

甘肃临夏盆地晚中新世大唇犀化石的 年龄结构与生活环境¹⁾

梁 忠^{1,2} 邓 涛¹

(1 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

(2 中国科学院研究生院 北京 100039)

摘要: 甘肃临夏盆地的晚中新世红粘土堆积中含有大量的三趾马动物群化石,其中犀科化石,特别是大唇犀最为丰富。通过对临夏盆地晚中新世具有代表性的大唇犀化石的年龄结构的分析,初步了解到化石群各年龄段个体的百分比和种群动态。大唇犀化石中成年个体的数量占优势,明显多于老年个体,与正常生活群中的年龄结构吻合,由此可初步断定是突发性事件引起了犀牛种群的灾害性死亡。再进一步对化石的风化、磨蚀、聚集状态及所受的水动力特征等进行分析,发现骨骼受到了弱水流的短距离搬运,说明化石埋藏地离动物死亡地不远。以上分析结果与沉积学特征相结合,说明临夏盆地晚中新世三趾马动物群的集群死亡可能与严重的干旱化事件有关。

关键词: 临夏盆地,晚中新世,大唇犀,年龄结构,三趾马动物群,埋藏学

中图法分类号: Q915.873 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3118(2005)03-0219-12

大型哺乳动物的生活习性往往反映了它们对生存环境的适应,因此,通过对哺乳动物化石的研究将为古环境的重建提供重要的基础信息。在利用哺乳动物化石研究环境特征方面,了解动物群的种群结构非常重要,而确定种类的归属、年龄的结构甚至性别的组成都是进行种群研究的基本内容,其最终目的是探寻动物种群数量变动的规律以及影响数量变动的因素。通过年龄结构的研究,我们可以了解各年龄段个体的百分比和种群动态,进而判断种群乃至整个生物群的死亡类型和死亡原因。了解生物群的死亡特点对于我们研究生物群的生活环境是非常必要的。

甘肃临夏盆地晚中新世的红粘土堆积中含有丰富的三趾马动物群化石,对这个地区的详细调查已经证明它是目前世界上最大的一个三趾马动物群化石产地(Deng et al., 2004a)。与华北各地,特别是山西保德和陕西府谷的三趾马动物群一样,临夏盆地的三趾马动物群中以犀科化石,尤其是大唇犀(*Chilotherium*)的化石最为丰富(邓涛,2002)。大唇犀是 Ringström (1924)根据中国北方晚中新世三趾马动物群中的材料创立的,它是这个动物群中占统治地位的类型,在亚洲的其他地区和南欧也有广泛的分布。临夏盆地的大唇犀主要是维氏大唇犀(*Chilotherium wimani*),这个种最早发现于陕西府谷(Ringström, 1924; 邓涛,2001a),而其最丰富的材料正是产于临夏盆地。因此,我们将维氏大唇犀作为临夏

1) 国家自然科学基金重点项目(编号:40232023)和国家基础科学人才培养基金项目资助。

收稿日期:2005-01-14

三趾马动物群中的一个典型代表,通过对其年龄结构的分析来讨论它的种群动态,进而推断该地区三趾马动物群的生存环境。虽然临夏的三趾马动物群产于不同层位,但我们的研究相当于以随机抽样的方法来得到临夏盆地晚中新世气候环境的总体演变趋势,并结合其他证据来推断临夏盆地晚中新世犀牛死亡的普遍原因。

1 材料和地质背景

本文研究的标本采自临夏盆地众多的晚中新世三趾马动物群化石地点,包括和政县的大山庄、大深沟、高家山、禾托、何家庄、黑林顶、李家湾、碌麻山、磨石沟、南阳山、潘杨、山柴、杨家山、中沟,广河县的次滩、后山、龙家湾、桥家、山庄、石磊、沙地沟、寺沟、松树沟、阳洼铺子,以及东乡县的班土和双拱北等,年龄为 9.7 ~ 8.0 Ma;另有 11 件标本的地点不详。各个地点的化石都呈透镜状产出,化石层围岩岩性与其他不含化石层位的岩性没有明显区别。详细的对比和追索显示这些地点都位于上中新统柳树组的中上部,岩性为中国这一时期代表性的红粘土堆积,即三趾马红土。

柳树组的下伏地层为中中新统虎家梁组河流相灰黄色砂砾岩(邓涛,2004b)。上中新统柳树组下部的红粘土中夹有大量钙质结核;局部夹杂有小于 2 mm 的磨圆差一中等的砾石,有的粘土层发育乳白色石膏,钙质结核表面发育大量铁锰质胶膜;其间存在局部透镜状砂体,一般厚度不大,分布稀疏;中上部星状结核发育,局部地层颜色发灰白、灰绿。柳树组上覆地层为下上新统何王家组,其下段为薄层灰绿色底砂砾岩,钙质胶结,上段为红粘土,含大量钙结核。柳树组的厚度在不同剖面差别很大,这主要是后期的侵蚀作用造成的,平均的厚度约 90 m (邓涛等,2004b)。

