

贵州毕节扒耳岩巨猿动物群的年代与环境^{*}

——来自食肉类化石的分析和研究

刘金毅^① 赵凌霞^① 陈津^① 王新金^② 蔡回阳^③ 张忠文^④

(^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贵州省文物考古研究所,贵阳 550004; ^③贵州省博物馆,贵阳 550004; ^④贵州省毕节市文管所,毕节 551700)

摘要 贵州毕节扒耳岩为一处新近确认的含巨猿化石的洞穴裂隙堆积,出土了若干伴生动物化石。其中食肉类标本数量不多,历次采集的仅有 19 件,但基本可以鉴定到种,且大多数具有断代指示意义。这批标本鉴定计有:桑氏硕鬣狗(*Pachyrocuta licenti*)、中国黑熊原始亚种(*Ursus thibetanus primitivus*)、大熊猫小种(*Ailuropoda microta*)、拟豺(*Cuon dubius*)和豹(*Panthera* sp.),共计 4 科 5 属 5 种动物。除豹属未定种外,其他 4 种均是我国南方早更新世动物群的特有种类,*Ailuropoda microta* 和 *Cuon dubius* 则是广西柳城巨猿洞动物群的标志性物种。单就食肉类的组合而言,扒耳岩与广西柳城巨猿洞和田东么会洞两地的动物群相当,稍晚于巫山龙骨坡,早于建始龙骨洞动物群,为早更新世早期。扒耳岩动物群以森林型动物(如 *Ursus*, *Ailuropoda* 和 *Panthera*)为主,缺少典型的草原型动物,呈现出单一的森林性组合面貌,据此分析推测巨猿应为典型的森林环境栖息者。

主题词 贵州毕节 扒耳岩动物群 早更新世 食肉类

中图分类号 P534.63+1, Q915.874 **文献标识码** A

1 引言

贵州毕节扒耳岩(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所或简称古脊椎所,野外地点编号:84007)为一处新近得到确认含步氏巨猿(*Gigantopithecus blacki*)的洞穴裂隙堆积^[1],是目前已知海拔最高(1630m)的巨猿化石地点。它的发现扩大了巨猿的已知时空分布范围,有助于增进对巨猿栖息环境的认知^[1]。早在 20 世纪 60 年代,古脊椎所的袁振新、林一璞等在贵州毕节中药铺收购了一批动物化石,为后来的考察乃至巨猿的发现提供了重要线索。1983 年当地农民在扒耳岩开山采石,首次发现化石。翌年 5 月,古脊椎所的许春华等来到此地考察,又采集了若干标本,首次提出贵州可能存在巨猿或巨猿动物群^[2]。2004 年以来,古脊椎所、贵州省博物馆和省文物考古研究所以及毕节市文物主管部门又联合组队对该地区进行了数次考察,获得了包含巨猿化石在内的十多种动物化石,证实了巨猿动物群的存在^[1]。

该动物群的发现对于探讨和了解巨猿的形态

演变和生态习性,分析南方巨猿动物群(*Gigantopithecus* fauna)的演替以及研究该地区古气候和古环境等问题都具有特别意义^[1,2]。前期的研究表明它为早更新世^[1-3],这是没有什么疑问的,然而不免有些宽泛。在我国南方巨猿动物群的演化序列中,它究竟处于何种位置?目前尚无一致而清晰的认识,这多少影响了其他相关问题的深入研究,因此,深度研究动物化石并分析动物群的确切年代乃是十分必要的。基于这个考虑,本文将系统研究扒耳岩的食肉类动物化石,并就组合的性质做初步探讨和分析,在此基础上研究动物群的相对年代。

与该地点的偶蹄类标本有所不同(参阅董为等^[3]),采集到的食肉类标本虽不多,仅 5 属 5 种 19 件标本,但绝大多数标本可以鉴定到种,其中还不乏桑氏硕鬣狗(*Pachyrocuta licenti*)、大熊猫小种(*Ailuropoda microta*)和拟豺(*Cuon dubius*)等具有断代指示意义的物种,它们的发现为动物群的对比和年代分析提供了关键性的实证资料。此外,扒耳岩的食肉类还显示出鲜明的生态组合特征,为分析和

第一作者简介:刘金毅 男 46 岁 副研究员 第四纪哺乳动物学及生物地层学专业 E-mail:liujinyi@ivpp.ac.cn

* 国家自然科学基金项目(批准号:40972013 和 41072016)资助

2011-04-20 收稿,2011-05-03 收修稿稿

推测巨猿的栖息环境提供直接的线索和证据。

该地点位于贵州毕节市何官屯镇扒耳岩山坡上(27°22'12"N, 105°15'16"E), 距离毕节市区西北只有 10km 左右(图 1), 是一个分布于二叠纪灰岩中的洞穴裂隙堆积。它的底部海拔高度 1630m, 高出附近河水面约 40m。堆积的厚度约 12m, 可分为上下两层, 化石主要产自下部黄色坚硬的堆积中。此次研究的标本包括了 1984 年和 2001 年以来采集的标本, GBB 为野外编号, IVPP V (简记为 V) 为古脊椎所标本馆馆藏编号。



图 1 扒耳岩地理位置

Fig. 1 Location map of Pa'eryan

2 系统记述

哺乳动物纲 Mammalian Linnaeus, 1758

食肉目 Carnivora Bodwich, 1821

犬科 Canidae Fisher de Waldheim, 1817

豺属 *Cuon* Hodgson, 1838

拟豺 *Cuon dubius* Teilhard de Chardin, 1940

材料 左 m1 (GBB5-1, 图 2); 右 p3 (GBB6-3); 左下犬齿 (GBB6-1)。

描述 下犬齿的齿冠侧扁(11.2mm×7.9mm), 短于齿根。舌面平而唇面圆突, 前后缘具有棱脊。

p3 侧扁(13.2mm×6.0mm)。主尖稍偏前, 前后发育侧嵴, 前侧稍陡。主尖以外未见其他附尖, 只是前后齿带稍膨突而已。具有两个齿根, 后侧稍大。

m1 近似长方形(28.7mm×11.4mm)。三角座宽大, 长约 19.9mm。下原尖高大呈扁锥状, 下前尖约为下原尖的一半高。下原尖舌面后端基部破损, 从残迹看, 下后尖仍然发育, 但似乎不会高于下前尖。下次尖粗大, 前后发育侧嵴而呈切割状; 齿尖

靠近唇侧, 唇面陡直而舌面则相对和缓; 下内尖不甚发育, 只是舌侧齿带中部稍膨突, 形成 2~3 个点状瘤突, 代表了退化的下内尖。

讨论与比较 上述标本的尺寸较大, m1 具有下后尖, 与 *Canis lupus* 和 *Canis chihliensis* 等相仿, 但下内尖已显著退化, 与后者的区别明显。邱占祥等^[4]记述的德氏犬(*Canis teilhardi*)下内尖也稍许退化, 与标本 GBB5-1 近似, 不过德氏犬的下次尖为扁圆锥状, 与扒耳岩呈切割状的下次尖形态有所不同。

扒耳岩标本的 m1, 其下次尖形态与现生 *Cuon alpinus* 和 *Cuon javanicus* 比较接近, 但也存若干不同点, 主要表现在它的尺寸较大且下后尖仍然发育。在化石标本中, 周口店第一地点^[5]、南京汤山葫芦洞^[6]的 *Cuon cf. C. alpinus* 以及广西其他山洞^[7]的 *C. javanicus*, m1 也发育了下后尖, 不过它们一般较小, 下后尖和下内尖愈发退化, 有的甚至消失了。扒耳岩的标本与之区别颇为明显。

实际上, 扒耳岩的标本与周口店 18 地点的 *Cuon dubius* 最为接近(参阅 Teilhard de Chardin^[8], fig. 6B): 大小相近, 且 m1 的形态相似: 下后尖发育、下次尖呈切割状而下内尖退化^[8], 因此从 m1 的形态及大小看, 扒耳岩的标本显然属于 *C. dubius*。

自 Teilhard de Chardin 在 1940 年首次报道以来, 又陆续在其他地点发现了 *C. dubius*, 如甘肃东乡龙担^[4]、广西柳城巨猿洞^[7]、甘肃庆阳巴家咀^[9]、安徽巢湖银山(下部)^[10]、重庆巫山龙骨坡^[11]和湖北建始龙骨洞^[12]。不过化石零星而破碎, 仅在周口店 18 地点^[8]、柳城巨猿洞^[7]和巫山龙骨坡^[11]发现了 m1, 可用来直接比较。扒耳岩的标本稍大于周口店 18 地点(26.5mm×9.5mm^[8]), 但没有超出柳城巨猿洞^[7]和巫山龙骨坡^[11]的变异范围。m1 的下内尖较周口店 18 地点要明显些, 与柳城巨猿洞^[7]的标本相当, 尤其是与 V5062.2(参阅裴文中^[7]插图 1F) 最为

