

临夏盆地晚新近纪山西犀头骨新材料及其生存环境*

卢小康^{①②} 陈善勤^③ 何文^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和政古动物化石博物馆, 和政 731200)

摘要 文章记述了甘肃临夏盆地晚新近纪林氏山西犀 (*Shansirhinus ringstroemi*) 3 件未成年个体的头骨发育特征, 主要表现在: 顶嵴至迟在幼年个体出现, 此时两侧顶嵴远远分开, 其间的骨表面隆突; 3 件未成年头骨的顶嵴后缘均是平直的; 鼓后突与关节后突的接触出现于初生期; 头骨顶面在鼻骨后缘向前延伸由初生期的逐渐变窄到幼年个体的迅速收缩, 此时头骨顶面最宽处位于两侧眶上结节之间; 在钩突后方, 鼻后孔侧壁的后缘向后上方延伸, 幼年个体时倾斜角度已接近成年状态。与维氏大唇犀 (*Chilotherium wimani*) 头骨的个体发育相比, 两者在颊齿萌出顺序方面无明显差异; 但后者幼年头骨在顶骨与枕骨鳞部骨缝的愈合时间上较 *S. ringstroemi* 晚。*Shansirhinus* 头骨形态方面区别于其他无角犀族类群的特征不晚于 DP4 开始磨蚀且 M1 刚露出齿槽时出现。新的头骨材料表明 *Shansirhinus* 可能在晚中新世早期起源于甘肃临夏盆地。*Shansirhinus* 上颊齿发育釉质褶皱, 下颊齿发育方形轮廓的下三角座, 具有一定的加工硬草的能力, 生活在晚新近纪时期的开阔草原上, 是无角犀族已知唯一延续到上新世的类群。

关键词 临夏盆地 晚新近纪 山西犀 个体发育 生存环境

中图分类号 Q915.2⁺3, Q915.877, P534.62⁺2 **文献标识码** A

1 引言

1903 年 Schlosser^[1] 根据购自中药店的几枚犀牛牙齿建立 *Rhinoceros brancoi*, 其上颊齿的形态包括: 发育前附尖和前尖肋, 原尖和次尖收缩强烈, 前刺和小刺发育有丰富的釉质褶皱, 形成多个中凹。随后, Ringström^[2] 把产自山西榆社带有上颊齿列的一段上颌确定为 *R. brancoi* 的相似种 *R. aff. brancoi*。Kretzoi^[3] 在讨论中新世犀牛的发育关系时, 根据上述两者描述的上颊齿所发育的复杂的冠面结构, 尤其是丰富的釉质褶皱, 建立新属山西犀 (*Shansirhinus*), 属型种为布氏山西犀 (*S. brancoi*), 并根据布氏相似种 (“*R.* aff. *brancoi*”) 建立了林氏山西犀 (*S. ringstroemi*)。由于当时已知材料提供的形态数据有限, 该属的有效性曾备受争议^[4,5]。Deng^[6] 描述了甘肃临夏盆地积石山银川早上新世地层中 *S. ringstroemi* 的头骨和下颌材料, 首次记录了该属头骨、下颌、门齿及下颊齿的形态特征, 确立了 *Shansirhinus* 的有效性。*Shansirhinus* 已知的材料产于甘肃临夏盆地晚中新世晚期到早上新

世、山西榆社盆地上新世、云南元谋和禄丰盆地晚中新世晚期地层等 4 个地点^[6]。*Shansirhinus* 此前没有幼年材料的报道, 本文描述的 *S. ringstroemi* 幼年头骨材料产自甘肃临夏盆地。

临夏盆地位于甘肃省东南部, 发育渐新世到全新世的连续沉积序列, 地层的划分和对比成熟, 已知的哺乳动物化石以渐新世巨犀动物群、中中新世铲齿象动物群、晚中新世三趾马动物群和早更新世真马动物群最为丰富^[7,8]。真犀科化石指示的临夏盆地晚新生代气候环境演化趋势与哺乳动物化石群落指示的结果一致, 即该盆地在晚渐新世为半开阔的林地且气候干燥, 中中新世为温暖湿润的森林环境, 晚中新世、早上新世和早更新世为半干旱的开阔环境^[9-11]。真犀科化石主要发现于新近纪地层中, 已报道的归于 13 个属的 16 个种, 以无角犀类 (aceratheres) 最为繁盛, 板齿犀类 (elasmotheres) 和额鼻角犀类也有分布^[7, 12-16]。*Shansirhinus* 分布于晚中新世到上新世地层, 也是临夏盆地早上新世已知唯一的无角犀类。

临夏盆地 *S. ringstroemi* 已报道的材料仅见于积

第一作者简介: 卢小康 男 33 岁 博士 古生物学与地层学专业 E-mail: luxiaokang@ivpp.ac.cn

* 国家自然科学基金重点项目 (批准号: 41430102) 和国家重点基础研究发展规划项目 (973 项目) (批准号: 2012CB821906) 共同资助
2014-12-17 收稿, 2015-02-26 收修稿稿