笔者对和政古动物化石博物馆收藏的 197 件(代表 194 个个体)维氏大唇犀头骨和下颌骨标本进行了测量及年龄鉴定,其中单独的头骨和下颌骨共 165 件(162 个个体),头骨和下颌骨相连的有 32 件(32 个个体)。在研究中同时对三趾马动物群内其他数量较少的犀类也作了观察和统计,包括和政无鼻角犀(*Acerorhinus hezhengensis*)和林氏额鼻角犀(*Dicerorhinus ringstromi*)。和政古动物化石博物馆的大中型哺乳动物化石标本是在中国科学院古脊椎动物与古人类研究所研究人员的指导下进行采集的,要求收集所有能发现的化石,无论成年或幼年、头骨或肢骨、完整或破碎,因此不存在采集上的明显偏移。由于这些化石并非产自同一地点的同一化石层,因此它们并不代表同一生活群中的不同个体。然而,如上所述,这些化石都埋藏于相同的沉积物,即红粘土中,沉积学分析显示具有相同的形成环境(黄雷等,2004;弓虎军等,待刊)。临夏盆地晚中新世的三趾马动物群从种群结构特征上看也具有相同的生态环境,为典型的稀树草原,但植被以 C₃ 植物占绝对优势(邓涛,2004a; Deng, in press)。因此,通过对临夏盆地大唇犀化石年龄结构的研究,可以了解三趾马动物群中的这个优势类群在晚中新世时期频繁发生大量死亡的共同原因。

2 方法

研究动物的种群结构首先必须确定动物的年龄大小。Morris (1972)详细总结了通常

确定动物年龄的方法,主要有:1)个体的大小变化;2)个体某部位的磨损,如牙齿齿冠随年龄增加而降低;3)个体在生长过程中,某部位特征的变化,如牙齿的生长顺序及骨骺的愈合等;4)个体某部位生长环的数目变化,如牙齿白垩质线的变化(Hillman-Smith et al., 1986)。

张云翔、薛祥煦(1995)在仔细分析了上述各种方法后认为,以牙齿的萌出顺序及磨蚀后齿冠的高低来确定年龄虽然是一种传统的方法,但仍然是较为行之有效的方法,特别是牙齿的萌出时间在各类动物中比较稳定。齿未出齐以前,不同牙齿的萌出代表着一个较为确切的时间。对于牙齿生长完全以后,大多数学者在鉴定动物的年龄时,多将注意点集中在齿冠高低的变化上,特别是对大型有蹄类。一般从以下4点进行研究:1)测出未磨蚀牙齿的平均高度;2)估计出每一物种的最大寿命;3)以最大寿命除以未磨蚀牙齿的高度,求出牙齿每年的磨损率;4)根据牙齿的磨损率及被测牙齿的高度,计算出动物的年龄。

本文判定维氏大唇犀的年龄时,将齿冠高度与冠面形态变化及头骨上一些可以测量的数据联系起来,综合判断动物的年龄。用头骨数据作为鉴定犀牛年龄的参考数据时,参照了维氏大唇犀头骨生长发育的相关曲线(邓涛,2001b,图2)。

由于大唇犀及其所属的无角犀亚科都已完全绝灭,因此我们必须借助于现生的真犀亚科种类的年龄资料来对大唇犀的年龄作估计。Hillman-Smith et al. (1986)对非洲白犀(*Ceratotherium simum*)的年龄估算作了详细的研究,其误差一般在两个月左右,他们对现生犀牛年龄估计的标准在本文中用作对大唇犀进行年龄分组的参考。通过角的尺寸和形状就可以把所有的成年和准成年白犀个体区分开来,他们记录了牙齿从萌出开始随年龄变化的磨蚀状况,以冠面形态作为依据来区别牙齿的磨蚀级别。磨蚀级别的分组主要是根据上颊齿的标本来描述的,这是因为上颊齿更大并且磨蚀时所有的牙齿基本上是均匀磨蚀。

表 1 现代白犀的颊齿萌出顺序

Table 1 Sequence and ages of cheek tooth eruption for the extant white rhinoceros

Age group	Age	Cheek tooth growth						
I	1.5 ~ 2 (m)		DP2	DP3				
II	2 ~ 4 (m)	DP1	DP2	DP3	DP4			
V	1.5 ~ 3 (y)	DP1	DP2	DP3	DP4	M1		
VI	3.5 ~ 4 (y)	DP1	DP2	DP3	DP4	M1	M2	
VII	4 ~ 7 (y)		DP2	DP3	DP4	M1	M2	
VIII	7 ~ 9 (y)		P2	P3	DP4	M1	M2	
IX	8 ~ 11 (y)		P2	P3	DP4	M1	M2	M3
XI	10 ~ 15 (y)		P2	P3	P4	M1	M2	M3

白犀的个体发育根据牙齿的萌出顺序和磨蚀程度被分成16个阶段,这些阶段明示了犀牛由小到大的年龄更迭。一般来说,出齿和磨蚀在上下颊齿是同时发生的,但分别观察上下颊齿得出的年龄有时会存在一定的差别。此外,有时观察同一头骨的两侧齿列也会得出不同的年龄结论,这是因为有的犀牛进食时不是均衡地使用两边的牙齿所导致的结果。根据现生白犀的个体发育情况我们整理出了颊齿的生长顺序和对应的年龄(表1),

牙齿出齐后其磨蚀程度与年龄的对应关系和发育阶段分期见 Hillman-Smith et al. (1986, fig.3)。

大唇犀与白犀的出齿顺序有些细微差别。如在年龄段 X, 白犀 DP4 还没脱落时 M3 已经开始萌出, 而临夏盆地的有些大唇犀标本中 P4 已经开始磨蚀, M3 却还没有明显的露头。

