

# 云南元谋晚中新世真角鹿化石一新种 及其古环境探讨

董为<sup>①</sup> 刘建辉<sup>②</sup> 潘悦容<sup>①</sup>

(<sup>①</sup>中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044; <sup>②</sup>云南省文物考古研究所, 昆明 650118. E-mail: wdong@mx.cei.gov.cn)

**摘要** 系统记述了在近几年对元谋古猿地点哺乳动物化石的整理研究过程中发现的粗壮真角鹿新种 (*Euprox robustus* sp. nov.). 真角鹿是一类最早的具有进步角的鹿, 新种是在我国发现的第 3 种真角鹿. 从新种的形态特征推测, 新种的食物主要为浆液较多的双子叶植物的嫩叶, 因此在它所生存的时代元谋盆地的植被为南亚热带常绿阔叶林, 气候环境温暖湿润并有较强的季节性. 这种季节性气候形成的主要原因是季风的影响, 其次才是纬度的作用.

**关键词** 偶蹄目 鹿科 真角鹿 元谋古猿地点 晚中新世

1965 年发现的元谋人, 长期认为是在中国及欧亚大陆发现最早的人科化石, 其绝对年龄在 170 Ma 左右<sup>[1]</sup>. 寻找比元谋人更早的祖先一直是古人类学家和古生物学家的努力方向. 1987~1990 年间, 由云南省博物馆、楚雄州文物管理所以和元谋人陈列馆组成的联合发掘队在元谋盆地的竹棚——小河地区进行了系统发掘, 发现了大量的元谋古猿化石及与之伴生的哺乳动物群<sup>[2]</sup>. 为了在中国境内寻找更早的人科及人超科化石, 由中国科学院古脊椎动物与古人类研究所和云南省文物考古研究所联合组队, 于 1998~2001 年间在云南省元谋盆地展开了新的发掘工作, 采集到大量的古猿化石和哺乳动物化石. 这些化石为研究我国早期人类起源、动物地理区系演化和古气候环境变迁等课题提供了非常重要的信息. 由于哺乳动物偶蹄类中食草类对环境的变化比较敏感, 因而是研究古环境的非常重要的内容. 在上述初步研究的基础上, 作者在最近几年对产于元谋古猿地点的偶蹄类化石进行了详细研究, 发现了 1 个真角鹿属化石新种. 在以往的记录中, 这个属在中国境内的成员只有似分叉真角鹿 (*Euprox* cf. *furcatus*)<sup>[3]</sup> 和真角鹿未定种 (*Euprox* sp.)<sup>[4,5]</sup>, 所收集的标本和有关的记述也较少. 因此, 这个新种的发现为人们增加对这个属的认识、对鹿科动物的系统演化及元谋古猿动物群的性质及时代的研究都有很大的意义. 现在此对这一新种的材料作一系统记述, 并对新种的生存环境进行探讨. 文中所使用的化石解剖术语名称见文献<sup>[6~8]</sup>.

## 1 系统记述

哺乳动物纲 Mammalia Linnaeus, 1758

偶蹄目 Artiodactyla Owen, 1848

鹿超科 Cervoidea Simpson, 1930

鹿科 Cervidae Gray, 1821

麂亚科 Muntiacinae Pocock, 1923

真角鹿属 *Euprox* Stehlin, 1928

粗壮真角鹿 *Euprox robustus* sp. nov.

1997: *Dicrocerus* sp. 潘悦容<sup>[9]</sup>

**正型标本** 1 件基本完整的右角, 带有完整的角柄和小部分额骨 (PDYV0875), 产于元谋雷老古猿地点 9905T<sub>1</sub>.

**归入材料** 1 件右角, 保存有完整的主枝, 但眉枝与角柄断失 (PDYV0876); 1 件残存的角基 (PDYV0381); 1 件带有 PD<sup>2</sup>~M<sup>2</sup> 的右上颌骨碎块 (PDYV1481); 1 枚右 M<sup>1</sup> (PDYV1398); 1 枚左 M<sup>1</sup> (PDYV1721); 1 枚右 M<sup>2</sup> (PDYV1191); 1 件带有 P<sub>3</sub>~M<sub>3</sub> 的左下颌骨段 (PDYV1583); 1 件带有 P<sub>4</sub>~M<sub>3</sub> 的右下颌骨碎块 (PDYV1129). 这些标本分别产自元谋竹棚豹子洞管 8603 地点、小河村蝴蝶梁子 8801 地点和雷老古猿地点.

