

广西扶绥岩亮洞早更新世独角犀 年龄结构的分析

严亚玲^{1,2}, 金昌柱¹, 朱敏¹, 刘毅弘¹, 刘进余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. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 中原油田普光分公司大湾采气区, 达州 636155

摘要: 岩亮洞是广西扶绥地区最新发现的早更新世巨猿化石点, 经过初步发掘, 采集到了丰富的巨猿材料及大量伴生的哺乳动物化石。引人注目的是其中犀类化石居多, 包括 146 颗完整的牙齿及十多件头后骨骼化石, 从形态特征判断, 这些犀类化石应属于独角犀的一新种 *Rhinoceros fusuiensis*。岩亮洞巨猿动物群中的独角犀以种群丰度最大而不同于其他已知东亚地区的巨猿动物群中的独角犀类材料。本文从犀类牙齿的主尖釉质层、齿质暴露程度、咀嚼面的磨蚀程度等方面对岩亮洞独角犀的年龄结构进行了研究。该死亡群中至少有 4 头幼年个体、5 头青年个体、5 头成年个体和 1 头老年个体。依据牙齿磨蚀程度和牙齿萌出顺序对年龄结构的分析及统计显示, 其中青年个体和成年个体最多, 幼年个体次之, 老年个体最少, 其死亡的原因不是通常意义上磨耗型死亡, 突发性的灾害可能是造成这种死亡年龄分布的主要原因。

关键词: 广西扶绥岩亮洞; 早更新世; 巨猿动物群; 独角犀; 死亡年龄结构

中图法分类号: Q915.86; 文献标识码: A; 文章编号: 1000-3193(2014)04-0534-11

1 前言

近年来, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所广西课题组对崇左地区晚新生代的洞穴堆积进行了较系统的地质古生物调查, 发现了多处重要的巨猿化石新层位。扶绥岩亮洞就是其中之一。岩亮洞位于广西壮族自治区南宁市西南的扶绥县柳桥镇平坡村高眼屯西山(或称高眼山), 距扶绥县城西南约 54 km, 地理坐标为 22°13'54"N; 107°36'35"E(图 1), 该地区属于亚热带湿气候裸露型岩溶区, 岩溶地貌类型有峰丛谷地型和峰丛洼地型, 以多边形洼地为主。区内围岩主要是泥盆系至下三叠统碳酸盐岩类; 地质构造受纬向构造、新华夏系构造和北西向构造的复合影响, 构造格架复杂。受新构造运动的影响, 广西崇左地区自第四纪以来, 一直处于持续上升状态, 喀斯特地貌很发育, 常形成多层溶洞。区内洞穴一般是海拔越高, 时代越早。柳桥高眼山发育有多层溶洞, 依洞穴的垂直高度可分为

收稿日期: 2013-04-27; 定稿日期: 2014-01-10

基金项目: 中国科学院重点部署项目(KZZD-EW-03); 国家自然科学基金项目(41072013, 41202017); 中国地质调查局项目(1212011220519); 现代古生物学和地层学国家重点实验室(中国科学院南京地质古生物研究所)(143109)资助。

作者简介: 严亚玲(1987-), 女, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所硕士研究生, 学习方向为第四纪哺乳动物及生物地层学。

E-mail: yanya50ling@126.com

通讯作者: 金昌柱, E-mail: jinchangzhu@ivpp.ac.cn

3 个不同高程的水平层带，岩亮洞的海拔大约为 200m，属于第二水平层带（图 2）。洞内堆积物可见厚度约为 6.8m；地质剖面自上而下可分为四层，巨猿、犀牛等哺乳动物化石在第三层含角砾的泥质粉砂层中最集中。

经初步发掘，采集到了丰富的巨猿材料及大量伴生的哺乳动物化石，岩亮洞哺乳动物群不仅有丰富的大哺乳动物，还有属种多样的小哺乳动物；经初步观察，该动物群包含了灵长目、攀鼯目、食虫目、翼手目、啮齿目、食肉目、长鼻目、奇蹄目、偶蹄目等 9 目 40 余种动物；其中种一级大哺乳动物 20 种，小哺乳动物 25 种。该动物群的特点是：大哺乳动物中含有巨颞虎 (*Megantereon*)、黄昏兽 (*Hesperotherium*)、“双齿尖河猪

