

# 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的响应\*

邓 涛

(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)

**摘要** 甘肃临夏盆地的晚新生代沉积物厚度巨大,其中富含从晚渐新世到早更新世各个时代的哺乳动物化石,目前已知包括10目42科131属172种,在种级水平上全部是绝灭类型,仅少数属有现生代表。这些化石是研究哺乳动物群演化及其与气候环境背景关系的重要材料。哺乳动物的多样性和形态特征与气候环境因素密切相关,对温度、湿度和海拔高度的变化尤其敏感。依据中国陆生哺乳动物分期对临夏盆地沉积序列中的物种分异度、新纪录和消失种进行统计。临夏盆地哺乳动物的多样性变化在整个晚新生代时期相当显著,可以明显地分为不同阶段:中中新世、晚中新世和早更新世是多样性水平最高的时期,晚渐新世至早中新世多样性最低,上新世处于中等水平。从哺乳动物多样性分析得到的临夏盆地各时期气候环境变化过程与根据其他独立证据,如群落线分析得到的结果高度吻合,也与青藏高原的隆升密切相关。

**关键词** 哺乳动物 多样性 晚新生代 气候环境 临夏盆地

**中图分类号** P534.62, P941.74, Q915.87

**文献标识码** A

甘肃省的临夏盆地富含晚新生代的哺乳动物化石,在整个欧亚大陆上都是相当独特的。从20世纪80年代中期开始,临夏盆地的哺乳动物化石陆续被系统报道,如和政无鼻角犀(*Acerorhinus hezhengensis*)<sup>[1]</sup>、巨鬣狗(*Dinocrocuta gigantea*)<sup>[2]</sup>、巨颌副豨(*Paraentelodon macrognathus*)<sup>[3]</sup>、意外郊熊(*Agriotherium inexpectans*)<sup>[4]</sup>和东乡三趾马(*Hipparion dongxiangense*)<sup>[5]</sup>等。这些发现证明临夏盆地不仅有丰富的晚中新世三趾马动物群化石,还有晚渐新世的巨犀动物群化石。随后又在临夏盆地的广河县发现了中中新世的大量哺乳动物材料,以铲齿象(*Platybelodon*)、安琪马(*Anchitherium*)和库班猪(*Kubanochoerus*)等典型的通古尔期类型为代表,还有小哺乳动物化石伴生<sup>[6,7]</sup>。尤其是自2000年以来,大量保存精美的哺乳动物化石在临夏盆地出土,包括头骨、下颌骨、牙齿、肢骨,甚至完整的骨架,这些化石常常呈密集堆积产出。不少新属种和新纪录在临夏盆地的各个动物群中发现,包括食虫目、啮齿目、兔形目、灵长目、肉齿目、食肉目、长鼻目、蹄兔目、奇蹄目和偶蹄目的成员,临夏盆地已成为晚新生

代哺乳动物化石最为丰富的地区,显示了自渐新世以来的哺乳动物多样性特征<sup>[8,9]</sup>。

临夏盆地位于青藏高原西北缘,其北、西、南三面具有清晰的构造边界,东面的界线逐渐过渡。盆地内充填了厚度巨大的晚新生代沉积物,可达700~2000m,主要是红色的湖泊相粉砂岩和泥岩,夹有河流相的砾岩和砂岩,顶部有30~200m的第四纪黄土覆盖,黄河及其支流大夏河和洮河从盆地内穿过,切割出一系列良好的研究剖面<sup>[10]</sup>。临夏盆地的新生代沉积从始新世开始,在盆地北面覆盖于白垩系之上,中央部分的基底为古生代花岗岩,南面的高山由古生代和中生代岩系构成<sup>[11]</sup>。

哺乳动物对气候环境的变化非常敏感,因此哺乳动物的演化历史能够反证新生代晚期气候环境的重大变化<sup>[12-15]</sup>。生物多样性与海拔、地形、气候和群落结构等环境背景相关<sup>[16]</sup>。例如,在山地的中海拔地段有最多样化的生物,而在纬度相同的各山系,哺乳动物的物种多样性与降雨量有密切关系,越湿润的地区多样性越高<sup>[17]</sup>。物种多样性主要受能量控制,能量越高物种越丰富<sup>[18,19]</sup>。能量对生物多样

作者简介:邓涛男 48岁 研究员 新生代哺乳动物学及地层学专业 E-mail:dengtao@ivpp.ac.cn

\* 中国科学院知识创新工程重要方向项目(批准号:KZCX2-YW-Q09和KZCX2-YW-120)、国家自然科学基金重点项目(批准号:40730210)和全国地层委员会共同资助

2011-03-10 收稿,2011-04-25 收修改稿

性的影响是通过温度对物种体温调节、生长繁衍及分化的控制实现的。温度越高,物种维持体温所消耗的能量越少,并将更多的能量用于生长和繁殖,从而促进物种分化并提高物种多样性<sup>[20,21]</sup>。动物的物种多样性也受食物资源控制,更丰富的植物群落能够容纳更多的食草类个体,进而支持更多的食肉动物,由此达到较高的多样性水平<sup>[18,19,22]</sup>。显然,临夏盆地晚新生代丰富的哺乳动物化石能够指示该地区各个时期的生物多样性水平,将为恢复气候环境的演变过程提供独立的证据。

## 1 材料和方法

本项研究的材料包括临夏盆地已知的晚新生代全部哺乳动物化石记录,共 10 目 42 科 131 属 172 种(含未定种),时代分布从晚渐新世至早更新世。临夏盆地的小哺乳动物化石尚未进行系统筛洗采集,尤其是晚中新世以来的土状堆积,因此发现的材料较少。这种情况将很快得到改善,但目前的结果仍然能够反映不同时期哺乳动物多样性的相对变化。中国陆生哺乳动物分期<sup>[23,24]</sup>在本项研究中被采用作为临夏盆地晚新生代的时段划分依据。种级以上的分类系统主要依据文献<sup>[25]</sup>。

本文的目的是进行哺乳动物的物种多样性分析,因此在统计时不考虑个体数量,但在生态意义上个体数量是要涉及的一个重要指标。以晚中新世的犀牛为例,维氏大唇犀(*Chilotherium wimani*)的个体数量在动物群中占有绝对优势,已发现上千个个体,包含大量头骨、下颌骨和头后骨骼<sup>[26-28]</sup>,而原始大唇犀(*Ch. primegenius*)到目前为止仅发现一个头骨带下颌骨<sup>[29]</sup>。然而,在多样性的分析中,它们的数据意义是相同的,都为 1 个种。

在分类系统上,不同的属之间可能存在一些标准上的差异,如跳兔属(*Alloptox*)在同一个时期(通古尔期)至少包含了 4 个种(*A. gobiensis*, *A. chinghaiensis*, *A. guangheensis* 和 *A. minor*)<sup>[7]</sup>,而羚羊属(*Gazella*)中除上新世和早更新世的 *G. blacki* 外<sup>[30,31]</sup>,大量晚中新世的材料由于未鉴定到种,只以 *Gazella* sp. 作为一个种统计。实际上,这些晚中新世的材料之间存在明显差别,在中国的其他地区,如保德和蓝田等地,至少包括有 *G. dorcadoides*, *G. paotehensis* 和 *G. gaudryi* 等多种<sup>[32]</sup>。

在临夏盆地已发现 10 种三趾马。关于三趾马是一个属还是多个属长期存在争议,在临夏盆地的 10 个三趾马种可以归入不同亚属,如两种长鼻三趾马分

别是 *Hipparion* (*Proboscidihipparion*) *pater* 和 *H. (P.) sinense*<sup>[33]</sup>,但有不少人仍将 *Proboscidihipparion* 作为单独的一个属<sup>[34,35]</sup>。不过,在本文中,所有的三趾马都被作为一个属对待。

图 1 显示了临夏盆地晚新生代各个哺乳动物分期中总的哺乳动物多样性变化和以目为单位的化石分布情况。图 2 显示了临夏盆地各个时期哺乳动物的分异度、新纪录和消失种。分异度以各个时期种的总数来表示,新纪录代表某个种在临夏盆地的首次记录,消失种是指某个种在临夏盆地的最后记录,即在其后的时期不再出现。它们并不等同于这些分类单元在中国的首现或未现,只是代表其迁入或迁出临夏盆地的时间。在这些新纪录和消失种内,其中也有不少确实是某个属种的首现或未现,如郭泥沟动物群的 *Hipparion dongxiangense* 代表了三趾马属的首现,寺沟动物群的 *Amphechinus* sp. 代表了双猬属的未现。首、未现通常在属级水平上才有较大的意义,而不少种由于地方性分布的原因,其真实的分布时限还需要在更大范围内的深入认识。

