

湖北神农架犀牛洞梅氏犀(真犀科, 哺乳动物纲)化石

同号文^①, 武仙竹^②

① 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 脊椎动物进化系统学重点实验室, 北京 100044;

② 重庆师范大学历史与社会学院, 重庆 400047

E-mail: tonghaowen@ivpp.ac.cn

2009-06-30 收稿, 2009-10-26 接受

国家重点基础研究发展计划(编号: 2006CB806400)、科技部科技基础性工作专项(编号: 2007FY110200)和中国科学院古脊椎动物与古人类研究所课题(编号: KA209508)资助

摘要 神农架犀牛洞旧石器时代遗址是迄今在我国发现的位置最靠南和海拔最高的梅氏犀化石地点, 也是我国单一地点中材料最丰富、保存最完好的, 材料包括颅骨、下颌骨、单个牙齿及头后骨骼等。根据其门齿缺失、下颌联合部收缩、枕面较高、外耳道下部封闭、具有额角和鼻角、鼻中隔适度骨化、前臼齿较高冠及颊齿釉质层表面较平整等特征, 可以将其归入 *Stephanorhinus kirchbergensis*; 但犀牛洞的犀牛肢骨比其他地点的要短。过去我国绝大多数更新世双角犀类一直被归入以现生种苏门答腊犀为属型种的 *Dicerorhinus* 属; 现在看来, 它们大部分应当被归入 *Stephanorhinus* 属才较为合适, 因为在个体大小、鼻中隔骨化程度、外耳道下部是否封闭及门齿的有无等主要特征方面, 两者之间存在显著差异。梅氏犀与我国南方更新世动物群一起出现尚属首次发现。

关键词

梅氏犀(基什贝尔格犀)
湖北神农架
犀牛洞
晚更新世

长期以来, 我国南方地区更新世的犀牛化石绝大多数都被归入中国犀(*Rhinoceros sinensis*)。湖北神农架犀牛洞旧石器时代遗址中出土的犀牛化石也不例外^[1], 但最新研究表明, 神农架犀牛洞的犀牛化石应当归入基什贝尔格犀(*Stephanorhinus kirchbergensis*)。该种以往主要发现于我国北方, 但近年来, 在长江以南也有所报道^[2], 就丰富程度和保存完整状况而言, 神农架犀牛洞的犀牛化石无疑是我国南方动物群中最好的, 尤其是有一个基本完好的幼年个体头骨, 十分难得; 尽管以前曾在周口店有过幼年头骨报道, 但其化石材料而今已下落不明。此外, 神农架犀牛洞也是迄今为止在我国中南部地区发现的海拔最高的第四纪犀牛化石地点, 同时也是目前所知在我国分布最南的梅氏犀的可靠化石地点。因此, 该地点不仅对研究犀牛化石本身, 而且对研究神农架地区

第四纪晚期生态环境演变具有重要意义。

化石地点位于湖北省神农架林区, 红坪镇西侧山坡上; 地理坐标为 31°40'19.9"N, 110°25'11.9"E; 该洞穴是发育于石灰岩中的溶洞; 洞口海拔高度为 2102 m^[1]。洞口朝南稍偏西方向。

沿袭前人习惯, 本文继续将“梅氏犀”作为 *Stephanorhinus kirchbergensis* 种的中文译名。

1 化石记述

哺乳纲 Mammalia Linnaeus, 1758

奇蹄目 Perissodactyla Owen, 1848

犀科 Rhinocerotidae Owen, 1840

犀亚科 Rhinocerotinae Owen, 1845

双角犀族 Dicerorhinini Loose, 1975

斯迪凡犀属 *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942

英文版见: Tong H W, Wu X Z. *Stephanorhinus kirchbergensis* (Rhinocerotidae, Mammalia) from the Rhino Cave in Shennongjia, Hubei. Chinese Sci Bull, 2010, 55, doi: 10.1007/s11434-010-0050-5

属征:长头型;鼻尖及额头各具一角,鼻角较额角强大;鼻中隔部分骨化;鼻切迹、眼眶前缘及腭骨后缘后移;无明显犁骨脊;翼板后缘倾斜;外耳道底部封闭;乳突很发育;颅骨在乳突处明显膨大;枕嵴稍向后倾斜;无上、下门齿;前白齿白齿化程度高;上颊齿无反前刺;下颌上升支后倾;桡骨较长,其长度大于肱骨长度的85%,甚至两者等长;股骨大转子较长;掌骨较长;腓骨头较短^[3,4].

属型种: *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1859~1868)

归入种: *S. kirchbergensis* (Jäeger, 1839), *S. etruscus* (Falconer, 1859~1868), *S. hemitoechus* (Falconer, 1868), *S. hundsheimensis* (Toula, 1902), *S. yunchuchenensis* (Chow, 1963), *S. lantianensis* (Hu et Qi, 1978).

梅氏犀(或称基什贝尔格犀) *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäeger, 1839)

(图 1, 2)

- 1931. *Rhinoceros choukoutiensis* Wang, p.69~76, pls I~IV^[5]
- 1941. *Rhinoceros mercki* (Jäeger)-Teilhard de Chardin and Pei, p.62~65, text figs 50~52^[6]
- 1963. *Dicerorhinus choukoutienensis* (Wang)-Chow, p.62~70, pl.I^[7]
- 1976. *Dicerorhinus kirchbergensis*(Jäeger)-Ji, p.62, pl.I, fig.5^[8]
- 1976. *Dicerorhinus mercki* (Jäeger)-Jinniushan, p.122~123, pl.I, figs3~5^[9]
- 1979. *Dicerorhinus choukoutienensis* (Wang)-Chow, p.236~258, pls I-II^[10]
- 1986. *Dicerorhinus kirchbergensis* (Jäeger)-Xu, 229~241, pl. I^[11]
- 1996. *Dicerorhinus mercki* (Jäeger)-Huang, p.183~193, text fig.86, pls XXX~XXXI^[12]
- 1998. *Rhinoceros sinensis* (Owen)-Wu, p.125, pl. I, figs 8~9^[1]
- 2002. *Dicerorhinus mercki* (Jäeger)-Tong, p.111~120, text figs 3-6~3-7, pls 11~12^[2]

种征:体形较大;头骨较高(深);枕面近乎垂直;乳突(或泡后突)很发育;乳突和副枕突不愈合;枕大孔背缘点+颅基点连线与腭面夹角小于110°^[13];颊齿较大,上颊齿无反前刺,无后附尖,唇侧明显高于颊侧;上前白齿高冠、白齿化程度高;白齿亚高冠;颊齿釉质层表面平坦;为外脊型颊齿^[14];四肢较长,运动类型为笨重型。

材料及现保存地:幼年个体头骨、上颌骨带完整乳齿系及下颌骨;成年个体下颌骨带完整齿列、颅底骨、鼻骨、残破上颌骨带 P4~M3、残破上颌骨带 P4~M2、环椎、枢椎及其他颈椎、肩胛骨、肱骨、桡骨、尺骨、腕骨、掌骨、指节骨、盆骨、股骨、胫骨、腓骨、膝盖骨、距骨、跟骨、蹠骨等。凡是保存于文物管理所的可鉴定的标本都进行了研究,而保存于神农架自然博物馆的标本,已测量其大部分,其他标本因封闭在展柜里或固定在装架上,不便测量。标本