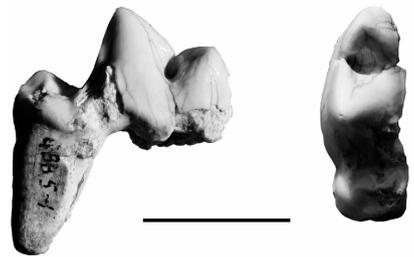


图 2 拟豺牙齿

左: 舌侧视; 右: 冠面视

左下裂齿(GBB5-1), 比例尺 2cm

Fig. 2 The tooth of *Cuon dubius*

接近。湖北建始龙骨洞几乎没有什么标本能用来比较,只有一件 $p3^{[12]}$ 。从 $p3$ 的尺寸看,扒耳岩的标本显然大于它们。有人认为建始龙骨洞的豺为 *C. dubius*^[12],不过它确实明显小于柳城巨猿洞和巫山龙骨坡等地的标本,所以它可能只是现生豺的一个早期类型,即 *Cuon javanicus antiquus*^[13]。

熊科 Ursidae Fisher de Waldheim, 1817

熊属 *Ursus* Linnaeus, 1758

中国黑熊 *Ursus thibetanus* G. Cuvier, 1823

中国黑熊原始亚种 *Ursus thibetanus primitivus*

Liu and Qiu, 2009

材料 残破左上颌,携 M1 和 M2 (GBB4-1, 图 3-1); 左 m2 (GBB4-2, 图 3-2); 残破左上颌,携 M1 和 M2 (GBB4-3, 图 3-3)。

描述 M1 长方形,前、后尖近乎等大,标本 GBB4-1 前、后附尖近乎不发育,GBB4-3 前附尖微弱、后附尖比较发育;原尖和次尖低矮,两尖相互连结呈一个低矮的纵嵴,原尖与次尖之间未见原附尖的分化。4 个主尖平行分布,彼此连线构成一个规整的矩形,穿越主尖的唇舌两条纵嵴相互平行。唇侧和前侧的齿带微弱发育。

M2 的后半部,即后尖之后的部分缓慢向舌侧收缩。前尖和后尖构成一条连续纵嵴,两尖之间为一浅沟分割,此外无其他附尖发育。原尖和次尖构成低矮的纵嵴,两尖之间分隔不明显,也未见其他附尖的分化。两纵嵴之间形成一个较平滑的咀嚼面,此面并未发育清晰的皱纹或瘤状小尖(几乎无法分辨)。跟座咀嚼面也是如此,但与三角座的咀嚼面不在同一平面上,稍稍扭向唇侧。唇侧、舌侧和前侧齿带微弱发育。

m2 呈四角钝圆的长方形,齿尖分化不明显,舌侧齿尖稍高于唇侧的。三角座上依稀能分辨出下原尖和下后尖,未见下前尖,尖的前后未见其他附尖的分化。三角座和跟座之间无横沟分隔,只是在下后尖和下内尖之间出现一极短的浅沟。下内尖分化成两个小尖,下次尖未分化。在下次尖和下原尖之间除了舌侧缘的纵嵴相连外,还发育了一个锥形的星月型弯嵴。冠面上除两处珐琅质瘤突外,还发育少量微弱的皱纹。唇侧齿带微弱发育。

讨论 上述标本 M2 扁长,主尖钝圆呈瘤状,跟座宽大,毫无疑问是 *Ursus* 的典型形态。相对 *Ursus arctos* 和 *Ursus estriacus*, 扒耳岩的标本尺寸较



图3 黑熊牙齿

1. 左上颌残片(GBB4-1) 2. 左 m2(GBB4-2)
3. 残破左上颌(GBB4-3)
冠面视,比例尺 2cm

Fig. 3 The teeth of *Ursus thibetanus primitivus*

小,尤其是牙齿的宽度,此外棕熊等的牙齿一般具有复杂突出的皱纹和瘤突,扒耳岩的标本不难与之区分。反之,它们的大小与现生 *Ursus thibetanus* 比较接近,基本落在后者的变异范围之内(标本 GBB4-1 例外,但接近其下限),此外它们的形态也无本质差异,归入 *Ursus thibetanus* 应无疑问。

从尺寸看,扒耳岩的标本基本处于早更新世黑熊标本(如柳城巨猿洞^[7]、巫山龙骨坡^[11]和安徽繁昌人字洞^[14]等)的变异范围之内,但标本 GBB4-3 的 M2 是个例外。与中、晚更新世的标本(如重庆盐井沟^[15]和广西其他山洞^[7]等)相比,它们要小一些,标本 GBB4-1 完全落在它们的变异范围之外(表 1),因此,它们与柳城巨猿洞等地的标本相对接近。GBB4-3 的 M2 确实有些偏大,超出了早更新世标本的变异范围,不过它的 M1 却完全落在其中(表 1)。实际上 M2 乃是熊类牙齿中形态及大小变异最大的一个^[7],依据 M1 将之与其他两件较小的标本归为一类也是更为合理。值得指出的是,柳城巨猿洞的黑熊也出现了大小的分异,可能为性别差异^[7],或许扒耳岩标本呈现的性别差异更为强烈。

从形态看,如前文所述它们比较简洁,附尖微弱或很少发育:M1 的前、后附尖和原附尖微弱或零星发育,M2 的跟座上皱纹近乎无法分辨,m2 除了下内尖外,其他齿尖没有分化,皱纹微弱发育。这与中、晚更新世的黑熊标本(如周口店第一地点^[5]和广西其他山洞^[7])有所区别。后者的牙齿通常会出现多个附尖(譬如 M1 一般发育前、后附尖和原附尖^[5]; m2 下次尖前后具有附尖,有时分化成多个小尖而呈锯齿状的嵴^[7])和较为清晰的珐琅质皱纹^[7]。反观,早更新世的黑熊标本,正如刘金毅

表 1 黑熊牙齿的测量与比较

Table 1 The measurement and comparison of the teeth of *Ursus*(mm)

| | | <i>Ursus thibetanus</i> | | | | | | <i>Ursus</i> | |
|----|---|-------------------------|-----------|---------------------|---------------------|---------------------|-----------------|--------------------|----------------------------|
| | | <i>primitinus</i> | | <i>kokeni</i> | | <i>thibetanus</i> | <i>estrucus</i> | | |
| | | 扒耳岩 | 巨猿洞* | 人字洞 ^[14] | 龙骨坡 ^[11] | 盐井沟 ^[15] | 广西其他山洞* | 现生 ^[16] | St-Vallier ^[17] |
| M1 | L | 17.5; 14.8 | 14.0~18.1 | 17.7~17.8 | 15~19.2 | 20.3 | 15.1~20.9 | 15.0~21.0 | 18.0~22.5 |
| | W | 14.6; 12.2 | 11.5~14.9 | 14.0~14.1 | 12.5~14.8 | 15.8 | 11.1~15.7 | 12.0~16.0 | 14.3~18.4 |
| M2 | L | 28.1;21.6 | 20.9~25.5 | 25.9~26.0 | 20.8~26.8 | 30.7 | 23.4~31.1 | 22.0~33.0 | 25.5~34.5 |
| | W | 15.7;12.5 | 12.3~15.6 | 14.6~15.0 | 12.5~15.5 | 16.5 | 13.5~18.1 | 13.0~17.5 | 15.2~19.5 |
| m2 | L | 19.6 | 16.2~19.6 | 18.8~19.1 | 15.4~19.1 | 20.7 | 16.5~23.7 | 17.0~22.5 | 22.0~25.0 |
| | W | 10.9 | 9.6~12.1 | 11.5~11.8 | 10~11.6 | 13.1 | 9.5~15.2 | 10.0~14.0 | 13.9~16.0 |

* 笔者依据收藏古脊椎所标本馆的标本测量而来

等^[14]指出的那样: 牙齿形态略简单, 附尖微弱或很少发育。人字洞标本的 M1 前、后附尖未发育^[14]。柳城巨猿洞绝大多数标本未见明显的附尖, 仅有少量标本(如 V5022.9)发育了附尖^[7](与 GBB4-3 相似), M1 的附尖出现频率仅为 22%, 而广西其他山洞的则高达 72%¹⁾。从附尖、皱褶和皱纹等来看, 扒耳岩的标本无疑与柳城巨猿洞^[7]等地的黑熊形态更为接近, 与广西其他山洞^[7]等的标本略有不同。

在扒耳岩标本中, M1 的主尖近似呈正方形分布, 穿越主尖的唇、舌两条纵嵴相互平行(图 3-1 和 3-3)。无独有偶, 柳城巨猿洞^[7]和繁昌人字洞^[14]的标本也与此相仿。然而, 在广西其他山洞^[7]的标本中, 原尖和前尖则相距较近, 两纵嵴并不平行。这使人进一步确信: 扒耳岩的标本与柳城巨猿洞^[7]和繁昌人字洞^[14]等地的黑熊应属于同一类群。