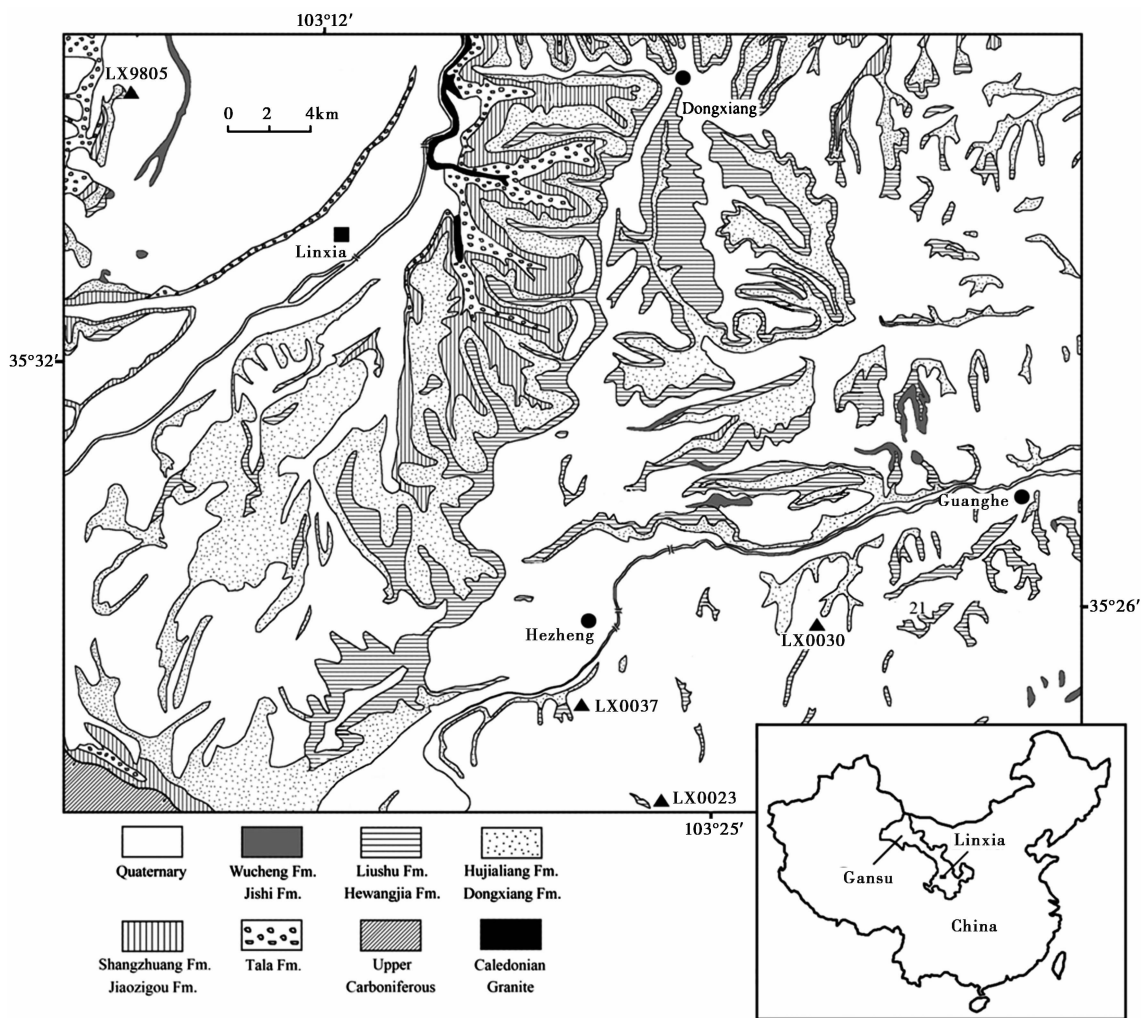


图1 临夏盆地晚新近纪林氏山西犀化石产地, 修改自 Deng 等^[7]

LX 0023 和政禾托 (Hetuo in Hezheng County); LX 0030 广河松树沟 (Songshugou in Guanghe County);
LX 0037 和政潘杨 (Panyang in Hezheng County); LX 9805 积石山银川 (Yinchuan in Jishishan County)

Fig. 1 Localities where *Shansirhinus ringstroemi* occurs in the Upper Neogene of the Linxia Basin, modified from Deng *et al.*^[7]

石山银川早上新世地层 (LX 9805)^[6] (图1)。本文描述 3 件 *S. ringstroemi* 未成年头骨, 其中 HMV 0092 产自临夏盆地和政县关滩沟乡潘杨晚中新世早期地层 (LX 0037), 是该属已知最早的化石记录; 另外 2 件头骨 HMV 1535 和 HMV 0671 分别产自临夏盆地晚中新世不同地点 (HMV 1535, 广河县官坊乡松树沟 LX 0030; HMV 0671, 和政县吊滩乡禾托 LX 0023) (图1)。头骨的年龄判断以现生黑犀 (*Diceros bicornis*) 和白犀 (*Ceratotherium simum*) 上颊齿的萌出顺序作为参考^[17,18], 并结合维氏大唇犀 (*Chilotherium wimani*) 个体发育不同阶段的划分方式^[19]。*Shansirhinus* 是欧亚大陆唯一已知延续到上新世的无角犀类, 对该属的形态学研究将有助于解释无角犀类在晚新近纪的气候适应过程中表现出的

形态变化趋势。

测量标准根据 Guérin^[20]。缩写: HMV, 和政古动物化石博物馆, 甘肃和政; 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编号; M, 乌普萨拉大学进化博物馆化石编号, 瑞典; LX, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所在临夏盆地化石地点编号, 甘肃。

2 化石描述

奇蹄目 Perissodactyla Owen, 1848

犀科 Rhinocerotidae Owen, 1845

无角犀亚科 Aceratheriinae Dollo, 1885

大唇犀族 Chilotheriini Qiu *et al.*, 1987

山西犀 *Shansirhinus Kretzoi*, 1942

林氏山西犀 *Shansirhinus ringstroemi*
Kretzoi, 1942

选型材料 M 536, 带有完整上颊齿列的上颌, 现藏乌普萨拉大学进化博物馆。

产地和层位 早上新世高庄期(相当于欧洲陆生哺乳动物期的 MN14), 山西榆社黄石沟(Huang-Shih-Kou)^[2,6]。

鉴定特征 根据 Deng^[6] 鉴定, 前颌骨退化, 不发育上门齿。鼻骨短而上翘, 前端骨表面发育粗糙的角座。下颌联合部上翘, 腹侧面凹。DP1 非常小。上颊齿原尖强烈收缩。上前臼齿发育舌侧齿桥、中凹、釉质褶皱、连续的内齿带。下臼齿下三角座凹冠面呈 U 形轮廓。

归入材料 H MV 0092, 初生期个体头骨, 晚中新世早期, 和政县关滩沟乡潘杨(LX 0037); H MV 1535, 幼年个体头骨, 晚中新世晚期, 广河县官坊乡松树沟(LX 0030); H MV 0671, 青年个体头骨, 晚中新世晚期, 和政县吊滩乡禾托(LX 0023)(图 1~5 和表 1~2)。

H MV 0671 青年个体, P4 齿冠轻度磨蚀, M3 齿冠尚未完全萌出。头骨右侧略挤压, 右侧颧弓缺失, 上颊齿列保存完好。在 3 个头骨中保存最为完整, 形态也最为接近成年个体。

前颌骨呈短而薄的骨片, 前端向正中矢状面趋

近, 后端延伸到 DP1 前缘水平。前颌骨和上颌骨均不发育上门齿齿槽。鼻骨短而上翘, 前端位于 P2 的前半部水平, 发育粗糙面; 侧缘下垂; 鼻骨宽度从鼻切迹后缘向前保持不变。鼻切迹侧视整体近 U 形轮廓, 后端位于 P4 后半部水平。眶下孔发育 3 个, 位于鼻切迹后下缘, 后端到 P4 水平。眶前缘位于 M1 后缘水平。额骨发育眶上结节和眶后突, 两者相比前者较粗大。头骨顶面最宽处位于额骨的两侧眶上结节之间, 并在眼眶前方到鼻切迹后缘之间迅速变窄。泪结节位于眶前缘的上半部。颧弓上的眶后突发育。颧弓前端基位置低, 紧邻颊齿槽缘。颧弓整体粗壮, 仅在颧髁前方略微变窄; 背侧缘后端发育短的角状突。关节后突粗壮, 末端向前弯曲。鼓后突近板状, 向两侧扩展强烈, 外侧缘达到颧髁中部水平; 向前弯曲与关节后突相接触, 封闭假外耳道腹侧缘。假外耳道的后背侧沟向上延伸到颧骨、枕骨鳞部、枕骨侧部三者的交界处下方, 整体位于枕部侧缘下半部。副枕突末端向后延伸, 由于破损未知其是否超过关节后突的末端。项嵴宽度小于两侧鼓后突的宽度, 枕面整体呈上窄下宽的梯形轮廓。枕部侧缘后倾。枕外结节发达, 项嵴后缘平直。项韧带窝深。枕骨大孔呈长的三角形轮廓, 尖端突向上。