**模式产地** 元谋雷老古猿地点 9905T<sub>1</sub>.

**模式层位** 小河组下部.

**词源说明** 本新种的鹿角与其他真鹿属种类的鹿角相比非常粗壮, 故名之粗壮真角鹿.

**特征** 一种较大的真角鹿. 其角冠和角柄粗壮.

角柄粗而长, 向后倾斜. 角冠的主、眉枝直接从角环上并列长出, 在距角环不远处便相互分离. 主、眉枝有些弯曲, 但幅度较小. 角环和沟棱形角饰很发育, 颊齿低冠型. 上颊齿的前、内、后齿带存在并相连. 上臼齿新棱和马刺发育, 下臼齿无古鹿褶.

**描述** 正型标本 PDYV0875(图 1(a))为 1 件基本完整并带有角柄的右角(测量数据见表 1). 角柄保存完整, 在近端连接着保存下来的小部分右额骨. 从角柄、角环及角冠的相互比例判断, 本标本为较年轻的成年个体. 角柄从额骨上向头骨上方后侧方向萌生, 沿直线生长. 角柄粗长, 表面基本平整, 其外侧近端与额骨连接处呈嵴状. 角柄横切面近额骨端为明显的椭圆形, 其远端或近角环端横切面为近于圆形的椭圆. 角环的前、后及内侧保存完整, 外侧缺失. 角环由发育的骨质瘤状小突组成, 整体形态为椭圆形的环珠串. 角冠基部(角环上方)的最大径在其内至外侧方向; 其最小径在前至后侧方向. 主、眉枝同时从角环上萌生, 在距角环上 23.4 mm 处互相分离. 主枝较长, 圆锥形, 从角环上萌生出后先向外侧生长, 然后逐渐弯向后侧生长. 眉枝圆锥形, 有一定程度的弯曲, 但幅度小于主枝. 角饰为沿主、眉枝生长方向排列的沟和棱, 很发育.

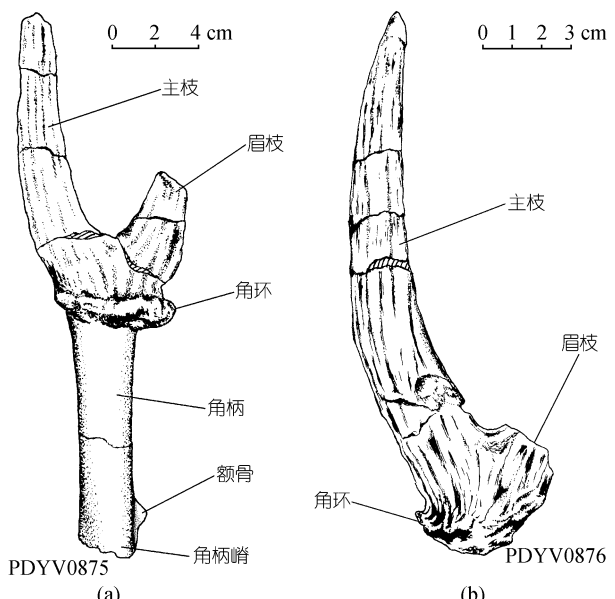


图 1 粗壮真角鹿(*Euprox robustus* sp. nov.)的正型标本(a)与归入标本(b)

归入标本 PDYV0876 为 1 件右角(图 1(b)), 保存有完整的主枝, 但眉枝与角柄断失(测量数据见表 1).

表 1 粗壮真角鹿 *Euprox robustus* sp. nov. 鹿角标本的测量数据(单位: mm)

测量项目	PDYV0875	PDYV0876	PDYV0381
角柄内侧长	64.2		
角柄外侧长	104.7		
角柄近端最大径	31.1		
角柄近端最小径	24.2		
角柄远端最大径	32.5	30.4	33.2
角柄远端最小径	29.7	28.8	26.3
角环厚度	10.7	12.6	
角环最大径	69.3		
角环最小径	54.2		
角基干长	23.4	29.6	21.1
角基近端最大径	56.8	45.2	44.7
角基近端最小径	31.1	31.8	31.9
主枝长	128.9	173.2	
主枝近端最大径	31.6	34.2	
主枝近端最小径	27.4	30.6	
眉枝长	88.5		
眉枝近端最大径	28.1		
眉枝近端最小径	19.9		