3 临夏盆地大唇犀的年龄结构

根据与现代白犀牙齿萌出顺序和牙冠磨蚀形态的对比, 观察的临夏盆地 197 件大唇犀标本所代表的 194 个个体的年龄分组如表 2 所示。165 件单独的头骨和下颌骨(代表 162 个个体)的年龄根据出齿顺序和牙冠面特征等判断; 32 件头骨和下颌骨相联一体标本的年龄主要是根据 M2 的冠高来判断, 其中有两件标本 M2 没有萌出, 其年龄是根据相应年龄组 DP3 和 P3 的平均高度来确认的。在所有的个体中, 最小年龄为 4~12 个月, 个体数为 1; 最大年龄为 35~40 岁, 个体数为 8 个。依据 Hillman-Smith et al. (1986) 的年龄分组标准, 所观察的标本除年龄段 I 和 II 没有出现外, 其余年龄段都有出现。据此, 大唇犀的年龄结构可以被描绘成图 1 所示的分布。

在现代白犀中, 上颊齿 M2 的高度变化从个体发育的年龄段 VII (3.5~4 岁) 开始, 直到年龄段 XVI (35~40 岁)。根据测量的临夏盆地大唇犀 M2 各年龄段的齿冠平均高度(表 3), 再结合直接观察牙冠面磨蚀程度和出齿情况所得到的年龄大小, 我们可以作出 M2 齿冠高度与年龄的相关性曲线(图 2)。该图形可作为依据犀牛牙冠高度来鉴定年龄的参照, 特别是对于头骨与下颌骨相连而未拆分的标本, 通过 M2 的齿冠高度即可以得到年龄的估计值。与现代黑犀 (*Diceros bicornis*) 相比 (Goddard, 1970), 划分为同一年龄段的大唇犀的齿冠明显更低(表 4), 这对判断大唇犀的生活习性很有帮助, 反映出它应是以温暖地带的硬草为食, 其食物对齿冠有剧烈的磨蚀作用 (Ringström, 2004; 邱占祥、阎德发, 1982)。

表 2 临夏盆地大唇犀样本观察所得年龄组及个体数

Table 2 Age groups and individual number of the *Chilotherium winani* samples from the Linxia Basin

Age group	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI
Age	1.5~2 m	2~4 m	4~12 m	1~1.5 y	1.5~3 y	3~4 y	3.5~4 y	4~7 y	7~9 y	8~11 y	10~15 y	14~20 y	20~28 y	25~32 y	30~38 y	35~40 y
Number			1	4	19	3	2	3	3	9	31	34	48	23	6	8

表 3 临夏三趾马动物群中大唇犀部分年龄组平均年龄与对应的 M2 齿冠高度

Table 3 Average age and height of M2 in some age groups of *Chilotherium winani* from the Linxia Basin

Age group	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI
Average age (year)	3	5	8	8.5	12.5	17	24	28.5	34	38
Height of M2 (mm)	5	11.6	38.8	39.5	46.1	41.6	30.6	18.2	11.5	11.3
Number	1	1	3	4	22	28	34	12	3	3

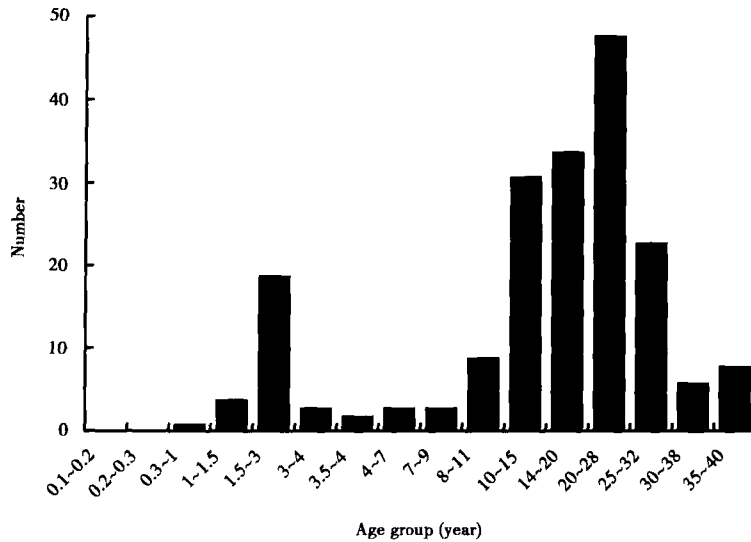


图 1 临夏盆地三趾马动物群中大唇犀的年龄结构

Fig. 1 Age structure of *Chilotherium wimani* in the *Hipparion* fauna from the Linxia Basin

表 4 现代黑犀部分年龄组与对应的 M2 高度

Table 4 Heights of M2 in some age groups of the extant black rhinoceros (after Goddard, 1970)

Age group	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI
Height of M2 (mm)	47	43	39	35	27	23

从统计情况可以发现,临夏盆地三趾马动物群中大唇犀在年龄段 X 以前的标本很少,只有年龄段 V 很突出地非常丰富,而年龄段 I 和 II 的标本完全没有。如果按邓涛(2001b)的年龄标准来划分, I 到 VI 为幼年期,在此阶段 M2 还没有萌生,乳齿齿冠已相当高; VII 到 IX 为青年期,在此阶段 M2 已开始磨蚀而 M3 还没有萌出齿槽,并且所有的乳前白齿或者至少 DP4 没有退去; X 到 XIII 为壮年期,在此阶段 M3 已开始使用,而前白齿及 M1 和 M2 有相当程度的磨蚀; XIV 到 XVI 为老年期, M3 已有相当程度的磨蚀,前白齿已磨蚀得很厉害甚至已脱落。如依此划分,临夏的大唇犀中幼年组有