腹侧视, 腭裂破损, 后缘位置未知。两侧颊齿

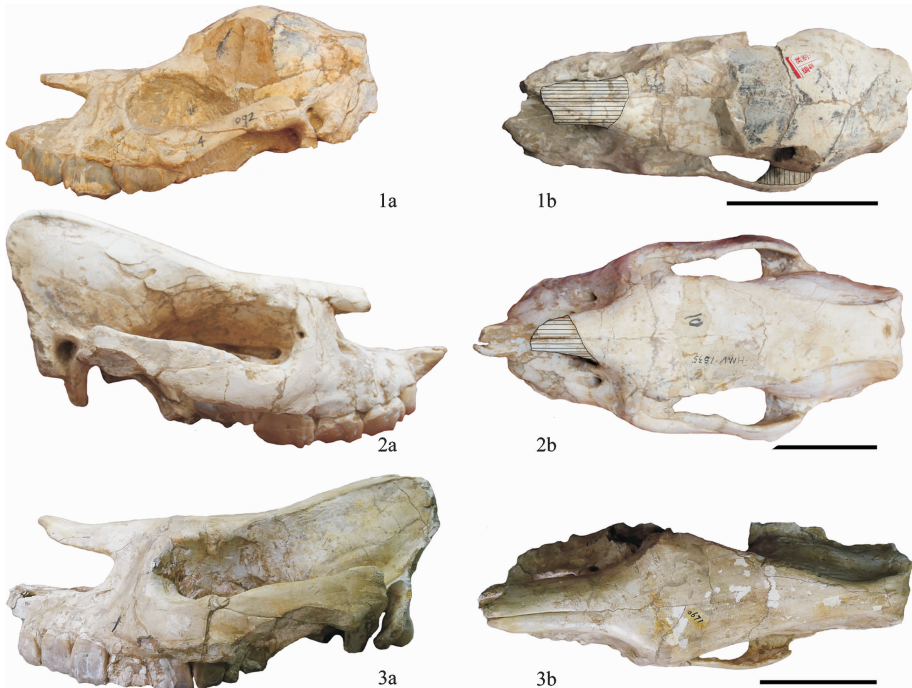


图 2 临夏盆地晚新近纪林氏山西犀头骨

1—HMV 0092, 2—HMV 1535, 3—HMV 0671; a. 侧面(lateral view), b. 顶面(dorsal view); 比例尺 = 100mm

Fig. 2 Skulls of *Shansirhinus ringstroemi* from the Upper Neogene of the Linxia Basin

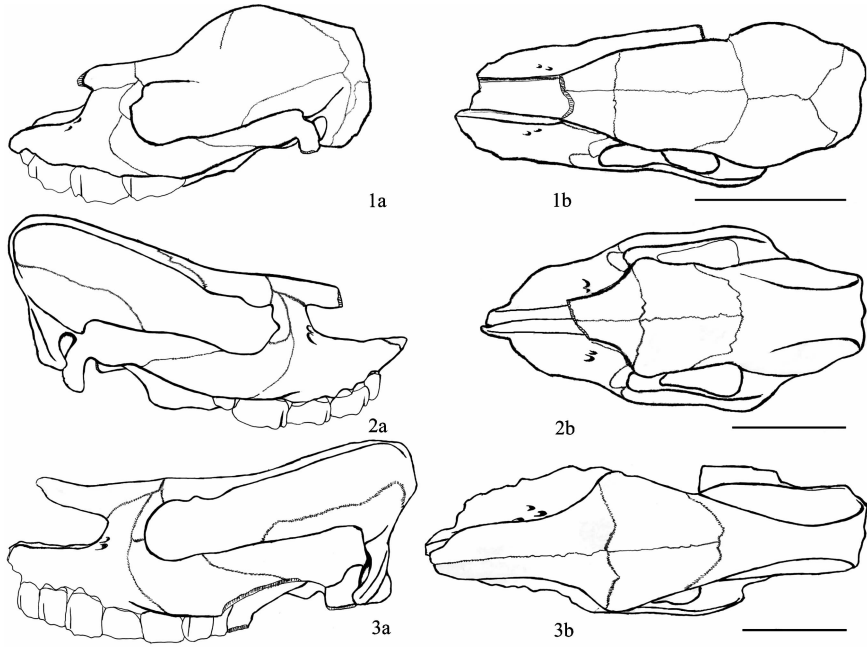


图 3 临夏盆地晚新近纪林氏山西犀头骨轮廓图, 细线条示骨缝

1—HMV 0092, 2—HMV 1535, 3—HMV 0671; a. 侧面(lateral view), b. 顶面(dorsal view); 比例尺 = 100mm

Fig. 3 Drawings of *Shansirhinus ringstroemi* skulls from the Upper Neogene of the Linxia Basin. Fine lines represent sutures

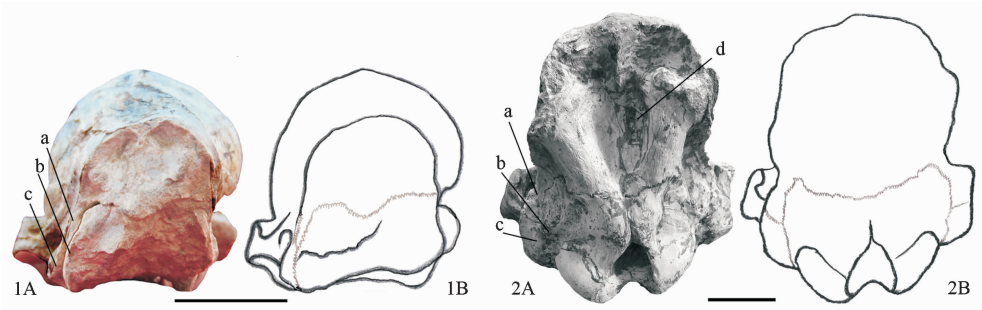


图 4 临夏盆地晚新近纪林氏山西犀头骨, 枕面, 细线条示骨缝

1—HMV 0092, 2—HMV 0671; A. 化石材料(fossil), B. 轮廓图(drawing); 比例尺 = 100mm

a——枕骨鳞部(upper part of occipital bones), b——枕骨侧部(lateral part of occipital bones),
c——鼓后突(posttympanic process), d——项韧带窝(attach for nuchal ligament)

Fig. 4 Drawings of *Shansirhinus ringstroemi* skulls from the Upper Neogene of the Linxia Basin. Nuchal view, fine lines represent sutures



图 5 临夏盆地晚新近纪林氏山西犀上颊齿

1—HMV 0092, 2—HMV 1535, 3—HMV 0671; 比例尺 = 100mm

Fig. 5 Upper cheek teeth of *Shansirhinus ringstroemi* from the Upper Neogene of the Linxia Basin

表 1 临夏盆地晚新近纪林氏山西犀头骨测量和比较(mm)

Table 1 Measurements and comparison(mm) of skulls of *Shansirhinus ringstroemi* from the Upper Neogene of the Linxia Basin

Measures	HMV 0092	HMV 1535	HMV 0671	V 13764 *
1. Distance between occipital condyle and premaxilla	>235	>339	>405	>520
2. Distance between occipital condyle and nasal tip	—	—	371	515
3. Distance between nasal tip and occipital crest	>185	>264	379	约 480
4. Distance between nasal tip and bottom of nasal notch	—	—	75	118
5. Minimal width of braincase	—	—	57	75
6. Distance between occipital crest and postorbital process	115	161	207	约 280
7. Distance between occipital crest and supraorbital process	128	172	229	约 295
8. Distance between occipital crest and lacrimal tubercle	148	186	263	约 340
9. Distance between nasal notch and orbit	30	30	41	63
13. Distance between occipital condyle and M3	—	—	192	264
14. Distance between nasal tip and orbit	—	—	115	176
15. Width of occipital crest	—	55	约 86	约 155
16. Width of paramastoid process	—	—	158	211
17. Minimal width between parietal crests	—	40	39	约 40
18. Width between postorbital processes	约 78	84	135	155
19. Width between supraorbital processes	约 62	93	146	174
20. Width between lacrimal tubercles	约 58	85	167	168
21. Maximal width between zygomatic arches	约 107	146	241	295
22. Width of nasal base	—	40	67	84
23. Height of occipital surface	—	—	135	约 125
25. Cranial height in front of P2	—	—	105	146
26. Cranial height in front of M1	—	—	119	180
27. Cranial height in front of M3	—	—	130	170
28. Width of palate in front of P2	—	—	37	52
29. Width of palate in front of M1	—	—	57	73
30. Width of palate in front of M3	—	—	约 58	70
31. Width of foramen magnum	—	—	约 42	37.5
32. Width between exterior edges of occipital condyle	—	—	约 104	113