角柄保存很少, 保存部分仅到距角环 7.3 mm 处, 其余绝大部分断失. 角柄近角环端横切面呈近于圆形的椭圆形. 角环的外侧保存完整, 而前、后及内侧缺失. 完整状态下的角环发育, 由环珠串状的骨质瘤状小突组成, 整体形态呈椭圆形. 角环的最大、最小径因保存不全而无法实测. 角冠由简单的主枝和眉枝组成. 角冠基部(角环上方)的最大径在其内至外侧方向, 其最小径在前至后侧方向. 主、眉枝同时从角环上萌生, 在距角环上方 30 mm 处互相分离. 主枝保存基本完整, 圆锥形, 从角环上萌生出后先向外侧生长, 在距角环 64 mm 处开始弯向后侧生长, 同时逐渐偏向上方. 眉枝缺失. 角饰为沿角冠生长方向排列的沟和棱, 很发育.

另 1 件归入标本 PDYV0381 为 1 件脱落角冠破碎后残存下的角基, 因此没有角柄(测量数据见表 1). 标本在保存过程中经历过较大的搬运磨损, 标本棱角突出之处均被磨圆. 角环的前内侧保存有小部分, 而后、外侧基本缺失. 主、眉枝在分叉处稍远一些便断失. 从保存部分看, 这件标本与上述两件角标本的形态基本相同. 其完整状态下的角环发育, 由环珠串状的骨质瘤状小突组成, 整体形态呈椭圆形. 角环的最大、最小径及厚度因保存不全而无法实测, 但其与角柄脱落处可测定角柄脱落面的最大径和最小径. 角冠由简单的主枝和眉枝组成. 主、眉枝同时从角环上萌生出, 在距角环上方 21 mm 处互相分离.

上颌骨化石材料只有 1 件破碎的右上颌骨

PDYV1481, 保存有 DP<sup>2-4</sup> 及 M<sup>1-2</sup> 共 5 枚颊齿. 其牙齿形态描述如下(测量数据见表 2):

表 2 粗壮真角鹿(*Euprox robustus* sp. nov.)的颊齿标本测量数据(单位: mm)与齿高系数

标本	齿序	长度	宽度	高度	齿高系数
PDYV1481	DP <sup>2</sup>	14.5	9.4	6.3	43.23
	DP <sup>3</sup>	15.0	12.1	4.4	29.28
	DP <sup>4</sup>	14.5	14.6	5.2	35.59
	DP <sup>2-4</sup>	43.2			
	M <sup>1</sup>	17.6	17.0	11.9	67.65
	M <sup>2</sup>	19.1	20.1	13.6	70.95
PDYV1398	M <sup>2</sup>	18.8	22.5	9.8	51.97
PDYV1721	M <sup>1</sup>	18.6	23.7	9.0	48.22
PDYV1191	M <sup>2</sup>	20.1	25.0	10.3	51.49
PDYV8603	M <sup>3</sup>	19.8	24.0	14.0	70.58
PDYV1583	P <sub>3</sub>	16.0	7.9	13.5	84.36
	P <sub>4</sub>	16.4	8.3	12.6	77.26
	M <sub>1</sub>	17.8	11.2	10.4	58.14
	M <sub>2</sub>	20.0	13.8	12.6	62.84
	M <sub>3</sub>	27.0	13.7	14.4	53.33
	M <sub>1-3</sub>	67.6			
PDYV1129	P <sub>4</sub>	17.2	10.4	10.4	60.44
	M <sub>1</sub>	18.9	12.8	8.7	46.09
	M <sub>2</sub>	19.5	15.3	11.1	56.86
	M <sub>3</sub>		14.9	11.7	

DP<sup>2</sup> 牙齿低冠, 由前、后两个叶组成. 牙齿前叶由舌侧的原尖和颊侧的前尖组成; 后叶由舌侧的后小尖和颊侧的后尖组成. 前、后尖间由棱相连成光滑的嵴. 内中凹很发育并将原尖和后小尖隔开.

DP<sup>3</sup> 牙齿由前窄长、后宽短的两个叶或 4 个新月型主尖组成. 前叶由舌侧的原尖和颊侧的前尖组成; 后叶由舌侧的后小尖和颊侧的后尖组成. 内中凹发育, 牙齿的白齿化程度较高.

DP<sup>4</sup> 由 4 个主尖分前、后两个叶组成. 舌侧的主尖比颊侧的主尖宽. 牙齿的白齿化程度很高, 但在白齿中常见的一些附属成分如新棱、后小尖褶、马刺、内附尖、前、后齿带等不存在.