图 2 大唇犀 M2 齿冠高度与年龄的相关曲线

Fig. 2 Curve showing relationship between the crown height of M2 and the age of *Chilotherium wimani*

27个,成年组(青壮年)有130个,老年组有37个。

4 讨论

无论以哪种标准去划分,临夏盆地三趾马动物群中犀牛的死亡方式已排除正常死亡的可能性,因为成年个体的数量占总体的67%,而幼年个体只占14%,老年个体只占19%。如果是正常死亡,成年个体数应最少,而幼年与老年占绝对多数(张云翔、薛祥煦,1995)。在随机统计的数量较少的和政无鼻角犀(*Acerorhinus hezhengensis*)中有8个成年个体、8个老年个体,林氏额鼻角犀(*Dicerorhinus ringstromi*)中有3个成年个体,也显示了类似的年龄结构趋势。

灾害死亡是由突发事件造成的、没有选择的生物群的集群死亡,因此所形成的死亡群能够比较完整地反映动物生活居群的年龄结构。当然,我们研究的样本并非出自同一生活居群,但由于采样的随机性,因此该样本能够反映出晚中新世时期大唇犀生活居群的平均组成。动物生活居群的年龄结构以幼年个体的数目最多;因此,不论是正常死亡还是灾害死亡的情况下都应该是幼年个体的数量最多。然而,临夏盆地大唇犀的死亡群中幼年个体的数量却非常少,这一特点对于探索晚中新世时期的生活环境和埋藏过程相当重要。

Kurtén (1953)在研究中国三趾马动物群化石的居群结构时解释高冠羚羊(*Gazella dorcadoides*)幼年个体的缺失现象提到两个原因:一个原因是幼年个体的骨化不是很好,骨质结构松散,较易风化腐烂,不容易形成化石;另一个原因是幼年个体往往是食肉动物的猎食对象,而且幼年个体的骨骼也更容易被食腐动物,如鬣狗食用,这就造成了成年个体多于幼年个体的现象(Kruuk, 1972),而鬣狗是三趾马动物群中占优势的食肉类动物。

从保存情况看,临夏的三趾马动物群化石风化程度很低,也无长距离搬运的迹象,因此风化原因造成幼年个体缺少的可能性很小。美国内布拉斯加Knox的Verdigre动物群中的一种羚羊(*Merycodus*)经历了较长时间的风化和长距离的搬运过程,幼年个体仍然保持了相当的数量,乳齿全部存在的个体占总数的61%(Voorhies, 1969),说明风化和搬运对幼年个体骨骼的破坏作用并非是决定性的。张云翔、薛祥煦(1995)在解释甘肃武都龙家沟三趾马动物群中缺少幼年个体的现象时提出,化石的保存地并不是动物的繁殖地,或动物在死亡前为摆脱灾害性环境经历了一定距离的迁徙,使成年与幼年个体的化石分别相对集中地埋藏在不同的地方。

如前所述,临夏盆地大唇犀的年龄结构中有个奇怪的现象是阶段V,即年龄1.5~3岁的个体相当多,其数量远大于前后相邻的阶段。产生这个现象的原因估计有两个:一是发掘或材料保存的不均匀所致;二是某个层位在死亡的2、3年前曾出现过一次生殖高峰造成了这个年龄段的个体特别多。

目前尚无直接的证据说明临夏盆地晚中新世时期包括犀类在内的哺乳动物频繁发生大量死亡的原因。从现生动物的情况看,动物集群死亡的外在强迫性因素主要是动物赖以生存的环境在短时间内发生了灾变,如连年干旱导致的水系萎缩和随之引起的食物短缺等。而内在的因素如流行性的疾病也会使动物的种群数量大幅萎缩,但目前很难找到这种因素存在的证据。

中亚内陆从晚中新世开始显现出严重的干旱化趋势,中国西北地区的内陆盆地中出现了大量的蒸发岩类(方小敏等,1997)。对红粘土中粘土矿物的分析显示以蒙脱石、伊利石为主,反映了相对干热少雨自然环境下的粘土矿物组合,与温带降雨量较少的草原或草原疏林分布区土壤矿物组合特征一致,为年平均降雨量低至 400 mm 的干旱半干旱气候环境(张云翔等,1998)。自红粘土被研究以来的 100 多年里,从未有介形类、瓣鳃类、叶肢介等新生代常见的水生化石在土状堆积中发现,仅有的少量爬行动物也是对水的依赖程度较弱的陆龟(张云翔等,1998),这些现象显示水体在红粘土沉积区的存在相当局限。

中国的三趾马动物群生活于干旱半干旱的稀树草原,有大量风成的粉尘物质堆积,气候环境具有周期性的强烈变化(邓涛,2004a)。在雨量相对充沛的年份动物群中的各种类型都会大量繁殖,食草动物通常成大量活动,具有相对固定的水源地,而食肉类则跟随食草类活动。在极度干旱的年份会造成食草类的集群死亡,大量的动物遗骸堆积在干枯的低洼地周边。以食草动物为捕猎对象的食肉类的大量死亡应比食草类滞后,衰弱的食草动物,尤其是幼年个体首先成为食肉类的猎物。干旱的继续发展造成大量食草类死亡后,它们的尸体也成为食腐动物,特别是鬣狗类的食物,幼年个体由于骨骼较小而松软,很容易被鬣狗完全吞食。脊椎动物化石的形成,要求遗体一般应在 3~5 年内埋藏(Behrens-meyer, 1978)。大型的动物,如犀牛的成年个体的骨骼在干燥的条件下可在原地保存数年,这些骨骼堆积在原来的水源地周围,肉体腐烂,骨骼分离,待降雨量周期性增强,水流会将堆积在小型湖盆周边的大量动物骨骸快速推向湖心低洼处,并被水流重新搬运的风成粉尘堆积物掩埋,形成大小不一的透镜状化石富集层。