* V 13764 产自临夏盆地积石山银川(LX 9805), 测量值根据 Deng^[6]

表 2 临夏盆地晚新近纪林氏山西犀上颊齿测量和比较(mm)

Table 2 Measurements and comparison (mm) of upper cheek teeth of *Shansirhinus ringstroemi* from the Upper Neogene of the Linxia Basin

Measures	HMV 0092	HMV 1535	HMV 0671	V 13764 *
DP1	—	22.4/19.3	17.7/14.9	21.5/20
DP2	38.1/27.2	40.9/36.3	—	—
DP3	49.3/38.2	43.3/40.2	—	—
DP4	—	45.5/43.5	—	—
P2	—	—	32.2/35.8	38/45
P3	—	—	36.4/46.1	43.5/57
P4	—	—	36.7/48.2	43/63
M1	—	—	46.3/51.7	52/62
M2	—	—	46.5/52.7	53.5/61.5
M3	—	—	37.6/43.5	52/55
P2~M3	—	—	213.6	—
DP1~DP4	—	145.1	—	—
P2~P4	—	—	102.2	—
M1~M3	—	—	118.8	—

* V 13764 上颊齿的测量值根据 Deng^[6]

列外缘均呈浅弧形延伸, 前端趋近。鼻后孔前缘窄, 延伸到 M2 中部水平。鼻后孔侧壁在翼骨钩突后方几乎垂直向上延伸。颞髁轮廓横向呈稍向后凸的弧形。基结节粗大, 后方发育两个深窝。枕骨基部纵脊发育, 向后延伸逐渐变弱, 在达到枕髁之前消失。破裂孔前缘延伸到颞髁水平。

顶骨与额骨之间的骨缝整体呈凸向后的弧形轮廓, 后端位于中矢面处, 相当于颞髁水平, 两侧向前延伸到眼眶后方的位置。两侧顶骨的, 及其与枕骨鳞部的骨缝已经愈合。顶骨与颞髁的骨缝趋于愈合, 能隐约辨别弱的骨缝从颞窝前部沿着脑颅侧壁的中部向后延伸到与枕骨鳞部相接处。颞骨与枕骨侧部和鳞部的骨缝连续, 从枕部侧缘中部上方向下延伸直到鼓后突与副枕突的末端。枕面视, 枕骨侧部和鳞部之间的骨缝位于枕骨大孔的上方; 颞骨在鼓后突的枕面与枕骨鳞部和枕骨侧部相接(图 4)。头骨顶面两侧额骨间的骨缝在后半部, 即靠近顶骨

的部分趋于愈合,但是前半部,即靠近鼻骨的部分尚未愈合。额骨与鼻骨的骨缝在正中矢状面处弯曲,外侧延伸到眼眶的前上角,并在此处与泪骨相接。额骨不与上颌骨相接,也不参与组成眶前缘。泪骨与鼻骨以短的骨缝相接。上颌骨与额骨不相接。上颌骨与颧骨的骨缝从眼眶前方向后下方延伸到颧弓基部;与鼻骨的骨缝自鼻切迹后角向后延伸,直到与泪骨的连接处。颧骨与颞骨在颧弓上的骨缝自眼眶后界向后延伸到颞髁前方。腹侧视,两侧上颌骨的颞突,及其与颞骨之间的连接没有愈合。颞骨与上颌骨的连接达到 M1 的前缘。蝶骨翼突与翼骨之间的连接,及翼骨与颞骨垂直部之间的连接尚未愈合。基枕骨与基蝶骨之间的骨缝愈合。

DP1 三角形轮廓,前附尖长,原尖和原脊发育,前刺和小刺相连形成中凹。P3 和 P4 形态接近:前附尖褶和前尖肋发育,P4 的后附尖较 P3 长;原尖有弱的收缩,但反前刺不发育,次尖无收缩;原尖较次尖更加靠近正中矢状面;不发育舌侧齿桥;小刺发育多个,但不与前刺相连,中凹不发育;前刺有弱的釉质褶皱发育;内齿带连续。P2 与 P3 和 P4 形态接近,差别在于 P2 前附尖较长,但不发育后附尖;小刺和前刺相连形成中凹;原尖较次尖弱;原脊较后脊细弱,向舌侧延伸较后脊短(图 5)。M1 和 M2 形态接近,与前臼齿 P3 和 P4 相比,差别在于:后附尖更长;原尖和次尖均发育收缩,反前刺和次尖收缩褶向中谷口延伸;内齿带退化。M3 三角形轮廓,次级褶皱的发育与 M1 和 M2 相同。齿带的发育情况未知。

HMV 1535 幼年个体,DP4 齿冠轻度磨蚀,M1 齿冠刚刚露出齿槽。基枕部、鼻骨及前颌骨破损,骨缝清晰。形态接近幼年个体,但在某些特征和骨缝愈合方面存在差异。

鼻切迹后端位于 DP3 后半部水平。脑颅侧壁圆隆,最宽处位于假外耳道水平。鼻后孔前缘位于 DP4 后缘水平。鼻骨仍不与上颌骨相接。腹侧视,上颌骨的颞突与颞骨的骨缝位于 DP3 的后半部水平。愈合的骨缝包括:脑颅顶面两侧顶骨之间的;枕骨鳞部与顶骨之间的。泪骨上缘与鼻骨的骨缝仍然短。

上颊齿保存两侧乳齿列。DP1 形态与 HMV 0671 的 DP1 相近(图 5)。DP2 与 DP3 和 DP4 的形态相近,三者均发育前附尖和前尖肋;不发育舌侧齿桥;原尖和次尖发育收缩;前刺和小刺发育釉质分叉,反前刺发育;但 DP2 前附尖更长,不发

育后附尖,原尖较次尖弱,原脊向后弯曲的趋势更加强烈,发育两个中凹,内齿带连续;DP3 和 DP4 发育后附尖,不发育中凹,内齿带退化。

HMV 0092 初生期个体,DP2 和 DP3 的齿冠略磨蚀,DP1 和 DP4 的齿冠刚露出齿槽。头骨右侧稍挤压,脑颅侧壁和基部破损,右侧颧弓、鼻骨前端和前颌骨断失。各骨之间骨缝清晰。该头骨保存了初生期个体具有的一系列形态特征。

鼻骨断面轮廓呈上下微凸的透镜状,侧缘无下垂。鼻切迹后缘延伸到 DP3 前缘水平。眶前缘位于 DP4 的前缘。从背侧视,头骨顶面从鼻骨后缘到鼻切迹后缘逐渐变窄。额骨不发育明显的眶上结节和眶后突。头骨顶面最宽处位于眼眶后界。鼓后突向前与关节后突接触,封闭假外耳道腹侧缘。枕部侧缘侧视前倾。顶嵴不发育,脑颅顶面光滑。项嵴后缘不发育明显的枕外结节或凸向前的缺刻。脑颅高而圆隆,最高处位于脑颅前半部;两侧最宽处的位置与颧弓最宽处相当。脑颅的最大宽大于头骨顶面额骨的最大宽。

头骨腹侧视,腭裂后缘位于 DP1 前方。乳齿列前后向呈直线延伸,两侧齿列前端不趋近。鼻后孔前缘位于 DP4 中部水平。翼骨钩突发达,呈结节状。鼻后孔侧壁的后缘向后上方延伸,与水平面之间的夹角约为 34° (图 3)。