柳城巨猿洞黑熊的牙齿与现生种非常近似, 不过头骨形态和大小等与后者存在若干不同, 裴文中认为可能代表了一个新的种类, 存疑地定为 *Ursus aff. thibetanus*^[7]。不过, 刘金毅等在研究繁昌人字洞的标本时, 指出早更新世黑熊的牙齿大小和形态与现生种已无本质不同, 如 m1 均具有 premetaconid, 宜将它们归入现生种, 但尺寸较小且牙齿形态略简单, 代表了一个相对原始的类群, 定名为 *Ursus thibetanus primitinus*^[14]。笔者此次对比标本时, 发现更新世不同时期的黑熊在大小和牙齿形态方面的确存在若干不同, 简单地说早期的黑熊尺寸较小, 形态简洁, 附尖微弱或很少发育, 珐琅质皱纹浅而不明显。但需要注意的是不同时期的黑熊并

非能截然分开, 在大小和牙齿的形态变化上彼此存在某种程度的重叠, 但在统计学意义上它们能彼此区分。这充分说明不同时期的黑熊应该是一个一个连续渐变的种群, 从这个角度看, 将早更新世的黑熊归入现生种应是合宜的。裴文中认为 *Ursus aff. thibetanus* 可能为现生中国黑熊和马来熊的一个共同祖先类型^[7], 然而目前牙齿形态的研究并不支持这一论点。

大熊猫属 *Ailuropoda* Miline-Edwards, 1870

大熊猫小种 *Ailuropoda microta* Pei, 1962

材料 右 M1 (GBB2-1, 图 4-6); 右 M2 (GBB2-2, 图 4-7); 右 P3 (GBB2-3, 图 4-3); 右 P3 (GBB2-4, 图 4-2); 右 m2 (GBB2-5, 图 4-5); 左 m3 (GBB2-6, 图 4-4); 右 p4 (GBB2-7, 图 4-1); 右 p3 (GBB2-8); 残破左下颌 (V18045, 图 4-8), 携 m2 和 m3。

描述 P3 卵圆形, 后端稍宽。主尖和前、后附尖呈直线排列, 主尖粗大, 附尖较小, 但后附尖稍大。牙尖之间裂凹发育, 居后侧的凹陷较深。主尖与后附尖之间舌侧处发育一个低矮的齿尖, 因此, 此处牙齿的宽度最大。前方又发育了一个附尖(与其说是齿尖, 还不如说前齿带一个瘤突)。唇侧和前、后侧齿带发育, 但不显著。具有 3 个齿根, 位于前、后附尖下方的两齿根粗大, 舌侧方的则较小。

M1 近乎正方形, 前缘和外缘中部略凹陷。前、后尖等大, 高于原尖和次尖, 前、后附尖未发育。原尖和前尖已磨蚀, 从磨蚀面看珐琅质较厚。前、后尖的舌面平滑, 未见复杂的瘤突或皱褶; 前尖内侧

1) 笔者观察了古脊椎所标本馆收藏的广西各地点黑熊化石: 18 件柳城巨猿洞 M1 标本, 有 4 件可以分辨出附尖(前、后附尖或原附尖); 43 件其他山洞标本, 有 31 件发育了类似的附尖

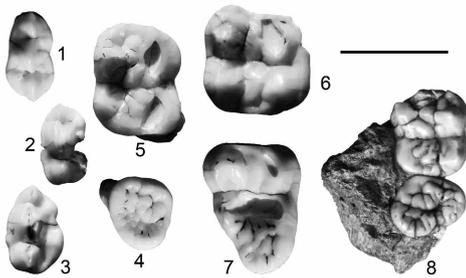


图4 大熊猫牙齿

1. 右 p4 (GGB2-7) 2. 右 P3 (GGB2-4) 3. 右 P3 (GGB2-3)
4. 左 m3 (GGB2-6) 5. 右 m2 (GGB2-5) 6. 右 M1 (GGB2-1)
7. 右 M2 (GGB2-2) 8. 左下颌 (V18045)

冠面视, 比例尺 2cm

Fig. 4 The teeth of *Ailuropoda*

面隐约发育 2 个浅沟并将之分成 3 部分, 后尖舌面则几乎无法分辨。原尖和次尖低矮, 其间无其他附尖。除主尖外, 牙齿中央发育了一条纵嵴, 一浅沟在中央将之分为前后两部分 (也可称原小尖和后小尖)。该纵嵴低矮钝圆, 低于原尖和次尖, 形态简单, 无其他小尖或隆突的分化。齿带发育, 内侧相对突出, 但较为薄锐。

M2 近似三角形, 前宽后窄。前尖高大, 后尖低矮, 尖的舌侧面与 M1 一样, 未见复杂的沟和棱, 只是在前尖的基部发育了一条附嵴。后尖的后方未见后附尖。原尖和次尖低矮, 且已磨蚀, 尤其是次尖, 次尖与后尖之间的附嵴也已磨蚀消失了。原尖与前尖之间的附嵴简单, 未见小尖或瘤突的分化。跟座较小, 表面饰有珐琅质皱褶和瘤突, 但较为简单, 主要有两条嵴和 2~3 个瘤突组成。齿带仅在前半部较为显著。

p3 由主尖和前、后附尖构成。齿尖不在同一直线上, 后附尖偏向唇侧。前附尖特别小, 主尖高大, 后附尖近乎与主尖等大, 主尖和后附尖已严重磨蚀。具有 2 个齿根, 后齿根略显粗大。

p4 扁长, 后端略宽。主尖和前、后附尖呈直线排列, 齿尖近乎等大, 但主尖明显高于附尖。齿尖唇面平直, 舌面膨突, 其表面也未见其他附尖或突出的珐琅质皱纹, 只是前、后裂凹处各有一个不易觉察的瘤突, 也未发育齿带。具有 2 个齿根, 后齿根稍大。

m2 钝圆长方形, 外缘和内缘中部凹陷明显, 与此对应, 一条横沟贯穿整个牙齿, 将冠面分为前、后两个部分。下后尖高大呈锥状, 下原尖较低钝圆。两尖之间或点缀 3~4 个瘤突或是一条低矮的钝嵴。

下次尖和下内尖较低, 下次尖呈圆嵴状, 与其他瘤突近乎等高。下内尖呈锥状, 低于下后尖, 下后尖与下内尖之间点缀 1~2 个瘤突。齿带只在外缘微弱发育。

m3 近似三角形, 发育了众多的珐琅质皱褶和瘤突。

讨论 上述标本牙齿形态独特, 珐琅质较厚、M1 宽大呈正方形、表面饰有珐琅质皱褶或瘤突等, 其形态清楚地显示它们属于大熊猫 (*Ailuropoda*) 无疑。

大熊猫是我国南方大熊猫-剑齿象动物群 (*Ailuropoda-Stegodon* Fauna) 的常见代表, 更新世不同时期均有大量的化石发现。更新世初期以个体较小、形态原始的大熊猫小种 (*Ailuropoda microta*) 和武陵山亚种 (*Ailuropoda melanoleuca wulingshanensis*) 为代表; 中晚期则以个体较大、形态进步的包氏亚种 (*Ailuropoda melanoleuca baconi* = *A. m. fovealis*) 为代表。

从表 2 不难发现扒耳岩的标本尺寸较小, 显著小于 *A. m. baconi* 和现生亚种: 所有牙齿测量数据均小于后两者, 且超出了它们的变异范围。大小相差悬殊, 彼此不难区分。此外, 扒耳岩的标本也显示了若干不同的牙齿形态。以广西其他山洞的 *A. m. baconi* 为例, 其牙齿形态较为复杂: 除了主尖一般还发育多个附尖 (如 M1 的前附尖、原小尖和后小尖等; M2 的后附尖等), 并发育复杂的珐琅质皱纹或瘤突 (如 M2 的跟座), 齿带十分发达 (如 M1 的内齿带)^[7]。裴文中强调指出其与 *A. microta* 的最明显区别在于 p4: 前者后附尖的舌面发育若干附尖, 或呈齿带; 后者则缺失附尖和齿带^[7]。在上述牙齿形态方面 (尤其是 p4 的形态), 结合前文的形态记述不难发现扒耳岩的标本与这些中、晚期的大熊猫还是有所不同的。

武陵山亚种是大小和形态介于大熊猫小种和包氏亚种之间的一个过渡类群, 是有关学者依据湖北建始龙骨洞的标本建立的^[12,18]。湖南保靖洞泡山^[18]、广西柳州笔架山^[19]和湖北郧县人遗址^[20]也发现该种大熊猫。它的牙齿形态相对简洁, 附尖和齿带微弱或很少发育^[12,18], 与 *A. microta* 相似, 区别于 *A. m. baconi* 和现生亚种。扒耳岩标本的牙齿与 *A. m. wulingshanensis* 的形态区别确实不大, 彼此比较接近, 只是后者 M1 的内齿带相对发达、P3 和 p4 出现了或强或弱的小附尖, 较扒耳岩的标本稍显进步。其实两者的最大区别就在于尺寸: 扒耳岩的标

