



云南晚中新世元谋无鼻角犀的头后骨骼与体型重建

卢小康^{1,2,3}, 邓涛^{2,4,5*}, 吉学平⁶

1. 河南中医药大学基础医学院, 郑州 450008;
2. 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;
3. 中国科学院南京地质古生物研究所, 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008;
4. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044;
5. 中国科学院大学, 北京 100044;
6. 云南省文物考古研究所, 昆明 650118

* 联系人, E-mail: dengtao@ivpp.ac.cn

2020-06-22 收稿, 2020-12-06 修回, 2020-12-07 接受, 2020-12-08 网络版发表

中国科学院战略性先导科技专项(XDB26000000, XDA20070203, QYZDY-SSW-DQC022, GJHZ1885)、中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室开放基金(LVEHO19003)和现代古生物学和地层学国家重点实验室开放基金(203113)资助

摘要 元谋盆地晚中新世古猿动物群犀类化石材料丰富, 新记述的头后骨骼属于同一个体, 归入元谋无鼻角犀 *Acerorhinus yuanmouensis*. 保存的椎骨数量丰富, 据此并结合髌骨长和头骨长估算的新材料所属个体头体长为2.362 m. 颈椎椎体和前/后关节突关节面的形态及位置关系显示, 其头部位置高, 颈部斜向下, 较短但具有较强的活动能力. 根据肱骨长度和保存的最长的肋骨推断, 该个体的胸深约为600 mm, 腹侧紧邻肘关节下方. 近端肢骨肱骨和股骨短, 长度差小; 三角肌结节和第3转子分别位于肱骨和股骨骨体上半部, 骨体未达粗壮的程度. 第3掌骨的近端宽与其他无角犀族类群接近, 且骨体最窄处位于近端关节面下方, 属于短小型脚骨. 距骨高宽比为0.88, 处于中度特化水平. 基于 *Diceros* 测量值的体重回归公式所得结果显示, 本研究的元谋无鼻角犀幼年个体体重约573 kg, 该种最大个体体重不超过1544 kg. *A. yuanmouensis* 接近的肱骨和股骨长度指示其与 *Aceratherium*、*Diceros* 和 *Dicerorhinus* 等犀牛的肢骨比例相近, 体型大小与 *Dicerorhinus* 接近, 可能具有相近的栖息环境和食性, 生活在林间疏地和灌木丛附近.

关键词 元谋盆地, 晚中新世, 无鼻角犀, 头后骨骼, 体型重建

我国晚新近纪地层无角犀类化石记录丰富, 但主要分布于北方, 南方的相对较少. 云南省元谋盆地沉积了丰富的新生代地层, 其中小河地区的晚中新世地层因发现古猿化石而闻名于世^[1]. 其生存时代通过小哺乳动物的对比判断约为9 Ma^[2], 稍早于高精度古地磁测年的8~7 Ma^[3]. 动物群组成分析表明当时该地区属于山地森林景观, 有流动的水体、少量灌木丛和林间草地分布^[4].

该地点已知的犀类化石包括 *Rhinoceros cf. vidali*、

Subchilotherium intermedium、*Acerorhinus yuanmouensis* 和 *Shansirhinus ringstroemi*^[5-7]. Lu^[8] 将产自元谋盆地的一件幼年头骨及5枚独立的上颊齿材料归入 *Acerorhinus yuanmouensis*. 本研究描述的头后骨骼与上述幼年头骨产自同一个化石坑, 属于同一个体的骨架, 包括保存较好的椎骨、肋骨和肢骨.

化石类群的体重估算通常依据现生动物推导的回归公式求得:

$$\lg W = a + b \lg L, \quad (1)$$

引用格式: 卢小康, 邓涛, 吉学平. 云南晚中新世元谋无鼻角犀的头后骨骼与体型重建. 科学通报, 2021, 66: 1516-1526

Lu X K, Deng T, Ji X P. Postcranial bones of *Acerorhinus yuanmouensis* from the Late Miocene of the Yuanmou Basin, China, and body reconstruction (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 1516-1526, doi: 10.1360/TB-2020-0743

其中, W 为体重, L 为测量项(即估算参数), a 和 b 分别为斜率和截距常数. 基于不同测量数值和分类水平的体重估算公式得出的估算结果相差较远. Damuth和MacFadden^[9]介绍了基于头体长、头骨长、牙齿长和肢骨长宽值的体重估算公式. 这些估算公式是基于较高的分类阶元并因此涵盖了具有较大体型差异的不同类群, 对于大型哺乳动物的体重估算值偏低, 不够准确. 基于现生黑犀的测量结果, Freeman和King^[10]建立了体重估算公式, 其中包括基于头体长和肢骨测量值的估算.

本研究将根据新的头后骨骼材料, 分析椎骨、肋骨和肢骨的形态特点和功能学意义, 复原其骨架. 同时采用式(1), 以现生犀牛的实测结果作为参考, 估计其体型大小.

1 材料与方法

本研究采用传统形态学对比的方法获得形态数据. 文中涉及的头后骨骼术语根据Sisson^[11]的描述, 测量方法根据Guérin^[12]所建立的标准. 根据头体长(HBL)、上颊齿M1长(UM1AP)、上颊齿M1宽(UM1W)、肱骨远端宽(HDW)和股骨远端宽(FDW)等测量值, 用上述公式估算体重. 单位缩写: IVPP V, 是中国科学院古脊椎动物与古人类研究所对脊椎动物化石的编号前缀; IVPP OV, 是对现生脊椎动物标本的编号前缀.

不同的哺乳动物分类组合回归公式不同. 已有分类组合中与犀牛系统分类和体型较为接近的是有蹄类和奇蹄目的计算公式, 以及针对黑犀体重所建的回归公式^[10,13-15]. 本研究报道的*A. yuanmouensis*的头后骨骼提供的数据中, 除了肢骨的近远端宽之外, 最具价值的的数据是包括所有椎骨在内的头体长. 头体长沿用邱占祥和王伴月^[16]的建议, 前端包括头骨, 后端到髌骨的坐骨结节, 减少因缺少软组织对头体长及其估算结果的影响. 本研究根据新材料所属个体已经报道的颊齿材料, 参考上臼齿M1的长宽值估算体重^[13]. 为了更好地判断估算体重的准确性, 本研究引用现生犀牛的体型信息作为参考, 头体长和体重值根据已有文献[17-20]报道, 为了减少偏差头体长取中间值, 颊齿和肢骨测量值根据Guérin^[12]所测数据的平均值.

2 头后骨骼的解剖特征

奇蹄目 PERISSODACTYLA Owen, 1848

真犀科 Rhinocerotidae Gill, 1872

无角犀亚科 Aceratheriinae Dollo, 1885

大唇犀族 Chilotheriini Qiu et al., 1987

无鼻角犀属 *Acerorhinus* Kretzoi, 1942

元谋无鼻角犀 *Acerorhinus yuanmouensis*
Zong, 1998

正型标本 YZ 006-1, 一个左侧向挤压的保存较好的老年头骨, 上颊齿严重磨蚀. 现存楚雄州博物馆.

副型标本 YZ 007, 右M1. 现存楚雄州博物馆.