红粘土形成过程中局部或短时有水参与已有较多的证据。有些红粘土剖面可以看到层理,一些层段含有水成的砂质(安芷生等,2000),临夏盆地晚中新世的柳树组中也能观察到这些现象。红粘土沉积期我国没有明显的大流域外流水系(岳乐平等,1997),在当时准平原化的红粘土沉积面之上,雨水无疑会相对集中在较为低洼的地带,成为化石的埋藏地(张云翔、弓虎军,2003)。

在骨骼风化程度方面,临夏的三趾马动物群化石材料总体上以 Behrens-meyer (1978)划分的 1、2 级风化为主,个别有差异性分化现象,有差异性风化的骨骼一般为特大型骨骼,如象和犀牛的頭骨等。1 级风化程度是软组织已不复存在,有时出现一些与骨干纤维组织平行的裂缝,在关节面上存有方形裂缝;2 级风化程度是骨干沿着裂缝成明显的片状剥落,但多仍与主体相连,也有的完全脱离,剥落骨片的边缘呈棱角状。造成同一骨骼的差异性风化的原因主要有两种可能,一种是在骨骼未被完全埋藏前,因为埋藏上的时间差造成了风化上的差异;另一种是在骨骼石化后,因围岩剥落后化石部分暴露而被风化,以致我们取出其全部后就见差异性风化的现象。根据 Behrens-meyer (1978)对现代东非不同生态条件下骨骼风化情况的观察,在开阔平原地带形成 1、2 级风化程度的时间尺度是在 3 年以内,这与我们前面分析幼年化石缺乏的原因一致。在临夏的化石中有相当一部分的骨腔内存在方解石结晶体,进一步说明动物死亡后没有经过长距离的搬运即被掩埋,骨骼在埋藏之前未发生导致空腔暴露的严重破碎,从而防止了泥质对骨骼空腔的充填,而后这些空腔被早期成岩作用期间形成的方解石占据。

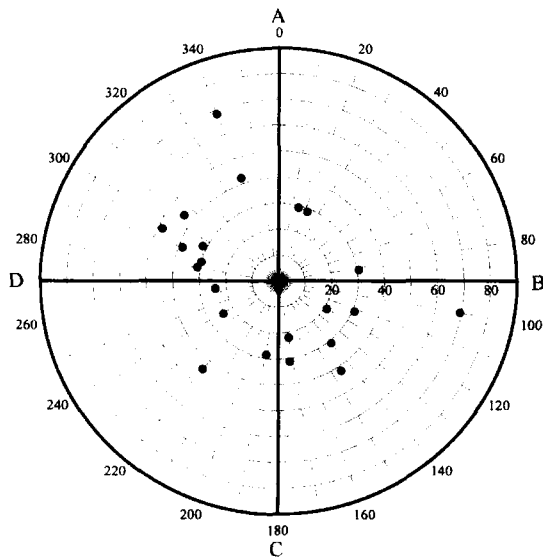


图3 N 0011 中长形骨骼展布状态极点图

Fig. 3 Diagram showing orientations of the long bones in N 0011

为了研究化石骨骼所受的水动力情况,我们对临夏盆地三趾马动物群中的长形骨骼进行了测量。把大化石块体放在一个平面上,先假定一个正方向,然后测出每根长形骨骼的相对倾向及倾角。经过对和政古动物化石博物馆富含长形骨骼的12个大化石块体中的8个较大的进行详细测量,依所得数据(表5)分别做出这些化石块体中长形骨骼的分布玫瑰图或极点图。每个块体长形骨骼的图案都指示了这些长形骨骼具有显著的定向性,最后选定平放时投影面积最大、长形骨骼比例最多、种属相对丰富的N 0011块体的长形骨骼极点图(图3)作为本文的插图,以此为代表显示骨骼受水流作用的情况。作图时用赤平投影原理制成的等面积施密特网来投影长形骨骼的极点,

放射线表示长形骨骼的倾向($0^{\circ} \sim 360^{\circ}$),同心圆表示长形骨骼的倾角(由圆心到圆周是 $0^{\circ} \sim 90^{\circ}$)。因长形骨骼展布状态图的测量数据缘于块体,因此不能把水流矢量具体化,图中为了不引起误会,用A、B、C、D代替N、E、S、W。从图3可以看出,其中15个极点落在了赤平面ABCD的 $90^{\circ} \sim 180^{\circ}$ 的扇区和 $270^{\circ} \sim 360^{\circ}$ 的扇区,这两个扇区的极点代表了长形骨骼的走向为BC方向或DA方向。因为是长形骨骼,无论它们是BC方向还是DA方向,实质上展布方向是一致的,所以在22个极点中有68%的骨骼以大致相同的方向展布,即长形骨骼按一定的方向排列。加之在N 0011块体上有80%以上为长形骨骼,证明骨骼受到了水动力的作用后分选、重组、聚集而后沉积,以至于形成现在我们所看到的长形骨骼产状。为了达到一种稳定状态,骨骼的长轴方向尽量与水流的方向接近平行,在岩层中,我们可以根据骨骼的排列以及骨骼分选组的相对位置来初步判断水流的大致方向。通常比重较大的分选组一般沉积在上游,而长形骨骼的长轴一般沿水流的方向展布,并且不规则骨骼其形状相对收缩的一端指向水流方向。通过对12个化石块体中长形骨骼的统计和观察,发现骨骼的聚集状态有明显的分选性,间或有大小混杂的现象,但混杂的组合中也主要以大型和比重较大的骨骼为组成分子,其分选性可见一斑。还有就是关节相连的骨骼以多种属大聚集小分散的组合特点出现。如有些块体上80%以上为关节相连的骨骼,并且有3种以上的动物骨骼聚集在一起,这个特点同样说明了水流在骨骼埋藏之前或埋藏过程中所起的作用。此外,三趾马动物群中小哺乳动物化石的缺乏也与水流的分选作用有关,即使是弱的水动力也可以将啮齿类和兔形类的骨骼冲走,而将大型动物的骨骼留在原地或近处,因此我们所测的包含有长形骨骼的块体中几乎没有发现小哺乳动物的化石。