M<sup>1</sup> 牙齿由 4 个新月型的主尖组成, 舌侧的主尖比颊侧的高度小一些, 但宽度和弧度大一些. 新棱和内附尖存在但较弱. 后小尖褶不存在. 马刺存在并很发育. 中附尖中等发育, 向颊侧突起. 前齿带很弱. 内齿带存在, 但不发育, 在内附尖基部. 后齿带较弱, 在后小尖后棱的后、舌侧基部呈痕迹状. 牙齿的跟凹比三角凹略宽.

M<sup>2</sup> 牙齿主要形态同 M<sup>1</sup>. 新棱、内附尖及马刺

都发育. 后小尖褶不存在. 中附尖发育, 向颊侧突起. 前齿带弱, 分布在原尖前棱的前、舌侧基部. 内齿带存在, 分布在内附尖的前、后侧. 后齿带较弱, 在后小尖后棱的后、舌侧基部呈痕迹状. 牙齿的跟凹与三角凹大小相近.

另有若干枚单独的 M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup> 和 M<sup>3</sup>, 其形态与上述右上颌骨 PDYV1481 上的同序列牙齿基本相同, M<sup>3</sup> 的形态与 M<sup>2</sup> 大同小异. 这些牙齿齿冠上的齿带普遍存在, 在有些标本上较发育(图 2(a)).

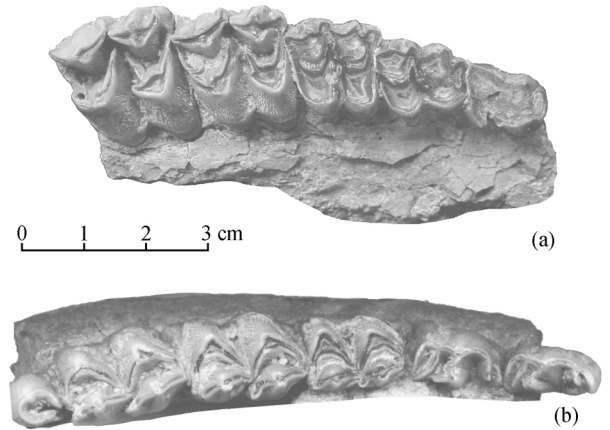


图 2 粗壮真角鹿(*Euprox robustus* sp. nov.)的颊齿标本 (a) 右 DP<sup>2</sup>-M<sup>2</sup>(PDYV1481), 嚼面视; (b) 左 P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub>(PDYV1583), 嚼面视

下齿列在 1 件左下颌骨段(PDYV1583)上保存得较全, 带有 P<sub>3</sub>~M<sub>3</sub>(图 2(b)), 但 P<sub>2</sub> 未能保存. 牙齿形态描述如下:

P<sub>3</sub> 下围尖与下前尖已完全分离. 下前凹、下三角凹、下内中凹与下跟凹存在并向舌侧开敞, 其中下三角凹最发育. 下后尖不强大, 未向前方延伸, 因而下三角凹很大, 开口也很宽; 但下后尖向后方延伸, 并有关闭下内中凹的趋势. 下次中凹存在, 但不发育. “古鹿褶”存在但不强大.

P<sub>4</sub> 下围尖与下前尖互相分离. 下前凹、下三角凹、下内中凹与下跟凹存在并向舌侧开敞, 其中下三角凹非常发育. 下次中凹存在但不发育. 下后尖很发育并向后延伸, 但尚未封闭下内中凹. 下内尖发育, 其后棱向后方延伸, 有封闭下跟凹的趋势. “古鹿褶”存在.

M<sub>1</sub> 牙齿由 4 个新月型的主尖组成, 颊侧的主尖比舌侧的主尖粗壮, 而后的长度大于前者. 前齿带存在, 但较弱. 外齿带和后齿带不存在. 外附尖较发育. 古鹿褶不存在.

M<sub>2</sub> 牙齿形态构造与 M<sub>1</sub> 相近, 但度量明显大于后者.

M<sub>3</sub> 牙齿由前、中、后 3 个叶组成. 前、中叶较大, 其形态似 M<sub>2</sub>; 而后叶, 或第 3 叶则很小, 由颊侧的下次小尖和舌侧的下内小尖组成, 下内小尖较小, 下次小尖则较大. 古鹿褶、前后齿带、外附尖等均不存在.

另有 1 件带有 P<sub>4</sub>~M<sub>3</sub> 的右下颌骨碎块(PDYV1129), 其牙齿形态与上述牙齿基本相同(测量数据见表 2).