正型地点 云南省元谋县物茂乡小河村.

正型层位 元谋盆地晚中新世的小河组地层, 属保德期, 与欧洲的Turolian期的MN11-12对应.

鉴定特征(修订) *Acerorhinus*属内体型较小的种. 顶嵴窄而隆突, 鼻骨短, 侧视呈波状弯曲. 上颊齿舌侧尖收缩发达, 上前臼齿齿桥和内齿带的发育程度存在个体差异, 上臼齿小刺很短但常有二个发育. 下颌联合部窄. 上门齿完全退化, 下门齿i2粗壮. 颈部短. 前/后肢骨间的长度差小, 远端肢骨短但并不粗壮.

2.1 椎骨

枢椎(IVPP V 18565.1, 图S1)轮廓宽大于长, 棘突矮而粗壮; 与寰椎相连的前关节突关节面横向宽, 活动范围较大; 与第3颈椎相接的后关节突关节面朝向后下方, 表明与后部颈椎的高差小. 后部3~7颈椎(IVPP V 18565.2/3/4/5/6, 图S1, 表S1)的椎骨体短, 约为40 mm, 长轴斜向后下方; 前关节突关节面向近水平位过渡, 横向延伸较宽, 长轴由前外侧斜向后内侧延伸; 后关节突关节面是勺状凹面, 朝向外下方, 并向下延续到椎孔侧壁; 前和后关节突关节面之间存在垂向重叠, 第7颈椎重叠幅度最大; 横突短, 第6颈椎横突的前/后端分别与椎头和椎窝齐平(图1). 胸椎(IVPP V 18565.7/8/9/10, 图S2, 表S2)和腰椎(IVPP V 18565.11/12, 图S2, 表S2)的椎体较颈椎的稍长, 背侧面凹, 在椎头和椎窝的背侧缘形成浅凹, 腰椎的凹陷更深. 腰椎的后关节突关节面后端远远超过椎窝, 显示前后腰椎之间较强的叠覆排列关系和弱的活动能力.

2.2 肋骨

肋骨材料丰富, 除了第一肋骨外, 结合对现生印度犀*Rhinoceros. unicornis*(IVPP OV 1046)和早中新世的*Plesiaceratherium gracile*(IVPP V 11987)肋骨序列的观察, 将其余肋骨从前向后分为4个部分: 第2~7肋骨(IVPP V 18565.14/15/16/17/18/19/20)、第8~10肋骨(IVPP V 18565.21/22/23/24/25)、第11~15肋骨(IVPP

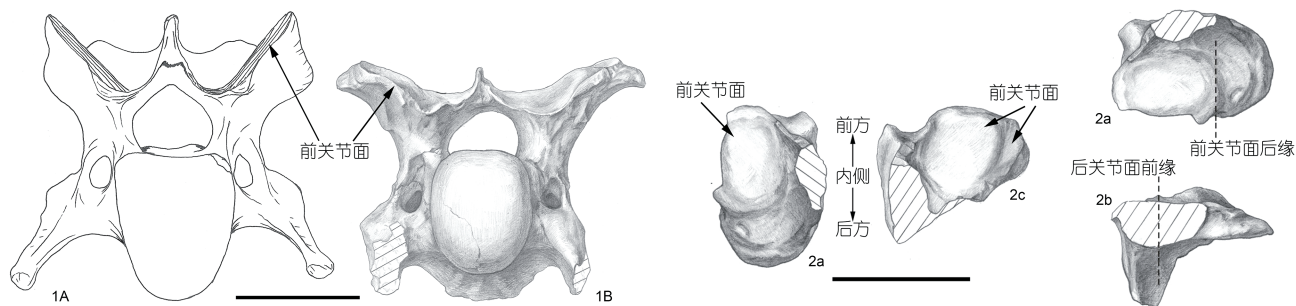


图1 元谋无鼻角犀颈椎对比。1, 第4颈椎, 1A, 披毛犀, IVPP V 4387.20, 根据祁国琴^[21]绘制; 1B, 元谋无鼻角犀, IVPP V 18565.3; 2, 第7颈椎, 元谋无鼻角犀, 2a, 左侧椎弓背侧视; 2b, 左侧椎弓外侧视; 2c, 右侧椎弓背侧视。比例尺=50 mm

Figure 1 Cervical vertebrae of *Acerorhinus yuanmouensis* from the Late Miocene of the Yuanmou Basin and comparison. 1, 4th C.V., 1A, *Coelodonta antiquitatis*, IVPP V 4387.20, drawing from Qi^[21]; 1B, *Acerorhinus yuanmouensis*, IVPP V 18565.3; 2, 7th C.V., *Acerorhinus yuanmouensis*, 2a, dorsal view of left vertebral arch; 2b, lateral view of left vertebral arch; 2c, dorsal view of right vertebral arch. Scale bars=50 mm

V 18565.26/27/28/29/30/31/32/33/34/35/36/37/38)和第16~19肋骨(IVPP V 18565.40/41/42/43/44)(图S3, 表S3)。肋骨形态从前向后表现出一系列变化趋势: 肋骨头前/后2个关节面从大的卵圆形逐渐变为小的椭圆形, 两个关节面的大小差别也逐渐增大; 肋骨结节及其上的关节面不断变小, 从占据骨体整个外侧面, 到不断向骨体后侧缘偏移; 前部肋骨骨体呈宽扁的板状骨, 后部肋骨骨体厚度增加, 呈不规则的四边形轮廓; 后部肋骨骨体上的前/后肋间血管沟逐渐变深, 并向胸骨端延伸到骨体的中部或中下部(图2)。

2.3 肢骨

肱骨近端肱骨头和结节缺损。大圆肌结节紧挨内侧缘中部的上方; 三角肌结节的粗糙面位于外侧缘的上半部; 内侧髁较外侧髁大, 突入鹰嘴窝(图3, S4, 表S4)。楔状骨近端关节面呈背腹向凹内外侧凸的马鞍形, 前缘比后缘高; 对副腕骨的关节面呈边缘不规则的卵圆形; 对半月骨的关节面近端和远端部分都是近半月形轮廓, 但是远端部分的凸点向后(图S4, 表S5)。第3掌骨保留的骨体与近端之间相接处在外侧缘形成深凹, 为骨体最窄处所在位置; 近端内侧对第2掌骨的关节面整体呈不对称的半月形, 关节面宽大; 外侧对第4掌骨的背侧部关节面位置较靠上, 下缘相当于掌侧部关节面的中部水平(图S4, 表S6)。

腕骨骨体窄长; 髌骨翼呈大而薄的扇形骨板, 上下缘凹陷深; 坐骨结节三角形, 与反方向延伸的坐骨弓的长轴呈一条直线, 几乎与髌骨翼的平面相垂直(图S4, 表S7)。股骨头呈背腹向稍压扁的圆形; 大转子与股骨头齐平; 第3转子呈耳状轮廓, 窄薄的外侧边的下端有

耳垂样的垂突, 位于骨体上半部(图3, S4, 表S8)。髌骨外侧滑车沟窄, 外侧缘开放, 不形成典型的沟状结构; 内侧滑车沟宽, 内侧缘略向后包卷, 形成沟状轮廓; 中间的滑车嵴向远端延伸形成尖突(图S4)。