头骨各骨块之间无骨缝愈合。额骨、顶骨和枕骨鳞部由前向后构成脑颅顶壁,其中顶骨构成脑颅最高处。顶骨向前在脑颅最高处的前方与额骨相接,骨缝整体略呈弧形。两侧顶骨呈翼状向后延伸,后缘组成切迹,枕骨鳞部呈三角形突入其中。顶骨与枕骨鳞部的骨缝后端达到项嵴前方。脑颅顶壁正中矢状面处各骨纵向长度的比例不同,枕骨鳞部最长,顶骨次之,额骨最短。在脑颅侧壁,顶骨与颞骨相接的骨缝前方与额骨相接,后部与枕骨鳞部相接。顶骨后缘与枕骨侧部不相连。颞骨、顶骨和枕骨鳞部交汇处的骨缝位于枕部侧缘中部的上方。颞骨与枕骨鳞部的骨缝向下延伸到鼓后突上半部(约与颞髁齐平),继而延续为与枕骨侧部相接。枕骨侧部与枕骨鳞部的骨缝在枕面位于枕面中部的上方,在枕部侧缘一直向下延伸到假外耳道处(图 3 和 4)。枕骨侧部不参与构成假外耳道后背侧的浅沟。脑颅基部破损,各骨之间关系未知。泪骨与鼻骨的骨缝短(约 10mm)。上颌骨与额骨不相接。

DP1 和 DP4 的齿冠刚刚露出齿槽。DP2 和

DP3 的形态与幼年头骨的相近。

3 比较和讨论

根据已知的现生犀牛及维氏大唇犀 (*Chilotherium wimani*) 的上颊齿萌出顺序^[17-19], 本文描述的 3 件头骨材料代表个体发育的 3 个不同阶段: 初生期 (HMV 0092)、幼年 (HMV 1535)、青年 (HMV 0671), 个体发育序列虽不完整, 但具有一定的连续性。下面列出头骨在不同发育阶段的形态变化 (图 2~4):

(1) 从初生到青年, 脑颅的增大以向上、向后延伸为主; 侧面视, 枕部上升, 脑颅顶面最高处后退到项嵴前方; 脑颅整体由圆隆的球状变得高而窄, 断面呈梯形轮廓; 顶骨所占脑颅顶壁和侧壁的比例逐渐增加。

(2) 发达的枕外结节至迟在 DP4 开始磨蚀且 M1 刚露出齿槽时已经发育, 突出于项嵴后缘, 并向下延伸到项韧带窝上部。项嵴后缘从幼年到青年个体均不发育切迹。

(3) 项嵴逐渐发育, 至迟在 DP4 开始磨蚀且 M1 刚露出齿槽时形成隆起的嵴状结构。两侧项嵴远远分开, 之间的骨表面隆突。

(4) 鼓后突末端向前弯曲延伸, 在初生期已经与前方的关节后突相接触, 封闭假外耳道的腹侧。

(5) 颧弓由细弱逐渐变得粗壮, 与成年个体接近的颧弓形态至迟在 M2 开始磨蚀时形成。

(6) 额骨眶后突和眶上结节逐渐发育, 至迟在 DP4 开始磨蚀而 M1 齿冠刚露出齿槽时眶上结节发育程度超过眶后突。初生期个体, 头骨顶面最宽处位于眼眶后界, 到幼年个体前移到两侧眶上结节之间。

(7) 从初生到幼年, 头骨顶面从鼻骨后缘向前延伸由逐渐变窄到迅速收缩, 眶前缘到鼻切迹之间的上颌骨外表面随之由平变凹。

(8) 眶下孔发育 2~3 个, 随着年龄增长孔径增加, 相对于上颊齿的位置逐渐变化, 但数量无变化。

(9) 3 件头骨仅青年个体保存有完整的鼻骨, 鼻骨上翘, 前端发育粗糙面。

(10) 在钩突后方, 鼻后孔侧壁的后缘斜向后上方延伸, 其与水平线的夹角随着个体发育逐渐增大, 在 DP4 开始磨蚀时, 接近成年时的状态^[6], 即大于 50°。

(11) 本文材料能观察到的头骨各骨块之间外表面的骨缝在 DP4 萌出之前尚未出现愈合 (脑颅底部枕骨基部和侧部之间的骨缝未知)。之后, 首先

愈合的是脑颅周围骨块之间的骨缝, 又以顶壁后部的骨缝愈合较早: 在 DP4 轻度磨蚀且 M1 刚刚露出齿槽之时, 头骨顶面两侧顶骨之间、顶骨与枕骨鳞部之间的骨缝完全愈合, 脑颅底部各骨块之间的骨缝是否愈合由于破损未知; 在 M2 开始磨蚀且 M3 正在萌出时, 两侧额骨之间、顶骨和颧骨之间的骨缝尚未完全愈合, 此时, 枕骨基部与蝶骨之间、枕骨基部与枕骨侧部之间骨缝完全愈合 (图 2~4)。 *Shansirhinus ringstroemi* 成年个体头骨 (V13764, M3 轻度磨蚀) 顶骨与颧骨在脑颅侧壁的骨缝已经愈合, 上颌骨和鼻骨在鼻切迹后方的骨缝开始变弱^[6]。

就颊齿的萌出顺序而言, 本文描述的 HMV 0671 右侧发育轻度磨蚀的 P4 和刚刚开始磨蚀的 M2, 但是左侧的 P4 和 M2 磨蚀程度相当。造成这种情况的原因有两个: 左右两侧颊齿磨蚀程度存在差异; 两侧 P4 的萌出时间存在差异, 右侧的较 M2 早或与之相近。维氏大唇犀、现生黑犀和白犀的 M2 萌出时间较 P4 早^[17-19], 但是前两者也有个体 P4 的磨蚀程度大于 M2。目前难以准确判断 *Shansirhinus* 上颊齿 P4 和 M2 萌出的先后顺序。本文 2 件头骨的上前臼齿乳齿均发育前刺和小刺的釉质褶皱, 与上前臼齿的相近; 发育长的后附尖和反前刺, 不发育连续的内齿带, 与上臼齿的相近 (图 5)。

Deng^[6] 描述的产自临夏盆地早上新世的材料确认 *Shansirhinus* 发育鼻端角和中等大小的下门齿 i2。下门齿 i2 的大小在 *Menoceras*、*Teleoceras*、*Chilotherium* 和现生的印度犀 (*Rhinoceros unicornis*) 等是典型的性二型特征, 雄性个体通常具有更大的 i2^[21-24]。鼻角作为性二型特征在两性之间的差别不仅表现在是否发育^[25], 也表现在发育大小的差异^[26-28]。头骨和头后骨骼在其他形态特征方面表现的性别差异通常难以准确地区分。邓涛^[19] 在记述 *C. wimani* 的头骨个体发育时, 讨论了几件成年和老年个体头骨的性二型特征。*Shansirhinus* 已知的材料有限, 本文描述的材料只有 3 件未成年个体的头骨, 缺少可供对比的鼻骨和下颌, 无法就该属的性二型特征做出判断。

在邓涛^[19] 记述的 *C. wimani* 的头骨发育序列中, HMV 0770 和 HMV 0381 与本文描述的 *S. ringstroemi* 幼年头骨 HMV 1535 发育阶段接近 (DP1 和 DP4 磨蚀, M1 尚未或刚开始萌出)。两个类群在一些特征的保持方面是一致的, 如脑颅圆隆, 顶骨和颧骨的骨缝尚未愈合; 一些特征出现的

