认为该遗址整体是水流搬运形成的^[37]。SSMZ 的直隶狼化石呈现出原地埋藏和滞后沉积的特点, 我们推测这些直隶狼可能死亡于泥河湾古湖的湖滨, 并受到湖水涨落的改造。

6.2 保存偏差及产生原因

一般而言，动物由生活群向采集群的转变是一个不断累积信息损失和产生偏差的过程。骨骼量化单元的分析显示 SSMZ 直隶狼不同骨骼部位的保存几率差异明显，尤其是头部骨骼较之于头后骨骼明显丰度更高。但由于化石为原地埋藏，且在空间分布上较为集中，所以，这种偏差很可能并未体现在化石居群的个体组成上。泥河湾盆地作为东亚早更新世人类演化的中心之一，古人类的活动备受关注。但在 SSMZ 的直隶狼标本上，未发现人类的切割、砍砸痕迹，遗址中未见伴生的石器，因此基本可将古人类活动排除在直隶狼化石的成因之外。鉴于部分标本表面存在着一些食肉类齿痕，我们相信不同骨骼部位之间丰度的差异或可部分地归因于食肉动物的改造；另一方面，与 Voorhies 分选组的对比表明湖滨水流对部分易搬运骨骼的改造也是导致不同骨骼部位保存差异的重要因素。

6.3 居群生态

狼在自然界中处于食物链的顶端，现生灰狼的死亡原因除了人类的杀戮外主要是同类相残^[38]和饥饿^[32]。SSMZ 直隶狼不仅以老年个体居多，而且在一些标本上存在着明显的病理迹象。我们推测衰老和伤病致使这些直隶狼的身体机能下降，以至于难以有效地摄食和抵御其它食肉动物的攻击，最终导致了它们的死亡。我们还观察到如标本 V17755.11 下裂齿的齿槽在前齿根掉落发生了愈合，标本 V18139-20 的胫骨在骨折后再愈合等现象，这似乎反映 SSMZ 的直隶狼所面临的生态压力较小，因而能在丧失捕猎能力后继续存活较长时间。当然，我们也不能排除直隶狼居群中存在着如现生非洲野犬 (*Lycaon pictus*) 一般的反哺病弱个体的行为^[39,40]。

致谢：感谢历年来为 SSMZ 野外发掘和室内化石修理工作付出辛勤劳动的前辈、师长们和同学们。感谢侯叶茂帮助完成 CT 扫描工作。

参考文献

- [1] Teilhard de Chardin P, Piveteau J. Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine)[J]. Annales de Paléontologie, 1930, 19: 1-134 [in French]
- [2] 同号文, 汤英俊, 袁宝印. 脊椎动物生物地层划分. 见袁宝印, 夏正楷, 牛平山编. 泥河湾裂谷与古人类 [C]. 北京: 地质出版社, 2011, 47-60
- [3] Tedford RH, Wang X, Taylor BE. Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae)[J]. Bulletin of the American Museum of Natural History, 2009, 1-218
- [4] Tong HW, Hu N, Wang XM. New remains of *Canis chihliensis* (Mammalia, Carnivora) from Shanshenmiaozui, a lower Pleistocene site in Yangyuan, Hebei[J]. Vertebrata Palasiatica, 2012, 50(4): 335-360
- [5] 同号文, 胡楠, 韩非. 河北阳原泥河湾盆地山神庙嘴早更新世哺乳动物群的发现 [J]. 第四纪研究, 2011, 31(4): 643-653
- [6] 邱占祥. 泥河湾哺乳动物群与中国第四系下限 [J]. 第四纪研究, 2000, 20(2): 142-154
- [7] Zhu RX, Hoffman KA, Potts R, et al. Earliest presence of humans in northeast Asia[J]. Nature, 2001, 413(6854): 413-417
- [8] Binford LR. Faunal Remains from Klasies River Mouth[M]. New York: Academic Press, 1984
- [9] Shotwell JA. An approach to the paleoecology of mammals[J]. Ecology, 1955, 36(2): 327-337
- [10] Shotwell JA. Inter-community relationships in Hemphillian (mid-Pliocene) mammals[J]. Ecology, 1958: 271-282
- [11] Lyman RL. Quantitative Paleozoology[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2008
- [12] Lyman RL. Vertebrate Taphonomy[M]. Cambridge University Press, 1994