胫骨近端破损, 胫骨嵴发达; 骨体腹侧面有发达的腓肌线, 在上2/3处融入骨体的外侧缘; 远端滑车关节窝以及中间的中嵴向前外方倾斜的趋势显著(图S4, 表S9)。距骨轮廓稍扁, 高小于宽; 远端关节面的内侧是对中央跗骨的关节面, 宽度占据远端关节面约3/5; 与方骨的关节面表面平坦, 靠背侧缘的部分比较发达, 向腹侧延伸逐渐变弱; 由于破损, 与跟骨的第2和第3关节面是否相连无法判断(图S4, 表S10)。

3 体型重建

3.1 椎骨

新材料颈椎椎体和前/后关节突关节面的长轴倾斜显著, 表明其颈部斜向后下延伸, 头部没有随着体型变小而变低。椎体长度较无鼻角犀柴达木种 *Acerorhinus tsaidamensis* 的短^[22]。后者3~7颈椎椎体的长度为46~48 mm, 枢椎的椎体长108 mm。

A. tsaidamensis 的前12个胸椎保存较好, 各椎体长为42~49 mm, 从前向后显示增加的趋势。新材料的4个胸椎椎体稍长, 每个为50 mm左右, 但是其与肋骨的关节面小而且位置上移, 指示均为后部胸椎。结合 *A. tsaidamensis* 的胸椎椎体从前向后长度增加的趋势, 可以判断其后部胸椎与新材料的胸椎椎体长度相同。 *A. tsaidamensis* 的腰椎椎体长为47 mm, 也与新材料的相同。整体而言, 新材料椎骨仅在颈部稍短, 胸腹部身体长度

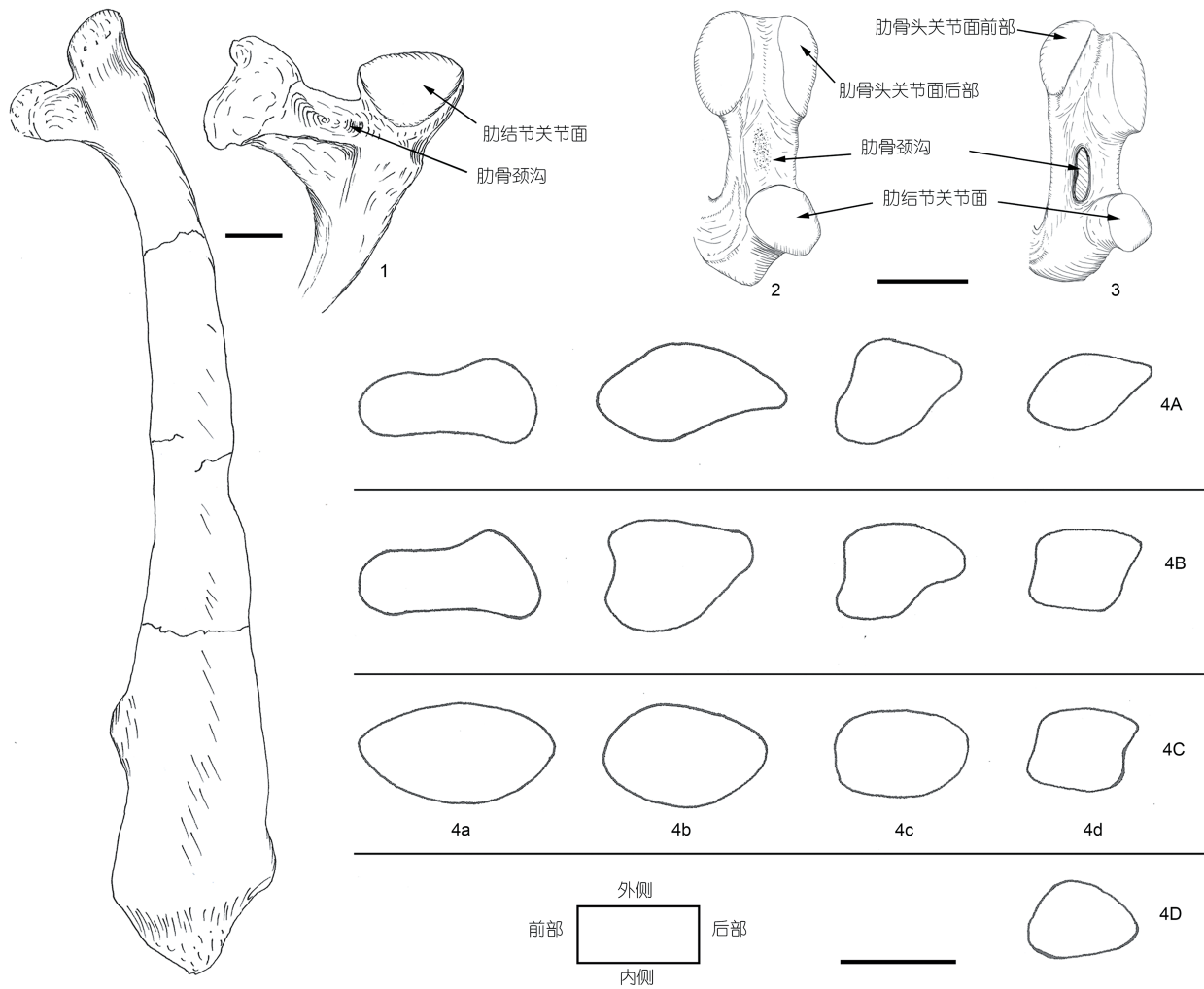


图 2 元谋无鼻角犀的肋骨. 1, IVPP V 18565.13, 第1肋骨及其近端. 2, IVPP V 18565.15, 第2~7肋骨近端. 3, IVPP V 18565.26, 第8~10肋骨近端. 4, 肋骨的断面轮廓. 4a, IVPP V 18565.14; 4b, IVPP V 18565.23; 4c, IVPP V 18565.34; 4d, IVPP V 18565.39. 4A, 靠近近端部; 4B, 骨体上1/3部; 4C, 骨体中1/3部; 4D, 骨体下1/3部. 比例尺=20 mm

Figure 2 Ribs of *Acerorhinus yuanmouensis* from the Late Miocene of the Yuanmou Basin. 1, IVPP V 18565.13, first rib and its proximal extremity. 2, IVPP V 18565.15, proximal extremity of 2th-7th rib. 3, IVPP V 18565.26, proximal extremity of 8th-10th rib. 4, Cross section of diaphysis of different ribs. 4a, IVPP V 18565.14; 4b, IVPP V 18565.23; 4c, IVPP V 18565.34; 4d, IVPP V 18565.39. 4A, Near proximal extremity; 4B, upper third part; 4C, middle third part; 4D, lower third part. Scale bars=20 mm

与 *A. tsaidamensis* 相同. *R. unicornis* (IVPP OV 1383) 的椎骨长度均大于上述2个种, 与其更大的体型相对应.