## 2 分类群的多样性特点

### 2.1 食虫目 (Insectivora)

临夏盆地的食虫目化石目前已知有 2 科 3 种,即猬科的双猬 (*Amphechinus* sp.) 和中新猬 (*Mioechinus* sp.) 以及鼯鼠科的未定属种,仅发现于山旺期的寺沟地点和通古尔期的王石阶地点,化石分异度和数量都相当小。寺沟位于广河县阿力麻土乡,化石产自上庄组紫红色泥岩内;王石阶位于广河县石那奴乡,化石产自东乡组底部的砂岩内<sup>[8]</sup>。食虫类是小型的陆生哺乳动物,它们的食物一般都是动物性的,主要取食昆虫和蠕虫,也部分食用果实。

### 2.2 灵长目 (Primates)

已在临夏盆地发现 2 科 3 种灵长类化石,即通古尔期上猿科的上猿 (*Pliopithecus* sp.)<sup>[36]</sup> 以及泥河湾期赤猴科的安氏猴 (*Macca* cf. *anderssoni*) 和甘肃副长吻猴 (*Paradolichopithecus gansuensis*)<sup>[30]</sup>。现生的灵长类主要生活于热带森林中,是小到中型的攀缘性植食性或杂食性动物。森林环境使灵长类的遗体不容易保存为化石,找到的材料总是比其他多数哺乳动物稀少。上猿在欧洲的很多国家都有发现<sup>[37]</sup>,其多样性在中、晚中新世降低,这是对气候变

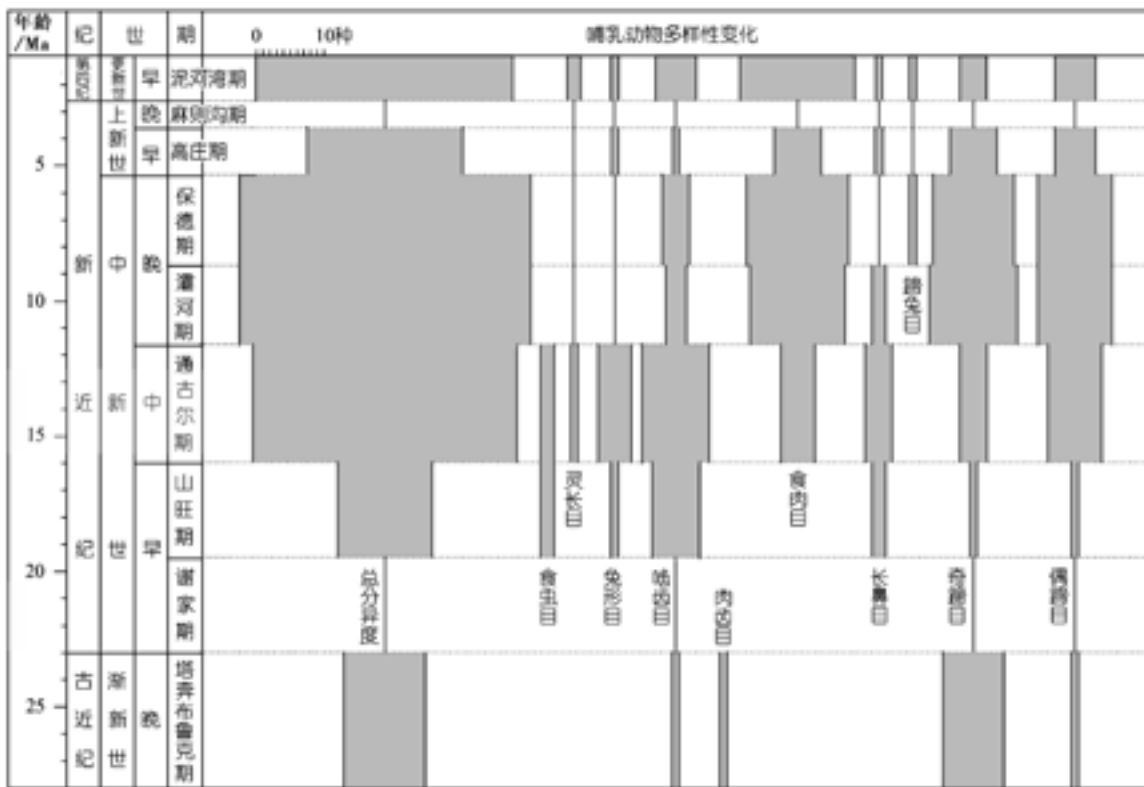


图 1 临夏盆地晚新生代哺乳动物的多样性变化

Fig. 1 Diversity variations of the Late Cenozoic mammals in the Linxia Basin

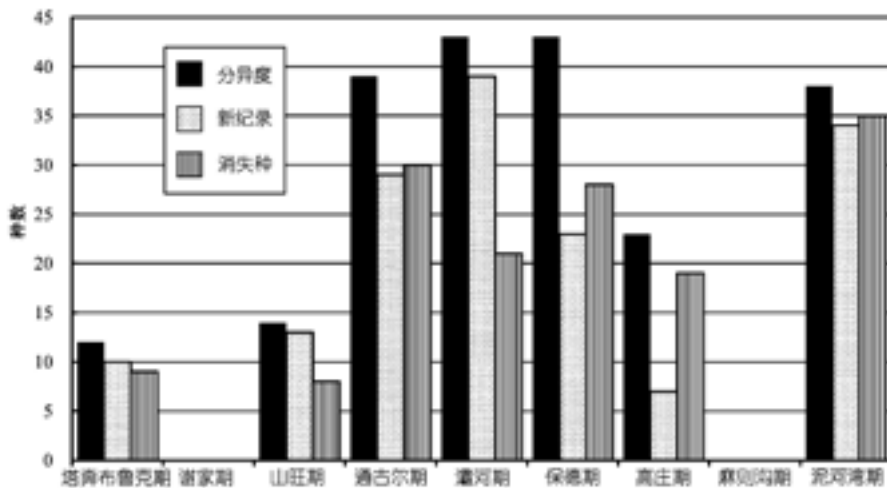


图 2 临夏盆地晚新生代各分期的哺乳动物分异度、新纪录和消失种

Fig. 2 Diversities, new records and vanished species of the Late Cenozoic mammals in the Linxia Basin in different ages

化的响应,即中中新世暖期 (*mid-Miocene climate optimum*) 之后的变冷和气候分带加强<sup>[38]</sup>,到约 10Ma 的 *Vallesian* 中期只有部分残存<sup>[39]</sup>。猕猴的化石在中国南方常见,在北方地区的分布也很广泛。

### 2.3 兔形目 (Lagomorpha)

兔形目化石在临夏盆地最早出现于山旺期的寺

沟地点,为鼠兔科的乌伦古中华鼠兔 (*Sinolagomys ulunguensis*)。在通古尔期出现了 4 种跳兔<sup>[7]</sup>,但在随后的晚中新世尚未有兔形类发现。高庄期兔科出现,以翼兔 (*Alilepus sp.*) 为代表,在泥河湾期有矮脚丝绸兔 (*Sericolagus brachypus*)<sup>[30]</sup>。与啮齿类相比,从古近纪晚期直到现代,兔形类一直都是多样性和个体数量较少的一个门类。兔形类是中到小型的

啃咬型植食性哺乳动物,分布广泛,在平原地带的草丛以及岩石苔原和荒漠地带的灌丛中都有分布。兔形类在早期就分为两个独立的科,即以鼠兔为代表的短耳兔科和以野兔为代表的兔科。前者小型短腿,后者后肢很长,善于快跑和跳跃。