分别保存在神农架自然博物馆及神农架林区文物管理所。

产地:湖北省神农架林区,红坪镇,犀牛洞。

时代:晚更新世^[1]。

1.1 幼年颅骨记述

测量数据见表 1。

鼻骨及上颌前端、右颧骨及枕面右侧破损,缺失左 DP1 和右 DP1~DP4,其余部分保存完好。

(i) 顶视或背视(图 1A3)。鼻骨的整体形状是向远端变窄;缝合线尚未愈合,呈波浪状;缝合线包括鼻-额缝及间鼻缝;在鼻骨的近端,有一 V 形缺口,额骨前指突镶嵌其中;鼻骨与额骨交接位置大致与眼窝前沿平齐;鼻骨腹面尚未形成骨化的鼻中隔;鼻骨后部呈瓦状,两侧向下延伸并分别与上颌骨及泪骨对接。额骨由左右两部分组成;整体形状是前宽后窄,最宽处位于额-鼻缝稍靠后处;缝合线尚未愈合,包括额骨缝、鼻-额缝及额-顶缝;鼻-额缝中央有一向鼻骨突入的尖状指突;额-顶缝(或冠状缝)位于颅骨顶视最窄处,大概与颧弓后根的前沿平齐;额-泪缝及额-鳞缝有一定程度愈合,但仍能分辨;额骨顶面平坦,角座的粗糙面尚未形成;眶上突不明显。顶骨为单一骨片;与相邻骨片之间缝合线尚未愈合,包括鳞骨缝、额-顶缝及人字缝;与前部额骨对接处,有一凹入,额骨后指突镶嵌其中,在其后部有一较深的袋状缺口,顶间骨前指突镶嵌其中;左右两侧颧嵴之间最小距离位于顶骨中部。顶间骨发育,顶间突较长,与顶骨镶嵌状对接;顶间骨一般与上枕骨很早就愈合,甚至在胎儿时就已愈合(兽医大词典),而与顶骨的愈合较晚。

(ii) 侧面视(图 1A4)。鼻骨背面轮廓较平坦,在额骨角座前略下凹,远端翘起;靠后部成瓦状向下延伸,与上颌骨及泪骨对接;鼻-上颌缝位于鼻切迹的中位处。上颌骨与鼻骨、泪骨及颧骨的缝合线尚未愈合;在最上部,形成一很窄的指状突镶嵌于鼻骨和泪骨之间;上颌骨与鼻骨构成鼻切迹上、下界,鼻切迹或称外鼻孔(nasal aperture)高而深;上颌骨颧突起始于 M1 之上、眼眶前缘之前。泪骨呈卵圆形,长轴沿垂直方向;泪骨上前端有较大范围与鼻骨直接接触,根据 Geraads 的研究^[15],这是一种较为原始的性状。泪骨突(或称眶前突)中度发育。额骨靠前部稍微隆起,为额角附着处;额骨和顶骨对接处形成马鞍形凹陷。

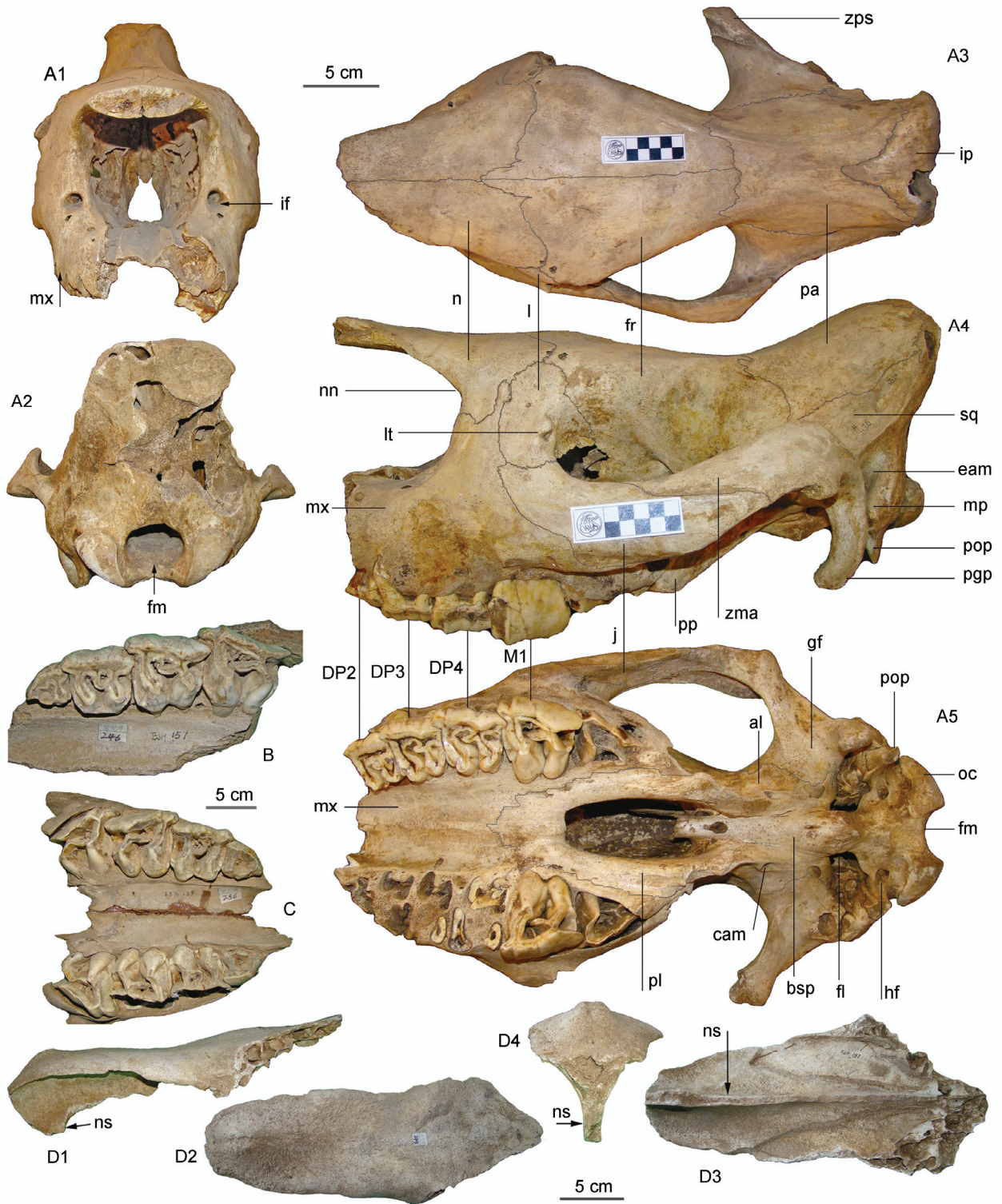


图1 梅氏犀颅骨、上颌骨及鼻骨(附简字说明)