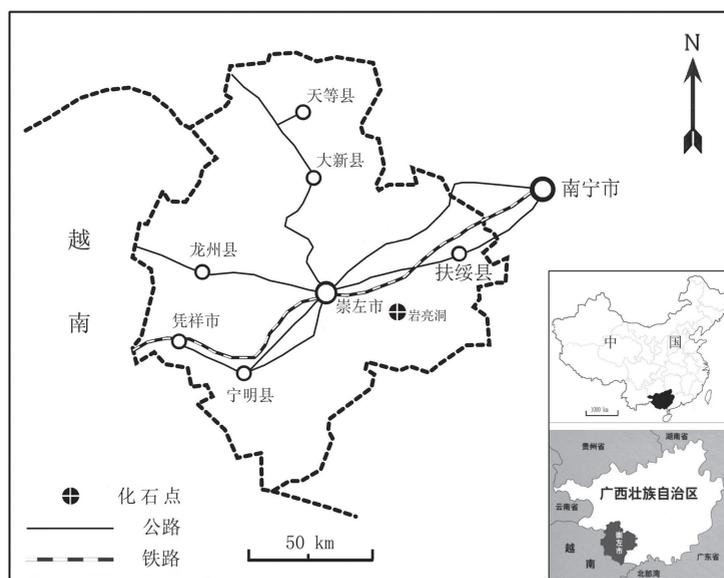


图 1 扶绥岩亮洞地理位置

Fig.1 Geographical position of the Yanliang Cave, Fusui, Chongzuo, Guangxi

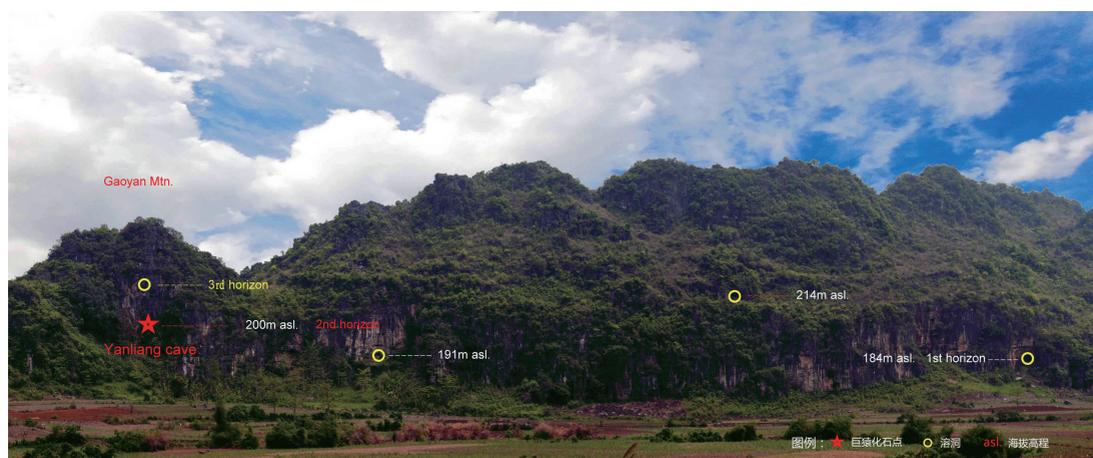


图 2 高眼山洞穴垂直分布图

Fig.2 Vertical distribution of the Gaoyan Mountain caves

(*Dicoryphochoerus*)”等新近纪残余属；早更新世特有的种类有桑氏硕鬣狗 (*Pachycrocuta licenti*)、大熊猫小种 (*Ailuropoda microta*)、山原貘 (*Tapirus sanyuanensis*) 等，这些动物是华南地区早更新世动物群的重要成员^[1]；小哺乳动物约占岩亮洞巨猿动物群总数的 58%，以我国南方早更新世洞穴堆积常见的中间猪尾鼠 (*Typhlomys intermedius*)、硕豪猪 (*Hystrix magna*)、原始笔尾树鼠 (*Chiropodomys primitivus*)、细狨鼠 (*Hapalomys gracilis*)、先社鼠 (*Niviventer preconfucianus*) 和拟爱氏巨鼠 (*Leopoldamys edwardsioides*) 等为代表^[2-3]。根据上述动物群的初步分析，岩亮洞巨猿动物群具有明显的早更新世的特点。

值得关注的是岩亮洞巨猿动物群中犀类的化石数量居多（包括 146 颗完整的牙齿及十多件头后骨骼化石），这些犀类化石个体偏小，下门齿发达，门齿横截面呈椭圆形，上颊齿前刺发育而小刺缺失等特征表明它应属于独角犀 (*Rhinoceros*) 的一新种 *Rhinoceros fusuiensis*^[4]。

本文仅从岩亮洞独角犀的牙齿主尖釉质层、齿质暴露程度、齿冠的相对高度、咀嚼面的磨蚀程度、牙齿的萌出状况等方面对犀牛的年龄结构进行划分，从而推断动物在死亡时所处的相对年龄阶段，如幼年期、少年期、青年期、成年期和老年期。一般说来，动物死亡方式不同，其形成的年龄结构也会有相应的不同，因此，可根据动物的年龄结构来推断其可能的死亡方式。

2 研究材料

岩亮洞目前共发现 146 颗完整的犀牛牙齿，其中，门齿 14 颗，颊齿 132 颗，另外有 4 块带牙齿的下颌碎块和 8 根掌骨。本文所统计分析的材料主要包括上颊齿 54 颗，占 41%；下颊齿 78 颗，占 59% (图 3)。其中，上乳齿 11 颗，占 8%；上恒齿 43 颗，占 33%；下乳齿 12 颗，占 9%；下恒齿 66 颗，占 50% (图 3)。上颊齿两侧牙齿的统计结果表明 (表 1)，上乳齿中右侧牙齿的数量明显大于左侧，而上恒齿中左侧的牙齿大约是右侧牙齿的两倍。DP3、P3 和 M1 这几个位置上两侧的牙齿数量大致相等，而其他位置上两侧牙齿的数量则存在一定的差距。p2 数量最多，共 18 颗，大约占颊齿总数的 13.6%；其次为 m1、P2、p4，分别为 13、12、12 颗，这几个位置的牙齿数量基本相等，各约占颊齿总数的 9% (图 4)。由于真犀科中下牙之间的形态差别较小，要准确推断出单个牙齿所属的齿序很困难^[5]，因此文中将集中讨论上颌后部的牙齿 (P2-M3)，它们尺寸较大且可以准确地进行位置分类，利用这些材料分析的结果将为我们提供更为有效