表 2 熊猫牙齿的测量与比较

Table 2 The measurement and comparison of the teeth of *Ailuropoda* (mm)

| | | <i>Ailuropoda microta</i> 大熊猫小种 | | | <i>Ailuropoda melanoleuca</i> 大熊猫 | | |
|----|---|---------------------------------|--------------------|---------------------|-----------------------------------|-------------------------|-------------------------------|
| | | 扒耳岩 | 巨猿洞 ^[7] | 龙骨坡 ^[11] | <i>wulingshanensis</i> 武陵山亚种* | <i>baconi</i> 包氏亚种** | <i>melanoleuca</i> 现生亚种*** |
| P3 | L | 15.1;13.6 | 15.5 | 14.3~16.5 | 14.5~21.4 | 19.4~24.0 | 18.1~21.0 |
| | W | 10.0;? | 8.2 | 8.0~10.5 | 9.6~14.0 | 11.0~15.0 | 10.8~12.8 |
| M1 | L | 18.4 | 17.7~21.5 | 18.4~23.0 | 20.0~26.3 | 25.1~29.0 | 22.4~26.2 |
| | W | 18.7 | 16.5~23.2 | 18.0~23.0 | 21.8~27.5 | 26.0~31.5 | 25.1~29.6 |
| M2 | L | 22.8 | 20.0~23.5 | 20.2~25.0 | 24.2~32.5 | 31.0~40.5 | 30.4~36.5 |
| | W | 17.2 | 16.3~19.5 | 16.0~20.0 | 19.0~26.0 | 24.0~30.5 | 24.0~28.2 |
| p3 | L | 12.2 | 11.8~12.0 | 12.0~13.0 | 12.3~15.8 | 15.0~20.5 | 14.5~18.3 |
| | W | 6.7 | 7.4~7.8 | 6.9~7.1 | 7.4~9.5 | 8.6~10.8 | 8.1~10.2 |
| p4 | L | 15.3 | 16.2~19.1 | 17.0~18.8 | 16.3~23.4 | 21.5~26.5 | 20.5~24.2 |
| | W | 8.3 | 9.5~11.0 | 8.6~10.1 | 9.0~13.2 | 12.5~14.8 | 10.0~13.9 |
| m2 | L | 19.5;17.1 | 17.9~20.5 | 17.0~19.9 | 19.0~25.4 | 24.4~30.0 | 22.9~26.5 |
| | W | 15.2;14.9 | 15.2~16.5 | 13.8~16.5 | 16.0~20.9 | 20.0~25.9 | 18.0~23.3 |
| m3 | L | 12.7;12.3 | 11.1~13.7 | 9.5~16.3 | 13.0~17.0 | 16.8~23.6 | 16.5~21.3 |
| | W | 11.6;13.6 | 12.5~15.8 | 11.5~16.5 | 13.6~19.2 | 18.2~24.5 | 17.7~22.0 |

* 根据湖北建始龙骨洞^[12]、湖南保靖洞泡山^[18]和广西柳州笔架山^[19]的标本统计

** 引自裴文中^[7],包括广西其他山洞、云南富民、重庆歌乐山和盐井沟等地的标本

*** 引自裴文中^[7],包括美国国家博物馆、纽约自然博物馆和北京动物园的标本

本较小,其牙齿测量数据近乎完全落在武陵山亚种的变异范围之外(表2),另外测量数据也表明它的牙齿比武陵山亚种狭窄一些,这也进一步说明扒耳岩标本较原始的形态特性。

表2表明扒耳岩的标本与柳城巨猿洞和巫山龙骨坡的 *A. microta* 大小相当,基本落在它们的变异范围之内。裴文中强调指出大熊猫小种的 p4 齿冠简单,既无附尖也无齿带发育^[7],在这一方面,扒耳岩的标本显然与 *A. microta* 一致。再综合上述形态比较,可以肯定扒耳岩的标本为典型的 *A. microta*。

鬣狗科 Hyaenidae Gray, 1869

硕鬣狗属 *Pachycrocuta* Kretzoi, 1938

桑氏硕鬣狗 *Pachycrocuta licenti* (Pei, 1934)

材料 左下颌(GBB3-1,图5),上升支残缺,携 c~m1,但 p2 齿冠大部残缺;左 p3(GBB3-2);右 p3(GBB3-3)

描述 下颌水平支粗壮,前浅后深,p2 前深约 47.2mm,m1 后为 57.8mm。p2 的下方发育了一个粗大的颞孔。前部底缘平直,m1 的下方呈弧形弯曲。唇面较平,舌面前端中部发育了一条粗棱,自联合部的后缘一直延伸至 p4 的下方消失。联合部呈卵圆形,长径 55.0mm,短径 34.3mm,止于 p2 的下方。

下犬齿粗大呈圆锥状,齿尖略后弯。前、后具

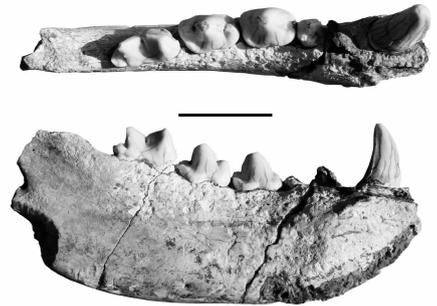


图 5 桑氏硕鬣狗下颌骨

上:冠面视;下:唇面视

比例尺 4cm

Fig. 5 The mandible of *Pachycrocuta licenti*

有棱嵴,棱嵴偏居舌侧,并将齿冠分为唇舌两个面,唇面膨突,舌面相对平直。冠面具极细的皱纹,手感粗糙,未发育纵沟,但却发现许多纵向裂纹,尤其齿冠的基部。

p1 未发育,p2 主尖(大部)和前附尖残缺,釉质层较厚。后附尖发育,可与 p3 的后附尖比较,但高度稍低,后端还发育微弱的齿带。

p3 钝圆长方形,外缘较为平直,内缘中央略微凹陷。主尖粗大呈圆锥状,稍后倾;前后发育了突出的侧嵴,未发育前附尖,但在前侧嵴的基部珞琅质明显膨突。后附尖发育,但较小,以一浅沟与主尖分离。后附尖偏向唇侧,齿带发育,后端的尤为

明显。

p4 与 p3 的形态相仿,不过前附尖显著发育,近乎与后附尖等大,高度也相仿。由于前附尖的发育,其主尖看起来要小于 p3 的主尖。齿尖之间以裂凹相分隔。

m1 前宽后窄,形如蝌蚪,唇侧膨突,舌侧缘较为平直。下前尖高大膨突,下原尖短于下前尖,两尖侧嵴相向联结组成锋利的刃叶,其间具裂凹。下原尖后内侧发育了一个极小的尖突,为下后尖的遗迹。下跟座较小,发育了一个呈切嵴状的下次尖,其内侧为小而低矮的下内尖,下跟座后内侧边缘还发育了一个不易觉察的小尖(?下次小尖)。

讨论 上述标本的前臼齿特别粗大、呈圆锥状、釉质层较厚,是鬣狗特有的碎骨(bone-cracking)适应形态,其鬣狗(Hyaenidae)的属性不言自明。扒耳岩标本尺寸较大,属于某种大型鬣狗,能与之比较的只有皮氏硕鬣狗(*Pachycrocuta perrieri*)、桑氏硕鬣狗(*P. licenti*)、短吻硕鬣狗(*P. brevirostris*)和斑鬣狗(*Crocuta ultima*)。

C. ultima 是 1915 年 Matsumoto 根据一枚 P4 建立的^[21],后来 Zdansky^[22,23]和裴文中^[5]等又对该种的形态特征进行了补充记述,肯定了它的独立性和有效性^[24]。它在我国中晚更新世地层中广泛出现(如周口店第一地点^[5]、山顶洞^[25]、广西其他山洞^[7]和重庆盐井沟^[15]等),是我国晚更新世哺乳动物群的标准化石^[7,13]。扒耳岩标本的大小与 *C. ultima* 大体相当,尤其是下前臼齿(如 p3 和 p4,见表 3),m1 的大小却相差悬殊。然而最明显的区

别莫过于形态:斑鬣狗的 m1 刃叶较长、下前尖与下原尖近乎等宽、冠面肾形、下跟座较小;扒耳岩标本的刃叶较短、下前尖强烈膨突,冠面蝌蚪形,下跟座相对较大。显然扒耳岩的标本不难与斑鬣狗区分开来。

P. brevirostris 是欧亚大陆早中更新世动物群中的常见物种,我国常见的所谓中国鬣狗(即 *Hyaena sinensis*)也隶属该种,是它的一个地理亚种^[27]。它的体型硕壮,是更新世时期体形最大的鬣狗。表 3 也突出说明了这一点:扒耳岩的标本显著小于周口店的 *P. brevirostris*,其中 p3, p4 和 m1 尤为明显,明显不及后者粗壮。就形态而言,它们基本相似:譬如 m1 下前尖膨突,牙齿呈蝌蚪状;下后尖退化或不发育。但是周口店标本的 m1 下跟座更加简单,仅发育下次尖^[5];在扒耳岩标本中,m1 下跟座具有清晰的下次尖和下内尖,此外可能还发育了极小的下次小尖。由此看来,扒耳岩的鬣狗无疑较 *P. brevirostris* 更加原始。