A, 幼年个体颅骨(编号: H36); B, 幼年左上颌骨(编号: 246), 冠视; C, 幼年上颌骨(编号: 256), 腭视; D, 鼻骨(编号: 243). A1 和 D4, 前视; A2, 后视; A3 和 D2, 顶视; A4 和 D1, 侧视; A5 和 D3, 腹视. A1, 翼蝶骨; bsp, 基蝶骨; cam, 翼蝶孔; eam, 外耳道; fi, 破裂孔; fm, 枕大孔; fr, 额骨; gf, 白窝; hf, 舌下神经孔; if, 眶下孔; ip, 顶间骨; j, 颧骨; l, 泪骨; lt, 泪骨突; mp, 乳突; mx, 上颌骨; n, 鼻骨; nn, 鼻切迹; ns, 鼻中隔; oc, 枕髁; pa, 顶骨; pgp, 白后突; pl, 腭骨; pop, 副枕突; pp, 翼板; sq, 鳞骨; zma, 颧弓; zps, 鳞骨颧突

表1 梅氏犀颅骨测量(单位: mm)

测量项目	枕嵴至鼻尖距离	眼眶至鼻切迹距离	枕嵴宽度	枕面最大宽度	颅骨最大宽度(颧宽)	枕大孔至枕嵴距离	P4/M1处腭面宽	枕大孔宽	枕髁间距	鼻骨宽	额骨最大宽	中线处额骨长	中线处顶骨长	顶间骨长
	>515	80	125	192	325	151	71	48.8	137.7	170	204	225	88.5	81.7

白后突很强大; 颧嵴沿项脊形成一个嵴, 该嵴在外耳道上方分成两支, 上支经过外耳道上方与颧骨颧突汇合; 下支沿项面边缘向下延伸膨大与乳突融合; 乳突前部与白后突接触, 后下方与副枕突接触; 乳突的膨大处大概与枕髁处于同一水平位置. 枕面基本垂直, 但枕嵴处稍微向后上方延伸. 在蝶区, 翼板后缘倾斜, 较为平缓. 乳突为颧骨在听泡后向下的延伸部分, 也叫泡后突. 乳突的前面在外耳道下与白后突接触, 其后面与副枕突接触, 在幼年个体中, 两者之间不会愈合, 但在成年或老年个体中, 两者之间完全愈合.

(iii) 项面视(图 1A2). 颧骨穿过项脊延伸到了枕面, 分别与上枕骨及侧枕骨对接; 侧枕骨在枕髁外侧下延形成副枕突. 枕骨枕面为梯形结构, 上沿较平, 较窄, 枕面的最大宽度在乳突处. 枕面较高, 枕骨由上枕骨、左右侧枕骨及基枕骨 4 部分构成. 从项面观察, 侧枕骨与乳突及与上枕骨之间的缝合线尚未愈合; 但上枕骨与顶间骨之间的缝合线沿枕嵴处已经愈合. 枕大孔较大并呈扁圆形, 横径略大于垂直径.

(iv) 腭面视(图 1A5). 腭面为一宽阔的槽, 槽底平坦, 沿腭中缝有一条纵向分布的脊状隆起; 槽的两边升起至齿窝边沿. 上颌骨腭突与腭骨对接的缝合线(横腭缝)呈锯齿状, 并且沿缝合线有数个神经孔分布; 后鼻孔前缘(或称腭切迹)与 M1 后边平齐; 颧弓根起始于 M1 前侧; 基枕骨较短, 基蝶骨较长; 两翼突之间的沟谷较为开阔, 基蝶骨呈棒状, 完全敞露. 破裂孔、舌下神经孔及翼蝶孔清晰可见. 颧骨最宽处大概与脑颅最窄处位于同一水平; 两侧白后突内侧之间距离较大, 在幼年个体中为 162.5 mm; 该项数据在成年苏门犀中为 113 mm (标本号: C/O.34), 在幼年印度犀中为 93 mm (标本号: OV 1046).

(v) 前视(图 1A1). 鼻腔高大, 呈上宽下窄的倒梯形; 眶下孔较大, 紧靠鼻腔一侧, 由于眶下孔太靠前内侧, 难以在侧面观察到.

1.2 头部其他骨骼描述

有一基本完整的成年个体鼻骨, 并带部分额骨

(编号: 243). 顶视, 鼻-额缝依稀可辨, 其轮廓与在前文所述的幼年个体一致. 鼻骨远端稍微变窄; 靠近鼻尖处有较大范围的粗糙面, 为鼻角附着处; 在额骨处, 额角角座的粗糙面不明显. 侧视, 鼻骨顶面较为平缓, 但接近鼻尖处有一小的鼓包, 为鼻角的角座, 角座之前, 鼻骨折向前下方, 通过鼻中隔与前颌骨相连. 在额骨部分, 也有一较大但更平缓的鼓包, 应当是额角角座; 在腹面形成明显的、由前向后逐渐弱化的骨化鼻中隔; 从鼻尖处一直延伸到接近鼻切迹 2/3 处 (图 1D1); 编号为 243 的标本测量数据如下: 中线长度 177 mm, 尖端宽度 86 mm; 最大长度 230 mm.

有一残破的前颅骨(编号: 343), 保存完好的筛板和鸡冠.

残破幼年上颌骨(编号: 256), 保存完整左右乳齿列, DP4 尚未完全萌出. DP2~DP3 有不同程度磨耗, DP1 和 DP4 尚未开始使用. 腭中缝及横腭缝尚未愈合. 在 DP1, DP2, DP3 及 DP4 处所测的硬腭宽度依次是 46.1 mm, 50.8 mm, 56.7 mm 和 63.4 mm (图 1C).

残破幼年左上颌骨带完整的 DP1~DP4 (编号: 246), 牙齿均有不同程度磨耗 (图 1B).

成年个体右上颌骨带 P4~M3 (标本保存在神农架自然博物馆展柜中)(图 2A)和左上颌骨带 P4~M2 (编号: 257) (图 2B).

有 4 件近乎完整的下颌骨, 神农架自然博物馆和文物管理所各保管两件, 其中 3 件带有完整齿列; 所有下颌骨的下颌体基本保存完好, 但上升支破损, 下颌联合部有一定破损. 这批材料是迄今我国所发现的额鼻角犀最好的下颌骨(测量数据见表 2). 下颌联合部前端收缩, 门齿缺失, 这是 *Stephanorhinus* 属的主要特征之一. 下颌骨底缘基本平直, 在 m2 之前开始缓慢上升变成弧形, 联合部处的弧度最大. 下颌联合部顶面有一沿纵向分布的舒缓的凹槽. 在联合部腹面, 布满滋养孔(图 2H3); 下颌联合部后缘陡直.