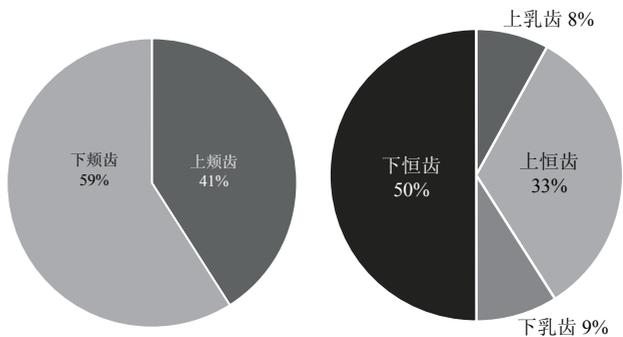


图 3 岩亮洞犀牛上下颊齿所占比例饼状图
 Fig.3 Percentage of each upper and lower tooth types from the Yanliang Cave

表 1 岩亮洞犀牛上颊齿统计
Tab.1 Upper cheek teeth from the Yanliang Cave

	DP1	DP2	DP3	DP4	P2	P3	P4	M1	M2	M3
左(left)	1	0	1	0	7	2	4	3	5	7
右(right)	3	4	2	0	5	3	2	3	1	1

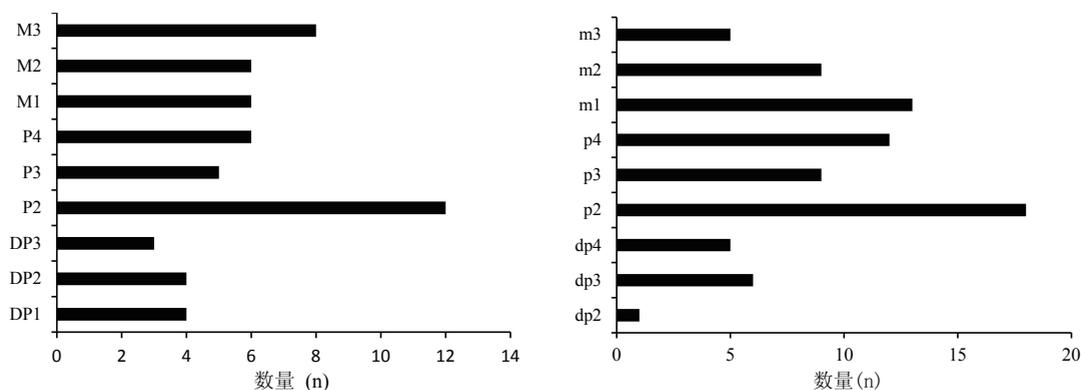


图 4 岩亮洞犀牛上颊齿、下颊齿统计柱状图

Fig.4 Histogram showing the numbers of each upper and lower tooth types of *Rhinoceros* from Yanliang Cave

的信息。此外，文中后面所涉及到的最小个体数的推断、牙齿磨蚀阶段的划分和死亡年龄的统计及分析均以上颊齿为研究对象。

文字缩略语：IVPP V，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所脊椎动物化石标本编号；MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle.

3 岩亮洞独角犀年龄结构的分析及死亡方式的探讨

3.1 确定年龄的方法

关于确定动物年龄的方法，前人做了大量的研究。这些方法主要有：个体的大小变化；牙齿的磨蚀程度，如牙齿齿冠随年龄增加而降低；个体在生长过程中，某些部位特征的变化，如牙齿的发育程度及骨骺的愈合程度等；个体某部位生长环的数目变化^[6]。在这些方法中，根据牙齿的磨蚀程度来确定年龄是判定动物（尤其是有蹄类）年龄最有效的方法^[7]。在华南地区更新世哺乳动物群地点中牙齿是发现数量最多的化石。至于犀类动物年龄的鉴定及划分的研究，已经有多则报道，主要包括牙齿生长、替换、齿冠高度和磨蚀程度的鉴定以及这几种方法的比较研究^[8-13]。而牙齿磨损程度和齿冠高度之间则有着紧密的联系，它常用于动物死亡年龄的判断^[14]。因此本文主要依据牙齿齿冠高度、牙齿磨蚀情况、牙齿萌出顺序来进行分析，从而推断动物的年龄。

3.2 犀牛牙齿年龄结构的分析

3.2.1 牙齿磨蚀阶段划分

判断牙齿齿冠磨蚀程度最常用的方法是观察釉质、齿质、白垩质的暴露情况^[15]。由于资料的积累和各人工作方法不同，导致了对于动物的年龄划分的详略相异，本文主要采用 Louguet、Schepartz 等人提出的划分系统^[16-17]，即依据齿冠高度和磨蚀的状况将牙齿的磨蚀程度划分为 6 个阶段，级别越高，代表齿冠越低、磨蚀程度越高。其划分标准如下：0) 无磨蚀或是刚长出的新牙；1) 脊的边缘有轻微的磨蚀，齿质暴露的部分较少；2) 脊边缘露出齿质大于 1 阶段而且趋向平坦；3) 主要的齿质暴露出来，齿冠上脊及釉质层的形态清晰可见；4) 平面磨蚀，牙脊珐琅质的主要特征变得模糊，牙齿冠面因磨蚀较深而形成釉质环；5) 舌侧磨蚀到根部，或者像铲状或斜面磨蚀，齿冠因磨蚀而接近牙根。在此基础上，0 级代表未磨蚀，1-2 级代表轻度磨蚀，3-4 级为中度磨蚀，5 为深度磨蚀（图 5）。