## 2 比较与讨论

上述角标本具有一些双叉角鹿的特征, 如主、眉枝直接从角环上并列长出, 在距角环不远处便相互分离, 呈双叉形, 类似于发现在内蒙古通古尔中新世地层的谷氏叉角鹿(*Dicrocerus grangeri*)<sup>[10]</sup>、发现于中国江苏南京中新世地层的似华丽叉角鹿(*Dicrocerus cf. elegans*)<sup>[11]</sup>及发现于欧洲的华丽叉角鹿(*Dicrocerus elegans*)<sup>[12,13]</sup>. 但其角柄较长, 明显地而后倾, 尤其是有发育的角环——一个新的衍生特征<sup>[14,15]</sup>, 这些特征明显为真角鹿(*Euprox*)所有而可以将上述标本与叉角鹿的角相区分, 故将之归入真角鹿属. 与发现于山西晚中新世的似分叉真角鹿(*Euprox cf. furcatus*)<sup>[3]</sup>相比, 这两处的标本在度量上很接近(表 3), 都有发育的角环和沟棱形角饰, 但是元谋标本的角柄则较长, 而主、眉枝较粗壮, 它们之间的夹角也大一些. 与发现于青海柴达木盆地的真角鹿未定种(*Euprox sp.*)<sup>[5,16]</sup>相比较, 柴达木标本的角柄更长(表 3), 而元谋标本的主、眉枝更粗壮. 与发现于内蒙古通古尔中

中新世地层的真角鹿未定种(*Euprox sp.*)<sup>[4,10]</sup>相比, 元谋标本明显比通古尔标本要粗壮. 和发现于欧洲的分叉真角鹿(*Euprox furcatus*)<sup>[17,18]</sup>相比, 两者都有较发育的角环, 主、眉枝的分叉位置也相同, 角饰为较发育的沟棱等, 但元谋标本明显要比欧洲标本粗壮得多.

根据度量大小, 可以明确地将元谋古猿化石地点所发现的反刍类所特有的新月型颊齿化石分为 4 类. 其中 3 类较小的颊齿根据其形态特征可以归入麋鹿科, 而余下的最大的 1 类明显属鹿科. 由于化石保存状况的限制, 在元谋古猿地点发现的所有鹿角化石都没有与上、下颌骨相连, 所以这些鹿牙齿化石与哪一类鹿角化石有相同的系统关系尚无直接的证据. 幸运的是在元谋古猿化石地点发现的鹿角化石中上述鹿角标本为最大的一类, 属中型偏小的一类鹿, 其余的鹿角标本都较小, 属小型鹿. 从度量大小的间接比较上看, 这些鹿牙齿化石可以和上述鹿角化石匹配. 因此这些鹿牙齿标本和鹿角标本有可能同属一个种, 也有可能分属两个不同的种. 由于它们都产于相同的地点和层位, 在间接的度量比较上又非常接近, 根据简约法则, 把它们视为同一种的两种不同的器官比把它们归入两个不同的种更合适.

在牙齿的形态特征方面, 元谋标本的上臼齿齿冠基部有较长的齿带(图 3). 除此之外, 元谋标本中的牙齿在形态特征上尚无其他明显的独特特征, 在鹿亚科中与其他种类相比差别不大. 在南亚西瓦立克地区目前尚无可比较的大型鹿类. 鉴于元谋标本与真角鹿属其他种类相比所显示出的独特性, 特将之归为一个独立的新种.

表 3 粗壮真角鹿与其他真角鹿测量数据平均值的比较 (单位: mm)

	<i>E. robustus</i>	<i>Euprox sp.</i>	<i>E. cf. furcatus</i>
角柄内侧长	64.2	102.5	43.6
角柄远端最大径	32.0	25.0	24.3
角柄远端最小径	28.3	22.2	22.3
角环厚度	11.7	10.1	8.3
角环最大径	69.3	53.0	47.2
角环最小径	54.2	39.6	42.0
角基干长	24.7	26.7	31.0
角基近端最大径	48.9	36.3	44.4
角基近端最小径	31.6	23.1	34.0
主枝长	151.1	141.0	136.2
主枝近端最大径	32.9	25.6	27.5
主枝近端最小径	29.0	19.6	19.0
眉枝长	88.5	67.5	84.7
眉枝近端最大径	28.1	21.8	20.2
眉枝近端最小径	19.9	17.7	16.5