P. perrieri 和 *P. licenti* 则是欧亚大陆上新世末至更新世初常见的鬣狗^[7,26],个体较 *P. brevirostris* 小。扒耳岩的标本无疑与它们最为接近,尤其是 *P. licenti*:它们几乎无一例外地落在甘肃龙担 *P. licenti*^[4]的变异范围之内。与南京驼子洞^[26]和法国 St-Vallier^[17]的 *P. perrieri* 相比,扒耳岩标本则稍大些:譬如下颌水平支的深度和颊齿的大小,尤其是 p3(表 3)。这表明它的 p3 相对 *P. perrieri* 粗壮许多。p3 是碎骨(bone-cracking)的一个主要功能性牙齿,在硕鬣狗的形态演变中,它似有不断增大

表 3 鬣狗牙齿的测量与比较

Table 3 The measurement and comparison of the teeth of *Pachycrocuta* (mm)

| | <i>Pachycrocuta</i> | | | | <i>Crocuta</i> | | |
|---------|---------------------|----------------------------|---------------------|-------------|-----------------------|---------------------|-------------|
| | <i>perrieri</i> | | <i>licenti</i> | | <i>brevirostris</i> * | <i>ultima</i> | |
| | 驼子洞 ^[26] | St-Vallier ^[17] | 甘肃龙担 ^[4] | 扒耳岩 | 周口店 ^[5] | 盐井沟 ^[15] | |
| p2 前下颌深 | 43.6 | 40.0 ~ 45.0 | 46.5 ~ 50.7 | 47.2 | | | |
| p2 ~ m1 | 80.3 | 77.0 ~ 77.9 | 83.0 ~ 93.2 | 86.7 | 89.7 | | |
| c | L | 17.8 | 17.4 ~ 17.7 | 18.1 ~ 21.0 | 20.8 | 20.0 | 16.5 |
| | W | 15.2 | 13.6 ~ 15.0 | 14.5 ~ 16.8 | 16.2 | 18.0 | 14.0 |
| p2 | L | 15.8 | 15.2 ~ 16.0 | 15.0 ~ 19.3 | ? | 18.0 | 16.0 |
| | W | 11.3 | 9.8 ~ 11.2 | 10.7 ~ 13.5 | 10.9 | 13.2 | 12.0 |
| p3 | L | 20.8 | 20.4 ~ 20.9 | 20.3 ~ 21.2 | 21.2 ~ 22.9 | 26.0 | 21.8 ~ 24.0 |
| | W | 14.5 | 14.5 ~ 15.0 | 14.6 ~ 16.0 | 16.2 ~ 16.6 | 18.0 | 16.3 ~ 17.2 |
| p4 | L | 23.0 | 22.4 ~ 23.5 | 23.0 ~ 25.8 | 23.1 | 28.0 | 23.8 ~ 25.0 |
| | W | 14.4 | 14.3 ~ 15.0 | 4.7 ~ 16.4 | 15.8 | 17.1 | 15.0 ~ 16.2 |
| m1 | L | 25.8 | 24.8 ~ 26.7 | 26.5 ~ 27.7 | 26.4 | 28.3 | 30.0 ~ 31.7 |
| | W | 13.6 | 12.2 ~ 13.0 | 13.3 ~ 13.9 | 13.8 | 15.2 | 13.0 ~ 13.7 |

* 周口店第一地点的中国(短吻硕)鬣狗(*Pachycrocuta brevirostris sinensis*)

增粗的趋势(表3),是其适应 bone-cracking 的选择性结果。从这点看,扒耳岩的鬣狗显然较 *P. perrieri* 进步,大体与甘肃龙担的 *P. licenti*^[4] 进化水平相当。实际上扒耳岩标本的 p4 和 m1 也同样较 *P. perrieri* 粗壮,尽管不像 p3 那么明显。由此可见,在大小和形态上,扒耳岩的标本与 *P. licenti* 更为接近;与 *P. perrieri* 则存在一定差异。

猫科 Felidae Fisher de Waldheim, 1817

真猫亚科 Feline Fisher de Waldheim, 1817

豹属 *Panthera* Oken, 1816

豹未定种 *Panthera* sp.

材料 残破右 p4 (GBB6-2)

描述与讨论 主尖前后具有锐嵴、呈锥状,唇舌向少许侧扁,与鬣狗呈圆锥形的主尖形态明显不同。此外后附尖和后附小尖发育,后者虽小但依然是独立的,这也有别于鬣狗。与后附尖相比,主尖显得宽大,几乎是后附尖的3倍长,高于后附尖,但又不像猎豹的那样高耸突出。牙齿偏大,后端稍宽,约11.5mm,前端的前附尖已残缺,估计齿长约21.0mm。据此判断,它可能为某一大型动物的 p4,能与之比较的也只有某些鬣狗和猫科动物了。如前文所述它与鬣狗或猎豹还是存在颇为明显的差异,所以它最有可能来自某一豹属动物。实际上,它的形态与现生 *Panthera tigris* 或 *Panthera pardus* 的 p4 一致,大小与现生 *P. tigris* 大体相当,但小于更新世时期的 *P. tigris* (如重庆盐井沟^[15]和广西其他山洞^[7]),与柳城巨猿洞^[7]和建始龙骨洞^[12]归为 *P. pardus* 的标本接近,它们可能为同种动物。由于手中掌握的标本过于欠缺,对此无法肯定,目前也只能暂定为 *Panthera* sp.。

3 分析

贵州毕节扒耳岩动物群中的食肉类经鉴定为如下4科5属5种,即拟豺(*Cuon dubius*)、桑氏硕鬣狗(*Pachycrocuta licenti*)、大熊猫小种(*Ailuropoda microta*)、中国黑熊原始亚种(*Ursus thibetanus primitinus*)和豹属未定种(*Panthera* sp.),与该地点的偶蹄类相比,其属、种数不及后者。扒耳岩的偶蹄类化石虽多,共计8种,但可资鉴定的标本偏少,多数标本只能鉴定到相似种或未定种,仅两种能鉴定到种^[3]。扒耳岩出土的食肉类标本不多,仅有19件标本,但大多数是可以鉴定至种级(豹属除外)。这为动物群的年代分析提供了较为便利的条件。

扒耳岩的食肉类以绝灭的种类为主体,现生或相近的物种很少,呈现出早更新世动物群的典型特征^[13]。除豹属未定种外,其他都是已绝灭的种或亚种,占整体的80%,绝灭属1个(*Pachycrocuta*),约占20%,与我国南方其他早更新世巨猿动物群(巫山龙骨坡^[11]、柳城巨猿洞^[7]、田东么会洞^[28]和建始龙骨洞^[12])大体相当(表4)。扒耳岩的绝灭种比例低于巫山龙骨坡,高于建始龙骨洞,与柳城巨猿洞和田东么会洞动物群相对接近。

Cuon dubius 为一大型已绝灭的犬科动物,个体大于现生的豺,在我国南、北方动物群中均有分布,如柳城巨猿洞^[7]、巫山龙骨坡^[11]、田东么会洞^[28]、周口店18地点^[8]、庆阳巴家咀^[9]、东乡龙担^[4]和巢湖银山(下部)^[10]。已知的化石记录表明 *Cuon dubius* 仅出现在早更新世的动物群中。建始龙骨洞的豺一度被鉴定为 *Cuon dubius*^[12],但它明显小于其他地点的拟豺标本,它更有可能是现生豺的早期类型^[13]。如果是这样,拟豺的生存延续时间可能较为短暂,仅局限于早更新世早期。

Ursus thibetanus primitinus 是一个形态相对原始、体形又相对较小的中国黑熊,过去通常鉴定为 *Ursus* aff. *thibetanus* (如裴文中^[7]、黄万波等^[11]和王顛^[28])。牙齿形态和大小的研究表明它们与现生中国黑熊一致,应该归入后者之中,考虑到相对较小的体形和若干原始的特征,故将之修订为现生中国黑熊的一个化石亚种^[14]。它广泛地出现于我国早更新世的动物群中,如繁昌人字洞、巫山龙骨坡、柳城巨猿洞和蓝田公王岭等^[14],田东么会洞和建始龙骨洞的黑熊可能也属于该亚种(据图版牙齿形态和大小判断)。蓝田公王岭时代相对较晚,为早更新世晚期^[29],是目前已知 *U. t. primitinus* 的最晚记录。

Pachycrocuta licenti 是我国更新世动物群中较为常见的一种大型食肉类动物,它广泛地出现于我国南、北方的动物群中,如河北泥河湾^[30]、东乡龙担^[4]、庆阳巴家咀^[9]、湖北郧县曲远^[31]、柳城巨猿洞^[7]、繁昌人字洞^[14]、田东么会洞^[28]和建始龙骨洞^[12]等。在这些地点中,湖北曲远猿人遗址动物群组成面貌较新,属早更新世晚期,距今约1.0Ma^[31],是桑氏硕鬣狗的已知最晚地史分布。在与其相当的蓝田公王岭动物群中则出现了(中国)短吻硕鬣狗^[32],因此桑氏硕鬣狗大概在距今1.0Ma左右被短吻硕鬣狗替代了。