## 2.4 啮齿目 (Rodentia)

临夏盆地的啮齿类化石包括 13 科 27 种,科的分异度相当高,但每个科内的多样性相对较小。不少科内仅有单属单种,如查干鼠科的高冠查干鼠 (*Tsaganomys altaicus*)<sup>[40]</sup>、河狸科的安氏河狸 (*Castor anderssoni*)<sup>[41]</sup>、林跳鼠科的东方异蹶鼠 (*Heterosminthus orientalis*) 和豪猪科的甘肃豪猪 (*Hystrix gansunicus*)<sup>[42]</sup> 等。分异度最高的松鼠科和仓鼠科各有 4 个种,前者包括阿特拉早松鼠 (*Atlantoxerus sp.*)、花鼠 (*Eutamias sp.*)、东方高冠松鼠 (*Aepyosciurus orientalis*)<sup>[43]</sup> 和小旱獭 (*Marmota parva*)<sup>[30]</sup>,后者包括副仓鼠 (*Paracricetulus? sp.*)、戈壁古仓鼠 (*Gobicricetodon sp.*)、中华巨尖古仓鼠 (*Megacricetodon sinensis*) 和灞河鼠 (*Bahomys sp.*)<sup>[30]</sup>。各个时期都有啮齿动物存在,以通古尔期的多样性水平最高,有 10 个种,而塔奔布鲁克期和高庄期目前都仅发现 1 个种。在现生哺乳动物中,啮齿类的种占到 40%。啮齿类也占据了各种生态环境,从寒冷的苔原到热带的森林,从高山到荒漠。它们大多数是小型的陆生跑跳型动物,少数如河狸可以半水生,还有不少种类如树松鼠可以生活于树上。

## 2.5 肉齿目 (Creodonta)

肉齿类是原始的食肉动物,其裂齿或与其他颊齿的分化不十分显著,或由 M1/m2 或 M2/m3 组成,区别于食肉目的 P4/m1 组合。肉齿类的腿短,它们在追击和捕杀的形态适应上还相当原始,而其时的食草动物也相当笨拙和迟钝,因而肉齿类仍然是占优势的食肉者。临夏盆地的食肉动物在塔奔布鲁克期仅有肉齿目鬣齿兽科的 1 属 1 种,即巨翼齿兽 (*Megaloferodon sp.*)<sup>[40]</sup>。肉齿类在中国最晚还分布于山东的山旺动物群,但在临夏盆地塔奔布鲁克期以后就绝灭了。随着更进步的食草类出现,肉齿类被更高度特化、更精于捕猎、更聪明的食肉目动物取代。这个过程通常发生在渐新世,不过在临夏盆地的渐新世动物群中尚未发现食肉目成员,但仅有一种巨翼齿兽表明肉齿类显然是衰退了。

## 2.6 食肉目 (Carnivora)

进步的食肉类在临夏盆地的通古尔期才开始出现,多样性已达到较高水平,随后迅速发展,成为各个时期动物群中的主要成员。临夏盆地的食肉目包括 7 科 44 种,除少数科的多样性比较单调,如浣熊科仅有 1 属 1 种,原始扁鼻犬 (*Simocyon primigenius*) 和半犬科仅有 2 属 2 种,即推绕木半犬 (*Amphicyon tairumensis*) 和戈壁犬 (*Gobicyon sp.*) 外,其余各科的分异度都较高。猫科的种最丰富,达到 11 种,其次是鬣狗科,有 10 种,鼬科有 9 种,熊科有 6 种,犬科有 5 种<sup>[44]</sup>。

半犬类在肉齿类衰退后迅速崛起,其体型似熊,腿短,面部和牙齿与狼相似。真正的熊牙齿与半犬完全不同,它们在半犬衰退后,从灞河期开始成为临夏动物群中的大型食肉类之一<sup>[4,45]</sup>。熊类完全失去了功能性的裂齿,而后部牙齿的咀嚼性增强,因此也能处理植物性食物。鼬科动物是体型细长矮小的食肉类,种类相当丰富,这一特点在临夏盆地的晚新生代动物群中也表现明显,至今已发现 8 个种<sup>[30,46]</sup>。鼬类通常是动作敏捷的小型食肉动物,如临夏盆地相当常见的原臭鼬 (*Promephitis*)<sup>[46]</sup>,也有一些体型略大的杂食性成员,如临夏盆地的近狼獾 (*Plesiogulo*)。鼬类的多样性在中新世开始极大发展,在临夏盆地从晚中新世的灞河期开始大量出现,一直持续到现代,临夏盆地所在的甘肃省目前还有 9 种鼬科动物分布<sup>[47]</sup>。犬科的早期进化主要发生在北美,上新世以后才逐步扩散到旧大陆<sup>[13]</sup>,它们是非常成功的食肉动物,适应于各种的生境和食物,其四肢和趾骨细长,具有良好的奔跑能力。

鬣狗科和猫科在临夏盆地的食肉动物中拥有最大的多样性,它们具有较近的亲缘关系,都是猫形类的成员。鬣狗中新世时期从灵猫进化的主干上分化出来,其特点是体型增大、头骨沉重和牙齿粗壮。临夏盆地最早的鬣狗是通古尔期的中鬣狗 (*Percrocuta tungurensis*),随后从灞河期开始爆发式发展,同时具有 4 个种,这样的繁盛状态在临夏盆地一直持续到早更新世的泥河湾期才结束<sup>[2,30,48]</sup>。猫类一直保持着高度的特化性,在陆生动物中具有最完善的捕杀和食肉能力,其身体强壮而灵敏。较小的猫类善于爬树,而较大的猫类更喜欢生活在地面上。临夏盆地的猫科动物从通古尔期开始出现,其多样性稳步增长,在泥河湾期达到极高的水平,有 6 个种共生,其中不乏大型种类,如剑齿虎 (*Homotherium crenatidens* 和

*Megantereon nihowanensis*)、虎 (*Panthera palaeosinensis*) 和猎豹 (*Sivapanthera linxiaensis*) 等<sup>[30]</sup>。

## 2.7 长鼻目 (Proboscidea)

临夏盆地的长鼻类从早中新世的山旺期开始出现, 具有 2 种 (*Choerolophodon* sp. 和 *Archaeobelodon* cf. *tobieni*)。随后在通古尔期达到多样性的最大值并在个体数量上占有绝对优势, 具有 4 种 (*Gomphotherium* sp., *Serbelodon zhongningensis*, *Platybelodon grangeri* 和 *Zygodolophodon* sp.)<sup>[9]</sup>。在晚中新世以后多样性水平降低, 除灞河期具有 2 种 (*Tetralophodon exoletus* 和 *Prodeinotherium sinense*)<sup>[49]</sup> 以外, 均保持在 1 种水平, 多样性相当低。保德期尚未在临夏盆地发现长鼻类化石。在分类水平上, 临夏盆地的嵌齿象科具有高度的多样性, 至少包括 6 个种, 分布于中、上新世。轭齿象 (*Zygodolophodon* sp.) 属于乳齿象科, 中华原恐象 (*P. sinense*) 属于恐象科。这些长鼻类以具有低冠齿而区别于进步的真象类。

## 2.8 蹄兔目 (Hyracoidea)

在临夏盆地蹄兔的分异度不高, 仅发现两种, 即保德期的上新蹄兔 (*Pliohyrax* sp.) 和泥河湾期的副裂爪兽 (*Postschizotherium* sp.)<sup>[44]</sup>, 具有高冠的特点, 都属于短吻的蹄兔科。实际上, 蹄兔的多样性在整个欧亚大陆一直都处于较低的水平。非洲是蹄兔的起源中心, 也是现代的分布地区, 蹄兔在中中新世晚期才扩散到欧亚大陆。

## 2.9 奇蹄目 (Perissodactyla)

临夏盆地奇蹄类整体的多样性水平相当高, 总共达到 42 种, 其中以犀类和马类最为丰富, 分别达到 22 种和 13 种。在灞河期达到最大的多样性 (13 个种) 后, 分异度逐渐降低, 到泥河湾期已降至很低的水平, 仅有 4 个种<sup>[30]</sup>。这与奇蹄目在整个地史时期的演化趋势是一致的, 与反刍习性的偶蹄类逐渐强大而导致奇蹄类的衰退相吻合。奇蹄类从较小的体型逐渐向大型化方向发展, 多数四肢有变得细长的趋势。不过, 在临夏盆地, 晚渐新世塔奔布鲁克期非常小型的 (体重 69kg) 奇蹄类阿丁犀 (*Ardynia* sp.) 和地质历史上最大的奇蹄类, 也是最大的陆生哺乳动物 (体重达 24t) 准噶尔巨犀 (*Dzungariotherium orgosense*) 共生在一起<sup>[40,44,50]</sup>。早期奇蹄类的颊齿呈低冠丘形, 晚期发展成为高冠脊形。奇蹄类中前

臼齿常常白齿化, 这是一个最突出的特征。在原始的奇蹄类中, 前臼齿的白齿化还不太强烈, 但到进步的奇蹄类中, 白齿化达到相当完善的程度, 其结果是大大增加了奇蹄类牙齿的研磨面积, 提高了处理植物性食物的能力。