3.2.2 牙齿的磨蚀程度和萌出情况与相对年龄之间的关系

虽然不同种牙齿的萌出顺序会有不同，但是同一属内却差别不大^[8]（图 6 和表 2）。犀牛有 4 个脱落替换的乳齿 (DP)1-4^[13]。上颊齿中乳齿的萌出顺序为：DP2、DP3、DP1，最后是 DP4，但偶尔也会出现 DP4 先于 DP1 萌出的情况；恒齿萌出的一般顺序为：M1，M2，P2，P3，P4，M3。上颊齿中牙齿萌出和脱落次序变化最大的是 DP1，在独角犀属

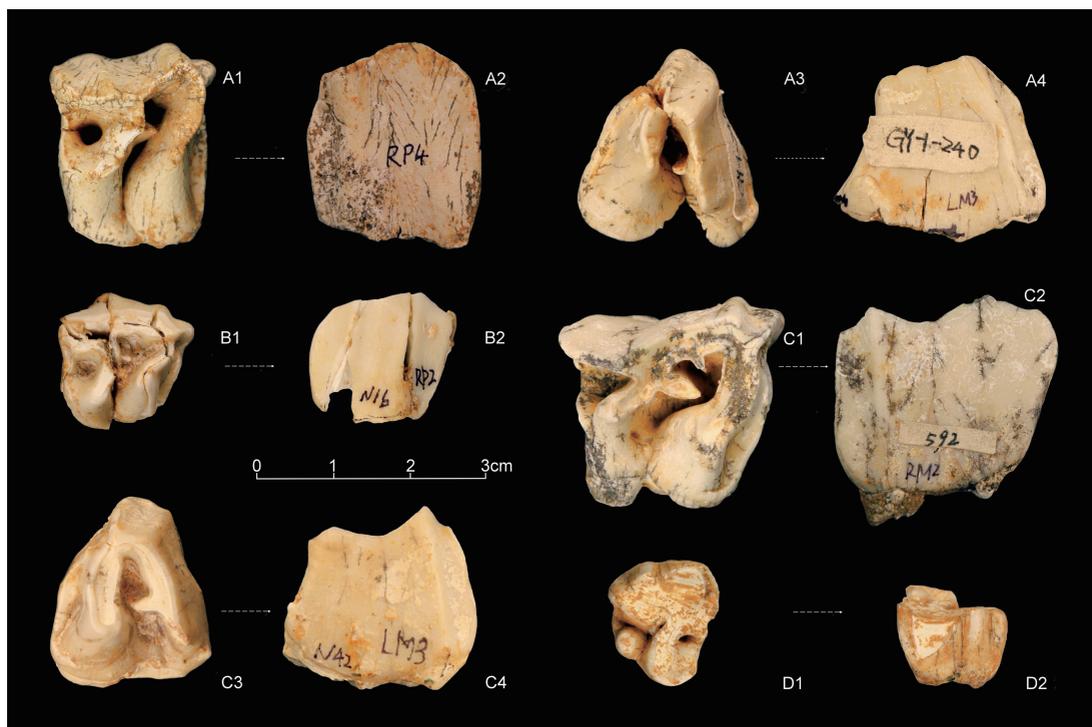


图 5 岩亮洞犀牛上颊齿磨蚀阶段划分

Fig.5 Attritional status of upper cheek teeth of *Rhinoceros* from Yanliang Cave

A1-A4: 未磨蚀阶段; B1-B2: 轻度磨蚀阶段; C1-C4: 中度磨蚀阶段; D1-D2: 深度磨蚀阶段。A1-A2: 右 P4(V.18642.35); A3-A4: 左 M3(V.18642.53); B1-B2: 右 P2(V.18642.20); C1-C2: 右 M2(V.18642.46); C3-C4: 左 M3(V.18642.47); D1-D2: 左 DP1(V.18642.23)

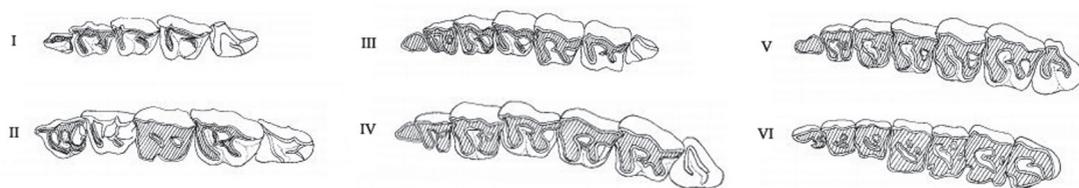


图 6 犀类个体发育不同阶段牙齿的萌出与磨蚀 (引自 Tong, 2001)^[8]

Fig.6 Dental eruption order, attrition and ontogenic stages of rhinos^[8]

I. 新生儿 (Neonate). *R. sondaicus*, MNHN A7966, DP1-DP4 in use, M1 in erupting; II. 幼年期 (Juvenile). *Coelodonta antiquitatis*, MNHN SJA20, P2-P3, DP4, M1, M2 in erupting; III-IV. 青年期 (Sub-adult). *R. sondaicus*, MNHN A2277, DP1, P2-M1, M3 in erupting; *Diceros bicornis*, MNHN 1974-124, DP1, P2-M2, M3 fully erupted, but not used; V. 成年期 (Adult). *R. sondaicus*, MNHN A7971, DP1, P2-M3, M3 slightly used; VI. 老年期 (Old adult). *R. unicornis*, MNHN 1960-59, P1-M3

表 2 犀牛牙齿萌出、磨蚀与年龄阶段 (据 Tong, 2001)^[8]

Tab.2 Dental eruption order, attrition and age stages of *Rhinoceros* (after Tong, 2001)^[8]