Ailuropoda microta 是我国已知最早的可归入现生大熊猫属的一个原始种类,它的体形较小、下颌

表 4 南方早更新世哺乳动物群食肉类动物的构成与比较

Table 4 The composition and comparison of carnivores in the Early Pleistocene faunas of Southern China

| | 贵州毕节扒耳岩 | 重庆巫山龙骨坡 ^[11] | 广西柳城巨猿洞 ^[7] | 广西田东么会洞 ^[28] | 湖北建始龙骨洞 ^[12] |
|---|---------|-------------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------|
| <i>Cuon dubius</i> | + | + | + | + | |
| <i>Cuon javanicus antiquus</i> | | | | | +◆ |
| <i>Nyctereutes sinensis</i> | | cf. | | | |
| <i>Ursus thibetanus primitivus</i> | + | + | + | + | sp. |
| <i>Ailuropoda microta</i> | + | + | + | + | |
| <i>Ailuropoda melanoleuca wulingshanensis</i> | | | | | + |
| <i>Meles chiai</i> | | cf. | | | |
| <i>Martes</i> sp. | | | | | + |
| <i>Arctonyx minor</i> | | cf. | + | | |
| <i>Arctonyx collaris</i> | | | + | + | sp. |
| <i>Lutra</i> sp. | | | | | + |
| <i>Megaviverra pleistocaenica</i> | | + | sp.♥ | | |
| <i>Viverra</i> sp. | | | | | + |
| <i>Paguma larvata</i> | | | + | | |
| <i>Priondon</i> sp. | | | | | + |
| <i>Pachycrocuta perrieri</i> | | + | | | |
| <i>Pachycrocuta licenti</i> | + | | + | cf. | + |
| <i>Felis teilhardi</i> | | + | + | + | |
| <i>Felis microtis</i> | | + | | | |
| <i>Felis</i> sp. 1 | | | + | | + |
| <i>Felis</i> sp. 2 | | | + | | |
| <i>Panthera pardus</i> | sp. | cf. | + | sp. | + |
| <i>Panthera paleosinensis</i> | | cf. | | | |
| <i>Acinonyx pleistocaenicus</i> | | + | + | | + |
| <i>Megantereon</i> sp. | | +♠ | | | + |
| <i>Homotherium</i> sp. | | + | | | + |
| 绝灭种或亚种的百分比 | 80% | 93.3% | 70% | 71.4% | 64.2% |
| 绝灭属的百分比 | 20% | 31% | 20% | 14.3% | 21.4% |

♠ 黄万波等^[11]并未报道 *Megantereon*, 不过有一件 P4 (CV884.4, 图版 XI.4) 的形态和大小与 *Homotherium* 明显不同, 较小的个体和相对发育的原尖与 *Megantereon* 相符; ♥ 裴文中当初将巨猿洞的大灵猫与其他山洞的标本一起鉴定为 *Viverra* sp., 但巨猿洞的材料明显大于后者 (见表文中^[7]第 64 页之测量), 它的大小和形态实际与巫山龙骨坡和周口店顶盖层的 *Megaviverra* 相近, 应是同类或相近的物种; ◆ 张兆群等^[12]将龙骨洞的豺化石鉴定为 *Cuon dubius*, 不过从标本的大小看它们显然更接近现生豺

联合较短而区别于后来的大熊猫, 如大熊猫武陵山亚种、包氏亚种和现生亚种。它出现在柳城巨猿洞^[7]、巫山龙骨坡^[11]、繁昌人字洞^[14]和田东么会洞^[28]等地点。建始龙骨洞则出现了武陵山亚种, 从整体看, 它的确比大熊猫小种要大 (参阅张兆群等^[12]表 5.51), 但某些个体特别小, 与大熊猫小种相仿, 变异范围与后者存在一定程度的重叠, 这表明武陵山亚种和小种之间是连续渐变过渡的, 两者的更替可能发生于建始龙骨洞时期。由此可见 *Ailuropoda microta* 的延续时间相对较短, 与 *Cuon bubius* 相当, 即仅分布于早更新世早期。

Panthera pardus 是我国中、晚更新世较为常见的一种大型猫科动物, 虽然早更新世动物群如柳城

巨猿洞^[7]和巫山龙骨坡^[11]等也曾有该种的报道, 不过由于化石零星破碎, 标本的鉴定目前还存有疑问。它究竟属于虎, 还是豹或是另外一种原始种类 (如像 *Panthera palaeosinensis*), 有待今后更完整材料的发现与研究来解疑。

以上物种地史分布资料的分析表明, 扒耳岩动物群中 5 种食肉类动物, 除 *Panthera* sp. 外, 其他 4 种均是严格意义的早更新世物种, 黑熊和硕鬣狗的延续时间稍长, 但也没有超出早更新世, 毫无疑问, 扒耳岩动物群属于早更新世, 这与绝灭属、种的统计分析结果是完全吻合的。本文的研究进一步支持和证实了前人^[1-3]关于扒耳岩动物群的年代分析。

单就食肉类动物而言,在我国南方早更新世的巨猿动物群中,扒耳岩动物群与柳城巨猿洞^[7]和田东么会洞^[28]最为接近,它的5种动物悉数出现后者中(表4),即共有的物种数最高。其次是巫山龙骨坡^[11],共有4种,最后是建始龙骨洞^[12],仅有3种相同或相似(表4)。

扒耳岩与巫山龙骨坡的硕鬣狗可能并不相同。后者的硕鬣狗最初也被鉴定为 *Pachycrocuta licenti*^[11],后来有人提出异议,认为它应是 *Pachycrocuta perrieri*^[12]。这个争议姑且不论,巫山龙骨坡的硕鬣狗较其他地点的 *P. licenti* 形态原始,应是显而易见的。譬如标本 CV880 的下颌水平支纤细,牙齿较小,前、后呈叠瓦状排列,但并不突出(参阅黄万波等^[11]图版 X7a 和 X7b)。依据硕鬣狗的进化水平来判断,扒耳岩动物群稍晚于巫山龙骨坡,与绝灭属、种比例的分析结果不谋而合。

扒耳岩动物群在偶蹄类组成上与建始龙骨洞^[33]比较接近,共有5个相似或相同的物种^[3],不过在食肉类组成上却有着较为明显的不同,只有3个相似或相同的物种,大熊猫和豺则不同。尽管建始龙骨洞豺化石的属性还存在一些分歧,不过从进化水平看,扒耳岩的这两种动物较建始龙骨洞的同类原始应该是毋庸置疑的。依据大熊猫和豺的标本,不难判定扒耳岩动物群的年代要早于建始龙骨洞。相对柳城巨猿洞等巨猿动物群,建始龙骨洞动物群的面貌已发生较为明显的转变和革新(turnover),呈现出向典型大熊猫-剑齿象动物群循序渐变的过渡特征^[13],食肉类的组合很好地诠释了这一点。

扒耳岩动物群非常接近于柳城巨猿洞和田东么会洞动物群,不过它的食肉类组合较为单调,仅有5种,物种不及柳城巨猿洞(13种^[7])和广西田东么会洞(7种^[28])的丰富,尤其是不及柳城巨猿洞。这种差异究竟代表了怎样的意义?值得深入分析和比较一番。这可能涉及时代和生态环境两个方面的因素。毕竟扒耳岩的纬度和海拔有别于巨猿洞和么会洞,生态环境不同于后者是完全可以想象的,猎豹(*Acinonyx pleistocaenicus*)的缺席可能正是源于这种环境的不同(见后文分析)。其他大多数物种的缺席则或多或少与堆积的时代、过程有关:裴文中曾将柳城巨猿洞的食肉类划分为2个性质不同的类群:1) *Cuon dubius*, *Ursus thibetanus primitivus*

(= *Ursus aff. thibetanus*), *Ailuropoda microta*, *Pachycrocuta licenti* (= *Hyaena licenti*), *Acinonyx pleistocaenicus* 和 *Arctonyx mionr* 仅出现在早更新世; 2) *Panthera pardus*, *Felis sp.*, *Felis teilhardi*, *Felis spp.*, *Arctonyx collaris*, *Paguma larvata* 和 *Viverra sp.*¹⁾ 出现于更新世早、中、晚不同时期^[7]。第二类群面貌较新,中、晚更新世尤为常见,完全以现生种或相近的物种为主。对照比较一下,不难发现扒耳岩动物群缺少的恰恰是第二类群的物种(只有 *Panthera sp.* 可以勉强归入其中)。这种组合特征恐怕不能简单地归因于发掘工作的疏漏和偏差,它的出现并非巧合。一个合理的猜测是:扒耳岩堆积的形成时间与巨猿洞和么会洞大致相当,不过由于某种原因它不久又停止了,柳城巨猿洞和田东么会洞却仍在继续堆积,随之诸如 *Arctonyx collaris* 和 *Paguma larvata* 等现生种或相似种不断被追加进来。由此可见造成扒耳岩动物群面貌古老而单调(尤其现生种或相近物种偏少)的一个可能主因,就是其相对短暂的堆积时间。如果是这样的话,扒耳岩动物群极可能与柳城巨猿洞和田东么会洞动物群的早期部分相当。然而目前所掌握的资料尚不能予以正面的支持和证明,倘若今后的研究能就此展开多学科的数据采集、测试、分析验证,这对于深入研究和阐述我国南方早更新世巨猿动物群的演化问题将会大有裨益。