在临夏盆地, 跑犀在塔奔布鲁克期的繁盛结束后就绝灭了<sup>[40]</sup>。中新世是犀科大发展的时期, 在临夏盆地的晚中新世表现最为明显, 在灞河期有 8 个种, 在保德期有 6 个种<sup>[44]</sup>。早期的犀类是食叶者, 但在中新世都变为高冠的食草者, 在灞河期的板齿犀中发展到极致<sup>[51,52]</sup>。亚高冠齿的无角犀类, 如大唇犀 (*Chilotherium*)、山西犀 (*Shansirhinus*) 和无鼻角犀 (*Acerorhinus*) 是树叶和草本的混合取食者。犀科动物适应于各种气候, 从灞河期炎热环境的黑犀<sup>[53]</sup> 到泥河湾期寒冷环境的披毛犀<sup>[54]</sup>。

爪兽从始新世首次出现后一直延续到更新世, 但这个类群的多样性一直处于很低的水平。这个特点在临夏盆地也表现明显, 同一个时期通常只有一种爪兽, 仅高庄期有 2 种爪兽 (*Ancylotherium* sp. 和 *Hesperotherium* sp.) 共生<sup>[55]</sup>。爪兽化石数量的稀少说明这种动物不会成群地聚集在平原或河流旁生活。爪兽相当低冠的牙齿适合于吃柔嫩的树木枝叶, 肢骨所反映出的特征也表明爪兽以适合于承重的后肢作支撑, 用灵活的前肢抓取树木的枝叶来食用。

马科在临夏盆地具有相当高的多样性, 主要的贡献来自繁盛的三趾马 (*Hipparion*), 至少 10 个种。其他的马科动物包括通古尔期的安琪马 (*Anchitherium gobiense*)、保德期的中华马 (*Sinohippus robustus*)<sup>[56]</sup> 和泥河湾期的真马 (*Equus eisenmannae*)<sup>[30]</sup>。马在进化过程中不断改变着身体的各个方面: 体型增大, 四肢变长, 侧趾萎缩而中趾加强, 前臼齿白齿化, 咀嚼面复杂化, 齿冠最后达到极大高度。

## 2.10 偶蹄目 (Artiodactyla)

对应于与奇蹄类多样性的消长关系, 偶蹄类在临夏盆地的塔奔布鲁克期 and 山旺期各仅有 1 种<sup>[40]</sup>。到通古尔期开始显著增长, 达到 8 种。灞河期和保德期各有 11 种偶蹄类, 是临夏盆地地质历史上已知多样性最高的时期<sup>[44]</sup>。临夏盆地所在的甘肃地区现代有 20 种偶蹄动物, 而奇蹄动物则降到 1 种水平<sup>[47]</sup>。原始偶蹄类的颊齿为低冠的丘形齿, 而很多进步偶蹄类的颊齿演变为高冠的新月形齿。偶蹄类



的反刍策略和适应性状在开阔草原不断扩大的新生代晚期具有明显的优势,因为草原上的偶蹄类和奇蹄类虽然都取得了快速的奔跑能力,但同样在草原上的凶猛食肉动物也可以快速地追捕,所以偶蹄类能在逃跑之前迅速地进食的能力为它们在与奇蹄类的生态竞争中取得绝对的胜利奠定了基础。

反刍类分为以麋鹿为代表的原始反刍类以及由鹿、长颈鹿、牛和羊等组成的进步反刍类。麋鹿是小而柔弱的似鹿的动物,其肢骨细长,临夏盆地通古尔期的羚麋鹿(*Dorcatherium* sp.)是其祖先类型之一。鹿类在进步的反刍类中又属于最原始的一类,颊齿低冠,由麋鹿祖先直接进化而来。鹿类在临夏盆地从通古尔期开始出现,多样性变化不大,一直处于1~3种的水平<sup>[44]</sup>。鹿类的进化趋势也包括在很多动物门类中存在的体型强烈增大的现象,很多鹿变得很大,如临夏盆地泥河湾期的龙担日本鹿(*Nipponicervus longdanensis*),体重可以达到120kg<sup>[30,44]</sup>。但也有一些进化支系仍然保持着比较小的体型,如灞河期和保德期的后麋(*Metacervulus* sp.),仅有40kg<sup>[44]</sup>。长颈鹿是在中新世时期与鹿类分离的,最后成为两个有显著区别的不同类群。临夏盆地从通古尔期的古麟(*Palaeotragus tungurensis*)开始出现长颈鹿,在晚中新世达到其多样性的最高水平,至少有3属3种共生(*Palaeotragus microdon*, *Samotherium* sp. 和 *Honanotherium schlosseri*)<sup>[44]</sup>,在高庄期出现后,泥河湾期未再在临夏盆地发现长颈鹿的踪影。牛科是最进步的反刍类,在临夏盆地的多样性也相当突出。在山旺期和通古尔期都仅有1种,即土耳其羚(*Turcocerus* sp.),但到灞河期突然增加到5种,特别是步氏和政羊(*Hezhengia bohlini*)个体数量巨大<sup>[57]</sup>,与维氏大唇犀(*Chilotherium wimani*)共同成为动物群中最大的种群。牛科动物从此以后在临夏盆地变得相当的繁荣,许多种类绝灭了,又有不少新的种类演化出来<sup>[30]</sup>。

临夏盆地的非反刍类偶蹄动物只有豨科和猪科,前者只有塔奔布鲁克期的巨颌副豨(*Paraentelodon macrognathus*)1种<sup>[3,40]</sup>。豨类表现出体型强烈变大的趋势,巨颌副豨的体重就超过4t<sup>[44]</sup>。豨类在两个方向上的进化特征相当明显,一个方向是发展出适合于奔跑的长腿长脚以及直而硬的背部,另一个方向是发展出相当大的头骨和相应的牙齿,其丘形齿指示它们是杂食性的动物。临夏盆地的猪类在通古尔期出现并极为繁盛,至少有3个种,此后多样性略有下降,保持在1~2种的水

平<sup>[58]</sup>。猪科动物是现生偶蹄类中食性最杂的一类,适应力强。豨科化石在北美和欧亚大陆都有发现,而猪科仅分布于旧大陆。

### 3 各时期多样性特点与气候环境变化

从图1可以看出,临夏盆地晚新生代的哺乳动物化石在种级组成和分异度上存在显著变化,可以明显地分为不同阶段:中中新世、晚中新世和早更新世是多样性水平最高的时期,晚渐新世至早中新世多样性最低,上新世处于中等水平。单从分异度的总趋势看,通古尔期、灞河-保德期和泥河湾期这3个时段似乎差别不大,但从组成上看,在目级分类上的多样性变化相当明显,各个时段都有其不同的生态特征,与当时的气候环境背景密切相关。

图2显示各个时期动物群中新纪录和消失种的水平大都与其分异度接近,这说明尽管各动物群在总分异度上比较接近,但属种相似度却相当小。各个时期动物群的转换非常明显,显然与环境的巨大变化有关,与临夏盆地哺乳动物群落线分析的结果完全一致<sup>[44]</sup>。在新纪录上例外的两个时期是保德期和高庄期,新出现的种远小于其分异度,而在消失种上例外的是灞河期和保德期,迁出或绝灭的种显著小于其分异度。灞河期、保德期和高庄期在时间上是连贯的,而它们的动物群具有很大的继承性,因此气候环境背景应该相似。分析其沉积介质,都是相当一致的红粘土,尤其是灞河期和保德期的沉积是岩性完全相同的一套组合,即柳树组。实际上,这3个连续的哺乳动物分期共同组成了中国新近纪晚期特征性的三趾马动物群,包括临夏盆地在内的中国西部地区气候环境特征相对持续稳定<sup>[59]</sup>。

#### 3.1 塔奔布鲁克期(28.4~23.0Ma)

晚渐新世塔奔布鲁克期临夏盆地哺乳动物的多样性与其后的其他时期相比处于较低的水平,但从单一分类群来看,奇蹄目却保持着相当高的多样性,特别是在犀超科内,犀类在种级水平上占了整个动物群的2/3<sup>[40]</sup>。在科级水平上,跑犀科的种类最丰富,包括5个种。巨犀是这一时期最具代表性的类型,包括两个种,即霍尔果斯准噶尔巨犀(*Dzungariotherium orgosense*)和牙沟副巨犀(*Paraceratherium yagousense*),它们都是体型巨大的种类<sup>[50]</sup>。不过,巨犀在临夏盆地没能越过渐新世/中新世界线。实际上,仅在兰州盆地发现巨犀残存到早中新世<sup>[60]</sup>。跑犀类虽然在塔奔布鲁克期非常