时间是一致的,如枕部上升变得高于鼻额部,顶嵴明显,两侧顶嵴分离,两侧顶骨愈合;已知的差别在于 *C. wimani* (HMV 0770 头骨)的关节后突和鼓后突彼此靠近但未接触,顶骨与枕骨鳞部的骨缝尚未愈合(图6)。本文描述的 *S. ringstroemi* 青年头骨 HMV 0671 与邓涛^[19] 记述的 *C. wimani* 青年头骨 HMV 0060 发育阶段接近(M3 将要完全萌出),一些特征的发育是一致的,如更加粗壮的顶嵴、更高的脑颅、更加发达的眶后突和眶上结节。对比 *S. ringstroemi* 和 *C. wimani* 的头骨发育发现,除了颊齿形态之外具有鉴别意义的形态差异在幼年个体已经出现(DP1 和 DP4 磨蚀而 M1 尚未或刚萌出):两侧顶嵴之间的骨表面在前者为稍微隆突的,而后者为平或稍凹的;项嵴后缘在 *C. wimani* 发育宽而浅的凹,但是前者枕外结节发达,项嵴后缘平直或稍凸向后;*S. ringstroemi* 头骨顶面最宽处位于两侧眶上结节之间,而后者位于两侧眶后突之间;头骨顶面由鼻骨后缘向前延伸到鼻切迹后缘的位置在 *C. wimani* 是逐渐变窄的,而在前者是迅速收缩。由于本文描述的 *S. ringstroemi* 幼年头骨 HMV 1535 的鼻骨缺损,无法判断 *S. ringstroemi* 和 *C. wimani* 的鼻骨差异是否在此阶段已经出现,但是 *S. ringstroemi* 青年个体头骨 HMV 0671 的鼻骨上翘,前端粗糙面发育,与 *C. wimani* 的青年个体头骨 (HMV 0060) 平直,且不发育粗糙面的鼻骨差别显著。*S. ringstroemi* 和 *C. wimani* 的头骨在骨缝的愈合时序方面无明显差异,均以脑颅部各骨块的愈合为先;在融合时间方面,前者在幼年时顶骨与枕骨鳞部的骨缝已经愈合,而后者此时尚未融合。在 *C. wimani* 成年个体, M3 中度磨蚀时颧弓上颧骨与颞骨之间骨缝的愈合自眼眶后方开始向后延伸,两侧鼻骨之间的骨缝愈合自鼻骨与额骨连接处向前延伸^[19]。Hagge^[29] 记述的产自北美晚新近纪的 *Teleoceras major* 的幼年头骨材料非常丰富,但是与头骨个体发育相关的描述过于简单,可确定的形态

信息如下:与 *S. ringstroemi* 和 *C. wimani* 的头骨相比在顶嵴的发育时间上一致;鼻骨前端粗糙面的出现时间与 *S. ringstroemi* 的 HMV 0671 接近。值得注意的是, *T. major* 的颧弓在 M1 尚未萌出时已经具备成年个体的轮廓形态,比 *S. ringstroemi* 和 *C. wimani* 同一发育阶段个体的颧弓粗壮。

4 *Shansirhinus* 的生存环境

本文记述的产自甘肃临夏盆地和政县关滩沟乡晚中新世早期的头骨材料将 *Shansirhinus* 出现的时代提早到晚中新世早期。该属的地理分布范围小,其作为中国晚新近纪地层特有的无角犀类,见于山西榆社^[30-33]、甘肃临夏^[6]、云南元谋和禄丰^[34] 等几个地点,在欧亚大陆其他地区未见报道。从已知的地史分布判断, *Shansirhinus* 在晚中新世早期出现于甘肃临夏盆地,之后向南迁移,最南可见于元谋盆地晚中新世地层,最丰富的化石记录见于山西榆社盆地上新世地层。

Shansirhinus 体型小,前后脚骨粗短(未发表材料),发育中等大小的 i2 和下颌联合部。这些特征表明该属可以采食矮草,但是在采食效率方面与 *Acerorhinus* 和 *Chilotherium* 相比不具有竞争优势^[30,31]。Deng^[6] 认为 *Shansirhinus* 上颊齿发育的釉质褶皱与一些以硬草为食的真犀和马(如板齿犀和 *Equus*) 相近,是该属采食硬草能力的标志。同时,该属下颊齿呈方形轮廓的下三角座在与上颊齿接触时比 *Chilotherium* 发育的三角形轮廓的下三角座具有更高的加工效率,与板齿犀类等真犀类群相近,而与大多数的无角犀类不同。这些特征显示 *Shansirhinus* 具有一定的加工硬草的能力,能够适应上新世的草原环境。

中国北方上新世和第四纪地层所产真犀科类群包括无角犀类的 *Shansirhinus*、额鼻角犀类的 *Dicerorhinus*、*Stephanorhinus* 和 *Coelodonta*, 以及板齿犀类的 *Sinotherium* 和 *Elasmotherium* 等^[7, 32, 33, 35, 36]。

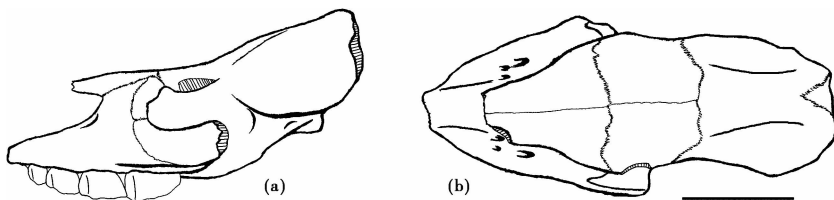


图6 临夏盆地晚新近纪维氏大唇犀头骨(HMV 0770)^[19], 细线条示骨缝
a. 侧面(lateral view), b. 顶面(dorsal view); 比例尺=100mm

Fig. 6 Drawings of *Chilotherium wimani* skull(HMV 0770, described by Deng^[19]) from the Upper Neogene of the Linxia Basin. Fine lines represent sutures

与板齿犀类和额鼻角犀类相比, *Shansirhinus* 上颊齿釉质褶皱较弱, 只出现在前刺和小刺上; 白垩质较薄, 且仅附着于颊齿外壁; 颊齿齿冠相对较低, 未磨蚀的上臼齿 M1 冠高 60mm 左右; 前后脚骨变得粗短, 体型较小。这些特征使得 *Shansirhinus* 在采食硬草和抵御寒冷气候方面的能力较板齿犀类和额鼻角犀类弱。额鼻角犀类和板齿犀类的分类特征至迟出现在早中新世, 经过漫长的演化过程, 直到更新世干冷气候的到来才凸显出这些特征的环境适应意义^[37]; 就采食硬草的能力而言, 后者的颊齿具有更高的齿冠、更丰富的白垩质和更复杂的冠面结构。西藏札达盆地上新世最原始披毛犀 *Coelodonta tibetana* 的发现^[37], 一方面表明更新世冰期动物的出现与青藏高原隆升的密切关系, 另一方面也提醒我们, 更新世时期披毛犀相对于其他真犀科类群而言在欧亚大陆的广泛分布可能是由于具有更多未知的生理特征方面的优势。无角犀类各属种在对晚中新世气候环境的高度适应的同时也失去了应对急剧环境变化的能力。*Shansirhinus* 发育的上颊齿釉质褶皱和下颊齿方形的下三角座使它具有一定的加工硬草的能力, 能够在上新世干旱的草原环境中生存。无角犀类以颊齿形态进一步特化来适应逐渐干旱的气候, 但这些优势不足以应对更新世更为干旱且寒冷的气候, 目前没有第四纪地层中发现可确定归入 *Shansirhinus* 或其他无角犀类的材料。