- [13] Klein RG, Cruz-Urbe K. The Analysis of Animal Bones from Archeological Sites[M]. Chicago: The University of Chicago Press, 1984, 1-266
- [14] 张乐, 张双权, 高星. 量化单元在马鞍山遗址动物骨骼研究中的运用[J]. 人类学学报, 2008, 27(1): 79-90
- [15] Gipson PS, Ballard WB, Nowak RM, et al. Accuracy and precision of estimating age of gray wolves by tooth wear[J]. The Journal of Wildlife Management, 2000: 752-758
- [16] Landon DB, Waite CA, Peterson RO, et al. Evaluation of age determination techniques for gray wolves[J]. The Journal of wildlife management, 1998: 674-682
- [17] Binder WJ, Van Valkenburgh B. A comparison of tooth wear and breakage in Rancho La Brea sabertooth cats and dire wolves across time[J]. Journal of Vertebrate Paleontology, 2010, 30(1): 255-261
- [18] Toots H. Sequence of disarticulation in mammalian skeletons[J]. Rocky Mountain Geology, 1965, 4(1): 37-39
- [19] Hill A. Disarticulation and scattering of mammal skeletons[J]. Paleobiology, 1979: 261-274
- [20] Behrensmeyer AK. Taphonomic and ecologic information from bone weathering[J]. Paleobiology, 1978: 150-162
- [21] Andrews P. Experiments in taphonomy[J]. Journal of Archaeological Science, 1995, 22(2): 147-153
- [22] Tappen M. Bone weathering in the tropical rain forest[J]. Journal of Archaeological Science, 1994, 21(5): 667-673
- [23] Voorhies MR. Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska[J]. Rocky Mountain Geology, 1969, 8(special paper 1): 1-69
- [24] Behrensmeyer AK. The Taphonomy and Paleoecology of Plio-Pleistocene Vertebrate Assemblages East of Lake Rudolf, Kenya[M]. Harvard University, 1975
- [25] Hanson CB. Fluvial taphonomic processes: Models and experiments[J]. Fossils in the Making: Vertebrate Taphonomy and Paleoecology, 1980: 156-181
- [26] Piculjan L. Morphometric and taphonomic analysis of the upper Pleistocene faunal assemblage from Hijenska Pecina, Croatia[D]. Tomar : Polytechnic Institute of Tomar , 2012 , 1-205
- [27] Evans HE, de Lahunta A. Miller's Anatomy of the Dog[M]. Elsevier Health Sciences, 2013
- [28] Van Ballenberghe V, Mech LD. Weights, growth, and survival of timber wolf pups in Minnesota[J]. Journal of Mammalogy, 1975: 44-63
- [29] Medjo DC, Mech LD. Reproductive activity in nine- and ten-month-old wolves[J]. Journal of Mammalogy, 1976: 406-408
- [30] Rausch RA. Some aspects of the population ecology of wolves, Alaska[J]. American Zoologist, 1967, 7(2): 253-265
- [31] Mech LD. Age-related body mass and reproductive measurements of gray wolves in Minnesota[J]. Journal of Mammalogy, 2006, 87(1): 80-84
- [32] Mech LD. Estimated age structure of wolves in northeastern Minnesota[J]. Journal of Wildlife Management, 2006, 70(5): 1481-1483
- [33] Sidorovich VE, Stolyarov VP, Vorobei NN, et al. Litter size, sex ratio, and age structure of gray wolves, *Canis lupus*, in relation to population fluctuations in northern Belarus[J]. Canadian Journal of Zoology, 2007, 85(2): 295-300
- [34] Caughley G. Mortality patterns in mammals[J]. Ecology, 1966, 47(6): 906-918
- [35] 袁宝印, 同号文, 温锐林等. 泥河湾古湖的形成机制及其与早期古人类生存环境的关系[J]. 地质力学学报, 2009, 15(1): 77-87
- [36] 高福清. 记泥河湾粪化石层[J]. 古脊椎动物与古人类, 1962, 4: 390-403
- [37] Peterson CE, Shen C, Chen C, et al. Taphonomy of an early Pleistocene archaeofauna from Xiaochangliang, Nihewan Basin, northern China[J]. Current Research in Chinese Pleistocene Archaeology, British Archaeological Reports (International Series), 2003: 83-98
- [38] Mech LD. Buffer zones of territories of gray wolves as regions of intraspecific strife[J]. Journal of Mammalogy, 1994, 75(1): 199-202
- [39] Malcolm JR, Marten K. Natural selection and the communal rearing of pups in African wild dogs (*Lycaon pictus*)[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1982, 10(1): 1-13
- [40] Courchamp F, Macdonald DW. Crucial importance of pack size in the African wild dog *Lycaon pictus*[J]. Animal Conservation, 2001, 4(2): 169-174