表 5 N 0011 化石块体中长形骨骼的倾向及倾角
Table 5 Dips and dip angles of the long bones in N 0011

Bone No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Dip	23°	100°	82°	15°	120°	145°	190°	112°	305°	295°	295°
Dip angle	27°	69°	31°	27°	22°	43°	28°	31°	44°	32°	48°
Bone No.	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Dip	240°	263°	220°	170°	172°	285°	280°	290°	340°	340°	140°
Dip angle	24°	25°	44°	23°	32°	30°	31°	39°	68°	43°	31°

对比其他地点的三趾马动物群中犀牛化石的年龄结构,甘肃武都龙家沟和陕西府谷王大夫梁晚中新世的犀牛都呈正常死亡的年龄结构,即壮年个体的数量很少(张云翔、薛祥煦,1995;张云翔等,1998)。临夏盆地与武都龙家沟虽相距不远,但两地晚中新世的犀牛有着不同的死亡方式,这主要是因为当时武都龙家沟是一个稳定的森林环境,临夏盆地则是疏林草原,况且武都龙家沟的犀牛标本来源于一个特定的生活群,所有化石均来自一个 20 m² 左右的岩溶小坑中(张云翔、薛祥煦,1995),所以龙家沟地区当时应处于临夏盆地的周边山地,其犀牛的死亡类型不同于临夏盆地是可能的。甘肃灵台任家坡晚上新世红粘土中的哺乳动物群也具正常死亡性质(张云翔、弓虎军,2003)。对比结果显示临夏盆地晚中新世的环境变化有其独特之处。孢粉资料表明,晚中新世临夏盆地内旱生、半旱生草本植物开始大量增加(马玉贞等,1998),说明青藏高原的隆升可能对临夏盆地的构造活动、沉积过程及气候环境产生直接影响。地球化学分析表明,临夏盆地在柳树组红粘土沉积的晚中新世时期发生了气候快速变干事件,并伴有强烈的波动,而在此之前的漫长时期则主要为温和与湿润的气候环境(方小敏等,1997)。对临夏盆地食草哺乳动物化石的牙齿釉质所作的稳定同位素分析表明 $\delta^{18}\text{O}$ 呈正向漂移,显示气候向温暖干燥演变的特点(Wang and Deng, in press)。柳树组的粒度组成和磁化率值显示,红粘土的物质来源明显与风积作用有关,随着青藏高原的隆升,夏季风减弱而冬季风盛行,临夏盆地的气候转为干旱,没有大型水流的存在(黄雷等,2004)。临夏盆地在晚中新世柳树组沉积阶段经历了剧烈的干旱化时期,在此气候条件下形成的草原或疏林草原环境为红粘土的沉积提供了有利的背景条件;至上新世何王家组沉积阶段,临夏盆地夏季风开始盛行,气候变得湿润(弓虎军等,待刊)。与此对应,何王家组中发现的化石地点相当少,完全没有像柳树组那样频繁出现的密集化石堆积,从反面说明临夏盆地晚中新世三趾马动物群的集群死亡确实与严重的干旱化事件有关。

致谢 甘肃和政古动物化石博物馆的陈善勤、何文先生及其他工作人员在观察和测量标本过程中提供了大力的支持。中国科学院古脊椎动物与古人类研究所的邱占祥、王伴月教授对论文提出了宝贵的建议,冯文清先生在野外工作中给予了充分的协助。美国乔治·华盛顿大学的 Robin Teague 博士修改英文摘要。作者在此表示诚挚的谢意。

AGE STRUCTURE AND HABITAT OF THE RHINOCEROS *CHILOTHERIUM* DURING THE LATE MIOCENE IN THE LINXIA BASIN, GANSU, CHINA

LIANG Zhong^{1,2} DENG Tao¹

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

(2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences Beijing 100039)

Key words Linxia Basin, Late Miocene, *Chilotherium*, age structure, *Hipparion* fauna, taphonomy

Summary

Large mammals are very sensitive to climatic and environmental changes, and the composition of a fauna depends on the ecology and environment. As a result, knowing how the population is structured is very important when trying to understand environmental characteristics by studying mammal fossils. First, we found the percentages of each age group, then estimated the causes of death in each population, and finally classify the habitat of these animals. The *Hipparion* fauna from the Linxia Basin is very similar in composition to assemblages from Baode, Shanxi and Fugu, Shaanxi, with rhinoceroses as the most abundant mammalian fossil (Deng, 2002). The genus *Chilotherium* from northern China was first recorded by Ringström (1924), and it was the richest during the Late Miocene in the Linxia Basin (Deng, 2001a). It is valuable to recognize the age structure and habitat of the dominant *Chilotherium wimani* from the Upper Miocene in the Linxia Basin.