1.3 牙齿记述

(i) 上牙(测量数据见表 3, 4). DP1 冠面视近三角形. 外脊很发育, 呈舒缓的弧形; 前脊(或称原

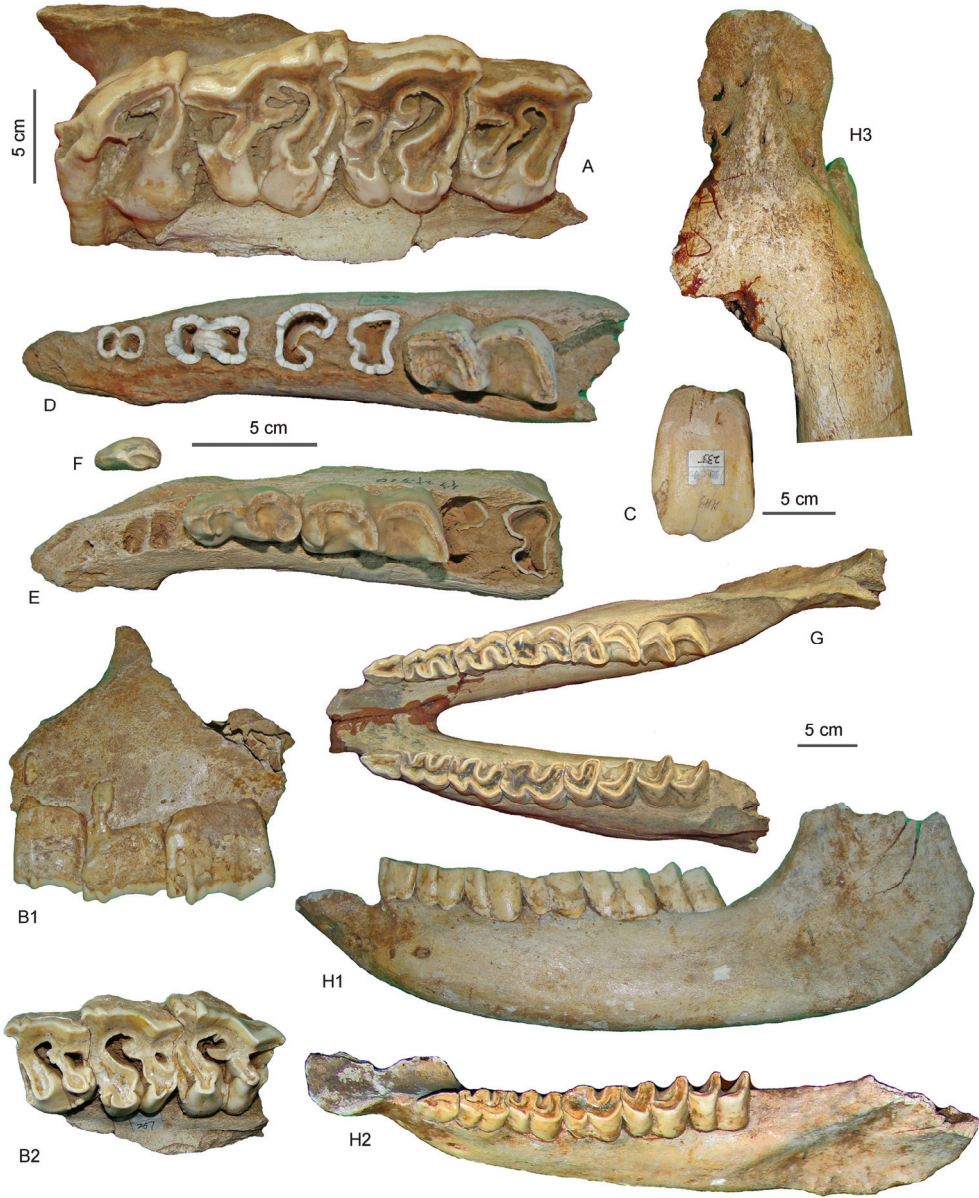


图2 梅氏犀上、下颌骨

A, 右上颌骨带 P4~M3(展览馆陈列品, 无号); B, 左上颌骨带 P4~M2(编号: 257); C, 左 P4(编号: 235); D, 右下颌骨带 dp4; E, 右下颌骨带 dp2~dp3; F, 右 dp1; G, 下颌骨(展览馆陈列品, 无号); H, 左下颌骨带下颌联合部(编号: 142); H3, 联合部放大。A, B2, D-G, H2, 冠视; B1, C, H1, 颊侧视; H3, 腹视

脊)萎缩, 强烈倾斜, 分别与外脊及后脊相连, 中谷开口处被封闭, 形成很大的三角座凹; 后脊发育程度中等; 无齿带。

DP2 冠面视近梯形, 颊侧边长大于舌侧, 最大宽度在后脊处; 外脊振荡波状; 前脊和后脊都很发育; 前附尖发育; 前刺和小刺发育, 两者对接形成中窝; 在前齿带和中谷入口处有乳突状结构发育; 前后齿

带发育; 在中谷入口处有弱的内齿带。

DP3 冠面视近梯形, 颊侧边长大于舌侧, 最大宽度在前脊处; 外脊较平坦; 前附尖发育, 前尖褶皱发育; 前脊及后脊均发育; 原尖有明显收缩; 前刺十分强大, 小刺弱小; 后窝很大; 前齿带很发育, 后齿带变短, 无内齿带。

DP4 特征与 DP3 很接近, 但尺寸更大; 前附尖、

表2 梅氏犀下颌骨测量(单位: mm)

测量项目		犀牛洞	西欧 ^[16]
下颌联合部长	Min	106.4	109
	Max	127.2	137
	Mean	116.8(2) ^{a)}	118.3(4)
下颌联合部远端宽	Min	—	—
	Max	—	—
	Mean	58.1	—
下颌联合部最小宽	Min	—	—
	Max	—	—
	Mean	57.2	—
下颌体在 p4 处深	Min	—	86
	Max	—	114
	Mean	81.7	97.1(18)
下颌体在 m1 处深	Min	81.6	90
	Max	101.8	117
	Mean	92.4(3)	102.9(15)
下颌体在 m2 处深	Min	92.9	93
	Max	104.1	125
	Mean	98.5	108.6(16)
下颌体在 m3 处深	Min	89.3	100
	Max	107.7	125
	Mean	95.8(3)	115.8(10)

a) 样本数; Min, 最小值, Max, 最大值; Mean, 平均值, 下同

前尖褶肋、前刺及后齿带更发育, 前刺前端几乎接触到前脊后壁, 小刺极不发育; 原尖收缩强烈; 中谷更开阔.

P4 冠视轮廓为矩形, 宽大于长; 齿冠较高(图 2C); 前附尖发育; 前尖褶肋明显, 但向下延伸不远; 前刺不发育, 无小刺; 中谷很窄; 后窝很大并且很深; 前齿带发育, 后齿带及内齿带明显.

M1 结构与 P4 相似, 但尺寸较大; 前刺发育; 原尖收缩强烈; 齿带不发育.

M2 长/宽比增大; 前宽明显大于后宽; 原尖收缩

强烈; 前附尖及前尖褶肋发育; 小刺发育; 前齿带很发育; 中谷较开阔.

M3 较 M2 为小(图 3(a)); 冠视呈三角形, 后脊消失; 个别情况下, 后脊十分退化, 但尚未完全与外脊融为一体(图 2A); 原尖十分膨大; 原尖收缩不明显; 前刺萎缩; 中谷开阔; 前齿带发育.