综合上文多方面数据的分析与比较,不论上述猜测是否成立,至少可以确认一点:即扒耳岩动物群应与柳城巨猿洞和田东么会洞相当,至少不会晚于后者。扒耳岩的偶蹄类组合面貌与柳城巨猿洞和建始龙骨洞都十分接近,彼此难分伯仲,因此董为等^[3]分析认为扒耳岩动物群可能介于它们两者之间。如果将其他种类考虑在內的话,董为等也同时指出它可能更接近于柳城巨猿洞,本文实际支持和证实了这一推测和判断。总而言之,在我国南方早更新世巨猿动物群的演化序列中,扒耳岩动物群与柳城巨猿洞和田东么会洞相当,稍晚于巫山龙骨坡,但早于建始龙骨洞动物群。

以上分析表明扒耳岩动物群食肉类的组合具有明确的时代特征,此外,它的生态组合面貌也极具特色且鲜明。扒耳岩的食肉类物种中, *Ursus thibetanus primitivus*, *Panthera sp.* 和 *Ailuropoda microta* 是典型的林栖动物, *Cuon dubius* 和

1) 实际巨猿洞的大灵猫化石极可能属于 *Megaviverra*, 见表4注解,如果归入 *Megaviverra*, 那么灵猫化石则应该归入早更新世特有的类群中

Pachyrocutea licenti 则是广布型动物,既能生存于开阔的草原,如甘肃东乡龙担^[4],也能分布于我国南方森林性动物群中。扒耳岩集体性地缺失典型草原型或适应开阔旷野的动物,如 *Acinonyx* 和 *Homotherium*。从生态组合看,它呈现出单一的森林性面貌,与田东么会洞颇为接近(参阅表4),但与巫山龙骨坡、柳城巨猿洞以及建始龙骨洞有所不同。这些动物群虽然同样以森林型动物为主,体现了南方动物群应有的特征,但也出现了一定比例的旷野型动物,这反映了一种以大片森林为主又有一定范围灌丛草原或空旷地带镶嵌的复杂生态景观^[11,33]。扒耳岩呈现的则是单一的山地密林环境,不具备空旷的开阔地带。*Acinonyx* 和 *Homotherium* 等物种在扒耳岩缺席,可能就是为生态环境所限制。此外,其他典型草原型的物种如马(*Equus*)等在扒耳岩的缺席也自然不难理解了。

扒耳岩动物群的一个重大发现在于巨猿化石。作为一个已绝灭的最大灵长类动物,巨猿的栖息环境也一直是人们关注的热点问题。从巨猿伴生的动物群来看,柳城巨猿洞、巫山龙骨坡和建始龙骨洞等具有森林和草原型动物混合的面貌特征(如前文所述),让人陷入模棱两可、不置可否的尴尬境地,所以有学者认为巨猿生活于开阔的草原环境,但也有认为是森林环境^[1]。扒耳岩动物群的发现则首次为此提供了明确的动物群线索和证据,如前文所述,它的食肉类生态组合的确不同于以往的柳城巨猿洞、巫山龙骨坡和建始龙骨洞,是个典型的单一森林性组合。在扒耳岩,巨猿只与森林型动物伴生在一起,这表明巨猿与其他绝大多数灵长类一样,应是典型的森林栖息者,与人类的远古祖先并不相同。已有的化石记录也表明巨猿的分布非常有限,仅分布于我国广西、重庆、湖北和贵州一个十分狭小的空间,生态环境应是主要的制约性因子。稳定碳同位素的测试和分析表明巨猿完全以森林性的植物(C₃植物)为食^[1],这与本文的分析和推测完全吻合。

致谢 贵州毕节地区文物局郑远文局长对扒耳岩的野外工作给予大力支持,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所许春华老师修理标本,在此一并致以诚挚的谢意。

参考文献 (References)

1 赵凌霞,同号文,许春华等. 贵州毕节发现的巨猿牙齿化石及其

意义. 第四纪研究,2006,26(4):548~554

Zhao Lingxia, Tong Haowen, Xu Chunhua *et al.* New discovery of *Gigantopithecus blacki* tooth fossil from Bijie, Guizhou and its significance. *Quaternary Sciences*, 2006, 26(4): 548~554

2 许春华,蔡回阳. 贵州毕节发现更更新世的哺乳动物化石. 人类学学报,1984,3(4):413

Xu Chunhua, Cai Huiyang. Early Pleistocene mammal fossils from Bijie, Guizhou. *Acta Anthropologica Sinica*, 1984, 3(4): 413

3 董为,赵凌霞,王新金等. 贵州毕节扒耳岩巨猿地点的偶蹄类. 人类学学报,2010,29(2):214~226

Dong Wei, Zhao Lingxia, Wang Xinjin *et al.* Artiodactyla associated with *Gigantopithecus* from Baeryan, Bijie, Guizhou Province. *Acta Anthropologica Sinica*, 2010, 29(2): 214~226

4 邱占祥,邓涛,王伴月. 甘肃东乡龙担早更新世哺乳动物群. 中国古生物志,新丙种,2004,27:1~198

Qiu Zhanxiang, Deng Tao, Wang Banyue. Early Pleistocene mammalian fauna from Longdan, Dongxiang, Gansu, China. *Palaeontologia Sinica*, New Series C, 2004, 27: 1~198

5 Pei Wenchung. On the Carnivora from Locality 1 of Choukoutien. *Palaeontologia Sinica*, Series C, 1934, 8: 1~216

6 刘金毅. 第三章哺乳动物——第四节食肉目. 见: 吴汝康等主编. 南京直立人. 南京: 江苏科学技术出版社, 2002. 102~111

Liu Jinyi. Section 4: Carnivora of Chapter 3: Mammals. In: Wu Rukang, Li Xingxue, Wu Xinzhi *et al.* eds. *Homo erectus* from Nanjing. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Publishing House, 2002. 102~111

7 裴文中. 广西柳城巨猿洞及其他山洞之食肉目、长鼻目和啮齿目化石. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所集刊, 1987, 18: 5~134

Pei Wenzhong. Carnivora, Proboscidae and Rodentia from Liucheng *Gigantopithecus* Cave and other caves in Guangxi. *Memoirs of Institute of Vertebrate Palaeontology and Palaeoanthropology, Academia Sinica*, 1987, 18: 5~134

8 Teilhard de Chardin P. The fossils from Locality 18 near Peking. *Palaeontologia Sinica*, New Series C, 1940, 9: 1~94

9 王健. 甘肃庆阳巴家咀早更新世哺乳动物群及其环境. 西安: 西北大学硕士学位论文, 2006. 1~88

Wang Jian. Early Pleistocene mammalian fauna from Bajiazui, Qingyang, Gansu, China and their environment. Xi'an: A Theses Submitted to North West University for the Master Degree of Science, 2006. 1~88

10 许春华,张银运,陈才弟等. 安徽巢县发现的人类枕骨化石和哺乳动物化石. 人类学学报,1984,3(2):202~209

Xu Chunhua, Zhang Yinyun, Chen Caidi *et al.* Human occipital bone and mammalian fossils from Chaoxian, Anhui. *Acta Anthropologica Sinica*, 1984, 3(2): 202~209

11 黄万波,方其仁等著. 巫山猿人遗址. 北京: 海洋出版社, 1991. 1~230

Huang Wanpo, Fang Qiren *et al.* Wushan Hominid Site. Beijing: China Ocean Press, 1991. 1~230