1 Materials and geologic background

The specimens of *Chilotherium* studied herein were collected from different localities of the Linxia Basin. A detailed field correlation proves that these localities share the same horizon, a middle-upper red clay of the Upper Miocene Liushu Formation (Deng et al., 2004b).

We observed and measured 197 specimens of *Ch. wimani* preserved in Hezheng Paleozoological Museum, including 165 isolated skulls and mandibles, and 32 associated skulls and mandibles. In addition to *Chilotherium*, we measured some specimens of *Acerorhinus hezhengensis* and *Dicerorhinus ringstromi* from the Linxia Basin. These specimens were collected at random from the Upper Miocene red clay in the Linxia Basin, regardless of ages, bones, and completeness. According to the lithologic evidence, the red clay bearing the *Hipparion* fauna in the Linxia Basin has the same genesis of a subarid steppe during the Late Miocene (Huang et al., 2004; Gong et al., in press). Stable carbon isotopes from tooth enamel and paleosols indicate that C₃ plants dominated the vegetation during the Late Miocene in the Linxia Basin (Deng, 2004a, in press). Therefore, we can know the common cause of frequent mass deaths of mammals on the basis of a study to the age structure of the representative *Chilotherium* in the *Hipparion* fauna.

2 Methods

In order to study the population structure, estimating the ages of the animals is essential. The main methods include: 1) change in body size; 2) degree of wear, e.g. the crown height of teeth decreases as age increases; 3) variation of certain part of body in growth, e.g. the eruption sequence of teeth; 4) growth rings, e.g. number of cementum increments in the teeth (Zhang and

Xue, 1995). The first three methods are inexact, so they are used as supporting evidence. The fourth method is comparatively precise.

Though it is a traditional method to use the eruption sequence and crown height variations of teeth to estimate mammal ages, it is still an effective method (Zhang and Xue, 1995). Based on the combination of evidence from the eruption sequence, degree of dental wear and crown heights, the ages of the *Chilotherium* fossils are estimated here, and the relative growth curves of the skulls of *Ch. wimani* (Deng, 2001b, fig.2) are referenced in addition.

Because *Chilotherium* and other forms of the subfamily Aceratheriinae are extinct, the age of the *Chilotherium* was estimated according to data on the extant subfamily Rhinocerotinae. Hillman-Smith et al. (1986) created 16 age-class groups for the white rhinoceros using different crown characters of upper cheek teeth. Using these white rhinoceros age groups, the ages of the rhinocerotid fossils from the Linxia Basin were estimated (Table 2; Fig.1).

3 Results and discussion

There was one individual in the youngest age group (4 ~ 12 months) and eight individuals were from the oldest group (35 ~ 40 years) among the 197 measured specimens of *Chilotherium wimani*, which represented 194 individuals (Fig.1; Table 2). Except for groups I and II, all of the other 16 age groups appear in the Linxia samples. The statistical result indicates that 67 % of the *Chilotherium* individuals were adults, implying that the rhinoceroses in the *Hipparion* fauna of the Linxia Basin did not die by natural attrition during the Late Miocene.

Until now, no direct evidence for the cause of these mammals' deaths in high frequency has been found during the Late Miocene. Analyses of Late Miocene red clay components indicate a steppe environment, without aquatic fossils, which shows that the *Hipparion* fauna in northwestern China lived in arid or subarid habitats during the Late Miocene. Many eolian deposits are present with the Chinese *Hipparion* fauna and the environment experienced strong periodic climatic shifts (Deng, 2004a).

Most of the mammalian fossils of the *Hipparion* fauna in the Linxia Basin are in weathering classes 1 and 2, and some bone cavities are filled with crystal calcite, which shows the bones were buried before they were eroded significantly. Differentiated weathering is found on some large bones, such as elephant and rhinoceros skulls. The consistent orientation of the long bones indicates that they were transported by water before burial.

During the Late Miocene in the Linxia Basin, herbivores lived near water. Large numbers died and accumulated in the surrounding dry bottomlands when droughts occurred. Juvenile herbivores were completely consumed by carnivores, especially hyenas. When rainfall increased, the bones were transported to depressions in open environments, and buried by eolian deposits to form lentoid fossil concentrations.

References

- An Z S (安芷生), Sun D H (孙东怀), Chen M Y (陈明扬), 2000. Red clay sequences in Chinese Loess Plateau and recorded paleoclimate events of the late Tertiary. *Quat Sci (第四纪研究)*, 20(5): 435 ~ 446 (in Chinese with English summary)
- Behrensmeyer A K, 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4: 152 ~ 162
- Deng T (邓涛), 2001a. New materials of *Chilotherium wimani* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Late Miocene of Fugu, Shaanxi. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, 39(2): 129 ~ 138
- Deng T (邓涛), 2001b. Cranial ontogenesis of *Chilotherium wimani* (Perissodactyla, Rhinocerotidae). In: Deng T (邓涛), Wang Y (王原) eds. *Proceedings of the Eighth Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology (第八届中国古脊椎动物学学术年会论文集)*. Beijing: China Ocean Press. 101 ~ 112
- Deng T (邓涛), 2002. Limb bones of *Chilotherium wimani* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Late Miocene of the Linxia