	牙齿萌出和磨蚀情况	个体发育阶段	年龄
DP1, DP2, DP3, DP4	M1尚未萌出, 乳齿均未被脱落	新生儿	< 1.5
DP1, DP2, DP3, DP4, M1	DP4未脱落; M1, M2已经萌出, 并且轻度磨蚀, DP1, DP2, DP3可能脱落; P2、P3轻度磨蚀	幼年期	1.5-4
DP1, DP2, DP3, DP4, M1, M2			
DP1?, P2, DP3, DP4, M1, M2			
DP1?, P2, P3, DP4, M1, M2			
P2, P3, P4, M1, M2, M3	DP4脱落; P4萌出, 并且轻度磨蚀; P2、P3仍处于中度磨蚀; M1、M2中度磨蚀; M3完全萌出但未磨蚀	青年期	4-6
P2, P3, P4, M1, M2, M3	M3开始使用, 轻度磨蚀到中度磨蚀; M1、M2深度磨蚀; P2、P3深度磨蚀; P4中度磨蚀;	成年期	>6
P2, P3, P4, M1, M2, M3	各牙齿深度磨蚀, 齿质等几乎接近齿根。	老年期	

(*Rhinoceros*) 内它可以持续到成年期的较早阶段; M2 的萌出顺序也会出现变化, 正常情况下它应该是在 P2、P3 萌出之前 M1 萌出之后较短的时间内萌出, 但是依据文献记载 M2 也有可能早于 P3 而晚于 P2 萌出。综上所述, M1、P4 和 M3 的萌出状况稳定, 依据它们来判断年龄阶段较为可靠^[5, 8, 11, 13]。

根据相对年龄, 可将犀牛划分为以下几组: 新生儿、幼年期、青年期、成年期和老年期 (表 2)。一般雌性犀牛在 6 岁时达到性成熟, 雄性犀牛在 7~10 岁达到性成熟, 个体寿命可达到 45 岁^[18]。从图 6 和表 2 中, 关于牙齿萌出、磨蚀与年龄之间的关系我们可以归纳如下: 新生儿 M1 尚未萌出, 乳齿未被替代, 年龄小于 1.5 岁; 幼年期从 M1、M2 的萌出开始, 该阶段 DP4 仍未被替代, DP1, DP2, DP3 在该阶段可能脱落, P2、P3 萌出或轻度磨蚀, 年龄为 1.5~4 岁; 青年期以 DP4 的脱落以及 P4 的萌出为特征, 这也标志着乳齿被全部替换, 该阶段 P2、P3 处于中度磨蚀, M1、M2 中度磨蚀, M3 完全萌出但未磨蚀, 年龄为 4-6 岁; 成年期以 M3 的磨蚀开始, P4 也处于轻度磨蚀或中度磨蚀状态, P2、P3、M1、M2 已经达到深度磨蚀状态, 年龄大于 6 岁, 该阶段应该是所有年龄阶段中时间持续最长的一个阶段; 老年期为成年期之后, 这一阶段, 个体发育已经到了最后阶

段, 各个牙齿因为长期的咀嚼也已经达到了深度磨蚀状态, 以 P4、M3 的深度磨蚀和齿冠接近牙根、齿冠低为特征。

3.3 动物死亡方式

不同的死亡方式所形成的死亡群在组合面貌及年龄结构方面存在着较大的差异。因此讨论化石组合所反映的生活习性及其古环境时, 了解一个化石地点中化石组合成员的死亡原因是很有必要的^[6]。古生物学家普遍认为^[19-20], 动物的死亡方式分为两种, 一种是指自然死亡, 另一种则是灾害死亡。自然死亡主要是指动物由于年幼体弱、年老、疾病、被捕食等原因导致生物死亡, 它所形成的死亡群仅仅反映了该生物群的一个侧面。该种死亡方式的生物死亡群中成年、青年个体远少于幼、老年个体。在自然死亡方式中, 由于幼年、老年个体与青年和成年个体相比, 更容易遭受疾病、体弱、捕猎者的侵害, 因此呈现出来幼年和老年个体所占的数量较多, 称之为“U”结构^[21], 然而研究表明自然死亡的动物保存为化石的几率很小^[14]。灾害死亡又称为无选择死亡, 指突发性事件造成动物群没有选择性的死亡, 其所形成的死亡群能较为完整的反映出动物死亡时的生物面貌。该种死亡方式所形成的死亡群, 以幼年个体的数目最多, 并随着年龄的增加及其他各种原因导致动物的不断死亡, 其年龄结构折线图呈“L”型结构。灾害死亡中青年个体和成年个体所占生物群组合的比例要高于自然死亡方式。灾害死亡造成的原因有洪水、旱灾和火山爆发以及气候急剧变化等^[22-25]。

Haynes (1991) 依据现生和已经绝灭的长鼻类的研究, 提出四种主要的年龄分布情况^[26]。A 型中未成年个体占多数, 以后的每个年龄阶段个体数呈递减趋势, 这个分布类型说明种群在无选择条件下死亡; B 型为幼年个体和老年个体的数量呈现两极化, 这种类型说明了死亡群为选择条件下混合群; C 型以成年个体为主, 这一类型说明当时的死亡条件只影响雄性成年个体, 或者是自然的种群量下降所造成; D 型则代表由于标本数量不足不能进行分类。作者赞同以上提出的四种划分类型, 并将此作为下文中划分犀牛死亡类型的基础。

4 结果与讨论

图 6 和表 2 中依据犀牛牙齿的萌出顺序、磨蚀程度对其年龄进行了划分, 从表中可以看出, 在判断和统计犀牛的年龄时, 仅依靠牙齿的磨蚀程度是远远不够的, 必须将牙齿的磨蚀程度和萌出顺序结合起来才能得到可靠的结果。