5 结论

无角犀亚科是真犀科内特化程度较低的一个类群, 在新近纪时期达到繁盛并逐渐没落, 目前没有第四纪地层中发现有可归入该亚科的材料。*Shansirhinus* 是晚新近纪中国特有的, 也是欧亚地区唯一延续到上新世的无角犀族的一个属, 相比族内其他类群而言, 该属不仅鼻骨出现弱的鼻角, 而且其上颊齿发育釉质褶皱, 下臼齿发育较长的下前脊, 具有采食硬草的能力。为了更深入的了解 *Shansirhinus*, 本文首次记述了 *S. ringstroemi* 未成年个体的头骨形态, 总结了其头骨在个体发育过程中的形态变化, 并注意到其与维氏大唇犀 (*Chilotherium wimani*) 等其他无角犀族类群的形态差异在幼年个体 (M1 已经萌出, 前臼齿乳齿没有脱落) 已经出现。另外, 本文记述的甘肃临夏盆地晚中新世早期 (和政县关滩沟乡潘杨, LX 0037) 的未成年个体头骨 (HMV 0092) 是该属已知最早的记录。研究者通常认为 *Shansirhinus* 和 *Chilotherium* 源

自 *Acerorhinus*, 但是 *C. primigenius* 和本文描述的 *Shansirhinus* 的新材料产出时代与 *Acerorhinus* 相当, 因此, 尽管从形态上后者比前两者原始, 但目前仍不能确定这三者的亲缘关系究竟如何。*Shansirhinus* 新材料的发现表明, 无角犀族为了采食硬草而发育的颊齿形态自晚中新世早期已经出现, 此后的进一步特化直到上新世才完成。因此, 从 *Shansirhinus* 的演化推断, 我国晚新近纪时期并未经历剧烈的环境变化, 直到更新世冰期气候到来, 该属绝灭。

致谢 感谢和政古动物化石博物馆提供材料, 感谢苏丹女士修理化石标本。感谢 C. Sullivan 博士修改英文摘要。感谢审稿人和编辑杨美芳老师提出宝贵建议。对中国科学院古脊椎动物与古人类研究所的侯素宽博士、王世骥副研究员及研究生李雨和李刘昆在野外工作中给予的帮助, 深表谢意!

参考文献 (References)

- Schlosser M. Die fossilen Säugethiere Chinas nebst einer Odontographie der recenten Antilopen. *Abhandlungen der Königlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, 1903, **22**: 1~221
- Ringström T. Über Quartäre und jungtertiäre Rhinocerotiden aus China und der Mongolei. *Palaeontologia Sinica*, Series C, 1927, **4** (3): 1~21
- Kretzoi M. Bemerkungen zum system der Nachmiozänen Nashorn-Gattungen. *Földtani Közlöny*, 1942, **22**(4~12): 309~318
- Heissig K. Rhinocerotidae aus dem Jungtertiär Anatoliens. *Geologisches Jahrbuch*, Reihe B, 1975, **15**: 145~151
- 邱占祥, 阎德发. 山西榆社一有角大唇犀. 古脊椎动物学报, 1982, **20**(2): 122~132
Qiu Zhanxiang, Yan Defa. A horned *Chilotherium* skull from Yushe, Shansi. *Vertebrata Palasiatica*, 1982, **20**(2): 122~132
- Deng Tao. New cranial material of *Shansirhinus* (Rhinocerotidae, Perissodactyla) from the Lower Pliocene of the Linxia Basin in Gansu, China. *Geobios*, 2005, **38**: 301~313
- Deng Tao, Qiu Zhanxiang, Wang Banyue *et al.* Late Cenozoic biostratigraphy of the Linxia Basin, Northwestern China. In: Wang Xiaoming, Flynn L J, Fortelius M eds. *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*. New York: Columbia University Press, 2013. 243~273
- 邓涛. 临夏盆地晚新生代哺乳动物群演替与青藏高原隆升背景. 第四纪研究, 2004, **24**(4): 413~420
Deng Tao. Evolution of the Late Cenozoic mammalian faunas in the Linxia Basin and its background relevant to the uplift of the Qinghai-Xizang Plateau. *Quaternary Sciences*, 2004, **24**(4): 413~420
- Deng Tao, Downs W. Evolution of Chinese Neogene Rhinocerotidae and its response to climatic variations. *Acta Geologica Sinica*, 2002, **76**(2): 139~145
- 邓涛. 哺乳动物化石群落线指示的甘肃临夏盆地晚新生代环境演变. 古脊椎动物学报, 2009, **47**(4): 282~298