繁荣,但在临夏盆地渐新世结束后就消失了。跑犀类的齿冠较低,以树木嫩叶为食,而巨犀高大的体型是为了取食高树的树叶,与现代的长颈鹿类似。裂爪兽(*Schizotherium ordosium*)的四肢和颈部都很长,其直立的能力增加了抓取树叶能够达到的高度,允许前肢在可能的范围内尽可能获得更多可食用的枝叶。这些动物的特性指示塔奔布鲁克期有大量的树木分布。

另一方面,跑犀的最大特点是具有细长的肢骨和协调的体型,适应于快速奔跑,与马类相似。因此,这个时期的树木不会组成茂密的森林,而是有开阔地带利于跑犀自由活动,因此其生活环境为疏林地带。动物群中以巨翼齿兽为代表的鬣齿兽类是大型的陆生食肉动物,在当时占据着后来犬类和鬣狗的生境。鬣齿兽的腿部已经比原始的肉齿类变长,因而也变得比较灵活。临夏盆地这个时期的鬣齿兽多样性单调,数量也相当稀少,因此在当时的生态系统中尚不构成主要的捕猎者,而杂食性的巨颌副豨可能才是主要的掠食者。惟一已知的啮齿动物查干鼠适应于用其下颌来掘地的生活方式,可能取食昆虫和蠕虫<sup>[61]</sup>。

### 3.2 谢家期(23.0~20.4Ma)

在临夏盆地至今尚未发现早中新世谢家期的化石。从沉积序列上看,在晚渐新世塔奔布鲁克期的椒子沟动物群含化石层位和早中新世山旺期的寺沟动物群层位之间还有约100m厚的泥岩和砂岩<sup>[10]</sup>,因此应该有找到这个时期动物化石的可能。不过,从目前尚未发现化石的情况至少可以说明这个时期的生物数量不会太丰富。

### 3.3 山旺期(20.4~15.0Ma)

经历了谢家期的沉寂后,临夏盆地哺乳动物的分布在早中新世的山旺期得到复苏,多样性水平达到14个种。这一时期以小哺乳动物为主,包括食虫类、兔形类和啮齿类的代表。大哺乳动物中的长鼻类和偶蹄类的牛科首次在临夏盆地出现,其中也有个体非常庞大的类型,如豕脊齿象(*Choerolophodon*)和古铲齿象(*Archaeobelodon*)。渐新世的大量种类在山旺期都已灭绝,在大哺乳动物方面只有巨獠犀(*Aprotodon*)得以延续<sup>[62]</sup>。小哺乳动物中的末现属包括更新獾鼠(*Plesiosminthus*)和筒齿鼠(*Litodonomys*)。

塔奔布鲁克期和山旺期之间尽管有一个情况未

明的谢家期,但前、后这两个期在生态特征上相当接近,大哺乳动物以大型食草动物占主导,缺乏食肉动物的威胁。豕脊齿象被认为属于半水栖的类型<sup>[63]</sup>,因此可以推测,当时的生态环境应该是相当湿润,具有丰富的河流和湖泊。有一些食虫类、兔形类和啮齿类存在,说明当时的环境中比较丰富的昆虫和果实,有这些动物可以栖息的灌丛。不过,临夏盆地山旺期动物的个体数量较少,保存下来的化石不多。

### 3.4 通古尔期(15.0~11.6Ma)

在中中新世的通古尔期,临夏盆地的哺乳动物多样性达到一个高峰,有化石39种,以森林类型为主。除肉齿类已经绝灭、蹄兔尚未出现外,临夏盆地的其余各目都已有代表,最丰富的啮齿类为10种,最单调的灵长类为1种,兔形类、食肉类、长鼻类、奇蹄类和偶蹄类都保持着比较近似的多样性,这样的特征显示是一个森林型的环境,与云南的现代哺乳动物区系存在多样性比例上的相似性<sup>[47]</sup>。

长鼻类从山旺期出现2种以后,在通古尔期增加到4种,且全部是在临夏盆地的新纪录。嵌齿象类(*Gomphotherium* sp., *Serbelodon zhongningensis* 和 *Platybelodon grangeri*)和轭齿象(*Zygodon sp.*)的低冠齿说明它们是以嫩叶为食,其繁盛状况指示温暖湿润的森林环境。个体数量占优势的铲齿象,其铲板据推测是用来从浅水中挖掘植物,因此适应于水边的生活<sup>[64]</sup>。爪兽(*Chalicotherium*)前后肢之间在长度上的差别很大,后肢短,因此其奔跑能力弱,适合在茂密的树丛中用前肢抓取枝叶来食用。小型的安琪马牙齿低冠,主要取食柔软的植物,特别是叶子,是生活在森林中的动物。现生的麋鹿只在亚洲和非洲的森林中隐居,其身体特征与绝灭的祖先类型羚麋鹿(*Dorcatherium*)相比没有太大的变化,因此羚麋鹿也应该有相似的生活环境。鹿类也在通古尔期出现(*Moschus* sp. 和 *Stephanocemas thomsoni*),其特征性的新月形颊齿保持低冠的状态,说明鹿类一直都是以树木的嫩叶为食。这个时期的另一类代表性动物是体型巨大的库班猪(*Kubanochoerus*)和利齿猪(*Listriodon*)。猪类的习性相似,特别适应于森林里的生活,从地里挖掘各种食物。通古尔期正处于生物的全球气候适宜期<sup>[38]</sup>,灵长类也首次出现于临夏盆地,即上猿(*Pliopithecus*)。在临夏盆地出现了板齿犀,即西班牙犀(*Hispanotherium matritense*),这是一个欧亚大陆的广布种,从欧洲到东亚都有分布<sup>[36]</sup>,说明在中中新世

全球暖期的作用下,整个欧亚大陆的气候环境有很大的相似性。

### 3.5 灞河期(11.6~8.7Ma)

从晚中新世的灞河期开始,临夏盆地的哺乳动物多样性水平达到更大高度,已知种有43个。然而,灞河期的多样性并非通古尔期的继承,除了在属级水平上有少数分子,如戈壁犬(*Gobicyon*)和利齿猪短暂残存外,通古尔期以森林类型为主的化石在种级水平上没有任何一个延续到灞河期。新出现的大量种类都是适应于开阔草原的类型,包括食草动物和食肉动物,由此说明中中新世和晚中新世之交发生了显著的气候变化。

在哺乳动物中,三分之一的已知属是食草动物,而食草动物中的一半是奇蹄类和偶蹄类<sup>[65]</sup>。这个特点在临夏盆地晚新生代的哺乳动物群中表现得更为显著,例如,灞河期的奇蹄类和偶蹄类分别达到13种和11种,多数具有颊齿高冠、四肢细长的开阔环境适应性状。在灞河期开始阶段就出现了3种极端高冠和巨大体型的板齿犀,即 *Parelasmotherium simplium*, *P. linxiaense* 和 *Ningxiatherium euryrhinus*, 它们非常适合于以硬草为主的温带稀树草原环境,取代了通古尔期中等冠高和中等体型的西班牙犀。详细的分析显示这3种大型板齿犀具有不同的生态位,取食不同的草类,减小了同类之间的竞争<sup>[51,52]</sup>。在灞河期的后段出现了伊朗犀(*Iranotherium morgani*),它一直向西迁徙到达伊朗地区,具有典型性双形现象,是在草原上生活的食草动物的一种代表性特征<sup>[66]</sup>。无角犀类也非常繁盛,维氏大唇犀成为动物群中占统治地位的种类,以集群生活为特征<sup>[27,28]</sup>。三趾马从晚中新世初期开始侵入欧亚大陆,开阔的草原地带使其快速适应辐射,在临夏盆地的灞河期就已发现4个种(*Hipparion dongxiangense*, *H. weihoense*, *H. chiai* 和 *H. dermatorhinum*)。偶蹄类中,牛科的和政羊(*Hezhengia bohlini*)数量最为丰富。牛科动物的特点是具有强壮的身体和适于奔跑的长腿,它们的脚甚至比鹿类的更进步,侧趾的退化非常强烈,其颊齿高冠,釉质褶皱复杂,能更有效地研磨食物。食草类的繁盛带来食肉动物多样性的迅速提高,例如鬣狗达到4个种,从小型的鬣狗(*Ictitherium* sp.)到庞大的巨鬣狗(*Dinocrocuta gigantea*)共同存在<sup>[48]</sup>。鬣狗的四肢因经常奔跑而变长,牙齿和颌骨因咀嚼骨头而增大,适合于开阔草原地带的生活。鬣狗可能采用集群捕猎的行为,