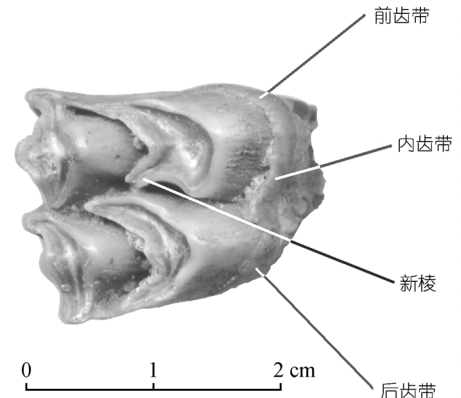


图 3 元谋古猿地点粗壮真角鹿(*Euprox robustus sp. nov.*)的右 M<sup>1</sup>(PDYV1398, 嚼面视)

产于元谋盆地豹子洞管 8603 地点、小河村蝴蝶梁子 8704 地点和房背梁子 8801 地点的 *Dicrocerus* sp.<sup>[9]</sup> 有 1 件较完整的右角, 两件破碎的角, 及若干上、下颊齿 (YV2537.1~45)<sup>[9]</sup>. 这些标本与上述新发现的标本在形态特征上基本相同, 因而可以归入同一种内.

真角鹿 (*Euprox*) 最初由 Stehlin<sup>[14]</sup> 根据发现于德国 Steinheim 地点的鹿化石所命名, 他将较原始的双叉型角的鹿中角环发育的一类归入真角鹿, 角环不发育的一类归为双叉角鹿 (*Dicrocerus*). 因为在鹿角的演化中, 角是从非脱落型演化成脱落型的, 而角环的出现是由于鹿角的季节性脱换所形成的产物, 所以是鹿科动物系统演化过程中的一个衍生的并非重要的特征, 是具较原始角的鹿和较进步角的鹿之间的区别标志<sup>[19,20]</sup>. 从鹿角的形态分析, 双叉角鹿和真角鹿的系统关系很近, 前者很可能是后者的直接祖先, 而真角鹿很可能演化为稍晚一些出现的后鹿 (*Metacervulus*).

因为本文是首篇关于这一属的汉语文献, 而在此之前尚未有过这个属的汉语译名, 所以有必要提一下 *Euprox* 属名的汉语译名. 从词源分析, “Eu-” 为“真、佳、美”, 而 “prox” 为“鹿”, 所以 *Euprox* 直译似应为“真鹿”. 但在习惯上把所有鹿科成员都称为“真鹿”而将之区别于更原始的“鹿”——麋鹿类. 为了避免含义上的混淆, 作者建议使用意译的“真角鹿”作为 *Euprox* 的汉语译名.

### 3 真角鹿的古环境探讨

真角鹿属在中国的存在, 最早由 Colbert<sup>[4]</sup> 在研究收集于内蒙古通古尔的化石时所发现, 后来 Vislobokova<sup>[5]</sup> 指出在青海省的柴达木盆地也有这个属的化石. 另外, Zdansky<sup>[3]</sup> 报道的山西晚中新世的“似分叉双叉角鹿 (*Dicrocerus* cf. *furcatus*)” 有发育的角环, 事实上应为似分叉真角鹿 (*Euprox* cf. *furcatus*). 根据作者的观察, 通古尔和柴达木的真角鹿似为同一个种. 这个种以其独特的硕长的角柄而区别于山西的似分叉真角鹿和元谋的新种. 所以在元谋发现的真角鹿是这个属在我国晚新生代地层中产出的第 3 个种, 在地理分布上从华北和西北扩大到西南. 值得一提的是元谋标本上前臼齿和白齿的前、内、后齿带在齿冠的前、舌、后侧分布连续, 在某些标本上尤为明显 (图 3). 元谋标本所具有的这一原始特征指示它所生存的时代较早, 可能在晚中新世. 这一推论与

对雷老地点小哺乳动物的研究结果相符<sup>[21]</sup>, 也与真角鹿属的地史分布相近. 这个属在欧洲分布于 MN6~MN10 之间, 在华北和西北主要分布在中中新世通古尔期和晚中新世保德期.