犀牛的幼年个体包括了新生期和幼年期两个年龄阶段, 这两个阶段上颊齿的特征为上乳齿 DP1-DP3 可能脱离, DP4 未脱落, 恒齿中 M1、M2 已经萌出并且轻度磨蚀, 因此, 可依据上乳齿和 M1、M2 的磨蚀程度和数量推测幼年个体的最小数。在岩亮洞中, 所有的上乳齿都为单个的牙齿, 这些牙齿既可能是存在于幼年个体上也有可能是自然替换而脱落, 牙齿的磨蚀程度是判断这两种情况的依据: 磨蚀程度较深, 齿冠较为平坦的为自然替换而形成; 磨蚀程度弱于前者的牙齿则存在于死亡的幼年个体之上, 这些牙齿可用来推测幼年个体的数量。依岩亮洞犀牛牙齿磨蚀程度的统计结果 (表 3), 上乳齿中除了 1 个深

表 3 岩亮洞犀牛上颊齿磨蚀情况统计

Tab.3 Attritional status of upper cheek teeth of *Rhinoceros* from Yanliang Cave

	DP1	DP2	DP3	P2	P3	P4	M1	M2	M3	备注
未磨蚀阶段	0	0	2	3	2	1	1	0	2	门齿、下颊齿及保存不好的牙齿未统计
轻度磨蚀阶段	3	2	1	2	0	0	0	3	3	
中度磨蚀阶段	0	2	0	3	1	3	5	2	2	
深度磨蚀阶段	1	0	0	4	2	2	0	1	1	

度磨蚀的 DP1 之外, 其他牙齿的磨蚀程度处于未磨蚀和中度磨蚀之间, 它们都可以作为判断幼年个体最小数的依据。上乳齿中右 DP1 和 DP2 最多 (图 4), 数量为 4 颗, 这些牙齿中磨蚀程度处于轻度磨蚀或中度磨蚀的 DP1 有 3 颗, DP2 有 4 颗, 因此推测幼年个体有 4 头; M1 未磨蚀的牙齿为 1 颗, 据此推测幼年个体为 1 头; M2 轻度磨蚀的牙齿有 3 颗, 据此推测幼年个体有 3 头。综合以上三种推测, 岩亮洞中的独角犀幼年个体最多应该有 4 头。在生物死亡后只有少数能保存为化石, 因此依据化石所推测出来的幼年个体数小于当时实际存在的幼年个体, 所以岩亮洞中独角犀的幼年个体最小数应该为 4 头。

青年期牙齿以乳齿的脱落, P4 萌出且已轻度磨蚀、M3 萌出但未磨蚀以及 P2、P3、M1、M2 的中度磨蚀为特征。岩亮洞独角犀牙齿中, P4 未磨蚀和轻度磨蚀的牙齿共有 1 颗, M3 未磨蚀的牙齿有 2 颗 (表 3), 依据这两个位置上的牙齿磨蚀程度来看, 岩亮洞中青年个体最多应该有 2 头; P2、P3、M1、M2 的中度磨蚀的牙齿分别有 3 颗、1 颗、5 颗、2 颗, 依据这四个位置上牙齿的磨蚀程度来推测岩亮洞中青年个体最多应该有 5 头。综合以上两种分析, 岩亮洞中青年个体最多应该有 5 头。与幼年个体最小数同理, 其青年个体的最小个体数应该为 5 头。

从成年期开始 P2、P3、M1、M2 就已经进入深度磨蚀阶段, P4 为中度磨蚀, 而 M3 的磨蚀程度为轻度磨蚀到中度磨蚀之间, 老年期各位置牙齿都为深度磨蚀, 因此 P2、P3、M1、M2 深度磨蚀、P4 中度磨蚀到深度磨蚀以及 M3 轻度磨蚀到深度磨蚀的牙齿数量包括了成年个体和老年个体数的总和。P2、P3、M1、M2 深度磨蚀分别有 4 颗、2 颗、0 颗、1 颗 (表 3), 依据这几个位置上牙齿的磨蚀程度来推测, 成年个体和老年个体最多共有 4 头; P4 中度磨蚀到深度磨蚀共有 3 颗, 据此推测成年期和老年期的个体总和应该为 3 头; M3 轻度磨蚀到深度磨蚀的牙齿共有 6 颗, 依据 M3 的磨蚀程度来判断, 成年和老年阶段的个体数最多共有 6 头。综合上面 3 种分析, 岩亮洞中的独角犀成年和老年个体最多应该有 6 头比较合理。犀牛成年期牙齿以 P4 的中度磨蚀和 M3 的轻度磨蚀到中度磨蚀不同于老年期的牙齿磨蚀程度, 因此这两个位置上牙齿的磨蚀程度可用来判断成年个体的最小数。P4 中度磨蚀的数量为 3 颗, M3 轻度磨蚀到中度磨蚀的数量共 5 颗 (表 3), 因此推测成年个体最多有 5 头。成年个体和老年个体最多共有 6 头, 成年个体为 5 头, 所以老年个体最多应该为 1 头。与上面的情况类似, 成年个体最小数为 5 头, 老年个体最小数为 1 头。

从上面的分析中我们可以看出岩亮洞独角犀年龄结构的大致轮廓, 该死亡群中, 青年个体和成年个体最多, 各为 5 头, 占总数的 33.3%; 幼年个体次之, 为 4 头, 占总数的 26.7%; 老年个体最少, 为 1 头, 仅占 6.7% (图 7)。从统计结果来看, 如果将 Haynes 的