本研究描述的颈椎与柴达木种 *A. tsaidamensis* 的相似, 差别在于2个方面: 新材料第3~5颈椎椎窝呈圆形, 第6颈椎的呈扁圆形, 后者的第6颈椎椎窝与第3~5颈椎椎骨相同呈圆形; 新材料的第3~7颈椎前和后关节突关节面发育垂向重叠, 从前向后程度逐渐增加, 后者仅在第7颈椎可见前关节突关节面的后缘与后关节突关节面的前缘重叠, 这2个方面均与新材料更加粗短的颈部相应^[22].

新材料颈椎椎骨形态与原始真犀 *Trigonias osborni*、现生印度犀 *R. unicornis* (IVPP OV 1383) 和更新世的披毛犀 *Coelodonta antiquitatis* 差别显著^[21,23]. *T. osborni* 的枢椎属于小而纤细型椎骨, 整体轮廓窄长, 长大于宽; 后关节突关节面朝向外下, 并不朝向后方, 指示第3颈椎的位置较低. 新材料枢椎与后两者形态接近, 但是比例更加宽短. 新材料第3~7颈椎的形态与 *R. unicornis* 和 *C. antiquitatis* 的差别主要在于, 后两者前和后关节突的关节面是近矢状位的, 关节面表面平直, 显示相邻椎骨之间较弱的横向活动能力; 且体型较大, 椎骨



图3 元谋无鼻角犀肢骨. 1, IVPP V 18565.49, 股骨; 2, IVPP V 18565.45, 肱骨. A, 腹侧视; B, 背侧视. 比例尺=50 mm
Figure 3 Proximal limbs of *Acerorhinus yuanmouensis* from the Late Miocene of the Yuanmou Basin. 1, IVPP V 18565.49, femur; 2, IVPP V 18565.45, humerus. A, ventral view; B, dorsal view. Scale bar=50 mm

骨体较长, 两个关节面无垂向的重叠(图1).

上述对比表明, *A. yuanmouensis*的颈椎比*A. tsaidamensis*短. 同时, 两者的椎体和前/后关节突关节面长轴倾斜趋势显著, 指示颈部均为斜向前上方延伸. 另外, 前/后关节突关节面波状横向延伸较宽, 几乎呈水平位相接, 椎头和椎窝均趋于圆形, 可以更灵活地转动. 显然, *Acerorhinus*的颈部具有比*R. unicornis*和*C. antiquitatis*更强的横向运动能力, 这在一定程度上弥补了其较短的颈椎为颈部灵活性带来的影响, 与其较小的体型相呼应.

3.2 肢骨

新材料肱骨近端肱骨头和结节缺损, 保存了部分结节和肱骨颈以下部分, 长为350 mm, 实际长度稍大, 比*Chilotherium wimani*的长, 但比*Aceratherium incisivum*的短^[24,25](表1). 三角肌结节远端位于骨体上半部, 与*A. incisivum*和*P. gracile*相近, 但是*C. antiquitatis*、*Teleoceras proterum*和*C. wimani*的三角肌结节位置靠下, 达到骨体中部或下半部, 相应骨体的近端也相当的宽, 是肩关节负荷增加和骨体变短的标志, 属于粗壮或粗短型肢骨^[21,24-27].

新材料第3掌骨形态与邓涛和王晓鸣^[28]描述的产

自青海柴达木盆地的*A. tsaidamensis*的第3掌骨相同. 就其近端宽而言与已知的其他无角犀类相近, 且骨体近端外侧缘弯曲显著, 最窄处位于骨体与近端相接处, 与*A. tsaidamensis*、*C. wimani*具有相近的骨体轮廓, 代表了小型犀牛的掌骨特点, 但区别于白犀*Ceratotherium simum*等代表的粗壮型和*Teleoceras*等代表的粗短型掌骨, 后两者骨体从近端到远端延伸无显著变宽, 最窄处不在近端.

股骨小转子发达程度与*C. wimani*和*A. incisivum*接近, 比*C. antiquitatis*和*P. gracile*发达^[21,24-26]. 内侧髁上嵴位于骨体内侧缘的下端, 是一个圆形的粗糙面. 第3转子的位置和形态与*A. tsaidamensis*、*A. incisivum*和*P. gracile*相同, 但*C. wimani*的第3转子位置更靠下, 在骨体中1/3处. 与*C. antiquitatis*的差别在于, 后者第3转子位于骨体中部, 转子嵴比较弱, 第3转子向前呈方形, 向前翻转也比较明显. 从第3转子的位置和轮廓判断, 新材料个体不如*C. wimani*和*C. antiquitatis*粗壮.

新材料股骨保存完整, 长度小于*P. gracile*, 与*A. tsaidamensis*相近(表S8). 现生白犀的生长发育过程显示, 在3.5~4岁的亚成年个体, 身体稍小于成年个体^[17]. 新材料个体的头骨长度比正型成年个体标本短约14 mm^[5,8], 其体型发育速度与现生白犀相近或略快, 前

表 1 元谋无鼻角犀肱骨和股骨长度对比(mm)^{a)}

Table 1 Comparisons of length of humerus and femur of *Acerorhinus yuanmouensis* and other rhinos (mm)

测量项	<i>T. osborni</i>	<i>A. yuanmouensis</i>	<i>A. tsaidamensis</i>	<i>A. incisivum</i>	<i>C. wimani</i>	<i>P. gracile</i>	<i>D. bicornis</i>	<i>D. sumatrensis</i>	<i>C. simum</i>	<i>R. unicornis</i>
1	280	350	-	380	320.3	384	410	364	418	461
2	341	382	395	433	390	480	456	421	508	554
3	61	32	-	53	69.7	96	46	57	90	93
4	1.21	1.09	-	1.13	1.21	1.25	1.11	1.15	1.21	1.20
5	0	-29	-	-8	8.7	35	-15	-4	29	32

a) “-”表示数据缺失。1, 肱骨长度; 2, 股骨长度; 3, 股骨和肱骨长度差; 4, 股骨和肱骨长度比值; 5, 相对于 *Trigonias osborni* 的股骨和肱骨长度增长值之差。 *T. osborni* 根据 Scott 等人^[23], *Acerorhinus tsaidamensis* 根据邓涛和王晓鸣^[28], *Aceratherium incisivum* 根据 Hünemann^[24], *Chilotherium wimani* 根据 Deng^[25], *Plesiaceratherium gracile* 根据阎德发^[26], *Diceros bicornis*、*Dicerorhinus sumatrensis*、*Ceratherium simum*、*Rhinoceros unicornis* 根据 Guérin^[12]

肢肱骨和后肢股骨将略有生长。但是, 从肢骨当前长度及幼年 and 成年头骨长度的对比判断, 其肢骨长度不会超过 *A. incisivum* 和 *A. tsaidamensis*。

值得注意的是, *A. yuanmouensis* 的前/后肢骨近端长骨的长度差异小, 前肢肱骨和后肢股骨的长度差值不足 40 mm, 这一差值不排除与新材料尚未成年有关, 但更多的是由前/后肢骨自身比例导致。而且, 考虑到肱骨近端缺失, 两者的实际差值更小。 *Trigonias osborni* 作为原始的小型犀牛, 这一长度差为 61 mm, *C. wimani* 体型稍大, 差值在 70 mm 左右, 体型更大的 *P. gracile*、*C. simum* 和 *R. unicornis* 的这一差值进一步扩