新发现于元谋雷老古猿地点的粗壮真角鹿有发育的角冠, 说明新种生存的环境有足够的食物及相关的矿物质来维持角冠的发育. 新种的牙齿属低冠型, 并有较长的齿带, 说明新种的食物相对柔软, 似为浆液较多的双子叶植物的嫩叶. 这类植物显然只能在温暖湿润的气候环境中才能繁盛, 因此可以推测元谋盆地在新的种生存的时代处于温暖湿润的气候环境中, 植被属于南亚热带常绿阔叶林类型. 新种的角具有发育的角环 (图 1), 说明它所处的环境气候有明显的季节变化, 角冠的季节性替换使得角环发育增大. 根据对现生鹿类的研究, 鹿角脱换主要受日光照射季节性变化的影响<sup>[19,20]</sup>. 元谋盆地位于北纬 25°~26° 之间, 非常靠近北回归线, 年日照差比纬度较高的华北和西北地区小得多, 当时太阳对元谋盆地照射量的年差异并不大, 所以新种所处时代的季节变化应该还有别的原因. 由于天空中云彩对阳光的遮盖会减少地面的光照量, 而云彩在空中分布的季节性变化显然受季风的影响. 因此, 可以推断元谋盆地在晚中新世时, 气候环境有较强季节性变化的主要原因是受途经西南地区的季风的影响, 其次才是由纬度产生的年日照差.

由于粗壮真角鹿是一类较大的真角鹿, 而只有较大的食肉类才能较为成功地对其捕食. 与粗壮真角鹿在相同层位中共生的食肉类至少有 21 种<sup>[22]</sup>. 其中的半犬 (*Amphicyon*)、中国印度熊 (*Indarctos sinensis*)、似师氏貂 (*Martes* cf. *zdanskyi*)、原臭貂 (*Proputorius* sp.)、似维曼始密獾 (*Eomellivora* cf. *wimani*)、元谋弗兰氏獾 (*Trochotherium yuanmouensis*)、毗氏灵猫 (*Vishnuictis* sp.)、元谋毗氏灵猫 (*Vishnuictis yuanmouensis*)、三趾马鼬鬣狗 (*Ictitherium hipparionum*)、缟鬣狗 (*Hyaena* sp.) 和似马氏剑齿虎 (*Machairodus* cf. *maximiliani*) 等 11 种食肉动物具备捕食粗壮真角鹿的能力. 其中似马氏剑齿虎在当时是元谋盆地的兽中王, 是粗壮真角鹿的主要天敌. 在这种生存环境下, 只有善于躲避敌害, 又能成功摄食的种类才能繁衍下去. 粗壮真角鹿主要以浆液较多、质地较软的双子叶植物的嫩叶为食, 与其他素食类 (广义食草类) 分享元谋盆地晚中新世时的南亚热带常绿阔叶林. 由于食嫩叶者在灌木

和低矮乔木林中摄食嫩叶时,其视野受到不少限制,不易发现以丛林作掩护的食肉动物,因而容易受到袭击.反刍类是在迅速摄食后离开摄食场地到安全地带反刍咀嚼进行二次口腔消化,在这一历时较长的咀嚼中其视野不受限制,可以在咀嚼的同时察看是否有前来捕食的食肉类,从而提高防范效率.真角鹿是一种高级反刍类,因而它比非反刍的食嫩叶者(如与其共生的三趾马)的生存能力更强.森林型三趾马在上新世绝灭,而森林型反刍类一直生存到现在,反刍消化功能的出现是反刍类得以繁衍下来的一个重要的因素.

综上所述,元谋盆地在晚中新世的生态环境为具有南亚热带常绿阔叶林植被,动物群丰富,气候温暖湿润并受季风的影响而有很明显的季节性,与东非晚第三纪的生态环境比较接近. Liu 等人<sup>[23]</sup>认为元谋盆地这类受季风影响的地区同样具备成为早期人类起源和演化摇篮的环境条件,因而是寻找早期人类踪迹的理想地区.目前已经在元谋盆地找到很多人超科化石<sup>[24]</sup>,为人们研究人类起源与演化提供了更多的线索.随着化石材料收集和研究工作的深入,将会对各种人类起源的理论作出新的检验.

**致谢** “九五”攀登项目云南队的全体同行在元谋盆地一同进行野外标本的采集工作.原云南省博物馆张兴永小组和元谋人陈列馆姜础先生为实施攀登项目打下了良好的基础.在本文撰写过程中,得到了攀登项目首席科学家邱占祥教授的鼓励和陈冠芳研究员的帮助,刘丽萍小姐拍摄数码照片.笔者在此表示衷心感谢.本工作受国家“九五”攀登专项基金(PD980002)资助.