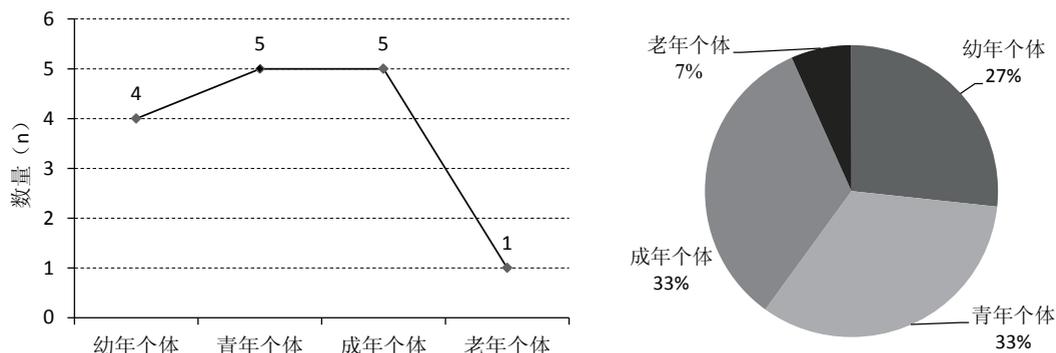


图 7 依据牙齿磨蚀阶段划分的岩亮洞犀牛死亡年龄结构

Fig.7 Age distribution of *rhinoceros* from the Yanliang Cave, based on the attrition of teeth

年龄结构理论应用于岩亮洞中的独角犀死亡年龄轮廓中,其并不属于这四类中的任何一种。依据对现生犀牛的研究,犀牛在自然界中其生活策略为 K 选择,即在稳定的生活环境中,尽量维持生态环境所能承受的最大种群数量,这类动物的繁殖率极低,但是幼崽的死亡率也很低^[27]。现生犀牛种群年龄结构研究表明,犀牛幼崽每年的死亡率在 1.9%~3.7% 之间^[28]。岩亮洞中幼年个体所占的比例明显高于这一数据,因此,岩亮洞中的独角犀的死亡年龄分布应该不属于通常意义上的磨耗型 (attritional type) 死亡模式。从所统计的结果来看,岩亮洞独角犀的死亡群中各个年龄阶段都有代表,除了老年个体外,其他几个年龄阶段的个体在数量上几乎相等,这表明造成当时死亡的原因对种群是无选择性的,而且其不属于磨耗型死亡年龄分布,因此其可能属于灾难性的死亡年龄分布。

犀牛属于大型哺乳动物,一般而言,生活在相似环境下,哺乳动物的个体越大,对外界环境变化所产生压力的抵抗力也就越强。现生种群的研究表明,犀牛的幼崽几乎都是在出生后的一年之内由于被捕猎者抓住而死亡,种群内部斗争虽然是造成成年个体死亡的主要原因,但是其所占的比例要远小于岩亮洞中成年个体所占的比例,另外,疾病、食物短缺等只会造成极少数的死亡^[28],因此,捕猎者、种群内部斗争等都不是造成岩亮洞独角犀死亡的原因。突发性的自然灾害才可能是造成上述死亡年龄分布的主要因素。

需要说明的是,上述讨论还不能全面准确地重建岩亮洞犀牛的死亡年龄结构,主要原因是本文中所统计的相关标本均为单个的牙齿,除了几个下颌上保存在一起的下牙外,其他单个的牙齿不一定能代表单个个体的死亡,化石的保存以及标本的统计等也增加了结果的不确定性。在统计的过程中只能将他们看作是单独的个体,因此,这就可能导致个体数目的夸大。幸运的是,岩亮洞只有一个化石层,从而排除了个体来自于不同时代这一因素。

致谢: 郑家坚研究员、同号文研究员审阅初稿并提出宝贵建议,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所的张颖奇副研究员、董为研究员、刘金毅研究员、同号文研究员和王元博士帮助鉴定灵长类、食肉类、奇蹄类、偶蹄类和啮齿类化石,郑维民先生、王秋元先生等对于野外工作给予多方面热情支持,吴光中先生协助拍照,笔者在此表示衷心的感谢。两位审稿人对本文提出重要修改意见,笔者在此向他们表示感谢。