大到 100 mm 左右, 股骨与肱骨的长度比值均在 1.2 以上 (图 3, 4, 表 1)^[17,19,25,26]。但是, 现生的 *Dicerorhinus sumatrensis* 和 *Diceros bicornis* 及晚中新世的 *A. incisivum* 体型较 *T. osborni* 大, 股骨与肱骨的长度差值却是缩小的, 在 50 mm 左右, 长度比值均在 1.1 左右 (表 1)^[18,20,23,24]。随着体型及近端肢骨长度的增加, 与 *T. osborni* 相比, 大多属种肱骨和股骨长度差值的增加源于后者相对更大的长度增加值; 而长度差值小于 *T. osborni* 的属种, 即 *A. yuanmouensis*、*A. incisivum*、*D. sumatrensis* 和 *D. bicornis*, 其肱骨增加的长度值大于股骨的 (表 1)。近端肢骨的这一比例特点显示了犀类不同的体型演化策略, 而

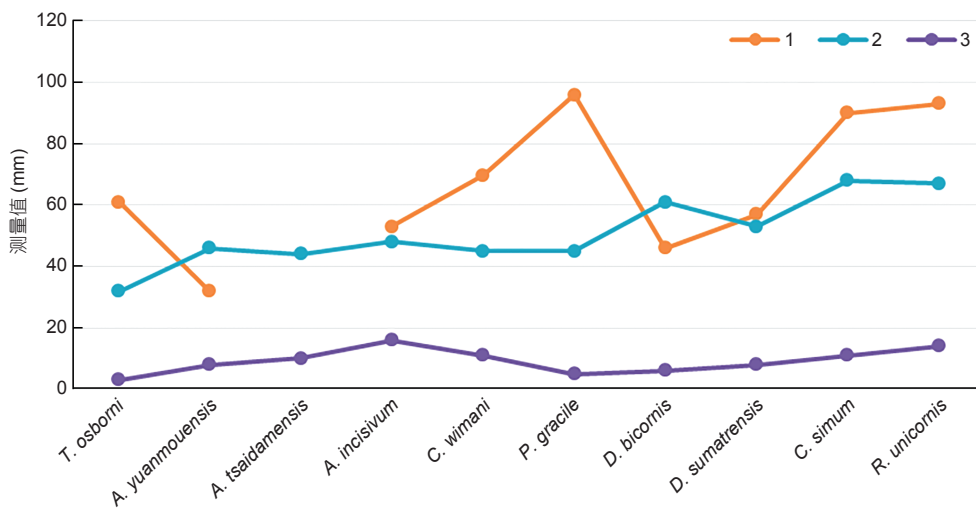


图 4 (网络版彩色)元谋无鼻角犀肢骨对比。1, 肱骨和股骨长度差; 2, 第三掌骨近端宽; 3, 距骨宽高差。 *Trigonias osborni* 根据 Scott 等人^[23], *Acerorhinus tsaidamensis* 根据邓涛和王晓鸣^[28], *Aceratherium incisivum* 根据 Hünemann^[24], *Chilotherium wimani* 根据 Deng^[25], *Plesiaceratherium gracile* 根据阎德发^[26], *Diceros bicornis*、*Dicerorhinus sumatrensis*、*Ceratherium simum*、*Rhinoceros unicornis* 根据 Guérin^[12]
Figure 4 (Color online) Comparisons of limbs of *Acerorhinus yuanmouensis* and other rhinos. 1, length difference between femur and humerus; 2, proximal width of Mc III; 3, difference of transversal distance of astragalus. *Trigonias osborni* from Scott et al.^[23], *Acerorhinus tsaidamensis* from Deng and Wang^[28], *Aceratherium incisivum* from Hünemann^[24], *Chilotherium wimani* from Deng^[25], *Plesiaceratherium gracile* from Yan^[26], *Diceros bicornis*, *Dicerorhinus sumatrensis*, *Ceratherium simum*, *Rhinoceros unicornis* from Guérin^[12]

*Acerorhinus*与*D. bicornis*的最为接近。

就距骨轮廓的宽高比而言, *A. yuanmouensis*和*A. tsaidamensis*所代表的*Acerorhinus*与*Aceratherium*和*Chilotherium*特化水平相当, 远端脚骨并不属于粗短型(表S10)。新材料距骨整体高稍大于宽, 介于晚中新世无角犀类的对比数据之间, 差值与*D. bicornis*和*D. sumatrensis*接近, 而后者代表了较小体型个体(图4, 表S11)。

虽然目前无法判断远端掌骨和跖骨的长度, 但是结合前/后肢近端肢骨长度的比例推测, *A. yuanmouensis*的体型比例与*A. incisivum*和*D. bicornis*相近, 体型大小与*D. sumatrensis*相近。在系统分类和整体形态特化水平上, *A. yuanmouensis*所在的*Acerorhinus*与*A. incisivum*相近。因此推测, *A. yuanmouensis*与前两者的栖息环境和食性相近, 生活在林间疏地和灌木丛附近, 采食灌木和高草。但是, 就颊齿特化程度而言, *A. yuanmouensis*远高于*A. incisivum*的特化水平, 指示其具有采食更粗糙食物的能力, 食性范围可能更广。

3.3 骨架复原

新材料保存有第2~6颈椎。第7颈椎椎体长参考第6颈椎, 约为40 mm, 第2~7椎骨椎体总长313 mm。新材料的寰椎没有保存, 根据*A. tsaidamensis*的测量值, 其背侧和腹侧椎弓长稍大于后部第3~5颈椎骨体长, 推断新材料寰椎的长度为60 mm, 颈部椎骨总长为373 mm。*A. yuanmouensis*已知的胸椎和腰椎与对应的*A. tsaidamensis*的椎体长度相近。两者已知的胸椎有*A. tsaidamensis*的前部12个和*A. yuanmouensis*的后部4个, 总长为756 mm。*Acerorhinus*共有19个胸椎, 其余3个胸椎椎体总长参考*A. yuanmouensis*已知的标本测量值160 mm计算, 推测其胸部椎骨总长为916 mm。保存的两个腰椎椎体长为53 mm和49 mm, 以逐渐变短的规律推断, 5个椎骨总长为255 mm。骶骨之前的椎骨总长为1544 mm。新材料骶椎没有保存, 参考*A. tsaidamensis*的骶椎长度, 为172 mm。

本研究描述的肋骨材料中, 以IVPP V 18565.14保存的肋骨骨体为最长, 其末端延伸到骨体的下半部, 直线长为540 mm。前肢肱骨保存有完整的骨体, 但是关节头顶端破损, 其解剖学长度为350 mm。由于缺少肩胛骨的长度作为参考, 难以直接判断元谋无鼻角犀的胸部腹侧是否与肘关节齐平。在*C. wimani*和*P. gracile*的骨架材料中, 肩胛骨长度通常大于肱骨, 后者(IVPP V 11987)肩胛骨和肱骨的垂向长分别为351和320 mm, 保