- Basin in Gansu, China. *Vert Palasiat* (古脊椎动物学报), **40**(4): 305 ~ 316
- Deng T (邓涛), 2004a. Evolution of the Late Cenozoic mammalian faunas in the Linxia Basin and its background relevant to the uplift of the Qinghai-Xizang Plateau. *Quat Sci* (第四纪研究), **24**(4): 413 ~ 420
- Deng T (邓涛), 2004b. Establishment of the Middle Miocene Hujialiang Formation in the Linxia Basin of Gansu and its features. *J Stratigr* (地层学杂志), **28**(4): 307 ~ 312 (in Chinese with English abstract)
- Deng T (in press). Paleocological comparison based on *Hipparion* faunas from China and Greece. *Geodiversitas*
- Deng T, Wang X M, Ni X J et al., 2004a. Sequence of the Cenozoic mammalian faunas of the Linxia Basin in Gansu, China. *Acta Geol Sin*, **78**(1): 8 ~ 14
- Deng T (邓涛), Wang X M (王晓鸣), Ni X J (倪喜军) et al., 2004b. Cenozoic stratigraphic sequence of the Linxia Basin in Gansu, China and its evidence from mammal fossils. *Vert Palasiat* (古脊椎动物学报), **42**(1): 45 ~ 66 (in Chinese with English summary)
- Fang X M (方小敏), Xi X X (奚晓霞), Li J J (李吉均) et al., 1997. Discovery of the Late Miocene arid climatic event in western China and its significance. *Chinese Sci Bull* (科学通报), **42**(23): 2521 ~ 2524 (in Chinese)
- Goddard J, 1970. Age criteria and vital statistics of a black rhinoceros population. *E Afr Wildl J*, **8**: 105 ~ 122
- Gong H J (弓虎军), Zhang Y X (张云翔), Huang L (黄雷) (in press). Paleoenvironmental significance of the granularity composition of the Neogene red clay in the Linxia Basin, Gansu, China. *Acta Sediment Sin* (沉积学报)
- Hillman-Smith A K K, Owen-Smith N, Anderson J L et al., 1986. Age estimation of the white rhinoceros (*Ceratotherium simum*). *J Zool, Ser A*, **210**: 335 ~ 379
- Huang L (黄雷), Zhang Y X (张云翔), Gong H J (弓虎军), 2004. Genesis of Neogene "red clay" in Linxia Basin, Gansu Province and its geological significances. In: Dong W ed. Proceedings of the Ninth Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology (第九届中国古脊椎动物学学术年会论文集). Beijing: China Ocean Press. 275 ~ 283 (in Chinese with English abstract)
- Kruuk H, 1972. *The Spotted Hyena: A Study of Predation and Social Behavior*. Chicago: Univ Chicago Press. 1 ~ 335
- Kurtén, B, 1953. On the variation and population dynamics of fossils and recent mammal population. *Acta Zool Fenn*, **76**: 1 ~ 122
- Ma Y Z (马玉贞), Li J J (李吉均), Fang X M (方小敏), 1998. Records of the climatic variation and pollen flora from the red beds at 30.6 ~ 5.0 Ma in Linxia district. *Chinese Sci Bull* (科学通报), **43**(3): 301 ~ 304 (in Chinese)
- Morris P, 1972. A review of mammalian age determination methods. *Mammal Rev*, **2**(3): 69 ~ 104
- Qiu Z X (邱占祥), Yan D F (阎德发), 1982. A horned *Chilotherium* skull from Yushe, Shansi. *Vert Palasiat* (古脊椎动物学报), **20**(2): 122 ~ 132 (in Chinese with English summary)
- Ringström T, 1924. Nashorner der *Hipparion*-Fauna Nord-Chinas. *Palaeont Sin, Ser C*, **1**(4): 1 ~ 159
- Voorhies M R, 1969. Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Contrib Geol Spec Pap*, **1**: 1 ~ 69
- Wang Y, Deng T (in press). A 25-Ma record of paleodiet and environmental change from carbon and oxygen isotopes in mammalian tooth enamel and paleosols from the NE margin of the Tibetan Plateau. *Earth Planet Sci Lett*
- Yue L P (岳乐平), Lei X Y (雷祥义), Qu H J (曲红军), 1997. The age of terrace development in the middle reaches of the Yellow River. *Geol Rev* (地质论评), **42**(2): 186 ~ 192 (in Chinese with English abstract)
- Zhang Y X (张云翔), Chen D L (陈丹玲), Xue X X (薛祥煦), 1998. The paleoenvironment of *Hipparion* red clay in north part of Shaanxi Province. *Acta Sediment Sin* (沉积学报), **16**(4): 50 ~ 54 (in Chinese with English abstract)
- Zhang Y X (张云翔), Chen D L (陈丹玲), Xue X X (薛祥煦) et al., 1998. The genetic types of the Late Neogene red clay in the middle reaches of the Yellow River. *J Stratigr* (地层学杂志), **22**(1): 10 ~ 15
- Zhang Y X (张云翔), Gong H J (弓虎军), 2003. Taphonomy of Pliocene mammalian fossils from Lingtai, Gansu. *Acta Palaeont Sin* (古生物学报), **42**(3): 460 ~ 465 (in Chinese with English abstract)
- Zhang Y X (张云翔), Xue X X (薛祥煦), 1995. Taphonomy of Longjiagou *Hipparionine* Fauna (Turolian, Miocene), Wudu County, Gansu Province, China. Beijing: Geol Publ House. 1 ~ 96 (in Chinese with English summary)