## 参 考 文 献

- 1 钱方.关于元谋人的地质时代问题——与刘东生等同志商榷.人类学学报,1985,4(4):324~332
- 2 蒋志文,张兴永.古猿动物群的发现和发掘.见:和志强主编.元谋古猿.昆明:云南省科学技术出版社,1997.9~12
- 3 Zdansky O. Fossile Hirsche Chinas. Palaeontologica Sinica, Ser C, 1925, C, 2(3): 1~94
- 4 Colbert E H. Some cervid teeth from the Tung Gur Formation of Mongolia, and additional notes on the genera *Stephanocemas* and *Lagomeryx*. American Museum Novitates, 1940, 1062: 1~6
- 5 Vislobokova I A. The Fossil Deer of Eurasia. Moscow: Sciences Press, 1990. 1~208
- 6 Heintz E. Les Cervides villafranchiens de France et d'Espagne. Mémoire du Muséum National d'Histoire Naturelle, 1970, 22(2): 1~206
- 7 Janis C M, Scott K M. The interrelationships of higher ruminant families, with special emphasis on the members of the Cervoidea. American Museum Novitates, 1987, 2893: 1~85
- 8 Dong W. A morphological analysis of cheek teeth of Eurasian Pliocene cervids. In: Ohtaishi N, Sheng H L, eds. Deer of China. Amsterdam: Elsevier Science Publishers B V, 1993. 65~72
- 9 潘悦容. 偶蹄目. 见: 和志强主编. 元谋古猿. 昆明: 云南省科学技术出版社, 1997. 118~119
- 10 Colbert E H. Tertiary deer discovered by the American Museum Asiatic Expeditions. American Museum Novitates, 1936, 854: 1~21
- 11 周明镇, 王伴月. 江苏南京浦镇及泗洪下草湾中新世脊椎动物化石. 古脊椎动物与古人类, 1964, 8(4): 341~354
- 12 Viret J. Artiodactyla. In: Piveteau J, ed. Traité de Paléontologie. Paris: Masson et Cie Edit, VI, Vol 1, 1961. 1038~1084
- 13 Ginsburg L, Azanza B. Présence de bois chez les femelles du cervidé miocène *Dicrocerus elegans* et remarques sur le problème de l'origine du dimorphisme sexuel sur les appendices frontaux des Cervidés. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sér II, 1991, 313: 121~126
- 14 Stehlin H G. Bemerkungen über die Hirsche von Steinheim am Aalbuch. Eclogae Geologicae Helvetiae, 1928, 21: 245~256
- 15 Thenius E. Zur Kenntnis der fossilen Hirsche des Wiener Beckens, unter besonderer Berücksichtigung ihrer stratigraphischen Bedeutung. Der Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, 1948, 56: 262~307
- 16 Bohlin B. Eine tertiäre Säugetier-Fauna aus Tsaidam. Palaeontologica Sinica, Ser C, 1937, 14(1): 1~71
- 17 Azanza B. Sur la nature des appendices frontaux des cervidés (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur et moyen. Remarques sur leur systématique et leur phylogénie. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sér II, 1993, 316: 1163~1169
- 18 Gentry A W, Rössner G E, Heizmann E P J. Suborder Ruminantia. In: Rössner G E, Heissig K, eds. The Miocene Land Mammals of Europe. Munich: Verlag Dr Friedrich Pfeil, 1999. 225~258
- 19 Bubenik A. Epigenetical, morphological, physiological, and behavioral aspects of evolution of horns, prohorns and antlers. In: Bubenik G A, Bubenik A B, eds. Horns, Prohorns and Antlers. New York: Springer-Verlag, 1990. 1~113
- 20 Bubenik A. Evolution of cranial protuberances of Cervoids from velericorn stage into annually deciduous antlers. In: Ohtaishi N, Sheng H L, eds. Deer of China. Amsterdam: Elsevier Science Publishers B V, 1993. 44~55
- 21 Ni X, Qiu Z D. The micromammalian fauna from the Leilao, Yuanmou hominoid locality: Implications for biochronology and paleoecology. Journal of Human Evolution, 2002, 42: 535~546
- 22 宗冠福. 食肉目. 见: 和志强主编. 元谋古猿. 昆明: 云南省科学技术出版社, 1997. 69~89
- 23 Liu T S, Wang Q. Story of monsoon——a new environmental hypothesis of origination of hominid: A preliminary account. Acta Anthropologica Sinica, 2000, 19(Supp): 1~7
- 24 郑良, 张兴永. 古猿化石. 见: 和志强主编. 元谋古猿. 昆明: 云南省科学技术出版社, 1997. 21~60

(2002-09-04 收稿, 2002-11-03 收修改稿)