存的最长肋骨的直线长>568 mm, 其腹侧的胸骨没有超过肘关节^[25,26]。*A. tsaidamensis*的肩胛骨长为404 mm, 最长肋骨为690 mm, 较新材料的肋骨长; 肱骨近端保存较新材料差, 保留长度为306 mm, 胸深约为700 mm, 腹侧紧邻肘关节下方^[28]。新材料肱骨长度>350 mm, 推测肩胛骨的长度与之接近, 从肋骨和肱骨长度的差值看, 其胸部的腹侧延伸到肘关节下方, 胸深约在600 mm。标本IVPP V 11987是*P. gracile*的较小个体, 且肋骨保存不全, 其他标本的测量数据显示, *P. gracile*的胸深远大于新材料和*A. tsaidamensis*, 最长肋骨为800 mm。

新材料髌骨从荐骨结节到坐骨结节的距离为440 mm。不同犀牛个体间骨盆倾角存在略微的差异, 但鉴于系统关系较近的化石材料没有保存较好的骨盆结构提供参考, 本研究以现生犀牛作为参考。现生白犀(IVPP OV 2629)骨架骨盆侧壁髌骨的倾斜角为47°, 形成以荐骨结节、坐骨结节为参考点的直角三角形, 其底边长计为骨盆长。以此为参考, 新材料从骶骨前端到坐骨结节的骨盆长约322 mm。椎骨到骨盆坐骨结节的体长为1.866 m。新材料所属个体鼻骨短, 头骨长仅保存了鼻端到枕嵴, 比成年正型的头骨短14 mm, 后者从枕髁到前颌骨长为510 mm^[8], 以此估算的新材料所属个体枕髁到前颌骨长496 mm, 头体长为2.362 m。

结合其他已知的头骨和头后骨骼材料, 本研究复原了新材料所属个体的骨架, 使用的测量值包括: 头骨长、椎骨长、胸深和部分肢骨长。复原图中头骨和髌骨的侧视轮廓以其已知形态为准。肩胛骨、颈椎、胸椎和骶骨的形态均参考*A. tsaidamensis*的材料^[22], 但对颈椎部分作修改以表现前/后关节突关节面的垂向重叠。前/后肢骨长骨的比例参考现生黑犀*D. bicornis*的肢骨^[20]。其他方面参考*A. incisivum*的形态^[24](图5)。

3.4 体重估算

根据有蹄类和奇蹄目体重估算公式, 该幼年*A. yuanmouensis*头体长的对应体重估算值为346.4~379.5 kg, 低于根据黑犀*D. bicornis*的回归公式所得估算值, 后者为573.3 kg(表2)。这与其他现生犀类估算值的对比结果一致, 后者稍高, 但是均在各自体重变异的中间范围内。这一差别的原因可能是由于, 有蹄类和奇蹄目的体重估算公式包含了较多小型和纤细奔跑型属种的体型信息, 估算结果较后者偏低。新材料与*D. bicornis*同为犀科成员, 且两者近端肢骨长度具有相近的比例, 估算值更贴近其实际体重, 具有更高的参考价值。由于犀

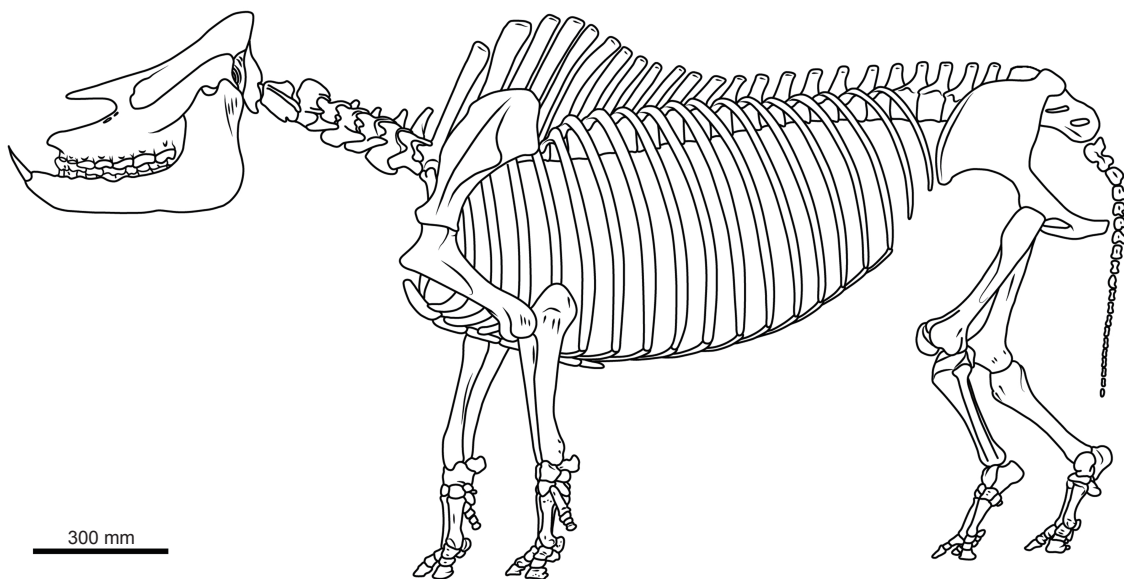


图 5 元谋无鼻角犀骨架复原
Figure 5 Skeleton reconstruction of *Acerorhinus yuanmouensis*

表 2 元谋无鼻角犀的体重估算和对比(体重: kg)^{a)}

Table 2 Mass estimation of *Acerorhinus yuanmouensis* and extant rhinos (weight: kg)

参数项	a	b	<i>A. yuanmouensis</i>		<i>D. bicornis</i>		<i>C. simum</i>		<i>D. sumatrensis</i>		<i>R. unicornis</i>	
			参数	体重	参数	体重	参数	体重	参数	体重	参数	体重
HBL ^{b)}	-5.12	3.16	2362	346.4	3375	651.7	3666	1389.4	2767	571.1	4120	2009.4
HBL ^{c)}	-9.1649	3.4815	2362	379.5	3375	761.3	3666	1753.2	2767	658.3	4120	2632.4
HBL ^{d)}	1.593	3.122	2.362	573.3	3.375	1070.4	3.666	2261.5	2.767	939.6	4.12	3256.1
UM1AP ^{b)}	1.21	3.09	52	3254.2	54	3656.7	55	3870.0	47	2381.1	53	3451.5
UM1W ^{b)}	1.52	2.83	58	3239.6	59	3400.2	61	3736.6	49	2010.2	65	4472.4
HDW ^{e)}	0.2863	2.5752	13.4	1544.6	15.7	2322.6	16.8	2765.1	11.2	973.2	17.3	2982.0
FDW ^{e)}	-0.0107	2.782	10.1	607.1	13.1	1251.8	14.4	1628.7	12.2	1026.9	16.4	2338.8

a) HBL, 参数头体长(head and body length); UM1AP, 参数上颊齿M1长(antero-posterior length of M1); UM1W, 参数上颊齿M1宽(width of M1); HDW, 参数肱骨远端宽(distal width of humerus); FDW, 参数股骨远端宽(distal width of femur). b) 根据Damuth^[13], 单位为mm. c) 根据Silva和Downing^[15], 单位为mm. d) 根据Freeman和King^[10], 单位为m. e) 根据Scott^[14], 单位为cm

类颊齿在有蹄类中处于较高的特化水平, 长宽值均高于大部分有蹄类及奇蹄目属种, 就现生犀类而言对应体重估算结果达到甚至超出了其已知体重的最高记录. 即便如此, 基于颊齿长宽的估算结果对于大型犀类, 如 *Ceratotherium* 和 *Rhinoceros*, 仍具有一定的参考意义, 但是 *Acerorhinus*、*Chilotherium* 和 *Teleoceras* 等的颊齿大而体型小, 不适合以颊齿作为体重估算的参数.