在临夏盆地的动物群中发现了大量的鬣狗个体。在草原地带的生存斗争也非常激烈,巨鬣狗甚至进攻在干旱季节里变得虚弱的犀牛<sup>[67]</sup>。包括临夏盆地在内的整个中国北方晚中新世都没有发现灵长类化石,这可能与东亚季风在本地区的发展有关,它使气候变得干燥,同时季节性进一步加强<sup>[68]</sup>。

### 3.6 保德期(8.7~5.3Ma)

保德期与灞河期在物种分异度上具有相同的水平,且在目级水平上的多样性结构也几乎完全一致,共同特点是具有分异度相当高的食肉类、奇蹄类和偶蹄类(图1),差别仅在于灞河期有2种长鼻类而无蹄兔,保德期有1种蹄兔而未发现长鼻类。虽然小哺乳动物化石未进行系统采集,但已发现较大型的啮齿类,如豪猪(*Hystrix gansuensis*)和副竹鼠(*Pararhizomys hipparionum*)比较丰富。尽管这种多样性组合与草原的性质相似,但并非所有的有蹄类都是以草本植物为食。在保德期除大量高冠动物以外,也有少数低冠的取食灌木嫩叶的种类,如粗壮中华马(*Sinohippus robustus*)<sup>[56]</sup>、和政貘(*Tapirus hezhengensis*)<sup>[69]</sup>、钩爪兽(*Ancylotherium* sp.)和上新蹄兔(*Pliohyrax* sp.)等,但都是个体数量稀少的种类,显示有少量灌丛存在。上新蹄兔的眼和鼻被认为在某种程度上适应于水生的习性,因此在临夏盆地也有一定规模的水体存在。钩爪兽的前肢是裂爪兽类中最粗壮的,应有扭断树枝的功能。在灞河期就已常见的长颈鹿在保德期继续保持稳定,其中萨摩麟的头、颈和四肢都相当细长,便于摄取高树的树叶,说明其生存环境应为稀树草原。

### 3.7 高庄期(5.3~3.6Ma)

高庄期目前发现的动物群在总体分异度上与灞河期和保德期相比有明显下降,但多样性结构依然较为相似,有15种动物由晚中新世继承而来,占总数的65%,因此其生存环境没有重大改变<sup>[55]</sup>。三趾马的多样性和个体数量依然保持较高水平,并出现了一些新的种类,包括大型的长鼻三趾马(*Hipparion pater*),说明开阔草原仍然是主要的生境。鬣狗继续繁盛,3个种中包括新出现的甘氏豹鬣狗(*Chasmaporthetes kani*)。与晚中新世的细微差别是有蹄类中低冠类型所占的比例有所提高,有2种爪兽(*Ancylotherium* sp. 和 *Hesperotherium* sp.)、2种长颈鹿(*Palaeotragus microdon* 和 *Samotherium* sp.)和1种鹿(*Cervavitus novorossiae*)。食肉类中也有多种



生态类型, 中华貂 (*Sinictis* sp.) 可能营树栖生活, 副美洲獾 (*Parataxidea sinensis*) 等獾类可能营穴居生活。

### 3.8 麻则沟期 (3.6 ~ 2.6Ma)

临夏盆地的麻则沟期以一套巨厚的砾岩 (积石组) 为代表, 其砾径粗大、胶结坚硬<sup>[10]</sup>, 至今尚未有哺乳动物发现。这种情况显然与埋藏状况有关, 并非当时没有哺乳动物在这个地区生存。大型砾岩的存在说明雨量相当充沛, 有适合哺乳动物生活的湿润环境。

### 3.9 泥河湾期 (2.6 ~ 0.8Ma)

泥河湾期临夏盆地的多样性特点以食肉类的高分异度最为突出, 与高山动物群相似<sup>[14]</sup>。高冠食草动物有 7 种, 其中的真马个体数量庞大。真马的四肢高度特化, 肱骨和股骨很短, 桡骨和胫骨很长, 尺骨和腓骨退缩, 掌骨非常长, 趾骨比较短, 颊齿高冠, 釉质褶皱精细, 这些特点显示其为开阔草原的适应者。披毛犀 (*Coelodonta nihowanensis*) 是干冷草原的代表类型, 适应于严寒的气候<sup>[54]</sup>。3 种大型牛科动物短角丽牛 (*Leptobos brevicornis*)、秀丽半牛 (*Hemibos gracilis*) 和羚牛 (*Budorcas* sp.) 也都是典型的草原动物。3 种鬣狗 (*Chasmaporthetes progressus*, *Pachycrocuta licenti* 和 *Crocuta honanensis*) 和 5 种猫科动物 (*Megantereon nihowanensis*, *Homotherium crenatidens*, *Sivapanthera linxiaensis*, *Felis teilhardi* 和 *Lynx shansius*) 是主要的捕猎者, 尤其是剑齿虎专门捕杀大而笨拙的动物。猫类通常单独栖息, 因此尽管临夏盆地的猫科多样性相当高, 但个体数量较少。猫类不适合远距离追击, 通常靠短距离的猛冲来捕获猎物, 因此在开阔地带也需要有发达的灌丛作为隐蔽之所。实际上, 泥河湾期的生态分化非常显著。犬科在物种多样性和个体丰富度上都相当突出, 由于既有发达的裂齿又有强大的压碎型臼齿, 因此犬科动物能够不单纯依赖肉食, 靠杂食也可维持生存。黄昏爪兽 (*Hesperotherium* sp.)、日本鹿 (*Nipponicervus longdanensis*) 和安氏猴 (*Macaca cf. anderssoni*) 以树叶或浆果为食, 副长吻猴 (*P. gansuensis*) 已向摄食比较干硬食物的方向特化<sup>[30]</sup>。啮齿动物中, 高冠松鼠 (*Aepyosciurus orientalis*) 可能是地栖的类型, 颊齿高冠, 适应于摄食比较坚硬的食物, 如坚果、树皮、树根等<sup>[43]</sup>; 小旱獭 (*Marmota parva*) 在形态上与现生旱獭非常接近,

其生态环境应该大体相同, 说明泥河湾期的临夏盆地已有高山草原或草甸环境<sup>[30]</sup>; 现生的河狸是半水生的喜冷动物, 河狸 (*Castor anderssoni*) 化石早更新世时在临夏盆地出现, 表明该地区当时应比现在更湿冷<sup>[41]</sup>。

**致谢** 感谢邱占祥院士、王伴月研究员、王晓鸣教授、曾志杰博士、王世骥博士以及侯素宽、史勤勤、陈少坤、庞丽波等在野外工作和室内研究中的大力支持与帮助。

### 参考文献 (References)

- 1 Qiu Zhanxiang, Xie Junyi, Yan Defa. A new chilothere skull from Hezheng, Gansu, China, with special reference to the Chinese "Diceratherium". *Scientia Sinica*, 1988, **31**(4): 494 ~ 502
- 2 邱占祥, 谢骏义, 阎德发. *Dinocrocuta gigantea* 头骨的发现. 古脊椎动物学报, 1988, **26**(2): 128 ~ 138  
Qiu Zhanxiang, Xie Junyi, Yan Defa. Discovery of the skull of *Dinocrocuta gigantea*. *Vertebrata Palasiatica*, 1988, **26**(2): 128 ~ 138
- 3 邱占祥, 谢骏义, 阎德发. 甘肃东乡几种早中新世哺乳动物化石. 古脊椎动物学报, 1990, **28**(1): 9 ~ 24  
Qiu Zhanxiang, Xie Junyi, Yan Defa. Discovery of some Early Miocene mammalian fossils from Dongxiang, Gansu. *Vertebrata Palasiatica*, 1990, **28**(1): 9 ~ 24
- 4 邱占祥, 谢骏义, 阎德发. 甘肃靖国保德期 *Agriotherium* 的发现及其意义. 古脊椎动物学报, 1991, **29**(4): 286 ~ 295  
Qiu Zhanxiang, Xie Junyi, Yan Defa. Discovery of Late Miocene *Agriotherium* from Jiegou, Gansu, and its taxonomic implications. *Vertebrata Palasiatica*, 1991, **29**(4): 286 ~ 295
- 5 邱占祥, 谢骏义. 记甘肃东乡汪集的板齿犀和三趾马化石. 古脊椎动物学报, 1998, **36**(1): 13 ~ 23  
Qiu Zhanxiang, Xie Junyi. Notes on *Parelasmotherium* and *Hipparion* fossils from Wangji, Dongxiang, Gansu. *Vertebrata Palasiatica*, 1998, **36**(1): 13 ~ 23
- 6 关 键. 宁夏同心和甘肃广河地区中新世地层及其哺乳动物化石. 北京自然博物馆研究报告, 1988, (42): 1 ~ 21  
Guan Jian. The Miocene strata and mammals from Tongxin, Ningxia and Guanghe, Gansu. *Memoirs of Beijing Natural History Museum*, 1988, (42): 1 ~ 21
- 7 曹忠祥, 杜恒俭, 赵其强等. 甘肃广河地区中中新世哺乳动物化石的发现及其地层学意义. 现代地质, 1990, **4**(2): 16 ~ 29  
Cao Zhongxiang, Du Hengjian, Zhao Qiqiang et al. Discovery of the Middle Miocene fossil mammals in Guanghe district, Gansu and their stratigraphic significance. *Geoscience*, 1990, **4**(2): 16 ~ 29
- 8 邓 涛, 王晓鸣, 倪喜军等. 临夏盆地的新生代地层及其哺乳动物化石证据. 古脊椎动物学报, 2004, **42**(1): 45 ~ 66  
Deng Tao, Wang Xiaoming, Ni Xijun et al. Cenozoic stratigraphic sequence of the Linxia Basin in Gansu, China and its evidence from mammal fossils. *Vertebrata Palasiatica*, 2004, **42**(1): 45 ~ 66
- 9 Deng T. Character, age and ecology of the Hezheng Biota from Northwestern China. *Acta Geologica Sinica*, 2005, **79**(6): 739 ~ 750