12 张兆群,冯小波. 第五章哺乳动物——食肉目. 见: 郑绍华主编. 建始人遗址. 北京: 科学出版社, 2004. 185~220

- Zhang Zhaoqun, Feng Xiaobo. Carnivora of Chapter 5: Mammals. In: Zheng Shaohua ed. Jianshi Hominid Site. Beijing: Science Press, 2004. 185 ~ 220
- 13 韩德芬, 许春华. 第 13 章: 中国南方第四纪哺乳动物群兼论原始人类的生活环境. 见: 吴汝康, 吴新智, 张森水主编. 中国远古人类. 北京: 科学出版社, 1989. 338 ~ 391
- Han Defen, Xu Chunhua. Chapter 13: Quaternary mammalian faunas and environment of fossil humans in South China. In: Wu Rukang, Wu Xinzh, Zhang Senshui eds. Early Humankind in China. Beijing: Science Press, 1989. 338 ~ 391
- 14 刘金毅, 邱占祥. 第四章哺乳动物化石——第六节食肉目. 见: 金昌柱, 刘金毅主编. 安徽繁昌人字洞——早期人类活动遗址. 北京: 科学出版社, 2009. 220 ~ 282
- Liu Jinyi, Qiu Zhanxiang. Section 6: Carnivora of Chapter 4: Fossil mammals. In: Jin Changzhu, Liu Jinyi eds. Paleolithic Site——The Renzidong Cave, Fanchang, Anhui Province. Beijing: Science Press, 2009. 220 ~ 282
- 15 Colbert E H, Hooijer D A. Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechwan, China. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 1953, **102**(1): 1 ~ 134
- 16 Erdbrink D P. A Review of Fossil and Recent Bears of the Old World. Utrecht: Mineralogisch-Geologisch Instituut, Rijks-Universiteit, 1953. 1 ~ 591
- 17 Viret J. Le Loess a bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères Villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, **4**: 1 ~ 200
- 18 王令红, 林玉芬, 长绍武等. 湖南省西北新发现的哺乳动物化石及其意义. 古脊椎动物与古人类, 1982, **20**(4): 350 ~ 358
- Wang Linghong, Lin Yufen, Chang Shaowu et al. Mammalian fossils found in northwest part of Hunan Province and their significance. *Vertebrata Palasiatica*, 1982, **20**(4): 350 ~ 358
- 19 韩德芬, 许春华, 易光远. 广西柳州笔架山第四纪哺乳动物化石. 古脊椎动物与古人类, 1975, **13**(4): 250 ~ 256
- Han Defen, Xu Chunhua, Yi Guangyuan. Quaternary mammalian fossils from Bijiashan, Liuzhou, Guangxi. *Vertebrata Palasiatica*, 1975, **13**(4): 250 ~ 256
- 20 武仙竹. 郧县人遗址大熊猫的重要发现与研究认识. 见: 董 为主编. 第十二届中国古脊椎动物学学术年会论文集. 北京: 海洋出版社, 2010. 69 ~ 76
- Wu Xianzhu. The giant panda from the Yunxian Man Site. In: Dong Wei ed. Proceedings of the Twelfth Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology. Beijing: China Ocean Press, 2010. 69 ~ 76
- 21 Mastmuto Hikoschichiro. On some fossil mammals from Szechuan, Chian. The Science Reports of the Tohoku Imperial University, Series 2. *Geology*, 1915, **3**(1): 1 ~ 28
- 22 Zdansky Otto. Quartare Carnivoren aus Nord-China. *Palaeontologia Sinica*, Series C, 1925, **2**: 1 ~ 38
- 23 Zdansky Otto. Weitere Bemerkungen uber fossilie Carnivoren aus China. *Palaeontologia Sinica*, Series C, 1927, **4**(4): 1 ~ 28
- 24 刘金毅. 中国鬣狗 *Pachycrocuta sinensis* 的研究综述——与现生两属 *Hyaena* 和 *Crocota* 的系统发育关系浅析. 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. 149 ~ 157
- Liu Jinyi. A review of *Pachycrocuta sinensis* and analysis of its relationship with the two extant genera *Hyaena* and *Crocota*. In: Deng Tao, Wang Yuan eds. Proceedings of the Eighth Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology. Beijing: China Ocean Press, 2001. 149 ~ 157
- 25 Pei Wenchung. The Upper Cave fauna of Choukoutien. *Palaeontologia Sinica*, New Series C, 1940, **10**: 1 ~ 84
- 26 刘金毅, 房迎三, 张镇洪. 第二章动物群分类记述——第二节食肉目. 见: 南京博物院, 江苏省考古研究所编著. 南京早更新世哺乳动物群. 北京: 科学出版社, 2007. 25 ~ 68
- Liu Jinyi, Fang Yingsan, Zhang Zhenhong. Section 2: Carnivores of Chapter 2: Taxonomy and descriptions of fauna's members. In: Nanjing Museum, Institute of Archaeology, Jiansu Province eds. The Early Pleistocene Mammalian Fauna at Tuozhi Cave, Nanjing, China. Beijing: Science Press, 2007. 25 ~ 68
- 27 Kurten B. The status and affinities of *Hyaena sinensis* Owen and *Hyaena ultima* Mastumoto. *American Museum Novitates*, 1956, **1764**: 1 ~ 48
- 28 王 颀. 广西田东么会洞早更新世人类缘超科化石及其在早期人类演化研究上的意义. 武汉: 中国地质大学博士学位论文, 2005. 1 ~ 150
- Wang Wei. Early Pleistocene hominoid fossil assemblage from Mohui Cave, Tiandong County, Guangxi, South China and its significance of early human evolution. Wuhan: A Dissertation Submitted to China University of Geoscience for the Degree of Doctor of Philosophy, 2005. 1 ~ 150
- 29 计宏祥. 中国第四纪哺乳动物群的地理分布与划分. 地层学杂志, **11**(2): 91 ~ 102
- Ji Hongxiang. Geographical distribution and classification of the Quaternary mammalian faunas of China. *Journal of Stratigraphy*, 1987, **11**(2): 91 ~ 102
- 30 Teihard de Chardin Pierre, Piveteau Jean. Les mammifère fossils de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie*, 1930, **29**: 1 ~ 134
- 31 李天元, 冯小波. 郧县人. 武汉: 湖北科学技术出版社, 2001. 1 ~ 218
- Li Tianyuan, Feng Xiaobo. Yunxian *Homo erectus*. Wuhan: Hubei Science and Technology Publishing House, 2001. 1 ~ 218
- 32 胡长康, 齐 陶. 陕西蓝田王公岭更新世哺乳动物群. 中国古生物志, 1978, 新丙种, **21**: 1 ~ 64
- Hu Changkang, Qi Tao. Gongwangling Pleistocene mammalian fauna of Lantian, Shaanxi. *Palaeontologia Sinica*, New Series C, 1978, **21**: 1 ~ 64
- 33 郑绍华, 张兆群. 第六章年代学研究——第一节哺乳动物群的时代. 见: 郑绍华主编. 建始人遗址. 北京: 科学出版社, 2004. 309 ~ 317
- Zheng Shaohua, Zhang Zhaoqun. Section 1: Biochronology of Chapter 6: Chronology. In: Zheng Shaohua ed. Jianshi Hominid Site. Beijing: Science Press, 2004. 309 ~ 317

THE AGE AND ENVIRONMENT STUDY OF *Gigantopithecus* FAUNA OF PA'ERYAN, BIJIE, GUIZHOU, BASED ON THE CARNIVORE FOSSILS

Liu Jinyi^① Zhao Lingxia^① Chen Jin^① Wang Xinjin^② Cai Huiyang^③ Zhang Zhongwen^④

(^①Key Laboratory of Evolutionary Systematics of Vertebrates, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044; ^②Guizhou Institute of Archaeology, Guiyang 550004; ^③Museum of Guizhou Province, Guiyang 550004; ^④Bijie Cultural Relics Administration office, Bijie 551700)

Abstract

Pa'eryan, a cave or fissure deposit at Bijie, Guizhou Province (27°22'12"N, 105°15'16"E, Fig. 1), was identified as a *Gigantopithecus* site with of fossil mammals accumulation. Most carnivores, although small in number with only 19 pieces unearthed, are in good conditions; some of them can even be classified to species level. The carnivores unearthed from Pa'eryan include: hyaena (*Pachycrocuta licenti*), black bear (*Ursus thibetanus primitinus*), giant panda (*Ailuropoda microta*), jackal (*Cuon dubius*) and leopard (*Panthera* sp.), namely 4 families, 5 genera and 5 species.

The present fossil record indicates that *Pachycrocuta licenti*, *Ailuropoda microta*, *Cuon dubius* and *Ursus thibetanus primitinus* were endemic elements of the Early Pleistocene fauna in South China. The time period of these animals was short and only in the Early Pleistocene. Those of *Ailuropoda microta* and *Cuon dubius* were even shorter and possibly limited to the early Early Pleistocene. It can definitely be confirmed that Pa'eryan fauna is in Early Pleistocene according to its carnivore guild.

All species mentioned above, except *Panthera* sp., are extinct species or subspecies, which is a typical feature of mammalian assemblage of Early Pleistocene. The indexes for the extinct species and genera of Pa'eryan's carnivore guild are 80% and 20% respectively, which are similar to those of Juyuangong (Liucheng) and Mehuidong (Tiandong), but somewhat lower than those from Longgupo (Wushan) and higher than those from Longgudong (Jianshi) (Table 4). Moreover, the carnivore guild of Pa'eryan has 5 common or similar members with Juyuangong and Mehuidong, 4 with Longgupo (Wushan), and only 3 with Longgudong (Jianshi). The carnivore guild of Pa'eryan differs from that of Longgupo in hyaena fossils. The hyaenas from Longgupo are more primitive in morphology than those from Pa'eryan, and even identified as a different species, namely *Pachycrocuta perrieri*. The major differences between Pa'eryan and Longgudong are from giant pandas and jackals. *Ailuropoda microta* and *Cuon dubius* disappeared completely from Longgudong fauna, which was instead characterized by the emergence of more derived ones, *i. e.* *Ailuropoda melanoleuca wulingshanensis* and *Cuon javanicus antiquus*. Thus an easy conclusion can be drawn that the Pa'eryan fauna is somewhat later than that of Longgupo but earlier than that of Longgudong, and closest to those of Juyuangong and Mehuidong, and in the early Early Pleistocene accordingly.

Moreover, the fact that the Pa'eryan Fauna is dominated by the forest dwellers such as the black bears, giant pandas and leopards, with absence of the grassland ones, indicates a kind of closed forest environment. Accordingly, it is speculated that *Gigantopithecus* was a typical forest dweller and not one of the open land.

Key words Bijie, Guizhou, Pa'eryan fauna, Early Pleistocene, Carnivora