参考文献

- [1] 金昌柱, 郑家坚, 王元, 等. 中国南方早更新世主要哺乳动物群层序对比和动物地理[J]. 人类学学报, 2008, 27(4): 304-317
- [2] 王元, 秦大公, 金昌柱, 等. 广西崇左三合巨猿大洞新发现的鼠科化石[J]. 人类学学报, 2009, 28(1): 73-85
- [3] 金昌柱, 秦大公, 潘文石, 等. 广西崇左三合巨猿大洞早更新世小哺乳动物群[J]. 第四纪研究, 2008, 28(6): 1129-1137
- [4] Yan YL, Wang Y, Jin CZ, et al. New remains of *Rhinoceros* (Rhinocerotidae, Perissodactyla, Mammalia) associated with *Gigantopithecus blacki* from the Early Pleistocene Yanliang Cave, Fusui, South China [J]. Quaternary International, 2014 (in press)
- [5] Hooijer D. Prehistoric and fossil rhinoceroses from the Malay Archipelago and India[J]. Zoologische Mededeelingen, 1946, 26: 1-138
- [6] 张云翔, 薛祥煦. 甘肃武都龙家沟动物群埋藏学[M]. 北京: 地质出版社, 1995, 1: 1-230
- [7] Klein R, Cruz-Urbe K. The computation of ungulate age (mortality) profiles from dental crown heights[J]. Paleobiology, 1983, 9(1): 70-78
- [8] Tong HW. Age profiles of rhino fauna from the Middle Pleistocene Nanjing Man Site, south China—explained by the rhino specimens of living species[J]. International Journal of Osteoarchaeology, 2001, 11: 231-237
- [9] Borsuk-Bialynicka M. Studies on the Pleistocene rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach)[J]. Paleobiology Polonica, 1973, 29: 9-19, XXIII
- [10] Foster J. Mortality and ageing of black rhinoceros in east Tsavo Park, Kenya[J]. East African Wildlife Journal, 1965, 3: 118-119
- [11] Groves C. On the rhinoceros of southeast Asia[J]. Säugetierkundliche Mitteilungen, München, 1967, 15: 221-237
- [12] Hitchins P. Age determination of the black rhinoceros (*Diceros bicornis* Linn.) in Zululand [J]. South African Journal of Wildlife Research, 1978, 8: 71-80
- [13] Guérin C. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale[M]. Documents Laboratoire Géologie Lyon, 1980, 79(1-3): 1-1185
- [14] Klein R. Age (mortality) profiles as a means of distinguishing hunted species from scavenged ones in Stone Age archeological sites[J]. Paleobiology, 1982, 8(2): 151-158
- [15] Simon H. Teeth[M]. London: Cambridge University Press, 2005: 214-218
- [16] Louguet S. Determining the age of death of Proboscids and Rhinocerotids from dental attrition[A]. Ruscillo D(ed.). In: Recent Advances in Ageing and Sexing Animal Bones[C]. 9th International Council for Archaeozoology Conference. Durham: Oxford, 2002: 179-188
- [17] Schepartz L, Miller-Antonio S. Taphonomy, life history, and human exploitation of *Rhinoceros sinensis* at the Middle Pleistocene site of Panxian Dadong, Guizhou, China[J]. International Journal of Osteoarchaeology, 2010, 20: 253-268
- [18] Ballenger L, Myers P. "Rhinocerotidea"(online) [Z]. Animal Diversity Web, Available at <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Rhinocerotidae.htm>, 2001
- [19] Hulbert R. Population dynamics of the three-toed horse *Neohipparion* from the Late Miocene of Florida[J]. Paleobiology, 1982, 8: 159-167
- [20] Kurten B. Variation and dynamics of a fossil antelope population[J]. Paleobiology, 1983, 9: 62-69
- [21] Klein R. Stone age predation on small African bovids[J]. South African Archaeological Bulletin, 1981, 36(134): 55-65
- [22] Haynes G. Proboscidean die-offs and die-outs: Age profile in fossil collections[J]. Journal of Archaeological Science, 1987, 14: 659-668
- [23] Haynes G. Mass deaths and serial predation: Comparative taphonomic studies of modern large mammal death sites[J]. Journal of Archaeological Science, 1988, 15: 219-235
- [24] Haynes G. Longitudinal studies of African elephant death and bone deposits[J]. Journal of Archaeological Science, 1988, 15: 131-157
- [25] Lyman R. On the analysis of vertebrate mortality profile: Sample size, mortality type, and hunting pressure[J]. American Antiquity, 1987, 52: 125-142
- [26] Haynes G. Mammoths, Mastodons and Elephants: Biology, Behavior and the Fossil Record [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1991: 1-397

[27] John HP, Janet LH. The nature of life[M]. McGraw-Hill Inc, 1995: 831-849

[28] Dinerstein E. The return of the unicorns: the natural history and conservation of the greater one-horned rhinoceros[M]. Columbia: University Press, 2003: 1-316

Age Profiles of *Rhinoceros* from the Yanliang Cave, Fusui County, Guangxi, South China

YAN Yaling^{1, 2}, JIN Changzhu¹, ZHU Min¹, LIU Yihong¹, LIU Jinyu³

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

2. University of Chinese Academy of Science, Beijing, 100049;

3. Dawan Gas Production Plant of Puguang Branch Company of Zhongyuan Oil Field, Dazhou 636155

Abstract: The *Gigantopithecus* fauna recently discovered in the Yanliang Cave, Fusui County, Chongzuo Municipality, Guangxi Autonomous Region, South China, consists of abundant *Gigantopithecus* remains including mandibles and a large variety of fossil mammals. The most conspicuous large mammalian remains include 146 complete isolated teeth and a dozen postcrania of Rhinocerotidae, belonging to *Rhinoceros fusuiensis* based on morphological analysis. The Yanliang *Gigantopithecus* fauna is characterized by the presence of several Neogene relic taxa such as *Megantereon*, *Hesperotherium* and “*Dicoryphochoerus*”, and many primitive species from the Quaternary such as *Pachycrocuta licenti*, *Ailuropoda microta*, *Tapirus sanyuanensis*, *Typhlomys intermedius*, *Niviventer preconfucianus* and *Leopoldamys edwardsioides*. The geological age is estimated to be Early Pleistocene based on fauna and stratigraphic correlation. Age profiles of these *Rhinoceros* remains were determined on the basis of tooth attrition analysis and checking the exposure of enamel and dentine. Results show that there are at least five adults and five sub-adult individuals, which were the dominant elements in the fossil assemblage suggesting their death was due to disaster.

Key words: Yanliang Cave; Guangxi; Early Pleistocene; *Gigantopithecus* Fauna; *Rhinoceros*; Age profile