肱骨和股骨远端宽的估算结果往往前者较高. 根据现生犀类的体重变异范围, 肱骨远端宽度对应的体重估算结果往往代表该类群较高或最大的体重值, 而对股骨远端宽的估算值落在中间范围内, 比前者具有

更高的参考意义. 这是由于犀类体型较其他大部分有蹄类粗壮, 前肢承重导致肱骨远端异速发育更为宽大的缘故. *A. yuanmouensis* 对两者的估算值分别为1544.6和607.1 kg, 后者与头体长对应的估算值接近. *D. sumatrensis* 肱骨和股骨的测量估算结果与其他类群相反, 原因有待进一步研究. 就现生犀牛而言, 除了颊齿以外, 上述各参数所得结果均在已知的体重变异范围内, 其中基于头体长的估算值更接近已知的体重记录. 参考现生犀牛的测量结果, 本研究推断, 新材料所代表的未成年个体体重在573 kg左右.

现生犀牛个体发育研究显示, 3.5~4岁的未成年个

体(M1已经磨蚀, M2正在萌出尚未磨蚀)头骨长通常达到成年个体的75%左右,发育较快的雌性个体长度可达成年个体水平^[17-20]。犀类后肢高度的个体发育记录显示, *C. simum*在3.5~4岁时骶骨前方结节高度与成年个体髌骨翼外侧下方突起的高度一致^[29]。目前还无法判断新材料体长的进一步增长值。但基于犀类相对于其他有蹄类动物较为笨重的体型, 肱骨远端宽通常代表了较大的体重估算值, 在现生犀牛中代表各自类群的最大体重。根据该未成年个体肱骨远端宽对应的体重估算值推断, 本研究认为*A. yuanmouensis*的最大成年个体体重不会超过1544 kg。

4 结论

*Acerorhinus*是广泛分布于欧亚地区晚中新世的犀

类, 属种丰富。根据本研究新描述的头后骨骼, 结合已报道的头骨和颊齿材料, 本研究推断: *A. yuanmouensis*代表*Acerorhinus*属内体型较小的种, 其头骨到髌骨的头体长2.362 m, 胸深约600 mm, 胸腹腔腹侧缘紧邻肘关节下方, 前肢和后肢长度差异小, 远端肢骨短但并不粗壮, 属于短小型肢骨, 可能生活在林间疏地和灌木丛附近。根据颈部椎骨椎体和前/后关节突关节面的形态和位置关系推断, *A. yuanmouensis*头部位置没有随着体型变小而随之变低, 颈部斜向下, 短但具有较强的活动能力。已知的材料显示其颊齿特化水平较属内其他种高, 表明其可以取食更粗糙的高草和灌木。根据体长、颊齿和肢骨的测量值估算, 新材料所属幼年个体的体重为573 kg左右, 该种体重最多不会超过1544 kg。

参考文献

- Jiang C, Xiao L, Li J M. Hominoid teeth from Leilao in Yuanmou, Yunnan (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 1993, 12: 97-102 [姜础, 肖林, 李健明. 云南元谋雷老发现的古猿牙齿化石. *人类学学报*, 1993, 12: 97-102]
- Ni X J, Qiu Z D. The micromammalian fauna from the Leilao, Yuanmou hominoid locality: Implications for biochronology and paleoecology. *J Human Evol*, 2002, 42: 535-546
- Yue L P, Zhang Y X, Qi G Q, et al. Paleomagnetic age and palaeobiological significance of hominoid fossil strata of Yuanmou Basin in Yunnan (in Chinese). *Sci China Ser D Earth Sci*, 2003, 33: 1069-1075 [岳乐平, 张云翔, 祁国琴, 等. 云南元谋盆地含古猿化石层古地磁年龄及古生物学意义. *中国科学D辑: 地球科学*, 2003, 33: 1069-1075]
- Qi G Q, Dong W, Zheng L, et al. Taxonomy, age and environment status of the Yuanmou hominoids (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2006, 51: 833-841 [祁国琴, 董为, 郑良, 等. 云南元谋盆地古猿动物群的系统位置、时代及生存环境. *科学通报*, 2006, 51: 833-841]
- Zong G F. A new evidence of dividing in the Neogene stratigraphy of Yuanmou Basin (in Chinese). *Mem Beijing Nat Hist Mus*, 1998, 56: 159-178 [宗冠福. 元谋盆地新近纪地层划分的新证据. *北京自然博物馆研究报告*, 1998, 56: 159-178]
- Gao F, Ma B. *Perissodactyla*. In: He Z Q, ed. *Yuanmou Hominoid Fauna* (in Chinese). Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 1997. 106-114 [高峰, 马波. 奇蹄类. 见: 和志强, 主编. 元谋古猿. 昆明: 云南科技出版社, 1997. 106-114]
- Deng T, Gao F. *Perissodactyla*. In: Qi G Q, Dong W, eds. *Lufengpithecus hudiensis* Site. Beijing: Science Press, 2006. 188-195, 334-335
- Lu X K. A juvenile skull of *Acerorhinus yuanmouensis* (Mammalia: Rhinocerotidae) from the Late Miocene hominoid fauna of the Yuanmou Basin (Yunnan, China). *Geobios*, 2013, 46: 539-548
- Damuth J, MacFadden B J. *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. New York: Cambridge University Press, 1990
- Freeman G H, King J M. Relations amongst various linear measurements and weight for black rhinoceroses in Kenya. *Afr J Ecol*, 1969, 7: 67-72
- Sisson S B. *The Anatomy of the Domestic Animals*. 4th ed. Philadelphia and London: Saunders W. B. Company, 1953
- Guérin C. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale: Comparaison avec les espèces actuelles. *Doc Lab Géol Lyon*, 1980, 79: 1-1182
- Damuth J. Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements. In: Damuth J, MacFadden B J, eds. *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 229-253
- Scott K M. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. In: Damuth J, MacFadden B J, eds. *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 301-335
- Silva M, Downing J A. The allometric scaling of density and body mass: A nonlinear relationship for terrestrial mammals. *Am Nat*, 1995, 145: 704-727
- Qiu Z X, Wang B Y. *Paraceratheres Fossils of China* (in Chinese). *Palaeontologia Sinica* 193, New Series C, No. 29. Beijing: Science Press, 2007 [邱占祥, 王伴月. 中国的巨犀化石. *中国古生物志*, 总号第193册, 新丙种第29号. 北京: 科学出版社, 2007]