- 10 Li Jijun *et al.* Uplift of Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau and Global Change. Lanzhou: Lanzhou University Press, 1995. 1 ~ 207
- 11 Fang X M, Garzzone C, Van der Voo R *et al.* Flexural subsidence by 29Ma on the NE edge of Tibet from the magnetostratigraphy of Linxia Basin, China. *Earth and Planetary Science Letters*, 2003, **210**: 545 ~ 560
- 12 Qiu Z X, Wang B Y, Qiu Z D *et al.* Land mammal geochronology and magnetostratigraphy of mid-Tertiary deposits in the Lanzhou Basin, Gansu Province, China. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 2001, **94**: 373 ~ 385
- 13 Qiu Z X. Dispersals of Neogene carnivorans between Asia and North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2003, **279**: 18 ~ 31
- 14 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
- 15 Qiu Zhuding, Li Chuankui. Evolution of Chinese mammalian faunal regions and elevation of the Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau. *Science in China* (Series D), 2005, **48**(8): 1246 ~ 1258
- 16 Simpson G G. Species density of North American Recent mammals. *Systematic Zoology*, 1964, **13**: 51 ~ 57
- 17 龚正达, 吴厚永, 段兴德等. 云南横断山区小型兽类物种多样性与地理分布趋势. 生物多样性, 2002, **9**(1): 73 ~ 79  
Gong Zhengda, Wu Houyong, Duan Xingde. The species diversity and distribution trends of small mammals in Hengduan Mountains, Yunnan. *Biodiversity Science*, 2002, **9**(1): 73 ~ 79
- 18 Wright D H. Species-energy theory: An extension of species-area theory. *Oikos*, 1983, **41**: 496 ~ 506
- 19 Hawkins B A, Field R, Cornell H V *et al.* Energy, water, and broad scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 2003, **84**: 3105 ~ 3117
- 20 Turner J R G, Gatehouse C M, Corey C A. Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos*, 1987, **48**: 195 ~ 205
- 21 Currie D J. Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness. *The American Naturalist*, 1991, **137**: 27 ~ 49
- 22 Clarke A, Gaston K J. Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2006, **273**: 2257 ~ 2266
- 23 童永生, 郑绍华, 邱铸鼎. 中国新生代哺乳动物分期. 古脊椎动物学报, 1995, **33**(4): 290 ~ 314  
Tong Yongsheng, Zheng Shaohua, Qiu Zhuding. Cenozoic mammal ages of China. *Vertebrata Palasiatica*, 1995, **33**(4): 290 ~ 314
- 24 Deng Tao. Chinese Neogene mammal biochronology. *Vertebrata Palasiatica*, 2006, **44**(2): 143 ~ 163
- 25 McKenna M C, Bell S K. Classification of Mammals above the Species Level. New York: Columbia University Press, 1997. 1 ~ 631
- 26 Deng Tao. Limb bones of *Chilotherium wimani* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Late Miocene of the Linxia Basin in Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 2002, **40**(4): 305 ~ 316
- 27 梁忠, 邓涛. 甘肃临夏盆地晚中新世大唇犀化石的年龄结构与生活环境. 古脊椎动物学报, 2005, **43**(3): 219 ~ 230  
Liang Zhong, Deng Tao. Age structure and habitat of the rhinoceros *Chilotherium* during the Late Miocene in the Linxia Basin, Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 2005, **43**(3): 219 ~ 230
- 28 Chen S K, Deng T, Hou S K *et al.* Sexual dimorphism in perissodactyl rhinocerotid *Chilotherium wimani* from the Late Miocene of the Linxia Basin (Gansu, China). *Acta Palaeontologica Polonica*, 2010, **55**: 587 ~ 597
- 29 Deng T. A primitive species of *Chilotherium* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Late Miocene in the Linxia Basin (Gansu, China). *Cainozoic Research*, 2006, **5**: 93 ~ 102
- 30 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
- 31 Deng T. New cranial material of *Shansirhinus* (Rhinocerotidae, Perissodactyla) from the Lower Pliocene of the Linxia Basin in Gansu, China. *Geobios*, 2005, **38**: 301 ~ 313
- 32 Passey B H, Eronen J T, Fortelius M *et al.* Paleodiets and paleoenvironments of Late Miocene gazelles from North China: Evidence from stable carbon isotopes. *Vertebrata Palasiatica*, 2007, **45**(2): 118 ~ 127
- 33 邱占祥, 黄为龙, 郭志慧. 中国的三趾马化石. 中国古生物志, 新丙种, 1987, **25**: 1 ~ 43  
Qiu Zhanxiang, Huang Weilong, Guo Zhihui. The Chinese hipparionine fossils. *Palaeontologia Sinica*, New Series C, 1987, **25**: 1 ~ 243
- 34 Forsten A. Caballoid hipparions (Perissodactyla, Equidae) in the Old World. *Acta Zoologica Fennica*, 1997, **205**: 27 ~ 51
- 35 MacFadden B. Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae. Cambridge: Cambridge University Press, 1992. 108 ~ 112
- 36 Deng T. New material of *Hispanotherium matritense* (Rhinocerotidae, Perissodactyla) from Laogou of Hezheng County (Gansu, China), with special reference to the Chinese Middle Miocene elasmotheres. *Geobios*, 2003, **36**: 141 ~ 150
- 37 Harrison T, Van der Made J, Ribot F. A new Middle Miocene pliopithecoid from Sant Quirze, Northern Spain. *Journal of Human Evolution*, 2002, **42**: 371 ~ 377
- 38 Zachos J, Pagani M, Sloan L *et al.* Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65Ma to Present. *Science*, 2001, **292**: 686 ~ 693
- 39 Andrews P, Harrison T, Delson E *et al.* Distribution and biochronology of European and Southwest Asian Miocene catarrhines. In: Bernor R, Fahlbusch V, Mittmann H W eds. The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. New York: Columbia University Press, 1996. 168 ~ 207
- 40 邱占祥, 王伴月, 邓涛. 甘肃临夏盆地牙沟的哺乳动物化石及有关地层问题. 古脊椎动物学报, 2004, **42**(4): 276 ~ 296  
Qiu Zhanxiang, Wang Banyue, Deng Tao. Mammal fossils from Yagou, Linxia Basin, Gansu, and related stratigraphic problems. *Vertebrata Palasiatica*, 2004, **42**(4): 276 ~ 296
- 41 王伴月. 甘肃东乡龙担的河狸(啮齿类, 哺乳动物)化石. 古脊椎动物学报, 2005, **43**(3): 237 ~ 242  
Wang Banyue. Beaver (Rodentia, Mammalia) fossils from Longdan, Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 2005, **43**(3): 237 ~ 242