(ii) 下牙(测量数据见表 4, 5). dp1 结构简单, 后半叶不发育; 下前尖、下原尖及下后尖连成一曲度很小的曲线, 未形成前谷; 后谷窄而浅, 走向与牙齿前后径夹角很小, 后谷开口位置很靠后. 两个齿根, 但靠的很近.

dp2 是 dp1 大小的两倍; 有三叶结构, 即下前附尖舌侧出现一小的沟湾, 自前向后 3 个沟谷逐渐增大; 前沟湾由下前附尖和下前尖构成, 前谷由下前尖、下原尖及下后尖构成, 后谷由下后尖、下次尖及下内尖构成, 中谷入口处有小乳突, 后谷开口处很窄. 两个齿根.

dp3 大小明显比 dp2 增大, 结构也很相似, 但前沟湾很小; 中谷和后谷都很开阔. 两个齿根.

dp4 大小与 dp3 接近或稍小; 与恒白齿形态很接近, 但齿冠较低; 前后谷都很开阔. 两个齿根.

p2 结构简单; 前谷不发育, 前叶很窄; 后谷发育程度不一. 两个齿根.

p3 比 p2 明显增大(图 3(b)); 前叶宽度稍小于后叶; 前后谷都很窄. 两个齿根.

p4 比 p3 稍大; 前后叶近等宽; 后谷明显较前谷开阔; 颊侧凹更深. 两个齿根.

m1 比 p4 稍大; 前后叶等宽; 两个齿根.

m2 与 m1 大小及结构相似, 但后谷更开阔. 两个齿根.

表3 梅氏犀上乳齿系测量数据(单位: mm)

测量项目	本文			南京汤山 ^[2]			周口店第 1 点 ^[5]			周口店第 13 地点 ^[6]		西欧 ^[16]		
	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	Min	Mean	
DP1	长	31.8	32.9	32.4(2) ^{a)}	28	29	29.5(2)	27.5	27.5	27.5(2)	35	26	32	29(3)
	宽	26	27.9	27(2)	28	28	28(2)	24	25	24.5(2)	32	23	29	25.3(3)
DP2	长	44	47.3	45.7(2)	38	39	38.5(2)	36.5	—	—	41	34	39.5	36.7(7)
	宽	42.6	47.9	45.3(2)	40	42	41(2)	39.5	—	—	40	31	43	37.6(8)
DP3	长	50.6	55.8	53.2(2)	47	48	47.5(2)	43.5	—	—	51	41.5	50.5	45.9(10)
	宽	48.2	52	50.1(2)	50	52	51(2)	49	—	—	53	42	54.5	46.9(11)
DP4	长	56.6	60	58.3(2)	48	52	50(2)	47	49.5	48.3(2)	53	48	57	52.8(5)
	宽	52.6	54.5	53.6(2)	54	54	54(2)	48.5	53.5	51(2)	56	51	57.5	53.2(6)
DP1~DP4	长	172.8	183	177.9(2)	175	177	176(2)	—	—	147(1)	150	—	—	151.3(1) ^[17]

a) 括号内数字为样本数

表 4 梅氏犀恒齿系测量数据(单位: mm)

测量项目	犀牛洞			辽宁安平 ^[11]			周口店第 1 点 ^[10]			西欧 ^[16]			
	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	
P2	长	—	—	32.5	36.8	—	30	36	33.8(7)	36.5	41	38.3(4)	
	宽	—	—	40.1	41.8	—	39	43	41.6(7)	41	44.5	42.7(6)	
P3	长	—	—	38.2	43.2	—	38	39	38.6(5)	45.5	49	47.1(4)	
	宽	—	—	55.9	60.2	—	57	61	59.3(5)	50	63	57.3(7)	
P4	长	48.3	—	44.2	51	—	44	50	46.3(7)	50	53	51.9(4)	
	宽	67.1	—	60.8	66.3	—	64	69	66.7(7)	56	69.5	63.6(7)	
M1	长	56.9	—	47.2	54.7	—	56	62	54.3(6)	52	63.5	58.3(5)	
	宽	71.6	—	61.2	67.2	—	60	74	69.5(6)	60	71.5	67.2(5)	
M2	长	68.9	69.6	69.3(2) ^{a)}	53.4	62.7	—	50	60	55(6)	61.5	67	64.8(4)
	宽	69.4	77.1	73.3(2)	66	70.9	—	64	71	67.1(6)	62	72.5	67.6(7)
M3	长	63	70	66.9(8)	60.5	67.2	—	60	67	63.2(9)	63	65	63.9(4)
	宽	52.1	66.6	57.4(8)	60.2	63.5	—	59	67	62.4(9)	59.5	68.5	63.4(6)
p2	长	30.5	33.5	32.1(7)	29.1	32.7	—	26	32	29(7)	31	34	32.1(6)
	宽	18.7	20.5	19.4(7)	18.5	21.8	—	17	23	19.5(7)	20	21.5	20.9(7)
p3	长	34.5	36.8	35.6(4)	32.6	41.1	—	33	38	36.4(5)	35	46	40(13)
	宽	25.9	28.6	27.2(4)	26.5	28.4	—	21	29	24.2(5)	27	35.5	30.2(13)
p4	长	42	43.4	42.6(4)	37.9	42.8	—	40	49	43(5)	38	51	44.8(19)
	宽	30	32.7	31.3(4)	29.6	33.7	—	30	36	33.2(5)	28.5	38.5	33.9(21)
m1	长	41.8	47.9	45.3(4)	44.1	51.1	—	40	45	42.5(6)	43	59	51.2(17)
	宽	33.1	37	35(4)	30.8	37.1	—	29	33	31.3(6)	33	42	37.2(17)
m2	长	51.8	56.5	54.2(4)	49.5	54.7	—	38	53	44.2(6)	53	63	57(16)
	宽	34.6	36.3	35.4(4)	32.1	36.3	—	29	34	30.7(6)	32	40	36.6(19)
m3	长	52.1	60.4	55.8(4)	52.1	55.8	—	47	57	53.4(5)	50	64	58.4(14)
	宽	32.6	35.7	33.7(4)	31.7	32.8	—	30	38	34(5)	31	39	34.3(13)

a) 括号内数字为样本数

表 5 梅氏犀下乳齿系测量数据(单位: mm)

测量项目	犀牛洞			西欧 ^[16]			德国 Taubach ^[17]			周口店第 13 地点 ^[6]			
	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	
dp1	长	23	23.4	23.2(2) ^{a)}	17.5	23	20.3(2)	16.6	21.8	19.8(4)	21	—	—
	宽	11.6	13	12.3(2)	—	—	14(1)	8.7	12.1	11.1(4)	13	—	—
dp2	长	30.5	38.8	36.5(14)	28	38	33.1(7)	27.8	32.9	31(4)	35	—	—
	宽	16.7	20	18.4(14)	16.5	21.5	19.3(9)	15.2	19.3	18.1(4)	21	—	—
dp3	长	49.2	—	—	38	44.5	42.2(13)	39.2	43.9	42(4)	44	—	—
	宽	25.1	—	—	21	28.5	23.4(15)	20.8	24.1	23(4)	26	—	—
dp4	长	49.5	52	—	42	51	45.6(12)	45.1	48.3	34.7(3)	47	—	—
	宽	27.1	27.4	—	21	31	26.6(12)	25	29.1	26.7(4)	29	—	—
dp1~dp4	长	182	201	191.5(2)	—	—	—	131.7	146.2	138.7(3)	—	—	—

a) 括号内数字为样本数

m3 与 m2 大小及结构相似, 前后谷都很开阔. 两个齿根.