- Deng Tao. Late Cenozoic environmental changes in the Linxia Basin (Gansu, China) as indicated by cenograms of fossil mammals. *Vertebrata Palasiatica*, 2009, **47**(4): 282~298
- 11 邓涛. 临夏盆地晚新生代哺乳动物的多样性变化及其对气候环境背景响应. 第四纪研究, 2011, **31**(4): 577~588
- Deng Tao. Diversity variations of the Late Cenozoic mammals in the Linxia Basin and their response to the climatic and environmental backgrounds. *Quaternary Sciences*, 2011, **31**(4): 577~588
- 12 Deng Tao. A primitive species of *Chilotherium* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Late Miocene of the Linxia Basin (Gansu, China). *Cainozoic Research*, 2006, **5**(1~2): 93~102
- 13 Deng Tao. Neogene rhinoceroses of the Linxia Basin (Gansu, China). *Courier-Forschungsinstitut Senckenberg*, 2006, **256**: 43~56
- 14 Deng Tao. A new Elasmothere (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Late Miocene of the Linxia Basin in Gansu, China. *Geobios*, 2008, **41**: 719~728
- 15 邓涛. 临夏盆地早中新世上庄组的巨犀犀门齿化石. 古脊椎动物学报, 2013, **51**(2): 131~140
- Deng Tao. Incisor fossils of *Aprotodon* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Early Miocene Shangzhuang Formation of the Linxia Basin in Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 2013, **51**(2): 131~140
- 16 邓涛, 邱占祥. 黑犀(奇蹄目, 犀科)化石在中国的首次发现. 古脊椎动物学报, 2007, **45**(4): 287~306
- Deng Tao, Qiu Zhanxiang. First discovery of *Diceros* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) in China. *Vertebrata Palasiatica*, 2007, **45**(4): 287~306
- 17 Hitchins P M. Age determination of the black rhinoceros (*Diceros bicornis* Linn.) in Zululand. *South African Journal of Wildlife Research*, 1978, **8**(2): 71~80
- 18 Hillman-Smith A K K, Owen-Smith N, Anderson J L *et al.* Age estimation of the white rhinoceros (*Ceratotherium simum*). *Journal of Zoology London*, 1986, **210**: 355~379
- 19 邓涛. 维氏大犀(奇蹄目, 犀科)头骨的个体发育. 见: 邓涛, 王原主编. 第八届中国古脊椎动物学学术年会论文集. 北京: 海洋出版社, 2001. 101~112
- Deng Tao. Cranial ontogenesis of *Chilotherium wimani* (Perissodactyla, Rhinocerotidae). In: Deng Tao, Wang Yuan eds. Proceedings of the Eighth Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrata Paleontology. Beijing: China Ocean Press, 2001. 101~112
- 20 Guérin C. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale; Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 1980, **79**: 1~1182
- 21 Dinerstein E. Sexual dimorphism in the greater one-horned rhinoceros (*Rhinoceros unicornis*). *Journal of Mammalogy*, 1991, **72**(3): 450~457
- 22 Mead A J. Sexual dimorphism and paleoecology in *Teleoceras*, a North American Miocene rhinoceros. *Paleobiology*, 2000, **26**(4): 689~706
- 23 Muhlbachler M C. Sexual dimorphism and mortality bias in a small Miocene North American rhino, *Menoceras arikarensis*: Insights into the coevolution of sexual dimorphism and sociality in rhinos. *Journal of Mammalian Evolution*, 2007, **14**(4): 217~238
- 24 Chen Shaokun, Deng Tao, Hou Sukuan *et al.* Sexual dimorphism in perissodactyl rhinocerotid *Chilotherium wimani* from the Late Miocene of the Linxia Basin (Gansu, China). *Acta Palaeontologica Polonica*, 2010, **55**(4): 587~597
- 25 Groves C P. Species characters in rhinoceros horns. *Zeitschrift für Zoologische, Systematik und Evolutionsforschung*, 1971, **36**(4): 238~252
- 26 Peterson O A. The American diceratheres. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 1920, **7**(6): 399~477
- 27 Pocock R I. A sexual difference in the skull of Asiatic rhinoceroses. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1946, **115**(3~4): 319~322
- 28 Deng Tao. New discovery of *Iranotherium morgani* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Late Miocene of the Linxia Basin in Gansu, China and its sexual dimorphism. *Journal of Vertebrata Paleontology*, 2005, **25**(2): 442~450
- 29 Hagge M D. A Functional and Ontogenetic Skull Analysis of the Extant Rhinoceroses and *Teleoceras major*, An Extinct Miocene North American Rhinoceros. Madison: The Master's Thesis of University of Wisconsin-Madison, 2010. 1~165
- 30 邱占祥, 阎德发, 谢俊义. 记甘肃和政新发现的大犀犀类化石——兼论中国“对鼻角犀”的性质. 中国科学(B辑), 1987, (5): 545~552
- Qiu Zhanxiang, Yan Defa, Xie Junyi. A new chilotherium skull from Hezheng, Gansu, China, with special reference to the Chinese "*Diceratherium*". *Science in China (Series B)*, 1987, (5): 545~552
- 31 Ringström T. Nashörner der *Hipparion*-Fauna Nord-Chinas. *Palaeontologia Sinica*, Series C, 1924, **1**(4): 1~159
- 32 邓涛, 侯素宽, 王太明等. 中国陆相上新统高庄阶. 地层学杂志, 2010, **34**(3): 225~240
- Deng Tao, Hou Sukuan, Wang Taiming *et al.* The Gaozhuangian Stage of the continental Pliocene Series in China. *Journal of Stratigraphy*, 2010, **34**(3): 225~240
- 33 邓涛, 侯素宽. 中国陆相上新统麻则沟阶. 地层学杂志, 2011, **35**(3): 237~249
- Deng Tao, Hou Sukuan. The Mazegouan Stage of the continental Pliocene Series in China. *Journal of Stratigraphy*, 2011, **35**(3): 237~249
- 34 邓涛, 祁国琴. 云南禄丰古猿化石地点的犀科化石. 古脊椎动物学报, 2009, **47**(2): 135~152
- Deng Tao, Qi Guoqin. Rhinocerotids (Mammalia, Perissodactyla) from *Lufengpithecus* site, Lufeng, Yunnan. *Vertebrata Palasiatica*, 2009, **47**(2): 135~152
- 35 周明镇. 中国新发现的板齿犀类化石. 古脊椎动物学报, 1958, **2**(2~3): 131~142
- Chow Minchen. New elasmotherine rhinoceroses from Shansi. *Vertebrata Palasiatica*, 1958, **2**(2~3): 131~142
- 36 同号文, 王法岗, 郑敏等. 泥河湾盆地新发现的梅氏犀及裴氏板齿犀化石. 人类学学报, 2014, **33**(3): 369~388
- Tong Haowen, Wang Fagang, Zheng Min *et al.* New fossils of *Stephanorhinus kirchbergensis* and *Elasmotherium peii* from the Nihewan basin. *Acta Anthropologica Sinica*, 2014, **33**(3): 369~388
- 37 Deng Tao, Wang Xiaoming, Fortelius M *et al.* Out of Tibet: Pliocene woolly rhino suggests high-plateau origin of ice age megaherbivores. *Science*, 2011, **333**(6047): 1285~1288

NEW SKULLS OF *SHANSIRHINUS RINGSTROEMI* FROM THE UPPER NEOGENE OF THE LINXIA BASIN, AND THEIR PALEOENVIRONMENTAL CONTEXT

Lu Xiaokang^{①②} Chen Shanqin^③ He Wen^③

(^①Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044; ^②University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049; ^③Hezheng Paleozoological Museum, Hezheng 731200)

Abstract

The fossils describe herein include 3 new preadult skulls of *Shansirhinus ringstroemi* from different Upper Neogene localities of the Linxia Basin (Fig.1): HMV 0092, an infant skull, has a just erupting DP1 and DP4, yielded from the early Late Miocene Panyang locality in Hezheng County (LX 0037); HMV 1535, a juvenile skull, has a just erupting M1, yielded from the late Late Miocene Songshugou locality in Guanghe County (LX 0030); HMV 0671, a subadult skull, has a slightly worn P4 and erupting M3, from the late Late Miocene Hetuo locality in Hezheng County (LX 0023). The age judgment of these skull is based on eruption sequence of the upper cheek teeth of the extant black rhinoceros (*Diceros bicornis*) and white rhinoceros (*Ceratotherium simum*)^[15,16], as well the aceratheriine *Chilotherium wimani*^[17].

Growth pattern in the cranium of *Shansirhinus ringstroemi* based on these 3 skulls are listed here:

(1) The gradual change of the lateral profile of the skull is evident from a convex dorsal doming of braincase of the infant skull (HMV 0092) to a considerably sloping dorsal surface of the subadult skull (HMV 0671). In the subadult skull, cross-section of the braincase is trapezoidal.

(2) The infant skull has no prominent parietal crest. By the juvenile stage (HMV 1535), a couple of parietal crest are present and well separated, and the surface between which is prominent.

(3) The posterior edge of the nuchal crest is straight in the juvenile and subadult skulls at the latest.

(4) The posttympanic process has already contacted with the postglenoid process by the infant stage when DP1 and DP4 have not completely erupted yet.

(5) Since the juvenile stage, the widest position of the skull roof is between the supraorbital tuberosities. Narrowing of the dorsal surface in the infant skull anterior to the orbital is gradual, but becoming sharp in the juvenile and subadult skulls.

(6) The posterior edge of the lateral wall of the choana is obliquely upward, and its inclination on the horizontal plane is about 34° in the infant skull, but that of the juvenile is nearly steep, with an inclination more than 50°, approximating to those of the subadult, and adult skulls (V13764, with a M3 slightly worn^[6]).

(7) The first ectocranial sutures to close are those of the cranial vault by the juvenile years, parieto-supraoccipital (the squamous part of the occipital bone), and parietal sutures. Closure of the sutures of the cranial base, sphenoccipital, and basilar occipital-lateral occipital sutures, occur by the subadult years at the latest. By this stage, we also see the beginning of the fusion of the midline frontal, and parieto-temporal sutures. However, a continuous and complete fusion pattern of the cranial ontogeny is not accessible, because of limited materials.

The new skull (HMV 0092) of *S. ringstroemi* indicates that the origins of *Shansirhinus* may be in the early Late Miocene Linxia Basin. To date, all *Shansirhinus* specimens are from the Upper Neogene strata of China, including the Linxia Basin in Gansu^[6], the Lufeng and Yuanmou basins in Yunnan^[34], the Yushe Basin in Shanxi^[30-33]. It ended before the great ice age of the Pleistocene in northern hemisphere, to be the last record of aceratheriines in *Hipparion*-fauna.

Key words Linxia Basin, Upper Neogene, *Shansirhinus*, ontogeny, paleoenvironment