- 42 王伴月, 邱占祥. 甘肃临夏盆地晚中新世豪猪一新种. 古脊椎动物学报, 2002, **40**(1): 23 ~ 33  
Wang Banyue, Qiu Zhanxiang. A porcupine from Late Miocene of Linxia Basin, Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 2002, **40**(1): 23 ~ 33
- 43 Wang Banyue, Qiu Zhanxiang. Aepyosciurinae: A new subfamily of Sciuridae (Rodentia, Mammalia) from basal loess deposits at the northeastern border of Tibetan Plateau. *Chinese Science Bulletin*, 2003, **48**(7): 691 ~ 695
- 44 Deng Tao. Late Cenozoic environmental change in the Linxia Basin (Gansu, China) as indicated by mammalian cenograms. *Vertebrata Palasiatica*, 2009, **47**(4): 282 ~ 298
- 45 Qiu Zhanxiang, Deng Tao, Wang Banyue. First ursine bear material from Dongxiang, Gansu. *Vertebrata Palasiatica*, 2009, **47**(4): 245 ~ 264
- 46 Wang X M, Qiu Z X. Late Miocene *Promephitis* (Carnivora, Mephitidae) from China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2004, **24**: 721 ~ 731
- 47 王应祥. 中国哺乳动物种和亚种分类名录与分布大全. 北京: 中国林业出版社, 2002. 1 ~ 394  
Wang Yingxiang. A Complete Checklist of Mammal Species and Subspecies in China. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002. 1 ~ 394
- 48 Tseng Z J, He Wen, Chen Shanqin. Geometric morphometrics analysis of cranial shape among Late Miocene hyaenid ecomorphologies in the Linxia Basin, Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 2010, **48**(3): 235 ~ 246
- 49 邱占祥, 王伴月, 李 虹等. 中国首次发现恐象化石. 古脊椎动物学报, 2007, **45**(4): 261 ~ 277  
Qiu Zhanxiang, Wang Banyue, Li Hong *et al.* First discovery of deinotherium in China. *Vertebrata Palasiatica*, 2007, **45**(4): 261 ~ 277
- 50 邱占祥, 王伴月, 邓 涛. 甘肃临夏盆地的渐新世巨犀化石. 古脊椎动物学报, 2004, **42**(3): 177 ~ 192  
Qiu Zhanxiang, Wang Banyue, Deng Tao. Indricotheres (Perissodactyla, Mammalia) from Oligocene in Linxia Basin, Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 2004, **42**(3): 177 ~ 192
- 51 Deng T. Skull of *Parelasmotherium* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Upper Miocene in the Linxia Basin (Gansu, China). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2007, **27**: 467 ~ 475
- 52 Deng T. A new elasmothere (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Late Miocene of the Linxia Basin in Gansu, China. *Geobios*, 2008, **41**: 719 ~ 728
- 53 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
- 54 邓 涛. 甘肃临夏盆地发现已知最早的披毛犀化石. 地质通报, 2002, **21**(10): 604 ~ 608  
Deng Tao. The earliest known woolly rhino discovered in the Linxia Basin, Gansu Province, China. *Geological Bulletin of China*, 2002, **21**(10): 604 ~ 608
- 55 Deng Tao, Hou Sukuan, Shi Qinqin *et al.* The terrestrial Mio-
- Pliocene boundary in the Linxia Basin, Gansu, China. *Acta Geologica Sinica*, 2011, **85**(2): 452 ~ 464
- 56 侯素宽, 邓 涛, 何 文等. 记甘肃和内蒙古新发现的中华马化石. 古脊椎动物学报, 2007, **45**(3): 213 ~ 231  
Hou Sukuan, Deng Tao, He Wen *et al.* New materials of *Sinohippus* from Gansu and Nei Mongol, China. *Vertebrata Palasiatica*, 2007, **45**(3): 213 ~ 231
- 57 邱占祥, 王伴月, 颜光普. 甘肃和政地区麝牛亚科一新属的初步报道. 古脊椎动物学报, 2000, **38**(2): 128 ~ 134  
Qiu Zhanxiang, Wang Banyue, Xie Guangpu. Preliminary report on a new genus of Ovibovinae from Hezheng district, Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 2000, **38**(2): 128 ~ 134
- 58 Liu L P, Kostopoulos D S, Fortelius M. Late Miocene *Microstonyx* remains (Suidae, Mammalia) from Northern China. *Geobios*, 2004, **37**: 49 ~ 64
- 59 Deng Tao, Liang Zhong, Wang Shiqi *et al.* Discovery of a Late Miocene mammalian fauna from Siziwang Banner, Inner Mongolia and its paleozoogeographical significance. *Chinese Science Bulletin*, 2011, **56**(6): 526 ~ 534
- 60 邱占祥, 王伴月. 中国的巨犀化石. 中国古生物志, 新丙种, 2007, **29**: 1 ~ 396  
Qiu Zhanxiang, Wang Banyue. Paraceratheres fossils of China. *Palaeontologia Sinica*, New Series C, 2007, **29**: 1 ~ 396
- 61 Wang B Y. On Tsaganomyidae (Rodentia, Mammalia) of Asia. *American Museum Novitates*, 2001, (3317): 1 ~ 50
- 62 Deng T. Neogene rhinoceroses of the Linxia Basin (Gansu, China). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 2006, **256**: 43 ~ 56
- 63 Pickford M. *Choerolophodon pygmaeus* (Proboscidea Mammalia) from the Middle Miocene of Southern Africa. *South African Journal of Science*, 2005, **101**: 175 ~ 177
- 64 Osborn H F. Proboscidea: A Monograph of the Discovery, Evolution, Migration and Extinction of the Mastodonts and Elephants of the World. Volume I, Moeritherioidea, Dinotherioidea, Mastodontoidea. New York: The American Museum Press, 1936. 1 ~ 878
- 65 Savage R J G, Long M R. Mammal Evolution. New York: Facts on File, 1986. 1 ~ 259
- 66 Deng T. New discovery of *Iranotherium morgani* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Late Miocene of the Linxia Basin in Gansu, China and its sexual dimorphism. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2005, **25**: 442 ~ 450
- 67 Deng Tao, Tseng Z J. Osteological evidence for predatory behavior of the giant percrocutid (*Dinocrocuta gigantea*) as an active hunter. *Chinese Science Bulletin*, 2010, **55**(17): 1790 ~ 1794
- 68 Biasatti D, Wang Y, Deng T. Strengthening of the East Asian summer monsoon revealed by a shift in seasonal patterns in diet and climate after 2 ~ 3Ma in Northwest China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2010, **297**: 12 ~ 25
- 69 邓 涛, 何 文, 陈善勤. 甘肃临夏盆地晚中新世獾类化石 (奇蹄目, 獾科) 一新种. 古脊椎动物学报, 2008, **46**(3): 190 ~ 209  
Deng Tao, He Wen, Chen Shanqin. A new species of the Late Miocene tapirs (Perissodactyla, Tapiridae) from the Linxia Basin in Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 2008, **46**(3): 190 ~ 209

**DIVERSITY VARIATIONS OF THE LATE CENOZOIC MAMMALS  
IN THE LINXIA BASIN AND THEIR RESPONSE  
TO THE CLIMATIC AND ENVIRONMENTAL BACKGROUNDS**

Deng Tao

*(Key Laboratory of Evolutionary Systematics of Vertebrates, Institute of Vertebrate Paleontology  
and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044)*

**Abstract**

The Late Cenozoic deposits of the Linxia Basin in Gansu, China are relatively thick, bearing abundant mammalian fossils of different periods from the Late Oligocene to the Early Pleistocene. Until now, 172 species in 42 families of 10 orders have been found, all of which are extinct forms at the specific level and only a small number of genera have extant species. These fossils are important materials to study the evolution of mammalian faunas and their relationship with climatic and environmental backgrounds. The diversity and morphology of mammals are tightly related to climatic and environmental factors, and especially sensitive to changes of temperature, humidity and elevation. Interpretations to climatic and environmental changes reflect the evolution of mammals. Specific diversities, new records, and vanished species in the sedimentary sequence of the Linxia Basin are counted for each Chinese land mammal age. The diversity variations of mammals in the Linxia Basin were very noticeable throughout the Late Cenozoic, which are divided into different stages: the Middle Miocene, Late Miocene and Early Pleistocene have the highest diversities, the Late Oligocene and Early Miocene have the lowest, and the Pliocene has the moderate. The climatic and environmental variations of the Linxia Basin in different ages, which are judged from mammalian diversities, are highly consistent with other independent evidence, such as the result of the cenogram analysis, and closely relevant to the uplift of the Tibetan Plateau.

**Key words** mammal, diversity, Late Cenozoic, climate and environment, Linxia Basin