下乳齿系中, dp2 和 dp3 均具有下前尖肋, 并且在 dp2 中很发育, 除苏门答腊犀之外, 该特征在其他犀类中是不多见的^[18]. 下颊齿的齿带都不发育. 下

颊齿列长 265 mm, 下臼齿列长 151.5 mm.

1.4 头后骨骼

本文只对部分头后骨骼做了测量研究, 有关测量数据见表 6. 从获得的数据看, 犀牛洞的梅氏犀四

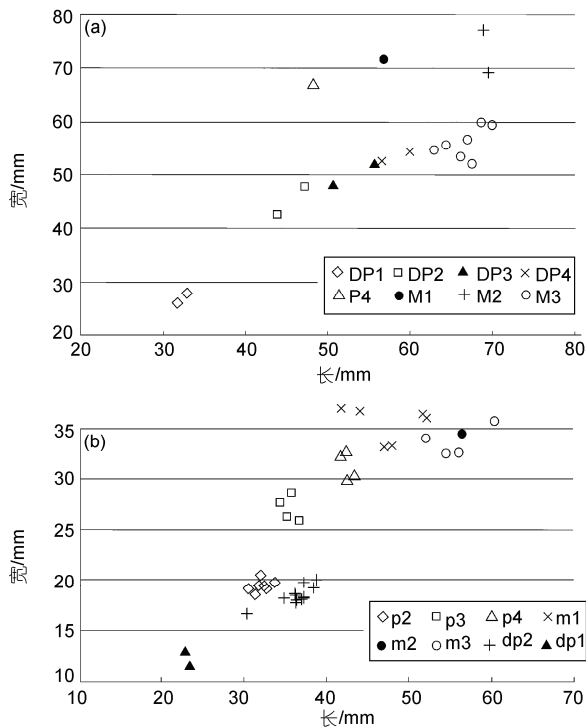


图3 犀牛洞梅氏犀颊齿度量散点图
(a) 上颊齿; (b) 下颊齿

肢骨相对其他地点的都较短, 尤其是桡骨和第三跖骨与其他地点差异最大。

2 比较与讨论

2.1 关于化石鉴定分类

仅从幼年头骨来说, 根据如下特征可以将其归入双角犀类: 鼻切迹、眼眶前缘及腭骨后缘后移; 无明显的犁骨脊; 翼板后缘倾斜; 枕面-枕嵴与顶骨夹角较小及齿冠较高等; 此外, 根据其个体较大和外耳道底部封闭等特征进一步将其归入 *Stephanorhinus* 属而排除 *Dicerorhinus* 属。根据其成年个体的鼻骨具有部分骨化的鼻中隔特征, 可更加确认其 *Stephanorhinus* 归属; 从下颌骨无门齿、上前白齿高冠、上颊齿外壁较平整, 牙齿尺寸较大但 M3 明显萎缩等特征看, 可进一步将其归入梅氏犀。

2.2 关于属名与种名问题

在过去, 古生物学家对这类具有双角犀牛的分类认识经历了不同阶段: 最早是将其归入 *Rhinoceros* 属, 这个阶段是古生物学的初期阶段; 后来又被归入 *Dicerorhinus* 或 *Didermocerus* 属, 这个阶段持续了很长时间, 在这个时期内, 人们把从中新世到现代的具有额角和鼻角的犀牛统统归入该属; 从 20 世纪 40 年代以来, 才有人提出另建一新属 *Stephanorhinus*, 并将那些尽管具有额角和鼻角但门齿缺失、鼻中隔发

表6 梅氏犀头后骨骼测量(单位: mm)

测量项目	犀牛洞	辽宁安平 ^[11]	周口店 ^[5,10]	南京汤山 ^[12]	Taubach ^[17]	西欧 ^[16]
肩胛盂前后径	Min	92.8	—	—	124.3	90
	Max	96.7	—	—	150.8	101
	Mean	94.8(2) ^{a)}	—	—	136.1(10)	96.3(6)
桡骨全长	Min	370	—	425	421.5	408
	Max	380	—	431	455.5	455.5
	Mean	376.7(3)	457	428(3)	>442	438.5(2)
第三掌骨全长	Min	188.7	—	205	—	206
	Max	202.2	—	219	—	250.5
	Mean	195.5(2)	—	212	—	204.2
股骨全长	Min	335	—	—	—	502
	Max	340	—	—	—	573
	Mean	337.5(2)	538	—	>418	522.1
胫骨全长	Min	350	—	—	—	404
	Max	390	—	—	—	457
	Mean	370(2)	415	425	433	370(2)
第三跖骨全长	Min	—	—	—	—	198
	Max	—	—	—	—	222
	Mean	171.7	—	—	—	>194.6

a) 括号内数字为样本数

育、外耳道下部封闭的种类归入其中,以示其与 *Dicerorhinus* 属种的区别^[4,19]。因此,过去文献中的 *Dicerorhinus* 属包含了 *Dicerorhinus* 属(狭义)和 *Stephanorhinus* 属的种类。在欧洲,尽管绝大多数学者如今都采用 *Stephanorhinus kirchbergensis* 这一属种学名,但仍将其俗称为梅氏犀(Merck's rhinoceros);需要说明的是,有专家至今仍不认可 *Stephanorhinus* 这一属名,而继续使用 *Dicerorhinus mercki* 等名称,并且将那些门齿退化、鼻中隔发育的种类归入另一新亚属 *Dicerorhinus (Brandtorhinus)*^[16]。

关于梅氏犀的种名问题,也曾经出现过不少其他用法,最近,意大利学者在对俄罗斯的梅氏犀化石进行修订的过程中,罗列的同义名有 13 种之多^[20]。但最常见的有 *Dicerorhinus mercki* 与 *Dicerorhinus kirchbergensis* 及 *Dicerorhinus choukoutienensis* 等;对此,徐晓风^[11]已做过较详细阐述。

关于 *Stephanorhinus kirchbergensis* 属种名称的释义,笔者一直未查阅到相关文献,通过向 Kahlke R.-D.博士请教,才知道 *Stephanorhinus* 属名是为了纪念匈牙利国王 Stephan 一世;而种名 *kirchbergensis* 则是源于德国西南部一个小镇的名字——Kirchberg。

2.3 与苏门犀(*Dicerorhinus sumatrensis*)比较

与苏门犀相比,后者个体较小;鼻中隔很少骨化;外耳道底部不封闭;具上、下门齿;颊齿较小并且齿冠较低等^[18]。

2.4 与我国已报道的额鼻角犀类化石比较

在我国发现的几个保存完整的额鼻角犀颅骨上(周口店和山西榆社)均无门齿,并且外耳道下部封闭,因此,将其划分到 *Stephanorhinus* 属较为合理。

虽然对梅氏犀的研究历史已经不短,但对这类动物的了解还很有限,因为这类绝灭犀牛的化石较为稀少。关于这类化石较为稀少的原因,西方学者有不同假说^[13,20]。在我国,该种的化石材料似乎要比欧洲丰富^[2],但材料较为分散,主要化石点有北京周口店、南京汤山及辽宁安平等。