- 17 Groves C P. *Ceratotherium simum*. Mamm Spec, 1972, 6: 1–6
- 18 Groves C P, Kurt F. *Dicerorhinus sumatrensis*. Mamm Spec, 1972, 21: 1–6
- 19 Laurie W A, Lang E M, Groves C P. *Rhinoceros unicornis*. Mamm Spec, 1983, 211: 1–6
- 20 Hillman-Smith K, Groves C P. *Diceros bicornis*. Mamm Spec, 1994, 455: 1–8
- 21 Qi G Q. Quaternary mammalian fossils from Salawusu River district, Nei Mongol (in Chinese). Vert PalAsiat, 1975, 13: 239–249 [祁国琴. 内蒙古萨拉乌苏河流域第四纪哺乳动物化石. 古脊椎动物与古人类, 1975, 13: 239–249]
- 22 Bohlin B. Eine Tertiäre Säugetier-Fauna aus Tsaidam. Palaeontol Sin C, 1937, 14: 1–111
- 23 Scott W B, Jepsen G L, Wood A E. The Mammalian Fauna of the White River Oligocene: Part V. Perissodactyla. Trans Am Philos Soc, 1941, 28: 747–980
- 24 Hünemann K A. Die nashornskelette (*Aceratherium incisivum* Kaup, 1832) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). Andrias, 1989, 6: 5–116
- 25 Deng T. Limb bones of *Chilotherium wimani* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Late Miocene of the Linxia Basin in Gansu, China. Vert PalAsiat, 2002, 40: 305–316
- 26 Yan D F. Über die klassifikation und morphologie des schädel von *Plesiaceratherium* (in Chinese). Vert PalAsiat, 1983, 21: 134–143 [阎德发. 关于近无角犀(*Plesiaceratherium*)的形态和分类. 古脊椎动物与古人类, 1983, 21: 134–143]
- 27 Prothero D. The Evolution of North American Rhinoceroses. Cambridge: Cambridge Press, 2005
- 28 Deng T, Wang X M. New material of the Neogene rhinocerotids from the Qaidam Basin in Qinghai, China (in Chinese). Vert PalAsiat, 2004, 42: 216–229 [邓涛, 王晓鸣. 柴达木盆地新近纪犀科化石新材料. 古脊椎动物学报, 2004, 42: 216–229]
- 29 Hillman-Smith A K K, Owen-Smith N, Anderson J L, et al. Age estimation of the White rhinoceros (*Ceratotherium simum*). J Zool, 1986, 210: 355–377

补充材料

- 图S1 元谋无鼻角犀颈椎
- 图S2 元谋无鼻角犀胸椎和腰椎
- 图S3 元谋无鼻角犀肋骨
- 图S4 元谋无鼻角犀肢骨
- 表S1 元谋无鼻角犀颈椎椎骨的测量
- 表S2 元谋无鼻角犀胸椎和腰椎椎骨的测量
- 表S3 元谋无鼻角犀肋骨的测量
- 表S4 元谋无鼻角犀肱骨的测量和对比
- 表S5 元谋无鼻角犀楔状骨的测量和对比
- 表S6 元谋无鼻角犀第3掌骨的测量和对比
- 表S7 元谋无鼻角犀髌骨的测量
- 表S8 元谋无鼻角犀股骨的测量和对比
- 表S9 元谋无鼻角犀胫骨的测量和对比
- 表S10 元谋无鼻角犀距骨的测量和对比
- 表S11 元谋无鼻角犀肢骨的测量和对比

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 “云南晚中新世元谋无鼻角犀的头后骨骼与体型重建”

Postcranial bones of *Acerorhinus yuanmouensis* from the Late Miocene of the Yuanmou Basin, China, and body reconstruction

Xiaokang Lu^{1,2,3}, Tao Deng^{2,4,5*} & Xueping Ji⁶¹ College of Basic Medicine, Henan University of Chinese Medicine, Zhengzhou 450008, China;² Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;³ State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;⁴ Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;⁵ University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;⁶ Yunnan Institute of Cultural Relics and Archaeology, Kunming 650118, China

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

A well-preserved juvenile skeleton of *Acerorhinus yuanmouensis* was found from the Late Miocene of the Yuanmou Basin, China, where has produced the famous hominoid fossils and other accompanied mammals. The skull has been reported in advance, and we here studied the postcranial part of the skeleton. The cervical vertebrae are shorter than *Acerorhinus tsaidamensis* and the extant *Rhinoceros unicornis*, and the articular facets of the anterior and the posterior articular processes are at nearly horizontal articular position and vertically overlying with each other, indicative of a shorter but flexible neck. The ribs are close to *R. unicornis* and the Early Miocene *Plesiaceratherium gracile*, but the length is slightly shorter. The chest depth is about 600 mm, just below the level of the elbow joint. The coxa is slender. According to the inclination degree of the extant *Diceros bicornis*, the length of the coxa is about 322 mm. Based on the length of the reported skull and the length of the vertebrae and the coxa, we pointed out that the head-body length is about 2.362 m. The proximal part of the limb bones of the new materials is shorter than *A. tsaidamensis* and most other hornless rhinos, and the length difference between the humerus and the femur is about 40 mm at most. Usually, this difference is expanded with the increasing of body size: in the smaller primitive rhino *Trigonias* it is 61 mm, and in the larger *P. gracile* it is close to 100 mm. This results from the larger elongation of the femur relative to the humerus. But this tendency is inverse in the new materials; the humerus has a larger elongation than the femur, similar to the proximal long bones of the Later Miocene rhino *Aceratherium incisivum* and the extant rhino *D. bicornis* and *Dicerorhinus sumatrensis*, indicative of a different proportion of limb bones relative to other rhinoceroses. These are closely related with their living environment. The deltoid process of the humerus and the third trochanter of the femur are located at the upper part of the diaphysis, instead of extending to the lower half of the diaphysis like the robust or massive limb of *Chilotherium* and *Teleoceras*. The proximal width of the Mc III is similar to that of most other hornless rhinos, and the DT/H ratio of the astragalus is close to that of *A. tsaidamensis*, *A. incisivum* and *D. bicornis*. Together with the previously reported skulls and teeth, we suggested that *A. yuanmouensis* is a smaller species within *Acerorhinus*. The proportion of the proximal long bone of *A. yuanmouensis* approximates to the Later Miocene rhino *A. incisivum* and the extant rhino *D. bicornis*, probably living in a similar environment, namely open woodland and shrub, but its body is smaller in size and its teeth are stronger enough to wear more tough grass and shrub. Mass estimation is different based on the equations from different measures and taxonomic levels. We here compared the result from several equations, and found that the equation based on the measures of the extant black rhinoceros leads to the more reasonable results. According to the head-body length, size of M1, and distal width of the humerus and the femur, we suggested that the weight of this skeleton is about 573 kg, and the weight of the largest individual of *A. yuanmouensis* is less than 1544 kg.

Yuanmou Basin, Late Miocene, *Acerorhinus*, postcranial bones, body reconstruction

doi: 10.1360/TB-2020-0743