在牙齿大小方面与周口店标本对比,犀牛洞的乳齿系稍大,但下颊齿却较小,其下颊齿列长 265 mm,而周口店的长度却为 292 mm。

在结构方面,犀牛洞的 DP1 与周口店地区及南京汤山的有所差异,前者的前脊分别与外脊及后脊

接触,造成中谷封闭,而后两者中的前脊与后脊基本平行,两者并不接触,因此中谷敞开。

此外,与该种同属的还有云簇犀(*Stephanorhinus yunchuchenensis* (Chow, 1963))^[21]和蓝田犀(*Stephanorhinus lantianensis* (Hu et Qi, 1978))^[22];这两个种均为单地点种。

发现于山西榆社的云簇犀,其模式标本(也是唯一标本)是一件基本完好的颅骨(枕嵴处缺失)。就目前的认识,应当将其种名修订为 *Stephanorhinus yunchuchenensis* (Chow, 1963)。鉴于该种的鼻骨在鼻角座处强烈膨大、牙齿较小且冠高较低等特征,暂时保留其种的独立性;不过上述特征与欧洲的 *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1868)很相似,所不同的是云簇犀个体较大。鉴于其材料十分有限,难以对其进行深入比较。

蓝田犀发现于陕西蓝田公王岭,代表标本是一件近乎完好的颅骨。其主要特征与梅氏犀一致,所不同的是其个体较小、鼻骨远端较尖、上颊齿前脊和后脊与外脊的夹角近直角。鉴于代表该种的唯一标本为一老年个体,难以对其颊齿冠面特征进行深入讨论。

总之,我国第四纪双角犀类(non-Coelodonta tandem-horned rhinoceroses)化石应当分别归入如下属种: *Stephanorhinus yunchuchenensis*, *Stephanorhinus lantianensis*, *Stephanorhinus kirchbergensis* 及 *Dicerorhinus sumatrensis*。

2.5 与欧洲第四纪同类比较

有人专门研究过欧洲 *Stephanorhinus* 属下 4 个种的牙齿特征^[23],结论是在 *Stephanorhinus hundsheimensis* 和梅氏犀中, P2~P3 发育,但 M3 萎缩;此外,从上颊齿的前刺、小刺、反前刺、中窝、前尖褶肋、原尖收缩及下颊齿内谷形状、谷底位置高低及颊侧沟等多个方面的特征,对欧洲的 4 种 *Stephanorhinus* 进行了观察统计及对比,但其结论却与前人研究并不完全吻合,尤其是关于前尖褶肋及原尖收缩,他认为在梅氏犀中表现并不明显,这与本文对犀牛洞标本的观察不一致,也许这是地区差异所致。至于 P2~P3 发育, M3 萎缩的问题,在本项研究中是得到了证实,尤其是 M3 缩小;但本文笔者认为,这并不一定是梅氏犀所特有的性状。

从牙齿测量数据来看,犀牛洞及南京汤山的材料明显较欧洲的大,这有两种可能,一种是测量的误

差,在欧洲一般是从牙颈处测量,而我国一般都是测量牙冠的最大值;另一种可能是我国的额鼻角犀确实比欧洲的同类个体较大。

在欧洲有人曾将乳突与副枕突不愈合作为梅氏犀主要特征之一,并以此有别于 *Stephanorhinus etruscus*^[13]。犀牛洞颅骨的乳突与副枕突在幼年个体中确实未愈合,但在一件残破成年颅骨上却已经愈合,这点与欧洲的同类有所差异。

此外,梅氏犀骨缝的愈合情况也很特殊,在 H36 幼年个体的颅骨上,尽管 M1 已经有一定程度磨耗,但其颅骨上的骨缝基本未愈合,而处于相同发育阶段甚至更年幼的印度犀(*Rhinoceros unicornis*)个体上(OV 1046),尽管 M1 尚未开始使用,但已经难以观察到额-顶缝了。

2.6 有关演化关系讨论

在有关特征方面, *Stephanorhinus* 属被认为与 *Rhinoceros* 属的关系比其与 *Dicerorhinus* 属的关系更为密切,具体表现如下:外耳道下部封闭、乳突膨大、前臼齿强烈臼齿化(小刺发育、具中窝及中谷封闭);但 *Stephanorhinus* 属缺乏在 *Rhinoceros* 属常见的犁骨脊及翼骨板后缘垂直等特征^[3]。但本文笔者认为,在角、头骨形状和面部所占头长比例等方面, *Stephanorhinus* 与 *Dicerorhinus* 属有很大相似性,而与 *Rhinoceros* 属差异较大。

Stephanorhinus 与 *Coelodonta* 也有很多相似之处,例如均具有额角和鼻角、头骨较长、鼻中隔骨化或部分骨化、面部较长、枕嵴后倾、门齿退失、颊齿齿冠较高等。从以上特征看, *Stephanorhinus* 与 *Rhinoceros* 差异明显。由此看来, *Stephanorhinus* 与 *Coelodonta* 应当有更亲密的演化关系;此外,这两个属的演化中心都是在古北区。因此,在 Groves 提出的真犀亚科系统演化图中,他将 *Stephanorhinus* 属与 *Coelodonta* 属归在一起,两者所共有的性状最多^[3],本文作者同意此观点。

欧洲是 *Stephanorhinus* 的演化中心,但至今未发现中更新世之前的梅氏犀^[13,16],因此,其起源至今仍是个谜。至于其演化规律,目前知之仍很有限,不过,西方学者还是发现一些现象。梅氏犀在演化过程中,其体形在逐渐增大^[14]。Lacombat 认为 P2~P3 发育和 M3 萎缩对梅氏犀来说是较为原始的性状^[23]。

2.7 *Stephanorhinus kirchbergensis* 的古生态特征及古环境意义

梅氏犀是最大的额鼻角犀类^[16],体形较大,四肢较长,头骨较高;前臼齿高冠,臼齿亚高冠,外脊型上颊齿,说明它是以吃嫩叶为生;其强烈凹陷的四肢关节,说明它是在较为封闭林区(落叶林)生活^[13,24,25],运动类型为笨重型;因此在欧洲人们将梅氏犀也俗称为“林地犀”。神农架犀牛洞周围的森林环境再次验证了前人对梅氏犀古生态特征的推断。但也有人认为该种与非洲的白犀牛有相似之处,也是食草的方嘴犀牛^[26]。从其高冠的前臼齿和亚高冠的臼齿来看,梅氏犀应当是一种混食者,即,既吃嫩枝叶,也吃草。

以往发现的梅氏犀都是与北方动物群组合有关,包括在长江南岸的南京汤山猿人地点。而神农架犀牛洞含梅氏犀的动物群却是我国南方更新世的主要分子,包括竹鼠、豪猪、扫尾豪猪、大熊猫、剑齿象、獾、水鹿、苏门羚及水牛等^[1]。这是首次发现梅氏犀出现于大熊猫-剑齿象动物群中。鉴于犀牛洞所处海拔高度已超过 2000 m,按照现今神农架地区植被的垂直带谱,在 1500 m 以上就变成温带性的落叶阔叶针叶林带^[27]。其生态环境与华北地区并无太大差异。因此,尽管犀牛洞的梅氏犀是和南方动物群共生,但所处的具体位置并非很炎热。在欧洲,梅氏犀一般只出现于间冰期,例如,荷斯廷(Holsteinian)和依米安(Eemian)间冰期^[13]。在我国,其地史和地理分布也基本与欧洲一致,为典型暖温带动物。但至于神农架犀牛洞的梅氏犀何以能出现在 2000 m 以上高山仍是个谜,因为 5 种现生犀牛无一可以生活在如此高的山区。因此,犀牛洞梅氏犀的古环境意义还有待进一步研究。

3 小结

神农架犀牛洞的梅氏犀化石是我国除周口店之外,化石材料最丰富的,尤其是保存了一些具有鉴定意义的重要解剖部位,例如颅骨和下颌骨等。将该批材料归入梅氏犀主要是依据如下特征:具双角(鼻角和额角)、鼻中隔部分骨化、外耳道下部封闭、门齿缺失、枕嵴稍微后倾、牙齿较大、上前臼齿高冠、上臼齿亚高冠及上颊齿外壁平整等。我国第四纪大部分双角犀类应当归入 *Stephanorhinus* 属而非 *Dicerorhinus*

属, 后者个体明显较小、鼻中隔基本不骨化、外耳道下部不封闭、具有上下门齿及颊齿冠高指数较小, 两者之间有明显差异。神农架犀牛洞代表我国中南部

区海拔最高的犀牛化石点, 这对探讨犀牛的古生态特征及神农架地区的环境演变具有重要意义。犀牛洞的梅氏犀肢骨较短, 这可能与山区生活有关。

致谢 在遗址考察和研究标本的过程中, 湖北省神农架林区文化局有关领导王占军、李兴柱、郑雁飞和向长春给予了极大的支持; 神农架自然博物馆乔健馆长提供方便; 文管所王本友所长和向华琳女士协助整理化石; Kahlke R.-D. 博士通信告知 *Stephanorhinus kirchbergensis* 属种名称的辞源; 吴新智院士就本文结构曾提出过建设性意见; 邱占祥院士审阅了本文, 并提出重要修改意见。在此, 谨向他们表示诚挚的感谢!

参考文献

- 1 武仙竹. 神农架犀牛洞旧石器时代遗址发掘报告. 人类学学报, 1998, 17: 121—136
- 2 同号文. 梅氏犀. 见: 吴汝康, 李星学, 吴新智, 等, 编. 南京直立人. 南京: 江苏科学技术出版社, 2002. 111—120
- 3 Groves C P. Phylogeny of the living species of rhinoceros. Zeit Zool Syst Evol, 1983, 21: 293—313
- 4 Kretzoi M. Remarks on the system of the post-Miocene rhinoceros genera (in German). Foldt Közl, 1942, 72: 309—323
- 5 Wang K M. Die fossilen Rhinocerotiden von Choukoutien. Contrib Nat Res Inst Geol (Nanking), 1931, 1: 69—84
- 6 Teilhard C P, Pei W C. The fossil mammals from Locality 13 of Choukoutien. Pal Sin, New Ser C, 1941, 11: 1—106
- 7 周本雄. 周口店第 20 地点的周口店犀(*Dicerorhinus choukoutienensis* Wang)的头骨. 古脊椎动物与古人类, 1963, 7: 62—70
- 8 计宏祥. 陕西蓝田涝池河中更新世哺乳动物化石. 古脊椎动物与古人类, 1976, 14: 59—66
- 9 金牛山联合发掘队. 辽宁营口金牛山发现的第四纪哺乳动物群及其意义. 古脊椎动物与古人类, 1976, 14: 120—127
- 10 周本雄. 周口店第一地点的犀类化石. 古脊椎动物与古人类, 1979, 17: 236—258
- 11 徐晓风. 辽宁安平中更新世动物群中的 *Dicerorhinus mercki* (Jager, 1839). 古脊椎动物学报, 1986, 24: 229—241
- 12 黄蕴平. 动物化石. 见: 南京市博物馆, 北京大学考古系汤山发掘队, 编. 南京人化石地点. 北京: 文物出版社, 1996. 183—188
- 13 Loose H. Pleistocene Rhinocerotidae of W. Europe with reference to the recent two-horned species of Africa and S.E. Asia. Scripta Geol, 1975, 33: 1—59
- 14 Fortelius M, Mazza P, Sala B. *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the western Europe Pleistocene, with a revision of *S. ectruscus* (Falconer, 1868). Palaeont Ital, 1993, 80: 1—16
- 15 Geraads D. Revision of the Rhinocerotinae (Mammalia) of Turolian age from Pikermi, compared with some related forms. Ann de Paléontol, 1988, 74: 13—41
- 16 Guérin C. Rhinoceros (Mammalia, Perissodactyla) from latest Miocene to Late Pleistocene in west Europe: Compared with the living species (in French). Doc Lab Geol Lyon, 1980, 79: 3—1185
- 17 Kahlke H D. Rhinoceros remains from the travertine in Taubach (in German). Quartärpaläontologie, 1977, 2: 305—359
- 18 Tong H W, Guérin C. Early Pleistocene *Dicerorhinus sumatrensis* remains from the Liucheng *Gigantopithecus* Cave, Guangxi, China. Geobios, 2009, 42: 525—539
- 19 Heissig K. Subfamilies and Tribes of recent and fossil Rhinocerotidae (Mammalia), systematic and ecology (in German). Mitt Bayer Staatssammml Paläont Hist Geol, 1973, 12: 57—81
- 20 Billia E M E. Revision of the fossil material attributed to *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1831) (Mammalia, Rhinocerotidae) preserved in the museum collections of the Russian Federation. Quat Intl, 2008, 179: 25—37
- 21 周本雄. 山西榆社云簇盆地额鼻角犀一新种. 古脊椎动物与古人类, 1963, 7: 325—330
- 22 胡长康, 齐陶. 陕西蓝田公主岭更新世哺乳动物群. 中国古生物志, 新丙种第 21 号. 北京: 科学出版社, 1978. 1—64
- 23 Lacombat F. Morphological and biometrical differentiation of the teeth from Pleistocene species of *Stephanorhinus* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) in Mediterranean Europe and the Massif Central, France. Palaeont Abt A, Band, 2006, 274: 71—111
- 24 Fortelius M. Ecological aspects of dental functional morphology in the Plio-Pleistocene rhinoceros of Europe. In: Kurten B, ed. Teeth: Form, Function, and Evolution. New York: Columbia University Press, 1982. 163—181
- 25 Fortelius M. Ungulate cheek teeth: Developmental, functional, and evolutionary interrelations. Acta Zool Fenn, 1985, 180: 1—76
- 26 Mazza P. Ethological inferences on Pleistocene rhinoceroses of Europe. Rend Fis Acc Lincei, 1993, 9: 127—137
- 27 郑重. 神农架. 北京: 高等教育出版社, 1997. 6—7